

Aus dem Institut für Meereskunde
an der Universität Kiel

Verhaltensphysiologische Untersuchungen an pelagischen Schwärmen
Schwarmingbildung als Strategie zur Orientierung in Umwelt-Gradienten
Bedeutung der Schwarmingbildung in der Aquakultur



Habilitationsschrift

Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt

von

Uwe Kils

Kiel 1986

Inhaltsverzeichnis

Verzeichnis der Abkürzungen	5
<u>Einleitung</u>	6
<u>Material</u>	12
Regenbogen-Forellen	12
Frühjahrslaichender Hering	13
Antarktischer Krill	15
<u>Methoden</u>	15
Das Meßsystem ATOLL	18
Netzkäfige	22
Hydrographische Daten	24
Biometrie	24
Verhaltens-Parameter	24
Aufenthaltort der Tiere	24
Schwimmgeschwindigkeit	29
Schwimmwinkel	29
<u>Ergebnisse</u>	31
1. Netzkäfig-Experimente an Salmoniden	31
Einleitung	31
Material und Methoden	31
Ergebnisse	36
1.1. Allgemeines Verhalten in den Netzkäfigen	36
1.2. Abweichungen vom Routine-Zustand	37
1.2.1. Verhaltensänderungen bei Neubesatz	37
1.2.2. Verhaltensänderungen in der Nacht	39
1.2.3. Verhaltensänderungen bei Futterangebot	39
1.2.4. Verhaltensänderungen bei Störungen	47
1.3. Schwarmbildung im Netzkäfig	50
1.4. Einfluß der Hydrographie	56
1.4.1. Einfluß der Temperatur	57
Frühjahrs-Schichtung	57
Beobachtungen unter dem Eis	60
Vorzugs-Temperatur	60
Temperatur-Sprünge	61
1.4.2. Einfluß des Sauerstoffes	67
Sauerstoff-Mangel	67
Sauerstoff-Übersättigung	73
Sauerstoff-Sprünge	75
1.4.3. Einfluß des Salzgehaltes	76
1.5. Einfluß von Käfig-Größe und -Form	76
1.6. Häufigkeit von Aggressionen	83

2. In-situ-Experimente an Jungheringsschwärmen	88
Einleitung	88
Material und Methoden	88
Ergebnisse	89
3. In-situ- und Netzkäfig-Experimente und Beobachtungen an Heringsschwärmen auf Wanderungen	94
Einleitung	94
Material und Methoden	94
Ergebnisse	102
3.1 Verhalten in vertikalen Gradienten	102
Netzkäfiguntersuchungen	105
3.2 Verhalten in horizontalen Gradienten	107
3.3 Verhalten an Tiefenlinien	114
3.4 Verhalten einzelner Heringe	117
<u>Diskussion</u>	120
Modell einer überindividuellen Orientierungs-Strategie	123
Der Reiz Temperatur	127
Der Reiz Sauerstoff	128
Der Reiz Futterkonzentration	130
Der Reiz Kanalwasser	134
Der Reiz Tiefe	136
Ausblick auf andere Phyla	139
Allgemein biologische Betrachtungen	142
Die Bedeutung der Gradienten-Orientierung	143
Die Bedeutung der Schwärmdynamik in der Aquakultur	148
Praxisbezogene Anwendungen	155
<u>Zusammenfassung</u>	156
<u>Danksagung</u>	159
<u>Lebenslauf</u>	160
<u>Literatur</u>	161

Verzeichnis der Abkürzungen

alpha	horizontaler Schwimmwinkel
beta	vertikaler Schwimmwinkel
bl	Körperlänge (body lengths)
cm	Zentimeter
d	Tage
deg	Winkel, Grad
dt	Zeitdifferenz
g	Gramm
h	Stunde
Hz	Hertz (Schläge pro sec)
m	Meter
M	Konzentration in Mol
mean	arithmetisches Mittel
min	Minute
n	Anzahl
O	Sauerstoff (% Sättigung)
p	Druck (diente der Tiefenbestimmung)
ppm	Promille (parts per thousand)
S	Salzgehalt in Promille (ppm)
sec	Sekunde
stan.	Standardabweichung
t	Zeit
T	Temperatur in Grad Celsius
v	Geschwindigkeit
var. %	relativer Variationskoeffizient
horizontaler Gradient:	Konzentrationsgefälle rechts/links
vertikaler Gradient:	Konzentrationsgefälle oben/unten
Transducer:	Gleichzeitiger Sender und Empfänger

Einleitung

Das Phänomen der Schwarmbildung von Meerestieren hat sowohl eine erhebliche wirtschaftliche Bedeutung als auch einen besonderen wissenschaftlichen Reiz. Der größte Teil des Weltfischereiertrages stammt von Arten, die in Schwärmen zusammenleben. Die größte Protein-Reserve für die Zukunft, der antarktische Krill, formt Schwärme. Das größte Entwicklungspotential im Bereich der Nahrungs-Erzeugung wird für die Aquakultur prognostiziert; in Aquakulturanlagen werden die gehaltenen Fischarten in mehr oder weniger schwarmähnliche Formationen gezwungen.

Das Erscheinungsbild von Schwärmen, also z.B. ihre Form und Größe sowie der Abstand und Winkel der Tiere zueinander, wurde in vielen Arbeiten gut untersucht (BREder 1954, 1959, 1976, CUSHING 1977, HUNTER 1966, KEENLEYSIDE 1955, OKUBO et al. 1977, PARTRIDGE et al. 1983, PITCHER 1973, 1983, SHAW 1970, van OLST & HUNTER 1970; Review in PITCHER 1986). Über die Gründe einer Schwarmbildung und ihre Funktion liegen allerdings relativ wenige konkrete Erkenntnisse vor; vieles hat spekulativen Charakter und einiges ist heftig umstritten. Folgende Schwarmvorteile werden in der Literatur diskutiert:

- a) Sichere Anwesenheit des Fortpflanzungspartners,
- b) Möglichkeit des gegenseitigen Lernens (HINDE & STEVENSON-HINDE 1973, WELTY 1930),
- c) Aufteilung von Aufgaben, z.B. Wachposten (EIBL-EIBESFELD 1962),
- d) Gemeinsames Jagen, z.B. Einkesseln (EGGERS 1976, SETTE 1950),
- e) Konfusion eines Angreifers (BLAXTER 1985, BLAXTER & HUNTER 1982, CLARKE et al. 1967, HALL et al. 1986, PITCHER 1986),
- f) Verringertes Risiko, geortet zu werden (BROCK & RIFFENBURGH 1960, CUSHING & HARDEN-JONES 1968, OLSON 1964, PARTRIDGE 1982),
- g) Gemeinsames Aufspüren von Futterwolken (CUSHING 1976, MAJOR 1978, PITCHER & MAGURRAN 1983),
- h) Abernten eines Gebietes trotz Feindnähe (MAGURRAN et al. 1985, PITCHER 1986)
- i) Hydrodynamische Vorteile (BREder 1965, PARTRIDGE & PITCHER 1979, WEIHS 1975) und
- j) Befriedigung des "Allgemeinen Anlehnungsbedürfnisses" im Pelagial (ITAZAWA et al. 1978, MURPHY 1980, von WAHLERT 1963).

Das extrem enge Zusammenleben hat auch Nachteile: Die Tiere nehmen sich gegenseitig Nahrung und Sauerstoff weg, außerdem verschmutzen sie mit ihren wasserlöslichen Stoffwechselendprodukten, z.B. Ammonium und Kohlendioxid, direkt das Atem-Medium ihrer Artgenossen. Diese Faktoren limitieren sowohl die Größe eines Schwarmes, als auch seine Verweildauer an einem Ort (JOHNSON et al. 1984, KALLE 1963, KILS 1981, McFARLAND & MOSS 1967). Trotz-

dem leben Meerestiere freiwillig oft extrem dicht zusammen, z.B. Clupea harengus: 51 Tiere pro Kubikmeter, das entspricht etwa 8 kg pro Kubikmeter (PITCHER & PARTRIDGE 1979) oder Euphausia pacifica: 70.000 Tiere pro Kubikmeter, das entspricht etwa 2.8 kg pro Kubikmeter (HANAMURA et al. 1984) oder Meganyctiphanes norvegica: 770.000 Tiere pro Kubikmeter, das entspricht 154 kg pro Kubikmeter (NICOL 1986). Eine Biomasse von 150 kg verbraucht jedoch bereits nach wenigen Minuten den in einem Kubikmeter Wasser vorhandenen Sauerstoff.

Diese stoffwechselbedingten negativen Faktoren sind auch in einem ganz anderen Bereich von entscheidender Bedeutung: Beim Betrieb von Aquakulturanlagen leben gleichfalls sehr viele Tiere auf engem Raum zusammen. In Netzkäfigen wird die Menge der Fische, die pro Volumeneinheit gehalten werden kann, durch diese Faktoren stark beeinflußt (HONMA 1971, KILS 1979). Die sehr erfolgreichen norwegischen Netzkäfigfarmen arbeiten mit maximalen Besatzdichten von 10 bis 20 kg Salmoniden pro Kubikmeter Netzraum (EDWARDS 1978, SAUNDERS 1973), eine Netzkäfiganlage in der Kieler Förde mit 4 bis 17 kg pro Kubikmeter (NELLEN et al. 1986). In Aquakulturanlagen ist man aus Rentabilitätsgründen dazu gezwungen, die Tiere über einen langen Zeitraum sehr eng zusammenzudrängen. Hieraus ergeben sich zum einen biologische Probleme, deren Lösung einer Optimierung von Aquakulturverfahren dienlich sein kann, zum anderen müssen sich Anlagenbetreiber - und auch Experimentatoren - in zunehmendem Maße mit Argumenten des Tierschutzes auseinandersetzen, wobei gute Grundlagenkenntnisse hilfreich sind.

Dem Ansatz dieser Untersuchung liegt folgende Überlegung zugrunde: Für ein Verständnis der Vorgänge in künstlich zusammengedrängten Tiergruppen kann es nützlich sein zu untersuchen, wie und warum Schwarmtiere freiwillig so eng zusammenleben. Eventuell lassen sich einige der Vorteile, die Schwarmtiere ausnutzen, der Aquakultur zugänglich machen. In umgekehrter Richtung können Experimente in Aquakulturanlagen Hinweise auf ökologische Aspekte der Schwarmbildung liefern. Netzkäfiganlagen bieten die Möglichkeit, mit sehr vielen Tieren gleichzeitig - also unter schwarmähnlichen Bedingungen - Versuche durchzuführen, wobei sich Randbedingungen vergleichsweise leichter modifizieren lassen.

Diese Arbeit befaßt sich mit der Frage, ob und wie pelagisch lebende Tiere Meeresbereiche optimaler Lebensqualität finden. Da das Meer - besonders in Gebieten großer Produktivität - oft sehr inhomogen und wechselhaft ist, muß ein hochentwickeltes Orientierungssystem für die Tiere von großem Nutzen sein: Wenn es einer mobilen Art gelingt, sich gezielt und lange in Schichten optimaler Nahrung, optimaler Temperatur und optimaler Sauerstoffverhältnisse aufzuhalten, dann hat dieses einen positiven Einfluß auf ihre Produktionsleistung (BRETT 1974, FRY 1971, KITCHEL 1983, MAGNUSON et al. 1979).

Es wird von der Arbeitshypothese ausgegangen, daß eine Schwarmbildung die Bemühungen des Suchens, des Auffindens sowie des Folgens optimaler Umwelt-Schichten erleichtert bzw. verfeinert. Somit

würde die Schwarmbildung eine zusätzliche Funktion bekommen, die es den Tieren erleichtert, sowohl negativen Umweltbedingungen auszuweichen, als auch Gebiete mit optimalen Parametern zu finden, und sie danach auch in die Lage versetzt, diesen Gebieten bei Schwankungen zu folgen. Ein Schwarm verfügt möglicherweise über bessere Entscheidungshilfen für die Wahl des Aufenthaltsortes und der Bewegungsrichtung im dreidimensionalen Habitat Meer.

Eine solche Vermutung sprechen auch STEELE (1961) und McINERNEY (1964) in den Diskussionen ihrer Arbeiten an. STEELE untersuchte in der Nordsee die Wanderungen von Heringsschwärmen entlang der Kante des Baltischen Ausstroms: Die Schwärme folgten dieser Kante mit großer Präzision entlang eines sehr schwach ausgeprägten Temperaturgradienten. Da dieser Gradient viel zu schwach war, um einem einzelnen Hering eine Taxis zu erlauben, diskutiert STEELE die Möglichkeit, ob die beschriebene Fähigkeit etwas mit der Schwarmbildung der Heringe zu tun haben könnte, und ob ein Schwarm so etwas wie eine "detection unit" darstellen könnte. McINERNEY wies die Fähigkeit von Salmoniden nach, sich in Salzgehaltsgradienten zu orientieren, und diskutiert den Nutzen für eine Orientierung: Die in der Natur in Ästuaren auftretenden Gradienten sind meistens zu schwach, um einem Einzelfisch eine Taxis zu ermöglichen. Da die in Becken gehaltenen Lachse jedoch gerade zu den Zeiten, in denen sie normalerweise Wanderungen durch Ästuare durchführen, immer eine auffällige Tendenz zur Schwarmbildung zeigten, spekuliert McINERNEY, ob ein Schwarm sich in einem Salz-Gradienten möglicherweise ausrichten kann, um so auch schwächere Gradienten erkennen zu können.

Ergebnisse über die Orientierung von Einzeltieren in Gradienten liegen in der Literatur in großer Zahl vor (FRAENKEL & GUNN 1940, 1961, KÜHN 1919, MERKEL 1980). Die klassischen Definitionen von FRAENKEL & GUNN werden in dieser Arbeit zugrunde gelegt. Diese Autoren unterscheiden richtungsweisende Stimuli wie Licht, Schwerkraft, Strömung, Beschleunigung, elektrische Felder, von ungerichteten, chemischen Stimuli, die lediglich in ihrer Intensität schwanken. Die besonderen Verhältnisse des Lebensraumes Meer, werden ausführlich von HARDEN-JONES (1968) diskutiert: Da im Pelagial Strahlungswärme fast ohne Bedeutung ist, hat der Reiz Temperatur einen ähnlich ungerichteten Charakter wie chemische Reize. Und auch das optische Orten von Partikeln ist auf ein relativ kleines Gesichtsfeld beschränkt, welches bei planktonischen Nahrungsteilchen aufgrund der starken Lichtbeugung auf wenige Millimeter zusammenschrumpft. Ein "Überblick" über eine räumliche Partikel-Verteilung kann im Meer nur schwer gewonnen werden. Der Reiz Strömung kann im Pelagial wahrscheinlich aufgrund der fehlenden Referrenzpunkte überhaupt nicht perzipiert werden.

Aus diesen Gründen kann im Pelagial Telotaxis als Suchstrategie kaum eingesetzt werden, bzw. sie ist auf den Nahbereich beschränkt (sieht man einmal von akustischen Orientierungs-Methoden ab). Telotaxis ist z.B. das geradlinige Annähern einer Schlange in Richtung einer Wärmequelle (Strahlungswärme perzipiert mit Hilfe der richtungstauglichen Grubenorgane), oder das geradlinige Herabstürzen eines Raubvogels auf ein optisches Ziel (Lichtstrahlen perzipiert mit Hilfe des richtungstauglichen Auges (PENZLIN 1977)). Die Umweltparameter Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffgehalt nimmt ein suchendes Meerestier sinnesphysiologisch hingegen nur als Skalar wahr, und nicht etwa als Vektor. Für Planktonfresser trifft dieses in abgeschwächter Form auch für den Umweltparameter Nahrung zu, denn selbst wenn das Plankton mit dem Auge wahrgenommen wird, steht als Information nur die Höhe der momentanen Planktonkonzentration im Nahbereich als absoluter Wert zur Verfügung, woraus nicht direkt abgeleitet werden kann, in welcher Richtung die Suche nach einer verbesserten Nahrungskonzentration fortgesetzt werden sollte. Im Tierreich haben sich mehrere Suchstrategien für Parameter-Felder ungerichteter Stimuli entwickelt, die sich grob in folgende Kategorien aufteilen lassen (FRAENKEL & GUNN 1961, GUNN et al. 1937, KÜHN 1919):

a) Tropotaxis: Gleichzeitige Messung zweier Skalare an zwei verschiedenen Orten im Parameter-Feld; bei einer wahrgenommenen Differenz wird der Körper so lange gedreht, bis wieder Erregungsgleichgewicht herrscht. MERKEL 1980: "Es läuft sozusagen wie ein Pferd zwischen den Zügeln. Sind beide gleichstark angezogen, läuft es geradeaus, überwiegt der Zug nach einer Seite, weicht es nach dieser hin ab". Wird ein Rezeptor künstlich blockiert macht das Tier Drehbewegungen, sogenannte "Manegebewegungen". Beispiel: Weit auseinanderliegende Nasenöffnungen beim Hammerhai.

b) Klinotaxis: Sukzessives Abtasten des Parameter-Feldes; bei einer Verschlechterung des Skalars erfolgt eine bestimmte Richtungskorrektur. Beispiel: Zick-Zack-Flug einer Wespe in einer Duftspur.

c) Klinokinese: Bei einer Verschlechterung des Skalars wird häufiger die Bewegungsrichtung verändert (auf zufälliger Basis, "random searching" = completely unorganized search); aus rein statistischen Gründen steigt damit die Wahrscheinlichkeit, ungünstige Bereiche zu verlassen. Beispiel: Pantoffeltierchen in pH-Gradienten.

d) Orthokinese: Bei einer Verschlechterung des Skalars erhöht sich die Mobilität; aus rein statistischen Gründen steigt damit die Wahrscheinlichkeit, ungünstige Bereiche zu verlassen und in günstigen Bereichen zur Ruhe zu kommen. Beispiel: Kellerasseln verhalten sich ruhig an feuchten Orten, sie laufen aber bei Trockenheit schnell hin und her.

Im Vergleich zur Telotaxis haben diese Strategien Nachteile: Das Gebiet, das abgetastet werden kann, ist vergleichsweise klein, außerdem kann eine Richtungsinformation nur dann erlangt werden, solange im abgetasteten Gebiet auch tatsächlich ein wahrnehmbares Parameter-Gefälle vorhanden ist: Ist ein Fisch erst einmal zu weit in eine sauer-

stoffarme Wassermasse hineingelangt, so besteht die Gefahr, daß seine Zick-Zack-Kurse bzw. Kinesen gar nicht mehr den Randbereich mit dem Gradienten berühren, und er somit nicht wieder herausfindet. Der Erfolg aller vier Suchstrategien hängt von dem Verhältnis ab, das sich aus der Steilheit des Gradienten zur Abtastbreite ergibt. Die Strategie a) ist auf relativ starke Gradienten angewiesen, da die Basisbreite der Rezeptoren durch die Anatomie begrenzt ist (COLLINS 1952, FONTAINE 1975, McINERNEY 1964). Die Strategien b) bis d) liefern zwar einen Überblick auch über schwache Gradienten, sie führen aber auf Umwegen zum Ziel, und sie sind vergleichsweise langsam.

Die hier aufgeführten Strategien dürfen nur als ganz grobe Klassifizierung der grundsätzlichen Möglichkeiten angesehen werden, denn bei der Orientierung nutzen die Tiere viele Sinne und Strategien gleichzeitig (COLLINS 1952). Methoden ergänzen sich gegenseitig, viele Hilfs-Rezeptoren liefern Zusatzinformationen, und aus allen Daten werden Übereinstimmungen herausgefiltert. Orientierungsleistungen, welche die Tiere auf ihren Wanderungen vollbringen, versetzen den Menschen immer wieder in Erstaunen und sind zum großen Teil noch unerforscht.

Der methodische Ansatz dieser Arbeit besteht einerseits darin, die Schwarmdynamik bei Verbesserungen bzw. bei Verschlechterungen von Umweltparametern zu analysieren. Folgende Komplexe finden hierbei Berücksichtigung:

- a) Futtermittelverbesserung, Futtermittelverschlechterung,
- b) plötzliche Erwärmung bzw. Abkühlung,
- c) Verbesserung des Sauerstoffgehaltes, Verschlechterung des Sauerstoffgehaltes und
- d) Verstärkung bzw. Abschwächung der Konzentration einer Wassermasse, die Tiere auf der Laichwanderung suchen.

Weiterhin wurde untersucht, mit welcher Präzision sich Schwärme in veränderlichen Parameterfeldern orientieren und entsprechend ihren Aufenthaltsort wählen, wobei die gleichen Reizkomplexe berücksichtigt wurden.

Der Begriff Schwarmdynamik wird in dieser Arbeit definiert als die Summe aller Bewegungsvorgänge in einem Schwarm, wobei für den Schwarm eine Definition von PITCHER (1986) zugrundegelegt wird: Eine Gruppe von Tieren, die ein synchronisiertes Schwimmverhalten kennzeichnet (englische Definition "school").

Unter bestimmten Voraussetzungen wird ein Verhalten in diesem Sinne auch von Aquakulturtieren gezeigt. In einigen Anlagen kann beobachtet werden, daß einige Fisch- und Crustaceen-Arten in auffälliger Weise mit relativ hoher Geschwindigkeit parallel in einem großen Kreis schwimmen. Ein sehr ähnliches Verhalten zeigen gelegentlich auch freilebende Schwärme: Sie kreisen in Form einer sogenannten "Fischmühle" ("fish-mill", BREDER 1959, 1965, 1976, NICOL 1986, STEINMANN zitiert in von WAHLERT 1963), so daß sich hier gewisse Parallelen andeuten. In 12 norwegischen Netzkäfiganlagen wurde ein derartiges Verhalten quantifiziert (SUTTERLIN et al.

1979): Schwimmgeschwindigkeiten zwischen 25 und 80 cm pro Sekunde wurden von den 30 bis 53 cm langen Salmoniden in Form eines großen Ringes konstant aufrechtgehalten. Dieses schnelle Schwimmen beunruhigte zuerst die Anlagenbetreiber, da sie fürchteten, daß hierfür zu viel Energie verschwendet werden könnte. ACKEFORS (pers. Mitteilung) berichtet jedoch andererseits von einem erheblichen Aufschwung in der norwegischen Netzkäfig-Aquakultur, der zeitlich zusammenfiel mit einer Umstellung von eckigen auf runde Käfige, welche ein derartiges Verhalten erleichtern. Die Tiere wuchsen schneller, hatten einen besseren äußeren Zustand und die Mortalität sank ab. Eine detaillierte Analyse der Schwimmdynamik von Salmoniden in Netzkäfigen erscheint auch aus dieser Blickrichtung lohnend; ihr widmet sich ein großer Teil dieser Arbeit. Besonders berücksichtigt wurden dabei die Einflüsse von Käfig-Größe und -Form, die Häufigkeit aggressiver Verhaltensäußerungen und die Orientierung der Fische innerhalb von Käfigen, wenn diese z.B. in einem stark geschichteten Meeresgebiet teilweise/zeitweise in eine sauerstoffarme Schicht ragen.

Eine mögliche Bedeutung von Schwarmphänomenen für die Aquakultur lassen auch folgende Messungen vermuten: Der Sauerstoffverbrauch einer einzeln gehaltenen Forelle ist erheblich höher, als wenn diese in einer Gruppe gehalten wird (ALEKSEEVA zitiert von BREEDER 1967, ITAZAWA et al. 1978). Weiterhin berichten viele Netzkäfigbetreiber, daß nicht nur eine zu hohe Besatzdichte, sondern auch eine zu geringe problematisch ist: Werden zu wenig Tiere in einem Käfig gehalten, verschlechtert sich ebenfalls der Aufzuchterfolg. Dies bestätigen Ergebnisse von CHUA und TENG 1979, die in Netzkäfigversuchen Epinephelus salmonides bei Besatzdichten von 15, 30, 60, 90, und 120 Fischen pro Kubikmeter aufzogen. Bei den mittleren Besatzdichten traten die geringsten Mortalitäten auf. Im Käfig mit den wenigsten Tieren waren die Verluste dreimal höher, was auch nicht durch eine höhere Wachstumsleistung kompensiert wurde. Als mögliche Ursache werden von den Autoren nicht näher spezifizierte "Gruppen-Effekte" angenommen. Ähnliche Hinweise geben auch ALLEN (1974), ANDREWS et al. (1971), KILAMBI et al. (1977), PARKER (1973) und STICKNEY et al. (1972).

Diese Arbeit gliedert sich in drei Hauptabschnitte:

Das Kapitel 1 ist den Salmoniden gewidmet, die in 18 bis 860 Kubikmeter großen Netzkäfigen im Brackwasser der Kieler Förde über einen Zeitraum von sechs Jahren untersucht wurden. Dieser Abschnitt enthält überwiegend exakt quantifizierbare Ergebnisse und die meisten Detailanalysen.

Das Kapitel 2 liefert Ergebnisse, die an frei schwimmenden Jungheringsschwärmen gewonnen wurden.

Das Kapitel 3 beschäftigt sich überwiegend mit Laichheringsschwärmen und nutzte das Naturereignis im Frühjahr, wenn große Heringsschwärme den Weg in den Nord-Ostsee-Kanal suchen und im Schleusenbereich von Kiel-Holtenau gut für Freilandmessungen und Netzkäfigexperimente zugänglich sind. Diese Untersuchungen fanden

über drei Jahre hinweg statt und lieferten die meisten allgemein biologischen Hintergrundinformationen, die allerdings überwiegend einen beschreibenden, teilweise auch einen anekdotischen Charakter haben.

Die drei Teile sind voneinander unabhängig. Ihnen ist jeweils ein eigenes Kapitel Material und Methode vorangestellt. Erst in der Diskussion wird versucht, die Einzelergebnisse in einen Zusammenhang zu bringen, wobei die Detail-Daten der ersten Teile und die allgemeinen Beschreibungen des letzten Teiles sich gegenseitig ergänzen sollen. Einige Ergebnisse über das Schwarmverhalten des antarktischen Krills, erarbeitet auf zwei Expeditionen mittels in-situ-Beobachtungen und Laborversuchen, werden in der Diskussion als Ausblick auf eine weitere schwarmbildende Art vergleichend einbezogen.

Material und Methode

Diese Arbeit umfaßt viele verhaltensbiologische Untersuchungen. Ethologische Vorgänge sind meist komplex und sie lassen sich nicht so direkt und exakt messen, wie es z.B. für Salzgehalt oder Sauerstoff der Fall ist. Zudem besteht eine erhebliche Gefahr, daß die Methode das Verhalten beeinflußt und damit das Resultat verfälscht. Deshalb kommt der Methodenauswahl eine große Bedeutung zu. Außerdem ist anzustreben, daß möglichst aus verschiedenen Ansätzen und Blickwinkeln heraus die jeweilige Fragestellung abgetastet wird. Aus diesem Grunde wurden mehrere Tierarten in die Experimente einbezogen, unter dem Einsatz vieler methodischer Varianten, deren Beschreibungen im Stück sicherlich zu umfangreich wären und ohne den direkten Zusammenhang gelegentlich auch sinnlos erscheinen könnten. Deshalb wird an dieser Stelle nur ein Überblick gegeben. Die einzelnen drei Hauptteile der Arbeit haben jeweils eine eigene Material- und Methodenbeschreibung, welche weitere Informationen zum spezifischen Versuchsansatz liefern.

Material

Regenbogen-Forellen

Mit Regenbogen-Forellen Salmo gairdneri wurden die meisten Versuche durchgeführt. Die Art ist für Schwarmuntersuchungen aus folgendem Grund besonders interessant: Sie nimmt eine Mittelstellung zwischen echten Schwarmtieren und Einzeltieren ein. Sie zeigt sowohl territoriales Verhalten mit stark aggressivem Anteil (KALLENBERG 1958, KEENLEYSIDE & YAMAMOTO 1962), als auch echtes Schwarmverhalten (HEALEY & PRIESTON 1973, BREDER 1959). In einer Klassifizierung im Sinne von BREDER (1967) wäre sie als schwach fakultativer Schwarmfisch einzustufen. Sie ist außerdem von erheblicher Bedeutung für die Aquakultur, an deren praktischen Bedürfnissen wir versuchten, unsere Grundlagenforschung zu orientieren. Die Forellen wurden im Institut für Meereskunde erbrütet, und an-

schließlich in einem kleinen Fischzuchtbetrieb aufgezogen. Dieser wurde ausschließlich durch einen Tiefbrunnen gespeist, wodurch das Krankheitsrisiko verringert war. Nach drei Monaten Quarantäne in Süßwasserbecken unseres Institutes wurden die Forellen nach einer Hochdruckvaccinierung, die freundlicherweise Herr Dr. Saltzmann durchführte, in einen Netzkäfig in das Brackwasser der Kieler Förde überführt (Salzgehalt 18 ppm S). Vorher wurden die 739 Fische möglichst schonend einzeln gemessen und gewogen (bei leichter Betäubung mit Chinaldin, vgl. Kapitel Methoden). Die Längen-Häufigkeitsverteilung, Gewichts-Häufigkeitsverteilung und Längen-Gewichtsbeziehung zum Einsatzzeitpunkt zeigen die Abb.1 bis 3. Der Transport zu den Käfigen erfolgte in einem eigens hierfür entwickelten Handling-System, welches ein Keschern überflüssig macht. Hierbei erreichen die Fische über Wasser-Rutschen und durch unter Wasser liegende Netztunnel und Schwimmkanäle den Käfig. Während der Versuche wurden die Tiere dann noch zweimal in etwa halbjährigem Abstand gemessen und vacciniert (Abb.4 bis 9). Hierzu brauchten die Fische nicht an Land transportiert zu werden, sondern ein für diesen Zweck entwickeltes Wägesystem mit Seegangsverrechnung erlaubte eine direkte und schnelle Messung auf See (leichte Betäubung mit Chinaldin, Einzelinjektions-Vaccinierung durch Herrn Dr. Saltzmann). Gefüttert wurden die Tiere dreimal pro Tag mit Pellets (EWOS, "High Energy T40", Rohprotein 52%, Rohfett 18%, Rohasche 10%, Rohfaser 1%, pro kg 22.000 I.E. Vitamin A, 2.400 I.E. Vitamin D3, 95 mg Vitamin E, nach Herstellerangaben), dosiert von einem mikroprozessorgesteuerten Futter-Automaten in knapper, der Temperatur und Fischgröße entsprechenden Ration. Zusätzlich wurde nach der Abenddämmerung im Netzkäfig eine schwache Unterwasserlampe für drei Stunden eingeschaltet. Die von dem Licht in großer Zahl angelockten Organismen (überwiegend Mysidaceen und Nereiden) wurden begierig von den Forellen gefangen. Diese Naturnahrung sollte zum einen die Vitamin- und Spurenelemente-Versorgung der Tiere verbessern, zum anderen das Fangverhalten bei einer Beute mit hohem Fluchtpotential einer Untersuchung zugänglich machen.

Neben dieser gut vermessenen Tiergruppe standen für die Versuche noch zehn weitere Besatzgruppen aus der privaten Netzkäfiganlage des Fischers May zur Verfügung, die in unserem Experimentierfeld verankert war. Herr May gestattete uns, uneingeschränkt Messungen in seinen Käfigen durchzuführen und reduzierte dadurch für uns den Arbeitsaufwand, den die Betreuung großer Fischmengen mit sich bringt. Diese Forellen stammten überwiegend aus dänischen Aufzuchtanlagen.

Frühjahrslaichender Hering

Der Hering Clupea harengus wurde als Vertreter der obligaten Schwarmtiere (BREDER 1967) ausgewählt. Er zeichnet sich durch eine hohe Dauerschwimmgeschwindigkeit aus und erfüllt die von PITCHER (1986) gegebene Schwarm-Definition sehr gut. In den Monaten März bis Mai wandern jedes Jahr große Heringsschwärme in den Nord-

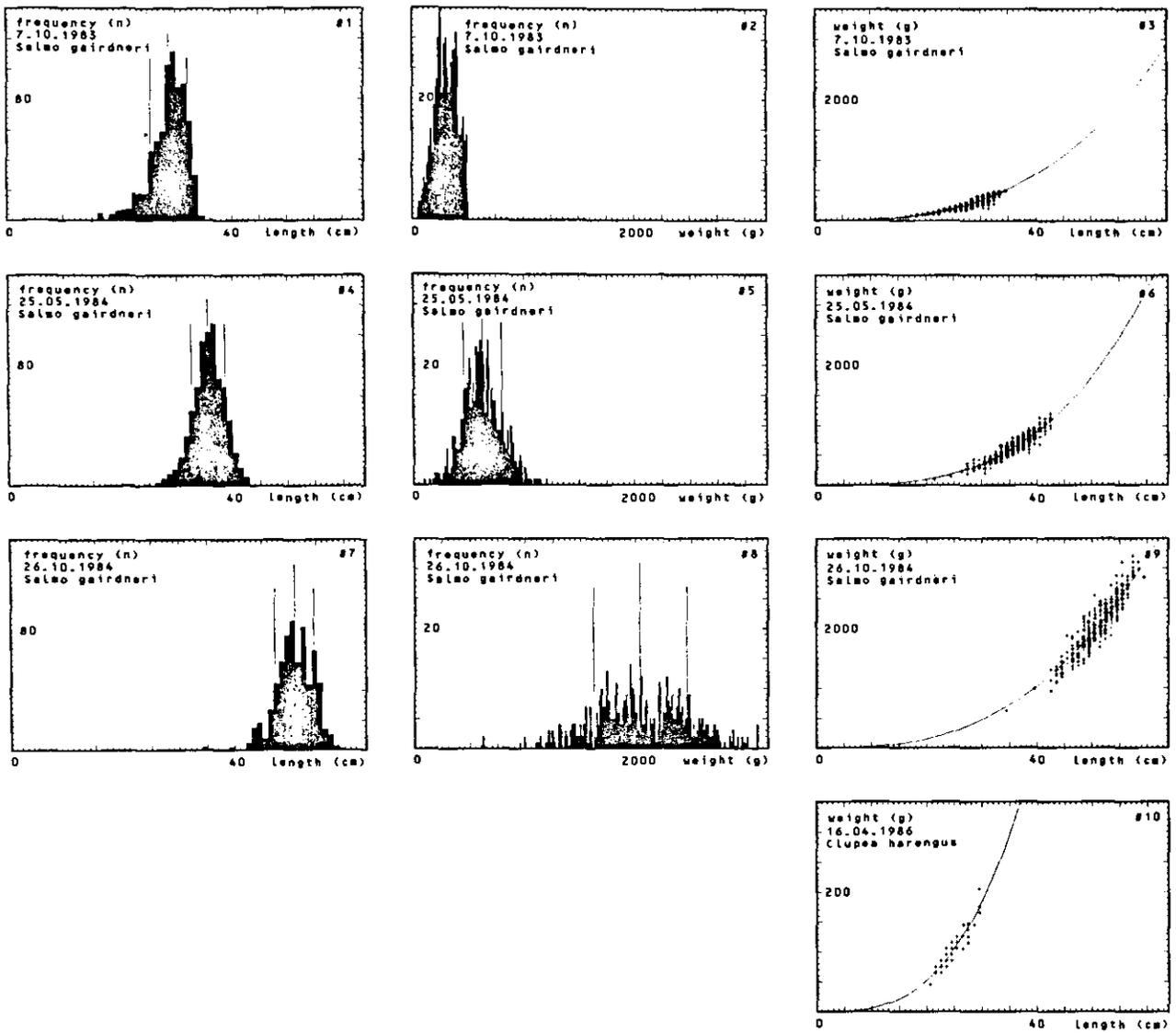


Abb.1. Längen-Häufigkeitsverteilung der Forellen am 7.10.1983 mean: 28.7 cm stan.: 3.30 cm n: 739
 Abb.2. Gewichts-Häufigkeitsverteilung der Forellen am 7.10.1983 mean: 311 g stan.: 99.2 g n: 739
 Abb.3. Längen-Gewichtsbeziehung der Forellen am 7.10.1983 $W = 0.0215 L^{2.842}$ r: .9463 n: 739
 Abb.4. Längen-Häufigkeitsverteilung der Forellen am 25.05.1984 mean: 35.5 cm stan.: 3.02 cm n: 725
 Abb.5. Gewichts-Häufigkeitsverteilung der Forellen am 25.05.1984 mean: 628 g stan.: 173 g n: 725
 Abb.6. Längen-Gewichtsbeziehung der Forellen am 25.05.1984 $W = 0.00668 L^{3.199}$ r: .9284 n: 725
 Abb.7. Längen-Häufigkeitsverteilung der Forellen am 26.10.1984 mean: 50.6 cm stan.: 3.50 cm n: 668
 Abb.8. Gewichts-Häufigkeitsverteilung der Forellen am 26.10.1984 mean: 2041 g stan.: 420 g n: 668
 Abb.9. Längen-Gewichtsbeziehung der Forellen am 26.10.1984 $W = 0.0390 L^{2.761}$ r: .8602 n: 668
 Abb.10. Typische Längen-Gewichtsbeziehung der Laichheringe $W = 0.00489 L^{3.099}$ r: .9455 n: 58

-Ostsee-Kanal ein, um dort abzulaichen. Bei dieser Gelegenheit waren die Heringe gut für Untersuchungen zugänglich.

Antarktischer Krill

Unterwasserbeobachtungen wurden an Krillschwärmen (Euphausia superba) der südlichen Scotia-Sea und der Bransfield-Strait durchgeführt. Hierbei handelte es sich um adulte Tiere mit einer Länge von 40 bis 60 mm. Entsprechendes Material wurde auch für die Laborversuche an Bord der Schiffe eingesetzt. Herrn Dr. Marschall gelang es, Eier von Euphausia superba im Labor von Palmer-Station künstlich zu erbrüten. Die Larven wurden ins Alfred-Wegener-Institut für Polarforschung nach Bremerhaven überführt, wo in einer Kooperation Experimente mit diesen inzwischen fast adulten Tieren in einem Strömungskanal durchgeführt wurden. An diesen Individuen ließ sich erkennen, welche Verhaltensmuster angeboren sind, da diese Tiere schwarmspezifische Verhaltensmuster nicht von anderen Artgenossen lernen konnten (Kaspar-Hauser-Tiere).

Methoden

Ein Grund für den relativen Mangel an Erkenntnissen zur Funktion der Schwarmbildung liegt in der Schwierigkeit, Schwärme für Experimente zugänglich zu machen. Die Eignung verschiedener Untersuchungsmethoden sei kurz angesprochen:

Laboruntersuchungen: Man verbringt Tiere und Wasser in einen Behälter, in dem der Experimentator viele Parameter messen und verändern kann.

Gut geeignet ist diese Methode für ruhige, leicht fangbare Tiere. Auf den ersten Blick mögen Schwarmtiere, die ja sehr gedrängt zu leben gewöhnt sind, als besonders geeignet erscheinen für die Enge eines Laborversuches. Die meisten schwarmbildenden Tiere sind jedoch schnelle Dauerschwimmer: Hering 2 - 3 Körperlängen pro Sekunde (BLAXTER & DICKSON 1959, DEVOLD 1963, HARDEN-JONES 1968, TURNPENNY 1983), Makrele 3 - 4 bl/sec (HUNTER 1980), Krill 3 - 4 bl/sec (KANDA et al. 1982, NASU 1983, KILS 1981). Zum Schwimmen brauchen diese Tiere viel Raum und stoßen in engen Meßkammern immer wieder gegen die Wände, verletzen sich oder sind verstört. Durch spezielle Konstruktion der Hälterungsbecken läßt sich dieser Nachteil reduzieren: Sehr große und vor allem runde Hälterungen, wie der "Circular Tank" in Aberdeen (PITCHER et al. 1976) das AQUATRON in Halifax (BALCH 1983, HIRTLE & O'DOR 1980) oder der "Oval Tank" in Palos Verdes (MAGNUSON & PRESCOTT 1966), erlauben den Tieren, ihrem Schwimmbedürfnis besser nachzukommen.

Aber noch eine weitere Eigenart von Schwarmtieren erschwert Laboruntersuchungen: Sie sind sehr empfindlich gegen Berührung und im Vergleich zu bodenlebenden Tieren leicht verletzlich. Im Pelagial werden sie mechanisch wenig belastet, und sie reduzierten im Laufe der Evolution schwere Schutzhüllen und Skeletteile. Ihr Schutz vor Feinden besteht im "Nichtgefundenwerden" und im Ausweichen, nicht im Widerstehen. Gelangt ein Schwarmtier in die Hand eines

Experimentators, so sind die Schäden meist sehr groß. Das ist auch der Grund dafür, daß in Schauaquarien zwar viele Bodenfische und auch wenig bekannte Fischarten aus fremden Ländern zu sehen sind, selten aber Heringe, Sprotten oder Makrelen, die jedem vertraut sind. In den wenigen Aquarien, in denen eine Haltung von Heringen gelingt, treten große Anfangsmortalitäten auf, und der Schwarm muß immer wieder durch Neufänge aufgefrischt werden (TREKEL, Leiter des Aquariums des Instituts für Meereskunde Kiel, pers. Mitteilung). Aus dem gleichen Grund sind auch Versuche an lebendem Krill erschwert. Bereits beim Fang werden Schwarmtiere oft stark geschädigt: Abbrechen der Antennen und externen Kiemen beim Krill, Verlust vieler Schuppen beim Hering (BÜCKMANN et al. 1953), Hautschäden bei Makrelen (LOCKWOOD et al. 1977).

Freilandversuche: Messgeräte - und möglichst auch der Experimentator - werden so nahe wie möglich an das freilebende Tier herangebracht, um dort zu messen und zu beobachten. Ein grundsätzlicher Nachteil von Freilandversuchen ist, daß an den Randbedingungen relativ wenig regulierbar ist. In Experimenten sollten einige Parameter wie z.B. Temperatur, Salzgehalt oder Sauerstoff variierbar sein, damit die Reaktion des Versuchsobjektes erfaßt werden kann, wobei andere Parameter wiederum möglichst konstant bleiben sollten, was im Freiland schwer realisierbar ist.

Eine weitere Eigenart vieler Schwarmfische erschwert Freilandbeobachtungen: Bemerkt ein Schwarm ein ihn beunruhigendes Objekt, so halten die Randtiere hiervon in der Regel einen Abstand, der gerade der maximalen Sichtweite des jeweiligen Wassers entspricht (WARDLE, pers. Mitteilung). Somit ist die Gefahr groß, daß die Meßgeräte das Verhalten verändern und damit auf das Meßergebnis einwirken.

Eine zusätzliche Schwierigkeit bereitet die schlechte Durchsichtigkeit des Wassers; während in der Luft mit einer einzigen schwenkbaren Meßkamera Vogelschwärme in einer Halbkugel von zwei Kilometern Radius erfaßt werden können, würden unter Wasser für das gleiche Untersuchungsvolumen über hunderttausend Kameras benötigt werden. Ein schnellschwimmender Heringsschwarm ist bereits innerhalb weniger Sekunden wieder aus dem Beobachtungsraum verschwunden.

Methodisch wurden zwar sowohl Labor- als auch Freilanduntersuchungen durchgeführt, doch der Großteil der Ergebnisse dieser Untersuchung stammt aus einem beide Methoden miteinander verknüpfenden Versuchsansatz. Hierbei wird ein Verhaltens-Phänomen ausgenutzt, das in der Literatur häufig als "Fischmühle" ("fishmill") bezeichnet wird und wie folgt beschrieben werden kann: Bedingt durch den starken Anlehnungstrieb von Schwarmtieren kann es dazu kommen, daß bei einem langen Schwarm, der eine Kurve schwimmt, die vorderen Tiere auf die hinteren treffen und sich diesen anschließen (BREDER 1959). So entsteht ein nahezu stationärer Ring von schnell schwimmenden Fischen. Während früher Fischmühlen als verhaltensmäßiger Unfall gedeutet wurden, sieht BREDER (1965) in ihnen mehrere positive Funktionen, die in der Diskussion noch näher erläutert werden. Er bezeichnet die Fischmühle als eine Art Ruhe-

stadium dauerschwimmender Arten, wodurch den Tieren ermöglicht wird, an Orten guter Lebensbedingungen verbleiben zu können, ohne die Vorteile des Schwimmens, wie z.B. indirekte Kiemenventilation ("ram-ventilation" Makrele (LOCKWOOD et al. 1977)) oder passive Filtrationsvorgänge ("tow-filtering" antarktischer Krill (KILS 1983)) oder Strömungskräfte ("hydrodynamic-lift" Thune (MAGNUSON 1978) und Krill (KILS 1981)) aufgeben zu müssen.

Fischmühlen sind von vielen Autoren beschrieben worden und stellen wahrscheinlich kein artuntypisches Verhalten dar. Als quasi stationärer Schwarm läßt sich eine Fischmühle schon wesentlich leichter untersuchen, wobei viele mit der Schwimmdynamik zusammenhängenden Vorgänge relativ unverändert bleiben. Bei Jungheringschwärmen konnte die Bildung von Fischmühlen induziert werden, indem wir in deren Zugbahn nachts eine Unterwasserleuchte betrieben. Als Folge der durch angelockte Copepoden erhöhten Futterkonzentration verblieben die Schwärme manchmal in Form einer Fischmühle längere Zeit im Bereich der Lampe. Wurde in diesem Stadium der Schwarm sehr vorsichtig mit einem großen Netzkäfig umschlossen, so kreisten die Fische weiter, ohne panikartig in das Netz zu schießen, wie es ein einzelner Hering täte. Die Heringe fühlen sich in dem Schwarm-Ring anscheinend relativ sicher und führen sich gegenseitig in einem Abstand von etwa ein bis zwei Körperlängen zum Netzzaun. Der Experimentator erlangt so die Kontrolle über den Aufenthaltsort des Schwarmes, denn selbst wenn man den Netzkäfig jetzt langsam von der Stelle bewegt, folgt die Fischmühle, ohne daß auch nur ein einziges Tier die Netzwand berührt. Diese Konstellation reduziert den Handlings-Stress und die Häufigkeit versuchsbedingter Verletzungen auf ein Minimum.

Legt man nun die Versuche in ein Meeresgebiet, das möglichst verschiedenartige Wasserkörper nebeneinander aufweist, können mit dieser Methode auf sehr einfache Weise die Rändbedingungen des Experimentes variiert werden: Der Netzkäfig wird langsam aus einer z.B. sauerstoffreichen Wasserwolke in eine sauerstoffarme gezogen, wobei die Reaktion der Fische registriert wird. Auf diese Art und Weise kann ein Parameter wesentlich schneller verändert werden, als es durch Umpumpen von Wassermassen in einem Laborexperiment möglich wäre. Auf den Schwimmkörper des Netzkäfigs könnten Meßgeräte und -kameras und ein getarnter "Ansitz" für den Experimentator montiert werden, wodurch auch aufwendigere und exaktere Messungen an den Schwarmtieren möglich wären. Da sich bei diesem Versuchsansatz zumindest ein Teil des Schwarmes immer im Sichtbereich von Kamera und Beobachter befindet, werden somit außerdem längerfristige Messungen möglich.

Direkte Freilanduntersuchungen bildeten jedoch eine wichtige zusätzliche Stütze dieser Arbeit; sie lieferten zwar nicht immer exakte Daten, sondern vermittelten einen allgemeinen Eindruck von der Schwarmdynamik. Wenn es um das Erfassen dynamischer Vorgänge geht, ist das menschliche Auge jedem Computer-Bildanalyse-System überlegen. Deshalb wurden viele Direktbeobachtungen von Unterwas-

serfenstern aus durchgeführt, begleitend zu den exakten Messungen mit optischen und akustischen Geräten.

Das Meßsystem ATOLL

Das oben angesprochene "Montieren der Meßgeräte auf den Netzrahmen" und die Réalisation eines "Ansitzes" bereiteten in der Praxis erhebliche Probleme. In der Anfangsphase der Versuche konnten nur kleine, robuste und einfache Geräte montiert werden, und auch ein noch so vorsichtiges Betreten der Netzkäfigrahmen oder das Annähern eines Tauchers veränderte das Verhalten der Fische bereits erheblich. Ein an Land aufgestellter Geräte-Container stellte eine unbefriedigende Zwischenlösung dar, und der Einsatz eines Forschungsschiffes als Untersuchungsbasis war nur gelegentlich möglich. Verhaltensbiologische Untersuchungen benötigen sehr viel Zeit und Ruhe, was an Bord eines Forschungsschiffes schwer zu realisieren ist. Der Lärm von Aggregaten ist ein großes Problem, denn wie später noch gezeigt wird, ändert sich bereits das Verhalten der Fische, wenn in 120 Metern Entfernung am Ufer der Motor des Arbeitsbootes angeworfen wird.

In diesem Stadium konnte eine havarierte, künstliche Vergnügungsinsel in das Projekt als Schenkung eingeworben werden (Abb.11), die im folgenden einer Schenkungsaufgabe entsprechend ATOLL genannt wird. Der aus Fiberglas bestehende Schwimmkörper wurde zu einem schwimmenden Labor umgebaut (Abb.13). Es taucht nur 40 cm in das Wasser ein und hat keinen Antifouling-Anstrich und keine verzinkten Beschläge, so daß die Schwermetallabgabe ins Wasser minimal ist (entsprechendes gilt für das Arbeitsboot). Während der verhaltensphysiologischen Versuche können alle lärmenden Aggregate für lange Zeit abgestellt werden. Energie wird dann von Batterien bereitgestellt, die ein Windgenerator wieder lädt. Mit diesem Labor vor Ort konnten störende Einflüsse auf das Verhalten relativ gering gehalten werden.

Die hufeisenförmigen Labor-Rümpfe (Abb.13: L1, L2, L3, Breite 5 Meter, Gesamtlänge 70 Meter) schützen eine Wasserfläche von 17 m Durchmesser vor Wind und Wellen. Dort können von überdachten Balkonen (B und E) und Arbeitsflächen (P) aus die Netzkäfige direkt auf Wasserhöhe bearbeitet werden. Ein spezieller Netzkäfig (N2) ist in direktem Kontakt zum Rumpf unterhalb eines abgeschotteten Raumes (U) montiert, in dessen Boden zwei Unterwasserfenster und Schleusen für Meßgeräte vorhanden sind. Die Anordnung des Netzes ist in Abb.416 dargestellt. Dieser Beobachtungsraum läßt sich verdunkeln, damit die Fische den Beobachter nicht sehen können, und ein Bodenpolster verhindert, daß die Fische den Beobachter hören. Im Beobachtungsraum kann zum Öffnen der Geräteschleusen ein leichter Überdruck erzeugt werden. Dieser Ansitz erwies sich als sehr nützliches Detail, denn die dreidimensionale und schnelle Bildverarbeitung des menschlichen Auges ist durch keine Technik zu ersetzen, höchstens zu ergänzen. Nutzen dieser Methode:

a) Es ist möglich, direkt im Käfig zu beobachten, ohne daß Verhaltensänderungen durch die Anwesenheit des Experimentators aus-



vor-
richt
not,
er-
is
lige
ma
ev
str
dar
be-
che
die
enz
der

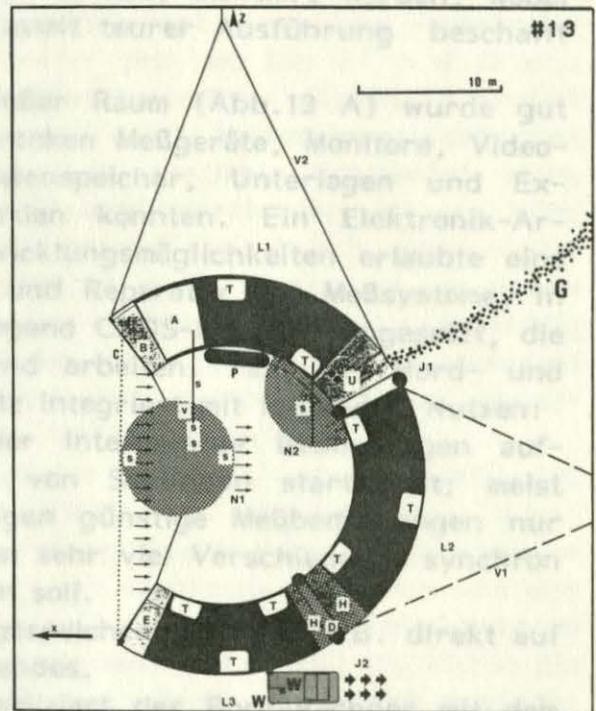
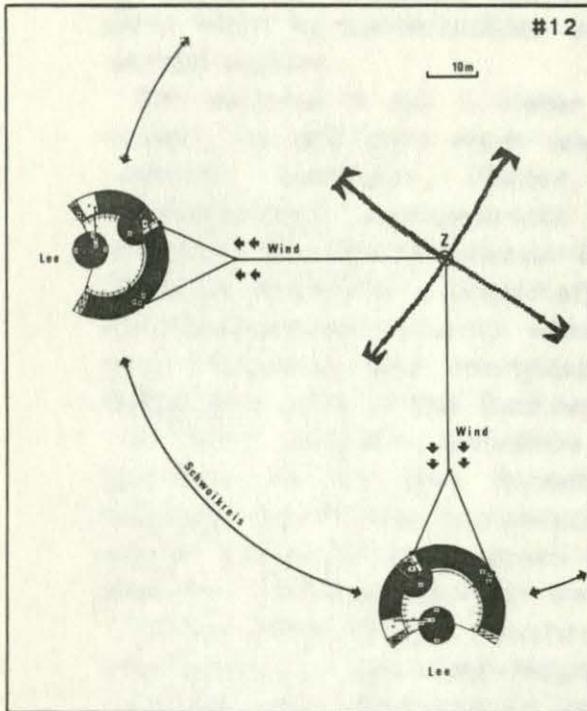


Abb.11. Übersichtsaufnahme des Experimentiergebietes mit den 130-Kubikmeter Netzkäfigen und dem schwimmenden Laboratorium ATOLL. Abb.12. Verankerungs-Schema Schwimmlabor ATOLL, gezeichnet sind zwei Zustände bei zwei unterschiedlichen Windrichtungen. Abb.13. Detailzeichnung Schwimmlabor ATOLL, V1 normale Verankerung, V2 Verankerung beim Kreisfahren, Z Zentrum der Verankerung mit Wirbel (außerhalb der Abbildung), W Arbeitsboot elastisch angekoppelt, U Unterwasser-Beobachtungsraum mit untermontiertem Netzkäfig N2, H Netzkäfig/Folienhalterung in den Rumpf integriert, s Sonden, A Meßgeräte- und Rechnerraum, B und E überdachte Balkone auf Wasserhöhe, P Arbeitsplattform mit variabler Höhe, C Seilbahn für Geräte, T Tanks für Süßwasser, Plankton-Kulturen und zur Konditionierung von Versuchswasser, G Futter-Gradienten-Spur, J elastische Gelenke, L1 Labor-Rumpf, L2 Versorgungs-Rumpf mit Aggregaten, L3 Material-Rumpf mit Werkstatt und Staumöglichkeiten für Netze, Folien, Leinen, Futter etc. (Erläuterungen siehe Text)

gelöst werden. Wie später mittels Videodauerregistrierungen nachgewiesen werden konnte, veränderten die Tiere beim äußerst vorsichtigen Betreten des Beobachtungsraumes ihr Verhalten nicht meßbar. Nähert sich ein Beobachter als Taucher oder mit dem Boot, so ändert sich das Verhalten erheblich.

b) Das Ausblenden von Streulicht und Oberflächenreflexionen ermöglicht die volle Konzentration des Auges auf die Vorgänge im Netzkäfig.

c) Die Beobachtungsdauer ist zeitlich fast unlimitiert – eine wichtige Voraussetzung, um einige der Verhaltensweisen überhaupt erst einmal zu bemerken und im Grundsatz verstehen zu können. Die relativ bequeme Haltung der Beobachtungsperson und die Möglichkeit einer Beheizung gewährleisten, daß lange Beobachtungszeiten realisierbar sind (im Gegensatz zu Tauchbeobachtungen).

d) Das Auge kann sich gegebenenfalls durch eine lange Vorbereitungszeit im dunklen Beobachtungsraum auch an äußerst schwache Beleuchtungsverhältnisse adaptieren, so daß manchmal sogar die durch Turbulenzen an Fischen und Netz ausgelöste Biolumineszenz von Planktonorganismen zur Beobachtung des Fischverhaltens in der Nacht ausreichend war.

e) Auf die Innenseiten der Scheiben konnten zusätzlich optische Geräte (z.B. Kameras, Mikroskope, LASER) montiert werden, wobei diese nicht in wasserdichter und damit teurer Ausführung beschafft werden mußten.

Ein weiterer 5 mal 5 Meter großer Raum (Abb.13 A) wurde gut isoliert, so daß dort warm und trocken Meßgeräte, Monitore, Videorecorder, Computer, Plotter, Datenspeicher, Unterlagen und Experimentatoren untergebracht werden konnten. Ein Elektronik-Arbeitsplatz mit Mikroprozessor-Entwicklungsmöglichkeiten erlaubte eine effektive Realisation, Modifikation und Reparatur der Meßsysteme. In den Bordrechnern wurden überwiegend CMOS-Bauteile eingesetzt, die sehr störsicher und energiesparend arbeiten. Fast alle Bord- und Meßsysteme sind in das Rechnernetz integriert mit folgendem Nutzen:

a) Wenn plötzlich Schwärme oder interessante Bedingungen auftauchten, so ist alles innerhalb von Sekunden startbereit; meist bestehen bei Schwarmuntersuchungen günstige Meßbedingungen nur wenige Augenblicke, in denen dann sehr viel Verschiedenes synchron gemessen und auch geregelt werden soll.

b) Alle Daten können synchron gespeichert werden, z.B. direkt auf eine Nebenspur des Video-Magnetbandes.

c) Über eine Funkstrecke kommuniziert der Bord-Rechner mit dem Instituts-Rechner, so daß im Institut alle wichtigen Zustände laufend vorliegen, und gegebenenfalls von dort aus auch Bord-Geräte (z.B. Video-Recorder, Belüfter) eingeschaltet werden können. Bei besonderen Bedingungen (Sauerstoffmangel, Wassereinbruch, Taucher am Netzkäfig, hohe Schwarmhäufigkeit) kann der Institutsrechner über einen Eurosignal-Piper eine Nachricht aussenden, worauf mit Hilfe eines Modems von jedem Telefon aus ein Einloggen in den Bordrechner möglich ist.

d) Alarmfunktionen, wie z.B. Sauerstoffmangel im Netzkäfig oder Energieprobleme, lassen sich miteinbeziehen.

e) Insgesamt ist dies eine kostengünstige Lösung, da bei Erweiterungen nur die eigentlichen Sensorköpfe und nicht komplette Meßgeräte zu beschaffen sind. So fallen z.B. für einen weiteren Sauerstoffkanal nur die Kosten für die Clark-Elektrode an; die erforderliche Temperatur- und Salzgehaltskompensation erfolgte mittels Software und den Daten der ohnehin vorhandenen T, S und p Sensoren. Bei Änderungen der Arbeitsrichtung reichte eine geringe Investition und eine neue Software aus.

f) Das gesamte System kann in Teilbereichen auch unbemannt arbeiten.

g) Einige der Versuchsanordnungen wären konventionell nicht realisierbar gewesen.

Eingeschränkte Wohnmöglichkeiten für zwei Wissenschaftler und ein kleiner Hörsaal für 14 Studenten befinden sich an Bord; mehrere Praktika wurden bereits auf dem ATOLL durchgeführt.

Das Labor war normalerweise über zwei lange Stahldrähte (Abb.13 V2) mit einem zentralen Ankerpunkt verbunden. Um diesen konnte es frei schwimmen, damit die Arbeitsbalkone immer in Lee lagen (Abb.12). Meistens war es im Bereich der Kühlwasserausstromfahne vor dem Kraftwerk-Kiel-Ost verankert (Abb.608: net cage site, maximaler Kühlwasserausstrom ca. 10 Kubikmeter pro sec bei $dT = 9$ Grad). Dieser Standort war für die Versuche besonders günstig, weil dort viele verschiedenartige Wasserkörper dicht beieinander vorhanden sind, und sowohl horizontale als auch vertikale Gradienten stark ausgeprägt sind. Diese Variabilität wird durch den in der Nähe mündenden Fluß Schwentine noch unterstützt. Durch eine relativ geringe Lageveränderung des ATOLLs, z.B. direkt in die warme Ausstromfahne hinein, konnten die Umweltparameter im Netzkäfig unter dem Rumpf innerhalb weniger Sekunden erheblich verändert werden, was die Reaktion der Versuchstiere auf plötzliche Umweltveränderungen einer Untersuchung zugänglich machte.

Die Gradienten der Umweltparameter sind hier oft so steil, daß sogar innerhalb eines Käfigs den Fischen in verschiedenen Tiefenschichten z.B. unterschiedliche Temperaturen angeboten werden konnten. Es wurde dann registriert, ob bestimmte Schichten von den Fischen bevorzugt aufgesucht wurden, ob die Tiere den Schichten folgten, wenn diese ihre Lage veränderten, wie schnell die Fische die Änderung bemerkten und welche Such-Strategie sie hierbei anwendeten.

Die Lageveränderung des ATOLLs geschah mit Hilfe einer handgetriebenen Winde, oder durch den Wind. Wenn die Geschwindigkeit der Lageveränderung unter 35 % der Fischgeschwindigkeit lag, löste sich die kreisende Fischmühle im Netzkäfig nicht auf; deshalb wurde die Schleppgeschwindigkeit in den Versuchen auf 20 bis 30 % eingestellt.

Zur Realisation einer Strömung vor den Beobachtungsfenstern oder in den Käfigen konnte das gesamte System über längere Zeit auf einer

großen Kreisbahn mit vorgegebener Geschwindigkeit fahren. Dieser Ansatz wird in Kapitel 2 genauer erklärt.

Mit Hilfe des Arbeitsbootes oder eines Schleppers kann das gesamte Meßsystem schnell zu Standorten verschleppt werden, an denen interessante Untersuchungsmöglichkeiten bestehen, wo dann sofort mit den Messungen begonnen werden kann. Ein derartiger Einsatz wird in Kapitel 3 genauer erklärt.

Netzkäfige

Die meisten Versuche wurden in dem Netzkäfig unterhalb des Beobachtungsraumes durchgeführt (siehe Skizze in Abb.416). Dieser hatte normalerweise einen quadratischen Querschnitt mit 3 Metern Kantenlänge und eine Tiefe von 4 Metern. Durch das Einlegen zweier Aluminiumringe von 3.8 m Durchmesser konnte der Querschnitt von quadratisch auf rund verändert werden. Diese Ringe dienten - mit Netztuch bespannt - auch dem Einengen bzw. der Lageveränderung der Fische im Käfig. Hierzu wurde ein bespannter Ring mit Hilfe von Leinen horizontal im Käfig verschoben (siehe Abb.416 T).

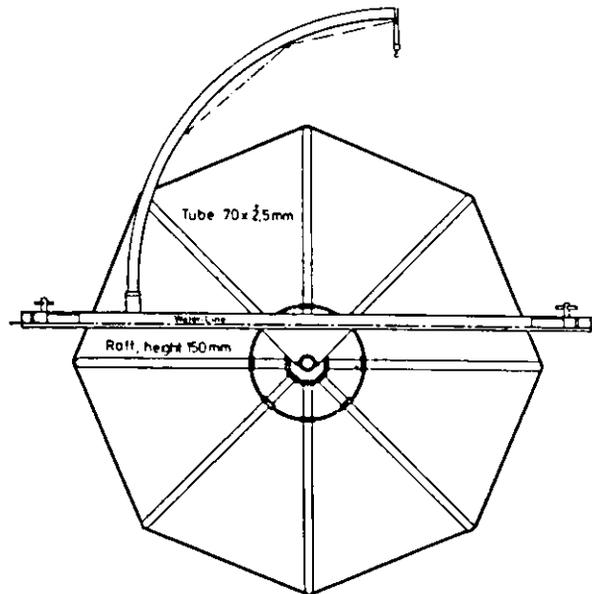
Zwei weitere Netzkäfige mit Kugelform (4 Meter Durchmesser) wurden vor den Fenstern für Versuche und zur Zwischenhälterung genutzt. Diese von GRAVE (1975) entwickelten Kugelkäfige (Abb.14) waren für die Versuche aus folgenden Gründen besonders geeignet: Das Hälterungsvolumen hat eine runde Form, was der Geometrie von Fischmühlen ähnlich ist. Die Käfigwand bleibt auch über lange Zeit gut wasserdurchgängig, da die Netzkugel täglich gedreht werden kann, und deshalb Aufwuchs bereits im Larvenstadium immer wieder abstirbt.

Dieser Käfigtyp stand in drei Größen zur Verfügung, mit 4, 6 und 8 Metern Durchmesser, entsprechend 18, 75, 130 Kubikmetern Hälterungsvolumen.

Untersuchungen in zwei weiteren bis in 8.6 Meter Wassertiefe reichenden Käfigen wurden auf der Anlage der "Arbeitsgemeinschaft Ostseeforelle" durchgeführt. Diese tiefreichenden Käfige überdeckten regelmäßig Schichten mit variabler Hydrographie und boten somit den Fischen viele Entscheidungsmöglichkeiten bzw. Such-Herausforderungen. Der eine Käfig war ein runder, aufrecht stehender Zylinder mit dem gleichen Durchmesser wie die 8 Meter Kugelkäfige. Dieser Käfig wurde nicht gereinigt und wuchs im Laufe der Versuche fast völlig mit Miesmuscheln zu. Diese reduzierten den Wasseraustausch mehr und mehr, so daß auf diese Art sauerstoffarme Versuchsbedingungen eingestellt wurden. Zusätzlich filtrierte die Miesmuscheln Schwebstoffe derart effektiv aus dem Wasser, daß selbst in acht Meter Entfernung in diesem Käfig die Fische klar zu erkennen waren.

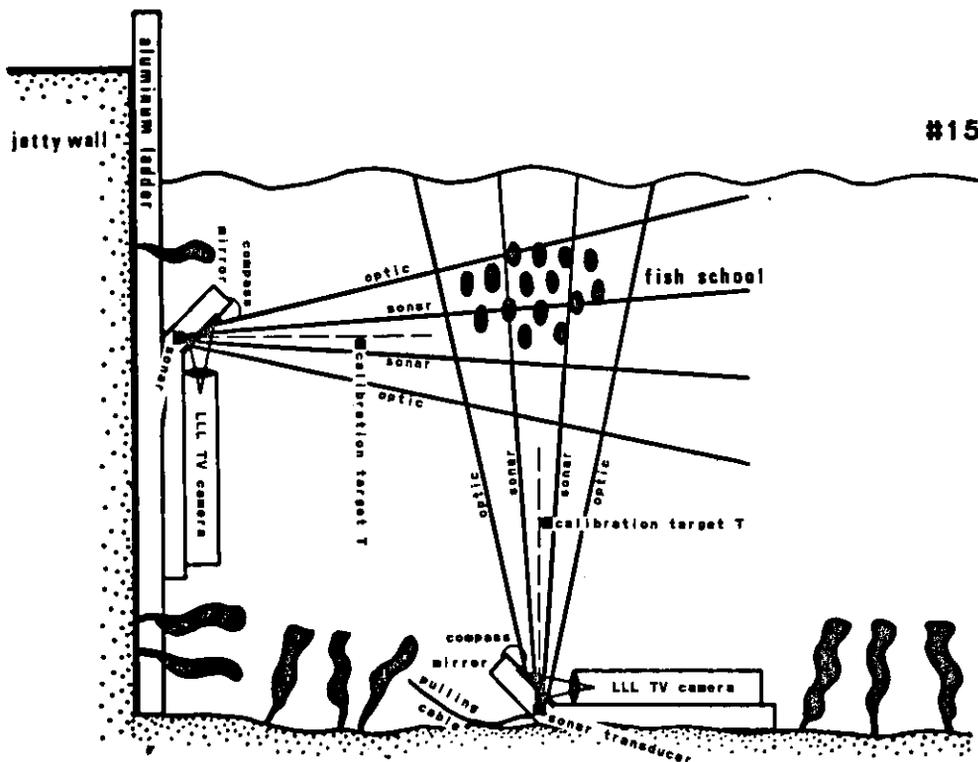
Der andere war ein sehr großer Würfelkäfig mit einer Kantenlänge von 10 Metern, wovon 8.6 Meter eintauchten. Die 860 Kubikmeter dieses Käfigs wurden nur sehr schwach mit Fischen besetzt, etwa mit 1/4 der Besatzdichte der übrigen Käfigen, so daß in diesem Käfig untersucht werden konnte, ob die Tiere den zur Verfügung stehenden

#14



Net cage (shop drawing, side view)

Size of a single raft	5 x 5 m
Diameter of the globe	4 m
Uplift of a single raft	1550 kp
Number of mesh segments per globe	4
Meshsize of the perlon net	10 mm



#15

Abb.14. 18 Kubikmeter Kugelnetzartig (aus GRAVE 1975). Abb.15. Skizze von typischen Anordnungen des Meßschlittens mit eingezeichneten Blickwinkeln der Restlicht-Kamera und des SONAR-Strahles (Erläuterungen siehe Text)

Raum voll ausnutzen oder ob sie sich zu Schwärmen zusammenschließen.

Hydrographische Daten

Die Umweltparameter wurden durch das integrierte Bordsystem des ATOLLs erfaßt. Details sind jeweils in den entsprechenden Kapiteln beschrieben. Hier wird nur eine Liste der eingesetzten Sensoren und deren Genauigkeiten gegeben.

Tabelle 1: Eingesetzte Sensoren und Genauigkeiten

Parameter	Sensor	Genauigkeit
Temperatur	Platin	0.01 Grad
Salzgehalt	7 Platin Elektroden	0.01 ppm Salinität
Druck	piezoresistiver Wandler	0.1 Meter
Sauerstoff	Clark, Micro Büschel-Platin	1% Sättigung
Strömung	Propeller	2 cm/sec
	optische Partikelverfolgung	1 cm/sec
	Laser	1 cm/sec
Licht	PIN-Diode	100 lux

Biometrie

Die Fischlänge bezieht sich auf Totallänge, (gemessen in 1 cm Klassen auf den unteren cm). Die Länge wurde in der Regel direkt auf der Wägeschale mitgemessen. Für einige Tiere wurde auch das Längen/Höhen- und das Längen/Breiten-Verhältnis bestimmt, auf den unteren ganzen Millimeter.

Das Gewicht wurde mit einer speziell entwickelten seegängigen Waage direkt am Netzkäfig gemessen (in 10 g Klassen). Durch günstige Anordnung der Dehnungsmeßstreifen und der Mechanik sowie durch Hilfwerte eines Beschleunigungssensors erlaubte das System eine schnelle und schonende Einzelmessung selbst zappelnder Fische unter Seebedingungen. Die Daten wurden vom Bordrechner des ATOLLs weiterverarbeitet. Die zur Berechnung von Besatzdichten notwendigen, abgeleiteten biometrischen Formeln sind in der Legende der Abb.1 bis 10 angegeben.

Verhaltens-Parameter

Aufenthaltort der Tiere

Photo, Film und TV-Kameras erfaßten zwei Dimensionen des Raumes. Besonders Röntgenkameras erbrachten gute Ergebnisse, da das Verhalten nicht durch eine künstliche Beleuchtung verändert wird, was die Nachteile dieser Kameras aufwiegt, die ein sehr grobkörniges, nur Grauwerte darstellendes Bild liefern. Da Fische in ihrem Farbkleid den Grauwerten der jeweiligen Blickrichtung unter Wasser entsprechen (dunkler Rücken, helle Seiten), bieten sie aus fast allen

Blickrichtungen ein schlechtes optisches Ziel, mit einer Ausnahme: Blick direkt von unten. Aus diesem Grunde ergaben die Messungen, in denen die Kamera unter dem Schwarm mit Blick in das Himmelslicht montiert war, die besten Ergebnisse. Sogar nachts war der Himmel meistens noch hell genug, um mit der R stlichtkamera die dunklen Silhouetten der Fische gegen diesen helleren Hintergrund auswerten zu k nnen.

Um ein ruhiges, leicht auswertbares Bild zu bekommen, wurde das Kamera/SONAR-System meistens auf den Meeresgrund montiert. Unter den Netzk figen diente hierzu entweder ein Aluminium-Dreibein, da  je nach Sichtigkeit des Wassers und Neigung des Grundes einstellbar war, oder ein Me schlitten. Bei den Heringsuntersuchungen kam es darauf an, da  die Kamera so flach wie m glich auf dem Grund auflag. In diesem Fall war sie in horizontaler Lage auf einem flachen Schlitten montiert und blickte  ber einen verstellbaren Spiegel nach oben (Abb.15). Dieser nur 30 cm hohe Schlitten konnte an dem Versorgungskabel  ber den Grund bis auf die gew nschte Position unter den Schwarm gezogen werden und lag somit versteckt zwischen den Fucus- und Laminaria-Algen. Um das anfangs benutzte Dreibein machten die Schw rme oft einen Bogen, selbst wenn es zwei Meter unter ihnen stand. Der Me schlitten hatte eine Spurbreite, die zwischen die Holme markt blicher Aluminiumleitern pa te, welche unter Wasser oft als Leitschienen dienten, um eine exakte und reproduzierbare Systemausrichtung zu gew hrleisten. Unter den Netzk figen erm glichte der Schlitten, die Lage der Me -Kamera nacheinander zu ver ndern, um so relativ schnell verschiedene K figbereiche oder K fige abzutasten. Typische Systemanordnungen sind in Abb.15 und 16 skizziert.

Gelegentlich diente ein um 45 Grad geschwenktes Raster von LASER-Strahlen zur Vermessung der dritten Raumdimension, gelegentlich auch eine um 90 Grad versetzte zweite Kamera.  berwiegend wurde die dritte Raumdimension jedoch durch ein akustisches System (SONAR) erfasst, da  weiter unten genauer beschrieben wird. Die Abb.16 zeigt im linken Teil eine Skizze der Systemanordnung. Die Strahlen des SONAR-Transducers laufen parallel zum dem  ber einen Spiegel umgelenkten Strahlengang der R stlichtkamera. Im Strahlengang der Kamera befindet sich ein Kompa  zur Systemausrichtung, und ein Eichobjekt (calibration target) dient zur SONAR- und Kameraeinstellung. Auf dem Monitor der Kamera lassen sich die horizontalen R umkoordinaten (x,y) ausmessen; siehe hierzu ein typisches Monitorbild der Abb.208. Die Aufzeichnungen der Echodaten liefern die vertikalen Koordinaten (z), wie im linken Teil der Abb.16 dargestellt ist. In dieser Aufzeichnung erkennt man die Wasseroberfl che mit kleinen Wellen, die Netzunterkante (net wall) und die einzelnen Fische (single fish). Die Aufl sung war so gut, da  7 mm gro e Futter-Pellets und deren Absinken deutlich zu erkennen sind (Pfeil).

Besonders in der sp teren Phase der Versuche wurden in zunehmendem Ma e akustische Methoden eingesetzt. Werden diese mit variabler Pulsl nge, variabler Frequenz, engem Abstrahlwinkel und

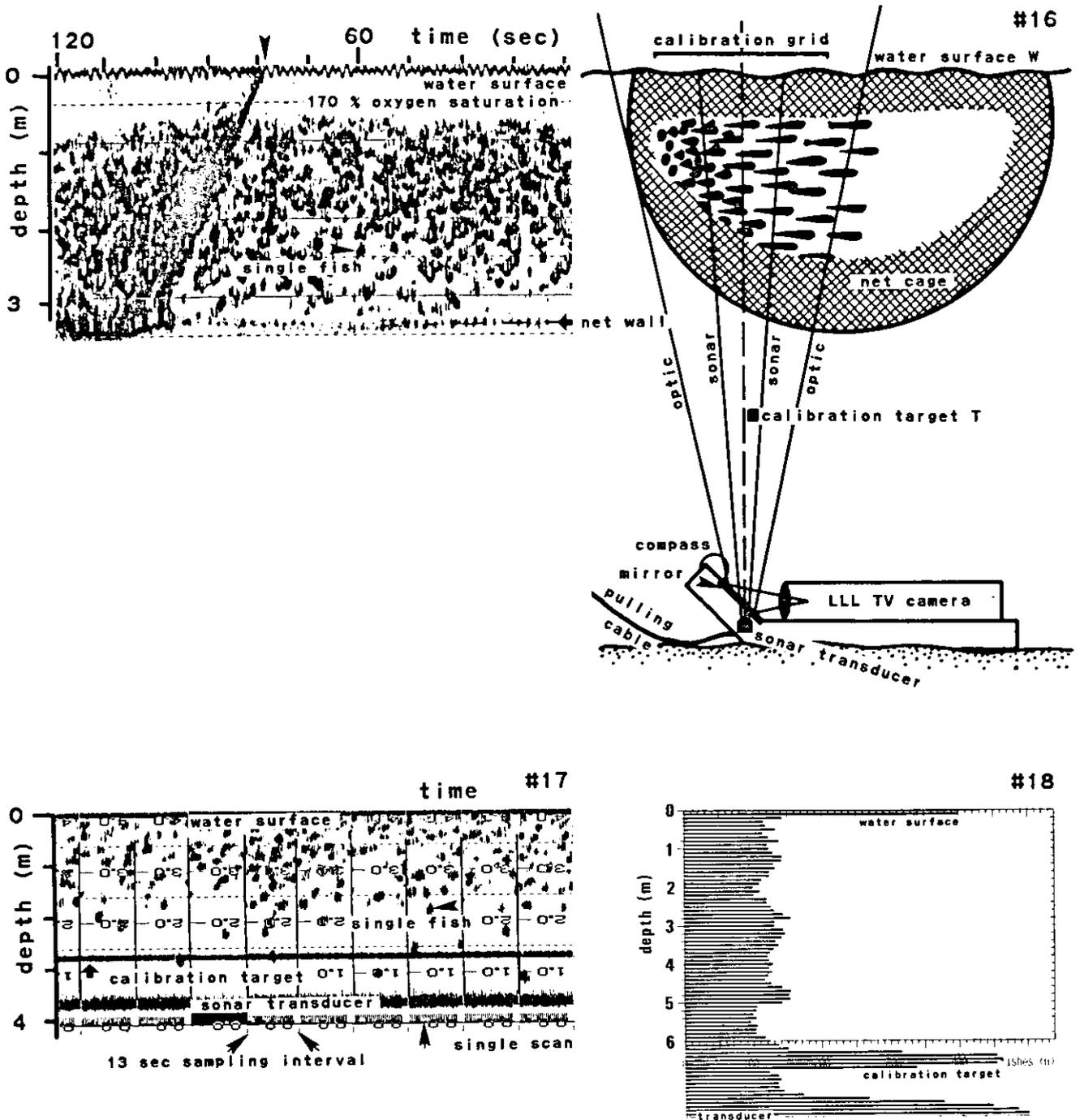


Abb.16. Analogaufzeichnung des SONAR-Systems und Anordnung des Meßschlittens aus einem Käfig mit stark sauerstoffübersättigter Deckschicht, die von den Fischen gemieden wird. Die Tiere kommen bei der Fütterung (Pfeil) nicht in der sonst üblichen Weise an die Oberfläche geschossen, folgen dem Futter jedoch nach unten, was deutlich am ausbeulenden Unternetz zu erkennen ist. Abb.17. Sicherheitsaufzeichnung der digitalen on-line Auswertung des Aufenthaltsortes der Fische mit deutlich abgebildeten einzelnen Fischen, Meeresoberfläche und Eichobjekt (calibration target, siehe Abb.16 T); die kleineren senkrechten Striche geben die Zeitpunkte des Einlesens eines Transienten in die Speicher an (single scan, $dt = 500$ ms), 13 Sekunden sind immer jeweils zusammenhängend dargestellt und durch die großen senkrechten Linien gekennzeichnet (im Abstand von einer Minute). Abb.18. An Bord verfügbare digitale Auswertung des Aufenthaltsortes der Fische, hier dargestellt an einem vertikalen Beispiel, 5 cm Tiefenklassen, Eichobjekt (calibration target) in 6.6 m Tiefe, Schwinger (transducer) in 7.8 m Tiefe (Erläuterungen siehe Text)

dreh-/kippbaren Transducern ausgestattet, sind sie ein gutes Hilfsmittel zur Vermessung von Objekten unter Wasser jenseits der Sichtweite. Die modernen Fischerei-Sonargeräte waren aus finanziellen Gründen, wegen ihres großen Energie- und Platzbedarfes und wegen ihrer geringen Flexibilität für diese Versuche nicht nutzbar. Auch verfügen sie noch nicht über ausreichende Kommunikationsmöglichkeiten zu weiterverarbeitenden Computern. Eine Weiterverarbeitung der SONAR-Messungen ist aber zur Verhaltensanalyse wünschenswert, denn es werden nicht nur Daten über die Anzahl und den Ort der Fische benötigt, sondern auch über deren Geschwindigkeit und Richtung. Auch sollte die räumliche Auflösung so groß sein, daß Einzel-tiere des Schwarmes vermessen werden können. Eine große Reichweite war nicht erforderlich.

Es wurde ein für die Schwarmuntersuchungen zugeschnittenes kleines, batteriebetriebenes, kommunikationsfähiges SONAR-System entwickelt, mit folgenden Eigenschaften:

Schall-Pulslänge: 30 bis 2000 Mikrosekunden

Schall-Frequenz: 50 oder 192 kHz

Schallwinkel: 50, 20 oder 8 Grad

Sendeleistung: 0 bis 1600 Watt p-p (200 Watt RMS)

Pulsintervall: 300 Millisekunden bis zu Stunden

Rechnergesteuerte Einstellung aller Parameter.

Die Verstärkung wird mit zunehmender Laufzeit angehoben (jeweils direkt an der zu untersuchenden Tierart geeicht). Falsche Empfangs-Puls-längen werden digital herausgefiltert. Die räumliche Auflösung liegt unter drei Zentimeter.

Bis zu sechs eng abstrahlende Transducer konnten an Unterwasserhalterungen montiert werden, die ein Drehen und Kippen mittels Schrittmotoren ermöglichten; so kann der Steuercomputer die zu vermessenden Unterwasserbereiche sowohl mit einem Transducer abtasten als auch zwischen mehreren Transducern mit unterschiedlichen Strahlrichtungen schnell hin- und herschalten. Die in großem Umfang anfallenden Meßdaten wurden an den Bord-Computer zur Aufbereitung und Speicherung übergeben. Diese on-line Verarbeitung der SONAR-Daten bietet viele Möglichkeiten, die hier nur angedeutet werden:

a) So konnte z.B. auch in engen Kanälen gearbeitet werden, wo normalerweise Reflektionen und starke Überlagerungen der Nebenmaxima das Echosignal verfälschen (wichtig für die Heringsversuche im Entwässerungs-Siel in Kiel-Holtenau). Ein schnell schwimmender Heringschwarm wird in diesem Fall deutlich sichtbar, wenn zwei im Speicher abgelegte Signalfolgen voneinander subtrahiert werden, wodurch die Echos unbeweglicher Ziel abgeschwächt werden.

b) Wenn die Schwarmhäufigkeit im Untersuchungsgebiet anstieg, konnte das System mittels nachgeschalteter Funkstrecke und Wählgerät über Telefon bzw. Eurosignal-Pieper eine Nachricht aussenden, so daß diese seltenen Gelegenheiten besser für Messungen genutzt werden konnten.

c) In den Netzkäfigen diente das System auch als eine Art Fisch-Zähler, der z.B. über Nacht eine relative Häufigkeitsverteilung der Fische an unterschiedlichen Käfigorten erstellte und so auch detailliertere Daten zum Aufenthaltsort der Fische lieferte. Das normale Echolot konnte zwar die Kante des Schwarmes gut erfassen, löste aber keine einzelnen Fische auf, da in dem schon nach kurzer Distanz recht breiten Echostrahl meist mehrere Fische nebeneinander den Schall reflektierten. Hierdurch war das Vorderkanten-Signal außerdem wesentlich stärker als Echos aus dem Inneren des Schwarmes, so daß die entfernteren Fische und auch die Schwarm-Hinterkante nicht mehr sauber meßbar waren. Der Einsatz des SONAR-Systems mit einem 8-Grad Schwinger, die Reduzierung der Pulslänge auf 30 Millisekunden, die Erhöhung der Sendefrequenz auf 192 kHz und eine progressive Signalverstärkung ermöglichten die Erfassung jedes einzelnen Fisches, selbst wenn dieser in einem Abstand von nur 10 cm zum nächsten Fisch schwamm.

Die Abb.17 zeigt die an Bord verfügbare, digital aufbereitete Analoganzeige. Der Schwinger war in diesem Fall in vier Meter Wassertiefe mit Strahlrichtung nach oben montiert. In 3.8 m Tiefe befand sich ein Eich-Objekt mit 4 cm Durchmesser (calibration target). Deutlich ist jeder Fisch einzeln erkennbar, ebenfalls die Wasseroberfläche mit etwa 4 cm hohen Wellen. Zur statistischen Erfassung des Fischortes bei Langzeit-Beobachtungen wurde das System zu jeder vollen Minute für 13 Sekunden eingeschaltet (Abb.17 sampling-interval), in denen alle 500 ms eine Signalfolge (single scan) des Echoempfängers in den Speicher des Bordrechners übertragen wurden. In der Abbildung sind die 24 Transienten aus dem 13 sec-sampling-interval in zeitlicher Abfolge jeweils nebeneinander geplottet (Bereich zwischen zwei senkrechten Linien), wodurch sich ein ähnlich aufgebautes Bild ergibt, wie ein normaler Echograph liefert. Die Abbildung zeigt neun derartige Stichproben aus insgesamt 10 Minuten. Aus diesen Daten erstellte das System eine direkt an Bord verfügbare Häufigkeitsverteilung des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe. Einen typischen Ausdruck zeigt die Abb.18 (Zeitintegral über sechs Minuten mit 5 cm breiten Tiefenklassen). In diesem Käfig waren die Fische fast gleichmäßig über die ganze Tiefe verteilt. Das starke Signal bei 6.6 Metern entspricht dem Eich-Objekt, und der Signalanstieg direkt am Schwinger (in 7.8 Metern) beruht auf systembedingten Naheffekten, die nicht korrigiert wurden, da der Transducer normalerweise mindestens einen Meter außerhalb des Käfigs lag. Auch das Eich-Objekt lag normalerweise außerhalb der Fisch-Schicht, und wurde dann bei der digitalen Auswertung und der graphischen Darstellung ausgeblendet.

Für die Darstellung der Ergebnisse wurden derartige Häufigkeitsverteilungen jeweils zusammen mit den hydrographischen Daten zu einer Graphik verarbeitet. In diesen Abbildungen wurden jeweils 4 Tiefenklassen zusammengefaßt. Die hochauflösende Darstellung der Abb.18 reduziert sich damit z.B. zu der in Abb.453 aufgezeigten Verteilung. Die Skalierung wurde dabei so umgerechnet, daß abzulesen ist, welcher Anteil aller Fische des Käfigs sich in der jeweiligen

20-cm-Schicht aufhält. In der Anfangsphase der Versuche, und gelegentlich auch in den Kontroll-Käfigen, wurde die Tiefenausdehnung der Fischverteilung nur grob mit dem Auge anhand von Netzmarken und/oder mit einem einfachen Echolot bestimmt; derartige Ergebnisse werden graphisch in gleicher Weise dargestellt, jedoch als Block gleich langer Säulen. Damit soll nur die Tiefenausdehnung, nicht die Verteilung über die Tiefe angezeigt werden.

Schwimmgeschwindigkeit

Mit zwei aufeinanderfolgenden Ortsbestimmungen bei definiertem Zeitintervall wurde die Schwimmgeschwindigkeit bestimmt. Oft wurden mehrere voneinander unabhängige Methoden benutzt, z.B. zur Messung der Schwarmgeschwindigkeit von Heringen:

- a) In Einzelbildauswertung auf dem Videomonitor.
- b) Verfolgung der Schwarmkanten bzw. des Schwarmzentrums in aufeinanderfolgenden SONAR-Transienten bei horizontaler Strahlrichtung auf den sich nähernden oder entfernenden Schwarm (Abb.602, über die Schräge der Linien 1 bis 4).
- c) Vom Beobachtungsmast (mit Polarisations-Brille) aus durch Stoppen der Zeit, die markante Tiere des Schwarmes brauchen, um zwei ausgemessene Landpeilungen zu passieren, bzw. entsprechend für die deutlich sichtbaren Oberflächen-Wellen, die ein dichter Schwarm an der Wasseroberfläche erzeugt.
- d) Messung der Zeit für eine Runde im Netzkäfig.
- e) Messung der Zeit für eine Runde im ATOLL-Schatten.

Als Standardmaß für die Schwimmgeschwindigkeit wurde nicht die absolute Geschwindigkeit in cm/Sekunde gewählt, sondern das in der physiologischen Literatur übliche Maß Körperlängen pro Sekunde (abgekürzt mit bl/sec). Deshalb wurde in den meisten Fällen eine Längenhäufigkeitsverteilung der Fische mitgemessen und die absolute Geschwindigkeit umgerechnet in bl/sec; werden gelegentlich absolute Geschwindigkeitsangaben benutzt, so wird die jeweilige Fischlänge mit angegeben.

Schwimmwinkel

Die U-matik Videotapes konnten durch einen Auswerte-Recorder im ruhig stehenden Einzelbild betrachtet werden, was eine manuelle Messung der Schwimmwinkel (in 10 Grad-Klassen) ermöglichte. Bei gekrümmten Fischen galt eine Line durch Schnauzenspitze und Fischmitte als Fisch-Richtung. Die Zugrichtung der Schwärme ließ sich aus den Daten der SONAR-Systeme errechnen oder vom Beobachtungsmast aus peilten.

Graphische Darstellung

Um die vielen Abbildungen überschaubarer zu machen, wurden die Koordinatensysteme soweit wie möglich im gleichen Raster ausgelegt: So werden in allen Häufigkeitsverteilungen der Schwimmgeschwindigkeit die gleiche Abbildungsart und die gleichen Skalierungen der

Achsen benutzt. Wird von der Standard-Skalierung abgewichen, so ist dieses vermerkt. Bedingt durch den Kompromiß bei der Skalierung ist deshalb die Auflösung nicht immer optimal und gelegentlich liegt ein Wert außerhalb des Koordinatenrahmens. Oft sind zum besseren Vergleich und aus Platzgründen mehrere Abbildungen auf einer Seite dargestellt. Die besonders häufigen Verteilungen von α und v stehen hierbei grundsätzlich übereinander (z.B. Abb.206/207).

In die Grundraster wurden einige Hilfslinien mit aufgenommen, die eine Orientierung erleichtern sollen: So z.B. in den Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung bei 180 Grad (Abb.206) oder in den hydrographischen Schnitten eine Hilfslinie bei 100 % Sauerstoffsättigung (Abb.442), um Abweichungen von diesem physiologisch wichtigen Wert hervorzuheben.

Zur besseren Übersicht steht die Abbildungsnummer zusätzlich noch einmal in der rechten oberen Ecke der einzelnen Schaubilder.

Um die Ergebnis-Teile leichter lesbar zu machen, wird am Ende vieler Kapitel eine kurze Zusammenfassung gegeben, die durch einen senkrechten Balken markiert ist.

In situ- und Laboruntersuchungen am antarktischen Krill

Auf zwei Antarktis-Expeditionen (FFS "Walther Herwig" und FS "Meteor") kamen verschiedene absenkbare Kamerasysteme zum Einsatz, die entweder ferngesteuert über den Monitor einer Restlichtkamera oder freifallend-automatisch in den Schwärmen Meßaufnahmen machten. Eine Geschwindigkeitsauswertung war durch Vergleich von Folgebildern bzw. durch Stroboskop-Blitzbeleuchtung möglich (KILS 1981).

Möglichst schonend gewonnener Krill (KILS 1979b) wurde an Bord in einem kreisförmigen Strömungskanal gehalten und das Verhalten mit einer Hochgeschwindigkeitskamera bei unterschiedlichen Planktonkonzentrationen untersucht (80 Bilder pro Sekunde). Entsprechende Versuche wurden mit den künstlich erbrüteten Kaspar-Hauser-Tieren wiederholt (25-500 Bilder pro Sekunde), in einer Zusammenarbeit mit Herrn Dr. Marschall im Alfred-Wegener-Institut für Polarforschung. Der Strömungskanal ist in KILS (1983) ausführlich beschrieben. Da die Krill-Ergebnisse hier nur die Diskussion stützen sollen, wird auf eine ausführlichere Methodenbeschreibung verzichtet.

1. Netzkäfig-Experimente an Salmoniden

Einleitung

Vergleicht man den Netzkäfig einer Aquakultur mit dem Stall einer Agrikultur, so fällt die erheblich höhere Dynamik der Fischgruppe auf. Salmoniden schwimmen kontinuierlich mit einer erheblichen Geschwindigkeit im Käfig umher. Diese Geschwindigkeit ist so beachtlich, daß Wissenschaftler oft von Farmern gefragt werden, ob die Tiere nicht zu viel Futter für diese Dynamik verschwenden und eventuell lieber gebremst werden sollten. Weiterhin fällt auf, daß die Tiere nicht kreuz und quer durcheinanderschwimmen, sondern daß meistens eine gewisse Ordnung in dem Käfig zu bestehen scheint. Die Abb.200 (aus KILS 1977) zeigt für einen kleinen Netzkäfigbereich eine Häufigkeitsverteilung der Schwimmwinkel von 669 Fischen, dargestellt in Polarkoordinaten, wobei die Länge der Pfeile die Anzahl der Tiere mit der Schwimmrichtung der jeweiligen Richtungs-Klasse darstellt. Man erkennt, daß eine Schwimmrichtung besonders bevorzugt wird.

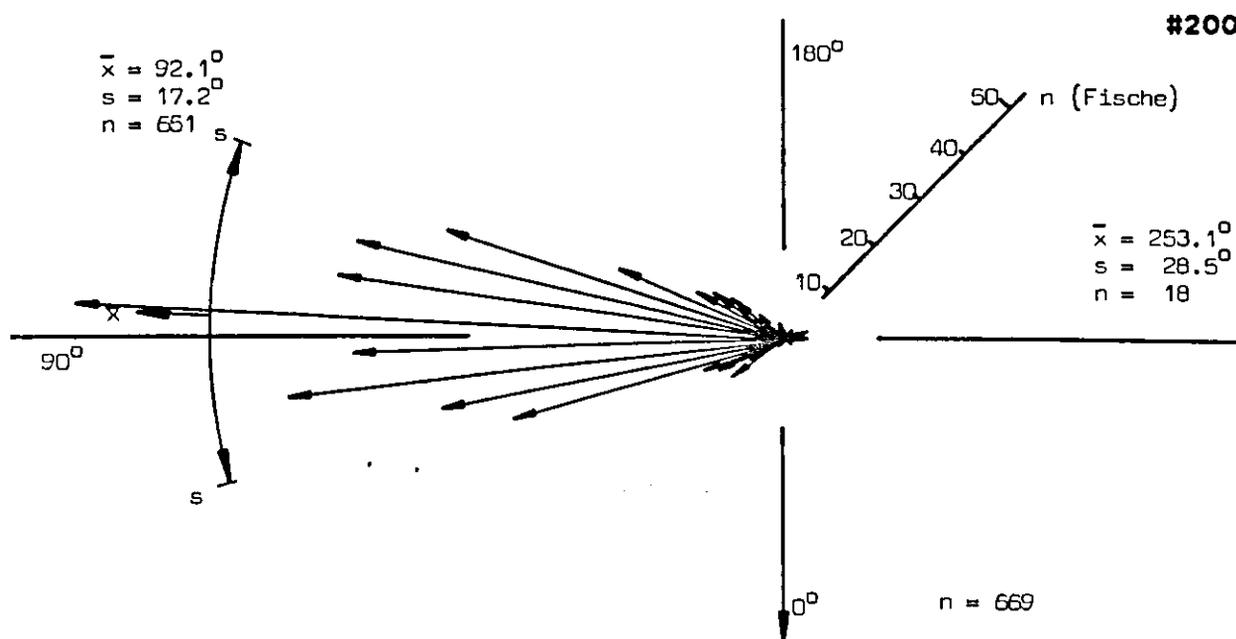


Abb.200. Häufigkeitsverteilung der Schwimmrichtung in Polarkoordinaten (aus KILS 1977)

Material und Methoden

Für eine Quantifizierung des momentanen Schwimmverhaltens der Fische wurden in verschiedenen Ausschnitten der Käfige die Schwimmwinkel und die Schwimmgeschwindigkeiten aller im jeweiligen Meßfeld sichtbaren Tiere erfaßt. Die Abb.203 zeigt in einer Aufsicht einen runden Netzkäfig mit den quadratischen Meßfeldern. Die nach einem typischen Monitorausschnitt der Videoregistrierung gezeichneten Fischsilhouetten zeigt Abb.208, in der auch das Meßfeld 1 markiert ist. Für einen optischen Vergleich mehrerer Häufigkeitsverteilungen ist eine Darstellung in Polarkoordinaten, wie sie Abb.200 zeigte, weniger geeignet; deshalb wurden für die Darstellung der Ergebnisse

kartesische Koordinaten gewählt, so daß sich eine Häufigkeitsverteilung der Schwimmwinkel aus Meßfeld 1 wie in Abb.206 darstellt. Die Schwimmwinkel (Abb.203 A) wurden bei der Messung jeweils auf den Radius (Abb.203 R) bezogen. Um die Berechnung der Varianzen zu erleichtern, wurde zu diesem Winkel entweder 90 Grad addiert, wenn die Mehrzahl der Tiere zyklonal kreiste, oder entsprechend 90 Grad bei antizyklonalem Drehsinn subtrahiert (der Drehsinn wird in dieser Arbeit nicht interpretiert). Der so definierte Schwimmwinkel soll mit alpha bezeichnet werden. Ein alpha von 180 Grad beschreibt tangentenparalleles Schwimmen. Der Winkel, den die Tiere mit der Vertikalen bilden, soll mit beta bezeichnet werden (s. Skizze in Abb.218). Die Winkel wurden in 10 Grad Klassen eingeteilt, wobei die Klassen-Grenzen die vollen 10 Grad Schritte sind, die Klassen-Mitten also bei XX5 Grad liegen.

Die Geschwindigkeit der Tiere im Meßfeld wurde in bl/sec ausgewertet und als Häufigkeitsverteilung dargestellt (Abb.207). Die Häufigkeitsverteilungen von alpha und v aus einem Meßfeld sind in den folgenden Abbildungen immer paarweise untereinander dargestellt, oben steht stets der Schwimmwinkel, unten die Schwimmgeschwindigkeit, und im Text wird auf ein derartiges Paar in der Form Abb.206/207 verwiesen.

Als statistische Maßzahlen wurden das arithmetische Mittel $(\sum x)/n$, in den Abbildungen mit mean bezeichnet, die

Standardabweichung $((\sum (x - (\sum x)/n)^2)/(n-1))^{0.5}$, in den Abbildungen mit stan. bezeichnet, und der

relative Variationskoeffizient in Prozent, in den Abbildungen als var.% bezeichnet, berechnet. Diese drei Maßzahlen und der Stichprobenumfang (n) stehen immer unter den Abbildungen; außerdem sind jeweils der Mittelwert als senkrechte Linie und die Standardabweichungen zu jeder Seite als horizontale Linien unter der Abszisse eingezeichnet. Der relative Variationskoeffizient der Richtung wird hierbei in einer etwas abgewandelten Form definiert:

$\text{var.}\% = 100 * \text{stan.}/360$. Er wird nicht auf den Mittelwert bezogen, sondern auf 360 Grad, denn die absolute Mächtigkeit des Richtungs-Mittelwertes ist ohne Bedeutung, da er nur dessen relative Lage zu einer willkürlich gelegten Referenzlinie angibt; 360 Grad gibt hingegen als sinnvollerer Bezugsmaß die Größe des Entscheidungsspielraumes der Tiere an. Wenn die Tiere völlig diffus durcheinanderschwimmen, hat der relative Variationskoeffizient einen Wert von 29.3 %. Eine derartige, theoretische Gleichverteilung ist zur Veranschaulichung in Abb.201 dargestellt, in der je ein Fisch pro 10-Grad-Klasse schwimmt. Bei der Geschwindigkeitsauswertung bezieht sich der relative Variationskoeffizient in der üblichen Weise auf den Mittelwert:

$\text{var.}\% = 100 * \text{stan.}/\text{mean}$.

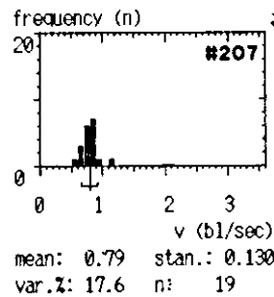
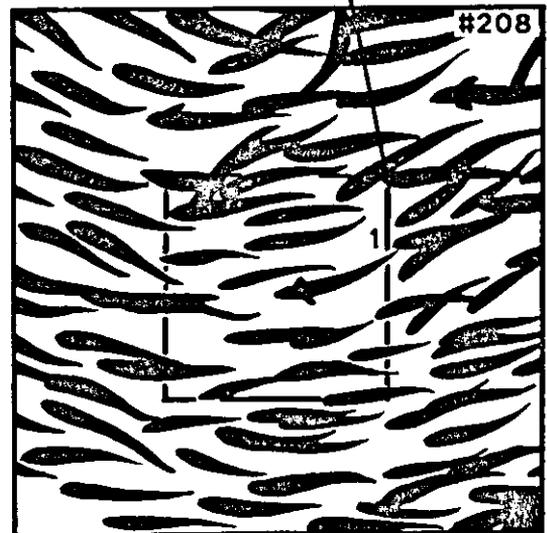
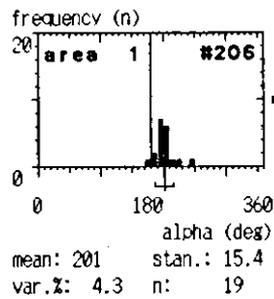
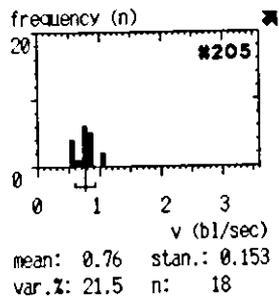
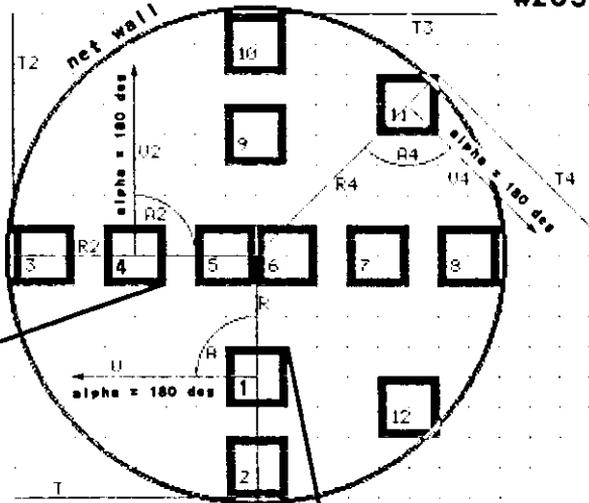
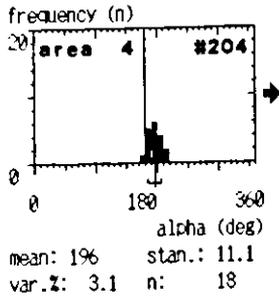


Abb.202. Silhouetten eines Monitor-Standbildes mit eingezeichnetem Meßrahmen 4. Abb.203. Schematische Aufsicht eines runden Netzkäfigs mit Anordnung der Meßfelder, 1-12 Meßfelder, V Vektor der Schwimm-Bewegung, A Meßwinkel der Schwimmrichtung zum Radius R , T Parallele zur Tangente. Abb.204/205. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (oben) und Schwimmgeschwindigkeit (unten) aus Meßfeld 4 mit Angabe des Mittelwertes (mean.), der Standardabweichung (stan.), des relativen Variationskoeffizienten (var.%) und des Stichprobenumfangs (n). Abb.206/207. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (oben) und Schwimmgeschwindigkeit (unten) aus Meßfeld 1. Abb.208. Silhouetten eines Monitor-Standbildes mit eingezeichnetem Meßfeld 1

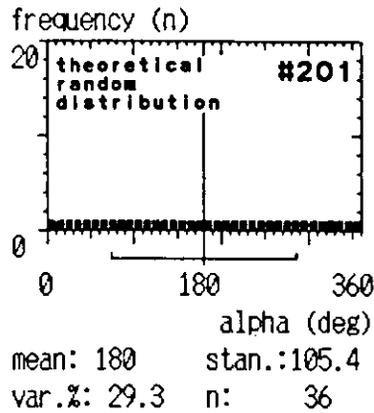


Abb.201. Demonstration der Größe des relativen Variationskoeffizienten der Schwimmrichtung bei einer hypothetischen Verteilung von einem Fisch pro 10-Grad Klasse

Bei der Interpretation des relativen Variationskoeffizienten der Geschwindigkeiten muß bedacht werden, daß die Fische alle eine etwas unterschiedliche Körperlänge haben (siehe z.B. Längen-Häufigkeitsverteilung Abb.7). Unter der Annahme, daß die Fische gleichschnell miteinander schwimmen wollen, müssen die kleineren die gleiche absolute, aber eine größere relative Geschwindigkeit (in bl/sec) durchhalten. Zum Vergleich der Varianzen der absoluten und relativen Geschwindigkeiten wurden Messungen aus einem Käfig ausgewertet, in den einige größere Fische zusätzlich eingesetzt wurden. In Abb.217 sind die in einer Sekunde tatsächlich zurückgelegten Wege der Schnauzenspitzen als Vektoren dargestellt, wobei einige der Fische als Silhouetten angedeutet sind (größere Fische G). Eine Auswertung der absoluten Geschwindigkeiten (in cm/sec) zeigt Abb.210, den Vergleich einer Auswertung in bl/sec zeigt Abb.211. Die Verteilungen sind sehr ähnlich, allerdings ist der relative Variationskoeffizient bei einer Auswertung in cm/sec etwas geringer (14.2 % / 15.2 %). Für die Ergebnisdarstellung wurde überwiegend die Abszissen-Dimension bl/sec gewählt.

Die bisher beschriebenen Auswertungen erfassen eine Momentaufnahme des Schwimmverhaltens. Für die Analyse der Schwärmdynamik ist weiterhin das über die Zeit gemittelte Schwimmverhalten von Bedeutung. Um eine Zeitkomponente in das Standard-Auswerteverfahren mit einzubeziehen, wurden für jede Messung 50 Fische zufällig ausgesucht, die über einen Zeitraum von 60 Sekunden verteilt das Meßfeld passierten. Durch diese Erweiterung werden die statistischen Maßzahlen zusätzlich empfindlich für eventuelle kurzfristige Schwankungen des Verhaltens im Sekundenbereich. Die Abb.212/213 zeigen in diesem Sinne erweiterte Häufigkeitsverteilungen aus dem Meßfeld 1. Diese - für die Aussagen der Diskussion wichtige - zeitintegrierte Auswertung ist das Standard-Verfahren zur Interpretation der allgemeinen Schwimmparameter und wird in allen Kapiteln dieser Arbeit häufig benutzt. Wenn hiervon abgewichen wird, so ist diese jeweils vermerkt, und die zeitsynchronen Verteilungen (z.B.

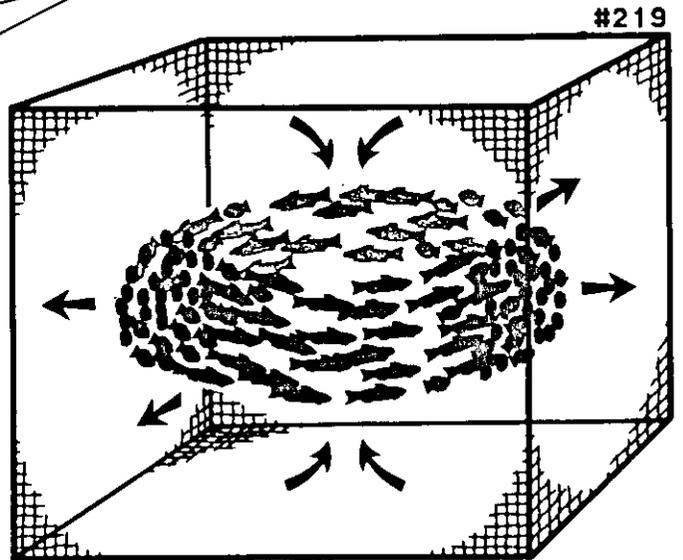
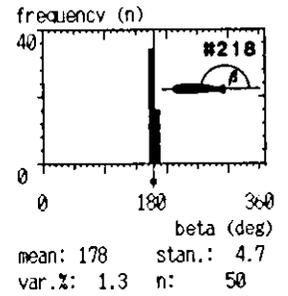
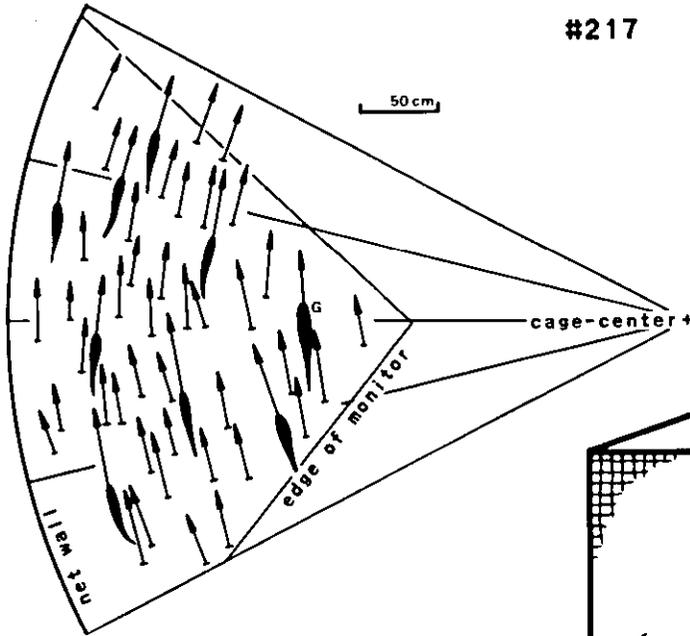
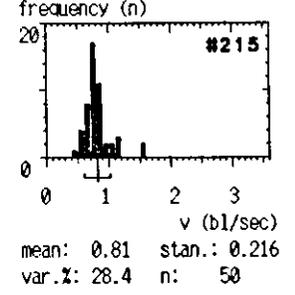
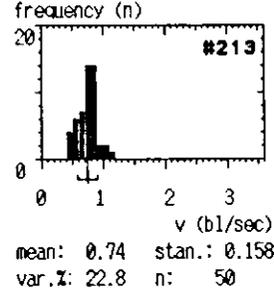
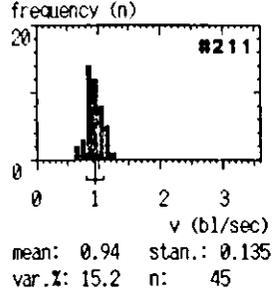
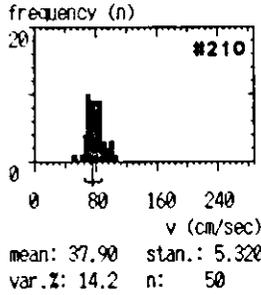
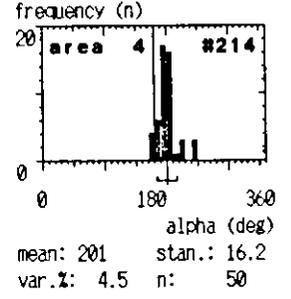
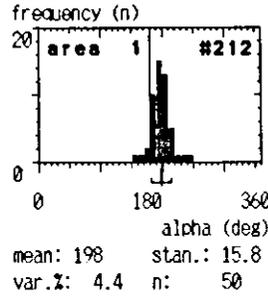
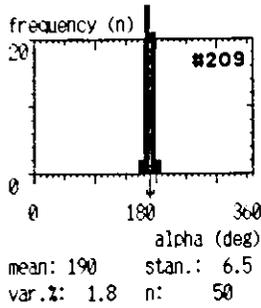


Abb.209/210. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung und absoluten Schwimmgeschwindigkeit in cm/sec der Fische aus Abb.217 im Vergleich zur Abb.211, in der die Auswertung der gleichen Fische in Körperlängen pro Sekunde (bl/sec) dargestellt ist. Abb.212/213. Erweiterte Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (oben) und Schwimmgeschwindigkeit (unten) aus Meßfeld 1, Stichprobenumfang erweitert auf 50 Fische, Integrationsintervall 60 Sekunden. Abb.214/215. Erweiterte Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (oben) und Schwimmgeschwindigkeit (unten) aus Meßfeld 4, Stichprobenumfang erweitert auf 50 Fische, Integrationsintervall 60 Sekunden. Abb.217. Segment eines runden Käfigs (Blick von unten) mit eingezeichneten Vektoren der in einer Sekunde zurückgelegten Wege der Schnauzenspitzen (einige Fisch-Silhouetten angedeutet, G besonders große Fische). Abb.218. Häufigkeitsverteilung der vertikalen Schwimmwinkel (180 Grad entspricht horizontalem Schwimmwinkel). Abb. 219. Schematische, perspektivische Darstellung des Netzkäfigs mit dem horizontalen Torus der Fischmühle und eingezeichneten Wasserströmungen (Pfeile)

Abb.206/207) werden als "momentane" Verteilungen bezeichnet. In Einzelfällen wurden die zeitlichen Änderungen auch detaillierter untersucht.

Ergebnisse

1.1. Allgemeines Verhalten in den Netzkäfigen

Wie die Abb.206/207 verdeutlichen, schwimmen die Fische mit einer hohen Geschwindigkeit von 0.79 bl/sec. Hierbei richten sie sich mit guter Präzision parallel zueinander aus, was der niedrige relative Variationskoeffizient der Winkel von 4.3 % quantifiziert. Sie schwimmen auch alle etwa gleich schnell, was der niedrige relative Variationskoeffizient der Geschwindigkeiten von 17.6 % quantifiziert. Bei einer derart hohen Geschwindigkeit wäre das Ende des Käfigs bereits nach wenigen Sekunden erreicht, wenn die Tiere nicht in einem Bogen schwimmen würden. Eine leichte Krümmung der Bahnlinien verdeutlicht bereits das Monitorbild Abb.208 sowie die Abb.217. Quantifiziert wird das Kreisschwimmen der Forellen durch die momentanen alpha- und v- Häufigkeitsverteilungen der Abb.204/205, die in einem anderen Meßfeld aufgenommen wurden, das 1/4 des Käfigumfangs weiter im Drehsinn der Fische lag (Abb.203 Meßfeld 4): Wiederum liegt der Mittelwert der Schwimmwinkel in der Nähe der Tangente (196 Grad) und die Schwimgeschwindigkeit ist ähnlich hoch (0.76 bl/sec). Das zugehörige Monitorbild zeigt Abb.202, in der auch das Meßfeld markiert ist.

Die Fische korrigieren also ständig ihren Kurs, so daß ihr alpha parallel zur Tangente bleibt. Die Winkel zum Lot (beta) hingegen werden kaum verändert, wie die Abb.218 (! geänderte Ordinaten-Skalierung) zeigt: Der relative Variationskoeffizient von beta ist sehr gering (1.3 %).

Ein Vergleich der zeitintegrierten Verteilung der Winkel (Abb.212) mit der momentanen Verteilung (Abb.206) zeigt, daß sich weder Mittelwert (198 / 201 Grad) noch die Varianzen (4.4 % / 4.3 %) wesentlich verändert haben. Ein Vergleich der zeitintegrierten Verteilung der Geschwindigkeiten (Abb.213) mit der momentanen Verteilung (Abb.207) zeigt, daß die Veränderungen beim Mittelwert (0.74 / 0.79 bl/sec) und auch bei den Varianzen (22.8 % / 17.6 %) zwar etwas höher sind, aber insgesamt die Verteilungen doch sehr ähnlich sind. Wie später noch anhand der hochauflösenden Ergebnisse bestätigt werden wird, zeigen bereits diese Verteilungen, daß die Schwimmdynamik in den Käfigen unter Normalbedingungen sehr gleichmäßig ist.

Die beschriebenen Ergebnisse quantifizieren, daß die Salmoniden in den Käfigen einen horizontal liegenden Torus bilden, der sich mit einer gleichmäßigen und relativ hohen Geschwindigkeit dreht; die Abb.219 zeigt eine schematische, perspektivische Darstellung eines Netzkäfigs mit dem Fischtorus. Da dieses Verhalten eine große Ähnlichkeit mit in der freien Natur vorkommenden "Fischmühlen" hat, wird diese Bezeichnung für die weiteren Ausführungen übernommen. Den beschriebenen Zustand nehmen die Käfigtiere unter normalen Bedingungen ein. Langzeitregistrierungen zeigten, daß über 95 % der

Zeit eine schnell drehende Fischmühle gebildet wird. Der in der Agrikultur gebräuchliche Begriff Ruhe-Zustand wäre für eine Salmoniden-Aquakultur wenig treffend; deshalb wird dieser Zustand als Routine-Zustand definiert.

Die ungestörten Forellen bilden einen horizontal liegenden Torus, der sich mit hoher Geschwindigkeit um das Käfigzentrum dreht und Ähnlichkeit mit den in der Natur beschriebenen Fischmühlen hat (Abb.219). Benachbarte Fische schwimmen mit sehr ähnlichen Richtungen und Geschwindigkeiten, auch wenn sie eine unterschiedliche Körpergröße haben. Der Winkel zum Lot wird mit der größten Präzision eingehalten. Eine derartige Dynamik wird als Routine-Zustand definiert.

1.2. Abweichungen vom Routine-Zustand

Bei verschiedenen Gelegenheiten traten Abweichungen vom Routine-Zustand der rotierenden Fischmühle ein, wobei dieser Zustand entweder völlig unterbrochen, oder aber abgeschwächt, verstärkt oder modifiziert wurde.

1.2.1. Verhaltensänderungen bei Neubesatz

Die Eingewöhnung der Tiere nach Einsetzen in den Netzkäfig wurde über vier Tage hinweg untersucht. Die Tiere kamen ungefüttert aus einer dänischen Land-Anlage, wo sie in länglichen Erdteichen aufgewachsen waren. Bereits wenige Minuten nach dem Einsetzen bildeten die Forellen im Käfig eine Fischmühle, wie die geringen Varianzen der alpha- und v-Häufigkeitsverteilung in Abb.222/223 verdeutlichen. Abb.224/225 zeigt die Verteilungen am zweiten Tag, an dem schwach gefüttert wurde, Abb.226/227 am dritten Tag, ab dem normal gefüttert wurde, und Abb.228 am vierten Tag (alpha wegen Kamera-Defektes nicht vorhanden). Die hydrographischen Daten liefert die Abb.229. Diese Verteilungen zeigen, daß die Forellen sofort nach Einsetzen eine Fischmühle bilden, wobei die relativen Variationskoeffizienten der Winkel etwa 3 % betragen. Im Mittelwert der Geschwindigkeiten ist ein stetiger Anstieg im Verlaufe der vier Tage von 0.30 auf 0.83 bl/sec zu verzeichnen, wobei die relativen Variationskoeffizienten von 48.2 auf 22.0 % sinken. In den nachfolgenden Tagen blieb die Geschwindigkeit dann im Bereich von 0.8 bl/sec. Ob die Geschwindigkeitssteigerungen mit dem Verdauungsstoffwechsel in einem Zusammenhang stehen, läßt sich anhand der wenigen Daten nicht klären. Ähnliche Beobachtungen wurden auch bei anderen Gelegenheiten und auch mit anderen Arten gemacht (Atlantischer Lachs, Bachforelle).

Die Forellen bildeten unmittelbar nach Einsetzen in einen geeigneten Netzkäfig eine Fischmühle in der in Abb.219 dargestellten Art, wobei im Verlaufe von 4 Tagen sich die Geschwindigkeit von anfänglich 0.3 bl/sec auf einen Endwert von etwa 0.8 bl/sec einpendelte.

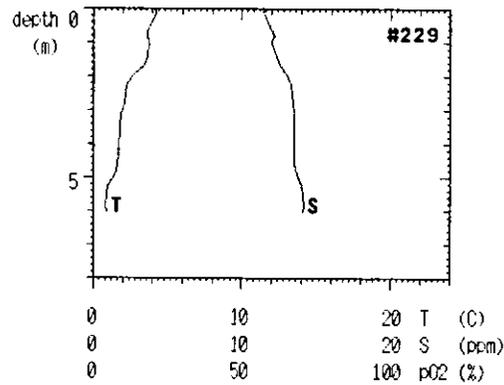
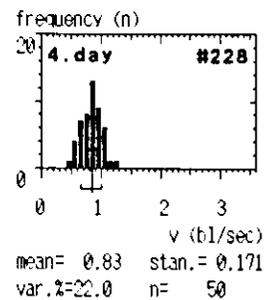
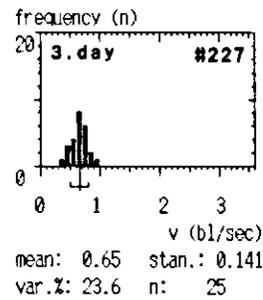
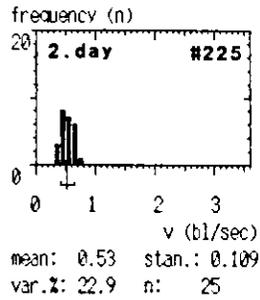
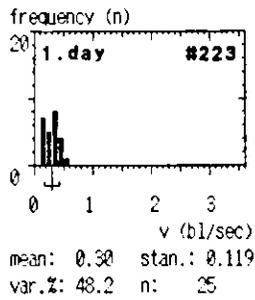
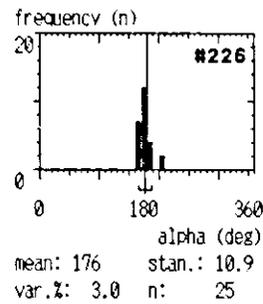
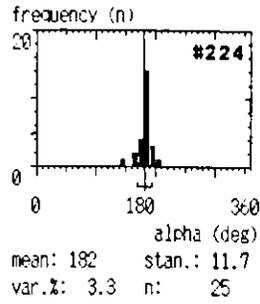
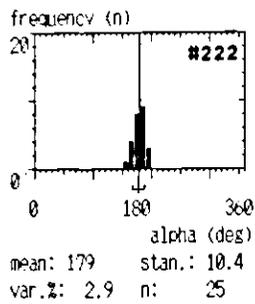


Abb.222/223. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung alpha (oben) und der Schwimmgeschwindigkeit (unten) wenige Minuten nach einem Neubesatz des Netzkäfigs. Abb.224/225. Einen Tag später. Abb.226/227. Zwei Tage später. Abb.228. Drei Tage später. Abb.229. Temperatur- und Salzgehaltsprofil am Tag des Neubesatzes

1.2.2. Verhaltensänderungen in der Nacht

Da die Versuche unter freiem Himmel und in Oberflächennähe stattfanden, war in keinem Fall eine völlige Dunkelheit gegeben. Es wurde versucht, das in der Natur vorkommende Spektrum der Lichtverhältnisse möglichst vollständig zu berücksichtigen, und so fanden einige Versuche mitten im Winter um Mitternacht bei Neumond und bedecktem Himmel statt. Die Beleuchtungsintensität lag unter $2 \cdot 10^{\text{exp } -3}$ lux, denn die leistungsstärkste Röntlichtkamera lieferte keinerlei Signal mehr (Empfindlichkeitsangabe nach Daten des Herstellers). In diesem Fall wurde das Verhalten mit einem Blitzlicht-System (KILS 1981) und SONAR erfaßt.

Die Abbildungen 230 bis 233 zeigen Mittelwerte und relative Variationskoeffizienten von α und v über 24 Stunden (Abszissen-Null = Mitternacht, 10 mal 10 mal 8.6 Meter Würfelnetz Käfig, breiter schwarzer Balken = Nacht, auslaufende Verlängerungen = Dämmerung, Pfeile 1 und 2 = Fütterungen). In diesen Abbildungen sind Änderungen durch bekannte kurzfristige Störungen und Fütterungen nicht mit eingetragen. Die Abb.234 bis 241 zeigen zur Referrenz einige charakteristische α - und v -Häufigkeitsverteilungen, deren zeitliche Lage in der Abb.230 jeweils mit einem Pfeil markiert und mit der Abbildungsnummer versehen ist. Da dieser Käfig sehr groß ist, liegt die Fischmühle nicht zentriert; deshalb ist bei 13 h in Abb.230 ein Sprung in der Linie von α zu erkennen: Hier wechselte die Fischmühle ihre Drehrichtung und relative Lage im Käfig. Ansonsten wurde über den Untersuchungszeitraum ein recht konstanter mittlerer Schwimmwinkel eingehalten. Die gestrichelte Linie in Abb.231 veranschaulicht den über das Untersuchungsintervall gemittelten relativen Variationskoeffizienten von 7.74 % (die zwei eingeklammerten kurzen Störungen blieben bei der Berechnung unberücksichtigt). Gestrichelt ist in die Abb.232 der Mittelwert der Tages-Schwimmgeschwindigkeiten von 0.588 bl/sec eingetragen. Für die Nacht ergibt sich ein stark erhöhter Mittelwert von 1.20 bl/sec, für Dämmerung und Nacht von 1.06 bl/sec.

Während der Nacht wurde in geeigneten Käfigen die Schwarmformation beibehalten, wobei die Schwimmgeschwindigkeit deutlich erhöht war.

1.2.3. Verhaltensänderungen bei Futterangebot

Diese Versuche wurden aus der Überlegung heraus durchgeführt, daß die genaue Analyse der Vorgänge beim Beutemachen einer Tiergruppe Hinweise zur Schwarm-Dynamik liefern könnte. Hierbei wurde eine Fütterung in zwei Phasen unterteilt: Der Fütterungsbeginn wird als Umweltverbesserung, das Ende als Umweltverschlechterung bewertet; deshalb wird der zeitliche Bereich vor und nach einer Fütterung in die Darstellungen einbezogen. Die Versuche dieses Kapitels wurden am detailliertesten ausgewertet und sind deshalb für die Aussagen der gesamten Arbeit besonders wichtig.

Die Abbildungen 236 bis 261 zeigen die mit einer Fütterung verbundenen Veränderungen der Schwimmdynamik. Die untersuchte

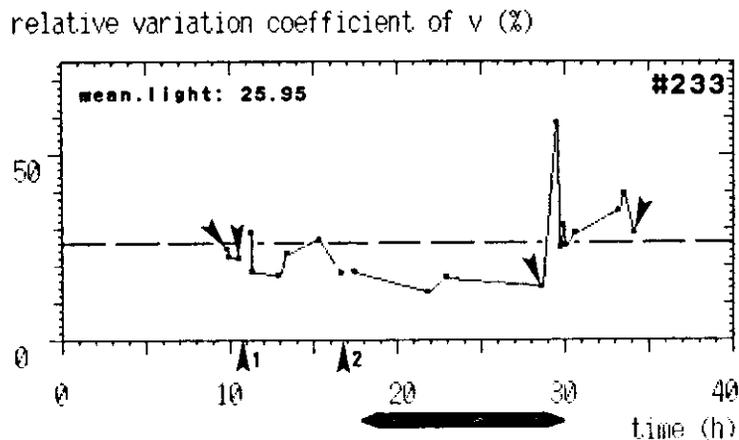
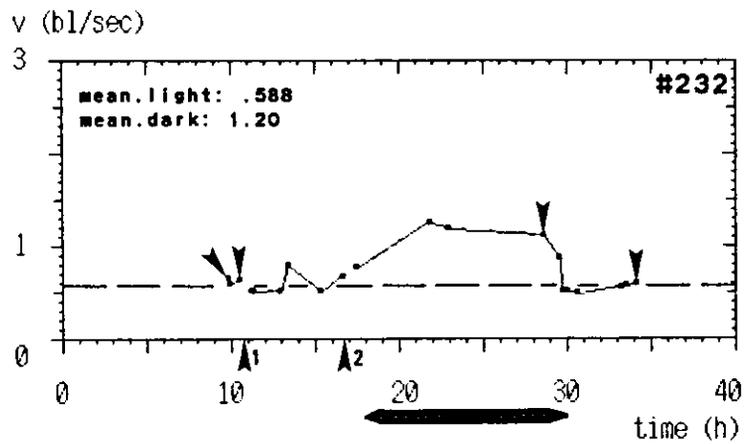
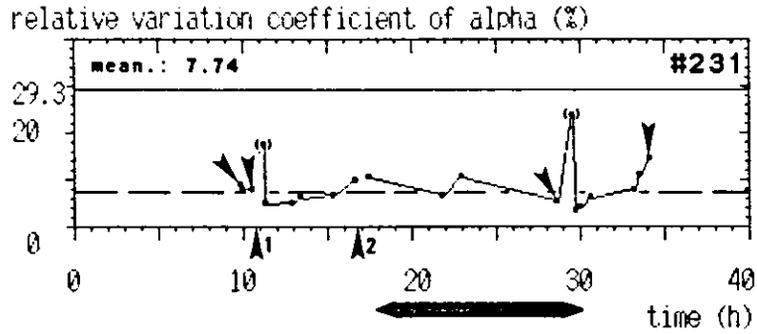
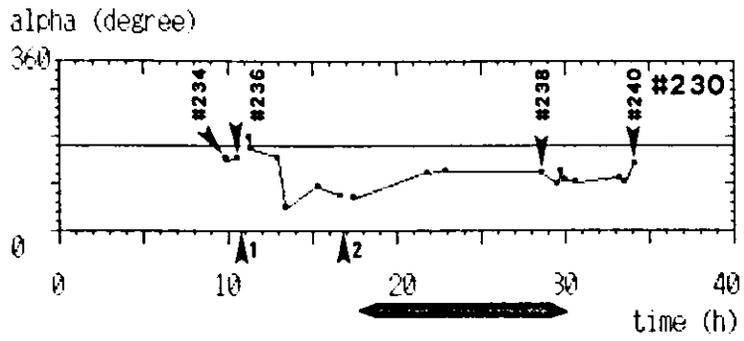


Abb.230 bis 233. Mittelwerte und relative Variationskoeffizienten von Schwimmwinkel (α) und Schwimmgeschwindigkeit (v) über 24 Stunden (Abszissen 0 = Mitternacht). Der dicke horizontale Balken gibt die Zeiträume der Dunkelheit (dick) und der Dämmerung (auslaufende Spitzen) an. Änderungen während der Fütterungszeiträume (Pfeile 1 und 2 an der Abszisse) sind hier nicht berücksichtigt. Die Nummern an vier Beobachtungspunkten geben die Positionen und Abbildungsnummern der hochauflösenden Verteilungen an (Erläuterungen siehe Text)

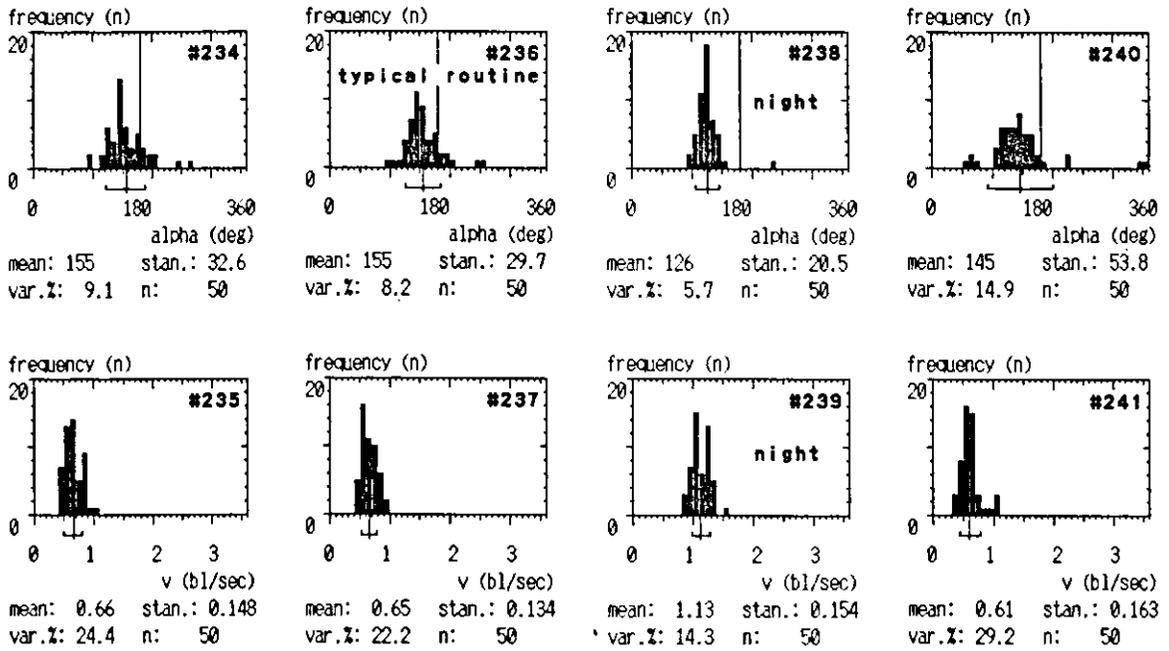


Abb.234 bis 241. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (alpha) und der Schwimgeschwindigkeit (v) bei Tag und Nacht (zu verschiedenen Zeitpunkten der Abb.230, zeitliche Position dort eingetragen). Abb.236/237. Typischer Routine Zustand. Abb.238/239. Zustand bei Dunkelheit

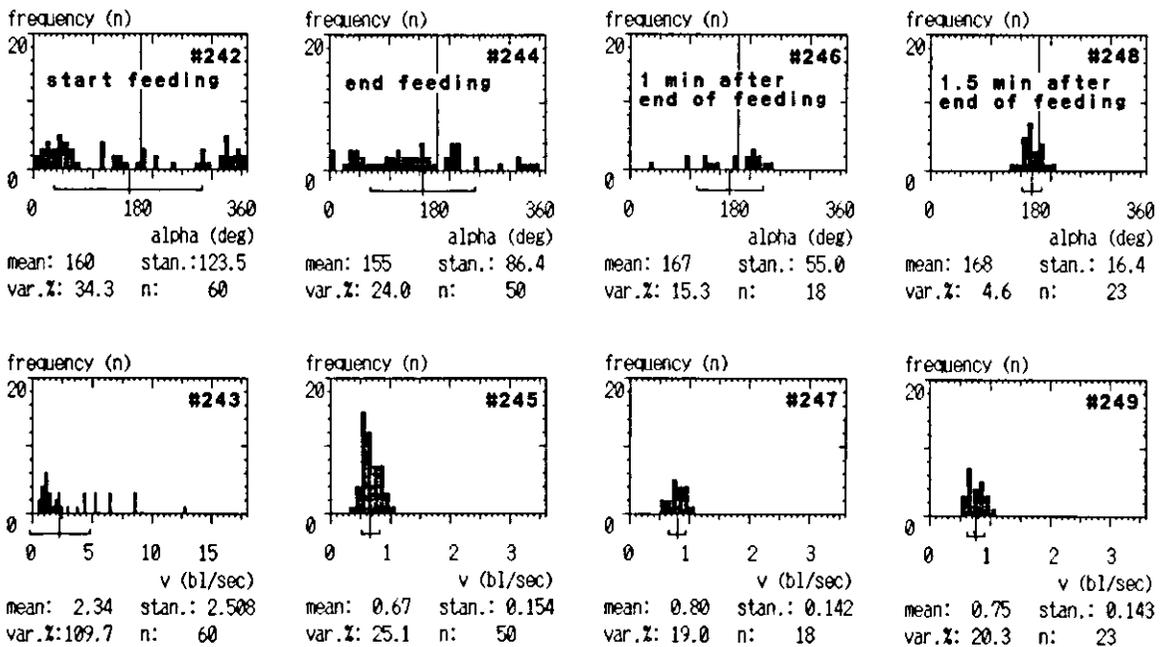


Abb.242 bis 249. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (alpha) und der Schwimgeschwindigkeit (v) nach einer Fütterung (zu verschiedenen Zeitpunkten der Abb.272, zeitliche Lage dort eingetragen). Abb.242/243. Erste Sekunden nach Fütterungsbeginn (! v-Skalierung geändert). Abb.244/245. Fütterungsende. Abb.246/247. 1 Minute nach Fütterungsende. Abb.248/249. 1.5 Minuten nach Fütterungsende (Erläuterungen siehe Text)

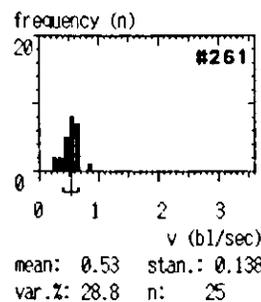
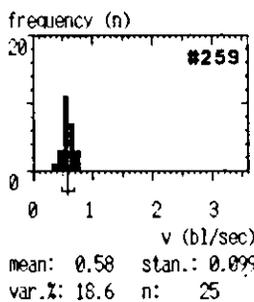
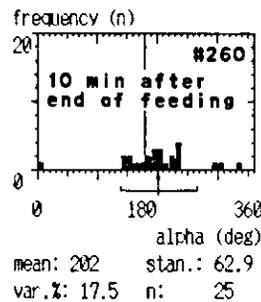
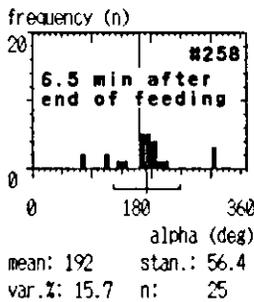
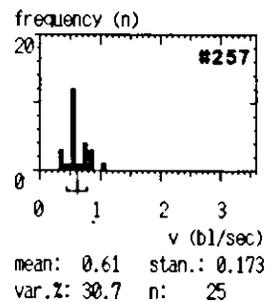
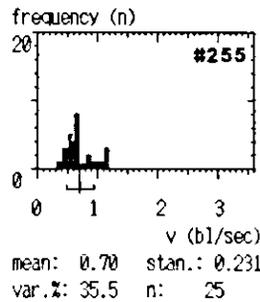
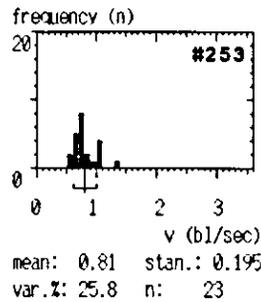
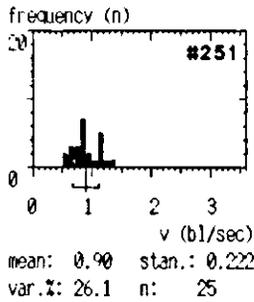
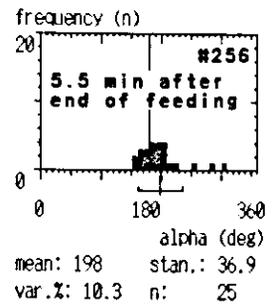
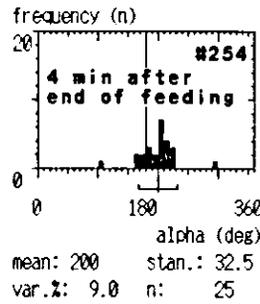
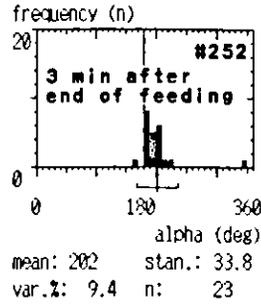
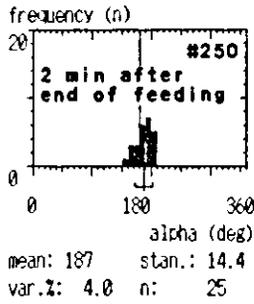


Abb.250 bis 261. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (alpha) und der Schwimmgeschwindigkeit (v) nach einer Fütterung (zu verschiedenen Zeitpunkten der Abb.272, zeitliche Position dort eingetragen). Abb.250/251. 2 min nach Fütterungsende. Abb.252/253. 3 min nach Fütterungsende. Abb.254/255. 4 min nach Fütterungsende. Abb.256/257. 5.5 min nach Fütterungsende. Abb.258/259. 6.5 min nach Fütterungsende. Abb.260/261. 10 min nach Fütterungsende (Erläuterungen siehe Text)

Fütterung liegt im Zeitrahmen der Abb.230 (Pfeil 1). Die Abb.236/237 zeigen den Routinezustand vor der Fütterung. In den Abb.242/243 sind die alpha- und v-Häufigkeitsverteilungen in den ersten Sekunden nach Eintauchen der Futter-Pellets dargestellt (! Skalierung von v geändert): Die vorher vorhandene tangentialparallele Polarisierung der Schwimmwinkel ist völlig aufgelöst. Der relative Variationskoeffizient von alpha steigt auf 34.3 %, und liegt damit deutlich über dem Wert von 29.3 % einer Gleichverteilung (siehe Abb.201). Das bedeutet, daß die Bevorzugung der alten Schwimmrichtung nicht nur aufgegeben wird, sondern diese sogar im statistischen Mittel gemieden wird. Die Verteilung weist jetzt zwei Maxima auf, eines etwa bei 50 Grad, ein weiteres bei etwa 320 Grad - also jeweils grob senkrecht zur Tangente.

Die Fische schießen teilweise mit erheblicher Geschwindigkeit auf die Pellets zu. Man erkennt in der v-Häufigkeitsverteilung zwei Bereiche: Ein Maximum bei etwa 1 bl/sec und einen Anteil sehr hoher Geschwindigkeiten zwischen 4 und 13 bl/sec.

Kurz vor Ende der Fütterung wurden die in den Abb.244/245 dargestellten alpha- und v-Häufigkeitsverteilungen gemessen: Die Fische schwimmen diffus durcheinander, mit einer relativ gleichmäßigen Geschwindigkeit im Bereich von 0.7 bl/sec. Die Fischsilhouetten zu diesem Zeitpunkt zeigt die Abb.280, die nach einem typischen Monitorauschnitt der Restlichtkamera gezeichnet wurde.

In der Anfangsphase der Experimente erwarteten wir, daß die Fische sich jetzt nur noch wieder parallel ausrichten würden, um zu ihrem "Fischmühlen-Trott" zurückzukehren - die Schwimmgeschwindigkeit entspricht ja bereits fast dem Routinezustand. Es schließt sich jedoch einige Sekunden nach Fütterungs-Ende eine Verhaltens-Kette an, die mit großer Regelmäßigkeit zu beobachten war, und die für die vergleichende Diskussion der Schwärmdynamik erhebliche Bedeutung hat, wenn das Ende eines Futterangebotes als Umweltverschlechterung bewertet wird: In Randbereichen der kreuz und quer schwimmenden Fische schließen sich plötzlich Gruppen von 10 bis 20 Tieren zu kleinen Schwärmen zusammen. Die Abb.281 zeigt im unteren Bereich die Silhouetten dieser Tiere auf einem Monitor-Standbild, dessen Lage im Käfig links oben durch das schwarze Rechteck (M) skizziert ist. In streng paralleler Ausrichtung steigern diese Tiere ihre Schwimmgeschwindigkeit um 20 bis 30 Prozent, was in der v-Häufigkeitsverteilungen der Abb.251 deutlich zu erkennen ist. Zur Auswertung dieser Phase wurde die Integrationszeit von 60 auf 3 Sekunden reduziert; der Stichprobenumfang von $n = 50$ mußte zwangsläufig verringert werden. Diese kleinen Schwärme umkreisen den Kern der immer noch diffus schwimmenden Haupt-Fischmasse, was auch durch den tangentialnahen Mittelwert von alpha in der Abb.250 bestätigt wird. Im weiteren Verlauf schlossen sich immer mehr Fische diesen schnellen Schwärmen an, so daß schließlich fast alle Forellen mit erhöhter Geschwindigkeit kreisten (Abb.252/253).

Die Abbildungen 272 bis 275 zeigen die zeitliche Entwicklung der soeben teilweise beschriebenen Schwärmdynamik. Sie entsprechen in der Darstellungsweise den bereits abgehandelten Abbildungen 230 bis

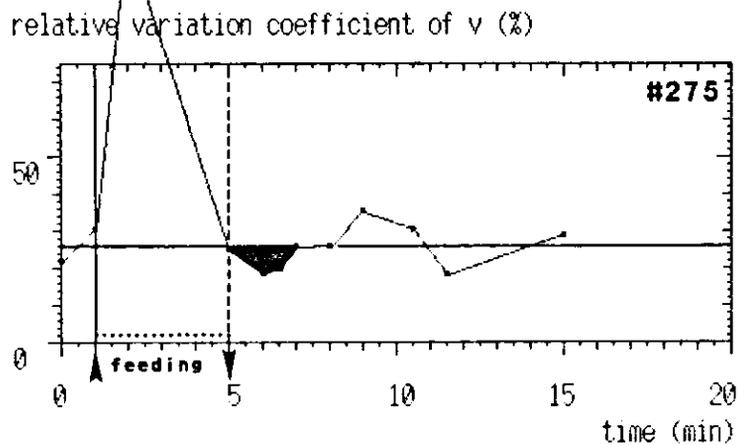
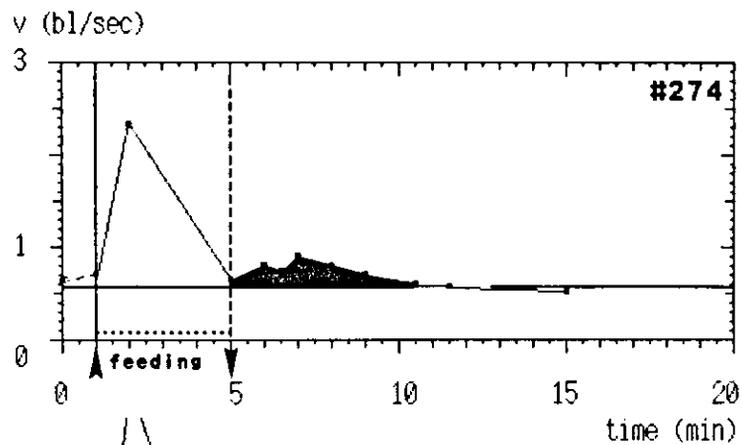
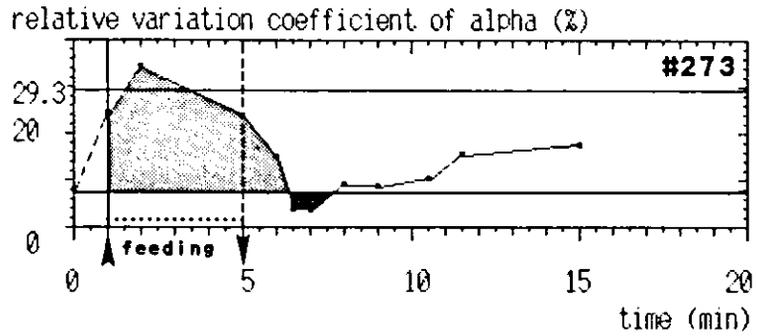
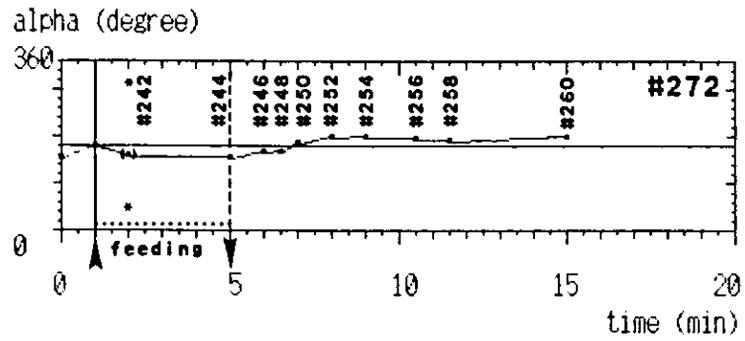


Abb. 272 bis 275. Mittelwerte und relative Variationskoeffizienten von Schwimmwinkel (α) und Schwimmgeschwindigkeit (v) während und kurz nach Fütterung 1 (Pfeil nach oben). Das Ende der Fütterung ist bei Minute 5 durch die senkrechte gestrichelte Linie angezeigt. Schraffiert bzw. schwarz eingezeichnet sind jeweils die Abweichungen von den langfristigen Mittelwerten des ungestörten Käfigs, wie aus den Abbildungen 231 bis 233 übernommen. Die Nummern an den Beobachtungspunkten geben die Abbildungsnummern der hochauflösenden Verteilungen an (Erläuterungen siehe Text)

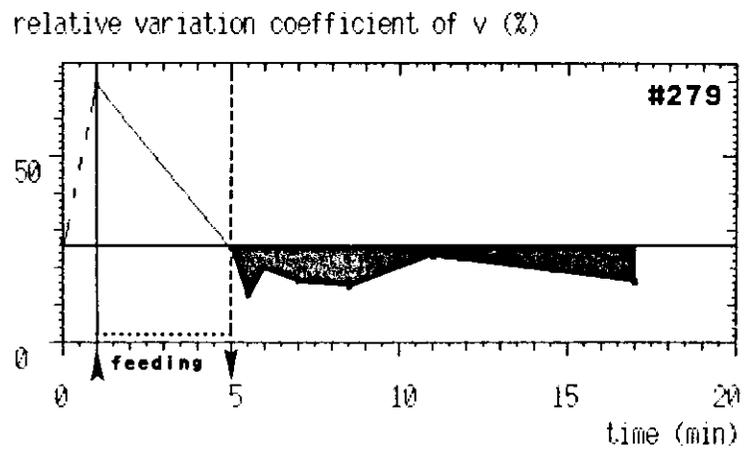
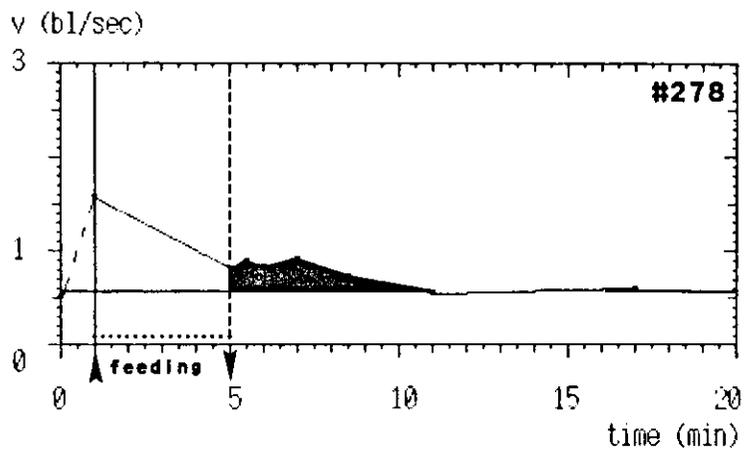
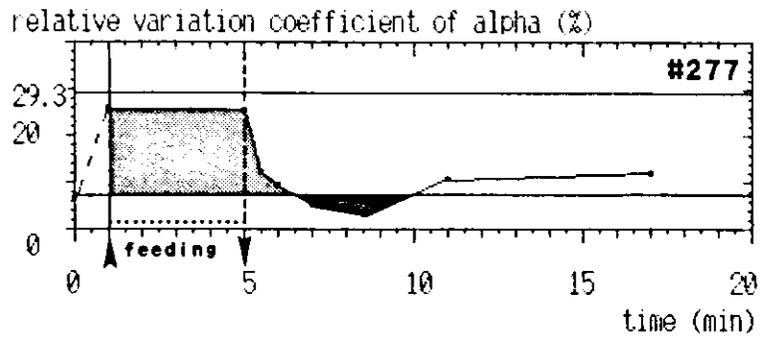
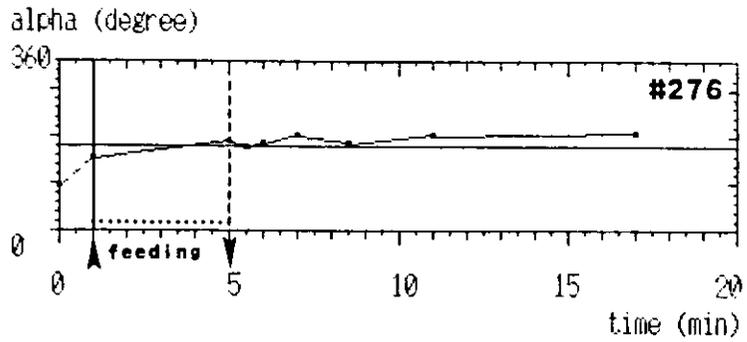


Abb.276 bis 279. Mittelwerte und relative Variationskoeffizienten von Schwimmwinkel (α) und Schwimmgeschwindigkeit (v) während und kurz nach Fütterung 2 (Pfeil nach oben). Das Ende der Fütterung ist bei Minute 5 durch die senkrechte gestrichelte Linie angezeigt. Schraffiert bzw. schwarz eingezeichnet sind jeweils die Abweichungen von den langfristigen Mittelwerten des ungestörten Käfigs, wie aus den Abbildungen 231 bis 233 übernommen

233, sie stellen aus diesen einen vergrößerten Ausschnitt mit höherer zeitlicher Auflösung dar. Die zeitliche Lage der Fütterung ist in Abb.230 mit dem Pfeil 1 vermerkt. Die zugrundeliegenden detaillierten alpha- und v-Häufigkeitsverteilungen können bei Bedarf zur Referenz in der Sammlung der Abb.236 bis 261 eingesehen werden, deren zeitliche Lage jeweils in der Abb.272 eingetragen ist.

Der Beginn des Futterangebotes liegt in den Abb.272 bis 275 bei Minute 1 (Pfeil nach oben), das Ende des Futterangebotes liegt bei Minute 5 und ist durch die senkrechte gestrichelte Linie und den Pfeil nach unten verdeutlicht. Bei Minute 0 ist ein typischer Routinezustand vor der Fütterung eingetragen (aus Abb.236/237). Die gestrichelten horizontalen Linien geben zum Vergleich die gemittelten Werte des 24-Stunden-Intervalles (aus den Abb.231 bis 233) an, wobei für die Geschwindigkeit nur die Hell-Werte Berücksichtigung fanden.

In den Abbildungen 276 bis 279 ist eine weitere Fütterung 5 Stunden später (Pfeil 2 in Abb.230) entsprechend dargestellt. Beide Beispiele zeigen den gleichen prinzipiellen Verlauf. Auf alle Einzelheiten kann im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden, für die aktuelle Fragestellung ist folgendes wichtig:

a) Nach Fütterungsbeginn - also nach der Umweltverbesserung - steigt der Mittelwert der Geschwindigkeiten um das Zwei- bis Dreifache an (Abb.274 und 278 bei Minute 2). Gleichzeitig steigt auch der relative Variationskoeffizient der Schwimmwinkel auf das Drei- bis Vierfache. Diese Veränderung ist in den Abb.273 und 277 durch die schraffierten Flächen verdeutlicht.

b) Nach Fütterungsende - also nach einer Umweltverschlechterung - sinkt der relative Variationskoeffizient der Schwimmwinkel auf einen Wert, der etwa nur der Hälfte seines Wertes vor der Fütterung entspricht; die Tiere schwimmen also wesentlich polarisierter, und außerdem gleichmäßiger als üblich, wie die schwarzen Flächen der Abb.273 und 277 bzw. der Abb.275 und 279 etwa bei Minute 7 verdeutlichen. Besonders wichtig ist in diesem Zusammenhang die zeitliche Entwicklung der Schwimgeschwindigkeiten: Nachdem bei Fütterungsende die Fische fast mit ihrer Routinegeschwindigkeit schwimmen, steigern sie die Geschwindigkeit im Anschluß an die Umweltverschlechterung spontan um etwa 50 %. Im weiteren Verlauf sinkt die mittlere Geschwindigkeit dann innerhalb von etwa 5 Minuten asymptotisch auf die Routinegeschwindigkeit zurück (Abb.274 und 278 zwischen Minute 5 und Minute 10).

Die Auswirkungen dieser Änderungen der Schwimmdynamik auf die Schwarmdynamik werden erst in der Diskussion interpretiert.

Für die hochauflösenden Untersuchungen des Schnappaktes einzelner Tiere wurden sowohl Messungen beim Erbeuten von Mysidaceen als auch beim Schnappen nach Pellets gemacht. Obwohl Pellets eigentlich während des gradlinigen Schwimmens durch einfaches Öffnen des Mauls aufgenommen werden könnten, läuft selbst bei den domestizierten Regenbogen-Forellen beim Schnappen der Pellets sehr häufig eine Handlungskette ab, die der beim Erbeuten von Mysidaceen sehr

ähnelt. Sie ist in den Abb.282 bis 284 dargestellt. Diese Aufzeichnung wurde zwar in einem Netzkäfig beim Schnappen eines Pellets gemacht, hätte aber ein sehr ähnliches Aussehen, wenn die Forelle eine Mysidacee gefangen hätte. Dargestellt sind die Silhouetten der Forelle mit Sicht von unten in einer Zeitfolge mit $\Delta t = 200$ ms und das längliche Pellet (P). Die Forelle entdeckt das seitlich zu ihrem Kurs liegende Pellet (Pos.1 in Abb.284), woraufhin sie ihren Kurs korrigiert, um dann direkt in Richtung auf das Pellet zu beschleunigen (Pos.2, Kurs Z). Dieses Stadium ist in Abb.282 getrennt gezeichnet. Anstatt aber das Pellet mit geöffnetem Maul zu überschwimmen, wird der Kopf vom Zielkurs nach rechts weggeschwenkt, um dann beim anschließenden Rückschwung das Maul seitlich über das Pellet zu stülpen (Abb.283). Im Anschluß schwingt der Kopf dann aber nicht wieder in die Mittellage zurück, sondern dreht weiter auf einem Halbkreis, wodurch eine 180 Grad Drehung des Tieres eingeleitet wird, so daß die Forelle schließlich direkt entgegengesetzt zum Zielkurs weiterschwimmt (Pos.3, Kurs N). Ein derartiges Verhalten wird im folgenden mit "u-turn" bezeichnet. In der Abb.284 sind alle Zeitstadien des "u-turns" übereinander gezeichnet.

Besonders zu Beginn einer Fütterung ist die Häufigkeit von "u-turns" groß. Gegen Ende ist dieses typische Verhalten auch schwächer ausgeprägt, wobei die Kurs-Änderung sich oft auf etwa 90 Grad reduziert. Außerdem nimmt der Anteil der hohen Geschwindigkeiten in den Häufigkeitsverteilungen langsam ab (Abb.245).

a) Direkt nach Beginn des Futterangebotes wird die Polarisation der Schwimmrichtung völlig aufgelöst, wie die schraffierten Bereiche der Abb.273 und 277 verdeutlichen.

b) Ein Teil der Fische schießt mit 4 bis 13 Körperlängen pro Sekunde auf die Futterpartikel zu, der Rest schwimmt mit der alten Geschwindigkeit weiter.

c) Im Anschluß an das Zuschnappen wird häufig eine charakteristische 180 Grad Wendung in Form eines "u-turns" (Abb.284) ausgeführt.

d) Direkt nach Abbruch des Futterangebotes bilden sich im Randbereich kleine, extrem stark polarisierte Schwärme, die mit deutlich erhöhter und sehr gleichmäßiger Geschwindigkeit auf ungewöhnlich exakt gehaltenen Kursen die diffuse Restmasse umkreisen; dieses Phänomen klingt innerhalb von fünf Minuten etwa asymptotisch ab, wie die schwarzen Bereiche in den Abb.274 und 278 verdeutlichen.

1.2.4. Verhaltensänderungen bei Störungen

Die Abb.290/291 zeigen die alpha- und v-Häufigkeitsverteilungen, die gemessen wurden, nachdem das Arbeitsboot sich der Netzkäfiganlage auf drei Meter genähert hatte, die Abb.292/293 nach Anwerfen des Motors des Arbeitsbootes in einer Entfernung von 120 m an der Landseite und die Abb.294/295 nach Anwerfen des besonders gut schallgedämpften und in Schwinglagern montierten Strom-Generators des ATOLLs in 60 m Entfernung zum Netzkäfig. Derartige Verhaltensparameter wurden häufig auch im Anschluß an plötzlich auftretende Schallereignisse beobachtet, wie z.B. beim Überfliegen eines Hub-

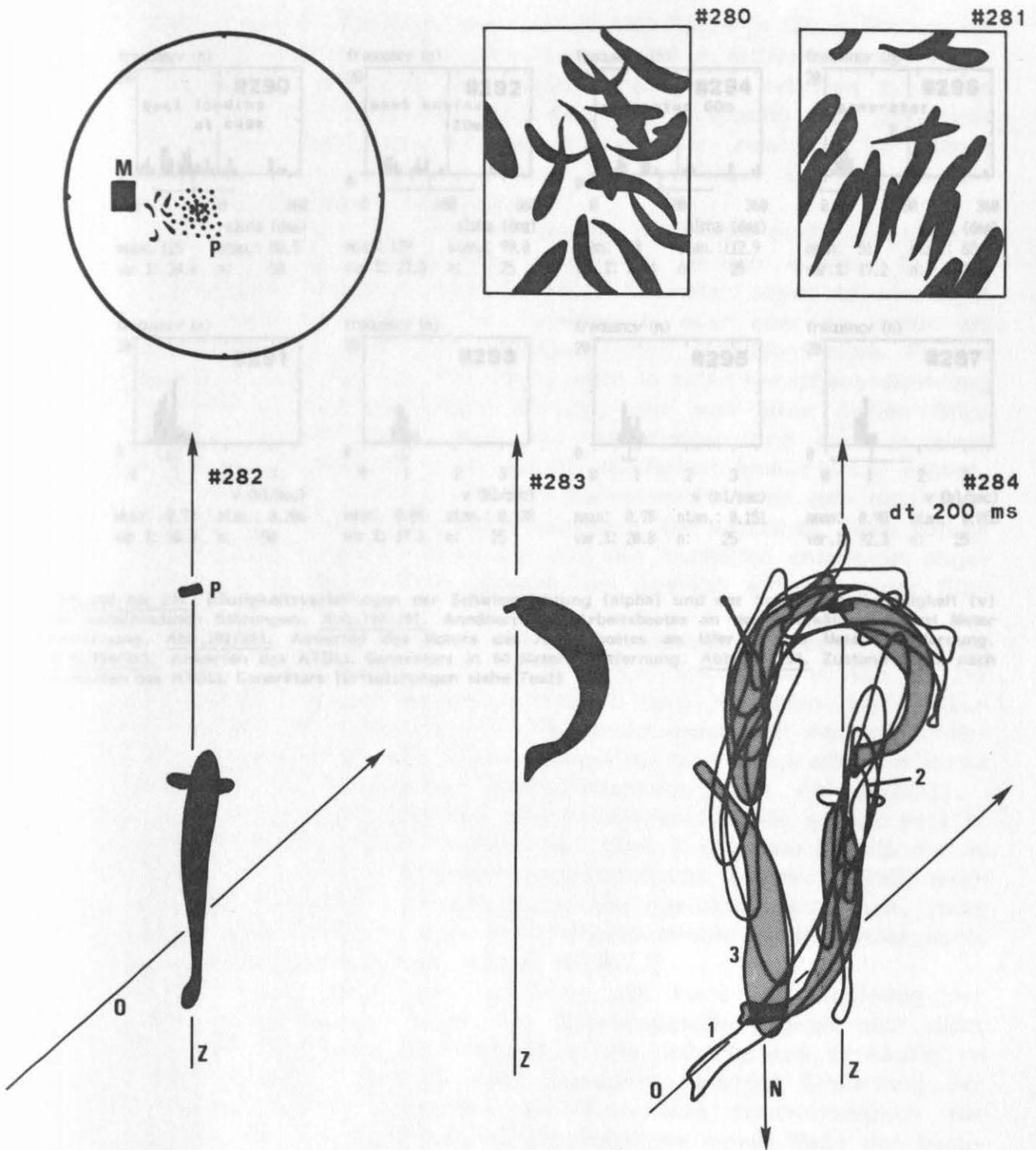


Abb.280 bis 284. Verhaltens-Details bei der Fütterung. Links oben Anordnung des Meßfeldes M im Käfig mit skizzierten Silhouetten der Fische und Futter-Pellets P, Blickrichtung von unten. Abb.280. Fisch-Silhouetten während der Fütterung. Abb.281. Fisch-Silhouetten kurz nach der Fütterung. Abb.282 bis 284. Zeitliche Auflösung des Schnapp-Aktes, gezeichnet sind die Silhouetten bzw. die Umrisse der Fisch-Silhouetten mit Blickrichtung von unten und das Futter-Pellet P. Abb.282. Nach Ausrichtung des Zielkurses Z (alter Kurs O). Abb.283. Stadium während des Zuschnappens (Pellet schwarz gezeichnet). Abb.284. "u-turn", alle Zeitstadien übereinander gezeichnet (dt = 200 ms, Erläuterungen siehe Text)

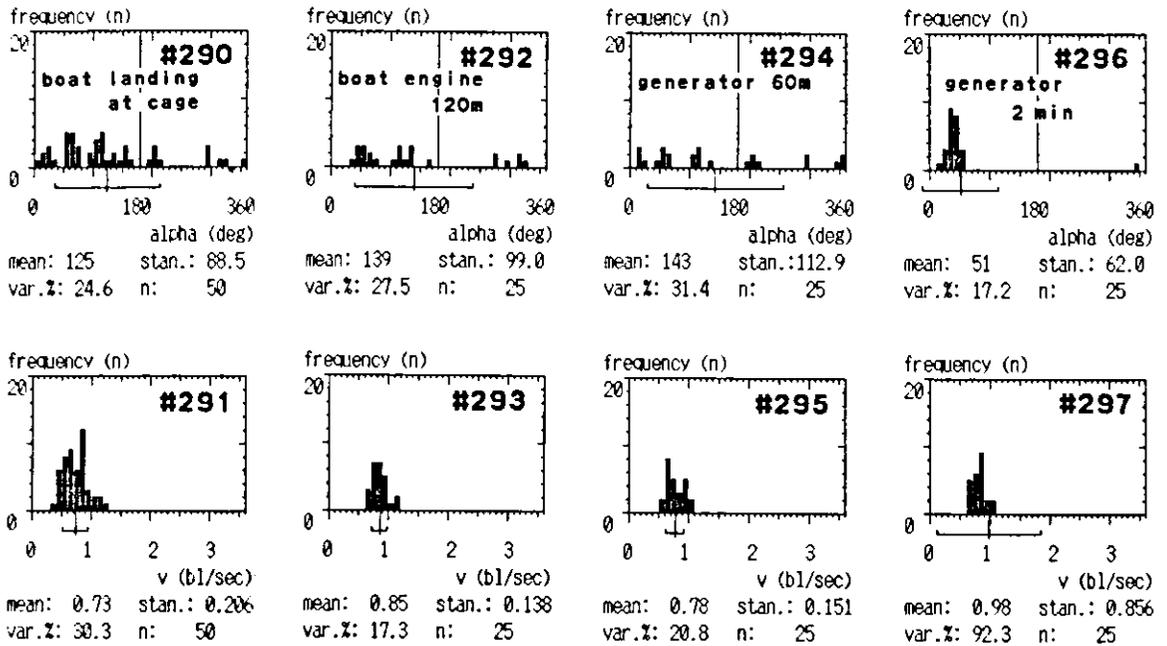


Abb.290 bis 297. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (alpha) und der Schwimgeschwindigkeit (v) bei verschiedenen Störungen. Abb.290/291, Annähern des Arbeitsbootes an den Netzkäfig auf drei Meter Entfernung. Abb.292/293, Anwerfen des Motors des Arbeitsbootes am Ufer in 120 Metern Entfernung. Abb.294/295, Anwerfen des ATOLL Generators in 60 Metern Entfernung. Abb.296/297, Zustand 2 min nach Anwerfen des ATOLL Generators (Erläuterungen siehe Text)

schraubers, bei Manövern der LANGE LAND-Fähre in 600 m Entfernung und beim Passieren von Fischkuttern in 300 m Entfernung zur Netzkäfiganlage. Vergleicht man diese Verteilungen mit dem typischen Routinezustand (Abb.236/237), fällt die Auflösung der Schwarpolarisation auf, kenntlich am Anstieg der relativen Variationskoeffizienten von 8.2 % auf etwa das Dreifache. Die mittlere Geschwindigkeit ändert sich kaum.

Ein entsprechendes Verhalten zeigten die Fische auch gelegentlich, ohne daß eine Ursache hierfür erkannt werden konnte. Es trat unregelmäßig mehrmals pro Tag auf. Entweder stand es mit einer nicht bekannten Störung in Verbindung, oder aber es wurde als Kettenreaktion durch das zufällige (Fehl-) Verhalten eines Fisches ausgelöst - ähnlich dem Phänomen, wenn in einer Menschenansammlung plötzlich alle in den Himmel blicken, nur weil einer seinen Blick zufällig dorthin lenkte. Kurz vor Fütterungen und auch in einer hungernden Versuchsgruppe war die Häufigkeit jeweils stark erhöht. Alle genannten Störungen werden wahrscheinlich von den Netzkäfig-Fischen mit einer Futterchance assoziiert. Die einzelnen Tiere führen oft 90-Grad Kursänderungen aus und das Verhalten entspricht allgemein dem in Abb.244/245 dargestellten Zustand während einer Fütterung.

Sehr charakteristisch sind die im Anschluß an diese Störungen folgenden Veränderungen in der Schwimmdynamik, wie in Abb.296/297 beispielhaft für den Zustand 2 Minuten nach Anwerfen des ATOLL-Generators dargestellt ist: Die Fische schwimmen mit deutlich erhöhter Geschwindigkeit und hoher Polarisation und entsprechen in ihrem Verhalten dem Zustand nach einem Futterentzug (vgl. Abb.252/253).

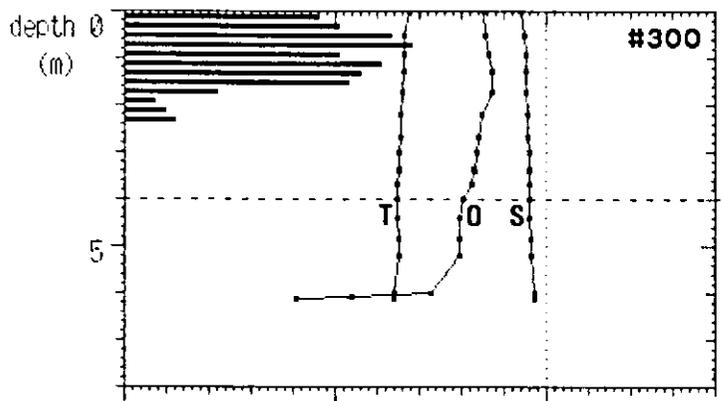
Eine weitere Interpretation dieser Schwimmdynamik erfolgt erst in der Diskussion, jedoch verdeutlichen diese Ergebnisse bereits die im Kapitel Material und Methoden angesprochenen Schwierigkeiten einer möglichst unverfälschten Erfassung von Verhaltensparametern, denn bereits das Annähern eines Arbeitsbootes verändert das Meßergebnis - bezüglich der Winkel um nahezu 400 %.

Auf leichte Störungen reagierten die Tiere mit Auflösung der Schwarpolarisation, wobei die Schwimmggeschwindigkeit sich nicht wesentlich änderte. Im Anschluß an die Störung kam es häufig zu einer typischen Reaktion: Bei besonders strenger Einhaltung der Schwarmformation steigerten die Tiere ihre Geschwindigkeit für einige Zeit. Diese Verhaltenskette ähnelt in hohem Maße der beobachteten Dynamik während und nach einer Fütterung. Wahrscheinlich assoziieren die Forellen mit den beschriebenen Störungen eine Futterchance, und zeigen nach Ausbleiben des Futters eine ähnliche Reaktion, wie nach einem Futterentzug.

1.3. Schwarmbildung im Netzkäfig

Um zu prüfen, ob die Fische in einem Netzkäfig nur wegen des sie einengenden Netzes, oder aus eigenem Antrieb eng zusammenschwimmen, wurde in einem relativ schwach besetzten Käfig die Verteilung der Tiere im Käfigraum detaillierter untersucht.

In der Abb.300 ist in einem vertikalen Käfig-Schnitt der Auf-



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO ₂ (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)

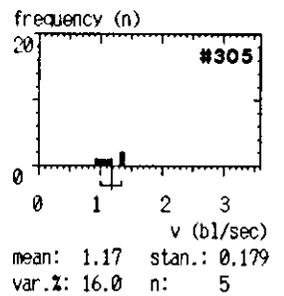
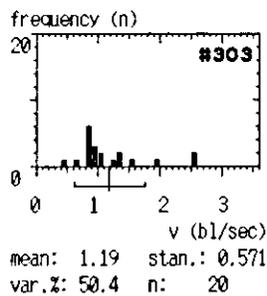
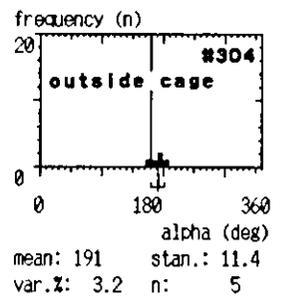
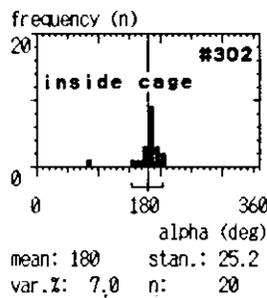
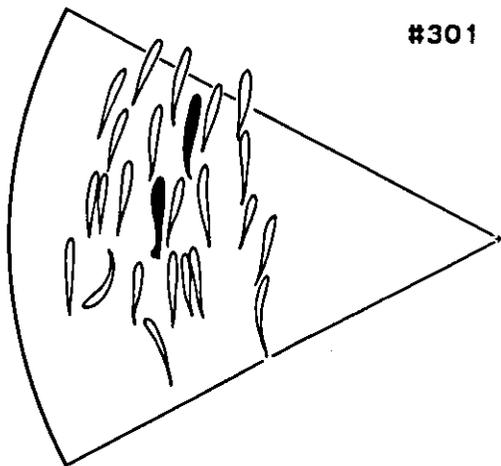


Abb.300. Häufigkeitsverteilung des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperatur- (T), Salzgehalts- (S) und Sauerstoffverteilung (O). Die horizontale gestrichelte Linie zeigt die Tiefe des Netzbodens an. Abb.301. Außerhalb des Netzkäfigs freiwillig mitschwimmende Forellen. Dargestellt ist mit Blick von unten ein Segment eines Kugelkäfigs mit den Fischen innerhalb des Käfigs (nur als Umrisse gezeichnet) und zwei außerhalb des Käfigs schwimmenden Fischen (schwarze Silhouetten); zwischen beiden Gruppen befindet sich das schräge Netz. Abb.302/303. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (alpha) und der Schwimmgeschwindigkeit (v) der Käfigfische. 304/305. Zum Vergleich die Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (alpha) und der Schwimmgeschwindigkeit (v) der freilebenden Fische (Erläuterungen siehe Text)

enthaltort der Fische über die Tiefe dargestellt, der mit dem SONAR-System vom Meeresboden aus erfaßt wurde. Die Länge der Balken entspricht der relativen Häufigkeit der Tiere über einen Integrationszeitraum von fünf Minuten. Die Linie bei vier Metern zeigt die Unterkante des Netzkäfigs. Zusätzlich sind die Profile von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoff eingetragen. Dieser Käfig war mit einer rechnerischen Besatzdichte von etwa 9 kg pro Kubikmeter besetzt (Besatzgewicht/Käfigvolumen). Die Tiere halten sich fast nur in den oberen zwei Metern auf, und unterhalb von 2.5 m schwimmt kein einziger Fisch (wie auch eine Videobeobachtung bestätigte). Zu diesem Zeitpunkt war das Wasser bis in 5 Meter Tiefe gut durchmischt, was die relativ geraden Profile der hydrographischen Daten zeigen, so daß aus der Hydrographie kein deutlicher Grund abzuleiten ist. Da es sich um einen Kugelkäfig handelt, könnte der im unteren Bereich verringerte Radius ein Grund hierfür sein, doch bei anderen Gelegenheiten schwammen die Fische auch in den unteren Metern (vgl. mit Abb.439 oder 457). Auch der Vergleich von Abb.407 mit 408 zeigt, daß sich in zwei benachbarten Käfigen bei ähnlichen Rändbedingungen eine ähnliche Fischverteilung einstellt, obwohl der eine Käfig ein 8.6 m tiefer Zylinder ist.

Die Tiere nutzen Abb.300 entsprechend nur etwa die Hälfte des ihnen zur Verfügung gestellten Raumes, bzw. sie schwimmen doppelt so dicht, wie es ihnen durch das Netz in vertikaler Richtung vorgegeben wäre. Den horizontalen Aspekt zeigt die Abb.320: In einem horizontalen Käfigschnitt wurde mit einer Kamera vom Meeresboden aus der Aufenthaltsort der Fische ausgewertet. Dieser Käfig war mit einer relativ geringen rechnerischen Besatzdichte von 5 kg pro Kubikmeter Käfigvolumen besetzt. Auch in horizontaler Richtung gibt es Bereiche, in denen die Tiere sehr dicht zusammenschwimmen, und andere, in denen sie kaum anzutreffen sind. In den Abb.313 bis 315 sind die Silhouetten nach typischen Monitorbildern aus diesem Käfig gezeichnet. Die Kamera war in den Himmel gerichtet, die Lage des Ausschnittes relativ zum Käfig zeigt die Skizze unter Abb.315. Die Abb.313 stellt den Zustand kurz nach einer Störung dar. In der oberen Hälfte des Bildes schwimmen die Fische noch relativ diffus durcheinander, während sich in der unteren gerade ein Schwarm neu formiert.

Im ungestörten Käfig findet man eine Fisch-Verteilung, für die das Monitorbild der Abb.314 charakteristisch ist. Fast alle Tiere schwimmen in Schwarmformation, was auch die Häufigkeitsverteilungen der momentanen Geschwindigkeiten und Schwimmrichtungen in den Abb.318/319 quantifizieren, in der diejenigen Tiere ausgewertet wurden, die das in Abb.314 eingezeichnete Meßfeld 2 berührten. Zum Vergleich wurden diese Messungen auch an einer entsprechenden Anzahl von Tieren außerhalb der Schwarmformation durchgeführt, die das Meßfeld 1 durchschwammen (Abb.316/317). Im Schwarm sind die Richtungen sehr stark polarisiert, was der niedrige relative Variationskoeffizient von 4.0 % verdeutlicht, im übrigen Käfigbereich ist die Polarisation schwach (var.% = 22.1). Die Tiere außerhalb des Schwarmes schwimmen mit 1.03 bl/sec, die im Schwarm deutlich

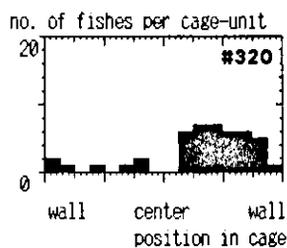
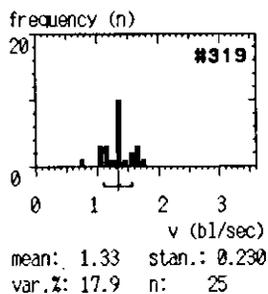
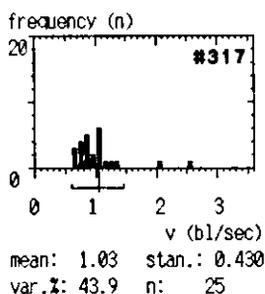
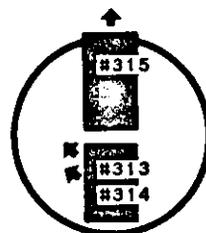
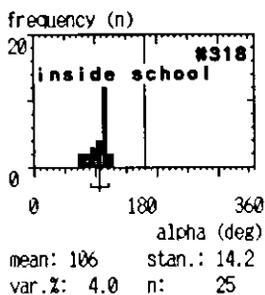
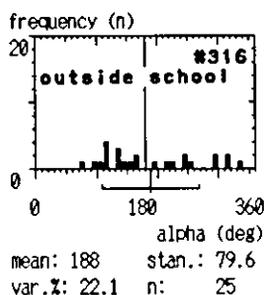
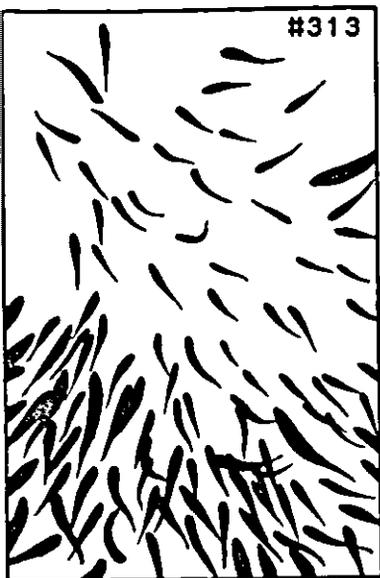


Abb.313 bis 320. Details der Schwarmbildung im Netzkäfig. Abb.313 bis 315. Fisch-Silhouetten von Monitor Standbildern mit Bahnlinien der Kopfspitzen (Blickrichtung von unten, Zeitmarken jede Sekunde, relative Lage im Käfig darunter skizziert). Abb.313. Schwarmformierung kurz nach einer Störung. Abb.314. Ungestörter Käfig mit eingezeichneten Meßfeldern 1 und 2. Abb.315. Schwarmumkehr bei senkrechtem Aufprall des Schwarmes auf die Netzkäfigwand. Abb.316/317 Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (α) und der Schwimgeschwindigkeit (v) außerhalb des Schwarmes (Meßfeld 1 aus Abb.314). Abb.318/319 Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (α) und der Schwimgeschwindigkeit (v) innerhalb des Schwarmes (Meßfeld 2 aus Abb.314). Abb.320. Häufigkeitsverteilung des Aufenthaltsortes der Fische über einen horizontalen Käfigschnitt (Erläuterungen siehe Text)

schneller und wesentlich gleichmäßiger mit 1.33 bl/sec, bei einem relativen Variationskoeffizienten von 17.9 %, im Vergleich zu dem außerhalb des Schwarmes von 43.9 %.

In der Abb.314 ist die Bahnlinie der Kopfspitze eines Fisches für die folgenden 5 Sekunden eingezeichnet (mit Sekundenmarken): Er bewegt sich auf einer relativ geraden Bahn voran, mit recht gleichförmiger Geschwindigkeit (1.11 - 1.12 - 1.16 - 1.60 - 1.21 bl/sec). Am Ende des Käfigs trifft der Schwarm dann senkrecht auf die Netzwand, wie in Abb.315 gezeichnet: Die Fische bremsen und drehen alle um; hierbei sind sie diffus verteilt, die Drehungen sind anscheinend nicht synchronisiert, einige drehen rechts- andere linksherum. Danach beschleunigen sie wieder in entgegengesetzter Richtung, einen neuen Schwarm bildend. An der wiederum eingezeichneten Bahnlinie eines Fisches erkennt man sowohl die Geschwindigkeitsreduktion als auch die 180-Grad-Wendung.

Das senkrechte Auftreffen auf die Netzwand ist ein sehr ungünstiger Zustand. Wie andere Aufzeichnungen zeigten, verändert ein schräges Aufprallen die Schwimmdynamik nicht wesentlich: Würde sich in Abb.314 das Seitennetz des Käfigs in einer Position befinden, die durch die gepunktete Linie angedeutet ist, dann schwämme ein entsprechender Schwarm in ruhigem Bogen mit etwa einer Körperlänge Abstand am Netz entlang, wie bei anderen Gelegenheiten registriert werden konnte.

In der Abb.321 ist in einer Aufsicht des Netzkäfigs der Schwarm und die Bahnlinie seines Zentrums mit Sekundenmarken eingezeichnet. Manchmal folgt der Schwarm der gekrümmten Käfigwand, manchmal löst er sich und schwimmt dann geradeaus quer durch den Käfig, und manchmal trifft er im rechten Winkel auf die Netzwand. Wären etwa doppelt so viele Fische im Käfig, dann wäre die Chance nicht so groß, daß sich der Schwarm von der Netzwand bzw. der Tangentenrichtung löst, und er würde immer an der leicht gebogenen Käfigwand entlangschwimmen, wie es in etwas stärker besetzten Käfigen registriert wurde: Die Abb.322 zeigt ein typisches Echogramm; der 8-Grad SONAR-Schwinger strahlte 1 m vom Käfigrand entfernt vom Meeresboden aus senkrecht nach oben, die Käfigtiefe betrug 8.6 m, die Meßanordnung war ähnlich der in Abb.16 dargestellten. Man erkennt deutlich, daß der Schwarm periodisch das Meßfeld passiert. Das bedeutet, daß die Tiere auch in horizontaler Dimension etwa doppelt so eng zusammen schwimmen, wie es ihnen durch das Netz vorgegeben wäre.

Eine weitere Registrierung soll die Stärke des Schwarmtriebes - bei der nicht gerade als typischer Schwarmfisch eingestuftes Forelle - verdeutlichen: Gelegentlich wurden bei den Untersuchungen in unserem Sperrgebiet auch freilebende Forellen beobachtet. Die Abb.301 zeigt schwarz eingezeichnet zwei dieser freilebenden Tiere, die außen vom Netz mit den Tieren im Netz zusammenschwimmen. Die Kamera blickt vom Meeresboden aus von unten auf einen Ausschnitt des Kugelkäfigs; die freien Forellen schwimmen schräge unter dem schrägen Netz und den Käfigfischen. Die Schwimm-Richtungen und Geschwindigkeiten der Käfigforellen sind in den Abb.302/303, die der

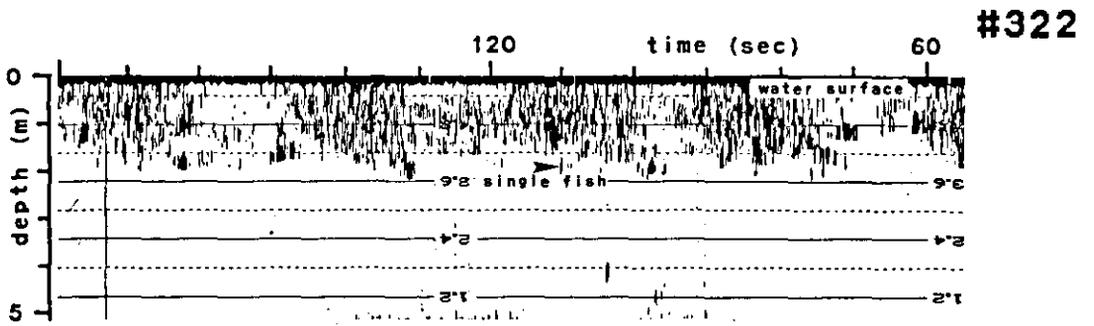
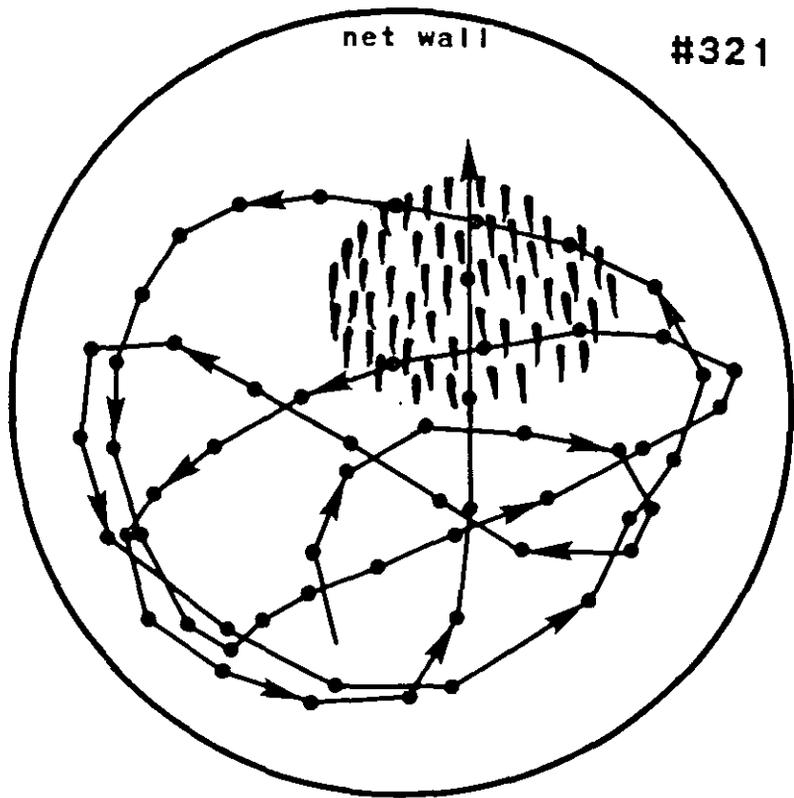


Abb.321. Aufsicht eines runden Netzkäfigs mit der Bahnlinie des Zentrums eines Schwarmes (mit Sekundenmarken). Abb.322. Analogaufzeichnung des SONAR-Systems aus einem schwach besetzten Käfig, in dem ein Schwarm auf einer Kreisbahn schwimmt (Meßanordnung siehe Abb.16, Erläuterungen siehe Text)

freilebenden Forellen in den Abb.304/305 dargestellt. Diese Verteilungen quantifizieren den auf der Video-Aufzeichnung klar erkennbaren Eindruck, daß die freilebenden Forellen sowohl ihre Richtung als auch ihre Geschwindigkeit den Käfigtieren anglichen. Bei einer anderen Beobachtung kamen zwei freilebende Tiere senkrecht auf die Käfigwand zugeschwommen, passten dann aber sofort ihre Schwimmwinkel und Geschwindigkeiten den im Käfig schwimmenden Fischen an.

Das angebotene Netzkäfigvolumen wird von den Forellen meistens nicht voll ausgefüllt, sondern die Tiere schwimmen freiwillig erheblich enger, als der Käfig es ihnen vorschreibt. Dieses trifft besonders für die vertikale Verteilung zu. Unterschreitet die Besatzdichte einen bestimmten Wert, dann bildet sich auch keine geschlossene Fischmühle mehr, sondern die Mehrzahl der Tiere formt einen kleinen Schwarm, der den Käfig auf unregelmäßigen Kursen durchstreift. Der Trieb, gemeinsam zu schwimmen, ist auch bei Forellen so stark ausgeprägt, daß freilebende Forellen gelegentlich direkt am Netz mit der Fischmühle kreisten.

1.4. Einfluß der Hydrographie

Die Fischverteilung der Abb.300 wurde aufgenommen, als über den ganzen Käfigbereich hinweg fast gleichförmige hydrographische Bedingungen herrschten. Unter derartigen durchmischten Verhältnissen war der Schwarm regelmäßig in direkter Oberflächennähe anzutreffen und überdeckte etwa die oberen 3.5 Meter.

Gelegentlich hielten sich die Fische aber auch am Netzboden auf oder in einer dünnen Schicht im freien Käfigraum, wobei die Tiefe dieser Schicht erstaunlich genau eingehalten wurde. Dieses Kapitel stellt Ergebnisse hydrographischer Messungen den beobachteten Fischverteilungen gegenüber. Da die Tiere in den Käfigen nur wenig eingezwängt sind (vgl. Kapitel 1.1. und 1.3.), haben sie einen relativ großen Entscheidungsfreiraum. Dieser Freiraum kann gelegentlich eine erhebliche hydrographische Variabilität aufweisen, besonders in vertikaler Richtung. Vorversuche ergaben, daß z.B. während der starken Erwärmung des Oberflächenwassers im Frühjahr die Tiere sich fast nur in dieser dünnen warmen Deck-Schicht aufhielten (Abb.400): Bis in 1.6 Meter Tiefe war das Wasser etwa um 2 Grad wärmer, und nur oberhalb dieser Tiefe hielten sich die Tiere auf. Noch eine Woche vorher nutzten bei durchmischten Verhältnissen die Forellen die oberen drei Meter aus.

Bedingt durch die besondere Lage des Sperrgebietes ist bei auflandigen Winden diese Schicht in Ufernähe dicker, auf der See-Seite dünner. In einem Vor-Versuch wurden Netzkäfig und ATOLL aus dem Bereich der dicken Deckschicht langsam seewärts in die dünnere Schicht und wieder zurück gezogen: Entsprechend paßte sich der Schwarm in seiner Dicke an. Bei diesen vorläufigen Versuchen wurde die Obergrenze des Schwarmes mit dem Auge vom Unterwasser-Beobachtungsraum aus durch Peilung markierter Netzknoten (siehe Abb.416 K) bestimmt. Die Untergrenze lieferte eine einfaches Echolot, dessen unter dem Käfig montierter Schwinger nach oben strahlte (Abb.416 S) und immerhin ein eindeutiges Signal der Schwarmkante

lieferte. Derartige, einfache Ortsbestimmungen sind in den folgenden Häufigkeitsverteilungen des Fischortes erkenntlich an der gleichen Länge der Säulen. Die Registrierungen mit dem hochauflösenden SONAR-System liefern hingegen die prozentuale Anzahl der Fische pro 20-cm-Schicht.

1.4.1. Einfluß der Temperatur Frühjahrs-Schichtung

Die Abb.400 bis 402 zeigen eine kurzfristig schwankende Deckschicht in den fest verankerten Netzkäfigen im April: Innerhalb von zwei Minuten hob sich die Unterkante der wärmeren Schicht von 1.8 Meter auf 1.2 Meter und sank dann in vier Minuten wieder auf die alte Tiefe zurück, synchron verlagerte sich auch die Unterkante der Fischschicht. Ein zweites Beispiel für eine dünne Deckschicht ist in Abb.403 für die Verhältnisse des gleichen Käfigs 12 Tage später im Jahr dargestellt. Zu diesem Zeitpunkt betrug die Schichtdicke lange Zeit nur etwa 1.2 Meter. Auch einen Monat später - bei schon wärmerem Tiefenwasser - reicht ein sehr geringer Temperatursprung aus, um die Tiefe der Fischschicht zu begrenzen: In den Abb.407 und 408 beträgt der Temperatursprung nur etwa 0.4 Grad, was ausreichte, um die Tiefenverteilung der Fische zu begrenzen.

Diese beiden Abbildungen wurden aus einem weiteren Grunde ausgewählt: Sie zeigen zwei unmittelbar nebeneinanderliegende Käfige, von denen der eine den Netzboden in 4 m Tiefe, der andere in 8.6 m Tiefe montiert hat, angedeutet durch die gestrichelten Linien in den Abbildungen. In beiden Käfigen wurde jedoch eine sehr ähnliche Fischverteilung registriert. Besonders im tiefen Käfig wird deutlich, daß die Tiere das angebotene Volumen nicht annähernd ausnutzen, sondern sie meiden die nur geringfügig ungünstiger temperierten Bereiche. Die bevorzugte Schicht verlassen sie anscheinend nur äußerst ungern: Während die Fische beim Füttern normalerweise den absinkenden Futter-Pellets bis zum Netzboden folgen und sich dort auch länger aufhalten (Abb.410 Pfeil), so tauchten unter diesen geschichteten Bedingungen nur wenige Tiere hinter dem Futter her, wobei sie sehr steil abtauchten und bereits innerhalb von 4 Sekunden wieder auftauchten. Die Abb.410 zeigt ein Echogramm dieser Situation (Meßanordnung siehe Abb.16). Man erkennt die dünne Fisch-Schicht an der Oberfläche und das gelegentliche Abtauchen einiger Fische bei der Fütterung (Pfeil); bereits nach 40 Sekunden waren kaum noch Tiere im unteren Bereich anzutreffen. Auf den Videoaufzeichnungen war zu erkennen, das dort noch viel ungenutztes Futter schwebte, das anschließend in die Tiefe verlorenging.

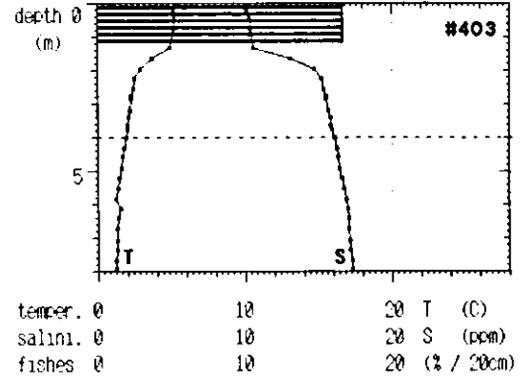
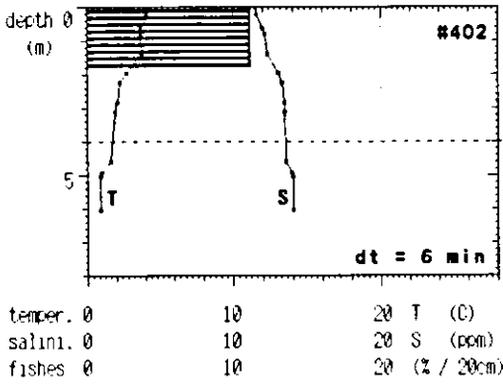
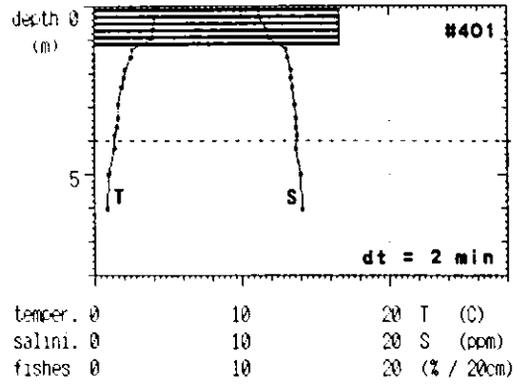
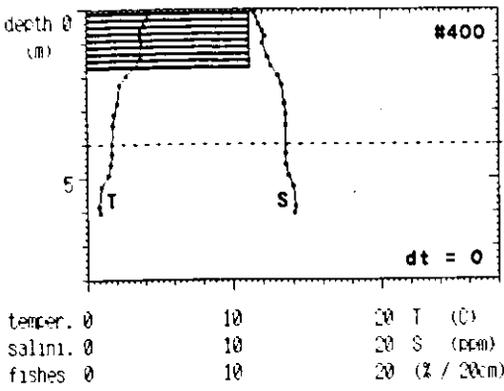


Abb.400 bis 403. Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperatur- (T) und Salzgehaltsverteilung (S) während der Frühjahrs-Schichtung. Abb.400. Bei dicker Deckschicht. Abb.401. Zwei Minuten später bei dünnerer Deckschicht. Abb.402. Nach weiteren vier Minuten bei dicker Deckschicht. Abb.403. Zwölf Tage später (Erläuterungen siehe Text)

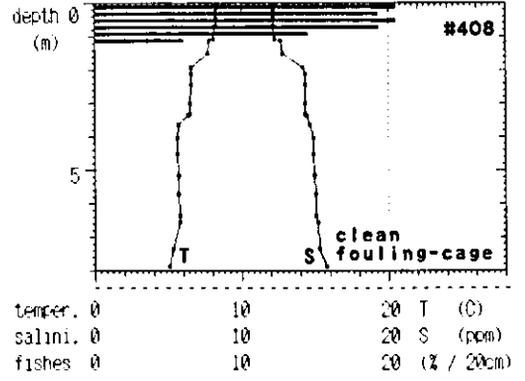
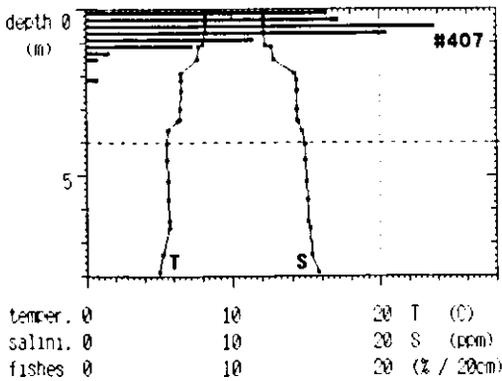


Abb.407 und 408. Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperatur- (T) und Salzgehaltsverteilung (S) zweier benachbarter Käfige, die unterschiedlich tief sind. Abb.407. 4 Meter tiefer Käfig. Abb.408. 8.6 Meter tiefer Käfig; letzterer ist der spätere "fouling-cage" in noch unbewachsenem Zustand (Erläuterungen siehe Text)

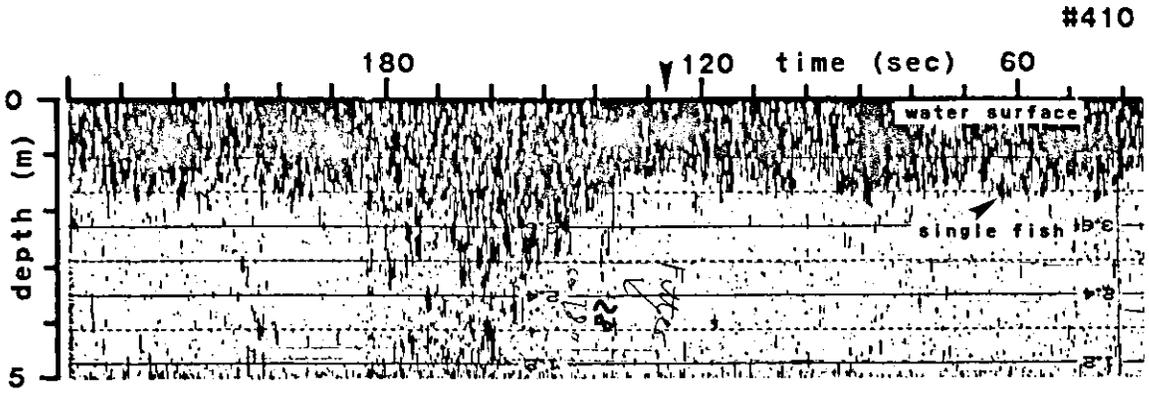
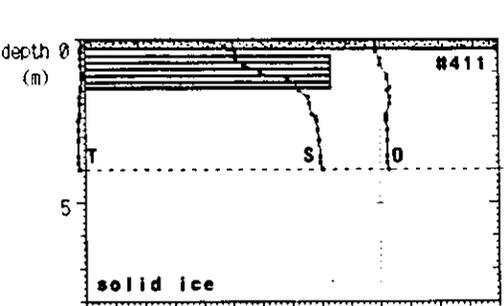


Abb.410. Analogaufzeichnung des SONAR-Systems beim Füttern der Tiere aus dem Käfig, der in Abb.408 dargestellt ist (Meßanordnung siehe Abb.16). Die Fische tauchen nur ganz kurz hinter den absinkenden Futter-Pellets her (Fütterung: Pfeil).



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)

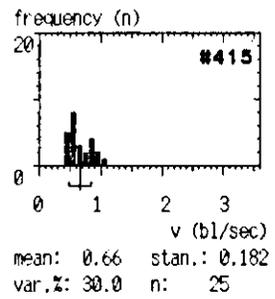
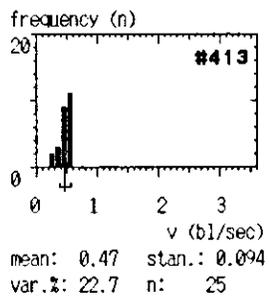
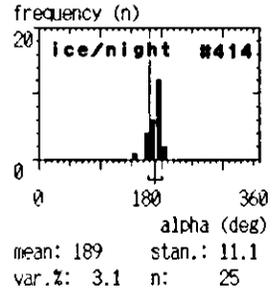
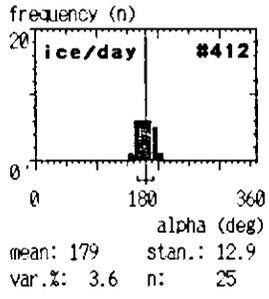


Abb.411. Häufigkeitsverteilung des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperatur- (T), Salzgehalts- (S) und Sauerstoffverteilung (O) unter einer soliden Eisdecke von 30 cm Dicke. Die horizontale gestrichelte Linie zeigt die Tiefe des Netzbodens an. Abb.412/413. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (alpha) und der Schwimgeschwindigkeit (v) unter dem Eis bei Tage. Abb.414/415. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (alpha) und der Schwimgeschwindigkeit (v) unter dem Eis in der Nacht (Erläuterungen siehe Text)

Beobachtungen unter dem Eis

Die Abb.411 zeigt die Situation in einem sehr strengen Winter unter einer 30 cm dicken Festeisdecke: Die Tiere meiden die direkte Nähe des Eises und schwimmen alle in einer 1.2 Meter dicken Schicht, die eine mittlere Temperatur von -0.28 Grad Celsius aufwies. Bedingt durch den Süßwasserausstrom der Schwentine (geographische Lage siehe Abb.608), war in dieser Schicht das Wasser relativ salzarm und warm. An anderen Stellen der Kieler Förde betrug zu dieser Zeit die Temperaturen teilweise -0.98 Grad Celsius. Bei Temperaturen unterhalb von -0.5 bis -0.7 Grad sind für Brackwasser-Netzkäfiganlagen große Mortalitäten durch Eisbildung im Fischgewebe beschrieben (SAUNDERS & HENDERSON 1975, KLEIN 1974, KOOPS 1972). Der Salzgehalt der Förde zu dieser Zeit von etwa 20 ppm S entspricht einer Gefrierpunktserniedrigung von -1.08 Grad Celsius (SCHLIEPER 1972). Die Gefrierpunktserniedrigung des Blut-Plasmas von Regenbogen-Forellen liegt im Bereich von -0.57 Grad (PARRY 1961) bis -0.68 Grad (SAUNDERS & HENDERSON 1975), so daß eine Überwinterung in Brackwassergebieten bei Temperaturen unter $.5$ Grad sehr riskant ist (SAUNDERS 1984, ACKEFORS et al. 1983).

Das Wasser direkt unterhalb der Fischschicht hatte eine Temperatur von -0.43 Grad Celsius. Ob die Tiere tatsächlich selbst derart geringe - aber lebenswichtige - Temperaturgradienten registrieren können, oder ob aus anderen Gründen die Fische in dem minimal wärmeren Bereich des Käfigs zu finden waren, läßt sich mit den wenigen Messungen nicht klären. Auf jeden Fall überlebten fast alle Fische dieses Käfigs den sehr strengen und langen Winter im Brackwasser - ganz nahe an der Grenze des von Meeres-Netzkäfig-Farmern sehr gefürchteten "supercooling" (ACKEFORS 1983, BRETT 1970, SMITH 1958).

Die Schwimmgeschwindigkeits- und alpha-Verteilungen zeigen die Abb.412/413. Die Fische schwammen sehr gleichmäßig und ausgerichtet und für die Temperatur und den Ernährungszustand erstaunlich schnell (seit Wochen ungefüttert, mittlere Fischlänge ca. 48 cm). In der Nacht stieg die mittlere Schwimmgeschwindigkeit noch weiter an, und die relativen Variationskoeffizienten von Geschwindigkeit und Winkel reduzierten sich - sie schwammen noch polarisierter (Abb.414/415).

Vorzugs-Temperatur

Wenn in einem Netzkäfig ein flacher vertikaler Temperatur-Gradient zwischen 25 Grad an der Oberfläche und 15 Grad in 8 Meter Tiefe vorhanden ist, sollten die Forellen überwiegend in einer Zwischenschicht von etwa 22 Grad anzutreffen sein (McCAULEY & CASSELMANN 1980), bzw. bei kälterem Wasser mindestens in der wärmsten Schicht. Dieses traf zwar oft zu, jedoch häufig wurden auch Fischverteilungen angetroffen, bei denen die Fische sich z.B. vorzugsweise bei 5 Grad aufhielten, obwohl eine Schicht mit 6 Grad für die Fische erreichbar war (Abb.420). Erst als hochauflösende Zeitreihen der Temperaturverteilungen in den Netzkäfigen aufgenommen wurden, fand sich eine Erklärung: Im Gegensatz zu den üblicherweise

zur Untersuchung von Temperatur-Präferenzen eingesetzten Temperatur-Organen (Reviews in McCAULEY 1977, Fry 1958) war in den Netzkäfigen nicht nur ein T-Gradient vorhanden, sondern dieser schwankte zusätzlich sowohl bezüglich seines Ortes als auch bezüglich seiner Stärke. Hervorgerufen wurde diese Variabilität durch Schwingungen der Ausstromfahne des Kraftwerkes. Demzufolge war das warme Oberflächenwasser von z.B. 6 Grad zeitweise im Käfig vorhanden, zeitweise aber auch nicht. Würden die Fische sich in dieser 6-Grad-Schicht aufhalten, dann würde diese ihnen in unregelmäßigen Abständen wiederholt entzogen werden: Sie wären also ständigen Temperatursprüngen ausgesetzt. Das scheinen sie aber zu vermeiden und wählen deshalb lieber eine Temperatur, die zwar stärker vom Optimum abweicht, dafür aber ständig im Käfig erreichbar ist.

Temperatur-Sprünge

Da die Schwärme in den Käfigen eine große Fertigkeit bewiesen, bei Temperatur-Sprüngen in Käfigbereiche auszuweichen, die noch die alte Temperatur aufwiesen, mußte der Versuchsansatz erweitert werden: Das ATOLL, mit einem rundem Netzkäfig unter dem Beobachtungsraum montiert, wurde für mehrere Stunden in die Ausstromfahne des Kraftwerkes gelegt, damit die Fische Zeit hatten, sich an eine hohe Temperatur anzupassen. Käfig und Besatz waren so abgestimmt, daß die Tiere ruhig mit etwa 1.2 bl/sec in Form einer Fischmühle kreisten. Dann wurde das ATOLL aus der Ausstromfahne herausgezogen, und nach 30 Minuten wieder hineingezogen, wobei Hydrographie, Verhalten und Aufenthaltsort des Schwarmes registriert wurden. Für diesen Versuch lieferten in ein dünnes Kabel eingeschweißte Sensoren die Daten. Dieser Sonden-Strang war mit einem 20 kg Bleigewicht beschwert und wurde neben dem Käfig senkrecht ins Wasser gespannt, so daß kontinuierlich Temperaturdaten aus 0.5, 1.5, 2.5, 3.5, 4.5, und 5.5 m Tiefe dem Bordrechner zur Verfügung standen. Diese Anordnung ist in der rechten Hälfte der Abb.416 skizziert. Die Meßgenauigkeit betrug 0.2 Grad, die Abweichungen der Sensoren untereinander lag unter 0.05 Grad. Zusätzlich wurde noch etwa alle 10 Minuten in 8 m Entfernung zum Käfig das übliche, genauere Profil aufgenommen. Diese Anordnung erfaßte ein Temperatur-Raster des Hälterungswassers mit sehr hoher zeitlicher Auflösung.

In der Abb.416 ist ein Ausschnitt der an Bord on-line verfügbaren Analogaufzeichnung der Temperaturkurven aus den sechs Tiefenstufen über die Zeit dargestellt. In 5.5 m Tiefe ist das 1.2 Grad kalte Tiefenwasser zu erkennen, in geringeren Tiefen die vom Kraftwerk beeinflussten wärmeren Schichten. Die ersten 18 Minuten befindet sich der Netzkäfig in der warmen Ausstromfahne. Die Temperaturen schwanken periodisch um etwa zwei Grad, wobei eine Phase im linken Teil der Abbildung zu erkennen ist. In diesem Beispiel ist die Schwankungsbreite relativ groß, normal waren 0.5 bis 1.5 Grad. Nach Verlassen der Ausstromfahne (Pfeil bei Minute 18) sinkt die Temperatur im Käfig auf die zu dieser Jahreszeit üblichen Werte (März 1984). Bei Minute 53 (Pfeil) tritt der Käfig wieder in die Ausstrom-

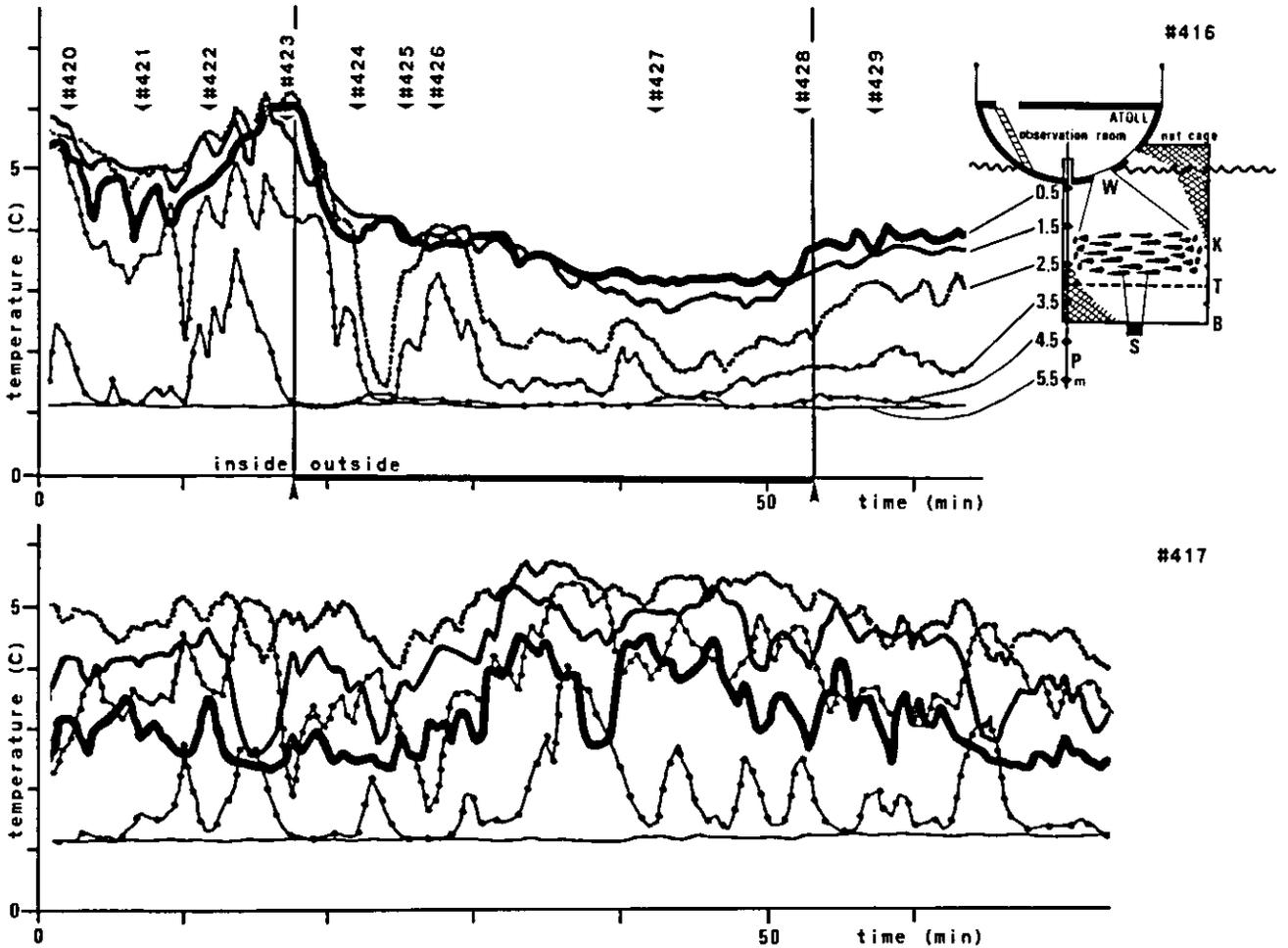


Abb.416. Temperaturverlauf aus sechs Tiefenstufen beim Verholen des Netzkäfigs aus der Ausstromfahne heraus (Pfeil bei Minute 18) und zurück in die Ausstromfahne hinein (Pfeil bei Minute 53). Im rechten Teil ist die Meßanordnung des Netzkäfigs unter dem Schwimmlabor ATOLL skizziert. B Netzboden, T zusätzlich einsetzbares Obernetz zur Begrenzung der Schwarmoberkante (wobei sich der Schwarm dann zwischen T und B befindet), K markierte Netzknoten zur optischen Tiefenbestimmung der Schwarmoberkante, S SONAR Transducer zur Bestimmung der Schwarmunterkante, W Unterwasserfenster des verdunkelten Beobachtungsraumes (Querschnitt durch den Rumpf dargestellt), P Temperatursonden-Kette. Die Nummern geben die jeweiligen Zeitpunkte und Abbinde-nummern der einzeln dargestellten Fisch-Verteilungen an. Abb.417. Schwankungsbreite des Temperaturregimes im fest in der Ausstromfahne verankerten Netzkäfig (Erläuterungen siehe Text)

fahne ein. Diese war allerdings durch eine zwischenzeitliche Reduzierung der Kraftwerksleistung weniger stark ausgeprägt.

Die Abb.419 bis 429 zeigen T-Tiefenprofile und die Fischverteilungen jeweils zu verschiedenen Zeiten, wobei die zeitliche Lage dieser Verteilungen in der Abb.416 jeweils eingetragen ist. Zur Übersicht, in welchem Bereich die T-Variationen lagen, sind alle T-Profile dieses Versuches in der Abb.419 übereinandergezeichnet: Etwa 5 Grad beträgt die Schwankungsbreite im Bereich des Netzkäfigs. In dieser Abbildung ist auch ein Salzgehalts- und ein Sauerstoffprofil mit eingetragen, das zum Zeitpunkt der Abb.425 aufgenommen wurde. In den Abb.420 bis 423, noch innerhalb der Ausstromfahne, befinden sich die Fische stets in einer Tiefe, die etwa 4.5 Grad aufweist, und nicht etwa in dem 6 Grad warmen Wasser, das nur gelegentlich im Käfig vorhanden ist. Besonders in Abb.423 wird die Fischverteilung durch das warme Oberflächenwasser von dem starken Gradienten regelrecht zusammengedrückt.

Im Verlaufe der von diesen Abbildungen abgedeckten Zeit gewöhnen die Fische sich allerdings langsam an das wärmere Wasser, so daß sie sich im Bereich der 4.7-Grad-Schicht aufhalten. Dann wird der Netzkäfig (bei Minute 18) in das kältere Wasser gezogen, wodurch die höchste im Käfig verfügbare Temperatur auf 4.2 Grad absinkt. Sofort kommen die Fische höher: In Ihrer alten Tiefenschicht von etwa 3 Metern ist die Temperatur von 5 auf 2 Grad abgesunken; alle Fische haben diese Schicht verlassen (Abb.424), und sie befinden sich jetzt nahe der Oberfläche im wärmsten Teil des Käfigs. Obwohl sie dem starken Temperatur-Sprung von 3 Grad ausweichen konnten, sind sie doch einem T-Sprung warm/kalt von einem halben Grad ausgesetzt worden. Im Verhalten der Tiere waren keinerlei Reaktionen zu erkennen, die auf eine Klinokinese hindeuteten, sondern die Fische hielten die Fischmühle mit noch größerer Disziplin ein, wobei die Geschwindigkeit von 1.24 bl/sec (var.% = 17.5, n = 10) auf 1.57 (var.% = 14.3, n = 10) etwas zunahm (dv = 27 %). Nach weiteren drei Minuten war dieser Effekt fast wieder abgeklungen, die Fische schwammen nur noch mit leicht erhöhter Geschwindigkeit von 1.30 bl/sec (var.% = 19.2; n = 10) in Oberflächennähe (dv = +5 %, Abb.425) und nach weiteren zwei Minuten wieder annähernd mit ihrer alten Geschwindigkeit (1.25 bl/sec, var.% = 20.5, n = 10, Abb.426).

Am Ende der etwa halbstündigen kalten Phase (Abb.427) schwimmen die Fische oberflächennah bei drei Grad Wassertemperatur, und zwar mit annähernd der gleichen Geschwindigkeit, die sie vorher bei 5 Grad zeigten (1.26 bl/sec, var.% = 19.0, n = 10). Anschließend steigen die Temperaturen im Netzkäfig wieder, nachdem die Versuchsanlage wieder in die Ausstromfahne zurückgezogen wurde (bei Minute 53). Die Fische folgen jetzt der 3-Grad-Schicht in die Tiefe (Abb.428 bis 430). Hierbei war keine Geschwindigkeitsänderung meßbar.

Um die Fische einem Temperatursprung in entgegengesetzter Richtung (kalt/warm) auszusetzen, wurde der Versuchsansatz geändert: Innerhalb der Ausstromfahne (Temperaturregime siehe Abb.417) wurde durch ein abgesenktes Obernetz die Schwarmoberkante der Fischmühle langsam auf 3 Meter Tiefe hinuntergedrückt

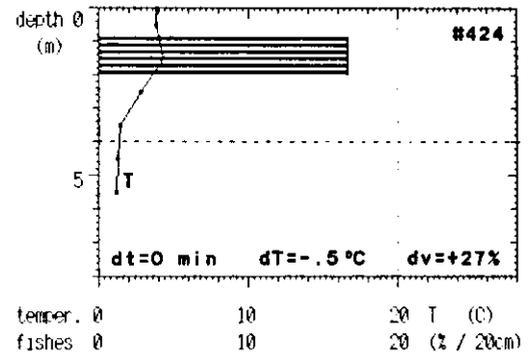
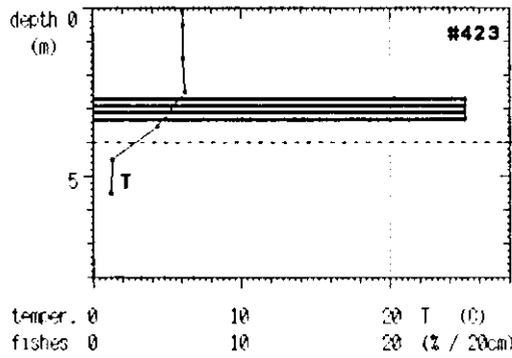
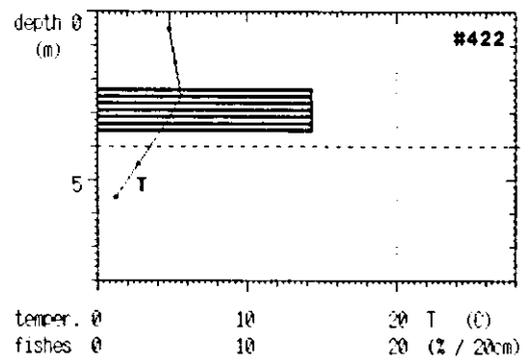
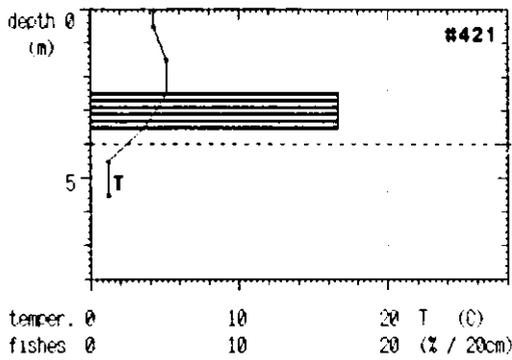
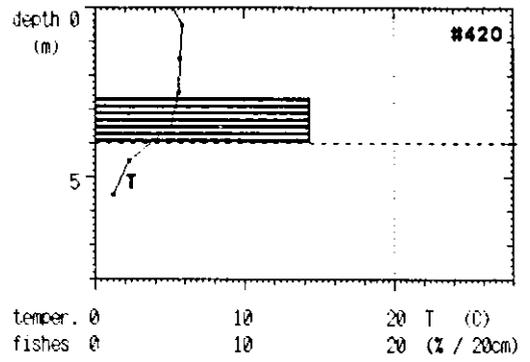
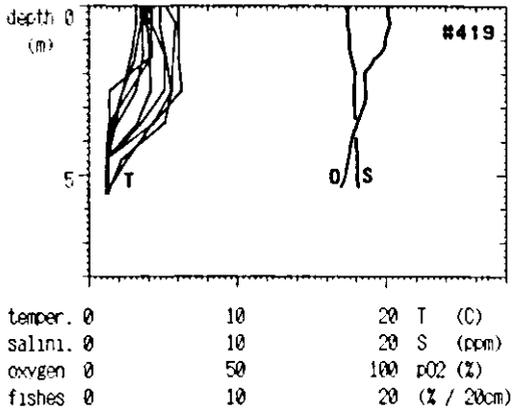


Abb.419 bis 424. Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperaturverteilung (T) beim Verholen des Netzkäfigs aus der Ausstromfahne heraus bzw. in die Ausstromfahne hinein zur Erzeugung eines Temperatursprunges warm/kalt. Abb.419. Alle Profile übereinandergezeichnet zur Veranschaulichung der Schwankungsbreite mit zusätzlicher Sauerstoff- (O) und Salzgehaltsverteilung (S) zum Zeitpunkt der Abb.425. Abb.420 bis 423. Innerhalb der Ausstromfahne. Abb.424 bis 427. Außerhalb der Ausstromfahne (Erläuterungen siehe Text)

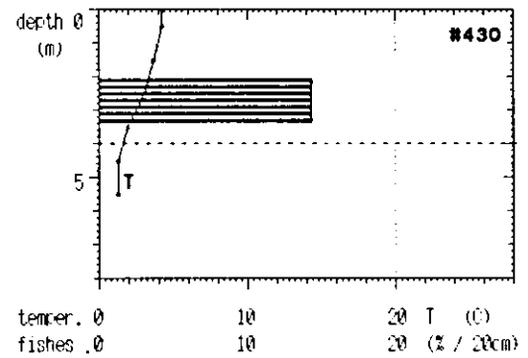
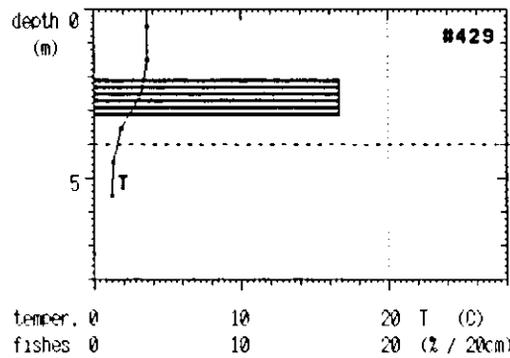
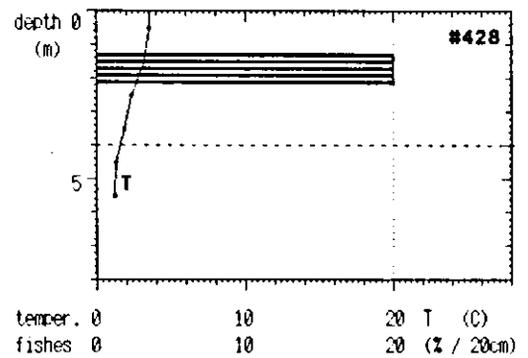
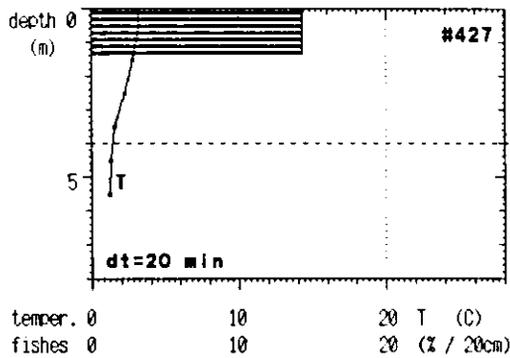
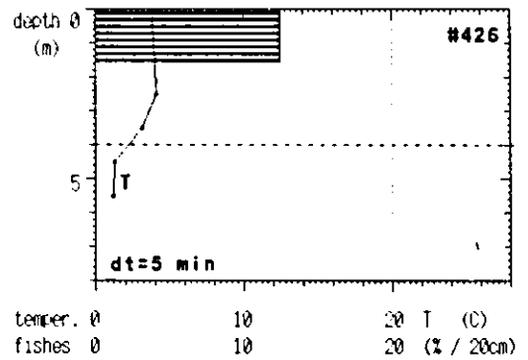
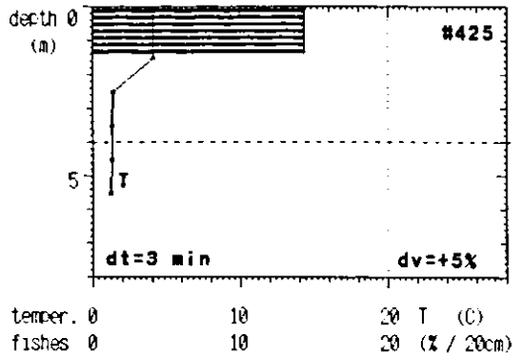
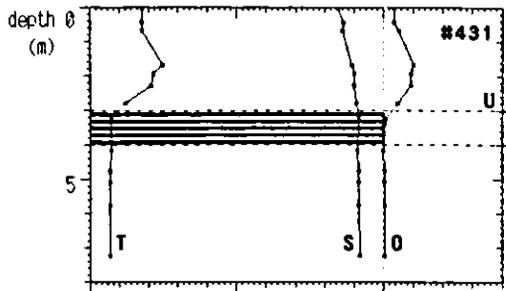
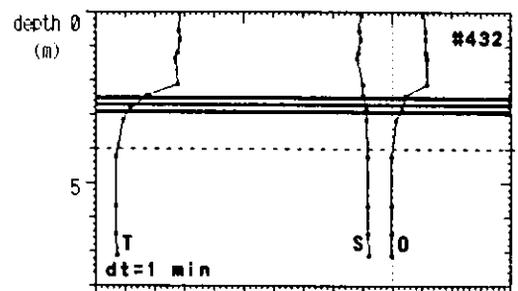


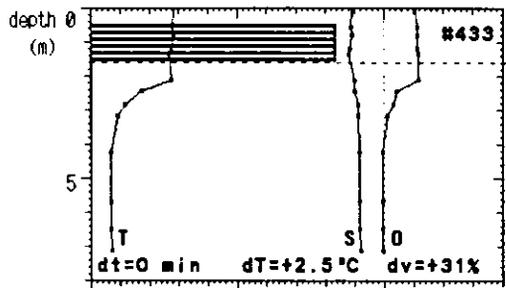
Abb.425 bis 430. Fortsetzung der Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperaturverteilungen (T) bei Erzeugung eines Temperatursprunges warm/kalt. Abb.425 bis 427. Außerhalb der Ausstromfahne. Abb.428 bis 430. Wieder in der Ausstromfahne



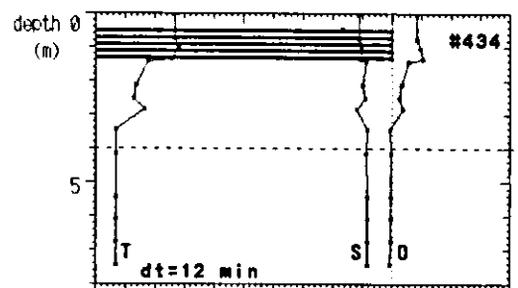
temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



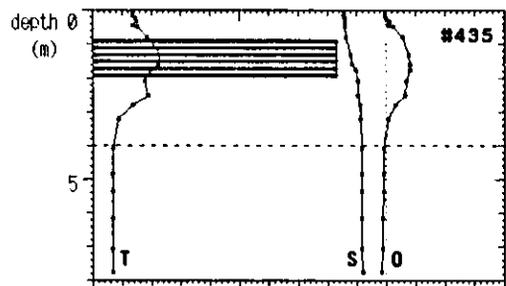
temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)

Abb.431 bis 435. Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperaturverteilungen (T) bei Erzeugung eines Temperatursprunges kalt/warm (Vergleiche mit Abb.430 = Zustand vor dem Versuch). Abb.431, Verbringen des Schwarmes in das kalte Tiefenwasser mit Hilfe eines verschiebbaren Obernetzes U, Abb.432, Zustand eine Minute nach Entfernen des Obernetzes: Die mittlerweile an das kalte Wasser adaptierten Fische verlassen dieses nicht sofort wieder. Abb.433, Verbringen des kaltadaptierten Schwarmes in das warme Oberflächenwasser durch Anheben des Bodennetzes zur Erzeugung des Temperatursprunges kalt/warm. Abb.434 und 435, Freier Zustand nach Entfernen des Unternetzes (Erläuterungen siehe Text)

(Abb.416 T bzw. 431 U), so daß sich die Tiere im kalten Tiefenwasser über 16 Stunden an eine Temperatur von etwa 1.5 Grad gewöhnen konnten. Vorher schwammen die Forellen stets in einer Schicht, die etwa 4 Grad aufwies. Auch in diesem nur ein Meter hohen, 3.8 Meter durchmessenden, runden Käfig lief die Fischmühle perfekt weiter ($v = 1.20$ bl/sec). Die Abb.432 zeigt die Fischverteilung eine Minute nach Entfernen des Obernetzes: Die Forellen bleiben trotzdem weiterhin unterhalb der Grenze zur warmen Deckschicht. Anschließend wurde der Schwarm durch vorsichtiges Hochziehen des Netzbodens in die warme Deckschicht gelenkt (Abb.433). Der Temperatursprung kalt/warm betrug 2.5 Grad. Auf einige anfängliche heftige Reaktionen, die aber auch im Zusammenhang mit der Netzmanipulation stehen könnten, zeigten die Fische fast das gleiche Verhalten, wie oben bereits für die entgegengesetzte Sprungrichtung warm/kalt beschrieben wurde: Strengeres Einhalten der Fischmühlen-Kriterien bei etwas erhöhter Schwimmgeschwindigkeit (1.14 auf 1.49 bl/sec, $dv = +31$ %). Innerhalb von weiteren 11 Minuten war die Geschwindigkeit dann wieder annähernd auf den alten Wert abgesunken (1.16 bl/sec). Nach Absenken des Netzbodens auf seine alte Tiefe bleiben die Fische dann aber in der 5-Grad-Schicht (Abb.434) an der Oberfläche, bzw. sie folgten dieser Schicht, wenn sie kurzfristig absank (Abb.435).

Die in Form einer Fischmühle gehaltenen Forellen stellen sich mit großer Präzision in einer Schicht ein, die eine bestimmte Temperatur hat. Verändert diese Schicht ihre Lage, so folgen die Tiere ihr. Das Auswahlkriterium für die Temperatur ist nicht ausschließlich die absolute Nähe zum Temperatur-Optimum von 22 Grad: Es wird zwar eine dem Optimum möglichst naheliegende Temperatur gewählt, aber nur, wenn diese Temperatur auch längere Zeit ununterbrochen im Käfig verfügbar ist. Die Tiere vermeiden also Temperatursprünge. Zwingt man ihnen einen Temperatur-Sprung auf, so ist die Reaktion beim Sprung kalt/warm und beim Sprung warm/kalt prinzipiell die gleiche: Die Schwarmformation wird präziser eingehalten und die Schwimmgeschwindigkeit erhöht sich um ca. 30 Prozent, sie fällt dann aber langsam wieder ab, und erreicht nach fünf Minuten etwa den alten Wert.

1.4.2. Einfluß des Sauerstoff-Gehaltes

Sauerstoff-Mangel

Am 19. August 1982 konnte eine ungewöhnliche Sauerstoffsituation in den Netzkäfigen beobachtet werden. Bedingt durch den Auftrieb von kaltem und fast anoxischem Tiefenwasser fand an diesem Tag in der Kieler Förde ein erhebliches Fischsterben statt. In der Hörn (geographische Lage siehe Abb.608) betrug die Sauerstoffsättigung nur 5 %, und am Meeresboden lagen in großen Mengen tote Plattfische, Aalmuttern, Dorsche und Aale. In unserem Experimentiergebiet durchströmte an der Oberfläche die etwa ein Meter dicke, drei Grad wärmere und fast sauerstoffgesättigte Kühlwasserfahne des Kraftwerks langsam die Käfiganlage. Unterhalb von 1.5 m Tiefe betrug in den Netzkäfigen die Sauerstoffsättigung weniger als 32 %. Werte zwischen

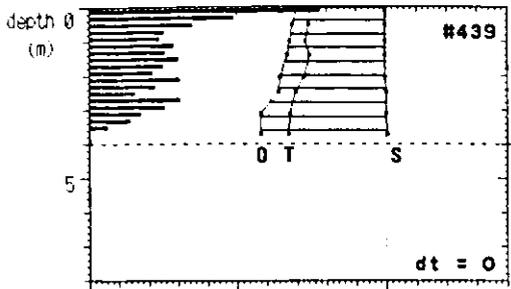
50% und 30 % werden in der Literatur für Regenbogen Forellen als Letalkonzentrationen angegeben (ALABASTER et al 1957, BENFEY & SUTTERLIN 1984, FRY 1971, HOLETON & RANDALL 1967, IRVING et al. 1941, KLIASTORIN & TITOVA 1975, KUTTY 1968).

Die Fische in den Käfigen schwammen alle extrem eng nebeneinander mit großer (etwa 1.8 bl/sec) und sehr gleichmäßiger Geschwindigkeit in Form einer Fischmühle, ohne daß irgendwelche heftige Reaktionen zu verzeichnen waren, wie sie bei Sauerstoffmangel sonst häufig beobachtet wurden (DAVIS 1975, HÖGLUND 1961, ERICHSEN-JONES 1952 und eigene Beobachtungen an Forellen in Aquarien). Bereits zwei Stunden später war die Gefahrensituation wieder vorbei, und fast alle Fische hatten überlebt. Allerdings waren doch an diesem Tag von etwa 3000 Fischen in jedem Käfig einige Dutzend gestorben (normal waren ein oder zwei Tote pro Tag und Käfig). Hierbei handelte es sich größtenteils um Tiere, die zwar einen gesunden äußeren Eindruck machten, die jedoch auf irgendeine Weise in ihrer Schwimmfähigkeit behindert waren, z.B. Tiere mit einer Rückgratverkrümmung oder mit abgebrochenen Schwanzflossen.

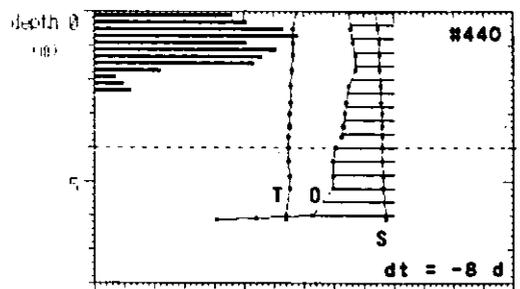
Eine derart krasse und interessante Situation ist in den darauf folgenden Jahren, nachdem bessere Meßmöglichkeiten installiert waren, zwar nicht wieder aufgetreten, aber aus allen Registrierungen sind in diesem Kapitel diejenigen dargestellt, in denen besondere Sauerstoff-Bedingungen auftraten. Berücksichtigt wurden nur Messungen, bei denen gleichzeitig ein möglichst geringer Gradient in der Temperatur und im Salzgehalt vorhanden war.

In den Abb. 439 bis 458 sind die Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe zusammen mit den Temperatur-, Salzgehalts- und Sauerstoff-Profilen dargestellt. Da für die Interpretation der Ergebnisse jeweils die Abweichung des Sauerstoffangebotes von dem 100 % Sättigungswert von Bedeutung ist, wurde dieser jeweils durch die gepunktete senkrechte Linie in den Abbildungen markiert. Diese Linie entspricht dem Normalzustand, auf den die Physiologie der Forellen angepaßt ist. Jede Abweichung von dieser Linie stellt einen Zustand dar, der im normalen Lebensraum der Forellen selten vorkommt. Sowohl ein Sauerstoffdefizit als auch ein Sauerstoffüberschuß wird im Sinne dieser Untersuchung als Umweltverschlechterung gewertet. Der Bereich zwischen dieser Linie und der tatsächlich gemessenen Sauerstoff-Kurve ist in den Abbildungen horizontal schraffiert, um das Maß der Umweltverschlechterung zu verdeutlichen. Sättigungswerte von unter 40 % sind kritisch (siehe Autorenliste oben), und auch eine Übersättigung kann schädlich oder tödlich sein (MELDRIM unveröffentlichte Daten zitiert von GIFT 1977, REYNOLDS & THOMSON 1974). Die Höhe der kritischen Konzentration einer Übersättigung ist in der Literatur umstritten; prinzipiell kann aber bereits eine Übersättigung von wenigen Prozent über 100 bei bestimmten Randbedingungen die gefürchtete Gasblasenkrankheit auslösen.

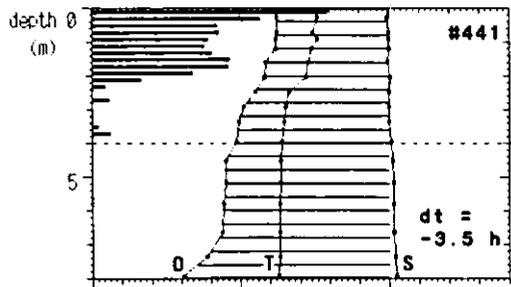
In dem bereits beschriebenen Netzkäfig der Abb.300, der hier zum Vergleich nochmals als Abb.440 dargestellt ist, war die Fischverteilung bei relativ gut durchmischten Verhältnissen dargestellt. Mit 85



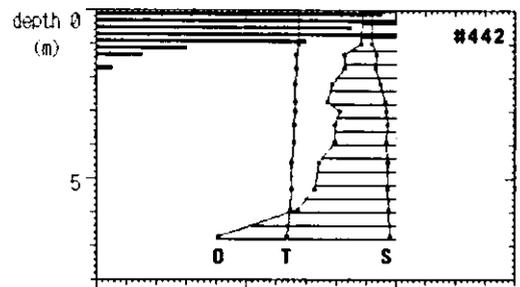
temper.	0	10	20	T (°C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO ₂ (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (°C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO ₂ (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (°C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO ₂ (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (°C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO ₂ (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)

Abb.439 bis 442. Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperatur- (T), Salzgehalts- (S) und Sauerstoffverteilung (O) bei Sauerstoffschichtungen. Die Abweichung von der 100% Sättigungslinie ist horizontal schraffiert, um das Sauerstoff-Defizit leichter optisch erfassbar zu machen. Abb.439. Käfig in relativ schlechtem Sauerstoffregime bei 60 bis 70 % Sättigung. Abb.440. Zum Vergleich ist der gleiche Käfig bei besseren Sauerstoffverhältnissen acht Tage vorher dargestellt (entspricht Abb.300). Abb.441. Zum Vergleich ist der gleiche Käfig (wie Abb.439) bei etwas dünnerer Sauerstoff Deckschicht 3,5 Stunden vorher dargestellt. Abb.442. Beispiel einer sehr dünnen Sauerstoffdeckschicht bei gleichzeitig fehlender Schichtung der Temperatur und minimaler Schichtung des Salzgehaltes in einem sehr tiefen Käfig (siehe zum Vergleich Abb.444, die den gleichen Käfig bei aufgelöster Sauerstoffschichtung 11 Stunden später zeigt)

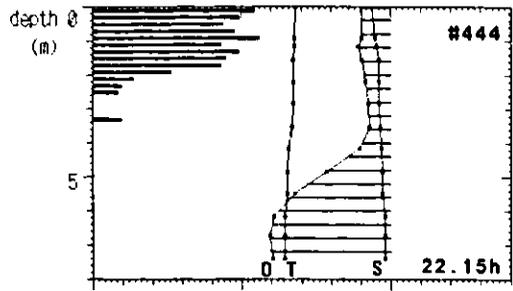


% Sauerstoffsättigung besteht zwar in dem Käfig kein optimaler Zustand, aber Sauerstoffwerte in diesem Bereich verursachen noch keine großen physiologischen Veränderungen (BASU 1959, FRY 1971). In Forellenteichen herrschen üblicherweise weit niedrigere Werte, die im Bereich von 50 bis 60 % Sättigung liegen. Der gleiche Käfig ist in der Abb.439 acht Tage später bei schlechtem Sauerstoffregime dargestellt. Unter diesen Bedingungen (60 bis 70 % Sättigung) teilen sich die Tiere fast auf den ganzen Käfig auf: Die Fisch-Schicht reicht jetzt einen Meter tiefer, wie ein Vergleich mit Abb.440 verdeutlicht. Schwankt die Dicke der etwas sauerstoffreicheren Deckschicht, so schwankt synchron auch die Dicke der Fischschicht, wie ein Vergleich der Abb.339 mit Abb.441 verdeutlicht (gleicher Käfig, 3.5 Stunden vorher). In diesem Fall könnte allerdings auch die Temperatur die untere Grenze des Schwarmes bestimmt haben.

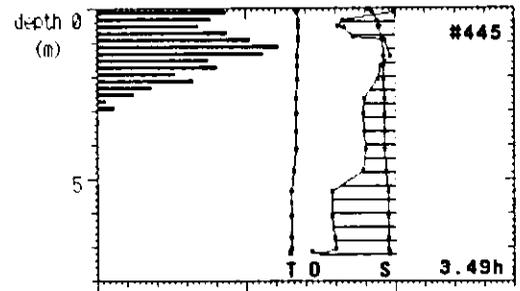
Die Abb.442 zeigt die Fischverteilung in einem 8.6 Meter tiefen Netzkäfig. In diesem Beispiel, das an einem windstillen Tag aufgenommen wurde, ist bezüglich Temperatur und Salzgehalt fast keine Schichtung vorhanden, jedoch steigt der Sauerstoff im oberen Meter um 10 %. In dieser dünnen Schicht halten sich die Fische bevorzugt auf. Die Abb.444 zeigt den gleichen Käfig 11 Stunden später, nachdem leichter auflandiger Wind die Schichtung aufgehoben hatte. Diese Fischverteilung entspricht wieder dem "Normal-Zustand" bei ungeschichteter Hydrographie, wie z.B. in Abb.440 dargestellt.

Die Abb.444 bis 449 zeigen eine Zeit-Serie, die mit dem hochauflösenden SONAR-System in dem gleichen Käfig anschließend erfaßt wurde. Die Tiere schwammen in Form einer Fischmühle mit etwa 0.6 bis 0.9 bl/sec (in der Abb.446 wurde in Ermangelung eines passenden hydrographischen Profils das der Abb.445 eingetragen, es wurde 48 Minuten vorher aufgenommen). Bei ungeschichteter Hydrographie verteilen sich die Fische relativ gleichmäßig auf die oberen zwei Meter. Ab Abb.445 schiebt sich an der Oberfläche eine etwas sauerstoffärmere, etwa einen Meter dicke Schicht in den Käfig, wobei die Temperatur sich fast überhaupt nicht und der Salzgehalt nur wenig ändert. Auf dieser und in den beiden folgenden Abbildungen ist nun dort eine verringerte Fischhäufigkeit zu erkennen. Dieses Phänomen verschwand, als das sauerstoffärmere Wasser im Käfig nicht mehr nachzuweisen war (Abb.448 und 449). Eine ähnliche Situation, in der eine oberflächennahe sauerstoffärmere Schicht gemieden wurde, zeigt auch die Abb.450, die einen Tag später in einem anderen Käfig aufgenommen wurde.

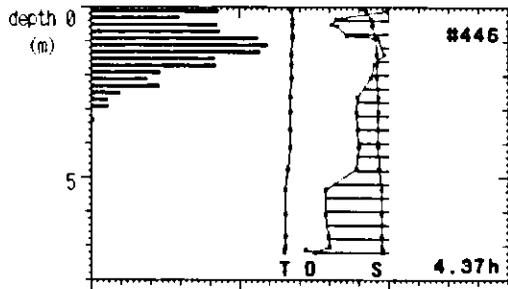
Einer der Netzkäfige wurde nicht gereinigt, so daß die Netzwand mit Miesmuscheln fast vollständig zuwuchs; dieser wird künftig mit "fouling-cage" bezeichnet. Als das Netz noch voll wasserdurchlässig war, entsprachen sowohl Hydrographie als auch Fischverteilung der der Nachbarkäfige (vergleiche Abb.407 mit Abb.408, letzterer beschreibt den noch unbewachsenen "fouling-cage"). Später verhinderten dann die Muscheln den Wasseraustausch in zunehmendem Maße, so daß die Fische im "fouling-cage" den Sauerstoffgehalt des Wassers durch ihre Atmung reduzierten (die Muscheln trugen zusätzlich durch ihre Atmung hierzu bei). Die Abb.450 zeigt Hydrographie und Fisch-



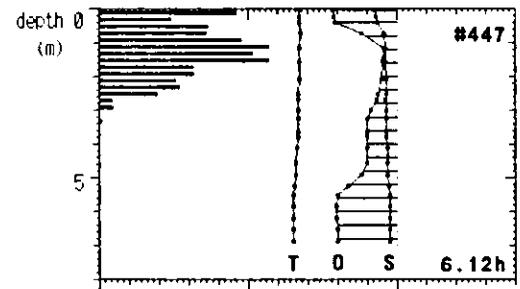
temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



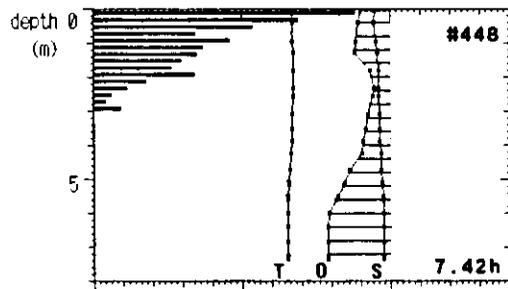
temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



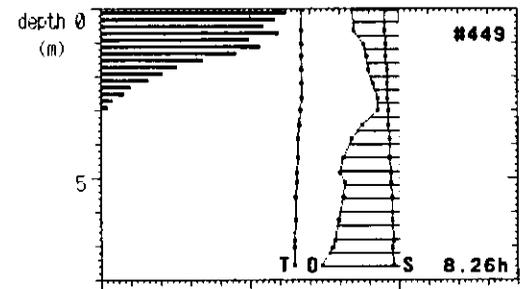
temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)

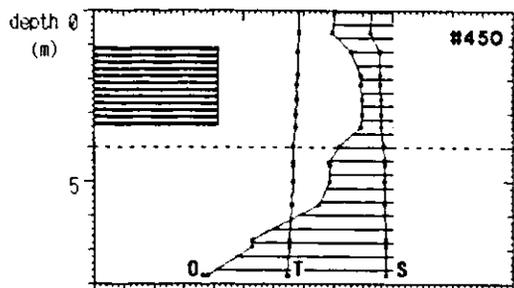


temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)

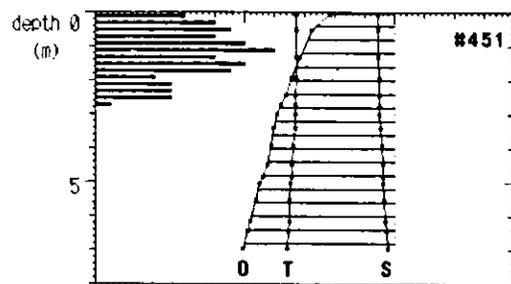


temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)

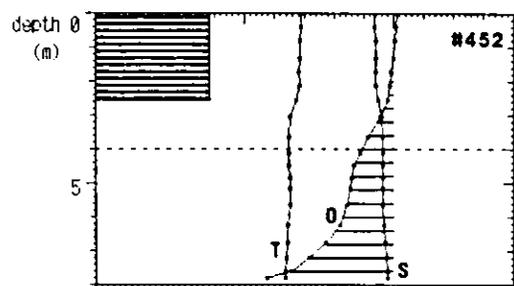
Abb.444 bis 449. Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperatur- (T), Salzgehalts- (S) und Sauerstoffverteilung (O). Zeitserie mit zeitweise vorhandener dünner Deckschicht von geringfügig sauerstoffärmerem Wasser. Die Uhrzeit ist jeweils in der unteren rechten Ecke angegeben (Erläuterungen siehe Text)



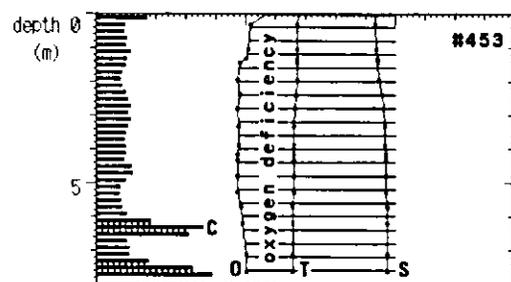
temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



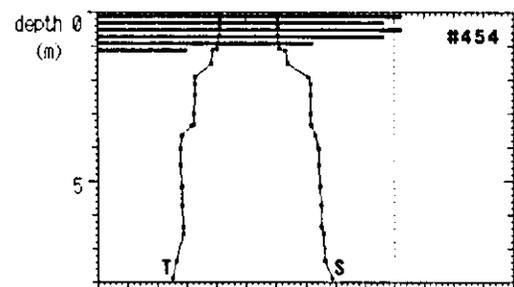
temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



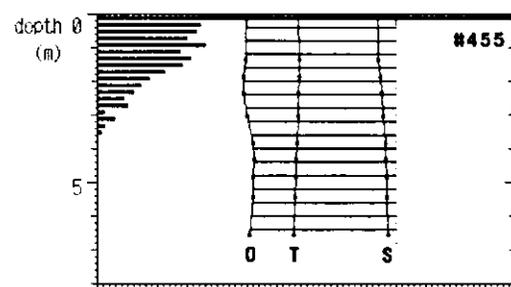
temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)

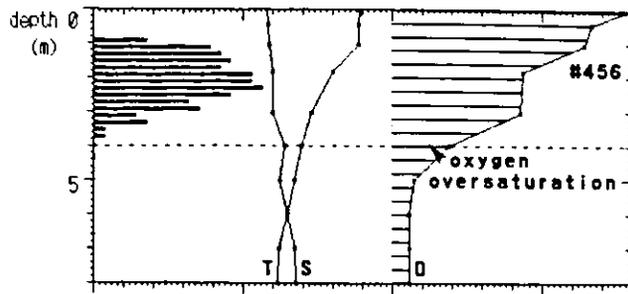
Abb.450 bis 455. Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperatur- (T), Salzgehalts- (S) und Sauerstoffverteilung (O). Verhältnisse in dem zugewachsenen Käfig ("fouling-cage"). Abb.450, 451. Vergleich eines unbewachsenen Nachbarkäfigs (links) mit dem "fouling-cage" (rechts) bei vorhandenem Sauerstoff-Gradienten. Abb.452, 453. Entsprechender Vergleich vier Tage später (links im Kontrollkäfig, rechts im "fouling-cage") bei etwa 50 % Sauerstoff-Sättigung und aufgelöstem Gradienten (die gepunkteten Bereiche der Fischverteilung werden durch das Eich-Objekt C hervorgerufen bzw. sie sind ab 7.2 Meter systembedingt und bedeuteten keine erhöhte Fischhäufigkeit; diese Abbildung entspricht der hochauflösenden Darstellung der Abb.18). Abb.454. Vergleich mit den Verhältnissen vor dem Zuwachsen fünf Monate vorher bei guter Sauerstoffversorgung (entspricht Abb.408). Abb.455. "fouling-cage" während einer Fütterung (Erläuterungen siehe Text)

verteilung aus einem unbewachsenen Nachbarkäfig, die Abb.451 beschreibt den "fouling-cage": Die Sauerstoffsättigung ist in einigen Tiefen bis zu 30 % niedriger als in den anderen Käfigen. Es ist aber ein deutlicher Gradient im Sauerstoff vorhanden, und die Fische halten sich bevorzugt in der günstigeren Zone auf.

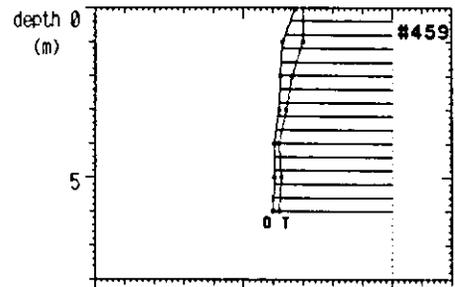
Vier Tage später war der Sauerstoff dann über die ganze Käfigtiefe gleichmäßig auf ca. 50 % Sättigung abgesunken (Abb.453). Die Abb.452 zeigt wiederum die Verhältnisse im unbewachsenen Nachbarkäfig. Bei diesen durchmischten, sauerstoffarmen Bedingungen teilten sich die Fische gleichmäßig über das gesamte Käfigvolumen auf. Sie schwammen aber immer noch in Form der Fischmühle, allerdings recht langsam. Die Abb.454 zeigt zum Vergleich noch einmal den unbewachsenen Zustand fünf Monate vorher, wo sich die - allerdings etwas geringere - Fischmenge ausschließlich in den oberen 1,2 Metern aufhielt. Auffällig ist weiterhin, daß die außerhalb vorhandene Schichtung der Hydrographie (Abb.452) im "fouling-cage" fast nicht mehr vorhanden ist. Hierauf wird noch gesondert eingegangen. Zum Füttern löste sich die gleichmäßige Fisch-Verteilung jedoch auf, und die Forellen schwammen für einige Minuten mehr in Oberflächennähe (Abb.455). Die Fische in diesem Käfig fraßen allerdings sehr schlecht, und ließen viel Futter ungenutzt in die Tiefe versinken.

Sauerstoff-Übersättigung

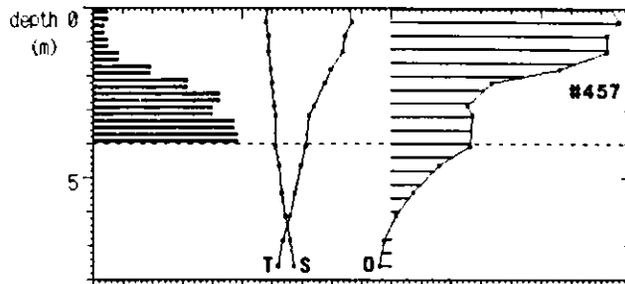
An windstillen Tagen im Sommer war gelegentlich während starker Phytoplankton-Blüten in Oberflächennähe eine erhebliche Sauerstoff-übersättigung zu registrieren (siehe z.B. Sauerstoff-Profil der Abb.457). Die Abb.16 zeigt im linken Teil ein Echogramm, aufgenommen mit der im rechten Teil der Abbildung skizzierten Meßanordnung: Der Schwinger war unter dem Netz am Meeresboden mit Strahlrichtung nach oben montiert. Man erkennt im Echogramm die Netzunterkante (net wall), die Wasseroberfläche mit kleinen Wellen, die einzelnen Fische und langsam absinkendes Futter (Pfeil). In etwa einem Meter Tiefe ist eine ganz scharfe Schwarmgrenze ausgeprägt, über der fast kein Fisch schwimmt. Selbst als Futter in diesen Käfig geworfen wird (Pfeil) schießen die Forellen nicht in der sonst üblichen Art wild an die Wasseroberfläche, sondern warten mit dem Fressen, bis das Futter durch die übersättigte Schicht abgesunken ist. Nach unten tauchen sie in der üblichen Weise hinter dem Futter her, was am ausbeulenden Unternetz erkenntlich ist. In dem oberen Meter herrschte zu diesem Zeitpunkt eine Sauerstoffsättigung von etwa 170 %, wie das Profil in Abb.456 zeigt. Auch die Häufigkeitsverteilung dieser Abbildung bestätigt, daß der Fische den obersten Meter mit der stärksten Übersättigung meiden. Die Forellen schwammen an diesem Tag wieder auffällig stark polarisiert und mit gleichmäßiger Geschwindigkeit (0.83 bl/sec, var.% 12.9). Bemerkenswert ist, daß in dem Echogramm die Tiefe der Schwarmobergrenze über die Zeit hinweg sehr präzise eingehalten wird; es sind kaum meanderförmige Such-Schwankungen zu erkennen, die auf eine Klinotaxis hinweisen würden.



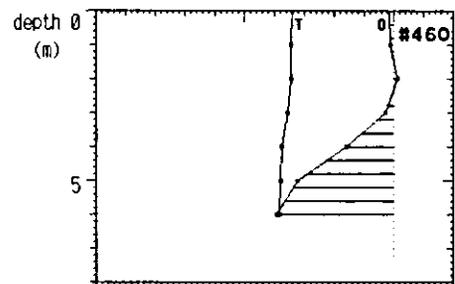
temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



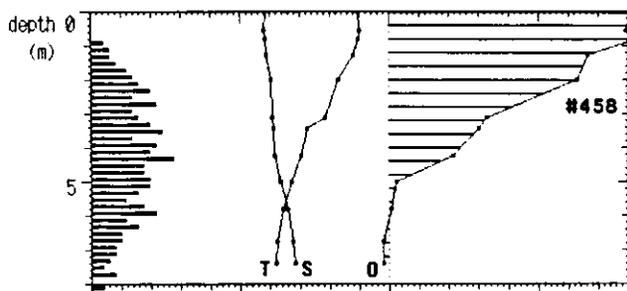
temper.	0	10	20	T (C)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)



temper.	0	10	20	T (C)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)



temper.	0	10	20	T (C)
salini.	0	10	20	S (ppm)
oxygen	0	50	100	pO2 (%)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)

Abb.456 bis 460. Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Fische über die Tiefe mit Temperatur- (T), Salzgehalts- (S) und Sauerstoffverteilung (O). Verhältnisse bei Sauerstoffübersättigung. Abb.456. Kurz vor einer Fütterung. Abb.457. Nach einer Fütterung. Abb.458. Kurz vor einer Fütterung in einem 8,6 Meter tiefen Käfig. Abb.459. Temperatur- (T) und Sauerstoffverteilung (O) außerhalb der Ausströmfanne. Abb.460. Temperatur- (T) und Sauerstoffverteilung (O) innerhalb der Ausströmfanne des ohne Leistung laufenden Kraftwerkes (Erläuterungen siehe Text)

Die Vermutung, daß in dem oberen Meter vielleicht erheblich mehr Diatomeen die Fische abschreckten, trifft wahrscheinlich nicht zu, denn die starke Phytoplankton-Blüte reichte relativ gleichmäßig bis in mindestens 2.5 Meter Wassertiefe (grobe Abschätzung unter dem Mikroskop, grobe Relativmessungen mit dem Prototyp eines LASER-Partikel-Zählers).

Nachdem die Fische gefüttert waren, löste sich die scharfe Grenze allerdings etwas auf (Abb.457), und einige Fische waren sogar in dem 170 % gesättigten Wasser anzutreffen, ohne daß Gasblasen unter der Haut oder im Auge zu entdecken waren. Bei anderen Gelegenheiten hatten wir dagegen bereits bei wesentlich niedrigeren Sauerstoffsättigungen mit der Gasblasenkrankheit Probleme.

In der Abb.457 drängen sich die Fische am Bodennetz des Käfigs. In diesem speziellen Falle zwingt der Käfig wahrscheinlich den Käfig-Schwarm tatsächlich an seiner Unterkante zusammen. Diese Vermutung wird gestützt durch die Registrierungen aus einem nahegelegenen 8.6 m tiefen Käfig, in dem einen Tag später bei sehr ähnlichen Verhältnissen die Fische sich fast über die ganze Käfigtiefe verteilten (Abb.458). Dieses war allerdings die einzige Gelegenheit, bei der sich in unbewachsenen Käfigen größere Fischmengen kontinuierlich unterhalb von 4 Metern aufhielten.

Sauerstoff-Sprünge

Die Reaktion der Forellen auf plötzliche Sauerstoff-Sprünge wurde folgendermaßen untersucht. Der Kühlwasserausstrom des Kraftwerkes läuft auch gelegentlich, ohne daß die Generatoren auf Leistung geschaltet sind. Dann ist das austretende Wasser zwar wie immer fast zu 100 % mit Sauerstoff gesättigt, hat aber eine fast unveränderte Temperatur. Die Ausstromfahne ist unter diesen Bedingungen bis zu vier Meter dick, da das Wasser ja nicht wesentlich leichter geworden ist. Die Abb.459 und 460 zeigen zwei Temperatur- und Sauerstoff-Profile, einmal außerhalb und einmal innerhalb der Ausstromfahne während einer Situation, als in der Förde durch Auftrieb von Tiefenwasser bedingter Sauerstoffmangel herrschte. In der bereits beschriebenen Weise wurden Netzkäfig und ATOLL langsam aus der sauerstoffgesättigten Ausstromfahne in das sauerstoffarme Fördewasser gezogen, wodurch die Forellen innerhalb von etwa 20 Sekunden einem Sauerstoff-Sprung von 100 % auf 63 % Sättigung ausgesetzt waren. Innerhalb weniger Sekunden zeigten sie folgende Reaktionen: Die vorher bereits vorhandene Fischmühle wurde mit erheblich größerer Präzision eingehalten, wobei sich die Schwimmggeschwindigkeit deutlich um etwa 30 % erhöhte. Dieser Effekt schwächte sich im Verlaufe von etwa fünf Minuten wieder ab. Danach schwammen die Tiere fast wieder wie vorher. Bei der Rückkehr in das gesättigte Wasser waren kaum Veränderungen im Verhalten zu registrieren - bis auf einige Fische, die gelegentlich ihren Flossenschlag einstellten, und sich mehrere Körperlängen gleiten ließen, wodurch sich ihre Geschwindigkeit geringfügig reduzierte.

Die in Form einer Fischmühle gehaltenen, kreisenden Forellen können die Grenzen von ungünstigen Sauerstoffverhältnissen erkennen und schwimmen mit großer Präzision direkt an ihnen entlang. Das trifft sowohl für zu niedrige, als auch für zu hohe Sättigungen zu. Auf Sauerstoff-Sprünge in die negative Richtung reagieren sie fast augenblicklich mit präziserer Einhaltung der Schwarmformation und mit einer deutlichen Steigerung der Schwimgeschwindigkeit. Beide Effekte klingen innerhalb von etwa fünf Minuten asymptotisch ab. Bei einer Sauerstoffverbesserung ist fast keine Reaktion zu erkennen; einige Fische stellen den Flossenschlag ein, und lassen sich ein Stück gleiten.

1.4.3. Einfluß des Salzgehaltes

Über den Einfluß des Salzgehaltes kann im Gegensatz zu den später beschriebenen Heringsversuchen bei den Forellenversuchen keine klare Aussage gemacht werden. Deshalb wurden die oben dargestellten Beispiele jeweils so ausgewählt, daß beim Salzgehalt ein möglichst geringer Gradient im Käfig vorhanden war, so daß sich ein eventuell vorhandener Salz-Effekt nur vergleichsweise gering hätte auswirken können. Die schwachen Salzgradienten, wie sie z.B. in den Abb.442 und 446 zu erkennen sind, haben anscheinend keinen großen Einfluß, denn in Abb.442 sind dort mehr Fische, während in Abb.446 weniger Fische anzutreffen sind. TESKEREDZIK (pers. Mitteilung) berichtete, daß sehr starke Salzgradienten im Bereich von 10 ppm S in einer Netzkäfiganlage in einem Fluß-Ästuar in Jugoslawien dazu führten, daß Regenbogen-Forellen und Lachse sich im unteren Teil des Netzkäfigs im salzigeren Wasser konzentrierten.

1.5. Einfluß von Käfig-Größe und -Form

Wenn Fischmühlen in der Natur freiwillig gebildet werden, und diese sich relativ leicht mit einem geeigneten Netz-Zaun an einen bestimmten Ort binden lassen, dann stellt ein derartiger Zustand auch eine ideale Möglichkeit für die Fischhaltung in der Aquakultur dar, denn dort will man ja möglichst eng zusammenlebende Fische an einem bestimmten Ort langfristig halten. Gute Kenntnisse über die Schwarm-Dynamik - auch wenn diese unter artifiziellen Bedingungen ausgeprägt werden - dürften für die Praxis der Aquakultur von Nutzen sein. Dieses Kapitel liefert Ergebnisse über den Einfluß der Netzkäfig-Bauart auf die Ausprägung des Schwarmverhaltens bei Forellen.

In dem eckigen 3 mal 3 m Käfig bildeten die Forellen zwar auch eine Fischmühle, jedoch war diese erheblich weniger präzise ausgeprägt, als wenn derselbe Käfig rund war (bei gleichem Umfang). Die Ecken des Käfigs wurden von den Tieren meist nicht ausgenutzt, sondern viele Fische schwammen in einer Kurve vor Erreichen der Ecke auf die jeweils nächste Netzwand zu, mit einem Radius, der etwa der doppelten Fischlänge entsprach. Die Schwimgeschwindigkeit im eckigen Käfig war stets deutlich niedriger, und der rel. Variationskoeffizient von v und α war stark erhöht. Viel häufiger zeigten die Fische im eckigen Käfig aggressive Verhaltensweisen (vergl.

Kapitel 1.6). Außerdem kehrte sich die Drehrichtung der Fischmühle oft um. Zumindest tagsüber war aber immer ein deutliches Kreis schwimmen zu erkennen. Die Unterschiede zwischen den Zuständen eckig bzw. rund verstärkten sich allerdings erheblich bei Dunkelheit und auch bei trübem Wasser.

Die Abb.462 zeigt ein typisches Monitorbild aus dem Käfig in eckigem Zustand. Der Pfeil (C) deutet auf das Käfigzentrum, und unter der Abbildung ist die relative Lage des Monitorbildes zum Käfig skizziert. Man erkennt, wie ein Teil der Fische noch fast parallel zur Netzwand 1 schwimmt, während ein anderer Teil schon in die neue Richtung parallel zur Netzwand 2 gedreht hat. Die Häufigkeitsverteilungen von Schwimmrichtung und -geschwindigkeit zeigen die Abb.466/467 (180 Grad beziehen sich in diesem Fall auf die Netzwand 2). Vergleicht man diese Ergebnisse mit denen eines runden Käfigs (Abb.468/469), so ist der relative Variationskoeffizient der Schwimmrichtungen etwa fünfmal höher (23.5 % / 4.4 %), d.h. die Tiere schwimmen erheblich stärker durcheinander. Außerdem zeigt die Verteilung, daß im eckigen Käfig relativ viele Fische mit entgegengesetztem Drehsinn schwimmen. Die Schwimgeschwindigkeiten sind geringer und auch unregelmäßiger, was der erheblich höhere relative Variationskoeffizient von 125.2 % verdeutlicht (runder Käfig = 22.8 %).

Die Abb.461 zeigt ein entsprechendes Monitorbild aus dem gleichen eckigen Käfig kurz vor Mitternacht bei hellem Vollmond und klarem Himmel. Die Forellen waren noch deutlich mit dem Auge durch das Unterwasserfenster zu erkennen. Unter diesen Bedingungen schwammen die Forellen völlig diffus durcheinander, mit langsamer und stark schwankender Geschwindigkeit (Abb.464/465). Die relativen Variationskoeffizienten von α und v waren sehr stark angestiegen, bei der Geschwindigkeit um 50 %. Die Tiere schwammen mit sehr stark wechselnden Geschwindigkeiten scheinbar ohne jedes System durcheinander, wobei sie sich gegenseitig und auch die Netzwand häufig berührten. Ständig standen sie sich einander im Weg und mußten dementsprechend Kurs und Geschwindigkeit korrigieren.

Da jede Richtungsänderung und auch jede Geschwindigkeitsänderung Energie verbraucht, wurde dieser Aspekt genauer untersucht. Die Reibung der Fische im Wasser ist aufgrund ihrer günstigen hydrodynamischen Eigenschaften extrem gering; Forellen und Heringe gleiten noch viele Körperlängen mit fast unverringelter Geschwindigkeit weiter, nachdem sie ihren Flossenschlag eingestellt haben. Deshalb kostet ein Abbremsen ebenfalls Energie, denn hierzu stellen die Fische meist ihre Brustflossen mit Muskelkraft quer in die Strömung. Die folgenden Abbildungen zeigen die Bahnlinien der Kopfspitze der Forellen. Auf den Bahnlinien sind alle 400 Millisekunden Zeitmarken eingetragen, und auf diesen ein Strich, der die jeweilige Körperichtung zu diesem Moment angibt. Bei gekrümmten Fischen wurde die Richtung einer Linie durch Schnauzenspitze und Fischmitte genommen. Die Silhouetten von drei Forellen sind jeweils angedeutet (zum gleichen Zeitpunkt). Die Abb.471 zeigt den eckigen 3 mal 3 m Käfig am Tage, die Abb.470 den gleichen Käfig bei Nacht. Die mittlere

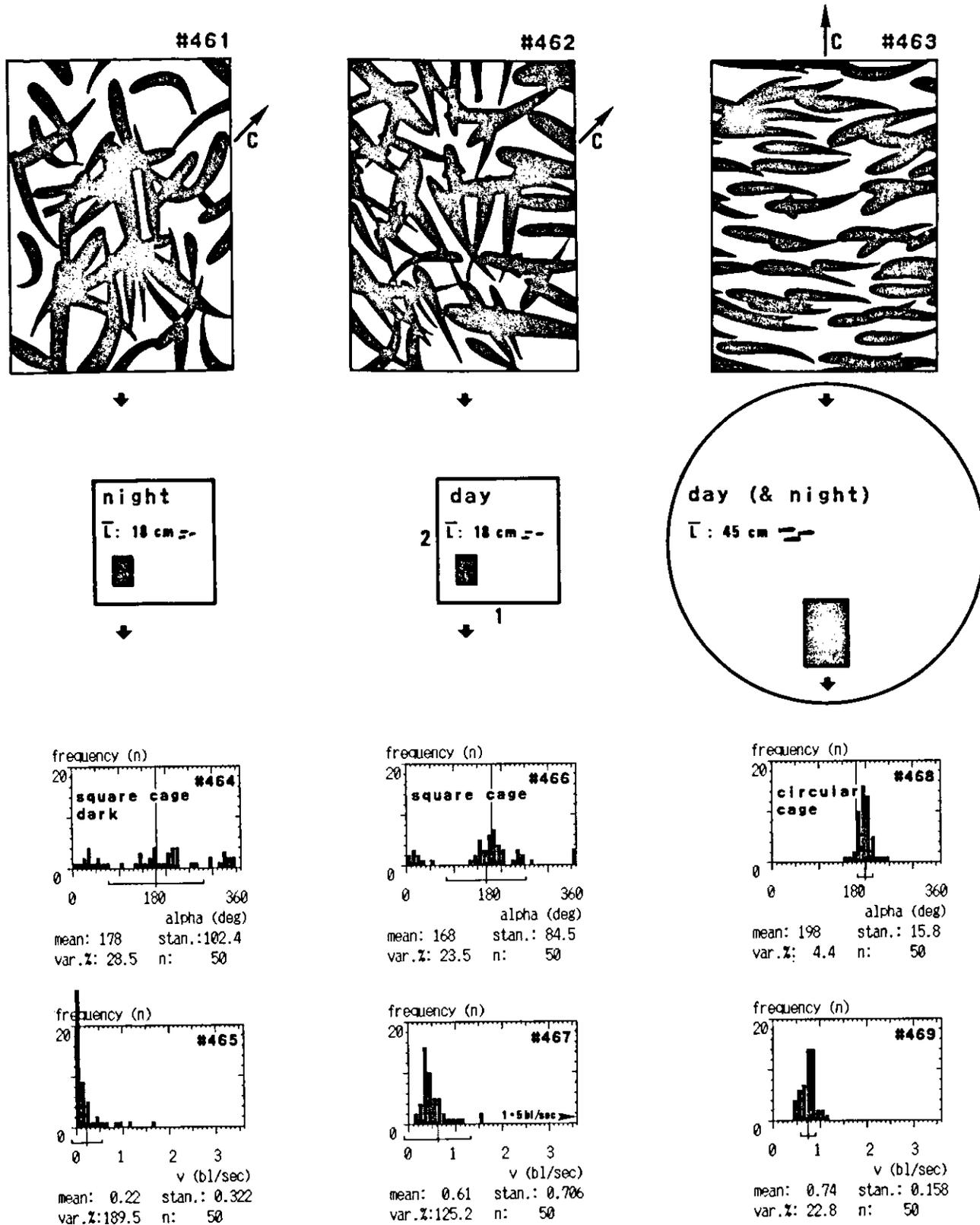


Abb.461 bis 469. Vergleich zwischen eckigen und runden Netzkäfigen. Oben: Fisch-Silhouetten von Monitor-Standbildern, C = Richtung zum Käfigzentrum, darunter relative Lage der Meßfelder in den Käfigen (Fischsilhouetten zum Größenvergleich angedeutet). Eckiger Käfig 3 mal 3 Meter, besetzt mit Fischen einer mittleren Länge von 18 cm, runder Käfig 8 Meter Durchmesser, besetzt mit Fischen einer mittleren Länge von 45 cm. Abb.461. Eckiger Käfig in der Nacht. Abb.462. Eckiger Käfig am Tage. Abb.463. Runder Käfig am Tage; dieser Zustand ist dem Zustand in der Nacht sehr ähnlich. Abb.464 bis 469. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung (alpha) und der Schwimmgeschwindigkeit (v) der entsprechenden Fischgruppen (Erläuterungen siehe Text)

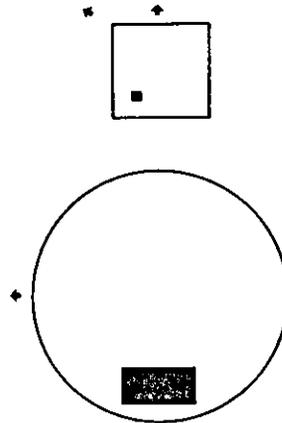
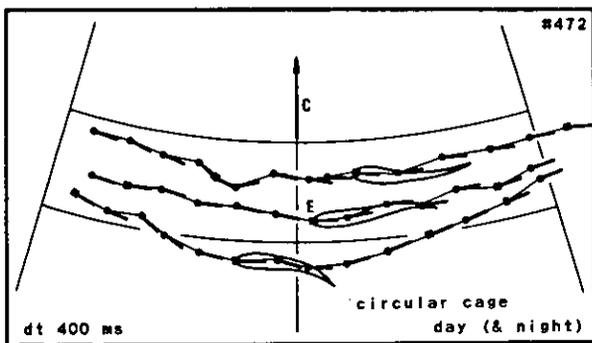
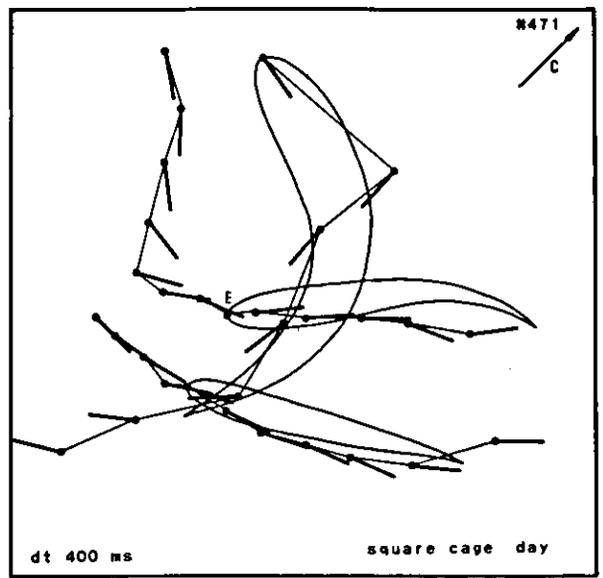


Abb.470 bis 472. Vergleich zwischen eckigen und runden Netzkäfigen. Bahnlinien der Kopfspitzen von jeweils drei Forellen (Umrisse angedeutet) mit Zeitmarken (400 ms). Die kurze Linie an jeder Zeitmarke deutet die Körperrichtung zu diesem Zeitpunkt an (vordere Körperhälfte bei gekrümmten Tieren), C = Richtung zum Käfigzentrum. Rechts unten ist die relative Lage der Meßfelder in den Käfigen skizziert. Abb.470. Eckiger Käfig in der Nacht. Abb.471. Eckiger Käfig am Tage. Abb.472. Runder Käfig am Tage; dieser Zustand ist dem Zustand in der Nacht sehr ähnlich (Erläuterungen siehe Text)

Fischlänge betrug etwa 18 cm, die Lage relativ zum Käfig zeigt die Skizze unter Abb.471. Deutlich erkennt man in beiden Abbildungen die häufigen Richtungsänderungen. In die Abb.470 sind noch die Bahnlinien einiger zusätzlicher Fische ohne Zeit- und Richtungsmarken eingetragen, die das sehr langsame Umhertreiben vieler Fische verdeutlichen sollen.

Zum Vergleich ist in einer entsprechenden Darstellung der schon in Kapitel 1.1 beschriebene runde Netzkäfig in der Abb.472 aufgearbeitet. Dieser Käfig hat zwar einen Durchmesser von 8 Metern, ist aber auch mit erheblich größeren Fischen mit einer mittleren Körperlänge von etwa 45 cm besetzt, so daß die Verhältnisse trotzdem grob vergleichbar sind. Das Verhalten der 18 cm langen Forellen im runden ATOLL-Käfig von 3.8 m Durchmesser war ganz entsprechend, wobei v sogar noch etwas höher und die relativen Variationskoeffizienten noch etwas niedriger lagen. Der optische Eindruck des Monitorbildes aus dem runden Käfig (Abb.463) und auch die alpha- und v-Verteilungen (Abb.468/469) werden in dieser Zeitreihe reflektiert: In ruhigen Bahnen ziehen die Forellen mit hoher Geschwindigkeit ihres Weges, wobei sie ohne starke Kursänderungen bei gleichmäßiger Geschwindigkeit der leichten Krümmung der Netzwand folgen (Lage im Käfig siehe Skizze neben Abb.472).

Zur Quantifizierung der Änderungen im angularen und linearen Momentum wurde im 400 ms Zeitraster die Schwimm-Richtung und -Geschwindigkeit ausgewertet und in den Abb.479 bis 484 über die Zeit aufgetragen, wobei die drei verschiedenen Zustände jeweils übereinander abgebildet sind: Oben der runde Käfig, in der Mitte der eckige, und unten der eckige nachts. Die Abb.479, 480 und 481 zeigen die Schwimmrichtungen. Der Winkel wurde relativ zur Linie C der Abb.461, 462 und 463 gemessen und um 90 Grad inkrementiert, damit tangentialparalleles Schwimmen wieder 180 Grad entspricht. Die Tangente ist in den Abb.479 bis 481 gestrichelt eingezeichnet. Da bei der Auswertung im runden Käfig fast 1/8 des Käfigumfangs im Auswertungszeitraum durchschwommen wird, ändert die Tangente ihren Winkel in dieser Zeit; es werden deshalb über den ganzen Auswertungszeitraum alle Winkel auf die Tangente senkrecht zur Linie C (Abb.472) in der Mitte des Zeitraumes bezogen, um die absoluten Kursänderungen quantitativ erfassen zu können. Die Abb.482, 483 und 484 zeigen die Schwimmgeschwindigkeiten über die Zeit.

Im runden Käfig fanden über das 4.4 Sekunden-Intervall sowohl im Winkel als auch in der Geschwindigkeit die geringsten Änderungen statt. Die hieraus abgeleiteten momentanen ($dt=400ms$), absoluten Kurs- und Geschwindigkeits-Korrekturen sind in den Abb.485 bis 490 dargestellt. Es ist deutlich zu erkennen, daß die Korrekturen im angularen Momentum im runden Käfig am geringsten waren, obwohl die Fische dort mit der höchsten Geschwindigkeit schwammen. Die meisten Korrekturen wurden in dem eckigen Käfig bei Nacht ausgeführt. Entsprechendes gilt für die Änderungen im linearen Momentum (Abb.488 bis 490). Die Flächen der Balken sind als relatives Maß für die aufzubringende Energie auf den runden Käfig normiert (= 100 %). Im Vergleich zum runden Käfig steigt der Energiebetrag für die

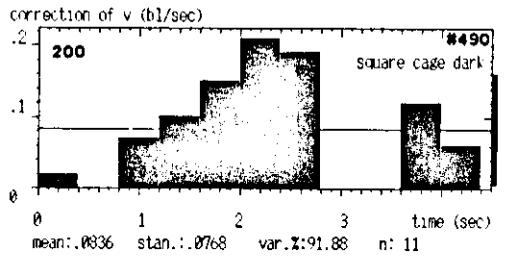
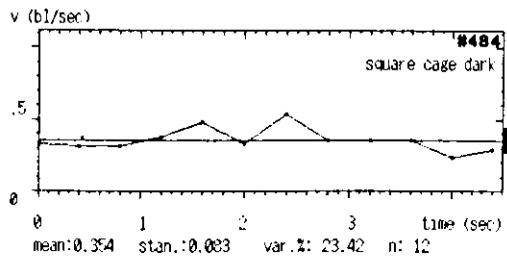
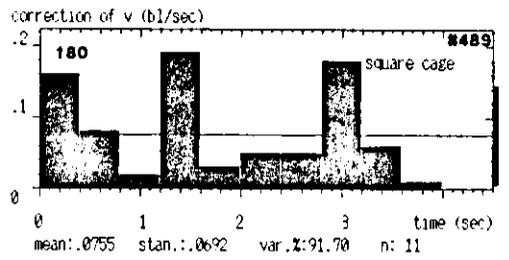
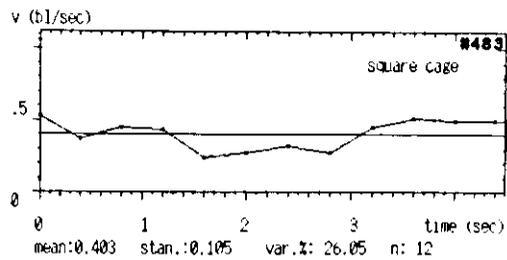
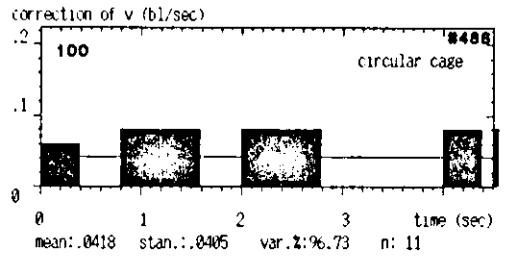
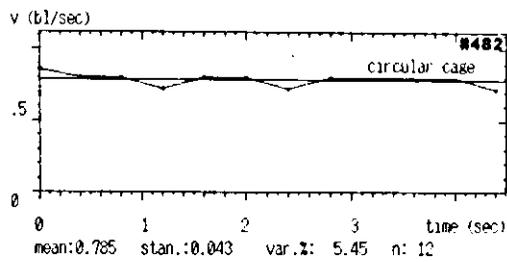
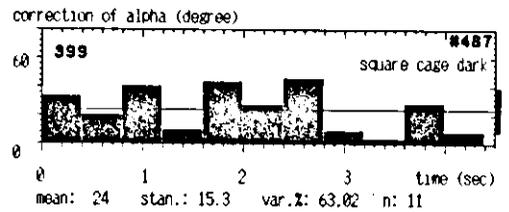
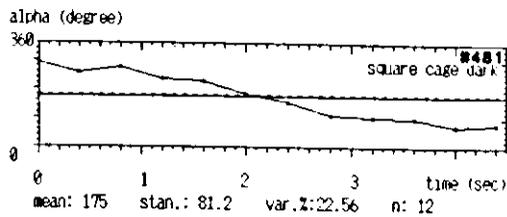
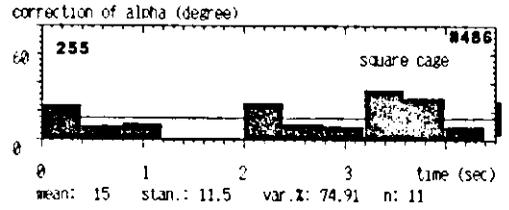
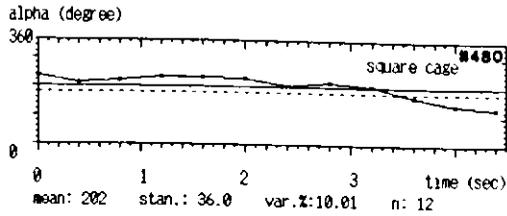
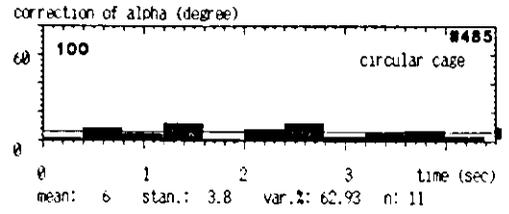
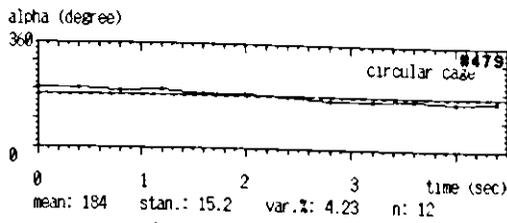


Abb.479 bis 490. Detailmessungen der Schwimmdynamik. Vergleich hochauflösender Zeitreihen zwischen den Zuständen "rund", "eckig" und "eckig nachts". Eingezeichnet sind jeweils die Mittelwerte als horizontale Linien und die Standardabweichungen als senkrechte Balken am rechten Rand; in der linken oberen Ecke ist die Summe der schraffierten Flächen angegeben als relatives Maß für die aufzubringende Energie. Abb.479 bis 481. Schwimmrichtungen. Abb.482 bis 484. Schwimmgeschwindigkeiten. Abb.485 bis 487. Innerhalb von jeweils 400 ms durchgeführte absolute Richtungskorrekturen (Änderungen im angularen Momentum). Abb.488 bis 490. Innerhalb von jeweils 400 ms durchgeführte absolute Geschwindigkeitskorrekturen (Änderungen im linearen Momentum, Erläuterungen siehe Text)

Richtungskorrektur um 155 % bzw. um 299 %, für die Geschwindigkeitskorrektur um 80 % bzw. um 100 %.

In dem eckigen Käfig, und vor allem in der Nacht, schwammen die Fische häufig gegen das Netz. Auch hierbei wird zusätzliche Energie umgesetzt, denn entweder schwimmen die Forellen dann mit einigen kräftigen Schwanzschlägen gegen das Netz und beulen es aus, und/oder sie drehen mit einer heftigen Körperbiegung seitlich ab, wobei die Kopfspitze häufig in den Maschen hängenbleibt oder zumindest an ihnen entlangreißt. Gelegentlich schwimmen in den eckigen Käfigen einzelne Fische mit hoher Geschwindigkeit in das Netz, wobei dieses weit nach außen ausgelenkt wird; aus der sich bildenden Netztasche rutscht der Fisch dann nicht seitlich ab, sondern er sinkt erst nach vielen vergeblichen Schwanzschlägen erschöpft ab.

In den runden Käfigen hingegen wird die Netzwand nur äußerst selten berührt, und wenn dieses passiert, ist der Aufprallwinkel in der Regel sehr flach, so daß ein leichtes Abdrehen ausreicht, um vom Netz freizukommen. Meist hält die Fischmühle einen Abstand von etwa 1 - 2 Körperlängen zum Netz. Dieses gilt auch für die Nacht, in der die Geschwindigkeit fast immer noch höher liegt.

In den Versuchszeiten, in denen im ATOLL-Käfig die quadratische Form eingestellt war, verschlechterte sich der äußere Zustand der Forellen innerhalb weniger Tage: Die Schnauzen waren abgeschauert und oft verpilzt, und viele Brust- und Schwanzflossen waren angebissen und/oder verpilzt; die Forellen wuchsen schlecht. Dieser Zustand verbesserte sich, wenn der Käfig wieder rund geformt wurde. Die Forellen in den runden Netzkäfigen der kommerziellen Anlage waren meist von einem ausgezeichneten äußeren Erscheinungsbild und erreichten bemerkenswert gute Wachstumsleistungen.

Obwohl Berührungen der Fische untereinander in den runden Käfigen viel seltener sind, wurde unter sonst gleichen Bedingungen in runden Käfigen immer ein erheblich geringer Individualabstand gemessen. Die Distanz-Messungen können hier zwar nicht detailliert abgehandelt werden, jedoch geht Besagtes schon aus folgender einfachen Überlegung hervor: In den Zuständen eckig und besonders eckig/dunkel waren die Fische fast gleichmäßig sowohl von einer Käfigwand zur gegenüberliegenden als auch über die gesamte Käfigtiefe verteilt, oft bis in unmittelbaren Kontakt zum Netz. In dem runden Käfig hingegen wurde die in Abb.494 dargestellte Verteilung der Fische über einen horizontalen Käfigschnitt registriert (nur eine Hälfte gemessen, die andere wurde spiegelbildlich ergänzt): Sowohl der Randbereich als auch das Zentrum des Käfigs werden von den Fischen gemieden, dafür konzentrieren sie sich in Form eines Ringes, eben der typischen Fischmühle. Bereits hieraus ergibt sich ein etwa 30 % reduzierter Abstand der Fische zueinander. Den vertikalen Aspekt zeigt Abb.300, wodurch der Abstand nochmals innerhalb des Fisch-Torus um etwa 50 % sinkt.

Die bisherigen Betrachtungen für eckige Käfige bezogen sich auf relativ kleine Käfige. Wichtig für diesen Aspekt ist nicht die absolute Käfiggröße, sondern das Größenverhältnis von Käfig/Fisch: Ein Schwarm von 6 cm langen Heringen bildet bereits in einem runden

Kescher von 40 cm Durchmesser eine Fischmühle. In dem großen 10 mal 10 m Netzkäfig bildeten die Forellen meistens auch eine deutlich ausgeprägte Fischmühle. Diese nutzte oft gar nicht die ganze Käfigfläche aus, sondern kreiste gelegentlich auch nur in einem Teilbereich des Käfigs. Die Fische in diesem sehr großen Käfig waren ebenfalls in einem sehr guten äußeren Zustand, obwohl der Käfig eckig war. Wenn eine schnell kreisende Fischmühle eine Netzwand erreicht, treffen die Rand-Tiere unter ganz flachem Winkel auf das Netz bzw. geraten in den Bereich, in dem das Netz mit Auge oder Seitenlinienorgan wahrgenommen werden kann. Diese Tiere brauchen dann ihren Kurs nur geringfügig zu ändern, damit die sich drehende Fischmühle quasi "weich abprallt". Exakte Angaben zur optimalen Käfiggröße können mit den bisher ausgewerteten Daten noch nicht gemacht werden. Ganz grob läßt sich für Forellen sagen, daß in runden Käfigen bereits ab einem Käfigdurchmesser/Fischlängen-Verhältnis von 3/1 die Bildung von gut ausgeprägten Fischmühlen beginnt, in eckigen Käfigen erst ab einem Verhältnis von 10/1, wobei diese Zahlen für die Nacht auf mindestens das Doppelte zu erhöhen sind.

Die Form und Größe eines Netzkäfigs sind von erheblicher Bedeutung für Verhalten, Energetik und allgemeinen Zustand der gehälterten Forellen. In einem zu kleinen Netzkäfig - vor allem bei eckiger Bauart - verletzen die Tiere sich häufig am Netz und an Artgenossen und haben einen schlechten äußeren Zustand. Sie schwimmen auf unregelmäßigen Kursen mit niedrigen, stark schwankenden Geschwindigkeiten im Käfig durcheinander. Dieser Zustand verschlechtert sich noch in der Nacht. Die Ausbildung einer Fischmühle findet erst ab einer bestimmten Käfiggröße statt, wobei dieses Verhaltensphänomen in Käfigen runder Bauart leichter und bereits bei kleinerer Baugröße einsetzt. Obwohl bei Ausbildung einer Fischmühle der Abstand der Fische zueinander wesentlich geringer ist, berühren sie sich in diesem Zustand fast nie, trotz erheblich höherer Schwimgeschwindigkeit. Die Energieaufwendungen für Änderungen im angularen und linearen Momentum steigen im eckigen Käfig erheblich an: Auf 255 % bzw. 180 %, in der Nacht sogar auf 399 % bzw. 200 %. Hierzu addieren sich noch die Energiebeträge für Panik-Reaktionen und aggressive Verhaltensweisen, deren Häufigkeiten im Vergleich mit dem Zustand der Fischmühle eines runden Käfigs sehr stark erhöht sind.

1.6. Häufigkeit von Aggressionen

Zwischen nahe zusammenlebenden Fischen wirken einerseits anziehende Kräfte, die zur Bildung von Schwärmen führen; es treten aber andererseits unter bestimmten Bedingungen auch abstoßende Kräfte auf, die sich in aggressiven Handlungen entladen können. Das Verhältnis beider Kräfte zueinander ist je nach Fischart und physiologischem Zustand verschieden. Zu Zeiten intensiver Schwarmbildung muß der aggressive Anteil reduziert sein, zu Zeiten der Balz kann es umgekehrt sein. Ohne allzu tief in die allgemeine Verhaltenskunde einzudringen, sollen hier einige typische aggressive Verhaltensmuster

der Salmoniden in den Netzkäfigen beschrieben werden, die in engem Zusammenhang mit der Ausbildung von Schwarmphänomenen stehen.

Salmoniden sind in dieser Beziehung besonders interessant, da sie einerseits ein ausgeprägtes Territorialverhalten zeigen (BROWN 1945, CHISZAR & DRAKE 1975, COLE & NOAKES 1980, DILL 1977, KALLENBERG 1958, KEENLEYSIDE & YAMAMOTO 1962, KLEIN 1974, McNICOL & NOAKES 1984), während andererseits für ozeanische Phasen ihres Lebens von mehreren Autoren eine Schwarmbildung beschrieben wird (HEALEY & PRIESTON 1973, LORD et al. 1976, WANKOWSKI & THORPE 1979).

In der Abb.491 sind bei einer zeitlichen Auflösung von 200 ms die Umrisse der Silhouetten zweier Forellen gezeichnet, die aufeinander zuschwimmen. Meistens gleiten die Tiere in einer derartigen Situation nach leichter Kurskorrektur dicht aneinander vorbei. Häufig kommt es aber auch zu einer in der Abbildung dargestellten Droh-Gebärde: Innerhalb von 200 ms krümmt die Forelle #1 ihren Körper plötzlich stark ein und spreizt alle Flossen weit ab. Dieses Stadium ist in Abb.491 schraffiert gezeichnet. Die Forelle #2 reagiert 200 ms später im schwächsten Fall mit einer starken Kursänderung, die in diesem Falle etwa 70 Grad betrug. Manchmal kommt es aber auch zu einer entsprechenden Gegendrohung. Eine weitere Steigerung besteht darin, daß beide Forellen auf engem Radius mehrfach umeinander herumschwimmen. Ein derartiges Verhalten ist in der Literatur für verschiedene Fischarten beschrieben; es wird als Komment-Kampf ohne Körperberührung durch Treiben von Wasserströmen gegen das Seitenlinienorgan des Gegners interpretiert (CHAPMAN 1962, KALLENBERG 1958, KEENLEYSIDE 1962). Häufig wurde aber auch beobachtet, wie die Forelle #2 direkt im Anschluß an die Drohung von Forelle #1 dieser mit großer Wucht in die Seite schießt. Die angegriffene Forelle #1 versucht daraufhin, mit hoher Beschleunigung zu fliehen, wobei der Biß zumindestens die Schwanzflosse oder den Flossenstiel trifft. Im schlimmsten Falle wiederholt sich diese Droh/Angriffs-Kette mehrere Male. Auf einer Videoaufzeichnung endet eine derartige Kette erst, nachdem beide Forellen mit großer Wucht nach einem drei Körperlängen langen Anlauf mit weit geöffneten Mäulern frontal gegeneinanderprallen, und beide - für etwa 6 Sekunden regungslos - auseinandertreiben. Während diese heftigste Form der Aggression recht selten vorkommt, konnte die einfache Droh-Gebärde auf einem Monitorausschnitt unter bestimmten Bedingungen mehrere Hundertmal pro Stunde gezählt werden, wobei etwa ein Drittel mit einem Biß in den Schwanzbereich endete (etwa 80 Tiere waren jeweils gleichzeitig auf dem Monitor abgebildet).

Der biologische Sinn der blitzschnellen 90 Grad Körpereinkrümmung ist wahrscheinlich eine Schreckwirkung durch plötzliche Silhouettenvergrößerung (Breitseite-Imponieren), wie sie im Tierreich häufig realisiert ist (DILL 1977, LORENZ 1962). Gelegentlich schwamm eine Forelle direkt auf die rohrförmige Unterwasserkamera zu. Wahrscheinlich als Folge, daß sie in der planen, reflektierenden Frontscheibe des Kameragehäuses ihr Ebenbild entdeckte, zeigte sie die Droh-Gebärde und vermittelte uns so einen Eindruck von der optischen

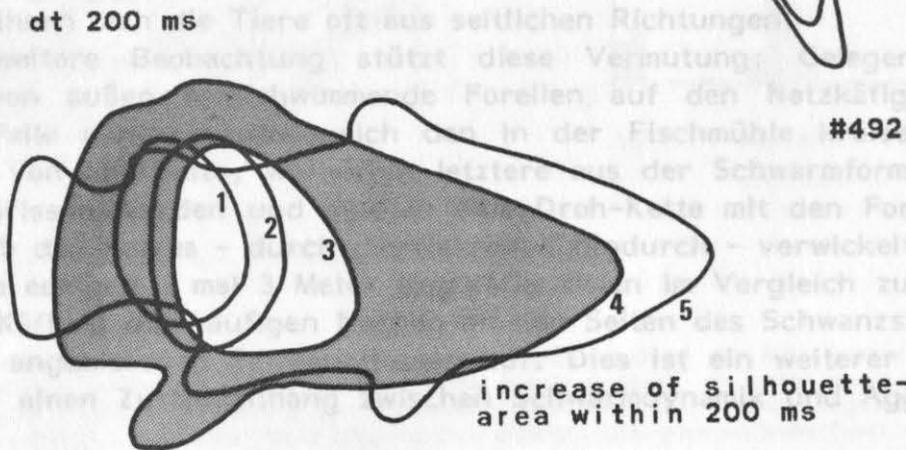
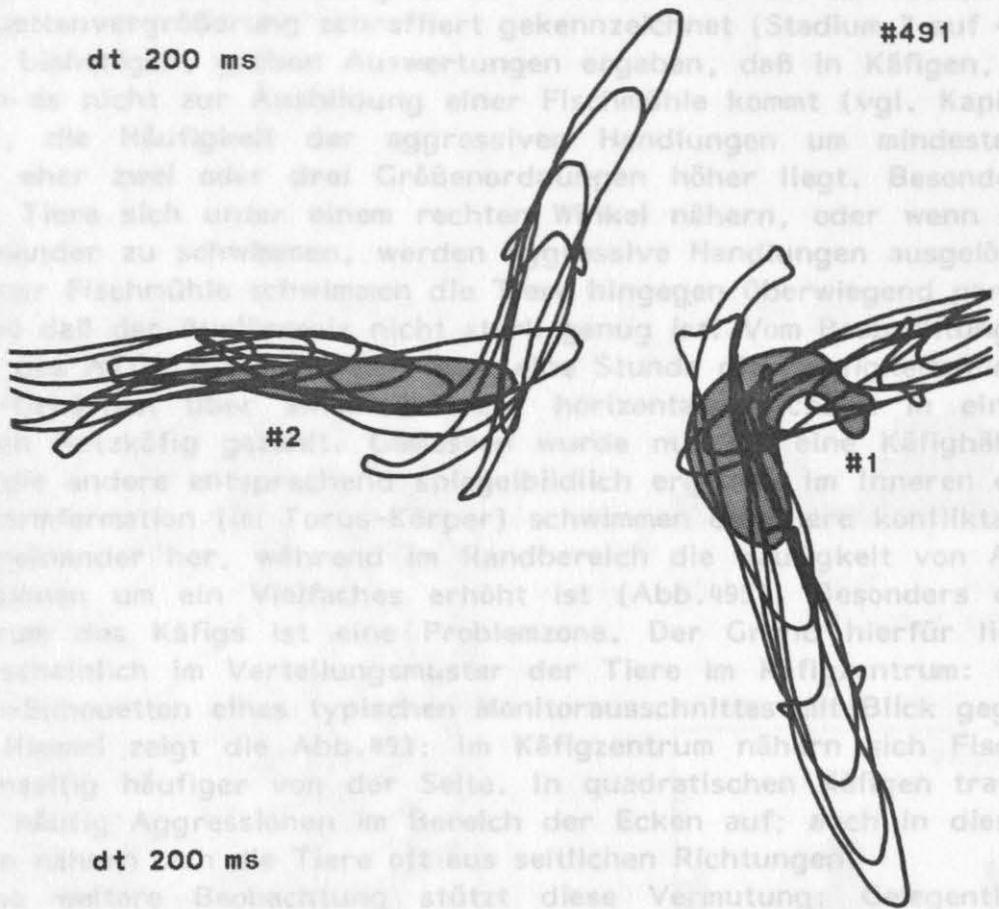


Abb.491. Schwache Drohgebärde der Forelle #1 beim Kreuzen der Bahnlinien, gefolgt von einer ganz schwachen Gegendrohung der Forelle #2. Dargestellt sind die Umriss der Silhouetten in 200 ms Abstand.
 Abb.492. Darstellung der optischen Wirkung der Drohgebärde aus Blickrichtung der Forelle #2. Schraffiert ist die innerhalb von 200 ms erreichte Flächenvergrößerung durch das Breitseit-Imponieren (Erläuterungen siehe Text)

Wirkung aus einer Blickrichtung, wie sie die Forelle #2 hätte: In Abb.492 sind die Umriss ihrer Körper als Zeitfolge gezeichnet ($dt = 200 \text{ ms}$). In dieser Abbildung ist die innerhalb von 200 ms realisierte Silhouettenvergrößerung schraffiert gekennzeichnet (Stadium 3 auf 4).

Die bisherigen, groben Auswertungen ergaben, daß in Käfigen, in denen es nicht zur Ausbildung einer Fischmühle kommt (vgl. Kapitel 1.5.), die Häufigkeit der aggressiven Handlungen um mindestens eine, eher zwei oder drei Größenordnungen höher liegt. Besonders wenn Tiere sich unter einem rechten Winkel nähern, oder wenn sie aufeinander zu schwimmen, werden aggressive Handlungen ausgelöst. In einer Fischmühle schwimmen die Tiere hingegen überwiegend parallel, so daß der Auslösereiz nicht stark genug ist. Vom Beobachtungsraum des ATOLLs aus wurden über eine Stunde die Häufigkeiten der Droh-Gebärden über einen (halben) horizontalen Schnitt in einem runden Netzkäfig gezählt. Gemessen wurde nur die eine Käfighälfte und die andere entsprechend spiegelbildlich ergänzt. Im Inneren der Schwarmformation (im Torus-Körper) schwimmen die Tiere konfliktarm nebeneinander her, während im Randbereich die Häufigkeit von Aggressionen um ein Vielfaches erhöht ist (Abb.495). Besonders das Zentrum des Käfigs ist eine Problemzone. Der Grund hierfür liegt wahrscheinlich im Verteilungsmuster der Tiere im Käfigzentrum: Die Fisch-Silhouetten eines typischen Monitorauschnittes mit Blick gegen den Himmel zeigt die Abb.493: Im Käfigzentrum nähern sich Fische gegenseitig häufiger von der Seite. In quadratischen Käfigen traten sehr häufig Aggressionen im Bereich der Ecken auf; auch in diesen Zonen nähern sich die Tiere oft aus seitlichen Richtungen.

Eine weitere Beobachtung stützt diese Vermutung: Gelegentlich trafen von außen freischwimmende Forellen auf den Netzkäfig. In diesem Falle näherten diese sich den in der Fischmühle kreisenden Forellen von der Seite, woraufhin letztere aus der Schwarmformation herausgerissen wurden und sich in eine Droh-Kette mit den Forellen außerhalb des Netzes - durch die Netzwand hindurch - verwickelten.

In dem eckigen 3 mal 3 Meter Netzkäfig fielen im Vergleich zu den runden Käfigen die häufigen Narben an den Seiten des Schwanzstieles und die angebissenen Schwanzflossen auf. Dies ist ein weiterer Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen Schwarmdynamik und Aggressionen.

Droh-Gebärden kommen bei Netzkäfig-Forellen häufig vor, gelegentlich auch heftige Angriffe. Wenn sich die Fische allerdings zu einem Schwarm formieren, z.B. zu einer Fischmühle, sind aggressive Verhaltensweisen vergleichsweise gering. Treten diese auf, dann überwiegend im Käfigzentrum und/oder in den Käfigecken.

#493

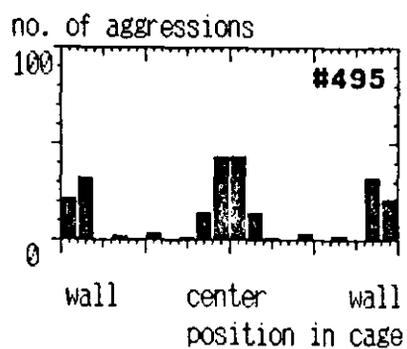
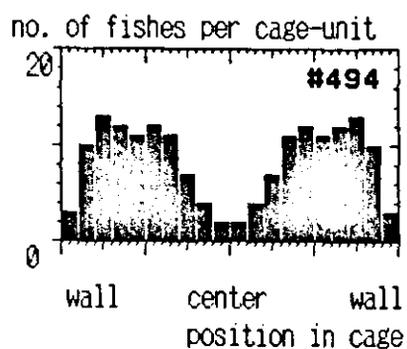


Abb.493. Blick von unten auf das Käfigzentrum. Abb.494. Häufigkeitsverteilung des Aufenthaltsortes der Fische über einen horizontalen Käfigschnitt (nur die linke Hälfte wurde gemessen, die rechte wurde spiegelbildlich ergänzt). Abb.495. Häufigkeitsverteilung von Aggressionen über einen horizontalen Käfigschnitt (nur die linke Hälfte wurde gemessen, die rechte wurde spiegelbildlich ergänzt, Erläuterungen siehe Text)

2. In-situ-Experimente an Jungheringsschwärmen

Einleitung

Die in diesem Kapitel beschriebenen Heringsversuche sollten Veränderungen der Schwärmdynamik in Abhängigkeit zur Planktonkonzentration erfassen. Es sollte einerseits untersucht werden, ob ein Schwarm einen Gradienten verfolgen kann, und welche Suchstrategie er hierbei anwendet, zum anderen sollten die Veränderungen der Schwärmdynamik bei plötzlicher Futterverbesserung bzw. Futterverschlechterung detailliert erfaßt werden.

Experimente zu dem Suchreiz Planktonkonzentration erschienen besonders lohnend, da dieser Reiz auch nur eine relativ schwache Richtungsinformation liefert, denn durch die starke Beugung und Streuung des Lichtes im Meer lassen sich Copepoden nur im Zentimeterbereich optisch orten (BLAXTER 1980, BLAXTER & STAINES 1971, VINYARD & O'BRIEN 1976). Selbst wenn diese eine riesige Wolke bilden, sieht ein Hering nicht, in welche Richtung sie sich ausdehnt. Er registriert nur, wieviel Copepoden in seiner unmittelbaren Nähe sind, bzw. daß die Nahrungskonzentration steigt oder sinkt. Schießt er auch nur 50 cm aus dem Nahrungs-Patch heraus, was beim Hering 300 ms dauert (eigene Messungen), sieht er die Copepoden nicht mehr. In noch stärkerem Maße gilt dieses für Krill in einer Phytoplanktonwolke, und grundsätzlich gilt es auch für Lachse, die einen Schwarm Meganyctiphanes norvegica bejagen: Diese drei Zentimeter langen Euphausiden lassen sich zwar noch im Meterbereich optisch orten, sie werden jedoch mit Fanggeschwindigkeiten von drei Metern pro Sekunde erbeutet, so daß nach einem Fangspurt auf ein Rändtier der Lachs leicht den Sichtkontakt zu seinem Beute-Patch verlieren kann. Für eine eventuelle Suchstrategie herrschen also ähnliche Gegebenheiten wie für die Suche in Parameter-Feldern. Plankton-Gradienten wurden als Übergangsform zwischen gerichteten und ungerichteten Reizen eingeordnet und entsprechend für die Interpretation der Ergebnisse genutzt.

Material und Methoden

Im Spätsommer passieren jedes Jahr etwa sieben Monate alte Jungheringsschwärme (Clupea harengus) unser Experimentiergebiet am Ostufer der Kieler Förde (Abb.608 net cage site). Diese Tiere bilden kleine Schwärme von 10 bis 100 Heringen und wandern meist fördeauswärts. Wahrscheinlich verlassen sie zu dieser Zeit die Kieler Förde und schwimmen dabei küstenparallel, wodurch ihre Häufigkeit in unserem küstennahen Experimentierfeld ansteigt. Sie haben etwa eine Länge von 11 bis 13 cm.

Um die dynamischen Vorgänge in einem schnell schwimmenden Schwarm gut untersuchen zu können, ist es von großem Vorteil, wenn man sich mit gleicher Geschwindigkeit neben den Tieren her bewegen kann. Das wird z.B. in dem "Circular Tank" in Aberdeen oder dem "AQUATRON" in Halifax durch Drehbühnen erreicht (BALCH 1983, PITCHER et al. 1976). Für die in-situ-Versuche an freischwimmenden Heringsschwärmen wurde ein Verankerungs-Draht des ATOLLS in der

in Abb.13 dargestellten Weise (V2) verändert, und das Arbeitsboot (W) an eine elastische Halterung angekuppelt. Die Motorleistung regelte der Bordrechner entsprechend der Versuchsvorgabe und kontinuierlicher Abfrage der am Unterwasserfenster montierten Strömungssensoren, so daß die gesamte Versuchsanordnung auf einer großen Kreisbahn mit etwa 400 Meter Umfang bei vorgegebener Geschwindigkeit durch das Wasser bewegte (Abb.13). Das Arbeitsboot war mit den leisesten Dieselmotoren ausgerüstet, die der Markt bot.

Bei einer konstanten Geschwindigkeit, die etwa 60 % der normalen Schwimmgeschwindigkeit der Schwärme entsprach, floß in der Nähe der Unterwasserfenster des Beobachtungsraumes (Abb.13 U) durch einen 38 mm dicken Schlauch eine angereicherte Zooplanktonmischung ins Meer. Das ATOLL verfügt über Innentanks (Abb.13 T) mit einer Kapazität von 13 Tonnen, in die nachts Meerwasser gesaugt wurde, und zwar über eine Einrichtung, die mittels Lock-Licht, Planktonnetz und hydropneumatischem Förderer unter Wasser das Zooplankton anreicherte. Auf diese Weise entstand eine schwache, schmale, leicht gekrümmte Futtergradienten-Spur (Abb.13 G) im Versuchsgebiet. Würden Schwärme die Spur finden und ihr dann auch folgen können, müßten sie nach einiger Zeit in die Gegend der Rohrmündung gelangen, wo ihre Suchstrategie dann vor den Fenstern einer Beobachtung zugänglich wäre. Das Fördewasser war zum Zeitpunkt der Versuche relativ trübe, so daß Copepoden aufgrund der Beugung des Lichtes bereits nach etwa 20 cm Entfernung nicht mehr optisch auflösbar waren - jedenfalls nicht für das menschliche Auge, das durch ein Binokular hoher Güte aus dem Unterwasserfenster des ATOLLs blickte. Trotzdem gelang es kleinen Jungheringsschwärmen, dieser Futterspur zu folgen. Erschien ein suchender Schwarm vor dem Fenster, wurde die Motorleistung um etwa 30 % gesteigert. Im Bereich vor den Fenstern wurden dann Verhaltens- und Schwimm-Parameter erfaßt, jeweils bei laufendem Futterstrom bzw. bei gepulstem Futterstrom. Mit dieser Methode konnte "nebenherfahrend" die Suchdynamik mehrerer kleiner Schwärme beobachtet werden. Dreimal gelangen über viele Sekunden hinweg Aufzeichnungen mit einer Restlichkamera.

Ergebnisse

Normalerweise schwammen die Heringsschwärme mit einer Geschwindigkeit von 2 bis 8 bl/sec etwa küstenparallel durch unser Sperrgebiet. Wenn fast keine Copepoden im Wasser waren, schwammen die Heringe gleichmäßig, relativ schnell und in stark polarisierter Formation.

Die Abb.506/507 zeigen die momentanen alpha- und v-Häufigkeitsverteilungen eines Schwarmes, der in der Futterspur bereits das Fenster erreicht hatte, jedoch kurz nachdem die Futterzufuhr wieder abgestellt wurde (Winkelbezug: 180 Grad = Bewegungsrichtung des ATOLLs). Da die Kamera für diese Untersuchungen auf den Makrobereich eingestellt wurde, sind jeweils nur wenige Tiere erfaßt; der hier dargestellte Schwarm bestand aus insgesamt 18 Heringen. Der relative Variationskoeffizient der Schwimmrichtungen ist mit 2.3 % sehr gering, und die Fische schwimmen vergleichsweise schnell mit einer

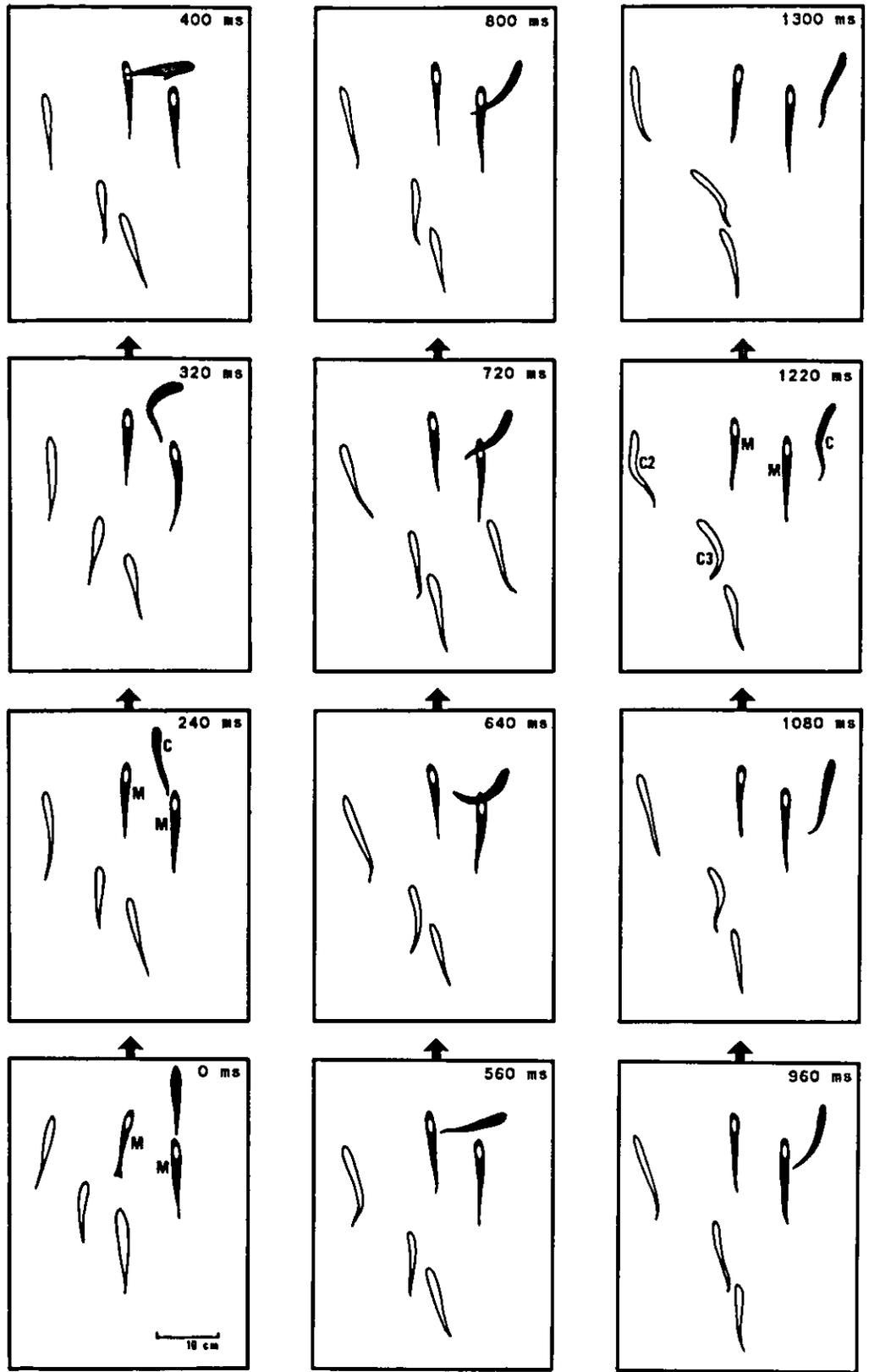


Abb.504. "z-turn". Ausschnitt aus einem Heringsschwarm bei gerade wieder eingestellter, schwacher Planktonversorgung in einer Zeitfolge (Start in der linken unteren Seitenecke, Blickrichtung von oben). Der jeweilige Zeitpunkt ist in der rechten oberen Rahmenecke angegeben. Die Rahmen wurden immer jeweils auf die beiden Fische M ("memorizer" schwarz mit weißem Punkt) normiert, die mit etwa 2 bl/sec schwammen. Deutlich zu erkennen ist die Ausführung eines "z-turns" des Fisches C ("communicator"): Beginn bei 240 ms, quer zu den übrigen Fischen bei 400 ms, Rückkehr in die alte Richtung bis 1080 ms; bei 1220 ms beginnen Fisch C und zwei weitere Fische (C2 und C3) einen "z-turn" (Erläuterungen siehe Text)

mittleren Geschwindigkeit von 2.44 bl/sec und gleichmäßig (niedriger relativer Variationskoeffizient von v : 8.0 %). Sobald die Planktonversorgung wieder ganz schwach angestellt wurde, änderte sich das Verhalten der Tiere erheblich. Die Abb.504 zeigt in einer Zeitserie mit Blickrichtung von oben die Silhouetten der Heringe. Der Bildrahmen der einzelnen Zeitstadien wurde immer so eingerichtet, daß er seine Lage relativ zu den beiden mit weißem Punkt gekennzeichneten Fischen M beibehielt. Man kann sich den Rahmen als die Fische begleitendes Beobachtungsfenster vorstellen. Tatsächlich schwammen diese beiden Fische über den dargestellten Zeitraum sehr gleichförmig mit etwa 2 bl/sec auf geradem Kurs.

Diese Zeitserie beschreibt ein typisches Verhalten, das in schwachen Futterkonzentrationen häufig direkt im Anschluß an das Schnappen eines Futterorganismus ausgeführt wird: Das Tier C beginnt bei 240 ms die Ausführung einer plötzlichen 90-Grad-Wendung. Ein kleines Stück gleitet es dann quer zu den restlichen Fischen (400 ms und 560 ms), um schließlich bei 640 ms mit einer etwas langsamer ausgeführten, entgegengesetzten 90-Grad-Wendung in die alte Richtung zurückzuschwenken (1080 ms); ein derartiges Verhalten wird im Folgenden mit "z-turn" bezeichnet, der ausführende Fisch mit "communicator" (C). Bei 1220 ms leitet das gleiche Tier gerade einen neuen Zyklus dieser Art ein, wobei zwei weitere Fische (C2 und C3) die Ausführung von "z-turns" beginnen.

Wurde die Planktonkonzentration durch etwas stärkeres Öffnen der Futterversorgung weiter erhöht, stieg zum einen die Häufigkeit von "z-turns", zum anderen änderte sich deren Ausführung: Die Abb.505 zeigt im linken Teil die Bahnlinien zweier Heringe (S1 und S2). Dargestellt sind nicht die absoluten Bahnlinien, sondern die Kurse der Tiere relativ zu drei anderen Fischen (M), die fast unverändert ihren ursprünglichen Kurs verfolgten. Letztere sind in den Abbildungen als schwarze Silhouetten mit weißem Punkt eingezeichnet, und der mitfahrende Bildrahmen ist wiederum auf diese Fische normiert. Auf den Bahnlinien von S1 und S2 sind jeweils die Zeitmarken der Kopf-Positionen (alle 200 ms) und als dünne Linie die Mittel-Linie des Fisches angedeutet. Start ist jeweils bei dem mit S1 und S2 gekennzeichneten Punkt. Der Hering S1 schert erst zur linken Seite aus, wie bei einem typischen "z-turn"; im Gegensatz zum "z-turn" wendet er seinen relativen Kurs dann aber um 180 Grad. In diesem Stadium der Wende ist er in der Abbildung als vollständige Silhouette gezeichnet. Er pendelt zu seinem Ausgangspunkt zurück, überfährt diesen nach rechts, wendet erneut und kehrt ziemlich exakt auf seine alte Schwarmposition zurück, auf der er dann eine Zeitlang weiterschwimmt. Ein derartiges Verhalten wird im folgenden mit "s-turn" bezeichnet, der ausführende Fisch mit "scanner" (S). Der Hering S2 zeigt ein entsprechendes Verhalten, wobei dieser allerdings seitlich weiter nach rechts ausscherte, dabei aus dem Monitorbild verschwand und auch nicht mehr zurückkehrte. Im weiteren Verlauf verlagerte sich der gesamte Schwarm ganz langsam in Richtung dieser Monkorkante. Direkt außerhalb der Monkorkante verlief das Zentrum der Planktonspur (Abb.505 center and direction of plankton trace),

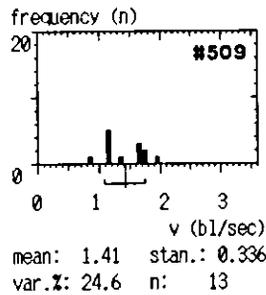
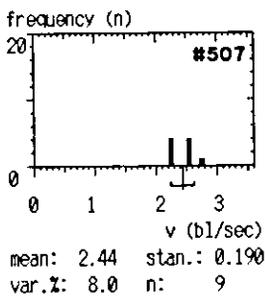
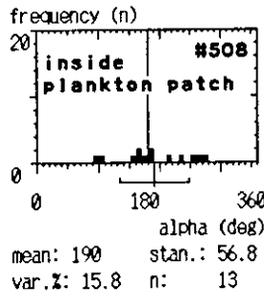
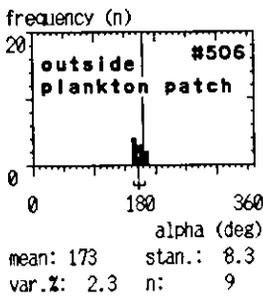
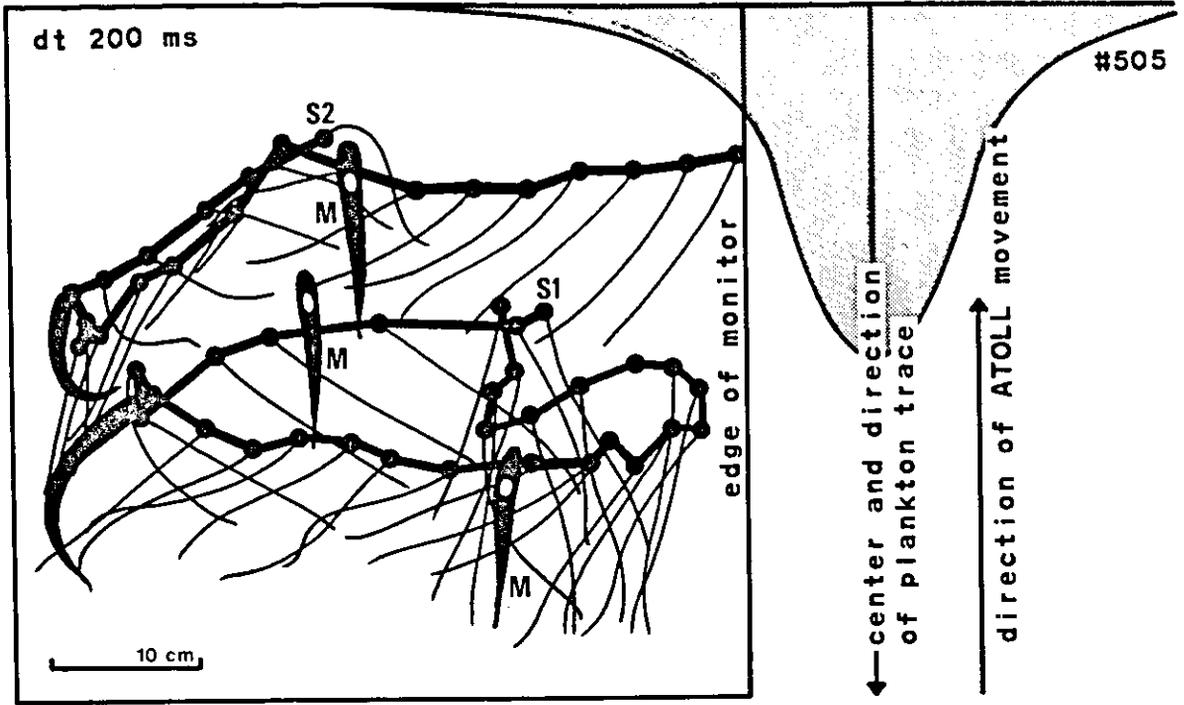


Abb.505. "s-turn". Ausschnitt aus einem Heringsschwarm bei etwas stärkerer Planktonversorgung in einer Zeitfolge (Blickrichtung von oben). Der Rahmen wurde jeweils auf die drei Fische M ("memorizer", als schwarze Silhouetten mit weißem Punkt gezeichnet) normiert, die mit etwa 1.5 bl/sec schwammen, ohne die Lage zueinander nennenswert zu verändern. Die relativen Bahnlinien zweier Heringe (S1 und S2 "scanner") mit Zeitmarken (dt = 200 ms) und die Mittellinien ihrer Körper sind eingezeichnet. Die schraffierte Fläche stellt eine grob geschätzte Häufigkeitsverteilung der Planktonkonzentration in der Futterspur dar, deren Richtung und Lage sich aus der Bewegungsrichtung des ATOLL-Labors ergab. Abb.506/507. Häufigkeitsverteilungen von alpha und v bei abgestellter Planktonversorgung. Abb.508/509. Häufigkeitsverteilungen von alpha und v bei eingestellter Planktonversorgung (Erläuterungen siehe Text)

das sich aus der Position der Schlauch-Öffnung und der Bewegungsrichtung des ATOLLs ergab. In die Abbildung ist grob der Verlauf des Futtergradienten eingetragen, wie er in Vorversuchen durch Rhodamin-Injektionen in das "Futterwasser" abgeschätzt wurde.

Die ausscherenden Fische, die "scanner", halten ihre absolute Schwimmgeschwindigkeit fast unverändert bei, ändern aber ihre Schwimmrichtung erheblich. Die übrigen Fische, die im folgenden mit "memorizer" (M) bezeichnet werden, behalten hingegen den alten Kurs recht präzise bei; sie verändern ihre relative Schwarmposition und auch ihre mittlere Position zu den hin- und herscherenden Fischen jedoch kaum. Dieses ist nur möglich, indem sie ihre Schwimgeschwindigkeit entsprechend reduzieren: Sie stellen zeitweise ihren Schwanzschlag ein und lassen sich in einer charakteristischen Körperhaltung einige Körperlängen einfach gleiten. Der Vergleich der alpha- und v-Verteilungen bei laufender Planktonversorgung (Abb.508/509) und bei gestoppter Planktonversorgung (Abb.506/507) zeigt, daß starke Veränderungen der Schwimmdynamik in Abhängigkeit von der Futterkonzentration eintreten. Die Konsequenzen für die Schwarmdynamik werden erst in der Diskussion interpretiert.

Die untersuchten Heringsschwärme, die normalerweise sehr schnell, gleichmäßig und stark polarisiert schwammen, änderten beim Auftreffen auf eine schwache Futterverbesserung ihre Schwimmdynamik erheblich: Ein Teil der Tiere beginnt mit schnell ausgeführten Körperwendungen im rechten Winkel zum alten Kurs hin und her zu schwingen ("communicator" und "scanner"). Die restlichen Tiere halten den Kurs unverändert bei, stellen aber gelegentlich ihren Schwanzschlag ein, und lassen sich einige Sekunden gleiten, wodurch sich ihre Geschwindigkeit reduziert ("memorizer"). Die Schwärme waren in der Lage, einer Futterspur zu folgen. Die Schwärme bewegten sich hierbei auf einem gleichmäßigen Kurs relativ parallel zu den Isolinien. Bei einer geringfügigen Futterverbesserung erhöhte sich der relative Variationskoeffizient von alpha um etwa 600 %, und es verringerte sich der Mittelwert der Geschwindigkeit um etwa 40 %.

3. In-situ- und Netzkäfig-Experimente und Beobachtungen an Heringsschwärmen auf Wanderungen

Einleitung

Dieses Kapitel soll die Interpretation der bisher dargestellten Detailergebnisse bezüglich ihrer Auswirkungen auf die Dynamik freischwimmender Schwärme erleichtern. Es beschäftigt sich überwiegend mit Laichheringsschwärmen und nutzte das Naturschauspiel im Frühjahr, wenn große Heringsschwärme den Weg in den Nord-Ostsee-Kanal suchen und im Schleusenbereich von Kiel-Holtenau gut für Freilandmessungen und Netzkäfigexperimente zugänglich sind. Dieser Teil beinhaltet die meisten allgemein biologischen Hintergrundinformationen, die allerdings überwiegend einen beschreibenden Charakter haben. Derartige allgemeine Beobachtungen lieferten jedoch viele Anregungen für die Entwicklung eines in der Diskussion beschriebenen Modelles der Schwärmdynamik, und sie verdeutlichten die Funktion einiger Verhaltensdetails, die allein ihren biologischen Sinn nicht hätten erkennen lassen - und vice versa.

Material

In den Monaten März bis Mai ziehen jedes Jahr große Mengen Heringe, Clupea harengus in den Nord-Ostsee-Kanal, um dort abzulaichen. Die Heringe kommen aus der Beltsee, dem Kattegat, Skagerrak und der Mecklenburger Bucht (BRANDHORST 1956, NEB 1952, WEBER 1974). Die Abb.10 zeigt eine Längen-Gewichtsbeziehung dieses Materials. Die Schwärme müssen auf ihrer Wanderung die Kiel-Holtenauer Schleusen passieren. Hierbei bieten sich gute Möglichkeiten, Experimente und Beobachtungen durchzuführen:

a) Die Wahrscheinlichkeit, freilebende Schwärme anzutreffen, ist hier sehr groß.

b) Die empfindlichen Heringe können ohne Berührung in einen Netzkäfig eingebracht werden, so daß die Experimente nur wenig durch versuchsbedingte Schädigungen der Tiere beeinflußt werden.

c) Die Suche der Tiere hat ein konkretes, dem Experimentator bekanntes Ziel.

d) Der Trieb der Heringe, Hinweise auf dieses Ziel zu verfolgen, ist in diesem Entwicklungszustand der Tiere sehr stark ausgeprägt, so daß sich entsprechend deutlicher abzeichnet, welche Strategie die Heringe einsetzen, um "Spuren" zu verfolgen.

e) Da das Wasser im Bereich vor den Schleusen meistens sehr trübe ist, kommen für die Orientierung überwiegend olfaktorische Reize in Betracht. Für die hier arbeitenden Fischer steht außer Frage, daß die Heringe vom Ausstrom des Kanals angelockt werden, denn die Schwärme erscheinen nur in großen Mengen vor den Schleusentoren, wenn Wasser aus dem Kanal in die Ostsee austritt. Die Hypothese einer olfaktorischen Orientierung der Laichheringe wird auch von NELLEN (1965) gestützt, der das Einwandern der Heringe in die Schlei mit Ausstromlagen korrelierte; die Schleifischer sprechen von einem "Lockstrom". Für Lachse ist die Bedeutung olfaktorischer Wegmarken durch viele Untersuchungen nachgewiesen (HASLER 1966,

HASLER & SCHOLZ 1980, 1983). Ob auch die Heringe einen spezifischen "Kanalgeruch" suchen, auf den sie als Jungfisch geprägt wurden, ist nicht geklärt. WEBER (1974) wies anhand von Markierungsexperimenten an Heringen der westlichen Ostsee ein erhebliches Heimfindungsvermögen nach. Allerdings suchten auch immer größere Mengen von Heringen benachbarte Laichgebiete auf. Zitat: "Das bedeutet, daß die reifen Heringe entlang der Küste nach den optimalen Bedingungen suchen und dabei während einer Laichzeit auf mehreren Laichplätzen erscheinen. Diese Verhaltensweise des Herings erklärt auch, warum die Fänge in den einzelnen Förden oft gegenläufig schwanken: Bei einer erheblichen Fangzunahme in der Flensburger-Förde und der Schlei sanken die Erträge im Nord-Ostsee-Kanal und der Untertrave (z.B. 1963 und 1969), während 1968 genau umgekehrte Verhältnisse vorlagen." WEBER kommt zu dem Schluß, daß die Laichheringe auf der Suche nach brackigem und relativ warmem Wasser dicht unter Land entlangziehen. Für eine Untersuchung der Orientierungsstrategie im Sinne dieser Arbeit ist die genaue Kenntnis des Reizstoffes unerheblich, denn sowohl Salzgehalt als auch Geruch sind ungerichtete Reize, und sie liegen in dem ausfließenden Kanalwasser außerdem in bestimmter Korrelation zueinander vor.

f) Der Trieb, in das Laichgewässer einzudringen, ist den anderen Trieben, wie z.B. dem Meiden der Meeresoberfläche oder dem Halten eines Sicherheitsabstandes zu Störungen, überlagert; deshalb kommt man wesentlich näher an die Heringe heran. Teilweise werden die Heringe derart unvorsichtig, daß Kinder am Ufer sie mit der Hand fangen können.

In den Monaten Juni und Juli ziehen 30 bis 80 mm lange juvenile Heringe, Clupea harengus meist sehr küstennah in 0.3 bis 1.5 m Wassertiefe, bzw. innerhalb eines 5 m breiten Streifens vor steilen Böschungen, durch die Ästuarie der Ostsee. Wahrscheinlich verlassen sie zu dieser Zeit die brackigen Laichgewässer. Mehrmals bot sich die Gelegenheit, Schwärme dieser juvenilen Heringe, die mehrere Hundert bis einige Tausend Individuen umfaßten, im Bereich der Holtenauer Schleusen und der dänischen Beltsee zu beobachten.

Methoden

Im ersten Jahr der Untersuchungen wurde das ATOLL direkt in das Entwässerungs-Siel des Nord-Ostsee-Kanals in Holtenau gelegt. Die Abb.600 zeigt ein Luftbild des Schleusenbereiches, dessen geographische Lage aus Abb.608 ersichtlich ist. Das Entwässerungs-Siel (Abb.600 S) dient zur Regulation des Wasserstandes im Kanal, der eine positive Wasserbilanz hat (BRANDHORST 1955, KOTHE & SINDERN 1972). Für die Untersuchungen war besonders günstig, daß verstellbare Schotten unter der Brücke (W) und auch die Schleusentore (G und K) die Wanderung der Schwärme zeitweise blockieren. Außerdem bot sich so die Gelegenheit, die Stärke des Reizes "Kanalwasser" zu variieren und die Folge-Reaktion der Fische zu registrieren, wodurch in die Untersuchungen teilweise eine experimentelle Komponente eingebracht wurde.

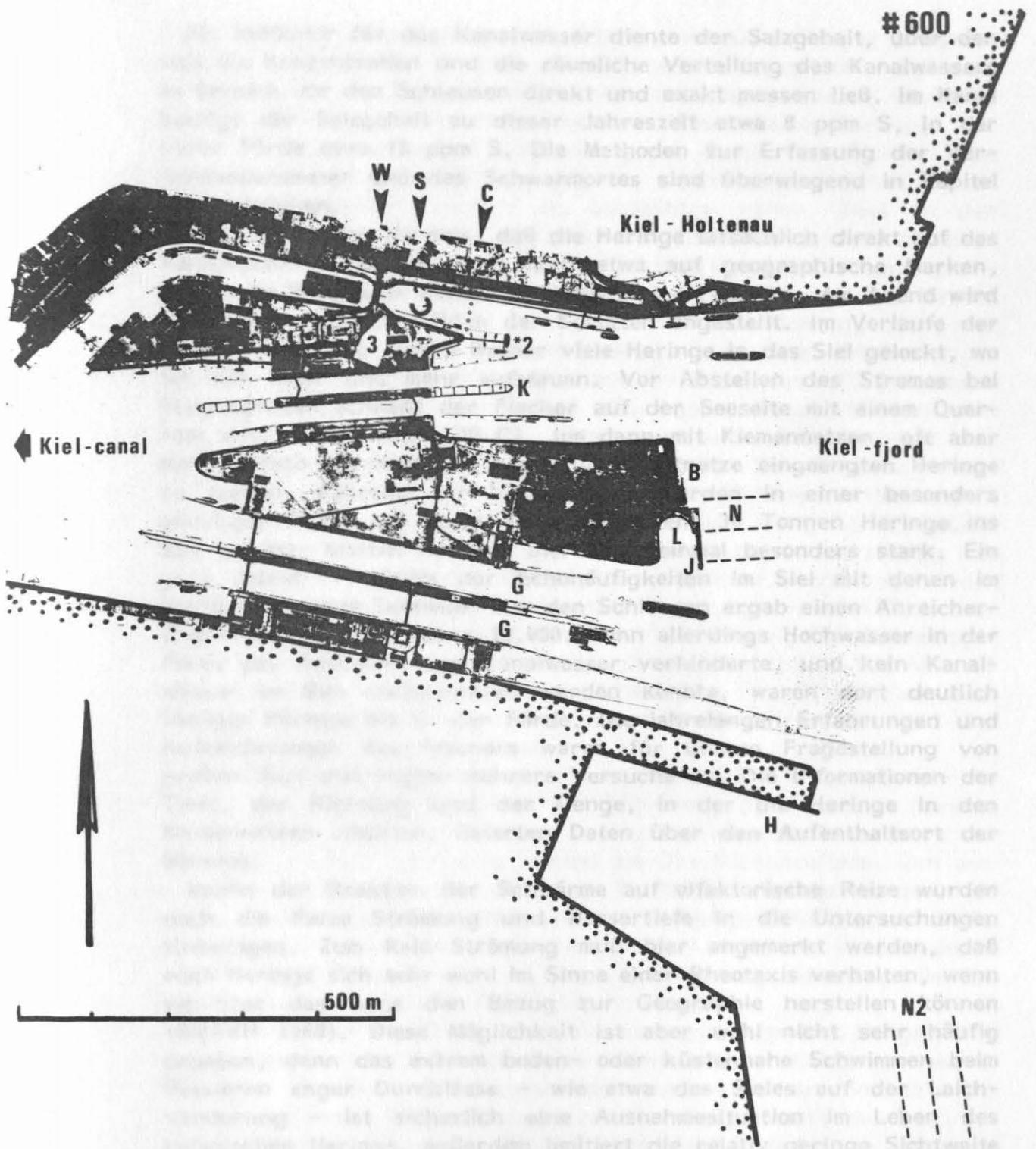


Abb.600. Luftbild des Mündungsbereiches des Nord-Ostsee-Kanals in Holtenau (geographische Übersicht siehe Abb.608). Entwässerungs-Siel S, Wehr unter der Brücke W, Quernetz C, Kaiser-Bucht L, Kaiser-Mole J, Kiemennetz-Felder N und N2, Scheer-Hafen H, Nord-Schleusen K, Süd-Schleusen G. Freigabe Reg. Präsident Düsseldorf Nr.18S65/388

Als Indikator für das Kanalwasser diente der Salzgehalt, über den sich die Konzentration und die räumliche Verteilung des Kanalwassers im Bereich vor den Schleusen direkt und exakt messen ließ. Im Kanal beträgt der Salzgehalt zu dieser Jahreszeit etwa 8 ppm S, in der Kieler Förde etwa 18 ppm S. Die Methoden zur Erfassung der Verhaltensparameter und des Schwarmortes sind überwiegend in Kapitel 1. beschrieben.

Einen deutlichen Hinweis, daß die Heringe tatsächlich direkt auf das Kanalwasser reagieren, und nicht etwa auf geographische Marken, liefert die Fangtaktik eines hier arbeitenden Fischers: Am Abend wird der Ausstrom durch Öffnen der Schotten angestellt. Im Verlaufe der Nacht werden von diesem Wasser viele Heringe in das Siel gelockt, wo sie sich mehr und mehr aufstauen. Vor Abstellen des Stromes bei Morgengrauen schließt der Fischer auf der Seeseite mit einem Quernetz das Siel ab (Abb.600 C), um dann mit Kiemennetzen, oft aber auch einfach mit Keschern, die durch Leitnetze eingegengten Heringe zu fangen. Während der Versuchszeit wurden in einer besonders günstigen Nacht auf diese Weise mindestens 30 Tonnen Heringe ins Siel gelockt; hierbei lief das Siel nicht einmal besonders stark. Ein ganz grober Vergleich der Echohäufigkeiten im Siel mit denen im Bereich von zwei Seemeilen vor den Schleusen ergab einen Anreicherungsfaktor von mindestens 10.000. Wenn allerdings Hochwasser in der Förde das Austreten von Kanalwasser verhinderte, und kein Kanalwasser im Siel nachgewiesen werden konnte, waren dort deutlich weniger Heringe als in der Förde. Die jahrelangen Erfahrungen und Aufzeichnungen des Fischers waren für unsere Fragestellung von großem Wert und regten mehrere Versuche an. Die Informationen der Tiefe, der Richtung und der Menge, in der die Heringe in den Kiemennetzen steckten, lieferten Daten über den Aufenthaltsort der Heringe.

Neben der Reaktion der Schwärme auf olfaktorische Reize wurden noch die Reize Strömung und Wassertiefe in die Untersuchungen einbezogen. Zum Reiz Strömung muß hier angemerkt werden, daß auch Heringe sich sehr wohl im Sinne einer Rheotaxis verhalten, wenn sie über das Auge den Bezug zur Geographie herstellen können (BRAUN 1960). Diese Möglichkeit ist aber wohl nicht sehr häufig gegeben, denn das extrem boden- oder küstennahe Schwimmen beim Passieren enger Durchlässe - wie etwa des Sieles auf der Laichwanderung - ist sicherlich eine Ausnahmesituation im Leben des pelagischen Herings, außerdem limitiert die relativ geringe Sichtweite im Schleusenbereich eine Rheotaxis auf einen sehr schmalen Bereich.

Der Reiz Wassertiefe wurde mit einbezogen, da die suchenden Heringe folgendes Verhalten zeigen: Sie "lehnen" sich an die Küste an, d.h. sie folgen dem Küstenverlauf. Der Begriff Küste bezieht sich hierbei nicht auf die eigentliche Uferlinie, sondern auf eine bestimmte Tiefenlinie, z.B. die Dreimeterlinie. Wenn die Küste eine senkrechte Spundwand ist, dann hat der "Küsten-Reiz" eine relativ gute Richtungsinformation. Bei einem flach abfallenden Meeresboden liefert der Blick auf den Grund oder nach rechts/links keine Informationen, wo die Küste liegt. In der nebeligen Unterwasserwelt

entspricht die Orientierung zur Küste einer Orientierung in einem Parameter-Feld, wobei lediglich die Information Wassertiefe, und zwar als Skalar, zur Verfügung steht. Unter dem Aspekt dieser Arbeit ist der Reiz "Tiefenlinie" den richtungsarmen Chemo-Reizen ähnlich.

Das ATOLL reichte fast über die ganze Breite des Sieles (siehe Luftbild Abb.600 unter S), so daß die einwandernden Schwärme oft vor den Unterwasserfenstern zu beobachten waren. Zwei an den Seiten des Sieles in 5 m Abstand zum Ufer verlaufende Brücken (Abb.601 B) boten zusätzliche Beobachtungs- und Montagemöglichkeiten, und deren Pfeiler dienten als Bezugs- und Eichpunkte für die SONAR-Systeme. Mit Hilfe von horizontal in Richtung der sich nähernden Schwärme blickendem SONAR wurde die Annäherungsgeschwindigkeit bereits bis zu 50 m vor Erreichen des ATOLLs gemessen, um einen möglichen Einfluß des Labors auszuschließen. Ein derartiges digital aufbereitetes Echogramm zeigt Abb.602. Auf dem Echogramm sind mehrere in das Siel einlaufende Schwärme zu erkennen. Schwarm H tritt z.B. (bei Minute 6) in 28 Meter Entfernung in den Erfassungsbereich des SONARS ein, kommt stetig näher, taucht dann unter einem Kiemennetz (G) hindurch, wobei er kurzfristig aus dem dünnen SONAR-Strahl gerät, tritt in 11 Meter Entfernung wieder in den Strahl ein und schwimmt anschließend unter dem ATOLL hindurch. Der Winkel der Linie 2 diente zur Berechnung der Schwarmgeschwindigkeit, die in diesem Beispiel sehr konstant blieb. Die Abb.603 zeigt ein anderes Beispiel, in der ein Schwarm in der Nacht mit zwei Knoten Geschwindigkeit in das Kiemennetz hineinschwimmt und das Netz zwei Meter weit mitschleppt.

Von dem 10 Meter hohen Beobachtungsmast des ATOLLs konnten die Bewegungen und das Verhalten der Schwärme, die in diesem Bereich oft im oberen Meter schwimmen, beobachtet werden. Eine Brille mit Polarisationsfiltern reduzierte hierbei die Oberflächenreflexe. Von dem Mast aus konnte auch der Weg von Driftbojen verfolgt werden, um einen Eindruck von den komplizierten Stömungsverhältnissen dieses Standortes zu bekommen. Unter den Bojen konnten in verschiedenen Tiefen Radar-Reflektoren aus Aluminium befestigt werden, die als Strömungsanker und SONAR-Reflektor dienten.

Da die Fischer berichten, daß die Heringe in großen Mengen nur dann kommen, wenn der Wind aus südwestlichen Richtungen weht, wurde die Verteilung der Kanalwasserkonzentration vor den Schleusen bei verschiedenen Windrichtungen erfaßt. Hierzu wurde die Quadratmeile vor den Schleusen auf schnellen Zick-Zack-Kursen mit dem Arbeitsboot abgefahren. Die Daten einer geschleppten, auf- und absteigenden Temperatur-/Salzgehalts-/Druck-Sonde wurden zusammen mit Positionsangaben über eine Funkstrecke an den Bordrechner des ATOLLs übertragen. Vier drehende SONAR-Sensoren lieferten Informationen über Häufigkeit, Tiefe, Größe, Zugrichtung und Zuggeschwindigkeit der Schwärme. Um Unterproben aus den Schwärmen biometrisch vermessen zu können, wurden mit einer Angel Tiere aus dem Schwarm gefischt. Die auf der analogen SONAR-Anzeige sichtbaren Haken waren relativ leicht in einen Schwarm zu positionieren, so daß oft alle fünf Haken fängig waren. Diese biometrischen Mes-

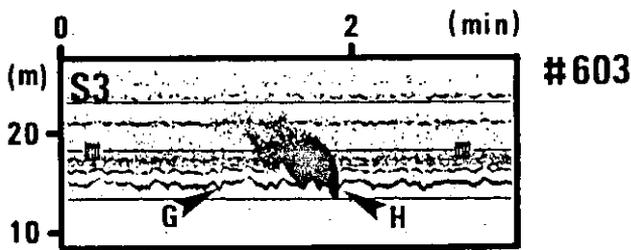
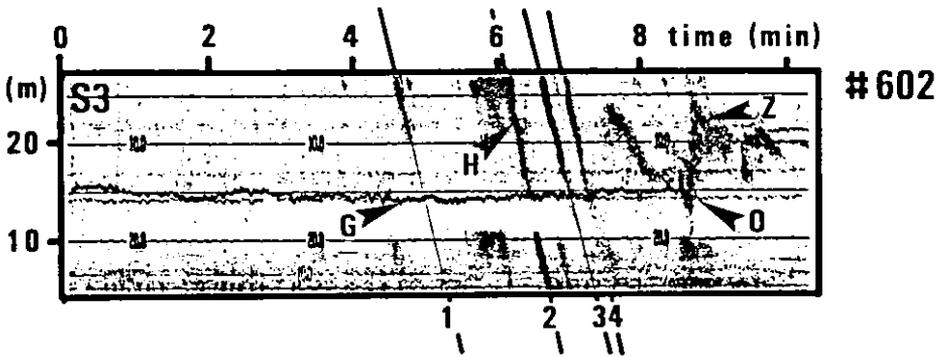
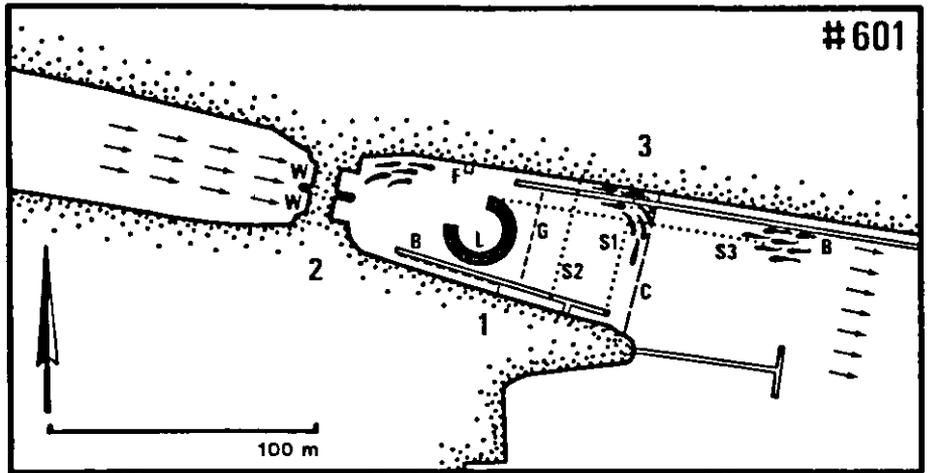


Abb.601. Detail Plan des Entwässerungs-Sieles (Übersichtskarte siehe Abb.609) mit Anordnung des Schließ-Netzes C und des Kiemen-Netzes G, Anordnung der horizontalen SONAR-Strahlen quer zum Siele S1 und S2 und in Richtung der ankommenden Schwärme S3, Silhouetten der Heringe skizziert. ATOLL-Labor L, Brücken B, Arbeitsbrücke des Fischers F, Wehr W, Positionen, an denen das Kurvenschwimmen der Schwärme untersucht wurde 1,2,3. Abb.602. Typische Analogaufzeichnung des horizontalen SONAR-Strahles S3, Man erkennt vier sich nähernde Herings-Schwärme H 1-4, die jedoch das Kiemennetz G erkennen und unter diesem durchtauchen; besonders bei Schwarm 2 wird deutlich, daß 5 Meter hinter dem Netz der Schwarm wieder in seine alte Tiefe auftaucht, denn dort wird er vom SONAR-Strahl bei 11 m (Entfernung vom ATOLL) wieder erfaßt, wobei er seine Schwimmgeschwindigkeit nicht wesentlich verändert hat. Über die Schräge der Linien wurde die Schwimmgeschwindigkeit berechnet. Einholen des fast leeren Kiemen-Netzes O, quer zum Siele (Nord nach Süd oder umgekehrt) schwimmende, vom Fischerboot gescheuchte Schwärme Z. Abb.603. Herings-Schwarm H in ein Kiemen-Netz G einschwimmend; deutlich ist zu erkennen, daß das Netz durch die mit ca. 2 Knoten schwimmenden Heringe zwei Meter weit ausgebeult wird; das Netz war beim Einholen sehr gut gefüllt (Erläuterungen siehe Text)

sungen waren wichtig für die Berechnung der Schwimmggeschwindigkeit in bl/sec, zur Berechnung der Schwärmdichte in kg pro Kubikmeter und auch zur Abgrenzung gegen Mysidaceen-, Stichlings- und Sprottenschwärme. Einige dieser Fahrten wurden bis zur Enge bei Falkenstein, den relativ schmalen Eingang in die Innenförde (Abb.608), bis in die Hörn (Ende der Innenförde) und bis in die Schwentine (zweiter großer Süßwasserzufluß der Innenförde) ausgedehnt, wobei große Bereiche der Förde mit Zick-Zack-Kursen abgedeckt wurden. Die zu dieser Zeit in großer Zahl am Ufer operierenden Angler dienten als "Hilfssensoren", wobei deren Aktivität und der Füllungsgrad ihrer meist durchscheinenden weißen Kunststoff-Eimer mit einem Fernglas als relatives Maß der Heringsverteilung gut erfaßbar waren.

Wenn das Sieel mit einem Absperr-Netz (Abb.601 C) geschlossen wurde, befand sich das ATOLL quasi in einem großen Netzkäfig, in dem die einzelnen Schwärme sich nach einiger Zeit manchmal zu einem einzigen Fischring zusammenschlossen, der als 0.5 bis 5 Meter breites Band im Kreis an Ufern und Absperrnetz entlangschwamm: An den langen Uferstrecken in gerader Richtung, bei Pos.2 in leichter Kurve, bei Pos.3 in einer 90 Grad Kurve, und gelegentlich erfolgte am Ende des Leitnetzes bei Pos.1 eine 180 Grad Wendung. In diesem großen "Netzkäfig" wurde z.B. untersucht, wie eng die Tiere zusammenschwimmen dürfen, um noch Richtungsänderungen durchführen zu können. Wenn die Heringe sich unsicher fühlen, rücken sie enger zusammen. In diesen extrem dicht und schnell schwimmenden Schwärmen konnte untersucht werden, welche Auswirkungen die Dynamik der Schwärme wiederum auf den Wasserkörper hat. Die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers innerhalb dieser dichten Schwärme wurde durch einige ins Wasser gestreute Heringsschuppen erfaßt, die sich als Driftteilchen gut eigneten. Deren Weg und Geschwindigkeit wurde anhand der Videoregistrierungen ausgewertet.

In einem anderen Jahr lag das ATOLL an der Spitze der Halbinsel zwischen den alten und neuen Schleusen in einer halbkreisförmigen Bucht, der sogenannten Kaiser-Bucht (Abb.600 L). Dieser Standort bot folgende Vorteile:

a) Der Einfluß des Kanalwassers ist hier erheblich schwächer, was höhere Anforderungen an die Suchstrategie der Fische stellt.

b) Das repetierende Öffnen und Schließen der Schleusen pulst den Suchreiz. Bleiben die Tore längere Zeit geschlossen, so nimmt der Anteil von Kanalwasser vor den Schleusen kontinuierlich ab.

c) An der Spitze der Kaisermole (Abb.600 J) befindet sich kurz nach Öffnen eines Schleusentores eine scharfe Trennlinie zweier Wassermassen. Diese entsteht durch einen Dichtegradientenstrom aus dem Schleusenbecken (WYRTKY 1952). Das mit Kanalwasser vermischte Schleusenwasser strömt in einer etwa einen Meter dicken Schicht langsam an der Oberfläche in nordöstlicher Richtung am Molenkopf vorbei (siehe Abb.607 canal water). Nördlich dieser Kante (Abb.607 front) läuft ein ganz schwacher Nehrstrom von etwas salzigerem Mischwasser in südliche Richtung (Abb.607 mixed surface water). Dieses Mischwasser strömt in einer etwa zwei Meter dicken

Schicht über dem salzigeren Fördewasser nach Süden. Auf der Unterkante des Mischwassers kommen die Herings-Schwärme aus Norden in ein bis vier Meter Abstand zur Mole küstenparallel angeschwommen (Abb.607 Schwarm 1). Von einem Beobachtungsmast aus und mit den Unterwassersystemen konnte das Verhalten beim Auftreffen der Schwärme auf die Front am Molenende untersucht werden.

d) Wenn kleinere Schwärme den Molenkopf umrunden haben, schwimmen sie häufig die Kaiser-Bucht etwa entlang der Zweimeter-Tiefenlinie aus (Abb.607 Schwarm 3). Wie bereits im Siel beobachtet werden konnte, schwammen die Schwärme gern entlang der Schatten langer Brücken und auch entlang des Rumpfschattens des Schwimmlabors. Ein ähnliches Verhalten beschreibt auch FISHELSON (1980). Wurde am Meeresboden bei Position B (Abb.607) ein Belüftungs-Schlauch betrieben, dessen Blasenvorhang die Fische irritierte, dann schwammen die Schwärme oft im ATOLL-Schatten weiter und drehten so mehrere Runden - abwechselnd entlang der Reize Tiefenlinie und Rumpfschatten. Hierbei passierten sie immer wieder die Beobachtungsfenster und waren somit gut für Untersuchungen zugänglich. In der Bucht bestand häufig außerdem ein starker vertikaler Gradient in der Konzentration des Kanalwassers, so daß die Reaktionen der Tiere auf diesen Gradienten gut vom Beobachtungsraum aus zu untersuchen waren.

e) Bevor die Heringsschwärme im Frühjahr in das Schleusengebiet einfallen, leben dort in großen Mengen Mysidaceen; diese lassen sich nachts mit Hilfe von Unterwasserlampen vor die Fenster des Beobachtungsraumes locken. Beim Auftreffen eines Heringsschwarmes auf diese Futterwolke konnten Beobachtungen zur Schwärmdynamik bei einer Futterverbesserung bzw. Futterverschlechterung gemacht werden, denn die Mysidaceen-Schwärme wurden von den Heringen gezielt bejagt.

f) Zum Fangen der Heringe wurde die Oberkante des Netzkäfigs (ähnlich wie in Abb.416 dargestellt) in aufgespanntem Zustand zwei Meter unter die Unterwasserfenster gehängt. Wenn ein dichter Heringsschwarm unter dem Fenster durchschwamm, wurde gegen den Rumpfboden des Beobachtungsraumes geklopft, woraufhin die Heringe augenblicklich abtauchten - in den Käfig hinein, der dann nur noch hochgezogen zu werden brauchte, um dicht gegen den Rumpf abzuschließen. In dem Netzkäfig wurde unter anderem die Schwärmdynamik untersucht, wenn plötzlich Kanalwasser den Käfig erreichte (Parameterverbesserung) bzw. wenn die Kanalwasser-Schicht nach Schließen der Schleusentore immer dünner wurde (Parameterverschlechterung).

Für einen weiteren Versuch wurde bei geöffnetem Schleusentor Kanalwasser in die ATOLL-Tanks gepumpt, das später bei geschlossenen Toren, wenn kein Kanalwasser mehr im Käfig vorhanden war, über einen Schlauch in den Käfig geleitet wurde und den Heringen zur Suche angeboten wurde.

Einige Beobachtungen wurden auch an Schwärmen juveniler Heringe durchgeführt. Wenn diese im Herbst den Kanal verlassen, konnten sie

in großen Mengen vom ATOLL aus untersucht werden. Weiterhin bestand die Möglichkeit, durch ein in den Bug eines kleinen Segelbootes montiertes Unterwasserfenster zu beobachten, und an wind-schwachen Tagen fast lautlos durch Jungheringsschwärme zu gleiten. Das Boot hatte einen Tiefgang von nur einem Meter, so daß die überwiegend in ganz seichten Uferbereichen lebenden juvenilen Heringe bezüglich ihrer Fähigkeit des küstenparallelen Schwimmens untersucht werden konnten. Hierzu wurde ihre Schwimmrichtung in 10 Grad Klassen gemessen. Während einer Schönwetterperiode bot sich die Gelegenheit, nach mehreren Tagen der Windstille drei Zentimeter dünne Schichten starker Copepoden-Konzentrationen zu beobachten, die von juvenilen Heringen bejagt wurden, wobei weitere Einblicke in Freißverhalten und Schwarmdynamik möglich waren.

Um die Funktion der Schwarmbildung bei der Orientierung abgrenzen zu können, wurde versucht, möglichst viele Registrierungen des Verhaltens einzelner Heringe zu erlangen. Die Beobachtungen an einzeln schwimmenden Fischen haben für die Interpretation der Ergebnisse eine grundsätzliche Bedeutung, da es sich sozusagen um Kontrollversuche handelt, die die Schwarmfunktion ausschließen.

Ergebnisse

3.1. Verhalten in vertikalen Gradienten

Wenn im Februar die ersten Heringsschwärme die Kieler Förde erreichen, schwimmen sie meistens ganz nah über dem Meeresboden. Die Wassertemperatur lag dort 1986 zwischen 0 und 1 Grad. Im Bereich östlich der Schleuseninsel (Abb.600 N) hat der Fischer eine Serie von Kiemennetzen ausgelegt, deren Grundtaue Tiefenstufen von 3 bis 9 Meter abdecken; diese Netze stehen auf dem Grund, wie in Abb.604 eingezeichnet. Zu Beginn der Hering-Saison stecken die Heringe fast ausschließlich in den unteren zwei Metern, und zwar in denjenigen Netzen, die am weitesten draußen auf 8 bis 9 m Wassertiefe liegen. Dies ergab die tägliche Befragung und Beobachtung des Fischers beim Netz-Aufholen, sowie die Vermessung der noch stehenden Netze mit dem SONAR-System. Anscheinend mit der Erwärmung des Bodenwassers auf zwei Grad zusammenhängend werden dann mehr und mehr Heringe auch in Oberflächennähe gefangen. In einer Übergangszeit, die 1986 bis Ende März dauerte, stecken die Heringe entweder in den unteren zwei Metern der direkt auf dem Meeresboden aufliegenden Kiemennetze, wobei langsam auch die auf 4 bis 5 m Tiefe stehenden Netze fängig werden, oder aber sie stecken fast alle in den oberen ein bis zwei Metern der an der Oberfläche schwimmenden Kiemennetze.

Anfang April, im Höhepunkt der Laichwanderung, schwimmen in der Förde viele Schwärme in einer Tiefe von etwa 5 bis 9 Metern, einige aber auch in Oberflächennähe, im Bereich vor den Schleusen dagegen meist in den oberen 1.5 bis 2 Metern. Die Wassertemperatur betrug in 5 Meter Tiefe knapp drei Grad.

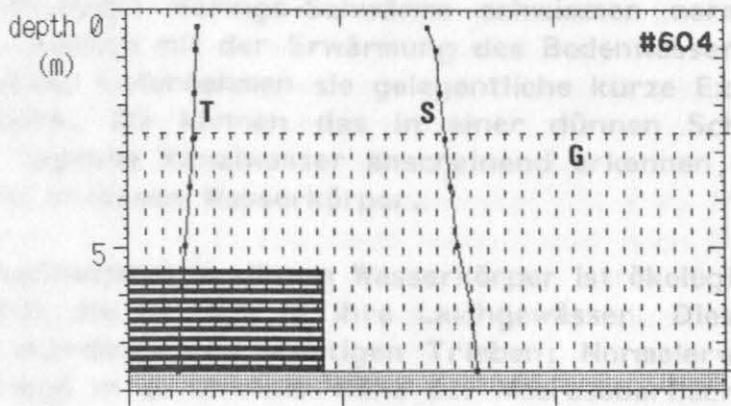
Mit den gleichen Methoden, wie für die Netzkäfig-Experimente beschrieben, wurde untersucht, ob Zusammenhänge zwischen vertikalen Gradienten der Kanalwasserkonzentration und dem Aufenthalts-

ort der Schwärme bestehen. Die Abb.604 zeigt ein T,S,p Profil bei geschlossenem Entwässerungs-Siel aus dem Gebiet der Kiemennetze vor der Schleuseninsel (Abb.600 N) und die Verteilung der Heringe in einem Kiemennetz. Bedingt durch einen hohen Wasserstand in der Förde, konnte kaum Wasser den Kanal verlassen. An diesem Tag waren die Fänge in den Netzen vor der Schleuseninsel relativ gering, und direkt im Siel waren fast keine Heringe gefangen worden. Eine SONAR-Fahrt durch die Förde bis zum Institut für Meereskunde (Abb.608 lfm) zeigte, daß zu diesem Zeitpunkt die Schwarmhäufigkeit in der Förde hingegen extrem hoch war. Auf den Kais drängten sich die Heringsangler, deren Eimer sehr gut gefüllt waren.

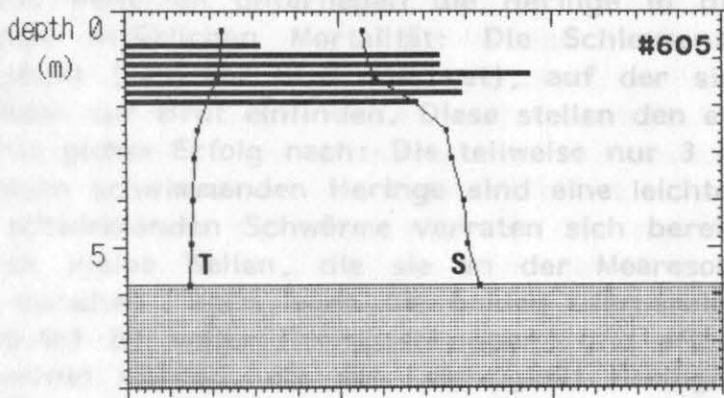
Eine gegensätzliche Extremsituation konnte sieben Tage später beobachtet werden, als das Siel die Nacht über bis 2 Uhr geöffnet gewesen war und der Wind mit 1 - 2 Bft aus Südwest wehte. An diesem Morgen hatten sich im Siel schätzungsweise 30 Tonnen Heringe angesammelt. Hiervon fingen die Fischer nach Absperrung in den folgenden Tagen 14 Tonnen heraus; der Rest wurde nach einem Anlandungs-Stop wieder freigelassen. SONAR-Fahrten an diesem Tag und am Tag vorher zeigten für die übrige Kieler Förde ein relativ geringes Schwarmvorkommen, und sogar die Angler auf der recht nahegelegenen Kaiser-Mole (Abb.600 J) fingen nicht viel. Die Abb.605 wurde zwei Stunden nach Schließen des Sieles um vier Uhr morgens vor dem Ausgang des Sieles aufgenommen (Ort des Profiles siehe Abb.600 *2). Das Siel war bereits zwei Stunden geschlossen, die Wasserströmung betrug weniger als 3 cm/sec.

Der Unterschied beider Situationen wird beim Vergleich der Abb.604 und 605 sehr deutlich: Wie das Salzgehaltsprofil in Abb.605 zeigt, lag am Tag mit den vielen Heringen vor dem Siel eine zwei Meter dicke Schicht von Kanalwasser an der Oberfläche. Die Heringe schwammen unter diesen Bedingungen nicht wie üblich am Meeresboden, sondern innerhalb dieser Schicht, wobei die Unterkante der Schwärme genau auf dem stärksten Gradienten des Salzgehaltes lag. Die Abb.606 zeigt eine ähnliche Situation an einem anderen Tag aus dem Entwässerungs-siel, an dem sehr viele Heringe gefangen wurden, die aber fast ausschließlich in den oberen 120 Zentimetern der Kiemennetze steckten. Wiederum wird aus dem Salzgehaltsprofil deutlich, daß die Heringe ausschließlich in der dünnen Schicht des Kanalwassers schwammen, und die Unterkante der Schwärme exakt mit dem stärksten Gradienten zusammenfiel. In der Abb.604 ist im Gegensatz zu diesen beiden Abbildungen kaum Kanalwasser erkennbar, und die Heringe steckten in den unteren Metern der Kiemennetze.

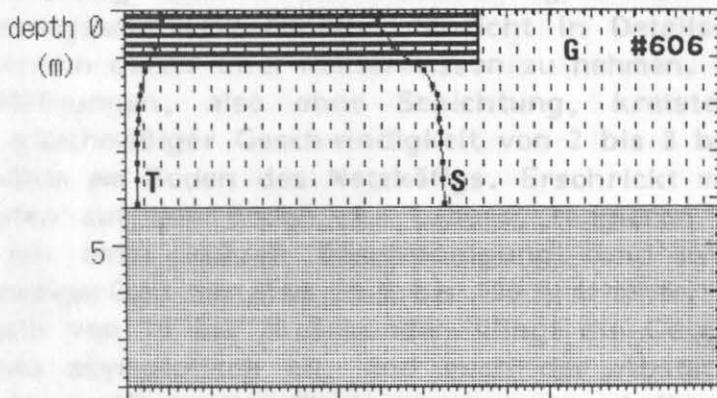
In Situationen, wie in Abb.605 dargestellt, schwammen die Heringe entweder nahe dem Boden oder aber in Oberflächennähe, mit der Schwarm-Unterkante genau auf der Sprungschicht. Viele weitere Messungen ergaben, daß die Schwarm-Unterkante fast immer mit dem stärksten Salzgehalts-Gradienten zusammenfiel. Bedingt durch die Schleusenaktivität und wechselnde Sielöffnung schwankte die Tiefe der Sprungschicht, und entsprechend schwankte auch die Tiefe der Schwarmunterkante. Wenn die Heringe das Kanalwasser gefunden haben, bleiben sie in diesem.



temper.	0	10	20	T	(C)
salini.	0	10	20	S	(ppm)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)	



temper.	0	10	20	T	(C)
salini.	0	10	20	S	(ppm)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)	



temper.	0	10	20	T	(C)
salini.	0	10	20	S	(ppm)
fishes	0	10	20	(% / 20cm)	

Abb.604 bis 606. Häufigkeitsverteilungen des Aufenthaltsortes der Heringe über die Tiefe mit Temperatur- (T) und Salzgehaltsverteilung (S), Kiemennetz G, die schraffierte Fläche stellt den Meeresboden dar. Abb.604. Bei geschlossenem Entwässerungs-Siel aus dem Gebiet der Kiemennetze vor der Schleuseninsel (Position siehe Abb.600 N). Abb.605. Bei deutlich vorhandenem Kanalwasser (Position siehe Abb.600 *2). Abb.606. Bei geöffnetem Entwässerungs-Siel (Position siehe Abb.600 S, Erläuterungen siehe Text)

Die ankommenden Herings-Schwärme schwimmen normalerweise in Bodennähe. Zeitlich mit der Erwärmung des Bodenwassers auf 2 Grad zusammenfallend unternehmen sie gelegentliche kurze Exkursionen an die Oberfläche. Sie können das in einer dünnen Schicht an der Oberfläche liegende Kanalwasser anscheinend erkennen, und bleiben anschließend in diesem Wasserkörper.

Das Weiterschwimmen in diesem Wasserkörper ist ökologisch sinnvoll, denn es führt die Heringe in ihre Laichgewässer. Dieses Verhalten widerstrebt allerdings den sonstigen Trieben: Normalerweise schwimmen die Heringe in so direkter Nähe zur Meeresoberfläche nur, wenn sie völlig ungestört sind. Schon bei ganz schwachen Geräuschen tauchen sie auf mindestens zwei Meter Tiefe ab (OLSEN 1979, eigene Untersuchungen). Im Schleusenbereich sind die Störpegel durch den Schiffsverkehr sehr hoch. Trotzdem bleiben die Heringe in der Oberflächenschicht. Weiterhin unterliegen die Heringe in dieser Schicht einer erhöhten natürlichen Mortalität: Die Schleuseninsel ist ein Vogelschutzgebiet (Abb.607 bird reservat), auf der sich zu dieser Zeit viele Möwen zur Brut einfinden. Diese stellen den einwandernden Schwärmen mit gutem Erfolg nach: Die teilweise nur 3 cm unter der Meeresoberfläche schwimmenden Heringe sind eine leichte Beute, und die schnell schwimmenden Schwärme verraten sich bereits auf große Distanz durch kleine Wellen, die sie an der Meeresoberfläche erzeugen. An manchen Tagen lagen die beiden uferparallelen Brücken im Siel (Abb.601 B) voller Heringsschuppen, und oft konnten dort Möwen beobachtet werden, die mit Leichtigkeit Heringe erbeuteten. Der Trieb, in diesem oberflächennahen Wasserkörper zu bleiben, muß bei den Laich-Heringen entsprechend stark ausgeprägt sein.

Netzkäfiguntersuchungen

Der im Netzkäfig unter dem Beobachtungsfenster des ATOLLS kreisende Heringsschwarm erlaubte, Einsicht in Details seines Verhaltens im Bereich dieser zwei Wassermassen zu nehmen. Bei geschlossenen Kanalöffnungen, also ohne Schichtung, kreisten die Tiere meistens mit gleichmäßiger Geschwindigkeit von 2 bis 3 bl/sec in Form einer Fischmühle am Boden des Netzkäfigs. Erschrickt man sie durch leichtes Klopfen auf den Boden des Labors, reagieren sie innerhalb von 40 ms mit einer kurzen Beschleunigung, und kreisen danach enger zusammengerückt mit etwa 30 % bis 150 % erhöhter Geschwindigkeit. Innerhalb von 10 bis 20 Sekunden klingt die Geschwindigkeits-erhöhung etwa asymptotisch ab, und auch der Abstand der Tiere zueinander nimmt seinen alten Wert von etwa einer halben Körperlänge ein.

In unregelmäßigen Abständen stiegen die Tiere jedoch bis zur Oberfläche auf, wobei manchmal die Fische plötzlich alle gemeinsam fast senkrecht nach oben schwammen, oder aber die drehende Fischmühle näherte sich langsam der Meeresoberfläche, ohne ihre Schwimmparameter wesentlich zu verändern. Nach wenigen Sekunden schwammen die Fische dann wieder in die Tiefe zurück. Außerhalb der Schwarmformation schwamm fast nie ein Hering. In diesem Zustand

reagierten die Heringe bereits auf geringste Geräusche (gute akustische Leistungen des Herings siehe BLAXTER 1980), und im Vergleich zu den Forellen mußte man sich wesentlich mehr vorsehen, keine Geräusche im Labor zu verursachen.

Wenn ein Schleusentor dann geöffnet wurde, schob sich an der Oberfläche eine dünne Zunge von Kanalwasser mit etwa 20 cm/sec aus der Schleusenkammer (Abb.607 canal water) und nach Erreichen der Kaiser-Bucht auch in den Heringskäfig. Eine auf- und absteigende T,S,p Sonde lieferte Daten über die Ausprägung dieser Schicht. Wenn das Kanalwasser, das an der Oberfläche eine meist etwa 80 cm starke Schicht bildete, in den Käfig eintrat, schwammen die Heringe ruhig weiter; da sie am Käfigboden in vier Meter Tiefe kreisten, hatten sie keinen Kontakt mit dem Kanalwasser. Bei der nächsten Exkursion des Schwarmes an die Oberfläche änderte sich das Verhalten dann aber erheblich: Einige Heringe stoppten ihren Schwanzschlag und ließen sich in einer charakteristischen Körperhaltung ein bis drei Sekunden lang geradeaus gleiten, einige Heringe führten 90 Grad Wendungen aus und einige schwammen ganz nahe am Netz hin und her. Die starke Polarisation des Schwarmes löste sich innerhalb von Sekunden auf. Dieser Zustand ging aber innerhalb von 20 Sekunden wieder in ein relativ schnelles Kreisen von 3 bis 4 bl/sec über, wobei die Unterkante des Schwarmes genau auf Höhe der Sprungschicht blieb.

So ähnlich muß man sich wohl einen in die Förde einlaufenden Heringschwarm vorstellen: Grundsätzlich am Boden schwimmend, werden - wahrscheinlich ab einer Temperatur von 2 Grad - gelegentlich kurze Exkursionen an die Oberfläche unternommen. Trifft der Schwarm zufälligerweise auf Wasser mit geringerem Salzgehalt (vielleicht ist es auch der stärkere "Fluß-" bzw. "Kanalgeruch" oder die höhere Temperatur), dann verbleibt der Schwarm in dieser oberflächennahen Schicht. Gelingt es ihm, dieser zu folgen, erreicht er nach kurzer Zeit eine brackige Flußmündung oder, wie in diesem Fall, den Kanal. Nach Passieren der Schleusen gehen die Heringe wahrscheinlich wieder auf größere Tiefe, denn im Kanal konnten nie die typischen Oberflächenwellen der schnellziehenden Schwärme beobachtet werden, im Kanal werden sie auch wieder am Boden gefangen; im Kanal ist auch kaum eine Schichtung ausgeprägt.

Wenn der Netzkäfigschwarm in der oberflächennahen Kanalwasserschicht kreiste, war seine Geschwindigkeit stets höher und seine Polarisation größer - beides typische Anzeichen für Schwärme, die beunruhigt sind (MURPHY 1980, PITCHER 1986). Die sonst so schreckhaften Heringe kreisten in diesem Zustand mit einer bemerkenswerten Stetigkeit: Leichtes Klopfen auf den Boden des Labors führte nur zu einer Geschwindigkeitssteigerung und einer Verringerung des Individualabstandes, nicht aber zum Abtauchen. Erst nach heftigem Klopfen tauchten alle Heringe synchron in einem Winkel von etwa 45 Grad ab, um bereits nach wenigen Sekunden wieder hochzukommen. Hielt man einen Stock in den Käfig, kümmerten sie sich fast nicht um ihn, manchmal schwammen Tiere sogar gegen ihn. In einen Kescher, den man in ihre Zugbahn hielt, schwammen sie

direkt hinein. Der Abstand der Heringe zueinander betrug in diesem Zustand nur noch eine 0.2 bis 0.3 Körperlängen.

Wenn die Schleusentore dann geschlossen wurden, verringerte sich bei nordöstlichen Winden im Laufe von wenigen Minuten die Dicke der Deck-Schicht: Sie wird langsam durch Tiefenwasser ersetzt. Zuerst wurde auch die Schicht der Heringe immer dünner, ohne daß das Verhalten sich wesentlich änderte; wenn schließlich der letzte Rest Kanalwasser den Käfig verlassen hatte, steigerten die Heringe abrupt ihre Geschwindigkeit auf 4 bis 5 bl/sec und schwammen noch disziplinierter und enger nebeneinander her. Diese Änderungen nahmen im Laufe von drei Minuten etwa asymptotisch ab, doch bereits innerhalb einer Minute kehrten die Tiere langsam wieder an den Boden zurück. Wurden sie durch leichten Lärm erschreckt, tauchten sie auch schon früher wieder ab.

Unter Normalbedingungen kreisen die Heringe überwiegend am Netzkäfigboden mit 2 bis 3 bl/sec. Stoßen sie plötzlich auf Kanalwasser, lösen sie für kurze Zeit die Polarisation auf. In der dünnen Kanalwasserschicht an der Oberfläche kreisen sie schneller als üblich mit 3 bis 4 bl/sec und polarisierter. Diese Schwimmdynamik bleibt über lange Zeit konstant. Wird ihnen das Kanalwasser wieder entzogen, steigern sie nochmals die Geschwindigkeit auf 4 bis 5 bl/sec und schwimmen extrem polarisiert. Dieser Effekt schwächt sich aber innerhalb der nächsten drei Minuten wieder ab und die Geschwindigkeit geht auf den ursprünglichen Wert von 2 bis 3 bl/sec zurück; die Heringe kehren zum Käfigboden zurück.

3.2. Verhalten in horizontalen Gradienten

Häufig zogen kleine Schwärme parallel zur Kaiser-Mole in dem Mischwasser (Abb.607 mixed surface water, Schwarm 1) in südlicher Richtung. Beim Auftreffen dieser Schwärme auf die Front des Kanalwassers an der Molenspitze konnten weitere Einblicke in die Schwarm-Dynamik erlangt werden. Diese Kante verläuft meist etwa in einem Winkel von 45 - 90 Grad zum Kurs der Fische. Der geographische Kurs in den Kanal biegt an dieser Stelle um 90 Grad nach rechts ab. Die Tiefenlinien biegen hier mit einem Radius von 3 Metern um 180 Grad ab. Die Verhaltensänderungen der Schwärme am Molenkopf waren komplex und sehr variabel, doch nach der Beobachtung einiger Hundert Schwärme zeichneten sich verschiedene wiederkehrende Verhaltensmuster ab, die hier kurz und grob geschildert werden: Wenn das Wasser bei ablandigem Wind und großer Pegel-Differenz zwischen Kanal und Förde mit relativ großer Strömung (etwa 35 cm/sec) am Molenkopf in die Förde floß, drehten die Heringe in scharfer Kurve in diese Strömung hinein und schwammen direkt in Richtung Kanal (Abb.607 Schwarm 2). In diesem Falle nutzten sie Rheotaxis als Strategie; sie hatten hierbei den Bezug zur Geographie über die Mole, und außerdem war die Stromscherung stark.

Wenn bei Hochwasser kein Kanalwasser, und damit auch keine Front vorhanden war, umrundeten sie in etwa gleichbleibendem Abstand den Molenkopf und schwammen danach parallel zur Innenseite der Mole in die Kaiser-Bucht hinein (Abb.607 Schwarm 3). Trat das Wasser mit

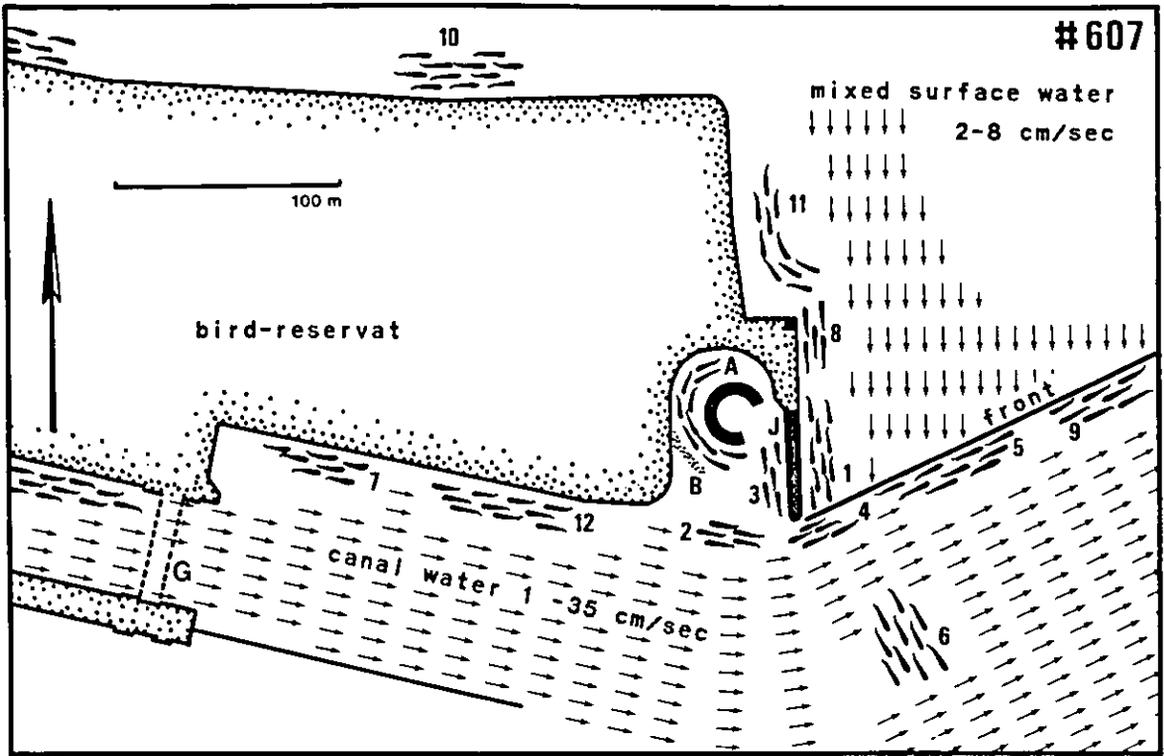


Abb.607. Vergrößerter Ausschnitt des Bereiches der Schleuseninsel mit den wichtigsten Wasserströmungen (grob schematisch) und skizzierten Herings-Schwärmen. Kaiser-Bucht mit ATOLL-Labor A, Kaiser-Mole J, Belüftungs-Schlauch B, Süd-Schleuse G. Die Wasserfront zwischen dem schnell strömenden Kanalwasser und dem langsam strömenden Mischwasser ist durch die dicke schwarze Linie angedeutet (front, Erläuterungen siehe Text)



relativ schwacher Strömung aus dem Kanal aus, erfolgte nach Auftreffen der Tiere auf die Front dieses Wasser zuerst oft überhaupt keine Richtungsänderung: Ein Teil der Heringe stoppte den Schwanzschlag und ließ sich etwa einen Meter gleiten, einige Heringe änderten abrupt ihren Kurs um etwa 70 Grad nach links, etwa gleich viele nach rechts, wieder andere drehten sogar um 180 Grad, so daß sich die Polarisation des Schwarmes fast vollständig auflöste. Nach ein bis zwei Sekunden formierte der Schwarm sich aber bereits wieder, und er schwamm etwa mit der gleichen Ordnung und Schwimmgeschwindigkeit wie vorher weiter, jedoch mit einer neuen Richtung: Meistens in Richtung auf den Kanal, und zwar genau an der Innenkante der Kanalwassergrenze entlang (Schwarm 4). Manche Schwärme schlugen nach Neuformierung allerdings einen Kurs ein, der sie vom Kanal wegführte (Schwarm 5); zwar schwamm der Schwarm wieder präzise an der Innenkante des Kanalwassers entlang, in diesem Falle aber fördeauswärts. Und einige Schwärme schwammen nach Neuorganisation in eine scheinbar zufällige südliche Richtung in das sich nach dort erstreckende Kanalwasser hinein (Schwarm 6).

Gelegentlich kamen auch Schwärme wieder aus Richtung Schleusentor von Westen aus der Kanalöffnung herausgeschwommen (Schwarm 7). Sie umrundeten anschließend den Molenkopf und schwammen entlang der Mole nach Norden, falls keine Front vorhanden war (Schwarm 8); war jedoch eine Front vorhanden, folgten sie dieser auf der Innenseite des Kanalwassers fördeauswärts (Schwarm 5).

Es konnten vom Mast auch manchmal Schwärme beobachtet werden, die aus der freien Förde kommend - gegen die Front gelehnt - aus östlicher Richtung präzise in die Kanalöffnung einliefen (Schwarm 9).

Alle Beobachtungen am Molenkopf machen deutlich, daß ein steiler horizontaler Gradient in der Konzentration des Kanalwassers für die Orientierung der Schwärme von großer Bedeutung ist. Auffällig ist, daß die Schwärme auf gerader Linie parallel zu den Isolinen manövrieren, ohne daß Zick-Zack-Kurse, die auf eine Klinotaxis deuten würden, zu erkennen sind. Bemerkenswert ist, daß es bei annähernd senkrechtem Auftreffen auf die Front oft auch zu einer "Fehlentscheidung" kommt, und die Isolinen fördeauswärts verfolgt werden. Wichtig ist, daß beim plötzlichen Auftreffen auf das Kanalwasser die Polarisation des Schwarmes aufgelöst wird.

Eine Anekdote zu diesem Standort: Die Kaiser-Mole (Abb.607 J) ist ein vorzüglicher Herings-Angelplatz, der allerdings nur wenigen Anglern zugänglich ist, die aber seit vielen Jahren regelmäßig hierherkommen. Bei starkem Schleusenbetrieb sammeln sich in diesem Areal bei geschlossenen Toren die Schwärme periodisch an - sie stauen sich regelrecht in dem an der Oberfläche liegenden Rest des Kanalwassers auf. Deshalb ist oft die erste Frage eines neu hinzukommenden Anglers: "Stehen sie oben oder unten?". Läßt man das Blei der Angel zu tief sinken, dann fängt man meist nichts, nahe der Oberfläche hingegen sehr gut. Wenn das Schleusentor in 250 Meter Entfernung (Abb.607 G) wieder geöffnet wird, bleiben die Fänge

zuerst weiterhin unverändert. Oft sieht man dann an der Oberfläche deutlich die Grenze der sich nähernden Kanalwasser-Zunge auf die Mole zukommen, kenntlich an treibenden Teilchen und an Veränderungen der Wellen. Etwa 7 - 12 Minuten später hat diese Wassergrenze die Kaiser-Mole erreicht - und schlagartig sind die Heringe verschwunden. Traditionsmäßig legen die Angler dann eine Zigarettenpause ein, und auch der weiterangelnde Wissenschaftler fängt nur gelegentlich einen Hering.

Die Schilderungen der Fischer, daß das Siel von den Heringen nur bei südwestlichen Winden gefunden wird, regten eine Untersuchung über die Verteilung des Kanalwassers im Bereich vor den Schleusen bei laufendem Siel und verschiedenen Windrichtungen an. Eine besonders deutliche Situation ist in Abb.609 dargestellt. Die Abbildung zeigt den Bereich der Schleusen (den geographischen Überblick gibt Abb.608), die Positionen der hydrographischen Profile (runde Punkte) und die Orte, an denen das SONAR-System Schwärme registrierte (Quadrate). Die dünnen Bahnlinien (D) zeigen die grob erfaßten Wege von Driftbojen mit einem Widerstandskreuz in 80 cm Tiefe über 12 Minuten. Einige charakteristische Profile sind zur Referenz als Sammlung in Abb.610 und 611 zusammengefaßt, wobei eine Zuordnung über die Nummern in der unteren rechten Ecke der Koordinatenkästen, die an den zugehörigen Positionen in der Abb.609 eingetragen sind, möglich ist.

An diesem Tag herrschten nördliche Winde mit 2 - 4 Bft, und im Siel waren fast keine Heringe. Die Angler auf der Kaiser-Mole (J) fingen nur wenig. Die Hunderte von Anglern auf der Scheer-Hafen-Mole (H) hatten hingegen alle volle Eimer und zogen ununterbrochen Heringe aus dem Wasser, meist zwei bis drei pro Hol (bei in der Regel fünf Haken). Der Fischer im südlichen Kiemennetz-Feld N2 (Oberflächennetze) zog prall gefüllte Netze aus dem Wasser, und in der Innenförde wurden an diesem Tag nach Angabe mehrerer Fischer auch sehr gute Fänge gemacht.

Der Grund für das Fehlen der Heringe im Siel liegt wahrscheinlich an der Form der Ausstromfahne des Kanalwassers an diesem Tag, dessen Zentrum durch den dicken schwarzen Pfeil (F) angedeutet ist. Nach Verlassen des Sieles wird das an der Oberfläche liegende Kanalwasser durch den nördlichen Wind nach Südosten getrieben und strömt an der Oberfläche fördeeinwärts. Siehe hierzu Profil 19 aus dem Siel, Profil 54 vor der Scheer-Hafen-Mole und Profil 66 vor dem Kiemennetzfeld. Im Bereich außerhalb der Ausstromfahne schwammen die Schwärme immer tiefer als fünf Meter, außerdem wurden dort nur sehr wenige Heringsschwärme angetroffen. Südlich der Süd-Schleusen (G) schwammen viele Schwärme, meistens in den oberen zwei Metern: Die Quadrate geben SONAR-Anzeigen an, in denen Schwärme in den oberen zwei Metern registriert wurden, außerdem waren die Kiemennetze bei N2 im oberen Bereich gut gefüllt. Diese Schwärme schwammen überwiegend in südliche Richtungen. Im Gegensatz hierzu steckten im Kiemennetzfeld (N) vor der Schleuseninsel die Heringe in Bodennähe, und auch das SONAR registrierte Schwärme in 5 bis 9

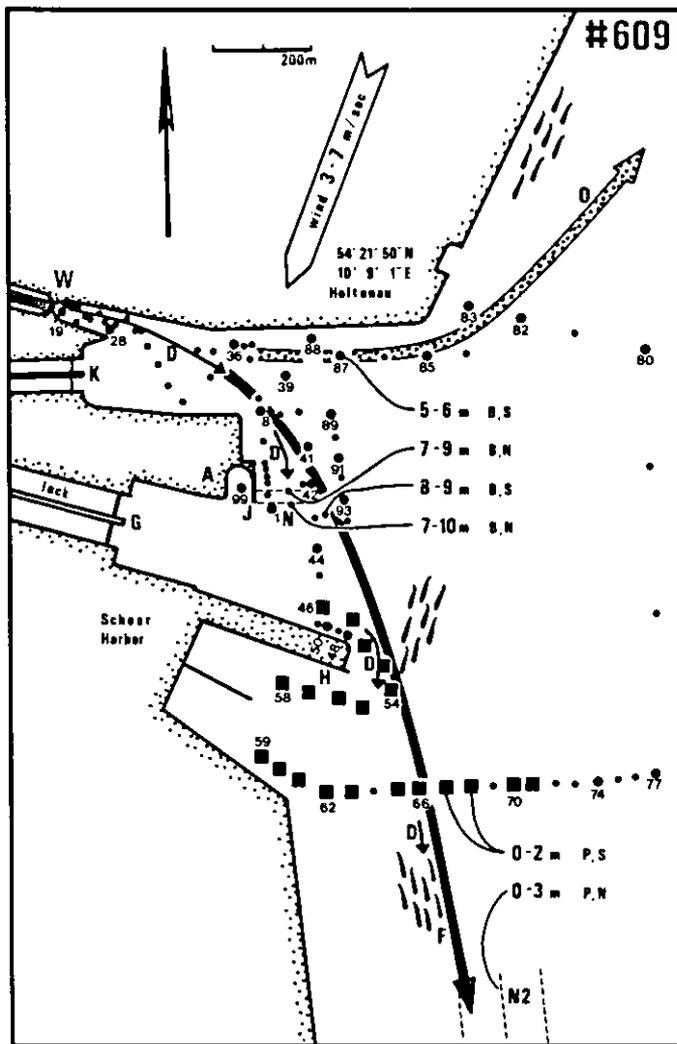
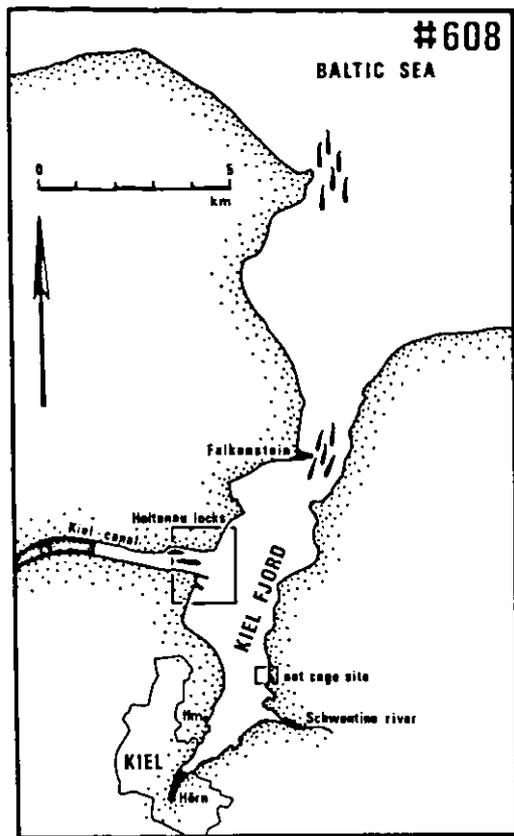


Abb.608. Übersichtskarte der Kieler Förde. Die Laichgebiete des Herings sind schraffiert eingezeichnet, und einige einlaufende Schwärme sind skizziert. Die Kästen geben die Lage des Sperrgebietes der Netzkäfig-Anlage (net cage site) und das Schleusengebiet von Holtenau an. Institut für Meereskunde Ifm. Abb.609. Vergrößerter Ausschnitt des Schleusenbereiches mit hydrographischen Stationen (Punkte) von denen einige im Detail in den Abb.610 und 611 dargestellt werden (große Punkte mit Nummern), die Quadrate geben Anzeigen von Herings-Schwärmen in Oberflächennähe an, die Meterangaben östlich der Schleuseninsel bezeichnen einzelne Schwärme in größerer Tiefe, Schwarm am Meeres-Boden B, Schwarm pelagisch P, Messung mit SONAR S, Messung mit Kiemenetz N, geschätztes Zentrum der Ausstromfahne F (schwarzer dicker Pfeil), geschätztes Zentrum der Ausstromfahne bei südwestlichen Winden O (gepunkteter dicker Pfeil), Weg von Driftbojen über 12 Minuten D, Entwässerungs-Siel W, Nord-Schleusen K, Süd-Schleusen C, Kaiser-Bucht mit ATOLL-Labor A, Kaiser-Mole J, Scheerhafen-Kai H, Kiemen-Netz-Feld vor Schleuseninsel N, südliches Kiemen-Netz-Feld N2 (Erläuterungen siehe Text)

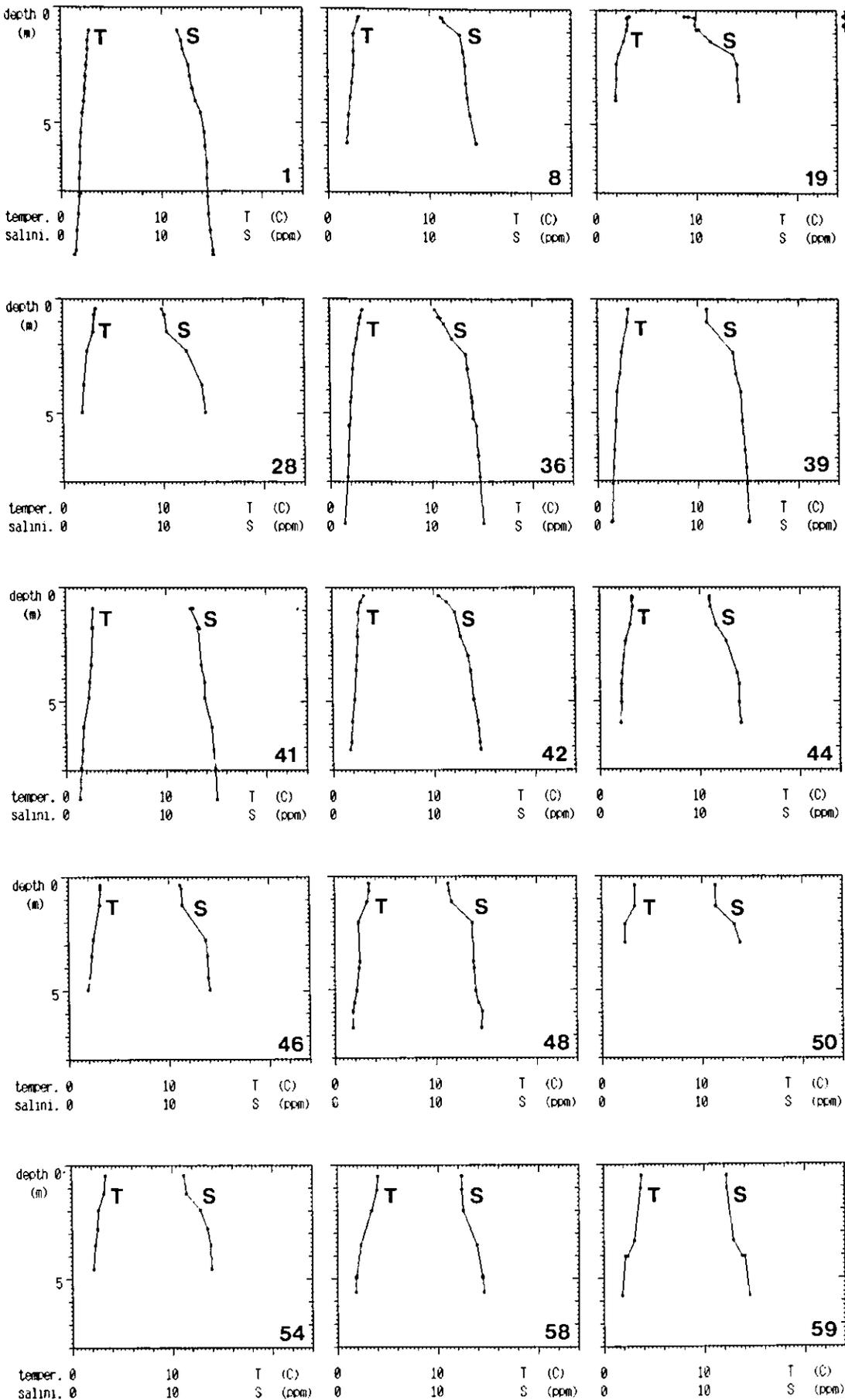


Abb.610. Sammlung der Temperatur- (T) und Salzgehaltsprofile (S) einiger ausgewählter Positionen aus dem Bereich vor den Schleusen bei nördlichen Winden. Die Nummer in der rechten unteren Ecke gibt jeweils die geographische Position an, die in Abb.609 eingetragen ist. An einigen Positionen (z.B. Nr.19) ist deutlich das an der Oberfläche liegende, weniger salzige Kanalwasser zu erkennen

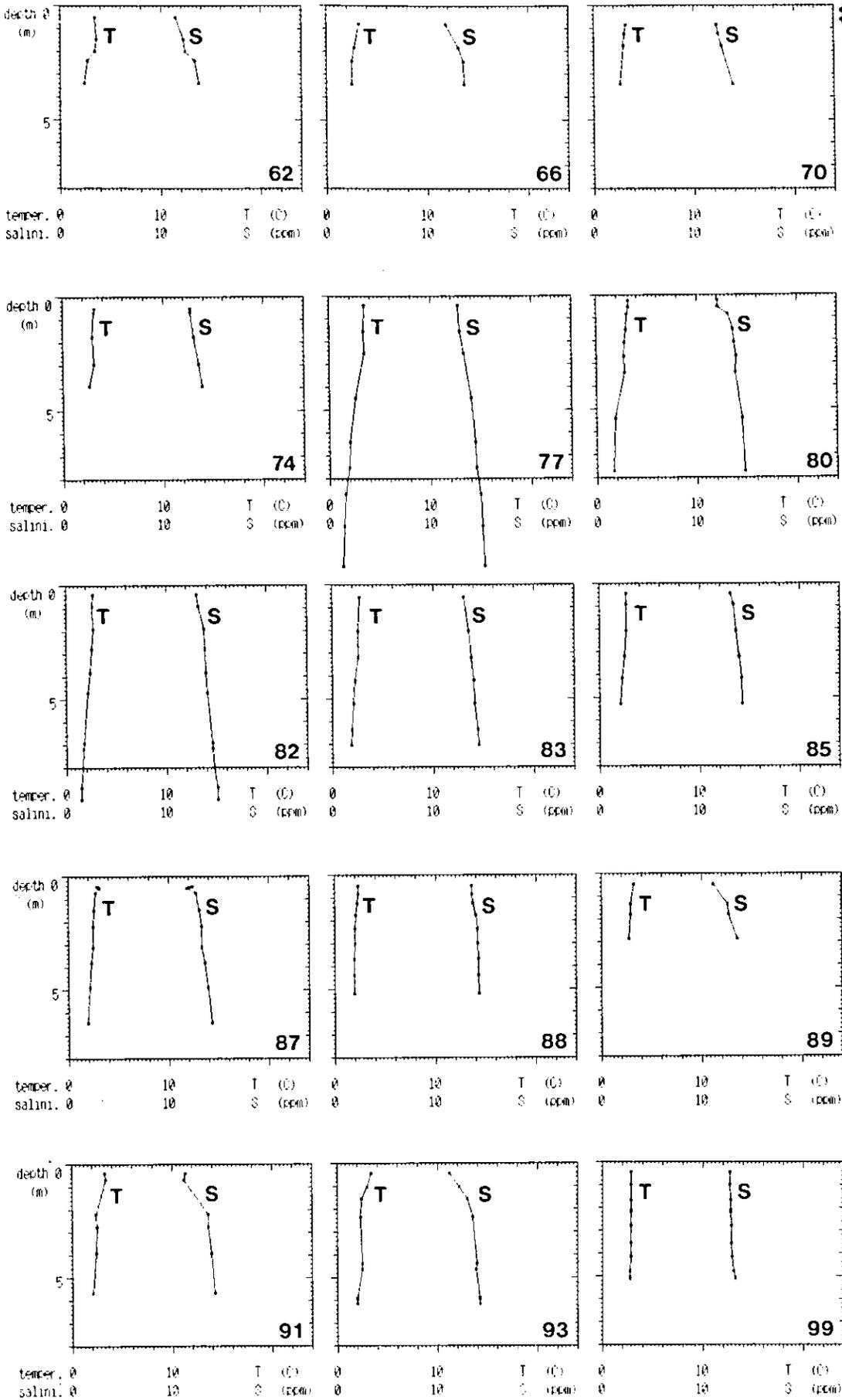


Abb.611. Sammlung der Temperatur- (T) und Salzgehaltsprofile (S) einiger ausgewählter Positionen aus dem Bereich vor den Schleusen bei nördlichen Winden. Die Nummer in der rechten unteren Ecke gibt jeweils die geographische Position an, die in Abb.609 eingetragen ist. An einigen Positionen (z.B. Nr.62) ist deutlich das an der Oberfläche liegende, weniger salzige Kanalwasser zu erkennen

Meter Tiefe (siehe die Meterangaben aus den Netzen und bei Pos.87 und 93).

Diese Meßergebnisse und die jahrelangen Erfahrungen der Fischer legen den Schluß nahe, daß das Erscheinen der Heringe im Siel vom Verlauf der Ausstromfahne abhängt: Strömt sie, wie dargestellt, fördeeinwärts nach Süden, dann treffen die von Nordosten mit südlichem Kurs in Bodennähe wandernden Schwärme wahrscheinlich erst im Bereich der Scheerhafen-Mole auf das Kanalwasser - bei einer ihrer gelegentlichen Exkursionen an die Oberfläche. Sie können zwar nicht entscheiden, in welcher Richtung sie dem Kanalwasser folgen müssen, um den Kanal zu erreichen, aber sie bleiben in der Kanalwasserschicht. Eventuell hängt die meist falsche Entscheidung zum südlichen Kurs mit dem ungünstigen Winkel zusammen, unter dem sie in die Gradienten einschwimmen (Abb.609 bei H). Diese Messungen sind außerdem ein Beispiel dafür, daß Rheotaxis als Orientierungsstrategie in diesem Falle nicht genutzt werden konnte, denn dann hätten die Schwärme einen Nordkurs gegen die Strömung in das Siel einschlagen müssen.

An Tagen mit südwestlichen Winden und vielen Heringen im Siel lief die Ausstromfahne etwa entlang des dicken schraffierten Pfeiles (O) nach Nordosten. Sie fließt dann in ihrem weiteren Verlauf direkt durch die Enge von Falkenstein, dem nur 1100 Meter breiten Eingang in die Innenförde (Abb.608) und könnte den dort in die Förde einlaufenden Schwärmen als Suchspur dienen. Bei Einhaltung eines direkten Kurses und einer Geschwindigkeit von 3 bl/sec hätten sie in etwa einer Stunde das Kanal-Siel erreicht.

Die horizontale Verteilung der Schwärme im Bereich vor den Schleusen ist von der windbedingten Lage der Ausstromfahne abhängig. Je nach Verlauf der Isolinien finden die Schwärme den Kanal mehr oder weniger gut. Nach Einschwimmen in den Gradienten verlassen die Schwärme die Kanalwasserfahne zwar nicht mehr, verfolgen sie aber oft auch in falscher Richtung.

Verhalten an Tiefenlinien

Die Abb.620/621 zeigen alpha- und v-Häufigkeitsverteilungen eines Schwarmes, der in zwei Meter Abstand von der Molenwand wanderte (Abb.607 Schwarm 1). Er bestand aus etwa 60 Heringen, hatte eine Dicke von etwa 30 cm, eine Breite von etwa 1.5 Metern und eine Länge von etwa 12 Metern. Im Vergleich zu den alpha- und v-Verteilungen der Forellen (z.B. Abb.236/237) fällt die sehr starke Polarisation der Tiere und die höhere Geschwindigkeit auf. Der relative Variationskoeffizient der Schwimmrichtung beträgt nur 1.8 %. Die Schwimmgeschwindigkeit des Heringsschwarmes von 3.9 bl/sec ist im Vergleich zu den Forellen erheblich höher. Die Heringsschwärme im Bereich vor den Schleusen schwammen überwiegend mit Geschwindigkeiten zwischen 3 und 4 bl/sec, wobei eine deutliche Tendenz bestand, in direkter Oberflächennähe schneller und enger zusammen zu schwimmen (etwa 4 bis 5 bl/sec).

Die 180 Grad in Abb.620 beziehen sich auf die Mole und bedeuten paralleles Schwimmen zu dieser. Die Sichtweite betrug am Unter-

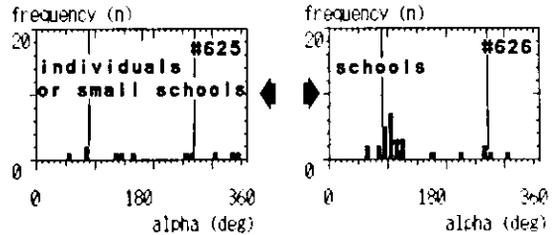
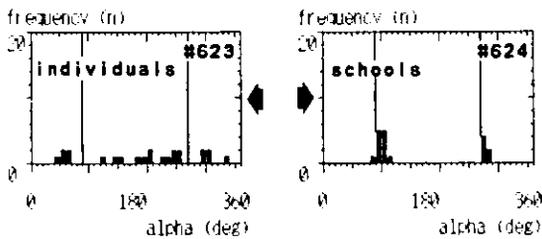
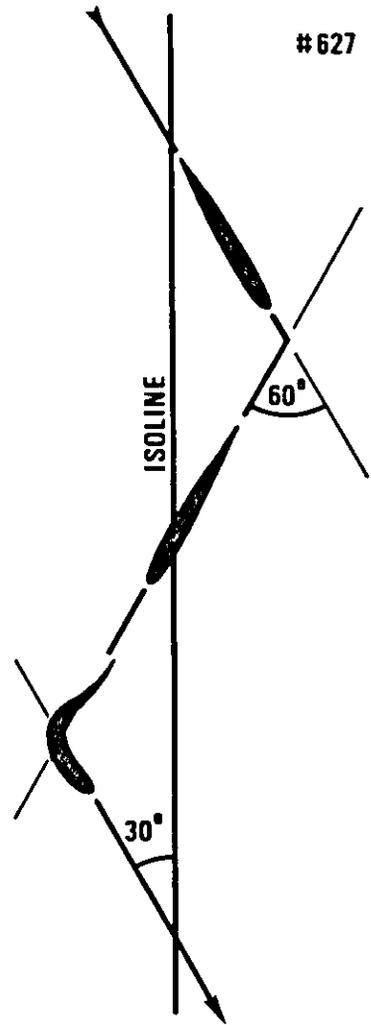
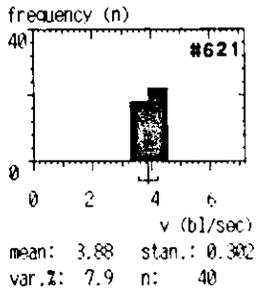
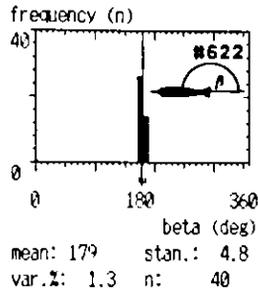
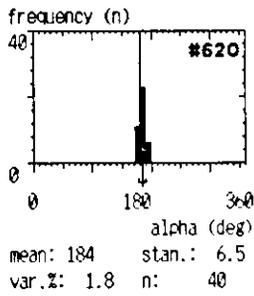


Abb.620 bis 628. Schwimmparameter der Herings-Schwärme. Abb.620/621. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmrichtung alpha (oben) und Schwimgeschwindigkeit (unten) der Heringe im Bereich vor der Schleuseninsel, Integrationsintervall 10 Sekunden. Abb.622. Häufigkeitsverteilungen der Schwimmwinkel beta zur Horizontalen (180 Grad entspricht der Horizontalen). Abb.623 und 624. Vergleich der Schwimmrichtungen in Relation zur 1.5 m Tiefenlinie von einzeln schwimmenden Heringen (links) und von Schwärmen (rechts) im Bereich der seichten Badebucht der Schleuseninsel. Die senkrechten Linien bei 90 und 270 Grad geben paralleles Schwimmen zur Tiefenlinie an. Abb.625 und 626. Vergleich der Schwimmrichtungen in Relation zur 1.2 m Tiefenlinie von einzeln schwimmenden Heringen oder kleinen Schwärmen (links) und von großen Schwärmen (rechts) im Bereich der sehr seichten Bucht von Bockholmwik. Die senkrechten Linien bei 90 und 270 Grad geben paralleles Schwimmen zur Tiefenlinie an. Abb.627. Schematische Darstellung der Kurslinien eines einzeln schwimmenden Heringes - das typische Erscheinungsbild der Klinokinese. Die senkrechte Linie gibt den Idealkurs parallel zur Tiefenlinie an

suchungsort etwa 2.5 Meter; nach dieser Entfernung waren weiße Unterwasser-Peilmarken (Tischtennisbälle) nicht mehr zu erkennen. Mit großer Präzision gelang es dem Heringsschwarm, in gleichbleibender Entfernung von etwa zwei Metern ohne Schwingungen parallel zur senkrechten Wand der Mole entlangzuschwimmen. Auch in der Höhe manövierte der Schwarm präzise: Die Häufigkeitsverteilung der Schwimmwinkel zur Horizontalen (β) zeigt die Abb.622 (180 Grad entspricht der Horizontalen, Integrationszeit 10 sec); der relative Variationskoeffizient beträgt nur 1.3 %. Ebenso bestätigten die SONAR-Registrierungen, daß Veränderungen in der Tiefe minimal waren.

Eine senkrecht abfallende Molenwand gibt noch eine relativ gute Richtungsinformation für ein geradliniges und paralleles Entlangschwimmen. Die meisten Küsten sind naturgemäß aber relativ flach abfallend, so daß, wie bereits ausführlicher erörtert, als sensorische Größe lediglich das Skalar der Tiefe zur Verfügung steht. Für die Untersuchung dieses Aspektes bot das Schleusen-Gebiet ebenfalls einen idealen Standort: Wenn es den aus Norden kommenden Schwärmen weder gelang, in das Siel, noch in die Nord-Schleusen (Abb.609 K) einzulaufen, umschwammen sie die Schleuseninsel (Abb.607 Schwärme 10, 11 und 12). An der Spitze der Schleuseninsel befindet sich eine versandete Badestelle (Abb.607 bei Schwarm 11), wo der Bodenwinkel sehr flach ist. Eine halb in den Sand eingespülte Unterwasserkamera mit Blickrichtung nach oben registrierte hier die Schwimmrichtung ganzer Schwärme und im Vergleich dazu die Schwimmrichtung einzeln wandernder Heringe. Aus 10 Meter Höhe wurde zusätzlich die Schwimm-Dynamik der Schwärme durch Polarisationsfilter beobachtet (von der Position des schwarzen Quadrates in Abb.606 bei Schwarm 8). Die Tiefenlinien verlaufen hier in einem großen, sanften Bogen mit einem Radius von etwa 15 Metern.

An Hindernissen, die eine starke Richtungskorrektur erfordern, schwimmt ein Heringsschwarm Kurven in etwa der gleichen Art und Weise, wie z.B. ein Vogelschwarm eine scharfe Kurve fliegt: Alle Tiere ändern annähernd synchron ihre Richtung. Das hat zur Folge, daß bisher nebeneinander fliegende Vögel nach der Kurve schräg hintereinander fliegen, denn sonst hätten die äußeren Tiere erheblich beschleunigen müssen, um die gleiche Winkelgeschwindigkeit zu halten. Ein entsprechendes Verhalten konnte bei den Heringen vor quergespannten Netzen oder Luftblasen-Vorhängen auch beobachtet werden. In dem Falle einer sanften Kurve entlang des sehr schwachen Gradienten des wenig geneigten Meeresbodens ist die Dynamik einer Kurve anders, wie die folgenden Beobachtungen zeigen. Die am Untersuchungsort ankommenden Heringe haben oft schon Berührungen mit Kiemennetzen oder Möwen gehabt, so daß es möglich war, in den Schwärmen einige markante Tiere anhand heller Flecken zu verfolgen. Auffällig war, daß nach Abschluß der Kurve (etwa 15 m Radius) auf dem neuen Kurs die seitliche Positionierung zweier markanter Randtiere zueinander (Schwarmbreite etwa 2 m) sich fast nicht verändert hatte (weniger als 25 cm); die außen schwimmenden Heringe waren im Verlauf der Kurve nicht gegenüber den innen schwimmenden zurück-

gerutscht. Da die außen schwimmenden Tiere einen größeren Weg in der gleichen Zeit zurücklegten, kann gefolgert werden, daß sie sich mit einer entsprechend höheren Geschwindigkeit voranbewegt haben. Die aus den Gegebenheiten grob abschätzbare Geschwindigkeits-erhöhung ist zwar mit etwa 13 % nur gering (Fehlerbreite ± 5.2 %), jedoch von großer Bedeutung für die Schwärmdynamik, wie weiter in der Diskussion erörtert wird.

Beim Verfolgen von Tiefenlinien über einem flach abfallenden Meeresboden schwimmen die Schwärme ebenfalls auf geradem Kurs parallel zur Tiefenlinie, ohne daß Zick-Zack-Kurse, die auf eine Klinokinese deuten würden, zu erkennen sind. In der Schwärmdynamik fällt auf, daß die Heringe, die über zu flaches Wasser geraten, ihre Schwimmgeschwindigkeit etwas steigern; beim Schwimmen einer sanften Kurve entlang einer schwach gebogenen Tiefenlinie verändern diese Tiere ihre relative Position zu den übrigen Schwarmmitgliedern nicht.

3.4. Verhalten einzelner Heringe

Die Auswertung der Schwimmrichtungen von 18 Schwärmen an dem geraden Abschnitt der seichten Böschung der Badestelle zeigt die Abb.624, und im Vergleich dazu zeigt die Abb.623 die Richtung von einzeln schwimmenden Heringen. In diesen Abbildungen bedeutet 90 Grad eine Richtung parallel zur 1.5 m Tiefenlinie in südlicher Richtung, also in Richtung der nächsten Chance, in den Kanal zu gelangen; 270 Grad bedeutet eine Richtung ebenfalls parallel zu der Tiefenlinie, aber zur ungünstigen Seite.

Die Häufung der Schwimmwinkel bei 90 und 270 Grad verdeutlicht, daß ganze Schwärme der Tiefenlinie mit großer Präzision folgen können, wenn auch manchmal in falscher Richtung. Die Schwimmrichtungen einzelner Heringe hingegen streuen erheblich. Den idealen Kurs schwamm keiner der 23 erfaßten Heringe. Es ist eine gewisse Bevorzugung der Richtungen zu erkennen, die etwa jeweils 30 Grad nach beiden Seiten von den idealen Kursen abweichen. Die wenigen Einzeltiere, die aus der Luft zu beobachten waren (diese halten sich meist fern von der Oberfläche), schwammen in der Regel in einem Zick-Zack-Kurs mit etwa 60 Grad Schlägen, und auch auf den Videoregistrierungen konnten öfter plötzliche Wendungen von 60 bis 70 Grad beobachtet werden. Das entspricht der Kreuzung des Ideal-kurses unter einem Winkel von 30 bis 35 Grad, wie es in Abb.627 skizziert ist. Einzelne Heringe zeigen also das typische Erscheinungsbild der Klinotaxis beim Verfolgen von Tiefenlinien.

Klinotaxis wurde auch bei zwei weiteren Gelegenheiten beobachtet: In das Entwässerungssiel mündet das Rohr einer Kellerentwässerung, aus dem 8 Liter/min Süßwasser fließen. Mehrfach konnte bei den eingeschlossenen Heringen beobachtet werden, wie die Tiere in meanderförmigen Kursen, die nicht mit anderen Schwarmmitgliedern synchronisiert waren, diesen Ausfluß suchten und dann in seiner unmittelbaren Nähe ablaichten (hierbei wurden auch exakte und detaillierte Messungen durchgeführt, die aber getrennt veröffentlicht werden). Auch wenn in den Netzkäfig mit kreisendem Heringsschwarm

aus einer kleinen Rumpföffnung das in den ATOLL-Tanks gespeicherte Kanalwasser geleitet wurde, löste sich gelegentlich die Schwarmformation auf, und die Heringe versuchten, einzeln in meanderförmigen Kursen die Quelle des Wassers zu finden. Sehr kleinräumige Gradienten suchen die Heringe demnach mit der Strategie der Klinokinese, wobei die Suchbewegungen nicht mit anderen Schwarmmitgliedern synchronisiert sind.

Der Aspekt des Navigierens entlang von Tiefenlinien wurde weiterhin an Jungheringsschwärmen in einer sehr seicht abfallenden Bucht in der Flensburger Außenförde untersucht (Bockholmwik 54.49,90 N, 9.36,60 O). Es ist bekannt, daß juvenile Heringe in sehr flachem Wasser die Küsten entlangziehen. Es fiel auf, daß gerade große Schwärme von ca. 40 mm langen Heringen fast immer recht genau küstenparallel zogen, in einer Wassertiefe von etwa 1.2 m; kleine Schwärme hingegen zogen mit unterschiedlichen Richtungen. Ich selbst habe mehrfach versucht, parallel und geradlinig zur Küste in dieser Tiefe entlangzutauchen: Regelmäßig gelangen mir nur meanderförmige Kurse, denn der Boden fällt hier so sanft ab (Abstand zwischen der 1 m und der 1.5 m Tiefenlinie 19 Meter), daß Blicke zur Seite keinerlei Informationen liefern, wo das Land und wo die Tiefe liegt; zur Veranschaulichung der Problematik siehe auch Abb.705. Die Schwimmrichtungen von 28 großen Schwärmen sind in der Abb.626 dargestellt (Breite größer als die Sichtweite des Wassers von 2.5 Metern zu beiden Seiten). 90 Grad entspricht der Richtung parallel zur Tiefenlinie fördeauswärts, 270 Grad fördeeinwärts. Die Abbildung zeigt, daß die großen Schwärme überwiegend küstenparallel fördeauswärts ziehen. Zum Vergleich dazu sind in der Abb.625 die Schwimmrichtungen kleiner Schwärme bzw. einzelner Heringe zusammengefaßt: Diese sind nicht in der Lage, mit gleicher Präzision küstenparallel zu schwimmen.

Der subjektive Eindruck, den einzeln schwimmende Heringe machten, war immer, als ob diese unruhig oder verstört waren. Sie schwammen stets mit sehr hohen Geschwindigkeiten und häufigen Wendungen. Sobald sie in die Nähe eines Schwarmes kamen, schlossen sie sich diesem auf direktem Kurs an. Wurde ein einzelner Hering in den Netzkäfig gesetzt (mit einer extrem elastischen Angel gefangen, Widerhaken abgeschliffen, unter Wasser in den Käfig überführt, wo der Haken mit einer speziellen Vorrichtung fast berührungslos ausgeklinkt werden konnte), so schoß er panikartig in die Netzwand hinein oder versuchte, an der Netzwand aus dem Wasser zu springen. Kreiste in dem Käfig hingegen bereits ein Schwarm, dann reihte der Hering sich in der Regel sofort in ruhiger Weise in diesen ein, ohne das Netz zu berühren.

Ein einzelner Hering im Netzkäfig zeigte auch keine Korrelation zu Gradienten, sondern schwamm nach einer Zeit der Eingewöhnung - passender wäre wahrscheinlich der anthropoide Ausdruck Resignation - unruhig am Netz hin und her und hoch und runter, wobei er oft mit der Schnauze am Netz entlangscheuerte. Bereits nach wenigen Stunden hatte er viele Schuppen verloren, hatte eine wunde Schnauze

und machte einen geschwächten Eindruck. Ein Schwarm ließ sich demgegenüber vergleichsweise problemlos halten: Berührungen mit der Netzwand waren rar, die Fische hatten ein ausgezeichnetes äußeres Erscheinungsbild mit intaktem Schuppenkleid, sie fraßen des Nachts begierig und kontinuierlich das mit einer Lampe angelockte Zooplankton und ließen sich (bis jetzt) 7 Monate lang fast verlustfrei hältern, wobei die Heringe nicht den sonst bei künstlicher Hälterung üblichen abgemagerten Habitus annahmen.

Ein einzelner Hering schwimmt beim Verfolgen von Gradienten im Zick-Zack entsprechend der Klinokinese, und ist allgemein nicht in der Lage, mit der gleichen Präzision entlang von schwachen Gradienten zu manövrieren, wie es Schwärme vermögen. Im Netzkäfig verhält ein einzelner Hering sich panikartig. In der Natur schwimmt ein einzelner Hering sehr schnell, wendet häufig und schließt sich Schwärmen sofort an, wenn er in ihre Nähe gelangt, zumindest im Stadium der Laichwanderung.

Diskussion

Auffallend ist einerseits die große Präzision, mit der die untersuchten Schwärme sich in optimalen Umweltbereichen einstellen. Auffallend ist andererseits die Art, wie die untersuchten Schwärme sich an den Grenzen zu Umweltverschlechterungen verhalten; selbst wenn die Parameter nur einen ganz schwachen Gradienten aufweisen, orientiert sich der Schwarm in nahezu idealer Weise: Er schwimmt isolinienparallel auf der günstigen Seite von Grenzzonen entlang, wobei nur wenige Individuen den negativen Bereich berühren. Obwohl weder ein Richtungs-Rezeptor am Einzeltier bekannt ist, noch ein gerichteter Reiz vorliegt, entspricht das Erscheinungsbild der Schwarm-Orientierung den Regeln der Tropotaxis, d.h. ein Schwarm manövriert z.B. geradlinig direkt an der Außenseite einer sauerstoffarmen Wassermasse entlang. Ein Einzeltier hingegen schwimmt ohne zu zögern hinein, bemerkt nach einiger Zeit die Gefahr, schwimmt wieder hinaus u.s.w., es zeigt das Erscheinungsbild der Klinotaxis (siehe Abb.700 K).

Durch eine vergleichende Betrachtung der Ergebnisse aus den drei Teilen dieser Arbeit soll die von STEELE (1961) und McINERNEY (1964) formulierte Vermutung zu einer Hypothese ausgebaut werden:

In Gradienten operieren Schwärme als ein Art "Superorganismus", wodurch sie die Fähigkeit erlangen, sich im Sinne einer Tropotaxis zu orientieren.

Die Netzkäfigexperimente lieferten hierfür die meisten Details, während die Felduntersuchungen einen Einblick in die Wirkungsweise dieser Details auf die Dynamik ganzer Schwärme in Gradienten erlaubten.

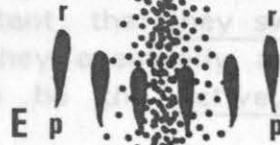
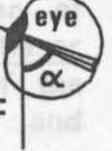
Es scheint, als ob in einem Schwarm die räumlich weit auseinanderliegenden Sensoren sämtlicher Tiere gemeinsam genutzt werden, um eine sinnvolle Entscheidung über das weitere "Vorgehen" zu treffen, als ob alle Einzelrezeptor-Skalare zu einem eindeutigen Vektor verarbeitet werden. Hierdurch wäre das Individuum davon befreit, ein Parameterfeld in energetisch und zeitlich aufwendigen Zick-Zack-Kursen (siehe Abb.700 A = Klinokinese und K = Klinotaxis) abzutasten. Außerdem könnte die gesamte Breite eines Schwarmes als Abtast-Basis dienen, um auch schwache und/oder turbulent verwirbelte Gradienten synchron erfassen zu können. Ein so operierender Schwarm könnte sich exakter, schneller und sicherer orientieren.

Eine derartige Orientierungs-Strategie setzt allerdings voraus, daß eine Kommunikation innerhalb des Schwarmes abläuft, denn in irgend einer Weise müssen die an unterschiedlichen Orten erfaßten Skalare miteinander verglichen werden, um dann aus deren Differenz die entsprechende Vektor-Korrektur abzuleiten - so wie im Tropotaxisbeispiel Hammerhai (Abb.700 H) dessen Gehirn die Skalare von den weit auseinanderliegenden Nasenöffnungen (r) abrufft, und im Falle einer Differenz solange Signale für die Verstellung der Flossen (p) aussendet, bis bei Erregungsgleichgewicht sein Körper sich schließlich auf dem richtigen Vektor im Parameterfeld weiterbewegt.

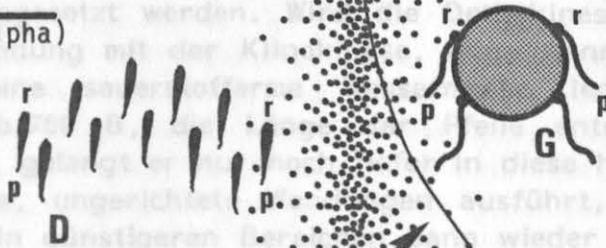
parameter source
(temperature, salinity, oxygen, chanaI-water,
plankton, prey-swarm, prey-odor, blood,
pheromones)

field of visibility

telotaxis



synchrokinesis
(Δ space, $\int \Delta v$, $\int \Delta \alpha$)



tropotaxis

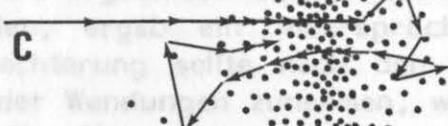


tropotaxis



klinotaxis

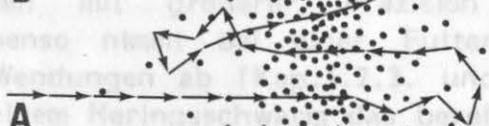
ortho-/klinokinesis
(Δv , $\Delta \alpha$)



orthokinesis
(Δv , $\alpha = \text{const.}$)



klinokinesis
($\Delta \alpha$, $v = \text{const.}$)



100 %
50 %
0 %

oxygen-saturation or other concentration-profile

Abb.700. Schematische Darstellung der Kinesen und Taxien in einem Parameter-Feld ungerichteter Stimuli. Die räumliche Verteilung von Molekülen bzw. Quanten ist durch die Punkte angedeutet, die Länge der kleinen Pfeile entspricht der Geschwindigkeit. Rezeptor r, Propulsion p (Erläuterungen siehe Text)

Hypothese: Dieser für die Tropotaxis erforderliche Regelkreis wird in dem "Superorganismus" Schwarm analog durch die Schwarmdynamik realisiert.

Bereits in den beiden Orientierungs-Strategien Klinokinese und Orthokinese ist eine Veränderung der Dynamik der wesentliche Faktor: Zitat ERICHSEN-JONES (1952): "... fish do not have any instinctive ability to recognize immediately and avoid water of abnormally low oxygen content, that they swimm into it with little or no hesitation.... and if they eventually avoid it the basis of the reaction would appear to be the active, random swimming and struggling..."

In der Literatur liegen viele Untersuchungen zur Orientierung von einzelnen Fischen in Temperatur-, Salzgehalts- und Sauerstoffgradienten vor. Zum Beispiel untersuchte HÖGLUND (1961) T, S, O; COLLINS (1952) T,O, und ERICHSEN-JONES (1952) O. Diese Autoren berichten übereinstimmend, daß als Suchstrategien Klino- und Orthokinese eingesetzt werden. Wird die Orthokinese genutzt, dann stets in Verbindung mit der Klinokinese, denn wenn ein Fisch nach Eintritt in eine sauerstoffarme Wassermasse lediglich schneller schwimmt (Abb.700 B, die Länge der Pfeile entspricht der Geschwindigkeit), gelangt er nur noch tiefer in diese hinein. Nur wenn er gleichzeitige, ungerichtete Wendungen ausführt, ist die Chance groß, daß er in günstigeren Bereichen dann wieder zur Ruhe kommt (MERKEL 1980, siehe Abb.700 C = Ortho-/Klinokinese). NEILL (1979) beschreibt für Einzelfische typische 180-Grad-Wendungen bei Parameterverschlechterungen. Ähnliche Zusammenhänge schildern auch BEUKEMA (1968), DeANGELIS (1978 zitiert von CROWDER & MAGNUSON 1983), DeANGELIS & YEH (1984), HEMMINGS (1966), HUNTER & THOMAS (1974), KLEEREKOPER (1967), KLEEREKOPER et al. (1970), PYKE et al. (1977), TINBERGEN (1951), WALLER (1986) und WYATT (1972). Die Autoren betonen häufig die durch den richtungslosen Charakter dieser Reize bedingte Schwierigkeit einer Orientierung.

Der Versuch, die Ergebnisse dieser Arbeit in Klino- bzw. Orthokinesen einzuteilen, ergab ein widersprüchliches Bild. Bei einer Sauerstoffverschlechterung sollte nach den Grundsätzen der Klinokinese die Zahl der Wendungen zunehmen, wie z.B. von ERICHSEN-JONES (1952) für Einzeltiere beschrieben; jedoch nimmt in den untersuchten Schwärmen die Häufigkeit von Wendungen ab, und die Fische schwimmen mit größerer Präzision nebeneinander her (Kap.1.4.2). Ebenso nimmt bei einer Futterverschlechterung die Häufigkeit von Wendungen ab (Kap.1.2.3. und 2.), und sie nimmt auch ab, wenn einem Heringsschwarm das bereits von ihm gefundene Kanalwasser wieder entzogen wird (Kap.3.1.). Es scheint, als ob in einem Schwarm die Klinokinese geradezu unterdrückt wird. Es liegt der Gedanke nahe, daß der Grund hierfür in der räumlichen Enge eines Schwarmes zu suchen ist, in der Wendungen nur schwer möglich sind. Dagegen spricht allerdings das Ergebnis, daß bei einer Futterverbesserung durchaus in einem dichten Schwarm die Häufigkeit von

Wendungen drastisch ansteigen kann (Kap.1.2.3. und 2.). Letzteres ist wiederum nicht mit den Kriterien der Klinokinese in Einklang zu bringen. Ein aus dem Schwarmverband herausgenommenes Tier hingegen verhält sich genau der Klinokinese entsprechend. So verfolgt z.B. ein einzelner Hering Tiefenlinien und Salzgradienten in charakteristischen Zick-Zack-Kursen (Abb.627), und eine einzeln gehaltene Forelle entspricht in Gradienten genau den von HÖGLUND (1961) und ERICHSEN-JONES (1952) geschilderten Verhaltensmustern: Alle Netzkäfigbereiche werden in meanderförmigen Kursen abgetastet, wobei zwar im Mittel eine größere Aufenthaltsdauer in günstigen Bereichen erzielt wird, jedoch auch die ungünstigen Bereiche immer wieder aufgesucht werden.

Der Orthokinese hingegen ließen sich viele Beobachtungen zuordnen: Auf alle angebotenen Umweltverschlechterungen reagierten die Schwarmtiere regelmäßig mit einer Steigerung der Schwimm-Geschwindigkeit. Dies traf zu für plötzliche Erwärmung bzw. Abkühlung (Kap.1.4.1.), plötzlichen Sauerstoffmangel (Kap.1.4.2.), Nahrungsentzug (Kap.1.2.3. und 2.), Entzug von Kanalwasser (Kap.3.1.) und Verringerung der Wassertiefe (Kap.3.3.). Problematisch waren allerdings die hohen Geschwindigkeiten, welche Forellen und Heringe bei einer Futterverbesserung zum Erbeuten ihrer Nahrung benötigen, denn nach dem Grundsatz der Orthokinese sollte in günstigen Gebieten gerade langsam geschwommen werden.

Modell einer überindividuellen Orientierungs-Strategie

Es wird im folgenden ein kinetisches Modell vorgestellt, das eine schwarmspezifische Suchstrategie beschreibt. Das Modell vereint die unterschiedlichen Ergebnisse dieser Arbeit, die anschließend jeweils einzeln unter dem Aspekt des Modelles diskutiert werden.

Folgende Eingangsbedingungen werden definiert:

1. Unter Normalbedingungen bewegen sich alle Tiere mit einer gewissen Grundgeschwindigkeit fort. Die relativen Variationskoeffizienten von Schwimmgeschwindigkeit, Schwimmwinkel und Individualabstand haben einen bestimmten Betrag.

2. Das Einzeltier reguliert seine Schwimmgeschwindigkeiten und Schwimmwinkel so, daß sein über die Zeit gemittelter Bewegungsvektor demjenigen Vektor möglichst ähnlich ist, der sich aus dem Mittelwert der entsprechend gebildeten Bewegungsvektoren seiner im Sichtbereich liegenden Nachbarn ergibt. Im vereinfachten Falle des geradlinigen, ungestörten Schwimmens reduziert sich diese Bedingung darauf, daß die Tiere alle gleich schnell und mit gleichem Abstand in die gleiche Richtung schwimmen.

3. Registriert ein Tier eine Umweltverschlechterung, dann verändert es seine Schwimmparameter so, daß sein mittlerer Bewegungsvektor etwas größer wird; hierbei versucht das Tier, die Bedingungen 2 (und 5) weiterhin zu erfüllen. Die relativen Variationskoeffizienten von Schwimmgeschwindigkeit und Schwimmwinkel sinken in diesem Teil des Schwarmes. Im vereinfachten Falle des geradlinigen Schwimmens reduziert sich diese Bedingung darauf, daß das

Tier etwas schneller schwimmt und gleichzeitig den Abstand zu seinen Nachbarn hält (bzw. verringert).

4. Registriert ein Tier eine Umweltverbesserung, dann verändert es seine Schwimmparameter so, daß sein mittlerer Bewegungsvektor etwas kleiner wird; hierbei versucht das Tier, die Bedingung 2 (und 5) weiterhin zu erfüllen. Die relativen Variationskoeffizienten von Schwimmgeschwindigkeit und Schwimmwinkel steigen in diesem Teil des Schwarmes. Im vereinfachten Falle des geradlinigen Schwimmens reduziert sich diese Bedingung darauf, daß das Tier etwas langsamer schwimmt und gleichzeitig den Abstand zu seinen Nachbarn hält (bzw. vergrößert).

5. Optional besteht eine positive Korrelation zwischen Umweltgüte und mittlerem Individualabstand. Im vereinfachten Falle des geradlinigen Schwimmens reduziert sich diese Bedingung darauf, daß die Tiere bei ungünstigeren Umweltbedingungen näher zusammenschwimmen.

In Abb.701 ist diesem Modell entsprechend schematisch die Dynamik von Schwärmen, die auf Umweltveränderungen stoßen, dargestellt. Zugrundegelegt wurde der vereinfachte Fall des annähernd geradlinigen Schwimmens. Die linke und die mittlere Zeitreihe zeigen seitliche, zweidimensionale Ansichten eines idealisierten Schwarmes, der aus einem normalen, homogenen Bereich horizontal angeschwommen kommt. In der Abb.701 b sind die Isolinien von Gradienten in einem Parameterfeld eingezeichnet, in dem sich ein Umweltparameter, das könnte z.B. Sauerstoff sein, verbessert. In der mittleren Reihe verschlechtert sich der Umweltparameter. Das Zentrum des Parameterfeldes liegt jeweils außerhalb des Schwarmkurses schräg über ihm (Abb.701 + bzw. -). Die Randbedingungen dieses Beispiels sind:

1. Grundgeschwindigkeit 1 bl/sec,
2. Abstand der Tiere gleichbleibend etwa eine Körperlänge (die optionale Bedingung 5 wird zur Vereinfachung nicht mit berücksichtigt),
3. bei Eintritt in den Bereich "better" Reduktion der Schwimmgeschwindigkeit um 50 %, bei Eintritt in den Bereich "best" um nochmals 50 %,
4. bei Eintritt in den Bereich "poor" Steigerung der Schwimmgeschwindigkeit um 50 %, bei Eintritt in den Bereich "worst" um nochmals 50 %.

Im Stadium a (0 sec) sind die drei obersten Tiere in die Zone "better" eingeschwommen. Bedingung 4 entsprechend reduzieren diese ihre Geschwindigkeit um 50 %. Hierdurch ergibt sich der in Stadium b (1 sec*) gezeichnete Zustand. In diesem Zustand wäre aber Bedingung 2 nicht erfüllt, so daß sich bei gleichzeitiger Erfüllung aller Modellbedingungen der Zustand des Stadiums c (1 sec) ergibt. Im weiteren Verlauf verändert sich langsam der mittlere Kurs der Tiere innerhalb des günstigen Bereiches nach oben, wobei die ursprünglich etwa senkrechte Vorderkante des Schwarmes sich schrägstellt (Stadium f, 5 sec). Auf diese Weise werden nach und nach auch die

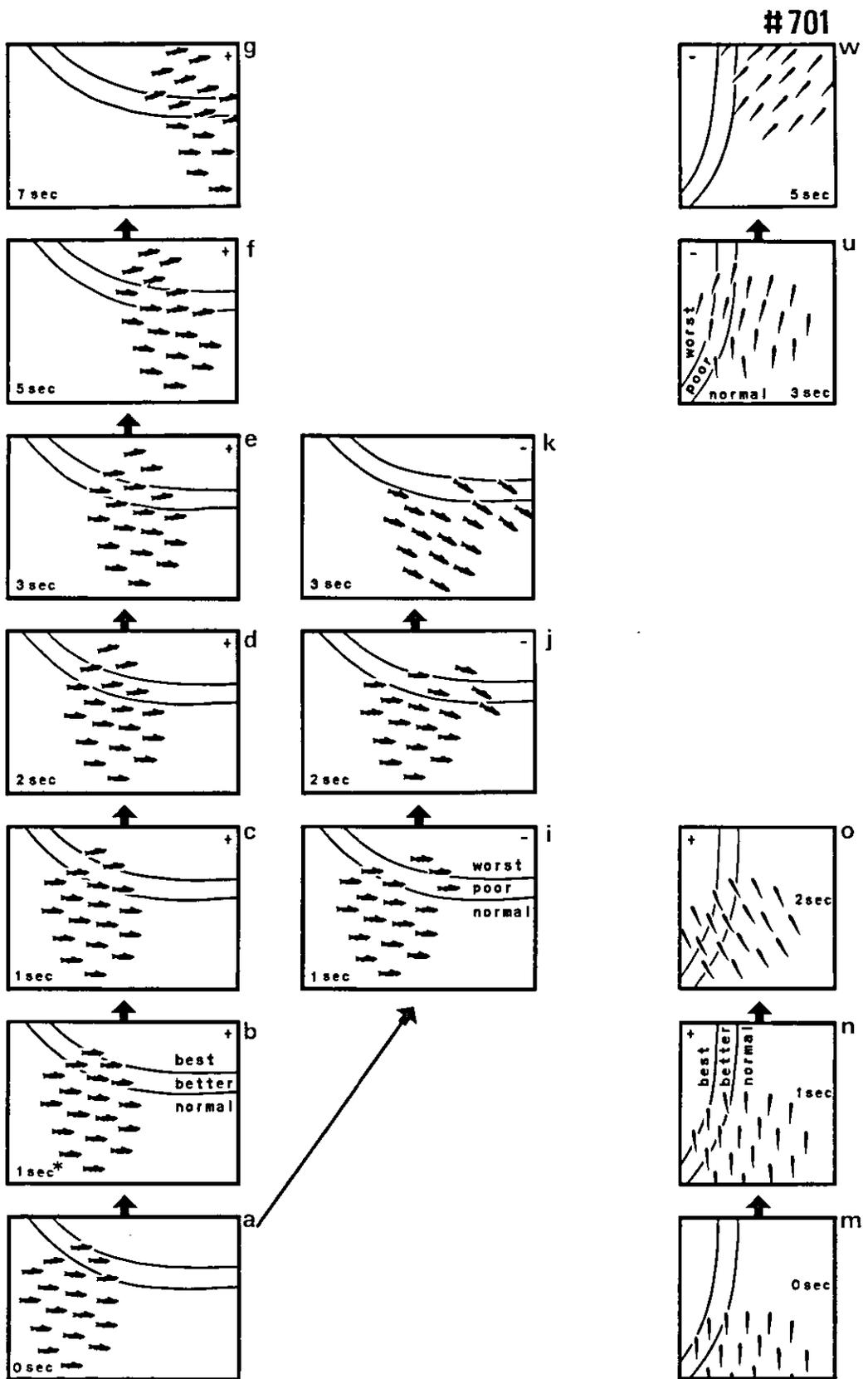


Abb.701. Modell der Synchronikineses. Veränderungen der Schwimmdynamik beim Auftreffen eines Schwarmes auf Gradienten einer Umweltverbesserung (better, best) bzw. Umweltverschlechterung (poor, worst). Links und Mitte vertikale Gradienten, rechts horizontale Gradienten (Erläuterungen siehe Text)

unteren, außerhalb des Gradienten schwimmenden Fische auf einen neuen Kurs gebracht, der sie schließlich in den günstigen Bereich führt.

Die Wirkung einer negativen Umweltveränderung ist in der mittleren Zeitreihe dargestellt. Hier bewirkt die Erfüllung der Modell-Bedingungen bei den im ungünstigen Bereich schwimmenden Tieren eine Kursänderung nach unten, die sich schließlich auch auf die übrigen Schwarmtiere überträgt, und den Schwarm auf einen Kurs bringt, der ihn von der Gefahr wegführt (Stadium k).

Die bisher für vertikale Gradienten beschriebenen Kursänderungen werden ebenso von horizontalen Gradienten hervorgerufen, wie in der rechten Zeitreihe in einer Aufsicht des Schwarmes dargestellt ist. In die links zu seinem Kurs liegende Umweltverbesserung schwimmt der Schwarm hinein (Stadien m, n, o), bzw. von einer Umweltverschlechterung prallt er quasi ab (Stadien u, w).

Eine diesem Modell entsprechende Orientierung hat gegenüber der Klinokinese erhebliche Vorteile:

a) Der Prozess hat einen gleichförmigen Charakter. Die erforderlichen Kurs- und Geschwindigkeitsänderungen sind auf ein Minimum reduziert, und die pro Energieeinheit zurückgelegte Strecke ist optimiert, denn Zick-Zack-Kurse und häufige Umentscheidungen, wie sie für die Klinokinese typisch sind, erfordern für jede Veränderung im linearen und angularen Momentum Energie, und führen nur auf Umwegen zum Ziel.

b) Die Gefahr, daß der Kontakt zum Randbereich einer Umweltverschlechterung verlorengelht, und das suchende Tier sich in einem homogenen, negativen Bereich verirrt, ist erheblich verringert.

c) Der Umweltverschlechterung sind nur wenige Tiere ausgesetzt, und diese auch nur in einem Bereich, in dem der negative Einfluß gerade erst beginnt; die Hauptmasse des Schwarmes berührt diesen Bereich überhaupt nicht. Bei der individuellen Orientierung mit Hilfe der Klinokinese verbringen die Tiere immer wieder einen Teil ihrer Zeit im negativen Bereich. Selbst wenn die Versuchstiere in den Gradient-Experimenten von COLLINS (1952), HÖGLUND (1961), oder ERICHSEN-JONES (1952) schon den optimalen Bereich gefunden hatten, schwammen sie immer wieder in den ungünstigen Bereich herein. Somit waren sie, besonders bei Parametern, die mit einer zeitlichen Verzögerung wahrgenommen werden, stets eine gewisse Zeit dem negativen Umwelteinfluß ausgesetzt.

Die in dem Modell beschriebene Orientierungs-Strategie könnte als Weiterentwicklung der Orthokinese betrachtet werden. Die in dieser bereits ausgeprägte Komponente der Geschwindigkeitsregulation könnte sich in der Evolution der Schwärme verfeinert haben, wobei auf den mit Nachteilen verbundenen Anteil der Klinokinese immer mehr verzichtet wurde. Die angesprochenen Vorteile würden einen erheblichen Selektionsvorteil darstellen.

Das Modell beschreibt einen Regelkreis, in dem alle in einem Schwarm vorhandenen Daten ausgenutzt werden, wobei dem Resultat ihrer Differenz- und Mittelwertbildung entsprechend die Gesamt-

propulsion verstellt wird, um den Gesamtbewegungsvektor des Schwarmes zu regulieren, wodurch in Gradienten eine echte Tropotaxis möglich wird. Analog zum Tropotaxisbeispiel Hammerhai werden bei einer Differenz der weit auseinanderliegenden Rezeptoren die Antriebsleistungen in einem Schwarm solange verstellt, bis ein Kurs erreicht ist, bei dem wieder Erregungsgleichgewicht herrscht. Im folgenden wird diese gemeinschaftliche Orientierungs-Strategie als "Synchrokinese" bezeichnet (Abb.700 D).

Der Reiz Temperatur

Die Versuche in den Netzkäfigen zeigten, daß die absolute Höhe der Routine-Schwimmgeschwindigkeit nicht so stark mit der Temperatur korreliert ist, wie es für viele andere Lebensvorgänge beschrieben wird, z.B. Respiration, Maximal-Geschwindigkeit oder Operkularfrequenz (BRETT et al. 1958, CRAWSHAW 1976, FRY 1971, PRECHT et al. 1966). So schwammen die Tiere 12 Minuten nach einem Temperatursprung von 2.5 Grad mit annähernd unveränderter Geschwindigkeit ($dv = 1\%$, siehe Kap.1.4.1.).

Der Einfluß einer plötzlichen Temperaturänderung ist demgegenüber von wesentlich größerer Bedeutung: Wenige Sekunden nach einem Sprung um 2.5 Grad steigt die Schwimmgeschwindigkeit um etwa 39 % an, sinkt dann allerdings innerhalb von 5 Minuten langsam wieder ab. Gleichzeitig schwimmen die Tiere polarisierter und halten die Schwarmformation mit größerer Disziplin.

Diese Änderungen in der Schwarmdynamik treten gleichermaßen bei einem Sprung kalt/warm als auch bei einem Sprung warm/kalt auf. Die Reaktion beim Sprung warm/kalt überrascht zunächst, denn nach den üblichen Regeln der Stoffwechsel-Physiologie sollte mit einer Temperaturreduktion eine Reduktion der Geschwindigkeit eintreten, und nicht die im Schwarm beobachtete Steigerung. Betrachtet man beide Sprungrichtungen jedoch im Sinne einer Umweltverschlechterung, dann wäre Bedingung 3 des Modells gut erfüllt.

SULLIVAN (1954) beschreibt ebenfalls, daß sowohl der Sprung warm/kalt als auch der Sprung kalt/warm bei Einzelfischen die gleiche Reaktion auslöste, und zwar eine Steigerung der Bewegungshäufigkeit, wobei diese nicht ausgelöst wurde, wenn der Temperaturwechsel langsam ablief. Auch DOUDOROFF (1938) und PETERSON & ANDERSON (1969) beschreiben gleichartige, der Klinokinese entsprechende Fluchtreaktionen für beide Sprungrichtungen. WELLS (1914) beschreibt für beide Sprungrichtungen Ortho-/Klinokinese. Die poikilothermen Fische versuchen demzufolge, plötzliche Temperaturveränderungen zu vermeiden. Schädigungen durch zu schnelle Temperatursprünge sind bekannt: ISAAC (1979 zitiert von BARNETT & HARDY 1984) beschreibt hohe Mortalitäten, die er auf temperaturbedingte Verschiebungen der Partialdrücke von Blutgasen zurückführt. Es dauert etwa 8 - 10 Minuten, bis sich nach einem Temperatursprung von 5 Grad die Körper-Kerntemperatur einigermaßen angeglichen hat (BRETT 1970), und eine endgültige Stoffwechsellanpassung erfolgt meist erst nach 3 - 7 Tagen (KLICKA 1965).

Die Temperaturrezeptoren der Fische liegen in der Haut (MURRAY 1971), und haben eine Ansprechzeit im Bereich von Millisekunden (SULLIVAN 1954). Die klassischen Untersuchungen von BULL (1936, 1951) zeigten bereits die erstaunliche Genauigkeit des Temperatursinnes von Fischen, die bei 0.03 Grad Celsius liegt. BARDACH & BJORKLUND (1957) nennen für Forellen Werte zwischen 0.01 bis 0.05 Grad, je nachdem, wie schnell die Änderung abläuft, wobei 0.001 Grad/sec noch wahrgenommen wurden. COLLINS (1952) beschreibt für Einzel-Heringe demgegenüber, daß bei der Suche in Parameterfeldern erst eine Differenz von 0.5 Grad zu einer eindeutigen Entscheidung führt (Suchstrategie: Klino- und Orthokinese), und SHELFORD & POWERS (1915) fanden die gleiche Größenordnung in Orientierungs-Versuchen mit Heringslarven. Eventuell hängt diese im Vergleich zu den rezeptorischen Möglichkeiten relativ hohe Entscheidungsschwelle mit den Nachteilen der Klinokinese zusammen. Aus neurophysiologischer Sicht wäre jedenfalls viel Spielraum vorhanden, die Suchstrategie zu optimieren.

Die angesprochenen Arbeiten zeigen die Bedeutung einer präzisen Temperatur-Orientierung, und sie stehen überwiegend in guter Übereinstimmung mit den Versuchsergebnissen: Sie bestätigen, daß die sensorischen Möglichkeiten für eine schnelle und exakte Orientierung gegeben sind. Sie bestätigen auch für Einzeltiere, daß sowohl ein Temperaturanstieg als auch ein Temperaturabfall gleichgerichtete Reaktionen hervorrufen. Auch bezüglich der Geschwindigkeitssteigerung im Anschluß an die Umweltverschlechterung T-Sprung besteht Übereinstimmung. Keine Übereinstimmung besteht jedoch in puncto Klinokinese: Während alle Autoren bei Einzeltieren eine Steigerung von Wendungen registrierten, ist bei den Schwarmtieren dieser Untersuchung das Gegenteil der Fall. Letzteres steht allerdings in guter Übereinstimmung mit den Bedingungen der Synchronokinese, in die sich alle Temperatur-Ergebnisse problemlos einordnen lassen.

Der Reiz Sauerstoff

Auch in Sauerstoffgradienten orientierten sich die in einer Fischmühle kreisenden Forellen mit guter Präzision. Hierbei waren ebenfalls keine Suchschwingungen zu erkennen, die auf eine Klinokinese hindeutet hätten, sondern der Schwarm schwamm ohne Höhenschwankungen direkt an der Grenze zum ungünstigeren Wasserkörper entlang, was besonders im Echogramm der Abb.16 gut zu erkennen ist. Auch die Direktbeobachtungen durch das Unterwasserfenster bestätigten, daß die Fische ihre Tiefe beim Kreisen exakt einhielten, und keine Exkursionen in den sauerstoffärmeren Teil des Käfigs unternahmen. Je weiter der Sauerstoffgehalt des ungünstigen Bereiches vom 100 % Sättigungswert entfernt lag, desto präziser wurde die Grenze eingehalten; dies traf sowohl für Untersättigungen als auch für Übersättigungen zu. HÖGLUND (1961), ERICHSEN-JONES (1952), LAEVASTU & HAYES (1981), LINDROTH (1950), RANDALL (1970) und WHITMORE et al. (1960) beschreiben für Einzelfische, daß zu niedrige Sauerstoffgehalte gemieden werden. MELDRIN (unveröffentlichte Daten zitiert von GIFT 1977) fand, daß Notemigonus

crysoleucas Übersättigungen von 110 - 115 % meidet, und auch HILL et al. (1973) bestätigen, daß Fische Übersättigungen ausweichen. Ortho-/Klinokinese wird jeweils als Orientierungsstrategie angegeben (Abb.700 C).

Im Gegensatz zu den Ergebnissen der Temperatur-Versuche hatte die absolute Höhe des Sauerstoffgehaltes einen deutlichen Einfluß auf die Schwarmdynamik. Bei langandauerndem Sauerstoffmangel vergrößerten die Fische ihren Abstand zueinander um das Drei- bis Vierfache (Vergleich Abb.453 mit Abb.454), behalten aber die Schwarmformation bei. Diese Reaktion hat einen günstigen Einfluß auf das Sauerstoffregime eines Schwarmes (KALLE 1963, JOHNSON et al. 1984, KILS 1981), denn eine Vergrößerung des Individualabstandes stellt jedem Schwarmtier ein größeres Wasservolumen zur Verfügung, so daß der Sauerstoffgehalt des Wasserkörpers nicht so weit und schnell absinkt, während der Schwarm ihn passiert. McFARLAND & MOSS (1967) berichten von einem Schwarm Mugil cephalus, der sich plötzlich auflöste, weil der Sauerstoffgehalt als Folge einer zu mächtigen Schwarmgröße zu weit absank. Zu einem ähnlichen Ergebnis kamen auch MOSS und McFARLAND (1970), die für einen Engraulis mordax Schwarm unter längerem Sauerstoffmangel einen Anstieg des Individualabstandes um das Drei- bis Vierfache beschreiben, wobei die allgemeine Schwarmformation bis herab zu letalen Werten stabil blieb. Bemerkenswert fanden diese Autoren, daß die Routine-Schwimmgeschwindigkeit von etwa 1.2 bl/sec sich mit langsam absinkendem Sauerstoffgehalt kaum veränderte.

Die Netzkäfigversuche mit einem abruptem Sauerstoffsprung zeigten, daß eine plötzliche Sauerstoffreduzierung hingegen einen erheblichen Einfluß auf die Schwimmgeschwindigkeit hatte: Innerhalb weniger Sekunden steigerten die Forellen ihre Schwimmgeschwindigkeit, und sie schwammen dabei polarisierter (Kap.1.4.2.). Die Veränderungen der Schwarmdynamik waren allerdings nur von kurzer Dauer, bereits nach etwa 5 Minuten näherten die Verhaltens-Parameter sich wieder den ursprünglichen Werten. Diese Messungen stimmen mit Ergebnissen von MOSS und McFARLAND (1970) überein, die entsprechende Reaktionen nach einer akuten Sauerstoffreduzierung um 10 % in einem Engraulis mordax Schwarm registrierten, wobei die Tiere abrupt ihre Schwimmgeschwindigkeit um 80 % steigerten. Auch bei diesen Tieren fiel innerhalb von 5 Minuten die Schwimmgeschwindigkeit etwa asymptotisch auf den alten Wert zurück. Die Reaktionszeit zwischen Reiz und Schwimmgeschwindigkeitsänderung lag nach Angaben der Autoren im Bereich von wenigen Sekunden. Die Reaktionen beider Schwarmtier-Arten auf die Umweltverschlechterung Sauerstoffreduktion harmonisieren gut mit Bedingung 3 der Synchrokinese.

Auch für den Sauerstoff wären die neurophysiologischen Voraussetzungen für eine schnelle Orientierung gegeben: Obwohl die genaue Lage des Sauerstoff-Sinnes der Fische nicht bekannt ist (RANDALL & DAXBOECK 1984), ist sicher, daß sie über äußere, im Kiemenepithel liegende, schnelle Rezeptoren verfügen (BLACK et al. 1954, DEJOURS 1973, HÖGLUND 1961, RANDALL & SMITH 1967, SATCHEL 1961). SATCHEL (1961) beschreibt, daß bereits 10 Sekunden nach einem

Sauerstoffsprung im Wasser eine Veränderung der Herzfrequenz meßbar ist. ERICHSEN-JONES (1952) fand Reaktionszeiten von unter 5 Sekunden, und MOSS & McFARLAND (1970) nennen Zeiten von 1 Sekunde oder weniger.

Es muß in diesem Zusammenhang noch auf die Möglichkeit verwiesen werden, daß eine Sauerstoffverschlechterung auch indirekt über Veränderungen des pH-Wertes oder des Kohlendioxidgehaltes erkannt werden könnte. Beide Parameter können von Fischen gut erfaßt werden (HÖGLUND 1961, MOSS & McFARLAND 1970, MOTT 1957), und stehen in der Natur meistens in einer gewissen Relation zum Sauerstoff (SHELFORD & ALLEE 1913).

Der Reiz Futterkonzentration

Wie bereits angesprochen hat die einem pelagischen Meerestier zur Verfügung stehende Information über eine Futterverteilung auch einen mehr oder weniger ungerichteten Charakter, besonders wenn das Futter aus kleinen Partikeln besteht (BLAXTER 1980). Meerestiere reagieren oft nur auf Futterorganismen in ihrer unmittelbaren Nähe, z.B. Heringslarven innerhalb von 0.3 bis 2.6 Zentimetern (BLAXTER & STAINES 1971, ROSENTHAL & HEMPEL 1970). VINYARD & O'BRIEN (1976) registrierten an Lepomis macrochirus Reaktionsdistanzen von 3 bis 8 cm für eine 1 mm große Beute, je nach "turbidity" des Wassers; auf 3 mm große Beute reagierten die Tiere noch in 5 bis 28 cm Distanz. Die im Sichtbereich perzipierte Futterkonzentration hat, zumindest wenn ein großes Meeresgebiet als Suchareal betrachtet wird, den Charakter eines Skalars.

Wie ebenfalls bereits angesprochen, bereiteten die Ergebnisse der Futterversuche die größten Schwierigkeiten bei einer vergleichenden Einordnung, da sie sowohl der Klinokinese als auch der Orthokinese widersprachen. Betrachtet man jedoch nicht die momentane Geschwindigkeit und Wendungshäufigkeit des Individuums, sondern die Mittelwerte mehrerer benachbarter Schwarmtiere, und diese wiederum über ein Integrationsintervall von mehreren Sekunden (Bedingungen 3 und 4), dann werden alle für die Synchronkinese definierten Bedingungen auch von den Ergebnissen zum Reiz Futterkonzentration erfüllt. Unter diesem Aspekt bekommen die charakteristischen "u-turns" (Abb.284) einen Sinn. Durch dieses Verhalten werden die Auswirkungen der hohen, lebenswichtigen Fanggeschwindigkeiten kompensiert, denn über ein Integrationsintervall von 3 Sekunden hat der Fisch in der Abb.284 einen resultierenden Bewegungsvektor von annähernd Null, obwohl er mit hoher Geschwindigkeit inzwischen Beute gemacht hat. BLAXTER & HOLLIDAY (1958) beschreiben, daß im Aquarium gehaltene Heringe ebenfalls direkt im Anschluß an das Schnappen einer Beute häufig eine charakteristische Kehrtwendung ausführten. Ein Schwarmteil, in dem viele Fische dieses Verhalten zeigen, bewegt sich als Ganzes nicht vom Fleck.

Dieser Zustand beschreibt das eine Extrem der Synchronkinese: Das Such-Ziel ist erreicht, die Umwelt ist optimal, die Gesamtgeschwindigkeit des Schwarmes geht auf Null zurück, die Polarisation

wird vollständig aufgelöst. Die alpha- und v-Verteilungen der Abb.242/243, die den Zustand der Käfig-Forellen bei einer Fütterung beschreiben, sind hierfür ein typisches Beispiel.

Die gleiche Dynamik konnte auch an Schwärmen von Heringslarven und juvenilen Heringen im Schleusenbereich und der Beltsee beobachtet werden, wenn schnellschwimmende Schwärme auf Copepoden-Wolken trafen. Im Bereich der Futterwolke blieben die Schwärme ortsfest, bis die Copepoden abgeerntet waren. Hierbei war im Schwarm immer eine sehr starke Bewegungsaktivität mit hohen Fanggeschwindigkeiten zu beobachten, deren Wirkung jedoch durch die häufigen "u-turns" abgefangen wurde.

Auch adulte Heringe, die auf einen Schwarm Mysidaceen stießen, verhielten sich sehr ähnlich. Mehrere Autoren beschreiben, daß beim Fressen in Schwärmen häufig Wendungen auftreten, oder die Schwarmgeschwindigkeit sich zumindestens reduziert: MAGNUSON & PRESCOTT (1966) für einen Schwarm adulter Thune, Sarda chiliensis, HUNTER & THOMAS (1974) für einen Schwarm juveniler Anchovis, Engraulis mordax, HUNTER (1966) für einen Schwarm juveniler Trachurus symmetricus.

Die bisherigen Betrachtungen bezogen sich auf den Zustand, in dem das Ziel der Nahrungssuche vollständig erreicht war, und Futter im Überschuß vorhanden war. Wichtig ist auch das Verständnis der Schwarmdynamik in der Übergangszone, wo das Optimum noch nicht erreicht ist, sondern sich nur erste Hinweise auf eine Futterverbesserung andeuten, d.h. die Verhältnisse im Bereich eines Futtergradienten. Hierfür lieferten die Ergebnisse der Experimente an den freischwimmenden Jungheringsschwärmen (Kapitel 2.) wichtige Hinweise. Unter schlechten Nahrungsbedingungen schwimmen die Schwärme mit hoher Geschwindigkeit bei einem Individualabstand von etwa einer Körperlänge. Treffen sie auf eine ganz leichte Futterverbesserung (Abb.504) dann führen die wenigen Individuen, die einen Copepoden geschnappt haben, einen charakteristischen "z-turn" aus. Hierdurch stehen sie für einige Millisekunden mit ihrer Körperseite quer zur Bewegungsrichtung der übrigen Tiere. Wenn die Restlichkamera von hinten in einen sich so verhaltenden Schwarm blickte, also in Schwimmrichtung der nachfolgenden Schwarmfische, dann blitzten die silbernen Körperflanken bei jedem "z-turn" kurz auf. Es ist vorstellbar, daß hierdurch der Fangerfolg den nachfolgenden Artgenossen mitgeteilt wird, und diese so zu der gemessenen Reduktion der Geschwindigkeit veranlaßt werden. Dieser Vermutung entsprechend wurde die Bezeichnung "communicator" ausgewählt.

Nimmt die Futterkonzentration noch mehr zu, dann steigt die Häufigkeit von "z-turns", bis diese schließlich in "s-turns" übergehen. Die "s-turns" könnten die gleiche kommunikative Funktion erfüllen, beinhalten zusätzlich eventuell eine Komponente der Klinotaxis, die es diesen Tieren erlaubt, zumindest kleinskalige Unterschiede der Plankton-Konzentration zu erfassen. Sehr häufig kehren die "scanner" allerdings exakt auf ihre alte Schwarmposition zurück. Die Wirkung auf die Schwarmdynamik ist auf jeden Fall, daß beim

Einschwimmen in bessere Futterbedingungen die Varianz der Schwimmwinkel auf das Sechsfache anstieg, und die Gesamtgeschwindigkeit dieses Schwarmteiles um etwa 40 % absank (Abb.506 bis 509). Wurde die Futterversorgung wieder abgestellt, liefen diese Vorgänge in umgekehrter Richtung ab.

Bemerkenswert ist, daß stets einige Fische den alten Kurs unverändert beibehalten. Folgende Funktionen der "memorizer" könnten angenommen werden: Hierdurch bleibt erstens die Information über den ursprünglichen Bewegungsvektor noch eine Zeitlang erhalten, zweitens wird eine Kursänderung gegen Individualentscheidungen gewissermaßen gepuffert, und drittens behalten die ausscherenden Tiere eine räumliche Referenz. Die Vermutung einer Raumreferenz wird dadurch gestützt, daß die "scanner" oft exakt an ihren Ausgangspunkt zurückkehrten (Abb.505 S1).

Betrachtet man die Ergebnisse zur Schwimmdynamik aus den Forellen-Netzkäfigen unter den erweiterten Aspekten (Mittelwerte mehrerer benachbarter Schwarmtiere, über einen Integrationsintervall von mehreren Sekunden), dann unterstützten auch diese die Hypothese der Synchronkinese: Nach dem Fütterungsbeginn - also nach einer Umweltverbesserung - steigt zwar der Mittelwert der Geschwindigkeiten auf das Zwei- bis Dreifache (Abb.274 und 278 bei Minute 2); gleichzeitig steigt jedoch der relative Variationskoeffizient der Schwimmwinkel auf das Drei- bis Vierfache (schraffierte Flächen in Abb.273 und 277). Die v -Häufigkeitsverteilung der Abb.242, die 60 Tiere berücksichtigt, zeigt, daß die ursprüngliche Schwimmrichtung von 180 Grad nicht nur aufgegeben wird, sondern diese Richtung wird sogar im Mittel gemieden, und Kurse quer zu dieser werden bevorzugt eingeschlagen. Es deutet sich hier eine gewisse Parallele zu den quer ausscherenden Fischen im Heringsschwarm an. Die Wirkung auf die Schwarmdynamik ist, daß die Gesamtgeschwindigkeit des Schwarmes absinkt - die Fischmühle dreht sich langsamer.

Nach dem Fütterungsende - also nach einer Umweltverschlechterung - sinkt der relative Variationskoeffizient der Winkel auf einen Wert, der nur etwa der Hälfte seines Wertes vor der Fütterung entspricht; die Tiere schwimmen somit wesentlich polarisierter, und außerdem gleichmäßiger als üblich (schwarze Flächen in Abb.273 und 277 bzw. Abb.275 und 279). Die Wirkung auf die Schwarmdynamik ist, daß die Gesamtgeschwindigkeit des Schwarmes zunimmt - die Fischmühle dreht sich um etwa 50 % schneller als die Routinegeschwindigkeit.

Besonders deutlich wird in den detaillierten Netzkäfigergebnissen des Kapitels 1.2.3. der zeitliche Verlauf der Geschwindigkeitsveränderung nach einer Umweltverschlechterung: Innerhalb von sechs Minuten klingt der Effekt asymptotisch ab, und die Geschwindigkeit nähert sich wieder dem Wert der Routine-Geschwindigkeit (Abb.274 und 278). Dieser zeitliche Verlauf ähnelt sehr stark den Reaktionen auf Temperatur- und Sauerstoff-Sprünge, wie in dieser Arbeit und auch von anderen Autoren beschrieben. Ähnlich, wenn auch nicht so klar ausgeprägt, nimmt die starke Polarisation des Schwarmes langsam wieder ab, und nähert sich dem Routinewert (Abb.275 und 279).

In diesem Zusammenhang soll noch ein in der Literatur (CUSHING 1976, HART 1986, PITCHER & MAGURRAN 1983, TAVOLGA 1980) mehrfach beschriebenes Schwarmverhalten diskutiert werden, das in Abb.702 schematisch dargestellt ist: Treffen die Randtiere eines wandernden Schwarmes auf eine Futterwolke, dann locken deren Freßbewegungen und -geräusche die übrigen Schwarmtiere ebenfalls in die Futterwolke hinein, und zwar auch ein Schwarmtier (B), dessen Kurs so weit abseits verlaufen wäre, daß das Futter außerhalb seines Sichtbereiches gelegen hätte (siehe Kreis bei Fisch B: field of view). Dieses Tier wäre als Einzelschwimmer an der Futterquelle vorbeigeschwommen. Bei ungleichmäßig verteilter Nahrung ist hierdurch im Schwarm die Wahrscheinlichkeit des Findens von Nahrung gegenüber der Individualsuche erheblich erhöht.

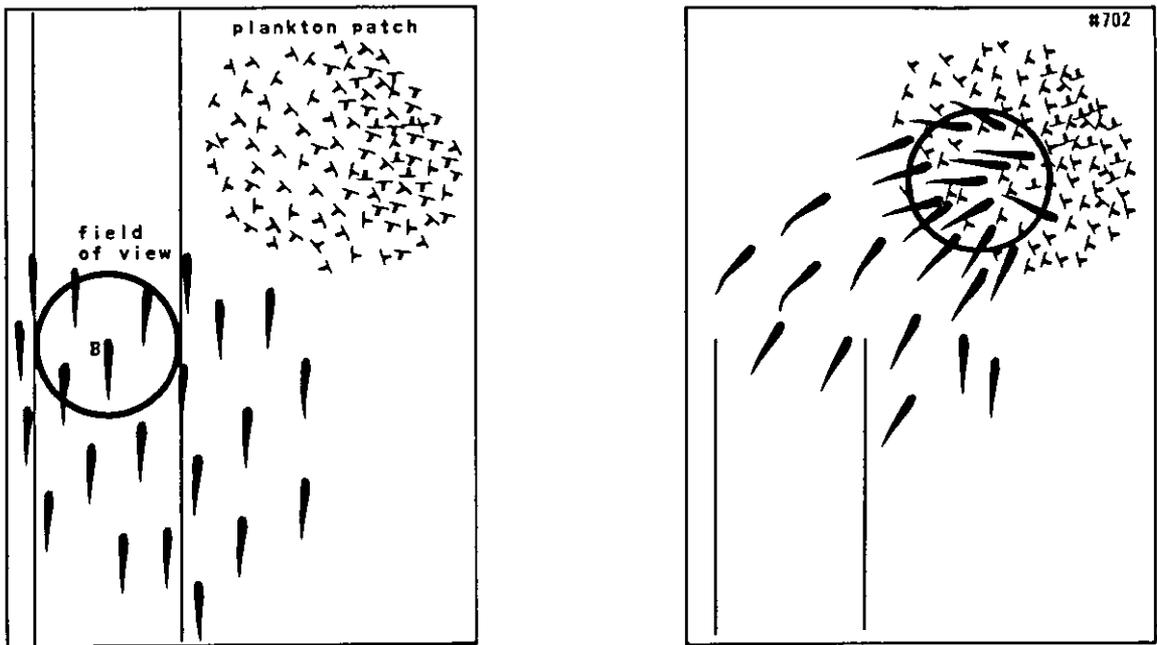


Abb.702. Schematisierte Darstellung eines Schwarmes, dessen rechte Randtiere eine Planktonwolke streifen. Durch Freßbewegungen und Geräusche werden auch die linken Individuen in die Wolke hineingelockt. Fisch B wäre als Einzelschwimmer an der Nahrung vorbeigeschwommen, da diese außerhalb seines Sichtbereiches (field of view) gelegen hätte (nach Beschreibungen mehrerer Autoren und nach eigenen Beobachtungen)

Dieses Schwarmverhalten könnte entweder als Beispiel einer besonders stark ausgeprägten Synchronkinese dienen, wenn das Einschwenken als Folge einer Geschwindigkeitsreduktion im Futter-Patch bei Einhaltung der Schwarmformation langsam abläuft (vergleiche mit Abb.701 m,n,o). Ändern die Tiere allerdings nach Wahrnehmung von optischen oder akustischen Reizen abrupt ihren Kurs in Richtung Patch, dann wäre die Orientierung eine Telotaxis (Abb.700 F), denn in diesem Falle steht den Tieren direkt der Vektor zum Lichtreflex (erzeugt durch "u-turn") oder Freßgeräusch der Artgenossen über richtungsliefernde Rezeptoren zur Verfügung (GUTHRIE 1986, HAWKINS 1986). Eine derartige Telotaxis wird allerdings ebenfalls erst durch eine besondere Schwarmtaktik möglich, und beschreibt

einen weiteren Schwarmvorteil. Denkbar ist auch eine gleichzeitige oder sukzessive Nutzung beider Strategien.

Das wichtigste Kriterium, das die Reduktion der Gesamtgeschwindigkeit eines Schwarmteiles bei einer Futterverbesserung bewirkt, ist den Ergebnissen zufolge die Steigerung der Varianz der Schwimmwinkel. Für eine Auflösung der Schwarpolarisation beim Fressen gibt es auch in der Literatur Hinweise: ANTEZANA und RAY (1983) beschreiben eine Winkelvergrößerung für einen Euphausia vallentini Schwarm, HAMNER et al. (1983) für einen Euphausia superba Schwarm, HUNTER (1966) für einen Trachurus symmetricus Schwarm, HUNTER & THOMAS (1974) und HUNTER (1980) für Engraulis mordax Schwärme, und HURLEY (1977) für einen Loligo opalescens Schwarm. BEUKEMA (1968) beschreibt für Stichlinge bei Futtersteigerung häufigere Wendungen.

Aber auch mehrere Arbeiten über Geschwindigkeitsänderungen in Relation zur Futterkonzentration liegen vor: HUNTER & THOMAS (1974) registrierten eine geringere Schwimmgeschwindigkeit von Engraulis mordax Larven in einem Patch von Dinoflagellaten, Gymnodinium splendens. Für einzelne Schollen beschreibt WYATT (1972), daß die Schwimmaktivität bei Futtermangel steigt. Ein Beispiel aus einer anderen Tiergruppe: KREBS et al. (1974) berichten, daß bei suchenden Vögeln eine "giving-up time" besteht; wenn kein Futter innerhalb einer bestimmten Zeitspanne nach dem letzten Erfolg gefunden wird, wird ein kurzer Flug ausgelöst.

Alle Ergebnisse der Untersuchungen zum Reiz Futterkonzentration dieser Arbeit sowie die Literaturdaten harmonieren auch für eine Suche in Futtergradienten mit der Hypothese der Synchronkinese, zumindest als eine zusätzliche Orientierungsstrategie in flachen oder/oder großräumigen Gradienten.

Der Reiz Kanalwasser

Die Untersuchungen der Laichheringe lieferten viele Hinweise auf die Bedeutung der Schwarmdynamik für die Orientierung in den Gradienten einer Mischungszone zweier charakteristischer Wassermassen. Da nicht geklärt ist, ob die Heringe den Nord-Ostsee-Kanal aufgrund bestimmter makromolekularer Substanzen oder aufgrund des verringerten Salzgehaltes finden, kann eine eindeutige Zuordnung diese Reizes nicht erfolgen. Aus diesem Grunde wird dieser Reiz weiterhin unspezifisch mit "Kanalwasser" bezeichnet. Die bereits angesprochenen Befunde von WEBER (1974) und der Umstand, daß der Kanal sofort nach seiner Eröffnung im Jahre 1895 von Laichheringen aufgesucht wurde (BRANDT 1896, BRANDHORST 1955), sowie die Beobachtung, daß die Heringe sogar einen künstlichen Süßwasserausstrom suchten und dort ablaichten (Kap.3.4), unterstützen allerdings die Hypothese der Orientierung nach Salzgehaltgradienten. Unabhängig von dieser Problematik kann für die Heringe im physiologischen Stadium der Laichwanderung das Auftreffen auf Kanalwasser als Umweltverbesserung, und der Entzug von Kanalwasser als Umweltverschlechterung klassifiziert werden.

Auf den ersten Blick waren auch hier die Ergebnisse widersprüchlich, denn das schnellere Schwimmen nach dem Einschwimmen aus dem Fördewasser in das darüberliegende Kanalwasser paßte nicht ins allgemeine Bild. Erst die Netzkäfig-Versuche, in denen einem Schwarm das Kanalwasser wieder entzogen wurde, ermöglichten die einheitliche Interpretation: Nach der Umweltverschlechterung Kanalwasserentzug steigerte der Schwarm nochmals seine Schwimgeschwindigkeit um 40 %, wobei wiederum anschließend das charakteristische asymptotische Abklingen innerhalb von drei Minuten auftrat. Diese Beobachtung entspricht der Bedingung 3. Die widersprüchliche, relativ zur Förde höhere Geschwindigkeit nach Übergang in die oberflächennahe Kanalwasser-Schicht wird wahrscheinlich durch einen zusätzlichen, überlagerten Mechanismus verursacht: Eine Umweltbedrohung, z.B. die Gefahr durch Raubvögel, veranlaßt in diesem Fall die Tiere, schneller zu schwimmen. Diese Annahme wird gestützt durch die Beobachtung, daß die im oberflächennahen Kanalwasser im Netzkäfig kreisenden Heringe bei lautem Klopfen noch schneller kreisen, aber nicht abtauchen. Zu ähnlichen Befunden kamen auch SOROKIN & PENKIN (1981).

Es wirken hier wohl zwei Instinkte gegenläufig: Der eine treibt die Heringe aus der Gefahrenzone in die Tiefe, der andere hält sie in dem Wasser, das dem Reizmuster am besten entspricht, welches durch den Laichtrieb vorgegeben ist. Diese Annahme wird gestützt durch die Netzkäfig-Beobachtung, daß nach sehr lautem Klopfen die Fische schließlich doch abtauchen, danach aber sofort wieder in die Kanalwasserschicht auftauchen. Daß die im Falle einer Verunsicherung auftretende v-Erhöhung allerdings nicht asymptotisch abklingt, läßt vermuten, daß es sich hierbei um einen anderen Regeln unterworfenen Mechanismus handelt, der eher im Bereich der Instinkt-Lehre anzusiedeln ist (TINBERGEN 1951).

Die Beobachtungen am Molenkopf, wo ein bereits oberflächennah schwimmender Schwarm nach Auftreffen auf eine nochmals gesteigerte Kanalwasserkonzentration seine Polarisation auflöste, entsprechen der Bedingung 4.

Die Untersuchungen der Laichheringe verdeutlichten, daß die Heringe auch ohne Strömung auf das Kanalwasser reagieren, denn noch Stunden nach dem Schließen des Sieles war die Verteilung der Tiere eng mit vertikalen und horizontalen Gradienten der Kanalwasserkonzentration korreliert (Abb.605). Auch die Beobachtungen, daß oftmals in dem Parameter-Feld die Isolinien horizontaler Gradienten in einer vom Kanal wegführenden, "falschen" Richtung verfolgt wurden, bestätigen die Annahme der Gradienten-Orientierung. Großräumig zeigten das die Untersuchungen zum Verlauf der Ausstromfahne bei nördlichen Winden (Abb.609), kleinräumig die Untersuchungen an der Front am Molenkopf (Abb.607). Das geradlinige Entlangschwimmen der Schwärme an dieser Front widersprach der Klinotaxis; die wenigen Einzel-Heringe, die an diesem Standort beobachtet wurden, schwammen hingegen stets mit häufigen Wendungen.

Die sinnesphysiologischen Voraussetzungen wären auch hier gegeben: BULL (1936, 1951) nennt Reizschwellen von 0.05 ppm S, HARDEN-JONES (1980) 0.5 ppm S, und für Geruchsreize sind Fische noch erheblich empfindlicher (ATEMA 1980, HASLER & SCHOLZ 1983).

Der Reiz Tiefe

Beim Verfolgen von Tiefenlinien war der Unterschied zwischen Einzel-Heringen und Schwärmen am deutlichsten zu erkennen. Während ein einzelner Hering das typische Erscheinungsbild der Klinotaxis zeigte (Abb.623 und 627), folgten Schwärme auf gleichmäßigen Kursen mit bemerkenswerter Präzision den Tiefenlinien (Abb.624 und 626). Beim Verfolgen von Tiefenlinien ist als Umweltverschlechterung zu werten, wenn es flacher wird, bzw. wenn es tiefer wird. Für den Zustand "zu tief" konnten bisher noch keine Ergebnisse erarbeitet werden, aber beim Einschwimmen in geringfügig zu flaches Wasser steigerten die Tiere in diesem Schwarmteil ihre Geschwindigkeit um 13 %, und sie hielten gleichzeitig ihre relative Schwarmposition zu Nachbartieren bei. Beide Reaktionen entsprechen den Bedingungen der Synchronkinese. Die relativ geringe Geschwindigkeitsänderung von 13 % ist für eine Synchronkinese völlig ausreichend, um die Richtung des Schwarmes zu verändern.

Alle Ergebnisse dieser Arbeit über die Schwimmdynamik bei Veränderungen der Umwelt-Reize Temperatur, Sauerstoff, Futterkonzentration, Kanalwasser und Wassertiefe lassen sich durch die Bedingungen 3 und 4 der Synchronkinese übereinstimmend interpretieren. Die Literaturdaten von Einzelfischen sind nur im Bezug auf den Anteil der Klinokinese widersprüchlich, im Bezug auf die Geschwindigkeitsänderungen bestehen gleiche Tendenzen. Alle schwarmrelevanten Literaturdaten lassen sich ebenfalls mit der Hypothese übereinstimmend interpretieren.

Die Bedingung 1 wird durch die Ergebnisse dieser Arbeit gestützt: Die Häufigkeitsverteilungen von Schwimmgeschwindigkeit und Schwimmwinkel, für die Abb.206/207 typische Beispiele darstellen, und die Bahnlinien der Fische, wie in Abb.217 und 472 gezeichnet, verdeutlichen, daß die Netzkäfigfische sowohl eine gewisse Routine-Geschwindigkeit aufrecht erhalten als auch ihre mittlere Schwarmposition wenig verändern. Die gleichen Hinweise liefern die alpha- und v-Verteilungen der freischwimmenden Heringsschwärme (Abb.506/507), und die "memorizer" der Abb.504 und 505, sowie die alpha und v-Verteilungen der Laichheringe (Abb.620/621). Auch die Literatur liefert viele Hinweise: Gutes Einhalten einer mittleren Schwarmposition beschreiben z.B. BREDER (1954, 1976), HUNTER (1966) und PARTRIDGE et al. (1980). Von einer Routine-Schwimmgeschwindigkeit pelagischer Fische im Bereich von 0.6 - 2 bl/sec berichten BEAMISH (1978), BRETT (1964), IVLEV (1960), MAGNUSON (1978), TRUMP & LEGGETT (1980), WARE (1975, 1978) und WEIHS (1974, 1978). HARDEN-JONES (1968) nennt für Heringe Tages-Durchschnittsgeschwindigkeiten von 12 - 63 cm/sec, das entspricht etwa .5 - 3 bl/sec, und BAINBRIDGE (1962) gibt für Forellen

0.5 - 0.7 bl/sec an. HOLLIDAY (1977) verfolgte mit einem Doppler-SONAR über mehrere Kilometer Trachurus symmetricus Schwärme, die auf relativ geraden Kursen mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von etwa 1 m/sec schwammen (keine Angabe der Tierlänge). SCHOLZ et al. (1972) verfolgte mit Ultraschall-Sendern versehene Lachse in Ästuaren, die mit 65 cm/sec schwammen, aus den Daten von LORD et al. (1976) läßt sich für Lachse in der ozeanischen Phase eine Routinegeschwindigkeit von 1 - 2 bl/sec kalkulieren, und NEAVE (1964) registrierte für 50 - 70 cm lange Lachse tägliche Wanderleistungen von 25 - 30 nautischen Meilen, das entspricht einer mittleren Geschwindigkeit von etwa 1 bl/sec. Für Makrelen und Thune werden noch deutlich höhere Routinegeschwindigkeiten angegeben (Reviews siehe HARDEN-JONES 1968, MAGNUSON 1978).

Die Bedingung 2 stützt sich auf eine Arbeit von HUNTER (1969), der in Trachurus symmetricus Schwärmen jeweils einen Fisch elektrisch reizte, und die Reaktion der anderen Schwarmfische auf dessen Beschleunigung analysierte. Diese folgten zwar immer, jedoch war die "response velocity" stets geringer als die "stimulus velocity", und HUNTER kommt zu dem Schluß: "These results suggested that fish used the speeds of all fish in visual range as a velocity reference...", und er folgert: "...a velocity change would only rarely be transferred throughout a large school." Das Ergebnis HUNTERS, daß Geschwindigkeitsänderungen quasi mittelwertbildend weitergegeben werden, und sich so mit zunehmender Distanz vom Erregungsort abschwächen, ist für die Synchronkinese von entscheidender Bedeutung, denn nur so kann ein Schwarm, dessen eine Seite in einer Parameterverschlechterung beschleunigt, auch tatsächlich umschwenken.

Die Bedingung 5 der Hypothese ist optional. Die Synchronkinese läuft auch ohne Erfüllung dieser Bedingung erfolgreich ab, doch weisen einige Ergebnisse und Literaturdaten auf eine positive Korrelation zwischen Umweltgüte und Abstand der Tiere zueinander hin. Durch einen derartigen Zusammenhang würde der Regelkreis der Synchronkinese noch sicherer und schneller ablaufen, und da in Schwärmen die Fische bei schnellerem Schwimmen ohnehin oft enger zusammenrücken (INAGAKI et al 1976, PARTRIDGE et al. 1980), würden die Bedingungen 3, 4 und 5 sich gegenseitig in idealer Weise ergänzen. Die in der freien Förde in bodennähe ziehenden Heringe hielten einen Abstand von ein bis zwei Körperlängen zueinander. Je näher sie der Oberfläche kamen, desto enger rückten sie zusammen: In dem Mischwasser, das bis in etwa zwei Meter Tiefe reichte, schwammen sie in einem Abstand von 0.8 bis 1 bl und direkt beim Passieren des Sieles in unmittelbarer Oberflächennähe sank der Individualabstand auf 0.2 bis 0.3 bl. In diesen Fällen muß als Umweltverschlechterung wahrscheinlich die Bedrohung durch Raubvögel angesehen werden. Sehr ähnliche Reaktionen zeigten die Netzkäfigheringe beim Erschrecken durch Klopfen.

In Heringsschwärmen, die auf einen Patch Copepoden oder Mysidaceen stießen, erhöhte sich der Individualabstand, ebenso bei Fütterung der Netzkäfig-Forellen. Im Anschluß auf eine Futtermittel-

schlechterung reduzierten die Tiere ihren Schwimmabstand auf einen noch geringeren Wert, als sie vor der Fütterung einhielten.

Aber auch auf abiotische Umweltveränderungen waren die Reaktionen entsprechend: Der Netzkäfig-Heringsschwarm rückte nach Entzug von Kanalwasser enger zusammen, ebenso die Netzkäfig-Forellen nach Temperatursprüngen oder nach plötzlicher Sauerstoffverschlechterung. Gerade die Abstandsreduzierung bei einer Sauerstoffverschlechterung läßt vermuten, daß es sich hierbei um einen Orientierungsmechanismus handeln muß, denn vom Metabolismus des Individuums aus betrachtet wäre ein spontanes Auseinanderrücken die nützlichere Reaktion, wie es bei langanhaltendem Sauerstoffmangel registriert wurde. In Gradienten führen aber die Reaktionen der Synchronkinese langfristig den Schwarm aus der Gefahrenzone heraus, auch wenn die Spontanreaktionen - für sich allein betrachtet - physiologisch sinnlos erscheinen mögen; dementsprechend wäre auch die Steigerung des Schwimm-Energieverbrauches nach verschlechterter Sauerstoff- bzw. Futterversorgung einzuordnen.

In der Literatur finden sich weitere Hinweise, die Bedingung 5 stützen: Engeres Schwimmen bei verängstigten Schwarmtieren beschreiben BLAXTER & HOLLIDAY (1958), BREDER (1967), SHAW (1960), SOROKIN & PENKIN 1981, PITCHER (1986) und van OLST & HUNTER (1970) und WARDLE (1986). Eine positive Korrelation zwischen Futterdichte und Individualabstand beschreiben BÜCKMANN et al. (1953) und BLAXTER & HOLLIDAY (1958) für juvenile Clupea harengus Schwärme, HUNTER & THOMAS (1974) für juvenile Engraulis mordax Schwärme, und HURLEY (1977) für Loligo opalescens Schwärme. HUNTER (1966) fand eine Verringerung des Individualabstandes nach Fütterungsende bei Trachurus symmetrikus Schwärmen.

Es bestehen offenbar innerhalb einer Art erhebliche Unterschiede in den Individualabständen zu verschiedenen Zeiten. Dies hängt einerseits sicherlich mit dem Reproduktions-Zustand zusammen, denn außerhalb der Laichzeit schwammen die Netzkäfig-Heringe mit deutlich vergrößertem Abstand, aber es dürften auch Umweltparameter eine erhebliche Rolle spielen. Während für Heringsschwärme meistens Individualabstände von 0.4 bis 2 bl in der Literatur angegeben werden, registrierte CUSHING (1977) mit einem SONAR-Gerät (ARL-scanner) auch erheblich lockerere Schwärme, in denen die Heringe mit einem Meter Abstand zueinander schwammen. Eventuell befanden diese Tiere sich gerade in einem günstigen Futter-Patch. Einen Hinweis auf einen derartigen Zusammenhang geben die Messungen von WEBER & EL-SAYED (1985), die an Euphausia superba Schwärmen eine negative Korrelation zwischen Phytoplankton-Biomasse und mittlerer integrierter Krilldichte bei gleichzeitig positiver Korrelation zwischen Phytoplankton-Biomasse und Krillschwarm-Biomasse fanden.

Ausblick auf andere Phyla

Nach den Ausführungen von HURLEY (1977) haben sich viele schwarmspezifische Verhaltensmuster konvergent bei unterschiedlichen Stämmen in der Evolution entwickelt. Deshalb wurden auch Vertreter der Stämme Molluska und Arthropoda in die Diskussion mit einbezogen. Untersuchungen von Kopffüßlern und Krebsen wurden bereits mehrfach zitiert. Aufgrund des in letzter Zeit gestiegenen Interesses am antarktischen Krill scheint ein Ausblick auf diese typische Schwarmtierart lohnend, für die NEMOTO (1983) Dichten von bis zu 33 kg pro Kubikmeter nennt. Bisher lassen sich allgemein allerdings nur wenig konkrete Aussagen über schwarmspezifische Reaktionen dieses Tieres auf Parameterveränderungen machen, da physiologisch orientierte Veröffentlichungen, die Verhaltensaspekte beinhalten, noch rar sind (BOYD et al. 1984, HAMNER et al. 1983, MARSCHALL 1985, VOSS 1982, KILS 1979b). Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen liefern einige weitere, grobe Hinweise, die unter dem Aspekt der Synchronkinese hier interpretiert werden sollen. Es können nur Aussagen bezüglich des Parameters Plankton-Konzentration gemacht werden, der aber beim Krill unter dem Aspekt dieser Arbeit besonders interessant ist: Der Größensprung zwischen diesen Tieren und seiner Nahrung beträgt 7 bis 12 Größenordnungen (BARKLEY 1940, HEMPEL 1985, KILS 1982b), so daß ein überwiegend ungerichteter Reiz vorliegt. Die Laborversuche zeigten, daß mit abnehmender Planktonkonzentration die Schwimmgeschwindigkeit der Tiere deutlich zunahm (harmoniert mit den Bedingungen 3 und 4).

Beim antarktischen Krill ist ein Zusammenhang - der allerdings ähnlich bei allen Tieren besteht - besonders deutlich zu erkennen: Bedingt durch die Kleinheit seiner Nahrung ist die Energieversorgung direkt mit einem Wasservolumen korreliert, das pro Zeiteinheit gefiltert werden muß - es besteht quasi eine Analogie zu den Sauerstoffmolekülen, die aus einer Volumeneinheit extrahiert werden. Die Wassermenge liegt für einen adulten Krill in der Größenordnung von 5 bis 78 l pro Tag (BOYD et al. 1984, QUETIN & ROSS 1985, SCHNACK 1985, KILS 1981). Nur MORRIS (1984) fällt mit 1603 l pro Tag etwas aus dem Rahmen. Bei einem mittleren Wert von 40 l pro Tag müßte sich das Tier selbst beim "tow-filtering" (Abb.703) mit einer minimalen Geschwindigkeit von etwa 4 cm/sec, daß entspricht etwa 0.8 bl/sec, voranbewegen (KILS 1979c); diese Abhängigkeit harmoniert mit den Bedingungen 3 und 4.

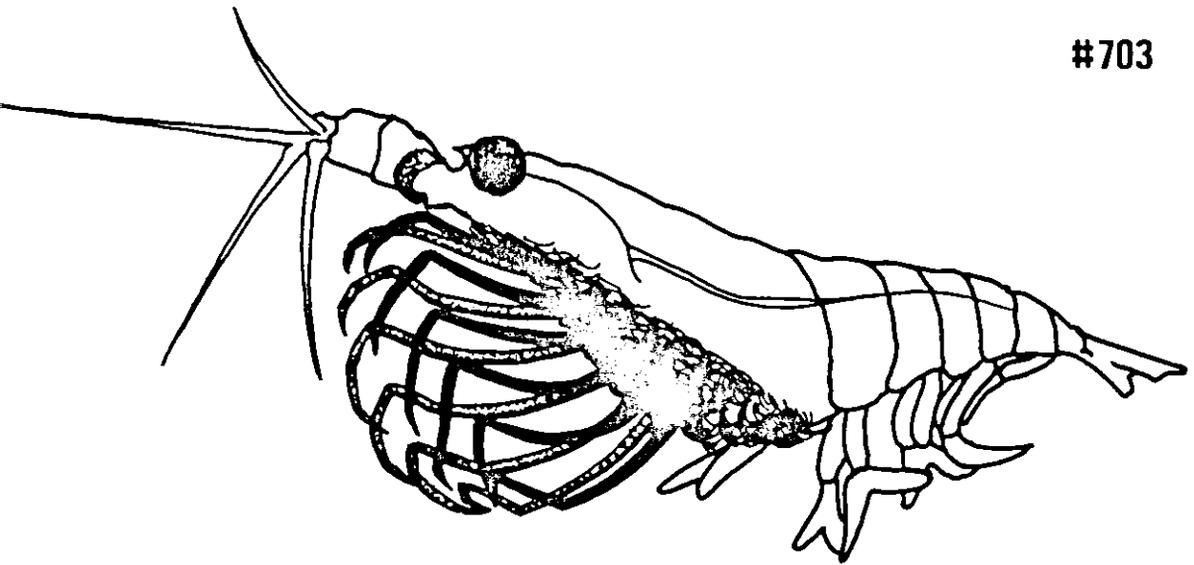


Abb.703. "tow-filtering" beim antarktischen Krill, *Euphausia superba*. Das Tier schwimmt in einer relativ schwachen Plankton-Konzentration mit kontinuierlich geöffnetem Fangkorb mit relativ hoher Geschwindigkeit in fast horizontaler Schwimmlage (aus KILS 1983)

Einige weitere Hinweise gaben die in-situ-Beobachtungen aus den Schwärmen. Da beim Krill ein Zusammenhang zwischen dem Schwimmwinkel und der Schwimmgeschwindigkeit besteht (KILS 1981), kann aus den Winkeln der Tiere auf den Unterwasseraufnahmen grob auf die Schwimmgeschwindigkeiten geschlossen werden. Es waren überwiegend zwei Stadien auf den Unterwasseraufnahmen dieser Untersuchung und auch nach Veröffentlichungen von GUZMAN (1983) und HAMNER (1984) zu erkennen: Oft schwammen die Tiere etwa horizontal, was auf eine Geschwindigkeit von über 10 cm/sec schließen läßt, oft aber auch mit einem mehr oder weniger großen Horizontalwinkel. Bei einem Winkel von etwa 55 Grad wurde im Labor eine Horizontalgeschwindigkeit von Null gemessen, so daß die letzteren Schwärme wahrscheinlich sehr langsam schwammen. Diese Unterschiede im Erscheinungsbild der Schwärme könnten auf unterschiedliche Nahrungskonzentrationen zurückzuführen sein. Es wäre für künftige in-situ-Messungen sehr wünschenswert, möglichst viele Umweltparameter synchron mit zu erfassen.

Beim antarktischen Krill scheint eine zu hohe Planktonkonzentration, bzw. eine Konzentration von bestimmten Plankton-Arten, auch eine Umweltverschlechterung darzustellen, die Krillschwärme meiden (MORRIS 1984, KILS 1983). Die Laboruntersuchungen ergaben, daß die Euphausiden in sehr dichten Konzentrationen, bzw. in Konzentrationen von Plankton-Arten, die lange und sperrige Fortsätze tragen, folgendes Verhalten zeigten: In einem Winkel von etwa 60 Grad am Ort stehend zeigten die Tiere das für hohe Planktonkonzentrationen typische "pump-filtering" (ALBERTI & KILS 1980, BOYD et al. 1984, KILS 1983). Nach einigen Pumpzyklen wurde dann aber die deutlich vor der Mundöffnung sichtbare Planktonansammlung als kompakter Klumpen nach schräg vorn mit hoher Geschwindigkeit

ausgespukt. Häufig schloß sich unmittelbar daran ein charakteristisches, sehr schnelles horizontales Schwimmen über eine erhebliche Distanz an. Dieses besondere Verhalten könnte unter dem Aspekt der Synchronkinese derart interpretiert werden, daß in einer zu hohen oder ungeeigneten Planktonkonzentration - entsprechend einer Umweltverschlechterung - die mittlere Geschwindigkeit in diesem Schwarmteil wieder ansteigt. Die Kaspar-Hauser Tiere zeigten die gleichen Verhaltensdetails in Abhängigkeit zur Planktonkonzentration: Sie schwammen schneller bei wenig Plankton, und sie schwammen nach dem Ausspucken eines Planktonpaketes häufig schnell und über eine größere Distanz. Diese Beobachtungen lassen darauf schließen, daß es sich um angeborene Verhaltensmuster handelt, was als weiterer Hinweis auf die große Bedeutung derartiger Verhaltensdetails für das Leben von Schwarmtieren dienen möge.

Auch andere Schwimmparameter findet man in Krillschwärmen konvergent entwickelt: Ähnlich wie Fischschwärme, die sich aus annähernd gleich großen, und damit gleich schnellen Individuen zusammensetzen (BREDER 1976, PITCHER et al. 1985), sind auch Krillschwärme aus ähnlich großen Individuen zusammengesetzt (WATKINS 1986, MORRIS & WATKINS 1986, KILS 1982b), wobei in unmittelbarer Nähe verschiedene Krillschwärme mit völlig unterschiedlichen Größenverteilungen gefunden wurden.

Krillschwärme halten wahrscheinlich auch eine Routine-Geschwindigkeit von 10 bis 25 cm/sec aufrecht, wie die in-situ-Beobachtungen von HAMNER (1984), KANDA et al. (1982), MARR (1962) und NASU (1983), die Laboruntersuchungen von SEMENOW (1969) und KILS (1979d, 1981) und die Unterwasseraufnahmen dieser Untersuchung zeigten (harmoniert mit Bedingung 1).

Es gibt Hinweise, daß die Individuen eine Schwarmdisziplin aufrechterhalten (GUZMAN 1983, HAMNER 1984, MARR 1962 und eigene Messungen). Neueste in-situ-Messungen (MARSCHALL pers. Mitteilung) bestätigten, daß sogar im antarktischen Winter die Tiere streng parallel ausgerichtet mit gleichmäßiger Geschwindigkeit schwimmen (harmoniert mit Bedingung 2).

Daß eine gute Orientierung in Nahrungs-Gradienten für den Krill von großer Bedeutung sein kann, zeigen zum einen die starke, kleinräumige Variabilität der Planktonkonzentrationen, z.B. in Lee von Inseln (GRINDLEY & DAVID 1985), zum anderen der stark unterschiedliche Ernährungszustand von Tieren aus unterschiedlichen Schwärmen, die nur wenige hundert Meter voneinander entfernt gefangen wurden (MORRIS & WATKINS 1986). Auch Temperaturgradienten, die z.B. in der Konvergenz Steilheiten bis zu 2 Grad pro 1000 Meter erreichen (KOSKE pers. Mitteilung), könnten den Krillschwärmen zur Orientierung dienen.

Allgemein biologische Betrachtungen

Die Kommunikationsmöglichkeiten, die eine überindividuelle Reaktion von Schwärmen ermöglichen, sind im Vergleich zu den Kommunikationsmöglichkeiten echter Organismen sehr gering. Es wäre deshalb für den Erfolg einer gemeinschaftlichen Strategie sicherlich günstig, wenn die Regeln für unterschiedliche Umwelt-Parameter alle gleich lauteten. Dies träfe für die Synchronkinese zu, denn mit den gleichen Regeln würde auf Veränderungen der Parameter Temperatur, Sauerstoff, Salzgehalt, Geruch, Störpegel und Futterkonzentration reagiert werden. Hierbei müßte lediglich eine Kommunikation über die Sprungrichtung ablaufen, nicht aber über die Parameter-Art. Außerdem kommt es somit bei mehreren, gleichzeitig wirkenden Parametern nicht zu Konflikten in der Reaktion. Vieles deutet darauf hin, daß sich sehr ähnliche Regelkreise in mehreren Phyla konvergent entwickelt haben, was als Hinweis auf die biologische Brauchbarkeit der vorgestellten Hypothese gewertet werden möge.

Ein sehr ähnlicher Regelkreis ist in der Biologie an anderer Stelle realisiert: Einige primitive Lebewesen vermögen ebenfalls, sich in chemischen Gradienten im Sinne einer Tropotaxis zu bewegen, obwohl ihnen ein zentrales Nervensystem fehlt. Ein Farn-Spermatozoid, der in Abb. 700 G grob schematisch dargestellt ist, richtet sich noch in Apfelsäure-Konzentrationen von 0.001 % aus. Der Meßwert der Rezeptoren (r) an der Basis einzelner Geißeln (p) bestimmt deren Schlagstärke. Trifft eine Seite des Spermatozoiden auf eine Konzentrationsabschwächung, dann schlagen die Geißeln dieser Seite etwas schneller, wodurch eine Kursänderung in Richtung besserer Umwelt eingeleitet wird (VOGEL & ANGERMANN 1967). Es besteht hier eine Funktions-Analogie zur Synchronkinese, wobei die Einheit Geißel/Rezeptor einem Fisch entspricht, und der somatische Zusammenhalt durch die Bedingungen 1 und 2 - die "Schwarmdisziplin" - realisiert ist.

Es gibt in der Literatur einige Hinweise, daß Schwärme sich ungewöhnlich exakt in Gradienten orientieren können: BREDER (1951) beschreibt einen Schwarm, der seinen Ort exakt in Isothermen einstellte. Besonders beeindruckend sind die Züge der Heringsschwärme entlang von horizontalen Temperaturgradienten im Nordatlantik (HARDEN-JONES 1968, JAKOBSEN 1971, STEELE 1961). Einen weiteren Hinweis liefert die Purse-Seine-Fischerei: Wenn ein T-Gradient vorhanden ist, begrenzt dieser quasi den Fangkessel nach unten, und der umschlossene Schwarm kreist über dieser hydrographischen Fläche, als wäre dort ein Netzboden. Deswegen messen Purse-Seiner regelmäßig Temperaturprofile und wählen dann entsprechend ihre Fang-Taktik (LAEVASTU & HAYES 1981).



Die Bedeutung der Gradienten-Orientierung

Die allgemeine Bedeutung von Gradienten für die Verteilung und das Verhalten von Meerestieren ist sehr groß. MAGNUSON et al. (1980) beschreiben, wie vor Cape Hatteras die Temperatur-Front an einem Tag 10 km wanderte, und mit ihr die Verteilungsgrenze von Fischen. Zitat: "If we view the situation from the fish's perspective, we may think of the front as stationary and points in geographic space such as Cape Hatteras or the bottom moving." Ähnliche Korrelationen werden von DIETRICH et al. (1959), LAEVASTU & HAYES (1981) und vielen anderen Autoren beschrieben. Die Ausbildung von horizontalen Temperaturgradienten im Nordatlantik wird in der Fischerei für Fangvorhersagen ausgenutzt (JAKOBSEN 1971). Ein Beispiel für vertikale Gradienten: Im freien Pazifik wandern Lachse oft direkt oberhalb der Temperatursprungschicht (MANZER 1964).

Bedeutung kann eine gute Temperaturorientierung auch bekommen, wenn Letaltemperaturen im Verbreitungsgebiet einer Art auftreten. Für die meisten Fische sind Temperaturen unter -0.5 bis -0.8 Grad tödlich (BRETT 1970, SMITH 1958); vom Grönland Heilbutt und von der Lodde sind Massensterben durch "supercooling" bekannt (BRETT 1970). COUTANT (1973), HOSS et al. (1974), ISAAC (zitiert von BARNETT & HARDY 1984) und MARCY et al. (1972) beschreiben Fischsterben im Bereich von Kraftwerks-Kühlwasser-Ausstromfahnen. Diese traten jedoch meistens nur bei bestimmten, ungünstigen Konstellationen auf, wenn z.B. eine Warmwasserart im Winter nicht abwanderte, und dann das Kraftwerk abschaltete. Massensterben von Manhaden-Schwärmen traten auf, wenn diese in Kaltwassertaschen schwammen, die von warmem Kühlwasser eingeschlossen waren und sich langsam aufwärmten. In diesen Fällen hätten die Tiere allerdings auch mit einer noch so perfekten Orientierung den Gefahrenbereich nicht verlassen können.

Auch aus nahrungsökologischer Sicht kann es von Vorteil sein, Thermoklines zu verfolgen, da in ihrer direkten Nähe die Häufigkeit von Nahrungsorganismen oft stark erhöht ist (COOMBS et al. 1983, PITCHER & HART 1982). Sprungschichten erfüllen im Pelagial die Funktion einer Anreicherungsfläche - analog zu der Anreicherungsfläche Meeresboden im Shelf-Bereich (CUSHING 1975, LONGHURST 1981, PARSONS et al. 1984, PITCHER & HART 1982). LAEVASTU & HAYES (1981) beschreiben, daß Fische sich bevorzugt in der Nähe von Sprungschichten aufhalten, HAMPTON (1985) fand stark erhöhte Euphausia superba Konzentrationen direkt oberhalb der Thermokline, MACKIE (1985) fand stark erhöhte Konzentrationen von Euphausia pacifica direkt oberhalb der Oxykline, und LAEVASTU & HAYES (1981), SCHOLZ 1986) und TIEWS (1970) beschreiben stark erhöhte Fischkonzentrationen sowohl an vertikalen als auch an horizontalen Sauerstoffgradienten.

Viele erfolgreiche Tierarten leben in unmittelbarer Nähe von sauerstoffarmem Tiefenwasser, z.B. Engrauliden in Auftriebsgebieten und Ästuaren (MOSS & McFARLAND 1970) oder antarktischer Krill über Subatlantischem Tiefenwasser (WITEK et al. 1981, KILS 1979e), wobei

ein Überschreiten der Gradienten für die Tiere wahrscheinlich tödlich wäre.

Auch für das Verfolgen von Geruchsspuren beim Suchen einer Beute ist die Gradienten-Orientierung von Bedeutung. ATEMA (1980) schildert, daß Meerestieren ein "chemisches Bild" ihrer Umwelt zur Verfügung steht, und weist auf die Besonderheit olfaktorischer Reize hin, die als einzige Reize einen bleibenden Charakter haben: "...only chemical pictures last beyond the moment of production. A chemical picture can be left behind." Für Haie wurden erstaunliche Orientierungsleistungen beim olfaktorischen Verfolgen einer verletzten Beute beschrieben (HOBSON 1963, SHELDON 1911, TESTER 1963). Auch viele andere Fischarten sind in der Lage, nur mit Hilfe von Chemorezeptoren Gradienten zu verfolgen (ATEMA 1980, BARDACH 1975, BARDACH et al. 1967, DIJKGRAAF 1975, HARA 1975, KLEEREKOPER et al. 1975, SUTTERLIN 1975, TEICHMANN 1959, von FRISCH 1941). In einem Review kommt ATEMA (1980) zu dem Resümee, daß (außer bei Nahrung im extremen Nahbereich) stets Klinotaxis als Suchstrategie diene, und auch der immer als klassisches Beispiel einer Tropotaxis aufgeführte Hammerhai wurde nie wirklich beobachtet, wie er entsprechend einen Gradienten verfolgte. In der Literatur über das Verfolgen von Beute-Geruchs-Gradienten fand sich der einzige Widerspruch zur Bedingung 4 der Synchronkinese: Bei plötzlich auftretendem Beutegeruch erhöht sich meistens die Bewegungsaktivität der Jäger (ATEMA 1980, TESTER 1963). Besonders deutlich ist diese Reaktion bei Thunen (MAGNUSON 1969).

Es könnte jedoch sein, daß hierdurch nur eine erste Reaktion auf die Beutespur beschrieben wurde: MAGNUSON (pers. Mitteilung) vermutet, daß Thune in der Lage sind, eine Geruchspur, die ein wandernder Beuteschwarm vor einiger Zeit hinterlassen hat, über große Distanzen hinweg zu verfolgen (Abb.700 E). ATEMA (1980) wies nach, daß Wasser aus einem Beuteschwarm bei Thunen heftige Reaktionen hervorruft, wobei einige Aminosäuren aus dem Schwarmwasser noch in einer Konzentration von 10×10^{-11} M perzipiert wurden. Die beschriebene Geschwindigkeitssteigerung könnte auch als Spontanreaktion beim Auftreffen auf eine neue Spur interpretiert werden; hierfür spricht, daß gleichzeitig die Thune auf ihren Körperseiten charakteristische "feeding bars" ausbilden (MAGNUSON 1966, 1969). Das sind vertikale, dunkle Streifen, die leicht von den übrigen Schwarmmitgliedern erkannt werden. Hierdurch könnte eine Kommunikation zwischen allen Einzel-Thunen ablaufen, daß ab jetzt das schnelle Verfolgen eines neuen Geruchskorridors beginnt. Das eigentliche Orientieren beim weiteren, lang andauernden Verfolgen des Parameter-Feldes, in dem nur ungerichtete Stimuli zur Verfügung stehen, könnte dann mit Hilfe der Synchronkinese erfolgen. Die oft beschriebene bumerangförmige Schwimmformation (MAGNUSON & PRESCOTT 1966, PARTRIDGE et al. 1983) böte eine ideale Voraussetzung, schnell und präzise den Beuteschwarm einzuholen (Abb.700 E).

Eine erhebliche Bedeutung hat die Gradienten-Orientierung beim "homing" von Salmoniden, wie die vielen, aus verschiedenen Ansätzen heraus erarbeiteten Ergebnisse von HASLER (1966) und seinen Schülern zeigten. Auch Details des Suchverhaltens wurden von ihm und seinen Mitarbeitern analysiert, indem sie die Bahnen von Lachsen, die Ultraschallsender trugen, verfolgten. HASLER & SCHOLZ (1983) beschreiben, daß in einem breiten Ästuar die Lachse ihren Heimat-Fluß nur bei Ebbe fanden, wenn viel Wasser den Fluß verließ. Die Lachse näherten sich immer entlang der relativ schmalen Ausstromfahne, auch wenn diese - windbedingt - ihre geographische Lage veränderte. Auch in künstlichen Gradienten (z.B. Morpholin) orientierten sich die heimkehrenden Lachse mit guter Präzision, sofern sie als Jungfisch auf diesen Stoff geprägt wurden (JOHNSEN 1978).

Auffällig war die Art, in der eine Geruchsspur verfolgt wurde: Im Zentrum der Spur waren die Tiere nur sehr selten, sondern sie schwammen im Zick-Zack-Kurs entlang der Grenze zum geruchlosen Wasser, wobei diese Grenze zu beiden Seiten etwa gleichweit abwechselnd überschritten wurde - das typische Bild der Klinotaxis. Im Vergleich zu den Herings-Ergebnissen dieser Arbeit stimmt überein, daß auch die Heringe nicht im Zentrum der Ausstromfahne, sondern direkt an ihrer Kante entlang manövierten, was in beiden Fällen ein deutlicher Hinweis darauf ist, daß Gradienten - und nicht die Wasserströmung - zur Orientierung dienen.

Als reine Spekulation möge folgender Gedankengang dienen: In den vielen Kurslinien von Lachsen, die in den Arbeiten von HASLER & SCHOLZ (1983), JOHNSEN (1978) und SCHOLZ et al. (1972) abgebildet sind, fallen einige Lachse auf, die nicht, oder zumindest nicht kontinuierlich das Bild der Klinotaxis zeigten, sondern auf geradem Kurs an der Kante der Geruchsspur entlangschwammen. Eventuell schwammen diese gemeinsam mit anderen Lachsen und bedienten sich dabei der Synchronkinese. Daß Lachse auch gelegentlich in Schwärmen wandern, zeigten die Ergebnisse von BREDER 1959, HEALEY & PRIESTON (1973), LORD et al. (1976) und McINERNEY (1964); und QUINN & FRESH (1984) berichten, daß Lachse in Schwärmen präziser ihren Heimatfluß fanden.

HASLER diskutiert, daß es für (einzelne) Fische wichtig ist, ständig von der Duftspur aus in das umgebende Wasser und wieder zurück zu wechseln, damit die Rezeptoren nicht ermüden. Chemo-rezeptoren sind allgemein gut geeignet, auch kleinste Sprünge einer Konzentration zu perzipieren, jedoch liefern sie bei einer gleichbleibenden Konzentration sehr bald keine Signale mehr: Ein lang andauernder Geruch wird nach einiger Zeit nicht mehr wahrgenommen. Diese neurophysiologischen Zusammenhänge würden in der Synchronkinese optimal berücksichtigt werden, denn das Kriterium für eine Richtungsanpassung ist ja gerade eine plötzliche Parameteränderung, für die Sinnesorgane äußerst sensibel sind. In diesem Zusammenhang könnte auch das nach einem Parametersprung beobachtete asymptotische Abklingen der Reaktionen in der Schwimmdynamik interpretiert werden. Für das Funktionieren der Synchronkinese reicht eine vorübergehende Geschwindigkeitsänderung völlig aus, um die

Richtungskorrektur zu bewirken. Außerdem wird durch das Abklingen der Regelkreis wieder in seinen Grundzustand zurückversetzt, so daß er immer wieder für neue Regelantworten bereit ist. Wäre das nicht so, dann würden wiederholte Umweltverschlechterungen die Geschwindigkeit in einem Schwarm immer weiter ansteigen lassen, bis schließlich eine Modulation nicht mehr möglich wäre.

Auch durch anthropogene Belastung kann die Orientierungsfähigkeit der Tiere gefordert werden: Abgeschlossene Meeresarme leiden über immer längere Zeiträume im Sommer unter Sauerstoffmangel. In der Flensburger Förde z.B. hat sich in den letzten zehn Jahren die Anzahl der Tage, an denen pro Jahr in 5 Meter Tiefe Sauerstoff-Werte von unter 2 ml pro Liter gemessen wurde, von durchschnittlich 15 auf 45 Tage erhöht (VALENTIN, pers. Mitteilung). Während viele - selbst gut schwimmfähige - Arten, wie Nereiden und Cumaceen regelmäßig zugrunde gehen, scheinen die meisten Fische aus diesen lebensfeindlichen Zonen auszuwandern, aber auch bei vorübergehenden Verbesserungen wieder zurückzupendeln, um dann die in großen Mengen auf dem Boden liegenden abgestorbenen Tiere abzuernten

Auch der Erfolg, sogenannten "Meeresverschmutzungen" auszuweichen, hängt von der Perfektion des Orientierungssystems in Gradienten von Parameterfeldern ab, denn industrielle Schmutzwässer, häusliche Abwässer und thermische Deformationen liefern - wenn überhaupt - ungerichtete Reize (BARNETT & HARDY 1984, EHRHARD & WENCK 1984, ERNST 1984, GERLACH 1981, 1984, HÖGLUND 1961, 1976, KINNE 1984, MÖLLER 1978, REISCH 1984, TIEWS 1980, SCHOLZ 1986, WEIGELT 1983). SKADSEN et al (1980) registrierten für einige Giftstoffe in subletalen Konzentrationen erhöhte Schwimmgeschwindigkeiten (stützt Bedingung 3).

Die produktiven Zonen des Meeres sind ein Lebensraum mit hoher zeitlicher und räumlicher Variabilität der Umweltparameter. Nach STEELE (1976) ist "Patchiness" ein wesentliches Charakteristikum dieses Biotops, worauf viele Tierarten sich mehr oder weniger gut angepaßt haben, und worauf andere wiederum sogar zum Überleben angewiesen sind (BAKUN & PARRISH 1982, LASKER 1981, PIPE & COOMBS 1980).

Sessile Tiere findet man an ihrem Standort, weil nach ihrer Anheftung zufälligerweise mehr oder weniger günstige Bedingungen - zumindest zeitweise - herrschten, die ein Überleben zuließen. Planktonische Arten findet man an ihrem Standort, weil sie dort hintrieben, wobei die zufällige Komponente noch relativ hoch ist, obwohl bereits Mechanismen bestehen, zumindest den vertikalen Aufenthaltsort zu beeinflussen, wodurch bereits eine Auswahl günstiger Umweltparameter getroffen wird, und somit Verluste durch Verdriften in lebensfeindliche Bereiche verringert werden. Nektonische Arten, und hier besonders die Dauerschwimmer, findet man an bestimmten Orten, weil die Tiere dort aktiv hinschwammen,

sowohl im horizontalen als auch im vertikalen Aspekt. Dieser Ort ist um so günstiger, je höher entwickelt ihr Orientierungssystem ist. Je schneller ein Tier sich bewegt, desto leichter würde es allerdings auch wieder aus einer günstigen Umwelt herausgelangen, was jedoch durch eine optimale Orientierungsstrategie verhindert werden kann.

Meerestiere haben erstaunliche Strategien entwickelt, um trotz ihres relativ trüben Lebensraumes eine Tropotaxis und sogar eine Telotaxis zu realisieren: Echo-Ortung, elektrische Felder und Druckwellen-Ortung mit Hilfe des Seitenlinien-Organs. Unter diesen Gesichtspunkten ist es nicht sehr unwahrscheinlich, daß die Schwarmbildung auch als Strategie zur sicheren und geradlinigen Orientierung in den Gradienten von Parameterfeldern entwickelt wurde. Hierdurch wäre einer schnellschwimmenden Tierart die Möglichkeit gegeben, ihre Umweltparameter häufiger und/oder in günstigerer Kombination in physiologischen Optimalbereichen zu halten, was einen erheblichen Einfluß auf die Produktionsleistung dieser Art haben müßte (FRY 1971, KITCHELL 1983, MAGNUSON et al. 1979). Einen Hinweis auf die Möglichkeit derartiger Zusammenhänge liefern mehrere besonders schnellwüchsige Arten, die gleichzeitig schnelle Dauerschwimmer sind und zu den obligatorischen Schwarmtieren zählen, wie z.B. Makrelen und Thune.

Die Ergebnisse dieser Arbeit mögen einige weitere Hinweise auf das Vorhandensein äußerst komplexer, dynamischer Prozesse in dem "Superorganismus" Schwarm geben. Viele Aspekte wurden nur gestreift und müßten intensiver und systematischer untersucht werden, um zu einem klareren Bild zu gelangen, wie Meerestiere sich in dem komplizierten und fluktuierenden Parameter-Gemisch ihrer Umwelt zurechtfinden. Diese Arbeit ging nur von dem Versuchsansatz aus, Beobachtungen herauszufiltern, in denen möglichst ein einziger Parameter - z.B. Sauerstoff - als Gradient vorlag, und die anderen Parameter - z.B. Temperatur - möglichst ohne Einfluß blieben, und vice versa. In der Natur wirken viele ineinander verschachtelte Gradienten, teilweise mit gegenläufigen Gefällen. Ein Organismus ist deshalb nur selten im Optimum eines einzelnen Parameters anzutreffen, sondern meist in einem Bereich, der den besten Kompromiß zwischen allen auf ihn einwirkenden Umweltgrößen bietet. MAGNUSON regt an, wesentlich mehr multiparametrische Untersuchungen in Verbindung mit einer sauberen Registrierung freiwilliger Verhaltensmuster zu unternehmen, und er führt als Beispiel das Verhalten von Fischen an, die im Verlauf des Winters in einem Netzkäfig unter dem Eis in zwei über die Tiefe gegeneinander wirkenden Gradienten von Temperatur und Sauerstoff den Letalfaktoren sehr lange durch sinnvolles Verändern ihres Aufenthaltsortes auswichen. Sie "balancierten" dabei zwischen den zunehmend gefährlicher werdenden Gradienten so lange auf einem Kompromiß, bis dieser sich so verschlechtert hatte, daß ein Überleben nicht mehr möglich war (MAGNUSON et al. 1980). Entsprechende Kompromisse werden auch das Wachstum betreffend eingegangen, wenn z.B. ein optimaler Nahrungs- oder Temperaturbereich wegen Anwesenheit eines Feindes oder dominanten Tieres

nicht aufgesucht wird, oder wenn ein optimaler Nahrungsbereich in einer abschreckenden Temperaturschicht liegt (MAGNUSON & BREITINGER 1978, MAGNUSON et al. 1979). Ein Beispiel sind die Netzkäfigforellen, die das in kaltem Tiefenwasser schwebende Futter nicht verfolgten (Abb.410). Offen sind z.B. folgende Fragestellungen: Wieviel Grad Temperatur-Verschlechterung toleriert ein Fisch, um einem mäßigen Sauerstoffdefizit auszuweichen? Welchen Sauerstoffmangel nimmt er in Kauf, um einen günstigen Nahrungsbereich abzuernsten? Eine gute Strategie zur Auswahl der optimalen Umwelt muß all diese Aspekte berücksichtigen.

Sollte sich die hier vorgestellte Hypothese der Synchronkinese durch weiterführende Arbeiten zu einer Theorie ausbauen lassen, dann hätte demzufolge ein Schwarm in den komplizierten Parameter-Feldern seiner Umwelt einen "besseren Überblick" (Abb.700 D und E). Möglicherweise wird diese Schwarmfunktion auch von anderen Meerestieren genutzt - sie könnte z.B. bei der Suche nach Krill-Konzentrationen auch Walen oder Pinguinen dienen, die besonders auf ihren Fressgründen beeindruckende Schwärme bilden (GAMBELL 1985, McWHINNIE pers. Mitteilung, eigene Beobachtungen).

Daß eine Kenntnis derartiger ökologischer Zusammenhänge auch für angewandte Aspekte eine Bedeutung haben kann, sollen die letzten, praxisbezogenen Ausführungen zeigen:

Bedeutung der Schwarmdynamik in der Aquakultur

Bereits aus einer einfachen Überlegung heraus wird deutlich, daß eine Schwarmbildung in Netzkäfigen einen praktischen Nutzen für die Aquakultur haben kann: In paralleler Ausrichtung passen viel mehr längliche Körper in ein vorgegebenes Volumen - ausgeschüttete Streichhölzer passen ungeordnet nicht wieder in die Schachtel. In dem eckigen Käfig, in dem die Forellen diffus schwammen (siehe Abb.461 und 462), waren die Tiere selbst bei einer relativ geringen Besatzdichte von 6 kg pro Kubikmeter gleichmäßig über den ganzen Käfig verteilt. Wurde der Käfig auf den Zustand rund umgestellt, hielt sich die gleiche Anzahl von Fischen in einer dünnen Schicht auf, die sich nur über 30 bis 50 Prozent der Käfigtiefe ausdehnte. In dieser Schicht lebten die Tiere freiwillig bei einer tatsächlichen Dichte von 12 bis 18 kg/Kubikmeter in einer schwarmähnlichen Formation. Somit hätten unter Schwarmbedingungen in dem restlichen Käfigvolumen noch einmal die gleiche bis doppelte Menge zusätzlicher Fische Platz finden können.

Wie die Ergebnisse aus Kapitel 1.6. zeigten, war unter Schwarmbedingungen die Häufigkeit von Aggressionen erheblich reduziert, da sich die Kurse der Tiere nur selten kreuzten. Die starken Beschleunigungen und Kursänderungen der aggressiven Verhaltensweisen konsumieren Energie, die über das Futter zu Buche schlägt. Für eine einzelne Droh-Gebärde ist dieser Energiebetrag zwar sehr gering, bedenkt man jedoch, daß pro Stunde einige Tausend dieser Handlungsketten im Käfig ablaufen, und daß bis zur Marktreife ca. 20.000 Stunden vergehen, dann könnte eine Verringerung der Häufigkeit derartiger Verhaltensweisen sich durchaus im Futterkonsum bemerkbar

machen. Viele Aggressionen führen außerdem zu Verletzungen; diese sind zwar in der Regel nur leichter Art, können aber die Eingangspforten für gefährliche Krankheitserreger sein. Der äußere Zustand, das Wachstum und auch die Mortalitäten waren in den Käfigen, in denen keine Schwarmbildung stattfand, immer deutlich ungünstiger.

Die Energiebeträge, die für Kurs- und Geschwindigkeitskorrekturen aufgebracht werden, gehen ebenfalls dem Wachstum verloren. Obwohl im diffusen Zustand die Tiere immer relativ langsam schwammen, mußten sie dennoch für die Änderungen im linearen und angularen Momentum drei bis fünf mal mehr Energie aufwenden (Abb.485 bis 490), bedingt durch das ständige Ausweichen und Abbremsen aufgrund der kreuz und quer verlaufenden Individualkurse (Abb.470 und 471). Da die Energiebeträge kontinuierlich verbraucht werden, könnten sich auch diese Zusammenhänge auf den Futterquotienten auswirken.

Besonders deutlich war der Unterschied zwischen runden und eckigen Käfigen in der Nacht. Während in den runden Käfigen die Schwarmbildung nachts weiter aufrecht erhalten wurde, schwammen in eckigen Käfigen die Fische völlig diffus durcheinander. Sie berührten sich dabei gegenseitig häufig und stießen auch oft gegen die Netzwand. Die Schnauzen vieler Tiere waren innerhalb weniger Wochen verpilzt. Diese Beobachtungen lassen darauf schließen, daß die Tiere im diffusen Zustand ihr Orientierungsvermögen in der Dunkelheit verlieren. Die Fischmühle in einem runden Käfig hingegen kreiste nachts weiter und sogar noch deutlich schneller, wobei die äußeren Tiere mit großer Sicherheit einen Abstand von etwa einer Körperlänge zum Netz hielten.

Literaturangaben über die Fähigkeit von Fischen, nachts Schwärme zu bilden, sind widersprüchlich. In den Experimenten von BLAXTER & HOLLIDAY (1958), KATZ (1978) und WARDLE (pers. Mitteilung) waren die Tiere nicht in der Lage, bei Dunkelheit eine Schwarmformation aufrecht zu erhalten und stellten außerdem ihre Schwimmaktivität ein. Die Experimente dieser Autoren fanden jedoch im Labor statt. Auch die im Rahmen dieser Arbeit im Labor in großen Becken gehaltenen Schwärme lösten sich in der Nacht auf, ebenso wie die in relativ kleinen, eckigen Netzkäfigen gehaltenen Schwärme.

MAGNUSON & PRESCOTT (1966) hingegen berichten, daß Thune auch im Dunkeln Schwarmformation und Schwimgeschwindigkeit aufrecht erhielten, und die von uns beobachteten Heringe wanderten gerade in der Nacht mit hoher Geschwindigkeit in Schwarmformation in den Kanal ein (Abb.602). HASLER & SCHOLZ (1983) fanden hiermit übereinstimmend, daß ebenso Lachse überwiegend während der Nacht einwanderten, und somit zumindest ihre Schwimmaktivität nicht einstellten. Auch die Netzkäfigheringe kreisten nachts mit hoher Geschwindigkeit weiter, ohne das Netz zu berühren, und PITCHER et al. (1985) berichten, daß Heringe und Makrelen in Netzkäfigen nachts die gleiche Geschwindigkeit beibehielten – in Form einer Fischmühle.

Der einzeln im Käfig gehaltene Hering führte gelegentlich in etwa 0.5 bis 1 bl Abstand zum Netz charakteristische, schnelle Körperbiegungen aus. Seine Längsachse verlief dabei parallel zum Netz. Es

könnte sich hierbei um ein Untersuchen des Netzes mit Hilfe des Seitenlinienorganes handeln, welches die Reflektionen von niederfrequenten Schwingungen auswertet. Die Bedeutung dieses Organes für die Nahbereichs-Orientierung ist bei Fischen sehr groß (BLAXTER & BATTY 1985, BLECKMANN 1985). PITCHER et al. (1976) wiesen nach, daß geblendete Fische in einem Schwarm präzise mitschwammen. Nach Blockierung des Seitenlinienorgans verloren sie diese Fähigkeit. CAHN (1972) wies nach, daß schnellschwimmende Thune in der Lage waren, zu einer durchsichtigen Plexiglasplatte einen Minimalabstand zu halten. Sie beschreibt weiterhin, daß zwei Thune, die durch eine durchsichtige Plexiglasplatte getrennt waren, zwar tagelang miteinander weiterschwammen, aber mit verändertem Abstand und in ungewöhnlicher Anordnung. Sie kommt zu dem Schluß, daß die Bedeutung des Seitenlinienorgans für die Einhaltung der Schwarmformation sehr groß ist.

Die Leistungsfähigkeit dieses Orientierungssystems ist wahrscheinlich bei höheren Schwimgeschwindigkeiten effektiver, wie die Experimente von MOULTON (1960) zeigten, in denen geblendete Fische sich in einem Schwarm nur sauber einreihen, wenn er schnell schwamm. Diese These unterstützen auch die Beobachtungen, daß die Fische dieser Untersuchung nachts ihre Geschwindigkeit und Schwarmdisziplin steigerten (Abb.232 und 233). Eventuell besteht beim diffusem Verteilungs-Zustand der Fische auch eine Reizüberflutung, so daß ein Individuum die vielen Reflektionen und Druckwellen der mit unterschiedlichen Richtungen und Geschwindigkeiten schwimmenden Nachbartiere nicht mehr sauber trennen kann.

Die hohe Leistungsfähigkeit dieses Orientierungssystems innerhalb einer Schwarmformation wiesen PITCHER et al. (1976) nach: Wenn der Schwarm nach einer optischen Störung beschleunigte, dann reagierten auch die geblendeten Fische, allerdings mit einer zeitlichen Verzögerung von 400 ms gegenüber der direkten optischen Reaktionszeit von 45 ms - vorausgesetzt, der Abstand zum nächsten Nachbarn war nicht wesentlich größer als eine Körperlänge. Im Distanzbereich von etwa einer Körperlänge liefert die Seitenlinie einem schwimmenden Fisch offenbar gute Informationen über Objekte in seiner Nähe - insbesondere, wenn die übrigen Fische mit ähnlicher Richtung schwimmen, oder wenn ein Netz in flachem Winkel an seiner Seite liegt. In ein senkrecht zum Kurs stehendes Netz schwammen geblendete Fische in den Versuchen von PITCHER et al. (1976) ohne zu zögern hinein.

Unter diesen Aspekten ist die Schwarmformation einer Fischmühle in den runden Netzkäfigen sehr günstig, um jedem Tier auch in der Dunkelheit eine Ortung von Nachbarfischen und Netzwand zu ermöglichen. So werden Kollisionen verhindert, und die Routine-Schwimgeschwindigkeit muß in der Nacht nicht aufgegeben werden.

Eine einzeln im Netzkäfig gehaltene Forelle schwamm in den ersten Tagen nach dem Einsetzen unruhig hin und her und hoch und runter, mit stark wechselnden Richtungen und Geschwindigkeiten, danach stand sie fast bewegungslos in einem dunklen Bereich des Käfigs. Etwa alle 3 bis 7 Sekunden führte sie einen ganz schwachen Schwanz-

schlag aus, der sie aber jeweils nur wenige Zentimeter vorantrieb. Dieses Verhalten zeigte sie auch schon in den ersten Nächten nach dem Einsetzen. Wurden weitere Forellen hinzugesetzt, dann bildete sich manchmal ein kleiner Schwarm, meistens jedoch standen einzelne Forellen in verschiedenen Käfigarealen und verhielten sich vorbeischwimmenden Artgenossen gegenüber sehr aggressiv. Erst nachdem die Besatzdichte auf 2 bis 3 Fische pro Kubikmeter erhöht wurde, überwog die Schwarmbildung. Die entsprechenden Heringsversuche ergaben ein ähnliches Ergebnis, wobei allerdings fast keine Aggressionen auftraten. Bei Anwesenheit einiger zusätzlicher Heringe schwammen diese zwar erheblich gleichmäßiger und ruhiger als ein Einzeltier, jedoch nur selten in Schwarmformation. Bei einer Besatzdichte von etwa 2 Fischen pro Kubikmeter schwammen die Tiere überwiegend durcheinander, schlossen sich aber bei Störungen oder zum Fressen innerhalb von Sekunden zu polarisierten Schwärmen zusammen, die sich aber leicht wieder auflösten. Erst ab einer Besatzdichte von etwa 7 Fischen pro Kubikmeter überwog die Schwarmbildung. Obwohl nach der Schwarmdefinition von PITCHER (1986) bereits eine Gruppe von zwei Tieren einen Schwarm darstellt, und auch das Modell der Synchronkinese bereits bei zwei Tieren funktionieren würde, so scheint die minimale Individuenzahl für eine vollständige Ausbildung der Schwarmdynamik wesentlich höher zu liegen. HORSTMANN (1959) wies für Mugil cephalus nach, daß eine vollständige Ausbildung des optomotorischen Reflexes erst ab einer Schwarmgröße von etwa 40 Tieren beginnt. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt auch OZAKI (1951). Diese Befunde sind ein weiterer Hinweis darauf, daß auch eine zu geringe Besatzdichte negative Auswirkungen für eine Käfighaltung haben kann.

Es gibt in der Literatur viele Hinweise, daß bei Fischen das Aufrechterhalten einer bestimmten Routine-Geschwindigkeit stoffwechselphysiologische Vorteile bringt. Indirekte Kiemenventilation (ram-ventilation) bei Makrelen (LOCKWOOD et al. 1977, LOCKWOOD unveröffentlichtes Manuskript), passive Filtrationsvorgänge (tow-filtering) beim Krill (KILS 1983), hydrodynamische Auftriebskräfte (hydrodynamic-lift) bei Thunen und beim Krill (MAGNUSON 1978, KILS 1981) sind alles Vorgänge, die auf eine bestimmte Minimalgeschwindigkeit angewiesen sind. BRETT (1964), IVLEV (1960), WARE (1975) und WEIHS (1973) diskutieren die energetischen Vorteile einer Routine-Geschwindigkeit. BAINBRIDGE (1957) zitiert ein Markierungsexperiment von DAHL & SOEMME (1936), aus deren Daten er eine mittlere Geschwindigkeit von 1.4 bl/sec über 11 Tage errechnete (85 cm langer Lachs). Auch die Messungen von SUTTERLIN et al. (1979) und die Ergebnisse aus Kapitel 1.1., die jeweils bestätigen, daß Lachse und Forellen in runden Käfigen kontinuierlich und anscheinend freiwillig mit 0.5 bis 2 bl/sec schwimmen, weisen auf eine biologische Nützlichkeit der Routine-Geschwindigkeit hin. WARDLE (pers. Mitteilung) fand bei Lachsen, die schwimmen durften, besseres Wachstum und Futterauswertung als in den Kontrollgruppen, die unter sonst gleichen Bedingungen am Schwimmen gehindert wurden. Zu entsprechenden Ergebnissen kam auch DAHL-MADSEN (pers. Mitteilung),

der Forellen unter sonst gleichen Bedingungen in eckigen bzw. runden Becken aufzog. Außerdem waren äußeres Erscheinungsbild und Mortalitäten jeweils in den eckigen Becken deutlich ungünstiger. BRETT et al. (1958) und HOCHACHKA (1961) berichten, daß trainierte Lachse mehr Hämoglobin und ein größeres Herz hatten, und bessere physiologische Leistungen erbrachten. Alle angesprochenen Faktoren müßten sich positiv auf den Futterquotienten auswirken.

Auch unter dem Aspekt der für eine Routine-Schwimmgeschwindigkeit aufzubringenden Energie kann das Schwimmen in Formation Vorteile bieten. Ein einzeln schwimmender Fisch benötigt nach BREDER (1976) mehr als das Doppelte der Energie, die ein Schwarmmitglied für die gleiche Geschwindigkeit aufbringen muß. Die alte These von WEIHS (1975), der Energieeinsparungen mit dem Ausnutzen von Wirbeln benachbarter Tiere begründete, ist allerdings heftig umstritten, doch Widerstandsreduzierungen durch Makromoleküle aus dem Schleim der voranschwimmenden Tiere sind gut belegt. ZUEV & BELYAEV (1970) beschreiben, daß in einem Schwarm die hinteren Tiere mit deutlich niedrigerer Schlagfrequenz die gleiche Geschwindigkeit hielten.

Für all diese Zusammenhänge ist die Schwarmformation der Fischmühle eine ideale Voraussetzung. BREDER (1976) bezeichnete Fischmühlen als einen Zustand, in dem Fische mit einer ausgeprägten Routine-Geschwindigkeit an günstigen Orten verbleiben können, ohne die Vorteile des Dauer-Schwimmens aufgeben zu müssen.

Die Schwimmdynamik sehr vieler Tiere auf engem Raum hat wiederum Rückwirkungen auf den Wasserkörper, die für die Dynamik des Hälterungsmediums in einem Netzkäfig von Bedeutung sind. In den extrem dichten Heringsschwärmen im Schleusenbereich trieben pro Kubikmeter 2000 Fischeschwänze bei einer Schlagfrequenz von 3 Hz eine Gesamtmasse von 250 kg mit einer Geschwindigkeit von einem Meter pro Sekunde voran, d.h. 25 % der Gesamtmasse bewegte sich mit fast zwei Knoten Geschwindigkeit. Trotzdem bewegte sich das Wasser im Mittel nicht von der Stelle, so daß keine Strömung entstand. Die Antriebs- und Reibungskräfte aller Tiere halten sich offenbar exakt die Waage (siehe hierzu obere Hälfte des Titelbildes). Wenn ein derartiger Schwarm eine Kurve schwamm, änderte sich zunächst nicht viel, die Tiere bewegten sich innerhalb der beiden schwarzen Linien. Im Verlaufe von wenigen Sekunden bildete sich dann aber eine Strömung aus, die etwa aus Richtung der Winkelhalbierenden beider Kurslinien nach außen lief. Diese Strömung wurde innerhalb von 10 Sekunden so stark, daß der Schwarm aus seiner alten Bahn herausgetrieben wurde, wobei die äußeren Tiere Schwierigkeiten hatten, im Schwarmverband zu bleiben. Die Bemühungen dieser Tiere sind im unteren Bereich des Titelbildes, das nach einem Monitorauschnitt gezeichnet wurde, deutlich an den stark s-förmigen Körperkonturen zu erkennen.

Die Strömung hängt mit einem Rest-Vektor zusammen, der zwischen Antriebs- und Reibungskraft unter der Bedingung des nicht geradlinigen Schwimmens verbleibt. Diese Verhältnisse waren allerdings extrem, doch in einer Fischmühle herrschen in abgeschwächter Form

ähnliche Bedingungen. Durch die Schwimmdynamik wird das Wasser aus dem Zentralbereich angesaugt, durchströmt dann den Schwarmring horizontal nach außen und entfernt sich von dem Schwarm in Form einer horizontalen Scheibe (gerade Pfeile in Abb.219). Aus Kontinuitätsgründen strömt gleichzeitig von oben und unten Wasser in das Zentrum der Fischmühle ein. Somit besteht ein günstiger Zustand für die Sauerstoff-Versorgung, die Ammonium-Entsorgung, und bei Planktonfressern auch für den Nahrungs-Nachschub. Diese Ergebnisse unterstützen die Annahme BREDERs (1976), daß Fischmühlen eine Funktion haben können. Fischmühlen sind von mehreren Autoren für verschiedene freilebende Tierarten beschrieben worden, und von HONMA (1971), SUTTERLIN et al. (1979) und KILS (1977) für Netzkäfigfische. Der Wasseraustausch in einem Netzkäfig erfolgt zwar überwiegend durch die natürliche Wasserströmung am Standort (HISAOKA et al. 1966, HONMA 1971, KILS 1979a), doch kann diese unter ungünstigen Umständen gelegentlich ausbleiben. Dann ist in Käfigen, in denen eine Fischmühle kreist, der Wasseraustausch weiterhin sichergestellt (Abb.219).

Ein Vergleich der Abb.450 mit 451 und 452 mit 453 zeigt, daß durch diese Strömungen in einem Käfig eine außerhalb vorhandene Schichtung der Hydrographie abgeschwächt bzw. aufgelöst werden kann. Die Kenntnis derartiger Zusammenhänge kann für die Steuerung des Wasserhaushaltes von Netzkäfigen in Intensivkulturen von erheblicher Bedeutung sein, wenn z.B. im Umgebungswasser Sauerstoffmangel herrscht; eine detaillierte Ausführung wird getrennt veröffentlicht werden, unter dem Aspekt dieser Arbeit mögen diese ersten Ergebnisse als Beispiel für die vielen Verknüpfungsmöglichkeiten von Experimenten an freien Schwärmen mit Aspekten der Aquakultur dienen.

Die typischen Standorte von Netzkäfiganlagen weisen oft erhebliche Gradienten auf, die häufig auch noch einer zeitlichen Variabilität unterliegen: In Fluß-Ästuaren Salzgehalts-Schichtungen, in Fjorden sauerstoffarmes Tiefenwasser, in den Ausstromfahnen von Kraftwerken warmes Oberflächenwasser mit stark wechselndem Temperatur und Gas-Partialdruck-Regime. Die Käfige überdecken in der Regel diese Gradienten teilweise, besonders in vertikaler Richtung. Das kann von Nachteil sein, wenn die Tiere nicht in der Lage sind, lebensfeindliche oder ungünstige Schichten zu identifizieren; es kann aber auch von Vorteil sein, wenn die Fische infolge guter Orientierungsleistungen günstigere Käfigbereiche bevorzugt ausnutzen. Wie die Versuche aus Kapitel 1 zeigten, sind die in Schwarmformation kreisenden Forellen in der Lage, selbst geringsten Umweltverschlechterungen auszuweichen. Diese Fähigkeit zeigten die Forellen bei diffuser Verteilung im Käfig nicht, sondern diese Tiere waren fast immer über die gesamte Käfigtiefe relativ gleichmäßig verteilt. In derartigen Käfigen befindet sich immer ein erheblicher Anteil von Tieren in ungünstigen Umwelt-Parametern, so daß die mittlere Wachstumsleistung hinter einem Käfig mit optimal eingestellten Fischen zurückbleiben muß. Somit ist auch hier eine Auswirkung auf die Produktivität einer Aquakultur-Anlage möglich.

Die Ergebnisse über den bevorzugten Aufenthaltsort der Tiere im Käfig liefern auch einige Argumente im Bezug auf die Belange des Tierschutzes. Die Fische in geeigneten Netzkäfigen sind anscheinend nicht übermäßig stark zusammengezwängt, denn wenn sie unter der Enge leiden würden, bräuchten z.B. die in Abb.442 untersuchten Tiere nur in einen geringfügig ungünstiger mit Sauerstoff versorgten Käfigbereich auszuweichen, in dem mit 80 % Sättigung immer noch ein recht guter Sauerstoff-Wert besteht. Ein Wert von 80 % Sättigung ist in den meisten Landanlagen nicht annähernd realisiert. Die Tiere ziehen es aber vor, in einer um nur 8 % besser mit Sauerstoff angeereicherten Schicht zu schwimmen. In Abb.407 rückten die Fische in einer ein Meter dicken Schicht zusammen, um einer nur 0.4 Grad kälteren Schicht auszuweichen. Sie lebten in der dünnen Schicht bei einer Schwärmdichte von etwa 18 kg pro Kubikmeter. Aber auch ohne hydrographische Schichtung nutzten die Tiere nie das ganze Käfigvolumen aus, sondern sie bildeten in Oberflächennähe einen Schwarm (Abb.300), in dem eine Dichte von 8 bis 10 kg pro Kubikmeter bestand. In Käfigen, die eine Besatzdichte von weniger als 15 kg pro Quadratmeter Käfigoberfläche aufwiesen, bildete sich auch keine geschlossene Fischmühle mehr, sondern nur ein umherstreifender Schwarm, in dem eine Dichte von etwa 10 kg pro Kubikmeter bestand (Kapitel 1.3). Es kann wohl davon ausgegangen werden, daß in Netzkäfiganlagen, die mit Besatzdichten von 8 bis 10 kg pro Kubikmeter arbeiten, die Tiere nicht unnatürlich stark eingeeengt sind. Bis zu Besatzdichten von 18 kg pro Kubikmeter geht die Einengung nicht über ein Maß hinaus, das Forellen auch ohne großen Zwang einnehmen würden. Zum Vergleich: Freilebende Heringsschwärme bilden gelegentlich Dichten von 250 kg pro Kubikmeter, und in Experimenten, deren Ergebnisse getrennt veröffentlicht werden, überlebten Forellen längere Zeit unter bestimmten Randbedingungen bei Dichten von etwa 500 kg pro Kubikmeter. Aus den Distanzmessungen einiger freilebender Forellenschwärme läßt sich eine Dichte von etwa 10 kg pro Kubikmeter kalkulieren.

Bei der Berechnung von Besatzdichten in Netzkäfigen muß bedacht werden, daß der Wert Gesamtgewicht/Gesamtvolumen ein sehr theoretischer Wert ist, wie ein Blick auf Abb.407 verdeutlicht: Dieser Käfig hat ein Gesamtvolumen von 130 Kubikmetern und ist mit etwa 900 kg Fisch besetzt, was einer rechnerischen Besatzdichte von 7 kg pro Kubikmeter entspricht. Tatsächlich lebten die Tiere jedoch bei einer realen Besatzdichte von 18 kg pro Kubikmeter.

Die Ergebnisse über die scheibenartige Verteilung der Fische in den Käfigen lassen die üblicherweise gebräuchliche Einheit der Besatzberechnung kg/Kubikmeter problematisch erscheinen. Das macht z.B. ein Vergleich der Abb.407 mit Abb.408 deutlich, die zwei Käfige mit gleicher Oberfläche und sehr ähnlicher Fischverteilung, aber mit sehr unterschiedlicher Tiefe zeigen. Der zusätzliche Käfigraum unterhalb von 4 Metern hat nur auf die rechnerische Besatzdichte einen Einfluß, nicht aber auf die biologischen Vorgänge.

Realistischer wäre es, die Fischmenge auf den horizontalen Querschnitt des Käfigs zu beziehen, da dieses Maß den Verhaltenspara-

metern besser gerecht wird. Einen entsprechenden Vorschlag macht auch HONMA (1971) und nennt für Yellowtail-Kulturen in japanischen Netzkäfig-Anlagen Besatzdichten von 3 bis 6 kg pro Quadratmeter, wobei er für diese Fischart ebenfalls ein Kreisschwimmen beschreibt. Die Berechnungen unserer Forellenexperimente liegen deutlich höher, im Bereich zwischen 15 und 30 kg pro Quadratmeter. Allerdings wurden die japanischen Ergebnisse in eckigen Käfigen erarbeitet, die Forellenergebnisse beziehen sich jedoch auf runde Käfige, was als weiterer Hinweis auf die Bedeutung der Bauform gewertet werden mag. Für die 12 m großen Rundkäfige einer norwegischen Käfiganlage lassen sich aus den Daten von SUTTERLIN et al. (1979) entsprechend Besatzdichten von 9.2 bis 20.1 kg pro Quadratmeter berechnen.

Die Tiere nutzten in unseren Versuchen überwiegend die oberen Meter der Käfige, die Bereiche unterhalb von 3.5 Metern waren fast die ganze Zeit leer, auch in den 8.6 m tiefen Käfigen. Dennoch können die tiefen Käfigbereiche von Bedeutung sein: In Anlagen, die in einem derart variablen Meeresgebiet liegen, wie es z.B. der Standort unseres Experimentiergebietes vor einem Kraftwerk ist, ermöglichen sie den Tieren ein kurzfristiges Ausweichen in die Tiefe, wenn z.B. das Kraftwerk plötzlich anschaltet, oder die Ausstromfahne hin und her pendelt (Kapitel 1.4.1.), oder in Oberflächennähe eine starke, für Forellen ungünstige Sauerstoffübersättigung herrscht (Abb.458), oder unter dem Eis in einem Fluß-Ästuar eine ausgesüßte Zwischenschicht ein Überleben ermöglicht (Abb.411). Die optimale Käfigtiefe einer Anlage kann somit nicht ausschließlich anhand guter Kenntnisse der Physiologie der Tiere berechnet werden, sondern dieser Wert muß jeweils anhand langjähriger, hochauflösender hydrographischer Profile erarbeitet werden.

Praxisbezogene Anwendungen

Zum Schluß sollen noch einige mögliche Anwendungen für die Aquakulturpraxis angesprochen werden, die sich aus den Ergebnissen zur Schwärmdynamik ergeben könnten.

Vorstellbar wäre, Betriebsprozesse oder Alarmfunktionen in Aquakulturanlagen teilweise über Verhaltensparameter zu steuern. So könnten z.B. Futterautomaten über eine automatische Parameter-Erfassung mittels SONAR oder digitaler Bildanalyse geregelt werden, so daß langfristig eventuell sogar bessere Ergebnisse als bei der Handfütterung erzielt werden, bei der unter bestimmten Umständen auch viel Futter verloren gehen kann: Zum Beispiel zeigten die Messungen im Frühjahr, daß die Fische an der Oberfläche zwar ganz normal und begierig fraßen, daß sie jedoch nicht dem Futter in die kalte Schicht nach unten folgten, und somit trotz Handfütterung viel Futter in die Tiefe verloren ging (Abb.410).

Daß es sehr lohnend sein kann, bei der Konstruktion der Käfige auf verhaltensphysiologische Eigenarten des Kulturobjektes mehr Rücksicht zu nehmen, unterstützen die Befunde dieser Untersuchung, denn der bessere Zustand und das bessere Wachstum kompensieren schnell die höheren Kosten runder Käfige, wie in den norwegischen Anlagen bereits empirisch gefunden wurde. Eventuell ließen sich hier

noch weitere Verbesserungen realisieren; z.B. erscheinen Versuche lohnend, das Käfigzentrum durch ein zusätzliches inneres Ringnetz für die Fische unzugänglich zu machen, da von dieser Zone aus häufig Störungen der Schwimmdynamik ausgehen (Abb.493 und 495).

Bis zum Erreichen einer Marktgröße von 60 cm hat eine Forelle im Käfig eine Strecke von etwa 35.000 km zurückgelegt, und es kann sich schon auszahlen, wenn dieser Weg nicht dauernd von rechtwinkligen Netzecken gestört wird, und wenn möglichst wenige der 70 Millionen Schwanzschläge zu aggressiven Beschleunigungen gegen Artgenossen genutzt werden, sondern lieber eine physiologisch günstige Routine-Geschwindigkeit treiben.

Da die Fische in den großen, häufig geschichteten Käfigen unter Schwarmbedingungen die "Standortwahl" selbst treffen, wirken sich Fehler in der Standortwahl einer Anlage nicht so sehr aus; in Gebieten mit hoher hydrographischer Variabilität oder auch, wenn langjährige Meßreihen nicht zur Verfügung stehen, sollte aus Sicherheitsgründen mit tiefreichenden, runden Käfigen begonnen werden. Aber auch sonst sollten die Käfige so dimensioniert sein, daß das Orientierungsvermögen der Fische ausgenutzt wird, denn ein Tier, daß häufiger an Orten mit günstigerem Sauerstoff, günstigerer Temperatur und verringertem Stress lebt, wächst besser und schneller.

Zusammenfassung

Netzkäfigexperimente an Salmoniden bilden die Grundlage dieser Untersuchung und liefern viele verhaltensphysiologische Details. Experimente und Beobachtungen an freien Heringsschwärmen verdeutlichen die Wirkungsweise dieser Details auf die Dynamik von Schwärmen, und Untersuchungen des antarktischen Krills erlauben einen Ausblick auf eine weitere Schwarmtierart zur vergleichenden Diskussion.

Das allgemeine Verhalten von extrem eng zusammenlebenden Tiergruppen wurde analysiert, wobei insbesondere auf Veränderungen der Schwimmdynamik bei plötzlichen Sprüngen verschiedener Umwelt-Parameter eingegangen wird. Hierzu wurde eine spezielle in-situ-Versuchsanordnung entwickelt.

Es bestehen einige Parallelen im Verhalten von Aquakulturtieren und freilebenden Schwärmen. Durch geeignete Käfigkonstruktionen sollte in Aquakulturanlagen versucht werden, den Zustand einer Fischmühle, wie sie auch in der Natur gelegentlich von Schwärmen gebildet wird, zu induzieren, denn in Schwarmformation schließen die gehaltenen Tiere sich freiwillig enger zusammen, zeigen weniger Aggressionen, stellen sich mit größerer Präzision in Wasserschichten mit optimalen Umwelt-Parametern ein, und sind auch nachts in der Lage, Kollisionen mit dem Netz oder mit Nachbartieren zu vermeiden. In entsprechend konstruierten Netzkäfigen schwimmen die Forellen fast immer polarisiert mit 0.5 bis 2 bl/sec, und der Aufzuchterfolg ist deutlich besser im Vergleich zu den diffus verteilten und langsam schwimmenden Tieren eines ungünstig konstruierten Käfigs.

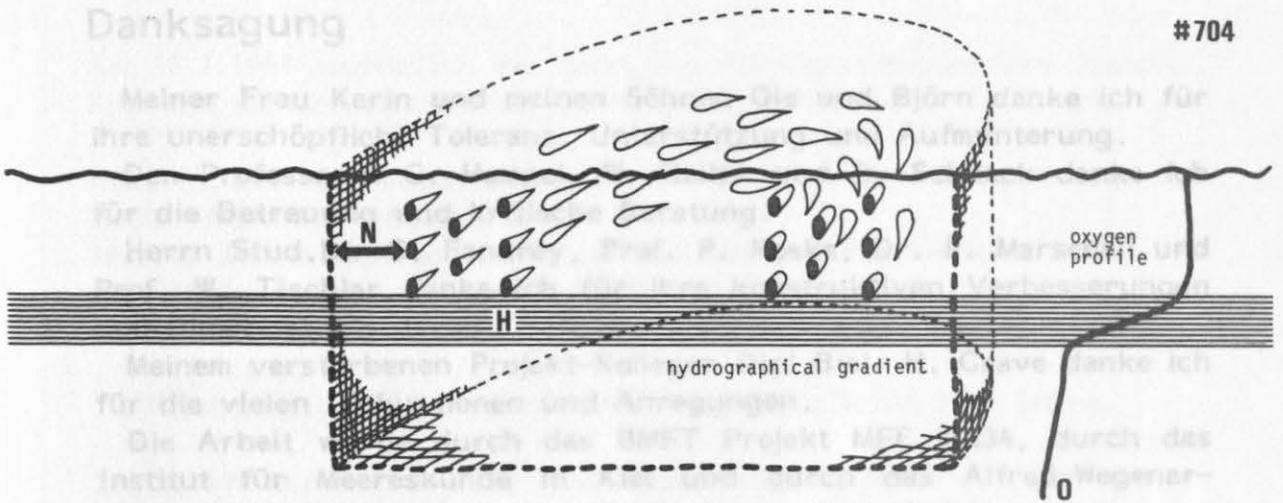
Der schnellschwimmende Netzkäfigschwarm wird überwiegend von zwei Grenzen geführt: Die horizontale Grenze liegt in einer bestimmten Distanz zur Netzwand, dessen Abstand und Richtung die Tiere auch im Dunkeln messen können - wahrscheinlich mit Hilfe dynamischer Prozesse in Verbindung mit dem Seitenlinienorgan (Abb.704 N, Vektor). Die vertikale Grenze bildet häufig ein Gradient von Umweltparametern, z.B. Sauerstoff oder Temperatur (Abb.704 H, Skalar).

Sehr ähnlich "lehnt" sich auch ein Kanalwasser suchender Heringschwarm gegen zwei Grenzen: Die vertikale Grenze bildet ein hydrographischer Gradient zwischen Kanalwasser und Fördewasser, z.B. eine Isohaline, auf welcher der Schwarm mit seiner Unterseite aufliegt (Abb.705 H, Skalar), die horizontale Grenze bildet ein geographischer Gradient, z.B. eine Tiefenlinie, gegen die gelehnt er die Küste verfolgt (Abb.705 G, Skalar). Gelegentlich kann ersatzweise ein horizontaler Kanalwasser-Gradient die horizontale Grenze bilden. In jedem Fall werden beide Grenzen durch Gradienten gebildet, denn die jeweiligen Reize liegen den Tieren nur als Skalare vor.

Da die untersuchten Schwärme nicht das übliche Erscheinungsbild der Klinokinese zeigten, wie es für einzeln suchende Tiere beschrieben ist, wurde aus allen Einzelergebnissen eine Hypothese entwickelt, die hier als "Synchrokinese" vorgestellt wird. Sie beschreibt, wie die Schwarmbildung dazu genutzt werden kann, in Umwelt-Gradienten des Pelagials eine geradlinige Tropotaxis-Orientierung zu realisieren. Eine derartige Schwarmfunktion hätte in einem Biotop, das durch "patchiness" und eingeschränkte Durchsichtigkeit charakterisiert ist, eine große Bedeutung: Ein Schwarm hätte über die dreidimensionalen Parameter-Felder seiner Umwelt einen "besseren Überblick". Anhand der Hypothese werden die detaillierten Ergebnisse zur Dynamik von Schwärmen und Einzeltieren in Abhängigkeit der Umweltparameter Temperatur, Sauerstoff, Nahrungskonzentration, Kanalwasser und Wassertiefe eingeordnet und vergleichend diskutiert.

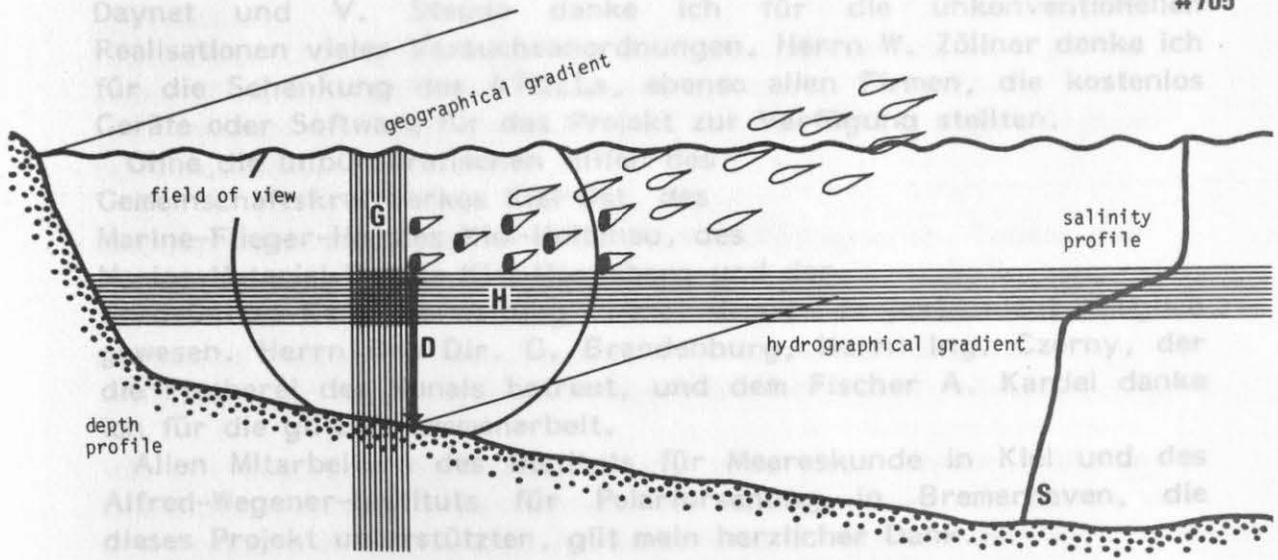
Danksagung

#704



Meiner Frau Karin danke ich meinen Schatz Björn danke ich für ihre unerschöpfliche Toleranz und Unterstützung.
 für die Betreuung Herrn Stud.
 Meinem verehrten Kollegen Prof. Dr. R. ... danke ich für die vielen ...
 Die Arbeit ... durch das IMET Projekt ... durch das Institut für Meereskunde ... Alfred-Wegener-Institut für Polarforschung in Bremerhaven finanziert.
 Für ihre ständige Hilfsbereitschaft danke ich den Besatzungen der Forschungsschiffe "Aikor", "Littorina", "Meteor", "Segitta" und "Walther Herwig". Für ihre vielen, spontanen Einsätze zu jeder Zeit und bei jeder Temperatur danke ich meinen Kollegen Dipl. Biol. M. Prehn, Cand. rer. nat., T. Seldel und Dr. U. Waller. Herrn W. Lorenz danke ich für die Aufzucht der Versuchstiere, dem Fischer B. May und der Aquakulturgewellschaft Ostseeforelle danke ich für die Arbeitsmöglichkeiten auf Ihren Anlagen. Den Herren Dipl. Ing. M. Daynet und V. ... danke ich für die unkonventionellen Realisationen vieler ... Herrn W. Zöllner danke ich für die ...
 Allen Mitarbeitern für Meereskunde in Kiel und des Alfred-Wegener-Instituts für Polarforschung in Bremerhaven, die dieses Projekt ...

#705



Herings-Schwarm auf der Suche nach brackigen Laichgewässern (Kanalwasser). Distanz zum Netz N (Vektor), Sauerstoff-Profil O (Skalar), hydrographischer Gradient H (Erläuterungen siehe Text).
 field of view
 geographical gradient
 H
 hydrographical gradient
 D
 depth profile
 S
 salinity profile

Abb.704, 705. Schematische perspektivische Darstellung der "Leitflächen", gegen die sich die untersuchten Schwärme "anlehnten". Charakteristisch sind jeweils die gleichförmigen Kurse, die keine meanderförmigen Suchschwingungen (Klinotaxis) erkennen lassen. Die schwarzen Ovale deuten die Querschnitte der Fische an. Abb.704. Schnell kreisende Fischmühle im Netzkäfig. Distanz zum Netz N (Vektor), Sauerstoff-Profil O (Skalar), hydrographischer Gradient H. Abb.705. Herings-Schwarm auf der Suche nach brackigen Laichgewässern (Kanalwasser). Distanz zum Boden D (Skalar), Sichtweite im Wasser "field of view", Salzgehalts-Profil S (Skalar), hydrographischer Gradient H (Erläuterungen siehe Text)

Danksagung

Am 10.7.1951 wurde ich als Sohn des Fischereiarbeiters Joseph

Meiner Frau Karin und meinen Söhnen Ole und Björn danke ich für ihre unerschöpfliche Toleranz, Unterstützung und Aufmunterung.

Den Professoren G. Hempel, W. Nellen und D. Schnack danke ich für die Betreuung und kritische Beratung.

Herrn Stud.Dir G. Fandrey, Prof. P. Koske, Dr. P. Marschall und Prof. W. Tischler danke ich für ihre konstruktiven Verbesserungen und Hinweise.

Meinem verstorbenen Projekt-Kollegen Dipl.Biol. H. Grave danke ich für die vielen Diskussionen und Anregungen.

Die Arbeit wurde durch das BMFT Projekt MFE 05234, durch das Institut für Meereskunde in Kiel und durch das Alfred-Wegener-Institut für Polarforschung in Bremerhaven finanziert.

Für ihre ständige Hilfsbereitschaft danke ich den Besatzungen der Forschungsschiffe "Alkor", "Littorina", "Meteor", "Sagitta" und "Walther Herwig". Für ihre vielen, spontanen Einsätze zu jeder Zeit und bei jeder Temperatur danke ich meinen Kollegen Dipl. Biol. M. Prein, Cand.rer.nat. T. Seidel und Dr. U. Waller. Herrn W. Lorenz danke ich für die Aufzucht der Versuchstiere, dem Fischer B. May und der Aquakulturgesellschaft Ostseeforelle danke ich für die Arbeitsmöglichkeiten auf ihren Anlagen. Den Herren Dipl. Ing. M. Daynat und V. Steude danke ich für die unkonventionellen Realisationen vieler Versuchsanordnungen. Herrn W. Zöllner danke ich für die Schenkung des ATOLLs, ebenso allen Firmen, die kostenlos Geräte oder Software für das Projekt zur Verfügung stellten.

Ohne die unbürokratischen Hilfen des Gemeinschaftskraftwerkes Kiel-Ost, des Marine-Flieger-Horstes Kiel-Holtenau, des Marine-Material-Depots Kiel-Mönkeberg und der Nord-Ostsee-Kanal-Verwaltung wäre dieses Projekt nicht möglich gewesen. Herrn Bau Dir. G. Brandenburg, Herrn Ing. Czerny, der die Fischerei des Kanals betreut, und dem Fischer A. Kardel danke ich für die gute Zusammenarbeit.

Allen Mitarbeitern des Instituts für Meereskunde in Kiel und des Alfred-Wegener-Instituts für Polarforschung in Bremerhaven, die dieses Projekt unterstützten, gilt mein herzlicher Dank.

Lebenslauf

Am 10.7.1951 wurde ich als Sohn des Photographenmeisters Joseph Kils und seiner Frau Ellinor in Flensburg geboren.

Besuch des mathematisch-naturwissenschaftlichen Zweiges der Goethe-Schule, Flensburg.

1969/70 amerikanisches Abitur als Austauschschüler in Iowa/USA.

Juni 1972 deutsches Abitur in Flensburg.

1972/73 Biologiestudium an der Christian-Albrechts-Universität Kiel.

1977 Heirat mit der Lehrerin Karin Kils, mittlerweile zwei Söhne.

20.12.1977 Diplom mit einer Arbeit über Aquakultur.

1.1.1978 Doktorand bei Herrn Prof. Dr. G. Hempel.

Januar/Februar 1978 Antarktisexpedition mit FFS "Walther Herwig".

16.5.1979 Dissertation über "Schwimmverhalten, Schwimmleistung und Energiebilanz des antarktischen Krills, *Euphausia superba*"; diese Arbeit wurde am 17.12.1979 durch den Maier-Leibnitz-Preis gewürdigt, und daraufhin vollständig in den USA/Texas veröffentlicht.

1980 eigenes BMFT-Projekt über Gasstoffwechsel- und Verhaltensphysiologie.

1. Dezember 1980 Ernennung zum Hochschulassistenten.

Januar/Februar 1981 Antarktisexpedition mit FS "Meteor".

1983 Projektleiter BMFT-Projekt und Aufbau eines eigenständigen Schwimmlabors.

Lehrtätigkeit: Mitarbeit in den fischereibiologischen Teilen des Biologisch-Meereskundlichen Großpraktikums I und II, Seminar für Diplomanden und Doktoranden der Fischereibiologie, Vorlesung Fischzucht und Aquakulturverfahren mit Exkursionen, Praktikum zur Aquakultur und experimentellen Fischereibiologie.

Ich bin deutscher Staatsbürger und habe noch keinen früheren Habilitationsversuch unternommen; die Habilitationsschrift wurde von den Professoren G. Hempel, W. Nellen und D. Schnack betreut.

Kiel, November 1986

Literatur

- ACKEFORS H (address) Department of Zoology, University of Stockholm, S10691 Stockholm Svante Arrhenius väg 14-16 tel 0046 8 164020
- ACKEFORS H (1983) Development of Aquaculture in Sweden. The Swedish council for the planning and coordination of research 1983:1-39
- ACKEFORS H, ADLING L, ERIKSON LO (1983) Fiskodling och Teknik. Forskningsrådsnämnden 1983:1-90
- ALABASTER JS, HERBERT DW, HEMENS J (1957) The survival of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and perch (*Perca fluviatilis*) at various concentrations of dissolved oxygen and carbon dioxide. *Ann Appl Biol* 45:177-88
- ALBERTI G, KILS U (1980) The filtering-basket of *Euphausia superba*. *Coun Meet Int Coun Explor Sea* 1980:L54
- ALLEN KO (1974) Effects of stocking density and water exchange rate on growth and survival of channel catfish *Ictalurus punctatus* (Rafinesque) in circular tanks. *Aquaculture* 4:20-39
- ANDREWS JW, LEE HK, PAGE JW (1971) Interactions of stocking density and water turnover on growth and food conversion of channel catfish reared in intensively stocked tanks. *Prog Fish-Cult* 33:197-203
- ANTEZANA T, RAY K, (1983) Aggregation of *Euphausia superba* as an adaptive group strategy to the antarctic ecosystem. *Ber Polarforsch Sonderh* 4:199-215
- ATEMA J (1980) Chemical Senses, Chemical Signals and Feeding Behavior in Fishes. In: Bardach JE, Magnuson JJ, May RC, Reinhart JM, (eds) Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conference Proceedings Manila 57-101
- BAINBRIDGE R (1957) The speed of swimming fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tailbeat. *J Exp Biol* 35:109-33
- BAINBRIDGE R (1962) Training, speed and stamina in trout. *J Exp Biol* 39:537-55
- BAKUN A, PARRISH RH (1982) Turbulence, transport and pelagic fish in the California and Peru Current. *Calif Coop Oceanic Fish Invest Rep* 23:99-112
- BALCH N (1983) Aquatron Seawater Facility annual report 1982. *Annu Rep aquatron lab Dalhousie univ* 1983:1-23
- BARDACH JE (1975) Chemoreception of aquatic animals. In: Denton DA, Coghlan JP (eds) Fifth International Symposium on Olfaction and Taste. Academic Press, New York 121-32
- BARDACH JE, BJORKLUND RG (1957) The temperature sensitivity of some American freshwater fishes. *Am Nat* 91:233-51
- BARDACH JE, TODD JH, CRICKMER R (1967) Orientation by taste in fish of the genus *Ictalurus*. *Science* 155:1276-8
- BARKLEY E (1940) Nahrung und Filterapparat des Wahlkrebsschens *Euphausia superba* Dana. *Z Fisch* 1:65-156
- BARNETT PR, HARDY BL (1984) Thermal Deformations. In: Kinne O (ed) *Marine Ecology* Wiley, Chichester 5:1769-964
- BASU SP (1959) Active respiration of fish in relation to ambient concentration of oxygen and carbon dioxide. *J Fish Res Board Can* 16:175-212
- BEAMISH FW (1979) Swimming capacity. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish Physiology*. Academic Press New York 7:101-87
- BENFEY TJ, SUTTERLIN AM (1984) Oxygen utilisation by landlocked atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 42:69-73
- BEUKEMA JJ (1968) Predation by the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): the influence of hunger and experience. *Behaviour* 30:1-126
- BLACK EC, FRY FE, BLACK VS (1954) The influence of carbon dioxide on the utilisation of oxygen by some freshwater fish. *Can J Zool* 32:408-20
- BLAXTER JH (1985) The Herring: A Successful Species? *Can J Fish Aquat Sci* 42:21-30
- BLAXTER JH, HOLLIDAY FG (1958) Herring (*Clupea harengus* L.) in *Aquaria: II. Feeding*. *Mar Res Dep Agric Fish Scotl* 6:1-22
- BLAXTER JH, DICKSON (1959) Observations on the swimming speed of fishes. *J Cons Int Explor Mer* 24:472-479
- BLAXTER JH, STAINES ME (1971) Food searching potential in marine fish larvae. In Crisp DJ (ed) 4th European Marine Biology Symposium.
- BLAXTER JH (1980) Vision and Feeding of Fishes In: Bardach JE, Magnuson JJ, May RC, Reinhart JM, (eds) Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conference Proceedings Manila 32-56 University Press, Cambridge 468-85
- BLAXTER JH, HUNTER JR (1982) The biology of the clupeoid fishes. *Adv Mar Biol* 20:1-223
- BLAXTER JH, BATTY RS (1985) Herring behaviour in the dark: responses to stationary and continuously vibrating obstacles. *J Mar Biol Ass UK* 65:1031-49
- BLECKMANN H (1986) Role of the Lateral Line in Fish Behaviour In: Pitcher TJ (ed) *The Behaviour of Teleost Fishes*. Croom Helm, London 177-204
- BOYAR HC (1961) Swimming speed of immature Atlantic herring with reference to the Passamoquoddy Tidal Project. *Trans Am Fish Soc* 90:21-26
- BOYD CM, HEYRAUD M, BOYD CN (1984) Feeding behaviour of krill. *J Crust Biol* 4 (Spec No 1):123-41
- BRANDHORST W (1955) Hydrographie des Nord-Ostsee-Kanals. *Kieler Meeresforsch* 11:174-87
- BRANDHORST W (1956) Über Laichen und Aufwuchs des Frühjahrsherings im Nord-Ostsee-Kanal. *Kieler Meeresforsch* 12:186-99
- BRANDT K (1896) Das Vordringen mariner Thiere in den Kaiser Wilhelm-Kanal. *Zoologisches Jahrbuch. Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere* 9:387-408
- BREder CM (1951) Studies on the structure of the fish school. *Bull Am Mus Nat Hist* 98:1-28
- BREder CM (1954) Equations descriptive of fish school and other animal aggregations. *Ecology* 35:361-70
- BREder CM (1959) Studies on social groupings in fishes. *Bull Am Mus Nat Hist* 117:393-482
- BREder CM (1965) Vortices in fish schools. *Zoologica* 50:97-114
- BREder CM (1967) On the survival value of fish schools. *Zoologica* 52:25-40
- BREder CM (1976) Fish schools as operational structures. *Fish Bull* 74:471-502
- BRETT JR (1964) The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J Fish Res Board Can* 21:1183-226

- BRETT JR (1964) The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J Fish Res Board Can* 2:1183-226
- BRETT JR (1970) Temperature - Functional Responses in Fishes. In: Kinne O (ed) *Marine Ecology*. Wiley London 1:515-60
- BRETT JR (1974) Tank experiments on the culture of pan-size sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and pink salmon (*O. gorbuscha*) using environmental control. *Aquaculture* 4:341-52
- BRETT JR, HOLLANDS M ALDERDICE DR (1958) The effect of temperature on the cruising speed of young sockeye and coho salmon. *J Fish Res Board Can* 15:587-605
- BROCK VE, RIFFENBURG RH (1960) Fish schooling: a possible factor reducing predation. *Rapp P V Reun Cons Int Explor Mer* 25:307-17
- BROWN ME (1945) The growth of brown trout (*Salmo trutta*). *J Exp Biol* 22:118-55
- BÜCKMANN A, HARDER W, HEMPEL C (1953) Unsere Beobachtungen am Hering, *Clupea harengus* L.. *Kurz Mitt Inst Fischereibiologie Hamburg* 3:22-42
- BULL HO (1936) Studies on conditioned responses in fishes. 7. Temperature perception in teleosts. *J mar biol Assoc UK* 21:1-27
- BULL HO (1952) An evaluation of our knowledge of fish behaviour in relation to hydrography. *Rapp P V Reun Cons Int Explor Mer* 131:8-23
- CAHN PH (1972) Sensory factors in the side-to-side spacing and positional orientation of the Tuna, *Euthynnus affinis*, during schooling. *Fish Bull* 70:197-204
- CHAPMAN DW (1962) Aggressive behavior in juvenile Coho Salmon as a cause of emigration. *J Fish Res Board Can* 19:1047-79
- CHIZAR D, DRAKE RW (1975) Aggressive Behaviour in Rainbow Trout (*Salmo gairdneri* Richardson) of Two Ages. *Behav Biol* 13:425-31
- CHUA TE, TENG SK (1979) Relative Growth and Production of the Estuary Grouper *Epinephelus salmoides* under Different Stocking Densities in Floating Net-Cages. *Mar Biol* 54:363-72
- CLARKE TA, FLECHSIG AO, GRIGG RW (1967) Ecological studies during project Sealab. II. *Science* 157:1381-9
- COLE KS, NOAKES DL (1980) Development of Early Social Behaviour of rainbow Trout, *Salmo gairdneri*. *Behav Processes* 6:97-112
- COLLINS G (1952) Factors influencing the orientation of migrating anadromous fishes. *Fish Bull Fish Wildlife Serv US* 52:374-396
- COOMBS SH, LINKLEY JA, FOSH CA (1983) Vertical distribution of larvae of mackerel *Scomber scombrus* and microplankton, with some conclusions on feeding conditions and survey methods. In: Sharp GD, Csirke J (eds) *Proceedings of the consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, San Jose, Costa Rica*. FAO Rome 1983:939-56
- COUTANT CC (1973) Effect of thermal shock on vulnerability of juvenile salmonids to predation. *J Fish Res Board Can* 30:965-73
- CRAWSHAW L (1976) Effect of rapid temperature change on mean body temperature and gill ventilation in carp. *Am J Physiol* 231:837-41
- CROWDER LB, MAGNUSON JJ (1983) Cost-Benefit Analysis of Temperature and Food Resource Use: A Synthesis with Examples from the Fishes. In: Aspey, Lustick SI (eds.) *Behavioral Energetics*. Ohio State Univ Press Columbus 189-221
- CUSHING DH (1975) *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge Univ Press 1-278
- CUSHING DH (1976) Biology of fishes in the Pelagic Community In: Cushing DH, Walsh JJ (eds) *The Ecology of the seas*. Blackwell Oxford 317-40
- CUSHING DH (1977) Observations on fish schools with ARL scanner. *Rapp P V Reun Cons Int Explor Mer* 170:15-20
- CUSHING DH, HARDEN-JONES FR (1968) Why do fish school? *Nature*, London 218:918-20
- DAHL-MADSEN (address) Danish Aquaculture Institute, Danmark, 2970 Hoersholm, Agern Allee 11
- DAVIS JC (1975) Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: a review. *J Fish Res Board Can* 32:2295-332
- DeANGELIS DL, YEH GT (1984) An introduction to modeling migratory behavior of fishes. In: McCleave JD, Arnold GP, Dodson JJ, Neill WH (eds) *Mechanisms of migration in fishes*. NATO Conf Ser 14:445-69
- DEJOURS P (1973) Problems of control of breathing in fishes. Comparative physiology, locomotion, respiration, transport. *Int Congr Comp Physiol. Acusparta* 117-33
- DEVOLD F (1963) The life history of the Atlantic-Scandinavian herring. *Rapp P V Reun Cons Int Explor Mer* 154:98-108
- DIETRICH G, SAHRHAGE D, SCHUBERT K (1959) Locating fish concentrations by thermometric methods. In: Kristjonsson HJ (ed), *Modern fishing gear of the world*. Fishing News, London 453-61
- DIJKGRAAF S (1975) Zur Sinnesphysiologie der Beutewahrnehmung beim Hundshai, *Schliorhinus canicula*. *Rev Suisse Zool* 82:41-6
- DILL PA (1977) Development of Behaviour in Alvins of Atlantic Salmon, *Salmo salar*, and Rainbow Trout, *S. gairdneri*. *Anim Behav* 25:116-21
- DOUDOROFF P (1938) Reactions of marine fishes to temperature gradients. *Biol Bull* 75:494-509
- EDWARDS DJ (1978) *Salmon and Trout Farming in Norway*. Farnham Surrey 1-195
- EGGERS DM (1976) Theoretical effect of schooling by planktivorous fish predators on rate of prey consumption. *J Fish Res Board Can* 33:1964-71
- EHRHARD M, WENK A (1984) Wind pattern and hydrogen sulfide in shallow waters of the Western Baltic Sea, a cause and effect relationship? *Meeresforsch* 30:101-10
- EIBL-EIBESFELD V (1962) *Freiwasserbeobachtungen zur Deutung des Schwarmverhaltens verschiedener Fische*. *Z Tierpsychol* 19:165-82
- ERICHSEN-JONES JR (1952) The reactions of fish to water of low oxygen concentration. *J Exp Biol* 29:403-15
- ERNST W (1984) Pesticides and technical organic chemicals. In: Kinne O (ed) *Marine Ecology*. Wiley Chichester 5:1627-710
- FISHELSON L (1980) Partitioning and Sharing of Space and Food Resources by Fishes. In: Bardach JE, Magnuson JJ, May RC, Reinhart JM, (eds) *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes*. ICLARM Conference Proceedings Manila 415-46
- FONTAINE M (1975) Physiological Mechanisms in the Migration of Marine and Amphihaline Fish. *Adv Mar Biol* 13:241-355

- FRAENKEL GS, GUNN DL (1940) The orientation of animals. Clarendon Press Oxford 1-352
- FRAENKEL GS, GUNN DL (1961) The orientation of animals. Dover Publ New York 1-376
- FRY FE (1958) Laboratory and aquarium research. The experimental study of behaviour in fish. Proc Indo-Pacific Fish Coun 3:37-42
- FRY FE (1971) The Effect of Environmental Factors on the Physiology of Fish. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) Fish Physiology. Academic Press New York 5:1-98
- GAMBELL R (1985) Birds and Mammals - Antarctic Whales. In: Bonner WN, Walton DW (eds) Pergamon Press Oxford 223-41
- GEORGE RY (1985) Metabolism of Antarctic krill, *Euphausia superba*, and its tropho-dynamic implications. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) Antarctic nutrient cycles and food webs (Proceedings of the 4th SCAR symposium on Antarctic biology). Springer Berlin 324-29
- GERLACH SA (1981) Marine Pollution. Springer Berlin 1-226
- GERLACH SA (1984) Oxygen Depletion 1980-1983 in Coastal Waters of the Federal Republic of Germany. First Report of the Working Group "Eutrophication of the North Sea and the Baltic". Ber Inst f Meeresk Univ Kiel 130:1-87
- GIFT JJ (1977) Application of Temperature Preference Studies to Environmental Impact Assessment. J Fish Res Board Can 34:746-9
- GRAVE H (1975) A new type of net cages for fish culture used in Kiel Fjord. Meeresforsch 24:209-11
- GRINDLEY JR, DAVID P (1985) Nutrient upwelling and its effects in the lee of Marion Island. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) Antarctic nutrient cycles and food webs (Proceedings of the 4th SCAR symposium on Antarctic biology). Springer Berlin 46-51
- GUNN DL, KENNEDY JS, PIELOU DP (1937) Classification of taxis and kinesis. Nature London 140:1064
- GUTHRIE DM (1986) Role of Vision in Fish Behaviour. In: Pitcher TJ (ed) The Behaviour of Teleost Fishes. Croom Helm London 75-113
- GUZMAN O (1983) Distribution and abundance of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Bransfield Strait. Ber Polarforsch Sonderh 4:169-90
- HALL SJ, WARDLE CS, MACLENNAN DN (1986) Predator evasion in a fish school: test of a model for the fountain effect. Mar Biol 91:143-8
- HAMNER WM (1984) Krill-Untapped. Nat Geogr Mag 165:626-43
- HAMNER WM, HAMNER PP, STRAND SW, GILMER RW (1983) Behaviour of antarctic krill, *Euphausia superba*: chemoreception, feeding, schooling and moulting. Science 220:433-35
- HAMPTON I (1985) Abundance, distribution and behaviour of *Euphausia superba* in the Southern ocean between 15° and 30° E during FIBEX. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) Antarctic nutrient cycles and food webs (Proceedings of the 4th SCAR symposium on Antarctic biology). Springer Berlin 294-303
- HANAMURA Y, ENDO Y, TANIGUCHI A (1984) Underwater Observations on the Surface Swarm of a *Euphausiid*, *Euphausia pacifica* in Sendai Bay, Northeastern Japan. La Mer 22:63-68
- HARA TJ (1975) Olfaction in fish. In: Kerhut GA, Phyllis JW (eds) Progress in neurobiology V. Pergamon Press Oxford 271-335
- HARA TJ (1986) Role of olfaction in Fish Behaviour. In: Pitcher TJ (ed) The Behaviour of Teleost Fishes. Croom Helm London 152-76
- HARDEN-JONES FR (1968) Fish Migration. Arnold London 1-325
- HARDEN-JONES FR (1980) The Migration of Plaice (*Pleuronectes platessa*) in Relation to the Environment. In: Bardach JE, Magnuson JJ, May RC, Reinhart JM, (eds) Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conference Proceedings Manila 383-400
- HART PJ (1986) Foraging in Teleost Fishes. In: Pitcher TJ (ed) The Behaviour of Teleost Fishes. Croom Helm London 211-35
- HASLER AD (1966) Underwater guideposts - homing of salmon. Univ Wis Press Madison 1-155
- HASLER AD, SCHOLZ AT (1980) Artificial Imprinting: A Procedure for Conserving Salmon Stocks. In: Bardach JE, Magnuson JJ, May RC, Reinhart JM, (eds) Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conference Proceedings Manila 179-99
- HASLER AD, SCHOLZ AT (1983) Olfactory Imprinting and Homing in Salmon. Springer Berlin 1-134
- HAWKINS AD (1986) Underwater Sound and Fish Behaviour. In: Pitcher TJ (ed) The Behaviour of Teleost Fishes. Croom Helm London 114-51
- HEALEY MC, PRIESTON R (1973) The Interrelationships among Individuals in a Fish School. Fish Res Bd Can Technical Report 389:1-15
- HEMMINGS CC (1966) Olfaction and vision in fish schooling. J Exp Biol 45:449-64
- HEMPEL G (1985) Antarctic marine food webs. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) Antarctic nutrient cycles and food webs (Proceedings of the 4th SCAR symposium on Antarctic biology). Springer Berlin 267-70
- HILL LG, SCHNELL GD, ECHELLE AA (1973) Effects of dissolved oxygen concentrations on locomotory reactions of the spotted gar, *Lepisosteus oculatus* (Pisces: Lepisosteidae). Copeia 1973:119-23
- HINDE RA, STEVENSON-HINDE J (1973) Constraints on Learning. Academic Press, London 1-488
- HIRTLE RW, O'DOR RK (1981) A comparison of feeding and growth in natural and captive squid (*Illex illecebrosus*). J Shellfish Res 1:116
- HISAOKA M, NOGAMI K, TAKEUCHI O, SUZUKI M, SUGIMOTO H (1966) Studies on sea water exchange in fish farms. II Exchange of sea water in floating net. Bull Naikai reg Fish Res Lab 115:21-43
- HOBSON ES (1963) Feeding behavior in three species of sharks. Pac Sci 17:171-94
- HOCHACHKA PW (1961) The effect of physical training on oxygen dept and glycogen reserves in trout. Can J Zool 39:769-76
- HÖGLUND LB (1961) The reactions of fish in concentration gradients. Rep Inst Freshwat Res Drottningholm 43:1-147
- HÖGLUND LB (1976) Avoidance reactions of the cod *Gadus morhua* to certain surfactants. FAO TF Int 173:132-54
- HOLETON GF, RANDALL DJ (1967) The effect of hypoxia upon the partial pressure of gases in the blood and water afferent and efferent to the gills of rainbow trout. J Exp Biol 46:317-27
- HOLLIDAY DV (1977) Two applications of the doppler effect in the study of fish schools. Rapp

- P V Reun Cons Int Explor Mer 170:21-30
- HONMA A (1971) Aquaculture in Japan. JPN FAO Association Tokio 1-148
- HORSTMANN E (1959) Schwarmstudien unter Ausnutzung einer optomotorischen Reaktion bei *Mugil cephalus* (Cuv.). Publ Staz Zool Napoli 31:25-35
- HOSS DE, HETTLER, WF, COSTON LC (1974) Effects of thermal shock on larval estuarine fish - ecological implications with respect to entrainment in power plant cooling systems. In Blaxter JH (ed) The Early Life History of Fish. Springer Berlin 357-71
- HUNTER JR (1966) Procedure for analysis of schooling behavior. J Fish Res Board Can 23: 547-562
- HUNTER JR (1969) Communication of velocity changes in jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) schools. Anim Behav 17:507-14
- HUNTER JR (1980) The feeding behavior and ecology of marine fish larvae. In: Bardach JE, Magnuson JJ, May RC, Reinhart JM, (eds) Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conference Proceedings Manila 287-330
- HUNTER JR, THOMAS GL (1974) Effect of Prey Distribution and Density on the Searching and Feeding Behaviour of Larval Anchovy, *Engraulis mordax* Girard. In: BLAXTER JH (ed) The Early Life History of Fish, Springer New York 559-74.
- HURLEY AC (1977) School structure of the squid *Loligo opalescens*. Fish Bull 76:433-442
- IRVING L, BLACK EC, STAFFORD V (1941) The influence of temperature upon the combination of oxygen with the blood of trout. Biol Bull 80:1-17
- ITAZAWA Y, MATSUMOTO T, KANDA T (1978) Group Effects on Physiological and Ecological Phenomena in Fish - 1. Group Effect on the Oxygen Consumption of Rainbow Trout and Medaka. Bull JPN Soc Sci Fish 44:965-9
- IVLEV VS (1960) On the utilisation of food by planktophage fishes. Bull Math Biophys 22:371-89
- JAKOBSEN J (1971) The Icelandic herring search and information services. In: Kristjansson HJ (ed) Modern fishing gear of the world. Fishing News London 2:2-11
- JOHNSEN PB (1978) Behavioral mechanisms of upstream migration and home stream selection in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Ph D Thes, Univ Madison 1-120
- JOHNSON M, McCAULEY M, BIGGS D (1984) Respiration and excretion within a mass aggregation of *Euphausia superba*: implications for krill distribution. J Crust Biol 4 (Spec No.1):174-184
- KALLE K (1963) Zur Frage des Schwarmverhaltens von Heringen. Arch Fischereiwiss 3:89-92
- KALLENBERG H (1958) Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*S.salar* L. and *S.trutta* L.). Rep Inst Freshwat Res Drottningholm 39:55-96
- KANDA K, TAKAGI K, SEKI Y (1982) Movement of larger swarms of Antarctic krill *Euphausia superba* population off Enderby Land during 1976-1977 season. J Tokyo Univ Fish 68:25-42
- KATZ HM (1978) Circadian rythms in juvenile american shad, *Alosa sapidissima*, J Fish Biol 12:609-14
- KEENLEYSIDE MH (1955) Some Aspects of the Schooling Behaviour of Fish. Behaviour 8:83-248
- KEENLEYSIDE MH, YAMAMOTO FT (1962) Territorial behaviour of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*). Behaviour 19:139-69
- KILAMBI RV, ADAMS JC, BROWN AV, WICKIZER WA (1977) Effects of stocking density and cage size on growth, feed conversion, and production of rainbow trout and channel catfish. Prog Fish-Cult 39:62-6
- KILS U (1977) Sauerstoff-Haushalt in Seewasser-Netzkaefigen. Dipl Arbeit Kiel 1-65
- KILS U (1979) Oxygen-regime and artificial aeration of net-cages in mariculture. Meeresforsch 27:236-43
- KILS U (1979b) Performance of Antarctic krill, *Euphausia superba*, at different levels of oxygen saturation. Meeresforsch 27:35-48
- KILS U (1979c) Schwimmverhalten, Schwimmleistung und Energiebilanz des antarktischen Krills, *Euphausia superba*. Ergebnisse der 2. deutschen Antarktis- Expedition des FFS Walther Herwig im Südsommer 1977/78. Diss Kiel 1-147
- KILS U (1979d) Swimming speed and escape capacity of Antarctic krill, *Euphausia superba*. Meeresforsch 27:264-6
- KILS U (1979e) Aspects of physiological ecology of *Euphausia superba*. Coun Meet Int Coun Explor Sea L3:1-15
- KILS U (1979f) Schwimmverhalten, Schwimmleistung und Energiebilanz des Antarktischen Krills, *Euphausia superba*. Ber Inst f Meereskd 1-147
- KILS U (1981) Swimming Behaviour, Swimming Performance and Energy Balance of Antarctic Krill, *Euphausia superba*. BIOMASS Sci Ser 3:1-122
- KILS U (1982) Size dissociation in Krill swarms. In: Rheinheimer G, Flügel H, Lenz J, Zeitschel B (eds) Lower organisms and their role in the food web. Kiel Meeresforsch 5:262-3
- KILS U (1982b) The unique position of krill in the Antarctic system. In: O'Quinn (ed) Joint Oceanographic Assembly Abstracts. Dalhousie University Halifax 1982:18
- KILS U (1983) Swimming and feeding of Antarctic krill, *Euphausia superba* - some outstanding energetics and dynamics, some unique morphological details. Ber Polarforsch Sonderh 4:130-155
- KILS U, KLAGES N (1979) Der Krill. Naturwiss Rundsch 32:397-402
- KINNE O (1984) Pollution and protection of the seas: pesticides, domestic wastes and thermal deformations. In: Kinne O (ed) Marine Ecology. Wiley Chichester 5:1619-26
- KITCHEL JF (1983) Energetics. In Webb P, Weihs D (eds) Fish Biomechanics. Praeger Publishers New York 312-38
- KLEEREKOPER H (1967) Some aspects of olfaction in fishes, with special reference to orientation. Am Zool 7:385-95
- KLEEREKOPER H, TIMMS AM, WESTLAKE GF, DAVY FB, MALAR T, ANDERSON VM (1970) An analysis of locomotor behaviour of goldfish (*Crassius auratus*) Anim Behav 18:317-30
- KLEEREKOPER H, GRUBER D, MATIS (1975) Accuracy of localisation of a chemical stimulus in flowing and stagnant water by the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. J Comp Physiol 98:257-75
- KLEIN M (1974) Untersuchungen zum Wachstum der Bachforelle (*Salmo trutta*) in vier verschiedenen Salzgehalten. Dipl Arbeit Kiel 1-55
- KLIASTORIN LB, TITOVA VA (1975) Die

- Empfindlichkeit von Fischen als Objekt der künstlichen Zucht gegenüber Sauerstoffmangel. Z Binnenfischerei DDR 22:350-1
- KLICKA J (1965) Temperature acclimation in goldfish: lack of evidence for hormonal involvement. *Physiol Zool* 38:177-89
- KOOPS H (1972) Experiments on the cage farming of trouts in the western Baltic. *Coun Meet Int Coun Explor Sea* M7
- KOSKE P (address) Institut für Meeresmeßtechnik 23 Kiel Leibnitzstr 11
- KOTHE P, SINDERN J (1972) Die Verbreitung des Makro-Zoobenthos im Nord-Ostsee-Kanal und ihre Abhängigkeit vom Salzgehalt. I. Hydrographische Kennzeichnung und Verteilung des Salzgehaltes. *Deutsch Gewässerkundl Mitteilungen* 16:159-63
- KREBS JR; RYAN J, CHARNOW (1974) Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Anim Behav* 22:953-64
- KÖHN A (1919) Die Orientierung der Tiere im Raum. Fischer Jena
- KUTTY MN (1968) Influence of ambient oxygen on the swimming performance of goldfish and rainbow trout. *Can Zool* 46:647-53
- LAEVASTU TL, HAYES ML (1981) Fisheries Oceanography and Ecology. Fishing News Farnham
- LASKER R (1981) Factors contributing to variable recruitment of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California current: contrasting years, 1975 through 1978. *Rapp P V Reun Cons Int Explor Mer* 178:375-88
- LINDROTH A (1950) Reactions of crayfish on low oxygen pressure. *Rep Inst Freshwat Res Drottningholm* 31:110-2
- LOCKWOOD SJ, PAWSON MG, MUMFORD BC (1977) Effects of Holding Mackerel at different Densities in Nets of Various Sizes. *Fish Res Tech Rep MAFF Direct Fish Res Lowestoft* 33:1-10
- LONGHURST AR (1981) Analysis of marine ecosystems. Academic Press London 1-741
- LORD G, ACKER WC, HARTT AC, ROTHSCHILD BJ (1976) An acoustic method for the high-seas Assessment of migrating salmon. *Fish Bull* 74:104-111
- LORENZ K (1962) The Function of Colour in Coral Reef Fishes. *Proceedings of the Royal Institute of Great Britain* 39:282-96
- MACKIE GO (1985) Midwater macroplankton of British Columbia studied by submersible PISCES IV. *J Plankton Res* 7:753-77
- MAGNUSON JJ (adresse) Bureau of Commercial Fisheries Biological Laboratory, Honolulu Hawaii
- MAGNUSON JJ (1969) Swimming activity in the scombrid fish *Euthynnus affinis* as related to search for food. *FAO Conf. on Fish Behaviour as Related to Fishing Techniques and Tactics*. *FAO Fish Rep* 62:439-45
- MAGNUSON JJ (1978) Locomotion by scombrid fishes: hydromechanics, morphology and behavior. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish Physiology*. Academic Press New York 7:239-313
- MAGNUSON JJ, PRESCOTT JH (1966) Courtship, locomotion, feeding and miscellaneous behaviour of Pacific bonito. *Anim Behav* 14:54-67
- MAGNUSON JJ, BEITINGER TL (1978) Stability of temperatures preferred by centrarchid fishes and terrestrial reptiles. In Reese ES, Lighter FJ (eds) *Contrasts in behavior*, John Wiley 182-211
- MAGNUSON JJ, CROWDER LB, MEDVICK PA (1979) Temperature as an Ecological Resource. *Am Zool* 19:331-43
- MAGNUSON JJ, BRANDT SB, STEWART DJ (1980) Habitat Preference and Fishery Oceanography. In: Bardach JE, Magnuson JJ, May RC, Reinhart JM, (eds) *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes*. ICLARM Conference Proceedings Manila 371-83
- MAGURRAN AE, OULTON WJ, PITCHER TJ (1985) Vigilant behaviour and shoal size in minnows. *J Comp Ethol* 67:167-78
- MAJOR PF (1978) Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Anim Behav* 26:760-77
- MANZER JI (1964) Preliminary Observations on the Vertical Distribution of Pacific Salmon (Genus *Oncorhynchus*) in the Gulf of Alaska. *J Fish Res Board Can* 21:891-903
- MARCY BC, JACOBSON PM, NANKEE RL (1972) Observations on the reactions of young American shad to heated effluent. *Trans Am Fish Soc* 101:740-3
- MARR J (1962) The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). *Discovery Rep* 32:33-464
- MARSCHALL HP (address) Alfred-Wegener-Institut für Polar Research D285 Bremerhaven, Columbus Center
- MARSCHALL HP (1985) Structural and functional analyses of the feeding appendages of krill larvae. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) *Antarctic nutrient cycles and food webs* (Proceedings of the 4th SCAR symposium on Antarctic biology). Springer Berlin 346-54
- MAUZER JI (1964) Preliminary observation of vertical distribution of Pacific Salmon. *J Fish Res Board Can* 21:891-903
- McCAULEY RW (1977) Laboratory Methods for Determining Temperature Preference. *J Fish Res Board Can* 34:749-52
- McCAULEY RW, CASSELMANN JM (1980) The final preferendum - an index of the temperature for optimum growth in fish. In TIEWS K (ed) *Aquaculture in heated effluents II*. World Symposium on Aquaculture in Heated Effluents and Recirculation Systems, Stavanger 28-30 May. Berlin 2:81-93
- McFARLAND WN, MOSS SA (1967) Internal behavior in fish schools. *Science* 156:260-62
- McINERNEY JE (1964) Salinity Preference: An Orientation Mechanism in Salmon Migration. *J Fish Res Board Can* 21:995-1018
- McNICOL RF, NOAKES DL (1984) Environmental influences on territoriality of juvenile Brook Charr, *Salvelinus fontinalis*, in a stream environment. *Environmental Biology of Fishes* 10:29-42
- MERKEL FW (1980) Orientierung im Tierreich. Fischer Stuttgart 1-279
- MÖLLER H (1978) Effects of power plant cooling on aquatic biota - an indexed bibliography. *Ber Inst f Meeresk Univ Kiel* 58:1-31
- MORRIS DJ (1984) Filtration rates in *Euphausia superba*: under or over estimates? *J Crust Biol* 4 (Spec No 1):185-97
- MORRIS DJ, WATKINS JL (1986) Krill swarms: does proximity imply similarity? *BIOMASS Newsletter* 8:6-7
- MOSS SA, McFARLAND WN (1970) The influence of dissolved oxygen and carbon dioxide on fish schooling behavior. *Mar Biol* 5:100-7
- MOTT J (1957) The cardiovascular system. In:

- Brown ME (ed) *The physiology of fishes*. Academic Press New York
- MOULTON JM (1960) Swimming sounds and the schooling of fishes. *Biol Bull* 119:210-23
- MURRAY RW (1971) Temperature receptors. In Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish Physiology*. Academic Press New York 5:121-32
- MURPHY GI (1980) Schooling and the Ecology and Management of Marine Fishes. In: Bardach JE, Magnuson JJ, May RC, Reinhart JM, (eds) *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes*. ICLARM Conference Proceedings Manila 179-99
- NASU K (1983) On the Geographic Boundary of Antarctic Krill Distribution. *Ber Polarforsch Sonderh* 4:216-222
- NEAVE F (1964) Ocean migrations of Pacific salmon. *J Fish Res Board Can* 21:1227-44
- NEB KE (1952) Untersuchungen über Fortpflanzung und Wachstum an den Heringen der westlichen Ostsee. *Diss Kiel*
- NEILL WH (1979) Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments. *Am Zool* 19:305-18
- NELLEN W (1965) Neue Untersuchungen über den "Schleihering", eine lokale Brackwasserform von *Clupea harengus* L. *Meeresforsch* 2:162-93
- NELLEN W, BAHRS P, JÄGER T, KILS U, KUHLMANN D, QUANTZ G, SALTZMANN A, WALLER U, WITT U (1986) Transformation von Nährstoffen bei Fischen unter unterschiedlichen physiologischen Ausgangszuständen. *BMFT Bericht* 1-82 (unpublished)
- NEMOTO T (1983) Net sampling and abundance assessment of euphausiids. *Biol Oceanogr* 2:211-26
- NICOL S (1986) Shape, size and density of daytime surface swarms of the euphausiid *Meganycitphanes norvegica* in the Bay of Fundy. *J Plankton Res* 8:29-39
- OKUBO A, SAKAMOTO W, INAGAKI T, KUROKI T (1977) Studies on the Schooling Behavior of Fish. V. Note on the Dynamics of Fish Schooling. *Bull JPN Soc Sci Fish* 43:1369-77
- OLSEN K (1979) Observed avoidance behaviour in herring in relation to passage of an echo survey vessel. *Coun Meet Int Coun Explor Sea B18:1-22*
- OLSON FC (1964) The Survival Value of Fish Schooling. *J Cons Cons Int Explor Mer* 29:115-6
- OZAKI H (1951) On the relation between the phototaxis and the aggregation of young marine fish. *Rep Fac Prefect Fish Univ Mie* 1:55-66
- PARKER FR (1973) Reduced Metabolic Rate in Fishes as a Result of Induced Schooling. *Trans Am Fish Soc* 102:125-31
- PARRY G (1961) Osmotic and ionic changes in blood and muscle of migrating salmonids. *J Exp Biol* 38:411-27
- PARSONS TR, TAKAHASHI M, HARGRAVE B (1984) Biological oceanographic process. Pergamon Oxford 1-330
- PARTRIDGE BL (1982) Structure and Function of Fish Schools. *Sci Am* 245:114-23
- PARTRIDGE BL, PITCHER TJ (1979) Evidence against a Hydrodynamic Function of Fish Schools. *Nature London* 279:418-9
- PARTRIDGE BL, PITCHER T, CULLEN JM, WILSON J (1980) The three-dimensional structure of fish schools. *Behav Ecol Sociobiol* 6:277-88
- PARTRIDGE BL, JOHANSSON J, KALISH J (1983) The Structure of Schools of Giant Bluefin Tuna in Cape Cod Bay. *Env Biol Fish* 9:253-62
- PENZLIN H (1977) *Lehrbuch der Tierphysiologie*. Fischer Stuttgart 1-550
- PETERSON RH, ANDERSON JM (1969) Influence of temperature change on spontaneous locomotor activity and oxygen consumption of Atlantic salmon, *Salmo salar*, acclimated to two temperatures. *J Fish Res Board Can* 26:93-109
- PIPE RK, COOMBS SH (1980) Vertical distribution of zooplankton over the northern slope of Wyville Thomson Ridge. *J Plankton Res* 2:223-34
- PITCHER TJ (1973) The Three-dimensional Structure of Schools in the Minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). *Anim Behav* 21:673-86
- PITCHER TJ (1983) Heuristic Definitions of Shoaling Behaviour. *Anim Behav* 31, 611-13
- PITCHER TJ (1986) Functions of Shoaling Behaviour in Teleosts. In: Pitcher TJ (ed) *The Behaviour of Teleost Fishes*. Croom Helm London 294-337
- PITCHER TJ, PARTRIDGE BL, WARDLE CS (1976) A blind fish can school. *Science* 194, 963-965
- PITCHER TJ, PARTRIDGE BL (1979) Fish School Density and Volume. *Mar Biol* 54:383-94
- PITCHER TJ, HART PJ (1982) *Fisheries Ecology*. Croom Helm London 1-415
- PITCHER TJ, MAGURRAN AE (1983) Shoal size, patch profitability and information exchange in foraging goldfish. *Anim Behav* 31:546-55
- PITCHER TJ, MAGURRAN AE, EDWARDS JI (1985) Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size. *Mar Biol* 86:319-22
- PRECHT H, BASEDOW T, BERECK R, LANGE F, THIEDE W, WILKE L (1966) Reaktionen und Adaptationen wechselwarmer Tiere nach einer Änderung der Anpassungstemperatur und der zeitliche Verlauf. *Helgol wiss Meeresunters* 13:369-401
- PYKE GH, PULLIAM HR, CHARNOW EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q Rev Biol* 52:137-54
- QUENTIN LB, ROSS RM (1985) Feeding by Antarctic Krill, *Euphausia superba*: Does Size Matter? In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) *Antarctic nutrient cycles and food webs (Proceedings of the 4th SCAR symposium on Antarctic biology)*. Springer, Berlin Heidelberg New York, 372-7
- QUINN TP, FRESH K (1984) Homing and Straying in Chinook Salmon *O. tshawytscha* from Cowlitz River Hatchery, Washington. *Can J Fish Aqua Sci* 41:1078-82
- RANDALL DJ (1970) Gas exchange in fish. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish Physiology*. Academic Press New York 4:253-92
- RANDALL DJ, DAXBOECK C (1984) Oxygen and Carbon Dioxide Transfer across Fish Gills. In Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish Physiology* 10:263-307
- RANDALL DJ, HOLETON GF, STEVENS ED (1967) The exchange of oxygen and carbon dioxide across the gills of rainbow trout. *J Exp Biol* 6:339-48
- RANDALL DJ, SMITH JC (1967) The regulation of cardiac activity in fish in a hypoxic environment. *Physiol Zool* 40:104-113
- REISH DJ (1984) Domestic wastes. In: Kinne O (ed) *Marine Ecology*. Wiley Chichester 5:1711-68
- REYNOLDS WW, THOMSEN DA (1974) Responses of young Gulf grunion, *Leuresthes sardina*, to gradients of temperature, light, turbulence and oxygen. *Copeia* 1974:747-758
- ROSENTHAL H, HEMPEL G (1970) Experimental studies in feeding and food requirements of

- herring larvae (*Clupea harengus* L.). In Steele JH (ed) Marine food chains. Univ Calif Press Berkeley 344-64
- SAMEOTO DD (1983) Euphausiid distributions in acoustic scattering layers and its significance to surface swarms. *J Plankton Res* 5:129-143
- SATCHELL GH (1961) The response of the dogfish to anoxia. *J Exp Biol* 38:531-43
- SAUNDERS RL (1973) Salmonid aquaculture in Norway. *Atl Salmon J* 1:8-13
- SAUNDERS RL (1984) Reduction of risks in Canadian aquaculture through application of biological research. In: Proceedings of the national aquaculture conference Strategies for aquaculture development in Canada 70-77
- SAUNDERS RL, MUISE BC, HENDERSON EB (1975) Mortality of salmonids cultured at low temperature in sea water. *Aquaculture* 5:243-52
- SCHLIEPER C (1972) Ecological physiology study methods. Animals. In: Schlieper C (ed) Research methods in Marine Biology. Sidgwick & Jackson London 330-45
- SCHNACK SB (1985) Feeding by *Euphausia superba* and copepod species in response to varying concentrations of phytoplankton. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) Antarctic nutrient cycles and food webs (Proceedings of the 4th SCAR symposium on Antarctic biology). Springer Berlin 311-23
- SCHOLZ U (1986) Sauerstoffmangelresistenz von Küstenfischen unter dem Einfluß von Parasitierung. Dipl Arbeit Kiel 1986:1-65
- SCHOLZ AT, MADISON DM, STASKO AB, HERRALL RM, HASLER AD (1972) Orientation of salmon in response to water currents in or near the homestream. *Am Zool* 12:54
- SEMENOV V (1969) Observation of krill behavior in aquarium. *Trudy VNIRO* 66:235-9
- SETTE O (1950) Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. Part II. Migrations and habits. *Fish Bull Fish Wildlife Serv US Fish* 51:251-8
- SHAW E (1960) The development of schooling behavior in fishes. *Physiol Zool* 33:79-86
- SHAW E (1970) Schooling Fishes: Critique and Review. In Aronson L, Tobach E, Lehrmann DS, Rosenblatt JS (eds) Development and Evolution of Behaviour. Freeman San Francisco 452-80
- SHELDON RE (1911) The sense of smell in selachians. *J Exp Zool* 10:51-61
- SHELFORD VE, ALLEE WC (1913) The reactions of fishes to gradients of dissolved atmospheric gases. *J Exp Zool* 14:207-66
- SHELFORD VE, POWERS FB (1915) An experimental study of the movements of herring and other marine fishes. *Biol Bull* 28:315-34
- SKADSEN JM, WEBB PW, KOSTECKI PT (1980) Measurement of sublethal metabolic stress in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) using automated respirometry. *J Environ Sci Health* 193-206
- SMITH AU (1958) The resistance of animals to cooling and freezing. *Biol Rev Camb Philos Soc* 33:197-253
- SOMMERS P (1962) Oxygen-motivated behaviour in the goldfish. *Science* 137:678-79
- SOROKIN MA, PENKIN SI (1981) Effect of low frequency acoustic signals on the behaviour of pacific herring. *Biol Nauki Mosc* 10:35-39
- STEELE JH (1961) The Environment of a Herring Fishery. *Mar Res Dep Agric Fish Scotl* 6:1-19
- STEELE JH (1976) Patchiness. In: Cushing DH, Walsh JJ (eds) The Ecology of the Seas. Blackwell Scientific Oxford 98-115
- STEVEN DM (1959) Studies on the shoaling behaviour of fish. I. Responses of two species to changes of illumination and to olfactory stimuli. *J Exp Biol* 36:261-280
- STICKNEY RR, MURAI T, GIBBONS GO (1972) Rearing channel catfish fingerlings under intensive culture conditions. *Prog Fish-Cult* 34:100-3
- SULLIVAN CM (1954) Temperature reception and responses in fish. *J Fish Res Board Can* 11:153-70
- SUTTERLIN AM (1975) Chemical attraction of some marine fish in their natural habitat. *J Fish Res Bd Can* 32:729-38
- SUTTERLIN AM, JOKOLA KJ, HOLTE B (1979) Swimming Behavior of Salmonid Fish in Ocean Pens. *J Fish Res Board Can* 36:984-954
- TAVOLGA WN (1980) Hearing and Sound Production in Fishes in Relation to Fisheries Management. In: Bardach JE, Magnuson JJ, May RC, Reinhart JM, (eds) Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conference Proceedings Manila 57-102
- TEICHMANN H (1959) Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal (*Anguilla anguilla* L.) *Z Vgl Physiol* 42:206-54
- TESKEREDZIC DV (address) Laboratory of Aquaculture, Bijenicka 54, YU-41001 Zagreb P.Box 1016, Yugoslav
- TESTER AL (1963) The role of olfaction in shark predation. *Pac Sci* 17:145-70
- TIEWS K (1970) Über die Verbreitung des Laichdorschbestandes in der mittleren Ostsee in Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt in den Jahren 1962-1970. *Arch Fisch Wiss* 21:213-21
- TIEWS K (1980) Aquaculture in heated effluents II. World Symposium on Aquaculture in Heated Effluents and Recirculation Systems. Stavanger 28-30 May
- TINBERGEN N (1951) The study of instinct. Clarendon Press Oxford 0-228
- TREKEL (address) Institut für Meereskunde, Aquarium, Düsternbrooker Weg 20 D23 Kiel
- TRUMP CL, LEGGET WC (1980) Optimum swimming speeds in fish: the problem of currents. *Can J Fish Aquat Sci* 37:1086-92
- TURNPENNY AW (1983) Swimming performance of juvenile sprat, *Sprattus sprattus* L., and herring, *Clupea harengus* L., at different salinities. *J Fish Biol* 23:321-5
- VALENTIN C (address) Zoologisches Institut der Univ Kiel Biologiezentrum D23 Kiel
- van OLST JC, HUNTER JR (1970) Some aspects of the organisation of fish schools. *J Fish Res Board Can* 27:1225-38
- VINYARD GL, O'BRIEN WJ (1976) Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*). *J Fish Res Board Can* 33:2845-9
- VOGEL G, ANGERMANN H (1967) dtv-Atlas zur Biologie. dtv München 1-570
- von FRISCH K (1941) Die Bedeutung des Geruchssinnes im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* 29:321-33
- von WAHLERT C (1963) Die ökologische und evolutische Bedeutung der Fischschwärme. In: Hönk W, Dietrich R, Lüneburg H, Meyer V (eds) Drittes meeresbiologisches Symposium 23. bis 25. Oktober in Bremerhaven. Veröffentlichungen des

- Institut für Meeresforschung in Bremerhaven,
Sonderband 197-213
- VOSS J (1982) Sauerstoffverbrauch des
Antarktischen Krill, *Euphausia superba*.
Dipl Arbeit Kiel 1982
- WALLER U (1986) Der Einfluß von Alter und Umwelt
auf den Stoffwechsel des Steinbutt, *Scophthalmus*
maximus, und Gesichtspunkte zu seiner Aufzucht
und Haltung in der Aquakultur. Diss Kiel 1-125
- WANKOWSKI JW, THORPE JE (1979) Spatial
Distribution and Feeding in Atlantic Salmon, *Salmo*
salar, Juveniles. *J Fish Biol* 14:239-47
- WARDLE CS (address) Department of Agriculture
and Fisheries Scotland, Marine Laboratory, PO
Box 101, Victoria Road, Aberdeen, AB9 8DB, UK
- WARDLE CS (1986) Fish Behaviour and Fishing
Gear. In: Pitcher TJ (ed) *The Behaviour of*
Teleost Fishes. Croom Helm London 463-95
- WARE DM (1975) Growth, metabolism, and optimal
swimming speed of a pelagic fish. *J Fish Res Bd*
Can 32:33-41
- WARE DM (1978) Bioenergetics of pelagic fish:
theoretical changes in swimming speed and ration
with body size. *J Fish Res Bd Can* 35:220-8
- WATKINS JL (1986) Variations in the size of
Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana, in small
swarms. *Mar Ecol Prog Ser* 31:67-73
- WEBER W (1974) Heringsmarkierung in der Schlei.
Inf f d Fischwirtschaft 21:149-50
- WEBER LH, EL-SAYED (1985): Spatial variability of
phytoplankton and the distribution and abundance
of krill in the Indian sector of the southern
ocean. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM
(eds) *Antarctic nutrient cycles and food webs*
(Proceedings of the 4th SCAR symposium on
Antarctic biology). Springer Berlin 284-293
- WEIGELT M (1983) Untersuchungen zur Situation
des Benthos nach einer ausgedehnten Periode
vollständigen Sauerstoffschwunds im Bodenwasser
der Kieler Bucht. Dipl Arbeit Kiel 1983:1-126
- WEIHS D (1973) Hydrodynamics of fish schooling.
Nature 241:290-1
- WEIHS D (1973) Optimal fish cruising speed. *Nature*
245:48-50
- WEIHS D (1974) Energetic advantages of burst
swimming of fish. *J Theor Biol* 48:215-29
- WEIHS D (1975) Some hydrodynamical aspects of
fish schooling. In Wu TY, Broklaw CJ, Brennan
C (eds) *Symposium on Swimming and Flying in*
Nature. Plenum Press New York 703-18
- WELLS MM (1914) Resistance and reactions of fishes
to temperature. *Trans Ill State Acad Sci* 7:1-11
- WELTY JC (1930) Group learning in Goldfish. *Anat*
Rec 47:289
- WHITMORE CM, WARREN CE, DOUDOROFF P (1960)
Avoidance reactions of salmonid and centrarchid
fishes to low oxygen concentrations. *Trans Am*
Fish Soc 89:17-26
- WITEK Z, GRELOWSKI A, KALINOWSKI J (1981)
Formation of antarctic krill concentrations in
relation to hydrodynamic processes and social
behaviour. *Coun Meet Int Coun Explor Sea*
LS9:1-22
- WYATT T (1972) Some effects of food density on
the growth and behaviour of plaice larvae. *Mar*
Biol 14:210-6
- WYRTKI K (1952) Untersuchung der
Strömungsverhältnisse im Bereich der Schleusen
in Kiel-Holtenau. *Auftragsuntersuchung des*
Wasserbauamtes Kiel Holtenau 1-35
- ZUEV G, BELYAEV (1970) An experimental study of
group swimming in fish with reference to
horse-mackerel. *J Ichthyol* 10:545-9