

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

### Berichtigung

KIELER MEERESFORSCHUNGEN, Band XVIII, Heft 3  
(Sonderheft)

Aufsatz HEMPEL: Tafel 5 B (neben Seite 80).

Die Bezeichnungen „Buchan“ und „Downs“ sind vertauscht. Die höheren Werte beziehen sich jeweils auf die Downsbrut (ausgezogene Linie), die niedrigeren Werte auf die Buchanbrut (gestrichelte Linie).

Aus dem Institut für Fischereibiologie der Universität Hamburg

## Das Experiment in der marinen Fischereibiologie

Von GOTTHILF HEMPEL

**Zusammenfassung:** Anhand von Beispielen aus der Literatur und eigenen Untersuchungen werden einige Arbeitsgebiete experimenteller Forschung in der marinen Fischereibiologie besprochen. Neben den Laborexperimenten in Versuchsaquarien spielen Versuche in großen Freilandbecken und abgeschlossenen Gewässern sowie Markierungen, Vergleichsfischereien und Unterwasserbeobachtungen in See eine große Rolle. In vielen Fällen kann der Meeresbiologe auf Erfahrungen an Süßwasserfischen zurückgreifen. Einen breiten Raum nehmen ökologische und physiologische Experimente zur Bestandskunde ein. Als Beispiele werden u. a. Aquarienversuche über die kontrollierte Befischung von Modellbeständen, die optimale Nahrungsauswertung bei Schollen und die Überlebensfähigkeit der Heringsbrut genannt, sowie die Markierungsexperimente zur Ermittlung von Bestandsgröße und Sterblichkeit bei den Jungheringen der östlichen Nordsee erwähnt. Der Verbesserung der Fangtechnik dienen z. B. die Aquarienversuche über die Hinderniswahrnehmung beim Hering. Am Beispiel der experimentellen Beeinflussung der Ringstrukturen auf den Heringsotolithen und der Modifizierbarkeit der Wirbelzahl wird die Bedeutung des Experiments zur Überprüfung der in der Fischereibiologie üblichen Untersuchungsverfahren gezeigt.

**The Experiment in Marine Fisheries Biology (Summary):** Published and unpublished experiments are reviewed to show the main lines of experimental work in marine fisheries biology. These experiments are either conducted in indoor aquaria or in open air tanks, ponds or small closed bays. Other important methods of ecological research are tagging experiments, comparative fishing and underwater observations in the open sea. Many results and experiences of the work done with freshwater fish can be used in the marine field, too. Most of the examples given are connected with different aspects of population dynamics in sea fish.

The experiments described deal with controlled fishing in aquaria, with feeding in plaice, with stock size and mortality in adolescent herring estimated by an international tagging programme, and with the survival rate of herring larvae.

The main types of fishing gear of the deep sea fleet may be poorly adapted to the behaviour and sensory abilities of fish. Experiments on obstacle avoidance in herring are described as an example of the intention to improve the fishing power of drift nets.

The importance of experimental work for checking routine methods in fisheries research has been shown up by the experiments on the plasticity of ring structures in otoliths and of the number of meristic characters in herring and other species.

### Einleitung

Die wissenschaftlichen Ergebnisse der marinen Fischereibiologie sind bisher vor allem durch Beobachtungen in See und durch die Analyse und statistische Bearbeitung der Anlandungen gewonnen worden. Erst in neuerer Zeit haben zwei andere Arbeitsrichtungen einige Bedeutung erlangt: Die theoretische Behandlung der Populationsdynamik und das experimentelle Studium ökologischer und physiologischer Fragen aus verschiedenen Teilgebieten der Fischereibiologie. In vielen Fällen stehen diese beiden Arbeitsrichtungen in engem Zusammenhang, indem die Theorie der Populationsdynamik dem Experiment die klar formulierte Fragestellung, das Experiment aber Beobachtungsdaten als Grundlage für die Berechnungen liefert. Neben den Experimenten zur Populationsdynamik spielen Versuche zur Sinnes- und Verhaltensphysiologie der Fische im Hinblick auf eine bessere Anpassung der Fanggeräte eine wichtige Rolle in der Fischereibiologie. Die experimentelle Erforschung der Fischwanderungen kann wertvolle Kenntnisse für die planmäßige Befischung der Bestände liefern. Auch werden neuerdings die Grundlagen von manchen in der Fischereibiologie gebräuchlichen Untersuchungsmethoden experimentell überprüft.

Viele dieser Arbeiten knüpfen an Untersuchungen aus der Zeit um die Jahrhundertwende an, in der die Hauptprobleme der Fischereibiologie zuerst formuliert und ihre Lösung in Angriff genommen wurden. Die experimentelle Arbeitsrichtung hat in den späteren Jahrzehnten im Süßwasser eine erhebliche Rolle gespielt. Im Meer stand sie oft vor allzu großen technischen Schwierigkeiten. Nach dem zweiten Weltkrieg wurden in einer Reihe von Meeresstationen — in Europa besonders in Aberdeen, Bergen, Helgoland und Ijmuiden — große Seewasser-Versuchsaquarien eingerichtet.

Manche der für die Fischereibiologie aufschlußreichsten Experimente sind aber nicht im Labor, sondern in großen Freilandbecken durchgeführt worden. Dabei nahm man den Nachteil der nicht streng kontrollierbaren Versuchsbedingungen in Kauf, um den Fischen ein den natürlichen Verhältnissen besser entsprechendes Milieu zu bieten.

Eine große Anzahl fischereibiologisch wichtiger Versuche läßt sich nur auf See durchführen, z. B. die Markierungsexperimente zum Nachweis der Fischwanderungen, der Bestandsvermischungen und der fischereibedingten Sterblichkeit, oder aber die Unterwasserbeobachtungen und Vergleichsfischereien zur biologischen Verbesserung der Fangmethoden. Bei diesen Arbeiten können die Versuchsbedingungen wie Temperatur, Salzgehalt, Licht, Futter nicht künstlich konstant gehalten werden. Sie müssen aber u. U. unter Mithilfe der Ozeanographen registriert und in die Auswertung der Versuchsergebnisse einbezogen werden.

Die experimentelle Arbeitsrichtung in der marinen Fischereibiologie umfaßt damit eine weite Skala von Methoden, die vom Experiment im strengen Sinne bis zur Beobachtung der Fische und Fischbestände in See unter nur teilweise vom Menschen bestimmten Bedingungen reicht.

Die im folgenden ausgewählten Beispiele behandeln einzelne, die Ertragsfähigkeit der Bestände bestimmende Faktoren, ferner das Verhalten der Fische gegenüber Netzen und methodische Probleme.

Auf die Untersuchung der Fischwanderungen wird hier nicht eingegangen, da sie im Anschluß an einen Festvortrag von VERWEY (1960) auf dem „Helgoländer Symposium 1960“ eingehend behandelt wurde. Von den einleitenden Vorträgen von BÜCKMANN, DIETRICH, FRIEDRICH und STIEVE ist der von STIEVE (1961) über die sinnesphysiologischen Aspekte des Orientierungsproblems publiziert. Als Beispiel für die Analyse einer gerichteten Fischwanderung durch Laborexperimente und Freilandbeobachtungen berichtete CREUTZBERG (1961) über Untersuchungen am Glasaal. KOTTHAUS (1960) schilderte den Nachweis von Seezungenwanderungen mit Hilfe von Markierungsversuchen, und HEMPEL referierte über die Untersuchungen von JONES (1959) über die statistische Auswertung von Schellfisch-Markierungen im Hinblick auf das Verhältnis von ungerichteter Ausbreitung und gerichteter Wanderung.

Die Erforschung der Abbauvorgänge in Abhängigkeit von den Fangmethoden, von der Totenstarre und der Lagerung dient der Qualitätssteigerung der Fischereiprodukte. Sie ist zwar gelegentlich von Fischereibiologen betrieben worden, gehört aber vorwiegend in den Bereich der Lebensmittelchemie und muß hier unberücksichtigt bleiben.

#### Experimente zur Bestandskunde

Die Fischereibiologie sucht nach Maßnahmen, durch die ein Fischbestand zu seiner höchstmöglichen nutzbaren Produktivität angeregt werden kann. Hierfür wurden vor allem von RUSSELL, GRAHAM, BÜCKMANN, RICKER, SCHAEFER, SILLIMAN, BEVERTON und HOLT mathematische Modelle der Reaktionen der Fischbestände auf die Befischung entwickelt (Literaturzusammenstellung bei HEMPEL und SAHRHAGE, 1961). An diesen mathematischen Modellen läßt sich experimentell die Reaktion des Bestandes auf die Änderung eines der Parameter, besonders der fischereibedingten Sterblichkeit, ablesen. Die mathematischen Modelle fußen auf einer Reihe von Annahmen über die einzelnen die Dynamik bestimmenden Größen wie Sterblichkeit, Nachwuchsziffer und Wachstum. Ein wichtiges Aufgabengebiet experimenteller Arbeit und der Bestandsuntersuchungen

auf See ist es, diese Annahmen durch zuverlässige Beobachtungswerte zu ersetzen und Anhaltspunkte über die Wechselwirkungen in den Beständen zu gewinnen.

Der Wunsch liegt nahe, neben die mathematischen Bestandsmodelle Modellbestände zu stellen, die man nach festgelegtem Plan befischen kann. Im Meer ist ein derartiges Experiment kaum möglich, das Versuchsmeer müßte abgeschlossen sein, konstante Lebensbedingungen bieten und von einem einheitlichen Fischbestand gleichmäßig besiedelt sein. Die Befischung müßte ausschließlich nach wissenschaftlichen Gesichtspunkten erfolgen und im Abstand von einigen Jahren geändert werden. Infolge der langen Generationsdauer bei den meisten Seefischen wären selbst unter diesen Versuchsbedingungen schlüssige Befunde über die optimale Beziehung zwischen Befischung und Ertrag nur nach langer Zeit zu gewinnen.

Immerhin fehlt es nicht an Ansätzen, mit großen Seefischbeständen zu experimentieren, besonders wenn man sich von dem Experiment unmittelbaren, wirtschaftlichen Nutzen erhoffen konnte, wie z. B. bei der Regulierung der pazifischen Heilbuttfischerei, in der durch wechselnd starke Fangkontingentierung bei sorgfältiger Überwachung der Anlandungen die Ertragsfähigkeit der Bestände systematisch gesteigert wurde. In mancher Hinsicht ist die Ostsee das ideale Versuchsgewässer des Meeresbiologen. Die Bestrebungen, sie zum Abwachteich für Lachse und Meerforellen zu machen, eröffnet weite Perspektiven. Experimentartig haben in früheren Jahrzehnten Änderungen in der Schollenfischerei der Ostsee die Abhängigkeit des Individualwachstums von der Bestandsgröße (KÄNDLER 1952) und damit von der Befischungsintensität gezeigt. Allerdings ist gerade für die Ostsee bekannt, daß die Auswirkungen der Fischerei auf den Bestand durch Änderungen in den Umweltbedingungen verschoben und verdeckt werden können und Ähnliches scheint auch für die pazifische Heilbuttfischerei zu gelten.

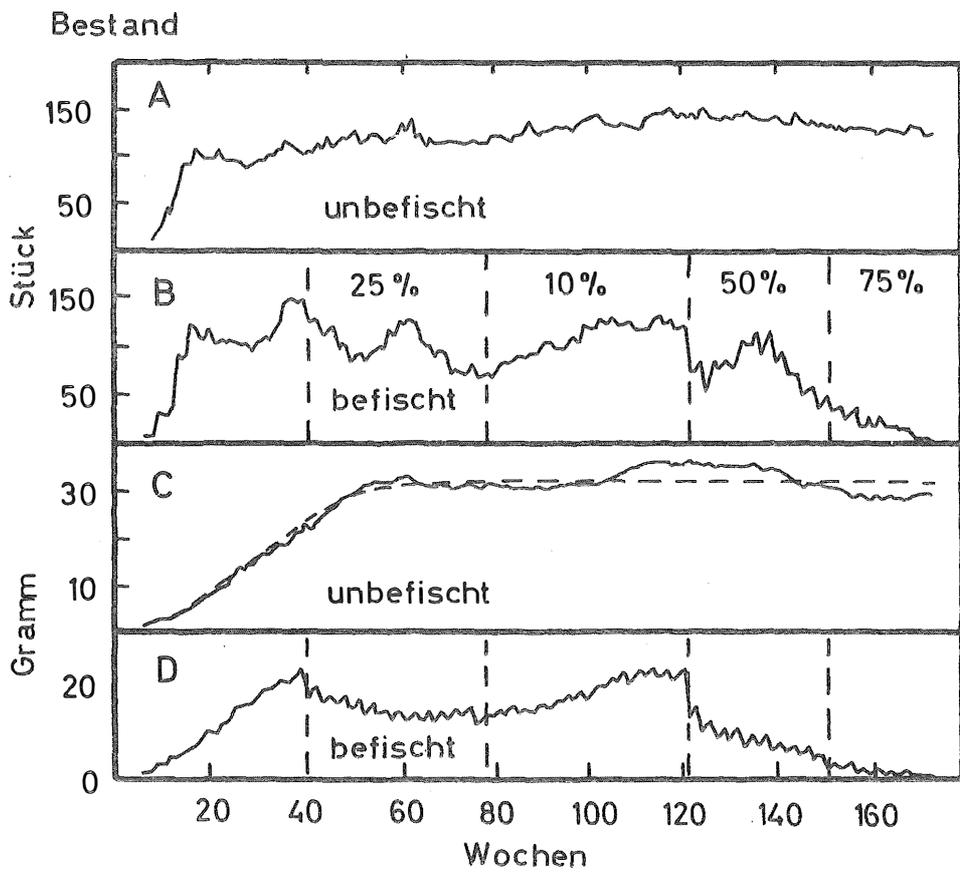
Selten sind Binnengewässer bewußt als Modelle für die Dynamik der Seefischbestände verwendet worden. Dem steht auch entgegen, daß ein räumlich eng umgrenztes Gewässer grundsätzlich andere Lebensbedingungen bietet als das Meer. An Süßwasserfischen gewonnene Erkenntnisse lassen sich aber in vielen Fällen fruchtbar in die Modellvorstellungen der marinen Fischereibiologen einbauen. (vgl. RICKER 1952, 1958). Das gilt z. B. für die Analyse der Blaufelchenfischerei im Bodensee (ELSTER 1944, NÜMANN 1959, 1961). Typische Bestandsexperimente bilden die amerikanischen und chinesischen Arbeiten über den Besatz ausgefischter Gewässer mit zwei Fischarten, die zueinander im Räuber-Beute-Verhältnis stehen. Die Untersuchungen von SWINGLE (1951) und BENNETT (1951) über den unterschiedlich dichten Besatz mit dem Räuber *Micropterus salmoides* und dem Friedfisch *Lepomis macrochirus* lieferten bei planmäßiger Befischung recht exakte Angaben über den Einfluß der Bestandsdichte beider Arten auf den Gesamtertrag des Gewässers.

SILLIMAN und GUTSELL (1958) (vergl. auch LUNDBECK, 1960) haben versucht, die Populationsdynamik genutzter Seefischbestände im Aquarium zu kopieren und quantitativ zu erfassen. Sie besetzten 4 Aquarien jeweils mit 8—10 Guppies (*Lebistes reticulatus*). Die Tiere wurden unter möglichst konstanten Temperatur- und Fütterungsbedingungen gehalten. Einmal wöchentlich wurden die Fische gewogen und so die Gesamtbiomasse der Bestände in den einzelnen Becken bestimmt. In den ersten zwanzig Wochen wuchsen die Populationen schnell heran, dann nahm das Bestandsgewicht nur noch langsam zu, bis schließlich nach etwa 60 Wochen der Bestand seine Endgröße an Zahl und Gewicht erreicht hatte, die dann in den Becken annähernd konstant erhalten blieb. Der Ver-

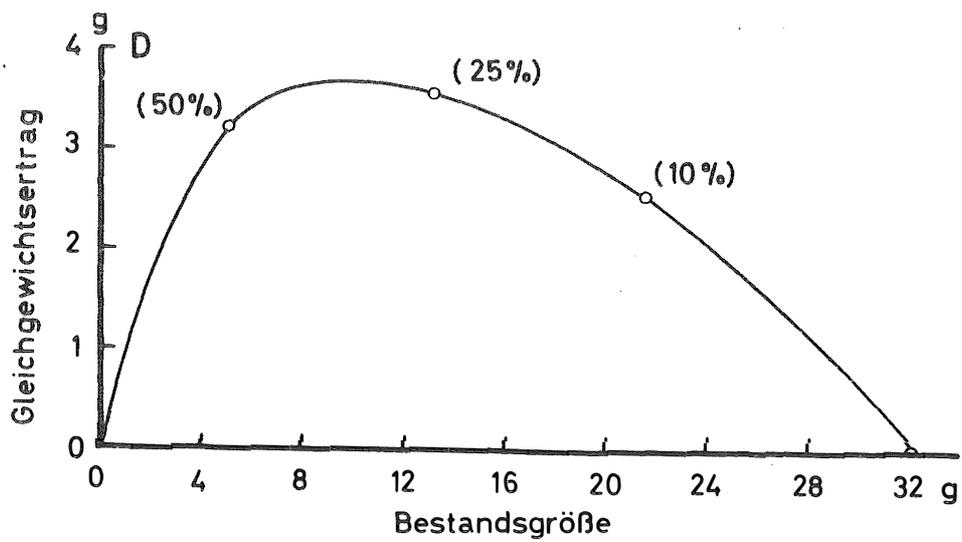
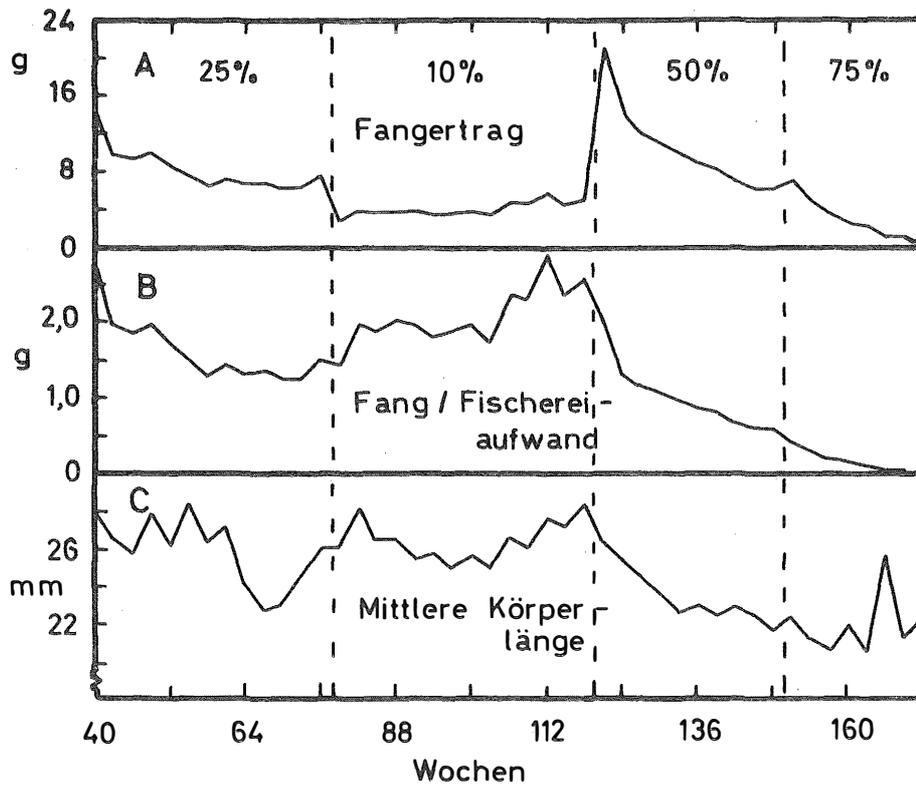
#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Bestandsänderungen in SILLIMAN's Guppy-Versuch. Nach SILLIMAN u. GUTSELL (1958).

- A. Stückzahl im unbefischten Kontrollbecken.
- B. Stückzahl bei unterschiedlich starker Befischung. Prozentuale Entnahme innerhalb von dreiwöchigen Perioden: 25, 10, 50 und 75%.
- C. Gewicht des unbefischten Bestandes.
- D. Gewicht des befischten Bestandes.



Tafel 1 (zu G. Hempel)



Tafel 2 (zu G. Hempel)

suchsplan sah vor, daß die Hälfte der Becken befischt wurde, die andere Hälfte zur Kontrolle sich selbst überlassen blieb. Nur in diesen Kontrollbecken wurde das beschriebene Endgleichgewicht erreicht, die beiden anderen Becken wurden schon vorher, 40 Wochen nach Versuchsbeginn befischt, dazu wurde den Becken jeweils ein fester Prozentsatz der Fische entnommen, wobei die Jungfische, wie in der kommerziellen Fischerei, geschont wurden. Die Autoren strebten an, die Befischungsintensität erst zu ändern, wenn sich ein Gleichgewicht zwischen der gerade herrschenden Befischung und dem Bestand eingestellt hatte. Die veröffentlichten Daten lassen aber den Verdacht aufkommen, daß sich nur bei leichter Befischung das Gleichgewicht schnell genug eingestellt hatte. In der 40.—78. Woche wurden in dreiwöchigem Abstand, der dem Jahreszyklus der Hochseefischerei entspricht, jeweils 25% abgefischt, von der 79.—120. Woche, d. h. 14 „Guppy-Jahre“ lang, jeweils 10%, dann dreißig Wochen lang 50% und schließlich — 150 Wochen nach Versuchsbeginn — 75%. Diese letzte Phase der Versuche dauerte 24 Wochen. Die Ergebnisse sind in Tafel 1 für die Bestandsveränderungen, in Tafel 2 für die Fangerträge zusammengefaßt.

In klarer Weise zeigten die Versuche die Abhängigkeit der Bestandsgröße von der Befischungsintensität. Der Bestand, der unbefischt ca. 32 g wog, büßte schon bei 10% Befischung ein Drittel seines Gewichtes ein, bei 25% mehr als die Hälfte, bei einer Entnahme von 50% hatte der Bestand nach 10 „Guppy-Jahren“ nur noch  $\frac{1}{5}$  seiner Ausgangsgröße. Bei 75% Befischung brach der Bestand zusammen; das war zu erwarten, denn bei einem lebendgebärenden Fisch wie dem Guppy muß sich eine sehr starke Lichtung des Bestandes an Muttertieren verheerender auswirken als bei den meisten Seefischen.

Das Individualwachstum war in den befischten Becken deutlich besser als in den unbefischten. Wie zu erwarten, trat auch eine starke Verjüngung der Bestände ein. Dabei wirkten die durch die Fischerei erhöhte Sterblichkeit und die verbesserten Überlebenschancen der Jungfische, die nun leichter dem Kannibalismus entgingen und mehr Futter fanden, zusammen.

Infolge der Verjüngung und durch die Zunahme in der Wachstumsgeschwindigkeit stieg die *Produktivität* der Bestände mit zunehmender Befischung, bis sie zwischen 25 und 50% Befischung einen Höchstwert erreichte, bei dem etwa 20% des Futters in Fischfleisch umgesetzt wurden. Mit einer 25%igen Abfischung wurden demnach die Bestände noch unteroptimal befischt, bei 50% herrschte bereits — biologisch gesprochen — Überfischung. Die Ertragskurve in Abhängigkeit von der Befischungsintensität stimmt erstaunlich gut mit der überein, die BEVERTON und HOLT (1957) für den Nordsee-Schellfisch auf Grund ihres mathematischen Modells aufgestellt haben. BEVERTON und HOLT hatten für diese Kurve einen Einfluß der Bestandsdichte auf Wachstum und Nachwuchsziffer angenommen. Es muß noch hervorgehoben werden, daß die beiden Kontrollbecken einerseits und die beiden befischten Becken andererseits jeweils recht gut übereinstimmende Resultate lieferten. Insgesamt haben SILLIMAN und GUTSELL

---

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Ertragsänderungen in SILLIMAN's Guppy-Versuch. Nach SILLIMAN u. GUTSELL (1958).

A—C. Abhängigkeit des absoluten Fangertrages, des Fangertrages je Befischungseinheit und der mittleren Körperlänge der Fische von der Befischungsintensität.

D. Fangertrag in den Versuchsbecken, nachdem sich ein Gleichgewicht zwischen Befischung und Bestandswachstum eingestellt hat. Die höchsten Erträge werden bei einer stark reduzierten Bestandsdichte erzielt, die einer Entnahme von ca. 30% pro Fangsaison entspricht. Ähnliche Kurven sind für die kommerzielle Fischerei auf Scholle, Schellfisch und Thune entwickelt worden.

gezeigt, daß Aquarienversuche, wenn sie lange genug durchgehalten werden, durchaus brauchbare Angaben über die Dynamik von Fischbeständen liefern können.

Die Ertragsfähigkeit der Bestände hängt einerseits von der natur- und fischerei-bedingten Sterblichkeit, andererseits von Nachwuchsziffer und Wachstum und von den Wechselwirkungen zwischen diesen Parametern ab. Seit den Arbeiten von RUBNER, ZUNTZ und ihren Mitarbeitern über die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Körpergröße (Zusammenstellungen bei CRONHEIM 1908—11, WUNDSCH 1931, BROWN 1957, WINBERG 1956) sind die Beziehungen zwischen Stoffwechsel, Wachstum, Nahrungsangebot und Bestandsdichte an Süßwasserfischen eingehend untersucht worden. Für die Teichwirtschaft erlangten diese Versuche große praktische Bedeutung (SCHÄPERCLAUS, 1961). Als Beispiele für neuere Veröffentlichungen seien die Untersuchungen von JOB (1955) für die physiologische, die von KINNE (1960) für die autökologische und die von IVLEV (1960) für die quantitativ ökologische und mathematische Arbeitsrichtung genannt. In weit geringerer Zahl sind ähnliche Versuche an Meeresfischen durchgeführt worden. Die Regel, daß die Stoffwechselintensität pro Gewichtseinheit mit zunehmender Körpergröße sinkt, ist in *Atmungsversuchen* mehrfach bestätigt worden. Der untersuchte Größenbereich erstreckt sich von Haien und Gadiden, die bis zu 20 kg und mehr wogen (PRITCHARD et al. 1960), bis zu frischgeschlüpften Sardinen- und Heringslarven mit einem Gewicht von  $< 0,1$  mg (LASKER et al. 1961, HOLLIDAY unveröff.). Als Fehlerquelle bei den Bestimmungen des Ruheumsatzes macht sich besonders die sehr langsame Verdauung mit ihrem relativ hohen  $O_2$ -Verbrauch störend bemerkbar. NEUHAUS (1931) untersuchte an Schollen die Abhängigkeit der Atmungsintensität von Temperatur und Erregungszustand, indem er den  $O_2$ -Schwund in einem großen Hälterbecken (10 m<sup>3</sup> stagnierendes Wasser) maß, das mit 500 kg Schollen besetzt war. v. BUDENBROCK (1936, 1940) beschrieb Versuche in kleineren Becken zur Ermittlung des  $O_2$ -Bedarfs von Schollen in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Wassers.

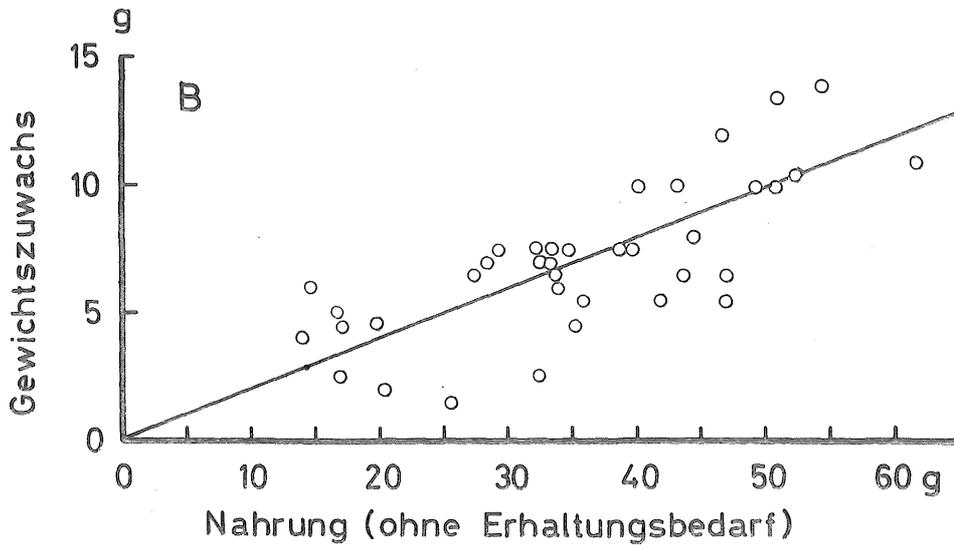
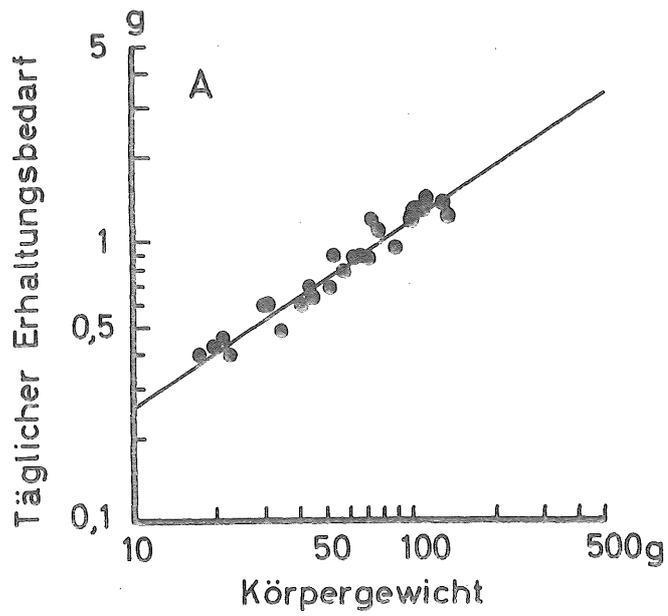
Über den *Nahrungsbedarf* und die *Nahrungsausnutzung* bei Seefischen verschiedener Größe ist wenig bekannt. Die *Verpflanzungen*, die C. G. J. PETERSEN Anfang dieses Jahrhunderts mit Ostseeschollen im Limfjord durchführte, sind wohl das einzige, wissenschaftlich voll ausgewertete Experiment über die Nahrungsausnutzung in einem — allerdings eng umgrenzten — Meeresgebiet geblieben. Es wurde ergänzt durch die Studien von BLEGVAD und BOYSEN-JENSEN (zahlreiche Veröffentlichungen der genannten Autoren in Rep. Dan. Biol. Stat. 1911—1928). Bezogen auf die Trockensubstanz von Fisch und Futter lag der Nahrungsquotient bei 7,2, d. h. 7,2 g Trockenmasse Futter sind erforderlich, um 1 g Trockenmasse Fisch zu erzeugen. Unter natürlichen Bedingungen ergab sich ein Hektar-Ertrag von 10—20 kg Schollenfleisch pro Jahr. Auch andere Verpflanzungen von Schollen in nahrungsreichere Seegebiete und die von BIBOV (1960) beschriebene Verfrachtung der Brut von Ostseeheringen in den Aralsee haben gezeigt, welche starke Wachstumssteigerung auch bei Seefischen unter geänderten Lebensbedingungen, besonders durch ein besseres Nahrungsangebot möglich ist.

Die hohe Planktonproduktion des Aralsees wurde bisher durch den einheimischen Fischbestand wenig genutzt. In den Jahren 1954—1956 wurden insgesamt 19 Millionen künstlich befruchteter Eier von Heringen der östlichen Ostsee zum Aralsee geflogen und

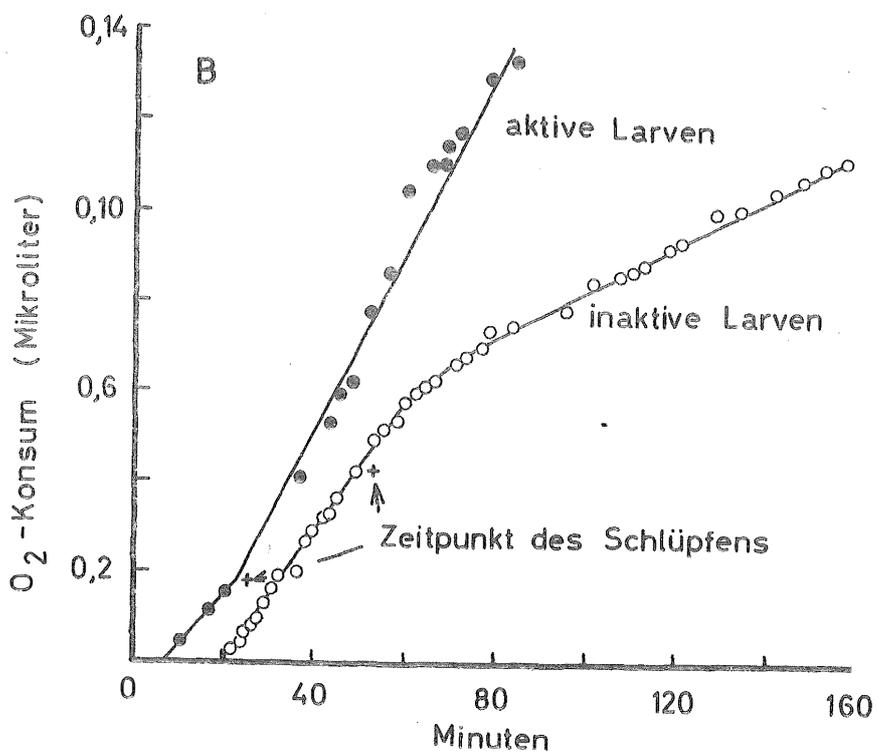
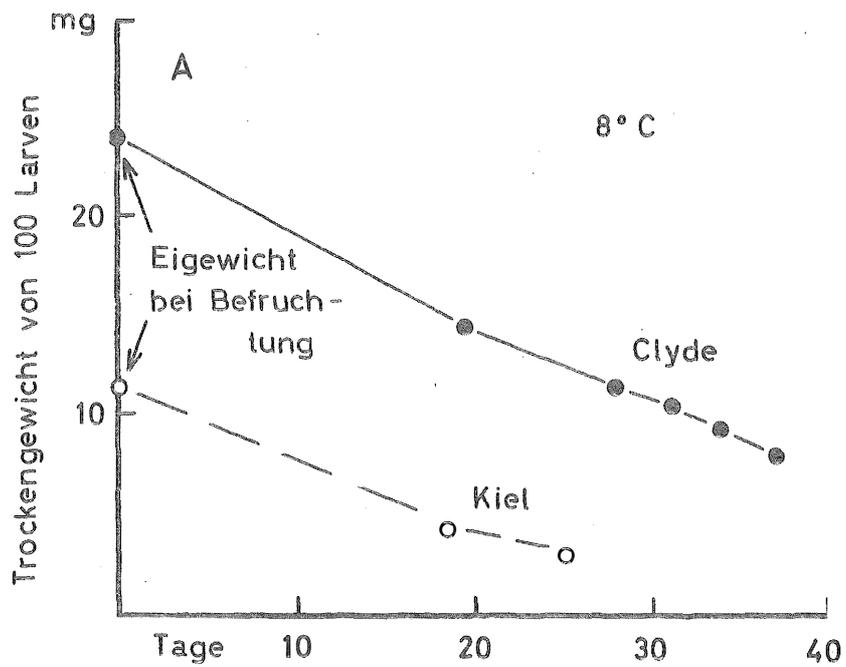
#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 3)

Nahrungsausnutzung in DAWES' Fütterungsversuchen an Jungschollen. Nach BEVERTON u. HOLT (1957).

- A. Zunahme des täglichen Nahrungsbedarfs (ohne Zuwachsstoffwechsel) mit wachsender Körpergröße. Der Bedarf ist annähernd proportional der  $2/3$ -Potenz des Körpergewichtes.
- B. Gewichtszuwachs und Nahrungsaufnahme (abzüglich des Erhaltungsbedarfs) in etwa 14-tägigen Fütterungsperioden.



Tafel 3 (zu G. Hempel)



Tafel 4 (zu G. Hempel)

dort erbrütet. Die aufkommenden Heringe erreichten bei der Laichreife das vierfache Gewicht ihrer Eltern, entsprechend war die Eiproduktion, bezogen auf das Alter des Fisches, im Aralsee viel höher als in der Ostsee. Die Geschlechtsreife wurde aber nicht mit dem schnelleren Körperwachstum vorverlegt.

Um eine quantitative Analyse der Beziehungen zwischen Nahrungsangebot und Wachstum haben sich DAWES (1930) und BÜCKMANN (1952) durch *Fütterungsversuche* (Tafel 3) bemüht. Im Mittelpunkt stand die Frage, ob ein dichter Bestand an jungen Schollen die zur Verfügung stehende Nahrungsmenge besser nutzt, d. h. mehr Fischfleisch produziert als ein dünnerer Bestand. Die Ergebnisse von DAWES und BÜCKMANN gehen z. T. beträchtlich auseinander. Insgesamt ergab sich, daß die tägliche Nahrungsmenge pro g Körpergewicht mit zunehmender Körpergröße während der Saison auf etwa die Hälfte absinkt, der Nahrungsquotient zwischen 5 und 10 bei einjährigen Schollen liegt, und diese während einer Saison ihr Gewicht etwa verdreifachen. DAWES glaubte, eine bessere Ausnutzung der Nahrung, d. h. einen höheren Nahrungsquotienten, bei eingeschränkter Fütterung gefunden zu haben. Das konnte BÜCKMANN nicht bestätigen. Die Hauptschwierigkeit bei den Versuchen liegt darin, daß die Schollen, wie die meisten Seefische, keine guten Aquarientiere sind. Sie gewöhnen sich erst nach Wochen ein und fressen schlecht, wenn sie gestört werden oder in Einzelhaft leben müssen.

BÜCKMANN (1952) bestimmte für seine Versuchsbecken die optimale Bestandsdichte und fand, daß innerhalb der Becken und von Woche zu Woche erhebliche Unterschiede in Nahrungsaufnahme und Nahrungsausnutzung auftraten.

Entsprechend den Befunden von DEMOLL und GASCHOTT (1932) an hungernden Süßwasserfischen ergab sich für die Scholle, daß stark abgemagerte Tiere bis zu 85 % Wasser im Gewebe haben können, während wohlgenährte Tiere einen Wassergehalt von etwa 70 % aufweisen (HEMPEL, unveröff.). Durch die Wasseraufnahme kompensiert die Scholle teilweise die Verluste an Körpersubstanz. Diese Kompensation, die recht schnell und ungleichmäßig vor sich geht, täuscht eine bessere Kondition der Tiere vor und führt zu Mißdeutungen bei den Fütterungsversuchen. Auch in See lassen sich innerhalb eines Schollenfanges erhebliche Unterschiede im Wassergehalt des Fleisches feststellen, die — unabhängig von der Körpergröße — in Beziehung zum Längen/Gewichtskoeffizienten der Fische stehen (BISHAI u. HEMPEL, 1958).

In einer Reihe von Versuchen ließ sich zeigen (HEMPEL, unveröff.), daß sich innerhalb der Becken, die jeweils mit 3—6 Schollen besetzt waren, eine Hackordnung ausbildet, bei der eine oder zwei Schollen sehr gut zunehmen, während die anderen selbst bei reichlichem Nahrungsangebot abnehmen, solange man sie nicht in ein anderes Becken verpflanzt.

BULL und BRAWN (1959) fanden bei Kabeljaus im Aquarium eine sehr ausgeprägte Hierarchie, die besonders zur Laichzeit im Spätwinter und während des Spätsommers und Herbstes zur Abgrenzung von Territorien und zum Verjagen der unterlegenen Artgenossen führte. Die Rangordnung innerhalb der Becken war recht streng fixiert und wurde von den einzelnen Fischen respektiert, auch wenn der Überlegene weder eine Drohhaltung zeigte noch grunzte. Die Fluchtdistanz lag zwischen 36 und 120 cm. Es

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 4)

Energiebedarf von Fischbrut während der Entwicklung.

- A. Abnahme des Gewichtes von Ei und Larve bei zwei Heringsrassen. Erbrütung unter konstanten Bedingungen (nach HEMPEL u. BLAXTER 1961 a).
- B. Sauerstoffverbrauch isolierter Sardineneier und -larven. Bei schwimmenden Larven liegt der  $O_2$ -Konsum weit über dem ruhender Larven. Die Zeitskala gibt nicht das Lebensalter der Brut, sondern die Zeitspanne seit Versuchsbeginn an. Nach LASKER u. THEILACKER 1962).

scheint danach nicht ausgeschlossen, daß in sehr dichten Beständen die Fische durch dauernde Sozialkämpfe beunruhigt und vom Fressen abgehalten werden. Die für solche Bestände beschriebene Wachstumshemmung brauchte dann nicht unbedingt ein Ausdrück unzureichender Nahrungsmengen im Verbreitungsgebiet des Fischbestandes zu sein. In See können die oftmals jungen und schwächeren Artgenossen abwandern, oder ihre tagesperiodische Freßwanderungen räumlich und zeitlich gegenüber denen der alten Fische verschieben. Derartige Gruppierungen nach Größe und Alter der Fische sind aus Fangergebnissen der Fischerei bekannt.

Die einzelnen Faktoren der Populationsdynamik werden in immer stärkerem Maße durch *Markierungsexperimente* untersucht. Dies ist zweifellos der kostspieligste Zweig experimenteller Arbeit in der Fischereibiologie. Ursprünglich waren die Markierungen in See vor allem zum Nachweis der Fischwanderungen und der Bestandsvermischungen bestimmt.

Direkte Bestands- und Sterblichkeitsberechnungen waren das Ziel des internationalen Markierungsprogrammes, das 1957 und 1958 im Jungheringsgebiet östlich der Doggerbank durchgeführt wurde. Aus dem Verhältnis der Wiederfänge von den 27 000 markierten Heringen der Altersgruppen I und II zu den Gesamtanlandungen der Ölheringsfischerei und dem Fischereiaufwand der Kutter ließ sich berechnen, daß der Bestand in diesem wichtigen Aufwuchsgebiet des Nordseeherings zu Beginn der Saison  $0,5 \cdot 10^6$  t betrug, das sind größenordnungsmäßig  $10^{10}$  Heringe. 13 % von ihnen fielen der Ölheringsfischerei zum Opfer.

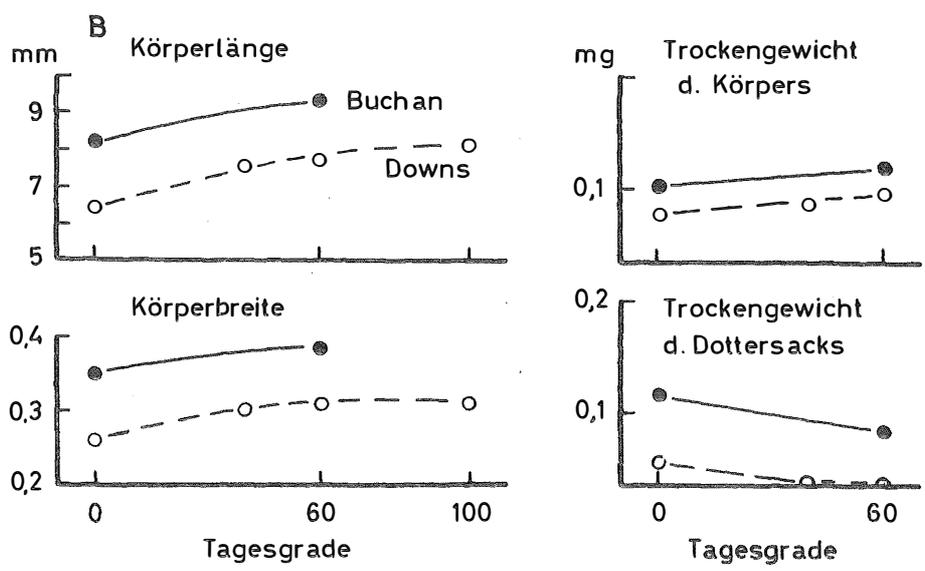
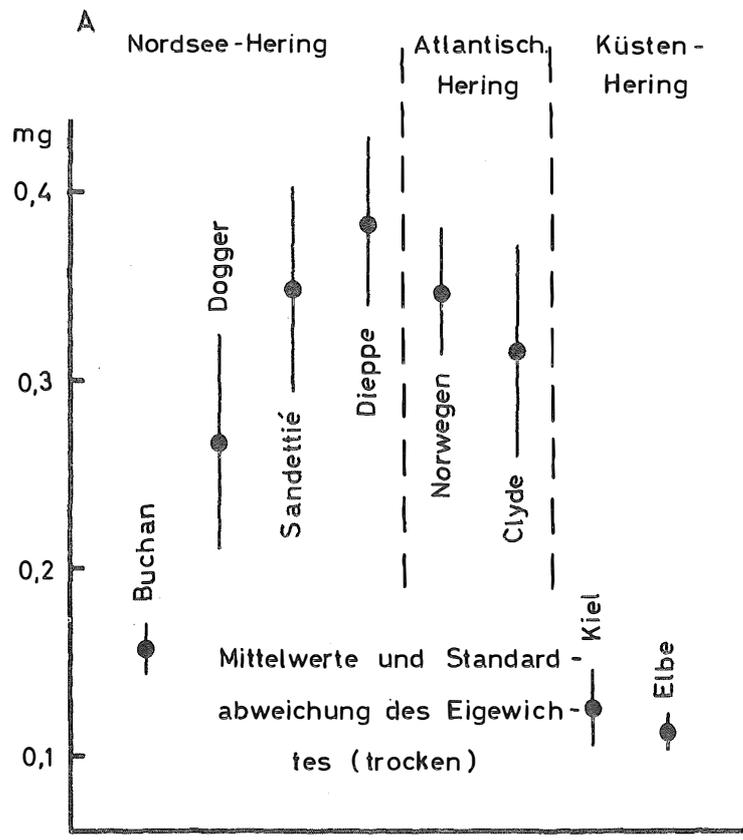
Markierungsexperimente zur Erfassung des Wachstums sind bei solchen Fischarten besonders bedeutsam, bei denen Jahresringe auf Schuppen und Otolithen fehlen oder schwer erkennbar sind und bei denen auch andere Methoden der Altersbestimmung versagen. Allen Markierungen haftet aber in wechselndem Maße der Mangel an, daß ein markierter Fisch dem intakten bezüglich des Verhaltens, Wachstums und der Lebenserwartung nicht ohne weiteres vergleichbar ist. In manchen Fällen können Experimente in Aquarien oder abgeschlossenen Gewässern Aufschluß über den Grad der Störung vermitteln, den die Markierung verursacht.

Die Vorhersage von Ertragsschwankungen, hervorgerufen durch *Fluktuationen* in den Beständen ist eine der wichtigsten Aufgaben des Fischereibiologen. In vielen Fällen haben Seeuntersuchungen über die Häufigkeit der Larven und Jungfische gezeigt, daß die Stärke der einzelnen Nachwuchsjahrgänge schon während der ersten Lebensmonate festgelegt wird. Damit erhielten Experimente über die Abhängigkeit der Fischbrut von den Umwelteinflüssen erhebliche praktische Bedeutung.

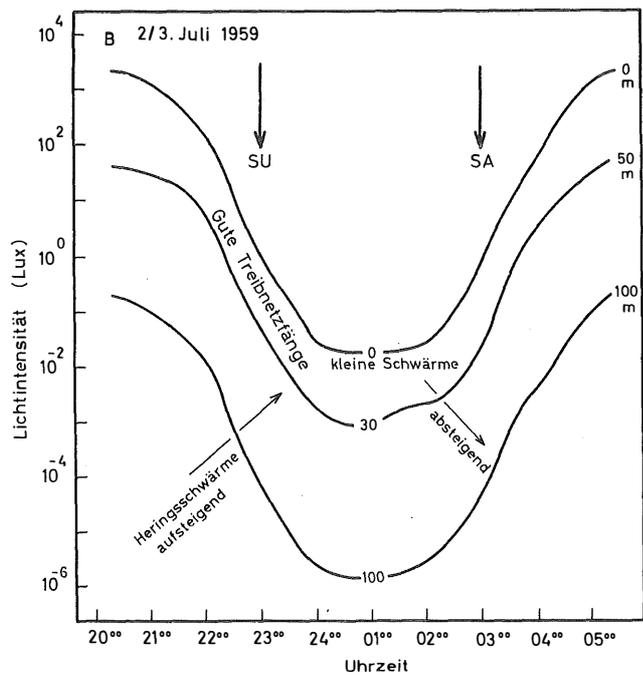
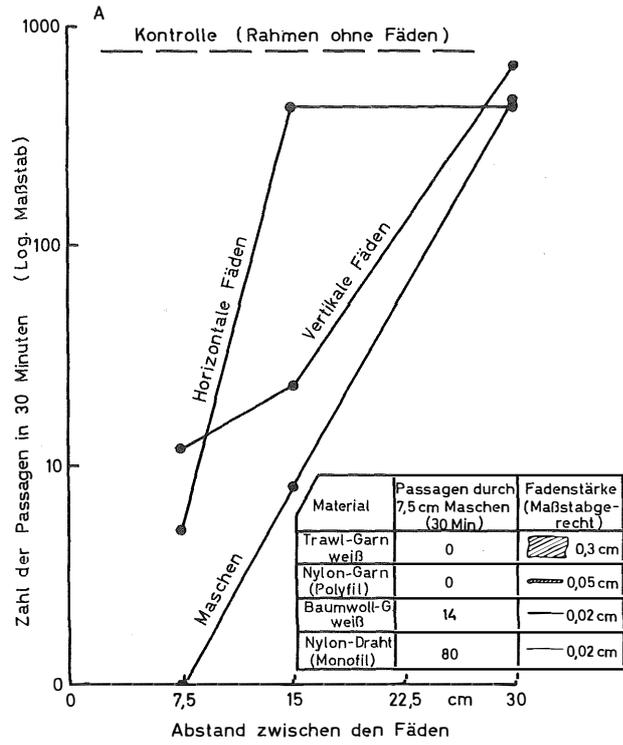
*Aufzuchtversuche* (BLAXTER u. HEMPEL 1961) an Heringslarven zeigten drei Phasen hoher Sterblichkeit in der Frühentwicklung des Herings. Die erste liegt während der Eientwicklung, wo hohe Temperatur, hoher Salzgehalt, besonders aber eine zu dichte Anhäufung der festsitzenden Eier gefährlich sind. Die zweite Mortalitätsphase setzt etwa 100 Tagesgrade nach der Resorption des Dotters ein, die dritte 1—2 Monate später, wenn die Larven eine Länge von 12—15 mm erreicht haben. Bald nach der Resorption des Dotters starben in den einzelnen Becken 70—100 % aller Larven. Von den Überlebenden passierten nur etwa 5 % die andere Phase hoher Sterblichkeit und erreichten die Metamorphose. Ähnlich hohe Sterblichkeitsraten dürften auch in See auftreten.

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 5)

- Unterschiede in der Größe von Eiern und Larven zwischen verschiedenen Heringspopulationen.
- A. Mittleres Trockengewicht befruchtungsfähiger Eier.
  - B. Vergleich des Wachstums der Larven von Heringen der nördlichen (Buchan) und der südlichen Nordsee (Downs).



Tafel 5 (zu G. Hempel)



Tafel 6 (zu G. Hempel)

Um die Entwicklung der Larve nach dem Verlassen des Eies zu verfolgen, wurden in kurzem zeitlichen Abstand Larvenproben auf Körperlänge, Körperbreite, Volumen des Dottersacks und auf Trockengewicht von Larve und Dottersack untersucht. Ein Großteil der im frischbefruchteten Ei vorhandenen Dottermasse wird während der Inkubationszeit jeweils etwa zur Hälfte für den Aufbau der Larve und für die Aufrechterhaltung des Stoffwechsels verbraucht (BLAXTER u. HEMPEL unveröff.), Tafel 4. Ähnliche Verhältnisse sind von GRAY (1926) für die Eier der Forelle beschrieben worden. LASKER (im Druck) fand bei der Sardinenbrut eine günstigere Ausnutzung des Dotters. Nach dem Schlüpfen wird der restliche Dottervorrat schnell für Wachstum und Betriebsstoffwechsel aufgebraucht. Je nach der Rasse dauert das Dottersackstadium bei Heringslarven 7 bis 11 Tage bei 8° C. Steht nach der Resorption des Dotters kein geeignetes Futter in ausreichender Menge zur Verfügung, so wird Körpergewebe abgebaut, gleichzeitig sinkt die Schwimmaktivität der Larven, etwa 200 Tagesgrade nach dem Schlüpfen sind solche Larven verhungert. Wir kennen aus verschiedenen Seegebieten Planktonfänge, in denen in großer Zahl verhungerte oder tote Larven vorkamen.

Es ist jetzt zu prüfen, welche Faktoren die Überlebenschancen der Larven erhöhen. Abgesehen von der Konzentration der Nährstoffe dürften die Länge, die Körpergröße und die Aktivität der Larven, sowie die Dauer der Lebensspanne, in der die Larven in der Lage sind zu fressen, von Bedeutung sein. Die drei Größen hängen vom Energievorrat der Larven ab, sie sind untereinander verknüpft und sind in verschiedenem Maße temperaturabhängig.

Von aktuellem Interesse im Zusammenhang mit den Diskussionen über die Schonungsbedürftigkeit des Hering ist die Frage, ob die Eier älterer Heringe durch ihre Größe und Qualität weit besser geeignet sind, eine lebenskräftige Brut zu erzeugen, als die junger Heringe. Eine Analyse dieser Beziehungen wurde an Heringen der norwegischen Küste, des Firth of Clyde, der Kieler Förde, der nördlichen Nordsee, der Doggerbank und des Kanals begonnen (HEMPEL u. BLAXTER, 1961 a), Tafel 5.

Die Abhängigkeit der Eigröße von der Größe der Mutter ließ sich nicht in allen Beständen statistisch sichern. In den Erbrütungsversuchen schlüpften aus größeren Eiern zwar größere und dotterreichere Larven. Aber nur starke Größenunterschiede wirkten sich bei den Überlebensversuchen auf die Lebensdauer hungernder Larven merklich aus. Offenbar wurden die größeren Körperreserven der großen Larven überwiegend für den erhöhten Stoffwechsel gebraucht. Trotzdem hat die größere Larve in See möglicherweise bessere Überlebenschancen als die kleinere, weil sie wahrscheinlich schneller schwimmen und dickere Futterorganismen schnappen kann.

Wenn auch innerhalb der einzelnen Rasse die Unterschiede in der Überlebensdauer der Larven aus großen und kleinen Eiern gering sind, so gilt das nicht für den Vergleich zwischen den Rassen. Hier bestehen Differenzen in den Eigrößen, die sich auch auf die Überlebensdauer der Larven auswirken. Die im Winter laichenden Downs-Heringe scheinen den Nahrungsmangel zur Zeit des Schlüpfens durch sehr große Dottervorräte wettzumachen. Die schlüpfenden Larven sind bedeutend größer als die Doggerbank- und Buchan-Larven, vor allem aber haben sie so dicke Dottersäcke, daß sie trotz des

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 6)

Versuche am Hering über die visuelle Wahrnehmung von Netzen nach BLAXTER und PARRISH (unveröff.).

A. Sperrereffekt von Fäden und Maschen in Abhängigkeit von Richtung und Abstand der Fäden (Zeichnung) und der Garnstärke und -struktur (Tabelle).

B. Lichtmessungen, Echolotbeobachtungen und Fangversuche in der schottischen Heringsfischerei.

erhöhten Grundumsatzes länger von den Dotterreserven leben können als jene Herbstlarven (BLAXTER u. HEMPEL, unveröff.), Tafel 5 b.

Als einen ersten Ansatz zur Berechnung der für die Ernährung der Larven erforderlichen Planktondichte hat BLAXTER den Abstand gemessen, in dem ein Beutetier von der Heringslarve wahrgenommen und geschnappt wird. Dieser Beuteabstand beträgt etwa  $\frac{1}{2}$  cm. Die Larven reagieren nur auf sich bewegende Objekte, dabei scheint es zu einer Selektion der Nährtiere zu kommen. Wie auch die erwachsenen Heringe, frißt die Heringslarve nur bei Licht. Die Verdauungszeit ist temperaturabhängig und ist bei jungen Larven etwas länger als bei älteren (BLAXTER u. HEMPEL, 1961 a). Zweifellos muß die Planktondichte sehr groß sein, um den Larven eine Überlebenschance zu geben. Zu dem gleichen Schluß kommen NISHIMURA (1957) für die Sardine und IVLEV (1960) für verschiedene Süßwasserfische. In Anbetracht des kleinen Beuteraumes der einzelnen Larve ist die Gefahr gering, daß zwischen den Heringslarven eine Nahrungskonkurrenz besteht, denn kaum je wird man pro  $m^3$  mehr als 100 Heringslarven antreffen, die das Dottersackstadium hinter sich haben.

## II. Verhaltensstudien an Nutzfischen

Das Bestreben, neue rationelle Fangmethoden zu entwickeln und die bestehenden zu verbessern, hat die Fischereibiologie in den letzten Jahren vor Probleme der Verhaltens- und Sinnesphysiologie gestellt. Durch Experimente im Labor und in großen Becken sowie durch umfangreiche Vergleichsfischerei in See versucht man vielerorts, die Massenfangeräte der Hochseefischerei den Verhaltensweisen und Sinnesleistungen der wichtigsten Nutzfischarten besser anzupassen (vergl. MOHR 1960). Auch hier haben die Fischereibiologen der Binnengewässer erhebliche Vorarbeit geleistet. Besonders die Einführung der synthetischen Netzmaterialien gab den Anlaß zu umfangreichen Vergleichsuntersuchungen. In Deutschland und Japan wurden eingehend die Reaktionen der Fische auf Kiemennetze und Reusen aus monofilen, im Wasser schwer sichtbaren Kunststoffdrähten untersucht.<sup>1)</sup> STEINBERG (1961) führte diese Arbeiten weiter, indem er die Wahrnehmbarkeit der verschiedenen Netzmaterialien an Barschen und Plötzen in einer dem Streifenzyylinder entsprechenden Versuchsanordnung prüfte.

Als Beispiel aus dem marinen Bereich seien die schottischen Versuche beschrieben, die Treibnetze der Heringsfischerei fängiger zu machen (BLAXTER et al. 1958, 1959, 1960)<sup>2)</sup>. In diese Netze müssen die Heringe aktiv hineinschwimmen. Es kommt also darauf an, daß das Netz einen möglichst geringen Scheueffekt hat und daß die Maschen die gefangenen Heringe sicher festhalten. Die Scheuchwirkung läßt sich recht gut im Aquariumsversuch analysieren. BLAXTER und PARRISH hielten einen kleinen Schwarm 20—25 cm langer Heringe über  $1\frac{1}{2}$  Jahre in einem Betonbecken, das durch einen mit Fäden oder Netzwerk bespannten Rahmen in zwei Abteilungen geteilt werden konnte. Die Zahl der Passagen durch die Trennwand war ein Maß für den Scheueffekt der Fäden, dabei spielte der Erregungszustand eine gewisse Rolle. Aufgeregte Heringe durchschwammen Netzwände, die sie in Ruhe gemieden hätten. In aufeinanderfolgenden Versuchen wurde der Einfluß des Garnmaterials, der Garnstärke, der Garnfarbe und des Farb- und Helligkeitskontrastes zum Hintergrund getestet. Ferner wurde der kritische Abstand zwischen den Fäden bestimmt, der die Fische am Durchschwimmen hindert, und es wurde festgestellt, daß Maschen, auch wenn sie sehr groß sind, stärker scheuchend wirken als parallel horizontal oder vertikal gespannte Fäden (Tafel 6 a).

<sup>1)</sup> Zusammenfassungen hierüber in *Modern Fishing Gear of the World*, Fishing News Ltd, London 1959, und in der Reihe „Protokolle zur Fischereitechnik“, herausgegeben von A. v. Brandt, Institut für Netz- und Materialforschung der Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Hamburg.

<sup>2)</sup> Herrn J. H. S. Blaxter, Aberdeen, verdanke ich zahlreiche noch unveröffentlichte Angaben über diese Versuchsreihe.

Diese Versuche zur Hindernisreaktion wurden von MOHR (1961) im Arena-Becken des Wilhelms-havener Aquariums wiederholt und z. T. erweitert. Er fand, daß große Schwärme von Jungheringen schneller schwimmen, aber weniger auf Hindernisse reagieren als kleine Schwärme, diese wiederum reagieren stärker als Einzelfische. Über die Minimalgröße von Schwärmen und die Schwarmbildung beim Hering hat SCHAEFER (1950) Untersuchungen im gleichen Aquarium angestellt, eine umfassende Arbeit über das Schwarmverhalten der Fische, die auch für die Fangtechnik von Bedeutung ist, veröffentlichte BREDER (1959).

Der Gesichtssinn spielt beim Hering zweifellos die wichtigste Rolle bei der Hinderniswahrnehmung. Das wurde durch weitere Versuche von BLAXTER et al. (1958, 1959, 1960) bestätigt. Die Fische wichen einer Plastikfolie nicht aus, wenn sie durchsichtig war, geblendete Heringe konnten den Netzrahmen, der den anderen als Hindernis erschien, nicht wahrnehmen. Eine Wand aufsteigender Luftblasen wirkte nur tagsüber als Barriere, nachts schwammen die Heringe hindurch. Würden die Heringe auf Turbulenz reagieren, so müßten sie auch nachts dem Luftstrom ausweichen.

Immerhin sind Heringe in der Lage, Erschütterungswellen und Geräusche wahrzunehmen. Im Aquarium treten Schreckreaktionen auf, wenn man an das Becken klopft, und in See zeigt das Echolot, daß Heringsschwärme in tiefere Wasserschichten tauchen, wenn ein Schiff über sie hinwegfährt. Für andere Fischarten fand BULL (1961) im Laborexperiment, daß sie auf den Ultraschall zwar nicht unmittelbar reagieren, ihn aber wahrnehmen und sich darauf dressieren lassen. BULL hält es daher nicht für ausgeschlossen, daß Fische durch das Echolot gewarnt werden, wenn sie nach ein- oder mehrmaligem Kontakt mit dem Netz den Lotschall mit der Schrecksituation assoziieren. STEINBERG (1957) hat die ältere Literatur über die Bedeutung der Geräuscherzeugung für die Fischerei zusammengestellt. Kritische Experimente sind jetzt an mehreren Instituten begonnen worden, einer ihrer Ausgangspunkte ist die Feststellung, welche Geräusche von den Fischen selbst erzeugt werden (Zusammenstellung u. a. bei FREYTAG 1961). BULL (1961) weist darauf hin, daß Kabeljaus während ihrer aggressiven Phase so heftig grunzen, daß man diese Geräusche zur Lokalisation von Fischansammlungen ausnützen könnte.

Von großem praktischen Interesse ist die Frage nach den Schwellenwerten der Lichtintensität, bei denen Ausweichmanöver vor der Netzwand gerade noch ausgeführt werden. In Ergänzung hierzu mußte der Spektralbereich ermittelt werden, in dem die Sehleistung des Herings optimal ist. Bei 500  $m\mu$  reagierten die Heringe am besten auf Hindernisse und Futter. Liegt in den Versuchsbecken die Lichtintensität unter  $10^{-3}$  bis  $10^{-4}$  lux, so können die meisten Heringe, auch wenn sie dunkeladaptiert sind, die Netzwände nicht mehr wahrnehmen, das Schwarmverhalten hört schon bei  $10^{-2}$ — $10^{-3}$  lux auf. Die Intensität, bei der die ersten Störungen der Reaktion auftreten, liegt aber 2—3 Zehnerpotenzen über derjenigen, bei der die Reaktion vollständig ausfällt. Die angegebenen Schwellenwerte liegen in der Mitte dieses Bereiches. Bei der Untersuchung älterer Heringe in größeren Becken ergaben sich höhere Schwellenwerte. Im Anschluß daran wurde die Lichtintensität in See während der schottischen Heringssaison von Mai bis August gemessen und das nächtliche Auflösen und die Neubildung von Heringsschwärmen auf dem Echogramm registriert. Die im Labor ermittelten Schwellenwerte für die Schwarmbildung stimmen mit den Beobachtungen annähernd überein. Während aber die Lichtwerte in 20—30 m Wassertiefe nachts nicht unter den Schwellenwert der Hindernisreaktion absanken, fingen die Boote in dieser Tiefe beträchtliche Mengen Hering. Die Ursachen für diese Diskrepanz sind unbekannt, sie sind entweder in Unterschieden zwischen den Licht- und Sichtverhältnissen im Aquarium und Meer zu suchen oder aber in dem weniger „aufmerksamen“ Verhalten großer Heringsschwärme (s. o. MOHR 1961), oder aber die Heringe wurden gescheucht, was ebenfalls ihre Hindernisreaktion herabsetzt (Tafel 6 b).

Versuche über das Verhalten der Fische gegenüber den Fanggeräten in See stoßen immer wieder auf besonders große Schwierigkeiten. Das wichtigste Untersuchungsverfahren ist die Vergleichsfischerei, bei der z. B. Netze verschiedener Maschenweite, Garnstärke oder Bauart in ihrer Fängigkeit miteinander verglichen werden. Diese

Arbeitsrichtung ist methodisch den Feldversuchen in der Landwirtschaft vergleichbar. Wie diese erfordern die Vergleichsfischereien eine sorgfältige Versuchsplanung und eine kritische statistische Bearbeitung der Ergebnisse. Sie sind belastet durch eine hohe Zufallsstreuung und durch Fehlerquellen, die in Änderungen der Milieubedingungen und im physiologischen Zustand der Fische begründet sind. In jüngster Zeit sind ergänzend zu den Vergleichsfischereien Beobachtungen durch Taucher, Unterwasserkameras und Unterwasserfernsehen getreten, die neuen Aufschluß über das Verhalten der Fische vor dem Netz bieten.

Eine Sonderstellung unter den biologischen Experimenten zur Fangtechnik nehmen die Arbeiten über die anlockende oder scheuchende Wirkung des Lichtes auf die Fische ein. In den tropischen und subtropischen Meeren hat die Lichtfischerei seit altersher eine erhebliche Rolle gespielt (Zusammenstellungen bei SCHÄRFE, 1953, KRISTJONSSON (ed.) 1959, MOHR 1960). Die physiologischen Grundlagen dieser Anlockung sind aber bis heute noch nicht voll geklärt, VERHEIJEN (1958) deutet sie im Sinne des Reafferenzprinzips.

Vor allem in Japan und den Mittelmeerländern, aber auch in Norwegen und Großbritannien, ist über das Verhalten der Fische gegenüber künstlichen Lichtquellen gearbeitet worden. Die meisten Versuche wurden an Schwarmfischen in See durchgeführt, indem man die Reaktionen der Fische gegenüber eingetauchten oder über Wasser hängenden Lampen mit dem Echographen oder durch Probefänge verfolgte. Offenbar ist das Verhalten von Fischart zu Fischart und unter verschiedenen Umweltbedingungen sehr unterschiedlich.

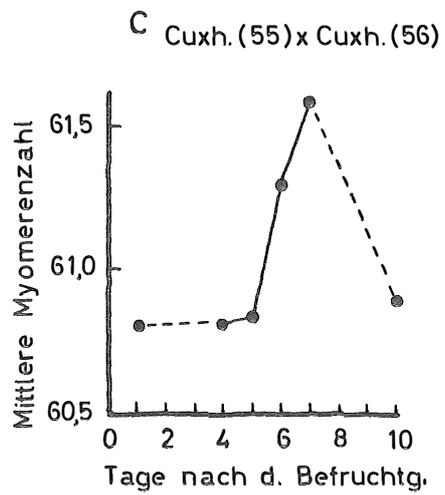
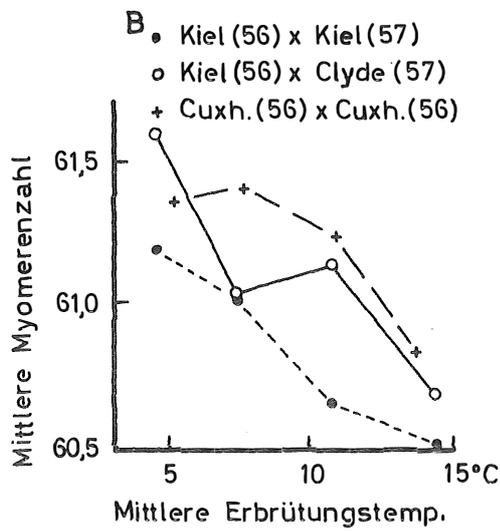
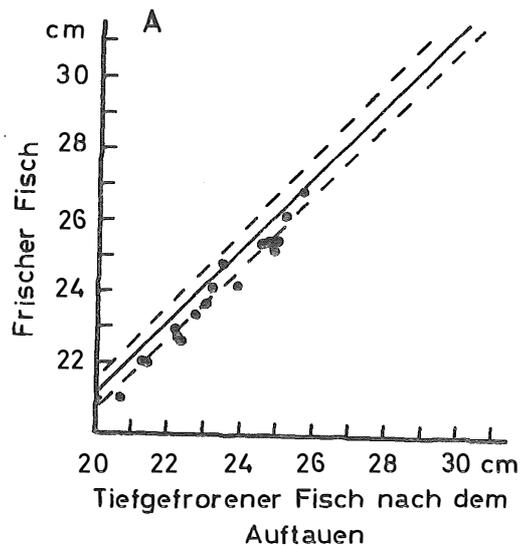
#### Experimente zur Methodik der marinen Fischereibiologie

Die meisten Routine-Methoden des Fischereibiologen sind aus der Notwendigkeit heraus entwickelt worden, mit möglichst einfachen Mitteln einen Überblick über den Aufbau der Fischbestände nach Alter, Körpergröße und Rassenzugehörigkeit zu gewinnen. Je eingehender in neuerer Zeit die Bestandsanalysen wurden, umso häufiger zeigte es sich, daß die gebräuchlichen empirisch entwickelten Untersuchungsverfahren bezüglich ihrer Zuverlässigkeit nicht ausreichen.

Die Längenmessung bei Fischen ist hierfür das einfachste Beispiel. Bei der statistischen Bearbeitung von Fangergebnissen werden oftmals Längenmessungen an frisch-gefangenen Fischen mit Messungen angelandeter, auf Eis gelagerter Fische und solchen, die nach dem Fang tiefgefroren waren, zusammengefaßt. Dies Verfahren schien zulässig, solange es nur darauf ankam, Längenunterschiede zwischen den einzelnen Altersgruppen u. ä. festzustellen. Neuerdings schenkt man aber den Unterschieden des Wachstums und besonders den zeitlichen Schwankungen in der Wachstumsgeschwindigkeit, im Hinblick auf den Einfluß von Veränderungen in der Bestandsdichte, im Nahrungsangebot und der Wassertemperatur, große Aufmerksamkeit. Ostsee-Heringe, die unmittelbar nach dem Fang gemessen und dann eingefroren wurden, waren nach dem Wiederauftauen signifikant kleiner (HEMPEL, unveröff.). SCHUBERT und SCHUMACHER (1962) führten in mehreren Versuchen umfangreiche Vergleichsmessungen an Nordseeheringen unter verschiedenen Lagerungsbedingungen durch und bestimmten die Schrumpfungsfaktoren. Diese liegen z. T. über den zur Unterscheidung verschiedener Wachstumsperioden herangezogenen Größendifferenzen (Tafel 7a).

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 7)

- A. Beziehung zwischen der Körperlänge frischgefangener und tiefgefrorener Heringe. Ausgleichsgraden und Grenzen des Vertrauensbereiches gelten für Nordseeheringe (aus SCHUBERT und SCHUMACHER 1962), die Punkte für Ostseeheringe, die weniger stark schrumpften.
- B. Abnahme der Myomerenzahl von Heringslarven in Abhängigkeit von der Erbrütungstemperatur.
- C. Einfluß eines 24stündigen Kälteschocks (5°C) auf die spätere Myomerenzahl. Erbrütung bei 10°C. Nur wenn der Temperaturschock im zweiten Drittel der Inkubationszeit erfolgte, resultierte eine erhöhte Myomerenzahl.



Tafel 7 (zu G. Hempel)

Die Zuverlässigkeit der Bestands- und Wachstumsuntersuchungen in der marinen Fischereibiologie hängt in erster Linie von einer exakten Altersbestimmung ab. Sie beruht meist auf dem Auszählen der abwechselnd auftretenden hyalinen und opaken Ringstrukturen auf Schuppen, Otolithen und Knochen. Bei manchen Fischarten treten in wechselnder Häufigkeit Unregelmäßigkeiten im Jahresgang der Ringbildung auf, die die Altersbestimmung erschweren oder ganz unmöglich machen. Das gilt besonders bei den in zunehmendem Maße untersuchten ozeanischen und tropischen Fischen und bei Küstenformen. Über die Struktur der Ringe ist zwar einiges bekannt, aber kaum etwas über die Faktoren, die darüber entscheiden, ob eine hyaline oder opake Struktur entsteht. Besonders die Bedeutung von Temperatur und Nahrung ist noch nicht geklärt. Aquariumsversuche an Jungheringen (HEMPEL, unveröff.) zeigten, daß auch im Sommer unter ungünstigen Bedingungen hyaline „Winterringe“ angelegt werden können. Es entstehen dabei Bilder, wie sie bei Heringen, die in Küstengewässern aufwachsen, nicht selten sind (HEMPEL, 1958).

Ähnliche Versuche zur Temperaturabhängigkeit der Ringbildung auf Schuppen und Otolithen sind von DANNEVIG (1956) an jungen Kabeljaus durchgeführt worden.

Zur Markierung schmaler Zonen auf den Hartgebilden wird neuerdings Bleiazetat verwendet (HIYAMA u. ICHIKAWA 1959), auch wird an die kurzfristige Verfütterung radioaktiver Substanzen zum gleichen Zwecke gedacht.

Zur Trennung des Einflusses von Temperatur und Fütterung auf die Ringbildung sollte bei gleichem Nahrungsangebot und unter sonst gleichen Lebensbedingungen eine Gruppe von einjährigen Heringen dauernd bei 6°C, die andere bei 12°C gehalten werden. Dieser Versuch scheiterte, da die warm gehaltenen Heringe im Winter nicht fraßen und teilweise eingingen, während umgekehrt im Sommer die kalt gehaltenen Tiere kaum Nahrung aufnahmen. Auch nach mehr als halbjähriger Hälterung im temperaturkonstanten, künstlich belüfteten Raum schienen die juvenilen Heringe einen Jahresgang der Temperaturpräferenz bewahrt zu haben.

Für die Bestands- und Rassenuntersuchungen beim Hering spielen Wirbelzählungen eine zentrale Rolle. Seit langem wird diskutiert, ob die Wirbelzahl genotypisch fixiert ist, oder ob sie der Heringslarve durch die Umwelt aufgeprägt wurde. Seit den Arbeiten von TANING über die Modifikabilität der Wirbelzahl bei der Meerforelle sind für mehrere Fischarten Umwelteinflüsse auf die meristischen Merkmale nachgewiesen worden (Zusammenfassungen: TANING 1952, BLAXTER 1958, HEMPEL u. BLAXTER 1961). Beim Hering erwies sich die Aufzucht als schwierig, so daß zuerst nur der Nachweis gelang, daß die Myomerenzahl von der Wassertemperatur abhängig ist (HEMPEL 1953, BLAXTER 1957). Während die hohe Wassertemperatur die Myomerenzahl senkt, wirkt hoher Salzgehalt positiv auf die Myomerenzahl. Neuere Versuche (HEMPEL u. BLAXTER 1961) zeigten, daß die Segmentierung und damit die Anlage der meristischen Merkmale während einer kurzen kritischen Phase, etwa in der Mitte der Eientwicklung, temperatursensibel ist. Ob auch noch während der frühen Larvenzeit Umweltreize die Ausbildung der meristischen Merkmale beeinflussen, ist noch nicht bekannt. Schließlich konnten einige Heringslarven unter kontrollierten Bedingungen bis zur Wirbelbildung aufgezogen werden. Wie nach den Myomerenzählungen zu erwarten, ergab sich eine negative Relation zwischen der Wirbelzahl und der Erbrütungstemperatur. Kreuzungen von Eiern des Ostseeherings mit tiefgefrorenem gelagertem Spermium des Clyde-Herings zeigten neben der genannten Plastizität auch den Einfluß der Rassenzugehörigkeit auf die meristischen Merkmale (Tafel 7 b, c).

Im Lichte dieser Versuche läßt sich die Frage nach der Brauchbarkeit von Wirbelzählungen dahingehend beantworten, daß es zwar möglich ist, die großen Heringsrassen durch die mittleren Wirbelzahlen zu identifizieren. Der Atlanto-skandinavische Hering hat im Mittel mehr als 57 Wirbel, der Nordsee-Bankhering 56,5, der Ostseehering und die Frühjahrslaicher der Nordseeküsten zwischen 55 und 56 Wirbel. Ferner lassen sich genauere Herkunftsangaben machen, wenn sich die einzelnen Laichplätze in ihren Temperaturbedingungen deutlich unterscheiden, in sich aber von Jahr zu Jahr

einigermaßen konstant sind. Unter solchen Umständen können wir mit signifikanten Unterschieden in der Wirbelzahl bei den Abkömmlingen verschiedener Laichgemeinschaften rechnen. Der Wert der Wirbelzählungen läßt sich oft durch die Kombination mit andern meristischen und morphometrischen Merkmalen erhöhen. Bei Analysen innerhalb der Rassen etwa zum Nachweis niedrigerer systematischer Einheiten, die sich nur geringfügig in ihrer mittleren Wirbelzahl unterscheiden, muß mit einer Maskierung durch die Umweltabhängigkeit der meristischen Merkmale gerechnet werden.

Die Erbrütungsversuche mit Heringslaich verschiedener Herkunft haben erhebliche physiologische Unterschiede zwischen den einzelnen Rassen aufgedeckt. So bestehen Unterschiede in der Salzgehaltstoleranz der Befruchtung: Eier des Norwegherings ließen sich nicht bei Salzgehalten unter 5 ‰ befruchten. Auch kleben diese Eier in niedrigen Salzgehalten nicht am Substrat fest. Beim Ostseehering stört dagegen niedriger Salzgehalt die Befruchtung nicht und seine Eier kleben auch im Süßwasser fest. Zweifellos sind die Rassenunterschiede in der Zahl und Größe der Eier sowie in der Biologie der jungen Larvenstadien deutlicher als manche der zur Rassengliederung verwendeten morphologischen Merkmale.

In den letzten zehn Jahren hat die experimentelle Arbeitsrichtung in der marinen Fischereibiologie einen großen Aufschwung erfahren. Heute sind physiologische und ökologische Experimente unentbehrliche Hilfsmittel zur Klärung fischereibiologischer Probleme geworden. Die Schwierigkeit und der Reiz dieser Versuche liegt darin, daß sie zwar von einem aktuellen, die Nutzung der marinen Fischbestände betreffenden Problem ausgehen, sich aber bald allgemeineren biologischen Fragen gegenüber sehen, die leicht von dem Ausgangsproblem ablenken. Eine Zusammenarbeit mit Zoologen, Biochemikern, Physiologen und Limnologen ist daher sehr zu begrüßen, es würden dabei nicht nur die Fischereibiologen profitieren.

## Diskussion

ELSTER (Freiburg):

Die Abhängigkeit der Fischbrut von einer ausreichenden Planktonkonzentration ist bei Süßwasserfischen wohl bekannt. EINSELE hat 1941 einige Bedingungen genannt, die für genügenden Futtererwerb der Jungfische einiger Salzkammergut-Coregonen erforderlich sind. In unserem Falkauer Arbeitskreis hat Herr BRAUM gerade seine Dissertation über die Frage der Entwicklung der ersten Fanghandlungen der Jungfische von Hecht, Coregonen und Forellen abgeschlossen. Es handelt sich hier um die Frage nach der für das Überleben der Brut erforderlichen Futterkonzentration und Lichtmenge unter verschiedenen Außenbedingungen und bei verschieden vorbehandelten Tieren. Dabei wurde geprüft, ob die Fanghandlungen in der individuellen Entwicklung heranreifen und sich von selbst koordinieren oder ob sie erlernt werden müssen. Nach den Ergebnissen des Herrn BRAUM handelt es sich überwiegend um einen Reifungsprozeß. Auch die Größe des Beuteraumes wurde bestimmt. Bei der künstlichen Bewirtschaftung von Binnengewässern kann man diese Gefahrenmomente, welche durch das Zusammenreffen der kritischen Jungfischperiode und geringer Planktonkonzentration entstehen, durch künstliche Erbrütung und Anfütterung umgehen. KRIEGSMANN hat bekanntlich die praktische Konsequenz aus unseren früheren Untersuchungen gezogen und den Planktonreichtum von Seenabflüssen zu automatischen Fütterungsanlagen ausgenützt oder durch Motor- und Schiffsschraube in im See verankerten Anfütterungsanlagen konzentriert. Im Meer aber mag die Dichte mancher Fischpopulationen nicht so sehr durch die Produktivität derjenigen Gebiete bedingt sein, in welchen die fangfähigen Fische leben, als vielmehr durch die von Jahr zu Jahr wechselnden Aufwuchsbedingungen für die Jungfische.

## Literaturverzeichnis

- BENNETT, G. W. (1951): Experimental large mouth bass management in Illinois. *Transact. Americ. Fish. Soc.* **80**, 231—239. — BEVERTON, R. J. H. u. S. J. HOLT (1957): On the dynamics of exploited fish populations. Her Majesty's Stat. Office, London. — BIBOV, N. E. (1960): Acclimatization of Salaka (Baltic Herring) *Clupea harengus membras* L. in the Aral Sea. *Int. Conseil Explor. Sea*, C. M. 1960, Herring Cttee, No. 135. — BISHAI, F. R. u. G. HEMPEL (1958): Zur Beziehung von Wassergehalt und Längen-Gewichtskoeffizient bei Schollen (*Pleuronectes platessa* L.). *Mitt. Inst. Fischereibiologie, Univ. Hamburg* **8**, 1—10. — BLAXTER, J. H. S. (1957): Herring rearing III. The effect of temperature and other factors on myotome counts. *Mar. Res. Scot.*, No. 1, 1—16. — BLAXTER, J. H. S. (1958): The racial problem in herring from the viewpoint of recent physiological evolutionary and genetical theory. *Rapp. Cons. Explor. Mer* **143**, 10—19. — BLAXTER, J. H. S. u. G. HEMPEL (1961): Biologische Beobachtungen bei der Aufzucht von Heringsbrut. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **7**, 260—283. — BLAXTER, J. H. S., F. G. T. HOLLIDAY u. B. B. PARRISH (1958): Some preliminary observations on the avoidance of obstacles by herring. *Proc. Indo-Pacific Fish. Council (III)*, 46—49. — BLAXTER, J. H. S. u. B. B. PARRISH (1959): Observations on the avoidance of netting by herring in aquaria. *Int. Council Explor. Sea*, C. M. 1959, Compar. fish. Cttee, No. 18. — BLAXTER, J. H. S., B. B. PARRISH u. P. S. MEADOWS (1960): The reaction of herring to moving obstacles. *Int. Council Explor. Sea*, C. M. 1960, Compar. fish. Cttee, No. 16. — BREDER, C. M. (1959): Studies on social groupings in fishes. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.* **117**, 397—481. — BROWN, M. E. (1957): The physiology of fishes. Academic press, New York. — BÜCKMANN, A. (1952): Vorläufige Mitteilung über Fütterungs- und Wachstumsversuche mit Schollen im Aquarium. *Mitt. Fischereibiologie, Abt. Max-Planck-Inst. Meeresbiologie, Wilhelmshaven* **1**, 8—20. — BUDDENBROCK, W. v. (1936): What physiological problems are of interest to the marine biologist in his studies of the most important species of fish. *Rapp. Cons. Int. Explor. Mer* **101**, Part 1, 1—14. — BUDDENBROCK, W. v. (1940): Die physiologischen Arbeiten für die Deutsche wissenschaftliche Kommission für Meeresforschung. *Ber. Wiss. Komm. Meeresforsch.* **9**, 218—222. — BULL, H. O. (1961): The role of Ethology in Oceanography in: M. Sears (ed.), *Oceanography*. Americ. Assoc. Advancement Science, Washington, D. C. — BULL, H. O. u. V. M. BRAUN (1959): Reproductive and aggressive behaviour in cod. *Challenger Soc. Ann. Rep.* **3** (II), 27. — CREUTZBERG, F. (1961): On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. *Netherlands J. Sea Res.* **1**, 257—338. — CRONHEIM, W. (1908—11): Gesamtstoffwechsel der kaltblütigen Wirbeltiere. *Z. Fischerei* **15**, 319—370. — DANNEVIG, A. (1956): The influence of temperature on the formation of zones in scales and otoliths of young cod. *Fiskeridir. Skr.* **11**, No. 7. — DAWES, B. (1930/31): Growth and maintenance in plaice (*Pleuronectes*), Parts I—III. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **17**, 103—174, 877—948, 949—975. — DEMOLL, R. u. O. GASCHOTT (1932): Untersuchungen über den Stoffwechsel von Süßwasserfischen mit besonderer Berücksichtigung des Karpfens. *Int. Rev. Hydrobiol. Hydrographie*. **26**, 281—292. — ELSTER, H.-J. (1944): Über das Verhältnis von Produktion, Bestand, Befischung und Ertrag sowie über die Möglichkeit einer Steigerung der Erträge, untersucht am Beispiel der Blaufelchenfischerei des Bodensees. *Z. Fischerei* **42**, 169—357. — FREYTAG, G. (1962): Die bisherigen Kenntnisse über tierische Lauterzeugung im Unterwasserraum. *Prot. Fischereitechnik* **7**, 175—201. — GRAY, J. (1926/28): The Growth of fish, I u. II. *J. Exptl. Biol.* **4**, 215—225 und **6**, 110—124. — HEMPEL, G. (1953): Die Temperaturabhängigkeit der Myomerenzahl beim Hering (*Clupea harengus* L.). *Naturwissensch.* **40**, 467/8. — HEMPEL, G. (1959): Zum Wachstum der Otolithen bei Jungheringen. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **6**, 241—259. — HEMPEL, G. u. J. H. S. BLAXTER (1961a): On the condition of herring larvae. *Int. Counc. Explor. Sea*, C. M. 1961, Herring Sympos. No. 34. — HEMPEL, G. u. J. H. S. BLAXTER (1961b): The experimental modification of meristic characters in herring (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. Int. Explor. Mer* **26**, 336—346. — HEMPEL, G. u. D. SAHRHAGE (1961): Neuere Modellvorstellungen über die Dynamik der Grundfischbestände. *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.* **16**, 51—89. — HIYAMA, J. u. R. ICHIKAWA (1959): A method to mark the time in the scales and other hard tissues of fishes to see their growth. *Jap. J. Ichthyol.* **2**, 156. — IVLEV, V. S. (1960): On the utilization of food by planktophage fishes. *Bull. Math. Biophys.* **22**, 371—389. — JOB, S. V. (1955): The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. *Publ. Ontario Fish. Res. Lab.* No. 73, 1—39. — JONES, R. (1959): A method of analysis of some tagged haddock returns. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* **25**, 58—72, (1959). — KÄNDLER, R. (1952): 20 Jahre Schollenschonzeit in der Ostsee. *Fischereiwelt* 1952, H. 3. — KINNE, O. (1960): Growth, Food intake and Food conversion in an euryplastic fish exposed to different temperatures and salinities. *Physiol. Zool.* **33**, 288—317. — KOTTHAUS, A. (1960): Vorläufige Ergebnisse der deutschen Seezungenmarkierungen im Jahre 1959. *Allg. Fischwirtschaftsztg.* 1960, 12—14. — LASKER, R. u. THEILACKER, G. H. (1962): Oxygen consumption and osmoregulation by single Pacific sardine eggs and larvae (*Sardinops caerulea* Girard). *J. Cons. Int. Explor. Mer.* **27**, 25—33. — LUNDBECK, J. (1960): Aquarienversuche zur Theorie der Befischung. (Referat zu Silliman and Gutsell, 1958). *Arch. Fischwiss.* **10**, 222—224 (1960). — MOHR, H. (1960): Zum Verhalten der Fische gegenüber Fanggeräten. *Protok. Fischereitechnik* **6**, 296—

327. MOHR, H. (1961): Note on the behaviour of herring in a round tank. Int. Counc. Explor. Sea, C. M. 1961, Comp. Fish. Cttee, No. 86. — NEUHAUS, E. (1931): Schollenhälterung in ortsfesten Becken. Z. Fischerei 29, 611—666. — NISHIMURA, S. (1957): Some considerations regarding the amount of food, daily taken by an early postlarvae of sardine. Ann. Rep. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab. 3, 77—84. — NÜMANN, W. (1959): Das Wachstum der Blaufelchen und seine Berechnung bei Erfassung aller Individuen der einzelnen Jahrgänge in Abhängigkeit von der Stärke des Jahrgangs, den jährlich variierenden Außenfaktoren, der Eutrophierung und den regionalen Unterschieden des Sees. Arch. Fischereiwiss. 10, 5—20. — NÜMANN, W. (1960): Das Problem der Ertragssteigerung und Überfischung in der Blaufelchenfischerei am Bodensee. Z. Fischerei 10, 241—252. — PRITCHARD, A. W., E. FLOREY u. H. W. MARTIN (1960): Relationship between metabolic rate and body size in an elasmobranch (*Squalus suckleyi*) and in a teleost (*Ophiodon elongatus*). J. Mar. Res. 17, 403—411. — RICKER, W. E. (1952): Numerical relations between abundance of predators and survival of prey. Canad. Fish. Culturist 13, 1—5. — RICKER, W. E. (1958): HANDBOOK of computations for biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 119, 1—300. — SCHÄFER, W. (1955): Über das Verhalten von Jungfischschwärmen im Aquarium. Arch. Fisch. wiss. 6, 276—287. — SCHÄFER-CLAUS, W. (1961): Lehrbuch der Teichwirtschaft, 2. Aufl. Parey, Berlin u. Hamburg. — SCHÄRFE, J. (1953): Über die Verwendung künstlichen Lichtes in der Fischerei. Protok. Fischereitechnik H. 8, 1953. — SILLMAN, R. P. u. J. S. GUTSELL (1958): Experimental exploitation of fish populations. U. S. Fish Wildlife Serv. Fish. Bull. 58, No. 133. — STEINBERG, R. (1961): Die Fängigkeit von Kiemennetzen für Barsch, *Perca fluviatilis* L., und Plötze, *Rutilus rutilus* (L.) in Abhängigkeit von den Eigenschaften des Netzmaterials, der Netzkonstruktion und der Reaktion der Fische. Mitt. Inst. Fischereibiologie. Univ. Hamburg 11, 47—64. — STEINBERG, R. (1957): Unterwassergeräusche und Fischerei. Protok. Fischereitechnik 4, 216—249. — STIEVE, H. (1961): Sinnesphysiologische Betrachtungen über die Orientierung der Meerestiere bei ihren Wanderungen. Helg. Wiss. Meeresunters. 8, 155—166. — SWINGLE, H. S. (1951): Experiments with various rates of stocking blue gills, *Lepomis macrochirus* Rafinesque, and Largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Lacépède) in ponds. Trans. Americ. Fish. Soc. 80, 218—230. — TÄNING, Å. V. (1952): Experimental study of meristic characters in fishes. Biol. Rev. 27, 169. — VERHEIJEN, F. J. (1958): The mechanisms of trapping effect of artificial light sources upon animals. Arch. neerland Zool. 13, 1—107. — VERWEY, J. (1960): Über die Orientierung wandernder Meerestiere. Helgol. Wiss. Meeresunters. 7, 51—92. — WINBERG, G. G. (1956): Rate of metabolism and food requirements of fishes. Minsk (in Russisch); Englische Übersetzung in: Fish. Res. Bd. Canada, Translation Series No. 194, 1960. — WUNDSCH, H. H. (1931): Nahrung, Verdauung und Stoffwechsel der Fische. Handb. Ernähr. u. Stoffwechsel landwirtschaftl. Nutztiere, III.

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

- Abb. 1: Tagesrhythmen der chemischen Faktoren in einem Aquarium mit Grünalgenbewuchs, ohne Tiere.  
Obere Reihe: Wetter, offener Kreis: Sonnenschein, schwarzer Kreis: bedeckter Himmel, schraffiert: Nacht. W.T.: Wassertemperatur, Salzgehalt: 30,04‰.
- Abb. 2: Verdunklung eines Aquariums mit Grünalgenbewuchs. Schwarz: Verdunklung. Salzgehalt: 32,29‰.