

Erbrütung der Eier von Dorsch (*Gadus morhua*), Flunder (*Pleuronectes flesus*) und Scholle (*Pleuronectes platessa*) unter kombinierten Temperatur- und Salzgehaltsbedingungen*

H. VON WESTERNHAGEN

*Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg;
Hamburg 50, Deutschland (BRD)*

ABSTRACT: Rearing the eggs of cod (*Gadus morhua*), flounder (*Pleuronectes flesus*) and plaice (*Pleuronectes platessa*) under combined temperature and salinity conditions. Eggs of Baltic cod (*Gadus morhua* L.), flounder (*Pleuronectes flesus* L.) and plaice (*Pleuronectes platessa* L.) have been reared under combined temperature and salinity conditions (0°–16° C, 7‰–42‰ S). Combined temperature and salinity influences on embryonic development were investigated. Optimum temperatures for the rearing of cod eggs range from 4° to 8° C, and optimum salinities from 20‰ to 33‰ S. Flounder eggs develop best at 4° C and in 33‰ S, and plaice eggs at 6° C and in 20‰ S. Suboptimum conditions result in lower percentages of larval hatching and survival, and increased morphological anomalies such as curvature of tail and body. Low salinities (20‰ and 15‰ S) cause swollen yolk sacs which, in experiments with flounder eggs, lead to jaw deformities. Rearing at low salinity decreases speed of development. Optimum salinity varies as a function of incubation temperature and influences variations in optimum rearing temperature. Extremely low salinities (20‰ and 15‰ S) are tolerated best at optimum or lower temperatures. From the results of these experiments it can be concluded that brackish water races of these fishes are likely to exist in the Baltic Sea.

EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG

Temperatur und Salinität sind neben Sauerstoffgehalt und Licht die physiologisch wichtigsten Faktoren im Leben von See- und Brackwasserorganismen. Auf Grund zahlreicher Untersuchungen ist deutlich geworden, daß insbesondere Temperatur und Salinität zusammen betrachtet werden müssen, wenn die Reaktion von Wasserorganismen auf Temperatur oder Salzgehalt ihrer Umwelt untersucht werden soll. Die komplexe Korrelation zwischen der biologischen Wirkung dieser beiden Faktoren wird besonders in den Arbeiten von REMANE (1940, 1958), KINNE (1954, 1956, 1963, 1964a) und

* Diese Arbeit wurde als Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. K. LILLELUND am Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg angefertigt. Für die Drucklegung wurde die Arbeit geringfügig gekürzt und in ihrem Wortlaut abgeändert.

SCHLIEPER (1958) zum Ausdruck gebracht. Die Temperatur vermag die Wirkung eines bestimmten Salzgehaltes zu verändern und den Salinitätstoleranzbereich eines Organismus ebenso zu verschieben, wie der Salzgehalt die Temperaturtoleranzgrenzen verkleinern, erweitern oder verändern kann (KINNE 1963).

Untersuchungen über die Temperaturtoleranz sich entwickelnder Eier mariner Fischarten sind schon in großem Umfang durchgeführt worden. Es soll hier nur an die Arbeiten von DANNEVIG (1895) an *Gadus morhua*, *Gadus merlangus*, *Gadus aeglefinus*, *Pleuronectes platessa* und *Pleuronectes flesus*, BONNETT (1939) an *Gadus morhua*, BLAXTER & HEMPEL (1961) an *Clupea harengus* und FORRESTER (1964) an *Gadus macrocephalus* erinnert werden.

Erbrütungsversuche unter variierten Salzgehalts- und Temperaturbedingungen sind besonders an den Eiern des Herings (*Clupea harengus* und *Clupea pallasii*) von McMAYN & HOAR (1953), GALKINA (1957), HOLLIDAY & BLAXTER (1960) und HOLLIDAY (1965) vorgenommen worden. Es liegen jedoch auch Untersuchungen von JOHANSEN & KROGH (1914) an den Eiern von *Gadus morhua* und *Pleuronectes platessa*, HOLLIDAY (1965) an *Gadus callarias* und *Pleuronectes platessa*, FORRESTER & ALDERDICE (1966) an *Gadus macrocephalus* und ALDERDICE & FORRESTER (1968) an *Parophrys vetulus* unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Wirkung von Temperatur und Salzgehalt vor.

Die in jenen Versuchen simulierten hydrographischen Extrembedingungen treten kaum auf, wenn Fischeier zur Hauptlaichzeit an den europäischen oder amerikanischen Atlantikküsten abgelegt werden. In den Randmeeren finden die dort lebenden marinen Fische jedoch während des ganzen Jahres extreme hydrographische Bedingungen vor. Hierdurch werden besonders die Embryonal- und Larvalentwicklung stenothermer und stenohaliner Arten beeinflusst, worauf die Beobachtungen von APSTEIN (1911) und MIELCK & KÜNNE (1935) hinweisen, die im Plankton der Ostsee regelmäßig abgestorbene Fischeier fanden. Im Nordseep plankton werden nur vereinzelt tote Fischeier beobachtet (MARX & HENSCHEL 1941). Eine genauere Untersuchung der Wirkung von Temperatur und Salzgehalt auf die Eier verschiedener Ostseefische erschien daher wünschenswert.

Tabelle 1

Untersuchte Salzgehalts-Temperaturkombination für Dorsch-, Flunder- und Scholleneier

Temperatur (° C)	Salinität (‰)						
	42	33	30	25	20	15	10
0°	0/42	0/33	0/30	0/25	0/20	0/15	0/10
2°	2/42	2/33	2/30	2/25	2/20	2/15	2/10
4°	4/42	4/33	4/30	4/25	4/20	4/15	4/10
6°	6/42	6/33	6/30	6/25	6/20	6/15	6/10
8°	8/42	8/33	8/30	8/25	8/20	8/15	8/10
10°	10/42	10/33	10/30	10/25	10/20	10/15	10/10
13°	13, 16	13, 16	13, 16	13, 16	13, 16	13, 16	13, 16
16°	19/42	19/33	19/30	19/25	19/20	19/15	19/10
19°							

Die vorliegende Arbeit untersucht die Embryonal- und Larvalentwicklung von *Gadus morhua* L., *Pleuronectes flesus* L. und *Pleuronectes platessa* L. unter kombinierten Salzgehalts- und Temperaturbedingungen. Besondere Beachtung soll dabei folgenden Fragen geschenkt werden: (1) Wann und unter welchen Bedingungen sterben Embryonen und Larven ab? (2) Zeigen sich während der Ontogenese morphologische Unterschiede an Embryonen und Larven, die unter verschiedenen Temperatur- und Salzgehaltsbedingungen erbrütet werden? (3) Wie hoch ist der Prozentsatz der geschlüpften und der lebensfähigen Larven bei den verschiedenen Temperatur- und Salzgehaltskombinationen? (4) Tritt bei abnehmendem Salzgehalt des Erbrütungsmediums Entwicklungsverlangsamung auf?

Auf Grund der Verbreitung von *Gadus morhua*, *Pleuronectes flesus* und *Pleuronectes platessa* (MUUS & DAHLSTRÖM 1965) und einem Vergleich mit der zur Laichzeit im gesamten Verbreitungsgebiet herrschenden hydrographischen Situation (SCHOTT 1942) wurden die untersuchten Salzgehalts- und Temperaturkombinationen für die Embryonalentwicklung zusammengestellt (Tab. 1). Um eine Aussage über die Reaktion der Eier bei extrem hohen Salzgehalten zu bekommen, wurde außerdem noch bei 42 ‰ S erbrütet.

METHODIK

Versuchs-anordnung

Die nachfolgend geschilderten Untersuchungen wurden im Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg durchgeführt.

Die Eierbrütung erfolgte in Glasgefäßen von 300 ccm Inhalt. Die Gläser hingen in einem Wasserbad, das durch Kühlen und thermostatgeregeltes Gegenheizen auf der gewünschten Temperatur gehalten wurde. Die Heizer arbeiteten auf $\pm 0,1^{\circ}$ C genau. Alle Gläser wurden einzeln über Lüftersteine belüftet (vgl. Abb. 1). Der O_2 -Gehalt des Erbrütungswassers lag während der Versuche bei 100 ‰ Sättigung (O_2 -Bestimmung nach WINKLER).

Das Einstellen der benötigten Salzgehalte erfolgte durch Verdünnen von Atlantikwasser (36,2 ‰ S) mit entchlortem Hamburger Leitungswasser und Kontrolle mittels Aräometer (Einstellgenauigkeit $\pm 0,1$ ‰ S). Um eine Salinität von 42 ‰ S zu erreichen, wurde das Atlantikwasser über drei Monate langsam eingedunstet.

Das Erbrütungswasser und die Gläser wurden jeden Tag gewechselt. Die Eier wurden zweimal täglich kontrolliert. Hierzu wurden aus jedem Glas Proben zwischen 5 und 15 Stück entnommen und unter dem Mikroskop in einem temperierten Blockschälchen beobachtet. Bei jeder Kontrolle wurden die abgestorbenen Eier gezählt und entfernt.

Material

Gadus morhua: Am 6. 3. 1968 und am 17. 4. 1969 wurden im Fehmarnbelt laichreife Dorsche mit dem Schleppnetz aus 20 m Tiefe gefangen. Die Oberflächentempera-

tur betrug 4° – 5° C. Die Tiere wurden in offenen Kunststoffwannen gehältert und innerhalb von 5 Stunden nach Hamburg ins Labor gebracht. Bei der Ankunft im Labor betrug die Wassertemperatur $6,2^{\circ}$ C. Die noch sehr vitalen Tiere wurden sofort abgestreift und die Eier trocken besamt. Danach wurden $\frac{1}{2}$ –2 ccm des Ei-Sperma-Gemischs in die Gläser mit den temperierten Salzlösungen eingebracht. Insgesamt wurden

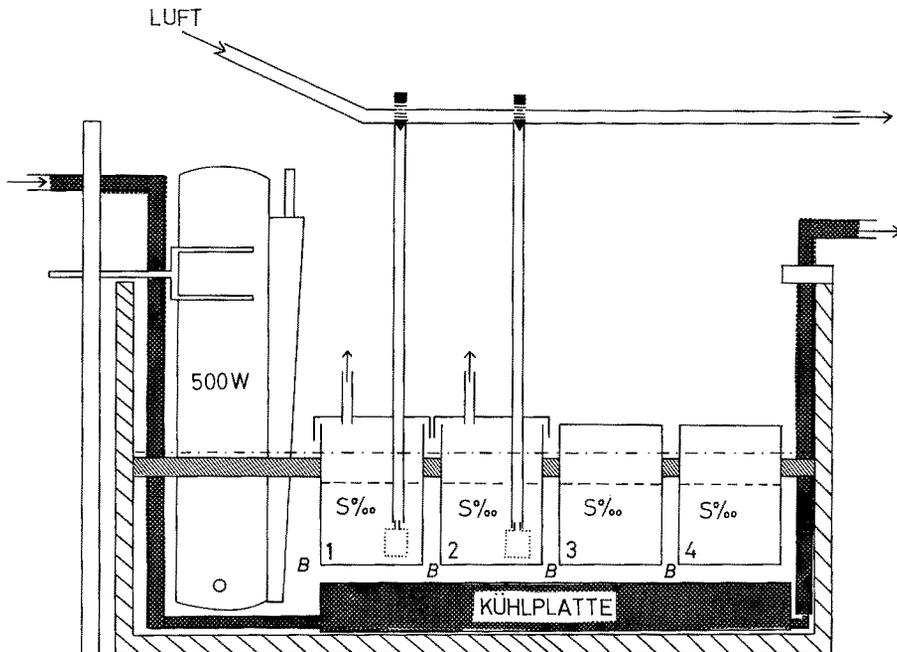


Abb. 1: Vier Erbrütungsgläser in den Rost (schraffiert) eingehängt. 3 und 4 Gläser für Wasserwechsel; B Wasserbad

drei Versuchsreihen durchgeführt. Das Material für den Versuch vom 6. 3. 1968 (Versuch 1) stammte von einem 5jährigen Weibchen von 83 cm Länge und einem 4jährigen, 65 cm langen Männchen. Die Zahl der in die Erbrütungsgefäße eingebrachten Eier lag zwischen 600 und 1600. Eier und Sperma der Versuche 2 und 3 vom 17. 4. 1969 stammten von je zwei 4jährigen Weibchen (75 und 66 cm Länge) und einem 3jährigen, 49 cm langen Männchen. In jedem Glas wurden zwischen 200 und 600 Eier erbrütet.

Pleuronectes flesus: Die Flundern wurden zusammen mit den Dorschen der 2. und 3. Versuchsreihe am 17. 4. 1969 im Fehmarnbelt mit dem Schleppnetz in 20 m Tiefe gefangen. Die laichreifen Tiere wurden gemeinsam mit den Gadiden nach Hamburg gebracht und die abgestreiften Eier trocken besamt. Es wurden zwei Versuchsreihen mit homogenem Material durchgeführt. In jedem Erbrütungsglas befanden sich 300–600 Eier.

Pleuronectes platessa: Die für die Untersuchung verwendeten Schollen wurden am 5. 2. 1969 in der Eckernförder Bucht in Stellnetzen gefangen und vor dem Abtransport nach Hamburg 5 Stunden in der Bünn eines Fischkutters gehältert (Wassertemperatur

ca. 2⁰–3⁰ C). Obwohl das 31 cm lange weibliche Tier laichreif schien, flossen die Eier schwer ab. Um ausreichend Material zu bekommen, wurde das Tier getötet, die Gonaden herauspräpariert und an ihrem Ende aufgeschnitten. Nun konnten die sich im inneren Teil der Gonade ansammelnden Eier leichter abfließen. Das Eimaterial wurde trocken besamt. Für die Scholle konnte wegen Materialmangels nur eine Versuchsserie durchgeführt werden. Die Anzahl der erbrüteten Eier betrug pro Versuch 130–230 Stück.

UNTERSUCHUNGEN UND ERGEBNISSE

Die Bestimmung der embryonalen Entwicklungsstadien wurde nach der von WESTERNHAGEN (1968) aufgestellten Entwicklungsreihe für Schellfischembryonen (*Melanogrammus aeglefinus*) durchgeführt. Diese basiert auf der gebräuchlichen Einteilung der Embryonalentwicklung pelagischer Seefischeier in sechs Entwicklungsstadien (Ia, Ib, II, III, IV und V).

Nach dieser Methode ergaben sich für die von mir untersuchte Embryonal- und Larvalentwicklung von *Gadus morhua*, *Pleuronectes flesus* und *Pleuronectes platessa* 17 Stadien. Zur Bestimmung der Inkubationsdauer wurde der Tag, an dem 50 % aller geschlüpften Larven die Eihüllen verlassen hatten, als Schlupfzeitpunkt betrachtet. In den Fällen, in denen alle Tiere sofort nach dem Schlüpfen abstarben, wurde kein Schlupfzeitpunkt festgelegt. Die später erwähnte „Überlebensrate“ wird auf das V β -Stadium (Mauldurchbruch) bezogen.

Gadus morhua

Entwicklungsstadien des Kabeljaueies

Folgende Stadien können unterschieden werden:

- Ia α Furchungsstadien (bis 64 Zellen);
- Ia β Kalottenbildung (nach LIEDER 1957);
- Ia γ Keimscheibe linsenförmig;

Gastrulation (Dotter wird vom Blastoderm umwachsen)

- Ib α Frühgastrulation;
- Ib β Gastrulation;
- Ib γ Späte Gastrulation;

Embryo bis zu 180° um den Dotter gewachsen

- II α Primitivstadium;
- II β Kopf und Augenblasen deutlich abgesetzt, Blastoporus offen;
- II γ Auftreten der Pigmentierung, Myomerenbildung;
- II δ Augenlinsen werden angelegt, Pigmentflecken vergrößern sich, Verschluss des Blastoporus, Caudalregion pigmentfrei, Hirnblase geschlossen;

Embryo umspannt 180⁰–270⁰ des Dotters

- III α Augenlinsen abgeschnürt, Gehörblasen ausgebildet, Chromatophoren in zwei ventralen Reihen angeordnet, Pectoralenanlagen erkennbar;
- III β Flossensaum erkennbar, Herz angelegt (bewegt sich noch nicht);
- III γ Caudaler Flossensaum deutlich, Darm zwischen den Pectoralenanlagen erkennbar, Herz bewegt sich langsam;

Embryo umspannt 270⁰–360⁰ des Dotters

- IV α Breiter Flossensaum, Herz beginnt (noch unregelmäßig) zu pulsieren, vereinzeltes Auftreten von Augenpigment, erste Eigenbewegung des Embryos;
- IV β Regelmäßiger Herzschlag, Augenpigment zu erkennen, Pectoralen deutlich abgesetzt, schlagen ab und zu, kräftige Schwanzbewegung, Schlupfbeginn;

Larvale Weiterentwicklung

- V α Larve gestreckt, ohne Maul, Dotter groß, Larve hängt rücklings am Dotter, Aktivität gering;
- V β Maul durchgebrochen, hohe Aktivität, Larve in normaler Schwimmlage, charakteristische, dreifache Pigmentkonzentrierung am Larvenkörper, Dotter zur Hälfte resorbiert, kein Blutkreislauf.

In diesem letzten Entwicklungsstadium sind die Larven in der Lage, Nahrung aufzunehmen. Der Blutkreislauf setzt ein, und mit zunehmender Dotterresorption degeneriert der Dottersack. Mikrofotografien der einzelnen Entwicklungsstadien finden sich in der Arbeit von ROLLEFSEN (1932).

Beeinflussung der Morphogenese durch Temperatur und Salzgehalt

Im folgenden sollen nur die Versuchsergebnisse referiert werden. Ihre Diskussion erfolgt anschließend. Da die Versuche mit unterschiedlichem Material durchgeführt wurden, soll, um Verwechslungen zu vermeiden, die Versuchsreihe von 1968 durch die Zahl I, die von 1969 durch die Ziffern II und III gekennzeichnet werden.

Die unten angegebenen Prozentsätze der Mortalität und der Überlebensraten berechnen sich aus der gesamten Eiausgangsmenge (inklusive unbefruchtete Eier). In den mittleren Temperatur- und Salzgehaltsbereichen betrug die Befruchtungsrate 92 bis 100 %. Angaben über die Befruchtungsraten in extremen Salzgehalten können nicht gemacht werden, da nicht exakt zwischen befruchteten und unbefruchteten Eiern unterschieden werden konnte. Bei 15 ‰ S lag zusätzlich zu den unbefruchteten ein Großteil der befruchteten Eier auf dem Boden der Erbrütungsgefäße, während bei hohen Salinitäten auch unbefruchtete und abgestorbene Eier noch längere Zeit schwebten. In beiden Fällen erwies es sich als schwierig, die genaue Zahl der nicht befruchteten Eier festzustellen.

Erbrütungstemperatur 0° C

33 ‰ S. Versuchsreihe I: Unregelmäßige Zellteilungen (Abb. 2) führten zur Bildung anomaler, aufgequollener Blastulae. Die Eisterblichkeit war hoch, und bei der Anlage der Myomeren starben die letzten überlebenden Keime ab.

Versuchsreihe II: Die Entwicklung verlief normal bis zum III γ -Stadium (Herz bewegt sich). Bis zu diesem Entwicklungsstadium betrug die Eisterblichkeit 22 % (Abb. 3). Danach traten spiralige Verkrümmungen im Schwanzbereich der Embryonen auf. Alle schlüpfenden Larven waren verkrüppelt und starben sofort. Als Schlupfzeitpunkt wurde der 43. Tag bestimmt.



Abb. 2: Unregelmäßige Zellteilung bei einem Dorschei (0° C–33 % S)

Versuchsreihe III: Entwicklungsverlauf wie bei Versuch II. Die Schlupfrate betrug 33 % (Inkubationsdauer 42 Tage).

30 ‰ S. Versuchsreihe I: Es wurden nur anomale Teilungsstadien beobachtet. Die Zellgrenzen waren unscharf und die Randzellen der wenigen sich bildenden Blastulae verschieden groß. Zu Beginn der Gastrulation waren alle Eier abgestorben.

Versuchsreihe II und III: Nicht untersucht.

25 ‰ S. Versuchsreihe I: Unter den ersten Teilungsstadien fanden sich neben unregelmäßigen Zellteilungen auch normale 8-, 16-, 32- und 64-Zellen-Stadien. Die Sterblichkeit war sehr hoch, und im III α -Stadium (Pectoralenanlage) lebten nur noch 2 % des Ausgangsmaterials. Während der Pectoralenanlage (III α) kam es im Schwanzbereich zu spiraligen Verkrümmungen. Bereits im IV α -Stadium (Eigenbewegung) schlüpfen die ersten Tiere, starben aber sofort ab. Weitere Larven schlüpfen nicht.

Versuchsreihe II und III: An der Frühentwicklung konnten bis zum Einsetzen des Herzschlages keine Anomalien beobachtet werden. Danach krümmte sich der Schwanz während des Wachstums und bildete einen Winkel von 90° zur Körperlängsachse des Embryos. 65 % und 58 % aller eingebrachten Eier entwickelten sich zu schlüpfenden Larven (Inkubationsdauer 48 Tage). Die meisten Tiere waren verkrümmt und nicht

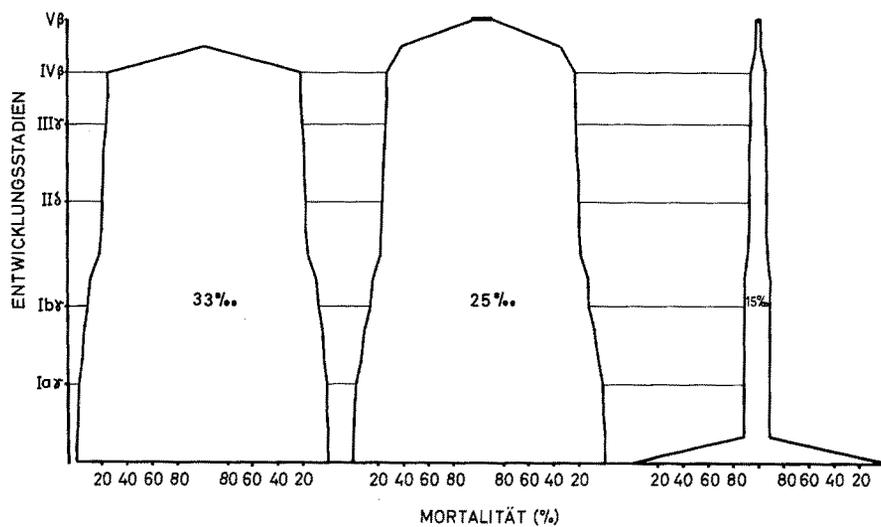
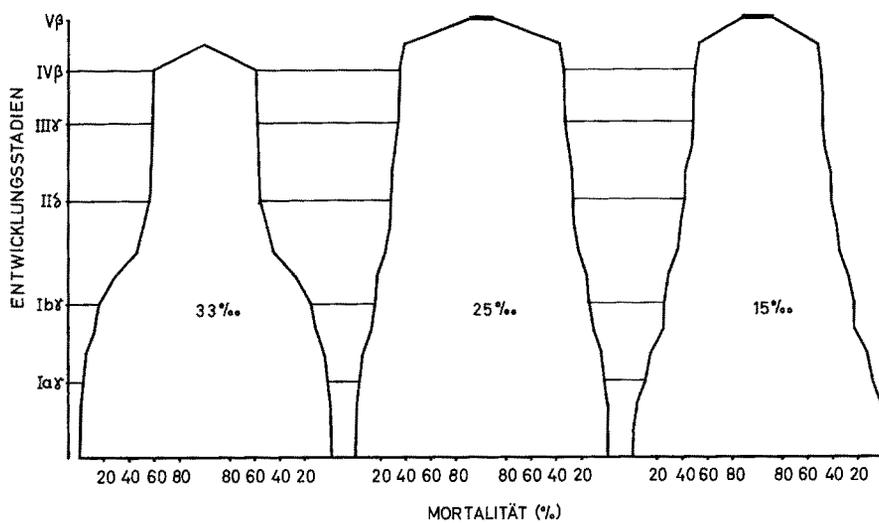
VERSUCHSREIHE II 0°C VERSUCHSREIHE III 0°C 

Abb. 3: Sterblichkeit von Dorscheiern in % der Eiausgangsmenge

lebensfähig. Nur 8 ‰ und 9 ‰ der Eiausgangsmenge erbrachten normal gestaltete Larven, die sich bis zum Mauldurchbruch ($V\beta$) differenzieren konnten.

20 ‰ S. Versuchsreihe I: Die meisten Eier entwickelten sich nicht. Die wenigen sich bildenden Kalotten waren durch Randwucherungen stark deformiert. Zu Beginn der Gastrulation lebten nur noch 6 ‰ des Ausgangsmaterials. Mit Einsetzen des Herzschlages traten starke Schwanzverkrümmungen auf.

Versuchsreihe II und III: Nicht untersucht.

15 ‰ S. Versuchsreihe I: Nach dem Einbringen des Laiches in die Erbrütungsgefäße trat deutliche Plasmazentrierung auf. Die Eier entwickelten sich jedoch nicht.

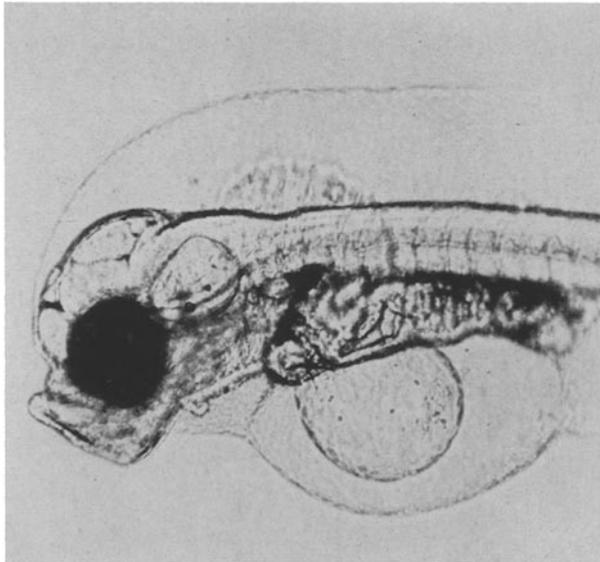


Abb. 4: Dorschlarve mit aufgeblähtem Dottersack und Flossensaum
(Versuchsreihe II: 0° C–15 ‰ S)

Versuchsreihe II: Bei 90 ‰ aller Eier bildete sich nur eine lockere Ansammlung von Plasmaklumpchen im präsumtiven Keimscheibenbereich. Der Rest entwickelte sich bis zum $IV\alpha$ -Stadium (Eigenbewegung) normal, dann traten Verkrümmungen im hinteren Schwanzbereich auf. Der Schlupfakt zog sich über einen langen Zeitraum hin (6 Tage). Der gesamte Schlupferfolg betrug 6 ‰. Nur 2 ‰ der Ausgangsmenge ergab lebensfähige Larven. Bei den normal gestalteten Larven wurde während und nach dem Durchbruch des Maules und der Abnahme des Dottermaterials Wasser in den Dottersack und den Subdermalraum aufgenommen. Die Dottermasse kugelte sich ab, während Dottersack und Flossensaum sich aufblähten (Abb. 4). Die Larven waren inaktiv und lagen auf dem Boden der Gläser. Es wurde kein Blutkreislauf ausgebildet. Der Dotter wurde zumeist verbraucht, der Dottersack degenerierte nicht und blieb auch nach der Dotterresorption aufgebläht.

Versuchsreihe III: Im Gegensatz zu Versuchsreihe II war der Prozentsatz der gestorbenen und nicht entwickelten Eier bis zur Blastulae klein. 95 ‰ aller Keime be-

gannen mit der Gastrulation (vgl. Abb. 3). Bis zum erstmaligen Auftreten von Schwanzverkrümmungen im III γ -Stadium (Herz bewegt sich) verlief die Entwicklung normal. Die Schlupfrate betrug 38 %, die Inkubationsdauer 53 Tage. $\frac{2}{3}$ der geschlüpften Larven waren verkrümmt. Auch während der Weiterdifferenzierung traten, wie bei Versuchsreihe II, Quellungserscheinungen am Dottersack auf. Der larvale Blutkreislauf wurde nicht ausgebildet.

10 ‰ S. Versuchsreihe I, II und III: Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 2° C

42 ‰ S. Versuchsreihe I und III: Nicht untersucht.

Versuchsreihe II. Die Embryonalentwicklung verlief bis zum Erreichen des III γ -Stadiums (Herzbewegung) ohne Störung. Bei Einsetzen der Herztätigkeit begannen die meisten Embryonen, Schwanzmißbildungen aufzuweisen. Die Schlupfrate betrug nur 13 %, da die verkrümmten Embryonen die Eihüllen nicht verlassen konnten (Inkubationsdauer 30 Tage). Nur 5 % der Larven waren gestreckt. Nicht schlüpfende Embryonen differenzierten sich im Ei bis zum Mauldurchbruch.

33 ‰ S. Versuchsreihe I: Die Embryonalentwicklung verlief bis zum Einsetzen der Herzbewegung (III γ) ohne Störungen. Bis zu diesem Punkt der Entwicklung betrug die Sterblichkeit 40 % (Abb. 5). Nach Einsetzen der Herzbewegung traten Schwanzverbildungen auf. Die Gesamthöhe der Schlupfrate lag bei 46 % (Erbrütungsdauer 30 Tage). Die Überlebensrate betrug 23 %. Die Larven, welche das V β -Stadium (Mauldurchbruch) erreichten, starben vor der vollständigen Dotterresorption ab.

Versuchsreihe II und III: Während der gesamten Eientwicklung konnten keine Anomalien an den Keimen festgestellt werden. 75 % und 84 % aller Embryonen schlüpften. Schlupfzeitpunkt war der 29. Tag. 33 % und 68 % der Larven waren gestreckt, entwickelten sich nach dem Verlassen der Eihüllen bis zum V β -Stadium (Mauldurchbruch) und bildeten den Blutkreislauf aus.

30 ‰ S. Versuchsreihe I: Der Entwicklungsverlauf glich dem von 33 ‰ S. Die Inkubationsdauer betrug 31 Tage. Bei einer Schlupfrate von 37 % erreichten 33 % in ihrer Entwicklung das V β -Stadium.

Versuchsreihe II und III: Nicht untersucht.

25 ‰ S. Versuchsreihe I: Bis zum Einsetzen der Herzbewegung war in der Ontogenese nichts Auffälliges zu bemerken. Danach traten Verkrümmungen im Schwanzbereich auf. Bei einer Inkubationsdauer von 31 Tagen betrug die Schlupfrate 55 %. 25 % erreichten das V β -Stadium (Mauldurchbruch), starben aber zu einem großen Teil vor der völligen Dotterresorption ab.

Versuchsreihe II und III: Die Entwicklung verlief normal. Aus 73 % und 77 % der Eiausgangsmenge schlüpften Larven (Inkubationsdauer 29 und 34 Tage). Viele Tiere (50 %) waren verkrümmt und nicht lebensfähig. Die restlichen Fischchen (24 % und 22 %) entwickelten sich bis zum Mauldurchbruch (V β -Stadium).

20 ‰ S. Versuchsreihe I: Die frühembryonale Entwicklung verlief normal. 10 % der Eier entwickelten sich gar nicht. Im Primitivstadium (II α) waren 45 % aller Keime abgestorben (vgl. Abb. 5). Es waren keine offensichtlichen Mißbildungen zu be-

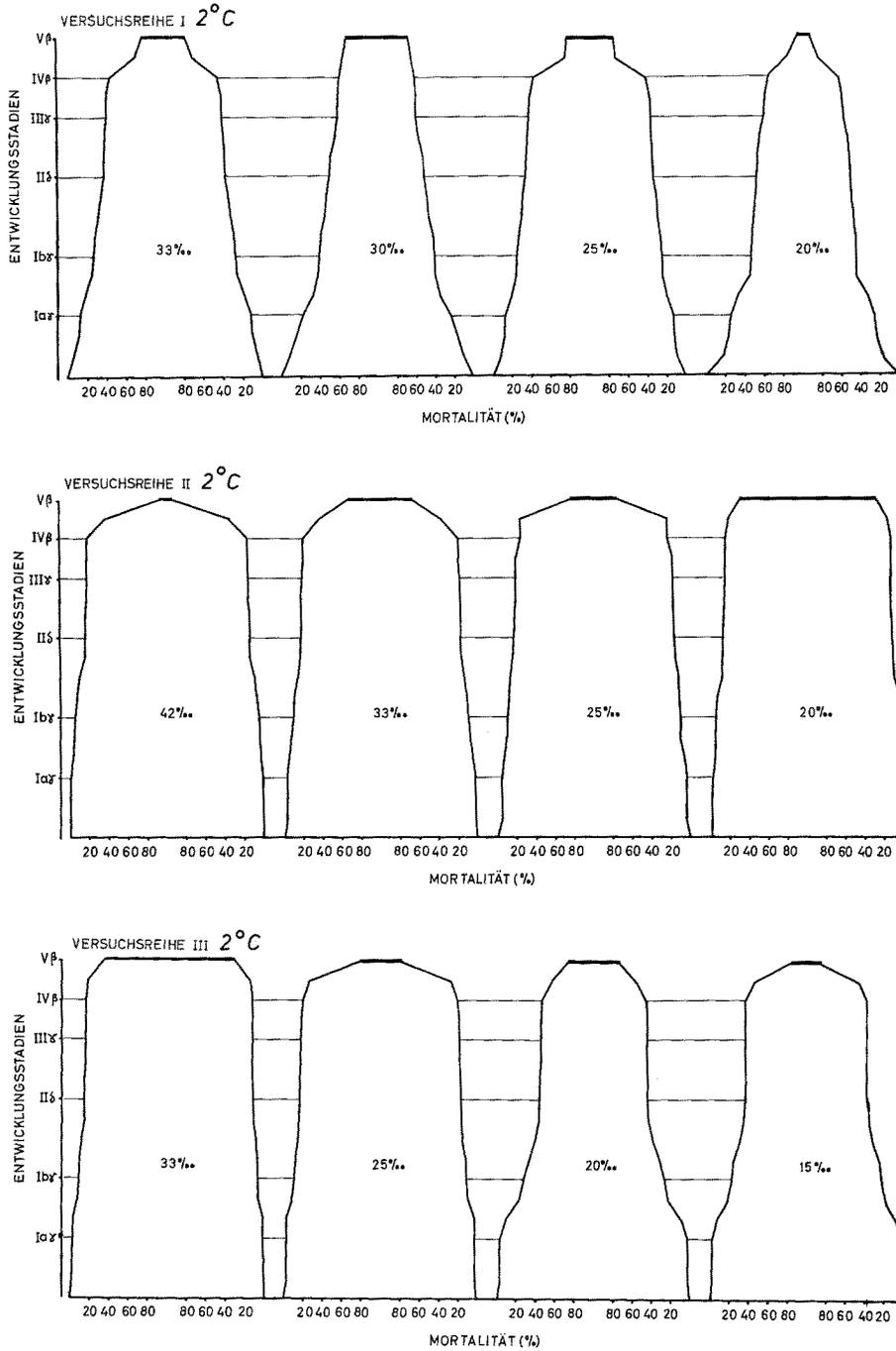


Abb. 5: Sterblichkeit von Dorscheiern in % der Eiausgangsmenge

merken. Die ersten Larven schlüpften bereits am 26. Tag, starben aber sofort nach dem Schlüpfen ab. Nur 21 % der Keime kamen zum Schlüpfen (Inkubationsdauer 32 Tage). 8 % überlebten bis zum Mauldurchbruch. Die meisten Larven starben vor der vollständigen Dotterresorption ab.

Versuchsreihe II und III: Die normal verlaufende Entwicklung erlaubte 83 % und 44 % der Larven zu schlüpfen (Inkubationsdauer 34 Tage). 71 % und 27 % der Tiere entwickelten sich bis zum Mauldurchbruch. Bei mehr als $\frac{3}{4}$ aller geschlüpften Larven kugelte sich der Dotter während der Resorption ab (Abb. 6a), und der Dottersack nahm Wasser auf. Trotzdem entwickelten sich die Larven weiter. Der Blutkreislauf setzte ein, und mit zunehmender Dotterresorption wurde auch das Wasser aus dem aufgequollenen Dottersack abgegeben (Abb. 6b), und die Larven nahmen wieder normale Gestalt an (Abb. 6c).

15 ‰ S. Versuchsreihe I und II: Die Eier entwickelten sich nicht. Plasmazentrierung erfolgte, aber Zellteilungen traten nicht auf.

Versuchsreihe III: Die ersten Teilungen erbrachten regelmäßige Teilungsstadien mit undeutlichen Zellgrenzen. Die weitere Entwicklung unterschied sich nicht von der normalen. Der perivitelline Raum war während der Entwicklung wegen des gequollenen Dotters sehr klein, und die Larven schlüpften erst, als sie $> 360^\circ$ um den Dotter gewachsen waren (34. Tag). Die Schlupfrate betrug 51 %. Der Schlupfvorgang zog sich sehr in die Länge. 16 % der Larven überlebten bis zum Mauldurchbruch. Während der Maulbildung nahmen Dottersack und Flossensaum Wasser auf. Der Dotter kugelte sich ab. Bei vielen Larven platzte der Dottersack infolge der Wasseraufnahme (Abb. 6d).

10 ‰ S. Versuchsreihe I, II und III: Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungsdauer 4° C

42 ‰ S. Versuchsreihe I und III: Nicht untersucht.

Versuchsreihe II: Die Ontogenese verlief ohne mikroskopisch erkennbare Abnormalitäten bis zur Schlupfreife. 43 % der Larven kamen zum Schlupf (Inkubationsdauer 22 Tage). Nur die zuerst schlüpfenden Fischchen waren gestreckt (23 %). Der Schlupfvorgang zog sich in die Länge, und die inaktiveren, später schlüpfenden Tiere waren zumeist verkrüppelt. Von den gestreckten Larven gingen die meisten vor der völligen Dotterresorption ein.

33 ‰ S. Versuchsreihe I: Die Eientwicklung verlief normal. Die Schlupfrate betrug 72 % (Inkubationsdauer 18 Tage). Jede 10. geschlüpfte Larve war verkrümmt. Nur 36 % entwickelten Maul und Kiefer (V β).

Versuchsreihe II und III: Ungestörte Eientwicklung resultierte nach einer Entwicklungsdauer von 22 Tagen in einer Schlupfrate von 80 % und 72 %. 78 % und 66 % entwickelten sich bis zum nahrungsaufnahmefähigen Stadium (V β).

30 ‰ S. Versuchsreihe I: Der Entwicklungsverlauf war normal (Inkubationsdauer 19 Tage). Bei einer Schlupfrate von 79 % betrug die Überlebensrate nur 31 %.

Versuchsreihe II und III: Nicht untersucht.

25 ‰ S. Versuchsreihe I, II und III: Nach ungestörter Embryonalentwicklung schlüpften 79 %, 77 % und 81 % aller Embryonen (Inkubationsdauer 19, 22 und 20 Tage). Die Überlebensrate lag bei 73 %, 74 % und 76 %.

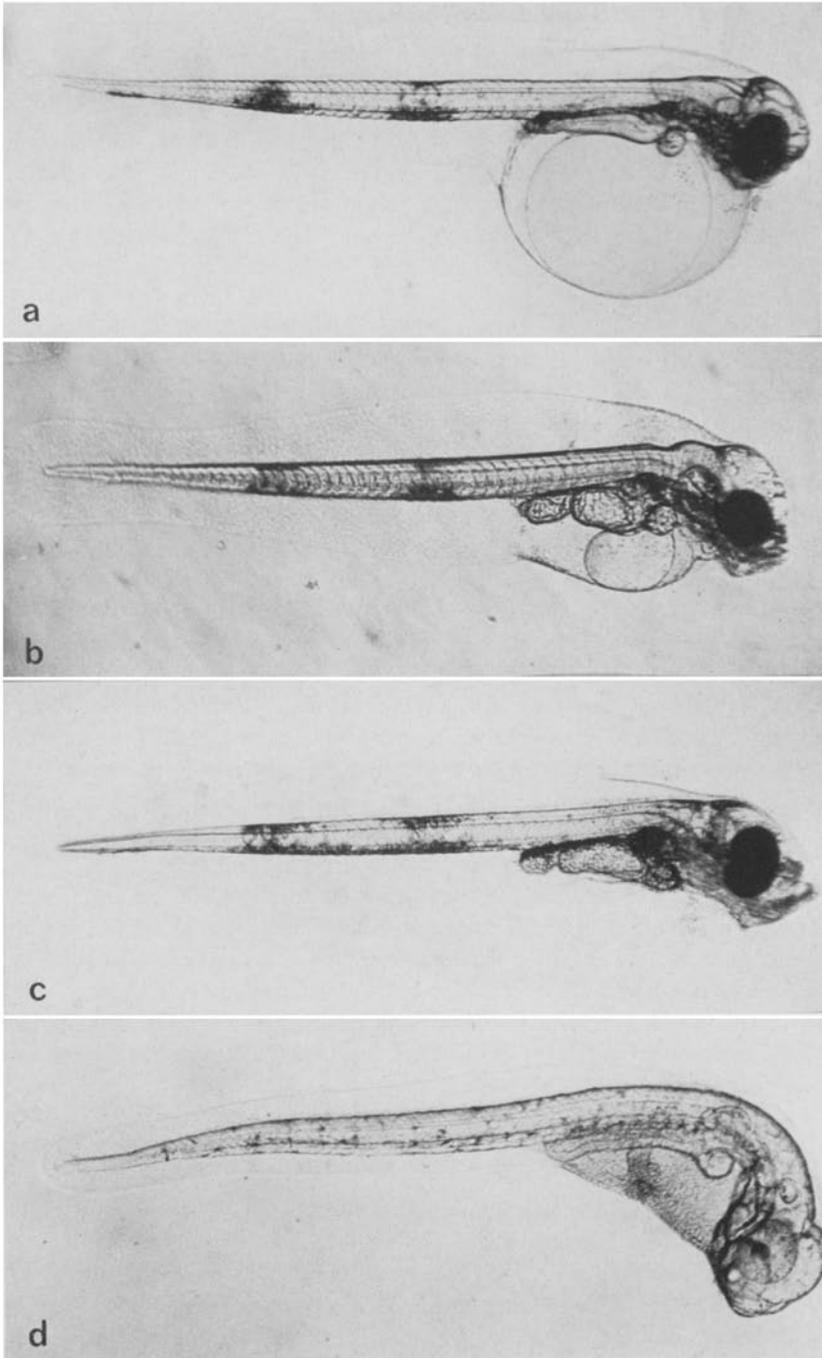


Abb. 6: *a* Dorschlarve mit abgekugelmtem Dotter (Versuchsreihe II: 2° C-20 ‰ S). *b* Dorschlarve mit abgekugelmtem Dotter. Dottersack degeneriert (Versuchsreihe II: 2° C-20 ‰ S). *c* Dorschlarve mit resorbiertem Dotter und degeneriertem Dottersack (Versuchsreihe II: 2° C-20 ‰ S). *d* Dorschlarve, deren Dottersack geplatzt ist (Versuchsreihe III: 2° C-15 ‰ S)

20 ‰ S. Versuchsreihe I: Es waren keine Besonderheiten in der Embryonalentwicklung zu erkennen. Bei Schlupfbeginn stieg die Mortalität stark an. Viele Larven konnten die Eihüllen nicht verlassen. Der aufgequollene Dottersack behinderte den Schlupfvorgang. Die Schlupfrate betrug 39 ‰ (Inkubationsdauer 23 Tage). Ein Großteil der gestreckten Larven starb vor dem Mauldurchbruch ab. Nur 25 ‰ überlebten.

Versuchsreihe II: Nach normalem Verlauf der Eientwicklung schlüpfen aus 92 ‰ der Eier Larven, von denen 78 ‰ bis zum Mauldurchbruch überlebten. Die Inkubationszeit betrug 23 Tage.

Versuchsreihe III: Während der Gastrulation starben 26 ‰ des Eimaterials ab. Viele Eier differenzierten sich nicht weiter und blieben auf dem erreichten Entwicklungsstadium stehen. Am 23. Erbrütungstag war die Hälfte der Larven geschlüpft. Die Schlupfrate betrug 43 ‰, und 35 ‰ entwickelten sich bis zum V β -Stadium (Mauldurchbruch). Bei 10 ‰–15 ‰ aller Larven blähte sich der äußere Dottersack durch Wasseraufnahme auf, und der Dotter kugelte sich ab. Auch nach der völligen Dotterresorption war der Dottersack nicht bei allen Larven degeneriert.

15 ‰ S. Versuchsreihe I: 20 ‰ der gesamten Eier entwickelten sich nicht. Die Zellgrenzen der entwickelten Keime waren undeutlich, und während der Gastrulation wanderten Zellgruppen auf den freien Dotter aus. Im Primitivstadium (II α) waren schon 50 ‰ der Embryonen abgestorben, und bei beginnender Augenlinsenabschnürung betrug die Mortalität 80 ‰. Nur 8 ‰ aller Keime kamen zum Schlüpfen (Inkubationsdauer 23 Tage). 6 ‰ überlebten bis zum V β -Stadium (Mauldurchbruch). Bei allen Larven quoll der Dottersack während der Dotterresorption auf. In einigen Fällen platzte das äußere Epithel, und die Dottermasse lief aus. Der leere Dottersack blieb noch nach der Dotterresorption aufgebläht. Auch der Subdermalraum dehnte sich durch verstärkte Wasseraufnahme aus.

Versuchsreihe II: Keine Entwicklung erfolgt.

Versuchsreihe III: Bis zum Einsetzen der Gastrulation verlief die Entwicklung normal. Im III γ -Stadium (Herz bewegt sich) waren jedoch schon 50 ‰ aller Eier abgestorben. Die Schwanzknospen der lebenden Embryonen wucherten, und die sich bildenden Schwänze waren verkrümmt. Nur 34 ‰ aller Eier ergaben schlüpfende Larven (Inkubationsdauer 24 Tage). Bei den überlebenden Larven (16 ‰) blähten sich Dottersack und Flossensaum, wie schon beschrieben, auf und blieben auch nach der Dotterresorption gequollen.

10 ‰ S. Versuchsreihe I, II und III: Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 6° C

42 ‰ S. Versuchsreihe I und III: Nicht untersucht.

Versuchsreihe II: Während der Eientwicklung war die Sterblichkeit mit 36 ‰ relativ hoch. Die Embryonen zeigten jedoch keine morphologischen Anomalien. Der Schlupferfolg lag bei 15 ‰. Nur 7 ‰ waren gestreckt und überlebten bis zum Mauldurchbruch und Beginn des Blutkreislaufes (Inkubationsdauer 17 Tage). Nicht geschlüpfte Embryonen entwickelten sich im Ei bis zum Mauldurchbruch. Herauspräparierte Tiere vermochten sich nicht zu strecken (Abb. 7).

33 ‰ S. Versuchsreihe I, II und III: Die Eientwicklung verlief in allen Versuchen bis zum Schlüpfen der gestreckten Larven ungestört. In Versuchsreihe I schlüpften 66 ‰ der Ausgangseimenge, und 51 ‰ überlebten bis zum Mauldurchbruch. Versuchsreihe II und III ergaben 75 ‰ und 77 ‰ Larvenausbeute, von denen 68 ‰ und 70 ‰ bis zum V β -Stadium (Mauldurchbruch) überlebten. Die Inkubationsdauer betrug 13, 17 und 16 Tage.

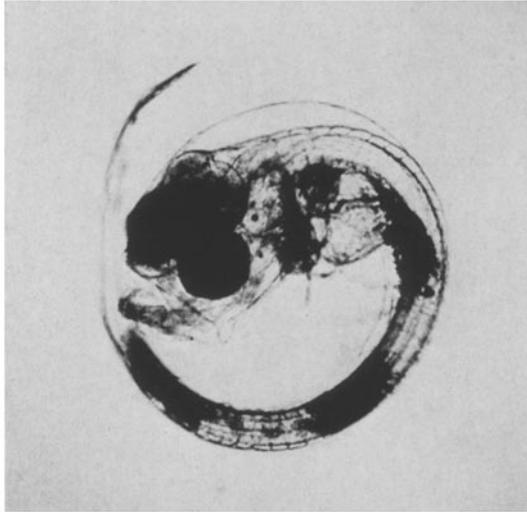


Abb. 7: Nach Mauldurchbruch aus der Eihülle präparierte Dorschlarve (Versuchsreihe I: 6° C–42 ‰ S)

30 ‰ S. Versuchsreihe I: Nach ungestörter Embryonalentwicklung lag die Schlupfrate bei 84 ‰ (Inkubationsdauer 15 Tage), und 76 ‰ überlebten bis zur Mauldifferenzierung.

Versuchsreihe II und III: Nicht untersucht.

25 ‰ S. Versuchsreihe I, II und III: Normale Frühentwicklung resultierte in einer Schlupfrate von 76 ‰, 78 ‰ und 72 ‰ (Inkubationsdauer 14, 17 und 16 Tage). 46 ‰, 75 ‰ und 69 ‰ der Larven bildeten Maul und Kiefer aus.

20 ‰ S. Versuchsreihe I: Bis kurz vor Erreichen der Schlupfreife waren erst 21 ‰ aller Keime abgestorben (Abb. 8). 30 ‰ der schlupfreifen Tiere konnten wegen Verkrümmungen in der Schwanzgegend ihre Eihüllen nicht verlassen. Der Schlupferfolg betrug 50 ‰ (Inkubationsdauer 16 Tage), aber nur 34 ‰ überlebten bis zur Ausbildung von Maul und Kiefer.

Versuchsreihe II: Ungestörte Eientwicklung ermöglichte eine Schlupfrate von 79 ‰ (Inkubationsdauer 17 Tage). 74 ‰ erreichten das Stadium des Mauldurchbruchs. Viele Larven zeigten am Dottersack Quellungserscheinungen. Der Dotter kugelte sich wie schon bei 2 und 4° C ab und blieb auch nach der völligen Dotterresorption aufgebläht (Abb. 9).

Versuchsreihe III: Die Sterblichkeit war, wie Abb. 8 zeigt, hoch. Mit Einsetzen des

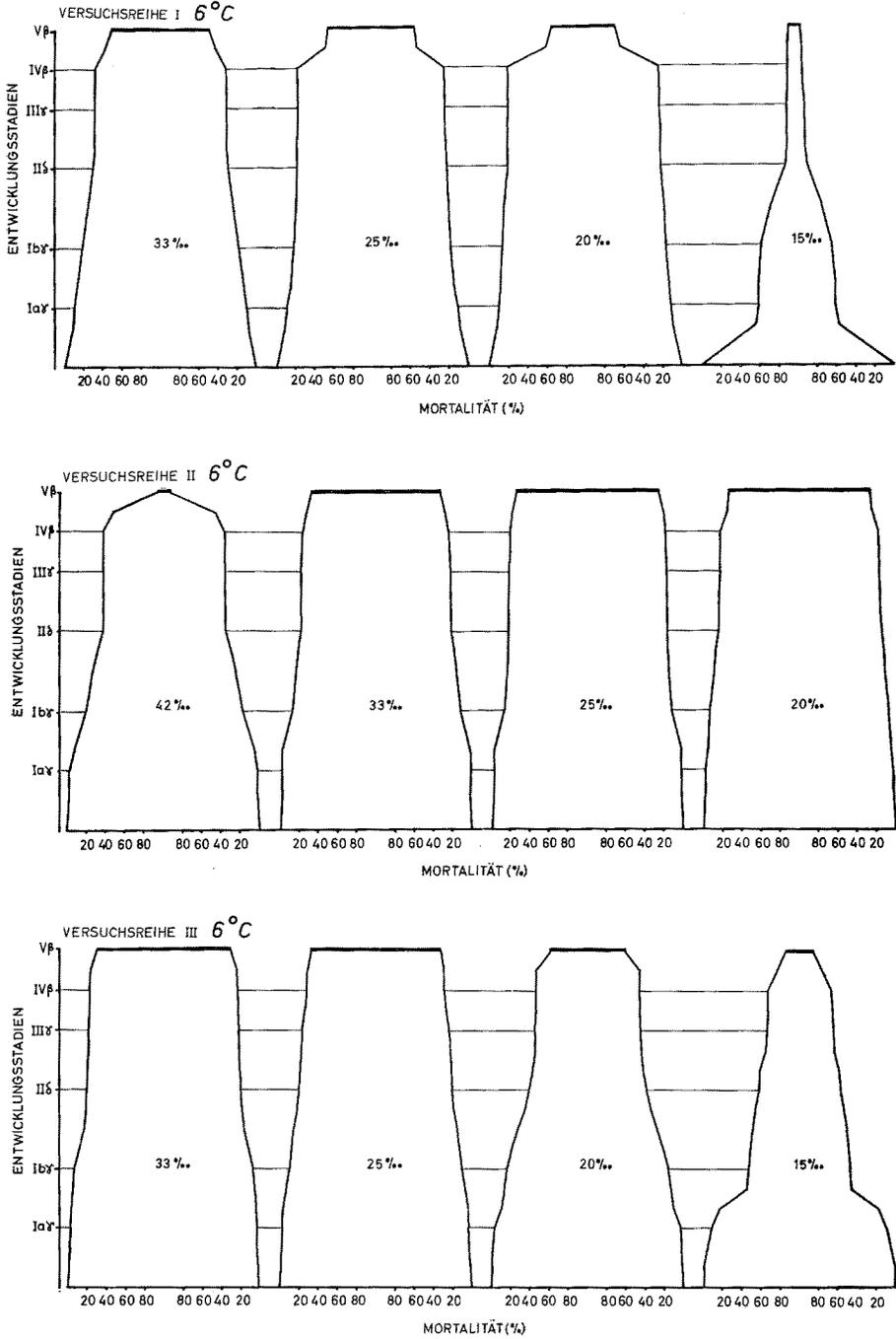


Abb. 8: Sterblichkeit von Dorscheiern in % der Eiausgangsmenge

Herzschlages (III γ) traten Verkrümmungen im Schwanzbereich des Embryos in Erscheinung. 55 % aller eingebrachten Eier ergaben schlüpfende Larven (Inkubationsdauer 17 Tage), und 40 % entwickelten sich bis zum Durchbruch des Maules. Etwa die Hälfte dieser Larven zeigte aufgequollene Dottersäcke.

15 ‰ S. Versuchsreihe I: Ein großer Teil der Eier (57 %) starb schon auf dem Kalottenstadium, das sich durch große, aufgequollene Zellen auszeichnete, ab. Die ontogenetischen Differenzierungsvorgänge verliefen bei hoher Sterblichkeit der Embryonen ohne weitere morphologische oder cytologische Anomalien bis zum Schlüpfen der Larven (8 %). Die Inkubationsdauer betrug 16 Tage. Die Überlebensrate (6 %) war klein, und die passiv auf dem Boden liegenden Larven hatten stark aufgeblähte Dottersäcke.

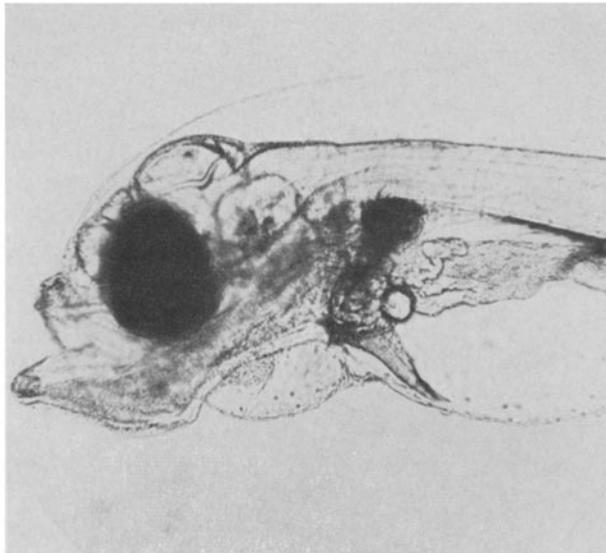


Abb. 9: Dorschlarve mit aufgeblähtem Dottersack. Dotter resorbiert (Versuchsreihe II: 6° C–20 ‰ S)

Versuchsreihe II: Keine Entwicklung erfolgt.

Versuchsreihe III: Die Ei- und Larvalentwicklung war mit der von Versuchsreihe I identisch. Die Schlupfrate betrug 24 % (Inkubationsdauer 18 Tage), die Überlebensrate 15 %.

10 ‰ S. Versuchsreihe I: Eier, die in Wasser von 10 ‰ S mit Spermia vermischt wurden, entwickelten sich nicht. Langsames Überführen von Eiern aus 32,6 ‰ S und 6° C (Dauer der Salzgehaltsangleichung 6 Stunden) im Ib γ -Stadium (Spätgastrulation) nach 10 ‰ S hatte zur Folge, daß nach 24 Stunden 60 % der Eier abgestorben waren. 40 % entwickelten sich bis zum II β -Stadium (Kopf mit Augenblasen) und starben dann ab.

Im II δ -Stadium (Augenlinsenanlage) überführte Eier entwickelten sich mit einer Verlustrate von 2 % bis zum Schlüpfen der gestreckten Larven (Inkubationsdauer wie 6° C – 33 ‰ S). 61 % erreichten das V β -Stadium (Mauldurchbruch). Die Weiter-

entwicklung verlief bis auf das Aufquellen des Dottersackes normal. Die Aktivität der Larven war gering.

Versuchsreihe II und III: Keine Entwicklung. Überführung entwickelter Eier wurde nicht vorgenommen.

7 ‰ S. Versuchsreihe I: Eier, die in Wasser von 7 ‰ S besamt wurden, entwickelten sich nicht. Langsames Überführen (Dauer der Salzgehaltsangleichung 6 Stunden) von Eiern aus 32,6 ‰ S im I γ -Stadium (Spätgastrulation), in Wasser von 7 ‰ S bewirkte, daß nach 24 Stunden 70 ‰ des überführten Materials abgestorben waren. 30 ‰ entwickelten sich bis zum II β -Stadium (Kopf mit Augenblasen), starben aber danach ab.

Im II δ -Stadium (Augenlinsenanlage) überführte Eier entwickelten sich mit einer Verlustrate von 13 ‰ bis zum Schlüpfen normal gestalteter Larven (Inkubationsdauer wie 6° C – 33 ‰ S). Die Überlebensrate betrug 20 ‰. Der Dottersack der Tiere quoll auf und platzte in einigen Fällen. Die Aktivität der Larven war gering.

Versuchsreihe II und III: Keine Entwicklung. Überführung entwickelter Eier wurde nicht vorgenommen.

Erbrütungstemperatur 8° C

42 ‰ S. Versuchsreihe I: Nicht untersucht.

Versuchsreihe II: Die Eisterblichkeit war sehr hoch und die Schlupfrate betrug nur 18 ‰ (Überlebensrate 11 ‰). Im Ei verbliebene Embryonen entwickelten sich dort bis zum V β -Stadium (Mauldruchbruch), starben aber im Ei ab.

Versuchsreihe III: Nicht untersucht.

33 ‰ S. Versuchsreihe I und II: Entwicklungsstörungen traten nicht auf. Die Schlupfrate betrug 59 ‰ und 71 ‰ (Inkubationsdauer 11 und 12 Tage). 56 ‰ und 69 ‰ überlebten bis zur Funktionsfähigkeit des Maules.

Versuchsreihe III: Die ersten Teilungsstadien waren normal, aber bereits die Gastrulae zeigten ausgefranzte Ränder und auswandernde Zellen. Im I γ -Stadium (Spätgastrulation) waren die Umwachsungsränder gewellt und der Embryonalschild unregelmäßig ausgebildet. Während der Weiterentwicklung wurde der Körper des Embryos griesig und blasig (Abb. 10a, b). Die Sterblichkeit nahm stark zu (77 ‰ im II δ -Stadium). Mit fortschreitender Entwicklung wurden Mißbildungen wie Fehlen der Augen und des Kopfes, Verlagerung des Herzens oder vollständige Auflösung der Organisation, deutlich. Von 13 ‰ geschlüpfter Larven waren mehr als die Hälfte verkrüppelt und nur 5 ‰ erreichten das V β -Stadium (Mauldruchbruch). Die Inkubationsdauer betrug 12 Tage.

30 ‰ S. Versuchsreihe I: Ohne Entwicklungsstörungen schlüpften aus 74 ‰ des Eimaterials gestreckte Larven (Inkubationsdauer 12 Tage). 73 ‰ überlebten bis zur Maulbildung.

Versuchsreihe II und III: Nicht untersucht.

25 ‰ S. Versuchsreihe I und II: Nach normal verlaufener Entwicklung betrug die Schlupfrate 70 ‰ und 62 ‰ (Inkubationsdauer 12 und 11 Tage) und die Überlebensrate 61 ‰ bzw. 55 ‰.

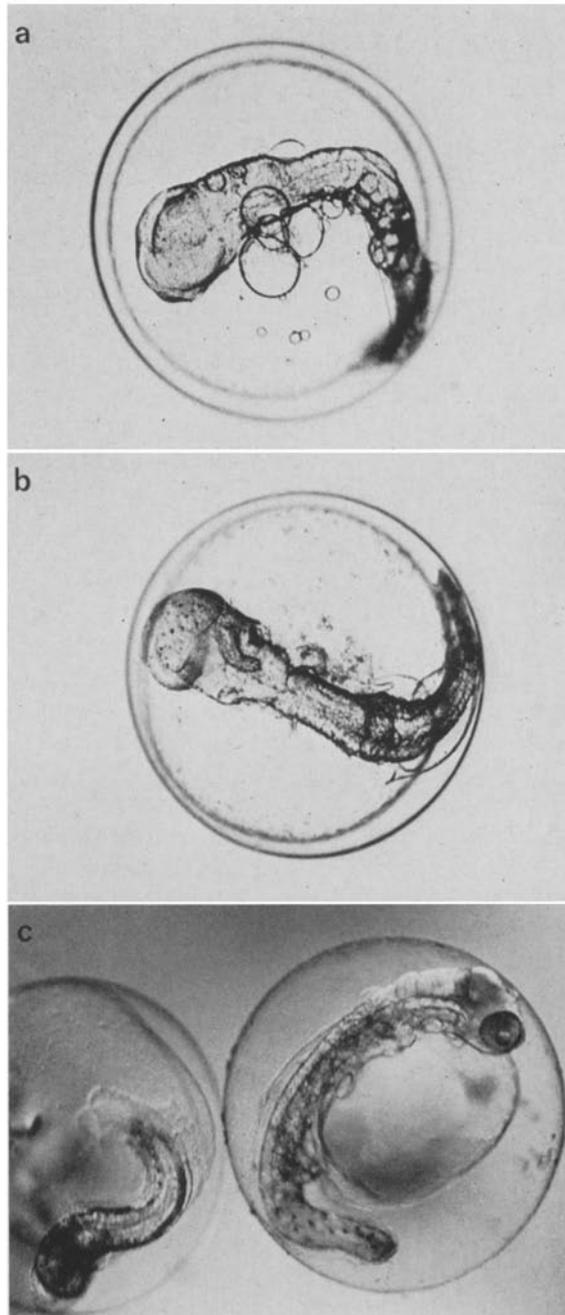


Abb. 10: *a* und *b* Verkrüppelter Dorschembryo (Versuchsreihe III: 8° C-33 ‰ S). *c* Schlupf-
reife, verkrüppelte Dorschembryonen (Versuchsreihe I: 8° C-15 ‰ S)

Versuchsreihe III: Gleich nach der Keimscheibenbildung zeigten sich bei den Gastrulae Entwicklungsanomalien, und die Sterblichkeit nahm zu. Während der Gastrulationsphase starben 70 % der Eier ab. Die meisten Embryonen wurden griesig, und ihr Körper verkrüppelte. Die Schlupfrate betrug 7 % (Inkubationsdauer 12 Tage). Die Anzahl der Larven, die ein Maul entwickelten, war gering (4 %).

20 ‰ S. Versuchsreihe I und II: Optisch war an der Entwicklung keine Anomalie zu bemerken. Die Sterblichkeit war hoch, und auf schlupffreiem Stadium lebten nur noch 52 % und 50 % der Ausgangsmenge (Inkubationsdauer 13 Tage). Viele der normal aussehenden Larven konnten die offenen Eihüllen nicht verlassen. Die Überlebensrate betrug 23 % und 30 %, und die inaktiven Larven lagen am Boden der Erbrütungsgläser.

Versuchsreihe III: Während die Keimscheibenbildung noch normal verlief, stieg die Zahl der Mißbildungen bei der Gastrulation an, und die Sterblichkeit erhöhte sich auf 87 %. Die Embryonen waren völlig desorganisiert, und nach dem Einsetzen des Herzschlages starben die letzten Keime ab.

15 ‰ S. Versuchsreihe I: Schon zu Beginn der Frühentwicklung traten neben normalen ersten Teilungsstadien Anomalien in der Zellteilung und Anordnung der Zellen auf dem Dotter auf. Während der Gastrulation und der darauffolgenden Kopfausbildung wurden viele Embryonen intransparent. Nach der Anlage der Augenlinsen waren mehr als 40 % der Eier abgestorben und im III γ -Stadium (Herz bewegt sich) traten Verkrümmungen im Schwanzbereich der Embryonen auf. Kurz vor dem Schlüpfen (IV β) waren die meisten Keime mißgebildet (Abb. 10c). Der Schlupferfolg betrug nur 17 % (Inkubationsdauer 12 Tage). Viele Larven blieben in den Eihüllen stecken. Die Überlebensrate war gering (6 %). Die Tiere lagen mit aufgequollenen Dottersäcken passiv auf dem Boden des Erbrütungsglases.

Versuchsreihe II: Keine Entwicklung erfolgt.

Versuchsreihe III: Ohne sichtbare Anomalie verlief die Keimesentwicklung bis zum Einsetzen des Herzschlages (Verlustrate bis III γ 48 %). Darauf traten schwere Störungen in der Morphogenese auf, und die Überlebensrate betrug nur 13 %. Bei allen Tieren quoll der Dottersack stark auf und blieb auch nach der Dotterresorption aufgebläht.

10 ‰ S. Versuchsreihe I, II und III: Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 10° C

33 ‰ S. Versuchsreihe I: Die frühen Teilungsstadien waren unregelmäßig, und im Linsenstadium (Ia γ) waren 92 % aller Eier abgestorben. Die Embryonen kamen in ihrer Entwicklung nicht über das Primitivstadium (II α) hinaus.

Versuchsreihe II: 50 % der Eiausgangsmenge erbrachten schlüpfende Larven (Inkubationsdauer 10 Tage), 43 % entwickelten sich bis zum nahrungsaufnahmefähigen Stadium V β . Die Kondition der Tiere war gut.

Versuchsreihe III: Die Eier entwickelten sich nur bis zum II γ -Stadium (Somitenanlage).

30 ‰ S. Versuchsreihe I: Unregelmäßige Teilungsstadien traten bereits im 8-

Zellenstadium auf. Die Gastrulae waren blasig, und bei beginnender Linsenabschnürung waren die meisten Keime abgestorben. Nur 7 % des Ausgangsmaterials erbrachten schlupffähige Larven (Inkubationsdauer 10 Tage).

Versuchsreihe II und III: Nicht untersucht.

25 ‰ S. Versuchsreihe I: Der Entwicklungsverlauf war mit dem von 30 ‰ S identisch. Die Schlupfrate betrug 22 % (Inkubationsdauer 10 Tage). 13 % Überlebensrate wurden erreicht.

Versuchsreihe II: Nur in den Frühstadien (bis zur Augenlinsenanlage) traten Entwicklungsanomalien in Form von wuchernden Zellkomplexen auf. Danach verlief die Ontogenese normal. 57 % der Embryonen kamen zum Schlüpfen (Inkubationsdauer 10 Tage, Überlebensrate 49 %).

Versuchsreihe III: Alle Keime zeigten schon auf frühen Entwicklungsstadien Störungen in der Ontogenese. Die sich bildende Körperlängsachse wies Knicke auf, und im Kopf- und Schwanzbereich begann das Gewebe zu wuchern. 5 % der Ausgangseimenge erreichte das II δ -Stadium. Nur zwei verkrümmte Larven kamen zum Schlüpfen.

20 ‰ S. Versuchsreihe I: Die Sterblichkeit war besonders in den ersten Tagen sehr hoch, was sich auf einen großen Anteil unentwickelt abgestorbener Eier zurückführen ließ. Wie bei vorherigen Versuchen traten im III γ -Stadium (Herz bewegt sich) Verkrümmungen an Schwanz und Rumpf der Embryonen auf. 10 % aller Eier erbrachten schlüpfende Larven (Inkubationsdauer 10 Tage). Die Larven waren gestreckt und entwickelten sich bis zum Durchbruch des Maules.

Versuchsreihe II und III: Nicht untersucht.

15 ‰ S. Versuchsreihe I: Die Eisterblichkeit war hoch und alle Embryonen waren mißgebildet. 5 % des Eimaterials erzeugten verkrümmt schlüpfende Larven, die sofort nach dem Verlassen der Eihüllen starben (Inkubationsdauer 10 Tage).

Versuchsreihe II: Keine Entwicklung erfolgt.

Versuchsreihe III: Eier, die in Wasser von 10° C und 15 ‰ S besamt wurden, entwickelten sich nicht.

Eier, die im 8-Zellen-Stadium aus Wasser von 6° C und 15 ‰ S nach 10° C überführt wurden, entwickelten sich bei hoher Sterblichkeit bis zum Schlüpfen einiger gestreckter Larven (5 %, Inkubationsdauer 11 Tage), die sich bis zum Durchbruch der Mundspalte differenzierten. Ihre Aktivität war gering. Der Dottersack blähte sich stark auf.

10 ‰ S. Versuchsreihe I, II und III: Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 13° C

Versuchsreihe I: Bei 13° C besamte Eier entwickelten sich nur zu Gastrulae und starben danach ab. Überführung von 6° C und 32,6 ‰ S in 13° C zeigten, daß die Temperaturtoleranz der Eier mit fortschreitender Entwicklung anstieg. Eier, die im Keimscheibenstadium umgesetzt wurden, starben ab, bevor die Schlupfreife erreicht wurde.

Von Eiern, die zwischen dem I β - und II β -Stadium (Spätgastrulation und Kopf mit Augenblasen) von 6° C nach 13° C überführt wurden, erreichten 20 % das V β -Stadium (Mauldurchbruch).

Erst nach Beginn der Linsenausbildung überführtes Material brachte eine Schlupfrate bis zu 96 ‰. Der Anteil der Larven, die bis zum Mauldurchbruch überlebten, betrug in keinem Versuch über 50 ‰. Umsetzen aus späteren ontogenetischen Stadien als II δ (Linsenausbildung) rief keinen Anstieg der Überlebensrate hervor.

Versuchsreihe II und III: Keine Entwicklung. Überführungsversuche wurden nicht durchgeführt.

Erbrütungstemperatur 16° C

Versuchsreihe I: Bei 16° C besamte Eier entwickelten sich in keinem der untersuchten Salzgehalte (42 ‰ bis 10 ‰ S). Überführungsversuche mit Eiern aus Wasser von 6° C und 32,6 ‰ S zeigten, daß sich erst bei Transferierung im IV α -Stadium (Eigenbewegung) überlebensfähige Larven entwickeln konnten.

Versuchsreihe II und III: In keinem der untersuchten Salzgehalte erfolgte eine Entwicklung.

Erbrütungstemperatur 19° C

Versuchsreihe I, II und III: Bei keinem Salzgehalt war eine Entwicklung nach der Besamung möglich.

Bei Überführungsversuchen starben alle untersuchten Entwicklungsstadien (spätestes untersuchtes Stadium IV β , Schlupfreife) innerhalb weniger Stunden ab.

Schwebefähigkeit der Eier

Bei den untersuchten Dorscheiern wird die Grenze der Schwebefähigkeit in Wasser von 15 ‰ S und 8° C erreicht (Dichte 1,0127). Sie entspricht damit etwa dem von KÄNDLER (1938) angegebenen Wert über die Schwebefähigkeit von Dorscheiern in Brackwasser (10° C – 14 ‰ S; Dichte 1,0122). Mit fortschreitender Embryonalentwicklung nahm ihre Schwebefähigkeit deutlich ab, und kurz vor dem Schlüpfen der Larven lagen die Eier in Wasser bis zu 25 ‰ S am Boden der Erbrütungsgläser. Dasselbe Phänomen fiel LASKER (1965) an Sardineneiern (*Sardinops caerulea*) und v. WESTERNHAGEN (1968) an den weiterentwickelten Eiern des Schellfisches (*Melanogrammus aeglefinus*) auf.

ALDERDICE & FORRESTER (1968) stellten ebenfalls fest, daß die pelagischen Eier der Zunge (*Parophrys vetulus*) mit fortschreitender Embryonalentwicklung an Schwebefähigkeit verloren.

APSTEIN (1911) berichtet, daß bei Eifängen in der Ostsee die Jugendstadien vorwiegend in der Tiefe gefangen werden.

Schlupf- und Überlebensraten

In Abbildung 11 sind die Schlupfraten für die Versuchsreihen I, II und III als Säulendiagramm dargestellt. Bei einem Vergleich der höheren Gesamtschlupfraten

(> 50 %) und ihrer Lage auf der sich aus den Untersuchungen ergebenden Temperaturskala, stellt man zwischen dem untersuchten Eimaterial deutliche Unterschiede fest. Höhere Schlupfraten wurden bei Versuchsreihe I im Bereich von 4^o-8^o C, bei Versuchsreihe II von 0^o-10^o C und bei Versuchsreihe III von 2^o-6^o C erreicht.

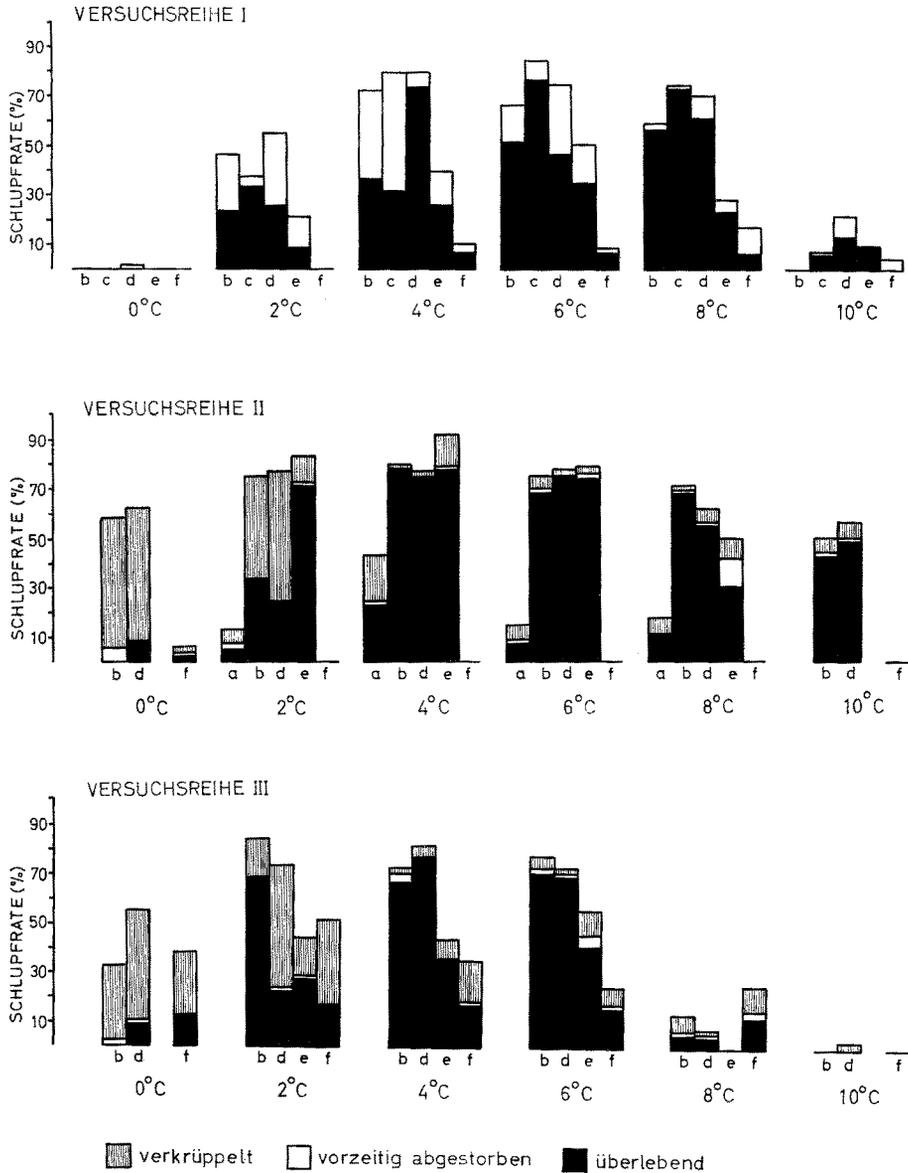


Abb. 11: Schlupfraten (in % der Eiausgangsmenge) bei der Erbrütung von Dorscheiern.
 a 42 %; b 33 %; c 30 %; d 25 %; e 20 %; f 15 %

Außer auf die Wassertemperatur reagieren die Eier verschiedener Versuchsreihen auch auf den Salzgehalt des Erbrütungsmediums unterschiedlich. So ist für die Eier der Versuchsreihe II bei einer Salinität von 15 ‰ so gut wie keine Entwicklung mehr möglich, während bei Versuchsreihe III noch Schlupfraten von mehr als 50 ‰ auftreten. Auf die Variationsbreite des Eimaterials und ihre Ursachen soll aber im folgenden noch näher eingegangen werden.

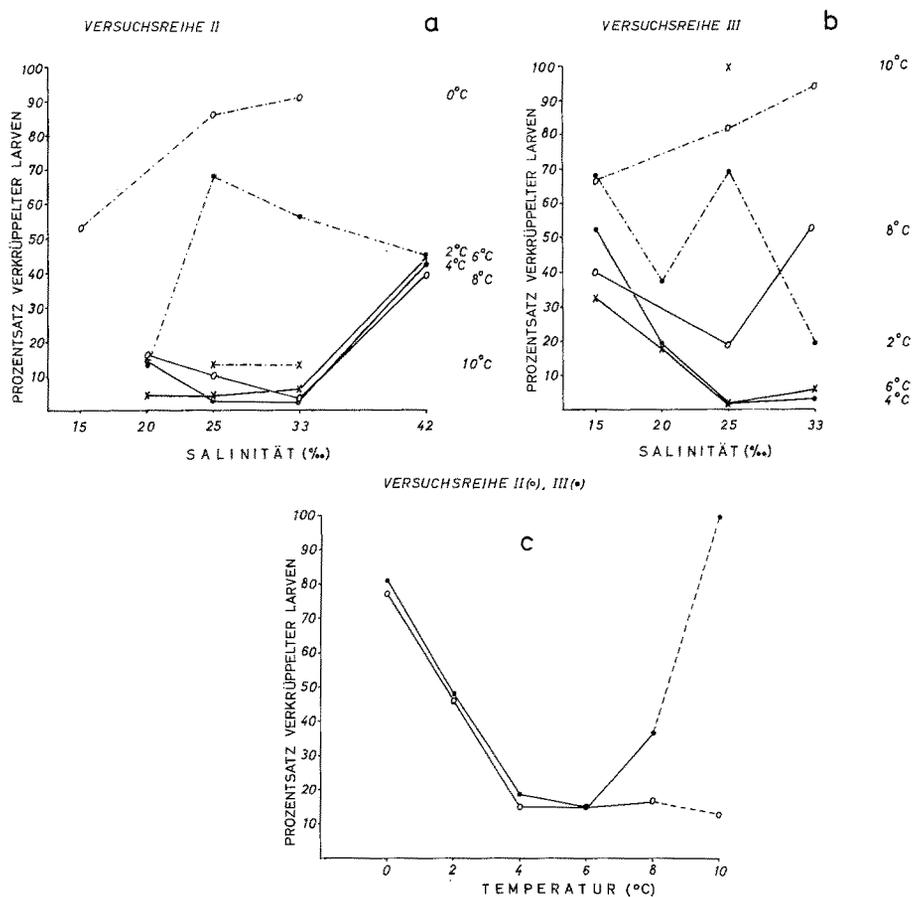


Abb. 12: Anteil der verkrüppelten Dorschlarven am Gesamtschlupferfolg (in ‰). c Mittelwert für alle Salzgehalte

Zusätzlich zu den Abweichungen der drei Versuchsreihen untereinander fallen die differierenden Schlupfraten innerhalb einer Versuchsreihe ins Auge. Die Unterschiede bestehen: (1) im wechselnden Gesamtschlupferfolg und (2) in der unterschiedlichen Zahl der Verkrüppelten.

Der Gesamtschlupferfolg ist, wie Abbildung 11 zeigt, für Versuchsreihe I und III in besonderem Maße von der Erbrütungstemperatur abhängig. Die höchsten Schlupfraten (> 50 ‰) werden im mittleren Temperaturbereich erreicht. Das Eimaterial von

Versuchsreihe II ist, bezogen auf die Gesamtschlupfrate, relativ temperaturunempfindlich. Bei 0°–10° C wird eine Schlupfrate von mehr als 50 % erreicht.

Vergleiche mit Untersuchungen anderer Autoren sind hierzu schwer anzustellen, da jene nur bei verschiedenen Temperaturen, nicht aber bei mehreren Salzgehalten erbrüteten. Sicher ist jedoch, daß von 1,2° C (JOHANSEN & KROGH 1914) bis 14° C (DANNEVIG 1895) erfolgreich Dorscheier ausgebrütet wurden. Dazu muß allerdings gesagt werden, daß JOHANSEN & KROGH nach Befruchtung bei –0,3° bis –1,7° C bei 0,4° bis 4,2° C erbrüteten und die oben angegebenen 1,2° C ein Mittelwert sind. Die von DANNEVIG angegebenen 14° C dürften ebenfalls ein Mittelwert sein, der sich aus einer niedrigeren Anfangstemperatur und einer zum Ende der Inkubationszeit angestiegenen Temperatur zusammensetzen wird. JOHANSEN & KROGH (1914) geben die obere Temperaturtoleranzgrenze von Dorscheiern mit 10° C an, und BONNETT (1939) konnte zeigen, daß bei 12° C noch erfolgreiche Entwicklung bis zum Schlüpfen von Larven möglich war. Wollte man nun auf Grund der höchsten Schlupfraten die Optimalbereiche für Temperatur und Salzgehalt festlegen, würden deren Begrenzungen nicht den wahren Gegebenheiten entsprechen.

Bei einigen Temperatur- und Salzgehaltskombinationen mit hohen Schlupfraten war ein nicht unbeträchtlicher Teil der geschlüpften Larven verkrüppelt oder starb vorzeitig ab. Die Abbildungen 12a, b und c stellen den Anteil der verkrüppelten Larven an der Gesamtschlupfrate dar.

Im Bereich von 25 ‰–33 ‰ S (Abb. 12a, b) treten in mittleren Temperaturbereichen die wenigsten anomalen Larven auf. Der Anteil verkrüppelter Tiere steigt mit zunehmendem (Versuchsreihe II) und abnehmendem (Versuchsreihe III) Salzgehalt. Abbildung 12c zeigt für das Mittel aus allen Salzgehalten bei 4°, 6° und 8° C den niedrigsten Prozentsatz verkrüppelter Larven. Für 0°, 2° und 10° C nimmt der Anteil der Mißgebildeten erheblich zu. Für diese Temperaturen waren in optimalen Salzgehaltsbereichen oft mehr als die Hälfte der geschlüpften Larven verkrümpelt. Ein gewisser Anteil (~ 5 %) an verkrüppelten Larven muß wohl als spontane Anomalie betrachtet werden. TSCHÖRTNER (1956) betrachtet bei Hechtlarven (*Esox lucius*) das Auftreten von 2 ‰–4 ‰ verkrüppelter Tiere als willkürlich.

Interessant ist die Übereinstimmung der Werte für Versuchsreihe II und III (Abb. 12c) im unteren Temperaturbereich, und das Auseinanderlaufen der Kurven für die oberen Grenztemperaturen, was auf unterschiedliche Toleranz des Eimaterials im oberen Temperaturgrenzbereich hindeutet.

Die Wirkung unterschiedlicher Wassertemperaturen und Salzgehalte zeigt sich, wie man sieht, nicht nur in der Gesamtschlupfrate, sondern besonders im mehr oder weniger starken Auftreten verkrüppelter Larven, was sich auf die Größe der Überlebensrate (Entwicklung bis zum V β -Stadium, Mauldurchbruch) auswirkt. Die Anzahl der bis zum V β -Stadium (Mauldurchbruch) überlebenden Larven ist im natürlichen Biotop für das Aufkommen von Dorschbrut entscheidend.

In Abbildung 13 sind die Prozentsätze der bis zum V β -Stadium (Mauldurchbruch) überlebenden Larven als Funktion der Fläche eines Quadrates eingetragen. Höchste Überlebensraten konzentrieren sich auf bestimmte Salzgehalts- und Temperaturkombinationen im mittleren Untersuchungsbereich. Verschiebung des Salzgehaltes oder der Temperatur nach oben oder unten haben Absinken der Überlebensraten zur Folge.

Die Abbildungen 14a und b machen besonders deutlich, daß die erfolgreiche Erbrütung von Dorscheiern außer von der Inkubationstemperatur (Abb. 14a) in großem Maße vom Salzgehalt (Abb. 14b) abhängig ist. (Die Kurven ergeben sich aus den gemittelten Überlebensraten für 2°, 4°, 6°, 8° und 10° C und für 15 ‰, 20 ‰, 25 ‰,

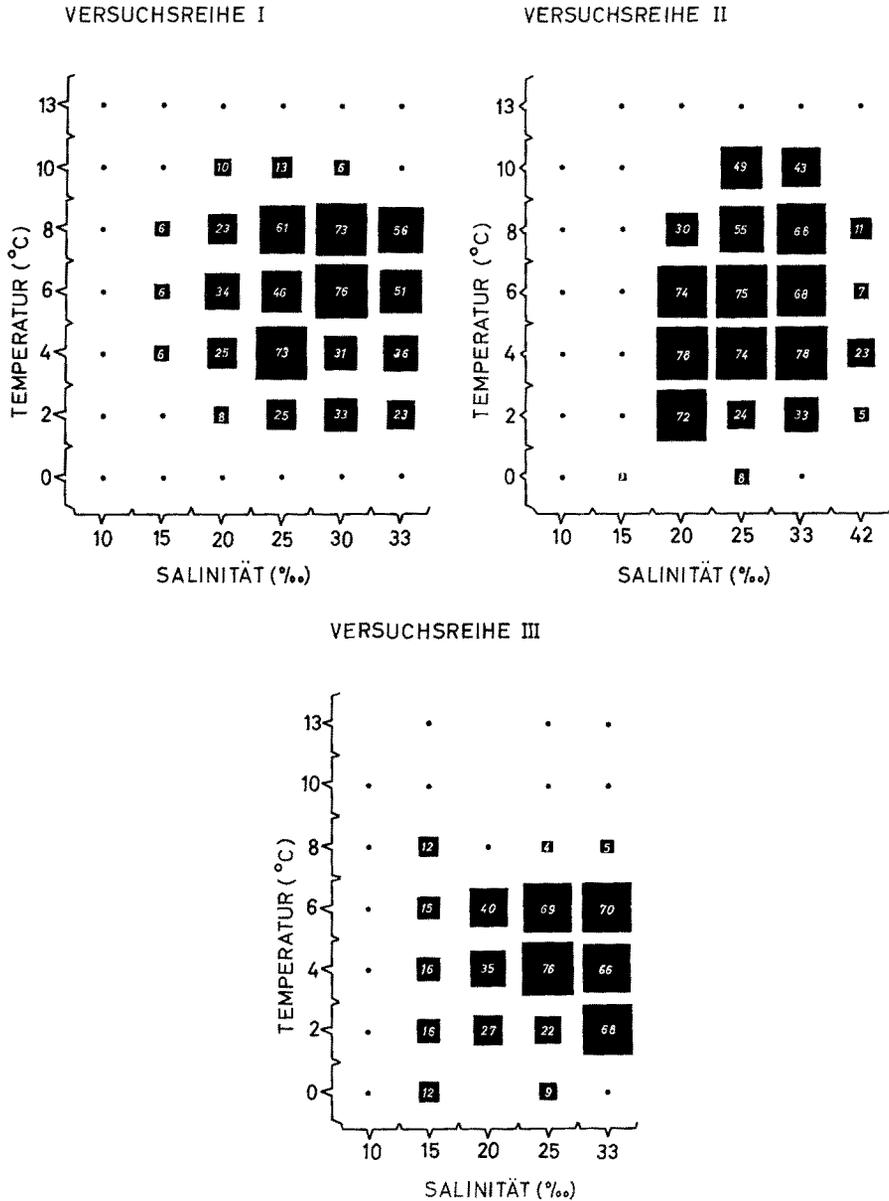


Abb. 13: Überlebensraten (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) bei der Erbrütung von Dorscheiern in % der Eiausgangsmenge, dargestellt als Funktion quadratischer Flächen

30 ‰, 33 ‰ und 42 ‰ S.) Nach den Untersuchungen von HERTLING (1932) liegt die optimale Erbrütungstemperatur für den norwegischen Kabeljau bei 5°–8,3° C (Schlupfrate 70 ‰–85 ‰). Unter 3,3° C lag die Schlupfrate nur noch bei 25 ‰–50 ‰. Ein Vergleich mit Abbildung 11 zeigt, daß für den Ostseedorsch bei 2° C und 20 ‰, 25 ‰ und 33 ‰ S (Versuchsreihe II und III) noch eine Schlupfrate von etwa 80 ‰ und mehr erreicht wurde.

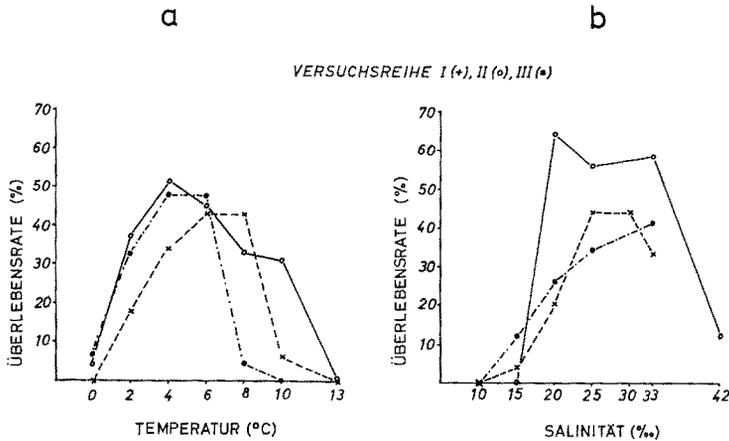


Abb. 14: Mittel der Überlebensraten bei der Erbrütung von Dorscheiern für alle untersuchten Temperaturen (a) und alle untersuchten Salzgehalte (b)

Die optimalen Salzgehalte für das Material der Versuchsreihen I und III liegen zwischen 25 ‰ und 33 ‰ S. Für Versuchsreihe II liegt das Optimum bei Konzentrationen von 20 ‰–33 ‰ S. Das heißt also, daß das Optimum für die Embryonalentwicklung des Ostseedorsches in Salzgehaltsbereichen liegt, die sowohl für die Nordsee als auch für die Ostsee charakteristisch sind.

Entwicklungsgeschwindigkeit

Hinweise über Änderungen der Inkubationsdauer von Fischeiern bei unterschiedlichem Salzgehalt des Erbrütungswassers sind in der Literatur häufig zu finden. KINNE & KINNE (1962) stellten für die Eier des extrem euryhalinen Fisches *Cyprinodon macularis* eine Abnahme der Entwicklungsgeschwindigkeit bei Erhöhung des Salzgehaltes fest. MARX & HENSCHEL (1941) registrierten für *Pleuronectes flesus* und *Limanda limanda* mit abnehmendem Salzgehalt des Erbrütungswassers Verlangsamung der Embryonalentwicklung und Hinausschieben des Schlupfzeitpunktes. Dasselbe Phänomen bemerkten HOLLIDAY & BLAXTER (1960) an Heringseiern (*Clupea harengus*) und FORRESTER & ALDERDICE (1966) an Eiern von *Gadus macrocephalus*, ALDERICE & FORRESTER (1968) an den Embryonalstadien von *Parophrys vetulus* und v. WESTERNHAGEN (1968) an Schellfischembryonen (*Melanogrammus aeglefinus*).

Um ein einheitliches Maß für die Entwicklungsgeschwindigkeit zu bekommen,

wurden von Versuchsreihe I, II und III für 2°, 4°, 6° und 8° C das Mittel der Entwicklungsdauer für jedes ontogenetische Stadium als % von der Gesamtentwicklungsdauer (Erreichen des V β -Stadiums) berechnet und in ein Koordinatensystem eingetragen. In Abbildung 15 sind nur die Werte für Versuchsreihe II und 25 ‰ S dargestellt. Man erkennt, daß die Embryonalentwicklung in diesem System durch eine Gerade gut beschrieben wird. Dasselbe konnte für alle übrigen untersuchten Temperatur- und Salzgehaltskombinationen gefunden werden. Berechnet man nach den in den Versuchen gefundenen Werten, bezogen auf die Koordinaten des Systems in Abbildung 15 die Regressionsgeraden für alle Temperaturen und Salzgehalte, ergeben sich für Versuchsreihe I und Versuchsreihe II und III (Entwicklungsgeschwindigkeit war in beiden Versuchen gleich) eine Anzahl von Geraden, die in Abbildung 16 zusammengefaßt sind.

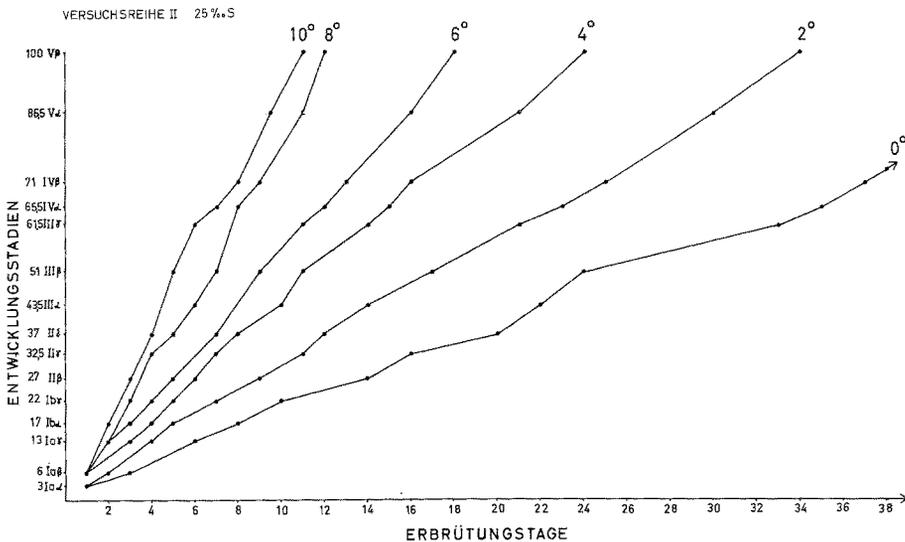


Abb. 15: Darstellung der Entwicklung von Dorscheiern und Larven bis zum Durchbruch des Males. Die Zahlen vor den Entwicklungsstadien geben den jeweiligen Anteil von der Gesamtentwicklungsdauer in % an

Die Geraden für 15 ‰ und 20 ‰ S haben in allen Versuchen (2° und 0° C für Versuchsreihe I ausgenommen) die geringsten Steigungen auszuweisen, was gleichbedeutend mit verlangsamer Embryonalentwicklung ist. Obwohl die Unterschiede in der Entwicklungsdauer bei den verschiedenen Salzgehalten einer Temperaturstufe nicht signifikant sind, können sie doch als gesichert angesehen werden, da der Trend bei allen Temperaturstufen der gleiche ist. Zu den gleichen Ergebnissen kommen ALDERDICE & FORRESTER (1968), wenn sie schreiben: „In most cases the differences in incubation-time attributed to a salinity effect are small. Nevertheless they are considered real.“

Auffällig ist der geringe Abstand, den der 10° C- und der 8° C-Bereich der Versuchsreihe II und III voneinander haben. Die Steigung der Geraden des 10° C-Versuches ist flacher als erwartet, nimmt man die Abstände zwischen 2°, 4°, 6° und 8° C als Vergleich, d. h. die relative Entwicklungsgeschwindigkeit ist bei 10° C abgesunken.

In diesem Zusammenhang ist eine Untersuchung von BONNETT (1939) an Kabeljau-
eiern (*Gadus morhua*) erwähnenswert. Er stellte fest, daß im Bereich der oberen Grenz-
temperaturen eine auffallende Entwicklungsverlangsamung eintrat.

Auch die Erbrütungsversuche von v. WESTERNHAGEN (1968) an Schellfischeiern
(*Melanogrammus aeglefinus*) deuten an, daß im oberen Temperaturbereich die akzelerie-

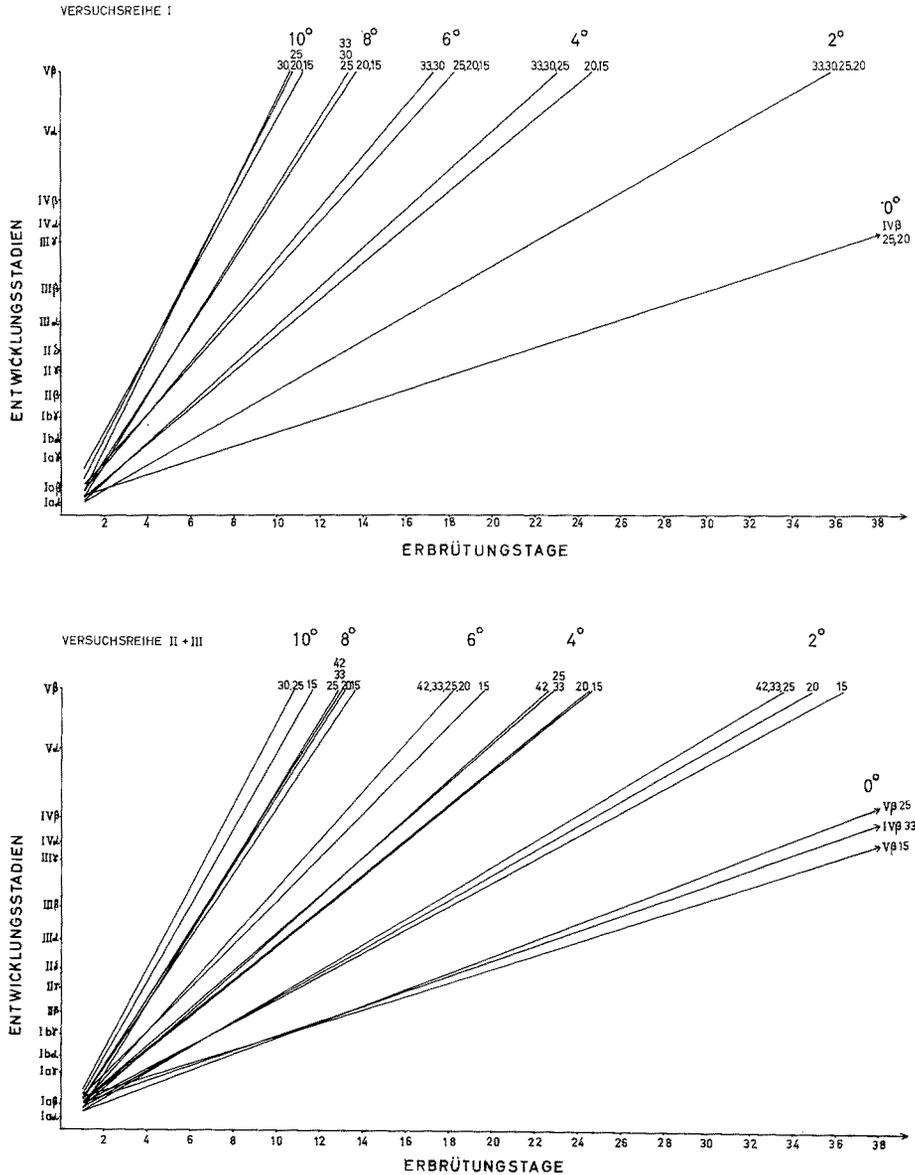


Abb. 16: Entwicklungsgeschwindigkeit von Dorscheiern

rende Wirkung erhöhter Erbrütungstemperatur durch ihren schädigenden Einfluß auf Grund eines zu hohen Anfalls von Stoffwechselprodukten (HAMDORF 1961) und unvollständigen Arbeitens von Enzymsystemen (KARLSON 1970) aufgehoben wird. HAYES et al. (1953) stellten ebenfalls fest, daß nach Überschreiten einer oberen Grenztemperatur weitere Erwärmung nicht mehr beschleunigend auf die Embryonalentwicklung von *Salmo salar* wirkt (vgl. auch LASKER 1965). Untersuchungen, die KINNE & KINNE (1962) an Embryonen von *Cyprinodon macularis* durchführten, ergaben, daß die Inkubationsdauer bei Erbrütung im oberen Temperaturbereich wieder zunahm.

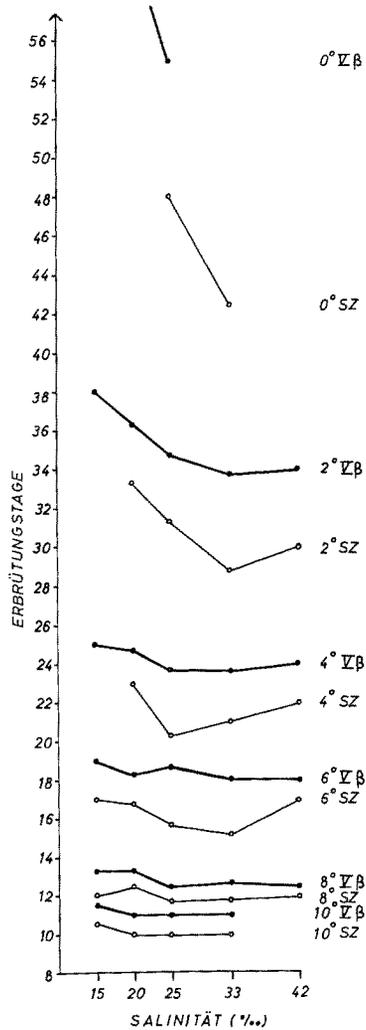


Abb. 17: Anzahl der Erbrütungstage bis zum Erreichen des Schlupfzeitpunktes (SZ) und des Vβ-Stadiums (Mauldurchbruch) für Dorscheier. Mittelwerte aus allen drei Untersuchungen

Vergleicht man die Entwicklungsdauer bis zum Schlüpfen (SZ) und bis zum Erreichen des $V\beta$ -Stadiums (Mauldurchbruch), fällt auf, daß die Differenzen zwischen den Entwicklungsgeschwindigkeiten bei verschiedenen Salzkonzentrationen mit ansteigender Temperatur geringer werden oder ganz wegfallen (Abb. 17). Zu denselben Ergebnissen kommen ALDERDICE & FORRESTER (1968) bei der Erbrütung der Eier von *Parophrys vetulus*. In Abbildung 17 wird gleichzeitig deutlich, daß die Entwicklungszeiten bei verschiedenen Salzgehalten für den Moment des Schlüpfens stärker variieren als für den des Mauldurchbruchs. Der Schlupfzeitpunkt muß also durch einen vom ontogenetischen Alter unabhängigen Faktor beeinflusst werden. Untersuchungen von HAMDORF (1961) an Eiern von *Salmo irideus* und LILLELUND (1967) an Laich von *Esox lucius* zeigen ebenfalls, daß das Schlüpfen der Larven bei variierender Erbrütungstemperatur auf ontogenetisch unterschiedlichen Entwicklungsstadien erfolgt.

Wir wollen bei den vorliegenden Versuchen als Grund für die Verschiebung des Schlupfzeitpunktes den unterschiedlichen Quellungsgrad des Eidotters heranziehen. Durch die in brackigem Wasser verstärkte Wasseraufnahme des Dotters und die Verkleinerung des perivitellinen Raumes wird der schlupffreie Embryo fest an die Innenseite des Chorions gedrückt und kann weniger Bewegung zu seiner Befreiung aus der Eihülle machen. Daher kann sich der Schlupfzeitpunkt hinauschieben (MARX & HENSCHEL 1941).

Variationsbreite des verwendeten Eimaterials

In den Abbildungen 11 und 13 zeigen sich für die Versuchsreihen I, II und III bei identischen Salzgehalts- und Temperaturkombinationen erhebliche Abweichungen in den Schlupf- und Überlebensraten. Da die Erbrütungen unter gleichen konstanten Bedingungen und die Versuchsreihen II und III zur selben Zeit durchgeführt wurden, liegt die Vermutung nahe, daß Unterschiede im Ausgangsmaterial die differierenden Ergebnisse hervorgerufen haben.

Besonders in den Grenzbereichen werden die Unterschiede zwischen dem verwendeten Material deutlich. Bei 0° C entwickelten sich die Embryonen im Versuch I in fast allen Fällen nicht einmal bis zum Schlüpfen, während die Schlupfraten für Versuchsreihe II und III bis zu 60 % betragen.

Dagegen schienen die Eier der Versuchsreihe II gegenüber niedrigen Salzgehalten besonders empfindlich zu sein, denn nur bei 0° C fand in Wasser von 15 ‰ S eine Entwicklung statt. Bei 10° C wurden im Versuch II Überlebensraten bis zu 49 % erreicht, während sich die Eier von Versuchsreihe III bei 10° C in keinem Versuch zu überlebensfähigen Larven entwickeln konnten (vgl. Abb. 11). Der daraus resultierende Bereich für hohe Überlebensraten ist, wie die Abbildungen 14a und b zeigen, für Versuchsreihe II erheblich größer als für Versuchsreihe I und III. Dieses unterschiedliche Verhalten gegenüber gleichen Umweltbedingungen kann auf zweifache Weise erklärt werden.

(1) Man führt die verschiedene Resistenz der Eier auf ihre unterschiedlich adaptierten Elterntiere zurück. Über Resistenzveränderungen von Organismen durch Adaptation liegen vielfältige Untersuchungen an Wirbellosen vor.

TOPPING & FULLER (1942) untersuchten die Akklimatisationsfähigkeit von *Nereis*,

Gammarus, *Mytilus* und *Mya* an extreme Salzgehalte und stellten fest, daß Tiere derselben Art aus marinen Gebieten sich schlechter an stark ausgesüßtes Wasser adaptierten als Tiere aus brackigem Wasser. Individuen mariner Herkunft starben bei Aus-süßung des Meerwassers früher ab als im Brackwasser lebende Tiere. SCHLIEPER (1955) untersuchte die Salinitätsresistenz von Miesmuschelkiemen (*Mytilus edulis*), McLEESE (1956) die Adaptationsmöglichkeit des amerikanischen Hummers (*Homarus americanus*), PRECHT & LINDNER (1966) die Adaptation von *Zoothamnium biketes* und KINNE (1964b) die Anpassungsfähigkeit von *Maja verucosa* an verschiedene Salzgehalte.

Alle Autoren erreichten durch langsame Adaptation der Versuchstiere an extreme Salzgehalte erhebliche Toleranzerhöhung. Im Versuch wurden Salzkonzentrationen und Temperaturen ertragen, bei denen die Versuchstiere in ihrem natürlichen Biotop nicht mehr vorkamen.

Für Teleosteer konnten ähnliche Reaktionen nachgewiesen werden. WAEDE (1954) konnte bei Scholle und Flunder nach einem Akklimatisierungszeitraum die letalen Salzgehaltsgrenzen verschieben. MARX & HENSCHEL (1941) berichten, daß in der Ostsee noch unter 11 ‰ S Flunderlarven aufkommen können; eine Salzkonzentration, bei der in ihren Erbrütungsversuchen keine normalen Larven schlüpfen.

Nimmt man an, daß sich die Dorsche zur Laichzeit auf bestimmten Laichplätzen einfinden (STRODTMANN 1906, 1918, AURICH 1941, KÄNDLER 1941, OTTERLIND 1966), kann man davon ausgehen, daß dort Fische aus salzärmerem und salzreicherem Wasser zusammenkommen. Ihre Eier sind mit der Körperflüssigkeit, deren Dichte unter der des Außenmediums liegt (SCHLIEPER 1935) isotonisch (HOLLIDAY 1965). Nach MUUS & DAHLSTRÖM (1965) reicht das Verbreitungsgebiet des Dorsches in der Ostsee bis in den Finnischen und Bottnischen Meerbusen mit 5 ‰ S. Geschlechtsprodukte von Tieren, die an schwachen Salzgehalt adaptiert sind, werden sich in brackigem Wasser vergleichsweise besser entwickeln können als die Eier nicht adaptierter Tiere.

Man muß dieser Überlegung jedoch einschränkend hinzufügen, daß ihre Wanderungen die Dorsche nicht quer durch die ganze Ostsee vom Kattegat bis zum Finnischen Meerbusen führen.

Bekanntlich besteht der Kabeljaubestand der Ostsee aus zwei deutlich voneinander unterschiedenen Populationen. Die beiden Gruppen unterscheiden sich in ihrer Wirbel- und Flossenstrahlenzahl (SCHMIDT 1930), ihrer Wachstumsgeschwindigkeit und Eigröße (KÄNDLER 1949) und ihrem Wanderverhalten (OTTERLIND 1966). Die Autoren sprechen vom Beltseedorsch, der in seinen Merkmalen dem Nordsee- und Kattegatdorsch ähnelt und vom Dorsch der mittleren und östlichen Ostsee, der an geringe Salzgehalte adaptiert ist. Die Grenze zwischen den beiden Populationen liegt etwa im Gebiet zwischen dem Arkonabecken (KÄNDLER 1949) und Bornholm (OTTERLIND 1966). Der Beltseedorsch gelangt auf seinen Wanderungen zeitweilig bis weit östlich des Bornholm-Tiefs (OTTERLIND). Der Dorsch der östlichen Ostsee geht in seiner westlichen Verbreitung nur wenig über Bornholm hinaus. Man findet also bei einigen Dorschen der Beltsee durchaus die Bereitschaft, in schwächer salziges Wasser (bis zu 15,5 ‰ S im Bornholm-Tief, OTTERLIND 1966) zu gehen, als er es in seinem Hauptverbreitungsgebiet in der Lübecker Bucht, im Belt und um die dänischen Inseln vorfindet. Die unterschiedliche Reaktion von Eiern verschiedener Elterntiere des Belt-dorsches könnte also auf diese Weise eine Erklärung finden.

Gleichzeitig wäre auch die Lage des optimalen Salzgehaltsbereichs (20 ‰ bis 33 ‰ S) für alle drei Dorschversuche mit dem Hinweis zu erklären, daß der Beltseedorsch in seinem Verhalten mehr marin ausgerichtet ist als der Dorsch der mittleren und östlichen Ostsee.

(2) Man nimmt an, daß die Reaktionen der Eier genetisch fixiert sind und innerhalb der normalen Reaktionsbreite Eier bestimmter Individuen bessere Möglichkeit haben, in schwachen Salzgehalten oder bei extremen Temperaturen zu überleben als andere.

Dieses könnte in der Ostsee zur Ausbildung ökologischer Rassen führen. Untersuchungen von APSTEIN (1911), STRODTMANN (1918) und KÄNDLER (1938), die in der östlichen Ostsee bei 12,8 ‰, 12 ‰ und 11 ‰ S noch lebende Dorscheier fanden, lassen vermuten, daß sich dort ökologische Rassen ausgebildet haben, denn bei den von mir untersuchten Dorscheiern wurden 15 ‰ S als Salzgehaltsminimum für Normalentwicklung bestimmt.

Untersuchungen von SICK (1965) unterstützten eine solche Annahme. Auf Grund von Elektrophorese-Untersuchungen des Hämoglobins verschiedener Ostseedorsche stellte er fest, daß die Tiere der südwestlichen Ostsee die gleiche Genfrequenz von 61 ‰ (Auftreten einer Hämoglobinkomponente) für ein bestimmtes Allel haben wie der Kabeljau des Beltes und des Kattegats. Ostwärts nimmt sie ab und ist im Arkona-becken 37 ‰, 27 ‰ direkt westlich Bornholm, 22 ‰ nördlich Bornholm und vor Polen 5 ‰. Im Bottnischen Meerbusen beträgt die Genfrequenz für das Allel nur noch 3 ‰.

Wir finden also rund um Bornholm, in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von KÄNDLER (1949) und OTTERLIND (1966), gemischte Populationen vor. Die westliche und die östliche Kabeljaupopulation sind deutlich voneinander getrennt. SICK nennt den Kabeljau der Beltpopulation *Gadus morhua morhua* entsprechend dem atlantischen Kabeljau und den Dorsch der mittleren und östlichen Ostsee *Gadus morhua callarias* (vgl. dazu SVETOVIDOV 1965).

Anhand der Genfrequenzen kommt er in Übereinstimmung mit dem HARDY-WEINBERGSchen Gesetz zu der Annahme, daß die beiden Populationen sich hauptsächlich mechanisch (nicht reproduktiv) mischen (Änderungen der Genfrequenz von 61 ‰ in der südwestlichen Ostsee bis zu 3 ‰ in den östlichen und nördlichen Gebieten). SICK (1965) erwähnt auch die Möglichkeit, daß zwischen den beiden großen Populationen eine kleine, sich selbst erhaltende Population mit intermediärer Genfrequenz besteht, oder daß zwar zwischen den Populationen Hybride gebildet werden, diese aber steril sind oder durch besonders selektiv wirkende Faktoren, wie etwa Temperatur und Salzgehalt, nicht zur Fortpflanzung kommen.

Abbildung 11 zeigt den unterschiedlichen Temperatur- und Salzgehaltstoleranzbereich der Eier von Versuchsreihe II und III. Während die Überlebensrate im Versuch III bei 8° C im Maximum 12 ‰ beträgt und bei 10° C für alle Salzgehalte 0 ist, finden wir in der Abbildung für Versuchsreihe II bei 8° C noch eine Überlebensrate von 68 ‰ und mit einer Überlebensrate von 49 ‰ für 10° C weitaus größere Toleranz gegenüber hoher Temperatur als für Versuchsreihe III. Dagegen ist für die Eier der Versuchsreihe III größere Toleranz gegenüber brackigem Wasser festzustellen.

Wir finden also erhebliche Variationen im Temperatur- und Salzgehaltstoleranz-

bereich des untersuchten Eimaterials. Die Unterschiede liegen aber innerhalb der für die westliche Dorschpopulation relevanten Veränderungen in der hydrographischen Situation, wenn wir das Vordringen einzelner Individuen bis zur 15 ‰ S-Grenze (OTTERLIND 1966) berücksichtigen.

Nach meinen Untersuchungen erstreckt sich der Toleranzbereich (Entwicklung von Larven bis zum Mauldurchbruch) für die Eier des Beltseedorsches von 0°–10° C bei einem Salzgehalt von 15 ‰ bis mindestens 42 ‰ S. 10 ‰ S erlaubten in keinem Fall eine normale Embryonalentwicklung. Dieser Salzgehalt genügt aber, die Eier des östlicher lebenden Dorsches schweben und sich entwickeln zu lassen (KÄNDLER 1941).

Ob zwischen der westlichen und der östlichen Population ein Mechanismus besteht, der ihre Vermischung verhindert (SICK 1965), kann mit Sicherheit erst mittels Kreuzungsversuchen im Labor festgestellt werden.

An dieser Stelle soll abschließend noch die Frage erörtert werden, inwieweit die zwischen den Ergebnissen der drei Versuchsserien aufgetretenen Unterschiede durch die Methodik bedingt sein könnten.

Als Ursache hierfür käme unterschiedliche Materialgewinnung oder Verwendung verschiedener Erbrütungsapparaturen oder Wasserqualitäten in Frage. Die Elterntiere wurden alle auf die gleiche Weise (mit dem Schleppnetz) gefangen und ins Labor gebracht. Laichgewinnung und Erbrütung erfolgten ebenfalls in gleicher Form. Die Befruchtung und Erbrütung des Materials der Versuchsreihen II und III wurde gleichzeitig vorgenommen. Die Erbrütungsgläser standen im selben Wasserbad und minimale Temperaturschwankungen hätten sich auf beide Versuchsserien auswirken müssen. Das verwendete Wasser (zum Wasserwechsel) wurde für Versuchsreihe II und III aus einem Vorratsgefäß entnommen. Geringe Schwankungen im Salzgehalt (nach Neueinstellung der Vorratslösung) müßten sich in beiden Versuchsreihen in gleicher Weise auswirken.

Man kann wohl sagen, daß die Behandlung des untersuchten Eimaterials vor und während der Erbrütung keinen Anlaß gegeben haben kann, unterschiedliche Ergebnisse hervorzurufen.

Pleuronectes flesus

Die Normalentwicklung für Flundereier ist, wie sie sich aus den Versuchen ergab, auf der Basis der sechs gebräuchlichen Entwicklungsstufen (Ia, Ib, II, III, IV und V) in 17 Entwicklungsstadien unterteilt worden. Der von mir betrachtete Entwicklungszeitraum reicht von der Eibefruchtung bis zum Durchbruch des Maules und der Resorption des larvalen Dottersackes.

Die grobe Unterteilung ist die gleiche wie beim Dorsch. Die für die einzelnen Stadien charakteristischen Merkmale unterscheiden sich jedoch zum Teil in der Reihenfolge ihres Erscheinens.

Entwicklungsstadien des Flundereies

Folgende Stadien werden unterschieden:

Iaα Furchungsstadien (bis 64 Zellen);

- Ia β Kalottenbildung (nach LIEDER 1957);
Ia γ Keimscheibe linsenförmig;

Gastrulation (Dotter wird vom Blastoderm umwachsen)

- Ib α Frühgastrulation;
Ib β Gastrulation;
Ib γ Späte Gastrulation;

Embryo bis zu 180° um den Dotter gewachsen

- II α Primitivstadium;
II β Kopf und Augenblasen deutlich abgesetzt;
Blastoporus offen;
II γ Auftreten der ersten Somiten, gelbes Pigment tritt vereinzelt auf, Blastoporus geschlossen, Kupffersche Blase gut zu erkennen;
II δ Augenlinsen werden angelegt, Somiten erstrecken sich über den ganzen Rumpf;

Embryo umspannt 180°–270° des Dotters

- III α Augenlinsen abgeschnürt, gelbes Pigment tritt verstärkt auf, vereinzelt Auftreten des caudalen Flossensaums, Gehörblasen erkennbar;
III β Herz zu erkennen, Pectoralenanlagen sichtbar, caudaler Flossensaum erkennbar, erste schwache Bewegung des Embryos in der Eihülle;
III γ Herz bewegt sich, Flossensaum deutlich, Darm zwischen Pectoralen erkennbar;

Embryo umspannt 270°–330° des Dotters

- IV α Herz beginnt (noch unregelmäßig) zu pulsieren, Flossensaum auch am Rumpf breit und deutlich zu erkennen;
IV β Regelmäßiger Herzschlag, starke Eigenbewegung des Embryos, kein Augenpigment, Pigmentkonzentration in der mittleren Schwanzregion, Schlupfbeginn;

Larvale Weiterentwicklung

- V α Larve gestreckt, ohne Maul, Dotter groß, an dem die Larven rücklings hängen, Larvenaktivität gering, Flossensaum pigmentfrei, Pectoralen noch unbeweglich;
V β Pigment wandert in den Flossensaum, Augenpigment vorhanden, Mundspalte durchgebrochen, Pectoralen schlagen, Dotter ca. zur Hälfte resorbiert.

Auf diesem Entwicklungsstadium sind die Larven in der Lage, Nahrung aufzunehmen. Alle Entwicklungsstadien sind anhand von Mikrofotografien dargestellt (Abb. 18).

Beeinflussung der Morphogenese durch Temperatur und Salzgehalt

Erbrütungstemperatur 0° C

42 °/00 S. Schon die ersten Zellteilungen waren unregelmäßig (Abb. 19a) und den Blastomeren fehlten die Symmetrieachsen. Diese Unregelmäßigkeit verlor sich aber

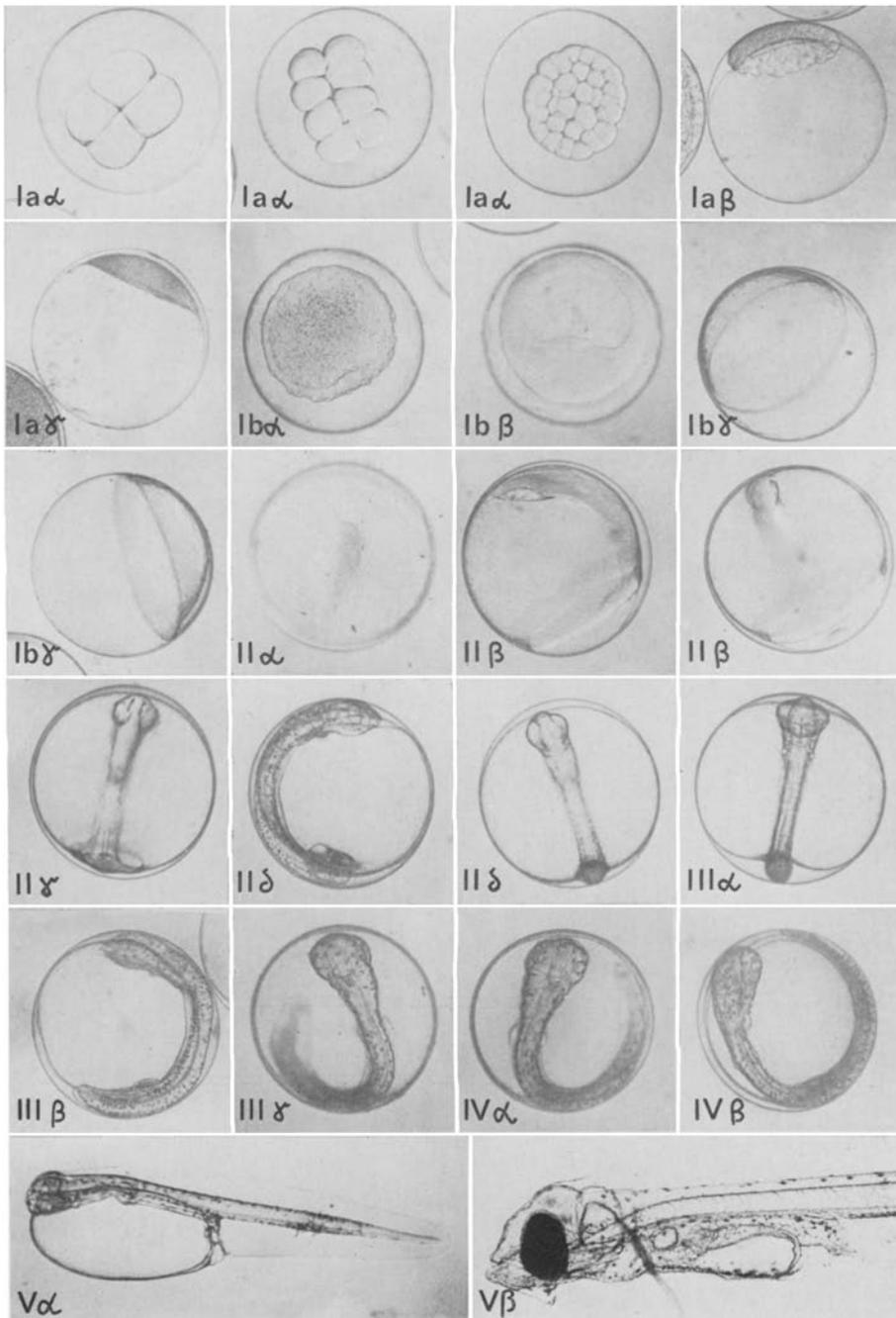


Abb. 18: Entwicklung des Flundereies

mit Bildung der Keimscheibe. Die Sterblichkeit stieg während der Gastrulation stark an, und im Iby-Stadium (Spätgastrulation) waren 64% der Eier abgestorben (Abb. 20). Mit Einsetzen der Herztätigkeit (III γ) starben die letzten Embryonen ab.

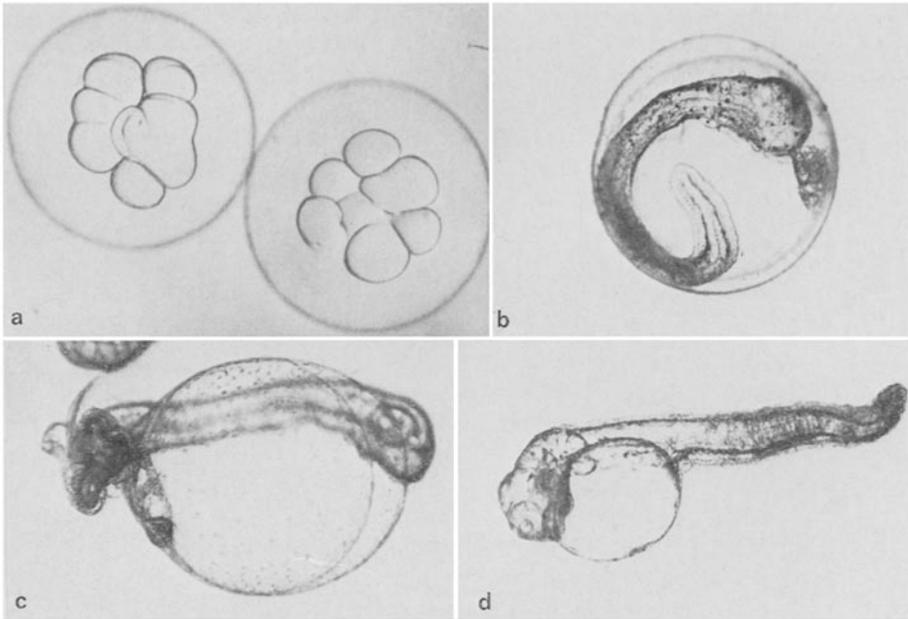


Abb. 19: *a* Unregelmäßige Blastomerenbildung bei einem Flunderrei (0° C–42 ‰ S). *b* Verkrümmter Flunderembryo mit anhaftendem, totem Zellmaterial (0° C–33 ‰ S). *c* Verkrüppelte Flunderlarve nach Erbrütung bei 0° C und 33 ‰ S. *d* Frisch geschlüpfte Flunderlarve nach Erbrütung bei 2° C und 42 ‰ S

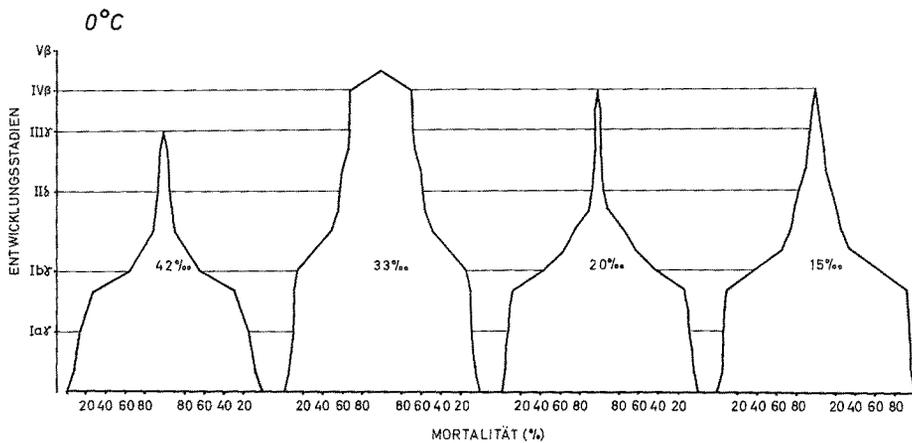


Abb. 20: Sterblichkeit von Flunderiern in % der Eiausgangsmenge

33 ‰ und 25 ‰ S. Bis zum I β -Stadium (Spätgastrulation) verlief die Entwicklung normal, und die Mortalität lag unter 10 ‰. Dann aber stieg die Sterblichkeit bis zur Bildung des Kopfes (II β) stark an (vgl. Abb. 20). Nur etwa 30 ‰ der Eiausgangsmenge erreichten das III γ -Stadium (Herz bewegt sich). Bereits auf diesem Entwicklungsstadium schlüpfen die ersten Larven, die aber verkrüppelt waren und sofort abstarben. Die in den Eiern verbliebenen Embryonen bildeten in der Weiterentwicklung verkrümmte Schwänze aus, und auf dem Dotter lagen Klumpen abgestorbenen Zellmaterials (Abb. 19b), das an den Embryonen anhaftete. Die schlüpfenden Larven waren zum größten Teil verkrüppelt (Abb. 19c) und nicht lebensfähig (Schlupfrate 23 ‰ und 35 ‰, Inkubationsdauer 33 Tage). Von den geschlüpften Tieren erreichte keines das V β -Stadium (Mauldurchbruch).

20 ‰ und 15 ‰ S. Die ersten Zellteilungen waren unregelmäßig. Die Keimscheiben wirkten aufgequollen, und die Zellgrenzen waren nicht klar zu erkennen. Viele Eier blieben in ihrer Entwicklung zu Beginn der Gastrulation stehen. Sie verharrten etwa 6 Tage ohne weitere Differenzierung im Ia γ -Stadium (Keimscheibe linsenförmig). Danach kollabierte der Dotter, und die Keime starben zu einem Zeitpunkt ab, an dem ein Teil der übrigen Eier schon im II α -Stadium (Primitivstadium) war.

Die Eier entwickelten sich mit unterschiedlicher Geschwindigkeit und von Spätgastrulationen bis zum Beginn der Somitenausbildung waren in einem Glas alle Stadien zu finden. Im III γ -Stadium (Herz bewegt sich) traten die ersten Schwanzverkrümmungen an den Embryonen auf. Einige Tiere verließen ihre Eihüllen schon auf diesem Entwicklungsstadium. Sie starben sofort ab. Die erzielten Schlupfraten betragen 2 ‰ bei 20 ‰ S und 3 ‰ im 15 ‰-S-Versuch. Die geschlüpften Tiere waren nicht lebensfähig. Viele Larven konnten die aufgeplatzten Eihüllen nicht verlassen. Der Anteil verkrüppelter Larven am Gesamtschlupferfolg war hoch, keine Larve erreichte in ihrer Entwicklung das V β -Stadium (Mauldurchbruch).

Erbrütungstemperatur 2° C

42 ‰ S. Zu Beginn der Ontogenese konnten keine Anomalien festgestellt werden. Vom Gastrulationsbeginn bis zum Verschluss des Blastoporus (II γ) stieg die Sterblichkeit auf 40 ‰ an (vgl. Abb. 21). Die Embryonen entwickelten sich aber bis zum Schlüpfen normal weiter, und die Mortalität nahm ab. Die Schlupfrate betrug 47 ‰ (Inkubationsdauer 21 Tage). Trotzdem lag die Überlebensrate nur bei 2 ‰. Die Mehrzahl der geschlüpften Larven starb vor dem Erreichen des Mauldurchbruchs ab. Während der „Absterbephase“ schrumpften die Larven zusammen (Abb. 19d), ihr Flossensaum wurde schmal und die ganze Larve wirkte ausgetrocknet.

33 ‰ und 25 ‰ S. Während der gesamten Eientwicklung waren keine Unterschiede zur Normalentwicklung zu entdecken. Die Inkubationszeit betrug 20 (bei 33 ‰ S) und 21 Tage (bei 25 ‰ S). Bei einer Schlupfrate von 68 ‰ und 69 ‰ entwickelten sich 58 ‰ und 63 ‰ bis zum Mauldurchbruch (vgl. Abb. 21).

20 ‰ und 15 ‰ S. Die ersten Teilungsschritte ergaben willkürlich zusammengeballte Zellansammlungen, die das normale geometrische Muster des 8-Zellen-Stadiums vermissen ließen. Die anfänglichen Unregelmäßigkeiten in der Zellteilung konn-

ten mit zunehmender Zahl der Zellen nicht mehr beobachtet werden, und die Kalotten unterschieden sich von normalen Keimscheiben nur durch die stark aufgequollenen Zellen und undeutliche Zellgrenzen. Die größten Verluste waren während der Gastrulation bis zum Verschuß der Blastoporus (II γ) zu verzeichnen (vgl. Abb. 21). Bei

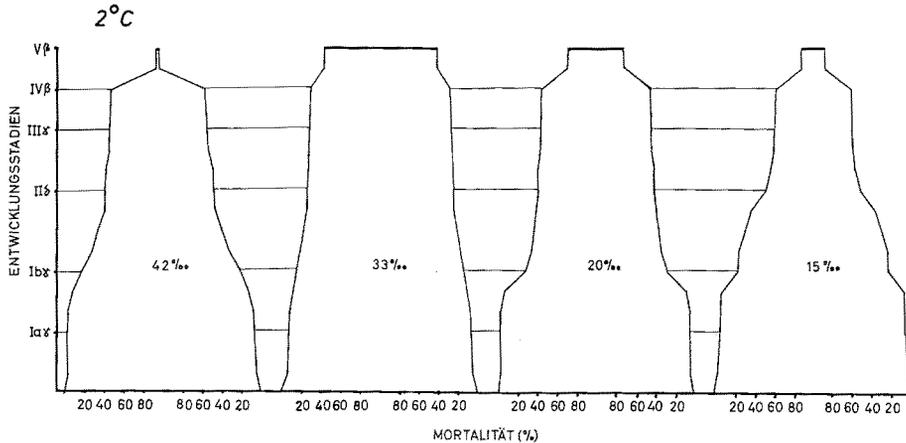


Abb. 21: Sterblichkeit von Flunderereiern in % der Eiausgangsmenge

20 ‰ S betrug die Schlupfrate 50 ‰ und 15 ‰ S erlaubten 31 ‰ der Eiausgangsmenge Entwicklung bis zum Schlüpfen (Inkubationsdauer 22 und 26 Tage, Überlebensrate bis zum Mauldurchbruch 29 ‰ und 12 ‰). Die Dottersäcke der geschlüpften Larven begannen, wie schon bei den Dorschlarven beschrieben, aufzuquellen, und der Dotter kugelte sich ab (Abb. 22a). In vielen Fällen platzte der äußere Dottersack, und der Dotter lief nach dem Zerreißen des inneren Sackes aus (Abb. 22b). Die Tiere starben. Die Unterkiefer der Larven, welche sich bis zum Mauldurchbruch entwickeln konnten, waren deformiert (Abb. 22c) und konnten nicht oder nur unzureichend bewegt werden.

Bei 15 ‰ S wiesen 95 ‰ der Larven Maulsperre auf, und bei 20 ‰ S waren 85 ‰ der Tiere durch Kiefermißbildungen geschädigt. Kieferdeformationen traten immer zusammen mit Dottersackvergrößerungen durch Quellung auf. Nur bei 20 ‰ S nahmen die aufgeblähten Dottersäcke z. T. wieder Normalform an und degenerierten.

10 ‰ S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 4° C

42 ‰ S. Die Ontogenese verlief ohne mikroskopisch erkennbare Anomalien bis zur Schlupfreife der Embryonen. 79 ‰ der Eiausgangsmenge entwickelten schlüpfende Larven (Inkubationsdauer 13 Tage). Mehr als die Hälfte der geschlüpften Larven starb vor dem Erreichen des Mauldurchbruchs ab (vgl. Abb. 23). Die Tiere wiesen dieselben Symptome wie schon bei 2° C auf und wirkten ausgetrocknet.

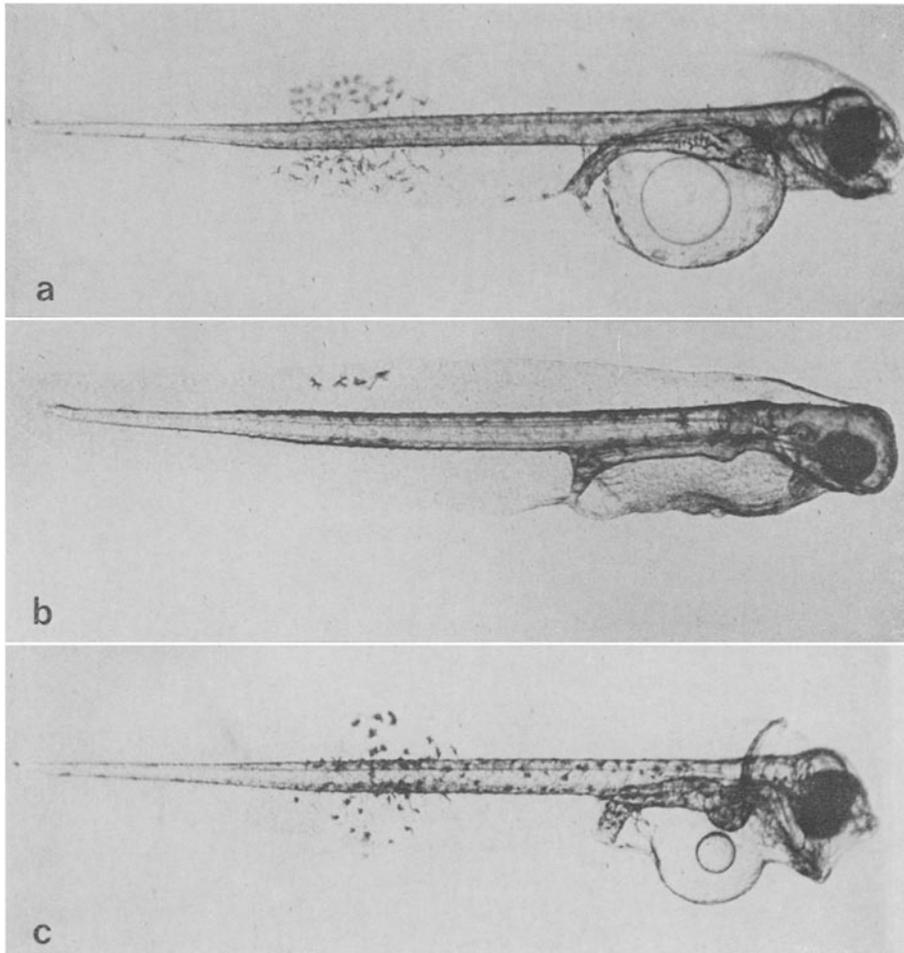


Abb. 22: *a* Flunderlarve mit gequollenem Dottersack (2° C– 20‰ und 15‰ S). *b* Flunderlarve deren Dottersack geplatzt ist (2° C– 15‰ S). *c* Flunderlarve mit gequollenem Dottersack und Kieferdeformation (2° C– 20‰ und 15‰ S)

33‰ und 25‰ S. Ungestörte Eientwicklung resultierte nach einer Entwicklungsdauer von 14 Tagen in einer Schlupfrate von 86‰ und 81‰ . 68‰ und 78‰ entwickelten sich bis zum nahrungsaufnahmefähigen Stadium $V\beta$.

20‰ S. Die ersten Zellteilungen waren regelmäßig. Die Zellen der Kalotten wirkten etwas gequollen, ihre Zellgrenzen undeutlich. Abgesehen hiervon waren bis zum Schlüpfen der Larven keine Besonderheiten in der Ontogenese zu erkennen. 82‰ der Eiausgangsmenge erbrachte schlüpfende Larven (Erbrütungsdauer 14 Tage). Die Überlebensrate bis zum Erreichen des $V\beta$ -Stadiums lag bei 65‰ . Alle Fischchen wiesen aufgequollene Dottersäcke auf. 17‰ aller Larven, die sich bis zum Mauldurchbruch entwickelten, zeigten mißgebildete Unterkiefer. Nur bei wenigen Tieren

degenerierte der Dottersack nach der Resorption des Dotters. In den meisten Fällen blieb das Epithel aufgebläht.

15 ‰ S. Blastomeren und Keimscheiben (Ia β) zeichneten sich durch gequollene Zellen und undeutliche Zellgrenzen aus. Mit Beginn der Gastrulation glich sich der Habitus des Keimes dem Normaltypus an, und die Entwicklung verlief bis zum Erreichen der Schlupfreife ungestört. Die Schlupfrate lag bei 63 ‰ (Inkubationsdauer 15 Tage). Die geschlüpften Larven nahmen sofort sehr viel Wasser in den Dottersack

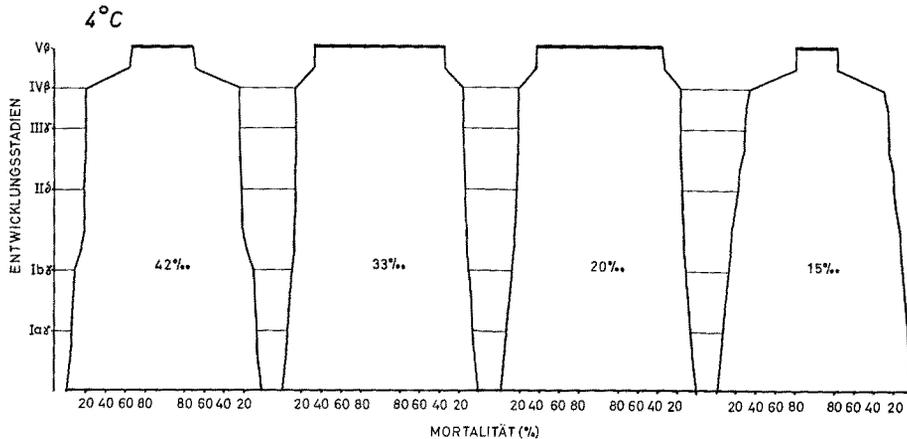


Abb. 23: Sterblichkeit von Flunderiern in ‰ der Eiausgangsmenge

auf, und in vielen Fällen platzte die äußere Dottersackhaut und die Fischchen starben. Nur 22 ‰ entwickelten sich bis zum Mauldruchbruch. 95 ‰ dieser Tiere waren in der schon beschriebenen Form durch Kiefermißbildungen geschädigt. Die Dottersackquellung blieb auch nach der vollständigen Resorption des Dottermaterials irreversibel.

10 ‰ S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 6° C

42 ‰, 33 ‰ und 25 ‰ S. Normale Ontogenese erlaubte eine Schlupfrate von 78 ‰, 83 ‰ und 75 ‰, und eine Überlebensrate von 63 ‰, 70 ‰ und 50 ‰ (Inkubationsdauer 10 Tage).

20 ‰ S. Die Entwicklung verlief bis zum Einsetzen der Herzbewegung (III γ) ohne Anomalie. In diesem Stadium bildeten die Embryonen krumme Schwänze aus. Die Sterblichkeit stieg aber nicht sonderlich an. 70 ‰ der Eiausgangsmenge ergaben schlüpfende Larven (Inkubationsdauer 10 Tage). Etwa die Hälfte aller geschlüpften Larven war verkrümmt und nicht lebensfähig. Die Überlebensrate (Erreichen des V β -Stadiums) betrug nur 29 ‰. Bei den gestreckten Larven traten während der Ausbildung des Maules Quellungserscheinungen am Dottersack auf, die, wie Abbildung 24 zeigt, in einigen Fällen reversibel waren.

15 ‰ S. Abgesehen von den gequollenen Blastomeren und Keimscheiben wurden – wie auch bei 20 ‰ S – mit beginnender Herzbewegung (III₇) erste Entwicklungsstörungen beobachtet. Die Schwänze der Embryonen wiesen starke Verkrümmungen auf (Erbrütungsdauer 11 Tage). Mehr als die Hälfte aller Larven war verkrüppelt und nicht lebensfähig. Nur 15 ‰ der Eiausgangsmenge erbrachte Fischchen,

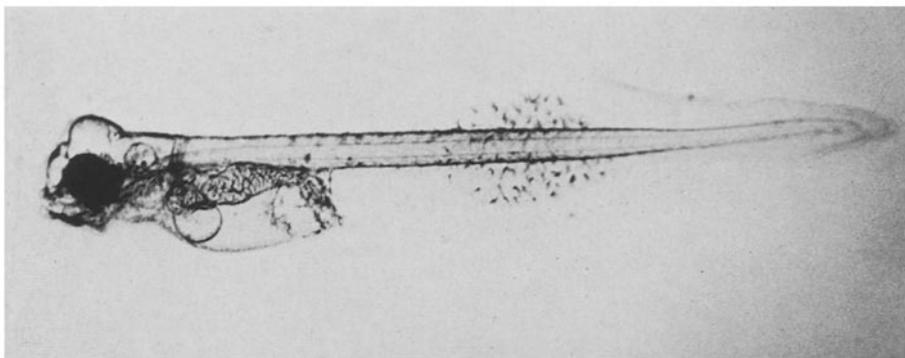


Abb. 24: Flunderlarve, deren anfänglich aufgeblähter Dottersack normal degeneriert. Dotter fast resorbiert (6° C–20 ‰ S)

die sich bis zum nahrungsaufnahmefähigen Stadium entwickeln konnten. Alle Tiere zeichneten sich durch stark gequollene Dottersäcke aus, die auch noch nach der vollständigen Resorption des Nährmaterials aufgebläht blieben. Nach der Dotterresorption wurden Larven mit Maulsperre beobachtet.

10 ‰ S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 8° C

42 ‰, 33 ‰ und 25 ‰ S. Die ohne morphologische Anomalien verlaufende Ontogenese resultierte in einer Schlupfrate von 68 ‰, 84 ‰ und 75 ‰ (Inkubationsdauer für 42 ‰ und 33 ‰ S 6 Tage und für 25 ‰ S 7 Tage). 54 ‰, 79 ‰ und 57 ‰ der eingebrachten Eimenge ergaben lebensfähige Larven.

20 ‰ und 15 ‰ S. Bis zur Ausbildung der Gehörblasen (III_a) traten in der Ontogenese außer den gequollenen Zellen der Blastulae keine morphologischen Anomalien auf. Bis zu diesem Entwicklungsstadium betrug die Sterblichkeit ca. 50 ‰. Danach fingen die Schwanzknospen an, undifferenziertes Zellmaterial abzugeben. Die Caudalregion der Embryonen wurde von einem undifferenzierten Zellklumpen gebildet, und die Embryonen wuchsen nicht weiter in die Länge. Schlupfzeitpunkt war der 8. Erbrütungstag (Schlupfrate 43 ‰ und 40 ‰). Der größte Teil der geschlüpften Larven war verkrüppelt und starb nach dem Verlassen der Eihüllen ab. An den überlebenden Larven (8 ‰ und 3 ‰) konnten die für andere Brackwasserlarven schon beschriebenen Dottersackauftreibungen beobachtet werden.

10 ‰ S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 10° C

42 ‰ und 33 ‰ S. In der Ontogenese konnte keine Abweichung vom Normaltypus festgestellt werden. 44 ‰ und 59 ‰ der Eiausgangsmenge erbrachte schlüpfende Larven (Inkubationsdauer 5 Tage). 33 ‰ und 52 ‰ entwickelten sich bis zum Mauldurchbruch.

25 ‰ und 20 ‰ S. Bis zum Verschluss des Blastoporus vollzog sich die Entwicklung normal. Bei Erreichen dieses Entwicklungsstadiums waren in allen Ver-

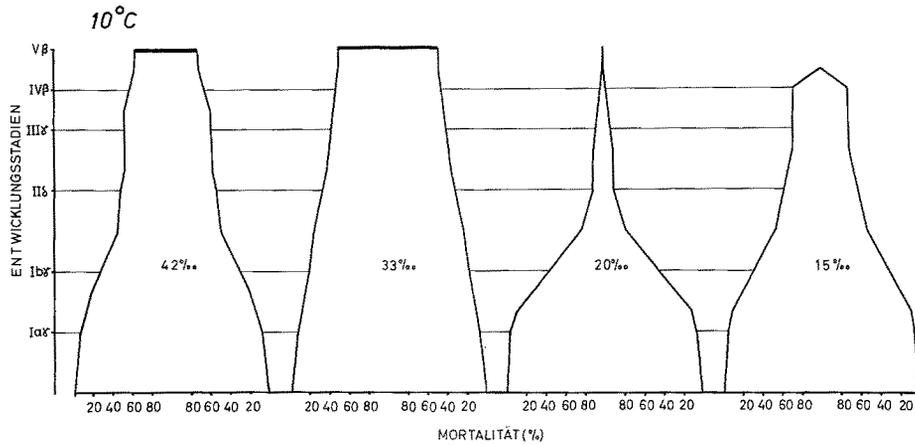


Abb. 25: Sterblichkeit von Flunderiern in ‰ der Eiausgangsmenge



Abb. 26: Flunderembryo im IIIβ-Stadium mit wucherndem Schwanzbereich (10° C–25 ‰ S)

suchen schon mehr als die Hälfte der eingebrachten Eier abgestorben (Abb. 25). Der Schwanz der Embryonen wuchs nicht normal aus, sondern verkrüppelte und die Schwanzknospe produzierte undifferenziertes Zellmaterial. Der caudale Teil des Embryos wurde klumpig und nahm während der Weiterentwicklung an Masse stark zu, wie Abbildung 26 zeigt. Die Sterblichkeit stieg erheblich an (Abb. 25), und die Schlupfrate belief sich auf nur 25 ‰ und 8 ‰ (Inkubationsdauer 6 Tage). Der größte Teil der geschlüpften Tiere war verkrüppelt und nicht lebensfähig. Nur 3 ‰ (25 ‰/00 S) und 1 ‰ (20 ‰/00 S) entwickelten sich bis zum Mauldurchbruch.

15 ‰/00 S. Zu Beginn der Eientwicklung fielen, wie schon bei den anderen Versuchen, in schwach salzigem Wasser die aufgequollenen Zellen der Blastodiske auf. Die weitere Entwicklung verlief wie bei 25 ‰/00 und 20 ‰/00 S. Die Schlupfrate betrug 20 ‰ (Inkubationsdauer 7 Tage). Keine der geschlüpften Larven war lebensfähig.

10 ‰/00 S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 13° C

Nach 12 Stunden Erbrütungsdauer wurden nur unregelmäßige Zellansammlungen in allen untersuchten Salzgehalten (42 ‰/00, 33 ‰/00, 25 ‰/00, 20 ‰/00 und 15 ‰/00 S) beobachtet, die sich am zweiten Erbrütungstag weiter über den Dotter ausgebreitet hatten. Differenzierung des Zellmaterials in Blastulae oder Gastrulae trat nicht ein. Am 3. Tag waren die Eier in allen Erbrütungsgefäßen abgestorben.

Schwebefähigkeit der Eier

Die im Versuch gefundene Schwebegrenze für befruchtete und sich normal entwickelnde Flundereier liegt bei 10° C und 25 ‰/00 S (Dichte 1,0203). Bei 20 ‰/00 S schwebten die Eier nicht mehr. Der oben angegebene Wert stimmt mit dem von HERTLING (1932) gefundenen Schwebevermögen der Eier von Flundern aus der Kieler Bucht überein.

STRODTMANN (1918) und KÄNDLER (1941) geben ohne Berücksichtigung der Temperatur als untere Schwebegrenze für Flundereier 10 ‰/00 S an. Wasser von 10 ‰/00 S hat aber in jedem Fall (auch bei 4° C) eine weitaus geringere Dichte (1,009) als Wasser von 25 ‰/00 S. Die Ausbildung von Eiern, die bei 10 ‰/00 S noch schweben können, ist wahrscheinlich auf die Flundern der östlichen Ostsee beschränkt, denn die Schwebefähigkeit von Flundereiern nimmt mit der Verlagerung des Laichgebietes nach Osten hin zu. Dieses ist leicht aus den von APSTEIN (1909) und KÄNDLER (1941) veröffentlichten Werten für Durchmesser von Flundereiern zu ersehen.

Schlupf- und Überlebensraten

In Abbildung 27 sind die gemittelten Schlupfraten aus beiden Versuchsserien als Säulendiagramm dargestellt. Für die einzelnen Temperatur- und Salzgehaltskombina-

tionen schwankt die Larvenausbeute. Die Unterschiede manifestieren sich (1) im unterschiedlichen Gesamtschlupferfolg und (2) in der unterschiedlichen Zahl der verkrüppelten oder vorzeitig abgestorbenen Tiere.

Die Gesamtschlupfraten sind in hohem Maße von der Erbrütungstemperatur abhängig (Abb. 27). Larven schlüpften bei Temperaturen von 0°–10° C. Derselbe Temperaturbereich wird auch von APSTEIN (1909) für die erfolgreiche Erbrütung von Flundern angegeben. DANNEVIG (1895) gibt 12° C als höchste Erbrütungstemperatur an. Da es sich hierbei mit Sicherheit um einen Mittelwert handelt, muß dieser Wert mit Vorbehalt betrachtet werden.

Der Bereich, in dem in unseren Versuchen bei allen Salzgehalten höchste Schlupfraten erzielt wurden, liegt zwischen 4° und 6° C. Auch bei 8° C werden noch ähnlich hohe Schlupfraten, allerdings nur bei 42 ‰, 33 ‰ und 25 ‰ S, erreicht.

4°–6° C werden von AURICH (1941) auf Grund von Brutfängen als den von der Nordseeflunder zur Laichabgabe bevorzugten Temperaturbereich angegeben. Aus der Arbeit von MIELCK & KÜNNE (1935) kann man entnehmen, daß die Temperatur auf den bevorzugten Laichplätzen der Ostseeflunder (Bornholmbecken, Kieler Bucht) zur Laichzeit 5°–6° C beträgt.

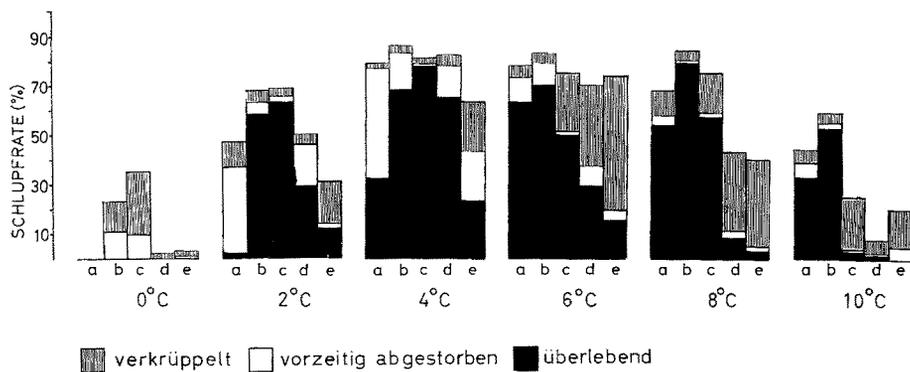


Abb. 27: Schlupf- und Überlebensraten (in % der Eiausgangsmenge) bei der Erbrütung von Flunderiern. a 42 ‰; b 33 ‰; c 25 ‰; d 20 ‰; e 15 ‰

Wie Abbildung 27 zeigt, werden in die Schlupfrate die verkrüppelten und die vorzeitig abgestorbenen Larven mit einbezogen. In dem die Morphogenese beschreibenden Kapitel wurde wiederholt auf das verstärkte Auftreten verkrüppelter Larven bei bestimmten Salzgehalt-Temperaturkombinationen hingewiesen. Die Abbildungen 28a und b stellen den Anteil mißgebildeter Larven an der Gesamtschlupfrate dar. Für 33 ‰ S ist ein Minimum im Auftreten verkrüppelter Tiere festzustellen. In Abbildung 28a ist für 4° C ein breiter Salinitätsbereich mit niedriger Verkrüppelungsrate zu beobachten (20 ‰–42 ‰ S). Erbrütung bei 2° C ergibt bei 20 ‰, 25 ‰ und 33 ‰ S ähnlich niedrige Werte. Alle anderen Temperatur- und Salzgehaltskombinationen zeichnen sich durch einen Anstieg in der Verkrüppelungsrate aus. Im allgemeinen nimmt der Anteil geschädigter Larven am Gesamtschlupferfolg mit abnehmendem Salzgehalt des Erbrütungswassers zu.

Verkrüppelte Embryonen und Larven wurden auch von MARX & HENSCHEL (1941) bei der Erbrütung von Flunder- (*Pleuronectes flesus*) und Kliescheneiern (*Limanda limanda*) gefunden. Die charakteristische Dotterquellung bei niedrigen Salzgehalten konnte von den Autoren ebenfalls beobachtet werden.

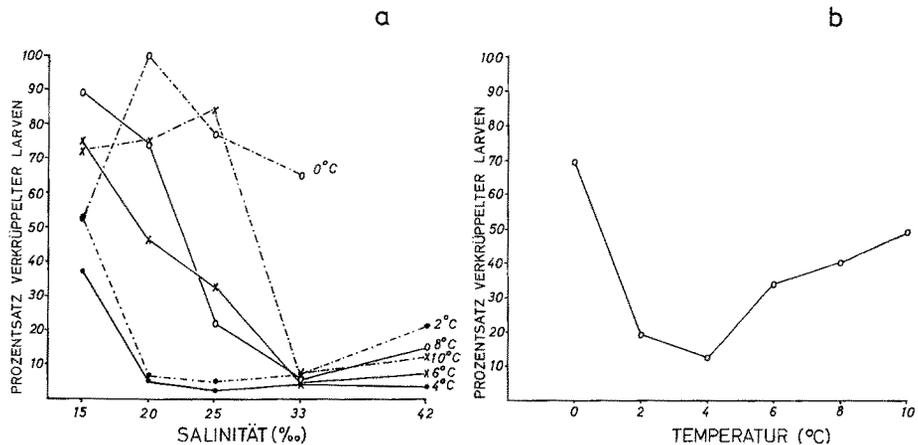


Abb. 28: Anteil der verkrüppelten Flunderlarven am Gesamtschlupferfolg (in %). *b* Mittelwerte für alle untersuchten Salzgehalte

Die Abhängigkeit der Verkrüppelungsrate von der Erbrütungstemperatur zeigt Abbildung 28b. Bei 4° C treten die wenigsten Mißbildungen auf. Abweichungen von 4° C in niedere oder höhere Temperaturbereiche haben eine Zunahme der Verkrüppelungsrate zur Folge. Das gehäufte Auftreten von Mißbildungen bei hohen Erbrütungstemperaturen konnte auch von LILLELUND (1967) an Hechtlarven (*Esox lucius*) und v. WESTERNHAGEN (1968) an Schellfischlarven (*Melanogrammus aeglefinus*) festgestellt werden.

Wassertemperatur und Salzgehalt des Erbrütungswassers wirken sich also nicht nur auf die Gesamtschlupfrate aus. Das anteilmäßige Auftreten verkrüppelter Larven hängt ebenfalls von Temperatur und Salzgehalt des Erbrütungswassers ab. Hierdurch wird die Höhe der Überlebensrate (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) entscheidend beeinflusst. Die Größe der Überlebensrate wiederum ist der entscheidende Faktor für das Aufkommen junger Flundern im natürlichen Biotop. Abbildung 29 zeigt die Überlebensraten bis zum Mauldurchbruch ($V\beta$) als Funktion quadratischer Flächen. Höchste Überlebensraten werden nur bei mittleren Salzgehalts- und Temperaturkombinationen erreicht, niemals aber durch Kombination mit Grenzwerten wie 0° oder 10° C und 15 ‰ S. In wie starkem Maße die Überlebensrate vom Salzgehalt des Erbrütungswassers abhängig ist, zeigt Abbildung 30a, in der die mittlere Überlebensrate aus allen untersuchten Temperaturen für jeden Salzgehalt berechnet wurde. Der optimale Salzgehaltsbereich liegt bei 33 ‰ S, d. h. die Eier der aus der Ostsee stammenden Versuchstiere haben ihr Entwicklungsoptimum bei einem Salzgehalt, der für die Nordsee charakteristisch ist und in der Ostsee nicht vorkommt. Hoher Salzgehalt (mehr

als 32 ‰ S) wird auch, wie AURICH (1941) feststellt, von der Flunder der südlichen Nordsee zur Eiablage bevorzugt.

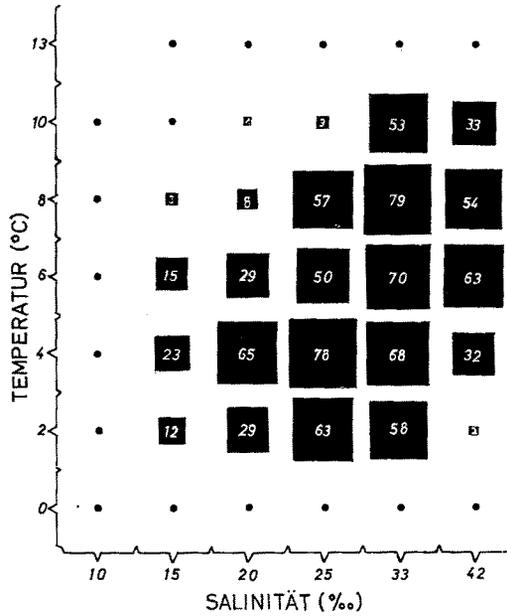


Abb. 29: Überlebensraten (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) bei der Erbrütung von Flundereiern in ‰ der Eiausgangsmenge, dargestellt als Funktion quadratischer Flächen

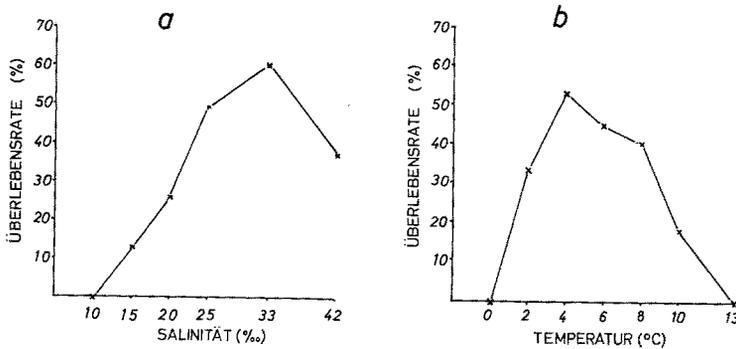


Abb. 30: Mittel der Überlebensraten bei der Erbrütung von Flundereiern für alle untersuchten Temperaturen (a) und Salzgehalte (b)

Abbildung 30b zeigt anhand der gemittelten Überlebensraten für alle Salzgehalte ein Temperaturoptimum bei 4°C. Übereinstimmend hiermit fand AURICH (1941) die Laichgebiete der Nordseeflunder in einem Wasserkörper von 4°–6°C liegend. MIELCK & KÜNNE (1935) stellten in den Laichgebieten der Ostseeflunder bei Wassertemperaturen von 5°–6°C die höchsten Ei- und Larvenzahlen fest.

Bei Betrachtung von Abbildung 29 fällt eine Verschiebung der optimalen Erbrütungstemperatur bei Veränderung des Salzgehaltes auf. Für 15 ‰, 20 ‰ und 25 ‰ S liegt das Optimum bei 4° C, während Erbrütung bei 33 ‰ und 42 ‰ S im Temperaturbereich von 6°–8° C maximale Larvenausbeute gibt.

Eine ähnliche Veränderung der optimalen Erbrütungstemperatur bei zunehmendem Salzgehalt stellten ALDERDICE & FORRESTER (1968) für die Eier der Englischen Zunge (*Parophrys vetulus*) fest. Die von McLEESE (1956) am amerikanischen Hummer (*Homarus americanus*) durchgeführten Akklimatisationsexperimente zeigten ebenfalls, daß dessen Toleranz gegenüber niedrigen Salzgehalten mit ansteigender Temperatur abnahm.

Bei der stärksten von mir untersuchten Salzkonzentration (42 ‰ S) ist die Reaktion der frisch geschlüpften Larven interessant. Wie Abbildung 27 wiedergibt, steigt der Anteil der überlebensfähigen Larven mit zunehmender Temperatur an. KINNE (1956) gibt an, daß die physiologische Wirkung extrem hoher Salzgehalte auf nicht angepasste Tiere durch das Abtöten der atlungsaktiven Epithelien hervorgerufen wird. Die geschädigten Tiere ersticken.

Nimmt man bei den vorliegenden Flunderversuchen von 2° und 4° C dieselbe Wirkung an, ist die Zunahme der Überlebensrate bei hohen Temperaturen nicht ohne weiteres zu erklären. Wir wollen aber anhand des Erscheinungsbildes der geschädigten Tiere (die Larven wirkten ausgetrocknet) versuchen, auf der Basis der von KINNE (1956) gegebenen Erklärung über die Salzgehaltswirkung eine Interpretationsmöglichkeit für das unterschiedliche Verhalten der Larven aus 42 ‰ S bei hohen und niedrigen Temperaturen zu geben.

Zur Aufrechterhaltung ihrer hypotonischen Körperflüssigkeit (SCHLIEPER 1935, HOLLIDAY 1965) muß die Larve osmotische Arbeit gegen das hypertone Außenmedium leisten. Falls der Energiehaushalt der Larve zu irgendeinem Zeitpunkt besonders belastet wird, kann sich das auf ihre osmoregulatorische Kapazität auswirken. Die Larve würde Wasser an das Außenmedium abgeben. Hiervon wären zuerst die äußeren Körperepithelien betroffen. Eine Entwässerung dieser atlungsaktiven Epithelien würde aber den Erstickungstod zur Folge haben (KINNE 1956).

Die von HAMDORF (1961) durchgeführten Messungen an Salmonidenembryonen geben auf der Basis des larvalen Energiehaushaltes eine Interpretationsmöglichkeit für das oben beschriebene Phänomen. Während und nach dem Schlupfakt findet bei Forellenlarven eine Stoffwechsellumstellung statt. Hierzu sagt HAMDORF: „Während der Umstellung von einer Energiequelle auf die andere kommt es zum kurzfristigen Absinken der Wärmeproduktion. Erneutes Einsetzen der Glykogenverbrennung vermag die Depression nicht auszugleichen. (Eine entsprechende Herabsetzung des Umsatzes zu diesem Zeitpunkt kommt ebenfalls in einer Verminderung des Sauerstoffverbrauchs zum Ausdruck, HAMDORF unveröffentlicht.)“

Von STELZER (unveröffentlicht) untersuchte *Rivulus*-Larven lassen durch ihre Reaktion auf Stoffwechsellinhibitoren auf eine ähnliche Umstellung ihres Metabolismus schließen, wie sie HAMDORF für die Forellenlarven gefunden hat. Wenn bei Flunderlarven ähnliche Stoffwechsellumstellungen nachzuweisen wären, könnten sie das oben beschriebene Phänomen erklären.

Ein bereits bestehendes Energiedefizit im larvalen Stoffwechsel würde durch

niedrige Temperaturen noch zusätzlich verstärkt werden. Auf diese Weise könnte das Überleben der Larven bei höheren Temperaturen verständlich sein.

Auf Grund der vorliegenden Erbrütungsergebnisse (vgl. Abb. 27) kann, unabhängig von der Höhe der Überlebensraten, festgestellt werden, daß die Eier der Flunder aus der westlichen Ostsee sich bei Temperaturen von 2°–10° C und Salzgehalten von 15 ‰ bis mindestens 42 ‰ S erfolgreich bis zu einem nahrungsaufnahmefähigen Larvenstadium entwickeln können.

Entwicklungsgeschwindigkeit

Auf die gleiche Weise wie bei den Dorschversuchen wurden die Regressionsgeraden für die Embryonalentwicklung in Abhängigkeit von der Entwicklungsdauer ausgerechnet und in Abbildung 31 dargestellt. Obwohl die Unterschiede in der Entwicklungsdauer bei verschiedenem Salzgehalt innerhalb einer Temperaturstufe nicht signifikant sind, können sie doch als gesichert angesehen werden, da der Trend bei allen Temperaturstufen der gleiche ist. Zu denselben Ergebnissen kommen ALDERDICE & FORRESTER (1968) bei der Erbrütung von *Parophrys vetulus* und MARX & HENSCHEL (1941), die bei Erbrütungen von Klieschen- und Flundereiern (*Limanda limanda* und *Pleuronectes flesus*) mit abnehmendem Salzgehalt des Erbrütungswassers eine immer stärker werdende Verzögerung in der Entwicklung der Keime und dem Schlüpfen der Larven feststellen konnten.

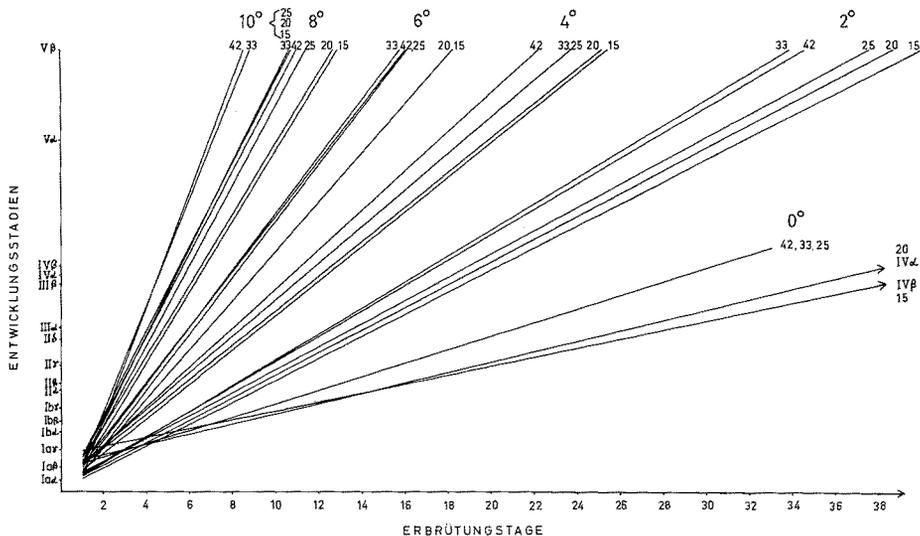


Abb. 31: Entwicklungsgeschwindigkeit von Flundereiern

Ebenso wie beim Dorsch fällt auch bei der Flunder in Abbildung 31 die Annäherung bzw. das Zusammenfallen einiger Geraden (25 ‰, 20 ‰ und 15 ‰ S) des 10°-C-Versuchs mit der 33 ‰-S-Geraden des 8°-C-Versuchs auf.

Das Zusammenfallen von Entwicklungsgeschwindigkeiten bei 8° und 10° C (Abb. 31) macht besonders deutlich, wie wichtig bei Erbrütung mariner Fischeier und der Darstellung von Ergebnissen die Angabe des während der Erbrütung verwendeten Salzgehaltes ist.

Dieses geht auch aus Abbildung 32 hervor, in der die Variation von Schlupfzeitpunkt (SZ) und Moment des Mauldurchbruchs ($V\beta$) für alle untersuchten Temperaturen und Salzgehalte dargestellt ist.

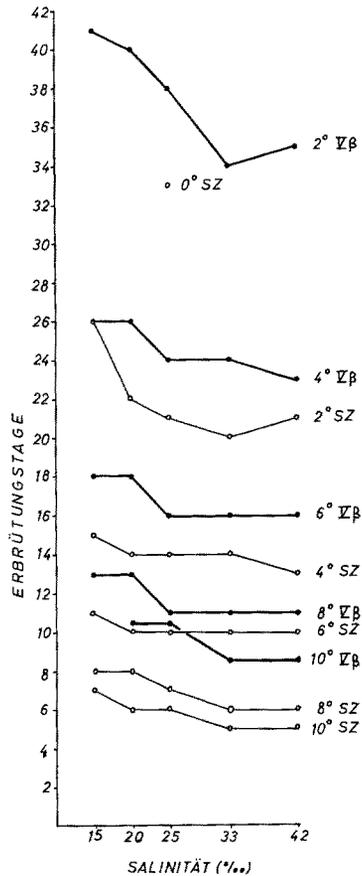


Abb. 32: Anzahl der Erbrütungstage von Flunderiern bis zum Erreichen des Schlupfzeitpunktes (SZ) und des $V\beta$ -Stadiums (Mauldurchbruch)

Bei 10° C und 15‰ S erbrütete Flunderlarven schlüpfen später als Tiere, die sich bei 8° C und 42‰ und 33‰ S entwickeln konnten. Die Zunahme der Entwicklungsdauer für Schlupfzeitpunkt und Mauldurchbruch mit abnehmendem Salzgehalt ist deutlich zu erkennen.

Die Flundern der Ostsee

In den vorliegenden Untersuchungen konnten 15 ‰ S als untere Salinitätsgrenze für die Entwicklung von Flundereiern, deren Eltern aus dem Fehmarnbelt stammen, bestimmt werden.

Ein Vergleich mit von HERTLING (1932) beschriebenen Flunder-Erbrütungen (Elterntiere aus der Kieler Bucht) zeigt in diesem Punkt gute Übereinstimmung. Erbrütungsversuche, die in jenen Experimenten bei 14 ‰ S durchgeführt wurden, waren nicht erfolgreich. Die Eier entwickelten sich nicht. Erbrütung bei mittleren Salzgehalten (26 ‰ S) ergab Schlupfraten von 60 ‰–66 ‰ (Maximum 84 ‰). Auch in diesem Punkt stimmen jene Ergebnisse mit den vorliegenden gut überein. Schon bei der Behandlung der Schwebefähigkeit wurde bereits auf die Übereinstimmung zwischen unseren und den von HERTLING berichteten Ergebnissen hingewiesen.

Die von KÄNDLER (1941) angegebene Schwebegrenze für sich entwickelnde Flundereier der östlichen Ostsee (10 ‰ S) ist jedoch von der in meinen und HERTLINGS (1932) Versuchen gefundenen von 25 ‰ S so stark verschieden, daß man für die Flunder ebenso wie für den Dorsch das Auftreten verschiedener physiologischer Rassen fordern kann.

Diese Annahme wird durch die Untersuchungen von MIELCK & KÜNNE (1935) und KÄNDLER (1941) noch unterstützt. Die Autoren berichten von den Eiern der Bankflunder (auf der Oderbank), die sich bei 6 ‰–7 ‰ S normal entwickeln können. Diese Eier liegen auf dem Boden und sind nicht größer als Flundereier aus der Nordsee. Gewöhnlich nehmen die Eigrößen in Brackwasser mit weiterer Aussüßung zu (MIELCK & KÜNNE 1935, KÄNDLER 1941).

Markierungsexperimente von OTTERLIND (1967) mit adulten Flundern zeigen, daß der Flunderbestand der Ostsee nicht einheitlich ist, sondern mit mehreren Populationen gerechnet werden muß. Auf Grund der Wanderung adulter Flundern nimmt OTTERLIND als westliche Verbreitungsgrenze zweier Populationen der mittleren Ostsee eine Linie an, die südlich von Kopenhagen quer durch den Sund und von der Südspitze Falsters nach Darss verläuft. Die östliche Verbreitungsgrenze wird durch die Linie Süd-Öland–Rozewie gekennzeichnet. Innerhalb dieses Verbreitungsgebietes liegt noch der Lebensraum der Bankflunder (auf der Oderbank), die wahrscheinlich auch eine eigene Population darstellt. Markierungsexperimente mit Flundern der östlichen Ostsee (um Gotland und Öland) zeigen als westliche Verbreitungsgrenze dieser Population die Linie Süd-Öland–Rozewie (OTTERLIND 1965).

Gemäß den Untersuchungen von OTTERLIND (1965 und 1967) bestehen in der Ostsee mindestens drei Flunderpopulationen: Die Population der östlichen und nördlichen Ostsee und zwei Populationen der mittleren Ostsee. Als vierte Population kann wohl die Bankflunder hinzugerechnet werden.

Auf das Bestehen von mindestens einer Population in der westlichen Ostsee (Herkunftsgebiet des in dieser Arbeit untersuchten Materials), weisen die Untersuchungen von BAGGE (1966). Die Flundern der westlichen Ostsee und des Sunds zeichnen sich durch Wanderung, die sie bis ins Kattegat führen, aus. Wanderungen in die mittlere Ostsee werden kaum beobachtet.

Wie Abbildung 28 zeigt, liegt das Entwicklungsoptimum für die in den vor-

liegenden Versuchen erbrüteten Flundereier bei 33 ‰ S. Ein Salzgehalt, der für die Nordsee charakteristisch ist, in der Ostsee aber nicht vorkommt. Die Schwebegrenze der Eier liegt bei 25 ‰ S. Dieser Salzgehalt kommt im Bodenwasser der westlichen Ostsee noch vor (MIELCK & KÜNNE 1935).

Vergleichen wir die Resultate der vorliegenden Flundererbrütungen mit den Untersuchungsergebnissen von MARX & HENSCHEL (1941), so kann man gute Übereinstimmung konstatieren. Die oben genannten Autoren erzielten bei 32,3 ‰ S optimale Larvenausbeuten. Bei 14,6 ‰ S zog sich der Schlupfakt in die Länge, bei 11,3 ‰ S war die Entwicklung erheblich gestört, und die Larven zeigten Unterkieferdeformationen. Die Versuche von MARX & HENSCHEL wurden mit Eiern von Nordsee-Flundern vorgenommen. Da sie mit unseren Ergebnisse (Eier der Ostseeflunder) aber gut übereinstimmten, neigen wir zu der Annahme, die durch die Untersuchungen von BAGGE (1966) noch gestützt wird, daß die Flundern der westlichen Ostsee und der Nordsee eine Rasse bilden. Für den Dorsch konnte SICK (1965) diese These anhand von Elektrophoreseuntersuchungen des Hämoglobins bestätigen.

Die große Toleranz und Resistenz adulter, nicht angepaßter Flundern gegenüber brackigem Wasser (WAEDE 1954) findet sich in ihren Eiern nicht wieder. Erbrütungen in Wasser von 15 ‰ S erbrachten in meinen Versuchen Überlebensraten (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch), die nur bei 4° C 22 ‰ betragen. In allen anderen Temperaturen waren sie geringer. Auch bei 20 ‰ S wurden nur im optimalen Temperaturbereich von 4° C Überlebensraten von mehr als 50 ‰ erreicht (vgl. Abb. 27). Erst bei 25 ‰ S konnten über einen breiteren Temperaturbereich 2°–8° C Überlebensraten von mehr als 50 ‰ erreicht werden.

Die aus den Erbrütungsversuchen in Wasser von 20 ‰ und 15 ‰ S resultierenden Überlebensraten sind zu gering, um eine ausreichende Rekrutierung der stark befischten Flunderbestände der mittleren und östlichen Ostsee zu gewährleisten. Die Zahl der in diese Gebiete einwandernden Flundern ist, nach den Untersuchungen von BAGGE (1966) so gering, daß sie für die Auffüllung jener Bestände keine Bedeutung hat. Das heißt also: Der Flunderbestand der mittleren und östlichen Ostsee ist bezogen auf seine Rekrutierung auf eigenen Nachwuchs angewiesen.

Das bedingt aber, daß sich in jenen Gebieten der Ostsee Rassen entwickelt haben, die sich den dortigen hydrographischen Gegebenheiten besser anpassen können als die Flundern der westlichen Ostsee. Das Auftreten von Flundereiern, die bei 10 ‰ S entwicklungs- und schwebefähig sind (KÄNDLER 1941) und die kleinen Eier der Bankflunder, die sich bei 6 ‰–7 ‰ S auf dem Boden liegend entwickeln (KÄNDLER), unterstützen diese These.

Das Unvermögen der Eier von Flundern aus der westlichen Ostsee, bei Salzkonzentrationen unter 25 ‰ S zu schweben (vgl. auch HERTLING 1932) und die geringen Schlupfraten bei Salzgehalten, die den Verhältnissen in der mittleren Ostsee entsprechen, deuten ebenfalls darauf hin, daß die westliche Rasse für die Arterhaltung in der mittleren und östlichen Ostsee nicht geeignet ist. Hierdurch wird wahrscheinlich, daß die Flundern dieser Gebiete eine ökologische Rasse sind, die sich durch die Adaptationsfähigkeit ihrer Eier und Larven an niedrigen Salzgehalt auszeichnet.

*Pleuronectes platessa**Entwicklungsstadien des Scholleneies*

Um ein mit den Vorversuchen vergleichbares Ergebnis zu bekommen, wurde die Embryonalentwicklung der Scholle nach derselben Methode aufgegliedert wie die von Dorsch und Flunder. Für die Schollenentwicklung ergaben sich 17 ontogenetische Stadien:

- Ia α Furchungsstadien (bis 64 Zellen);
- Ia β Kalottenbildung (nach LIEDER 1957);
- Ia γ Keimscheibe linsenförmig;

Gastrulation (Dotter wird vom Blastoderm umwachsen)

- Ib α Frühgastrulation;
- Ib β Gastrulation;
- Ib γ Späte Gastrulation (Blastoderm ca. halb um den Dotter gewachsen);

Embryo bis zu 180° um den Dotter gewachsen

- II α Primitivstadium;
- II β Kopf und Augenblasen deutlich abgesetzt, Blastoporus offen;
- II γ Auftreten der ersten Somiten, Blastoporus geschlossen, Kupffersche Blase erkennbar;
- II δ Augenlinsenanlage, schwarzes Pigment tritt auf;

Embryo umspannt 180°–270° des Dotters

- III α Augenlinsen abgeschnürt, Gehörblasen erkennbar, gelbes Pigment tritt auf, kein Flossensaum;
- III β Herz angelegt (bewegt sich noch nicht), Pectoralenanlagen vorhanden, schwarzes Pigment greift auf Kopf über, caudaler Flossensaum sichtbar;
- III γ Herz bewegt sich, verstärktes Auftreten von gelbem Pigment, erste Eigenbewegung des Embryos;

Embryo umspannt 270°–360° des Dotters

- IV α Flossensaum breit, Herz schlägt noch unregelmäßig, Darm zwischen Pectoralen erkennbar;
- IV β Vereinzeltetes Auftreten von Augenpigment, regelmäßiger Herzschlag, starke Eigenbewegung, Schlupfbeginn;

Larvale Weiterentwicklung

- V α Larve gestreckt, ohne Maul, Dotter groß, Larve hängt rücklings am Dotter, Flossensaum und Dottersack pigmentfrei;
- V β Maul durchgebrochen, Pigment wandert in Flossensaum und Dottersack, Pectoralen schlagen, Dotter zur Hälfte resorbiert, Larve in normaler Schwimmlage, kein Blutkreislauf.

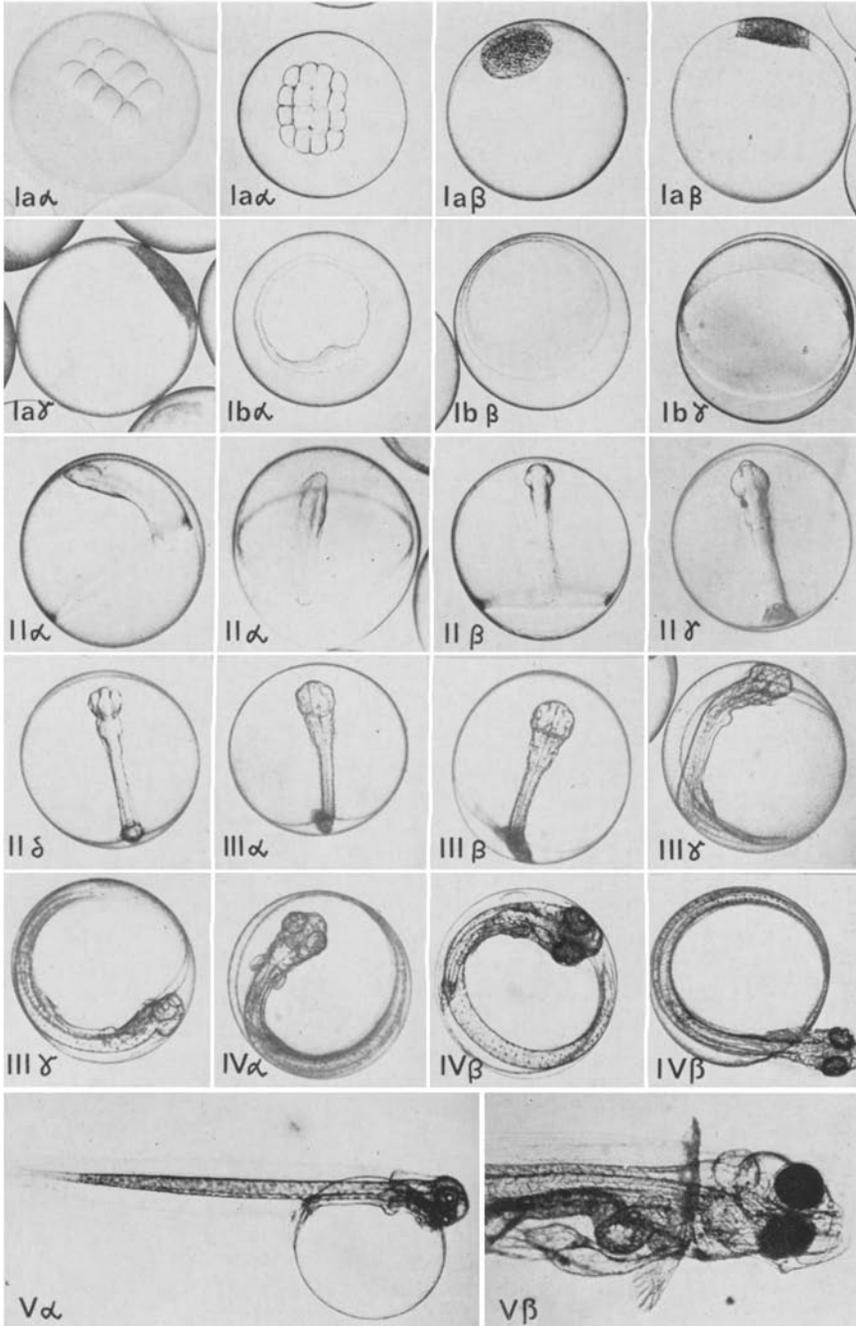


Abb. 33: Entwicklung des Scholleneies

In diesem letzten Entwicklungsstadium können die Larven Nahrung aufnehmen. Abbildung 33 zeigt die oben beschriebenen Entwicklungsstadien anhand von Mikro-
fotografien.

Beeinflussung der Morphogenese durch Temperatur und Salzgehalt

Erbrütungstemperatur 0° C

Bei allen untersuchten Salzgehalten konnten frühe Teilungsstadien beobachtet werden. Neben normalen Zellteilungen traten in jedem Salzgehalt (42 ‰–15 ‰ S) anomale Zellteilungen auf. Das Plasma war in vielen Fällen griesig und bei 15 ‰ S wirkten die Zellen aufgequollen und ihre Grenzen verschwommen. Die Entwicklung verlief in allen Fällen nur bis zur Bildung der Keimscheibe. Bei Gastrulationsbeginn starben die letzten Keime ab.

Erbrütungstemperatur 2° C

42 ‰ S. In den frühen Teilungsstadien verlief die Entwicklung normal. Die Eier bildeten aber keine regelmäßigen Keimscheiben aus. Die Zellen waren abgerundet und lagen locker im Keimscheibengebiet. Es wurden nur wenige kompakte Keimscheiben gebildet. Die meisten Eier verharteten 4 Tage im Stadium der „lockeren Keimscheibe“ und starben dann ab (vgl. Abb. 34).

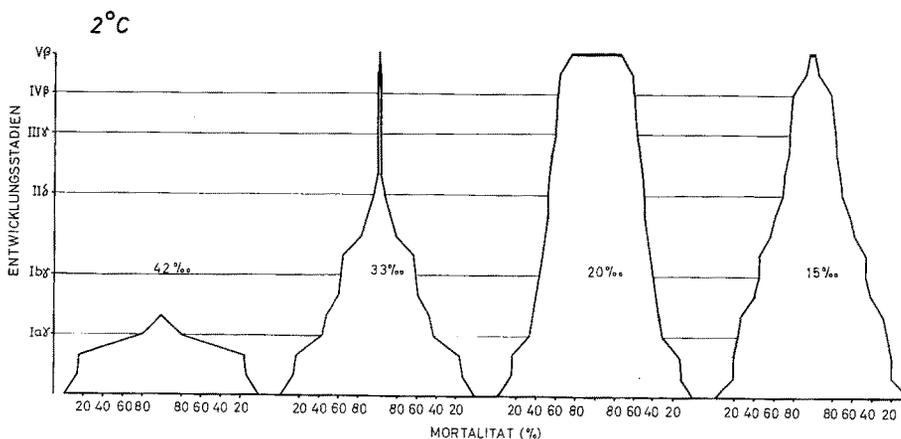


Abb. 34: Sterblichkeit von Scholleneiern in ‰ der Eiausgangsmenge

33 ‰ und 25 ‰ S. Die ersten Blastomeren und die Keimscheiben unterschieden sich nicht vom normalen Entwicklungstypus. Die Sterblichkeit war gleich zu Beginn der Entwicklung hoch. Während der Weiterentwicklung wurden die Embryonen bla-

sig und griesig, und mit dem Einsetzen des Herzschlages bildeten die meisten Embryonen Schwanzdeformationen aus (Abb. 35a). Die verkrüppelten Tiere konnten nicht schlüpfen und nur wenige Larven konnten die Eihüllen verlassen (Überlebensrate bis zum Mauldurchbruch 1 ‰, Abb. 34). Die Tiere lagen passiv auf dem Boden der Erbrütungsgläser.

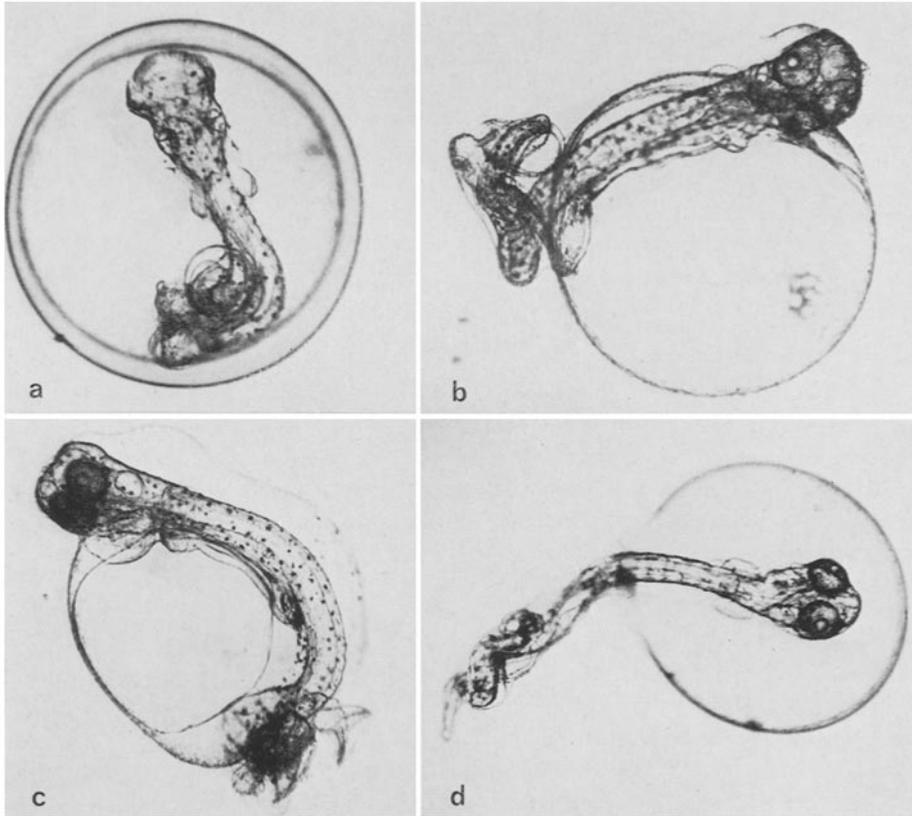


Abb. 35: *a* Mißgebildeter Schollenembryo (2° C–33 ‰ S). *b* und *c* Verkrümmt geschlüpfte Schollenlarven (2° C–20 ‰ und 15 ‰ S). *d* Schollenlarve mit verkrüppelter Schwanzregion (10° C–15 ‰ S)

20 ‰ und 15 ‰ S. Die ersten Zellteilungen verliefen normal. Aber die Zellen der Keimscheiben wirkten aufgequollen. Die Zellgrenzen waren nur schwach zu erkennen. Die Embryonen differenzierten sich vorerst ohne morphologische Anomalien bis zum III α -Stadium (gelbes Pigment). Bei Ausbildung des gelben Pigmentes traten Schwanzdeformationen auf, woraus nach dem Schlüpfen (Inkubationsdauer 34 und 39 Tage) ein beträchtlicher Anteil verkrüppelter (Abb. 35b, c) nicht lebensfähiger Larven resultierte (Schlupfrate 37 ‰ und 17 ‰, Überlebensrate 36 ‰ und 3 ‰). Nach dem Mauldurchbruch nahm der Dottersack der Fischchen Wasser auf und quoll. Die Tiere wurden passiv und lagen trotz reichlich vorhandenen Dottervorrats bewegungs-

los auf dem Boden der Erbrütungsgefäße. Nach der Resorption des Nährmaterials blieb der Dottersack aufgebläht.

10 ‰ S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 4° C

42 ‰ S. Die Ontogenese verlief ohne erkennbare Störung. Die Mortalität war hoch (Abb. 36). Nur 12 ‰ der eingebrachten Eier ergaben schlüpfende Larven (Inkubationsdauer 20 Tage). 11 ‰ entwickelten sich bis zum Durchbruch des Maules.

33 ‰ und 25 ‰ S. Ohne Anomalien verlaufende Eientwicklung erbrachte eine Schlupfrate von 33 ‰ bzw. 28 ‰ (Inkubationsdauer 23 Tage) und eine Überlebensrate von 30 ‰ bzw. 27 ‰.

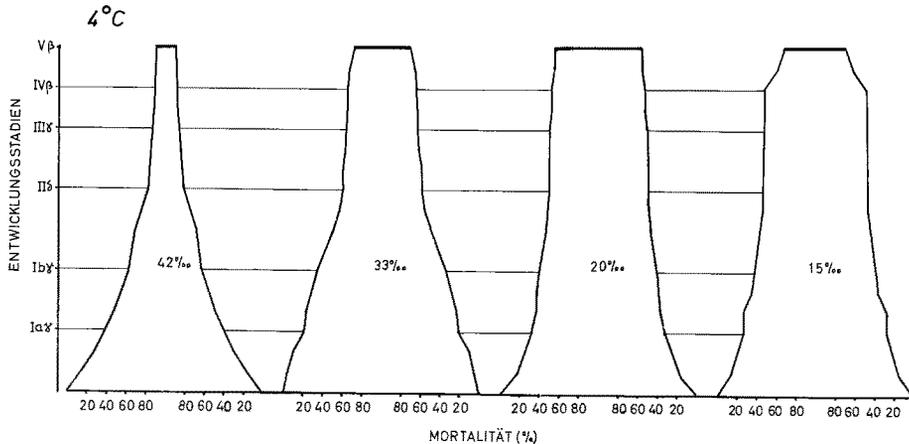


Abb. 36: Sterblichkeit von Scholleneiern in ‰ der Eiausgangsmenge

20 ‰ und 15 ‰ S. Die Keimscheiben der Eier unterschieden sich durch ihre aufgequollenen Zellen vom Normaltypus. Die Weiterentwicklung dieser Eier verlief aber, abgesehen von vereinzeltm Auftreten verkrüppelter Embryonen bei 15 ‰ S, bis zum Schlüpfen der Larven normal (Inkubationsdauer 23 und 25 Tage). Die Schlupfrate belief sich auf 48 ‰ und 43 ‰ und die Überlebensrate (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) konnte auf 45 ‰ und 32 ‰ festgelegt werden.

Während der Dotterresorption bildete sich unter dem Herz der Tiere eine mit Flüssigkeit gefüllte Vakuole, die aber mit zunehmender Dotterresorption wieder verschwand.

10 ‰ S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 6° C

42 ‰, 33 ‰ und 25 ‰ S. Die Eientwicklung vollzog sich ohne Abweichung von der normalen Morphogenese. Der Schlupferfolg lag bei 40 ‰, 39 ‰ und 34 ‰

(Inkubationsdauer 19, 18 und 19 Tage). Die Überlebensrate bis zum Durchbruch des Maules betrug 38 ‰, 36 ‰ und 32 ‰. Die Kondition der Tiere war gut.

20 ‰ und 15 ‰ S. Die ersten Teilungsstadien waren normal, nur die Keimscheiben wirkten gequollen und konturenlos. Bis zum Schlüpfen der Larven (Inkubationsdauer 20 und 21 Tage) wurden keine weiteren Unterschiede zur Normalentwicklung festgestellt. Die Schlupfrate betrug 51 ‰ und 39 ‰ und die Überlebensrate bis zum Mauldurchbruch 50 ‰ und 37 ‰. Die frisch geschlüpften Larven unterschieden sich durch ihre gequollenen Dottersäcke von Tieren, die in höheren Salinitäten erbrütet wurden. Viele Fischchen blieben mit Kopf und Dottersack in den Eihüllen stecken, und nur ihr Schwanz ragte ins Freie. Die larvalen Dottersäcke degenerierten jedoch während der Dotterresorption normal.

10 ‰ S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 8° C

42 ‰ S. Bis zum III γ -Stadium (Herz bewegt sich) verlief die Entwicklung normal. Danach traten vereinzelt Embryonen mit Schwanzverkrümmungen auf, starben aber vor Erreichen der Schlupfreife ab. Während der gesamten Entwicklung war die Sterblichkeit hoch, und nur 17 ‰ aller eingebrachten Eier entwickelten sich zu Larven (Inkubationsdauer 12 Tage). 14 ‰ der Larven überlebten bis zum V β -Stadium (Mauldurchbruch).

33 ‰ und 25 ‰ S. Die Ontogenese war durch keine Besonderheiten gekennzeichnet. Die Schlupfraten betragen 37 ‰ und 29 ‰ (Inkubationsdauer 14 bzw. 13 Tage). Die geschlüpften Fischlarven entwickelten sich normal weiter und die Überlebensraten betragen 36 ‰ und 28 ‰.

20 ‰ und 15 ‰ S. Bis auf das Auftreten gequollener Blastodiske verlief die Morphogenese normal und ermöglichte 47 ‰ und 30 ‰ der eingebrachten Eier Entwicklung bis zur Larve (Inkubationsdauer 14 und 15 Tage; Überlebensrate bis zum Mauldurchbruch 46 ‰ und 27 ‰). Bei vielen Larven blieb das Chorion, wie schon bei 6° C beschrieben, über Kopf und Dotter hängen. Die gequollenen Dottersäcke der Larven degenerierten bei 20 ‰ S normal. In Wasser von 15 ‰ S blieb der Dottersack bei einem Großteil der Larven aufgebläht. Die Aktivität aller Tiere war hoch.

10 ‰ S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 10° C

42 ‰ S. Der Beginn der Ontogenese verlief normal. Bei Einsetzen der Herzbewegung (III γ) traten Embryonen mit verkrüppelten Schwänzen auf. Die Schlupfrate belief sich auf 8 ‰ (Inkubationsdauer 10 Tage). Nur 5 ‰ waren lebensfähig.

33 ‰ S. Die Embryonalentwicklung verlief normal, und nach Verschluss des Blastoporus stieg die Sterblichkeit kaum noch an (Abb. 37). Schlupf- und Überlebensrate betragen 31 ‰ (Inkubationsdauer 10 Tage).

25 ‰ S. Bis zum III γ -Stadium (Herz bewegt sich) traten keine morphologischen Anomalien auf. Nach Einsetzen des Herzschlages konnte bei den Embryonen die Bil-

derung von Schwanzdeformationen beobachtet werden. Die Erbrütungsdauer betrug 11 Tage (Schlupfrate 22 ‰). Ein großer Teil der geschlüpften Tiere war verkrüppelt, nur 16 ‰ überlebten bis zum Mauldurchbruch.

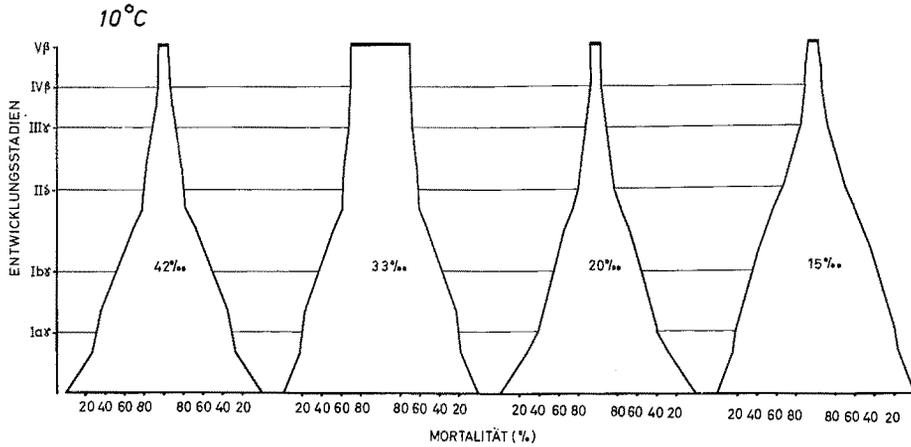


Abb. 37: Sterblichkeit von Scholleneiern in ‰ der Eiausgangsmenge

20 ‰ und 15 ‰ S. Die Keimscheiben wirkten gequollen und ihre Zellgrenzen unscharf. Die Sterblichkeit war hoch (Abb. 37), und als im III γ -Stadium (Herz bewegt sich) die ersten Mißbildungen im Schwanzbereich der Embryonen auftraten, lebten nur noch etwa 15 ‰ aller eingebrachten Eier. Schlupfzeitpunkt war der 10. Erbrütungstag. Ein großer Teil der Larven war verkrümmt (Abb. 35d) und nicht lebensfähig (Schlupfrate 9 bzw. 8 ‰). Bei beiden Versuchen betrug die Überlebensrate 6 ‰.
10 ‰ S. Keine Entwicklung erfolgt.

Erbrütungstemperatur 13^o C

In keinem der untersuchten Salzgehalte konnten sich die Eier erfolgreich entwickeln. Alle Keime starben vor Verschuß des Blastoporus ab.

Schwebefähigkeit der Eier

Die Schwebegrenze der untersuchten Scholleneier lag bei 8^o C und 20 ‰ S (Dichte 1,0166). Das von STRODTMANN (1918) und KÄNDLER (1941) angegebene Salzgehaltsminimum, bei dem Scholleneier noch schweben sollen, ist 12 ‰ S.

Späteembryonale Stadien waren schwerer als noch wenig entwickelte Eier. Auf dieses Phänomen wurde schon bei der Behandlung der Schwebefähigkeit von Dorschiern hingewiesen. Auch LASKER (1965), v. WESTERNHAGEN (1968) und ALDERDICE & FORRESTER (1968) fiel bei der Erbrütung pelagischer Fischeier auf, daß die Dichte der Eier mit fortschreitender Entwicklung zunahm.

Schlupf- und Überlebensraten

In Abbildung 38 sind die Schlupfraten als Säulendiagramm wiedergegeben. Der Gesamtschlupferfolg war in allen Versuchen bemerkenswert gering. HERTLING (1932) berichtet von Schollenerbrütungen, bei denen die Überlebensraten bis zum Schlüpfen 85 %–65 % betragen. Erbrütungsexperimente, die HOLLIDAY (1965) mit Scholleneiern durchführte, ergaben bei der optimalen Salzkonzentration (34 ‰ S) Schlupfraten von

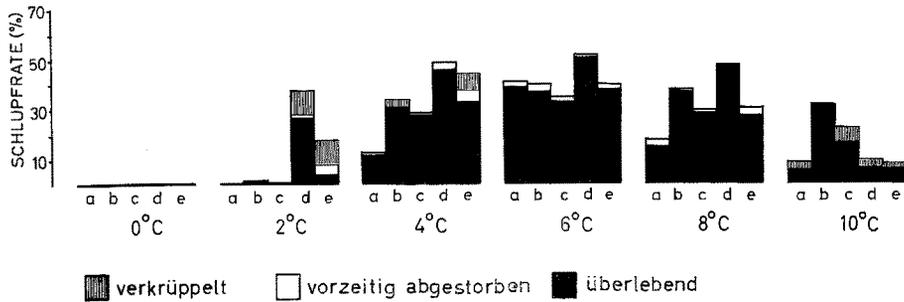


Abb. 38: Schlupf- und Überlebensraten (in % der Eiausgangsmenge) bei der Erbrütung von Scholleneiern. a 42 ‰; b 33 ‰; c 25 ‰; d 20 ‰; e 15 ‰

60 %. Das von HOLLIDAY verwendete Eimaterial stammte von Elterntieren, die zur Laichzeit in einem Seewasserteich gehalten, und bei Bedarf gefangen und abgestreift wurden.

Ich nehme an, daß die Ursache für den vergleichsweise schlechten Schlupferfolg in meinen Versuchen im Ausgangsmaterial zu suchen ist. Wie schon im Kapitel „Material“ beschrieben wurde, war die weibliche Scholle nicht fließend reif. Durch die Methode der Materialgewinnung (Aufschneiden der Gonaden) ist es möglich, daß in größerem Maße Eier zur Befruchtung gelangt sind, die noch nicht für die Ablage vorgesehen waren. Eier, die in unreifem Zustand befruchtet werden, bedingen einen größeren Prozentsatz an Fehlentwicklungen (DIETERICH 1938) als reife Eier.

Da die in meinen Experimenten verwendeten Eier in den höheren Salzgehalten (42 ‰–20 ‰ S) schwebten, kann man aber zumindest davon ausgehen, daß sie befruchtet waren. Unbefruchtete Eier sinken, da sie mit dem sie umgebenden Wasser isotonisch sind, nach wenigen Stunden zu Boden (HOLLIDAY & JONES 1967). Die Menge der geschlüpften Larven ist bei den verschiedenen Temperatur- und Salzgehaltskombinationen unterschiedlich groß. Die Schlupfraten sind in besonderem Maße von der Erbrütungstemperatur abhängig (Abb. 38).

Schollenlarven schlüpfen bei Temperaturen von 2°–10° C und Salzgehalten von 15 ‰–42 ‰ S. Bei 6° C wurden in allen Salzgehalten die höchsten Schlupfraten erreicht. 0° C erlaubten nur Entwicklung bis zur Bildung der Keimscheibe, und bei 13° C ging die Morphogenese nicht über die Anlage der Augenblasen hinaus.

Vergleichbare Versuche finden wir in den Untersuchungen von JOHANSEN & KROGH (1914). In ihren Experimenten erfolgte bei Erbrütung um 0° C ebenfalls keine erfolgreiche Embryonalentwicklung bis zur Larve. Geringste Mortalität war in

ihren Versuchen bei Erbrütung von 4⁰-9⁰ C zu verzeichnen. Abweichend von unseren Versuchsergebnissen war es JOHANSEN & KROGH möglich, auch bei 13⁰ C Scholleneier bis zum Schlüpfen von Larven zu erbrüten. Die Sterblichkeit bei diesen Versuchen war jedoch extrem hoch.

Bei den von HOLLIDAY (1965) durchgeführten Erbrütungsexperimenten mit Eiern von Nordseeschollen war im Gegensatz zu meinen Versuchen bei 15 ‰ S keine erfolgreiche Entwicklung bis zum Schlüpfen der Larve möglich.

Auch bei den von HOLLIDAY & JONES (1967) erbrüteten Scholleneiern zeigte sich, daß die Sterblichkeit der Eier in Wasser unter 17,5 ‰ S außergewöhnlich hoch waren. Das Ausgangsmaterial für diese Versuche waren ebenfalls Eier von Nordseeschollen.

Wie Abbildung 38 zeigt, werden in die Schlupfrate auch die verkrüppelten Larven mit einbezogen. Der Anteil der Verkrüppelten ist unterschiedlich groß und von den Versuchsbedingungen abhängig. Den höchsten Prozentsatz an mißgebildeten Tieren findet man bei 2⁰ und 10⁰ C.

Jedoch ist der Anteil der Krüppel an der Gesamtschlupfrate bei der Scholle kein so gutes Maß für die mehr oder weniger starke Schädigung der Keime, wie es bei

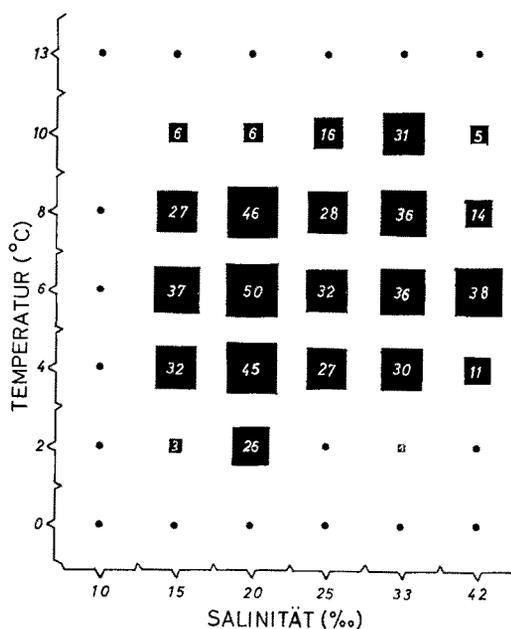


Abb. 39: Überlebensraten (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) bei der Erbrütung von Scholleneiern in ‰ der Eiausgangsmenge, dargestellt als Funktion quadratischer Flächen

Dorsch und Flunder der Fall war. Die jungen Schollen schlüpfen auf einem ontogenetisch späteren Stadium als die Dorsch- und Flunderlarven. Bei vielen Schollenlarven ist das Maul schon während oder kurz nach dem Schlüpfen funktionsfähig. Ein großer Teil der Tiere, die bei Dorsch und Flunder verkrümmt schlüpfen, dann aber vor dem

Mauldurchbruch eingehen, kommt bei den Scholleneiern gar nicht erst zum Schlüpfen und stirbt schon in der Eihülle. In diesem Fall werden dann abgestorbene Eier und nicht verkrümmte Larven registriert.

Hinzu kommt das oben schon erwähnte häufige Auftreten embryonaler Mißbildungen bei der Verwendung unreifer Eier, was zu einer Erhöhung der Eisterblichkeit im Versuch führt. Wir wollen deshalb von einer speziellen Betrachtung der larvalen Verkrüppelungsrate bei der Scholle absehen.

Ausschlaggebend für das Aufkommen der Brut ist der Prozentsatz an Larven, der sich aus den abgelegten Eiern bis zum Mauldurchbruch entwickelt. In Abbildung 39 sind die Überlebensraten bis zum V β -Stadium (Mauldurchbruch) als Funktion quadratischer Flächen dargestellt. Die höchsten Überlebensraten finden sich in mittleren Temperatur- und Salzgehaltsbereichen. Kombinationen mit extremen Temperaturen oder Salzgehalten haben ein Absinken der Überlebensrate zur Folge. Die starke Abhängigkeit der Überlebensrate (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) sowohl von der Temperatur als auch vom Salzgehalt des Erbrütungswassers machen die Abbildungen 40a und b deutlich. Abbildung 40a zeigt für 6° C ein deutliches Maximum in

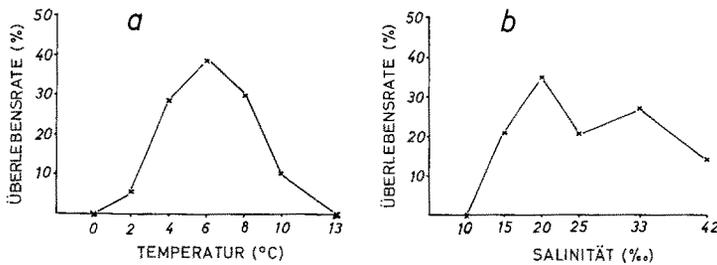


Abb. 40: Mittel der Überlebensraten bei der Erbrütung von Scholleneiern für alle untersuchten Salzgehalte (a) und Temperaturen (b)

der Gesamtüberlebensrate für alle Salzgehalte, und in Abbildung 40b finden wir bei 20 ‰ S die höchsten Überlebensraten. Maximale Überlebensraten werden also bei der Erbrütung von Scholleneiern in Wasser erreicht, dessen Eigenschaften den hydrographischen Bedingungen entsprechen, die wir in der westlichen und mittleren Ostsee vorfinden.

Dagegen erzielte HOLLIDAY (1965) bei Erbrütungsversuchen mit Eiern von Nordseeschollen bei 34 ‰ S die höchsten Schlupfraten. Entsprechend hierzu lagen die von AURICH (1941) und SIMPSON (1953) festgestellten Hauptlaichgebiete für die Scholle der südlichen Nordsee in Wasserkörpern mit einem Salzgehalt von mehr als 33 ‰ S. Die Untersuchungen von ORAY (1968) bestätigen diese Ergebnisse.

Wir finden also, daß sich die Eier von Nordseeschollen und von Schollen der westlichen Ostsee erheblich in ihrer Reaktion gegenüber dem Salzgehalt des Erbrütungsmediums unterscheiden. Vielleicht ist dieses auch ein Grund dafür, daß die zahlreichten Verpflanzungen von Nordseeschollen in die westliche Ostsee (HENKING 1922, STRODTMANN 1932) nicht bestandsbildend wirken.

In Abbildung 39 fällt eine Verschiebung der optimalen Erbrütungstemperatur in

Abhängigkeit vom Salzgehalt auf. Während bei 2° C für 15 ‰ und 20 ‰ S die höchsten Überlebensraten festgestellt wurden, wurde bei 10° C in Wasser von 33 ‰ und 25 ‰ S die höchste Überlebensrate erreicht. Dasselbe Phänomen zeigte sich schon bei den Flunderversuchen. Auch ALDERDICE & FORRESTER (1968) wiesen bei der Erbrütung von *Parophrys vetulus* auf die Änderung der optimalen Erbrütungstemperatur bei unterschiedlichem Salzgehalt hin. Ähnliche Beobachtungen konnte McLEESE (1956) bei der Akklimatisationsfähigkeit des amerikanischen Hummers (*Homarus americanus*) machen.

Entwicklungsgeschwindigkeit

In Abbildung 41 ist die Geschwindigkeit der Embryonalentwicklung in der gleichen Darstellungsweise, wie schon auf Abbildung 16, für den Dorsch abgebildet. Der Steigungsunterschied der Geraden innerhalb der einzelnen Temperaturbereiche (für 2° und 4° C) ist groß und weist auf eine Verlangsamung der Entwicklungsgeschwindigkeit hin.

Besonders deutlich wird in Abbildung 42 die Angleichung der Entwicklungsgeschwindigkeiten verschiedener Salzgehalte im oberen Temperaturbereich. Für 2° und 4° C bestehende Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit vom Salzgehalt sind bei 6°, 8° und 10° C nahezu verschwunden.

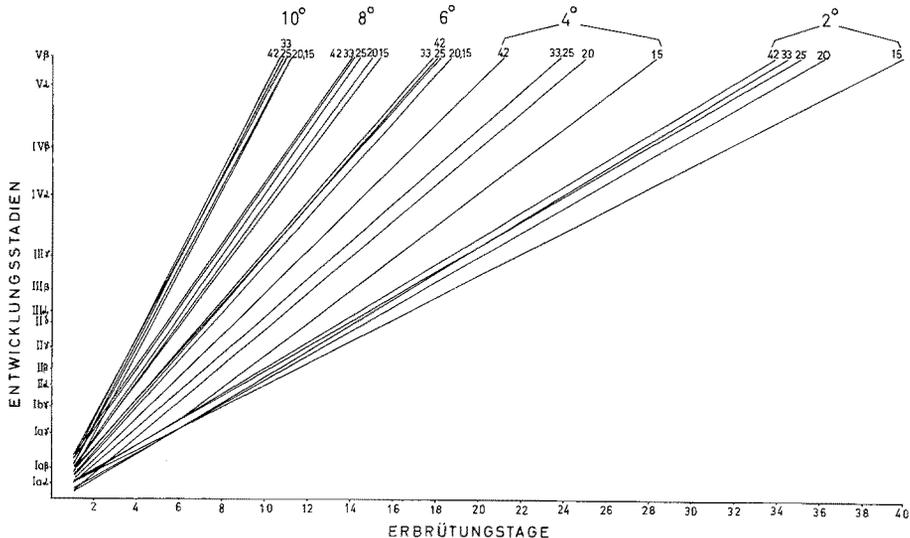


Abb. 41: Entwicklungsgeschwindigkeit von Scholleneiern

Auf Grund der Beschreibung der Morphogenese bei niedrigen Salzgehalten liegt es nahe, für die Hinauszögerung des Schlupfzeitpunktes in brackigem Wasser den unterschiedlichen Quellungsgrad des larvalen Dottersackes verantwortlich zu machen. Durch die starke Quellung des Dotters in brackigem Wasser wurden die heranwach-

senden Embryonen in ihrer Beweglichkeit innerhalb des Eies stark behindert und konnten kaum Bewegungen zu ihrer Befreiung aus den Eihüllen machen. Dadurch schob sich der Schlupfzeitpunkt hinaus.

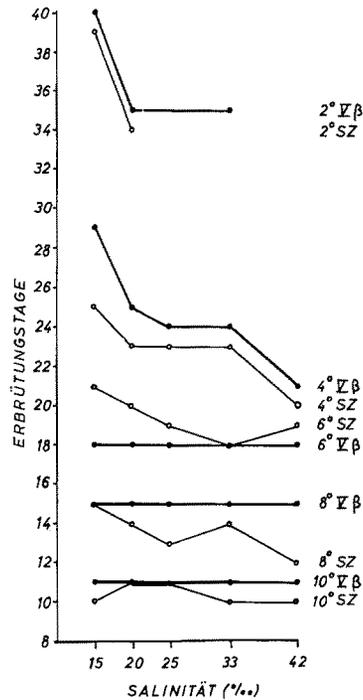


Abb. 42: Erbrütungstage des Scholleneies bis zum Erreichen des Schlupfzeitpunktes (SZ) und des V β -Stadiums (Mauldurchbruch)

Die Scholle der Ostsee

Die untersuchten Scholleneier konnten bei Salzgehalten von 15 ‰ bis mindestens 42 ‰ S erbrütet werden. 10 ‰ S ermöglichten keine Entwicklung mehr. Bei 20 ‰ S wurden die höchsten Überlebensraten bis zum Mauldurchbruch erzielt. Daraus könnte man schließen, daß sich die Schollen der westlichen Ostsee optimal an die Verhältnisse in der Beltsee angepaßt haben.

Ein Vergleich mit den von HOLLIDAY (1965) gefundenen Daten bei der Erbrütung von Nordseeschollen unterstützt diesen Schluß. Den optimalen Salzgehalt für die Erbrütung von Eiern der Nordseescholle fand HOLLIDAY bei 34 ‰ S liegend, während bei 15 ‰ S im Gegensatz zu meinen Versuchen keine Entwicklung bis zur Larve möglich war. Auch im natürlichen Biotop der südlichen Nordsee liegen die Hauptlaichgebiete der Scholle wie aus Untersuchungen von AURICH (1941), SIMPSON (1953) und ORAY (1968) hervorgeht, in Gebieten mit Salzgehalten um 33 ‰ S.

Wie Abbildung 39 zeigt, liegt die Überlebensrate bei 2° C und 42 ‰, 33 ‰ und

25 ‰ S zwischen 0 ‰ und 1 ‰. Das würde bedeuten, daß Scholleneier, die in der Barentsee oder vor Island bei 34 ‰ S (SCHOTT 1942) und Temperaturen von 2° C (MUUS & DAHLSTRÖM 1965) abgelegt werden, kaum Entwicklungsmöglichkeiten hätten, übertrüge man die in meinen Versuchen gefundenen Ergebnisse auf diese Regionen. Nun kommen aber in diesen Seegebieten einige nicht unbedeutende Schollenbestände vor (EHRENBAUM 1936), die sich sicher nicht aus zugewanderten Tieren rekrutieren können.

Es zeigt sich also, daß die Ostseeschollen nicht nur aus morphologischer Sicht (Flossenstrahlenzahl, JOHANSEN 1910), sondern auch hinsichtlich der Salzgehaltstoleranz ihrer Eier eine Sonderstellung innerhalb der nordeuropäischen Schollenrassen einnimmt.

Wir finden also bei den Eiern der Nordseescholle in Wasser von 15 ‰ S keine Entwicklungsmöglichkeiten bis zur Larve mehr (Befruchtungsrate lag bei 80 ‰, HOLLIDAY 1965). Scholleneier aus der westlichen Ostsee vermochten sich in meinen Versuchen bei 15 ‰ S bis zum Schlüpfen normaler Larven zu entwickeln. Unter 15 ‰ S erfolgte keine Entwicklung mehr. STRODTMANN (1918) und KÄNDLER (1941) fanden in der mittleren Ostsee bis zu 12 ‰ S entwickelte und schwebende Scholleneier. Die Resistenz von Scholleneiern gegenüber Aussüßung des Erbrütungsmediums steigt also mit Vordringen der Elterntiere ins Brackwasser an.

Es erhebt sich die Frage, ob die Scholle (*Pleuronectes platessa*) in der Ostsee physiologische Rassen ausgebildet hat, mit denen sie sich den extremen hydrographischen Verhältnissen in diesem Meeresgebiet besonders gut anpassen kann. Bereits JOHANSEN (1910) weist in seiner Untersuchung der Schollenbestände von Nordsee, Skagerrak und Kattegat darauf hin, daß die Schollen des Kattegats der „nördlichen Rasse“ angehören, die Schollen der mittleren Ostsee aber einer homogenen baltischen Rasse zuzuordnen sind. Neuere, von OTTERLIND (1967) durchgeführte Markierungsexperimente an adulten Schollen der mittleren Ostsee bestätigen das Bestehen eines einheitlichen Bestandes im Gebiet der mittleren und westlichen Ostsee. Daneben wurde das Auftreten einzelner, separater Küstenpopulationen festgestellt.

Die Schollen der mittleren Ostsee führen ausgeprägte Ost-West-Wanderungen durch, die sie im Osten bis an die Linie Süd Oland-Rozewie, im Westen aber nur vereinzelt bis ins Kattegat führen. Die Schollen bleiben also trotz großer Wanderaktivität immer in der eigentlichen Ostsee. Dieses Verhalten läßt den Gedanken an das Bestehen zweier Rassen, die sich in ihrem Vorzugssalzgehalt unterscheiden, aufkommen. Diese These wird durch die unterschiedlichen optimalen Salzgebhaltsbereiche von Eiern der Ost- und Nordseescholle noch gestützt. Auch OTTERLIND (1967) deutet die Möglichkeit einer echten Rassenbildung bei der Ostseescholle an, wenn er sagt: „Tagging experiments in coastal waters and the use of hereditary biochemical characters may feasibly contribute to elucidate to what extent there are separate populations, isolated on account of different ecological adaptation and/or genetical differences.“

Auf Grund der Ergebnisse, die in meinen Versuchen bei der Erbrütung von Scholleneiern erzielt wurden, und dem Vergleich mit den Befunden anderer Autoren bin ich der Meinung, daß die Schollen der Ostsee eine eigene Rasse sind, welche sich durch ihre Toleranz gegenüber brackigem Wasser auszeichnet.

DISKUSSION

Die Untersuchungen ermöglichen, den Einfluß von Temperatur und Salzgehalt auf die Embryonal- und frühe Larvalentwicklung von Dorsch (*Gadus morhua* L.), Flunder (*Pleuronectes flesus* L.) und Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) zu diskutieren. Ferner erlauben sie Einblicke in die Ökologie dieser Tiere im Ostseegebiet.

Eientwicklung in Abhängigkeit von der Erbrütungstemperatur

Die oben beschriebenen Erbrütungsversuche machen deutlich, wie Schlupf- und Überlebensraten und das Auftreten von Mißbildungen durch die Temperatur beeinflusst werden. Die Abbildungen 11, 27 und 38 zeigen im mittleren Temperaturbereich bei allen drei untersuchten Fischarten höchste Schlupfraten. Abweichungen von diesem Bereich in die extremen (0° oder 10° C) ließen die Schlupfraten absinken, und es traten bei zu hoher oder zu niedriger Temperatur während der Ontogenese in verstärktem Maße Mißbildungen auf. Eine Schädigung der Embryonalentwicklung bei niedrigen Erbrütungstemperaturen (0° C) konnte bei den Eiern von Dorsch, Flunder und Scholle in gleicher charakteristischer Weise festgestellt werden. Die frühen Teilungen verliefen unregelmäßig, und die normalerweise während der ersten vier Teilungsschritte symmetrische Anordnung der Blastomeren war gestört. Während der Weiterentwicklung war die Eisterblichkeit sehr hoch und nur beim Dorsch schlüpften neben einer großen Zahl mißgebildeter Larven vereinzelt lebensfähige Tiere. Bei der Flunder waren alle geschlüpften Larven verkrüppelt oder starben frühzeitig ab. Die Scholleneier starben spätestens zu Beginn der Gastrulation ab. Bei Dorsch- und Flundereiern war die Sterblichkeit bis zum Verschuß des Blastoporus besonders hoch.

Die zu Beginn der Entwicklung deutlich gestörten Zellteilungen weisen auf Mitoseanomalien hin, wie sie SVÄRDSON (1945) bei der Erbrütung von Lachseiern (*Salmo salar*) in zu kaltem Wasser (0,3°–1,2° C) beobachten konnte. Als Folge einer Spindel lähmung traten erhebliche Störungen im Teilungsablauf der ersten Blastomeren auf.

Auch LINDROTH (1946), der die Frühentwicklung von Hechteiern (*Esox lucius*) studierte, stellte bei Erbrütung im unteren Temperaturgrenzbereich Mitosestörungen fest. Mit zunehmender Differenzierung werden sich Mitosestörungen im verstärkten Auftreten von Körperdeformationen und der Bildung nicht lebensfähiger Embryonen und Larven auswirken, wie es auch in den vorliegenden Versuchen der Fall war. Die Embryonen begannen, an der Schwanzknospe undifferenziertes Zellmaterial zu produzieren. Der weiterwachsende Schwanz verkrüppelte oder bildete einen Klumpen Zellmaterial, in dem die Strukturen der Somiten und der Chorda kaum oder gar nicht zu erkennen waren.

Dorscheier der Versuche Versuchsreihen II und III besaßen von allen untersuchten Eiern die größte Resistenz gegenüber tiefen Temperaturen. Ein geringer Prozentsatz der aus diesen Versuchen geschlüpften Larven vermochte sich auch bei 0° C bis zur Maulbildung zu entwickeln. Die Dorscheier aus Versuchsreihe I sowie die Flunder- und Scholleneier erbrachten bei 0° C keine überlebensfähigen Larven. Ein Vergleich der Verbreitungsgebiete von Dorsch, Flunder und Scholle zeigt deutlich, daß der

Dorsch von allen drei Fischarten am weitesten nach Norden vordringt (MUUS & DAHLSTRÖM 1965).

In den mittleren Temperaturbereichen verlief die Eientwicklung normal. Temperaturen, die bei optimalen Salzgehalten wenige oder gar keine Anomalien in der Entwicklung zur Folge hatten, sind für Dorscheier 2° – 6° C, für Flundereier 2° – 8° C und für Scholleneier 4° – 8° C.

Zu hohe Erbrütungstemperaturen wirkten sich ähnlich aus wie zu tiefe. Bei Erbrütung im Bereich der oberen Grenztemperatur traten zu Beginn der Keimesentwicklung ebenfalls gestörte Zellteilungen auf. Falls die Schädigung nicht zu stark war, und die Embryonen nicht vorher abstarben, konnten sich die Keime in den meisten Fällen bis zum Erreichen des III γ -Stadiums (Herz bewegt sich) normal entwickeln. In diesem Stadium traten am Embryo äußerlich sichtbare Deformationen und Fehlentwicklungen im Schwanzbereich in Erscheinung. Die Schwänze der geschädigten Tiere wuchsen nicht mehr peripher um den Dotter, sondern verkrüppelten. Bei stärkerer Schädigung wurde das Längenwachstum des Embryos gänzlich eingestellt, und die Schwanzknospe wucherte flächig aus. Die Art der Schädigung war bei allen drei untersuchten Fischarten bei Erbrütung im oberen Temperaturgrenzbereich dieselbe. Geschlüpfte Tiere, die in der oben beschriebenen Weise geschädigt waren, starben bald nach dem Verlassen der Eihüllen ab.

Über anomale Zellteilungen und das verstärkte Auftreten verkrüppelter Embryonen und Larven bei Erbrütungen im oberen Temperaturgrenzbereich berichten LIEDER (1954) bei Erbrütungsversuchen mit Barscheiern (*Perca fluviatilis*), LILLELUND (1967) bei der Erbrütung von Hechteiern (*Esox lucius*), FORRESTER (1964) bei der Züchtung von *Gadus macrocephalus* und v. WESTERNHAGEN (1968) beim Erbrüten von Schellfischeiern (*Melanogrammus aeglefinus*). Erbrütung im oberen Temperaturgrenzbereich hatte bei allen von mir untersuchten Fischeiern ein Absinken der Überlebensrate (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) zur Folge.

Als Beeinträchtigung der Embryonalentwicklung durch zu hohe Erbrütungstemperatur kann wohl auch die in den vorliegenden Versuchen festgestellte relative Verlangsamung der Entwicklungsgeschwindigkeit für Dorsch- und Flundereier bei 10° C angesehen werden (vgl. Abb. 16 und 31). Ähnliche Entwicklungsverlangsamung bei Erbrütung im oberen Temperaturgrenzbereich stellten BONNETT (1939) bei Kabeljau-eiern (*Gadus morhua*), KINNE & KINNE (1962) bei der Embryonalentwicklung von *Cyprinodon macularis* und LASKER (1965) während der Eientwicklung der Sardine (*Sardinops caerulea*) fest.

Über die spezifische Wirkung zu hoher Erbrütungstemperaturen auf Fischeier ist bisher nichts bekannt. HAMDORF (1961), der Untersuchungen an Eiern von *Salmo irideus* durchführte, hält für möglich, daß das Auftreten von Mißbildungen bei hohen Erbrütungstemperaturen durch verstärkten Anfall von Stoffwechselprodukten verursacht wird, die nicht mehr durch die Eimembran abgegeben werden können.

Auf eine Zunahme der Temperaturtoleranz von Fischeiern mit fortschreitender Embryonalentwicklung weisen die von mir durchgeführten Überführungsversuche mit Dorschembryonen. Bei Temperaturen, die das Absterben frühembryonaler Stadien verursachten, entwickelten sich, nach Blastoporusverschluß überführte Eier bis zum Schlüpfen gestreckter Larven (Überlebensrate bis zum Mauldurchbruch 50 %).

Die zunehmende Temperaturtoleranz sich entwickelnder Fischeier ist ja auch aus den Erbrütungsexperimenten von HAMDORF (1961) mit Forelleneiern (*Salmo irideus*), LILLELUND (1961 und 1967) mit Eiern von *Osmerus eperlanus* und *Esox lucius* und v. WESTERNHAGEN (1968) mit Embryonen des Schellfisches, *Melanogrammus aeglefinus* bekannt.

Eientwicklung in Abhängigkeit vom Salzgehalt

Wie wir bei der Erbrütung von Dorsch-, Flunder- und Scholleneiern gesehen haben, beeinflußt der Salzgehalt des Erbrütungswassers die Embryonal- und Larvalentwicklung von Fischeiern nicht unerheblich. Die Wirkung des Salzgehaltes auf (1) das Auftreten morphologischer Anomalien während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung, (2) die Schlupf- und Überlebensraten (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) und (3) die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier, ist aus den vorliegenden Untersuchungen besonders deutlich zu entnehmen.

Morphologische Anomalien

Bei allen drei untersuchten Fischarten war die Embryonalentwicklung in extrem hohen und niedrigen Salzgehalten durch das verstärkte Auftreten morphologischer Anomalien gekennzeichnet (gequollene Zellen, Schwanzverkrümmungen der Embryonen).

Das starke Aufquellen der Eier und Keime mariner Teleosteer in brackigem Wasser wurde schon von STRODTMANN (1918) an Scholle, Dorsch und Flunder, KÄNDLER (1941) an Scholle, Dorsch, Flunder und Kliesche, MARX & HENSCHEL (1941) an Flunder und Kliesche, HOLLIDAY (1965) an Hering, Scholle und Dorsch, GALKINA (1957) und HOLLIDAY & BLAXTER (1960) am Hering, HOLLIDAY & JONES (1967) an der Scholle und ALDERDICE & FORRESTER (1968) an *Parophrys vetulus* beschrieben. Die Eier nehmen nach der Oviposition Wasser auf. Diese Wasseraufnahme kommt erst bei Einstellung eines Gleichgewichtes zwischen dem Innendruck und dem osmotischen Druck des Außenmediums zum Stillstand. Je stabiler die Eihülle, desto weniger dehnt sie sich aus. Die Eier bleiben in niedrigen Salzgehalten hypertonisch (HENSCHEL 1936, HOLLIDAY 1965). Ist die Eihülle oder bei den Larven der Dottersack zu dünn, und die Embryonen oder Larven können nicht vollständig regulieren, platzen Hüllen oder Dottersack bei starker Aussüßung des Außenmediums, wie wir oben gesehen haben.

Da die Osmoregulation wahrscheinlich von dem Ento- und Ektoderm des Embryos durchgeführt wird (HOLLIDAY 1965), sind die frühen Entwicklungsstadien (Keimscheiben) in besonderem Maße von zu starker Wasseraufnahme betroffen. Als Folge davon quellen Zellen auf. Mit der Umwachsung des Dotters und der zunehmenden osmoregulatorischen Leistungsfähigkeit verschwinden die durch den Salzgehalt verursachten Schäden und Anomalien vorübergehend. Während der Gastrulation sind die Keime aber, wie die hohe Mortalität (Abb. 43) in dieser Phase zeigt, gegenüber niedrigen Salzgehalten besonders empfindlich. Die besondere Empfindlichkeit der

Gastrulae von Fischeiern gegenüber Umwelteinflüssen (gleich welcher Art) wurde schon von ROLLEFSEN (1930, 1932) für Kabeljauereier (*Gadus morhua*), McMYNN & HOAR (1953) und GALKINA (1957) für die Eier von *Clupea pallasii* und HOLLIDAY & JONES (1967) für Scholleneier (*Pleuronectes platessa*) nachgewiesen.

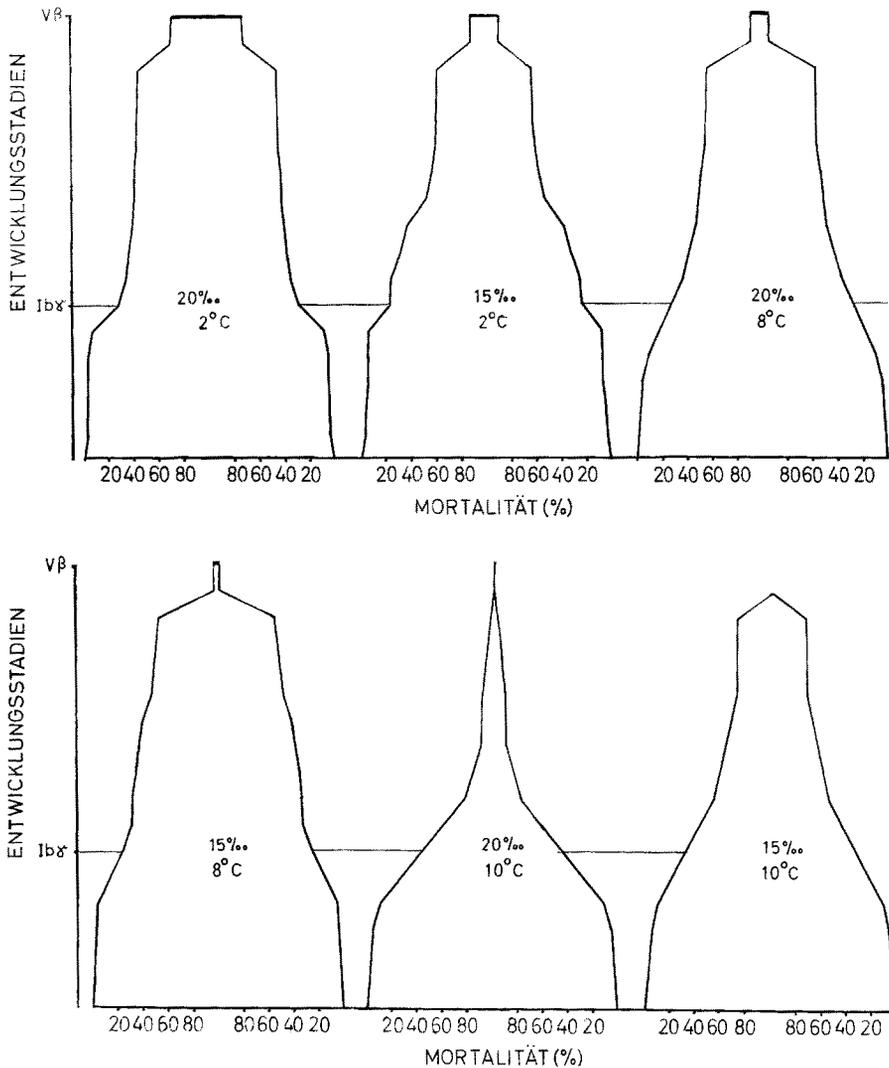


Abb. 43: Sterblichkeit von Flundereiern in ‰ der Eiausgangsmenge

Die im mikroskopischen Bild vorübergehend verschwundenen Anomalien bei der Embryonalentwicklung in brackigem Wasser treten zu einem späteren Zeitpunkt verstärkt wieder auf. Die Embryonen produzieren an der Schwanzknospe undifferenziertes Zellmaterial. Das normale Längenwachstum des Embryos entartet in ein ungerichtetes

tetes Hin- und Herwachsen des Schwanzes auf dem Dotter. Die Längsachse des Embryos weist Knicke auf. Das Schwanzende kann sich durch Wucherungen flächig auf dem Dotter ausbreiten. Somiten und Chorda werden nicht mehr ausdifferenziert.

Es war auffällig, daß sich das Erscheinungsbild aller in den Experimenten auftretenden Schwanzverkrüppelungen stark ähnelte. Auch war der Beginn der mikroskopisch sichtbaren Schädigung zumeist auf dem gleichen Embryonalstadium (III γ -Herz bewegt sich) zu finden. Es liegt nahe, dieses verstärkte Auftreten morphologischer Anomalien einem Einfluß von Temperatur und Salzgehalt auf die Morphogenese zuzuschreiben.

Die Wirkung extremer Temperaturen beruht wahrscheinlich auf einer Verschiebung des Wirkungsoptimums von Enzymsystemen. Zu hohe oder zu niedrige Salzgehalte können eine Veränderung des Ionengleichgewichts in der Zelle bedingen, wodurch ebenfalls eine Störung des gesamten Stoffwechsels hervorgerufen werden kann.

Die zumeist gleichartigen Mißbildungen lassen vermuten, daß die Anomalien auf eine allgemeine Beeinträchtigung des Stoffwechsels und nicht auf die spezifische Wirkung von Temperatur und/oder Salzgehalt zurückzuführen sind.

So konnten ROSENTHAL & STELZER (1970) zeigen, daß bei Behandlung von Heringsembryonen (*Clupea harengus*) mit 2,4- und 2,5-Dinitrophenol (einem Stoffwechsellinhibitor) ähnliche Störungen in der Morphogenese sichtbar wurden, wie sie von mir bei Embryonalentwicklung in extremen Salzgehalten und Temperaturen beobachtet werden konnten. Deshalb ist eine Kausalanalyse der Mißbildungen nicht über den Stoffwechsel möglich.

Eine Interpretationsmöglichkeit wäre eventuell über den Anstieg der von den Keimen in extremen Salzlösungen zu verrichtenden osmotischen Arbeit gegeben. Das würde aber einen Anstieg des embryonalen Energiestoffwechsels zur Folge haben. Atmungsmessungen an Dorschembryonen (v. WESTERNHAGEN, unveröffentlicht) ergaben aber, daß keine signifikante Atmungssteigerung bei Erbrütung in unterschiedlichen Salzgehalten zu verzeichnen war (untersuchte Salzgehalte waren 15 ‰, 25 ‰, 33 ‰ und 42 ‰ S). Folglich wird der oxydative Stoffwechsel in extremen Salinitäten offenbar nicht gesteigert. Diese Feststellung stimmt mit Untersuchungen von LASKER & THEILACKER (1962) an Embryonen von *Sardinops caerulea* und HOLLIDAY et al. (1964) an Heringsembryonen (*Clupea harengus*) überein.

Vermutlich besitzt der Embryo nur innerhalb enger Grenzen die Möglichkeit zur Osmoregulation, worauf von KÄNDLER & TAN (1965) für die pelagischen Eier vieler Ostseefische und von HOLLIDAY & JONES (1965) für Heringseier hingewiesen wird. Für diese Annahme sprechen auch eigene Beobachtungen an Keimen von Eiern, die in extremen Salzgehalten erbrütet wurden. In brackigem Wasser quollen Zellen und Dotter auf, und in hohen Salzkonzentrationen wurden Schrumpfungen bemerkbar. Entsprechende Beobachtungen wurden von MARX & HENSCHEL (1941) an Klieschen (*Limanda limanda*) und Flunderembryonen (*Pleuronectes flesus*) und HOLLIDAY (1965) an den Blastulae von Dorsch (*Gadus callarias*) und Scholle (*Pleuronectes platessa*) gemacht.

Erhöhung oder Absenkung des Salzgehalts im Außenmedium könnte demnach über eine Änderung des Ionenmilieus im Ei zu einer (nicht spezifischen) Störung im Stoffwechselgeschehen führen. Wir können also sagen, daß verstärktes Auftreten von

Mißbildungen während der Embryonalentwicklung sowohl der Wirkung extremer Salzgehalte als auch dem Einfluß zu hoher oder zu niedriger Temperaturen zuzuschreiben ist. Ein spezifisches Angreifen dieser beiden abiotischen Faktoren im Metabolismus der Eier ist nicht wahrscheinlich.

Die oben bei Erbrütung in stark ausgesüßtem Seewasser beschriebenen morphologischen Anomalien an Fischembryonen müßten sich auch in entsprechenden Gebieten der Ostsee feststellen lassen. Zur Zeit fehlen jedoch diesbezügliche Untersuchungen. APSTEIN (1911) und MIELCK & KÜNNE (1935) berichten lediglich, daß regelmäßig ein gewisser Prozentsatz der im Ostseepilankton gefundenen Fischeier abgestorben ist.

Larven, die in brackigem Wasser (20 ‰ und 15 ‰ S) ohne sichtbare Schäden erbrütet wurden, zeichneten sich fast immer durch gequollene Dottersäcke aus. Diese Erscheinung wird schon von SHELBORNE (1956) beschrieben, der bei der Aufzucht von Schollenlarven (*Pleuronectes platessa*) ähnliches feststellte. Von Dottersackquellung bei Larven, die in stark ausgesüßtem Wasser erbrütet wurden, berichten MARX & HENSCHEL (1941). Sie konnten diese Erscheinung bei der Erbrütung und Hälterung von Klieschen- (*Limanda limanda*) und Flunderlarven (*Pleuronectes flesus*) beobachten. In meinen Versuchen und den Experimenten von MARX & HENSCHEL führte die Dottersackquellung bei Flunderlarven wahrscheinlich als Folge des starken Gewebedruckes auf die Kopfgegend (DIETERICH 1938), zu irreversiblen Kieferdeformationen. In extremen Fällen platzte der Dottersack und die Larven starben. Wahrscheinlich resultiert die Dottersackquellung aus der ungenügenden osmoregulatorischen Kapazität der Larven und einer daraus folgenden zu starken Wasseraufnahme.

Auf die Passivität aller Larven im Hälterungswasser von 15 ‰ S ist mehrfach hingewiesen worden. In vielen Fällen lagen die Tiere noch vor der völligen Dotterresorption bewegungslos auf dem Boden der Erbrütungsgläser. Wahrscheinlich hat die Quellung und die damit erhöhte Turgeszenz aller Zellverbände einen wesentlichen Einfluß auf dieses Verhalten. Auf die Aktivitätsminderung mariner Organismen in Brackwasser hat SCHLIEPER (1958) bereits hingewiesen. Vergleichende Aktivitätsmessungen KOWALSKIS (1955) an Ostsee- und Nordsee-Seesternen (*Asterias rubens*) und v. HARANGHYS (1942) an der Filterleistung von Miesmuschel (*Mytilus edulis*) und Auster (*Ostrea edulis*) weisen ebenfalls deutlich auf verringerte Aktivität in Brackwasser hin. Auch SCHLIEPER (1955) und SCHLIEPER & KOWALSKI (1956) haben anhand der Cilienaktivität von *Mytilus edulis* den direkten Einfluß des Salzgehaltes auf die Aktivität der Tiere nachgewiesen. Die Flimmerleistung der frontalen Kiemencilien maximal angepaßter Miesmuscheln in Wasser von 15 ‰ S ist um 25 ‰ geringer als in Meerwasser von 30 ‰ S. Die Aktivität von Miesmuscheln aus Wasser von 6 ‰ S war um 50 ‰ geringer als die von Tieren in Wasser von 16 ‰ S. Erhöhte man den Salzgehalt des Hälterwassers von 6 ‰ auf 16 ‰ S, stieg die Aktivität stark an.

Bei typischen Brackwasserarten findet man ein Aktivitätsoptimum im brackigen Bereich. Die von KINNE (1953) kultivierten Jungtiere von *Gammarus duebeni* wuchsen in Wasser von 10 ‰ S am besten. Abbildung 40b zeigt für die von mir erbrüteten Scholleneier bei 20 ‰ S ein Maximum der Überlebensraten. Auch für die Dorscheier der Versuchsreihe II findet man bei 20 ‰ S die größte Anzahl überlebensfähiger Larven. Ob die Scholle und der Dorsch der westlichen Ostsee als typische Brackwasservertreter gelten können, soll weiter unten noch diskutiert werden.

Schlupfraten

Bei der Betrachtung der Abbildungen 11, 27 und 38 kommt die Wirkung extremen Salzgehaltes auf die Schlupfraten für alle untersuchten Fischarten in gleicher Weise zum Ausdruck: (1) durch das Absinken der Gesamtschlupfrate und (2) durch das Absinken der Überlebensraten (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch). Die Gesamtschlupfrate nimmt bei Dorsch und Flunder mit zunehmender Aussüßung des Erbrütungswassers ab.

15 ‰ S war die geringste Salzkonzentration, bei der sich Dorsch-, Flunder- und Scholleneier von der Befruchtung bis zum Schlüpfen von Larven erbrüten ließen. Optimale Salzgehalte für Eierbrütung lagen für die Dorscheier der Versuchsreihe I bei 25 ‰–30 ‰ S. Versuchsreihe II zeigte bei 20 ‰–33 ‰ S und Versuchsreihe III bei 33 ‰ S ein Optimum. Flundereier entwickelten sich bei 33 ‰ S und Scholleneier bei 20 ‰ S am besten. Ein Ansteigen der Salinität über den optimalen Wert ließ, wie die Abbildungen 14b, 30a und 40b zeigen, die Schlupfraten ebenso wie ein Absinken des Salzgehaltes geringer werden. Maximale Schlupfraten konnten auch von ALDER-DICE & FORRESTER (1968) bei der Erbrütung von *Parophrys vetulus* nur innerhalb eines engen Salinitätsbereiches (25 ‰–28 ‰ S) erreicht werden.

Auch die Eier der drei von HOLLIDAY (1965) auf ihre Salzgehaltstoleranz untersuchten Fischarten, Hering (*Clupea harengus*), Scholle (*Pleuronectes platessa*) und Kabeljau (*Gadus callarias*), zeigten die Bevorzugung bestimmter Salzgehalte. Für Kabeljau und Scholleneier ergaben sich bei HOLLIDAYS Untersuchungen in Wasser von 34 ‰ S maximale Schlupfraten. Abweichung von diesem Salzgehalt zog Verringerung der Larvenausbeute nach sich. Bei 15 ‰ S konnten sich, im Gegensatz zu unseren Versuchen, keine Embryonen bis zur Schlupfreife entwickeln.

Im natürlichen Biotop der Nordsee durchgeführte Untersuchungen zeigten ebenfalls, daß das Laichen von Kabeljau, Flunder und Scholle immer bei Salzgehalten von etwa 33 ‰ S stattfand (AURICH 1941, SIMPSON 1953, ORAY 1968). Wir finden also bei Nordseefischen und ihren Eiern die eindeutige Bevorzugung hoher Salzgehalte (33 ‰ S), während bei der Erbrütung der in meinen Versuchen benutzten Kabeljau- und Scholleneiern von Ostseetieren bei 20 ‰ S maximale Überlebensraten (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) erreicht wurden. Die von mir erbrüteten Flundereier zeigten im Gegensatz hierzu bei 33 ‰ S höchste Überlebensraten. Die Interpretation dieser Ergebnisse soll im folgenden noch versucht werden.

Ebenso wie eine Zunahme der Temperaturtoleranz konnte auch ein Anstieg der Salzgehaltstoleranz von Dorscheiern mit fortschreitender Entwicklung beobachtet werden. Nach Verschluss des Blastoporus war es möglich, Dorscheier bei 10 ‰ und 7 ‰ S erfolgreich zu erbrüten.

Hierdurch wird die bekannte Toleranzzunahme sich entwickelnder Fischeier (ROLLEFSEN 1930, 1932, HAMDORF 1961, LILLELUND 1967, v. WESTERNHAGEN 1968) gegenüber Umwelteinflüssen, gleich welcher Art, nur noch bestätigt.

Entwicklungsgeschwindigkeit

Bei den Eiern aller drei untersuchten Fischarten trat mit abnehmendem Salzgehalt Entwicklungsverlangsamung auf. Verzögerte Entwicklung bei der Erbrütung von Eiern mariner Teleosteer in Brackwasser beobachteten MARX & HENSCHEL (1941) bei Kliesche (*Limanda limanda*) und Flunder (*Pleuronectes flesus*), HEUTS (1956) beim Stichling (*Gasterosteus aculeatus*), HOLLIDAY & BLAXTER (1960) am Hering (*Clupea harengus*), FORRESTER & ALDERDICE (1966) an *Gadus macrocephalus*, ALDERDICE & FORRESTER (1968) an *Parophrys vetulus* und v. WESTERNHAGEN (1968) am Schellfisch (*Melanogrammus aeglefinus*).

Eine Erklärung für die Ursache der Entwicklungsverzögerung liegt vielleicht in der Größenzunahme der Eier mariner Fische in Brackwasser (GALKINA 1957, HOLLIDAY 1965, KÄNDLER & TAN 1965). Da die Eioberfläche nur im Quadrat, das Volumen aber in der dritten Potenz zunimmt, ist die Vergrößerung der atmungsaktiven Oberfläche des Eies kleiner als seine Volumenzunahme, und es entsteht ein gewisses O₂-Defizit im Ei (REIBISCH 1902). Fischeier, die während der ganzen Embryonalentwicklung bei O₂-Mangel erbrütet werden, entwickeln sich, wie HAMDORF (1961) nachweisen konnte, langsamer als Eier, die bei normalem O₂-Partialdruck erbrütet werden.

Eine weitere Interpretationsmöglichkeit könnte durch die oben schon erwähnte allgemeine Stoffwechselstörung auf Grund einer Änderung der ionalen Zusammensetzung der Zellflüssigkeit von „Brackwasserembryonen“ gegeben sein, wodurch Differenzierungsvorgänge langsamer ablaufen könnten.

Das Auftreten unterschiedlicher Entwicklungsgeschwindigkeiten bei Fischeiern, die in verschiedenen Salzgehalten erbrütet werden, ist von der Adaptationsfähigkeit der Eier abhängig, wie die Untersuchungen vieler Autoren gezeigt haben. Bei euryhalinen Clupeiden, wie z. B. dem Hering (*Clupea harengus*) tritt erst bei sehr niedrigen Salzgehalten (< 11,5 ‰ S) eine Verzögerung der Ontogenese in Erscheinung (HOLLIDAY & BLAXTER 1960). Auch der O₂-Verbrauch von Heringseiern (*Clupea harengus*) änderte sich bei keinem der von HOLLIDAY et al. (1964) untersuchten Salzgehalte von 5 ‰–50 ‰ S.

McMYNN & HOAR (1953) konnten an den Eiern des pazifischen Herings (*Clupea pallasii*) in Wasser verschiedener Salzgehalte keine Entwicklungsunterschiede feststellen. Auch die Eier der Sardine (*Sardinops caerulea*) zeigten keine veränderte Reaktion in Erbrütungswasser verschiedener Salzgehalte (LASKER & THEILACKER 1962), und die Eier des von FORRESTER & ALDERDICE (1967) untersuchten Plattfisches *Eopsetta jordani* entwickelten sich in Salzgehalten von 15 ‰–40 ‰ S mit gleicher Geschwindigkeit.

Kombinierte Salzgehalts-Temperaturwirkung

Die Wirkungen von Salzgehalt und Temperatur auf die Embryonal- und Larvalentwicklung sind bewußt und nur wegen der übersichtlicheren Darstellbarkeit der Ergebnisse getrennt abgehandelt worden. An dieser Stelle soll noch einmal mit besonderer Betonung darauf hingewiesen werden, daß, wie ja gerade die vorliegenden Untersuchungen gezeigt haben, diese beiden Faktoren nicht unabhängig voneinander be-

trachtet werden dürfen. Die Temperatur vermag die Wirkung eines bestimmten Salzgehaltes auf einen Organismus ebenso zu verändern, wie der Salzgehalt die Temperaturtoleranz eines Organismus erhöhen oder herabsetzen kann (KINNE 1963).

Es wurde schon bei Behandlung der Ergebnisse der Flunder- und Schollenerbrütungen auf die Verschiebung des Temperaturoptimums bei Änderung des Salzgehaltes hingewiesen. Während bei 42 ‰ und 33 ‰ S Temperaturen von 6°–8° C die höchsten Schlupfraten für Flunderlarven erlaubten, lag das Temperaturoptimum, bezogen auf die Überlebensrate (Entwicklung bis zum Mauldurchbruch) für 25 ‰, 20 ‰ und 15 ‰ S bei 4° C.

Für Scholleneier finden wir, wenn auch nicht so ausgeprägt wie für jene der Flunder, ähnliche Verhältnisse vor. Maximale Schlupfraten werden in allen Salinitäten bei 6° C erreicht. Jedoch werden bei 2° C in Wasser von 20 ‰ und 15 ‰ S, bei 10° C dagegen in Wasser von 33 ‰ und 25 ‰ S die höchsten Schlupfraten festgestellt. Die Dorscheier reagieren in dieser Beziehung nicht so eindeutig wie die Eier von Flunder und Scholle. Gehen wir bei der Versuchsreihe I vom Erbrütungsoptimum 6°–8° C aus, so verhalten sich die „Brackwassereier“ indifferent. Die Schlupfraten für Eier aus 20 ‰ und 15 ‰ S sind bei 2° und 4° C nur wenig höher als bei 10° C.

Die Eier der Versuchsreihe II hatten ihr Temperaturoptimum bei 4° C. Maximale Schlupfraten wurden bei 20 ‰ und 15 ‰ S in Wasser von 0°–4° C erreicht. Bei 8° C war die Schlupfrate für 20 ‰ S erheblich kleiner.

In Versuchsreihe III (Optimaltemperatur 4°–6° C) wurden die höchsten Schlupfraten in Wasser von 15 ‰ S bei 0° und 2° C und in Wasser von 20 ‰ S bei 2°, 4° und 6° C beobachtet.

Wir finden also, sehr deutlich für die Eier der Flunder, aber auch für Dorsch- und Scholleneier, die Tendenz, daß stark ausgesüßtes Wasser bei niedrigen Temperaturen besser vertragen wird als bei hohen. Bei Erbrütung im Temperaturbereich oberhalb des Optimums nimmt die Schlupfrate ab.

Von ALDERDICE & FORRESTER (1968) konnten bei der Erbrütung der Englischen Zunge (*Parophrys vetulus*) die gleiche Beobachtung gemacht werden. Die optimale Erbrütungstemperatur stieg von 8,6° C bei 15 ‰ S auf 9,5° C bei 35 ‰ S an. Die Autoren konnten eine deutliche Beziehung zwischen der Wirkung der Temperatur und des Salzgehaltes feststellen. Ein Wechsel um 1° C war in seiner Wirkung auf die Schlupfrate einer Salzgehaltsänderung um 4 ‰ S äquivalent.

Diese Beobachtungen decken sich mit den Befunden von KINNE (1953) bei Untersuchungen an *Gammarus duebeni*. Ungünstiger Einfluß extrem niedriger Salzgehalte wird durch oberhalb des Optimums liegende Temperaturen zusätzlich verstärkt. Dieses galt in besonderem Maße für die Eier des Krebses. Tiefe Temperaturen gestatten eine gewisse Kompensation, da die Diffusionsgeschwindigkeit von Flüssigkeiten im 0°-C-Bereich herabgesetzt ist (WIKGREN 1953).

Mit Sicherheit ist für die Überlebensfähigkeit eines marinen Organismus im Brackwasser auch die ionale Zusammensetzung des Außenmediums bedeutend. SCHLIEPER et al. (1952) und SCHLIEPER & KOWALSKI (1956) erzielten durch Hinzufügen von Ca^{2+} -, Mg^{2+} - und K^{+} -Ionen in das Hälterwasser von Turbellarien, Muscheln und Fischen eine positive und negative Änderung der Temperaturtoleranz.

Die Dorsch-, Flunder- und Schollenrassen der Ostsee

Gadus morhua

Der Kabeljaubestand der Ostsee besteht, wie SCHMIDT (1930) an Hand unterschiedlicher Flossenstrahlzahl, KÄNDLER (1949) auf Grund von Untersuchungen über die Wachstumsgeschwindigkeit und die Eigröße, SICK (1965) an Hand von Hämoglobinuntersuchungen und OTTERLIND (1966) durch das Wanderverhalten der Tiere nachweisen konnten, aus zwei Populationen. Es sind dies die westliche Population (*Gadus morhua morhua*) und die östliche Population, nach SVETOVIDOV (1965) *Gadus morhua callarias* genannt.

Die Grenze zwischen diesen Populationen liegt westlich Bornholm (KÄNDLER 1949, OTTERLIND 1966). Dorsche der westlichen Population, von KÄNDLER auch Beltseedorsche genannt, ziehen auf ihren Wanderungen nicht über die Linie Süd Öland-Rozewie hinaus. Sie stehen aber mit den Kattegat- und Skagerrakpopulationen im Austausch, wie OTTERLIND (1966) nachweisen konnte.

Unsere Untersuchungen sollen ein Beitrag zur Klärung der Rassenfrage des Ostseedorsches sein. Wir fanden bei Erbrütungsexperimenten mit Kabeljaueiern, deren Elterntiere aus der westlichen Ostsee stammten, bei unterschiedlichem Ausgangsmaterial verschiedene Salzgehaltsoptima. Das Optimum für die Eier aus Versuchsreihe I lag zwischen 25 ‰ und 30 ‰ S, die Eier der Versuchsreihe II hatten ihr Optimum in einem Bereich von 20 ‰–33 ‰ S und die aus Versuchsreihe III bei 33 ‰ S.

Die untere Salinitätsgrenze, bei der noch Entwicklung bis zur Ausbildung überlebensfähiger Larven möglich war, betrug 15 ‰ S. In diesem Salzgehalt waren die Überlebensraten mit maximal 16 ‰ sehr gering.

Die Eier würden also keine Möglichkeit haben, sich in der östlichen Ostsee bei Salzgehalten von weniger als 15 ‰ S zu entwickeln und selbst eine Entwicklung im Bornholm-Tief (mittlere Ostsee) bei 15 ‰ S würde nur eine geringe Larvenausbeute erbringen (16 ‰). Die produzierte Larvenmenge würde aber (bei einer täglichen Larvenzehrung von 3 ‰, REIBISCH 1911) in keinem Falle für die Rekrutierung der östlichen Population ausreichen.

Eine Auffüllung der östlichen Population durch einwandernde Beltseedorsche findet ebenfalls nicht statt, wie OTTERLIND (1966) durch Markierungsexperimente nachweisen konnte. Wir finden also getrennte Populationen vor, die sich, wie SICK (1965) betont, zwar in einem Überlappungsgebiet um Bornholm mechanisch, aber nicht reproduktiv mischen.

Die Grenze der Schwebefähigkeit von Eiern des Beltseedorsches wurde in meinen Versuchen als bei 15 ‰ S liegend gefunden. Die Eier hätten also gemäß ihrer Schwebefähigkeit noch im Bornholmbecken mit Bodensalzgehalten um 15 ‰ S Entwicklungsmöglichkeiten. In diesen Tiefen ist der O₂-Sättigungswert aber äußerst gering (2 ‰ nach BANSE 1957), so daß die Eier des Beltseedorsches bis kurz über den Boden sinken und dann wegen O₂-Mangels absterben würden.

Das Bornholmbecken ist aber der bevorzugte Laichplatz des baltischen Dorsches (RUTKOWICZ 1959, OTTERLIND 1959, 1966), dessen Eier bei einem Salzgehalt von 10 ‰ S schweben und sich entwickeln können (STRODTMANN 1918, KÄNDLER 1941,

KÄNDLER & TAN 1965). Bei der 10 ‰-S-Isohaline beträgt der O₂-Sättigungswert noch 80 ‰ (WÜST 1957), was ausreichende O₂-Versorgung der Eier des baltischen Dorsches gewährleisten würde.

Die beiden Populationen vermischen sich also wegen der unterschiedlichen Schwefebefähigkeit ihrer Eier und der sich daraus ergebenden Trennung der Laichplätze nicht. Es erhebt sich die Frage, ob die beiden Populationen des Ostseedorsches voneinander genetisch unterschieden sind.

Eine deutliche Trennung der beiden Populationen konnte SICK (1965) an Hand von Hämoglobinuntersuchungen des Beltsee- und des baltischen Kabeljaus nachweisen. Bei Hämoglobinuntersuchungen des atlantischen und des baltischen Kabeljaubestandes stellte SICK (1961) 6 verschiedene elektrophoretische Muster fest. Die isländischen und grönländischen Dorschpopulationen besitzen eine ähnliche Genfrequenz für das Auftreten einer bestimmten Hämoglobinkomponente wie die baltische Dorschpopulation. SICK (1965) diskutiert in diesem Zusammenhang die Möglichkeit konvergenter Evolution oder die Entstehung einer baltischen Rasse als arktisches Relikt aus der Ancylusperiode.

Bei der Betrachtung aller Ergebnisse liegt der Schluß nahe, daß der Dorschbestand der Ostsee aus zwei deutlich zu unterscheidenden ökologischen Rassen besteht, die sich nicht nur durch meristische Merkmale, sondern auch hinsichtlich ihrer genetischen Konstitution voneinander unterscheiden. Ich halte es deshalb für erforderlich, beide Rassen nomenklatorisch zu unterscheiden und den atlantischen Dorsch nach SVETOVIDOV (1965) *Gadus morhua morhua*, den Dorsch der östlichen Ostsee aber *Gadus morhua callarias* zu nennen.

Pleuronectes flesus

Eier von Flundern der westlichen Ostsee haben ihr Erbrütungsoptimum bei einem Salzgehalt von 33 ‰ S, wie in meinen Untersuchungen gezeigt werden konnte. 33 ‰ S ist die Salzkonzentration, welche auch von den Flundern der Nordsee zur Eiablage bevorzugt wird (AURICH 1941).

Markierungsexperimente von BAGGE (1966) zeigen, daß Flundern der westlichen Ostsee kaum Wanderungen in die mittlere Ostsee durchführen, aber ein Austausch mit der Population des Kattegats besteht.

Ich bin daher der Ansicht, daß die Flunder der westlichen Ostsee dem Bestand der Nordsee zuzuordnen ist.

Bestandskundliche Untersuchungen an der Flunder der Ostsee zeigen, daß der übrige Flunderbestand nicht homogen ist, sondern sich aus mehreren Populationen zusammensetzt (OTTERLIND 1967). Mittels Markierungen stellte OTTERLIND fest, daß in der mittleren Ostsee zwei Populationen – eine im Gebiet des Arkonabeckens und die andere südlich Öland – bestehen, die sich durch ihr Wanderverhalten unterscheiden lassen. Die östliche Wandergrenze adulter Flundern der mittleren Ostsee ist die Verbindungslinie Süd Öland–Rozewie. Flundern der östlichen Ostsee aus der Gegend um Gotland hingegen gehen in ihren Westwanderungen nicht über diese Grenze hinaus. Wir finden also, daß die Linie Süd Öland–Rozewie die Grenze zwischen den Populationen der mittleren und östlichen Ostsee bildet.

Untersuchungen von STRODTMANN (1918) und KÄNDLER (1941) zeigen, daß die Eier der Flunder aus der östlichen Ostsee bei einem Salzgehalt von 10 ‰ S noch schwebten und entwicklungsfähig waren. In den vorliegenden Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß 15 ‰ S die niedrigste Salzkonzentration war, bei der noch Embryonalentwicklung erfolgte. Um schweben zu können, benötigten die Eier, wie auch HERTLING (1932) beobachten konnte, Wasser von mindestens 25 ‰ S.

Auf Grund der Unterschiede im Adaptationsvermögen der Eier westlicher und östlicher Flundern und dem Wanderverhalten der Adulti (Wanderung erfolgt nur innerhalb bestimmter durch ihre Hydrographie ausgezeichnete Gebiete) nehme ich an, daß zumindest die Flunder der östlichen Ostsee eine ökologische Rasse ist, die besonders durch die genetisch fixierte Toleranz ihrer Eier gegenüber Brackwasser ausgezeichnet ist. Vergleichende Untersuchungen an Eiern von Tieren aus der mittleren und östlichen Ostsee wären zu einer Bestätigung dieser These wünschenswert.

Pleuronectes platessa

Das in meinen Untersuchungen gefundene Salzgehaltsoptimum für die Erbrütung von Scholleneiern lag bei 20 ‰ S. Optimaler Salzgehalt für das Laichen und die Embryonalentwicklung der Nordseescholle sind, wie Untersuchungen von AURICH (1941), SIMPSON (1953), HOLLIDAY (1965) und ORAY (1968) zeigen, offensichtlich Salzkonzentrationen von 32 ‰ S und mehr.

Diese Befunde deuten darauf hin, daß sich bei der Scholle ebenso wie bei Dorsch und Flunder in der Ostsee eine eigene Rasse ausgebildet hat, die sich nicht nur durch meristische Merkmale (Zahl der Flossenstrahlen in der Analen, JOHANSEN 1910), sondern auch durch ihre Adaptationsfähigkeit an Brackwasser von der Nordseescholle unterscheidet.

Untersuchungen von OTTERLIND (1967) zeigen, daß die Schollen der mittleren Ostsee ausgeprägte Ost-West-Wanderungen durchführen, die vom Kattegat bis in die östliche Ostsee reichen. Der Schollenbestand der Ostsee erscheint einheitlich und nicht in so viele Populationen aufgespalten wie jener der Flunder.

Um der, verglichen mit der Flunder, stenohalineren Scholle (WAEDE 1954) ein Eindringen in die Ostsee zu ermöglichen, muß die Ausbildung einer genetisch fixierten Adaptation an Brackwasser bei der Scholle bereits in der westlichen Ostsee erfolgen. Hiermit erklärt sich, daß das in meinen Versuchen gefundene Erbrütungsoptimum für Scholleneier, deren Elterntiere aus der westlichen Ostsee stammen, bei 20 ‰ S lag.

Durch die große Empfindlichkeit der Eier von Nordseeschollen gegenüber niedrigem Salzgehalt, die auch in den Erbrütungsversuchen von HOLLIDAY (1965) zum Ausdruck kommt, wäre auch erklärlich, warum sich die Verpflanzungsexperimente von Nordseeschollen in die westliche Ostsee (HENKING 1922, STRODTMANN 1932) nicht bestandsbildend auswirken konnten.

Die aus meinen Experimenten resultierenden Ergebnisse lassen nach einem Vergleich mit Untersuchungen anderer Autoren an Nordseescholleneiern (AURICH 1941, SIMPSON 1953, HOLLIDAY 1965, ORAY 1968) meiner Meinung nach den Schluß zu, daß die Scholle der westlichen Ostsee eine physiologische, durch genetische Adaptation entstandene Rasse ist.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Eier von Dorsch (*Gadus morhua* L.), Flunder (*Pleuronectes flesus* L.) und Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) der westlichen Ostsee wurden unter kombinierten Salzgehalts-Temperaturbedingungen (0°–16° C, 7 ‰–42 ‰ S) erbrütet. Es wurde untersucht, inwieweit die Embryonalentwicklung durch das Zusammenwirken von Temperatur und Salzgehalt beeinflusst wird.
2. Die optimalen Temperatur- und Salzgehaltsbereiche für die Erbrütung von Dorsch, Flunder und Scholle wurden festgestellt. Für den Dorsch konnten drei Versuche mit unterschiedlichem Material durchgeführt werden. Die optimalen Temperatur- und Salzgehaltskombinationen für die Erbrütung von Dorscheiern betragen: (a) 6°–8° C bei 25 ‰–30 ‰ S, (b) 4° C bei 20 ‰–33 ‰ S und (c) 4°–6° C bei 33 ‰ S. Für die Flundereier wurde als optimale Temperatur-Salzgehaltskombination 4° C und 33 ‰ S gefunden. Die untersuchten Scholleneier entwickelten sich bei 6° C und 20 ‰ S am besten.
3. In nicht-optimalen Temperatur- und Salzgehaltsbereichen war ein Absinken der Überlebensrate und verstärktes Auftreten morphologischer Anomalien an Embryonen und Larven zu verzeichnen. Als charakteristische Schädigungen traten Verkrümmungen der caudalen Körperregion auf. Larven, die in schwach salzigem Wasser gehalten wurden (20 ‰ und 15 ‰ S), litten an Dottersackquellung, was bei den Flunderlarven zu Kieferdeformationen führte.
4. Als wahrscheinliche Ursache für die Verkrümmungen und Verwachsungen des Schwanzes wurde ein durch extreme Temperaturen allgemein gestörtes Zusammenwirken der Enzyme diskutiert.
5. Die Wirkung hoher und niedriger Salzgehalte wurde in der Diskussion auf eine Störung im embryonalen Stoffwechsel zurückgeführt, die durch Änderung im Ionenmilieu der Zelle hervorgerufen wird.
6. Mit zunehmender Aussüßung des Erbrütungswassers konnte bei allen untersuchten Eiern Entwicklungsverlangsamung beobachtet werden. Bei hohen Erbrütungstemperaturen wurden die Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit geringer.
7. Der für die Erbrütung optimale Salzgehalt änderte sich in Abhängigkeit von der Inkubationstemperatur. Ebenfalls war die optimale Erbrütungstemperatur in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Erbrütungsmediums veränderlich. Extrem niedrige Salzgehalte (15 ‰ und 20 ‰ S) wurden im Bereich der Optimaltemperaturen oder bei niedrigen Temperaturen besser ertragen.
8. Bei allen drei untersuchten Fischarten wurde das Auftreten von Brackwasserrassen in der Ostsee erörtert und für wahrscheinlich gehalten.

ZITIERTE LITERATUR

- ALDERDICE, D. F. & FORRESTER, C. R., 1968. Some effects of salinity and temperature on early development and survival of the English sole (*Parophrys vetulus*). J. Fish. Res. Bd Can. 25, 495–521.

- APSTEIN, C., 1909. Die Bestimmung des Alters pelagisch lebender Fischeier. Mitt. dt. Seefisch-Ver. **25**, 364–373.
- 1911. Die Verbreitung der pelagischen Fischeier und Larven in der Beltsee und den angrenzenden Meeresteilen 1908–1909. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel) **13**, 225–281.
- AURICH, H. J., 1941. Die Verbreitung der pelagischen Fischbrut in der südlichen Nordsee während der Frühjahrsfahrten 1926–1937 der deutschen Forschungsschiffe „Poseidon“ und „Makrele“. Helgoländer wiss. Meeresunters. **2**, 183–225.
- BAGGE, O., 1966. Tagging of flounder in the western Baltic, the Belt Sea and the Sound in 1960–62. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.) D 1.
- BANSE, K., 1957. Ergebnisse eines hydrographisch-produktionsbiologischen Längsschnittes durch die Ostsee im Sommer 1956. II. Die Verteilung von Sauerstoff, Phosphat und suspendierter Substanz. Kieler Meeresforsch. **13**, 186–201.
- BLAXTER, J. H. S. & HEMPEL, G. 1961. Biologische Beobachtungen bei der Aufzucht von Heringbrut. Helgoländer wiss. Meeresunters. **7**, 260–283.
- BONNETT, D. D., 1939. Mortality of the cod egg in relation to temperature. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **76**, 428–441.
- DANNEVIG, H., 1895. The influence of temperature on the development of the eggs of fishes. Rep. Fishery Bd Scotl. **13** (3), 149 (nach REIBISCH 1902).
- DIETERICH, E., 1938. Die Hydrocoele embryonalis (Dotterblasenwassersucht) der Salmoniden. Z. Fisch. **36**, 35–69.
- EHRENBAUM, E., 1936. Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. In: Handbuch der Seefischerei Nordeuropas. Hrsg. von H. Lübbert, E. Ehrenbaum & A. Willer. Schweizerbart, Stuttgart, Bd 2, 1–337.
- FORRESTER, C. R., 1964. Laboratory observations on embryonic development and larvae of the Pacific cod (*Gadus macrocephalus* TILESIIUS). J. Fish. Res. Bd Can. **21**, 9–16.
- & ALDERICE, D. F., 1966. Effects of salinity and temperature on embryonic development of the Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). J. Fish. Res. Bd Can. **23**, 319–340.
- — 1967. Preliminary observations on embryonic development of the petrale sole (*Eopsetta jordani*). Tech. Rep. Fish. Res. Bd Can. **41**, 1–21.
- GALKINA, L. A., 1957. Effect of salinity on the sperm, eggs and larvae of the okhotsk herring. (Transl. from Russian.) Izv. tikhookean. nauchnoissled. Inst. ryb. Khoz. Okeanogr. **45**, 37–50.
- HAMDORF, K., 1961. Die Beeinflussung der Embryonal- und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* GIBB.) durch die Umweltfaktoren, O₂-Partialdruck und Temperatur. Z. vergl. Physiol. **44**, 523–549.
- HARANGHY, L. VON, 1942. Die Muschelvergiftung als biologisches Problem. Helgoländer wiss. Meeresunters. **2**, 279–353.
- HAYES, F. R., PELLUET, D. & GORHAM, E., 1953. Some effect of temperature on the embryonic development of the salmon (*Salmo salar*). Can. J. Zool. **31**, 42–51.
- HENKING, H., 1922. Verpflanzungen von Nordseeschollen in die westliche Ostsee. Mitt. dt. SeefischVer. **38**, 163–170.
- HENSCHEL, J., 1936. Wasserhaushalt und Osmoregulation von Scholle und Flunder. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel) **22**, 89–121.
- HERTLING, H., 1932. Die Züchtung von Meeresfischen für wissenschaftliche und praktische Zwecke. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Hrsg. von E. Abderhalden. Urban & Schwarzenberg, Berlin, Abt. 9, Bd 6 (2), 195–366.
- HEUTS, M. J., 1956. Temperature adaptation in *Gasterosteus aculeatus*. Pubbl. Staz. zool. Napoli **28**, 44–61.
- HOLLIDAY, F. G. T., 1965. Osmoregulation in marine teleost eggs and larvae. Rep. Calif. coop. oceanic Fish. Invest. **10**, 89–95.
- & BLAXTER, J. H. S., 1960. The effects of salinity on the developing eggs and larvae of the herring. J. mar. biol. Ass. U.K. **39**, 591–603.
- — & LASKER, R., 1964. Oxygen uptake of developing eggs and larvae of the herring (*Clupea harengus*). J. mar. biol. Ass. U.K. **44**, 711–723.

- & JONES, M. P., 1965. Osmotic regulation in the embryo of the herring (*Clupea harengus*). J. mar. biol. Ass. U.K. **45**, 305–311.
- 1967. Some effects of salinity on the developing eggs and larvae of the plaice (*Pleuronectes platessa*). J. mar. biol. Ass. U.K. **47**, 39–48.
- JOHANSEN, A. C., 1910. Die dänischen Untersuchungen über die Schollenfischerei und den Schollenbestand in der östlichen Nordsee, dem Skagerak und dem nördlichen Kattegat. Meddr Kommn Danm. Fisk.- og Havunders. (Ser. Fiskeri) **3**, 1–142.
- & KROGH, A., 1914. The influence of temperature and certain other factors upon the rate of development of the eggs of fishes. Publs Circonst. Cons. perm. int. Explor. Mer **68**, 3–44.
- KÄNDLER, R., 1938. Untersuchungen über das Laichen des Ostseedorsches im Herbst. Kieler Meeresforsch. **2**, 271–292.
- 1941. Die Fortpflanzung der Meeresfische in der Ostsee und ihre Beziehung zum Fischereiertrag. Mh. Fisch. **9**, 158–163.
- 1949. Untersuchungen über den Ostseedorsch während der Forschungsfahrten mit dem RFD „Poseidon“ in den Jahren 1925–1938. Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch. **11**, 137–245.
- & TAN, E. O., 1965. Investigations on the osmoregulation in pelagic eggs of gadoid and flatfishes in the Baltic. Pt 1. Changes in volume and specific gravity at different salinities. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.) **43**.
- KARLSON, P., 1970. Kurzes Lehrbuch der Biochemie. Thieme, Stuttgart, 381 pp.
- KINNE, O., 1953. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj. Z. wiss. Zool. **157**, 427–491.
- 1954. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Salzgehaltes auf die Hitze-resistenz von Brackwassertieren. Zool. Anz. **152**, 10–16.
- 1956. Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologisch-biologische Bedeutung. Biol. Zbl. **75**, 314–327.
- 1963. The effect of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature. Oceanogr. mar. Biol. A. Rev. **1**, 301–340.
- 1964a. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature-salinity combinations. Oceanogr. mar. Biol. A. Rev. **2**, 281–339.
- 1964b. Non-genetic adaptation to temperature and salinity. Helgoländer wiss. Meeresunters. **9**, 433–458.
- & KINNE, E. M., 1962. Rates of development in embryos of a cyprinodont fish exposed to different temperature-salinity-oxygen combinations. Can. J. Zool. **40**, 231–253.
- KOWALSKI, R., 1955. Untersuchungen zur Biologie des Seesterns *Asterias rubens* L. in Brackwasser. Kieler Meeresforsch. **11**, 201–213.
- LASKER, R., 1965. The physiology of Pacific sardine embryos and larvae. Rep. Calif. coop. oceanic Fish. Invest. **10**, 96–101.
- & THEILACKER, G. H., 1962. Oxygen consumption and osmoregulation by single Pacific sardine eggs and larvae (*Sardinops caerulea* Girard). J. Cons. perm. int. Explor. Mer **27**, 25–33.
- LIEDER, U., 1954. Über den Einfluß anomaler Temperaturen auf die Mitoseverhältnisse im Fischei. III. Z. Fisch. **3**, 479–488.
- 1957. Eine Bilderfolge über die Entwicklung des Fischeies. Dt. FischZtg **4**, 198–201.
- LILLELUND, K., 1961. Untersuchungen über die Biologie und Populationsdynamik des Stintes, *Osmerus eperlanus eperlanus* (LINNÆUS 1758), der Elbe. Arch. FischWiss. **12** (Beih. 1), 1–127.
- 1967. Versuche zur Erbrütung der Eier vom Hecht *Esox lucius*, in Abhängigkeit von Temperatur und Licht. Arch. FischWiss. **17**, 95–113.
- LINDROTH, A., 1946. Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht. Meddn St. Unders.- o. FörsAnst. SötvattFisk. **24**, 1–173.
- MARX, W. & HENSCHEL, J., 1941. Die Befruchtung und Entwicklung von Plattfischeiern in verdünntem Nordseewasser im Vergleich zu den Befunden in der freien Ostsee. Helgoländer wiss. Meeresunters. **2**, 226–243.

- McLEESE, D. W., 1956. Effects of temperature, salinity and oxygen on the survival of the American lobster. *J. Fish. Res. Bd Can.* **13**, 247–272.
- McMYNN, R. G. & HOAR, W. S., 1953. Effects of salinity on the development of the Pacific herring. *Can. J. Zool.* **31**, 417–432.
- MIELCK, W. & KÜNNE, C., 1935. Fischbrut- und Planktonuntersuchungen auf dem Reichsforschungsdampfer „Poseidon“ in der Ostsee, Mai–Juni 1931. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgol.)* **19**, 4–120.
- MUUS, B. J. & DAHLSTRÖM, P., 1965. Meeresfische in Farben. Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München, 244 pp.
- ORAY, I. K., 1968. Untersuchungen über das Laichen der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) in der südlichen Nordsee. *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* **19**, 194–225.
- OTTERLIND, G., 1959. Swedish cod investigations in the Baltic. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* **147**, 65–67.
- 1965. Migration of the flounder in the central Baltic. *Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.)* 162.
- 1966. Problems concerning cod in the Baltic. *Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.)* D 18.
- 1967. Om Rödsprattans och Flundrans vandringsvanor i södra Östersjön. *Ostkusten* **39**, 9–14.
- PRECHT, H. & LINDNER, E., 1966. Reaktionen, Regulationen und Adaptationen der Tiere nach Veränderung von Temperatur und Salzgehalt. Versuche mit *Zoothamnium biketes* (Ciliata, Peritricha). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **13**, 354–368.
- REMANE, A., 1940. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. *Tierwelt N.- u. Ostsee* **1**, 1–238.
- 1958. Die Biologie des Brackwassers. T. 1. Ökologie des Brackwassers. *Binnengewässer* **22**, 1–216.
- REIBISCH, J., 1902. Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von Fischeiern. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel)* **6**, 213–231.
- 1911. Biologische Untersuchungen über Gedeihen, Wanderung und Ort der Entstehung der Scholle (*Pleuronectes platessa*) in der Ostsee. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel)* **13**, 127–204.
- ROLLEFSEN, G., 1930. Observations on cod eggs. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* **65**, 31–34.
- 1932. The susceptibility of cod eggs to external influences. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* **7**, 367–373.
- ROSENTHAL, H. & STELZER, R., 1970. Die Wirkung von 2,4- und 2,5-Dinitrophenol auf die Embryonalentwicklung des Herings (*Clupea harengus*). *Mar. Biol.* **5**, 325–336.
- RUTKOWICZ, S., 1959. The state of the stock of cod in the southern Baltic as indicated by Polish investigations. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* **147**, 48–55.
- SCHLIEPER, C., 1935. Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiet der Osmoregulation wasserlebender Tiere. *Biol. Rev.* **10**, 334–360.
- 1955. Über die physiologische Wirkung des Brackwassers. *Kieler Meeresforsch.* **11**, 22–33.
- 1958. Die Biologie des Brackwassers. T. 2: Physiologie des Brackwassers. *Binnengewässer* **22**, 217–330.
- BLÄSING, J. & HALSBAND, E., 1952. Experimentelle Veränderungen der Temperaturtoleranz bei stenothermen und eurythermen Wassertieren. *Zool. Anz.* **149**, 163–169.
- KOWALSKI, R., 1956. Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel, *Mytilus edulis* L. *Kieler Meeresforsch.* **12**, 37–45.
- SCHMIDT, J., 1930. The atlantic cod (*Gadus callarias* L.) and local races of the same. *C. r. Trav. Lab. Carlsberg* **18**, 1–72.
- SCHOTT, G., 1942. *Geographie des Atlantischen Ozeans*. C. Boysen, Hamburg, 438 pp.
- SHELBOURNE, J. E., 1956. The abnormal development of plaice embryos and larvae in marine aquaria. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **35**, 177–192.

- SICK, K., 1961. Haemoglobin polymorphism in whiting and cod. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.) **128**.
- 1965. Haemoglobin polymorphism of cod in the Baltic and the Danish Belt sea. *Hereditas* **54**, 19–48.
- SIMPSON, A. C., 1953. Some observations on the mortality of fish and the distribution of plankton in the southern North sea during the cold winter 1946–1947. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* **19**, 150–177.
- STRODTMANN, S., 1906. Laichen und Wandern der Ostseefische. Ber. 2. Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland) **7**, 133–216 ([zugleich:] Arb. dt. wiss. Kommn int. Meeresforsch. 4).
- 1918. Weitere Untersuchungen über Ostseefische. Ber. 3. Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland) **14**, 29–95 ([zugleich:] Arb. dt. wiss. Kommn int. Meeresforsch. 24).
- 1932. H. Blegvad: Die dänischen Schollenverpflanzungsversuche. *Fischerbote* **24**, 115–120.
- SVÄRDSON, G., 1945. Chromosome studies on Salmonidae. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm **23**, 1–151.
- SVETOVIDOV, A. N., 1965. The scientific name of the Baltic cod. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C. M.-I.C.E.S.) **13**.
- TOPPING, F. L. & FULLER, J. L., 1942. The accomodation of some marine invertebrates to reduced osmotic pressures. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **82**, 372–384.
- TSCHÖRTNER, U., 1956. Untersuchungen über den Einfluß einiger Milieufaktoren auf die Entwicklung des Hechtes (*Esox lucius* L.). *Arch. Hydrobiol. (Suppl. Bd)* **24**, 123–185.
- WAEDE, M., 1954. Beobachtungen zur osmotischen, chemischen und thermischen Resistenz der Scholle (*Pleuronectes platessa*) und Flunder (*Pleuronectes flesus*). *Kieler Meeresforsch.* **10**, 58–67.
- WESTERNHAGEN, H. VON, 1968. Versuche zur Erbrütung der Eier des Schellfisches (*Melanogrammus aeglefinus* L.) unter kombinierten Salzgehalts- und Temperaturbedingungen. *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* **19**, 270–287.
- WIKGREN, B. J., 1953. Osmotic regulation in some aquatic animals with special reference to the influence of temperature. *Acta zool. fenn.* **71**, 1–102.
- WÜST, G., 1957. Ergebnisse eines hydrographisch-produktionsbiologischen Längsschnittes durch die Ostsee im Sommer 1956. I. Die Verteilung von Temperatur, Salzgehalt und Dichte. *Kieler Meeresforsch.* **13**, 163–185.

Anschrift des Autors: Dr. H. v. WESTERNHAGEN
 Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft
 der Universität Hamburg
 2 Hamburg 50
 Olbersweg 24
 Deutschland (BRD)