

Die Oderquappe – ein Leben am Temperaturlimit

Erschienen in:

Nationalpark-Jahrbuch Unteres Odertal (6), 57-72

Einleitung

Die Quappe *Lota lota* (L.) ist der einzige Vertreter der Dorschartigen Fische der Familie Gadidae im Süßwasser. Diese Anpassung entwickelte sich vor rund 5-15 Mio. Jahren in Europa, in einer abgeschlossenen Meeresbucht, deren Salzgehalt durch einströmende Flüsse allmählich sank und zu Süßwasser wurde (VAN HOUDT et al. 2003). Heute besiedelt sie zirkumpolar Seen und Fließgewässer, nach Süden etwa bis zum vierzigsten Breitengrad (LELEK 1987), aber auch die Einzugsgebiete von Rhone (Frankreich), Po (Italien) und dem Schwarzen Meer (KOTTELAT & FREYHOF 2007).

Die marinen Verwandten der Quappe besiedeln die nördlichen und polaren Meere. Sie gelten als kalt-stenotherm, und auch der Quappe ist die Vorliebe für kalte Gewässer geblieben. Quappen laichen im Winter bei 1-4°C Wassertemperatur, die Eier entwickeln sich bei 4-7°C optimal und die Larven schlüpfen bei 6°C nach etwa 30 Tagen bzw. bei 2°C nach etwa 45 Tagen. Die erwachsenen Tiere versuchen Temperaturen über 13°C zu vermeiden und besiedeln daher bevorzugt die tiefsten Gewässerabschnitte (MC PHAIL & PARAGAMIAN 2000). Bereits Wassertemperaturen über 20°C führen bei der Quappe zu Stress und verringerter Futteraufnahme (SHODJAI 1980, PÄÄKKÖNEN & MARJOMÄKI 1997). RUDSTAM et al. (1995) ermittelten im Modell das völlige Einstellen der Nahrungsaufnahme bei 23°C, was aber von PÄÄKKÖNEN & MARJOMÄKI (2000) in Aquariexperimenten bei 23,4°C nicht bestätigt wurde. Die maximale Nahrungsaufnahme der Quappe erfolgt bei 12-20°C, die Vorzugstemperatur liegt zwischen 13-16°C (SHODJAI 1980, PÄÄKKÖNEN & MARJOMÄKI 2000, HOFMANN & FISCHER 2002, 2003, HÖLKER et al. 2004). Die von den Quappen gerade noch tolerierten Maximaltemperaturen variieren relativ stark, je nachdem wie sie ermittelt wurden und wie weit die Versuchsfische bereits akklimatisiert waren. In Wachstumsexperimenten bei 23°C starb die erste Quappe nach sechs Tagen und 60% der Versuchstiere bei 25,5°C, der höchsten Temperatur im Versuch (HOFMANN & FISCHER 2003). Junge Quappen starben zu 89% innerhalb von neun Wochen bei 28°C (SHODJAI 1980). HOFMANN & FISCHER (2002) ermittelten experimentell das kritische Temperaturmaximum, d.h. die für maximal zehn Minuten tolerierte Temperatur, unter Verwendung akklimatisierter Quappen. Die an 5,2-5,9°C angepasste Versuchsgruppe erreichte ein Maximum von 26,8-27,1°C, die an 19,6°C angepasste Gruppe einen kritischen Bereich von 31,5-31,7°C (HOFMANN & FISCHER 2002). Zu einem vergleichbaren Ergebnis kamen PÄÄKKÖNEN et al. (2003), die mit Hilfe eines bioenergetischen Modells für eine an 12°C adaptierte Quappe ein Temperaturmaximum von 27°C ermittelten.

Angesichts dieser Ergebnisse – Vorzugstemperaturen um 15-17°C und Temperaturstress mit verringerter Futteraufnahme ab 20°C – stellt sich die Frage,

wie die Quappe es schafft, die Gewässer im Nationalpark „Unteres Odertal“ in den beobachteten Mengen zu besiedeln. Die Oder erwärmt sich während der Sommermonate regelmäßig auf deutlich über 20°C mit Spitzentemperaturen bis >28°C und regelmäßig >25°C (WOLTER 2007). Ungeachtet dessen gehört die Quappe zu den Hauptfischarten in der unteren Oder, bildet dort gut 20% des Fischbestandes im Uferbereich (WOLTER & FREYHOF 2004, WOLTER 2007) und zeigt auch noch ein gutes Wachstum (HÖLKER et al. 2004).

Theoretisch könnten den Fischen verschiedene Anpassungen oder Verhaltensstrategien das Überleben bei hohen Temperaturen ermöglichen. Erstens könnte die Quappe weiterhin kalt-stenotherm sein und bei Bedarf Temperaturrefugien aufsuchen. Dies scheint besonders in geschichteten Seen der Fall zu sein, wenn die Tiere ganzjährig in den kalten Tiefenwasserbereich ausweichen können (HOFMANN & FISCHER 2002, 2003). In den vollständig durchmischten Tieflandflüssen fehlt das kalte Tiefenwasser als Temperaturrefugium. Allerdings deutet der Zusammenbruch gewaltiger historischer Quappenpopulationen z. B. in der Elbe nach dem Bau von Dämmen (BAUCH 1958, BRÄMICK et al. 1998) darauf hin, dass die Tiere in den Bodden und Haffen kühlere Temperaturbereiche aufsuchten und im Winter wieder stromauf zogen. Diese winterliche Laichwanderung der Quappen lässt sich auch alljährlich in der Oder beobachten, wenn die Wassertemperaturen unter 8°C sinken. Allerdings verlassen Quappen bis 25 cm Totallänge, die quantitativ die Ufer der unteren Oder besiedeln, auch bei höheren Temperaturen diese ufernahen Strukturen nicht und wandern nicht ab. Das deutet auf eine zweite Anpassungsstrategie hin, kaltaktiv zu bleiben und die Hauptaktivitäten in den Winter zu verlegen, während die Periode hoher Temperaturen in einer Art Sommerruhe mit minimaler Aktivität und möglicherweise auch heruntergeregeltem Stoffwechsel überstanden wird. Dagegen spricht allerdings das beobachtete gute Wachstum der Quappen, die bis zum September, d.h. etwa sieben Monate nach dem Schlupf, 13 cm mittlere Totallänge erreichen. Drittens könnten sich die Quappen im Verlauf der Zeit an ihren Lebensraum und die dort vorherrschenden Temperaturen adaptiert und veränderte, höhere Temperaturpräferenzen entwickelt haben. Da den Quappen in der Oder keine Temperaturrefugien zur Verfügung stehen, konzentrierten sich die Untersuchungen auf die beiden letztgenannten, möglichen Anpassungsstrategien. Neben den seit 1997 jährlich durchgeführten Studien zum Fischbestand, zu Wachstum und Häufigkeit der einzelnen Arten im Bereich des Nationalparks erfolgten dafür zusätzliche Untersuchungen an Quappen aus der Oder zwischen Schwedter Querfahrt und Stadtbrücke zum Energiestoffwechsel und zur Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Wassertemperaturen.

Datenerhebung

Energiestoffwechsel

Für die bioenergetischen Untersuchungen wurden an sieben Terminen zwischen Juni 2000 und Juli 2001 je zehn noch nicht geschlechtsreife Quappen etwa gleicher Größe entnommen. Die Tiere wurden unmittelbar nach dem Fang betäubt und getötet. Nach der Längen- und Gewichtsbestimmung wurde jedem Fisch Leber, Verdauungstrakt und eine Probe der Rückenmuskulatur herauspräpariert. Leber und Muskelprobe wurden für spätere Analysen in flüssigem Stickstoff bei -80°C konserviert, der Verdauungstrakt in einer 4%igen Formaldehydlösung.

Neben der Frequenz leerer und voller Mägen wurden der Füllungsindex und die relativen Anteile der verschiedenen Beuteorganismen im Magen bestimmt. Die Energieaufnahme wurde anhand der Beuteorganismen und ihrer bekannten Energieäquivalente (CUMMINS & WUYCHECK 1971, RUMOHR et al. 1987) ermittelt. Der Füllungsindex wurde als relativer Anteil der Magenfüllung an der Gesamtkörpermasse ermittelt. Analog dazu wurde für jeden Fisch der relative Anteil der Lebermasse am Gesamtkörper als Hepatosomatischer Index (HSI) bestimmt.

Im Labor wurden später der Glykogengehalt der Leber nach Standardprotokoll (BERGMEYER 1988) bestimmt, Protein und RNA (Ribonukleinsäure) extrahiert nach MUNRO & FLECK (1966) und der Gesamtfett-Gehalt mittels einer Chloroform/Methanol-Extraktion nach SABOROWSKI & BUCHHOLZ (1996). Zur besseren Vergleichbarkeit wurden alle Analyseergebnisse standardisiert und auf einen 100 g-Fisch umgerechnet. Weitere methodische Details zu den Laboranalysen geben HÖLKER et al. (2004). Der RNA-Gehalt der Zellen ist ein Maß für ihre Syntheseaktivität, je höher er ist, desto höher ist auch die Biosynthese, z.B. von Proteinen.

Fulton's Konditionsfaktor (KF) wurde für alle bei regelmäßigen Befischungen des IGB in der Oder gefangenen Quappen bestimmt, nach $KF = M/L^3$, mit M = Masse in g und L = Totallänge in cm.

Nahrungsaufnahme

Für die Ermittlung der Nahrungsaufnahme und Schätzung der Konsumption wurden fünf Probenahmen über 24 h von Mai bis Oktober 2003 durchgeführt. Dabei wurden alle 2 h jeweils 30 Quappen mittels Elektrobefischung in der Oder bei Schwedt, Strom-km 694697 gefangen, insgesamt 12 Proben und 360 Fische pro Termin.

Die Quappen wurden unmittelbar nach dem Fang in eine Betäubungslösung überführt (MS-222), vermessen (mm) und gewogen (g). Anschließend wurden die Mageninhalte der Fische mit Wasser ausgespült, unter Zuhilfenahme einer handelsüblichen Gartenspritze mit weichem Silikonschlauch. Die Quappen kamen in ein Erholungsbad mit frischem, gut belüftetem Wasser und wurden anschließend in größerer Entfernung in die Schwedter Querbahn zurückgesetzt, um ein erneutes Fangen während der Kampagne auszuschließen. Die gewonnenen Mageninhalte wurden in einer 4%igen Formaldehydlösung fixiert. Das Ausspülen gilt als effizienteste der nicht letalen Methoden zur Entnahme der Mageninhalte (KAMLER & POPE 2001, SCHULZE et al. 2006). In einem Vorversuch wurde 25 Quappen der Mageninhalt ausgespült, diese anschließend seziiert und die vollständige Entleerung des Magens visuell überprüft.

Analog zu den energetischen Untersuchungen wurde der Magenfüllungsindex als Verhältnis der Masse des Mageninhalts zur Gesamtmasse ermittelt sowie die relativen Häufigkeiten der verschiedenen Nährtiergruppen. Die Bestimmung der Tagesrationen und Verdauungsraten wird dadurch erschwert, dass die meisten Organismen tagesperiodische Schwankungen zwischen Zeiten hoher und niedriger Fressaktivitäten zeigen. Deshalb wurden für die Schätzung der Verdauungsraten innerhalb jedes 24 h-Zyklus die Intervalle identifiziert, in denen zwischen drei Beprobungen ein besonders steiler Abfall des Füllungsindex beobachtet wurde. In diesem Zeitraum nahmen die meisten Fische keine neue Nahrung mehr auf und

verdauten nur noch, weshalb die Magenfüllung abnahm. Deshalb kann dieses Zeitfenster – welches zwischen den 24 h-Befischungen variierte – zur Schätzung der mittleren Verdauungsrate genutzt werden, was in diesem Fall auf der Basis eines exponentiellen Modells erfolgte (PÄÄKKÖNEN & MARJOMÄKI 1997): $F_{It} = F_{I0}$, mit F_{It} = Füllungsindex zum Zeitpunkt t , F_{I0} = Anfangsfüllungsindex und R = Verdauungsrate (h^{-1}).

Die Tagesrationen (C) wurden anschließend nach dem Modell von EGGERS (1977) bestimmt: $C (\%) = 24 R FI$, mit $FI (\%)$ = mittlerer Füllungsindex aller über 24 h gefangenen Quappen und R = Verdauungsrate. Die Energieaufnahme der Tiere wurde anhand von Energieäquivalenten für die einzelnen Nahrungsorganismen bestimmt (CUMMINS & WUYCHECK 1971, RUMOHR et al. 1987).

Ergebnisse

Die Wassertemperaturen der unteren Oder schwanken zwischen $-0,4^{\circ}\text{C}$ und $28,8^{\circ}\text{C}$. In den spezifischen Untersuchungszeiträumen lagen sie bei $-0,2 - 24,4^{\circ}\text{C}$ (2000), $-0,2 - 23,9^{\circ}\text{C}$ (2001) bzw. $-0,3 - 25,1^{\circ}\text{C}$ (2003). Die kritische Temperaturgrenze von 20°C wurde im Jahr 2000 an 44 Tagen überschritten, 2001 an 57 Tagen und 2003 sogar an 70 Tagen (Temperaturdaten Pegel Schwedt Oderbrücke).

Obwohl davon auszugehen war, dass die Quappen über einen längeren Zeitraum Temperaturstress ausgesetzt waren, zeigten sie in ihren ersten Lebensjahren ein auffällig gutes Längenwachstum, auch während der Sommermonate (Abb. 1). Dagegen war die Massezunahme im Sommer nahe Null, eher negativ, was sich in sinkenden Konditionsfaktoren widerspiegelte (Abb. 1). In den kälteren Monaten war dann die Gewichtszunahme wieder deutlich größer als die Längenzunahme, was dann auch wieder zu höheren Konditionsfaktoren führte.

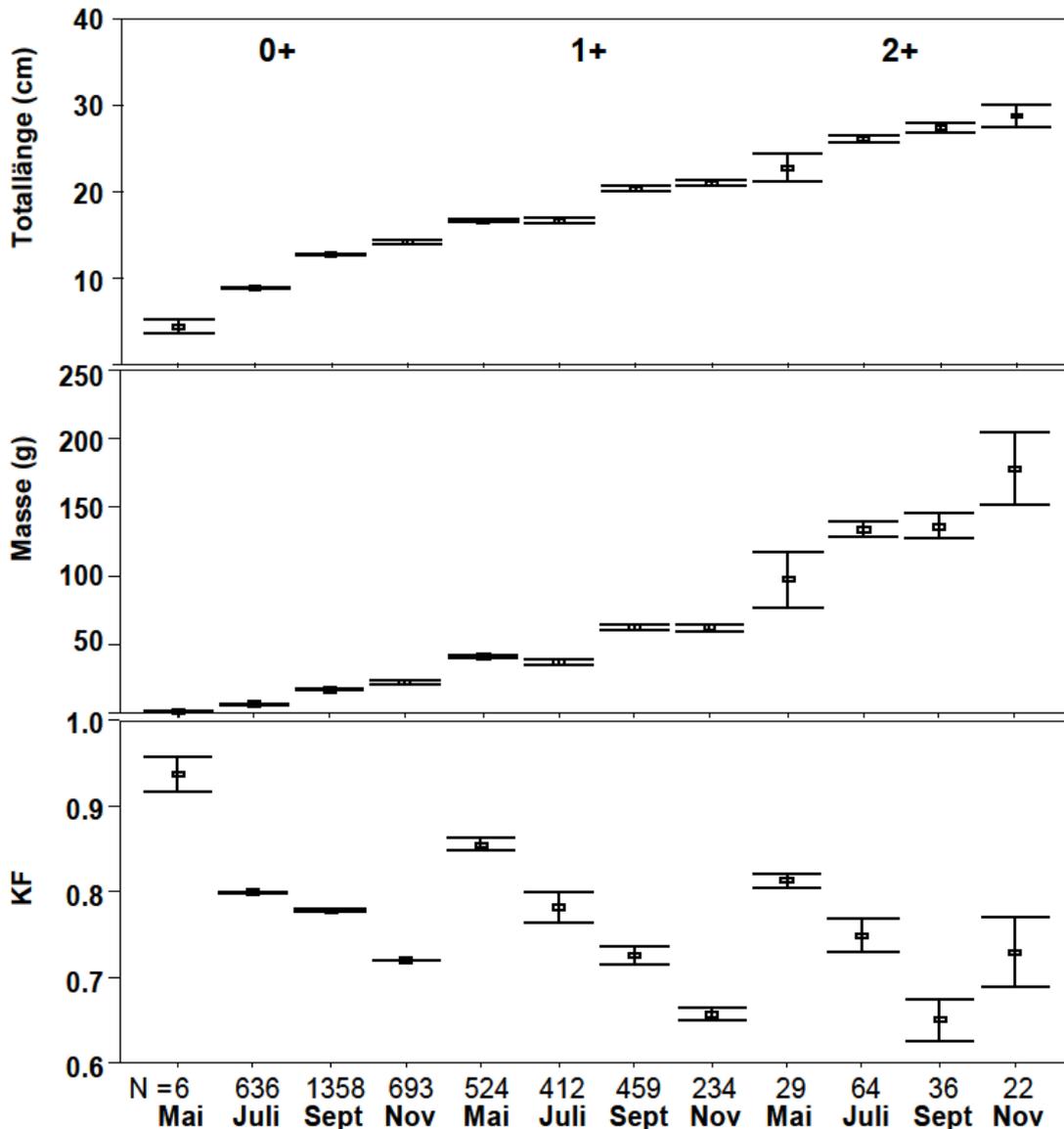


Abb. 1: Wachstum der Quappen in der unteren Oder 1999-2001. 0+, 1+, 2+ = Quappen im ersten Lebensjahr, nach der ersten (zweiten) Überwinterung im zweiten (dritten) Jahr; KF = Fulton's Konditionsfaktor. Angezeigt sind jeweils Mittelwerte \pm Standardabweichung, N = Anzahl der vermessenen Quappen.

Interessanterweise nahm analog zum Konditionsfaktor mit leichter Verzögerung auch der Leberindex HSI ab, ein Zeichen, dass der Anteil der Leber an der Gesamtkörpermasse unter Temperaturstress abnahm (Abb. 2). Die Leber ist ein wichtiger Energiespeicher und bei den Dorschartigen Fischen besonders groß, was den Schluss nahelegte, dass ein Großteil des Gewichtsverlusts auf den Abbau von Lebermasse, d.h. die Nutzung der dort gespeicherten Energie zurückzuführen war.

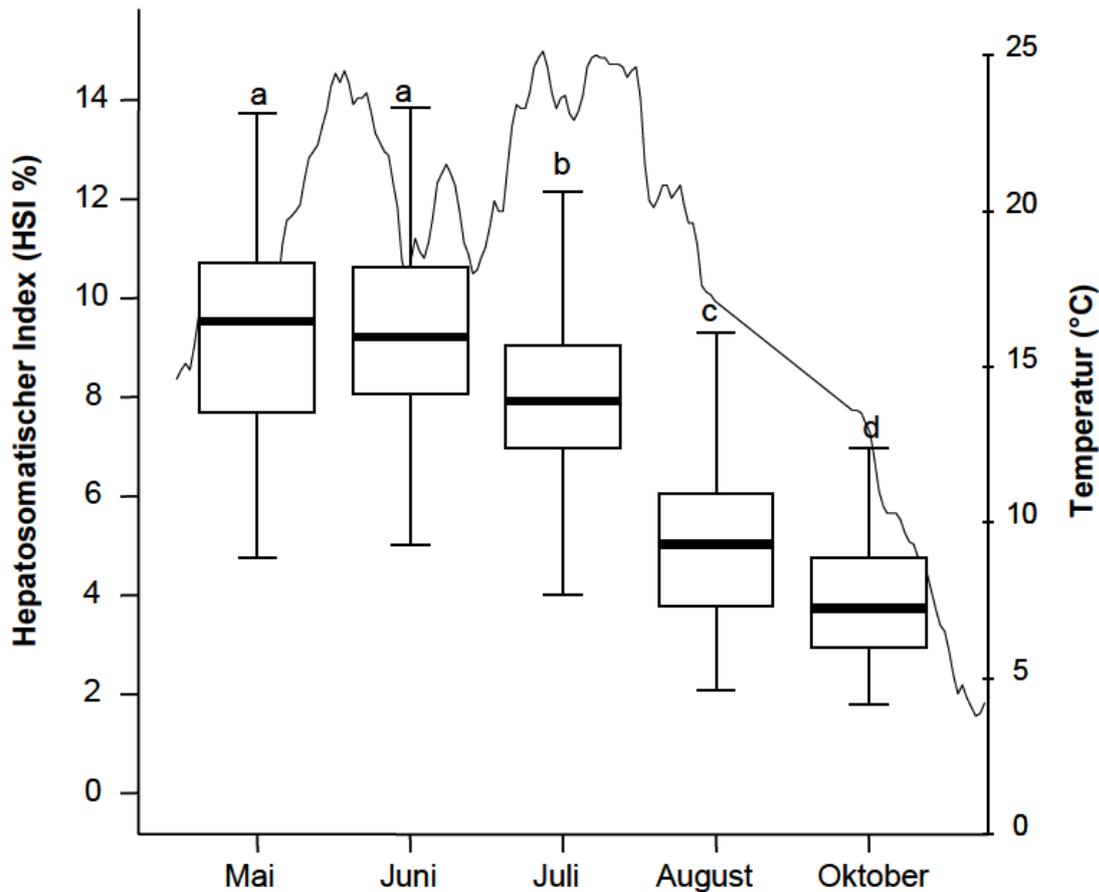


Abb. 2: Entwicklung des Hepatosomatischen Index' (HSI) bei Quappen aus der unteren Oder im Jahr 2003 in Abhängigkeit von der Wassertemperatur. Die Boxen repräsentieren 50% der Beobachtungen, die Fehlerbalken 90%; die dicke Linie markiert den Median. Verschiedene Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen ($p < 0,05$, ANOVA, post hoc Dunnett T3).

Das Lebergewebe bestand hauptsächlich aus Fett (15-40%) und Wasser (50-75%). Der Fettgehalt der Leber zeigte eine ausgeprägte Saisonalität und war mit $2,92 \pm 0,2$ g 100 g⁻¹ Fisch im Juni 2000 am höchsten. Er sank dann bis zum November auf $0,55$ g 100 g⁻¹ Fisch ab, um dann im Winter und Frühjahr wieder zuzunehmen (Abb. 3). Die Fettkonzentration in der Muskulatur war um etwa 50% geringer als in der Leber, was ebenfalls die Funktion der Leber als Energiespeicher unterstreicht. Obgleich der Anteil der Leber an der Gesamtkörpermasse nur etwa 8-10% ausmacht im Vergleich zu rund 50% der weißen Muskulatur, ist das absolute Fettdepot der Leber ($2,9$ g 100 g⁻¹ Fisch, Juni 2000) sieben Mal größer als das der weißen Muskulatur (432 mg 100 g⁻¹ Fisch, Juni 2000). Demzufolge war die saisonale Variation des Fettgehalts der weißen Muskulatur zu vernachlässigen, mit Ausnahme von August 2000 und Juli 2001. In beiden Sommermonaten wurde auch eine signifikante Abnahme des Muskelfettgehalts beobachtet. Der Glykogengehalt der Leber war insgesamt deutlich geringer als der Fettspeicher und wurde auch schneller aufgezehrt als dieser (Abb. 3). Der niedrigste Glykogengehalt wurde im November 2000 bestimmt ($43,9 \pm 18,0$ mg 100 g⁻¹ Fisch), der höchste im April 2001 ($827,8 \pm 121,2$ mg 100 g⁻¹ Fisch).

Ein etwas anderes Bild zeigte der Proteingehalt der Leber. Er stieg von $128,2 \pm 11,1$ mg 100 g⁻¹ Fisch im Juni 2000 auf $289,0 \pm 60,0$ mg 100 g⁻¹ Fisch im Februar 2001

(Abb. 3), was die Neusynthese von Protein in der Leber während der Sommermonate belegt. Damit übereinstimmend stieg in gleicher Weise auch der RNA-Gehalt in der Leber an, als Anzeichen für eine erhöhte Syntheseaktivität (Abb. 4). Auch in der weißen Muskulatur wurde ein Anstieg des RNA-Gehalts im Winter festgestellt, wenn auch auf deutlich geringerem absoluten Niveau.

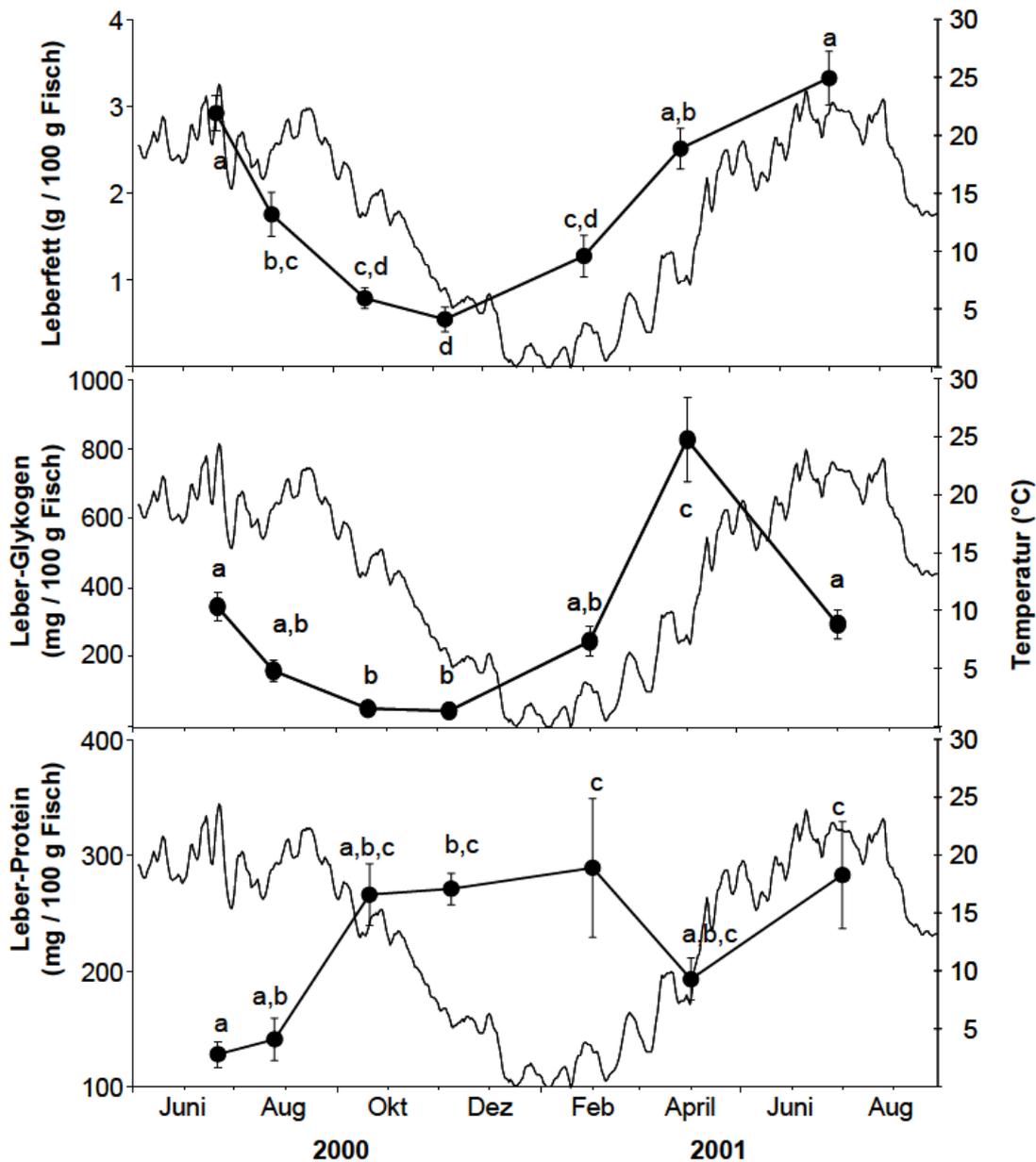


Abb. 3: Saisonale Variation der Leberzusammensetzung (standardisiert auf 100 g Fischmasse) von Quappen aus der unteren Oder in Abhängigkeit von der Wassertemperatur. Verschiedene Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen ($p < 0,05$, ANOVA, post hoc Dunnett T3).

Wenn in der Leber auch im Sommer eine nennenswerte Proteinsynthese stattfindet, so erklärt dies auch den beobachteten Längenzuwachs der Quappen im Sommer. Bleibt die Frage, ob dieses Wachstum ausschließlich durch die Umwandlung energiereichen Lebergewebes in energiearmes Muskelgewebe erfolgt bzw. inwieweit die dafür erforderliche Energie auch aus der Nahrung stammt. Aus diesem Grunde

wurden 2003 noch einmal detaillierte Nahrungsuntersuchungen durchgeführt und die Konsumtion der Quappen in situ bestimmt. Eine Übersicht gibt Tab. 1.

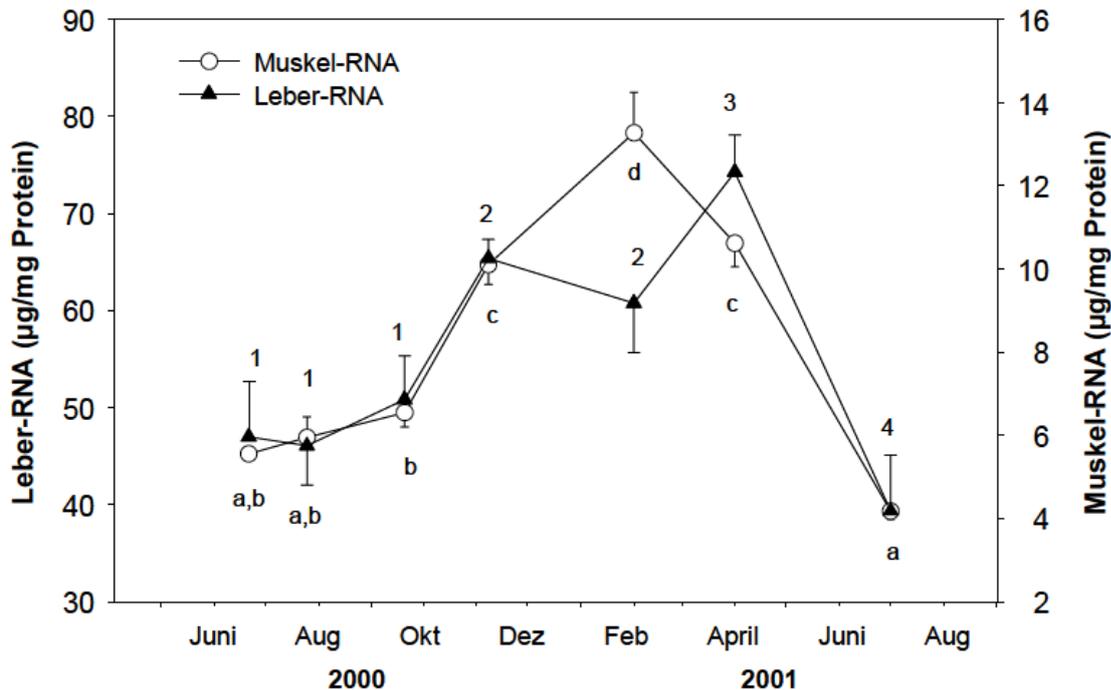


Abb. 4: Saisonale Veränderung des RNA Gehalts in Leber und weißer Muskulatur als Maß für die Syntheseaktivität in beiden Geweben. Verschiedene Buchstaben (Leber) bzw. Zahlen (Muskel) stehen für signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen ($p < 0,05$, ANOVA, post hoc Dunnett T3).

Die Nahrung der Quappen bestand überwiegend aus Höckerflohkrebsen (*Dikerogammarus villosus*), einer aus dem Schwarzmeerraum stammenden, nicht einheimischen Art, die im Jahresdurchschnitt 75,7% der Magenfüllung bildete. Daneben wurden rund 12% Wasserasseln (*Asellus aquaticus*) gefressen, 10% Schlickkrebse (*Corophium curvispinum*) – ein weiteres Neozoon aus dem Schwarzmeerraum, rund 7% Schnecken und nur zu 3,6% Fisch. Auf einige saisonale Unterschiede – so wurden Schnecken (*Gastropoda*) bevorzugt im Mai gefressen, Wasserasseln im August und Schlickkrebse im Oktober – soll hier nicht weiter eingegangen werden. Neben den genannten wurden Nährtiere aus neun weiteren taxonomischen Gruppen wie *Baetidae* (Maifliegen), *Bivalvia* (Muscheln), *Chironomidae* (Zuckmücken), *Hirudinea* (Egel), *Nematocera* (Mücken) nachgewiesen sowie u. a. auch die Schwebegarnele (*Hemimysis anomala*), ebenfalls ein Neozoon aus dem Schwarzmeerraum.

Erwartungsgemäß war während der warmen Sommermonate auch die Nahrungsaufnahme reduziert, was sowohl durch eine vergleichsweise hohe Zahl Quappen mit leeren Mägen im Juli und August (Tab. 1) als auch durch niedrige Füllungsindizes bei den fressenden Quappen (Abb. 5) belegt wurde. Dementsprechend gering waren auch die Tagesrationen im Juli und August sowie der korrespondierende Energiegewinn aus der Nahrung (Tab. 1). Die Unterschiede zwischen den Beprobungen bei Wassertemperaturen $>20^{\circ}\text{C}$ und $<20^{\circ}\text{C}$ waren in allen Ernährungsparametern höchst signifikant (mindestens $p < 0,05$, Kruskal-Wallis-Test).

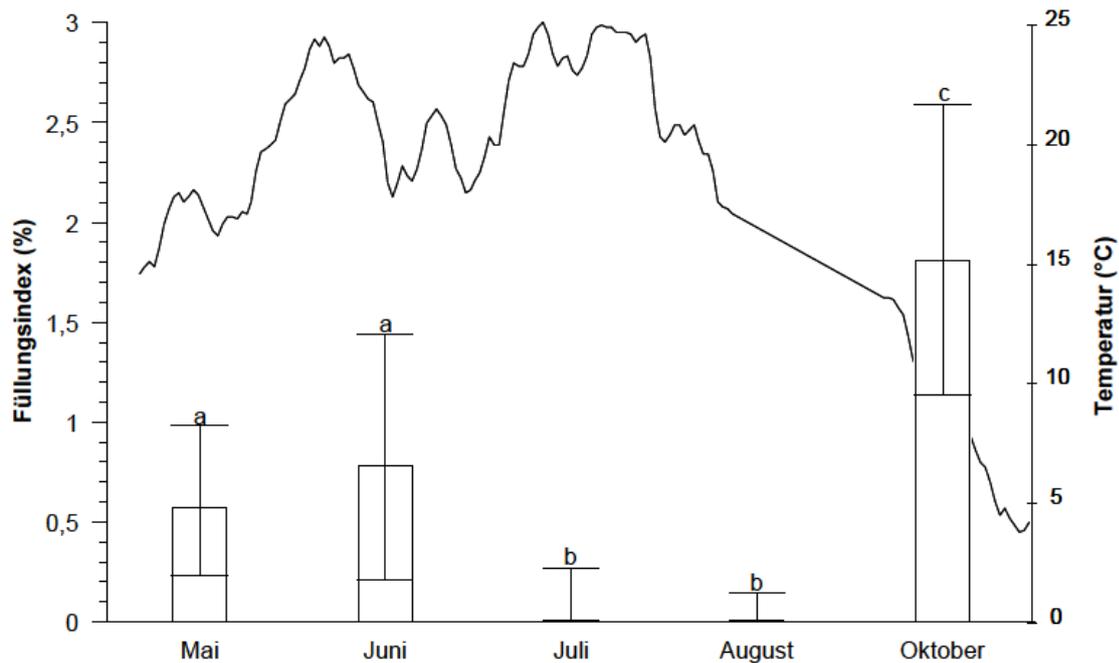


Abb. 5: Magenfüllungsindex bei Quappen aus der unteren Oder im Jahr 2003 in Abhängigkeit von der Wassertemperatur. Verschiedene Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen ($p < 0,05$, ANOVA, post hoc Dunnett T3).

Aufgrund des geringen Energiegewinns aus der Nahrung ist die Quappe zwingend darauf angewiesen, das Energiereservoir ihrer Leber zu nutzen, um den Stress durch hohe Temperaturen zu überstehen und dabei auch noch Längenwachstum zu realisieren. Sie baut dabei ein Energiedefizit auf, welches durch vermehrte Fressaktivität bei tieferen Temperaturen vom Herbst bis zum Frühjahr wieder kompensiert wird (Abb. 6).

Die höchsten Tagesrationen bei der Quappe wurden während der Junibeprobung bei 18,7°C Wassertemperatur ermittelt, was darauf hindeutet, dass ein Temperaturoptimum für die Nahrungsaufnahme bei etwa 18°C liegt. Dem gegenüber war der Energiegewinn aus der Nahrung bei niedrigeren Temperaturen im Oktober deutlich größer (Tab. 1).

Tab. 1: Ergebnisse der 2003 durchgeführten 24-h-Beprobungen. Daten, Wassertemperaturen (T), Anzahl der Quappen (N = 1683), Längen- (L) und Massespektren (M), Magenentleerungsraten (R), Tagesrationen (C) und Energiegehalt der Nahrung (E). 1Einschließlich Quappen mit leeren Mägen, 2Medianwerte mit oberem/unterem Quartil, 3mittlere Tagesration als % des Mittelwerts; verschiedene Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen ($p < 0,05$, Kruskal-Wallis-Test).

Daten	20. /21. Mai	25. /26. Juni	16. /17. Juli	20. /21. August	28. /29. Oktober
T (°C)	17,2	18,7	23,4	21,4	4,6
Anzahl Quappen davon mit leeren Mägen	248	360	360	355	360
L (cm)	11-32	14-31,5	16-36,5	13-31,5	11-30,5
M (g)	18-277	26-258	34-373	21-188	12-194
R (h ⁻¹) ¹	0,1584	0,3091	0,2443	0,3234	0,0861
FI (%) ²	0,68 ^a (0,26-1,22)	0,81 ^a (0,23-1,64)	0,13 ^b (0,0-0,28)	0,02 ^b (0,0-0,21)	4,0 ^c (2,53-5,35)
E (J) ²	993,25 ^a (397,65- 1689,99)	1255,02 ^b (305,28- 2733,2)	10,15 ^c (0,0- 487,6)	22,49 ^c (0,0- 220,48)	2401,1 ^d (1401,26- 3773,81)
C (J) ²	3775,92 ^a (1511,69- 6424,66)	9310,24 ^b (2264,69- 20275,97)	59,52 ^c (0,0- 2858,9)	174,56 ^c (0,0- 1711,28)	4961,62 ^d (2895,57- 7798,21)
C (%) ^{2,3}	2,57 ^a (0,98-4,63)	5,99 ^b (1,74-12,16)	0,74 ^c (0,0-1,67)	0,15 ^c (0,0-1,61)	8,27 ^b (5,24-11,07)

Diskussion

Die in der unteren Oder gewonnenen Daten belegen die Ergebnisse anderer Studien, dass Quappen bei hohen Wassertemperaturen während der Sommermonate ihre Nahrungsaufnahme reduzieren (SHODJAI 1980, PULLIAINEN & KORHONEN 1990). Die dabei gewonnene Energie ist nicht ausreichend, den Bedarf der Tiere zu decken. Damit wird die Leber zu einem essentiellen endogenen Energiereservoir, um Temperaturstress zu überstehen. In Zeiten unzureichender Energieaufnahme mit der Nahrung werden die Glykogen- und Fettreserven der Leber aufgebraucht, um lebensnotwendige Energie für den Stoffwechsel bereitzustellen sowie zusätzlich ein Längenwachstum zu ermöglichen. Je Gramm Leberfett sind 39 kJ Energie nutzbar, je Gramm Leberglykogen 17 kJ (BRETT & GROVES 1979). Basierend auf diesen Werten wurden die Veränderungen der Energiereserven der Quappen im Untersuchungszeitraum 2000-2001 bilanziert (Tab. 2).

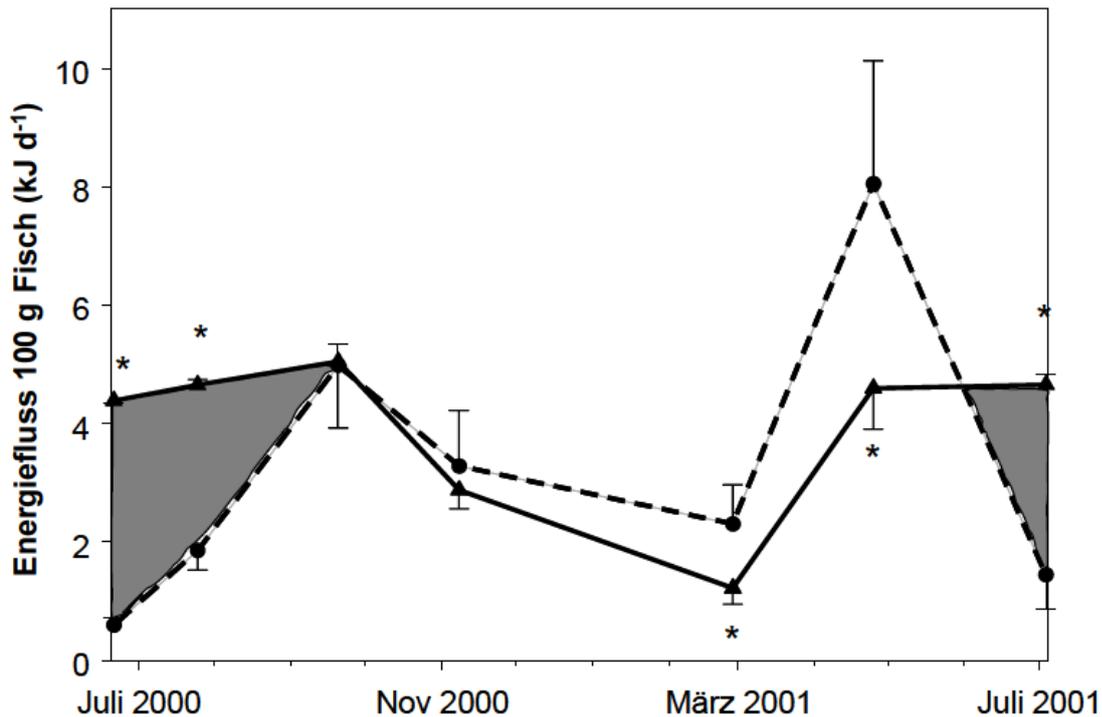


Abb. 6: Energiebilanz zwischen Konsumption (gestrichelte Linie) und Energieverbrauch (volle Linie) als Summe aller Energieaufwendungen und -verluste für Grundumsatz, Stoffwechsel, Ausscheidung, Atmung etc. Die weiße Fläche umreißt den Energiegewinn, der z.B. für Wachstum zur Verfügung steht, die graue Fläche umreißt das Energiedefizit. Signifikante Unterschiede zwischen Energieaufnahme und -verbrauch sind durch ein Sternchen gekennzeichnet ($p < 0,05$, Mann-Whitney U-Test).

Eine unzureichende Energieaufnahme während der Sommermonate ist für einheimische Fischarten eher ungewöhnlich und deutet darauf hin, dass die Quappe der eingangs erwähnten dritten Anpassungsstrategie folgt, sie bleibt kälteaktiv, verlegt ihre Hauptaktivität in Zeiten geringer Wassertemperatur und übersteht höhere Temperaturen unter Nutzung endogener Energiereserven.

Um in der sommerwarmen unteren Oder zu überleben, baut die Quappe im Sommer ein Energiedefizit auf, welches sie im Winter wieder kompensiert. Das Wiederauffüllen des endogenen Energiespeichers erfordert gewisse physiologische Anpassungen. So muss die Quappe nicht nur eine erhöhte Fress- und Schwimmaktivität zeigen, sondern trotz niedriger Wassertemperaturen auch eine erhöhte Stoffwechselaktivität aufrecht erhalten. Dass die Quappe dabei fast ausschließlich nicht einheimische Arten frisst, macht sie nicht zu einem wirksamen Gegenspieler der Etablierung von Neozoa. Vielmehr ist es ein Beleg für ausgeprägten Nahrungsopportunismus der Art gepaart mit reduzierter Bewegungsaktivität bei höheren Temperaturen. Quappen besiedeln quantitativ den groben Blocksteinwurf der Uferbefestigung, der auch von den neozoischen Floh- und Schlickkrebse überwiegend genutzt wird. Aus der höheren Begegnungswahrscheinlichkeit resultiert auch der Fraßdruck auf diese Arten.

Tab. 2: Veränderungen des Fett-, Glykogen- und Energiespeichers der Quappenleber (standardisiert auf einen 100 g-Fisch) zwischen den einzelnen

Untersuchungsterminen 2000-2001. Ein positives Vorzeichen in der Spalte Gesamtenergie bedeutet zusätzliche Energiebereitstellung durch die Mobilisierung von Leberreserven.

Periode	Tage	Δ Fett (mg)	Δ Energiegehalt (Fett) (J)	Δ Glykogen (mg 100)	Δ Energiegehalt (Glykogen) (J)	Gesamtenergie aus Fett und Glykogen (kJ d ⁻¹)
Juni-Juli 2000	34	-1167	-45 513	-185	-3145	+1,43
Juli-Sept 2000	57	-964	-37 596	-109	-1853	+0,69
Sept-Nov 2000	49	-244	-9 516	-7	-119	+0,20
Nov 2000-Feb 2001	111	+729	+28 431	+201	+3417	-0,29
Feb-April 2001	57	+1237	+48 243	+583	+9911	-1,02
April-Juli 2001	70	+814	+31 746	-534	-9078	-0,32

Es ist eine Besonderheit des hier aufgezeigten Stoffwechselweges, dass er es der Quappe ermöglicht, nicht nur Temperaturstress zu überleben, sondern trotz dessen auch noch zu wachsen. Wachstum erhöht die individuelle Fitness, und dieses auch bei hohen Temperaturen zu realisieren muss als evolutionärer Vorteil betrachtet werden. Schnellwüchsigerer Fische können eher zu größeren Nahrungspartikeln wechseln, diese bewältigen und dabei mehr Energie je aufgenommenem Nahrungspartikel gewinnen. Verschiedene Studien haben gezeigt, dass sich die Nahrungszusammensetzung bei Quappen mit zunehmender Größe verändert (RYDER & PESENDORFER 1992).

Höhere Wachstumsraten verringern zudem das Risiko, selbst zur Beute zu werden. Je schneller ein Fisch wächst, desto kürzer ist das Zeitfenster, in dem er für Maulspalten-limitierte Räuber wie Aal (*Anguilla anguilla*) oder Zander (*Sander lucioperca*) potentiell verfügbar ist. So fand beispielsweise MOUJ (1996) eine streng negative Korrelation zwischen dem Längenverhältnis von Beute- zu Raubfisch und dem Fraßdruck auf die Beute.

Implikationen für Veränderungen des Temperaturregimes

Bislang werden klimatische Veränderungen insbesondere in Form von Temperaturerhöhungen diskutiert und unter Voraussetzung der Realisierung gleicher thermischer Nischen eine Zunahme und Ausbreitung wärmeliebender, bzw. ein Rückgang und Gebietsverlust kälteadaptierter Arten prognostiziert. So identifizierten beispielsweise BUISSON et al. (2008) negative Lebensraumtrends für kalt- und positive für kühl- und warm-stenotherme Arten. Die meisten Studien prognostizieren eine flussaufwärts gerichtete Verdrängung kälteadaptierter Arten in die Flussoberläufe oder polwärts (PERRY et al. 2005, HARI et al. 2006, MATULLA et al. 2007, MACKENZIE et al. 2007, RIJNSDORP et al. 2009). Während die Mehrzahl der Studien von einer Umverteilung der Arten und Populationen gemäß der Verfügbarkeit der von ihnen bevorzugten Temperaturbereiche ausgehen, bemühen sich nur wenige um ein mechanistisches Verständnis des temperaturbedingten Verschwindens oder Aussterbens von Arten (PÖRTNER & KNUST 2007, PÖRTNER & FARRELL 2008), z. B. durch eine Sauerstofflimitierung des Temperaturanpassungsvermögens (PÖRTNER & KNUST 2007).

Auch der im Rahmen dieser Studie aufgedeckte Anpassungsmechanismus der Quappe an hohe Temperaturen (HÖLKER et al. 2004) unterliegt physiologischen und bioenergetischen Grenzen, da der energetische Grundumsatz und die Stoffwechselraten sehr eng mit der Körpergröße korreliert sind (GILLOOLY et al. 2001, DARVEAU et al., 2002). Große Tiere haben einen absolut höheren Grundbedarf an Energie. Daher wurde die Hypothese aufgestellt, dass das Anpassungsvermögen der Quappen durch ihre absolute Körpermasse, die Nahrungsaufnahme bei hohen Temperaturen und die Dauer der Warmwasserperioden limitiert wird. Auch wenn Quappen mit einem HSI von 8-10% eine deutlich größere Leber aufweisen als andere Fischarten (HSI = 1,5-3%), ist dieser Energiespeicher endlich. Eine prognostizierte Ausdehnung der sommerlichen Warmwasserperioden würde den Temperaturstress und die Beanspruchung der Energiereserven der Leber verlängern und dabei gleichzeitig die Zeit zur Kompensation dieses Defizits im Winter verkürzen. Deshalb ist die maximal mögliche Körpermasse der Quappen umgekehrt proportional zur Höhe und Dauer kritischer Wassertemperaturen.

In der unteren Oder liegt diese Grenze etwa bei 30 cm Körperlänge, welche die Fische im dritten Lebensjahr (2+) erreichen. Mit Erreichen dieser Länge und ca. 200 g Stückmasse wandern die Quappen weitgehend ab. Größere Exemplare sind während der Sommermonate kaum anzutreffen. Sie wandern erst im Winter zum Laichen wieder ein, wenn die Wassertemperaturen unter 8°C gesunken sind.

Das Anpassungsvermögen der Quappe an hohe Temperaturen und dessen physiologische Grenzen sind aber weniger vor dem Hintergrund globaler Klimaänderungen von Interesse, sondern vielmehr unter dem Gesichtspunkt der Mehrfachnutzung der großen Flüsse und des Gewässermanagements. Insbesondere Kühlwassereinleitungen führen vielerorts zu einer deutlichen Erhöhung des Temperaturregimes von Gewässern und ihrer Wärmelast. Die sogenannte Fischwasserrichtlinie der Europäischen Gemeinschaft (2006/44/EC) schreibt als oberen Grenzwert für sommerwarme Cyprinidengewässer (karpfenartige Fische) – zu denen auch die untere Oder zählt – einen Höchstwert von 28°C am Ende der Durchmischungszone vor, bei einer maximalen Temperaturerhöhung gegenüber dem ankommenden Wasser von 3 K. Diese Grenzwerte dürfen zudem an 2% der Betriebstage im Jahr überschritten werden.

Das würde bedeuten, dass die Oder bereits bei Temperaturen von 17°C so stark mit Abwärme belastet werden darf, dass für die Quappen die Stresswelle erreicht wird. Damit würde der Zeitraum stressvoll hoher Temperaturen erheblich ausgedehnt werden, was das mögliche Wachstum der Quappen limitiert, mit nicht auszuschließenden Folgen für den Laicherbestand und den Erhalt der Population.

Wären die 20°C während der Untersuchung an 44 (2000), 57 (2001) bzw. 70 (2003) Tagen überschritten, so würde sich diese Periode mit der erlaubten Wärmebelastung auf 128, 113 bzw. 119 Tage ausdehnen, was den möglichen Zeitraum zum Auffüllen der endogenen Energiespeicher drastisch reduziert. Auch würden die Maximaltemperaturen mit 27-28°C deutlich näher an den Letaltemperaturen liegen.

Geplante Wärmeeinleitungen in der unteren Oder sollten daher auch immer unter dem Aspekt des Erhalts einer der letzten vitalen Quappenpopulation in einem großen europäischen Stromsystem (dem letzten in Deutschland) bewertet werden.

Literatur

- Bauch, G. (1958):** Untersuchungen über die Gründe für den Ertragsrückgang der Elbfischerei zwischen Elbsandsteingebirge und Boizenburg. Zeitschrift für Fischerei NF 7: 161-437.
- Bergmeyer, H. U. (1988):** Methods of Enzymatic Analysis. Vol VI. Weinheim, VCH.
- Brämick, U., Rothe, U., Schuhr, H., Tautenhahn, M., Thiel, U., Wolter, C. & Zahn, S. (1998):** Fische in Brandenburg. Verbreitung und Beschreibung der märkischen Fischfauna. Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Brandenburg & Institut für Binnenfischerei Potsdam-Sacrow.
- Brett, J. R. & Groves, T. D. D. (1979):** Physiological energetics. In: Hoar, W. S., Randall, D. J. & Brett, J. R. (Hrsg.): Fish Physiology, Vol. VIII, Bioenergetics and Growth. London: Academic Press, 279-352.
- Buisson, L., Thuiller, W., Lek, S., Lim, P. & Grenouillet, G. (2008):** Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology* 14, 2232-2248.
- Cummins, K. W. & Wuycheck, J. C. (1971):** Caloric Equivalents for Investigations in Ecological Energetics. Stuttgart, E. Schweizerbart.
- Darveau, C.-A., Suarez, R. K., Andrews, R. D. & Hochachka, P. W. (2002):** Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism. *Nature* 417, 166-170.
- Eggers, D. M. (1977):** Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34, 290-294.
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M. & Charnov, E. L. (2001):** Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293, 2248-2251.
- Hari, R. E., Livingstone, D. M., Siber, R., Burckhardt-Holm, P. & Güttinger, H. (2006):** Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. *Global Change Biology* 12, 10-26.
- Hölker, F., Volkmann, S., Wolter, C., van Dijk, P. L. M. & Hardewig, I. (2004):** Colonization of the freshwater environment by a marine invader: How to cope with warm summer temperatures? *Evolutionary Ecology Research* 6, 1123-1144.
- Hofmann, N. & Fischer, P. (2002):** Temperature preferences and critical thermal limits of burbot: Implications for habitat selection and ontogenetic habitat shift. *Transactions of the American Fisheries Society* 131, 1164-1172.
- Hofmann, N. & Fischer, P. (2003):** Impact of temperature on food intake and growth in juvenile burbot. *Journal of Fish Biology* 63, 1295-1305.
- Kamler, J.F. & Pope, K.L. (2001):** Non lethal methods of examining fish stomach contents. *Reviews in Fisheries Science* 9, 1-11.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. (2007):** Handbook of European Freshwater Fishes. Publications Kottelat, Cornol.
- Lelek, A. (1987):** The freshwater fishes of Europe, Vol. 9. Threatened Fishes of Europe. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- MacKenzie, B. R., Gislason, H., Möllmann, C. & Köster, F. W. (2007):** Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries. *Global Change Biology* 13, 1348-1367.
- Matulla, C., Schmutz, S., Melcher, A., Gerersdorfer, T. & Haas, P. (2007):** Assessing the impact of a down-scaled climate change simulation on the fish fauna in an Inner-Alpine River. *International Journal of Biometeorology* 52, 127-137.

- McPhail, D. J. & Paragamian, V. L. (2000):** Burbot biology and life history. In: Paragamian V. L. & Willis D. W. (Hrsg.): Burbot. Biology, Ecology, and Management. Spokane, Washington, Fisheries Management Section of the American Fisheries Society, 11-23.
- Mooij, W. M. (1996):** Variation in abundance and survival of fish larvae in shallow eutrophic lake Tjeukemeer. *Environmental Biology of Fishes* 46, 265-279.
- Munro, H. N. & Fleck, A. (1966):** Recent developments in the measurement of nucleic acids in biological materials. *Analyst* 91, 78-88.
- Pääkkönen, J.-P. J. & Marjomäki, T. J. (1997):** Gastric evacuation rate of burbot fed single meals at different temperatures. *Journal of Fish Biology* 50, 555-563.
- Pääkkönen, J.-P. J. & Marjomäki, T. J. (2000):** Feeding of burbot, *Lota lota*, at different temperatures. *Environmental Biology of Fishes* 58, 109-112.
- Pääkkönen, J.-P. J., Tikkanen, O. & Karjalainen, J. (2003):** Development and validation of a bioenergetics model for juvenile and adult burbot. *Journal of Fish Biology* 63, 956-969.
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R. & Reynolds, J. D. (2005):** Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308, 1912-1915.
- Pörtner, H. O. & Farrell, A. P. (2008):** Physiology and climate change. *Science* 322, 690-692.
- Pörtner, H. O. & Knust, R. (2007):** Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science* 315, 95-97.
- Pulliainen, E. & Korhonen, K. (1990):** Seasonal changes in condition indices in adult mature and non-maturing burbot, *Lota lota* (L.), in the north-eastern Bothnian Bay, northern Finland. *Journal of Fish Biology* 36, 251-259.
- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C. & Pinnegar, J. K. (2009):** Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science* 66, 1570-1583.
- Rudstam, L. G., Peppard, P. E., Fratt, T. W., Bruesewitz, R. E., Coble, D. W., Copes, F. A. & Kitchell, J. F. (1995):** Prey consumption by the burbot (*Lota lota*) population in Green Bay, Lake Michigan, based on a bioenergetics model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 1074-1082.
- Rumohr, H., Brey, T. & Ankar, S. (1987):** A compilation of Biometric conversion factors for benthic invertebrates of the Baltic Sea. *Baltic Marine Biology Publications* 9, 1-56.
- Ryder, R. A. & Pesendorfer, J. (1992):** Food, growth, habitat, and community interactions of young-of-the-year burbot, *Lota lota* L., in precambrian Shield lake. *Hydrobiologia* 243/244, 211-227.
- Saborowski, R. & Buchholz, F. (1996):** Annual changes in the nutritive state of North Sea dab. *Journal of Fish Biology* 49, 173-194. Shodjai, F. (1980): Entwicklungs-, Stoffwechsel- und Ernährungsphysiologische Untersuchungen an der Aalquappe (*Lota lota* L.) unter Berücksichtigung ihrer Eignung als Kulturfisch. Dissertation, Universität Kiel.
- Schulze, T., Baade, U., Dörner, H., Eckmann, R., Haertel-Borer, S. S., Hölker, F. & Mehner, T. (2006):** Interactions of residential piscivores with an introduced new predator type in a mesotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 2202-2212.
- Van Houdt, J. K., Hellemans, B. & Volckaert, F. A. M. (2003):** Phylogenetic relationships among Palaeartic and Nearctic burbot (*Lota lota*): Pleistocene extinctions and recolonization. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 599-612.

Wolter, C. (2007): Temperature influence on the fish assemblage structure in a large lowland river, the lower Oder River, Germany. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 493-503.

Wolter, C. & Freyhof, J. (2004): Diel distribution patterns of fishes in a temperate large lowland river. *Journal of Fish Biology* 64: 632-642.

Anschrift der Verfasser:

DR. CHRISTIAN WOLTER

Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei

Müggelseedamm 310, 12587 Berlin

wolter@igb-berlin.de

DR. FRANZ HÖLKER

Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei

Müggelseedamm 310, 12587 Berlin

hoelker@igb-berlin.de

SVEN VOLKMANN, FLORIAN NAGEL

Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei

Müggelseedamm 310, 12587 Berlin