

Chronobiologie und Verhalten bei Fischen (*Pisces, Cyprinidae*) *

R. Siegmund

Bei der Analyse des Tierverhaltens kommt den Tages-, Lunar- und Jahresrhythmen besondere Bedeutung zu. Eine Orientierung in der Zeit unter Berücksichtigung dieser Umweltperiodizitäten ist für die meisten Tierarten zur Sicherung eines räumlich und zeitlich angepaßten Verhaltens unerlässlich (Tembrock 1983, 1992). „Ökologische Nischen“ haben somit auch eine zeitliche Dimension, die für Tiere immer noch zu wenig beachtet wird und die es zu untersuchen gilt. Die ersten experimentellen Untersuchungen zur Tagesrhythmik führte bereits Szymanski (1914) neben anderen Tierarten auch an Fischen (*Carassius auratus*) durch. Gezielte chronobiologische Untersuchungen an Fischen und die Anwendung dieser Erkenntnisse begannen erst Anfang der sechziger Jahre (u.a. Alabaster & Roberts 1961, Jönsson 1967, Siegmund 1969). Im Vergleich zu anderen Wirbeltiergruppen sind Analysen an Fischen immer noch unzureichend. Die breite ökologische Verteilung von Fischen bietet jedoch eine besondere Möglichkeit, den adaptiven Wert biologischer Rhythmen zu untersuchen. Solche chronobiologischen Analysen können auch einen wertvollen Einblick in die phylogenetische Entwicklung von Wirbeltiergruppen geben. Cypriniden, eine der artenreichsten Fischgruppen, sind wichtige Glieder in dem Ökosystem vieler einheimischer Gewässer.

Quantitative Aussagen über zeitlich strukturiertes Verhalten erfordern bestimmte Untersuchungsbedingungen: Wiederholte Messungen müssen zeitgleich erfaßt werden, wenn nicht Tages- bzw. Jahresrhythmen nachweislich von untergeordneter Bedeutung sind. Vergleichbarkeit und Reproduzierbarkeit experimenteller Ergebnisse sind aber auch an die genetische Homogenität und Ontogenesestadien der untersuchten Fische sowie an eine standardisierte oder vergleichbare natürliche Umwelt geknüpft. Zeitliche Ordnungsprinzipien des Verhaltens haben aufgrund ihrer Empfindlichkeit gegenüber veränderten Umweltbedingungen eine hohe indikatorische Valenz zur Bestimmung der aktuellen Tier-Umwelt-Wechselwirkung.

Umfangreiche Untersuchungen zum Verhalten und zur Analyse von Zeitmustern bei Fischen wurden unter Mitbetreuung von Prof. Dr. Günter Tembrock im ehemaligen Zoologischen Institut und später im Bereich Verhaltenswissenschaften („Fischgruppe“) der Humboldt-Universität zu Berlin durchgeführt.

In der vorliegenden Arbeit soll eine kurze Darstellung von biologischen Rhythmen und zum Verhalten bei Fischen unter Bezugnahme auf eigene Untersuchungen an Cypriniden gegeben werden.

* Unserem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Günter Tembrock, zum 80. Geburtstag am 7. Juni 1998 gewidmet.

Während für eine Vielzahl von Evertebraten, Vögeln und Säugern die funktionelle Organisation des circadianen Systems, dessen Anatomie und physiologische Basis sowie die zugrundeliegenden zellulären und biochemischen Mechanismen der Erzeugung von Oszillationen zum Teil sehr gut untersucht sind, steht die biologische Rhythmikforschung an Fischen dieser Entwicklung nach. Es ist bisher noch nicht gelungen, den für die endogene Tages- und Jahresrhythmik bei Fischen verantwortlichen Pacedmaker anatomisch bzw. morphologisch zu identifizieren (Sanchez-Vazquez et al. 1997).

Die Existenz endogener circadianer Rhythmen bei Fischen belegen insgesamt nur wenige Arbeiten. Als Nachweis dieser endogenen, selbsterregten Schwingungen gilt das Weiterbestehen der Rhythmik mit einer ungedämpften Amplitude und einer Frequenz von ungefähr 24 Stunden unter konstanten Umweltbedingungen. Diese freilaufende Rhythmik der Schwimmaktivität wurde bisher für zumindest acht Fischarten beschrieben, darunter auch für *Leucaspius delineatus*, eine Cyprinidenart (Siegmond & Wolff 1973a).

Viele Cypriniden zeigen einen Rhythmus von Ruhe- und Aktivitätsphasen, wobei die Aktivitätsmaxima bzw. -minima den Umweltperiodizitäten eines Tages regelhaft zugeordnet sind. Diese Rhythmik ist bei der Schwimmaktivität, der Nahrungsaufnahme und anderen Verhaltensweisen festzustellen und wird durch Zeitgeber synchronisiert. Als Zeitgeber kann jeder periodische Vorgang der Umwelt wirken, der für den Fisch reizwirksam ist. Wichtige Zeitgeber für Fische sind: Licht-Dunkelwechsel, Temperaturänderungen und periodisches Nahrungsangebot. Zeitgeber wirken in unterschiedlicher Weise. Sie sichern die Einhaltung interner Phasenbeziehungen von Körperfunktionen, sowie die Rückkopplung zur Umwelt. Desweiteren werden die Individuen innerhalb einer Population bzw. eines Fischschwarmes durch soziale Zeitgeber synchronisiert. Die im Freiwasser und im Labor untersuchten *Leucaspius delineatus*, *Scardinius erythrophthalmus* und *Rutilus rutilus* schwimmen in der Hellphase und *Tinca tinca* in der Dunkelphase. Freiwasserbeobachtungen bestätigen die Ergebnisse der Laboruntersuchungen bei natürlichen Lichtverhältnissen (vgl. Siegmond & Wolff 1973b). Trotz zahlreicher Untersuchungen zur Tagesrhythmik bei Fischen gibt es immer noch wenige Beispiele für das Vorkommen endogener Rhythmen. Daher bereitet auch die ökologische Zuordnung zu dunkel-, tag- bzw. dämmerungsaktiven Tieren oft große Schwierigkeiten. Diese Aussagen können wir für die von uns untersuchten Cypriniden bestätigen. So ruhen Schleie vorwiegend in der Lichtzeit. Sie halten sich im Aquarium und im Freiwasser fast immer in Bodennähe auf. In der Fortpflanzungszeit (Mai bis August) sind Schleie oft auch tagsüber in größeren Gruppen aktiv. Während also viele Fischarten die Phasenlage ihrer Schwimmaktivität zum Zeitgeber Licht-Dunkelwechsel verändern, wurde für den obligatorischen Schwarmfisch *Leucaspius delineatus* ausschließlich Tagesaktivität aufgezeigt.

Das Angebot der Nahrung bestimmt, auch unter natürlichen Umweltbedingungen, deutlich das Verhalten vieler Fischarten. Die Befunde von Colgan (1973) zeigen, daß bei Plankton- oder Detritusfressern, die über lange Zeiträume Nahrung aufnehmen, Zeitmuster der Schwimmaktivität andere Strukturen aufzeigen können, als sie für z.B. Predatoren („Raubfische“, predators) gelten. Untersuchungen mit Automaten zur „Selbstfütterung ad libidum“ an Karpfengruppen (Lange 1980) ergaben die durchschnittlich höchsten Zuwachsraten bei jedoch allgemein schlechter Futterverwertung.

Eine Zeitgeberwirkung des Lichtes auf die Schwimmaktivität sowie Herzrate bei den Fischarten Karpfen, Plötze, Schleie, Karauschen kann aus der hohen Kopplung zwischen Herzrate und Beleuchtungswechsel abgeleitet werden. Beim Karpfen wurde ein signifikanter Unterschied in der Herzfrequenz bei Gruppen- und Einzelhaltung festgestellt (Siegmond 1983).

Für Fische als ektotherme Tiere stellt die Temperatur einen weiteren wichtigen Umweltparameter dar. Steigende Wassertemperaturen führen zur Erhöhung der Stoffwechselintensität (Herz- und Atemfrequenz, Sauerstoffverbrauch) und können sich damit zwangsläufig auch auf die Schwimmaktivität auswirken. In allen unseren Analysen der Herzrate und der Schwimmaktivität in Abhängigkeit von der Wassertemperatur ergaben sich positive Korrelationen. Bei Abkühlung des Wassers von 20 °C auf 15 °C verringerten sich Herzfrequenz und Schwimmaktivität bei Karpfen (n = 87) um ca. 40 %. Beide

Parameter nahmen ihr Ausgangsniveau ein, nachdem die Wassertemperatur wieder angestiegen war (Siegmond 1981). Der synchronisierende Einfluß des Licht-Dunkelwechsels auf den Tagesrhythmus der Herzfrequenz bleibt bei dem größten Teil der Fische trotz Änderungen der Wassertemperatur erhalten. Das gleiche kann auch für den Sauerstoffverbrauch und für das Zeitmuster der Schwimmaktivität gelten. Beim Silberkarpfen führte ein Temperatursprung von 20 °C auf 25 °C zu einer signifikanten Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs ohne Veränderung des Zeitmusters der Schwimmaktivität (Heitmann & Siegmond 1992).

Es ist bei Verhaltensuntersuchungen immer zu berücksichtigen, daß Zeitgeberhierarchie und Zeitgeberwirkung von der Motivationslage beeinflusst werden, und die endogen motivierten Verhaltensweisen einen differenzierten und individuellen Grad der Umwelanpassung aufweisen. Oft wird nicht berücksichtigt, daß auch bei Fischen der Tagesrhythmus von einem Jahresrhythmus überlagert wird. Bei den untersuchten Fischarten bleiben die Zeitmuster von Schwimmaktivität und Herzrate auch unter Laborbedingungen nicht konstant (Kneis & Siegmond 1976).

Die Tagesmittelwerte der Herzrate und der Schwimmaktivität weisen bei konstanten Wasser-, Fütterungs- und Lichtverhältnissen eine Jahreszeitabhängigkeit auf. Die untersuchten Tagesmittelwerte von ca. 400 einsömmerigen Karpfen zeigen im Jahresgang sowohl eine hohe zeitliche Koordination der beiden Variablen untereinander, als auch eine Jahresrhythmik mit Maxima im Sommer und Minima im Winter auf (Abb. 1). Dies deutet auf eine endogene Komponente in der Regulation dieser Jahresrhythmik hin.

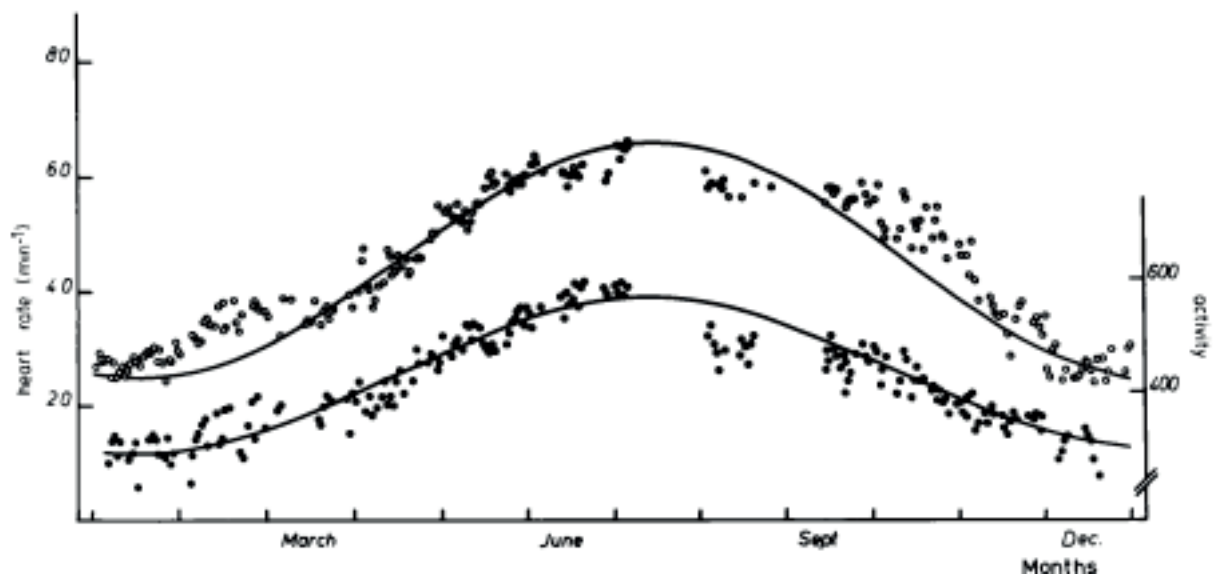


Abb. 1: Tagesmittelwerte der Herzrate (obere Kurve) und der Schwimmaktivität von Karpfen (*Cyprinus carpio*) im Jahresgang unter konstanten Laborbedingungen.

Durch Kurzzeitmessungen lassen sich Herzfrequenzänderungen erfassen, die als Antwort auf das Futterangebot auftreten. Bei der Analyse der Wirkung des Futterangebotes auf die Herzrate konnten jahreszeitliche Einflüsse nachgewiesen werden. Bei einer Wassertemperatur von 20 °C zeigten sich in den Monaten März bis November die größten Herzratenänderungen nach der Futteraufnahme (Siegmond & Schulz 1983). Die Schwimmaktivität repräsentiert nicht nur die Gesamtheit des lokomotorischen Ausgangsverhaltens, sondern ist darüber hinaus essentieller Bestandteil vieler Funktionskreise des Verhaltens. Tageszeitliche Änderungen in den Schwarmparametern konnten auch für einige Cypriniden aufgezeigt werden. Es wurde für *Abramis brama* (Pitcher 1979) und *Carassius auratus* (Kavaliers 1984) eine erhöhte Schwarmqualität am Tage im Vergleich zur Nacht nachgewiesen. Un-

tersuchungen am Silberkarpfen belegen ebenfalls eine tagesrhythmische Organisation des Schwarmverhaltens (Zabka & Siegmund 1986). Für die ökologische Einnischung von Fischeschwärmen kommt der Habitatwahl sowie der zeitlichen und ethologischen Anpassung an die bevorzugte Umwelt eine besondere Bedeutung zu.

Für die Festlegung des kleinsten Störschwellenniveaus in der Organismus-Umwelt-Beziehung ist die Nutzung aquatischer Organismen, insbesondere von Fischen, in Form von „biological-monitoring-systems“ eine relativ neue und besonders sensitive Methode (Siegmund & Biermann 1990, Tembrock 1990, Biermann 1992). In unseren chronobiologischen Untersuchungen an Fischen haben sich die Zeitmuster von Körperfunktionen (z.B. Herzfrequenz und Sauerstoffverbrauch) und des Verhaltens (Schwimmaktivität und Schwarmverhalten) als gute Indikatoren erwiesen, um die aktuelle Tier-Umwelt-Beziehung zu beurteilen.

Vor 10 Jahren schrieb G. Tembrock (1988): „Verhaltensbiologische Forschungsaufgaben verflechten sich zunehmend mit dem Kontext „Natur und Gesellschaft“ ... „Naturschutz, Artenschutz, Umweltschutz und viele andere aktuelle Fragen - nicht zuletzt der Zukunftsweg des Menschen selbst - sind neue Herausforderungen, denen sich unsere Disziplin stellen muß“.

Literatur

Alabaster, K.; Robertson, E. (1961): The effects of diurnal changes in temperature, dissolved oxygen and illumination on the behaviour of roach (*Rutilus rutilus* L.) bream (*Abramis brama* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.).- *Animal Behav.*; 9: 187-192.

Biermann, K. (1992): Circadiane Verhaltensparameter von Cypriniden als Indikatoren ökotoxikologischer Belastungen.- Dissertation; Humboldt-Universität Berlin.

Colgan, P. (1973): Motivational analysis of fish feeding.- *Beh.*; XLV: 38-66.

Heitmann, A.; Siegmund, R. (1992): Der Einfluß der Temperatur auf den Tagesrhythmus der Schwimmaktivität von Silberkarpfen (*Hypophthalmichthys molitrix* Val., *Pisces*, *Cyprinidae*).- *Zool. Jb. Physiol.*; 96; 1: 89-95.

Jönsson, N. (1967): Experimentelle Untersuchungen über die Futtersuche und die Aktivität einsömmiger Karpfen.- *Z. Fischerei N.F.*; 15: 61-127.

Kavaliers, M. (1984): Opioid peptides, the pineal gland, and rhythmic behaviour in fish.- *Transactions of the American Fisheries Society*; 113: 432-438.

Kneis, P.; Siegmund, R. (1976): Heart rate of locomotor activity of fish; correlation and circadian differences in *Cyprinus carpio* L.- *Experientia*; 32: 474-475.

Lange, B. (1980): Chronobiologische Verhaltensuntersuchungen am Spiegelkarpfen (*Cyprinus carpio* L.) unter Einfluß relevanter Umweltgrößen bei vorgegebenen Optimierungszielen der industriemäßigen Fischproduktion.- Dissertation; Humboldt-Universität Berlin.

Pitcher, T. (1979): Sensory information and the organisation of behaviour in a schooling cyprinid fish.- *Anim. Behav.*; 27: 126-149.

Sánchez-Vázquez, F.J.; Iigo, M.; Tabata, M. (1997): The „Pre-dark“ Peak of feeding in Rainbow trout is under the Control of a self-sustaining circadian clock independent from the pineal organ.- *Abstract: Chronobiol. Intern.*; Vol. 14; Supp. 1: 149.

- Siegmund, R. (1969): Lokomotorische Aktivität und Ruheverhalten bei einheimischen Süßwasserfischen (*Pisces, Percidae, Cyprinidae*).- Biol. Zbl.; 88: 295-312.
- Siegmund, R. (1981): Zeitmusteranalysen von Schwimmaktivität und Herzrate zur Bestimmung von Umwelteinflüssen auf das Verhalten von Fischen (*Pisces, Cyprinidae*).- Dissertation B, Humboldt-Universität Berlin.
- Siegmund, R. (1983): Untersuchungen zu reizabhängigen Herzfrequenzänderungen an freischwimmenden und fixierten Fischen (*Teleostei, Cyprinidae*).- Zool. Jb. Physiol.; 87: 93-111.
- Siegmund, R.; Biermann, K. (1990): Chronobiological parameters as indicators of a disturbed organism-environmental relation in fish.- Chronobiology: Its Role in Clinical Medicine, General Biology and Agriculture; Part B; Wiley-Liss, Inc.: 627-637.
- Siegmund, R.; Schulz, H.J. (1983): Zeitmusteranalysen der Herzfrequenz und Schwimmaktivität von Fischen (*Cyprinus carpio* L.) in Abhängigkeit vom Futterangebot.- Zool. Jb. Physiol.; 87: 325-335.
- Siegmund, R.; Wolff, D.L. (1973a): Circadian-Rhythmik und Gruppenverhalten bei *Leucaspis delinetus* (*Pisces, Cyprinidae*).- Experientia; 29: 545-558.
- Siegmund, R.; Wolff, D.L. (1973b): Laboruntersuchungen und Freiwasserbeobachtungen zur Schwimmaktivität einheimischer Süßwasserfische.- Fischerei-Forsch.; 11: 107-117.
- Tembrock, G. (1983): Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere. Bd. II.- Fischer Verlag; Jena.
- Tembrock, G. (1988): Aktuelle Trends in der Verhaltensbiologie.- Wissenschaft u. Fortschritt ;38: 121-124.
- Tembrock, G. (1990): Verhalten als Bioindikator: Aktuelle Trends.- Wiss. Zeitschr. der Humboldt-Universität zu Berlin; R. Math./Nat./Wiss.; 39: 367-373.
- Tembrock, G. (1992): Verhaltensbiologie.- 2. Auflage; Fischer Verlag; Jena.
- Zabka, H.; Siegmund, R. (1986): Tagesrhythmus und Schwarmverhalten von Silberkarpfen (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.).- Verhaltensbiologie: Wiss. Schriftenreihe der Humboldt-Universität Berlin: 236-239.

Anschrift der Autorin

Priv.-Doz. Dr. Renate Siegmund
 Charité
 Universitätsklinikum der Humboldt-Universität zu Berlin
 Campus Charité Mitte
 Institut für Anthropologie
 Abt. für Humanethologie u. Chronobiologie
 Tucholskystraße 2
 10117 Berlin