

## Schwimmverhalten und Schwimmgeschwindigkeit bei den Larven des Herings *Clupea harengus*<sup>1</sup>

H. ROSENTHAL<sup>2</sup>

*Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft  
der Universität Hamburg, Hamburg 50*

**ABSTRACT:** Swimming behaviour and swimming speed of the larvae of the herring *Clupea harengus*. The present study is based on two year experiments; it analyses swimming behaviour and swimming speed at different developmental stages of the herring. Yolk sac larvae tend to sink rather rapidly during resting phases. At the end of the yolk sac stage the sinking rate is at its minimum; it increases again with increasing larva size. During the phase of yolk sac resorption, vertical movements become gradually transformed into horizontal ones. Generally, three types of swimming can be distinguished: (1) "Abrupt swimming" consisting of very short periods of fast swimming; normally each dart is connected with a change in swimming direction. (2) "Normal swimming" characterized by steady movements for several seconds; it results in a winding path. (3) "Slow meandering" representing search swimming, a slowly winding locomotion with a large amplitude of each winding but with very little net progression of the larva. Swimming speed varies considerably in all size groups. The 8 to 11 mm (total length) larvae reach a mean swimming velocity (undulation) of 1.0 to 1.2 cm per second. Swimming speed, measured as the straight line distance between start and end points of a single swimming phase, attains mean values of 7 to 8 mm/sec in 8 to 11 mm larvae, 10 to 11 mm/sec in 11 to 15 mm larvae, 21 to 25 mm/sec in 19 to 24 mm larvae, and 40 to 50 mm/sec in 32 to 40 mm larvae. Swimming activity changes during larval development and seems to be influenced by food supply. The total distance travelled in 5 minutes by the head of a yolk sac larva is 1 to 3 m. About 8 days after hatching, sinking rate is low and "search swimming" (slow meandering movements) prevails. The path covered by the head within 5 minutes is 0.8 to 1.5 m.

### EINLEITUNG

In der marinen Fischereibiologie spielt die Frage nach den Ursachen der oft beträchtlichen Fluktuationen der Nutzfischbestände eine große Rolle. Die Fischbestände schwanken infolge der jährlich unterschiedlichen Larvenzahl, die weitgehend unabhängig ist von der Zahl der Elterntiere.

Neben den Einwirkungen abiotischer Faktoren hat man die Bedeutung der Laich- und Bruträuber untersucht (MARSHALL et al. 1937, MARTY 1956), jedoch konnte beim

<sup>1</sup> Diese Arbeit ist Teil einer Dissertation, die unter Leitung von Herrn Prof. Dr. G. HEMPEL an der Universität Hamburg angefertigt wurde.

<sup>2</sup> Neue Anschrift: Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale, Hamburg 50, Palmaille 9.

Hering bisher kein eindeutiger Einfluß auf die Nachwuchsziffer nachgewiesen werden (BLAXTER & HOLLIDAY 1963).

Die meisten Autoren haben das Verhungern der Larven für die Fluktuationen in der Nachwuchsziffer verantwortlich gemacht. Heringslarven nähren sich von Zooplankton. Der Ernährungszustand und sogar das Überleben hängen ab von der Dichte und Größenzusammensetzung des Futterplanktons, von der Größe der Räuberpopulation und von der Suchleistung des einzelnen Tieres (HEMPEL 1965, 1968).

Die Suchleistung läßt sich durch folgende Komponenten erfassen: (1) Schwimmstrecke pro Zeiteinheit, (2) Wahrnehmungsabstand zum Futterobjekt und (3) Treffsicherheit der Beutefanghandlungen. Diese drei Größen bestimmen, wie lange die Larve pro Tag suchen muß, um bei gegebener Planktondichte genügend Nahrungsorganismen zu erbeuten. Es ist zu erwarten, daß diese drei Größen sich im Laufe der Larvalentwicklung ändern.

Die Messung der einzelnen Komponenten der Suchleistung bereitet methodisch zahlreiche Schwierigkeiten. Eingehende Verhaltensstudien sind notwendige Voraussetzung. Die Lokomotionsweisen verschiedener Altersstadien müssen ebenso berücksichtigt werden wie deren Schwimmgeschwindigkeiten in Abhängigkeit von Aktivität und äußeren Stimulationen. Im vorliegenden Beitrag wird versucht, diese Teilaspekte der Suchleistung zu analysieren.

Die Lokomotionstypen der Fische sind von BREDER (1926) vergleichend dargestellt worden. KRAMER (1960) untersuchte die Form und Funktion des Lokomotionsapparates. Eine eingehende Analyse der Schlängelbewegung des Aales führte GRAY (1933a, b) durch. Zweck einiger Untersuchungen war unter anderem die Beurteilung der Fluchtgeschwindigkeit verschieden großer Larven und Jungfische (*Clupea harengus*, *Gadus morhua*, *G. aeglefinus*, *G. virens*, *G. merlangus*, *Salmo trutta* u. a.) vor dem Fanggerät (BLAXTER & DICKSON 1959). Die Abhängigkeit der Schwimmgeschwindigkeit von der Körpergröße untersuchte BAINBRIDGE (1958) an *Leuciscus leuciscus*, *Salmo irideus* und *Carassius auratus*. Der Einfluß der Körperform auf die Schwimmgeschwindigkeit wurde von BRETT (1963) bei *Oncorhynchus* spec. analysiert. Die Bedeutung der Temperatur prüften BRETT et al. (1958) bei *Oncorhynchus* und FRY & HART (1948) bei *Carassius auratus*. Die Ermittlung der Dauerleistung und Ermüdungserscheinungen wurde besonders bei solchen Arten durchgeführt, die in Fischpässen aufsteigen (BAINBRIDGE 1960, 1963; *Abramis brama*, *Carassius auratus* und *Rutilus rutilus*) oder in stehenden Gewässern Wanderungen vollziehen (OHLMER & SCHWARTZKOPFF 1959; *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Lucioperca lucioperca*, *Leuciscus leuciscus*). Beobachtungen über die Schwimmgeschwindigkeit sind am Hering von BOYAR (1961) im Zusammenhang mit dem Passamoquoddy-Gezeiten-Projekt gemacht worden. An Schollenlarven führte RYLAND (1963) Messungen im Schwimmkanal durch und versuchte, die Maximalgeschwindigkeit mit dem Umfang der Körpermuskulatur zu korrelieren. Einen Versuch zur Messung der unstimulierten Eigengeschwindigkeit von Fischlarven und Jungfischen unternahm BRAUM (1964) an Bodenseefelchen.

Eine erste Schätzung über die Größe der Suchleistung bei Heringslarven in Abhängigkeit von Lichtintensität und Tageszeit wurde von BLAXTER (1966) vorgelegt.

## MATERIAL UND METHODEN

Die Erbrütungsversuche wurden mit Eiern von Heringen aus 3 verschiedenen Gebieten (Dogger, Downs, Kiel) durchgeführt. Die Eier wurden meist direkt nach dem Fang befruchtet. Der Befruchtungserfolg lag bei Kieler Heringen um 60 ‰, bei Doggerheringen um 50 bis 70 ‰ und bei Heringen der südlichen Nordsee über 90 ‰.

Die Aufzuchtversuche wurden an der Meeresstation der Biologischen Anstalt Helgoland (Kiel, Downs) und im Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg (Dogger) durchgeführt (28 bis 32 ‰ S;  $10^{\circ} \pm 0,1^{\circ}$  C; Kunstlicht, 12-Stunden-Tag; vgl. ROSENTHAL 1967, 1968, 1969, BLAXTER & HEMPEL 1961).

Bei allen Erbrütungsversuchen waren die befruchteten Eier auf dem Transport vom Fangplatz zum Laboratorium erheblichen Erschütterungen ausgesetzt. Ein schädigender Einfluß konnte im Verlauf der ersten Versuche (Dogger, Kiel) nur vermutet, aber nicht nachgewiesen werden. Bei den besonders erfolgreich verlaufenen Aufzuchtversuchen an Downsheringen betrug die Transportzeit insgesamt etwa 20 Stunden. Die Brut war in dieser Zeit ständigen Erschütterungen ausgesetzt. Es konnte kein schädigender Einfluß festgestellt werden.

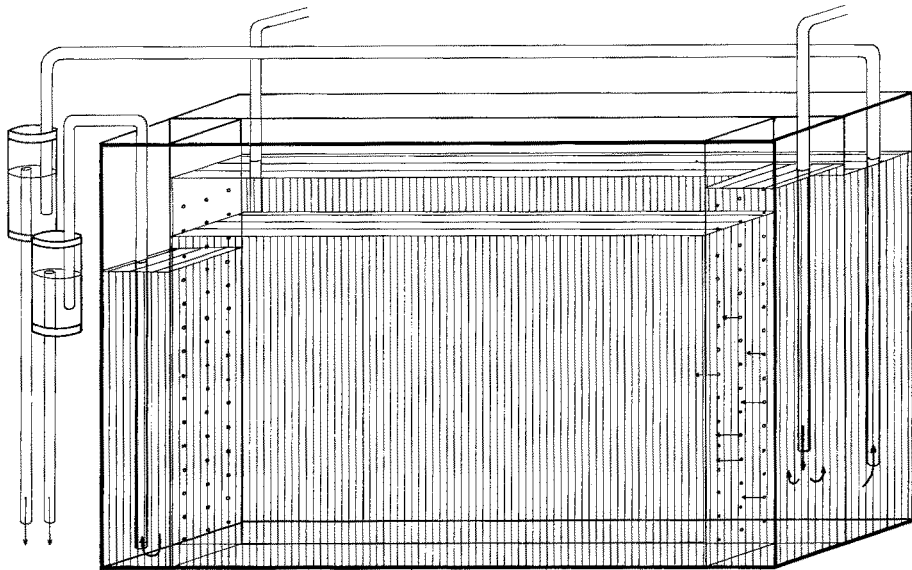


Abb. 1: Beobachtungsaquarium zur Messung der Schwimmstrecke von Dottersacklarven (Erläuterungen im Text)

Die Beobachtungsaquarien zur Messung der Schwimmstrecke pro Zeiteinheit bestanden aus schmalen Plexiglas-Becken (Abmessungen:  $36 \times 21 \times 8,5$  cm), die in zwei gleich tiefe, küvettenartige Kammern (Beobachtungs- und Temperierkammer) geteilt waren (vgl. Abb. 1). Die vordere Kammer war die eigentliche Beobachtungskammer (Abmessungen:  $27,5 \times 21 \times 3$  cm). Zwei feinperforierte Wände trennten Zulauf- und Ablaufschacht ab (Abmessungen:  $3,0 \times 3,5 \times 21$  cm). Der Zulauf des Frischwassers

wurde so eingestellt, daß die Durchflußgeschwindigkeit durch die Beobachtungskammer weniger als 0,2 mm/sec betrug. Vor die Beobachtungskammer wurde ein Gitternetz aus monofilem Faden (0,25 mm  $\varnothing$ ) mit einer Maschenweite von 0,5 cm gespannt (in Abb. 1 nicht eingezeichnet). Die hintere Kammer erfüllte die Funktion einer Temperierkammer. Der Wasserdurchlauf war hier jedoch wesentlich höher (etwa 200 ml/min). Dadurch sollte der Erwärmung der langsam durchflossenen Beobachtungskammer entgegengewirkt werden. Darüber hinaus wurde der Wasserstand in der Temperierkammer um 2 bis 3 cm höher eingestellt als in der Beobachtungskammer. Auf diese Weise

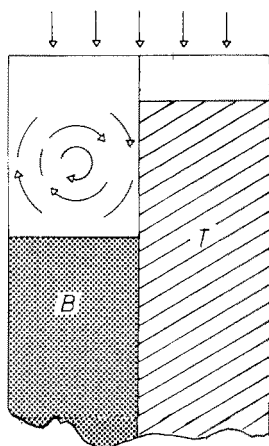


Abb. 2: Querschnitt durch das Beobachtungs-aquarium. Beobachtungskammer (B), Temperierkammer (T). Der Unterschied des Wasserstandes in beiden Kammern ist annähernd maßstabgetreu dargestellt. Der höhere Wasserstand in T kühlt die Rückwand von B. Bei Erwärmung durch starken Lichteinfall ventiliert die Luft in der Beobachtungskammer (Pfeile)

sollte verhindert werden, daß die dicht über der Wasseroberfläche angebrachten Beleuchtungskörper (OSRAM-L 40 W/25.1, 97 cm) tagsüber bei Lichtintensitäten von etwa 150 Lux (Wasseroberfläche) Temperaturschwankungen in der Beobachtungskammer hervorriefen. Die Kühlung der Rückwand dieser Kammer durch den erhöhten Wasserstand der Temperierkammer sollte die Ausbildung einer schützenden „Luftwalze“ über der Wasseroberfläche der Beobachtungskammer bewirken (vgl. Abb. 2).

Während der Versuche mit Doggerlarven waren die Beobachtungs-aquarien an ein Kreislaufsystem angeschlossen (Abb. 3). Das aus den Beobachtungs-aquarien abfließende Seewasser wurde unter einer UV-Lampe (Röhrenlänge 44 cm; Quarzlampen GmbH Hanau, 0,35 A, 220 V) sterilisiert. Das Wasser floß auf der 11,5 cm breiten Rinne in dünnem Film an der UV-Lampe vorbei. Wahrscheinlich konnte dadurch ein wesentlicher Teil der Bakterien abgetötet werden. Ein aus mehreren Lagen verschiedener Korngröße bestehendes Kies-Sand-Filter diente der mechanischen Reinigung des Wassers. Vermutlich wurden hier abgetötete Bakterien abgefangen. Das so filtrierte Seewasser wurde in den Vorratsbehälter gepumpt. Während der Versuche mit Larven der Kieler und Downs-Heringe wurde auf den Kreislauf verzichtet und im Durchfluß gearbeitet.

Wie sich bald herausstellte, eigneten sich die Beobachtungsaquarien nur für die Untersuchungen an Dottersacklarven, deren Schwimmbewegungen vorwiegend vertikal gerichtet sind. Die von einer Larve zurückgelegte Schwimmstrecke wurde anhand der Koordinaten der durchschwommenen Planquadrate registriert und die Beobachtungs-

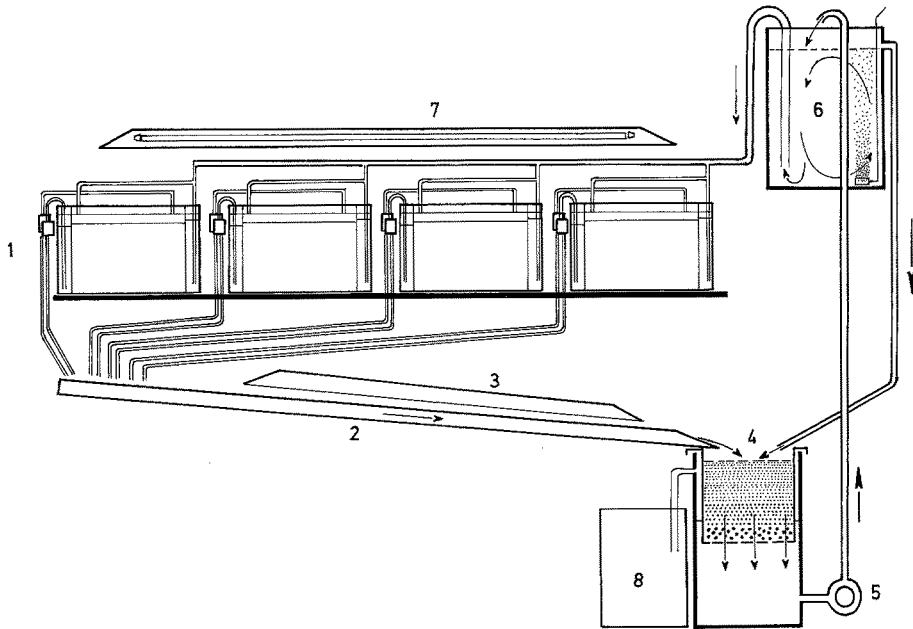


Abb. 3: Versuchsanlage zur Direktbeobachtung der Schwimmaktivität von Fischlarven. 1 = Beobachtungsaquarium mit niveauguliertem Zu- und Ablauf für Temperier- und Beobachtungskammer, 2 = Ablaufrinne, 3 = UV-Lampe zur Sterilisation des Seewassers, 4 = Kies/Sandfilter, 5 = Umlaufpumpe, 6 = Seewasservorrat (intensive Durchlüftung), 7 = Beleuchtungskörper (OSRAM-L 40 W/25.1, 97 cm), 8 = Auffangbecken für den Rücklauf des Seewassers bei Störung oder Unterbrechung des Kreislaufsystems

zeit mit der Stoppuhr gemessen. Bei Dottersacklarven störte es kaum, daß die Larven nicht auf „Umwelthindernisse“ reagierten. Ältere Larvenstadien, die mehr und mehr horizontal schwimmen, waren nur selten in der Lage, vor den Aquarienwänden umzukehren. Größere Wasserkörper, in denen die Larven über einen längeren Zeitraum ungestört schwimmen konnten, waren notwendig, um den zurückgelegten Weg über einen längeren Zeitraum zu verfolgen und zu messen.

Zu diesem Zweck wurden beim Aufzuchtversuch mit Heringslarven der südlichen Nordsee die Beobachtungen direkt in den Hälterungsaquarien (innen schwarzgestrichene Steinzeugbecken, etwa 140 l Inhalt; Kunstlicht, maximal 1500 lx an der Wasseroberfläche; Innenfilter – modifiziert nach FLÜCHTER 1964 –, Durchflußleistung etwa 570 bis 630 l/d) durchgeführt. Die zurückgelegte Schwimmstrecke wurde hier auf „indirektem Weg“ ermittelt. Es galt zunächst den Anteil der verschiedenen Schwimmverhaltensweisen und Ruhepausen an der Beobachtungszeit zu messen. Die Registrierung der Aktivitätszeiten und Ruhepausen erfolgte durch einen Mehrfachsreiber. Durch Betätigung

verschiedener elektrischer Kontakte zeichnete der Beobachter die Aktivitätszeiten in chronologischer Reihenfolge auf einem mit konstanter Geschwindigkeit an den Schreibhebeln vorbeigeführten Wachsschichtpapierstreifen auf. Die Schwimgeschwindigkeiten der einzelnen Verhaltensweisen konnten durch Teil- und Einzelbildanalysen von Filmaufnahmen ermittelt werden. Aus diesen Daten ließ sich die gesuchte Schwimmstrecke pro Zeiteinheit berechnen.

Für die Filmaufnahmen stand eine Bolex-H-16-Spiegelreflexkamera zur Verfügung. Es wurde das Kodak-Eastman-Double-X-Negativ-Material verwendet. Die Aufnahmefrequenz betrug in der Regel 24 Bilder pro Sekunde. Zahlreiche filmtechnische Anregungen sind der Arbeit von KÜHL (1961) entnommen.

Die Auswertung der Filmaufnahmen wurden am Kodak-Movie-Analyst-Projector sowie am Lytax-16-mm-Auswertungsgerät im Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, durchgeführt.

## ERGEBNISSE

### Das Verhalten von Heringslarven

#### *Der Schlüpfvorgang*

Diese Beobachtungen gehören nicht direkt zum Thema. Sie sind nebenher gemacht worden und erscheinen mitteilenswert.

Die Eihaut wird kurz vor dem Schlüpfen fermentativ aufgeweicht; sie wird infolge des unterschiedlichen Drucks einzelner Körperpartien nach außen oval geformt (Abb. 4). Bewegt sich der Embryo im Ei, so verschiebt sich mit der neuen Körperlage auch das Oval. Mit welchem Körperteil der Embryo die Eihaut durchbricht, bleibt mehr oder weniger dem Zufall überlassen. Oft wird während einer Drehbewegung die Eihaut an einer schwachen Stelle mit dem Schwanz durchbrochen. Die anfangs nur kleine Öffnung reißt mit jeder Bewegung weiter auf. Ist die Eimembran an dieser Stelle noch nicht genügend aufgeweicht, so muß die Larve den Dottersack unter großen Anstrengungen durch den engen, wenig erweiterungsfähigen Spalt zwängen (Abb. 5). Gelegentlich bricht der Embryo mit der Körpermitte die Eihaut auf (Abb. 6a). Während der Hauptschlüpfzeit ist der Anteil der mit dem Kopf oder Schwanz schlüpfenden Larven etwa gleich groß (ROSENTHAL 1966). Die Dauer des Schlüpfvorgangs kann sehr unterschiedlich sein. Schlüpfen die Larven mit dem Kopf zuerst, so dauert der ganze Vorgang in der Regel nur wenige Sekunden. Verläßt der Schwanz das Ei zuerst, so kann es sehr lange dauern, bis die Larve freikommt. Der Dottersack bildet dabei das größte Hindernis (Abb. 6).

#### *Verhalten der Dottersacklarven*

Die Schwimmbewegungen der Dottersacklarven können als Schlangenschwimmen bezeichnet werden. Die Wellenbewegungen, die über die Körperachse laufen, sind dabei

keineswegs von gleichmäßiger Intensität. Kurze Schwimmstöße wechseln in unregelmäßiger Reihenfolge mit langen Schwimmphasen ab.

Unmittelbar nach dem Schlüpfen schwimmen die Larven meist vertikal aufwärts und sinken in den anfangs sehr langen Ruhepausen nicht selten bis zum Grund des Aquariums ab. Diese Vertikalbewegung geht im Laufe der Dotterzehrung in die Hori-

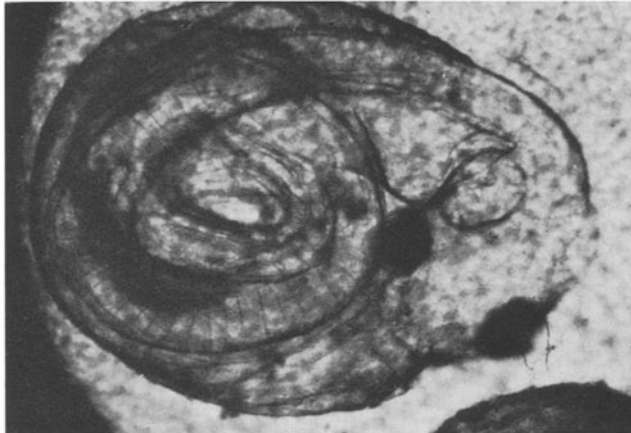


Abb. 4: Während der Hauptschlüpfezeit wird die Eihaut fermentativ so stark aufgeweicht, daß sie dem Druck der Körperspirale nachgibt. Hier durchbricht der Embryo gerade die Eihaut und schlüpft mit dem Kopf voran (Einzelbild aus 16-mm-Filmaufnahmen)

zontalbewegung über. Abgesehen von der Tatsache, daß die Larven ihre Schwimmbewegung vertikal aufwärts richten können, scheinen sie ihre Bewegungsrichtung kaum zu steuern.

#### *Bewegungsweisen zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme*

Gegen Ende der Dottersackphase sinken die Larven während der Ruhepausen nur noch wenig ab. Die Larven sind in der Lage, durch Modifikation der Bewegungsgeschwindigkeit einzelner Körperabschnitte die Schwimmrichtung zu beeinflussen und ein wenig zu steuern. Dieses Verhalten wird besonders deutlich, wenn die Larven erstmals versuchen, auf Plankter zu reagieren. Die Steuerung der Bewegungsrichtung kann vorerst nur mit Hilfe der noch sehr zarten Pectoralia erfolgen.

Das Schwimmverhalten ändert sich im Laufe der Dotterresorption. Zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme (etwa vom letzten Drittel der Dottersackphase an) beginnen die Larven häufiger in kurzen Stößen mit Richtungswechsel und kurzen Ruhepausen zu schwimmen. Bald versuchen sie sehr langsame, mit dem Kopf ungleichmäßig pendelnde Bewegungen auszuführen. Während dieser Schlangelbewegungen haben sie kaum Vortrieb. Dieses Schwimmverhalten erweckt den Anschein von Suchbewegungen.

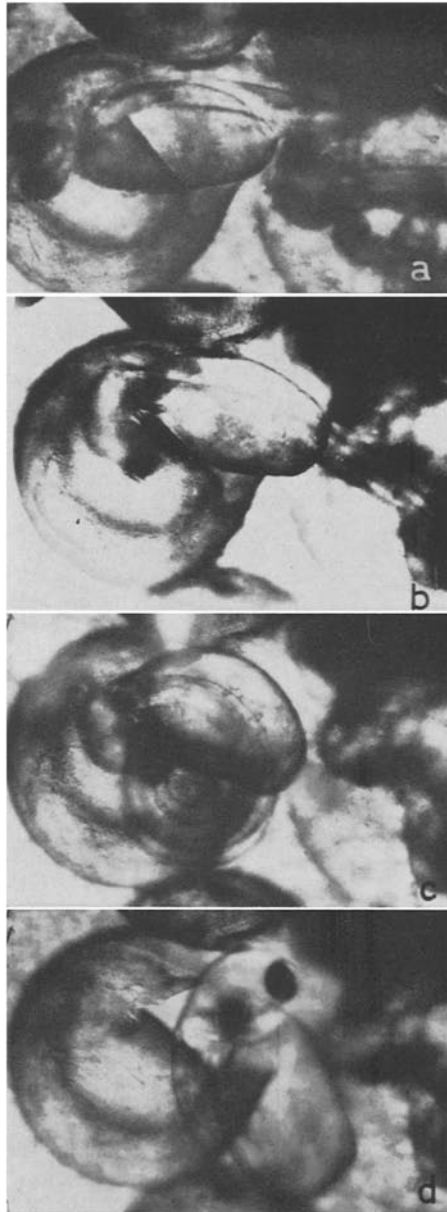


Abb. 5: Der Schlüpfvorgang mit dem Schwanz voran. Letzte Phase des Herausziehens der vorderen Körperhälfte. Ausschnitte aus Einzelbildern von 16-mm-Filmaufnahmen (Aufnahmefrequenz 24 Bilder/sec). (a) Der Dottersack ist bis zur Hälfte durch die Öffnung gezwängt. (b) Der Dottersack hat das Ei verlassen. (c) Durch plötzliches spirales Aufrollen des Körpers versucht die Larve sich rückwärts aus der Eihülle zu ziehen. (d) Die Larve ist frei und schwimmt nach kurzer Erholungspause davon



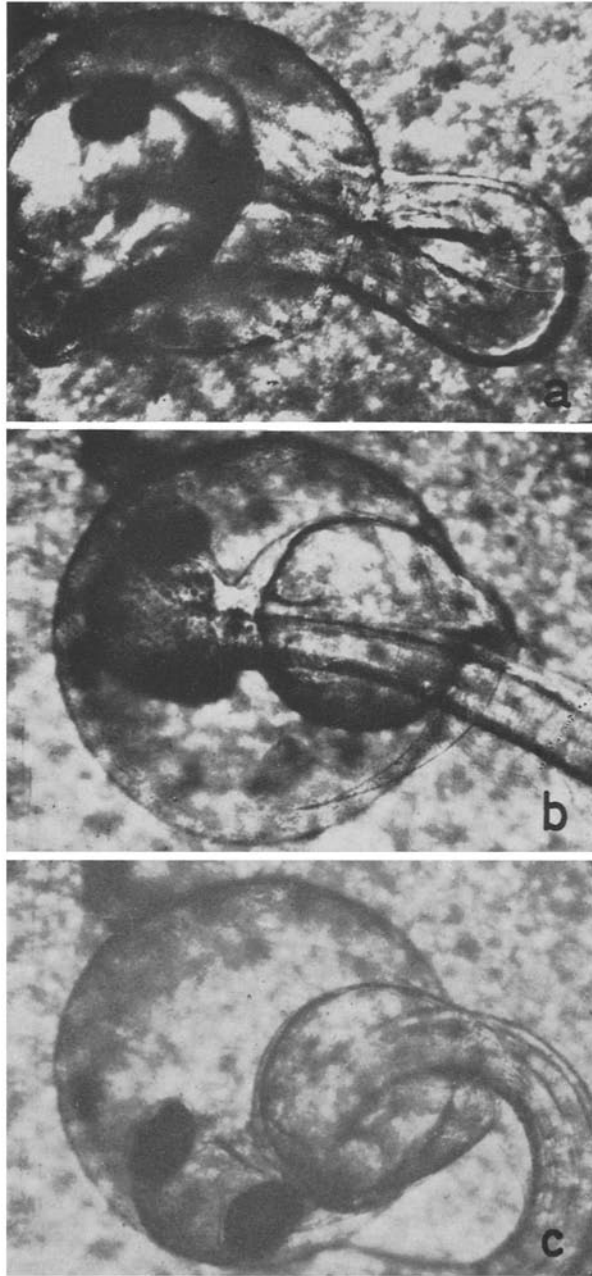


Abb. 6: Der Schlüpfvorgang mit dem Schwanz voran. Ausschnitte aus Einzelbildern von 16-mm-Filmaufnahmen. (a) Durchbruch durch die Eimembran mit der Körpermitte. (b) Die Eihaut ist weiter aufgerissen; die Larve ist bis zum hinteren Dottersackende im Freien. (c) Unter heftigen Bewegungen versucht die Larve die Öffnung zu weiten

### *Bewegungsweisen der älteren Larvenstadien*

Vom Ende der Dottersackphase an verändert sich das Schwimmverhalten bis kurz vor der Metamorphose der Larven nicht wesentlich. Der Bewegungsmodus ändert sich nur in den Proportionen, nicht jedoch im Typ. Vor allem verringert sich die Amplitude des Kopfschlängelns sowie die des Schwanzschlags. Die Schwimmgeschwindigkeit steigt mit fortschreitender Entwicklung der Flossen erheblich an. Bei einer Totallänge von 25 bis 30 mm konnte der Beginn des Schwarmverhaltens beobachtet werden (ROSENTHAL 1968).

### Sinkgeschwindigkeit der Heringslarven

Wie bereits beschrieben, geht im Laufe der Dotterzehrung die vertikale Schwimmbewegung in die Horizontalbewegung über. Es lag nahe zu prüfen, ob die Vertikalbewegung mit der Größe und Schwere des Dottersackes in Verbindung steht<sup>3</sup>.

Bei frischgeschlüpften Dottersacklarven ( $D_f > 1 \text{ mm}^2$ ) beträgt die Sinkgeschwindigkeit annähernd 0,4 bis 0,6 cm/sec. Ist der Dotter zur Hälfte aufgebraucht ( $D_f \approx 0,7$ ), so erreicht die Kurve der Sinkgeschwindigkeit annähernd ihr Minimum (0,2 bis 0,3 cm/sec). Bis gegen Ende der Dottersackphase nimmt sie nicht mehr merklich ab (Abb. 7).

Dieser Kurvenverlauf ist insofern von Bedeutung, als die Larven zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme ( $D_f \approx 0,7$ ) bereits eine niedrige Sinkgeschwindigkeit erreicht haben und nunmehr mit geringem Energieaufwand im Wasser weitgehend frei schweben können. Das erleichtert die Beutefanghandlungen wesentlich, zumal die für erfolgreiche Beutefanghandlungen erforderliche Fixierdauer anfangs relativ lang ist.

Im Laufe der weiteren Entwicklung erhöht sich die Sinkgeschwindigkeit (vgl. Abb. 8). Es besteht ein Zusammenhang zwischen Sinkgeschwindigkeit und Totallänge, zumindest bis zu einem Stadium, auf dem die Schwimmblase beginnt, funktionsfähig zu werden.

### Klassifikation der Schwimmverhaltensweisen

Soll die von einer Larve in einer bestimmten Zeit zurückgelegte Schwimmstrecke ermittelt werden, so müssen die Schwimmgeschwindigkeit und die Schwimmaktivität gemessen werden. Diese variierten je nach den oben beschriebenen Bewegungsweisen erheblich. Obwohl die einzelnen Verhaltensweisen oftmals stufenlos ineinander übergehen können, ist es für die Bearbeitung der vorliegenden Aufgabenstellung ratsam, eine grobe Gliederung der Bewegungsmodi nach ihrer unterschiedlichen Schwimmgeschwindigkeit vorzunehmen. Grundsätzlich lassen sich die bei Larven bis zu einer Totallänge von etwa 20 mm auftretenden Verhaltensweisen folgendermaßen klassifi-

<sup>3</sup> Um die Sinkgeschwindigkeit zu ermitteln, wurden die Larven in 2% Urethan-Seewasserlösung betäubt und die Zeit, in der die Larven über eine Strecke von 20 cm in stehendem Wasser absanken, mit der Stoppuhr gemessen. Die errechnete Sinkgeschwindigkeit wurde dann in Beziehung zur Dottergröße gesetzt [gemessen in mm Höhe mal Länge ( $D_h \times D_l = D_f$  in  $\text{mm}^2$ )].

zieren: (1) Kurze Schwimmstöße (0,2–0,5 sec Dauer, meist mit einem Richtungswechsel verbunden), (2) lange Schwimmphasen („normales“ Schwimmen; über 0,5 sec Dauer) und (3) langsame Schwimmbewegungen mit großer Schlängelamplitude (geringer Vor-

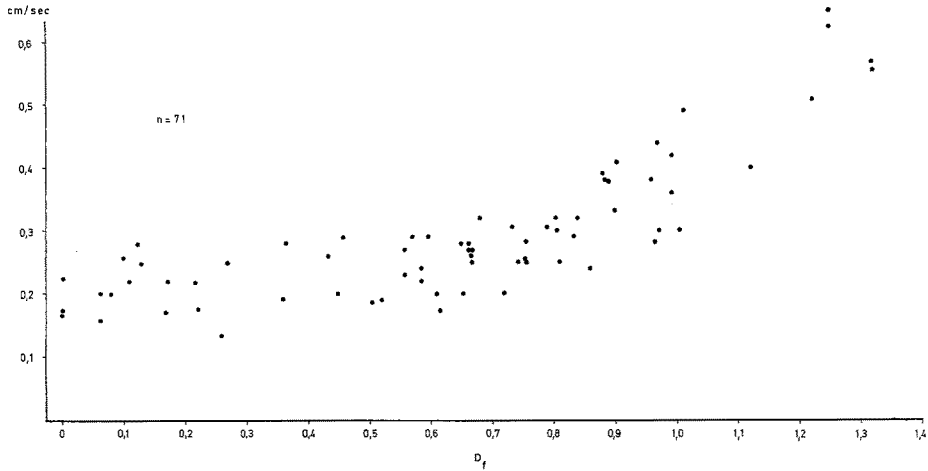


Abb. 7: Sinkgeschwindigkeit betäubter Heringslarven in Abhängigkeit von der Dottergröße. Temperatur  $10 \pm 0,1^{\circ} \text{C}$ ; 32 ‰ S; Larven in 2 ‰-Urethan-Seewasserlösung betäubt.  $D_f$  = Produkt aus Länge und Höhe des Dottersackes, gemessen in mm, als relatives Maß für die Dottergröße

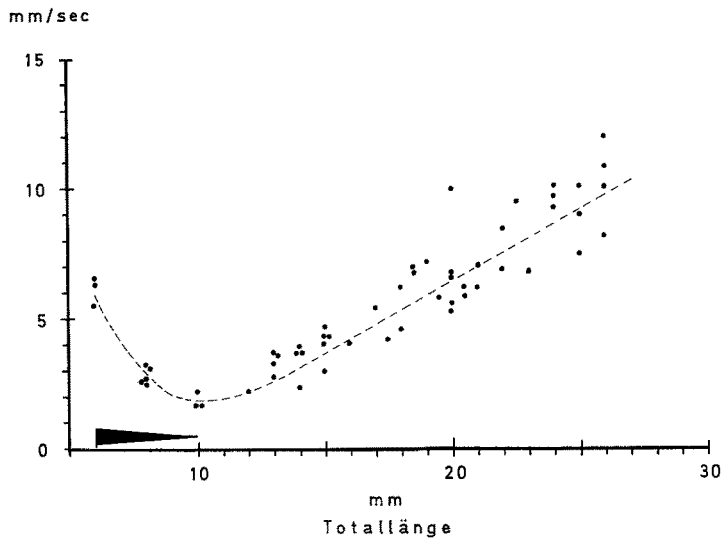


Abb. 8: Abhängigkeit der Sinkgeschwindigkeit betäubter Heringslarven von der Dottergröße und Körperlänge. Die Larven haben noch keine funktionsfähige Schwimmblase. Temperatur  $10 \pm 0,1^{\circ} \text{C}$ ; 31–32 ‰ S; Larven in 2 ‰-Urethan-Seewasserlösung betäubt. Abszisse: Verlauf der Dotterzehrung  $\blacktriangleright$  (schematisch) und Totallänge der Larven. Ordinate: Sinkgeschwindigkeit in mm/sec

trieb, unterschiedliche Dauer, „Suchverhalten“). Von Zeit zu Zeit traten Phasen sehr schnellen Schwimmens auf.

Die zahlreichen Übergangsformen zwischen den einzelnen Bewegungsmodi wurden bei der Registrierung der Schwimmaktivität berücksichtigt und je nach ihrem vorherrschenden Erscheinungsbilde der einen oder anderen Verhaltensweise zugerechnet.

### Analyse der Verhaltensweisen

Das Schwimmverhalten wurde durch Einzelbildauswertung von Filmaufnahmen analysiert.

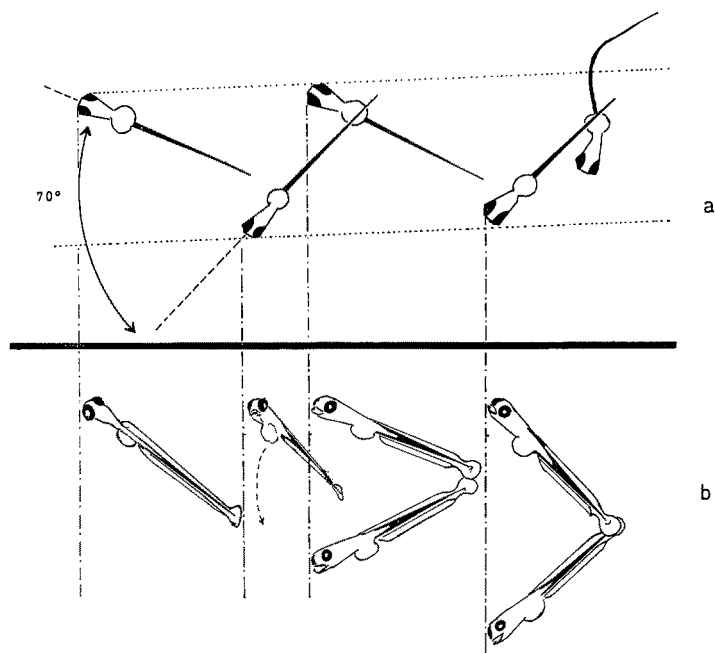


Abb. 9: Schematische Darstellung des alternierenden Richtungswechsels bei mehrfach aufeinanderfolgenden kurzen Schwimmstößen (Dottersacklarven). In den Ruhephasen sinken die Larven kopfüber ab. (a) Aufsicht, (b) Seitenansicht. Umgezeichnet nach Filmaufnahmen

#### *Kurze Schwimmstöße*

Die kurzen Schwimmstöße dauern in der Regel eine halbe bis zweieinhalb Schlängelperioden an. In den meisten Fällen sind solche Schwimmstöße mit einem Richtungswechsel verbunden (vgl. Abb. 9). Folgen mehrere kurze Schwimmstöße unmittelbar aufeinander, so ist der Richtungswechsel vorwiegend alternierend. Je nachdem, wie lange die Ruhephasen zwischen den einzelnen Bewegungsphasen andauern, sinken die Larven mit dem Kopf voran mehr oder weniger weit ab. In der darauffolgenden Aktivitätsphase richten sie sich wieder auf, gleichen dadurch die Abwärtsbewegung aus oder schwimmen noch weiter auf.

*Lange Schwimmphasen („normales“ Schwimmverhalten)*

Der Ablauf der Schlängelbewegung läßt sich am einfachsten durch Projektion einzelner Bewegungsphasen veranschaulichen. Der Bewegungsablauf aus einer langen

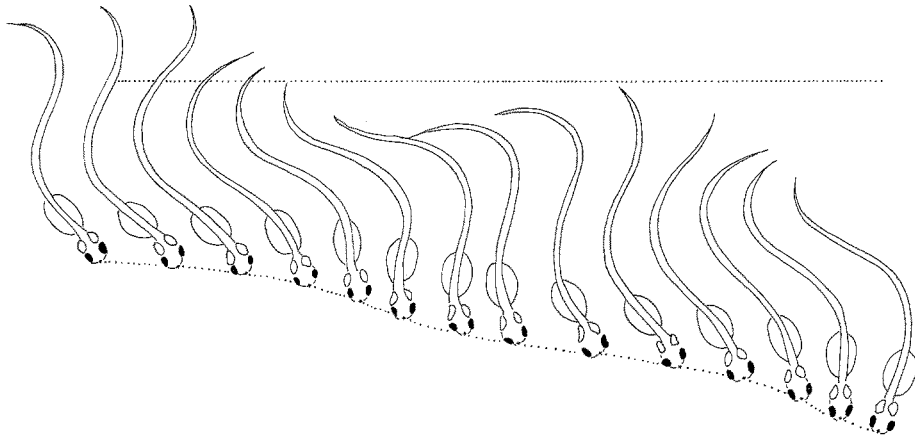


Abb. 10: Schwimmverhalten der Dottersacklarven (Kiel; 6 bis 7 mm Totallänge). Teilbildanalysen von Filmaufnahmen; Aufnahme­frequenz 48 Bilder/sec. Bildfolge von links nach rechts entspricht der Laufbildfolge im Film. Die gestrichelte Gerade stellt die Bezugslinie für die Vorwärtsbewegung im Raum dar

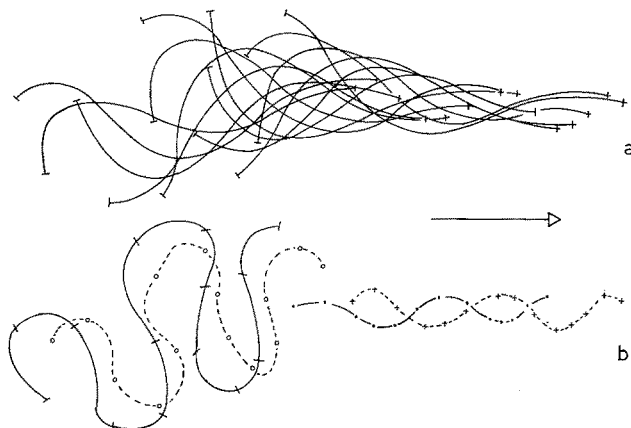


Abb. 11: Analyse der Schwimmbewegungen zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme während einer langen Aktivitätsphase. Lauf- und Teilbildanalyse von 16-mm-Filmaufnahmen (Aufnahmefrequenz 24 Bilder/sec) in 13 Bewegungsphasen (→ Schwimmrichtung). (a) Lagen der Körpermittelachse. (b) Bewegungsbahnen von 4 Körperstellen: + — + Kopfmitte; · — · Dottersackmitte; o — o After; — — Schwanzende

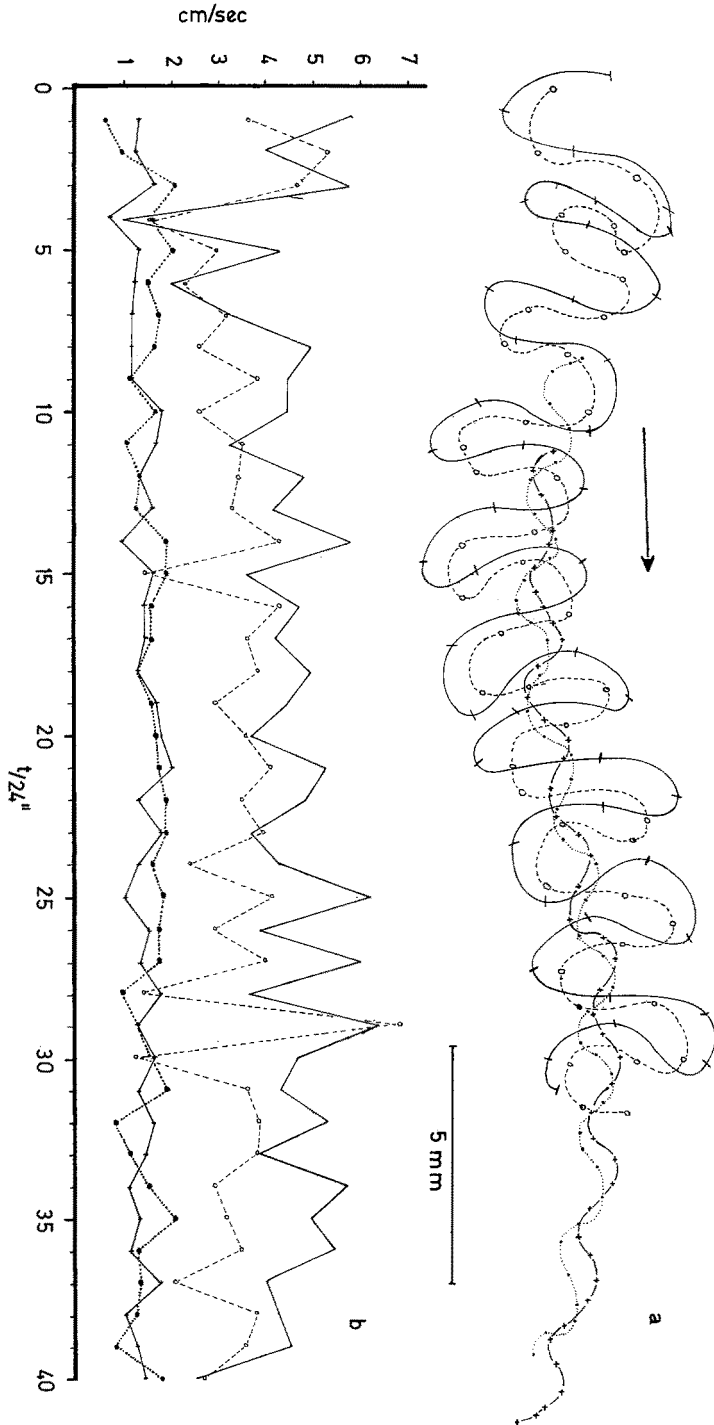


Abb. 12: Bewegungsbahnen und Geschwindigkeiten von 4 Körperstellen beim Geradeauschwimmen. Ausschnitt aus einer langen Aktivitätsphase in Abständen von  $1/24$  sec ( $t/24''$ ). (a) Bewegungsbahnen (Symbole wie Abb. 11). (b) Bewegungsgeschwindigkeiten derselben Körperstellen (nach Filmaufnahmen)

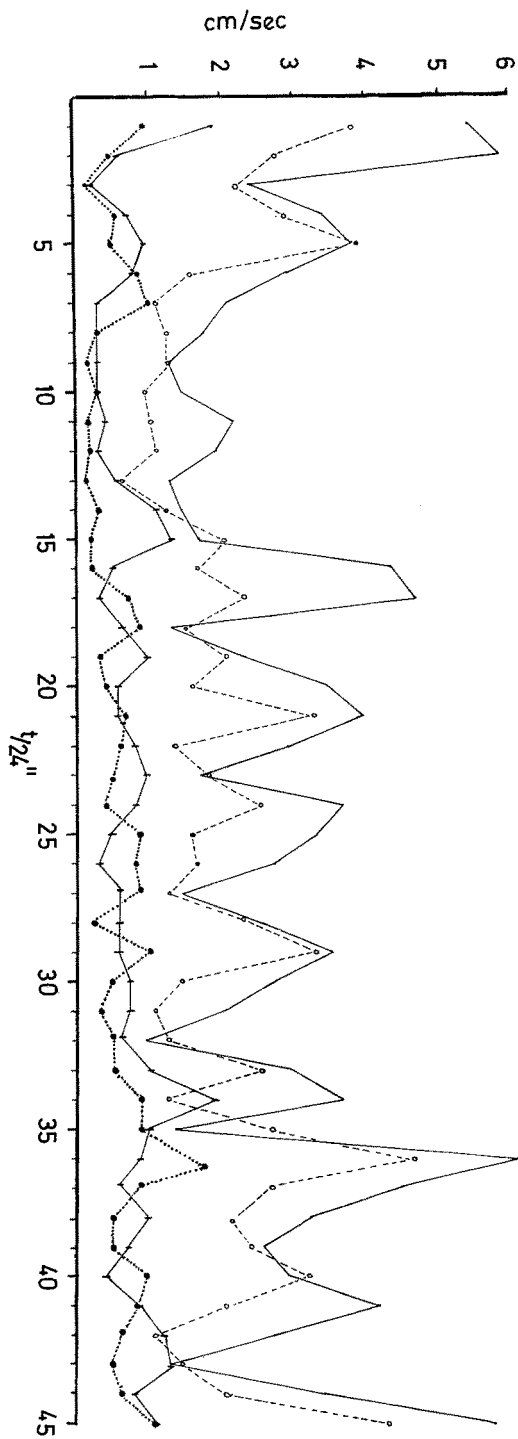


Abb. 13: Bewegungsgeschwindigkeiten einzelner Körperabschnitte beim Richtungswechsel  
(Symbole wie Abb. 11; Erläuterungen im Text)

Aktivitätsphase ist in Abbildung 10 für die Dauer von  $\frac{1}{4}$  sec in Zeitintervallen von  $\frac{1}{48}$  sec am Beispiel einer Dottersacklarve festgehalten. Wie aus dieser Darstellung ersichtlich, erreicht die Larve ihren größten Vortrieb kurz vor der Umkehr der Schwanzschlagrichtung. Die Schwimgeschwindigkeit verzögert sich während der Schlagumkehr und steigt mit dem neu einsetzenden Schwanzschlag allmählich wieder an.

Die Länge der Schlängelbahn des Kopfes während des Vorwärtsschwimmens ist für unsere Fragestellung von besonderer Bedeutung. Je nachdem, wie groß die Amplitude des Kopfschlängelns ist, wird der Weg der Schlängelbahn den direkt zurückgelegten Weg zwischen Start- und Endpunkt einer Aktivitätsphase mehr oder weniger übersteigen. Die Larve legt besonders mit ihrem Kopf eine größere Schwimmstrecke zurück. Die ökologische Bedeutung dieses Verhaltens wird später zu diskutieren sein.

Zeichnet man die Körpermittelachsen einzelner Bewegungsphasen übereinander (Abb. 11a), so läßt sich der Verlauf der Bewegungsbahnen einzelner Körperabschnitte (z. B. Kopf, Dottersack, Schwanz) direkt verfolgen (Abb. 11b).

Abbildung 12a gibt den Verlauf der Bewegungsbahnen in Zeitintervallen von  $\frac{1}{24}$  sec für die Dauer von etwa 2 sec wieder. Die Amplitude der Kopfschlängelbewegung verhält sich zur Schwanzschlagamplitude wie 1 : 5,5.

Bei Felchenlarven (BRAUM 1964) beträgt der Vortrieb während einer Schlängelperiode etwa 40% der Körperlänge. Generell ist dieser Wert bei Heringslarven geringer. Im Mittel ergeben sich zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme nur Werte zwischen 28 und 32%. Bei Dottersacklarven ( $D_f = 1,4 \text{ mm}^2$ ) liegen sie noch niedriger und fallen teilweise bis unter 20% ab. Diese Werte gelten nur für die langen Aktivitätsphasen, nicht für die kurzen Schwimmstöße und die pendelnd suchenden Bewegungen.

Die Ungleichmäßigkeiten im Vortrieb, die in Abbildung 10 für Dottersacklarven veranschaulicht sind, lassen sich auch für die Bewegungsbahnen einzelner Körperabschnitte erkennen. Deutlich wird dies, wenn man die Bewegungsgeschwindigkeit einzelner Körperpunkte verfolgt. An Abbildung 12b sind diese Geschwindigkeiten (cm/sec) in Ausschnitten aus einer langen Schwimaktivitätsphase dargestellt. Die Larve war zu diesem Zeitpunkt etwa 10 mm lang. Solange die Larven geradeauschwimmen, bleibt das Kurvenbild auch bei wechselnder Schwimgeschwindigkeit etwa dem in Abbildung 12b dargestellten Verlauf ähnlich. Etwas unübersichtlich werden die Verhältnisse, wenn die Larve versucht, die Schwimmrichtung zu ändern. Dies geschieht vorwiegend durch kurzfristige Änderung der Bewegungsgeschwindigkeit einzelner Körperabschnitte. Abbildung 13 zeigt den Kurvenverlauf der Geschwindigkeiten einzelner Körperabschnitte während einer Aktivitätsphase mit mehrfachem deutlichem Richtungswechsel.

Will die Larve sich auf eine neue Schwimmrichtung einstellen, so verringert sie zunächst die Bewegungsgeschwindigkeit des Schwanzes (vgl. Abb. 13, Bewegungsphasen 5–15). Unmittelbar darauf erhöht sie – meistens bei gleichbleibender Frequenz – die Schlängelamplitude des Kopfes für weniger als die Hälfte einer Schlängelperiode. Dies drückt sich in einer kurzfristigen Erhöhung der Bewegungsgeschwindigkeit des Kopfes aus (vgl. Abb. 13, Bewegungsphasen 13–16; 32–35; 40–44). Diese vom Kopf hervorgerufene „Teilwelle“ verlagert sich unter ständiger Zunahme der Amplitude zum Schwanzende und richtet auf diese Weise die Körperachse auf die neue, vom Kopf vorgegebene Schwimmrichtung an.



*„Suchbewegungen“*

Die als „Suchbewegungen“ bezeichneten Schwimmphasen werden nur in bezug auf ihre Schwimgeschwindigkeit analysiert. Die Meßergebnisse sind im Abschnitt Schwimgeschwindigkeit dargestellt.

Es sei an dieser Stelle ausdrücklich darauf hingewiesen, daß der Begriff „Suchverhalten“ hier mehr als *Terminus technicus* für den betont langsamen Schwimmmodus gebraucht wird, als für eine direkt auf die Nahrungssuche abgestellte Verhaltensweise. Die zwischen den normalen Schwimmphasen auftretenden langsamen Bewegungen ermöglichen es den Larven, auf engem Areal einen relativ großen Wasserkörper zu erfassen, zumal die Schwimmrichtung dabei häufig gewechselt wird (Zickzackkurs). SCHUMANN (1965) beschreibt ein ähnliches Verhalten von Sardinenlarven: „The larva seemed to engage in a pattern of ‘search’ . . .“ Für das Vorhandensein des Suchverhaltens sprechen nach SCHUMANN auch die Befunde von ARTHUR (1956). Diejenigen Larven, die gefressen hatten, enthielten im Mittel mehr Plankter als nach der Trefferwahrscheinlichkeit zwischen Larven und Planktern zu erwarten war.

*Aktivität der Larven*

Die Schwimmaktivität der Heringslarven ändert sich mit der Entwicklung der Schwimmverhaltensweisen. Die eben geschlüpften Dottersacklarven können zwischen den langen Vertikalbewegungen ausgedehnte Ruhepausen einlegen. Oft bleiben sie mehrere Sekunden – gelegentlich sogar Minuten – bewegungslos am Boden liegen. Andererseits schwimmen sie sehr unruhig in kurzen Stößen und legen auch nur kurze Ruhepausen ein. Heringslarven zeigen also eine ganz andere Schwimmaktivität als beispielsweise die Larven vieler Plattfische, die oft kontinuierlich schwimmen und nur selten Ruhepausen einlegen (vgl. SCHUMANN 1965).

Gegen Ende der Dottersackphase – etwa schon zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme – dauern die Aktivitäts- und Ruhephasen im Durchschnitt nicht mehr über 10 sec an. Erst mit Beginn der aktiven Nahrungssuche treten wieder längere Aktivitätsphasen auf, die im Mittel jedoch nur wenig über 10 sec, im Einzelfall aber auch bis zu 30 sec und mehr andauern können.

Vom Zeitpunkt der ersten Nahrungsnahme an treten Schwimmphasen auf, die mehr und mehr in das „Suchverhalten“ übergehen. Sind die Larven über 30 Tage alt, so liegt die Dauer der Ruhepausen im Mittel bei 0,6 sec, maximal jedoch nicht über 1,5 sec. Die Dauer des Suchverhaltens nimmt dagegen mit fortschreitendem Alter der Larven ständig zu (vgl. Tab. 1). Entsprechend sinkt der Anteil der „normalen“ Aktivitätsphasen und der Ruhepausen. Beutereaktionen und Fanghandlungen beanspruchen im Mittel einen gleichbleibend geringen Anteil.

Der Anteil des Suchens an der Gesamtaktivität gleichaltriger Larven kann auch noch vom Planktonangebot beeinflusst werden (vgl. Tab. 2). In planktonfreiem Wasser suchen die Larven nur gelegentlich in der bereits beschriebenen Weise. Neben kurzen Schwimmstößen und kurzen Ruhepausen überwiegen die langen Aktivitätsphasen. Bietet man den Larven jetzt Plankton an, so vermindern sie die langen Schwimmaktivitätsphasen zugunsten des „Suchens“.

Tabelle 1

Die Schwimmaktivität der Larven in Abhängigkeit vom Alter. Dauer der Verhaltensweise in Prozent der Beobachtungszeit. 1 = Alter in Tagen nach dem Schlüpfen; 2 = Anzahl der Beobachtungsprotokolle; 3 = Dauer des aktiven Schwimmens in % der Beobachtungszeit; 4 = Dauer der Ruhepausen in % der Beobachtungszeit; 5 = Dauer des Suchens in % der Beobachtungszeit; 6 = Dauer der Beutereaktionen in % der Beobachtungszeit; 7 = Dauer der Fanghandlungen in % der Beobachtungszeit

1	2	3	4	5	6	7
0-3	33	40,2	59,8	-	-	-
4-7	51	53,5	39,0	4,2	2,5	0,9
8-11	50	40,0	33,5	22,8	2,9	0,8
12-16	22	28,0	34,9	33,9	2,7	0,5
17-19	15	22,5	31,0	42,8	2,9	0,8

Tabelle 2

Abhängigkeit der Schwimmaktivität vom Nahrungsangebot. Dauer der Verhaltensweisen in Prozent der Beobachtungszeit. 1 = Nahrungsangebot: - kein Planktonangebot, (+) geringes Planktonangebot, + mäßiges Planktonangebot, ++ reichliches Planktonangebot; 2 = Beobachtungszeit in sec; 3 = Dauer des Schwimmens in % der Beobachtungszeit; 4 = Dauer der Ruhepausen in % der Beobachtungszeit; 5 = Dauer des Suchens in % der Beobachtungszeit; 6 = Dauer der Beutereaktionen in % der Beobachtungszeit; 7 = Dauer der Fanghandlungen in % der Beobachtungszeit

Datum	Zeit	Protokoll-Nr.	1	2	3	4	5	6	7
12. 12.	8.30	80	-	320	37,2	57,4	5,4	-	-
	10.45	86	-	302	44,7	54,8	0,5	-	-
	11.15	88	+	342	42,3	32,1	23,3	2,3	-
	11.30	89	+	338	47,3	27,8	22,0	2,3	0,5
	12.50	90	(+)	342	48,4	16,7	32,3	2,7	-
	13.00	91	++	658	43,3	23,4	29,7	3,2	0,3
	13.15	92	++	291	27,9	35,1	33,1	3,2	0,6
	21.00	95	+	358	45,5	21,9	31,8	0,8	-
13. 12.	9.15	96	-	159	32,2	66,3	1,4	-	-
	8.45	97	-	333	24,4	65,3	9,0	1,3	-
	9.40	99	-	302	19,5	76,0	3,7	0,9	-
	9.45	100	-	317	29,5	68,4	1,6	0,5	-
	11.30	106	++	333	34,5	15,2	39,8	6,5	4,1
	11.35	107	+	234	9,2	8,3	71,9	8,5	2,1
	14.30	108	+	352	28,3	18,8	37,2	13,8	2,0
14. 12.	15.00	110	++	399	23,9	12,2	59,8	3,4	0,7
	15.15	111	++	340	31,9	30,1	35,4	1,3	1,3
	16.50	112	+	184	20,4	27,3	44,7	5,0	2,6
	17.00	113	+	309	27,5	19,0	48,9	3,0	1,6

### Schwimmgeschwindigkeit

Die hier dargestellten Meßergebnisse basieren auf solchen Schwimmaktivitäten, die vom Beobachter eindeutig als eine der drei unterschiedenen Verhaltensweisen erkannt wurden. Dazwischen sind alle Übergangsphasen vorhanden. Sie konnten im Rahmen der hier durchgeführten Analysen nicht berücksichtigt werden.

Die Schwimmgeschwindigkeit wurde durch Filmaufnahmen im Zusammenhang mit Teil- und Einzelbildauswertung ermittelt. Hierbei wurden die Bilder einzeln nacheinander projiziert und die Körperlagen der Larve aufgezeichnet. Ein im Bild feststehender Punkt diente als Nullpunkt im Raum. Auf ihn wurde jedes nachfolgende Bild einjustiert. Die Annahme einer Nullmarkierung ist bei Schwenkaufnahmen unerlässlich, da sonst der eigentliche Bewegungsablauf sowie die Schwimmgeschwindigkeit der Larven durch die scheinbare Bewegungsgeschwindigkeit im Bild (direkte Bewegungsgeschwindigkeit  $\pm$  Schwenkbewegung der Kamera) gestört wird. Stehende Objekte, die als Nullmarkierung im Raum dienen konnten, wurden deshalb stets mit aufgenommen.

Diese zweifellos brauchbare Methode zur Ermittlung der Schwimmgeschwindigkeit enthält einige Fehlerquellen. Sie können (a) filmtechnischer Art sein und sind nicht nachträglich kontrollierbar. Es handelt sich im wesentlichen um unregelmäßigen Lauf des Motors der Aufnahmekamera (bei Federwerkantrieb), mangelnde Tiefenschärfe während der Aufnahme, wechselnden Objektabstand während einer Bildeinstellung und damit variierenden Abbildungsmaßstab im Laufbild und schließlich Vibrationen von Kamera und Stativ. (b) Es können Meßfehler bei den Einzelbildauswertungen auftreten. Sie sind jederzeit nachprüfbar. Hier sind folgende Fehlerquellen bedeutsam: ungenaue Einstellung auf die Nullmarkierung des Bildes sowie Ungleichheiten im Abgreifen der Meßpunkte bei mangelnder Bildschärfe. Bei 4 Kontrollmessungen lagen die Meßfehler zwischen 2 und 4 %.

#### *Schwimmgeschwindigkeit der Larven von 8 bis 11 mm Totallänge*

Die Wegstrecke, die der Kopf einer Heringslarve pro Sekunde zurücklegte, variierte während einzelner Aktivitätsphasen beträchtlich. Die durchschnittliche Schwimmgeschwindigkeit betrug für Larven zwischen 8 und 11 mm Totallänge 1,0 bis 1,2 cm/sec. Die Mittelwerte für lange Schwimmaktivitätsphasen sind in Abbildung 14 aufgetragen. Die aus ihnen errechnete Regressionslinie folgt der Gleichung:

$$y = 0,42x + 0,89$$

wobei  $x$  die Zeit in  $\frac{1}{24}$  sec und  $y$  den zurückgelegten Weg in mm angibt. Dies gilt auch für alle folgenden Regressionsgleichungen.

Es muß allerdings berücksichtigt werden, daß die Schwimmgeschwindigkeit auf die Schlangelbahn des Kopfes berechnet wurde. Vernachlässigt man letztere und mißt lediglich den gradlinigen Weg zwischen Start- und Endpunkt der Aktivitätsphasen, so ergeben sich etwas geringere Schwimmgeschwindigkeiten, deren Mittelwerte zwischen 0,75 und 0,80 cm/sec liegen. Der Mittelwert jeder gemessenen Aktivitätsphase ist in Abbildung 15 dargestellt. Diese Werte ergeben folgende Regressionsgleichung:

$$y = 0,25x + 1,85$$

Erwähnt sei noch, daß die kurzen Aktivitätsphasen etwas niedrigere Geschwindigkeiten ergeben. Hier wird die Überwindung des Anfangswiderstandes zu Beginn einer Aktivitätsphase bedeutsam gewesen sein. Die Geschwindigkeitswerte für die kurzen

Schwimmstöße sind in Abbildung 16 zusammen mit den Meßergebnissen über den Vortrieb der langsam pendelnden „Suchbewegungen“ eingetragen.

Die „Suchbewegungen“ setzten gegen Ende der Dottersackphase ein und waren anfangs nur von kurzer Dauer. Sie schlossen stets an kurze Schwimmstöße an, die als Initialphasen aufgefaßt werden können. Der erzielte Vortrieb war für 8 bis 11 mm lange Larven nur gering.

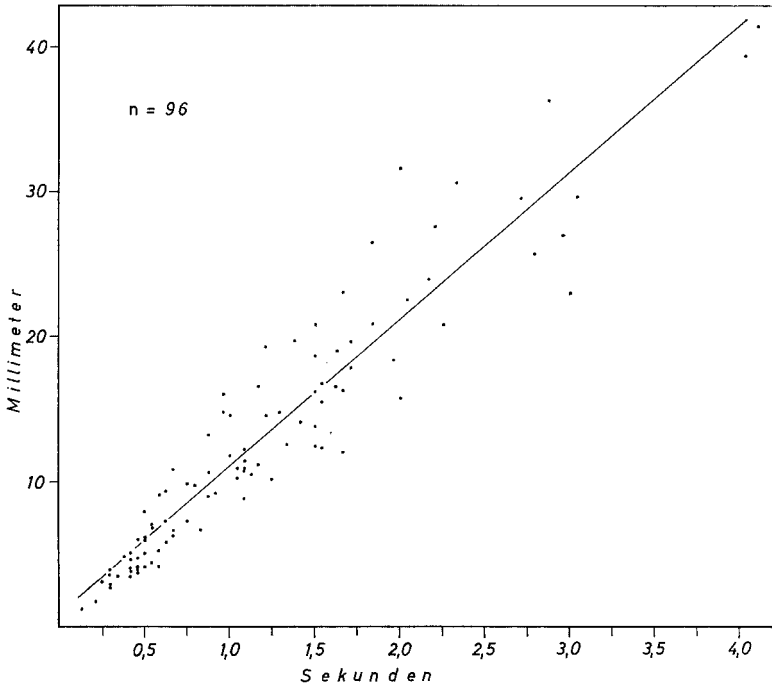


Abb. 14: Weg-Zeit-Kurve für die Schwimmgeschwindigkeit der Dottersacklarven bis zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme (8 bis 11 mm Totallänge) unter Berücksichtigung des Kopfschlängelns.  $b = 0,42$ ;  $\sigma = \pm 2,85$  mm

#### *Schwimmgeschwindigkeit der Larven über 11 mm Totallänge*

Bei den 11 bis 15 mm langen Heringslarven stieg die Schwimmgeschwindigkeit, bezogen auf den indirekt zurückgelegten Weg, deutlich an, jedoch ließ mit beginnender Ausbildung der Flossen die Amplitude des Kopfschlängelns nach. Die Mittelwerte der Meßreihen aus langen Schwimmphasen sind in Abbildung 17 wiedergegeben. Aus ihnen ergibt sich die Regressionsgleichung

$$y = 0,41x + 2,45$$

Diese Gerade hat einen geringfügig flacheren Anstieg als die entsprechende Regressionslinie für die 8 bis 11 mm langen Larven. Allerdings streuen die Werte erheblich stärker ( $\sigma = \pm 5,75$  mm gegenüber  $\pm 2,85$  für 8 bis 11 mm Larven). Die kurzen Akti-

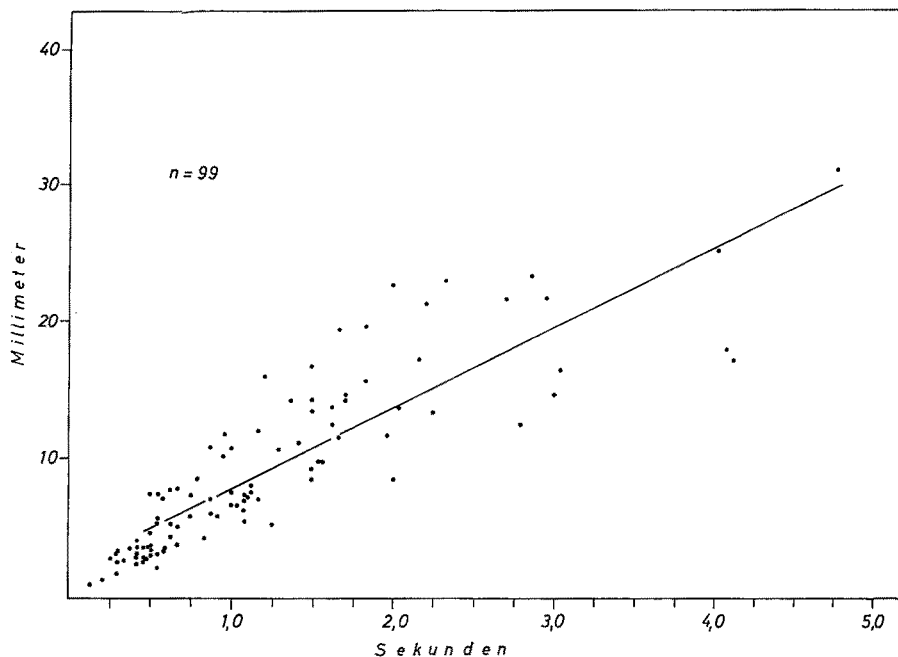


Abb. 15: Weg-Zeit-Kurve der Schwimgeschwindigkeit von 8 bis 11 mm langen Heringslarven gemessen für den direkten Weg zwischen Start- und Endpunkt der Aktivitätsphasen (ohne Kopfschlängeln).  $b = 0,25$ ;  $\sigma = \pm 3,14$  mm

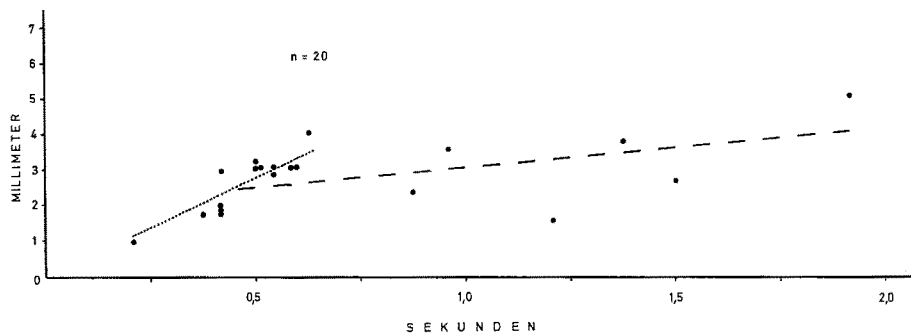


Abb. 16: Weg-Zeit-Kurve für kurze Aktivitätsphasen (punktiert) und für das „Suchverhalten“ (gerissene Linie) der 8 bis 11 mm langen Heringslarven

vitätsphasen waren kräftig. Dagegen ließ die Geschwindigkeit bei länger andauernden Aktivitäten oftmals etwas nach. Im ganzen schienen die längeren Schwimmphasen stärker zu variieren als die kürzeren. Dies wurde deutlich, wenn man die Standardabweichungen für Aktivitätsphasen bis zu 1, 2 und mehr Sekunden getrennt berechnete (vgl. Tab. 3). Allerdings ist nicht auszuschließen, daß die Zunahme der Streuung durch Fehler in der Film- und Meßtechnik beeinflusst ist, da sich die Fehler bei den Einzelauswertungen von Bild zu Bild addieren.

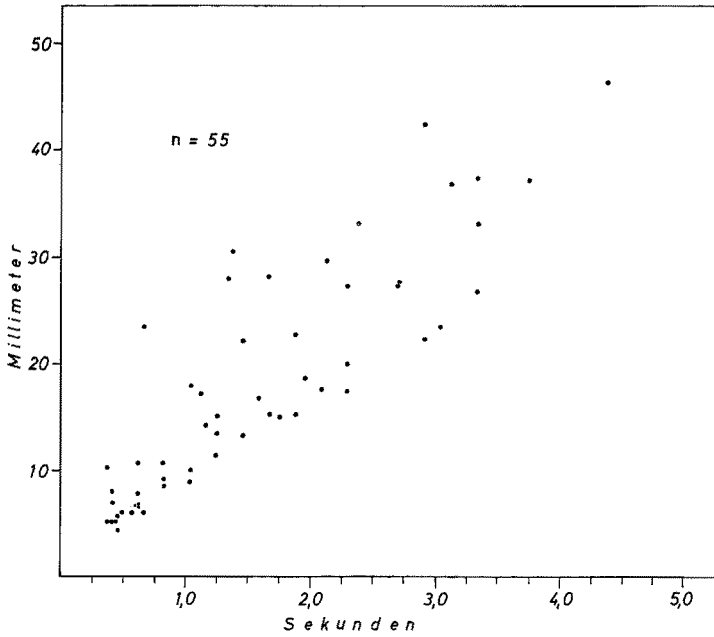


Abb. 17: Schwimgeschwindigkeit der 11 bis 15 mm langen Heringslarven unter Berücksichtigung des Kopfschlingens. Mittelwerte der Meßreihen von Teilbild-Filmanalysen (Aufnahmefrequenz 24 Bilder/sec).  $b = 0,41$ ;  $\sigma = \pm 5,75$  mm

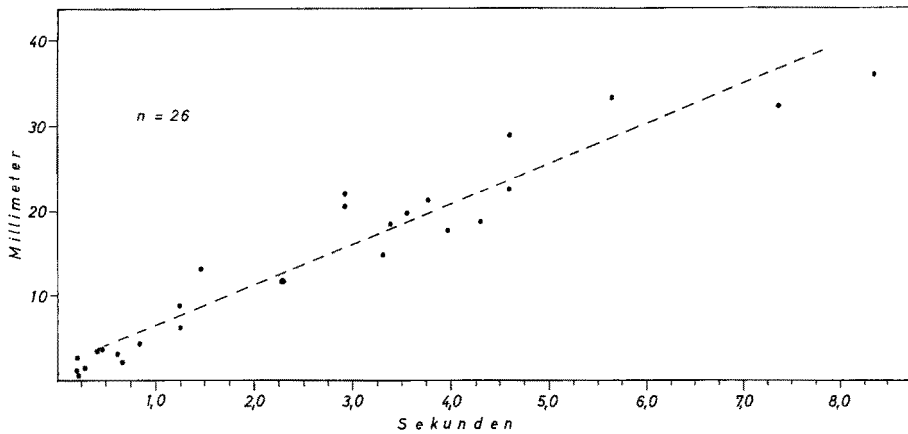


Abb. 18: Weg-Zeit-Kurve für die Schwimgeschwindigkeit des „Suchens“ bei 11 bis 16 mm langen Larven (nach Filmaufnahmen, Aufnahmefrequenz 24 Bilder/sec).  $b = 0,198$ ;  $\sigma = \pm 3,2$  mm

Das Suchen war bei den 11 bis 15 mm langen Larven besonders gut ausgeprägt. Während zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme die Larven beim Suchen eine Schwimgeschwindigkeit von etwa 3 mm/sec erreichten, stieg diese bei 11 bis 16 mm langen Larven auf annähernd 5 bis 7 mm/sec an (Abb. 18).

Tabelle 3  
Streuung der gemessenen Schwimmgeschwindigkeiten bei Aktivitätsphasen  
von 1 und 2 sowie > 2 sec Dauer

Totallänge (mm)	n	$s_{y \cdot x}$	$s_{0-1}$	$s_{1-2}$	$s_{>2}$
8-11	96	2,85	1,79	3,42	4,12
11-15	55	5,75	4,05	6,56	6,39

19 bis 24 mm lange Larven erreichten unter Berücksichtigung der Schlängelbewegung im Mittel eine Schwimmgeschwindigkeit von 24 mm/sec. Die aus 55 Meßreihen errechnete Regressionslinie folgt der Gleichung

$$y = 1,06x - 0,99$$

wobei die Streuung  $s_{y \cdot x}$  den Wert von  $\pm 5,14$  mm hat. Die Schwimmgeschwindigkeit, bezogen auf den direkt zurückgelegten Weg zwischen Start- und Endpunkt der Aktivitätsphasen, beträgt im Mittel 22 mm/sec.

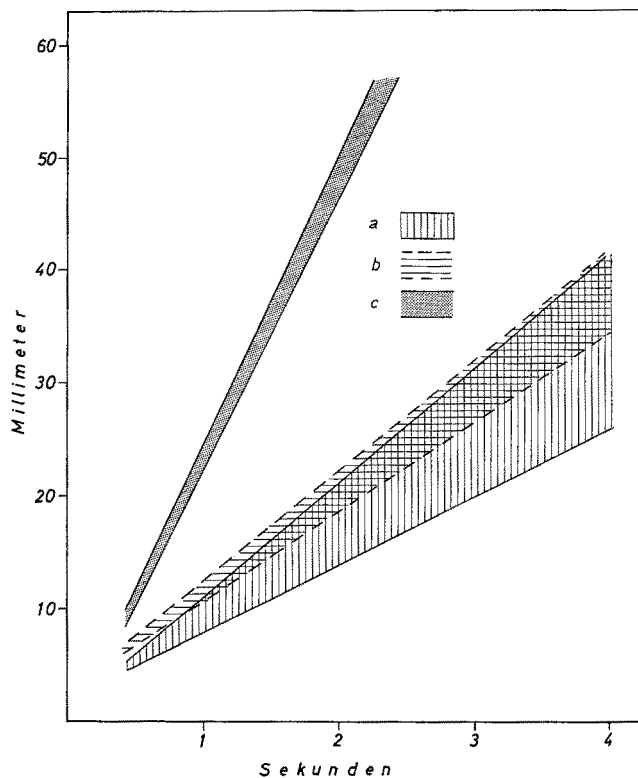


Abb. 19: Weg-Zeit-Kurven für Schwimmgeschwindigkeiten verschieden großer Heringslarven. (a) 8 bis 11 mm Totallänge; (b) 11 bis 15 mm Totallänge; (c) 19 bis 24 mm Totallänge. Obere Begrenzung der Felder: Regressionslinien für die Schwimmgeschwindigkeit auf der Schlängelbahn des Kopfes; untere Begrenzung der Felder: Regressionslinien bezogen auf den geradlinig zurückgelegten Weg

In Abbildung 19 sind die Regressionsgeraden für die Meßdaten aller untersuchten Größengruppen zusammengefaßt. Abbildung 20 zeigt diese Ergebnisse in Abhängigkeit von der Totallänge. Während die Schwimmgeschwindigkeit bis zu einer Larvenlänge von etwa 15 mm nur langsam zunahm, stieg sie im weiteren Verlauf des Larvenwachstums erheblich an. Die Schwimmgeschwindigkeit nahm von etwa 20 bis 40 mm Totallänge annähernd linear zu.

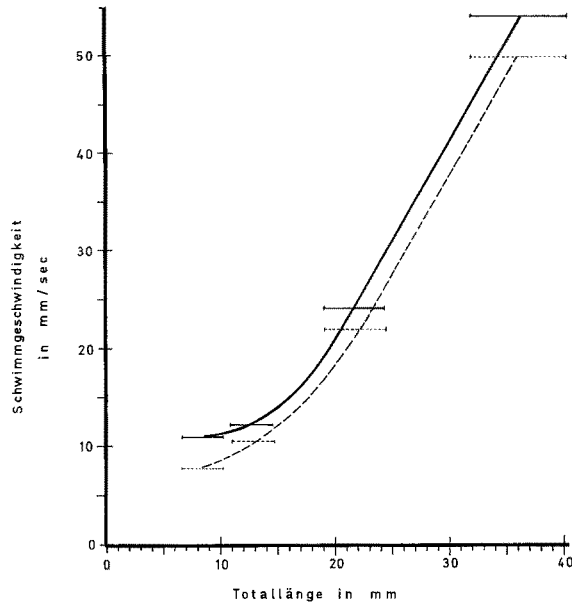


Abb. 20: Schwimmgeschwindigkeit der Heringslarven in Abhängigkeit von der Totallänge.  
 — Schlängelbahn des Kopfes, --- geradlinig zurückgelegter Weg

#### *Beziehung zwischen direktem Weg, Schlängelbahn und Schwimmgeschwindigkeit*

Die Differenz zwischen dem indirekt zurückgelegten Weg (Weg der Schlängelbahn des Kopfes) und dem direkt zwischen Start- und Endpunkt einer Aktivitätsphase ermittelten Weg betrug bei Larven von 8 bis 11 mm Totallänge etwa 32 %, 11 bis 16 mm Totallänge etwa 18 % und 19 bis 24 mm Totallänge etwa 9 %. Mit steigender Larvengröße nahm also der Anteil der Schwimmstrecke, die durch die Schlängelbewegung des Kopfes hinzugewonnen wurde, ab.

Für die 8 bis 11 mm langen Larven ist die Vergrößerung der Schwimmstrecke durch Kopfschlängeln ökologisch bedeutsam, wird doch auf diese Weise zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme der von einer Larve optisch erfassbare Wasserkörper wesentlich vergrößert. Die Schwimmgeschwindigkeit auf der Schlängelbahn ist dabei noch größer als die des direkten Weges der nächst größeren Larvengruppe (11 bis 16 mm Totallänge, vgl. Abb. 20).

Es galt nun innerhalb der einzelnen Größengruppen der Larven zu prüfen,



inwieweit Veränderungen der Schwimgeschwindigkeit die Differenz zwischen indirekt und direkt zurückgelegtem Weg beeinflussen.

Für 8 bis 11 mm lange Larven sind die Werte des direkt zurückgelegten Weges in Prozent des Schlängelweges unter Berücksichtigung der Schwimgeschwindigkeit aufgetragen worden (vgl. Abb. 21). Bei einer Geschwindigkeit von 0,5 cm/sec war die

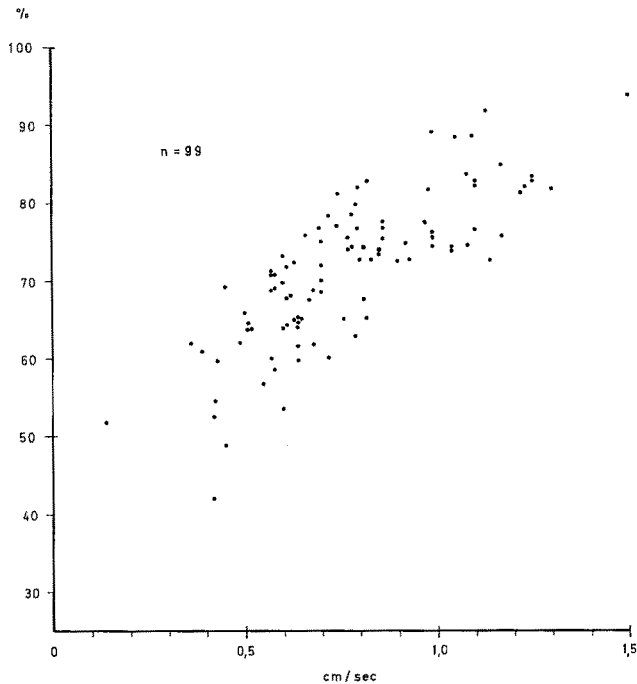


Abb. 21: Anteil des direkt zurückgelegten Weges (in %) an dem Weg der Kopfschlängelbahn in Abhängigkeit von der Schwimgeschwindigkeit (Geschwindigkeit bezogen auf den direkten Weg) bei 8 bis 11 mm langen Heringslarven

Schlängelbahn um 30 % bis 50 % (maximal nahe 60 %) größer als der direkte Weg. Verdoppelten die Larven ihre Schwimgeschwindigkeit, so wurde nur noch zwischen 10 bis 30 % durch Kopfschlängeln zur direkten Schwimmstrecke hinzugewonnen. Bei einer Schwimgeschwindigkeit von 1,5 cm/sec betrug die Differenz zwischen Schlängelbahn und direktem Weg nur noch um 10 %. Bei größeren Larven (zwischen 11 und 15 mm Totallänge) verschwanden diese Unterschiede. Hier lag bei der Mehrzahl der beobachteten Larven die Differenz zwischen 10 und 20 % (vgl. Abb. 22).

### Schwimmstrecke in 5 Minuten

Diese Schwimmstrecke ist die Summe der Produkte aus Schwimmaktivitätsphasen und Schwimgeschwindigkeiten, die während einer jeweiligen Protokollzeit von 5 min registriert wurden.

Es soll zunächst geprüft werden, welchen Einfluß die Dottergröße auf diese Schwimmstrecke hat. Weiterhin soll beurteilt werden, ob Lichtintensität und Tageszeit die Schwimmstrecke beeinflussen. Sodann wird die Schwimmstrecke in Abhängigkeit vom Alter der Larven untersucht.

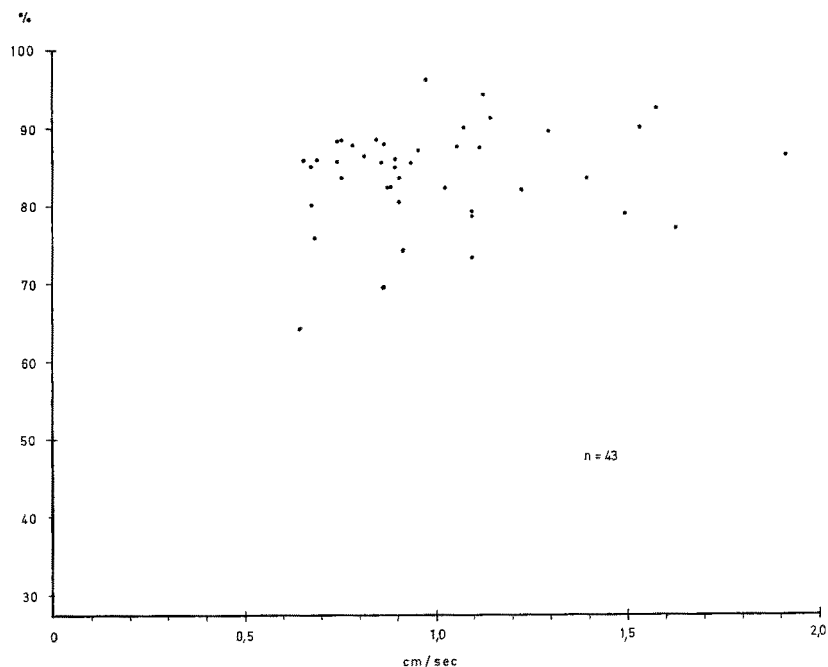


Abb. 22: Anteil des direkt zurückgelegten Weges (in %) an dem Weg der Kopfschlingelbahn in Abhängigkeit von der Schwimmgeschwindigkeit (Geschwindigkeit des direkten Weges) bei 11 bis 15 mm langen Larven

### *Der Einfluß der Dottersackgröße*

Dottersacklarven müssen ständig aktiv schwimmen, wenn sie sich in einem bestimmten Niveau halten und nicht zum Boden hin absinken wollen. Berücksichtigt man die Dottersackgröße bei etwa gleichgroßen Larven (Downs), so scheint die effektiv zurückgelegte Wegstrecke bei Larven mit großem Dottervorrat länger zu sein als bei solchen mit kleinem Dotterrest (Abb. 23).

Aus einem Vergleich der Abbildungen 24 und 25 geht hervor, daß die kleineren Dottersacklarven der Kieler Frühjahrs-laicher einen etwas längeren Weg zurücklegten, als die weitaus größeren Larven der Doggerheringe in derselben Zeit erreichen konnten. Die Kieler Larven (Dottersacklarven) schwammen mit Mittel eine Strecke von etwa 100 cm in 5 min, während die Larven der Doggerheringe zum Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme nur etwa 73 cm in 5 min zurücklegten. Auch hier ist die Ursache für diese Unterschiede sehr wahrscheinlich in der jeweiligen Größe des Dotter-

vorrats zu suchen. Während die Kieler Larven unmittelbar nach dem Schlüpfen (d. h. mit großem Dottersack) beobachtet wurden, hatten die Larven der Doggerheringe ihren Dotter fast aufgezehrt und den Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme erreicht.

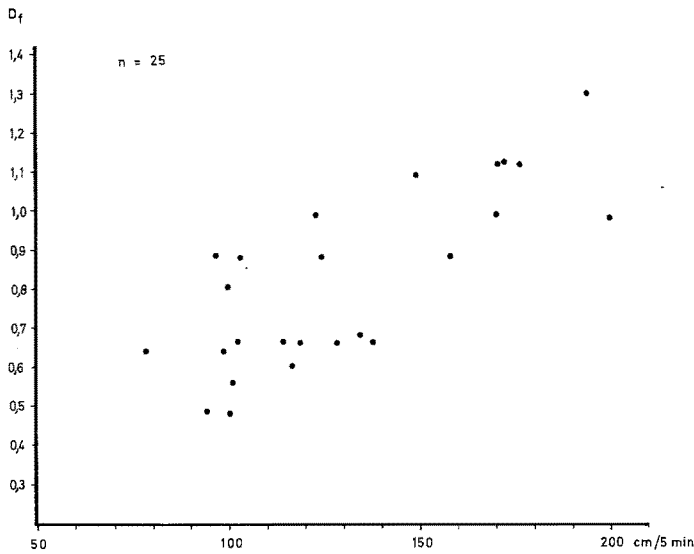


Abb. 23: Schwimmstrecke der Dottersacklarven in 5 min in Abhängigkeit von der Dottergröße. Beobachtungen an Downslarven bei  $10 \pm 0,1^\circ \text{C}$  und 100 bis 150 Lux (Wasser Oberfläche der Beobachtungskammer).  $D_f$  = relatives Maß der Dottergröße: Länge  $\times$  Höhe des Dotters gemessen in mm

#### *Einfluß der Lichtintensität und Tageszeit*

Diese Versuche wurden an Doggerlarven (Lichtversuch) und Larven der Kieler Frühjahrslaicher (Tageszeit) durchgeführt. In beiden Versuchsreihen wurde den Larven vom Zeitpunkt des Schlüpfens an Lichtzeiten von 12 bis 14 Stunden geboten. Die Beobachtungen fanden in den küvettenartigen Aquarien statt (Abb. 1). Während des Versuches an Doggerlarven wurde die Lichtintensität variiert, indem der Beleuchtungskörper in zahlreichen Abstufungen verdunkelt wurde. Die Lichtintensität wurde auf maximal 100 Lux an der Wasseroberfläche der Beobachtungskammer eingestellt. Am Boden des Aquariums betrug sie etwa 80 Lux. In Abbildung 24 sind beide Lichtkurven eingetragen.

Die gemessenen Schwimmstrecken schwankten bei einer Beobachtungszeit von 5 min zwischen 50 und 100 cm (im Mittel 73 cm/5 min). Sie scheinen nach den vorliegenden Beobachtungen weder von der Tageszeit noch von der Lichtintensität beeinflusst zu sein.

Unter konstanten Lichtbedingungen wurde dieser Versuch an Larven der Kieler Frühjahrslaicher wiederholt, um zu prüfen, ob eine Abhängigkeit der Schwimmstrecke von der Tageszeit besteht. Die Ergebnisse sind in Abbildung 25 dargestellt. Ein deutlicher Einfluß der Tageszeit ist nicht erkennbar. Die am späten Nachmittag gemachten

Beobachtungen, die auf ein Absinken der Aktivität zu dieser Zeit hindeuten, können auch von solchen Larven stammen, deren Dotter weitgehend aufgezehrt war. Die Dottergröße wurde in diesem Versuch nicht berücksichtigt.

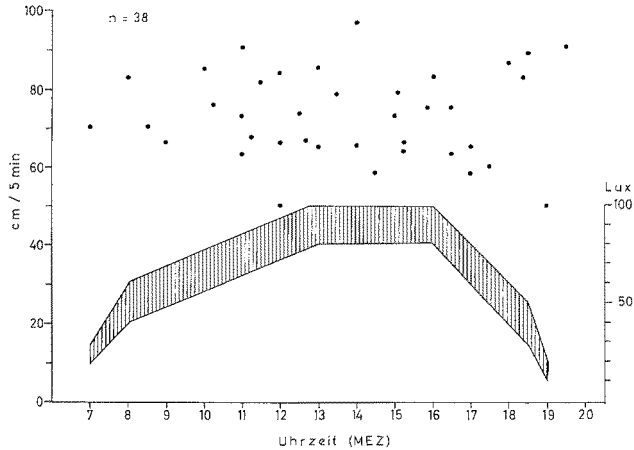


Abb. 24: Schwimmstrecke in 5 min in Abhängigkeit von Lichtintensität und Tageszeit (Temperatur  $10 \pm 0,1^\circ$  C. Beobachtungen an Doggerlarven gegen Ende der Dottersackphase. Maximale Lichtintensitäten: Oberfläche 100 Lux, am Boden 80 Lux

#### *Schwimmstrecke in Abhängigkeit vom Alter der Larven (Versuche an Downslarven)*

Mit Hilfe der indirekten Methode wurde die Schwimmaktivität fortlaufend registriert und die Summe der Aktivitätsphasen mit den aus Filmaufnahmen gemessenen Schwimmgeschwindigkeiten in die entsprechenden Schwimmstrecken umgerechnet. Es galt nun vor allem zu prüfen, in welchem Maße die unter dieser Methode erzielten Ergebnisse von denen der ursprünglichen, direkten Meßmethode in küvettenartigen Aquarien abweichen. Zu diesem Zweck wurden Vergleichsmessungen an Dottersack-

Tabelle 4

Vergleich der Ergebnisse der Beobachtungsmethoden zur Messung der Schwimmstrecke in 5 min (Versuche an Downslarven). 1 = Schwimmstrecke in 5 min errechnet aus den registrierten Schwimmaktivitätsphasen (indirekte Methode); 2 = Schwimmstrecke in 5 min ermittelt durch Auszählen der durchschwommenen Planquadrate (direkte Methode); 3 = Abweichung der indirekten Methode in cm; 4 = Abweichung der indirekten Methode in %; 5 = Totallänge der Larve in mm

Lfd. Nr.	1	2	3	4	5
1	189,7	193,8	— 4,1	— 2,1	8,4
2	163,7	133,8	+29,9	+18,2	7,9
3	156,7	171,8	—15,1	— 9,6	8,3
4	220,5	199,8	+20,7	+ 9,5	7,8
5	176,3	163,5	+12,8	+ 7,8	8,1
Mittelwerte	181,4	172,5	+ 8,9	+ 5,1	8,1

larven durchgeführt. Zunächst wurde die Schwimmaktivität mit Hilfe des Mehrfachschreibers in einem der großen Aquarien protokolliert, sodann wurde die Larve in die Beobachtungskammer des küvettenartigen Aquariums umgesetzt. Nach etwa 15 min Anpassungszeit wurden die durchschwommenen Planquadrate über eine Zeit von 5 min ausgezählt. Tabelle 4 gibt die Versuchsergebnisse an 5 Larven wieder.

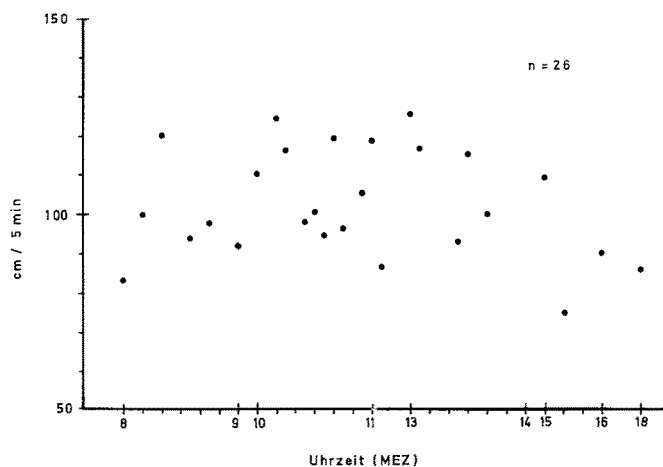


Abb. 25: Schwimmstrecke in 5 min unter Berücksichtigung der Tageszeit. Beobachtungen an Larven von Kieler Frühjahrslaichern (ohne Berücksichtigung der Dottergröße). Temperatur  $10 \pm 0,1^\circ \text{C}$ , 150 Lux

Die Meßergebnisse der direkten Methode erscheinen im Mittel um 5% niedriger als die der indirekten Methode, jedoch ist diese Abweichung nicht signifikant ( $\bar{d} = 8,9$ ;  $\sigma = \pm 9,61$ ;  $t_{0,05} > t_i$ ). Damit erscheint die Übereinstimmung beider Methoden für die vorliegende Aufgabenstellung ausreichend.

In Abbildung 26 sind die Meßergebnisse der Versuche zur Bestimmung der Schwimmstrecke nach der indirekten Methode für verschieden alte Downslarven in Abhängigkeit von der mittleren Körperlänge und dem Alter aufgetragen. Dottersacklarven schwimmen demnach im Mittel zwischen 1 und 3 m in 5 min. In die hier aufgetragenen Meßergebnisse geht der Einfluß unterschiedlicher Dottersackgröße mit ein. Die Werte streuen daher beträchtlich, zumal auch einige Larven protokolliert sein mögen, die relativ spät und andere, die sehr früh geschlüpft waren. Etwa 8 Tage nach dem mittleren Schlüpftermin der Probe nimmt die pro Zeiteinheit zurückgelegte Schwimmstrecke erheblich ab. Sie liegt bei 10 bis 11 mm langen Larven etwa zwischen 0,8 und 1,5 m in 5 min. Hierfür sind, wie wir bereits wissen, die Verringerung der Sinkgeschwindigkeit einerseits und die mehr und mehr einsetzenden Suchbewegungen andererseits verantwortlich. Dabei muß allerdings bedacht werden, daß die Mehrzahl der Beobachtungsprotokolle an hungrigen Larven kurz vor oder während des Planktonangebots durchgeführt wurde. Welche Schwimmstrecke satte Tiere zurücklegen, wurde nicht geprüft, da dieses Verhalten für die hier zur Diskussion stehenden Fragen von geringem Interesse war. Außerdem war es nicht möglich, Plankton in so ausreichender

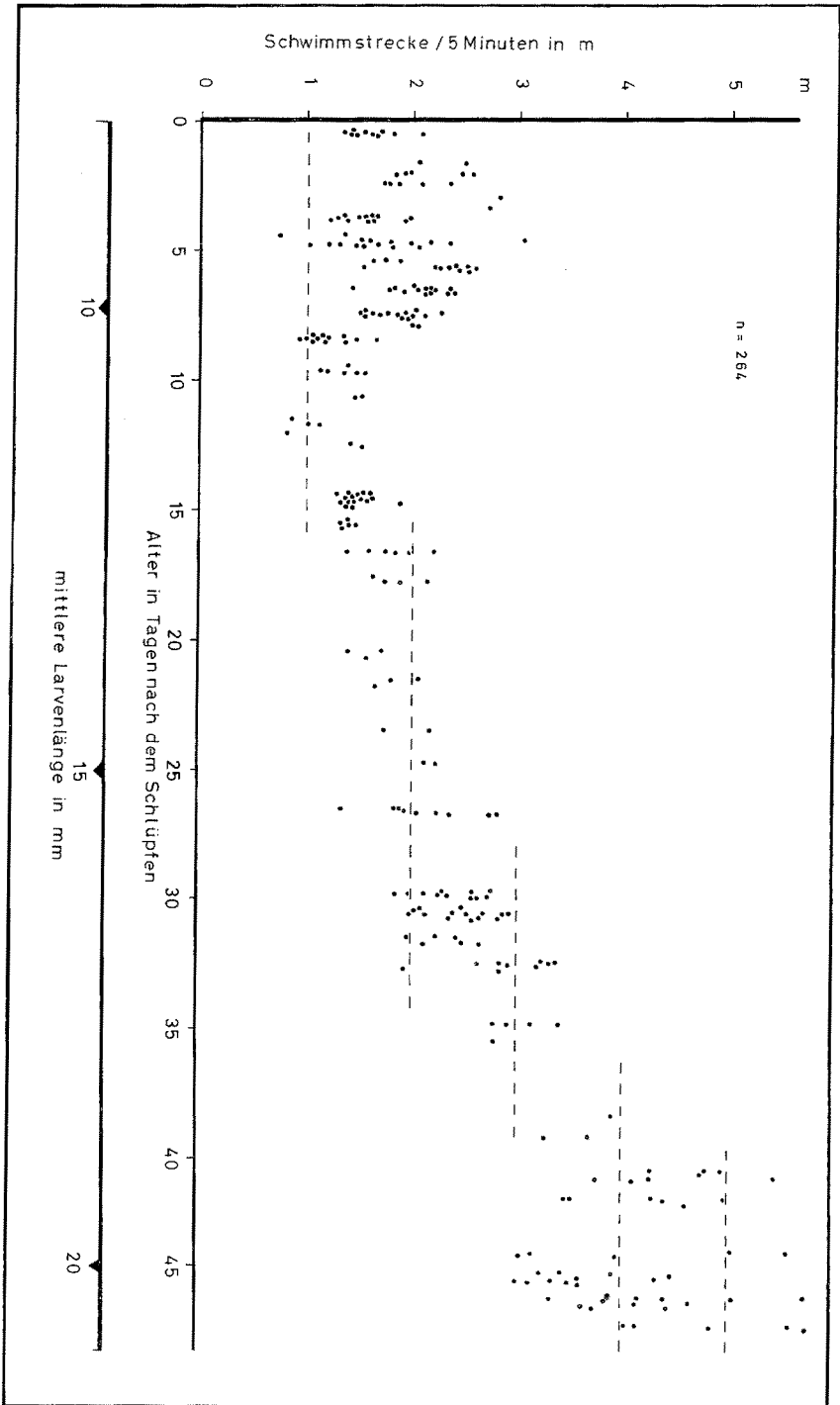


Abb. 26: Schwimmstrecke in 5 min bei Downslarven unter Berücksichtigung der Schwimmaktivität. Beobachtungen an Larven bis zu 20 mm Totallänge (Erläuterungen im Text)

Menge bereitzustellen, daß das Angebot den Nahrungsbedarf der Larven während einer längeren Zeit erheblich übersteigen konnte.

Bis zur Ausbildung der Schwanzflosse (etwa bei 15 mm Totallänge) ist der Anstieg der Schwimmstrecke pro Zeiteinheit gering. Im allgemeinen erreichen Larven zwischen 11 und 15 mm Totallänge in 5 min Schwimmstrecken um 1,5 bis 2,5 m. Dann jedoch steigt die Leistung rasch an und erreicht bei 18 bis 20 mm langen Larven etwa 3 bis 6 m in 5 min. Von dieser Larvengröße an variiert das Schwimmverhalten und damit die effektive Schwimmgeschwindigkeit so stark, daß es nicht mehr möglich ist, aus dem Aktivitätsrhythmus eine zugehörige Schwimmstrecke zu errechnen. Einige wenige unzureichende Messungen lassen vermuten, daß bei einer Totallänge von etwa 25 bis 30 mm die Larven in dem gleichen Zeitraum zwischen 4 und 8 m zurücklegen können. Mit einsetzendem Schwarmverhalten (Bildung von Zweier- und Dreiergruppen) konnten 5 bis 12 m in 5 min (1 bis 2,5 m/min) gemessen werden.

#### DISKUSSION

Wie die vorliegenden Untersuchungen gezeigt haben, ändert sich die Schwimmgeschwindigkeit der Aktivitätsphasen im Laufe der Larvalentwicklung und nimmt mit dem Alter der Larven ständig zu. Entgegen den Erwartungen steigt jedoch der zurückgelegte Weg pro Zeiteinheit (5 Minuten = Dauer der Beobachtungsprotokolle) nicht in gleicher Weise an, sondern verringert sich vorübergehend gegen Ende der Dottersackphase (Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme). Dies hängt offensichtlich mit den Veränderungen in der Sinkgeschwindigkeit und der Schwimmaktivität zusammen. Einerseits erscheint solches Verhalten der Larven gerade zum kritischen Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme wenig sinnvoll. Man sollte erwarten, daß gerade zu diesem Zeitpunkt die Larven bemüht sein würden, eine möglichst große Strecke in kurzer Zeit zurückzulegen, um auf eine ausreichende Zahl von Nahrungsorganismen zu treffen. Andererseits erscheint es verständlich, daß gerade gegen Ende der Dottersackphase der rasch schwindende Rest des Energievorrats (PAFFENHÖFER & ROSENTHAL 1968) sehr ökonomisch genutzt werden muß, zumal vermutet werden kann, daß die Ausnutzung der ersten Nahrung noch recht unvollkommen ist (ROSENTHAL 1969).

Wie erreicht nun die Larve bei möglichst geringem Energieverbrauch die größte Suchleistung? Wir haben zeigen können, daß die Amplitude der Schlängelbahn kleiner wird, wenn die Larve schneller schwimmt. Das hat zur Folge, daß der Unterschied zwischen dem auf der Schlängelbahn zurückgelegten Weg und dem direkten, geradlinigen Weg mit steigender Schwimmgeschwindigkeit abnimmt. Oder anders ausgedrückt: Die Larve gewinnt bei hoher Schwimmgeschwindigkeit nicht mehr viel an Schwimmstrecke durch das Kopfschlingeln hinzu. Es erscheint also günstiger, langsam zu schwimmen, da der durchsuchte Wasserkörper schon durch eine Erhöhung der Schlängelamplitude (Erweiterung des seitlich zur Schwimmrichtung erfaßten Raumes) beträchtlich vergrößert werden kann. Die Beobachtung, daß bei reichlichem Nahrungsangebot die langsam pendelnden „Suchbewegungen“ relativ stark zunehmen, könnte dahingehend interpretiert werden, daß die hieraus resultierende längere Aufenthaltszeit einer Larve in einem „Plankton-patch“ die Freßchancen erhöhen.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Bei Aufzuchtversuchen mit Heringslarven (Kiel, Dogger, Downs) wurden Verhaltensstudien und Messungen über die Schwimmgeschwindigkeit an verschiedenen Altersstadien durchgeführt.
2. Die schlängelnden Schwimmbewegungen der Heringslarven sind sehr unregelmäßig. Sie ändern sich im Laufe der Larvalentwicklung in ihren Proportionen, nicht jedoch im Typ.
3. Die Verhaltensweisen lassen sich schematisch wie folgt einteilen: (a) Kurze Schwimmstöße (0,2–0,5 sec Dauer, meist mit einem Richtungswechsel verbunden), (b) lange Aktivitätsphasen („normales“ Schwimmen) und (c) langsame Schwimmbewegungen mit großer Schlängelamplitude und geringem Vortrieb („Suchverhalten“).
4. Dottersacklarven schwimmen vorwiegend vertikal. Es besteht ein Zusammenhang zwischen der Absinkgeschwindigkeit narkotisierter Larven und der Dottergröße.
5. Die Schwimmgeschwindigkeit variiert in allen Größengruppen sehr. Im Mittel erreichen 8 bis 11 mm lange Larven auf ihrer Schlängelbahn eine Schwimmgeschwindigkeit von 1,0 bis 1,2 cm/sec.
6. Die Schwimmgeschwindigkeiten des direkten Weges (geradliniger Weg zwischen Start- und Endpunkt einer Aktivitätsphase) liegen im Mittel für Larven von 8 bis 11 mm Totallänge zwischen 7 und 8 mm/sec, 11 bis 15 mm Totallänge zwischen 10 und 11 mm/sec, 19 bis 24 mm Totallänge zwischen 21 und 23 mm/sec und 32 bis 40 mm Totallänge zwischen 40 und 50 mm/sec.
7. Die Schwimmaktivität ändert sich im Laufe der Larvalentwicklung. Sie scheint vom Planktonangebot beeinflusst zu sein.
8. Dottersacklarven schwimmen zwischen 1 bis 3 m in 5 min. Etwa 8 Tage nach dem Schlüpfen (10 bis 11 mm Totallänge) schwimmen die Larven infolge der langsamen „Suchbewegungen“ und der verringerten Sinkgeschwindigkeit nur etwa 0,8 bis 1,5 m in 5 min. Diese Werte steigen bei 11 bis 15 mm Larven auf 1,5 bis 2,5 m und bei 18 bis 20 mm Larven auf 3 bis 6 m in 5 min an.

Die Anregung zur Bearbeitung des Themas gab Herr Prof. Dr. G. HEMPEL, dem ich an dieser Stelle für die stete Förderung der Arbeit sehr herzlich danken möchte. Den Herren Professoren Dr. A. BÜCKMANN und Dr. K. LILLELUND verdanke ich wertvolle Hinweise und großzügige Unterstützung bei der Durchführung der Untersuchungen. Dem Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland, Herrn Prof. Dr. O. KINNE, und den Kollegen an der Meeresstation Helgoland, insbesondere den Herren Dr. J. FLÜCHTER, Dr. W. GUNKEL, Dr. E. HAGMEIER, Dr. G. UHLIG, Herrn A. HOLTSMANN sowie der Besatzung des Motorbootes „Ellenbogen“ gilt mein Dank für vielfältige Hilfen, die zum erfolgreichen Verlauf der Experimente entscheidend beitrugen. Für die Unterstützung bei der Materialbeschaffung danke ich Herrn Dr. H. KÜHL (Cuxhaven), Herrn Dr. F. THURLOW (Kiel) und dem Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, Ijmuiden-Holland, insbesondere Dr. J. J. ZIJLSTRA und Dr. H. POSTUMA. Das Institut für den Wissenschaftlichen Film Göttingen stellte mir freundlicherweise Filmmaterial und einen Arbeitsplatz für die Filmauswertungen zur Verfügung. Die Arbeit wurde durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft finanziell unterstützt.



## ZITIERTE LITERATUR

- ARTHUR, D. K., 1956. The particulate food and food resources of the larvae of three pelagic fishes, especially the Pacific sardine, *Sardinops caerulea*. Ph. D. Thesis. University of California, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, Calif., 231 pp.
- BAINBRIDGE, R., 1958. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. *J. exp. Biol.* **35**, 109–133.
- 1960. Speed and stamina in three fish. *J. exp. Biol.* **37**, 129–153.
- 1963. Caudal fin and body movement in the propulsion of some fish. *J. exp. Biol.* **40**, 23–56.
- BLAXTER, J. H. S. & DICKSON, W., 1959. Observations on the swimming speeds of fish. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* **24**, 472–479.
- & HEMPEL, G., 1961. Biologische Beobachtungen bei der Aufzucht von Heringsbrut. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **7**, 260–283.
- & HOLLIDAY, F. G. T., 1963. The behaviour and physiology of the herring and other clupeoids. *Adv. mar. Biol.* **1**, 261–393.
- 1966. The effect of light intensity on the feeding ecology of herring. In: Light as an ecological factor. Ed. by R. Bainbridge, G. C. Evans & D. Rackham. Blackwell, Oxford. (Symp. Br. ecol. Soc. **6**, 393–409.)
- BOYAR, H. C., 1961. Swimming speed of immature Atlantic herring with reference to the Passamoquoddy Tidal Project. *Trans. Am. Fish. Soc.* **90**, 21–26.
- BRAUM, E., 1964. Experimentelle Untersuchungen zur ersten Nahrungsaufnahme und Biologie an Jungfischen von Blaufelchen (*Coregonus wartmanni* BLOCH), Weißfelchen (*Coregonus fera* JURINE) und Hechten (*Esox lucius* L.). *Arch. Hydrobiol.* (Suppl. Bd) **28** (5), 2/3, 183–244.
- BREDER, C. M., 1926. The locomotion of fishes. *Zoologica, N. Y.* **4**, 159–297.
- BRETT, J. R., 1963. The energy required for swimming by young sockeye salmon with a comparison of the drag force on a dead fish. *Trans. R. Soc. Can.* (Ser. 4) **1**, 441–457.
- HOLLANDS, M. & ALDERDICE, D. F., 1958. The effect of temperature on the cruising speed of young sockeye and coho salmon. *J. Fish. Res. Bd Can.* **15**, 587–605.
- FLÜCHTER, J., 1964. Eine besonders wirksame Aquarienfilterung und die Messung ihrer Leistung. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **11**, 168–170.
- FRY, F. E. J. & HART, J. S., 1948. Cruising speed of goldfish in relation to water temperature. *J. Fish. Res. Bd Can.* **8**, 169–175.
- GRAY, J., 1933a. The movement of the fish with special reference to the eel. *J. exp. Biol.* **10**, 88.
- 1933b. The relation between waves of muscular contractions and propulsive mechanism of the eel. *J. exp. Biol.* **10**, 391.
- HEMPEL, G., 1965. On the importance of larval survival for the population dynamics of marine food fish. *Rep. Calif. coop. oceanic Fish. Invest.* **10**, 13–23.
- 1968. Fischzucht im Meer. *Umschau* **68**, 650–656.
- KRAMER, E., 1960. Zur Form und Funktion des Lokomotionsapparates der Fische. *Z. wiss. Zool.* **163**, 1–36.
- KUHL, W., 1961. Zur Anwendung des Schmalfilmes (16 mm) in der Zellforschung. *Mikroskopie* **16** (9/10), 264–273.
- MARSHALL, S. M., NICHOLLS, A. G. & ORR, A. P., 1937. On the growth and feeding of the larval and postlarval stages of the Clyde herring. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **22**, 245–267.
- MARTY, J. J., 1956. The fundamental stages of the life cycle of atlanto-scandinavian herring. [Tr. from Russ.] *Spec. scient. Rep. U. S. Fish. Wildl. Serv. (Fish.)* **327**, 5–76.
- OHLMER, W. & SCHWARTZKOPFF, J., 1959. Schwimmgeschwindigkeit von Fischen aus stehenden Binnengewässern. *Naturwissenschaften* **46**, 362–363.
- PAFFENHÖFER, G.-A. & ROSENTHAL, H., 1968. Trockengewicht und Kaloriengehalt sich entwickelnder Heringseiher. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **18**, 45–52.
- ROSENTHAL, H., 1966. Leaving the egg shell. A film on the hatching of herring larvae. In: C. M. (Council Meeting) I. C. E. S. (International Council for the Exploration of the Sea) Sect.: Herring Committee **3**, 1–3.

- ROSENTHAL, H., 1967. Parasites in larvae of the herring (*Clupea harengus* L.) fed with wild plankton. *Mar. Biol.* **1**, 10–15.
- 1968. Beobachtungen über die Entwicklung des Schwarmverhaltens bei den Larven des Herings *Clupea harengus*. *Mar. Biol.* **2**, 73–76.
- 1969. Verdauungsgeschwindigkeit, Nahrungswahl und Nahrungsbedarf bei den Larven des Herings, *Clupea harengus* L. *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* **20** (im Druck).
- RYLAND, J. S., 1963. The swimming speeds of plaice larvae. *J. exp. Biol.* **40**, 285–299.
- SCHUMANN, G. O., 1965. Some aspects of behaviour in clupeid larvae. *Rep. Calif. coop. oceanic Fish. Invest.* **10**, 71–78.