©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

ÖSTERREICHS FISCHEREI

ZEITSCHRIFT FÜR DIE GESAMTE FISCHEREI

32. Jahrgang | April 1979 | Heft 4

J. Malcolm Elliott
(Freshwater Biological Association, Windermere Laboratory, Ambleside, Cumbria, England)

# Ernährung, Stoffwechsel und Wachstum der Bachforelle (Salmo trutta L.)*

## Einleitung

Während der Untersuchungen über die Nahrung der Bachforelle, Salmo trutta L., (ELLIOTT 1967; 1970) im Dartmoor-Bach / England, stellte sich heraus, daß Freilandbefunde ohne weitere Basisuntersuchungen über die Beziehung zwischen Wachstum und Ernährung nur zum Teil interpretiert werden können. PENTELOW (1939) und BROWN (1946 a, b, c; 1951) prüften in ihren Pionierarbeiten einige dieser das Wachstum beeinflußenden Faktoren, versuchten aber nicht deren Beziehung zueinander quantitativ zu definieren. Letzteres war das Hauptziel der vorliegenden Arbeit, die am Windermere Laboratorium der Freshwater Biological Association / England durchgeführt wurde. Der Zeitaufwand für diese Untersuchung, deren Ergebnisse in insgesamt 10 Arbeiten (ELLIOTT 1972; 1973; 1975 a, b, c, d; 1976 a, b, c; ELLIOTT und DAVISON 1975) dargelegt sind, entspricht etwa 21-Mann-Jahren. Dieser zusammenfassende Artikel kann daher nur eine stark komprimierte Auswahl darstellen.

## Methode

Die Fütterungsexperimente erfolgten in großen Aquarien (165 x 90 x 60 cm), die in vier Becken unterteilt waren. In jedem dieser Becken befand sich eine Forelle (siehe Abb. 1). Alle Behälter waren teilweise mit schwarzer Polyäthilenfolie abgedeckt, sodaß die Fische Bereiche geringerer Lichtintensität aufsuchen konnten. (Die Versuche wurden bei natürlichem Licht – Dunkel – Wechsel durchgeführt.) Die Behälter wurden dauernd von frischem Seewasser mit weitgehend konstanter Temperatur durchflossen. Die durchschnittliche Wassertemperatur in den Becken ähnelte der der in den Windermere See (Lake District / England) fließenden Bächen. Die Temperaturamplitude in den Bächen war jedoch immer größer als die in den Experimenten.

In den meisten Experimenten wurden die Fische mit kurz vor der Verfütterung getöteten Bachflohkrebsen (Gammarus pulex L.) gefüttert. 10 cm über dem Beckenboden war ein Netz angebracht durch das das nicht sofort gefressene Futter fiel und somit für die Fische nicht mehr erreichbar war. Die Gesamtanzahl der von Forellen aufgenommenen Organismen wurde in Energieeinheiten ausgedrückt, die entsprechenden Werte stammen aus eigenen Experimenten.

*) Dieser Artikel ist die etwas geänderte deutsche Fassung der Arbeit „Feeding, Metabolism and Growth of Brown Trout", die im Annual Report Nr. 45/1977 der Freshwater Biological Association erschienen ist. Die Arbeit wurde von Dr. Uwe Humpesch und unter Mitarbeit von Dr. Rainer Hacker ins Deutsche übersetzt.

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

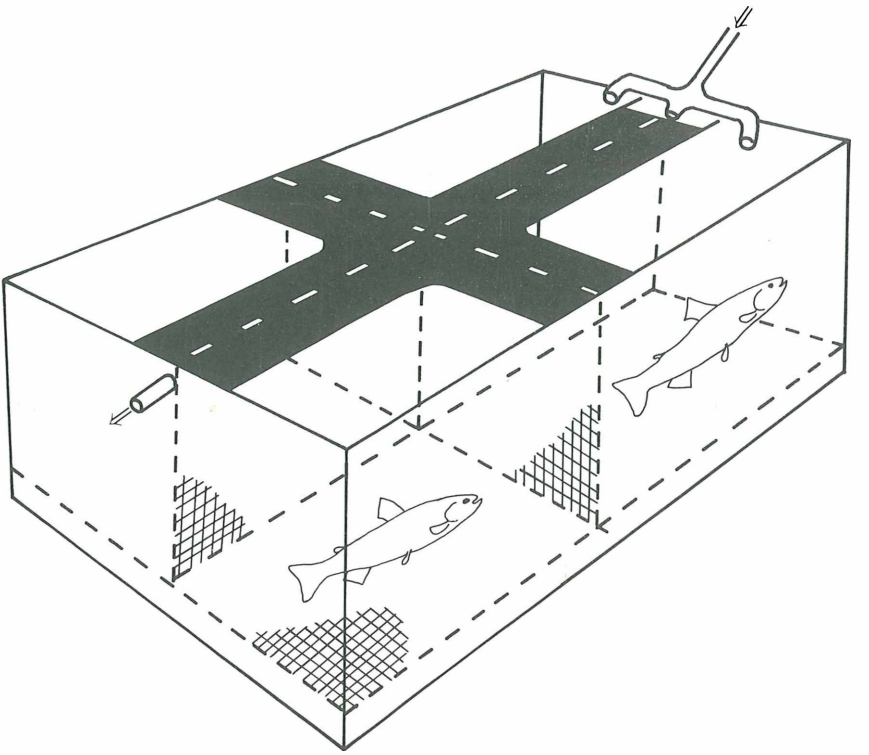


Abb. 1

## Ergebnisse

Die Abb. 2 faßt die zwischen den Hauptkomponenten des Energiehaushaltes herrschenden Beziehungen zusammen. Die täglich durch die Forelle aufgenommene Energie setzt sich zusammen aus dem Energiegehalt einer Mahlzeit und der Zahl der Mahlzeiten pro Tag. Dabei beeinflussen sowohl die Wassertemperatur als auch das Gewicht der Forelle selbst die maximal mögliche Energiemenge, die während einer Mahlzeit aufgenommen werden kann. Die Beziehung zwischen den drei Variablen – Energieaufnahme während einer Mahlzeit,

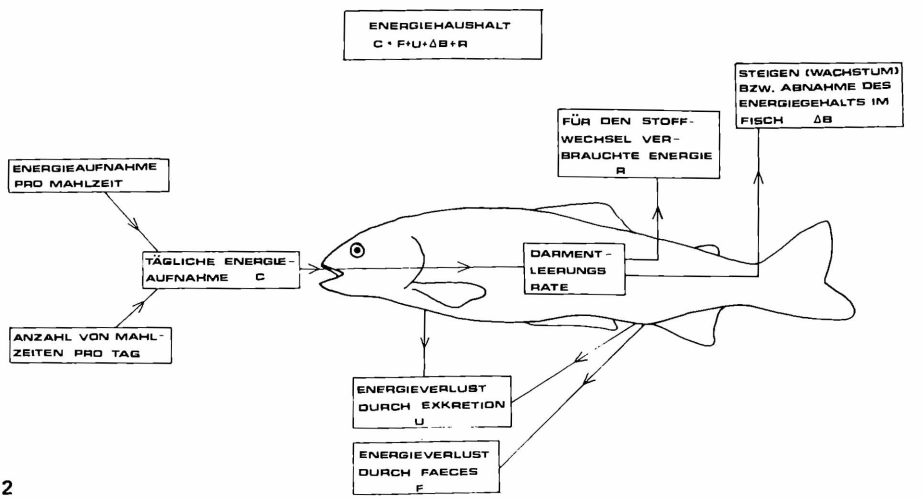



Abb. 2

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

Wassertemperatur und Gewicht der Forelle – läßt sich gut durch eine multiple Regression beschreiben, mit ihrer Hilfe kann die Energieaufnahme durch Forellen verschiedenen Gewichts geschätzt werden.

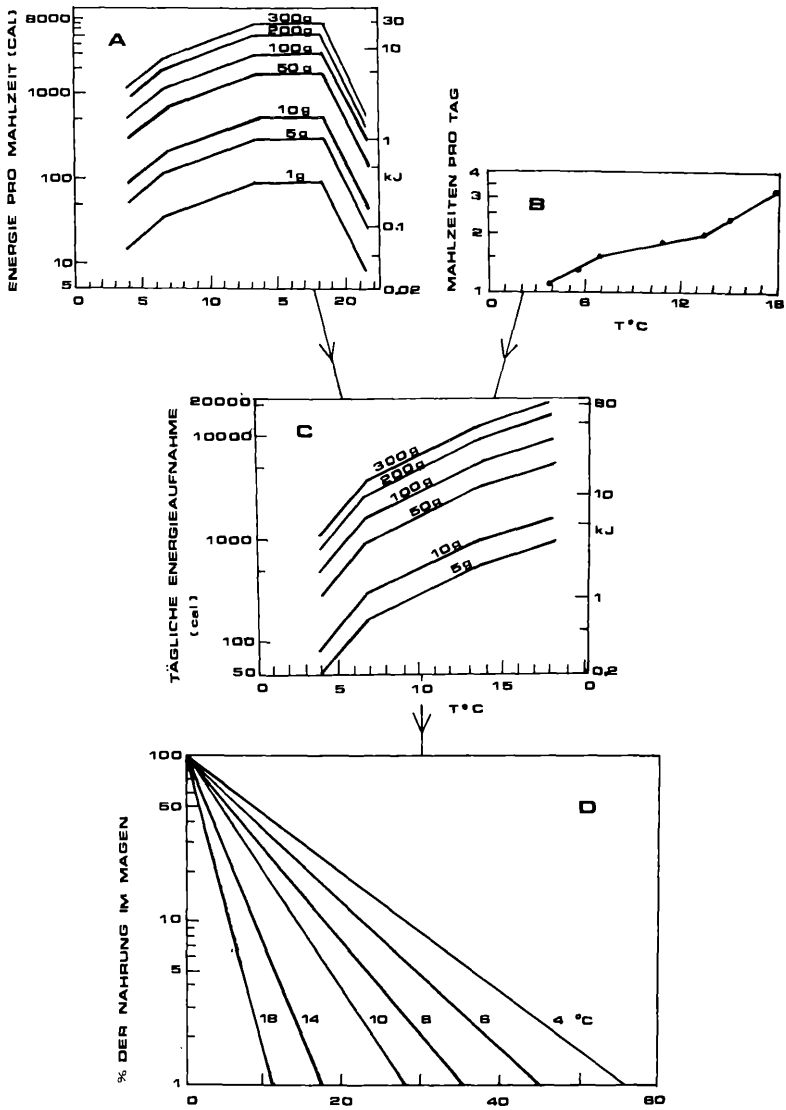



**Abb. 3**

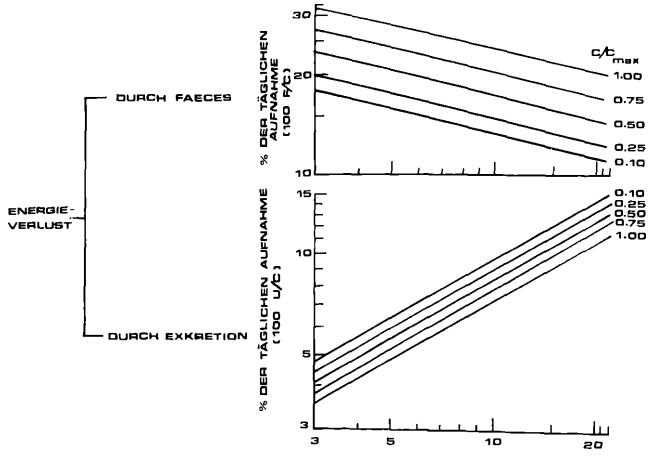
Das Verlangen nach Nahrung, gemessen an der Menge freiwillig aufgenommenen Futters, nimmt mit steigender Temperatur zu, erreicht ein Plateau zwischen 13°C und 18°C und nimmt dann wieder merklich ab. Die Zahl von Mahlzeiten pro Tag, die vom Eigengewicht der Tiere nicht signifikant beeinflußt wird, steigt mit steigender Temperatur, von einer Mahlzeit bei 4°C auf etwa drei Mahlzeiten bei 18°C (Abb. 3B). Da nun sowohl die pro Mahlzeit aufgenommene Energie als auch die Zahl von Mahlzeiten schätzbar wurde, kann auch die maximale Energieaufnahme der Forelle für Eigengewichte von 5 bis 300 g bei Temperaturen von 4°C bis 19°C geschätzt werden (Abb. 3C). Die Menge der Nahrung im Magen nimmt

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

exponentiell mit der Zeit ab und die Magenleerungsrate steht in Beziehung zur Temperatur (Abb. 3D). Es wurden daher Gleichungen entwickelt, mit deren Hilfe es möglich ist, sowohl die Rate als auch die Magenleerungszeit für Nahrung verschiedener Zusammensetzung bei Wassertemperaturen zwischen 4°C und 19°C zu schätzen. Diese Gleichungen gelten, wie die Untersuchungen ergaben, nicht nur für im Labor gehaltene Bachforellen sondern auch für Bach- und Regenbogenforellen aus einem Bach in den französischen Pyräneen.

Von einigen Bearbeitern wurde beobachtet, daß Forellen bei niedrigen Temperaturen nur selten Nahrung aufnehmen, während andere wiederum mitten im Winter Forellen mit vollem Magen vorfanden.

Die vorliegende Studie zeigt nun, daß sich diese unterschiedlichen Beobachtungen keineswegs widersprechen: Forellen fressen zwar noch bei Temperaturen von 4°C, aber die Zwischenräume zwischen den einzelnen Mahlzeiten sind entsprechend lang, so dauert zum Beispiel eine 90%ige Magenentleerung, wie aus der Abb. 3D zu ersehen ist, zwischen 1 und 2 Tagen. Die gesamte von der Forelle aufgenommene Energie wird entweder in Form der Ausscheidungsprodukte wieder abgegeben oder für den Stoffwechsel, das Wachstum und den Aufbau der Geschlechtsprodukte verwendet (siehe Abb. 4). Ammonium, das Hauptausscheidungsprodukt von Süßwasserknochenfischen wird in erster Linie über die Kiemen abgegeben, geringere Mengen von Ammonium sowie Harnstoff sind die Hauptausscheidungsprodukte




FÜR DEN STOFFWECHSEL UND DAS WACHSTUM ZUR VERFÜGUNG STEHENDE ENERGIE

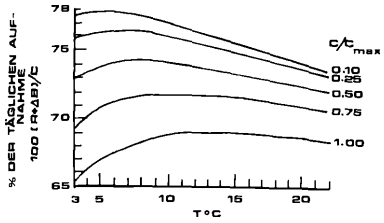



**Abb. 4**

im Harn. Diese Energieverluste nehmen absolut mit dem Gewicht der Forelle zu, drückt man diese jedoch als Verhältnis zur täglichen Energieaufnahme aus, so sind sie für Tiere verschiedenen Gewichts nicht signifikant verschieden. Der Verlust von Energie steht weiters mit der Temperatur und der aufgenommenen Futtermenge pro Mahlzeit (ausgedrückt als Ver-

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

hältnis zur maximal aufnehmbaren Nahrungsmenge $C/C_{max}$) in Beziehung. Dadurch wird indirekt auch jener Anteil der täglich aufgenommenen Energie beeinflußt, der für den Stoffwechsel und das Wachstum verfügbar ist (siehe Abb. 4). Dieser nimmt (siehe Abb. 4) mit abnehmender Futtermenge pro Mahlzeit zu und ebenfalls mit steigender Temperatur im unteren Bereich leicht zu, in den höheren Temperaturbereichen allmählich ab.

Der mittlere Wert von für Wachstum und Stoffwechsel verfügbarer Energie wird von Winberg (1956) mit etwa 80% veranschlagt. Dieser Prozentsatz liegt für Forellen offensichtlich zu hoch, nach den hier dargestellten Untersuchungsergebnissen erscheint ein Prozentsatz von 70 bis 75% für die meisten Kombinationen Temperatur – Futtermenge pro Mahlzeit eher angemessen.

Die für den Stoffwechsel aufgewendete Energie beinhaltet den Energieverbrauch für:

a) den Stoffwechsel des ungefütterten, ruhenden Fisches (standard metabolism = $R_s$)
b) die zum Schwimmen und für andere Aktivitäten benötigte Energie ($R_a$)
c) die für den Verdauungsprozeß, sowie für den Nährstofftransport und -ablagerung erforderliche Energie ($R_d$)

Für die Schätzung des Gesamt- und des Standardstoffwechsels wurden Gleichungen entwickelt, die restlichen Hauptkomponenten des Stoffwechsels ($R_a$ und $R_d$) waren nicht zu trennen und mußten daher aus der Differenz bestimmt werden (siehe Abb. 5).

Der Stoffwechsel wird in der Hauptsache durch die Variablen Wassertemperatur, Energieaufnahme sowie das Gewicht der Forelle beeinflußt. Da Gewicht wie Energiegehalt der Forelle zu Beginn und am Ende jedes Experimentes bekannt waren, konnte die gesamte Zunahme (Wachstum) oder Abnahme im Energiegehalt jedes Fisches gemessen werden. Der Einfluß der Temperatur auf die Hauptkomponenten des Energiehaushaltes einer Forelle mit bekanntem Gewicht ist in Abb. 5 zu sehen.

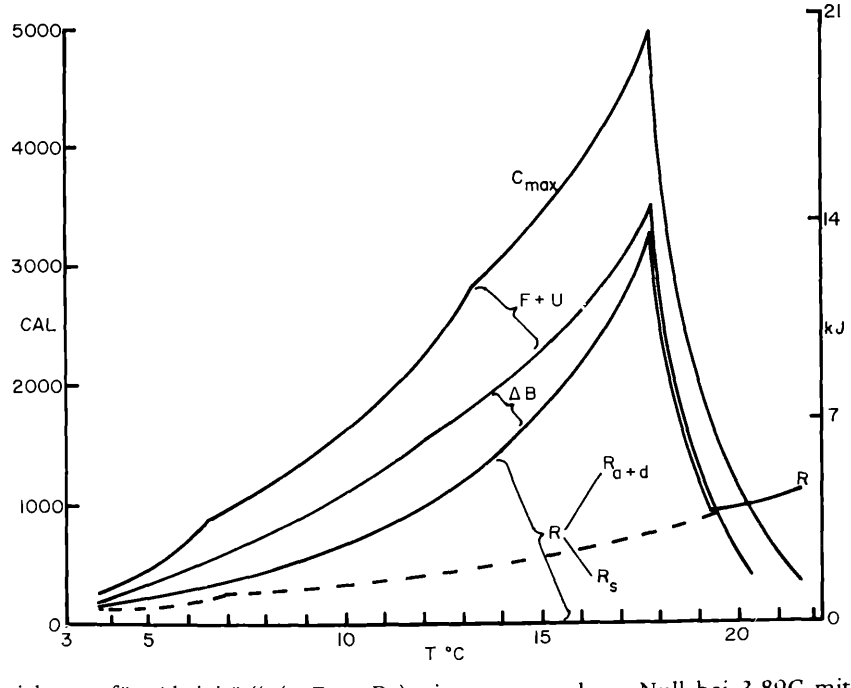



**Abb. 5**

Der „Spielraum für Aktivität" (= R – $R_s$) nimmt von nahezu Null bei 3,8°C mit steigender Temperatur zu, erreicht bei 17,8°C sein Maximum und fällt dann bei weiterem Temperaturanstieg steil ab und erreicht bei 19,5°C wieder fast Null.

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

Die für das Wachstum ($\triangle$ B) benötigte Energie nimmt ebenfalls mit steigender Temperatur zu, und nimmt nach Erreichen ihres Maximums zwischen 12°C und 13°C wieder ab.

Aufgrund der besprochenen Ergebnisse können die in der vorliegenden Studie entwickelten Gleichungen zur Schätzung der fünf Hauptkomponenten (C, F, U, B, R; Erklärung siehe Abb. 2) sowie der Stoffwechselkomponenten $R_s$ und $R_{a-d}$ herangezogen werden, dies ist für mit Maximalration gefütterten Forellen mit einem Körpergewicht zwischen 10 g und 300 g und in einem Temperaturbereich von 3,8°C bis 19,5°C möglich.

Es wurde auch eine allgemeine Gleichung für das Wachstum pro Zeiteinheit und eine für die Beziehung zwischen aufgenommener Nahrung pro Mahlzeit und Wachstum ausgedrückt als Prozentwert der maximal möglichen Wachstumsrate erstellt. Diese Gleichungen lassen sich nun sowohl für Forellen als auch Wildfische und für verschiedenste Nahrung anwenden. Sie beschränken sich jedoch auf Wachstum, das sich in Form von Zunahme von Lebendgewicht ausdrücken läßt und sind daher nicht geeignet, Änderungen im Energiegehalt direkt zu beschreiben. Es ist jedoch möglich, die Erhaltungsenergieaufnahme, i. e. jene Aufnahme zu messen, die die Forelle gerade erhält, aber den Energiegehalt des Fisches nicht ändert ($\triangle$ B = O). Der Bereich zwischen Erhaltungs- und Maximalenergieaufnahme definiert sodann den „Spielraum für das Wachstum" d. h. jenen Bereich in dem der Totalenergiegehalt ansteigt ($\triangle$ B ist positiv) (Siehe Abb. 6). Wenn die Energieaufnahme unter den Erhaltungs-

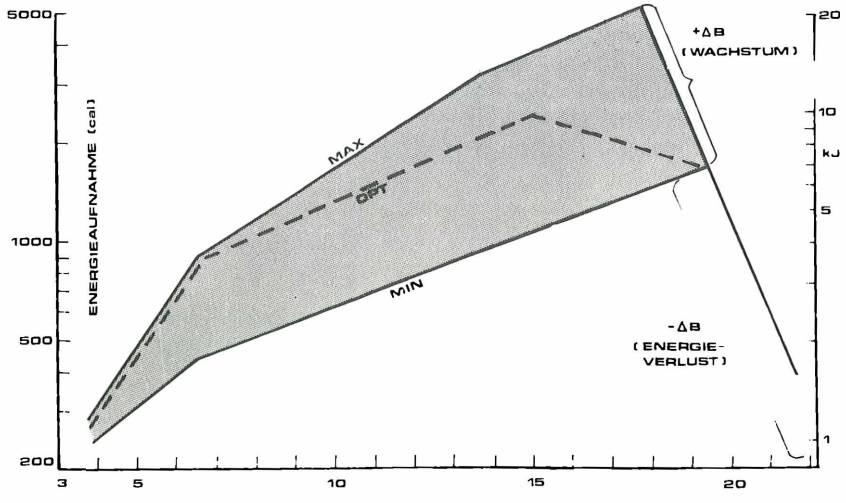



Abb. 6

betrag fällt, nimmt der Energiegehalt der Forelle ab ($\triangle$ B ist negativ). Die Abb. 6 zeigt weiters, welchen Effekt die Temperatur auf den „Wachstumsspielraum" einer Forelle bekannten Gewichts ausübt. Aus der Abbildung ist ferner die sogenannte optimale Energieaufnahme abzulesen, d. h. der Bereich größter Energiezunahme bei geringster Energieaufnahme. Als Optimal-Ration ist daher jene anzusehen, bei der die Brutto-Effizienz, d. h. $\triangle$ B/C ihr Maximum hat.

**Zusammenfassung**

Aufgrund der hier zusammengestellten Ergebnisse ist es möglich, folgende Komponenten zu schätzen:

1) das maximal mögliche Gewicht der Nahrung pro Mahlzeit, das von Forellen verschiedenen Gewichts bei verschiedenen Wassertemperaturen aufgenommen werden kann,
2) die mögliche Zahl von Mahlzeiten pro Tag bei verschiedenen Temperaturen,

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

3) das maximal mögliche Gewicht von Nahrung das pro Tag aufgenommen werden kann,
4) die Magenentleerungsrate für verschiedene Nahrungsorganismen unter verschiedenen Temperaturbedingungen,
5) die maximal mögliche Wachstumsrate von Forellen unterschiedlichen Gewichts bei verschiedenen Temperaturen,
6) die Wachstumsrate von Forellen bei verschiedener Nahrungsmenge.

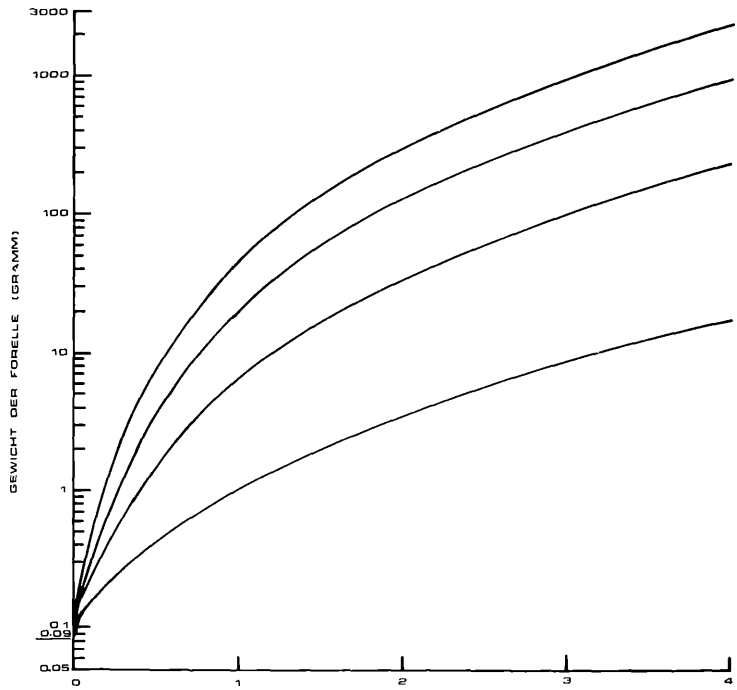



Abb. 7

## Anwendung in der Praxis und Ausblick

Die praktische Anwendung der hier entwickelten mathematischen Modelle wird in der Abb. 6 beispielhaft gezeigt: die Wachstumsgleichung wurde verwendet, um das maximale Wachstum (in Gewichtseinheiten) über vier Jahre für verschiedene Jahresmitteltemperaturen zu berechnen. Die einzelnen Wachstumskurven zeigen deutlich, daß die Wachstumsraten mit dem Älterwerden des Fisches abnehmen. Da es sich bei den dargestellten Wachstumsraten um maximale Werte handelt, wäre interessant, ob diese auch von wild lebenden Forellen unter natürlichen Bedingungn erreicht werden. Die dargestellten Wachstumskurven stellen eine Obergrenze dar, die somit als Vergleichsbasis zu niedrigeren Raten herangezogen werden kann. So können z. B. Forellen in einem kalten Gebirgsbach nahe ihrer maximal möglichen Wachstumsrate sein, obwohl ihr Absolutwert niedrig liegt. Es kann sich ebenso herausstellen, daß sich die Distanz zwischen praktischer und maximaler Wachstumsrate mit dem Alter ändert, d. h. daß z. B. junge Forellen immer mit einer Rate nahe der maximal möglichen wachsen können und ältere mit zunehmend geringerer.

Die mathematischen Modelle stellen somit Hilfsmittel für die Verbesserung der wissenschaftlichen Managements der Forellenfischerei dar.

Dieser kurze Überblick konnte naturgemäß nur wenige Aspekte der gesamten Arbeit behandeln und sollte nur die Komplexität des Gebietes aufzeigen.

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

Obwohl eine Reihe verschiedener Aspekte von Wachstum und Ernährung bereits untersucht sind, wären weitere Studien erforderlich, besonders solche, die sich mit den verschiedenen Stoffwechselkomponenten, dem Energiebedarf für die Reproduktion sowie das Energiebudget und Wachstum junger Forellen beschäftigen.

Zwar sind die einzelnen hier entwickelten mathematischen Modelle in einigen Freilandexperimenten geprüft worden, doch bedarf es weiterer strengerer Überprüfungen bevor die Modelle als befriedigend akzeptiert werden können.

LITERATUR:

BROWN, M. E., (1946a): The growth of brown trout (Salmo trutta Linn.) I. Factors influencing the growth of trout fry J. exp. Biol. 22, 118-29

BROWN, M. E., (1946b): The growth of brown trout (Salmo trutta Linn.) II. The growth of two-year-old trout at a constant temperature of 11,5°C. J. exp. Biol. 22, 130-44.

BROWN, M. E., (1946c): The growth of brown trout (Salmo trutta Linn.) III. The effect of temperature on the growth of two-year-old trout. J. exp. Biol. 22, 145-55

BROWN, M. E., (1951): The growth of brown trout (Salmo trutta Linn.) IV The effect of food and temperature on the survival and growth of fry J. exp. Biol. 28, 473-91.

ELLIOTT, J. M., (1967): The food of trout (Salmo trutta) in a Dartmoor stream. J. appl. Ecol. 4, 59-71.

ELLIOTT, J. M., (1970): Diel changes in invertebrate drift and the food of trout Salmo trutta L. J. Fish Biol. 2, 161-5.

ELLIOTT, J. M., (1972): Rates of gastric evacuation in brown trout, Salmo trutta L. Freshwat. Biol. 2, 1-18.

ELLIOTT, J M., (1973): The food of brown and rainbow trout (Salmo trutta and S. gairdneri) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. Oecologia, 12, 329-47

ELLIOTT, J. M., (1975a): Weight of food and time required to satiate brown trout, Salmo trutta L. Freshwat. Biol. 5, 51-64.

ELLIOTT, J. M., (1975b): Number of meals in a day, maximum weight of food consumed in a day and maximum rate of feeding for brown trout, Salmo trutta L. Freshwat. Biol. 5, 287-303.

ELLIOTT, J. M., (1975c): The growth rate of brown trout (Salmo trutta L.) fed on maximum rations. J Anim. Ecol. 44, 805-21.

ELLIOTT, J. M., (1975d): The growth rate of brown trout (Salmo trutta L.) fed on reduced rations. J Anim. Ecol. 44, 823-42.

ELLIOTT, J M., (1976a): Body composition of brown trout (Salmo trutta L.) in relation to temperature and ration size. J. Anim. Ecol. 45, 273-89

ELLIOTT, J. M., (1976b): Energy losses in the waste products of brown trout (Salmo trutta L.). J. Anim. Ecol. 45, 561-80.

ELLIOTT, J. M., (1976c): The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (Salmo trutta L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. J. Anim. Ecol. 45, 923-48.

ELLIOTT, J M. & DAVISON, W., (1975): Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. Oecologia, 19, 195-201.

PENTELOW, F T K., (1939): The relation between growth and food consumption in the brown trout Salmo trutta. J. exp. Biol. 16, 446-73.

WINBERG, G. G., (1956): Rate of metabolism and food requirements of fishes. Minsk. Belorussian State University Fish. Res. Bd Can. Transl. Ser. No. 194, 1960.

R. Pulai

# Das Auftreten einer Mykose zu einer außergewöhnlichen Jahreszeit

In diesem Referat wird über eine bekannte Fischkrankheit berichtet, die nach der Beschreibung vorwiegend bei hochsommerlichen Temperaturen auftritt. Selbstverständlich wird man den milden Winter in den Vordergrund stellen, doch noch so milde Winter sind mit hochsommerlichen Temperaturen kaum vergleichbar. In diesem Fall handelt es sich um eine

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichs Fischerei

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: 32

Autor(en)/Author(s): Elliott J. Malcom

Artikel/Article: Ernährung, Stoffwechsel und Wachstum der Bachforelle (Salmo trutta L.) 61-68