

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

"Allopatrische Speziation bei *Gambusia holbrooki* - Unterschiede im Wachstumsverlauf"

Verfasser Günther Hulla

angestrebter akademischer Grad
Magister der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2011

Studienkennzahl It. Studienblatt: A 439

Studienrichtung It. Studienblatt: Diplomstudium Zoologie

Betreuerin / Betreuer: Ao. Univ.-Prof. i.R. Dr. Helmut Kratochvil

DANKSAGUNG

Meinen Eltern g	gebührt der	größte Dank	, zumal sie	auf meinem	Weg, der nicht	immer der
kürzeste w	var, immer	hinter mir sta	nden und n	nich bei allem	n stets unterstü	itzten.

Auch Ao. Univ.-Prof. i.R. Dr. Helmut Kratochvil gilt mein besonderer Dank. Nicht nur für die unkomplizierte Betreuung, sondern auch für die Geduld, die er bis zur Vollendung dieser Arbeit zu beweisen hatte.

Bei Mag. Michael Pollirer bedanke ich mich für die tatkräftige Unterstützung bei der Pflege, Vermehrung und Beschaffung jener Fische, auf die diese Arbeit aufgebaut ist.

Letztendlich war das Entstehen dieser Diplomarbeit maßgeblich der Unterstützung von Dr. Michael Mitic zu verdanken. Ohne die großzügige Bereitstellung der Ressourcen im "Haus des Meeres" wäre diese Arbeit nicht zustande gekommen.

Inhaltsverzeichnis

EINLI	EITUNG	i	3
1.	Gambu	<i>usia</i> Poey, 1854	3
2.	Gambu	usia holbrooki Girard, 1859 – Östlicher Moskitofisch, Moskitokärpflin	g _ 4
2.	.1. Ve	breitung und Unterarten	4
2.	.2. Ge	schlechtsdimorphismus	6
2.	.3. Ök	ologie	7
	2.3.1.	Nahrung	8
	2.3.2.	Fortpflanzung	9
	2.3.3.	Geburt und Entwicklung der Jungtiere	10
	2.3.4.	Verhalten	11
	2.3.5.	Beobachtung im natürlichen Lebensraum	
	2.3.6.	Gefahren der anthropogenen Faunenverfälschung	
	2.3.7.	Möglichkeiten der Gambusenkontrolle	14
3.		s der Temperatur auf den Organismus	
		iferenztemperatur und Temperaturtoleranz	
		fluss auf den Stoffwechsel	
		fluss auf die Wachstumsgeschwindigkeit	
		fluss auf Reproduktionsalter und -größe	
		pergröße	
4.		ung	
5.	Frages	tellung	21
8 <i>4</i> A T F	-DIAL I	IND METHODE	00
		JND METHODE	23
1.		ere	
2.		ing der Alttiere	
3.		ing der Jungtiere	
4. -		e- und Wartungsarbeiten	
5.	Ernähr		
		gemein	
5.	.2. Jur	ngtiere	28

Ę	5.3.	Alttiere	28
6.	An	zahl der Gruppen	29
7.	Da	tennahme	30
7	7.1.	Waage und Zubehör	30
7	7.2.	Wiegen der Fische	30
7	7.3.	Geschlechtliche Differenzierung	31
ERG	EBN	IISSE	33
1.	Mit	tleres Körpergewicht der einzelnen Gruppen	33
2.	Mit	tleres Körpergewicht aller Gruppen im Vergleich	37
3.	Mit	tleres Gewicht Triest – Heviz	38
4.		rchschnittlicher täglicher Zuwachs und geschlechtsspezifische nterschiede im Wachstum	39
4	4.1.	Durchschnittlicher Zuwachs	39
4	4.2.	Geschlechtsspezifische Unterschiede im Wachstum	41
5.	Ge	schlechterverteilung	43
6.	Ge	schlechtliche Differenzierung	44
6	3.1.	Männchen	44
6	6.2.	Weibchen	45
6	6.3.	Beide Geschlechter	46
7.		sammenhang wicht – Gonopodiumwachstum/Trächtigkeitsfleck	48
8.	Ge	wicht mit 122 Tagen	50
9.	Te	mperatur	52
DISK	(US	BION	53
1.	Da	tenerfassung	53
2.	Mit	tleres Körpergewicht der einzelnen Gruppen	54
3.	Mit	tleres Körpergewicht aller Gruppen	54
4.	Mit	tleres Gewicht und täglicher Zuwachs	56
5.	Ge	schlechtsspezifische Unterschiede im Wachstum	58
5	5.1.	Innerhalb der Populationen	58
5	5.2.	Beide Populationen im Vergleich	
6	Ge	schlechterverteilung	60

7.	Geschlechtliche Differenzierung	61
8.	Zusammenhang Gewicht – Gonopodiumwachstum/Trächtigkeitsfleck	65
9.	Gewicht mit 122 Tagen	65
10.	Temperatur	66
11.	Artbildung	66
ZUSA	AMMENFASSUNG	69
LITEF	RATURVERZEICHNIS	71
ABBI	LDUNGSVERZEICHNIS	77
TABE	ELLENVERZEICHNIS	79
IEDE	INCLALIE	Ω1

ABSTRACT

In 1921 Gambusia affinis and Gambusia holbrooki was introduced to Europe in order to control mosquito populations and thus malaria. Native in southern USA and Mexico (Gambusia affinis) respectively Florida to New Jersey (Gambusia holbrooki) they were introduced mostly to southern Europe. In northern Europe, e.g. Germany and Austria, the harsh winter ultimately eradicated these populations.

At present these little fish are established in several warm regions with milder winters such as the area around Trieste as well as a hot spring in Heviz, Hungary. Both populations are made up of *Gambusia holbrooki*.

The climate conditions are opposed: on the one hand sub-mediterranean climate near Trieste with average temperatures of $25\,^{\circ}$ C in summer, declining to $8\,^{\circ}$ C in winter. Frost is seldom, but temperature can fall towards zero. On the other, Lake Heviz is fed by a thermal spring showing static $38,5\,^{\circ}$ C. In summer the temperature reach 33 to $36\,^{\circ}$ C, in winter not less than 23 to $25\,^{\circ}$ C.

In this paper we investigated, if there is a physiological adaptation to the local temperatures at the above mentioned two sites and if there are any first steps to an allopatric speciation.

Offspring of both populations were raised at constant temperature of 25 °C. Other factors such as light exposure, nutritional qualities and quantity were the same for both populations. Change in body mass was documented by taking weight measurements in milligram. Also beginning sexual differentiation was listed.

It was shown, that average weight of Heviz-Gambusia is up to 100% higher than that of species found in Trieste. This weight difference results from an increased growth rate in the first eleven weeks of development.

Furthermore the Hungarian fish reach sexual maturity on average 30 days earlier. The minimum time until gonopodium growth begun was 28 days for the Hungarian fish and 91 for the Italian. Also the females from Lake Heviz clearly showed their gravid spot earlier.

In addition, reaching of sexual maturity seems to be related to a certain body weight. For this reason the rapid growing Hungarian *Gambusia* reach sexual maturity much faster than the Italian counterparts.

The increased growth rate and the resulting early reaching of sexual maturity is an adaptation to a high adult mortality rates resulting from high temperatures in Heviz. This characteristic was passed on to the fish in this study under identical conditions.

EINLEITUNG

1. Gambusia Poey, 1854

Hornhechte, Ährenfische und Zahnkärpflinge weisen einen gemeinsamen Ursprung auf, weshalb sie in einer eigenen Ordnung, den Ährenfischartigen oder *Atheriniformes*, zusammengefasst wurden.

Hierbei sind die Zahnkarpfenähnlichen (*Cyprinodontiformes*) Fische von meist nur wenigen Zentimetern Länge und über den gesamten Globus in tropischen bis gemäßigten Breiten verteilt. Nur eine Rückenflosse, eine siebenstrahlige, bauchständige Bauchflosse, das Fehlen von Stachelstrahlen, kleine Zähnchen tragende Kiefer sowie der allein vom Prämaxillare gebildete obere Mundrand zeichnen diese aus.

Bis auf wenige Ausnahmen, zum Beispiel der Familie der *Cyprinodontidae*, den Eierlegenden Zahnkarpfen, sind der Großteil der Familien der Zahnkarpfenähnlichen lebendgebärend (DECKERT und DECKERT 2000).

Die Vorfahren der viviparen Fischfamilien stammen aus den tropischen Meeren, wo noch heute weitläufige Verwandte der Lebendgebärenden wie Ährenfische und Hornhechte vorkommen. Im Laufe von Millionen Jahren besiedelten die Vorläufer nahe Küstenregionen Mittel- und Südamerikas sowie des indo-malaiischen Archipels Asiens. Dort lebten sie vorwiegend in den ausgedehnten Mangrovensümpfen. Die Stütz- und Atemwurzeln boten ihnen und ihren Jungen den notwendigen Schutz und genügend Nahrung. Das hat sich teilweise bis heute nicht verändert und derartige Biotope findet man heute zum Beispiel in Florida und Panama. In diesen Habitaten entwickelten sie die für sie typische Lebensweise. Noch heute sind viele Arten an Meer- oder Brackwasser umzugewöhnen (MEYER 1985).

Über 800 Arten zählen die Zahnkärpflinge, 300 davon fallen auf die Familie der *Poeciliidae* (WESTHEIDE und RIEGER 2004).

Gambusia ist neben *Poecilia* die umfangreichste Gattung der *Poeciliidae*, den lebendgebärenden Zahnkarpfen. Ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet erstreckt sich vom Südosten Nordamerikas über das mittelamerikanische Festland bis nach Panama und auf die Inseln des amerikanischen Mittelmeeres (STALLKNECHT 2000).

Darüber hinaus wurden verschiedene Gambusenarten von britischen Kolonialherren in Afrika und Asien zur Moskitobekämpfung ausgesetzt, woher auch die Bezeichnung "Moskitofische" für Gambusen herzuleiten ist. Möglich war das durch die große Anpassungsfähigkeit dieser Fische. Man findet sie in kühlen, sauerstoffreichen Bergbächen der Andenausläufer ebenso

wie im 35 ℃ warmen Amazonasausläufer des Tieflandes (KEMPKES 1999). Erstmals verwendet wurde der Gattungsname *Gambusia* in der Erstbeschreibung von *Gambusia* punctata und *Gambusia* puncticulata von F. Poey. Die erste Gambusenart, *Gambusia* melapleura (Gosse 1851), wurde von P. H. Gosse in seiner Arbeit "a naturalist's sojourn in Jamaica" beschrieben.

Gambusia leitet sich von dem kubanischen Wort für unbedeutend, gambusino, ab. Erstmals gelangte 1898 ein Vertreter der Gattung *Gambusia* nach Europa. O. Eggeling brachte *Gambusia affinis holbrooki* in europäische Aquarien.

Die Gattung Gambusia umfasst nach ROSEN & BAILEY (1963) 34 Arten (MEYER 1985).

Systematisch werden die Gambusen folgendermaßen eingeteilt (nach WESTHEIDE und RIEGER 2004):

Osteognathostomata ("Knochenfische im weiteren Sinn")

Actinopterygii (Strahlenflosser)

Teleostei ("Knochenfische im engeren Sinn")

Atherinomorpha

Ordnung Cyprinodontiformes (Zahnkärpflinge / Zahnkarpfenähnliche)

Familie Poeciliidae (lebendgebärende Zahnkarpfen)

Gattung Gambusia

2. *Gambusia holbrooki* Girard, 1859 – Östlicher Moskitofisch, Moskitokärpfling

2.1. Verbreitung und Unterarten

In seiner natürlichen Verbreitung findet man den Koboldkärpfling von New Jersey bis Florida, also der Ostküste der Vereinigten Staaten (Abb. 1). Außerdem wurde diese Art weltweit zur Mückenbekämpfung ausgesetzt (MEYER 1985). Diese beiden Eigenschaften führten zu dem in älterer Literatur gebräuchlichen Namen Östlicher Moskitofisch.

Wegen seines Nahrungsspektrums einerseits, seiner ökologischen Toleranz und hohen Vermehrungsrate andererseits, galt dieser Fisch als fast ideales Mittel zur Bekämpfung von Stechmücken und damit der Malaria. Die künstliche Verfrachtung über den gesamten Globus führte dazu, dass der Koboldkärpfling als der am weitesten verbreitete Süßwasserfisch der Welt gilt. Die Schattenseite hiervon ist die Verdrängung bodenständiger Kleinfische, die eine

ähnliche ökologische Nische besetzen. Dieser Prozess wird weltweit beobachtet und etliche Arten sind dadurch schon erloschen (GERSTMEIER und ROMIG 2003).

Neben *Gambusia holbrooki* gehört auch *Gambusia affinis* zu jenen Gambusen, die zur Bekämpfung der Malaria weltweit ausgesetzt wurden. Nach GÄRTNER (1981) wurden bei Fang und Ansiedlung die ichthyologischen Kriterien außer Acht gelassen. Die beauftragten Fänger fischten die Heimatgewässer dieser beiden Arten systematisch ab. Durch den anschließenden Massentransport war eine qualifizierte Trennung weder vorgesehen noch möglich. Das führte laut GÄRTNER dazu, dass in allen Fremdgewässern, in denen diese Arten nicht ursprünglich beheimatet waren, ein Bastardgemisch schwimmt, mit mehr oder weniger Eigenschaften der Elternarten. Hierbei setzte sich einerseits die Einfarbigkeit durch, andererseits kam es auch bei der Flossenformel zu Veränderungen. Daher sei meist keine eindeutige Zuordnung zu einer Art möglich.

Nach verschiedenen neueren Arbeiten über *Gambusia holbrooki* und *Gambusia affinis* in Europa ist aber demnach eine Trennung möglich und daher die Bastardisierung nicht oder in nur geringem Ausmaß erfolgt. Möglicherweise hat Aufgrund der getrennten Vorkommen in ihren Heimatgebieten keine Durchmischung beim Transport stattgefunden, da sie deshalb auch nicht gemeinsam gefangen wurden.

Paul VEENVLIET (2007) führte eine Studie für Slowenien durch, in der er die Artzugehörigkeit der dortigen Gambusenpopulationen untersuchte. Er kam zu dem Ergebnis, dass entgegen der Literatur nicht *Gambusia affinis* sondern *Gambusia holbrooki* im Mittelmeerraum ausgesetzt wurde. Zwar war ein männliches Tier dabei, welches Merkmale beider Arten aufwies, doch vermutet VEENVLIET, dass es sich hier um intraspezifische Variationen handelt.

Schließlich kommen VIDAL und BERTHOU (2009) in ihrer Studie "Origin and genetic diversity of mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) introduced to Europe" zum Schluss, dass es sich bei allen in Europa ausgesetzten Gambusen um *G. holbrooki* handelt.

Sie untersuchten die genetische Diversität der in Europa angesiedelten Gambusen. Darüberhinaus zeigten sie, dass *G. holbrooki* in Europa eine geringere genetische Vielfalt aufweist als in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet in Amerika.

Weiters ist zu erwähnen, dass in der Vergangenheit *Gambusia holbrooki* nicht als eine eigene Art, sondern neben *Gambusia affinis affinis* als zweite Unterart geführt wurde, als *Gambusia affinis holbrooki*. Mittlerweile haben aber mehrere Untersuchungen die Eigenständigkeit als Art mehrfach unterstrichen.

Michael KEMPKES (2008) fasst die Chronologie der Einbürgerung von *Gambusia* in Europa zusammen. Demnach wurden 1921 die ersten Gambusen zur Bekämpfung der

Malariamücken nach Europa gebracht. In Italien ist die Ausbürgerung zunächst gescheitert. In Spanien konnte dieser kleine Fisch allerdings in großen Mengen nachgezüchtet und in Folge auch in Italien erfolgreich ausgesetzt werden. 1924 folgten Korsika und die größeren Adriainseln, 1928 Südfrankreich und Griechenland. Kurz darauf wurden diese Tiere auch in Österreich und Deutschland ausgesetzt, doch schon nach dem 1. Winter waren diese Populationen ausgelöscht. In Südamerika, Afrika, Asien und Australien war man hingegen großteils erfolgreich.

Nach NÁJERA ANGULO (1944) wurden 1921 lediglich 12 Tiere in Spanien eingeführt. Im darauffolgenden Jahr gelang es, 200 Jungtiere aufzuziehen und diese wurden schließlich nach Italien verfrachtet und bildeten die Basis zur Verbreitung in Europa (ARTOM 1924).



Abbildung 1: Natürliche Verbreitung von Gambusia holbrooki an der Ostküste der USA ([1])

2.2. Geschlechtsdimorphismus

Das Begattungsorgan der Gambusenmännchen ist das Gonopodium. Dieses bildet sich nach Eintritt der Geschlechtsreife aus der Afterflosse, genauer aus dem dritten, vierten und fünften Flossenstrahl. An dieser Struktur kann man Klauen, Haken, innere und äußere Zähne sowie Dornen erkennen, die für eine erfolgreiche Begattung notwendig sind. Bewegt wird das gut mit Blut versorgte Organ mit Hilfe der Wirbelsäule, die über mehrere spezielle Bildungen mit diesem in Verbindung steht (MEYER 1985).

Dieser innere Stützapparat gliedert sich in einen axialen, also von den beteiligten Wirbeln und ihren Fortsätzen gebildeten, sowie in einen appendikulären Teil, der sich aus Knochen des Rippenbereiches bildet. Diese Ausbildungen sind gattungstypisch und darauf begründet das von ROSEN und BAILEY 1963 veröffentlichte System der *Poeciliidae*.

Das Gonopodium ist gattungs-, meist sogar artspezifisch ausgebildet.

Das äußere Geschlechtsorgan der Weibchen ist eine einfache Öffnung, die sich unmittelbar vor der Afterflosse befindet. Sie ist teilweise mit Haut überwachsen und von mehreren Schuppen bedeckt (MEYER 1985).

Männchen werden etwa 25 mm lang und bleiben dabei schlank. Nach Erreichen der Geschlechtsreife wachsen diese, im Gegensatz zu den Weibchen, nicht mehr weiter (VONDRACEK et.al. 1988).

Weibchen hingegen erreichen eine Gesamtlänge von bis zu 6 cm und weisen einen im Vergleich zum Männchen plumperen Körperbau auf. Außerdem besitzen sie einen großen schwarz-braunen Trächtigkeitsfleck (MEYER 1985).

In Abbildung 2 ist oben eine weibliche Gambuse ohne Trächtigkeitsfleck und darunter ein männliches Tier mit abgespreiztem Gonopodium zu sehen.



Abbildung 2: Gambusia holbrooki, Weibchen (oben) und Männchen

2.3. Ökologie

Arten der Gattung *Gambusia* sind in allen denkbaren Gewässertypen anzutreffen: in Rinnsale, Bäche, Flüsse, Ströme, Tümpel, Weiher und Seen sowie in Brack- und Meerwasser. Selbst stark veralgte Biotope, von vielen anderen Fischarten gemieden, werden von Gambusen besiedelt. Die meisten Arten werden in weichem bis mittelhartem Wasser angetroffen. Vorwiegend halten sich Lebendgebärende in nicht zu tiefem Wasser auf und werden daher allgemein als Oberflächenfische bezeichnet. In Gewässern mit üppigem Pflanzenbewuchs werden alle Bereiche des Lebensraumes belebt. Hingegen halten sich Tiere, die ein kaum verkrautetes Biotop bewohnen, immer in Bodennähe auf. Dort finden sie und ihre Brut zwischen den Steinen Schutz (MEYER 1985).

Die erträglichen Wassertemperaturen liegen zwischen dem Minimum von 4℃ und dem Maximum von 37℃. Der Sauerstoffgehalt des Wassers ist nur von untergeordneter

Bedeutung. Mit der breiten und flachen Mundspalte sind sie im Stande, die oberste, weniger als 1mm dicke Wasserschicht, in der sich durch Diffusion immer genügend Sauerstoff gelöst hat, zu nutzen (GERSTMEIER und ROMIG 2003).

Wahrscheinlich ist die hohe thermische Toleranz von *G. holbrooki* einer der wichtigsten Eigenschaften, die diese Art so erfolgreich bei der Besiedelung neuer Habitate macht (ARTHINGTON und LLOYD 1989).

Individuendichte und Biotopgemeinschaft unterliegen oft starken Schwankungen. Durch Überschwemmungen bei Hochwasser werden die Tiere über große Gebiete verfrachtet und können so neue Gewässer besiedeln. Andererseits können so auch natürliche Feinde neue Jagdgründe erschließen.

Bei Niedrigwasser hingegen konzentrieren sie sich auf engstem Raum und sind damit einem starken Selektionsdruck ausgesetzt (MEYER 1985).

2.3.1. Nahrung

Gambusen ernähren sich überwiegend karnivor, hauptsächlich Invertebraten, Fische inklusive deren Eier und Larven, und nur manchmal Algen (MILLER 2005).

Im Aquarium werden allerlei Frostfutter wie schwarze, rote und weiße Mückenlarven, Daphnien und Artemien jeder Größe gerne angenommen. Aber auch Flockenfutter wird zu keiner Zeit verschmäht. Neugeborene nehmen von Anfang an frisch geschlüpfte Artemianauplien, *Daphnia moina* etc. und fein geriebenes Flockenfutter an. Auch wenn Flockenfutter gerne genommen wird, sollte der Speiseplan möglichst abwechslungsreich sein. Besonders bei trächtigen Weibchen ist dies zu beachten, da sie sonst einen besonderen Heißhunger auf die Jungbrut entwickeln. Kräftiges Lebendfutter schafft hier etwas Abhilfe (GÄRTNER 1981).

Das breite Nahrungsspektrum ist ein weiterer Grund für den weltweiten Erfolg der Mosquitofische. Doch scheinen sie nicht immer zu wissen, wie ihr deutscher Name lautet. Sehr oft bevorzugen sie anstatt Stechmückenlarven andere Insekten oder Krebstiere, die vielleicht ihrerseits Mückenlarven verzehren. Dadurch wird die Effektivität dieses Fischchens zur Mückenkontrolle in Frage gestellt. Zusätzlich verschmähen sie auch nicht die Eier und Larven heimischer Fisch- und Froscharten und treten so in starke Konkurrenz zu den betroffenen Arten (AARN und UNMACK 2007).

2.3.2. Fortpflanzung

Mosquitofische weisen einen der größten Temperaturbereiche hinsichtlich der Fortpflanzung unter den ektothermen Tieren auf. Sie pflanzen sich bei Temperaturen zwischen 18℃ und 34℃ fort, Männchen vollführen sogar zwischen 14℃ und 34℃ Paarungsversuche (WILSON und JOHNSTON 2004).

Viviparie

Eine besondere Form der Brutpflege stellt die Viviparie dar. Innerhalb der Schädeltiere hat sie sich mehrmals unabhängig voneinander entwickelt, meist als Anpassung an extreme Umweltbedingungen.

Viviparie ist bei 54 Familien innerhalb der Knorpel- und Knochenfischen nachgewiesen. Dabei sind von den ca. 600 Arten der *Chondrichthyes* 420 lebendgebärend, hingegen von den über 18000 Arten der *Osteichthyes* nur 510 (MEYER 1985).

Die Vorteile der Viviparie liegen auf der Hand: Im Gegensatz zu Fischeiern, die bis zum Schlupf ständig der Gefahr von Laichräubern ausgesetzt sind, kann sich die Brut der Lebendgebärenden sofort nach der Geburt ihren Feinden durch Verbergen in Spalten, Pflanzendickichte und Algenteppichen entziehen. Aufgrund der höheren Überlebensrate ist die Anzahl der Jungtiere im Vergleich zu Eierlegenden, deren Zahl in die Millionen gehen kann, gering (RIEHL und BAENSCH 1991).

Sexualzyklus

Nach dem Erreichen der Geschlechtsreife bringen lebendgebärende Zahnkarpfenweibchen zyklisch Jungtiere hervor. Der Abstand von Wurf zu Wurf beträgt zwischen 28 und 32 Tage, manchmal auch bis zu 35. Wildfangweibchen stellen sich mitunter aber nie auf einen Rhythmus mit exakten Abständen ein. Deren weiblichen Nachkommen hingegen werfen unter Aquariumsbedingungen meist in regelmäßiger Abfolge, wobei allerdings die Wurfabstände trotzdem variieren können.

Abweichungen vom Wurfrhythmus können durch zu kühle Temperaturen, Wasserwechsel, einseitige Fütterung und anderen Störungen bei der Hälterung hervorgerufen werden. Hierbei darf der Wurfabstand nicht mit der Trächtigkeitsdauer verwechselt werden. Trächtigkeit setzt mit der Befruchtung der Eier ein und endet mit der Geburt. Allerdings kann der Abstand von der Geburt zur nächsten Ovulation durch veränderte Faktoren bei der Haltung sich ändern und damit auch der Wurfabstand (STALLKNECHT 2000).

Fruchtbarkeit

Gambusenweibchen sind in der Lage, auch ohne männliches zutun, nach einer Paarung mehrmals zu gebären. Die Spermatozoen werden entweder direkt zur Befruchtung weitergeleitet, oder in Falten der Eileiter gespeichert, wo sie bis zu einem halben Jahr oder länger befruchtungsfähig bleiben (MEYER 1985).

Je nach Alter der Weibchen liegt die Anzahl der Würfe zwischen 2 und 6 pro Jahr. Die Zahl der Jungen pro Wurf schwankt meist zwischen 10 und 60. Das Geschlechterverhältnis liegt meist zu Gunsten der Männchen (MEYER 1985).

Nach MILLER (2005) können Gambusenweibchen bis zu 300 Embryos beinhalten und bereits mit einem Alter von 6 Wochen trächtig werden. Damit ergeben sich bei einer Tragzeit von 3 bis 4 Wochen und bei warmen Temperaturen sowie langer Beleuchtungszeit viele Generationen in einem Jahr.

In Aquarienhaltung gebären Wildfanggambusen gesunde Jungtiere, während Nachzuchttiere häufig unterentwickelte Embryonen im Dottersackstadium abstoßen. Möglicherweise sind Fütterungsfehler hierfür die Ursache (STALLKNECHT 2000).

2.3.3. Geburt und Entwicklung der Jungtiere

Nach MEYER (1985) ist die Entwicklung der Eier beinahe aller *Poeciliinae*-Vertreter dem "Herzbeuteltyp" zuzuschreiben. Dabei erfolgt über Zotten von Amnion und Chorion ein Stoffaustausch zwischen Muttertier und Embryo.

Das überwiegend aus dem Dottersack ernährte Ei platzt kurz vor der Geburt und gibt das Jungtier frei. Wird die Entwicklung gestört, werden die Jungen noch unterentwickelt geboren. Das Muttertier kann aber auch, durch Hormone gesteuert, eine Diapause einlegen oder, wenn beispielsweise die Wasserqualität unzureichend ist, fertig ausgebildete Junge zurückhalten. Dies kann aber unter Umständen zum Absterben im Mutterleib führen, was wiederum das Alttier bedroht (MEYER 1985).

Bei normalen Bedingungen werfen Gambusen meist in den frühen Morgenstunden. Hierfür ziehen sie sich an einen geschützten Ort zurück und vertreiben Männchen und andere Fische. Unmittelbar vor der Geburt verharrt das Weibchen einige Sekunden in seiner Position und drückt den Körper ventral durch. Der dabei entstehende Druck zerreißt die Eihülle und das Junge erscheint mit dem Schwanz voran. Danach können einige Sekunden bis Minuten vergehen, ehe ein zweites Durchbiegen oder ein krampfartiges seitliches Verkrümmen den Jungfisch endgültig freigibt (STALLKNECHT 2000).

Nach MEYER (1985) sind die Fische bei der Geburt etwa 6 mm lang.

Unmittelbar nach der Geburt ist das Gambusenjunge nicht schwimmfähig. Regungslos sinkt es zu Boden bis es diesen erreicht oder schon vorher an Blättern oder anderem hängenbleibt. Kurz darauf versuchen sie aber unter großen Anstrengungen die Wasseroberfläche zu erreichen. Das fällt ihnen so schwer, da ihre Schwimmblase noch nicht gefüllt ist. Die dabei ausgeführten, sprunghaften Bewegungen erwecken bei der Mutter das Beutefangverhalten, welches, wenn das Junge nicht wieder regungslos verharrt oder im Dickicht verschwindet bzw. das Alttier mit der Geburt seiner Geschwister beschäftigt ist, sein Verhängnis wird. Bis zur vollständigen Füllung seiner Schwimmblase vergehen 40 bis 100 Minuten. Danach schwimmen sie wie die Adulten und diese stellen ihnen dann auch nicht mehr nach (STALLKNECHT 2000).

Nach ungefähr vier Wochen sind die Kleinen zwischen 1,5 und 2 cm groß und bei den meisten ist das Geschlecht schon zu bestimmen (STALLKNECHT 2000).

2.3.4. Verhalten

Lebendgebärende Zahnkarpfen sind weder Einzelgänger noch Schwarmfische. Sie leben in lockeren Gruppen, wobei aber eine Hierarchie erkennbar ist. Die stärkeren Männchen setzen sich gegenüber den schwächeren durch und dominieren innerhalb der Gruppe. Geschlechtsreife, dominante Männchen versuchen ständig, mit paarungsbereiten Weibchen zu kopulieren, wenn sie nicht gerade Kontrahenten vertreiben.

Weibliche Tiere zeigen erst unmittelbar vor dem Wurftermin ein geändertes Verhalten. Sie sondern sich von der Gruppe ab und suchen einen ruhigen, geschützten Ort auf. Jetzt erst beginnen sie, gegenüber anderen Weibchen, Männchen der eigenen Art sowie anderen Fischen bei deren Annäherung aggressiv zu reagieren und diese zu verbeißen.

Heranwachsende, noch undifferenzierte Gruppenmitglieder begleiten meist die nach Futter suchenden Weibchen.

Da die Gruppe ständig nach Nahrung suchend umher schwimmt, stellt der von der Gruppe eingenommene Raum ihr Revier dar. Nur noch nicht vollständig ausgefärbte, und damit den weiblichen Tieren ähnelnde Männchen, werden von den dominanten Männchen geduldet. Je größer die Gruppe wird, umso mehr sind diese damit beschäftigt, die heranwachsenden Männchen, die sich ihrerseits untereinander ausmachen, wer der Stärkste ist, ständig zu vertreiben, und so bleibt ihnen kaum mehr Zeit, sich mit einem Weibchen zu paaren. Hingegen gelingt es immer wieder einem Jungmännchen, während der Platzhirsch wieder einmal seine Position klar machen muss, sich einem Weibchen zu nähern und sich mit diesem zu paaren (STALLKNECHT 2000).

2.3.5. Beobachtung im natürlichen Lebensraum

Wie bereits erwähnt, bevölkern Gambusen beinahe alle Lebensräume, von Rinnsalen über Flüsse und Ströme bis zu Weihern und Seen. Manche Gambusenarten vertragen sogar stark schwefelhaltige Gewässer. Je nachdem, wie stark das Biotop bewachsen ist, findet man die Fische zwischen den Pflanzen bevorzugt in den oberen Wasserschichten oder, wenn kaum oder gar keine Bepflanzung vorhanden ist, im Bodenbereich zwischen den Steinen oder im Uferbereich unter der überstehender Böschung und dem Wurzelgeflecht der Ufervegetation. Die Beobachtung im natürlichen Lebensraum gestaltet sich als schwierig und gelingt am besten in ruhigen, geschützten Zonen. Dies sind jene Stellen, die von den Alttieren gewöhnlich zum Werfen aufgesucht werden. Am Ufer sind Fische von der Größe der Neugeborenen bis zu Halbwüchsigen zu finden. Die Kleinsten halten sich vorwiegend in dichten und unterschiedlich großen Schwärmen auf. Mit zunehmender Größe formieren sie sich zu aufgelockerten Gruppen. Balz und Paarung ereignen sich hingegen in mittleren bis tieferen Zonen.

Populationsdichte und –größe sind abhängig von dem vorherrschenden Gewässertyp, Jahreszeit und Wetter. Bei Hochwasser werden die Fische über weite Strecken verfrachtet und können so neue Habitate besiedeln. Bei Niedrigwasser konzentrieren sich die Tiere zunehmend auf engstem Raum, wodurch der auf sie herrschende Selektionsdruck steigt. Durch Hochwässer können auch größere Fische, die Gambusen fressen, in deren, vormals feindfreien Biotop, eindringen und diese stark dezimieren. (MEYER 1985).

2.3.6. Gefahren der anthropogenen Faunenverfälschung

Seit jeher kommt es, verursacht durch den Menschen, zur Faunenverfälschung durch Einführung neuer Arten in ein bestehendes Biotop. Meist wollte man dadurch den eingeschränkten Speiseplan erweitern. In jüngerer Zeit wurden Neozoen aber auch eingesetzt, um Ungleichgewichte in der Natur, hervorgerufen durch Monokultur, Einsatz von Pestiziden, Dünger, usw. zu beseitigen oder zumindest abzuschwächen. Oder um andere Neozoen, die zu Nahrungs- oder Jagdzwecken eingebürgert wurden, zu dezimieren oder auszurotten, da sie zu einer Plage geworden sind. Beispiele hierfür gibt es zahlreiche, etwa die Kaninchen und die Agakröte in Australien, der Fuchskusu in Neuseeland, die Kamtschatka-Riesenkrabbe in den Meeren Nordeuropas oder der Signalkrebs in Mitteleuropa. Auch aus Aquarien entkommene oder mutwillig ausgesetzte Tiere und Pflanzen wie die Grünalge Caulerpa taxifolia im Mittelmeer, die Schmuckschildkröten in den Auwäldern Süd- und Mitteleuropas oder der aus Farmen von "Naturschützern" entlassene Amerikanische Nerz richten große Schäden an der heimischen Natur an. Und die Liste lässt sich beinahe beliebig verlängern. Aber es gibt auch solche, die nur geringe Auswirkungen

auf die einheimische Fauna haben. Der Fasan, *Phasianus colchicus*, ursprünglich im Kaukasus, Armurgebiet und Burma beheimatet, wurde im 17. Jahrhundert in Europa als Jagdwild ausgesetzt und hat sich gut in die autochthone Fauna eingefügt.

KEMPKES (1998) berichtet von einer positiven Wirkung der Gambusen, ohne deren Einsatz der Bau des Panamakanals wegen der Mücken gescheitert wäre.

Und RIEHL und BAENSCH (1991) schreiben noch 1991 über die unschätzbaren Dienste von Lebendgebärenden im Kampf gegen Malariamücken. Die WHO setzte damals noch Gambusen und Guppies in Trinkwasserreservoire, Brunnen und zahlreichen anderen stehenden Gewässern in tropischen und subtropischen Ländern ein.

In Gebieten, wo durch Mücken Krankheiten übertragen werden, lokale Fische aber nicht zur Mosquitobekämpfung geeignet sind, beispielsweise in den urbanen Regionen Thailands oder Venezuelas, stellen Poeciliidae, wie Guppys und Gambusen, auch heute noch eine der wenigen Bekämpfungsmöglichkeiten dar. Diese Arten sind an stehende Gewässer angepasst und halten sich vorzugsweise knapp unter der Wasseroberfläche auf, wo sie die sauerstoffreiche Oberflächenschicht nutzen. Bis jetzt unklar ist die Effektivität der Gambusen zur Mückenkontrolle. Möglicherweise werden andere Beutetiere bevorzugt, die selbst zur Regulation der Mückenlarvenpopulation beitragen. Weiters besitzen sie keine embryonale Diapause, wie sie manche Killifische haben. Daher sterben sie in saisonalen Gewässern ohne wiederholte Ansiedlung aus und ein wesentlicher Teil der Mücken lebt in Baumhöhlen, Traktorspuren usw., wo sie vor räuberischen Vertebraten ohnehin sicher sind. Des Weiteren konkurrieren sie mit heimischen Fisch- und Froscharten durch Jagd auf deren Eier und Larven. Die beste Lösung zur Mückenbekämpfung wäre es, einen anspruchslosen einheimischen Fisch zu verwenden, der sich in dem betroffenen Gewässer fortpflanzen kann. In einem Fischgewässer findet sich kaum eine Larve einer Mücke. Meist findet man in der unmittelbaren Umgebung einen geeigneten Kandidaten (AARN und UNMACK 2007).

GLOVER (1989) stellte einen Rückgang von *Chlamydogobius eremius* und *Leiopotherapon unicolor*, zwei endemischen Fischarten in Südaustralien, hervorgerufen durch Gambusen, fest. IVANTSOFF und AARN (1999) wiederum wiesen eine starke Bejagung von Eiern und Larven verschiedener Regenbogenfischarten in New South Wales nach. Auch aus Nordamerika zeigen sich Probleme durch nicht einheimische Gambusen. *Poeciliopsis o. occidentalis*, ein Lebendgebärender, ist in seinem ursprünglichen Verbreitungsgebiet fast vollständig ausgerottet. Nur noch in wenigen Gebieten, in denen es keine Gambusen gibt sowie in einigen Quellen, wo aus noch unbekannten Gründen eine Koexistenz möglich ist, kommt diese Art vor (MINCKLEY et. al. 1991).

In Südkalifornien ist die Verbreitung von Gambusen sogar amtlich, wie DIAMOND (1996) feststellte. Zitat: "Ich rief beim LA County Distrikt (Abteilung westvector control) an und erfuhr von einem Mitarbeiter: Ja, sie würden mir Moskitofische geben; nein, es entstünden keine Kosten; nein, ich müsste mich nicht ausweisen, kein Formular ausfüllen oder angeben, was ich mit den Tieren anfangen wolle; nein die Tiere sind harmlos und bergen keine Risiken, auf die ich achten müsste; ja, ich könne gerne 100 Stück haben."

Der weltweite Erfolg von *Gambusia holbrooki* und *Gambusia affinis* lassen sich unter anderem auch maßgeblich auf deren Verhalten zurückführen. REHAGE und SIH (2004) untersuchten vier *Gambusia*-Arten auf den Invasionserfolg im Zusammenhang mit deren Kühnheit. Mut ist demzufolge ein nicht zu unterschätzender Vorteil bei der Besiedelung neuer Areale, besonders in einem invasiven Kontext. Diese beiden Arten sind bei weitem kühner in der Erkundung neuer Habitate als andere Gambusenarten und diesen und anderen, autochthonen Arten daher oft überlegen. Sie sind eher bereit, in unbekanntes Terrain zu schwimmen, tun dies früher und schwimmen dabei weiter. Nicht umsonst zählen diese beiden Mosquitofischarten zu den 100 schlimmsten invasiven Arten weltweit (ISSG 2000).

2.3.7. Möglichkeiten der Gambusenkontrolle

Es gibt zahlreiche Beweise, dass endemische Arten in Australien, Neuseeland und Nordamerika durch Gambusen in ihrem Fortbestand gefährdet sind. Daher ist es notwendig, eine Strategie zur Kontrolle der bereits etablierten *Gambusia*-Populationen außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes zu entwickeln. Eine komplette Ausrottung ist aber realistischer Weise kaum möglich, vielleicht auch gar nicht wünschenswert.

Ist *Gambusia* in das Ökosystem voll integriert, könnte dessen vollständige Ausrottung eine Störung verursachen, die die verbliebene Fauna stresst. Ein Beispiel hierfür ist die Kaninchenplage in Australien. Hier wird befürchtet, dass durch deren Ausrottung die Katzen und Füchse vermehrt auf die einheimische Tierwelt Jagd machen.

Bei biologischen Bekämpfungsstrategien ist immer eine sorgsame Abwägung der Vor- und Nachteile für endemische oder domestizierte Arten von Nöten. Die verschiedenen Verfahren unterscheiden sich hinsichtlich Pathogenität sowie der Spezifität gegenüber den Zielwirten. Eine Änderung der Pathogenität ist durch eine selektive Aufnahme im Wirt möglich, die Spezifität ist in der Regel nicht abänderbar (AARN und UNMACK 2007).

So gibt es nach PERLMUTTER und POTTER (1987) einen Retrovirus, der bei Poeciliiden mit Hautkrebsbildung assoziiert ist. Die Möglichkeit, dass dieser Virus die Artbarriere

überwindet, wie Beispielsweise der HI-Virus von Affen auf den Menschen in den 60er Jahren des 20. Jahrhunderts, lässt diese Bekämpfungsmethode in den Hintergrund treten.

Bakterielle und Pilzerkrankungen sind nicht wirtsspezifisch und außerdem meist nur bei geschwächten Tieren pathogen (AARN und UNMACK 2007).

ARTHINGTON und LLOYD (1989) haben 23 Parasitenarten für *Gambusia holbrooki* nachgewiesen, deren Auswirkungen sowie Verwendbarkeit zur Gambusenkontrolle wurde bisher aber kaum untersucht.

Daher ist eine biologische Populationskontrolle aus heutiger Sicht nicht möglich. Fischkrankheiten sind allerdings allgemein ziemlich schlecht erforscht.

Auch wurde meist nur die erfolgreiche Einbürgerung dieser Fischart genauer bearbeitet, die Gründe für das Scheitern der Neuansiedelung sind kaum publiziert oder untersucht worden (AARN und UNMACK 2007).

3. Einfluss der Temperatur auf den Organismus

Hinsichtlich der Verbreitung vieler Fischarten ist die Temperatur ein limitierender Faktor. Generell gilt die Umgebungstemperatur als der wichtigste, das Wachstum von Fischen beeinflussende physiologische Faktor (ALLEN 1985).

Dieser Umstand gilt vor allem für Gebiete mit großen jahreszeitlichen Unterschieden in Luftund Wassertemperaturen (BROWN 1946).

Diese saisonalen Schwankungen in der Wassertemperatur machen es daher notwendig, dass biochemische und physiologische Systeme den Einfluss der Temperatur auf die Stoffwechselphysiologie des Fisches modulieren (WOOTTON 1998).

3.1. Präferenztemperatur und Temperaturtoleranz

Können sich Fische frei in einem Areal mit verschiedenen Temperaturen bewegen, werden sie sich am häufigsten in jenem Bereich aufhalten, der ihrer bevorzugten Temperatur, der Präferenztemperatur, entspricht (ALABASTER und LLOYD 1981). So werden sie einerseits in geeignete Habitate geführt, andererseits optimieren sie damit durch entsprechende Thermoregulation ihre physiologischen Prozesse (REYNOLDS und CASTERLIN 1976).

Darüberhinaus besitzt jede Fischart einen charakteristischen Toleranzbereich, durch eine untere (CTMin) und eine obere (CTMax) letale Temperatur begrenzt (ELLIOT 1981).

BRITTON (2005) ermittelte für *Gambusia affinis* einen CTMax-Wert von 42,1 ℃ für Männchen und 42,5 ℃ für Weibchen.

HART (1952) stellte einen Zusammenhang zwischen der Temperatur, an der die Tiere angepasst waren und der minimal und maximal erträglichen Temperatur her. Die obere letale Temperatur (OLT) für an 15 °C angepasste *Gambusia affinis* lag bei 35,4 °C, die untere (ULT) bei 1,5 °C. Bei 20 °C lag der OLT-Wert bei 37,3 °C und ULT bei 5,5 °C und schließlich bei an 35 °C angepasste betrug OLT 37,3 °C und ULT 15,5 °C.

MEFFE et. al. (1995) zeigten in einer Studie, dass *G. holbrooki* von verschiedenen Populationen unterschiedliche Toleranzen hinsichtlich höheren Temperaturen zeigen und dass diese Unterschiede dem Grad der Heterozygotie der jeweiligen Population zuzuschreiben ist. Dieser und anderen Arbeiten zu Folge ist die Temperaturtoleranz eine genetisch determinierte Eigenschaft der Fische. Der Selektionsdruck, den die lokalen Temperaturverhältnisse vorgeben, bewirkt also die Expression bestimmter Gene und ermöglicht so ein Überleben unter diesen Bedingungen (BELL 2006).

Auch AYALA et. al. (2001) stellen einen Zusammenhang zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit und dem genetischen bzw. geographischen Ursprung einer Population beim europäischen Seebarsch her.

3.2. Einfluss auf den Stoffwechsel

Die Temperatur bestimmt die Löslichkeit von Sauerstoff im Wasser und ist somit ein bestimmender Faktor des Fischstoffwechsels. Sauerstoffgehalt und Temperatur weisen einen gegenläufigen Zusammenhang auf: mit steigender Temperatur sinkt die Sauerstoffkonzentration und umgekehrt. Somit ist mit höherer Temperatur weniger Sauerstoff zur Respiration und damit auch den Stoffwechsel vorhanden als bei niedriger (FRY 1971).

Mit der Temperatur steigt auch die Metabolismusrate. Eine an *Gambusia affinis* durchgeführte Studie ergab, dass eine Erhöhung der Temperatur um 10℃ eine Verdoppelung sowohl des Sauerstoffverbrauches als auch den damit verbundenen Kalorienbedarfs bewirkt (CECH et.al. 1985).

Grundsätzlich wird die, in Form von Futter, aufgenommenen Energiemenge entweder dem anabolen Prozess von Wachstum und Fortpflanzung oder dem katabolen wie körperlichen Erhalt und Aktivität zugeführt (VONDRACEK et.al. 1988).

Eine Einschränkung von Futterangebot sowie der Sauerstoffverfügbarkeit führt dazu, dass jene Temperatur, bei der der Fisch optimal wächst, niedriger ist, als wenn diese beiden Faktoren unlimitiert sind (JOBLING 1996).

CLARKE und FRASER (2004) schließlich sagen, ein Organismus hat bei höheren Umgebungstemperaturen keine andere Möglichkeit, als mehr ATP zu synthetisieren und mehr Sauerstoff zu verbrauchen. Der daraus resultierende höhere Grundstoffwechsel erlaube zudem eine schnellere Anpassung an Umweltveränderungen.

Darüberhinaus stünden dadurch evolutionär mehr Möglichkeiten offen als bei niedrigeren Wassertemperaturen (CLARKE 2003).

3.3. Einfluss auf die Wachstumsgeschwindigkeit

Grundsätzlich steigt die Wachstumsgeschwindigkeit von Fischen mit steigender Temperatur, bis sie schließlich wieder abnimmt, wenn sich die Temperatur dem letalen Maximum nähert (VONDRACEK et.al. 1988).

VONDRACEK et.al. (1988) untersuchten die Wachstumsgeschwindigkeit und Reproduktion von *Gambusia affinis* in Abhängigkeit der Temperatur. Sie stellten fest, dass das spezifische Wachstum bei 20 ℃ bei 1,7 % der Trockenmasse liegt. Bei 25 ℃ bzw. 30 ℃ beträgt dieses bereits 3,1% bzw. 3,4% pro Tag. Mit steigender Temperatur kann mehr Nahrung aufgenommen bzw. diese effizienter verarbeitet werden und die Wachstumsgeschwindigkeit nimmt zu.

3.4. Einfluss auf Reproduktionsalter und -größe

Anpassung an die Temperatur ist bei adulten Tieren im Rahmen der phänotypischen Plastizität möglich, führt nicht zu unveränderlichen physiologischen Eigenschaften und ist daher ein reversibler Prozess. Bei sehr frühen embryonalen Entwicklungsstadien hat die Temperatur jedoch einen irreversiblen Einfluss auf den Phänotyp. Kleine Abweichungen während der Ontogenese führen zu einer abweichenden Entwicklung und damit unwiederbringlichen Veränderung des Phänotyps (JOHNSTON und WILSON 2005).

Der Umfang, in dem auf Veränderungen der Umgebungstemperatur mit reversiblen Anpassungen reagiert werden kann, hängt in entscheidendem Maße davon ab, aus welchen klimatischen Verhältnissen der Fisch stammt. Tiere aus gleichmäßig temperierten Gewässern sind dazu weniger imstande, als solche aus sich zyklisch verändernden (HAMMILL et.al. 2004).

In der Studie von VONDRACEK et.al. (1988) wurde auch der Einfluss der Temperatur auf das Alter, bei dem die erste Fortpflanzung erfolgt, untersucht. Sie kamen zu dem Ergebnis,

dass mit steigender Temperatur die Weibchen früher mit der Reproduktion beginnen. Bei 20 °C waren die Weibchen im Mittel 191 Tage alt, bei 25 °C 76 Tage und bei 30 °C nur noch 56 Tage wenn sie das erste Mal gebaren. Auch ist die Streuung des Alters bei höheren Temperaturen am geringsten. Sie lag bei 30 °C zwischen 48 und 59 Tagen, bei 20 °C bereits zwischen 166 und 224 Tagen. Die am frühsten gebärenden Tiere waren auch die größten. Mit zunehmender Größe investieren Mosquitofische zunehmend mehr des Energieüberschusses in die Reproduktion. Dies gilt für alle Temperaturbereiche, auch wenn bei 20 °C bereits wesentlich kleinere Weibchen in die Fortpflanzung investieren als bei höheren Temperaturen. Diese sind bei der ersten Fortpflanzung um 21% bzw. 30% kleiner verglichen mit jenen bei 25 °C bzw. 30 °C.

Darüberhinaus nimmt mit steigender Temperatur der Abstand zwischen den Würfen ab. Sind es bei 30 ℃ 18,6 Tage, sind es bei 25 ℃ schon 22,6. Für 20 ℃ konnten VONDRACEK et.al. (1988) den durchschnittlichen Wurfabstand nicht berechnen, da zu wenige Weibchen bei diesen Temperaturen sich fortpflanzten.

Die Anzahl der Jungen sowie deren Geburtsgewicht stiegen ebenfalls mit der Temperatur. Die Masse der juvenilen Fische stieg proportional mit dem Körpergewicht des Muttertieres, sowohl bei 25 °C als auch bei 30 °C. Bei 20 °C war kein signifikanter Zusammenhang erkennbar (VONDRACEK et.al. 1988).

STOCKWELL und VINYARD (2000) kommen ebenfalls zu dem Schluss, dass extreme Umweltbedingungen dazu führen, dass sowohl Wachstumsrate und Lebenserwartung sinken und daher Fische in diesen Klimaten dahingehend selektiert werden, sich mit geringerer Größe fortzupflanzen.

Auch bei den Männchen hat die Temperatur einen maßgeblichen Einfluss auf das Reproduktionsalter. VONDRACEK et.al. (1988) dokumentierten, dass bei 50% der Männchen bei 30℃ Wassertemperatur bereits ab einem Alter von 18 Tagen das Gonopodium zu wachsen begann. Bei 20℃ konnte nur bei weniger als der Hälfte der männlichen Tiere bis Ende des Experiments nach 32 Wochen ein Wachstum festgestellt werden.

Die Möglichkeit, den Weibchen zur Paarung zu folgen, sowie die Kopulationsversuche der Männchen, werden ebenfalls stark von der Temperatur beeinflusst. Bei 14℃ wenden sie 50%, bei 26℃ beinahe 95% ihrer Zeit dafür auf. Außerdem ist die Konzentration der Spermien bei an 32℃ akklimatisierten Fischen drei Mal höher als bei an 18℃ angepassten. Dadurch müssen den an höheren Temperaturen gewöhnten Männchen nur ein Drittel der Kopulationen gelingen, um dieselbe Menge an Spermien in den weiblichen Genitaltrakt zu überführen (WILSON und JOHNSTON 2004).

VONDRACEK et.al. (1988) kamen in ihrer Studie über *Gambusia affinis* zu dem Schluss, dass das Alter bei der ersten Fortpflanzung der wichtigste Reproduktionsparameter ist, welcher von Temperatur und Nahrungsangebot abhängt. Dadurch werden die Generationszeiten verkürzt und das Wachstum erhöht. Bei 30 ℃ sind bei unbegrenztem Futterangebot 6,5 Generationen pro Jahr möglich, bei 20 ℃ nur mehr 1,9. Bei höheren Temperaturen reproduzieren Mosquitofische nicht nur früher, sondern sind dabei auch schwerer und damit fruchtbarer. Die durchschnittliche Anzahl von Jungtieren pro Weibchen in den 32 Wochen der Datennahme lag für 20 ℃ bei 16, für 25 ℃ bei 275 und für 30 ℃ bei 425. Zusätzlich steigt mit der Temperatur im Zusammenhang mit dem erhöhten Körpergewicht auch die Überlebensrate der Fischbrut.

Ihre Conclusio ist, dass die Fitness von *Gambusia affinis* bei Temperaturen um die 30 ℃ ein Maximum erreicht, vorausgesetzt, es ist immer genügend Futter für die mit der Temperatur ebenfalls steigenden metabolischen Kosten vorhanden.

3.5. Körpergröße

Die Körpergröße der Neugeborenen ist von dem Muttertier genetisch determiniert (REZNICK 1981). Das Wachstum steigt mit zunehmendem Futterangebot auf ein Maximum bei ad libitum Fütterung. Wie bereits oben erwähnt, wird die Wachstumsgeschwindigkeit neben dem Nahrungsangebot maßgeblich von der Umgebungstemperatur beeinflusst.

4. Artbildung

ENDLER (1986) bemerkt, dass Darwin noch von einem unmerklichen Wandel der Arten ausging, heutige Untersuchungen jedoch zeigen, dass diese Prozesse von den Forschern selbst verfolgt werden können. Ausgerechnet bei den Darwinfinken wurde eine Veränderung der Schnabelgrößen in nur wenigen Generationen nachgewiesen (GRANT 1991). Vielleicht bestes Beispiel sind die Buntbarsche Ostafrikas. Ihre Artenfülle und Evolutionsgeschwindigkeit ist verglichen mit den Finken von Galapagos geradezu unglaublich (QUAMMEN 2001).

Geologische Untersuchungen legen nahe, dass sich der Großteil der Buntbarschfauna des Malawi-Sees, beinahe 1000 Arten, in nur 200 Jahren etablierte (MENTING 2001). Die Geschwindigkeit dieser Artbildungsprozesse steht damit in völligen Gegensatz zu den bisher gängigen Modellen der Evolutionsgeschwindigkeit.

Es gibt zwei grundsätzliche Wege der Artbildung – die sympatrische und die allopatrische Speziation. Bei der sympatrischen Artbildung erfolgt diese in geographisch überlappenden Populationen. Verschiedene Ursachen wie beispielsweise der Wechsel einer wichtigen Ressource haben hierbei eine Fortpflanzungsbarriere zur Folge.

Die zweite Möglichkeit ist die allopatrische Speziation, der Artbildung durch geographische Trennung einer ursprünglich einheitlichen in nunmehr zwei getrennten Populationen. Auf natürlichem Wege können solche Trennungen durch geologische Prozesse wie die Bildung eines Gebirgszuges oder einer Landbrücke entstehen. Steigende oder sinkende Wasserspiegel oder auch die Neubesiedelung von einer Insel sind weitere Beispiele wie sich Populationen aufspalten können. Je kleiner dabei die Population, desto höher die Wahrscheinlichkeit der allopatrischen Artbildung. Denn je kleiner der Genpool, umso mehr wird er sich durch genetische Drift und natürliche Selektion ändern. Hat dies eine Fortpflanzungsbarriere mit der Ursprungspopulation zur Folge, spricht man von einer neuen Art (CAMPBELL und REECE 2003).

Im vorliegenden Fall handelt es sich um den allopatrischen Weg, nur wenige Tiere dieser Art wurden in einem geographisch isolierten Lebensraum ausgesetzt und damit von allen anderen Individuen ihrer Art getrennt. Da somit nur verhältnismäßig wenige Fische eine neue Population begründen, tritt hier der sogenannte Gründer- oder Flaschenhalseffekt auf. Ein in der Ausgangspopulation relativ seltenes Allel kann in der Gründerpopulation mit weitaus höherer Frequenz auftreten, andere seltener werden oder ganz verloren gehen. Der Genpool der neuen Population kann sich somit mehr oder weniger stark von dem der Ausgangspopulation unterscheiden (CAMPBELL und REECE 2003).

Ob sich eine Gründerpopulation in diesem neuen Habitat etablieren kann, hängt, wie neuere Untersuchungen zeigen, mehr von der Fähigkeit auf natürliche Selektion zu reagieren, als auf eine breite physiologische Toleranz oder Plastizität ab (LEE 2002).

Sowohl die natürliche Selektion wie auch genetische Drift können die genetische Struktur von invasiven Arten dahingehend modifizieren, dass sich deren Toleranz der Umwelt gegenüber oder deren Verhalten ändert (LEE 2002).

Auch relativ schwache Selektion, ausgehend von veränderten Umweltbedingungen, kann die Dauer des Artbildungsprozesses dramatisch reduzieren (GAVRILETS 2000). Biologische Invasoren sind daher fundamentale Modelle für schnelle Evolution, natürliche Selektion führt zur raschen Anpassung an neue Umweltbedingungen (REZNICK und GHALAMBOR 2001). Speziation kann also sehr rasch erfolgen, auch als ein einzelnes Ereignis, z. B. durch Polyploidie. Für gewöhnlich jedoch, wird dieser Prozess aber über viele Generationen geschehen (COYNE und ORR 2004).

Es gibt bereits mehrere Studien über die Artbildungsvorgänge bei der Gattung *Gambusia*. STEARNS (1983) fand genetische Veränderungen bei *G. affinis* auf Hawaii, dort vor etwa 70 Jahren angesiedelt. SMITH et.al. (1982) wiederum entdeckten Veränderungen von mehreren Genloci von 70 verschiedenen Fundorten von *G. affinis*, hervorgerufen durch unterschiedliche thermale Bedingungen.

Wie schon unter **3.4. Einfluss auf Reproduktionsalter und –größe** angeführt, sinkt mit steigender Temperatur der Abstand zwischen den Geburten. Damit steigt die Anzahl der möglichen Generationen pro Jahr, ausreichendes Nahrungsangebot vorausgesetzt, von 1,9 bei 20 °C auf 6,5 bei 30 °C. Zusätzlich erhöht sich die Anzahl der Nachkommen pro Wurf sowie deren Größe und damit verbunden sinkt wiederum deren Mortalitätsrate (VONDRACEK et.al. 1988).

All das begünstigt die allopatrische Speziation zweier Populationen in sehr unterschiedlich temperierten Habitaten.

5. Fragestellung

Schon Cäser und seine Nachfolger, einige Päpste und selbst Napoleon versuchten, die Sumpflandschaften Italiens trockenzulegen, scheiterten allerdings an den damals vorhandenen technischen Möglichkeiten.

Bereits Ende des 19.Jahrhunderts gab es Pläne zur großflächigen Bekämpfung der Malaria in Mittel- und Süditalien. Doch erst 1930 ließ Mussolini riesige Sumpfgebiete trockenlegen. Nur wenige Jahre zuvor begann man mit dem Ansiedeln von Gambusen in diesen und anderen Gebieten Europas.

In den 20er-Jahren des 20. Jahrhunderts wurden die ersten Gambusen aus Amerika nach Europa gebracht und in verschiedensten Gewässern ausgesetzt um die Stechmücken in ihrer Anzahl zu dezimieren und so die Gefahr durch Malaria einzudämmen.

Dabei mussten sie sich an die teilweise sehr verschiedenen klimatischen Bedingungen anpassen oder untergehen. Nicht immer ist es ihnen geglückt, vor allem zu tiefe Wintertemperaturen ließen viele Gründerpopulationen scheitern.

Diejenigen, die es aber schafften, mussten in den letzten 90 Jahren mit dem vorherrschenden Klima zurechtkommen und sich mehr oder weniger daran anpassen.

Quer durch vornehmlich Südeuropa hat sich so dieser kleine Fisch etabliert und als neuer Vektor im Kräftegleichgewicht der autochthonen Fauna eingependelt. Nur als Ausnahme von der Regel wird ein solches neues Element das bisherige Gleichgewicht mehr oder weniger ungestört lassen, meist jedoch werden ein oder auch mehrere bodenständige Arten zurückgedrängt oder ganz ausgerottet.

Besitzt dieser kleine Fisch einerseits die Fähigkeit, die unterschiedlichsten Gewässer zu besiedeln, gibt es andererseits in seinem natürlichen Verbreitungsgebiet keine thermalen Quellen. Die künstliche Verfrachtung in solche Habitate stellten damit neue Herausforderungen an diese Art (BERRY et.al. 1980).

G. holbrooki kam auch in den Raum um Triest, wo submediterranes Klima herrscht. Im Winter fallen die Temperaturen hin und wieder unter Null und lassen kleinere Gewässer oberflächlich zufrieren. Die sommerlichen Durchschnittstemperaturen betragen etwa 25 ℃. Auch in Heviz wurden sie ausgesetzt und besiedeln bis heute die dortige Thermalquelle und deren Abflüsse, in denen die Wassertemperatur im Sommer bis zu 37 ℃ beträgt und auch im Winter nie unter 23 ℃ sinkt.

In der vorliegenden Arbeit sollte untersucht werden, ob es nach 90 Jahren der Anpassung bereits Unterschiede im Wachstumsverlauf zwischen diesen Populationen gibt. Hierfür wurden Jungtiere beider Populationen unter identen Bedingungen aufgezogen und deren Wachstum durch regelmäßige Ermittlung des Körpergewichtes über mindestens 122 Tage protokolliert. Unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten, die nicht Ursache von Futterqualität und -quantität, Temperatur sowie anderen Umweltfaktoren sind, sollten so festgestellt werden.

Außerdem wurde eine wichtige Stufe in der Entwicklung, das Auftreten äußerer Geschlechtsmerkmale, dokumentiert.

Diese Ergebnisse miteinander in Verbindung zu bringen und so eine mögliche unterschiedliche Entwicklung dieser, auf ursprünglich 12 Individuen begründeten Populationen, aufzuzeigen, war Ziel dieser Arbeit.

MATERIAL UND METHODE

1. Elterntiere

Tiere aus 3 europäischen Populationen von *Gambusia holbrooki* standen zur Verfügung. Die erste stammte aus dem Gebiet nahe Vrbnik, einer kleinen Ortschaft auf der kroatischen Insel Krk. 8 befruchtete Weibchen wurden mir von Prof. Helmut Kratochvil von der Universität Wien zur Verfügung gestellt, doch waren diese Tiere während der gesamten Datennahme nicht bereit, ein paar Junge in die Welt zu setzen. Auch das abwechslungsreichste Futter und gutes Zureden halfen nichts. Daher musste als Ersatz auf Tiere eines anderen Gebietes mit ähnlichen klimatischen Verhältnissen zurückgegriffen werden.

Diese Fische stammten von einer Population aus der Gegend nahe Triest. Auch diese Tiere wurden mir von Prof. Kratochvil zur Verfügung gestellt. Diesmal verblieben aber die Fische an der Universität. Sobald ein neuer Wurf entdeckt wurde, teilte mir Mag. Michael Pollirer, der diese Fische betreute, dies mit und ich konnte sie mir umgehend abholen.

Für die 3. Population musste erst eine Fangfahrt nach Heviz unternommen werden. Heviz ist ein kleiner Ort mit etwa 3000 Einwohnern nahe dem Plattensee. Der dortige Thermalsee liegt inmitten eines Naturschutzgebietes mit über 60 Hektar Größe. Das Gewässer selbst misst 4,4 Hektar und wird von einer leicht radioaktiven Thermalquelle aus 38 m Tiefe über eine Karsthöhle gespeist und ist zudem von Sümpfen umgeben. Es ist damit der größte natürliche Thermalsee weltweit. Die Quelle sprudelt mit 410 Litern pro Sekunde aus der Tiefe und tauscht so die gesamte Wassermenge im See innerhalb 48 Stunden aus. Die Temperatur des Quellwassers beträgt konstante 38,5 ℃. Das Hauptbecken ist umzäunt und von Badeund Kurgästen stark frequentiert. Die Temperaturen betragen im Sommer 33 bis 36℃, im Winter 23 bis 25℃. Entwässert wird über einen betonierten Abflusskanal (Abbildung 3) sowie einigen kleinen, mehr oder weniger natürlichen Rinnsalen. Schon im Hauptkanal zahlreiche Gambusen sowie mindestens ein Sonnenbarsch. Wassertemperatur im Kanal betrug zum Zeitpunkt der Fangfahrt am 18. August 2009 33,6 ℃. Etwas abseits befindet sich ein zweiter, sehr viel kleinerer und naturbelassener Abfluss (Abbildung 4). In diesem schwammen ganze Schwärme mittelgroßer Gambusen herum. Die Wassertemperatur war mit 35,6°C noch höher als im Hauptabfluss. Hier fingen wir etwa 50 Tiere verschiedener Größe. Darunter waren aber nur 2 trächtige Weibchen und wenige adulte Männchen. Der Großteil waren halbwüchsige Fische. In mehreren Kübeln mit 10 I Inhalt brachten wir die Tiere nach Wien. Etwa je zur Hälfte gingen die Fische an mich bzw. an die Universität Wien.



Abbildung 3: Blick auf den betonierten Hauptabflusskanal zur Entwässerung des Thermalbades in Heviz



Abbildung 4: Der Fangort: ein kleiner, naturbelassener Abfluss, ca. 200m östlich des Hauptabflusses

2. Hälterung der Alttiere

Die adulten Tiere wurden in zwei je 60 I fassenden Becken gehältert. Die Einrichtung bestand aus dem Notwendigsten: Sand als Bodengrund, Berliner Mattenfilter zur biologischen Reinigung, einem 50 W Heizstab und einem großen Stock Javamoos, *Vesicularia dubyana*, als Rückzugs- und Versteckmöglichkeit.

Die Wassertemperatur betrug etwa 26 ℃.

Beleuchtet wurde mit 2 T5 Leuchtstoffröhren á 39 Watt für 12 Stunden täglich. Als Abdeckung diente eine Kunststoffplatte, da ausgewachsene Gambusen, besonders wenn sie gefüttert werden, gerne aus dem Wasser springen.



Abbildung 5: Die Behälter der Elterntiere im Keller des "Haus des Meeres"

3. Hälterung der Jungtiere

Für die Jungtiere standen zwei Reihen Aquarien in einem Regal bereit. In der oberen Reihe fanden vier, in der unteren drei Becken Platz. Das Außenmaß dieser Aquarien betrug je 30 x 20 x 20 cm und beinhaltete 10 Liter. Zur Isolierung sowie zum Ausgleich gegen Unebenheiten standen diese auf einer Styroporplatte. Die Einrichtung wurde aus hygienischen Gründen bzw. zur Erleichterung der Reinigung auf das Notwendigste reduziert. Die Beheizung erfolgte mittels eines 25 Watt Stabheizers, welcher, nach vorhergegangener Einstellungsphase, das Becken auf +/- 0,4 ℃ konstant hielt. Zur Einstellung wurde dieser in

einem eigenen Aquarium solange justiert, bis er die geforderte Temperatur hielt. Es konnte allerdings nicht verhindert werden, dass, nach mehreren Wochen Betrieb, in einzelnen Fällen die Temperatur vom eingestellten Sollwert abwich und der Stabheizer neu eingestellt werden musste bzw. in 2 Fällen gleich ausgetauscht wurde, da diese defekt waren.

Weiters befand sich zur Reinigung des Wassers ein Eckfilter im Behälter, der mittels einer Luftpumpe betrieben wurde und mit ein paar Steinen zum Beschweren sowie etwas Filterwatte gefüllt war. Abbildung 6 veranschaulicht die Einrichtung der Becken.

Beleuchtet wurde jede Reihe mittels einer T8 Lumilux Leuchtstoffröhre mit 36 Watt, nach oben mit einem Reflektor abgeschirmt. Die Beleuchtungsdauer betrug 12 Stunden täglich. Etwas Javafarn und Javamoos als Versteck und Strukturierung des Schwimmraumes komplettierten die Einrichtung. Als Verwerter des überschüssigen Futters wurden in jedes der Becken einige kleine Posthornschnecken, *Planorbella duryi*, eingesetzt.

Gefüllt wurden sie mit Wasser aus einem eingefahrenen Aquarium und zu guter letzt mit einer Kunststoff- oder Glasscheibe abgedeckt, da auch kleine Gambusen hin und wieder aus dem Wasser springen, wenn auch nicht so häufig wie die Alten.

Die eben geborenen Fische wurden, um Kannibalismus zu verhindern, sofort von dem Muttertier getrennt und in ihr Aufzuchtbecken überführt, in dem sie bis zum Ende der Datennahme blieben.

Jeder Wurf wurde in Gruppen zu 10 Tieren aufgeteilt. Überzählige Junge oder zu kleine Würfe kamen in ein anderes Becken und wurden nicht für die Datennahme herangezogen. Abbildung 7 zeigt die Becken, in denen die jungen Fische gehältert wurden.



Abbildung 6: Einrichtung der Aufzuchtbehälter

4. Hygiene- und Wartungsarbeiten

Die Reinigung der Aquarien wurde unmittelbar nach der Messung der Fische, während sich diese noch in den Meßbehältern befanden, vorgenommen. Dies erleichterte vor allem bei den noch ganz Kleinen die Prozedur. Etwa die Hälfte des Wassers wurde gewechselt, und dabei auch der Mulm, welcher sich am Boden angesammelt hatte, abgesaugt. Anschließend sind die Aquarien durch Aquarienwasser der 60 I Becken der Adulttiere wieder aufgefüllt worden, ehe die Kleinen wieder eingesetzt wurden. Etwa alle zwei Wochen wurde zusätzlich die Watte in den Eckfiltern mit lauwarmem Wasser gereinigt oder ausgetauscht.

Die Kontrolle der Temperatur erfolgte, soweit möglich, mehrmals täglich, um eine Abweichung vom Sollwert schnellstmöglich zu entdecken und gegebenenfalls zu korrigieren.

5. Ernährung

5.1. Allgemein

Bis auf einige wenige Ausnahmen sind lebendgebärende Zahnkarpfen keine Nahrungsspezialisten. Wie bereits erwähnt benötigen sie tierische sowie pflanzliche Anteile in der Nahrung, bei Gambusen ist der pflanzliche allerdings sehr klein (STALLKNECHT 2000).

Gut bewährt hat sich Trockenfutter, ein Alleinfutter für eine dauerhafte Ernährung einer Aquarienpopulation stellt es allerdings nicht dar. Vielmehr sollte die Fütterung möglichst Abwechslungsreich gestaltet werden. Der Handel bietet eine Fülle verschiedenster Trockenund Frostfuttersorten an: von gefriergetrockneten Mückenlarven, Flockenfutter unterschiedlichster Zusammensetzung je nach kulinarischer Präferenz, über Granulate bis hin zu gefrorene Mückenlarven jedweder Farbe, Artemien, Daphnien, Krill, Schwebegarnelen usw. Die Liste lässt sich beinahe beliebig verlängern. Natürlich muss dabei immer die Größe des angebotenen Futters den Pfleglingen angepasst sein.

Ein sehr wichtiges, vielleicht das wichtigste Aufzuchtfutter, stellt *Artemia salina* dar, das Salinenkrebschen. Deren Eier sind äußerst trockenresistent und bis zu 10 Jahre schlupffähig. Diese sind in jedem gut sortierten Zoofachhandel erhältlich. Um es zum Schlupf zu bringen, ist lediglich etwas Salz und Wasser zu mischen und mit einem Luftausströmerstein zu belüften. Nach etwa 24 Stunden sind die Nauplien, das Larvenstadium dieser Krebse, geschlüpft und man hat ein Lebendfutter, auf das sich die frisch Geborenen geradezu stürzen. Sind die neugeborenen Fische zu klein für diese Nahrung, gibt es einige Alternativen wie Infusorien, Rädertierchen oder auch feinstes Flockenfutter.

5.2. Jungtiere

Die jungen Gambusen bekamen als Erstfutter in den ersten Tagen frisch geschlüpfte Artemianauplien. Diese, in den frühen Morgenstunden angeboten, überleben etwa ein bis zwei Tage im Aquarium, sofern sie nicht vorher verspeist werden. So war immer ein Überangebot gegeben. Danach bekamen sie gefrorene japanische Wasserflöhe, *Daphnia moina*, Mit den Fischen wuchs auch die Futtergröße. Es folgten größere *Artemia salina*, rote und weiße Mückenlarven sowie *Mysis sp.*, Schwebegarnelen, welche auch die Elterntiere bekamen.

Die zeitliche Abfolge der Fütterung war wie folgt:

07:00	je nach Größe der Zöglinge mehr oder weniger fein
	zerriebenes Flockenfutter
10:00	wiederum der Größe angepasstes Frostfutter,
	solange angeboten, bis alle satt waren
12:00 und 16:00	Frostfutter, gleich wie um 10:00

Das Zuviel an Futter wurde innerhalb kürzester Zeit von den sich gut vermehrenden Schnecken umgesetzt und diese trugen damit einen wichtigen Teil zur Hygiene im Becken bei.

5.3. Alttiere

Zur Fütterung wurden allerlei Frostfutter wie große *Artemia salina*, rote Mückenlarven, Schwebegarnelen *Mysis sp.* und gelegentlich auch Flockenfutter gereicht. Auch lebende Bachflohkrebse konnten von Zeit zu Zeit angeboten werden. Vor allem die Wildfänge aus Heviz stürzten sich geradezu auf das Flockenfutter, die F1 und F2 Generationen waren schon etwas zurückhaltender. Möglicherweise haben sich die in "Gefangenschaft" von klein auf mit Flocken gefütterten Fische davon schon etwas "abgefressen".

Die Fütterungsfrequenz war gleich wie bei den Jungtieren beschrieben.

6. Anzahl der Gruppen

Aus beiden Populationen konnten aus je 30 Jungtieren jeweils 3 Gruppen gebildet werden. Die Aufteilung war wie folgt:

	Gruppe	Tieranzahl	Geburtsdatum
Becken 1	Triest 1	10	20.05.2009
Becken 2	Triest 2	10	20.04.2009
Becken 3	Triest 3	10	20.05.2009
Becken 4	Heviz 1	10	12.11.2009
Becken 5	Heviz 2	10	13.12.2009
Becken 6	Heviz 3	10	21.08.2009

Tabelle 1: Aufteilung der Gruppen

In Abbildung 7 ist ein Teil der Aquarien zu sehen, in denen die Fische für die Datennahme gehalten wurden.



Abbildung 7: Vier Aquarien, in denen jeweils eine Gruppe mit 10 Tieren Platz fand

7. Datennahme

7.1. Waage und Zubehör

Für das Abwiegen der Fische wurde eine Laborwaage der Firma Sartorius verwendet. Die Auflösung betrug 1/100 g. Sie wurde mir von Prof. Kratochvil für die Dauer der Datennahme zur Verfügung gestellt. Zum Vereinzeln und Abwiegen verwendete ich Kunststoffbecher mit 500 ml Inhalt. Schließlich kam noch ein gewöhnliches Kunststoffsieb zur Verwendung (Abbildung 8).



Abbildung 8: Kunststoffbecher zum Vereinzeln, Haushaltssieb und Laborwaage

7.2. Wiegen der Fische

Bevor die Fische abgewogen wurden, wurde alles vorbereitet, um die Tiere möglichst wenig zu stressen und die Zeit außerhalb ihres Aquariums so kurz wie möglich zu halten.

Bis zu einer gewissen Größe konnten die Tiere nicht abgewogen werden, da ihr Gewicht unter der Auflösegenauigkeit der Waage lag. Das galt vorerst auch, wenn alle 10 einer Gruppe gemeinsam abgewogen wurden. Ab einem gewissen Alter, welches je nach Gruppe schwankte, lieferte die Wiegung aller 10 Fischchen gemeinsam ein brauchbares Ergebnis. Bei jeder Messung wurde getestet, ob ein einzelner Fisch bereits ein Ergebnis liefert. Sobald das der Fall war, wurden die Fische einzeln gewogen.

Der Messvorgang lief wie folgt ab:

Nachdem die Fische in den Bechern vereinzelt waren, wurden sie in das Sieb geleert, das Sieb, samt Fisch, an der Unterseite an einem Stück Küchenrolle abgetupft um überschüssiges Wasser zu entfernen, und zu guter Letzt das Fischchen in den vorbereiteten Becher auf der Waage überführt und das Gewicht abgelesen.

Sobald sich bei einem Tier eine etwas spitzer zulaufende Afterflosse zeigte, konnte dieses eindeutig als Männchen identifiziert und notiert werden. Weibchen sind, was allerdings bereits das Ende der Pubertät markiert, erst mit dem Trächtigkeitsfleck mit Bestimmtheit als solche zu erkennen. Der Grund hierfür sind sogenannte Spätmännchen, die schon sehr groß sind, aber keine Anzeichen eines Gonopodiums erkennen lassen, da sich dieses erst sehr spät zu entwickeln beginnt. Daher wurden die Messungen mindestens bis zu jenem Zeitpunkt durchgeführt, bei dem alle Weibchen den Trächtigkeitsfleck aufwiesen.

Einmal wöchentlich wurden die Gambusen vormittags, zwischen 10.30 und 12.00 abgewogen. An diesem Tag fielen die 7.00 sowie die 10.00 Uhr Fütterung aus, damit die Tiere mit leerem Magen gewogen wurden.

Bei jeder Wiegung wurde auch die Temperatur gemessen und notiert. Wich sie um mehr als +/- 0,5 ℃ vom Sollwert von 25 ℃ ab, wurde korrigiert. So oft wie möglich, wurde auch zwischen den Messtagen die Temperatur kontrolliert und gegebenenfalls korrigiert.

7.3. Geschlechtliche Differenzierung

Männliche Gambusen sind morphologisch gut mit dem beginnenden Wachstum des Gonopodiums zu erkennen. Dabei beginnt die bei Jungfischen und Weibchen runde Afterflosse caudal spitz auszuwachsen. Bei Weibchen bleibt die Afterflosse zeitlebens rund. Bei jeder Wiegung wurde diese untersucht und, falls eindeutig zu erkennen, das Tier als männlich notiert. Weibliche Tiere konnten wegen der oben bereits beschriebenen Spätmännchen erst mit sichtbarem Trächtigkeitsfleck sicher als solches angesprochen werden.

Letztendlich war es aber möglich, auch bevor sämtliche Weibchen eindeutig durch ihren Trächtigkeitsfleck zu erkennen waren, das Alter, bei dem alle Männchen schon identifizierbar waren, rückwirkend festzustellen, da das Geschlechterverhältnis und damit die Anzahl der Männchen und Weibchen zu einem späteren Zeitpunkt bereits feststand. War gegen Ende der Datennahme das Verhältnis von Männchen zu Weibchen 4:6, konnte ab dem Alter, bei dem 4 Männchen zu erkennen sind, die übrigen 6 Fische sicher als Weibchen für die Auswertung betrachtet werden.

ERGEBNISSE

1. Mittleres Körpergewicht der einzelnen Gruppen

In den folgenden Abbildungen ist die Zunahme des Gewichts über die gesamte Messdauer der jeweiligen Gruppe graphisch dargestellt. Sobald es möglich war, Männchen von Weibchen zu trennen, sind auch diese zusätzlich zum gemeinsamen mittleren Gewicht eingezeichnet. Es ist deutlich die höhere Gewichtszunahme der Weibchen gegenüber den Männchen bei allen sechs Gruppen zu erkennen.

Die Abbildungen 9 bis 11 zeigen das Wachstum der drei Gruppen aus Triest. Diese drei wurden über einen längeren Zeitraum als die Gruppen aus Heviz vermessen. Grund hierfür war, dass die Weibchen aus der italienischen Population erst mit einem höheren Alter den Trächtigkeitsfleck aufwiesen, außerdem waren sie die ersten Gruppen die untersucht wurden und es war zu diesem Zeitpunkt noch nicht klar, dass, sobald eines der Weibchen Junge gebar, die Daten aufgrund der dadurch entstandenen Gewichtsschwankungen unbrauchbar wurden. Dieser Umstand konnte bei den Gruppen aus Heviz bereits berücksichtigt werden.

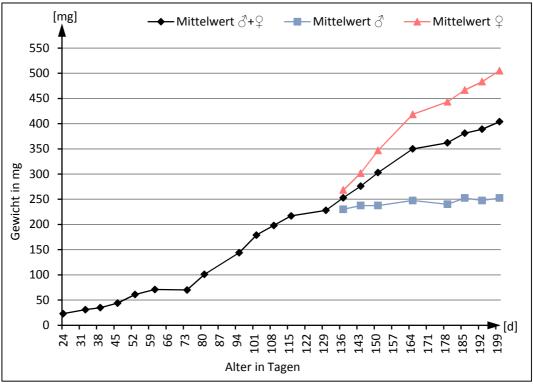


Abbildung 9: Gewichtszunahme von Gruppe Triest 1

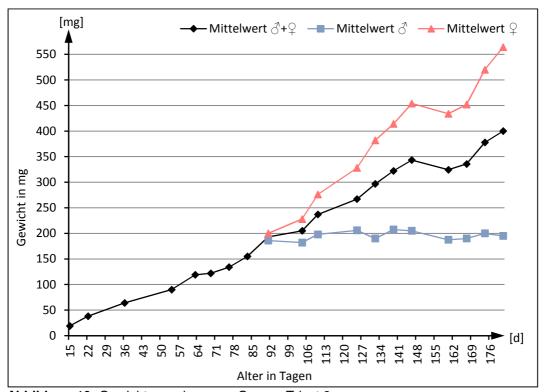


Abbildung 10: Gewichtszunahme von Gruppe Triest 2

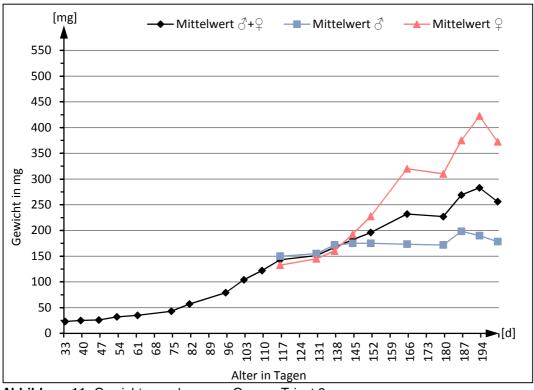


Abbildung 11: Gewichtszunahme von Gruppe Triest 3

Die folgenden 3 Abbildungen (Abbildung 12 bis 14) zeigen den Wachstumsverlauf der 3 Gruppen aus Heviz. Auffällig ist hier der flache Wachstumsverlauf der 3 getrennten Kurven in Abbildung 12 und 13. Das Wachstum fällt in diesen Gruppen tatsächlich geringer aus, zusätzlich wird dieser Eindruck, besonders in Abbildung 12, noch verstärkt, da die Dauer der Messung hier kürzer ist als bei den anderen und daher die nach Geschlecht getrennten Kurven über einen kürzeren Zeitraum dargestellt sind. In Abbildung 11 ist ein ähnlicher Verlauf zu Beginn der Trennung zu erkennen.

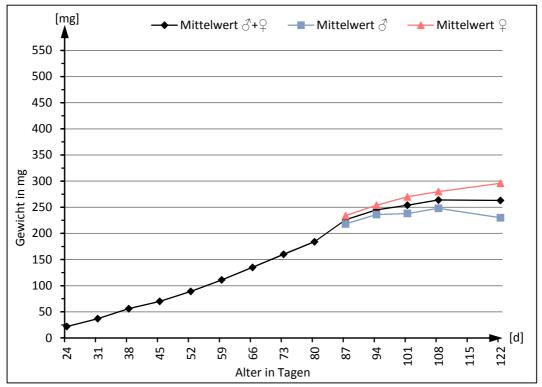


Abbildung 12: Gewichtszunahme von Gruppe Heviz 1

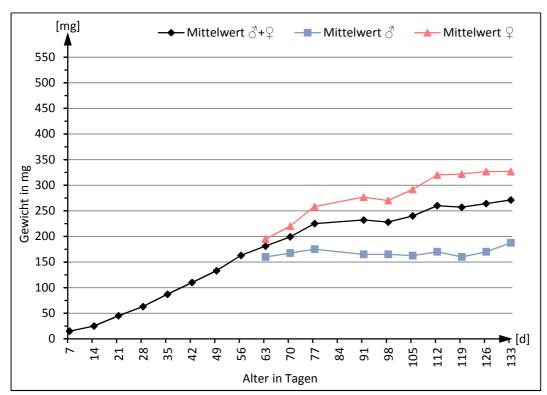


Abbildung 13: Gewichtszunahme von Gruppe Heviz 2

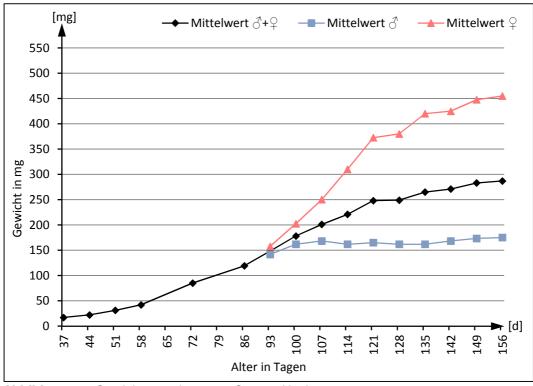


Abbildung 14: Gewichtszunahme von Gruppe Heviz 3

2. Mittleres Körpergewicht aller Gruppen im Vergleich

In Abbildung 15 ist das Körpergewicht der einzelnen Gruppen über die gesamte Messdauer der jeweiligen Gruppe dargestellt. Hierfür wurden jeweils die Mittelwerte aller 10 Tiere einer Gruppe herangezogen. Die unterschiedliche Dauer der Messungen ergab sich, wie oben bereits erwähnt, durch die unterschiedliche Entwicklung innerhalb der Gruppen. Spätestens, wenn alle Fische geschlechtlich zuordenbar waren, konnte die Messung gestoppt werden. Der Knick von Triest 2 bei 160 und von Triest 3 bei 179 und 200 Tagen ergab sich durch Geburten bzw. den damit verbundenen starken Gewichtsverlust der Muttertiere. Heviz 1 zeigt das geringste Alter, da nach 122 Tagen eines der Weibchen bereits Junge zur Welt brachte und daher die Daten nicht mehr vergleichbar und damit unbrauchbar wurden. Dies wurde bei Triest 2 und 3, deren Messung zu diesem Zeitpunkt schon abgeschlossen war, noch nicht bedacht.

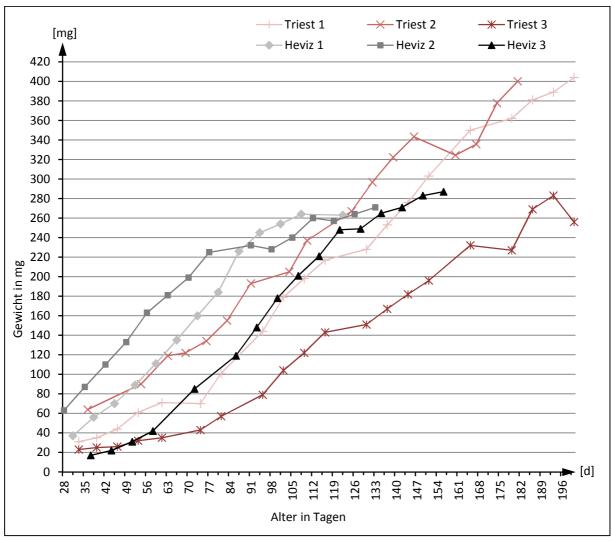


Abbildung 15: Mittleres Körpergewicht der einzelnen Gruppen

3. Mittleres Gewicht Triest – Heviz

In Abbildung 16 ist das Gewicht aller Triester Tiere bzw. aller Heviz Tiere als Mittelwert eingetragen.

Da die Tiere der verschiedenen Gruppen am Tag der Messung unterschiedlich alt waren, musste zur Erstellung dieses Diagramms davon ausgegangen werden, dass zwischen den Messungen das Wachstum der Fische linear war. Damit konnte das Gewicht für jeden gesuchten Tag zwischen den Messungen ermittelt und ein Mittelwert von allen Tieren der Heviz- sowie Triest-Population berechnet werden. Man kann erkennen, dass das mittlere Gewicht der Tiere aus Heviz immer deutlich über dem der Triester liegt.

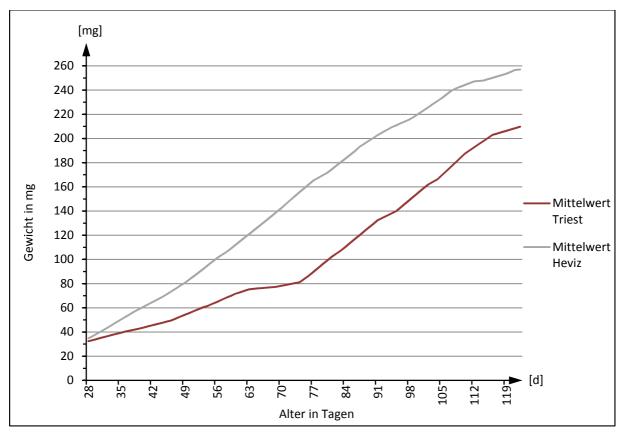


Abbildung 16: Das mittlere Körpergewicht beider Populationen bis zu einem Alter von 122 Tagen

Ob sich das Wachstum, also der zeitliche Verlauf des mittleren Gewichts der beiden Populationen unterscheidet, kann statistisch mit einer ANOVA (genauer: mit einem linear mixed-effects model) überprüft werden. Dazu werden die linearen Zuwächse, nach Becken gruppiert, von Triest und Heviz miteinander verglichen. Der Unterschied ist hoch signifikant (F(1,100) = 18.3, p < 0.001): die geschätzte Wachstumsrate liegt in der Heviz-Population um insgesamt geschätzte 0.434 ± 0.101 mg pro Tag höher als in der Triester Population.

Wie in der Grafik ersichtlich, besteht ein Unterschied aber v.a. in der ersten Phase bis etwa zum Tag 75 der Messungen. Untersucht man die Werte vor und nach Tag 75 getrennt

voneinander, so ergibt sich auch nur für den ersten Bereich ein signifikanter Unterschied (F(1,35) = 65.0, p < 0.001) von geschätzten 1.477 mg pro Tag mehr Zuwachs in der Heviz-Population als in der Triester Population, jedoch kein signifikanter Unterschied mehr im linearen Verlauf nach Tag 75 (F(1,58) = 0.741, p = 0.393).

4. Durchschnittlicher täglicher Zuwachs und geschlechtsspezifische Unterschiede im Wachstum

4.1. Durchschnittlicher Zuwachs

In Abbildung 17 ist der Zuwachs als Mittelwert aller Versuchstiere der jeweiligen Population getrennt aufgetragen. Horizontale Abschnitte ergeben sich aus den zeitlichen Intervallen zwischen den Messungen, da für die Erstellung dieses Diagrammes wie bei Abbildung Nr.16 davon ausgegangen werden musste, dass der Zuwachs von einer Messung zur nächsten konstant ist. Erst so war es möglich, für ein bestimmtes Alter den Zuwachs von jeder Gruppe zu berechnen und so vergleichbare Daten zu erhalten. Danach konnte der Mittelwert berechnet werden.

Bis zu einem Alter von etwa 77 Tagen weisen die Hevizgambusen mit einem Zuwachs von durchschnittlichen 2,65 mg pro Tag und Fisch ein im Schnitt 2,27fach höheres Wachstum auf als die Triester, deren mittlerer Zuwachs 1,17 mg in diesem Zeitraum beträgt. Dann allerdings steigt das Körperwachstum bei den Triestern für die nächsten 32 Tage, bis zu einem Alter von 109 Tagen, auf mittlere 2,94 mg, hingegen geht es bei den Hevizgambusen leicht zurück auf 2,42 mg. Danach, zwischen 110 und 122 Tagen, sinken für beide Populationen die Werte auf 1,99 für die Triester und 1,09 für die Ungarn (siehe auch Tabelle 5).

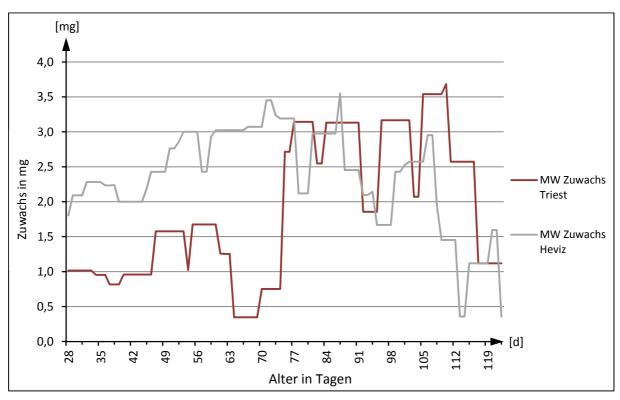


Abbildung 17: Mittlerer Zuwachs beider Populationen in mg pro Tag

In Abbildung 18 sind die Zuwachswerte im Alter von 123 bis 133 Tagen eingezeichnet. Da die Gruppe Heviz 1 nur bis zu einem Alter von 122 Tagen vermessen wurde, sind für dieses Diagramm die Gruppen Heviz 2 und 3 für die ungarische sowie die Gruppen Triest 1 und 3 für die italienische Population herangezogen worden, da diese die gleiche Verteilung der Geschlechter aufwiesen (siehe Tabellen 6 und 7). Da nach 133 Tagen auch bei der Gruppe Heviz 2 die Messungen eingestellt wurden, daher ab 133 Tagen nur mehr eine Gruppe aus Ungarn Daten liefert, wurde die Altersgrenze in Abbildung 18 bei 133 Tagen gewählt.

Nach dem starken Rückgang bei 123 Tagen auf 1,12 bei den Triestern bzw. 0,57 bei den Fischen aus Heviz steigen bei beiden die Werte wieder an. Erreichen die Triester Werte bis 3,37mg, steigen sie bei den Ungarn lediglich auf 1,64 mg. Im Mittel nehmen die italienischen Gambusen in diesem Zeitraum 2,56, die ungarischen 1,06 mg pro Tag zu.

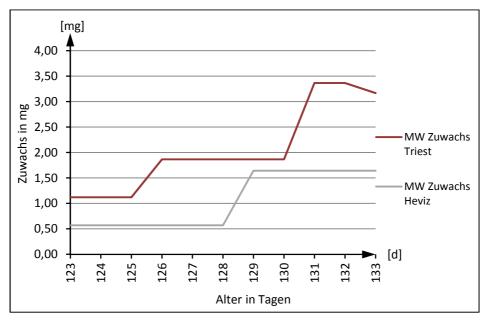


Abbildung 18: Mittlerer Zuwachs der Gruppen Triest 1 und 3 sowie Heviz 2 und 3 von 123 bis 133 Tagen

4.2. Geschlechtsspezifische Unterschiede im Wachstum

In Tabelle 2 ist der durchschnittliche Gewichtsgewinn pro Tag und Tier der jeweiligen Gruppe eingetragen. Und zwar vom Beginn der Messungen bis zum Zeitpunkt der Trennung in Männchen und Weibchen.

Der Unterschied zwischen den beiden Populationen vor der geschlechtlichen Trennung fällt in der ANOVA signifikant aus (F(1,47) = 18.8, p < 0.001), die Heviz-Population legt im Mittel um 0.863 \pm 0.199 mg pro Tag mehr zu als die Triester Population.

	Triest 1	Triest 2	Triest 3	Heviz 1	Heviz 2	Heviz 3
3+₽	1,75	1,87	1,12	2,3	2,91	1,38

Tabelle 2: Durchschnittlicher Zuwachs pro Tier und Tag bis Trennung nach Geschlecht

Tabelle 3 zeigt den durchschnittlichen Zuwachs pro Tag ab der Trennung bis 35 Tage danach. 35 Tage daher, da bei Gruppe Heviz 1 nach diesen 35 Tagen die Messungen beendet wurden und es somit den für alle Gruppen maximal vergleichbaren Zeitraum darstellt.

Wie schon aus den Diagrammen 9 bis 14 hervorgeht, ist das Wachstum der Männchen ab dem Beginn der Pubertät im Vergleich zu dem Zuwachs insgesamt (Tabelle 2) niedrig. Bei den Weibchen zeigen Triest 1, Triest 2 und Heviz 3 ein starkes Wachstum. Triest 3, Heviz 1

und Heviz 2 dagegen liegen deutlich darunter, weisen aber dennoch ein Vielfaches des männlichen Wachstums auf.

Der Unterschied zwischen den beiden Populationen nach der geschlechtlichen Trennung ist jedoch nicht mehr signifikant (F(1,46) = 1.515, p = 0.225), die Mittelwertunterschiede sind bezogen auf die Streuung der Werte dafür zu gering.

	Triest 1	Triest 2	Triest 3	Heviz 1	Heviz 2	Heviz 3
3	0,39	0,51	0,71	0,34	0,14	0,57
7	4,64	3,88	2,71	1,77	2,14	6,36

Tabelle 3: Durchschnittlicher Zuwachs in mg pro Tier und Tag ab Trennung nach Geschlecht bis 35 Tage danach

In Tabelle 4 ist der durchschnittliche Zuwachs aller Männchen und Weibchen nach Population getrennt eingetragen. Und zwar ab dem Zeitpunkt, da alle Männchen ein Gonopodiumwachstum zeigen bis 35 Tage danach.

Der Unterschied zwischen den Populationen ist auch unter Berücksichtigung des Geschlechts nicht signifikant (F(1,95) = 1.001, p = 0.318), dafür aber der geschlechtsspezifische Wachstums-Unterschied (F(1,95) = 68.4, p < 0.001). Die Weibchen legen dabei im Mittel um geschätzte 3.027 ± 0.465 mg pro Tag mehr zu als die Männchen, wobei sich aber kein signifikanter Unterschied zwischen Triester und Heviz-Weibchen beobachten lässt (F(1,95) = 0.878, p = 0.351).

	Triest	Heviz
8	0,54	0,35
9	3,74	3,42

Tabelle 4: Zuwachs in mg pro Tier und Tag als Mittelwert aller Männchen bzw. Weibchen ab Trennung nach Geschlecht bis 35 Tage danach

In Tabelle 5 sind die durchschnittlichen Zuwächse pro Tag und Tier zwischen markanten Zeitpunkten eingetragen. Nach 77 Tagen erhöht sich das Wachstum der Triester Gambusen stark, bei ca. 109 Tagen nehmen die Werte bei beiden Populationen deutlich ab und bei 122 Tagen (Heviz 1) bzw. 133 Tagen (Heviz 2) enden bei jeweils einer Gruppe die Messungen. Im Zeitraum von 123 bis 133 Tagen sind, wie schon zu Abbildung 18 erklärt, die Gruppen Triest 2 und Heviz 1 herausgenommen.

Die Wachstumsraten sind demnach nur in der ersten Phase bis Tag 77 in der Heviz-Population signifikant höher als in der Triester Population (F(1,37) = 72.3, p < 0.001).

Alter in Tagen	Triest 1,2,3	Heviz 1,2,3	F	р
bis 77	1,17	2,65	72.3	< 0.001
78 bis 109	2,94	2,42	0.047	0.832
110 bis 122	1,99	1,09	2.591	0.206
	Triest 1 und 3	Heviz 2 und 3		
123 bis 133	2,56	1,06	0.124	0.784

Tabelle 5: Durchschnittlicher täglicher Zuwachs pro Tag und Tier

5. Geschlechterverteilung

In Tabelle 6 ist die Anzahl der Männchen und Weibchen der drei Triester-Gruppen eingetragen. In Gruppe 1 herrscht ein Überschuss an Weibchen von zwei Tieren, in Gruppe 2 ist das Verhältnis ausgeglichen, und in Gruppe 3 sind 2 Männchen mehr als Weibchen vorhanden.

Becken	3	\$
Triest 1	4	6
Triest 2	5	5
Triest 3	6	4
Summe	15	15

Tabelle 6: Geschlechterverteilung der Fische aus Triest, getrennt nach Aufzuchtbecken

Das Geschlechterverhältnis aller Triester Tiere ist somit ausgeglichen. 15 männliche stehen 15 weiblichen Fischen gegenüber.

Die 3 Heviz-Gruppen sind von der Verteilung der Geschlechter gleich aufgebaut wie die Triester (Tabelle 7).

Becken	8	9
Heviz 1	5	5
Heviz 2	4	6
Heviz 3	6	4
Summe	15	15

Tabelle 7: Geschlechterverteilung der Fische aus Heviz, getrennt nach Aufzuchtbecken

Damit ist das Verhältnis bei den Tieren aus Heviz insgesamt mit 15 Männchen und 15 Weibchen ebenfalls ausgeglichen.

Summe aller	8	\$
untersuchten Fische	30	30

Tabelle 8: Verteilung der Geschlechter aller untersuchten Tiere

Somit ergab sich auch für alle Gambusen beider Populationen ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis (Tabelle 8).

6. Geschlechtliche Differenzierung

6.1. Männchen

In Abbildung 19 ist, nach Becken getrennt, das Alter in Tagen aufgetragen, bei dem alle männlichen Tiere einer Gruppe als solche zu erkennen waren.

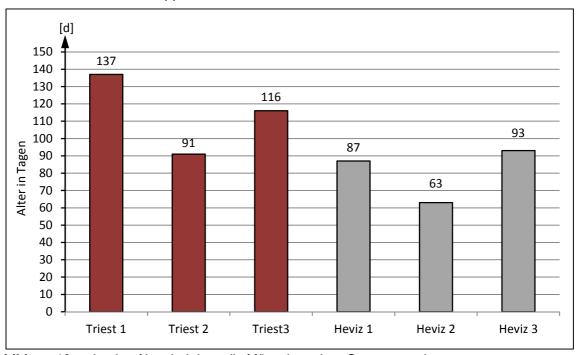


Abbildung 19: zeigt das Alter, bei dem alle Männchen einer Gruppe zu erkennen waren

Im Mittel waren die Triester Gambusen somit 114,7 Tage alt, wenn die Afterflosse sich umzubilden begann. Die Fische aus Heviz waren bereits mit einem Alter von 81 Tagen soweit (Abbildung 20).

Der Unterschied ist jedoch laut Wilcoxon-Rangsummentest nicht signifikant (W = 1, p = 0.2).

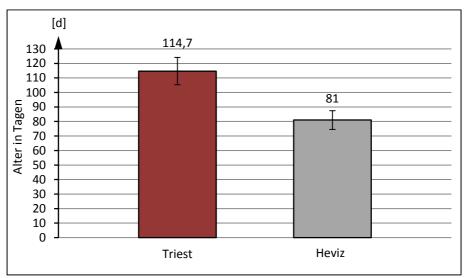


Abbildung 20: Durchschnittliches Alter bei beginnendem Gonopodiumwachstum; nach Population getrennt

6.2. Weibchen

Für Abbildung 21 wurde das Alter herangezogen, ab dem der Trächtigkeitsfleck zu erkennen war. In der Gruppe Triest 1 waren nach 151 Tagen, in Triest 2 nach 110 Tagen und schließlich in Gruppe Triest 3 nach 144 Tagen alle Weibchen klar erkennbar.

Bei den Heviz-Gruppen waren nach 122 Tagen in Becken Heviz 1, nach 70 Tagen in Heviz 2 und nach 121 Tagen in Heviz 3 nur mehr Weibchen mit Trächtigkeitsfleck zu sehen.

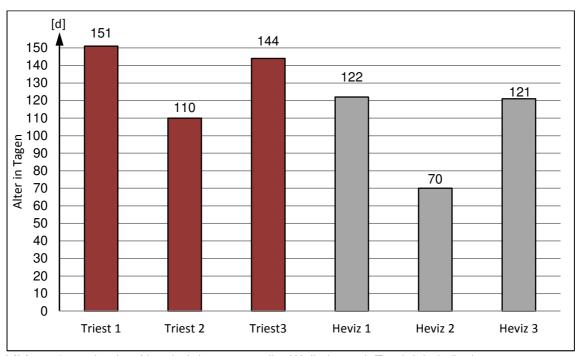


Abbildung 21: zeigt das Alter, bei dem 100% aller Weibchen mit Trächtigkeitsfleck

Damit ergab sich ein durchschnittliches Alter der Weibchen mit Trächtigkeitsfleck von 135 Tagen bei den Fischen aus Triest, und 104,3 bei den Tieren aus Heviz (Abbildung 22). Auch dieser Unterschied ist laut Wilcoxon-Rangsummentest nicht signifikant (W = 2, p = 0.4).

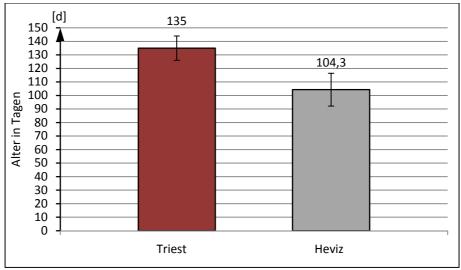


Abbildung 22: Durchschnittsalter der Weibchen mit erkennbarem Trächtigkeitsfleck nach Population getrennt

6.3. Beide Geschlechter

Nach zwischen 70 Tagen in Becken Heviz 2 und 151 Tagen in Becken Triest 1 war sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen das Geschlecht eindeutig zu erkennen (Abbildung 23).

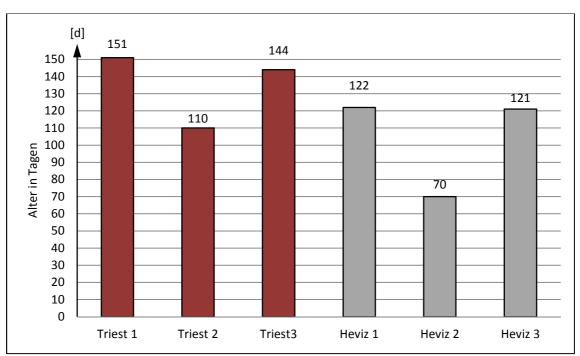


Abbildung 23: Alter der Fische in Tagen, bei dem alle Tiere einem Geschlecht zuordenbar waren

Im Durchschnitt waren somit sämtliche Tiere aus Triest nach knapp 125 Tagen in männlich und weiblich trennbar, bei den Heviz-Tieren nach knapp 93 Tagen (Abbildung 24).

Der Unterschied zwischen den Populationen ist hier im Wilcoxon-Test marginal signifkant (W = 7, p= 0.093), die Triester Population besitzt ein höheres durchschnittliches Alter wie die Heviz-Population.

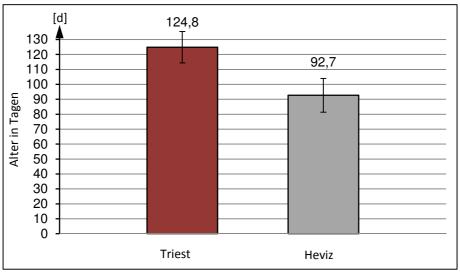


Abbildung 24: Durchschnittliches Alter, wenn Fisch geschlechtlich zuordenbar

7. Zusammenhang

Gewicht – Gonopodiumwachstum/Trächtigkeitsfleck

Das mittlere Gewicht, bei den Männchen mit dem Einsetzen des Gonopodiumwachstums, bei den Weibchen mit auftretendem Trächtigkeitsfleck, getrennt nach Gruppe ist in Abbildung 25 eingezeichnet. Da bei den Männchen dieser Zeitpunkt den Beginn der Pubertät bezeichnet, bei den Weibchen hingegen das Ende, sind die Weibchen in dieser Phase der Entwicklung schon älter. Neben dem allgemein schnelleren Wachstum ist auch das ein Grund für das höhere Körpergewicht der Weibchen in den Diagrammen. Im Gegensatz zu Triest 3, der Gruppe mit dem geringsten Gewicht bei den Männchen und den Weibchen, sind die Weibchen in jener Hevizgruppe mit dem geringsten Männchengewicht am schwersten. Diese beiden Gruppen weisen das gleiche Geschlechterverhältnis von 5:5 auf.

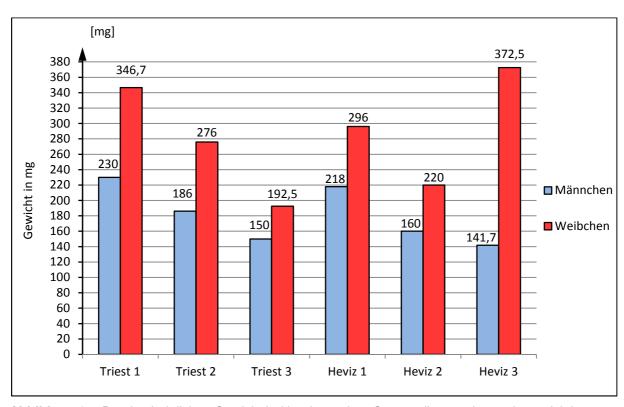


Abbildung 25: Durchschnittliches Gewicht bei beginnendem Gonopodiumwachstum bzw. sichtbarem Trächtigkeitsfleck

In Abbildung 26 ist nach Population getrennt das durchschnittliche Gewicht der Männchen mit beginnendem Gonopodiumwachstum bzw. der Weibchen mit sichtbarem Trächtigkeitsfleck dargestellt. Die Männchen aus Heviz sind mit 173,2 mg gegenüber den Männchen aus Triest mit 188,7 mg über 15 mg leichter. Die ungarischen Weibchen sind hingegen mit 296,2 mg beinahe 25 mg schwerer als die italienischen mit 271,7 mg. Allerdings sind die Fischchen aus Heviz zu diesem Zeitpunkt jünger, wie aus den Abbildungen 20 und 22 hervorgeht. Im Durchschnitt die Männchen um 33,7 Tage, die Weibchen um 30,7 Tage.

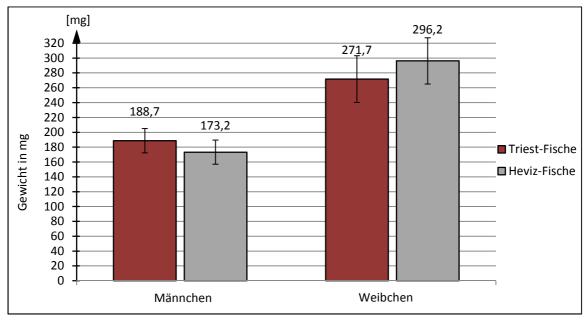


Abbildung 26: Durchschnittliches Gewicht bei beginnendem Gonopodiumwachstum bzw. sichtbarem Trächtigkeitsfleck

Insgesamt ergibt sich im Wilcoxon-Rangsummentest ein signifikanter Unterschied zwischen den Geschlechtern (W = 3, p = 0.015), doch kein signifikanter Unterschied zwischen den Populationen (W = 18, p = 1.000).

8. Gewicht mit 122 Tagen

Abbildung 27 zeigt das durchschnittliche Gewicht der einzelnen Gruppen mit einem Alter von 122 Tagen.

Da die italienische Population anfangs weniger Zuwachs zeigt als die ungarische und später umgekehrt, soll hier gezeigt werden, ob es bei diesem Alter größere Unterschiede im Gewicht beider Populationen gibt. Dieses Alter wurde gewählt, da die Gruppe Heviz 1 mit 122 Tagen die geringste Dauer der Datennahme aufweist und es daher das höchste gemeinsame Alter darstellt.

Die großen Unterschiede der eingezeichneten Standardabweichung ergaben sich, da die Tiere der einzelnen Gruppen unterschiedlich weit in der Entwicklung waren. So hat in Gruppe Triest 3 mit einer sehr geringen Standardabweichung die geschlechtliche Entwicklung noch kaum eingesetzt, daher treten noch keine bzw. nur sehr geringe Gewichtsunterschiede zwischen Männchen und Weibchen auf. Hingegen sind bei den Hevizgruppen in diesem Alter bereits alle Männchen und Weibchen geschlechtsreif. Daher auch ein großer Gewichtsunterschied zwischen den Geschlechtern, der bei diesem Alter das bis zu 4,6fache betragen kann.

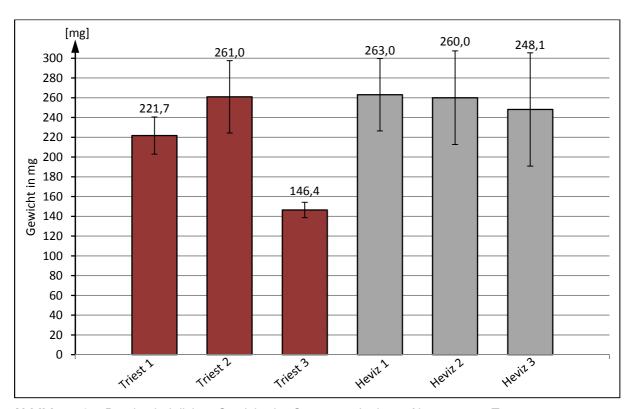


Abbildung 27: Durchschnittliches Gewicht der Gruppen mit einem Alter von 122 Tagen

Das mittlere Gewicht mit einem Alter von 122 Tagen liegt bei den italienischen Tieren bei 209,7 mg und bei den ungarischen mit 257 mg deutlich darüber (Abbildung 28). Für die großen Unterschiede der Standardabweichung ist, wie für Abbildung 27 erklärt, der unterschiedliche Entwicklungsstand der Tiere verantwortlich.

Der Unterschied ist auch nicht signifikant (W = 7, p = 0.4), da die Streuung der Werte größer ist als der Mittelwertunterschied.

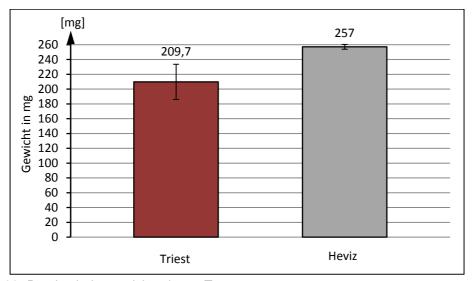


Abbildung 28: Durchschnittsgewicht mit 122 Tagen

Eine Trennung der mittleren Körpermasse nach Männchen und Weibchen war nicht möglich, da Triest 1 zu diesem Zeitpunkt noch geschlechtlich nicht erkennbare Tiere aufwies.

9. Temperatur

In Abbildung 29 ist ein typischer Verlauf der Temperatur über die gesamte Zeit der Datennahme dargestellt. Es wurde versucht, die Abweichungen vom Sollwert so gering als möglich zu halten und immer wieder auftretende Veränderungen des eingestellten Wertes schnellst möglich zu erkennen und zu korrigieren. Die verwendeten Heizstäbe hielten die Temperatur auf +/- 0,4 ℃ konstant, nur gelegentlich kam es zu höheren Abweichungen.

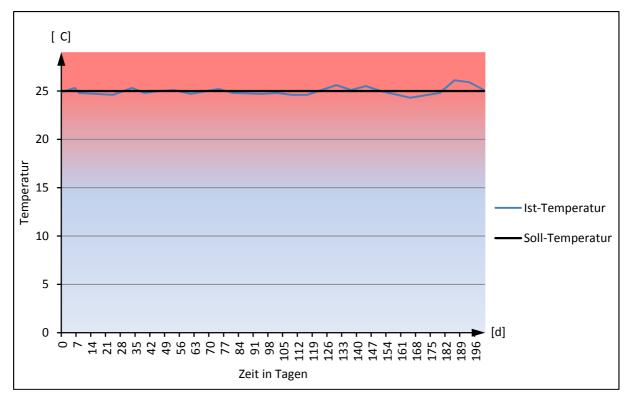


Abbildung 29: typischer Temperaturverlauf in einem der Aufzuchtbecken (Triest 1)

DISKUSSION

1. Datenerfassung

Da die verwendete Waage eine Auflösegenauigkeit von 0.01 g, entsprechend 10 mg, aufwies, war es leider nicht möglich, die Fischchen von der Geburt an zu vermessen, da deren Geburtsgewicht deutlich darunter lag. So musste einige Tage gewartet werden, bis mit der Messung begonnen werden konnte. Und auch dann war es vorerst nur möglich, alle 10 Tiere einer Gruppe gemeinsam zu wiegen, um ein brauchbares Ergebnis zu erhalten. Erst nach mehreren Tagen bis Wochen, von Gruppe zu Gruppe unterschiedlich, konnten die Tiere einzeln gewogen werden. Zusätzlich wurde nach jeder gemeinsamen Messung getestet, ob ein einzelner Fisch schon schwer genug war und ein konstantes Ergebnis lieferte. War dies der Fall, wurde mit den Einzelmessungen begonnen.

Der Zeitraum, über den die Tiere vermessen wurden, ist von Becken zu Becken verschieden, er liegt zwischen dem Minimum von 122 und dem Maximum von 200 Tagen. Ziel war es, zumindest bis zum Erreichen der Geschlechtsreife aller untersuchten Tiere die Messungen vorzunehmen, was für alle Gruppen gelang. Wenn es die, meist eingeschränkten, Platzverhältnisse zuließen, gingen die Messungen auch noch deutlich darüber hinaus. Wurde aber der Platz bzw. das Aquarium für eine neue Gruppe benötigt, musste an dieser Stelle die Messung abgebrochen werden. Spätestens aber, wenn die ersten Weibchen zu werfen begannen, waren die Messergebnisse, wie sich allerdings erst zu einem späteren Zeitpunkt herausstellen sollte, aufgrund der starken Schwankungen für dieses Tier und damit der ganzen Gruppe unbrauchbar und die Datennahme wurde abgebrochen. Nach 200 Tagen musste die Gruppe Triest 1 einer neuen weichen. Die Gruppen Triest 2 und 3 hingegen, wurden auch noch nach der Geburt mehrerer Junge weiterhin vermessen. Die Geburten sind in Abbildung 15 als Knick zu erkennen (Kurven Triest 2 und Triest 3).

Bei den aus Heviz stammenden, nach den Triestern gewogenen Gruppen, war dieser Umstand bereits klar, und die Messungen konnten mit dem Eintritt aller Fische in die Geschlechtsreife abgebrochen werden.

2. Mittleres Körpergewicht der einzelnen Gruppen

In den Abbildungen 9 bis 14 ist das Gewicht der jeweiligen Gruppen als Mittelwert aller 10 Tiere eingezeichnet. Sobald als möglich ist dieses nach Geschlechtern getrennt dargestellt. Alle Abbildungen unterscheiden sich naturgemäß mehr oder weniger, doch ist allen gleich, dass einerseits die Kurve der Männchen deutlich flacher, die der Weibchen steiler als der gemeinsame Durchschnitt verläuft. Eine Trennung der Geschlechter bei der Datennahme war mit dem Wachstumsbeginn des Gonopodiums verbunden. Mit diesem begannen die Männchen aber auch mit der intrasexuellen Konkurrenz. Rangordnungskämpfe hielten in der Gruppe Einzug. Zusätzlich begannen sie, sich für das andere Geschlecht zu interessieren. Beides führte zu erhöhtem Stress, was zur Folge hatte, dass sie zum Einen mehr Energie verbrauchten und zum Anderen weniger Nahrung zu sich nahmen.

Die einzelnen Fische traten nach und nach in die Pubertät ein. Dies ist bei den Männchen einfach und wesentlich früher bestimmbar. Spätestens gegen Ende der Messungen, war die Geschlechterverteilung klar. Somit konnte jener Zeitpunkt, bei dem alle Männchen zu erkennen waren und damit die Gewichtskurve nach Geschlecht aufgetrennt werden konnte, bestimmt werden.

Die Weibchen hingegen fraßen wie gewohnt weiter und nahmen kaum bis gar keine Notiz an den Rangeleien der Halbstarken. Der Einbruch der Kurven für die Weibchen in Abbildung 10 (Triest 2) bei 160 Tagen und in Abbildung 11 (Triest 3) bei 179 und 200 Tagen entstand, wie bereits erwähnt, dadurch, dass einige Weibchen trächtig waren und durch die Geburt der Jungen stark an Gewicht verloren.

3. Mittleres Körpergewicht aller Gruppen

In Abbildung 15 ist zu erkennen, dass von Beginn an die Gruppen Heviz 1 und 2 ein höheres Wachstum aufweisen als die anderen. Nur Triest 2 kann noch bis zu einem Alter von etwa 52 Tagen mithalten, fällt dann aber zurück. Danach, bis ca. 119 Tage, sind diese beiden Hevizgruppen den anderen deutlich voraus. Ab 119 Tagen liegen, bis auf eine Ausnahme, der Gruppe 3 der Triester, alle relativ dicht beisammen. Auch Heviz 3, bis dahin im unteren Bereich zu finden, hat bis zu diesem Alter den Rückstand aufgeholt. Einzig Triest 3 bleibt über die gesamte Messdauer unter den Werten der anderen.

Eine Erklärung für das geringere Wachstum bei Heviz 3 und Triest 3 könnte das Geschlechterverhältnis bei diesen zwei Gruppen sein. War es bei allen anderen ausgeglichen bzw. war ein Weibchenüberschuss vorhanden, war bei diesen zwei als einzige das Verhältnis 6 zu 4, also 6 Männchen zu 4 Weibchen.

Auffällig während der Datennahme war, dass, sobald mehrere Männchen schon im "halbstarken" Alter waren, sich deren Wachstum verlangsamte. Ein bis maximal zwei Männchen wuchsen wie gewohnt weiter, während die restlichen es beinahe einstellten. In jeder Gruppe kam es auch ein bis mehrere Male bis zum Ende der Datenerfassung vor, dass eines der Männchen sogar an Gewicht verlor. Ein mehr an Männchen in der Gruppe bedeutete daher, dass mehr Tiere langsamer wuchsen und daher das durchschnittliche Körpergewicht geringer ausfiel. Männliche Gambusen stoppen ihr Wachstum nach Erreichen der Geschlechtsreife (VONDRACEK et. al. 1988). Möglicherweise verlangsamt sich schon mit dem Beginn der Pubertät deren Wachstum zunehmend bis sie geschlechtsreif sind und damit ihre endgültige Größe erreicht haben. Zumindest könnte dies, wie es die vorliegenden Daten vermuten lassen, bei den nicht dominanten Tieren einer Gruppe der Fall sein.

Heviz 3 weist zudem bei den Männchen auch das höchste Alter unter den ungarischen Gruppen auf, bei dem alle ein Gonopodiumwachstum zeigten, wurden also im Mittel am spätesten geschlechtsreif (Abbildung 19).

Nicht so eindeutig verhält es sich bei Triest 3. Dort liegen sowohl die Männchen als auch die Weibchen beim Alter der geschlechtlichen Differenzierung im Mittelfeld (s. Abbildung 19 und 21).

Innerhalb der Population waren die entsprechenden drei Gruppen hinsichtlich der Geschlechterverteilung unterschiedlich, aber die Populationen im Vergleich hatten dieselbe Verteilung. Somit waren innerhalb der Gruppen die gleichen Verhältnisse gegeben und die Fische der beiden Populationen hatten auch hinsichtlich dieses Einflusses idente Voraussetzungen (Tabelle 6 und 7).

Die Gruppen mit dem höchsten Körpergewicht waren auch jene, die am frühesten geschlechtlich differenziert waren. Für die Triester Population war dies die Gruppe Triest 2, die über die gesamte Dauer der Studie die höchsten Gewichtswerte aufwies. Und für die Fische aus Heviz die Gruppe Heviz 2, die bis zu einem Alter von etwa 85 Tagen am schnellsten wuchs. Auf den Zusammenhang zwischen der Körpermasse und der Geschlechtsreife wird in 7. Geschlechtliche Differenzierung, näher eingegangen. Dem vorweggenommen sei hier nur gesagt, dass die Geschlechtsreife mit dem Körpergewicht und nicht mit dem Alter zu korrelieren scheint.

Ein weiteres Indiz dafür, dass sich die Männchen gegenseitig im Wachstum beeinflussen, war, dass Heviz 2 mit einem Verhältnis von 4 Männchen zu 6 Weibchen zumindest in den ersten 12 Wochen das höchste gemeinsame Körpergewicht aufwies.

Andererseits ist die Gruppe Triest 1 mit einem Verhältnis von 4 männlichen zu 6 weiblichen Fischen in etwa in der Mitte zwischen Triest 2 mit 5:5 und dem Schlusslicht Triest 3 mit 6:4, verhält sich also nicht, wie zu erwarten wäre.

4. Mittleres Gewicht und täglicher Zuwachs

In Abbildung 16 ist der Mittelwert des Körpergewichtes aller Heviz- bzw. Triest-Tiere über die Zeit aufgetragen. Wie bereits in den Ergebnissen erwähnt, musste dabei von einem konstanten Wachstum in der Zeit zwischen den Messungen ausgegangen werden, da am jeweiligen Messtag die Gruppen unterschiedlich alt waren und daher das Gewicht teilweise für ein bestimmtes Alter errechnet und nicht tatsächlich gemessen wurde, da der gesuchte Tag zwischen zwei Messungen lag. Deutlich ist hier das ab dem Beginn in der 4. Woche bis zum Ende der Messungen höhere Körpergewicht der Fische aus Heviz zu erkennen.

Die Basis für diesen Unterschied wird in den ersten 11 Lebenswochen geschaffen. Abbildung 17 und Tabelle 2 zeigen das höhere Wachstum der Gambusen aus Heviz in diesem Zeitraum. Bis zum geschlechtlichen Entwicklungsbeginn der Männchen weisen die Hevizgambusen ein signifikant höheres Wachstum auf als ihre Verwandten aus Italien. Danach verschwindet dieser Unterschied (Tabellen 3 und 5).

Am Fangort der Hevizgambusen herrschen Temperaturen bis zu 35,6 ℃. STOCKWELL und VINYARD (2000) meinen, extreme Bedingungen führen zu verminderter Wachstumsrate und Lebenserwartung und daher würden Individuen, die solchen Verhältnissen ausgesetzt werden, dahingehend selektiert, sich mit geringerer Körpergröße fortzupflanzen. Da sich die hier untersuchten Tiere beider Populationen beim Eintritt in die Pubertät hinsichtlich des Körpergewichtes nur wenig unterscheiden (s. Abbildung 26), kann man voraussetzen, dass das Nahrungsangebot in Heviz ausreichend ist und somit die Temperatur als dominanter Stressfaktor für diese Population verbleibt. Vermindert dieser die Lebenserwartung, ist es ein großer Vorteil, wenn man sich bereits früher fortpflanzen kann.

Mit steigender Temperatur sinkt zwar einerseits die Sauerstoffkonzentration im Wasser, andererseits steigt die Metabolismusrate. Mehr Nahrung kann aufgenommen werden bzw. diese besser verarbeitet werden (VONDRACEK et.al. 1988). CECH (1985) stellt fest, dass eine Anhebung der Temperatur um 10 °C den Kalorien- und den Sauerstoffverbrauch verdoppelt. Gambusen sind außerdem in der Lage, die oberste etwa 1 mm dicke Wasserschicht, in der sich durch Diffusion immer genügend Sauerstoff gelöst hat, zu nutzen (GERSTMEIER und ROMIG 2003). Somit dürfte die Sauerstoffkonzentration nur eine untergeordnete Rolle spielen und durch die hohen Temperaturen das Wachstum angekurbelt werden.

Da das Erreichen der Geschlechtsreife mit der Körpergröße und nicht mit dem Alter verbunden zu sein scheint (siehe unten), ist eine beschleunigte sexuelle Entwicklung an ein schnelles Wachstum in den ersten Lebenswochen gebunden. Die in Heviz vorherrschenden Temperaturen könnten daher nicht Richtung geringerer Körpergröße, wie STOCKWELL und VINYARD (2007) meinen, sondern in Richtung beschleunigtem Wachstum selektiert haben, um sich, dem verkürzten Lebenszyklus bzw. der höheren Sterblichkeitsrate der Adulten entgegentretend, früher fortzupflanzen. Wäre das Wachstum ausschließlich durch die Temperatur bestimmt, müssten die bei 25 ℃ aufgezogenen Fische aus Heviz etwa gleich schnell wachsen wie jene aus Triest.

In den ersten 77 Tagen zeigen die Hevizgambusen einen durchschnittlich 2,27mal höheren Zugewinn an Körpermasse pro Tag als die Triester (Tabelle 5, Abbildung 15, 16 und 17). Ab dann sinken deren Zuwachswerte, was zeitlich mit dem durchschnittlichen Eintrittsalter in die Pubertät von 81 Tagen zusammenfällt.

Das schnelle Wachstum in den ersten 11 Wochen gibt den ungarischen Tieren somit den entscheidenden Vorsprung für die raschere Entwicklung.

Sind die Hevizgambusen in der 11. Woche noch etwa doppelt so schwer wie die Triester, sind sie allerdings zum Ende nach 122 Tagen nur mehr 22,5% voran. Wie in Abbildung 16 zu sehen, schrumpft der absolute Vorsprung der Ungarn von 75,4 mg bei 77 Tagen über 65 mg bei 100 auf 47,3 mg bei 122, dies relativiert sich aber bezogen auf das ständig steigende Körpergewicht noch zusätzlich. Denn mit 77 Tagen bedeutet das noch einen Vorsprung von 84,1%, mit 100 Tagen 41,7% und mit 122 Tagen nur mehr 22,5%. Bei 133 Tagen sind die Gruppen Heviz 2 und 3 den Gruppen Triest 1 und 3 nur mehr knappe 16% voraus. Zusätzlich legen Triest 1 und 3 im Zeitraum von 123 bis 133 Tage deutlich mehr an Gewicht zu, was sich möglicherweise auch darüber hinaus fortgesetzt und die Differenz weiter verkleinert hätte (Abbildung 18). Da für alle Gruppen dieselben Voraussetzungen hinsichtlich der Umweltparameter sowie des Futterangebotes herrschten, müssen diese, doch sehr deutlichen Unterschiede, eine erbliche, also genetische Basis, aufweisen. MEFFE et. al. (1995) sehen die Temperaturtoleranz ebenfalls als eine genetisch determinierte Eigenschaft innerhalb einer Population. Die Temperatur bewirkt, über Selektionsdruckes, die Expression bestimmter Gene, welche eine Anpassung ermöglichen. CLARKE und FRASER (2004) meinen hierzu, dass bei höheren Temperaturen für ein Individuum keine andere Möglichkeit besteht, als die ATP-Syntheserate und den

Auch VONDRACEK et.al. (1988) kommen zu ähnlichen Ergebnissen. Wachstumsrate, Anzahl an Nachwuchs sowie deren Geburtsgewicht steigen mit steigender Temperatur, wie

Sauerstoffverbrauch zu erhöhen, wodurch sich der Grundstoffwechsel erhöht. Dies erlaube

eine schnellere Anpassung an sich verändernde Umwelteinflüsse.

sie in ihren Experimenten dokumentieren konnten. Die optimale Temperatur zur Maximierung der Fitness vermuten sie nahe der 30 °C-Marke.

Die Triester, an Temperaturen sowie jahreszeitlichen Schwankungen die mehr ihren ursprünglichen klimatischen Verhältnissen an der amerikanischen Ostküste entsprechen, gewöhnt, zeigen bis zur 11 Woche ein eher bescheidenes Wachstum. Aber ab der 11.Lebenswoche legen diese stark mit Spitzen von bis zu 5,3 mg pro Tag zu und setzen dies auch bis zu einem Alter von etwa 110 Tagen fort.

Danach nimmt es ebenfalls ab, was mit dem Beginn der Umgestaltung der Afterflosse mit einem mittleren Alter von 114,7 Tagen zusammenfällt. Allerdings erreicht es nach ungefähr 131 Tagen wieder in etwa das alte Niveau (Abbildung 18). Ob es sich so fortgesetzt hätte, bleibt allerdings unbeantwortet, da nach 133 Tagen die Ergebnisse nicht mehr miteinander vergleichbar waren, da bereits 2 Gruppen nicht über diesen Zeitraum hinaus vermessen wurden. Analog zur hohen Erwachsenensterblichkeitsrate, die, wie bei den Hevizgambusen beschrieben, zu vorzeitiger sexueller Entwicklung führen kann (STEARNS 1983), könnte bei den Triestergambusen eine erhöhte Juvenilmortalität, die verschiedenste Ursachen haben kann, dazu führen, sich später fortzupflanzen. Nach STEARNS (1983) selektiert die höhere Jugendsterblichkeit Richtung weniger Nachkommen und höherer Lebenserwartung. Da Fische, im Gegensatz zu den meisten anderen Tiergruppen, ihr Wachstum nie beenden, sind Weibchen umso größer, je älter sie sind. Und mit deren Körpermasse steigt auch die Größe der Nachkommen. Je größer die Fischbrut, desto geringer wiederum deren Sterblichkeit. Liegt keine erhöhte Juvenilsterblichkeit vor, könnte es bei bestimmten Klimaverhältnissen auch einfach effektiver für eine Population sein, wenn die Weibchen eine geringere Anzahl, dafür aber kräftigere Junge zur Welt bringen, auch wenn dies erst mit einem höheren Alter geschieht.

5. Geschlechtsspezifische Unterschiede im Wachstum

5.1. Innerhalb der Populationen

Beginnen die Männchen mit dem Umbau ihrer Afterflosse, verlangsamt sich deren Wachstum gegenüber den Weibchen deutlich (Tabelle 4). Aus den Abbildungen 9 bis 14 ist zu erkennen, dass der Gewichtsunterschied zwischen Männchen und Weibchen zum Zeitpunkt der Auftrennung der gemeinsamen Gewichtskurve in die beiden geschlechtsspezifischen nur sehr gering ist. Erst dann wird der Unterschied von Tag zu Tag größer. Auch wenn bis zu diesem Zeitpunkt das Wachstum nicht getrennt erfasst werden

konnte, kann man daher annehmen, dass bis dahin beide Geschlechter in etwa gleich schnell wachsen.

Die unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit zwischen Männchen und Weibchen ist aus den Tabellen 3 und 4 ersichtlich. Bis zum Beginn der geschlechtlichen Differenzierung wachsen beide Geschlechter etwa gleich schnell, ab dann allerdings bleibt das Wachstum bei den Männchen im Vergleich zu den Weibchen niedriger.

Die statistische Auswertung ergab, dass die Wachstumsgeschwindigkeit der Weibchen im Vergleich zu den Männchen bei beiden Populationen signifikant unterschiedlich ist.

Zu erwarten wäre, dass in jener Gruppe mit den meisten Männchen diese am langsamsten wachsen, da sie mit zunehmendem Alter in Konkurrenz zueinander treten und sich so gegenseitigem Stress aussetzen. Doch genau das Gegenteil ist der Fall. Triest 1 und Heviz 2 mit einem Verhältnis von 4:6 weisen den geringsten Zuwachs unter den Männchen auf. Die beiden Gruppen mit einem ausgeglichenen Verhältnis, Triest 2 und Heviz 1, den mittleren und Triest 3 und Heviz 3 mit dem Verhältnis 6 zu 4 den höchsten (siehe Tabelle 3).

Gambusen werden zwar als nicht revierbildend beschrieben (STALLKNECHT 2000), doch könnte gerade diese eine mögliche Erklärung hierfür geben. Im Allgemeinen bilden revierbildende Tiere in zu kleinen bzw. mit zu vielen Konkurrenten besetzten Lebensräumen ein solches nicht aus. Besonders aus der kommerziellen Fischzucht, mit extrem hohen Besatzdichten, ist dieses Verhalten bekannt. Beispielsweise bei der Aquakultur von Buntbarschen (*Tilapia*-Arten), die bei geringer Besatzdichte aggressiv sind und auch nur wenig Zuwachs zeigen. Bei extrem hoher Dichte wird der Verlust durch Beißereien minimal und das Wachstum nähert sich dem Optimum. Geringe Besatzdichte führt daher zu hoher Stressbelastung und daraus resultiert ein ständig gesteigertes Aggressionsverhalten (MESKE 1991).

Wenn aber nicht ein einzelnes Tier dominant auftritt und das ganze Aquarium in Beschlag nimmt, sondern alle ein Territorium besetzen, würde dieses umso kleiner ausfallen, je mehr Männchen in der Gruppe vorhanden sind. Damit hätte der Besitzer weniger Stress beim Verteidigen. Bei noch höherer Dichte würde territoriales Verhalten schließlich ganz verschwinden.

Möglicherweise ist mit 6 männlichen Gambusen in einem 10 Liter Aquarium eine Grenze überschritten, bei der nur ein kleines oder gar kein Territorium ausgebildet wird, sofern dieses Verhalten bei dieser Art tatsächlich vorkommt. Somit würden sie sich nur mehr eingeschränkt gegenseitig beeinflussen. Hingegen könnten bei einem Besatz von 4 Männchen sich diese territorial Verhalten und so das Wachstum beeinflussen. Oder alle verhalten sich territorial, und das zu verteidigende Areal wird mit zunehmender Anzahl an

Männchen kleiner und die Stressbelastung für die Verteidigung sinkt, das Wachstum steigt. Welche dieser oder vielleicht noch bisher nicht bedachten Möglichkeiten zutrifft, konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht beantwortet werden.

Auch die Weibchen verzeichnen bei der höchsten Dichte von 6 Individuen in Triest 1 und Heviz 2 das höchste Wachstum. Möglicherweise stressen die Männchen die Weibchen und beeinflussen damit deren Wachstum. Somit wären in jenen Gruppen mit weniger Männchen und damit verbunden mehr Weibchen diese geringerem Stress ausgesetzt und wachsen damit besser. Oder es bilden auch hier die Weibchen möglicherweise ein Territorium aus, dessen Konsequenzen bereits bei den Männchen abgehandelt wurde.

5.2. Beide Populationen im Vergleich

Vergleicht man die Wachstumsgeschwindigkeit ab dem Zeitpunkt der geschlechtlichen Trennung kann sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Populationen festgestellt werden. Die Weibchen aus Italien wachsen ebenso schnell wie jene aus Ungarn und gleiches gilt für die Männchen. Daher gründet sich die unterschiedliche Entwicklung beider Stämme auf den Zeitraum von der Geburt bis zum Eintritt in die Pubertät.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass innerhalb beider Populationen die Weibchen ab der geschlechtlichen Differentiation wesentlich schneller wachsen als die Männchen.

Die Weibchen sowie die Männchen beider Populationen untereinander verglichen zeigen keine Unterschiede im Wachstum. Allerdings besteht ein signifikanter Unterschied in den ersten 11 Wochen der Entwicklung zwischen der Heviz- und der Triest-Population, in der die ungarischen Gambusen wesentlich schneller wachsen als ihre italienischen Verwandten.

6. Geschlechterverteilung

Einige Autoren geben ein Geschlechterverhältnis an, das meist zugunsten der Männchen liegt (MEYER 1985). In Tabelle 8 sind die Verhältnisse aller hier untersuchten Gambusen zu sehen. Mit 30 zu 30 ist es ausgeglichen. Auch nach Population getrennt sind die Geschlechterverhältnisse ausgewogen.

7. Geschlechtliche Differenzierung

Bei beiden Populationen waren die Männchen wesentlich früher als solche zu erkennen als die Weibchen. Das lag daran, dass die Männchen schon sehr früh an der sich umbildenden Afterflosse zu erkennen waren. Diese bleibt bei den Weibchen zeitlebens rund. Bei den Männchen beginnt sie schon relativ früh am hinteren, unteren Ende spitz auszuwachsen, schließlich wird daraus das Gonopodium. Da es aber sogenannte Spätmännchen gibt, bei denen diese Umbildung erst sehr spät einsetzt, habe ich mich dazu entschlossen, die Weibchen erst mit sichtbarem Trächtigkeitsfleck sicher als solche anzusprechen. Mit diesem sind sie bereits voll geschlechtsreif, die Männchen konnten aber schon viel früher durch das veränderte Flossenwachstum erkannt werden. Wie sich herausstellen sollte, waren unter den untersuchten Tieren keine Spätmännchen.

Die Männchen der italienischen Gambusen waren mit einem Alter von durchschnittlich 114,7 Tagen um 33,7 Tage älter als ihre Verwandten aus Ungarn, die 81 Tage alt waren, wenn die Veränderung der Afterflosse zu sehen war. Die Gruppe Triest 2 war mit 91 Tagen am schnellsten, Triest 1 mit 137 Tagen am langsamsten.

Bei den Heviz Gruppen waren die Männchen der Gruppe Heviz 2 mit 63 Tagen am schnellsten in der Pubertät. Heviz 3 liegt mit 93 Tagen nur knapp hinter den schnellsten Triestern ist aber unter den Ungarn die langsamste Gruppe.

Zwar sind diese Werte laut Wilcoxon-Rangsummentest nicht signifikant, doch ist dieses Ergebnis auf den geringen Stichprobenumfang zurück zuführen, was vermuten lässt, das bei einem größeren Umfang der Unterschied zwischen den Populationen signifikant werden würde.

VONDRACEK et.al. (1988) bestätigen diese Ergebnisse. Die Hälfte der *Gambusia affinis* – Männchen zeigen bei 30 ℃ bereits nach 18 Tagen ein Wachstum des Gonopodiums, wo hingegen bei 20 ℃ bis zum Ende der Versuche nach 32 Wochen weniger als die Hälfte dieses zeigten.

Hier wurden alle Fische bei 25°C gehältert, daher dürften die Elterntiere diese Entwicklungseigenschaften an die nächste, hier untersuchte Generation weitergegeben haben.

Auch bei den Weibchen zeigte sich, dass jene aus Heviz deutlich früher geschlechtsreif waren. Und zwar im Mittel um knapp 31 Tage. Auch hier ist jene Gruppe, die am schnellsten wuchs, aus Ungarn, und zwar Heviz 2, in der nach nur 70 Tagen alle weiblichen Fische geschlechtsreif waren. Diese Gruppe zählte auch bei den Männchen zu den schnellsten. Und die langsamste Gruppe ist wie auch schon bei den Männchen Triest 1 mit 151 Tagen.

Auch hier liefert die statistische Auswertung aufgrund des geringen Stichprobenumfanges kein signifikantes Ergebnis, doch sollte auch hier die Erhöhung des Stichprobenumfanges den Unterschied auch statistisch verdeutlichen.

Damit ergibt sich für beide Geschlechter aus der jeweiligen Population ein entsprechendes Bild. Gambusen aus Heviz werden nach durchschnittlich 92,7 Tagen geschlechtlich zuordenbar, jene aus Triest erst nach 124,8 (Abbildung 24). Statistisch ist auch dieser Unterschied zwar nur marginal signifikant, jedoch ist wiederum davon auszugehen, dass bei einem höheren Stichprobenumfang dieses Ergebnis deutlicher in Erscheinung treten würde.

Das frühere Erreichen der Geschlechtsreife ist allerdings nicht als direkte Anpassung an höhere Temperaturen zu sehen, sondern als ein mit dem Erreichen eines bestimmten Körpergewichts verbundener Prozess. Die Wachstumsgeschwindigkeit hängt natürlich von der Metabolismusrate ab, und diese wird wiederum wesentlich von der Umgebungstemperatur beeinflusst.

VONDRACEK et.al. (1988) sehen das Alter bei der ersten Fortpflanzung als wichtigsten Reproduktionsparameter, der von der Temperatur und vom Nahrungsangebot abhängt. Je geringer das Alter, umso mehr Generationen im Jahr sind möglich. In ihren Untersuchungen kamen sie zu dem Ergebnis, dass mit steigender Temperatur das Alter bei der ersten Reproduktion sinkt. Waren es bei 20 ℃ noch 191 Tage, sind bei 30 ℃ die Weibchen im Mittel nur mehr 56 Tage alt bei der ersten Geburt.

In Abbildung 26 ist zu sehen, dass es keine großen Gewichtsunterschiede bei beginnender Umgestaltung der Afterflosse zwischen den beiden Populationen gibt. Die Hevizgambusen sind etwas leichter als die Triester, andererseits verhält es sich bei den Weibchen umgekehrt, hier sind die Triester etwas leichter, sobald deren Trächtigkeitsfleck zu erkennen war. Die kleinen Unterschiede sind nicht signifikant.

Daraus lässt sich schließen, dass die Hevizgambusen deswegen wesentlich früher geschlechtsreif wurden (Abbildung 20 und 22), da sie schneller wuchsen und damit rascher das erforderliche Körpergewicht erreichten als ihre italienischen Verwandten. Wäre die Geschlechtsreife mit dem Alter korreliert, müssten deutliche Unterschiede im Körpergewicht auftreten. Aber wie in Abbildung 26 zu erkennen, sind diese Unterschiede nur sehr klein und können daher vernachlässigt werden.

Hätte die geschlechtliche Reife eine zeitliche Basis, müssten die Tiere bei geringerem oder auch höherem Gewicht geschlechtsreif werden, eben je nachdem, wie schnell sie in der zur Verfügung stehenden Zeit wuchsen.

Eine erhöhte Mortalität in den juvenilen Phasen bei *Gambusia affinis* selektiert in Richtung weniger Nachkommen und höherer Lebenserwartung. Andererseits führt eine höhere Sterberate unter den Adulten dazu, sich früher zu reproduzieren (STEARNS 1983).

Führen die hohen Temperaturen in Heviz dazu, dass sich die Fische aufgrund der höheren Stoffwechselrate schneller "verbrauchen", die Lebenszeit also verkürzt ist, würde sich damit der frühere Eintritt in die Geschlechtsreife und damit das gesteigerte Wachstum in den Anfangsphasen der Entwicklung als Anpassung an dieses Temperaturregime erklären (s. auch 4. Mittleres Gewicht und täglicher Zuwachs).

Schon bei der Fangfahrt im August 2009 zeigte sich, dass nur wenige adulte Tiere beider Geschlechter in den Gewässern rund um Heviz anzutreffen waren. Unter den ca. 50 gefangenen Tieren befanden sich lediglich 2 Weibchen mit Trächtigkeitsfleck und wenige adulte Männchen.

WILSON et.al. (2007) testeten den Einfluss der Temperatur auf das Fortpflanzungsverhalten männlicher G. holbrooki. Sie verglichen das Paarungs- und Konkurrenzverhalten von an 18°C bzw. 30°C akklimatisierten Tieren. Dabei wiesen die an die höheren Temperaturen angepassten Fische ein höheres Aggressionspotential auf indem sie ungefähr die doppelte Anzahl an aggressivem Dominanzverhalten zeigten, sowohl bei 18 als auch bei 30℃ Wassertemperatur. Zudem waren sie sexuell aktiver und erreichten eine höhere Anzahl an Kopulationen. WILSON et. al. führen dies auf eine dauerhafte Veränderung des neuroendokrinen Systems, hervorgerufen durch die Temperaturanpassung, zurück. Die daraus resultierende Änderung der Testosteron- und Serotoninausschüttung führt dazu, dass sich das durch diese Hormone gesteuerte Aggressionsverhalten modifiziert. Lässt man bei 18 °C die Männchen beider Versuchstemperaturen in direkter Konkurrenz zueinander treten, sind die an 30 °C angepassten Fische aufgrund der gesteigerten Aggressivität den an 18 °C gewöhnten Fischen überlegen. Auch wenn die an die tieferen Temperaturen angepassten Gambusen rein physiologisch diesen überlegen wären. Dennoch sind diese nicht in der Lage, die notwendige Zeit für eine erfolgreiche Kopulation in der Nähe der Weibchen zu verbringen, werden sie doch ständig von den aggressiveren gejagt und vertrieben.

Einen möglichen Grund hierfür sehen WILSON et. al. (2007) in einer saisonalen Änderung der Geschlechterverhältnisse. Natürliche Populationen von *Gambusia holbrooki* weisen im Hochsommer einen Männchenüberschuss auf, wo hingegen im Winter sich das Verhältnis auf bis zu 4:1 zu Gunsten der Weibchen verlagert. In die warmen Sommermonate fällt die Paarungszeit, in der die Männchen um die Gunst der Weibchen buhlen und daher in dauerhaften Konkurrenzkampf untereinander stehen. In den kühleren Monaten ist dieses Verhalten stark eingeschränkt. Damit lässt sich die gesteigerte Aggressivität der an höheren Temperaturen gewohnten Gambusen als eine Anpassung an ursprünglich zeitlich und thermisch beschränkte Paarungszeiten erklären (WILSON et.al. 2007).

Könnten die außerordentlich hohen Durchschnittstemperaturen in Heviz die ursprünglich in die Sommermonate fallende Fortpflanzungsperiode auf einen Großteil des Jahres oder ganzjährig ausgedehnt haben, stünden männliche *G. holbrooki* unter permanenten Paarungsstress und würden somit einen ständig erhöhten Testosteron- und Serotoninspiegel aufweisen. Da sie somit keine oder nur wenig Zeit zur Erholung hätten, würde ihre Lebenszeit dadurch stark eingeschränkt werden. Diese, unter den Adulten erhöhte, Sterblichkeit führt dazu, wie STEARNS (1983) meint, sich früher fortzupflanzen.

Somit gäbe es zwei mögliche Einwirkungen der Temperatur auf die Sterblichkeit:

- 1. über einen beschleunigten Stoffwechsel, der die Lebenserwartung senkt, und
- 2. über den erhöhten Stress, den die Tiere durch die ausgedehnte Paarungszeit ausgesetzt sind. Den erhöhten Testosteron- und Serotoninspiegel würden zwar nur die Männchen aufweisen, doch die Weibchen würden das ganze Jahr über trächtig sein, was eine nicht minder große Belastung für den Organismus darstellt.

Diese Ergebnisse decken sich mit jenen von VONDRACEK et.al. (1988). Wie schon unter 3.4. Einfluss auf Reproduktionsalter und –größe in der Einleitung beschrieben, fängt bei höheren Temperaturen das Gonopodium wesentlich früher zu wachsen an. Diese Eigenschaft dürfte aber, wie bereits erwähnt, damit in Verbindung stehen, dass mit steigender Temperatur auch das Wachstum zunimmt und daher früher die Geschlechtsreife bei vergleichbarer Körpergröße eintritt. VONDRACEK et.al. haben allerdings keine Angaben über das Körpergewicht bei den Männchen gemacht.

Bei den Weibchen gingen sie auch auf das Gewicht ein. So stellten sie in ihrer Studie fest, dass einerseits mit steigender Temperatur die Weibchen früher mit der Reproduktion beginnen, andererseits sie bei niedrigeren Temperaturen mit geringerem Körpergewicht in die Fortpflanzung investieren als bei höheren. Der zweite Punkt trifft jedoch auf jene Tiere in der vorliegenden Arbeit nicht zu. Zumindest nicht, wenn an niedrigere Temperaturen angepasste Gambusen, wie jene aus Triest, bei 25 °C aufwachsen. Diese sind nur um 8,3% kleiner als jene aus Ungarn, wie aus Abbildung 26 zu lesen ist. Hier war zwar das entscheidende Kriterium der sichtbare Trächtigkeitsfleck und nicht die erste Geburt, allerdings stehen diese Eigenschaften miteinander in Verbindung und sind durchaus vergleichbar.

8. Zusammenhang

Gewicht – Gonopodiumwachstum/Trächtigkeitsfleck

Aus Abbildung 25 und 26 geht hervor, dass es keinen signifikanten Unterschied zwischen den Populationen hinsichtlich des Körpergewichtes bei beginnendem Gonopodiumwachstum bzw. sichtbaren Trächtigkeitsfleck gibt. Andererseits ist das Alter, bei dem diese Entwicklungen eintreten, zwischen den Populationen verschieden (Abbildung 19 bis 24). Das heißt, dass diese zwei Entwicklungsstadien vom Körpergewicht und nicht vom Alter abhängen. Durch den geringen Stichprobenumfang sind diese Unterschiede aufgrund der verwendeten statistischen Auswertung (Wilcoxon-Rangsummentest) nicht signifikant. Ähnliche Ergebnisse mit höherem Stichprobenumfang würden allerdings signifikant ausfallen.

Daher kann man annehmen, dass die Geschlechtsreife nur dadurch früher erreicht werden kann, indem das benötigte Körpergewicht schneller aufgebaut wird. Dies wird von den Hevizgambusen durch das höhere Wachstum in den ersten 11 Wochen erreicht.

9. Gewicht mit 122 Tagen

Hier soll gezeigt werden, in wie weit der unterschiedliche Wachstumsverlauf, wie aus Abbildung 15, 16 und 17 ersichtlich, Auswirkungen auf die Größe des erwachsenen Tieres hat. 122 Tage waren der kleinste gemeinsame Nenner, da der Versuch bei Becken Heviz 1 nach diesem Zeitraum abgebrochen wurde. Alle anderen gingen über eine längere Zeit. Mit diesem Alter waren die Fische aber noch lange nicht ausgewachsen, und somit kann an dieser Stelle keine Aussage darüber getroffen werden, ob die Triestergambusen ihren Rückstand an Körpergewicht noch aufgeholt hätten.

Lag das Gewicht der Hevizfische mit 77 Tagen noch 84% über dem der Triester, war es mit einem Alter von 122 Tagen nur mehr 22,5% darüber. Dies legt nahe, dass die italienischen Gambusen noch einiges Wett gemacht hätten.

Die Anpassung an kältere Gewässer dürfte ein langsameres Wachstum in den Jugendphasen zur Folge haben, umgekehrt bedingt das Überleben unter sehr hohen Temperaturen ein rasches Wachstum um sich möglichst schnell fortpflanzen zu können (siehe oben). Daraus lässt sich schließen, dass die Hevizgambusen in ihrem natürlichen Habitat einen kürzeren Lebenszyklus aufweisen.

STOCKWELL und VINYARD (2000) kommen auch zu dem Schluss, dass extreme Umweltbedingungen die Lebenserwartung sinken lässt. Mit dieser sinkt auch die Wachstumsrate, bezogen auf außergewöhnliche Verhältnisse. Hier jedoch treffen an extreme Temperatur angepasste Tiere auf optimale Bedingungen hinsichtlich des

Futterangebotes und der Wassertemperatur. Dadurch scheinen jene Fische, die an diese, nahe der letalen Temperatur liegende Wassertemperatur, wie sie in Heviz vorliegen, angepasst sind, hinsichtlich der Wachstumsgeschwindigkeit einen Vorteil gegenüber den anderen zu besitzen.

10. Temperatur

Es war mit den vorhandenen Mitteln leider nicht möglich, die Temperatur über mehrere Monate konstant zu halten. Ständige Kontrolle der Temperatur und, wenn notwendig, Justierungen der Heizstäbe konnten nicht verhindern, dass die Wassertemperatur dann und wann etwas mehr vom Soll abwich als erwünscht. Gut eingestellt und einwandfrei funktionierend, schwankten sie zwischen 24,6 und 25,4 ℃, hielten damit das Wasser im Aquarium im Mittel auf 25 ℃.

11. Artbildung

Viele Autoren sehen in dem Prozess der Besiedelung neuer Areale einen wichtigen Motor in der Evolution. Besonders Invasoren, auf natürlichem Weg oder durch den Menschen erst ermöglicht oder gar gewollt, sind aufgrund ihrer meist geringen Anzahl an Gründerindividuen ein gutes Objekt zum Studium der Evolution (LEE 2002, REZNICK und GHALAMBOR 2001, STOCKWELL und VINYARD 2000).

Mögliche Schritte auf dem Weg zu einer eigenständigen Art wurden in den obenstehenden Punkten ausführlich abgehandelt. Daher sollen an dieser Stelle die wichtigsten Punkte zusammengefasst werden:

Es gibt einen signifikanten Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit zwischen den Tieren aus Triest und Heviz. Das höhere Körpergewicht der Hevizgambusen resultiert aus einem gesteigerten Wachstum in den ersten 11 Lebenswochen. Sowohl STOCKWELL und VINYARD (2000) als auch STEARNS (1983) führen an, dass extreme Lebensbedingungen die Lebenserwartung sinken lässt. Die Selektion müsse bei Tieren, die solchen Einflüssen ausgesetzt sind, in Richtung sich früher fortzupflanzen, wirken. Immerhin sehen auch VONDRACEK et.al. das Alter bei der ersten Fortpflanzung als wichtigsten Reproduktionsparameter, der unter anderem wesentlich von der Temperatur abhängt.

Sommerliche Wassertemperaturen bis zu 35,6 °C sind eine enorme Belastung für den in Heviz lebenden Fisch und verkürzt dessen Lebensdauer. Sich früher fortzupflanzen ist daher ein essentieller Vorteil in dieser Umgebung.

Da die Geschlechtsreife vom Erreichen eines bestimmten Körpergewichtes abhängt, kann dies nur durch höheres Wachstum in der Jugendphase schneller erlangt werden. Da die hier untersuchten Tiere alle denselben Umweltbedingungen ausgesetzt sind, muss es eine genetische Komponente für diese unterschiedliche Entwicklungseigenschaft geben. Auch MEFFE et.al. (1995) legen der Temperaturtoleranz der Individuen einer Population eine genetische Basis zugrunde.

Die Hevizgambusen hatten immerhin, nimmt man eine Generationenfolge von 6,5 pro Jahr an, wie es VONDRACEK et.al. (1988) für 30 °C Wassertemperatur angeben, in den letzten 90 Jahren gut 600 Generationen Zeit, diese Eigenschaft in ihr Genom zu übernehmen. Hinzu kommt die Tatsache, dass die europäische Population auf nur 12 Individuen gründet. 200 Nachkommen von diesen sind quer durch Europa verteilt worden. Dadurch dürfte auch dem Gründereffekt eine nicht unwesentliche Rolle in der genetischen Zusammensetzung dieser Populationen zugeschrieben werden. Auch wenn REZNICK, BRYGA und ENDLER (1990) vorschlagen, dass Änderungen wichtiger Entwicklungsschritte, wie erhöhtes Körpergewicht bei der ersten Geburt oder veränderte Anzahl bzw. Größe der Nachkommen, nicht in Zusammenhang mit Gründereffekt oder genetische Drift stehen sondern als natürliche Selektion anzusehen sind.

Ob die geringere Lebenserwartung bei erhöhten Temperaturen Folge des gesteigerten Stoffwechsels oder der vielleicht ganzjährig stattfindende Fortpflanzung ist, kann an dieser Stelle nicht beantwortet werden und hat auch keinen Einfluss auf die Interpretation der daraus entstehenden Konsequenzen.

Der signifikante Unterschied im Wachstumsverlauf während der ersten 11 Wochen ist das stärkste Indiz, welches dafür spricht, dass die Gambusen aus Heviz und Triest verschiedene Entwicklungswege eingeschlagen haben, welche in vielleicht nicht allzu ferner Zukunft in der Etablierung einer neuen Art mündet. Da die klimatischen Verhältnisse in den thermalen Gewässern von Heviz sich sehr stark von den ursprünglichen in Amerika unterscheiden, werden sich wohl die Fische der dortigen Population, vorausgesetzt, das Gewässer besteht so lange, früher oder später als eigenständige Art von *Gambusia holbrooki* trennen.

ZUSAMMENFASSUNG

Bereits 1921 wurden *Gambusia affinis* und *Gambusia holbrooki* zur Bekämpfung der Malaria in Europa ausgesetzt. Ursprünglich in den südlichen USA und Mexiko (*Gambusia affinis*) bzw. Florida bis New Jersey (*Gambusia holbrooki*) heimisch, wurden diese kleinen Fische vornehmlich in Südeuropa ausgesetzt. In nördlicheren Breiten wie Deutschland und Österreich verhinderten die harten Winter eine erfolgreiche Ansiedlung.

In wärmeren Gebieten mit milderen Wintern haben sie sich etabliert, so auch in der Region rund um Triest sowie in einer Thermalquelle in Heviz, Ungarn. Die Individuen beider Populationen wurden als *Gambusia holbrooki* identifiziert.

Die klimatischen Bedingungen sind sehr verschieden: auf der einen Seite sub-mediterranes Klima mit durchschnittlichen Temperaturen von $25\,^{\circ}$ C im Sommer und etwa $8\,^{\circ}$ C im Winter. Auch wenn Frost selten ist, können die Temperaturen deutlich unter Null fallen. Und auf der anderen Seite der Thermalsee von Heviz, gespeist von einer Quelle mit konstanten $38,5\,^{\circ}$ C. Im Sommer betragen die Temperaturen 33 bis $36\,^{\circ}$ C, im Winter fallen sie nicht unter 23 bis $25\,^{\circ}$ C.

In dieser Arbeit wurde untersucht, ob es bereits physiologische Anpassungen an die lokalen Temperaturen dieser beiden klimatisch so gegensätzlichen Regionen gibt und bereits erste Schritte in Richtung einer allopatrischen Speziation gemacht wurden.

Neugeborene beider Populationen wurden dazu bei konstanten 25°C aufgezogen. Einflüsse wie Beleuchtungsdauer, Futterqualität und –quantität waren für alle ident. Das Wachstum wurde durch regelmäßige Kontrolle des Körpergewichtes dokumentiert. Zudem wurde auch der Beginn der sexuellen Entwicklung notiert.

Es konnte gezeigt werden, das dass Durchschnittsgewicht der Hevizgambusen bis zu 100% über dem der Fische aus Triest lag. Dieser Gewichtsunterschied resultierte aus einem gesteigerten Wachstum in den ersten 11 Wochen ihrer Entwicklung.

Des weiteren erreichen die ungarischen Fische die sexuelle Reife im Schnitt 30 Tage früher. Das minimale Alter bis zum Einsetzen des Gonopodiumwachstum betrug 28 Tage für die Gambusen aus Heviz und 91 für jene aus Triest. Auch die Weibchen aus Heviz wiesen wesentlich früher den Trächtigkeitsfleck auf.

Darüberhinaus scheint das Erreichen der sexuellen Reife an ein bestimmtes Körpergewicht gekoppelt zu sein. Daher sind die deutlich schneller wachsenden Gambusen aus Heviz wesentlich früher geschlechtsreif.

Dieses beschleunigte Wachstum und der damit frühere Eintritt in die Geschlechtsreife ist als Anpassung an eine hohe Adultsterblichkeit, ausgelöst durch die hohen Temperaturen in Heviz, zu sehen. Diese Eigenschaft wurde an die hier, unter identen Bedingungen, untersuchten Fische weitergegeben.

LITERATURVERZEICHNIS

ALABASTER, J. S., LLOYD, R. (1980): Water quality criteria for freshwater fish. London and Boston: Butterworths.

AARN, A. und UNMACK, P. (2007): *Gambusia* (Damnbusia) *hoolbrooki*, der "Killerfisch", DGLZ Rundschau Sonderdruck 2/2007

ALLEN, K. R. (1985): Comparison of the growth rate of brown trout *Salmo trutta* in New Zealand stream with experimental fish in Britain. Journal of Animal Ecology 54: 487-495

ARTHINGTON, A. H. und LLOYD, L. L. (1989): Introduced poeciliids in Australia and New Zealand. Pp. 333-348 in: G. K. MEFFE und F. F. SNELSON (eds.), Ecology an evolution of livebearing fishes (Poeciliidae). Prentice Hall, New Jersey, 453 pp.

ARTOM, C. (1924): La specie di *Gambusia* acclimatata in Italia (*Gambusia holbrooki* Grd) in relazione colla stabilitá del carattere del gonopodio. Atti Acc Naz Lincei 33: 278-282

AYALA, M. D. et.al. (2001): Temperature effects on muscle growth in two populations (Atlantic and Mediterranean) of sea bass *Dicentrarchus labrax* L. Aquaculture 202, S. 359-370

BERRY, G. W., GRIM, P. J., IKELMAN, J. A. (1980): Thermal springs list fort the United States. United States Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, Boulder, CO

BELL, J. M. (2006): The assessment of thermal impacts on habitat selection, growth, reproduction, and mortality in brown trout (*Salmo trutta* L): A review of the literature. Applied Ecological Services, Inc.

BRITTON, D. K. (2005): The nature of thermal tolerance in the western mosquitofish, *Gambusia affinis*, exposed to heated effluents. Ph.D Dissertation. The University of Texas at Arlington. Arlington, Texas.

BROWN, M. E. (1946): The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.) III. The effect of temperature on the growth of two-year-old trout. Journal of Experimental Biology 22: 145-155

CAMPBELL, N. A. und REECE, J. B. (2003): Biologie. 6. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag GmbH Heidelberg – Berlin

CECH, J. J., MASSINGILL, M. J., VONDRACEK, B., LINDEN, A. L. (1985): Respiratory metabolism of mosquitofish, *Gambusia affinis*: effects of temperature, dissolved oxygen, and sex difference. Environmental Biology of Fishes Vol. 13, No.4, pp. 297-307

CLARKE, A. (2003): Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. Trends in Ecology and Evolution 18, 573-581

CLARKE, A. and FRASER K. P. P. (2004): Why does metabolism scale with temperature? Functional Ecology 18, 243-251

COYNE, J. A. und ORR, H. A. (2004): Speciation. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

DECKERT, K. und DECKERT, G. (Autoren) (2000): Die große farbige Enzyklopädie Urania-Tierreich, Band 4: Fische, Lurche Kriechtiere. Urania Verlag Berlin in der Dornier Medienholding GmbH

DIAMOND, J. M. (1996): A-bombs against amphibians. Nature, 383: 386-7

ENDLER, J. A. (1986): Natural Selection in the Wild. Princeton, NJ: Princeton University Press

ELLIOTT, J. M. (1981): Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. In: A. D. Pickering (ed.) stress and fish. Academic Press Inc., Ltd. London 209-245

FRY, F. E. J. (1971): The effect of environmental factors on the physiology of fish. Fish Physiology, editors, W. S. Hoar and D. J. Randall. Academic Press, London, 1-98

GÄRTNER, G. (1981): Zahnkarpfen – Die lebendgebärenden im Aquarium, Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co, 67-75

GAVRILETS, S. (2000): Waiting time to parapatric speciation. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B 267, 2483-2492

GERSTMEIER, R. und ROMIG, T. (2003): Die Süßwasserfische Europas, 2. Auflage, Franckh-Kosmos Verlags-GmbH, 316-318

GLOVER, C. J. M. (1989): Fishes. Pp 89-112, in W. Zeidler & W.F. Ponder (eds.), Natural History of Dalhousie Springs. South Australian Museum, Adalaide 138 pp.

HAMMILL, E., WILSON, R. S., JOHNSTON, I. A. (2004): Sustained swimming performance and muscle structure are altered by thermal acclimation in male mosquitofish. Journal of Thermal Biology 29, 251-257

HART, J. S. (1952): Geographic variations of some physiological and morphological characters in certain freshwater fish. University of Toronto Studies, Biological Series, No. 60. Publication of the Ontario Fisheries Laboratory 72: 1-79

ISSG (2000): 100 of the World's Worst Invasive Alien Species: A Selection from the Global Invasive Species Database. Invasive Species Specialist Group (IUCN). University of Auckland, Auckland, New Zealand

IVANTSOFF, W. und AARN, P. (1999): Detection of predation on Australian native fishes by *Gambusia hoolbrooki*. Mar. Freshwater Res., 50: 467-468

JOBLING, M. (1996): Temperature and growth: modulation of growth rate via temperature. In: Wood C. M., McDonald D. G. (Eds.), Global warning: imolication for freshwater and marine fish, Society for Experimental Biology, Seminar Series 61, Cambridge University Press, pp. 225-253

JOHNSTON, I. A. und WILSON, R. S. (2005): Temperature-induced developmental plasticity in ectotherms. In: Warburton S. J., Burggren W.W., Pelster B., Reiber C.L., Spicer J., editors. Comparative developmental physiology. Oxford University Press: New York, NY: 2006 pp. 124-138

KEMPKES, M. (2008): Faunenverfälschung: Gambusen in Südeuropa. DATZ 5/2008, Verlag Eugen Ulmer

KEMPKES, M. (1999): Lebendgebärende Zahnkarpfen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart (Hohenheim), 8-9

LANGERHANS, R. B., GIFFORD, M. E., JOSEPH, E. O. (2007): Ecological speciation in *Gambusia* fishes. Evolution 61-9: 2056-2074

LEE, C. E. (2002): Evolutionary genetics of invasive species. Trends in Ecology and Evolution, Vol.17, No.8 August 2002

MEFFE, G. K., WEEKS, S. C., MULVEY, M. und KANDL, K. L. (1995): Genetic differences in thermal tolerance of eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*; Poeciliidae) from ambient and thermal ponds. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52 (12): 2704-2711

MENTING, G. (2001): Explosive Artbildung bei ostafrikanischen Buntbarschen. Naturwissenschaftliche Rundschau, Ausgabe 08

MESKE, C. (1991): Der Fisch in der technischen Aquakultur. Informationen für die Fischwirtschaft aus der Fischereiforschung. Volume 38 (3), pp. 105-107

MEYER, M. K. (1985): Lebendgebärende Zierfische: Arten der Welt. MERGUS, Verlag für Natur- und Heimtierkunde, Baensch 1985, 159-162

MILLER, R. R. (2005): Freshwater fishes of Mexico. The University of Chicago Press, Ltd., London

MINCKLEY, W. L., G. K. MEFFE, & D. L. SOLTZ. Conservation and management of short-lived fishes: the cyprinodontoids. Pp 247-282, in: W. L. MINCKLEY & J. E. DEACON (eds.), Battle Against Extinction: native fisch management in the American West. University of Arizona Press, Tucson, 517 pp.

NÁJERA ANGULO, L. (1944): Sobre la identificación de la *Gambusia holbrookii*. Bol R Soc Esp Hist Nat Biol 42:51-55

PERLMUTTER, A. und POTTER, H. (1987): Retrovirus – like particles in embryonic kidney tissue of the platfish, *Xiphophorus maculatus*. J. Exp. Zool., 243: 125-135

QUAMMEN, D. (2001): Der Gesang des Dodo. 2. Auflage, Econ Ullstein List Verlag GmbH & Co. KG, München

REYNOLDS, W. W. und CASTERLIN, M. E. (1976): Thermal preferenda and behavioral thermoregulation in three centrarchid fishes. In: Esch, G. W., and R. W. McFarlane (eds.). Proc. Second Thermal Ecology Symposium. AEC Symposium Series: 185-190

REZNICK, D. (1981): 'Grandfather effects': The genetics of interpopulation differences in offspring size in the mosquitofish. Evolution 35: 941-953

REZNICK, D. A., BRYGA, H., ENDLER, J. A. (1990): Experimentally induced life-history evolution in a natural population. NATURE Vol. 346, 26. July 1990, 357-359

REZNICK, D. N. und GHALAMBOR, C. K. (2001): The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. Genetica 112, 183-198

RIEHL, R. und BAENSCH, H. A. (1991): Mergus – Aquarienatlas. 8. Auflage, 5.Taschenbuchausgabe. MERGUS-Verlag Hans A. Baensch

SCHÖPF REHAGE, J. und SIH, A. (2004): Dispersal behavior, boldness, and the link to invasiveness: a comparison of four Gambusia species. Biological Invasions 6: 379-391, Kluwer Academic Publishers

STALLKNECHT, H. (2000): Lebendgebärende Zahnkarpfen. Fische für Anfänger und Experten. Tetra-Verlag GmbH, 67-69

STEARNS, S., C. (1983): A natural experiment in life-history evolution: Field data on the introduction of mosquitofish (*Gambusia affinis*) to Hawaii. Evolution, 37 (3), 601-617

STOCKWELL, C. A. und VINYARD, G. L. (2000): Life history variation in recently established populations of western mosquitofish (*Gambusia affinis*). Western North American Naturalist 60(3), 273-280

VEENVLIET, P. (2007): Species identity of *Gambusia (*Pisces: *Poeciliidae*) introduced to Slovenia. Natura Sloveniae 9(1): 43-46

VONDRACEK, B., WURSTBAUGH, W. A., CECH, J. J. (1988): Growth and reproduction of the mosquitofish, *Gambusia affinis*, in relation to temperature and ration level: consequences for life history. Environmental Biology of Fishes Vol. 21, No. 1, pp. 45-57

WESTHEIDE, W. und RIEGER, R. (Hrsg.) (2004): Spezielle Zoologie, Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. Spektrum Akademischer Verlag, 226-276

WILSON, R. S., HAMMILL, E., JOHNSTON, I. A. (2007): Competition moderates the benefits of thermal acclimation to reproductive performance in male eastern mosquitofish. Proc. Biol. Sci. 2007 May 7; 274 (1614): 1199-1204

WILSON, R. S., JOHNSTON, I. A. (2004): Combining studies of comparative physiology and behavioural ecology to test the adaptive benefits of thermal acclimation. International Congress Series 1275, 201-208

WOOTTON, R. J. (1998): Ecology of Teleost Fishes. Kluwer Academic Publishers. Boston, Massachusetts, Kapitel 1 und 4

Weitere Quelle:

[1]

http://www.dlia.org/atbi/species/Animalia/Chordata/Actinopterygii/Cyprinodontiformes/Poeciliidae/Gambusia_holbrooki.shtml (17.11.2010)

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

•	Naturiche Verbreitung von Gambusia holbrooki an der Ostkuste	_
	der USA ([1])	
	Gambusia holbrooki, Weibchen (oben) und Männchen	_ 7
•	Blick auf den betonierten Hauptabflusskanal zur Entwässerung des	
٦	Thermalbades in Heviz	24
Abbildung 4: [Der Fangort: ein kleiner, naturbelassener Abfluss, ca. 200m	
Ö	östlich des Hauptabflusses	24
Abbildung 5: [Die Behälter der Elterntiere im Keller des "Haus des Meeres"	25
Abbildung 6: E	Einrichtung der Aufzuchtbehälter	26
Abbildung 7: \	Vier Aquarien, in denen jeweils eine Gruppe mit 10 Tieren Platz fand	29
Abbildung 8: h	Kunststoffbecher zum Vereinzeln, Haushaltssieb und Laborwaage	30
Abbildung 9: (Gewichtszunahme von Gruppe Triest 1	33
Abbildung 10:	Gewichtszunahme von Gruppe Triest 2	34
Abbildung 11:	Gewichtszunahme von Gruppe Triest 3	34
Abbildung 12:	Gewichtszunahme von Gruppe Heviz 1	35
Abbildung 13:	Gewichtszunahme von Gruppe Heviz 2	36
Abbildung 14:	Gewichtszunahme von Gruppe Heviz 3	36
Abbildung 15:	Mittleres Körpergewicht der einzelnen Gruppen	37
Abbildung 16:	Das mittlere Körpergewicht beider Populationen bis zu	
	einem Alter von 122 Tagen	38
Abbildung 17:	Mittlerer Zuwachs beider Populationen in mg pro Tag	40
Abbildung 18:	Mittlerer Zuwachs der Gruppen Triest 1 und 3 sowie Heviz 2 und 3	
	von 123 bis 133 Tagen	41
Abbildung 19:	zeigt das Alter, bei dem alle Männchen einer Gruppe zu erkennen waren_	44
Abbildung 20:	Durchschnittliches Alter bei beginnendem Gonopodiumwachstum;	
	nach Population getrennt	45
Abbildung 21:	zeigt das Alter, bei dem 100% aller Weibchen mit Trächtigkeitsfleck	45
Abbildung 22:	Durchschnittsalter der Weibchen mit erkennbarem Trächtigkeitsfleck	
	nach Population getrennt	46
Abbildung 23:	Alter der Fische in Tagen, bei dem alle Tiere einem Geschlecht	
	zuordenbar waren	46
Abbildung 24:	Durchschnittliches Alter, wenn Fisch geschlechtlich zuordenbar	47
Abbildung 25:	Durchschnittliches Gewicht bei beginnendem Gonopodiumwachstum bzw.	
	sichtbarem Trächtigkeitsfleck	48

Abbildung 26: Durchschnittliches Gewicht bei beginnendem Gonopodiumwachstum bzw.				
sichtbarem Trächtigkeitsfleck	49			
Abbildung 27: Durchschnittliches Gewicht der Gruppen mit einem Alter von 122 Tagen	50			
Abbildung 28: Durchschnittsgewicht mit 122 Tagen	51			
Abbildung 29: typischer Temperaturverlauf in einem der Aufzuchtbecken (Triest 1)	52			

TABELLENVERZEICHNIS

Tabelle 1: Aufteilung der Gruppen	
Tabelle 2: Durchschnittlicher Zuwachs pro Tier und Tag bis Trennung	
nach Geschlecht	41
Tabelle 3: Durchschnittlicher Zuwachs in mg pro Tier und Tag ab Trennung	
nach Geschlecht bis 35 Tage danach	42
Tabelle 4: Zuwachs in mg pro Tier und Tag als Mittelwert aller Männchen	
bzw. Weibchen ab Trennung nach Geschlecht bis 35 Tage danach	42
Tabelle 5: Durchschnittlicher täglicher Zuwachs pro Tag und Tier	43
Tabelle 6: Geschlechterverteilung der Fische aus Triest,	
getrennt nach Aufzuchtbecken	43
Tabelle 7: Geschlechterverteilung der Fische aus Heviz,	
getrennt nach Aufzuchtbecken	43
Tabelle 8: Verteilung der Geschlechter aller untersuchten Tiere	44

LEBENSLAUF

Name Günther Hulla

Geburtsdatum 18. Jänner 1979

Geburtsort Steyr, Oberösterreich

Staatsangehörigkeit Österreich

seit 09/2007 Angestellter im "Haus des Meeres"

seit 10/2002 Universität Wien, Diplomstudium Zoologie

03/2001 – 10/2002 Veterinärmedizinische Universität

Diplomstudium Veterinärmedizin

10/2000 – 03/2001 Universität für Bodenkultur, Diplomstudium

Stdzwg. Landschaftsplanung und -pflege

1993-1998 Höhere Technische Bundeslehranstalt Steyr

Fachrichtung: Fahrzeug und Motorenbau

Abschluss mit Matura

1989-1993 Bundesrealgymnasium Steyr

1985-1989 Volksschule Wehrgraben, Steyr