Aus dem Institut für Tierernährung

des Fachbereichs Veterinärmedizin

der Freien Universität Berlin

Grundlagen der Verdauungsphysiologie, Nährstoffbedarf und Fütterungspraxis bei Fischen und Amphibien unter besonderer Berücksichtigung der Versuchstierhaltung

- Eine Literaturstudie und Datenerhebung

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Grades eines

Doktors der Veterinärmedizin

an der

Freien Universität Berlin

vorgelegt von

EVELYN RAMELOW

Tierärztin

aus Potsdam

Berlin 2009

Journal-Nr.: 3351

Gedruckt mit Genehmigung des Fachbereichs Veterinärmedizin

der Freien Universität Berlin

Dekan:	Univ.-Prof. Dr. vet. med. Leo Brunnberg
Erster Gutachter:	Univ.-Prof. Dr. vet. med. Jürgen Zentek
Zweiter Gutachter:	Univ.-Prof. Dr. rer. nat. Wilfried Meyer
Dritter Gutachter:	Prof. Dr. rer. nat. Werner Kloas

Deskriptoren (nach CAB-Thesaurus):

fishes, amphibians, physiology, digestion, nutrient requirements, nutrition, animal husbandry, laboratory animals

Tag der Promotion: 14.12.2009

Bibliografische Information der *Deutschen Nationalbibliothek*

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

ISBN: 978-3-86664-750-3
Zugl.: Berlin, Freie Univ., Diss., 2009
Dissertation, Freie Universität Berlin
D 188

Dieses Werk ist urheberrechtlich geschützt.
Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdruckes und der Vervielfältigung des Buches, oder Teilen daraus, vorbehalten. Kein Teil des Werkes darf ohne schriftliche Genehmigung des Verlages in irgendeiner Form reproduziert oder unter Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder verbreitet werden.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Warenbezeichnungen, usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürfen.

This document is protected by copyright law.
No part of this document may be reproduced in any form by any means without prior written authorization of the publisher.

alle Rechte vorbehalten | all rights reserved
© mensch und buch verlag 2010
choriner str. 85 - 10119 berlin
verlag@menschundbuch.de – www.menschundbuch.de

Für meine
Familie

Inhalt

INHALT I

ABKÜRZUNGEN III

SYMBOLE IV

TABELLEN V

ABBILDUNGEN VIII

1 EINLEITUNG 1

2 SCHRIFTTUM 2

2.1 ZOOLOGISCHE KLASSIFIZIERUNG DER FISCHE 2
2.1.1 Ordnung der Fische 2
2.2 ALLGEMEINE EIGENSCHAFTEN DER FISCHE 5
2.3 NAHRUNGSAUFNAHME UND VERDAUUNG DER FISCHE 5
2.3.1 Morphologie und Physiologie des Verdauungstraktes 5
2.3.2 Motilität des Verdauungstraktes und Chymuspassage, Kotabsatz 22
2.3.3 Resorptionsmechanismen 30
2.3.4 Mikrobiologie des Verdauungstraktes 32
2.4 ENERGIE UND NÄHRSTOFFE; STOFFWECHSEL UND BEDARF DER FISCHE 36
2.4.1 Energiebedarf von Fischen 36
2.4.2 Proteine und Aminosäuren 38
2.4.3 Lipide und Fettsäuren 45
2.4.4 Kohlenhydrate 48
2.4.5 Rohfaser 49
2.4.6 Vitamine 49
2.4.7 Mineralstoffe 54
2.5 ZOOLOGISCHE KLASSIFIZIERUNG DER AMPHIBIEN 59
2.5.1 Anura oder Froschlurche (Frösche, Kröten und Unken) 60
2.5.2 Urodela, Caudata oder Schwanzlurche (Molche und Salamander) 61
2.5.3 Gymnophiona, Apoda, Caecilia (Blindwühlen) 61
2.6 ALLGEMEINE EIGENSCHAFTEN DER AMPHIBIEN 62
2.7 NAHRUNGSAUFNAHME UND VERDAUUNG DER AMPHIBIEN 62
2.7.1 Morphologie und Physiologie des Verdauungstraktes 62
2.7.2 Motilität des Verdauungstraktes und Chymuspassage 76
2.7.3 Resorptionsmechanismen 78
2.7.4 Mikrobiologie des Verdauungstraktes 79
2.8 ENERGIE UND NÄHRSTOFFE; STOFFWECHSEL UND BEDARF DER AMPHIBIEN 82
2.8.1 Energiebedarf von Amphibien 82
2.8.2 Proteine und Aminosäuren 84
2.8.3 Lipide und Fettsäuren 87
2.8.4 Kohlenhydrate 89
2.8.5 Vitamine 93
2.8.6 Mineralstoffe 96

3 MATERIAL UND METHODE ... 100

3.1 SCHRIFTUM ... 100
3.2 DATENERHEBUNG MIT FRAGEBÖGEN ... 100

4 ERGEBNISSE ... 105

4.1 FISCHE ... 106
4.1.1 Zebrabärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae) ... 106
4.1.2 Forellen (*Oncorhynchus mykiss, Salmo trutta, Hucho hucho*, Salmonidae) ... 112
4.1.3 Guppy (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae) ... 115
4.2 AMPHIBIEN ... 116
4.2.1 Krallenfrösche (*Xenopus laevis*, Pipidae) ... 116
4.2.2 Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) ... 121

5 DISKUSSION ... 122

5.1 METHODIK ... 122
5.2 LITERATURSTUDIUM ... 122
5.3 DATENERHEBUNG ... 122
5.4 DISKUSSION DER ERGEBNISSE ... 123
5.5 BESONDERHEITEN DER FISCHERNÄHRUNG ... 123
5.5.1 Zebrabärbling (*Danio rerio*, Cyprinidae) ... 123
5.5.2 Forellen (*Oncorhynchus mykiss, Salmo trutta, Hucho hucho*, Salmonidae) ... 126
5.5.3 Guppy (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae) ... 128
5.6 BESONDERHEITEN DER AMPHIBIENERNÄHRUNG ... 130
5.6.1 Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae) ... 130
5.6.2 Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) ... 132
5.7 SCHLUSSFOLGERUNG ... 133

6 ZUSAMMENFASSUNG ... 134

7 SUMMARY ... 136

ZITIERTE LITERATUR ... 137

ANHANG ... 196

DANKSAGUNG… ... 201

SELBSTSTÄNDIGKEITSERKLÄRUNG ... 202

Abkürzungen

Abkürzung	Bedeutung
AS	Aminosäure
DGGE	Denaturating gradient gel electrophoresis (denaturierende Gradientengelelektrophorese)
DHA	Docosahexaensäure
DNA	Desoxyribonukleinsäure
DVN	Darmverluststickstoff
EN	endogener Stickstoff
EPA	Eicosapentaensäure
FM	Futtermittel
GALT	gut-associated lymphoid tissue (Darm assoziertes lymphatisches Gewebe)
GV-SOLAS	Gesellschaft für Versuchstierkunde Society for Laboratory Animal Science
KM	Körpermasse
$KM^{0,75}$	metabolische Körpermasse
Konf.	Konfektionierung
M.	Musculus
n	Anzahl der Proben
N.	Nervus
NfE	N-freie Extraktstoffe
NKA	Neurokinin A
Nn.	Nervi
NO	Stickstoffmonoxid
NOS	Stickstoffmonoxid Synthase
PACAP	Pituitary adenylat cyclase-activating polypeptide (hypophysäres Adenylatcyclase-aktivierendes Polypeptid)
PCR	Polymerase Chain Reaction (Polymerase Kettenreaktion)
Ra	Rohasche
RDP	Ribosomal Database Project
Rfa	Rohfaser
Rfe	Rohfett
Rp	Rohprotein
RQ	Respiratorischer Quotient
SCFAs	Short-chain fatty acids (kurzkettige Fettsäuren)
SD	Standard deviation (Standardabweichung)
SP	Substanz P
spp.	Species pluralis
T.	Tunica
TS	Trockensubstanz
TVT	Tierärztliche Vereinigung für Tierschutz e.V.
VIP	Vasoaktives intestinales Peptid

Symbole

Symbol	Bedeutung
Ca	Calcium
$CaCO_3$	Calciumcarbonat
Co	Cobalt
CO_2	Kohlendioxid
d	Tag
h	Stunde
HCl	Salzsäure
Cl	Chlor
Cu	Kupfer
F	Fluor
Fe	Eisen
H_2S	Schwefelwasserstoff
Hz	Hertz (Schwingungen pro Sekunde)
HPO_4^{--}	Hydrogenphosphat
I	Iod
IU	International Units
J	Joule
K	Kalium
KbE	Kolonie bildende Einheiten
kcal	Kilocalorie
ME	metabolische Energie
Mg	Magnesium
Mo	Molybdän
min	Minute
mM	millimolar
Mn	Mangan
mV	Millivolt
N	Stickstoff
Na	Natrium
NH_3	Ammoniak
NH_4OH	Ammoniumhydroxid
ppm	parts per million
P	Phosphor
PO_4	Phoshat
S	Schwefel
Vo_2	Menge des Sauerstoffverbrauchs in Volumen
ω	Omega
Zn	Zink

Tabellen

Tabelle 1: Lokalisation der Verdauungsenzyme in Fischen, ihre Substrate und Verdauungsprodukte. 18
Tabelle 2: Vergleich der verschiedenen Methoden zur Gewinnung der Faeces und die scheinbare Verdaulichkeit bei der Regenbogenforelle. 24
Tabelle 3: Vergleich der scheinbaren und wahren Verdaulichkeit des Proteins verschiedener Futtersubstanzen für Karpfen (*Cyprinus carpio*). 26
Tabelle 4: Scheinbare Verdaulichkeit verschiedener Futterproteine für Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*). 26
Tabelle 5: Scheinbare Verdaulichkeit (%) verschiedener Fettsäuren bei Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*). 28
Tabelle 6**:** Chemische Zusammensetzung, Bruttoenergie und scheinbare Verdaulichkeit der Makronährstoffe des Versuchsfutters für Schleien (*Tinca tinca*). 29
Tabelle 7: Bakterielle Genera und Arten, die im Verdauungstrakt von adulten Zebrabärblingen identifiziert und mit einer 16S rDNA-Bibliothek sequenziert wurden. 33
Tabelle 8: Analyse der SCFAs aus intestinalen Mischproben (n=5) von Barschen (*Oreochromis mossambicus*, Cichlidae). 35
Tabelle 9: Durchschnittswerte der relativen molekularen Konzentrationen SCFAs im Enddarm von vier marinen herbivoren Fischarten. 35
Tabelle 10: Durchschnittswerte der Konzentrationen von SCFAs von drei FischSpezies während unterschiedlicher Jahreszeiten. 35
Tabelle 11: Sauerstoffverbrauch im Grundumsatz und Aktivitätsstoffwechsel bei unterschiedlichen Temperaturen von Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae). 36
Tabelle 12: Energetischer Erhaltungsbedarf (kJ/Tier/Tag) von Zierfischen sowie die Auswirkung der Wassertemperatur auf den Energiebedarf. 37
Tabelle 13: Energetischer Erhaltungsbedarf von fünf verbreiteten Zierfischarten. 38
Tabelle 14: Proteingehalt im Futter zum Erreichen des maximalen Wachstums von juvenilen Fischen. 40
Tabelle 15: Versorgungsemfpehlung für den Proteingehalt im Futter von Zierfischen. 41
Tabelle 16: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen getüpfelten Gabelwels (*Ictalarus punctatus*). 43
Tabelle 17: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen Nilbuntbarsch (*Oreochromis niloticus*). 43
Tabelle 18: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für die juvenile Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*). 44
Tabelle 19: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen Seesaibling (*Salvenlinus namaycush*). 44

Tabelle 20: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen Milchfisch (*Chanos chanos*). 44
Tabelle 21: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen Mosambikbuntbarsch (*Oreochromis mossambicus*). 45
Tabelle 22: Versorgungsempfehlungen essentieller AS (in g/100g Protein) für die Goldfischlarve (*Carassius auratus*) im Vergleich zu den Versorgungempfehlungen für den juvenilen Mosambikbuntbarsch (*Oreochromis mossambicus*). 45
Tabelle 23: Versorgungsempfehlungen essentieller Fettsäuren. 48
Tabelle 24: Versorgungsempfehlungen wasserlöslicher Vitamine. 51
Tabelle 25: Versorgungsempfehlungen fettlöslicher Vitamine. 53
Tabelle 26: Versorgungsempfehlungen der Mengenelemente. 56
Tabelle 27: Versorgungsempfehlungen der Spurenelemente. 58
Tabelle 28: Stündliche Messung des pH-Wertes im Magen von ungefütterten und gefütterten Aga-Kröten 70
Tabelle 29: Lokalisation der Verdauungsenzyme bei Amphibien, ihre Substrate und Verdauungsprodukte. 72
Tabelle 30: Aktivität der Pankreasenzyme beim gefütterten und nüchternen Teichfrosch, *Rana esculenta*. 74
Tabelle 31: Konzentration der SCFAs und pH-Wert im Gastrointestinaltrakt der Ochsenfrosch-Kaulquappen, *Rana catesbeiana*. 80
Tabelle 32: Charakterisierung der Mikrobiota aus dem Dickdarm von *Rana pipiens*. 81
Tabelle 33: Sauerstoffverbrauch von adulten Amphibien (Grundumsatz). 83
Tabelle 34: Körpermasse, Wachstum und Futterwertung von *Rana perezi* bei der Fütterung von Rationen mit unterschiedlichen Proteingehalten. 86
Tabelle 35: Proteingehalte von invertebraten und vertebraten Futtertieren. 87
Tabelle 36: Fettgehalt der Organe von Molchen, *Triturus carnifex*. 89
Tabelle 37: Fettgehalte von invertebraten und vertebraten Futtertieren. 89
Tabelle 38: Physiologische Blutzuckerspiegel verschiedener Amphibienarten. 92
Tabelle 39: Enzyme der Glykolyse bei Amphibien. 92
Tabelle 40: Gehalt an Kohlenhydraten von invertebraten und vertebraten Futtertieren. 92
Tabelle 41: Fettlösliche Vitamine von invertebraten und vertebraten Futtertieren. 96
Tabelle 42: Calciumkonzentration im Plasma von Amphibien. 98
Tabelle 43: Gehalte von Mengen- und Spurenelementen in vertebraten und invertebraten Futtertieren. 99
Tabelle 44: Fragebogen zur Erfassung der Haltungsbedingungen und Fütterung von Fischen. 101
Tabelle 45: Fragenbogen zur Erfassung der Haltungsbedingungen und Fütterung von Amphibien. 103
Tabelle 46: Absolute und relative Anzahl der Spezies, die in den befragten Institutionen gehalten wurden. 105

Tabelle 47: Übersicht zu den Haltungsbedingungen der Zebrabärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae) während des Erhebungszeitraumes. 107
Tabelle 48: Fütterungspraxis von 7 Institutionen mit Zebrabärblingen (*Danio rerio*, Cyprinidae) und die Anzahl der angebotenen Futtermittel (Angaben in absoluten Zahlen). 108
Tabelle 49: Übersicht der eingesetzten, als Alleinfutter deklarierten Mischfuttermittel für Zebrabärblinge. 109
Tabelle 50: Zusammensetzung der eingesetzten Mischfuttermittel, deklariert für Zierfische. 110
Tabelle 51: Zusammensetzung von Einzelfuttermitteln (Invertebraten) für Zebrabärblinge. 111
Tabelle 52: Übersicht zu den Haltungsbedingungen von Forellen (*Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta*, *Hucho hucho*, Salmonidae) während des Erhebungszeitraumes... 112
Tabelle 53: Fütterungspraxis von 3 Institutionen mit Forellen (*Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta*, *Hucho hucho*, Salmonidae) und die Anzahl der angebotenen Futtermittel (Angaben in absoluten Zahlen). 113
Tabelle 54: Übersicht der handelsüblichen, als Alleinfutter deklarierten Mischfuttermittel für Forellen. 113
Tabelle 55**:** Zusammensetzung von Mischfuttermitteln, deklariert für Forellen. 114
Tabelle 56: Übersicht zu den Haltungsbedingungen von Krallenfröschen (*Xenopus laevis*, Pipidae) während des Erhebungszeitraumes. 116
Tabelle 57: Fütterungspraxis von 8 Institutionen mit Krallenfröschen (*Xenopus laevis*, Pipidae) und die Anzahl der angebotenen Futtermittel (Angaben in absoluten Zahlen). 117
Tabelle 58: Übersicht der handelsüblichen, als Alleinfutter deklarierten Mischfuttermittel für Kaulquappen, Krallenfrösche, Forellen und Zander. 119
Tabelle 59: Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel für Krallenfrösche. 120
Tabelle 60: Empfohlene Parameter der Wasserqualität für Zebrabärblinge. 124
Tabelle 61: Empfohlene Parameter der Wasserqualität für Forellen. 126
Tabelle 62: Systematik der Zierfische. 197
Tabelle 63: Einteilung der Aquarienfische nach Wassertemperatur. 199
Tabelle 64: Zusammensetzung von Einzelfuttermitteln (Invertebraten) für Zebrabärblinge. 200
Tabelle 65: Zusammensetzung von Einzelfuttermitteln (Invertebraten und Vertebraten) für Krallenfrösche und Axolotl. 200

Abbildungen

Abbildung 1: Allgemeine Struktur des Verdauungskanals. 5
Abbildung 2: Beispiele der Positionen des Mauls beim Fisch. 6
Abbildung 3: Gebiss- und Zahnformen der Fische. 9
Abbildung 4: Formen der Seitenlinie und ihr Aufbau. 11
Abbildung 5: Beispiele der Schwimmblase aus ventraler Sicht. 12
Abbildung 6: Beispiele des Magens und der Pylorusschläuche. 15
Abbildung 7: Verdauungstrakt von 4 marinen herbivoren Fischen. 16
Abbildung 8: Beziehung zwischen der N-Aufnahme und der scheinbaren bzw. wahren Verdaulichkeit des Proteins von weißem Fischmehl beim Karpfen (*Cyprinus carpio*). 26
Abbildung 9: Stammesgeschichtliche Beziehungen der Amphibien. 59
Abbildung 10: Zungenbewegungen beim Fangen einer kleinen Beute. 65
Abbildung 11: Formen der Zahnbefestigung. 66
Abbildung 12: Sauerstoffverbrauch des intestinalen Gewebes während der aktiven Absorption von Nährstoffen. 79
Abbildung 13: Änderung des respiratorischen Quotienten (RQ) des intestinalen Gewebes während der aktiven Absorption von Nährstoffen... 79
Abbildung 14: Prozentuale Anteile der eingesetzten Futtermittel (FM) für die jeweilige Spezies. 106
Abbildung 15: Anteile der Invertebraten an den insgesamt eingesetzten Einzelfuttermitteln bei der Ernährung von Zebrabärblingen (*Danio rerio*, Cyprinidae) mit Invertebraten. 108
Abbildung 16: Anteile der Einzelfuttermittel an den insgesamt eingesetzten Einzelfuttermitteln bei der Ernährung von Krallenfröschen (*Xenopus laevis*, Pipidae). 118

1 Einleitung

Amphibien und Fische besitzen in der biomedizinischen Forschung für bestimmte Fragestellungen einen besonderen Stellenwert (Buchanan und Jaeger 1995). Bezeichnend dafür ist der Einsatz von durchschnittlich etwa 18.000 Amphibien und 182.000 Fischen für wissenschaftliche Zwecke in den Jahren 2001-2005 (Tierschutzbericht der Bundesregierung 2007). Als Versuchstiere werden sie in einem breit gefächerten Spektrum von Forschungsgebieten wie zum Beispiel in der embryologischen, toxikologischen und pharmakologischen Forschung eingesetzt. Ihre Gesundheit und erfolgreiche Nachzucht basiert auf einer optimalen Haltung und Fütterung. Unter suboptimalen Bedingungen kann sich beispielsweise das Erreichen der vollen Körpergröße um mehrere Jahre verzögern (Hilken et al. 1997). Die Funktion und der Aufbau der einzelnen Verdauungsorgane variieren bei den einzelnen Spezies und weisen mitunter große Unterschiede bzw. Eigenheiten auf. Zu den in diesem Zusammenhang relevanten Spezies zählen Zebrabärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae), Guppies (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae), Regenbogenforellen (*Oncohynchus mykiss*, Salmonidae), Krallenfrösche (*Xenopus laevis*, Pipidae) und Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae).

Das Tierschutzgesetz (§2) fordert, dass jedes Tier entsprechend seiner Art und seinen Bedürfnissen ernährt, gepflegt und verhaltensgerecht untergebracht wird. Verglichen mit der Diversität und Abundanz an Beutetieren in der Natur wird die Ernährung im Terrarium oft als „einseitig“ angesehen (Werning 2006). Bei Versuchstieren ist allerdings eine konstante Art der Fütterung unbedingt erforderlich. Neben der weitgehend standardisierten Versuchstierhaltung erfreuen sich Amphibien in der Heimtierhaltung wachsender Beliebtheit erfreuen und werden ebenso wie Fische häufig als pflegeleichte Tiere betrachtet. Diesbezüglich kann ein Vergleich zwischen den Standardfütterungen einer Versuchstiereinrichtung und der Heimtierhaltung interessante Aufschlüsse geben. Ebenso ist auch die Ernährung in natürlichen Habitaten von Interesse, da Analysen des Beutespektrums aus vergleichender Sicht biologisch relevant sind.

Da das Wissen zur Ernährungsphysiologie dieser Spezies lückenhaft ist, erfolgt die Fütterung bislang meist auf empirischer Grundlage. Ziel dieser Dissertation ist es, den bisherigen Wissenstand über die Verdauungsphysiologie und Fütterungsanforderungen zu analysieren, eventuell offene Fragen zu beschreiben und mögliche Empfehlungen zur Fütterung darzustellen. Für die Realisierung einer systematischen Analyse und strukturierten Darstellung der Literatur erfolgte in dieser Arbeit eine Kategorisierung in Anatomie, Physiologie der Verdauungsorgane, in physiologische Mechanismen der Digestion, Stoffwechsel und Bedarf der Nährstoffe.

2 Schrifttum

2.1 Zoologische Klassifizierung der Fische

Die ersten archaischen Fische sind in der Epoche des Obersilur in relativ geringer Zahl nachweisbar. Im Devon (vor etwa 420-350 Millionen Jahren) sind die Fische in Süß- und Salzwasserablagerungen in einer Vielzahl vertreten (Romer und Parsons 1983). Fische gehören dem Unterstamm der Vertebrata an und werden in zwei Überklassen unterschieden (s. Stammbaum). Alle Fische sind durch einen zweiteiligen wissenschaftlichen Namen klassifiziert, einen Gattungsnamen, gefolgt von dem Artnamen. Zum Beispiel sind *Barbus oligolepis* und *Barbus titteya* zwei Arten innerhalb der Gattung Barbus (Mills 1989).

Stamm: Chordata (Chordatiere)
Unterstamm: Urochordata
Unterstamm: Acrania (Leptocardii, Cephalochordata, Lanzettfischchen)
Unterstamm: Vertebrata (Wirbeltiere)
1. Überklasse: Agnatha (Kieferlose) [ca. 75 Arten]
    1. Ordnung: Myxinoidea (Hyperotreta, Schleimaale)
    2. Ordnung: Petromyzonta (Hyperoartia, Neunaugen)
2. Überklasse: Gnathostomata (Kiefermäuler)
    1. Klasse: Chondrichthyes (Knorpelfische) [ca. 625 Arten]
        1. Ordnung: Elasmobranchii (Haie und Rochen)
        2. Ordnung: Holocephala (Chimären)
    2. Klasse: Osteichthyes (Knochenfische) [ca. 30.000 Arten]
        1. Unterklasse: Actinopterygii (Strahlenflosser)
            1. Überordnung: Chondrostei (Altfische)
            2. Überordnung: Holostei
            3. Überordnung: Teleostei
        2. Unterklasse: Sarcopterygii (Choanichthyes)
            1. Überordnung: Dipnoi (Lungenfische)
            2. Überordnung: Crossopterygii (Quastenflosser)

2.1.1 Ordnung der Fische

Die Einteilung einiger Zierfischarten erfolgt anhand von praktischen und ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten nach Riehl und Baensch (1996).

2.1.1.1 Herbivore, carnivore und limnivore Zierfischarten

A. Herbivore, pflanzenfressende Arten

Herbivore Arten nehmen in der Natur vorwiegend Pflanzen, Früchte und Algen auf. Viele Arten fressen neben der pflanzlichen Nahrung auch Lebendfutter. Raubfische, die z.B. Jungfischen nachstellen, sind unter diesen Arten jedoch nicht zu finden. Die Pflanzenfresser besitzen meist keinen Magen, dafür aber einen vielfach verlängerten Dünndarm. Fische mit dieser Ernährungsweise fressen den ganzen Tag über und können sich nicht auf einmal sättigen. Große Futtermengen werden demnach nicht auf einmal bewältigt. Aus diesem Grund müssen sie im Aquarium mehrmals am Tag (drei bis viermal) mit kleinen Mengen gefüttert werden, einige Vertreter sind im Folgenden beispielhaft aufgeführt (Riehl und Baensch 1996):

Zwergdistichodus (*Distichodus decemaculatus*, Citharinidae)
Graubanddistichodus (*Distichodus fasciolatus*, Citharinidae)
Distichodus lusosso (*Distichodus leptorhynchus*, Citharinidae)
Rotflossendistichodus (*Distichodus affinis*, Citharinidae)
Zebra-Geradsalmler (*Distichodus sexfasciatus*, Citharinidae)
Grüner Leporinus (*Leporinus affinis*, Anastomidae)
Gebänderter Leporinus (*Leporinus fasciatus fasciatus*, Anastomidae)
Punktstreifen-Leporinus (*Leporinus nigrotaeniatus*, Anastomidae)
Gestreifter Leporinus (*Leporinus striatus*, Anastomidae)
Gestreifter Barbensalmler (*Curimata multilineata*, Curimatidae)
Schafpacu (*Acnodon normani*, Serrasalmidae)
Schwarzer Pacu (*Colossoma macroponum*, Serrasalmidae)
Scheibensalmler (*Metynnis argenteus*, Serrasalmidae)
Dickkopf- Scheibensalmler (*Metynnis hypsauchen*, Serrasalmidae)
Graskarpfen (*Ctenopharyngodon idella*, Cyprinidae)
Siamesische Rüsselbarbe (*Crossocheilus siamensis*, Cyprinidae)
Siamesische Saugschmerle (*Gyrinocheilus aymonieri*, Gyrinocheilidae)
Blauer Antennenwels (*Ancistrus dolichopterus*, Loricariidae)
Tüpfelantennenwels (*Ancistrus hyplogenys*, Loricariidae)
Punktierter Schilderwels (*Hypostomus punctatus*, Loricariidae)
Schwarzlinien-Harnischwels (*Panaque nigrolineatus*, Loricariidae)
Zierbinden-Zwergschilderwels (*Peckoltia vittata*, Loricariidae)
Waben-Schilderwels (*Glyptoperichthys gibbiceps*, Loricariidae)
Black Molly/Wildmolly (*Poecilia sphenops*, Poeciliidae)
Segelkärpfling (*Poecilia velifera*, Poeciliidae)
Marienbuntbarsch (*Tilapia mariae*, Cichlidae)

B. Limnivore, aufwuchsfressende Arten

Limnivore Fischarten ernähren sich sowohl von pflanzlichen Stoffen als auch von den darin vorkommenden Kleinlebewesen (Algen, Detritus). Zu ihrem Nahrungsspektrum zählen auch Würmer aus dem Boden und freischwebende Nahrung. Sie suchen den Boden, Pflanzen und Wurzeln nach Futter ab und müssen im Aquarium daher häufig in kleinen Portionen gefüttert werden, wenn ihnen hier nicht genügend Pflanzenaufwuchs zur Verfügung steht. Viele dieser Arten (folgende Vertreter) besitzen einen kleinen Magen und einen langen Darm (Riehl und Baensch 1996):

Prachtkopfsteher (*Anastomus anastomus*, Anastomidae)
Brachsensalmler *(Abramites hyppselonotus*, Anastomidae)
Goldstreifen-Kopfsteher (*Anastomus ternetzi*, Anastomidae)
Punktierter Kopfsteher (*Chilodus punctatus*, Curimatidae)
Schwanzstreifensalmler, Nachtsalmler (*Semaprochilodus taeniurus*, Curimatidae)
Kleiner Nadelwels (*Farlowella gracilis*, Loricariidae)
Gestreifter Ohrgitter-Harnischwels (*Otocinclus affinis*, Loricariidae)
Gebänderter Zwergschilderwels (*Peckoltia pulcher*, Loricariidae)

C. Carnivore, fleischfressende Arten

Zu den carnivoren Arten gehören meist räuberische Fische, die sich von tierischer Nahrung ernähren und somit unbedingt auf Lebendfutter angewiesen sind. Ihr Verdauungstrakt ist kurz, sie besitzen einen großen Magen, der eine größere Beute in unzerkleinerter Form aufnehmen kann. Sie erjagen sich die Beute und fressen nur ein- bis zweimal am Tag. Größere Tiere nehmen sogar nur ein- bis zweimal wöchentlich große Stücke zu sich. Die Verdauung solcher großen Beuteteile kann einige Stunden oder Tage dauern. Viele carnivore Fische eignen sich deshalb nicht für das Gesellschaftsaquarium, weil sie anderen Fischen nachstellen und sie fressen (Riehl und Baensch 1996). Zu den carnivoren Fischen zählen beispielsweise:

Raubsalmler (Erythrinidae)
Schlangenköpfe (Channidae)
Einige Buntbarscharten (Cichlidae)

D. Omnivore, allesfressende Arten

Die meisten Aquarienfische gehören in die Gruppe der allesfressenden Fische. Ausgesprochene Raubfische gibt es unter den omnivoren Arten nicht. Auch solche, die sich ausschließlich auf pflanzliche Kost spezialisiert haben, zählen nicht zu dieser Gruppe. Oftmals ist hier keine eindeutige Abgrenzung zu anderen Gruppen möglich (Riehl und Baensch 1996). Hierzu zählen u.a.:

viele Salmler
viele Buntbarsche (Cichlidae)
v.a. Karpfenartige (Cyprinidae)
Labyrinthfische (Labyrinthidae)
Lebendgebärende Zahnkarpfen, wie:
- Platys (*Xiphophorus maculatus*, Poeciliidae)
- Schwertträger (*Xiphophorus helleri*, Poeciliidae)
- Guppies (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae)

Eine weitere Einteilung der Aquarienfische nach bevorzugter Wassertemperatur erfolgt in Tabelle 62 und Tabelle 63 des Anhangs.

2.2 Allgemeine Eigenschaften der Fische

Mit ca. 30.000 verschiedenen Spezies, die sich überwiegend auf die Teleostei beziehen, ist die Ordnung der Fische die artenreichste aller Vertebraten (Wehner und Gehring 1995). Etwa 90% aller Fischarten sind Knochenfische. Knochenfische werden abhängig vom Skelett der Flossen in Hartstrahl- und Weichstrahlfische unterschieden. Weichstrahlfische sind primitiv und besitzen eine Verbindung zwischen Oesophagus und Schwimmblase (Branson 1993).

- Fische sind exotherme Tiere (Untergasser 1989).
- Die klassische Körpergestalt eines Fisches ist stromlinienförmig (Schiötz 1970).
- Flossen und Schwanz dienen der Steuerung und dem Antrieb im Wasser (Schiötz 1970).
- Fische verwenden Kiemen, um den Sauerstoffgehalt des Wassers zu nutzen (Branson 1993).
- Bei fast allen Fischen ist der Körper mit Knochenschuppen bedeckt, über denen sich eine dünne Epidermis mit Becherzellen befindet (Schiötz 1970).
- Die meisten Fische haben an den Seiten des Kopfes und Körpers ein Seitenlinienorgan (Baensch 1990).
- Die ältesten Knochenfische besaßen Lungen. Heute verfügen nur noch Flössel- und Lungenfische über dieses Organ. Von der Lunge lässt sich phylogenetisch die Schwimmblase ableiten. Bei den *Physostomen* (z.B. Hering, Karpfen) mündet sie über den *Ductus pneumaticus* in den Vorderdarm, bei den *Physoclisten* (Kabeljau, Barsch) fehlt im adulten Stadium diese Verbindung (Wehner und Gehring 1995).

2.3 Nahrungsaufnahme und Verdauung der Fische

2.3.1 Morphologie und Physiologie des Verdauungstraktes

2.3.1.1 Allgemeines

Der Grundaufbau des Verdauungstraktes mit der Gliederung in Maulhöhle, Pharynx (Rachen), Oesophagus (Speiseröhre), Magen und Darm entspricht dem der anderen Wirbeltiere (Hoffmann 2005a). Mit den Spezies variiert die Gesamtlänge des Verdauungstraktes, wie auch das Vorkommen von Zahnung, Divertikeln (Roberts 1985) oder sogar das Fehlen von Mägen (Branson 1993). Aus diesem Grund werden Wirtschaftsfische in zwei Gruppen unterschieden: die magenlosen Fische (Friedfische) und die Fische mit Magen (Raubfische, Abbildung 1) (Steffens 1985).

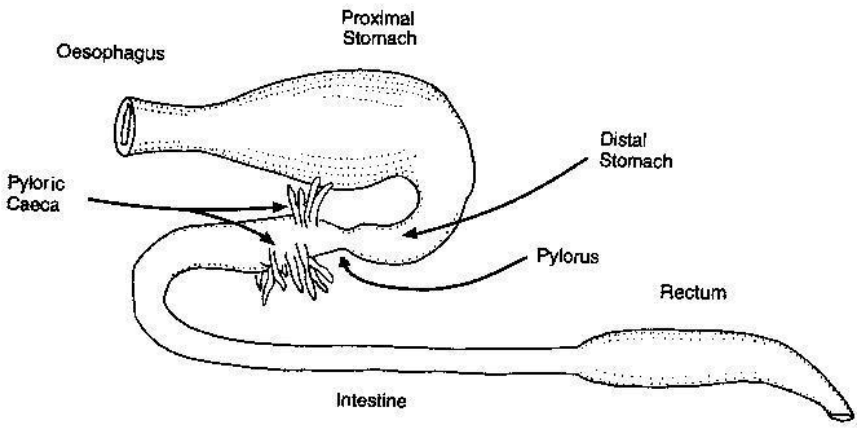


Abbildung 1: Allgemeine Struktur des Verdauungskanals (Jobling 1995) (Copyright © mit freundlicher Genehmigung von Springer Science und Business Media).

2.3.1.2 Maul, Maulhöhle

Das digestive und respiratorische System beginnen in der Maulhöhle. Die Verdauungsfunktion des Mauls ist auf die Selektion, das Ergreifen und die Ausrichtung der Nahrung für den Transport zum Magen begrenzt. Kauen und Vorverdauen, wie es bei den Säugetieren beobachtet wird, sind, außer bei einigen herbivoren Arten, keine Funktionen des Knochenfischmauls (Roberts 1985).

Bei den einzelnen Spezies ist das Maul entsprechend der Fress- und Nahrungsgewohnheiten aufgebaut (Weber 2005). Das Maul ist entweder unterständig, oberständig, terminal oder subterminal ausgebildet (Abbildung 2). Der Stör (*Acipenser*, Acipenseridae) und einige Welsarten (Siluroidae) weisen ein inferiores (unterständiges) Maul auf (Bond 1979; Hieronimus und Hirt 2004). Bei einem unterständigen Maul ist der Oberkiefer länger als der Unterkiefer, wodurch die Maulspalte nach unten zeigt. Direkt auf dem Boden lebende Fische haben häufig ein extrem unterständiges Maul. Eine besondere Form des unterständigen Mauls ist das Saugmaul, mit dessen Hilfe sich Fische an Steinen o.ä. festsaugen können (Hieronimus und Hirt 2004). Vertreter für superior (oberständig) liegende Mäuler sind z.B. die Beilbauchfische (Gasteropelecidae) (Riehl und Baensch 1996). Hier ist der Unterkiefer größer als der Oberkiefer und fast immer mit einer oberflächenorientierten Lebensweise verbunden. Das terminale (endständige) Maul hat zwei gleichlange Kiefer (Hieronimus und Hirt 2004), wie z.B. bei Forellen (Salmonidae) und der Sumatrabarbe (*Barbus tetrazona*, Cyprinidae) (Riehl und Baensch 1996). Häufig findet sich diese Form des Mauls bei räuberisch lebenden Fischen, aber auch bei nahezu allen Freiwasserfischen sowie Planktonfiltrierern (Hieronimus und Hirt 2004). In der Literatur nur in geringem Maße erwähnt, soll hier als vierte Form des Mauls das subterminale Maul genannt werden, dessen Vertreter z.B. der Hasel (*Leuciscus leuciscus*, Cyprinidae) ist (Bond 1979).

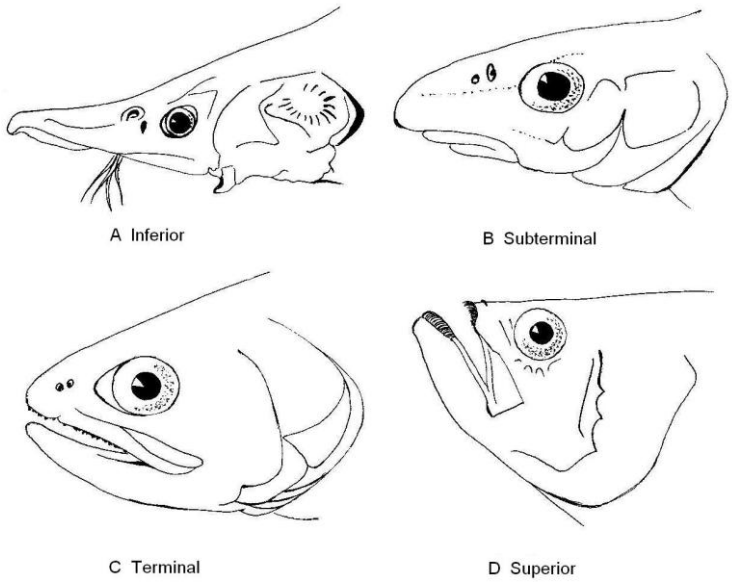


Abbildung 2: Beispiele der Positionen des Mauls beim Fisch (modifiziert nach Bond 1979).

Das Maul besteht aus Maxillare (Oberkiefer), Prämaxillare (vorderer Oberkieferteil), Mandibulare (Unterkiefer), Vomer (Pflugscharbein), Hyoid (Zungenbein) und Palatum (Gaumen) (Maitland 1983). Hier sei angemerkt, dass die Schädel und Kiefer von Fischen durchaus sehr komplex sein können (Weber 2005). Evans (1992) führt an, dass der Schädel eines Fisches bis zu 185 Knochen aufweisen kann. Die Kiefer definieren Größe und Form des Mauls oder der Maulhöhle, welche häufig in Beziehung zum Beutetyp der jeweiligen Art stehen. Einige Tiere wie der Anglerfisch (Antennariidae) haben eine Kiefergröße, die es ihnen ermöglicht Beute zu fressen, die größer ist als sie selbst. An der Innenseite der Kiefer befinden sich orale Klappen. Diese sorgen für den direkten Wassereinstrom zur Atmung. Wasser und Nahrung können direkt durch den Pharynx den Oesophagus passieren. Gelangt das Wasser durch die Opercula (Kiemendeckel), werden Futterpartikel durch spezielle Knochen (Kiemenreusen) separiert. Anschließend werden die Futterpartikel direkt abgeschluckt oder von Pharyngealzähnen bearbeitet und in den Magen transportiert (Weber 2005).

Die Maulhöhle wird von den meist starren, teilweise aber auch sehr gut beweglichen und vorstülpbaren Lippen (Cypriniden) begrenzt (Weber 2005; Hoffmann 2005a). Raubfische besitzen üblicherweise sehr dünne, gering entwickelte Lippen (Branson 1993). Bei vielen Fischen begrenzen die Lippen das Maul und bilden einen kontinuierlichen Übergang zur Haut, so dass das Maul nicht hervorgestreckt werden kann (Bond 1979).

Histologie der Maulhöhle

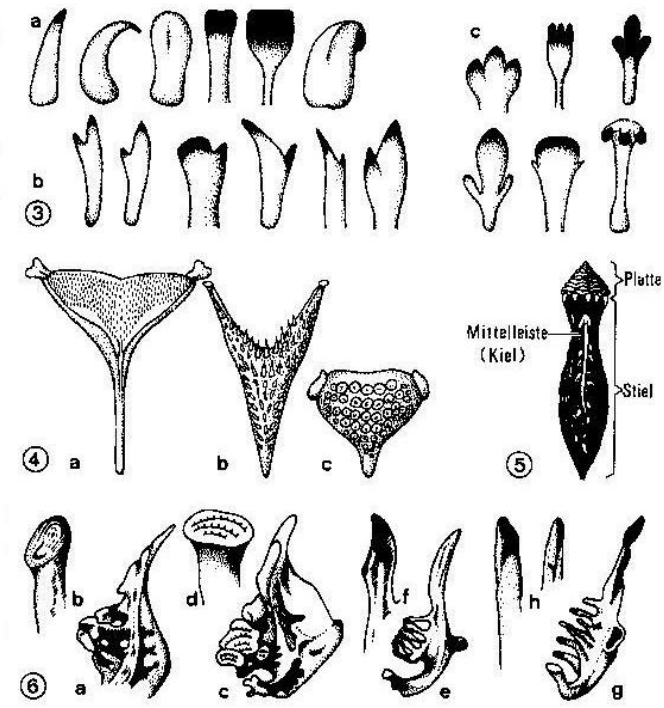
Die Maulhöhle und der Pharynx sind mit einem geschichtetem Drüsenepithel ausgekleidet, das eine dicke Basalmembran besitzt und über eine verdickte Dermis (Lederhaut) mit den darunter liegenden Knochen und Muskeln verbunden ist (Roberts 2001). Innerhalb des Epithels sind zahlreiche mucöse Drüsen und Sinnesnerven vorhanden. Seröse Drüsen sind nur bei sehr spezialisierten Arten präsent (Branson 1993). Besonders das Maul und der periorale Bereich sind mit sensorischen Nervenendigungen und Zähnen, die in Lokalisation, Morphologie und Zahl stark variieren, gut ausgestattet (Roberts 1985). Speicheldrüsen kommen in der Maulhöhle von Fischen nicht vor (Vonk 1941; Steffens 1985). Aus diesem Grund erfolgt auch keine chemische Aufspaltung der Nahrung durch Speichelamylase. Die schleimproduzierenden Becherzellen der Maulhöhle und des Oesophagus bewirken, dass das Futter für den Schluckakt gleitfähig ist (Weber 2005). Beim Guppy (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae) befindet sich im Pharynx ein geschichtetes Epithel, welches zahlreiche Sinnesknospen aufweist, die wiederum in ihrem Aufbau den Geschmacksknospen sehr ähnlich sind (Schacht 1931).

2.3.1.3 Zunge

Die Zunge der Fische wird in Abhänigigkeit der Bewegungen des Visceralapparates bewegt und besitzt keine eigene Muskulatur. Die meisten Fische sind nicht in der Lage, die Zunge herauszustrecken (Weber 2005). Sie funktioniert vielmehr als Tastorgan. Bei den Rundmäulern (Cyclostomata) ist die Zunge mit Hornzähnen versehen und übernimmt die Funktion eines Kolbens (ähnlich einer Saugpumpe) bei Saugbewegungen. Die Schleimaale (Myxinidae) nutzen die Zunge zum Durchbohren der Körperwand ihres Wirtes. Einige Knochenfische (Teleostei), wie die Salmonidae, besitzen an den Zungenrändern echte Zähne (Schminkewitsch 1910).

2.3.1.4 Zähne

Zahlreiche Fische besitzen Zähne, deren Form, Größe und Anordnung ebenfalls Rückschlüsse auf den Nahrungserwerb zulassen. Die Zähne haben sich vermutlich aus den Schuppen entwickelt und befinden sich sowohl auf den Kiefern, am Munddach, dem Gaumen oder auf dem Zungenbein (Branson 1993; Hieronimus und Hirt 2004). Knorpelfische (Chondrichthyes) besitzen mehrere Zahnreihen und die Fähigkeit, diese kontinuierlich zu ersetzen, während die meisten Knochenfische (Teleostei) sie nur bei Verlust neu bilden (Weber 2005). Die Zähne sind meist klein und spitz, einige Arten weisen aber hochspezialisierte Zahnformen auf, z.B. die dolchförmigen Fangzähne der Raubsalmler (Erythrinidae) oder die meißelartigen bzw. fächerförmigen Zähne der Limnivoren (Abbildung 3).Funktionell dienen die Zähne häufig dem Festhalten der Beute und weniger dem Erbeuten oder dem Zerkleinern der Nahrung. Zweck der Zähne ist es vielmehr, die Beute oder Nahrung in der richtigen Position zum Abschlucken zu bringen (Hieronimus und Hirt 2004). Kauen ist für gewöhnlich kein Merkmal der Knochenfische, ausgenommen von wenigen höher entwickelten herbivoren Arten, deren Zähne in Typ und Lokalisation variieren. Diese besitzen am dorsalen und ventralen Rachen Zähne oder Felder, die sich gegenüberliegen und zum Zermahlen von Pflanzenmaterial oder Beuteteilen dienen (Weber 2005). Bei Knochenfischen existieren drei Zahntypen, die nach entsprechender Lokalisation benannt werden (Backen, Maul und Pharynx). Backenzähne befinden sich am Kieferrand und sind vielfältig in ihrer Gestalt. Diese Art von Zähnen gibt es beim Wels (Siluridae), vielen Seebarschen (Sciaenidae), Seebrassen (Bramidae) und Lachsfischen (Salmonidae). Maulzähne befinden sich in der Mundhöhle am Palatum durum (harten Gaumen), den Wangeninnenseiten und am Zungengrund, häufig auch einschließlich der Zunge. Pharyngealzähne kommen bei vielen Spezies als Polster von diversen Kiemenbogenelementen vor. Cyprinidae haben Pharyngealzähne, die sich aus dem letzten (5.) Kiemenbogen entwickeln (Abbildung 3, Nr.6) und die Funktion echter Zähne, die bei diesen Fischen fehlen, übernehmen (Riehl und Baensch 1996). Zahnähnliche Modifikationen haben Raubfische in Form von Kiemenreusen. Sie schützen die Kiemenfäden vor der aufgenommen Nahrung. Die Spezialisierungen der Kiemenreusen stehen folglich in Beziehung zu den Nahrungsgewohnheiten einiger Fische. Kiemenreusen sind bei omnivoren Fischen in ihrer Form sehr kurz und einfach. Lang und komplex sind sie bei filternden Tieren, wo sie den Verlust von Futterpartikeln verhindern (Branson 1993). Eine Besonderheit unter den Süßwasserfischen stellen die Kugelfische (Tetraodontidae) mit ihrem Papageienschnabelgebiss dar. Mit Hilfe dieser Gebissform können die Tiere vor allem Schnecken und Muscheln verzehren (Hieronimus und Hirt 2004). Wie auch Säuger haben die Zähne der Fische histologisch betrachtet eine Pulpa, Dentinschicht und sind von Zahnschmelz ummantelt (Ferguson 1989; Weyrauch et al. 1989).



3. Variabilität der Kieferbezahnung einiger Cichliden
a. einspitzige (unicuspide) Zähne
b. zweispitzige (bicuspide) Zähne
c. dreispitzige (tricuspide) Zähne
4. Bezahnung des unteren Pharynxknochens einiger Cichliden.
a. winzige Zähne des Phytoplanktonfressers (*Tilapia esculenta*)
b. lange, spitze Zähne eines Fischfressers (*Bathybates leo*)
c. Mahlzähne eines Molluskenfressers (*Haplochromis placodon*)
5. Bezahnung des Pflugscharbeins (Vomer) eines lachsartigen Fisches (Salmonidae). Dieser Knochen besteht aus zwei Abschnitten; dem Stiel und der Platte sowie der Mittelleiste (Kiel). Bei einigen Salmoniden ist nur der Stiel, bei anderen nur die Platte bezahnt, während bei anderen Arten Platte und Stiel bezahnt sind.
6. Schlundzahntypen einiger Weißfische (Cyprinidae).
a. Aralbarbe b.Schlundzahn der Aralbarbe
c. Karpfen d. Mahlzahn des Karpfens
e. Blei f. Greifschlundzahn eines Bleis mit Kauplatte
h. Rapfen g. Greifschlundzahn eines Rapfens

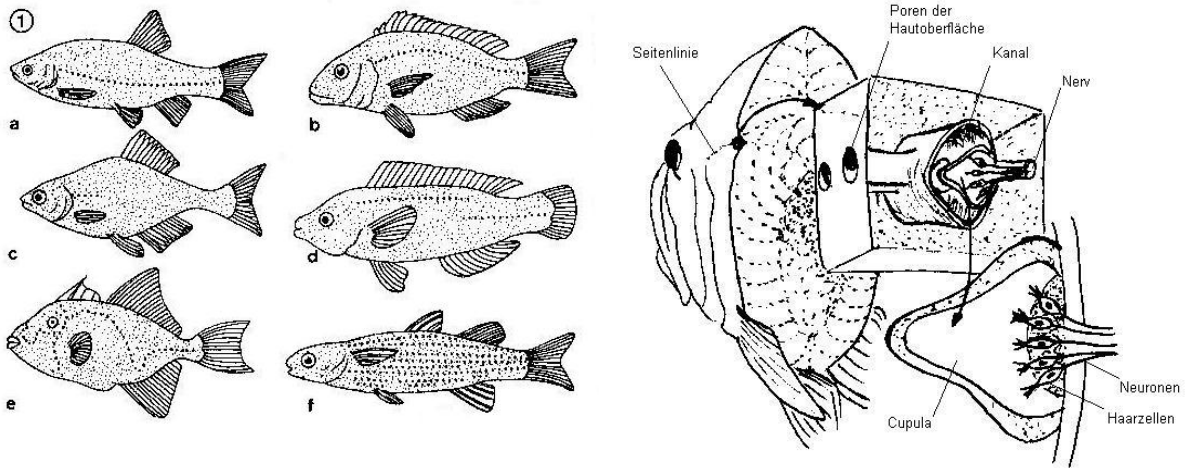
Abbildung 3: Gebiss- und Zahnformen der Fische (Riehl und Baensch 1996) (Copyright © mit freundlicher Genehmigung von U. Baensch, Mergus Verlag).

2.3.1.5 Adnexe/Barteln

Der häufigste Typ von Adnexen wird als Barteln bezeichnet (Weber 2005). Viele Fische besitzen gut entwickelte Sinnesbarteln, welche den Mund umgeben (Branson 1993) und bei schlechten Lichtverhältnissen die Futtersuche unterstützen (Baensch 1990). Barteln sind Sinnesanlagen, die klein, einfach, auffällig und bei einigen Welsen gelegentlich komplex sein können sowie Tast- und Chemorezeptoren aufweisen (Bond 1979). Die Barteln sind meist um das Maul, die Nasenlöcher und am Kinn lokalisiert (Weber 2005). Ihre Bezeichnung erhalten Barteln durch die Struktur, auf der sie sich befinden, wie z.B. maxillar, mandibular, nasal und rostral (Bond 1979). Besonders ausgeprägt und leicht erkennbar sind die Barteln z.B. beim Katzenwels (*Ictalurus punctatus,* Ictaluridae) (Riehl und Baensch 1996). Den Barteln sehr ähnlich, aber meist ohne Sinnesfunktion, sind Rankenfüße (oder mannigfaltige Hautlappen), die die Lippen oder andere Kopfbereiche formen. Es gibt Grund zu der Annahme, dass die Hautlappen dem Fisch dazu dienen, sich vor der Beute oder vor dem Feind zu verbergen (Bond 1979). Weiterhin besitzen einige Fischarten wie der Seeteufel (*Lophius americanus,* Lophiidae) modifizierte Flossen, die Beutetiere in die Nähe des Mauls locken (Weber 2005).

2.3.1.6 Seitenlinienorgan

Das Seitenlinienorgan (*Linea lateralis*) existiert zeitlebens nur bei Fischen. Amphibien besitzen ein Seitenlinienorgan meist nur im Larvenstadium (Hoffmann 2005a). Dieses Organ wird in zwei Komponenten unterteilt (Schiötz 1970; Gompel et al. 2001). Die anteriore Seitenlinie verläuft am Kopf, den Kiefern und den Kiemendeckeln, während die posteriore Seitenlinie über den Rumpf bis zum Schwanz verläuft (Gompel et al. 2001). Obwohl der Ursprung und die afferenten Nervenbahnen zum Gehirn die gleichen wie die vom Labyrinth sind, ist es ein separates Organ (Roberts 1985; Branson 1993). Das Seitenlinienorgan ist in Form von paarigen Kanälen angelegt. Sie verlaufen meist entlang des Fischkörpers vom Kiemendeckel bis zur Schwanzflosse (Branson 1993). Bei einigen Fischarten wie Hechten *(Esox lucius*, Esocidae*)* oder Koppen (*Cottus gobio,* Cottidae), spaltet sich das Seitenlinienorgan im Kopfbereich in zahlreiche Zweige auf (Hoffmann 2005a) und kann somit als systematisches Merkmal (Abbildung 4) herangezogen werden (Hieronimus und Hirt 2004). Das Organ besitzt eine knöcherne Grundlage und wird von der Epidermis bedeckt (Roberts 1985). Die Lumina der paarig angelegten Kanäle haben durch Poren eine Verbindung zur Oberfläche, sie sind mit einem Neuromastenepithel mit Sinneshärchen ausgekleidet (Hoffmann 2005a), die in eine gelantinöse Kuppel (Cupula) hineinragen (Abbildung 4). Die nervale Versorgung zum Seitenliniennerv, der parallel und leicht medial vom Kanal verläuft, stammt vorwiegend vom N. vagus (X. Gehirnnerv) (Roberts 1985). Mit Hilfe der Rezeptoren (Neuromasten) nehmen Fische niederfrequente Töne bzw. Druckschwankungen zwischen 0,1 bis 200 Hz wahr (Baensch 1990). Auf den Fisch auftreffende Schallwellen erreichen die verschiedenen Poren und damit die Rezeptoren mit zeitlicher Verzögerung. Dadurch ist es dem Fisch möglich, bewegte Objekte zu lokalisieren und in ihrer Größe und Form wahrzunehmen, ebenso wie immobile Hindernisse, von denen auftreffende Wellen abprallen (Hoffmann 2005a). Die Wahrnehmung ist so sensibel, dass sowohl andere Fische, Beutetiere, Räuber und Hindernisse sicher erkannt werden können. Mit Hilfe des Seitenlinienorgans kann der Fisch bei Nacht, in trüben Gewässern und selbst bei Erblindung sicher schwimmen (Wondrak 1989). Dadurch sind blinde Fische in der Lage, die Nahrung zu orten, so dass sie sich in ihrem Ernährungszustand nicht von sehenden Artgenossen unterscheiden (Hoffmann 2005a).



1. verschiedenartige Ausbildung der Seitenlinie:
a. vollständig, fast gerade (Karpfenfisch)
b. vollständig, nach oben gebogen (Barsch)
c. unvollständig (Bitterling, Moderlieschen)
d. zweigeteilt (Buntbarsch)
e. unregelmäßig (Drückerfisch)
f. unterbrochen und mehrfach (Meeräsche)

Abbildung 4: Formen der Seitenlinie und ihr Aufbau (modifiziert nach Reinert 1992; Riehl und Baensch 1996) (Copyright © mit freundlicher Genehmigung von U. Baensch, Mergus Verlag).

2.3.1.7 Geruchs- und Geschmackssinn

Der Geruchs- und Geschmackssinn ist bei Fischen hoch entwickelt (Baensch 1990) und ermöglicht es diesen Tieren, auch minimale Konzentrationen von Stoffen zu erkennen (Hoffmann 2005a). Sie benötigen diese Fähigkeit zur Kommunikation und zur Nahrungssuche (Baensch 1990). Im Kopfbereich befindet sich beidseits eine doppelte Nasenöffnung, von denen eine dem Einströmen und die andere dem Ausströmen des Wassers dient. Eine Verbindung zum Gaumen fehlt. Bei manchen Arten ist nur eine äußere Öffnung sichtbar, die im Inneren ein Trennsegel aufweist. Die Nasenhöhle stellt sich als blinder Sack dar, der von teilweise aufgefaltetem Riechepithel ausgekleidet ist. Durch die Schwimmbewegung wird der Wasserdurchstrom gewährleistet (Hoffmann 2005a). Eine Unterscheidung zwischen Geruch und Geschmack ist nicht klar definiert, beide Sinnesleistungen werden als Chemorezeption zusammengefasst (Baensch 1990). Die Geschmacksknospen finden sich nicht nur auf dem Zungenwulst und in der Mundhöhle, sie können bei einigen Arten auch über die ganze Körperoberfläche verteilt sein, z.B. bei unbeschuppten Fischen wie Welsen (Ictaluridae) (Hoffmann 2005a). Karpfen (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae) haben zusätzlich ein ausgeprägtes Geschmacksorgan (Gaumenorgan) (Wondrak 1989). Bei Welsen (Siluridae) und Schmerlen (Cobitidae) sind Chemo- und Mechanorezeptoren (Tastsinn) auf den Barteln rund um das Maul konzentriert (Baensch 1990).

2.3.1.8 Oesophagus

Nach der Passage des Rachens erreicht das Futter den Oesophagus. Dieser ist meist kurz, stark dehnbar, muskulös und besteht aus mehreren longitudinalen Falten. Bei den Knorpelfischen ist die Oberfläche mit nach caudal gerichteten verzweigten Papillen ausgekleidet (Weber 2005). Zebrabärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae) sowie heringartige (Clupeidae) und forellenartige (Salmonidae) Fische haben einen kleinen *Ductus pneumaticus* zwischen Oesophagus und Schwimmblase, dieser befindet sich meist dorsal und ermöglicht das Füllen der Schwimmblase mit Luft (Abbildung 5) (Field et al. 2003b; Weber 2005). Fische, welche einen *Ductus pneumaticus* aufweisen, werden als *physostomous* bezeichnet, im Gegensatz dazu werden Fische als *physoclistous* bezeichnet, denen der Ductus zum Oesopahgus fehlt (Evans 1992).

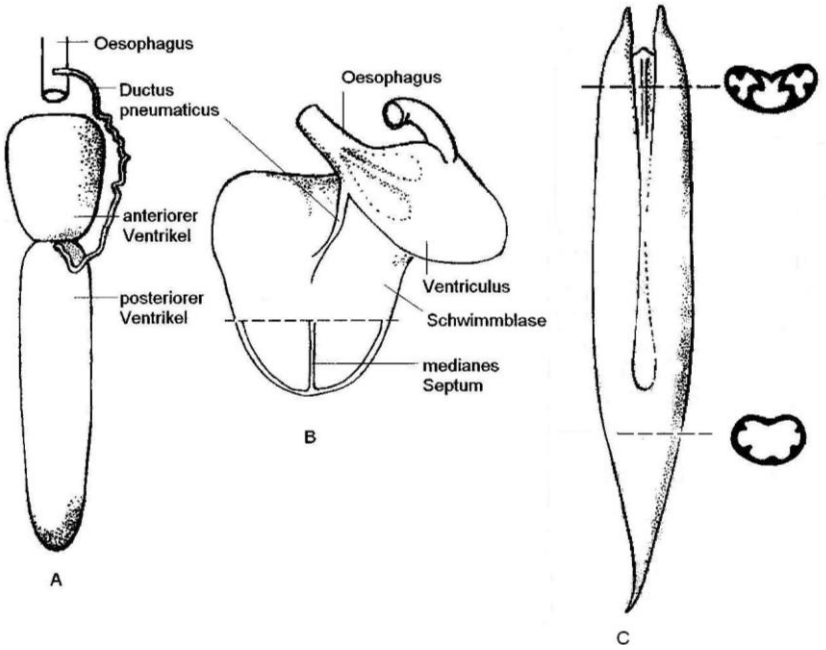


Abbildung 5: Beispiele der Schwimmblase aus ventraler Sicht. A, der Saugkarpfen (Catostomidae) weist einen charakteristischen langen und gekrümmten Ductus pneumaticus auf; B, getüpfelter Gabelwels (Ictalarus punctatus, Ictaluridae): eröffnete Schwimmblase zeigt das mediane Septum; C, Meerforelle (Sciaenidae) zeigt im Querschnitt die anteriore und posteriore Kammer der Schwimmblase (modifiziert nach Bond 1979).

<u>*Histologie des Oesophagus*</u>

Der Oesophagus ist kurz, dickwandig und durch die Verflechtung der Tunica muscularis mit Skelettmuskelfasern sehr dehnbar (Ferguson 1989). Die Muskulatur hat eine innere Längsmuskel- und eine äußere Ringmuskelschicht (Steffens 1985) und geht erst am Mageneingang in glatte Muskulatur über (Hoffmann 2005a). Obwohl der Oesophagus an der Cardia endet, ist bei vielen Spezies eine Demarkation zwischen Oesophagus und Magen oder Intestinum nicht offensichtlich (Weber 2005). Das geschichtete kubische oder Zylinderpithel kann Cilien aufweisen und enthält zahlreiche Becherzellen und gelegentlich Geschmacksknospen (Ferguson 1989). Da die Lamina propria reichlich mit mucösen Drüsen versorgt ist und in ausgedehnten longitudinalen Falten liegt, wird das Schlucken von sperrigen Nahrungspartikeln erleichtert (Roberts 1985). Darüber hinaus ist es möglich, dass sich posterior vielzellige seröse oder cardiale Drüsen befinden, wie z.B bei der Familie der Meeräschen (Mugilidae) und Koppen (Cottidae) (Bond 1979; Weber 2005).

Bei einigen tropischen Arten existieren blinde Divertikel (oesophageale Blindsäcke) oder oesophageale Zähne (Roberts 1985). Haie und Rochen haben in der submucösen Schicht des Oesophagus lymphomyeloides Gewebe, das als Leydig-Organ bezeichnet wird (Weber 2005). Markante Nervenfasern des N. vagus verlaufen in der Serosa (Ferguson 1989).

Schacht (1931) untersuchte den Vorderdarm von einigen Fischen aus der Familie der Zahnkarpfen (Poeciliidae). Beim Guppy (*Poecilia reticulata*) wie auch bei den übrigen Tieren schließt sich der Oesophagus trichterförmig dem Pharynx an und besitzt ventral und dorsal zwei mit Zähnen besetzte Gaumenplatten. Die Länge des trichterförmigen Oesophagus variiert je nach Art und Grad der Füllung. Es folgt eine sphincterartige Einschnürung, an die sich unmittelbar der Darm anschließt, ein Sphincterwulst oder eine Klappe fehlt. Das Epithel des Oesophagus ist geschichtet und zeigt in den oberflächlichen Lagen prismatische Zellen. An der Oberfläche der Schleimhaut ist nachweislich ein sehr feiner, kurzer Mikrovillibesatz. Im Epithel befinden sich reichlich Schleim produzierende Becherzellen, die jedoch auf den Faltenfirsten in äußerst geringer Zahl vorhanden sind und sich zum Darm hin zunehmend verlieren. Sinnesknospen treten beim Giardinus Guppy nur im obersten Teil des Oesophagus unter den Gaumenplatten auf. Sie befinden sich im gesamten Epithel und münden als grübchenartige Einsenkung an der Oberfläche. Die Lamina propria ist bis an das Epithel von quergestreiften Muskelfasern durchsetzt, die lockere Geflechte bilden und meist längs verlaufen. Des Weiteren lässt sich eine äußere dicke Ringlage erkennen, die von einer serösen Haut überzogen ist.

2.3.1.9 Magen

Nur Raubfische besitzen einen Magen. Viele Aquarienfische, wie Karpfenfische (*Danio rerio,* Cyprinidae) oder lebendgebärende Zahnkärpflinge (*Poecilia reticulata,* Poeciliidae) besitzen keinen Magen (Hieronimus und Hirt 2004; Wallace et al. 2005). Bei den Fischlarven (Ferguson 1989) und bei über 15% der adulten Knochenfische ist der Magen nicht vorhanden (Branson 1993). Der Magen fehlt weiterhin u.a. den Neunaugen (Petromyzontidae), Seedrachen (Syngnathidae), Makrelenhechten (Scomberesocidae) und den Papageienfischen (Scaridae). Aufgrund des fehlenden Magens existieren keine charakteristischen gastrischen Drüsen, wodurch sich der Oesophagus direkt in den Darm entleert (Bond 1979). Kapoor et al. (1975) vermuten, dass diese Modifikation die Aufnahme großer Mengen unverdaulicher Ballaststoffe (Sand, Schlamm, Cellulose, etc.) erlaubt, die den Verdauungstrakt schnell passieren müssen. Bei Cypriniden bildet der Anfangsteil des Darmes eine funktionell dem echten Magen entsprechende magenähnliche Erweiterung mit der Möglichkeit der Nahrungsspeicherung.
Aufgrund des Fehlens von Magendrüsen befindet sich der pH- Wert im alkalischen Bereich (Hoffmann 2005a). Sofern ein Magen vorhanden ist, kann dessen Form erheblich variieren. Neben der einfachen geraden (Hecht) und der U-Form (Regenbogenforelle) gibt es auch Mägen mit kürzerem und längerem Blindsack (Aale, Perciden) (Bond 1979; Steffens 1985). Nach Aussage von Branson (1993) variiert die Form des Magens durch die Anpassung an entsprechende Habitate. Auch die Größe des Magens variiert erheblich. So kann eine starke Futteraufnahme bei der Bachforelle (*Salmo trutta,* Salmonidae) zu einer Dehnung des Magens um 30 bis 35% in der Längsrichtung und bis zu 75% im Durchmesser führen. Der Hecht *(Esox lucius*, Esocidae*)* ist durch das Fehlen des Stratum compactum sogar in der Lage, seinen Magen um etwa 160% in der Länge und um 200% im Durchmesser auszudehnen (Burnstock 1959).

Histologie des Magens

Histologisch besteht der Magen von außen nach innen aus der Serosa, der Muskelschicht (außen Längs-, innen Ringmuskulatur) und der Schleimhaut mit dem Epithel (Steffens 1985). Der Magen ist muskulös, und die Cardia markiert den Übergang von der quergestreiften Muskulatur des vorderen Verdauungstraktes zur distal vorhandenen glatten Muskulatur (Roberts 1985). Die Mucosa (Schleimhaut) enthält an der Basis der Falten sowohl Fundus-, Pylorusdrüsen als auch mucöse Drüsen. Deren hauptsächliche Funktionen sind neben der Schleimproduktion die Sekretion von Pepsinogen und Salzsäure (Branson 1993). Durch die Magensekrete beträgt der pH-Wert 2,3 bis 2,8 (Hoffmann 2005a). Die Submucosa von einigen Spezies weist eine hohe Anzahl von grobkörnigen eosinophilen Granulocyten und zusätzlich Lymph- und Blutgefäße sowie Nervenfasern auf (Ferguson 1989).

2.3.1.10 Pylorusschläuche

Pylorusschläuche sind blind endende, fingerähnliche Projektionen, die sich nach außen erweitern und sich in der Nähe der Pylorusklappe des Magens sowie dem vorderen Darmabschnitt befinden (Abbildung 6). Aufbau und Funktion ähneln vielmehr dem Intestinum als dem Magen (Branson 1993). Bei einigen Familien wie den Welsen (Siluridae), den Zahnkarpfen (Poeciliidae) und Hechten (Escoidae) fehlen diese Strukturen. Die meisten Knochenfische besitzen jedoch Blindsäcke. Der Flösselhecht (*Polypterus senegalus*, Polypteridae) weist einen Pylorusschlauch, der gelbe Barsch (Cichlidae) drei und die Plattfische (Pleuronectiformes) meist mehr als fünf auf (Bond 1979). Die wohl größte und bemerkenswerteste Anzahl an Pylorusschläuchen weisen die Salmoniden auf, bei denen über 70 Pylorusschläuche existieren (Hoffmann 2005a). Bereits bei Fischen mit 40-55 mm Körperlänge ist die endgültige Zahl der Appendices pyloricae ausgeprägt (Northcote und Paterson 1960). Entsprechend der Spezies variieren die Blindsäcke beträchtlich in ihrer Größe, Verzweigung und der Verbindung zum Darm.

Störe (Acipenseridae) besitzen eine große Anzahl von Blindsäcken, jedoch führt nur ein Ductus in den Darm. Dagegen hat bei den Lachsen (Salmonidae) jeder einzelne Blindsack eine direkte Verbindung zum Darm (Bond 1979).

Histologie der Pylorusschläuche

Pylorusschläuche sind dem Dünndarm zuzurechnen und besitzen eine mehrfach gefaltete Tunica mucosa (Branson 1993). Es wird vermutet, dass neben den Verdauungsprozessen zum Teil auch Absorptionsvorgänge stattfinden (Bond 1979). Das Enzym Lactase ist im Blindsack der Forelle (Salmonidae) nachweisbar. Beim Karpfen (Cyprinidae) ist nachweislich Saccharase in diesen Verdauungsorganen enthalten. Das Epithel der Pylorusschläuche und die Darmmukosa bilden Lipasen, die Fette in Fettsäuren und Glycerin aufspalten (Branson 1993).

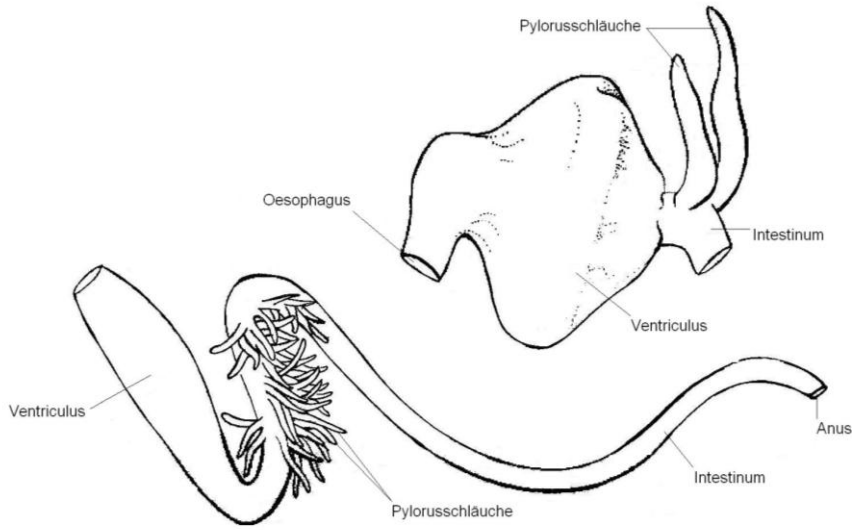


Abbildung 6: Beispiele des Magens und der Pylorusschläuche (modifiziert nach Bond 1979).

2.3.1.11 Darm

Der Darm ist bei den carnivoren Fischen relativ kurz und bei den herbivoren Spezies länger (Branson 1993). Bei letzteren ist der Darm meist länger als die eigene Körperlänge und ist je nach Körperhöhle entweder aufgerollt oder gefaltet (Bond 1979). Ein langer Darm ermöglicht es den abbauenden Enzymen, über längere Zeit auf die Nahrung einzuwirken, um so die schwieriger zu verdauenden pflanzlichen Nahrungsbestandteile aufzubereiten (Baensch 1990). Herbivore Fische (z.B. Kyphosidae) besitzen unter Umständen große, blind endende, beutelartige Strukturen (posteriores Intestinum) für die mikrobielle Verdauung (Rimmer und Wiebe 1987). Nach Horn (1989) werden herbivore marine Fische in vier Verdauungstypen eingeordnet (Abbildung 7). Kriterien für die Typisierung sind die Anpassung an den Abbau von Algen und/oder Bakterien sowie deren Zellwände durch saure Lyse, die mechanische Zermahlung oder die bakterielle Fermentation.

Beim Typ A erfolgt keine mechanische Zerkleinerung der Nahrung, sondern eine saure Lyse der pflanzlichen Zellbestandteile. Der Magen ist dünnwandig und der Darm relativ lang. Der Goldtupfen-Doktorfisch (*Acanthurus nigrofuscus*, Acanthuridae) ist ein beispielhafter Vertreter. Die Meeräsche (*Mugil cephalus*, Mugilidae) gehört zum Typus B. Deren Magen ist dickwandig, ähnlich einem Muskelmagen, und das Intestinum ist lang. Charakteristisch für den Typ C sind Pharyngealzähne zum Zerkleinern der Nahrung, ein kurzer Darm und kein Magen. Vertreter für diesen Typ ist der Papageienfisch (*Scarus rubroviolaceus*, Scaridae). Typ D hat ein langes Intestinum und einen abgrenzbaren Dickdarm für fermentative Prozesse. Ein Vertreter ist z.B. der Büffel-Steuerbarsch (*Kyphosus sydneyanus*, Kyphosidae). Im Gegensatz zu herbivoren Arten haben carnivore Fische den bereits erwähnten kurzen Darm mit Magen, in dem die Nahrung zur Verdauung der Proteine in einem sauren Milieu aufbereitet wird (Baensch 1990). Einen mittellangen Darm besitzen folglich die omnivoren Fische und Planktonfresser (Hieronimus und Hirt 2004). Im Anfangsteil des Darmes münden der Ductus choledochus (Gallengang) und der Ductus pancreaticus (Pankreasgang) in der Vaterschen Papille (Hoffmann 2005a). Über die makroskopische und histologische Unterscheidung von Dünn- und Dickdarm existieren kontroverse Aussagen. Es existiert eine Gliederung in Vorder-, Mittel- bzw. Dünndarm und Enddarm (Vonk 1941; Roberts 1985; Steffens 1985; Hieronimus und Hirt 2004) und es wird berichtet, dass eine Unterscheidung dieser Abschnitte weder makroskopisch noch histologisch möglich ist (Ferguson 1989; Hoffmann 2005a).

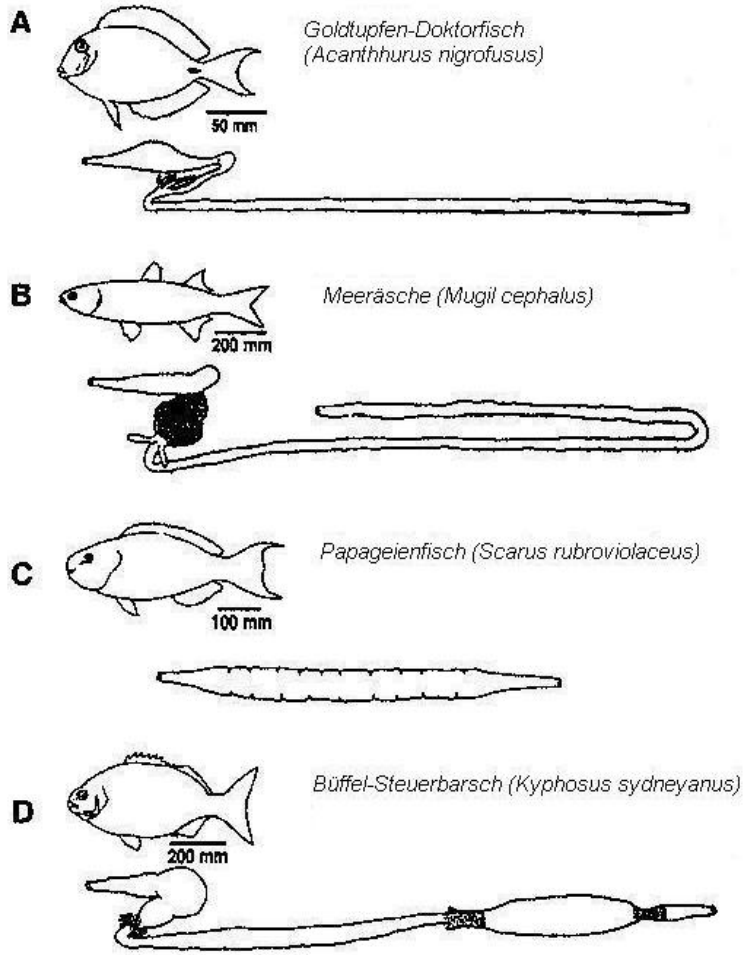


Abbildung 7: Verdauungstrakt von 4 marinen herbivoren Fischen (modifiziert nach Horn 1989).
A; Charakteristika: keine mechanische Zerkleinerung, saure Lyse von pflanzlichen Zellbestandteilen
B; Charakteristika: dickwandiger Magen und langes Intestinum
C; Charakteristika: Pharyngealzähne und kurzes Intestinum
D; Charakteristika: langes Intestinum und einen Dickdarm für fermentative Prozesse

Histologie des Darms

Der histologische Aufbau des Darmes entspricht im Prinzip dem des Magens (Tunica serosa, Tunica muscularis, Lamina submucosa, Tunica mucosa). Die Auskleidung erfolgt durch ein einschichtiges Zylinderepithel, das neben den Enterozyten zahlreiche schleimproduzierende Becherzellen enthält (Steffens 1985) und die Submucosa bedeckt (Branson 1993). Die kontinuierliche Schleimproduktion fungiert u.a. als Epithelschutz (Steffens 1985). Die Enterozyten der Lamina epithelialis weisen Mikrovilli auf, die Lamina propria enthält Lymphocyten, Rodletzellen sowie Apoptosezellen. Rodletzellen befinden sich sowohl in der Epidermis wie auch in anderen Organen (Augen). Sie sind birnenförmig mit einem exzentrischen Nucleus, beinhalten stäbchenähnliche Strukturen und sind von einer kapselähnlichen Struktur umgeben. Vermutlich handelt es sich um Zellen, die eine besondere Differenzierung von Epithelzellen darstellen und nach einer Stresssituation auftreten (Iger und Abraham 1997). Cytochemische und immuncytochemische Studien bestätigen die Aktivität von Peroxidase in der Peripherie und alkalischer Phosphatase im Zellinneren der Rodletzellen (Iger und Abraham 1990; 1997). Apoptosezellen repräsentieren erschöpfte Zellen, die von benachbarten Zellen phagozytiert wurden.

Die Reste erscheinen als helle eosinophile sphärische Einschlüsse. Sie sind besonders während der Hungerperioden präsent (Ferguson 1989). Die Submucosa enthält in unterschiedlicher Menge lymphoides Gewebe und häufig eine große Anzahl eosinophiler Granulocyten (Branson 1993). Viele Fischarten ohne Magen haben eine höhere Menge an lymphatischem Gewebe als solche mit Magen, was möglicherweise einen Kompensationsversuch für eine zunehmende Antigenbelastung darstellt (Ferguson 1989). Unter der Submucosa befindet sich eine dichte Muskelschicht, gefolgt von einer fibroelastischen Schicht. Das Epithel ist histologisch nicht in verschiedene Regionen eingeteilt, jedoch wurden verschiedene funktionelle Differenzierungen beschrieben. Es existiert ein spezialisiertes vorderes/proximales, mittleres/mediales und hinteres/distales Segment für die Lipid-, Protein- und Ionen-Regulation (Ferguson 1989; Branson 1993; Hoffmann 2005a). Bei juvenilen Fischen ist die Schleimhaut glatt, mit zunehmendem Alter treten Längs-, Zickzack- und Netzfalten auf, die schließlich durch Verwachsungen zu einer schwammartigen Struktur führen. Dadurch wird die Darmoberfläche und somit die Absorptionsoberfläche vergrößert (Steffens 1985). Zudem können durch eine Verzögerung der Nahrungspassage die Verdauungsprodukte leichter resorbiert werden (Branson 1993).

Das Intestinum von *Danio rerio* (Cyprinidae) weist histologisch im anterioren Bereich ab dem 12. Tag nach der Befruchtung große Plicae (Falten) und Epithelzellen mit dichtem Cytoplasma auf. Der Durchmesser des Darmlumens ist relativ weit und kann so als Reservoir dienen (Ng et al. 2005; Wallace et al. 2005), wohingegen sich im medialen und posterioren Darmabschnitt die Falten stufenweise verkürzen und das Lumen fast vollständig verschließen. Ab dem 14. Tag nach der Befruchtung sind in allen drei Abschnitten des Intestinums Becherzellen nachweisbar. Die vereinzelten Becherzellen des anterioren Intestinum sezernieren pH-neutralen Schleim sowie Säure, während die reichlichen Becherzellen des medialen und posterioren Intestinum säuerlichen Schleim bilden (Ng et al. 2005).

Enzymatische Verdauung

Ein Großteil der enzymatischen Verdauung findet im Intestinum statt. Die für die Verdauung verantwortlichen Enzyme können von der Darmwand, der Bauchspeicheldrüse sowie der Mikroflora gebildet und sezerniert werden (Tabelle 1). Der Aufschluss der Futterpartikel und Nährstoffe in eine absorbierbare Form erfolgt u.a. durch die von der Mikroflora abgegebenen exogenen Enzyme. Das Pankreas bildet und sezerniert sowohl Verdauungsenzyme als auch Bicarbonat, das der Neutralisation der Magensäure dient. Weiterhin wird der saure Magenchymus durch die Galle neutralisiert (Jobling 1995). Obwohl der Kugelfisch (*Takifugu rubripes*, Tetraodontidae) keinen Magen besitzt, existieren charakteristische Enzyme (Pepsinogen), die üblicherweise im Magen von Vertebraten gebildet werden (Kurokawa et al. 2005). Die Aktivität von Chitinase und Chitobiase wurde in 13 marinen Fischarten nachgewiesen (Gutowska et al. 2004). Diese zwei Enzyme wirken synergistisch und hydrolysieren nachfolgend Polysaccharide zu N-Acetylglucosaminen (Jeuniaux 1966). Chitinase hydrolysiert Chitin in Trimere und Dimere, während Chitobiase Chitin in N-Actylglucosaminmonomere hydrolysiert. Die Enzymaktivität beider Enzyme ist nachweislich im Magen höher als im Intestinum (Gutowska et al. 2004).

Tabelle 1: Lokalisation der Verdauungsenzyme in Fischen, ihre Substrate und Verdauungsprodukte (Jobling 1995).

Sekretionsquelle	Enzyme	Substrat	Verdauungsprodukt
Magen	Pepsin	Protein	Peptide
Intestinum	Aminopeptidase	Protein/Peptide	Aminosäuren, Peptide
Intestinum	Di-/Tripeptidase	Di-/Tripeptide	Aminosäuren
Intestinum	Disaccharidase	Disaccharide	Monosaccharide
Pankreas	Trypsin	Protein/Peptide	Peptide
Pankreas	Chymotrypsin	Protein/Peptide	Peptide
Pankreas	Carboxypeptidase	Protein/Peptide	Aminosäuren, Peptide
Pankreas	Lipase	Triacylglycerole	Fettsäuren, Monoacylglycerole
	Esterase	Ester	Alkohole, Fettsäuren
Pankreas	Amylase	Stärke	Disaccharide
Pankreas, Darmflora	Chitinase	Chitin	N-Acetylglucosamin
Darmflora	Cellulase	Cellulose	Saccharide

2.3.1.12 Pankreas

Im Vergleich zu anderen Abdominalorganen ist das pankreatische Gewebe je nach Familie unterschiedlich lokalisiert. Am häufigsten befindet es sich in Form verstreuter Inseln unter dem Mesenterium der Pylorusschläuche oder als eine subcapsuläre Auskleidung der Milz (Roberts 1985). Bei den Knochenfischen befindet sich das pankreatische Gewebe meist in der Nähe oder innerhalb der Leber. Insbesondere bei Hartstrahl-Fischen (z.B. Welse) verbinden sich Pankreas und Leber zum Hepatopankreas (Bond 1979). Vertreter für den sogenannten Hepatopankreas sind die Cypriniden. Deren intrahepatischer Pankreas ist um die Portalvenenabkömmlinge angeordnet. Bei den Salmoniden befindet sich der Hauptanteil der Bauchspeicheldrüse in den Fettzellen des Mesenteriums der Pylorusschläuche (Roberts 1985; Wondrak 1989; Hoffmann 2005a). Das pankreatische Gewebe bei Neunaugen (Petromyzontidae) ist durchweg an Leber und Darmwand lokalisiert. Der Lungenfisch (*Protopterus annectans*, Protopteridae) und viele der Weichstrahl-Knochenfische (z.B. Barben) verfügen über ein eigenständiges Pankreas. Bei Haien und Rochen ist das Pankreas ein kompaktes Organ, das meist aus zwei Lappen besteht. Das Pankreas ist wie bei den anderen Vertebraten in einen endokrinen und exokrinen Anteil gegliedert (Weber 2005; Hoffmann 2005a). Pankreassekrete bestehen aus mehreren Enzymen, die eine aktive Verdauung ermöglichen (Bond 1979). Unabhängig vom Ductus choledochus erreicht der Pankreasgang das kleine Intestinum oder mündet, wie bei Knochenhechten (Lepisosteidae) oder Lungenfischen (Lepidosirenidae), in den Gallengang (Bond 1979). Sowohl endokrine als auch exokrine Endprodukte für die Verdauung werden in den Zellen des Pankreas gebildet (Weber 2005). Die Sekretion des Pankreas ist von Babkin (1929) bei verschiedenen Rochen (*Raja erinacea, R. diaphanes, R. stabuliforis;* Rajidae) näher untersucht worden. Analog zum Fischmagen ist bei der Regulierung der Pankreassekretion weder das parasympathische noch das sympathische Nervensystem beteiligt. Dies wird dadurch belegt, dass verschiedene Transmitter wie Acetylcholin, Adrenalin, Histamin und Pilocarpin keine Wirkung auf die Pankreassekretion aufweisen. Salzsäure, saurer Mageninhalt oder Sekretin führen zu einer gesteigerten Sekretion der Pankreasenzyme (Babkin 1929; Nilsson 1970).

Anhand morphologischer Studien ist bekannt, dass beim Zebrabärbling (*Danio rerio,* Cyprinidae) das Pankreas aus zwei Pankreasanlagen gebildet wird. Aus der anterioren Anlage bildet sich der Pankreasgang sowie das exokrine Gewebe, während sich aus der posterioren Anlage die Langerhans-Inseln entwickeln, die im exokrinen Pankreas eingebettet sind (Field et al. 2003a; Chen et al. 2007).

Topographisch befindet sich das Pankreas asymmetrisch in der rechten Seite der Körperhälfte entlang des Intestinums und besteht aus vier relativ unabhängigen sowie konzentrierten Lappen. Dies sind der Gallenblasen-Milzlappen, der mittlere, der linke und der ventrale Lappen, wobei der Gallenblasen-Milzlappen sowie der mittlere Lappen entlang des Intestinums den Hauptkörper des Pankreas bilden (Chen et al. 2007).

Histologie des Pankreas

Das exokrine Pankreas hat eine acinöse Struktur, die dem der Säugetiere sehr ähnlich ist (Roberts 1985; Hoffmann 2005a). Die Acini (Endstücke) entstehen durch pankreatisch sekretorische Zellen, die sich mit ihren Gängen in den Darm oder Blinddarm öffnen. Typische exokrine Zellen von Knochenfischen enthalten Zymogen-Granula, die histologisch basophil anfärbbar sind (Weber 2005). Bei aktiv fressenden Fischen enthalten diese Zellen zahlreiche leuchtend eosinophile sekretorische Granula.

Die endokrinen Bestandteile des Pankreas, die Langerhans-Inseln, bestehen aus einer Anzahl leicht abgekapselter, sich schwach färbender Strukturen, die aus den kleinen rautenförmigen A-, B- und D-Zellen zusammengesetzt sind. Die Größe der Inselzellen kann sich mit der Jahreszeit verändern. Bei Knochenfischen existiert eine Hauptinsel von endokrinen Zellen, die als Brockmann-Körper bezeichnet wird (Gorbmann et al. 1983; Roberts 1985).

Mit Hilfe der Immunhistochemie wurde beim Zebrabärbling (*Danio rerio*, Cyprinidae) 72 h nach der Befruchtung in den differenzierten exokrinen Zellen das Enzym Carboxypeptidase A identifiziert (Biemar et al. 2001). Des Weiteren wurden morphologisch vier verschiedene Inseln innerhalb des Pankreas differenziert. Hierzu zählen die Brockmann-Körper, die Hauptzellen, diffus existierende Inseln und die einzelnen B-Zellen. Basierend auf dem Zelltyp erfolgte eine Klassifizierung in Inseln, die A-und B-Zellen sowie Inseln, die auschließlich B-Zellen enthalten. Diese beiden Zelltypen konnten mittels Antiseren und dem Elektronenmikroskop eindeutig nachgewiesen werden. Neben diesen Zellen existieren Granula, die einen dritten Zelltyp vermuten lassen (Chen et al. 2007). Dagegen gibt es Studien, die von vier endokrinen Zelltypen berichten. Biemar et al. (2001) berichtete, dass die endokrinen Langerhans-Inseln aus Insulin (B)-und Somatostatinimmunreaktiven (D) Zellen bestehen, die von Glucagon (A)-und Polypeptidimmunreaktiven Zellen (pp (F)) umgeben sind.

2.3.1.13 Leber

Die Leber der Knochenfische ist ein relativ großes Organ (Roberts 1985). Sie kann bei einigen Knorpelfischen wie den Haien und Rochen 20-25% der Körpermasse betragen (Bond 1979; Weber 2005). Als größte Verdauungsdrüse befindet sie sich im cranialen Abdomen. Bei einigen Arten kann sie durch das gesamte Abdomen verlaufen und wie bei Cypriniden eng der Bauchspeicheldrüse anliegen (Branson 1993). Die Farbe hängt von der Ernährung ab (Hoffmann 2005a). Sie ist bei den carnivoren meist rötlich-braun und bei den herbivoren Fischen hellbraun. Zu gewissen Jahreszeiten kann sie aber auch hellgelb oder hellweiß sein (Roberts 1985; Branson 1993). Bei Dorschartigen (Gadiformes) ist sie durch massive physiologische Fetteinlagerungen ockerfarben bis weißlich, bei Salmoniden bräunlich, bei Cypriniden meist etwas heller. Hechte (Esocidae) besitzen meist eine gelblich braune Leber (Hoffmann 2005a). Während der Wintermonate (Nahrungsrückgang) verfärbt sie sich vor allem bei Cypriniden durch Gallestau gelbgrün. Mit Beginn der Nahrungsaufnahme tritt dann die „normale“ Färbung wieder ein (Wondrak 1989).

Erfolgt bei Fischen, die unter Aquakulturbedingungen gehalten werden eine suboptimale Ernährung, ist die Leber meist heller als bei den entsprechenden Wildexemplaren (Roberts 1985). Typischerweise ist die Leber zweilappig, jedoch weisen Salmoniden und Hechte (Wondrak 1989) nur einen, Makrelen (*Scomber scombrus*, Scombridae) drei Leberlappen auf. Bei Schleimaalen (Myxinidae) ist die Leber deutlich zweigeteilt mit separaten Kanälen, die in die Gallenblase münden. Adulte Neunaugen (Petromyzontidae) besitzen weder Gallengänge noch eine Gallenblase. Bei den meisten anderen Fischen ist eine Gallenblase vorhanden. Diese speichert die in der Leber gebildete Gallenflüssigkeit. Normalerweise existiert nur ein Lebergang von jedem Leberlappen, der sich mit dem zystischen Gang der Gallenblase zum Gallengang vereinigt (Bond 1979). Über die Arteria hepatica wird die Leber mit Blut versorgt, welches die Leber über eine oder mehrere Portalvenen verlässt (Weber 2005).

Physiologie der Leber

Die primäre Funktion der Leber von Knochenfischen ist die Konjugation von Galle. Aus Hämoglobin wird unkonjugiertes Bilirubin gebildet, das im Blut zirkuliert und an Albumin gebunden ist. Erreicht Bilirubin die Leber wird es mit Glucuronsäure konjugiert, so dass in den Hepatocyten Bilirubindiglucuronid entsteht. Dieses wird wiederum über den Gallengang in die Gallenblase ausgeschieden.
Wenn es für die Nahrungsabsorption nötig ist, Fette aufzuspalten, wird die Galle von der Gallenblase in den Dünndarm sekretiert. Bei Knorpelfischen bildet und speichert die Leber Squalen (Isoprenoid), welches aufgrund eines geringen spezifischen Gewichts den Auftrieb unterstützt (Weber 2005). Die Leber hat zudem ähnliche Funktionen wie bei den anderen Wirbeltieren und dient außerdem der Entgiftung sowie dem Fett- und Kohlenhydratstoffwechsel (Hieronimus und Hirt 2004). Des Weiteren ist sie an der Bildung von Harnstoff und anderen Stickstoffausscheidungen beteiligt (Branson 1993). Eine Fehlernährung (z.B. zuviel Lebendfutter bei herbivoren Fischarten) führt zu einer Fettablagerung in der Leber. Die Fettablagerung kann eine starke Vergrößerung der Leber mit Todesfolge bewirken (Hieronimus und Hirt 2004). Der Fettspeicher ist in Abhängigkeit von der jeweiligen Art unterschiedlich ausgeprägt. Zum Beispiel ist bei Plattfischen (Pleuronectiformes) und Dorschen (Gadidae) die Leber der Hauptort für die Fettspeicherung (Branson 1993).

Histologie der Leber

Histologisch unterscheidet sich die Fischleber von der der Säugetiere dahingehend, dass die Hepatocyten weitaus weniger dazu tendieren, sich in Strängen oder Lobuli (Läppchen) anzuordnen. Die Sinusoide, die unregelmäßig zwischen den polygonalen Hepatocyten verteilt sind, kommen zahlenmäßig seltener vor und sind durch endotheliale Zellen mit deutlichem Zellkern ausgekleidet (Roberts 1985). Zudem haben die Sinusoide ein Blutgefäß auf der einen Seite und einen Gallenkanal auf der gegenüberliegenden Seite (Ferguson 1989). Funktionelle Kupffersche Zellen sind in der Auskleidung der Sinusoide nicht nachweisbar.
Diese Tatsache wurde erstmalig 1938 von Varichak aufgeführt und 1993 von Branson dargestellt (Varichak 1938; Branson 1993). Es gibt jedoch auch Beschreibungen der sogenannten Kupfferschen Zellen, die allein auf morphologischen Kriterien basieren (Hinton und Pool 1976; Woodhead 1978). Die Sinusoide auskleidenden Zellen stellen sich wie folgt dar: sie sind durchbrochen und überlagern den Dissé'schen Raum. Der Bereich zwischen Sinusoidalzellen und Hepatocyten enthält Mikrovilli von beiden Zellarten sowie zahlreiche fettspeichernde Zellen („Ito-Zellen") (Roberts 1985). Ito-Zellen werden auch als Vitamin-A-Produzenten bezeichnet (Hoffmann 2005a). Die Hepatocyten sind polygonal mit einem ausgeprägten zentralen Nucleus (Zellkern), der verdichtetes sowie randständiges Chromatin

und einen prominenten Nucleolus (Kernkörperchen) aufweist. Dieses Erscheinungsbild kann zwischen den einzelnen Arten variieren und von Alter, Geschlecht, Umwelteinflüssen, Ernährungsstatus und anderen Faktoren beeinflusst werden (Branson 1993), so dass sich die Morphologie der Leber als geeigneter Parameter für toxikologische Studien anbietet (Hoffmann 2005a). Ist die Ernährung inadäquat, sind die Hepatocyten prall mit Glycogen oder Neutralfetten gefüllt. Während zyklischer Hungerphasen, die auch zum physiologischen Kreislauf gehören, können die Zellen schrumpfen und die gesamte Leber ist mit gelbem Ceroid-Pigment angefüllt (Roberts 1985). Aus interzellulären Canaliculi wird die von den Hepatocyten produzierte Galle über die Ductus biliferi und größere Gallengänge der meist ausgebildeten Gallenblase zugeführt. Infiltrate aus Lymphocyten und Makrophagen befinden sich häufig um Gallengänge und Portalgefäße, die aus der versorgenden Vena hepatica entspringen. Aus den Makrophagen bilden sich meist Makrophagenzentren, die Fremdpartikel, Bakterien und Parasiten abbauen (Hoffmann 2005a). Ferner kann die Leber pankreatisches Gewebe sowie hämatopoetisches Gewebe enthalten. Hämatopoetisches Gewebe ist nachweislich mitunter manschettenartig um die hepatischen Blutgefäße lokalisiert (Weber 2005).

Eine histologische Studie von Woodhead (1978) beim Guppy (*Poecilia reticulata*, Poecilidae) führt an, dass die Leberläppchen schlecht definiert sind, eine hexagonale Form haben und die Zentralvene umgeben. Begrenzt werden die Läppchen von dem Portalgebiet. Zwischen den Läppchen sind die Septen sehr eng und schwierig voneinander abgrenzbar. Ebenso wie bei den Säugern sind Portalvene, Arteria hepatica, Gallengang und Lymphbahnen vorhanden und voneinander abgrenzbar. Die Parenchymzellen innerhalb der Läppchen sind irregulär in Strängen angeordnet. Zwei oder drei Parenchymzellen alternieren mit Sinusoiden. Die Parenchymzellen sind groß, polygonal, enthalten eosinophile Granula und einen zentralen Nucleus. Gelegentlich sind Kupffer-Sternzellen vorhanden. Weiterhin wurde von Pigmentzellen in der Peripherie berichtet, deren Anzahl mit dem Alter der Tiere steigt. Vermutlich haben die Pigmentzellen eine ähnliche Funktion wie bei den Säugern und bewirken den Aufschluss der roten Blutzellen (Woodhead 1978).

2.3.1.14 Galle

Innerhalb des Gallensystems existieren intrazelluläre Kanälchen, die anastomosieren und typische Gallengänge bilden. Die Gallengänge vereinigen sich und führen schließlich in die Gallenblase (Roberts 1985). Farblich ist die Gallenflüssigkeit entweder grün, gelb oder braun. Die Gallenblase entleert sich über den Gallengang in die Pylorusregion des Magens und Dünndarms (Weber 2005). Ausgekleidet wird die Gallenblase von einem Übergangsepithel, das häufig Rodlet-Zellen enthält (Roberts 1985).

2.3.2 Motilität des Verdauungstraktes und Chymuspassage, Kotabsatz

Eine besonders kritische Lebensphase von Fischlarven ist der Übergang von der endogenen Ernährung (Dotter) zur exogenen Nahrungsaufnahme. Für eine erfolgreiche Verdauung der Nahrung muss der Darm funktionell ausgebildet sein. Nicht nur adäquate Enzyme und Transportsysteme sind für ein effizientes Verdauungssystem essentiell, sondern auch die Motilität und Kontrollsysteme wie Hormone und Nerven spielen eine zentrale Rolle für die optimale Futterverwertung. Eine Studie anhand von Zebrafischembryos (*Danio rerio*, Cyprinidae) belegt, dass bereits drei Tage nach der Befruchtung die ersten unregelmäßigen und spontanen Kontraktionswellen im Darm auftreten (Holmberg et al. 2003). Im späteren Verlauf (4-7 Tage) werden die Kontraktionsmuster deutlicher und können in vier Bewegungstypen eingeteilt werden. Die anterior anterograden, anterior retrograden, posterior retrograden und rektalen Kontraktionen. Mit Hilfe der Immunhistochemie lassen sich am zweiten Tag Nerven im proximalen Darm und später im gesamten Darm nachweisen. Der Zebrabärbling stellt ein zunehmend wichtiges Tiermodell, insbesondere für *in vivo* Studien zur Frühentwicklung der Darmmotililät, dar. Da in den frühesten Stadien das Tier transparent ist, ist es anhand von Videotechnik möglich, die Darmmotilität *in vivo* zu analysieren und morphologische Informationen während der Darmentwicklung zu gewinnen. Durch die Verabreichung von Mikroinjektionen (Atropin, Acetylcholin, Neurokinin A und hypophyäres Adenylatcyclase-aktivierendes Peptid) zeigt sich ab dem vierten Tag eine frequenzsteigernde Wirkung auf anterograde Kontraktionswellen durch Acetylcholin und eine frequenzreduzierende Wirkung durch Atropin. Ab dem fünften Tag nimmt die Frequenz der Kontraktionswellen durch Neurokinin A (NKA) zu und durch das hypophysäre Adenylatcyclase-aktivierende Polypeptid (PACAP) ab (Holmberg et al. 2004). Tachykinine, wie NKA und Substanz P (SP), sind die exzitatorischen Transmitter des enterischen Nervensystems. PACAP sowie vasoaktives intestinales Polypeptid (VIP) sind inhibitorische Transmitter von adulten Tieren (Olsson und Holmgren 2001). Bevor Nahrung aufgenommen wird, sind SP/NKA und VIP/PACAP als Neuropeptide in den Nerven des larvalen Darms von einigen Fisch- und Amphibienspezies bereits erkennbar (Reinecke et al. 1997; Holmberg et al. 2001). So sind immunhistochemisch NKA und PACAP ab dem fünften Tag in den Nervenfasern des gesamten Darms und bei adulten Zebrabärblingen ebenso in den endokrinen Zellen nachweisbar. Dies unterstützt die physiologischen Ergebnisse, dass die Darmmotilität während der Entwicklung von regulären Bewegungsmustern der nervalen Kontrolle unterliegt (Holmberg et al. 2004). Der Tonus wird kurz vor oder während der exogenen Fütterung durch Stickstoffverbindungen gehemmt. Auf diese Weise werden die anterograden und retrograden Kontraktionswellen reguliert (Holmberg et al. 2006). Stickstoffmonoxid (NO) ist ein essentieller Transmitter, der eine hemmende Wirkung auf die glatten Muskelzellen, einschließlich der Zellen vom Darm der Knochenfische ausübt (Karila und Holmgren 1995; Olsson und Holmgren 2000). Dieser Transmitter (NO) wird von dem Enzym Stickstoffmonoxid Synthase (NOS) synthetisiert. Es befindet sich bei adulten Salmoniden in den Nerven des Intestinums (Li und Furness 1993).

In den sich entwickelnden Zebrafischlarven wird die neuronale NOS in den Nerven, die periphere Organe innervieren, und in den enterischen Ganglien gebildet (Poon et al. 2003; Holmqvist et al. 2004). Noch bevor eine exogene Nahrungsaufnahme erfolgt, sind die enterischen Neurone bei Zebrabärblingen entwickelt (Holmberg et al. 2004), so dass ab dem vierten Tag spontane und reguläre Kontraktionswellen auftreten (Holmberg et al. 2003). Die Funktion dieser Kontraktionen ist bisher weitgehend ungeklärt, jedoch liegen Vermutungen nahe, dass sie dafür sorgen, dass abgeschilfertes Zellmaterial abtransportiert und eine bakterielle Besiedlung verhindert wird. Ein weiterer Fakt ist, dass sich ab dem dritten Tag der Mund und Anus öffnen und auf diesem Wege z.B. Bakterien den Darm erreichen, bevor die Tiere selbst aktiv Nahrung aufnehmen (Holmberg et al. 2006).

Die hormonelle Kontrolle der Darmmotilität bei Fischen ist noch relativ unerforscht, es existieren jedoch erste Untersuchungen über den Einfluss von Ghrelin und Motilin auf die Darmotilität. Anhand des Nachweises von Ghrelin, sowohl bei Säugern und einigen Knochenfischen wie dem Goldfisch (*Carassius auratus*, Cyprinidae), dem Buntbarsch (*Oreochromis mossambiques*, Cichlidae), dem japanischen Aal (*Anguilla japonica*, Anguillidae) und der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) (Unniappan et al. 2002; Kaiya et al. 2003; Unniappan und Peter 2005) ist bereits bekannt, dass Ghrelin die Sekretion der Hypophysenhormone stimuliert, eine appetitanregende Wirkung ausübt und das Trinkverhalten beeinflusst (Unniappan und Peter 2005). Motilin ist zwar im Magen und Darm der Säuger präsent, jedoch ist es bisher nicht im Darm der Knochenfische nachgewiesen (Pan und Fang 1993; De Girolamo et al. 1999). Mit Hilfe von Sequenzanalysen sind beim Zebrabärbling (*Danio rerio*, Cyprinidae) die Orthologen des humanen Ghrelin- und Motilinrezeptors identifiziert worden. Durch *in vitro* Versuche konnte eine kontraktile Wirkung von Motilin und Ghrelin am isolierten Duodenum und mittleren/distalen Intestinum nachgewiesen werden (Olsson et al. 2007).

Bei einer niedrigen Körpertemperatur erhöht sich die Retentionszeit und kompensiert so wahrscheinlich die verminderte Effizienz der mirobiellen Fermentation sowie die reduzierte Absorptionsrate der Endprodukte (Stevens und Hume 1998). Für die gesamte Entleerung des Darms bei carnivoren Süßwasserfischen sind 10 bis 158 h notwendig, während sie bei den meisten herbivoren Süßwasserfischen weniger als 10 h beträgt (Horn 1989). Herbivore marine Fische weisen eine durchschnittliche Transitzeit von 21 h ± 1,3 h auf (Rimmer und Wiebe 1987).

2.3.2.1 Faeces

Für direkte und indirekte Verdaulichkeitsstudien von Fischen ist es essentiell, die Faeces zu sammeln. Aufgrund der aquatischen Lebensverhältnisse ist dieses nicht ohne Weiteres auszuführen. Die Faeces wird natürlicherweise in das Aquariumwasser abgegeben und kann mit einem feinen Netz (Windell et al. 1978a), Syphon (Buddington 1980), Säulenfilter (Ogino et al. 1973a), einer Absetzsäule (Drainagensystem) (Cho et al. 1982) oder einem mechanisch rotierenden Filter (Choubert et al. 1982) gesammelt werden. Bevor die Faeces eingesammelt werden, sollten die Aquarientanks vom nicht verzehrten Futter gereinigt werden. Eine weitere Möglichkeit besteht darin, den Fisch nach der Fütterung in ein anderes Aquarium zu überführen um dort die Faeces zu sammeln. Das Hauptproblem bei der Sammlung natürlich ausgeschiedener Faeces ist, dass die Nährstoffe im Kot ausgewaschen werden und somit die Verdaulichkeit überbewertet wird. Hinzu kommt bei einem kleinen Volumen die Kontamination durch Stickstoffverbindungen, die aus Kiemen und mit dem Urin exkretiert werden. Eine Verweildauer der Faeces im Aquariumwasser von 1 h erhöht die scheinbare Verdaulichkeit der Trockensubstanz um 11,5%, der Proteine um 10% und die der Lipide um 3,7% (Tabelle 2) (Windell et al. 1978a). Die Hauptursache für das Auswaschen der Faeces ist das physikalische Handling. Mit Hilfe der Absetzsäule ist es möglich, die natürlich ausgeschiedene Faeces innerhalb von 2 min zu sammeln und damit das Auswaschen auf ein Minimum zu reduzieren (Cho et al. 1982). Das generelle Problem des Auswaschens brachte einige Wissenschaftler dazu, andere Methoden für die Kotsammlung zu entwickeln. So kann der Kot durch das Töten des Fisches und der Sektion des Darmes oder durch manuelles Abstreichen der Faeces aus dem lebenden Tier gewonnen werden. Dabei wird zwischen den Beckenflossen und der Anusöffnung auf die Abdominalhöhle Druck ausgeübt (Austreng 1978; Windell et al. 1978a; Tacon et al. 1983). Da es schwierig ist, die Menge der ausgetriebenen Faeces zu kontrollieren, führt das manuelle Abstreichen zu einer Sammlung von inkomplett verdautem Futter. Dies wiederum resultiert in einer Unterschätzung der

Verdaulichkeit. Weiterhin kann die Kontamination mit Körperflüssigkeiten oder intestinalen Epithelien eine Fehleinschätzung bewirken (Austreng 1978). Besonders bei dieser Methode bedarf es das Handling des Fisches und schließt für das Tier beachtlichen Stress ein. Mit Hilfe der analen Saugmethode lassen sich die Kotkügelchen der Regenbogenforelle verhältnismäßig kontrollierter und weniger kontaminiert sammeln. Des Weiteren ergibt sich der Vorteil, dass der Fisch nicht getötet werden muß (Windell et al. 1978a). Von den hier aufgeführten Autoren befürworteten alle die intestinale Sektion und Saugmethode. Das manuelle Abstreichen oder das Sammeln der Faeces aus dem Aquariumwasser wird als wenig zweckmäßig angesehen (Tabelle 2). Die letztendliche Wahl der Methode hängt auch von der Größe des Fisches und dem Handling ab (Talbot 1985). Abgesehen von der Methode zur Faecessammlung ist es für die Bestimmung der Verdaulichkeit wichtig, dass das zu testende Futter eine Indikatorsubstanz (z.B. Chromoxid) enthält, die unverdaulich und stabil ist (Buddington 1980; Lied et al. 1982).

Tabelle 2: Vergleich der verschiedenen Methoden zur Gewinnung der Faeces und die scheinbare Verdaulichkeit bei der Regenbogenforelle (Windell et al. 1978a; Cho et al. 1982).

	Verdaulichkeit in % ± SD		
Methode	**Trockensubstanz**	**Rohprotein**	**Rohfett**
Fütterung mit Heringsmehl			
Sektion	80,3 ± 1,0	90,2 ± 0,4	96,7 ± 0,5
anale Saugmethode	79,1 ± 0,4	90,4 ± 0,1	97,4 ± 0,3
Netz	84,4 ± 0,1	94,6 ± 0,3	96,8 ± 0,2
manuelles Abstreichen	73,3 ± 1,6	77,5 ± 1,0	62,2 ± 5,1
Absetzsäule	80,2 ± 2,4	91,0 ± 0,8	97,3 ± 1,0
Fütterung mit Trockenpellet			
Sektion	54,7 ± 1,0	80,5 ± 1,0	83,9 ± 0,5
Netz nach:			
1 h	66,2 ± 0,7	90,5 ± 0,5	87,6 ± 0,3
8 h	69,7 ± 0,4	92,4 ± 0,5	90,2 ± 0,3
16 h	71,8 ± 0,5	90,5 ± 0,9	92,1 ± 0,2

Verdaulichkeit der Proteine

Bei der Proteinverdaulichkeit wird in scheinbare und wahre Verdaulichkeit unterschieden. Für die Ermittlung der scheinbaren Verdaulichkeit wird folgende Gleichung verwendet:

$$\text{Scheinbare Verdaulichkeit} = \frac{\text{Futter- N – Kot-N}}{\text{Futter-N}} *100$$

Mit dem Kot werden aus dem Organismus und Stoffwechsel stammende N-haltige Substanzen ausgeschieden, z.B. Enzyme oder Darmepithel, wodurch eine geringe Proteinverdaulichkeit vorgetäuscht wird. Dieser N-Anteil wird als fäkaler Stoffwechsel-, endogener Faeces- oder Darmverluststickstoff (DVN) bezeichnet und kann durch eiweißfreie Fütterungsperioden ermittelt werden. Erfolgt eine Berücksichtigung des DVN lässt sich die wahre Verdaulichkeit mit der entsprechenden Gleichung berechnen (Steffens 1985):

$$\text{wahre Verdaulichkeit} = \frac{\text{Futter-N – (Kot-N – DVN)}}{\text{Futter-N}} *100$$

Für die Bestimmung der wahren Verdaulichkeit konstruierten Ogino et al. (1973a) eine Apparatur, mit der über den Kot, den Harn und über die Kiemen ausgeschiedener N erfasst werden konnte. Mit steigender Temperatur erhöhte sich die Menge des ausgeschiedenen DVN ebenso wie die des endogenen N (EN), dessen Exkretion durch Kiemen und Nieren erfolgt. Die Summe aus DVN und EN bildeten den N-Erhaltungsbedarf. Für die wahre Verdaulichkeit ergeben sich unabhängig von der Menge der Proteinaufnahme konstante Werte (Abbildung 8). Die wahre Verdaulichkeit ist höher als die scheinbare, da bei der Berechung der fäkale N berücksichtigt wird (Tabelle 3). Bei den Nutzfischen liegt die wahre Verdaulichkeit meist über 90% (Ogino und Chen 1973b).

Die scheinbare Proteinverdaulichkeit verändert sich in Abhängigkeit von der Proteinaufnahme, wie in Versuchen mit Karpfen (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae) nachgewiesen werden konnte. Betrug die N-Aufnahme weniger als 100 mg/100 g Körpermasse/d, verringerte sich deutlich die scheinbare Verdaulichkeit (Ogino und Chen 1973b). Innerhalb einer Art bestehen bei der Proteinverdaulichkeit offensichtlich genetische Differenzen, so wurden zwischen Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) signifikante Unterschiede nachgewiesen (Austreng und Refstie 1979). Die Proteinverdaulichkeit wird auch durch die Wassertemperatur beeinflusst. Bei größeren Regenbogenforellen (210-590 g KM) konnten keine Unterschiede in der Verdaulichkeit bei 11 und 15°C beobachtet werden, kleinere Forellen (~20 g) wiesen bei 7°C deulich geringere Werte auf (Windell et al. 1978b). Sehr fein zermahlenes Fischmehl bewirkte bei Regenbogenforellen eine Steigerung der scheinbaren Verdaulichkeit. Demnach wird die Proteinverdaulichkeit auch durch die Partikelgröße der Futtersubstanzen beeinflusst (Kitamikado et al. 1964). Darüber hat die Futterzusammensetzung Einfluss auf die Proteinverdaulichkeit. Hohe Stärkegehalte reduzierten bei der Regenbogenforelle die Verdaulichkeit von Eiweiß, während unterschiedliche Ölgehalte keine Wirkung zeigten (Inaba et al. 1963; Kitamikado et al. 1964). Eine Abnahme der Verdaulichkeit wurde zudem mit steigendem Kohlenhydrat- und sinkendem Proteingehalt beschrieben (Rychly und Spannhof 1979). Eine Übersicht über die Verdaulichkeit verschiedener Futterproteine für Regenbogenforellen ist in Tabelle 4 aufgeführt.

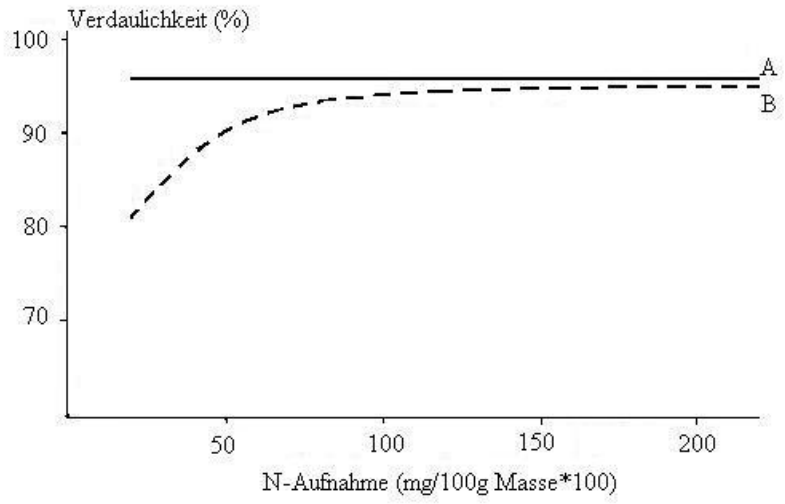


Abbildung 8: Beziehung zwischen der N-Aufnahme und der scheinbaren bzw. wahren Verdaulichkeit des Proteins von weißem Fischmehl beim Karpfen (Cyprinus carpio). A: scheinbare Verdaulichkeit; B: wahre Verdaulichkeit (nach Ogino und Chen 1973b).

Tabelle 3: Vergleich der scheinbaren und wahren Verdaulichkeit des Proteins verschiedener Futtersubstanzen für Karpfen (Cyprinus carpio) (Kim 1974).

Futterprotein	**Proteingehalt im Futter in %**	**scheinbare Verdaulichkeit in %**	**wahre Verdaulichkeit in %**
	7,8	84	90
	24,6	87	89
weißes Fischmehl	42,4	89	90
entfettetes braunes Fischmehl	13,9	74	78
entfettetes Seiden-spinnerpuppenmehl	20,9	64	66
Weizenkeime	10,3	85	90
gereinigtes Sojaprotein	12,3	87	92

Tabelle 4: Scheinbare Verdaulichkeit verschiedener Futterproteine für Regenbogenforellen (Oncorhynchus mykiss) (Inaba et al. 1963; Kitamikado et al. 1964).

Futterprotein	**Rohprotein in % der TS**	**scheinbare Proteinverdaulichkeit in %**
Casein	85,0	92-97
gefrostete Rinderleber	60,3	92-97
gefrostete Rindermilz	65,6	91-96
weißes Fischmehl	60,0	76-84
Fischmehl	57,4	68-75
getrocknete Seidenspinnerpuppen	46,9-66,7	81-86
getrocknete Mysiden	56,3	83
Pellets	37,6	87
Sojamehl	46,3	68-73

Verdaulichkeit der Fette

Zur Verdaulichkeit von Fettsäuren und Fetten existiert eine überschaubare Anzahl von Studien. Bei Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) nahm die scheinbare Verdaulichkeit gesättigter Fettsäuren mit steigender Kettenlänge bis zu 18 C-Atomen ab. Fettsäuren mit mehr als 18 C-Atomen sind besser verdaulich als die entsprechenden gesättigten Fettsäuren. Mehrfach ungesättigte Fettsäuren wie Docosahexaensäure (20:6ω3) und Eicosapentaensäure (20:5ω3) werden zu 100% verdaut (Tabelle 5) (Austreng et al. 1980). Studien von Takeuchi et al. (1979b) belegen bei Karpfen (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae) eine reduzierte Verdaulichkeit der Fette mit steigendem Schmelzpunkt. Insbesondere bei juvenilen Karpfen (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae) und Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) mit weniger als 10 g Körpermasse führten hohe Schmelzpunkte zu einer herabgesetzten Verdaulichkeit.
Regenbogenforellen verdauten das Fett in mit Olivenöl aufgefetteten Pellets (6,7 und 18% Rfe) zu etwa 93 und 95% (Higuera et al. 1977). Durch die Mischung von Sojaöl und Gadiden-Leberöl (3:2) konnte bei Regenbogenforellen die Fettverdaulichkeit auf etwa 94-98% (5-23% Fettgehalt) erhöht werden (Takeuchi et al. 1978b). Die Fettverdaulichkeit dieser Spezies blieb bei Temperaturen von 3 und 11°C unbeeinflusst (Austreng et al. 1980). Windell et al. (1978b) beschreibt, dass die Fettverdaulichkeit von juvenilen Regenbogenforellen bei 7°C geringer ist als bei 11 und 15°C. Getüpfelte Gabelwelse (*Icatlarus punctatus*, Ictaluridae) mit einer Körpermasse von etwa 150 g wiesen eine Fettverdaulichkeit von 64% bei 23°C und 94% bei 28°C auf. Bei dieser Fischart ist die Fettverdaulichkeit abhängig von der Körpertemperatur (Andrews et al. 1978a).

Tabelle 5: Scheinbare Verdaulichkeit (%) verschiedener Fettsäuren bei Regenbogenforellen (Oncorhynchus mykiss) (Austreng et al. 1980).

				Gehärtetes Öl von *M.villosus* mit Schmelzpunkten (°C) von		
	Sojaöl	**Dorsch-leberöl**	**Öl von *Mallotus villosus***	**21**	**33**	**41**
Gesamtfett	89	89	85	75	69	48
Fettsäuren[a]						
Myristinsäure (14:0)	-	91	89	75	59	43
Palmitinsäure (16:0)	80	81	79	60	49	39
Palmitoleinsäure (16:1)	-	91	86	84	81	60
Stearinsäure (18:0)	78	77	59	46	43	31
Ölsäure (18:1)	88	88	81	75	73	54
Linolsäure (18:2) und Arachinsäure (20:0)	97	67	56	32	56	32
Linolensäure (18:3)	100	-	-	-	-	-
Icosensäure (20:1)	-	93	92	81	76	51
Eicosapentaensäure (20:5)	-	100	100	-	-	-
Docosansäure (22:1)	-	100	-	78	69	36
Erucasäure (22:1)	-	97	95	86	82	52
Docosahexaensäure (22:6)	-	100	100	-	-	-

[a] Anzahl der C-Atome:Anzahl der Doppelbindungen

Verdaulichkeit der Kohlenhydrate

Bei der Verdaulichkeit der Kohlenhydrate existieren zwischen den einzelnen Fischarten erhebliche Unterschiede. Grund dafür sind Abweichungen im Aufbau des Verdauungstraktes und die Nahrungsgewohnheiten. In der natürlichen Ernährung von Salmoniden sind Kohlenhydrate praktisch nicht enthalten (Steffens 1985). Von verschiedenen Autoren konnte dargelegt werden, dass auch Forellen und Lachse Kohlenhydrate resorbieren können, allerdings in geringerem Maße als Proteine (Buhler und Halver 1961; Smith 1971). Die Kohlenhydratverdaulichkeit nimmt bei den Salmoniden mit steigender Molekülgröße ab. Bei den Polysacchariden wird die Verdaulichkeit von der Höhe des Kohlenhydratgehalts beeinflusst. Stärke und Dextrin wurden geringer verdaut, je größer der mit dem Futter verabreichte Gehalt war (Buhler und Halver 1961; Inaba et al. 1963; Smith 1971). In den Versuchen von Hilton et al. (1982) betrug der Verdauungskoeffizient für Glucose 96-99% und blieb von der Wassertemperatur (11,5-15°C) sowie dem Glucosegehalt im Futter (bis 25%) unbeeinflusst. Höhere Stärkegehalte führten zu einem Anstieg des Darmsaftvolumens und zu einer verminderten Amylaseaktivität.

Durch die Bindung von Amylase an unbehandelte Stärke wurde zudem die Stärkehydrolyse herabgesetzt. Zeitgleich beschleunigte unbehandelte Stärke die Nahrungspassage, was zusätzlich eine reduzierte Verdaulichkeit bewirkte (Spannhof und Plantikow 1983). Bei juvenilen Königslachsen (*Oncorhynchus tshawytscha*, Salmonidae) mit weniger als 1 g Körpermasse (10°C Wassertemperatur) wurde die Wachstumsrate bei Futterzusätzen von 20% Maltose, Dextrin, Galactose, Fructose und Kartoffelstärke (Amylose und Amylopektin) im Vergleich zu Glucose verringert. Saccharose bewirkte ein ähnliches Wachstum wie Glucose (Buhler und Halver 1961). Die Verdaulichkeit von Amylose betrug unabhängig vom Anteil im Futter 85% beim Karpfen (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae). Amylopektin wies eine Verdaulichkeit von 60% auf. Diese wurde mit zunehmenden Stärkeanteil im Futter vermindert (Chiou und Ogino 1975). Von dem Wissen über die Verdauungsphysiologie verschiedener Fischarten wurde recht früh in der Geschichte der Fischzucht profitiert. Zum Beispiel hat sich in der Karpfenzucht (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae) die Schleie (*Tinca tinca*, Cyprinidae) als sogenannter Zweitfisch etabliert. Im Verlauf der letzten Jahre hat sich der wirtschaftliche Ertrag des Karpfens in Europa reduziert. Durch die Kultivierung von Schleien erhöhte sich deren wirtschaftlicher Wert (Steffens 1999). Bei vielen Verdaulichkeitsstudien wurde auf den Kohlenhydratanteil geachtet, der eine preiswerte Energiequelle darstellt. Fische haben die Fähigkeit, unbehandelte Weizenstärke verdauen zu können (Tabelle 6). Schleien können mehr unbehandelte Stärke verdauen als carnivore Fischarten. Die Stärkeverdaulichkeit würde durch Pelletieren des Futters positiv beeinflusst werden (Arlinghaus et al. 2003). Beim Karpfen (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae) beträgt die scheinbare Verdaulichkeit der Kohlenhydrate bis zu 90%. Die Schleie weist hingegen eine scheinbare Verdaulichkeit von 78% auf. Dieser Unterschied kann durch die deutlich geringere Amylaseaktivität der Schleie begründet werden, die etwa 18% der Amylaseaktivität des Karpfens entspricht (Hidalgo et al. 1999).

Tabelle 6: Chemische Zusammensetzung, Bruttoenergie und scheinbare Verdaulichkeit der Makronährstoffe des Versuchsfutters für Schleien (Tinca tinca) (Arlinghaus et al. 2003).

	Chemische Zusammensetzung ± SD in %		
Makronährstoffe und Energie	**Versuchsfutter**	**Kotproben**	**scheinbare Verdaulichkeit ± SD in %**
Trockensubstanz	95,0	-	77,2 ± 0,4
Rohprotein	27,9	12,9 ± 0,50	89,4 ± 1,2
Rohfett	13,8	3,6 ± 0,07	94,3 ± 0,2
Rohasche	11,6	35,3 ± 0,01	30,5 ± 0,5
Chromoxid (Cr_2O_3)	1,0	4,5 ± 0,02	-
NfE (N-freie Extraktstoffe)	44,8	44,0 ± 0,47	78,2 ± 0,7
organische Substanz	88,5	64,7 ± 0,01	83,3 ± 0,3
Energie	20,5 (kJ/g)	13,4 ± 0,35 (kJ/g)	85,1 ± 0,6

Verdaulichkeit der Rohfaser

Rohfaser ist ein Komplex von Verbindungen, der aus Cellulose (Zellwandkohlenhydrat) und weiteren Gerüstsubstanzen (z.B. Lignin und Pentosane) besteht. Nach Smith (1971) können Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) (250-500 g KM) in geringem Maße α-Cellulose nutzen. α-Cellulose, als Bestandteil des Polysaccharids Cellulose, eignet sich aufgrund der durch die alpha-Bindung erzeugten offenen Helix gut zur Bildung eines zugänglichen Glucosespeichers. Die Verdaulichkeit für Rohfaser betrug etwa 14%. Cellulose bildet allerdings nur einen geringen Anteil der Rohfaser. Ein Cellulosegehalt von 50% reduzierte im Vergleich zu einem gleich hohen Stärkegehalt die Eiweißverdaulichkeit von 85 auf 60%. In weiteren Versuchen wurden dieser Fischart (5 g KM) Futter mit Gehalten von 0, 10 bzw. 20% α-Cellulose verabreicht. Mit wachsendem Rohfasergehalt erhöhte sich die Futteraufnahme, und es beschleunigte sich die Magenentleerungszeit, während die Verdaulichkeit der Trockensubstanz abnahm. Demzufolge wurde α-Cellulose für Forellen als unverdaulich beschrieben (Hilton et al. 1983). Schwerverdauliches Chitin, die Gerüstsubstanz von Insekten, verlangsamt die Magenentleerung bei der Regenbogenforelle. Chitinstücke, deren Durchmesser größer sind als die Pylorusöffnung, werden noch längere Zeit im Fischmagen zurückgehalten. Die organische Substanz wird in dieser Zeit bereits verdaut. Durch die Erweichung und Zermahlung kann Chitin den Magen passieren, während kleine Chitinpartikel den Magen ebenso schnell wie die organische Substanz verlassen (Kionka und Windell 1972).

2.3.3 Resorptionsmechanismen

Im Magen erfolgen der mechanische und chemische Aufschluss der Nahrung. Des Weiteren wird die Nahrung mit Salzsäure vermischt. Über den Pylorus gelangt der Mageninhalt in das Intestinum und enthält bereits zu diesem Zeitpunkt eine Reihe von teilweise verdauten Produkten: Peptide und Aminosäuren, Acylglycerole, Fettsäuren, Poly-, Oligo- und Monosaccharide (Jobling 1995). Enterocyten des intestinalen Epithels bilden die Resorptionsfläche für die Verdauungsprodukte (Kapoor et al. 1975; Kuperman und Kuz`mina 1994). Die Absorption der Verdauungsprodukte durch die Enterocyten kann sowohl aktiv als auch passiv erfolgen. Bei der passiven Absorption gelangen Verdauungsprodukte von Orten höherer Konzentration zu solchen niedriger Konzentration (Osmose). Niedermolekulare wasser- und fettlösliche Verbindungen werden meist passiv resorbiert (Steffens 1985). Ohne oder gegen ein Konzentrationsgefälle erfolgt die Aufnahme von Verdauungsprodukten durch aktive Resorption. Dabei werden Nahrungsmoleküle mit Hilfe von Carrier-Transportmechanismen durch die Zellmembran in die Enterozyten aufgenommen (Weber 2005).

2.3.3.1 Lipide

Aufbau, Synthese, Funktion, Stoffwechsel und Bedarf von Lipiden bei Fischen werden detailliert im Kapitel 2.4.3 aufgeführt. Micellen sind zusammen mit den Gallensalzen kleine (2-6 mm Durchmesser) molekulare Aggregate. Die Micellen, Monoacylglycerole und größere unlösliche langkettige Fettsäuren erleichtern einen engeren Kontakt zwischen den Spaltprodukten der Fettverdauung und den Enterocyten (Henderson und Tocher 1987; Weber 2005). Spaltprodukte entstehen durch Lipasen, welche die Fette im Verdauungskanal in Glycerol und Fettsäuren aufspalten. Durch Phospholipasen erfolgt die Hydrolyse von Phospholipiden (Steffens 1985). Erreichen die Micellen den Bürstensaum der Enterocyten und werden die Gallensalze in das Intestinallumen freigesetzt, erfolgt eine passive Absorption der Fettsäuren und Monoacylglycerole (Horn 1998). Bereits in der Darmwand ist eine Resynthese von Neutralfetten aus den Spaltprodukten der Fettverdauung möglich. Der Fetttransport erfolgt in Form von Chylomikronen-ähnlichen Partikeln, Lipoproteinen mit geringer (in Form von Triglyceriden) und hoher Dichte (für freie Fettsäuren) (Steffens 1985).

2.3.3.2 Kohlenhydrate

Im Verdauungskanal werden Di-, Oligo- und Polysaccharide enzymatisch zu Monosacchariden abgebaut. Durch Diffusion oder nach Phosphorylierung erfolgt die Resorption (Steffens 1985). Die Resorption von Monosacchariden kann darüber hinaus mit Hilfe eines aktiven Transportmechanismus erfolgen. Dieser Transport schließt meist einen sekundären Cotransport mit Natriumionen ein (Jobling 1995). Sekundär aktive Transporte von Monosacchariden sind an ein Carrier Molekül und damit an den primär aktiven Transport von Natriumionen gekoppelt (Horn 1998).
Die Carrier sind sättigbar und für Monosaccharide mit bestimmten Srukturen (z.B. Glucose, Fructose) spezifisch (Silbernagel und Despopoulos 2003a). In den Pfortaderkreislauf gelangen lediglich Monosaccharide. Diese können direkt zur Energiegewinnung genutzt werden. Der Abbau der Kohlenhydrate kann sowohl aerob als auch anaerob erfolgen (Steffens 1985).

2.3.3.3 Proteine und Aminosäuren

Die ernährungsbedingten Formen der Proteine sind komplex und vielfältig. Demzufolge existieren für Proteine und deren Untereinheiten unterschiedliche und komplizierte Absorptionsmechanismen (Alpers 1994). Bei Fischen können freie Aminosäuren, Peptide oder ganze Proteine absorbiert werden, was eine Flexibilität der Aufnahmemechanismen erkennen lässt (Horn 1998). Wie auch bei den Monosacchariden gibt es für den Transport von Aminosäuren aktive Transportmechanismen: den Natrium gekoppelten Transport und Carriermoleküle. Die Transportsysteme basieren auf der Seitenkettenstruktur der entsprechenden Aminosäure. Da für kleine Peptide ein Transportsystem vorhanden ist, müssen Di- und Tripeptide nicht komplett zu freien Aminosäuren hydrolysiert sein, um von Enterocyten absorbiert zu werden (Ash 1985). Große Peptide sowie intakte Proteine gelangen über den parazellulären Weg oder durch Pinozytose der Enterocyten direkt in das Blut (Jobling 1995). Je nach Zusammensetzung der absorbierten Aminosäuren erfolgen vor dem Eintritt in die Blutbahn innerhalb der Enterocyten enzymatische Veränderungen (z.B. Desaminierung, Transaminierung, Proteinsynthese) (Horn 1998). Über das Pfortadersystem gelangen die Aminosäuren in den Blutkreislauf und zu den Körperzellen. Im Intermediärstoffwechsel kann aus den resorbierten Aminosäuren unmittelbar Protein synthetisiert werden. Voraussetzung dafür ist u.a. die ausreichende energetische Versorgung des Organismus. Nur unter dieser Bedingung mündet der Proteinstoffwechsel in einem Proteinzuwachs. Der Proteinzuwachs ist genetisch begrenzt.

Durch Transaminasen im Intermediärstoffwechsel entstehen Spaltprodukte, die zu neuen Aminosäuren synthetisiert oder dem Kohlenhydratstoffwechsel zugeführt werden. Wenn der energetische Zweck im Vordergrund steht, werden Proteine durch oxidative Desaminierung (zu α-Ketosäuren) oder Decarboxylierung (Abbau der Kohlenstoffgerüste) abgebaut (Steffens 1985).

2.3.4 Mikrobiologie des Verdauungstraktes

Zahlreiche Forschungsarbeiten haben sich mit der endogenen Mikroflora von Süßwasserfischen beschäftigt (Trust und Sparrow 1974; Huber et al. 2004). Enterobakterien, wie *Aeromonas, Acinetobacter, Pseudomonas* und *Flavobacterium* sind obligat aerobe Vertreter und *Bacteroides, Clostridium* und *Fusobacterium* werden als obligat anaerobe Vertreter beschrieben (Trust und Sparrow 1974; Ringo et al. 1995; Liesenfeld 2009). Bei der Regenbogenforelle (*Oncorrhynchus mykiss,* Salmonidae) wurde mit Hilfe der Polymerase Kettenreaktion (PCR) und denaturierender Gradientengelelektrophorese (DGGE) Aeromonas, Enterobakterien und Pseudomonaden als dominant ermittelt (Kim et al. 2006). Die DGGE ist eine leistungsfähige Analysetechnik, die für den Nachweis von Einzelbasenmutationen und Polymorphismen in genomischer, geklonter und PCR-amplifizierter DNA verwendet wird (Wiesner und Ribbeck 2000). Für Zierfische existieren Untersuchungen zur obligaten anaeroben und aeroben Mikroflora von Goldfischen (*Carassius carassius,* Cyprinidae), Karpfen (*Cyprinus carpio,* Cyprinidae) und Guppies (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae) (Sakata et al. 1980). Rawls et al. (2004) beschreibt in detaillierter Form die im Verdauungstrakt des Zebrabärblings (*Danio rerio,* Cyprinidae) vorhandene Mikrobiota (Tabelle 7). Zu allen Untersuchungszeitpunkten waren stets die Gattungen *Aeromonas* und *Pseudomonas* nachweisbar. Bei den konventionell gezüchteten und den keimfrei gezeugten Zebrabärblingen befanden sich *Vibrio* und *Lactococcus spp*. im Verdauungstrakt. Vergleiche zwischen der Mikrobiologie des Verdauungstraktes zeigen, dass eine höhere Anzahl *Aeromonas* spp. bei den keimfrei gezeugten Fischen vorhanden war (61%) als bei den konventionell gezüchteten (0,3%). Bei den konventionell gezüchteten Tieren war der Anteil an *Vibrio* höher (57%) als bei den keimfrei gezeugten Fischen (12%) (Rawls et al. 2004). Einige dieser nachgewiesenen Mikroorganismen können das Wachstum und die Etablierung von Pathogenen beeinflussen. Mikroorganismen wie *Lactococcus lactis* und *Pseudomonas spp*. hemmen das Wachstum von *Vibrio anguillarum* (Spanggaard et al. 2001; Villamil et al. 2002). Durch das Ausbleiben einer adaptiven Immunantwort während der larvalen-juvenilen Phase bei den keimfrei gezeugten Zebrabärblingen erfolgte die Ansiedlung dieser Bakterienspezies. Die Aufnahme in den Darm trägt vermutlich zur Erhaltung der Gesundheit bei (Rawls et al. 2004). Neben *Vibrio* und *Aeromonas spp.* fanden sich bei juvenilen Zebrabärblingen Bakterien, die sich auch bei der Maus, dem Menschen und anderen Vertebraten wiederfinden, so z.B. Flavobacterium und Flexibacter sowie Milchsäurebakterien (*Lactococcus lactis, Lactobacillus fermentum, Leuconostoc citreum* und *Weissella confusa*) (Rawls et al. 2004; 2007).

Tabelle 7: Bakterielle Genera und Arten, die im Verdauungstrakt von adulten Zebrabärblingen identifiziert und mit einer 16S rDNA-Bibliothek sequenziert wurden (Rawls et al. 2004).

	Adulter Zebrabärbling (>30 d)	
RDP Eintrag[a]	**Gesamt-sequenzen**[b]	**<98% Identität**[c]
Aeromonas	**25**	**1**
Aeromonas caviae (T); ATCC 15468T	1	
Aeromonas culicicola; MTCC 3249	18	1
Aeromonas hydrophila; 0009 831	1	
Aeromonas hydrophila; ATCC35654	1	
Aeromonas popoffii; S1N17	1	
Aeromonas sp. PAR2B; PAR2B	1	
Aeromonas veronii; B1	1	
Aeromonas veronii; LMG13695; 2	1	
Bacillus	**1**	**1**
Bacillus sp. KSM-KP43; KSM-KP43	1	1
Cetobacterium	**19**	**19**
Cetobacterium ceti (T); M-3333; NCFB 3026	19	19
Paracoccus	**1**	
Paracoccus sp.; MBIC3966; 94-209	1	
Plesiomonas[f]	**4**	
Plesiomonas shigelloides (T)	2	
Plesiomonas shigelloides (T); ATCC 14029T	2	
Pseudomonas	**2**	
Pseudomonas sp. KIE171-B; KIE171-B	2	
Roseobacter	**4**	**3**
Roseobacter gallaeciensis; RED81	4	3
Shewanella	**6**	
Shewanella putrefaciens; LMG 26268 T	2	2
Shewanella sp. 184; 184	2	
Shewanella sp. SIC1; SIC1	2	
Vibrio	**113**	**1**
Vibrio cholerae; CECT 514 T	10	
Vibrio cholerae; N16961	36	11
Vibrio navarrensis (T)	34	22
Vibrio parahaemolyticus; ATCC 17802; Vp 27	5	1
Vibrio parahaemolyticus; ATCC 17802; Vp16	5	
Vibrio sp. KIN197; KIN197	5	1
Vibrio vulnificus (T); ATCC 27562T	1	1
Vibrio vulnificus; C7184	1	1

[a.] Bakterielle 16S rDNA Ribosomal-Databank-Projekt (RDP); Einträge sind nach Gattung (fett gedruckt) und mit den jeweiligen Genera (einfach gedruckt) gegliedert. Fehlt die Information einer Gattung, wird die spezifische taxonomische Klassifizierung verwendet.

[b] Die Gesamtzahl der 16S rDNA Klone aus der Selektion, die homolog zu den entsprechenden RDP Einträgen mit den Spezies- oder Gattungsinformationen sind.

[c] Teilmenge der 16S Klone, die als "unbekannt" (schattierte Spalten) definiert werden. Aufgrund ihrer nächsten relativen Werte in der RDP sind sie entweder ein Eintrag ohne oder mit Spezies- oder Gattungsbeleg, jedoch mit einer geringeren Identität als 98% zur jeweiligen Zebrabärbling rDNA-Sequenz. Sequenzen sind in der Genbank AY536921-AY538099 bzw. http://gordonlab.wustl.edu/ eingetragen.

2.3.4.1 Mikrobielle Fermentation

Bei terrestrisch herbivoren Vertebraten werden kurzkettige Fettsäuren (SCFAs) durch fermentative Prozesse gebildet und im Darm absorbiert. Auf diese Weise ist es für die Tiere möglich, die Energie aus Zellwandbestandteilen und unverdaulichen Fraktionen zu gewinnen (Cummings und Macfarlane 1991). Seit den 90iger Jahren existieren Studien, die auch eine Vielzahl und Vielfalt von Mikroorganismen im Darm von marinen herbivoren Fischen bestätigen. Diese Mikroorganismen befinden sich meist im posterioren Darmabschnitt und bewirken die Fermentation von Polysacchariden zu SCFAs (Horn 1998). Bei Mossambikbuntbarschen (*Oreochromis mossambicus*, Cichlidae) existiert im posterioren Darm ein Transportsystem für die Aufnahme von SCFAs. Die dabei gemessenen Konzentrationen der SCFAs untermauern die Bedeutung fermentativer Prozesse (Tabelle 8) (Titus und Ahearn 1988). Bei Steuerbarschen *(Kyphosus cornelii* und *Kyphosus sydneyanus*, Kyphosidae) und weiteren marinen herbivoren Fischspezies wurden im Dickdarm die kurzkettigen Fettsäuren (Acetat, Propionat, Butyrat, Isobutyrat, Valeriat und Isovaleriat) ermittelt (Tabelle 9) (Kandel et al. 1993). Neben einer Vielfalt von Bakterien lassen sich cilientragende und begeißelte Protozoen im Intestinum und Rectum von Fischen nachweisen (Rimmer und Wiebe 1987). Aus dem Darm von Barben wurden drei anaerobe Mikroorganismen isoliert. Anhand der Substratspezifität sowie der *in vitro*-Fermentationsleistungen wurden sie als *Paecilomyces lilacinus*, *Eubacterium* und *Clostridium grantii* identifiziert (Mountfort und Rhodes 1991; Mountfort et al. 1993; 1994). Messungen der intestinalen Konzentration von SCFAs belegen bei marinen herbivoren Fischen (*Odax cyanomelas*, Odacidae und *Crinodus lophodon*, Apolodactylidae) die höchste Acetatmenge in der posterioren Hälfte des Intestinums. Acetat ist zudem im Blut von Fischen nachweisbar (Clements et al. 1994). Die Aufnahme und der Katabolismus von Kohlenhydraten durch die mikrobiellen Symbionten der gerade erwähnten Fischspezies zeigen, dass die Mikroflora einen wesentlichen Beitrag zur Verdauung leistet (Seeto et al. 1996). Fischbiologen tendierten bislang dazu, die Bedeutung der Darmflora von Fischen eher zu vernachlässigen. Der Nachweis der Cellulaseaktivität ist bisher nicht klar (Horn 1989). Im Verhältnis zu terrestischen Pflanzen ist der Cellulosegehalt in Algen relativ gering (Kloareg und Quatrano 1988). In einigen Studien erfolgte jedoch die Isolierung cellulolytischer Bakterien aus dem Darm von Fischen mit herbivorem Nahrungsspektrum, die auf ihre Bedeutung als Endosymbionten zurückschließen lassen (Luczkovich und Stellwag 1993).

Die Präsenz von anaeroben Bakterien und SCFAs im Darm von Fischen ist weder auf die marinen Spezies noch auf die herbivoren Taxa beschränkt. Eine Studie von Smith et al. (1996) belegt, dass im Darm von omnivoren Süßwasserfischen (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae und *Dorosoma cepedianum*, Culpeidae) und carnivoren Fischen (*Micropterus salmonides*, Centrachide) anaerobe Bakterien vorkommen und Acetat als hauptsächliche kurzkettige Fettsäure nachweisbar ist. Omnivore Fische verfügen darüber hinaus über cellulolytische Bakterienformen. Bei den aufgeführten Arten ist der SCFA-Spiegel während der kalten Jahreszeit erniedrigt und somit ist davon auszugehen, dass geringere Temperaturen die Fermentation vermindern (Tabelle 10) (Smith et al. 1996).

Tabelle 8: Analyse der SCFAs aus intestinalen Mischproben (n=5) von Barschen (Oreochromis mossambicus, Cichlidae) (Titus und Ahearn 1988).

intestinales Segment	Acetat in mmol/l ± SD	Propionat
Gaschromatographische Untersuchung		
proximales	2,7 ± 0,32	in Spuren
mediales	6,2 ± 0,41	in Spuren
distales	11,7 ± 1,21	in Spuren
Hochleistungsflüssigkeitschromatographische Untersuchung		
proximales	14,6 ± 1,34	
mediales	17,3 ± 1,51	in Spuren
distales	18,9 ± 1,61	in Spuren

Tabelle 9: Durchschnittswerte der relativen molekularen Konzentrationen SCFAs im Enddarm von vier marinen herbivoren Fischarten (Kandel et al. 1993).

	Kurzkettige Fettsäuren (%)					
Spezies	**Acetat**	**Propionat**	**Butyrat**	**Isobutyrat**	**Valeriat**	**Isovaleriat**
Cebidichthys violaceus	100	-	-	-	-	-
Medialuna califoreniensis	27,8	31,5	14,8	7,6	8,1	10,2
Kyphosus bigibbus	18,3	20,3	17,7	16,7	13,7	12,3
Kyphosus vaigiensis	16,0	18,0	21,0	20,5	13,0	11,5

Tabelle 10: Durchschnittswerte der Konzentrationen von SCFAs von drei Fischspezies während unterschiedlicher Jahreszeiten (Smith et al. 1996).

		Flüchtige Fettsäuren in mmol/l					
Spezies	**Jahres-zeit**	**Acetat**	**Propionat**	**Butyrat**	**Isobutyrat**	**Valeriat**	**Isovaleriat**
	F	6,0	0,2	0,2	0,2		
Cyprinus carpio	S	12,3	0,1	<0,1	0,1	0	0,1
	H	3,4	0,3	<0,1	<0,1	0	<0,1
Gesamtkonzentration in mmol/l		21,7	0,5	<0,4	<0,4	0	<0,2
in %		93,5	2,1	<1,2	<1,2	0	<0,9
	F	0,6	0,1	<0,1	<0,1		
Dorosoma cepedianum	S	2,8	0,2	<0,1	<0,1	<0,1	<0,1
	H	1,9	<0,1	<0,1	<0,1	0,0	0,1
Gesamtkonzentration in mmol/l		5,3	<0,4	<0,3	<0,3	<0,1	<0,2
in %		80,3	<6,1	<4,5	<4,5	<1,5	<3,0
	F	5,0	1,0	<0,1	0,1		
Micropterus salmonides	S	33,5	1,9	1,7	0,1	<0,1	0,6
	H	7,9	0,9	0,5	0,3	0,0	2,3
Gesamtkonzentration in mmol/l		46,4	3,8	<2,3	0,4	<0,1	2,9
in %		83,0	6,8	<4,1	0,7	<0,2	5,2

F: Frühling 11-14°C; S: Sommer 19-25°C, H: Herbst 10-15°C Wassertemperatur

2.4 Energie und Nährstoffe; Stoffwechsel und Bedarf der Fische

2.4.1 Energiebedarf von Fischen

2.4.1.1 Grundumsatz

Durch die Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs der Fische von der Aktivität und die methodische Schwierigkeit der Analyse ihres Zusammenhangs wurden drei Stoffwechselniveaus definiert. Der Grundumsatz, gemessen an einem Einzelfisch im Ruhezustand, ohne Einwirkung äußerer Einflüsse und oft in Dunkelheit, charakterisiert den geringsten Energieumsatz. Neben dem Grundumsatz existiert der Erhaltungsstoffwechsel. Dieser charakterisiert den Stoffwechsel unter „Normalbedingungen“ ohne Stress. Als Aktivitätsstoffwechsel wird der Spitzensauerstoffbedarf bei der höchstmöglichen Schwimmfähigkeit, die häufig zur Erschöpfung führt, beschrieben (Kausch 1968). Bei Fischen beträgt der Standardstoffwechsel 3-10% des Grundumsatzes von Säugern, 1% von Vögeln gleicher Größe und 5-10% des Gesamtumsatzes von Fischen. Dieser relativ geringe Energieumsatz entspricht nahezu dem Energieerhaltungsbedarf und ermöglicht es dem Tier zu überleben, ohne größere Leistungen zu erbringen (Fry 1971; Spannhof 1995). Eine mögliche Erklärung dafür, dass Fische lange Zeit hungern können ist, dass sie die gespeicherten Energiereserven nur langsam verbrauchen (Spannhof 1995). Die Bedingungen, unter denen der Grundumsatz definiert ist, treffen jedoch selten auf die tatsächlichen Bedingungen zu. Die Wassertemperatur und die daraus resultierende Körpertemperatur von Fischen sowie die Sauerstoffversorgung haben einen entscheidenden Effekt auf den Grundumsatz (Clausen 1933; Podoliak 1961; McKenzie et al. 2000). Mit steigenden Temperaturen von 5 auf 20°C erhöhen sich der Grundumsatz sowie der Erhaltungsstoffwechsel. Bei Forellen (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) mit etwa 50-400 g KM erhöht sich der Grundumsatz innerhalb des Temperaturbereiches von ca. 20 auf 90 mg O_2/kg pro Stunde. Beim Aktivitätstoffwechsel ist der Sauerstoffverbrauch bei 15°C höher als bei 20°C (Tabelle 11). Dieser reduzierte Sauerstoffverbrauch ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass die gelöste Sauerstoffmenge im Wasser mit steigenden Temperaturen sinkt und nicht ausreicht, um den erhöhten Bedarf zu decken. Als optimale Temperatur für die Forelle werden zudem etwa 12-16°C beschrieben (Albrecht 1974). Frühere Studien bei Goldfischen (*Carrasius auratus*, Cyprinidae) konnten diese Verhältnisse ebenso nachweisen (Fry und Hart 1948).

Tabelle 11: Sauerstoffverbrauch im Grundumsatz und Aktivitätsstoffwechsel bei unterschiedlichen Temperaturen von Regenbogenforellen (Oncorhynchus mykiss, Salmonidae) (Dickson und Kramer 1971).

Wassertemperatur in °C	**Grundumsatz in mg O_2/kg pro h**	**Aktivitätsstoffwechsel**
5	36 ± 2	384 ± 15
10	42 ± 5	468 ± 11
15	78 ± 6	576 ± 22
20	84 ± 7	570 ± 22
25	138 ± 12	478 ± 18

2.4.1.2 Erhaltungsbedarf

Da Fische poikilotherme Tiere sind, ändert sich ihr Energiebedarf im Erhaltungsstoffwechsel mit der Wassertemperatur (Tabelle 12). Der Erhaltungsbedarf von Koi-Zierkarpfen verdoppelt sich, wenn die Wassertemperatur von 10°C auf 20°C steigt. Das ist für die Fütterungsplanung zu beachten und je nach Jahreszeit entsprechend zu berücksichtigen (Pannevis und Earle 1994a). Eine Überfütterung kann eine Kontamination des Aquariums mit Stoffwechselendprodukten (z.B H_2S, NH_3, CO_2, PO_4^-) bewirken und zu Intoxikationen führen (Pannevis und Earle 1994b). Von vielen Fischen (z.B. Cypriniden) wird im Spätherbst bis zum Frühjahr bei einer Wassertemperatur von <5°C die Nahrungsaufnahme mitunter vollkommen eingestellt (Earle 1995). Unter diesen Bedingungen wird der Stoffwechsel reduziert und die Fische zehren von ihren Fett- und Proteindepots (Pannevis und Earle 1994a). Für die Beschreibung des energetischen Erhaltungsbedarfs bei verschiedenen Wassertemperaturen wurde der Erhaltungsbedarf mit Hilfe von Fütterungsversuchen ermittelt. Zur Ermittlung des Erhaltungsbedarfs wurden fünf verschiedene Zierfischarten in einem 50l Aquarium mit zwei Rückführungssystemen gehalten (Tabelle 13). Die Haltung der Goldfische (*Carassius auratus*, Cyprinidae) erfolgte in einem Becken mit 20°C Wassertemperatur, während die tropischen Zierfischarten in einem Becken mit 26°C gehalten wurden. Bemessen an der Körpermasse erfolgte die Verabreichung der Futtermengen über 3-9 Wochen. Zur Bestimmung der Körpermasse wurden die Tiere zu Beginn der Studie und alle drei Wochen gewogen (Tabelle 13) (Pannevis und Earle 1994b).

Tabelle 12: Energetischer Erhaltungsbedarf (kJ/Tier/Tag) von Zierfischen sowie die Auswirkung der Wassertemperatur auf den Energiebedarf (Pannevis und Earle 1994a).

Spezies (KM)	**bei 20°C**	**bei 26°C**
Koi-Zierkarpfen (20-40 g) *(Cyprinus carpio)*	0,502	-
Goldfisch (5 g) (*Carassius auratus*)	0,268	0,803
Mondschein-Gurami (8 g) (*Trichogaster microlepis*)	-	0,711
Neontetra (0,2 g) (*Paracheirodon innesi*)	-	0,063

KM: Körpermasse

Tabelle 13: Energetischer Erhaltungsbedarf von fünf verbreiteten Zierfischarten (Pannevis und Earle 1994b).

Spezies	**Körpermasse (KM) in g**[a]	**Futterbedarf in % der KM pro Tag**	**Futterbedarfbedarf in mg pro Tag**	**Erhaltungsbedarf in kJ/d**
Goldfisch (40)	3,95 ± 0,06	0,40	14,4	0,24
(*Carassius auratus*)	4,78 ± 0,09	0,24	11,5	0,19
	8,06 ± 0,31	0,32	25,8	0,43
	11,66 ± 0,20	0,16	18,3	0,31
Neontetra (50) (*Paracheirodon innesi*)	0,18 ± 0,01	1,9	3,8	0,07
Zebrabärbling (39) (*Danio rerio*)	0,30 ± 0,02	<2,4	<7,2	<0,13
Purpurpracht-barsch (30) (*Pelviachromis pulcher)*	1,02 ± 0,08	<1,0	<10,2	<0,18
Mondschein Gurami (30) (*Trichogaster microlepis*)	1,87 ± 0,08	<1,5	<28,5	<0,51

[a] Durchschnittswerte ± SD; Zahlen in Klammern: Anzahl der Versuchstiere

2.4.2 Proteine und Aminosäuren

Im Allgemeinen benötigen Fische höhere Proteingehalte als andere Vertebraten (Wilson 1986). Carnivore Fische sollten einen Proteinanteil im Mischfutter von mindestens 45% und herbivore Fische einen Proteingehalt zwischen 15 und 30% erhalten (Riehl und Baensch 1996). Der Proteinbedarf von herbivoren Fischen ist unzureichend erforscht. Bowen´s (1987) führt an, dass Fische mit unterschiedlichen trophischen Ebenen existieren, die auf den Futterverzehr mit unterschiedlichem Proteingehalt spezialisiert sein können. Marine herbivore barschartige Fische (*Cebichthys violaceus*, Perciformes) erreichten bei einem Proteingehalt von 30% ein höheres Wachstum als bei der natürlichen Fütterung von Seetang mit einem Proteingehalt von 10% (Horn et al. 1995). Eine frühere Arbeit zeigt jedoch, dass diese Spezies bei einem Proteingehalt von 19% das schnellste Wachstum aufwies (Fris und Horn 1993). Eine weitere Erhöhung des Proteingehalts auf 50% führte zu keinem verbesserten Wachstum (Horn et al. 1995). Der Proteinbedarf wird zum einen durch die Aminosäurezusammensetzung und die Verdaulichkeit beeinflusst, zum anderen durch die Zusammensetzung der Nahrung sowie durch exogene Wasserparameter (Wilson 1986). Steht die Energiegewinnung im Vordergrund, dient ein beträchtlicher Teil der mit dem Protein zugeführten Aminosäuren der Synthese von Glucose und Fetten und wird damit nicht dem Proteinansatz zugeführt. Durch die Anreicherung des Futters mit Fetten oder Kohlenhydraten wird das Nahrungsprotein vor allem für das Wachstum und weniger zur Energiegewinnung genutzt (Spannhof 1995). Für die Regenbogenforelle wird ein Protein-Fett-Verhältnis von 35:15-20 (%) im Futter empfohlen (Takeuchi et al. 1978a). Ein ähnliches Protein-Fett-Verhältnis scheint auch für andere Fischarten zu gelten (Tabelle 14) (Yamada und Yone 1986). In jüngeren Fütterungsstudien wurde Fischmehl als Proteinquelle verwendet und anhand der Körpermassenzunahme der Proteinbedarf von einigen Knochenfischen erneut ermittelt.

Der Proteinbedarf beträgt bei der Goldbrasse (*Sparus aurata*, Sparidae) 85 mg/kg $KM^{0,75}$, bei der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) 38 mg/kg $KM^{0,75}$, beim Steinbutt (*Psetta maxima*, Scophthalmidae) 127 mg/kg $KM^{0,75}$ und beim europäischen Wolfsbarsch (*Dicentrarchus labrax*, Moronidae) 45 mg/kg $KM^{0,75}$ (Fournier et al. 2002).

Zierfische sollten nicht mit Protein überversorgt werden, da die Proteinstoffwechselprodukte (hauptsächlich NH_3) im unmittelbaren Lebensraum der Fische akkumulieren bzw. toxisch sein können (Ng et al. 1993; Earle 1995). Es existiert eine Studie von Dahlgren (1981) über weibliche Guppies, die den Einfluss des Proteingehalts im Futters auf den Metabolismus sowie die Fruchtbarkeit von Fischen untersuchte. Bei einem Proteingehalt von 72% im Futter zeigte sich eine signifikante Zunahme der Körpermasse und des Volumens der Ovarien. Der von Shim und Chua (1983) ermittelte Proteingehalt, bei denen weibliche Guppies die höchste Wachstumsrate aufwiesen, beträgt nur 30%. Neben dem Proteinbedarf von Guppies wurde in Fütterungsversuchen über einen Zeitraum von 8-12 Wochen auch der Proteinbedarf anderer Zierfische ermittelt (Tabelle 15). Die dabei ermittelten Versorgungsempfehlungen gelten lediglich, wenn die Tiere unter ähnlich experimentellen Bedingungen gehalten werden (Sales und Janssens 2003).

Tabelle 14: Proteingehalt im Futter zum Erreichen des maximalen Wachstums von juvenilen Fischen.

Spezies	**Proteinquelle**	**Proteingehalt in %**	**Autoren**
Forellenbarsch *(Micropterus salmonides)*	Casein und Fischprotein-konzentrat	40	Anderson et al. (1981)
Getüpfelter Gabelwels *(Ictalurus punctatus)*	gesamtes Eiprotein	32-36	Garling und Wilson (1976)
	-	58	Winfree und Stickney (1984)
	Fleisch-, Knochen- und Blutmehl	32	Li et al. (2001)
Goldtilapia *(Tilapia aurea)*	Casein und Eialbumin	34	Winfree und Stickney (1981)
Goldbrasse *(Sparus aurata)*	Fischmehl	46-52	Vergara et al. (1996)
Graskarpfen *(Ctenopharyngodon idella)*	Casein	41-43	Dabrowski (1977)
Karpfen *(Cyprinus carpio)*	Casein	31-38	Ogino und Saito (1970a) Takeuchi et al. (1979a)
Königslachs *(Oncorhynchus tschawytscha)*	Casein, Gelatine und Aminosäuren	40	DeLong et al. (1958)
Kugelfisch (*Fugu rubripes*)	Casein	50	Kanawaza et al. (1980a)
Malabar-Zackenbarsch (*Epinephelus malabricus*)	weißes Fischmehl	44	Shiau und Lan (1996)
Milchfisch (*Chanos chanos*)	Casein	40	Lim et al. (1979)
Mosambikbuntbarsch (*Sarotherodon mossambicus*)	weißes Fischmehl	40	Jauncey (1982)
Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*)	Gelatine, Casein	40	Kim et al. (1991)
			Takeuchi et al. (1981)
	Fischmehl	35	Steffens (2001)
Sandbarsch (*Morone chrysops)*	Fischmehl	41	Brown et al. (1992a)
Schlangenkopf *(Channa gachua)*	Fischmehl	52	Wee und Tacon (1982)
Scholle (Pleuronectes platessa)	Dorschmuskel	50	Cowey et al. (1972)
Schwarzbarsch *(Micropterus dolomieui)*	Casein und Fischprotein-konzentrat	45	Anderson et al. (1981)
Streifenbarsch *(Morone saxatilis)*	Fischmehl und Sojaproteinate	47	Millikin (1983)
		41	Brown et al. (1992a)
Europäischer Wolfsbarsch *(Dicentrarchus labrax)*	Fischmehl	48	Peres und Olivia-Teles (1999)
Zackenbarsch *(Epinephelus salmonides)*	Thunfisch, Muskelfleischmehl	40-50	Teng et al. (1978)
Zilles Buntbarsch *(Tilapia zillii)*	Casein	35	Mazid et al. (1979)

Tabelle 15: Versorgungsemfpehlungen für den Proteingehalt im Futter von Zierfischen.

Spezies	Energiegehalt in kJ/g Futter	Proteinquelle	Protein-gehalt in %	Autoren
Guppy *(Poecilia reticulata)*	13,1 ME	Fischmehl, Casein	30	Shim und Chua (1983)
Goldfish *(Carassius auratus)*	11,7 DE	Fischmehl, Casein	29	Lochmann und Phillips (1994)
	20,3 GE	Fischmehl, Casein	53	Fiogbé und Kestemont (1995)
Brassenbarbe *(Barbodes altus)*	20,4 GE	Casein	42	Elangovan und Shim (1997)
Diskus *(Symphysodon aequifasciata)*	21,7 GE	Fischmehl, Casein	45-50	Chong et al. (2000)
Feuerkopfbuntbarsch *(Cichlasoma synspilum)*	-	Fischmehl	41	Olvera-Novoa und Gasca-Leyva (1995)

GE: Bruttoenergie; ME: umsetzbare Energie; DE: verdauliche Energie

2.4.2.1 Qualitativer Aminosäurebedarf

Der Proteinbedarf wird durch die Proteinqualität beeinflusst. Für die Proteinqualität ist die Aminosäurezusammensetzung, insbesondere der Gehalt an essentiellen Aminosäuren (AS), maßgebend. Je hochwertiger ein Protein ist, desto besser ist die anabole Nutzung durch den Organismus (Spannhof 1995). Das Nahrungsangebot muss essentielle AS enthalten, die der Organismus selbst nicht *de novo* synthetisieren kann und die zur Bildung notwendiger Proteine beitragen. Die ersten Studien über den AS-Bedarf erfolgten bei Lachsen (Salmonidae) der Gattung *Oncorhynchus*. In den Versuchen wurden neben Öl, Dextrin, Mineralien, Vitaminen und Bindemittel als N-Quelle kristalline AS gefüttert (z.B. Arginin, Lysin) (Halver 1957). Zur Ermittlung des qualitativen AS-Bedarfs beim Königslachs *(Oncorhynchus tshawytscha)* (Halver et al. 1957) und Rotlachs *(Oncorhynchus nerka)* (Halver und Shanks 1960) wurde während der Untersuchungen das Futter um jeweils eine Aminosäure reduziert und das Wachstum der so gefütterten Tiere ermittelt. Anschließend erfolgte ein Vergleich des Wachstums mit dem einer Kontrollgruppe, die das vollständige AS-Spektrum erhielt. Anhand dieser und jüngerer Arbeiten mit anderen Fischspezies (Wilson et al. 1977; Wilson et al. 1978) konnten 10 essentielle AS identifiziert werden: Arginin, Histidin, Isoleucin, Leucin, Lysin, Methionin, Phenylalanin, Threonin, Tryptophan und Valin. Sie sind bei allen Fischen und auch bei anderen Vertebraten für einen physiologischen Metabolismus und das Wachstum essentiell (Wilson 1986). Fehlen sie oder sind sie in unzureichender Menge in der Nahrung vorhanden, kann dieses zu Störungen im Metabolismus und beim Wachstum bzw. zu einer erhöhten Morbidität und Mortalität führen (Spannhof 1995).

2.4.2.2 Quantitativer Aminosäurebedarf

Zwischen den AS bestehen enge Wechselbeziehungen. Cystin wirkt in gewissem Maße Methionin sparend und Tyrosin Phenylalanin sparend. Demnach handelt es sich bei Cystin und Tyrosin um halbessentielle AS (Spannhof 1995). Methionin als schwefelhaltige AS ist für Fische von besonderer Bedeutung. Diese Aminosäure kann marginal sein, wenn nicht größere Mengen an tierischem Protein im Futter enthalten sind. Methionin dient nicht nur dem Eiweißaufbau, sondern fungiert zudem als Methylgruppendonator. Cystin kann vom Organismus zum Teil zur Synthese von Methionin benutzt werden und ist daher bei einem Methioninmangel wichtig.

Ist der Gehalt von Methionin im Futter ausreichend, so ist Cystin entbehrlich. Bei einer Menge von 2,5 g Cystin/16 g N beträgt der Methioninbedarf lediglich 1,5 g. Bezogen auf das Trockenfutter mit 40% Rohproteingehalt sind das 1,0% Cystin und 0,6% Methionin. Der Cystin-Ersatzwert für Methionin beträgt beim Marmorwels (*Ictalarus punctatus,* Ictaluridae) basierend auf dem Schwefelgehalt etwa 60% (Harding et al. 1977). Einige Publikationen legen nahe, dass Cystin unter bestimmten Bedingungen für das Wachstum notwendig ist und nicht völlig durch Methionin ersetzt werden kann (Nose 1974a; 1974b). Zwischen den aromatischen AS Phenylalanin und Tyrosin sollte ebenfalls ein ausgewogenes Verhältnis vorliegen. Sofern beim Lachs z.B. 1 g Tyrosin/16 g N (0,4%) im Trockenfutter vorhanden ist, beträgt der Bedarf für Phenylalanin 4,1 g/16 g N (1,7% im Futter). Ohne Tyrosin im Futter sollte 5,1 g/16 g N bzw. 2,1% Phenylalanin enthalten sein. Da sich diese AS bedingt ersetzen lassen, können bei dem Marmorwels etwa 50% des Phenylalanins durch Tyrosin substituiert werden (Robinson et al. 1980a). Futtermittel mit pflanzlichen Proteinquellen weisen niedrige Methionin- und Lysingehalte auf. Entsprechend der Fischart ist bei pflanzlichen Proteinquellen eine bedarfsgerechte Supplementierung von Lysin und Methionin erforderlich (Yanong 2001). Viele Fragen zum quantitativen AS-Bedarf der Fische konnten noch nicht geklärt werden. Das betrifft unter anderem die Abhängigkeit von Umweltfaktoren sowie die Wechselwirkungen zwischen den einzelnen AS. Ein Hinweis für die optimale AS-Zusammensetzung im Futter zur Deckung des physiologischen Bedarfs ergibt sich laut Smith (1981) aus der Analyse der AS-Zusammensetzung der Fischeier. Daneben kann die AS-Zusammensetzung des Fischproteins als Maßstab für den quantitativen Bedarf herangezogen werden (Ogino und Nanri 1980a).

Neben Arbeiten zu essentiellen Aminosäuren bei Nutzfischen existieren Studien zum Fütterungseinfluss von Taurin beim Guppy (*Poecilia reticulata,* Poeciliidae) und Aal (*Anguilla anguilla,* Anguillidae) (Sakaguchi et al. 1988a). Taurin (2-Aminoethansulfonsäure) ist eine nicht proteinogene AS-Verbindung, die im Gewebe von Fischen in größerer Menge vorkommt (Wilson und Poe 1974; Gras et al. 1978; 1982), jedoch nur bei einigen Säugetieren als essentiell gilt. Ein Taurinmangel bei Katzen kann u.a. zu Anomalien der Retina (Wright et al. 1986) und Kardiomyopathien führen (Pion et al. 1987). Des Weiteren stabilisiert Taurin die Zellmembran, wirkt entgiftend und antioxidativ (Wright et al. 1986). Es wird angenommen, dass Taurin bei der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) durch die Umwandlung von diätetisch zugeführtem Cystin entsteht (Walton et al. 1982). Für die Beurteilung der Wirkungsweise von Taurin wurden mit zwei verschiedenen Futtermitteln die Effekte auf Wachstum, Körpergewicht und Gewebekonzentration bei Guppies und Aalen ermittelt. Durch die Supplementierung mit Taurin war beim Guppy eine signifikant höhere Körpermasse zu verzeichnen. Bei Aalen wurden ebenso höhere Zunahmen der Körpermasse nachgewiesen. Aufgrund dessen wurde geschlussfolgert, dass Taurin das Wachstum stimuliert. Die tägliche Futteraufnahme war bei Zusatz von Taurin signifikant geringer, während die Effizienz der Nährstoffverwertung bei Futtermitteln mit Taurin stieg (Sakaguchi et al. 1988b). Im Gegensatz zu Guppy und Aal hatte Taurin beim Gabelwels (*Ictalarus punctatus,* Ictaluridae) und Hundslachs (*Oncorhynchus keta,* Salmonidae) keine signifikante Wirkung auf das Wachstum (Robinson et al. 1978; Sakaguchi et al. 1988a). Im Folgenden werden die Versorgungsempfehlungen der essentiellen Aminosäuren von einigen Spezies aufgeführt (Tabelle 16-Tabelle 22).

Tabelle 16: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen getüpfelten Gabelwels (Ictalarus punctatus).

Aminosäure	Proteingehalt im Futter in %	Anteil der AS im Nahrungsprotein in %	Gehalt der AS in % TS	Autoren
Arginin	24	4,3	1,0	Robinson et al. (1981)
Histidin	24	1,5	0,4	
Isoleucin	24	2,6	0,6	
Leucin	24	3,5	0,8	Wilson et al. (1980)
Lysin	24	5,1	1,2	Wilson et al. (1977)
	30	5,0	1,5	Robinson et al. (1980b)
Methionin	24	2,3	0,6	Harding et al. (1977)
Phenylalanin	24	5,0	1,2	Robinson et al. (1980a)
Threonin	24	2,2	0,5	
Tryptophan	24	0,5	0,1	Wilson et al. (1978)
Valin	24	3,0	0,7	Wilson et al. (1980)

AS: Aminosäure; TS: Trockensubstanz

Tabelle 17: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen Nilbuntbarsch (Oreochromis niloticus) (Santiago und Lovell 1988).

Aminosäure	Anteil der AS im Nahrungsprotein in %[a]	Gehalt der AS in % TS
Arginin	4,2	1,2
Histidin	1,7	0,5
Isoleucin	3,1	0,9
Leucin	3,4	1,0
Lysin	5,1	1,4
Methionin	2,7	0,8
Phenylalanin	3,8	1,1
Threonin	3,8	1,1
Tryptophan	1,0	0,3
Valin	2,8	0,8

[a] Proteingehalt im Futter beträgt 28%

Tabelle 18: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für die juvenile Regenbogenforelle (Oncorhynchus mykiss).

Aminosäure	Proteingehalt im Futter in %	Anteil der AS im Nahrungsprotein in %	Gehalt der AS in % TS	Autoren
Arginin	45	3,6	1,6	Walton et al. (1986)
	47	5,9	-	Ketola (1983)
Histidin			0,6	
Isoleucin			1,3	
Leucin	~54	-	1,36	Rodehutscord et al. (1997)
Lysin	45	4,3	1,9	Walton et al. (1984)
	47	6,1	2,9	Ketola (1983)
	~54	-	2,7	Rodehutscord et al. (1997)
Methionin	35	1,60-2,1[a]	0,55-0,75[a]	Rumsey et al. (1983)
	41	1,9	0,6[b]	Cowey et al. (1992)
Tryptophan	45	0,4	0,25	Walton et al. (1986)
	35	0,57-0,71	0,2-0,25	Kim et al. (1987)
	42	-	0,6	Poston und Rumsey (1983)
	~54	-	0,2	Rodehutscord et al. (1997)

[a] 0,3% Cystin
[b] 0,16% Cystin

Tabelle 19: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen Seesaibling (Salvenlinus namaycush) (Hughes und Rumsey 1983).

Aminosäure	Anteil der AS im Nahrungsprotein in%[a]	Gehalt der AS in % TS
Isoleucin	1,54-2,6	-
Leucin	2,70-3,6	1,0-1,3
Valin	1,70-2,2	0,6-0,8

[a] Proteingehalt im Futter beträgt 27%

Tabelle 20: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen Milchfisch (Chanos chanos) (Borlongan und Coloso 1993).

Aminosäure	Anteil der AS im Nahrungsprotein in %
Arginin	5,3
Lysin	4,0
Histidin	2,0
Isoleucin	4,0
Leucin	5,1
Valin	3,5
Phenylalanin[a]	4,2
Threonin	4,5
Methionin[b]	2,5

[a]bei 1,0% Tyrosin; [b]bei 0,75% Cystin

Tabelle 21: Versorgungsempfehlungen essentieller AS für den juvenilen Mosambikbuntbarsch (Oreochromis mossambicus) (Jackson und Capper 1982).

Aminosäure	Proteingehalt im Futter in %	Gehalt der AS in % TS
Arginin	40	1,6
Lysin	40	1,6
Methionin[a]	40	0,53-0,86

[a] 0,7% Cystin

Tabelle 22: Versorgungsempfehlungen essentieller AS (in g/100g Protein) für die Goldfischlarve (Carassius auratus) im Vergleich zu den Versorgungempfehlungen für den juvenilen Mosambikbuntbarsch (Oreochromis mossambicus) (Jauncey 1982; Fiogbé und Kestemont 1995).

Aminosäure	Goldfisch	Mosambikbuntbarsch
Arginin	7,8	2,8
Lysin	11,8	3,8
Histidin	4,1	1,1
Isoleucin	6,0	2,0
Leucin	9,1	3,4
Valin	7,0	2,2
Phenylalanin	5,6	2,5
Threonin	6,4	2,9
Methionin	3,4	-

2.4.3 Lipide und Fettsäuren

Fette sind Ester von Glycerolen und ein primäres Energiedepot. Endogene Fettdepots dienen der langfristigen Sicherung des Energiebedarfs. Fische haben die Fähigkeit, Fette zu speichern, zu metabolisieren und somit längere Zeit trotz Futterknappheit zu existieren. Bei der langen Wanderung der Lachse z.B. schwimmen die Fische über mehrere Wochen flussaufwärts und nutzen ihre Fettdepots, um ihren Bedarf bis zum Laichen zudecken (Halver 1980). Fette tragen zur notwendigen Versorgung mit essentiellen Fettsäuren bei, ermöglichen die Nutzung fettlöslicher Vitamine (Spannhof 1995), sind Strukturelemente von Zellmembranen (Phospholipide) und bilden hormonelle Vorstufen (Yanong 1999; 2001). Die Speicherung der Fette erfolgt vorrangig in der weißen und roten Muskulatur sowie in der Leber und Leibeshöhle. Im Intermediärstoffwechsel werden Triglyceride entsprechend dem Angebot und Bedarf in den Speicherorganen auf- und abgebaut. Ein Teil der Fettsäuren wird energetisch genutzt, der andere Teil dient wiederum der Resynthese von Fetten. Auch Glycerol dient der Energiegewinnung. Aus Kohlenhydraten ist eine Synthese von Fetten möglich. Überschüssige Fettmengen werden als Depotfett abgelagert (Steffens 1985). Das Gewebe von Fischen enthält eine erhebliche Menge mehrfach ungesättigter Fettsäuren, die 20 oder mehr C-Atome enthalten. Marine Fischarten und Salmoniden sind weder in der Lage, ω-3-Fettsäuren, wie z.B. Docosahexaensäure (DHA, 22:6ω) und Eicosapentaensäure (EPA, 20:5ω) durch *de novo-Synthese,* noch aus Vorstufen wie α-Linolensäure zu synthetisieren (Sargent et al. 1997; Yanong 1999; Sargent et al. 1999a). Durch aufgenommene ω-3-Fettsäuren wird die Flexibilität und Permeabilität der Phospholipidmembran bei kalten Temperaturen aufrechterhalten (Earle 1995). Das Fett von Süßwasserfischen enthält eine größere Menge an ω-6-Fettsäuren als das von Meeres- und Kaltwasserfischen (Gruger et al. 1964; Ackman 1967). Süßwasserfische weisen ein ω6/ω3-Verhältnis von 0,37±0,1 und Meeresfische ω6/ω3-Verhältnis von 0,16±0,1 auf (Castell 1979).

Die Fettsäurenzusammensetzung von Fischarten, die sich im Süß- und Meerwasser bewegen, tendiert im Süßwasser zugunsten der ω-6-Fettsäuren und im Salzwasser zugunsten der ω-3-Fettsäuren (Steffens 1985). Neben dem Salzgehalt hat die Wassertemperatur Einfluss auf die Fettsäurenzusammensetzung. Experimente an Guppies (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae) und Mosquitofischen (*Gambusia affinis*, Poeciliidae) belegen, dass bei niedrigen Temperaturen ein Trend zu einem höheren Gehalt an langkettigen mehrfach ungesättigten Fettsäuren nachweisbar ist (Knipprath und Mead 1966). Auf die Fettsäurenzusammensetzung der Fische hat zudem die Fettsäurenzusammensetzung des Futters einen entscheidenden Einfluss. Auch wenn im Intermediärstoffwechsel Veränderungen stattfinden, so spiegelt sich in der Fettsäurenzusammensetzung des Fischorganismus die Zusammensetzung der Nahrungsfette wider. Eine Fettkonzentration von etwa 20% resultiert beim getüpfelten Gabelwels *(Ictalarus punctatus,* Ictaluridae) in einem optimalen Wachstum und signifikanten Zunahme der Körpermasse (Stickney und Andrews 1971; 1972; Yingst und Stickney 1979). Höhere Fettgehalte in der Nahrung bewirken einen Anstieg der Trockenmasse, eine relative Abnahme des Proteins und einen Anstieg der Fettkonzentration im Fischfleisch. Bei höheren Fettkonzentrationen sollten dem Futter Antioxidantien zugesetzt werden (Spannhof 1995).

2.4.3.1 Bedarf an essentiellen Fettsäuren

Fette dienen dem Organismus als Energiequelle und als Quelle essentieller Fettsäuren, die für das Wachstum und die Entwicklung der Tiere notwendig sind (NRC 1993). Genauso wie andere Tiere können Fische mit Hilfe der Fettsäuren-Synthetase Palmitinsäure aus Acetat bilden. Durch Kettenverkürzung oder –verlängerung entstehen Myristinsäure oder Stearinsäure sowie die ungesättigten Derivate (u.a. Ölsäure). Bestimmte mehrfach ungesättigte Fettsäuren (Polyensäuren) können von Fischen nicht synthetisiert werden, sofern nicht geeignete Vorstufen im Futter enthalten sind (Steffens 1985). Die ersten Studien zum Bedarf an Lipiden erfolgten in den sechziger Jahren. Als Fettquelle wurden in den Futtermitteln pflanzliche Öle verwendet. Die Verwendung von Getreideöl (z.B. Maiskeimöl) hatte nachteilige Effekte auf das Wachstum und Verhalten der Fische (March 1993). Lee et. al (1967) führten aus diesem Grund einen Fütterungsversuch mit der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) durch. Dazu wurden vier verschiedene Futtermittel verwendet. Diese waren ein Kontrollfutter mit 10% Maiskeimöl, ein Futtermittel mit 10% Sojaöl, eines mit 1 oder 5% Lachsöl sowie ein Futtermittel mit 1% Linolensäure und Maiskeimöl. Die Tiere, die das Futter mit dem Maiskeimöl erhielten, hatten nach 12 Wochen eine Überlebensrate von 75%. Forellen, deren Futter ω-3-Fettsäuren beinhaltete, wuchsen schneller und wiesen eine deutlich geringere Mortalität auf. Nachfolgende Untersuchungen an Regenbogenforellen belegten, dass Linolensäure (18:3 ω3) für diese Fischart von größter Bedeutung ist. Daraus kann geschlussfolgert werden, dass Linolensäure für die Regenbogenforelle einen essentiellen Charakter hat (Castell et al. 1972a; 1972b). Symptome bei einem Linolensäuremangel sind Flossenerosionen, eine geschwollene, helle Fettleber, eine akute lokale Myokarditis sowie das Schocksyndrom, das sich nach Stress in heftigem Umherschießen und folgender Bewusstlosigkeit äußert. Tabelle 23 gibt die Versorgungsempfehlungen für einige Fischarten an. Aufgrund des essentiellen Fettsäurebedarfs kann eine Kategorisierung der Tiere in Fische, die ω-6-Fettsäuren benötigen, Fische, die ω-6 und ω-3-Fettsäuren benötigen (z.B. Karpfen und Graskarpfen) und Fische, die ω-3-Fettsäuren benötigen, erfolgen (Takeuchi 1996).

Tocher et al. (2001) untersuchte die Elongation und Desaturierung von Linolensäure in den Hepatocyten von Zebrabärblingen (*Danio rerio*, Cyprinidae) und Nilbuntbarschen (*Oreochromis niloticus*, Cichlidae). Die Kontrollgruppe erhielt ein Futtermittel, welches Fischöl und die andere Versuchsgruppe ein Futtermittel, welches Pflanzenöle (Mix aus Oliven-, Leinsamen-, und Sonnenblumenöl) enthielt. Bei beiden Fischarten nahm mit der Zugabe von Pflanzenöl die Aktivität von Elongasen und Desaturasen zu, jedoch reicht die Desaturierung von Linolensäure nicht aus, um im Gewebe den Gehalt von Eicosapentaensäure und Docosahexaensäure aufrechtzuerhalten (Tocher et al. 2001). Die Fettsäurenzusammensetzung des Futters hat zusätzlich Einfluss auf die Fertilisationsrate des Zebrabärblings. Es wurde festgestellt, dass sich die Befruchtungsrate erhöht, wenn sich das Verhältnis von ω-3 zu ω-6-Fettsäuren verringert (Meinelt et al. 1999). In weiteren Untersuchungen wurde von Meinelt et al. (2000) nachgewiesen, dass auch die maximale Wachstumsrate bei Zebrabärblingen erreicht wurde, wenn das Verhältnis von ω-3-(14,9%) zu ω-6-(39,5%) Fettsäuren ca. 1 : 2,7 betrug. Omnivore Spezies, wie Zebrabärblinge, haben in freier Natur die Möglichkeit, essentielle Fettsäuren auf natürlichem Weg über aquatische Insekten und tierisches Plankton aufzunehmen sowie ω-3 und ω-6-Fettsäuren zu langkettigen Fettsäuren zu verlängern (Meinelt et al. 2000).

Tabelle 23: Versorgungsempfehlungen essentieller Fettsäuren.

Spezies	Fettsäuren in %	Autoren
Süßwasserfische		
Buntbarsch *(Tilapia zillii)*	1% Linolsäure oder 1% Arachidonsäure	Kanawaza et al. (1980b)
Getüpfelter Gabelwels *(Ictalarus punctatus)*	1-2% Linolensäure oder 0,5-0,75% DHA	Satoh et al. (1989)
Japanischer Aal *(Anguilla japonica)*	1% Linolensäure oder 0,5% Linol-und Linolensäure	Takeuchi et al. (1980a)
Nilbuntbarsch *(Tilapia nilotica)*	0,5% Linolsäure	Takeuchi et al. (1983)
Karpfen *(Cyprinus carpio)*	1% Linol-und Linolensäure	Takeuchi und Watanabe (1977) Takeuchi (1996)
	0,5% DHA und EPA	Csengeri et al. (1979)
Keta-Lachs *(Onchorhynchus keta)*	1% Linolensäure und 1% Linolsäure	Takeuchi und Watanabe (1982)
Regenbogenforelle *(Oncorhynchus mykiss)*	1% Linolensäure und 1% Linolsäure	Castell et al. (1972b) Takeuchi und Watanabe (1982)
Silberlachs *(Oncorhynchus kisutch)*	1-2,5% Linolensäure	Yu und Sinnhuber (1979)
	1% Linolensäure und 1% Linolsäure	Takeuchi und Watanabe (1982)
Streifenbarsch *(Morone saxatilis)*	0,5% EPA	Webster und Lovell (1990)
Süßfisch *(Plecoglossus altivelis)*	1% Linolensäure oder 1% EPA	Kanawaza et al. (1982)
Meeresfische		
Dorade (*Sparus aurata*)	EPA und DHA im Verhältnis 2:1 (6,44:3,19%)	Ibeas et al. (1997)
Steinbutt *(Scophthalmus maximus)*	4% Linolensäure	Leger et al. (1979)
	EPA und DHA im Verhältnis 2:1	Sargent et al. (1999b)
Schwarze Meerbrasse *(Acanthopagrus schlegelii)*	1,5% EPA und DHA	Om et al. (2003)

Linolensäure, 18:3(ω-3); EPA (Eicosapentaensäure), 20:5(ω-3);
DHA (Docosahexaensäure), 22:6(ω-3); Linolsäure, 18:2(ω-6); Arachidonsäure, 20:4(ω-6)

2.4.4 Kohlenhydrate

Kohlenhydrate versorgen den Organismus mit Energie und werden im Fischkörper für den Aufbau von Fetten und Aminosäuren genutzt (Baur und Rapp 2003). Zu dieser Nährstoffgruppe gehören einfache Zucker wie Glucose und komplexe Moleküle wie Stärke, die wiederum aus Ketten einfacher Zucker bestehen (Burger 1993). Glucose wird in Form von Glycogen in der Leber gespeichert und ist Bestandteil von Gewebestrukturen oder Sekreten (Schleimstoffe). Für carnivore Fische haben Kohlenhydrate in der natürlichen Nahrung eine untergeordnete Bedeutung, da sie im Ökosystem natürlicher Gewässer relativ selten vorkommen und carnivore Spezies Cellulose (die Hauptkomponente von Zellwänden) nur in geringem Maße nutzen können (Spannhof 1995).

Es existieren jedoch Kohlenhydrate im seichten Wasser in Form von Pflanzen und Algen (Pannevis und Earle 1994a), da in diesem Bereich das Sonnenlicht das Wasser durchdringen kann und somit die Photosynthese ermöglicht (Pannevis 1993). Einige Herbivore und die kombinierten Alles- und Pflanzenfresser wie Goldfische (*Carrasius auratus*, Cyprinidae) sowie Karpfen (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae) nutzen die im hinteren Darmabschnitt vorhandene Mikroflora. Durch die Mikroflora werden komplexe Kohlenhydrate, für die die Fische selbst keine Enzyme haben, verdaut (Pannevis und Earle 1994a). Die Kohlenhydratverdauung der Fische kann aufgrund der Mikroflora stark variieren. Carnivore Fische wie die Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) können lediglich in sehr geringem Maße (20-25%) die verdauliche Stärke aus Futtermitteln nutzen (Spannhof 1995). Beim Goldfisch beträgt die Kohlenhydratverdaulichkeit 70% und beim Mondschein Gourami *(Trichogaster microlepis*, Belontiidae) 50%. Unverdaute Kohlenhydrate sind ein potentielles Substrat für die bakterielle Proliferation in Aquarien (Pannevis 1993). Innerhalb einer Spezies kann außerdem die Kohlenhydratverdauung aufgrund von Umweltbedingungen stark variieren (Spannhof 1995).

2.4.5 Rohfaser

Rohfaser besteht aus Cellulose und weiteren Gerüstsubstanzen (Lignin, Pentosane). Rohfaser ist als Ballaststoff für die Chymuspassage und die Exkretion (z.B. von Gallensäuren und Toxinen) von Bedeutung (Kamphues et al. 2009a). Aus diesem Grund sollte das Futter einen Mindestgehalt von 2% Rohfaser beinhalten. In Fütterungsversuchen mit juvenilen Königslachsen (*Oncorhynchus tshawytscha*, Salmonidae) wirkten sich geringe Mengen α-Cellulose günstig auf das Wachstum und die Proteinnutzung aus. Höhere Mengen verschlechterten dagegen das Wachstum, da der Protein- und Energiebedarf nicht gedeckt wurde (Buhler und Halver 1961). Als mögliche Mechanismen für die Wachstumsstimulierung durch geringe Cellulosegehalte werden beschrieben: das Vorhandensein von Spurenelementen, der partielle Celluloseabbau zu Glucose durch die Mikrobiota und die langsamere Darmpassagen und damit eine bessere Nutzung anderer Nährstoffe. Für Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) wird ein Rohfasergehalt von weniger als 10% empfohlen (Steffens 1985).

2.4.6 Vitamine

Vitamine sind organische Verbindungen, die der Organismus nicht als Energieträger, sondern in relativ geringen Mengen für lebenswichtige Funktionen benötigt. Der Organismus nutzt Vitamine u.a. für Wachstum, Reproduktion und zahlreiche physiologische Funktionen. Diese Verbindungen kann der Stoffwechsel zum größten Teil nicht synthetisieren und sie müssen deshalb mit der Nahrung aufgenommen werden (NRC 1993; Löffler 2003). Einige Vitamine werden dem Organismus als Vorstufen (Provitamine) zugeführt und erst dann in die Wirkform umgewandelt. Unterteilt werden Vitamine allgemein in fettlöslich (lipophil) und wasserlöslich (hydrophil). Ihr Bedarf wird u.a. von der Größe, dem Alter, der Wachstumsrate, den Umweltbedingungen und durch die Wechselwirkung anderer Nährstoffe beeinflusst (NRC 1993).

2.4.6.1 Wasserlösliche Vitamine

Die wasserlöslichen Vitamine werden in relativ geringem Maße benötigt und besitzen primär eine Funktion als Coenzyme. Cholin, Inositol und Vitamin C werden in größeren Mengen gebraucht und fungieren u.a. im Cholesterinstoffwechsel oder als Radikalfänger (NRC 1993). Zierfische haben aufgrund ihrer Haltung im Aquarium lediglich einen begrenzten Zugang zu Vitaminen. Deshalb müssen Vitamine mit dem Futter zugeführt werden (Tabelle 24). Da das Fischfutter im Wasser verabreicht wird, ergibt sich bei wasserlöslichen Vitaminen eine relativ hohe Verlustrate. Abhängig vom Grad der Löslichkeit werden bis zu 90% mancher B-Vitamine und 65% des Vitamin C innerhalb von 30 Sekunden nach Wasserkontakt ausgeschwemmt. Für Flockenfutterarten betrug die durchschnittliche Zeit vom Einstreuen des Futters bis zum Auftreffen der ersten Flocke auf dem Beckenboden (bei 30 cm Tiefe) 90 Sekunden. Dies ist für Fischarten, die vom Boden fressen, die erste Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme. Aus diesem Grund sind Hypovitaminosen für diese Vertreter am ehesten zu erwarten (Earle 1995). Dem Gabelwels (*Ictalarus punctatus*, Ictaluridae) ist es allerdings möglich, aus Methionin Cholin zu synthetisieren. Wilson und Poe (1988) reduzierten den Methioningehalt durch den Einsatz von Sojabohnen als Proteinquelle bei Gabelwelsen. Mit Hilfe dieser Studie wurde ein Cholinbedarf von 400 mg/kg ermittelt. Ein Cholinmangel resultierte in einer Zunahme des Lipidgehalts der Leber. Bei bestimmten Warmwasser-Fischen, wie z.B. dem Nilbuntbarsch (*Oreochromis niloticus*, Cichlidae), dienen gastrointestinale Mikroorganismen der Synthese von wasserlöslichen Vitaminen (Vit. B_{12}) (Limsuwan und Lovell 1981; Lovell und Limsuwan 1982). Die Wirkung von Vitamin C auf den Lipidmetabolismus der Fische wurde anhand eines Fütterungsversuches mit Zebrabärblingen (*Danio rerio*, Cyprinidae) belegt. Tiere, die ascorbinsäurefreies Futter erhielten, wiesen Symptome von Skorbut einschließlich Hämorrhagien sowie Alterationen der Hepatocyten auf. Weitere Symptome waren Flossenerosionen, dunklere Pigmentation und bei den männlichen Fischen eine Lipidakkumulation in den Hepatocyten. Bei weiblichen Fischen konnte eine Reduktion der Hepatocyten und eine irreguläre Anordnung des rauhen endoplasmatischen Retikulums nachgewiesen werden. Eine hepatocelluläre Glycogenentleerung und Induktion des glatten endoplasmatischen Retikulums wurde dagegen bei beiden Geschlechtern registriert. Durch eine Fütterung von 200 mg Ascorbinsäure/kg TS wurden weder äußere noch hepatocelluläre pathologische Alterationen nachgewiesen (Phromkunthong et al. 1994). Weitere Versorgungsempfehlungen sind in Tabelle 24 aufgeführt.

Tabelle 24: Versorgungsempfehlungen wasserlöslicher Vitamine.

Vitamin	Spezies	Gehalt in mg/kg Futter	Autoren
Vitamin C (Ascorbinsäure)	Gabelwels *(Ictalarus punctatus)*	60	Lim und Lovell (1978)
		11	el Naggar und Lovell (1991)
	Goldbrasse *(Notemigonus crysoleucas)*	40	Chen et al. (2003)
	Guppy *(Poecilia reticulata)*	2000	Lim et al. (2002)
	Pfauenaugenbuntbarsch *(Astronotus ocellatus)*	25	Fracalossi et al. (1998)
	Skalar *(Pterophylum scalare)*	360	Blom et al. (2000)
Vitamin B1 (Thiamin)	Gabelwels *(Ictalarus punctatus)*	1	Murai und Andrews (1978a)
	Karpfen *(Cyprinus carpio)*	0,5	Aoe et al. (1969)
		0,13-0,2	Tafro und Kiskaroly (1986)
	Regenbogenforelle *(Oncorhynchus mykiss)*	1	Morito et al. (1986)
	Steinbutt (*Scophthalamus maximus*)	0,6 -2,6	Cowey et al. (1975)
Vitamin B2 (Riboflavin)	Gabelwels *(Ictalarus punctatus)*	9	Murai und Andrews (1978b)
	Karpfen *(Cyprinus carpio)*	4	Aoe et al. (1967a)
		6,2	Aoe et al. (1967a)
		7	Takeuchi et al. (1980b)
	Regenbogenforelle *(Oncorhynchus mykiss)*	3,6	Woodward (1985)
		6	Takeuchi et al. (1980b)
	Barsch *(Oreochromis aureus)*	6	Soliman und Wilson (1992a)
Vitamin B3 (Niacin)	Gabelwels *(Ictalarus punctatus)*	14	Andrews und Murai (1978b)
		7,4	Ng et al. (1997)
	Karpfen *(Cyprinus carpio)*	28	Aoe et al. (1967b)
	Regenbogenforelle *(Oncorhynchus mykiss)*	10	Poston und Wolfe (1985)
Vitamin B4 (Cholin)	Gabelwels *(Ictalarus punctatus)*	400	Wilson und Poe (1988)
	Karpfen *(Cyprinus carpio)*	60 -120[a]	Ogino et al. (1970c)
	Regenbogenforelle *(Oncorhynchus mykiss)*	714-813	Rumsey (1991)

	Seesaibling		
	(Salvelinus namaycush)	1000	Ketola (1976)
Vitamin B5	Gabelwels		
(Pantothensäure)	*(Ictalarus punctatus)*	10	Murai und Andrews (1979)
		30[b]	Wilson et al. (1983)
	Barsch		
	(Oreochromis aureus)	10	Soliman und Wilson (1992b)
Vitamin B6	Gabelwels		
(Pyridoxin)	*(Ictalarus punctatus)*	3	Andrews und Murai (1979)
	Steinbutt		
	(Scophthalamus maximus)	1-2,5	Adron et al. (1978)
Vitamin B7	Karpfen		
(Biotin)	*(Cyprinus carpio)*	1	Ogino et al. (1970b)
		2	Srivastava et al. (1997)
	Regenbogenforelle		
	(Oncorhynchus mykiss)	0,08	Woodward und Frigg (1989)
Vitamin B8	Karpfen		
(Myo-Inositol)	*(Cyprinus carpio)*	440	Aoe und Masuda (1967c)
		1200	Meyer-Burgdorff et al. (1986)
Vitamin B9	Gabelwels		
(Folsäure)	*(Ictalarus punctatus)*	1,01-1,17	Duncan et al. (1993)
	Regenbogenforelle		
	(Oncorhynchus mykiss)	0,3 -0,6	Cowey und Woodward (1993)

[a] in mg/kg KM
[b] Calcium d-Panthothenat

2.4.6.2 Fettlösliche Vitamine

Vitamin A, D, E und K sind fettlösliche Vitamine. Fettlösliche Vitamine werden im Intestinum zusammen mit den Nahrungsfetten absorbiert. Günstige Bedingungen für eine Fettabsorption sind demzufolge ebenso förderlich für die Absorption von fettlöslichen Vitaminen. Übersteigt die Nahrungsaufnahme den Bedarf, werden die fettlöslichen Vitamine gespeichert. Diese akkumulieren unter Umständen in den Geweben und können in Form von Hypervitaminosen toxisch wirken (NRC 1993). Die Versorgungsemfpehlungen der fettlöslichen Vitamine für einige Arten sind in Tabelle 25 aufgelistet.

Tabelle 25: Versorgungsempfehlungen fettlöslicher Vitamine.

Vitamin	Spezies	Gehalt pro kg Futter	Autoren
Vitamin A	Karpfen		
	(Cyprinus carpio)	40-200 IU	Aoe et al. (1968)
	Regenbogenforelle		
	(Oncorhynchus mykiss)	2500 IU	Kitamura et al. (1967)
	Guppy		
	(*Poecilia reticulata*)		
	Zebrabärbling		
	(*Danio rerio*)	~5000 IU	Kamphues et al. (2009a)
Vitamin D	Gabelwels		Lovell und Li (1978)
	(Ictalarus punctatus)	250-500 IU	Brown und Robinson (1992b)
	Guppy		
	(*Poecilia reticulata*)		
	Zebrabärbling		
	(*Danio rerio*)	~1000 IU	Kamphues et al. (2009a)
	Regenbogenforelle		
	(Oncorhynchus mykiss)	1600 IU	Barnett et al. (1982)
Vitamin E	Gabelwels		
	(Ictalarus punctatus)	25 mg	Murai und Andrews (1974)
		50 mg	Wilson et al. (1984)
	Regenbogenforelle		
	(Oncorhynchus mykiss)	100 mg	Watanabe et al. (1981)
		50 mg	Cowey et al. (1983)
	Karpfen		
	(Cyprinus carpio)	100 mg	Watanabe et al. (1970)
		50-100 mg	Tafro und Kiskarlory (1986)
	Königslachs		
	(Oncorhynchus tshawytscha)	30 mg	Woodall et al. (1964)
		53 mg	Thorarinsson et al. (1994)
	Nilbuntbarsch		
	(Oreochromis niloticus)	50-100 mg	Satoh et al. (1987)
	Barsch		
	(Oreochromis aureus)	25 mg	Roem et al. (1990)
Vitamin K	Kabeljau		
	(Gadus morhua)	0,2 mg	Grahl-Madsen und Lie (1997)

Carotinoide

Fische benötigen für die Pigmentation der Haut und des Fleisches Carotinoide. Carotinoide sind meist im Süßwasser existent oder werden als Futterzusatzstoffe zugeführt. Dazu zählen die β-Carotine (Provitamin A), Lutein, Taraxanthin, Astaxanthin, Tunaxanthin, α-, β-Doraxanthin und Zeaxanthin (NRC 1993). Da Fische nicht in der Lage sind, diese Pigmente selbst zu synthetisieren, ist eine Supplementierung mit der Nahrung nötig. Fische erhalten durch Carotinoide die natürliche Pigmentation der Haut, was bei hochwertigen Zierfischarten, wie dem Koikarpfen (*Cyprinus carpio*, Cyprinidae) und dem Goldfisch (*Carassius auratus*, Cyprinidae) ein bedeutendes Qualitätskriterium für den Marktwert darstellt (Paripatananont et al. 1999; Gouveia et al. 2003).

Die Rotfärbung des Goldfisches (36-37 mg Astaxanthin/kg) und des Karpfen wird durch Astaxanthin gewährleistet, ein Carotinoid, das durch die sofortige Metabolisierung des gelben Pigments Zeaxanthin entsteht (Hata und Hata 1972a; 1972b; 1976; Paripatananont et al. 1999). Goldfische metabolisieren relativ wenig β-Carotin zu Astaxanthin (Hata und Hata 1972a). In den Algen *Chorella vulgaris*, *Haematococcus pluvialis* und *Arthospira maxima* (Spirulina) reichern sich unter entsprechenden kulturellen Bedingungen (Stickstoff-Entleerung, hoher Salzgehalt und Lichtintensität) sekundär Carotinoide an, die möglicherweise die synthetischen Farbstoffe in Zierfischfuttermitteln ersetzen können (Gouveia et al. 2003). Die Variation der orangenen Flecken von männlichen Guppies (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae) wird signifikant durch die genetische Drosopterinbildung (Pteridin) bestimmt und verbirgt somit den Effekt von Carotinoiden auf den Farbton der orangenen Flecken (Grether et al. 2005). Durch Carotinoid angereichertes Futter wird jedoch die Intensität der Flecken um das 2½ fache erhöht. Männliche Tiere werden demzufolge visuell von den weiblichen Tieren bevorzugt und weisen einen höheren Paarungserfolg als ihre Geschwister auf, die Carotinoid freies Futter erhalten (Brown-Kodric 1989).

2.4.7 Mineralstoffe

Hauptsächliche Funktionen der Mineralstoffe sind die Bildung der knöchernen Strukturen, der Elektronentransfer, die Regulierung des Säure-Basen-Haushalts, die Enzymaktivierung sowie die Osmoregulation. Mineralstoffe sind auch Komponenten von Hormonen und Enzymen (NRC 1993). Im Gegensatz zu Heimtieren, die terrestrisch leben, können Zierfische wasserlösliche Mineralstoffe aus dem Wasser resorbieren (Earle 1995). Insbesondere marine Fische nehmen Mineralstoffe auf diese Art und Weise auf. Fische benötigen Magensäure, um Mineralstoffe aus den Salzen zu lösen. Karpfenfischen (z.B. Koi, Goldfisch, Barben und Bärblinge) und den marinen Papageienfischen (Scaridae) fehlt die Magensäure. Ihre Fähigkeit, Mineralien zu nutzen, ist begrenzt (Yanong 2001). Süßwasserfische, die im hypotonischen Milieu leben, nehmen Mineralstoffe über die Kiemen auf (Spannhof 1995). Da zudem der Mineralstoffgehalt des Wassers variieren kann, wird zur physiologischen Bedarfsdeckung von Aquarienfischen eine Mineralstoffsupplementierung empfohlen (Earle 1995). Bei einer Supplementierung ist zu beachten, dass zwischen den Mineralstoffen enge Wechselwirkungen bestehen. Phytinsäure, die hauptsächlich in Sojaprodukten und anderen Futtermitteln pflanzlichen Ursprungs enthalten ist, kann Komplexe ausbilden. Diese Komplexe reduzieren signifikant die Absorption von Eisen, Zink, Kupfer, Mangan, Calcium und Magnesium. Aus diesem Grund kann es zu Mangelerscheinungen kommen (Yanong 2001). Dem Bedarf entsprechend werden Mineralstoffe in Mengenelemente (Makroelemente) und Spurenelemente (Mikroelemente) eingeteilt (Steffens 1985).

2.4.7.1 Mengenelemente

Der Bedarf an Mengenelementen beträgt in der Regel über 100 mg/kg Trockenfutter (Tabelle 26). Zu den Mengenelementen zählen Calcium (Ca), Phosphor (P), Magnesium (Mg), Kalium (K), Natrium (Na), Chlor (Cl) und Schwefel (S) (Steffens 1985). Von den Mengenelementen, die vom Fisch benötigt werden, hat Phosphor die größte Bedeutung, da es für das Wachstum, die Knochenmineralisation sowie für den Fett-, Kohlenhydrat-und Aminosäurenmetabolismus essentiell ist. Phosphor ist in relativ geringen Mengen im natürlichen Wasser enthalten. Deshalb sollte es durch die Nahrung zugeführt werden (NRC 1993). Bei einem Defizit an Phosphor kommt es zu einem verminderten Appetit, Skoliose und Lordose (Shim und Ho 1989). Fische absorbieren Calcium direkt aus ihrer Umgebung und sind somit bei einem Calciummangel in der Nahrung gänzlich auf die Präsenz von Calcium in ihrer Umgebung angewiesen (Ichii und Mugiya 1983). Die Calciumaufnahme erfolgt durch die Kiemen, Flossen und die oralen Epithelien. Kiemen sind für die Calciumregulation am wichtigsten (NRC 1993). Zwischen dem Knochencalcium und den Körperflüssigkeiten erfolgt ein relativ kleiner Austausch. Ist Calcium in der Umwelt in geringem Maße vorhanden, müssen Süßwasserfische Calcium entgegen einem chemischen Gradienten resorbieren. Dies kann dazu führen, dass sie vermehrt Calcium aus den Knochen und Gräten mobilisieren (Ichii und Mugiya 1983). Bei vielen enzymatischen Reaktionen im Intermediärstoffwechsel ist Magnesium ein essentieller Cofactor. Die wichtigsten Enzyme, an denen Magnesium beteiligt ist, sind Phosphokinasen, Thiokinase, Phosphatasen, Pyrophosphatasen und Aminoacylsynthetasen. Magnesium wird außerdem für die Osmoregulation, den Knochenstoffwechsel und die neuromuskuläre Übertragung benötigt. Chlorid und Natrium liegen als Anionen bzw. Kationen überwiegend in extrazellulären Körperflüssigkeiten vor. Das Kation Kalium befindet sich häufig intrazellulär. Das Chloridion ist das Hauptanion im Magensaft und Blut. Da Fische diese Mengenelemente direkt aus dem umgebenden Milieu absorbieren, kommt es selten zu Mangelerscheinungen. Sie sind zudem in relativ großer Menge in den üblichen Futtermitteln enthalten und bedürfen somit meist keiner Supplementierung (NRC 1993). Die Versogungsempfehlung für Kalium wurde anhand von Versuchen beim Königslachs (*Oncorhynchus tshawytscha*, Salmonidae) ermittelt und betrug im Süßwasser für das Erreichen des maximalen Wachstums 0,6-1,2%. Ein Kaliummangel resultierte in Anorexie, Konvulsionen, Tetanie und Tod (Shearer 1988).

Tabelle 26: Versorgungsempfehlungen der Mengenelemente.

Mengenelemente	Spezies	Gehalt in %	Autoren
Calcium	Gabelwels *(Ictalarus punctatus)*	0,45	Robinson et al. (1986)
	Goldtilapia *(Oreochromis aureus)*	0,7	Robinson et al. (1987)
	Guppy *(Poecilia reticulata)* Zebrabärbling (*Danio rerio*)	~1,0	Kamphues et al. (2009a)
Phosphor	Gabelwels *(Ictalarus punctatus)*	0,4	Wilson et al. (1982)
	Guppy *(Poecilia reticulata)*	0,53-1,23	Shim und Ho (1989)
	atlantischer Lachs *(Salmo salar)*	0,6	Ketola (1975)
	Karpfen *(Cyprinus carpio)*	0,6-0,7	Ogino und Takeda (1976a)
		1,0-1,4	Jahan et al. (2001)
	Regenbogenforelle *(Oncorhynchus mykiss)*	0,7-0,8	Ogino und Takeda (1978a)
		~0,66-0,54	Sugiura et al. (2000)
	Sumatrabarbe *(Barbus tetrazona)*	0,52	Elangovan und Shim (1998)
	Zebrabärbling (*Danio rerio*)	~1,0	Kamphues et al. (2009a)
Magnesium	Atlantischer Lachs *(Salmo salar)*	~0,8-1,1	Maage et al. (2000)
	Gabelwels *(Ictalarus punctatus)*	0,04	Gatlin et al. (1982)
	Guppy *(Poecilia reticulata)*	0,054	Shim und Ng (1988)
	Nilbuntbarsch *(Oreochromis niloticus)*	0,06-0,08	Dabrowska et al. (1989)
	Karpfen *(Cyprinus carpio)*	0,04-0,05	Ogino und Chiou (1976b)
	Regenbogenforelle *(Oncorhynchus mykiss)*	0,06-0,07	Ogino et al. (1978b)
Kalium	Königslachs *(Oncorhynchus tshawytscha)*	0,6-1,2	Shearer (1988)
	Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss)*	0,16	Frenzel und Pfeffer (1982)

2.4.7.2 Spurenelemente

Spurenelemente werden, verglichen mit den Mengenelementen, in einer wesentlich geringeren Dosierung (<100 mg/kg Trockenfutter) benötigt (Tabelle 27). Zu den Spurenelementen gehören u.a. Eisen (Fe), Kupfer (Cu), Mangan (Mn), Zink (Zn), Cobalt (Co), Molybdän (Mo), Chrom (Cr), Selen (Se), Fluor (F), Iod (I) und Nickel (Ni) (Steffens 1985). Sie dienen häufig als Katalysatoren in Enzymsystemen (z.B. Fe, Cu, Zn und Mn) (Löffler 2003). Durch die Elektronenübertragung und die Funktion bei Oxidations- und Reduktionprozessen ist Eisen ein essentielles Element für die Zellatmung. Im Organismus liegt Eisen meist in Häm-Komplexen vor und ist so an Proteine gekoppelt (Hämo- und Myoglobin) sowie in Enzymen (Cytochrome, Katalase, Peroxidase) eingebunden. Die Nicht-Häm-Verbindungen, in denen Eisen enthalten ist, sind Transferrin, Ferritin und Flavoproteine. Das natürliche Wasser enthält relativ geringe Mengen an löslichem Eisen. Die Hauptquelle für Eisen ist das Futter (NRC 1993; Bury und Grosell 2003a). Neue Studien belegen, dass der tägliche Bedarf von Eisen beim Zebrabärbling (*Danio rerio*, Cyprinidae) neben der Nahrungsaufnahme auch durch die Wasseraufnahme gedeckt wird. Für Süßwasserfische ist somit Wasser eine potentielle Quelle für die Aufnahme von Spurenelementen (Bury und Grosell 2003a; 2003b). Fische absorbieren das lösliche Eisen über die Kiemen. Eine Supplementierung von Eisensulfat förderte das Wachstum und die Hämoglobinbildung von Schwertträgern (*Xiphophorus helleri*, Poeciliidae) sowie von Platys (*Xiphophorus maculatus*, Poeciliidae) (Roeder und Roeder 1966). Eisen wurde bei Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) durch die Peritonealhöhle absorbiert und in Leber, Milz und dem anterioren Teil der Niere gespeichert (Walker und Fromm 1976). Ebenso wie Eisen ist Kupfer ein Bestandteil von Enzymen. Kupfer ist mit der Cytochrom-C-Oxidase der Elektronentransportkette verbunden und ist im Plasma in Verbindung mit einem Protein als Caeruloplasmin vorhanden. Besonders hohe Konzentrationen von Kupfer sind im Herz, in der Leber, dem Gehirn und in den Augen enthalten (NRC 1993). Zink ist eine Komponente zahlreicher Enzyme (z.B. Peptidasen, Dehydrogenasen) (Löffler 2003) und wird über den Verdauungstrakt absorbiert (NRC 1993). Die Exkretion von Zink erfolgt bei der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) hauptsächlich über die Kiemen (Hardy et al. 1987).

Bor ist für das Wachstum von vaskulären Pflanzen essentiell (Warington 1923). Es gibt Indizien, das Bor auch für Tiere notwendig ist (Eckhert 1998; Rowe und Eckhert 1999). Süßwasserseen und -flüsse enthalten bis zu 1,7 µmol/l und die Ozeane bis zu ca. 425 µmol/l Bor (Bassett 1990). Aufgrund weiterführender Studien ist bekannt, dass Bor das Wachstum von Embryonen der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) stimuliert (Eckhert 1998). Andere Arbeiten belegen, dass Bor essentiell für die Entwicklung während der Embryogenese des Zebrabärblings (*Danio rerio*, Cyprinidae) ist und durch eine Supplementierung (45 µmol/l) die Überlebensrate der Embryonen in den ersten 24 h 98% beträgt, statt 19% bei nur relativ geringem Borgehalt (0,1 µmol/l) (Rowe und Eckhert 1999).

Tabelle 27: Versorgungsempfehlungen für Spurenelemente.

Spurenelemente	Spezies	Gehalt in mg/kg TS	Autoren
Eisen	Guppy		
	(Poecilia reticulata)	80	Shim und Ogino (1992)
	Gabelwels		
	(Ictalarus punctatus)	30	Gatlin und Wilson (1986c)
Kupfer	Gabelwels		
	(Ictalarus punctatus)	5	Gatlin und Wilson (1986a)
	Karpfen		
	(Cyprinus carpio)	3	Ogino und Yang (1980b)
	Regenbogenforelle		
	(Oncorrhynchus mykiss)	3	Ogino und Yang (1980b)
Mangan	Gabelwels		
	(Ictalarus punctatus)	2,4	Gatlin und Wilson (1984a)
	Karpfen		
	(Cyprinus carpio)	12-13	Ogino und Yang (1980b)
	Regenbogenforelle		
	(Oncorrhynchus mykiss)	12-13	Ogino und Yang (1980b)
Selen	Gabelwels		
	(Ictalarus punctatus)	0,25	Gatlin und Wilson (1984b)
	Regenbogenforelle		
	(Oncorrhynchus mykiss)	0,15-0,38	Hilton et al. (1980)
Zink	Goldtilapia		
	(Oreochromis aureus)	20	McClain und Gatlin (1988)
	Gabelwels		
	(Ictalarus punctatus)	20	Gatlin und Wilson (1986b)
	Guppy		
	(Poecilia reticulata)	100	Shim und Lee (1993)
	Karpfen		
	(Cyprinus carpio)	15-30	Ogino und Yang (1979)
	Regenbogenforelle		
	(Oncorrhynchus mykiss)	15-30	Ogino und Yang (1978c)
		<15 mg/g	Satoh et al. (1996)

2.5 Zoologische Klassifizierung der Amphibien

Amphibien werden auch als Lurche bezeichnet. Sie sind exotherme Wirbeltiere, die eine eigene Klasse im zoologischen System darstellen und sich durch charakteristische Merkmale von Fischen sowie Reptilien unterscheiden (NRC 1984; Mutschmann 1998). Aufgrund ihrer an das Wasser gebundenen Reproduktion und der Anpassung an das Landleben werden sie als Amphibien bezeichnet. Es werden drei Ordnungen unterschieden. Die Anura (Salienta) oder Froschlurche, die Urodela (Caudata) oder Schwanzlurche und die Gymnophiona (Apoda, Caecilia) oder Blindwühlen (Mutschmann 1998). Das erste Fossil eines Amphibs (Ichthyostega) wurde im spätem Devon in Süßwassereinlagen Grönlands gefunden und stammt vermutlich von einem Quastenflosser ab (NRC 1984). Die Klasse der Amphibien entstand demnach vor circa 300 Millionen Jahren und fand ihre Blütezeit im Karbon und Perm (Abbildung 9) (Starck 1978).

Mit Ausnahme der polaren Gebiete sind Amphibien weltweit verbreitet. Dabei ist die Kältetoleranz einiger Arten aus den arktischen und gemäßigten Bereichen bemerkenswert. Diese sind häufig nicht nur bei Temperaturen um den Gefrierpunkt noch aktiv, sondern überstehen mitunter auch Minusgrade unbeschadet (Kirschner und Hirt 2004).

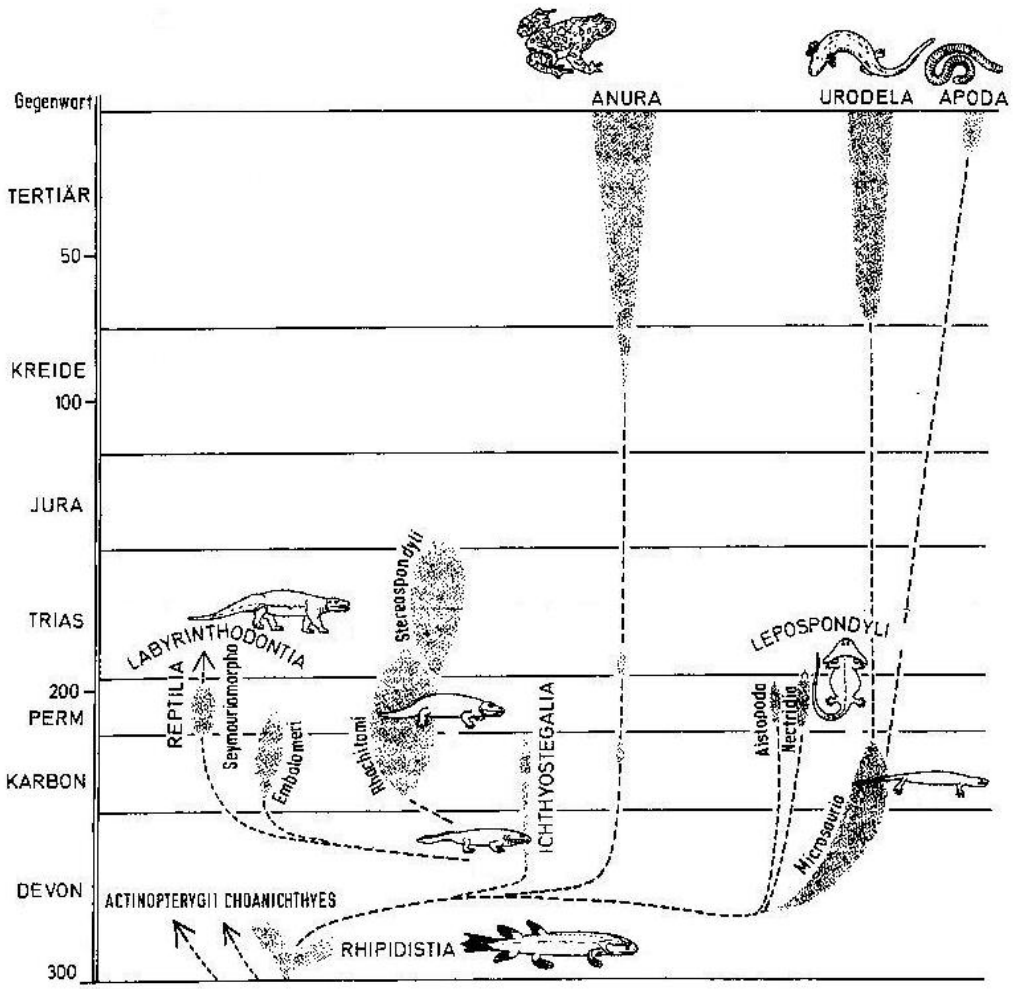


Abbildung 9: Stammesgeschichtliche Beziehungen der Amphibien (Starck 1978) (Copyright © mit freundlicher Genehmigung von Springer Science und Business Media).

2.5.1 Anura oder Froschlurche (Frösche, Kröten und Unken)

Die Anuren bilden mit etwa 5227 Arten die zahlreichste und vielfältigste Ordnung der Amphibien. Anuren bevölkern die verschiedensten Lebensräume aller Kontinente (mit Ausnahme der Antarktis) und sind somit in tropischen Regenwäldern, Wüsten oder in Hochgebirgen beheimatet (Halliday 1999; Kirschner und Hirt 2004; Frost et al. 2006). Froschlurche sind besser auf eine Fortbewegung an Land spezialisiert als andere Amphibien. Kräftige Hinterbeine ermöglichen ihnen weite Sprünge (NRC 1984). Ein weiteres typisches Merkmal ist die Fähigkeit, durch Ruflaute zu kommunizieren. Unter den Anuren gibt es Arten, die ausschließlich aquatisch oder terrestrisch leben. Die meisten Anuren leben jedoch amphibisch und kehren zur Fortpflanzung ins Wasser zurück (Kirschner und Hirt 2004). Im Folgenden werden einige Familien der Anuren aufgeführt. Die Angaben in Klammern beziehen sich auf die Anzahl der Arten einer Familie (Wright 2001c):

„Urfrösche“ (Archaeobatrachia)
Höhlenfrösche (Arthroleptidae, Ascaphidae, Astylosternidae) (2)
Scheibenzüngler (Discoglossidae) (12)
Neuseeländische Urfrösche (Leiopelmatidae) (4)
Unken (Bombinatornidae) (10)
„Übergangsformen“
Pipiden (Pipoidea)
Zungenlose, Aglossa (Pipidae) (30)
Nasenkröten (Rhinophrynidae) (1)
Krötenfrösche (Pelobatoidea)
Schaufelfußkröten (Scaphiopodidae) (7)
Krötenfrösche (Pelobatidae) (4)
Schlammtaucher (Pelodytidae) (3)
Zipfelkröten (Megophrynidae) (129)
„Höhere Frösche“ (Neobatrachia)
Allophrynide Frösche (Allophrynidae) (1)
Kurzkopffrösche, Sattelkröten (Brachycephalidae) (8)
Echte Kröten (Bufonidae) (485)
Glasfrösche (Centrolenidae) (139)
Pfeilgiftfrösche (Dendrobatidae) (241)
Gespenstfrösche (Heleophrynidae) (6)
Ferkelfrösche (Hemisotidae) (9)
Hylide Baumfrösche, Laubfrösche (Hylidae) (806)
Riedfrösche (Hyperoliidae) (432)
Südfrösche, neotropische Frösche (Leptodactylidae) (1243)
Engmaulfrösche (Microhylidae) (>290)
Harlekinfrösche (Pseudidae) (ca. 4)
Magenbrüterfrösche (Rheobatrachidae) (2)
Nasenfrösche (Rhinodermatidae) (2)
Hornfrösche (Ceratophryidae) (41)

Echte Frösche (Ranoidea)
Ranide Frösche (Ranidae) (772)
Buntfrösche (Manteliidae) (157)
Ruderfrösche (Rhacophoridae) (267)
Laubfrösche, echte Kröten (Hyloidea)
Seychellenfrösche (Sooglossidae) (4)
Nasenfrösche (Nasikabatrachidae) (2)

Für eine ausführliche systematische Darstellung der höheren Frösche (Neobatrachia) wird auf die Arbeit von Frost et al. (2006) verwiesen.

2.5.2 Urodela, Caudata oder Schwanzlurche (Molche und Salamander)

Die Ordnung der Urodelen umfasst ca. 548 Arten (Frost et al. 2006). Urodelen sind mit Ausnahme der lungenlosen Salamander (Südamerika) hauptsächlich in den gemäßigten Zonen Eurasiens und Nordamerikas verbreitet. In Australien fehlen sie gänzlich. Charakteristische Merkmale sind ein langgestreckter Körper, lange Schwänze und etwa gleichgroße Gliedmaßen. Die meisten Arten bewegen sich „schlängelnd“ fort, indem sie gleichzeitig zwei diagonal entgegengesetzte Extremitäten anheben und den Körper seitlich krümmen (NRC 1984; Kirschner und Hirt 2004). Nachfolgend werden die Familien, die zu den Urodelen zählen, aufgeführt:

„Niedere Schwanzlurche“ (Crypotobranchidea)
Riesensalamander (Cryptobranchidae) (3)
Winkelzahnmolche (Hynobiidae) (46)
„Höhere Salamander“ (Salamandroidea)
Armmolche (Sirenidae) (4)
Olme und Furchenmolche (Proteidae) (6)
Querzahnmolche (Ambystomatidae) (31)
Riesen-Querzahnmolche (Dicamptodontidae) (4)
Aalmolche (Amphiumidae) (3)
Echte Salamander und Molche (Salamandridae) (73)
Lungenlose Salamander (Plethodontidae) (374)
Vulkan-Querzahnmolche (Rhyacotritonidae) (4)

2.5.3 Gymnophiona, Apoda, Caecilia (Blindwühlen)

Die Caecilia bestehen aus etwa 173 Arten (Frost et al. 2006), die vorwiegend in den Tropen Südostasiens, Zentralafrikas und Südamerikas leben (Wright 2001c). Ein bevorzugter Lebensraum der terrestrisch lebenden Arten sind feuchte und lockere Böden sowie Waldstreu. Aquatisch lebende Schwimmwühlen bevorzugen Flüsse und Seen. In ihrem äußeren Erscheinungsbild ähneln Caecilia den Regenwürmern (Halliday 1999). Caecilia haben aufgrund von Primärfurchen eine an Würmer erinnernde Segmentierung. Diese Primärfurchen entsprechen der Anzahl der Rippen und können bei einigen Arten in Sekundär- und Tertiärfurchen unterschieden werden.

Bis auf wenige rein aquatisch lebende Arten, handelt es sich um beinlose, überwiegend grabende Amphibien, deren Augen mit Haut oder/und Knochen überzogen sind und mit denen sie lediglich hell-dunkel Unterschiede wahrnehmen (NRC 1984; Kirschner und Hirt 2004). Folgende Familien gehören zur Ordnung der Caecilia:

Erdwühlen (Caeciliidae) (93)
Fischwühlen (Ichthyophiidae) (39)
Nasenwühlen (Rhinatrematidae) (9)
Grabwühlen (Scolecomorphidae) (6)
Schwimmwühlen (Typhlonectidae) (19)
Schwanzwühlen (Uraeotyphilidae) (5)

2.6 Allgemeine Eigenschaften der Amphibien

Alle Ordnungen der Amphibien unterscheiden sich im äußeren Erscheinungsbild erheblich durch eine Reihe von Merkmalen, weisen aber gewisse Gemeinsamkeiten auf:

- Amphibien sind Wirbeltiere mit vier Gliedmaßen (Ausnahme: Apoda), deren Vordergliedmaßen vier Finger besitzen (Wright 2001a).
- Der Schädel weist zwei Occipitalcondylen auf und es ist nur ein Sakralwirbel vorhanden (Hilken et al. 1997; Mutschmann 1998).
- Das Integumentum der Amphibien hat eine hohe Dichte von Hautdrüsen. Epidermalstrukturen wie Schuppen (außer bei einigen Apoda), Federn oder Haare fehlen (Himstedt 1996).
- Das Herz hat zwei Vorkammern und eine nicht unterteilte Hauptkammer (Himstedt 1996).
- Adulte Tiere besitzen meist Lungen und/oder Haut- und Mundbodenatmung. Einige Stadien haben Kiemen (Kirschner und Hirt 2004).
- Die Nieren der adulten Amphibien sind als Mesonephros oder Opisthonephros ausgebildet (Wright 2001a).
- Die Ontogenese der meisten Arten verläuft vom Ei über das Larvenstadium mit anschließender Metamorphose zum Adultus (exklusiv neotone Arten) (Halliday 1999).
- Es sind keine Embryonalhüllen vorhanden (Kirschner und Hirt 2004).

2.7 Nahrungsaufnahme und Verdauung der Amphibien

2.7.1 Morphologie und Physiologie des Verdauungstraktes

Alle adulten Amphibien sind carnivor und haben einen relativ einfachen Gastrointestinaltrakt (Wright 2001a). Dieser besteht aus zwei Hauptkomponenten, dem Verdauungskanal und den verschiedenen Verdauungsdrüsen. Der Verdauungskanal erstreckt sich vom Maul bis zum Anus, der sich in die Kloake entleert. Die Regionen werden in Mundhöhle, Pharynx (Rachen), Oesophagus (Speiseröhre), Magen sowie kleines und großes Intestinum (Darm) eingeteilt (Zug et al. 2001). Innerhalb der Amphibien ist die allgemeine Morphologie dieser Regionen sehr ähnlich, obwohl der Verdauungstrakt der Anuren in rostrocaudaler Richtung stärker gefaltet ist als bei den Urodelen, während er bei den Gymnophionen geradlinig ohne Windungen die Leibeshöhle durchzieht (Reeder 1964; Himstedt 1996).

2.7.1.1 Maul, Maulhöhle und Pharynx

Das Maul öffnet sich direkt in die Maulhöhle und wird von biegsamen aber unbeweglichen Lippen begrenzt (Zug et al. 2001). Bei adulten Amphibien hat das Maul eine relativ einfache Form. Durch Knorpel werden die Lippen unterstützt (Reeder 1964). Die Maulhöhle befindet sich stets posterior im Winkel des Kiefers und Pharynx. Der Gaumen bildet das Dach der Maulhöhle (Zug et al. 2001) und ist leicht gebogen. Am Gaumen befinden sich paarweise längsverlaufende, supralinguale Felder, die die Position der intermaxillaren Drüsen bestimmen. Beim Salamander (Salamandridae) befindet sich die Öffnung der innenseitigen Choanen direkt an der Oberfläche des Gaumens. Es ist jedoch möglich, dass die Choanenöffnungen sich in der Tiefe einer sichelförmigen Einsenkung, die von dem zahntragenden Rand des Maxillare (Oberkiefer) und Intermaxillare (Zwischenkiefer) begrenzt wird, befinden (z.B. *Ambystoma mexicanum,* Ambystomatidae). Epithelfalten fördern den Verschluss der internen Choanen bei Armmolchen (*Siren intermedia*, Sirenidae). Bei Anuren und Urodelen variiert die Position der inneren Choanenöffnungen. Eine posteriore (hintere) Position erleichtert die Luftpassage seitlich der Zunge, da bei geschlossenem Maul (von Urodelen) der Zungenrücken dem Gaumendach aufliegt und somit ein Hindernis für die Inspirationsluft darstellt (Barge 1937). Die Maulhöhle hat die Funktion, Luft von den internen Choanen zur Glottis (Stimmritze) zu leiten, sowohl beim Beutefang wie auch bei der Nahrungsaufnahme. Lebende Beute oder Nahrungsbestandteile werden in der Maulhöhle meist nicht zerkleinert. Die Nahrung/Beute wird allerdings getötet sowie durch Drüsensekrete gleitfähig und in die richtige Position für die Passage des Verdauungstraktes gebracht (Reeder 1964; Wright 2001a; Goodman 2003). In der Maulhöhle wird kein chemischer Aufschluss initiiert, da die buccalen Drüsen lediglich geringfügige oder keine Konzentrationen von Verdauungsenzymen enthalten (Reeder 1964; Goodman 2003). Es existieren allerdings Autoren, die die Präsenz der Speichelamylase bei Fröschen und Kröten annehmen (Francis und Eisa 1951).

Der Pharynx bildet einen dehnbaren Schlauch und ist mit einem schleimsezernierenden Flimmerepithel ausgekleidet. Getrennt wird der Pharynx vom Oesophagus (Speiseröhre) durch einen Ringmuskel, an dem sich Digestions- und Respirationstrakt trennen (Himstedt 1996; Zug et al. 2001).

2.7.1.2 Mundhöhlendrüsen

Die Mundrachenhöhle ist bei den Amphibien mit einem Oberflächenepithel ausgekleidet, das mit schleimsezernierenden Drüsenzellen (meist Becherzellen) durchsetzt ist. Mehrzellige Drüsen kommen bei allen drei Ordnungen der Amphibien vor. Neben den Schleimdrüsen gibt es auch Speicheldrüsen, die Drüsenfelder (z.B. Glandula intermaxillaris) bilden und der Schleimhaut als Wanddrüsen dicht anliegen (Fahrenholz 1937; Himstedt 1996). Es existieren außerdem auch sogenannte Kryptenfelder, die Areale mit gesteigerter sekretorischer Aktivität, jedoch keine echten Drüsen darstellen.
Die Zungendrüsen sind bei allen Amphibien vorhanden, die eine echte muskularisierte Zunge besitzen. Erfolgt eine Rückbildung der Zunge, so verschwinden mit ihr die Drüsen. Dies wird bei der Wabenkröte (*Pipa pipa,* Pipidae*)*, dem Krallenfrosch (*Xenopus laevis,* Pipidae*)* und den neotonen Urodelenformen der Olme und Furchenmolche (Proteidae), den Armmolchen (Sirenidae) sowie Aalmolchen (Amphiumidae) beschrieben (Fahrenholz 1937). Die Zungendrüsen haben die Form von Drüsenschläuchen. Der obere Abschnitt der Drüsenschläuche enthält helle schleimsezernierende Zellen, während die Zellen im unteren Abschnitt deutlich gröbere (Urodelen) oder feinere (Anuren) acidophile Granula enthalten (Müller 1932; Seifert 1932).

Eine Glandula intermaxillaris (Zwischenkieferdrüse) besitzen Anuren, Gymnophionen sowie Urodelen, sie befindet sich im anterioren (vorderen) Abschnitt des Gaumens. Bei Gymnophionen mündet sie mit separaten Ausführungsgängen rostral und medial der Choanen in die Maulhöhle (Himstedt 1996). Als Vertreter der Anuren besitzen der Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae) sowie der Gemalte Scheibenzüngler (*Discoglossus pictus*, Discoglossidae) keine Zwischenkieferdrüse (Müller 1932). Bei den Urodelen besitzen die neotonischen Formen der Olme (*Proteus anguineus*, Proteidae), der Armmolche (*Siren lacertina*, Sirenidae), der Zweizehen-Aalmolche (*Amphiuma means*, Amphiumidae) und der Schlammteufel (*Cryptobranchus alleganiensis*, Cryptobranchidae) keine Zwischenkieferdrüse. Diese Drüse ist bei Ambystomatidae, Salamandridae, Plethodontidae und Hynobiidae ausgebildet (Seifert 1932). Durch ihren Umfang und durch die Differenzierung wird sie auch als Hauptdrüse der Amphibienmundhöhle bezeichnet (Fahrenholz 1937). In der Nähe der Choanen befinden sich bei allen Amphibien Drüsen, die nach der Lage der Mündungen entsprechend der Mund- oder Nasenhöhle zugeordnet werden. Bei den Anuren ist es demzufolge die Rachendrüse, bei den Gymnophionen der Choanenschleimbeutel (oder die Choanendrüse) und bei den Urodelen die Choanendrüse (Fahrenholz 1937; Himstedt 1996).

2.7.1.3 Die Zunge

Bei terrestrischen Amphibien dient die Zunge dem Beutefang. Am Dach der Mundhöhle befinden sich die Öffnungen der intermaxillaren Drüse. Diese mucöse Drüse und die Drüsen der Zunge bilden ein klebriges Sekret, an dem die Beute (an der Zunge) haftet, bis sie in die Mundhöhle gelangt und abgeschluckt wird. Auf dem Boden der Maulhöhle ist die Zunge die prominenteste Struktur. Die Entwicklung der Zunge ist abhängig vom Nahrungsspektrum sowie von den natürlichen Umweltbedingungen der jeweiligen Tierart (Goodman 2003). Die Zunge ist entweder großflächig wie bei vielen Urodelen oder rostral am Unterkiefer angewachsen wie bei Kröten oder Fröschen (Marcus 1983; Jarofke und Hermann 1997). Bei den Pipidae ist die Zunge ein kleiner muskulärer Ballen, der einem einfachen Hyoid (Zungenbein) anliegt. Pipidae werden aus diesem Grund auch als zungenlose Frösche bezeichnet. Zum Beutefang wird die Zunge bei einigen Salamandern und Fröschen relativ weit und meist sehr schnell herausgestreckt (Regal 1976). Diese projektilartigen Zungen besitzen ein komplexeres Zungenbein (Zug et al. 2001). Terrestrische Salamander können ihre Zunge bis zu einer Länge von über 8% ihrer Körperlänge hinausstrecken. Höher entwickelte Anuren zeigen bei der Fütterung meist einen Zungenflip. Beim Zungenflip wird die posteriodorsale Fläche der eingezogenen Zunge zur anteroventralen Fläche der vollständig herausgestreckten Zunge (Abbildung 10). Der M. hyoglossus zieht die Zunge ein und der M. genioglossus verlängert die Zunge. Die Kontraktion der Zungenmuskulatur erzeugt einen saugglockenähnlichen Effekt auf die Beute. Anuren, die Ameisen, Termiten oder Würmer fressen, sind in der Lage ihre Zunge zu einem stabähnlichen Schlauch umzuformen und somit die Nahrungsaufnahme zu unterstützen. Bei Anuren und Salamandern wird die Nahrung durch die Kontraktion des Musculus retractor bulbi zerdrückt. Dieser Muskel bewirkt, dass die Augen während des Schluckakts eingezogen werden. Die Kontraktion der verschiedenen intrinsischen Zungenmuskeln beeinflusst die Länge, Breite und Form der Zunge (Goodman 2003). Bei männlichen Tieren (Forschlurchen) wird durch die Zunge der Laryngotrachealsack geöffnet, mit dem auch die typischen Froschlaute erzeugt werden (Goodman 2003; Kirschner und Hirt 2004). Die Geschmacks- und Tastorgane der Zunge werden von den Amphibien durch den N. glossopharyngeus (IX) und die Muskeln durch den N. hypoglossus (XII) innerviert (Schminkewitsch 1910).

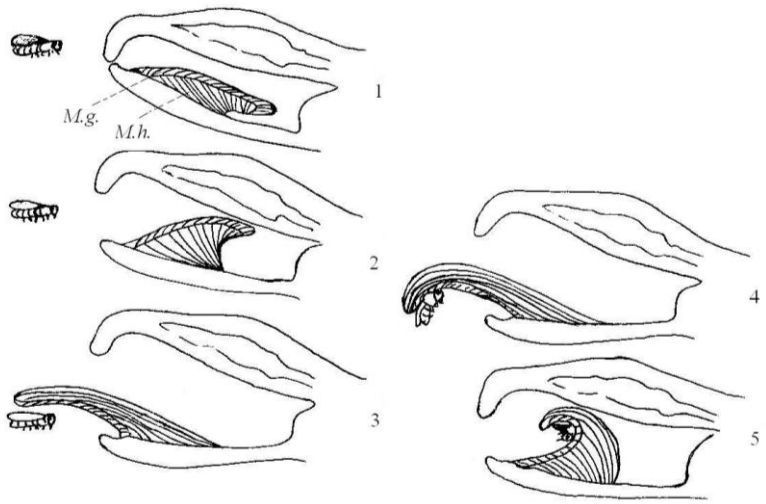


Abbildung 10: Zungenbewegungen beim Fangen einer kleinen Beute; M.g.: Musculus genioglossus; M.h.: Musculus hyoglossus (modifiziert nach Herter 1930).

2.7.1.4 Zähne

Die Zähne der Amphibien befinden sich entweder auf der Praemaxilla (Zwischenkieferknochen), der Maxilla (Oberkiefer), dem Vomer (Pflugscharbein), dem Palatinum (Gaumen) oder den zahntragenden Knochen und bei einigen Arten auf dem Mandibulare (Unterkiefer). Typisch pleurodonte Zähne des Kiefers sind wurzellos und durch ein Ringband fixiert. Die Gaumenzähne sind meist acrodont. Dies sind wurzellose Zähne, die an der Basis mit dem Kieferknochen verschmolzen sind. Amphibien sind homodont (gleichartige Zähne) und polyphyodont (die Zähne werden in undefinierter Anzahl eines individuellen Lebens ersetzt, so dass der Zahnverlust durch den regulären Austausch ausgeglichen wird) (Goodman 2003). Aufgrund der Mikromorphologie und der Art, wie der Zahn am Knochen befestigt ist, erfolgt eine Typisierung der Zähne in drei Kategorien (Oltmann 1952).

Typ I (z.B. Amphiumidae, Salamandridae)
Der Zahnsockel ist offenliegend und hat eine einfache kontinuierliche Pulpahöhle. Das Dentin bildet eine konische (kegelförmig) oder subkonische Form. Typ I besitzt eine pleurodonte Zahnbefestigung (Abbildung 11.B).

Typ II (z.B. *Proteus anguinus*, Proteidae)
Der Zahnsockel enthält interne Knochenbälkchen, die durch die Pulpa bis in das Dentin reichen und es auf diese Weise unterstützen. Im Bereich der zentralen Achse fehlen diese Strukturen. Die Knochenbälckchen sind zudem an der Bildung des Hüllendentins beteiligt. Typ II besitzt eine pleurodonte Zahnbefestigung (Abbildung 11.B).

Typ III (z.B. *Ceratophrys cornuta*, Leptodactylidae)
Die Pulpahöhle ist durch die Knochenbälkchen des Sockels nahezu obliteriert. Ihre Streben scheinen zentrifugal zu verlaufen und unterstützen im nahzu rechten Winkel die Ummantelung des Dentins. Das Dentin ist stark gefaltet. Typ III hat eine akrodonte Zahnbefestigung (Abbildung 11.A).

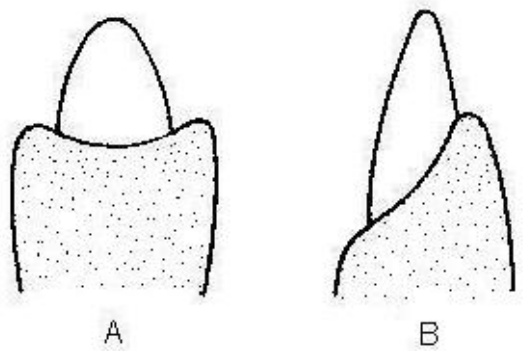


Abbildung 11: Formen der Zahnbefestigung: A. akrodonte Zahnbefestigung; B. pleurodonte Zahnbefestigung (modifiziert nach Kirschner und Hirt 2004).

Bei Urodelen und Caecilia befinden sich Zähne an allen Kieferknochen (Zug et al. 2001). Viele Caecilia besitzen mehrere Zahnreihen und unicuspide (einspitzige) Zähne (Goodman 2003). Die Zähne der Urodelenlarven sind unicuspid und die der adulten Tiere bicuspid (zweispitzig) (Ehmcke et al. 2004). Anuren besitzen im Oberkiefer nur eine Zahnreihe mit über 50 Zähnen, jedoch fehlen sie einigen Spezies völlig (z.B. *Allophryne ruthveni*, Allophrynidae und Bufonidae). Im Bereich des Vomer befindet sich hinter der Drüsenöffnung auf jeder Seite der Medianlinie eine kleine Gruppe von Zähnen. Jede Gruppe besteht aus etwa 5-10 Zähnen. Eine mucöse Membran um diese Zähne enthält Geschmacksknospen (Goodman 2003). Bei den meisten Froschspezies fehlen im Unterkiefer die Zähne (Zug et al. 2001). Zähne unterstützen primär das Festhalten der Beute und positionieren diese zum Schlucken wie z.B. bei Baumsalamandern (*Aneides*, Plethodontidae) (Reeder 1964; Ehmcke et al. 2004). Ein Zerfleischen oder Verwunden ist keine primäre Funktion der Zähne (Reeder 1964). Bei Fröschen (Bsp. *Pipa pipa*, Pipidae), die ihr Beutetier ertastet haben oder in Reichweite wissen, wird die Beute ins Maul gestopft bzw. eventuell nach einem Vorstoß eingesaugt. Die Muskulatur des Hyobranchialapparates wird mit dem Kiemenbogenskelett erweitert, der Mundboden senkt sich nach unten und im Maul entsteht ein Unterdruck, der die Beute einsaugt (Saugschnappen). Besonders sperrige Beute, z.B. ein Regenwurm, wird bei Krallen tragenden Arten (*Xenopus laevis*, Pipidae) zerfetzt. Dabei streckt der Frosch seinen bewehrten Fuß nach vorn und setzt ihn entsprechend ein (Kunz 2003).

Histologie der Zähne

Strukturell bestehen die Zähne aus einer Pulpahöhle, die elastisches Bindegewebe mit kleinen Blutgefäßen enthält und von mineralisiertem Gewebe ummantelt ist. Das Bindegewebe der Pulpahöhle wird nicht innerviert. Aus Dentin wird das Zahngerüst gebildet und von Zahnschmelz bedeckt. Der Amphibienzahn ist in Stiel (röhrenartige Struktur, die fest mit dem darunterliegenden Knochen verschmolzen ist) und Krone unterteilt. Eine Querlinie ist kennzeichnend für diese Unterteilung. Diese ähnelt einer Knochensutur (Naht). In diesem Bereich befindet sich die Schwachstelle, an der die Krone aufgrund einer Fraktur verloren gehen kann. Durch die fehlenden Nerven in den Zähnen ist eine Beschädigung schmerzfrei (Goodman 2003).

2.7.1.5 Das Seitenlinienorgan

Nach der Metamorphose ist dieses Sinnesorgan bei wenigen Amphibienspezies (z.B. Proteidae, Amphiumidae, Pipidae, Cryptobranchidae) vorhanden (Lannoo 1987a; 1987b; Hilken et al. 1997; Jarofke und Hermann 1997). Das Seitenlinienorgan dient den Amphibien wie den Fischen als Ferntastsinn, mit dessen Hilfe sie Wasserbewegungen wahrnehmen, und Beute sowie Fressfeinde lokalisieren können (Hilken et al. 1997; Zug et al. 2001). Des Weiteren können Amphibien durch das Seitenlinienorgan das Gleichgewicht im Wasser aufrechterhalten (Marcus 1983). Am Kopf und Körper von Amphibienlarven und einigen aquatischen adulten Amphibien befindet sich intracutan eine Reihe von Poren. Darin befinden sich Mechanorezeptoren oder Neuromasten, die einzeln oder kompakt in einer Linie als sogenannte Nähte oder Kanäle angeordnet sind (Lannoo 1987a; 1987b). Jeder Mechanorezeptor enthält eine Reihe von Cilien, die zur Oberfläche herausragen. Wasserbewegungen bewirken die Auslenkung der Cilien, die sich in den Seitenliniengruben befinden. In Abhängigkeit von der Richtung der Auslenkung werden Neurotransmitter zu den Ganglienzellen ausgeschüttet. Druckwellen mit 30-50 Hz werden auf diese Weise registriert (Hilken et al. 1997). Bei Spezies, die in schnell fließenden Gewässern leben, sind die Neuromasten reduziert (Zug et al. 2001).

2.7.1.6 Geruchssinn

Das Jacobsonsche Organ ist ein spezialisierter Teil des Geruchsinns und dient bei Amphibien der Wahrnehmung von Geruchsstoffen im Wasser. An Land übt die restliche Riechmembran diese Funktion aus. Äste des N. olfactorius leiten die Empfindung vom Rezeptor zum Gehirn weiter (Marcus 1983).

2.7.1.7 Oesophagus

Der Oesophagus ist ein dünnwandiges rohrähnliches Organ, das den Pharynx mit dem Magen verbindet. Im Vergleich zu den anderen Ordnungen der Amphibien ist er bei den Caecilia relativ langgestreckt und schlank (Himstedt 1996). Durch einen Sphincter wird der Oesophagus von der Maulhöhle und durch einen weiteren Sphincter vom Magen abgegrenzt (Wright 2001a). Während des Schluckaktes wird durch den Druck der Zunge und die circumpharyngeale Muskulatur der Nahrungsbolus entgegen dem Widerstand des anterioren Oesophagussphincter weitertransportiert (Bosma 1957). Der Nahrungsbolus hat eine nahezu kugelige Form und passiert aufgrund peristaltischer Wellen langsam den Oesophagus. Derartig kontraktile Sequenzen der T. muscularis haben ihren Ursprung aus der pharyngooesophagealen Verbindung und vom Oesophagus bis zum Magen eine gleichmäßige Frequenz (Reeder 1964). Lokale Bewegungen innerhalb des Oesophagus, die posterior initiiert werden, werden vermutlich durch die Reste von Nahrungspartikeln hervorgerufen (Ingelfinger 1958). Während der Bolus den Oesophagus durchläuft, wird Mucus (Schleim) und Pepsinogen von den entsprechenden Zellen sezerniert. Dabei findet eine relativ geringe bis keine Mischung der Sekrete mit dem Futter im Oesophagus statt. Der buccale und oesophagale Mucus (alkalische Reaktion) verhindert eine proteolytische Verdauung vor der gastrischen Ansäuerung (Reeder 1964).

Histologie des Oesophagus

Im inaktiven Zustand besitzt der Oesophagus bis auf die relativ geringe Erweiterung zur Verbindung des Magens einen gleichförmigen Durchmesser. Die Wand des Oesophagus weist Längsfalten auf, so dass sie sehr dehnbar ist und ihren Querschnitt relativ großen Nahrungspartikeln anpassen kann (Pernkopf und Lehner 1937; Himstedt 1996). Diese Längsfalten ziehen über die Oesophagusmagengrenze und können sich in den Magen fortsetzen. Ein zwei- bis mehrreihiges prismatisches Flimmerepithel mit Becherzellen kleidet den Oesophagus aus und trägt dazu bei, die Ingesta sowie sezerniertes Material in den Magen zu transportieren (Pernkopf und Lehner 1937; Wright 2001a). Die Dichte der Becherzellen nimmt posterior ab. Nahe dem Mageneingang geht das Flimmerepithel in die charakteristische Fundusstruktur (Magenboden) über (Reeder 1964). Lymphoide Aggregate erstrecken sich von der Lamina propria bis zum Epithel und enthalten sowohl kleine als auch mittelgroße Lymphocyten (Ardavin et al. 1982a). Bei den europäischen Wassermolchen (*Triturus,* Salamandridae) fehlt die Lamina muscularis mucosae nahezu gänzlich. Relativ schwach ausgebildet ist sie hingegen bei den Olmen (*Proteus anguinus, Necturus maculosus,* Proteidae), es existieren einzelne glatte Muskelfasern, die in verschiedene Richtungen verlaufen. Die Lamina muscularis mucosae enthält meist winzige Bündel longitudinaler (längsverlaufender) glatter Muskulatur. Diese Schicht sowie die darunterliegende T. submucosa erscheinen in der glandulären Region nahe dem Magen strukturierter und stärker entwickelt. Die T. muscularis besteht aus der glatten Ringmuskelschicht. Durch irreguläre longitudinale Faserbündel, die anterior abnehmen und posterior (in Magennähe) zunehmen, wird die äußere Komponente gebildet. Bindegewebsfasern strahlen in die T. muscularis ein und umhüllen die Muskelfaserbündel. Die umhüllende Adventitia ist fibrös (faserfömig) und belastbar (Reeder 1964).

Das Vorkommen von Pepsinogen-bildenden Drüsen (Homologe der Hauptzellen aus dem Magen) innerhalb der Oesophaguswand wurde bei vielen Gattungen der Amphibien belegt (Swiecicki 1876; Langley 1881; Kingsbury 1894; Hirji 1982). Bei den Urodelen, wie dem Axolotl (*Ambystoma mexicanum,* Ambystomatidae) und Feuersalamander (*Salamandra salamandra*, Salamandridae) und bei den Anuren, wie z.B. der Wabenkröte (*Pipa pipa*, Pipidae) und den Unken (Bombinatornidae), sind keine Pepsinogen-bildenden Drüsen vorhanden. Im posterioren Abschnitt des Oesophagus erhöht sich die Dichte dieser Drüsen. Die Form der Drüsen kann stark variieren. Bei Olmen (*Necturus maculosus* und *Proteus anguinus,* Proteidae*)* sind die Drüsen einfache Säckchen und bei echten Fröschen (Ranidae*)* tubulös. Posterior fließen die Drüsenplaques zu einer kontinuierlichen Schicht zusammen (Pernkopf und Lehner 1937). Im Oesophagus des adulten iberischen Wasserfrosches (*Rana perezi*, Ranidae) ändert sich im Bereich der oesophagogastrischen Verbindung das mucöse Oberflächenepithel. Aus dem mehrreihigen Epithel mit Cilien wird ein einschichtiges gastrisches Epithel. Flächen mit Flimmerepithel wechseln sich mit einschichtigem Epithel ab. In Richtung Magen überwiegt das einfache Epithel und das Oberflächenepithel wird magentypisch (einschichtig und unverhornt). Am Übergang zum Magen ist die Lamina muscularis mucosae eine dünne Schicht. Die Ringmuskulatur der T. muscularis ist in Nähe der oesophagogastrischen Verbindung gering entwickelt und weitet sich zum Magen hin aus (Gallego-Huidobro und Pastor 1996).

2.7.1.8 Magen

Bei den Amphibien befindet sich der Drüsenmagen topographisch auf der linken Seite der Körperhöhle (Reeder 1964). Die ursprüngliche Funktion des Magens ist die Aufbewahrung der Nahrung, somit ist während kurzer Aktivitätsperioden eine aktive Nährstoffzufuhr und kontinuierliche Aufbereitung der gespeicherten Nahrung möglich (Barrington 1942). Der Mageninhalt gelangt durch die Kontrolle der Pylorussphincter in den Dünndarm (Reeder 1964). Durch die Sekretion von Salzsäure (HCl) wird der Exitus von aufgenommener lebender Beute beschleunigt (Dorris 1935). Die Salzsäure bewirkt die Decalcifizierung von skelettartigen Stoffen sowie die Aktivierung von Pepsinogen zu Pepsin und somit die Proteolyse (Reeder 1964). Pepsinogen wird nur bei Wirbeltieren in den Hauptzellen oder in den homlogen Zellen des Magens oder der oesophagalen Auskleidung gebildet (Vonk 1936; Barrington 1942).

Physiologie des Magens

Die Salzsäuresekretion wird weder durch optische Reize noch durch den Geruchs- oder Geschmackssinn ausgelöst. Offenbar löst der mechanische Reiz die Sekretion im Magen aus (Friedman 1934; Vonk 1941; Buddenbrock 1956). Sind keine Fütterungsimpulse vorhanden, beträgt der pH-Wert meist 7,0-8,0 (Tabelle 28). Während eines mehrstündigen Zeitraums erfolgt lediglich eine relativ leichte Fluktuation des pH-Werts. Im Zuge einer Fütterung sinkt der pH-Wert rapide auf etwa 1,5 und bleibt über einen längeren Zeitraum auf diesem Niveau. Bei der Verfütterung von Hühnerleber an Aga-Kröten (*Bufo marinus*, Bufonidae) stellt sich der ursprüngliche pH-Wert nach 230-900 min wieder ein (Taylor et al. 1985). Muskuläre Kontraktionen tragen zum mechanischen Aufschluss des Nahrungsbolus bei und ermöglichen ein Mischen mit Verdauungsenzymen. Die Magenkontraktionen folgen einem regulären Muster. Bei den Amphibien werden die Kontraktionen in zwei allgemeine Kontraktionstypen eingeteilt: Fundus- und Pylorusbewegungen. Erstere sind schwächer, jedoch höher in der Frequenz und bewegen das weiche, flüssige Material in die Pylorusregion. Die Pylorusbewegungen sind stärker und dynamischer, allerdings besitzen sie eine geringere Frequenz, die die Nahrung durchmischt sowie durch den Pylorus transportiert (Budde und Gellhorn 1924; Clayton 2005). Unter experimentellen Bedingungen weisen Frösche spontane Kontraktionen des Fundus mit einer relativ gleichbleibenden Frequenz während einer bestimmten Temperatur auf. Mit zunehmender Temperatur steigen die Kontraktionen. Bei mehr als 35°C und weniger als 13°C erliegen die Kontraktionen beim Ochsenfrosch *(Rana catesbeiana*, Ranidae) (Patterson 1916). Eine Temperatur <7°C beim gefleckten Furchenmolch (*Necturus maculatus*, Proteidae) führt ebenfalls zum Stillstand der spontanen Kontraktionen. Die Geschwindigkeit der Verdauung steht demnach im direkten Verhältnis zur Umgebungstemperatur. Zwischen den Spezies variiert die optimale Temperatur für die Verdauung (Reeder 1964). Auch das Handling oder die Manipulation vom gefleckten Furchenmolch (*Necturus maculatus*, Proteidae) am Kopf oder den Kiemen kann zum Stillstand der Kontraktionen führen (Patterson 1928). Bei Anuren wird außerdem durch die Magenfüllung die Frequenz der spontanen Kontraktionen im Fundus und folglich im Pylorus reduziert. Erst mit gefüllten Magen erfolgt eine koordinierte Tätigkeit von Cardia und Pylorus (Poos 1923). Dies verdeutlicht die Funktion der Fundusregion als Depotplatz, wo die Nahrung mit der Salzsäure vermengt wird und der pH-Wert abfällt, bevor ein Weitertransport in die Pylorusregion erfolgt (Reeder 1964). Neben den spontanen Kontraktionen erfolgt eine primäre Kontrolle der gastrischen Kontraktionen durch das Mittelhirn und das Rückenmark (Patterson 1916). Eine ganz andere Funktion übernimmt der Magen bei dem (ausgestorbenen, 1984) australischen Magenbrüterfrosch (*Rheobatrachus silus*, Myobatrachidae). Die Weibchen nehmen die Eier nach der Befruchtung auf und brüten sie im Magen aus.

Nach dem Ausbrüten erfolgt die Geburt durch das Maul (Corben et al. 1974; Tyler und Carter 1981). Das Ausbrüten der Nachkommen geht mit einer profunden Suppression oder Regression der Parietalzellen einher (Fanning et al. 1982). Aufgrund der Prostaglandin E_2 Bildung seitens der Larven wird die Säuresekretion bis zur vollendeten Entwicklung der Larven gehemmt (Tyler et al. 1983).

Innerviert wird der Magen durch das sympathische Nervensystem. Dabei bewirkt die Stimulation der Nervi splanchnici die Sekretion der Magensäure. Adrenalin als exzitatorischer Transmitter des sympathischen Nevensystems führt ebenfalls zur Sekretion von Salzsäure und Pepsin (Friedman 1934; 1937; 1942). Gastrin sowie Histamin wirken auch sekretionsfördernd (Keeton et al. 1920; Friedman 1937).

Tabelle 28: Stündliche Messung des pH-Wertes im Magen von ungefütterten und gefütterten Aga-Kröten, Bufo marinus (Taylor et al. 1985).

Stunde	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**nach FA**
pH- Wert im Magen	7,37	7,49	7,17	7,38	7,63	7,68	7,61	1,5
SD	± 0,12	± 0,07	± 0,33	± 0,3	± 0,06	± 0,04	± 0,09	-

FA:Futteraufnahme

Histologie des Magens

Die Magenwand der adulten Amphibien besteht aus einer glandulären Tunica mucosa, einer dünnen Lamina submucosa und einer organisierten T. muscularis (Reeder 1964). Innerhalb der Magenauskleidung befinden sich geringe Mengen von spindelförmigen schleimsezernierenden Zellen (Tschassownikow 1927). Im Bereich des Corpus (Magenkörper) befinden sich die Hauptzellen (bilden Pepsinogen), welche zu etwa 80% das anteriore Magengebiet des gefleckten Furchenmolchs (*Necturus maculatus*, Proteidae) auskleiden (Kingsbury 1894). Diese Zellen befinden sich auch am Übergang zum Oesophagus und zwischen den mucösen Drüsen der Pylorusregion (Reeder 1964). Die basalen feingranulierten Zymogengranula vom Grasfrosch (*Rana temporaria*, Ranidae) sind für die Sekretion von kleinen Mengen Pepsinogen verantwortlich. Beim Frosch ist in den anterioren Hauptzellen die Konzentration an Pepsinogen größer als in den posterioren Hauptzellen (Pylorus), da innerhalb dieser Zellen die sekretorischen Granula etwas kleiner sind (Langley 1881; Buddenbrock 1956). Parietalzellen oder sogenannte Belegzellen sezernieren Salzsäure und den intrinsischen Faktor (für die Aufnahme von Cobalamin). Diese Zellen sind z.B. beim amerikanischen Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*, Ranidae) entweder in Drüsen mit kleinem Lumen und einigen Mikrovilli angelegt oder sie bilden Drüsen mit großem Lumen und mikrovilliartigen Projektionen. Die Mehrheit dieser Drüsen liegt jedoch in einer Form vor, die sich zwischen diesen zwei Typen befindet. Mit dem physiologischen Sekretionszustand variiert die morphologische Spannweite der Parietalzellen (Carlisle et al. 1978). Charakteristische Pylorusdrüsen dehnen sich etwa 3-4 mm anterior des Duodenums aus und sind gänzlich schleimsezernierend. Die Lamina submucosa ist deutlich ausgebildet und enthält kleine Mengen von lockerem Bindegewebe, das sich häufig zwischen den gastrischen Drüsen befindet. Aus einer soliden Schicht von circulären Fasern sowie aus einer relativ dünneren und schwächeren Schicht von longitudinalen Fasern setzt sich die Muscularis zusammen (Grützner 1901; Kuntz 1924).

2.7.1.9 Darm

Wie auch bei den Säugern schließt sich bei Amphibien der Dünndarm an die Pylorusregion des Magens an (Clayton 2005). Bei Anuren ist der Dünndarm länglich und innerhalb der Bauchhöhle leicht spiralig, wohingegen der Dünndarm bei den Urodelen direkt nach caudal in den Dickdarm verläuft und die spiralige Form reduziert ist (Reeder 1964). Caecilia haben einen geradlinig gestreckten Darm ohne Windungen, der die enge Leibeshöhle durchzieht (Himstedt 1996). Der Mageninhalt wird durch die Kontrolle des Pylorussphincter in den Dünndarm abgegeben. Im Dünndarm erfolgt die hauptsächliche Verdauung. Der Nahrungsbolus wird durch peristaltische Wellen mit den Sekreten und Enzymen der Bauchspeicheldrüse sowie Gallenblase vermischt. Durch die aktive Absorption der endgültigen Verdauungsprodukte erfolgt dann die molekulare Fragmentierung. Der Dickdarm lässt sich meist durch einen abrupt zunehmenden Querschnitt vom Dünndarm differenzieren (Reeder 1964; Himstedt 1996). Bei Urodelen und den höherentwickelten Fröschen sind Dünn- und Dickdarm meist durch eine Klappe deutlich voneinander abgegrenzt, diese verhindert die retrograde Bewegung des Darminhalts (Reeder 1964; Zug et al. 2001; Pryor und Bjorndal 2005). Im Dickdarm werden Wasser und Mineralstoffe absorbiert (Cooperstein und Hogben 1959).

Histologie des Darms

Der Dünndarm der Amphibien besitzt eine relativ geringe Anzahl von internen Falten und Zotten, die der Oberflächenvergrößerung und damit der Nahrungsabsorption dienen (Zug et al. 2001). Histologisch besteht die Darmwand aus der Tunica mucosa, der Lamina submucosa und der T. muscularis, wobei durch das Fehlen der Lamina muscularis mucosae beim Grottenolm (*Proteus anguineus*, Proteidae) eine eindeutige Abgrenzung von Lamina propria und Lamina submucosa nicht möglich ist. Auf den Epithelzellen von Grottenolmen (*Proteus anguineus*, Proteidae) sind regulär angeordnete Mikrovilli vorhanden. Das Epithel enthält einfache Enterocyten mit zahlreich eingestreuten Becherzellen (Mali und Bulog 2004). Beim Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae) weist das Epithel nach Abschluss der Metamorphose Krypten und Zotten sowie einen größeren Durchmesser auf (McAvoy und Dixon 1977; Schreiber et al. 2005). Brunner´sche Drüsen und epitheliale mucöse Zellen verdeutlichen die mechanische und autoproteolytische Schutzfunktion des Schleims (Florey und Harding 1933). Die mucösen Drüsen liegen in einer Zahl von definierten Stufen vor (*Rana temporia*):

- Stapelzelle mit grobscholligem Schleimpropf
- Becherzelle während der Sekretion
- entleerte Becherzelle
- scheinbar ruhende Becherzelle
- Becherzelle mit neugebildetem Schleim
- Becherzelle mit Anschoppung des Schleims

Die Übergänge zwischen den einzelnen Funktionstypen sind fließend. Das Verhältnis zwischen den Zellzahlen der Funktionstypen ist jedoch fixiert. Bereits 10 min nach der Fütterung kommt es zu einer stark vermehrten Sekretion von Schleim in das Darmlumen, deren Maximum nach ca. 50 min erreicht wird. Innerhalb dieses Zeitraums beginnt eine gesteigerte Neubildung von Schleim in den Becherzellen. Sechs Stunden nach Fütterungsbeginn sind die ursprünglichen Verhältnisse wiederhergestellt (Fischer und Ritter 1953). Die Tunica mucosa der Amphibien ist reichlich vaskularisiert und unter dem Epithel konzentrieren sich Lymphgefäße, deren Ausläufer von der Lamina submucosa bis ins Lumen reichen (Reeder 1964). Gefäße, die den Darm drainieren, münden in die Portalvene und über dieses Gefäß fließt das Blut zur Leber zurück.

Das Verdauungssystem der Amphibien besitzt darmassoziertes lymphoides Gewebe (GALT), das beim spanischen Rippenmolch (*Pleurodeles waltl*, Salamandridae) im distalen Bereich besonders deutlich ausgeprägt ist. Im Dünndarm befinden sich die größten lymphoiden Ansammlungen des Verdauungstraktes (Ardavin et al. 1982a). Meist rekrutieren die Aggregate lymphoiden Gewebes Lymphocyten aus dem Kreislauf und in geringerer Anzahl Plasmazellen, Makrophagen und Granulocyten (Ardavin et al. 1982b). Die Schichten der Tunica muscularis sind im Duodenum deutlich entwickelt und bestehen aus einer circulären (inneren) und longitudinalen (äußeren) glatten Muskelschicht (Mali und Bulog 2004). Darmbewegungen werden durch die innervierte circuläre Muskulatur kontrolliert (Reeder 1964). Nachdem der Speisebrei den Magen verlassen hat, führen die Säurereaktion und das Gallensekret zum initialen Stimulus der peristaltischen Kontraktionen im Dünndarm (Babkin 1924; Thomas 1957). Der funktionelle Ablauf des Dünndarms, insbesondere des duodenalen Bereichs, ist dem des Magens sehr ähnlich (Reeder 1964).

Am isolierten Dickdarm des amerikanischen Ochsenfroschs (*Rana catesbeina*, Ranidae*)* liegt in der Tunica serosa im Verhältnis zur Mucosa ein positives elektrisches Potential vor (45 mV). Diese Potentialdifferenz existiert begleitend zur aktiven Natriumpumpe, welche die Salzresorption von Arten unterstützt, die ausschließlich in einem hypotonen Milieu leben. Chloridionen werden passiv in die Richtung des elektrischen Gradienten transportiert, so dass sie aus dem Lumen absorbiert werden (Cooperstein und Hogben 1959). Im Dickdarm sind die lymphoiden Aggregate kleiner als im Dünndarm und deutlich in der Lamina propria nachweisbar (Ardavin et al. 1982a).

2.7.1.10 Enzymatische Verdauung

Die meisten Verdauungsenzyme des Dünndarms werden von den Drüsen der Darmwand oder von der Bauchspeicheldrüse sezerniert (Tabelle 29). Bei einem leicht sauren pH-Wert sind die meisten Enzyme aktiv, obwohl das pH-Optimum nicht nur enzymspezifisch, sondern auch substratspezifisch ist. Enzyme, die bei einer Temperatur von 50-60°C denaturieren, steigern die Hydrolyse der Substrate mit zunehmender Temperatur. Innerhalb der Amphibien liegt die Optimaltemperatur der Enzyme über der normalen Körpertemperatur (ca.1-35°C) der lebenden Individuen (Reeder 1964; Mutschmann 1998). In der Literatur wird keine Spezies beschrieben, die Enzyme exprimiert, die in der Lage sind, Creatinin, Chitin oder Cellulose zu spalten. Durch die intestinale Mikrobiota können diese Verbindungen verdaut werden. Der Nutzen für den Wirt ist allerdings fraglich (Reeder 1964). Studien belegen, dass bei der japanischen Erdkröte (*Bufo japonicus*, Bufonidae) die Aktivität der Chitinase im Pankreas chromatograpisch nachweisbar ist. Die spezifische Aktivität der Chitinase aus dem Pankreas ist 4½ mal höher als die Chitinase von Bakterien (*Serratia marcescens*) und das pH-Optimum beträgt ca. 6 (Oshima et al. 2002). Erste Bestrebungen, das Enzym aus dem Pankreas von Amphibien (*Rana temporia*, Ranidae) zu isolieren, wurden 1974 durchgeführt (Dandrifosse 1975).

Tabelle 29: Lokalisation der Verdauungsenzyme bei Amphibien, ihre Substrate und Verdauungsprodukte (Vonk 1936; Reeder 1964; Oshima et al. 2002).

Sekretionsquelle	Enzyme	Verdauungsort	Substrat	Verdauungsprodukt
Magen	Pepsin	Magen	Protein	Peptide
Pankreas	Trypsin	Intestinum	Protein/Peptide	Peptide
	Amylase	Intestinum	Stärke, Glycogen	Monosaccharide
	Lipase	Intestinum	Triacylglycerol, Lipoproteine	Fettsäuren, Glycerole
	Chitinase	Intestinum	Chitin	Oligosaccharide
intestinale Drüsen	Peptidase	Intestinum	Peptone	Aminosäuren

Sekretin

Mit dem Eingang des Magenchymus in den Dünndarm wird das Peptidhormon Sekretin in der Mucosa des Dünndarms gebildet. Sekretin stimuliert die Sekretion der Bauchspeicheldrüse und durch die Aktivierung von Enzymen die intestinale Verdauung. In den Extrakten der duodenalen Mucosa von einigen Amphibien wurde das Hormon nachgewiesen und erfolgreich bei der Initiation der Pankreassekretion von Hunden getestet. Sekretin ist vermutlich in seiner Wirkung auf die Pankreassekretion bei allen getesteten Wirbeltierarten äquivalent (Bayliss und Starling 1902; 1903; Koschtojanz et al. 1933). Die Lokalisation der Sekretinbildung ist im Dünndarm variabel und artspezifisch. Bei Fröschen bildet ausschließlich der anteriore Duodenumabschnitt direkt hinter dem Pylorussphincter Sekretin, während beim Salamander das gesamte Duodenum Sekretin sezerniert (Koschtojanz et al. 1933).

2.7.1.11 Kloake

Neben Reptilien und Vögeln besitzen auch Amphibien eine Kloake (Clayton 2005). Dieser Abschnitt enthält die kleinsten Mengen lymphoider Aggregate in der Lamina propria (Ardavin et al. 1982a).

2.7.1.12 Pankreas

Das Pankreas ist ein eigenständiges, kompaktes Organ, das bei den verschiedenen Arten mehr oder weniger verzweigt ist. Cranial dehnt es sich bis zum Leberhilus aus und caudal befindet es sich zwischen Magen und Duodenum. Bei den Anuren wie bei den Urodelen breitet sich das Organ längs der Verzweigungen der Vena portae und in das Mesenterium sowie in die Leber (Ligamentum hepatogastricae) aus. Das Organ besteht wie bei allen Vertebraten aus einem endokrinen und einem exokrinen Anteil (Broman 1937). Die Entwicklung des Pankreas erfolgt aus drei Anlagen: einer dorsalen und zwei ventralen (Siwe 1927). Bei den Anuren existiert eine Mündung für die exokrine Sekretion in den Dünndarm, wohingegen bei den Urodelen zwei Pankreasgänge vorhanden sind. Es existieren unter Umständen bei Urodelen auch mehr als zwei Pankreasgänge, z.B. sieben beim Schlammteufel (*Cryptobranchus alleganiensis*, Cryptobranchidae) (Göppert 1891). Das Pankreas der Caecilia befindet sich im dorsalen Darmmesenterium und leitet über mehrere Ausführungsgänge die Verdauungsenzyme in den Darm (Himstedt 1996). Die Sekretion des Pankreassafts erfolgt je nach Nahrungsaufnahme intermittierend. Zwischen den Sekretionsphasen akkumulieren die Zymogengranula in den sekretorischen Zellen. Mit dem Eingang des säuerlichen Nahrungsbreis des Magens wird die Darmmucosa zur Sekretion von Schleim, Enzymen und Sekretin stimuliert. Das Hormon Sekretin wird in den Kapillaren der Mucosa gebildet und zirkuliert zur Bauchspeicheldrüse, um diese zur Sekretion zu stimulieren (Reeder 1964).

Histologie des Pankreas

Das Organ besteht aus einem endokrinen und exokrinen Anteil. Untersuchungen über die Ultrastruktur belegen, dass die Morphologie der sekretorischen Zellen des exokrinen Pankreas grundsätzlich vergleichbar mit der des Säugetierpankreas ist (Slot et al. 1974; Leone et al. 1976). Im Hinblick auf die pankreatischen Enzyme wurden verschiedene Amphibienarten untersucht (Zendzian und Barnard 1967; McGeachin und Welbourne 1971). Das exokrine Pankreas sezerniert beim Teichfrosch (*Rana esculenta*, Ranidae*)* verschiedene Enzyme (Tabelle 30). Die Aktivität von Amylase, Trypsin und Chymotrypsin ist vom Ernährungszustand des Tieres abhängig.

Im nüchternen Zustand ist die Aktivität dieser Enzyme geringer. Ribonuclease- und Lipasewerte scheinen nicht mit dem Ernährungszustand im Zusammenhang zu stehen (Scapin und Lambert-Gardini 1979).
Das Inselorgan ist der endokrine Anteil der Bauchspeicheldrüse. Dieses Organ besitzt drei Zelltypen mit unterschiedlicher spezifischer Granulation. Dazu gehören A-Zellen, die Glucagon bilden, B-Zellen, die Insulin produzieren und D-Zellen, die Somatostatin bilden (Silbernagel und Despopoulos 2003b). Das Inselorgan der Nordkröte (*Bufo boreas,* Bufonidae*)* und des gelbbeinigen Frosches (*Rana boyli,* Ranidae*)* enthält ca. 70-80% B-Zellen sowie 20-30% A-Zellen (Miller 1961). Bei echten Salamandern und Molchen (Salamandridae) existieren A-, B-, und D-Zellen, wobei die B-Zellen den Hauptteil der Langerhans Inseln darstellen und die A- und D-Zellen meist in der Peripherie oder verstreut im exokrinen Pankreas nachweisbar sind (Eppel 1966a). Das Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) weist in den Langerhans Inseln neben den B-Zellen regelmäßig A-Zellen auf. Die A-Zellen befinden sich nachweislich solitär im exokrinen Parenchym, sind untereinander verzahnt oder ihre fingerartigen Ausläufer ragen in den interzellulären Raum. Die A-Zellen besitzen einen ovalen, eiförmigen Nucleus. Dessen Nucleolus (Kernkörperchen) ist exzentrisch lokalisiert und die kugeligen α-Granula weisen eine hohe, gleichmäßige Elektronendichte auf. An einem länglichen schmalen Nucleus mit einem peripher lokalisierten Nucleolus sind die B-Zellen erkennbar. Die reifen β-Granula der B-Zellen enthalten elektronendichte Kristalle. D-Zellen sind nahezu ausschließlich zusammen mit A-Zellen nachweisbar, jedoch sind D-Zellen in ihrer Anzahl deutlich geringer als A-Zellen. Der Nucleus der D-Zellen ist meist gelappt und die Sekretgranula sind kleiner, homogen und weisen eine geringere Elektronendichte auf (Grossner 1967).

Tabelle 30: Aktivität der Pankreasenzyme beim gefütterten und nüchternen Teichfrosch, Rana esculenta (Scapin und Lambert-Gardini 1979).

Enzym	**Gefüttert**		**Nüchtern**	
	in Enzymaktivität/g Gewebemasse			
Ribonuclease	17,8 mg	± 1,37	16,8 mg	± 1,70
Protease	18,8 mg	± 1,50	8,9 mg	± 1,12
Amylase	373,8 µg	± 22,04	229,2 µg	± 16,67
Lipase	191,0 µg	± 11,79	198,3 µg	± 18,57
Trypsin	411,1 µg	± 15,50	213,9 µg	± 13,20
Chymotrypsin	239,5 µg	± 6,64	94,5 µg	± 4,26

2.7.1.13 Leber

Die Leber der Anuren ist meist zweilappig, wohingegen die Leber der Urodelen keine Lobulierung aufweist (Reeder 1964). Bei den Caecilia ist die Leber in eine Vielzahl von hintereinander liegenden Lappen (dachziegelförmig) unterteilt und zieht sich längs durch den größten Teil der Leibeshöhle, wo sie caudal im letzten Körperdrittel endet und sich hinter dem Herzen befindet (Siwe 1937; Himstedt 1996). Das Organ ist die größte Verdauungsdrüse, funktioniert als Speicherorgan für diverse Nährstoffe und bildet die Gallenflüssigkeit, die in der Gallenblase gespeichert wird (Zug et al. 2001). Mit dem Eingang des sauren Speisebreis in das Duodenum fließt die Galle durch den Ductus choledochus (Gallengang) in das kleine Intestinum (Reeder 1964). Für die Aufbereitung von N-haltigen Substanzen zur Exkretion hat die Leber bei aquatischen Amphibien eine untergeordnete Rolle, da Ammoniak durch die Nieren und Kiemen ausgeschieden wird oder frei durch die Haut in die Umgebung diffundiert. Die toxische Wirkung von Ammoniak ist durch das umgebende Milieu (Wasser) für aquatische Spezies gering (Wright 2001a).

Bei terrestrischen Amphibien erfolgt in der Leber durch den Ornithinzyklus ein Umbau von N-Verbindungen zu weniger toxischem Harnstoff. Harnstoff ist nicht so cytotoxisch wie Ammoniak und kann in der Blase gespeichert sowie im Wasser entleert werden (Wright 2001b). Einige Spezies (z.B. *Xenopus laevis*, Pipidae) können, abhängig von der Verfügbarkeit des Wassers, Ammoniak oder Harnstoff bilden (Balinsky et al. 1961). Besteht die Ernährung aus einer erheblichen Menge Insekten, können anure Spezies wie Makifrösche (*Phyllomedusa sauvagii*, Phyllomedusinae) durch die Bildung von Harnsäure Wasser sparen. Die Aktivität der Enzyme (Arginase, Xanthinoxidase, Uricase), die für die Harnsäurebildung nötig sind, wurde in der Leber und Niere nachgewiesen (Shoemaker et al. 1972).

Histologie der Leber

Die Leber des Krallenfroschs (*Xenopus laevis*, Pipidae*)* hat als peritonealen Überzug in der Fossa cardiaca ein einfaches Plattenepithel und an der Ventralfläche des Lobus medius ein Mesothel. Unter der Basalmembran des Mesothels befindet sich die Leberkapsel, die beim adulten Krallenfrosch (*Xenopus laevis,* Pipidae) die komplette Oberfläche des Organs bedeckt und an die Hepatocyten angrenzt. Fünfzehn Zellschichten bilden die Kapsel (perihepatische Schicht) und ziehen bis zu den peripheren Sinusoiden in die Leber hinein. Auf diese Weise sind die peripheren Sinusoide mit der perihepatischen Schicht ausgekleidet. Die perihepatische Schicht besteht aus einer Vielfalt von Zellen. Diese Zellen sind u.a. granuläre Leukocyten, Lymphocyten, Pigmentzellen sowie agranuläre Myelocyten und Fettspeicherzellen (Spornitz 1975a).

Elektronenmikroskopisch weicht die Leber der Amphibien in ihrem Bau stark von dem der Säuger ab, vor allem in der Morphologie der Hepatocyten. Beim Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae) dienen die Hepatocyten primär der Glycogenspeicherung, so dass sich die wenigen Zellorganellen in einem kleinen Bereich komprimiert befinden. Es existiert eine Vielzahl von Zellen in der Leber, die sonst unter spezifischen experimentellen Bedingungen nachweisbar sind, z.B. Hepatocyten mit vermehrten Lipidinklusionen oder stark vermehrtem rauem endoplasmatischen Retikulum. Die hohe Anzahl von abweichenden Hepatocyten wird als Ausdruck eines zyklischen Durchlaufens einzelner Aktivitätsphasen interpretiert. Dabei erfolgt ein vermehrter Glycogenabbau nur während der Vitellogenese (Dotterbildung). Akuter oder chronischer Hunger sowie Kälteadaption beeinflussen geringfügig den Glycogengehalt der Hepatocyten (Spornitz 1975b).

2.7.1.14 Galle

Alle Ordnungen der adulten Amphibien besitzen eine Gallenblase (Oldham-Ott und Gilloteaux 1997). Die Gallenflüssigkeit wird in der Leber gebildet und in der Gallenblase gespeichert. Aus der Gallenblase fließt sie über den Ductus choledochus in den Dünndarm (Reeder 1964). Funktionell dient die Galle (mit ihren Phospholipiden und Gallensalzen) der Fettverdauung, indem sie Lipide emulgiert, das heißt in kleine, für fettspaltende Enzyme (Lipasen) angreifbare Tröpfchen (Micellen) zersetzt. Dieser Prozess wird durch die Methylgruppen ($-CH_2$) der Gallensalze ermöglicht. Sie sind lipophil und bilden das Zentrum der Micellen. Hydroxyl-, Carboxyl- und Sulfatgruppen sind hydrophil, befinden sich in der Peripherie der Micellen und bringen diese in einem wässrigen Medium in Suspension (Haslewood 1964; Reeder 1964). Die Galle ist bei allen Vertebraten für die Exkretion von Fetten (einschließlich Cholesterin) und für den Abbau des Haemoglobins von Bedeutung (Haslewood 1964). Viele verschiedene Steroidmoleküle (Cholesterin, einige Derivate und Vorstufen) zählen zu den Gallensalzen, dennoch ist deren charakteristische Zusammensetzung artspezifisch und die Bildung erfolgt aus dem Cholesterin der Leber (Haslewood 1964; Reeder 1964).

Aufgrund des Ernährungszustandes, der Temperatur oder des endokrinen Status können innerhalb einer Art die Verhältnisse der Komponenten variieren (Reeder 1964). Es existieren drei generelle Typen von Gallensalzen, die bei Amphibien nachgewiesen wurden. Der erste Typ besteht aus Estern, die bei einem biologischen pH-Wert als Ionen vorliegen und durch die Konjugation von Sulfat mit Alkoholen gebildet werden. Vertreter in denen diese chemische Verbindung u.a. vorkommt, sind Kröten, Frösche (*Rana temporaria*, Ranidae) (Haslewood und Wootton 1950; Haslewood 1952a) und Wassersalamander (Okasaki 1944a). Der zweite Typ sind Carboxylhydroxysäuren, die mit Taurin konjugiert sind. Diese liegen im Tier in ionisierter Form vor und sind beim Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*, Ranidae) (Haslewood 1952b) sowie der japanischen Kröte (*Bufo vulgaris japonicus*, Bufonidae) (Hayakawa 1953a; 1953b) nachweisbar. Der dritte Typ besteht aus hydroxylierter Cholsäure, die mit Glycin konjugiert ist. Vertreter für diesen Typus sind u.a. Ochsenfrösche (*Rana catesbeiana*, Ranidae) (Kuroda 1953), Kröten (Shimizu et al. 1953) und Wassersalamander (Okasaki 1944b); (Haslewood 1955).

Histologie der Gallenblase

Bei der japanischen Kröte (*Bufo vulgaris japonicus*, Bufonidae*)* ist die Gallenblase mit einem Zylinderepithel ausgekleidet. Dessen Epithelzellen besitzen einen stabförmigen Nucleus, der sich entweder zentral oder basal befindet. Das supranukleäre Cytoplasma enthält in unterschiedlicher Größe Mucingranula, die sezerniert werden (Yamada 1963). In der Gallenblase des Blauflecken-Querzahnmolchs (*Ambystoma laterale*, Ambystomatidae) ist die Oberfläche der Epithelzellen glatt, mit etwas Mucus bedeckt und weist leichte Wellenformen auf. An den Apikalzellen befinden sich zahlreiche Mikrovilli, die maximal eine Länge von 1 µm aufweisen (Oldham-Ott und Gilloteaux 1997).
Die Arterie der Gallenblase verläuft longitudinal und zweigt sich in nahezu gleichen Intervallen auf. Ein solches gefiedertes Muster weist z.B. die Gallenblase des Ochsenfroschs (*Rana catesbeiana*, Ranidae*)* auf (Gordon 1967).

2.7.2 Motilität des Verdauungstraktes und Chymuspassage

Eine Funktion des Darmes ist der Transport der aufgenommenen Nahrung mit einer adäquaten Frequenz sowie eine entsprechende Exposition der Ingesta gegenüber den Verdauungsenzymen. Diese Funktion wird durch die retrograden und anterograden Kontraktion der glatten Muskelzellen der Darmwand realisiert. Beeinflusst wird die Darmmotilität bei Amphibien wie auch bei den Säugern durch die Präsenz von Futter, autonomen Nerven und Hormonen. Durch die Gehirnnerven erfolgt die Wahrnehmung der Nahrung. Die Registrierung der Nahrung führt zur Änderung der Darmmotilität zwischen einem nüchternen und gefütterten Tier. Nach der Nahrungsaufnahme und dem sensorischen Input (Eingang) zu lokalen (z.B. enterisches Nervensystem) und zentralen Kontrollsystemen werden spezifische Motilitätsmuster ausgelöst. Zu den spezifischen Motilitätsmustern zählen das Schlucken, die Magenentleerung sowie die Peristaltik (Olsson und Holmgren 2001). Bereits ab dem 47. Lebenstag der Krallenfroschlarve (*Xenopus laevis*, Pipidae*)* verschwinden unkoordinierte Kontraktionswellen und koordinierte Wellenmuster persistieren. Deren Geschwindigkeit und Frequenz nimmt mit fortschreitender Entwicklung zu. Das vasoaktive intestinale Peptid (VIP) wirkt inhibitorisch (hemmend) auf die Darmmotilität. Stickstoffmonoxid vermittelt erst in späteren Larvenstadien die Wirkung von VIP (Sundqvist und Holmgren 2006). Neurokinin A, Acetylcholin oder Serotonin wirken excitatorisch (anregend) (Olsson und Holmgren 2001). Bevor die erste exogene Nahrungsaufnahme in den Verdauungstrakt erfolgt, ist dieser vollständig entwickelt (Sundqvist und Holmgren 2006).

Das enterische Nervensystem ist neben Sympathicus und Parasympathicus die dritte unabhängige Untereinheit des autonomen Nervensystems. Im Magen besteht das enterische Nervensystem aus dem Plexus myentericus, der sich zwischen der circulären sowie der longitudinalen Muskelschicht befindet und dem Plexus submucusos, der sich auf der luminalen Seite der circulären Muskelschicht befindet. Bei allen Amphibien und insbesondere beim Seefrosch (*Rana ridibunda*, Ranidae*)* enthält der Plexus submucosus nur Nervenfasern, deren Zellkörper sich im Plexus myentericus befinden. Neben dem intrinsischen Plexus myentericus und submucosus erfolgt eine extrinsische Innervation durch den N. vagus und adrenerge Nerven (Junquera et al. 1998; Kunze und Furness 1999). Die exzitatorische Innervation im Darm erfolgt durch Nn. pelvici, wohingegen die Nn. splanchnici den Darm sowohl exzitatorisch als auch inhibitorisch innervieren (Nilsson 1983).

Die durchschnittliche Passagezeit der Nahrung bei fünf verschiedenen anuren Kaulquappenspezies (*Gastrophryne carolinensis*, Microhylidae; *Acris gryllus*, Hylidae; *Bufo woodhousii*, Bufonidae; *Rana catesbeiana*; *Rana heckscheri*, Ranidae) beträgt etwa 29-101 min bei einer Ernährung mit kommerziellen Kaninchenpellets und bei 22°C (Altig und McDearman 1975). Studien belegen eine Passagedauer bei der Kaulquappe des Ochsenfroschs (*Rana catesbeiana*, Ranidae) von 6 h, die durchschnittliche Retentionszeit beträgt etwa 8-10 h bei einer Wassertemperatur von 29°C (Pryor und Bjorndal 2005).

2.7.2.1 Faeces

Die Defäkation der Amphibien erfolgt in Abhängigkeit der Intensität des Stoffwechsels in kleinen oder großen Abständen (Herter 1930). Wasser und Salze werden aus dem Inhalt des Dickdarms absorbiert. Dadurch erhält der verbleibende Rest eine halbfeste Konsistenz. Die Faeces enthält unverdauliche Materialien wie Chitin, Creatin, Erdpartikel aus dem Darm von Regenwürmern, Pflanzenteile sowie Knochen, die nicht durch die Säuresekretion des Magens decalcifiziert werden (Wright 2001a). Bei adulten Amphibien werden Parasiten, Kommensalen, große Mengen an Bakterien sowie die Kotballen von einer filigranen Hülle umgeben. Diese Hülle ist eine feine Membran, die primär aus Mucus (Schleim) und Zelldetritus besteht und vom Darmepithel abgeschieden wird. Durch die feine Membran wird eine Kontamination der Kloake und der Geschlechtsorgane verhindert (Herter 1930; Reeder 1964). Die Spiralfalten des Dickdarms bewirken, dass der Kot bei Salamandern in eine spiralige Form gepresst wird. Bei anuren Larven wird der Kot in einem kontinuierlichen Faden ausgeschieden, der sich aus der Kloake hervorschiebt und mitunter lang herabhängt. Der Kot ist meist dunkelgrau oder schwarz und bei Kaulquappen, die Algen fressen, grün (Herter 1930).

2.7.3 Resorptionsmechanismen

Die Resorption der Nährstoffe erfolgt bei den Amphibien überwiegend im Dünndarm (Herter 1930). Bei Fröschen (Ranidae) wurde die Aufnahme der Stoffe in Form einer „echten“ Resorption beschrieben, das heißt sie ist polarisiert und der Transport erfolgt vom Darminneren ins Blut (Jordan 1927; Vonk 1941). *In vitro* wurde der Darm von Fröschen mit hypotoner Kochsalz- (NaCl) oder blutisotonischer Glucoselösung gefüllt, die nach 2-3 d resorbiert war (Jordan 1927). Studien *in vivo* überprüften im Darm die Resorption von Glucose sowie die Resorption anderer Monosaccharide. Galactose und Glucose wurden relativ schnell absorbiert, Fructose und Arabinose mit einer geringeren Geschwindigkeit (Westenbrink und Gratama 1937). Der Energieaufwand während der Absorption der Nährstoffe wird durch den zunehmenden Sauerstoffverbrauch der Darmwand belegt. In einer Reihe von detaillierten Experimenten wurden *in vivo* 5%ige Lösungen von Mannose, Glucose und Peptonen in den Magen von Fröschen pipettiert und der Sauerstoffverbrauch in den Darmabschnitten über 24 h verfolgt. Innerhalb der ersten 3 h stieg der Sauerstoffverbrauch stark an. Für die Aufnahme von Glucose und Peptonen wurde mehr Energie benötigt als für Mannose (Abbildung 12). Die initiale Aufnahme von Glucose und Peptonen verlief schnell, wobei die Glucoseabsorption schneller beendet war als die Absorption der Peptone.
Im Verlauf dieser Experimente wurde deutlich, dass sich der respiratorische Quotient (RQ) bei Gabe von Mannose nicht änderte. Bei der Absorption von Glucose und Peptonen fiel dieser jedoch in den ersten 3 Stunden stark ab und erreichte langsam wieder den Ausgangspunkt (Abbildung 13). Da für den Fettstoffwechsel niedrige RQ-Werte typisch sind, wurde angenommen, dass bei der Glucose- und Peptonabsorption fettähnliche Substanzen in den Darmzellen metabolisiert werden (Weel 1938). Ein hohes Defizit an Sauerstoff resultierte in einer verminderten Absorptionsrate von Glucose und Galactose bei den Raniden. Xylose und Fructose waren davon jedoch unbeeinträchtigt (Cordier und Worbe 1955).

Fettsäuren wurden entgegen eines Konzentrationsgradienten absorbiert. Wenn Glucose fehlte, reduzierte sich die Absorptionsrate. Sauerstoff wurde auch als essentiell für diesen Prozess beschrieben (Frazer 1947).

Der Transport der Aminosäuren aus dem Darmlumen erfolgt offenbar in mehreren Schritten. Zunächst muss das Substrat die mucöse Zellmembran überwinden, um dann über den Bürstensaum in die Epithelzelle transportiert zu werden. In der basolateralen Membran der Epithelzellen des Darms wurden für Aminosäuren zwei Transportsysteme beschrieben. Beim Leopardfrosch (*Rana pipiens*, Ranidae) wurden die Aminosäuren Leucin und Methionin durch ein L-Typ spezifisches System transportiert (Cheeseman 1981a). Seefrösche (*Rana ridibunda*, Ranidae) weisen offenbar ein Transportsystem für 2-Aminoisobuttersäure auf, dessen Transportmechanismus im Zusammenhang mit dem L-Typ spezifischen System diskutiert wird (Boyd und Perring 1982). Zwischen den Aminosäuren existieren beim Leopardfrosch (*Rana pipiens*, Ranidae) Wechselwirkungen. Der Transport von Lysin wurde durch luminales Ornithin und Arginin gehemmt, während Citrullin, Cystin und Histidin nachweislich keinen Effekt hatten. Durch luminales Leucin und Alanin wurde die Aufnahme von Lysin aus dem Lumen beschleunigt (Cheeseman 1981b; 1983). Aufgrund der geringen Transportkapazität an der basolateralen Membran und der daraus resultierenden geringen Absorptionsrate von Lysin im Beisein von Ornithin und Arginin wird angenommen, dass auch Ornithin und Arginin durch dieses System transportiert werden (Cheeseman 1983).

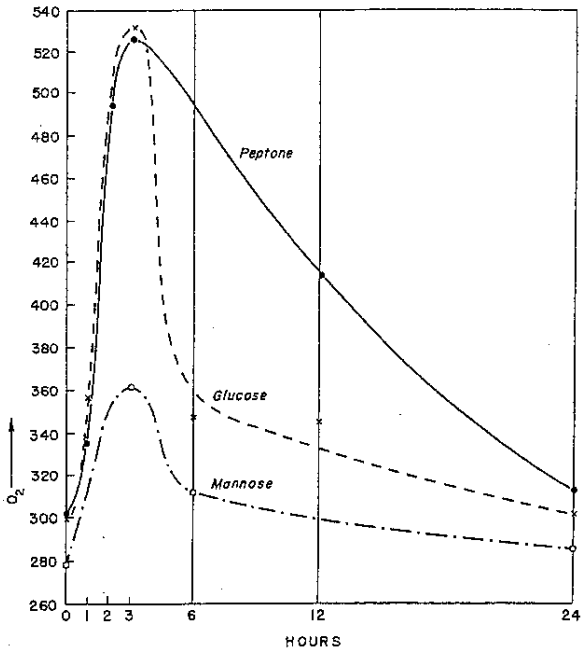


Abbildung 12: Sauerstoffverbrauch des intestinalen Gewebes während der aktiven Absorption von Nährstoffen. Ordinate: Sauerstoffverbrauch in ml pro g Trockengewebe pro Viertelstunde. Abzisse: Zeit in h nach der Fütterung (Weel 1938) (Copyright © mit freundlicher Genehmigung von Springer Science und Business Media).

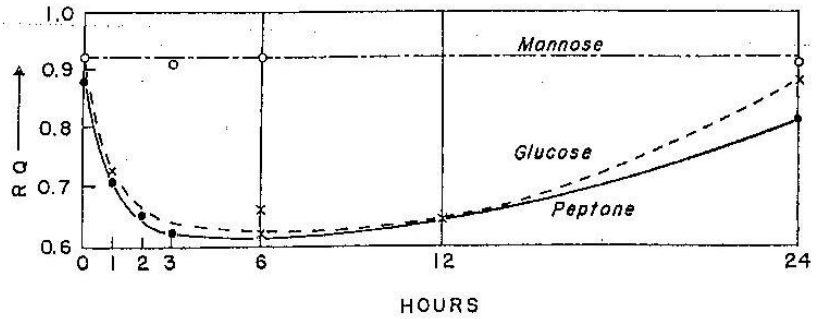


Abbildung 13: Änderung des respiratorischen Quotienten (RQ) des intestinalen Gewebes während der aktiven Absorption von Nährstoffen. Ordinate: respiratorischer Quotient. Abzisse: Zeit in h nach der Fütterung (Weel 1938) (Copyright © mit freundlicher Genehmigung von Springer Science und Business Media).

2.7.4 Mikrobiologie des Verdauungstraktes

Studien über die Mikrobiota des Verdauungstraktes sind in geringem Umfang durchgeführt worden. Eine Vielzahl von Studien berichtete jedoch über die Mikroflora des Darms von anuren Kaulquappen und setzte den Schwerpunkt auf einen einzelligen Organismus, der als Hefe, *Candida humicola* (Steinwascher 1979), oder als einzellige unpigmentierte, heterotrophe Alge, *Prototheca*, bezeichnet wird (Beebee 1991). Eine geringe Konzentration an Einzellern war bei Kaulquappen mit einer höheren Wachstumrate verbunden, während eine hohe Konzentration an Einzellern zu einem langsameren Wachstum führte. Möglicherweise wurde das Wachstum dadurch gehemmt, dass die Einzeller Nahrungskonkurrenten darstellen (Steinwascher 1979). Aufgrund der Nahrungskonkurrenz zu großen Kaulquappen neigen kleine Kaulquappen verstärkt zu Koprophagie. Dadurch reichern sich die Einzeller im Darm an (Beebee 1991).

Die Kaulquappen der Pantherkröte (*Bufo regularis*, Bufonidae), die protozoenhaltigen Schlamm und protozoenfreien Schlamm fraßen, wiesen in der Entwicklung keine Unterschiede auf. Protozoen scheinen demnach weder für das Wachstum noch für die Entwicklung nötig zu sein (Nathan und James 1972).

Im Dickdarm von Kaulquappen waren relativ hohe Konzentrationen kurzkettiger Fettsäuren messbar und deuten auf eine aktive mikrobielle Fermentation in diesem Abschnitt des Verdauungstraktes hin (Tabelle 31). Das molare Verhältnis der prädominanten kurzkettigen Fettsäuren (Acetat : Propionat : Butyrat) im Colon lag bei 56 : 31 : 13. Bei *in vitro* Fermentationstudien wurde abgeschätzt, dass durch die mikrobielle Fermentation im Dickdarm 20% des täglichen Energiebedarfs bei einer Kaulquappe mit 3 g Körpermasse abgedeckt werden (Pryor und Bjorndal 2005). Bisher ist über die mikrobielle Fermentation bei herbivoren Amphibienlarven relativ wenig bekannt. Im Dickdarm adulter Amphibien existieren günstige Bedingungen für die Retention der Ingesta und die Vermehrung von Mikroben (Stevens und Hume 2002). Bei Leopardfröschen (*Rana pipiens*, Ranidae) wurden im Dickdarm vorwiegend anaerobe Bakterien beschrieben, z.B. gram-positive Clostridien und gram-negative Bacteroides und Fusobacterien (Tabelle 32) (Banas et al. 1988a). Die Anzahl und Art der Mikroorganismen im Dickdarm ist abhängig von der Körpertemperatur des Tieres (Gossling et al. 1982a). Nach Abkühlung oder während des Winterschlafs erfolgt eine signifikante Abnahme der Bakterienanzahl und –vielfalt. Beträgt die Körpertemperatur des Wirts (Leopardfrosch) 4°C, können sich die Mikroorganismen an die niedrige Temperatur anpassen (Gossling et al. 1982b). Bei Leopardfröschen (*Rana pipiens*, Ranidae), die sich nicht im Winterschlaf befinden, dominierten Enterobakterien und bei Winterschläfern Pseudomonaden. Für Frösche sind viele Pseudomonasarten pathogen und können im Winterschlaf eine potentielle Infektionsquelle sein (Banas et al. 1988a). Eine Opsonierung (Markierung) von Bakterien durch präformierte Antikörper wird als einer der Mechanismen diskutiert, die zur Reduzierung der intestinalen Flora bei Leopardfröschen in Winterruhe führen (Banas et al. 1988b).

Tabelle 31: Konzentration der SCFAs und pH-Wert im Gastrointestinaltrakt der Ochsenfrosch-Kaulquappen, Rana catesbeiana (Pryor und Bjorndal 2005).

		SCFA- Konzentration	
Spezies, Darmabschnitt	**pH-Wert**	**µmol/g TS**	**mmol/l**
Rana catesbeiana, Kaulquappe			
Drüsenmagen	3,0 - 4,5	7 - 11	0,9
anteriorer Dünndarm	5,5 - 6,5	13 - 57	3,5
posteriorer Dünndarm	7,5 - 8,5	30 - 147	7,6
Colon	6,5 - 7,5	179 - 330	18,6
Rectum	6,0 - 6,5	16 - 52	3,8

TS: Trockensubstanz

Tabelle 32: Charakterisierung der Mikrobiota aus dem Dickdarm von Rana pipiens (Banas et al. 1988a).

	% von Isolaten, die bei 25°C wachsen				**% von Isolaten, die bei 4°C wachsen**			
	Nicht-Winterschläfer		**Winterschläfer**		**Nicht-Winterschläfer**		**Winterschläfer**	
	T. mucosa (84)[a]	**Darminhalt (82)**	**T. mucosa (138)**	**Darminhalt (147)**	**T. mucosa (74)**	**Darminhalt (57)**	**T. mucosa (140)**	**Darminhalt (157)**
Anaerob								
Clostridium, Eubacterium, Bifidobacterium	51,1	40,2	25,3	24,4	29,5	12,2	8,0	7,8
Propionibacterium	3,5	2,2	-	-	-	-	-	-
Bacteroides, Fusobacterium	25,2	22,4	16,3	10,8	1,1	-	6,5	3,0
Peptococcus, Peptostreptococcus, Ruminococcus	3,5	-	-	-	-	-	-	-
Wolinella	2,4	-	5,7	1,1	-	-	-	-
Fakultativ anaerob								
Bacillus	-	1,4	2	7,9	2,2	11,8	7,8	6,9
Streptococcus, Enterococcus	4,8	10,7	-	-	25,1	19,4	-	-
Corynebacterium	2,6	-	-	1,1	-	1,1	-	-
Coliform-*Vibrio* Gruppen								
Indol (+), Äsculin (+)	3,6	8,3	13,9	15,6	22,9	34,6	12,9	17,3
Indol (+), Äsculin (-)	1,3	-	1,3	3,3	7,7	15,9	6,3	6,2
Indol (-), Äsculin (+)	1,3	7,7	0,7	1,2	4,3	3,6	0,6	-
Indol (-), Äsculin (-)	-	2,4	0,7	3,8	-	1,1	1,2	3,7
Pseudomonas[b]	1,3	-	31,6	27,7	1,1	-	55,6	52,6
Flavobacterium, Azetobacter	-	4,8	0,7	1,7	7,2	-	-	1,7
Lactobacillus	-	-	2,0	1,1	-	-	-	0,6

[a] prozentualer Anteil der Gesamtzahl der Isolate in Klammern

[b] Werte für Pseudomonaden in Nicht-Winterschläfern und Winterschläfern waren signifikant unterschiedlich

2.8 Energie und Nährstoffe; Stoffwechsel und Bedarf der Amphibien

2.8.1 Energiebedarf von Amphibien

2.8.1.1 Grundumsatz

Bei exothermen Tieren ist der Grundumsatz die geringste Stoffwechselrate, die bei einer bestimmten Temperatur in einem inaktiven, nicht reproduktiven und postabsorptiven Organismus gemessen wird (McNab 2002). Der Grundumsatz setzt sich zusammen aus dem Energieaufwand für die Erhaltung des Organismus und des mitochondrialen Protonengradienten (H^+), dem Proteinumsatz, dem Ionentransport, die Hormonbildung, die Blutzirkulation sowie die Ventilation (Hulbert und Else 1981; Bennett 1988; Rolfe und Brown 1997; Hulbert 2000). Innerhalb einer Population werden die Schwankungen des Grundumsatzes durch die Vielfalt der Umweltbedingungen aufrechterhalten. Individuen, denen geringe Ressourcen zur Verfügung stehen, weisen einen geringeren Grundumsatz auf als Individuen, die über reichhaltige Ressourcen verfügen (Bateson et al. 2004). Temperatur und Körpermasse weisen den größten Einfluss auf (Gatten et al. 1992). Durch die gemessene Kohlendioxidproduktion postabsorptiver Leopardfrösche (*Rana pipiens*, Ranidae) bei 22°C beträgt der durchschnittliche Grundumsatz 1,65 ml CO_2/h. Der Grundumsatz des Axolotls (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) und des Krallenfroschs (*Xenopus laevis*, Pipidae) sind Tabelle 33 zu entnehmen. Mit zunehmender Körpermasse steigt die Stoffwechselrate. Zwischen dem relativen Mitochondriengehalt in der Leber, der Thyroxinkonzentration im Serum und dem Nierengewicht besteht ein signifikantes Verhältnis zum Grundumsatz. Ein niedriger Grundumsatz korreliert mit einer kleinen Organgröße, geringer Thyroxinkonzentration (T4) und einem geringeren Mitochondriengehalt (Steyermark et al. 2005). Bei Anuren, die Sommerschlaf halten, ist der Grundumsatz signifikant geringer als bei Tieren, die keinen Sommerschlaf halten. Bei sommerschlafhaltenden Spezies wird während der Fütterung die Kapazität für die intestinale Nährstoffaufnahme (L-Leucin, L-Prolin und D-Glucose) auf das 6-10 fache erhöht und es erfolgen signifikante morphologische Veränderungen im Verdauungstrakt (Secor 2005).

Tabelle 33: Sauerstoffverbrauch von adulten Amphibien (Grundumsatz).

Spezies	Temp. in °C	Vo_2 in ml/h	Körper-masse in g	Vo_2 in ml/g/h	Autoren
Axolotl (*Ambystoma mexicanum*)	10	-	-	0,041	Lenfant et al. (1970)
	20	0,96	43,7	0,022	Gahlenbeck und Bartels (1970)
		-	-	0,096	Lenfant et al. (1970)
	22	0,32	21,3	0,015	Gahlenbeck und Bartels (1970)
	30	-	-	0,118	Lenfant et al. (1970)
Krallenfrosch (*Xenopus laevis*)	15	1,68	30,0	0,056	Hutchinson und Miller (1979)
		1,91	33,3	0,056	Tsugawa (1982)
	17	4,228	67,0	0,063	Jones (1967)
	17,3	3,834	67,3	0,057	Charles (1931)
	18	1,79	22,1	0,081	Hillman und Withers (1981)
	20	4,5	100,0	0,045	Emilio und Shelton (1974)
		2,53	55,0	0,045	Merkle und Hanke (1988a)
		3,835	139,0	0,028	Shield und Bentley (1973)
	22	5,599	122,0	0,046	Bentley und Shield (1973)
	25	3,526	41,0	0,086	Emilio und Shelton (1980)
		3,824	23,9	0,160	Hillman (1978)
		1,605	28,4	0,057	Tsugawa (1982)
		3,222	33,3	0,097	Hutchinson und Miller (1979)

Vo_2: Menge des Sauerstoffverbrauchs in Volumen

2.8.1.2 Energiestoffwechsel

Bei normalen Aktivitäten erfolgt die Energieproduktion bei exothermen Tieren primär auf aerobem Wege, während der Energiebedarf bei hohen Aktivitäten durch den anaeroben Stoffwechsel gedeckt wird (Bennett und Licht 1972). Der aerobe Stoffwechsel wird durch den Sauerstoffverbrauch gemessen und die Lactatbildung gilt als Index für die anaerobe Energiegewinnung. Frösche (Ranidae, Hylidae) nutzen für die Fluchtbedingungen die anaerobe Glycolyse. Sie ermüden schnell und bilden im Muskelgewebe hohe Lactatmengen. Diese Amphibien weisen einen geringen aeroben Wirkungsbereich auf und können während starker physischer Anspannung kollabieren. Die Nachhaltigkeit der anaeroben Aktivität ist kurz und dauert meist weniger als 2 min (Bennett und Licht 1973; Seymour 1973a; Bennett und Licht 1974). Andere Amphibien wie Kröten (*Bufo boreas*, Bufonidae) weisen einen hohen aeroben Wirkungsbereich auf und können sich dadurch kontinuierlicher fortbewegen. Anhand dessen ist eine enge Korrelation zwischen der Jagdtechnik von Amphibien und dem aeroben Wirkungsbereich erkennbar. Räuber (Ranidae, Leptodactylidae), die „sitzen und warten“, weisen einen geringen aeroben Wirkungsbereich auf, während aktive Räuber (Bufonidae) einen hohen aeroben Bereich aufweisen (Bennett und Licht 1974). Von Kröten (*Scaphiopus hammondii*, Scaphiopodidae) wird bei üblichen Verhaltensweisen (wie dem Graben, Wühlen) der anaerobe Stoffwechsel vermieden (Seymour 1973a). Bei Glycolyse steigt die Konzentration von Lactat im Muskelgewebe an, wohingegen Succinat, Pyruvat und andere Metaboliten relativ unbeeinflusst sind. Säuger oxidieren bis zu 95% des Lactats, Kröten weniger als 10%. Die Exkretion von Lactat ist bei Amphibien limitiert. Steigende Lactatwerte im Blut führen zu einem erhöhten CO_2-Fluss und zu einer gesteigerten Ventilation. Nach Gatten et al. (1992) sollte für die Beurteilung der Lactatmenge der gesamte Bewegungsablauf berücksichtigt werden.

2.8.1.3 Metabolismus

Der Metabolismus wird besonders durch die Hungerperioden in den Wintermonaten oder Trockenperioden beeinflusst. Frösche wie der Teichfrosch (*Rana esculenta*, Ranidae) können bis zu 18 Monate hungern. Ihre Körpermasse vermindert sich in dieser Zeit um 30%. Während der Hungerperiode verliert die Leber bis zu 70% Gewicht und das Herzgewicht wird reduziert. Das Muskelgewicht sinkt, ebenso der Protein- und Glycogengehalt sowie die Blutglucose (Grably und Piery 1981). Beim Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae) sind Hungerzeiten von 18-24 Monaten möglich, wobei der Verdauungstrakt vermutlich in der Funktion unbeeinträchtigt bleibt. Eine Hungerphase von 12 Monaten bewirkte einen Gewichtsverlust von 35% bei männlichen und von 45% bei weiblichen Tieren. Die Hungerperiode kann anhand experimenteller Analysen in zwei Phasen unterteilt werden. In der ersten Phase erfolgt bei weiblichen Fröschen eine Senkung des Sauerstoffverbrauchs. Die Stickstoffexkretion und der Harnstoff- sowie der Lactatgehalt im Plasma sinken. Es erfolgt eine Erhöhung der Lipidmobilisation und damit ein Anstieg der Gesamtlipide im Plasma. Die zweite Phase ist durch den Abfall und einen folgenden Anstieg des Proteinmetabolismus gekennzeichnet. Eine Zunahme der Stickstoffexkretion und des Harnstoffs im Plasma sowie die sinkende Proteinkonzentration im Plasma belegen einen gesteigerten Proteinkatabolismus. Während dieser Phase sinkt auch die Glucosekonzentration im Plasma (Merkle und Hanke 1988a). Nach 6 Monaten verschwinden die Fettdepots hungernder Tiere. Das Glycogen von Leber, Ovarien und Muskeln wird abgebaut. Die Proteinkonzentration nimmt in der Leber zu und in den Muskeln ab. Hungern bewirkt eine Zunahme des Wassergehaltes im gesamten Organismus und verschiedenen Organen (z.B. Leber, Herz) (Merkle und Hanke 1988b). Die metabolische Antwort auf einen anhaltenden Nahrungsentzug ist beim Pyrenäen-Gebirgsmolch (*Euproctus asper*, Salamandridae) eine unmittelbare, lineare Abnahme aller Energiereserven. Olme (*Proteus anguinus*, Proteidae) weisen Perioden des Glycogen-, Lipid- und des Proteinkatabolismus auf. Dies gelingt durch die reduzierte Stoffwechselrate und eine verminderte Aktivität der in Höhlengewässern lebenden Amphibien (Hervant et al. 2001). Eine physiologische Steigerung des Stoffwechsels ist durch kalorimetrische Messungen während des jährlichen Wachstumszyklus von juvenilen Seefröschen (*Rana ridibunda*, Ranidae) nachweisbar (Herold et al. 1985).

2.8.2 Proteine und Aminosäuren

Die kontrollierte Haltung von Fröschen zu Versuchszwecken erfordert standardisierte Umweltbedingungen, angepasste Futterformen sowie eine adäquate Zusammensetzung der Nahrung. Der Proteinanteil muß den Bedarf an essentiellen Aminosäuren und nichtessentiellen Stickstoffverbindungen für Synthesezwecke decken (Martinez et al. 1993). Da die meisten Kaulquappen herbivor sind und erst nach der Metamorphose eine carnivore Lebensweise entwickeln, unterscheidet sich der Bedarf von dem adulter Tiere (Lewbart und Stoskopf 2002). Für die Larven des iberischen Wasserfroschs (*Rana perezi*, Ranidae) beträgt der empfohlene Proteingehalt mindestens 39% (Tabelle 34). Die tägliche Futteraufnahme war in einer entsprechenden Untersuchung mit zunehmendem Proteingehalt in den ersten 2 und 4 Wochen eher reduziert (Martinez et al. 1993). Die Larven des Krallenfroschs (*Xenopus laevis*, Pipidae) wiesen die größte Körpermassenzunahme bei einem Rohproteingehalt von 60,7% auf (Brown und Rosati 1997). Weitere Studien zur Ermittlung des Proteinbedarfs bei larvalen Anuren zeigten, dass Wachstum und die Körpermasse keine adäquaten Parameter sind (Carmona-Osalde et al. 1996). Unter optimalen Fütterungsbedingungen wachsen Larven schneller und das Larvenstadium bis zur Metamorphose verkürzt sich (Martinez et al. 1994).

Die gesteigerte Frequenz zur Metamorphose beim amerikanischen Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*, Ranidae) stand in direktem Verhältnis zum Nahrungsprotein. Der empfohlene Proteingehalt betrug 44,6% Rohprotein (Carmona-Osalde et al. 1996). Adulte Amphibien sind mit wenigen Ausnahmen insektivor und sollten nach vorliegenden Empfehlungen maximal 50% Protein (in der Nahrung) erhalten (Wright und Whitaker 2001d; Lewbart und Stoskopf 2002). Auf Basis der metabolischen Energie erfolgten Angaben von 30-60% Protein (Donoghue 1996; 1998). Im Folgenden werden die Proteingehalte einiger Futtertiere aufgeführt (Tabelle 35). Beim Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae) führt eine Erniedrigung der Körpertemperatur zur Reduktion des Proteinstoffwechsels. Dabei ist Albumin stärker betroffen als Globulin. Nach Senkung der Körpertemperatur ist ein Abfall der Gammaglobulinsynthese und damit der Antikörperproduktion messbar (Rees et al. 1963). Ähnliche Effekte wurden durch Fasten und Füttern beim Teichfrosch (*Rana esculenta*, Ranidae) erzielt. Durch Messungen der Leucinaufnahme in die Proteine der Hauptzellen (Pepsinogen-bildenden Zellen) war 2 h nach der Fütterung eine maximale Inkorporationsrate nachweisbar. Im Oesophagus nüchterner Frösche waren ausschließlich Monoribosomen und Dimere präsent, während nach der Fütterung polyribosomale Aggregate isoliert wurden. Die Fütterung stimulierte die Proteinsynthese in den Hauptzellen (van Venrooij et al. 1973).

Tabelle 34: Körpermasse, Wachstum und Futterverwertung von Rana perezi bei der Fütterung von Rationen mit unterschiedlichen Proteingehalten (Martinez et al. 1993).

	Proteingehalt im Futter			
	A: 28%	**B: 33,5%**	**C: 39%**	**D: 45,5%**
Körpermasse (g)				
2. Woche	0,283	0,251	0,344	0,331
4. Woche	0,625	0,751	1,025	0,968
6. Woche	1,154	1,377	1,349	1,633
42. Tag	1,03	1,11	1,26	1,35
Körpermassen-zunahme/d (g)				
2. Woche	0,019	0,017	0,024	0,023
4. Woche	0,024	0,036	0,049	0,045
6. Woche	0,038	0,045	0,023	0,047
Spezifische Wachstumsrate (% KM/d)	10,3	10,8	10,7	11,2
Futteraufnahme/d (% KM)				
2. Woche	4,47	4,15	2,95	3,50
4. Woche	4,39	2,73	2,57	1,91
6. Woche	6,92	6,03	6,70	5,04
Futteraufnahme/d (g)	0,040	0,037	0,042	0,037
Proteinaufnahme/d (g TS)	0,011	0,012	0,016	0,017
Futterverwertung	1,47	1,17	1,33	0,97
Protein-Effizienz-Verhältnis	2,42	2,64	1,94	2,25
Larvale Phase (Wochen)	7,3	6,7	6,4	6,4

Tabelle 35: Proteingehalte von invertebraten und vertebraten Futtertieren (Jorgensen 1988; Dierenfeld et al. 2002).

Spezies	**Trockensubstanz in %**	**Rohprotein in % (TS)**
Mehlwurm		
(Larve von *Tenebrio molitor*)	-	19,2 (uS)
Zuchtmaus		
(*Mus musculus f. dom.*)		
Mäusebaby (<3 g)	19,1	64,2
Jungtier (3-10 g)	18,2	44,2
Ratte		
(*Rattus norvegicus f.dom.)*		
Rattenbaby (<10 g)	20,8	57,9

uS: ursprüngliche Substanz

2.8.3 Lipide und Fettsäuren

Trotz zahlreicher Studien über den Lipidmetabolismus von Säugern ist relativ wenig über den intermediären Lipidstoffwechsel von Amphibien bekannt (Kennedy 1957; Stumpf 1960). Es wird davon ausgegangen, dass ein Hauptteil der Reaktionen im Lipidmetabolismus der Säuger auch bei den Amphibien erfolgt. Die jeweiligen Besonderheiten werden im Folgenden aufgeführt. Lipide, insbesondere Triglyceride, sind die Hauptenergiequelle. Das im Fettkatabolismus freigesetzte metabolische Wasser ist von besonderer Bedeutung bei ruhenden Amphibien in Trockengebieten (Fritzpatrick 1976). Bei Amphibien erfolgt die Lipidspeicherung in der Leber, den Muskeln, den Gonaden, dem Schwanz und im Corpus adiposum (Fettkörper). Das Corpus adiposum der Amphibien ist besonders reich an Lipiden (Brown 1964). Bei Fröschen variiert die Form des Corpus adiposum von einem orangefarbenen strangartigen Gewebe bis hin zu einem cremefarbenen Lobus (Morton und Rosen 1949). Das Corpus adiposum ist paarig angelegt und befindet sich bei Anuren am anterioren Ende der Genitalorgane. Bei Urodelen befindet sich das Corpus adiposum parallel zu den Nieren (Adams und Rae 1929). Das Fettspeicherorgan vom Alpen-Kammmolch (*Triturus carnifex*, Salamandridae) enthält etwa 55-62% Lipide (Tabelle 36) und beim Tigersalamander (*Ambystoma trigrinum*, Ambystomatidae) nahezu 100% Lipide (Collins et al. 1953a; Rose und Lewis 1968). Diese bestehen bei poikilothermen Tieren primär aus Triglyceriden (Sheridan 1994), langkettigen Fettsäuren, Steroiden und Phosholipiden. Die Fettsäuren bestehen aus Laurin-, Myristin-, Palmitin-, Palmitolein-, Stearin-, Öl-, Linol- und Arachinsäure (Rose und Lewis 1968). Jahreszeiten, Temperatur und Hungerperioden hatten einen Einfluss auf die Fettsäuremuster sowie auf das freie Glycerol im Plasma vom Grasfrosch (*Rana temporia*, Ranidae) und der Erdkröte (*Bufo bufo*, Bufonidae) (Harri 1975).
Im Herbst ist das Corpus adiposum maximal entwickelt. Die Lipide werden im Winter als Energiequelle genutzt und somit nimmt der Lipidanteil schrittweise ab. Es folgt eine rasche und weitere Depletion des Fettkörpers während der Laichzeit. Nach der Fortpflanzungszeit reduzieren sich die gespeicherten Lipide im Frühjahr und Frühsommer auf ein Minimum (Fritzpatrick 1976). Bei Fröschen konnte im Frühling ein Ausstrom von Fett aus den Muskeln über das Blut in Form einer Lipurie festgestellt werden (Athanasiu und Dragoiu 1910).
Die Aktivität der Keimdrüsen hängt offenbar vom Status des Fettkörpers ab, da durch das chirurgische Entfernen eines Corpus adiposum das Ovar auf der unilateralen Seite kleiner blieb als das Ovar der contralateralen Seite und bei männlichen Tieren eine Degeneration der Hoden erfolgte (Adams und Rae 1929; Morton und Rosen 1949). Der Lipidgehalt in der Leber nimmt vor dem Fortpflanzungszeitraum zu. Es wird vermutet, dass die Leber eher dem Lipidmetabolismus (Synthese, Katabolismus) als der Speicherung dient (Bush 1963; Rose 1967).

Im Tierkörper sind bei Urodelen die Lipide posterior des Beckens eingelagert und können sich bis in den Schwanz ausdehnen. Viele der gonadalen Lipide sind in den Gameten gespeichert, das Ovar vom Allegheny-Bachsalamander (*Desmognathus ochrophaeus*, Plethodontidae) enthielt bis zu 42% Lipide (Fritzpatrick 1973). Durch Respirationsmessungen wurde deutlich, dass Krötenfrösche wie der männliche Südliche Schaufelfuß *(Scaphiopus couchii*, Pelobatidae) etwa 800 mg Fett während des 10 monatigen Winterschlafs verbrauchen. Weibliche Kröten leiten in diesem Zeitraum das Fett ihres Fettkörpers oder des Körperfetts zum Ovar und nutzen das restliche Fett für den Erhaltungsstoffwechsel (Seymour 1973b). Das Körperfett des Allegheny-Bachsalamanders (*Desmognathus ochrophaeus*, Plethodontidae) veränderte sich während der Winterruhe lediglich in der relativen Verteilung, nicht in der Quantität. Es erfolgte eine Verteilung von Fett des Corpus adiposum und des Körpers in das Ovar. Respirationsmessungen beim weiblichen Allegheny-Bachsalamander (*Desmognathus ochrophaeus*, Plethodontidae) ergaben ein Energieäquivalent von maximal 38 mg Fett (ca. 1,432 kJ) für die Erhaltung während eines 5-6 monatigen Winterschlafs (Fritzpatrick 1973; 1976). Bei Fröschen und Kröten steigt der Plasmaspiegel langkettiger Fettsäuren im Frühling während der Laichzeit und im Herbst an (Harri 1975). Dies ist vermutlich auf eine erhöhte Lipidmobilisation aus der Leber zurückzuführen, da eine gesteigerte Aktivität der Lipase-Esterase nachgewiesen wurde. Innerhalb der Corpora adiposa war die Aktivität der Lipase-Esterase ebenfalls erhöht. Der Plasmaspiegel langkettiger Fettsäuren resultiert aus einer gesteigerten Lipolyse der Corpora adiposa (Pasanen und Koskela 1974). Bei Kröten war der Plasmaspiegel des freien Glycerols etwa doppelt so hoch wie der von Fröschen. Die Aktivität der Lipase-Esterase verdeutlicht bei Kröten eine höhere lipolytische Kapazität (Harri 1975). Das im Plasma befindliche Glycerol wird durch die Hydrolyse von Trigyceriden gebildet. Glycerol tendiert dazu, als Endprodukt zu akkumulieren und spiegelt die Rate der aufgeschlossenen Triglyceride wider (Vaughan 1962). Die Menge der Glucose im Plasma ist ausgesprochen gering (Smith 1950; Hermansen und Jorgensen 1969). Für Kröten sind Fettsäuren als metabolisches Energiesubstrat demnach von größerer Bedeutung, während Frösche offenbar mehr Glucose metabolisieren.
Der Plasmaspiegel der kurzkettigen Fettsäuren und des freien Glycerols sowie die Aktivität der Lipase-Esterase in Leber und Fettkörper waren bei warm-akklimatisierten Fröschen geringer als bei kalt-akklimatisierten Tieren (Harri 1975). Dies belegt eine Reduktion des Lipidstoffwechsels bei warm-akklimatisierten Tieren (Harri et al. 1972).

Die Regulation des Lipidstoffwechsels erfolgt u.a. durch pancreatische Hormone (Sheridan 1994). Eine Pancreatektomie bei verschiedenen Amphibienarten bewirkt eine Erhöhung des Blutzuckers sowie die von Ketonkörpern (Penhos und Ramey 1973). Durch die Injektion von bovinem Insulin bei kalt-akklimatisierten Fröschen (5°C) sank der Plasmaspiegel der Fettsäuren über 180 min. Bei warm-akklimatisierten Fröschen (25°C) war kein Effekt durch die Insulingabe nachweisbar. *In vivo* scheint Glucagon keinen Einfluss auf den Plasmaspiegel der Fettsäuren zu haben (Harri und Puuska 1973), jedoch bewirkte *in vitro* die Perfusion der Krötenleber mit Glucagon die Bildung von Ketonkörpern (Penhos et al. 1967). Über die Wirkungsweise von Somatostatin oder pancreatische Peptide bei Amphibien existieren keine Informationen (Sheridan 1994). Eine Hypophysektomie bei der Erdköte (*Bufo bufo*, Bufonidae) verringerte die Lipiddepletion des Corpus adiposum während des Hungerns (Eppel et al. 1966b). Thyroxin reduzierte bei kalt-akklimatisierten Fröschen den Plasmaspiegel der Fettsäuren und erreichte nach 30 min den maximalen Effekt. Durch eine Temperaturerhöhung auf 25°C (Körpertemperatur) wurde die Wirkung von Thyroxin aufgehoben. Catecholamine wie Isoprenalin (Adrenalinanaloga) senkten ebenfalls den Plasmaspiegel der Fettsäuren (Harri und Puuska 1973). Nach Abschätzung von anderen Tierarten wurden 45% Fett für carnivore Amphibien empfohlen.

Die Grillen (*Acheta domestica)* weisen einen Fettgehalt von 44% auf (Wright und Whitaker 2001d). Fettgehalte diverser Futtertiere sind im Folgenden in Tabelle 37 zusammengefasst.

Tabelle 36: Fettgehalt der Organe von Molchen, Triturus carnifex (Collins et al. 1953a).

Organ	**Organmasse in g**	**Fett in % (uS)**
Leber	34,70	2,49
Fettkörper (männlich)	1,83	62,20
Fettkörper (weiblich)	1,38	55,60
Ovarien	7,10	2,63
Hoden	4,72	2,53
Milz	2,44	0,42
Verdauungstrakt	79,50	3,26
Tierkörper	73,00	0,96

Tabelle 37: Fettgehalte von invertebraten (Barker et al. 1998) und vertebraten Futtertieren (Dierenfeld et al. 2002).

Tierart	**Fettgehalt in %**
Mehlwurm (Larve von *Tenebrio molitor*)	31,1 ± 3,9
Zophobas-Larven *(Zophobas morio)*	40,8 ± 2,3
adulte Heimchen *(Acheta domestica)*	22,8 ± 1,5
junge Heimchen *(Acheta domestica)*	9,8 ± 1,4
Larven der großen Wachsmotte ("Wachsmaden", *Galleria mellonella*)	51,4 ± 5,4
Fruchtfliege *(Drosophila melanogaster)*	17,9 ± 3,0
Regenwürmer *(Lumbricus terrestis)*	10,6 ± 1,7
Zuchtmaus *(Mus musculus f. dom.)*	
Mäusebaby < 3g	17,0
Jungtier 3-10g	30,1
Ratte (*Rattus norvegicus f. dom.*)	
Rattenbaby < 10g	23,7

2.8.4 Kohlenhydrate

Kohlenhydrate, Proteine und Lipide können energetisch genutzt werden (Fritzpatrick 1976). Für den Allegheny-Bachsalamander (*Desmognathus ochrophaeus*, Plethodontidae) sind diese drei Nährstoffe bedeutende Energiequellen (Fritzpatrick 1973). Bei der Fowler´s Kröte (*Bufo fowleri*, Bufonidae) (Bush 1963), beim Grasfrosch (*Rana temporia*) (Smith 1950) sowie beim Leopardfrosch (*Rana pipiens*, Ranidae) (Mizell 1965) besitzen Kohlenhydrate und Proteine offenbar eine untergeordnete Bedeutung. Lipide, insbesondere Triglyceride, sind die Hauptenergiequelle (Fritzpatrick 1976). Die Speicherung der Kohlenhydrate erfolgt bei Amphibien in Form von Glycogen (Brown 1964). Zu Beginn der embryonalen Entwicklung weist das gallertfreie Ei des Grasfroschs (*Rana pipiens*, Ranidae) im Durchschnitt einen Gesamtkohlenhydratanteil von 104 µg auf, davon sind 73 µg Glycogen, 1 µg freie Kohlenhydrate und 30 µg unbekannte Kohlenhydrate. Mit dem Fortschreiten der Entwicklung (Kiemenatmung) sinkt der Gehalt der Kohlenhydrate und des Glycogens auf etwas weniger als die Hälfte der initialen Werte (Gregg 1948).

Während der larvalen Entwicklung wird bei Froschkaulquappen das Glycogen der Leber und das Protein des Schwanzes verstoffwechselt. Dabei tragen 60% der Schwanzlänge zur Metamorphose der Ochsenfroschlarve (*Rana catesbeiana*, Ranidae) bei (Paik und Cohen 1960). Bei adulten Amphibien erfolgte die Glycogenspeicherung in verschiedenen Geweben (Bleibtreu 1910). Glycogen befindet sich in den apikalen Granula der Sertolizellen und in den luminalen Granula der Testes (Hoden) sowie auf der Oberfläche der Spermatozyten (Burgos 1955). Beim Flecken-Querzahnmolch (*Ambystoma maculatum*, Ambystomatidae) war Glycogen in variierender Menge in allen Teilen des Nervensystems, außer in den Nuclei, nachweisbar. Die Bildung und Verwertung von Glycogen ist eines der Charakteristika des Nervengewebes. Glycogen akkumuliert während der Proliferation in den Zellen und verschwindet im Zuge der embryonalen Differenzierung (Janosky und Wenger 1956). Bei Amphibien unterliegt die Speicherung des Glycogens dem Einfluss der Jahreszeiten, wobei Maxima im Herbst und Minima im Sommer erreicht wurden (Athanasiu 1899). Die Leber des Teichfroschs (*Rana esculenta*, Ranidae) und Grasfroschs (*Rana temporia*, Ranidae) enthielt im November 14% und im Juni 1% Glycogen, wobei der Glycogengehalt in den Eierstöcken weitgehend konstant bei 2% blieb. In den Wintermonaten und während der Laichzeit erfolgte die Abnahme der Glycogenspeicher (Kato 1910). Im März wies die Leber des braunen Grasfroschs (*Rana fusca*, Ranidae) einen Glycogengehalt von 8,7% auf, Eier (1,1%), Muskeln (1,0%) und Nerven (0,7%) enthielten deutlich geringere Konzentrationen (Bleibtreu 1910).
In vitro lässt sich bei 7-21°C in der Leber eine Glycogenolyse nachweisen. Eine Zunahme der Glucosebildung bewirkten Adrenalin und Noradrenalin, wohingegen Thyroxin und Insulin *in vitro* keinen Effekt aufwiesen. *In vivo* war die Glucosebildung nach Insulingabe erniedrigt (Tindal 1956). Der durchschnittliche Blutzuckerspiegel von wildgefangenen und nicht erregten Fröschen (*Rana temporia*, Ranidae) betrug von April bis Oktober 38,0 ± 1,4 mg/100 ml. In den restlichen Monaten war der Blutzuckerspiegel nach einigen Tagen der Gefangenschaft etwas niedriger. Hyperglycämische Werte resultierten aus einer Erregung, die durch die Laichzeit im März hervorgerufen wird und sich bei Fröschen, die eine frühe Entwicklung der gonadialen Fettkörper zeigen, in den Sommer fortsetzen kann. Die Hyperglykämie war im September vermindert und im Oktober nicht mehr nachzuweisen. Parallel zu den saisonal hyperglycämischen Werten ist eine Korrelation mit der Schildrüsenaktivität bekannt. Demnach führte die Thyroxingabe zur Hyperglykämie. Thyroidhormone hemmen vermutlich den Abbau von zirkulierenden adrenergen Verbindungen (Smith 1954). Nach früheren Studien betrug der Blutzuckerspiegel etwa 54-62 mg/100 ml bei Fröschen, die während der Laichzeit im Juni, Juli und November gefangen wurden (Tabelle 38). Wenn weder Fett im Corpus adiposum (Fettkörper) noch Glycogen in der Leber gespeichert wird, sinkt der Blutzuckerspiegel auf etwa 40 mg/100 ml (Smith 1950). Der Temperatureinfluss auf den Blutzuckerspiegel bewirkt, dass bei Fröschen, die 9 Tage bei 8-9°C gehalten werden, der Blutzuckerspiegel höher ist als bei Fröschen, die bei Zimmertemperatur (18°C) gehalten werden (Scott und Kleitman 1920).

Der Katabolismus von Glycogen und Glucose in den Geweben von Amphibien folgt dem Embden-Meyerhof-Parnas Stoffwechselweg (Brown 1964). Viele der beteiligten Enzyme, Substrate, Cofaktoren und Produkte der Glycolyse sind in Eiern sowie Geweben bei einer Vielzahl von Amphibien nachweisbar (Tabelle 39). Die Glycolyse wird in eine anaerobe Phase und eine aerobe Phase unterteilt. Während der aeroben Phase entsteht Pyruvat, das zu Kohlendioxid und Wasser schrittweise oxidiert wird, unter anaeroben Bedingungen wird Pyruvat zu Lactat reduziert. Der Organismus gewinnt durch die anaerobe Glycolyse weniger Energie als bei der aeroben Glycolyse (Barth und Barth 1954). Bei Amphibien wird ein Kohlenhydratanteil von weniger als 5% empfohlen (Hadfield et al. 2006). Nachfolgend werden die Gehalte bestimmter Futtertiere aufgeführt (Tabelle 40) (Donoghue 1998).

Zur Untersuchung der hormonellen Regulation wurde wiederholt Glucose injiziert (5 g/kg). Durch die Glucoseinjektionen war eine Degranulation der Betazellen des Pancreas beim kalifornischen Gelbbauchmolch (*Taricha torosa*, Salamandridae) nachweisbar (Wurster und Miller 1960). Ein bis zwei Einheiten Insulin/Frosch führten zu keinem Effekt. Erst nach 48-168 h bildeten sich Ödeme, die Frösche wurden heller, da die Zahl der Melanophoren sank, die Erregbarkeit war erhöht und extensorische Konvulsionen waren ersichtlich. Die Reaktionen nach 5-10 Einheiten unterschieden sich nicht signifikant von den erwähnten, es verringerte sich jedoch die Latenzzeit (24-60 h) und die Überlebensrate war reduziert (Barlow et al. 1931). In den ersten 1½ h nach der Applikation von 4 Einheiten Insulin/Frosch änderte sich der Blutzuckerspiegel (23,0 ± 1,8 mg/100 ml) nicht. Fünf Stunden nach der Injektion sank der Blutzuckerspiegel auf 3,0 ± 0,7 mg/100 ml, das Glycogen der Muskeln reduzierte sich nur geringgradig. Das Glycogen der Leber wies zwar keine signifikanten Veränderungen auf, war jedoch nach den Konvulsionen deutlich erniedrigt (Smith 1953). Die Zeit bis zum Auftreten der Konvulsionen hing stärker von der Umgebungstemperatur als von der Insulindosis ab. Durch niedrige Temperaturen werden die Konvulsionen verzögert (Huxley und Fulton; Olmsted 1924; Barlow et al. 1931). Die Dauer sowie die Zeit bis zur Entstehung einer Hypoglykämie sind von der Insulindosis abhängig. In den meisten Fällen bewirkte eine Dosis von 10 oder mehr Einheiten/kg einen Abfall des Blutzuckers auf 8 mg/100 ml. Nach Dosen von 10, 100, 1000 oder 2000 Einheiten/kg dauerte es etwa 6, 3, 2 und 1 Stunde bis zur Hypoglykämie. Dosen über 50 Einheiten/kg bewirkten mitunter das Verenden der Tiere, ein Normalwert des Blutzuckerspiegels wurde nicht mehr erreicht. Beträgt die Dosis unter 50 Einheiten/kg dauerte es 2-7 Tage bis der normale Blutzuckerspiegel wieder messbar war (Wurster und Miller 1960). Beim Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*, Ranidae) erfolgte eine relativ langsame Antwort auf das exogene Insulin, was auf eine relative Unempfindlichkeit des Gewebes hindeutet (Wright 1959). Im Allgemeinen ist bei Amphibien die Reaktion auf Insulin langsam und relativ geringe Dosen rufen Konvulsionen oder den Tod hervor. Somit scheint Insulin auf das zentrale Nervensystem und auf den Blutzuckerspiegel zu wirken (Barlow et al. 1931).

Glucagon in amorpher oder kristalliner Form intravenös appliziert führte bei einer Dosis von 25-30 µg/kg beim Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*, Ranidae) zu einem steigenden Blutzuckerspiegel in den ersten 20-40 min (Wright 1959). Extrapancreatische Hormone wie Adrenalin (Epinephrin) erhöhten den Blutzuckerspiegel auf das Dreifache (Wurster und Miller 1960). Die initiale Adrenalingabe bewirkt eine Hyperglycämie, eine zweite Gabe wies keinen Effekt auf den Blutzuckerspiegel auf (Wright 1959). Hydrocortison führte beim kalifornischen Gelbbauchmolch (*Tarichia torosa*, Salamandridae) zur Erhöhung des Blutzuckerspiegels auf das Zweifache. Für Cortison war keine Wirkung nachweisbar.
Die Hypophysektomie führte zu einer Senkung des Blutzuckers sowie zu einer Atrophie der Inselzellen des Pankreas und die Pankreatektomie bewirkte nach 24 h einen Blutzuckerspiegel von 174 mg/100 ml (Wurster und Miller 1960; Eppel et al. 1966b).

Tabelle 38: Physiologische Blutzuckerspiegel verschiedener Amphibienarten.

Spezies	Blutzuckerspiegel in mg/100ml	Umweltbedingungen	Autoren
Rana temporia	38,0 ± 1,4	April- Oktober	
	54 - 62	März, Juni, Juli, November	Smith (Smith 1950; 1954)
	29	November - Februar	Barlow et al. (1931)
Rana pipiens	37	Februar - April	Scott und Kleitman (1920)
	74	-	Seiden (1945)
Bufo arenarum	20-33	Winter	Dosne (1943)
Xenopus laevis	35	Dunkel- adaptiert	
	25,6	Hell- adaptiert	Slome (1936)
Taricha torosa	25,0 ± 0,7	Jahresdurchschnitt	Wurster und Miller (1960)

Tabelle 39: Enzyme der Glycolyse bei Amphibien.

Enzym	Spezies	Lokalisation	Autoren
Glycogenase (Glycogen→Glucose)	*Rana pipiens* *Bufo americanus* *Ambystoma trigrinum*	unbefruchtete Eizellen	Barnes (1939)
Phosphorylase (Glycogen→Glucose -1-P)	*Bufo vulgaris*		
Phosphoglucomutase (Glucose-1-P↔Glucose-6-P)	*Bufo vulgaris*	embryonale Entwicklung	
Phosphohexoseisomerase (Glucose-6-P↔Fructose-6-P)	*Bufo vulgaris*	Embryos	Kurata et al. (1955)
Aldolase (Fructose-1,6-bis-P↔2 Triosephosphat)	*Racophorus schlegelii*	befruchtete Eizellen	Kurata et al. (1954)
Hexokinase (Hexose→Hexose-6-P)	*Rana temporia*	Gehirn	Kerly und Leaback (1957)
Glucose-6-phosphatase (Glucose-6-P→Glucose)	*Rana grylio*	Larven Leber	Frieden und Mathews (1958)
Glucose-6-P-dehydrogenase (Glucose-6-P→δ-gluconolacton-6-P)	Frosch	Muskulatur	Wagner-Jauregg et al. (1935)

Tabelle 40: Gehalt an Kohlenhydraten von invertebraten und vertebraten Futtertieren (Donoghue 1998).

Spezies	Rohwasser in %	Energie in kJ/g: Ursprüngliche Substanz	Energie in kJ/g: Trocken-substanz	Kohlenhydrate in % der Energie (uS)
Mausbaby (1,5 g)	81	3,35	17,58	12,56
Grille	62	7,96	20,10	25,12
Mehlwurmlarve	58	8,78	20,93	12,56
Larve der Wachsmotte	63	8,78	23,87	0

2.8.5 Vitamine

Der Vitaminbedarf von Amphibien ist bisher noch nicht bekannt. Vitamine unterstützen zahlreiche Reaktionen wie das Wachstum und die Reproduktion von Amphibien. Sie sind direkt oder indirekt als Substrate oder Cofaktoren an enzymatischen Reaktionen beteiligt (Brown 1964).

Vitamin A. Frösche wie *Rana temporia* (Ranidae) nehmen kein Vitamin A mit der Nahrung auf, jedoch werden Carotine zu Vitamin A konvertiert. Vitamin A wird aus β-Carotin gebildet und ist zu 85% in der Leber enthalten und zu etwa gleichen Teilen in den Augen sowie in den Nieren. Hydroxylierte Carotine wie Xantophylle werden leichter absorbiert als Carotine. Carotine sind in mehr Organen verteilt als Vitamin A (Morton und Rosen 1949). Jahreszeitliche Schwankungen betreffen Vitamin A, Carotin und hydroxylierte Carotine. Der Umbau von Carotinen zu Vitamin A erfolgt vermutlich im Darm der Frösche und Kaulquappen (Brown 1964). Eine Hypervitaminose A bei Krallenfroschlarven (*Xenopus laevis*, Pipidae) bewirkt makroskopisch ein Herabhängen der Tentakel. Ab der 4. Woche fehlte der Gleichgewichtssinn, die Tiere entwickelten eine persistente Diarrhoe und mitunter wurde der Schwanz vorzeitig resorbiert. Der Überschuss an Vitamin A verursachte die Freisetzung von Cathepsin (Hydrolase) aus den Lysosomen und erklärt den Abbau der Knorpelmatrix (Protein-Polysaccharidkomplex). Mikroskopische Untersuchungen belegten im Verdauungstrakt eine Zunahme der Becherzellen im Verhältnis zu den „normalen“ Zellen des intestinalen Epithels. In Kombination mit der Applikation von Hydrocortison wurden diese Symptome beschleunigt und im Leberparenchym waren Zellnekrosen und erweiterte Sinusoide nachweisbar. Hydrocortisongaben ohne Vitamin A führten lediglich zu einer verzögerten Entwicklung (Weissmann 1961). Retinoide sind niedermolekulare, lipophile Moleküle, die auf der Struktur von Retinol (Vitamin A) basieren und eine regenerative Wirkung bei amputierten Gliedmaßen von Amphibienlarven bewirken. Der jeweilige Effekt ist konzentrations-, zeit- und phasenabhängig und kann zu einer vollständigen Regeneration des amputierten Abschnitts führen sowie zu einer mehrfachen Ausbildung der amputierten Struktur (Niazi und Saxena 1978; 1979; Maden 1982; 1983a; 1983b; 1993). Eine Injektion von Retinolsäure bei der Gastrulation des Krallenfroschembryos (*Xenopus laevis*, Pipidae) bewirkt eine lokale Hemmung der Differenzierung und unterdrückt somit die Entwicklung anteriorer Strukturen (Maden 1993; Drysdale und Crawford 1994).
Beim Alpen-Kammmolch (*Triturus carnifex*, Salamandridae) waren 0,03 µg Vitamin A_1 und 0,039 µg Vitamin A_2 pro Auge enthalten (Collins et al. 1953a). Der Tigersalamander (*Ambystoma trigrinum*, Ambystomatidae) assimiliert Vitamin A und speichert es in der Leber. Eine Speicherung von β-Carotin erfolgte nicht. Erhebliche Mengen dieser Verbindung befanden sich nach der Fütterung in der Faeces (Collins et al. 1953b). Die Aufzucht der Tiere ohne exogenes Vitamin A scheint ohne die Symptome einer Avitaminose A möglich zu sein. Der Bedarf ist vermutlich sehr gering bzw. nicht existent oder eine andere Verbindung als Vitamin A_1 wird synthetisiert und ersetzt das Vitamin bei der visuellen Funktion der Tigersalamander (*Ambystoma trigrinum*, Ambystomatidae) (Collins et al. 1953b; Brown 1964).

Vitamin D. Hautfett und reife Ovarien vom Grasfrosch (*Rana temporia*, Ranidae) enthalten Vitamin D-Vorstufen, 7-Dehydrocholesterol und Ergosterin (Morton und Rosen 1949). Froschlarven des braunen Grasfroschs (*Rana fusca*, Ranidae) wiesen nach der Fütterung mit Vitamin D im Schwanz Ablagerungen von Calciumsulfat auf sowie ein vermindertes Wachstum und eine verzögerte Metamorphose, die jedoch als unspezifisch betrachtet wurden (Stefl 1937).

Werden relativ große Mengen Vitamin D appliziert, so kann dies beim Leopardfrosch (*Rana pipiens*, Ranidae) und Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae) zu Osteoporose führen (Schlumberger und Burk 1953). Vitamin D verzögerte die Regeneration von amputierten Beinen beim Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) und wies ähnliche Effekte auf, wie sie durch Retinolsäure hervorgerufen wurden (Washabaugh und Tsonis 1995).

Vitamin C (Ascorbinsäure). Ascorbinsäure ist innerhalb des Organismus weit verbreitet und die höchsten Werte sind im Gehirn und die geringsten im Blut nachweisbar. Bei der Metamorphose der Erdkröte (*Bufo vulgaris*, Bufonidae) steigt die Ascorbinsäure von etwa 6 auf 23 mg/100 g (im gesamten Tier) (Bucci 1951). Das Gift der Erdkröte (*Bufo vulgaris*, Bufonidae) enthält 26,6 mg Ascorbinsäure/100 ml (Zimmet und Dubois-Ferrière 1936a; 1936b). Es ist denkbar, dass die Kröte genügend Ascorbinsäure für ihren Bedarf synthetisieren kann. Die Schwarznarbenkröte (*Bufo melanosticus*, Bufonidae) synthetisiert Ascorbinsäure in den Nieren, aber nicht in der Leber. Innerhalb der Wintermonate ist die Synthese herabgesetzt, da im Zuge der Winterruhe der Metabolismus verringert ist (Roy und Guha 1958).

Vitamin B1 (Thiamin). Das Gewebe der Augen des Schwarzfleckenfroschs (*Rana nigromaculata*, Ranidae) enthält Vitamin B_1 (Hara 1949). Freies Thiamin unterliegt beachtlichen Schwankungen, die abhängig von individuellen, jahreszeitlichen und physiologischen Bedingungen sind. In hohen Kozentrationen appliziertes Thiamin hemmt die Kontraktion der glatten Muskulatur von Gefäßen bei Fröschen (Brecht und Meiners 1941). Thiaminpyrophosphat (Cocarboxylase) im Muskel bleibt im Wesentlichen konstant (100 µg/100 g) (Brown 1964). Während der Eizellreifung und zu Beginn der Embryogenese sind minimale Konzentrationen von Thiaminpyrophosphat vorhanden. Maximale Werte waren in den späten Stadien der Embryogenese nachweisbar (Petrucci 1955). Thiaminpyrophosphat ist als Coenzym bei oxidativen Decarboxylierungen von essentieller Bedeutung (Brown 1964).

Vitamin B_2 (Riboflavin). Durch fluoreszenzmikroskopischen Nachweis konnte Riboflavin in der Haut vieler Amphibien nachgewiesen werden. Bei der Apennin-Gelbbauchunke (*Bombinator pachypus*, Bombinatoridae), der Erdkröte (*Bufo vulgaris*, Bufonidae), dem Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae), dem Seefrosch (*Rana ridibunda*, Ranidae), dem europäischen Laubfrosch (*Hyla arborea*, Hylidae) und Triturusarten war Riboflavin in den Iridozyten messbar (Günder 1953). Riboflavin befindet sich in der Leber, den Nieren, den Augen und den Nebennieren. Über 70% des in der Retina befindlichen Riboflavins liegt in Form eines Esters vor. Das Vitamin ist ein Teil der Struktur von Flavinmononucleotid (FMN) und Flavin-Adenin-Dinucleotid (FAD), die als Elektronenakzeptor in Oxidationsreaktionen fungieren (Brown 1964).

Vitamin B_3 (Nicotinsäure und Nicotinamid). Nicotinamid ist ein Teil der Struktur von Diphosphorpyridinnucleotid, das u.a. an der Atmungskette beteiligt ist. Beim Leopardfrosch (*Rana pipiens*, Ranidae) sowie der Erdkröte (*Bufo vulgaris*, Bufonidae) ist es während des Zweizellstadiums bis zur frei schwimmenden Kaulquappe nachweisbar. Maximale Werte waren im Zuge der Gastrulation messbar und minimale Werte zwischen dem Urmundschluss und dem Einsetzen der ersten Bewegungen (Lindahl und Lennerstrand 1942).

Vitamin B_5 (Pantothensäure). Pantothensäure ist bei Amphibien ein Teil des Coenzyms A, das an Acylierungen beteiligt ist und bei der Metamorphose der Erdkrötenlarven (*Bufo vulgaris*, Bufonidae) eine verfrühte Entwicklung der Gliedmaßen sowie das Verschwinden des Wirbelsäulenfortsatzes bewirkt (Catolla-Cavalcanti 1951; Brown 1964).

Vitamin B_9 (Folsäure). Für dieses Vitamin besteht vermutlich ein Bedarf, da es nicht von Amphibien synthetisiert wird. Durch Folsäure wurde das Wachstum des Eierstocks bei Schreifröschen (*Rana calmitans*, Ranidae) vermindert. Vermutlich hemmte Folsäure die Synthese der Nukleinsäuren und reduziert folglich die Zellteilung (Goldsmith et al. 1950).

Coenzym Q (Ubiquinon). Diese Verbindung dient dem Elektronentransfer im Elektronentransportsystem und ist in einer Vielzahl verschiedener Formen vorhanden, die sich lediglich in der Polyisoprenoidseitenkette unterscheiden. Coenzym Q_{10} enthält in der Seitenkette 10 Isoprenoideinheiten und ist in der Herz- und Beinmuskulatur mit 23 bzw. 11 µmol/g ursprüngliche Substanz beim Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*, Ranidae) chromatographisch nachweisbar (Lester und Crane 1959).

α-Liponsäure. α-Liponsäure ist eine Verbindung, die eine vitaminähnliche Wirkung aufweist. Sie ist in bestimmten Teilen des Auges vom Schwarzfleckenfrosch (*Rana nigromaculata*, Ranidae) nachweisbar. α-Liponsäure ist zu 2,0 µg/mg in den Sehstäbchen, zu 8,6 µg/mg in der Retina und zu 13,6 µg/mg Trockensubstanz enthalten (Hanawa et al. 1960).

Viele lebende Insekten, die als Beutetiere verwendet werden, weisen neben einem geringen Mineralstoffgehalt auch einen geringen Vitamin A-Gehalt auf (Donoghue 1998; Hadfield et al. 2006). Es wird daher empfohlen, alle kleinen terrestrischen Beutetiere unmittelbar vor der Fütterung mit einem Vitaminpräparat zu besprühen. Diese Präparate sollten Vitamin A, B_1, D_3 und E enthalten (Hadfield et al. 2006) oder die Futtertiere sollten ein bis zwei Tage mit Früchten und Grünpflanzen gefüttert werden (Donoghue 1998). Pflanzliche Substanzen werden meist über die Beute aufgenommen. Es existieren jedoch Arten, z.B. *Xenohyla truncata* (Hylidae), die bis zu 29% Fruchtmaterial (TS) aufnehmen (Silvia et al. 1989). Bei einigen Futtertieren sind die Gehalte von Vitamin A und E quantifiziert (Tabelle 41) (Douglas et al. 1994; Barker et al. 1998). Erfolgt eine Fütterung von gefrorenem Fisch, so sollte aufgrund der Thiaminasen Vitamin B1 ergänzt werden (Wright und Whitaker 2001d; Hadfield et al. 2006).

Tabelle 41: Fettlösliche Vitamine von invertebraten und vertebraten Futtertieren (Douglas et al. 1994; Barker et al. 1998).

Spezies	**Vitamin E in IU/kg**	**Vitamin A in IU/kg**
Mehlwürmer		
Tenebrio molitor (Larve)	30 ± 3	811 ± 324
Tenebrio molitor (große Larve)	15 ± 3	161 ± 91
Zophobas morio	32 ± 6	972 ± 57
Grillen		
Acheta domestica		
juvenil	71 ± 42	471 ± 585
adult	81 ± 41	811 ± 849
Larven der Wachsmotte		
Galleria mellonella	509 ± 232	150 ± 16
Fruchtfliege		
Drosophila melanogaster	23 ± 13	nicht erfasst
Regenwürmer		
Lumbricus terrestris		
Wildfang	70 ± 12	2,4 ± 279
handelsüblich	229 ± 82	328 ± 171
Maus		
Mus musculus f. dom.	34,8 ± 13,4	16,7 -280
Ratte		
Rattus norvegicus f. dom.		
juvenil (1-5 d)	470,4 ± 158,7	
adult (21d - 8 Wo)	138 ± 67,2	21,3 -335

2.8.6 Mineralstoffe

Zum Mineralstoffbedarf von Amphibien liegen nur wenige Studien vor. Quelle der meisten Mineralstoffe ist die Nahrung und bei aquatischen Spezies das Wasser. Im Wasser sind die Mineralstoffe in gelöster Form vorhanden. Natrium, Kalium und Chlorid in ionisierter Form beeinflussen u.a. den Wasserhaushalt, das Säure-Basen-Gleichgewicht sowie die neuromuskuläre Aktivität (Brown 1964). Eine Natrium- oder Kaliumkonzentration von <5 ppm im Wasser verursachte eine verzögerte Entwicklung des Krallenfroschs (*Xenopus laevis*, Pipidae). War die Konzentration noch geringer (<2 ppm), entwickelten sich die Embryonen nicht weiter und Malformationen waren nachweisbar (Garber 2002; Garber et al. 2004). Der unidirektionale Natriumfluss ist *in vitro* im kleinen Intestinum 15 mal höher als im Colon (Wade 1979). Im kleinen Intestinum erfolgt ein rapider Übertritt von Natrium, der sich vermutlich auf parazelluläre Shunts zurückführen lässt (Parsons und Wade 1982).

Calcium. Calcium wird durch die Haut und Kiemen der larvalen Anuren aufgenommen. Aus dem kleinen Intestinum (Duodenum) wird Calcium ins Blut transportiert (Stiffler 1993). Die Speicherung von Calcium bei Amphibien erfolgt in einzigartigen Strukturen, den sogenannten paravertebralen Kalksäcken (Extensionen der endolymphatischen Säcke) (Robertson 1971). Diese Strukturen enthalten über 90% Calciumcarbonat und sind röntgenologisch als orthorhombische, doppelt lichtbrechende Kristalle erkennbar (Brown 1964). Während der larvalen Entwicklung und der Mineralisierung der Knochen zum Zeitpunkt der Metamorphose sinkt der Gehalt an Calciumcarbonat in den Kalksäcken (Pilkington und Simkiss 1966).

Calcium ist in den Knochen, der Haut (30% des gesamten Calciums des Organismus) und im Darm enthalten. Die Akkumulation von Calcium wird durch Calcitoningaben vermindert und durch Vitamin D gesteigert. Das Parathormon der Nebenschilddrüse wies nach der *in vivo* Applikation keine Wirkung auf (Baldwin und Bentley 1980; Bentley 1984). Amphibien scheiden relativ niedrige Mengen Calcium mit dem Urin und der Faeces aus. Durch die Reabsorption von Calcium während der glomerulären Filtration ist die Calciumkonzentration im Urin geringer als im Plasma (Bentley 1984). Bei Amphibien beträgt die Calciumkonzentration im Blut etwa 1-2 mmol/l (Tabelle 42). Da über 50% Calcium an Plasmaproteine oder andere Moleküle gebunden sind, gibt es weniger freies Calcium als bei den anderen tetrapoden Wirbeltieren. Das Calcium im Plasma wird saisonal beeinflusst, es steigt im Frühling sowie im Sommer und sinkt im Winter (Stiffler 1993).

Kupfer. Kupfer ist Teil der prosthetischen Gruppe (Kupferflavoprotein) von Butyryl-CoA-Dehydrogenase, das die Reaktion der Fettsäuren zu Acetyl-CoA katalysiert (Oxidation) (Mahler 1954). Die Speicherung von Kupfer erfolgt beim Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*, Ranidae) vorrangig in der Leber. Im Winter sind die Kupfergehalte im Blut sowie in der Leber am höchsten und im Herbst am geringsten. Der Kupfergehalt in den Fettkörpern reduziert sich deutlich während der Paarungszeit. Eizellen enthalten eine beachtliche Menge Kupfer (Sarata 1938). Beim Wasserfrosch (*Rana esculenta*, Ranidae) und Grasfrosch (*Rana temporia*, Ranidae) befindet sich Kupfer in Form einer Pigment-Protein Fraktion im Auge, wobei der höchste Kupfergehalt in der Chorioidea (Aderhaut) nachweisbar ist (Bowness und Morton 1952). Kupferionen hemmen die basolaterale Na^+K^+-ATPase und können somit eine intrazelluläre Erhöhung der Natriumionen bewirken (Handy et al. 2002).

Zink. Ähnlich wie Kupfer ist Zink in hoher Konzentration in der Pigment-Protein Fraktion der Choroidea enthalten. Beim Wasserfrosch (*Rana esculenta*, Ranidae) beträgt die Konzentration von Zink in der Chorioidea 28,1 mg/g TS (Bowness und Morton 1952).

Eisen. Sechs Stunden nach der Fütterung ist die maximale Eisenmenge in der Leber nachweisbar. Eisen befindet sich in allen Nuclei (Zellkernen) der Leberzellen und in denen der Milz (Brown 1964). Beim Schweinsfrosch (*Rana grylio*, Ranidae) wurde radioaktives Eisen ($FeCl_3/Fe^{59}$) in das Hämoglobin der Erythrozyten aufgenommen (Herner und Frieden 1961).

Iod. Iod ist essentiell für die Initiierung der Metamorphose. Fehlt es in der Nahrung oder im Wasser, erfolgt keine Entwicklung, die über das Larvenstadium hinaus geht (Lynn und Brambel 1935). Demzufolge wird die Metamorphose mit anorganischem Iod stimuliert (Dent und Hunt 1952). Durch intraperitoneale Injektion des Iods war ersichtlich, dass in der Schilddrüse die Avidität am höchsten ist und die Aufnahme in der Leber noch höher ist als in der gestreiften Muskulatur des Leopardfroschs (*Rana pipiens*, Ranidae) (Bradley 1953). Beim grauen Laubfrosch (*Hyla vesicolor*, Hylidae), dem amerikanischen Sumpffrosch (*Rana palustrus*, Ranidae) und der amerikanischen Kröte (*Bufo americanus*, Bufonidae) wird das radioaktive Iod (I^{131}) in die Schilddrüse, in den Darm, in das pigmentierte Gewebe (Auge), in den Thymus sowie in die Zähne aufgenommen (Dent und Hunt 1952).

Fruchtfliegen, Grillen, Ameisen, Heuschrecken und Stubenfliegen weisen aufgrund eines umgekehrten Calcium-Phosphatverhältnisses und eines fehlenden calciumreichen Skeletts einen geringen Calciumgehalt auf (Donoghue 1998; Hadfield et al. 2006). Aus diesem Grund wird empfohlen, kleine terrestrische Beutetiere unmittelbar vor der Fütterung mit einem calciumhaltigen Mineralstoffpräparat zu besprühen (Hadfield et al. 2006). Die Mineralstoffgehalte einiger möglicher Futtertiere sind in Tabelle 43 aufgeführt.

Tabelle 42: Calciumkonzentration im Plasma von Amphibien.

Spezies	**Plasma (Ca^{2+}) in mmol/l**	**Autoren**
Anuren		
Rana pipiens	1,47	Sasayama und Clark (1984)
Rana catesbeiana		
Larve	1,81	Oguro et al. (1975)
Adult	2,55	Oguro et al. (1975)
Bufo marinus	3,30	Tufts und Toews (1985)
Xenopus laevis	1,39	McWhinnie und Scopelliti (1978)
Urodelen		
Desmognathus monticola	1,60	Wittle (1983)
Notopthalmus viridenscens	2,13	Wittle und Dent (1979)
Cynops pyrrhogaster	2,45	Uchiyama (1980)
Tylototriton andersoni	1,93	Oguro und Sasayama (1978)
Ambystoma trigrinum		
Larve	0,60	Stiffler et al. (1987)
Adult	1,00	Stiffler (1991)
Ambystoma mexicanum	1,62	Kingsbury und Fenwick (1989)

Tabelle 43: Gehalte von Mengen- und Spurenelementen in vertebraten und invertebraten Futtertieren (Douglas et al. 1994; Dierenfeld 1996; Barker et al. 1998).

Spezies	**Ca in %**	**Mg in %**	**P in %**	**Cu in mg/kg**	**Fe in mg/kg**	**Mn in mg/kg**	**Zn in mg/kg**
Mehlwürmer							
Tenebrio molitor (Larve)	0,12 ± 0,09	0,28 ± 0,02	1,42 ± 0,15	17,7 ± 4,72	39,7 ± 19,21	6,8 ± 4,23	131,1 ± 6,81
Tenebrio molitor (große Larve)	0,03 ± 0,01	0,22 ± 0,01	1,27 ± 0,28	14,9 ± 1,53	25,9 ± 15,98	5,6 ± 0,19	82,8 ± 3,63
Zophobas morio	0,12 ± 0,15	0,18 ± 0,02	0,82 ± 0,24	13,9 ± 3,06	50,3 ± 6,52	1,5 ± 0,63	87,5 ± 4,43
Grillen							
Acheta domestica							
juvenil	0,21 ± 0,03	0,08 ± 0,01	0,78 ± 0,08	8,5 ± 1,01	112,3 ± 58,1	29,6 ± 4,54	186,4 ± 16,48
adult	1,29 ± 2,26	0,16 ± 0,04	0,79 ± 0,19	9,6 ± 1,74	196,8 ± 79,75	52,8 ± 17,83	159,1 ± 14,97
Larve der Wachsmotte							
Galleria mellonella	0,06 ± 0,01	0,09 ± 0,01	1,20 ± 0,11	3,1 ± 1,26	77,3 ± 13,06	3,3 ± 0,78	78,8 ± 5,72
Fruchtfliege							
Drosophila melanogaster	0,14 ± 0,22	0,13 ± 0,02	1,1 ± 0,05	8,7 ± 3,98	454,2 ± 50,91	16,1 ± 2,68	146,9 ± 71,05
Regenwürmer							
Lumbricus terrestris							
Wildfang	0,97 ± 0,28	0,31 ± 0,03	0,79 ± 0,13	32,9 ± 17,88	11087,5 ± 2938,07	199,4 ± 44,86	270,8 ± 88,94
handelsüblich	1,21 ± 0,03	0,19 ± 0,03	0,86 ± 0,15	8,1 ± 1,66	5801,8 ± 2323,5	113,1 ± 51,04	231,2 ± 55,54
Maus							
Mus musculus f. dom.							
neonatal,<3 g	1,17 ± 0,17	0,11 ± 0,01	NA	19,2 ± 4,9	181,3 ± 22,2	0,2 ± 0,2	82,5 ± 6,4
juvenil, 3-10 g	2,0 ± 0,43	0,12 ± 0,01	NA	13,4 ± 1,4	153,6 ± 7,8	13,1 ± 3,5	75,4 ± 5,2
adult, >10 g	2,98	0,16	1,72	6,7	137,9	7,7	67,5
Ratte							
Rattus norvegicus f. dom.							
neonatal,<10 g	1,85 ± 0,36	0,14 ± 0,02	NA	60,6 ± 37,5	275,8 ± 86,9	6,2 ± 5,3	113,6 ± 23,1
juvenil, 10-50 g	2,07	0,12	NA	11,3	133,2	2,6	81,9

NA: nicht analysiert

3 Material und Methode

3.1 Schriftum

Primäres Ziel dieser Dissertation war es, die Literatur zur Physiologie und Anatomie der Verdauung sowie zum Nährstoffbedarf von Fischen und Amphibien zu analysieren und zusammenzufassen. Insbesondere wurden dabei die versuchstierkundlich relevanten Fischspezies (*Poecilia reticulata, Danio rerio, Oncorhynchus mykiss*) und Amphibien (*Xenopus laevis, Ambystoma mexicanum*) näher betrachtet. Für die Ausführung der Literaturrecherche wurden die Datenbanken BIOSIS, Pubmed, CAB, Agricola und Vetseek verwendet. Bei den ermittelten Quellen handelt es sich u.a. um Übersichtsartikel, Originalarbeiten, aber auch Abstracts, Leitlinien, Merkblätter von Vereinigungen und Arbeitsgruppen sowie Bücher der Herpetologie und Aquaristik. Für die Bearbeitung der Fische wurden 660 Quellen von 1910-2009 gesichtet und für die Amphibien 580 Quellen von 1876-2007. Ingesamt gingen etwa 660 Arbeiten in die Literaturübersicht ein.

3.2 Datenerhebung mit Fragebögen

*Neben der Literaturrecherche erfolgte eine stichprobenartige Datenerhebung zu den Haltungsbedingungen und der Fütterungspraxis in Versuchstiereinrichtungen, die entsprechende entsprechende Versuchstiere (*Poecilia reticulata, Danio rerio, Oncorhynchus mykiss, Xenopus laevis, Xenopus laevis, Ambystoma mexicanum*) halten. Dieser praktische Anteil der Arbeit wurde mit Hilfe mit Hilfe zweier standardisierter Fragebögen für Fische und Amphibien realisiert. Zur Erstellung der Erstellung der Fragenbögen wurden u.a. die Merkblätter der tierärztlichen Vereinigung für Tierschutz Tierschutz e.V. (TVT) und Literatur der Aquaristik verwendet. Dokumentiert wurden Spezies und und Herkunft der Tiere, deren Anzahl, die Haltungsbedingungen und das Nahrungsangebot mit der mit der Unterscheidung in larvale, juvenile sowie adulte Fütterungsregimes (*

Tabelle 44 und Tabelle 45). Des Weiteren erfolgte die Dokumentation der Fütterungsfrequenz und -menge, die Verwendung von Einzel- oder Mischfuttermitteln, deren Zusammensetzung und ob eine Gabe von Mineralstoff- und Vitaminzusätzen durchgeführt wurde. Unterschiede zwischen dem Fragebogen für Fische und Amphibien waren die Gestaltung des Bodengrundes sowie die aufgeführten Einzel- und Mischfuttermittel für die jeweiligen Stadien und Spezies.

Mit Hilfe des Ausschusses für Ernährung von Versuchstieren der GV-SOLAS (Vorsitz Angelika Lorenz) sowie Herrn Dr. Pund vom Bundesinstitut für Risikobewertung (BfR, Berlin) wurden die Adressen der infrage kommenden Institutionen zusammengetragen und die Fragebögen optimiert. Diese Fragebögen wurden über einen Zeitraum von 3 Monaten (März-Mai 2009) an insgesamt 14 Versuchstiereinrichtungen mit Fischen und Amphibien eingereicht. Die Beantwortung der Fragebögen erfolgte bei 6 von 14 Einrichtungen *vis à vis*. Nach telefonischer Kontaktaufnahme und Terminvereinbarung wurden die Leiter oder Pfleger der entsprechenden Arbeitsgruppe der Versuchstiereinrichtung besucht und zu den Haltungs- und Fütterungsbedingungen befragt. Bei dieser Form der Befragung konnten einzelne Angaben bei Bedarf nach Rücksprache präzisiert werden. Die verbleibenden 8 Einrichtungen beantworteten die Fragebögen per e-mail.

Die Auswertung der erhobenen Daten erfolgte aufgrund des Befragungsumfangs deskriptiv. Für eine bessere Übersicht wurden die Daten neben zusammenfassenden Texten mit Hilfe von Tabellen und Diagrammen dargestellt.

Tabelle 44: Fragebogen zur Erfassung der Haltungsbedingungen und Fütterung von Fischen.

1.) Spezies:	
2.) aktuelle Bestandsgröße: Erwerb/Jahr: Abgabe/Jahr:	
3.) Herkunft der Tiere: □ eigene Nachzucht □ deutsche Nachzucht □ Import □ Wildfang	Jahr des Erwerbs:
4.) Haltung der Tiere seit: Jahren/Monaten.	
5.) Haltung: □ Haltung in einer Gruppe, Größe der Gruppe…….. Tiere □ Gruppenhaltung anhand der Körpergröße □ Einzeltierhaltung	
6.) Beckengröße (l) :…….	
7.) Besatzdichte:	
8.) Heiztechnik: □ Stabheizer □ Thermofilter □ Bodenheizung	
9.) Beleuchtung: □ Metalldampflampen (HQL od. HQI) □ Leuchtstoffröhren (Tageslicht- und Warmweißleuchten)	Beleuchtungsdauer: ……h
10.) Wasserwechsel: □ 1x/Wo (ca. 1/3-1/4) □ 2x/Wo	Wassertemperatur: ……..°C CO_2- Gehalt: O_2- Gehalt: NO_2- Gehalt: NO_3- Gehalt: pH-Wert:
11.) Filtersystem mechan. Filter: □ Schaumfilter □ Rieselfilteranlage □ mit UV-Bestrahlung □ ohne UV-Bestrahlung □ mit Osmose (Vorfilter) □ ohne Osmose (Vorfilter) □ Bodenfilter □ Powerfilter (Aktivkohle) □ Innenfilter	chemische Filter: □ Zeolithverbindung □ Torf □ Nitratfilter biologische Filter: □ Nass-Trockenfilter □ Kastenfilter
12.) Bodengrund: □ Sand □ Kies □ Granulat	13.) Pflanzen: □ Kunststoffpflanzen □ Topfpflanzen □ Schwimmpflanzen
14.) Jungtierfütterung: □ Artemia Eier □ geschält □ ungeschält (Hersteller/ Bezeichnung:….....) □ Aufzuchtfutter (Staubfutter) (Hersteller/ Bezeichnung:….....) □ Minigranulat (Hersteller/ Bezeichnung:…….....) □ Kleinflocken (Hersteller/ Bezeichnung:…….....) □ flüssiges Aufzuchtfutter (Hersteller/ Bezeichnung:….....) □ Alleinbrutfutter (Hersteller/Bezeichnung:.....)	

15.) Zusammensetzung des Hauptfuttermittels:	Fütterungsfrequenz: □ 1x/d □ 2x/d Menge: ……(mg/l)
16.) Nahrungsangebot: Trockenfutter/ Fertigfutter (Adulte) □ Forellenfutter (Herst./Bez.:.....) □ Futterflocken (Herst./Bez.:.....) □ Futtertabletten (Herst./Bez.:.....) 1. Tiefkühlfutter: □ rote Mückenlarven □ schwarze Mückenlarven □ Artemia □ kleine Garnelenarten 2. Gefriergetrocknete Futtermittel: □ Bachröhrenwürmer □ rote Mückenlarven □ Artemia □ kleine Garnelenarten □ Muschelfleisch □ Clanus (Meeresplankton)	
17.) Zusammensetzung des Hauptfuttermittels:	Fütterungsfrequenz: □ 1x/d □ 2x/d Menge: …… (mg/l)
18.) Mineralstoff- oder Vitaminzusätze □ nein □ ja, welche……. (Herst./Bez.:……)	
19.) Art der Verabreichung: □ mit dem Futter □ ins Beckenwasser □ Einzeltier (Quarantäne)	Dosierung: □ pro g/kg Futter □ pro kg/KM □ ml/l Wasser □ pro Tier
20.) Frequenz des Zusatzes: □ täglich □ wöchentlich □ monatlich □ bei Bedarf	

Tabelle 45: Fragebogen zur Erfassung der Haltungsbedingungen und Fütterung von Amphibien.

1.) Spezies:	
2.) aktuelle Bestandsgröße: Erwerb/Jahr: Abgabe/Jahr:	
3.) Herkunft der Tiere: □ eigene Nachzucht □ deutsche Nachzucht □ Import □ Wildfang	Jahr des Erwerbs:
4.) Haltung der Tiere seit: Jahren/Monaten.	
5.) Haltung: □ Haltung in einer Gruppe, Größe der Gruppe…….. Tiere □ Ordnung nach Körpergröße □ Einzeltierhaltung	
6.) Beckengröße (cm):…… Wassertiefe (cm):……	Abdeckung: □ ja □ nein
7.) Besatzdichte:	
8.) Heiztechnik: □ Stabheizer □ Thermofilter □ Bodenheizung □ Raumtemperatur	
9.) Beleuchtung: □ Leuchtstoffröhren (Grolux, 40 W) □ andere	Beleuchtungsdauer: ……h
10.) Wasserwechsel: □ 1x/Wo (ca. 1/3-1/4) □ 2x/Wo	Wassertemperatur: ……..°C CO_2- Gehalt: O_2- Gehalt: NO_2- Gehalt: NO_3- Gehalt: pH-Wert:
11.) Filtersystem mechan. Filter: □ Schaumfilter □ Bodenfilter □ Powerfilter (Aktivkohle) □ Rieselfilteranlage (Grob-, Biol.-, UV-Filter) □ Innenfilter	chemische Filter: □ Zeolithvbg. □ Torf □ Nitratfilter biologische Filter:□ Nass-Trockenfilter □ Kastenfilter
12.) Bodengrund: □ Tonröhren □ Tunnel (PVC, Plexiglas) □ dunkle Untergrundfarbe	13.) Pflanzen: □ ja □ nein
14.) Kaulquappenfütterung: □ Brennnesselpulver □ vitaminisiert □ nicht vitaminisiert (Herst./Bez.:…….……) □ Trockenhefe □ Algenpulver	
Zusammensetzung des Hauptfuttermittels:	Fütterungsfrequenz: □ 2x/d □ 1x/d Menge: ……(mg/l)

15.) Jungtiere/ Adulte tierische Futtermittel: □ zerkleinertes Rinderherz □ Leberstückchen □ Muschelfleisch □ Milchpulver □ Hühnereigelb □ pelletiertes Fertigfutter (Herst./Bez.:……) □ Forellenfutter (Xenopus-Pellets) (Herst./Bez.:..... ...)	
Zusammensetzung des Hauptfuttermittels:	Fütterungsfrequenz: □ 2x/d □ 1x/d □ 3x/Wo Menge: ……(mg/l)
16.) Lebendfutter: □ Bachröhrenwürmer (Tubifex spp.) □ Fliegenlarven □ Drosophila spp. □ Stomoxys spp. □ Xenopuskaulquappen □ Daphnien □ Heimchen □ Grillen □ Mäusebabies □ Fische □ Mehlwürmer □ Regenwürmer □ Larven der Wachsmotte □ Mückenlarven	Fütterungsfrequenz: □ 2x/d □ 1x/d Menge: …… (mg/l)
17.) pflanzliche Futtermittel: □ Gemüse □ Obst □ Wasserpflanzen □ Trocken-/Bierhefe □ Kalk (Meeresalgen/ $CaCO_3$)	Fütterungsfrequenz: □ 1x/d □ 2x/d Menge: ……(mg/l)
18.) Mineralstoff- oder Vitaminzusätze □ nein □ ja, welche……. (Herst./Bez.:……)	
19.) Art der Verabreichung: □ mit dem Futter □ Bestäuben □ ins Beckenwasser □ Quarantäne □ dem Einzeltier direkt ins Maul	Dosierung: □ pro g/kg Futter □ pro kg/KM □ ml/l Wasser □ pro Tier
20.) Frequenz des Zusatzes: □ täglich □ wöchentlich □ monatlich □ bei Bedarf	

4 Ergebnisse

Der Befragungsumfang umfasste 14 Versuchstiereinrichtungen, die entweder eine oder mehrere der aufgeführten Spezies hielten (Tabelle 46). Anhand der ausgewerteten Daten wurde ersichtlich, dass gemessen an einer Gesamtzahl von 746777 Tieren ca. 92% Zebrabärblinge (*Danio rerio,* Cyprinidae) und wenige Amphibien, ca. 0,47% Krallenfrösche (*Xenopus laevis,* Pipidae), gehalten wurden. Im gesamten Befragungsumfang wurden ca. 0,03% Guppies (*Poecilia reticulata,* Poeciliidae) und ein Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) gehalten.

Tabelle 46: Absolute und relative Anzahl der Spezies, die in den befragten Institutionen gehalten wurden.

Spezies	**Absolute Anzahl der Tiere**	**Anzahl Tiere in Prozent (%)**
Zebrabärbling (*Danio rerio*)	689750	92,18
Guppy (*Poecilia reticulata*)	200	0,03
Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*)	54750	7,32
Krallenfrosch (*Xenopus laevis*)	3524	0,47
Axolotl (*Ambystoma mexicanum*)	1	<<0,01
Gesamtsumme	746777	100

Neben der Erfassung der Fütterungsregimes für juvenile oder adulte Stadien wurden mit Hilfe des Fragebogens ebenfalls die Anteile der verwendeten Futtermittel dokumentiert (Abbildung 14). Beim Zebrabärbling (*Danio rerio,* Cyprinidae) wurden 55% Mischfuttermittel, 40% Einzelfuttermittel sowie 5% Mineralstoff- und Vitaminzusätze verwendet. Forellen (*Oncorhynchus mykiss, Salmo trutta, Hucho hucho,* Salmonidae), Guppies (*Poecilia reticulata,* Poeciliidae), Krallenfrösche (*Xenopus laevis, Xenopus tropicalis,* Pipidae) und Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) erhielten keine Mineralstoff- und Vitaminzusätze. Bei den Forellen (*Oncorhynchus mykiss, Salmo trutta, Hucho hucho,* Salmonidae) wurden mit einer Ausnahme stets Mischfuttermittel und dem Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) nur Einzelfuttermittel gefüttert.

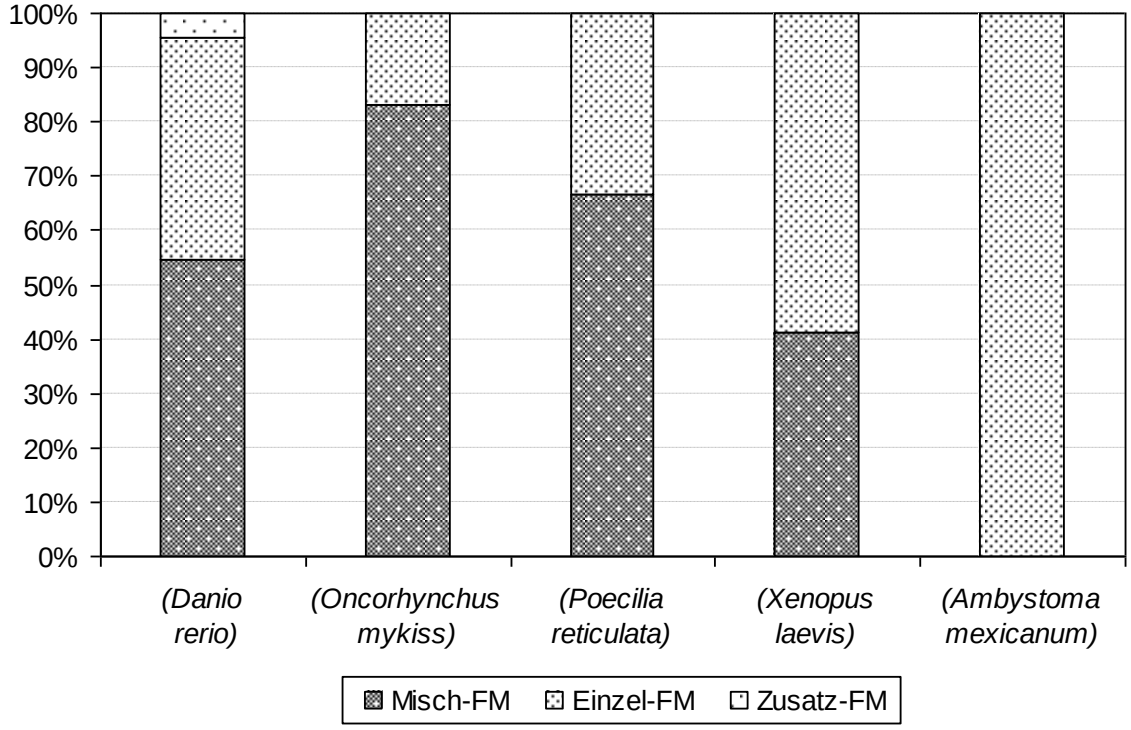


Abbildung 14: Prozentuale Anteile der eingesetzten Futtermittel (FM) für die jeweilige Spezies.

4.1 Fische

4.1.1 Zebrabärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae)

4.1.1.1 Haltungsbedingungen

In den Institutionen mit Zebrabärblingen wurden neben der Fütterung die Parameter der Wasserqualität erhoben. Diese umfassen den Sauerstoff-, Nitrat- und Nitritgehalt sowie den pH-Wert. Bei allen befragten Institutionen betrug der Sauerstoffgehalt >60%, der Nitratgehalt <20 mg/l, der Nitritgehalt <0,1 mg/l und der pH-Wert 6,0-8,5. Institution I dokumentierte keine Angaben über den Nitratgehalt und Institution II keine Angaben zum Sauerstoffgehalt. Von Institution III wurden keine Angaben zum Nitrat-, Nitrit- und Sauerstoffgehalt erfasst. Der Sauerstoffgehalt wurde u.a. mittels Tropfreagenz oder Lasersonde bestimmt und die Nitrat- und Nitritgehalte wurden mit Teststreifen gemessen. Die pH-Werte wurden durch die Messung mit einer pH-Elektrode ermittelt.

Das nicht gefressene Futter wurde je nach Haltungsform und Reinigungssystem manuell oder mechanisch entfernt. Eine Verwertung von Futterresten durch bodenorientierte Fischarten erfolgte lediglich in Institution IV und diente zusätzlich der Algenbekämpfung.

Die Haltung der Zebrabärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae) erfolgte in allen Institutionen stets in Gruppen, mit Ausnahme der Institution III, die keine Angaben über die Gruppengröße in der Haltung dokumentierte. Alle weiteren Fragen zu den Haltungsbedingungen wurden von den befragten Institutionen vollständig beantwortet und in Tabelle 47 zusammengefasst.

Tabelle 47: Übersicht zu den Haltungsbedingungen der Zebrabärblinge (Danio rerio, Cyprinidae) während des Erhebungszeitraumes.

Befragte Einrichtungen: 7	Anzahl der Tiere: 689750
Herkunft: 3 Institutionen mit eigener Nachzucht 2 Institutionen mit eigener Nachzucht und Import (Mutanten) 1 Institution mit eigener Nachzucht und Wildfängen (Verwendung d. Eier aus den Wildfängen) 1 Institution mit Import	
Haltung der Tiere seit: 3x ca. 22 Jahren, 1x 15 Jahren, 1x 5 Jahren, 2x ca. 2 Jahren	
Haltung: 2x Gruppenhaltung in Gruppen von 100 Tieren 1x Gruppenhaltung in Gruppen von 5-50 Tieren 1x Gruppenhaltung in Gruppen von 50-60 Tieren 1x Gruppenhaltung in Gruppen von 30-40 Tieren 1x Gruppenhaltung in Gruppen von 25-30 Tieren	
Heiztechnik: 4x Stabheizer 1x Heizspirale 1x Wasser- aufbereitungsanlage 1x Klimakammer	Wassertemperatur: 3x 27°C 3x 26°C 1x 25°C (durchschnittlich 26,3°C)
Beleuchtung: Leuchtstoffröhren	Beleuchtungsdauer: 14h, 1x 16h
Filtersystem: Rieselfilteranlagen 1x Außenfilter mit Schaumstoff und Tongranulat	Pflanzen: 5x keine Bepflanzung 1x Kunststoffpflanzen (für die Zucht) 1x Javamoos und Echinodorus (CO_2 Filter)

4.1.1.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

Die angebotenen Futtermittel umfassten Misch- und Einzelfuttermittel sowie Mineralstoff- und Vitaminzusätze (Tabelle 48). Eine von 7 befragten Institutionen verwendete für juvenile und adulte Stadien insgesamt 16 verschiedene Futtermittel. Bei der Verwendung von Mischfuttermitteln wurden bei dieser Institution für die adulten Tiere 4 Mischfuttermittel zu gleichen Anteilen vor der Fütterung vermengt und verfüttert. Alle befragten Einrichtungen wechselten in Ihrem Fütterungsregime zwischen Einzel- und Mischfuttermitteln. Die Fütterung der adulten Tiere erfolgte bei Institution IV 5x/d und bei zwei Institutionen (I und V) 1x/d. Institution V erhöhte die Fütterungsfrequenz auf 2x/d bei Tieren, die für die Zucht eingesetzt wurden. Weitere 3 Institutionen (II, VI und VII) fütterten die Versuchstiere ebenfalls 2x/d und Institution III 3x/d. Quantitative Angaben zur Fütterung der juvenilen und adulten Tiere konnten, mit zwei Ausnahmen, nicht in Erfahrung gebracht werden. Das Pflegepersonal teilte die Ration meist nach subjektiver Einschätzung zu. In Einrichtung II erhielten die adulten Zebrabärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae) alternierend 30 mg/l gefriergetrocknete Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) und 15 mg/l Futterflocken. Einrichtung VI fütterte an die adulten Tiere 15 ml/Tank Futterflocken und insgesamt 15 ml/Tank lebende Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) sowie gefrorene Weiher-Rüsselkrebse (*Bosmina longirostris*, Bosminidae). Selbige Einrichtung fütterte den juvenilen Fischen 3x/d 5 ml/Tank Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae).

Tabelle 48: Fütterungspraxis von 7 Institutionen mit Zebrabärblingen (Danio rerio, Cyprinidae) und die Anzahl der angebotenen Futtermittel (Angaben in absoluten Zahlen).

Menge der angebotenen Futtermittel	1	2	3	4	>10
Anzahl der Institutionen	0	1	1	4	1

Bei den juvenilen und adulten Stadien der Zebrabärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae) wurden ausschließlich Invertebraten als Einzelfuttermittel verwendet. Hauptanteil der Invertebraten sind bei den juvenilen wie auch bei den adulten Fütterungsregimen die Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae), wobei 86% dieser Invertebraten lebend verfüttert wurden (Abbildung 15). Institution I verwendete keine Salzkrebschen und bei Institution V wurden tiefgefrorene Salzkrebschen verfüttert. Die juvenilen Zebrabärblinge erhielten Pantoffeltierchen (Paramecium), Weiher-Rüsselkrebse (*Bosmina longirostris*, Bosminidae), vitaminisierte Hüpferlinge (*Cyclops*, Cyclopidae), kleine japanische Wasserflöhe (*Moina macropoda*, Daphniidae) und Hummereier (*Homarus*, Nephropidae). In Institution VII wurden die Salzkrebschen vor der Fütterung mit einem Multivitaminpräparat versetzt. Den adulten Zebrabärblingen wurden, neben den bereits erwähnten Salzkrebschen, Weiher-Rüsselkrebse (*Bosmina longirostris*, Bosminidae), schwarze Mückenlarven (Culicidae), weiße Mückenlarven (Chaoboridae), rote Mückenlarven (Chironomidae) und Schwebegarnelen (Mysida) verfüttert. Die Fische erhielten in Institution V zusätzlich vitaminisierte Wasserflöhe (*Daphnia pulex pulex*, Daphniidae) sowie vitaminisierte rote Mückenlarven.

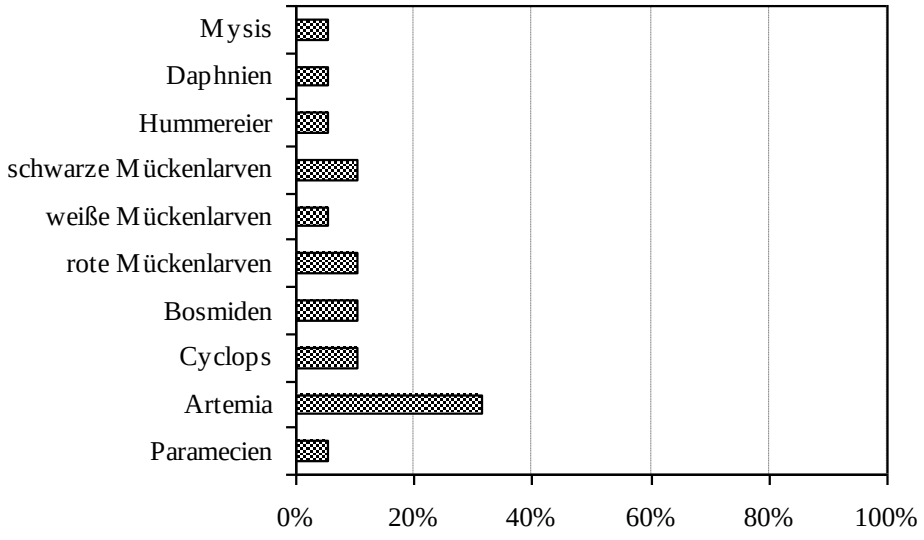


Abbildung 15: Anteile der Invertebraten an den insgesamt eingesetzten Einzelfuttermitteln bei der Ernährung von Zebrabärblingen (Danio rerio, Cyprinidae) mit Invertebraten.

4.1.1.3 Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel

Als Alleinfutter deklarierte Mischfuttermittel wurden mit einer Ausnahme stets alternierend mit Einzelfuttermitteln verwendet. Institution III fütterte die juvenilen Stadien mit einem Staubfutter und im weiteren Entwicklungsverlauf ein Minigranulat sowie zerkleinerte Futterflocken. Adulte Stadien erhielten eine Ration mit Futterflocken. Die durch die

Befragung erfassten Mischfuttermittel wurden aufgelistet und die entsprechende Deklaration dargelegt (Tabelle 49 und Tabelle 50).

Neben den eingesetzten Mischfuttermitteln wurde im gesamten Befragungsumfang lediglich von Institution III ein Mineralstoff- und Vitaminzusatz verwendet. Dieser Zusatz enthielt laut Herstellerangaben B-Vitamine und das Spurenelement Iod. Quantitative Angaben über die Inhaltsstoffe konnten nicht in die Auswertung einbezogen werden. Der Mineralstoff- und Vitaminzusatz wurde täglich mit dem Futter verabreicht.

Tabelle 49: Übersicht der eingesetzten, als Alleinfutter deklarierten Mischfuttermittel für Zebrabärblinge.

FM	Tierart lt. Deklaration	Handelsname	Komponenten lt. Herstellerangaben
1	für alle Zierfische im Gesellschafts-aquarium	sera vipan®	Fischmehl, Weizenmehl, Brauereihefe, Ca-Caseinat, Volleipulver, Gammarus, Lebertran, Spirulina, Kräuter, Luzerne, Brennnesselpulver, Grünlippmuschelmehl, Seealge, Petersilie, Paprika, Spinat, Knoblauch, Karotten
2	für Jungfische	JBL NovoTom Artemia	Speziell feinstvermahlene Inhaltsstoffe, mit Artemia-Krebs-Bestandteilen, mit natürlichem Vitamin E als Antioxidans
3	für alle Zierfische	Tetra Min	Fisch-und Fischnebenerzeugnisse, Getreide, Hefe, pfanzliche Eiweißextrakte, Weichtiere, Krebstiere, Öle und Fette, Algen, Zucker, Mineralstoffe
4	für alle Zierfische	Tetra Rubin	Fisch-und Fischnebenerzeugnisse, Getreide, Hefen, Weichtiere und Krebstiere, pflanzliche Eiweißextrakte, Öle und Fette, Algen, Zucker und Lecithin. Gefärbt mit EG-Zusatzstoffen.
5	für alle Zierfische	Tetra Pro	Fisch- und Fischereierzeugnisse, Getreide, pflanzliche Eiweißextrakte, Hefen, Weichtiere und Krebstiere, Öle und Fette, Algen (Spirulina), pflanzliche Nebenerzeugnisse, Milch und Molkereierzeugnisse, Zucker, Mineralstoffe, Lecithin, Citronensäure, L-Carnitin und gefärbt mit EG-Zusatzstoffen.
6	für alle pflanzen-fressenden Zierfische	Tetra Phyll	Fisch und Fischnebenerzeugnisse, Getreide, Hefen, Weichtiere und Krebstiere, pflanzliche Eiweißextrakte, Öle und Fette, Algen, Zucker und Lecithin. Gefärbt mit EG-Zusatzstoffen.
7	Aufzuchtfutter	Fry Feed Kyowa	64% Fischmehl, 7% Weizen, 2% Reis, 27% Hefe
8	Aufzuchtfutter	ZM-000	keine Herstellerangaben
9	Aufzuchtfutter	ZM-100	
10	Aufzuchtfutter	ZM-200	

Tabelle 50: Zusammensetzung der eingesetzten Mischfuttermittel, deklariert für Zierfische.

		Rohnährstoffe in %				Feuchtig-keitsgehalt	Vitamingehalt/kg					
FM	**Konf.**	**Rp**	**Rfe**	**Rfa**	**Ra**	**(%)**	**A in IU**	**D3 in IU**	**E in mg**	**B1 in mg**	**B2 in mg**	**C in mg**
1	F	46,2	8,9	2,3	11,9	6,7	38200	2000	120	30	90	550
2	SF	29,5	4	5	10,5	-	25000	2000	200	-	-	330
3	F	47	10	3	11	6	37600	2000	125	-	-	265
4	F	49	9	2	10,5	6	49880	2780	165	-	-	-
5	C	46	12	3	11	8	30420	1890	200	-	-	330
6	F	47	8,5	2	10,5	6	31220	1717	104	-	-	133
7[a]	SF	55	10	4	-	-	-	-	-	-	-	-
8	-	52	12	3	8	7	-	-	-	-	-	-
9[b]	-	55	14	1	14	-	30000	2500	700	-	-	2000
10[c]	-	60	14,5	-	11,5	7	30000	2500	400	-	-	2000

Konf.: Konfektion, Rp: Rohprotein, Rfe: Rohfett, Rfa: Rohfaser, Ra: Rohasche
SF: Staubfutter, SWF: halb schwimmfähig, F: Flockenfutter, C: Chips
[a] Mineralstoffgehalt 17%
[b] ω3 SCFA 30 mg/g TS und DHA/EPA Verhältnis 2 (2:1)
[c] ω3 SCFA 28 mg/g TS

4.1.1.4 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

Bei Zebrabärblingen (*Danio rerio*, Cyprinidae) erfolgte die Ernährung mit Einzelfuttermitteln tierischer Herkunft, wobei je nach Spezies, Stadium und Institution die Verfütterung von Mischfuttermitteln überwiegen kann. Die Einzelfuttermittel für Zebrabärblinge wurden mit Ausnahme der Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) stets tiefgekühlt (-20°C) verfüttert. Zwei (II und VI) von 7 Institutionen fütterten den Fischen gefriergetrocknete Salzkrebschen. Bei 4 Institutionen wurden lebende Salzkrebschen in die Futterration integriert. Anhand der Futtermitteldeklarationen konnte die Zusammensetzung der einzelnen Futtertiere in die Auswertung mit einbezogen werden (Tabelle 51).

Tabelle 51: Zusammensetzung von Einzelfuttermitteln (Invertebraten) für Zebrabärblinge.

	Rohnährstoffe in %				**Feuchtig-keitsgehalt in %**
Spezies	**Rp**	**Rfe**	**Rfa**	**Ra**	
1. Krebstiere (Crustacea)					
Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) 100g	5,2	1,2	0,8	0,75	90,1
Weiher-Rüsselkrebse (*Bosmina longirostris*, Bosminidae) 100g	4,4	1,3	0,3	0,4	93,6
kl. japanischer Wasserfloh (*Moina macropoda*, Daphniidae) 100g	4,6	0,7	0,5	0,55	93,7
Schwebegarnelen (Mysida) 100g	4,9	1,15	0,85	0,8	90,3
Hummereier (*Homarus*, Nephropidae) 100g	5,85	1,55	0,15	0,25	90,2
Hüpferlinge (*Cyclops*, Cyclopidae)[a]	Keine Angaben				
Wasserflöhe (*Daphnia pulex pulex*, Daphniidae)[b]	Keine Angaben				
2. Zweiflügler (Insecta, Diptera)					
schwarze Mückenlarven (Culicidae) 100g	5,0	1,1	0,85	0,95	92,1
weiße Mückenlarven (Chaoboridae) 100g	5,2	0,75	0,35	0,5	93,2
rote Mückenlarven (Chironomidae)[c]	Keine Angaben				

[a, b und c] ermittelte Gehalte anderer Autoren im Anhang, Tabelle 64

4.1.2 Forellen (*Oncorhynchus mykiss, Salmo trutta, Hucho hucho*, Salmonidae)

4.1.2.1 Haltungsbedingungen

In den Institutionen mit Forellenhaltung wurden die Parameter der Wasserqualität erhoben. Dies sind der Sauerstoff-, Nitrat- und Nitritgehalt sowie der pH-Wert. In Institution VIII wurde ein Sauerstoffgehalt >80%, Nitratgehalt von 26,7 mg/l, Nitritgehalt von 0,002 mg/l und ein pH-Wert von 7,1 dokumentiert. Institution IX wies einen Sauerstoffgehalt >80%, Nitratgehalt von <100mg/l, Nitritgehalt von 0 mg/l auf und der pH-Wert betrug 8,6. Von Institution X konnten keine Angaben zur Wasserqualität in die Auswertung einbezogen werden.

Bei allen befragten Institutionen erfolgte die Haltung der Forellen stets in Gruppenhaltung (Tabelle 52). In 2 von 3 Institutionen wurden die Fische entsprechend der Körpergröße in Gruppen eingeteilt und in Institution VIII entsprechend dem Alter und der Körpergröße gruppiert.

Zu der Herkunft der Forellen konnten keine Angaben von Institution IX in die Auswertung einbezogen werden. Institution X verwendete Fische aus dem Import, Wildfänge, deutsche und eigene Nachzuchten. Des Weiteren dokumentierten Institution VIII und X nicht die Zeitdauer der Haltungsform. Von Institution VIII konnten keine Angaben über das Filtersystem, die Heiztechnik, die Beleuchtung sowie die Beleuchtungsdauer in die Auswertung integriert werden.

Tabelle 52: Übersicht zu den Haltungsbedingungen von Forellen (Oncorhynchus mykiss, Salmo trutta, Hucho hucho, Salmonidae) während des Erhebungszeitraumes.

Befragte Einrichtungen: 3	Anzahl der Tiere: ca. 55750
Herkunft: 1 Institutionen mit eigener Nachzucht	
Haltung der Tiere seit: 1x 2 Jahre, 1x mehrere Jahrzehnte	
Haltung: 3x Gruppenhaltung	
Heiztechnik: 1x Stabheizer, 1x Stabheizer und Kühlung je nach Bedarf	Wassertemperatur: 1x 10°C, 1x 14°C, 1x 10-15°C (durchschnittlich 13°C)
Beleuchtung: 2x Leuchtstoffröhren	Beleuchtungsdauer: 1x 8h, 1x 12h
Filtersystem: 1x Rieselfilteranlagen, 1x Innenfilter	Pflanzen: keine Angaben

4.1.2.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

Die Anzahl der angebotenen Futtermittel umfasste bis auf eine Ausnahme ausschließlich Mischfuttermittel (Tabelle 53). Institution X fütterte bei den juvenilen Stadien neben 3 Mischfuttermitteln geschälte Eier der Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae). Durch Einsatz eines Fütterungsautomaten erfolgte in Institution VIII eine Fütterung in einem Zeitraum von 8 h/d.
Die adulten Tiere wurden 1x/d gefüttert wurden. In Institution X erhielten die Fische 2x/d Futter und in Institution IX 1-2x/d. Tiere, die sich in Quarantäne befanden, wurden in Institution IX 8x/d gefüttert.

Tabelle 53: Fütterungspraxis von 3 Institutionen mit Forellen (Oncorhynchus mykiss, Salmo trutta, Hucho hucho, Salmonidae) und die Anzahl der angebotenen Futtermittel (Angaben in absoluten Zahlen).

Menge der angebotenen Futtermittel	1	2	3	4	5
Anzahl der Institutionen	0	1	0	1	1

4.1.2.3 Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel

Institution VIII kombinierte die Mischfuttermittel mit einem Einzelfuttermittel tierischer Herkunft (geschälte Salzkrebscheneier). Für die Fütterung juveniler Fische wurden Alleinbrutfutter verwendet, die sich in der Granulatgröße sowie dem Gehalt an Rohprotein, Rohfett und den Kohlenhydraten unterscheiden (Tabelle 55). Die erfassten Mischfuttermittel wurden aufgelistet und die entsprechende Deklaration dargelegt (Tabelle 54 und Tabelle 55).

Tabelle 54: Übersicht der handelsüblichen, als Alleinfutter deklarierten Mischfuttermittel für Forellen.

FM	Tierart lt. Deklaration	Handelsname	Komponenten lt. Herstellerangaben
1	Forellen (Alleinbrutfutter (1,1mm))	Bio-Optimal Start	Fischmehl (LT94 und Spezialmehl), Fischöl, Weizen, Weizengluten, Vitamine, Mineralien
2	Forellen (Alleinbrutfutter (0,5mm))		
3	Forellen	Aquastart 2	Fischmehl, Sojaschrot, Fischöl, Rapskuchen, Sonnenblumenschrot; Weizen, Rapsöl, Blutmehl, Vitamine, Mineralien
4	Forellen	Aqualife 14	Fischmehl, Sojaschrot, Weizen, Blutmehl, Rapskuchen, Sonnenblumenschrot, Fischöl, Rapsöl, Vitamine, Mineralien
5	Forellen	Aqualife 17	Fischmehl, Sojaschrot, Blutmehl, Fischöl, Weizen, Rapskuchen, Sonnenblumenschrot, Rapsöl, Vitamine, Mineralien
6	Forellen (Laichfutter)	Ecogen 13	Fischmehl (LT94), Weizen, Sojaschrot, Fischöl, Weizengluten, Vitamine, Mineralien

Tabelle 55: Zusammensetzung von Mischfuttermitteln, deklariert für Forellen.

		Rohnährstoffe in %								
FM	**Konf.**	**Rp**	**Rfe**	**NfE**	**Rfa**	**Ra**	**Phosphor in %**	**Brutto-energie in MJ/kg**	**verdauliche Energie in MJ/kg**	**umsetzbare Energie in MJ/kg**
1	G	56	18	9,5	0,4	11	1,6	22,1	20,4	17,8
2	G	58	15	10	0,4	11	1,6	21,4	19,9	17,1
3	P	42	22	18	4	7	0,9	22,3	19,7	17,8
4	P	44	14	21	5	7,5	1	20,4	17,7	15,7
5	P	42	22	15	1,3	8	1,1	21,8	19,3	17,4
6	SWF	50	13	17	1,9	9,5	1,3	20,2	18,4	16,1

NfE: N-freie Extraktstoffe (Kohlenhydrate)
G: Granulat, P: Pellet, SWF: Schwimmfutter

4.1.2.4 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

Alle befragten Institutionen mit Forellenhaltung hatten ein Fütterungskonzept, das hauptsächlich aus Mischfuttermitteln bestand. Lediglich Institution VIII verwendete bei der Jungtieraufzucht geschälte Salzkrebscheneier (*Artemia salina*, Artemiidae). Die Zusammensetzung der Eier wurde nicht erfasst, jedoch können die Gehalte der Rohnährstoffe von Salzkrebschen aus der Tabelle 51 entnommen werden.

4.1.3 Guppy (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae)

4.1.3.1 Haltungsbedingungen

Während des Untersuchungszeitraums konnte eine (Institution V) von 14 Versuchstiereinrichtungen zur Haltung und Fütterung von Guppies (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae) befragt werden. Aktuell betrug die Bestandsgröße 200 Tiere aus eigener Nachzucht. Die Haltung der Tiere erfolgte seit 8 Jahren. Je nach Stamm wurden die Fische in Gruppen in je zwei 90 l Becken gehalten. Durch die Raumbeleuchtung erfolgte ein Lichtregime von 12 h. Alle 4 Wochen wurde ein Wasserwechsel von etwa ⅓-½ durchgeführt. Da die Raumtemperatur 25°C betrug, wurde eine Wassertemperatur von 24°C gemessen. Eine fortlaufende Filtrierung des Wassers wurde mit Hilfe eines Innenfilters realisiert. Die Aquarien enthielten als Bodengrund Kies sowie Boden- und Schwimmpflanzen.

4.1.3.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

Die Fütterung der Jungtiere erfolgte mit einer 2x/d Gabe Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae). Adulte Fische erhielten 2x/d zwei Mischfuttermittel. Quantitative Angaben zur Fütterung der juvenilen und adulten Tiere konnten nicht in Erfahrung gebracht werden, da das Pflegepersonal die Ration nach subjektiver Einschätzung zuteilte. Es wurden weder Mineralstoffzusätze noch Vitaminzusätze verwendet.

4.1.3.3 Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel

In Institution XI wurden neben dem Einzelfutter tierischer Herkunft (Salzkrebschen) für die adulten Stadien zwei Mischfuttermittel (FM 3 und 6) verwendet, deren Komponenten und Zusammensetzung in Tabelle 49 und Tabelle 50 aufgeführt sind.

4.1.3.4 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

Neben den eingesetzten Mischfuttermitteln bei den adulten Guppies wurden bei der Fütterung der Jungtiere tiefgekühlte Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) verwendet. Die quantitativen Angaben für die Gehalte der Rohnährstoffe können aus Tabelle 51 entnommen werden.

4.2 Amphibien

4.2.1 Krallenfrösche (*Xenopus laevis*, Pipidae)

4.2.1.1 Haltungsbedingungen

Die Haltung der Krallenfrösche (*Xenopus laevis*, Pipidae) erfolgte bei allen 8 Institutionen in Form einer Gruppenhaltung (Tabelle 56). Institution XI dokumentierte neben der Gruppenhaltung die Einzeltierhaltung. Zwei der befragten Einrichtungen orientierten sich bei der Zusammenstellung der Gruppen an der Körpergröße und eine weitere Einrichtung (IV) orientierte sich an der Körpergröße sowie dem Geschlecht. Die weiblichen Krallenfrösche wurden in Gruppen von 5-8 Tieren und die männlichen Tiere in Gruppen von 10-15 Tieren gehalten. Institution XII hielt die Krallenfrösche ebenfalls geschlechtlich getrennt. Die Besatzdichte bei den Weibchen betrug maximal 10 und bei den Männchen maximal 20 Tiere. Eine Institution (V) gruppierte die Krallenfrösche dem Alter entsprechend. Von 3 Institutionen wurden keine Angaben in die Auswertung einbezogen. Mit einer Ausnahme wurde bei der Haltung von Krallenföschen eine Zirkulations-Filterreinigung verwendet. In Institution IV erfolgte ein manueller Wasserwechsel.

Tabelle 56: Übersicht zu den Haltungsbedingungen von Krallenfröschen (Xenopus laevis, Pipidae) während des Erhebungszeitraumes.

Befragte Einrichtungen: 8	Anzahl der Tiere: 3524
Herkunft: 2 Institutionen mit eigener Nachzucht und Import 1 Institution mit Wildfang und Import (Mutanten) 1 Institution mit deutscher Nachzucht 1 Institution mit deutscher Nachzucht und Import 1 Institution mit Import 1 Institution mit Wildfang 1 Institution mit eigener Nachzucht	
Haltung der Tiere seit: durchschnittlich 12 Jahren	
Haltung: 1x Gruppenhaltung mit 6 Tieren 1x Gruppenhaltung mit 6-8 Tieren 2x Gruppenhaltung mit ca. 10 Tieren 1x Gruppenhaltung mit 18 Tieren 1x Gruppenhaltung mit 4-20 Tieren 1x Gruppenhaltung mit 2-30 Tieren 1x Gruppenhaltung mit 20-200 Tieren 1x Einzeltierhaltung	
Heiztechnik: 5x Raumtemperatur, 2x Stabheizer 1x Raumtemperatur und Stabheizer	Wassertemperatur: durchschnittlich 20°C
Beleuchtung: Raumbeleuchtung, 1x Aqua Memolux	Beleuchtungsdauer: 12h, 1x 8-10h
Filtersystem: 5x Rieselfilteranlagen 1x Bodenfilter 1x Schaumstofffilter 1x manueller Wasserwechsel	Bodengrund: 2x Tunnel (PVC, Plexiglas) 3x dunkle Untergrundfarbe 1x Blumentöpfe (Ton) und Tunnel 1x Plexiglashäuschen 1x Tonröhren 1x Tönröhren und Kies Pflanzen: 100% keine Bepflanzung

4.2.1.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

Die Menge der angebotenen Futtermittel umfasst bei den Krallenfröschen (*Xenopus laevis*, Pipidae) Misch- und Einzelfuttermittel (Tabelle 57). In 5 Institutionen erfolgte für die adulten Tiere ein alternierendes Fütterungsregime. Das Mischfuttermittel war stets ein pelletiertes Fertigfutter. Drei von 8 Institutionen fütterten ausschließlich pelletiertes Fertigfutter. In 7 Institutionen erfolgte die Fütterung 3x/Woche. Institution XI hatte eine Fütterungsfrequenz von 4-7x/Woche. Juvenile Krallenfrösche wurden in zwei Einrichtungen mit einem Staubfutter bis zu 3x/d und in Einrichtung V mit Brennnesselsud sowie Trockenhefe 1x/d gefüttert. Durch eine subjektive Rationierung konnten in 3 von 8 Fällen keine quantitativen Angaben über die Futtermenge dokumentiert werden. In Einrichtung XIII erfolgte eine Fütterung von etwa ein bis zwei Pellets pro adultem Tier, wobei ein Pellet etwa 0,05 g wog. Einrichtung XII fütterte die Tiere 2x/Woche mit ca. 5-10 g Mischfutter/Tier. Für die Fütterung der Kaulquappen erfolgte in Institution IV eine Rationierung entsprechend den Herstellerangaben. Mit zunehmendem Alter der Kaulquappen wurde entsprechend den Herstellerangaben die Ration erhöht.

Tabelle 57: Fütterungspraxis von 8 Institutionen mit Krallenfröschen (Xenopus laevis, Pipidae) und die Anzahl der angebotenen Futtermittel (Angaben in absoluten Zahlen).

Menge der angebotenen Futtermittel	1	2	3	4	5
Anzahl der Institutionen	2	3	1	0	2

Neben den im Diagramm aufgeführten Einzelfuttermitteln wurde in Institution V der Sud von Brennnesseltee und Trockenhefe an die Kaulquappen (*Xenopus laevis*, Pipidae) verfüttert (Abbildung 16). Juvenile und adulte Stadien erhielten in 3 Institutionen sowohl zerkleinertes Rinderherz als auch Schweineherz. Institution IV berichtete, durch die Fütterung von zerkleinertem Schweineherz eine bessere Gametenreifung zu erzielen. Tiefgefrorene rote Mückenlarven (Chironomidae) wurden in Institution V je nach Bedarf an juvenile und adulte Krallenfrösche verfüttert. In Institution XI erhielten lediglich die juvenilen Krallenfrösche 2-3x/Woche rote Mückenlarven zu fressen. Vier von 7 Institutionen verfütterten an adulte Tiere 1x/Woche Regenwürmer (Lumbricidae) und Xenopuskaulquappen, wobei in Institution IV lediglich bei einem Überschuss Kaulquappen als Futtermittel dienten. Mehlwürmer (Larven von *Tenebrio molitor*) wurden in Institution VI für die Fütterung von adulten Krallenfröschen eingesetzt. Die Ration bestand aus 10 Würmern/Frosch und es wurde alternierend mit Xenopuspellets 3x/Woche gefüttert.

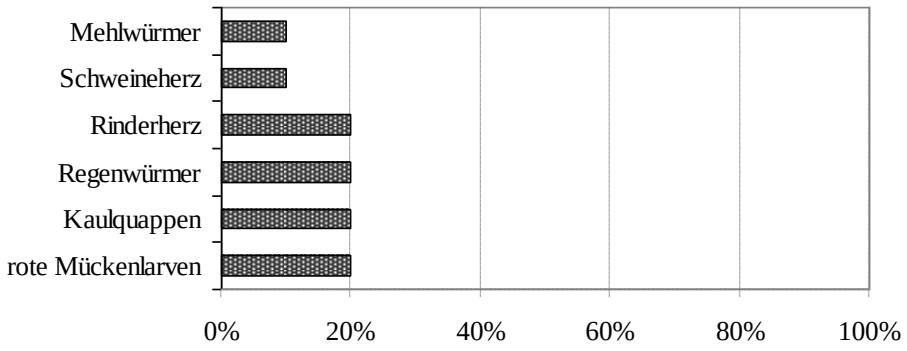


Abbildung 16: Anteile der Einzelfuttermittel an den insgesamt eingesetzten Einzelfuttermitteln bei der Ernährung von Krallenfröschen (Xenopus laevis, Pipidae).

4.2.1.3 Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel

Mit Hilfe der Fragebögen wurden die von den Institutionen verwendeten Mischfuttermittel erfasst. In der Ration für Krallenfrösche wurden Mischfuttermittel für Zander und Forellen intergriert (Tabelle 58 und Tabelle 59). Zwei von 8 Institutionen fütterten die Mischfuttermittel nicht alternierend mit Einzelfuttermitteln tierischer Herkunft.

Tabelle 58: Übersicht der handelsüblichen, als Alleinfutter deklarierten Mischfuttermittel für Kaulquappen, Krallenfrösche, Forellen und Zander.

FM	Tierart lt. Deklaration	Handelsname	Komponenten lt. Herstellerangaben
1	Wachstumsfutter für alle Jungfische eierlegender Arten bis zur Größe eines neugeborenen, lebendgebärenden Zahnkarpfens (6 mm). Auch für junge Meerwasserfische, Artemianauplien und Kaulquappen.	sera micron Staubfeines Wachstumsfutter	Spirulina Algen, Krillmehl, Shrimps, Fischmehl, Brennnessel, Weizenmehl, Paprika, Luzerne, Brauereihefe, Petersilie, Volleipulver, Lebertran, Gammarusmehl, Seealgen, Muschelmehl
2	Alleinfutter für Krallenfrösche	Krallenfrosch Extrudat 3590 (3 mm)	Landtierprodukte, Getreideprodukte, Fischprodukte, Getreide, Ölsaatenprodukte, Proteinprodukte aus Mikroorganismen, Milchprodukte, Mineralstoffe, Spurenelemente-Vitaminvormischung
3	Amphibien, Reptilien, Forellen	Aquatic 3 (4 mm)	Sojaextraktionsschrot, Weizen, Maisglutenmehl, Fischmehl, Schweinefleischmehl, Weizenmehl, Mengenelemente, Hühnerfett, Melasse, hydrolysiertes Weizengluten, Kartoffelprotein, geröstetes Sojavollfett, Aminosäuren, Vitamine, Spurenelemente
4	Alleinfutter für Forellen	Aqua Balance	Fischmehl, Weizen, Sojaextraktionsschrot, Sojaprotein-konzentrat, Fischöl, Hämoglobinpulver, Rapskuchen, Futtererbsen, Sojabohne, Monocalciumphosphat, Maiskraftfutter, DL-Methionin
5	Zander	Zanderpellets 1750 (4 mm)	Fischprodukte, Ölsaat- und Ölsaatnebenprodukte, Getreidekörner, Öle und Fette, Premix

Tabelle 59: Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel für Krallenfrösche.

		Rohnährstoffe in %											
FM	**Konf.**	**Rp**	**Rfe**	**Rfa**	**Ra**	**NFE**	**Brutto-energie in MJ/kg**	**verdauliche Energie in MJ/kg**	**umsetzbare Energie in MJ/kg**	**Methionin in %**	**Lysin in %**	**Calcium in %**	**Phosphor in %**
1	SF	50,2	8,1	9,2	11,9	-	keine Angaben						
2	E	44,0	8,0	1,0	9,0	-	-	-	-	0,9	2,8	2,0	1,4
3	P	39,0	6,5	2,4	8,8	33,2	16,8	14,7	13,5	0,8	2,2	2,2	1,2
4	E	42,0	16,0	2,5	8,0	-	-	-	15,8	-	-	-	1,1
5	P	50,0	17,0	3,0	7,8	15,0	21,7	17,1	-	-	-	-	-

SF: Staubfutter, E: Extrudat, P: Pellets

		Vitamingehalt/kg			
FM	**Kupfer in mg/kg**	**A in IU**	**D3 in IU**	**E in mg**	**C in mg**
1	keine Angaben				
2	-	15000	3500	115	-
3	18,2	20484	3863	168	52
4	8,0	6000	1200	200	160
5	5,5	700	114	182	-

4.2.1.4 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

Die Ernährung von Krallenfröschen (*Xenopus laevis*, Pipidae) erfolgt neben Mischfuttermitteln mit Einzelfuttermitteln tierischer Herkunft. Tabelle 65 im Anhang enthält drei Einzelfuttermittel (Regenwurm, *Lumbricus terrestis*; Mehlwürmer, *Tenebrio molitor;* nestjunge Mäuse, *Mus musculus*), die an Krallenfrösche sowie an das Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) verfüttert und bereits bei der Auswertung der Fragebögen berücksichtigt wurden. Für Kaulquappen (*Xenopus laevis*, Pipidae), rote Mückenlarven (Chironomidae) sowie zerkleinerte Rinder- und Schweineherzen konnten keine Angaben für die Zusammensetzung ermittelt werden.

4.2.2 Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae)

4.2.2.1 Haltungsbedingungen

Von insgesamt 14 Versuchstiereinrichtungen konnte Institution V mit einem Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae) befragt werden. Dieses Tier wurde in einem 125x80x70 cm großen Aquarium in Einzeltierhaltung gehalten. Beleuchtet wurde das Aquarium mit zwei 18 W Leuchtstoffröhren für eine Zeitdauer von 12 h. Die Wassertemperatur betrug 14°C und das Wasser wurde durch eine Rieselfilteranlage gefiltert. Im Aquarium war der Bodengrund mit grobem Kies ausgelegt und bepflanzt.

4.2.2.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

Das Tier erhielt im Wechsel alle drei Tage 1-2 Miesmuscheln (Muschelfleisch (*Mytilus*)) und Stinte (*Osmerus eperlanus*, Osmeridae). Zweimal im Monat bekam das Axolotl Mäusebabies (*Mus musculus*, Murinae) zu fressen (Tabelle 65). Eine Supplementierung von Mineralstoff- und Vitaminzusätzen erfolgte nicht.

4.2.2.3 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

Die Fütterung basierte ausschließlich auf Einzelfuttermitteln tierischer Herkunft. Tabelle 65 enthält drei Einzelfuttermittel, die an das Axolotl verfüttert wurden. Für Stinte (*Osmerus eperlanus*, Osmeridae) und Miesmuscheln (*Mytilus*) konnten keine Angaben für die Zusammensetzung erfasst werden.

5 Diskussion

5.1 Methodik

Ziel dieser Dissertation war es, eine systematische Analyse und Zusammenfassung der Literatur zur Anatomie und Physiologie des Verdauungstraktes sowie zum Nährstoffbedarf von Fischen und Amphibien zu erarbeiten. Weiterhin sollten die Haltungsbedingungen und die Fütterung *in praxi* erhoben werden. Dazu wurden versuchstierkundlich relevante Fische (*Poecilia reticulata*, *Danio rerio*, *Oncorhynchus mykiss*) und Amphibien (*Xenopus laevis*, *Ambystoma mexicanum*) in die Befragung eingeschlossen.

5.2 Literaturstudium

Nach 6 monatiger Literaturrecherche lagen ca. 660 Quellen für die Bearbeitung der Fische und ca. 580 Quellen für die Übersichtsarbeit der Amphibien vor. Diese Literatur wurde themenbezogen zusammengetragen, analysiert sowie dokumentiert. Dabei wurde ersichtlich, dass relativ wenige Studien zum Bedarf von Zierfischen und Amphibien der Versuchtierkunde existieren. Dies verdeutlicht u.a. die Notwendigkeit dieser Arbeit und die bisherige Herangehensweise bei der Fütterung der entsprechenden Tiere. Es existieren somit viele, auch ältere Publikationen, die mitunter mit 1876 (Amphibien) und 1910 (Fische) datiert sind (Swiecicki 1876; Schminkewitsch 1910).

5.3 Datenerhebung

Die durchgeführten Erhebungen (Fragebögen) hinsichtlich der Haltung und Fütterung von Fischen und Amphibien in den Versuchstiereinrichtungen wurden *vis à vis* oder per e-mail realisiert. Bei 6 von 14 Institutionen erfolgte die Befragung direkt vor Ort. Dabei konnten sowohl die Haltungsbedingungen genauer betrachtet und Nachfragen unmittelbar beantwortet werden. Für die elektronische Beantwortung (e-mail) der Fragebögen wurde in erster Instanz telefonisch der Kontakt aufgebaut. Abhängig von der Kooperationsbereitschaft sowie der Haltung entsprechender Versuchstiere wurde der Fragebogen per e-mail gesendet und auf gleichem Weg beantwortet. Die Rücksendung der ausgefüllten Fragebögen erstreckte sich auf einen durchschnittlichen Zeitraum von 1½ Monaten. Ein Fragebogen hatte einen Umfang von je 20 Fragen für Fische und Amphibien. Für die Beantwortung der 20 Fragen wurden durchschnittlich etwa 10-15 min benötigt. Der gesamte Befragungszeitraum mit der Besichtigung der Anlagen erstreckte sich durchschnittlich über einen Zeitraum von 30 min. Mit Hilfe der 20 Fragen konnten die Haltungsbedingungen und Fütterung von Fischen und Amphibien weitestgehend kategorisiert werden. Ein Schwerpunkt der standardisierten Fragebögen war auf die Fütterungsregimes der jeweiligen Entwicklungsstadien sowie die Deklaration der angewendeten Futtermittel fokussiert. Anhand dessen konnte eine Gegenüberstellung und Auflistung der Futtermittel erfolgen. Durch die Erhebung der Futtermittel und Fütterungsfrequenzen konnten Tendenzen im Befragungsumfang dargelegt werden, die möglicherweise anderen Institutionen als Orientierung dienen.

Mit Hilfe weiterer Fragen hätten Daten zum Gesundheitsstatus, der Fruchtbarkeit oder der Mortalität erhoben werden können. Mit der gewählten Methodik sollte jedoch ein Überblick und Tendenzen der Haltung und Fütterung von Tieren in Versuchstiereinrichtungen dargestellt werden. Eine Erhebung zu den möglichen Konsequenzen für die Tiergesundheit war nicht beabsichtigt.

5.4 Diskussion der Ergebnisse

Während der Datenerhebung konnten von den befragten Institutionen relativ wenige Angaben zu den verwendeten Futtermengen erfasst werden, obwohl diese Daten für die Einschätzung einer bedarfsorientierten Fütterung wesentlich wären. Dies spiegelt v.a. das bei der Amphibienernährung gängige Vorgehen wider, die ausschließlich auf empirischen Grundlagen beruht. Bei dem Vergleich zwischen den in der Literatur angegebenen Bedarfszahlen und Angaben der Rohnährstoffgehalte anhand der Futtermitteldeklarationen gilt es zu beachten, dass diese Zahlen lediglich der Orientierung dienen, da bei exothermen Tieren wie den Fischen und Amphibien der tatsächliche Bedarf von mehreren Faktoren abhängt. Dazu zählen Wassertemperatur, Verdaulichkeit, Proteinwertigkeit und Partikelgröße sowie Alter der Fische (Baur und Rapp 2003).

5.5 Besonderheiten der Fischernährung

5.5.1 Zebrabärbling (*Danio rerio*, Cyprinidae)

5.5.1.1 Haltungsbedingungen

Im Januar 2009 wurde vom Arbeitskreis 4 „Tierversuche“ (TVT) eine Empfehlung für die Haltung, den Transport und das tierschutzgerechte Töten von Versuchsfischen herausgegeben (TVT und GV-SOLAS 2009). In dieser Empfehlung sind u.a. Parameter für die Wasserqualität enthalten. Diese dienten bei der Auswertung der Daten als Orientierung und sind in Tabelle 60 aufgeführt. Bei allen Institutionen entsprachen die erfassten Parameter den empfohlenen Werten. Einige Institutionen konnten keine vollständigen Angaben zur Verfügung stellen. Institution I konnte keine Angaben über den Nitratgehalt aufweisen und Institution II keine Angaben zum Sauerstoffgehalt. Von Institution III wurden keine Angaben zum Nitrat-, Nitrit- und Sauerstoffgehalt übermittelt.

Der Zebrabärbling (*Danio rerio*, Cyprinidae) ist ein temperamentvoller, lebhafter und schwimmfreudiger Schwarmfisch, dessen Haltung in Gruppen von mindestens 5 Tieren erfolgen sollte (Riehl und Baensch 1996; TVT und GV-SOLAS 2009). Es wird eine Temperatur von etwa 20-27°C und eine ständige Versorgung mit Wasser in ausreichender Qualität empfohlen. Für eine artgerechte Physiologie und Verhalten ist ein Lichtregime mit einem Tag-Nacht-Rhythmus notwendig. Üblich ist ein Rhythmus von 12h : 12h bis hin zu 16h : 8h. Die dabei empfohlene Beleuchtungsstärke für Cypriniden beträgt 300 bis 1000 Lux (TVT und GV-SOLAS 2009).
In der Aquaristik empfiehlt es sich, Zebrabärblinge für die Zucht in einem bepflanzten Aquarium zu halten. Diese Becken brauchen nicht sehr hoch und breit zu sein. Der Bodengrund sollte aus grobem Kies und Steingeröll bestehen. Eine mäßige Bepflanzung der Ränder und des Hintergrundes ermöglicht viel freien Schwimmraum (Riehl und Baensch 1996). Die Besatzdichte für einen 2-5 cm langen Fisch beträgt 1,5 l/Fisch und die Zusammenstellung der Gruppen sollte anhand der Körpergröße erfolgen (TVT und GV-SOLAS 2009). Bei der Haltung von Zebrabärblingen in den befragten Versuchstiereinrichtungen wurden die Tiere stets in Gruppenhaltung, bei durchschnittlich 26°C im Wasser mit ausreichender Qualität und mit einem empfohlenen Tag : Nacht Rhythmus von ca.14h:10h gehalten. In keiner der befragten Einrichtungen wurde Kies oder ähnliches als Bodengrund verwendet. Kunststoffpflanzen wurden lediglich von Institution V während der Zucht eingesetzt sowie Javamoos und Echinodorus von Institution IV für die Zucht und als CO_2-Filter. Bei Institution I und V betrug die Besatzdichte etwa 1,5 l/Fisch. Von Institution III konnten keine Angaben für die Besatzdichte in die Auswertung einbezogen werden.

Ein zu hoher Besatz führt zu einem Sauerstoffmangel, der wiederum den Allgemeinzustand der Tiere herabsetzt und somit das Infektionsrisiko erhöht (Hieronimus und Hirt 2004). Die Haltung in einem unstrukturierten Becken bedeutet für die meisten Schwarm- oder Gesellschaftsfische ein Leben unter permanentem Stress, insbesondere für die in der Rangordnung niedrig angesiedelten Tiere (TVT und GV-SOLAS 2009). Eine Haltung in einem unstrukturierten Becken hat jedoch den praktischen Vorteil einer einfachen Reinigung und ermöglicht kranke oder verendete Tiere schnell zu erkennen und entsprechende Maßnahmen einzuleiten.

Tabelle 60: Empfohlene Parameter der Wasserqualität für Zebrabärblinge (TVT und GV-SOLAS 2009).

Parameter der Wasserqualität	**Empfehlung**	**Höchstwert**
Sauerstoffgehalt	> 60%	-
Nitratgehalt (NO_3)	<20 mg/l	<100 mg/l
Nitritgehalt (NO_2)	<0,1 mg/l	<1,0 mg/l
pH- Wert	6,0-8,5	-

5.5.1.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

In der Literatur werden keine einheitlichen Empfehlungen angegeben, jedoch sollten nach Meinung verschiedener Autoren neben den Mischfuttermitteln auch Einzelfuttermittel verfüttert werden. Durch ein alternierendes Fütterungsregime kann unter Umständen der Zuchterfolg verbessert werden (Schiötz 1970). In einem Gesellschaftsaquarium sind 2-4 Fütterungen pro Tag ausreichend (Riehl und Baensch 1996). In den befragten Haltungen wurden bei Zebrabärblingen durchschnittlich 4 verschiedene Futtermittel (Misch- und Einzelfuttermittel) eingesetzt. Im Mittel wurden in den befragten Institutionen die Versuchstiere etwa 2x/d gefüttert. Die erhobenen Daten stimmen demnach mit den Literaturangaben überein.

5.5.1.3 Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel

Viele bekannte Spezies der Aquariumfische fressen Flockenfutter. Flockenfutter hat den Vorteil, dass es nicht rapide zu Boden sinkt, nicht im Wasser zerfällt und ein breites Spektrum an Nährstoffen enthält (Winfree 1992; Riehl und Baensch 1996). Alle befragten Institutionen verwendeten für die adulten Stadien stets mindestens ein Flockenfutter.

In der Literatur wird für omnivore Zierfische wie dem Zebrabärbling (*Danio rerio*, Cyprinidae) ein Nährstoffgehalt von etwa 35-42% Rohprotein, 2-5% Rohfett, 3-8% Rohfaser und etwa 5000 IU/kg Vitamin A, mindestens 1000 IU/kg Vitamin D sowie 200 mg/kg Vitamin C als Empfehlung angegeben. Maximal 10 g/kg TS Calcium und Phosphor werden empfohlen (Phromkunthong et al. 1994; Riehl und Baensch 1996; Kamphues et al. 2009a). Für den Bedarf an essentiellen Aminosäuren existieren keine Daten. Fütterungsstudien mit langkettigen Fettsäuren ergaben eine höhere Befruchtungsrate, wenn das Verhältnis von ω-3/ω-6 Fettsäuren etwa 1 : 2,7 beträgt (Meinelt et al. 1999). Das Fettsäurenverhältnis beeinflusst außerdem die Wachstumsrate von Zebrabärblingen (Meinelt et al. 2000).

Die Nährstoffgehalte der aufgeführten und in den Institutionen verwendeten Mischfuttermittel liegen für Rohprotein und Rohfett mit einer Ausnahme meist über den Richtwerten. In allen Mischfuttermitteln sind die geforderten Mindestgehalte von Vitamin A, D und C enthalten. Neben den quantitativen Angaben für Rohfett waren bei Futtermittel 9 die qualitativen Mengen der ω-6 und ω-3 Fettsäuren angegeben.

Diese sind in einem Verhältnis von 2:1 enthalten und entsprechen so etwa den Empfehlungen von Meinelt et. al (1999; 2000). Der Gehalt an Rohfaser war bei 4 Mischfuttermitteln niedrig (Tabelle 56), was sich unter Umständen negativ auf die Darmmotilität auswirken kann (Riehl und Baensch 1996). Andererseits begünstigen niedrige Rohfasergehalte eine höhere Futterverdaulichkeit. Aufgrund fehlender Angaben kann zu den Calcium- und Phosphorwerten keine Aussage getroffen werden. Prinzipiell können zu hohe Futtermengen oder zu hohe Energiegehalte im Futter Adipositas, mangelnde Fertilität und eine Fettleber auslösen. Zu hohe Futtermengen können eine Intoxikation durch Futterreste (H_2S, NH_3, NH_4OH) verursachen (Kamphues et al. 2009a). Cypriniden besitzen physiologisch eine hellbraune Leber (Hoffmann 2005a). Histologisch sind die Hepatozyten polygonal geformt mit einem ausgeprägten zentralen Nucleus. Dieses Erscheinungsbild kann stark variieren und ist u.a. abhängig von Alter, Geschlecht, Umwelteinflüssen sowie Ernährungsstatus (Branson 1993). Ist die Ernährung nicht adäquat, sind die Hepatocyten stark mit Glycogen und Neutralfetten gefüllt (Roberts 1985). Eine Fettablagerung in der Leber führt zur Vergrößerung des Organs, was unter Umständen eine Immunsuppression und den Exitus zur Folge hat (Baur und Rapp 2003; Hieronimus und Hirt 2004). Ein ungünstiges Protein:Energieverhältnis kann eine Inappetenz bewirken, die bei einem adäquaten Angebot essentieller Aminosäuren abklingt (Yanong 2001). Durch zu hohe Futtermengen kann sich die Menge sauerstoffzehrender Abbauprodukte erhöhen, so dass ein Sauerstoffmangel entsteht, der Ursache für ein Massensterben sein kann (Kamphues et al. 2009a).
Zusätzlich wird durch einen zeitweiligen Sauerstoffmangel das Entstehen von Krankheiten begünstigt. Erste Anzeichen für einen Sauerstoffmangel sind eine beschleunigte Atemfrequenz, Unruhe und Luftschnappen. Die Tiere stehen meist dicht unter der Wasseroberfläche, die Kiemendeckel werden abgespreizt und die Farben der Fische verblassen (Riehl und Baensch 1996). Neben sauerstoffzehrenden Abbauprodukten können ein zu hoher Besatz, organische Belastungen (abgestorbene Pflanzen) und der Ausfall technischer Geräte die Ursache für einen Sauerstoffmangel sein. Demzufolge sollten die Ursachen des Sauerstoffmangels schnellstmöglich beseitigt werden (Hieronimus und Hirt 2004).

5.5.1.4 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

Es empfiehlt sich, bei der jeweiligen Fischart die ursprüngliche und vielfältige Ernährungsweise zu berücksichtigen. *In praxi* sollte eine artspezifische Ernährung eingehalten werden, um die Tiergesundheit und den Zuchterfolg zu verbessern (Schiötz 1970; Butcher 1993). Lebendfutter ist in einigen Fällen essentiell und weist eine hohe Akzeptanz auf (Winfree 1992; Butcher 1993). Für omnivore Fische wie dem Zebrabärbling wird ein Spektrum aus pflanzlichen und tierischen Einzelfuttermitteln empfohlen. Das Spektrum schließt diverse Algen, Wasserpflanzen, Zooplankton, Würmer, Mollusken, Insekten und deren Larven sowie Krebstiere (Wasserflöhe, Hüpferlinge, Bachflohkrebse, Wasserasseln) ein (Kamphues und Simon 2004). In der Literatur der Aquaristik werden relativ häufig Bachröhrenwürmer (*Tubifex tubifex*, Tubificidae) und Enchyträen (*Enchytraeus albidus*) als Lebendfutter empfohlen (Schiötz 1970; Riehl und Baensch 1996). Diese Einzelfuttermittel fungieren als Ergänzungen zu den gängigen Mischfuttermitteln (Butcher 1993). In allen befragten Institutionen wurden stets alternierend Mischfuttermittel und Einzelfuttermittel verwendet. Dabei wurde eine Tendenz zur Fütterung von selbst gezüchteten oder erworbenen Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) in den Versuchstiereinrichtungen ersichtlich. In keiner der 7 befragten Institutionen wurden Enchyträen (*Enchytraeus albidus*) oder Bachröhrenwürmer (*Tubifex tubifex*, Tubificidae) in das Fütterungsregime integriert.

Aufgrund der eigenen Zucht von Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) oder der Verfütterung von tiefgekühlten (-20°C) Einzelfuttermitteln tierischer Herkunft wird das Risiko eines Eintrags von Krankheitserregern als geringer eingeschätzt. Tiefkühlfutter weist einen ähnlichen Nährwert wie Lebendfutter auf. Diese Futtermittel sollten schockgefrostet und später stets kühl genug gelagert werden. Die Lagerfähigkeit beträgt meist ein Jahr (Riehl und Baensch 1996). Die abwechslungsreiche Fütterung mit Einzelfuttermitteln wird häufig empfohlen, hat jedoch das Risiko, dass neben den hygienischen Problemen auch suboptimale Nährstoffaufnahmen resultieren. Dies könnte in den Versuchstierhaltungen Einfluss auf die jeweilige Fragestellung haben.

Die Verwendung von Mischfuttermitteln hat den Vorteil, dass Vitamine und andere Nährstoffe bereits eingearbeitet sind. Natürliche Futtermittel von Fischen sind zudem leicht verderblich. Die Aktivität von degradierenden Enzymen, Mikroorganismen und von atmosphärischem Sauerstoff können die Zusammensetzung des Futters rapide verändern, sofern keine Konservierung erfolgte (Winfree 1992).

5.5.2 Forellen (*Oncorhynchus mykiss, Salmo trutta, Hucho hucho*, Salmonidae)

5.5.2.1 Haltungsbedingungen

Neben den Empfehlungen für Zebrabärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae) hat die TVT Empfehlungen für die Haltung von Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) herausgegeben (TVT und GV-SOLAS 2009). Diese dienten bei der Auswertung der Daten als Orientierung (Tabelle 61). Die erfassten Parameter der Wasserqualität von Institution VIII entsprachen den Empfehlungen. Institution IX dokumentierte 0 mg/l Nitritgehalt und der pH-Wert betrug 8,6. Von Institution X konnten keine Angaben hinsichtlich der Wasserqualität in die Auswertung einbezogen werden. Größere Schwankungen bei Temperatur, pH-Wert und Härtebereich sollten vermieden werden, da diese zu Stress führen (TVT und GV-SOLAS 2009). Salmoniden weisen hohe Ansprüche an die Umwelt auf (Reiter 2005a). Aus diesem Grund werden diese Fische auch als Indikatoren zur Überprüfung der Wasserqualität verwendet. In allen befragten Institutionen betrug die Wassertemperatur 10-15°C und wurde bei Bedarf mit einem Stabheizer oder einem Kühlsystem entsprechend temperiert. Rieselfilteranlagen oder Innenfilter bewirkten in 2 Institutionen die Aufbereitung des Wassers.

Im Allgemeinen beträgt die Fischbesatzdichte etwa 10 kg/m³. Institution VIII wies eine Besatzdichte von 0,3-5 kg/m³ auf, während Institution IX eine „unterschiedliche“ Besatzdichte dokumentierte und Institution X die Besatzdichte je nach Spezies ausrichtete. In Fließkanälen und bei optimaler Sauerstoffversorgung kann die Fischbesatzdichte bis zu 100 kg/m³ erhöht werden (Reiter 2005a). Bei einer Erhöhung der Fischbesatzdichte sollte berücksichtigt werden, dass die meisten Raubfische wie auch die Forelle Tendenzen zu Kannibalismus aufweisen. Jungfische werden von den größeren Forellen als Beutetiere angesehen. Auch größere Fische sind unter Umständen gefährdet (Vik et al. 2001).

Tabelle 61: Empfohlene Parameter der Wasserqualität für Forellen (TVT und GV-SOLAS 2009).

Parameter der Wasserqualität	Empfehlung	Höchstwert
Sauerstoffgehalt	> 80%	-
Nitratgehalt (NO_3)	<20 mg/l	<100 mg/l
Nitritgehalt (NO_2)	<0,1 mg/l	<1,0 mg/l
pH- Wert	6,5-8,0	-

5.5.2.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

Natürlicherweise ernähren sich Regenbogen- und Bachforellen von Kleintieren und Fischen. Sie sind auf tierische Nahrung eingestellt. Forellen in Versuchstiereinrichtungen werden in nährstoffarmem Frischwasser gehalten und sind auf die Zufuhr von Alleinfuttermitteln angewiesen (Reiter 2005b). Forellenfutter wird meist ein- bis zweimal täglich von Hand verabreicht. Es gibt eine Reihe von Futterautomaten, mit denen die Fütterung auf mehrere Gaben pro Tag ausgedehnt werden kann. Eine tägliche Kontrolle des Tierbestands darf jedoch nicht unterbleiben, um Überfütterung oder Futterverluste zu vermeiden (Reiter 2005a). Der Futterbedarf ist u.a. temperaturabhängig. Bei hohen Temperaturen wird durch den erhöhten Stoffwechsel mehr Futter benötigt, dagegen weniger Futter bei niedrigen Temperaturen (Pannevis und Earle 1994a; TVT und GV-SOLAS 2009). In allen befragten Institutionen wurden zwei oder mehrere Mischfuttermittel verwendet und durchschnittlich 2x/d gefüttert. Institution VIII fütterte die juvenilen Stadien kontinuierlich mit einem Futterautomaten und die adulten Tiere 1x/d. Die erhobenen Daten spiegeln ein gängiges Vorgehen bei der Fütterung wieder.

5.5.2.3 Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel

Bei carnivoren Fischen wie den Forellen wird eine Energiemenge von 12-40 kJ ME/kg $KM^{0,75}$ (bei 7,5-20°C) für die Erhaltung empfohlen (Bureau et al. 2003; Kamphues et al. 2009b). Als Nährstoffgehalte werden 35-50% (TS) Rohprotein, etwa 15% Rohfett und 2-4% Rohfaser (TS) empfohlen. Der Rohfasergehalt sollte nicht mehr als 10% und der Gehalt von Kohlenhydraten maximal 35% (TS) betragen (Steffens 1985; Riehl und Baensch 1996; Steffens 2001; Kamphues et al. 2009b). Bei den hier eingesetzten Alleinbrutfuttermitteln befindet sich der Rohproteingehalt etwas über den empfohlenen Bedarfszahlen. Für Brutfutter wird allerdings ein Mindestgehalt von 48% Rohprotein empfohlen (Kamphues et al. 2009b). Fünfzig Prozent der aufgelisteten Mischfuttermittel wiesen im Vergleich zu den erwähnten Zahlen einen relativ hohen Rohfettgehalt auf. Die Energieversorgung der Fische durch hohe Fettgehalte ist vorteilhaft. Aufgrund der hohen Fettgehalte wird eine hohe Energiedichte erreicht und eine bedarfsdeckende sowie nicht überhöhte Proteinaufnahme erreicht. Dadurch sinkt die Ammoniakauscheidung der Fische, das Wasser wird weniger belastet. Dies kann sich positiv auf die Gesundheit der Fische auswirken (Steffens 2001; Baur und Rapp 2003). Die Futterverwertung wird mit zunehmender Energiedichte verbessert (Reiter 2005b). Eine Fütterung mit erhöhten Fettgehalten kann zu einem Anstieg der Trockenmasse, einer relativen Abnahme des Proteins und einem Anstieg der Fettkonzentration im Fischfleisch führen. Bei Futtermischungen mit mehr als 20 MJ/kg verdaulicher Energie je kg Trockenmasse muß eine restriktive Fütterung gewählt werden, damit eine übermäßige Verfettung der Forellen unterbleibt (Steffens und Albrecht 1973; Steffens 2001).

Der Gehalt an N- freien Extraktstoffen (Kohlenhydraten) betrug bei allen Mischfuttermitteln weniger als 35% und der Rohfasergehalt war relativ gering. Salmoniden können aufgrund geringer Amylaseaktivität in relativ geringem Maße (20-25%) Stärke aus Futtermitteln nutzen (Spannhof 1995). Weizen und Mais gelten als besonders wertvolle Energieträger, wobei Weizen als höherwertig eingestuft wird. Zu hohe Kohlenhydratgehalte können zu einem erhöhtem Blutzuckerspiegel führen, die Lebermasse nimmt wegen der erhöhten Einlagerung von Glycogen zu (Baur und Rapp 2003).

Angaben zur Aminosäurenzusammensetzung konnten nicht in die Auswertung einbezogen werden. Ein Mangel an Methionin würde bei Forellen zu Linsentrübungen führen. Durch einen Lysinmangel sind ein massiver Befall mit Ektoparasiten, Farbveränderungen, Flossendefekte oder großflächige Verpilzungen möglich. Grund für eine Anämie ist entweder der Mangel an essentiellen Nährstoffen (Vitamine, Aminosäuren, Spurenelementen) oder andere ernährungsbedingte Krankheiten, wie z.B. die Fettleber. Bei Forellen ist eine Fettleber stets Zeichen eines gestörten Stoffwechsels. Überfütterung, verdorbene Futtermittel und Sauerstoffmangel bei zu reichlicher Fütterung sind die häufigsten Ursachen. Durch spezielle Färbemethoden kann die Verfettung des Lebergewebes mikroskopisch sichtbar gemacht werden. Bereits geringfügige Leberschädigungen machen Fische anfällig gegenüber Infektionskrankheiten (*Flavobacterium columnare*). Inzwischen ist bei dem Rohproteinanteil eine Tendenzumkehr zu erkennen (Baur und Rapp 2003; Hoffmann 2005b). Bei einer entsprechenden Gestaltung des Aminosäuremusters kann 35% Rohprotein als ausreichend betrachtet werden. Ein ausgeglichenes Aminosäureprofil maximiert die Wachstumsleistung und Gesundheit der Fische (Steffens 2001).

5.5.2.4 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

In der Literatur werden meist Alleinfutter für die bedarfsgerechte Versorgung von Forellen (Aquakultur) empfohlen (Reiter 2005a; Kamphues et al. 2009b). Eine Fütterung mit Einzelfuttermitteln würde zwar dem natürlichen Nahrungsspektrum (Kleintiere und Fische) entgegenkommen, birgt jedoch stets das Risiko einer Kontamination und/oder der Übertragung von Krankheiten (Reiter 2005b). Im Zuge der Datenerhebung wurden für die Jungtierfütterung in Institution X geschälte Salzkrebscheneier (*Artemia salina*, Artemiidae) verwendet, allerdings konnten keine Angaben über die Herkunft oder Zusammensetzung in die Auswertung einbezogen werden.

5.5.3 Guppy (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae)

5.5.3.1 Haltungsbedingungen

Der Guppy kann in einem Gesellschaftsaquarium gehalten werden. Jungtiere lassen sich leicht in einem Becken mit dichten Schichten von Schwimmpflanzen aufziehen. Dadurch wird verhindert, dass größere Tiere die juvenilen Stadien fressen. Für die gezielte Zucht sollten die trächtigen Weibchen in separaten Becken mit buschigen Pflanzen gesetzt und unmittelbar nach der Geburt von ihren Nachkommen entfernt werden. Fast alle Weibchen fressen ihre Nachkommen, sofern sie die Möglichkeit dazu haben (Gratzek und Matthews 1992; Riehl und Baensch 1996). In der Aquaristikliteratur wird ein pH-Wert von 8-8,5 und eine Wassertemperatur von 18-28°C für die Haltung von Guppies angegeben (Riehl und Baensch 1996). Aufgrund fehlender Literaturdaten empfiehlt es sich, die Parameter der Wasserqualität von Zebrabärblingen zur Orientierung zu verwenden (Tabelle 18) (TVT und GV-SOLAS 2009). Im Vergleich stimmen die erhobenen Daten aus Institution V mit den empfohlenen Parametern überein. Es erfolgte eine separate Haltung von juvenilen und adulten Tieren in bepflanzten Aquarien. Lediglich der pH-Wert (6,5-7,5) wies einen geringeren Wert auf als in den Angaben der Aquaristikliteratur. Größere Schwankungen des pH-Werts sind zu vermeiden, da sie als Stress aufzufassen sind und eine Schwächung des Immunsystems bewirken könnten (TVT und GV-SOLAS 2009).

5.5.3.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

Die Menge des benötigten Futters ist abhängig von der Art des Futters, den Zuchtbedingungen, der Temperatur sowie dem Individuum. Für die meisten Zierfische wird eine 2x/d Fütterung empfohlen (Winfree 1992; Riehl und Baensch 1996). Bei frisch geschlüpften Tieren und großen Individuen ist die Frequenz höher (Winfree 1992). In Institution V wurden 3 verschiedene Futtermittel eingesetzt. Die Jungtierfütterung erfolgte ausschließlich mit Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae). Eine ergänzende Fütterung mit einem sogenannten Staubfutter könnte einem möglichen Nährstoffmangel entgegen wirken. Juvenile Stadien wurden 2x/d gefüttert. Die Fütterungsfrequenz der adulten Tiere (2x/d) entspricht den bereits erwähnten Angaben in der Literatur.

5.5.3.3 Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel

Ernährungsphysiologisch werden Guppies (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae) als carnivore oder auch omnivore Spezies eingestuft (Riehl und Baensch 1996; Hieronimus und Hirt 2004; Kamphues und Simon 2004). Die empfohlenen Nährstoffgehalte liegen bei 45% Rohprotein; 3-6% Rohfett, 2-4% Rohfaser, maximal 1% Calcium und Phosphor, etwa 5000 IU Vitamin A/kg, ca. 1000 IU Vitamin D/kg und 1000-2000 mg/kg Vitamin C (Riehl und Baensch 1996; Lim et al. 2002; Kamphues und Simon 2004). Für Magnesium werden 0,054%, für Eisen 80 mg/kg und für Zink 100 mg/kg empfohlen (Shim und Ng 1988; Shim und Ong 1992; Shim und Lee 1993). In der Literatur konnten keine Bedarfszahlen für essentielle Amino- und Fettsäuren sowie andere Vitamine erfasst werden. Neben einem Einzelfuttermittel tierischer Herkunft (Salzkrebschen) wurden zwei Mischfuttermittel (FM 3 und 6) verwendet, die in Tabelle 49 und Tabelle 50 aufgeführt wurden. Die Nährstoffgehalte entsprechen weitgehend den Empfehlungen. Der Gehalt von Rohfett war in beiden Mischfuttermitteln relativ hoch. Ein zu hoher Fettgehalt kann, wie bei den Zebrabärblingen bereits erwähnt, eine Fettleber und Folgeerscheinungen, z.B. eine geschwächte Immunität oder Fruchtbarkeitsstörungen verursachen (Roberts 1985; Baur und Rapp 2003). Der Vitamin C-Gehalt war in beiden Mischfuttermittel geringer als die Empfehlungen angeben. Ein Vitamin C-Mangel führt zu Skelettdeformationen der Wirbelsäule (Lordosen, Skoliosen) und der Kiefer. Das Infektionsrisiko ist erhöht, die Wundheilung tritt lediglich verzögert ein, Blutungsneigung und hypochrome, makrocytäre Anämien sind häufige Komplikationen dieses Nährstoffmangels. Im Bereich der Kiemen sind Umbauvorgänge nachweisbar (Hoffmann 2005b; Kamphues et al. 2009a). Für den Gehalt von Calcium und Phosphor konnten keine Angaben in die Auswertung mit einbezogen werden.

5.5.3.4 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

Ergänzend zur Fütterung von Mischfuttermitteln wird eine Gabe von Lebend-, Frost- und Grünfutter empfohlen. Dies sind z.B. Wasserflöhe (*Daphnia pulex pulex*, Daphniidae), Essigälchen (*Turbatrix aceti*, Panagrolaimidae), Salinenkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) Kresse, Algen und Wasserlinsen (Kamphues et al. 2009a). Für die Fütterung von juvenilen Guppies wurden in Institution V tiefgekühlte Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) verwendet. Salzkrebschen können für die Brutaufzucht von lebendgebärenden Fischen ergänzend zu feinem Staubfutter gefüttert werden. Nach dem Schlupf der Salzkrebschen sinkt der Nährwert und sie sterben ohne Verfügbarkeit von Futter innerhalb weniger Tage. Salzkrebschen sollten in Salzwasser gehalten und mit einzelligen Algen oder lebenden Hefen gefüttert werden. Des Weiteren gibt es die Möglichkeit, die Futtertiere zu konservieren (Institution V) und somit ein Verderben natürlicher Futtermittel zu verhindern (Gratzek und Matthews 1992; Winfree 1992).

5.6 Besonderheiten der Amphibienernährung

5.6.1 Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae)

5.6.1.1 Haltungsbedingungen

Die Haltung der Krallenfrösche kann in Gruppen erfolgen, jedoch sollten keine erheblichen Größenunterschiede zwischen den Tieren bestehen. Krallenfrösche können sich untereinander verletzen (Kannibalismus) und resultierende Wundinfektionen können zum Verenden der Tiere führen. Bei einer Wassertiefe von 20-50 cm benötigt ein adultes Tier 600 cm². Der Krallenfrosch ist eurytherm, d.h. er ist auf keinen engen Temperaturbereich angewiesen und toleriert Temperaturschwankungen. Der präferierte Wassertemperaturbereich beträgt 20-22°C. Ein Wasserwechsel sollte nicht zu häufig stattfinden, da die Frösche mit einer verringerten Wachstumsentwicklung reagieren. Permanente biologische, zirkulierende Filterreinigungen sind geeignet. Tonröhren dienen den Tieren als Versteckmöglichkeit, jedoch sind Jungtiere ohne Tonröhren weniger schreckhaft und wachsen schneller. Die Beleuchtung sollte einem 12 h-Tag-Nacht-Rhythmus entsprechen (Hilken et al. 1997). In den befragten Institutionen wurde mit einer Ausnahme das Wasser durch Schaumstofffilter und Rieselfilteranlagen gereinigt, lediglich in Institution IV erfolgte ein manueller Wasserwechsel. Es konnten in diesem Fall keine Angaben hinsichtlich der Frequenz und Wassermenge in die Auswertung einbezogen werden. Beleuchtungsdauer und Temperatur entsprachen den Angaben der Literatur. Stets wurden die Tiere in Gruppen gehalten. In drei Einrichtungen erfolgte eine Orientierung an der Körpergröße sowie dem Geschlecht der Tiere. Eine weitere Institution (V) gruppierte die Krallenfrösche dem Alter entsprechend. Institution XI dokumentierte neben der Gruppenhaltung die Einzeltierhaltung.

5.6.1.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

Ab dem 5. Tag beginnen die filtrierenden Kaulquappen mit der Nahrungsaufnahme. Ein bis zweimal täglich sollte eine Futtersuspension in das Becken eingebracht werden (Williams 1997; TVT und DGHT 1998). Während der Wachstumsphase wird empfohlen, das Futter mindestens 1x/d frisch anzubieten. Adulte Tiere benötigen 2-3x/Woche Futter. Ein Regurgitieren wird vermieden, wenn die Tiere bei der Nahrungsaufnahme nicht gestört werden. Innerhalb von 30 min konsumieren die Tiere pelletiertes Futter, nach einigen Stunden sollten die Wasseraufbereitungsanlagen kontrolliert und Futterreste entfernt werden (Wolfensohn 1998). Neben der Fütterung von pelletiertem Fertigfutter wird zur Vermeidung von Mangelerscheinungen eine zusätzliche Fütterung von zerkleinertem Rinderherz, Mückenlarven (Culicidae, Chaoboridae, Chironomidae), Bachröhrenwürmern (*Tubifex tubifex*, Tubificidae), Leberstücken und Regenwürmern (*Lumbricus terrestis*, Lumbricidae) empfohlen. Die Tiere bevorzugen bei Verfügbarkeit Lebendfutter (Hilken et al. 1997). Die Ergebnisse der Datenerhebung entsprechen den aufgeführten Literaturdaten. In den acht Institutionen mit Amphibien wurden keine Bachröhrenwürmer (*Tubifex tubifex*, Tubificidae) verfüttert. Bachröhrenwürmer sind meist nur als Wildfänge erhältlich und stellen als Futtertiere ein Hygienerisiko dar. Durch die mögliche Einschleppung von Krankheitserregern (*Aeromonas hydrophila*, *Proteus hydrophilus*, *Pseudomonas hydrophilus*) kann es mitunter zur tödlich verlaufenden „red-leg“-Seuche kommen (Hilken et al. 1997). Berichten zu Folge ist eine Fütterung von Leberstückchen häufig mit einer starken Kontamination des Wassers verbunden.

5.6.1.3 Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel

Aufgrund fehlender Bedarfszahlen bei dieser Tierart erfolgt in der Regel eine Umwidmung von Futtermitteln von Tierarten mit ähnlichen physiologischen Eigenschaften (z.B. poikilotherm, carnivor). Mischfuttermittel für Forellen oder Zander werden daher auch für Krallenfrösche verwendet. In der Literatur werden für den Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*, Ranidae) 39-45% und für die Larven des Krallenfroschs (*Xenopus laevis*, Pipidae) 61% Rohprotein empfohlen (Carmona-Osalde et al. 1996). Bei einer kurzzeitigen Zufütterung, d.h. im Krankheitsfall, gelten 50% Protein, etwa 45% Fett und weniger als 5% Kohlenhydrate als Richtwerte (Wright und Whitaker 2001d; Lewbart und Stoskopf 2002; Hadfield et al. 2006). Alle verwendeten Mischfuttermittel weisen einen Rohproteingehalt von mindestens 42% auf.
Für Aminosäuren, Vitamine und Mineralstoffe existieren in der Literatur keine konkreten Bedarfszahlen. Krallenfrösche können mit Pellets gefüttert werden, wenn sie alle Vitamine und Spurenelemente enthalten, die für ein gesundes und rasches Wachstum nötig sind. Gesunde Krallenfrösche nehmen Futter meist unmittelbar auf, nachdem es in das Wasser gegeben wurde. Schwimmfutter (Pellets) werden weniger akzeptiert als herabsinkende Pellets. Krallenfrösche fressen vom Boden und sehen die schwimmenden Pellets nicht. Eine manuelle Fütterung und Reinigung von Futterresten während der Futteraufnahme sollte vermieden werden (Verhoeff-de Fremery und Griffin 1994). Entsprechend diesen Angaben wurde in den befragten Institutionen den adulten Tieren stets pelletiertes oder extrudiertes Fertigfutter verabreicht. Futterreste wurden nach Beendigung der Futteraufnahme entfernt.

5.6.1.4 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

In freier Natur fressen Krallenfrösche vor allem Benthos (Bodenbewohner von Gewässern) und Zooplankton. Terrestische Invertebraten wie Mückenlarven und- puppen werden meist im Frühling und Sommer verzehrt und weisen einen geringeren Anteil am Nahrungsspektrum auf. Sind im Teich Eier und Larven des Krallenfroschs vorhanden, werden diese ebenso gefressen (Measey 1998). Neben der Fütterung von pelletiertem Fertigfutter wird zur Vermeidung von Mangelerscheinungen eine alternierende Fütterung mit Bachröhrenwürmern (*Tubifex tubifex*, Tubificidae), zerkleinertem Rinderherz, Mückenlarven (Culicidae, Chaoboridae, Chironomidae) und Regenwürmern (Lumbricus terrestis, Lumbricidae) empfohlen (Iglauer et al. 1994; Verhoeff-de Fremery und Griffin 1994; Williams 1997). Die Fütterung der Kaulquappen kann mit vitaminisiertem Brennnesselpulver, Trockenhefe und Algenpulver erfolgen (Iglauer et al. 1994). Entsprechend diesen Angaben wurden bei den Kaulquappen Hefe und Brennnesselsud verfüttert und bei den adulten Stadien rote Mückenlarven, Xenopuskaulquappen, Regenwürmer (*Lumbricus terrestis*, Lumbricidae), zerkleinertes Rinder- und Schweineherz sowie Mehlwürmer (*Tenebrio molitor*, Tenebrionidae). Xenopuskaulquappen in das Fütterungsregime zu integrieren, entspricht den natürlichen Verhältnissen (Kronismus) (Kunz 2003). Lebende Mehlwürmer gelten neben Schwarzkäferlarven (*Zophobas morio*, Tenebrionidae) und Fliegenmaden als ungeeignet, da sie häufig komplett verschluckt werden und dann die Magenwand perforieren können (TVT und DGHT 1998). Das Calcium-Phosphor-Verhältnis sollte in etwa 1,5:1 betragen (Wright 2001e). Das Rinderherz weist ein Verhältnis von 1:38 auf. Eine Mangelversorgung kann zu Knochendestruktionen führen (Frank 1986; Gruber und Iglauer 1993). Bei der Verfütterung von Einzelfuttermitteln tierischer Herkunft wurden stets alternierend pelletierte Fertigfutter verwendet, so dass eine einseitige und damit mangelhafte Ernährung der adulten Stadien weitgehend ausgeschlossen werden konnte.

5.6.2 Axolotl (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae)

5.6.2.1 Haltungsbedingungen

Bei diesen Tieren handelt es sich um die nicht weiter entwickelten Larven des mexikanischen Salamanders (Williams 1997). Durch den Mangel an Schilddrüsenhormonen lebt das Axolotl ausschließlich als fortpflanzungsfähige (ab 18 Monaten) neotone Form mit Kiemen. Die Tiere sind tag- bis dämmerungsaktiv und werden bei einer Wassertemperatur von 14-18°C in Aquarien gehalten (Wolfensohn 1998; Kirschner und Hirt 2004). Längere Zeiträume mit >22°C sollten vermieden werden (Wolfensohn 1998). Kies mittlerer Körnung bedeckt den Bodengrund des Aquariums. Die Mindestgröße des Aquariums für 2-4 ausgewachsene Tiere sollte 100 x 50 x 50 cm (l x b x h) betragen (Kirschner und Hirt 2004). Bei einem Überbesatz entstehen häufig Aggressionen (Williams 1997). Mindestens einmal pro Woche sollte ein Teilwasserwechsel mit abgestandenem gut belüftetem Leitungswasser oder unbelastetem Regenwasser erfolgen (Kirschner und Hirt 2004). Die Schädigung der empfindlichen Haut durch zu hohe Chloridgehalte kann somit vermieden werden. Hohe Wände sind nötig, damit die Tiere nicht aus dem Becken springen. Eine Belüftung des Wassers erhöht den Sauerstoffgehalt und verhindert die Bildung eines Bakterienfilms auf der Oberfläche. Durch natürliches oder künstliches Licht gedeihen Algen, die schädliches Nitrat metabolisieren, jedoch sollten Algen nicht exzessiv wachsen (Wolfensohn 1998). In Institution V wurde ein Axolotl entsprechend den Literaturangaben in einem 125x80x70 cm großen Aquarium als Einzeltier gehalten. Beleuchtet wurde das Aquarium mit zwei 18 W Leuchtstoffröhren für eine Zeitdauer von 12 h. Die Wassertemperatur betrug 14°C und die Aufbereitung des Wassers erfolgte durch eine Rieselfilteranlage. Im Aquarium war der Bodengrund mit grobem Kies ausgelegt und bepflanzt. Einige Herpetologen bevorzugen im Aquarium die Nachahmung einer natürlichen Umgebung, allerdings ist dadurch die Reinigung und das Einsammeln der Exkremente schwieriger als in einem „sterilen“ Becken zu Versuchszwecken (Williams 1997). Die Haltung des Axolotls aus Institution V diente lediglich der Veranschaulichung für Studenten. Die Parameter der Wasserqualität entsprechen den empfohlenen Werten der TVT für Zierfische.

5.6.2.2 Menge der angebotenen Futtermittel sowie Fütterungsfrequenz

Die Fütterung beim Axolotl kann wie beim Krallenfrosch (*Xenopus laevis*, Pipidae) erfolgen (Wolfensohn 1998). Axolotl gewöhnen sich relativ gut an eine Fütterung mit toter Beute (Williams 1997). Es werden 3x/Woche Rinderherzstreifen empfohlen sowie Bachröhrenwürmer (*Tubifex tubifex*, Tubificidae), Mückenlarven (Culicidae, Chaoboridae, Chironomidae), Regenwürmer (*Lumbricus terrestis*, Lumbricidae), Wasserflöhe (*Daphnia pulex pulex*, Daphniidae), Fische, Jungmäuse (*Mus musculus*, Murinae), Futtertabletten für Welse oder andere Fische und regelmäßige Mineralstoff- und Vitaminzugaben (Masurat und Große 1991; Wolfensohn 1998; Kirschner und Hirt 2004). Die Reinigung von Futterresten im Becken sollte 1-2 h nach der Fütterung erfolgen. Eine insuffiziente Fütterung kann zu Kannibalismus führen. Die Überfütterung der Tiere kann Regurgitieren auslösen und sollte vermieden werden. Der adulte Wildtyp hat eine braun/schwarze Haut mit schwarzen und diffusen grau/braunen Punkten. Sind die Tiere krank oder alt, werden sie grau (Wolfensohn 1998). Die Fütterungsfrequenz der befragten Institution V entspricht den Angaben der Literatur. Dementsprechend erhielt das Tier alternierend alle drei Tage 1-2 Miesmuscheln (Muschelfleisch (*Mytilus*)) und Stinte (*Osmerus eperlanus*, Osmeridae). Zweimal im Monat wurden dem Axolotl Mäusebabies verfüttert. Eine Supplementierung von Mineralstoffen und Vitaminen erfolgte nicht. In diesem Fütterungsregime werden Einzelfuttermittel tierischer Herkunft verwendet, die mit Ausnahme der Miesmuscheln den Angaben der Literatur entsprechen.

5.6.2.3 Zusammensetzung der verwendeten Mischfuttermittel

Für die Fütterung von Mischfuttermitteln wird in der Literatur lediglich berichtet, dass neben den bereits erwähnten Einzelfuttermitteln auch „Futtertabletten“ von Fischen verwendet werden können. Aufgrund der erhobenen Daten, bei denen ausschließlich Einzelfuttermittel gefüttert wurden, bedarf dieser Punkt keiner Diskussion.

5.6.2.4 Zusammensetzung der Einzelfuttermittel

Anhand der bisherigen Literaturdaten konnten für Axolotl keine Bedarfszahlen ermittelt werden. Demzufolge ist ein Vergleich zwischen den Nährstoffgehalten einiger Einzelfuttermittel und dem Bedarf nicht möglich. Ergänzend zur Fütterung von adulten Stadien können für die Fütterung von juvenilen Tieren (2-3 d nach dem Schlupf) täglich Wasserflöhe (oder Tiere ähnlicher Größe) gefüttert werden. Diese Fütterung erfolgt so lange, bis die Tiere etwa 10 cm groß sind und kann dann auf die Futtermittel der adulten Stadien eingestellt werden. Wenn die Tiere 16 cm groß sind, kann die tägliche Fütterungsfrequenz verringert werden (Wolfensohn 1998).

5.7 Schlussfolgerung

Die Verwendung von Fischen und Amphibien zu Versuchszwecken sowie die Forderung nach Standardisierung, erhöhten Zuchterfolgen und einem optimalen Gesundheitsstatus konfrontieren die verantwortlichen Personen und Tierärzte mit der Frage nach dem Nährstoffbedarf dieser Spezies. Als Voraussetzung für die Beurteilung der Haltungs- und Fütterungsbedingungen sind u.a. Kenntnisse der im natürlichen Habitat aufgenommenen Nahrung und Verhaltensweisen erforderlich. In dieser Arbeit zeigt der Vergleich zwischen Literaturdaten und den Ergebnissen der Befragung, dass bei den Fischen und Amphibien Futtermengen sowie Futtermittelwahl zum Teil auf praktischen Gesichtspunkten und empirischen Grundlagen beruhen. Bei relevanten Nutzfischen (Salmoniden, Cypriniden) sind gut dokumentierte Bedarfszahlen und Versorgungsempfehlungen vorhanden.

Die von den Nutzfischen verfügbaren Daten können auch zur Abschätzung der Nährstoffversorgung von Fischen in der Versuchstierhaltung dienen. Aufgrund der besonderen Situation bei den Amphibien ist eine Beurteilung der Fütterung bzw. Empfehlung der Nährstoffversorgung nur mit Einschränkung möglich. Für diese Spezies sind nur näherungsweise Angaben unter Berücksichtigung des natürlichen Nahrungsspektrums und ihrer Ernährungsbiologie verfügbar. Dies unterstreicht die Notwendigkeit zielgerichteter Fütterungsversuche, Futtermittelanalysen und eventuell weiterführender Untersuchungen ernährungsphysiologischer Grundlagenstudien, um so Wissenslücken sukzessiv zu schließen.

6 Zusammenfassung

Einige Spezies der Fische und Amphibien besitzen in der biomedizinischen Forschung einen hohen Stellenwert als Versuchstiere. Sie werden in einem breit gefächerten Spektrum von Forschungsgebieten eingesetzt, zum Beispiel in der embryologischen, toxikologischen und pharmakologischen Forschung. Ihre Gesundheit und die erfolgreiche Nachzucht basiert auf einer optimalen Haltung und Fütterung. Aus diesem Grund ist es erforderlich, den bisherigen Wissensstand über die Verdauungsphysiologie anhand existenter Literatur zu analysieren, zu beschreiben und mögliche Empfehlungen zur Fütterung darzustellen. Deshalb war es ein Ziel dieser Dissertation, eine entsprechende Literaturauswertung zu betreiben. Des Weiteren wurden verschiedene Versuchstiereinrichtungen befragt, um die Haltungsbedingungen und Fütterung *in praxi* zu erheben.

Für diese Arbeit wurden verschiedene Literaturdatenbanken verwendet (BIOSIS, Pubmed, CAB, Agricola und Vetseek). Bei den Literaturquellen sind u.a. Übersichtsartikel, Originalarbeiten, Abstracts, Leitlinien, Merkblätter von Vereinigungen und Arbeitsgruppen sowie Bücher der Herpetologie und Aquaristik verwendet worden. Die Befragung zu den Haltungs- und Fütterungsbedingungen von Zebrabärblingen, Guppies, Forellen, Krallenfröschen und des Axolotls *in praxi* wurde an 14 Institutionen mit Hilfe eines Fragebogens durchgeführt. In diesem Fragebogen wurden 20 Fragen berücksichtigt, mit denen Parameter zu Haltungs- und Fütterungsbedingungen kategorisiert wurden. Herkunft und Anzahl der Tiere, Nahrungsangebot, Fütterungsfrequenz und -menge, Verwendung von Einzel- oder Mischfuttermitteln, deren Zusammensetzung und die Gabe von Mineralstoff- und Vitaminzusätzen wurden erfasst.

Die Haltungsbedingungen der Fische (Salmonidae, *Danio rerio, Poecilia reticulata*) in den Versuchstiereinrichtungen entsprachen weitgehend den Angaben der Literatur. Bei den adulten Fischen (*Danio rerio, Poecilia reticulata*) erfolgte die Fütterung alternierend mit Misch- und Einzelfuttermitteln tierischer Herkunft. Für die Verwendung der Einzelfuttermittel zeichnete sich eine Tendenz zu Salzkrebschen (*Artemia salina*, Artemiidae) ab. Diese wurden tiefgekühlt oder lebend (vorwiegend aus eigener Zucht) auch an die juvenilen Stadien verfüttert. Adulte Forellen wurden stets mit einem Alleinfuttermittel gefüttert, während die juvenilen Tiere Alleinbrutfutter und geschälte Salzkrebscheneier erhielten. Die Haltungsbedingungen, die bei den Amphibien (*Xenopus laevis, Ambystoma mexicanum*) während den Befragungen der Versuchstiereinrichtungen dokumentiert wurden, entsprachen den Angaben aus der Literatur. Adulte Krallenfrösche wurden stets mit Misch- und/oder Einzelfuttermitteln tierischer Herkunft gefüttert. Neben Xenopuskaulquappen wurden Regenwürmer (*Lumbricus terrestis,* Lumbricidae), zerkleinerte Rinder- und Schweineherzen sowie Mehlwürmer (Larven von *Tenebrio molitor,* Tenebrionidae) in die Ration von juvenilen und adulten Krallenfröschen integriert. Kaulquappen erhielten spezielle Mischfutter und Einzelfuttermittel pflanzlicher Herkunft (Brennnesselsud, Hefe).

Es wurde ersichtlich, dass bei Zierfischen und Amphibien Futtermengen sowie Futtermittelwahl zum Teil auf praktischen Gesichtspunkten, als auch auf empirischen Grundlagen beruhen.

Die vielgestaltige Ernährungsweise der unterschiedlichen Spezies, die langen Hungerperioden sowie die lückenhaften Kenntnisse der Ernährungsphysiologie einzelner Arten erschweren die Beurteilung der angebotenen Futtermittel oder die Gestaltung einer bedarfsgerechten Ration und unterstreichen die Notwendigkeit zielgerichteter Fütterungsversuche, Futtermittelanalysen und eventuell weiterführender Untersuchungen in Form ernährungsphysiologischer Grundlagenstudien.

Fundamentals of digestive physiology, nutritional requirements and feeding regimes in fishes and amphibians with particular consideration of laboratory animal husbandry - A review and data acquisition

7 Summary

Several species of fishes and amphibians are important laboratory animals for biomedical research. They are used in a diverse range of research fields, such as embryology, toxicology or pharmacology. The health and successful breeding of these animals are subject to optimal housing and feeding regimes. Therefore it appears to be important to consider the specific aspects of their digestive physiology and to present recommendations for feeding practice, using data established in the peer reviewed literature. Furthermore, various research centers were questioned about the housing status and feeding regimes, in order to gain an *in praxi* view.

A number of literature databases were used for this dissertation (BIOSIS, Pubmed, CAB, Agricola and Vetseek). The sources included for this review were summaries, original papers, abstracts, guidelines, correspondences from various work groups and institutions, as well as books about herpetology and aquaculture. In total 14 research centers were surveyed using a written questionnaire as to various aspects of laboratory husbandry of zebrafish, guppy, trout, clawed frog and axolotl. In total 20 questions were used to assess husbandry and feeding regime. Origin, number of animals, food type and amount, frequency of feeding, usage of single or mixed feeds, as well as the use of extra vitamins and minerals were taken into account.

The husbandry of the fish (Salmonidae, *Danio rerio, Poecilia reticulata*) in the research centers was for the most part in line with recommendations found in the literature. Adult animals (*Danio rerio, Poecilia reticulata*) were fed with individual and compound feed, alternatively. The most common individual feed for both, adult and juvenile laboratory animals were brine shrimp (*Artemia salina*, Artemiidae), which were often produced in-house and fed either alive or in a frozen state. Adult trouts were fed entirely on a (commercial) compound diet, whereas the juvenile animals were fed a mixture of specialized feedstuffs for young fish and decapsulated cysts of brine shrimp. The housing for the amphibians (*Xenopus laevis, Ambystoma mexicanum*) was also in agreement with the guidelines found in the literature. Adult clawed frogs were fed with carnivorous feed mixtures and/or individual feeds. The ration of juvenile and adult animals consisted of tadpoles (*Xenopus laevis*), earthworms (*Lumbricus terrestis*, Lumbricidae), mealworms (larva of *Tenebrio molitor*, Tenebrionidae) as well as crushed hearts from beef and pigs. The tadpoles received a mixed or single feed from plants (stinging nettles, yeast).
This work demonstrates that the amount and type of feed used in research centers for fishes and amphibians was partially based on practical experience, but overall largely followed empirical guidelines.

The complicated diet of the various species, the long fasting periods, as well as the lack of information regarding the digestive physiology of the different species complicates assessment and optimization of the feeding regimes. More work including feed analysis, specific feeding trials and basic physiological research is necessary to determine the optimal feeding recommendations including type of food and feeding times for these animals.

Zitierte Literatur

Ackman, R. G. (1967):
Characteristics of the fatty acid composition and biochemistry of some fresh-water fish oils and lipids in comparison with the marine oils and lipids.
Comp Biochem Physiol 22: 907-922

Adams, A. E.; Rae, E. E. (1929):
An experimental study of the fat bodies in *Triturus (Diemyctylus) viridendescens*.
Anat Rec 41: 181-203

Adron, J. W.; Knox, D.; Cowey, C. B.; Ball, G. T. (1978):
Studies on the nutrition of marine flatfish. The pyridoxine requirement of turbot (*Scophthalmus maximus*).
Br J Nutr 40: 261-268

Albrecht, M. L. (1974):
Der Sauerstoffverbrauch der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*).
Z Binnenfischerei DDR 21: 53-61

Alpers, D. H. (1994):
Digestion and absorption of carbohydrates and proteins.
In: Physiology of the Gastrointestinal Tract. / Hrsg. L. R. Johnson.
New York: Raven Press. S. 1723-1749.2

Altig, R.; McDearman, W. (1975):
Percent assimilation and clearance times of 5 anuran tadpoles.
Herpetologica 31: 67-69

Anderson, R. J.; Kienholz, E. W.; Flickinger, S. A. (1981):
Protein requirements of smallmouth bass and largemouth bass.
J Nutr 111: 1085-1097

Andrews, J. W.; Murai, T. (1978b):
Dietary niacin requirements for channel catfish.
J Nutr 108: 1508-1511

Andrews, J. W.; Murai, T. (1979):
Pyridoxine requirements of channel catfish.
J Nutr 109: 533-537

Andrews, J. W.; Murray, M. W.; Davis, J. M. (1978a):
The influence of dietary fat levels and environmental temperature on digestible energy and absorbability of animal fat in catfish diets.
J Nutr 108: 749-752

Aoe, H.; Masuda, I. (1967c):
Water-soluble requirements of carp-II. requirements for p-aminobenzoic acid and inositol.
Bull Jap Soc Sci Fish 33: 647-680

Aoe, H.; Masuda, I.; Mimura, T.; Saito, T.; Komo, A. (1968):
Requirement of young carp for vitamin A.
Bull Jap Soc Sci Fish 34: 959-964

Aoe, H.; Masuda, I.; Mimura, T.; Saito, T.; Komo, A.; Kitamura, S. (1969):
Water soluble vitamin requirements of carp-VI. Requirement for thiamine and effects of anti thiamines.
Bull Jap Soc Sci Fish 35: 459-465

Aoe, H.; Masuda, I.; Saito, T.; Komo, A. (1967a):
Water-soluble vitamin requirements of carp-I. Requirement for vitamin B2.
Bull Jap Soc Sci Fish 33: 355-360

Aoe, H.; Masuda, I.; Takada, T. (1967b):
Water-soluble vitamin requirements of carp-III. Requirement for niacin.
Bull Jap Soc Sci Fish 33: 681-685

Ardavin, C. F.; Zapata, A.; Garrido, E.; Villena, A. (1982a):
Ultrastructure of gut-associated lymphoid tissue (GALT) in the amphibian urodele, *Pleurodeles waltlii*.
Cell Tissue Res 224: 663-671

Ardavin, C. F.; Zapata, A.; Villena, A.; Solas, M. T. (1982b):
Gut-associated lymphoid tissue (GALT) in the amphibian urodele *Pleurodeles waltlii*.
J Morphol 173: 35-41

Arlinghaus, R.; Wirth, M.; Rennert, B. (2003):
Digestibility measurements in juvenile tench (*Tinca tinca* (L.)) by using a continuous filtration device for fish faeces.
J Appl Ichthyol 19: 152-156

Ash, R. (1985):
Protein digestion and absorption.
In: Nutrition and Feeding in Fish. / Hrsg. C. B. Cowey, A. M. Mackie und J. G. Bell.
London [u.a.]: Academic Press. S. 69-93

Athanasiu, J. (1899):
Ueber den Gehalt des Froschkoerpers an Glykogen in den verschiedenen Jahreszeiten.
Pfluegers Arch 74: 561-569

Athanasiu, J.; Dragoiu, J. (1910):
Die Wanderung des Fettes im Froschkörper im Verhältnis zur Jahreszeit.
Pfluegers Arch Gesamte Physiol Menschen Tiere 132: 296-306

Austreng, E. (1978):
Digestibility determination in fish using chromic oxide marking and analysis of contents from different segments of the gastrointestinal tract.
Aquaculture 13: 265-272

Austreng, E.; Refstie, T. (1979):
Effect of varying dietary protein level in different families of rainbow trout *Salmo gairdneri*.
Aquaculture 18: 145-156

Austreng, E.; Skrede, A.; Eldegard, A. (1980):
Digestibility of fat and fatty-acids in rainbow trout and mink.
Aquaculture 19: 93-96

Babkin, B. P. (1924):
The influence of natural chemical stimuli on the movements of the frog´s stomach.
Q J Exp Physiol 14: 259-277

Babkin, B. P. (1929):
Studies on the pancreatic secretion in skates.
Biol Bull 57: 272-291

Baensch, U. (1987):
Bunte Zierfischwelt.
Melle: Tetra Verlag. S. 208.

Baensch, U. (1990):
Fischanatomie und Physiologie.
In: Gesunde Zierfische. Grundlagen, Vorbeugung, Haltung. / Hrsg. U. Baensch.
Melle: Tetra Verlag. S. 14-31

Baldwin, G. F.; Bentley, P. J. (1980):
Calcium metabolism in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*).
J Exp Biol 88: 357-365

Balinsky, J. B.; Cragg, M. M.; Baldwin, E. (1961):
The adaptation of amphibian waste nitrogen excretion to dehydration.
Comp Biochem Physiol 3: 236-244

Banas, J. A.; Loesche, W. J.; Nace, G. W. (1988a):
Classification and distribution of large intestinal bacteria in nonhibernating and hibernating leopard frogs (*Rana pipiens*).
Appl Environ Microbiol 54: 2305-2310

Banas, J. A.; Loesche, W. J.; Nace, G. W. (1988b):
Possible mechanisms responsible for the reduced intestinal flora in hibernating leopard frogs (*Rana pipiens*).
Appl Environ Microbiol 54: 2311-2317

Barge, J. A. J. (1937):
Mundhöhlendach und Gaumen.
In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. / Hrsg. L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch.
Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg. S. 29-48.Band 3

Barker, D.; Fitzpatrick, M. P.; Dierenfeld, E. S. (1998):
Nutrient composition of selected whole invertebrates.
Zoo Biol 17: 123-134

Barlow, O. W.; Vigor, W. N.; Peck, R. I. (1931):
The action of insulin on the frog: The influence od dosage, temperature, excision of the liver, administration of glucose, sodium bicarbonate and calcium gluconate on the reaction of the frog to insulin.
J Pharmacol Exp Ther 41: 229-243

Barnes, M. R. (1939):
Glycogenolytic activity in early stages of the developing amphibian.
Anat Rec 75 (Suppl.1): 114-115

Barnett, B. J.; Cho, C. Y.; Slinger, S. J. (1982):
Relative biopotency of dietary ergocalciferol and cholecalciferol and the role of and requirement for vitamin D in rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
J Nutr 112: 2011-2019

Barrington, E.-J.-W. (1942):
Gastric digestion in the lower vertebrates.
Biol Rev Camb Philos Soc 17: 1-27

Barth, L. G.; Barth, L. J. (1954):
The energetics of development : a study of metabolism in the frog egg.
New York: Columbia Univ. Pr. S. 117.Band 8

Bassett, R. L. (1990):
A critical evaluation of the available measurement for the stable isotopes of boron.
Appl Geochem 5: 541-554

Bateson, P.; Barker, D.; Clutton-Brock, T.; Deb, D.; D'Udine, B.; Foley, R. A.; Gluckman, P.; Godfrey, K.; Kirkwood, T.; Lahr, M. M.; McNamara, J.; Metcalfe, N. B.; Monaghan, P.; Spencer, H. G.; Sultan, S. E. (2004):
Developmental plasticity and human health.
Nature 430: 419-421

Baur, W. H.; Rapp, J. (2003):
Ernährungs- und umweltbedingte Erkrankungen.
In: Gesunde Fische: Praktische Anleitung zum Vorbeugen, Erkennen und Behandeln von Fischkrankheiten. / Hrsg. W. H. Baur und J. Rapp.
Berlin, Wien: Parey Buchverlag im Blackwell Verlag GmbH. S. 73-111

Bayliss, W. M.; Starling, E. H. (1902):
The mechanism of pancreatic secretion.
J Physiol 28: 325-353

Bayliss, W. M.; Starling, E. H. (1903):
On the uniformity of the pancreatic machanism in Vertebrata.
J Physiol 29: 174-180

Beebee, T. J. (1991):
Purification of an agent causing growth inhibition in anuran larvae and its identification as a unicellular unpigmented alga.
Can J Zool 69: 2146-2153

Bennett, A. F. (1988):
Structural and functional determinates of metabolic rate.
Am Zool 28: 699-708

Bennett, A. F.; Licht, P. (1972):
Anaerobic metabolism during activity in lizards.
J Comp Physiol 81: 277-288

Bennett, A. F.; Licht, P. (1973):
Relative contributions of anaerobic and aerobic energy production during activity in amphibia.
J Comp Physiol 87: 351-360

Bennett, A. F.; Licht, P. (1974):
Anaerobic metabolism during activity in amphibians.
Comp Biochem Physiol A 48: 319-327

Bentley, P. J. (1984):
Calcium metabolism in the amphibia.
Comp Biochem Physiol A Comp Physiol 79: 1-5

Bentley, P. J.; Shield, J. W. (1973):
Respiration of some urodele and anuran amphibia part 2 in air role of the skin and lungs.
Comp Biochem Physiol A Comp Physiol 46: 29-38

Biemar, F.; Argenton, F.; Schmidtke, R.; Epperlein, S.; Peers, B.; Driever, W. (2001):
Pancreas development in zebrafish: early dispersed appearance of endocrine hormone expressing cells and their convergence to form the definitive islet.
Dev Biol 230: 189-203

Bleibtreu, M. (1910):
Glykogen im Froscheierstock.
Pfluegers Arch 132: 580-599

Blom, J.-H.; Dabrowski, K.; Ebeling, J. (2000):
Vitamin C requirements of the angelfish *Pterophylum scalare*.
J World Aquac Soc 31: 115-118

Bond, C. E. (1979):
Biology of Fishes.
Philadelphia, London, Toronto: W.B. Saunders Company. S. 514.

Borlongan, I. G.; Coloso, R. M. (1993):
Requirements of juvenile milkfish (*Chanos chanos* Forsskal) for essential amino acids.
J Nutr 123: 125-132

Bosma, J. F. (1957):
Deglutition: pharyngeal stage (review).
News Physiol Sci 37: 275-300

Bowen, S. H. (1987):
Dietary Protein requirements of Fishes- A Reassessment.
Can J Fish Aquat Sci 44: 1995-2001

Bowness, J. M.; Morton, R. A. (1952):
Distribution of copper and zinc in the eyes of fresh-water fishes and frogs. Occurrence of metals in melanin fractions from eye tissues.
Biochem J 51: 530-535

Boyd, C. A.; Perring, V. S. (1982):
Amino acid inhibition and stimulation of 2-aminoisobutyric acid exit from anuran small intestine.
J Physiol 327: 53-64

Bradley, W. O. (1953):
Radioactive iodine as an indicator of the uptake of iodine by the liver, gastrocnemius and thyroid of *Rana pipiens*.
Science 117: 483-484

Branson, E. (1993):
Basic anatomy and physiology.
In: Aquaculture for Veterinarians, Fish Husbandry and Medicine. / Hrsg. L. Brown.
Oxford [u.a.]: Pergamon Press Ltd. S. 1-30

Brecht, K.; Meiners, S. (1941):
Ueber spontane Schwankungen der Gefäßweite beim Frosch und ihre Beeinflussung durch Cholinderivate und durch Vitamin B1.
Pfluegers Arch 245: 224-234

Broman, I. (1937):
Das Pankreas.
In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere /Hrsg. L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch.
Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg. S. 775-796.Band 3

Brown-Kodric, A. (1989):
Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice.
Behav Ecol Sociobiol 25: 393-401

Brown, G. W. (1964):
The metabolism of Amphibia.
In: Physiology of Amphibia. / Hrsg. A. Moore John.
New York [u.a.]: Academic Press. S. 1-98

Brown, L.-E.; Rosati, R.-R. (1997):
Effects of three different diets on survival and growth of larvae of the african clawed frog, *Xenopus laevis*.
Prog Fish-Cult 59: 54-58

Brown, M. L.; Nematipour, G. R.; Gatlin, D. M. (1992a):
Dietary protein requirement of juvenile sunshine bass at different salinities.
Prog Fish-Cult 54: 148-156

Brown, P. B.; Robinson, E. H. (1992b):
Vitamin D studies with channel catfish (*Ictalurus punctatus*) reared in calcium-free water.
Comp Biochem Physiol A Comp Physiol 103: 213-219

Bucci, G. (1951):
Quantitative changes of ascorbic acid during the metamorphosis of *Bufo vulgaris*.
Riv Biol 43: 529-543

Buchanan, B. W.; Jaeger, R. G. (1995):
Amphibians.
In: The Experimental Animal in Biomedical Research. / Hrsg. B. E. Rollin.
Boca Raton, Florida: CRC Press. S. 31-48.Band 2

Budde, W.; Gellhorn, E. (1924):
Beiträge zur Physiologie der Magenmuskulatur.
Pfluegers Arch 203: 170-185

Buddenbrock, W. (1956):
Ernährung und Verdauung.
In: Vergleichende Physiologie. / Hrsg. W. Buddenbrock.
Basel Birkhäuser. S. 397-424.Band 3

Buddington, R. K. (1980):
Hydrolysis-resistant organic matter as a reference for measurement of fish digestive efficiancy.
Trans Amer Fish Soc 109: 653-656

Buhler, D. R.; Halver, J. E. (1961):
Nutrition of salmonid fishes IX. Carbohydrate requirements of chinook salmon.
J Nutr 74: 307-318

Bureau, D. P.; Gunther, S. J.; Cho, C. Y. (2003):
Chemical composition and preliminary theoretical estimates of waste outputs of rainbow trout reared in commercial cage culture operations in Ontario (abstr.).
North Am J Aquac 65: 33-38

Burger, I. H. (1993):
A basic guide to nutrient requirements.
In: The Waltham Book a Companion Animal Nutrition. / Hrsg. I. H. Burger.
Oxford [u.a.]: Butterworth Heinemann. S. 5-24

Burgos, M. H. (1955):
Histochemistry of the testis in normal and experimentally treated frogs *(Rana pipiens)*.
J Morphol 96: 283-299

Burnstock, G. (1959):
The morphology of the gut of the brown trout (*Salmo trutta*).
Q J Microsc Sci 100 183-198

Bury, N.; Grosell, M. (2003a):
Iron acquisition by teleost fish.
Comp Biochem Physiol C Toxicol Pharmacol 135: 97-105

Bury, N.; Grosell, M. (2003b):
Waterborne iron acquisition by a freshwater teleost fish, zebrafish *Danio rerio*.
J Exp Biol 206: 3529-3535

Bush, F. M. (1963):
Effect of light and temperature on the gross composition of the toad, *Bufo fowleri*.
J Exp Zool 153: 1-13

Butcher, R. (1993):
The veterinary approach to ornamental fish.
In: Aquaculture for Veterinarians Fish Husbandry and Medicine. / Hrsg. L. Brown.
Oxford [u.a.]: Pergamon Press Ltd. S. 357-377

Carlisle, K. S.; Chew, C. S.; Hersey, S. J. (1978):
Ultrastructural changes and cyclic AMP in frog oxyntic cells.
J Cell Biol 76: 31-42

Carmona-Osalde, C.; Olvera-Novoa, M.-A.; Rodriguez-Serna, M.; Flores-Nava, A. (1996):
Estimation of the protein requirement for bullfrog (*Rana catesbeiana*) tadpoles, and its effect on metamorphosis ratio.
Aquaculture 141: 223-231

Castell, J. D. (1979):
Review of lipid requirements of fish.
Proc World Symp on Finfish Nutrition and Fishfeed Technology 1: 59-84

Castell, J. D.; Sinnhuber, R. O.; Lee, D. J.; Wales, J. H. (1972a):
Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): physiological symptoms of EFA deficiency.
J Nutr 102: 87-92

Castell, J. D.; Sinnhuber, R. O.; Wales, J. H.; Lee, D. J. (1972b):
Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): growth, feed conversion and some gross deficiency symptoms.
J Nutr 102: 77-86

Catolla-Cavalcanti, A. (1951):
Pantothenic acid as a growth factor in *Bufo vulgaris* (anurous amphibians).
Acta Vitaminol 5: 162-164

Charles, E. (1931):
Metabolic changes associated with pigmentary effector activity and pituitary removal in *Xenopus laevis*. I. Respiratory exchange.
Proc Roy Soc [London] B. 107: 486-503

Cheeseman, C. I. (1981a):
The mechanism of transfer for L-leucine into the vascular bed of the anuran small intestine.
J Physiol 317: 91-102

Cheeseman, C. I. (1981b):
Lysin transport across the vascular perfused small intestine in the frog.
J Physiol 325: 45P

Cheeseman, C. I. (1983):
Characteristics of lysine transport across the serosal pole of the anuran small intestine.
J Physiol 338: 87-97

Chen, R.; Lochmann, R.; Goodwin, A.; Praveen, K.; Dabrowski, K.; Lee, K. J. (2003):
Alternative complement activity and resistance to heat stress in golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*) are increased by dietary vitamin C levels in excess of requirements for prevention of deficiency signs.
J Nutr 133: 2281-2286

Chen, S.; Li, C.; Yuan, G.; Xie, F. (2007):
Anatomical and histological observation on the pancreas in adult zebrafish.
Pancreas 34: 120-125

Chiou, J. Y.; Ogino, C. (1975):
Digestibility in carp.
Bull Jap Soc Sci Fish 41: 465-466

Cho, C. Y.; Slinger, S. J.; Bayley, H. S. (1982):
Bioenergetics of salmonid fishes: energy intake, expenditure and productivity.
Comp Biochem Physiol B 73: 25-41

Chong, A. S. C.; Hashim, R.; Ali, A. B. (2000):
Dietary protein requirements for discus (*Symphysodon spp*.).
Aquacult Nutr 6: 275-278

Choubert, G.; Noue, J. D. L.; Luquet, P. (1982):
Digestibility in fish improved device for the automatic collection of feces.
Aquaculture 29: 185-190

Clausen, R. G. (1933):
Fish metabolism under increasing temperature.
Trans Amer Fish Soc 63: 215-219

Clayton, A. L. (2005):
Amphibian gastroenterology.
Vet Clin North Am Exot Anim Pract 8: 227-245

Clements, K. D.; Gleeson, V. P.; Slaytor, M. (1994):
Short-chain fatty acid metabolism in temperate marine herbivorous fish.
J Comp Physiol B 164: 372-377

Collins, F. D.; Love, R. M.; Morton, R. A. (1953a):
Studies in vitamin A. 24. Spectroscopic examination of the lipids of two species of newts.
Biochem J 53: 629-632

Collins, F. D.; Love, R. M.; Morton, R. A. (1953b):
Studies in vitamin A. 23. Vitamin A and its occurrence in *Amblystoma tigrinum*.
Biochem J 53: 626-629

Cooperstein, I. L.; Hogben, C. A. (1959):
Ionic transfer across the isolated frog large intestine.
J Gen Physiol 42: 461-473

Corben, C. T.; Ingram, G. T.; Tyler, M. J. (1974):
Gastric brooding: unique form of parental care in a australian frog.
Science 186: 946-947

Cordier, D.; Worbe, J. F. (1955):
Étude sur l´absorption intestinale des hexoses et des pentoses chez la Grenouille (*Rana esculenta*).
C R Seances Soc Biol Fil 149: 110-112

Cowey, C. B.; Adron, J. W.; Knox, D.; Ball, G. T. (1975):
Studies on the nutrition of marine flatfish. The thiamin requirement of turbot (*Scophthalmus maximus*).
Br J Nutr 34: 383-390

Cowey, C. B.; Adron, J. W.; Youngson, A. (1983):
The vitamin E requirement of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) given diets containing polyunsaturated fatty acids derived from fish oil.
Aquaculture 30: 85-93

Cowey, C. B.; Cho, C. Y.; Sivak, J. G.; Weerheim, J. A.; Stuart, D. D. (1992):
Methionine intake in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), relationship to cataract formation and the metabolism of methionine.
J Nutr 122: 1154-1163

Cowey, C. B.; Pope, J. A.; Adron, J. W.; Blair, A. (1972):
Studies on the nutrition of marine flatfish. The protein requirement of plaice (*Pleuronectes platessa*).
Br J Nutr 28: 447-456

Cowey, C. B.; Woodward, B. (1993):
The dietary requirement of young rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) for folic acid.
J Nutr 123: 1594-1600

Csengeri, I.; Majoros, F.; Olah, J.; Farkas, T. (1979):
The essential fatty-acid requirement of carp, *Cyprinus carpio*.
In: Finfish Nutrition and Fishfeed Technology. / Hrsg. J. E. Halver und T. K.
Berlin: Heenemann Verlagsgesellschaft. S. 157-174.Band 1

Cummings, J. H.; Macfarlane, G. T. (1991):
The control and consequences of bacterial fermentation in the human colon.
J Appl Bacteriol 70: 443-459

Dabrowska, H.; Meyer-Burgdorff, K.; Guenther, K. D. (1989):
Interaction between dietary protein and magnesium level in tilapia *Oreochromis niloticus*.
Aquaculture 76: 277-292

Dabrowski, K. (1977):
Protein requirements of grass carp fry (*Ctenopharyngodon idella* val.).
Aquaculture 12: 63-73

Dahlgren, B. T. (1981):
Impact of different dietary protein contents on fecundity and fertility in the female guppy, *Poecilia reticulata* (Peters).
Biol Reprod 24: 734-746

Dandrifosse, G. (1975):
Purification of chitinases contained in pancreas or gastric mucosa of frog.
Biochimie 57: 829-831

De Girolamo, P.; Lucini, C.; Vega, J. A.; Andreozzi, G.; Coppola, L.; Castaldo, L. (1999):
Co-localization of Trk neurotrophin receptors and regulatory peptides in the endocrine cells of the teleostean stomach.
Anat Rec 256: 219-226

DeLong, D. C.; Halver, J. E.; Mertz, E. T. (1958):
Nutrition of salmonoid fishes. VI Protein requirements of chinook salmon at two water temperatures.
J Nutr 65: 589-599

Dennert, C. (1997):
Untersuchungen zur Fütterung von Schuppenechsen und Schildkröten.
Hannover, Tierärztliche Hochschule Hannover, Inaugural-Dissertation. 189 S.

Dent, J. N.; Hunt, E. L. (1952):
An autoradiographic study of iodine distribution in larvae and matamorphosing specimens of anura.
J Exp Zool 121: 79-97

Dickson, I. W.; Kramer, R. H. (1971):
Factors influencing scope for activity and active and standard metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
J Fish Res Board Can 28: 578-596

Dierenfeld, E. S. (1996):
Mineral concentrations in whole mice and rats used as food.
Zoo Biol 15: 83-88

Dierenfeld, E. S.; Alcorn, H. L.; Jacobsen, K. L. (2002):
"Nutrient composition of whole vertebrate prey (excluding fish) fed in zoos." URL:Internetseite.nal.usda.gov/awic/zoo/WholePreyFinal02May29.pdf S.1-20 Zugriff am 27.01.2010.

Donoghue, S. (1996):
Timely topics in nutrition: veterinary nutritional management of amphibians and reptiles.
J Am Vet Med Assoc 208: 1816-1820

Donoghue, S. (1998):
Nutrition of pet amphibians and reptiles.
Semin Avian Exot Pet Med 7: 148-153

Dorris, F. (1935):
The development of structure and function in the digestive tract of *Amblystoma punctatum*.
J Exp Zool 70: 491-527

Dosne, C. (1943):
Study of the interrelationship of pancreatic diabetes with endocrine glands in the toad.
Endocrinology 33: 224-228

Douglas, T. C.; Pennino, M.; Dierenfeld, E. S. (1994):
Vitamins E and A, and proximate composition of whole mice and rats used as feed.
Comp Biochem Physiol A Comp Physiol 107: 419-424

Drysdale, T.-A.; Crawford, M.-J. (1994):
Effects of localized application of retinoic acid on *Xenopus laevis* development.
Dev Biol 162: 394-401

Duncan, P. L.; Lovell, R. T.; Butterworth, C. E., Jr.; Freeberg, L. E.; Tamura, T. (1993):
Dietary folate requirement determined for channel catfish, *Ictalurus punctatus*.
J Nutr 123: 1888-1897

Earle, K.-E. (1995):
The nutritional requirements of ornamental fish.
Vet Q 17: 53-55

Eckhert, C. D. (1998):
Boron stimulates embryonic trout growth.
J Nutr 128: 2488-2493

Ehmcke, J.; Wistuba, J.; Clemen, G. (2004):
Gender-dependent dimorphic teeth in four species of mesoamerican plethodontid salamanders (urodela, amphibia).
Ann Anat 186: 223-230

el Naggar, G. O.; Lovell, R. T. (1991):
L-ascorbyl-2-monophosphate has equal antiscorbutic activity as L-ascorbic acid but L-ascorbyl-2-sulfate is inferior to L-ascorbic acid for channel catfish.
J Nutr 121: 1622-1626

Elangovan, A.; Shim, K. F. (1997):
Growth response of juvenile *Barbodes altus* fed isocaloric diets with variable protein levels.
Aquaculture 158: 321-329

Elangovan, A.; Shim, K. F. (1998):
Dietary phosphorus requirement of juvenile tiger barb, *Barbus tetrazona* (Bleeker, 1855).
Aquarium Sci Conserv 2: 9-19

Emilio, M. G.; Shelton, G. (1974):
Gas exchange and its effect on blood gas concentrations in the amphibian, *Xenopus laevis*.
J Exp Biol 60: 567-579

Emilio, M. G.; Shelton, G. (1980):
Carbon dioxide exchange and its effects on pH and bicarbonate equilibria in the blood of the amphibian, *Xenopus laevis*.
J Exp Biol 85: 253-262

Eppel, A. (1966a):
Islet cytology in urodele amphibians.
Gen Comp Endocrinol 7: 207-214

Eppel, A.; Jorgensen, C. B.; Rosenkilde, P. (1966b):
Effect of hypophysectomy on blood sugar, fat, glycogen and pancreatic islets in starving toads *(Bufo bufo L.)*.
Gen Comp Endocrinol 7: 197-202

Evans, H. E. (1992):
Anatomy of tropical fishes.
In: Aquariology: the Science of Fish Health Management. / Hrsg. J. B. Gratzek und J. R. Matthews.
New York: Tetra Press. S. 71-93

Fahrenholz, C. (1937):
Drüsen der Mundhöhle.
In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. / Hrsg. L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch.
Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg. S. 115-210.Band 3

Fanning, J. C.; Tyler, M. J.; Shearman, D. J. (1982):
Converting a stomach to a uterus: the microscopic structure of the stomach of the gastric brooding frog *Rheobatrachus silus*.
Gastroenterology 82: 62-70

Ferguson, H. W. (1989):
Gastrointestinal tract, pancreas, and swimbladder.
In: Systemic Pathology of Fish. / Hrsg. H. W. Ferguson.
Ames: Iowa State University Press. S. 125-157

Field, H. A.; Dong, P. D.; Beis, D.; Stainier, D. Y. (2003a):
Formation of the digestive system in zebrafish. II. Pancreas morphogenesis.
Dev Biol 261: 197-208

Field, H. A.; Ober, E. A.; Roeser, T.; Stainier, D. Y. (2003b):
Formation of the digestive system in zebrafish. I. Liver morphogenesis.
Dev Biol 253: 279-90

Fiogbé, E. D.; Kestemont, P. (1995):
An assessment of the protein and amino acid requirements in goldfish (*Carassius auratus*) larvae.
J Appl Ichthyol 11: 282-289

Fischer, M. H.; Ritter, U. (1953):
Die Funktion der Becherzellen des Froschdarms bei der Verdauung.
Pfluegers Arch 257: 161-168

Florey, H. W.; Harding, H. E. (1933):
The functions of brunner´s glands and the pyloric and of the stomach.
J Pathol Bacteriol 37: 431-453

Fournier, V.; Gouillou-Coustans, M. F.; Metailler, R.; Vachot, C.; Guedes, M. J.; Tulli, F. (2002):
Protein and arginine requirements for maintenance and nitrogen gain in four teleosts.
Br J Nutr 87: 459-469

Fracalossi, D. M.; Allen, M. E.; Nichols, D.-K.; Oftedal, O. T. (1998):
Oscars, *Astronotus ocellatus*, have a dietary requirement for vitamin C.
J Nutr 128: 1745-1751

Francis, E. T.; Eisa, E. A. (1951):
Salivary diastases of the frog and toad.
Nature 167: 281.

Frank, W. (1986):
Problems in keeping amphibians and reptiles as pets.
Tierärztl Umsch 41: 755-760

Frazer, A. C. (1947):
The absorption of triglyceride fat from the intestine.
Physiol Rev 26: 103-119

Frenzel, E.; Pfeffer, E. (1982):
Untersuchungen über den Mineralstoff-Bedarf von Regenbogen-Forellen (*Salmo gairdneri*).
Arch Tierernähr 32: 1-8

Frieden, E.; Mathews, H. (1958):
Biochemistry of amphibian metamorphosis. III. Liver and tail phosphatases.
Arch Biochem Biophys 73: 107-19

Friedman, M. H. (1934):
The nervous control of gastric secretion in the frog (*Rana esculenta*).
J Cell Comp Physiol 5: 83-95

Friedman, M. H. (1937):
Oesophageal and gastric secretion in the frog.
J Cell Comp Physiol 10: 37-50

Friedman, M. H. (1942):
Gastric secretion in necturus.
J Cell Comp Physiol 20: 379-384

Fris, M. B.; Horn, M. H. (1993):
Effects of diets of different protein content on food consumption, gut retention, protein conversion, and growth of *Cebidichthys violaceus* (Giard), an herbivorous fish of temperate zone marine waters.
J Exp Mar Bio Ecol 166: 185-202

Fritzpatrick, L. C. (1973):
Energy allocation in the allegheny mountain salamander *Desmognathus ochrophaeus*.
Ecol Monogr 43: 43-58

Fritzpatrick, L. C. (1976):
Life history patterns of storage and utilization of lipids for energy in amphibians.
Am Zool 16: 725-732

Frost, D. R.; Grant, T.; Faivovoich, J.; Bain, R. H.; Haas, A.; Haddad, C. (2006):
The amphibian tree of life.
Bull Amer Mus Nat Hist 297: 1-370

Fry, F. E. J. (1971):
The effect of environmental factors on the physiology of fish.
In: Fish Physiology. / Hrsg. W. S. Hoar und D. J. Randall.
New York, London: Academic Press. S. 1-98.Band 6

Fry, F. E. J.; Hart, J. S. (1948):
The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish.
Biol Bull 94: 66-77

Gahlenbeck, H.; Bartels, H. (1970):
Blood gas transport properties in gill and lung forms of the axolotl *Ambystoma mexicanum*.
Respir Physiol 9: 175-182

Gallego-Huidobro, J.; Pastor, L.-M. (1996):
Histology of the mucosa of the oesophagogastric junction and the stomach in adult *Rana perezi*.
J Anat 188: 439-444

Garber, E.-A.-E. (2002):
Mineral deficiency and the use of the FETAX bioassay to study environmental teratogens.
J Appl Toxicol 22: 237-240

Garber, E. A. E.; Erb, J. L.; Magner, J.; Larsen, G. (2004):
Low levels of sodium and potassium in the water from wetlands in Minnesota that contained malformed frogs affect the rate of *Xenopus* development.
Environ Monit Assess 90: 45-64

Garling, D. L., Jr.; Wilson, R. P. (1976):
Optimum dietary protein to energy ratio for channel catfish fingerlings, *Ictalurus punctatus*.
J Nutr 106: 1368-1375

Gatlin, D. M., 3rd; Robinson, E. H.; Poe, W. E.; Wilson, R. P. (1982):
Magnesium requirement of fingerling channel catfish and signs of magnesium deficiency.
J Nutr 112: 1182-1187

Gatlin, D. M.; Wilson, R. P. (1984a):
Studies on the manganese requirement of fingerling channel catfish.
Aquaculture 41: 85-92

Gatlin, D. M.; Wilson, R. P. (1984b):
Dietary selenium requirement of fingerling channel catfish.
J Nutr 114: 627-633

Gatlin, D. M.; Wilson, R. P. (1986a):
Dietary copper requirement of fingerling channel catfish.
Aquaculture 54: 277-285

Gatlin, D. M.; Wilson, R. P. (1986b):
Dietary zinc requirement of fingerling channel catfish.
J Nutr 113: 630-635

Gatlin, D. M.; Wilson, R. P. (1986c):
Characterization of iron deficiency and the dietary iron requirement of fingerling channel catfish.
Aquaculture 52: 191-198

Gatten, R. E.; Miller, K.; Full, R. J. (1992):
Energetics at rest and during locomotion.
In: Environmental Physiology of the Amphibians. / Hrsg. M. E. Feder und W. W. Burggren.
Chicago, London: The Univesity of Chicago Press. S. 314-377

Goldsmith, E.-D.; Schreiber, S.-S.; Nigrelli, R.-F. (1950):
Folic acid analogs in lower animals. II. The amphibia: *Rana clamitans*.
Ann N Y Acad Sci 52: 1346-1348

Gompel, N.; Cubedo, N.; Thisse, C.; Thisse, B.; Dambly-Chaudiere, C.; Ghysen, A. (2001):
Pattern formation in the lateral line of zebrafish.
Mech Dev 105: 69-77

Goodman, G. (2003):
Oral biology and conditions of amphibians.
Vet Clin North Am Exot Anim Pract 6: 467-475

Göppert, E. (1891):
Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien.
Gegenbaurs Morphol Jahrb 17: 100-122

Gorbmann, A.; Dickhoff, W. W.; Vigna, S. R.; Clark, N. B.; Ralph, C. L. (1983):
The endocrine pancreas.
In: Comparative Endocrinology. / Hrsg. A. Gorbmann, W. W. Dickhoff, S. R. Vigna, N. B. Clark und C. L. Ralph.
New York [u.a.]: John Wiley & Sons. S. 349-371

Gordon, K.-C.-D. (1967):
A comparative anatomical study of the distribution of the cystic artery in man and other species.
J Anat 101: 351-359

Gossling, J.; Loesche, W. J.; Nace, G. W. (1982a):
Large intestine bacterial flora of nonhibernating and hibernating leopard frogs (*Rana pipiens*).
Appl Environ Microbiol 44: 59-66

Gossling, J.; Loesche, W. J.; Nace, G. W. (1982b):
Response of intestinal flora of laboratory-reared leopard frogs (*Rana pipiens*) to cold and fasting.
Appl Environ Microbiol 44: 67-71

Gouveia, L.; Rema, P.; Pereira, O.; Empis, J. (2003):
Colouring ornamental fish (*Cyprinus carpio* and *Carassius auratus*) with microalgal biomass.
Aquacult Nutr 9: 123-129

Grably, S.; Piery, Y. (1981):
Weight and tissue changes in long-term starved frogs *Rana esculenta*.
Comp Biochem Physiol A 69: 683-688

Grahl-Madsen, E.; Lie, O. (1997):
Effects of different levels of vitamin K in diets for cod (*Gadus morhua*).
Aquaculture 151: 269-274

Gras, J.; Gudefin, Y.; Chagny, F. (1978):
Free amino-acids and ninhydrin-positive substances in fish-I. Muscle and skin of the rainbow trout (*Salmo gairdneri richardson*).
Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol 60: 369-372

Gras, J.; Gudefin, Y.; Chagny, F.; Perrier, H. (1982):
Free amino-acids and ninhydrin positive substances in fish-II. Cardio respiratory system plasma erythrocytes heart and gills of the rainbow trout *Salmo gairdneri*.
Comp Biochem Physiol B 73: 845-848

Gratzek, J.; Matthews, J. R. (1992):
Popular freshwater aquarium: description, behavior and care.
In: Aquariology. / Hrsg. J. Gratzek und J. R. Matthews.
New York: Tetra Press. S. 51-67

Gregg, J. R. (1948):
Carbohydrate metabolism of normal and of hybrid amphibian embryos.
J Exp Zool 109: 119-133

Grether, G.-F.; Cummings, M.-E.; Hudon, J. (2005):
Countergradient variation in the sexual coloration of guppies (*Poecilia reticulata*): drosopterin synthesis balances carotenoid availability.
Evolution 59: 175-188

Großmann, H. (1993):
Erhebungen über die Zusammensetzung von handelsüblichen Zierfischfuttermitteln.
Hannover, Tierärztliche Hochschule Hannover, Inaugural-Dissertation. 100 S.

Grossner, D. (1967):
Über das Inselorgan des Axolotl (*Siredon mexicanum*).
Cell Tissue Res 82: 82-91

Gruber, F.; Iglauer, F. (1993):
South African clawed frog (*Xenopus laevis*).
International Workshop on the Accomodation of Laboratory Animlas in Accordance with Animal Welfare Requirements, Berlin, Donoghue, S. S. 65-70

Gruger, E. H.; Nelson, R. W.; Stansby, M. E. (1964):
Fatty acid composition of oils from 21 species of marine fish, freshwater fish and shellfish.
J Am Oil Chem Soc 41: 662-667

Grützner, P. (1901):
Ueber die Muskulatur des Froschmagens.
Pfluegers Arch. 83: 187-198

Günder, I. (1953):
Über den papierchromatographischen und fluoreszenzmikroskopischen Nachweis von Pterin und Riboflavin bei Amphibien und Reptilien.
Naturwissenschaften 40: 20-21

Gutowska, M. A.; Drazen, J. C.; Robison, B. H. (2004):
Digestive chitinolytic activity in marine fishes of monterey bay, california.
Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol 139: 351-358

Hadfield, C. A.; Clayton, A. L.; Barnett, S. L. (2006):
Nutritional support of amphibians.
J Exot Pet Med 15: 255-263

Halliday, T.-R. (1999):
Amphibians.
In: The UFAW Handbook on the Care and Management of Laboratory Animals /Hrsg. T. Poole.
Oxford: Blackwell Sciences. S. 90-120.Band 2

Halver, J. E. (1957):
Nutrition of salmonoid fishes. IV. An amino acid test diet for chinook salmon.
J Nutr 62: 245-54

Halver, J. E. (1980):
Lipids and fatty acids.
In: Fish Feed Technology. / Hrsg. FAO.
Washington, Seattle: Food and Agriculture Organization of the United Nations. S. 400

Halver, J. E.; Delong, D. C.; Mertz, E. T. (1957):
Nutrition of salmonoid fishes. V. Classification of essential amino acids for Chinook salmon.
J Nutr 63: 95-105

Halver, J. E.; Shanks, W. E. (1960):
Nutrition of salmonoid fishes. VIII. Indispensable amino acids for sockeye salmon.
J Nutr 72: 340-346

Hanawa, I.; Kuge, K.; Saito, J. (1960):
Thiotic acid contained in visual cell.
Science 132: 1668.

Handy, R. D.; Eddy, F. B.; Baines, H. (2002):
Sodium-dependent copper uptake across epithelia: a review of rationale with experimental evidence from gill and intestine.
Biochim Biophys Acta 1566: 104-115

Hara, T. (1949):
Thiamine in frog eyes. II. Thiamine content of retina and choroidea.
Seiri Seitai 3: 102-110

Harding, D. E.; Allen, O. W., Jr.; Wilson, R. P. (1977):
Sulfur amino acid requirement of channel catfish: L-methionine and L-cystine.
J Nutr 107: 2031-2035

Hardy, R. W.; Sullivan, C. A.; Koziol, A. M. (1987):
Absorption, body distribution, and excretion of dietary zinc by rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
Fish Physiol Biochem 3: 133-143

Harri, M. N.; Hedenstam, R.; Lindgren, E.; Puuska, M. (1972):
Calorigenic effect of 5-hydroxytryptamine in the frog, *Rana temporaria*.
Comp Biochem Physiol A Comp Physiol 43: 545-552

Harri, M. N. E. (1975):
Effect of season, temperature acclimation and starvation upon plasma FFA and glycerol levels in the frog, *Rana temporaria*, and in the toad, *Bufo bufo*.
Comp Biochem Physiol B 50: 531-534

Harri, M. N. E.; Puuska, M. (1973):
Hormonal control of fat metabolism in the frog, *Rana temporia*.
Gen Comp Endocrinol 21: 129-137

Haslewood, G. A. D. (1952a):
Comparative Studies of ´bile salts`4. Bile salts of the european frog, *Rana temporia*.
Biochem J 51: 139-143

Haslewood, G. A. D. (1952b):
Comparative studies of `bile salts'. 5. Bile salts of Crocodylidae.
Biochem J 52: 583-587

Haslewood, G. A. D. (1955):
Recent developments in our knowledge of bile salts.
Physiol Rev 35: 178-196

Haslewood, G. A. D. (1964):
The biological significance of chemical differences in bile salts.
Biol Rev Camb Philos Soc 39: 537-574

Haslewood, G. A. D.; Wootton, U. (1950):
Comparative studies of `bile salts'. 1. Preliminary survey.
Biochem J 47: 584-597

Hata, M. (1976):
Carotenoid metabolism in fancy red carp *Cyprinus carpio* part 2 metabolism of carbon-14 zeaxanthin.
Bull Jap Soc Sci Fish 42: 203-205

Hata, M.; Hata, M. (1972a):
Carotenoid pigments in goldfish part 4 carotenoid metabolism.
Bull Jap Soc Sci Fish 38: 331-338

Hata, M.; Hata, M. (1972b):
Carotenoid pigments in goldfish part 5 conversion of zeaxanthin to astaxanthin.
Bull Jap Soc Sci Fish 38: 339-343

Hayakawa, S. (1953a):
Studies on Bile Salts of Toad (*Bufo vulgaris japonicus*).
Proc Jpn Acad Ser B Phys Biol Sci 29: 279-284

Hayakawa, S. (1953b):
Studies on bile salts of toad (*Bufo vulgaris japonicus*). XI. Formation of norcholic acid from Δ23-3(α), 7(α), 12(α)-trihydroxycoprostenic acid C27H44O5 and stem acid C27H46O2.
Proc Jpn Acad Ser B Phys Biol Sci 29: 285.

Henderson, R. J.; Tocher, D. R. (1987):
The lipid composition and biochemistry of freshwater fish.
Prog Lipid Res 26: 281-347

Hermansen, B.; Jorgensen, C. B. (1969):
Blood glucose in male toads (*Bufo bufo*): annual variation and hormonal regulation.
Gen Comp Endocrinol 12: 313-321

Herner, A. E.; Frieden, E. (1961):
Biochemical changes during anuran metamorphosis. VIII. Changes in the nature of red cell proteins.
Arch Biochem Biophys 95: 25-35

Herold, J. P.; Guyetant, R.; Cudey, G. (1985):
Direct and indirect calorimetry measurements during the annual growth cycle of juvenile frogs *Rana ridibunda*.
Comp Biochem Physiol A 81: 465-468

Herter, K. (1930):
Physiologie der Amphibien: Ernährung.
In: Handbuch der Zoologie (Acrania, Cyclostoma, Ichthya, Amphibia). / Hrsg. T. Krumbach.
Berlin, Leipzig: Walter de Gryter & Co. S. 6-30.Band 6

Hervant, F.; Mathieu, J.; Durand, J. (2001):
Behavioural, physiological and metabolic responses to long-term starvation and refeeding in a blind cave-dwelling (*Proteus anguinus*) and a surface-dwelling (*Euproctus asper*) salamander.
J Exp Biol 204: 269-281

Hidalgo, M. C.; Urea, E.; Sanz, A. (1999):
Comparative study of digestive enzymes in fish with different nutritional habits. Proteolytic and amylase activities.
Aquaculture 170: 267-283

Hieronimus, H.; Hirt, J. (2004):
Schulungsordner Aquaristik.
Hambrücken: Bundesverband für fachgerechten Natur- und Artenschutz e.V. S. 488.

Higuera, M.; Murillo, A.; Varela, G.; Zamora, S. (1977):
The influence of high dietary fat levels on protein utilization by the trout (*Salmo gairdnerii*).
Comp Biochem Physiol A Comp Physiol 56: 37-41

Hilken, G.; Iglauer, F.; Richter, H.-P. (1997):
Der Krallenfrosch Xenopus laevis als Labortier: Biologie Haltung, Zucht und experimentelle Nutzung.
Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag. S. 117.

Hillman, S. S. (1978):
The roles of oxygen delivery and electrolyte levels in the dehydrational death of *Xenopus laevis*.
J Comp Physiol B 128: 169-176

Hillman, S. S.; Withers, P. C. (1981):
Aerobic contributions to sustained activity metabolism in *Xenopus laevis*.
Comp Biochem Physiol A 69: 605-606

Hilton, J. W.; Atkinson, J. L.; Slinger, S. J. (1982):
Maximum tolerable level digestion and metabolism of d glucose cerelose in rainbow trout *Salmo gairdneri* reared on a practical trout diet.
Can J Fish Aquat Sci 39: 1229-1234

Hilton, J. W.; Atkinson, J. L.; Slinger, S. J. (1983):
Effect of increased dietary fiber on the growth of rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
Can J Fish Aquat Sci 40: 81-85

Hilton, J. W.; Hodson, P. V.; Slinger, S. J. (1980):
The requirement and toxicity of selenium in rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
J Nutr 110: 2527-2535

Himstedt, W. (1996):
Die Blindwühlen.
Magdeburg: Westarp-Wissenschaften.
(Die neue Brehm-Bücherei Bd. 630). S. 159.

Hinton, D. E.; Pool, C. R. (1976):
Ultrastructure of the liver in channel catfish *Ictalarus punctatus* (Rafinesque).
J Fish Biol 8: 209-219

Hirji, K. N. (1982):
Autoradiographic observations on the incorporation of amino acids into oesophageal, gastric and pancreatic glands in the leopard frog, *Rana pipiens*.
Cell Tissue Res 226: 195-200

Hoffmann, R. W. (2005a):
Anatomie der Fische.
In: Fischkrankheiten. / Hrsg. R. W. Hoffmann.
Stuttgart: Eugen Ulmer KG. S. 37-56

Hoffmann, R. W. (2005b):
Ernährungsbedingte Erkrankungen.
In: Fischkrankheiten. / Hrsg. R. W. Hoffmann.
Stuttgart: Eugen Ulmer KG. S. 181-189

Holmberg, A.; Hägg, U.; Fritsche, R.; Holmgren, S. (2001):
Occurence of neurotropin receptors and transmitters in the developing *Xenopus* gut.
Cell Tissue Res 306: 35-47

Holmberg, A.; Olsson, C.; Holmgren, S. (2006):
The effects of endogenous and exogenous nitric oxide on gut motility in zebrafish *Danio rerio* embryos and larvae.
J Exp Biol 209: 2472-2479

Holmberg, A.; Schwerte, T.; Fritsche, R.; Pelster, B.; Holmgren, S. (2003):
Ontogeny of intestinal motility in correlation to neuronal development in zebrafish embryos and larvae.
J Fish Biol 63: 318-331

Holmberg, A.; Schwerte, T.; Pelster, B.; Holmgren, S. (2004):
Ontogeny of the gut motility control system in zebrafish *Danio rerio* embryos and larvae.
J Exp Biol 207: 4085-4094

Holmqvist, B.; Ellingsen, B.; Forsell, J.; Zhdanova, I.; Alm, P. (2004):
The early ontogeny of neuronal nitric oxide synthase systems in the zebrafish.
J Exp Biol 207: 923-935

Horn, M. H. (1989):
Biology of marine herbivorous fishes.
Oceanogr Mar Biol Ann Rev 27: 167-272

Horn, M. H. (1998):
Feeding and digestion.
In: The Physiology of Fishes. / Hrsg. D. H. Evans.
Florida, New York: CRC Press. S. 43-63

Horn, M. H.; Mailhiot, K. F.; Fris, M. B.; McClanahan, L. L. (1995):
Growth, consumption, assimilation and excretion in the marine herbivorous fish *Cebidichthys violaceus* (Giard) fed natural and high protein diets.
J Exp Mar Bio Ecol 190: 97-108

Huber, I.; Spanggaard, B.; Appel, K. F.; Rossen, L.; Nielsen, T.; Gram, L. (2004):
Phylogenetic analysis and in situ identification of the intestinal microbial community of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum).
J Appl Microbiol 96: 117-132

Hughes, S. G.; Rumsey, G. L. (1983):
Dietary requirements for essential branched-chain amino acids by lake trout.
Trans Amer Fish Soc 112: 812-817

Hulbert, A. J. (2000):
Thyroid hormones and their effects: a new perspective.
Biol Rev Camb Philos Soc 75: 519-631

Hulbert, A. J.; Else, P. L. (1981):
Comparison of the "mammal machine" and the "reptile machine": energy use and thyroid activity.
Am J Physiol 241: R350-356

Hutchinson, V. H.; Miller, K. (1979):
Aerobic and anaerobic contributions to sustained activity in *Xenopus laevis*.
Respir Physiol 38: 93-103

Huxley, J. S.; Fulton, J. F. (1924):
The influence of temperature on the action of insulin.
Nature 113: 234-235

Ibeas, C.; Cejas, J. R.; Fores, R.; Badia, P.; Gomez, T.; Hernandez, A. L. (1997):
Influence of eicosapentaenoic to docosahexaenoic acid ratio (EPA/DHA) of dietary lipids on growth and fatty acid composition of gilthead seabream (*Sparus aurata*) juveniles.
Aquaculture 150: 91-102

Ichii, T.; Mugiya, Y. (1983):
Effects of a dietary deficiency in calcium on growth and calcium uptake from the aquatic environment in the goldfish *Carassius auratus*.
Comp Biochem Physiol A 74: 259-262

Iger, Y.; Abraham, M. (1990):
The process of skin healing in experimentally wounded carp.
J Fish Biol 36: 421-437

Iger, Y.; Abraham, M. (1997):
Rodlet cells in the epidermis of fish exposed to stressors.
Tissue Cell 29: 431-438

Iglauer, F.; Dimingen, J.; Hilken, G. (1994):
Tierschutzgerechte Haltung von Wasserfröschen (*Rana esculanta*) und südafrikanischen Krallenfröschen (*Xenopus laevis*),
Tierärztliche Vereinigung für Tierschutz e.V. 1-5.

Inaba, D.; Ogino, C.; Takamatsu, C.; Ueda, T.; Krurokawa, K. (1963):
Digestibility of dietary components in fishes-II. Digestibility of dietary protein and starch in rainbow trout.
Bull Jap Soc Sci Fish 29: 242-244

Ingelfinger, F. J. (1958):
Esophageal motility.
News Physiol Sci 38: 533-584

Jackson, A. J.; Capper, B. S. (1982):
Investigastions into the requirements of the Tilapia *Sarotherodon mossambicus* for dietary methionine, lysine and arginine in semi-synthetic diets.
Aquaculture 29: 289-297

Jahan, P.; Watanabe, T.; Satoh, S.; Kiron, V. (2001):
Formulation of low phosphorus loading diets for carp (*Cyprinus carpio* L).
Aquac Res 32: 361-368

Janosky, I. D.; Wenger, B. S. (1956):
A histochemical study of glycogen distribution in the developing nervous system of Amblystoma.
J Comp Neurol 105: 127-150

Jarofke, D.; Hermann, H.-J. (1997):
Allgemeine Biologie.
In: Amphibien: Biologie, Haltung, Krankheiten, Bioindikation. / Hrsg. D. Jarofke und H. Herrmann.
Stuttgart: Enke. S. 139

Jauncey, K. (1982):
The effects of varying dietary protein level on the growth food conversion protein utilization and body composition of juvenile tilapias *Sarotherodon mossambicus*.
Aquaculture 27: 43-54

Jeuniaux, C. (1966):
Chitinases.
Methods Enzymol 8: 644-650

Jobling, M. (1995):
Digestion and absorption.
In: Environmental Biology of Fishes. / Hrsg. M. Jobling.
London [u.a.]: Chapman & Hall. S. 175-210

Jones, D. R. (1967):
Oxygen consumption and heart rate of several species of anuran amphibia during submergence.
Comp Biochem Physiol 20: 691-707

Jordan, H. J. (1927):
Die Permeation der Nahrungsteile in das Plasma 3. "Echte" Resorption.
In: Übungen aus der vergleichenden Physiologie. / Hrsg. H. J. Jordan und G. C. Hirsch.
Berlin: Julius Springer Verlag. S. 121-124

Jorgensen, C. B. (1988):
Metabolic costs of growth and maintenance in the toad, *Bufo bufo*.
J Exp Biol 138: 319-331

Junquera, C.; Martinez-Ciriano, C.; Castiella, T.; Aisa, J.; Blasco, J.; Peg, M.-T. (1998):
Intrinsic innervation of a reptilian esophagus (*Podarcis hispanica*).
Neurochem Res 23: 493-504

Kaiya, H.; Kojima, M.; Hosoda, H.; Riley, L. G.; Hirano, T.; Grau, E. G. (2003):
Amidated fish ghrelin: purification, cDNA cloning in the Japanese eel and its biological activity.
J Endocrinol 176: 415-23

Kamphues, J.; Iben, C.; Pallauf, J.; Wanner, M.; Coenen, M.; Kienzle, E.; Simon, O.; Zentek, J. (2009a):
Zierfische.
In: Supplemente zu Vorlesungen und Übungen der Tierernährung. / Hrsg. J. Kamphues, C. Iben und J. Pallauf.
Alfeld-Hannover: Schaper. S. 362-365

Kamphues, J.; Iben, C.; Pallauf, J.; Wanner, M.; Coenen, M.; Kienzle, E.; Simon, O.; Zentek, J. (2009b):
Nutzfische (Forellen, Karpfen).
In: Supplemente zu Vorlesungen und Übungen der Tierernährung. / Hrsg. J. Kamphues, C. Iben und J. Pallauf.
Alfeld-Hannover: Schaper. S. 355-360

Kamphues, J.; Simon, O. (2004):
Nutzfische (Forellen, Karpfen).
In: Supplemente zu Vorlesungen und Übungen in der Tierernährung. / Hrsg. J. Kamphues, C. Iben und J. Pallauf.
Alfeld-Hannover: Schaper. S. 333-361

Kanawaza, A.; Teshima, S. I.; Sakamoto, M. (1982):
Requirements of essential fatty acids for the larval ayu.
Bull Jap Soc Sci Fish 48: 587-590

Kanawaza, A.; Teshima, S. I.; Sakamoto, M.; Awal, M. A. (1980b):
Requirements of Tilapia zillii for essential fatty acids.
Bull Jap Soc Sci Fish 46: 1353-1356

Kanazawa, A.; Teshima, S. I.; Sakamoto, M.; Shinomiya, A. (1980a):
Nutritional requirements of the puffer fish fugu-rubripes purified test diet and the optimum protein level.
Bull Jap Soc Sci Fish 46: 1357-1362

Kandel, J. S.; Horn, M. H.; Antwerp, W. v. (1993):
Volatile fatty acids in the hindgut of herbivorous fishes from temperate and tropical marine waters.
J Fish Biol 45: 527-529

Kapoor, B. G.; Smit, H.; Verighina, I. A. (1975):
The alimentary canal and digestion in teleosts.
In: Advances in marine biology. / Hrsg. F. S. Russell und M. Yonge.
London, New York, San Francisco: Academic Press. S. 109-239.13

Karila, P.; Holmgren, S. (1995):
Enteric reflexes and nitric oxide in the fish intestine.
J Exp Biol 198: 2405-2412

Kato, K. (1910):
Ueber das Verhalten des Glykogenes im Eierstocke der Froesche zu den verschiedenen Jahreszeiten.
Pfluegers Arch 132: 545-579

Kausch, H. (1968):
Der Einfluß der Spontanaktivität auf die Stoffwechselrate junger Karpfen (*Cyprinus carpio*) im Hunger und bei Fütterung.
Arch Hydrobiol (Suppl.) 33: 263-330

Keeton, R. W.; Koch, F. C.; Leuckhardt, H. B. (1920):
Gastrin studies: IV. The response of the stomach mucosa to food and gastrin bodies as influenced by atropine.
Am J Physiol 51: 469-483

Kennedy, E. P. (1957):
Metabolism of lipides.
Annu Rev Biochem 26: 119-148

Kerly, M.; Leaback, D. H. (1957):
The hexose specificity of hexokinase in brain from various species.
Biochem J 67: 250-252

Ketola, H. G. (1975):
Requirement of atlantic salmon for dietary phosphorus.
Trans Amer Fish Soc 3: 548-551

Ketola, H. G. (1976):
Choline metabolism and nutritional requirement of lake trout (*Salvelinus namaycush*).
J Anim Sci 43: 474-477

Ketola, H. G. (1983):
Requirement for dietary lysine and arginine by fry of rainbow trout.
J Anim Sci 56: 101-107

Kim, D.-H.; Brunt, J.; Austin, B. (2006):
Microbial diversity of intestinal contents and mucus in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*).
J Appl Microbiol 102: 1654-1664

Kim, K. I.; Kayes, T. B.; Amundson, C. H. (1987):
Effects of dietary tryptophan levels on growth feed-gain carcass composition and liver glutamate dehydrogenase activity in rainbow trout salmo-gairdneri.
Comp Biochem Physiol B 88: 737-742

Kim, K. I.; Kayes, T. B.; Amundson, C. H. (1991):
Purified diet development and re-evaluation of the dietary protein requirement of fingerling rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*.
Aquaculture 96: 57-68

Kim, Y. K. (1974):
Determination of true digestibility of dietary proteins in carp with chromic oxide containing diet.
Bull Jap Soc Sci Fish 40: 651-653

Kingsbury, B. F. (1894):
The histological structure of the enteron of *Necturus maculosus*.
Proc Am Microsc Soc 16: 19-64

Kingsbury, D. L.; Fenwick, J. C. (1989):
The effect of eel calcitonin on calcium influx and plasma ion levels in axolotls, *Ambystoma mexicanum*.
Gen Comp Endocrinol 75: 135-138

Kionka, B. C.; Windell, J. T. (1972):
Differential movement of digestible and indigestible food fractions in rainbow trout, *Salmo gairdneri*.
Trans Amer Fish Soc 101: 112-115

Kirschner, A.; Hirt, J. (2004):
Schulungsordner Terraristik.
Hambrücken: Bundesverband für fachgerechten Natur- und Artenschutz e.V. S. 472.

Kitamikado, M.; Morishita, T.; Tachino, S. (1964):
Digestibility of dietary protein in rainbow trout-I. Digestibility of several dietary proteins.
Bull Jap Soc Sci Fish 30: 46-49

Kitamura, S.; Suwa, T.; Ohara, S.; Nakagawa, K. (1967):
Studies on vitamin requirements of rainbow trout-III. Requirement for vitamin A and deficiency symptoms.
Bull Jap Soc Sci Fish 33: 1126-1131

Kloareg, B.; Quatrano, R. S. (1988):
Structure of the cell walls of marine algae and ecophysiological functions of the matrix polysaccharides.
Oceanogr Mar Biol Ann Rev 26: 259-315

Knipprath, W.-G.; Mead, J.-F. (1966):
Influence of temperature on the fatty acid pattern of mosquito-fish (*Gambusia affinis*) and guppies (*Lebistes reticulatus*).
Lipids 1: 113-117

Koschtojanz, C. S.; Iwanoff, I.; Mujeeff, W.; Korjuieff, P.; Otschakowskaja, S. (1933):
Zur Frage der Spezifität des Secretins.
Z Vgl Physiol 18: 112-115

Kuntz, A. (1924):
Anatomical and physiological changes in the digestive system during metamorphosis in *Rana pipiens* and *Amblystoma tigrinum*.
J Morphol 38: 581-598

Kunz, K. (2003):
Verhalten.
In: Krallenfrösche, Zwergkrallenfrösche, Wabenkröten. / Hrsg. K. Kunz.
Münster: Natur und Tier - Verlag. S. 18-46

Kunze, W. A.; Furness, J. B. (1999):
The enteric nervous system and regulation of intestinal motility.
Annu Rev Physiol 61: 117-142

Kuperman, B. I.; Kuz`mina, V. V. (1994):
The ultrastructure of the intestinal epithelium in fishes with different types of feeding.
J Fish Biol 44: 181-193

Kurata, Y.; Maeda, S.; Iwata, T.; Mizukama, T. (1955):
Phosphorylase, phosphoglucomutase, and phosphohexoisomerase activity during embryonal development of the frog.
Igaku To Seibutsugaku 36: 154-156

Kurata, Y.; Yamamoto, A.; Mizulami, T. (1954):
Aldolase activity during the embryonic development of the frog.
Igaku To Seibutsugaku 33: 363-364

Kuroda, M. (1953):
On the components of bull-frog bile (*Rana catesbiana Shaw*). IV.
J Biochem 40: 169-174

Kurokawa, T.; Uji, S.; Suzuki, T. (2005):
Identification of pepsinogen gene in the genome of stomachless fish, *Takifugu rubripes*.
Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol 140: 133-140

Langley, J. N. (1881):
On the Histology and Physiology of Pepsin-Forming Glands.
Philos Trans R Soc Lond 172: 663-711

Lannoo, M. J. (1987a):
Neuromast topography in anuran amphibians.
J Morphol 191: 115-130

Lannoo, M. J. (1987b):
Neuromast topography in urodele amphibians.
J Morphol 191: 247-264

Lee, D. J.; Roehm, J. N.; Yu, T. C.; Sinnhuber, R. O. (1967):
Effect of ω3 fatty acids on the growth rate of rainbow trout, *Salmo gairdnerii* corn-m oil soy bean-d oil salmon oil.
J Nutr 92: 93-98

Leger, C.; Gatesoupe, F. J.; Metailler, R.; Luquet, P.; Fremont, L. (1979):
Effect of dietary fatty acids differing by chain lengths and omega series on the growth and lipid composition of turbot *Scophthalmus maximus* L.
Comp Biochem Physiol B 64: 345-350

Lenfant, C.; Johansen, K.; Hanson, D. (1970):
Bimodal gas exchange and ventilation perfusion relationship in lower vertebrates.
Fed Proc 29: 1124-1129

Leone, F.; Lambert-Gardini, S.; Sartori, C.; Scapin, S. (1976):
Ultrastructural analysis of some functional aspects of *Xenopus laevis* pancreas during development and metamorphosis.
J Embryol Exp Morphol 36: 711-724

Lester, R. L.; Crane, F. L. (1959):
The natural occurrence of coenzyme Q and related compounds.
J Biol Chem 234: 2169-2175

Lewbart, G. A.; Stoskopf, M. K. (2002):
Amphibian medicine: selected topics.
Exotic DVM 4: 36-39

Li, M. H.; Manning, B. B.; Robinson, E. H.; Bosworth, B. G.; Wolters, W. R. (2001):
Comparison of growth, processing yield, and body composition of USDA103 and mississippi "normal" strains of channel catfish fed diets containing three concentrations of protein.
J World Aquac Soc 32: 402-408

Li, Z. S.; Furness, J. B. (1993):
Nitric oxide synthase in the enteric nervous system of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*.
Arch Histol Cytol 56: 185-193

Lied, E.; Julshamn, K.; Braekkan, O. R. (1982):
Determination of protein digestibility in atlantic cod (*Gadus morhua*) with internal and external indicators (abstr.).
Can J Fish Aquat Sci 39: 854-861

Liesenfeld, O. (2009):
Vibrionen, Aeromonas.
In: Medizinische Mikrobiologie und Infektiologie. / Hrsg. H. Hahn.
Berlin, Heidelberg: Springer. S. 269-274

Lim, C.; Lovell, R. T. (1978):
Pathology of the vitamin C deficiency syndrome in channel catfish *Ictalurus punctatus*.
J Nutr 108: 1137-1146

Lim, C.; Sukhawongs, S.; Pascual, F. P. (1979):
A preliminary study on the protein requirement of *Chanos chanos* fry in a controlled environment.
Aquaculture 17: 195-201

Lim, L.-C.; Dhert, P.; Chew, W.-Y.; Dermaux, V.; Nelis, H.; Sorgeloos, P. (2002):
Enhancement of stress resistance of the guppy *Poecilia reticulata* through feeding with vitamin C supplement.
J World Aquac Soc 33: 32-40

Limsuwan, T.; Lovell, R. T. (1981):
Intestinal synthesis and absorption of vitamin B-12 in channel catfish.
J Nutr 111: 2125-2132

Lindahl, P. E.; Lennerstrand, A. (1942):
Cozymase in amphibian development.
Arkiv Kemi Mineral geol 15B: 1-6

Lochmann, R.-T.; Phillips, H. (1994):
Dietary protein requirement of juvenile golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*) and goldfish (*Carassius auratus*) in aquaria.
Aquaculture 128: 277-285

Löffler, G. (2003):
Basiswissen Biochemie.
Berlin [u.a.]: Springer. S. 834.

Lovell, R. T.; Li, Y.-P. (1978):
Essentiality of vitamin D in diets of channel catfish (*Ictalarus punctatus*).
Trans Amer Fish Soc 107: 809-811

Lovell, R. T.; Limsuwan, T. (1982):
Intestinal synthesis and dietary nonessentiality of vitamin B12 for *Tilapia nilotica*.
Trans Amer Fish Soc 111: 485-490

Luczkovich, J. J.; Stellwag, E. J. (1993):
Isolation of cellulolytic microbes from the intestinal tract of the pinfish, *Lagodon rhomboides*: size-related changes in diet and microbial abundance.
Mar Biol (Berlin) 116: 381-388

Lynn, W. G.; Brambel, C. (1935):
The effects of lack of iodine upon amphibian growth and metamorphosis.
Anat Rec 64: 46.

Maage, A.; Lygren, B.; El-Mowafi, A. F. A. (2000):
Manganese requirement of atlantic salmon (*Salmo salar*) fry.
Fish Sci (Tokyo) 66: 1-8

Maden, M. (1982):
Vitamin A and pattern formation in the regenerating limb.
Nature 295: 672-675

Maden, M. (1983a):
The effect of vitamin A on the regenerating axolotl limb.
J Embryol Exp Morphol 77: 273-295

Maden, M. (1983b):
The effect of vitamin A on limb regeneration in *Rana temporaria*.
Dev Biol 98: 409-416

Maden, M. (1993):
The effect of vitamin A (retinoids) on pattern formation implies a uniformity of developmental mechanisms throughout the animal kingdom.
Acta Biotheor 41: 425-245

Mahler, H. R. (1954):
Studies on the fatty acid oxidizing system of animal tissues. IV. The prosthetic group of butyryl coenzyme A dehydrogenase.
J Biol Chem 206: 13-26

Maitland, P. S. (1983):
Der Kosmos-Fischführer.
Stuttgart: Franckh`sche Verlagshandlung. S. 251.

Mali, L. B.; Bulog, B. (2004):
Histology and ultrastructure of the gut epithelium of the neotenic cave salamander, *Proteus anguinus* (amphibia, caudata).
J Morphol 259: 82-89

March, B. E. (1993):
Essential fatty acids in fish physiology.
Can J Physiol Pharmacol 71: 684-689

Marcus, L. C. (1983):
Das normale Amphib und Reptil.
In: Amphibien und Reptilien in Heim, Labor und Zoo, Biologie und Haltung und tierärztliche Versorgung. / Hrsg. L. C. Marcus.
Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag. S. 1-39

Martinez, I. P.; Herraez, M. P.; Alvarez, R. (1993):
Optimal level of dietary protein for *Rana perezi* Seoane larvae.
Aquac Fish Manage 24: 271-278

Martinez, I. P.; Herraez, M. P.; Alvarez, R. (1994):
Response of hatchery-reared *Rana perezi* larvae fed different diets.
Aquaculture 128: 235-244

Masurat, G.; Große, W.-R. (1991):
Ernährung und Fütterung.
In: Vermehrung von Terrarientieren Lurche. / Hrsg. G. Masurat und W.-R. Große.
Leipzig, Jena, Berlin: Urania. S. 21-23

Mazid, M. A.; Tanaka, Y.; Katayama, T.; Asadur Rahman, M.; Simpson, K. L. (1979):
Growth responses of *Tilapia zillii* fingerlings fed isocaloric diets with variable protein levels.
Aquaculture 18: 115-122

McAvoy, J. W.; Dixon, K. E. (1977):
Cell proliferation and renewal in the small intestinal epithelium of metamorphosing and adult *Xenopus laevis*.
J Exp Zool 202: 129-137

McClain, W. R.; Gatlin, D. M. (1988):
Dietary zinc requirement of *Oreochromis aureus* and effects of dietary calcium and phytate on zinc biovailability.
J World Aquac Soc 19: 103-108

McGeachin, R. L.; Welbourne, W. P. (1971):
Amylase in tissues of the bullfrog, *Rana catesbiana* and the leopard frog, *Rana pipiens*.
Comp Biochem Physiol A Comp Physiol 38: 457-460

McKenzie, D. J.; Piraccini, G.; Piccolella, M.; Steffensen, J. F.; Bolis, C. L. (2000):
Effects of dietary fatty acid composition on metabolic rate and responses to hypoxia in the European eel (*Anguilla anguilla*).
Fish Physiol Biochem 22: 281-296

McNab, B. K. (2002):
The Physiological Ecology of Vertebrates.
Ithaca, New York [u.a.]: Comstock Publishing Associates. S. 567.

McWhinnie, D. J.; Scopelliti, T. G. (1978):
A comparative study of the influence of calcitonin on plasma mineral and volume dynamics in the amphibians *Rana pipiens* and *Xenopus laevis* and the rat.
Comp Biochem Physiol A 61: 487-496

Measey, G.-J. (1998):
Diet of feral *Xenopus laevis* (Daudin) in south wales, UK.
J Zool (London) 246: 287-298

Meinelt, T.; Schulz, C.; Wirth, M.; Kuerzinger, H.; Steinberg, C. (1999):
Dietary fatty acid composition influences the fertilization rate of zebrafish (*Danio rerio*).
J Appl Ichthyol 15: 19-23

Meinelt, T.; Schulz, C.; Wirth, M.; Kurzinger, H.; Steinberg, C. (2000):
Correlation of diets high in n-6 polyunsaturated fatty acids with high growth rate in zebrafish (*Danio rerio*).
Comp Med 50: 43-45

Merkle, S.; Hanke, W. (1988a):
Long-term starvation in *Xenopus laevis* Daudin-I. Effects on general metabolism.
Comp Biochem Physiol B 89: 719-730

Merkle, S.; Hanke, W. (1988b):
Long-term starvation in *Xenopus laevis* Daudin-II. Effects on several organs.
Comp Biochem Physiol A 90: 491-496

Meyer-Burgdorff, K. H.; Becker, K.; Guenther, K. D. (1986):
M inositol deficiency symptoms and requirements of growing mirror carp *Cyprinus carpio*.
J Anim Physiol Anim Nutr 56: 232-241

Miller, M.-R. (1961):
Carbohydrate metabolism in amphibians and reptiles.
In: Comparative Physiology of Carbohydrate Metabolism in Heterothermic Animals. / Hrsg. W. Martin Arthur.
Seattle: Univ. Press. S. 125-144

Millikin, M. R. (1983):
Interactive effects of dietary protein and lipid on growth and protein utilization of age-0 striped bass.
Trans Amer Fish Soc 112: 185-193

Mills, D. (1989):
Aquarienfische.
München: Delphin Verlag. S. 40.

Mizell, S. (1965):
Seasonal changes in energy reserves in the common frog, *Rana pipiens*.
J Cell Physiol 66: 251-258

Morito, C. L. H.; Konrad, D. H.; Hilton, J. W. (1986):
The thiamin deficiency signs and requirement of rainbow trout (*Salmo gairdneri*, Richardson).
Fish Physiol Biochem 1: 93-104

Morton, R. A.; Rosen, D. G. (1949):
Carotenoids, vitamin A and 7-dehydrosteroid in the frog, *Rana temporaria*.
Biochem J 45: 612-627

Mountfort, D. O.; Grant, W. D.; Morgan, H.; Rainey, F. A.; Stakebrandt, E. (1993):
Isolation and characterization of an obligately anaerobic, pectinolytic, member of the genus Eubacterium from the mullet gut.
Arch Microbiol 159: 289-295

Mountfort, D. O.; Rainey, F. A.; Burghardt, J.; Stackebrandt, E. (1994):
Clostridium grantii sp. nov., a new obligately anaerobic, alginolytic bacterium isolated from mullet gut.
Arch Microbiol 162: 173-179

Mountfort, D. O.; Rhodes, L. L. (1991):
Anaerobic growth and fermentation characteristics of *Paecilomyces lilacinus* isolated from mullet gut.
Appl Environ Microbiol 57: 1963-1968

Müller, E. (1932):
Untersuchungen über die Mundhöhlendrüsen der anuren Amphibien.
Gegenbaurs Morphol Jahrb 70: 131-172

Murai, T.; Andrews, J. W. (1974):
Interactions of dietary alpha-tocopherol, oxidized menhaden oil and ethoxyquin on channel catfish (*Ictalurus punctatus*).
J Nutr 104: 1416-1431

Murai, T.; Andrews, J. W. (1978a):
Thiamin requirement of channel catfish fingerlings.
J Nutr 108: 176-180

Murai, T.; Andrews, J. W. (1978b):
Riboflavin requirement of channel catfish fingerlings.
J Nutr 108: 1512-1517

Murai, T.; Andrews, J. W. (1979):
Pantothenic acid requirements of channel catfish fingerlings.
J Nutr 109: 1140-1142

Mutschmann, F. (1998):
Erkrankungen der Amphibien.
Berlin: Parey Buchverlag. S. 352.

Nathan, J. M.; James, V. G. (1972):
The role of protozoa in the nutrition of tadpoles.
Copeia 1972: 669-679

Ng, A. N.; de Jong-Curtain, T. A.; Mawdsley, D. J.; White, S. J.; Shin, J.; Appel, B.; Dong, P. D.; Stainier, D. Y.; Heath, J. K. (2005):
Formation of the digestive system in zebrafish: III. Intestinal epithelium morphogenesis.
Dev Biol 286: 114-135

Ng, W.-K.; Serrini, G.; Zhang, Z.; Wilson, R. P. (1997):
Niacin requirement and inability of tryptophan to act as a precursor of NAD+ in channel catfish, *Ictalurus punctatus*.
Aquaculture 152: 273-285

Ng, W. J.; Kho, K.; Shim, T. S.; Ho, J. M.; Tay, S. H. (1993):
Preliminary estimation of tropical ornamental fish metabolite production rates.
Aquaculture 110: 263-269

Niazi, I. A.; Saxena, S. (1978):
Abnormal hind limb regeneration in tadpoles of the toad, *Bufo andersoni*, exposed to excess vitamin A.
Folia Biol (Krakow) 26: 3-8

Niazi, I. A.; Saxena, S. (1979):
Relationship between inhibiting influence of vitamin A and developmental stage of regenerating tail in toad tadpoles (*Bufo andersonii*).
Indian J Exp Biol 17: 866-868

Nilsson, A. (1970):
Gastrointestinal hormones in the holocephalian fish *Chimaera monstrosa*.
Comp Biochem Physiol 32: 387-390

Nilsson, S. (1983):
Amphibians.
In: Autonomic Nerve Function in the Vertebrates. / Hrsg. D. S. Farner.
Berlin, New York, Heidelberg: Springer-Verlag. S. 168-170.Band 13

Northcote, T. G.; Paterson, R. J. (1960):
Relationship between number of pyloric caeca and length of juvenile rainbow trout.
Copeia 1960: 248-250

Nose, T. (1974a):
Effects of amino-acids supplemented to petroleum yeast on growth of rainbow trout fingerlings part 1 a: preliminary experiment.
Bull Freshw Fish Res Lab (Tokyo) 24: 57-63

Nose, T. (1974b):
Effects of amino-acids supplemented to petroleum yeast on growth of rainbow trout fingerlings part 2: methionine and cystine.
Bull Freshw Fish Res Lab (Tokyo) 24: 101-110

NRC (1984):
Amphibians: Guidelines for the breeding, care, and management of laboratory animals.
Washington, D.C.: National Academy of Sciences. S. 153.

NRC (1993):
Nutritient Requirements of Fish.
Washington, D.C.: National Academic Press. S. 114.

Ogino, C.; Chen, M.-S. (1973b):
Protein nutrition in fish-III. Apparent and true digestibility of dietary proteins in carp.
Bull Jap Soc Sci Fish 39: 649-651

Ogino, C.; Chiou, J. Y. (1976b):
Mineral requirements in fish part 2 magnesium requirement of carp.
Bull Jap Soc Sci Fish 42: 71-75

Ogino, C.; Kakino, J.; Chen, M.-S. (1973a):
Protein nutrition in fish-II. Determination of metabolic fecal nitrogen and endogenous nitrogen excretions of carp.
Bull Jap Soc Sci Fish 39: 519-523

Ogino, C.; Nagahisa, U.; Watanabe, T.; Iida, Z.; Ando, K. (1970c):
B vitamin requirements of carp-IV. Requirement for cholin.
Bull Jap Soc Sci Fish 36: 1140-1146

Ogino, C.; Nanri, H. (1980a):
Relationship between the nutritive value of dietary proteins for rainbow trout and the essential amino-acid compositions.
Bull Jap Soc Sci Fish 46: 109-112

Ogino, C.; Saito, K. (1970a):
Protein nutrition in fish-I. The utilization of dietary protein by young carp.
Bull Jap Soc Sci Fish 36: 250-254

Ogino, C.; Takashima, F.; Chiou, J. Y. (1978b):
Requirement of rainbow trout for dietary magnesium.
Bull Jap Soc Sci Fish 44: 1105-1108

Ogino, C.; Takeda, H. (1976a):
Mineral requirements in fish part 3 calcium and phosphorus requirements in carp.
Bull Jap Soc Sci Fish 42: 793-799

Ogino, C.; Takeda, H. (1978a):
Requirements of rainbow trout for dietary calcium and phosphorus.
Bull Jap Soc Sci Fish 44: 1019-1022

Ogino, C.; Watanabe, T.; Kakino, J.; Iwanaga, N.; Mizuno, M. (1970b):
B vitamin requirement of carp-III. Requirement for biotin.
Bull Jap Soc Sci Fish 36: 734-740

Ogino, C.; Yang, G. Y. (1978c):
Requirement of rainbow trout for dietary zinc.
Bull Jap Soc Sci Fish 44: 1015-1018

Ogino, C.; Yang, G. Y. (1979):
Requirements of carp for dietary zinc.
Bull Jap Soc Sci Fish 45: 967-970

Ogino, C.; Yang, G. Y. (1980b):
Requirements of carp *Cyprinus carpio* and rainbow trout *Salmo gairdneri* for dietary manganese and copper.
Bull Jap Soc Sci Fish 46: 455-458

Oguro, C.; Sasayama, Y. (1978):
Function of the parathyroid gland in serum calcium regulation in the newt, *Tylototriton andersoni* Boulenger.
Gen Comp Endocrinol 35: 10-15

Oguro, C.; Sasayama, Y.; Ikadai, H.; Yoshizawa, H. (1975):
Changes in calcium concentrations of serum and coelomic fluid of the bull frog *Rana catesbeiana* during larval development and metamorphosis.
Dev Growth Differ 17: 71-76

Okasaki, Y. (1944a):
Über die Gallensäuren von Wassersalamandern: I. Über die Gallensäure und Steroide in der Galle des Wassersalamanders (*Diemyctylus pyrrhogaster*).
J Biochem (Tokyo) 36: 65-76

Okasaki, Y. (1944b):
Über die Gallensäuren von Wassersalamandern: II. Über die Synthese von Homocholan C25H44 und Bisnorsterocholan C26H46 und Isohomocholan aus Tetraoxyisohomocholan aus der Galle von Wassersalamandern.
J Biochem 36: 77-83

Oldham-Ott, C. K.; Gilloteaux, J. (1997):
Comparative morphology of the gallbladder and biliary tract in vertebrates: Variation in structure, homology in function and gallstones.
Microsc Res Tech 38: 571-597

Olmsted, J. M. D. (1924):
The effect of insulin on cold-blooded vertebrates kept at different temperatures.
Amer J Physiol 69: 137-141

Olsson, C.; Holbrook, J. D.; Bompadre, G.; Jonsson, E.; Hoyle, C. H.; Sanger, G. J.; Holmgren, S.; Andrews, P. L. (2007):
Identification of genes for the ghrelin and motilin receptors and a novel related gene in fish, and stimulation of intestinal motility in zebrafish (*Danio rerio*) by ghrelin and motilin.
Gen Comp Endocrinol 155: 217-226

Olsson, C.; Holmgren, S. (2000):
PACAP and nitric oxide inhibit contractions in the proximal intestine of the atlantic cod, *Gadus morhua*.
J Exp Biol 203: 575-583

Olsson, C.; Holmgren, S. (2001):
The control of gut motility.
Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol 128: 481-503

Oltmann, E. (1952):
Zur Morphologie der Zähne rezenter Amphibien.
Anat Anz 98: 369-389

Olvera-Novoa, M. A.; Gasca-Leyva, E. (1995):
The dietary protein requirements of *Cichlasoma synspilum* Hubbs, 1935 (Pisces: Cichlidae) fry.
Aquac Res 27: 167-173

Om, A. D.; Ji, H.; Umino, T.; Nakagawa, H.; Sasaki, T.; Okada, K.; Asano, M. (2003):
Dietary effects of eicosapentaenoic acid and docosahexaenoic acid on lipid metabolism in black sea bream.
Fish Sci 69: 1182-1193

Oshima, H.; Miyazaki, R.; Ohe, Y.; Hayashi, H.; Kawamura, K.; Kikuyama, S. (2002):
Isolation and sequence of a novel amphibian pancreatic chitinase.
Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol 132: 381-388

Paik, W. K.; Cohen, P. P. (1960):
Biochemical studies on amphibian metamorphosis. I. The effect of thyroxine on protein synthesis in the tadpole.
J Gen Physiol 43: 683-696

Pan, Q. S.; Fang, Z. P. (1993):
An immunocytochemical study of endocrine cells in the gut of a stomachless teleost fish, grass carp, Cyprinidae.
Cell Transplant 2: 419-427

Pannevis, M.-C. (1993):
Nutrition of ornamental fish.
In: The Waltham Book of Companion Animal Nutrition. / Hrsg. I. H. Burger.
Oxford [u.a.]: Butterworth Heinemann. S. 85-96

Pannevis, M.-C.; Earle, K.-E. (1994a):
Nutrition of ornamental fish.
Wien Tierärztl Monatsschr 81: 96-99

Pannevis, M.-C.; Earle, K.-E. (1994b):
Maintenance energy requirement of five popular species of ornamental fish.
J Nutr 124: 2616-2618

Paripatananont, T.; Tangtrongpairoj, J.; Sailasuta, A.; Chansue, N. (1999):
Effect of astaxanthin on the pigmentation of goldfish *Carassius auratus*.
J World Aquac Soc 30: 454-460

Parsons, D. S.; Wade, S. A. (1982):
Sodium movements across the vascularly perfused anuran small intestine and colon.
Q J Exp Physiol 67: 121-131

Pasanen, S.; Koskela, P. (1974):
Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog, *Rana temporaria* L. in northern Finland.
Comp Biochem Physiol A Comp Physiol 47: 635-654

Patterson, T. L. (1916):
Contributors to the physiology of the stomach.
Am J Physiol 42: 56-88

Patterson, T. L. (1928):
The influence of the vagi on the motility of the empty stomach in *Necturus*.
Am J Physiol 84: 631-640

Penhos, J. C.; Ramey, E. (1973):
Studies on the endocrine pancreas of amphibians and reptiles.
Am Zool 13: 667-698

Penhos, J. C.; Uno, B.; Houssay, B. A. (1967):
Glucose and lipid metabolism in the toad's perfused liver.
Gen Comp Endocrinol 8: 297-304

Peres, H.; Oliva-Teles, A. (1999):
Influence of temperature on protein utilization in juvenile european seabass (*Dicentrarchus labrax*).
Aquaculture 170: 337-348

Pernkopf, E.; Lehner, J. (1937):
Vergleichende Beschreibung des Vorderdarms bei den einzelnen Klassen der Kranioten.
In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. / Hrsg. L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch.
Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg. S. 349-476.Band 3

Petrucci, D. (1955):
Metabolism of α-keto acids in embryogenesis of *Bufo bufo*. I. Quantitative study on carboxylase.
Ric Sci 25: 3096-3101

Phromkunthong, W.; Storch, V.; Braunbeck, T. (1994):
Sexual dimorphism in the reaction of zebrafish (*Brachydanio rerio*) to ascorbic acid deficiency: Induction of steatosis in hepatocytes of male fish.
J Appl Ichthyol 10: 146-153

Pilkington, J. B.; Simkiss, K. (1966):
The mobilization of the calcium carbonate deposits in the endolymphatic sacs of metamorphosing frogs.
J Exp Biol 45: 329-341

Pion, P. D.; Kittleson, M. D.; Rogers, Q. R.; Morris, J. G. (1987):
Myocardial failure in cats associated with low plasma taurine: a reversible cardiomyopathy (abstr.).
Science 237: 764-768

Podoliak, H. A. (1961):
Relation between water temperature and metabolism of dietary phosphorus by fingerling brook trout.
Trans Amer Fish Soc 90: 398-403

Poon, K. L.; Richardson, M.; Lam, C. S.; Khoo, H. E.; Korzh, V. (2003):
Expression pattern of neuronal nitric oxide synthase in embryonic zebrafish.
Gene Expr Patterns 3: 463-466

Poos, F. (1923):
Zur Differenzierung der Magenfunktion hinsichtlich Reizbildung, Erregungsleitung und Tonus.
Pflugers Arch Gesamte Physiol Menschen Tiere 201: 83-100

Poston, H. A.; Rumsey, G. L. (1983):
Factors affecting dietary requirement and deficiency signs of L-tryptophan in rainbow trout.
J Nutr 113: 2568-2577

Poston, H. A.; Wolfe, M. J. (1985):
Niacin requirement for optimum growth, feed conversion and protection of rainbow trout, *Salmo gaidneri* Richardson, from ultraviolet-B irradiation.
J Fish Dis 8: 451-460

Pryor, G. S.; Bjorndal, K. A. (2005):
Symbiotic fermentation, digesta passage, and gastrointestinal morphology in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*).
Physiol Biochem Zool 78: 201-215

Rawls, J. F.; Mahowald, M. A.; Goodman, A. L.; Trent, C. M.; Gordon, J. I. (2007):
In vivo imaging and genetic analysis link bacterial motility and symbiosis in the zebrafish gut.
Proc Natl Acad Sci U S A 104: 7622-7627

Rawls, J. F.; Samuel, B. S.; Gordon, J. I. (2004):
Gnotobiotic zebrafish reveal evolutionarily conserved responses to the gut microbiota.
Proc Natl Acad Sci U S A 101: 4596-4601

Reeder, W. G. (1964):
The digestive system.
In: Physiology of the Amphibia. / Hrsg. A. Moore John.
New York: Academic Press. S. 99-149.Band 1

Rees, T.-A.; Perkins, D.-J.; Elek, S.-D. (1963):
Studies on protein metabolism in toads in relation to immunity.
Comp Biochem Physiol 8: 123-130

Regal, P. J. (1976):
Functional aspects of the evolution of frog tongues.
Evolution 30: 718-734

Reinecke, M.; Müller, C.; Segner, H. (1997):
An immunohistochemical analysis of the ontogeny, distribution and coexistence of 12 regulatory peptides and serotonin in endocrine cells and nerve fibers of the digestive tract of the turbot, *Scophthalmus maximus* (Teleostei).
Anat Embryol (Berl) 195: 87-101

Reinert, R. E. (1992):
Fish physiology.
In: Aquariology. / Hrsg. J. B. Gratzek und J. R. Matthews.
New York: Tetra Press. S. 161-186

Reiter, R. (2005a):
Forellenteichwirtschaft.
Starnberg, LfL- Institut für Fischerei**.** 1-7.

Reiter, R. (2005b):
Moderne Alleinfuttermittel für Fische.
Starnberg, LfL-Institut für Fischerei**.** 1-5.

Riehl, R.; Baensch, H. A. (1996):
Aquarien Atlas.
Melle: Mergus. S. 992.Band 1

Rimmer, D. W.; Wiebe, W. J. (1987):
Fermentative microbial digestion in herbivorous fishes.
J Fish Biol 31: 229-236

Ringo, E.; Strom, E.; Tabachek, J. A. (1995):
Intestinal microflora of salmonids: a review.
Aquac Res 26: 773-789

Roberts, R. J. (1985):
Grundlagen der Fischpathologie.
Berlin und Hamburg: Paul Parey. S. 425.

Roberts, R. J. (2001):
The digestive system.
In: Fish Pathology. / Hrsg. R. J. Roberts.
London: W.B. Saunders. S. 472.

Robertson, D. R. (1971):
Cytological and physiological activity of the ultimobranchial glands in the premetamorphic anuran *Rana catesbeiana*.
Gen Comp Endocrinol 16: 329-341

Robinson, E. H.; Allen, O. W., Jr.; Poe, W. E.; Wilson, R. P. (1978):
Utilization of dietary sulfur compounds by fingerling channel catfish: L-methionine, DL-methionine, methionine hydroxy analogue, taurine and inorganic sulfate.
J Nutr 108: 1932-1936

Robinson, E. H.; LaBomascus, D.; Brown, P. B.; Linton, T. L. (1987):
Dietary calcium and phosphorus requirements of *Oreochromis aureus* reared in calcium-free water.
Aquaculture 64: 267-276

Robinson, E. H.; Rawles, S. D.; Brown, P. B.; Yette, H. E.; Greene, L. W. (1986):
Dietary calcium requirement of channel catfish *Ictalarus punctatus*, reared in calcium-free water.
Aquaculture 53: 263-270

Robinson, E. H.; Wilson, R. P.; Poe, W. E. (1980a):
Total aromatic amino acid requirement, phenylalanine requirement and tyrosine replacement value for fingerling channel catfish.
J Nutr 110: 1805-1812

Robinson, E. H.; Wilson, R. P.; Poe, W. E. (1980b):
Re-evaluation of the lysine requirement and lysine utilization by fingerling channel catfish.
J Nutr 110: 2313-2316

Robinson, E. H.; Wilson, R. P.; Poe, W. E. (1981):
Arginine requirement and apparent absence of a lysine-arginine antagonist in fingerling channel catfish.
J Nutr 111: 46-52

Rodehutscord, M.; Becker, A.; Pack, M.; Pfeffer, E. (1997):
Response of rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) to supplements of individual essential amino acids in a semipurified diet, including an estimate of the maintenance requirement for essential amino acids.
J Nutr 127: 1166-1175

Roeder, M.; Roeder, R. H. (1966):
Effect of iron on the growth rate of fishes.
J Nutr 90: 86-90

Roem, A. J.; Kohler, C. C.; Stickney Robert, R. (1990):
Vitamin E requirements of the blue tilapia, *Oreochromis aureus* (Steindachner), in relation to dietary lipid level.
Aquaculture 87: 155-164

Rolfe, D. F.; Brown, G. C. (1997):
Cellular energy utilization and molecular origin of standard metabolic rate in mammals.
Physiol Rev 77: 731-758

Romer, A. S.; Parsons, T. S. (1983):
Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.
Hamburg und Berlin: Paul Parey. S. 624.

Rose, F. L. (1967):
Seasonal changes in lipid levels of the salamander *Amphiuma means*.
Copeia 1967: 662-666

Rose, F. L.; Lewis, H. L. (1968):
Changes in weight and free fatty acid concentration of fat bodies of paedogenic *Ambystoma tigrinum* during vitellogenesis.
Comp Biochem Physiol 26: 149-154

Rowe, R.-I.; Eckhert, C.-D. (1999):
Boron is required for zebrafish embryogenesis.
J Exp Biol 202: 1649-1654

Roy, R. N.; Guha, B. C. (1958):
Species difference in regard to the biosynthesis of ascorbic acid.
Nature 182: 319-320

Rumsey, G. I.; Page, J. W.; Scott, M. L. (1983):
Methionine and cystine requirements of rainbow trout.
Prog Fish-Cult 45: 139-143

Rumsey, G. L. (1991):
Choline-betaine requirements of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*).
Aquaculture 95: 107-116

Rychly, J.; Spannhof, L. (1979):
Nitrogen balance in trout I. Digestibility of diets containing varying levels of protein and carbohydrate.
Aquaculture 16: 39-46

Sakaguchi, M.; Murata, M.; Daikoku, T.; Arai, S. (1988a):
Effects of dietary taurine on tissue taurine and free amino acid levels of the chum salmon, *Oncorhynchus keta*, reared in freshwater and seawater environments.
Comp Biochem Physiol A 89: 437-442

Sakaguchi, M.; Murata, M.; Daikoku, T.; Arai, S. (1988b):
Effects of dietary taurine on whole body and tissue taurine levels of guppy and eel.
Bull Jap Soc Sci Fish 45: 1647-1652

Sakata, T.; Sugita, H.; Mitsuoka, T.; Kakimoto, D.; Kadota, H. (1980):
Isolation of obligate anaerobes from the intestinal tracts of fresh water fish.
Bull Jap Soc Sci Fish 46: 511-512

Sales, J.; Janssens, G.-P.-J. (2003):
Nutrient requirements of ornamental fish.
Aquat Living Resour 16: 533-540

Santiago, C. B.; Lovell, R. T. (1988):
Amino acid requirements for growth of Nile tilapia.
J Nutr 118: 1540-1546

Sarata, U. (1938):
Studies in the biochemistry of copper. XXX. Seasonal changes in the amount and distrubtion of copper in tissue of the cultivated bull-frog.
Jap Journ med Sci 4: 65-69

Sargent, J.; Bell, G.; McEvoy, L.; Tocher, D.; Estevez, A. (1999b):
Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish.
Aquaculture 177: 191-199

Sargent, J. R.; McEvoy, L. A.; Bell, J. G. (1997):
Requirements, presentation and sources of polunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds.
Aquaculture 155: 117-127

Sargent, J. R.; McEvoy, L. A.; Estevez, A.; Bell, G.; Bell, M.; Henderson, J. (1999a):
Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions.
Aquaculture 179: 217-229

Sasayama, Y.; Clark, N. B. (1984):
Renal handling of phosphate, calcium, sodium, and potassium in intact and parathyroidectomized *Rana pipiens*.
J Exp Zool 229: 197-203

Satoh, S.; Poe, W. E.; Wilson, R. P. (1989):
Effect of dietary n-3 fatty acids on weight gain and liver polar lipid fatty acid composition of fingerling channel catfish.
J Nutr 119: 23-28

Satoh, S.; Porn-Ngam, N.; Takeuchi, T.; Watanabe, T. (1996):
Influence of dietary phosphorus levels on growth and mineral availability in rainbow trout.
Fish Sci (Tokyo) 62: 483-487

Satoh, S.; Takeuchi, T.; Watanabe, T. (1987):
Requirement of tilapia for alpha tocopherol.
Bull Jap Soc Sci Fish 53: 119-124

Scapin, S.; Lambert-Gardini, S. (1979):
Digestive enzymes in the exocrine pancreas of the frog *Rana esculenta*.
Comp Biochem Physiol A 62: 691-697

Schacht, H. (1931):
Uber den Vorderdarm der Cyprinodonten.
Zeitschr Mikrosk Anat Forsch 26: 534- 546

Schiötz, A. (1970):
BLV Bestimmungsbuch Aquarienfische: Bestimmen, Pflegen, Züchten.
München: BLV Verlagsgesellschaft mbH. S. 224.

Schlumberger, H. G.; Burk, D. H. (1953):
Comparative study of the reaction to injury. II. Hypervitaminosis D in the frog with special reference to the lime sacs.
AMA Arch Pathol 56: 103-124

Schminkewitsch, W. (1910):
Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
Stuttgart: Schweizerbart´sche Verlagsbuchhandlung. S. 652.

Schreiber, A. M.; Cai, L.; Brown, D. D. (2005):
Remodeling of the intestine during metamorphosis of *Xenopus laevis*.
Proc Natl Acad Sci USA 102: 3720-3725

Scott, E. L.; Kleitman, N. (1920):
Sugar in the blood of the common frog.
Am J Physiol 55: 355-361

Secor, S. M. (2005):
Physiological responses to feeding, fasting and estivation for anurans.
J Exp Biol 208: 2595-2608

Seeto, G. S.; Veivers, P. C.; Clements, K. D.; Slaytor, M. (1996):
Carbohydrate utilisation by microbial symbionts in the marine herbivorous fishes *Odax cyanomelas* and *Crinodus lophodon*.
J Comp Physiol B 165: 571-579

Seiden, G. (1945):
The response of the pancreatic islands of the frog (*Rana pipiens*) to alloxan.
Anat Rec 91: 187-197

Seifert, H. (1932):
Untersuchungen über die Mundhöhlendrüsen der urodelen Amphibien.
Gegenbaurs Morphol Jahrb 70: 173-216

Seymour, R. S. (1973a):
Physiological correlates of forced activity and burrowing in the spadefoot toad, *Scaphiopus hammondii*.
Copeia 1973: 103-115

Seymour, R. S. (1973b):
Energy metabolism of spadefood toads (*Scaphiopus*).
Copeia 1973: 435-445

Shearer, K. D. (1988):
Dietary potassium requirement of juvenile chinook salmon.
Aquaculture 73: 119-129

Sheridan, M. A. (1994):
Regulation of lipid metabolism in poikilothermic vertebrates.
Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol 107: 495-508

Shiau, S.-Y.; Lan, C.-W. (1996):
Optimum dietary protein level and protein to energy ratio for growth of grouper (*Epinephelus malabaricus*).
Aquaculture 145: 259-266

Shield, J. W.; Bentley, P. J. (1973):
Respiration of some urodele and anuran amphibia part 1 in water role of the skin and gills.
Comp Biochem and Physiol A 46: 17-28

Shim, K.-F.; Chua, C.-Y.-L. (1983):
The growth and feed conversion of guppy on artificial diets containing different levels of protein.
Singapore J Pri Ind 11: 24-33

Shim, K.-F.; Lee, T.-L. (1993):
Zinc requirements of the guppy (*Poecilia reticulata* Peters).
J Aqua Trop 8: 81-90

Shim, K.-F.; Ng, S.-H. (1988):
Magnesium requirement of the guppy (*Poecilia reticulata* Peters).
Aquaculture 73: 131-141

Shim, K.-F.; Ong, S.-I. (1992):
Iron requirement of the guppy (*Poecilia reticulata* Peters).
J Aquariculture Aquat Sci 6: 33-40

Shim, K. F.; Ho, C. S. (1989):
Calcium and Phosphorus Requirements of Guppy, *Poecilia reticulata*.
Bull Jap Soc Sci Fish 55: 1947-53

Shimizu, T.; Kazuno, T.; Tsuboi, S. (1953):
Studies on the bile acid in the toad bile. VIII. Isolation and nature of iso-trihydroxyeholene C24H40O3.
Proc Jpn Acad 29: 466-470

Shoemaker, V. H.; Balding, D.; Ruibal, R.; McClanahan, L. L., Jr. (1972):
Uricotelism and low evaporative water loss in a South American frog.
Science 175: 1018-1020

Silbernagel, S.; Despopoulos, A. (2003a):
Verdauung.
In: Taschenatlas der Physiologie. / Hrsg. S. Silbernagel.
Stuttgart: Thieme. S. 226-265

Silbernagel, S.; Despopoulos, A. (2003b):
Hormone und Reproduktiion.
In: Taschenatlas der Physiologie. / Hrsg. S. Silbernagel.
Stuttgart: Thieme. S. 266-309

Silvia, H. R.; Britto-Pereira, M. C.; Caramaschi, U. (1989):
Frugivory and seed dispersal by *Hyla truncata*, a neotropical treefrog.
Copeia 1989: 781-783

Siwe, S. A. (1927):
Pankreasstudien.
Gegenbaurs Morph Jahrb 57: 84-307

Siwe, S. A. (1937):
Die Leber.
In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. / Hrsg. L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch.
Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg. S. 725-774.Band 3

Slome, D. (1936):
The diabetogenic hormone of the pituitary gland.
J Exp Biol 26: 1-6

Slot, J. W.; Geuze, J. J.; Poort, C. (1974):
Synthesis and intracellular transport of proteins in the exocrine pancreas of the frog (*Rana esculenta*). I. An ultrastructural and autoradiographic study.
Cell Tissue Res 155: 135-54

Smith, C. L. (1950):
Seasonal changes in blood sugar, fat body, liver glykogen, and gonads in the common frog, *Rana temporia*.
J Exp Biol 26: 412-429

Smith, C. L. (1953):
Action of insulin on the frog (*Rana temporaria*).
Nature 171: 311-312

Smith, C. L. (1954):
The realtion between seasonal hyperglycemia and thyroid activity in the frog (*Rana temporia*) (abstr.).
J Endocrinol 10: 184-191

Smith, R. (1981):
Amino acid patterns in eggs help formulate fish rations.
Feedstuffs 53: 16.

Smith, R. R. (1971):
A method for measuring digestibility and metabolizable energy of fish feeds.
Prog Fish-Cult 33: 132-134

Smith, T. B.; Wahl, D. H.; Mackie, R. I. (1996):
Volatile fatty acids and anaerobic fermentation in temperate piscivorous and omnivorous freshwater fish.
J Fish Biol 48: 829-841

Soliman, A. K.; Wilson, R. P. (1992a):
Water-soluble vitamin requirement of tilapia. 2. Riboflavin requirement of blue tilapia, *Oreochromis aureus*.
Aquaculture 104: 309-314

Soliman, A. K.; Wilson, R. P. (1992b):
Water-soluble vitamin requirement of tilapia. 1. Pantothenic acid requirement of blue tilapia, *Oreochromis aureus*.
Aquaculture 104: 121-126

Spanggaard, B.; Huber, I.; Nielsen, J.; Sick, E. B.; Pipper, C. B.; Martinussen, T.; Slierendrecht, W. J.; Gram, L. (2001):
The probiotic potential against vibriosis of the indigenous microflora of rainbow trout.
Environ Microbiol 3: 755-765

Spannhof, L. (1995):
Einführung in die Fischphysiologie.
Hamburg: Dr. Kovac. S. 398.

Spannhof, L.; Plantikow, H. (1983):
Studies on carbohydrate digestion in rainbow trout.
Aquaculture 30: 95-108

Spornitz, M. U. (1975a):
Studies on the liver of *Xenopus laevis* II. Ultrastructure of the peritoneal cover and the perihepatic layer.
Anat Embryol 146: 265-277

Spornitz, M. U. (1975b):
Studies on the liver of *Xenopus laevis* I. Ultrastructure of the parenchym cell.
Anat Embryol 146: 245-264

Srivastava, P. P.; Shrangare, U. P.; Jain, K. K.; Sinha, P. S. R. K. (1997):
Studies on the growth, in early growing stage, of common carp (*Cyprinus carpio*) on dietary supplementation of vitamin H (abstr.).
Proc Natl Acad Sci India Sect B Biol Sci 67: 21-29

Starck, D. (1978):
Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage.
Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. S. 274.Band 1

Steffens, W. (1985):
Grundlagen der Fischernährung.
Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. S. 226.

Steffens, W. (1999):
Die europäische Karpfenteichwirtschaft an der Schwelle des neuen Jahrtausends.
Fisch Teichwirt 50: 388-391

Steffens, W. (2001):
Begleitendes Management in der Fischproduktion.
Fisch Teichwirt 6: 218-223

Steffens, W.; Albrecht, M. L. (1973):
Protein saving by increasing the proportion of dietary fats in feed for rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
Arch Tierernahr 23: 711-717

Stefl, J. (1937):
Über den Einfluß von Vitamin-D-Fütterung auf Froschlarven.
Naunyn Schmiedebergs Arch Exp Pathol Pharmakol 185: 81-84

Steinwascher, K. (1979):
Host parasite interaction as a potential population regulating mechanism.
Ecology 60: 884-890

Stevens, C. E.; Hume, I. D. (1998):
Contributions of microbes in vertebrate gastrointestinal tract to production and conservation of nutrients.
Physiol Rev 78: 393-427

Stevens, C. E.; Hume, I. D. (2002):
Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System.
Cambridge, UK: Cambridge University Press. S. 400.

Steyermark, A. C.; Miamen, A. G.; Feghahati, H. S.; Lewno, A. W. (2005):
Physiological and morphological correlates of among-individual variation in standard metabolic rate in the leopard frog *Rana pipiens*.
J Exp Biol 208: 1201-1208

Stickney, R. R.; Andrews, J. W. (1971):
Combined effects of dietary lipids and environmental temperature on growth, metabolism and body composition of channel catfish (*Ictalarus punctatus*).
J Nutr 101: 1703-1710

Stickney, R. R.; Andrews, J. W. (1972):
Effects of dietary lipids on growth, food conversion, lipid and fatty acid composition of channel catfish.
J Nutr 102: 249-257

Stiffler, D. F. (1991):
Partitioning of acid-base regulation between renal and extrarenal sites in the adult terrestrial stage of the salamander *Ambystoma tigrinum* during respiratory acidosis.
J Exp Biol 157: 47-62

Stiffler, D. F. (1993):
Amphibian calcium metabolism.
J Exp Biol 184: 47-61

Stiffler, D. F.; Ryan, S. L.; Mushkot, R. A. (1987):
Interactions between acid-base balance and cutaneous ion transport in larval *Ambystoma tigrinum* amphibia caudata in response to hypercapnia.
J Exp Biol 130: 389-404

Stumpf, P. K. (1960):
Lipid metabolism.
Annu Rev Biochem 29: 261-94

Sugiura, S. H.; Dong, F. M.; Hardy, R. W. (2000):
A new approach to estimating the minimum dietary requirement of phosphorus for large rainbow trout based on nonfecal excretions of phosphorus and nitrogen.
J Nutr 130: 865-872

Sundqvist, M.; Holmgren, S. (2006):
Ontogeny of excitatory and inhibitory control of gastrointestinal motility in the african clawed frog, *Xenopus laevis*.
Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol 291: R1138-1144

Swiecicki, H. (1876):
Untersuchung über die Bildung und Ausscheidung des Pepsins bei den Batrachiern.
Pfluegers Arch 13: 444-452

Tacon, A. G. J.; Haaster, J. V.; Featherstone, P. B.; Kerr, K.; Jackson, A. J. (1983):
Studies on the utilization of full-fat soybean and solvent extracted soybean meal in a complete diet for rainbow trout.
Bull Jap Soc Sci Fish 49: 1437-1443

Tafro, A.; Kiskaroly, M. (1986):
The importance of some vitamins in the nutrition of cyprinid fish (abstr.).
Veterinarski Glasnik 40: 463-469

Takeuchi, L.; Takeuchi, T.; Ogino, C. (1980b):
Riboflavine requirements in carp *Cyprinus carpio* and rainbow trout *Salmo gairdneri*.
Bull Jap Soc Sci Fish 46: 733-738

Takeuchi, T. (1996):
Essential fatty acid requirements in carp.
Arch Anim Nutr 49: 23-32

Takeuchi, T.; Arai, S.; Watanabe, T.; Shimma, Y. (1980a):
Requirement of eel *Anguilla japonica* for essential fatty-acids.
Bull Jap Soc Sci Fish 46: 345-354

Takeuchi, T.; Satoh, S.; Watanabe, T. (1983):
Requirement of *Tilapia nilotica* for essential fatty-acids.
Bull Jap Soc Sci Fish 49: 1127-1134

Takeuchi, T.; Watanabe, T. (1977):
Requirement of carp for essential fatty acids (abstr.).
Bull Jpn Soc Sci Fish 43: 541-551

Takeuchi, T.; Watanabe, T. (1982):
Effects of various poly unsaturated fatty-acids on growth and fatty-acid compositions of rainbow trout *Salmo gairdneri* coho salmon *Oncorhynchus kisutch* and chum salmon *Oncorhynchus keta*.
Bull Jap Soc Sci Fish 48: 1745-1752

Takeuchi, T.; Watanabe, T.; Ogino, C. (1978a):
Optimum ratio of protein to lipid in diets of rainbow trout (abstr.).
Bull Jap Soc Sci Fish 44: 683-688

Takeuchi, T.; Watanabe, T.; Ogino, C. (1979a):
Optimum ratio of dietary energy to protein for carp.
Bull Jap Soc Sci Fish 45: 983-988

Takeuchi, T.; Watanabe, T.; Ogino, C. (1979b):
Digestibility of hydrogenated fish oils in carp *Cyprinus carpio* and rainbow trout *Salmo gairdneri*.
Bull Jap Soc Sci Fish 45: 1521-1526

Takeuchi, T.; Watanabe, T.; Ogino, C.; Saito, M.; Nishimura, K.; Nose, T. (1981):
A long-term feeding with rainbow trout *Salmo gairdneri* by a low protein diet with a high energy value.
Bull Jap Soc Sci Fish 47: 637-644

Takeuchi, T.; Yokoyama, M.; Watanabe, T.; Ogino, C. (1978b):
Optimum ratio of dietary energy to protein for rainbow trout.
Bull Jap Soc Sci Fish 44: 729-732

Talbot, C. (1985):
Laboratory methods in fish feeding and nutritional studies.
In: Fish Energetics New Perspectives. / Hrsg. P. Tytler und P. Calow.
Baltimore, Maryland: John Hopkins University Press. S. 125-154

Taylor, P. M.; Tyler, M. J.; Shearman, D. J. C. (1985):
Gastric acid secretion in the toad *Bufo marinus* with the description of a new technique for in vivo monitoring.
Comp Biochem Physiol A 81: 325-327

Teng, S.-K.; Chua, T.-E.; Lim, P.-E. (1978):
Prelimary observation on the dietary protein requirement of estury grouper, *Epinephelus salmonides* Maxwell, cultured in floating net-cages.
Aquaculture 15: 257-271

Thomas, J. E. (1957):
Mechanics and regulation of gastric emptying.
Physiol Rev 37: 453-474

Thorarinsson, R.; Landolt, M. L.; Elliott, D. G.; Pascho, R. J.; Hardy, R. W. (1994):
Effect of dietary vitamin E and selenium on growth, survival and the prevalence of *Renibacterium salmoninarum* infection in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*).
Aquaculture 121: 343-358

Tindal, J. S. (1956):
Glycogenolysis in the liver of the common frog, *Rana temporia*.
J Exp Biol 33: 196-210

Titus, E.; Ahearn, G. A. (1988):
Short-chain fatty acid transport in the intestine of a herbivorous teleost.
J Exp Biol 135: 77-94

Tocher, D.-R.; Agaba, M.; Hastings, N.; Bell, J.-G.; Dick, J.-R.; Teale, A.-J. (2001):
Nutritional regulation of hepatocyte fatty acid desaturation and polyunsaturated fatty acid composition in zebrafish (*Danio rerio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*).
Fish Physiol Biochem 24: 309-320

Trust, T. J.; Sparrow, R. A. H. (1974):
The bacterial flora in the alimentary tract of freshwater salmonid fishes (abstr.).
Can J Microbiol 20: 1219-1228

Tschassownikow, N. (1927):
Uber den Gang des Sekretionsprozesses in den Zellen des Magendeckepithels bei einigen Amphibien und Saugern. (Zur Frage ueber die Rolle des Golgi'schen Retikularapparats und der Chondriosomen im Sekretionsprozesse.).
Z Zellforsch Mikrosk Anat 5: 680-703

Tsugawa, K. (1982):
Effects of cold acclimation on the standard metabolic rate and osmotic fragility of erythrocytes in an aquatic anura *Xenopus laevis*.
Comp Biochem Physiol A 73: 431-436

Tufts, B. L.; Toews, D. P. (1985):
Partitioning of regulatory sites in *Bufo marinus* during hypercapnia.
J Exp Biol 119: 199-209

TVT; DGHT (1998):
Checkliste für die Beurteilung von Terrarienabteilungen im Zoofachhandel: Amphibien,
Tierärztliche Vereinigung für Tierschutz e.V. und DGHT-Arbeitsgruppe Anuren**.** S.1-4.

TVT; GV-SOLAS (2009):
Empfehlung für die Haltung, den Transport und das tierschutzgerechte Töten von Versuchsfischen,
Arbeitskreis 4 "Tierversuche" in der TVT unterstützt durch den Ausschuss für tiergerechte Labortierhaltung der GV-SOLAS. S.1-16.

Tyler, M. J.; Carter, C. B. (1981):
Oral birth of the young gastric brooding frog *Rheobatrachus silus*.
Anim Behav 29: 280-282

Tyler, M. J.; Shearman, D. J.; Franco, R.; O'Brien, P.; Seamark, R. F.; Kelly, R. (1983):
Inhibition of gastric acid secretion in the gastric brooding frog, *Rheobatrachus silus*.
Science 220: 609-610

Uchiyama, M. (1980):
Hypocalcemic factor in the ultimobranchial gland of the newt *Cynops pyrrhogaster*.
Comp Biochem Physiol A 66: 331-334

Unniappan, S.; Lin, X.; Cervini, L.; Rivier, J.; Kaiya, H.; Kangawa, K.; Peter, R. E. (2002):
Goldfish ghrelin: molecular characterization of the complementary deoxyribonucleic acid, partial gene structure and evidence for its stimulatory role in food intake.
Endocrinology 143: 4143-4146

Unniappan, S.; Peter, R. E. (2005):
Structure, distribution and physiological functions of ghrelin in fish.
Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol 140: 396-408

Untergasser, D. (1989):
Krankheiten der Aquarienfische: Diagnose und Behandlung.
Stuttgart: Franckh´sche Verlagshandlung. S. 176.

van Venrooij, W. J.; Poort, C.; Geuze, J. J. (1973):
The effects of fasting and feeding on the protein synthesis rate and polyribosomal profile of frog pepsinogenic cells.
J Cell Sci 12: 903-909

Varichak, T. (1938):
Beitrag zur Kenntnis von Endothelzellen in der Leber der Fische.
Z Zellforsch Mikrosk Anat 27: 283-294

Vaughan, M. (1962):
The production and release of glycerol by adipose tissue incubated in vitro.
J Biol Chem 237: 3354-3358

Vergara, J. M.; Robaina, L.; Izquierdo, M.; De La Higuera, M. (1996):
Protein sparing effect of lipids in diets for fingerlings of gilthead sea bream.
Fish Sci (Tokyo) 62: 624-628

Verhoeff-de Fremery, R.; Griffin, J. (1994):
Anurans (frogs and toads).
In: The UFAW Handbook on the Care and Management of Laboratory Animals. / Hrsg. T. Poole.
Harlow: Longman. S. 773-783

Vik, J. O.; Borgstrom, R.; Skaala, O. (2001):
Cannibalism governing mortality of juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a regulated stream.
Regulated Rivers Res & Manage 17: 583-594

Villamil, L.; Tafalla, C.; Figueras, A.; Novoa, B. (2002):
Evaluation of immunomodulatory effects of lactic acid bacteria in turbot (*Scophthalmus maximus*).
Clin Diagn Lab Immunol 9: 1318-1323

Vonk, H.-J. (1936):
The specificity and collaboration of digestive enzymes in metazoa.
Biol Rev Camb Philos Soc 12: 245-284

Vonk, H.-J. (1941):
Die Verdauung bei den Niederen Vertebraten.
Adv Enzymol Relat Areas Mol Biol 1: 371-417

Wade, S. A. (1979):
Silmutaneous comparison of sodium fluxes in different regions of vasculary perfused intestine of *Rana ridibunda*.
Proc Physiol Soc. S. 1-2

Wagner-Jauregg, T.; Möller, E. F.; Rauen, H. (1935):
"Zwischenferment" from frog muscle.
Hoppe Seylers Z Physiol Chem 231: 55-61

Walker, R. L.; Fromm, P. O. (1976):
Metabolism of iron by normal and iron deficient rainbow trout.
Comp Biochem Physiol A 55: 311-318

Wallace, K. N.; Akhter, S.; Smith, E. M.; Lorent, K.; Pack, M. (2005):
Intestinal growth and differentiation in zebrafish.
Mech Dev 122: 157-173

Walton, M. J.; Cowey, C. B.; Adron, J. W. (1982):
Methionine metabolism in rainbow trout fed diets of differing methionine and cystine content.
J Nutr 112: 1525-1535

Walton, M. J.; Cowey, C. B.; Adron, J. W. (1984):
The effect of dietary lysine levels on growth and metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
Br J Nutr 52: 115-122

Walton, M. J.; Cowey, C. B.; Coloso, R. M.; Adron, J. W. (1986):
Dietary requirements of rainbow trout for tryptophan, lysine and arginine determined by growth and biochemical measurements.
Fish Physiol Biochem 2: 161-169

Warington, K. (1923):
The effect of boric acid and borax in the broad bean and certain other plants.
Ann Bot 37: 629-672

Washabaugh, C.-H.; Tsonis, P.-A. (1995):
Effects of vitamin D metabolites on axolotl limb regeneration.
Dev Growth Differ 37: 497-503

Watanabe, T.; Takashima, F.; Ogino, C.; Hibiya, T. (1970):
Requirement of young carp for α-tocopherol.
Bull Jap Soc Sci Fish 36: 972-976

Watanabe, T.; Takeuchi, T.; Wada, M.; Uehara, R. (1981):
The relationship between dietary lipid levels and a-tocopherol requirement of rainbow trout*1.
Bull Jap Soc Sci Fish 47: 1463-1471

Weber, E. S. (2005):
Gastroenterology for the piscine patient.
Vet Clin North Am Exot Anim Pract 8: 247-276

Webster, C. D.; Lovell, R. T. (1990):
Response of striped bass larvae fed brine shrimp from different sources containing different fatty acid compositions.
Aquaculture 90: 49-61

Wee, K. L.; Tacon, A. G. J. (1982):
A preliminary study on the dietary protein requirement of juvenile snakehead.
Bull Jap Soc Sci Fish 48: 1463-1468

Weel, P. B. (1938):
Beiträge zur Histophysiologie des Dünndarms vom Frosch.
Z Vgl Physiol 26: 35-66

Wehner, R.; Gehring, W. (1995):
Chordata.
In: Zoologie. / Hrsg. R. Wehner und W. Gehring.
Stuttgart, New York: Thieme. S. 716-776

Weissmann, G. (1961):
Changes in connective tissue and intestine caused by vitamin A in amphibia, and their acceleration by hydrocortisone.
J Exp Med 114: 581-592

Werning, H. (2006):
Lebendfutter: Editorial.
Draco 28: 2.

Westenbrink, H. G. K.; Gratama, K. (1937):
Über die Spezifität der Resorption einiger Monosen aus dem Darme des Frosches.
Arch Neerl Physiol Homme Anim 22: 326-331

Weyrauch, K. D.; Smollich, A.; Schnorr, B. (1989):
Histologie-Kurs für Veterinärmediziner.
Stuttgart: Enke. S. 170.

Wiesner, E. H.; Ribbeck, R. (2000):
Wörterbuch der Veterinärmedizin.
Stuttgart: Enke im Hippokratesverlag. S. 1630.

Williams, D. L. (1997):
Amphibien.
In: Kompendium der Heimtiere. / Hrsg. P. H. Beynon und J. E. Cooper.
Hannover: Schlüter. S. 254-263

Wilson, R. P. (1986):
Protein and amino acid requirements of fishes.
Annu Rev Nutr 6: 225-244

Wilson, R. P.; Allen, O. W., Jr.; Robinson, E. H.; Poe, W. E. (1978):
Tryptophan and threonine requirements of fingerling channel catfish.
J Nutr 108: 1595-1599

Wilson, R. P.; Bowser, P. R.; Poe, W. E. (1983):
Dietary pantothenic-acid requirement of fingerling channel catfish.
J Nutr 113: 2124-2128

Wilson, R. P.; Bowser, P. R.; Poe, W. E. (1984):
Dietary vitamin E requirement of fingerling channel catfish.
J Nutr 114: 2053-2058

Wilson, R. P.; Harding, D. E.; Garling, D. L., Jr. (1977):
Effect of dietary pH on amino acid utilization and the lysine requirement of fingerling channel catfish.
J Nutr 107: 166-170

Wilson, R. P.; Poe, W. E. (1974):
Nitrogen metabolism in channel catfish, *Ictalarus punctatus*-III. Relative pool sizes of free amino acids and related compounds in various tissues of the catfish.
Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol 48B: 545-556

Wilson, R. P.; Poe, W. E. (1988):
Choline nutrition of fingerling channel catfish.
Aquaculture 68: 65-71

Wilson, R. P.; Poe, W. E.; Robinson, E. H. (1980):
Leucine, isoleucine, valine and histidine requirements of fingerling channel catfish.
J Nutr 110: 627-633

Wilson, R. P.; Robinson, E. H.; Gatlin, D. M., 3rd; Poe, W. E. (1982):
Dietary phosphorus requirement of channel catfish.
J Nutr 112: 1197-1202

Windell, J. T.; Foltz, J. W.; Sarokon, J. A. (1978a):
Methods of fecal collection and nutrient leaching in digestibility studies.
Prog Fish-Cult 40: 51-55

Windell, J. T.; Foltz, J. W.; Sarokon, J. A. (1978b):
Effect of fish size temperature and amount fed on nutrient digestibility of a pelleted diet by rainbow trout *Salmo gairdneri*.
Trans Amer Fish Soc 107: 613-616

Winfree, R. A. (1992):
Nutrition and feeding in tropical fish.
In: Aquariology. / Hrsg. J. Gratzek und J. R. Matthews.
New York: Tetra Press. S. 187-207

Winfree, R. A.; Stickney, R. R. (1981):
Effects of dietary protein and energy on growth, feed conversion efficiency and body composition of *Tilapia aurea*.
J Nutr 111: 1001-1012

Winfree, R. A.; Stickney, R. R. (1984):
Starter diets for channel catfish *Ictalurus punctatus* effects of dietary protein on growth and carcass composition (abstr.).
Prog Fish-Cult 46: 79-86

Wittle, L. W. (1983):
Effect of parathyroidectomy on plasma calcium levels in the seal salamander, *Desmognathus monticola*.
Gen Comp Endocrinol 51: 159-162

Wittle, L. W.; Dent, J. N. (1979):
Effects of parathyroidectomy and of parathyroid extract on levels of calcium and phosphate in the blood and urine of the red-spotted newt.
Gen Comp Endocrinol 37: 428-439

Wolfensohn, S. E. (1998):
Amphibia.
In: Handbook of Laboratory Animal Management and Welfare. / Hrsg. S. E. Wolfensohn und M. Lloyd.
Oxford: Blackwell Science. S. 291-297

Wondrak, P. (1989):
Fischkrankheiten und ihre Behandlung.
Stuttgart: Ifland S. 94.

Woodall, A. N.; Ashley, L. M.; Halver, J. E.; Olcott, H. S.; Vanderveen, J. (1964):
Nutrition of salmonoid fishes. 13. The alpha-tocopherol requirement of chinook salmon.
J Nutr 84: 125-135

Woodhead, A. D. (1978):
Ageing changes in the liver of two Poeciliid fishes, the guppy *Poecilia (Lebistes) reticulata* and the Amazon molly, *P. formosa*.
Exp Gerontol 13: 37-45

Woodward, B. (1985):
Riboflavin requirement for growth, tissue saturation and maximal flavin-dependent enzyme activity in young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) at two temperatures.
J Nutr 115: 78-84

Woodward, B.; Frigg, M. (1989):
Dietary biotin requirements of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) determined by weight gain, hepatic biotin concentration and maximal biotin-dependent enzyme activities in liver and white muscle.
J Nutr 119: 54-60

Wright, C. E.; Tallan, H. H.; Lin, Y. Y.; Gaull, G. E. (1986):
Taurine: biological update.
Annu Rev Biochem 55: 427-453

Wright, K. M. (2001a):
Anatomy for the clinician.
In: Amphibian Medicine and Captive Husbandry. / Hrsg. K. M. Wright und B. R. Whitaker.
Malabar, Florida: Krieger Publishing Company. S. 15-30

Wright, K. M. (2001b):
Applied physiology.
In: Amphibian Medicine and Captive Husbandry. / Hrsg. K. M. Wright und B. R. Whitaker.
Malabar, Florida: Krieger Publishing Company. S. 31-34

Wright, K. M. (2001c):
Taxonomy of amphibians kept in captivity.
In: Amphibian Medicine and Captive Husbandry. / Hrsg. K. M. Wright und B. R. Whitaker.
Malabar, Florida: Krieger Publishing Company. S. 3-14

Wright, K. M. (2001e):
Diets for captive amphibians.
In: Amphibian medicine and captive husbandry. / Hrsg. K. M. Wright und B. R. Whitaker.
Malabar, Florida: Krieger Publishing Company. S. 62-72

Wright, K. M.; Whitaker, B. R. (2001d):
Nutritional disorders.
In: Amphibian Medicine and Captive Husbandry. / Hrsg. K. M. Wright und B. R. Whitaker.
Malabar, Florida: Krieger Publishing Company. S. 73-87

Wright, P. A. (1959):
Blood sugar studies in the bullfrog *Rana catesbiana*.
Endocrinology 64: 551-558

Wurster, D. H.; Miller, M. R. (1960):
Studies on the blood glucose and pancreatic islets of the salamander, *Taricha torosa*.
Comp Biochem and Physiol 1: 101-109

Yamada, K. (1963):
A contribution to the histochemistry of acid mucin in the gall bladder epithelium of the toad (*Bufo vulgaris japonicus*).
Acta Histochem 15: 50-57

Yamada, S.; Yone, Y. (1986):
Loss of dietary amino-acids during mastication by carp *Cyprinus carpio* (abstr.).
Bull Jap Soc Sci Fish 52: 673-676

Yanong, R. P. (1999):
Nutrition of ornamental fish.
Vet Clin North Am Exot Anim Pract 2: 19-42

Yanong, R. P. (2001):
Nutrional disorders.
In: BSAVA Manual of Ornamental Fish. / Hrsg. W. H. Wildgoose.
Quedgeley: British Small Animal Veterinary Association. S. 225-229

Yingst, W. L.; Stickney, R. R. (1979):
Effects of dietary lipids on fatty acid composition of channel catfish fry.
Trans Amer Fish Soc 108: 620-625

Yu, T. C.; Sinnhuber, R. O. (1979):
Effect of dietary ω3 and ω6 fatty acids an growth and feed conversion efficiency of choho salmon (*Oncorhynchus kisutch*).
Aquaculture 16: 31-38

Zendzian, E. N.; Barnard, E. A. (1967):
Distributions of pancreatic ribonuclease, chymotrypsin, and trypsin in vertebrates.
Arch Biochem Biophys 122: 699-713

Zimmet, D.; Dubois-Ferrière, H. (1936a):
Ascorbic acid and reduced glutathione in the venom of the common toad, *Bufo vulgaris*.
C R Seances Soc Biol Fil 123: 654-656

Zimmet, D.; Dubois-Ferrière, H. (1936b):
Distribution of ascorbic acid in the common toad, *Bufo vulgaris*.
C R Seances Soc Biol Fil 123: 798-800

Zug, G. R.; Vitt, L. J.; Caldwell, J. P. (2001):
Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles.
San Diego [u.a.] Academic Press. S. 630.

Anhang

Systematik der beliebtesten Zierfische (Baensch 1987)
Folgende Auflistung enthält zusammengefasst die Systematik von Zierfischen (Baensch 1987) und beispielhaft wichtige Vertreter der jeweiligen Arten.

Unterordnung: Anobantoidei, Labyrinthfische oder Kletterfische
Familie: Belontiidae
Unterfamilie: Macropodinae, Großflosser
Arten: Kampffisch (Betta splendens)- Carnivor
Paradiesfisch (Macropodus opercularis)- Omnivor
Unterfamilie: Trichogasterinae, Fadenfische
Arten: Zwergfadenfisch (Colisa lalia)- O
Unterfamilie: Helostomidae, Küssende Guramis
Arten: Küssender Gurami (Helostoma temminckii)- O

Unterordnung: Characoidei, Salmler
Familie: Anostomidae, Engmaulsalmler
Arten: Prachtkopfsteher (Anostomus anostomus)- O, Herbivor
Familie: Characidae, Echte Amerikanische Salmler
Arten: Roter von Rio (Hyphessobrycon flammeus)- O
Neonsalmler (Paracheirodon innesi)- O
Familie: Cichlidae, Buntbarsche
Arten: Segelflosser oder Scalare (Pterophyllum scalare)- O, K
Diskusfische (Symphysodon-Arten)- K

Unterordnung: Cyprinoidei, Karpfenähnliche
Familie: Cobitidae, Schmerlen
Arten: Prachtschmerle (Botia macracanthus)- O
Familie: Cyprinidae, Karpfenfische
Arten: Zebrabärbling (Brachydanio rerio)- O
Familie: Poeciliidae, Lebendgebärende Zahnkarpfen
Arten: Guppy (Poecilia reticulata)- O
Balck Molly- O, H
Roter Schwertträger (Xiphororus helleri)- O, H
Platy (Xiphophorus maculatus)- O, H

Unterordnung: Siluroidei, Welse
Familie: Loricariidae, Harnischwelse
Arten: Punktierter Schilderwels (Hypostomus punctatus)- H
Familie: Pimelodidae, Antennenwelse
Arten: Engelantennenwels (Pimelodus pictus)- O

Tabelle 62: Systematik der Zierfische nach (Baensch 1987).

Unterordnung:	Cyprinoidei, Karpfenähnliche
Familie:	Cobitidae, Schmerlen
Arten:	Prachtschmerle (Botia macracanthus)
	Zwergschmerle (B. sidthimunki)
	Tigerschmerle (B. helodes)
	Rotflossenprachtschmerle (B. lecontei)
Familie:	Cyprinidae, Karpfenfische
Arten:	Prachtbarbe (Barbus conchonius)
	Purpurkopfbarbe (B. nigrofasciatus)
	Messingbarbe (B. semifasciolatus)
	Sumatrabarbe (B. tetrazona)
	Bitterlingsbarbe (B. titteya)
	Tüpfelbärbling (Brachydanio nigrofasciatus)
	Zerbrabärbling (Br. rerio)
	Siamesischer Algenfresser (Crossocheilus siamensis)
	Malabärbling (Danio aequipinnatus)
	Feuerschwanz (Epalzeorhynchus bicolor)
	Grüner Fransenflipper (E. frenatus)
	Schönflossen-Rüsselbarbe (E. kallopterus)
	Keilfleckbarbe (Rasbora heteromorpha)
	Zwergbärbling (R. maculata)
	Roststreifenbärbling (R. pauciperforata)
	Glasbärbling (R. trilineata)
	Kardinalfisch (Tanichthys albonubes)
Familie:	Cyprinodontidae, Eierlegende Zahnkarpfen oder „Killi-Fische“
Arten:	Kap Lopez (Aphyosemion australe)
	Gebänderter Prachtkärpfling (A. bivittatum)
	Nigeria-Prachtkärpfling (A. gardneri)
	Streifenhechtling (Aplocheilus lineatus)
	Querbandhechtling (Epiplatys dageti)
	Prachtgrundkärpfling (Notobranchius rachovi)
Familie:	Poeciliidae, Lebendgebärende Zahnkarpfen
Arten:	Breitflossenkärpfling (Poecilia latipinna)
	Dreifarbiger Jamaika-Kärpfling (P. melanogaster)
	Guppy (P. reticulata)
	Black Molly (P. sphenops)
	Grüner Schwertträger (Xiphophorus helleri)
	Roter Schwertträger (X. helleri)
	Roter Platy (X. maculatus)
	Papageienplaty (X. variatus)
	Zwergkärpfling (Heterandria formosa)
Unterordnung:	Siluroidei, Welse
Familie:	Ariidae, Kreuzwelse
Art:	Westamerikanischer Kreuzwels, “Minihai“ (Arius seemani)
Familie:	Aspredinidae, Bratpfannenwelse
Art:	Laubwels (Bunocephalus knerii)
Familie:	Callichthyidae, Schwielenwelse
Art:	Metallpanzerwels (Corydoras aeneus)
	Stromlinien-Panzerwels (C. arcuatus)
	Sichelfleck-Panzerwels (C. hastatus)
	Schwarzbinden-Panzerwels (C. melanistius)
	Punktierter Panzerwels (C. paleatus)
	Zwergpanzerwels (C. pygmaeus)
	Leopard-Panzerwels (C.trilineatus)
Familie:	Loricariidae, Harnischwelse

Arten:	Blauer Antennenwels (Ancistrus dolichopterus)
	Punktierter Schilderwels (Hypostomus punctatus)
	Gebänderter Saugwels (Otocinclus vittatus)
	Hexenwels (Rineloricaria microlepidogaster)
Familie:	Mochocidae, Fiederbartwelse
Art:	Rückenschwimmender Kongowels (Synodontis nigriventris)
Familie:	Pimelodidae, Antennenwelse
Art:	Engelantennnenwels (Pimelodus pictus)
Familie:	Schibeidae, Glaswelse
Art:	Indischer Glaswels (Kryptopterus bicirrhis)
Familie:	Atherinidae, Ährenfische
Arten:	Rotschwanz-Ährenfisch (Bedotia geayi)
	Sonnenstrahlfisch (Telmatherina ladigesi)
Familie:	Centropomidae, Glasbarsche
Art:	Indischer Glasbarsch (Chanda ranga)
Familie:	Exocoetidae, Flugfischverwandte
Art:	Halbschnabelhecht (Dermogenys pusillus)
Familie:	Mastacembilidae, Stachelaale
Art:	Gürtelstachelaal (Mastacembelus circumcinctus)
Familie:	Melanotaeniidae, Regenbogenfische
Arten:	Boesemann`s Regenbogenfisch (Melanotaenia boesemani)
	Kleiner Regenbogenfisch (M. macculochii)
Familie:	Monodactylidae, Flossenblätter
Art:	Silberflossenblatt (Monodactylus argenteus)
Familie:	Mormyridae, Nilhechte
Art:	Tapirfisch oder Elefantenrüssler (Gnathnemus petersii)
Familie:	Pantodontidae, Schmetterlingsfische
Art:	Schmetterlingsfisch (Pantodon buchholzi)
Familie:	Scathophagidae, Argusfische
Art:	Rotstirn-Argusfisch (Scatophagus argus astomaculatus)
Familie:	Tetraodontidae, Kugelfische
Arten:	Kamm-Kugelfisch (Tetraodon lorteti)
	Ringel-Kugelfisch (T. steindachneri)
Familie:	Gobiiidae, Grundeln
Art:	Glodringelgrundel (Brachygobius xanthozona)

Tabelle 63: Einteilung der Aquarienfische nach Wassertemperatur (Riehl und Baensch 1996).

Kaltwasserfische:	
Die Haltungstemperatur liegt zwischen 10 und 20°C	
Süßwasserfische:	Brackwasserfisch:
Einheimische (europäische)	Zebrakärpfling, Mittelmeerkärpfling (Cyprinodontidae)
Kaltwasserfische	
Steinbeißer, Dorngrundel (Cobitidae)	Dreistachliger Stichling, Großer Stichling (Gasterosteidae)
Europäischer Schlammpeitzger, Schlammbeißer (Cobitidae)	
Schneider, Alandblecke (Cyprinidae)	
Goldfisch (Cyprinidae)	
Karausche, Moorkarpfen (Cyprinidae)	
Gründling (Cyprinidae)	
Moderlieschen (Cyprinidae)	
Orfe (Cyprinidae)	
Elritze, Pfrille (Cyprinidae)	
Kaulbarsch (Percidae)	
Flußbarsch (Percidae)	
Dreistachliger Stichling, Großer Stichling (Gasterosteidae)	
Neunstachliger Stichling, Kleiner Stichling, Zwergstichling(Gasterosteidae)	
Nordamerikanische Kaltwasserfische	
Gemeiner Sonnenbarsch (Centrachidae)	
Blauer Sonnenbarsch (Centrachidae)	
Scheibenbarsch (Centrachidae)	
Kiemenfleck-Diamantbarsch (Centrachidae)	
Diamantbarsch (Centrachidae)	
Grüner Sonnenbarsch, Grasbarsch (Centrachidae)	
Amerikanischer Hundsfisch (Umbridae)	
Warmwasserfische:	
Die Haltungstemperatur liegt bei ca. 24-26°C	
Tropische Süßwasserzierfische aus verschiedenen Familien	See- und Brackwasserfische
Cichliden	Glasbarsche (Centrachidae)
Poeciliidae	Ährenfische (Atherinidae)
Salmlerarten	Schützenfische (Toxotidae)
	Kugelfische (Tetraodontidae)
	Argusfische (Scatophagidae)
	Grundeln (Cobiidae)

Tabelle 64: Zusammensetzung von Einzelfuttermitteln (Invertebraten) für Zebrabärblinge (Großmann 1993).

	Rohnährstoffe in g/kg TS				
Spezies	**Rp**	**Rfe**	**Rfa**	**NfE**	**Ra**
Hüpferlinge (*Cyclops*, Cyclopidae)	567,4	139,6	63,1	151	70,65
Wasserflöhe (*Daphnia pulex pulex*, Daphniidae)	491,8	92	50,85	105,25	259,55
rote Mückenlarven (Chironomidae)	569,35	73,02	43	131,5	183

Tabelle 65: Zusammensetzung von Einzelfuttermitteln (Invertebraten und Vertebraten) für Krallenfrösche und Axolotl (Dennert 1997).

		Rohnährstoffe in %				**Mineralstoffe in %TS**		
Spezies	**TS [%uS]**	**Rp**	**Rfe**	**Rfa**	**Ra**	**Ca**	**P**	**Ca/P**
Regenwurm (*Lumbricus terrestis*)	16,3	61,4	5,5	-	8,2	0,76	0,86	0,88
Mehlwürmer (*Tenebrio molitor*)	42,6	45,8	42,4	-	2,7	0,01	0,27	0,04
nestjunge Mäuse (*Mus*, Murinae)	20,4	69,3	19,6	-	10,6	1,89	1,85	1

uS: ursprüngliche Substanz

Mein besonderer Dank gilt…

… Prof. Dr. Jürgen Zentek für die Überlassung des Themas, die persönliche Unterstützung und Betreung sowie für die konstruktive Kritik bei der Fertigstellung der Dissertation.

… Dr. Ralf Peter Pund für sein Engagement, mir eine Liste der Institutionen mit Fischhaltungen zu erstellen.

… Dr. Dietmar Ranz und dem Ausschuss für Ernährung von Versuchstieren der GV-SOLAS (Vorsitz Angelika Lorenz) für die finanzielle Unterstützung meiner Befragung, die mich quer durch Deutschland geführt hat.

… Dr. Frank Mutschmann für die hilfreichen Ratschläge und Materialen zur Bearbeitung des Amphibienabschnitts, sowohl in der Anfangs-, wie auch in der Endphase.

… Dr. Ilka Lutz für das kurzfristige Lesen und die Kritik an dem Kapitel der Amphibien.

… Dr. Thomas Meinelt für das Lesen und die Kritik an dem Kapitel der Fische sowie die freundliche Unterstützung einige Themen weiter auszuführen.

… allen Personen der befragten Institutionen, die mir freundlich und engagiert alle Fragen beantwortet haben und darüber hinaus weitere Kontakte zu anderen Personen bzw. Versuchstiereinrichtungen ermöglicht haben.

… Birgit Schläfke für die Beantwortung all meiner Zwischenfragen und den motivierenden Zuspruch.

… Christine Bausewein für die mehrmaligen Korrekturen, die Übernachtungsmöglichkeit während der Befragungen und die wunderschöne erlebnisreiche Zeit.

… Dr. Frank Heuer für die Beantwortung meiner unzähligen Fragen zur Arbeit und den dazugehörigen PC Programmen sowie das „Aufhübschen“.

… der Arbeitsgruppe 75A (Sandra Böttche, Stefanie Gärtner und Mascha Sysel) und all meinen Freunden für das Durch- und Beistehen aller Höhen und Tiefen und die Toleranz gegenüber meinem Zeitmangel in der Endphase.

… meinen Lieblingseltern und meinem Lieblingsbruder! Die mich stets mit ganzem Herzen unterstützen, bestärken und mir den langen Bildungsweg ermöglicht haben.

Selbstständigkeitserklärung

Hiermit bestätige ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig angefertigt habe. Ich versichere, dass ich ausschließlich die angegebenen Quellen und Hilfen Anspruch genommen habe.

Berlin, den 16.10.2009

Evelyn Ramelow