

Wirbeltiere ohne Blut?

Eisfische – die etwas anderen Fische

KARL-HERMANN KOCK



Eisfische sind einmalig unter den Wirbeltieren, denn ihrem Blut fehlt das Hämoglobin. Sie können den lebenswichtigen Sauerstoff nicht – wie alle anderen Wirbeltiere – chemisch gebunden, sondern nur in physikalischer Lösung im Blut transportieren. Wie Eisfische es geschafft haben, trotz dieses offensichtlichen Defizits den Lebensraum Südpolarmeer erfolgreich und in großer Zahl zu besiedeln, beschreibt der folgende Artikel.

ABB. 1 Eisfisch *Pagetopsis macropterus*. Bild: Julian Gutt, AWI/Marum, Universität Bremen.

Als der britische Ichthyologe John Richardson sich in den Jahren 1844 bis 1848 daran machte, die auf der Expedition der Schiffe „Erebus“ und „Terror“ unter dem Kommando von Sir James Clark Ross von 1839 bis 1843 in hohen Breiten der Südhalbkugel gesammelten Fische zu beschreiben, ahnte er nicht, dass eines der mit Alkohol gefüllten Gläser eine kleine zoologische Sensation enthielt: Unter den Arten, die er neu beschrieb, waren auch Exemplare einer bis dahin unbekannten Fischfamilie, deren Ausnahmestellung im Wirbeltierreich erst gut hundert Jahre später erkannt werden sollte. Er nannte sie Eisfische (engl. *ice fish*), weil sie vom Schelf um die subantarktischen Kerguelen-Inseln stammten. Exemplare einer zweiten Art fielen leider der Schiffskatze zum Opfer, ehe sie in Alkohol konserviert werden konnten.

Richardson wusste bald, dass die Tiere vielen anderen Fischen, die durch seine Hände gegangen waren, unähnlich genug waren, um sie einer neuen Familie in der Unterordnung der barschartigen (perciformen) Fische zuzuordnen. Er erkannte jedoch nicht, was er für eine

Besonderheit in Händen hielt – genau wie seine belgischen, deutschen, britischen und französischen Kollegen, die im Verlauf der nächsten Jahrzehnte weitere Eisfischarten beschrieben. Allen Arten war gemein, dass sie von blasser graugrüner Färbung waren, über einen großen Kopf mit einem breiten Maul verfügten und große Brust- und Rückenflossen hatten (Abbildung 1).

Was Richardson und seine Kollegen übersahen, und das war vielleicht nicht weiter verwunderlich bei Fischen, die bereits durch eine jahrelange Alkoholkonservierung farblich in Mitleidenschaft gezogen worden waren, war die Tatsache, dass die Kiemen dieser Fische weiß und nicht wie sonst rot waren (Abbildungen 2a, b). Dem Blut dieser Fische fehlen die roten Blutkörperchen (Erythrozyten) und das Pigment Hämoglobin. Das Blut ist deshalb nur in der Lage, Sauerstoff in physikalischer Lösung zu transportieren und den Sauerstoff nicht, wie sonst üblich, chemisch an das Hämoglobin zu binden.

Wie kam man den Eisfischen dann doch noch auf die Spur? In den zwanziger Jahren des vergangenen

Jahrhunderts berichteten Walfänger, die regelmäßig Fische in den Fjorden und Buchten der Insel Südgeorgien zur Versorgung der Walfangstationen fingen, Wissenschaftlern, die auf den Walfangstationen arbeiteten, von Fischen, denen das Blut zu fehlen schien und die cremig weiße Kiemen hatten. Es dauerte weitere 25 Jahre, bis das Geheimnis gelüftet wurde: Der norwegische Forscher Johann Ruud erhielt von Walfängern Exemplare der drei Eisfischarten, die um Südgeorgien vorkommen. Er erkannte die physiologische Sonderstellung dieser Fische und beschrieb sie 1954 in einem Artikel der Zeitschrift *Nature* [11]. Die drei letzten der heute bekannten Eisfischarten wurden in den Jahren 1958, 1976 und 1978 beschrieben [7].

Die fehlende Fähigkeit, den Sauerstoff im Blut chemisch zu binden, ermöglicht dem Blut der Eisfische nur knapp 10% der Transportkapazität, die das Blut „rotblütiger“ Fischarten für Sauerstoff hat [14]. Im Unterschied zum Blut herkömmlicher Fischarten ist das Blut der Eisfische von schwach gelblicher Färbung. Die vom farblosen Blut durchströmten Kiemen wirken durch die Lichtbrechung auf den Betrachter weiß (Abbildung 2b). Dies brachte Eisfischen ihren zweiten populären Namen „Weißblutfische“ ein. Der Verdünnungsfaktor von Zellen zu Plasma kann hundertmal größer sein als bei rotblütigen Arten. Glaubten Johann Ruud und Physiologen in den ersten zehn Jahren nach der Entdeckung der Fische noch an das völlige Fehlen von Erythrozyten, so zeigten spätere Untersuchungen, dass diese in einer 1–2 Größenordnungen geringeren Anzahl vorhanden sind, aber keinen Sauerstoff transportieren [8]. Pelagisch (im freien Wasser) lebende Eisfischarten scheinen weniger rote Blutkörperchen als benthische (am oder nahe dem Boden lebende) Arten zu haben [2].

Wann sind Eisfische entstanden und wie stellt man sich die Evolution der Eisfische vor?

Die Untersuchungen der folgenden Jahrzehnte – mit dem Beginn der marinen Antarktisforschung 1975 auch in Deutschland – belegten die weite Verbreitung der Eisfische um die ganze Antarktis. Zehn Arten beschränkten sich in ihrer Verbreitung auf die Meeresgebiete unmittelbar um den antarktischen Kontinent, vier Arten besiedelten die Gewässer um die peri- und subantarktischen Inseln und eine Art hatte die antarktischen Gewässer, je nachdem welcher Kalibrierung der molekularen Uhr man traut, vor 4,2 bis 0,4 Millionen Jahren verlassen, als sich das antarktische Eis in einer Zwischeneiszeit wieder bis an den südamerikanischen Kontinent herangeschoben hatte.

Unter dem Problem der Kalibrierung der molekularen Uhr litten auch die Untersuchungen, die das Ziel hatten, den Zeitpunkt der Entstehung der Eisfische einzugrenzen. Ging man anfangs, je nach verwendeter Methode, von einem Alter von 20 bis 8 Millionen Jahren

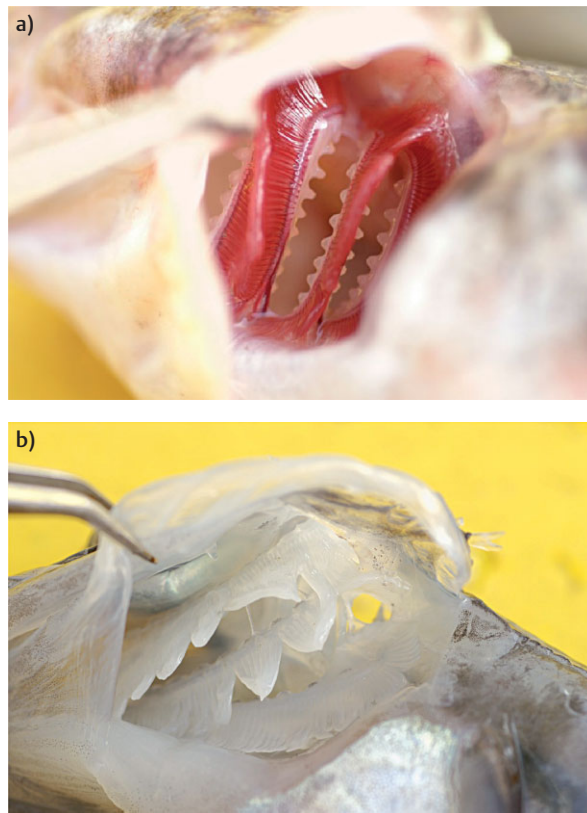


ABB. 2 Kiemen des rotblütigen Nototheniiden *Gobionotothen gibberifrons* (a) und des Eisfisches *Champsocephalus gunnari* (b).

aus, so deuten neuere Untersuchungen darauf hin, dass Eisfische wohl nicht älter als 5 bis 6 Millionen Jahre sind [9].

Der rekonstruierte phylogenetische Baum zeigt die beiden Arten der Eisfisch-Gattung *Champsocephalus* als Geschwisterarten zu den übrigen 13 Eisfischarten. Folgt man dem amerikanischen Genetiker Near [10] fächerte sich die Familie zwischen 1,7 und 0,8 Millionen Jahren in die einzelnen Arten auf. Legt man eine andere Kalibrierung zugrunde, ändert sich auch der Zeitraum, und die Artbildung fand von 4,3 bis 1,9 Millionen Jahren vor heute statt.

Das Fehlen des Hämoglobins entspringt wahrscheinlich einer einzigen Mutation, die den β -Globin-Gen-Komplex im Blut auslöschte [1]. Diese Mutation hätte für Fische wärmerer Gewässer den Tod bedeutet: So benötigen den Eisfischen ökologisch vergleichbare Arten tropischer Gewässer bei 30°C sechs Mal soviel Sauerstoff für ihren Standardstoffwechsel wie antarktische Fische bei 0°C. Es waren der reduzierte Standardstoffwechsel und der hohe Sauerstoffgehalt hochpolarer Gewässer, die dieser Mutation das Überleben ermöglichte.

Wie gelang es Eisfischen, so erfolgreich zu sein?

Eisfische besitzen kein Hämoglobin. Eine Reihe von Anpassungen auf unterschiedlichen Ebenen ermöglicht es ihnen, den Verlust der chemischen Bindung von Sauer-



ABB. 3 Herz des Südgeorgien-Eisfisches (links), geöffneter Magen mit Krill (rechts).

stoff an das Hämoglobin und damit die geringere Sauerstoffkapazität ihres Blutes zu kompensieren. Wichtige Anpassungen sind

- ein vergrößerter Durchmesser der Blutgefäße,
- ein erhöhtes Blutvolumen,
- ein großes Herz,
- eine höhere Pumpleistung des Herzens,
- eine erhöhte Vaskularisierung und damit eine zusätzliche Sauerstoffaufnahme durch die Haut,
- eine niedrige Viskosität des Blutes, die den Blutfluss erhöht, und
- ein niedriger Stoffwechsel.

Das hypertrophe Herz (Abbildung 3), insbesondere der Ventrikel, nimmt eine der Schlüsselstellungen in der Anpassung der Eisfische an ihren Lebensraum ein [3]. Mitochondriendichten, die zweimal so hoch sind wie bei anderen Knochenfischarten erleichtern die ATP-Produktion und die Sauerstoffdiffusion. Das Herz ist eine langsam arbeitende Pumpe, die auf niedrige Drücke und die Bewältigung großer Blutvolumina ausgelegt ist. Sein schwammig ausgebildetes Myocardium unterstützt die Sauerstoffanreicherung des Blutes. Das Volumen eines Herzschlages ist bei Eisfischen sechs- bis fünfzehnmal größer als bei Knochenfischarten entsprechender Größe. Das Ergebnis dieser Anpassungen ist, dass die Leistung, die das Herz der Eisfische erbringt, mit der schnell und dauerhaft schwimmender Makrelenartiger und Thunfische vergleichbar ist und an die Leistungen der Herzen kleiner Säugetierarten heranreicht [13].

Das Blutvolumen von Eisfischen macht 8-9% des Körpervolumens aus. Es ist damit zwei- bis viermal höher als bei anderen Knochenfischarten. Das hohe Blutvolumen gewährleistet, dass eine ausreichende Menge Sauerstoff im Plasma transportiert wird. Große Blutvolumina zirkulieren mit hohen Flussraten bei niedrigen

Drücken und einem verringerten Sauerstoffbedarf. Die Durchmesser der Blutgefäße sind – weil sie dafür ausgelegt sind, große Blutmengen zu transportieren – zwei- bis dreimal größer als bei vergleichbaren anderen Knochenfischarten. Die großen Durchmesser der Gefäße erlauben einen günstigen Partialdruck zwischen Kapillaren und dem sie umgebenden Gewebe, was den Sauerstofftransport erleichtert. Der hohe Blutfluss wird durch die niedrige Viskosität des Blutes begünstigt, die nur eine geringe Reibung an den Gefäßwänden bewirkt. Wäre der Flusswiderstand größer, stiege der Energiebedarf des Herzens, der jetzt 22% des Gesamtenergiebedarfs der Eisfische beträgt, schnell an und würde die Tiere stark einschränken [5].

Der Bauchflossenmuskel erhält sein Blut von den subclavialen Arterien und den medianen hypobranchialen Arterien, die über große Durchmesser verfügen. Der Zufluss der medianen hypobranchialen Arterien erfolgt in starkem Maße von den drei efferenten branchialen Arterien. 30% des Blutes, das das Herz verlässt, läuft über die mediane hypobranchiale Arterie. Ihr distaler Zweig verbindet sich mit dem aus den subclavialen Arterien gebildeten Zweig innerhalb des Brustflossenmuskels und schafft so eine effiziente und schnelle Sauerstoffversorgung. Im Gegensatz zu den Eisfischen hat die mediane hypobranchiale Arterie der rotblütigen Antarktische nur einen geringen Innendurchmesser und Verbindungen zu subclavialen Arterien sind in viel geringerem Maße vorhanden. Dies unterstreicht die Bedeutung der Brustflossen für die Fortbewegung der Eisfische. Sie sind besonders wichtig für Arten wie den Bändereisfisch (*Champsocephalus gunnari*) oder Myers-Eisfisch (*Chionodraco myersi*), die regelmäßig ausgeprägte Vertikalwanderungen zwischen Boden und Wasseroberfläche unternehmen (Abbildungen 4 und 5) [12].

Viel und schnell schwimmende Fischarten haben Kiemenoberflächen, die um ein Mehrfaches größer sind, als die träger, dem Bodengrund verhafteter Arten. Die Kiemenoberfläche des Scotia-See-Eisfisches (*Chaenophthalmus aceratus*, Abbildung 6), der, wenn er einige



ABB. 4 Bändereisfisch (*Champsocephalus gunnari*).



ABB. 5 Myers Eisfisch (*Chionodraco myersi*).



ABB. 6 Scotia-See-Eisfisch (*Chaenocephalus aceratus*).

Jahre alt geworden ist, den Großteil seines Lebens träge am Boden liegend und auf Beute lauend verbringt, ist jedoch deutlich größer als erwartet. Weite Abstände zwischen den einzelnen Kiemenlamellen setzen dem Wasserdurchfluss durch die Kiemen einen geringen Widerstand entgegen und erlauben so eine Atmung, die den Einsatz von nur geringen Energiemengen erfordert [6].

Wie bei anderen Fischen gewährleistet der *Bulbus arteriosus* einen steten Blutfluss in das Kiemensystem. Im Gegensatz zu anderen Fischen verfügen Eisfische aber über ungewöhnlich große zu den Kiemen fließende und die Kiemen wieder verlassende Gefäße, so dass große Blutmengen die Kiemen durchströmen können. Die relativ dickwandigen Filamentarterien regulieren wahrscheinlich den Druck in individuellen Kiemenfilamenten [15]. Die Haut ist dünn und ohne Schuppen. Sie verfügt über ein ausgeprägtes Gefäßsystem und unterstützt durch Hautatmung die Sauerstoffversorgung.

Myoglobin dient nicht nur als intrazellulärer Sauerstoffspeicher, sondern spielt bei den meisten Fischarten eine wichtige Rolle in der Deaktivierung von Stickoxiden. In der Skelettmuskulatur aller Eisfische fehlen Myoglobin und Myoglobin-mRNA jedoch. Auf das Vorhandensein von Myoglobin kann aber offenbar nicht überall verzichtet werden: Myoglobin ist in den Herzen von neun Eisfischarten vorhanden. Bei zwei Eisfischarten weiß man, dass das Myoglobin fehlt [4].

Eine weitere wichtige Anpassung, um den Energiebedarf der Eisfische zu reduzieren, ist die Optimierung der Schwimmfähigkeit. Viele Eisfischarten suchen Zeit ihres Lebens oder zumindest in den ersten drei bis vier Lebensjahren die Wassersäule auf, wo ihre bevorzugte Nahrung, lipidreiche planktische Krebstiere – in erster Linie der antarktische Krill (*Euphausia superba*) – in dichten Schwärmen lebt. Vertikalwanderungen über mehrere hundert Meter führen die Eisfische regelmäßig in die oberen Wasserschichten, wo sie Krill fressen. Eisfische können diese Vertikalwanderungen schnell und energiesparend durchführen, weil sie keine

Schwimmbase haben. Sie verringern ihr spezifisches Gewicht durch die Einlagerung von Fett um die Eingeweide. Gleichzeitig enthält das Skelett deutlich weniger Mineralanteile und wesentlich mehr Knorpel als bei anderen antarktischen Fischarten, was zu einer weiteren Verringerung des spezifischen Gewichts führt. Das spezifische Gewicht von Eisfischen ist das Geringste aller antarktischen Fische [7].

Wie dieser kurze Abriss zeigt, war es den Eisfischen möglich, erstaunlich viele „Nachteile“, die ihnen das Fehlen von Hämoglobin bescherte, zumindest soweit zu kompensieren, dass diese sie, außer in Extremsituationen, nicht beeinträchtigen. Sie haben sich diese Anpassungen allerdings mit einer deutlich reduzierten Fähigkeit, Stresssituationen zu bewältigen, erkauft: Eisfische sind wesentlich stressanfälliger als andere Antarktisfische. Interessanterweise hat dieser Stress weder Einfluss auf die Viskosität des Blutes noch auf das Blutplasma, wie er ihn bei den nahe verwandten Nototheniiden hat, die den gleichen Lebensraum besiedeln. Eisfische benötigen eine zweimal so lange Zeitspanne wie rotblütige Antarktisfische, um sich von Stress zu erholen. Dies deutet auf Begrenzungen im aeroben Stoffwechsel hin, was bei der reduzierten Fähigkeit des Blutes, Sauerstoff zu transportieren, nicht weiter verwunderlich ist: die Sauerstoffkapazität des Blutes ist durch die fehlende chemische Bindung an das Hämoglobin reduziert. Mit der geringeren Stressresistenz geht die geringe Fähigkeit einher, Temperaturen oberhalb von 4–5°C zu tolerieren. 6°C gilt bereits als letal für die meisten Eisfischarten. Lediglich eine Art, *Champscephalus esox*, die außerhalb der antarktischen Gewässer in den Tiefen der Kanäle und Fjorde des südlichen Südamerikas lebt, reagiert etwas weniger sensibel auf erhöhte Wassertemperaturen.

Ihre physiologische Besonderheit hat den Eisfischen eine Ausnahmestellung im Reich der Wirbeltiere beschert. Sie sind aber, was ihre Biologie angeht, erstaunlich „normale“ Fische und ragen aus der Menge ökologisch vergleichbarer Fischarten kaum heraus, wie die folgende Kurzbeschreibung zeigt:



ABB. 7 Stacheliger Eisfisch (*Chaenodraco wilsoni*) im Lebensraum.
Bild: Julian Gutt, AWI/Marum, Universität Bremen.

- Eisfische besiedeln den Tiefenbereich von nahe der Wasseroberfläche bis in über 2000 m Tiefe. Die einzelnen Arten haben aber Tiefenpräferenzen. So besiedeln Arten wie der Bändereisfisch den Bereich bis 400 m Tiefe, während andere Arten erst bei 400 bis 500 m zum ersten Male auftauchen und bis in 1500 oder 2000 m Tiefe vorkommen.
- Viele Arten wandern regelmäßig zwischen boden- und oberflächennahen Schichten hin und her. Einzelne Arten führen ausgedehnte Wanderungen um die periantarktischen Inseln durch.
- Viele Arten haben einen ausgeprägten Sexualdimorphismus: Bei Arten wie *Chaenocephalus aceratus* oder *Cryodraco antarcticus* sind die Weibchen deutlich größer als die Männchen. Bei anderen Arten, wie *Champsocephalus gunnari* und dem Stacheligen Eisfisch (*Chaenodraco wilsoni*, Abbildung 7), haben die geschlechtsreifen Männchen deutlich höhere Rückenflossen als die Weibchen.
- Verschiedene Populationen einer Art, beispielsweise *Champsocephalus gunnari*, laichen zu ganz unterschiedlichen Zeiten im Jahr (Februar bis September), während Populationen anderer Arten, beispielsweise *Chaenocephalus aceratus*, einen wesentlich engeren Zeitrahmen für das Laichgeschäft haben (März bis Juni).
- Ihre Fruchtbarkeit ist mit wenigen tausend Eiern pro Jahr gering. Weil die Eier der meisten Arten 4–5 mm Durchmesser haben, sind die Larven beim Schlupf groß und haben gute Überlebenschancen, selbst wenn sie im antarktischen Winter schlüpfen.
- Die Nahrung besteht aus lipidreichen Krebsen – in erster Linie Krill, der auch vielen anderen antarktischen Tieren als Hauptnahrungsquelle dient. Neben Krill sind Fische die zweite Nahrungsquelle.
- Vor Erreichen der Geschlechtsreife investieren sie die meiste Energie ins Wachstum und legen 6–10 cm pro Jahr zu. Nach Erreichen der Geschlechtsreife nutzen sie den Großteil der aufgenommenen Energie für die Reifung der Geschlechtsorgane, die 25%

ihres Gesamtgewichtes ausmachen, und wachsen deutlich langsamer [7].

Die erfolgreiche Anpassung der Eisfischarten an den Lebensraum zeigt sich auch in der Häufigkeit ihres Vorkommens. Die drei Eisfischarten der periantarktischen und subantarktischen Gewässer – der Bändereisfisch, der Scotia See Eisfisch und der Südgeorgien-Eisfisch – und eine hochantarktische Art, der Stachelige Eisfisch, wurden von den frühen 1970er bis zu den späten 1980er Jahren von Fischereifлотten des Ostblocks genutzt. Die Fänge des Bändereisfisches erbrachten in manchen Jahren 100 – 150.000 Tonnen [7].

Zusammenfassung

Eisfischen fehlt das Hämoglobin. Sie können den lebenswichtigen Sauerstoff nicht – wie alle anderen Wirbeltiere –, chemisch gebunden, sondern nur in physikalischer Lösung im Blut transportieren. Dies führte zu einer Reihe von Anpassungen, wie einem größeren Herz, einem höheren Blutvolumen und größeren Gefäßdurchmessern, die die Nachteile der geringeren Sauerstofftransportkapazität nur zum Teil kompensieren. Wie Eisfische es geschafft haben, trotz dieses offensichtlichen Defizits den Lebensraum Südpolarmeer erfolgreich und in großer Zahl zu besiedeln, beschreibt dieser Artikel.

Summary

Ice fish – the special fishes

Ice fish lacks the oxygen-binding haemoglobin. They do not transport oxygen in their blood by binding oxygen chemically but transport oxygen in physical solution. Their oxygen carrying capacity is less than 10% of 'normal' fish. They developed a number of adaptations in the evolution in order to survive successfully such as a much bigger heart, a larger blood volume and blood vessels exhibiting diameters substantially larger than in other fish. These adaptation partly compensate for the disadvantages arising out of the fact that oxygen is not bound chemically and thus be able to transport much less oxygen per unit of time than 'normal' fish. This article describes how ice fish have managed to compete with red-blooded Antarctic fish and live in large numbers in the Southern Ocean.

Schlagwörter

Antarktis, Eisfische, Weißblutfische, Anpassungen an den Lebensraum

Literatur

- [1] H. W. Detrich III, Recent evolution of the hemoglobinless condition of the Antarctic icefishes. In: di Prisco, G., Giardina, B., Weber, R.E. (Hrsg.), Hemoglobin Function in Vertebrates. Molecular Adaptations in Extreme and Temperate Environments, Springer Verlag, Milano, 2003.
- [2] J. T. Eastman, Antarctic fish biology. Evolution in a unique environment, Academic Press, San Diego, New York, 1993.
- [3] S. Egginton, Blood rheology of Antarctic fishes: viscosity adaptations at very low temperatures, J. Fish Biol. 1996, 48, 513–521.

- [4] T. J. Grove, J. W. Hendricksen, Two species of Antarctic ice fishes (genus *Chamsocephalus*) share a common genetic lesion leading to the loss of myoglobin expression, *Polar Biol.* 2004, 27, 579–585.
- [5] E. A. Hemmingsen, Respiratory and cardiovascular adaptations in hemoglobin-free fishes: resolved and unresolved problems. In: *Biology of Antarctic Fish*, de Prisco, G., Maresca, B., Tota, B. (Hrsg.), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1991.
- [6] M. Jakubowski, Dimensions of the respiratory surface of the gills and skin in the Antarctic white-blooded fish, *Chaenocephalus aceratus* Lönnberg (Chaenichthyidae), *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 1982, 96, 145–156.
- [7] K.-H. Kock, Antarctic icefishes (Channichthyidae): a unique family of fishes. A review, Part 1, *Polar Biol.* 2005, 28, 862–895.
- [8] A. Kunzmann, Blood physiology and ecological consequences in Weddell Sea fishes, *Ber. Polarforsch.* 1991, 91, 1–79.
- [9] T. J. Near, J. J. Pesavento et al., Mitochondrial DNA, morphology and the phylogenetic relationships of Antarctic icefish (Notothenioidei: Channichthyidae), *Mol. Phyl. Evol.* 2003, 28, 87–98.
- [10] T. J. Near, J. J. Pesavento et al., Phylogenetic investigations of Antarctic notothenioid fishes (Perciformes: Notothenioidei) using complete gene sequences of the mitochondrial encoded 16S rRNA, *Mol. Phyl. Evol.* 2004, 32, 881–891.
- [11] J. T. Ruud, Vertebrates without erythrocytes and blood pigment, *Nature* 1954, 4410, 848–850.
- [12] J. E. Stewart, E. L. Douglas, Circulatory anatomy in the ice fish family Chaenichthyidae, *Antarct. J. US* 1973, 8, 204–205.
- [13] B. Tota, M. C. Cerra et al., The heart of Antarctic icefish as a paradigm of cold adaptation, *J. Therm. Biol.* 1997, 22 (5), 409–417.
- [14] E. L. Twelves, Blood volume of two Antarctic fishes, *Br. Antarct. Surv. Bull.* 1972, 31, 85–92.
- [15] W. Vogel, K.-H. Kock, Morphology of gill vessels in ice fish, *Arch. FischWiss* 1981, 31, 139–150.

Der Autor



Karl-Hermann Kock, geb. 1948, studierte Biologie, Fischereibiologie und physikalische Ozeanographie an der Christian Albrechts-Universität in Kiel. Diplomprüfung 1974. Seit 1975 am Institut für Seefischerei des Johann Heinrich von Thünen-Instituts für ländliche Räume, Wald und Fischerei in Hamburg beschäftigt. Promotion in Kiel 1981, Habilitation in Hamburg 1992. Arbeitsschwerpunkte: Internationale marine Übereinkommen wie das Übereinkommen zum „Schutz der lebenden Meeresschätze der Antarktis (CCAMLR)“, die Internationale Walfangkommission (IWC) und das Kleinwalabkommen in Nord- und Ostsee (ASCOBANS).

Korrespondenz:

Dr. habil Karl-Hermann Kock
Johann Heinrich von Thünen-Institut
Bundesforschungsinstitut für ländliche Räume,
Wald und Fischerei
Institut für Seefischerei
Palmaille 9
22767 Hamburg
E-Mail: karl-hermann.kock@vti.bund.de