

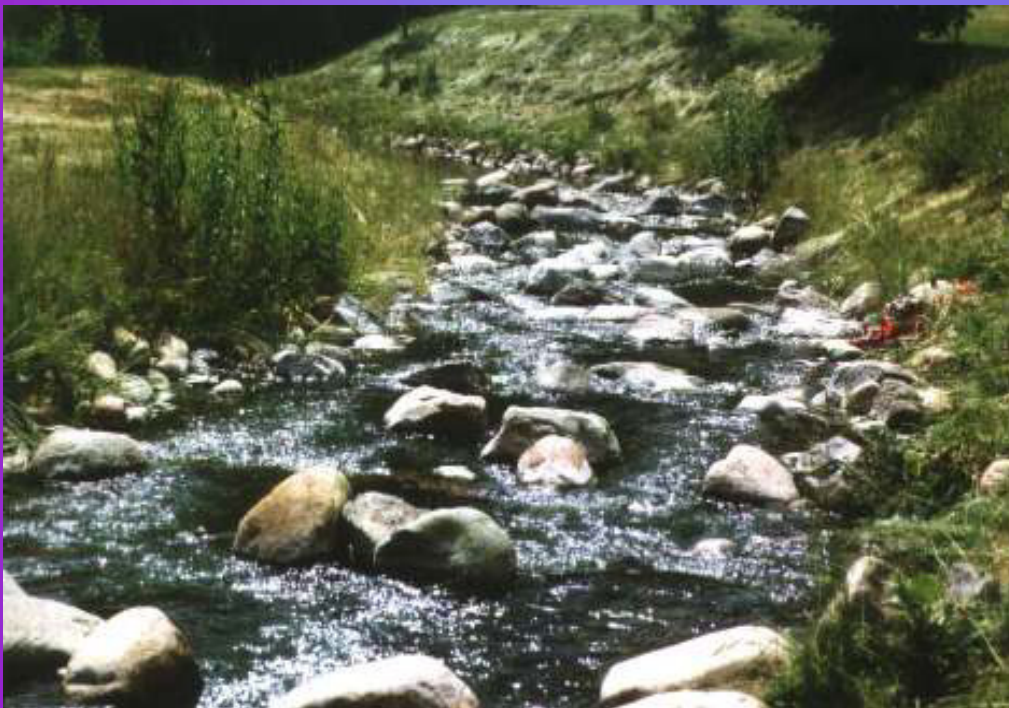


Mitteilungen der Landesforschungsanstalt
für Landwirtschaft und Fischerei
Mecklenburg-Vorpommern



Anne Wagner & Roland Lemcke

**Fischwanderungen in Binnengewässern -
Konzepte, Begriffe und Beispiele**
- Ergebnisse einer Literaturstudie -



Heft 29 / 2003

1	EINLEITUNG	3
2	BEGRIFFE UND KONZEPTE	4
2.1	WANDERUNG (MIGRATION)	4
2.2	AUSBREITUNG	6
2.3	POPULATIONSTRUKTUR	6
2.4	POPULATIONABGRENZUNG	10
2.4.1	<i>Populationstrennung auf Grund meristischer Merkmale:</i>	10
2.4.2	<i>Populationstrennung aufgrund genetischer Merkmale</i>	11
2.5	HOME RANGE (WOHNBEREICH)	12
2.5.1	<i>Beispiele für den Wohnbereich einiger europäischer Arten</i>	15
2.5.2	<i>Kritik am Home-range Konzept</i>	16
2.6	ALTERNATIVE KONZEPTE ZUR HOME-RANGE THEORIE	17
2.7	HEIMKEHRVERMÖGEN (HOMING)	19
3	WANDERUNGEN	22
3.1	ENERGETIK	22
3.2	FAKTOREN	22
3.3	WANDERUNGSTYPEN	30
3.3.1	<i>Überblick</i>	30
3.3.2	<i>Laichwanderungen</i>	31
3.3.3	<i>Fresswanderungen</i>	35
3.3.4	<i>Refugium suchende Wanderungen</i>	36
4	DAS WANDERVERHALTEN AUSGEWÄHLTER FISCHARTEN	41
4.1	VORBEMERKUNG	41
4.2	BLEI, BRASSEN (ABRAMIS BRAMA (L.))	42
4.2.1	<i>Laichwanderung und Abwanderung vom Laichplatz</i>	43
4.2.2	<i>Laichplatztreue</i>	44
4.2.3	<i>Fresswanderungen</i>	44
4.2.4	<i>Winterhabitat / Winterwanderungen</i>	44
4.2.5	<i>Zuwanderung</i>	46
4.2.6	<i>Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen</i>	46
4.2.7	<i>Unklare Ortswechsel unverfrachteter Bleie</i>	47
4.2.8	<i>Aktivitätsmuster / Tägliche Wanderungen:</i>	49
4.2.9	<i>Subadulte</i>	49
4.2.10	<i>Ostsee und Brackwassergebiete</i>	49
4.2.11	<i>Zusammenfassung Blei</i>	50
4.3	UKELEI (ALBURNUS ALBURNUS (L.))	50
4.4	PLÖTZE (RUTILUS RUTILUS (L.))	51
4.4.1	<i>Laichwanderung und Abwanderung vom Laichplatz</i>	52
4.4.2	<i>Laichplatztreue</i>	54
4.4.3	<i>Fresswanderungen</i>	55
4.4.4	<i>Winterhabitat und Winterwanderungen</i>	55
4.4.5	<i>Zuwanderung</i>	56
4.4.6	<i>Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen</i>	56
4.4.7	<i>Unklare Ortswechsel unverfrachteter Plötzen</i>	57
4.4.8	<i>Aktivitätsmuster / Tägliche Wanderungen:</i>	58
4.4.9	<i>Subadulte</i>	59
4.4.10	<i>Ostsee und Brackwassergebiete</i>	59
4.4.11	<i>Zusammenfassung Plötze</i>	60
4.5	SCHLEIE (TINCA TINCA (L.))	61
4.6	WELS (SILURUS GLANIS L.)	61
4.7	KLEINE MARÄNE (COREGONUS ALBULA (L.))	62
4.8	HECHT (ESOX LUCIUS L.)	63
4.8.1	<i>Laichwanderung</i>	63
4.8.2	<i>Laichplatztreue</i>	64
4.8.3	<i>Abwanderung vom Laichplatz und Fresswanderungen</i>	65
4.8.4	<i>Winterhabitat und Winterwanderungen</i>	66
4.8.5	<i>Zuwanderung</i>	66
4.8.6	<i>Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen</i>	67
4.8.7	<i>Unklare Ortswechsel unverfrachteter Hechte</i>	70

4.8.8	<i>Aktivitätsmuster / Tägliche Wanderungen</i>	71
4.8.9	<i>Juvenile</i>	71
4.8.10	<i>Ostsee und Brackwassergebiete</i>	71
4.8.11	<i>Zusammenfassung Hecht</i>	71
4.9	QUAPPE (LOTA LOTA (L.))	72
4.10	FLUSSBARSCH (PERCA FLUVIATILIS L.)	72
4.10.1	<i>Laichwanderung und Abwanderung vom Laichplatz</i>	73
4.10.2	<i>Laichplatztreue</i>	74
4.10.3	<i>Winterhabitat und Winterwanderungen</i>	74
4.10.4	<i>Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen</i>	75
4.10.5	<i>Unklare Ortswechsel unverfrachteter Barsche</i>	78
4.10.6	<i>Aktivitätsmuster und tägliche Wanderungen</i>	79
4.10.7	<i>Subadulte</i>	79
4.10.8	<i>Ostsee und Brackwassergebiete</i>	79
4.10.9	<i>Zusammenfassung Barsch</i>	81
4.11	ZANDER (SANDER LUCIOPERCA (L.))	81
4.11.1	<i>Laichwanderungen und Abwanderung vom Laichplatz</i>	82
4.11.2	<i>Laichplatztreue</i>	83
4.11.3	<i>Fresswanderungen</i>	83
4.11.4	<i>Winterhabitat / Winterwanderungen</i>	83
4.11.5	<i>Zuwanderung / Ausbreitung</i>	84
4.11.6	<i>Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen</i>	85
4.11.7	<i>Unklare Ortswechsel unverfrachteter Zander</i>	86
4.11.8	<i>Aktivitätsmuster / Tägliche Wanderungen:</i>	87
4.11.9	<i>Juvenile</i>	87
4.11.10	<i>Ostsee und Brackwassergebiete</i>	88
4.11.11	<i>Zusammenfassung Zander</i>	90
5	FISCHAUSTAUSCH ZWISCHEN GEWÄSSERN UND FISCHEREI	91
5.1	EINLEITUNG	91
5.2	ZIELE DER LITERATURAUSWERTUNG UND METHODISCHE PROBLEME	92
5.3	ZUSAMMENSTELLUNG DER STUDIEN	94
5.4	ZUWANDERUNG	95
5.5	ALLGEMEINE MOBILITÄT UND ORTSTREUE	96
5.6	WANDERUNGEN, FISCHAUSTAUSCH	104
5.6.1	<i>Austausch Fließgewässer - See</i>	105
5.6.2	<i>Austausch zwischen Seen</i>	107
5.6.3	<i>Diskussion</i>	111
5.7	TROPHEGRAD UND SEEMORPHOLOGIE ALS ABSCHÄTZUNGSPARAMETER	111
5.8	DOKUMENTIERTER UND MÖGLICHER FISCHEREILICHER NUTZEN	114
6	FAZIT UND ZUSAMMENFASSUNG	115
7	LITERATUR	117

1 Einleitung

Um die aufwändige Bonitierung von Standgewässern effektiv zu vereinfachen, wurde schon in der Vergangenheit nach möglichst leicht zu ermittelnden abiotischen und biotischen Parametern zur Ertragsabschätzung gesucht. Ein in jüngster Zeit erfolgreich weiterentwickeltes Modell berechnet die Ertragsfähigkeit von Seen über die Primärproduktion aus Phosphatwerten und Angaben zur Seemorphologie. Bei weitgehend abgeschlossenen Seen zeigte sich im Vergleich der berechneten Ertragswertschätzung und der fischereilichen Statistik eine gute Übereinstimmung, während es in Seenverbundsystemen zu mehr oder weniger starken Abweichungen kam. Damit stand die Frage im Raum, ob die Vernetzung unterschiedlicher Seentypen die Populationsdynamik, Abundanz und Fangbarkeit durch Fischeaustausch und Fischwanderungen beeinflusst. Besonders Emigration und Immigration sind ein wenig untersuchter Faktor in der Populationsdynamik von Süßwasserfischen.

Die Vernetzung verschiedener Seentypen kann letztendlich auf vielen Ebenen einen Einfluss auf die Ertragsfähigkeit der Seen haben. Ziel war es, die vorhandene Literatur über Fischwanderungen europäischer Süßwasserfischarten unter besonderer Berücksichtigung der Situation in Standgewässern auszuwerten. Es wurde versucht, auch anderen Aspekten der Mobilität Rechnung zu tragen.

Im Hinblick auf Wanderungen wurden in erster Linie Veröffentlichungen aus dem deutschsprachigen Raum sowie dem benachbarten Ausland über fischereilich wichtige Süßwasserfischarten ausgewertet. Weil die Literaturstudie speziell auf Seen der norddeutschen Tiefebene ausgerichtet ist, wurden rheophile Arten, wie z.B. die Barbe, kaum berücksichtigt. Der umfangreichen ökologischen und verhaltensbiologischen Literatur über 0+ Fische kann hier ebenfalls nicht Rechnung getragen werden. Amerikanische Arbeiten wurden bei paläarktischen Arten und bei wichtigen exemplarische Arbeiten berücksichtigt.

Dem theoretischen Teil wurde hier ein breiter Raum gewidmet, weil viele Aspekte des räumlich-zeitlichen Verhaltens von Süßwasserfischarten erst in neuester Zeit erforscht wurden und somit nur einem Fachpublikum in englischsprachigen Veröffentlichungen zugänglich sein dürften. Bezeichnenderweise ist das erste, umfassende Buch (Lucas & Baras 2001) über die Wanderungen von Süßwasserfischen, das nicht diadrome Arten in den Mittelpunkt stellt, erst im Jahre 2001 veröffentlicht worden.

Ein umfassender theoretischer Teil in dieser Arbeit trägt sicher auch zur besseren Einordnung älterer Arbeiten bei.

2 Begriffe und Konzepte

Dieser eher theoretische Teil soll dem Leser einen Überblick über das räumliche Verhalten von Fischen geben. Das folgende Kapitel entstand auf der Basis des Buchs von Lucas und Baras (2001) „*Migration of Freshwater Fishes*“ und wurde durch weitere Aspekte und Beispiele ergänzt. Der systematische Aufbau des Kapitels darf aber nicht darüber hinwegtäuschen, dass es auf diesem Gebiet widersprüchliche Konzepte und uneinheitliche Definitionen gibt bzw. diese ganz fehlen. Die vorgestellten Konzepte und Begriffe greifen oft nicht ineinander, arbeiten auf verschiedenen räumlichen Skalen oder stehen sich in unauflösbarer Widersprüchlichkeit gegenüber. Diese Literatursammlung versucht nicht vordergründig, ein möglichst schlüssiges Bild zu zeichnen. Es soll vielmehr ein Überblick über die vorhandenen (akzeptierten) Sichtweisen gegeben werden.

2.1 Wanderung (*migration*)

In der Ökologie wird zwischen Ausbreitung (*dispersal*) und Wanderung (*migration*) unterschieden. Auf der Ebene des Individuums gibt es keine klaren Grenzen zwischen Wanderung und Ausbreitung, trotzdem sind die Auswirkungen der beiden Kategorien sehr verschieden (Begon et al. 1998). Die Unterscheidung zwischen Ausbreitung und Wanderung wurde in der ausgewerteten Literatur nicht konsequent vorgenommen. Auf eine nachträgliche Unterscheidung wurde verzichtet, weil es dafür keine ausreichenden Kriterien gibt.

Wanderungen können als Neigung / Tendenz (*Bias*) in den Bewegungen in Richtung eines Ziels gesehen werden, die ungünstige Bedingungen in einer variablen Umwelt minimieren (Dodson 1988). Das impliziert, dass die Fische Hinweise auf eine sich verschlechternde Umwelt wahrnehmen können und die physische Kapazität haben, zu „besseren Plätzen“ zu wandern. Sie benötigen ein Erinnerungs- und Navigationsvermögen, das es ihnen ermöglicht, die energetischen Kosten für die Fortbewegung zu verringern.

Wanderungen im diurnalen Rhythmus dienen meist dem regelmäßigen Aufsuchen von Orten der Ruhe oder Aktivität. Saisonale Wanderungen ermöglichen das Aufsuchen jahreszeitlich variierender Ressourcen, z.B. Nahrungswanderungen und Laichwanderungen.

Innerhalb einer Population kann es als Ergebnis evolutionärer Divergenz wandernde und nichtwandernde Organismen geben, und dieselbe Art kann in verschiedenen Gebieten ein unterschiedliches Verhalten zeigen (Begon et al. 1998). Wanderungen führen nicht zwingend zur Vermischung von Populationen. Es kann zur Überlappung und bei unterschiedlichen Wanderungsmustern auch zur Trennung kommen. Die Tiere mehrerer Populationen können sich, z.B. in einem Überwinterungsgebiet oder Fressgebiet, vermischen, aber sich zu anderen Jahreszeiten in verschiedene Gebiete auftrennen und sich getrennt fortpflanzen.

Definitionen von Wanderung (migration) bei Fischen

Aus der Vielfalt der möglichen Ursachen für eine Ortsveränderung ergibt sich bereits die Schwierigkeit, eine klare Definition von Wanderung zu treffen. So variantenreich das Wanderverhalten der Fische ist, so zahlreich sind auch die Versuche, sinnvolle Kriterien für Wanderung (*migration*) bei Fischen zu finden, um dieses Verhalten von anderen Bewegungsmustern abzugrenzen.

Erste Definitionsversuche legten in erster Linie zwei Kriterien zu Grunde, eine große Distanz und / oder einen Wechsel zwischen Meer- und Süßwasser. Besonders aus Letzterem meinten viele Autoren ableiten zu können, dass nur solche Ortsveränderungen als Wanderungen anzusehen seien, die im Lebenszyklus der Fischart für eine erfolgreiche Fortpflanzung zwingend notwendig sind. Die Unterteilung in Stand- und Wanderfische wurde deshalb und wohl auch in Ermangelung brauchbarer Alternativen lange Zeit beibehalten. Wanderfische waren die

diadromen Arten, und unter Standfischen wurde im Prinzip der gesamte Rest an Süßwasserfischarten subsummiert, obwohl die Unzulänglichkeit dieser Einteilung bereits früh bekannt war (Schiemanz 1914, Scheuring 1929). Aus Beobachtungen an Fischpässen und einfachen Markierungsexperimenten wusste man, dass auch die meisten Cypriniden Wanderungen ausführen. Bei dieser Unterteilung wird außerdem angenommen, dass es eine scharfe Grenze zwischen wandernden und nichtwandernden Arten gibt und dass Wanderungen für letztere mehr oder weniger von geringer Bedeutung sind.

Einen Überblick über die Definition und Klassifikation von Fischwanderungen in der deutschen fischereibiologischen Literatur geben Pelz (1985, 1989) und Schwevers (1998).

In der englischsprachigen Literatur wird neben dem Wort *„migration“*, übersetzbar mit *„Wanderung“*, auch noch der Begriff *„movement“* benutzt, der im Deutschen keine Entsprechung hat. Im Gegensatz zu *„migration“* wird *„movement“* nicht näher definiert und kann mit Ortswechsel, Bewegung o.ä. übersetzt werden. Im Englischen wird *„movement“* entweder gleichwertig zu *„migration“* oder als Platzhalter bei Ortswechseln mit unklarem Hintergrund gebraucht. Für eine ausführliche Diskussion siehe Pelz (1989).

Weil sich die Definitionen mit der Zeit gewandelt haben und von der Sichtweise des Betrachters abhängen, sollen hier einige häufig genannte Definitionen wiedergegeben werden.

Die European Inland Fisheries Advisory Commission (EIFAC) übernahm 1978 eine Definition für Wanderung aus der marinen Fischereibiologie: *Migration = „the movements of fish from feeding ground to spawning ground and back again, from nursery ground to feeding ground, and from spawning ground to nursery ground“* (Leopold 1978, aus Pelz 1985 S. 115). Frei übersetzt: *„Als Wanderung zu bezeichnen sind: die Wechsel der Fische von einem Fressgebiet in ein Laichgebiet und zurück sowie vom Aufwuchsgebiet der Jungfische zum Fressgebiet und vom Laichgebiet ins Aufwuchsgebiet“*. Diese Dreiecksbeziehung zwischen einem Laich-, Aufwuchs- und Fressgebiet ist typisch für Wanderungen im marinen Bereich. Die Lage der einzelnen Gebiete wird häufig durch die Meeresströmungen bestimmt, weil die Brut passiv vom Laich- ins Aufwuchsgebiet gelangt (McKeown 1984).

Eine weite Verbreitung hat die Definition von Northcote (1978, 1984) gefunden: *„those movements that result in an alternation between two or more separate habitats, occur with a regular periodicity and involve a large proportion of the population.“* Etwa (freie Übersetzung): *„Jene Ortswechsel, die zu einem Wechsel zwischen zwei oder mehreren, getrennten Habitaten führen, mit einer regelmäßigen Periodizität auftreten und einen großen Teil der Population betreffen“*.

Der wahrscheinlich jüngste Versuch, Fischwanderungen zu definieren, wurde von Lucas und Baras (2001) unternommen. Sie versuchen, sich nicht nur von den Kriterien *„Salzgehalt des Wassers“* und *„Distanz“* zu trennen, sondern auch von schwer fassbaren Begriffen wie *„Habitat“* und *„großer Anteil an der Population“*. Neu hinzu kommt die Berücksichtigung der natürlichen Variabilität im Verhalten.

Definition aus Lucas und Baras (2001):

„A strategy of adaptive value, involving movement of part or all of a population in time, between discrete sites existing in an n-dimensional hypervolume of biotic and abiotic factors, usually but not necessarily involving predictability or synchronicity in time, since interindividual variation is a fundamental component of populations.“ *„Eine Strategie mit adaptivem Wert, die den Ortswechsel eines Teils oder der gesamten Population zwischen getrennten Orten innerhalb eines n-dimensionalen Hypervolumens von biotischen und abiotischen Faktoren beschreibt, die normalerweise, aber nicht zwingend, vorhersagbar oder zeitlich synchron abläuft, weil interindividuelle Variation ein fundamentaler Bestandteil von Populationen ist“* (eigene Übersetzung).

Ihre Definition wird von Lucas und Baras (leider) nicht weiter kritisch diskutiert. Das n-dimensionale Hypervolumen erinnert an die Definition der ökologischen Nische nach Hutchinson.

2.2 Ausbreitung

Bei der Ausbreitung entfernen sich die Individuen von einer Gruppe (ihren Eltern, Geschwistern etc.) durch aktive oder passive Bewegungen. Eine Population breitet sich auf ein noch unbesiedeltes Gebiet aus (Kolonisation), oder sie reagiert auf eine sich verändernde Umwelt, in der bewohnte Flächen unbewohnbar und neu besiedelt werden müssen. Ausbreitung ist eine räumliche und zeitliche Entwicklung, der selbst stabile Populationen unterliegen. Die Folgen im Herkunftsgebiet sind Abnahme lokaler Überbevölkerung oder Verringerung der Aggregation. Bei einer Entdeckungsausbreitung (*discovery dispersal*, Baker 1978 aus Begon et al. 1998) hat die Auswanderung für den Auswanderer die Entdeckung neuer Habitate zur Folge. Der adaptive Wert liegt im Abwägen des Risikos bei einem Verbleib im bewohnten Habitat mit gefährdeten Ressourcen gegen die Gefahren beim Finden und Besiedeln neuer Habitate und den energetischen Kosten. Ausbreitung wird als evolutionär stabile Strategie (ESS) (Maynard Smith 1972; Parker 1984 aus Begon et al. 1998) bezeichnet, d.h. in jeder Population hält sich immer ein kleiner Teil ausbreitungsfähiger Individuen (also ein bestimmter Genotyp). Ein hoher Grad an räumlicher Variabilität in der Umwelt begünstigt (innerhalb und zwischen Arten) Formen mit einer hohen Ausbreitungsrate (Cohen & Levin 1987 aus Begon et al. 1998). Hohe Ausbreitung führt zu Fremdzucht, geringe Ausbreitung kann zwar zur Inzuchtdepression führen, sie ermöglicht andererseits aber auch lokale Anpassungen.

Die Auswanderung aus der elterlichen Population kann im Prinzip in jedem Lebensstadium erfolgen. Es sind Strategien denkbar, in denen sich nur Eier oder frühe Larvalstadien ausbreiten, wie z.B. bei Korallenfischen, während die Adulten Territorien besetzen. Ausbreitung sowie Immigration und Emigration sind zweifellos sehr bedeutsame, aber vernachlässigte demographische Prozesse (Begon et al. 1998). Der Nachweis von Emigrations- und Immigrationsprozessen setzt nicht zwingend merkliche Abundanzschwankungen voraus. Wenn beide Richtungen zeitlich parallel und weitgehend ausgeglichen ablaufen, kann ein Großteil einer Population ständig ausgetauscht werden, ohne dass sich die Abundanz stark ändert.

Zitatquellen aus Begon et al. 1998:

Baker, R.R. (1978): *The Evolutionary Ecology of Animal Migration*. Hodder & Stoughton, London.

Cohen, D. & Levin, S.A. (1987): The interaction between dispersal and dormancy strategies in varying and heterogeneous environments. In: Teramoto, E. & Yamaguti, M. (Hrsg.): *Mathematical Topics in Population Biology, Morphogenesis and Neurosciences*. Proceedings, Kyoto 1985. Princeton University Press, Princeton, NJ 1987. S. 110-122.

Maynard Smith, J. (1972): *On Evolution*. Edinburgh University Press, Edinburgh.

Parker, G.A. (1984): Evolutionarily stable strategies. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (Hrsg.): *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 2. Aufl. Blackwell Scientific Publications, Oxford. S. 30-61.

2.3 Populationsstruktur

Eine schlichte Definition einer Fischpopulation ist, dass es sich um eine Gruppe von Fischen derselben Art handelt, die in einem bestimmten Gebiet zu einer gegebenen Zeit lebt, wobei das Gebiet dabei willkürlich nach den Bedürfnissen des Untersuchers oder nach geographischen Gegebenheiten (z.B. See) für die zu untersuchende Population festgelegt werden kann (Wootton 1998). Ein Bestand bzw. "stock" im Englischen ist eine fischereilich ausgebeutete Population. Im Idealfall umfasst die Population oder der Bestand Individuen, die einen gemeinsamen Genpool bilden. Populationen können durch die ihnen eigene Wachstums-, Überlebens- und Reproduktionsrate beschrieben werden. Arten unterscheiden sich in etwas, das man als Populationsreichtum (Sinclair 1988 aus Wootton 1998) bezeichnen kann und das die Anzahl an sich selbst erhaltenden (*self-sustaining*) Populationen meint. Unterschiede im Populationsreichtum ergeben sich z.B. aus geographischen Gegebenheiten oder dem

Reproduktionsverhalten, also Eigenschaften, die zur genetischen Isolation führen. Der Populationsreichtum hängt auch von der Rekrutierungsart der Larven und Juvenilen zum sexuell aktiven Teil der Population ab (Carr & Reed (1993) aus Wootton 1998).

Es besteht die Gefahr, dass man die Population für die fundamentale Einheit der Untersuchung hält, aber erst das Schicksal der Individuen legt letztendlich fest, was mit der Population passiert. Die Adaptationen der Individuen einer Population stehen nur in Beziehung zu ihrem individuellen Reproduktionserfolg und nicht zum langfristigen Erfolg einer Population (Wootton 1998).

Generell können folgende Populationstypen unterschieden werden (aus Wootton 1998):

Geschlossene Population: Juvenile werden in die Population rekrutiert, aus der ihre Eltern stammen, „Umherstreuen“ ist selten und zu gering, um genetische Isolation zu verhindern. Es entstehen sich selbst erhaltende (*self-sustaining*) Populationen, die auch getrennt bewirtschaftet werden sollten.

Offene Populationen: Die bestandsbildenden Populationen tragen zu einem larvalen Pool bei und ziehen ihre Rekruten von ihm ab. Das verhindert genetische Isolation und koppelt den Anteil, den ein Populationsteil zum Larvalpool beiträgt, davon ab, wieviel in den Populationsteil wieder eingeht. Das Management sollte darauf abzielen, den larvalen Pool groß genug zu halten.

Source-sink Populationsbeziehungen: Source- (Quell-) populationen sind vollständig selbsterhaltend, während die Sink- (Senken-) populationen von Einwanderung abhängen.

Metapopulationen: Nach diesem Konzept leben in Umweltpatches Unterpopulationen, die jeweils eine eigene Dynamik bis hin zum lokalen Aussterben aufweisen, aber durch Austausch zwischen den Patches mit anderen Unterpopulationen in Verbindung stehen. Die Populationsdynamik von Metapopulationen weist demnach zwei Ebene auf: innerhalb der einzelnen Teilpopulationen und zwischen diesen.

Beispiele zur räumlichen Dynamik von Populationen

Die räumliche Dynamik von Populationen und Gemeinschaften ist ein wichtiges Thema, das im Zusammenhang mit aquatischen Systemen, insbesondere im Gewässermanagement, praktisch ignoriert wurde (Jackson et al. 2001). Es wird nach wie vor eine Informationsgrundlage über den Grad des Fischaustauschs innerhalb und zwischen Seen und Fließgewässern benötigt, um die Mechanismen, die für den Erhalt von Fischartengemeinschaften relevant sind, besser zu verstehen (Jackson et al. 2001).

- Olden et al. (2001) zeigten in einer Studie an amerikanischen Quellseen (*drainage lakes*), dass die strukturierenden Faktoren der Fischgemeinschaft, also der Artenzusammensetzung in den einzelnen Seen, die Seenmorphologie sowie die räumliche Anordnung und der Grad der Verbundenheit (=Isolationsgrad) mit anderen Seen innerhalb des Systems waren. Als Maß für die Isolation war nicht die Distanz in direkter Linie entscheidend, sondern die Länge der verbindenden Wasserwege (“as the fish swims”), die Passierbarkeit und die artspezifischen Unterschiede in bezug auf ihre Fähigkeit, stromaufwärts Gewässer zu erreichen und zu kolonisieren.

(In Olden et al. (2001) werden weitere Arbeiten über amerikanische Gewässer zu diesem Thema genannt, die hier nicht ausgewertet wurden.)

- Der Artenreichtum von Seen war bei einer Studie an 16 Seen im Biosphärenreservat Schorfheide signifikant korreliert mit der Seenfläche (Eckmann 1995). Drei der untersuchten Seen hatten permanente Verbindungen mit Kanälen oder Abflüssen, deren Einfluss auf die Diversität offensichtlich geringfügig war. Eine Begründung sieht der Autor in der guten Verbindung von Seen insgesamt nach der letzten Eiszeit durch das abfließende Wasser. Unter den heutigen Bedingungen mit höherer Isolation ist die Kolonisationsrate vermutlich niedrig und „durchreisende“ (*transient*) Arten sind unbedeutend, weil die Seen bereits nach der letzten Eiszeit von allen Fischarten erreicht und besiedelt werden konnten (Eckmann 1995).

Eckmann (1995) hat im Gegensatz zu Olden et al. (2001) nicht gezielt den Isolationsgrad der Seen mit einbezogen und mit multivariater Statistik überprüft.

Dass Seen die Artenzusammensetzung in angrenzenden Fließgewässern beeinflussen können, zeigt eine Studie aus Schweden.

- Degerman und Sers (1994) stellten fest, dass die Fischarten Hecht, Barsch, Quappe und Plötze signifikant häufiger in der Nähe (< 5 km) stromauf und stromab von schwedischen Seen als weiter entfernt vorkamen. Dementsprechend sank das Vorkommen der typischen Fließgewässerarten Forelle (*Salmo trutta* L.), Äsche (*Thymallus thymallus* (L.)), Elritze (*Phoxinus phoxinus* (L.)) und Groppe (*Cottus* spp.) in den Flüssen in der Nähe von Seen. Die Umstände machen es wahrscheinlich, dass die Fließgewässerarten von den Fischarten aus den Seen negativ beeinflusst werden und die Seen somit als Kolonisierungsquelle für starke Räuber und Konkurrenten der Fließgewässerarten fungieren.

In den Unterläufen großer Flüsse sind Auen, angebundene Gewässer, Baggerseen etc. wichtige Laichhabitate für viele Fischarten, die somit als Nachwuchsquelle gelten können, aus der sich der Fischbestand des Flusses oder zumindest ein Teil rekrutiert (Grift et al. 2001). Die Verteilung von 0+ Fischen in geeignete Aufwuchshabitate durch Verdriften mit der Strömung in Flüssen hat sicher einen Einfluss auf die stromab gelegene Fischgemeinschaft, sie gilt aber als Teil eines ontogenetisch bedingten Wanderzyklus (Legkiy & Popova 1984; Linfield 1985; Pavlov 1994).

Es gibt nur wenige fundierte Studien, die source-sink Beziehungen in Fischpopulationen beweisen konnten.

- Biberteiche in einem Oberlauf des Mississippi fungierten als Quellen (*sources*), aus denen sich die dort "produzierten" Fische über die angrenzenden Flussabschnitte verteilten (Schlosser 1995). Die Abschnitte zwischen den Teichen verhielten sich als Senken (*sinks*), in denen die Reproduktion selbst nicht ausreichte um die dortige Population auf Dauer zu erhalten. Wie viele und welche Arten aus dem Teich auswanderten, wurde von abiotischen Faktoren wie Abflussrate und Teichtiefe beeinflusst. Die Fische wanderten wahrscheinlich aus, um neue Teiche zu besiedeln. Die meisten Fischwanderungen traten über eine sehr kurze Zeitperiode auf, was darauf hinwies, dass Life-history und Entwicklungsprozesse den Zeitpunkt der Ausbreitung (*dispersal*) entscheidend beeinflussten.

Zu der komplexen Frage, ob Fischgemeinschaften die Kennzeichen von Metapopulationen aufweisen, konnte keine auswertbare Literatur gefunden werden. Über Metapopulationen bei Süßwasserfischen bzw. in aquatischen Systemen gibt es einige Arbeiten aus der theoretischen Ökologie. Es wird auf die Originalliteratur verwiesen.

Seit längerem wird die Bedeutung des Isolationsgrades von Gewässerbereichen für die Wiederbesiedlung nach einem Fischsterben untersucht. Studien über natürliche und anthropogene Störungen inklusive experimentell entvölkerter Fließgewässerabschnitte zeigten, dass die Erholung des gestörten Gewässergebiets sowohl durch die direkte Behinderung der Zuwanderung, z.B. große Distanzen und Barrieren (Detenbeck et al. 1992), als auch durch einen höheren Isolationsgrad des Fließgewässerabschnitts (Sheldon & Meffe 1995; Ensign et al. 1997; Lonzarich et al. 1998) verzögert wurde. Diese Studien wurden alle in nordamerikanischen Fließgewässern in den "pool" (tiefere Stellen) und "riffle" (flache, schneller fließende Abschnitte) Systemen in überwiegend kleinräumigen Untersuchungsgebieten von einigen hundert Metern oder wenigen Kilometern durchgeführt.

Eine vergleichbare Situation in Standgewässern entsteht möglicherweise im Zuge drastischer Fischbestandsreduktionen. Die Einwanderung von Bleien und Plötzen wegen mangelnder oder fehlender „Absicherung“ des Gewässers bei einer Biomanipulation mit massiver Cyprinidenreduktion wurde mehrfach beobachtet und kann sich auf den Erfolg der Biomanipulation negativ auswirken (Van Donk et al. 1990; Van der Vlugt et al. 1992; Perrow et

al. 1997). Die Isolation des Gewässers gegen einwandernde Weißfische wurde als ein Kriterium für eine erfolgreiche Biomanipulation in niederländischen Seen etabliert (Meijer et al. 1999). Leider sind diese Beispiele für die Einwanderung nach einer massiven Bestandsabnahme kaum dokumentiert und werden in den genannten Artikeln nur kurz in der Diskussion erwähnt. Die unmittelbaren Nachbargewässer, aus denen die Tiere offenbar stammten, waren anscheinend ebenfalls eutrophierte, dicht besiedelte Seen.

Bei einer massiven Bestandsreduktion von Plötzen im Enonselkä-Becken (26 km²) des finnischen Sees Vesijärvi (110 km², mittlere Tiefe 6,0 m) wurde kein Hinweis auf eine Zuwanderung von Plötzen aus anderen Seeteilen gefunden (Horppila & Peltonen 1994). Das Becken war der am stärksten eutrophierte Bereich des Sees. Der vierjährige Biomanipulationsversuch mit massiver Cyprinidenreduktion und Raubfischbesatz im Enonselkä-Becken endete erfolgreich (Kairesalo et al. 1999).

Bauch (1951) beobachtete nach einem massiven Fischsterben durch Sprengungen im Sakrower See eine Einwanderung von Plötzen aus der benachbarten Havel, die er anhand des Schuppenbildes identifizieren konnte. Anfangs machten die Havelplötzen bis zu 38% in den Plötzenfängen des Sakrower Sees aus, aber nach etwas über einem Jahr konnten keine Havelplötzen mehr in den Fängen gefunden werden. Bei einer Wachstumsuntersuchung wenige Jahre vor den Sprengungen waren keine Tiere aus der Havel festgestellt worden.

Es muss dahingestellt bleiben, ob die Einwanderung beispielsweise von der Bestandsdichte oder Bestandsstruktur in den benachbarten Gewässern abhängt. Ein anderer interessanter Aspekt ist, welcher Populationsteil eingewandert ist. Es bleibt zu klären, ob es Tiere aus der sogenannten mobilen Komponente (siehe unten) oder ob es Tiere waren, die eine Wanderung, beispielsweise Laichwanderung in dem entvölkerten See abgebrochen haben und nicht in ihr altes Fresshabitat zurückgekehrt sind. Andere denkbare Möglichkeiten sind die zufällige Einwanderung oder die Anlockung der Tiere.

Der Erhalt und die Schaffung von Verbindungen zwischen Seen und die ökologische Durchlässigkeit von Fließgewässern sind ein wichtiges Naturschutzziel, denn sie ermöglichen vielen Tierarten (nicht nur Fischen) den Zugang zu speziellen Habitaten, eine rasche Wiederbesiedlung nach lokalen Aussterbeereignissen und den Genfluss zwischen Populationen. Die Anbindung eines Gewässers kann aber auch Nachteile haben, so können sich Neueinwanderer rascher verbreiten. Lokale Fischgemeinschaften, die nur durch ein gewisses Maß an Isolation entstehen, können durch Einwanderung von Räubern, Krankheiten oder anderen Fischarten zerstört werden. Besatz kann einzigartige Fischgemeinschaften stören und damit die Diversität an Fischgemeinschaften reduzieren (Radomski & Goeman 1995).

Dass verbundene Gewässer als Verbreitungswege von Neozoen genutzt werden, zeigt das Beispiel des Zanders, der ursprünglich westlich der Elbe nicht vorkam. Nach erfolgreicher Einführung des Zanders in einige Seen und Flüsse in Frankreich, Dänemark und England Anfang bis Mitte des 20. Jahrhunderts breitete sich der Zander innerhalb der Gewässersysteme von selbst aus (Wurtz-Arlet 1961; Linfield & Rickards 1979; Dahl 1982; Fickling & Lee 1985).

Es fehlen Untersuchungen, die die Ein- und Auswanderung bei Arten in europäischen Binnengewässern, insbesondere aber unter Bedingungen, wie sie in Deutschland vorzufinden sind, erfassen, quantifizieren und ihren Einfluss auf die Populationsdynamik klären. Über welche Distanzen der Austausch unter Umständen möglich ist, zeigt ein Markierungsexperiment an Zandern. Ein Zander aus dem Oderhaff wurde in der Peene bei Demmin wiedergefangen, ein anderer im Mamrysee in der masurischen Seenplatte in Ostpolen (Winkler & Thieme 1978). Viele Markierungsexperimente in Binnengewässern sind und waren nicht darauf ausgelegt, Rückmeldungen von abgewanderten Fischen über die unmittelbare Umgebung hinaus zu erhalten. Die Marken waren vermutlich oft nicht ausreichend gekennzeichnet und die Fischerei nicht informiert, um auch aus größerer Entfernung Rückmeldungen erhalten zu können.

2.4 Populationsabgrenzung

Das Auftreten von getrennten Populationen innerhalb eines Sees oder in durchgängigen Gewässersystemen ist insofern von Interesse, als dass es Mechanismen geben muss, die trotz scheinbar offener Gewässer unter bestimmten Umständen kaum Austausch zwischen Fischpopulationen zulassen. Eine Population wird in diesem Zusammenhang als eine Gruppe von Tieren definiert, die einen gemeinsamen Genpool bilden, d.h. zwischen denen ein theoretisch uneingeschränkter Genfluss herrscht. Mit Hilfe genetischer oder meristischer Merkmale lässt sich unter geeigneten Bedingungen der Grad der Populationstrennung abschätzen. Die Mechanismen und die Entstehung werden in den genannten Literaturziten jedoch nicht direkt untersucht.

2.4.1 Populationstrennung auf Grund meristischer Merkmale:

Anfang des 20. Jahrhunderts, als die Wachstumsbestimmung mit Schuppen kaum bekannt war, wurden unterschiedlich wüchsige Individuen einer Art häufig als verschiedene „Rassen“ angesprochen. Damals unterschied man Palm- und Spitzplötz sowie zwei bis drei verschiedene Barschrassen (ein lebhaft gefärbter Typ, der in Tiefen bis zu 5 m lebte und Benthos fraß und ein blasser Typ, der in der pelagischen Zone in Tiefen bis zu 10 m auftrat). Schiemenz (1930) unterscheidet drei Formen in norddeutschen See: Krautbarsch, der als Friedfisch auf der Halde und der Schaar lebt, sowie Tiefen- und Jagdbarsch als Raubfische der Halde und der Schaar. Diese Varianten unterschieden sich in Körperform, Färbung und Fressverhalten. Während heute klar ist, dass das Wachstum weniger eine Frage der „Rasse“ als eine Frage der Nahrungsverfügbarkeit ist, so existieren immer noch einige glaubwürdige Hinweise auf verschiedene (Sub-) Populationen oder (Öko-)Typen einer Art innerhalb eines Gewässers.

Besonders intensiv wurde sich anscheinend mit dieser Frage beim Flussbarsch auseinandergesetzt.

In der Literatur gibt es etliche Berichte von schnell- und langsamwüchsigen Gruppen von Barschen in einem Wasserkörper. Die Mechanismen hinter dieser Aufspaltung sind nicht mit letzter Sicherheit geklärt, aber implizieren genetische oder Verhaltensunterschiede (eventuell mit genetischer Basis) innerhalb dieser Populationen (Spangler et al. 1977). Diese Unterschiede treten im Wanderverhalten, der Laichstelle und -zeit hervor (Chikova 1973) sowie in der Nahrungspräferenz und im Fressverhalten (Il'ina 1973 aus Spangler et al. 1977). Spangler et al. (1977) fanden keinen definitiven Beweis in der Literatur, dass die erkennbaren Eigenschaften von Subpopulationen vererbbar waren.

- Chikova (1973) berichtet von unterschiedlichen morphologischen Kennzeichen zwischen den Subpopulationen, die in unterschiedlichen Regionen des Kuybyshev Reservoirs laichen. In dem russischen Kuybyshev Stausee wurden fünf lokale (Sub-) Populationen von Barschen gefunden. Diese Populationen unterschieden sich in der Größen- und Alterszusammensetzung, der Wachstumsrate, Kondition, Fekundität, dem relativen Gewicht der inneren Organe und einigen morphologischen Merkmalen. Die Autorin ist der Meinung, dass diese lokalen Populationen durch ökologische Isolation als Reaktion einer Art mit hoher Plastizität auf die verschiedenen Umweltbedingungen in den verschiedenen Gebieten inner- und unterhalb des Stausees entstanden sind (Chikova 1973).
- Dagegen zeigte Il'ina (1973 aus Spangler et al. 1977), dass sich bei einer Population in einem Versuchsteich die Nachkommenschaft aus einem Elternpaar innerhalb weniger Wochen nach der ersten Nahrungsaufnahme in drei ökologische Gruppen (Planktophage, Benthophage und Kannibalen) auftrennte.
- Die individuelle Markierung von Barschen in einem See (0,3 ha, 1,5 m tief) ergab die Existenz von zwei Gruppen innerhalb einer Population, die sich im Individualwachstum, in der Fangbarkeit, dem Geschlechterverhältnis, der Überlebensrate, einigen Verhaltensaspekten und auch in der Ernährung unterschieden, d.h. es handelt sich um die gleichzeitige Besetzung zweier ökologischer Nischen durch zwei Fraktionen einer Population (Boujard 1987).

Nicht nur beim Barsch wurden unterschiedliche Typen oder sogar Populationen innerhalb eines Gewässers gefunden. Außer den folgenden Beispielen sind in der Literatur sicher weitere zu finden.

- Müller (1952) untersuchte das Fischwachstum im Scharmützel- und Storkower See. Die Plötzen, Bleie und Barsche im Süden des Scharmützelsees hatten ein ähnliches Wachstum wie im Storkower See, wohingegen die Fische im Nordteil des Scharmützelsees schlechter wuchsen. Dies deckte sich mit den Aussagen der Fischer, die angaben, in der Südhälfte "bessere Fische" zu fangen. Müller (1952) zitiert Järnefelt (1930), der ebenfalls von zwei "Bleisorten" in einem See berichtete. Die Methoden von Müller reichten nicht aus, um die Ursachen dieser Unterschiede zu klären.
- Mehrere Populationen innerhalb eines Sees wurden bei der Plötze über Unterschiede in der Anzahl von seismosensorischen Poren nachgewiesen (Kasyanov & Izyumov 1990).
- Nicolas et al. (1994) fanden zwei getrennte Döbelpopulationen in wenigen Kilometern Entfernung in der unteren Rhone. In beiden Populationen kamen ca. 20-30% der jeweiligen Population, der sogenannte mobile Teil, aus einem anderen Gebiet. Über den Grad der Populationstrennung ließ sich nur spekulieren: Eine Möglichkeit ist, dass der mobile Teil überwiegend aus wenigen „atypischen“ Tieren besteht, der sich schnell an eine andere Umwelt gewöhnt. In diesem Fall sind die beiden sesshaften Populationsteile auch reproduktiv getrennt, wenn sich die Laichzeiten nicht überschneiden. Oder die Fische sind Teil einer sesshaften Population, die ihre Heimatpopulation verlassen haben, als sie am Rande ihres Home ranges auf eine benachbarte Population trafen. Damit bestünde ein konstanter Austausch zwischen den Populationen, auch wenn sich die Laichzeiten nicht überschneiden.
- Zander treten in vielen mehr oder weniger getrennten Laichpopulationen entlang der Ostseeküste auf, aber Fress- und Winterwanderungen können die Populationen zum Überlappen bringen (Lehtonen et al. 1996).

2.4.2 Populationstrennung aufgrund genetischer Merkmale

Eine relativ weit entwickelte Methode, den Grad der Trennung zwischen Populationen oder Subpopulationen abzuschätzen, sind genetische Markersysteme. Das Prinzip, die Grenzen und die Methodik können im Rahmen dieser Literaturstudie nicht wiedergegeben werden. Einen ersten Überblick über die Anwendungsmöglichkeiten der Populationsgenetik in der Fischökologie geben Lucas und Baras (2000). Für weitere Informationen muss auf die einschlägigen Lehrbücher und Veröffentlichungen verwiesen werden. In den meisten Studien wurde getestet, ob sich die Habitatstruktur, anthropogene Habitatdegradation oder -zerschneidung auf die genetische Variabilität auswirkt und welche Unterschiede zwischen meist weit getrennten Populationen bestehen. Faktoren, die das beobachtete Fehlen von genetischen Effekten durch die Habitatmodifikation erklären können: die Umweltveränderungen sind noch zu neu, die Wanderungshindernisse könnten bei Hochwasser noch passierbar sein oder die effektive Populationsgröße ist „zu hoch“ (Baranyi et al. 1997).

Die Plötze wurde besonders häufig untersucht:

- In der Donau und weiteren österreichischen Gewässern wurde eine hohe genetische Variabilität festgestellt, aber die genetische Variation war bei allen Proben ähnlich, so dass es keinen Hinweis auf eine reduzierte genetische Variabilität bei den Proben aus den isolierten Seitengewässern gab (Baranyi et al. 1997).
- In der Rhone wurden zwischen Plötzenpopulationen (und auch zwischen Döbeln) oberhalb und unterhalb eines 45 Jahre alten Damms signifikante Unterschiede gefunden (Laroche et al. 1999).

- Innerhalb eines See gab es bei Plötzen von vier verschiedenen Stellen (signifikante ?) Unterschiede in der Morphologie und im Parasitenbefall, und es konnten mit Alloenzymen zwei Bestände unterschieden werden (Evlanov 1986 aus Baranyi et al. 1997).
- Bouvet et al. (1991) beobachteten, dass sich die Allelfrequenzen in einem Seitenarm der Rhone bei verschiedenen Probenahmetermen in der Plötzenlaichzeit änderten und dass die genetischen Unterschiede innerhalb der Probenahmestellen des Seitenarmes überraschend groß waren. Sie führten dies auf die sukzessive Einwanderung verschiedener Plötzengruppen aus der Rhone zurück, die die Seitenarme zum Laichen aufsuchten. Aus ihren Ergebnissen schlussfolgerten sie, dass die Seitenarme als eine Art genetisches Reservoir für den Fluss zu sehen sind und dass die Plötzen in der Rhone unmittelbar unterhalb des Genfer Sees von dessen genetischer Zusammensetzung beeinflusst sind.
- Wolter (1999) verglich die innerartliche genetische Variabilität im Oder- und Spreeeinzugsgebiet von Plötze, Güster, Blei und Rotfeder mit Alloenzymen. Alle Arten zeigten eine hohe genetische Variabilität innerhalb der Subpopulationen. Die genetischen Unterschiede zwischen den Subpopulationen auch zwischen den beiden Einzugsgebieten waren gering.

Auch am wesentlich weniger variablen Barsch wurden einige Studien durchgeführt.

- In der nördlichen Ostseeregion gibt es drei Formen des Laichverhaltens bei Barschen: anadrome Barsche, die im Frühjahr ins Süßwasser wandern, Barsche, die in der Ostsee leben und laichen und Barsche, die dauerhaft im Süßwasser leben. Bei genetischen Vergleichen zwischen diesen drei Gruppen im Hinblick auf die genetische Isolation zeigte sich ein hohes Maß an genetischer Differenzierung zwischen diesen drei Reproduktionsformen. Das höchste Maß an genetischer Auftrennung bestand zwischen der Barschpopulation in einem isolierten See, der erst seit höchstens 100 Jahren durch Landhebung vom Fluss und von der Ostsee getrennt ist, und den anderen Populationen. Eine der untersuchten anadromen Barschpopulationen laichte sogar im aus diesem See abführenden Fluss (Nesbø et al. 1998).
- Barsche aus dem nördlichen Teil des englischen Sees Windermere waren nicht genetisch von denen aus dem südlichen Teil differenziert, wie eine Alloenzymanalyse zeigte (Bodaly et al. 1989). Mehrere Markierungsexperimente hatten zuvor ergeben, dass Barsche nur selten zwischen den beiden Seebecken wechseln.

Evlanov, I.A. (1986): Study of the interpopulational structure of the roach *Rutilus rutilus* in lake Vishtynetskoe, Russian SFSR. *Voprosy Ikhtiol.* 26: 398-401

Il'ina, L.K. (1973): The behavior of perch (*Perca fluviatilis* L.) underyearlings of different ecological groups in the progeny of a single pair of spawners. *Vopr. Ikhtiol.* 13: 350-361.

Järnefelt, H. (1930): Zur Limnologie einiger Gewässer Finnlands. *Ann. Soc. zool. -bot. Fenn.* Tom. 10 (2).

2.5 Home range (Wohnbereich)

Das im folgenden Abschnitt besprochene Konzept hat primär wenig mit den eigentlichen Wanderungen zu tun. Es macht aber eine Aussage darüber, wie ortsgebunden die Tiere in ihrem Fresshabitat sind. Gerking (1959) definierte "home range" als Fläche, innerhalb der sich ein Fisch normalerweise bewegt ("area over which an animal normally travels"), d.h. der Fisch beschränkt seine Aktivitäten auf ein klar umgrenztes Gebiet. Im Deutschen wird *home range* in der Regel mit Aktionsradius oder Wohnbereich übersetzt (Schwevers 1998). In dieser Arbeit wird Home range mit Wohnbereich übersetzt.

Wenn die Bedingungen stabil und nahezu optimal für Überleben, Wachstum und Fortpflanzung sind, sollten die Fische in der näheren Umgebung bleiben. Die Etablierung und die Nutzung von begrenzten Home ranges sind eine Schlüsselkomponente bei der Ausbeutung von Ressourcen unter günstigen Bedingungen. ("Establishment and use of a restricted home range is a key component of such strategy of resource utilization under favorable conditions") (Gerking 1959). Die Akzeptanz eines Wohnbereichs optimiert die Suche nach Futter und Schutz: minimale

Bewegungen, um ein maximales Ergebnis zu erzielen (*“The acceptance of a home range optimises the search for food and shelter: minimum movement to get a maximum response”* (Schoener 1971 aus Bruylants et al. 1986)). Der Wohnbereich wird von vielen Autoren auf ein Gebiet bezogen, aus dem ein Fisch seine Nahrung erhält.

Gerking (1959) legte mit seinem einflussreichen Review *“The restricted movements of fish populations”* den Grundstein für die Theorie, dass ortsgebundenes, sesshaftes Verhalten außerhalb der Laichzeit ein weiterverbreitetes und reguläres Verhalten von Süßwasserfischarten der gemäßigten Klimazone ist. Das Home-range Konzept geht davon aus, dass die Fische einen wesentlichen Anteil ihrer Lebenszeit in einem eng begrenzten Home range oder einem Territorium verbringen und somit als sesshaft oder stationär einzustufen sind. Eine Definition von *“restricted movement”* und eine Abgrenzung zu mobil sind nicht zweckmäßig.

“Restricted” (begrenzt) ist relativ zu sehen, so dass es keine objektive Antwort auf die Frage geben kann, welche räumliche Ausdehnung *“begrenzt”* maximal umfasst (Gowan et al. 1994). Im Gegensatz zu einem Territorium wird der Wohnbereich vom Tier nicht gegen eindringende Artgenossen verteidigt. Territorialität tritt bei europäischen Süßwasserfischarten außerhalb der Laichzeit nur selten auf. Im Gegensatz zur landläufigen Meinung bilden Hechte kein Territorium aus. Die Ausbildung kleiner Territorien während der Laichzeit wurde bei männlichen Bleien auf den Laichplätzen in Seen beobachtet (Fabricius 1951). Solitäres Verhalten ist keine Voraussetzung für die Ausbildung von Wohnbereichen. Bei schwarmbildenden Arten wie Plötze und Blei wurden in Fließgewässern Wohnbereiche festgestellt. Neben den Vorteilen bei der Ausbeutung von lokalisierbaren und vorhersagbaren Ressourcen kann ein Wohnbereich oder Territorium noch weitere ökologische Vorteile haben. Die Fische können ihr Gebiet bis ins Detail kennen lernen und mit der erworbenen Ortskenntnis z.B. besser auf Fressfeinde reagieren (Wootton 1998). Das Verlassen des Wohnbereichs wird als spezialisiertes Verhalten gesehen, das die „normale“, sesshafte Lebensweise nur unterbricht.

Funk (1955, aus Gowan et al. 1994) unterteilte Flussfischpopulationen in zwei Komponenten, eine stationäre und eine mobile. Spätere Autoren folgten dieser Unterteilung und gingen damit automatisch und oft unkritisch davon aus, dass die von ihnen untersuchten Fische einer Population auf jeden Fall in eine der beiden Kategorien passen (Gowan et al. 1994). Es wird angenommen, dass die Individuen der mobilen Komponente keine Wohnbereiche ausbilden oder akzeptieren können. Sie sind quasi „leer ausgegangen“. Dem mobilen Teil kommt die Funktion eines „Entdeckerelements“ zu (Lucas & Baras 2001). Bei schwarmbildenden Arten ohne Territorium oder sozialer Hierarchie kann der Kontakt von Schwärmen an den Grenzen ihres Wohnbereichs dazu führen, dass einige Tiere den Schwarm wechseln und so zum mobilen Teil werden (Stott 1967).

Ein hoher Anteil der mobilen Komponente an der Gesamtpopulation ist für diejenigen Tiere vorteilhaft, die in einer instabiler Umwelt leben und z.B. entvölkerte Gebiete schnell wiederbesiedeln wollen (Paul 1952 aus Stott 1967).

Für den Nachweis stationärer und mobiler Komponenten und der Berechnung der Wohnbereichsgröße wurden die unterschiedlichsten Methoden angewendet. Es ist nicht auszuschließen, dass zumindestens ein Teil der unterschiedlichen Ergebnisse der einzelnen Arbeiten auf die Methode zurückzuführen ist. Untersuchungen zur Fischmobilität in Seen wurden bereits seit Beginn der 70er Jahre mit Telemetrie durchgeführt. Um den Wohnbereich bei telemetrischen Daten auszumessen, kann ein Polygon durch die Lokalisationspunkte des Fisches gelegt werden, oder es kann mit einem Raster gearbeitet werden.

In Fließgewässern wurden der Wohnbereich und der Anteil der stationären Komponente meist mit Fang-Wiederfangexperimenten berechnet. Dabei wird das Gewässer in mehrere möglichst gleich große, aneinander angrenzende Abschnitte unterteilt. In jedem Abschnitt werden Fische gefangen, abschnittsspezifisch markiert und in ihren Herkunftsabschnitt zurückgesetzt. Abwanderung wird als Entfernung zwischen dem Mittelpunkt des Herkunftsabschnitts und

demjenigen Abschnitt gemessen, in dem der Fisch wiedergefangen wurde. Gebiete außerhalb des Untersuchungsgebiets werden in der Regel nicht auf markierte Fische überprüft.

Die Daten, die man der Berechnung des Wohnbereichs zu Grunde legt, sollten einen definierten Zeitrahmen haben, weil die Fische innerhalb einer Jahreszeit einen Wohnbereich haben können, den sie zu einer anderen Jahreszeit wechseln, oder sie können vollständig wandernd (*migratory*) werden (Winter 1977). Das Problem der Fang-Wiederfangmethode ist, dass sie tägliche Wanderungen unberücksichtigt lässt, weil die meisten Wiederfangversuche am Tage gemacht werden.

Stationäre und mobile Komponente werden entweder durch Festlegung einer maximalen Entfernung oder nach einem Verfahren von Harris (1967 aus Stott 1967) getrennt. Dieses Verfahren trennt zwei Normalverteilungen, die den Anteil der Wiederfänge in Entfernung vom Aussetzungspunkt für die jeweilige Komponente umfassen.

Die Trennung einer mobilen und einer stationären Komponente gelang auch mit künstlichen Radionukleotiden aus dem Kühlwasser eines Kernkraftwerks in der Unteren Rhone (Nicolas et al. 1994). Damit ist es möglich, auch in sehr großen Flüssen, die Markierungsexperimenten wenig zugänglich sind, Untersuchungen über die Fischmobilität durchzuführen.

Die Größe von Wohnbereichen ist sehr verschieden und kann innerhalb einer Art stark variieren. Zwischen der Fläche des Wohnbereichs (*home range*) und der Körperlänge oder dem -gewicht lässt sich eine artunabhängige allometrische Beziehung herstellen (Minns 1995):

$$\text{Home range} = A \times (\text{Körpergröße})^B$$

B: Gewichtsexponent

Je größer bzw. schwerer der Fisch ist, desto größer wird sein Wohnbereich. Minns (1995) vermutet, dass der steigende Nahrungsbedarf die Ursache ist. Die Ergebnisse von Minns stützen sich nur auf Veröffentlichungen über nordamerikanische Arten. In Arbeiten über europäische Arten wurde Minns Theorie einer allometrischen Beziehung zwischen Wohnbereich und Körpergröße nur selten aufgegriffen:

- Keine Korrelation zwischen Körpergröße und Wohnbereich (*home range*) fanden Jepsen et al. 2001 bei Hechten ab 50 cm Länge.
- Die innerhalb eines Jahres im Unterlauf eines Flusses geschwommene Strecke war bei adulten Zandern nicht mit der Körperlänge korreliert (Fickling & Lee 1985; Koed et al. 2000). Das Untersuchungsgebiet wurde bei dieser telemetrischen Studie nicht verlassen.
- Im schwedischen See Hjälmaren (450 km²) war die Distanz zwischen Fang- und Wiederfangort bei Zandern unter 30 cm Körperlänge im Vergleich zu Zandern zwischen 35-39 cm geringer (signifikanter Unterschied) (Nyberg et al. 1996).

Anhand der Daten aus Publikationen über amerikanische Süßwasserfischarten konnte auch gezeigt werden, dass Wohnbereiche in Seen 19-23fach größer als in Flüssen sind, was Unterschiede in der Abundanz und Produktivität der Fischgemeinschaften widerspiegelt (Minns 1995). In Seen müssen die Fische die Fressgebiete aufsuchen, in Flüssen hingegen können sie möglicherweise warten, bis die überwiegend allochthone Nahrung an ihnen vorbei treibt.

Beispiele dafür aus Minns Arbeit sind: Muskellunge (*Esox masquinongy*): See 70 686 m², Fluss 8001 m², Schwarzbarsch (*Micropterus dolomieu*): See 2000 m² - 7316 m², Fluss: 1963 m². Die Unterschiede im Wohnbereich können nach Angaben des Autors nicht methodisch bedingt sein, obwohl die Untersuchungen in Seen überwiegend mit Telemetrie und die in Flüssen mit Fang-Wiederfangexperimenten gemacht wurden (Minns 1995).

Jepsen et al. (2001) verglichen das Verhalten von Hechten über 50 cm Körperlänge in zwei weitgehend abgeschlossenen Seen mit Telemetrie. Die Hechte des mesotrophen Sees hatten größere Wohnbereiche als die des eutrophen Stausees. Es bestanden keine Unterschiede zwischen den durchschnittlichen Ortswechseln (movements), aber die Hechte im Stausee

verhielten sich stationärer als im See. Während die Hechte im See keine Wohnbereiche über längere Perioden besetzten, sondern den gesamten See nutzten, zeigten sich bei den Stauseehechten drei Typen: einige blieben in einem begrenzten Gebiet, andere wechselten zwischen zwei bis drei bevorzugten Gebieten und eine dritte Gruppe nutzte größere Gebiete. Die Autoren der Hechtstudie erwarteten, dass eine niedrigere Beutedichte die Hechte eher zur „Sitzen und Warten“-Strategie veranlasst und sie deshalb im mesotrophen See kleinere Wohnbereiche haben sollten. Diese Erwartung wurde durch ihre Ergebnisse nicht bestätigt, weshalb die Autoren zu dem Schluss kommen, dass die Wohnbereichsgröße eher nicht die Nahrungssuchestrategie der Hechte widerspiegelt.

Obwohl Jepsen et al. (2001) keinen Bezug zum Fressverhalten herstellen konnten, deckt sich ihr Ergebnis hier im Grunde mit der Theorie von Minns (1995), dass ein niedrigeres Futterangebot einen größeren Wohnbereich erfordert.

Untersuchungen, die sich mit dem Grad der Überlappung von Wohnbereichen bei Nicht-Salmoniden befassen, wurden nicht gefunden. Ein Abgleich der theoretischen Territoriengröße pro Fisch mit der durchschnittlichen Fischdichte bei Salmoniden ergab, dass sich die Wohnbereiche stark überlappen sollten. (Minns 1995).

Funk, J.L. (1955): Movement of stream fishes in Missouri. Trans. Am. Fish. Soc. 85: 39-57

Harris, D. (1967): A method of separating two superimposed normal distributions using arithmetic probability paper. J. Anim. Ecol. ?. (Im Literaturverzeichnis von Stott (1967) noch als „in press“ verzeichnet.)

Paul, R.M. (1952): Water pollution: a factor modifying fish populations in Pacific coast streams. Scient. Mon. N.Y. 74: 14-17.

2.5.1 Beispiele für den Wohnbereich einiger europäischer Arten

Im Folgenden sollen einige Arbeiten besprochen werden, in denen Gerking's Home-range Konzept auf europäische Arten übertragen wurde. Die Veröffentlichungen werden oft zitiert und waren Vorbild und Ansatzpunkt für viele weitere Arbeiten.

- Stott (1967) unterteilte einen 1,95 km langen Abschnitt der unbegradigten, mäandrierenden Mole (max. Tiefe 0,3-2 m, Breite 4,6-9,1 m), England, in 21 Unterabschnitte. Mit Elektrofischerei wurden in jedem Abschnitt Plötzen über 9 cm gefangen, abschnittsspezifisch markiert und wieder in den ursprünglichen Abschnitt zurückgesetzt. Jeder Abschnitt wurde im Sommer und im darauffolgenden Frühjahr 12mal befischt, wobei weitere Tiere markiert und alte kontrolliert wurden. Von 4047 markierten Plötzen wurden 525 wiedergefangen. Für die Auswertung wurden die Abstände zwischen allen Abschnitten berechnet, die Wiederfänge in Distanzen umgerechnet (Markierungsabschnitt zu Wiederfangabschnitt) und die Werte wegen der unterschiedlichen Wahrscheinlichkeit, wiedergefangen zu werden, korrigiert. Die Plötzenwiederfänge wurden in eine statische Populationskomponente von 61 und 70% (Sommer / Frühjahr) und eine mobile Komponente von 39 bzw. 30 % unterteilt. Die geringen Wanderungen im Frühjahr während der Laichzeit erklärt Stott mit dem guten Laichplatzangebot.

Die Veröffentlichung beinhaltet außerdem eine ähnliche Studie am Gründling und Laborexperimente mit Gründlingen zum Thema Home range. Für Stott ist nicht klar, wie sich der mobile Teil erklärt. Die Dichte oder ein „sozialer Status“ schienen hierbei jedoch keine Rolle zu spielen. Stott berechnete keine Wohnbereichsgröße, aber die Plötzen der statischen Komponente wurden im Mittel zwischen 30 und 40 m stromauf des Aussetzungsortes wiedergefangen. Das Experiment wurde im Zeitraum Juli bis September 1960 und März bis Mai 1961 durchgeführt und berücksichtigt nicht die kalte Jahreszeit.

- Williams (1965) wählte einen 4,2 km langen Abschnitt der Themse (40-80 m breit, 3-5 m tief). An sieben Stellen wurden Plötzen, Ukelei, Hasel und Barsch über 10 cm ab Juni über sieben Wochen gefangen und stellenspezifisch markiert. Die Ukelei verstreuten sich stärker

als die vergleichsweise sesshaften Plötzen. 154 Ukelei wurden wiedergefangen, davon waren 57% innerhalb von 225 m von der Markierungsstelle geblieben. Von den Plötzen wurden 754 wiedergefangen. 83% der Plötzen wurden innerhalb von 75 m von der Fangstelle wiedergefangen. Diesen Teil bezeichnet Williams als statische Komponente. Die restlichen 17% wurden in einer Entfernung zwischen 200 m und 3000 m von ihrer Markierungsstelle wiedergefangen. Es gab keinen Zusammenhang zwischen Entfernung und Anzahl der Wiedergefangenen. Die 75 m werden von Williams als Home range bezeichnet. Nur 9 von 269 Wiederfängen beim Barsch wurden nicht an der ursprünglichen Markierungsstelle getätigt. Williams nimmt lediglich an, berechnet aber nicht, dass Barsche einen ähnlichen Wohnbereich haben wie die ausführlicher besprochenen Plötzen.

- Mann (1980) analysierte die Wiederfangdaten von Hechten der Altersklassen 0+ bis über 5+ aus einem 2 km langen Flussabschnitt im Frome, Ostengland, mit der Methode von Stott (1967) und fand einen stationären Populationsanteil von 74%. Der Großteil der Tiere wurde innerhalb von 500 m vom Aussetzungsort wiedergefangen. Zwischen den Altersgruppen gab es keinen Unterschied im Anteil der statischen Komponente, auch wenn die Anzahl an wiedergefangenen 0+ Tieren sehr klein war.
- Wenn es darum geht, europäischen Arten, wie Hecht, Barsch, Plötze und Blei einen eng begrenzten Wohnbereich in Seen zu unterstellen, werden sehr häufig die Arbeiten der russischen Autoren Malinin und Poddubny aus den frühen Siebzigern zitiert. Beide haben telemetrische Studien überwiegend in Stauseen durchgeführt und fanden dort Wohnbereiche zwischen 50 bis wenigen 100 m. Diese Arbeiten sind als Übersetzungen in der „Translation Series des Fisheries Research Board of Canada“ erschienen und in Deutschland nicht erhältlich. Die Übersetzungen können bei kanadischen Instituten, die die Übersetzung vorgenommen haben, angefordert werden. Die russischen Originalartikel sind zum Teil in der Osteuropaabteilung der Staatsbibliothek Berlin erhältlich. In kanadischen Arbeiten über den Hecht wird allerdings die Methodik beider Autoren heftig kritisiert, weil beide Autoren die besenderten Hechte offenbar nur über einen Zeitraum von 50 bis 60 h verfolgten (Diana et al. 1977).

Malinin, L.K. (1970): Use of ultrasonic transmitter for the marking of bream and pike Report 1: reaction of fish to net webbing. *Transl. Ser. Fish. Res. Board Can.* Nr. 1818, 8 Seiten

Malinin, L.K. (1970): Home range and homing instinct of fish. *Transl. Ser. Fish. Res. Board Can.* Nr. 2050

Malinin, L.K. (1971): Behaviour of burbot. *Transl. Ser. Fish. Res. Board Can.* Nr. 2171

Malinin, L.K. (1971): Home range and actual path of fish in the river pool of the Rybinsk reservoir. *Transl. Ser. Fish. Res. Board Can.* Nr. 2282, 26 Seiten

Malinin, L.K. (1972): Use of ultrasonic transmitter for the marking of bream and pike 2. Behaviour of fish at the river estuaries. *Transl. Ser. Fish. Res. Board Can.* Nr. 2146, 7 Seiten

Poddubny, A.G., Malinin, L.K. & Gaiduk, V.V. (1970): Experiment in telemetric observations under ice of the behaviour of wintering fish. *Transl. Ser. Fish. Res. Board Can.* Nr. 1817, 9 Seiten

2.5.2 Kritik am Home-range Konzept

Eine richtungsweisende Kritik am Home-range Konzept, die die Sicht der Fischereibiologen auf das Fischverhalten besonders in Fließgewässern geprägt hat, veröffentlichten Gowan et al. (1994). Sie bezeichnen Gerkings Theorie als Paradigma (*„Which in our view could be considered a paradigm (sensu Kuhn 1970)“*) und prägten dafür den Terminus *„restricted movement paradigm“* kurz RMP. Kernpunkt der Kritik ist, dass Design und Analyse in den Fang-Wiederfangstudien einen potentiellen Bias gegen die Erkennung von Wanderungen haben, weil die Methoden nicht sensitiv für die Erkennung von Abwanderungen aus dem gesamten Untersuchungsgebiet sind (Gowan et al. 1994). Wenn die untersuchenden Biologen das RMP zu unkritisch übernehmen, werden mögliche Alternativen, die Fischwanderungen berücksichtigen, nicht getestet. Gowan et al. (1994) sind deshalb der Meinung, dass das Vorkommen und die Bedeutung von Wanderungen (*movements*) durch die Wahl der Methode meist unterschätzt wird. Die Kritik basiert zwar auf Arbeiten und Entwicklungen in der Salmonidenforschung, sie sollte

aber auch für Home-range Studien an anderen Fischarten gelten. Folgende methodische Mängel stehen nach Gowan et al. (1994) dem Schluss entgegen, dass die untersuchten Salmonidenarten aus Fließgewässern wirklich sesshaft sind:

- Die gängige Methode in vielen Studien, die das RMP bestätigten, ist, einen Flussabschnitt in mehrere kleinere, aneinandergrenzende Abschnitte zu unterteilen, die Fische abschnittsspezifisch zu markieren und ihren Verbleib nach einigen Tagen oder Monaten durch erneutes Beprobieren der Unterabschnitte zu erfassen und daraus auf die Bedeutung von Wanderungen / Ortswechselln (*movements*) zu schließen. Die Wiederfangrate in den von Gowan et al. (1994) ausgewerteten Veröffentlichungen lag fast immer weit unter 50%, also wurde die Mehrzahl der Fische nie wieder gefangen. Viele Studien ignorierten die Frage nach dem Verbleib der nicht wiedergefangenen Fische oder erklärten die niedrige Wiederfangrate mit hoher Mortalität. Eine niedrige Wiederfangrate lässt aber die Möglichkeit offen, dass viele Fische das Untersuchungsgebiet verlassen haben.
- Studien, die dagegen den Zu- und Abgang (*turnover*) der Fische eines Flussabschnitts gemessen haben, kamen zu dem Schluss, dass ein großer Teil der markierten Fische abwanderte und schnell durch unmarkierte ersetzt wurde, ebenso zeigten telemetrische Untersuchungen, dass sich die Fische über weite Distanzen bewegten. In vielen Studien wurden die Salmoniden eines Flussabschnitts jedoch als eine Population behandelt, was implizit unterstellt, dass es nur eine geringe Zu- und Abwanderung gibt.
- Die strikte Unterteilung in statische und mobile Komponente bei der Datenauswertung impliziert, dass alle Fische in eine der beiden Kategorien passen. Dabei gibt es andere Studien, die gezeigt haben, dass Fische zwischen diesen beiden Kategorien wechseln können. Man solle sich besser auf die Frequenz und das Ausmaß der Fischwanderungen konzentrieren, statt auf das RMP oder die Dichotomie von mobil und statisch.
- Obwohl den untersuchenden Biologen bewusst gewesen sein musste, dass Fische umherwandern, konzentrierten sie sich trotzdem häufig nur auf diejenigen Fische, die es nicht tun. Wahrscheinlich, weil wiederholte Beobachtungen eines Fisches vordergründig mehr Informationen zu liefern scheinen als einzelne Beobachtungen mehrerer Fische. Auch wenn es schwierig erscheint, eine mobile Population zu messen, heißt das nicht, dass sie biologisch unwichtig ist.

Rodriguez (2002) entwickelte eine Analysemethode von Fang-Wiederfangdaten, die die Kritik widerlegt, dass bei einer hohen Zu- und Abgangsrate (*turnover*) von markierten und unmarkierten Fischen in einem Abschnitt eine hohe Mobilität nicht auszuschließen ist. Rodriguez Modell unterscheidet zwischen dem Zu- und Abgang (*turnover*) und Verlagerung (*displacement*) von Fischen. Eine von ihm entwickelte Metaanalyse bisher publizierter Daten ergab, dass eine hohe Zu- und Abgangsrate mit einer geringen Verlagerungsentfernung von > 100 m sehr wohl vereinbar ist. Damit widerlegt er einen wichtigen Teil der Kritik von Gowan et al. (1994). Er lehnt das RMP auch nicht ab, bezeichnet es jedoch als unvollständig.

2.6 Alternative Konzepte zur Home-range Theorie

Während das Home-range Konzept im Grunde davon ausgeht, dass stationäres Verhalten das vorteilhaftere ist, halten neuere Arbeiten die Bedeutung von Ortswechseln und saisonalen Wanderungen bei Süßwasserarten für unterschätzt (Lucas & Batley 1996).

In der europäischen Literatur wurde Gerking's Theorie von vornherein kritisch aufgenommen. Studien aus den 60er Jahren stellten bei etlichen Fließgewässerarten zwar eng begrenzte Wohnbereiche (*home ranges*) nach dem Schema der Home-range Theorie fest. Zahlreiche neuere Studien über die wichtigsten europäischen Arten betonen die Bedeutung von Ortswechseln und Wanderungen (Lucas & Baras 2001). Statt der strengen Unterteilung in mobile und stationäre Komponente wird heute eher von einem fließenden Übergang zwischen mobilem und stationärem Verhalten innerhalb einer Population und der Möglichkeit eines Wechsels zwischen

verschiedenen Verhaltensmustern ausgegangen. Bei telemetrischen Untersuchungen an Barbe und Döbel ergaben sich beispielsweise individuelle Unterschiede in der jährlichen Wanderausdehnung von weniger als 1 km bis zu über 30 km (Lucas & Batley 1996; Lucas et al. 1998).

Linfield (1985) entwickelte auf der Basis einer Datenbank mit quantitativen Populationssurveys aus 6 Jahren und 3000 km Flusslänge in Ostengland ein in der europäischen Literatur (z.B. Cloug & Beaumont 1998; Baade & Fredrich 1998) häufig zitiertes, alternatives Konzept für das Verhalten von Fischpopulationen in Fließgewässern. Die Daten unterstützen die Theorie, dass das Verhaltensspektrum innerhalb einer Population von Ortsgebundenheit bis hin zum „Umherstreuen“ reicht. Es zeigte sich, dass einige Altersklassen von Plötze und Hasel in manchen Flussabschnitten sehr selten, in anderen jedoch dominant waren. Die jüngeren Altersklassen waren in den stromauf gelegenen Gebieten des Fließgewässers und in den Zuflüssen kaum vertreten, dominierten dagegen in den unteren Bereichen der Flüsse. Im Einklang damit zeigte sich, dass der Anteil an älteren Hasel in den stromauf gelegenen Gebieten und den Zuflüssen im Vergleich zu tiefer gelegenen Gebieten höher war als allein durch ein Abwandern der jüngeren Fische erklärbar. Ein ähnlicher Trend bei der Verteilung der Altersklassen zeigte sich auch beim Döbel. Das Ausmaß der Drift mit der Strömung ist negativ mit der Körpergröße korreliert und somit am stärksten in den ersten Lebensjahren. Große geschlechtsreife Cypriniden haben eine Tendenz zur Nettostromaufwanderung, was zu Aggregationen im Oberlauf und in den Zuflüssen führt.

Daten aus wissenschaftlich begleiteten Besatzmaßnahmen mit Cypriniden ergaben, dass es keinen messbaren Anstieg in der Bestandsdichte gab, der auf die Besatzmaßnahmen zurückzuführen gewesen wäre. Die Tiere waren offensichtlich abgewandert, anstatt sich im Aussetzungsgebiet einen Wohnbereich zu suchen.

In einem Flusssystem ohne Hindernisse ist das Bewegungsmuster von Cypriniden als eine Kombination aus aktiven Ortswechseln in beide Fließrichtungen vorstellbar, das von Perioden mit passivem Verdriften stromab unterbrochen und durch eine saisonale Tendenz, sich im Winter zu aggregieren sowie sich im Sommer zu verteilen, modifiziert wird. Die Fischpopulationen in jedem großen Flusssystem können als eine einzige und sich vollständig dynamisch vermischende Einheit gesehen werden. Das alternative Konzept von Linfield (1985) lautet also:

Cyprinidenpopulationen sollten als vollständig mobile Populationen gesehen werden, die hauptsächlich durch die Eigenschaften der Flussströmung, der Verhaltensantwort auf Strömung und Temperaturfaktoren beeinflusst werden.

In einer Reihe von Arbeiten an europäischen Fischarten in Seen und Flüssen kristallisierte sich folgendes Bild heraus: Stationäre Phasen, bei manchen Arten kombiniert mit einem diurnalen Habitatwechsel, wurden von mobilen Phasen unterbrochen, in denen die Tiere Ortswechsel über mehrere Kilometer durchführten. Die Ortswechsel sehen die meisten Autoren im Zusammenhang mit einer patchy verteilten Beute.

- Baade und Fredrich (1998) unterteilten die Aufenthaltsbereiche telemetriertes Plötzen in ein Nahbereichshabitat (*close-range habitat*), das 50% aller telemetrischen Ortungen ($X_{0,25}$ - $X_{0,75}$) umfasste und in ein Fernbereichshabitat (*wide-range habitat*) mit 90% aller Ortungen ($X_{0,05}$ - $X_{0,95}$). Das Nahbereichshabitat in der Spree oberhalb des Dämeritzsees war zwischen 5 und 1350 m groß und das Fernbereichshabitat 75-3820 m. Die Ergebnisse wiesen darauf hin, dass sich bei einigen Tieren Phasen mit eng begrenztem Aktionsradius mit Ortswechseln über eine längere Distanz abwechseln. Das widerspricht der Existenz von sehr eng begrenzten Wohnbereichen (*home ranges*) und der Aufteilung in eine mobile und stationäre Komponente.
- Eine einjährige, telemetrische Studie zeigte, dass adulte Zander das gesamte Untersuchungsgebiet, einen 36 km langen Unterlauf eines dänischen Flusses, nutzten und dabei ihrer Beute folgten. Die Tiere verhielten sich längere Zeit stationär, worauf abrupte Ortswechsel folgten, die wieder in eine längere sesshafte Phase übergingen (Koed et al. 2000).

Zander in einem nur 2 km langen Stausee nutzen zu jeder Jahreszeit den gesamten See und bildeten keine Wohnbereiche aus (Jepsen et al. 1999).

- Große adulte Bleie im Boden-Untersee zeigten in einer telemetrischen Studie von Mai bis Oktober eine Kombination von täglichen Wanderungen zwischen dem Litoral und dem Pelagial sowie sporadischen Ortswechseln innerhalb des Sees von einigen Kilometern. Die sporadischen Ortswechsel traten zum einen in der Laichzeit auf, zum anderen führten sie außerhalb der Laichzeit zu riesigen Aggregationen von Bleien oder zu Wechseln zwischen unterschiedlichen Teilen des Sees ohne erkennbare Ursache. Die Größe der Bleie macht es unwahrscheinlich, dass Räubermeidung hier eine Rolle spielte. Die Autoren vermuten einen engen Zusammenhang mit der Nahrungssuche (Schulz & Berg 1987).
- Bei großen, telemetrierten Hechten wurde in einer Reihe von Arbeiten beschrieben, dass sie sich bis zu einigen Tagen in kleinen Gebieten eines Sees aufhalten, um dann über vergleichsweise längere Distanzen in andere Seegebiete zu wechseln (Diana et al. 1977; Diana 1980; Lucas et al. 1991). Innerhalb eines Sees zeigten Hechte zwischen 52 und 72 cm Körperlänge auch individuelle Unterschiede: Einige blieben in einem begrenzten Gebiet, andere wechselten zwischen zwei bis drei bevorzugten Gebieten, und eine dritte Gruppe nutzte größere Gebiete (Jepsen et al. 2001).

Wie die Konzepte zur Mobilität im Fresshabitat auf ein Seenverbundsystem übertragen werden können, muss sich zeigen. Seenverbundsysteme, wie sie in Deutschland vorgefunden werden, waren nicht der Ausgangspunkt für die Entwicklung der Konzepte. Die meisten Studien über europäische Arten wurden entweder in Flüssen, in abgeschlossenen Seen oder Stauseen gemacht. Eine der wenigen Ausnahmen mag die Arbeit von Baade und Fredrich (1998) über Plötzen in der Spree sein, allerdings ist der nächste See 10 km weit entfernt.

2.7 Heimkehrvermögen (*homing*)

Die allgemein gehaltene Definition von "homing", die von Gerking aus der terrestrischen Ökologie übernommen wurde, ist: wenn Tiere an einen Ort zurückkehren, anstatt andere, gleichwertige Plätze aufzusuchen (Definition bei Gerking (1959), S. 230: "*homing refers to the choice that a fish makes between returning to a place formerly occupied instead of going to other equally probable places.*").

Die Fähigkeit, in einen Wohnbereich (*home range*) oder ein Territorium zurückzukehren, hat grundsätzlich die selben adaptiven Vorteile für Fische wie diadrome Wanderungen (Lucas & Baras 2001). Die Fische werden an einen Ort zurückgeführt, der sie bereits in der Vergangenheit mit dem geeigneten Habitat versorgt hat.

Hier sollen zunächst nur die Formen des Heimkehrens (*homing*) besprochen werden, die nicht mit der Reproduktion in Verbindung stehen. Reproduktives Homing, also Laichplatztreue, wird im Abschnitt über Laichwanderungen besprochen.

Wenn Fische einen festen Wohnbereich (*home range*) oder Territorium ausbilden, sollten sie konsequenterweise nach Verfrachtung in diesen zurückkehren. Verfrachtungsexperimente, die die Fische aus ihrem gewohnten Gebiet oder Wohnbereich entfernen, sind eine gängige Methode, um Hypothesen zum Rückkehrvermögen und Wanderverhalten bei Fischen zu überprüfen (Gerking 1953, 1959).

Die Rückkehr an einen Ort setzt, neben einem speziellen Erinnerungsvermögen, die Fähigkeit zur Orientierung und unter Umständen zur Navigation voraus. Über die Möglichkeiten von Fischen, sich zu orientieren und zu navigieren, sei auf einschlägige Fachbücher und Veröffentlichungen verwiesen.

Neben dem Orientierungsvermögen kann auch ein Abwägungsprozess entscheiden, ob Fische an den Ursprungsort zurückkehren. Auch solche Fischarten, die keinen Wohnbereich oder kein Territorium ausbilden, zeigen Rückkehrverhalten. Es muss noch weitere Gründe für Heimkehr geben, beispielsweise die Rückkehr in einen Schwarm oder zu bestimmten Partnern.

- Die Rückkehr zu einem angestammten Schwarm konnte in Tankexperimenten bei der Elritze gezeigt werden (Kennedy & Pitcher 1975 aus Lucas & Baras 2001).
- Die Männchen eines Cichliden *Pseudotropheus aurora* im Malawi See besetzen Territorien und kehrten nach Verfrachtung über 1 km wieder zu ihrem Territorium zurück. Wahrscheinlich ist es für die Tiere aufwändiger, einen neuen Platz zu erobern, als den alten wiederzufinden (Hert 1992). Aber je weiter sie weg verfrachtet wurden, desto seltener kehrten sie zurück. Möglicherweise fanden sie ihr Territorium mit steigender Entfernung schlechter wieder. Mit steigender Entfernung blieben die Fische auch länger weg, und damit stieg die Wahrscheinlichkeit, dass ihr Territorium neu besetzt war (Hert 1992).
- Die Affinität zu einem Gebiet und die Fähigkeit, dahin zurückzukehren, kann auch von der Ernährungsstrategie (Generalist versus Spezialist) abhängen. Exemplarisch wurde dies an den amerikanischen Arten Forellenbarsch (*Micropterus salmoides*), Schwarzbarsch (*Micropterus dolomieu*) und Gelbbarsch (*Perca flavescens*), die sympatrisch im Litoral amerikanischer Seen vorkommen, gezeigt. Untersucht wurde das Rückkehrverhalten nach Verfrachtung in einem oligotrophen, 8 ha großen See mit Markierungsexperimenten. Alle drei Arten zeigten deutliches Rückkehrverhalten. Die höchste Wahrscheinlichkeit, das Tier am Ursprungsplatz wiederzufangen, ergab sich beim Gelbbarsch, gefolgt von Forellenbarsch und Schwarzbarsch (Hodgson et al. 1998). Die Autoren diskutieren einen Zusammenhang mit der Mobilität der bevorzugten Nahrung der jeweiligen Fischart. Die großen Wohnbereiche der Schwarzbarsche könnten mit ihrer piscivoren Lebensweise zusammenhängen, während sich Forellen- und Gelbbarsche nach ihrer patchy verteilten, sesshaften Beute richten.
- Bei gesellig lebenden Arten können ortsansässige Artgenossen die Ausbeutung einer unbekanntem Umgebung durch einen unerfahrenen Fisch erleichtern. Dieser Vorteil könnte abgewogen werden gegen die Vorteile einer Rückkehr zu dem angestammten Ort, abhängig von der Nahrungsverfügbarkeit. Verfrachtete Barben (Baras 1997 aus Lucas & Baras 2001) ließen sich in Freilandexperimenten dort nieder, wo mehr als 10 Artgenossen (egal ob bekannt oder fremd) einen Schwarm bildeten. In unbekanntem Fließgewässern hielten sich umherstreunende Barben an Plätzen mit höherer Verfügbarkeit von potentiellen Fressgebieten auf. Verfrachtete Tiere suchten eher Aktivitätsplätze auf als ihre alten „Wohngebiete“ (*resident areas*).

Ähnliche Verfrachtungsexperimente wurden auch mit den fischereilich relevanten Arten Barsch, Blei und Plötze gemacht, wenn auch die im Folgenden genannten Veröffentlichungen nichts zu den Ursachen der Rückkehr aussagen. Weitere Verfrachtungsexperimente finden sich im Artenteil der dieser Studie.

- Im englischen See Windermere wurden 3103 Barsche verfrachtet. Von denen kehrten 50 an den Ursprungsort zurück, 5 blieben am Aussetzungsort und 16 wurden an einem anderen Ort wiedergefangen (Kipling & LeCren 1984). Die Mehrzahl der Barsche wurde zwischen 0 und 12 Monaten wiedergefangen. Ein Trend über die Zeit (z.B. je später sie wiedergefangen wurden, desto seltener waren sie zurückgekehrt) war nicht zu erkennen. Bis zur maximalen Verfrachtungsentfernung von 3,2 km war keine Abhängigkeit zwischen Rückkehrtrate und Entfernung festzustellen.
- Die Ergebnisse der Verfrachtung von 4619 markierten Bleien aus dem niederländischen See Zwartemeer in den 30 km entfernten See Tjeukemeer wies deutlich auf eine Tendenz zur Rückkehr (homing) hin (Goldspink 1978). Die Abnahme markierter Bleie in diesem See ließ vermuten, dass die verfrachteten Bleie in der Folgezeit Tjeukemeer verließen. Die 101 Wiederfänge markierter Fische außerhalb von Tjeukemeer sahen tendenziell wie eine zufällige Abwanderung in alle Richtungen aus, aber auffällig viele Wiederfänge konzentrierten sich auf das Zwartemeer.
- Markierte Bleie in einem litauischen Stausee wurden innerhalb des Sees verfrachtet und konnten nach kurzer Zeit am Fangort wiedergefangen werden (Gajdusek et al. 1987).

- Von 2013 über 30 km vom Nord- in den Südteil des Ijsselmeers verfrachteten Barschen wurden 215 wiedergefangen, davon 43% im Norden und 27% im Süden (Rest an unbekanntem Orten). Von 133 verfrachteten Zandern wurden 18 im Norden, 8 im Süden und weitere 4 an unbekanntem Orten wiedergefangen (Willemsen 1977). Beide Arten zeigten eine starke Tendenz zur Rückkehr.

Baras, E. (1997): Environmental determinants of residence area selection and long term utilisation in a shoaling teleost, the common barbel (*Barbus barbus* L.). *Aquatic Living Res.* 10: 195-206.

Kennedy, G.J.A. & Pitcher, T.J. (1975): Experiments on homing in shoals of the European minnow *Phoxinus phoxinus* L. *Trans. Am. Fish. Soc.* 104: 454-457.

3 Wanderungen

Die Strategien, mit denen Süßwasserfischarten die ihnen zur Verfügung stehenden Gewässer nutzen, sind vielfältig und können an die unterschiedlichsten Bedingungen angepasst werden. („*movement behaviour appears to be extremely plastic and presumably adaptive in a wide variety of environmental situations*“ (Gowan et al. 1994). Einige Arten sind einen Großteil ihres Lebenszyklus an ein nur wenige Quadratmeter großes Gebiet gebunden, das höchstens zur Laichzeit kurzzeitig verlassen wird. Aber nicht immer ist eine starke Bindung an einen Ort das geeignete Verhalten. Variierende abiotische Umweltfaktoren, ein erhöhtes Prädationsrisiko oder sich ändernde Nahrungsansprüche bei wachsender Körpergröße etc. können Habitatwechsel erforderlich machen. Die Kombinationsmöglichkeiten von täglichen, saisonalen, einmaligen etc. Wanderungen sind ebenso sinnvoll wie unüberschaubar.

Häufig variiert das Muster zwischen Populationen oder Individuen einer Art beträchtlich, so dass für das gesamte Verbreitungsgebiet einer Art häufig kein einheitliches Wanderungsverhalten beschrieben werden kann. Populationen mit weitgehend stationärem Verhalten treten zusammen mit anadromen Populationen in benachbarten Gewässern auf, wie beispielsweise bei Barschen in der mittleren Ostsee (Nesbø et al. 1998). Hechte, Barsche, Maränen etc. führen in der nördlichen, nicht aber in der südlichen Ostsee anadrome Laichwanderungen in die Flüsse durch (Müller & Berg 1982). Ausgeprägte regionale Varianten im Wanderverhalten zeigen Arten mit einem großen Verbreitungsgebiet. Im Gebiet des Schwarzen und Kaspischen Meer gibt es bei einer Reihe von Süßwasserarten lokale Varianten oder Unterarten, die zum Laichen oder Überwintern über weite Distanzen wandern (Nikolski 1963).

Die ökologische Bedeutung der Bewegungsmuster kann häufig nicht erklärt werden (Wootton 1998). Der adaptive Wert der Wanderungen ist rätselhaft, liegt aber wahrscheinlich in der Tatsache begründet, dass optimale Habitate für verschiedene Funktionen räumlich, jahreszeitlich und ontogenetisch getrennt sind (Northcote 1984).

Die Bedeutung von Wanderungen für die Populationsgröße, das Individualwachstum und das Überleben einer Art werden nach wie vor unterschätzt. Die Frage ist, warum das Bild von einer weitgehend stationären Fischpopulation als „Idealzustand“ nur so langsam zu ändern ist. Dies wird heute zunehmend als unangebrachtes Paradigma gesehen (Gowan et al. 1994).

3.1 Energetik

Ortsveränderungen erzeugen ihrerseits Kosten, und damit sie einen adaptiven Wert haben, muss der Nettogewinn steigen. Ein begrenztes Zeit und Energiebudget zwingt zu Optimierungsprozessen in der Allokation der zur Verfügung stehenden Zeit und Energie. Im Prinzip können die Vorteile und Kosten als Anstieg oder Abnahme der Nachkommenzahl pro Lebensspanne gemessen werden. Ein Individuum wird seine Fitness dadurch steigern, dass es seine Zeit so aufteilt, dass der Nettogewinn steigt (Wootton 1998). Für eine Vertiefung dieser wichtigen Grundüberlegungen muss an dieser Stelle auf das Buch von Lucas und Baras (2001) verwiesen werden bzw. auf Veröffentlichungen aus der Grundlagenforschung.

3.2 Faktoren

Im Folgenden werden Faktoren diskutiert, die potamodromes Wanderverhalten bei Fischen nachweislich auslösen und steuern können. Das Verhalten selbst kann das Resultat aus mehreren Faktoren sein, denn: „*Behaviour is the outcome of internal and external cues that interact to stimulate a response*“ (Lucas & Baras 2001). Organismen, die ungünstige Bedingungen nicht durch eine Ruhephase überdauern können, entgehen diesen durch Wanderungen. Diese Wanderungen sind nicht notwendigerweise in Zeit, Ort oder Richtung festgelegt, sondern man muss die Auslöser kennen, wenn man Vorhersagen treffen will (Begon et al. 1998).

Das Kapitel ist eine gekürzte und ergänzte Zusammenfassung eines Kapitels aus dem Buch von Lucas und Baras (2001), das speziell im Hinblick auf mitteleuropäische Süßwasserfischarten ausgewertet wurde.

Unterschiede zwischen benachbarten Populationen in der Morphologie und dem Verhalten können historische Ereignisse, z.B. unterschiedliche Besiedlungsquellen, genetische Differenzierung durch Selektion oder phänotypische Plastizität widerspiegeln. Aber bereits innerhalb von Populationen können die Individuen unterschiedlich auf die auslösenden Faktoren reagieren. Im Fresshabitat verhält sich oft ein Großteil der Population stationär, während ein anderer relativ mobil ist und umherzieht. Nicolas et al. (1994) zählen einige Möglichkeiten auf, die den Anteil der mobilen Komponente an der gesamten Population bestimmen können: dichteabhängige Faktoren, Lokalität (site), Fischart, Alter und Geschlecht der Fische. Bei potentiellen Beutefischen kann die Körpergröße entscheidend sein.

Körpergröße: Hechte werden mit zunehmender Körpergröße mobiler und geben die enge Bindung an die Vegetation auf, weil sie mit steigender Körpergröße weniger ins Beutespektrum größerer Artgenossen fallen (Craig 1996, Chapman & Mackay 1984b). Bei adulten Zandern in einem Stausee war die Wanderrate positiv mit der Körpergröße bei Männchen und bei Weibchen korreliert (Jepsen et al. 1999). Größere Bleie wanderten zu einem weiter entfernten Fress- und Überwinterungsgebiet als kleinere (Gajdusek et al. 1987). Im Boden-Untersee bewegten sich große Bleie (> 48 cm) tagsüber relativ frei durch das Pelagial, während sie sich nachts im Litoral aufhielten (Schulz & Berg 1987). Bei Süßwasserfischarten, die sich in den Küstengewässern der Ostsee aufhalten, unternehmen überwiegend die größeren Exemplare Fresswanderungen in die Ostsee. Im Frischen Haff wanderten überwiegend die größeren Zander im Sommer in die Ostsee aus (Filuk 1962). Nur die älteren Plötzen machten sommerliche Fresswanderungen aus der Darß-Zingst Boddenkette in die Ostsee (Fadschild & Bast 1981).

Geschlecht: Das Verhältnis von sesshaften zu nicht-sesshaften Perioden war auch außerhalb der Laichzeit bei männlichen Zandern zweimal höher als bei Weibchen (Koed et al. 2000).

Geselligkeit: Hasel nahmen innerhalb von diurnalen Habitatwechseln immer dieselbe Position im Schwarm ein (Clough & Ladle 1997). Sie wechselten zwar gelegentlich den Schwarm, waren aber tagsüber immer in Gesellschaft mit Artgenossen zu beobachten (Clough & Beaumont 1999). Bleie scheinen in Schwärmen organisiert zu sein, die relativ festen Wanderrouen folgen: In einem litauischen Stausee hatte jeder Bleischwarm einen eigenen Laichplatz und festgelegte Fress- und Überwinterungsplätze, die sich mit benachbarten Schwärmen überlappen konnten (Astrauskas 1971; Gajdusek et al. 1987). Im irischen Fluss Suck versammelten sich Bleischwärme aus verschiedenen Flussgebieten auf einem Laichplatz, um sich nach dem Laichen wieder aufzutrennen und in ihrem angestammten Flussgebiet den Sommer zu verbringen (Whelan 1983). In beiden Fällen legten die verschiedenen Populationen unterschiedliche Distanzen zu ihren Laichhabitaten zurück.

Habitatstruktur: Unterschiede in der Mobilität einer Art können auch von der Homogenität und Struktur eines Habitats abhängen. Die allgemein höhere Mobilität der Fische in einer homogenen aquatischen Umwelt scheint weit verbreitet zu sein und ist mit großer Sicherheit mit größeren Distanz zwischen den Schlüsselmikrohabitaten in homogenen Fluss- oder Seebereichen im Vergleich zu heterogeneren Bereichen verbunden (Lucas & Baras 2001). Beim Barsch war der Anteil der mobilen Tiere in einem homogenen Flussabschnitt deutlich höher als in einem heterogenen Abschnitt desselben Flusses (Bruylants et al. 1986). Bruylants et al. (1986) untersuchten in einem kleinen eutrophen Fluss in Belgien zwei Habitattypen, einen homogenen kanalisierten Abschnitt mit weitgehend gleichmäßiger Tiefe, Bodenart und Strömung, sowie einen heterogenen Flussabschnitt, in dem sich breite, langsam fließende Pools mit schneller

fließenden, flachen Bereichen (*riffles*) abwechselten. Beide Gebiete wurden in kleinere Abschnitte unterteilt und alle Barsche größer als 10 cm abschnittsspezifisch markiert und zurückgesetzt, ohne sie zu verfrachten. Die Wiederfänge zeigten: Die Barschpopulation im heterogenen Abschnitt war wesentlich dichter, und 29,6% der markierten Barsche hatte einen Wohnbereich ausgebildet, während im homogenen Abschnitt alle Barsche zur mobilen Komponente gehörten. Die Autoren vermuten, dass die Unterteilung in mobilen und statischen Teil durch soziale Hierarchie bzw. Territorialität der älteren Barsche entsteht. 1-2 Jahre alte Barsche wurden in Schwärmen beobachtet, während die älteren überwiegend einzeln gefangen wurden (Bruylants et al. 1986). Die Beobachtungen legten nahe, dass die 1+ und 2+ Barsche Schwärme bilden und sich so überwiegend im mobilen Populationsteil finden, wohingegen die älteren Barsche stationär werden und wahrscheinlich sogar Territorien ausbilden. Ein Einfluss der Habitatstruktur auf das Bewegungsmuster wurde auch bei Plötzen in einem kleinen Fluss mit Altarmen vermutet. Die Habitatausdehnung (*habitat range*) war in den strukturierten Seitenarmen kleiner. In den Seitenarmen waren Schutz und Nahrung omnipräsent und ermöglichten den Fischen, ein kleines Gebiet intensiver zu nutzen. In der kaum strukturierten Spree hingegen hatten die Fische nur wenige bevorzugte Stellen, die weiter verstreut lagen und zwischen denen sie unregelmäßig wechselten. Es gab wegen des geringen Schutz- und Nahrungsangebots im Fluss kaum Anlass für kürzere Exkursionen (Baade & Fredrich 1998).

Regionale Unterschiede: Etliche Arten zeigen innerhalb ihres Verbreitungsgebiets deutliche Unterschiede im Wanderungsmuster und der Wanderweite. Weil dies innerhalb Deutschlands kaum relevant sein dürfte, sollen hier nur exemplarisch die Verhältnisse in der Ostsee angerissen werden. Hecht, Barsch und Plötze an der Ostseeküste Deutschlands, Polens und der baltischen Staaten sind vergleichsweise stationär und in diesen Regionen sind keine anadromen Laichwanderungen bekannt (Fadschild & Bast 1981; Nellen 1968; Järv 2000; Berzins 1949). In der nördlichen Ostsee, dem Bottnischen Meerbusen, wandern diese Arten regelmäßig in die Zuflüsse ein, um dort zu laichen und sind dabei überwiegend laichplatztreu (Müller 1982; Müller & Berg 1982). Adulte und Jungfische wandern anschließend zum Fressen in die Ostsee. Entscheidend für diese anadromen Laichwanderungen ist wahrscheinlich die wesentlich schnellere Erwärmung der Zuflüsse (Müller & Berg 1982). Die Zanderpopulationen an der deutschen Ostseeküste, beispielsweise der Bestand im Saaler Bodden, sind relativ stationär (Winkler & Thieme 1978). An der finnischen Ostseeküste ist die Distanz zwischen Überwinterungs- und Laichhabitat bei Zandern normalerweise weniger als 30 km, kann aber in einigen Fällen bis über 200 km betragen (Lehtonen et al. 1996).

Genetik / Ontogenese: Eine genetische Komponente, die die Disposition zu bestimmten Wanderungsmustern innerhalb einer Art enthält oder verstärkt, ist zu erwarten. Die genetische Basis ist nicht absolut zu sehen, viele Studien zeigen, dass der genetische Impuls stark von Umwelt- und Entwicklungsfaktoren beeinflusst ist. Biotische sowie Umweltfaktoren können einen überlagernden Einfluss auf die Existenz und das Ausmaß des Wanderverhaltens bei Salmoniden und einer Vielzahl verschiedener anderer Süßwasserfischarten haben (Lucas & Baras 2001).

Ontogenetische Änderungen in der „motivierungs“- (*motivational*) oder strukturell bedingten Antworten auf Auslöser resultieren aus der geschlechtlichen Reifung (*maturation*), die innere Prozesse beinhaltet, und Umwelterfahrung (*environmental experience*) (Colgan 1993 aus Lucas & Baras 2001).

Zu den Wanderungen mit ontogenetischem Auslöser zählt die Laichwanderung, die im Kapitel „Wanderungstypen“ ausführlicher behandelt wird. Die 0+ Fische einiger Arten haben eine ontogenetische Disposition, vom Laichplatz in einem bestimmten Alter abzuwandern. In großen Fließgewässern spielt passive Drift, die aktiv beeinflusst wird, eine große Rolle.

Unterschiedliches Larvalverhalten führt zu unterschiedlichen Driftraten (Legkiy & Popova 1984)

bei verschiedenen Arten, z.B. Plötze und Elritze. Individuelle Unterschiede in der phototaktischen Reaktion entschieden bei larvalen Plötzen und Elritzen letztendlich über Abdrift aus dem Laichgebiet in andere Aufwuchshabitats oder Verbleib in den bisherigen ufernahen Habitats (Legkiy & Popova 1984). Die Drift mit anschließender Bewegung stromaufwärts kann zu einem Muster an Längenverteilungen bei Jungfischen einer Fischart in Fließgewässern führen (Linfield 1985; Lucas et al. 1998). Ontogenetisch bedingte Habitatwechsel zwischen Fließgewässern und Seitengewässern wurden mehrfach nachgewiesen. 0+ und 1+ Bleie und Güstern wandern aktiv aus den Auen des Rheins aus und verbringen ihre Zeit als Juvenile bis zu einem Alter von 3-4 Jahren im Rhein selbst, um als Adulte wieder in die Auen und andere Seitengewässer einzuwandern (Molls 1999; Grift et al. 2001).

Negative metabolische Bilanz / Hunger: Fische wandern manchmal sogar über weite Strecken und bei erhöhtem Prädationsrisiko, wenn sie „Hunger verspüren“ oder ihre metabolische Bilanz negativ ist. Der Auslöser für die Suche nach Nahrung beinhaltet einen gastrischen Faktor, der auf dem Darmfüllungsgrad basiert, und einen systemischen Faktor, der die metabolische Bilanz widerspiegelt (Lucas & Baras 2001). Dennoch gibt es wenige Untersuchungen, die den Einfluss von Hunger direkt untersuchen. Eine davon wurde an Stichlingen (Thomas 1977 aus Lucas & Baras 2001) durchgeführt. Wenn die Stichlinge im Experiment an einer Stelle Nahrung aufgenommen hatten, suchten sie dort weiter. Wurde das Futter als ungenießbar abgelehnt, dann stieg die Wahrscheinlichkeit, dass sie die Stelle verließen. Thomas führte an, dass zusätzlich zu dem Sättigungseffekt, der sich über das gesamte Mahl erstreckt, die Akzeptanz oder Ablehnung der Nahrung eine kurzzeitige positive oder negative Änderung der Fressmotivation herbeiführt. Diese Änderungen haben einen adaptiven Wert, wenn das Futter patchy verteilt ist. Charnovs (1976 aus Lucas & Baras 2001) Grenzwerttheorem (*marginal value theorem*) sagt voraus, dass Tiere einen Futterplatz verlassen, wenn die „return rate“ unter einen bestimmten Wert gefallen ist. Diese beiden Konzepte können zur Erklärung von periodisch auftretenden Wanderungen bei einigen Arten beitragen, die normalerweise nur kürzere Ortswechsel durchführen.

Nahrungsangebot (externer Faktor): Der Gegensatz zur metabolischen Bilanz des Fisches („innerer Zustand“) ist das äußere Angebot an Nahrung. In einigen Fällen können Fische Orte mit einem guten Nahrungsangebot gezielt aufsuchen oder ihrer Beute folgen. Solche Wanderungen müssen nicht gerichtet sein. Telemetrisch beobachtete Hechte hatten stationäre Phasen, in denen sie für einige Tage kurze Ortswechsel innerhalb eines Gebiets machten. Nach kurzen mobilen Phasen, in denen sie ihr altes Gebiet verließen, wurden sie wieder stationär. Sie reagieren damit wahrscheinlich auf ihre patchy verteilte Beute (Chapman & Mackay 1984; Lucas et al. 1991). Zander, nicht aber Hechte, folgten ihrer Beute *Salmo trutta* in dänischen Reservoiren (Jepsen et al. 2000). Bleie wechseln im Bodensee zwischen dem Pelagial und dem Litoral, um verschiedene Beuteorganismen nutzen zu können und kommen gelegentlich über einige Kilometer zu Aggregationen zusammen, vermutlich, um besonders gute Zoolanktonpatches auszubeuten (Schulz & Berg 1987). Ein ähnliches Verhalten zeigten Bleie in der Themse, die über einige 100 m zusammenkamen, um ausschwärmende Insekten zu fressen und dabei riesige Ansammlungen bildeten (Duncan & Kubecka 1996 aus Lucas & Baras 2001). Dichteabhängige Nahrungskonkurrenz kann ebenfalls den (Ab)wanderungsdruck erhöhen, wie bei vielen juvenilen Salmoniden gezeigt wurde (Lucas & Baras 2001).

Thermoregulation: In Seen wandern viele Fischarten in der sommerlichen Wachstumsphase zwischen der warmen Oberfläche und dem kühleren Tiefenwasser. Vertikale Wanderungen von Fischen in Seen können in der Regel durch Räubermeidung und die vertikale Wanderung des Zooplanktons hinreichend erklärt werden. Wanderungen zwischen einem warmen Oberflächenwasser und einem kalten Tiefenwasser können auch energetische Gründe haben. Die Fische weichen der hohen Stoffwechselrate im warmen Oberflächenwasser aus, um die energetischen Kosten zu minimieren. Obwohl zuerst an Salmoniden gezeigt, könnte ein solches

Verhalten auch für eine Bandbreite anderer Fischarten in thermal heterogenen Gewässern bedeutend sein. Biette und Green (1980, aus Lucas & Baras 2001) sowie Diana (1984, aus Lucas & Baras 2001) zeigten experimentell bei *Oncorhynchus nerka* bzw. beim Forellenbarsch, dass bei nicht sättigender (*non-satiation*) Fütterung Fische unter zyklischen Temperaturverhältnissen (*cyclical temperature regimes*) schneller wachsen als unter konstant warmen Bedingungen. Bei adäquater Futtergabe bei allen Temperaturen sollten die Fische laut Diana in der optimalen Temperatur für das Wachstum bleiben und dort fressen. Wenn sich das Futter in Wasserschichten mit Temperaturen oberhalb des Optimums befindet, dann sollten die Fische dort nur fressen und zum Ruhen in kühleres Wasser wandern. Wenn sich das Futter in kühleren Wassertemperaturen als der optimalen Wachstumstemperatur befindet, sollte es keinen Vorteil bei zyklischem Verhalten geben. Diese Verallgemeinerung ignoriert den Abwägungsprozess zwischen Futter und Prädationsdruck, wie z.B. die Litoral-Pelagial Wanderungen der 0+ Fische zeigen (Lucas & Baras 2001).

Ressourcen: Ein weiterer interner Faktor ist der Körperressourcen-Konflikt zwischen Schwimmen und Fressen, denn die Energie, die ins Fressen und Verdauen gesteckt wird, steht nicht mehr zum Schwimmen (also Wandern) zur Verfügung und umgekehrt. Bei Arten, die während der Wanderung nicht fressen, wird die Wanderstrecke durch ihre Reserven begrenzt. Bei ihnen gibt es also gute Gründe, eine Wanderung erst dann zu beginnen, wenn die Ressourcen aufgefüllt sind. Der Grad der Auffüllung kann als Schwelle für die Wanderung dienen. Beispiele: Bei einer Fischart im Orinoco wandern die Individuen mit hohem Energiegehalt stromauf, während jene mit niedrigem in derselben Saison im Überschwemmungssee (floodplain lake) verbleiben (Saldaña & Venables 1983, aus Lucas & Baras 2001). Bei *Salmo trutta* wandern die schnellwüchsigen Tiere eher aus ihrem juvenilen Habitat aus als langsamwüchsige, weil erstere eventuell von den begrenzten Nahrungsreserven im weiteren Wachstum begrenzt werden (Forseth et al. 1999, aus Lucas & Baras 2001).

Räuber: Viele Fischarten benutzen Wanderungen in Refugien lebenslang oder in einzelnen Lebensstadien als eine Methode der Räubervermeidung. Räuber sollen hier unter interne Faktoren fallen, weil ihre Vermeidung den Prozess der Erfahrung und des Lernens beinhaltet (Lucas & Baras 2001). Wie Fische den Grad der Bedrohung messen können, wurde erst in wenigen Studien erforscht. Eine Möglichkeit sind die Schreckstoffe bei den Ostariophysii, die in Laborexperimenten einen Einfluss auf das Verhalten zeigten. Einige andere Studien belegen eine Verhaltensänderung bei der Einführung von Räufern in Mesokosmen und in Freilandexperimenten. He & Wright (1992) setzten Hechte in einem kleinen See in Nordamerika aus, der über einen Kanal mit einem Fluss verbunden war. Im Kanal stiegen die Fänge der Beutefischarten des Hechtes daraufhin im Vergleich zum Kontrolljahr an. Nach einiger Zeit änderte sich die Fischgemeinschaft im See von einer von kleinen, weichflossigen Fischarten dominierten Gesellschaft hin zu einer mit großen Fischarten mit stacheligen Flossen. In polnischen Seen wurde die Konzentration an Schreckstoffen experimentell erhöht (Gliwicz & Dawidowicz 2001). Die Plötzen zeigten in den Versuchsseen bei einer Schreckstoffkonzentration, die im Labor eine starke Schreckreaktion auslöste, nur eine vorübergehende und kaum wahrnehmbare Reaktion. In den Seen änderten sich die Tiefenverteilung und Fischdichte nur minimal und von kurzer Dauer. Wider erwarten wurde keine Abwanderung nach der Behandlung mit der Alarmsubstanz durch den 150 m langen Kanal in einen benachbarten See beobachtet. Die visuellen Zählungen ergaben gleiche Anzahlen an Plötzen, Barschen und Ukelei in beide Richtungen vor genauso wie nach jeder der vier Behandlungen 1996. Kleinere Hechte sind eng an die Vegetation gebunden und haben einen sehr engen Aktionsradius, während sich größere auch im offenen Wasser von Seen aufhalten. Räubervermeidung spielt bei der Habitatwahl eine wichtige Rolle (Chapman & Mackay 1984b). In Seen wandern die Juvenilen vieler Fischarten zwischen dem Pelagial, das nachts aufgesucht

wird, und dem Litoral. Das Aufsuchen des Litorals mit der Morgendämmerung wurde in einer Reihe von Arbeiten als Vermeidungsverhalten gegen tagaktive Räuber beschrieben (Bohl 1980).

Licht: Der Hell-Dunkel-Wechsel hat einen direkten, synchronisierenden Einfluss auf die Physiologie und das Verhalten der Fische. Auf Temperatur, Sauerstoff und andere physikochemische Variablen, die Aktivität der Beuteorganismen (Wanderung der Zooplankter) und das Risiko, von einem visuell jagenden Räuber erbeutet zu werden, hat die Beleuchtung einen indirekt Einfluss (Lucas & Baras 2001). Als besonders lichtabhängig haben sich die täglichen Wanderungen vieler Cypriniden zwischen diskreten Habitaten erwiesen. Adulte Hasel wechselten im Hell-Dunkel-Rhythmus zwischen einer Stelle im Strom und einem bestimmten Platz in einem Nebengewässer (Clough & Ladle 1997). Der tägliche Aktivitätsrhythmus der Plötzen in der Spree schien direkt mit dem Helligkeitszyklus verbunden zu sein (Baade & Fredrich 1998). Es konnte keine Beziehung zwischen dem Bewegungsmuster (*movement pattern*) und Temperatur, pH, Leitfähigkeit oder O₂-Konzentration gefunden werden. Im Laborexperiment hielten sich 12-19 cm große Plötzen tagsüber in der Strömung auf und wechselten nachts in die Zone mit ruhigerem Wasser (Hammer et al. 1994). Das Muster der täglichen vertikalen und horizontalen Wanderungen adulter Bleie im Bodensee war ebenfalls von der Helligkeit bestimmt mit Aktivitätsmaxima in der Dämmerung und mittags (Schulz & Berg 1987). Bei Fischen älter als 1+ wurde in verschiedenen Seen beobachtet, dass sie nachts ins Litoral wandern und den Tag im Pelagial verbringen (Kubecka 1993). Englische und tschechische Stauseen wurden mehrfach mit Strandwaden (*shore seines*) befischt. Hecht, Rotfeder, Karpfen, Schleie und Hasel hatten Tag und Nacht ähnliche Fischdichten am Ufer. Die dominierenden Fischarten der Stauseen Barsch, Plötze, Blei und Döbel waren dagegen nachts 10-25 Mal häufiger (signifikant) in Ufernähe als tags. Diese nächtliche Wanderung ans Ufer wurde von April bis September beobachtet. Ab September nahm sie ab. Im Sommer traten die höchsten Fischkonzentrationen nur im dunkelsten Teil der Nacht auf, stürmische Nächte und Vollmondnächte ohne Wolken störten die Wanderungen. Die Wanderung der 0+ Generation von Barschen, Plötzen, Bleien und anderen zwischen dem Pelagial in der Nacht und dem Litoral am Tag wird meist als Abwägen zwischen Räubervermeidung und optimaler Nutzung der Nahrung im Pelagial interpretiert. Der Rhythmus dieser Wanderungen folgt der Beleuchtungsstärke (Bohl 1980).

Bei der Beobachtung an Fischaufstiegsanlagen finden sich unterschiedliche Angaben über die bevorzugte Tageszeit der auf- oder absteigenden Fische. Eine Studie mit PIT Marken an einem Fischpass im Fluss Derwent, England, zwischen Mai und August ergab, dass adulte und subadulte Hasel und Plötzen in geringen Mengen am Tage, hauptsächlich jedoch in der Dämmerung den Pass durchquerten und Döbel die Nacht bevorzugten (Lucas 2000). Die tägliche Anzahl an Fischen war positiv mit der Tageslänge, nicht aber mit der mittleren Tagestemperatur oder dem mittleren täglichen Abfluss korreliert.

Es ist weiterhin strittig, ob tägliche Wanderungen das Ergebnis eines circadianen Rhythmus sind, der von deutlichen Änderungen der Lichtstärke bei Sonnenauf- und Sonnenuntergang synchronisiert wird oder ob sie die adaptive Antwort auf bestimmte Lichtlevel mit den entsprechenden Vorteilen in der Nahrungssuche oder der Räubervermeidung sind. Es gibt Hinweise darauf, dass eher letzteres zutrifft, d.h. dass die Fische ihr Verhalten dem Lichtlevel anpassen und sich der Lichtintensität und nicht der Tageszeit entsprechend verhalten. Dafür spricht die Hemmung oder Änderungen von Wanderungen, die nur bei Dunkelheit stattfinden, durch Beleuchtung mit hellem Mondlicht, Beispiele: Aal, *O. kisutch*, anadrome Neunaugen und die vertikalen und horizontalen Wanderungen in einigen Seensystemen (Luecke & Wurtsbaugh 1993 aus Lucas & Baras 2001; Gaudreau & Boisclair 2000 aus Lucas & Baras 2001). Am Tage verhalten sich manche Arten bei abnehmender Beleuchtung durch Bewölkung wie in der Dämmerung. Auch trübes Wasser kann wie Bewölkung wirken. Ohne Bezug zur Beleuchtungsstärke fanden Jepsen et al. (2001), dass die Hechte eines trüben Stausees, die nicht mit Pflanzen bewachsenen Gebiete weniger häufig nutzen als in einem See mit guter Sichtweite.

Es gab keine signifikante Korrelation zwischen Wassertrübung (*turbidity*) und Ortswechselln im See und im Stausee. Hechte hielten sich an sonnigen Tagen signifikant dichter am Ufer auf als an bewölkten (Chapman & Mackay 1984a).

Temperatur: Höhere Temperaturen innerhalb des Toleranzbereichs der Fischart ermöglichen den Fischen eine höhere Aktivität. Der Mittelwert der geschwommenen Distanz bei telemetrisch beobachteten Zandern war positiv mit der Wassertemperatur korreliert (Jepsen et al. 1999; Koed et al. 2000). Bei Hechten bestand keine Korrelation zwischen Wassertemperatur und Ortswechselln (movements) im Stausee, aber in einem ebenfalls untersuchten See eine deutliche (Jepsen et al. 2001). Stromaufwärts gerichtete Wanderungen werden indirekt durch die Temperatur beeinflusst, weil die maximale Schwimmggeschwindigkeit eine Funktion der Temperatur ist. Wenn sich der Fisch innerhalb des optimalen Temperaturbereichs befindet, kann die Rolle der Temperatur von anderen Faktoren überlagert werden, während sie außerhalb zum dominierenden Faktor wird. Dieser Mechanismus wird für die fortschreitende Änderung der Tagesaktivitätsperiode über das Jahr bei der Barbe verantwortlich gemacht (Baras 1995). Während Barben bei ausreichender Wassertemperatur ihre Aktivitätsphasen in der Dämmerung haben, verschiebt sich bei sinkender Temperatur die Aktivitätsphase in jene Tageszeit, in der die Wassertemperatur der optimalen Temperatur am nächsten kommt. In Kühlwasserausflüssen wurden Winteransammlungen junger Cypriniden gefunden (Gajdusek et al. 1987). In thermal heterogener Umwelt kann eine Temperatur außerhalb des Präferenz- oder Toleranzbereichs Kurzdistanzwanderungen auslösen.

Tägliche Wanderungen vom Ufer weg wurden bei 0+ Fischen aus den Uferregionen der Flüsse wahrscheinlich von Temperaturen über 31 °C provoziert (Baras [unpubl.] aus Lucas & Baras 2001). Die Laichzeit wird bei vielen Arten von der Temperatur bestimmt. Für weitere Details sei auf die einschlägige Literatur verwiesen. Eine Liste, in der die Temperatur bei Beginn der Laichwanderung in Fließgewässern bei verschiedenen Arten (Hecht, Aal, Neunauge, Barbe, Plötze, Güster, Blei, Hasel und Döbel) angegeben ist, findet sich bei Lucas und Baras (2001). Die Winterwanderung des Barsches in tiefere Wasserschichten dient wahrscheinlich der Gonadenreifung, denn Barsche benötigen mindestens für 185 Tage Wintertemperaturen von 6°C und darunter, um die vollständige Reifung der Geschlechtsprodukte im folgenden Frühjahr zu erreichen (Hokanson 1977). Bei Barschen im Boden-Untersee wurde nachgewiesen, dass sie von November bis Ende April bei Temperaturen unter 6°C lebten (Eckmann & Imbrock 1996). Zwischen der Rückwanderung von Barschen in sehr großen Seen aus den tieferen Überwinterungsplätzen ins flachere Wasser und dem Anstieg der Wassertemperatur im Frühjahr konnte kein Zusammenhang gefunden werden (Allen 1935; Eckmann & Imbrock 1996). Die winterliche Abwanderung von Plötzen im Fluss Trent war durch erwärmtes Kühlwasser um zwei Monate verzögert. Insgesamt gab es aber keinen Hinweis darauf, dass die Fische den Kühlwasserbereich mieden (Sadler 1980).

Hydrologische und meteorologische Faktoren: Die Abflussverhältnisse sind bei vielen Fischarten ein wichtiger Auslöser für den Beginn von Wanderungen. Die Adulten viele Fischarten, besonders Salmoniden, wandern während oder nach einem Hochwasser flussaufwärts, um zu laichen. Extrem hohe Abflussmengen können den Beginn oder die Fortführung der Wanderung von Salmoniden und anderen Fischarten hemmen. Fallende Wasserstände stimulierten die Abwanderung der abgelaichten Hechte in einem kanadischen Seitenarm des St. Lawrence Flusses, während steigende Wasserstände Hechte auch noch am Ende der Laichsaison zum Aufsteigen veranlassten und die Abwanderung verzögerten. Fallende Wasserstände bewirkten auch bei den 0+ Hechten im Mai/ Juni eine Massenabwanderung (Massé et al. 1991).

In dieses Kapitel gehört im Grunde auch die Reaktion europäischer Süßwasserfische auf die Wasserabflussrate in größeren Flüssen. Im deutschsprachigen Raum gibt es eine ausführliche Diskussion, ob Fische bei steigendem Abfluss eher stromauf oder stromab wandern und unter

welchen Umständen sie in die Seitengewässer ausweichen. Weil es sich um ein flussspezifisches Thema handelt, das wegen des Baus von Fischaufstiegsanlagen an anderer Stelle nachgelesen werden kann, wurde auf eine Zusammenfassung in dieser Literaturstudie verzichtet. Viele Arbeiten sehen in der Wasserabflussrate einen wichtigen Faktor, aber es lassen sich ebenso Gegenbeispiele finden, in denen Wasserstand und Strömung keine Rolle spielten. Telemetrische Ergebnisse bei der Barbe zeigten keinen oder keinen unmittelbaren Zusammenhang zwischen der Abflussmenge und dem Wanderverhalten (Lucas & Batley 1996). Clough & Beaumont (1998) fanden bei telemetrisch beobachteten Hasel in einem ostenglischen Fluss keinen Hinweis darauf, dass die Fische ihr Verhalten in Verbindung zur Abflussmenge änderten. Die Wasserabflussrate oder -geschwindigkeit fügte keine weitere, signifikante Erklärung der Variation in den Ortswechseln bei telemetrierten Zandern in einem dänischen Fluss hinzu (Koed et al. 2000). Molls (1997) wies nach, dass bei steigendem Rheinwasserstand die Einwanderung von Plötze und Blei in die rheinoffenen Gewässer signifikant größer ist als die Auswanderung in den Rhein. Zwischen der Einwanderung bei fallendem oder steigendem Wasserstand fand sich dagegen kein signifikanter Unterschied. Bei der Auswanderung wanderten signifikant weniger Fische bei steigendem Wasserstand. Bei fallendem Wasserstand ist keine signifikante Vorzugsrichtung nachweisbar. Die Auswanderung übersteigt nicht signifikant die Einwanderung. Beispiele: Die punktuelle Massenabwanderung juveniler Bleie begann bei Extremhochwasser und setzte sich bei Normalisierung der Abflussverhältnisse fort; die Abwanderung abgelaichter Adulti von Blei und Plötze fand bei Rheinhochwasser statt. Besonders in älteren Arbeiten wird häufig auf den Einfluss von windinduzierter Strömung in Seen hingewiesen. Schiemenz (1914) spricht von Windwanderung, wenn Fische in Seen bei starkem Wind geschützte Stellen aufsuchen und sich vom Brandungsufer fernhalten. In sehr großen Seen wird eine ausgeprägte aktive oder passive Umverteilung der Fische durch windinduzierte Strömung vermutet (Mühlen & Schneider 1929). Hechte waren an windigen Tagen weiter weg vom Ufer als an ruhigen, Regen hatte jedoch keinen Einfluss auf den Aufenthaltsort. Der Rückzug in tiefere Gebiete bei Wind könnte ein Hinweis auf einen abiotischen Faktor sein, der hier das Hechtverhalten beeinflusst. Die Wellen erzeugen eine Wassertrübung, die die Hechte als visuell jagende Räuber möglicherweise beeinträchtigt (Chapman & Mackay 1984a). Kubecka (1993) beobachtete, dass die diurnale Wanderung ans Ufer bei Nacht von adulten Fischen der Arten Barsch, Plötze und Blei in tschechischen und englischen Stauseen in stürmischen Nächten gestört war. Einen starken Einfluss auf das Fischverhalten in Fließgewässern hat die Eisbildung. Eisbedeckung kann die stromaufwärts gerichtete Wanderung behindern, z.B. bei der Laichwanderung von Hechten in amerikanischen Flüssen (Clark 1950). Sich aufstauende Eismassen können ferner die Fließgeschwindigkeit am Grund extrem erhöhen und überwinterte Fische in Pools zum Abwandern zwingen (Brown et al. 2000).

Wasserqualität: Im Vordergrund steht der Sauerstoffmangel aufgrund von natürlicher (Laub etc.) oder anthropogener Verschmutzung mit organischem Material oder Nährstoffen. Die Verschlechterung der Wasserqualität im saisonalen oder täglichen Zyklus löst die Abwanderung von Fischen aus ihrem ehemals geeigneten Habitat aus. Manche Arten sind an Sauerstoffmangel angepasst, wie z.B. Fischarten in den Überschwemmungszonen tropischer Flüsse, aber auch die heimische Karausche kann niedrige Sauerstoffwerte über längere Zeit überdauern. Plötzen, die einen Dock bewohnen, konnten den benachbarten Schiffskanal nur im Winter bei ausreichender Sauerstoffversorgung besiedeln (Hendry et al. 1994 aus Lucas & Baras 2001). Unter experimentellen Bedingungen verursachten nicht-lethale Änderungen der Temperatur und des Sauerstoffgehalts unabhängig von der Beleuchtung eine erhöhte Aktivität bei Blei, Barsch und Plötze (Alabaster & Robertson 1961). Die Autoren vermuten, dass dies das Überleben in verschmutzten oder erwärmten Flüssen ermöglicht. In tschechischen Bächen führte der niedrige Sauerstoffgehalt unterhalb einer Verschmutzungsquelle zu niedrigen Fischdichten, die bei abnehmender Verschmutzung wieder anstiegen. Die Ergebnisse deuteten darauf hin, dass die Fische je nach Verschmutzungsgrad in die Gebiete ein und auswanderten (Libosvářski et al.

1967). Bei simulierten Winterbedingungen in Aquarien wanderten die Barsche bei fallendem Sauerstofflevel (von 4,0 auf 0,25 ppm) aus der Tiefe, bis sie an das Eis stießen (Petrosky & Magnuson 1973 aus Thorpe 1977a). Dieses Verhalten brachte sie in das Gebiet mit dem höchsten Sauerstoffdruck.

Bis zu einem gewissen Grad kann ein Abwägen zwischen dem Bedürfnis, hypoxisches Wasser zu vermeiden, und erhöhtem Nahrungsangebot oder Schutz vor Räubern in diesem stattfinden. Denkbar wäre dieses Verhalten bei etlichen stagnophilen Cyprinidenarten, die einen niedrigen Sauerstoffgehalt tolerieren können.

Biette, R.M. & Green, G.H. (1980): Growth of underyearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under constant and cyclic temperatures in relation to live zooplankton ration size. *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 37: 203-210.

Charnov, E.L. (1976): Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*): 129-136.

Colgan, P. (1993): The motivational basis of fish behaviour. Aus: Pitcher, T.J. (Hrsg.) *Behaviour of Teleost Fishes*. Chapman and Hall, London, 2. Auflage, S. 31-56.

Diana, J.S. (1984): The growth of largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Lacepede), under constant and fluctuating temperatures. *J. Fish Biol.* 24: 165-172.

Duncan, A. & Kubecka, J. (1996): Patchiness of longitudinal distribution in a river as revealed by a continuous hydroacoustic survey. *ICES J. Mar. Sci.* 53: 161-165

Forseth, T. Naesje, T.F., Jonsson, B. & Harsaker, K. (1999): Juvenile migration in brown trout: a consequence of energetic state. *J. Animal Ecol.* 68: 783-793.

Gaudreau, N. & Boisclair, D. (2000): Influence of moon phase on acoustic estimates of the abundance of fish performing daily horizontal migration in a small oligotrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 581-590

Hendry, K. Tinsdall, M. & White, K.N. (1994): Restoration of the fishery of a redeveloped freshwater dock. Aus: Cowx, I.G. (Hrsg.) *Rehabilitation of Freshwater Fishes*. Fishing News Books, Blackwell Science Ltd, Oxford, S. 467-479.

Luecke, C. & Wurtsbaugh, W.A. (1993): Effects of moonlight and daylight on hydroacoustic estimates of pelagic fish abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122: 112-120

Saldaña, J. & Venables, B. (1983): Energy compartmentalization in a migratory fish, *Prochilodus mariae* (Prochilodontidae), of the Orinoco River. *Copeia* 617-625.

Thomas, G. (1977): The influence of eating and rejecting prey items upon feeding and searching behaviour in *Gasterosteus aculeatus*, *L. Anim. Behav.* 25: 52-66.

3.3 Wanderungstypen

3.3.1 Überblick

Fische können täglich, saisonal abhängig oder innerhalb ihrer Ontogenese zwischen den drei Habitattypen Laichhabitat, Fresshabitat und Rückzugs/Schutzhabitat wechseln (vereinfacht) (Northcote 1978). Demzufolge können drei Typen von Wanderungen benannt werden: Laichwanderung, Nahrungswanderung und Wanderung in ein Habitat, das Schutz vor widrigen biotischen und abiotischen Faktoren bietet. Ein weiterer Typ erklärt sich aus einer ontogenetisch bedingten Notwendigkeit für einen Habitatwechsel.

Bemerkenswerter Weise wurde für Fischwanderungen in deutschen Binnengewässern eine vergleichbare Unterteilung bereits vor knapp 90 Jahren gemacht. Schiemenz (1914) unterschied zwischen sieben Typen von Fischwanderungen und bemerkte, dass man die einzelnen Wanderungstypen nicht scharf voneinander trennen dürfe. Die Darstellung der Wanderungen erscheint aus heutiger Sicht modern, wird aber in der späteren Literatur kaum zitiert. Schiemenz (1914) Kategorien und Beispiele sind:

1. Laichwanderung: Sie führt die Fische an einen Ort, wo der Laich abgesetzt werden kann und wo die Brut Nahrung findet. Die Fische wandern, um einen geringeren Salzgehalt aufzusuchen, um an wärmeren Stellen zu laichen oder um vor Strömung geschützte Stellen zu finden.
2. Nahrungswanderung: Sie dient dazu, geeignete Ernährungsbedingungen zu finden, Beispiele: Stint, Zanderbrut und Ukelei. Bei Planktonmangel sterben Stint- und Zanderbrut, wenn sie in geschlossenen Seen leben, aber diejenigen in offenen Seen wandern aus und kehren gelegentlich bei Besserung der Situation wieder zurück. Die Ukelei wandert bei Planktonmangel ans Ufer, um Anflug zu fressen.

3. Landwanderung: Wanderung der Fische auf überschwemmtes Gebiet zum Fressen.
4. Strömungswanderung: Abdrift der Fische bei Hochwasser in den großen Flüssen, Wanderung von Fischen aus dem Hauptstrom in die Seitengewässer bei starker Strömung und Kompensationswanderungen stromauf.
5. Windwanderung: Einige Fische weichen der vom Wind in großen Seebecken induzierten Strömung aus. Bei starkem Wind meiden alle Fischarten das Brandungsufer.
6. Winterwanderung und Frühjahrswanderung: Wanderung von und zu den Überwinterungsplätzen. In Seen suchen die Fische tiefere Bereiche auf, um dort im vergleichsweise wärmeren und wahrscheinlich auch nahrungsreicheren Wasser zu überwintern. Sie nutzen erst im Frühjahr wieder den gesamten See, indem sie die tieferen Bereiche verlassen und ans Ufer wandern. In Flüssen dagegen verlassen sie erst den Hauptstrom, wenn sich Grundeis bildet. Überwinterungsgebiete sind hier Löcher, Buchten, Altarme und angebundene Seen.
7. Alterswanderung: Weil die Fische mit zunehmender Körpergröße andere Nahrung präferieren, wechseln sie das Gebiet, (z.B. Hecht, Quappe, Blei, Plötze und Barsch, die als Juvenile dichter am Seeufer bleiben als Adulte.)

Eine strenge Einteilung nach dem Zweck der Wanderung ist sicher nicht unproblematisch. Häufig findet sich kein eindeutiges Ziel, oder es kommen mehrere gleichwertige in Frage. Obwohl die Auslöser einer Wanderung von etlichen Autoren nicht ermittelt wurden oder aus methodischen Gründen nicht ermittelt werden konnten, bietet sich eine schematische Unterteilung der beobachteten Fischwanderungen dennoch an. Bei den meisten Arbeiten der Literaturstudie findet sich zumindest der Versuch, die beobachteten Ortswechsel in eine der Kategorien einzuordnen. Besonders in der älteren europäischen Literatur vor ca. 1970 konnte nur danach gesucht werden, ob eine der drei Wanderungskategorien beschrieben wurde und ob diese innerhalb oder zwischen Seen stattfand. Es wurde auf die Darstellung kleinskaliger Wanderungen bzw. Habitatwechsel von 0+ Fischen sowie vertikaler Wanderungen verzichtet, um den Rahmen der Literaturstudie nicht zu sprengen. Diese Wanderungen sind vergleichsweise gut untersucht und dokumentiert.

3.3.2 Laichwanderungen

In der Laichzeit müssen die laichreifen Fische ein geeignetes Habitat zum Ablachen finden und dort weitere laichreife Geschlechtspartner treffen, mit denen sie sich paaren können. Das ausgewählte Habitat muss zudem ein geeigneter Ausgangspunkt für die Jungfische sein. Liegen die Laichplätze nicht in der Nähe der Überwinterungs- und Fresshabitate der Adulten, kommt es zu Wanderungen oder zumindest zu einer Suchbewegung in Richtung geeigneter Stellen. Laichwanderungen können auffällige Massenbewegungen sein, was diesen Typ zu einer gut befischbaren und damit zu einer der fischereilich bedeutendsten Wanderungen macht. Laichverhalten, Laichzeit und Laichhabitat sind bei vielen Arten intensiv untersucht worden. An dieser Stelle sollte nochmals darauf hingewiesen werden, dass die Distanz kein Kriterium für eine Wanderung ist. Arten, die den Winter in den tieferen Wasserschichten von Standgewässern verbringen, wandern in die flachen Uferzonen. Rheophile Kieslaicher wandern stromauf in ein geeignetes Flussgebiet. Viele Fischarten, wie Blei, Plötze, Güster und Hecht haben ihre Laichgebiete in den Altarmen und Seitengewässern von Flüssen, aber auch neu angelegte Baggerseen werden als Laichplätze angenommen, wenn sie mit dem Fluss verbunden sind (Staas & Neumann 1994; Molls 1999; Grift et al. 2001). Auch in die Zuflüsse von Seen steigen Arten, wie Hecht oder Plötze auf, um dort zu laichen. Andere typische Gebiete sind Gräben, Überschwemmungsflächen und Untiefen der Seen.

Weniger klar ist, wie die Laichwanderungen organisiert sind, wie die Rekrutierung abläuft und warum sie oft nicht in das nächst gelegene, geeignete Laichgebiet führen. Bei vergleichsweise euröken und eurytopen Arten, wie Plötze, Blei und Zander, ist es schwer vorstellbar, dass die

Tiere lange Wege zu einem geeigneten Laichplatz zurücklegen müssen. Gerade in reich strukturierten Seen mit einer Reihe von potentiell geeigneten Laichplätzen erscheinen weite Laichwanderungen in benachbarte Gewässer wenig sinnvoll. Dennoch gibt es überzeugende Studien über Laichwanderungen, bei denen offensichtlich nicht der „erstbeste“ Platz genutzt wurde. In der Literatur konnte kein geeignetes Konzept gefunden werden, wie Laichplätze bei einem Überangebot ausgewählt werden und wie sich Laichwanderungen bei anspruchswosen Arten etablieren. Hechte und Plötzen wählten in polnischen Seen Jahr für Jahr immer die gleichen Laichplätze, obwohl sich auch andere Stellen in der Seenplatte als Laichplätze anboten (Wilkonska & Zuromska 1967). In einem kleinen See (3,7 ha) hatten Plötzen nur einen Hauptlaichplatz und einen weiteren kleinen, die sie jedes Jahr trotz Alternativen wieder benutzten (Diamond 1985).

Als mögliche Gründe für Laichwanderungen unabhängig vom Angebot an geeignetem Laichsubstrat werden in der Literatur genannt:

- Unterschiedliche Wassertemperaturen in den potentiell geeigneten Laichgebieten. Die Ergebnisse von Müller (1982) und Müller und Berg (1982) sprechen dafür, dass die höhere Wassertemperatur in den Küstenflüssen Grund für die anadromen Laichwanderungen in der nördlichen Ostsee sind. Im Rigaischen Meerbusen verlagerten Barsche in kalten Jahren ihren Laichplatz von ihrem gewohnten Laichhabitat in Seetangwiesen auf die wärmeren Sandbänke (Berzins 1949). Experimentell nicht nachgewiesen, aber von vielen Autoren als Grund für Laichwanderung zwischen Seen vermutet, ist die schnellere Erwärmung des Wassers in flacheren Seen (Wilkonska 1967).
- Kompensationstheorie: Wanderungen gegen die Strömung dienen oft dazu, die Abdrift der Jungen zu kompensieren oder ihre Verbreitung über geeignetes Habitat zu sichern (Northcote 1978, 1984; Linfield 1985).

Die Richtung der Wanderungen in Fließgewässern war und ist ein Diskussionspunkt in der deutschsprachigen Fischliteratur. Wegen der stromauf gerichteten Massenwanderungen zur Laichzeit gilt die allgemeine Annahme, dass Laichwanderungen stromauf gehen.

Dies mag vielfach der Fall sein, ein Zwang scheint hier bei potamodromen Arten nicht zu bestehen. Bleie wanderten in einem irischen Fluss sowohl stromab als auch stromauf zu ihren Laichplätzen (Whelan 1983). Hechte in einem kanadischen See wanderten sowohl in den Zufluss als auch in den Abfluss des Sees zum Laichen (Carbine & Applegate 1948). Untersuchungen, die offen für beide Wanderungsrichtungen sind, sind selten. Möglicherweise spielt weniger die Strömungsrichtung als die Distanz zum nächst gelegenen Laichhabitat eine Rolle.

Die meisten Laichwanderungen dürften erst im Frühjahr nach dem Abschmelzen des Eises und maximal einige Wochen vor dem Ablichtertermin stattfinden. In der vorliegenden Literatur sind auch Fälle beschrieben, in denen die Fische bereits im Winter in die Nähe der Laichplätze wanderten. Nicht ausgeschlossen ist, dass es sich hierbei um Kombinationen aus Überwinterungs- und Laichwanderungen handelt.

Nach einer Laichwanderung wird das Laichgewässer von den abgelaichten Fischen oft wieder verlassen. Bei Wanderungen zwischen verschiedenen Gewässern wurden überwiegend zeitgleich verlaufende Ein- und Auswanderungsphasen beschrieben, aber auch zeitlich versetzte kamen vor. Die Richtung der Laichwanderung wurde im erst genannten Fall über die Richtung der abgelaichten Fische bestimmt.

- Die Laichwanderung und Abwanderung von Plötzen, Bleien, Güstern und Ukelei in die Seitengewässer des Rheins verlief weitgehend zeitgleich in beide Richtungen. In Richtung Seitengewässer überwogen in den Fängen die laichbereiten Tiere, bei der Auswanderung aus den Seitengewässern die abgelaichten (Molls 1997). Ein Teil der Laicher war wahrscheinlich bereits im Verlauf des Winters eingewandert.
- Wilkonska (1967) untersuchte die kommerzielle Nutzung einer Massenlaichwanderung von Plötzen aus dem Sniardwy (11 000 ha), Polen, über einen kurzen Kanal in den kleinen flachen

Luknajno (680 ha). Die Einwanderungsphase fand nur im April vor dem Ablachen statt. Der Laichzug begann Anfang April, erreichte sein Maximum Mitte April, und die Massenwanderung endete um den 25. April. Die Rückwanderung in den großen See erfolgte offenbar erst im Anschluss an die Einwanderungsphase.

- Bei der Laichwanderung von Plötzen aus einem südnorwegischen See in die Zuflüsse konzentrierte sich die Einwanderungsphase auf die Laichzeit. Eine frühere Einwanderung wäre wegen der Eisbedeckung oder dem massivem Schmelzwasserabfluss sicher nicht möglich. Der Hauptzug begann nach den ersten laichenden Weibchen, und die letzten laichenden Tiere wurden Mitte Juni beobachtet. Die Spitze der abwandernden Plötzen folgte 2-5 Tage nach der Spitze der aufsteigenden (L'Abée-Lund & Vøllestad 1987).
- In einer älteren Beschreibung der Fischwanderungen in der unteren, damals unverbauten Memel finden sich zahlreiche Hinweise auf ausgedehnte Laichwanderungen u.a. von Hecht, Ukelei, Zährte, Stint und Quappe (Kiock 1925). Stinte und Quappen stiegen regelmäßig zur Laichzeit aus dem Kurischen Haff auf. Die Masse der stromauf wandernden Fische stammte aus der Memel oder war im Winter durch Eisbildung ins Haff gedrängt worden.
- Die anadromen Laichwanderungen von Hecht, Barsch und Plötze aus der nördlichen Ostsee in die Küstenflüsse finden erst nach dem Schmelzen des Eises im Frühjahr statt (Müller & Berg 1982). Die Adulten verlassen nach dem Laichen die Küstenflüsse wahrscheinlich aus Nahrungsmangel.
- In einem litauischen Stausee überwinterten einige Bleie in der Nähe des Fressgebiets, dem tieferen, seeähnlichen Teil des Stausees. Ein anderer Teil wanderte bereits zum Überwintern in den flacheren, flussähnlichen Teil des Sees. Beide Gruppen laichten zusammen in einem Laichgebiet im flachen, flussähnlichen Stauseeteil (Gajdusek et al. 1987).

In einigen Studien fanden sich Angaben über die Entfernung zum Laichplatz beim Wiederfang. In fast allen Arbeiten wurde auf dem Laichplatz markiert und nur die Distanz nach Abwanderung vom Laichplatz bestimmt. Distanzen von 10 km zum Laichplatz waren keine Seltenheit. Das Wissen über die Laichwanderungen der einzelnen Arten hängt stark davon ab, wo und wie nach Laichwanderungen gesucht wurde. Massenfänge in passivem Fischereigerät im Frühjahr im Bereich des möglichen Ablachtermins verleiten zu der Annahme, es handele sich um eine Laichwanderung. Eine andere Erklärung als eine gerichtete Wanderung kann aber einfach gesteigerte Schwimmaktivität sein.

- Neumann (1979) verfolgte die Fischaktivität mit Trap-Netzen im Eingang einer Bucht an der schwedischen, südlichen Ostseeküste sowie innerhalb der Bucht mit Kiemennetzen. Er glich die Fangzahlen beider Stationen ab, um zu überprüfen, ob es sich um eine Wanderung oder um gesteigerte Schwimmaktivität von überwiegend stationären Fischen handelt. Die Massenfänge an Barschen und Plötzen zur Laichzeit am Eingang der Bucht führt er nicht auf gerichtete Laichwanderungen zurück, sondern auf eine allgemein gesteigerte Schwimmaktivität. Neumann argumentiert, dass die Kiemennetzfänge innerhalb der Bucht denselben saisonalen Verlauf wie die Trap-Netz Fänge zeigten und dass sich längere Ein- und Auswanderungsphasen nicht abwechselten, sondern gleichzeitig auftraten. Die täglichen und saisonalen Schwankungen in den Fängen reflektieren seiner Ansicht nach Änderungen in der Schwimmaktivität relativ stationärer Barsche und Plötzen, die in ungerichteten und zufälligen Ortsbewegungen resultieren.

Reproduktives Homing / Laichplatztreue

Homing bezeichnet die Rückkehr zu einem bestimmten Ort, mit dem im Falle von reproduktivem Homing der Laichplatz gemeint ist, im Deutschen Laichplatztreue.

Laichplatztreue hat im Prinzip zwei Formen. Zum einen die Rückkehr an den Laichplatz, an dem der adulte Fisch einmal geschlüpft ist, also "Geburts"ortstreue im engeren Sinne, oder der adulte Fisch sucht jedes Jahr denselben Laichplatz auf, der aber nicht der Geburtsort sein muss.

Wie bei vielen Arbeiten über Fischwanderungen wurden auch hier die meisten grundlegenden Arbeiten zur ökologischen Bedeutung oder adaptivem Wert des reproduktiven Homings an Salmoniden gemacht.

Adaptiver Wert (L'Abée-Lund & Vøllestad 1985; Wootton 1998):

- Homing bringt den Fisch in ein Gebiet, das sich bereits zuvor als geeignet für die Reproduktion erwiesen hat.
- Laichplatztreue erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass auch andere, laichbereite Fische anwesend sind. In der Laichzeit bilden viele europäische Cyprinidenarten sowie Perciden, aber auch Quappe und Hecht Aggregationen von einigen wenigen bis zu mehreren tausend Individuen. Voraussetzung dafür ist, dass sich die Tiere synchron an geeigneten Stellen versammeln.
- Homing kann zur besseren Verteilung der Laicher führen, d.h. die Anzahl der Laicher wird gegen die Kapazität der Laichplätze ausbalanciert.
- Von reproduktivem Homing nimmt man an, dass es den reproduktiven Erfolg durch natürliche Selektion über die Synchronisierung des Erscheinens am Laichplatz, wenn die Bedingungen am besten sind, erhöht.

Es ist schwierig, bei Fischarten, die bereits als Embryonen den Laichplatz verlassen, eine echte Geburtsortstreue nachzuweisen. Bei keiner in dieser Studie behandelten Fischarten wurden, soweit bekannt, Methoden angewendet, mit denen eine echte Geburtsortstreue nachgewiesen werden kann. Kriterien für eine Laichplatztreue, wenn adulte Fische in der Laichzeit auf den Laichplätzen markiert wurden, sind: Wiederfänge dieser Tiere in den folgenden Laichzeiten sollten nur vom Laichplatz, auf dem sie markiert wurden, stammen. Wechsler zwischen den Laichplätzen sollten einen geringen Anteil an den Wiederfängen haben.

Vielleicht weil man es generell für unwahrscheinlich hielt, hat man die meisten einheimischen Arten nie systematisch auf ihre Laichplatztreue untersucht. Nur bei der Plötze konnte eine Arbeit gefunden werden, die die Laichplatztreue wie bei Salmoniden untersucht. Auch wenn einiges darauf hindeutet, dass Laichplatztreue weit verbreitet ist, ist ihre Bedeutung im Vergleich mit der freien Laichplatzwahl durch die vorhandene Literatur nicht einschätzbar.

Folgende Autoren fanden Hinweise auf Laichplatztreue:

- Blei: Whelan (1983), Astrauskas (1971)
- Plötze Besonders gut dokumentiert ist die Laichplatztreue bei Plötzen. Aus dem eutrophen See Årungen (1,2 km², max. Tiefe 13,2 m), Norwegen, kehrten Plötzen in den Zufluss zurück, in dem sie bereits im Jahr zuvor gelaicht hatten (L'Abée-Lund & Vøllestad 1985). Alle Zuflüsse des Sees wurden systematisch auf Markierte kontrolliert. Die Rückkehrpräzision (*homing precision*) lag bei 83,5 - 92,0 % in den beiden untersuchten Zuflüssen. Weil es sich bei den Zuflüssen um Habitate mit stark schwankenden Bedingungen handelte, vermuten die Autoren, dass der reproduktive Erfolg von Frühjahrslaichern, wie der Plötze, eher am Timing des Laichens als an der Rückkehrpräzision hängt. Während der Fressperiode verteilten sich die Adulten im gesamten See und vermischten sich mit Tieren, die in anderen Zuflüssen laichten. Weitere Nachweise in Seen: Goldspink (1977), Wilkonska (1967).
- Hecht: Carbine & Applegate (1948), Frost & Kipling (1967), Kipling & LeCren (1984)
- Zander: Puke (1952), Jepsen et al. (1999)
- Barsch: Kipling & LeCren (1984)

Eine Alternative zur Laichplatztreue ist das freie Umherstreuen (*straying*), um einen Laichplatz zu finden. Dieses Verhalten kann besonders dort einen adaptiven Wert haben, wo Laichgebiete zum Zeitpunkt der Wanderung ungeeignet sind oder von Natur aus instabil und unvorhersehbar sind, so dass es in manchen Jahren zu hoher Mortalität bei der Brut kommt (Lucas & Baras 2001). Bei manchen Arten, bei denen Laichplatztreue nachgewiesen wurde, scheint es eine

gewisse Flexibilität zu geben. Möglicherweise hängt der Grad der Laichplatztreue vom Habitat ab.

Barsch, Plötze und Hecht laichten auf künstlichen Laichsubstraten, das in verschiedenen Tiefen im Uferbereich des Genfer Sees ausgebracht wurde (Gillet & Dubois 1995). Hechte laichten sogar im offenen Wasser auf dem künstlichen Substrat. Auf dem Laichplatz markierte Hechte wurden im kanadischen See (Square Lake, Alberta, 3 Meilen lang, 2 Meilen breit) innerhalb einer Laichzeit auf mehreren Laichplätzen wiedergefangen (Miller 1948).

3.3.3 Fresswanderungen

Eine Fresswanderung führt die Fische in ein Gebiet, in dem sie profitabler fressen können, als an dem Ort, den sie verlassen haben. Während bei einigen Fischarten die Tiere bei reduziertem Nahrungsangebot abwandern, bleiben sie bei anderen am Ort, minimieren ihre energetischen Kosten und werden bei geringeren Größen geschlechtsreif, z.B. Verbuttung bei Cypriniden (Lucas & Baras 2001). Anadrome und katadrome Wanderungen entstanden wahrscheinlich wegen der Unterschiede im Nahrungsangebot zwischen dem Meer und Binnengewässern (Gross et al. 1988), aber auch potamodrome Wanderungen folgen oft den zeitlich-räumlichen Variationen in der Produktivität.

Eine Arbeit an der Plötze konnte zeigen, dass die Qualität der vorhandenen Nahrung entscheidend für die Wanderung war. Relativ große, adulte Plötzen kehrten im Sommer in die Zuflüsse des südnorwegischen Sees Årungen zurück, in denen sie zuvor gelaicht hatten, und fanden dort mehr tierische Nahrung als im See (L'Abée-Lund & Vøllestad 1987). Die Autoren weisen auf fehlende Räuber als weiteren Faktor hin.

In gemäßigten Gebieten wird die Produktionsspitze im Frühjahr/Sommer in den flachen, produktiven Buchten in Seen von Fischen genutzt, die aus ihren tiefen, unproduktiven Überwinterungshabitaten einwandern (Allen 1935; Pfeiffer 2000). Diese Wanderung kann für die Adulten zugleich auch eine Laichwanderung sein, führt es sie doch in die Laichgebiete im flachen Wasser. Interessant ist, dass die Wanderungen im Frühjahr von den Überwinterungsgebieten ins Flache nicht von den steigenden Wassertemperaturen gesteuert werden. Zwischen der Rückwanderung von Barschen in sehr großen Seen aus den tieferen Überwinterungsplätzen ins flachere Wasser und dem Anstieg der Temperatur im Frühjahr konnte kein Zusammenhang gefunden werden (Allen 1935; Eckmann & Imbrock 1996). Trotz konstanter Wassertemperatur in den Überwinterungsschichten begannen die Tiere ihre Wanderung.

Manche Raubfischarten folgen den Wanderungen ihrer Beute. Bereits Schiemenz (1930) und Schneider (1922) beschrieben den Zander als einen Fisch, der bei Nahrungswanderungen seiner Beute folgt. Im dänischen Fluss Gudenå folgten die Zander bei telemetrischen Untersuchungen den Wanderungen ihrer Beute, Plötze und Ukelei, stromab ins Ästuar (Koed et al. 2000). In Haffen folgt er wahrscheinlich dem Stint (Wiktor 1961). Eine Nahrungswanderung des Zanders vermutet auch Filuk (1962) bei Zandern im Frischen Haff.

Bei Hechten ist die Situation weniger klar. Jepsen et al. (2000) bemerkten, dass Zander, nicht aber Hechte der Beute folgten. Bregazzi und Kennedy (1980) dagegen vermuteten, dass die Hechte in einem eutrophen See der Beute folgten. Ebenso vermuteten Chapman und Mackay (1984), dass die Habitatwechsel von größeren Hechte in einem See mit den Standorten ihrer Beute zusammenhängen. Hechte, die weiter als 2 km vom Markierungsort in einem Stausee wiedergefangen wurden, zeigten einen größeren Längen- und Gewichtszuwachs als stationäre Tiere (Vostradovsky 1969). Nach Meinung des Autors könnte das unterschiedliche Wanderverhalten bei Hechten der wichtigste Grund für unterschiedliche Wachstumsraten in einem Gewässer sein.

Die Abwanderung vom Laichplatz, auf dem sich Arten wie Blei, Plötze und Quappe oft in hohen Dichten aggregieren, kann auch im Zusammenhang mit dem Nahrungsangebot im Laichgebiet gesehen werden. Die Abwanderung der Adulten von Hecht, Barsch, Plötze (Müller 1982) aus den

Küstenflüssen der nördlichen Ostsee nach dem Abbläichen erfolgt wahrscheinlich wegen des unzureichenden Nahrungsangebots in den Zuflüssen.

Bleie wanderten von ihren Laichstellen in einem irischen Fluss bis zu 10 km zu ihren Fressgebieten, in denen sie den Sommer verbrachten (Whelan 1983). Ein Teil der adulten Bleie in einem litauischen Stausee wanderte direkt nach dem Laichen in den tieferen Bereich des Sees, um dort den Sommer über zu fressen (Gajdusek et al. 1987). Die juvenilen Bleie hatten schon vor der Laichzeit das flache Wasser des Stausees aufgesucht.

Hierher gehört auch die Auswanderung der Jungfische aus dem Laichhabitat, obwohl diese Wanderung nicht klar von einer Ausbreitung zur Besiedlung neuer Habitate getrennt werden kann. Bei einigen Arten konnte die aktive Auswanderung der Juvenilen aus den Aufwuchs- oder Laichhabitaten in Seen nachgewiesen werden.

- Mehrfach ist bei 0+ Zandern beobachtet worden, dass sie etwa ab August im Alter von 3-4 Monaten aus ihrem Laichgebiet mit der Strömung auswandern. Diese Auswanderung aus Stauseen, Seen und Auen in Fließgewässer wurde mit Nahrungsmangel in Verbindung gebracht (Struck 1943; Mikheev & Pavlov 1993), möglicherweise besteht aber auch eine ontogenetische Disposition, in diesem Alter abzuwandern (Schneider 1922; Mühlen & Schneider 1929; Schiemenz & Köthke 1956; Koed et al. 2000).
- Einjährige Barsche (Schneider 1922; Mühlen & Schneider 1929) wanderten aus dem 24 000 ha großen Wirzjerv in Estland im März und April mit der Strömung in den abfließenden Fluss aus. Strömung und Nahrungsmangel kamen in diesem Fall als Ursache nicht in Frage.

Ein besonderes Ziel, das heute oft in Vergessenheit geraten ist, sind überschwemmte Flächen am Ufer von Flüssen und Seen (Wundsch 1950). Diese werden von den Fischen nicht nur als Laichhabitat aufgesucht, sondern auch, um terrestrische Nahrung zu fressen. In die Überschwemmungsgebiete des Flusses March (Österreich) wandern elf Arten ein, von denen Plötze, Güster und Blei die häufigsten sind (Reimer 1991). Die Flächen werden verlassen, wenn sich die Flut zurückzieht.

3.3.4 Refugium suchende Wanderungen

Bei schlechten Überlebensbedingungen sind die Alternativen entweder Toleranz oder Abwanderung. Abwanderung in ein Refugium kann auch der Sicherung von Energiereserven dienen, die dann zum Wachstum oder zur Reproduktion genutzt werden können. Die "refuge-seeking migration" ist somit eine bedeutende Strategie, um den Verlust von Fitness unter Stressbedingungen, die in Zeiträumen kürzer als eine Generationsperiode ablaufen, zu minimieren (Lucas & Baras 2001). Zu den Stressbedingungen zählen saisonale Fluktuationen und unregelmäßig auftretende Ereignisse wie Extremhochwasser und Dürren.

Winterwanderungen

Die jahreszeitlich bedingten Änderungen wirken sich auf die Verteilung der Fische in Seen und Fließgewässern aus. Untersuchungen, die die biotischen und abiotischen Bedingungen am Überwinterungsplatz mit der Überlebenswahrscheinlichkeit oder dem Fortpflanzungserfolg in Verbindung bringen, sind selten. Obwohl es angeblich eine Winterruhe bei manchen mitteleuropäischen Fischarten gibt, konnten keine glaubwürdigen Studien gefunden werden. Von den hier im Mittelpunkt stehenden Arten Barsch, Blei, Zander, Plötze, Hecht ist bekannt, dass sie den Winter über weiterhin Nahrung aufnehmen, wenn auch in wesentlich geringerem Maße als im Sommer (Allen 1935; Tesch 1956; Ziemiankowski & Christea 1961; Pavlov et al. 1986; Nauwerck 1999). Manche Arten, wie der Barsch, machen im Winter tägliche Vertikalwanderungen, um Nahrung aufzunehmen und sich vor Räufern, wahrscheinlich Wasservögeln und den winteraktiven Quappen, zu schützen (Eckmann & Imbrock 1996). Ein anderer Faktor ist die winterliche Wassertemperatur, die von Tiefe und Größe des Gewässers wesentlich bestimmt wird. Natürlich müssen sich Fische vor dem Einfrieren schützen. Die

minimale Wassertiefe wird in natürlichen Gewässern überschritten. Winterwanderungen zwischen Gewässern wegen der Eisdecke sind aus Mitteleuropa nicht bekannt. Der simple Zusammenhang, dass Fische immer die wärmeren, also 4°C temperierten Bereiche wählen und dafür möglicherweise auch gezielt tiefe Gewässer aufsuchen, ist mit der ausgewerteten Literatur ebenfalls nicht zu belegen. Die aufgesuchte Wassertiefe unterschied sich zwischen den Fischarten und zwischen den Gewässern. Details finden sich in diesem Kapitel unter dem Abschnitt „Seen“. Möglicherweise gibt es eine angeborene Komponente bei der Wahl der Wassertiefe. Erikson (1974 aus Hokanson 1977) beobachtete einen saisonalen Rhythmus in der Aktivität und vertikalen Verteilung von Barschen in Labortanks. Während des Winters waren die Barsche weniger aktiv und blieben nahe am Boden, im Sommer nutzen sie die gesamte Wassersäule im Tank gleichermaßen.

In manchen Gewässern entsteht bei Eisbedeckung Sauerstoffmangel, der zu Fischsterben führen kann. Sauerstoffmangel kann zwar Wanderungen auslösen, untersucht wurde ein Zusammenhang mit winterlichen Auswanderungen aus Gewässern jedoch offensichtlich noch nicht.

Ein biotischer Faktor, der Ortsveränderungen erfordert, ist die Bildung riesiger Aggregationen. Untersuchungen mit Echoloten in Seen zeigten, dass sich Fische in riesigen, kompakten Schwärmen über dem Boden oder einer sauerstoffarmen Wasserschicht regelrecht auftürmen (Bohl 1980; Pfeiffer 2000). Von Hecht und Zander sind Winteraggregationen nicht bekannt. Manche Autoren haben bei Zander und Hecht beobachtet, dass sie sich in tieferes Wasser zurückziehen (Schneider 1922; Puke 1952; Nyberg et al. 1996), andere sehen keinen wesentlichen Unterschied zum Rest des Jahres, außer dass die Vegetation nicht aufgesucht werden kann (Jepsen et al. 1999; Jepsen et al. 2001). Winteraggregationen wurden bei Barsch (Eckmann & Imbrock 1996), Blei (Backiel & Zawisza 1968) und Plötze (Pavlov et al. 1986; Pfeiffer 2000) beobachtet. Der Grund für die Bildung von Aggregationen ist kaum erforscht. Die meisten Autoren vermuten Schutz vor Räubern, weil die Fische im kalten Wasser weniger schnell fliehen können. Johnsen und Hasler (1977) vermuteten, dass es dazu dienen könnte, die Fische für die Laichzeit mit Artgenossen zusammenzubringen.

Der zeitliche Ablauf und der Beginn von Wanderungen zu einem geeigneten Überwinterungsplatz scheint an lokale Bedingungen angepasst und damit variabel zu sein. Anhand der ausgewerteten Literatur kann nicht geklärt werden, wie die Bildung von Aggregationen oder das Aufsuchen von Wintergebieten mit der Temperatur oder der Zirkulation zusammenhängt.

Das folgende Beispiel zeigt, wie koordiniert die Wanderung zu traditionellen Überwinterungsgebieten innerhalb eines Sees ablaufen kann.

Im eutrophen See Mendota, Wisconsin (4000 ha, max. Tiefe 26 m), wurden 17 Karpfen (58 bis 79 cm Länge) einer großen Karpfenpopulation im Herbst und Winter telemetrisch beobachtet (Johnsen & Hasler 1977). In beiden Jahren suchten die Karpfen im Herbst kurz vor dem Zufrieren Karpfenaggregationen an zwei Stellen des Sees auf. Die Stellen waren 5 bis 7 m tief und lagen in der Nähe von dichten Makrophytenbeständen. Eine der beiden Stellen lag im Mündungsbereich eines Flusses und kühlte sich schneller ab als der Rest des Sees. Die in den südwestlichen und südöstlichen Bereich des Sees ausgesetzten Tiere schwammen am Ufer entlang auf dem kürzesten Weg in die Überwinterungsgebiete im Norden des Sees. Die Tiere benötigten für die Strecke zwischen einem und zwei Monaten. Die besenderten Tiere trafen jedes Jahr relativ synchron aus verschiedenen Teilen des Sees in den Gebieten ein. Der Ankunftszeitraum war 1974 20. bis 21. Dezember und 1975 zwischen dem 22. November und dem 2. Dezember. Zehn Tiere wechselten zwischen den beiden Überwinterungsgebieten. An den beiden Stellen konnten durch kommerzielle Fischer über 46 t Fisch gefangen werden. Wahrscheinlich handelte es sich um traditionelle Überwinterungsplätze, weil eines der beiden Gebiete bereits in den Jahren zuvor kommerziell ausgebeutet wurde.

Seen

Eine gängige Behauptung ist, dass sich Fische im Winter in Seen in die tieferen, uferfernen Bereiche zurückziehen (Northcote 1978). Es konnten zahlreiche Beispiele gefunden werden, in denen Fische den Uferbereich verließen. Subadulte einiger Arten wurden im Winter auch in flachen Gewässern unter 2 m Wassertiefe angetroffen. Der bevorzugte Winteraufenthaltort hängt offenbar auch von der Geschlechtsreife und der Körpergröße ab.

Die Angaben über die Wassertiefe im Winteraufenthalt sind sehr unterschiedlich. Es wurden je nach See die tiefsten Stellen, Wasserschichten über den tiefsten Bereichen oder der gesamte See als Winteraufenthaltort gewählt. Cypriniden wurden im Winter auch in Gräben angetroffen. Manche Autoren vermuteten, dass auch in Seen die Fische im Winter nach strömungsgeschützten Stellen suchen (Schiemenz 1914; Schiemenz 1957; Lappalainen & Vinni 2001). Strömung in Seen kann windinduziert sein, Flusseen weisen eine Strömung auf, oder Schmelzwasser oder hohe Niederschläge führen zu Wasserströmungen.

- Barsche wandern im Winter aus den Uferbereichen der Seen in tieferes Wasser, wie für Lake Windermere (Allen 1935), den Bodensee (Hartmann & Nümann 1977), amerikanische Seen (Thorpe 1977) gezeigt werden konnte. Im Zuge der Eutrophierung stieg die Wassertiefe, die von der Mehrheit der adulten Barsche im Bodensee im Winter gewählt wurde, von 10 - 30 m in den 1930s auf 40-50 m 1976 (Hartmann & Nümann 1977). Im frühen Herbst wandern die Barsche im Mälaren in Tiefen von 15-20 m und im Hjälmaren von 10-15 m (Rundberg 1977). In Windermere konzentrierten sich die Barsche in Wasserschichten von 18-27 m Tiefe, obwohl der See mindestens 36 m tief ist (Allen 1935).
- Plötzen im Mondsee wurden von November bis März nur mit den Kiemennetzen auf 10 m und 30 m (Boden), nicht aber zwischen 0-10 m gefangen (Nauwerck 1999).
- Im russischen See Glubokoe (59,3 ha, max. Tiefe 33 m) hielten sich kleine, adulte Plötzen (6-9 cm) im März unter Eis im Pelagial des Sees in Tiefen zwischen 5 - 28 m bei Wassertemperaturen zwischen 2 - 3,5 °C auf. Die horizontale Grenze war die 14 - 16 m Tiefenlinie des Sees. Am Tage aggregierten sich die Fische in Schwärmen und schwammen in den erhellten Wasserschichten zwischen 5 und 12 m umher, nachts lösten sich die Aggregationen auf. Die Autoren vermuteten, dass die Grenzen zum einen durch die Thermokline und in der Horizontalen durch die Temperaturen des flachen, kalten Uferbereichs bestimmt werden (Pavlov et al. 1986).
- Pfeiffer (2000) verfolgte mit dem Echolot das raumzeitliche Verhalten der Fische im Belauer See (max. Tiefe 31 m), Schleswig-Holstein. Während der Vegetationsperiode zwischen April und Oktober hielten sich die Fische am Tage im Freiwasser auf. Mit der einsetzenden Vollzirkulation im Oktober und November schlossen sich die Fische vermehrt zu haufen- und turmförmigen Schwärmen zusammen. Von Oktober bis Januar waren kaum noch Fische im Freiwasser anzutreffen, sondern nur noch in diesen „Wintertürmen“. Die Fische türmten sich tagsüber im Winter ohne Eisbedeckung zu riesigen, teils 12 m hohen Winteraggregationen auf, die über dem Boden im tiefsten Seebereich standen. Im März bei einer homogenen Temperatur der gesamten Wassersäule begannen sich die Fische aus der Aggregationen zu lösen und wieder das Freiwasser zu besiedeln.

Die Winteraggregationen wurden von Pfeiffer (2000) nicht gezielt befischt, aber es dürfte sich um die dominierenden Fischarten des Belauer Sees, Blei und Plötze, gehandelt haben. Von Winterwanderungen in andere Seen oder aus anderen Seen ist nicht die Rede, obwohl der Belauer See mit einem weiteren See über einen Kanal in Verbindung steht.

Ein erster überzeugender Hinweis auf Winterwanderungen zwischen Seen war bei Franz (1912) zu finden. Franz (1912) zitiert einen Bericht von Lukatis *“Der tiefe See Brossolasses (Flächenausdehnung ca. 155 ha), der als Winteraufenthalt von den Fischen benutzt wird, entwässert durch einen 3 km langen Kanal in den flachen Pogobiersee (ca. 130 ha). Hier ziehen die Fische im Frühjahr hinein, im Herbst wandern sie wieder zurück. Versperrt man die Mündung des Kanals in den Pogobiersee durch eine Schleuse vollständig, so sieht man dann im*

Herbst die Fische in allen Größen und Arten vor der Schleuse stehen.”[] “Ähnlich wechseln die Fische alljährlich zweimal zwischen dem Linowsee und dem Niedersee, obwohl sie Schwierigkeiten zu überwinden haben, nämlich stellenweise flach schwimmen zu müssen”. Über die Fischarten wird nichts gesagt. Als Wanderungsgrund vermutet Franz (1911) ein besseres Nahrungsangebot im flacheren, wärmeren See im Sommer und im tieferen See im Winter Schutz vor Stürmen und vor zu großer Abkühlung.

Im flachen und großen See Steinhuder Meer (3000 ha, max. Tiefe 3 m) scheint die Flachheit des Sees im Winter für Plötzen problematisch zu sein. Nachdem in Ufernähe ein 5 m tiefer, geschützter Graben ausgehoben wurde, konnten in diesem im folgenden Winter 1000 Zentner Plötzen gefangen werden, was in den folgenden Jahren zu einem Plötzenmangel im See geführt haben soll (Schiemenz 1957).

In anderen Fällen hatte die Flachheit des Gewässers keine Auswirkungen auf das Vorkommen oder Abwanderung von Fischen:

- Die ausgewertete Literatur (Lammens et al. 1992, Goldspink 1978) aus den Niederlanden lässt darauf schließen, dass Bleie im Winter diese Seen nicht verlassen oder z.T. auch gar nicht verlassen können. Trotzdem bildet der Blei in diesen Seen große Bestände.
- 1+ Zander in einem schwedischen See überwinterten auch im flachen Wasser von max. 1,5 m Tiefe, obwohl sie Zugang zu sehr tiefem Wasser hatten (Lappalainen & Vinni 2001).

Innerhalb des Flussbetts (Zusammenfassung aus Lucas & Baras 2001)

In den Flüssen der gemäßigten Breiten wandern die Fische im Herbst von flachen produktiven Sommergebieten, die aber oft von hohen Strömungen im Winter betroffen sind, in tiefe, langsame Pools. Stromab ist dabei die am häufigsten festgestellte Richtung, aber nicht zwangsweise, denn die Lage der Wintergebiete kann ebenfalls relevant sein. Die Winterwanderungen sind weder so deutlich noch so synchron in Zeit und Raum wie die Laichwanderungen. Sie hängen stark von der Habitatstruktur ab. Barben in hochstrukturierten Flussabschnitten konnten ihr Sommergebiet auch zum Überwintern nutzen. In einem anderen Fluss wanderten sie im Winter stromab, wobei sich in der Weite beträchtliche individuelle Unterschiede zeigten.

Nicht nur die Strömung an sich, sondern auch Eisbildung und die damit einhergehende Habitatverkleinerung sowie massive Änderung der Strömungsverhältnisse zwingt die Fische zum Abwandern. Im Unterlauf der Memel wurden die Fische bei Grundeisbildung oder Hochwasser mit Eisstopfung in das Kurische Haff hinausgedrängt, in dem sie verblieben oder nach Bildung einer Eisdecke wieder in den Fluss zurückkehrten (Kiock 1925).

Laborstudien haben gezeigt, dass unterkühltes Wasser und Eisbildung unterhalb der Oberfläche die Fische stressen sowie ihre Schwimmfähigkeit und Fluchtverhalten beeinträchtigen können (Brown et al. 1994, aus Brown et al. 2001). In einem kanadischen Fluss verließen Forellen (*Salmo trutta*) und Karpfen (*Cyprinus carpio*) die tieferen Überwinterungspools des Flusses, wenn sich hängende Eisdämme (*hanging ice dams*) bildeten. Die Eisdämme engten die Wassertiefe so ein, dass sich am Boden schelle Strömungen entwickelten (Brown et al. 2001). Fischansammlungen wurden im Winter in tiefen Löchern im Fluss und in Zusammenflüssen beobachtet (Lucas et al. 1998). In einem ausgebauten Bereich des Mains befand sich der typische Winterstandort von Cypriniden in etwa 2 m Wassertiefe zwischen Ufer und dem tiefsten Bereich in der Strommitte (Pelz 1989).

In den Seitengewässern von Flüssen

Die niedrige Temperatur vermindert die Schwimmleistung besonders bei juvenilen Fischen oder kleinen Fischarten. Die Fische können der Strömung bei Hochwasser nicht widerstehen oder haben Schwierigkeiten, ihre Position zu halten. Ferner besteht die Gefahr der Eisbildung. Im unterkühlten Wasser können Eiskristalle ausfallen und die Kiemen der Fische schädigen. Deshalb wandern viele Arten, besonders Cypriniden, im Winter bei niedrigen Temperaturen

und/oder hoher Strömung aus dem Fluss in die Seitengewässer aus. Noch vor 100 Jahren wurden die Massenansammlungen von Cypriniden in den Seitengewässern fischereilich genutzt (Kiock 1925).

Schiemenz (1962) hatte beobachtet, dass Cypriniden ihren Winterruheplatz dort suchen, wo keine Strömung herrscht und auch in gestauten Flussabschnitten in ruhige Seitenbuchten und Altarme ausweichen. Seiner Meinung nach regelt die Menge an geschützten Winterplätzen den Fischbestand besonders in gestauten Flussabschnitten mit Besatzmaßnahmen.

Bei der Bilanzierung der Laichpopulationen von Plötze, Güster und Blei in einem Altrhein im Frühjahr und der im Frühjahr registrierten und hochgerechneten Zuwanderung aus dem Rhein, ergab sich eine deutliche Differenz. Es befanden sich wesentlich mehr laichreife Tiere im Altrhein, als durch die beobachtete Zuwanderung im Frühjahr erklärbar war (Molls 1997). Die adulten Güster, Plötzen und Bleie müssen bereits im Winter die Stillwasserbereiche als winterliche Schutzräume wahrscheinlich bei Hochwasserereignissen im Januar / Februar aufgesucht haben.

Jordan und Wortley (1985) schlugen vor, dass saisonale Wanderungen eines Großteils der adulten Cypriniden in den Norfolk Broads die schwankenden Ergebnisse einer Serie von Fischbestandsschätzungen zwischen 1978 und 1984 erklären könnte. Während der Wintermonate betrug die mittlere Fischbiomasse im offenen Wasser der Broads und des Flusses weniger als 1 g pro m² verglichen mit 9,4 g pro m² im Sommer. An bestimmten Stellen wurden sehr große Winteraggregationen mit Dichten bis zu 36,7 Fischen pro m² und einer Biomasse bis zu 1787 g pro m² gefunden. Die Stellen lagen in Wasserläufen, oft in der Nähe von Bootsliegeplätzen. Die Fische waren zum größten Teil adulte Plötzen, kleine Bleie und einige Plötzen-Blei Hybride. Jordan und Wortley (1985) nehmen an, dass diese außerordentlich hohen Winterdichten das relative Fehlen von Fischen im offenen Wasser im Winter erklären und das sie ein Ergebnis von Winterwanderungen adulter Fische zu Winterschutzplätzen außerhalb des Flusses, besonders zu Bootshäfen, sind.

Brackwasser

In der Literatur über die Ästuare, Bodden und Nehrungen der deutschen und polnischen Ostseeküste sowie der baltischen Staaten fanden sich keine Hinweise auf eine massenhafte Winterwanderung der Fische aus dem Brackwasser ins Süßwasser der Flüsse und angebundenen Seen. Die Zander in den genannten Gebieten ziehen sich im Winter ins tiefere Wasser der oligohalinen Bodden und Buchten zurück, nur wenige überwintern in der eigentlichen Ostsee (Winkler & Thieme 1978; Lehtonen et al. 1996). Weite anadrome Winterwanderungen in der südlichen Ostsee sind nicht bekannt. Berzins (1949) berichtet, dass Barsche aus dem westlichen Teil des Rigaischen Meerbusens im Herbst in die Unterläufe von Flüssen einwandern, um dort an tieferen Stellen zu überwintern. Die Barsche des östlichen, estnischen Teils dagegen verbringen den Winter in der Ostsee. In den Küstengewässern der südlichen Ostsee bilden Barsch, Plötze und Blei dichte Winteraggregationen an geschützten Stellen (Nellen 1968).

Anadrome Winterwanderungen wurden von Nikolski (1963) bei Zander, Blei und Plötze im Kaspischen und Schwarzen Meer beschrieben. Die Tiere verlassen zum Winter ihr Freshhabitat im Brackwasser, um über 100 km in die Flüsse und Seen aufzusteigen und dort in den tiefen, langsam fließenden Bereichen zu überwintern.

4 Das Wanderverhalten ausgewählter Fischarten

4.1 Vorbemerkung

Die wichtigste Frage, die im Rahmen dieser Literaturstudie geklärt werden sollte, war, wie die fischereilich relevanten Fischarten in Deutschland verbundene Seen nutzen und welche Rolle verbundene Seen im Lebenszyklus der Fische spielen.

Nach einer überblicksartigen Literaturrecherche zeichnete sich bereits ab, dass diese Frage in der Form bisher noch nicht gestellt worden war. Der folgende Abschnitt trägt zusammen, was über das Wanderverhalten einiger ausgewählter mitteleuropäischer Süßwasserfischarten insbesondere in Bezug auf verbundene Seen in der Literatur zu finden war. Die systematische Untergliederung suggeriert systematische Studien. Ein Teil der Einordnungen wurde jedoch von den Autoren der Literaturstudie nachträglich vorgenommen. Ein Problempunkt ist, aus welchen Altersklassen (juvenile oder adulte) sich die untersuchten Fische zusammensetzen. Wenn sich Studien explizit mit auf adulte Tiere beziehen, dann sind sie unter Subadulte zu finden. Bei allen anderen, außer Laichwanderungen, muss davon ausgegangen werden, dass es sich um gemischte Gruppen handeln kann.

Auf eine umfangreiche Wiedergabe von Tests und Beobachtungen an Fischauftiegsanlagen wurde verzichtet, ebenso auf reine Beobachtungen von Massenwanderungen in größeren Flüssen. Solche Arbeiten wurden nur aufgenommen, wenn es für die entsprechende Fischart kaum Arbeiten über ihr Wanderverhalten gab, z.B. bei der Ukelei, oder wenn die Arbeit wesentlich zum Verständnis des Wanderverhaltens beitrug. Die umfangreiche Literatur über diurnale Wanderungen und Verteilungsmuster bei 0+ Fischen, insbesondere von Cypriniden und Perciden, wurde hier nur angerissen. Das Wissen über diurnale vertikale oder horizontale Wanderungen, tägliche Aktivitätsmuster und generelle Verteilungsmuster kann hier nicht adäquat berücksichtigt werden.

Abkürzungen in den Tabellen

Land

Bu	Bulgarien
CA	Kanada
Czk	ehemalige Tschechoslowakei
D	Deutschland
DK	Dänemark
Est	Estland
Fin	Finnland
GB	Großbritannien
Ir	Irland
NL	Niederlande
Lit	Litauen
PL	Polen
S	Schweden
USA	USA

Seentyp:

- abS abgeschlossener See: der See hatte höchstens kleine Zuflüsse und Abflüsse sowie keine weiteren Gewässer im näheren Umkreis.
- anS angebundene Seen: Seen, die über Engstellen, Kanäle oder kurze Fließe mit anderen Seen Kontakt haben, ohne klare Fließrichtung des Wassers. Kleine Zuflüsse möglich.
- vS verbundene Seen: Seen, die mit Fließgewässern untereinander verbunden sind. Weitere kleine Zuflüsse möglich.

- Ss Stauseen aller Art
 F Fließgewässer

Trophiegrad:

Angegeben wurde, was in der jeweiligen Veröffentlichung zu finden war. Gelegentlich wurden Gewässerbeschreibungen, wie H₂S Bildung, Abwassereinleitung und die Fischartenzusammensetzung als eutroph gedeutet und in Klammer gesetzt.

Methode:

- B Beobachtungen, d.h. die Ergebnisse basieren auf Augenzeugenberichten entweder des Autors / der Autoren oder von anderen Personen.
 Echo Echolotdaten
 F Fang, es wurden gezielte Fangmethoden eingesetzt, um Wanderungen zu dokumentieren.
 Fi Fischerei, der Autor stützt seine Ergebnisse auf Daten aus der kommerziellen Fischerei.
 MR Fang-Wiederfang Methoden, d.h. die Fische wurden aus den unterschiedlichsten Gründen mit Marken versehen.
 T Telemetrie
 V Verfrachtung, markierte Fische wurden innerhalb des Gewässersystems verfrachtet und ihre Wiederfangorte wurden dokumentiert.
 W Wachstum, der Autor gibt eine Einschätzung des Fischeaustausch anhand von Wachstumsdaten, insbesondere des Schuppenbildes, ab.

CYPRINIDAE

4.2 Blei, Brassens (*Abramis brama* (L.))

Tab. 1: Angaben zu den in den jeweiligen Veröffentlichungen untersuchten Gewässern. Die Angaben über Trophiegrad und Methode stammen aus der zitierten Veröffentlichung. Der *Typ* wurde Karten entnommen, und für die wenig veränderlichen Angaben über *Fläche* und *maximale Tiefe* wurden weitere Quellen herangezogen. *k. A.* keine Angaben, weder aus der Veröffentlichung noch aus anderen Quellen waren Informationen zu beziehen.

Studie	Land	Name	Typ	Fläche	max. Tiefe [m]	Trophiegrad	Methode
Astrauskas (1971), Gajdusek et al. (1986)	Lit	bei Vilnius Flussteil Seeteil	Ss	1135 ha 215 ha	31 5	k. A. mesotroph	MR
Goldspink (1978)	NL	Tjeukemeer Zwartemeer	vS vS	2150 ha ~ 2000 ha	5 flach	eutroph (eutroph?)	MR
Kozikowska (1966)	Pl	Taltowisko, Mikolajskie Beldan Sniardwy Talty	anS anS anS anS anS	327 ha 498 ha 944 ha 11010 ha 1836 ha	39,5 25,9 46 23,4 50,8	k. A. k. A. k. A. k. A. k. A.	MR
Lammens et al. 1992	NL	6 Seen und Tjeukemeer	vS vS	200-3000 ha 2150 ha	1-2 m 1-3 m	eutroph eutroph	F F
Laskar (1949)	D	Jensensee Trammer See Trentsee Kleiner Plöner See	anS anS vS vS	9 ha 169 ha 9 ha 292 ha	9 31 7,5 34,5	eutrophiert k. A. k. A. k. A.	W
Molls (1999) Mühlen (1929)	D Est	Niederrhein- Aue Peipussee Ema Wirzjerv	F vS F vS	< 2 km 4300 km ² 60 km k.A.	flach tief k.A. k.A.		MR, F B, Fi
Rahn (1957)	D	Sakrower See Havel / Wannsee	anS	99,6 ha k. A.	35,3 flach	eutroph k. A.	F
Sakowicz & Backiel (1953)	Pl	Mamry Tajty	vS	104 km ² 265 ha	44 34	k. A.	F
Schulz & Berg (1987)	D	Boden-Untersee	aS	63 km ²	(> 100 m)	eutrophiert	T

4.2.1 Laichwanderung und Abwanderung vom Laichplatz

In der Laichzeit zwischen Mai und Mitte Juli werden flache Stellen im Uferbereich aufgesucht (Bauch 1966). Die männlichen Bleie bilden auf den Laichplätzen kleine Territorien aus, die gegen Eindringlinge verteidigt werden (Fabricius 1951). Literatur über Laichverhalten und Laichhabitat ist gut zugänglich und soll deshalb hier nicht im Einzelnen wiedergegeben werden.

Beobachtungen von regelmäßigen Laichwanderungen zwischen See und Fluss über sehr weite Distanzen stammen aus Estland.

- Zum Laichen verließen die größeren Bleie die Ema und wanderten in die mit der Ema in Verbindung stehenden Seen (Mühlen & Schneider 1929). Die Laichablage durch größere Bleie konnte im Fluss nicht beobachtet werden. Mühlen wertet den Fang von Bleien in diesen Seen mit dort nicht vorkommenden Chironomidenlarven im Magen als Indiz für die Einwanderung dieser Tiere. Kleinere Bleie (3-6 Pfd.) laichten in der Ema.

Laichwanderungen über kurze Distanzen zwischen Seen werden in der Literatur nur erwähnt:

- Bleie aus dem Springsee (max. Tiefe 18 m, bei Storkow) wanderten zum Laichen in den Glubigsee (max. Tiefe 11 m), so dass die adulten Bleie auf der Laichwanderung durch das Verbindungsfließ gut gefischt werden konnten (Müller 1952). Der hohe Anteil an jungen Altersgruppen im Glubigsee erschien Müller als „Übervölkerung“, die durch das Ablaichen eingewanderter Bleie zustande käme und aus der sich die Nachwuchsbleie des Springsees rekrutierten. Im Gegensatz zum Glubigsee weist der Springsee nur schlecht entwickelte Laichplätze auf.

Im Unterlauf größerer Flüsse wandern Bleie regelmäßig im Rahmen ihrer Lebenszyklusstrategie zwischen Flussauen oder anderen Seitengewässern und dem Fluss selbst.

- Adulte Bleie wanderten zum Laichen in die Altrheine und andere angebundene Gewässer und waren dort den gesamten Sommer über anzutreffen. Die Reproduktion in den Altrheinen wird durch eingewanderte und durch permanent anwesende adulte Bleie gesichert. Die starke Tendenz der adulten Bleie, permanent in den Altrheinen zu bleiben, gibt den Bleien einen reproduktiven Vorteil gegenüber Güstern und Plötzen, weil manche Altrheine nur gelegentlich für Fische aus dem Rhein erreichbar sind (Molls 1997, 1999; Grift et al. 2001). Die abgelaichten Plötzen und Güstern wandern wieder in den Rhein.
- Whelan (1983) markierte Bleie an zehn Stellen im irischen Fluss Suck (max. 10 m tief, max. 100 m breit). Die Abwanderung der Bleie in der Nachlaichzeit von einem Laichplatz mit bis zu 4000 Laichern wurde über mehrere Jahre verfolgt. Von den vier Schwärmen des Laichplatzes war einer sesshaft, einer kam von 5 km stromab und zwei stammten aus 10 bzw. 7 km Entfernung stromauf. Nach dem Laichen verteilten sich die Ansammlungen in getrennten Schwärmen (*shoals*) auf ihre jeweiligen Fressplätze und machten dort Zufallsbewegungen innerhalb eines 2 km-Umkreises.

Auch in größeren Seen bzw. Stauseen konnten Laichwanderungen dokumentiert werden.

In einem Stausee für Atomkraftwerkskühlwasser im heutigen Litauen wurden die Wanderungen der Bleischwärme innerhalb des Sees durch langjährige Fang-Wiederfangexperimente besonders im Hinblick auf den Einfluss des erwärmten Wassers untersucht (Astrauskas 1971; Gajdusek et al. 1987). Der Stausee unterteilt sich in einen breiten, tiefen Bereich ehemaliger Seen (1135 ha, max. Tiefe 32 m), in den das erwärmte Wasser eingeleitet wird, und in einen flachen, langgestreckten Teil eines ehemaligen Flussbettes (123,5 ha). Die Ergebnisse zeigten, dass sich die Bleie im Stausee in mehrere „Gruppen“ unterteilen ließen. Jede Gruppe hatte einen eigenen Laichplatz und festgelegte Fress- und Überwinterungsplätze, die sich mit benachbarten überlappen konnten. Die Markierungen der größten Bleipopulation auf ihrem Laichplatz im

Flussbereich ergab, dass ein Teil dieser Fische, überwiegend die größeren Exemplare, gleich nach dem Laichen in den Seebereich des Stausees abwanderte, um dort im Sommer zu fressen. Die Fressgebiete im See lagen in dem vom Kühlwasser erwärmten Bereich. Die anderen Bleie des Flussbereichs blieben den Sommer über bei den Laichplätzen. Diejenigen Bleie, die in den See abgewandert waren, teilten sich ebenfalls in zwei Gruppen. Eine Gruppe zog bereits zum Überwintern zu den Laichplätzen im Flussbereich, eine andere dagegen überwinterte im See und wanderte erst kurz vor dem Laichtermin zu den Laichplätzen im Flussbereich. Im Fressgebiet im See vermischten sich die Bleie aus der oben beschriebenen Population des Flussbereichs mit Bleien, die zum Laichen in einen flacheren Seebereich ziehen und den Flussbereich nicht nutzen. Im Seebereich gab es außerdem Schwärme, die nie in das Gebiet des Kühlwasserausstroms oder den Flussbereich wanderten und in isolierten Bereichen des Sees lebten. Die Ergebnisse von Astrauskas (1971) und Gajdusek et al. (1987) ähneln den Ergebnissen von Whelan (1983). Bleie scheinen sich in Gruppen / Schwärmen zu organisieren und feste Plätze aufzusuchen.

Wiederfänge von Bleien, die auf einem Laichplatz im See Sniardwy (ca. 11 000 ha), Polen, markiert worden waren, kamen im Sommer von Fressplätzen im gesamten See. Im Winter sammelten sie sich im Sniardwy auf einem Winterlager, wo Fänge bis zu 40 t Blei in einem Zugnetz (*seine*) gemacht wurden (Backiel & Zawisza 1968).

Nach der Laichzeit schwimmen Bleie offenbar intensiv umher. Durch Markierungen konnte ermittelt werden, dass in den Sommermonaten nach der Laichzeit die Bleie des Bodensees größere Standortveränderungen und Wanderungen im Bereich der Halde vornehmen. (Wagler 1931 aus Laskar 1949).

Wagler, E. (1931): Markierungsversuche an Brachsen im Bodensee (Obersee). Schweiz. Fisch-Ztg. 39: 97-106

4.2.2 Laichplatztreue

Eine vergleichbar gute Arbeit zum reproduktiven Homing bei Bleien, wie sie für die Plötze von L'Abée-Lund & Vøllestad (1985) ausgearbeitet wurde, konnte nicht gefunden werden. Einige Fang-Wiederfangexperimente sprechen für eine gewisse Laichplatztreue:

- Die Ergebnisse der Markierungsstudie an Bleien im litauischen Stausee (Gajdusek et al. 1987) zeigen eine Bindung zumindest an einen Seebereich.
- Whelan (1983) bezeichnet das Verhalten der Bleie im bereits beschriebenen Markierungsexperiment im Suck als Rückkehrinstinkt (*homing instinct*), der auch die Laichplätze mit einschließt.

4.2.3 Fresswanderungen

Die Abwanderung vom Laichplatz wurde schon im vorigen Kapitel besprochen, weil die ausgewertete Literatur diese Zusammenstellung nahe legte.

Bei Mühlen und Schneider (1929) findet sich ein Hinweis auf regelrechte Fresswanderungen.

Um Johanni stiegen die Bleie aus dem Peipussee in den Fluss Ema auf und fraßen dort.

Mühlen und Schneider (1929) halten es für selbstverständlich, dass Bleie bei Nahrungsmangel den Wirzjärv verlassen und in andere Gewässer abwandern: „Sollte selbst ein Nahrungsmangel eintreten, was mir nicht wahrscheinlich erscheint, so haben die Fische durch die vielen Flüsse stets die Möglichkeit, in anderen Gewässern ergiebiger Weidegründe aufzusuchen.“

Je nach Sichtweise können auch die sporadischen Ortswechsel telemetrisch beobachteter Bleie im Bodensee (Schulz & Berg 1987) als Fresswanderung gedeutet werden.

4.2.4 Winterhabitat / Winterwanderungen

Bleie ändern ihren bevorzugten Aufenthaltsort im Gewässer zum Winter hin. Die Bildung großer Aggregationen in tieferen Bereichen des Gewässers wurde beschrieben.

Es gibt nur Hinweise, welche Faktoren die Wahl des Winterstandortes bzw. der Winteraggregationen bestimmen. Temperatur, Wassertiefe und Nahrungsangebot spielen sicher eine Rolle, welche z.B. Temperaturbereiche (oberhalb des Gefrierbereichs) bevorzugt werden, ist jedoch nicht bekannt.

- In den eutrophen, extrem flachen (max. Tiefe < 3 m) und damit polymiktischen Seen der Niederlande sind Bleie neben Plötzen und Güstern die dominierende Fischart (Lammens et al. 1992). Die ausgewertete Literatur aus den Niederlanden lässt darauf schließen, dass die Bleie im Winter diese Seen nicht verlassen oder z.T. auch gar nicht verlassen können (Goldspink 1978; Lammens et al. 1992).

Auch der Temperaturfaktor ist hier nur schwer einzuschätzen.

- In einem litauischen Stausee überwinterten einige „Bleigruppen“ in den ersten Jahren in dem vom Kühlwasser betroffenen Bereich, andere blieben außerhalb. Mit Erhöhung der thermalen Belastung überwinterten adulte Bleie nur noch außerhalb des erwärmten Bereich im tiefsten Gebiet des Stausees, während juvenile auch am Kühlwasserausstrom angetroffen wurden (Gajdusek et al. 1987).

In Fließgewässern kommen Bleie zum Überwintern in die Seitengewässer:

- Im Winter bis März konnte Molls (1997; 1999) wegen Hochwassers keine Wanderungskontrollen zwischen dem Rhein und Altrheinen durchführen. Weil er bei Blei, Plötze und Güster im Mai / Juni in den Altrheinen mehr Fische gefunden hat als durch die Einwanderung ab April zu erwarten gewesen wäre, nimmt er an, dass er eine winterliche Einwanderung verpasst hat. Molls verweist auf andere Veröffentlichungen, in denen er winterliche Einwanderungen beschrieben hat (Molls 1993, Molls & Neumann 1995).
- Jordan und Wortley (1985) schlugen vor, dass saisonale Wanderungen eines Großteils der adulten Cypriniden in den Norfolk broads die schwankenden Ergebnisse einer Serie von Fischbestandsschätzungen zwischen 1978 und 1984 erklären könnten. Während der Wintermonate betrug die mittlere Fischbiomasse im offenen Wasser der Broad und des Flusses weniger als 1 g pro m², verglichen mit 9,4 g pro m² im Sommer. An bestimmten Stellen, die an Flüssen angrenzten, die mit den Broad verbunden sind, wurden sehr große Winteraggregationen von Fischen mit Dichten bis zu 36,7 Fische pro m² und einer Biomasse bis zu 1787 g pro m² gefunden. Diese Aggregationen wurden in vom Fluss und Broad entfernten Wasserläufen, oft in der Nähe von Bootsliegeplätzen, gefunden. Die Fische waren zum größten Teil adulte Plötzen, kleine Bleie und einige Plötzen-Blei Hybride. Jordan und Wortley (1985) nehmen an, dass diese außerordentlich hohen Winterdichten das relative Fehlen von Fischen im offenen Wasser im Winter erklären, und dass sie ein Ergebnis von Winterwanderungen adulter Fische zu Winterschutzplätzen außerhalb des Flusses, besonders zu Bootshäfen, sind.
- Mühlen und Schneider (1929) berichten von Bleiwanderungen im Herbst besonders nasser Jahre mit hohem Wasserstand aus dem Fluss Ema in die stromauf gelegenen, großen Seen Wirzjerw- und Kehrimoisscher See. In trockeneren Jahren überwinterten die Bleie in der Ema bei Tartu. Sie charakterisieren den Blei als „wanderlustiges Tier“, das „meist im Herbst und Frühjahr bei Hochwasser in Schwärmen in die Flüsse aufsteigt“. Die Rückwanderung vollzieht sich ihren Beobachtungen nach unauffällig und nicht in Schwärmen.

Im Fluss Suck, Irland, wanderten die Bleie im Winter ebenfalls in Winterquartiere, in denen sie von Oktober bis März wenig Aktivität zeigten (Whelan 1983). Whelan berichtet nicht, dass die Bleie in Seitengewässer einwandern. Möglicherweise fehlen sie im Suck.

4.2.5 Zuwanderung

In diesem Unterkapitel wurden alle nicht genau einzuordnenden Arbeiten zusammengestellt, die sich mit Ortswechselln von Bleien befassen. Eine genauere Einordnung scheitert daran, dass die Autoren ihre Ergebnisse nicht ausreichend ausgewertet bzw. präsentiert haben.

Bleie scheinen wie andere Fischarten in der Lage zu sein, extrem schlechter oder letaler Wasserqualität durch Abwandern auszuweichen.

- Nach einem Chemieunfall in der tschechischen Elbe im Winter 1953/54 starben bis einige Kilometer vor Geesthacht die Fische im Fluss und in den Seitengewässern. Nachdem die Elbe im Sommer 1954 nach einem Hochwasser wieder für Fische besiedelbar war, bauten sich die Bestände bis Wittenberge (ca. 150 km stromauf von Geesthacht) innerhalb weniger Monate wieder auf (Schiemenz & Köthke 1956). Weil unterhalb von Geesthacht bereits während des Fischsterbens ungewöhnlich große Fänge gemacht wurden und die Zuflüsse der Elbe in diesem Bereich nicht als Herkunft in Frage kamen, war davon auszugehen, dass die Wiederbesiedlung durch Fische, die in die Untere Elbe abgewandert waren, stattfand.
- Bei einem Biomanipulationsversuch im See Klein Vogelenzang, Niederlande, wurde auf Fischeinwanderung geachtet (Van der Vlugt et al. 1992). Der See war mit Schleusentoren abgesperrt, die aber für durchfahrende Schiffe regelmäßig geöffnet wurden. Nach der Biomanipulation wurden im See Klein Vogelenzang unterernährte und gut ernährte Bleie festgestellt. Die unterernährten Tiere wurden auch im Nachbarsee Grote Vogelenzang beobachtet, in dem ein anderes Experiment die Benthosbiomasse stark gesenkt hatte. Möglicherweise wanderten sie von dort auf der Suche nach Nahrung in den See Klein Vogelenzang ein, dessen Bleipopulation durch die Biomanipulation reduziert war. Die Autoren machen keine Angaben, wie hoch der Anteil der eingewanderten Tiere war.
- Laskar (1949) vermutete ebenfalls eine Zuwanderung von Bleien in jene Seen, in denen wegen schlechter Laichgelegenheiten nur wenig Brassenbrut aufkommt. Im Trent- und Jenseesee, die mit dem Trammersee bzw. Kleinen Plöner See über Fließgewässer in Verbindung stehen, fand Laskar (1949) nur eine „geringe Brassenbesiedlung“. Wegen ungünstiger Laichgelegenheiten und dem Umstand, dass er selbst nur wenige, Geyer (1939) sogar keine Bleie, die älter als AG V waren, für Wachstumsuntersuchungen fangen konnte, vermutete Laskar, dass die Tiere in jungen Stadien vom Trammer bzw. Kleinen Plöner See einwandern, in den Seen abwachsen, um dann bei Gelegenheit wieder abzuwandern. Laskar glaubt, dass der Bleibestand in tiefen Seen eher von den Laichgelegenheiten als von der Nahrung limitiert wird.

4.2.6 Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen

Eine klassische Untersuchung des Wohnbereichs (*home range*) wie bei Plötzen konnte für den Blei nicht gefunden werden. Das Verhalten der Bleie im oben beschriebenen Stausee (Astrauskas 1971; Gajdusek et al. 1987) und im Fluss Suck (Whelan) deuten auf einen begrenzten Aktionsradius der Bleischwärme auf den Fressplätzen hin. Wie sich der Bewegungsspielraum kleinerer Bleie gestaltet, hängt sicher von der Präsenz von Räubern ab. Dagegen kann bei den großen Bleien im Boden-Untersee nicht mehr von einem begrenzten Aktionsradius gesprochen werden.

Ein Faktor, der zu den unterschiedlichen Ergebnissen beitragen kann, ist die Körpergröße. Größere Bleie (> 15 cm Gabellänge) fallen aus dem Beutespektrum der meisten Zander und sind häufig im Pelagial anzutreffen (Lammens et al. 1992).

- Eine telemetrische Studie an sechs adulten Bleien (> 48 cm) im Boden-Untersee (63 km², max. Tiefe 46 m), einem etwas isolierten Becken des Bodensees, zwischen Mai und Oktober ergab, dass die Tiere im Prinzip den gesamten Seebereich nutzten (Schulz & Berg 1987). Die Bleie hielten sich nachts bei reduzierter Schwimmaktivität in der flachen Litoralzone auf und

wechselten in der Dämmerung ins Pelagial, wo sie überwiegend den Tag verbrachten. Dieser Wechsel ermöglichte es den Tieren, die Nahrungsressourcen des Pelagials (Zooplankton und Chironomidenpuppen) und des Litorals (Dreissena, Chironomidenlarven und kleine Mollusken) zu nutzen, wie Nahrungsanalysen bestätigten. Neben diesem täglichen Rhythmus traten unvorhersehbare, sporadische Ortswechsel von etlichen Kilometern oft ohne erkennbaren Grund auf. Außerhalb der Laichzeit führten diese spontanen Exkursionen gelegentlich zu riesigen Bleiansammlungen von hunderten bis Tausenden von Tieren, die sich nach wenigen Stunden wieder auflösten. Die Tiere schwammen dicht unter der Oberfläche und nahmen vermutlich Zooplankton auf. In der Laichsaison waren Ortswechsel häufiger, ein Männchen wanderte 10 km zu einem Laichschwarm. Keines der besenderten Tiere verließ das Seebecken in den eigentlichen Bodensee.

Studien, die für einen begrenzten Wohnbereich sprechen:

- Whelan (1983) stellte im Fluss Suck fest, dass sich 68% der Bleie in ihrem Sommerfressgebiet maximal 2 km vom Markierungsort entfernt hatten.
- Langford et al. (1979 aus Schulz & Berg 1987) fanden spontane Exkursionen von bis zu 12,5 km Länge in der Themse und im Fluss Witham, aber diese Tiere kehrten zu ihren Wohnbereichen (*home ranges*) zurück.
- Die Verfrachtung markierter Individuen in andere Gebiete eines litauischen Kühlwasserstausee zeigte, dass die Fische einen „Rückkehrinstinkt“ haben (Gajdusek et al. 1987). Die Individuen, die an den verschiedenen Stellen im See ausgesetzt wurden, waren nach einiger Zeit zu den Plätzen zurückkehrten, an denen sie gefangen worden waren.

Verfrachtete Bleie zeigten eine deutliche Tendenz, in ihr Heimatgewässer zurückzukehren. In welchem Zusammenhang diese Bindung beim Blei besteht, z.B. über Laichplatztreue, wurde bisher nicht geklärt.

- Homing nach Verfrachtung im Rybinsk Stausee beim Blei (Malinin 1971).
- Um im niederländischen See Tjeukemeer eine Populationsabschätzung mit markierten Bleien durchzuführen, wurden dort im Dezember 4619 markierte Bleie aus dem 30 km entfernten Zwartemeer freigesetzt (Goldspink 1978). Bis März des folgenden Jahres wurden im Tjeukemeer 351 markierte Tiere im Rahmen der Populationsabschätzung wiedergefangen. Weitere 101 Bleie wurden in den drei folgenden Jahren außerhalb von Tjeukemeer von Anglern gefangen, davon 13 im Zwartemeer. Innerhalb von Tjeukemeer sank die Zahl der markierten Bleie in den Fängen in den folgenden Jahren auf null. Der Autor schließt daraus, dass sehr viele, wenn nicht alle markierten Bleie, die in Tjeukemeer eingesetzt wurden, den See letztendlich verlassen haben. Die Verteilung der Fische in den Gewässern um Tjeukemeer beschrieb der Autor als radial von einer Punktquelle aus. Einzig im Zwartemeer konzentrierten sich auffällig viele Wiederfänge. Trotz des unzureichenden Studiendesigns hält der Autor ein begrenztes Heimfindervermögen beim Blei für wahrscheinlich.
- Langford (1979, 1981) zeigte mit Daten aus der Telemetrie, dass im Fluss Witham, England, einige Bleie stromabwärts abgetrieben wurden, als die Strömung nach Öffnung eines Wehres wegen starker Regenfälle stark angestiegen war. Etliche Bleie kehrten nach und nach an die Plätze stromauf zurück.

4.2.7 Unklare Ortswechsel unverfrachteter Bleie

Veröffentlichungen, deren Datenpräsentation, -auswertung oder Diskussion nicht ausreichten, um sie in einen der vorangegangenen Abschnitte einzureihen, werden hier kurz zusammengefasst.

Innerhalb eines Fließgewässer

Die Ergebnisse einer Markierungsaktion in der mittleren Weichsel (Pliszka 1951) ergab, dass bei überwiegend im Mai markierten Bleien, die innerhalb von 90 Tagen als auch im Winter nach

max. 272 Tagen wiedergefangen wurden, sich 18 von 20 nicht weiter als 5 km vom Markierungsort entfernt hatten. Die beiden Ausnahmen waren 22 bzw. 32 km stromauf gewandert. Als Ursache werden spontane Langdistanzexcursionen vermutet, um bessere Laich- oder Fressplätze zu finden.

Zwischen Seen

- Kozikowska (1966) markierte im polnischen See Mikolajskie 317 Bleie, von denen 2 im Mikolajskie selbst, 3 im Sniardwy und 3 weitere im Beldan wiedergefangen wurden. Der Sniardwy und der Beldan sind nur durch eine Engstelle vom Mikolajskie getrennt. Von 33 im Taltowisko markierten Tieren wurde lediglich ein Blei im benachbarten Talty wiedergefangen. Die Autorin vermutet, dass der große und vergleichsweise flache Sniardwy (12 000 ha) ein Fressgebiet für die Fische darstellt. Im Mikolajskie findet man im Gegenzug überwinterte Bleie, die im Sniardwy markiert wurden. Der See Taltowisko soll auch ein Überwinterungsgebiet von Bleien sein.
- Im Bereich des Wirzjärv Sees wandern Bleie regelmäßig in Seen ein. Mühlen und Schneider (1929) schreiben „*Die Wanderlust der Brachsen ist hier jedem Fischer bekannt. Ich kenne bei uns Seen, deren Brachsenbestände sich der Hauptsache nach durch die im Frühjahr und Herbst zuwandernden Brachsenschwärme rekrutieren. Die Ergiebigkeit der Fänge hängt in diesen demnach nur von den grösseren oder schwächeren Brachseneinwanderungen ab, diese wiederum von dem Wasserstande der Zu- und Abflüsse.*“ (Wasserstand deshalb, weil dann Wehre und andere Hindernissen besser oder schlechter überwunden werden können.)
- Die Wanderungen von Bleien in einem Kanal zwischen den masurischen Seen Mamry und Tajty mit dichten Bleipopulationen ergab keine klaren Trends (Sakowicz & Backiel 1953).
- Ebenfalls keinen klaren Trend in der Wanderrichtung zeigten die Reusenfänge aus dem Kanal zwischen der Havel und dem Sakrower See (Rahn 1957). Im Sakrower See rangierte der Blei in der Bestandsgröße an zweiter Stelle hinter der Plötze. Zwischen April und Oktober wurden an 176 Fangtagen in Richtung See 106,25 kg und an 228 Fangtagen in Richtung Havel 153,5 kg Bleie gefangen. Das Maximum der Fänge in beiden Richtungen war im Mai und Juni ausgeprägt, während in den anderen Monaten nur unbedeutende Mengen gefangen wurden. Ob es sich hierbei um eine Laichwanderung handelte, lässt sich nur spekulieren, da Rahn keine entsprechenden Untersuchungen vornahm.
- Im Süden des Peipussees schließt sich der Pskovsko (Pleskauer See) an. Aus diesem steigen die Bleie in die benachbarten Flüsse auf (Driagin 1949 aus Backiel & Zawisza 1968).
Driagin, P.A. (1949): Sexual cycles and spawning in fish. Izv. vses. naucho-issled. Int. rechn. ozern. ryb. Khoz. 28: 3-114.
- Wundsch (1939) untersuchte Bleie aus dem Müggelsee, Dämeritzsee, Seddinsee und Langen See. Aufgrund des Wachstums, dem Eintritt in die Geschlechtsreife und dem Parasitenbefall unterteilte er die Bleie in zwei Gruppen: eine aus dem Müggel- und Dämeritzsee, eine zweite aus dem Seddinsee und dem Langen See. Er stellte im Müggelsee die geringsten Unterschiede in den untersuchten Parametern innerhalb des Bestandes fest. Er vermutete deshalb, dass der Müggelsee ein „*in sich abgeschlossenes Becken (ist), dessen Fischbestand wahrscheinlich keinem wesentlichen Wechsel unterliegt. Man konnte also von vornherein annehmen, ..., daß man hier am ersten von einem wirklichen Blei-“Stamm” im Sinne einer verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit reden kann.*“ Im Seddin- und besonders im Langen See stellte er dagegen eine viel größere Ungleichmäßigkeit im Reifezustand der einzelnen Stücke fest. Bei diesen Seen, die wesentlich breitere Verbindungen zu anderen Gewässern besitzen, unterstellte Wundsch einen Fischaustausch, der zu den beobachteten Unterschieden innerhalb des Bestandes geführt haben mag.

4.2.8 Aktivitätsmuster / Tägliche Wanderungen:

Der diurnale Aktivitätsrhythmus wird überwiegend von der Helligkeit gesteuert. Im Freiland und in Laborexperimenten zeigten Bleie Aktivitätsspitzen in den Dämmerungsphasen (Schulz & Berg 1987; Alabaster & Robertson 1961). Bei Temperaturänderungen oder stark sinkendem Sauerstoffgehalt stieg ebenfalls die Aktivität der Bleie im Laborexperiment (Alabaster & Robertson 1961). Diurnale Wanderungen zwischen Litoral und Pelagial sind von juvenilen Bleien innerhalb von Seen bekannt (Bohl 1980). Aber auch adulte Bleie führen lokal Wanderungen zwischen Litoral und Pelagial durch (Kubecka 1993).

4.2.9 Subadulte

Ein altersbedingter Habitatwechsel wurde bei subadulten Bleien im Unterlauf größerer Flüsse beobachtet. Juvenile Bleie der AG 0+ und 1+ wanderten besonders im Herbst und Frühjahr in den Rhein ab. Bleie der AG 2+ bis 4+ waren in den Seitengewässern nicht anzutreffen, wohl aber im Fluss selbst (Molls 1999; Grift et al. 2001).

In Seen wechseln 0+ Bleie täglich zwischen dem Litoral (tags) und dem Pelagial (nachts); ein Verhalten, das mit einem Abwägen zwischen Räubervermeidung, Nutzung des pelagialen Nahrungsangebots und anderen Faktoren erklärt wird.

4.2.10 Ostsee und Brackwassergebiete

Die Fortpflanzung der Bleie im Brackwasser ist an Salzgehalte unter 3 ppt gebunden (Schöfer 1979 aus Kafemann et al. 1998). Adulte können Salinitäten bis 10 ppt (Nellen 1965 aus Kafemann et al. 1998) tolerieren. Zwar gibt es im Kaspischen und Schwarzen Meer anadrome Formen des Bleis. Für den südlichen Ostseeraum konnten aber keine Hinweise darauf gefunden werden, dass Bleie in nennenswerten Mengen in die Flüsse einwandern.

Schöfer, W. (1979): Untersuchungen zur Fortpflanzungsfähigkeit der Plötze (*Rutilus rutilus* L.) im Brackwasser. Arch. Hydrobiol. 86 (3): 371-395.

Schlei

In der Schlei laichen die Bleie überwiegend in den Auen und nicht im Brackwasser (Nellen 1968). Dafür spricht, dass zahlreiche teils vollreife, teils ausgelaichte Bleie in der Mündung der Selker Au festgestellt wurden und in der Fleckebyer Au alljährlich im Frühjahr laichende Bleie in größerem Umfang gefischt werden. Im Brackwasser der Schlei fanden sich nur wenige 0+ Bleie. Bleie sind im Sommer und Herbst im ganzen Fischereigebiet der Schleswiger Fischer verbreitet, sie leben in der Schlei bei bis zu 14‰ Salzgehalt. Im Winter ziehen sich die Bleie in die mittlere Schlei in ruhige, ausgesüßte Buchten (Lindauer und Gunnebyer Noor) zurück.

Nord-Ostseekanal

Im brackigen Nord-Ostseekanal laichten Bleie in großer Zahl in der oligohalinen Haaler Au und in angeschlossenen Süßwasserbereichen. Die adulten Bleie verteilten sich nach dem Laichen wieder im Kanal. Die 0+ Bleie blieben in der Au, und erst 1+ Tiere verteilen sich. Ein Laichplatz im oligohalinen Bereich des Kanals brachte im Vergleich zu den Zuflüssen nur eine geringe Zahl an 0+ Bleien hervor (Kafemann et al. 1998).

Obwohl diese Studie auch den Beginn der kalten Jahreszeit abdeckt (Zeitraum: April bis Dezember) und verschiedene Stellen sowohl im Kanal als auch in der Au untersucht wurden, werden durch Kafemann et al. (1998) weder Winterwanderung noch Aggregationen erwähnt.

Oderhaff

Henking (1923) markierte in den Jahren 1914 bis 1916 insgesamt 450 Bleie im Stettiner Haff (inklusive südlicher Peenestrom) und 72 in der Ostsee vor Swinemünde. Von den Bleien aus dem Stettiner Haff wurden 32 im Haff (Großes & Kleines), acht in der Swine, 6 im südlichen Peenestrom, 6 in der Oder und 3 in der Ostsee (Swinemünde, Heidebrinck) wiedergefangen. Die

Wiederfänge aus der Oder stammten aus dem Mündungsbereich Papenwasser, Babbinstrom, und einer wurde bei Stettin wiedergefangen. Ein Blei schwamm innerhalb von 9 Tagen von der Odermündung (Ziegenort) in die Ostsee. Die Fische im Haff wandern von März bis Juni nordwärts Richtung See und im Herbst zumindest teilweise wieder ins Haff.

Neubaur (1926) interpretierte die Ergebnisse der Markierungen von Henking (1923): Die Bleiwanderung in die Ostsee erfolgt mechanisch, indem die Bleie bei einer windbedingten Ausstromlage von süßem Haffwasser diesem folgen oder nach einer Einstromlage von Ostseewasser ins Haff bei dessen Ausstrom mit in die Ostsee transportiert werden. Im „Normalzustand“ soll das Haffwasser nur bis nach Swinemünde reichen und somit keinen Anreiz für eine Auswanderung des Bleis aus dem Haff geben. Weder Henking noch Neubaur (1926) sind der Meinung, dass diese Wanderungen von einem Großteil der Bleipopulation des Haffes durchgeführt werden. Dagegen sprechen auch die Fangzahlen. Bleie wurden in der Vergangenheit sowohl im Stettiner Haff als auch in der Ostsee vor dem Haff gefangen (in der Ostsee durchschnittlich 5-6 t, oberhalb Stettins 0,03 bis 15 t pro Jahr, und die Masse im Stettiner Haff zwischen 125 bis 500 t pro Jahr [Henking 1923]).

Neubaur (1926) folgerte, dass es sich bei den Bleien in der Ostsee und jenen im Haff um eine Population handelt, die zwischen den beiden Standorten wechselt. In der Ostsee (Fangort wahrscheinlich hauptsächlich vor der Swinemündung) wurden „erfahrungsgemäß“ nur ältere Bleie gefangen, und aus der Fischereistatistik konnte er ersehen, dass in manchen Jahren überhaupt keine Bleie in der Ostsee gefangen wurden. Die Bleie laichen im Haff an verschiedenen Stellen zu verschiedenen Zeiten, wie sich aus den mehrjährigen Erfahrungen der Fischereiaufsicht ergab.

4.2.11 Zusammenfassung Blei

- Bleie zeigen eine Affinität zu einem Gewässergebiet. In einigen Studien beschränkten sie ihren Aktionsradius auf ein bestimmtes Gebiet und kehrten nach Verfrachtung in dieses zurück.
- Große Bleie können sich innerhalb eines Sees relativ frei bewegen. Die Übertragbarkeit auf Seenverbundsysteme ist offen.
- Bei Bleien in Mitteleuropa treten Laichwanderungen auf, für die ein See auch verlassen wird und Zuflüsse oder andere Seen aufgesucht werden.
- Im Winter kommt es zu Bleiaggregationen an Überwinterungsstellen, aber ob es einen herbst- oder winterlichen Wechsel zwischen Seen gibt, ist nicht dokumentiert.
- Das systematische, ontogenetisch bedingte Verlassen eines Gewässerbereichs, einer Flussaue, wurde für juvenile Bleie beschrieben.
- Die Ergebnisse der Markierungsexperimente von Astrauskas (1971), Gajdusek et al. (1987) und Whelan (1983) lassen darauf schließen, dass es in einem Gewässersystem feste Gruppen von Bleien geben kann, von denen einige weitgehend sesshaft sind und andere vorhersagbaren Wanderwegen folgen, auch wenn sich die Gruppen gelegentlich überlappen.
- Es gibt Hinweise auf Einwanderung in Seen mit und ohne drastische Bestandsreduktion.
- Dass es zwischen den Seen einer Seenplatte einen Austausch gibt, zeigten sowohl Markierungsaktionen als auch die Befischung von Verbindungskanälen. Ursachen und Ausmass wurden nicht untersucht.

4.3 Ukelei (Alburnus alburnus (L.))

Adulte Ukelei bevorzugen das Pelagial, wo sie sich von Zooplankton und Insektenanflug ernähren. Gelegentlich wird auch das Litoral zum Fressen von Insektenanflug aufgesucht. Gelaicht wird zwischen April und Juni an flachen Uferstellen. Manche Autoren zählen die Ukelei zu den Portionslaichern. Bauch (1966) spricht von der Spätlingserzeugung, wenn

Ukeleien ihre Fortpflanzung bedingt durch schlechtes Wetter unterbrechen und später fortsetzen. Ebenso wie andere Cyprinidenarten führen die Juvenilen der Ukelei diurnale Wanderungen in Seen zwischen dem Pelagial in der Nacht und dem Litoral am Tag durch (Bohl 1980). In Flüssen wandern Ukelei zur Laichzeit häufig stromauf. Es ist davon auszugehen, dass die Ukelei auch außerhalb der Laichzeit regelmäßige Wanderungen durchführt, weil es Berichte von Zandern gibt, die den Ortswechseln ihrer Beute, u.a. Ukelei, folgten (Koed et al. 2000).

Gliwicz und Dawidowicz (2001) beobachteten im Rahmen einer experimentellen Behandlung eines Sees mit Schreckstoffkonzentrat den 150 m langen Verbindungskanal dieses Sees mit einem Nachbarsee drei Nächte vor und 3-7 Nächte nach der Behandlung. Die visuellen Zählungen ergaben gleiche Anzahlen an Plötzen, Barschen und Ukelei in beide Richtungen vor genauso wie nach jeder Behandlung, die im Juli, August und Oktober durchgeführt wurden. Sakowicz und Backiel (1953) fingen im November, Januar und Februar einige Ukelei, die einen Kanal zwischen zwei polnischen Seen durchquerten. Im Frühjahr und Sommer wurden in dieser Studie wesentlich größere Maschenweiten benutzt, was das Fehlen der Ukelei in dieser Zeit möglicherweise erklärt.

Im Sommer verteilten sich Ukelei in einem mesotrophen, tiefen Maränensee (40 m) im Pelagial hauptsächlich zwischen 0-5 m, maximal bis 10 m (Dembinski 1971). Im Winter waren keine Ukelei mehr mit Kiemennetz und Echolot im untersuchten, tiefsten Becken des Sees im Gegensatz zu Stint und Kleiner Maräne zu finden.

In Fischpässen steigen juvenile und adulte Ukelei im späten Frühjahr und Frühsommer ähnlich wie Plötzen in großen Mengen auf (Lelek & Libosvárski 1960; Pelz 1985; Schmutz et al. 1995 u.v.a.). Man geht davon aus, dass es sich dabei überwiegend um Laichwanderungen und Kompensationswanderungen abgedrifteter Juveniler handelt.

Im Rhein wanderten laichreife Ukelei in die rheinoffenen Gebiete der Altrheine ein und erzielten dort gute Reproduktionserfolge (Molls 1997). Mit ablaufenden Hochwässern zeigten die Tiere deutliche Abwanderungstendenzen zum Rhein.

Die Beschreibung der Wanderungen fängiger Ukelei im Unterlauf der Memel (Kiock 1925) zu einer Zeit, als Ukeleischuppen für die Herstellung falscher Perlen stark nachgefragt wurden, lässt auf einen relativ schematischen saisonalen Verlauf der Wanderungen schließen. In der Strommitte stiegen die Ukelei in vier Phasen auf. Die erste lag im Mai, wenn größere Ukelei in einem Mündungsarm aufstiegen. Die zweite Phase war der Laichaufstieg Anfang Juni, der den gesamten Unterlauf betraf. Von Ende Juni bis Mitte Juli stiegen in der dritten Phase mittelgroße Tiere auf und in der vierten von Ende Juli bis August kleinere Ukelei. Während sich im September noch Ukeleischwärme in der Strommitte aufhielten, suchten sie ab Oktober zunächst die Buchten und Buhnen, im Spätherbst dann die tiefsten und ruhigsten Stellen des Stromgebiets auf (Buchten, Altarme und Kanäle), wo Massenfänge gemacht wurden.

Eine Home-range Studie in der Themse bei Reading (Breite 40-80 m, max. Tiefe 5 m) ergab, dass sich Ukelei im Sommer stärker verstreuten als die vergleichsweise sesshaften Plötzen (Williams 1965). In dem 4,2 km langen Abschnitt der Themse, den Wehre begrenzen, wurden ab Juni über sieben Wochen systematisch Fische markiert und wiedergefangen. 69 von 154 wiedergefangenen Ukelei wurden innerhalb von 225 m Flusslänge von ihrem Markierungsplatz wiedergefangen. Wenn diese Zahl für unterschiedlichen Fangaufwand und unterschiedliche Anzahl an markierten Tieren pro Markierungsstelle korrigiert wurde, konnte von 57% angenommen werden, dass sie innerhalb eines 225 m langen Flussabschnittes verblieben.

4.4 Plötze (*Rutilus rutilus* (L.))

Tab. 2: Angaben zu den in den jeweiligen Veröffentlichungen untersuchten Gewässern. Die Angaben über Trophiegrad und Methode stammen aus der zitierten Veröffentlichung. Der Typ wurde Karten entnommen, und für

die wenig veränderlichen Angaben über *Fläche* und *maximaler Tiefe* wurden weitere Quellen herangezogen. k. A. keine Angaben, weder aus der Veröffentlichung noch aus anderen Quellen waren Informationen zu beziehen.

Studie	Land	Name	Typ	Fläche	max. Tiefe [m]	Trophiegrad	Methode
Astrauskas (1971), Gajdusek et al. (1986)	Lit	bei Vilnius Flussteil Seeteil	Ss	1135 ha 215 ha	31 5	k. A. mesotroph	MR
Baade & Fredrich (1998)	D	Dämeritzsee Spree	F	35 ha 31 km	k. A. 2	k. A.	T
Goldspink (1977)	NL	Tjeukemeer	anS	21,3 km ²	Ø Tiefe 1,5	eutroph	MR, V
Hohausová (2000)	Czk	Morava	F	Seitenarm			MR
L'Abée-Lund & Vøllestad (1985)	N	Årungen	abS	1,2 km ²	13,2	eutroph	MR
Rahn (1957)	D	Sakrower See Havel / Wannsee	anS	99,6 ha ?	35,3	eutroph	Fi, F
Stott (1967)	GB	Mole	F	1,95 km	0,3-2	k. A.	MR
Wilkonska (1967)	PL	Sniardwy Luknajno	anS anS	11010 ha 680 ha	23,4 3	eutroph k. A.	MR, V
Williams (1965)	GB	Themse	F	4,2 km	3-5	k. A.	MR

40-80 breit

4.4.1 Laichwanderung und Abwanderung vom Laichplatz

Plötzen zeigen eine hohe Anpassungsfähigkeit an die unterschiedlichsten Laich- und Jungfischhabitate (Holcik & Hruska 1966). Männliche Plötzen bilden auf den Laichplätzen einen Gürtel („male belts“), aber keine Territorien aus (Svärdson 1952). Synchrones Ablaichen innerhalb eines Sees oder Seengebiets wurde in mehreren Arbeiten beobachtet (Wilkonska & Zuromska 1967; Goldspink 1979). Die Temperatur hat einen Einfluss auf die Dauer der Laichzeit (Vøllestad & L'Abée-Lund 1987).

In jüngster Zeit wurden Laichwanderungen in die Zuflüsse in wissenschaftlichen Veröffentlichungen erwähnt bzw. in einem südnorwegischen See auch intensiver erforscht. Neben den Zuflüssen wandern Plötzen auch von tieferen oder sehr großen Seen in flachere mit gut entwickelten Laichplätzen. Welchen Anteil die wandernden Laicher in den Zuflüssen und benachbarten Seen am Gesamtbestand der adulten Tiere eines Sees haben, ist nicht bekannt. Über die eigentlichen Ursachen für diese Laichwanderungen der Plötze ist wenig bekannt. Ein Mangel an geeigneten Laichplätzen kann nicht als alleinige Ursache gesehen werden. Trotz eines reichen Angebots an potentiellen Laichplätzen wird meist nur ein kleiner Teil benutzt. Es ist naheliegend, einen Zusammenhang zur Wassertemperatur zu suchen, aber keiner der genannten Autoren diskutiert dies. Es bleiben die Erklärungsmuster für Laichwanderungen und Laichplatztreue, wie sie im Grundlagenteil genannt wurden. Die Laichwanderungen scheinen sich über einen Zeitraum unmittelbar vor oder zu Beginn der Laichzeit zu erstrecken. Bei den ausgewerteten Laichwanderungen verließen die Adulten das Laichgewässer nach der Laichzeit.

In Seezuflüssen

- Baade und Fredrich (1998) fanden bei ihren telemetrischen Studien oberhalb des Dämeritzsees deutliche Hinweise auf einen Laichaufstieg von Plötzen aus dem See in die Spree. Es wurden in der Laichzeit sieben und in der Nachlaichzeit drei Plötzen telemetrisch verfolgt, die über 10 km stromab in den Dämeritzsee wanderten. Der Laichaufstieg der Plötzen aus den Seen in die Zuflüsse könnte auch die geringen Fangzahlen in den stromabwärts gelegenen Seen im März erklären (Fredrich, unpubliziert). Die Theorie von der möglichen Abwanderung der Plötzen aus der Spree wurde von der geringen Zahl an gefangenen Plötzen in der Spree im Sommer bestärkt.

- Holcik und Hruska (1966) postulierten die Existenz von zwei unterschiedlichen Rassen oder zumindest Populationen im tschechischen Stausee Orava, die sich in der Wahl ihres Laichsubstrates unterscheiden. Ein Teil der Plötzen laichte am Ufer des Stausees auf Pflanzenmaterial, ein anderer Teil wanderte zum Laichen in die Zuflüsse, um dort auf steinigem Grund oder am Ufer zu laichen.

Zwischen Seen

- Das Plötzenwachstum des Trammer Sees (169 ha, max. Tiefe 31 m) stimmte mit dem des direkt verbundenen Trentsees (9 ha, max. Tiefe 7,5 m) weitgehend überein, allerdings wurden im Trentsee auffällig viele junge Plötzen bis max. AG V gefangen (Geyer 1939). Aus diesem Grund und weil der Trentsee für seine Größe einen ausgedehnten Gelegürtel besitzt, vermutete Geyer (1939), dass er für die Plötzen des Trammer Sees ein Laichrevier ist, in dem sich jüngere Altersgruppen noch längere Zeit aufhalten bzw. wieder aus dem Trammer See hinein wechseln.
- Eine extrem ausgeprägte und fischereilich genutzte Laichwanderung beschreibt Wilkonska (1967) vom See Sniardwy, dem größten See der masurischen Seenplatte, in den unmittelbar angrenzenden flachen See Luknajno (680 ha, max. Tiefe 3 m). Im Sniardwy lagen die kommerziellen Plötzenfänge zwischen 28 und 95 t pro Jahr, davon entfiel ein Großteil auf die Fänge, die während der Laichzeit im Bereich des Kanals zu dem See Luknajno gemacht wurden. Der Laichzug begann Anfang April und erreichte seinen Höhepunkt Mitte des Monats. Nach dem Ende des Massenzugs Ende April begann die Phase der Rückwanderung in den Sniardwy. Die Herkunft der Plötzen ließ sich nur grob abschätzen. Am gegenüberliegenden Ufer im Sniardwy wurden Ende März / Anfang April laichreife Plötzen markiert und in der anschließenden Laichzeit noch im selben Jahr im Bereich des Kanals zum Luknajno wiedergefangen (Wilkonska 1967).

Plötzen, die zum Laichen das Flachwasser ihres Sees aufgesucht haben, werden sich anschließend im See verteilen. Nach einer Laichwanderung in ein anderes Gewässer wird dieses in der Regel nach wieder verlassen. Die Verteilung der Plötzen in der Nachlaichzeit kann nur aus Hinweisen geschlossen werden.

- In der bereits zitierten Studie über die Massenlaichwanderung in den See Luknajno wurden während der Laichzeit 1810 adulte Plötzen im Laichsee markiert. Von diesen unverfrachteten Tieren wurden drei im Beldan (9 km), drei im Mikolajskie (ca. 10 km) und im gesamten Nachbarsee Sniardwy 46 Tiere außerhalb der Laichzeit wiedergefangen (Wilkonska 1967). Diese Wiederfänge dokumentieren einen Austausch mit den benachbarten Seen des Sniardwy. Leider wurden diese Wiederfänge von der Autorin nicht weiter diskutiert.
- In der umfassenden Arbeit über die Plötzen im norwegischen See Årungen (1,2 km²) wurde auch untersucht, wo die in zwei Zuflüssen markierten Plötzen nach der Laichzeit im See verbleiben. Die gezielte Befischung des Sees im Sommer zeigte, dass die Plötzen aus beiden Zuflüssen den gesamten See nutzten und sich ihre Aufenthaltsorte überlappten (L'Abée-Lund & Vøllestad 1985).

Zwischen Fluss und Aue

- In der Rhone erscheinen zur Laichzeit jedes Jahr große Mengen an Plötzen in den Seitenarmen und beginnen im März zu laichen. Sie verschwinden ein oder zwei Monate später, und einige wandern in den Hauptfluss der Rhone (Bouvet et al. 1985).
- Plötzen kamen in den Altrheinen und einem Rheinhafen zu guten Reproduktionserfolgen. Sie können als charakteristisch für die rheinoffenen Standorte angesehen werden (Molls 1997). Eine deutliche Laichwanderung aus dem Rhein in die Altarme wurde im Frühjahr mit Reusenfängen dokumentiert. Ein Teil der laichenden Plötzen (und Bleie sowie Güster) in den Altarmen war bereits im Winter wahrscheinlich als Schutz bei einem Hochwasser in die

Altarme eingewandert. Im Gegensatz zu den Bleien verließen die adulten Plötzen die Laichgewässer zum größten Teil wieder nach der Laichzeit und wanderten in den Hauptstrom.

4.4.2 Laichplatztreue

Einen ersten Hinweis auf Laichplatztreue lieferte wie beim Hecht die Beobachtung, dass Plötzen in Seen Jahr für Jahr nur einen kleinen Teil der zur Verfügung stehenden Laichgebiete nutzten und sich die genutzten Stellen kaum änderten (Wilkonska & Zuromska 1967; Diamond 1985). Einige Autoren sprechen von einer Laichplatztradition (Goldspink 1979; Diamond 1985). Die Laichplatztreue von Plötzen wurde mehrfach untersucht, unklar bleibt weiterhin, in welchem Lebensabschnitt die Bindung erfolgt und unter welchen Umständen sie gelöst werden kann. Die problemlose Annahme von künstlichem Laichsubstrat spricht im Prinzip gegen eine völlige Abhängigkeit von einem bestimmten Laichplatz. In einem Experiment im Genfer und Vouglans See laichten die Plötzen auf künstlichem Laichsubstrat in 0,5 m Tiefe in einer Entfernung bis zu 250 m vom Ufer (Gillet & Dubois 1995).

Die Methoden beschränkten sich auch bei der Plötze auf Verfrachtungsexperimente und Markierung von adulten Tieren auf den Laichplätzen. Eine starke Affinität zu ihrem Laichplatz zeigten Plötzen, die zum Laichen in einen benachbarten flachen See wandern (Wilkonska 1967) und Plötzen, die in Zuflüssen laichen (L'Abée-Lund & Vøllestad 1985).

Wie eine hohe Laichplatztreue bei Plötzen erreicht wird, wurde nicht diskutiert. Die Plötzen werden bereits als Eleuteroembryos aus dem Zufluss ausgeschwemmt (Vøllestad & L'Abée-Lund 1987). Ein Imprinting wie bei Lachsen erscheint in diesem frühen Stadium unwahrscheinlich. Die Autoren beschreiben die Laichplätze in den Zuflüssen als instabil und wenig vorhersehbar.

- Im polnischen See Sniardwy wandern, wie bereits beschrieben, Plötzen zum Laichen in den angrenzenden, flachen See Luknajno. Während der Laichzeit wurden 5675 Plötzen aus diesem See markiert und bis zu 26 km entfernt in die umliegenden, angeschlossenen Seen der Seenplatte verfrachtet (Wilkonska 1967). 37 Tiere schafften es, aus einer Entfernung von bis zu 26 km noch während der Laichzeit in den Luknajno zurückzukehren. Von 1810 innerhalb der Laichzeit im Luknajno markierten und an Ort und Stelle ausgesetzten Plötzen kamen in den folgenden Laichzeiten 114 Tiere zurück. Laut Karte in dieser auf polnisch veröffentlichten Arbeit waren weitere Laichgelegenheiten im Sniardwy und in den anderen Seen vorhanden. Aus der englischen Zusammenfassung geht leider nicht hervor, ob es Fangaktionen auf Laichplätzen außerhalb des Luknajno gab.
- Im niederländischen See Tjeukemeer wurden während der Laichzeit noch nicht abgelaihte Plötzen zwischen den 3,3 km entfernten Laichplätzen Echten und Follega ausgetauscht. Bei der unmittelbar anschließenden Wiederfangaktion auf insgesamt vier Laichplätzen, den beiden genannten, einem Laichplatz zwischen den beiden und einem weiteren östlich von Echten, gab es 33 Wiederfänge (2,6 %), davon 24 auf dem jeweiligen Herkunftsplatz. Von den von Echten nach Follega verfrachteten Tieren wurden 7 in Echten, 2 in Follega und 1 auf dem Laichplatz östlich von Echten wiedergefangen. In die andere Richtung verblieben 3 in Echten, 17 kehrten nach Follega zurück, 3 kamen vom Laichplatz zwischen Echten und Follega und einer von dem Laichplatz westlich von Echten. Die Tiere müssen zügig zu ihren Heimatlaichplätzen zurückgekehrt sein und haben sich wahrscheinlich nicht am Ufer entlang orientiert, denn sonst wären am Laichplatz zwischen Echten und Follega wesentlich mehr Tiere gefangen worden (Goldspink 1977). Von einem anderen See nach Tjeukemeer in der Vorlaichzeit verfrachtete Plötzen verließen offenbar nicht den See, sondern verteilten sich gleichmäßig auf die vorhandenen Laichplätze (Goldspink 1979). In dieser Arbeit wurden allerdings keine Kontrollfänge im Herkunftssee gemacht, und es handelte sich nicht um ein natürliches Gewässerverbundsystem, sondern um künstliche Seen und Verbindungskanäle zur Entwässerung.

- L'Abée-Lund und Vøllestad (1985) führten ein gezieltes Markierungsexperiment durch, um die Laichplatztreue bei Plötzen zu bestimmen. Im norwegischen See Årungen markierten sie zur Laichzeit die in zwei benachbarte Zuflüsse einwandernden Plötzen. In den folgenden Laichzeiten befischten sie gezielt alle fünf Zuflüsse des Sees. Ein Jahr nach dem Markieren wurden 2068 markierte Plötzen in den Zuflüssen wiedergefangen, davon stammten 83,5 bzw. 92% aus dem Zufluss, in dem sie markiert wurden. Die Laichwanderung der Plötzen in die Zuflüsse startete Ende April mit nur wenigen Exemplaren bis Mitte Mai. Der Hauptzug begann nach den ersten laichenden Weibchen, und die letzten laichenden Tiere wurden Mitte Juni beobachtet, wobei die Spitze der abwandernden Plötzen 2-5 Tage nach der Spitze der aufsteigenden auftrat (L'Abée-Lund & Vøllestad 1987). Der Aufstieg begann bei fallendem oder mittlerem Wasserstand bei 6-10 °C (Vøllestad & L'Abée-Lund 1987). Die zuerst wandernden (Männchen und Weibchen) waren größer als die am Ende der Laichsaison (Vøllestad & L'Abée-Lund 1987).

4.4.3 Fresswanderungen

Im norwegischen See Årungen kehrten im Sommer etliche adulte Plötzen in den Zufluss zurück, in dem sie zuvor gelaicht hatten, um dort zu fressen (L'Abée-Lund & Vøllestad 1987). Während die in den Zufluss aufsteigenden Plötzen hauptsächlich pflanzliche Nahrung aufgenommen hatten, hatten die absteigenden Plötzen überwiegend tierische Nahrung gefressen. Im Zufluss Vøllebekken wurden in einem Sommer 589 Plötzen markiert, von denen in den folgenden Jahren signifikant mehr im Vøllebekken als in den anderen Zuflüssen wiedergefangen wurden. Die Plötzen benutzen den Vøllebekken sowohl zum Laichen als auch zum Fressen und zeigten dabei eine Tendenz zur Treue zum Zufluss (*homing*). Als mögliche Gründe für die Wahl des Zuflusses als Fresshabitat nannten die Autoren Räubervermeidung, weil es im See Hechte aller Größen gibt, aber keine im Zufluss, und bessere Nahrungsbedingungen, weil die Plötzen im Zufluss einen höheren Anteil an energiereicher tierischer Nahrung aufgenommen hatten, sowie zufällige Ortswechsel.

4.4.4 Winterhabitat und Winterwanderungen

Plötzen bilden im Winter, wie einige andere Cypriniden auch, Aggregationen in Seen und Seitengewässern von Flüssen. Ihre Ansprüche an ihr Winterhabitat lassen sich den bisherigen Veröffentlichungen nur indirekt entnehmen. Die Nahrungsaufnahme wird im Winter fortgesetzt, wenn auch in verringertem Maße (Pavlov et al. 1986; Nauwerck 1999). Wie bei den anderen Arten ist nicht klar, welchen Einfluss das Überwinterungshabitat auf die Populationsdynamik hat.

Einige Kriterien für ein geeignetes Überwinterungshabitat konnten aus den beobachteten Aufenthaltsorten herausgearbeitet werden. Es fehlen Markierungsexperimente, die das Einzugsgebiet von Überwinterungsplätzen klären.

Die Flachheit eines Gewässers bzw. das Fehlen eines Tiefenstillwasserbereichs wurde von Schiemenz (1957) als möglicher Auslöser von Winterwanderungen genannt. Im Steinhuder Meer (3000 ha, max. Tiefe 3 m) wurden in einer unmittelbar am Ufer frisch angelegten 5 m tiefen Rinne zu Winterbeginn 1000 Ztr. Plötzen gefangen, so dass in den nächsten Jahren ein deutlicher Mangel an Plötzen fühlbar war (Schiemenz 1957). Molls (1997) zitiert eine nicht zugängliche Arbeit von Bauerfeld (1995), der angebundene Gräben als bedeutende Überwinterungsplätze für Plötzen aus rheinangebundenen Seen (Millinger Meer und Hurler Meer) charakterisierte.

Bauerfeld, M. (1995): Fischbestände des Millinger und Hurler Meeres und die Bedeutung angebundener Grabensysteme als winterliche Schutzräume für Fische. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie an der Universität zu Köln (und Abschlussbericht Teil 2 zum Forschungsprojekt des MURL: „Populationsdynamik der Fische des Alten Rheins bei Bienen-Praest und des Millinger / Hurler Meeres“), 95 Seiten.

In tiefen Seen ziehen sich die Plötzen aus den oberen Wasserschichten und dem Litoral zurück und bevorzugen tiefere Wasserschichten, halten sich aber nicht in allen Fällen in Bodennähe auf.

- Im Herbst verließen die Plötzen des Mondsees, Österreich, die Oberfläche und konnten während des Winters hauptsächlich in Bodennähe (30 m), zu einem kleineren Teil auch in mittleren Wassertiefen (12 m) gefangen werden (Nauwerck 1999).
- Im russischen See Glubokoe (59,3 ha, max. Tiefe 33 m) hielten sich kleine, adulte Plötzen (6-9 cm) im März unter Eis im Pelagial des Sees in Tiefen zwischen 5 - 28 m bei Wassertemperaturen zwischen 2 - 3,5 °C auf. Die horizontale Grenze war die 14 - 16 m Tiefenlinie des Sees. Am Tage sammelten sich die Fische in Schwärmen und schwammen in den erhellten Wasserschichten zwischen 5 und 12 m umher, nachts lösten sich die Aggregationen auf. Die Autoren vermuten, dass die Grenzen zum einen durch die Thermokline und in der Horizontalen durch die Temperaturen des flachen, kalten Uferbereichs bestimmt werden (Pavlov et al. 1986).
- Im November und März hielten sich telemetrisch beobachtete Plötzen in der Spree bevorzugt in stagnierenden Wasserkörpern auf. Es konnten im Gegensatz zum Sommer und Frühjahr keine Ortswechsel über längere Distanzen beobachtet werden (Baade & Fredrich 1998). Die Autoren diskutierten weder Winterwanderung noch Winteraggregationen.

4.4.5 Zuwanderung

- Degerman & Sers (1995) verweisen in ihrer Einleitung auf eine schwedische Arbeit (Degerman et al. 1990), in der sich Plötzen, nachdem ein übersäuerter See gekalkt wurde, mit zunehmender Populationsgröße im Sommer langsam in die Zuflüsse ausbreiteten.
- Nach einem massiven Bestandseinbruch durch kriegsbedingte Sprengungen 1945 / 46 wurden zwischen den gutwüchsigen Plötzen des Sakrower Sees verbuttete Tiere gefunden. Nach den Sprengungen Mitte 1946 waren etwa 38% der Plötzen in den Fängen verbuttet. Der Anteil nahm im Laufe des Sommers stark ab. Am 16.12.1947 konnten 6% Havelplötzen festgestellt werden, die wohl frisch eingewandert waren. Die letzte Havelplötze wurde im Juni 1948 beobachtet (Bauch 1951). Die eingewanderten Tiere stammten aller Wahrscheinlichkeit aus der Havel / Wannsee, deren Plötzenbestand zu dieser Zeit verbuttet war. Direkt nach den Sprengungen konnten bei den einheimischen Plötzen des Sakrower Sees hohe Zuwachswerte gemessen werden, die in den folgenden Jahren trotz intensiver Fischerei etwas schlechter wurden. Die Gründe für die Verschlechterung könnten nach Bauch entweder eine Einwanderung vieler kleiner Havelplötzen, die als Nahrungskonkurrenten wirkten und / oder ein heißer Sommer mit H₂S-Bildung im Tiefenwasser gewesen sein. Zu dieser Zeit war die Plötze der wichtigste fischereilich genutzte Fisch im Sakrower See mit einem Anteil am Fang von 70-90% (Bauch 1951).

4.4.6 Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen

Zwei klassische Untersuchungen zum Wohnbereich (*home range*) wurden an der Plötze durchgeführt. Mit ihnen wurde die Existenz von Wohnbereichen bei Plötzen nachgewiesen und eine stationäre Komponente von 60-80% bestimmt.

- Stott (1967) führte im Fluss Mole im Zeitraum Juli bis September 1960 und März bis Mai 1961 ein klassisches Fang-Wiederfangexperiment durch, um die Ortsbewegungen von Plötze und Gründling festzustellen. Der Anteil der stationären Komponente betrug 70% in 1960 und 61% in 1961. Stott lehnte es ab, den höheren Anteil der mobilen Komponente mit der Laichzeit zu erklären, weil der untersuchte Flussabschnitt ein reiches Laichplatzangebot besaß. Einige Plötzen wurden bis zu 1,7 km stromab und 1,4 km stromauf wiedergefangen. Stott (1967) berechnete keine *home range* Größe, aber die Plötzen der statischen Komponente wurden im Mittel zwischen 30 und 40 m stromauf des Aussetzungsortes wiedergefangen. Ein Teil der Daten wurde bereits einige Jahre zuvor veröffentlicht. Stott (1961) gab an, dass der stationäre Teil der Plötzenpopulation innerhalb eines Bereichs von 200 m blieb.

- Williams (1965) führte eine vergleichbare Fang-Wiederfangstudie in der kanalisierten Themse bei Reading durch. An sieben Fangstellen wurden Plötzen über 10 cm Länge mit Zugnetzen (*seines*) ab Juni sieben Wochen lang gefischt und markiert. Etwa 5935 Plötzen wurden markiert. Williams korrigierte die Wiederfangzahlen wegen des unterschiedlichen Fangaufwandes und unterschiedlicher Anzahl Markierter pro Stelle. Dabei ergab sich folgendes Bild: 476 Plötzen wurden an ihrer ursprünglichen Markierungsstelle wiedergefangen, 16 bis etwa 75 m davon entfernt. Diesen Teil, insgesamt 83%, bezeichnet Williams als statische Komponente. Die restliche 17% bzw. 84 Tiere wurden in einer Entfernung zwischen 200 m und 3000 m von ihrer Markierungsstelle wiedergefangen. Es gab keinen Zusammenhang zwischen Entfernung und Anzahl der Wiedergefangenen. Die 75 m werden von Williams als Home range bezeichnet.
- Mit einer telemetrische Untersuchung wurde die Mobilität von Plötzen in einem Fließgewässer mit Flusseen und Seitengewässern untersucht. Baade und Fredrich (1998) untersuchten in sechs Serien den möglichen Wohnbereich (*home range*) und das tägliche Aktivitätsmuster von Plötzen in der Spree oberhalb des Dämeritzsees zwischen März 1994 und Juni 1995. Sie unterteilten die Ortungen in ein Nahbereichshabitat („*close range habitat*“), das 50% der Positionsbestimmungen eines Fisches umfasste und ein Fernbereichshabitat („*wide range habitat*“) mit 90% aller Ortungen. 55 % der Fische ließen sich in genau eine der folgenden drei Kategorien einordnen, die anderen wechselten zwischen diesen: 1. Vorwiegend in den Seitengewässern lebend: nachts bewegten sich die Tiere frei im Seitengewässer, Nahbereich: 30-120 m, Fernbereich: 75-1035 m (10 Fische). 2. Zwischen dem Seitengewässer und dem Fluss wechselnd: am Tag im Fluss, nachts im Seitengewässer, Nahbereich: 90-1350 m, Fernbereich: 225-3820 m (8 Fische). 3. Vorwiegend im Fluss lebend: tägliche Wechsel von einem Platz zum anderen, Nahbereich: 20-845 m, Fernbereich: 690-955 m (3 Fische). Baade und Fredrich (1998) widersprachen der Existenz fester Home ranges, weil die Tiere zu verschiedenen Zeiten im Jahr unterschiedliche Gewässerabschnitte nutzten und sahen eher die Theorie von Linfield (1985) bestätigt. Die weitesten telemetrisch verfolgten Distanzen wurden in der Laichzeit und Nachlaichzeit gemessen mit 10 km stromab zum Dämeritzsee und im Mai 6,4 und 4,5 km stromauf.

In der Vorlaichzeit wurden in den niederländischen See Tjeukemeer markierte Plötzen aus einem 60 km entfernten See eingesetzt, um eine Bestandsabschätzung mit einer Fang-Wiederfangmethode durchzuführen (Goldspink 1979). In der Laichzeit bestand kein signifikanter Unterschied in der relativen Anzahl der Wiederfänge zwischen den vier beprobten Laichplätzen. Es gab keine Abweichung zwischen beobachteter und erwarteter Wiederfangrate auf allen vier Plätzen und keinen Trend in der Wiederfangrate über die Zeit von 120 Tagen nach Beginn der Wiederfangphase. Die verfrachteten Plötzen hatten sich vermischt, und der fehlende abnehmende Trend in den wiederholten Wiederfangaktionen ließ darauf schließen, dass die Plötzen nicht in Scharen abwanderten, obwohl Tjeukemeer an ein ausgedehntes Kanalnetz und an andere Seen angeschlossen ist. Bleie, die aus demselben See nach Tjeukemeer zum gleichen Zweck verfrachtet wurden, wurden dagegen in den umliegenden Seen und Kanälen wiedergefangen, insbesondere in ihrem Heimatsee (Goldspink 1978). Außerdem nahm die Wiederfangrate über die Zeit stark ab.

4.4.7 Unklare Ortswechsel unverfrachteter Plötzen

Veröffentlichungen, deren Datenpräsentation, -auswertung oder Diskussion nicht ausreichten, um sie in einen der vorhergehenden Abschnitte einzureihen, werden hier kurz zusammengefasst.

In Flüssen

- Eine monatliche Austauschrate von 90% wurde bei einem gezielten Markierungsexperiment von März bis November beim Plötzenbestand in einem Seitenarm des Morava, Tschechien, berechnet (Hohausová 2000).

Zwischen Seen

- Möglicherweise besteht zwischen manchen Seen ein permanenter Fischeaustausch in kleinem Rahmen. Die experimentelle Ausbringung von Cyprinidenschreckstoffen im mesotrophen polnischen See Ublik Maly (87 ha, max. Tiefe 27 m) resultierte wider erwarten nicht in einer erhöhten Abwanderung durch den 150 m langen Kanal zum Nachbarsee (Gliwicz & Dawidowicz 2001). Die visuellen Zählungen im Kanal ergaben gleiche Anzahlen an Plötzen, Barschen und Ukelei in beide Richtungen, vor genauso wie nach jeder der vier Behandlungen im Sommer und Herbst.
- In der masurischen Seenplatte westlich des Sees Sniardwy markierte Kozikowska (1966) verschiedene Fischarten, u.a. auch Plötzen, für die Bestandsschätzung in den Seen Taltowisko und Mikolajskie. Es wurden nur größere Tiere markiert. Von 690 markierten Plötzen aus dem Mikolajskie wurden 32 im Mikolajskie (30%), 71 im Sniardwy, 2 im Beldan und 2 im Talty sowie eine in einem „anderen“ See wiedergefangen. Alle genannten Seen sind vom Mikolajskie nur durch kurze Engstellen getrennt. Von 307 im Taltowisko markierten Plötzen wurden 2 im Taltowisko und 4 im Sniardwy wiedergefangen. Im Taltowisko wurden 1965 nochmals 279 Tiere markiert, von denen 2 im Taltowisko, 2 im Talty und eines in einem „anderen“ See wiedergefangen wurden. Der Talty ist mit dem Taltowisko über einen kurzen Kanal verbunden, während der Sniardwy nur über den Talty und den Mikolajskie erreicht werden kann. Im Luknajno, in den Plötzen, wie oben beschrieben, aus dem Sniardwy in Massen zum Laichen einwandern, wurden keine Fische wiedergefangen. Über die hohe Auswanderungsrate kann nur spekuliert werden. Kozikowska bezeichnet den flachen Sniardwy als Fressgewässer. Im Sniardwy wurden in der Vorlaichzeit im Süden des Sees 1535 adulte Plötzen markiert, von denen außerhalb der Laichzeit eine im Talty, zwei im Mikolajskie und im gesamten Sniardwy 21 wiedergefangen wurden (Wilkonska 1967).
- Rahn (1957) untersuchte den Fischeaustausch durch den Kanal zur Havel / Wannsee mit Reusen. Von der Havel kamen an 176 Fangtagen zwischen März und Dezember 151,5 kg Plötzen, und vom Sakrower See wanderten an 228 Fangtagen 194,75 kg Plötzen ab. Die Bilanz ist in etwa ausgeglichen. Ein ausgeprägtes Fangmaximum war in beiden Richtungen wie auch beim Blei im Mai und Juni zu finden.
- Sakowicz & Backiel (1953) wollten mit Stellnetzen testen, ob der Kanal zwischen dem Mamry und dem Tajty von Fischen durchwandert wird. Die Maschenweite 1950 betrug von April bis Juli 20 mm und ab November 1950 10 mm. Die Schwimmrichtung war ersichtlich (polnisches Original mit englischer Zusammenfassung). In Richtung Tajty schwammen im April / Mai an 54 Fangtagen 1145 Plötzen (und 6 weitere Arten), im Juni/ Juli waren es an 61 Fangtagen 363 (und 8 andere Arten), im November / wurden 997 Plötzen (Fangtage vermutlich 23, weitere 7 Arten) und im Januar / Februar 2094 Tiere (Fangtage ?, 7 weitere Arten) gefangen. Für die Gegenrichtung Tajty nach Mamry gibt es offenbar nur Daten von April und Mai 1950 als durchschnittliche Fischanzahl pro Tag im 10 Tagesdurchschnitt. Dieser war zwar niedriger aber nicht extrem verschieden. Der Jahresverlauf ähnelt dem im Kanal zwischen der Havel und dem Sakrower See. Sakowicz & Backiel (1953) vermuten hinter dem Fangmaximum in April / Mai Laichwanderungen an. Die Spitze im Winter erklärt sich zum einen aus der engeren Maschenweite. Im polnischen Text soll die Wanderung zum Überwinterungsplatz als möglicher Grund genannt sein.

4.4.8 Aktivitätsmuster / Tägliche Wanderungen:

- Täglicher Aktivitätsrhythmus: Die Schwimmaktivität der Plötzen in der Spree hatte deutliche Maxima bei Sonnenauf- und -untergang, u.a., weil die Tiere in dieser Zeit das Habitat

wechselten (Baade & Fredrich 1998). Der tägliche Aktivitätsrhythmus dieser Plötzen schien direkt mit dem Helligkeitszyklus in Verbindung zu stehen, und es konnten keine Beziehungen zwischen dem Bewegungsmuster und Temperatur, pH, Leitfähigkeit oder O₂-Konzentration gefunden werden. Im Laborexperiment zeigten Plötzen bei Sonnenauf- und -untergang ebenfalls Aktivitätsmaxima, wobei die Beleuchtung der primäre Faktor war, Temperatur und Sauerstoffänderungen aber einen ähnlichen Aktivitätsanstieg bewirkten (Alabaster & Robertson 1961).

- Saisonales Aktivitätsmuster: Adulte Plötzen in der Spree waren signifikant aktiver (geschwommene Distanz über einen Zeitraum von 2 Stunden) im April und Mai während der Laichzeit gegenüber den telemetrischen Serien im Juni, November und März (Baade & Fredrich 1998). Der Fang pro Aufwand in passivem Fischereigerät lässt ebenfalls Schlüsse auf das Aktivitätsmuster zu; je höher die Schwimmaktivität im Bereich des Fanggeräts, desto höher sollte der Fang sein. Die Plötzenfänge in Trap-Netzen am Eingang einer Bucht in der südlichen Ostsee in Schweden zeigte zwei Maxima: eines zur Laichzeit und ein weiteres im Herbst, dessen Ursache unbekannt blieb (Neuman 1979). Die Fänge der kommerziellen Plötzenfischerei aus der Kanalregion im Sniardwy zeigten ebenfalls in mehreren Jahren zwei Maxima, eines zur Laichzeit und ein weiteres, wesentlich kleineres Maximum im Spätsommer / Herbst (Wilkonska 1967). Das erste Maximum erklärt sich durch eine Massenlaichwanderung in einen benachbarten See, das zweite wird von der Autorin nicht diskutiert.

4.4.9 Subadulte

Ein Forschungsschwerpunkt liegt auf den täglichen Wanderungen zwischen Pelagial und Litoral von 0+ Plötzen. Weil es unwahrscheinlich ist, dass diese Wanderungen zum Fischeaustausch innerhalb eines Gewässerverbundsystems beitragen, wird an dieser Stelle nur auf die einschlägige Fachliteratur verwiesen.

Molls (1997) beobachtete keine durch den Lebenszyklusstrategie bedingte Auswanderung subadulter Plötzen aus den Auen des Niederrheins in den Fluss. In den Auen waren im Gegensatz zum Blei Plötzenpopulationen mit vollständigem Populationsaufbau vertreten, d.h. alle Altersklassen traten auf.

Über die Larvaldrift bei Plötzen in Fließgewässern wurde bereits an anderer Stelle berichtet. Individuelle Unterschiede in der phototaktischen Reaktion entschieden bei larvalen Plötzen und Elritzen letztendlich über Abdrift aus dem Laichgebiet in andere Aufwuchshabitats oder Verbleib in den bisherigen ufernahen Habitats in Fließgewässern (Legkiy & Popova 1984). Die Drift mit anschließender Bewegung stromaufwärts kann zu einem Muster an Längenverteilungen bei Jungfischen in Fließgewässern führen (Linfield 1985).

Vorstellbar ist ein zufälliger Fischeaustausch zwischen Seen durch den bevorzugten Aufenthaltsort juveniler Plötzen. Karst (1968) beobachtete von Juli bis September das Schwarmverhalten von Cypriniden im Stechlinsee. 0+ und 1+ Plötzen bildeten bevorzugt im flachen Wasser der Buchten oder in den Verbindungsgräben der Seen erhebliche Ansammlungen von einigen Quadratmetern.

4.4.10 Ostsee und Brackwassergebiete

Stettiner Haff / Oderhaff

Ein Teil der Plötzenpopulation des Stettiner Haffs wandert in den Küstenbereich der Pommerschen Bucht (Ostsee), um dort zu fressen und wird wegen dieser Eigenschaften der halbwandernden (*semi-migratory*) Form zugeordnet (Peczalska 1968). Das Stettiner Haff bietet eine Vielzahl potentieller Laichgebiete, von denen aber nicht alle genutzt werden (Peczalska 1968). Die größten Laichgebiete befinden sich im nördlichen Teil des Haffs, und zwar im oberen Lauf der Swina mit seinen unzähligen Kanälen und dem Dziwna Fluss. Ein anderer Laichplatz ist

der Wicko See, der über einen breiten Kanal mit dem Haff in Verbindung steht. Laichwanderungen in die Oder werden in dieser Arbeit nicht erwähnt.

Schlei

Nellen (1968) befischte im Sommer potentielle Laichplätze zwischen 1-5,5 ‰ in der Schlei und fand fast keine 0+ Bleie und Plötzen. Er vermutet, dass Plötzen und Bleie in den Auen laichen und die wenigen gefangenen 0+ Tiere abgedriftet worden waren. Von Frühjahr bis Herbst wandern die Plötzen schleiabwärts bis zu Salzgehalten von 14‰ und sind im ganzen Fischereigebiet der Schleswiger Fischer verbreitet. Im Winter wandern die Plötzen in die obere Schlei in salzärmeres Wasser und bilden dort Massenansammlungen. Massenfänge: Januar 1961 im Burggraben auf $\frac{3}{4}$ ha über 1t Plötzen, Mitte März (1955) im Burgsee 5,5 t Plötzen.

Darßer Boddenkette

In den Küstengewässern der ehemaligen DDR, Darß-Zingster Boddenkette, Greifswalder Bodden, NO-Rügen und Strelasund, wurden in den Jahren 1979 und 1980 2539 Plötzen markiert, von denen bis Ende 1980 88 wiedergefangen werden konnten (Fadschild & Bast 1981). Einige Wiederfänge eines Laichplatzes im Barther Strom und das Ergebnis eines kleinen Verfrachtungsexperiments über 10 km sprechen für eine gewisse Laichplatztreue bei den Plötzen der Bodden.

Die Abwanderungstendenz nach der Laichzeit in östliche Richtung zur Ostsee, das Fehlen von Wiederfängen aus der Periode Juli-Oktober aus der Boddenkette und der geringe Gesamtfang in der Boddenkette deuten darauf hin, dass die adulten Plötzen die Boddenkette nach dem Laichen verlassen. Von den Frühjahrsmarkierungen in der Darß-Zingster Boddenkette (DZBK) wurden 17 Wiederfänge östlich des Markierungsplatzes kurz nach der Laichzeit gemacht. Ein Exemplar wurde nach 216 Tagen im Greifswalder Bodden wiedergefangen. Die Autoren schätzen, dass der Laicherbestand in der DZBK aus mehreren Millionen Exemplaren besteht, von denen weniger als 10% ganzjährig in der DZBK verbleiben. Die jüngeren Tiere scheinen sich im Sommer in den Bodden aufzuhalten und wandern wahrscheinlich nicht ab.

Weite Wanderungen in die Ostsee hatte bereits Henking (1915, zitiert aus Fadschild & Bast 1981) bei der Plötze aus der Darßer Boddenkette bemerkt, denn er erhielt Rückmeldungen aus dem Strelasund, dem Greifswalder Bodden, der Swinemünder Bucht, dem Peenestrom und dem Breeger Bodden.

Henking, H. (1915): Die Fischereiverhältnisse auf der Recknitz und dem Saaler Bodden. *Mitt. Deut. Seefischerei-Ver.* 31 (7/10): 97-110.

4.4.11 Zusammenfassung Plötze

- In kleineren Fließgewässern beschränkte ein Großteil der Plötzen seinen Aktionsradius und verhielt sich zumindest für die Studiendauer ortsgebunden. In oder zwischen Seen fehlen entsprechende Studien.
- In der Laichzeit verließen Plötzen „ihren“ Seen, um in einen kleineren, flachen See einzuwandern bzw. um in den Zuflüssen eines Sees zu laichen.
- Ein hohes Maß an Laichplatztreue wurde mehrfach bewiesen, aber es scheint keine Notwendigkeit für reproduktives Homing zu bestehen.
- Die Laichwanderungen beginnen unmittelbar vor der Laichzeit. Bei allen dokumentierten Laichwanderungen zwischen verschiedenen Gewässern wurde das Laichgebiet nach der Laichzeit von den Adulten wieder verlassen. Tiere verschiedener Laichplätze vermischen sich nach der Laichzeit im Gewässer.
- Ontogenetisch bedingte Wanderungen Juveniler wie z.B. beim Blei sind nicht bekannt.
- In verschiedenen Gewässern wurden Massenaggregationen beobachtet, aber Wanderungen zu Überwinterungsplätzen zwischen Seen oder See und Fließgewässer sind nicht dokumentiert. Zu tiefen Gräben an flachen Seen scheint es Wanderungen zu geben.

- Wanderungen in der Nachlaichzeit und im Sommer kommen sowohl in Binnengewässern als auch in der Ostsee vor. Für Wanderungen im Sommer wurde die Nahrungsverfügbarkeit als ein wichtiger Faktor herausgearbeitet.
- Es gibt Hinweise auf Einwanderung in Seen nach drastischer Bestandsreduktion.
- Dass es zwischen Seen einen Austausch gibt, zeigten sowohl Markierungsaktionen als auch die Befischung von Verbindungskanälen. Ursachen und Ausmaß wurden nicht untersucht. Maxima wurden in der Laichzeit beobachtet.

4.5 *Schleie (Tinca tinca (L.))*

Die dämmerungs- und nachtaktive Art (Siegmond 1969) laicht zwischen Mai und Juli auf Wasserpflanzen (Bauch 1966). Laichwanderungen sind in der Literatur nicht beschrieben. Die wenigen Hinweise in den durchgesehenen Arbeiten lassen darauf schließen, dass Schleien nicht ausschließlich sesshaft, aber doch wenig mobil sind. Die meisten Beobachtungen von Ortswechseln bei Schleien stammen aus dem Sommer. Den Winter sollen Schleien inaktiv im / am Boden verbringen (Nikolski 1957). Es fehlen ganzjährige Arbeiten, aus denen sich saisonale Muster erschließen lassen.

Seen

Bei einem Markierungsexperiment in Seen der masurischen Seenplatte (Kozikowska 1966) wurden im Mikolajskie insgesamt 117 Schleien markiert, von denen 10 im Mikolajskie selbst und 8 im angrenzenden See Sniardwy, aber keine in den beiden anderen unmittelbar angrenzenden Seen Beldan und Talty wiedergefangen wurden. Im Taltowisko wurden lediglich 17 markiert, von denen zwei im Taltowisko wiedergefangen wurden. In einer anderen Studie über den mögliche Fischaustausch zwischen den masurischen Seen Mamry und Tajty über einen kurzen Kanal wurden einige Schleien zwischen April und Juli auf dem Weg Richtung Tajty gefangen (Sakowicz & Backiel 1953). Die meisten wanderten im Juni und Juli (max. 0,7 Schleien pro Tag). Über den Schleienbestand in beiden Seen ist nichts bekannt. Im Kanal zwischen dem Sakrower See und der Havel wurden zwischen Ende April und Dezember von der Havel kommend 5,75 kg (176 Fangtage) Schleien und vom Sakrower See kommend 17,75 kg (228 Fangtage) Schleien gefangen (Rahn 1957). Es gab keine jahreszeitlich begrenzten Maxima wie bei Blei und Plötze.

Fließgewässer

Eine telemetrisch von Mitte Januar bis Juni verfolgte, adulte Schleie (39 cm) nutzte fast das gesamte 11 km lange und von Wehren abgegrenzte Studiengebiet im Grand Canal, Irland (Donnelly et al. 1998). Bis Mitte Februar entfernte sie sich allerdings nicht von ihrem Aussetzungsort.

Bei einer Studie an drei Fischpässen in der Mosel stiegen im Sommer einige größere Exemplare auf (Pelz 1985). Auch in einem Fischpass im tschechischen Dyje Fluss (Lelek & Libosvárski 1960) sowie in Fischaufstiegshilfen im Marchfeldkanal (Schmutz et al. 1995) wurden zwischen Mai und Juli aufsteigende Schleien nachgewiesen. Zwischen März und Juni wanderten einige Schleien in den Altrheinen, was auf eine gewisse Mobilität dieser stagnophilen Art innerhalb der gesamten Flussaue hindeutet (Molls 1997).

SILURIDAE

4.6 *Wels (Silurus glanis L.)*

Obwohl bekannt ist, dass Welse zumindest kurze Laichwanderungen durchführen, und obwohl sie in Seen besetzt werden, gibt es offenbar keine gezielten Studien über ihr räumliches Verhalten. Bei dieser vorwiegend nachtaktiven Fischart wird besonders deutlich, wie viel Forschungsbedarf bei Fischwanderungen im Binnenland immer noch besteht. Scheuring (1930)

schreibt zum Laichverhalten der Welse, dass sie in Paaren zu flachen, mit Schilf bewachsenen Stellen ziehen oder, wenn die Umgegend überschwemmt ist, auf Wiesen mit breitblättrigen Pflanzen, besonders gern in den Niederwald.

Aus dem riesigen Peipussee in Estland stiegen bei Hochwasser Welse in den Fluss Ema auf (Mühlen & Schneider 1929). Ein in der Weichsel markierter Wels wurde nach 17 Tagen am Aussetzungsplatz wiedergefangen (Pliszka 1951). Weitere Angaben wurden nicht gefunden.

COREGONIDAE

4.7 Kleine Maräne (*Coregonus albula* (L.))

Die Kleine Maräne (*Coregonus albula* Formenkreis) der norddeutschen Binnenseen gilt als stationär und verbringt ihren gesamten Lebenszyklus innerhalb des Sees. In einigen größeren Seen scheint es in den einzelnen Seebecken lokale Gruppen, eventuell sogar Subpopulationen zu geben, die sich im Wachstum, Schuppenbild und der Alterszusammensetzung unterscheiden, was auf einen geringen Austausch zwischen den Seebecken hindeutet. Kurze Laichwanderungen zu geeigneten Stellen im See finden unmittelbar vor dem Laichen in den Wintermonaten statt. Dennoch gibt es Fälle, in denen ein geringer Anteil einer stationären Population den See verlassen hat. Vermutlich handelt es sich dabei um eine eher zufällige Emigration aus einer Population und nicht um eine gerichtete Wanderung.

Müller (1959) schreibt über die Kleine Maräne des Scharmützelsees „Trotzdem kommt es zu Abwanderungen der Kleinen Maräne. Bei der Herbstzugnetzfisherei wurden in verschiedenen Jahren einige Exemplare von *Coregonus albula* am Storkower See gefangen, der durch einen 2 km langen Kanal mit einer Schleuse in Wendisch-Rietz Verbindung zum Scharmützensee hat.“ Auch im Feldberger Haussee wurden gelegentlich in der Zugnetzfisherei einzelne Exemplare der Kleinen Maräne gefangen, die aller Wahrscheinlichkeit nach aus dem Maränenbestand des benachbarten Breiten Luzin über einen kurzen Kanal eingewandert waren (H. Brach, persönliche Mitteilung).

Bei Seligo (1908) findet sich ein Bericht von M. von dem Borne, der im Herbst in Fischzuchtteichen eingewanderte Maränen beobachtete, die nur aus dem 25 km stromauf gelegenen, maränenreichen Soldiner See (vermutlich ehemalige deutsche Ostgebiete) kommen konnten, aus dem die Teichwirtschaft über einen Fluss ihr Wasser bezog.

Das ungewöhnlich ähnliche Wachstum und Schuppenbild der Kleinen Maräne im Löwentin See (2515 ha, heutiger Name unbekannt) und Mauersee (10400 ha, max. Tiefe 44 m, heute Mamry), heutiges Polen, wiesen darauf hin, dass es sich bei den Tieren im Löwentinsee um eingewanderte Exemplare des Mauerseebestandes handeln könnte (Bauch 1949/51). Beide Seen sind durch einen 3 km langen und 10 m breiten Kanal voneinander getrennt. Seligo (1908) erwähnte eine Wanderung der Kleinen Maränen des Mauersees und Löwentiner Sees im Herbst in den großen, aber flachen Spirdingsee (11010 ha, max. Tiefe 23 m, heute Sniardwy) zum Laichen und Überwintern. Scheuring (1929) bestritt die Existenz solcher Wanderungen.

In eine ähnliche Richtung gehen die Beobachtungen in der folgenden Studie, die auch die Maränen des Mauersees, heute Mamry, untersucht. Im Januar und Februar wurden im Kanal zwischen dem polnischen See Mamry und Tajty (265 ha, max. Tiefe 34 m) über 752 Kleine Maränen auf dem Weg in den Tajty gefangen (Sakowicz & Backiel 1953), während in den Monaten April bis Juli sowie November keine Maränen im Kanal waren.

Bei der Literaturrecherche in älteren „Zeitschriften für die Binnenfisherei“ fiel auf, dass Ende des 19. Jahrhunderts eine regelrechte „Besetzungs- und Verfrachtungswut“ geherrscht haben muss. Das Wachstum der Fische wurde damals offenbar mit der „Rasse“ erklärt, und so versuchte man, die am besten wachsenden „Rassen“ in den eigenen Seen zu etablieren. Welche Tragweite diese Erklärung des Fischwachstums hatte, lässt sich aus den Anzeigen der

„Allgemeinen Zeitschrift für Fischerei“ erahnen, in denen Fischeier aller Arten aus dem gesamten damaligen Deutschen Reich angeboten wurden. Einen Einblick in die damals geübte Praxis gibt der Bericht von Dröscher (1906/1908) über den Schaalsee. Ob es Erfolgskontrollen gab, ist nicht bekannt.

ESOCIDAE

4.8 Hecht (*Esox lucius L.*)

Tab. 3: Angaben zu den in den jeweiligen Veröffentlichungen untersuchten Gewässern. Die Angaben über Trophiegrad und Methode stammen aus der zitierten Veröffentlichung. Der Typ wurde Karten entnommen, und für die wenig veränderlichen Angaben über Fläche und maximale Tiefe wurden weitere Quellen herangezogen. k. A. keine Angaben, weder aus der Veröffentlichung noch aus anderen Quellen waren Informationen zu beziehen.

Studie	Land	Name	Typ	Fläche	max. Tiefe [m]	Trophiegrad	Methode
Bregazzi & Kennedy (1980)	GB	Slapton Ley	vS	90,6 ha	(flach)	eutroph	MR
Carbine & Applegate (1948)	USA	Houghton Lake	abS	81 km ²	30	k. A.	MR
Chapman & Mackay (1984a)	CA	Seibert Lake	abS	35 km ²	11	mesotroph	T
Chapman & Mackay (1984b)	CA	Twin Lakes	anS	23 ha	40	oligotroph	B
Diana et al. (1977)	CA	Lac Ste. Anne	abS	57 km ²	(Ø 4,8)	eutroph	T
Diana (1980)	CA	Lac Ste. Anne	abS	57 km ²	(Ø 4,8)	eutroph	T
Donnelly (1998)	Ir	Grand Canal	F	11,2 km	k. A.		T
Frost & Kipling (1967)	GB	Windermere	abS	14,8 km ²	64	(mesotroph ?)	MR
Hohausová (2000)	Czk	Seitenarm der Morava	F		(flach)		MR
Jepsen et al. (2001)	DK	Ring Bygholm-Stausee	abS	22,5 ha	5	mesotroph	T
			abS	58,7 ha	3,5	eutroph	T
Kiock (1925)	Est	Memel	F				Fi, B
Kipling & LeCren (1984)	GB	Windermere	abS	14,8 km ²	64	(schwach eutroph ?)	MR
Kozikowska (1966):	P	Mikolajskie Taltowisko	vS	498 ha	25,9	k. A.	MR
			vS	327 ha	39,5	k. A.	
Lucas et al. 1991	GB	Loch Kinord	abS	69 ha	etwa 3	mesotroph	T
Mann (1980)	GB	Frome	F	2 km	k. A.	-	MR
Miller (1948)	Ca	Square Lake	k. A.	4,8 km lang	k. A.	k. A.	MR
Rahn (1957)	D	Sakrower See Havel / Wannsee	anS	99,6 ha	35,3	eutroph	F
				k. A.	k. A.		
Vostradovsky (1969)	Czk	Lipnostausee	abS	4650 ha	k. A.	k. A.	MR

4.8.1 Laichwanderung

Laichplätze in Seen und Teichen sind die litorale Zone, flache Buchten, Seenzuflüsse, sumpfige Flächen und Gräben am Seeufer (Scheuring 1930; Carbine & Applegate 1948; Wilkonska & Zuromska 1967). Das Laichhabitat der Hechte in Seen muss nicht notwendigerweise räumlich vom Fresshabitat getrennt sein, aber jene, die in der Laichzeit im See bleiben, ziehen stärker umher (Miller 1948, Diana et al. 1977). Hechte in Flüssen müssen wandern, um einen Laichplatz zu erreichen (Billard 1996). In Flüssen werden Sandbänke / Untiefen mit geringem Gefälle, überschwemmte Wiesen und sumpfige Flächen mit Verbindung zum Fluss zum Laichen aufgesucht. Sumpfbereiche und Marschen, durch die Flüsse fließen, können als „Hechtfabriken“ (Billard 1996) bezeichnet werden. Überflutete Flussgebiete sind die bevorzugten Laichplätze, auf die die Hechte möglicherweise durch chemische und / oder thermale Gradienten gelockt werden (Billard 1996). Die Laichwanderungen werden eventuell von hohen Abflussraten beeinflusst (Billard 1996).

Die generellen Merkmale der meisten Laichgründe sind die Anwesenheit von frischer oder abgestorbener aquatischer oder terrestrischer Vegetation, flaches Wasser zwischen 5 und 60 cm, die Abwesenheit einer signifikanten Wasserströmung und ausreichend Schutz vor den Hauptwinden (Bry 1996). Man nimmt an, dass das Vorhandensein von Vegetation und ein Anstieg des Wasserstandes wichtige externe Stimuli für den Beginn der Laichaktivität im weiteren Sinne, d.h. Laichwanderung, Ovulation / Spermiation, Oviposition, sind (Bry 1996). In tiefen Seen findet ein Teil der Laichaktivität in Tiefen über 2 m statt, was besonders die Laicher am Ende der Saison zu betreffen scheint. Eventuell werden die tieferen Stellen aufgesucht, um die geeignete Laichtemperatur zwischen 4-16 °C zu finden. Die bevorzugte Laichtiefe in einem Experiment mit künstlichem Laichsubstrat war zu Beginn der Laichzeit 0,5 m, am Ende 3 m; wahrscheinlich, weil die Oberflächentemperatur zu warm (14°C) wurde, während sie in 3 m Tiefe bei 10,5 °C blieb (Gillet & Dubois 1995). Nach Scheuring (1930) erscheinen zuerst die jüngeren und zuletzt die alten Hechte auf den Laichplätzen. Andere Autoren beobachteten, dass zuerst die Männchen auf den Laichplätzen erscheinen und zum eigentlichen Ablachen erst die älteren Weibchen und später die jüngeren hinzukommen (Clark 1950; Billard 1996). In Zuflüssen des Eriesees, Ohio, wanderten Hechte hauptsächlich nachts zu ihren Laichplätzen (Clark 1950).

- Eine Laichwanderung zwischen zwei unterschiedlichen Seebecken wurde vom Slapton Ley, England, beschrieben. Bei Wiederfängen nach längerer Zeit ergab sich eine deutliche Laichwanderung in den Higher Ley und eine ähnliche Laichwanderung in die Torcross Region des Lower Leys mit hohen Fängen an reifen Hechten während der Laichsaison in diesen Gebieten (Bregazzi & Kennedy 1980). Im Prinzip war der gesamte flache See nach Einschätzung der Autoren zum Laichen geeignet, so dass die Tiere nicht gezwungen waren, zu geeigneten Laichplätzen zu wandern.
- Im Unterlauf der Memel zogen die Hechte direkt nach dem letzten Eis den Fluss hinauf zu ihren Laichplätzen (Kiock 1925).

4.8.2 Laichplatztreue

Die Stellen, an denen Hechte laichen, ändern sich von Jahr zu Jahr wenig, d.h. die Tiere haben eine Laichplatztradition. Mehrfachwiederfänge auf einem Laichplatz in aufeinanderfolgenden Jahren und wenige dokumentierte Wechsel zwischen Laichplätzen sprechen dafür, dass auch Hechte eine ausgeprägte Affinität zu einem bestimmten Laichplatz entwickeln. Mit den Methoden der ausgewerteten Arbeiten kann weder eine strikte Laichplatzbindung bewiesen noch die Rückkehrpräzision abgeschätzt werden. Es gibt keinen Beweis für Geburtsortstreue der Laicher, d.h. zu dem Laichplatz, wo sie selbst geschlüpft sind (Billard 1996). Die uneinheitlichen Ergebnisse der ausgewerteten Literatur sprechen dafür, dass Hechte eine ganze Bandbreite an Strategien haben, um erfolgreich und alljährlich geeignete Laichhabitate aufsuchen zu können.

- Dass Hechte nur einen Teil der potentiellen Laichplätze nutzen, fanden Wilkonska und Zuromska (1967) bei der Untersuchung an 38 Hechtlaichplätzen in 18 masurischen Seen, Polen, zwischen 6 und 2710 ha. Die Hechtlaichplätze in diesen Seen hatten über Jahre Bestand, und die Hechte aller untersuchten Seen laichten weitgehend gleichzeitig. Die Dauer der Laichzeit hing vom Seentyp ab.
- Im abgeschlossenen See Windermere, England, wurden auf dem untersuchten Laichgebiet markierte Hechte dort mehrfach in den folgenden Laichzeiten wiedergefangen (Frost & Kipling 1967; Kipling & LeCren 1984).
- Carbine und Applegate (1948) markierten auf drei Laichplätzen am kanadischen See Houghton, einem Zufluss, einem Graben und einer Stelle im abfließenden Muskegon River insgesamt 864 Hechte, von denen in den folgenden fünf Jahren 230 wiedergefangen wurden. Hechte, die auf den Laichplätzen im Muskegon und im Zufluss markiert wurden, wurden in den folgenden Laichzeiten nur auf ihrem Markierungsplatz wiedergefangen. Drei Hechte aus dem Graben wurden auf anderen Laichplätzen wiedergefangen. Die Autoren schätzen, dass

eine nennenswerte Anzahl an Hechten dieselben Laichplätze in aufeinanderfolgenden Jahren aufsuchten. Die Sommerfressgebiete der Hechte dieser drei Laichplätze lagen zum Teil dichter an anderen Laichplätzen des Sees. Auf dem untersuchten Laichplatz im Graben wurden ca. 2000 0+ Hechte bei der Auswanderung vom Laichgebiet in den See mit Flossenschnitten markiert, davon wurden 98 in den folgenden Jahren auf dem Laichplatz im Graben wiedergefangen (Carbine und Applegate 1948). Diese Ergebnisse sprechen dafür, dass einige Hechte zu dem Laichplatz ihrer Eltern zurückkehren. Carbine und Applegate (1948) bemängelten an ihrer Studie, dass zu wenig Fangaufwand auf den restlichen Laichplätzen im See betrieben werden konnte, um eine Abschätzung der Laichplatztreue zu geben.

- Mann (1996) behauptet, er hätte eigene unveröffentlichte Daten, die die wiederholte Rückkehr von Hechten zu ihren Laichplätzen in einem sünglischen Fluss zeigten. Raat (1988) zitiert eine Arbeit über den Fluss Marne (Frankreich), die für die Rückkehr an den Geburtsort spricht.

Während die im vorherigen Teil genannten Arbeiten die Existenz einer Laichplatztreue als sehr wahrscheinlich ansehen, gibt es einige Veröffentlichungen, die keine Hinweise finden konnten oder zu einem widersprüchlichen Ergebnis kamen. Die spontane Annahme von künstlichem Laichsubstrat, wie von Gillet & Dubois (1995) beschrieben, spricht nicht für eine besonders starke Bindung an einen besonderen Laichplatz, wenn auch in der Veröffentlichung nicht untersucht wurde, welche Altersklassen die künstlichen Laichplätze nutzten. Im kanadischen See Square Lake (4,8 km lang, 2 km breit) besuchten einige markierte Hechte innerhalb einer Laichsaison zwei bis drei Laichplätze, die 2,5 - 3,2 km voneinander entfernt waren (Miller 1948). Franklin und Smith (1963 aus Raat 1988) fanden im George See in Michigan keine Hinweise auf Treue zu einem bestimmten Laichplatz.

Franklin, D.R. & Smith, L.L. (1963): Early life history of the northern pike (*Esox lucius* L.) with special reference to the factors influencing the numeral strength of year classes. Trans. Am. Fish. Soc. 92 (2): 91-110.

4.8.3 Abwanderung vom Laichplatz und Fresswanderungen

In Seen scheinen sich die Hechte nach dem Laichen unmittelbar im See zu verteilen. Wesentliche Fragen, ob die Tiere ein bestimmtes Fressgebiet aufsuchen und wie sie es ohne Vegetation wiedererkennen können, sind nicht geklärt. Einiges spricht für eine Bindung an ein bestimmtes Fressgebiet.

- Im abgeschlossenen See Windermere, England, wurden auf einem Laichplatz markierte Hechte zu anderen Zeiten im Jahr in der Mehrzahl in einer Seeregion unweit des Laichplatzes wiedergefangen, aber einige auch bis zu 7 km weit weg (Frost & Kipling 1967). Einige Hechte wurden in Windermere mehrfach im gesamten See wiedergefangen. Etliche Fälle von Wanderungen aus dem Nord- in das Südbecken vom Windermere und umgekehrt wurden nachgewiesen. Von den Hechten, die zwischen 1971-1980 markiert wurden, wurden 18 % im jeweils anderen Seebecken wiedergefangen, als in dem sie markiert wurden (Kipling & Le Cren 1984).
- Auf zwei Laichplätzen, einem Zufluss und einem Graben, markierte Hechte im Houghton See, Kanada, wanderten nach dem Laichen in mehr oder weniger klar umgrenzte Gebiete im See (Carbine & Applegate 1948). Einige Hechte wurden zwar in einem anderen Teil des Sees als die Mehrheit ihrer Laichplatzgenossen wiedergefangen, aber die Autoren stuften diese als Ausnahmen ein. Die Hechte aus dem Laichplatz im Graben und im Zufluss entfernten sich etwa 5 km vom Laichplatz, maximal 13,2 km. Auf die Hechte, die im Seeausfluss, dem Muskegon River Laichgebiet, markiert wurden, schien das Muster nicht zuzutreffen. Sie verteilten sich weit im See und Fluss. Wiederfänge kamen aus überwiegend 1,6 bis 9,5 km Entfernung. Die maximalen Entfernungen waren mit einem Hecht aus 78 km und 5 Hechten aus 18 km stromab im Fluss sowie etlichen weiteren Wiederfängen aus 15 km Entfernung im See ebenfalls wesentlich weiter.

Im Gegensatz zum Zander scheinen Hechte gewöhnlich nicht den Ortswechseln ihrer Beute zu folgen. Hechte folgten Bachforellen nicht ins offene Wasser, sondern erbeuteten sie nur, wenn sie auf ihren Laichwanderungen das Flachwasser durchquerten (Tesch 1956). Dagegen schwammen Hechte aus langsam fließenden Flussabschnitten kurze Distanzen stromauf, um dort an Stromschnellen Forellen zu fressen (Gönczi, Sjöberg & Sjölund 1985 aus Degerman & Sers 1994).

Gönczi, A.P., Sjöberg, G. & Sjölund, M. (1985): Telemetristudier av gäddans (*Esoc lucius*) förflyttningar i ett kraftverksmagasin. Information from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 4, 56 Seiten (auf schwedisch).

4.8.4 Winterhabitat und Winterwanderungen

Welche Ansprüche Hechte an ihren Winteraufenthaltort stellen und ob sie zu Überwinterungsorten unter Umständen auch Wanderungen unternehmen, wurde bisher nicht hinreichend erforscht. Hechte stellen die Nahrungsaufnahme nicht ein, fressen jedoch weniger als im Sommer (Tesch 1956). Wie sich kleinere Hechte bei weitgehend abgestorbener Wasservegetation vor ihren größeren Artgenossen schützen und wie Hechte auf die winterliche Änderung der Beuteverteilung reagieren, ist unklar. Die ausgewertete Literatur liefert nur Hinweise und Indizien. Eine Winterwanderung in Estland wurde von Mühlen und Schneider (1929) erwähnt, wo Hechte Ende Oktober aus dem riesigen Peipussee in den einmündeten Fluss Ema wanderten, um dort zu überwintern.

Aggregationen, wie sie Cypriniden und Barsche bilden, wurden bei Hechten gleich welcher Altersklasse offensichtlich bisher nicht gefunden. Einiges spricht dafür, dass sich die Verteilung im Winter nicht wesentlich von der im Sommer unterscheidet. Telemetrisch beobachtete Hechte mieden im Winter das flache Litoral. Bei Eisbedeckung und abgestorbener Vegetation hielten sich Hechte signifikant weniger im Bereich innerhalb von 100 m vom Ufer auf als im Sommer. 84% der Ortungen waren in Gebieten von weniger als 4 m Wassertiefe und 74% innerhalb von 300 m vom Ufer (Diana et al. 1977). Die pro Tag zurückgelegte Strecke unterschied sich nicht zwischen Sommer und Winter (Diana et al. 1977; Jepsen et al. 2001). In einem eutrophen Stausee und einem mesotrophen See in Dänemark vermieden die größeren Hechte im Winter das vegetationsbedeckte Litoral (Jepsen et al. 2001). Andere Arbeiten deuten darauf hin, dass sich Hechte im Winter in tieferes Wasser zurückziehen (Scheuring 1930; Raat 1988). Chapman und Mackay (1984b), die die Hechtverteilung eines kanadischen Sees durch Tauchen und Schnorcheln beobachteten, konnten nach der Vollzirkulation im Herbst nur noch acht Hechte finden und vermuteten, dass die restlichen in die Zuflüsse oder tiefsten Stellen des Sees gewandert waren.

Mann (1980) hatte keine Probleme, in einem Fluss von November bis März Hechte aller Altersklassen zu fangen. Mann (1980) fand eine statische von 74% und eine mobile Komponente von 26% in der untersuchten Population. Die meisten Wiederfänge lagen innerhalb von 250 m vom Aussetzungsort.

4.8.5 Zuwanderung

Craig (1996) kam zu dem Schluss, dass Immigration und Emigration von adulten Hechten wahrscheinlich in den meisten Populationen zu vernachlässigen sind. Obwohl Craig eine Reihe von Arbeiten zum Hecht veröffentlicht hat, zitiert er zu dieser Behauptung keine Originalarbeiten. Andere Autoren beobachteten Zuwanderung nach drastischen Bestandsrückgängen.

- Ein durch ein Fischsterben entvölkerter Flussabschnitt hatte nach 6 Jahren eine Altersstruktur und Anzahl, die sich in den darauffolgenden Jahren wenig änderte. Das Fazit der Studie war: Hechtkontrolle durch gelegentliches Abtöten ist zwecklos (Mann 1980). In einer späteren Veröffentlichung stellte Mann selbst diesen Befund in Frage. Nach einer Hechttötungsaktion von Hechten älter als 1+ in einem englischen Fluss konnten bei gleichbleibendem

Anglerertrag weniger Forellen eingesetzt werden. Das bedeutete, dass es trotz der Möglichkeit, in die 6,1 km lange Flussfischerei von stromab oder stromauf einzuwandern, offensichtlich zu keiner nennenswerten Hechtzuwanderung kam (Mann 1996).

- Schiemenz und Köthke (1956): Nach einem Massensterben (Umweltgift) der Fische im gesamten Elbegebiet von der Tschechoslowakei bis Geesthacht traten erst im Frühjahr 1955 wieder normale Hechtfänge in den betroffenen westdeutschen Gebieten auf, während sich die Fänge von Weißfischen bereits nach einem Hochwasser im Sommer 1954 weitgehend normalisiert hatten. Die Autoren sind der begründeten Meinung, dass die Fische nur aus dem Unterlauf der Elbe stammen können.

4.8.6 Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen

Ein wichtiger Faktor der Mobilität bei Hechten ist die Körpergröße. Kleinere Exemplare und juvenile sind potentielle Beutefische für ihre großen Artgenossen und benötigen dementsprechend Räubervermeidungsstrategien.

Nach Grimm und Klinge (1996) unterscheiden sich verschiedene Längensklassen innerhalb von Hechtpopulationen in ihrer Verteilung und ihrem Verhalten bei der Nahrungssuche. Es wird postuliert, dass diese Längensklassen ökologische Untergruppen repräsentieren (Austen et al. 1994 aus Grimm & Klinge 1996):

1. 0+ Hechte (8-15 cm): hauptsächlich Zooplankton und Insektenlarven, aber auch piscivor; eng an dichte Vegetation gebunden.
2. 0+ Hechte (15-35 cm): hauptsächlich piscivor, aber auch planktivor; halten sich in bewachsenen Gebieten auch zusammen mit größeren Hechten auf.
3. 1+ und ältere Hechte bis 54 cm: piscivor, haben einen begrenzten Wohnbereich (*home range*), der eng an bewachsene Gebiete gebunden ist.
4. Hechte bis 44 cm: Untergruppe von 3., die in Anwesenheit größerer Individuen streng an die Vegetation gebunden ist.
5. Hechte > 53 cm: sie sind nicht mehr eng an die Vegetation gebunden und können frei durch das gesamte Einzugsgebiet wandern.

Diese hypothetische Unterteilung unterstellt, dass die Körpergröße einen erheblichen Einfluss auf die Mobilität von Hechten hat. Zu einer vergleichbaren ökologischen Trennung zwischen zwei Größenklassen, die sich aus dem trophischen Status und der Räubervermeidungsstrategie der Hechte ergab, kamen Chapman und Mackay (1984b) bei Beobachtungen an Hechten im kanadischen See Twin Lakes zwischen Juli und September. Hechte über 25 cm hielten sich signifikant häufiger in tieferen, vegetationsfreien Gebieten auf, erschienen flexibler als die kleineren und konnten die gesamte Bandbreite der Habitate des Sees nutzen. Im See gab es keine Räuber, die Hechten über 25 cm gefährlich werden konnten. Die kleineren Hechte blieben in der reich strukturierten Vegetation, wahrscheinlich, weil sie dort Schutz vor Räubern und auch Nahrung (Invertebraten) fanden.

Größere Hechte durchquerten in telemetrischen Studien gelegentlich das freie Wasser von Seen oder hielten sich in uferfernen Bereichen für mehrere Tage auf (Chapman & Mackay 1984a; Lucas et al. 1991).

Im Gegensatz zur Theorie von Minns (1995), nach der der Wohnbereich (*home range*) positiv mit der Körpergröße korreliert ist, fanden Jepsen et al. (2001) keine Korrelation zwischen Körpergröße und Wohnbereich bei den von ihnen telemetrisch untersuchten Hechtgrößen von 52 bis 77 cm.

Austen, P.J., Baylay, P.B. & Menzel, B.W. (1994): Importance of the guild concept to fisheries research and management. *Fisheries* 19 (6): 12-20.

Telemetrische Arbeiten

Fast alle hier zitierten Arbeiten wurden in nordamerikanischen Seen durchgeführt außer Lucas et al. (1991) und Jepsen et al. (2001).

In der sommerlichen Fress- und Wachstumsperiode können sich adulte Hechte weit durch ein geeignetes Habitat bewegen, ohne einem klaren Weg zu folgen (Diana et al. 1977; Diana 1980; Lucas et al. 1991).

- Im kanadischen See Ste. Anne schienen sich neun zwischen Dezember und Ende Juni verfolgte Hechte zufällig entlang einer relativ engen Zone am Rand des Sees zu bewegen (Diana et al. 1977). Die zurückgelegten Strecken lagen zwischen 0 und 4000 m pro Tag. Keiner der Hechte etablierte einen festen Wohnbereich (*home range*), obwohl einige ein begrenztes Gebiet mit einem Radius von ca. 0,5 km bis zu neun Tage besiedelten. Innerhalb des Verfolgungszeitraumes bewegten sich viele Hechte über relativ weite Distanzen (über eine Fläche von etwa 1-5 km im Radius), aber sie besuchten oft Stellen, an denen sie vorher schon einmal waren (Diana et al. 1977). Auch in einer zweiten telemetrischen Studie an sechs Hechten zwischen März und Juli beschränkten die Hechte ihre Bewegungen nicht auf einen begrenzten Wohnbereich und wurden im selben Habitat vorgefunden wie in der Studie zuvor (Diana 1980). Diana (1980) fand, dass die Hechte 80% ihrer Zeit sesshaft waren, aber keine Wohnbereiche hatten und schätzte sie ebenso wie in seiner ersten Studie (Diana et al. 1977) als sesshaft und inaktiv ein. Aktivität war bei Hechten im See Ste. Anne in der meisten Zeit des Jahres kein bedeutender Teil des Energiebudget.
- Die Schwimmstrecke von 160 bis 1600 m pro Tag wurde auch bei Markierungsexperimenten an Hechten im See Oahe, Nord und Süd Dakota, bei Zeitintervallen von 2 bis 3 Monaten gefunden (Moen & Henegar 1971 aus Diana et al. 1977 und Raat 1988).
- Im Seibert See, Alberta, wechselten große weibliche Hechte (> 65 cm S.L.) in einer telemetrischen Studie in der Nachlaichzeit das Areal über weite Distanzen innerhalb von wenigen Stunden (Chapman & Mackay 1984a). Die großen Hechte waren vielseitig und unbeständig in der Bandbreite ihrer Habitatnutzung, was der Einstufung als relativ sesshaft durch Diana (1980) widerspricht. Die vielseitige Habitatnutzung kann vorteilhaft für Topprädatoren sein, weil es dem Räuber ermöglicht, alle Nahrungsressourcen eines Sees auszubeuten, wann immer die Ausbeutung profitabel wird (Chapman & Mackay 1984a).
- Mackay und Craig (1982 aus Craig 1996) fanden, dass die häufigste Bewegung von Hechten langsam, erratisch und auf ein kleines Gebiet beschränkt waren. Ein zweiter Bewegungstyp war weiter, schneller und gerichteter und resultierte darin, dass sich der Fisch von einem Gebiet in ein anderes über Distanzen von 100 bis 2000 m bewegte.
- Jepsen et al. (2001) verglichen das Bewegungsmuster von 19 telemetrierten Hechten in einem eutrophen Stausee und 15 Hechten in einem mesotrophen See in Dänemark von Anfang März bis November. Während die Hechte im See keine Wohnbereiche (*home ranges*) über längere Perioden besetzten, sondern den gesamten See nutzten, zeigten sich bei den Stauseehechten drei Bewegungstypen: einige blieben in einem begrenzten Gebiet, andere wechselten zwischen zwei bis drei bevorzugten Gebieten, und eine dritte Gruppe nutzte größere Gebiete. Diese Aufteilung sehen die Autoren in Übereinstimmung mit Mann (1980), der in einem Fluss eine mobile und eine stationäre Populationskomponente fand. Die Hechte im Stausee hatten eine bessere Kondition als die Hechte im See.
- Eng begrenzte Wohnbereiche (*home ranges*) fanden Malinin (1970a, 1970 b und 1971a) und Poddubny et al. (1970) bei Hechten unbekannter Größe in russischen Stauseen. Die genannten Veröffentlichungen waren nicht zugänglich und werden hier nach Raat (1988) und Diana et al. (1977) zitiert. Malinin fand Wohnbereiche von 50-150 m. Bei Untersuchungen von Hechten in Zuflüssen des Rybinsk Stausees bewegten sich die Tiere am Ende der Fressperiode innerhalb eines sehr engen Gebiets von 500 bis 1500 m² (Malinin 1970, 1972). Diana et al. (1977) kritisieren, dass Malinin (1970a, 1970 b und 1971) sowie Poddubny et al. (1970) die besenderten Hechte nur über einen Zeitraum von 50 bis 60 h verfolgt haben, was ihrer Meinung nach nicht zu einer Beurteilung ausreicht.

- In der Themse waren die täglichen Ortswechsel von telemetrierten Hechten selten länger als 1 km. Die Hinweise auf einen Wohnbereich (*home range*) in dieser Studie waren widersprüchlich (Langford 1979 aus Raat 1988). Ein adulter Hecht (> 50 cm) hielt sich in einem irischen Kanal im wesentlichen am Aussetzungsort auf, mit etwa zweiwöchiger Unterbrechung 6 km stromab im Februar und fast vier Wochen ab Anfang April 8 km stromab (Donnelly 1998).

Fang-Wiederfangstudien

Es wurden mehrere Größenklassen verwendet, oft je nach Anteil am Fang. In den ausgewerteten Veröffentlichungen variiert die untersuchte Hechtgröße. Manche Studien, insbesondere Fang-Wiederfangexperimente unterteilen lediglich in juvenil und adult, während in Studien mit Telemetrie die Hechte wegen des Transmittergewichts größer als 50 cm waren. Möglicherweise erklärt die Verwendung unterschiedlicher Hechtgrößen die Widersprüche zwischen einigen Veröffentlichungen.

- Die meisten Wiederfänge von Hechten über 45 cm außerhalb der Laichzeit im Slapton Ley, England, wurden in relativ kurzem Zeitabstand zur Markierung in der Nähe des Markierungsortes gemacht (Bregazzi & Kennedy 1980). Die Ortswechsel wiesen keine besondere Richtung auf. Die meisten Hechte schienen zum Umherwandern zu neigen, denn das wiederholte Befischen eines Gebiets führte nicht zu Mehrfachfängen zurückgesetzter Individuen. Bregazzi und Kennedy (1980) nehmen an, dass Hechte nicht territorial sind und ihre Verteilung von der ihrer Beute diktiert wird.
- Mann (1980) fand bei Markierungsexperimenten, dass es bei einer Hechtpopulation in einem englischen Fluss eine statische und eine mobile Komponente gab, wobei die erstere einen Anteil von 74% hatte. Er meinte, dass die älteren Hechte im Studiengebiet blieben, während sich 0+ und 1+ Tiere weiter verteilten.
- Im tschechischen Lipno Stausee (4650 ha) wurden 84% der wiedergefangenen markierten Hechte innerhalb von 3 km vom Aussetzungsort festgestellt. Nur im Frühjahr wanderten einige Individuen über Distanzen von mehr als 10 km, aber nie mehr als 20 km. Hechte, die über 3 km zurücklegten, zeigten eine höhere Gewichtszunahme als die sesshaften Tiere, was einem höheren Beutekontakt zugeschrieben wurde. (Vostradovsky 1969, 1983)
- Grimm und Klinge (1996) unterteilten das Ufer eines 4,5 ha großen, niederländischen Sees in mehrere 100 m lange Abschnitte und markierten Hechte zwischen 15-65 cm, die sie in den jeweiligen Abschnitt zurücksetzten. 80% der 92 Wiederfänge wurden innerhalb von 100 m entlang der Uferlinie vom Punkt des Aussetzens gemacht, 11% hatten sich zwischen 100 und 200 m vom Aussetzpunkt entfernt, und 9% hatten sich mehr als 200 m wegbewegt. Der begrenzte Wohnbereich (*home range*) soll Hechte davor schützen, einen ihnen unbekanntem Bereich zu besuchen, in dem das Risiko, als Fremdling erkannt und gefressen zu werden, viel größer ist (Grimm & Klinge 1996). Grimm und Klinge (1996) sehen einen Zusammenhang zwischen Vegetation und Hechtbiomasse in kleineren Seen, der in größeren wahrscheinlich nicht gegeben ist, weil ein unbestimmter Anteil der Vegetationsgebiete durch Wind und Wellenschlag von Hechten nicht besiedelt wird. Der begrenzte, an Vegetation gebundene Wohnbereich (*home range*) besonders von Hechten unter 54 cm hält sie wahrscheinlich davon ab, einen großen See in einem ähnlichen Ausmaß zu besiedeln wie einen kleinen, flachen.
- Tans (2000) zeigte, dass Hechte eine standorttreue Lebensweise in den Seitengewässern der Meuse, Belgien, annahmen. Die Seitengewässer wurden von einigen Cyprinidenarten zum Laichen aufgesucht. Nur wenige juvenile Cypriniden verließen die Seitengewässer, wahrscheinlich, weil der Abfluss künstlich verändert und in tieferes Wasser gelegt worden war. Damit wurden die Seitenarme quasi zu Fischfallen und zu einem superoptimalen Fresshabitat für Räuber, die sich als Konsequenz aus dem Futterangebot ganzjährig sesshaft verhielten.

Verfrachtungen

- In der Themse wurden einige Hechte telemetrisch beobachtet, wie sie aktiv oder passiv 1,5 km stromab durch Hochwasser verfrachtet wurden. Beinahe alle Tiere kehrten danach wieder stromauf an ihre alte Stelle zurück und zeigten somit eine starke Rückkehrneigung nach (natürlicher) Verfrachtung (Langford 1979, 1981).

4.8.7 Unklare Ortswechsel unverfrachteter Hechte

Veröffentlichungen, deren Datenpräsentation, -auswertung oder Diskussion nicht ausreichten, um sie in einen der vorhergehenden Abschnitte einzureihen, werden hier kurz zusammengefasst.

In Flüssen

- In einem Seitenarm der Morava wurden monatlich zwischen April bis November 1995 Hechte mit dem E-Gerät gefangen und insgesamt 116 mit seespezifischem Flossenschnitt markiert Hohausová (2000). Der Seitenarm besteht aus fünf vegetationsreichen flachen Seen zwischen 150 und 25 m Länge, die über flache Kanäle zwischen 5 und 40 m Länge miteinander verbundenen sind. Es wurden Hechte zwischen 93-530 mm markiert. Von den 55 Wiederfängen kamen 41 aus dem Heimatpool, 12 aus einem benachbarten See, einer schwamm vom letzten zum ersten und ein anderer von drittletzten zum ersten See. Der Austausch zwischen Seitenarm und Fluss wurde nicht direkt, sondern über den Vergleich der Populationsabschätzungen mit zwei unterschiedlichen Methoden gewonnen. Er ergab eine durchschnittliche monatliche Austauschrate von 61%. Abwanderung war von Kannibalismus nicht zu unterscheiden. Es schien, als hänge die Weite der Hechtwanderung von der Größe des Wasserkörpers, der Reproduktion und der Nahrungsverfügbarkeit ab. Beim Wiederfang war keine Größe unterrepräsentiert, d.h. die Tiere verließen den Seitenarm nicht selektiv.
- Molls (1997) untersuchte in einer niederrheinische Auenlandschaft vier verschiedenartige Altarme sowie permanent rheinoffene Gewässer von über 1 km Länge. In den Altarmen hat der Hecht einen guten Reproduktionserfolg und einen vollständigen Populationsaufbau. Ein unvollständiger Aufbau kann auf eine selektive Auswanderung einiger Altersklassen hindeuten. In den rheinoffenen Gewässern gab es nur einzelne Hechte und keinen Hinweis auf eine erfolgreiche Reproduktion. Die Auswanderung einiger juveniler Hechte in die rheinoffenen Gewässer wurde in den aufgestellten Trap-Netzen registriert. Molls bezeichnet die Laichwanderung adulter Rheinhechte in die Altarme als erloschen. Eine Markierungsstudie in einem Altarmbereich in zwei aufeinanderfolgenden Jahren von Mai bis Spätherbst ergab einen geringen Austausch adulter Hechte mit dem Rhein. 77% der adulten Hechtpopulation in diesem Altarm waren Tiere, die sich bereits im Vorjahr dort aufhielten. Molls stuft die adulten Hechte deshalb als standorttreu ein.

Zwischen Seen

- Im Kanal zwischen dem Sakrower See und der Havel wurden an 228 Reusenfangtagen von April bis Dezember nur 0,5 kg Hecht gefangen, während von Blei und Plötze insgesamt über 500 kg gefangen wurden (Rahn 1957). Ursachen und Zusammenhänge wurden nicht untersucht.
- Im Kanal zwischen den polnischen Seen Mamry und Tajty wurden im Juni und Juli 67 Hechte und im November sieben Hechte mit Kiemennetzen gefangen (Sakowicz & Backiel 1953).
- In der groß angelegten Markierungsaktion in zwei polnischen Seen wurden einige Wiederfänge in benachbarten Seen gemacht (Kozikowska 1966). Im See Mikolajskie wurden 133 Hechte markiert und insgesamt 22 (16,5%) wiedergefangen, davon 17 im Markierungssee, drei im angrenzenden Sniardwy und zwei im angrenzenden Beldan. Im zweiten See, Taltowisko, wurden 120 Hechte markiert, 5 (4,17%) wiedergefangen, davon 3 im Markierungssee, einer im Sniardwy (mindestens 16,5 km entfernt) und einer in einem angrenzenden See. Die Gründe oder Jahreszeit der Auswanderung sind nicht bekannt.

Kozikowska vermutet, dass der Sniardwy ein geeigneteres Fresshabitat ist als die beiden tiefen Markierungsseen.

4.8.8 Aktivitätsmuster / Tägliche Wanderungen

Nach der Morgendämmerung beginnt die aktive Phase der Hechte. In einer Reihe von telemetrischen Arbeiten waren größere Hechte nachts weitgehend inaktiv (Diana 1980; Lucas et al. 1991). In einer anderen telemetrischen Studie an 34 Hechten über 50 cm Körperlänge in zwei dänischen Seen wurde keine nächtliche Inaktivität festgestellt (Jepsen et al. 2001).

4.8.9 Juvenile

Weil die Laichplätze der Hechte in temporären Gewässern liegen können, ist eine rechtzeitige Abwanderung der juvenilen für eine erfolgreiche Reproduktion erforderlich. Als Auslöser für die Abwanderung aus den Laichgebieten werden in der Literatur die Faktoren Körpergröße und Gewässertyp genannt:

- Die jungen Hechte wandern aus den Laichgebieten nach Beginn der Nahrungsaufnahme mit zunehmender Größe ab (Scheuring 1930).
- Junge Hechte wandern schon zwei Tage nach dem Schlüpfen aus den Überschwemmungsgebieten aus und suchen Schutz in den bewachsenen Gebieten von Seen und Seitengewässern (Lucas & Baras 2001).
- Aus dem Zufluss, in dem sie aufgewachsen sind, wanderten sie nach 16-24 Tagen nach dem Schlupf in den See Mendota, wobei die Abwanderung fast aller Hechte innerhalb von ca. 20 Tagen abgeschlossen war (Franklin & Smith 1963 aus Lucas & Baras 2001). Damit können Seenzuflüsse einen wichtigen Beitrag zum Erhalt von Hechtpopulationen in bestimmten Seen leisten.

4.8.10 Ostsee und Brackwassergebiete

Der Hecht kommt zwar in den Küstengewässern vor (Scheuring 1930), war aber in der südlichen Ostsee offenbar noch kein Thema einer Wanderungsstudie. Die Hechte der nördlichen Ostsee in Finnland und Schweden wurden vergleichsweise intensiv erforscht. Weil die Hechte in dieser Ostseeregion anadrome Laichwanderungen in die Zuläufe machen, wurden sie hier nicht besprochen. Im Vergleich zu anderen Süßwasserfischarten wie Blei, Plötze und Barsch dringt der Hecht nicht so weit ins Brackwasser vor. Nach den Beobachtungen von Nellen (1968) scheint der Hecht über einen Salzgehalt von 7-8 ‰ nicht hinauszugehen. In der Schlei wurden Hechte in einem Gebiet mit 6 ‰ Salzgehalt beobachtet. Die Hechte suchten die Auen zum Laichen auf.

4.8.11 Zusammenfassung Hecht

- Allgemein bekannt und gut dokumentiert sind Laichwanderungen in die Gräben, Zu- und Abflüsse von Seen. Laichwanderungen zwischen Seen sind nicht bekannt, wohl aber zwischen verschiedenartigen, getrennten Seebecken. Die Laichgebiete wurden nach dem Laichen wieder verlassen. Es gibt Hinweise, dass sich die Tiere dabei unter Umständen nicht frei verteilen, sondern je nach Laichplatz ein bestimmtes Fressgebiet aufsuchen.
- Eine gewisse Affinität zu einem bestimmten Laichplatz wurde gezeigt, aber auch Wechsel zwischen mehreren Laichplätzen innerhalb einer Laichsaison wurden nachgewiesen.
- Mobilität bzw. Ortsgebundenheit scheinen von der Körpergröße abzuhängen. Große Hechte bewegten sich uneingeschränkt. In Studien, die verschieden große Hechte umfassten, entfernte sich ein Großteil der Tiere nur wenig vom Fangort.
- Ob Hechte den Wanderungen ihrer Beute folgen, ist strittig und nicht hinreichend untersucht.
- Ein Wechsel zwischen Seen wurde dokumentiert. Ausmaß und Ursachen wurden nicht diskutiert. Saisonale Maxima wie bei Blei und Plötze wurden dabei nicht beobachtet.

GADIDAE

4.9 Quappe (*Lota lota* (L.))

Die Quappe zählt heute zu den bedrohten Fischarten, nicht zuletzt wegen der Unterbrechung ihrer Wanderwege zu den Laichplätzen. Die Laichzeit liegt in Deutschland zwischen November und März. Zum Laichen wandern die Quappen aus dem Brackwasser und den Unterläufen großer Flüsse stromauf in ihre Laichgebiete. In Seen laichen sie meist im See selbst oder gehen in die Zuflüsse und Gräben (Mühlen & Schneider 1929; Scheuring 1930). Die Quappen aus den brackigen Flussästauren von Elbe und Oder hatten im Vergleich zu Quappen aus norddeutschen Seen ein wesentlich besseres Wachstum (Müller 1960). Von den norddeutschen Fischern wurde die Quappe in zwei Formen unterteilt, eine dunkel gefärbte, meist viel kleinere „Steinquappe“, die das gesamte Jahr über gelegentlich gefangen wurde, und die hell gefärbte, aufsteigende Laichquappe, die nur zur Laichzeit auftauchte. Ob es sich bei den „Steinquappen“ um Jugendstadien handelt, konnte von Müller (1960) nicht geklärt werden. Außerhalb der Laichzeit wird die nachtaktive Quappe als sesshaft und wenig mobil bezeichnet (Malinin 1971 zitiert aus Lucas & Baras 2001; Carl 1995). In der telemetrischen Arbeit von Carl (1995) in einem großen kanadischen See bewegten sich die sieben Quappen zwischen Mai und Oktober innerhalb eines begrenzten kleinen Fressgebiets (etwa 1 km im Radius).

Müller (1961) beschrieb die Laichwanderung der Quappen an der unteren Oder, Elbe und Unterhavel als „besonders eindrucksvoll“. Markierungsexperimente und Fanganalysen an Beständen der Unterelbe ergaben, dass diese die Unterelbe im Dezember fast vollständig verlassen und sich oberhalb Hamburgs nach den Laichplätzen begeben. Die Rückkehr erfolgte im Februar / März in die Unterelbe. Wanderwege über 100 km waren nicht selten. Einige Wiederfänge wurden bei Dömitz an der Löcknitzmündung, bei Lenzen, Werben und in der Unterhavel im Winter gemacht (Koops 1959 zitiert aus Müller 1961). 14 markierte Quappen wurden auf einem Laichplatz in der Havel bei Strohdehne wiedergefangen, davon waren acht über 242 km und 4 über 212 km aus der Elbe aufgestiegen (Koops 1960 zitiert aus Schiemenz 1962).

Im Februar zur Laichsaison durchwanderten einige Quappen einen Kanal zwischen zwei polnischen Seen (Sakowicz & Backiel 1953).

In Kanada wurde ein 30,5 m langer und 3,7 m tiefer Kanal zwischen einem flachen (420 ha, max. Tiefe 13,7 m) und einem tiefen See (1470 ha, max. 29 m) von Anfang Mai bis Ende Juni abgesperrt (Kennedy 1940). Die Zahl der gewanderten Quappen pro Woche nahm in Richtung des flachen Sees von 137 auf 26 in der zweiten Beobachtungswoche ab und lag im Juni zwischen 1 und 4 Tieren. In Richtung des tieferen Sees wanderten in der ersten Woche 102, in der zweiten 58 und im Juni zwischen 12 und 4 pro Woche. Die Umkehr der bevorzugten Wanderrichtung erklärt sich aus der schnelleren Erwärmung des flacheren Sees (Kennedy 1940).

Koops, H. (1959): Der Quappenbestand der Elbe. Untersuchungen über die Biologie und die fischereiliche Bedeutung der Aalquappe (*Lota lota* L.) im Hinblick auf die Auswirkungen des im Bau befindlichen Elbstaues bei Geesthacht. Kurze Mitt. Inst. Fischereibiologie Univ. Hamburg 9: 2-61.

Koops, H. (1960): Die Bedeutung der Staustufe Geesthacht für die Quappenfischerei der Elbe. Kurze Mitt. Inst. Fischereibiologie Univ. Hamburg 10: 43-56.

PERCIDAE

4.10 Flussbarsch (*Perca fluviatilis* L.)

Tab. 4: Angaben zu den in den jeweiligen Veröffentlichungen untersuchten Gewässern. Alle Daten stammen, soweit nicht anders vermerkt, aus der zitierten Veröffentlichung.

Studie	Land	Name	Typ	Fläche	max. Tiefe [m]	Trophiegrad	Methode
--------	------	------	-----	--------	----------------	-------------	---------

Allen (1935)	GB	Windermere	abS	14,8 km ²	64	(mesotroph)	MR
Bregazzi & Kennedy 1982	GB	Slapton Ley	vS	90,6 ha	(flach)	eutroph	MR
Bruylants et al. (1986)	B	Kleine Nete	F	3,75 km	1,5		MR
Eckmann & Imbrock (1996)	D	Boden-Untersee	vS	63 km ²	(100 m)	k. A.	Echo, Fi
Kipling & LeCren (1984)	GB	Windermere	abS	14,8 km ²	64	(eutrophiert)	MR
Kozikowska (1966)	PL	Mikolajskie	vS	499 ha	25,9	k. A.	MR
		Taltowisko	vS	327 ha	39,5	k. A.	
Molls (1999)	D	Niederrhein-Aue	F	< 2 km	flach		MR, F
Rahn (1957)	D	Sakrower See	anS				F
Sakowicz & Backiel (1953)	PL	Mamry	vS				F
Schneider (1922)	Est	Ema	F	60 km			B, Fi
		Wirzjerv	vS	k. A.	k. A.	eutroph	
Tesch (1955)	D	Schweriner Stadtsee	vS	2780 ha	42		Fi, W, B
		und Außensee	vS	3514 ha	51		
Willemsen (1977)	NL	Ijsselmeer	aS	1200 km ²	10,4	eutroph	MR
Williams (1965)	GB	Themse	F	4,2 km			MR

1) aus Wilkonska (1967)

4.10.1 Laichwanderung und Abwanderung vom Laichplatz

Laichplätze des Flussbarsches befinden sich in Wassertiefen zwischen 0,5-3 m, in tiefen Seen und Stauseen bis 8 m (Thorpe 1977a). Als Laichsubstrat werden sehr verschiedene Materialien angenommen: aquatische Vegetation, überschwemmte Bäume, steiniges Gebiet mit Blasentang (*Fucus spec.*), Kiefernzweige und sandige Untiefen (Thorpe 1977a). Reife Männchen kommen vor den Weibchen auf den Laichplatz und bleiben im Gegensatz zu diesen mehrere Wochen am Platz (Thorpe 1977a).

Als Laichwanderung wird beim Barsch auch die Wanderung aus den tiefen Überwinterungsgebieten der Seen in die flachen Uferzonen bezeichnet. Laichwanderungen treten im Frühjahr auf (Thorpe 1977a,b). Die Wanderungen werden unmittelbar vor dem eigentlichen Ablaichen durchgeführt. Hinweise auf Laichwanderungen, die bereits im Winter begonnen wurden, konnten nicht gefunden werden. Es ist unwahrscheinlich, dass die Laichwanderung in tieferen Seen von steigenden Temperaturen ausgelöst wird. In Windermere konzentrierten sich die Barsche vor Beginn der Laichwanderung im April in Wassertiefen zwischen 18 und 27 m, wo die Wassertemperatur auch im April bei 2-3 °C blieb und damit als Auslöser nicht in Frage kam (Allen 1935). Weil das Laichen in Windermere unmittelbar nach der Laichwanderung an die flachen Ufer des Sees erfolgt, nimmt Allen (1935) an, dass der Reifezustand der Gonaden die entscheidende Rolle spielt. Eine vergleichbare Argumentation entwickelten Eckmann und Imbrock (1996) an juvenilen und adulten Barschen im Boden-Untersee. Sie fanden keine Hinweise, dass die Rückkehr der Barsche ins Litoral von der ansteigenden Temperatur gesteuert wird oder dass die Barsche die Wassertemperatur als Orientierungsmechanismus für die Rückkehr ins Litoral nutzten. Sie verlagerten sich sowohl bei steigenden als auch bei fallenden Temperaturen weiter ins Litoral.

- Im See Slapton Ley, England, wanderten Barsche zum Laichen aus dem tieferen Seebecken, Lower Ley, mit offenem Wasser über einen Kanal stromauf in einen pflanzenreichen Teil des Sees, den Higher Ley (Bregazzi & Kennedy 1982). Im Lower Ley konnten keine laichenden Barsche nachgewiesen werden. Auch nach dem Ende der Laichzeit wechselten Barsche mehrfach zwischen den beiden Seeteilen, doch gab es eine klare Tendenz, sich nach der Laichzeit im Lower Ley zu verteilen. Die meisten Barsche wurden im Higher Ley markiert, und auch die meisten Wiederfänge wurden im Higher Ley gemacht (89,1% von insgesamt 187 Barschen).

- Kipling und LeCren (1984) geben einige Beispiele für weite Ortswechsel während einer Laichsaison im See Windermere. Innerhalb eines Monats nach der Markierung wanderten von Fangplatz 12 bis Fangplatz 14 (1 km) 4 Fische, von Fangplatz 8 nach Fangplatz 12 (4-5 km) ein Fisch in drei Tagen sowie zwei in die umgekehrte Richtung und von Fangplatz 8 nach 1 (5,5 km) ein Fisch. Alle Fangplätze befanden sich im Nordbecken des Sees, das durch Inseln und Untiefen vom Südbecken getrennt ist. Auf mögliche Zusammenhänge gehen die Autoren nicht ein. Es gab Hinweise auf Laichplatztreue im See Windermere (s.u.).

4.10.2 Laichplatztreue

Die Laichplatztreue der Barsche wurde kaum untersucht.

Im langjährigen Markierungsprogramm in Windermere konnten Hinweise auf wiederholte Rückkehr an denselben Laichplatz gefunden werden (Kipling & LeCren 1984). Von den 1948 in der Laichzeit markierten und nach einem oder mehreren Jahren wiedergefangenen Barschen wurden 33 von 49 an der ursprünglichen Fangstelle während der Laichzeit wiedergefangen. Ein Barsch wurde siebenmal von 1949-1951 am selben Fangplatz wiedergefangen. Das Einzugsgebiet eines Laichplatzes wurde nicht erfasst. Eine systematische Suche nach markierten Barschen auf verschiedenen Laichplätzen fehlte.

4.10.3 Winterhabitat und Winterwanderungen

Typischerweise suchen adulte Barsche im Winter die tieferen Bereiche eines Sees auf (Allen 1935; Bregazzi & Kennedy 1982; Kipling & LeCren 1984; Eckmann & Imbrock 1996). Ein Wechsel in der saisonalen vertikalen Verteilung von Barschen stellte sich auch bei Barschen in Testtanks ein. Sie waren im Winter am Boden, im Sommer gleichermaßen am Boden und an der Oberfläche und im Herbst besonders an der Oberfläche aktiv (Eriksson 1974 aus Thorpe 1977a). Große Winteraggregationen von Barschen wurden beobachtet. Nellen fand im Ästuar der Schlei, Schleswig-Holstein, Winteraggregationen von 3 t auf engstem Raum (Nellen 1968).

- Eine Winterwanderung innerhalb eines großen Sees führen Barsche im Windermere durch. Im Sommer wurden Barsche mit Barschfallen nur oberhalb von 10 m gefangen. Im Winter konzentrierten sich die Fänge in den Fallen zwischen November und März auf 12-24 m (Allen 1935). Windermere ist bis max. 64 m tief. Im mehrjährigen Markierungsprogramm an Barschen in Windermere zwischen 1944 und 1953 wurden nur fünf Barsche im Winter wiedergefangen. Weil sich diese Tiere unmittelbar in der Nähe ihrer Laichplätze im tiefen Wasser aufhielten, spekulierten Kipling und LeCren (1984), dass Barsche ihren Winterstandort in der Nähe des Laichplatzes wählen. Im Herbst bildeten die Barsche im Windermere große Ansammlungen an bestimmten Stellen. Auf einer solchen Stelle wurden Barsche von allen fünf, mehrere Kilometer auseinanderliegenden Markierungsplätzen (= Laichplätzen) wiedergefangen (Kipling & LeCren 1984). Ob diese Barsche im Winter wieder in die Nähe ihrer Laichplatzes wechseln, konnte nicht geklärt werden.
- Im frühen Herbst wanderten die Barsche im schwedischen Mälaren (1140 km², max. Tiefe 61) in Tiefen von 15-20 m und im Hjälmaren (484 km², max. Tiefe 20 m) von 10-15 m (Rundberg 1977). Eckmann und Imbrock (1996) nehmen an, obwohl das genaue Muster der Barschabwanderung aus dem Litoral den Boden-Untersees im Herbst nicht erfasst wurde, dass sich die Wanderung innerhalb von 2 Monaten oder weniger vollzog, wohingegen die Rückkehr zum Litoral über 4 Monate von Januar bis Mai dauerte. Von November an konnten 0+ und ältere Barsche mit Bodenkienennetzen nur in 30-60 m Tiefe gefangen werden (Wang & Eckmann 1994 aus Eckmann & Imbrock 1996). Auch hydroakustische Studien im Dezember bestätigten diese Wassertiefe als Aufenthaltsort von Barschen (Eckmann 1991 aus Eckmann & Imbrock 1996).

Eckmann, R. (1991): A hydroacoustic study of the pelagic spawning behavior of white fish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Constance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 995-1002.

Wang, N. & Eckmann, R. (1994): Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of live in Lake Constance. *Hydrobiologia* 277: 135-143.

Im Winter setzen Barsche die Nahrungsaufnahme fort. Im Windermere fraßen Barsche über 11,5 cm zwischen November und März hauptsächlich Copepoden, aber der Anteil leerer Mägen war gegenüber dem Sommer erhöht (Allen 1935).

Im Februar und März im Boden-Untersee in ihrem Winterhabitat gefangene Barsche hatten hauptsächlich Chironomiden gefressen und wenige Copepoden (Eckmann & Imbrock 1996). Die bodenlebenden Chironomiden waren die Hauptnahrung der überwinterten Barsche. Nur drei von 97 Barschen hatten den Magen mit Copepoden gefüllt. Aus den Echolotdaten der Studie geht hervor, dass ein kleiner Teil der Barsche in der Abenddämmerung tägliche Vertikalwanderungen in die oberen Wasserschichten unternimmt. Sie ruhten bei Tag in Bodennähe und entfernten sich nachts bis zu 25 m vom Boden. Die Masse (etwa 50%) der Barsche hielt sich in einer Schicht über dem Boden in 40 bis 60 m Tiefe auf. Die Copepodenpopulation im See konzentrierte sich auf die Schicht oberhalb von 20 m. Barsche, die in die oberen Wasserschichten wanderten, suchten wahrscheinlich die Copepodenschicht auf. Die Barsche hatten keinen energetischen Vorteil bei der Wanderung in der homothermalen Wasserschicht. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die Vertikalwanderungen bietet die Annahme, dass Räubervermeidung die grundlegende Ursache ist (Eckmann & Imbrock 1996). Tags vermeiden sie Vögel, nachts die Quappe. Obwohl der Beginn der Vertikalwanderung mit der Abenddämmerung zusammenfiel, war Licht nur der unmittelbare Auslöser für diese Wanderungen.

Temperatursprüche und ursächliche Zusammenhänge widersprechen sich in den einzelnen Veröffentlichungen. Nach (Thorpe 1977b) ist das Ziel von Winterwanderungen das maximal warme Wasser von 4 °C. In Windermere überwinterten die Barsche bei 2 bis 3 °C und gingen nicht bis ganz auf den Grund (Allen 1935).

In Laborexperimenten an eng verwandten nordamerikanischen Gelbbarschen (*Perca flavescens*) fand man (Hokanson 1977), dass die Barsche mindestens für 185 Tage Wintertemperaturen von 6°C oder darunter benötigen, um die vollständige Reifung der Geschlechtsprodukte im folgenden Frühjahr zu erreichen. Diese Notwendigkeit kann ein Grund für die Abwanderung in die Tiefe sein.

Die Hypothese von Hokanson versuchten Eckmann und Imbrock (1996) an Barschen im Boden-Untersee nachzuvollziehen. Die 6 °C Isotherme lag im Boden-Untersee im Oktober und November 1990 bei 40 m Tiefe und im Dezember an der Oberfläche. Von Januar an war die Wassersäule bis in 40-80 m nahezu homotherm. Die Vollzirkulation trat im Februar bei 4,4 °C auf. Danach baute sich die thermale Schichtung auf, und während des Aprils sank die 6°C Isotherme in 20 m Tiefe ab. Im Januar waren die Barsche zwischen der 42 und 69 m Tiefenkontur, danach verlagerten sie sich in zunehmend flacheres Wasser um 0,25 m pro Tag und kehrten im Mai ins Litoral zurück, wo die Adulten Ende Mai laichten. Die Barsche lebten folglich von November bis Ende April, etwa 6 Monate, bei Temperaturen unter 6°C.

Bei simulierten Winterbedingungen in Aquarien wanderten die Barsche bei fallendem Sauerstofflevel (von 4,0 auf 0,25 ppm) von der unteren Tiefe, bis sie an das Eis stießen (Petrosky & Magnuson 1973 aus Thorpe 1977a). Dieses Verhalten brachte sie in das Gebiet mit dem höchsten Sauerstoffdruck.

4.10.4 Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen

Eine klassische Home-range Studie von Williams (1965) wurde in den Sommermonaten durchgeführt und lässt auf das Verhalten von Barschen in Fließgewässern im Sommer schließen.

- Williams (1965) unterteilte die Themse bei Reading nicht in Abschnitte, sondern befischte sieben Stellen innerhalb eines 4,2 km langen Abschnitts mit Strandwade / Zugnetz (*seine*) zwischen Juni und September. Jede Stelle wurde innerhalb des Untersuchungszeitraums mehrfach befischt, und es wurden nur Barsche über 10 cm markiert. Nur 9 von 269 Wiederfängen wurden nicht an der ursprünglichen Markierungsstelle gemacht, d.h. der Anteil der abgewanderten Barsche betrug 1,5%. Williams (1965) nimmt lediglich an, dass Barsche einen ähnlichen Wohnbereich von 75 m haben wie die ausführlich besprochenen Plötzen, aber er berechnet ihn nicht für den Barsch. Die Anzahl der insgesamt markierten Barsche wird in Williams Veröffentlichung nicht genannt. Der Anteil der abgewanderten Tiere könnte bei einer niedrigen Wiederfangrate wesentlich höher anzusetzen sein.

Die Wiederfangaktionen von Kipling und LeCren (1984) sowie Bruylants et al. (1986) wurden im Gegensatz zu der Arbeit von Williams (1965) über mehrere Jahre zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführt, so dass sich die Ergebnisse keiner Jahreszeit zuordnen lassen. Die zurückgelegte Distanz hing bei Williams (1965) und Bruylants et al. (1986) nicht von der Zeit zwischen Markierung und Wiederfang ab, von Kipling und LeCren (1984) und Willemsen (1977) wurden hierzu keine Angaben gemacht.

- Kipling & LeCren (1984): Von 1948 bis 1953 wurden nur im Nordbecken des Sees Windermere Barsche markiert. Obwohl es im Südbecken eine Fischerei auf Barsche gab, wurden keine markierten Tiere gefangen. Von 1948 - 1953 wurden 9726 Barsche markiert, und bis 1959 wurden 2067 (21%) wiedergefangen, davon 1655 innerhalb des ersten Jahres, 296 nach einem und 81 zwei Jahre nach der Markierung. Die meisten Barsche wurden auf speziellen Fangplätzen mit Barschfallen gefangen. 1948 wurden 2507 Barsche auf zwei benachbarten Fangstellen im Nordbecken markiert und im selben oder in folgenden Jahren 635 Exemplare wiedergefangen. 51% der Wiederfänge kamen aus derselben oder einer unmittelbar benachbarten Falle, in der sie vor der Markierung gefangen wurden. 35 % stammten aus einer anderen Falle, aber auf demselben Fangplatz, und 14% wurden nicht an dem Fangplatz wiedergefangen, auf dem sie markiert wurden. Etliche Barsche wurden mehr als einmal auf ihrem ursprünglichen Fangplatz wiedergefangen. Auf Fangplatz 13 und 14 wurden 86% der 552 rückgemeldeten Barsche einmal, 13% zweimal, 0,5% dreimal und 0,5% viermal gefangen. 58 Barsche (0,6% aller markierten, 2,8 % aller wiedergefangenen) wurden mehr als 1,6 km vom Markierungsplatz entfernt wiedergefangen. Kipling und LeCren (1984) fassten die Ergebnisse ihrer relativ unsystematischen Langzeitstudie wie folgt zusammen: Im Frühling und Sommer scheinen die Barsche einen festen Standort („*home*“) im flachen Wasser zu haben, wo sie laichen und den Sommer über verbleiben, auch wenn einige Tiere in der Laichzeit weite Strecken zurücklegten (s.o.). Die Barsche zeigten innerhalb und außerhalb der Laichzeit eine starke Tendenz, bei natürlicher und künstlicher Verfrachtung an den Ausgangspunkt zurückzukehren. Möglicherweise machen alle Fische gelegentliche Ortswechsel, kehren dann aber wieder zurück. Im Herbst sammeln sich die Barsche an wenigen Stellen im See. Auf einem dieser Plätze wurden Barsche aus allen fünf Markierungsplätzen wiedergefangen. Im Winter gehen die Barsche ins tiefere Wasser.
- Bruylants et al. 1986: Eine Markierungsstudie in einem kleinen belgischen Fließgewässer zeigte zwei mögliche Faktoren auf, die die Mobilität von Barschen beeinflussen: zum einen die Habitatstruktur, zum anderen das Alter der Tiere. Es wurden nach der klassischen Fang-Wiederfangmethode von Stott (1967) und Williams (1965) zwei unterschiedliche Abschnitte der Kleinen Nete auf den Anteil der statischen und mobilen Populationskomponente bei Barschen über 10 cm untersucht. Die Zahl der insgesamt markierten und wiedergefangenen Barsche war mit 526 und 87 Barschen vergleichsweise gering. Für Bruylants et al. (1986) war dies zusammen mit der Beobachtung, dass einige Tiere in 3,75 km entfernte Unterabschnitten gewandert waren, Anlass, eine hohe Abwanderungsrate in andere Gebiete zu vermuten. Im homogenen, begradigten Abschnitt der kleinen Nete gehörten alle Barsche der mobilen Komponente an, im heterogenen, mäandrierenden Abschnitt waren es 70%. Die mobilen Tiere

wurden im Durchschnitt 68 m vom Aussetzungsort wiedergefangen, die statischen 4,3 m stromab. Der homogene Abschnitt schien kein geeignetes Habitat für Barsche zu sein, weil es keine statische Komponente gab, die Populationsdichte wesentlich niedriger als im heterogenen Abschnitt war und es keine Barsche über 20 cm gab. Bei der Aufschlüsselung des Anteils der statischen Komponente an den Altersklassen nahm der Anteil stark von 43 % bei zweijährigen auf 89 % bei dreijährigen bzw. 100 % bei den 4+ Tieren zu. Die Autoren beobachteten bei ihrer Feldarbeit, dass sie 1 und 2 Jahre alte Barsche in Schwärmen fingen, größere aber einzeln. Unterstützt wurden die Beobachtungen von Bruylants et al. (1986) von einer von ihnen zitierten, unveröffentlichten Studie von Kempeneers (1981) über das räumliche Verhalten von Barschen und Plötzen in der Kleinen Nete. Kempeneers (1981) beobachtete, dass zweijährige Barsche schwarmbildend und gesellig waren, aber nicht drei und vier Jahre alte Barsche, die sogar territorial werden konnten. Bruylants et al. (1986) stellten deshalb die Hypothese auf, dass die mobile Komponente von den jüngeren, schwarmbildenden Barschen bestimmt wird, weil diese nach einer Hypothese von Stott (1967) bei Kontakt der Schwärme zwischen diesen wechseln. Ältere Barsche sind eher solitär, und einiges spricht für die Ausbildung von territorialem Verhalten, was sie für die stationäre Komponente prädestiniert. Die Existenz von territorialem Verhalten kann die beobachteten Unterschiede in der Altersstruktur und dem Wanderungsmuster zwischen der Barschpopulation des homogenen und heterogenen Abschnitts erklären.

Kempeneers, J. (1981): [Spatiale sabiliteit van *Perca fluviatilis* in de Kleine Nete en verplaatsingen van *Rutilus rutilus* na uitzetting in de Grote en Kleine Nete]. Unveröffentlichter Bericht, U.I.A., Antwerpen.

Die Arbeiten zur Mobilität unverfrachteter Barsche liefern widersprüchliche Ergebnisse. Kipling und LeCren (1984) kommen zu dem Schluss, dass Barsche überwiegend standorttreu sind, während Bruylants et al. (1986) nur einen geringen Anteil stationärer Barsche fanden. Beide Studien unterscheiden sich in der Wahl des Gewässers (ein abgeschlossener See und ein kleines Fließgewässer), in der Dauer der Wiederfangperiode, der Methoden und der Zahl der untersuchten Barsche deutlich. Eine andere Erklärung für diesen Widerspruch liefert die Theorie von Bruylants et al. (1986), dass erst ältere Barsche sesshaft werden. Auch wenn Bruylants et al. (1986) Barsche ab 10 cm untersuchten, war der Anteil an großen Barschen in der Studie von Kipling und LeCren (1984) möglicherweise besonders hoch, weil sie mit der kommerziellen Fischerei zusammenarbeiteten. Das Ergebnis von Kipling und LeCren deckt sich hingegen mit dem von Willemsen (1977), der im IJsselmeer nur einen geringen Austausch zwischen dem Nord- und dem Südtteil feststellte.

Verfrachtungen

Bei Verfrachtung kehren Barsche über einige Kilometer zu dem Ort zurück, an dem sie zuvor gefangen wurden. Die Fangmethode in den folgenden Arbeiten spricht dafür, dass größere Exemplare verwendet wurden.

- Das mehrjährige, umfangreiche Markierungsprogramm im See Windermere lieferte zahlreiche Hinweise, dass Barsche eng an ein begrenztes Gebiet im See gebunden sind und in dieses bei Verfrachtung zurückkehren (Kipling & LeCren 1984). Innerhalb des Sees Windermere wurden 1943/44 jeweils im Spätsommer Barsche gefangen, markiert und zwischen 100 und 3200 m verfrachtet. Der Wiederfang erfolgte durch die kommerzielle Fischerei ganzjährig, hauptsächlich aber während der Laichzeit. Die Mehrheit der Barsche wurde innerhalb von 0 und 12 Monaten wiedergefangen. Von 3103 verfrachteten Barschen kehrten 50 (70%) an den Ursprungsort zurück, 5 blieben am Aussetzungsort, und 16 wurden an einem anderen Ort wiedergefangen. Von 353 unverfrachteten, markierten Tieren wurden 23 (88%) am selben, drei an einem anderen Ort wiedergefangen.
- Bei einer Markierungsstudie an 7980 Barschen über sechs Jahre im IJsselmeer kamen 92 % der rückgemeldeten Barsche aus der Hälfte des Sees, in der sie markiert wurden (Willemsen

1977). In einem Verfrachtungsexperiment markierter Barsche aus dem Nord- in den Südteil des Ijsselmeeres kamen 62 % der lokalisierbaren Rückmeldungen aus dem Nordteil. Nur 0,7% der Barsche wurden außerhalb des Ijsselmeeres wiedergefangen. Die Wiederfangrate betrug 17%. Es scheint, als ob die Barsche über Jahre in ihrem Ursprungsgebiet bleiben und dass sie eine Bindung an ihr Ursprungsgebiet haben.

Weil weder Kipling und LeCren (1984) noch Willemsen (1977) nach Gründen für die Rückkehr suchten, kann nur auf die allgemeinen Erklärungsmuster im ersten Teil der Literaturstudie verwiesen werden. Es ist nicht auszuschließen, dass es sich nicht um eine Bindung an einen Gewässerteil handelt, sondern um Laichplatztreue.

4.10.5 Unklare Ortswechsel unverfrachteter Barsche

Veröffentlichungen, deren Datenpräsentation, -auswertung oder Diskussion nicht ausreichen, um sie in einem der vorhergehenden Abschnitte einzureihen, werden hier kurz zusammengefasst.

Zwischen Seen

Die Arbeiten von Tesch (1955), Rahn (1957) und Kozikowska (1966) sprechen für einen verhältnismäßig geringen Austausch zwischen verschiedenen Gewässern. Damit gehen ihre Ergebnisse in dieselbe Richtung wie der verschwindend geringe Anteil an Barschen, die außerhalb des Ijsselmeeres (Willemsen 1977) wiedergefangen wurden.

- Tesch (1955) beobachtete die Auswanderung einiger markierter Barsche aus dem Sakrower See in die Havel. In diesem See wurden im Dezember und Mitte April insgesamt etwa 650 Barsche markiert. Wiedergefangen wurde nach maximal 5 Monaten einer im Sakrower See, einer bei der Pfaueninsel im Wannsee und zwei im Verbindungskanal des Sakrower Sees zum Wannsee. Weil Tesch bei der Schuppenanalyse keine ortsfremden Barsche im Sakrower See nachweisen konnte, vermutete er, dass zwar Barsche den Sakrower Seen verlassen, aber keine (nachweisbaren Mengen) einwandern.
- Rahn (1957) fing in Reusen, die im Kanal zwischen Havel und Sakrower See gestellt worden waren, zwischen Ende April und Dezember an 176 Fangtagen 9,5 kg Barsche auf dem Weg in den See. In die umgekehrte Richtung wurden im selben Zeitraum an 228 Fangtagen nur 2,75 kg Barsch gefangen. Warum Tesch (1955) keine ortsfremden Barsche im Sakrower See unter 583 untersuchten Barschen aus mehreren Jahren und Altersklassen finden konnte, muss dahingestellt bleiben.
- Die masurischen Seen waren Ziel eines umfangreichen Markierungsexperiments, das ursprünglich für eine Populationsabschätzung begonnen wurde. Kozikowska (1966) markierte mehrere Fischarten, u.a. auch Barsche, in zwei tiefen Seen eines Seenverbundsystems mit dem größten See der masurischen Seen, dem Sniardwy. Im Mikolajskie wurden innerhalb eines Jahres 532 Barsche markiert, von denen 104 Tiere wiedergefangen wurden. Die Wiederfänge stammen zu 71% (74 Tiere) aus dem Mikolajskie selbst, 24 Barschrückmeldungen kamen aus dem angrenzenden Sniardwy, 3 aus dem ebenfalls benachbarten See Beldan und 3 aus dem dritten See, der an den Mikolajskie unmittelbar angrenzt, dem Talty. Im Taltowisko wurden in zwei Jahren 524 Barsche markiert. Von nur elf Wiederfängen stammten fünf aus dem Taltowisko und einer aus dem Talty, der mit dem Taltowisko über einen kurzen Kanal verbunden ist. Je ein Wiederfang kam aus dem Sniardwy und dem Beldan, die vom Taltowisko aus nur bei Durchquerung des Mikolajskie und Talty erreichbar sind, und der Rest kam aus anderen, ungenannten Seen.
- Im Kanal zwischen den beiden masurischen Seen Tajty und Mamry wurden von Anfang April bis Ende August sowie im November Stellnetze (*stay nets*) mit 20 mm Maschenweite gestellt und im Januar und Februar des folgenden Jahres dann Netze mit 10 mm Maschenweite (Sakowicz & Backiel 1953). In Richtung Tajty zeigte sich ein deutliches Maximum Ende April bis Mitte Mai mit bis zu 110 Fischen pro Leerung bzw. 25,4 Fischen pro Tag im

Durchschnitt von 10 Tagen. Im späten Frühjahr und im Sommer war mit maximal 20 Tieren pro Leerung bzw. 12,1 Fischen pro Tag im Durchschnitt von 10 Tagen wesentlich weniger Wanderungsaktivität zu verzeichnen. Ende November stieg die Wanderungsaktivität auf 16,3 Fische pro Tag im Durchschnitt von 10 Tagen. Im Januar und März wurden mit der kleineren Maschenweite wesentlich mehr Barsche gefangen, zwischen 14, 2 und 58,4 Barschen pro Tag im Durchschnitt von 10 Tagen. Die Autoren vermuten als Ursache für das Maximum im Frühjahr die Laichzeit und im November eine Winterwanderung zu den Überwinterungsplätzen. Die sommerlichen Fischwechsel könnten Zufall sein (Sakowicz & Backiel 1953).

- Gliwicz und Dawidowicz (2001): Im polnischen See Uplik Maly (mesotroph, 87 ha) wurden zu Versuchszwecken im Juli, August und Oktober Cyprinidenschreckstoffe eingebracht. Der abführende Verbindungskanal zu einem benachbarten See wurde dabei in den Nächten vor, während und nach der Behandlung auf auswandernde Fische hin beobachtet. Die visuellen Zählungen ergaben gleiche Anzahlen Barsche in beide Richtungen durch den 150 m langen Kanal, vor genauso wie nach jeder der Behandlungen.

4.10.6 Aktivitätsmuster und tägliche Wanderungen

Ein umfassendes Review über Morphologie, Physiologie, Verhalten und Ökologie des Barsches findet sich bei Thorpe (1977a, 1977b).

Barsche sind tagaktive Tiere, die nachts in Bodennähe im Litoral ruhen (Thorpe 1977a). Sie sind zu jeder Jahreszeit tagaktiv, aber das Aktivitätsniveau ändert sich mit der Temperatur und der Photoperiode (Eriksson 1974 aus Thorpe 1977b).

Unter experimentellen Bedingungen wurden beim Barsch (ebenso wie bei Blei und Plötze) Aktivitätsmaxima in der Dämmerung nachgewiesen, und nachts lösten sich die Schwärme auf (Alabaster & Robertson 1961).

In tschechischen und englischen Stauseen wurde über die Fischdichte am Ufer nachgewiesen, dass adulte Barsche nachts massenhaft aus dem Pelagial ans Ufer wandern (Kubecka 1993).

4.10.7 Subadulte

- 0+ Barsche führen tägliche vertikale Wanderungen zwischen dem Litoral und Pelagial von Seen durch und wechseln im Rahmen von ontogenetischen Habitatwechseln zwischen dem Litoral und Pelagial. Zu der Problematik und den Hintergründen dieser Wanderungen sei auf die einschlägige Literatur zu diesem Thema verwiesen.
- (Eckmann & Imbrock 1996): Juvenile Barsche ab AG 0+ zogen sich wie die Adulten im Spätherbst im Bodensee in tieferes Wasser zurück und wanderten im Frühjahr wie die laichreifen Adulten ins Flachwasser. Sie fraßen im Winter weiter und nahmen an vertikalen Wanderungen teil (siehe Winterwanderung).
- Im März und April noch vor der Laichzeit wurden Barsche aus dem Vorjahr im Abfluss des Wirzjerws, dem Fluss Ema, in großen Mengen kommerziell gefangen (Schneider 1922). Einige zweijährige Tiere waren auch darunter. Die Größe schwankte zwischen 46 und 116 mm. Schneider (1922) konnte nicht angeben, was Ziel oder Zweck dieser Abwanderung war. Er schloss Nahrungsmangel als Ursache aus, weil alle von ihm untersuchten wandernden Barsche einen mit Copepoden gefüllten Darm hatten.

4.10.8 Ostsee und Brackwassergebiete

Barsche in der Ostsee fraßen im Sommer bei 0-8 ‰ (Literatur bei Thorpe 1977a). Unter experimentellen Bedingungen überlebten Barsche in 1/3 der Meerwasserstärke. Bei halber Meerwasserstärke zeigten sich nach 24 Stunden Muskelparalysen, und die Tiere starben (Thorpe 1977a). Alle Veröffentlichungen über den Barsch in der südlichen Ostsee weisen auf eine intensive Wandertätigkeit vieler Barschpopulationen in den südlichen Küstengewässern hin.

Henking (1923) wies nach, dass Barsche im Sommer weite Wanderzüge aus dem Mündungsgebiet des Stettiner Haffs in die Ostsee unternemen und dort bei einem Salzgehalt von 7-8% an der Küste entlang wandern. Er markierte im März, Mai, Juni, Juli und September 314 Barsche (über 10 cm) in den Binnengewässern des Haffs, vor allen Dingen in den Mündungsgebieten (Swine, Kamminer Bodden). In der Ostsee vor dem Haff wurden weitere 161 Barsche (über 15 cm) im Mai und September markiert. Wenigstens ein Teil der Tiere aus dem Kamminer Bodden wanderte nach der Laichzeit in die Ostsee aus, um im Herbst wieder in Flussmündungen (Swine und Bodden der Dievenowmündung) zu kommen. Im Herbst in der Ostsee vor dem Haff (Swine und Misdroy) markierte Barsche zeigten eine deutliche Wanderung in die Boddengewässer und das Haff. Im Sommer in der Ostsee markierte Barsche blieben den Sommer über in der Ostsee. Im Großen und Kleinen Oderhaff wurden die wenigen markierten Tiere überwiegend in geringer Entfernung zum Markierungsort wiedergefangen. Die weitesten Wiederfänge, etwa 30 bis 45 km, kamen von Barschen, die zwischen den beiden Mündungen gewechselt waren und zwei Tieren, die aus der Ostsee vor Swinemünde in das Große Oderhaff gewandert waren. Wanderungen in die Oder wurden nicht festgestellt.

Schlei

Nach Nellen tritt der Barsch in der gesamten Schlei auf (Nellen 1968). Auch in der Schlei wurden sommerliche Wanderzüge in die Ostsee beobachtet. Im Herbst kehrten die Barsche in die Schlei zurück. Nach Auskunft der dortigen Fischer waren die im Herbst aus der Ostsee kommenden Barsche größer als die in der Schlei verbleibenden. Im Winter hielten sich die Barsche aus der Ostsee wahrscheinlich in den Nooren der mittleren Schlei auf, getrennt von der Hauptmasse der Barsche. Letztere überwinterten in der oberen Schlei. Zur Laichzeit wanderten die Barsche schleiaufwärts in süßeres Wasser. Nellen (1968) fing Barschbrut bei max. 5,5‰.

Darß-Zingster Boddenküste

In Zusammenarbeit mit der kommerziellen Fischerei markierten Fadschild und Bast (1981) in den Jahren 1979/80 insgesamt 1496 adulte Barsche in den Küstengewässern der DDR, von denen aber nur 96 wiedergefangen wurden. Aus den wenigen Rückmeldungen schließen die Autoren, dass die Barsche im Winter in die Bodden wandern, z.B. Barther Bodden, Wieker Bodden. Den Barther Bodden verlässt ein Teil der Barschpopulation nach dem Laichen in Richtung Ostsee. Die weiteste Rückmeldung war ein bei Rügen markierter Barsch, der nach einem Jahr im Peenestrom, 54 km entfernt, wiedergefangen wurde.

Rigaischer Meerbusen

Die Beschreibung von Berzins (1949) ähnelt der Situation in der Schlei. Im Herbst kommen die Barsche in großer Zahl in die Ästuar der großen Flüsse des südlichen Rigaischen Meerbusens und überwintern dort (Berzins 1949). Im südlichen Teil des Meerbusens können im Winter kaum Barsche gefangen werden, während im östlichen Teil auch im Winter auf Barsch gefischt wird. Als Beispiel beschreibt der Autor die Winterwanderung der Barsche in das Ästuar des Lielupe Flusses, Lettland. Der Lielupe ist in seinem Unterlauf 1 km breit, 4 m tief und besitzt einzelne bis zu 20 m tiefe Löcher. Bereits Mitte September begannen sich die Barsche vor der Mündung des Lielupe zu sammeln. Erst bei stürmischem Wetter wanderten sie langsam den Fluss hinauf, blieben aber für einige Zeit in der Nähe der Ostsee, vermutlich, um sich zu akklimatisieren. Die größte Anzahl traf im Fluss im Oktober ein, und einige wenige folgten im November. Die Stellen, an denen die Barsche aus der Ostsee überwinterten, erstreckten sich bis km 26 stromauf der Mündung. Im Fluss sammelten sie sich an bestimmten tieferen Gebieten, waren aber nicht besonders stark aggregiert. Bei Winterende, etwa Ende Februar oder März, und vor der Frühjahrsflut, verließen die Barsche den Fluss und wanderten in die Ostsee. Der Barsch im Meerbusen laicht wesentlich später (Mai / Juni) als der in lettischen Binnengewässern (April). Die Laichplätze sind steinige Untiefen mit Algenbewuchs. In Jahren, in denen das Wasser des Meerbusens sich sehr langsam erwärmt, gibt der Barsch seine normalen Laichplätze auf, wandert

zu den sandigen, sterilen Stränden und laicht dort auf flachen sandigen Bänken, die parallel zur Küstenlinie verlaufen und wo die Temperatur 5-8°C höher als auf den steinigen Untiefen ist.

Estnische Ostseeküste

Ein etwas anderes Wandlungsmuster findet sich bereits nördlich des Rigaischen Meerbusens an der westlichen Küste Estlands (Järv 2000). Der westliche Teil der Matsalu Bucht ist bis zu 3,9 m tief und hat maximal 6,5 ‰. In östlicher Richtung wird die Bucht zunehmend flacher, die Salinität reduziert sich durch einen einmündenden Fluss auf 1,1 ‰, und das Wasser wird zunehmend eutroph. Im Herbst und Frühling 1994/95 wurden 2146 Barsche zwischen 16 und 42 cm markiert. 286 Barsche wurden hauptsächlich durch die kommerzielle und Angelfischerei zur Hauptfischereizeit im April / Mai wiedergefangen. 58,2% der Rückmeldungen kamen aus einem 10 km Umkreis vom Aussetzungsort, weitere 40,1 % aus 10 bis 20 km Entfernung. Die Wiederfänge aus Järvs Untersuchung gehen im Norden über die vorgelagerten Inseln hinaus, nicht aber im Westen. Von den 286 wiedergefangenen Barschen waren 78 % adulte, die innerhalb der Matsalu Bucht wiedergefangen wurden. 7 % waren adulte Tiere, die außerhalb der Matsalu Bucht in der Ostsee wiedergefangen wurden. Die restlichen 15% waren juvenile, die nur innerhalb der Bucht wiedergefangen wurden. Von den laichbereiten Weibchen, die im Frühjahr wiedergefangen wurden, wurden 58% am selben Laichplatz im flachen Bereich der Bucht gefangen. Der Autor beurteilt das als reproduktives Homing. Wiederfänge adulter Tiere im Herbst kamen meist von den tieferen Stellen zwischen den vorgelagerten Inseln. Im Winter wurden Adulte an tieferen Stellen im Bereich vor der Bucht, Juvenile in der Nähe des Markierungsortes in der Bucht wiedergefangen.

Die weiteste Rückmeldung kam im Herbst aus einer 160 km entfernten Bucht im Rigaischen Meerbusen. Järv (2000) zitiert estnische Literatur von Mikelsaar (1984), nach der im Bereich der vorgelagerten Inseln (Väinameri) und der Küste vor der Matsalu Bucht eine einzige große Barschpopulation existiert, die nur kurze Laich- und Fresswanderungen unternimmt.

4.10.9 Zusammenfassung Barsch

Anders als bei Blei, Plötze, Hecht und Zander konnten keine Veröffentlichungen gefunden werden, in denen das Verhalten von Flussbarschen telemetrisch beobachtet wurde.

- In wieweit Barsche in Standgewässern weiter als bis zum nächst gelegenen, geeigneten Laichhabitat wandern, ist schwer abschätzbar. Lediglich eine kurze Laichwanderung zwischen zwei unterschiedlichen Seebecken ist dokumentiert.
- Laichplatztreue kann wahrscheinlich (lokal) auftreten, ist aber kaum untersucht.
- Die Belege für standorttreues Verhalten lassen den Barsch als eine Fischart erscheinen, bei der ausgedehnte Wanderungen in und zwischen Seen selten sind. Die Studien aus der südlichen und nördlichen Ostsee zeigen aber, dass auch Barsche eine größere Bandbreite an räumlichem Verhalten haben.
- Beim Barsch nimmt die Mobilität möglicherweise mit zunehmendem Alter ab, weil die Tiere in eine einzelgängerische Lebensweise übergehen und Territorien ausbilden (Bruylants et al. 1986).
- Massenauswanderungen juveniler Barsche über den Seeausfluss wurden, wie bei 0+ Zandern, in einem estnischen Seen beobachtet.
- Der Wechsel zwischen Seen wurde mit Fang-Wiederfangstudien und der direkten Befischung von Verbindungskanälen belegt. Ausmaß und Ursachen wurden in diesen Studien nicht diskutiert.

4.11 Zander (*Sander lucioperca* (L.))

Tab. 5: Angaben zu den in den jeweiligen Veröffentlichungen untersuchten Gewässern. Die Angaben über Trophiegrad und Methode stammen aus der zitierten Veröffentlichung. Der *Typ* wurde Karten entnommen, und für

die wenig veränderlichen Angaben über *Fläche* und *maximale Tiefe* wurden weitere Quellen herangezogen. *k. A.* keine Angaben, weder aus der Veröffentlichung noch aus anderen Quellen waren Informationen zu beziehen.

Studie	Land	Name	Typ	Fläche	max. Tiefe [m]	Trophiegrad	Methode
Alms 1919 (zitiert aus Schneider 1922)	S	Toften	anS	1798 ha	k. A.	k. A.	B, Fi
Fickling & Lee (1985)	GB	Ouse	F	17,3 km und ca. 16 km	k. A.	k. A.	MR
Jepsen et al. (1999)	DK	Stausee	Ss	58,7 ha	3,4	eutroph	T
Koed et al. (2000)	DK	Gundenå	F	37 km		(eutroph)	T
Lappalainen & Vinni (2001)	Fin	Hiidenvesi	abS	k. A. (Seebecken)	3,5	k. A.	F
Mikheev & Pavlov (1993)	Bu	Stausee		10 km ²	40	eutroph	F
Nyberg et al. (1996)	S	Hjälmaren	abS	484 km ²	20	eutroph	MR
Puke (1952)	S	Vänern	abS	5550 km ²	98	(mesotroph?)	MR
Rundberg (1977)	S	Mälaren	abS	1140 km ²	61	(schwach eutroph)	MR
		Hjälmaren	abS	484 km ²	20	(schwach eutroph)	
Willemsen (1977)	NL	Ijsselmeer	anS	1200 km ²	10,4	eutroph	MR

4.11.1 Laichwanderungen und Abwanderung vom Laichplatz

Zum Laichen versammeln sich die Zander auf bestimmten, zum Teil Kilometer langen Laichplätzen mit sauerstoffreichem Wasser. Die Männchen erscheinen als erste auf den Laichplätzen (Kovalev 1973). Die Nester werden auf hartem Substrat (harter Sand, Lehm) in Wassertiefen von meist 2 bis 7 m gebaut (Kovalev 1973). Die Männchen bewachen die Eier bis zum Schlüpfen.

Berichte von regelrechten Laichwanderungen kommen aus sehr großen Seen, in denen die Zander gezielt bestimmte Laichplätze ansteuern.

- Im Vänern untersuchte Puke (1952) zwei der 14 wichtigsten Laichplätze. Der erste Laichplatz war in der maximal 2,5 m tiefen Bucht Dettern im südlichen Vänern, die über eine Engstelle mit den Hauptseebecken verbunden ist. Die Zander wanderten nach der Eisschmelze im April zum Laichen in die Bucht. Ein hoher Anteil schien die Bucht bereits nach dem Laichen Ende Mai Richtung Hauptbecken zu verlassen, weil die Fänge im Sommer im Vergleich zur Laichzeit in der Bucht sehr gering waren. Der andere untersuchte Laichgrund, Vålösund, lag im Norden des Vänern. Die 9 m tiefe Bucht ist nur über einen 4 km langen und 5 m tiefen Kanal zu erreichen. Die meisten Wiederfänge von beiden Laichplätzen wurden auf dem jeweiligen Ursprungslaichplatz in einer der folgenden Laichsaisons gemacht.
- Im Mälaren und Hjälmarern, zwei großen, südschwedischen Seen, wurden ebenfalls ausgedehnte Laichwanderungen beobachtet (Rundberg 1977). In beiden Seen wandert ein Großteil der Zander westwärts in flache Gebiete zum Laichen. Die größte Wanderung tritt im Mälaren auf, wo die Fische auch in einen der Zuflüsse aufsteigen. Im tieferen Ostteil des Mälaren wird später im Jahr gelaicht (Westen: April-Mai, Osten: bis Mitte Juni). Im Hjälmarern (Länge des Sees in Ost-Westrichtung 60 km) wandert ein kleinerer Anteil der Zander in die flachen, westlichen Gebiete. Angaben zu Distanzen oder der Untersuchungsmethode wurden von Rundberg nicht gemacht.

Die eigentlichen Ergebnisse der Veröffentlichung von Rundberg (1977) wurden in Informationsblättern einer schwedischen Forschungsstation veröffentlicht und waren nicht zugänglich. Es ist unwahrscheinlich, dass die Tiere den gesamten See durchqueren, aber die Distanz zwischen Fress- und Laichhabitat dürfte etliche Kilometer betragen.

Es ist nicht bekannt, ob Zander in Fließgewässern Laichwanderungen vergleichbar mit anderen potamodromen Arten durchführen (Schmutz et al. 1998). In Fischaufstiegsanlagen sind Zander eher selten und unterrepräsentiert (Schmutz et al. 1995; Schmutz et al. 1998).

Nur bei Puke (1952) wurden Zander auf ihren Laichplätzen markiert. Die Wiederfänge können einen Hinweis darauf geben, wie weit sich die Tiere im Sommer von ihren Laichplätzen entfernen.

- In großen Seen wie dem Südtteil des Vänern kann der Zander im Sommer weit entfernt vom Ufer mit Ottertrawls gefischt werden (Puke 1952). 80 Zander zwischen 45 und 50 cm Länge wurden im Mai, 162 im September im Vålösund markiert, von denen 74 wiedergefangen wurden. 49 Rückmeldungen kamen aus dem Vålösund, 16 aus dem angrenzenden Varnumsviken, aus weiteren benachbarten Gebieten 7, und nur 2 Wiederfänge stammten von weiter weg. Weil allein 60 Wiederfänge in der intensiven Frühjahrffischerei von April bis Mai gemacht wurden, war der Rest des Jahres unterrepräsentiert. Zwischen Mai und August kamen zwei der Wiederfänge außerhalb Vålösunds und Varnumsvikens aus Ölmeviken (Entfernung unklar), einer aus dem benachbarten Hjälmarsfjorden und einer aus 26 km Entfernung an der Küste des Vänern. Von den Zandern, die in einer Bucht, Dettern, laichen und das Laichgebiet anscheinend nach dem Laichen verlassen, wurden sieben im südlichen Seeteil, etwa 15 Kilometer von der Laichbucht entfernt, wiedergefangen. Die Zander verteilten sich über die den Laichplätzen benachbarten Gebiete. Puke (1952) sieht in den Ergebnissen nur geringe Hinweise auf weite Wanderungen zum bzw. vom Laichgrund.

4.11.2 Laichplatztreue

Einige Ergebnisse sprechen für die Bindung der Zander an einen bestimmten Laichplatz, d.h. für reproduktives Homing zumindest im weiteren Sinne. Bisher sind keine 0+ Zander im Laichgebiet markiert worden.

- In einer Markierungsstudie an Zandern im Vänern kehrten die Zandern auf den Laichplatz zurück, auf dem sie zuvor gelaicht hatten, und es gab keine Wiederfänge auf den benachbarten oder anderen Laichplätzen, obwohl eine Laichplatzfischerei stattfand (Puke 1952). Puke (1952) stufte die Zahl der Laichplatzwechsler innerhalb der vier Untersuchungsjahre als bedeutungslos ein, verwies aber auf die methodischen Mängel seiner Studie: wenig Wiederfänge, andere Fragestellung.
- In einer telemetrischen Arbeit in einem dänischen Stausee benutzen 4 von 5 Männchen, die in beiden Laichzeiten beobachtet wurden, denselben Laichplatz wieder (Jepsen et al. 1999).

4.11.3 Fresswanderungen

Die beiden folgenden Veröffentlichungen sowie weitere Arbeiten an Zandern in der südlichen Ostsee zeigen, dass Zander den Wanderungen ihrer Beute folgen.

- Aus Dänemark gibt es Erkenntnisse, die darauf hinweisen, dass Zander den Meerforellensmolts auf ihrer Wanderung durch einen Stausee folgen (Jepsen et al. 2000).
- Koed et al. (2000): Im unverbauten Abschnitt des Flusses Gudenå in Dänemark zeigten die Zander in dieser telemetrischen Studie eine deutliche saisonale Wanderung. Sie wanderten im Herbst stromab in den unteren Flussteil und ins Ästuar und im Sommer wieder stromauf. Diese Stromabwanderungen verliefen weitgehend zeitlich parallel zu den saisonalen Wanderungen der Hauptbeutefischarten, Ukelei und Plötze, in diesem System. Die Stromaufwanderung im Frühjahr steht dagegen wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem Laichen.
- Weitere Beobachtungen, die in diese Richtung gehen, finden sich im Abschnitt über den Zander in der südlichen Ostsee.

4.11.4 Winterhabitat /Winterwanderungen

Wie bei den meisten Fischarten gibt es auch vom Zander keine gezielten Studien zu seinem Winteraufenthaltort. Die Bemerkungen über Winteraufenthaltort und Verhalten im Winter stammen überwiegend aus der kommerziellen Fischerei (Puke 1952; Nyberg et al. 1996) oder aus Telemetriestudien (Jepsen et al. 1999; Koed et al. 2000), die allerdings bei geschlossener

Eisdecke nicht weitergeführt wurden. Der Winteraufenthaltort ist offensichtlich so wenig verschieden von dem im Rest des Jahres, dass viele Autoren mögliche winterliche Habitatwechsel gar nicht erst diskutieren. Berichte über Winteraggregationen von Zandern wurden nicht gefunden.

- Im Vänern scheint sich der Zander in tieferes Wasser zurückzuziehen und sich eventuell auf bestimmte Gebiete entlang des Seeufers zu konzentrieren (Puke 1952). Einige Langdistanzwiederfänge vom Laichgebiet und Markierungsort Vålösund stammten aus dem November und Dezember: je einer in 12, 14, 18 und 48 km Entfernung an der Küste des Vänern.
- In einem flachen, dänischen Stausee überwinterten Zander bei Wassertiefen von 2,5 m und waren im Vergleich zum Sommer weniger aktiv (Jepsen et al. 1999). In welchen Wasserschichten sich die Zander aufhielten, geht aus der Studie nicht hervor, die maximale Wassertiefe des Stausees lag bei 3,4 m am Damm.
- Im flachen, langgestreckten Teil des finnischen Sees Hiidenvesi erschienen in den Zanderfängen im mittleren von drei flachen, aneinandergrenzenden Seebecken im Spätwinter relativ kleine 1+ Zander (Lappalainen & Vinni 2001). Diese kleinen 1+ Zander kamen im Spätherbst nur im nördlichen, 3 km entfernten Seebecken (max. Tiefe 3,5 m) vor, nicht aber im südlichen. Wahrscheinlicher Auslöser für die aktive oder passive Massenabwanderung kleiner Zander waren ein niedriger Sauerstoffgehalt am Seeboden und gleichzeitig stark erhöhte Abflussraten des Zuflusses im nördlichen Seebecken. Die kleinen Zander im Hiidenvesi hätten theoretisch in ein bis zu 30 m tiefes, mehrere Kilometer entferntes Seebecken abwandern können. Trotzdem überwinterten sie in den drei flachen Seebecken.
- Nyberg et al. (1996) unterteilten den Hjälmaren in sieben Zonen, in denen sie jeweils an einem Ort im Sommer kleine ($< 40 \text{ cm } L_t$) Zander markierten (siehe Sommeraufenthaltort). Im Winter verlagerten die Zander einiger Zonen ihren Aufenthaltsort in die tieferen mittleren und südlichen Seebereiche. Während des Winters gab es nur 155 Rückmeldungen mit einer durchschnittlichen Distanz von 6,3 km vom Aussetzungspunkt. 50% der Wiederfänge lagen innerhalb von 6 km. Die Änderung des Aufenthaltsorts zum Winter hin war wahrscheinlich eine Wanderung, um tieferes Wasser aufzusuchen. Auch die Fischer des Hjälmaren berichteten, dass die Zander die flachen Bereiche nach einigen Frostnächten verlassen.

Ob Zander einen See im Winter verlassen, könnte unter Umständen aus den Daten zur Winterfischerei in verbundenen Seen geschlossen werden.

- Zwischen den Seen der Oberspree und Dahme vermutete Tesch (1956) einen Austausch von Zandern. Er hatte im Winter im Müggelsee Zander gefunden, die aller Wahrscheinlichkeit nach aus dem 4 km entfernten Dämeritzsee stammten.
- Pape (1937) fing im November und Dezember eines Jahres mit der Nettenfischerei sowohl im Seddinsee als auch im Zeuthener See, Langen See, Flakensee und Müggelsee zwischen 2,6 und 20,2 kg meist 1+ und 2+ Zander, aber auch einige Größere.

4.11.5 Zuwanderung / Ausbreitung

Für den Zander wurden keine Arbeiten über eine Wiedereinwanderung nach drastischen Bestandszusammenbrüchen gefunden, wohl aber über die Neubesiedlung weiterer Gewässer nach erfolgreicher Einbürgerung.

Der Zander war ursprünglich in Gewässern und Flüssen westlich der Elbe und der Donau nicht heimisch. In Dänemark (Dahl 1982) wurde er Anfang des 20. Jahrhunderts, in Ostengland 1963 (Linfield 1979), in Westfrankreich 1942 (Wurtz-Arlet 1961) und in den Niederlanden (Willemsen 1977) erfolgreich eingebürgert. In allen genannten Ländern gibt es heute selbstreproduzierende Bestände. In Deutschland wurde der Zander erfolgreich in vielen Gewässern westlich und südlich der Elbe ausgesetzt. In der Schlei wurde er 1877 erfolgreich besetzt (Nellen 1968), im Bodensee 1882 (Hartmann & Nümann 1977). In Schweden und

Finnland kommt er natürlich vor. In der südlichen Ostsee hat er sein westlichstes natürliches Vorkommen im Saaler Bodden (Lehtonen et al. 1996). Nachdem 1942 einige einsömmerige Zander in einen Stausee der Mosel eingesetzt wurden, verbreiteten sie sich im Rhein und über Schifffahrtskanäle bis zum Rhonebecken und der Camargue (Wurtz-Arlet 1961). In Frankreich wurden im Fluss Herault ein markierter Zander 200 km stromab und im Fluss Orb ein anderer 30 km stromauf wiedergefangen (Gourbier 1975 aus Fickling & Lee 1985). In Dänemark war der Zander 1970 in 70 dänischen Süß- und Brackwassergebieten heimisch. Davon waren 51 Stellen durch Besatzmaßnahmen etabliert worden und 15 weitere durch die Invasion von Zandern aus anderen Seen, in die sie zuvor eingesetzt wurden (Dahl 1982).

Bei einem Markierungsexperiment in zwei ostenglischen Kanälen wanderten einige Zander über Schleusen aus dem Untersuchungsgebiet aus (Fickling & Lee 1985). Die Autoren vermuteten Laichwanderungen oder Ausbreitungs- / Besiedlungsprozesse. In derselben ostenglischen Region des Flusses Ouse war der Zander erst 1963 erfolgreich eingebürgert worden und hatte sich trotz Schleusen über Kanäle im Einzugsgebiet des Flusses ausgebreitet (Linfield 1982).

Der 1992 eröffnete Marchfeldkanal zwischen Donau und Rußbach wurde in den ersten Jahren in erster Linie durch stromab driftende juvenile Zander besiedelt (Schmutz et al. 1995). Wenige adulte Zander wanderten stromauf von der Donau in den Kanal. Die Wanderung einiger adulter Zander von der Donau 37 km stromauf bis Wehr 4 deutet auf ein ausgeprägtes Wanderverhalten hin (Schmutz et al. 1998). Es blieb unklar, ob es sich dabei um eine Laichwanderung oder eine Ausbreitung handelte.

Gourbier, J. (1975): Biogeographie, Biometric et Biologie du Sandre. DSc Thesis, Universite Claude-Bernard, Lyon.

4.11.6 Aktionsradius / Ortstreue / Verfrachtungen

Auch beim Zander gibt es eine „klassische“ Studie zum Home-range:

- Fickling und Lee (1985) versuchten, auf der Basis einer Fang-Wiederfangstudie in zwei Kanälen in England den Wohnbereich (*home range*) der dortigen Zander zu bestimmen. Sie berechneten eine statische Komponenten (0-100 m) von ca. 40% in beiden Kanälen. Das Ausmaß der Wohnbereiche (*home ranges*) und der Distanz bei Ortsveränderungen schien variabel und zwischen den beiden Populationen in den zwei Kanälen verschieden. In dem einen Kanal waren etwa 10% der Tiere zwischen 8-10 km gewandert. In dem anderen Kanal wanderten die Tiere weniger weit, und die Wohnbereiche (*home ranges*) schienen kleiner. Zwischen beiden 2 km entfernten Markierungsstellen in diesem Kanal gab es trotz offener Verbindung offenbar keinen Austausch. Ortsveränderungen über 10 km waren selten. Die Autoren mutmaßten, dass eine geringe Beutedichte zu vermehrtem Umherschwimmen führen könnte und Zander eventuell ihrer Beute folgen.

Weitere Arbeiten über den Zander innerhalb eines Gewässers kamen von folgenden Autoren.

- Eine umfassende Fang-Wiederfangstudie haben Nyberg et al. (1996) im Hjälmaren an 2299 untermaßigen Zandern (Totallänge 20 - 40 cm) durchgeführt. Die Zander wurden im Sommer 1990 markiert und die folgenden Jahre über in der kommerziellen Fischerei wiedergefangen. Die Autoren unterteilten den See in sieben Zonen, von denen jede einen Zandermarkierungsplatz enthielt. Im Sommer des Markierungsjahres und in allen folgenden Sommern wurden die Zander überwiegend in dem Abschnitt wiedergefangen, in dem sie auch markiert wurden. Im Sommer wiedergefangene Zander unter 30 cm hatten sich durchschnittlich 2 km vom Aussetzungsort wegbewegt und Zander zwischen 35 - 39 cm Körperlänge durchschnittlich 4-5 km (statistisch signifikanter Unterschied). Die Autoren interpretierten dies so: größere Zander haben im Durchschnitt größere Home ranges als kleinere. Einige Mehrfachwiederfänge belegen, dass Zander nach einer längeren sesshaften Phase in einem Seegebiet durchaus in einen anderes abwandern können.

- Jepsen et al. (1999) führten in einem dänischen Stausee (max. Länge 2 km) eine einjährige, telemetrische Untersuchung an adulten Zandern durch. Es konnte kein Home-range Verhalten festgestellt werden. Alle Zander nutzten den gesamten Stausee. Ganz selten (außer Männchen in der Laichzeit) wurden die Zander bei zwei aufeinanderfolgenden Ortungen am selben Platz wiedergefunden. Keiner der 20 Zander verließ den Stausee. Die Wanderrate war positiv mit der Körpergröße bei Männchen und Weibchen korreliert.

Verfrachtete Zander

Ohne Bezug zu Gerking's Home-range Theorie wurden im IJsselmeer 133 Zander aus dem Nordteil des Sees in den Südteil verfrachtet. Von den 30 Wiederfängen stammten 69% aus dem Nordteil des Sees. Die Zander zeigten damit eine klare Tendenz zum Homing (Willemsen 1977). Ferner wurden sowohl im Nordteil als auch im Südteil insgesamt 1923 Zander markiert und 23 bzw. 26% wiedergefangen. Es scheint, als ob die Zander in einem Gebiet für Jahre verbleiben können, denn innerhalb des ersten Jahres kamen 81% der Wiederfänge aus dem jeweiligen Heimatseeteil. Und auch in den folgenden Jahren sank dieser Anteil lediglich auf 77% (Willemsen 1977). Nur 1,5% aller wiedergefangenen Zander hatten das IJsselmeer verlassen. Weitere Angaben über Jahreszeit und Entfernung zwischen Markierungs- und Wiederfangort wurden leider nicht gemacht. Die Tiere waren vermutlich adult, und die Fänge stammten aus der kommerziellen sowie der Angelfischerei.

4.11.7 Unklare Ortswechsel unverfrachteter Zander

Veröffentlichungen, deren Datenpräsentation, -auswertung oder Diskussion nicht ausreichten, um sie in einen der vorhergehenden Abschnitte einzureihen, werden hier kurz zusammengefasst.

In Flüssen

- Pelz (1985) fand bei seinen Untersuchungen an Fischpässen in der Mosel keine Zander, allerdings gingen seine Untersuchungen nur von Februar bis Ende September. Geringe Wanderdistanz, unzureichendes Design der Anlagen für Zander oder die Tatsache, dass die meisten Studien im Frühjahr und Sommer durchgeführt wurden, können für diesen Befund (unterrepräsentierte Zander in Fischpässen) verantwortlich sein.
- Travade et al. (1998) zeigten, dass Zanderwanderungen im Fluss Dordogne stromaufwärts durch Fischpässe im September und Oktober am höchsten sind.

Zwischen Seen

- Eine Markierungsstudie wurde in den Flusseen Riewendsee, Lünowsee (heute Beetzsee) und Butzowsee (heute Beetzsee) durchgeführt und sollte den Erfolg des Zanderbesatzes mit 1+ Zandern klären (Anwand & Speichert 1967). Von 1059 markierten Setzlingen (Z_1) wurde nur einer wiedergefangen. Zum Vergleich wurden 192 Jungzander (Z_1 - Z_3) aus dem Riewendsee und 289 aus dem Lünowsee im Oktober markiert. Wiederfänge der Jungzander aus dem Riewendsee kamen aus dem Riewendsee (47 bzw. 75%), dem Lünowsee (13, bzw. 20%) und dem Butzowsee (3, bzw. 5%). Die Wiederfangorte der in den Lünowsee gesetzten Jungzander waren: Lünowsee 59 (82%), Riewendsee 10 (14%) und Butzowsee 3 (4%). Nach der absoluten und prozentualen Zahl der Wiederfänge kann außerdem gefolgert werden, dass eine höhere Anzahl Zander aus dem Riewendsee in den Lünowsee abwanderte - d.h., in diesem Falle in Richtung des abfließenden Wassers - als umgekehrt von dem Lünowsee in den Riewendsee. Die Autoren beurteilen den Zander in diesen Gewässern als „standortfest“. Der Methodenteil in dieser Veröffentlichung lässt vermuten, dass die Zander vermischt wurden, bevor sie nach der Markierung wieder in die Seen eingesetzt wurden. Die weiteste Distanz zwischen Markierungsort und Wiederfangort legten die Zander zurück, die vom Riewendsee in den Butzowsee wanderten, ungefähr 10-12 km. Der Butzowsee besitzt eine Verbindung zur Havel, in der aber offenbar keine markierten Tiere gefangen wurden.

4.11.8 Aktivitätsmuster / Tägliche Wanderungen:

Trotz der besonderen Anpassungen des Sehvermögens an geringe Beleuchtung sind Zander nicht ausschließlich dämmerungs- und nachtaktiv. Zander waren zwischen 18.00-06.00 Uhr etwas, aber nicht signifikant aktiver als zwischen 06.00 und 18.00 Uhr (Jepsen et al. 1999). Jepsen et al. 1999 vermuteten, dass die Aktivitätsphasen eventuell nicht so sehr von der Beleuchtung abhängen, sondern von der Beuteaktivität. Zander bevorzugen trübe Gewässer, können sich aber auch in klarem flachen Wasser aufhalten, wenn dort Beute vorhanden ist (Jepsen et al. 1999). Das Aktivitätsniveau der Zander war mit dem saisonalen Temperaturverlauf korreliert, und die höchste Aktivität von telemetrisch beobachteten Zandern war im Sommer (Jepsen et al. 1999).

4.11.9 Juvenile

Auffällig war die vergleichsweise große Anzahl an Veröffentlichungen, die eine Abwanderung von 0+ Zandern aus dem Laichgebiet 3-4 Monate nach dem Schlupf, also im Herbst, belegten. Die 0+ Zander verbringen die erste Zeit in der Nähe ihrer Laichplätze und machen im Herbst eine Phase der gesteigerten Wanderaktivität durch, bei der zumindest ein Teil der Zander das Laichgebiet verlässt. Für diese Abwanderung werden ein insgesamt zu geringes Nahrungsangebot, das Verfolgen der Wanderungen der Beute oder ein ontogenetisch bedingter Habitatwechsel mit unklarem Auslöser verantwortlich gemacht.

- Mikheev und Pavlov (1993) verfolgten die Abwanderung von Zandern aus einem bulgarischen Stausee. Im Stausee verließen die juvenilen Zander Ende Mai das offene Wasser und zogen in dichten Schwärmen am Ufer entlang, tauchten in tieferen Wasserschichten auf und waren ab Mitte Juni in Massen im Ablauf unterhalb des Damms zu finden, wo im Mai nur wenige Zanderlarven gefangen worden waren. Mitte Juli wurde die höchste Abwanderung von bis zu 5800 Fische pro 1000m³ gemessen. Das Tagesmaximum lag zwischen Sonnenuntergang und Beginn der Nacht. Als Ursache für die Massenabwanderung sehen die Autoren eine Kombination aus Hunger und ontogenetischer Disposition. Die Nahrungsuntersuchungen legten nahe, dass eine ausreichend große Nahrung, die den Übergang von planktischer zu Fischnahrung ermöglicht, im Juni fehlte. Die Autoren schlagen vor, dass die verstärkte Bewegungsaktivität der Zander durch diesen Nahrungsmangel ausgelöst wurde. Hungernde Zander wandern an Grenzstrukturen entlang (Uferlinie, Boden) und reagieren positiv auf jede Wasserbewegung. Dieses Verhalten kann als Suche nach einem Fluchtweg aus ungünstigen Bedingungen, verursacht durch verschlechterte Ernährungsbedingungen, gesehen werden.
- Auch Struck (1943 aus Schiemenz & Köthke 1956) brachte eine beobachtete Massenabwanderung von 0+ Zandern mit Nahrungsmangel in Verbindung. Durch Einbringen von künstlichen Laichsubstraten in einen Strandsee auf Usedom, der eine Verbindung zur Ostsee besaß, wurde das Zanderbrutauflkommen experimentell erhöht. Der Verbindungskanal war mit engmaschigen Reusen abgesperrt. Im August wurden massenhaft abwandernde Jungzander in den Reusen gefangen. Struck vermutete Hunger als Abwanderungsgrund, weil die Tiere in einer „schlechten Verfassung“ waren.

Die Beobachtungen der folgenden Autoren lassen auch den Schluss zu, dass es sich bei der Abwanderung von 0+ Zandern um einen regulären, ontogenetischen Habitatwechsel handeln könnte, ohne dass ungünstige Bedingungen vorliegen.

- Aus dem großen, estnischen See Wirzjerv wanderten alljährlich 0+ Zander in riesigen Mengen in den abführenden Fluss ab (Mühlen & Schneider 1929). Sie wurden damals von Ende Juli bis Anfang Oktober im Ausflussbereich systematisch mit speziellen Fanggeräten in der Strommitte gefangen. Mühlen et al. schreiben, dass das Abwandern der Tiere keineswegs ständig und gleichmäßig stattfand, sondern von der gerade herrschenden Windrichtung beeinflusst wurde. Besonders bei West- und Südwestwind, durch den das Seewasser in den Fluss getrieben wurde, wurden viele kleine Zander in großen Mengen mitgenommen. Mühlen

& Schneider schätzen die Menge der von Juli bis November gefangenen 0+ Zander (> 4 cm Länge) auf 5600 Kilogramm.

- Nach Beobachtungen von Alms (aus Schneider 1922) im schwedischen See Toften hielten sich 0+ Zander zunächst den Sommer über auf den Laichgründen und in den nächst gelegenen Tiefen auf. Im Herbst folgten sie ihrer Beute, Plötzen- und Ukeleibrut, ans Ufer bis in die Schilfregion. Zu dieser Zeit sollen die jungen Zander besonders viel umherziehen und sogar den See verlassen („bis hinauf in den Sundsee“ ziehen). Distanzen werden nicht genannt.
- Aale, die vor den Nebengewässern der Elbe ihre Beute machten, zeigten eine bestimmte saisonale Abfolge in den von ihnen erbeuteten 0+ Fische (Schiemanz & Köthke 1956). Aus der Zusammensetzung der Aalnahrung konnte geschlossen werden, dass 0 + Zander etwa im August die Laichgebiete in den Nebengewässern verlassen. Passive Abdrift war unwahrscheinlich.

4.11.10 Ostsee und Brackwassergebiete

Der Zander in den Boddengewässern und im Oderhaff wurde wegen seiner großen Bedeutung für die Zanderproduktion intensiv fischereibiologisch erforscht (Winkler & Thieme 1978). Die Haffe haben im wesentlichen die Charakteristika guter Zanderseen (Nagiec 1977). Mehrjährige Markierungsexperimente mit dem Ziel der Bestandstrennung und der Erforschung der Wanderwege ergeben heute ein umfangreiches, wenn auch nicht vollständiges Bild des Zanders in der südlichen Ostsee (Schlumpberger 1964; Winkler & Thieme 1978). Anadrome Laichwanderungen sind typisch für die östliche Ostsee, nicht aber für die südliche und westliche Ostsee. Ein gutes Review der Literatur bis 1995 über den Zander in der gesamten Ostsee findet sich bei Lehtonen et al. (1996).

Darßer Boddenkette

Aus den 40 Wiederfängen der eigenen Untersuchung und aus vorangegangenen Markierungsexperimenten von Schlumpberger (1976) zogen Winkler und Thieme (1978) folgende Schlüsse:

Der Zanderbestand des Saaler Boddens verbringt den Winter an tieferen Stellen, was auch durch Beobachtungen in der Winterfischerei auf den Zander unterstützt wird. Gute Fänge aus dem Bereich des Koppelstroms deuten auf Ausbreitung der Zander in die östlichen Boddengewässer hin. Eine fischereilich bedeutsame Abwanderung ist aber unwahrscheinlich. Der im Westteil der Darßer Boddenkette befischte Bestand zeigte Gewässertreue. Hinweise auf Wanderungen in den Ostteil waren vorhanden, schienen aber gering und damit ohne fischereiliche Bedeutung zu sein. Die größeren Zander aus dem Greifswalder Bodden wiesen überwiegend Anisakisbefall auf, eine Nematodenart, die über den Hering in den Zander gelangt. Im Saaler Bodden konnten im Untersuchungszeitraum nur zwei Zander mit Anisakisbefall festgestellt werden, was auf einen geringen Fischaustausch vom Ostteil in den Westteil der Darßer Boddenkette schließen ließ (der Hering dringt nicht bis in den Saaler Bodden vor).

Oderhaff

Wiktor (1961) und Henking (1923) kamen durch Markierungen im Oderhaff zu dem Ergebnis, dass etliche Zander nach dem Laichgeschäft das Haff in die Ostsee verlassen, um im Herbst zurückzukehren und den Winter bis zum nächsten Laichgeschäft im Haff zu verbringen. Ob das aber auch für die Masse der Zander im Oderhaff zutrifft, hält Schlumpberger (1976) für fraglich. Seiner Einschätzung nach müsse jetzt noch „das wirkliche Ausmaß dieser Wanderungen und ihre Auswirkungen auf die fischereiliche Praxis“ geklärt werden.

Wanderungen des Haffzanders in die Oder werden nach der Literatur als bedeutungslos eingeschätzt (Winkler & Thieme 1978). Die Zander des Großen Oderhaffs führen umfangreiche Wanderungen in die Ostsee durch. Zander des Kleinen Oderhaffs verlassen dieses offenbar nicht im Zuge regelmäßiger Wanderungen, dennoch besteht ein (geringer) Austausch mit anderen

Gebieten. Ein im Juli im Kleinen Haff markierter Zander wurde 4 Monate später in der Oder bei Frauendorf (bei Stettin) wiedergefangen (Henking 1923). Anadrome Wanderungen in die Oder treten nicht auf.

- In der Studie von Henking (1923) wurden 376 Zander aus der Ostsee vor Swinemünde, aus dem nördlichen Großen Oderhaff und einige aus dem Kleinen Oderhaff markiert und 78 überwiegend nach wenigen Monaten wiedergefangen. Vor Swinemünde markierte Tiere wurden im Spätherbst im Haff und im Sommer in der Ostsee wiedergefangen. Rückmeldungen von im nördlichen Oderhaff markierten Zandern kamen im Sommer zum Großteil aus der Ostsee vor Swinemünde. Henking (1923) kam zu dem Ergebnis, dass die Zander von Juni bis Juli in die Ostsee abwandern und ab Oktober / November wieder ins Haff zurückkehren. Henking stellte die Theorie auf, dass die Zander der Richtung des Wasseraustauschs zwischen Ostsee und Haff folgen. Diese Wanderungen zwischen Ostsee und Haff scheinen nicht alle Zander zu betreffen. 1914 und 1916 wurden laut Henking (1923) zwischen Februar und März große Zandermengen in der Ostsee gefangen.
- Wiktor (1961, es dürfte sich um einen Zwischenbericht der von Kraczkiewicz (1969) veröffentlichten Zandermarkierungen handeln) schloss aus den Ergebnissen einer polnischen Markierungsstudie im Großen Oderhaff, dass Zander im Haff überwintern und nach dem Laichen in die Pommersche Bucht wandern, wo die größte Zanderansammlung im Herbst zu finden ist. Kraczkiewicz (1969, aus Winkler & Thieme 1978) veröffentlichte eine polnische Markierungsstudie von 1960 bis 1969 mit 2257 markierten Oderhaffzandern. Sie ergab als Grenzen des Haffbestandes die Dziwna- und Peenemündung, den Oderengpass und die Oderbank. Wanderungen in die Ostsee fanden nach der Laichzeit hauptsächlich durch die Swina statt. Die Rückwanderung erfolgt im September durch die Swina, aber große Zander kehren wohl erst vor der Laichzeit ins Haff zurück. Winkler und Thieme (1978) und Wiktor (1961) stuften die Zanderwanderungen anhand von Literaturangaben als Folge von Stintwanderungen ein. Diese verteilen sich im Sommer im Haff oder wandern in die Ostsee wegen eines besseren Angebots an Sauerstoff aus (Winkler & Thieme 1978).
- Winkler und Thieme (1978) markierten 751 Zander von Mai 1976 bis Oktober 1977 im Kleinen Oderhaff. Von den Wiederfängen bis Ende 1977 kamen 63 aus dem Kleinen Oderhaff, keine aus dem Großen Oderhaff, und 5 wurden auf der Grenze zum polnischen Teil des Haff wiedergefangen. Dennoch besteht laut Winkler und Thieme (1978) kein Anlass, Wanderungen in das Große Oderhaff auszuschließen.

Aus der Arbeit von Winkler und Thieme (1978) stammen auch zwei Langdistanzwanderungen, deren biologische Bedeutung nicht erörtert wird. Ein Zander aus dem Oderhaff wurde in der Peene bei Demmin wiedergefangen, ein anderer im Mamrysee in den masurischen Seenplatte in Ostpolen. Ferner eine losgerissene Zandermarke bei Darlowo an der polnischen Ostseeküste, wobei es wahrscheinlich ist, dass der dazugehörige Zander das Odermündungsgebiet tatsächlich aktiv verlassen hatte.

Kraczkiewicz, W. (1969): Beobachtungen betreffs der Wanderungen des Zanders *Lucioperca lucioperca* (L.) im Mündungsgebiet der Oder. *Przegląd Zoologiczny* XIII (2). (Übersetzung)

Frisches Haff

Filuk (1962) schloss aus Markierungsexperimenten, dass die Zander des Frischen Haffs überwiegend im polnischen Teil ihre Laichplätze haben und sich von dort aus in der Nachlaichzeit im Zuge einer Nahrungswanderung über den gesamten polnischen Haffteil ausbreiten. Im Sommer wandern überwiegend die größeren Zander in die Ostsee, wo sie vor der Haffnehrung gefischt werden. Im Herbst werden die Zander wieder im Haff gefischt, und es lässt sich bereits eine hochgradige Geschlechtsreife feststellen. Der Autor ist der Meinung, dass sich die Zander deshalb bereits im Herbst zu Laichgemeinschaften zusammenschließen.

4.11.11 Zusammenfassung Zander

- Laichwanderungen zwischen verschiedenen Seen wurden nur in extrem großen Seen dokumentiert.
- Es wurden Hinweise auf ein hohes Maß an Laichplatztreue gefunden, aber es gibt keine gezielten Studien über die Verbreitung und Bedeutung einer Laichplatzbindung.
- Mehrfach dokumentiert ist die stromabwärts gerichtete Abwanderung von 0+ Zandern aus ihrem Heimatsee im Sommer / Herbst.
- Ausbreitung von Zandern innerhalb eines Gewässersystems sind dokumentiert.
- Der Wechsel zwischen Seen wurde nur bei subadulten Tieren dokumentiert. In einem großen schwedischen See zeigten subadulte Zander einen eingeschränkten Aktionsradius.
- Adulte Zander erwiesen sich innerhalb von Seen als frei umherziehend, aus Fließgewässern wurde aber auch Home-range Verhalten dokumentiert. Es fehlen Studien, in denen überhaupt der Wechsel oder Wanderungen zwischen Seen möglich waren. Ein Zufallsfang von Zandern aus einem anderen See weist auf Austausch hin.
- Es fehlen offenkundig Berichte über fischereilich nutzbare Massenwanderungen von fangbaren Zandern außerhalb der Laichzeit.
- Zander folgen den Wanderungen und Aggregationen ihrer Beute.

5 Fischeaustausch zwischen Gewässern und Fischerei

5.1 Einleitung

Vorläufige Ergebnisse aus der Ertragsabschätzung mit der P-PP-F-Methode hatten deutliche Abweichungen bei Gewässern, die an anderen Gewässer angebunden sind, gezeigt. Auch Knösche und Barthelmes (1998) nennen als mögliche Ursache für die Abweichung des beobachteten Fischertrages im Fahrländer See vom berechneten Fischertrag die mögliche Einwanderung von Fischen aus einer angebundenen Seenkette. Diese Beobachtungen führten zunächst zu der Frage, wie mobil die Arten sind und welche Wanderungen bei fischereilich relevanten, nicht-diadromen Süßwasserfischen vorkommen. Einen Überblick geben die vorangegangenen Kapitel dieser Literaturstudie.

Bei der für diese Literaturstudie durchgeführten, umfassenden Literaturrecherche konnte keine Arbeit gefunden werden, die eine quantitative Abschätzung und Vorhersage fischereilich relevanter, potamodromer Fischwanderungen vornimmt. Modelle, die potamodrome Fischwanderungen aus kausalen Zusammenhängen vorhersagen und abschätzen können, sind derzeit nicht vorhanden. Es bleibt die Frage, wie die Wanderungen der fischereilich relevanten Arten und deren Einfluss auf den Ertrag quantitativ abgeschätzt werden können.

Zu dieser Frage muss noch eine weitere hinzugefügt werden. Es muss auch geklärt werden, in welchem Maße die Wanderungen von der Binnenfischerei genutzt werden können und ob sie wirklich einen geldwerten Vorteil darstellen können. Denkbar ist, dass nicht alle Wanderungen abschöpfbar sind. Schongebiete, Eis oder andere fischereitechnische Probleme können im Wege stehen.

Damit wären mindestens folgende Fragen für die Erstellung eines Modells zu beantworten:

1. Welche Fischarten zeigen welche potamodromen Wanderungen bzw. welches Maß an Mobilität (zufällige Ortswechsel, mobile Komponente, Emigration etc.)?
2. Bei welcher Gewässerkombination sind von welchen Fischarten Wanderungen bzw. Mobilität zu erwarten?
3. Wie sind diese Wanderungen bzw. ist der Anteil mobiler Tiere quantitativ einzuschätzen?
4. Sind diese Wanderungen / die mobilen Tiere fischereilich nutzbar und bedeuten sie einen geldwerten Vorteil (bzw. können sie auch zur „Abwertung“ von Seen führen)?

Die entsprechende Antwort hätte drei Ebenen: Weil sich im Artenteil bereits Unterschiede zwischen den Arten abzeichnen, müsste für jede einzelne Art für alle relevanten Gewässerkonstellationen und etliche Formen der Mobilität eine quantitative Abschätzung getroffen werden, um abschließend einen geldwerten Vorteil zu berechnen.

Dieses Vorgehen scheitert an folgenden Punkten:

- In der Literatur konnte kein Versuch aus Binnengewässern gefunden werden, in dem vereinfachende und in der fischereilichen Praxis leicht zu handhabende Beziehungen zwischen Fischwanderungen und abiotischen Seenparametern hergestellt wurden.
- Nur für sehr wenige Seen- und Gewässertypen und für einen geringen Teil möglicher Kombinationen konnten beispielhafte Studien gefunden werden. Meist wurde zudem nur an einer Art gearbeitet, so dass keine direkten Vergleiche möglich sind.
- Das Wanderverhalten und der Grad an Mobilität (zufällige Ortswechsel, mobile Komponente, Emigration etc.) sind bei allen ausgewerteten Arten nicht umfassend untersucht. Hinzu kommt, dass alle Arten sehr anpassungsfähig sind und regional deutlich verschiedene Strategien verfolgen können. Es fehlen Arbeiten, die den Anteil der wandernden Tiere am Gesamtbestand ermitteln. Das Fehlen von Wanderungen wird im Gegensatz zu Wanderungen wesentlich seltener in der Literatur dokumentiert.

- Arbeiten über die zeitliche Konstanz, d.h. ob und wie sich der Fischaustausch in Gewässersystemen über mehrere Jahre ändert, wurden für den mitteleuropäischen Raum nicht gefunden.
- Wanderungen und Austauschbewegungen, die in den Bereich eingeschränkter oder nicht vorhandener Fischereitätigkeit fallen, sind deutlich unterrepräsentiert. Davon besonders betroffen sind untermaßige Fischgrößen (außer AG 0+) und Fischbewegungen in der kalten Jahreszeit.
- Bisher veröffentlichte Ergebnisse und Daten sind nicht für die Abschätzung des Fischaustauschs oder von Fischwanderungen erstellt worden. Viele Markierungsexperimente hatten nicht einmal die Untersuchung von Ortswechselln zum Ziel, sondern wurden zur Bestandsabschätzung und Gewinnung von Wachstumsdaten durchgeführt.

Dennoch werden im Folgenden einige Thesen formuliert, die zu den eingangs gestellten Fragen beitragen können und die mit der vorhandenen Literatur beantwortet werden sollen.

5.2 Ziele der Literaturlauswertung und methodische Probleme

Das eigentliche Ziel, Fischaustausch und Fischwanderungen in Gewässerverbundsystemen zu beschreiben und seinen geldwerten Vorteil abzuschätzen, ist beim derzeitigen Stand der fischereibiologischen und fischökologischen Forschung im Rahmen einer Literaturstudie sicher nicht zu erreichen. Es soll versucht werden, einige wesentliche Punkte herauszuarbeiten. Die Literatur wurde dabei in zwei Bereiche unterteilt: zum einen in Arbeiten, die sich mit der Mobilität bzw. Ortsgebundenheit und Verteilung von Fischarten in mitteleuropäischen Gewässern beschäftigt haben, zum anderen in Arbeiten, die verschiedene Wandlungstypen innerhalb von Gewässerverbundsystemen nachgewiesen haben. Auf dieser Basis wurden folgende Fragestellungen formuliert:

1. Einige Arbeiten haben die Zuwanderung von Fischen gezeigt:
 - a) Unter welchen Umständen fand eine Einwanderung statt?
2. Mehrere Arbeiten haben sich mit Mobilität und Ortsgebundenheit auseinandergesetzt:
 - a) Wie hoch ist der beobachtete Anteil an Fischen, die den vom Beobachter festgelegten Gewässerbereich (Abschnitt, ganzer See etc.) nicht verlassen haben?
 - b) Wie (wandernd, mobil, Ausbreitungsphase etc.) können jene Fische gesehen werden, die einen Gewässerbereich verlassen?
3. Einige Arbeiten konnten ihren Beobachtungen konkrete Wandlungstypen zuordnen bzw. saisonale Wandlungsbewegungen feststellen:
 - a) Welche Wandlungstypen werden beschrieben und welche Faktoren haben in den Studien dazu geführt, dass Fische einen See oder einen großen Gewässerbereich verlassen haben? Aus welchen Jahreszeiten gibt es Berichte über wichtige Massenwanderungen?
4. Eignen sich Seefläche, Seetiefe und Trophiegrad als Schätzparameter für möglichen Fischaustausch?
5. Gibt es beobachtete und mögliche fischereiliche Vorteile?

Kritische Betrachtung der in der ausgewerteten Literatur verwendeten Methoden

Vor der Zusammenstellung der ausgewerteten Studien und der Beantwortung der Fragen werden die methodischen Unterschiede zwischen den einzelnen ausgewerteten Veröffentlichungen diskutiert. Damit soll der Eindruck vermieden werden, dass die Studien an ähnlichen Fragestellungen mit vergleichbaren Methoden gearbeitet hätten.

Fang-Wiederfangstudien:

- Die Größen- und Alterszusammensetzung der markierten Tiere war unterschiedlich. Nur in wenigen Fällen wurden mögliche Auswirkungen auf das Ergebnis der Veröffentlichung diskutiert.
- Die Beurteilung nach ortstreu, mobil oder stationär fällt teilweise subjektiv aus. In manchen Arbeiten werden Fische, die sich in kleinen Seen von z.B. weniger als 2 km Länge frei verteilen, als vollständig mobil bezeichnet, andere Autoren stufen Fische, die sich in großen Seen auf ein Gebiet mit einem Radius von 1 km beschränken, als stationär ein.
- Der Bereich, in dem nach markierten Fischen gefahndet wurde, reicht von einem 2 Kilometer langen Flussabschnitt bis hin zu einem ganzen Gewässersystem.
- Bei vielen Markierungsstudien ist unklar, in welchem Umkreis Fischer und Angler informiert wurden und ob die Marken ausreichend beschriftet waren. Bei Flossenschnitten dürften Rückmeldungen im weiteren Umkreis des Gewässers unwahrscheinlich sein. Bei geringen Wiederfangraten ist es möglich, wie bereits im Abschnitt „Kritik am Home-range Konzept“ dargestellt, dass Fische das Untersuchungsgebiet unbemerkt verlassen und durch unmarkierte, zugewanderte ersetzt werden können.
- Der Zeitraum zwischen Markierung und Wiederfang reicht von wenigen Wochen bis hin zu Jahren. In der Regel wurde ein Großteil der Wiederfänge in den ersten Monaten bis zu einem Jahr nach der Markierung gemacht, und die restlichen verteilten sich über mehrere Jahre. Nur wenige Arbeiten haben getestet, ob ein Zusammenhang zwischen Zeitraum und Entfernung vom Markierungsplatz bestand. In einigen z.T. langjährigen Studien an Plötze, Barsch und Zander wurde zwar kein Zusammenhang zwischen Zeit und Wiederfangentfernung gefunden (Stott 1967; Fickling & Lee 1985; Bruylants et al. 1986), aber eine solche Überprüfung wäre in allen Studien notwendig gewesen.
- Manche Arbeiten versuchten, die markierten Fische systematisch wiederzufangen, z.B. die Studien zum Home-range, andere werteten Zufallsfänge aus der kommerziellen Fischerei aus. Damit kann die Verteilung der Wiederfänge unter Umständen auch mehr über die Verteilung der kommerziellen und Angelfischerei aussagen als über die Verteilung der Wiederfänge.
- Die wenigsten Studien werteten ihre Ergebnisse so aus bzw. waren so angelegt, dass Änderungen in der Fischverteilung durch saisonale Wanderungen erfasst werden konnten. Lücken durch Schonzeiten und Zeiten, in denen sich die Fischerei nicht lohnt, z.B. Winter, können auftreten. Es werden in erster Linie Aussagen über den Aufenthaltsort von Fischen zwischen der Laichzeit und den Wintermonaten innerhalb und zwischen einzelnen Jahren gemacht. Ein anderer Schwerpunkt ist die Verteilung von Fischen, die auf ihrem Laichplatz markiert wurden.
- Die Daten der Markierungsstudien in den Veröffentlichungen werden in verschiedene Angaben umgewandelt: durchschnittliche Distanz über alle oder saisonal sortierte Wiederfänge, Zusammenfassung der Wiederfänge als Prozent innerhalb einer bestimmten oder berechneten Distanz vom Aussetzungsort, Berücksichtigung des Alters oder der Körpergröße usw. Diese Diversität an Darstellungsmöglichkeiten macht Vergleiche zwischen den Studien nicht gerade einfach.
- Die verwendeten Methoden in den ausgewerteten Studien waren von den Autoren nicht darauf angelegt, eine quantitative Abschätzung der wandernden Fischmengen zu geben oder den Anteil der wandernden Fische am Gesamtbestand abzuschätzen. Die mobile Komponente sagt im Endeffekt wenig über Laich-, Fress- oder Winterwanderungen aus.

Telemetry-Studien:

- Flache Gewässer mit geringer durchschnittlicher und maximaler Tiefe sind wegen der besseren Eignung für Telemetry überrepräsentiert.
- Die meisten Gewässer waren relativ abgeschlossen und wurden von den Tieren in fast allen Studien nicht verlassen. Studien in offenen Seenverbundsystemen konnten nicht gefunden werden.

- Der Zeitraum ist in fast allen Studien auf die wärmeren, eisfreien Monate beschränkt.
- Die ausgewählten Fischgrößen lagen wegen des Transmittergewichts immer im oberen Bereich.

Befischung verbindender Gewässer:

Über die Befischung von Kanälen, Fließgewässern etc. zwischen verschiedenen Gewässern sind in der europäischen Literatur nur wenige Beispiele bekannt. Exemplarische Arbeiten und auf deutsche Verhältnisse übertragbare Arbeiten für Fischwanderungen zwischen Seen an nordamerikanischen Nicht-Salmoniden wurden außer der Arbeit am Redside Shiner von Lindsey und Northcote (1963) keine gefunden.

- Zwischen Fluss und Aue oder anderen Seitengewässern gibt es eine Vielzahl guter Veröffentlichungen, in denen die Fische direkt mit Trapnetzen, Reusen etc. auf dem Weg ins oder aus dem Seitengewässer hinaus befischt wurden.
- Es wurden nur zwei Veröffentlichungen über die direkte Befischung verbindender Gewässer zwischen benachbarten Seen gefunden. Beide Arbeiten stammen aus den 50er Jahren, decken nur ein Jahr ab, präsentieren ihre Ergebnisse sehr knapp und arbeiten nicht mit Hypothesen.

5.3 Zusammenstellung der Studien

Nachdem keine Veröffentlichung mit vergleichbaren Fragestellungen gefunden werden konnte, bleibt der Versuch einer eher „intuitiven“ Zusammenstellung der vorhandenen Literatur über die Mobilität der fischereilich relevanten Fischarten im allgemeinen und den Fischeaustausch zwischen Seen sowie zwischen Seen und Fließgewässern im besonderen. Damit soll aber kein (unzulässiger) Versuch unternommen werden, Einzelbeispiele zu verallgemeinern. Die folgende Zusammenstellung kann nur als Basis und Anregung für Hypothesen und Studien verstanden werden. Die Literaturangaben wurden danach zusammengestellt, ob sie den Verbleib von besenderten oder markierten Fischen untersucht haben oder ob sie saisonale Wanderungen oder andere Fischbewegungen innerhalb und zwischen Gewässern untersucht haben.

Beispiele

Die folgenden Beispiele geben einen Einblick, wie komplex der Wechsel von Fischen zwischen verschiedenen Teilen eines Gewässersystems sein kann. Das erste Beispiel steht für einen kleinskaligen Austausch über weniger als 1 km, das zweite für ein großes Binnengewässersystem, das von Wanderungen verschiedener europäischer Süßwasserfischarten geprägt ist.

1. Eine umfassende Studie über die Beziehungen zwischen zwei Seen haben Northcote & Lindsey (1963) veröffentlicht. Der Redside Shiner, *Richardsonius balteatus* (Richardson), ist eine kleine, im Westen von Kanada häufige Cyprinidenart. Über sechs Jahre wurden Redside Shiner im 0,2 km² großen Sixteenmile Lake, einem See mit einem durchfließenden Bach und einem stromaufwärts gelegenen, kleineren See, mit Zweiwege-Fallen und Fischmarkierungen untersucht. Die Fallen wurden während der Laichzeit im späten Frühjahr in die Zu- und Abflüsse des Sees gestellt. Wesentlich mehr Adulte wanderten in die Zuflüsse zum Laichen als in den Abfluss. Reproduktives Homing war wahrscheinlich der Mechanismus, der den Anteil an im Seezufluss, -abfluss und im See selbst laichenden Tieren regelte. Die Population im Sixteenmile Lake wurde auf etwa 13 000 Adulte geschätzt, davon wurden 1956 2200 Individuen und 1957 5000 in den Fallen gefangen. Die Wanderungen in die Bäche variieren damit stark von Jahr zu Jahr, sind aber insgesamt gering im Vergleich zum Adultbestand. Einige Shiner wanderten mehrmals im Jahr in den Bach ein und wieder aus. Im stromauf gelegenen See konnten bei Kiemennetzfängen keine markierten Tiere festgestellt werden, dennoch ist es wahrscheinlich, dass es Emigration und Immigration zwischen den beiden Seen

- gibt. 1957 wurde ein Nettoverlust an Adulten an das stromauf gelegene Wassergebiet von über 2000 Tieren geschätzt, die wahrscheinlich im Bach oder im anderen See verblieben sind.
2. Eine besonders ausgeprägte Bedeutung hatten die Fischwanderungen innerhalb des Gewässersystems Wirzjerv, Ema und Peipus im heutigen Estland. Das Beispiel zeigt, zu welchem komplexen und weitläufigen Wandlungsmustern die vermeintlichen Standfische fähig sind. Das Wasser des Wirzjerv (270 km²) fließt über den ca. 100 km langen Fluss Ema in den riesigen Peipussee (2611 km²) ab. Mühlen und Schneider charakterisierten 1929 die Ema, damals Embach, in Bezug auf Fischwanderungen als „*Verbindungsstraße zwischen dem Wirzjerv- und dem Peipussee*“. Die Ema spielt eine wichtige Rolle im Lebenszyklus vieler Fischarten des Peipussees. Peipusmaräne, Hecht, Blei, Ukelei und andere steigen zum Laichen in die Ema auf, um auf Überschwemmungsflächen am Fluss oder in angebundenen Seen zu laichen. Bleie und Hechte kommen zum Überwintern, Bleie auch im Sommer zum Fressen aus dem Peipus in die Ema. Ab Johanni wanderten jährlich Bleie aus dem Peipus in die Ema, fraßen dort und überwinterten in der Ema oder wanderten weiter stromauf in den Wirzjerv zum Überwintern. Im Herbst und Frühjahr stiegen die Bleie aus dem Wirzjerv in Schwärmen in die Flüsse auf. Die Auswanderung vorjähriger Barsche im März und April aus dem Wirzjerv in die Ema wurde im großen Stil kommerziell genutzt. Schneider (1922) konnte nicht angeben, was Ziel oder Zweck dieser Abwanderung war, schloss aber Nahrungsmangel als Ursache aus. Ebenso verließen 0+ Zander alljährlich im Herbst den Wirzjerv stromab in die Ema und wurden an der Einmündung intensiv kommerziell befischt (Mühlen und Schneider 1929). Mühlen vermutete, dass die Zander bis in den Peipus wandern. Juvenile anderer Fischarten wanderten aller Wahrscheinlichkeit nicht aus, zumindest fand keine Fischerei auf sie statt. Mühlen erkannte die Bedeutung der Gewässervernetzung im Hinblick auf Immigration und Emigration. „Ich kenne bei uns Seen, deren Brachsenbestände sich der Hauptsache nach durch die im Frühjahr und Herbst zuwandernden Brachsenwärme rekrutierten.“ und an anderer Stelle „Der Wirzjerv, [...], wird, [...], vielfach auch von zugewanderten Fischen bevölkert.“

Es scheint, als ob bei nahezu allen fischereilich genutzten Fischarten damals ausgedehnte Wanderungen eine wichtige Rolle in ihrem Lebenszyklus spielten oder regelmäßig zur Ausbreitung genutzt wurden. Möglicherweise handelt es sich auch um eine einzigartige Anpassung an die riesigen Binnengewässer, denn auch in der Ostsee bzw. den Küstengewässern unternehmen viele Süßwasserarten wesentlich weitere Wanderungen. Blei, Hecht, Zander und Plötze werden neben einigen anderen Fischarten als „die wanderlustigsten Fische“ bezeichnet.

5.4 Zuwanderung

Gewässer, in denen zufällig oder experimentell der Fischbestand drastisch reduziert wurde, können Zuwanderung erhalten. Bei den Arten Plötze, Blei, Hecht und Zander wurde dies soweit bekannt bisher nicht systematisch untersucht, aber die Arbeiten von Mann (1980), Van der Vlugt et al. 1992, Bauch 1951, weisen darauf hin, dass angebundene Seen oder Fließgewässerabschnitte nach anthropogen bedingter Bestandsreduktion durch Zuwanderung bzw. ausgewichene Restbestände wiederbesiedelt werden. Die Beobachtungen am Zander als Neozoe in dänischen Gewässern (Dahl 1981) zeigen, dass Verbindungsgewässer zur Ausbreitung genutzt werden. Aus Fließgewässern können rheophile Arten in die Seen gelangen. Umgekehrt kann auch die Fischpopulation eines Sees Auswirkungen auf die benachbarten Fließgewässer haben, indem Seen die Artengemeinschaft der angrenzenden Fließgewässer verändern. Degerman und Sers (1994) untersuchten den Einfluss von Seen auf die Fischfauna der Fließgewässer in Schweden. Die Seen funktionierten als Reservoir, die die benachbarten Fließgewässerabschnitte bis in 5 km Entfernung vom See mit Räubern und starken Konkurrenten „versorgten“. Sowohl stromauf- als auch stromab von Seen war das Vorkommen von Hecht, Barsch, Plötze und Quappe signifikant erhöht, während das der typischen Fließgewässerarten Bachforelle, Äsche, Elritze und Groppe niedriger war. Degerman und Sers (1994) verweisen in ihrer Einleitung auf

eine auf schwedisch erschienene Arbeit (Degerman et al. 1990), in der sich Plötzen, nachdem ein übersäuerter See gekalkt wurde, mit zunehmender Populationsgröße im Sommer langsam in die Bäche ausbreiteten.

Damit besteht prinzipiell die Möglichkeit zu einer fischereilich vorteilhaften Zuwanderung. Studien, die eine dauerhafte oder vorhersagbare Zuwanderung mit fischereilichem Nutzen belegen, fehlen. Die Herkunft der einwandernden Fische ist spekulativ. Denkbare Möglichkeiten sind:

- Als evolutionär stabile Strategie gibt es in einer Tierpopulation immer einen bestimmten Anteil an Individuen, die aus der Population auswandern, d.h. sich ausbreiten.
- Nach dem Home-range Konzept kann die mobile Komponente als „Entdeckerelement“ gesehen werden, die dann in weniger besiedelten Gewässerbereichen Home ranges ausbildet.
- Möglicherweise handelt es sich bei den eingewanderten Fischen auch um Tiere, die eine Wanderung abgebrochen haben.
- Denkbar ist auch eine Anlockung der Fische.
- Unter Stressbedingungen abgewanderte Fische können zurückkehren.

Außer bei sporadischen Ereignissen können verbindende Gewässer zwischen verschiedenen Fischpopulationen auch zur Ausbildung dauerhafter Beziehungen wie source-sink und Metapopulationen führen. Die Existenz dieser Beziehungen wurde teilweise exemplarisch gezeigt oder diskutiert, aber nicht an in Deutschland fischereilich relevanten Arten. Ob diese Erkenntnisse aus der fischökologischen Grundlagenforschung langfristig Bedeutung für die fischereiliche Praxis erlangen, muss sich zeigen.

Arbeiten in amerikanischen Fließgewässersystemen zeigen, wie der Isolationsgrad eines Sees, d.h. seine Erreichbarkeit, Auswirkungen auf die Artenzusammensetzung hat (Jackson et al. 2000; Olden et al. 2001) und wie der Isolationsgrad von kleinen Fließgewässerabschnitten nach experimenteller Fischeliminierung eine entscheidende Rolle bei der Wiederbesiedlungszeit hat.

Degerman, E., Sjölander, E., Johlander, A., Sjöstrand, P., Höglind, K., Thorsson, L. & Carlstrand, H. (1990): Kalkning för att motverka försurningpåverkan på fisk i rinnande vatten. (English summary: Liming of acidified running waters to improve conditions for fish). Information from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm (4): 27-214.

5.5 Allgemeine Mobilität und Ortstreue

Eine ganze Reihe von Studien untersuchte im Zusammenhang mit dem Home-range Konzept, aber auch unabhängig davon, den Anteil wiedergefangener Fische innerhalb und außerhalb eines festgelegten oder berechneten Gewässerbereichs, bzw. in telemetrischen Arbeiten wurde meist untersucht, ob die Fische ihre Aktivitäten auf einen bestimmten Gewässerbereich beschränken. Die Arbeiten liefern Hinweise, welcher Anteil der untersuchten Fischgruppe nach einer gewissen Zeit im selben oder einem anderen Gewässerbereich anzutreffen ist. Welche Faktoren letztendlich dazu beigetragen haben, dass einige Fische nicht in einem festgelegten Gewässerbereich verblieben, wurde in den Arbeiten nur selten diskutiert. Deshalb wurden die auswertbaren Studien zu den fischereilich relevanten Arten unter dem groben Sammelpunkt „Allgemeine Mobilität“ zusammengefasst.

Nicht berücksichtigt wurden Arbeiten, in denen die Fische auf den Laichplätzen markiert wurden. Weggelassen wurden rheophile Arten wie Barbe, Döbel und Hasel, für die es eine ganze Reihe von Studien gibt. Ältere Arbeiten wurden berücksichtigt, wenn die Daten ausreichend dokumentiert waren. Wegen der fraglichen Vergleichbarkeit und Übertragbarkeit wurden Markierungsexperimente aus den Küstengewässern der Ostsee und innerhalb großer Flüsse (Rhein, Mosel, Oder, Memel) nicht mit einbezogen.

Tab. 6: Zusammenstellung von Arbeiten, in denen mit markierten oder telemetrierten (T) Fischen untersucht wurde, ob die Tiere einen bestimmten Bereich des Gewässers verlassen. Es wurden nur Studien außerhalb der Laichzeit berücksichtigt. Als *Gewässer* wird das Gebiet bezeichnet, in dem nach markierten oder telemetrierten Fischen gesucht wurde. *Typ*: See (S) oder kleineres Fließgewässer (F). *Anzahl* gibt die Anzahl telemetriertes oder wiedergefangener Fische wieder. *WR*: Wiederfangrate in Prozent. *Bereich* in der Veröffentlichung festgelegter Gewässerteil. *Anteil im Bereich*: Anteil der wiedergefangenen Fische aus dem angegebenen Gewässerbereich. *Maximale Distanz*: gemessene, maximale Entfernung vom Aussetzungsort (Luftlinie). *Zeitraum*: Transmitterlebensdauer oder Zeitraum, in dem ca. 50% der Tiere wiedergefangen wurden, *Dauer*: Gesamtdauer der Studie (**J**: Jahre, **M**: Monate, **Wo**: Wochen; **Ta**: Tage), *Fänger*: Wiederfänge der Fische durch gezielte, wissenschaftliche Befischung (**Wiss**), kommerzielle Fischerei (**KF**) oder Angler (**A**). *Jahreszeit* in der die Fische wiedergefangen, bzw. beobachtet wurden (**Fr**ühling, **So**mmar, **He**rbst, **Wi**nter). Angaben in Klammern wurden aus Angaben in der Veröffentlichung abgeschätzt.

Art	Abgesuchtes Gewässer	Typ	Anzahl	WR [%]	Bereich	Anteil im Bereich [%]	Distanz [km]	Zeitraum	Dauer	Fänger	Jahreszeit	Literatur
Blei												
adulte	60 km	F	110	4	0-2000 m	68	59	0-25 M	4 J	Wiss, A	F > S,H,W	Whelan 1983
adulte	63 km ²	S	6 T		Home range	0	(12,5)	8-20 Ta	6 M	Wiss	F,S,H	Schulz & Berg 1987
	21 km ² See + Seensystem	S	452 ¹⁾	10	gesamter See	78	60	0-3 M ²⁾	3 M	Wiss	W,F	Goldspink 1978
								2-7 M ³⁾	4 J	KF,A	S > F, H, W	
> juvenile	Seenplatte	S	8	3	498 ha See	25	(5)	k. A.	2 J	KF	k. A.	Kozikowska 1966
			1	3	327 ha See	0	(8)					
Ukelei												
> 10 cm	4,2 km	F	69	45	Home range 225 m	57	3	0-7 Wo	7 Wo	Wiss	S	Williams 1965
Plötze												
	1,95 km	F	374	11	Home range 200 m	80	k. A.	k. A.	k. A.	Wiss	S	Stott 1961
> 10 cm	1,95 km	F	340	15	Home range 30 m (?)	70	(1,5)	k. A.	9 Wo	Wiss	S	Stott 1967
			185	10	Home range 40 m (?)	61	(1,5)	k. A.	2 M	Wiss	F	
> 10 cm	4,2 km	F	754	13	Home range 75 m	83	3.	0-7 Wo	7 Wo	Wiss	S	Williams 1965
> 200 g	32 km +Auen	F	39 T		Home range ⁴⁾	0	(10)	8-14 Ta	6 M	Wiss	F,H	Baade & Fredrich 1998
> 8 cm	1,2 ha Aue	F	11	7	Auenteich ⁵⁾	73	(0,2)	> 2 M	8 M	Wiss	H > F, S	Hohausová (2000) Goldspink
?	Seenplatte	S	108	16	498 ha See	30	(20)	k. A.	2 J	KF	k. A.	Kozikowska 1966
			11	2	327 ha See	18	(20)					
adulte	Seenplatte	S	24	1,5	11 000 ha See	88	(20)	k. A.	2 J	KF	k. A.	Wilkonska 1967
Schlei												
?	Seenplatte		18	15	498 ha See	56	(5)	k. A.	2 J	KF	k. A.	Kozikowska 1966
			2	12	327 ha See	100	(3)					

1: verfrachtete Tiere

2: innerhalb des Aussetzungssees von 21 km²

3: außerhalb des Sees

4: Die Autoren lehnen das Home range Konzept ab, die meisten Tiere hatten einen festen Aktionsradius von max. 4 km Radius.

5: Durchschnittliche monatliche Austauschrate mit dem Fluss war 90%.

Tab. 7: Zusammenstellung von Arbeiten, in denen mit markierten oder telemetrierten (**T**) Fischen untersucht wurde, ob die Tiere einen bestimmten Bereich des Gewässers verlassen. Es wurden nur Studien außerhalb der Laichzeit berücksichtigt. Als *Gewässer* wird das Gebiet bezeichnet, in dem nach markierten oder telemetrierten Fischen gesucht wurde. *Typ*: See (**S**) oder kleineres Fließgewässer (**F**). *Anzahl* gibt die Anzahl telemetriertes oder wiedergefangener Fische wieder. *WR*: Wiederfangrate in Prozent. *Bereich* in der Veröffentlichung festgelegter Gewässerteil. *Anteil im Bereich*: Anteil der wiedergefangenen Fische aus dem angegebenen Gewässerbereich. *Maximale Distanz*: gemessene, maximale Entfernung vom Aussetzungsort (Luftlinie). *Zeitraum*: Transmitterlebensdauer oder Zeitraum, in dem ca. 50% der Tiere wiedergefangen wurden, *Dauer*: Gesamtdauer der Studie (**J**: Jahre, **M**: Monate, **Wo**: Wochen; **Ta**: Tage), *Fänger*: Wiederfänge der Fische durch gezielte, wissenschaftliche Befischung (**Wiss**), kommerzielle Fischerei (**KF**) oder Angler (**A**). *Jahreszeit* in der die Fische wiedergefangen, bzw. beobachtet wurden (**Frühling**, **Sommer**, **Herbst**, **Winter**). Angaben in Klammern wurden aus Angaben in der Veröffentlichung abgeschätzt.

Art	Abgesuchtes Gewässer	Typ	WF	Anteil [%]	Bereich	Anteil im Bereich [%]	Distanz [km]	Zeitraum	Dauer	Fänger	Jahreszeit	Literatur
Barsch												
k. A. (gemischt)	14,8 km ²	S	635	25	Fangplatz (unbekannte Fläche)	86	(16)	(0-12 M)	8 J	KF,A	F, S, H, W	Kipling & LeCren 1984
k. A. (ad.)	14,8 km ²	S	2067	21	1,6 km Umkreis ¹⁾	97	(16)	(0-12 M)	9 J	KF, A	F, S, H, W	Kipling & LeCren 1984
k. A. (gemischt)	1200 km ²	S	1025	25	Seehälfte Nord	(89)	k. A.	k. A.	7 J	KF	k. A.	Willemssen 1977
			334	18	Seehälfte Süd	(85)						
> 10 cm	4,2 km	F	269	k. A.	Home range 75 m	97	3	k. A.	7 Wo	Wiss	S	Williams 1965
k. A.	Seenplatte	S	104	20	498 ha See	71	(10)	k. A.	2 J	KF	k. A.	Kozikowska 1966
			11	2	327 ha See	45	(23)					
> 10 cm	3,75 km	F	67	20	0-250 m heterogen	30	3	k. A.	18 M	Wiss	k. A.	Bruylants et al. 1986
			16	9	0-250 m homogen	0						
Zander												
46-66 cm	37 km	F	20 T		(begrenzter Bereich)	0	37	12 M	1 J	Wiss	F, S, H, W	Koed et al. 2001
55-74 cm	59 ha	S	20 T		Home range	0	(5-6)	12 M	1 J	Wiss	F, S, H, W	Jepsen et al. 1999
20 - 40 cm	450 km ²	S	1731 ²⁾	39	(1 km / 2 km)	(50 / 75)	25	(0-12 M)	6 J	KF	F, S, H	Nyberg 1996
			155 ²⁾		6 km	50	29			KF	W	
> 35 cm	16 km	F	148	35	100 m / bis 1,9 km	40 / 58	36	k. A.	25 M	A, Wiss,	S > H	Fickling & Lee 1985
	17 km	F	20	26	100 m / bis 1,9 km	48 / 63	8		25 M		S, H > F	
k. A.	1200 km ²	S	312	23	Seehälfte Nord	(79)	k. A.	k. A.	7 J	KF	k. A.	Willemssen 1977
			150	27	Seehälfte Süd	(89)						
14 - 43 cm	Seenkette	S	63	33	See 1	75	(12)	0-10 M	1 J	KF	F,H > S,W	Anwand & Speichert 1956
			72	25	See 2	82		0-9 M				

1: das Nordbecken wurde offensichtlich nicht verlassen.

2: Inklusive zurückgesetzter, mehrfach wiedergefangener Tiere

Tab. 8: Zusammenstellung von Arbeiten, in denen mit markierten oder telemetrierten (T) Fischen untersucht wurde, ob die Tiere einen bestimmten Bereich des Gewässers verlassen. Es wurden nur Studien außerhalb der Laichzeit berücksichtigt. Als *Gewässer* wird das Gebiet bezeichnet, in dem nach markierten oder telemetrierten Fischen gesucht wurde. *Typ*: See (S) oder kleineres Fließgewässer (F). *Anzahl* gibt die Anzahl telemetriertes oder wiedergefangener Fische wieder. *WR*: Wiederfangrate in Prozent. *Bereich* in der Veröffentlichung festgelegter Gewässerteil. *Anteil im Bereich*: Anteil der wiedergefangenen Fische aus dem angegebenen Gewässerbereich. *Maximale Distanz*: gemessene, maximale Entfernung vom Aussetzungsort (Luftlinie). *Zeitraum*: Transmitterlebensdauer oder Zeitraum, in dem ca. 50% der Tiere wiedergefangen wurden, *Dauer*: Gesamtdauer der Studie (**J**: Jahre, **M**: Monate, **Wo**: Wochen; **Ta**: Tage), *Fänger*: Wiederfänge der Fische durch gezielte, wissenschaftliche Befischung (**Wiss**), kommerzielle Fischerei (**KF**) oder Angler (**A**). *Jahreszeit* in der die Fische wiedergefangen, bzw. beobachtet wurden (**Fr**ühling, **Som**mer, **Her**bst, **Wi**nter). Angaben in Klammern wurden aus Angaben in der Veröffentlichung abgeschätzt.

Art	Abgesuchtes Gewässer	Typ	Anzahl	WR [%]	Bereich	Anteil im Bereich [%]	Distanz [km]	Zeitraum	Dauer	Fänger	Jahreszeit	Literatur
Hecht												
> AG 2	14,8 km ²	S	(~1500)	64	Nordbecken (~ 1/3 des Sees)	82	(16)	(0-1 J)	10 J	Wiss, KF	F > S,H, (W?)	Kipling & Le Cren 1984
15- 65 cm	4,5 ha	S	92		100 m Abschnitt	80	k. A.	(> 8-? M)	(2 J)	Wiss	H	Grimm & Klinge 1996
24 - 94 cm	4650 ha	S	106	23	0 bis 1 km / 2 km	62 / 80	30	0-100 Ta	7 J	KF	F > S, H, W	Vostradovsky 1969
AG 0 -10	2 km	F	106	17	Home range 250 m	74	k. A.	> 8-12 M	6 J	Wiss	W	Mann 1980
> 50 cm	59 ha	S	19 T		Home range	einige stationäre	(2,5)	9-12 M	1 J	Wiss	F, S, H, W	Jepsen et al. 2001
	22 ha	S	15 T		Home range	0	(1)	4-12 M				
1,6-4,1 kg	57 km ²	S	9 T		Home range	0	(10)	5-47 Ta	k. A.	Wiss	S,W	Diana et al. 1977
(> 50 cm)	57 km ²	S	6 T		Home range	0	(2,5)	5-51 Ta	5 M	Wiss	F,S	Diana 1980
9-53 cm	1,2 ha Aue	F	55	47	Auenteich ¹⁾	75	(0,2)	k. A.	8 M	Wiss	S,H > F	Hohausová 2000
(> AG 0)	Seenplatte	S	22	17	498 ha See	77	(10)	k. A.	2 J	KF	k. A.	Kozikowska 1966
			5	4)	327 ha See	60	(20)					

1: durchschnittliche monatliche Austauschrate mit dem Fluss war 61%

Tab. 9: Einige Literaturstellen, in denen kein Fischeaustausch zwischen Seen festgestellt wurde. k. A.: keine Angaben in der ausgewerteten Literaturstelle. *kursiv*: Die Angaben wurden aus Kartenmaterial oder aus anderen Quellen ergänzt.

Fläche	max. Tiefe [m]	Seename	Entfernung, verbindendes Gewässer	untersuchte Fischart(en)	Beobachtung	Bemerkungen	Literatur
<i>k. A.</i> 99,6 ha	± 2 35,3	Havel/ Wannsee Sakrower See	0,5 km langer Kanal	Barsch, Hecht	(< 10 kg pro Jahr)	1955: Bleisee	Tesch 1955, Rahn 1957
2780 ha 3514 ha	42 51	Schweriner Stadtsee Schweriner Außensee	kurzer Kanal	Barsch	kaum Austausch	1955: Maränensee	Tesch 1955
265 ha 104 km ²	34 44	Mamry Tajty	<i>kurzer Kanal (?)</i>	Hecht	67 Tiere an 61 Tagen im Juni/Juli, 7 im November	Nur Mamry -> Tajty, April-Juli, November, Februar	Sakowicz & Backiel (1968)
292 ha 9 ha	34,5 9	Kleiner Plöner See Jensensee	<i>kurzes Verbindungsfließ</i>	Plötze, Blei	Indizien für geringen Austausch	auf der Basis unterschiedlicher Wachstumskurven	Geyer (1939)
12,1 km ² 380 ha 0,64 km ² 0,59 km ²	29,5 35 12,0 18,1	Scharmützelsee Storkower See Glubigsee Springsee	jeweils <i>1-2 km lange Verbindungsfließe</i>	Blei, Plötze, Güster, Rotfeder	Indizien für geringe Vermischung der Seebestände	auf der Basis unterschiedlicher Wachstumskurven	Müller 1952
770,4 ha	7 m	Müggelsee weitere Spreeseen	<i>Spree</i> <i>4-5 km (stromauf u. -ab)</i>	Blei	Indizien für wenig Austausch		Wundsch (1939)

- Niedrige Wiederfangraten bei Cypriniden: 3-16% (Ausnahme: Ukelei 45%), höhere Wiederfangraten bei Barsch, Zander und Hecht: 9 bis 47 % (Ausnahmen bei Kozikowska (1966): Hecht 4%, Barsch 2%).
- Der Anteil, der sich beim Wiederfang innerhalb der ursprünglichen Seehälfte oder des Seebereichs befand, war hoch (50-91%). Eine Ausnahme bilden alle Telemetriestudien in Seen (Blei, Hecht, Zander). Eine ähnliches Bild zeichnet sich in kleineren Fließgewässern ab. Der Anteil an wiedergefangenen Fischen, die innerhalb ihres kleinen Unterabschnitts wiedergefangen wurden, betrug 58 bis 97%. Ausnahmen bildeten auch hier die telemetrischen Studien und eine Fang-Wiederfangstudie am Barsch in einem sehr kleinen Fließgewässer. Wenn ganze Seen als Gewässerbereich festgelegt waren, war der Anteil im Markierungssee wiedergefangener ebenfalls hoch mit 56 bis 88%. Ausnahmen bilden Barsch, Plötze und Blei, die in tiefen Seen der masurischen Seenplatte markiert wurden.
- Sowohl in Fließgewässern als auch innerhalb von Seen waren die Tiere in telemetrischen Arbeiten sehr mobil; in Fang-Wiederfangstudien dagegen überwiegend stationär.
- Innerhalb einer Art reicht die Bandbreite, je nach Studie, von nahezu stationär bis hin zu vollständig mobil.

Diskussion

Die Tabellen zeigen deutlich, wie unterschiedlich die Studien in Dauer, untersuchtem Gewässerbereich etc. sind. Eine Auswertung und Diskussion der zusammengestellten Arbeiten ist wegen sehr unterschiedlicher und, wie bereits erwähnt, teilweise nur bedingt geeigneter Methoden nur eingeschränkt möglich. Wie hoch der Anteil an den unterschiedlichen Ergebnissen durch die Wahl der Methode zustande kommt, ist nur schwer abzuschätzen. Es geht auch um die grundsätzliche Frage, ob durch die Weiterentwicklung von Beobachtungsmethoden besonders der Telemetrie neue Konzepte notwendig sind und der Mobilität eine höhere Bedeutung zugemessen werden muss. Diese Entwicklung wurde bereits im ersten Teil dargestellt. Welche alten und neuen Konzepte sich in Zukunft insbesondere in Bezug auf mitteleuropäische Seenverbundsysteme durchsetzen werden, muss sich zeigen. Die Weiterentwicklung aussagekräftiger Methoden ist sicher notwendig. Interessantes Hintergrundwissen über die Einsatzgebiete sowie Vor- und Nachteile verschiedener Untersuchungsmethoden des raumzeitlichen Verhaltens von Fischen findet sich in einem Artikel von Lucas & Baras (2000) sowie im Buch von Lucas & Baras (2001).

Der Anteil an Tieren, die einen Gewässerbereich von bis zu 2 km nicht verlassen haben, ist vergleichsweise hoch. Es spricht einiges dafür, dass ein hoher Anteil an markierten Fischen am wahrscheinlichsten in der Nähe seines ursprünglichen Fangortes wiedergefangen wird. Es fällt auf, dass die Fische in den mit Telemetrie durchgeführten Arbeiten ein höheres Maß an Mobilität zeigen als bei Markierungen. Mehrere Erklärungen kommen in Frage: Wegen des Transmittergewichts mussten bis vor wenigen Jahren relativ große Exemplare verwendet werden. Mit der Körpergröße steigt zum einen die Home range - Größe (Minns 1995), zum anderen ist der Prädationsdruck auf große Exemplare geringer. Telemetrie ist außerdem sensibler gegen diurnale Wanderungen. Es gehen kaum Tiere verloren, während bei Markierungsexperimenten ein Großteil der Tiere nie wieder gefangen wird (vergleiche auch: Kritik an der Home range Theorie). Minns (1995) diskutiert das Problem möglicher systematischer Unterschiede zwischen den mit Telemetrie oder Fischmarkierung ermittelten Home range Größen. Er verneint aber systematische Unterschiede, weil er die jeweils verwendeten Methoden zur Berechnung des Home ranges für gleichwertig hält. Dies lässt sich nicht direkt auf die hier ausgewerteten Arbeiten übertragen, weil die Studien bei Minns auf die Berechnung eines Home range abzielten, während die hier ausgewerteten Studien unterschiedliche Ziele verfolgten und sich meist nicht an Vorgaben für die Home range - Berechnung orientierten.

Auch wenn sich die meisten telemetrischen Arbeiten gegen kleine, langfristige Wohnbereiche aussprechen, so zeigen einige Arbeiten aber doch die Beschränkung auf einen Gewässerbereich für einige Tage oder Wochen. Zum Beispiel lehnen Baade und Fredrich (1998) das Home-range-Konzept für telemetrisch verfolgte, adulte Plötzen oberhalb des Dämeritzsees in der Spree ab. Ihre Ergebnisse zeigen eine Beschränkung auf Abschnitte von max. 4 km in der Spree und ihrer Seitengewässer für einige Wochen.

Diese Zusammenstellung und die Ergebnisse von Verfrachtungsexperimenten sowie die Home range Theorie insgesamt machen es wahrscheinlich, dass ein Gewässerbereich außerhalb von saisonalen Wanderungen nicht einfach verlassen wird und die Tiere nicht frei in Seen oder Seenverbundsystemen herumwandern.

Die Zusammenstellung weist aber auch deutlich darauf hin, dass in der Regel kein Gewässerbereich, sei es ein ganzer See oder nur ein kleiner Abschnitt von wenigen hundert Metern, von angrenzenden oder angebundenen Gewässern abgeschlossen ist. Eine interessante Frage ist, warum ein nicht unerheblicher Anteil an Fischen in anderen Gewässerteilen wiedergefangen wurde bzw. andere Gewässerteile aufsuchte. Für das Verständnis und die Übertragung auf andere Gewässer ist diese Frage von größter Bedeutung. Manche Arbeiten liefern hierzu eigene Diskussionspunkte, vielen fehlt eine entsprechende Zielsetzung. Dies schränkt die Verwendung der vorgefundenen Studien für eine vergleichende und verallgemeinernde Diskussion erheblich ein.

In den Studien, die sich auf Gerkings Home range Theorie beziehen, wird der abgewanderte Teil als mobile Komponente bezeichnet, der eine stationäre Komponente gegenüber gestellt wird. Die Theorie sieht Fische als überwiegend stationäre und ortsgebundene Tiere, bei denen Wanderungen das stationäre Verhalten nur kurz unterbrechen. Die mobile Komponente setzt sich aus Fischen zusammen, die keinen Home range besetzen konnten und dient möglicherweise der Kolonisation. Diese Theorie unterstützt die Zerteilung von Fischpopulationen in Untergruppen mit deutlich verschiedenem Mobilitätsverhalten. Die bisherigen Erkenntnisse über Faktoren, die den Anteil der mobilen Komponente bestimmen, wurden bereits in früheren Kapiteln und bei den einzelnen Arten besprochen.

In den Tabellen sind eine ganze Reihe von Arbeiten zusammengestellt, die sich nicht mit der Home range Theorie auseinandergesetzt haben. Es ist durchaus möglich, diese Ergebnisse ebenfalls als Wirkung einer stationären und einer mobilen Komponente zu interpretieren. Auch wenn etliche Wissenschaftler einen Paradigmenwechsel fordern, heißt das nicht, dass ältere Konzepte, wie das Home range Konzept, keine Berechtigung mehr haben. Es gibt ebenso neuere wie ältere Arbeiten, die für die Ausbildung von Home ranges und Bindung an einen Gewässerbereich bei mitteleuropäischen Süßwasserfischarten sprechen, wie z.B. die Verfrachtungsexperimente und Arbeiten, die mit dem Home Range Konzept gearbeitet haben, zeigen.

Eine Antwort auf die Frage, welche Fische in den ausgewerteten Arbeiten nicht im vorher festgelegten Gewässerbereich wiedergefangen wurden, könnte also sein, dass sie der mobilen Komponente angehören. Daraus folgt, dass der Anteil an Fischen, die einen See verlassen, aus dem mobilen Teil abgeleitet werden kann und von Faktoren bestimmt wird, wie z.B. Dichte, die generell den Anteil der mobilen Komponente bestimmen. Hinzu käme wahrscheinlich noch eine Wirkung des verbindenden Gewässers. Ausnahmen, wie der sehr hohe Anteil an Plötzen und Bleien bei Kozikowska (1966), die in einem anderen See wiedergefangen wurden, sind eventuell durch Massenwanderungen erklärbar, wie sie für Plötzen in eben jenen, von Kozikowska untersuchten Seen, nachgewiesen wurden. Aus dem Sniardwy wurden kommerziell genutzte Massenlaichwanderungen der Plötze in einen kleinen Nebensee beschrieben (Wilkonska 1967), und Kozikowska (1966) vermutet Fresswanderungen aus den tieferen Seen in den produktiven, flachen Sniardwy.

Der in neueren Arbeiten geforderte Paradigmenwechsel weg vom Bild überwiegend stationärer, ortstreuer Fische und der strikten Unterteilung in stationär und mobil wurde bereits an anderer Stelle dieser Literaturstudie wiedergegeben. Zunehmend gehen neuere Arbeiten von einer Bandbreite an individuellem Verhalten aus, das von stationären, ortstreuen Tieren bis zu mobilen Tieren reicht. Es hat sich auch mehrfach gezeigt, dass ein Individuum zwischen stationären und mobilen Phasen wechseln kann. Je nach Phasen, Disposition und ausschlaggebenden Faktoren kann so ein mehr oder weniger großer Anteil in der Lage sein, einen See oder größeren Gewässerbereich zu verlassen. Ein globales Modell für die Frage, wie hoch der Anteil ist, der den See verlassen könnte, wird dadurch sehr unwahrscheinlich. Faktoren, die die Mobilität und Wanderungen von Fischen beeinflussen, wurden im ersten Teil der Literaturstudie genannt.

Ein anderer Aspekt ist die mögliche Existenz von wandernden und nicht-wandernden Populationen, dabei bezieht sich „wandernd“ auf saisonale Wanderungen, wie Fress- oder Laichwanderungen. Mit wandernden und nicht wandernden Populationen lassen sich zwar keine kleinräumigen Ortswechsel erklären, aber Abwanderung nur eines Teils der Fische aus Seen oder Gewässerbereichen. Verschiedene Populationen mit unterschiedlichem Wanderverhalten innerhalb eines Sees wurden beispielsweise beim Blei und beim Hecht nachgewiesen. Die Wiederfänge in anderen Gewässerbereichen könnten dann von wandernden Populationen stammen. In den Küstengewässern der Ostsee werden in unmittelbarer Nachbarschaft anadrome und im Küstenbereich der Ostsee laichende Populationen verschiedener Süßwasserfischarten, z.B. Barsch, gefunden.

Die freie Verteilung der Fische nach ihren Habitatansprüchen ohne Bindung an einen Gewässerteil wird im Prinzip durch das Konzept von Linfield (1985) vertreten. Arbeiten, die einen freien Fischaustausch zwischen See und angrenzenden Fließgewässern an mitteleuropäischen Fischarten belegen oder ablehnen, wurden nicht gefunden. Kitchell et al. (1977) sehen kleine, von Fließgewässern verbundene Seen eher als ein zusammenhängendes Habitat für Perciden, denn als isolierte Becken. Als Begründung geben sie an, dass das optimale Habitat von Perciden in Seen durch litorale und sublitorale Umweltbedingungen gekennzeichnet ist, wie man sie in großen Flüssen des gemäßigten Klimas findet, worin sich die evolutionäre Herkunft widerspiegelt. Neuman (1976), der das saisonale Aktivitätsmuster von Süßwasserfischarten in den Küstengewässern Südschwedens untersuchte, kam zu dem Schluss, dass die Ein- und Auswanderungsrate in eine von ihm untersuchte Bucht von der saisonalen Aktivität abhing. Die Fangmaxima bei Barsch und Plötze zur Laichzeit und die geringen Fänge im Sommer im Buchteingang waren seiner Meinung nach nicht auf Laichwanderungen zurückzuführen, sondern auf das saisonale Aktivitätsmuster. Dass einige Fischarten zur Laichzeit auch innerhalb von Gewässern verstärkt umherwandern, ist bekannt. Reduzierte Schwimmaktivität bei Cypriniden im Sommer wird als Strategie gesehen, um möglichst viel Energie für die spätere Gonadenbildung zu speichern (Koch & Wieser 1983). Nach diesen Maßgaben müsste man für die Abschätzung des Fischaustauschs zwischen Gewässerbereichen eher nach Hindernissen *gegen* als nach Gründen *für* den Wechsel von Fischen zwischen Gewässern suchen.

Widersprüchlich zur relativ freien Mobilität sind die Aussagen einiger Arbeiten, die sich mit dem Verhältnis der Zeit zwischen Fang und Wiederfang und der Distanz zum Fangort beschäftigen. Stott (1967), Bruylants et al. (1986), Fickling & Lee (1985) fanden keinen Zusammenhang zwischen Zeit und Wiederfangentfernung.

Zusammenhänge zwischen Fischaustausch bzw. dem Anteil an Fischen, die in andere Gewässerbereiche gewandert sind, und dem Gewässertyp lassen sich nicht aus der Zusammenstellung der Studien erschließen. Zu sehr variieren die Methoden und Bedingungen, als dass sie Vergleiche zwischen den Gewässertypen zuließen. Minns (1995) Befund, dass

Home-ranges von nordamerikanischen Arten in Fließgewässern wesentlich kleiner sind als in Seen, lassen sich mit den vorliegenden Angaben für Mitteleuropa nicht nachvollziehen. Um den Faktor Gewässertyp vom Faktor Körpergröße zu trennen, fehlen einfach die entsprechenden Daten. Möglicherweise gibt es in der „grauen Literatur“ hinreichend dokumentierte und nach den Maßgaben von Minns auswertbare Home range Bestimmungen.

Neben fehlenden Details über die untersuchten Gewässer weisen mehrere Arbeiten darauf hin, dass nicht nur Fische aus dem Untersuchungsgebiet ausgewandert sind, sondern dass bei entsprechendem Studiendesign auch festgestellt werden kann, dass zeitgleich Fische einwandern. Diesem Aspekt wurde zu selten Rechnung getragen. Weil die Arbeiten überwiegend den Verbleib eines Fisches innerhalb eines bestimmten Gewässerbereichs untersuchen, suggerieren sie eine einseitige Beziehung zwischen verbundenen Gewässerbereichen. Die Arbeit von Anwand & Speichert (1956) an Zandern zeigt beispielsweise, dass sich Fische zwischen zwei Seen in beide Richtungen gleichermaßen bewegen können. Fischeaustausch in beide Richtungen zwischen zwei Seen könnte sich so in der Summe als fischereilich irrelevant erweisen. Interessant sind in diesem Zusammenhang aber Fragen nach der Bestandsdynamik, z.B. Schwankungen.

Welche Aussagen ergibt nun diese Zusammenstellung? Zeitlich gesehen repräsentieren die meisten Arbeiten sicher das Verhalten von Fischen innerhalb einiger Monate bis zu einem Jahr nach der Markierung bzw. nach Beginn der telemetrischen Beobachtung. Räumlich gesehen zeigen die Arbeiten überwiegend das Verhalten innerhalb eines Gewässers. Im Nachhinein ist zwar nicht mehr nachvollziehbar, warum manche Fische in einem Gewässerbereich geblieben, andere aber abgewandert sind. Gerade weil die Arbeiten ein relativ oberflächliches Bild zeichnen, ist es erstaunlich, dass sie, abgesehen von einigen telemetrischen Arbeiten, zu ähnlichen Anteilen an verbliebenen und anderswo wiedergefangenen Fischen gekommen sind. Gleichzeitig werden aber auch die Nachteile globaler Betrachtungsweisen und Vereinfachungen klar.

5.6 Wanderungen, Fischeaustausch

Unter diesem Punkt sind Arbeiten zusammengefasst, die nicht nur mit dem Anteil abgewanderter oder mobiler Fische arbeiten, sondern auch über Ausgangssituation und Ziel der Wanderungen und Ortswechsel informieren.

Die Zusammenstellung gibt Auskunft darüber, welche Wanderungstypen überhaupt beschrieben werden und aus welchen Jahreszeiten es Berichte über wichtige Massenwanderungen gibt. Diskutiert werden kann, welche Faktoren in den Studien dazu führten, dass Fische einen See oder einen großen Gewässerbereich verlassen haben.

Die interessante Frage, ob sich Seefläche, Seetiefe und / oder Trophiegrad als Schätzparameter für den potentiellen Fischeaustausch eignen, kann mangels ausreichender Hintergrundinformationen nur angerissen werden.

Die Gewässer wurden in folgende Kombinationen unterteilt: Die Fische wechseln zwischen einem See und Fließgewässern (die den See durchfließen oder in ihn ein- oder ausmünden) oder zwischen zwei oder mehreren Seen. Angaben über die Tiefe und Fläche der untersuchten Seen waren eine der wenigen Angaben, die regelmäßig in den Veröffentlichungen zu finden waren oder die nachträglich ermittelbar waren. Aus diesem Grund konzentriert sich die Suche nach möglichen Zusammenhängen zwischen Seetyp und Wanderungen auf Fläche und Seetiefe. Im Gegensatz dazu wurde der Trophiegrad in den Veröffentlichungen nur selten erwähnt. Es erwies sich als unmöglich, nachträglich den zum Zeitpunkt der Studie aktuellen Trophiegrad herauszusuchen. Hinzu kommt, dass sich die Parameter für die Bestimmung des Trophiegrads im Laufe der Jahrzehnte geändert haben. Ob der See poly-, mono- oder dimiktisch ist, wurde fast nie angegeben. Um den Einfluss der Kombination verschiedener Seen zu diskutieren, wäre die

Unterteilung in verschiedene Kategorien mit qualifizierten Trennkriterien sicher wünschenswert. Aufgrund der unsystematischen Informationen in der Literatur war dies jedoch nicht machbar.

5.6.1 Austausch Fließgewässer - See

In diese Kategorie wurden nur Wanderungen eingeordnet, die zwischen einem Fließgewässer und einem See stattfanden, d.h. in Fließgewässern, die Seen durchfließen oder Seen mit Zu- und / oder Abfluss.

Beispiele, in denen Massenwanderungen der Fischpopulation eines durchfließenden Fließgewässers einen See beeinflussen, sind nicht bekannt (Ausnahme vielleicht: Quappe).

Damit sind nicht Prozesse in Unterlauf großer Flüssen gemeint.

Fließgewässer, die den See an größere Flüsse anbinden, könnten die Erreichbarkeit und Nutzung des Sees durch Aal und Quappe erhöhen. Der Aal war aber nicht Thema dieser Literaturstudie.

Über die Quappe ist generell wenig bekannt.

Im Vergleich zu Wanderungen zwischen Seen (und zwischen großen Flüssen und Seen) werden Wanderungen zwischen Seen und ihren Zu- und / oder Abflüssen nur selten genannt.

Am häufigsten genannt werden Laichwanderungen. Gräben sowie Zu- und Abflüsse von Seen dienen Plötze, Blei, Zander und Hecht als Laichplätze. Der Laichaufstieg wurde sowohl in mittleren als auch in sehr großen Seen beobachtet. Die Beobachtungen kommen aus diversen Ländern, Estland, Schweden, Norwegen, Deutschland.

Zuflüsse werden als Ziel von Fresswanderungen genannt. Gräben werden als Überwinterungshabitat genannt. Dass Zuflüsse und Gräben als Laichhabitate dienen und damit Ziel von Laichwanderungen sind, ist nicht neu und für eine Reihe von Fischarten nachgewiesen. In der Literatur lassen sich sicher noch weitere Beispiele finden. Über die wichtigste Frage, ob Laichaufstieg bei den genannten Arten generell in Seen mit Zuflüssen zu erwarten ist, kann nur spekuliert werden. Offenbar handelt es sich um ein weit verbreitetes Phänomen, das in etlichen nordeuropäischen Ländern beobachtet werden kann. Weil die genannten Arten in der Wahl ihres Laichplatzes flexibel und anpassungsfähig sind, ist nicht ableitbar, ob Gräben und Zuflüsse bei Seen mit Laichplatzalternativen überhaupt eine Auswirkung auf den Fischbestand haben. Entsprechende Studien fehlen.

Die Funktion von Gräben und Zuflüssen als Fress- oder Überwinterungshabitat mag weniger bekannt sein. Die Verbreitung solcher Wanderungen ist unklar. Das Aufsuchen relativ flacher Gebiete zum Überwintern wurde von den Küstengewässern der südlichen Ostsee bei Barsch und Blei und Plötze beobachtet, die große Aggregationen bilden können.

Außer Wechselwirkungen zwischen den Fischbeständen des Fließgewässers und des Sees sollten indirekte biotische und abiotische Einflüsse durch das durchfließende Wasser bei der Ertragsabschätzung in Betracht gezogen werden, z.B. andere Wasseraustauschrate, andere Seenmorphologie etc.

Tab. 10: Zusammenstellung von Veröffentlichungen, in denen dokumentiert wird, wie Fische im Zuge einer Wanderung ein Standgewässer verlassen und ein Fließgewässer aufsuchen. Ausgangsort war jeweils der See.

Fläche	max. Tiefe	Gewässername	Land	Richtung	untersuchte Fischart(en)	Wanderungen	Literatur
270 km ²	6 k. A.	Wirzjärv Zuflüsse	Estland	stromauf	Blei		
106 ha /	4	Dämeritzsee Spree (Fluss)	Deutschland	bis zu 10 km stromauf	Plötze	Laichwanderung	Baade & Fredrich 1998
1,2 km ² /	13,2 m flach	Årungen Zuflüsse	Norwegen	wenige hundert Meter stromauf	Plötze	Laichwanderung	L'Abée-Lund & Vøllestad 1985
35 km ² ?	38 ?	Orava-Stausee Zuflüsse	Slowakei	stromauf, unbekannte Distanzen	Plötze	Laichwanderung	Holcik & Hruska 1966
81 km ²	7 m flach	Houghton See Zuflüsse, Gräben	USA	stromauf- und stromab	Hecht	Laichwanderung	Carbine & Applegate 1948
1140 km ² , k. A.	61 m flach	Mälaren Zuflüsse, flache Stellen	Schweden	Richtung Westen, später stromauf Entfernung: unbekannt	Zander	Laichwanderung	Rundberg 1977
1,2 km ² /	13,2 m flach	Årungen Zuflüsse	Norwegen	wenige hundert Meter stromauf	Plötze	Fresswanderung	L'Abée-Lund & Vøllestad 1987
3000 ha /	3 m 5 m	Steinhuder Meer künstlicher Graben	Deutschland	angrenzend	Plötze	Winterwanderung	Schiemenz 1957
? ?	? ?	Seen Gräben	Deutschland	angrenzend	Cypriniden	Winterwanderung	Bauerfeld (1995) aus Molls 1997
708 ha k. A.	5,3 ?	Pskovsko (Pleskauer) Zuflüsse	Estland	(10 km)	Blei	unbekannt	Driagin (1949) aus Sakowicz & Backiel 1968

5.6.2 Austausch zwischen Seen

In den Tabellen 11 bis 13 sind Literaturangaben über Wanderungen und Fischeaustausch zwischen Seen für fischereilich wichtige Arten zusammengestellt. Die Studien konzentrieren sich auf Schweden, Estland, England, Deutschland und Polen. In Ländern wie den Niederlanden, Finnland, Lettland, Litauen, Russland gibt es zwar ebenfalls Seenverbundsysteme, aber in internationalen Zeitschriften waren keine Studien recherchierbar. Die Literaturverzeichnisse einiger Veröffentlichungen deuten an, dass in der es in der osteuropäischen Literatur sowie in Schweden, Finnland, Dänemark und den Niederlanden möglicherweise noch einige (wenige) Arbeiten in den Landessprachen gibt.

Die wenigen, meist unsystematischen Studien zeichnen ein lückenhaftes Bild. Einige Punkte, die später diskutiert werden sollen, fallen in den Tabellen besonders auf und sind hier stichpunktartig zusammengefasst:

- Laichwanderungen wurden als konkreter Wandertyp am häufigsten genannt.
- Fischeaustausch / Wanderungen gibt es zwischen den unterschiedlichsten Seeformen. Die Seen können sich in der Morphologie stark unterscheiden oder sie können sich ähneln. Fischeaustausch und Wanderungen gibt es sowohl zwischen verschieden als auch ähnlich tiefen Seen, ebenso wie zwischen verschieden oder ähnlich großen.
- Laichwanderungen führten immer von tieferen Seen in flachere Seen / Gewässerbereiche.
- Wie einige Beispiele zeigen, wechseln Fische nicht nur in die benachbarten Seen, sondern sind auch in weiter entfernten zu finden.
- Studien, die das Fehlen von Fischeaustausch belegen, sind unterrepräsentiert. Das Beispiel Barsch zeigt, dass es zwischen einigen Seen einen Austausch gibt, zwischen anderen aber kaum.
- Austausch / Wanderungen gehen sowohl stromauf als auch stromab. Kanäle und Fließe bis zu 5 km wurden durchquert.
- Auf dem Laichplatz markierte Bleie und Hechte verteilten sich Gruppenweise auf relativ feste Gebiete. Diese lagen nicht immer in unmittelbarer Nachbarschaft zum Laichgebiet. Entfernungen bis zu 10 km wurden genannt.

Tab. 11: Dokumentierte Laichwanderungen zwischen Seen. k. A.: keine Angaben in der ausgewerteten Literaturstelle. kursiv: Die Angaben wurden aus Kartenmaterial oder aus anderen Quellen ergänzt.

Fläche	max. Tiefe [m]	Seename	Entfernung, verbindendes Gewässer	Ausgangs- o. Zielgewässer	untersuchte Fischart(en)	Wanderungen	Literatur
0,59 km ²	18,1	Springsee	<i>1 km stromab</i>	A	Blei, Plötze	Laichwanderung	Müller 1952
0,64 km ²	12,0	Glubigsee		Z			
5550 km ²	106	Vänern		A	Zander	Laichwanderung	Puke 1952
k. A.	2,5	Dettern (Bucht)	Engstelle zum Vänern (> 100 m)	Z			
k. A.	9	Nebensee	4 km langer, 5 m tiefer Kanal	Z			
11010 ha	23,4	Sniardwy	<i>> 0,5 km langer Kanal</i>	A	Plötze, Blei	Laichwanderung	Wilkonska 1967
680 ha	3	Luknajno		Z			
169 ha	31	Trammer See	kurzes Verbindungsfließ	A	Plötze	Indizien für	Geyer 1939
9 ha	7,5	Trentsee		Z		Laichwanderung	
gesamt:	k.A.	Slapton Ley	Engstelle (wenige hundert	A	Barsch, Hecht	Laichwanderung,	Bregazzi & Kennedy 1980, 1982
90,6 ha	flach	Higher Ley	Meter)	Z		dreijährige Studie	

Tab. 12: Dokumentierte Wanderungen inklusive Laichplatzabwanderungen. k. A.: keine Angaben in der ausgewerteten Literaturstelle. kursiv: Die Angaben wurden aus Kartenmaterial oder aus anderen Quellen ergänzt.

Fläche	max. Tiefe [m]	Seename	Entfernung, verbindendes Gewässer	Ausgangs- o. Zielgewässer	Untersuchte Fischart(en)	Wanderung	Literatur
680 ha	3	Luknajno		A	Plötze	Laichplatzabwanderung	Wilkonska 1967
11010 ha	23,4	Sniardwy	benachbart (max. 15 km)	Z		Markierte Plötzen wurden	
944 ha	46	Beldan	Seenplatte, 9 km	Z		in allen drei Seen gefunden	
1836 ha	51	Mikolajskie	Seenplatte, 10 km	Z			
0,64 km ²	12,0	Glubigsee	<i>1 km stromab</i>	A	Blei, Plötze	Jungfischauswanderung	Müller 1952
0,59 km ²	18,1	Springsee		Z			
270 km ²	6	Wirzjerv	<i>ca. 100 km Fluss (Ema) bis zum Peipus</i>	A	Zander,	Jungfischauswanderung	Mühlen & Schneider 1929
2611 km ²	13	Peipus		Z	Barsch		
2611 km ²	13	Peipus	<i>ca. 100 km Fluss (Ema) bis zum Peipus</i>	A	Hecht	Winterwanderung	Mühlen & Schneider 1929
270 km ²	6	Wirzjerv		Z			

Tab. 13: Literaturangaben über Wanderungen / Fischaustausch mit unbekanntem Hintergrund bzw. fehlender entsprechender Datenauswertung. k. A.: keine Angaben in der ausgewerteten Literaturstelle. *kursiv*: Die Angaben wurden aus Kartenmaterial oder aus anderen Quellen ergänzt.

Fläche	max. Tiefe [m]	Seename	Entfernung, verbindendes Gewässer	untersuchte Fischart(en)	Wanderungen	Bemerkungen	Literatur
106 ha 750 ha	4 7	Dämeritzsee Müggelsee	5 km Fließgewässer	Zander	Zander aus dem Dämeritzsee waren im Winter im Müggelsee	Zufallsbeobachtung	Tesch (1956)
87 ha 193 ha	27 33	Ublík Maly <i>Ublík Wielki</i>	150 m langer Kanal	Plötze, Barsch Ukelei	Fiszbewegungen in beide Richtungen	Sommer	Gliwicz & Dawidowicz (2001)
12,1 km ² 380 ha	29,5 35	Scharmützelsee Storkower See					Tesch (1955)
265 ha 104 km ²	34 44	Tajty Mamry	<i>kurzer Kanal</i>	Blei, Hecht, Barsch, Plötze u.a.	unbekannte Wanderungen, saisonal schwankend	Nur in Richtung Tajty untersucht	Sakowicz & Backiel (1953)
292 ha 9 ha	34,5 9	Kleiner Plöner See Jensensee	kurzes Verbindungsfließ	subadulte Bleie	Indizien für Einwanderung in den Jensensee		Geyer (1939), Laskar(1949)
327 ha 944 ha 1836 ha 11010 ha	39,5 46 50,8 23,4	Taltowisko Beldan Talty Sniardwy	<i>künstlicher Kanal zum Talty Seenplatte, Verbindung über Engstellen und kurze Fließe</i>	Blei, Hecht, Barsch, Plötze	unbekannt, in allen Seen fanden sich Fische aus dem Taltowisko	Nur die Ausbreitung vom Taltowisko wurde untersucht	Kozikowska (1966)
498 ha 944 ha 1836 ha 11010 ha	25,9 46 50,8 23,4	Mikolajskie Beldan Talty Sniardwy	<i>Alle vier Seen sind in einer Seenplatte. Verbindung über Engstellen und kurze Fließe</i>	Blei, Hecht, Barsch, Plötze	unbekannt, in allen Seen fanden sich Fische aus dem Mikolajskie	Nur die Ausbreitung vom Mikolajskie wurde untersucht	Kozikowska (1966)
k. A. k. A. k. A.	k. A. k. A. k. A.	Riewendsee Lütowsee Beetzsee	<i>Seen einer Seenkette, die über ein kleines Fließ (je 1-2 km) verbunden sind</i>	subadulte Zander	In allen drei Seen fanden sich Zander aus dem Riewend- und Lünowsee	Oktober bis Oktober (einjährige Studie)	Anwand & Speichert (1967)
k. A. 99,6 ha	> 2 35,3	Havel/ Wannsee Sakrower See	<i>0,5 km langer Kanal</i>	Plötze, Blei	saisonal schwankender Fischwechsel, max. Frühjahr	Beide Richtungen, einjährige Studie	Rahn (1957)
k. A. 99,6 ha	> 2 35,3	Havel / Wannsee Sakrower See	<i>0,5 km langer Kanal</i>	Plötze	Einwanderung		Bauch (1951)
k. A. k. A.	k. A. k. A.	Seddinsee Langer See	<i>Engstelle zum Langer See</i>	Blei	Indizien für gemischte Population mit Langer See		Wunsch (1939)
106 ha 73 ha 86 ha.	4 6 7	Dämeritzsee Flakensee Kalksee		verschiedene Arten	ungehinderter Fischaustausch	Meinung des Autors	Schweng (1937)

Tab. 14: Die Tabelle stellt Arbeiten zusammen, in denen adulte Fische auf ihrem Laichplatz markiert wurden und wo dann ihre Verteilung außerhalb der Laichzeit untersucht wurde.

Art	Abgesuchtes Gewässer	Laichgebiet	Anzahl	max. Distanzen [km]	Verteilung der Wiederfänge	Distanzen [km]	Literatur
Blei	60 km Fluss	Eine Stelle am Flussufer	110	56, 40, 29, 26	1 Gruppe stationär 1 von stromab 1 von stromauf 1 von stromauf	0 5 4 8-10	Whelan 1983
Blei	1300 ha Stausee	Im Zuflussbereich Am Stauseeufer	(30)	k. A.	1 Gruppe stationär 1 Gruppe in den See weitere stationäre Gruppen	k. A. k. A. k. A.	Gajdusek et al. 1987
Plötze	1,2 km ² See	Zuflüsse	137	k. A.	Die Tiere verteilten sich im gesamten See		L'Abée-Lund. & Vøllestad 1985
Plötze	31 km Fluss + Flussee	Fließgewässer	1 T	k. A.	Plötzen wanderten nach der Laichzeit in den See	10	Baade & Fredrich 1998
Plötze	Seenplatte	Flacher See	52	k. A.	46 im Nachbarsee 6 in drei weiteren Seen	0,5 - etwa 15 9-10 km	Wilkonska 1967
Hecht	81 km ² See + Zu- Abflüsse	Graben Zufluss Abfluss	154 17 (60)	13 10 78	77% Muddy u. North Bay, 23% andere Seeteile 79% Eastern Bay, 21% andere Seeteile im Fluss und im gesamten See	2- 4,4 5 13	Carbine & Applegate 1948
Hecht	90,6 ha See	Higher Ley ¹⁾	40	k. A.	Lower Ley (tiefes, offenes Wasser)	k. A.	Bregazzi & Kennedy 1980
Hecht	14,8 km ² See	großer Laichplatz im See	(800)	7	die Tiere verteilten sich in der Nähe des Laichplatzes		Frost & Kipling 1967
Barsch	90,6 ha See	Higher Ley ¹⁾	187	k. A.	Lower Ley (tiefes, offenes Wasser)	k. A.	Bregazzi & Kennedy 1982

1: Der Slapton Ley ist in zwei Becken geteilt, dem Higher und Lower Ley, die zusammen 90,6 ha groß sind.

5.6.3 Diskussion

Laichwanderungen sind die am häufigsten genannten saisonalen Wanderungen zwischen Seen und zwischen Seen und ihren Zu- oder Abflüssen. Im Prinzip scheinen die Arten Blei, Plötze, Zander, Hecht und Barsch zu Laichwanderungen von einigen Kilometern bereit zu sein. Von Zander, Hecht und Barsch gibt es aber nur mangelhafte Hinweise, dass sie in größerem Umfang Wanderungen zwischen deutlich getrennten Standgewässern unternehmen. Es kann allerdings keine Rede davon sein, dass diese Arten hinreichend gut untersucht wurden, um saisonale Wanderungen zwischen Standgewässern bei ihnen als bedeutungslos einzustufen. Beim Barsch, der im Vergleich zu Hecht und Zander in Bezug auf Wanderungen oder Austausch zwischen Seen relativ häufig untersucht wurde, weist die vorgefundene Literatur deutlich auf ein relativ stationäres Verhalten hin. Möglicherweise verlaufen saisonale Wanderungen bei Raubfischen weniger sichtbar, was vielleicht an einem weniger synchronisierten Ablauf, geringer Schwarmbildung und geringerer Biomasse liegen mag. Für vergleichende Aussagen fehlt eine ausreichende Anzahl an entsprechenden Studien.

Die Verteilung nach dem Laichen scheint nicht unbedingt eine Verstreuung über die vorhandenen Gewässer zu sein. Es spricht einiges dafür, dass sich die Fische nach dem Laichen auch auf relativ feste Gebiete verteilen können. Nur bei Hecht und Blei wurden mehrjährige Wiederfangergebnisse entsprechend ausgewertet, in denen sich zumindest in einigen Seen eine Wanderung in festgelegte, relativ klar umrissene Gebiete eines Großteils der Laicher eines Laichplatzes abzeichnet. Von Plötze und Barsch sind solche Verteilungsmuster nicht bekannt bzw. nicht untersucht. Plötzen in einem 1,2 km² See verteilten sich im gesamten See (L'Abée-Lund & Vøllestad 1985). Sollte sich in weiteren Studien eine feste Laichplatz-Fressplatzbeziehung abzeichnen, könnte dies die Suche nach gewässerabhängigen Faktoren erheblich erleichtern. Die Tiere wären lokalisierbar, so dass die Auswirkungen der Wanderungen besser abschätzbar sind.

Es ist nicht zu übersehen, dass Wanderungen und Fischaustausch zwischen den verschiedensten Seen und Gewässern in mehr oder weniger ausgeprägter Form stattfinden. Es mag vielleicht zögerlich erscheinen, hier keine weiteren Schlussfolgerungen ziehen zu wollen. Es gibt nicht nur zu wenig wissenschaftliche Studien, die Wanderungen oder Fischaustausch dokumentieren, sondern auch kaum Arbeiten, die das in diesem Zusammenhang mindestens genauso wichtige *Fehlen von Wanderungen und Fischaustausch* dokumentieren!

Bei den Laichwanderungen zeichnet sich ab, dass es äußerst unwahrscheinlich ist, dass sie aus flacheren in tiefere Seen laufen. Zum einen sind keine solchen Wanderungen dokumentiert, zum anderen sprechen Habitatansprüche und Beobachtungen aus anderen Gewässern dagegen. Interessanter Weise sind Laichwanderungen stromab, stromauf und in relativ strömungsfreier oder strömungsindifferenter Umgebung dokumentiert. Lockströmungen sind offenbar keine Notwendigkeit und sollten nicht zur Vorhersage von Wanderrichtungen genutzt werden. In Studien, die nicht nur die benachbarten Seen untersuchten, wurden einige Fische auch in weiter entfernten Seen wiedergefangen. Leider erschließt sich aus den Angaben in den Veröffentlichungen nicht, ob saisonale Wanderungen oder andere gut nutzbare Massenwanderungen durch mehrere Seen gehen können. Dass verfrachtete, laichbereite Plötzen auch über mehrere Seen innerhalb einer Laichzeit zu ihrem Ursprungslaichplatz zurückkehren können, wurde gezeigt (Wilkonska 1967).

5.7 Trophiegrad und Seemorphologie als Abschätzungsparameter

Wanderung und Ausbreitung sind, wie die vorangegangenen Kapitel gezeigt haben, komplexe Phänomene. Fast alle Arten können ihr Wanderungsmuster den Umständen entsprechend variieren. Die meisten fischereilich relevanten Arten sind eurytop und euryök und können ihre Habitatansprüche innerhalb eines Sees mit (kleinen) Zuflüssen befriedigen und dort dauerhafte

Populationen bilden. Einfache Kriterien, die wie bei Salmoniden auf dem Zwang beruhen, in einem bestimmten Lebensabschnitt in ein anderes Gewässer zu wechseln, können hier nicht angewendet werden.

Es bleibt die Möglichkeit, Vorhersagen und Schätzungen aus statistisch abgesicherten Korrelationen zu erzeugen, wie es ja auch bei der Ertragsabschätzung passiert. Minns (1995) konnte einen Zusammenhang zwischen der Größe des Wohnbereichs (*home range*) einerseits und Körpergröße / -gewicht und der Information ob Fluss oder See andererseits bei amerikanischen Süßwasserarten herstellen. Auf eine jahrelange wissenschaftliche Datenbasis, wie es der Ertragsabschätzung zugrunde liegt, kann im Falle der Fischwanderungen nicht zurückgegriffen werden.

Am einfachsten in das bisherige Bonitierungssystem zu integrieren, wäre eine Korrelation, die aus den vorhandenen abiotischen Parametern wie Trophiegrad und einigen abiotischen Seeparametern (Tiefe, Fläche, Schichtung) den Fischaustausch abschätzt. Diese Werte haben den Vorteil, dass sie relativ objektiv und einfach zu ermitteln und für viele Seen bereits erhoben sind. Aber sind sie geeignete Faktoren, um mit ihnen eine wie auch immer geartete Abschätzung des Fischaustausch und seiner fischereilichen Bedeutung vorzunehmen? Die vorgefundene Literatur bietet nur Ansätze, die diskutiert werden sollen.

Konkrete Literatur, ob der Trophiegrad benachbarter Gewässer die Richtung und Quantität der Wanderungen und des Fischaustauschs beeinflusst, konnte nicht gefunden werden.

Jepsen et al. (2001) nehmen explizit Stellung zum Einfluss der Trophie auf die Mobilität von Hechten. Sie verglichen das Bewegungsmuster von 19 telemetrierten Hechten in einem eutrophen Stausee und 15 Hechten in einem mesotrophen See in Dänemark von Anfang März bis November. Die Seen hatten keine benachbarten Gewässer und wurden von den besenderten Tieren während des Untersuchungszeitraumes nicht verlassen. Die Hechte im mesotrophen See besetzten größere Gebiete, aber es gab keinen Unterschied in den durchschnittlichen Bewegungsstrecken (*movements*) zwischen den beiden Gewässern. Während die Hechte im See keine Wohnbereiche (*home ranges*) über längere Perioden besetzten, sondern den gesamten See nutzten, zeigten sich bei den Stauseehechten drei Bewegungstypen. Einige blieben in einem begrenzten Gebiet, andere wechselten zwischen zwei bis drei bevorzugten Gebieten, und eine dritte Gruppe nutzte größere Gebiete. Die Hechte im Stausee hatten eine bessere Kondition als die Hechte im See. Die Autoren vermuten einen höheren Beutekontakt als Grund für die unterschiedliche Mobilität.

Einen Ansatzpunkt bietet die Überlegung von Minns (1995), der die Größe von Wohnbereichen mit dem Nahrungsbedarf und dem Nahrungsangebot in Verbindung sieht. Es könnte bedeuten, dass sich der Aktionsradius von Fischen mit steigendem Nahrungsangebot respektive Trophiegrad verkleinert. In Fließgewässern würde die Nutzung vorbeitreibender allochthoner Nahrung zu einer weitgehend sesshaften Lebensweise führen. Ob sich der Wohnbereich bei europäischen Cyprinidenarten mit dem Nahrungsangebot ändern, muss sich erst zeigen. Bei den beiden Raubfischarten Hecht und Zander zeichnet sich ein anderes Bild ab. Besonders Zander scheinen sich an der Verteilung ihrer Beute zu orientieren und ihr zu folgen. Während größere Hechte über 50 cm sich weitgehend frei bewegen können, müssen sich kleinere Hechte vor ihren Artgenossen und anderen Beutegreifern schützen.

Die zweite Ebene ist, wie sich die Verbindung von Gewässern unterschiedlicher oder gleicher Trophie auf die Mobilität und Wanderaktivität auswirkt. Eine systematische Auswertung der vorhandenen Literatur in Bezug auf den Trophiegrad bot sich nicht an. Die Veröffentlichungen stammen aus mehreren Jahrzehnten und unterschiedlichen Ländern, so dass die zugrunde gelegten Kriterien für die Trophie alles andere als einheitlich sind. Oft werden gar keine Angaben gemacht. Beobachtungen über den Fischaustausch von angebundenen meso- oder oligotrophen Gewässern sind deutlich unterrepräsentiert.

Bei der Durchsicht der Literatur fiel auf, dass die beobachteten Laichwanderungen als Ziel Seezuflüsse, -abflüsse und Gräben sowie flache, meist pflanzenreiche und von der

Charakterisierung eher eutrophe Seen haben. Berichte von Laichwanderungen für die bearbeiteten Arten Barsch, Hecht, Blei, Zander, Plötze, Schleie und Ukelei, die in meso- oder oligotrophe Seen führen, wurden hingegen nicht gefunden.

Die Arbeiten aus den masurischen Seen zeigen, dass es Fischtausch zwischen Seen sehr unterschiedlicher Trophie gibt. Andererseits finden sich gerade eine ganze Reihe von Arbeiten, die Fischtausch und Wanderungen zwischen eutrophen Gewässern dokumentieren.

Es muss dahingestellt bleiben, ob hier beispielsweise Flachheit oder Pflanzenbewuchs zur Abschätzung herangezogen werden können oder ob man die Wanderungen mit den Abstufungen eutropher Gewässer und deren Kombinationsmöglichkeiten korrelieren kann.

Die Seemorphologie bietet sich als Parameter an, weil sie leicht zu erheben ist. Es deutet sich in der Literatur an, dass das Ziel von Massenwanderungen tendenziell eher flache Gewässer sind. Bei Laichwanderungen zogen die Fische aus Seen in kleine, flache Gewässer, wie flache Zu- und Abflüsse, oder in flache Seen. Dabei mag die Temperatur eine wichtige Rolle spielen, wie es bei anadromen Wanderungen in der nördlichen Ostsee gezeigt worden ist, bewiesen ist es nicht. Die Produktivität flacher Gewässer wurde als Grund vermutet, warum markierte Fische außerhalb der Laichzeit in flache, große Seen wanderten.

Umgekehrt ist aus den vorhandenen Literaturangaben nicht abzuleiten, dass es immer oder in der Regel zu Laich- oder Nahrungswanderungen kommt, wenn ein tiefer See in der Nachbarschaft eines kleinen, flachen liegt oder ein großer flacher in Verbindung mit tiefen oder kleinen flachen steht.

Ein weiterer Aspekt sollte auf jeden Fall bei der Vorhersage und Abschätzung des Fischtausch berücksichtigt werden: die Qualität der verbindenden Gewässer. Mehrere Autoren betonen ihre Bedeutung bei der Wiederbesiedlung, dem Austausch von Fischarten und der Zusammensetzung von Artengemeinschaften in verbundenen Gewässern.

Unklar ist, welche Rolle die Qualität der Verbindung, d.h. der Isolationsgrad, bei Wanderungen spielt. Denkbar ist, dass die Strömung (Lockströmung), Morphologie (Länge, Tiefe), der Pflanzenbewuchs und die Dauerhaftigkeit der verbindenden Gewässer die Fischwanderungen beeinflussen. In der ausgewerteten Literatur wurden diese Fragen nicht gestellt, und infolgedessen finden sich nur selten Informationen über die verbindenden Gewässer.

Aus der Anzahl der Berichte zu schließen gehen Laichwanderungen überwiegend stromauf in die Zuflüsse des Sees oder einen anderen See. Dennoch lassen sich bei Blei, Plötze und Hecht Beispiele finden, bei denen das nicht der Fall ist.

Kanäle und Fließgewässer von 2 km Länge wurden auf Laichwanderungen durchquert. Arbeiten, die methodisch bedingt nur unspezifischen Fischtausch belegten, dokumentierten das Auftauchen etlicher markierter Fische nicht nur in Nachbarseen, sondern auch in weiter entfernten Seen.

Weitere, unklare Punkte sind der Fortbestand und die jährliche Variabilität im Fischtausch zwischen Seen. Während Laichwanderungen und die Verteilung von Fischen innerhalb von Seen meist über mehrere Jahre verfolgt wurden, gibt es für alle anderen Varianten, wenn überhaupt, nur einjährige Arbeiten. Damit kann wenig über mögliche jährliche Schwankungen ausgesagt werden. Hinzu kommt die historische und aktuelle anthropogene Veränderung besonders der verbindenden Gewässer zwischen Seen, z.B. Vertiefung, Kanalbau, Aufstauung, Renaturierungsmaßnahmen. Der Zustand ständiger Veränderung erschwert das Erkennen von Mustern. Es bleibt oft die Frage unbeantwortet, ob das Fehlen eines signifikanten Fischtausch natürlich ist oder ob die Fischwanderungen anthropogen gestört sind. Alle ausgewerteten Fischarten zeigen kein starres Muster an Wanderungen, sondern sind in der Lage, ihr Muster zu variieren und den jeweiligen Bedingungen anzupassen. Möglicherweise reichen wenige Jahre, wie das Beispiel des Bleis im litauischen Kühlwasserstausee zeigt, um das Wandermuster zu ändern.

Überschwemmungsflächen an Seen und Flüssen waren ein wichtiges Ziel von Fischwanderungen, sowohl als Laich-, Aufwuchs- und Fresshabitat. Ihr Rückgang muss einen bedeutenden Einfluss auf das Wanderverhalten vieler potamodromer Arten gehabt haben.

5.8 Dokumentierter und möglicher fischereilicher Nutzen

Bei der Durchsicht der Literatur wurde nach Berichten gesucht, bei denen Wanderungen zwischen Seen zum Vorteil der Fischerei genutzt werden konnten. Es finden sich zwar einige Andeutungen, aber kaum Untersuchungen mit Fakten.

Am häufigsten genannt wurden Laichwanderungen:

- In dem umfangreichen Werk „Die Wanderung der Fische“ (Scheuring 1929, 1930) werden die regelmäßigen Züge der laichenden Plötzen von April bis Juni (je nach geographischer Lage) als ein wichtiger Fischereigegegenstand in den Zuflüssen aller großer Seen benannt.
- Wilkonska (1967) beschreibt die Nutzung einer Massenlaichwanderung von Plötzen zwischen zwei Seen.
- Müller (1952) erwähnt eine fischereilich genutzte Bleilaichwanderung zwischen zwei Seen: *„Die Fangmöglichkeiten für den Blei sind während der Laichzeit gut, wenn die erwachsenen Fische durch das Fließ zum Glubigsee ziehen.“*
- Labatzki (1990) schlägt vor, einen flachen, pflanzenreichen See (Rederangsee, 218 ha) wieder an den großen Müritzsee angeschlossen werden, um neue Laichgebiete für die Vergrößerung des Blei- und Plötzenbestandes in der Müritz und eine Verbesserung der Ernährung der Hechtbrut in dem kleineren See zu erzielen.

Nur eine Arbeit berichtet ausführlich vom besonderen fischereilichen Nutzen eines Verbindungsgewässers zwischen zwei See:

Rahn (1957) berichtete, dass die Reusenfänge der Fischerei im Verbindungskanal des Sakrower Sees zur Havel die höchsten Erträge im Vergleich zu den anderen Reusenstellplätzen des Sakrower Sees erbrachten. 1949 waren es 815,25 kg und 1950 959,25 kg. Der Gesamtertrag aus allen Fischereigeräten des Sees lag in den beiden Jahren bei etwa 3500 kg. Aber auch hier fielen die Massenfänge im Verbindungskanal, bestehend aus Plötze und Blei, ins Frühjahr.

Trotz intensiver Diskussion, welches Management für die lokale Fischerei am besten wäre, wird die Förderung des Fischeaustauschs, der Mobilität von Fischen oder die Nutzung von Fischwanderungen (ausgenommen diadrome Arten) in der Regel ignoriert:

Beispiele dafür: Barsch (Tesch 1955), Laskar (1945), allgemein (Knösche 1998), Blei, Plötze (Geyer 1939, Laskar 1949). In einigen Fällen wurden diese Punkte zumindest andiskutiert: Vostradovsky (1969), (Müller 1952), (Labatzki 1990), (Knösche & Barthelmes 1998).

Interessanterweise wurde in der durchgesehenen Literatur nicht vor der Anbindung eines Gewässers im Hinblick auf mögliche negative Folgen für die Fischerei gewarnt.

Was könnte vorliegen:

Hohe Mobilität bei Fischen, Fischeaustausch und Wanderungen könnten für die Fischerei auf vielen Ebenen nützlich sein. Die folgenden Überlegungen sind Spekulation, aber sie leiten sich aus dem zuvor Gesagten ab.

- **Zuwanderung:** Zuwanderung kann den Bestand insgesamt vergrößern oder entstandene Lücken füllen. Gute Laichgebiete können Seen mit schlechten Laichplätzen „versorgen“ etc.
- **Abschöpfung von Fischen** auf ihren Wanderungen oder in ihrem Zielgebiet. Beispielfhaft können hier Laichwanderungen genannt werden.
- **Fangbarkeit:** wandernde Fische bzw. verbindende Gewässer an sich machen Fische unter Umständen besser zugänglich für die Fischerei.
- **höhere Kapazität oder größerer Bestand** durch indirekte Effekte

- Änderung der Populationsdynamik
- Änderung der Artenzusammensetzung

Denkbar sind auch negative Folgen eines Fischeaustauschs:

- Abwanderung von Besatzmaterial
- Ausbreitung von Krankheiten
- Wanderungsbedingte Reduzierung des eigenen Bestandes durch „Verlust“ an andere Fischer (lokaler Effekt)
- Änderung der Artenzusammensetzung
- Änderung der Populationsdynamik

Die Frage, ob es einen geldwerten Vorteil hat, einen an ein bestimmtes Gewässersystem angebotenen See zu besitzen im Vergleich zu abgeschlossenen Seen oder zu anderen Typen von Gewässern, ist nicht abschließend beantwortbar. Die Verbindung von Seen bietet potentiell eine ganze Reihe von möglichen Vorteilen, wie weitere Laichplätze, mehr Raum, Zuwanderung, bessere Fangbarkeit etc. Aber es ist bisher nicht abschätzbar, wo diese Vorteile erstens tatsächlich vorliegen, zweitens auch genutzt werden können und ob nicht auch Nachteile entstehen. Die Einstufung der Gewässeranbindung als Vor- oder Nachteil für die betroffenen Fischer kann derzeit nicht objektiv erfolgen.

Interessant wären die Untersuchungen, ob beispielsweise „Zandermüdigkeit“ und Plötzenminima abhängig von angebundenen Gewässern verlaufen, z.B. gar nicht erst nicht auftreten.

6 Fazit und Zusammenfassung

Für ein echtes Fazit im Sinne der ursprünglichen Fragestellung hat sich die Thematik als zu komplex erwiesen. Auch wenn sich aus den bisherigen Veröffentlichungen kein einheitliches Bild ergibt und unter der Berücksichtigung, dass Fische an verschiedenen Orten unterschiedliche Aktivitätsmuster zeigen können (Jepsen et al. 2001; Diana 1980), kann abschließend wie folgt zusammengefasst werden.

- Sowohl zwischen Fließgewässer und See als auch zwischen verschiedenen oder gleichartigen Seen konnten Fischeaustausch und einige Wandertypen gefunden werden.
- Zuwanderung in Seen nach drastischer Bestandsreduktion tritt auf.
- Laichwanderungen sind die am häufigsten dokumentierten Wanderungen bei den bearbeiteten Arten Blei, Zander, Hecht und Plötze. Häufig genannt wurde der Umstand, dass ein flacher See oder flache Gewässer Ziel von Laichwanderungen aus tiefen oder sehr großen Seen war.
- Bei Fang-Wiederfangexperimenten hatten bei vielen Studien über 70% der Wiederfänge das Markierungsgewässer nicht verlassen. Das Markierungsgewässer konnte ein See oder ein kleinerer Gewässerabschnitt sein.
- Wenn Austausch bzw. Wanderung pro Richtung direkt über entsprechende Fanggeräte erfasst wurde, stieg und sank die Anzahl wandernder Fische saisonal abhängig in beide Richtungen gleichzeitig. Einseitiger Fischeaustausch oder Wanderungen wurden bei subadulten Fischen und nach Bestandszusammenbrüchen beschrieben.
- Distanzen, über die sich markierte oder telemetrierte Fische bewegten, lagen selten über 10-15 km. Ausnahmen bis zum fünffachen kamen regelmäßig vor. Diese Beobachtung ist dahingehend einzuschränken, als dass die Verteilung und maximale Distanz von weiteren Faktoren abhängen wie dem Umkreis, in dem potentielle Wiederfänger ausreichend über die markierten Fische informiert wurden, die Dauer, über die nach markierten Fischen gesucht wurde, die Gewässerverbauung oder natürliche Hindernisse. In der Ostsee gehen reguläre

Wanderungen (sommerliche Fresswanderungen) über deutlich mehr als 10 km, aber auch in estnischen Binnengewässern wurden reguläre Langdistanzwanderungen dokumentiert.

Wegen der unzureichenden Literaturlage kann nicht unterschieden werden, ob Wanderungen und Fischeaustausch zwischen Seen und zwischen Fließgewässer und See nur als lokale Ausnahmen auftreten, oder ob sie ein generelles Phänomen sind. Die wenigen Veröffentlichungen zum Thema ‚potamodrome Wanderungen in Seen und Austausch zwischen Seen‘ deuten auf lokal begrenzte Ausnahmen hin. Andererseits waren es keine „aussergewöhnlichen“ Gewässertypen und –konstellationen, bei denen Wanderungen und Fischeaustausch beobachtet wurden. Diese Tatsache und der in den neueren Veröffentlichungen angeprangerten, zu starken Fixierung auf ortstreues Verhalten in der älteren Literatur lassen darauf schließen, dass hohe Mobilität und Wanderungen wesentlich häufiger und bedeutender sind als bisher angenommen.

Bis zur Entwicklung eines hinreichend sicheren Bonitierungskonzeptes unter Einbeziehung von Fischwanderungen sollte abgewartet werden, wie sich die Diskussion in der aktuellen wissenschaftlichen Literatur weiter entwickelt. Der sich abzeichnende Paradigmenwechsel, bei dem stationäres Verhalten nicht mehr in den Mittelpunkt gestellt wird, und das zunehmende Interesse an der räumlichen Dynamik von Populationen in aquatischen Ökosystemen könnten zu wichtigen, sich bisher kaum abzeichnenden Konzepten führen.

Die fehlenden Erkenntnisse über die langfristige Entwicklung von Wanderungen und Fischeaustausch zwischen Gewässern, die artspezifischen Unterschiede und die verschiedenen Formen des raumzeitlichen Verhaltens lassen kein einfaches, umfassendes Modell für eine wirtschaftliche Bewertung erwarten. Es erscheint sinnvoll, sich zunächst zu überlegen, welche möglichen Wanderungen und Auswirkungen der Wanderungen sich mit angemessenem Aufwand in die Bonitierung integrieren ließen, und welche praktisch nicht erfassbar sind. Rhythmisch wiederkehrende, relativ stabile Prozesse mit guter Vorhersagbarkeit, deren wirtschaftliche Vorteile sich ausreichend deutlich darstellen lassen, sind sicher besser zu berücksichtigen als sporadische, spontane Ereignisse. Es sollte auch klar sein, dass Fischwanderungen und Fischeaustausch, egal in welcher Größenordnung, nicht automatisch zu wirtschaftlichen Vorteilen führen müssen.

Trophiegrad und Seemorphologie konnten nicht eindeutig als Basis für eine Abschätzung abgelehnt oder identifiziert werden. Weil auch Austausch und Wanderungen zwischen Seen mit ähnlichem Trophiegrad oder ähnlicher Morphologie beschrieben wurden und weil den Wanderungen unterschiedliche auslösende Faktoren zugrunde liegen, ist es unwahrscheinlich, dass ein Parameter ausreicht. Ob eine Kombination aus Trophiegrad und Seetiefe und -fläche ausreichend ist, kann hier nicht entschieden werden.

Für erste Schritte bieten sich weitere Untersuchungen über das Vorkommen der meist direkt fischereilich nutzbaren oder indirekt vorteilhaften Laichwanderungen an. Laichwanderungen von Cypriniden wurden als einzige als fischereilich relevant in der Literatur genannt. Arten mit Schonzeiten in der Laichzeit fallen hier zwar heraus, gute Laichgebiete mit zuwandernden Laichern könnten aber möglicherweise die Versorgung mit Nachwuchs verbessern.

7 Literatur

- Alabaster, J.S. & Robertson, K.G. (1961): The effect of diurnal changes in temperature, dissolved oxygen and illumination on the behaviour of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), bream (*Abramis brama* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* (L.)). *J. Anim. Behav.* 9: 187-192.
- Allen, K. (1935): The food and migration of the perch (*Perca fluviatilis*) in Windermere. *J. Anim. Ecol.* 4: 264-273.
- Anwand, K. & Speichert, H. (1967): Markierungsversuche an Zandern im Riewend- und Lünowsee. *Deutsche Fischerei Zeitung* 14: 213-217.
- Astrauskas, A.S. (1971): Results of the marking of bream (*Abramis brama* (L.)) and roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in the cooling reservoir of the Lithuanian hydroelectric power station. *J. Ichthyol.* 11: 143-146.
- Baade, U. & Fredrich, F. (1998): Movement and pattern of activity of the roach in the River Spree, Germany. *J. Fish Biol.* 52: 1165-1174.
- Backiel, T. & Zawisza, J. (1968): Synopsis of biological data on common bream. *FAO Fisheries synopsis* No. 36, FAO Rome.
- Baranyi, C., Gollmann, G. & Bobin, M. (1997): Genetic and morphological variability in roach *Rutilus rutilus*, from Austria. *Hydrobiologia* 350: 13-23.
- Baras, E. (1995): Seasonal activities of *Barbus barbus*: effect of temperature on time-budgeting. *J. Fish Biol.* 46: 806-818.
- Bauch, G. (1949/1951): Untersuchungen über das Wachstum der Kleinen Maräne (*Coregonus albula* L.) in den Gewässern Mitteleuropas. *Abhandlungen aus der Fischerei* Lf. 1-4: 239-326.
- Bauch, G. (1949/51): Der Plötzenbestand des Sakrower Sees in den Jahren 1938 bis 1948. *Abhandlungen aus der Fischerei* Lf. 1-4: 468-480.
- Bauch, G. (1966): Die einheimischen Süßwasserfische ? Auflage. Radebeul und Berlin.
- Begon, M.E., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1998): Ökologie. Spektrum Akademischer Verlag, Berlin, Heidelberg, 750 Seiten.
- Berzins, B. (1949): On the biology of the Latvian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Hydrobiologia* 2(1): 64-71.
- Billard, R. (1996): Reproduction of pike: gametogenesis, gamete biology and early development. Aus: Craig, John F. (Ed.): Pike, Biology and exploitation. Chapman and Hall Fish and Fisheries Series 19, S.14-43.
- Bodaly, R.A., Ward, R.D. & Mills, C.A. (1989): A genetic stock study of perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere. *J. Fish Biol.* 34: 965-967.
- Bohl, E. (1980): Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia* 44: 368-375.

- Boujard, T. (1987): Mise en évidence de deux groupes d'individus aux caractéristiques de croissance et de comportement distinctes au sein d'une population de perches (*Perca fluviatilis*, Linnaeus 1758, Pisces, Perciformes) dans un étang de Bretagne (France). *Acta Oecologica* 8 (3): 179-189.
- Bouvet, Y., Pattee, E. & Meggouh, F. (1985): The contribution of backwaters to the ecology of fish populations in a large river. Preliminary results on fish migrations within a side arm and from the side arm to the main channel of the Rhone. *Verh. int. Ver. Limnol.* 22 (4): 2576-2580.
- Bouvet, Y., Soewardi, K. & Pattee, E. (1991): The discrimination of roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) populations in different parts of a river system. An investigation using biochemical markers. *Hydrobiologia* 209 (2): 161-167.
- Bregazzi, P.R. & Kennedy, C.R. (1980): The biology of pike, *Esox lucius* L., in a southern eutrophic lake. *J. Fish Biol.* 17: 91-112.
- Bregazzi, P.R. & Kennedy, C.R. (1982): The responses of a perch, *Perca fluviatilis* L., population to eutrophication and associated changes in fish fauna in a small lake. *J. Fish Biol.* 20: 21-31.
- Brown, R.S., Power, G., Beltaos, S. & Beddow, T.A. (2000): Effects of hanging ice dams on winter movements and swimming activity of fish. *J. Fish Biol.* 57: 1150-1159.
- Bruylants, B., Vandelannoote, A. & Verheyen, R. (1986): The movement pattern and density distribution of perch, *Perca fluviatilis* L., in a channelized lowland river. *Aquacult. Fish. Managem.* 17: 49-57.
- Bry, C. (1996): Role of vegetation in the life cycle of pike. Aus: Craig, John F. (Ed.): Pike, Biology and exploitation. Chapman and Hall Fish and Fisheries Series 19, S.45-67.
- Carbine, W.F., Applegate, V.C. (1948): The movement and growth of marked northern pike (*Esox lucius* L.) in Houghton Lake and the Muskegon River. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.* 32: 215-238.
- Carl, L.M. (1995): Sonic tracking of burbot in Lake Opeongo, Ontario. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124: 77-83.
- Chapman, C.A. & Mackay, W.C. (1984a): Versatility in habitat use by a top aquatic predator, *Esox lucius* L.. *J. Fish. Biol.* 25: 109-115.
- Chapman, C.A. & Mackay, W.C. (1984b): Direct observation of habitat utilization by northern pike. *Copeia* (1): 255-258.
- Chikova, V.M. (1973): Local populations of perch [*Perca fluviatilis* (L.)] in Kuybyshev Reservoir. *J. Ichthyol.* 13: 491-497.
- Clark, C.F. (1950): Observations on the spawning habits of the northern pike, *Esox lucius*, in northwestern Ohio. *Copeia* 4: 285-288.
- Clough, S. & Beaumont, W.R.C. (1998): Use of miniature radio-transmitters to track the movements of dace, *Leuciscus leuciscus* (L.) in the River Frome, Dorset. *Hydrobiologia* 371/372: 89-97.

- Clough, S. & Ladle, M. (1997): Diel migration and site fidelity in a stream-dwelling cyprinid, *Leuciscus leuciscus*. *J. Fish Biol.* 50 (5): 1117-1119.
- Colette, B.B., Ali, M.A., Hokanson, K.E.F., Nagiec, M., Smirnov, S.A., Thorpe, J.E., Weatherley, A.H. & Willemsen, J. (1977): The biology of percids. *J. Fish. Res. Board. Can.* 34 (10):1890-1899.
- Craig, J. (Hrsg.) (1996): Pike, Biology and exploitation. Chapman and Hall Fish and Fisheries Series 19.
- Craig, J. (1996): Population dynamics, predation and role in the community. Aus: Craig, John F. (Ed.): Pike, Biology and exploitation. Chapman and Hall Fish and Fisheries Series 19, S. 201-217.
- Dahl, J. (1982): A century of pikeperch in Denmark. *EIFAC Technical paper* 42 (Suppl. 2): 344-352.
- Degermann, E. & Sers, B. (1994): The effect of lakes on the stream fish fauna. *Ecol. Freshwater Fish* 3: 116-122.
- Dembinski, W. (1971): Vertical distribution of vendace *Coregonus albula* L. and other pelagic fish species in some Polish lakes. *J. Fish Biol.* 3: 341-357.
- Detenbeck, N.E., DeVore, P.W., Niemi, G.J. & Lima, A. (1992): Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance: a review of case studies and synthesis of theory. *Environmental Management* 16: 33-53
- Diamond, M. (1985): Some observations of spawning by roach, *Rutilus rutilus* L., and bream *Abramis brama* L., and their implications for management. *Aquaculture Fish. Mgm.* 16: 359-367.
- Diana, J.S. (1980): Diel activity pattern and swimming speeds of northern pike (*Esox lucius*) in Lac Ste. Anne, Alberta. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37 (9): 1454-1458.
- Diana, J.S., Mackay, W.C. & Ehrman, M. (1977): Movements and habitat preference of northern pike (*Esox lucius*) in Lac Ste. Anne, Alberta. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106 (6): 560-565.
- Dodson, J.J. (1988): The nature and role of learning in the orientation and migratory behavior of fishes. *Environ. Biol. Fish.* 23: 161-182.
- Donnelly, R.E., Caffrey, J.M. & Tierney, D.M. (1998): Movement of a bream (*Abramis brama* (L.)), rudd × bream hybrid, tench (*Tinca tinca*(L.)) and pike (*Esox lucius* (L.)) in an Irish canal habitat. *Hydrobiologia* 371-372: 305-308.
- Dröscher, W. (1906/1908): Der Schaalsee und seine fischereiwirtschaftliche Nutzung. *Z. Fischerei* 13: ?.
- Eckmann, R. (1995): Fish species richness in lakes of the northeastern lowlands in Germany. *Ecol. Freshwater Fish* 4: 62-69.
- Eckmann, R. & Imbrock, F. (1996): Distribution and diel vertical migration of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) during winter. *Ann. Zool. Fennici* 33: 679-686.

- Ensign, W.E., Leftwich, K.N., Angermeier, P.L. & Dolloff, C.A. (1997): Factors influencing stream fish recovery following a large-scale disturbance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 126: 895-907.
- *Eriksson, L.-O. (1974): Diel and seasonal activity rhythms and vertical movements in the perch, *Perca fluviatilis* L., at the Arctic circle. MS Rep., Univ. of Umeå, Sweden. Aus Thorpe, J. (1977a): Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814. *FAO Fisheries synopsis* No. 113, 138 Seiten.
- Fabricius, E. (1951): The topography of the spawning bottom as a factor influencing the size of the territory in some species of fish. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 32: 43-49.
- Fadschild, K. & Bast, H.D. (1981): Fischereibiologische Untersuchungen an Plötzen und Barschen der inneren Küstengewässern der DDR. *Wiss. Zeitschr. Wilhelm-Pieck Univ. Rostock, Math. Nat. Reihe* 30 (4/5): 113-120.
- Fickling, N.J. & Lee, R.L.G. (1985): A study of the movements of the zander, *Lucioperca lucioperca* L., population in two lowland fisheries. *Aquacult. Fish. Managem.* 16: 377-393.
- Filuk, J. (1961): Nachkriegsstudium über Biologie und Fang des Zanders des Frischen Haffs. *Z. Fischerei* N.F. 10: 705-709.
- Franklin, D.R. & Smith, L.L. (1963): Early life history of the northern pike, *Esox lucius* L., with special reference to the factors influencing the numerical strength of year classes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 92 (2): 91-110.
- Franz, V. (1911): Fischwanderungen. *Himmel und Erde* 23: 546-559.
- Franz, V. (1912): Über das Ortsgedächtnis bei Fischen und seine Bedeutung für die Fischwanderungen. *Arch. Hydrobiol.* 7 (leider mit Kopierverbot belegt).
- Frost, W.E. & Kipling, C. (1967): A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, *Esox lucius* L., in Windermere. *J. Anim. Ecol.* 36 (3): 651-653.
- Gajdušek, J., Astrauskas, A., Virbickas, J., Lukšene, D., Misjunene, D. (1987): The ecology of the bream in the cooling reservoir of a lithuanian thermal power station. *Acta Sc. Nat. Brno* 21 (6): 1-36.
- Gerking, S.D. (1953): Evidence for the concepts of home range and territory in stream fishes. *Ecology* 34: 347-365.
- Gerking, S.D. (1959): The restricted movement of fish populations. *Biol. Rev.* 34: 221-242.
- Geyer, F. (1939): Alter und Wachstum der wichtigsten Cypriniden in ostholsteinischen Seen. *Arch. Hydrobiol.* 34: 543-644.
- Gillet, C. & Dubois, J.P. (1995): A survey of the spawning of perch (*Perca fluviatilis*), pike (*Esox lucius*), and roach (*Rutilus rutilus*), using artificial spawning substrates in lakes. *Hydrobiologia* 300/301: 409-415.
- Gliwicz, Z., Dawidowicz, P. (2001): Roach habitat shifts and foraging modified by alarm substance. 1. Field evidence. *Arch. Hydrobiol.* 150 (3): 357-376.

- Goldspink, C.R. (1977): The return of marked roach (*Rutilus rutilus* L.) to spawning grounds in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish Biol.* 11: 599-603.
- Goldspink, C.R. (1978): A note on the dispersion pattern of marked bream *Abramis brama* released into Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish Biol.* 13: 493-497.
- Goldspink, C.R. (1979): The population density, growth rate and production of roach *Rutilus rutilus* (L.) in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish Biol.* 15: 473-598.
- Gowan, C., Young, M.K., Faush, K. & Riley, S. (1994): Restricted movement in resident stream salmonids: a paradigm lost? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2626-2637.
- Grift, R.E., Buijse, A.D., Klein Breteler, J.P.G., Van Densen, W.L.T., Machiels, M.A.M & Backx, J.J.G.M. (2001): Migration of bream between the main channel and floodplain lakes along the lower River Rhine during the connection phase. *J. Fish Biol.* 59: 1033-1055.
- Grimm, M.P. & Klinge, M. (1996): Pike and some aspects of its dependence on vegetation. Aus: Craig, John F. (Hrsg.): Pike: biology and exploitation. London: Chapman & Hall Fish and Fisheries Series 19: 125-156.
- Gross, M.R., Coleman, R.M. & McDowall, R.M. (1988): Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* 239: 1291-1293.
- Hammer, C., Temming, A. & Schubert, H.J. (1994): Diurnal variations in swimming activity of *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) in a group under tank conditions. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 79 (3): 385-396.
- Hartmann, J. & Nümann, W. (1977): Percids of Lake Constance, a lake undergoing eutrophication. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 34: 1670-1677.
- He, X. & Wright, R.A. (1992): An experimental study of piscivore-planktivore interactions: population and community responses to predation. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1176-1183.
- Henking, H. (1923): I. Die Fischwanderungen zwischen Stettiner Haff und Ostsee. *Z. Fischerei* 22: 1-92.
- Hert, E. (1992): Homing and home-side fidelity in rock dwelling cichlids (Pisces, Teleostei) of Lake Malawi, Africa. *Environ. Biol. Fish.* 33: 229-237.
- Hodgson, J.R., Schindler, D.E. & He, X. (1998): Homing tendency of three piscivorous fishes in a north temperate lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 127: 1078-1081.
- Hohausová, E. (2000): Exchange rate and small-scale movements of fish between a river and its backwater. *Arch. Hydrobiol.* 147 (4): 485-504.
- Hokanson, K.E.F. (1977): Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 34: 1524-1550.
- Holcik, J. & Hruska, V. (1966): On the spawning substrate of the roach - *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) and bream - *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) and notes on the ecological characteristic of some European fishes. *Acta soc. zool. Bohemoslovaca* 30 (1): 22-29.

- Horppila, J. & Peltonen, H. (1994): The fate of a roach *Rutilus rutilus* stock under an extremely strong fishing pressure and its predicted development after the cessation of mass removal. *J. Fish Biol.* 45: 777-786.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R. & Olden, J.D. (2001): What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 157-170.
- Järv, L. (2000): Migrations of the perch (*Perca fluviatilis* L.) in the coastal waters of western Estonia. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 49 (3): 270-276.
- Jepsen, N., Beck, S., Skov, C. & Koed, A. (2001): Behavior of pike (*Esox lucius* L.) > 50 cm in a turbid reservoir and a clearwater lake. *Ecol. Freshwater Fish* 10: 26-34.
- Jepsen, N., Koed, A. & Økland, F. (1999): The movements of pikeperch in a shallow reservoir. *J. Fish Biol.* 54: 1083-1093.
- Jepsen, N., Pedersen, S. & Thorstad, E. (2000): Behavioural interactions between prey (trout smolts) and predators (pike and pikeperch) in an impounded river. *Reg. Rivers Res. Manage.* 16: 189-198.
- Johnsen, P.B. & Hasler, A.D. (1977): Winter aggregations of carp (*Cyprinus carpio*) as revealed by ultrasonic tracking. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106 (6): 556-559.
- Jordan, D.R. & Wortley, J.S. (1985): Sampling strategy related to fish distribution, with particular reference to the Norfolk Broads. *J. Fish Biol.* 27 (Suppl. A): 163-173.
- Kafemann, R., Thiel, R., Finn, J.E. & Neukamm, R. (1998): The role of freshwater habitats for the reproduction of common bream *Abramis brama* (L.) in a brackish water system. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 45 (2): 225-244.
- Kairesalo, T., Laine, S., Luokkanen, E., Malinen, T. & Keto, J. (1999): Direct and indirect mechanisms behind successful biomanipulation. *Hydrobiologia* 395/396: 99-106.
- Karst, H. (1968): Unterwasserbeobachtungen an sozialen Gruppierungen von Süßwasserfischen außerhalb der Laichzeit. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 53 (4): 573-599.
- Kasyanov, A.N. & Izyumov, Y. (1990): Variability of the number of seismosensory cranial pores in roach, *Rutilus rutilus*. *Voprosy Ikhtiol.* 30(1): 13-20.
- Kennedy, W.A. (1940): The migration of fish from a shallow to a deep lake in spring and early summer. *Trans. Am. Fish. Soc.* 70: 391-396.
- Kiock, ? (1925): II. Wanderung und Fang der Fische im Unterlauf der Memel. *Z. Fischerei* 23: 121-135.
- Kipling, C. & LeCren, E.D. (1984): Mark-recapture experiments on fish in Windermere, 1943-1982. *J. Fish Biol.* 24:395-414.
- Knösche, R. & Barthelmes, D. (1998): A new approach to estimate lake fisheries yield from limnological basic parameters and first results. *Limnologica* 28 (2): 133-144.
- Koch, F. & Wieser, W. (1983): Partitioning of energy in fish: Can reduction of swimming activity compensate for the cost of production? *J. exp. Biol.* 107: 141-146.

- Koed, A., Mejlhede, P., Balleby, K. & Aarestrup, K. (2000): Annual movement and migration of adult pikeperch in a lowland river. *J. Fish Biol.* 57:1266-1279.
- Kovalev, P.M. (1973): Natural reproductive conditions of the pikeperch (*Lucioperca lucioperca* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* (L.)) and ruffe (*Acerina cernua* (L.)) in Lake Ilmen. *J. Ichthyol.* 3 (13): 943-946.
- Kozikowska, S. (1966): Une analyse des populations de poissons dans trois lacs près de Mikolajki (Mazury). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 16: 1088-1094.
- Kubecka, J. (1993): Night inshore migration and capture of adult fish by shore seining. *Aquacult. Fish. Managem.* 24: 685-689.
- Labatzki, P. & Liebenau, H. (1990): Müritzfischerei Teil II. *Z. Binnenfischerei* 37: 370-378.
- L'Abée-Lund, J.H. & Vøllestad, L.A. (1985): Homing precision of roach *Rutilus rutilus* in Lake Årungen, Norway. *Environ. Biol. Fish.* 13 (3): 235-239.
- L'Abée-Lund, J.H. & Vøllestad, L.A. (1987): Feeding migration of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in Lake Årungen, Norway. *J. Fish Biol.* 30: 349-355.
- Lammens, E.H.R.R., Frank-Landman, A., McGillavry, P.J. & Vlink, B. (1992): The role of predation and competition in determining the distribution of common bream, roach and white bream in Dutch eutrophic lakes. *Environ. Biol. Fishes* 33: 195-205.
- *Langford, T.E. (1981): The movement and distribution of sonic-tagged coarse fish in two British rivers in relation to power station cooling-water outfalls. In: *Proceedings of the 3rd International Conference on Wildlife Biotelemetry* (Hrsg. F.M. Long) Seiten 197-232. University of Wyoming, Laramie.
- *Langford, T.E., Milner, A.G.P., Foster, D.J., Fleming & J.M. (1979): The movements and distribution of some common bream (*Abramis brama* L.) in the vicinity of power station intakes and outfalls in British rivers as observed by ultrasonic tracking. *Rep. Central Electr. Generating Bd. UK, Laboratory note RD/L/N 145/78*, 24 Seiten.
- Lappalainen, J. & Vinni, M. (2001): Movement of age-1 pikeperch under the ice cover. *J. Fish Biol.* 58: 588-590.
- Laroche, J., Durand, J.D., Bouvet, Y., Guinand, B. & Brohon, B. (1999): Genetic structure and differentiation among populations of two cyprinids, *Leuciscus cephalus* and *Rutilus rutilus*, in a large European river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 1695-1667.
- Laskar, K. (1945): Wachstum und Ernährung des Basches (*Perca fluviatilis* L.) in ostholsteinischen Seen. *Arch. Hydrobiol.* 40 (4): 1109-1026.
- Laskar, K. (1949): Die Ernährung des Brassens (*Abramis brama*) im eutrophen See. *Arch. Hydrobiol.* 42: 1-165.
- Legkiy, B.P. & Popova, I.K. (1984): Development of photoreaction in juvenile roach, *Rutilus rutilus*, and minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae), in relation to downstream migration. *J. Ichthyol.* 24: 72-79.
- Lehtonen, H., Hansson, S. & Winkler, H. (1996): Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic Sea area. *Ann. Zool. Fennici* 33: 525-535.

- Lelek, A. & Libosvářský, J. (1960): Výskyt ryb v rybím prechodu na rece Dyji pri Breclavi [The occurrence of fish in a fish ladder in Dye River near Breclav]. *Folia Zoologica* 9: 293-308.
- Libosvářský, J., Lelek, A. & Penáz, M. (1967): Movements and mortality of fish in two polluted brooks. *Acta scientiarum naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovacae Brno* 1: 1-28.
- Lindsey, C.C. & Northcote, T.G. (1963): Life history of reidside shiner *Richardsonius balteatus* with particular reference to movements in and out of Sixteen Mile Lakestreams. *J. Fish. Res. Board Can.* 20 (4): 1001-1030.
- Linfield, R.S.J. (1985): An alternative concept to home range theory with respect to populations of cyprinids in major river systems. *J. Fish Biol.* 27 (Suppl. A): 187-196.
- Linfield, R.S.J. (1982): The impact of Zander (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in the United Kingdom and the future management of affected fisheries in the Angelian region. *EIFAC Technical paper* 42 (Suppl. 2): 353-362.
- Linfield, R.S.J. & Rickards, R.B. (1979): The zander in perspective. *Fish. Mgmt.* 10(1): 1-16.
- Lonzarich, D.G., Warren, M.L. & Lonzarich, M.R.E. (1998): Effects of habitat isolation on the recovery of fish assemblages in experimentally defaunated stream pools in Arkansas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 2141-2149.
- Lucas, M.C. (2000): The influence of environmental factors an movements of lowland-river fish in the Yorkshire Ouse system. *Sci. Total Environ.* 251/252 (1-3): 223-232.
- Lucas, M.C. & Baras, E. (2000): Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 1: 283-316.
- Lucas, M.C. & Baras, E. (2001): Migration of freshwater fishes. Blackwell Science, Oxford, 420 S.
- Lucas, M.C. & Batley, E. (1996): Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus barbus*, a riverine cyprinid fish: implications for river management. *J. applied Ecol.* 33: 1345-1358.
- Lucas, M.C., Mercer, T. & Batley, E. (1998): Spatio-temporal variations of fishes in the Yorkshire Ouse system. *Sci. Total Environ.* 210/211: 437-455.
- Lucas, M.C., Priede, I.G., Armstrong, J.D., Gindy, A.N.Z. & DeVera, L. (1991): Direct measurements of metabolism, activity and feeding behaviour of pike, *Esox lucius* L., in the wild, by the use of heart rate telemetry. *J. Fish Biol.* 39:325-345.
- Mann, R.H.K. (1980): The numbers and production of pike *Esox lucius* in two Dorset rivers. *J. Anim. Ecol.* 49: 899-915.
- Mann, R.H.K. (1996): Fisheries and economics. Aus: Craig, John F. (Ed.): Pike, Biology and exploitation. Chapman and Hall Fish and Fisheries Series 19, S. 219-241.
- Marshall, T.R. (1977): Morphological, physiological, and ethological differences between walleye (*Stizostedion vitreum*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *J. Fish. Res. Bd. Canada* 34: 1515-1523.

- Massé, G., Dumont, P., Ferraris, J. & Fortin, R. (1991): Influence des régimes hydrologique et thermique de la rivière aux Pins (Québec) sur les migrations de fraie du Grand Brochet et sur l'avalaison des jeunes brochets de l'année. *Aquat. Living Resour.* 4: 275-287.
- Matthews, W.J. (1998): Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall, New York, 751 S.
- McKeown, B. (1984): Fish migration. Croom Helm Ltd London, 224 S.
- Meijer, M., de Boois, I., Scheffer, M., Portielje, R. & Hosper, H. (1999): Biomanipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies. *Hydrobiologia* 408/409: 13-30.
- Meinert, W. (1985): Fischbewegungen zwischen Rhein und blind endenden Seitengewässern. Dissertation Johannes Gutenberg Universität Mainz.
- Mikheev, V.N. & Pavlov, D.S. (1993): Spatial distribution and movement of young fishes in relation to food availability in a reservoir on the Rositsa river. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 40: 31-45.
- Miller, R.B. (1948): A note on the movement of the pike, *Esox lucius*. *Copeia* 1: 62.
- Minns, C.K. (1995): Allometry of home range size in lake and river fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 1499-1508.
- *Moen, T. & Henegar, D. (1971): Movement and recovery of tagged northern pike in Lake Oahe, South and North Dakota 1964-68. *Spec. Publ. Am Fish. Soc.* 8: 85-93.
- Molls, F. (1997): Populationsbiologie der Fischarten einer niederrheinischen Auenlandschaft - Reproduktionserfolge, Lebenszyklen, Kurzdistanzwanderungen, Dissertation Univ. Köln.
- Molls, F. (1999): New insights into the migration and habitat use by bream and white bream in the floodplain of the River Rhine. *J. Fish Biol.* 55: 1187-1200.
- Mühlen, M. von zur & Schneider, G. (1929): I. Der See Wirzjerw in Livland -Biologie und Fischerei. *Arch. f. Naturkunde Liv- Ehst- und Kurlands II. Ser Biologica* 14 (2): 1-154.
- Müller, H. (1952): Die produktionsbiologischen Verhältnisse märkischer Seen in der Umgebung Storkows. *Z. Fischerei N.F.* 1: 95-246.
- Müller, H. (1959): Die Einbürgerung der Kleinen Maräne (*Coregonus albula* L.) im Scharmützelsee. *Z. Fischerei N.F.* 8: 565-585.
- Müller, K. (1982): Jungfischwanderungen zur Bottensee. *Arch. Hydrobiologie* 95 (1-4): 271-282.
- Müller, K. & Berg, E. (1982): Spring migration of some anadromous freshwater fish species in the northern Bothnian Sea. *Hydrobiologia* 96 (2): 161-168.
- Müller, W. (1960): Beiträge zur Biologie der Quappe (*Lota lota* L.) nach Untersuchungen in den Gewässern zwischen Elbe und Oder. *Z. Fischerei N.F.* 9 (1/2): 41-72.
- Müller, W. (1961): Neuere Untersuchungen über die Quappe (*Lota lota* L.). *Deutsche Fischerei Zeitung* 8: 43-47.

- Nagiec, W. (1977): Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in its natural habitats in Poland. *J. Fish. Res. Board Can.* 34 (10): 1581-1585.
- Nauwerk, A. (1999): Fakultativ planktivore Fische im Mondsee und ihre Nahrung. II. Das Rotaugen (*Rutilus rutilus* [L.]). *Österr. Fischerei* 52: 17-29.
- Nellen, W. (1968): Der Fischbestand und die Fischereiwirtschaft in der Schlei. -Biologie, Wachstum, Nahrung und Fangerträge der häufigsten Fischarten. *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst.* 38: 5-50.
- Nesbøe, C.L., Magnhagen, C. & Jakobsen, K.S. (1998): Genetic differentiation among stationary and anadromous perch (*Perca fluviatilis*) in the Baltic Sea. *Hereditas* 129 (3): 241-249.
- Neubaur, R. (1926): Biologisches und Wirtschaftliches vom Blei (*Abramis brama* L.) im Stettiner Haff und seinen Nebengewässern. *Z. Fischerei* 24: 163-193.
- Neuman, E. (1979): Activity of Perch, *Perca fluviatilis* L., and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in a Baltic Bay, with special reference to temperature. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm* 58: 107-125.
- Neumann, D., Seidenberg-Busse, C., Petermeier, A., Staas, S., Molls, F. & Rutschke, J. (1994): Gravel-pit lakes connected with the River Rhine as a reserve for high productivity of plankton and young fish. *Wat. Sci. Tech.* 29 (3): 267-271.
- Nicolas, Y., Pont, D. & Lambrechts, A. (1994): Using γ -emitting artificial radionuclides, released by nuclear plants, as markers of restricted movements by chub, *Leuciscus cephalus*, in a large river, the Lower Rhône. *Environ. Biol. Fish.* 39: 399-409.
- Nikolski, G.W. (1957): Spezielle Fischkunde. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.
- Nikolsky, G.V. (1963): The Ecology of Fishes. Academic Press, New York & London.
- Northcote, T.G. (1984): Mechanisms of fish migration in rivers. Aus: McCleave, J.D., Arnold, G.P., Dodson, J.J. & Neill, W.H. (Hrsg.): Mechanisms of migration in fishes, Plenum Press, New York, S. 317-355.
- Northcote, T.G. (1978): Migratory strategies and production in freshwater fishes, Aus: Gerking, S.D. (Hrsg.): Ecology of freshwater production, Blackwell Scientific Publications, Oxford, S. 326-359.
- Nyberg, P., Degerman, E. & Sers, B. (1996): Survival after catch in trap-nets, movements and growth of the pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Lake Hjälmaren. Central Sweden. *Ann. Zool. Fennici* 33: 569-575.
- Olden, J.D., Jackson, D.A. & Peres-Neto, P.R. (2001): Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia* 127:572-585.
- Pape, A. (1937): Untersuchungen über den Zander und seine Fischerei im Köpenicker Fischereigebiet. *Z. Fischerei* 35: 705-730.
- Pavlov, D.S. (1994): The downstream migration of young fishes in rivers: mechanisms and distribution. *Folia Zoologica* 43 (3): 193-208.

- Pavlov, D.S., Gusar, A.G., Pyanov, A.I. & Gorin, A.N. (1986): The results of hydroacoustic observations on roach in Lake Glubokoe in winter. *Hydrobiologia* 141: 125-132.
- Peczalska, A. (1968): Development and reproduction of roach (*Rutilus rutilus* L.) in the Szczecin Firth. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 15 (2): 103-120.
- Pelz, G.R. (1985): Fischbewegungen über verschiedenartige Fischpässe am Beispiel der Mosel. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg* 76: 1-190.
- Pelz, G.R. (1989): Wo halten sich Cypriniden im Winter auf? *Fischökologie aktuell* 1 (1): 10.
- Pelz, G.R. (1989): Zur Verwendung der Begriffe „fish movements“ und „fish migrations“ in der deutschsprachigen Literatur. *Fischökologie aktuell* 1 (2): 20-24.
- Perrow, M.R., Meijer, M.L., Dawidowicz, P. & Coops, H. (1997): Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia* 342/343: 355-365.
- Pliszka, F. (1951): Wyniki badań nad wędrowkami ryb w Wisle [Results of investigations on the migrations of fish in the Vistula. *Rocz. Nauk roln.* H 57: 273-283.
- Puke, K. (1952): Pike-perch studies in Lake Vänern. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 33: 168-178.
- Raat, A.J.P. (1988): Synopsis of biological data on the northern pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758. *FAO Fisheries Synopsis* No. 30 Rev.2.
- Radomski, P.J. & Goeman, T.J. (1995): The homogenizing of Minnesota lake fish assemblages. *Fisheries* (Bethesda) 20: 20-23.
- Rahn, J. (1957): Die Fischerei auf dem Sacrower See in den Jahren 1949 bis 1955. *Z. Fischerei* N.F. 6: 561-588.
- Reimer, G. (1991): The ecological importance of floodplains for fish at the river March (Austria). *Arch. Hydrobiol.* 121 (3): 355-363.
- Rodríguez, M.A. (2002): Restricted movement in stream fish: the paradigm is incomplete, not lost. *Ecology* 83 (1): 1-13.
- Rundberg, H. (1977): Trends in harvests of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*), eurasian perch (*Perca fluviatilis*), and northern pike (*Esox lucius*) and associated environmental changes in lake Mälaren and Hjälmaren, 1914-74. *J. Fish. Res. Board Can.* 34(10): 1720-1724.
- Sadler, K. (1980): Effect of the warm water discharge from a power station on fish populations in the river Trent. *J. Applied Ecology* 17: 349-357.
- Sakowicz, S. & Backiel, T. (1953): Migracje ryb przez kanał Tajty-Mamry [Fish migrations through the canal connecting lakes Mamry and Tajty]. *Rocz. Nauk Roln.* 67-D: 275-285.
- Scheuring, L. (1929): Die Wanderungen der Fische I.. *Ergeb. d. Biol.* 5: 405-691.
- Scheuring, L. (1930): Die Wanderungen der Fische II.. *Ergeb. d. Biol.* 6: 4-326.
- Schiemenz, F. (1957): Die Flachheit als entscheidende Ursache für die Eigenart eines Sees. *Z. Fischerei* N.F. 5: 581-584.

- Schiemenz, F. (1962): Wanderweite und Wanderdruck bei den Fischen und die Auswirkungen auf den Fischbestand in Flußstrecken mit Wehren. *Österr. Fischerei* 15: 22-26.
- Schiemenz, F. & Köthke, H. (1956): Die Fischereiverhältnisse in der Elbe vor dem Bau des Wehres in Geesthacht. *Z. Fischerei N.F.* 5: 175-210.
- Schiemenz, P. (1914): Die Wanderungen unserer Süßwasserfische im Binnenlande. *Mitt. Fisch.-Ver. Prov. Brandenburg* 6: 125-127, 134-139.
- Schlosser, I.J. (1995): Dispersal, boundary processes, and trophic-level interactions in streams adjacent to beaver ponds. *Ecology* 76 (3): 908-925.
- Schlumpberger, W. (1964): Fischmarkierungen zur Lösung von Bewirtschaftungsfragen in inneren Küstengewässern. *Dt. Fischereizeitung* 11 (6): 177-182.
- Schlumpberger, W. (1976): Markierungsexperimente mit Fischen in Randgewässern der mittleren Ostsee, 1. Markierungen von Zandern *Stizostedion lucioperca* (L.) in der Darßer Boddenkette. *Z. Binnenfischerei DDR* 23 (9): 274-277.
- Schmutz, S., Mader, H. & Unfer, G. (1995): Funktionalität von Potamalfischaufstiegshilfen im Marchfeldkanalsystem. *Österr. Wasser- und Abfallwirtschaft* 47 (3/4): 43-58.
- Schmutz, S., Griefing, C. & Wiesner, C. (1998): The efficiency of a nature-like bypass channel for pike-perch (*Stizostedion lucioperca*) in the Marchfeldkanalsystem. *Hydrobiologia* 371/372: 355-360.
- Schneider, G. (1922): Zur Biologie der ostbaltischen Perciden. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 58-74.
- Schulz, U. & Berg, R. (1987): The migration of ultrasonic-tagged bream, *Abramis brama* (L), in Lake Constance (Bodensee-Untersee). *J. Fish Biol.* 31: 409-414.
- Schweng, E. (1937): I. Beiträge zur Fischereibiologie märkischer Seen. I. Die produktionsbiologischen Verhältnisse flacher märkischer Flußseen, dargestellt auf Grund von fischereibiologischen Untersuchungen des Dämeritz-, Flaken- und Kalksees. *Z. Fischerei* 35: 127-147.
- Schwevers, U. (1998): Die Biologie der Fischabwanderung. Bibliothek Natur & Wissenschaft Band 11, Verlag Natur & Wissenschaft Solingen. 83 S.
- Seligo, A. (1908): Hydrobiologische Untersuchungen IV. Das Wachstum der kleinen Marene. *Mitteilungen d. Westpreußischen Fischerei-Vereins* 20 (1): 20-52.
- Sheldon, A.L. & Meffe, G.K. (1994): Short-term recolonization by fishes of experimentally defaunated pools of a coastal plain stream. *Copeia* (4): 828-837.
- Siegmund, R. (1969): Lokomotorische Aktivität und Ruheverhalten bei einheimischen Süßwasserfischen (Pisces; Percidae, Cyprinidae). *Biol. Zbl.* 88: 295-312.
- Spangler, G.R., Payne, N.R., Thorpe, J.E., Byrne, J.M., Regier, H.A. & Christie, W.J. (1977): Responses of percids to exploitation. *J. Fish. Res. Board Can.* 34 (10): 1983-1988.
- Staas, S. & Neumann, D. (1994): Reproduction of fish in the lower River Rhine and connected gravel-pit lakes. *Wat. Sci. Tech.* 29: 311-313.

- Stott, B. (1961): Movement of coarse fish in rivers. *Nature* 190: 737-738.
- Stott, B. (1967): The movements and population densities of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and gudgeon (*Gobio gobio* (L.)) in the River Mole. *J. Anim. Ecol.* 36: 407-423.
- Struck, H. (1943): Hunger-Wanderungen der Fische. *Fisch. Ztg.* 46: ?.
- Svärdson, G. (1952): Spawning behaviour of *Leuciscus rutilus* (LINNÉ). *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 33: 199-203.
- *Tans, M. (2000): Utilisation des noues de la Meuse en tant que sites de reproduction et de nurserie par les poissons du fleuve. DPhil thesis, Presses Universitaires de Namur, Namur, Belgium, 337 Seiten.
- *Travade, F.M., Larinier, M., Boyer-Bernard, S. & Dartiguelongue, J. (1998): Experiences on four fishpass installations recently built on two rivers in southwest France. Aus Jungwirth, M., Schmutz, S. & Weiss, S. (Hrsg.): fish migrations and fish-bypasses. Blackwell Scientific Publications.
- Tesch, F.W.(1955): Das Wachstum des Barsches (*Perca fluviatilis* L.) in verschiedenen Gewässern. *Z. Fischerei* N.F. 4: 321-420.
- Tesch, F.W. (1956): Beißzeit, Laichzeit und Fraßgewohnheiten der Fische. *Deutsche Fischerei Zeitung* 33: 13-16.
- Tesch, F.W. (1956): Percidenwachstum in eutrophen norddeutschen Flachseen. *Z. Fischerei* N.F. 5: 593-606.
- Thorpe, J. (1977a): Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814. *FAO Fisheries synopsis* No. 113, 138 Seiten.
- Thorpe, J. (1977b): Morphology, physiology, behavior, and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *P. flavescens* Mitchill. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 34: 1504-1514.
- Van der Vlugt, J.C., Walker P.A., Van der Does, J. & Raat, A.J.P. (1992): Fisheries management as an additional lake restoration measure: biomanipulation scaling-up problems. *Hydrobiologia* 233: 213-224.
- Van Donk, E., Grimm, M.P., Gulati, R.D., Heuts, P.G.M., de Kloet, W.A. & van Liere, L. (1990): First attempt to apply whole-lake food-web manipulation on a large scale in The Netherlands. *Hydrobiologia* 200/201: 291-301.
- Vøllestad, L.A. & L'Abée-Lund, J.H. (1987): Reproductive biology of stream-spawning roach, *Rutilus rutilus*. *Environ. Biol. Fish.* 18 (3): 219-227.
- Vostradovský, J. (1969): Tagging, migration, and growth of tagged pikes in the Lipno Dam Lake. *Buletin VÚR Vodnany* 3: 9-18.
- Vostradovský, J. (1983): Techniques et méthodes d'aménagement et d'élevage du brochet en Tchécoslovaquie. Aus: Billard, R. (Hrsg.): Le Brochet, INRA Publ., Paris, 271-281.
- Whelan, K.F. (1983): Migratory patterns of bream *Abramis brama* L. shoals in the River Suck system. *Irish Fisheries Investigations, Series A* 23: 11-15.

- Wilkonska, H. (1967): Wedrowka tarlowa ploci (*Rutilus rutilus* L.) w jeziorze Sniardwy (Spawning migration of roach (*Rutilus rutilus* L.) in Lake Sniardwy). *Rocz. Nauk Roln.* 90-H-3: 517-538.
- Wilkonska, H. & Zuromska, H. (1967): Obserwacje nad rozrodem szczupaka (*Esox lucius* L.) i ploci (*Rutilus rutilus* L.) w jeziorach pojezierza mazurskiego. (Observations of the spawning of pike (*Esox lucius* L.) and roach (*Rutilus rutilus* L.) in Mazury lake district). *Rocz. Nauk Roln.* H-90 (3): 477-502.
- Willemsen, J. (1977): Population dynamics of percids in Lake IJssel and some smaller lakes in The Netherlands. *J. Fish. Res. Board. Can.* 34 (10): 1710-1719.
- Williams, W.P. (1965): The population density of four species of freshwater fish, roach (*Rutilus rutilus* (L.)), bleak (*Alburnus alburnus* (L.)), dace (*Leuciscus leuciscus* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in the River Thames at Reading. *J. Anim. Ecol.* 34 (1): 173-185.
- Wiktor, J. (1961): Einige biologische Eigenschaften des Zanders als Funktion der Lebensbedingungen im Oderhaff. *Z. Fischerei* N.F. 10: 697-703.
- Winkler, H. & Thieme, T. (1978): Untersuchung an den Zanderbeständen der Küstengewässer der DDR. *Wiss. Zeitschr. d. Wilhelm-Pieck-Univ. Rostock, Math.-Nat. Reihe* 27 (4): 439-445.
- Winter, J.D. (1977): Summer home range movements and habitat use by four largemouth bass in Mary Lake, Minnesota. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106 (4): 323-330.
- Wolter, C. (1999): Comparison of intraspecific genetic variability in four common cyprinids, *Abramis brama*, *Abramis bjoerkna*, *Rutilus rutilus* and *Scardinius erythrophthalmus*, within and between lowland river systems. *Hydrobiologia* 394 (1-3): 163-177.
- Wootton, R.J. (1998): Ecology of teleost fishes. 2. Aufl. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- Wundsch, H.H. (1939): Das Wachstum des Bleis in den Seen der Oberspree und Dahme. *Z. Fischerei* 37 (4): 555-612.
- Wundsch, H.H. (1950): Beiträge zur Fischereibiologie märkischer Seen. VI. Beobachtungen über die Besiedlung von Überschwemmungsflächen an der Beetzsee-Wasserstrasse (mittlere Havel) im Frühjahr 1942. *Abh. a. d. Fischerei* Lfg. 2: 349-396
- Wurtz-Arlet, J. (1961): Bemerkungen über den Zander in Frankreich. *Z. Fischerei* N.F. 10: 711-714.
- Ziemiankowski, W.B. & Cristea, E. (1961): Beobachtungen zur Ernährungsdynamik der Fische während des Winters. *Z. Fischerei* N.F. 10 (4/5): 275-298.

ISSN 1618 – 7938

Impressum

Landesforschungsanstalt für Landwirtschaft und Fischerei
Mecklenburg-Vorpommern

Dorfplatz 1
18276 Gülzow

Tel. 03843 – 789-0

e-mail:

poststelle@lfa.mvnet.de

Redaktionskollegium:

Prof. Gienapp, Prof. Weiher, Prof. Schumann, H.-J. Jennerich,
Dr. Heilmann

Redaktionsschluss:

1. September 2003

Nachdruck, auch auszugsweise, nur mit Genehmigung

Druck, Repro und
buchbinderische
Weiterverarbeitung:

Druckerei A.C. Froh, Plau am See

Mitteilungen

der Landesforschungsanstalt für
Landwirtschaft und Fischerei
Mecklenburg-Vorpommern

Heft 29 / 2003

- Sonderheft des Instituts für Fischerei -

ISSN 1618 – 7938

Vorwort

In Mecklenburg-Vorpommern erfolgte die Pachtwertermittlung für Seen bislang ausschließlich auf der Basis flächenabhängiger Einheitswerte - ein Verfahren, das reale Ertragsverhältnisse unberücksichtigt lässt. Daher wurde bereits Mitte der 90er Jahre seitens des Landwirtschaftsministeriums die Festlegung getroffen, künftig den potentiellen fischereilichen Ertrag der Seen als Basis des Pachtpreises zu Grunde zu legen.

In diesem Kontext wurde das Institut für Fischerei Rostock der Landesforschungsanstalt für Landwirtschaft und Fischerei Mecklenburg-Vorpommern beauftragt, eine geeignete Methode zur Ermittlung des Ertragswertes der Seen in Mecklenburg-Vorpommern zu etablieren und entsprechende Daten für alle größeren Gewässer bereitzustellen. Dieses Projekt wurde Ende 2000 mit der Vorstellung des Berichts für über 500 Seen in M-V vorläufig abgeschlossen.

In enger Abstimmung mit dem Institut für Binnenfischerei Potsdam-Sacrow wurde eine Methode entwickelt bzw. weiterentwickelt, die im wesentlichen auf Basis des Nährstoffgehaltes (Gesamt-Phosphor) und der Seebeckenmorphologie den potentiellen Fischertrag abschätzt. Bezugsgröße des Verfahrens sind reale Fangerträge aus nordostdeutschen Seen aus einem längeren Zeitraum vor der Wende, der durch intensive Befischung bei gleichgewichtiger Entnahme aller Fischarten geprägt war. Gekoppelt mit Nährstoffwerten aus dem gleichen Zeitraum ließen sich so fundierte Aussagen über tatsächlich erzielbare fischereiliche Erträge ableiten.

(Für detaillierte Informationen zum Verfahren der Bonitierung sei auf die Veröffentlichung in Fischerei & Fischmarkt M-V 01/2001 sowie auf unsere Internet-Seiten [www.landwirtschaft-mv.de] verwiesen.)

Im Praxistest des Verfahrens zeigte sich, dass zwar insgesamt eine gute „Trefferquote“ erzielt wird, so dass eine grundsätzliche Eignung der Bonitierungswerte zur Pachtpreisermittlung außer Frage steht. Gleichwohl gibt es jedoch „Problemfälle“ - also Seen, bei denen beobachteter und nach unserem Verfahren errechneter Ertrag deutlich auseinander liegen. Dies betrifft zum einen ungeschichtete Seen, die aufgrund ihrer intensiveren Nährstoffausnutzung generell eine höhere Produktivität haben. Dadurch ist die Primärproduktion entweder gar nicht mehr durch den Nährstoff Phosphor begrenzt; oder es sind methodische Korrekturen der erzielten Primärproduktion erforderlich, die zusätzliche Fehlerquellen im Verfahren darstellen.

Zum anderen wurden deutliche Abweichungen an Seen beobachtet, die Verbindungen zu anderen stehenden und/oder fließenden Gewässern aufweisen, so dass der Schluss nahe lag, dass durch Wanderbewegungen der Fische aus fischereilicher Sicht Auf- bzw. Abwertungen der Gewässer erfolgen (Fisch“verlust“ bzw. -zustrom). Diesem Problem hat sich das Institut für Fischerei in den letzten Jahren verstärkt gewidmet mit dem Ziel, mögliche verallgemeinerbare Zusammenhänge im Fischeaustausch zwischen Gewässern aufzudecken, um diese dann ggf. in das Bonitierungsverfahren einbauen zu können.

In diesem Kontext ist auch die vorliegende Literaturstudie entstanden. Es galt, die verfügbare Literatur dahingehend auszuwerten, ob sich bei verschiedenen denkbaren Kombinationen von Seen untereinander bzw. mit Fließgewässern bestimmte Fischbewegungen vorhersagen lassen, die mit statistischer Sicherheit eine Verwendung im Bonitierungsverfahren ermöglichen würden (z.B. der „klassische“ Ansatz einer Laichwanderung von einem tiefen in einen flachen und dadurch früher erwärmten See).

Das vorliegende Ergebnis zeigt, dass Fischbewegungen im weitesten Sinne ein äußerst komplexes Thema sind und die Fische sich oft nicht „erwartungsgemäß“ verhalten. Das Fazit der Literaturstudie legt den Schluss nahe, dass sich die ursprünglich geplante Umsetzung grundlegender Zusammenhänge bei Fischwanderungen im Bonitierungsverfahren voraussichtlich nicht realisieren lässt. Hier wird wohl nur die Betrachtung des jeweiligen Einzelfalls zum Ziel führen.

Dessen ungeachtet stellt die vorliegende Studie eine hervorragende Zusammenfassung des Wissens zu Fischbewegungen und –wanderungen dar und ist insofern auch für einen Leserkreis interessant, der nicht primär mit der Materie der Ertragswertschätzung befasst ist. Wir haben uns deshalb entschlossen, die ursprünglich interne Literaturlauswertung in Form eines Sonderheftes in der Reihe „Mitteilungen der Landesforschungsanstalt“ zu veröffentlichen und damit einem breiteren Kreis an Interessenten zugänglich zu machen. Sicher sind die enthaltenen Auswertungen nicht in jeder Beziehung vollständig, und die große Komplexität des Themas ließe Raum für viele weiterführende Auswertungen und Diskussionen. Die Autoren freuen sich sicher über weitere Anregungen, Hinweise und Kritik an dieser Arbeit!

Rostock, im September 2003

H.-J. Jennerich