

Zur ursprünglichen Laichzeit des Sieglachses und Stammauswahl bei der Wiedereinbürgerung

Dr. Jörg Schneider, Büro für fischökologische Studien, [BFS](#), Frankfurt am Main

Einleitung

Das Wiedereinbürgerungsprojekt Lachs 2000 der in der Internationalen Kommission zum Schutz des Rheins (IKSR) vertretenen Rheinanliegerstaaten hat zum Ziel, den Atlantischen Lachs im Rheinsystem wieder anzusiedeln. Dabei stellt sich noch immer die Frage, welche Herkünfte sich hierfür besonders eignen bzw. welche herkunftsspezifischen Charakteristika von Bedeutung sind. Gegenstand dieser Studie ist die Bedeutung der Laichzeit als zeitlich-klimatische Anpassung fremder Herkünfte an die ökologischen Bedingungen ihres Heimatgewässers und die möglichen Auswirkungen für den Reproduktionserfolg und Anpassungsprozess im "Empfängergewässersystem" Sieg. Die häufigsten bisher in der Sieg (NRW und Rheinland-Pfalz) verwendeten Herkünfte stammen aus Irland (Westküste), Schweden (Kattegat), Frankreich (Süd-West), Dänemark (Jütland) und Schottland (Ostküste) und damit aus klimatisch völlig unterschiedlichen Regionen mit unterschiedlichen Laichzeiten. Für das Siegsystem wurden historische Angaben zur "Ablaichung" der Jahre 1888-1908 ausgewertet. Die präsentierte Übersicht ist dabei als Diskussionsbeitrag zu verstehen und erhebt

nicht den Anspruch, zu diesem Zeitpunkt einzelne Herkünfte als geeignet oder ungeeignet zu qualifizieren. Einige Teilergebnisse und theoretische Überlegungen haben jedoch durchaus den Charakter eines ersten Ausschlußkriteriums und sollten in Abwägung mit den biotischen und abiotischen Faktoren der jeweiligen Besatzgewässer als Entscheidungshilfe bei der Stammauswahl herangezogen werden.

Laichperiode und Entwicklungszeit bis zum Aufschwimmen

Der Atlantische Lachs sucht mit hoher Präzision sein Herkunftsgewässer auf, um sich nahe seiner ehemaligen Kinderstube zu vermehren.



Abb. 4: Lachslarve mit Dottersackrest im Kieslückensystem – eine kritische Phase in saprobiell belasteten Gewässern. Photo: Schneider

Als Laichhabitate werden meist flache, moderat bis stark überströmte kiesige Rauschenstrecken genutzt. Die dotterreichen Eier werden etappenweise in mehreren Laichgruben abgelegt, besamt und anschließend mit Substrat bedeckt. Die Dauer der Ei- und Larvalentwicklung richtet sich nach den Faktoren Zeit und Temperatur und wird in Tagesgraden angegeben. Auf der Basis von kontinuierlichen Temperaturmessungen kann der Verlauf der Ei- und Larvalentwicklung bis zur Emergenz relativ präzise zeitlich bestimmt werden. Nach dem Schlupf im Frühjahr verbleibt die empfindliche Larve - ausgestattet mit einem großen Dottersack - in der Eitasche der Laichgrube oder im Nahbereich des umgebenden Kieslückensystems (Abb. 4). Wenn der Dottersack zu etwa 80% aufgezehrt ist, verläßt der Brütling das Lückensystem (Emergenz) und beginnt mit der eigenständigen Nahrungsaufnahme. In der Aufschwimphase und den Wochen danach sind die Verluste unter der Brut besonders hoch. Entsprechend ist der günstigste Zeitpunkt des Aufschwimmens ein wichtiger Überlebens- und Auslesefaktor.

Variabilität der Laichperiode

Die Laichzeit (Beginn bis Ende der Eiablage) des Atlantischen Lachses ist innerhalb seines europäischen Verbreitungsgebietes enormen Variationen unterworfen. Insgesamt erstreckt sie sich über einen Zeitraum von 5-6 Monaten (September bis Februar). Als Schwerpunkt gelten die Monate Oktober bis Januar. Die Dauer der Laichperiode *innerhalb* eines Flusses bzw. Flußabschnitts beträgt meist zwischen 3 und 10 Wochen. Der Scheitelpunkt der Laichperiode (*peak spawning*) gilt als gegeben, wenn 50% der

Rogner die Laichreife erreichen. Sowohl die Dauer der Laichperiode als auch der Scheitelpunkt der Eiablage korrelieren mit dem Temperaturregime des Heimatgewässers. In kälteren Gewässern bzw. Gewässerabschnitten werden meist kürzere und frühere Laichperioden verzeichnet als in wärmeren Gewässern. In den russischen Gewässern laichen Lachse beispielsweise zwischen September und November bei Temperaturen von 6 - 0°C, der Schlupf erfolgt erst im Mai. In Spanien und Südfrankreich laicht der Lachs erst im Dezember und Januar. Der Schlupf erfolgt wegen der milden Temperatur (meist > 7°C) bereits im späten Januar bis Mitte Februar und auch die Larvalentwicklung geht entsprechend schnell vonstatten. Die irischen Stämme haben ihren Reproduktionsschwerpunkt ebenfalls in den Monaten Dezember und Januar. In Norwegen dauerte die Laichperiode in 16 untersuchten Gewässern zwischen 18 und 75 Tagen (HEGGERGET, 1988). Die Laichperiode war bei denjenigen Populationen ausgedehnter, die ihren Laich-Scheitelpunkt spät erreichten; früh laichende Populationen (*peak* vor 15. Nov.) laichten innerhalb von 29,7 Tagen, spät laichende Populationen (*peak* nach 15. Nov.) innerhalb von 50,8 Tagen. Der Laich-Scheitelpunkt variierte kaum zwischen verschiedenen Jahren. Der Beginn der Laichperiode war dabei streng mit den Wassertemperaturen des Zeitraums Dezember - April (entspricht dem Entwicklungszeitraum der Eier und Dottersackbrut), nicht jedoch mit dem Breitengrad der Lage des Gewässers (gleichzusetzen mit Tageslänge; Spanne 5,0 - 9,5 h), den aktuellen Temperaturen beim Ablichtertermin (Spanne 1,0 - 4,7°C) oder dem

aktuellen Abflußgeschehen korreliert. Die Spannbreite zwischen Populationen ist dabei erheblich: Im milden Suldalslägen liegt die Laichzeit komplett im Januar, im nördlichen Altaelva dagegen im Oktober. WEBB & MCLAY (1996) fanden im schottischen Dee gleichfalls temperaturbedingte Unterschiede - sogar innerhalb eines Flußsystems. Die Laichperiode dauert hier in den kälteren Zuflüssen des Oberlaufs von Ende Oktober bis Ende November und liegt in den unteren Bereichen entsprechend später (bis Ende November - Anfang Januar) und dauert hier auch länger an als im Oberlauf. Aufgrund höherer Durchschnittstemperaturen erfolgt der Schlupf trotz des späteren Ablaichens zuerst im Unterlauf.

Laichzeiträume in Rhein und Elbe

Im Rheinsystem lag die Laichzeit des Lachses relativ früh, wobei aufgrund der Größe des Einzugsgebietes und der regionalen Unterschiede in Klima und Abfluss einige Unterschiede geherrscht haben dürften. Der Straßburger Fischer BALDNER (1666) gibt den Zeitraum *"umb den St. Catharinentag"* (25. November) an. LAUTERBORN (der BALDNER'S Werk herausgab und kommentierte) ergänzt, daß die Ablage der Eier *"hauptsächlich"* von Mitte November bis Mitte Dezember reicht. NERESHEIMER (1937) faßt seine Kenntnisse für den sog. Rheinlachs wie folgt zusammen: *Jedenfalls darf man im allgemeinen mit 100 - 120 Tagen Entwicklungsdauer rechnen, so daß die Ende November bis Mitte Dezember abgelegten Eier unter normalen Verhältnissen im April ausschlüpfen. In den kalten Gewässern des Ober- und Hochrheins wird die Entwicklung noch mehr verzögert. Baldner sagt: "Der Rogen wird*

erst lebendig im Meyen". An anderer Stelle gibt NERESHEIMER Mitte November bis Mitte Dezember für den Hochrhein an. NAUWERCK (1986) nennt in der badischen Ortenau den Zeitraum Ende November bis Januar, ohne einen Schwerpunkt anzugeben. SEILER (1999) gibt für den Moselzufluß Ruwer an, daß am 15. November 1941 mehrere Lachse gestreift wurden. In Luxemburgischen Laichgewässern wurden ab Novemberanfang bis in den Dezember Laichlachse registriert; die Brut erschien bereits im April (ANONYMUS, 1957). VON DEM BORNE (1886) beschreibt - mit Bezug auf BARFURTH (1874) - den Reproduktionszeitraum mit den Worten: *"Im Rhein ist die Hauptlaichzeit von Mitte November bis Mitte Dezember. Später sind fast alle Weibchen abgelaicht; die Männchen werden etwas früher reif wie die Weibchen, einzelne vom 20. October, fast alle vom 1. November ab"*. Von der Elbe (Böhmen) berichtet FRITSCH (1894), daß die Fischer den 22. Oktober (Heilige Kordula) als Beginn des Laichgeschäftes nennen, aber der Schwerpunkt auf die zweite Hälfte des Novembers fällt. Damit lag die Laichperiode etwas früher als in den meisten Regionen des Rheins. Der Schlupf in den "Gebirgswässern" erfolgte wegen der geringen Temperaturen ("1 oder 2°C") erst im Mai.

Laichzeitraum in der Sieg

Für die Sieg sind relativ frühe Laichzeiträume bekannt. In den Jahresberichten des Rheinischen Fischerei-Vereins (Herausgegeben von FRHR. LA VALETTE ST. GEORG, 1888-1908), die hier zum Zweck der Bestimmung der historischen Laichzeit detailliert ausgewertet wurden, wird u.a. die Übergabe von Eiern an

Lachszuchten am 18. und 22. November 1898 beschrieben, "am 19. December erschienen die Augenpunkte, und am 10. Januar begann das Ausschlüpfen". Bei einer anderen Eicharge wurden die Augenpunkte am 15. Januar sichtbar und der Schlupf erfolgte am 18. Februar. Die (unangefütterte?) Brut wurde am "28. April (1898) in die untere Sieg und Agger eingesetzt". 1904 wurde in Moselbächen, Siegbächen sowie in Krutterbach und Nette zwischen 22. März und 28. April Lachsbrut ausgebracht, die in allen

Bächen "gut aufkam" (ANONYMUS, 1905). Aus den Aufstellungen des Rheinischen Fischereivereins wird deutlich, daß der Schwerpunkt des Brutbesatzes zwischen 4. und 29. April datierte. Anhand der Auflagetermine und korrespondierenden Eizahlen aus den Fängen an der Sieg zwischen 1888 und 1908 läßt sich der Laichzeitraum bzw. der Zeitpunkt des Laichhöhepunktes (hier: 50% aller Eier gewonnen) rekonstruieren. Danach waren von insgesamt 1.024.150 "abgelaichten" Eiern 50% bereits am 23./24. Nov. aufgelegt (Abb. 1).

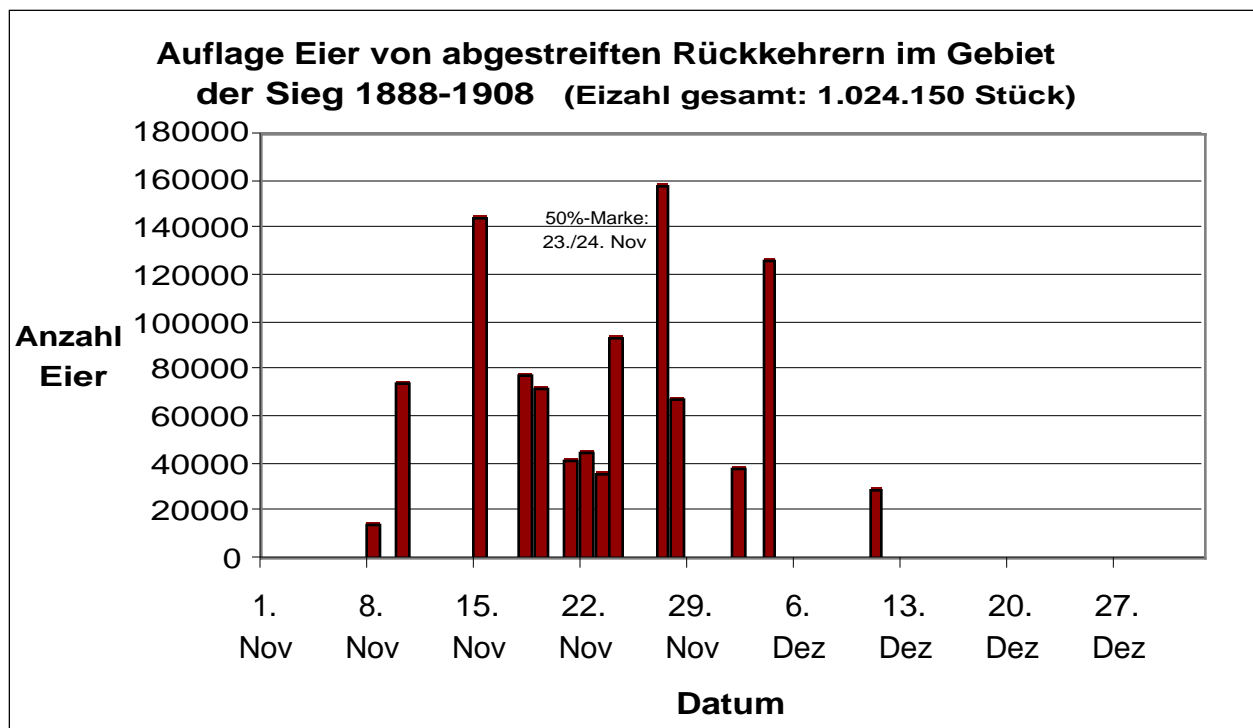


Abb. 1: Statistik der zwischen 1888 und 1908 aufgelegten Eier von Rückkehrern an der Sieg.

Nicht immer wurden die Zahlen der gewonnenen Eier detailliert nach Tagen aufgeschlüsselt. In einem zweiten Auswertungsschritt wurden deshalb die Abstreiftermine ausgewertet. Sie geben weiteren Aufschluß über den Laichzeitraum des Sieglachses. "Erste Abblanchungen" datieren z.B. auf den 6.11.1905, 18.11.1906, 15.11.1907 (alle Bröl), 8.11.1907

(Sieg bei Hennef) und 8.11.1906 (Buisdorf); offensichtlich umfangreichere Abstreifungen erfolgten u.a. am 27.11.1906 (Buisdorf) und 4.12.1906 (Bröl). Bei 36 recherchierten Nennungen von Abstreifterminen zwischen 1888 und 1908 reichen diese von 6. November bis 21. Dezember, wobei die zeitliche Mitte auf den 19. November fällt. Die Schonzeit an der Sieg

reichte damals von 15. Oktober bis 15. Dezember. Entsprechend ist anzunehmen, daß die Laichzeit im Allgemeinen Mitte Dezember bereits zu Ende war und Mitte der zweiten Novemberhälfte ihren Höhepunkt erreichte (vgl. Abb. 1).

Biologische Bedeutung der Laichzeit

Der Laichzeitpunkt ist herkunftsspezifisch und genetisch festgelegt. HOLDENGAARD (unveröffentl. Daten; vgl. Abb. 3) konnte erstmals belegen, daß sich die Laichzeit einer Herkunft auch nach Übersiedlung in entfernte Flußsysteme erhält. Im Rahmen eines Wiederansiedlungsprojektes an der dänischen Gudenau wurden markierte Smolts der Herkünfte Ätran (Schweden), Conon (Schottland), Burrishoole und Corrib (beide Irland) sowie Skjern Å (Dänemark) ausgesetzt. Die bisher erfassten Rückkehrer in der Gudenau (n= 443) erreichten in dem Zeitraum die Laichreife, der auch aus ihren Heimatgewässern bekannt ist und den klimatischen Bedingungen der Herkunftsregionen entspricht. Der Laichhöhepunkt lag bei Ätran am 18. Nov. (n= 57), bei Skjern am 5. Dezember (n=99), bei Conon am 6. Dezember (n=78), bei Burrishoole am 13. Dezember (n= 113) und bei Corrib am 27. Dezember (n= 96) (vgl. Abb. 3). Die Ergebnisse HOLDENGAARDS belegen den geringen Einfluß exogener Faktoren (z.B. Tageslänge, Temperatur, Wasserstand) auf das Fortpflanzungsverhalten. Da die Faktoren Wassertemperatur und Abflussgeschehen zur Laichzeit von Jahr zu Jahr stark variieren können, ist für die Bestimmung des idealen Laichzeitpunktes eine (bezogen auf die zur Laichzeit aktuell herrschenden Bedingungen)

temperatur- und abflusskompensierte endogene, genetische Steuerung notwendig. Beispielsweise haben hohe Temperaturen im November *eines Jahres* keine Aussagekraft hinsichtlich des wahrscheinlichsten Temperaturverlaufs während der folgenden Entwicklung der Eier und Dottersackbrut. Eine aus einem evolutiven Anpassungsprozess hervorgegangene Terminierung der Laichzeit ist dagegen als genetisch fixierte "Langzeitmessung" geeignet, das "wahrscheinlichste" Temperaturregime des Laich- und Aufwuchsgewässers "vorherzusagen", die Entwicklungsdauer (Tagesgrade) der Nachkommen "hineinzurechnen" und so das optimale Zeitfenster (siehe Abb. 3) des Beginns der Freßfähigkeit einzuhalten. Die Variation der Laichperiode zwischen Herkünften wird entsprechend als Anpassung an das Temperaturregime des Heimatgewässers interpretiert (vgl. HEGGBERGET, 1988, JENSEN *et al.*, 1991; WEBB & MCLAY, 1996). Zeitlich verschobenes Abläichen führt zu einem suboptimalen Beginn der Freßfähigkeit der Brut (Aufschwimmen außerhalb des idealen Zeitfensters). Da in aquatischen Systemen exogene Faktoren wie Temperatur und Abfluß zwischen verschiedenen Jahren sehr variabel sind, stellt das ideale Zeitfenster stets einen Kompromiß zwischen den Chancen und Risiken eines frühen und späten Zeitpunktes des Aufschwimmens dar. Mit Distanz zum idealen Zeitfenster nehmen diverse Risikofaktoren für den Reproduktionserfolg bzw. die Fitness der Brut zu. Ein extremes Abweichen vom idealen Zeitfenster läßt die Überlebenschance der Nachkommen entsprechend gegen Null gehen. Dabei sind Art und Ausmaß der Risikofaktoren

für Nachkommen zu früh und zu spät laichenden Individuen völlig unterschiedlich (Abb. 2):

Risikofaktoren bei zu frühem Laichen

- β Die Brut läuft ggf. Gefahr, während oder sehr kurz vor dem Frühjahrshochwasser das schützende Lückensystem zu verlassen (JENSEN *et al.*, 1991).
- β Bei zu frühem Aufschwimmen herrscht ein unverhältnismäßig hoher Fraßdruck, weil die Nahrungsressourcen für andere Fische (z.B. Forellen) noch knapp sind und die Brut als potentielle Beute nicht von einem "Verdünnungseffekt" durch hohes Futterangebot (etwa durch weitere Salmonidenbrütlinge) profitiert. Auch eine physiologische Einschränkung im Feindvermeidungsverhalten der Brütlinge ist wahrscheinlich. Da die Forelle *Salmo trutta* unempfindlicher gegenüber niedrigen Temperaturen ist, dürfte sich die herabgesetzte lokomotorische und nervöse Aktivität der kälteempfindlicheren Lachsbrut in einem erhöhten Fraßdruck durch ältere Forellen niederschlagen.
- β Der Brut stehen nach Aufzehren der Dotterreserven noch nicht genug Futterorganismen zur Verfügung. Der Nahrungsmangel führt zu Energiedefiziten bis zum Verhungern der Brut.
- β Das Gewässer ist zum Zeitpunkt der Freßfähigkeit noch zu kalt und die Brut nimmt noch nicht ausreichend Nahrung auf (Anorexie). Der untere Temperaturbereich für die Nahrungsaufnahme von Brütlingen liegt bei 7°-8°C, wobei Akklimatisationsprozesse diesen Wert geringfügig verschieben können; als Maximalwert werden 22,5°C angegeben.

In der Aquakultur kann bereits eine Temperatur von 3°C zur Anfütterung ausreichend sein; entscheidend ist hier das exzessive Futterangebot und die optimierte Zusammensetzung des Futters (FIRZLAFF, pers. Mitlg.).

Risikofaktoren bei zu spätem Laichen

- β Bei zu spätem Erscheinen in den Jungfischhabitaten besteht für die Brütlinge die Gefahr eines starken Konkurrenzdrucks durch früher geschlüpfte Artgenossen und Forellen, da diese bereits einen Wachstumsvorsprung erreicht haben. Durch den Längenvorsprung der zeitlich optimal geschlüpfen Fische (Lachse und Forellen) steigen entsprechend die Risikofaktoren "Nahrungskonkurrenz" und "räumliche Konkurrenz" für die später aufsteigenden Lachse rasch an. Der sog. "Erstbesiedlungseffekt" (*prior residence effect*) führt dazu, daß die früher aufgestiegenen Lachse bereits die geeigneten Territorien besetzt haben und so ihren Zugang zu den Nahrungsressourcen optimieren konnten. Die Folge ist ein Verdrängungsvorgang, der bei später (kleiner) Brut zu hohen Verlusten führt.
- β Nachkommen von früh, optimal und spät laichenden Elterntieren verfügen nicht über die gleichen Optionen hinsichtlich ihrer weiteren Entwicklung bis zur Smoltifikation. Der durch den "Erstbesiedlungseffekt" etablierte Wachstumsvorsprung der ersten Woche kann meist über die weitere Entwicklung erhalten werden. Da die Smoltifikation nicht altersabhängig,

sondern größenabhängig ist, kann so der Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme innerhalb einer Woche über ein Jahr Differenz in der Abwanderung entscheiden.

- β Forellen schlüpfen im Allgemeinen früher als Lachse und verfügen durch die längere Freißperiode zu jeder Zeit über einen Wachstumsvorsprung. Forellen der AK 0+ stellen mithin insbesondere für spät geschlüpfte Lachse eine kontinuierliche Bedrohung als Nahrungskonkurrenten, räumliche Konkurrenten und ggf. als Prädatoren dar.
- β In Gewässern, die sich im späten Frühjahr stark erwärmen, kann auch eine hohe Wassertemperatur (>18-20 °C) den Beginn der Nahrungsaufnahme gefährden.
- β Mit ansteigenden Wassertemperaturen zunehmend suboptimale Milieubedingungen im Kieslückensystem organisch belasteter Gewässer im Frühjahr werden für das Absterben von Salmonideneiern und -larven verantwortlich gemacht. In einer mehrjährigen Studie von INGENDAHL (1999) wurden der natürliche Reproduktionserfolg

und der Erbrütungserfolg in WV-Boxen in den mäßig belasteten Flüsse Agger und Bröl (Siegsystem, NRW) und in der kritisch belasteten Nette (Rheinland-Pfalz) untersucht. Dabei konnte ein Zusammenhang zwischen der Sauerstoffzehrung der Biofilme und dem Reproduktionserfolg ermittelt werden. Die höchsten O₂-Zehrungen traten mit der Erhöhung der Wassertemperatur im Frühjahr und Sommer auf. Während in den Monaten März und April die Zehrungsraten in verschiedenen Tiefen am geringsten waren, erreichten sie im Mai - Juni sprunghaft ihr Maximum. Hieraus ergibt sich, daß (zumindest in belasteten Gewässern) für zu spät laichende Lachse ein stark eingeschränkter Reproduktionserfolg erwartet werden muß, weil die Brut zum Zeitpunkt ansteigender O₂-Zehrungsraten das Interstitial (Lückensystem) noch nicht verlassen hat.

Die unterschiedlichen Risikofaktoren auf der Zeitachse sind in Abb. 2 zusammengefaßt.

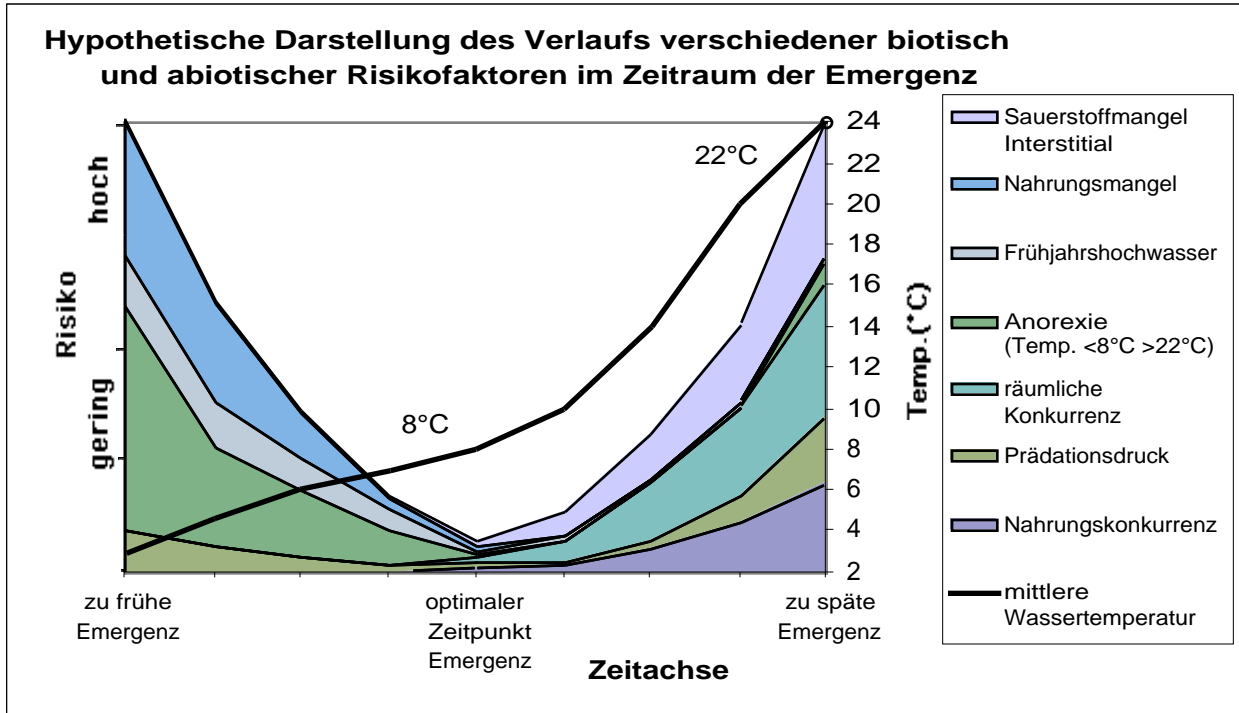


Abb. 2: Theoretisches Fallbeispiel der Entwicklungschancen bzw. Mortalitätsrisiken (Flächen) von Lachsbrütlingen zu verschiedenen Zeiten des Aufschwimmens (Emergenz) bei ansteigender Wassertemperatur (Linie). Das optimale Zeitfenster des Beginns der Nahrungsaufnahme liegt unter den dargestellten Rahmenbedingungen in der Mitte der Graphik. Zu diesem Zeitpunkt haben die Risikofaktoren ihr Minimum (vgl. Text).

Fazit für die Stammauswahl

Als Eignungskriterien für die Auswahl von Herkünften werden u.a. genetisch fixierte Anpassungen an ihre Umwelt gewertet. Diese haben sich im Evolutionsprozess herausgebildet und erhöhen die Fitness der Tiere in unterschiedlichen Lebensräumen. Da der Lachs "heimattreu" ist, haben sich entsprechend spezifische Anpassungsprozesse vollziehen können. Die Laichzeit ist eines der prägnantesten Anpassungsmerkmale von Lachsstämmen. Verantwortlich ist wahrscheinlich ein starker Selektionsdruck auf die "Wahl des Zeitpunktes", wobei eine maximale Dauer der Wachstumsperiode und eine optimale Übereinstimmung mit den Rahmenbedingungen wie Futterangebot, Konkurrenz, Abfluss und Habitatverfügbarkeit

erzielt wird. HEGGBERGET (1988) konstatiert, daß eine populationsspezifische, genetisch kontrollierte fixe Laichzeit in Kopplung mit einer fixen Inkubationszeit (Tagesgrade) die Brut entsprechend des gewässertypischen Temperaturregimes zu einem optimalen Zeitpunkt zur Freißfähigkeit gelangen läßt, nämlich dann, wenn die entsprechenden Nahrungsressourcen vorliegen. Er folgert daraus, daß die Chancen eines Aufbaus einer sich selbst erhaltenden Population besser sind, wenn der eingeführte Stamm aus einem Gewässer mit einem ähnlichen Temperaturregime kommt wie es das "Empfängergewässer" aufweist. Für das Siegsystem würden sich gemäß der historischen Laichzeit die schwedischen Herkünfte (Ätran und zeitgleich laichende Lagan, Götaälv) sowie

dänische Skjern und schottische Conon besser eignen als irische Burrishoole, Corrib (Abb. 3)

und andere spät laichende Stämme (z.B. aus Irland, Spanien, Südfrankreich).

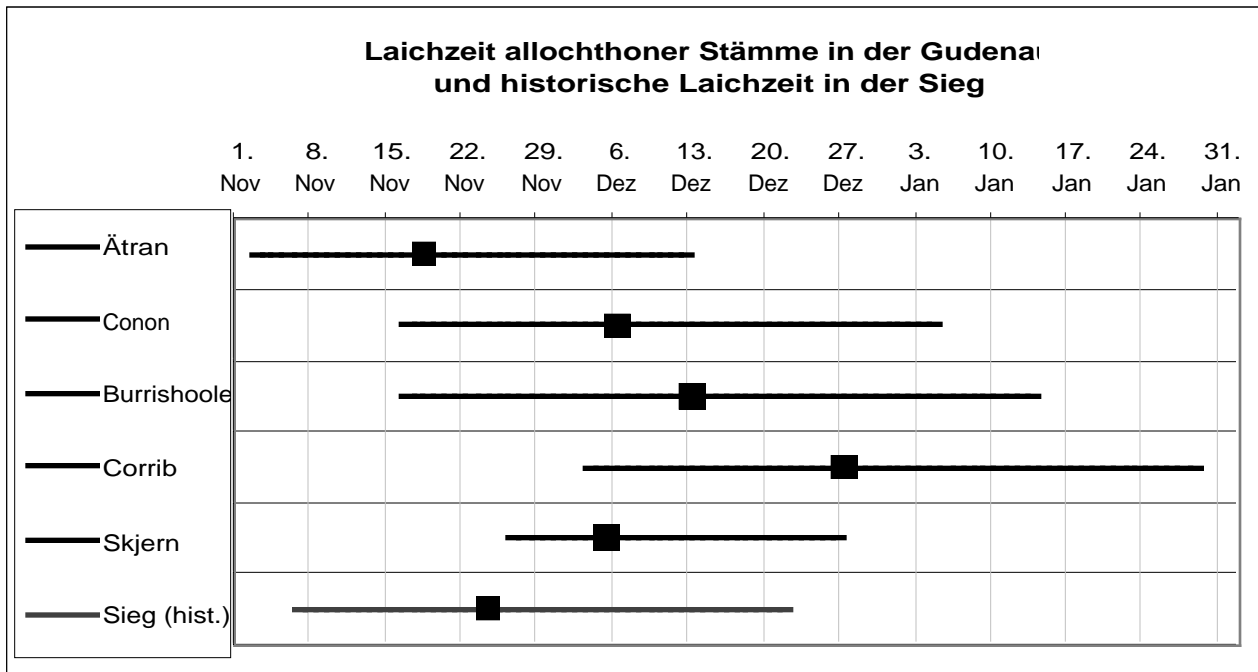


Abb. 3: Laichzeiträume (fette Linien) und Laichzeithöhepunkte (Kästchen) bei fünf in die dänische Gudena transferierten Herkünften (n= 443 Laichfische; HOLDENSGAARD, unveröffentl. Daten) und dem ursprünglichen Lachsstamm der Sieg (historische Daten aus Jahresberichten des Rheinischen Fischereivereins, FRHR. LA VALETTE ST. GEORG, 1888-1908; vgl. Abb. 1).

Die Folgen einer mangelhaften Übereinstimmung der Laichperiode sollten um so gravierender sein, je mehr die Scheitelpunkte divergieren. Im Extremfall sind Totalausfälle während der Ei- und Larvalentwicklung oder innerhalb weniger Tage nach der Emergenz denkbar. Da sich solche Vorgänge im Allgemeinen einer Erfolgskontrolle entziehen oder zumindest nur methodisch aufwendig erfasst werden können, sind Fehleinschätzungen zu den eigentlichen Ursachen beim Ausbleiben von Reproduktionsnachweisen denkbar. Auch könnten sich entsprechende Nachteile einer verwendeten Herkunft erst in einem längeren Zeitraum manifestieren, etwa durch stetig

mäßigen Reproduktionserfolg, der sich auch durch begleitende Habitatverbesserungen nicht erhöhen läßt, oder in Jahren, in denen die Temperaturen besonders deutlich vom Temperaturregime des "Spenderflusses" abweichen. In diesem Zusammenhang könnte die von INGENDAHL mit ansteigenden Wassertemperaturen *ab Mai* in Zusammenhang gebrachte Sauerstoffzehrung im Kieslückensystem ein entscheidender Faktor sein. Nach ersten eigenen Recherchen sollten die skandinavischen Herkünfte (Aufschwimmzeitraum ca. Mitte/Ende April) hiervon weniger betroffen sein als die bis Mitte/Ende Mai im Lückensystem verweilenden Nachkommen spät reproduzierender irischer

(z.B. Burrishoole, Corrib), spanischer (z.B. Nansa) oder südfranzösischer (z.B. Adour-Nive) Herkünfte. Auch die angesprochenen räumlichen Konkurrenzeffekte sind für die Nachkommen spät laichender Stämme entsprechend gravierender (zur Habitatwahl vgl. SCHNEIDER, 1998).

Zur weiteren Klärung der Bedeutung der herkunftsspezifischen Laichzeit für die anhängigen Projekte wird angeregt, spezifische Erfolgskontrollen zum Umfang und Zeitpunkt der Reproduktion und Emergenz durchzuführen und

Ergebnisse zum Reproduktionserfolg in verschiedenen Besatzgewässern im Hinblick auf die Übereinstimmung der Laichzeit von historischer Population und "Spenderpopulation" kritisch zu überprüfen. Steigende Rückkehrerzahlen durch Besatz und Einzelnachweise von aus natürlicher Reproduktion hervorgegangenen Jungfischen lassen noch keinen Rückschluß auf den tatsächlichen Reproduktionserfolg zu und sollten zunächst entsprechend zurückhaltend interpretiert werden.

Danksagung:

Ich danke Herrn Gert HOLDENSGAARD (FOS-LAKS) für die Bereitstellung unveröffentlichter Daten zur Laichzeit von Rückkehrern aus dem Gudenau-Projekt. Herr Hartwig HAHN (Aukrug) lieferte Angaben zu schwedischen Populationen. Herrn Walter SOLLBACH (Landes-Fischereiverband Nordrhein e.V.) danke ich für die großzügige Überlassung der Jahresberichte des Rheinischen Fischereivereins. Herr Dietmar FIRZLAFF gab Anregungen zum Themenkomplex "Nahrungsaufnahme und Wassertemperatur". Herrn Prof. Anton LELEK († 2002) danke ich ganz besonders herzlich für die Unterstützung und fachlichen Diskussionen bei dieser Studie.

Literatur

HEGGBERGET, T.G. (1988): Timing of Spawning in Norwegian Atlantic Salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Ssci., 45, 1988.

INGENDAHL, D. (1999): Der Reproduktionserfolg von Meerforelle (*Salmo trutta* L.) und Lachs (*Salmo salar* L.) in Korrelation zu den Milieubedingungen des hyporheischen Interstitials. - Dissertation, Hundt Druck, Köln, 157 pp.

JENSEN, A.J., JOHNSEN, B.O. & HEGGBERGET, T.G. (1991): Initial feeding time of Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins compared to river

flow and water temperature in Norwegian streams. - Env. Biol. Fishes **30**: 379-385.

SCHNEIDER, J. (1998): Zeitliche und räumliche Einnischung juveniler Lachse (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) allochthoner Herkunft in ausgewählten Habitaten. - Verlag Natur und Wissenschaft, Solingen; 218 pp.

WEBB, J.H. & MCLAY, H.A. (1996): Variation in the time of spawning of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and its relationship to temperature in the Aberdeenshire Dee, Scotland. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **53**: 2739-2744.

Erweiterte Literaturliste

ALLEN, K.R. (1940): Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 1. Growth in the River Eden.. - J. Anim. Ecol. **9**: 1-23.

ALLEN, K.R. (1941): Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 2. Feeding habits. - J. Anim. Ecol. **10**: 47-76.

ANONYMUS (1905): Jahresbericht des Fischschutz-Vereins Cöln für 1904. - Kölner Verlagsanstalt und Druckerei, 1905.

ANONYMUS (1957): Unser Salm. - De Letzeburger Sportfischer Nr. 1-2, 16. Jahrgang, Letzeburg.

BALDNER, L. (1666): Das Vogel- Fisch- und Thierbuch. - LAUTERBORN, R. (ed), 1903; Lauterborn Verlag Ludwigshafen.

BORNE, M. v..D. (1886): Handbuch der Fischzucht und Fischerei. - Verlag Paul Parey, Berlin, 701 S.

BARFURTH, D. (1874): Über die Nahrung und Lebensweise der Salme, Forellen und Maifische. - Bonn, 1874.

BARTMANN, L. (1996): Maßnahmen zur Wiedereinbürgerung des Lachses in die Weser. - in: SCHMIDT, G.W.: Wiedereinbürgerung des Lachses *Salmo salar* L. in Nordrhein-Westfalen - Allgemeine Biologie des Lachses sowie Konzeption und Stand des Wiedereinbürgerungsprogramms unter besonderer Berücksichtigung der Sieg. Landesanstalt f. Ökologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt f. Agrarordnung NRW, LÖBF-Schriftenreihe, **11** (1996): 190-192.

BERG, L.S. (1948): Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran (Freshwater Fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries). - Guide to the fauna of the U.S.S.R. 27, Akademya Nauk SSSR., Zool. Inst., Moskau, Leningrad 1948; (engl. Übersetzung: Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1962).

BERG, O.K. & MOEN, V. (1999): Inter- and intrapopulation variation in temperature sum requirements at hatching in Norwegian Atlantic salmon. - J. Fish Biol. **54**: 636-647.

BLAXTER, J.H.S. (1992): The effect of temperature in larval fishes. - Netherlands Journal of Zoology **42** (2-3): pp. 336-357.

BRENNER, T. (1993): Die Biozönose des Rheins im Wandel: LACHS 2000? - Ministerium f. Umwelt, Rheinland-Pfalz [ed]. Petersberg, Advanced Biology, p. 63-68.

BRUMUND-RÜTHER, E. (2000): Lachswiedereinbürgerung in Norddeutschland. - in: Fisch des Jahres 2000 - Der Lachs. - Verband Deutscher Sportfischer, Offenbach 2000; pp. 88-156.

CRISP, D.T. (1981): A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of five species of salmonid fishes. - Freshw. Biol. **11**: 361-368.

CRISP, D.T. (1988): Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and 'swim-up' times for salmonid embryos. - Freshw. Biol. **19**: 41-48.

CUTTS, C.J., BREMBS, B., METCALFE, N.B. & TAYLOR, A.C. (1999): Prior residence, territory quality and life-history strategies in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). - J. Fish Biol. **55**, 784-794.

EGGLISHAW, H.J. & SHACKLEY, P.E. (1973): An experiment on faster growth of salmon *Salmo salar* (L.) in a Scottish stream. - J. Fish Biol. **5**: 197-204.

EGGLISHAW, H.J. & SHACKLEY, P.E. (1977): Growth, survival and production of juvenile salmon and trout in a Scottish stream., 1966-75. - J. Fish Biol. **11**: 647-672.

EGGLISHAW, H.J. & SHACKLEY, P.E. (1980): Survival and growth of salmon, (*Salmo salar* L.), planted in a Scottish stream. - J. Fish Biol. **16**: 565-584.

ELLIOT, J.M. (1991): Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. - Freshwater Biol. **25**: 61-70.

FRITSCH, A. (1894): Der Elbelachs - Eine biologisch-anatomische Studie. - Selbstverlag, Prag.

- FÜLLNER, G. (2000): Die Rückkehr des Elbelachses nach Sachsen. - in: Fisch des Jahres 2000 - Der Lachs. - Verband Deutscher Sportfischer, Offenbach 2000; pp. 9-21.
- HEGGBERGET, T.G. (1988): Timing of Spawning in Norwegian Atlantic Salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45, 1988.
- HOLDENSGAARD, G., PEDERSEN, C. & THOMASSEN, S. (1996): Study on five different (non native) Atlantic salmon strains in first and second part of a salmon rehabilitation project in River Gudenå - Denmark. - Theme Session on Anadromous and catadromous Fish Restoration Programmes; ICES CM 1996/T:10.
- HUNTINGFORD, F.A., METCALFE, N.B., THORPE, J.E., GRAHAM, W.D. & ADAMS, C.E. (1990): Social dominance and body size in Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.). - J. Fish Biol. **33**: 917-924.
- INGENDAHL, D. (1999): Der Reproduktionserfolg von Meerforelle (*Salmo trutta* L.) und Lachs (*Salmo salar* L.) in Korrelation zu den Milieubedingungen des hyporheischen Interstitials. - Dissertation, Hundt Druck, Köln, 157 pp.
- INGENDAHL, D. & NEUMANN, D. (1996): Possibilities for successful reproduction of reintroduced salmon in tributaries of the River Rhine. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 113 Large Rivers **10**, 1-4: 333-337.
- JENSEN, A.J. & JOHNSEN, B.O. (1986): Different adaption strategies of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations to extreme climates with special reference to some cold Norwegian rivers. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **43**: 980-984.
- JENSEN, A.J., JOHNSEN, B.O. & HEGGBERGET, T.G. (1991): Initial feeding time of Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins compared to river flow and water temperature in Norwegian streams. - Env. Biol. Fishes **30**: 379-385.
- KENNEDY, G.J.A. & STRANGE, C.D. (1986): The effects of intra- and inter-specific competition on the distribution of stocked juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), in relation to depth and gradient in an upland trout (*Salmo trutta* L.) stream. - J. Fish. Biol. **39**: 199-214.
- KOCH, W. (1939): Vom Rheinlachs. - Naturschutz 14: 110-113.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1888). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1887/1888. - Max Cohen & Sohn, Bonn, 1888, 31 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1889). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1888/1889. - Max Cohen & Sohn, Bonn, 1889, 36 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1890). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1889/1890. - Max Cohen & Sohn, Bonn, 1890, 41 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1891). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1890/1891. - Friedrich Cohen, Bonn, 1891, 34 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1892). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1891/1892. - Friedrich Cohen, Bonn, 1892, 50 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1893). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1892/1893. - Johann Paffenholz, Bonn-Poppelsdorf, 1893, 14 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1894). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1893/1894. - Johann Paffenholz, Bonn-Poppelsdorf, 1894, 63 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1895). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1894/1895. - Johann Paffenholz, Bonn-Poppelsdorf, 1895, 49 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1896). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1895/1896. - Johann Paffenholz, Bonn-Poppelsdorf, 1896, 40 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1897). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1896/1897. - Johann Paffenholz, Bonn-Poppelsdorf, 1897, 55 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1898). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1897/1898. - Johann Paffenholz, Bonn-Poppelsdorf, 1898, 44 S.

- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1899). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1898/1899. - Friedrich Cohen, Bonn, 1899, 52 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1900). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1899/1900. - Friedrich Cohen, Bonn, 1900, 54 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1901). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1900/1901. - Friedrich Cohen, Bonn, 1901, 75 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1902). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1901/1902. - Friedrich Cohen, Bonn, 1902, 68 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1903). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1902/1903. - Friedrich Cohen, Bonn, 1903, 67 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1904). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1903/1904. - Friedrich Cohen, Bonn, 1904, 68 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1905). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1904/1905. - Friedrich Cohen, Bonn, 1905, 75 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1906). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1905/1906. - Friedrich Cohen, Bonn, 1906, 57 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1907). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1906/1907. - Friedrich Cohen, Bonn, 1907, 84 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1908). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1907/1908. - Friedrich Cohen, Bonn, 1907, 57 S.
- LA VALETTE ST. GEORG, FRHR V. (1909). Jahresbericht des Rheinischen Fischerei-Vereins für 1908/1909. - J.F. Carthaus, Bonn, 1909, 62 S.
- MAC CRIMMON, H.R. (1954): Stream studies on planted Atlantic salmon. - J. Fish. Res. Bd. Canada **11**: 362-403.
- METCALFE, N.B. & THORPE, J.E. (1992a): Early predictors of life-history events: the link between first feeding date, dominance and seaward migration in Atlantic salmon, *Salmo salar* L.. - J. Fish Biol. **41**(B): 93-99.
- METCALFE, N.B. & THORPE, J.E. (1992b): Anorexia and defended energy levels in overwintering juvenile salmon. - J. Anim. Ecol. **57**: 463-474.
- NAUWERCK, A.. (1986): Der Lachsfang in der Kinzig. - in: Die Ortenau - Veröffentlichungen des Historischen Vereins für Mittelbaden; Sonderdruck, Offenburg/Baden, S. 499-525.
- NERESHEIMER, E. (1937): Die Lachsartigen (Salmonidae). 1. Teil. - In: Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. Band 3A, Lieferung 5. DEMOLL, R. & MAIER, H.N. [ed]: 219-370. Stuttgart. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- NICIEZA, A.G. & BRAÑA, F. (1995): Estructura de la población reproductora, edad de maduración y principales parámetros reproductivos. - in: F. BRAÑA (ed): Biología y conservación del Salmón Atlántico (*Salmo salar*) en los ríos de la región Cantábrica.. - Colección Técnica, Minist. Agricultura, Pesca y Alimentación; ICONA; Madrid; pp 147-162.
- PERSSON, J. (2001): Schriftl. Stellungnahme zur Laichzeit des Lachses an der schwedischen Westküste, Sydkraft Vattenkraft, Laxodlingen, 1 S.
- Quinn, T.P., Unwin, M.J. & Kinnison, M.T. (2000): Evolution of temporal isolation in the wild: genetic divergence in timing of migration and breeding by introduced chinook salmon populations. - Evolution **54**: 1372-1385.
- SCHMIDT, G.W. (1996): Wiedereinbürgerung des Lachses *Salmo salar* L. in Nordrhein-Westfalen - Allgemeine Biologie des Lachses sowie Konzeption und Stand des Wiedereinbürgerungsprogramms unter besonderer Berücksichtigung der Sieg. - Landesanstalt f. Ökologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt f. Agrarordnung NRW, LÖBF-Schriftenreihe, **11** (1996).

- SCHMIDT, G.W: (2000): Lachs-Wiederansiedlung in Nordrhein-Westfalen. - in: Fisch des Jahres 2000 - Der Lachs. - Verband Deutscher Sportfischer, Offenbach 2000; pp. 22-42.
- SCHMIDT, G.W., & MOLLS, F. (2000): Bericht über die Reise nach Irland vom 07. Bis 14.10.2000. - Wanderfischprogramm Nordrhein-Westfalen, unveröffentlichter Bericht der zentralen Lenkungsgruppe; MUNLV und LOEBF NRW.
- SCHNEIDER, J. (1997): Erbrütungserfolg mit Lachseiern (*Salmo salar* L.) im Freiland in Edelstahl-Brutboxen. - Österr. Fischerei **50**, 2/3: 51-57.
- SCHNEIDER, J. (1998a): Habitatwahl juveniler Atlantischer Lachse (*Salmo salar* Linné, 1758) in ausgewählten Besatzgewässern in Rheinland-Pfalz. - Z. Fischk. **5**(1), 77-100.
- SCHNEIDER, J. (1998b): Zeitliche und räumliche Einnischung juveniler Lachse (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) allochthoner Herkunft in ausgewählten Habitaten. - Verlag Natur und Wissenschaft, Solingen; 218 pp.
- SCHNEIDER, J. (1999): Erfolgskontrolle erster Besatzmaßnahmen mit Atlantischen Lachsen (*Salmo salar* L.) in der Wisper (Hessen). - Studie im Auftrag des Landes Hessen. Frankfurt a. M., 26 pp.
- SCHNEIDER, J. (2000a): Erfolgskontrolle der Wiedereinbürgerung von Lachs (*Salmo salar* L.) und Meerforelle (*Salmo trutta* L.) in Sieg und Saynbach (Rheinland-Pfalz). - Projektphase III, 1. Zwischenbericht. Im Auftrag des Landes Rheinland-Pfalz. Frankfurt a. M., 35 pp.
- SCHNEIDER, J. (2000b): Erfolgskontrolle von Besatzmaßnahmen der Jahre 1999 und 2000 mit Atlantischen Lachsen (*Salmo salar* L.) in der Wisper (Hessen). - Studie im Auftrag des Landes Hessen. Frankfurt a. M., 22 pp.
- SCHNEIDER, J. (2001a): Restocking the Rhine - Which non-native salmon stocks could be the better source? - in: El Salmon - Joya de neustros rios. GARCIA DE LEANIZ, C.; SERDIO, A. & CONSUEGRA, S. (eds.). Comunicaciones de las III Jornadas del Salmon Atlantico en la Peninsula Iberica; Cobierno de Cantabria, Santander 2001, p. 125-134.
- SCHNEIDER, J. (2001b): Erfolgskontrolle der Wiedereinbürgerung von Lachs (*Salmo salar* L.) und Meerforelle (*Salmo trutta* L.) in Sieg und Saynbach (Rheinland-Pfalz). - Projektphase III, 2. Zwischenbericht. Im Auftrag des Landes Rheinland-Pfalz. Frankfurt a. M., 41 pp.
- SCHULTE-WÜLWER-LEIDIG, A. (2000): Wiedereinführung des Lachses in das Rheingebiet. - in: Fisch des Jahres 2000 - Der Lachs. - Verband Deutscher Sportfischer, Offenbach 2000; pp. 64-87.
- SEILER, H. (1999): Zur Geschichte der Lachsfischerei im Bezirk Trier insbesondere zu deren Niedergang und Ende. - Bezirksregierung Trier, Trier 1999.
- Siitonen, L. & Gall, G.A.E. (1989): Response to selection for early spawn date in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. - Aquaculture **78**: 153-161.
- SØMME, S. (1954): Undersøkelser over lakens og sjørretens gyting i Eira. - Jeger Fisk. **6**, 7, 10.
- SYMONS, P.E.K. (1968): Increase in aggression and in strength of social hierarchy among juvenile Atlantic salmon deprived of food. - J. Fish. Res. Bd. Can. **25**: 2387-2401.
- SYMONS, P.E.K. (1971): Behavioural adjustment of population density to available food by juvenile Atlantic salmon. - J. Anim. Ecol. **40**: 569-587.
- SYMONS, P.E.K. & HELAND, M. (1978): Stream habitats and behavioural interactions of underyearling and yearling Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). - J. Fish. Res. Bd. Can. **35**: 175-183.
- THORPE, J.E., METCALFE, N.B. & HUNTINGFORD, F.A. (1992): Behavioural influences on life-history variation in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L.. - Env. Biol. Fishes **33**: 331-340.
- WEBB, J.H. & MCLAY, H.A. (1996): Variation in the time of spawning of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and its relationship to temperature in the Aberdeenshire Dee, Scotland. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **53**: 2739-2744.