

**Schriften des Instituts für Binnenfischerei e.V.
Potsdam-Sacrow**



Band 51

Die Quappe (*Lota lota*) in der Elbe

**Schriften des Instituts für Binnenfischerei e.V.
Potsdam-Sacrow**

Band 51 (2018)



Die Quappe (*Lota lota*) in der Elbe

**Herausgegeben vom Institut für Binnenfischerei e.V. Potsdam-Sacrow
Im Königswald 2, 14469 Potsdam**

Impressum

Projektleitung: Dr. Uwe Brämick¹
Bearbeiter: Dr. David Ritterbusch¹
Diplom-Fischereiling. Erik Fladung¹
Dr. Janek Simon¹
Dr. Michael Pietrock¹
Dr. Christian Lewin¹
Norman Kettler²
Dr. Andreas Klügel³
M.Sc. Tim Kirchner⁴
Dr. Patrick Monien³
Thomas Schmidt⁵

¹ Institut für Binnenfischerei e.V. Potsdam-Sacrow (IfB)
Im Königswald 2, 14469 Potsdam

² Humboldt-Universität zu Berlin, Lebenswissenschaftliche Fakultät
Invalidenstr. 42, 10115 Berlin

³ Universität Bremen, FB Geowissenschaften
Klagenfurter Str. 2-4, 28359 Bremen

⁴ Institut für angewandte Ökologie (IfÖ), Außenstelle Elbe
Elbuferstraße 239, 21436 Marschacht-Rönne

⁵ Institut für Umweltwissenschaften, Universität Koblenz-Landau
Fortstr. 7, 76829 Landau/Pfalz

Titelfoto: Tim Kirchner, Institut für angewandte Ökologie (IfÖ)

Herausgeber: Institut für Binnenfischerei e.V. Potsdam-Sacrow
Im Königswald 2
14469 Potsdam
Tel.: 033201/406-0
Fax: 033201/406-40
E-Mail: info@ifb-potsdam.de
Internet: www.ifb-potsdam.de

Zitervorschlag: RITTERBUSCH, D., FLADUNG, E., SIMON, J., PIETROCK, M., LEWIN, C.,
KETTLER, N., KLÜGEL, A., KIRCHNER, T., MONIEN, P. & SCHMIDT, T.
(2018): Die Quappe (*Lota lota*) in der Elbe. Schriften des Instituts für
Binnenfischerei e.V. Potsdam-Sacrow, Band 51, 102 Seiten.

Die der vorliegenden Schrift zugrunde liegenden Untersuchungen sowie deren Drucklegung wurden vom Ministerium für Umwelt, Landwirtschaft und Ernährung des Landes Sachsen-Anhalt mit Mitteln aus der Fischereiabgabe sowie Haushaltsmitteln gefördert.

Inhalt

1	Einleitung.....	7
2	Biologie der Quappe	8
2.1	Systematik.....	8
2.2	Verbreitung.....	9
2.3	Körperbau.....	9
2.4	Umweltansprüche.....	10
2.5	Ernährung.....	11
2.6	Wachstum und Alter	12
2.7	Fortpflanzung und Entwicklung bis zum Larvenstadium	13
2.8	Lebenszyklus und Wanderungen.....	14
2.9	Entwicklung des Fischbestandes der Elbe, insbesondere der Quappe.....	17
3	Material und Methoden eigener Datenanalysen und Untersuchungen	21
3.1	Populationsparameter der Quappe in der Elbe	21
3.2	Befragungen.....	24
3.3	Anatomische und physiologische Untersuchungen	25
3.4	Sr:Ca Elementanalyse.....	30
3.5	Genetische Untersuchungen	33
3.6	Einteilung der Quappen in Formen.....	34
3.7	Statistik.....	36
4	Ergebnisse.....	38
4.1	Die Quappen der Elbe: Bestandsentwicklung und Populationsparameter	38
4.1.1	Verbreitung / Vorkommenshäufigkeit	38
4.1.2	Aufstiegszahlen	40
4.1.3	Fangerträge der Erwerbs- und Angelfischerei	42
4.1.4	Längenverteilungen.....	45
4.1.5	Längen-Masse-Beziehung.....	49
4.1.6	Befragungen	49
4.2	Anatomische, physiologische und genetische Unterscheidung der Formen	51
4.2.1	Anwendung der Einteilung in Formen	51
4.2.2	Alter und Wachstum.....	51
4.2.3	Länge.....	53
4.2.4	Geschlecht	55
4.2.5	Hautfärbung und -marmorierung, Filetfarbe	55

4.2.6	Parasitierung.....	56
4.2.7	Bruttoenergie, Fett-, Protein- und Aschegehalt.....	58
4.2.8	Fettsäurezusammensetzung.....	59
4.2.9	Stabil-Isotopen	60
4.3	Sr:Ca-Elementanalyse	61
4.4	Zusammenfassende multivariate Analyse.....	64
4.5	Genetische Cluster.....	65
4.6	Zusammenfassung: Nachweisbarkeit von Formen	67
5	Diskussion.....	70
5.1	Die Quappen der Elbe.....	70
5.1.1	Verbreitung / Vorkommenshäufigkeit	70
5.1.2	Bestandsgröße und -entwicklung	70
5.1.3	Wachstum.....	73
5.1.4	Wanderungen	73
5.1.5	Fischereiliche Nutzung.....	75
5.2	Anatomische, physiologische und genetische Merkmale	76
5.3	Gibt es in der Elbe eine Binnenform und eine Wanderquappe?	79
6	Zusammenfassung	83
7	Danksagung.....	84
8	Literatur	85
9	Anhang Abbildungen	96
10	Anhang Statistiktabelle.....	97

1 Einleitung

Viele natürliche und künstliche Gewässer Sachsen-Anhalts werden fischereilich genutzt und bewirtschaftet. Über die Bestandsdynamik der Hauptzielarten der Erwerbs- und Angelfischerei und daraus resultierende, notwendige Anpassungen der fischereilichen Bewirtschaftung ist aber wenig bekannt. Dabei gibt es viele Belege, dass sich die Fischbestände unserer heimischen Gewässer z. B. im Zuge von hydrologischen und klimatischen Veränderungen wandeln. Aber auch die Gewässer selbst sind hinsichtlich ihrer Struktur, Nährstoffsituation, Belastung mit Schadstoffen oder der längszonalen Passierbarkeit für Fische vielfältigen Veränderungen unterworfen, die sich auf die Entwicklung der Fischbestände auswirken. Im Rahmen eines längerfristigen Forschungsprojektes sollen daher die Bestandsdynamik bzw. spezielle Entwicklungen ausgewählter Fischarten in Sachsen-Anhalt dokumentiert und analysiert und daraus Schlussfolgerungen und Empfehlungen für die weitere Bewirtschaftung abgeleitet werden. Nach Untersuchungen zur Entwicklung der Welsbestände (RITTERBUSCH 2014) behandelt das vorliegende Heft nunmehr den Quappenbestand der Elbe. Umfassende Angaben zu aktuellen Erträgen lagen bislang nicht vor. Bestandsaufbau und -entwicklung, Wachstum und andere Fragestellungen sind Bestandteil dieses Forschungsprojektes.

Einen speziellen Untersuchungsaspekt stellt die in Literatur zur Elbquappe und von Erwerbs- und Angelfischerei vorgenommene Unterscheidung einer Wander- und einer Binnenform dar. So wurde von MÜLLER (1957, 1958) und KOOPS (1959) die Hypothese aufgestellt, dass die Wanderform der Elbquappe durch temporäre Ernährung in Brackwasserbereichen höhere Körpermassen erreicht, während die weitgehend stationär lebende Binnenquappe deutlich kleiner bleibt. Ob es sich dabei um genetisch unterschiedliche Populationen oder eine diesbezügliche Variabilität im individuellen Verhalten handelt, ist nicht bekannt. Angesichts der nicht unerheblichen Fangerträge von großen Quappen in früheren Jahren (bis etwa 1960) ist ein Wissen darüber von großer Bedeutung für die fischereiliche Bewirtschaftung und ggf. eine sinnvolle Unterstützung der Bestandsentwicklung.

Im vorliegenden Band werden drei wesentliche Themenkomplexe behandelt. Zuerst werden die Ergebnisse einer Literaturrecherche zur Biologie der Quappe dargestellt, in der die Entwicklungsphasen und Verhaltensweisen der Art detailliert beschrieben werden. Dieser erste Rechercheabschnitt umfasst auch eine Darstellung der Entwicklung des Fischbestandes der Elbe mit Fokus auf dem Quappenbestand. Ein zweiter Teil beschreibt die Klassifizierung von Quappenformen in der Elbe und die Prüfung eventueller morphologischer, physiologischer oder genetischer Unterschiede. Der dritte Teil des Bandes beschreibt die Situation des Quappenbestandes im Untersuchungszeitraum 2010 bis 2016.

Zusammenfassend lassen sich drei Kernfragen formulieren:

- Wie ist die Bestandssituation der Quappe in der Elbe?
- Gibt es in der Elbe eine Wander- und eine Binnenform der Quappe?
- Hat die Quappe heutzutage (wieder) das Potenzial, eine wirtschaftlich bedeutende Fischart der Elbfischerei darzustellen?

2 Biologie der Quappe

2.1 Systematik

Im deutschsprachigen Raum wird die Art auch als Aalquappe, Rutte, Aalrutte, Raupe, Aalraupe, Trüsche, Treische, Quappaal oder Welsquappe bezeichnet (HOCHLEITHNER 2002). Die Quappe ist die einzige im Süßwasser lebende Art aus der Ordnung der Dorschartigen (*Gadiformes*). Ihre Anpassung an das Süßwasser geht auf ihre Einschließung in einer Meeresbucht auf dem Gebiet des heutigen Europa vor 5–15 Mio. Jahren zurück, die sich durch einströmendes Süßwasser aus Flüssen und Niederschlag allmählich zu einem Süßwasserhabitat entwickelte (VAN HOUDT et al. 2003). Die taxonomische Kategorisierung der Quappe innerhalb der Osteichthyes (Knochenfische) ist wie folgt:

Ordnung	Gadiformes (Dorschartige)
Familie	Lotidae (Quappen)
Gattung	<i>Lota</i>
Art	<i>Lota lota</i> (LINNAEUS 1758)

Bei der ursprünglichen systematischen Einteilung der Quappen wurden zwei Arten unterschieden: Europäische Populationen fasste LINNAEUS (1758) unter der Art *L. lota* zusammen, während nordamerikanische Vorkommen von WALBAUM (1792) als *L. lacustris* angesprochen wurden. Im Jahr 1842 beschrieb DE KAY die Arten *L. maculosa*, *L. compressa*, sowie *L. inornata* (COHEN et al. 1990). Im Jahr 1862 revidierte GUNTHER die vorherigen systematischen Einteilungen und definierte eine einzige holarktisch verbreitete Art *L. lota*. Diese wurde durch HUBBS & SCHULTZ (1941) in drei Unterarten aufgespalten: *L. lota lota* in Europa und dem größten Teil Sibiriens, *L. lota lacustris* (= *maculosa*) im östlichen Nordamerika und *L. lota leptura* als neue Unterart im Nordwesten von Nordamerika und östlichen Sibirien. Eine weitere Artunterscheidung aufgrund morphometrischer Untersuchungen (PIVNICKA 1970) beschreibt *Lota lota lota* mit einem Verbreitungsgebiet von der Elbe über Oder, Wolga, Sibirien, Alaska bis Kanada sowie *Lota lota lacustris* mit einer Verbreitung in den USA, Kanada und in Europa westlich der Elbe. Genetische Untersuchungen wiesen drei unterscheidbare Populationen nach: in Europa und Russland, in Sibirien und Alaska sowie im restlichen Nordamerika, die die Einteilung in die drei Unterarten *Lota lota lota*, *L. l. leptura* und *L. l. maculosa* stützen (SCHREIBER & VAN HOUDT 2002). Teilweise werden aktuell auch nur zwei Arten unterschieden, deren Verbreitungsgrenze entlang des Great Slave Lake in Kanada verläuft: südlich davon ist die Art *L. lota maculosa* zu finden, nördlich und in ganz Europa sowie Russland die Art *L. lota lota* (VAN HOUDT et al. 2003; VAN HOUDT et al. 2005).

Es gibt Hinweise auf weitere Unterarten. Übersichten zur Taxonomie finden sich in MCPHAIL & PARAGAMIAN (2000), PIVNICKA (1970) und HOLZER et al. (2011). KOTTELAT & FREYHOF (2007) weisen auf die Notwendigkeit einer Revision der Art hin.

Innerhalb Deutschlands existieren drei genetisch unterscheidbare Formen. Diese stellen keine unterschiedlichen Arten dar, sondern werden als Kladen bezeichnet: die eurasische, die westeuropäische und die Beringsee-Klade (SCHREIBER & VAN HOUDT 2002; WETJEN et al. 2016). Letztere kommt nur im Einzugsgebiet der Oder vor. In den größeren Flusseinzugsgebieten Deutschlands überschneiden sich diese Kladen (WETJEN et al. 2016).

2.2 Verbreitung

Lota lota ist eine holarktische Spezies mit circumpolarem Verbreitungsgebiet (STAPANIAN et al. 2010). Die Quappe bevorzugt unverbaute Flüsse und sommerkühle, nährstoffarme Seen, kommt jedoch auch im Brackwasser der Ostsee vor. Das europäische Verbreitungsgebiet beginnt nordöstlich der Pyrenäen und des Balkans und reicht über französische Flüsse wie die Loire und die Rhône, über den Po, Donau, Dnjestr, Dnjepr, Don, Wolga und hinter den Ural bis nach Sibirien (HOCHLEITHNER 2002). Ausgenommen von diesem natürlichen Verbreitungsgebiet sind die Nordwestküste Norwegens und mehrere Inseln wie Grönland, Island, Irland und Großbritannien. Eine Besonderheit bildet der Osten Englands, wo die Quappe ursprünglich in 42 Flüssen vorkam, seit den 70er Jahren aber als ausgestorben gilt und wieder angesiedelt werden soll (MAITLAND & LYLE 1992; WORTHINGTON et al. 2011; WORTHINGTON et al. 2010). Ebenfalls ausgestorben ist die Quappe seit 1970 in Flandern (Belgien) - auch hier werden Forschungen zu einer möglichen Neuansiedlung durchgeführt (DILLEN et al. 2007).

In Deutschland ist die Quappe weit verbreitet, allerdings in der Regel nicht häufig. Stärkere Aufkommen fanden sich in früheren Jahren nur in Elbe, Oderhaff und Bodensee (KOOPS 1959). Auch heute sind hier die größten Bestände zu finden. Die Bestände gingen seit Beginn des 20. Jahrhunderts drastisch zurück. Mögliche Ursachen sind insbesondere Gewässerverbau und -verschmutzung (vergl. Abschnitt 2.9). Seit den 1990er Jahren erholen sich die Quappenbestände. Für größere Fließgewässer in Sachsen-Anhalt (z. B. Saale, Schwarze Elster, Fuhne, Bode) wird über eine Ausbreitung der Quappe berichtet (KAMMERAD & SCHARF 2012). In Brandenburg finden sich heute stabile bis zunehmende Bestände (SCHARF et al. 2011b). Verbreitungsschwerpunkte in Brandenburg sind Oder, Elbe, untere Havel und Spree, wobei Nebengewässer durch Querverbauungen für die Quappe oftmals nicht zugänglich sind (FLADUNG et al. 2004; KOOPS 1959; MÜLLER 1958; SCHARF et al. 2011b). In Niedersachsen ist eine flächendeckende Besiedlung in Elbe, Weser, Aller und Leine sowie deren Nebengewässern gegeben (LAVES 2011). In die Ruhr (Nordrhein-Westfalen) wurde die Quappe vor einigen Jahren durch Satzlinge von Elterntieren aus der geografisch nahen Lippe wieder eingebürgert (SCHNEIDER et al. 2002).

2.3 Körperbau

Der langgestreckte Körper der Quappe ist walzenförmig und zum Schwanz hin seitlich abgeflacht. Adulte Quappen sind auf der Rückenseite olivgrün, braun oder schwarz marmoriert, bauchseitig sind sie hellgrau oder weiß-gelb gefärbt. Jungfische sind eher dunkel. Der Körper ist mit kleinen abgerundeten Schuppen bedeckt, die keine Radialstrahlen aufweisen und durch Auflösung der inneren Strukturen ungeeignet für eine Altersbestimmung sind. Der Kopf der Quappe macht circa ein Fünftel der Gesamtlänge des Fisches aus. Das weit gespaltene Maul ist leicht unterständig, Ober- und Unterkiefer sowie das Pflugscharbein sind mit kleinen Hechelzähnen besetzt. Am Unterkiefer befindet sich ein einzelner Bartfaden. Die auf dem Oberkiefer befindlichen zwei Nasenöffnungen weisen kleine röhrenartige Vorstülpungen auf. Typisch für nachtaktive Raubfische sind die großen Augen der Quappe. Die reduzierte Schwimmblase weist keinen Schwimmblasengang auf. Charakteristisch sind Flossenform und -ansätze der Quappe. Sie verfügt über zwei Rückenflossen, die vordere ist eher kurz (12–14 Strahlen), die hintere im Vergleich dazu lang (68–75 Strahlen) ausgebildet und reicht bis zum Ansatz der abgerundeten Schwanzflosse (36–40 Strahlen). In der Größe proportional zur zweiten Rückenflosse ist die Afterflosse mit 65–70 Strahlen. Die beiden Brust- (18–20 Strahlen) und Bauchflossenpaare (5–6 Strahlen) befinden sich kehlständig.

Die Angaben zum Körperbau wurden HOCHLEITHNER (2002), KOOPS (1959) und MCPHAIL & PARAGAMIAN (2000) entnommen.

2.4 Umweltansprüche

Für das Habitat der Quappe wird gelegentlich eine Präferenz von strukturreichen Untergründen und Versteckmöglichkeiten beschrieben (KAINZ & GOLLMANN 1996; RYDER & PESENDORFER 1992). FISCHER (2000) stellte fest, dass ohne Versteckmöglichkeiten Wachstum, Verhalten und Metabolismus eingeschränkt sind. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass Strukturpräferenzen von Alter, Habitatbedingungen oder sogar Tageszeit abhängig sind. In der Ruhr wurden Quappen bis 25 cm in hohen Dichten ufernah bei 30–50 cm Wassertiefe in Blocksteinschüttungen nachgewiesen (SCHNEIDER et al. 2002). In der Elbe kommen Quappen der Altersstufe 0+ gehäuft an Bühnenköpfen vor (BISCHOFF & WOLTER 2001). Größere Quappen aus der Elbe bevorzugten die tiefste Stelle in einem Gradienten von 10–90 cm und gröbere Strukturen (Steine und Pflastersteine) gegenüber Kies oder Sand (EICK 2013; FISCHER et al. 2001). Quappen aus der Elbe waren in Aquarienversuchen nachtaktiv (EICK 2013). Bei Versuchstemperaturen von 20 °C waren kleinere Tiere (10–16,5 cm) aktiver als große (20–30 cm). MÜLLER (1969) beschreibt für die Elbe eine winterliche Umkehr zu tagaktivem Verhalten, das vor der Laichzeit beginnt und etwa 3 Monate anhält.

In Seen halten sich adulte Quappen tagsüber während der Ruhephasen weitgehend bewegungslos auf dem Grund auf (BERNARD et al. 1993; CARL 1995). Dabei bevorzugen die Tiere in der Regel Kontakt zu Strukturen, sind aber nicht versteckt. Bei Videountersuchungen wurden auch regelrecht exponierte Ruheplätze auf Steinen beobachtet (EDSALL & KENNEDY 1993). Häufig finden sich ruhende Tiere in Gruppen mit Körperkontakt zu Artgenossen, aktive Fische jagen hingegen alleine (EDSALL & KENNEDY 1993). Während der aktiven Phasen sind Quappen weniger an Strukturen gebunden (FISCHER et al. 2001).

Die Art ist empfindlich gegen pH-Werte unter 6 (HOCHLEITHNER 2002).

Bei Quappen der Altersstufe 0+ liegt die maximale Wachstumsrate bei 14–16 °C, die maximale Nahrungskonsumption bei 18 °C. Adulte Tiere sind jedoch ausgeprägt kaltstenotherm. Die Vorzugstemperaturen liegen hier außerhalb der Laichzeit bei 10–14 °C, während der Laichzeit unter 2 °C. Überschreiten die Wassertemperaturen 20 °C wird nicht mehr gefressen, oberhalb von 23 °C kommt es zu letalen Schäden. Über kürzere Zeiträume können aber Temperaturen zwischen 20 und 25 °C toleriert werden, z. B. bei der ufernahen Nahrungssuche in Seen. Die Nahrung wird dann in tieferen, kühleren Gewässerbereichen verdaut (BLABOLIL et al. 2018; HARRISON et al. 2016a; HOCHLEITHNER 2002; HOFMANN & FISCHER 2003; MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000; PÄÄKKÖNEN et al. 2003; WOLTER et al. 2009). Bei Temperaturen im oberen Bereich der Toleranzgrenzen sind zwar Aktivität und Nahrungsaufnahme höher, bei niedrigeren Temperaturen kann die Quappe jedoch durch einen im Vergleich zu anderen kaltstenothermen Fischarten langsamen Metabolismus die Nahrung gut verwerten, das Wachstum ist besser (PÄÄKKÖNEN & MARJOMÄKI 1997). Quappen haben als strukturelle Anpassung an kalte Habitate (d. h. langsamerer Herzschlag und viskoseres Blut) ein sehr großes Herz im Vergleich zu anderen Knochenfischen (TIITU & VORNANEN 2002).

Die Umweltansprüche der Quappe gehen mit einer speziellen Saisonalität von Verhalten und Wachstum einher. Die Phase der Hauptaktivität und des größten Wachstums der adulten Tiere liegt in der kalten Jahreszeit. Ab September erhöht sich die Aktivität und es werden Gonaden gebildet sowie erste Fettreserven in der Leber gespeichert. Nach der Laichzeit im Januar werden weitere Reserven in der Leber angelegt. In den wärmeren Sommermonaten reduziert sich die Aktivität der Quappe bis hin zu einer Art Sommerruhe. Mit Hilfe der Speicherstoffe in der Leber können Quappen auch in dieser Zeit in der Länge wachsen, wobei sie von der Körpermasse her abnehmen und die Leber stark abgebaut wird (MUSTONEN et al. 2002a; MUSTONEN et al. 2002b; WOLTER et al. 2009).

Die Quappe kommt in kleinen Fließgewässern und großen Strömen vor, bildet aber auch in Seen reproduzierende Bestände. Bezüglich der Strömungsverhältnisse lässt sie sich daher eher als indifferent beschreiben. Sie wird allerdings häufig als rheophil eingestuft (SCHAARSCHMIDT et al. 2005), wahrscheinlich weil das Vorkommen in das Mittel- und Unterläufen größerer Fließgewässer besonders charakteristisch ist (FROESE & PAULY 2018).

2.5 Ernährung

Die Nahrung der Quappe ist abhängig von der Größe des Tieres und vom Angebot, damit wiederum von Habitat und Jahreszeit. Quappen sind Opportunisten mit einem breiten Spektrum an Nahrungsarten und -größen (BLABOLIL et al. 2018; KOOPS 1959). Funktionell werden sie als inverti-piscivor charakterisiert (SCHAARSCHMIDT et al. 2005), d.h. sie fressen bevorzugt Invertebraten und Fische.

Die pelagisch lebenden Quappenlarven ernähren sich von Zooplankton; Rädertierchen, Nauplien, Copepoden und Cladoceren. Die Größe der gewählten Nahrungsorganismen steigt mit der Größe der Larven (FURGALA-SELEZNIOW et al. 2014; GHAN & SPRULES 2005; RYDER & PESENDORFER 1992; SCHRECKENBACH et al. 1995; WANG & APPENZELLER 1998).

Ab einer Länge von 2–3 cm gehen die Larven zu einer benthischen Lebensweise über. Im Jungfischstadium fressen die Tiere überwiegend Crustaceen (Flohkrebse, Hüpferlinge, Wasserasseln) und Insektenlarven (BECKE 2012; BLABOLIL et al. 2018; HÖLKER et al. 2004; KIECKHÄFER 1972; KOOPS 1959; MÜLLER 1960; RYDER & PESENDORFER 1992; TRAHMS 1942; WOLTER et al. 2009). Auch eine Länge von 6 cm bei dieser Nahrungsänderung ist beschrieben (KLEIN et al. 2016). Bei Untersuchungen an der Oder machten Neozoen etwa 85 % der Nahrung aus (WOLTER et al. 2009).

Bei älteren Quappen ändert sich die Nahrungsgrundlage von benthischen Invertebraten zu Fischen. Fische sind als Nahrungsquelle energetisch besser geeignet und ermöglichen ein schnelleres Wachstum (ELLIOTT & HURLEY 2001). Dabei ist die Körperlänge sehr unterschiedlich, ab der eine überwiegend piscivore Ernährung zu beobachten ist. Sie hängt von der Größe der Quappen im Vergleich zu anderen Jungfischen ab und reicht von 12–14 cm bis 20–22 cm (BAUCH 1963; BLABOLIL et al. 2018; KAHILAINEN & LEHTONEN 2003; KOOPS 1959; MÜLLER 1960). Mit der Änderung der Ernährung geht zumindest in Seen ein erneuter Habitatwechsel einher: von einer eher litoralen Lebensweise zu einem Aufenthalt in den Tiefenbereichen (BECKE 2012).

Das gewählte Fischarten- und Fischgrößenspektrum ist ebenfalls opportunistisch. Es wird die häufigste Fischart im Größenbereich bis 10 cm gefressen (BLABOLIL et al. 2018; KAHILAINEN & LEHTONEN 2003). Für Flüsse werden je nach Region als dominierende Beutefischarten beschrieben: Kaulbarsch, Stint, Barsch, Aland, Plötze sowie Groppe (BLABOLIL et al. 2018; KOOPS 1959; MÜLLER 1960). Für Seen dominieren (ebenfalls regional unterschiedlich): Barsch, Rotfeder, Schmerle, Coregoniden, Cypriniden, Quappe, Elritze und Groppe (BAILEY 1972; BECKE 2012; BLABOLIL et al. 2018; FRATT et al. 1997; KAHILAINEN & LEHTONEN 2003; KIECKHÄFER 1972). Eine herausragende Rolle scheint dem Kaulbarsch in Flüssen und dem Barsch in Seen zuzukommen.

Die Quappe hat einen Ruf als Laichräuber bei Salmoniden und wurde aufgrund dessen in der Vergangenheit auch gezielt aus Habitaten entfernt (BADE 1901; BAUCH 1963; HOCHLEITHNER 2002; KLUGE 1900). KOOPS (1959) und MÜLLER (1960) weisen jedoch darauf hin, dass sich wirtschaftliche Schäden auf reine Salmonidengewässer beschränken und die Quappe ansonsten als Bereicherung für die Fischerei und wertvolle Wirtschaftsfischart anzusehen ist.

2.6 Wachstum und Alter

Für die Größe von Quappen werden Maximalwerte von 100 cm (MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000) oder sogar 152 cm Totallänge und 34 kg Gewicht angegeben (FROESE & PAULY 2018). Dabei handelt es sich um Angaben aus Nordamerika und Russland. Für Europa liegen Maximalangaben bei 100 cm und 15 kg (HOCHLEITHNER 2002). Dabei muss es sich jedoch um absolute Ausnahmen handeln. In der Elbe weisen Quappen üblicherweise Körperlängen von 30–60 cm auf (FREDRICH & ARZBACH 2002; KOOPS 1959; MÜLLER 1960) und erreichen durchschnittlich 1–1,5 kg (HUGFARD & SCHWEVERS 2013a), maximal 6 kg Körpergewicht (KLUGE 1900). Nach den jährlichen Meldungen der Zeitschrift „Blinker“ von Rekordfängen in Deutschland in den Jahren 2010–2012 liegen geprüfte Anglerfänge bei maximal 70–90 cm und 3–5 kg. Quappen erreichen ein Alter von 20 Jahren (FROESE & PAULY 2018; HOCHLEITHNER 2002).

Das Längenwachstum der Quappe variiert außerordentlich, die Längen einzelner Jahrgänge können sehr stark streuen (Tab. 1). Allgemein werden Quappen in Flüssen größer als in Seen (BLABOLIL et al. 2018) und in den Unterläufen größer als in den Mittel- und Oberläufen. Aber auch für vergleichbare Habitats zeigen sich Unterschiede des individuellen Längenwachstums. In Betonbecken unter gleichen Bedingungen aufgezogene Quappen zeigten Ende des ersten Lebensjahres Längen zwischen 9 und 23 cm (STÜEKEN 2012). Markierte Quappen aus der Elbe mit Ausgangslängen zwischen 30 und 35 cm wuchsen innerhalb eines Jahres zwischen 5 und 12 cm. Bei Quappen mit Längen zwischen 40 und 45 cm variierte der Jahreszuwachs zwischen 3,5 und 9 cm (HUGFARD & SCHWEVERS 2013b). In einer Untersuchung wird sogar nahegelegt, dass es für Quappen keine signifikante Korrelation von Alter und Länge gibt (NEUFELD et al. 2011).

Tab. 1: Längen L von Quappen verschiedener Altersstufen nach Literaturangaben (Angaben jeweils für die zweite Jahreshälfte).

Alter [Jahre]	L ¹ [cm]	L ^{2a} [cm]	L ^{2b} [cm]	L ³ [cm]	L ³ [cm]	L ⁴ [cm]	L ⁵ [cm]
0+	26		bis 20			5–6	6,5–23
1+	39	30–38	22–28	18	26	7–10	11–30
2+	46	45–48	25–30	21	31	13–15	17–40
3+	51	50–53	33–38	23	32		17–44
4+	56	55–60	40–??				21–47
5+		65–68					23–50
6+		68–70					bis 56
Habitat	Elbe	Elbe/ Oder	Binnen- gewässer	Bodensee Litoral	Bodensee Profundal	Bodensee	weltweit

Quellen: 1 - KOOPS (1960), 2 - MÜLLER (1960): 2a) Mittlere Werte für Quappen aus Elbe, Oder und Oderhaff bzw. 2b) aus Binnenseen und einem Niederungsbach, 3 - BECKE (2012), 4 - KIECKHÄFER (1972), 5 - Literaturübersicht in HOLZER et al. (2011)

2.7 Fortpflanzung und Entwicklung bis zum Larvenstadium

Über das Einsetzen der Laichreife bei der Quappe existieren unterschiedliche Angaben. Weibchen werden Ende des zweiten (MÜLLER 1960; ROHTLA et al. 2013) bzw. Ende des dritten oder vierten Lebensjahres geschlechtsreif (HOCHLEITHNER 2002; KIECKHÄFER 1972). Männchen erreichen die Laichreife im zweiten bis dritten Lebensjahr (HOCHLEITHNER 2002; KIECKHÄFER 1972). Quappen laichen paarweise oder bilden beim Laichen regelrechte Knäule von 10–50 Tieren (BADE 1901; FROESE & PAULY 2018; HOCHLEITHNER 2002; MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000; MÜLLER 1960).

In Norddeutschland, speziell in der Elbe, liegt die Hauptlaichzeit im Januar (BADE 1901; BUNZEL-DRÜKE et al. 2004; KOOPS 1960). Deutschlandweit erstreckt sich die Laichzeit bis in den März, allerdings nur bei stabil kalten Bedingungen, beispielsweise im Bodensee (DONNER & ECKMANN 2011; FISCHER 1999; HOCHLEITHNER 2002; KAINZ & GOLLMANN 1996; KIECKHÄFER 1972; MILER & FISCHER 2004).

Die Quappe laicht immer im Süßwasser, Eier oder Larvenstadien in Brack- oder Salzwasser sind nicht beschrieben. In Seen laicht die Art über Sand, Kies oder Steinen. Als bevorzugte Bereiche der Laichabgabe sind sehr unterschiedliche Angaben zu finden: ufernah in 1–3 m Wassertiefe, an Steilufern, in Tiefen von 30–45, von 60–100 m bzw. über der tiefsten Stelle der Gewässer (BERGERSEN et al. 1993; DONNER & ECKMANN 2011; HOCHLEITHNER 2002; KIECKHÄFER 1972; MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000; NEUFELD et al. 2011). Für Flüsse werden zum Laichen flache, überströmte Bereiche über hartem Substrat (Steinen, Sand, Kies) bzw. flache, aber kalte und sauerstoffreiche Bereiche bevorzugt (BUNZEL-DRÜKE et al. 2004; MÜLLER 1960). Auch winterlich überschwemmte Auen werden als Laichhabitat genutzt (BRACKWEHR et al. 2016). Funktionell lässt sich die Quappe als litho-pelagophil charakterisieren, d. h. sie laicht im Freiwasser über Steinen (SCHAARSCHMIDT et al. 2005).

Nicht alle von der Größe her laichreifen Quappen laichen auch jedes Jahr ab. Die Anteile dieser adulten Nicht-Laicher liegen bei Untersuchungen in Finnland im Bereich von 14 bis 93 %, für die USA sind Anteile von 1,5–5 % beschrieben. Ursachen bzw. Auslöser dieser Ruhejahre sind nicht bekannt, es gibt jedoch keine Zusammenhänge zum Ernährungszustand der Tiere (MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000; PULLIAINEN & KORHONEN 1990, 1993).

Eiabgabe und Eientwicklung erfolgen bei Temperaturen zwischen 0 und 5 °C. Der untere Bereich ist hier vorteilhaft; bereits Temperaturen von 6–7 °C sind schädlich und können zu Totalausfällen während der frühen Eientwicklung führen. Temperaturen bis 8 °C werden erst ab dem Augenpunktstadium toleriert (DONNER & ECKMANN 2011; HOCHLEITHNER 2002; KAINZ & GOLLMANN 1996; WOCHER 2011; ŻARSKI et al. 2010).

Die Quappe hat sehr hohe Eizahlen. Eizahlen und Eigrößen sind abhängig von der Größe des Muttertieres. Beschrieben werden Gonadengewichte der Rogner von 22 % des Totalgewichtes, Eizahlen von 400.000 Eiern/kg Körpermasse bzw. Gesamt-Eizahlen von 100.000–1.400.000 bis maximal 3.500.000 (KAINZ & GOLLMANN 1996; KIECKHÄFER 1972; MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000). Die Eier der Quappe werden oft als klebrig beschrieben. In Zusammenfassung der Literaturangaben scheinen die Eier direkt nach der Eiabgabe nicht zu kleben, um dann im Anschluss an die Quellphase für 10–30 min klebrig zu sein (HOCHLEITHNER 2002; KAINZ & GOLLMANN 1996; MÜLLER 1960; PATZNER & RIEHL 1992; SCHRECKENBACH et al. 1995). Es wird auch eine längere Phase der Klebrigkeit von 6 Stunden beschrieben (KIECKHÄFER 1972).

Quappeneier haben eine charakteristische Ölkugel, die ihnen ein geringes spezifisches Gewicht verleiht. Dadurch sinken die Eier nach der Klebphase nur langsam ab bzw. treiben leicht wieder auf (KAINZ & GOLLMANN 1996; KIECKHÄFER 1972; MÜLLER 1960; SCHRECKENBACH et al. 1995). Es finden sich auch Angaben, nach denen die Eier in Seen

pelagisch schweben. In Flüssen treiben sie ab, so dass strömungsberuhigte Zonen und Überschwemmungswiesen eine wichtige Rolle für Ei- und Larvalentwicklung spielen (HOCHLEITHNER 2002; MÜLLER 1960; PATZNER & RIEHL 1992; SCHNEIDER et al. 2002; SCHREIBER & VAN HOUDT 2002). Während des Laichaktes werden die befruchteten, schwebenden Eier von den Elterntieren durch Schwanzschläge aktiv verteilt (MCPhAIL & PARAGAMIAN 2000).

Die Larven schlüpfen nach drei bis fünf Wochen, d. h. Ende Februar / Anfang März (BUNZEL-DRÜKE et al. 2004). Die Dottersacklarven liegen auf dem Grund und schwimmen immer wieder auf. Am vierten Tag wird an der Wasseroberfläche Gas aufgenommen. Danach schwimmen die Larven pelagisch (DONNER & ECKMANN 2011; KUPREN et al. 2014).

Während Ei- und Larvalentwicklung sind Quappen sehr empfindlich und unterliegen hohen Mortalitäten (MÜLLER 1960; PALIŃSKA-ŻARSKA et al. 2014; RYDER & PESENDORFER 1992; SCHRECKENBACH et al. 1995; ŻARSKI et al. 2010).

2.8 Lebenszyklus und Wanderungen

Bei der Quappe existieren eine ganze Reihe unterschiedlicher Ausprägungen von Reproduktions- und Wanderverhalten (Übersichten in HOLZER et al. (2011), MCPhAIL & PARAGAMIAN (2000) und SOROKIN (1971)). **In Seen** führen die pelagischen Larven tageszeitabhängige Vertikalwanderungen durch. Nach der Metamorphose zu benthischen Jungfischen wandern sie in Litoralbereiche. Ab einem gewissen Alter bzw. einer bestimmten Größe wandern die Tiere in die Tiefenbereiche des Sees ab. Diese größeren Tiere führen in einigen Fällen nächtliche Nahrungswanderungen in das Litoral durch. Zum Laichen wandern die adulten Quappen: a) an das Ufer, b) stromauf in die Zubringer oder c) nicht, d. h. sie laichen in den Tiefenwasserbereichen der Seen. **In Flüssen** ist über die Entwicklung der Larven wenig beschrieben. Jungfische halten sich vorwiegend ufernah auf. Adulte Fische sind ufernah nicht mehr nachzuweisen. Nicht-wandernde, stationäre Populationen sind auch für Flüsse beschrieben. In der Regel wandern aber Quappen in Flüssen zur Laichzeit stromauf (potamodrome Wanderung), teilweise bis in die Oberläufe von Nebenflüssen. In größeren Flüssen mit Ästuaren wandern Quappen im zweiten Lebensjahr stromab, bis in die Brackwasser- oder marinen Bereiche. Im Spätherbst/Winter gibt es hier ausgeprägte Laichwanderungen stromauf in die Flüsse. Die Tiere wandern dann im Frühjahr aus dem Süß- zurück in das Brackwasser. In Ausnahmefällen wurde auch der Schlupf von Quappen im Brackwasser beschrieben.

Nachfolgend werden Lebenszyklus und Wanderungen detailliert und mit Quellenbelegen beschrieben.

In Seen finden sich die maximalen Larven-Dichten in den Monaten April und Mai im Pelagial. Die Larven führen eine ausgeprägte vertikale Tag-Nacht-Wanderung durch. Tagsüber halten sie sich im kalten Hypolimnion in 30–50 m Tiefe auf. Nachts sind die Dichten in 2–15 m am höchsten, die Larven bevorzugen das warme Epilimnion über der Thermokline. Hier ist das höchste Nahrungsangebot zu finden. Die Vertikalwanderung ist synchron mit der Bewegung der planktischen Beuteorganismen und dient der Vermeidung von Räubern. Zudem ist sie physiologisch vorteilhaft, da die Larven bei höheren Temperaturen fressen und bei kälteren verdauen können. Ähnliche Vertikalwanderungen werden auch von allen anderen Gadiden in deren marinen Lebensräumen durchgeführt (BECKE 2012; DONNER & ECKMANN 2011; MILER & FISCHER 2004; PROBST & ECKMANN 2009; RYDER & PESENDORFER 1992; WANG & APPENZELLER 1998). Die Tag-Nacht-Wanderungen im Freiwasser führen zunehmend in größere Tiefen. Zwischen Juni und August, d. h. ab einer Körperlänge von 17–29 mm, wachsen die Larven zu juvenilen Fischen heran und verschwinden aus dem Pelagial. Die Juvenilen leben benthisch, zunächst im

Profundal, ab August wandern sie in die litoralen Zonen (BECKE 2012; DONNER & ECKMANN 2011; FISCHER 1999; GHAN & SPRULES 2005; KUPREN et al. 2014; MILER & FISCHER 2004; PROBST & ECKMANN 2009; RYDER & PESENDORFER 1992; WANG & APPENZELLER 1998).

Die Jungquappen wandern im folgenden Jahr mit einem Alter von 1+ und ab einer Körperlänge von ca. 14 cm aus dem Litoral ab. Die Abwanderung erfolgt im Juli, d. h. bevor die jüngeren Quappen im Litoral erscheinen. Die Bestände nahe dem Ufer bestehen überwiegend aus der Altersstufe 1+, ältere Tiere kommen jedoch vereinzelt vor. Da ältere und längere Tiere abwandern, unterscheiden sich Länge und Altersstruktur im Litoral (10–26 cm, überwiegend 1+) signifikant von den tieferen Bereichen (23–42 cm, überwiegend 2+) (BECKE 2012; BECKE & RÖSCH 2014; HOFMANN & FISCHER 2003). In Seen der kälteren Regionen (hier Bodensee) sind die Vorzugstemperaturen der Quappe von 11–14 °C näher an den Temperaturen am Ufer als an denen des Profundals. Die Temperatur ist damit wahrscheinlich nicht der wichtigste Faktor der Wanderungen in die Tiefenbereiche (HOFMANN & FISCHER 2003).

Im Sommer treten diurnale Wanderungen der adulten Quappen auf; zur Beutesuche werden nachts wärmere, ufernahe Bereiche aufgesucht, für die Ruhephase tagsüber kehren die Tiere in die kälteren Tiefenbereiche zurück. In der kälteren Jahreszeit (Oktober bis Februar) ist auch eine tagaktive Lebensweise beschrieben (BERNARD et al. 1993). Bei Telemetrie-Untersuchungen wurde festgestellt, dass sich Quappen im Rahmen der Temperaturpräferenzen zufällig im See verteilen. Sie bewegen sich zwar teilweise aktiv, aber weitgehend ungerichtet (BERGERSEN et al. 1993; BERNARD et al. 1993). Eine Laichwanderung innerhalb von Seen wurde nicht beschrieben, beispielsweise zu bestimmten Laichgebieten oder Tiefenzonen am Ufer. Es gibt jedoch Belege für eine Laichwanderung in die Zuflüsse (TRAHMS 1942).

Das Verhalten der Quappen in Seen zeigt eine komplexe Abhängigkeit von der Altersstufe der Tiere sowie von Tages- und Jahreszeit. Die Untersuchungen stammen von Seen mit eher niedrigen Wassertemperaturen. Das Verhalten der Larven, die Metamorphose zu Jungfischen und die Abwanderung der Jungfische aus dem Litoral wurden am Bodensee untersucht. Die Ergebnisse zum Verhalten älterer Tiere stammen von Untersuchungen an kalten US-amerikanischen Seen. Für die Quappen der Seen des norddeutschen Tieflands ist anzunehmen, dass die deutlich wärmeren Litoralbereiche gemieden werden.

In Flüssen werden die schwebenden Eier und die pelagischen Larven der Quappe von der Strömung verdriftet. In der Literatur ist nicht beschrieben, über welchen Zeitraum die Eier kleben und wohin sie driften. Es wird vermutet, dass die Entwicklung von Eiern und Larven in flachen, strömungsberuhigten Bereichen im Litoral stattfindet, beispielsweise in Überschwemmungsbereichen (BUNZEL-DRÜKE et al. 2004; FLADUNG et al. 2004; MÜLLER 1960).

Ab Mai finden sich die benthischen Jungfische der Quappe im Litoral der Flüsse (BUNZEL-DRÜKE et al. 2004; DILLEN et al. 2007), es wird auch ein Aufwachsen in den Unterläufen oder in durchflossenen Seen beschrieben (HEDIN 1983; JOHNSON 1981; TRAHMS 1942).

Die Tiere wandern teilweise bereits im ersten Jahr, überwiegend aber im Alter von 1+, d. h. Ende des zweiten Lebensjahres, ab (ROHTLA et al. 2013). Diese Abwanderung erfolgt ab August, d. h. vor dem Laichaufstieg der Adulten. Quappen bewohnen allgemein kühlere Gewässer wie Bäche, Flüsse, Brackwasserbereiche und Seen (BUNZEL-DRÜKE et al. 2004). Über die Habitate adulter Tieren in Flüssen ist wenig bekannt (HOLZER et al. 2011; MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000).

Adulte Quappen zeigen in Flüssen charakteristische, stromauf gerichtete Laichwanderungen in den Monaten November bis Januar. Sie führt in die Oberläufe der Flüsse oder in

Nebengewässer (DILLEN et al. 2007). In größeren Flüssen mit Ästuaren finden alljährlich ausgeprägte Laichwanderungen aus Brack- oder Salzwasserhabitaten stromauf statt (HEDIN 1983; ROHTLA et al. 2013). Als Auslöser der synchronisiert stattfindenden Wanderungen wurden Temperaturabfälle, Abflusssteigerung, Mondphasen und hohe Tiden identifiziert (HEDIN 1983; PARAGAMIAN et al. 2005; SLAVIK & BARTOS 2002; TESCH 1967).

Die winterlichen Laichwanderungen einer großen Anzahl von Tieren sind auch für die Elbe vielfach beschrieben (KLUGE 1900; MÜLLER 1958, 1960; TESCH 1967; WILKENS & KÖHLER 1977). Sie finden bei Temperaturen unterhalb von 6 °C statt, wobei die Tiere nur nachts wandern (FREDRICH & ARZBACH 2002; HEDIN 1983). Die Laichwanderungen in der Elbe können sehr unterschiedlich ausgeprägt sein; darauf basierende fischereiliche Erträge variierten sehr stark, teilweise blieben die Quappen ganz aus (PAPE 1952).

Die Durchgängigkeit der Fließgewässer ist die Voraussetzung für die Laichwanderungen (DILLEN et al. 2007). Für die Elbe in Deutschland erfolgten die Untersuchungen daher in vielen Fällen im Zusammenhang mit der Staustufe Geesthacht (ARZBACH et al. 1999; BECKEDORF & SCHUBERT 1995; FREDRICH & ARZBACH 2002; KOOPS 1959, 1960). Die Wanderungen in der Elbe führen zu Laichplätzen, die zwischen den Stromkilometern 550 und 400 in der Mittel-Elbe verortet wurden (BAUCH 1958; FLADUNG et al. 2004; FREDRICH & ARZBACH 2002; KOOPS 1959, 1960). Auch Wanderungen von der Unterelbe in die Havel bei Strohdehne wurden beschrieben (FREDRICH & ARZBACH 2002). Unterhalb von Geesthacht gibt es keine oder nur wenige Laichplätze (KOOPS 1959, 1960). Allgemein laichen und schlüpfen Quappen nur ausnahmsweise im Brackwasser der Ostsee (ROHTLA et al. 2013).

Die bei der Laichwanderung stromauf zurückgelegten Entfernungen reichen von 5–8 km bis zu 255 Kilometern (BUNZEL-DRÜKE et al. 2004; EVENSON 1993; HEDIN 1983). Die maximalen stromauf gerichteten Wanderdistanzen, die für die Elbe nachgewiesen wurden, lagen zwischen 200 und 250 km (KOOPS 1959; SCHIEMENZ 1962). Einzelne Quappen haben dabei 5–10 km/Tag zurückgelegt, die mittlere Geschwindigkeit liegt bei 1,5–2,4 km/Tag (KOOPS 1959; SOROKIN 1971).

Nach der Laichzeit findet eine stromab gerichtete Wanderung der adulten Quappen statt, die zum Laichen stromauf gezogen sind. Diese Abwanderung ist gegenüber der stromauf gerichteten Wanderung deutlich weniger auffällig bezüglich der Anzahl an Tieren und der zeitlichen Konzentration. Sie scheint weniger synchronisiert zu sein und ist in der Literatur auch seltener beschrieben. Diese Abwanderung erfolgt in der Elbe in gewissem Umfang nach der Laichzeit bis in den Mai hinein (FREDRICH & ARZBACH 2002; KOOPS 1959, 1960). Abwanderungen kommen aber auch außerhalb dieser Zeit vor (EVENSON 1993). Für die Wanderung stromab wurde eine größte Strecke von 177 km bei einer Geschwindigkeit von 33 km/Tag (!) nachgewiesen (KOOPS 1959).

Ein nennenswerter Anteil an Quappen nimmt nicht an der stromauf gerichteten Laichwanderung teil. Diese Tiere wanderten bei telemetrischen Untersuchungen vor und während der Laichzeit stromab (FREDRICH & ARZBACH 2002). Damit korrespondiert ein Anteil adulter Tiere, die während der Laichzeit keine Gonaden entwickeln (vergl. Abschnitt 2.7).

Im Sommer sind Quappen in Fließgewässern standorttreu. Bei Telemetrie-Untersuchungen an der Elbe beschränkte sich der sommerliche Aktionsradius einiger Tiere teilweise auf zwei Bühnenfelder (FREDRICH & ARZBACH 2002).

Im Spätsommer ab September, d.h. vor der Laichwanderung im November/Dezember, zeigt sich bereits eine erhöhte Aktivität. Diese wird als Wanderung zur Nahrungssuche beschrieben und schließt noch nicht laichreife Tiere sowie Tiere ein, die das Laichgeschäft aussetzen (SOROKIN 1971).

Für die Elbe wurden zwei unterscheidbare Phäno- und Verhaltenstypen der Quappe beschrieben (im Folgenden als „Formen“ bezeichnet); eine großwüchsige Wanderform, die im Ästuar aufwächst, und eine kleinwüchsige, stationäre Form (FREDRICH & ARZBACH 2002; KOOPS 1959, 1960; MÜLLER 1960). Allerdings wurden auch für die stationäre Form in der Elbe Wanderungen bis zu 40 Skm und ein Wechsel zwischen den „Lebensformen“ nachgewiesen (FREDRICH & ARZBACH 2002). Die beiden Formen werden im Diskussionsteil detailliert beschrieben und bewertet (vergl. Abschnitt 5.1.5).

2.9 Entwicklung des Fischbestandes der Elbe, insbesondere der Quappe

Die Quappenbestände in Deutschland und Europa gingen im 20. Jahrhundert deutlich zurück, teilweise erloschen lokale Populationen gänzlich. In den letzten Jahrzehnten zeichnet sich hingegen eine Erholung der Bestände ab, die in Deutschland seit Anfang der 90er Jahre zu beobachten ist. Die vorliegende Untersuchung legt den Schwerpunkt auf die Bestände der Elbe. Die Ursachen für Bestandsrückgänge und -erholungen sind jedoch deutschlandweit vergleichbar. Anhand der Elbe soll somit die Bestandsentwicklung der Quappe stellvertretend und im Kontext zur Entwicklung der Fischbestände allgemein beschrieben werden. Die Darstellung erfolgt chronologisch.

Bis 1900 waren mit ca. 40 Arten alle gewässertypischen einheimischen Arten in der Elbe vorhanden (PEZENBURG et al. 2002). Die Häufigkeit vieler Fischarten hatte sich aber bereits vor 1900 deutlich verringert, wie sich an den fischereilichen Erträgen ablesen lässt. Ehemals häufige und wirtschaftlich wichtige Arten wie Lachs, Stör, Schnäpel oder Neunauge waren im letzten Viertel des 19. Jahrhunderts stark rückläufig (ALBRECHT 1960). Als Ursachen werden die Schifffahrt mit Auswirkungen des Wellenschlages und wasserbauliche Maßnahmen mit Habitatverlust („Flußlaufcorrectionen“) angegeben (KLUGE 1900). In der Elbe sind Bau und Veränderungen der Buhnen sowie der Verlust von Altwässern, Kolken, Kiesbänken, strömungsberuhigten Bereichen und Überschwemmungsflächen zu nennen. Auch für die Quappe war vor 1900 bereits ein deutlicher Rückgang der fischereilichen Erträge zu beobachten (BAUCH 1958), der aber teilweise auch auf rückläufige Akzeptanz beim Verbraucher zurückgeführt werden kann.

Nach der Jahrhundertwende ging die Fischartenzahl in der Elbe bis in die 50er/70er Jahre deutlich zurück. Sie sank auf etwa 30 Arten (PEZENBURG et al. 2002). Die Entwicklung des Fischbestandes spiegelte die Entwicklung der Wasserqualität. Die Mittlere Elbe wurde durch Nährstoffeinträge und Abwässer zunehmend belastet, dabei spielten Einträge aus Saale und Mulde eine große Rolle (KNÖSCHE et al. 2001). Im Oberlauf der Elbe wurden Querbauwerke errichtet, die die Laichhabitats von Lachsen isolierten. Im Unterlauf bei Hamburg wurde das Gewässer durch die Stadtabwässer stark verschmutzt. Es kam zu einem weiteren Rückgang von Wanderfischarten (Lachs, Neunauge, Barbe). Eine lange Vereisung im Winter 1928/29 führte in Verbindung mit einer Havarie am Zellstoffwerk Wittenberge zu einem massiven Fischsterben. Aufgrund von nachfolgend wasserarmen Jahren erholten sich die Fischbestände kaum (ALBRECHT 1960). Durch die Kombination von nachteiligen Einflüssen gingen neben der Artenzahl auch die fischereilichen Erträge drastisch zurück.

Die Einschränkungen durch Verbau und die Einleitung von Abwässern und Schadstoffen wirkten sich auch auf die Quappe aus. Auch dem Abschneiden der Auengebiete als Aufwuchshabitats der Larven wird eine große Bedeutung zugeschrieben (BUNZEL-DRÜKE et al. 2004). Als Wendepunkt werden die Jahre 1920/1923 genannt; vorher existierten in der Mittel-Elbe noch gute Bestände mit fischereilicher Bedeutung. Danach fehlte die Quappe unterhalb von Magdeburg, Fänge gab es nur noch bis zur Havelmündung (ARZBACH et al. 1999; BAUCH 1958).

Die Gewässerqualität der Elbe verschlechterte sich nach 1950 weiter durch hohe Belastung mit Schwermetallen, Schad- und Nährstoffen aus Bergbau und chemischer Industrie. Auch die Nebengewässer waren außerordentlich belastet, insbesondere Mulde und Saale. In den 50er Jahren lagen die Sauerstoffgehalte zwischen Dresden und Magdeburg dauerhaft unter 4 mg/l, über weite Strecken sogar unter 3 mg/l (ALBRECHT 1960). Die Anlandungen von Elbefischen am Fischmarkt Hamburg sanken zwischen 1949 und 1956 kontinuierlich (KOOPS 1959). Bis Ende der 80er Jahre sanken die Sauerstoffgehalte regelmäßig unter 2 mg/l (LAWA 2002). Damit waren letale Werte erreicht - für die meisten Fischarten gelten 3 mg/l als Minimum (SCHRECKENBACH 2002; SVOBODOVÁ et al. 1993). Es kam zu Fischsterben durch Sauerstoffmangel. Ein besonders drastisches Sterben wird für den Winter 1953/54 beschrieben (KOOPS 1959). Die Fische der Elbe wurden erwerbsfischereilich wertlos, da sich Schadstoffe in den Fischen akkumulierten. Das Fischfleisch nahm einen intensiven „Chemiegeschmack“ an und war für den Verzehr nicht mehr geeignet. Auf großen Abschnitten der Elbe kam die Fischerei zum Erliegen (ALBRECHT 1960; MANN 1968). Die Elbe und ihre Nebengewässer waren bis 1989 hochgradig durch kommunale und industrielle Abwässer sowie durch Einleitungen aus der Landwirtschaft belastet. Schwermetalle, Stickstoffverbindungen, schwer abbaubare hochgiftige chlorierte Kohlenwasserstoffe und Krankheitserreger beeinträchtigten die fischereiliche Nutzung. Zu diesem Zeitpunkt war die Elbe eines der am stärksten belasteten Gewässer Europas (IKSE 1991; LAWA 2002). Erst nach 1990 stieg die Fischartenzahl wieder, erreichte aber nicht mehr das ursprüngliche Niveau (PEZENBURG et al. 2002).

Neben der Gewässerverschmutzung ist der Bau des Wehres Geesthacht im Jahr 1960 als entscheidende anthropogene Beeinträchtigung der Elbe zu nennen. Das Wehr trennt die Elbe seitdem in zwei Bereiche, die sich bezüglich des Fischbestandes unterscheiden: die tidebeeinflusste Unterelbe und die Mittelelbe (KOOPS 1959; MANN 1968). Das Querbauwerk hat sich in Kombination mit dem Elbeabschnitt unterhalb Hamburgs, der durch Verschmutzung als Barriere wirkt, in hohem Maße negativ auf wandernde Fischarten ausgewirkt (WILKENS & KÖHLER 1977). Der Fischaufstieg durch die Schleuse am Wehr Geesthacht ist sehr artenselektiv und von der Individuenzahl gering (SCHUBERT et al. 1999). Im Hinblick auf die Passierbarkeit für Fische am Wehr Geesthacht sind verschiedene Phasen zu unterscheiden: In den Jahren 1958–1960 wurde das Wehr mit einer Aalleiter versehen (rechtsseitig bzw. am Nordufer). Diese war nur für Aale vorgesehen, aber auch für diese Art nur eingeschränkt geeignet. Eine Wulstfischtrappe wurde 1962 für den Aufstieg anderer Arten errichtet (linksseitig bzw. am Südufer). Sie war ebenfalls nur eingeschränkt funktionsfähig, besonders für Quappen. Während in den Jahren 1964–1965 noch mehrere hundert bis weit über tausend aufsteigende Quappen pro Winter nachgewiesen wurden (TESCH 1967), waren es in späteren Jahren nur noch Einzelexemplare (ARZBACH et al. 1999; BECKEDORF & SCHUBERT 1995; FREDRICH & ARZBACH 2002; SCHUBERT 2008). Im Jahr 1985 wurde ein neuer Aalaufstieg gebaut. Eine Funktionsprüfung im Jahr 1995 ergab eine zu hohe Fließgeschwindigkeit bei gleichzeitig schlechter Lockströmung. Der Aufstieg wurde zwar auch von anderen Arten genutzt, zeigte jedoch deutliche Mängel in der Funktionsfähigkeit (BECKEDORF & SCHUBERT 1995).

Die Gewässerverschmutzung der Elbe wirkte sich auch auf die Quappenbestände aus. Analog zum Gesamtfischbestand sanken die fischereilichen Erträge der Quappe zwischen 1949 und 1956, mit einem deutlichen Einfluss des Fischsterbens im Winter 1953/54. Als Ursachen für die Rückgänge der fischereilichen Quappenerträge sind jedoch nicht nur abnehmende Bestände, sondern auch Absatzeinbußen durch Geschmacksbeeinträchtigungen und die ausgeprägte saisonale Verfügbarkeit anzunehmen (KOOPS 1959; LÜHMANN & MANN 1960). Die Schließung der Staustufe Geesthacht hatte weitere, nachteilige Auswirkungen auf den Quappenbestand der Elbe. Effektiv wurde der Bestand der Elbe unterteilt, da eine

nennenswerte Passage bei der Laichwanderung nicht möglich war. Einmal abgewanderte Tiere aus der Mittelelbe konnten nicht zurückkehren (KOOPS 1959, 1960). Spätere Untersuchungen des Aufstiegs nach Errichtung der Wulstfischtrappe 1962 erzielten unterschiedliche Ergebnisse. MANN (1968) berichtete von einer leichten Erholung der Bestände nach einem drastischen Rückgang nach 1959. TESCH (1967) beschrieb nennenswerte Aufstiegszahlen, die allerdings von BECKEDORF & SCHUBERT (1995) als äußerst gering im Vergleich zum vorhandenen Laicherbestand bewertet wurden. WILKENS & KÖHLER (1977) beschrieben, dass durch die Abtrennung der Laichgebiete von den Nahrungsgebieten die Quappenbestände oberhalb von Geesthacht erloschen und unterhalb von Geesthacht nahezu erloschen waren. Untersuchungen von BECKEDORF & SCHUBERT (1995) zeigten, dass weder Wulstfischtrappe noch Aalaufstieg von Quappen passiert wurden.

Nach der deutschen Wiedervereinigung 1989 verbesserte sich die Wasserqualität der Elbe sehr rasch. Umfangreiche koordinierte Maßnahmen zwischen den Bundesländern sowie zwischen Deutschland und Tschechien wurden in die Wege geleitet (IKSE 1991). Ursachen der Verbesserung der Wasserqualität lagen auf deutscher Seite zunächst in der Reduzierung oder Stilllegung von Industrien oder einzelnen Produktionsbereichen. Ab 1992 wurde die Wasserqualität durch Neubau und technologische Verbesserung von Kläranlagen für kommunale und industrielle Abwässer weiter verbessert. Die Etablierung phosphatfreier Waschmittel reduzierte den Phosphoreintrag. Zwischen 1989 und 1993 reduzierten sich die Belastungen durch organische Stoffe um 40 %, durch Stickstoff und Phosphor um 30 % und durch Quecksilber um 84 % (IKSE 1996). Seitdem sinken die Konzentrationen von Schwermetallen, organischen Stoffen und Nährstoffen kontinuierlich und sehr deutlich (IKSE 2010). Die sehr positive Entwicklung sollte nicht darüber hinweg täuschen, dass die Elbe weiterhin ein belastetes Gewässer ist. In der Bewertung des chemischen Zustandes nach europäischen Richtlinien¹ wies sie noch 2010 über den gesamten Stromverlauf den chemischen Zustand „nicht gut“ auf (IKSE 2010). Problematisch können beispielsweise Nähr- und Schadstoffe sowie Pestizide sein, die von Hochwässern aus belasteten Böden ausgewaschen werden.

Die Lebensbedingungen für Fische verbesserten sich. Die für Fische kritische Grenze des Sauerstoffgehaltes von 3 mg/l wurde in Schnackenburg seit 1990, in Schmilka seit 1993 nicht mehr unterschritten (IKSE 2010). Nach 1995 lagen die Sauerstoffgehalte beider Messpunkte durchgängig über 6 mg/l (LAWA 2002). Die Fischartenzahl stieg; zwischen 1991 und 1993 wurden 79 Fischarten für die gesamte Elbe einschließlich der Brackwasserbereiche nachgewiesen. Im Jahr 1999 waren es 94 Arten, aktuell kann von 102 Arten ausgegangen werden (IKSE 2010). Hierbei ist zu beachten, dass die aktuellen IKSE-Publikationen auf wissenschaftlichen Beprobungen beruhen und daher höhere Artenzahlen nachweisen, als frühere Untersuchungen auf Basis von Angaben aus der Erwerbsfischerei.

Die Fischgemeinschaft hat sich jedoch insgesamt erholt und entspricht bezüglich Artenzahl und Zusammensetzung wieder eher den ursprünglichen Bedingungen. So zeigt die Bewertung des ökologischen Zustands anhand der Fische nach Wasser-Rahmenrichtlinie mit den entsprechenden Verfahren für die Mittlere Elbe und Obere Elbe in Deutschland einen „guten ökologischen Zustand“. Ein „mäßiger“ Zustand wurde für die Untere Elbe im Stadtgebiet von Hamburg und in der unteren Flunder-/Kaulbarschregion festgestellt (IKSE 2008).

Bezüglich der Passierbarkeit für Fische am Wehr Geesthacht wurden neue Anlagen zur Verbesserung des Fischaufstiegs errichtet:

¹ Wasser-Rahmenrichtlinie (WRRL 2000) und Tochterrichtlinie (2008/105/EG 2008)

- 1998 wurde ein Raugerinne mit Ruhebecken an der Südseite der Anlage errichtet (nachfolgend Umgehungsgerinne). Der Fischaufstieg wurde episodisch geprüft. Die Anlage stellte eine erhebliche Verbesserung der Passierbarkeit dar und wurde von mehr Arten genutzt. Sie zeigt aber ebenfalls erhebliche Defizite für einige Fischarten, Altersstufen und große Individuen und war in der Dimensionierung der fischökologischen Bedeutung der Elbe nicht angemessen (ARZBACH et al. 1999; FREDRICH & ARZBACH 2002; GAUMERT 2008; SCHUBERT 2008; SCHWEVERS et al. 2011).
- 2010 wurde zusätzlich ein Doppelschlitzpass am Nordufer gebaut, der mit einer Länge von 550 m und 49 Becken die größte europäische Fischtreppe darstellt (SCHWEVERS et al. 2011). Die Funktionsfähigkeit der Anlage wird seit August 2010 fortlaufend geprüft (HUGFARD et al. 2013; HUGFARD & SCHWEVERS 2013c, b; SCHWEVERS et al. 2011).

Die Durchgängigkeit von Geesthacht ist fischökologisch von besonderer Bedeutung, da das Wehr das einzige Querbauwerk der Elbe in Deutschland ist.

In den früheren 90er Jahren wurde der Einzelnachweis einer Quappe in der Elbe noch in einer Fachzeitschrift gemeldet (PARZYK 1994). In den Jahren 1997–2000 wurden wieder größere Mengen laichreifer Quappen (40–60 cm) unterhalb von Geesthacht beobachtet (ARZBACH et al. 1999). Bei Markierungsexperimenten gelang jedoch keinem Tier der Aufstieg durch das Umgehungsgerinne (ARZBACH et al. 1999; FREDRICH & ARZBACH 2002). Im Herbst/Winter 2007 wurde ein Aufstieg von lediglich 21 Tieren an 29 Kontrolltagen nachgewiesen (SCHUBERT 2008). Untersuchungen im Jahr 2009 (April bis Dezember) zeigten einen Aufstieg von insgesamt 41 Quappen (SCHWEVERS et al. 2011). Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, dass die Lebensräume Mittel- und Unterelbe für die Quappe auch nach Bau des Umgehungsgerinnes im Jahr 1998 getrennt waren.

Mit Errichtung des Doppelschlitzpasses 2010 hat sich die Situation deutlich verbessert. Jährlich stiegen größere Mengen an Quappen auf, die nach der Erfassung im Rahmen des Monitorings in der Mittelelbe oberhalb von Geesthacht wieder ausgesetzt wurden (HUGFARD et al. 2013; HUGFARD & SCHWEVERS 2013c, b). Die Nachweiszahlen werden im Ergebnisteil des vorliegenden Gutachtens dargestellt.

Als Fazit lässt sich feststellen, dass die Entwicklung der Quappenbestände in der Elbe parallel zur gesamten Entwicklung des Fischbestandes läuft. Die Ursachen der Bestandsrückgänge lassen sich anhand fischereilicher und fischökologischer Untersuchungen nachvollziehen und können wie folgt zusammengefasst werden:

- Querverbau mit ökologischer und funktioneller Abtrennung von Gewässerabschnitten.
- Wasserbauliche Maßnahmen wie Begradigungen, Niedrigwasserregulierung, Tideregulierung sowie das Abschneiden von Altarmen und Nebengewässern führen zum Verlust von Habitaten und Laichplätzen (Altarme, Kiesbänke, Sandflächen, Untiefen, Flachwasserzonen)
- Negativer Einfluss der Schifffahrt, speziell des Wellenschlages, auf Ufer und Jungfische
- Einleitungen von Abwasser und Schadstoffen, die zu Sauerstoffzehrung und Geschmacksbeeinträchtigungen führen. Fischereilich senkt das die Absatzmöglichkeiten, was zu einer reduzierten Fangintensität und dadurch zu geringeren Erträgen führt

Vergleichbare Zusammenhänge zwischen Belastungen und Quappenbeständen zeigen sich in den Niederlanden (BOSVELD et al. 2015), in Belgien (DILLEN et al. 2007) und den USA (HARRISON et al. 2016b). Weltweit werden Querverbau und Schadstoffeinleitungen am häufigsten als anthropogene Ursachen rückläufiger Quappenbestände genannt, gefolgt von intensiver Befischung und Neozoen (STAPANIAN et al. 2010).

3 Material und Methoden eigener Datenanalysen und Untersuchungen

3.1 Populationsparameter der Quappe in der Elbe

Zur Bestandsentwicklung und zu Populationsparametern der Quappe in der Elbe lagen verschiedene Datensätze vor:

- Daten aus dem Fachinformationssystem der Flussgebietsgemeinschaft Elbe (FIS der FGG) und des Fischartenkatasters für Brandenburg/Sachsen-Anhalt (IfB Potsdam-Sacrow)
- Daten aus dem Fischmonitoringprogramm am Wehr Geesthacht
- Hamenfänge einer Erwerbsfischerei an der Mittel-elbe, die in Kooperation mit dem IfB erhoben werden
- Statistiken der Erwerbs- und Angelfischerei

Daten aus FIS der FGG sowie dem Fischartenkataster des IfB: Das FIS der FGG beinhaltet Daten, die im Rahmen von länderübergreifenden Untersuchungsprogrammen erhoben wurden und unter www.fgg-elbe.de öffentlich abrufbar und verfügbar sind. In dem vom IfB Potsdam-Sacrow geführten Fischartenkataster sind Informationen zur Fischfauna und Daten aus verschiedenen Fischbestandserhebungen v.a. in Brandenburg und Sachsen-Anhalt zusammengeführt. Für die hier bearbeiteten Fragestellungen wurden aus beiden Datenbanken Datensätze verwendet, die folgende Kriterien erfüllen:

- Gewässer: Elbe
Die Auswahl beinhaltet die Stromelbe mit angebundenen Schlenken/Altarmen
- Fangbereiche: 1 (Schmilka), 2 (Prossen), 3 (Pirna), 4 (Dresden), 5 (Meißen), 6 (Riesa), 7 (Belgern/Mehderitzsch), 8 (Dommitzsch), 9 (Elster), 10 (Wittenberg), 11 (Rosslau), 12 (Barby), 13 (Magdeburg), 14 (Klietznik/Tangermünde), 15 (Mühlenholz), 16 (Wittenberge), 17 (Schnackenburg/Gorleben), 18 (Dömitz), 19 (Boizenburg), 20 (oh. Geesthacht), 21 (Zollenspieker), 22 (oberes Stromspaltungsgebiet), 23 (Hafen Hamburg), 24 (Mühlenberger Loch), 25 (Tinsdal/Hahnöfersand), 26 (Lühesand), 27 (Twielenfleth), 28 (Bützfleth), 29 (Kollmar), 30 (Glückstadt/Krautsand), 31 (Brunsbüttel), 32 (Medem)
Die Auswahl beinhaltet alle Fangbereiche entlang der Ober-, Mittel- und Unterelbe.
- Fanggerät: zunächst wurden alle Fanggeräte ausgewählt
- Fischart/Entwicklungsstadium/Jahr: zunächst alle
Die Filter umfassten die Kategorien Fischart, Entwicklungsstadium (juvenil, präadult, adult), Anzahl, Gesamtgewicht und Erhebungsjahr.

In einer ersten Datensichtung wurde deutlich, dass ungefähr 95 % der Quappen mittels Elektrofischfanggeräten gefangen wurden, während die Nachweise durch andere Fanggeräte (z.B. Reusen, Stellnetze) eher Zufallsfunde darstellten. Im Weiteren wurden daher Datensätze aus Elektrobefischungen selektiert und in Bezug auf zwei Fragestellungen ausgewertet: der Präsenz (Vorkommen) sowie der Bestandsdichte und -entwicklung. Die Angaben zur **Präsenz** sollen Auskunft über die Verbreitung der Quappe im Hauptstrom der gesamten deutschen Elbe geben. Für Aussagen zur **Bestandsdichte** wurde pro Befischungsaktion (Hol) der Einheitsfang an Quappen (Stück pro 100 m Befischungsstrecke = CPUE) berechnet. Um möglichst den gesamten Elbeverlauf bewerten zu können, wurde mit den Jahren 2001–04 ein Vergleichszeitraum gewählt, für den Daten zu den meisten Gewässerabschnitten verfügbar waren. Für die Bewertung einer möglichen **Bestandsentwicklung** der Quappe sind kontinuierliche Datenreihen über einen möglichst langen Zeitraum erforderlich, die (mit Lücken) nur für zwei Gewässerabschnitte (Wittenberg, Klietznik/Tangermünde) im Zeitraum 2001–16 vorlagen.

Daten aus dem Fischmonitoringprogramm am Wehr Geesthacht: Am Wehr Geesthacht existieren zwei Fischaufstiegsanlagen: ein 1998 errichtetes Umgehungsgerinne (UG) am Südufer sowie ein 2010 fertig gestellter Doppelschlitzpass (DSP) am Nordufer. Der Doppelschlitzpass ist mit einer Länge von 550 m und 49 Becken die größte europäische Fischtreppe (SCHWEVERS et al. 2011). Der Fischaufstieg in beiden Anlagen wird seit 2009 vom Institut für angewandte Ökologie (IfÖ) im Rahmen eines mehrjährigen Monitorings untersucht. Dazu werden eine fest installierte Fangkammer sowie Garnreusen genutzt (HUFGARD et al. 2013; HUFGARD & SCHWEVERS 2013c, b; SCHWEVERS et al. 2011). Die vormals bestehenden Kastenreusen im UG wurden im Herbst 2010 durch das Institut für angewandte Ökologie zurückgebaut und durch eine Garnreuse ersetzt. Das fischökologische Monitoring wird von der Vattenfall Kraftwerk Moorburg GmbH verantwortet, die auch Eigentümer der Daten sind.

Die Längen der in beiden Fischaufstiegsanlagen mit unterschiedlichen Methoden gefangenen Quappen wurden in Voruntersuchungen verglichen (UG mit Kastenreuse, UG mit Garnreuse, DSP mit Fangkammer, DSP mit Garnreuse) und unterschieden sich signifikant (H-Test für Gesamtvergleich, $p < 0,001$ sowie paarweise U-Tests, $p < 0,05$). Die Längen der aufsteigenden Quappen unterscheiden sich auch zwischen UG und DSP. Die Aufsteigerzahlen am UG sind deutlich geringer, zudem weist das Gerinne eine schlechte Passierbarkeit für große Quappen auf (BECKEDORF & SCHUBERT 1995). Daher wurden diese Daten im vorliegenden Bericht für Auswertungen zur Bestandsentwicklung und der stromaufgerichteten Wanderungen nicht mitbetrachtet. Sie flossen nur in die Berechnung der Längen-Gewichts-Beziehung ein.

Ausgewertet wurden die Fänge der Fischaufstiegskontrolle am DSP am Nordufer. Diese wird seit 2010 weitgehend kontinuierlich durchgeführt. Im Zeitraum 8/2010–1/2017 wurden am Wehr Geesthacht im Rahmen des Fischmonitorings insgesamt 8.958 Quappen nachgewiesen. Die aufsteigenden Fische werden dabei tagesgenau mit Anzahl und Länge erfasst, z. T. auch mit Stückmasse. Dazu wurde eine spezielle Reuse als Fangkammer im Fischpass eingesetzt, die den Fang praktisch aller aufsteigenden Fische ab einer Körperlänge von 5 cm erlaubt. Während der Anfangsperiode des Monitorings vor der Inbetriebnahme der Fangkammer sowie bei Wartungsarbeiten wurde ersatzweise eine Garnreuse genutzt, die hinter der Fangkammer aufgestellt war.

Die Datensätze zur Fangkammer Nord und zur Garnreuse Nord weisen ebenfalls signifikante Unterschiede der gefangenen Quappen auf. Bei gesonderter Betrachtung der Stelltage, an denen beide Fanggeräte gleichzeitig oder nacheinander eingesetzt wurden, unterschied sich das Längenspektrum der gefangenen Quappen jedoch nicht (U-Test, $p = 0,56$). Das Ergebnis wird als Hinweis gewertet, dass die Fanggeräte keine unterschiedliche Größenselektivität aufweisen und Längenunterschiede der gefangenen Quappen durch unterschiedliche Stellzeiten verursacht werden. Die Fänge von Garnreuse und Fangkammer wurden daher als vergleichbar betrachtet.

Hamenfänge einer Erwerbsfischerei an der Mittelbe: Im Rahmen verschiedener wissenschaftlicher Untersuchungen werden seit 1998 die Fänge von Scherbretthamen an der Mittelbe erfasst. Die beiden Hamen befinden sich an den Stromkilometern 378 und 380,5. Für die Hamenfänge wird nachfolgend die Stromkilometerangabe Skm 379 genutzt. Ein Scherbretthamen ist ein großer Netzsack mit Leitnetzen, der mit einem Scherbrett in die Strömung gestellt wird. Der Sack wird durch die Strömung offen gehalten und steht etwa einen halben Meter über dem Grund. Dieses Fanggerät fängt Fische ab einer gewissen Größe, die sich im Stromschlauch stromabwärts bewegen oder abgedriftet werden. Es ist als weitgehend unselektiv zu bezeichnen.

Die Fänge werden getrennt nach Hamen, Datum, Fischart und Altersstadium mit Stückzahl und teilweise auch Biomasse protokolliert. Fangzahlen zur Quappe liegen seit 2006 vor. Dem Institut wurden teilweise tägliche Fangzahlen übermittelt, die sich jeweils auf eine Hamen-Stellnacht (ca. 12 h) beziehen. Die Daten können jedoch nicht durchweg ausgewertet werden, da sich ihre Erhebung nach den Anforderungen des jeweiligen Vorhabens richteten. Für das vorliegende Projekt wurden in den Jahren 2014–2016 auch die Totallängen aller gefangenen Quappen gemessen.

Im Winter können die Hamen wegen der Gefahr von Eisgang und aufgrund geringer Fänge oft nicht gestellt werden. Daher fehlen die Dezemberfänge im Jahr 2010, die Fangzahlen für Januar fehlen in vier der sieben untersuchten Winter. Die Zahlen für Februar fehlen ganz.

Die **Fangstatistiken der Erwerbsfischerei** in Sachsen-Anhalt wurden freundlicherweise von der Oberen Fischereibehörde im Landesverwaltungsamt zur Verfügung gestellt (pers. Mitt. KAMMERAD). Einzelbetriebliche Angaben waren aus Datenschutzgründen nicht verfügbar. Bis auf wenige Ausnahmen liegen die Flussfischereibetriebe Sachsen-Anhalts im Einzugsgebiet der Elbe. Der Anteil von Quappen aus abgeschlossenen Seen kann als vernachlässigbar gering eingestuft werden. Die Daten zeigen also im Wesentlichen die Entwicklung der Quappenfänge in der Elbe und ihren Nebengewässern auf. Daraus kann in gewissem Umfang auf die Entwicklung der Bestände geschlossen werden. Die Auswertung der Angaben der Erwerbsfischerei umfasst den Zeitraum zwischen 2002 und 2016. Die jährlichen Gesamtfänge wurden den Jahresberichten der deutschen Binnenfischerei entnommen (LUKOWICZ & BRÄMICK (2003) bis BRÄMICK (2017)). Die **Fangstatistiken der Angelfischerei** wurden freundlicherweise vom Landesanglerverband Sachsen-Anhalt e.V. (LAV-ST) zur Verfügung gestellt (pers. Mitt. MANNECK 2018). Der LAV-ST hat ca. 48.000 Mitglieder, die auf einen Gewässerfonds von ca. 10.000 ha zurückgreifen können. Die Statistik umfasst die gemeldeten Jahresfänge an Quappen für den Zeitraum 2008 bis 2016. Die Statistiken der Angelfischerei setzen sich aus den gemeldeten Fängen zusammen, wobei nur die entnommenen Fische auch gemeldet werden. Fische dürfen nur wiederum entnommen werden, wenn sie außerhalb der Schonzeit gefangen werden und das Schonmaß überschreiten. Eine Schonzeit hat die Quappe in Sachsen-Anhalt nicht, das Schonmaß beträgt 30 cm (FISCHO LSA 2013). Für die Auswertung muss davon ausgegangen werden, dass die Rahmenbedingungen der Fangstatistik in den letzten Jahren weitgehend vergleichbar geblieben sind: Angleranzahl und Angeltage, Rücklaufquoten der Meldeformulare, Zuverlässigkeit der Meldungen sowie die Orientierung an Schonmaßen und -zeiten. Wird das berücksichtigt, erlauben die Fangstatistiken der Angelfischerei eine Analyse der Fänge im Vergleich zu den Vorjahren.

Änderungen des **Quappenbestandes in der Elbe** wurden für Einheitsfänge aus Elektrofischungen, Fangzahlen bzw. fischereiliche Erträge, für die Anteile am Gesamtfang und die mittleren Körperlängen untersucht. Anhand von Abbildungen wurden Entwicklungen der Parameter im Jahresverlauf (saisonal) sowie langfristige Entwicklungen geprüft. Folgende Datensätze wurden ausgewertet:

- Einheitsfänge (Anzahl pro 100 m) in den Gewässerabschnitten Wittenberg und Kliestznic/Tangermünde für Aussagen zur Bestandsentwicklung im Zeitraum 2001–16.
- Die Fänge in den Fischaufstiegsanlagen am Wehr Geesthacht bei Skm 586. Mit den Daten können Aufstiegszahlen und die saisonale Dynamik des Aufstiegs von Quappen aus der Unter- in die Mittel-elbe beschrieben werden. Auch eine entsprechende Analyse der Körperlängen ist möglich. Methodisch vergleichbare Daten lagen für den Zeitraum von August 2010 bis Dezember 2016 vor. Die Daten werden für die Aufstiegszahlen monatsweise als mittlerer Tagesfang dargestellt. Für die Entwicklung der Körperlängen werden Box-Plots mit Median und Quartilen ausgewertet.

- Fänge mit Hamen bei Skm 379. Für die Fangzahlen konnte ebenfalls der Zeitraum von August 2010 bis Dezember 2016 verglichen werden. Auch hier wurde der mittlere Tagesfang in den entsprechenden Monaten analysiert. Die Körperlängen lagen für den Zeitraum von März 2014 bis Dezember 2016 vor.
- Die Fangstatistiken der Erwerbs- und Angelfischerei liefern Aussagen über die langfristige Entwicklung der jeweiligen Fänge sowie über die Anteile am Gesamtfang

Der **Populationsaufbau wurde anhand von Längen-Häufigkeitsverteilungen** mit den Fangdaten von den Probeorten Elbe 1 bei Skm 379 und Geesthacht bei Skm 586 analysiert. Hierbei wurden vergleichbare Zeiträume ausgewählt:

- 1) November und Dezember zur Beschreibung der Größen zur Laichwanderung im Winter (der Januar zählt eigentlich auch noch dazu, allerdings werden hier keine Hamen gestellt),
- 2) die Monate Mai bis September als Sommerbestand.

Für den Vergleich von Winter- und Sommerbestand wurden exemplarisch die Fänge des Jahres 2014 genutzt.

Die **Längen-Gewichts-Beziehung** wird mit der Gleichung $W = a \cdot L^b$ beschrieben (FROESE 2006). Dabei sind W das Gewicht (g), L die Länge (cm) sowie a und b spezifische Parameterwerte. Die Längen-Gewichts-Beziehung wurde an Monitoringdaten zum Quappenaufstieg am Wehr Geesthacht ermittelt. Die Daten wurden vom Institut für angewandte Ökologie erhoben und stammen aus dem Zeitraum 5/2009–9/2017.

3.2 Befragungen

Zur Einschätzung der fischereilichen Situation der Quappe in der Elbe wurden Erwerbsfischer entlang der Elbe telefonisch befragt. Von den 15 deutschen Erwerbsfishern an der Elbe konnten 13 befragt werden. Die elf gestellten Fragen betrafen die Bestandsentwicklung in den letzten zehn Jahren und die Existenz einer speziellen Wanderform. Die Antwortmöglichkeiten waren überwiegend als Kategorien vorgegeben. Allgemeine Beobachtungen, Erfahrungen und Standpunkte der Fischer wurden zusätzlich notiert. Die Fragen sind nachfolgend beschrieben.

Fragen zur Bestandsentwicklung der Quappe in der Elbe

1. Fangen Sie Quappen? Nein / selten / regelmäßig / häufig
2. Fischen Sie gezielt auf Quappen (Nov–Feb)? ja / nein
3. Wenn Sie Quappen fangen, wie viel pro Jahr? Antwort: _____ kg
4. Sind die Erträge/Fänge in den letzten 10 Jahren: gleich / zunehmend / abnehmend
seit wann: _____
5. Wie hoch ist die wirtschaftliche Bedeutung? Keine / gering / mäßig / erheblich / groß
6. Wie ist die Nachfrage nach der Quappe? Keine / vereinzelt / gering / mäßig / hoch
Ggf. wer fragt nach: _____
7. Können Sie die Nachfrage durch eigenen Fang decken? Ja / nein

Fragen zur Wanderform

8. Kennen Sie die Unterscheidung von Wanderform und Binnenform? Ja / nein
9. Gibt es diese Formen bei Ihnen im Fangbereich der Elbe (letzte 3 Jahre)? Ja / nein
10. Wie lassen sich diese Formen unterscheiden? _____ (offene Frage)
11. Wann kommt ggf. die Wanderquappe in ihrem Fangbereich vor?
Einzelfunde / unregelmäßig / dauerhaft / jährlich in der Laichzeit (Nov–März)

3.3 Anatomische und physiologische Untersuchungen

Detaillierte anatomische und physiologische Untersuchungen wurden an 137 Quappen durchgeführt („Labordatensatz“). Die untersuchten Exemplare wurden von Erwerbsfischern mit berufsfischereilichen Methoden an drei Probestellen an der Elbe gefangen (Abb. 1).

Die Tiere von Probestelle Elbe 1 wurden vom Fischereibetrieb QUASCHNY zur Verfügung gestellt. Sie wurden mit Scherbretthamen an den Stromkilometern (SkM) 378 und 380,5 gefangen. Die Quappen von Probestelle Elbe 2 wurden vom Fischereibetrieb KÖTHKE zur Verfügung gestellt. Herr KÖTHKE setzt ebenfalls einen Scherbretthamen sowie Reusen zum Fischfang ein. Die Tiere von Probestelle Elbe 3 stammen vom Fischereibetrieb GRUBE & STOEFL und wurden mit Reusen bzw. mit Zugnetzen gefangen. Zur Erhöhung des Stichprobenumfangs wurden vom Institut für Binnenfischerei (IfB) zusätzlich Elektrofischungen durchgeführt, wodurch auch Quappen < 20 cm gewonnen wurden. Diese werden durch erwerbsfischereiliche Fanggeräte aufgrund der verwendeten Maschenweiten kaum erfasst.

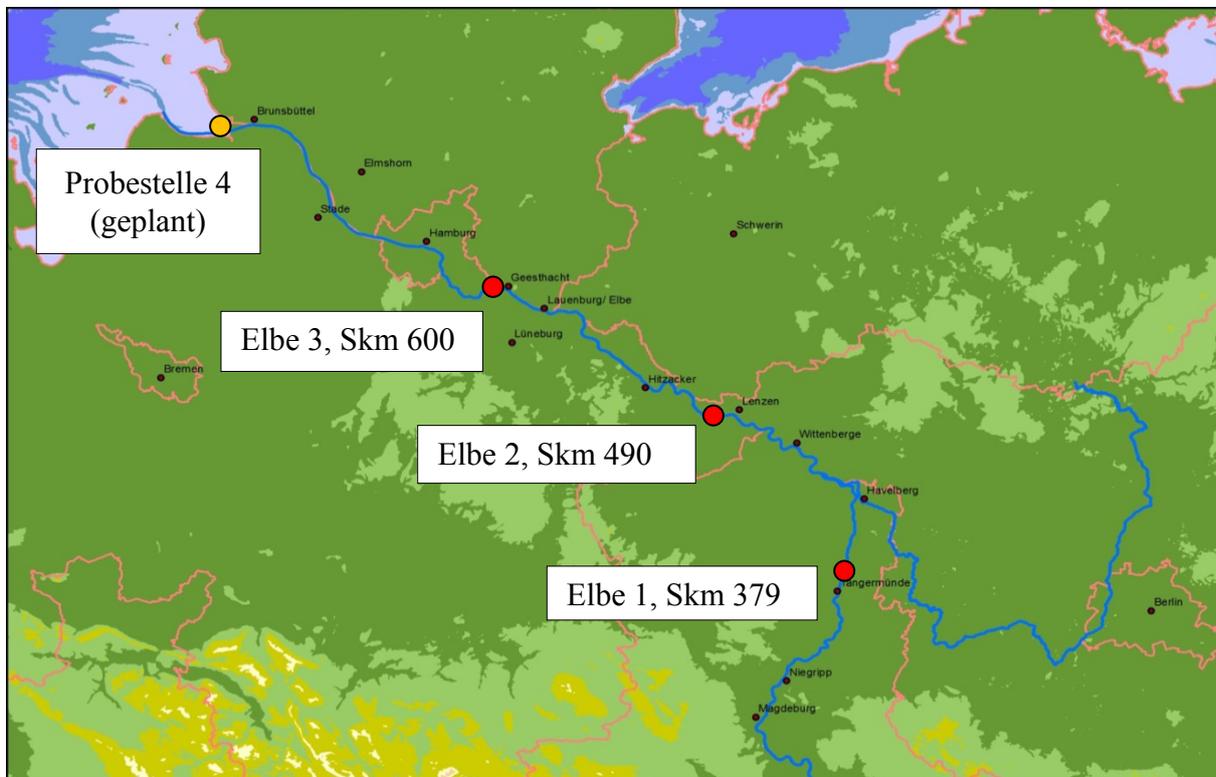


Abb. 1: Die Probestellen im Verlauf der Elbe mit Angabe der Lage in Stromkilometern (SkM).

Die Stichprobenumfänge und die verwendeten Fangmethoden zeigt Tab. 2. Die für die Untersuchungen vorgesehenen Quappen wurden von den Erwerbsfischern unmittelbar nach dem Fang betäubt, getötet, vakuumverpackt und tiefgefroren.

Im Juli 2015 wurden vom IfB Elektrofischungen an der Elbe durchgeführt. Diese Befischungen dienen ausschließlich dem Fang von Quappen und fanden ufernah im Bereich der Steinschüttungen (Deckwerk, Bühnen) statt. Befischt wurden Strecken bei Schelldorf (2,0 km Uferlänge), Gorleben (1,6 km) und Winsen-Luhe (2,8 km). Dabei kam das Generator-Gerät FEG 5000 der Firma EFKO Leutkirchen zum Einsatz, gefischt wurde vom Boot aus. Es wurden insgesamt 20 Quappen gefangen, die in den „Labordatensatz“ für die anatomischen und physiologischen Untersuchungen einbezogen wurden. Die durch das IfB gefangenen

Tiere wurden betäubt, getötet, in gekühlten Transportbehältern zum Institut transportiert und bis zur Durchführung der Untersuchungen vakuumverpackt und tiefgekühlt bei -18°C gelagert.

Tab. 2: Stichprobenumfänge für die detaillierten Untersuchungen von Quappen.

Fangort	Flussbereich	Elb-km	Jahr	Fanggerät	Längenbereich (cm)	Anzahl
Elbe 1	Mittelbe	378–380	2014	Hamen	23–74	40
			2015	E-Gerät	8–20	6
			2016	E-Gerät	6–30	5
Elbe 2	Mittelbe	480–495	2014	Hamen	24–50	5
			2014	Reuse	19–49	16
			2015	Reuse	17–53	10
			2015	E-Gerät	8–19	9
			2015	Reuse	45	1
Elbe 3	Unterebe	569 588-604	2014	Reuse	19–62	29
			2015	Reuse	24–71	15
			2015	Zugnetz	42	1

Trotz intensiver Bemühungen gelang es nicht, Quappen der Art *Lota lota* aus dem Mündungsbereich der Elbe zu beschaffen. Der kooperierende Fischereibetrieb bei Cuxhaven (Elbe Skm 725) hatte zwar den Fang von „Quappen“ angegeben, die sich aber als fünfbärtelige Seequappe (*Ciliata mustela*) herausstellten.

Der sog. Labordatensatz von 137 Tieren wurde auf folgende Parameter hin untersucht:

- Morphometrische Parameter (Länge, Masse)
- Altersbestimmung
- Geschlecht, Laichreife und Gonadenmasse
- Hautfarbe und -marmorierung, Filetfarbe
- Parasitierungen des Verdauungstrakts
- Kondition (Bruttoenergie, Fett-, Asche- und Proteingehalt)
- Fettsäurezusammensetzung
- Stabil-Isotopen
- Strontium:Calcium-Verhältnis in den Otolithen
- Molekulargenetische Untersuchungen

Die Methodik der Untersuchungen wird auf den nachfolgenden Seiten dargestellt. Die Untersuchungen dienten vorrangig der Prüfung von Unterschieden zwischen Wanderform und stationärer Form der Quappe. Um eine ausreichende Probemenge zu erhalten, wurden bei sehr kleinen Quappen für verschiedene Untersuchungen innerhalb der Probestellen Mischproben gebildet. Solche Mischproben gingen i. d. R. nur als einzelner Wert in die weiteren Datenauswertungen ein. Jeweils 10 Quappen von den Probestellen Elbe 1 und 3 wurden für Voruntersuchungen an das Max Rubner-Institut Hamburg übergeben. Diese Tiere wurden z. T. nach abweichender Methodik untersucht und waren aufgrund der eingeschränkten Vergleichbarkeit für viele statistische Auswertungen nicht geeignet.

Der morphometrische Parameter Körperlänge der Quappen wurde auf 1 mm genau, das Körpergewicht mit 0,1 g Genauigkeit bestimmt.

Für die **Bestimmung des Alters** bei Quappen haben sich Schuppen als unbrauchbar erwiesen (KOOPS 1959; MÜLLER 1958). Die Altersbestimmung erfolgte daher anhand der Wachstumsringe auf den Gehörsteinen (Otolithen) der Quappen. Bei Fischen existieren drei Paar dieser Otolithen, hier wurde der größte genutzt (Sagitta). Die Otolithen wurden aus den Köpfen der Quappen herauspräpariert. Zum Trocknen und für die Zwischenlagerung wurde ein Otolith für die spätere Altersbestimmung in ein Probenröhrchen mit 96 %igem vergälltem Alkohol und der zweite Otolith für die Elementanalyse in ein leeres Probenröhrchen überführt. Otolithen sind bereits beim Schlupf der Quappe ausgebildet. Sie wachsen proportional zum Körper der Quappe (KOOPS 1959). An den Otolithen wird regelmäßig eine neue Schicht ausgebildet. Im Sommer sind diese Schichten hyalin (lichtdurchlässig), im Winter opak (lichtundurchlässig). Nach KOOPS (1959) erfolgt die Ausbildung der hyalinen Ringe in den Monaten Mai bis August und die Ausbildung der opaken Ringe von Anfang September bis Mitte Mai. Deshalb ist es besser von hyalinen und opaken Ringen als von Sommer- und Winterringen zu sprechen. Im Gegensatz zu den meisten anderen Süßwasserfischen wächst die Quappe auch im Winter, was sich in breiten Winterringen widerspiegelt (Abb. 2).

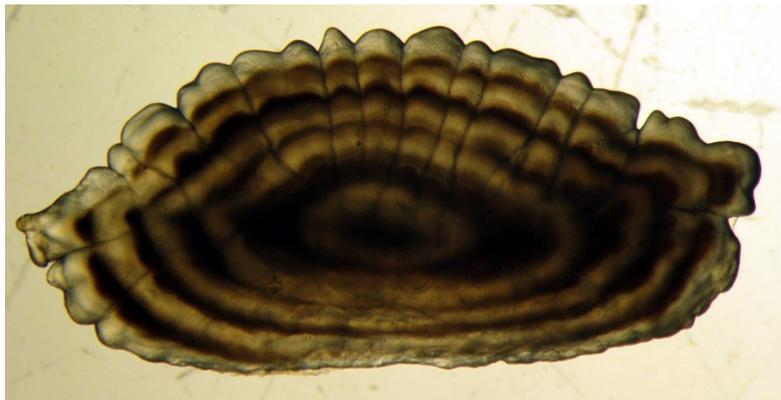


Abb. 2: Otolith einer Quappe von 60 cm Länge aus der Elbe mit vier opaken Ringen unter dem Mikroskop bei 8-facher Vergrößerung. Im Durchlicht erscheinen die opaken Ringe dunkel.

Altersbestimmungen wurden an 137 Tieren durchgeführt („Labordatensatz“). Die Otolithen wurden in Wasser unter einem Binokular (MZ 125, Fa. Leica) bei 13-facher Vergrößerung mit Hilfe einer externen Lichtquelle (K11500LCD, Fa. Leica) bei durchfallendem Licht ausgewertet. Die Altersgruppeneinteilung erfolgte nach der in der Fischereibiologie üblichen Methodik; Jungfische des Untersuchungsjahres ohne Winterring werden als 0+, Fische mit einem Winterring als 1+ bezeichnet usw. Die Anlage der Zonen erfolgt zuerst am kaudalen und kranialen Ende des Otolithen (KOOPS 1959). Deshalb wurden Altersbestimmung und Wachstumsrückberechnung an der kaudalen Seite des Otolithen durchgeführt.

Zur Einschätzung des Längenwachstums werden die Längen altersabhängig grafisch dargestellt. Dabei wurden aus dem Gesamtdatensatz Tiere ausgewählt, die in vergleichbaren Zeiträumen gefangen wurden. Der Zusammenhang zwischen Alter und Länge bei einer Fischart wird üblicherweise mit einer BERTALANFFY-Wachstumsfunktion beschrieben (VON BERTALANFFY 1957). Die Funktion war hier jedoch nicht anwendbar, da die vorliegenden Ergebnisse auf das Vorhandensein von zwei Wachstumsformen in der Elbe hindeuten, die nicht mit einer vereinheitlichenden Alters-Längen-Funktion beschrieben werden können.

Zur **Geschlechtsbestimmung** wurden die Gonadenstränge aus der Leibeshöhle herauspräpariert und gewogen (0,01 g Genauigkeit). Anschließend wurden das Geschlecht und der Reifezustand visuell, ggf. mittels Quetschpräparat unter Zuhilfenahme eines Binokulars (LEICA GZ6) bestimmt. Es wurden nur eindeutige Fälle als Männchen oder Weibchen und alle anderen Exemplare als nicht bestimmbar bezeichnet. Die Einschätzung der Laichreife erfolgte in den vier Kategorien keine / beginnend / laichreif / abgelaicht.

Hautfärbung und -marmorierung sowie die Filetfarbe wurden mit einem Farbmessgerät (Minolta Chroma Meter CR 300, Messmodus D 65) untersucht. Dabei wurden die Körperoberfläche und die Oberfläche der Filets untersucht. Es wurden Helligkeit (L-Wert) und Farbe (a-Wert: Rotgrün, b-Wert: Gelbblau) gemessen. Dazu wurden auf jeder Körperseite bis zu vier Einzelmessungen durchgeführt und die gemessenen Werte pro Körperseite geräteintern gemittelt. Die Gesamtwerte für Helligkeit und Farbwerte (a, b) ergaben sich als Durchschnittswert der beiden Mittelwerte. Die Färbungsmerkmale wurden zudem visuell unter Verwendung folgender Kategorien eingeschätzt:

- Helligkeit: hell / mittel / dunkel
- Gelbton: normal / gelbstichig
- Marmorierung: keine / schwach / deutlich

Um den Gesundheitszustand der Fische einzuschätzen und für nachfolgende Untersuchungen zu Wanderungsbewegungen wurde der **Parasitenbefall** anhand folgender Parameter ermittelt (BUSH et al. 1997):

- Die Artenzahl der Parasiten pro Fisch,
- die Gesamtzahl der Parasiten pro Fisch, d.h. die Summe aller Parasiten aller Arten
- die Prävalenz, d. h. der Anteil der mit einer bestimmten Parasitenart infizierten Fische (Anzahl infizierter Fische / Gesamtzahl Fische),
- die Abundanz, d. h. die mittlere Anzahl von Parasiten einer bestimmten Art pro Fisch in einem Bestand (Gesamtzahl Parasiten einer Art / Gesamtzahl Fische),
- die Befallsintensität, d. h. die mittlere Anzahl von Parasiten einer Art pro befallenem Fisch (Gesamtzahl Parasiten einer Art / Anzahl der mit dieser Parasitenart infizierten Fische).

Da die Tiere zeitgleich für mehrere Analyseverfahren Verwendung fanden, beschränkte sich die detaillierte helminthologische Untersuchung auf die Begutachtung der Leibeshöhle sowie des Magen-Darm-Traktes der Fische, welcher bei der Sektion entnommen und zu einem späteren Zeitpunkt analysiert wurde. Zur Untersuchung der Fische und zur Identifikation von Parasiten kamen ein Stereomikroskop (Wild M3Z, Heerbrugg, Schweiz) sowie ein Forschungsmikroskop (Laborlux S, Leitz, Deutschland) zum Einsatz. Nachgewiesene Parasiten wurden gezählt, aus dem entsprechenden Organ entfernt, in 0,68-prozentiger Kochsalzlösung gereinigt und zur Fixierung in vierprozentige Formalinlösung überführt. Die Artbestimmung wurde anhand der Bestimmungsschlüssel und Beschreibungen von BAUER (1987), MORAVEC (1994) und ŠPAKULOVÁ et al. (2011) vorgenommen.

Die Analyse von **Bruttoenergie sowie Fett-, Protein- und Aschegehalt** dient der Beschreibung des Ernährungszustands der Quappen. Sie wurden an Homogenaten der ganzen Fische durchgeführt. Die Fische wurden möglichst einzeln mittels eines Industriefleischwolfes (Krefft AL 2-3, Fische > 250 g) bzw. eines kleinen Handfleischwolfes (unbekannter Hersteller, Fische < 250 g) zerkleinert und homogenisiert. Trotz mehrmaliger Durchläufe blieben im Homogenat kleinere Haut- und Knochenstückchen makroskopisch sichtbar, die nicht feiner zerkleinert werden konnten. Bei sehr kleinen Quappen mussten Mischproben gebildet werden, um eine ausreichende Menge Homogenat zu erhalten.

Der Bruttoenergiegehalt wurde anhand der Trockensubstanz nach SCHRECKENBACH et al. (2001) ermittelt. Der häufig verwendete und leicht zu ermittelnde Korpulenzfaktor ist weniger gut für die Beurteilung der Kondition von Fischen geeignet, da er u. a. in Abhängigkeit vom Füllungsgrad des Verdauungstraktes oder der Laichreife erheblich schwankt (FROESE 2006). Zudem wird beim Abbau von Fett im Fischkörper dieses in größerem Umfang durch eingelagertes Wasser ersetzt (SCHRECKENBACH 1995, 1996), sodass der Korpulenzfaktor erst bei ausgeprägtem und langanhaltendem Nahrungsmangel Hinweise auf einen unzureichenden Ernährungszustand liefert. Für die Bestimmung des Bruttoenergiegehaltes wurden maximal 3 Unterproben von je 10 g aus dem Fischhomogenat eingewogen und bei 105 °C bis zur Massekonstanz getrocknet. Die Berechnung des Bruttoenergiegehaltes erfolgte anhand der Trockenmasse nach SCHRECKENBACH et al. (2001).

Die Fische wurden wie beschrieben zerkleinert und homogenisiert. Das Probenmaterial wurde als Homogenat tiefgekühlt an das Max Rubner-Institut (Institut für Sicherheit und Qualität bei Milch und Fisch) übergeben. Dort erfolgte die Fettgehaltsbestimmung am Homogenat nach einem modifizierten Verfahren (KARL et al. 2012) in Anlehnung an SMEDES (1999). Der Proteingehalt wurde nach den Methodenstandards des AOAC (2005) ermittelt und basiert auf einer Stickstoffbestimmung nach DUMAS. Genutzt wurde das Analysegerät Leco TruSpecN (LECO Instruments GmbH). Wegen der vergleichsweise aufwändigen Analytik konnten aus Kapazitätsgründen nicht alle Quappen von der jeweiligen Probestelle untersucht werden. Die Ergebnisse der Fett- und Proteingehaltsbestimmung sind durch die für die Analysen unzureichende Homogenisierung beeinflusst.

Für die Bestimmung des Aschegehaltes nach ANTONACOPOULOS (1973) wurden ca. 5 g des Fischhomogenats in einen mit Seesand gefüllten Porzellantiegel eingewogen. Die gefüllten Tiegel wurden zunächst bei 105 °C im Trockenschrank für 12 h (über Nacht) vorgetrocknet und der Inhalt anschließend bei 550 °C für 4 Stunden im Muffelofen verascht. Nach dem Abkühlen in einem Exsikkator wurden die Proben ausgewogen und der Aschegehalt ermittelt.

Die **Fettsäuren** wurden aus ca. 1-2 g des gewonnenen Fettes nach DGF (1998) mit methanolischer KOH zu Fettsäuremethylester umgeestert und diese anschließend nach DGF (2000) gaschromatographisch analysiert. Der prozentuale Anteil des jeweiligen Fettsäuremethylesters wird dabei über dessen Peakflächenanteil an der Gesamtfläche aller Fettsäuremethylester bestimmt. Eingesetzt wurde ein Gaschromatograph HP 7890A mit folgenden Geräteparametern: Säule: J&W DB-23, 60 m, ID 0,32 mm, 0,25µm, Detektor: FID, 300 °C, Injektor: 250 °C, splitless. Anschließend wurden die korrespondierenden Fettsäuren durch Multiplikation der Werte für die Fettsäuremethylester mit dem Faktor 0,956 rückberechnet. Analysiert wurden insgesamt 21 Fettsäuren, die sich den in Tab. 3 dargestellten funktionellen Gruppen zuordnen lassen.

Die **Stabil-Isotopen** wurden am Homogenat der Fische ermittelt. Die Untersuchungen wurden von Dr. Jochen Zubrod (Universität Landau, Forschungsbereich Trophische Ökologie) durchgeführt. Die Anteile der stabilen Isotope ^{13}C und ^{15}N wurden mittels eines Delta V Advantage Massenspektrometers (Thermo Fisher Scientific Inc.) ermittelt. Die Proben wurden zunächst bei 105 °C im Trockenschrank bis zur Massekonstanz getrocknet und nach dem Abkühlen im Exsikkator fein gemörsert. Für die Analyse wurden von jeder Probe mindestens 0,5 mg Material mittels einer Analysenwaage (XS 105, Mettler-Toledo) auf 0,01 mg genau luftfrei in eine Zinnkapsel abgewogen und verpackt. Die Zinnkapseln wurden anschließend im Injektor (Flash 2000 HT) des IRMS-Geräts verbrannt und im Gerät selbst die Anteile an ^{12}C und dessen stabilem Isotop ^{13}C sowie von ^{14}N und dessen stabilem Isotop ^{15}N bestimmt. Der Anteil des jeweiligen Isotops am gesamten Element wird als delta-Wert angegeben ($\delta^{13}\text{C}$ bzw. $\delta^{15}\text{N}$).

Tab. 3: Analyisierte Fettsäuren mit Angabe der Zugehörigkeit zu funktionellen Gruppen.

Fettsäure	Kürzel	Omega 3 Fettsäuren	Omega 6 Fettsäuren	Omega 9 Fettsäuren	gesättigte Fettsäuren	einfach ungesättigte Fettsäuren	mehrfach ungesättigte Fettsäuren	EPA	DHA
Myristinsäure	C14:0				X				
Pentadecansäure	C15:0				X				
Palmitinsäure	C16:0				X				
Palmitoleinsäure	C16:1					X			
Heptadecansäure	C17:0				X				
Stearinsäure	C18:0				X				
Elaidinsäure	C18:1n9t			X		X			
Ölsäure	C18:1n9c			X		X			
Vaccensäure	C18:1n7					X			
Linolsäure	C18:2n6c		X				X		
γ -Linolensäure	C18:3n6g		X				X		
α -Linolensäure	C18:3n3	X					X		
Stearidonsäure	C18:4n3	X					X		
Gondosäure	C20:1n9			X		X			
Eicosadiensäure	C20:2n6		X				X		
Arachidonsäure	C20:4n6		X				X		
Eicosapentaensäure	C20:5n3	X					X	X	
Erucasäure	C22:1n9			X		X			
Docosatetraensäure	C22:4n6		X				X		
Docosapentaensäure	C22:5n3	X					X		
Docosahexaensäure	C22:6n3	X					X		X

3.4 Sr:Ca Elementanalyse

Bei der Sr:Ca-Elementanalyse werden die Gehalte der Elemente Strontium (Sr) und Calcium (Ca) in den Otolithen der Quappen gemessen. Die Analyse macht sich zunutze, dass in der Umwelt vorhandene Elemente in Abhängigkeit von exogenen und endogenen Faktoren in das Aragonit der Otolithen eingelagert werden (CAMPANA 1999; ELSDON & GILLANDERS 2002, 2003). Der Strontiumgehalt in den Otolithen ist daher positiv mit dem Salzgehalt des umgebenden Wassers korreliert (CAMPANA 1999). So können durch Verhältnisbildung zwischen den Strontiumkonzentrationen in den Wasserproben und in den Otolithen Konzentrationsbereiche definiert werden, die einen Aufenthalt in einem Nebengewässer der Elbe (reines Süßwasser), der Elbe selbst oder im Mündungsbereich der Elbe (Brackwasser) signalisieren.

Die Sr:Ca-Analyse erlaubte die Identifikation von Quappen, die sich in Brackwasser aufgehalten haben und somit die Einteilung in die Formen Süßwasser (ständiger Aufenthalt im Süßwasser) und Brackwasser (mindestens einmaliger Aufenthalt im Brackwasser). Durch einen Abgleich der Altersringe auf den Otolithen mit den Abständen der Sr:Ca-Messungen vom Otolithenkern konnte das Alter festgestellt werden, das die Quappe beim Wechsel zwischen Brack- und Süßwasser hatte. Auch mehrmalige Wechsel zwischen Brack- und Süßwasser ließen sich identifizieren. Die Sr:Ca-Analyse erlaubt damit Aussagen über Art,

Richtung, Zeitpunkt und Häufigkeit von Wanderungen der Quappe zwischen Süß- und Brackwasser.

Die Sr:Ca-Analyse wurde am größten Otolithen (Sagitta) der Quappen durchgeführt. Zur Vorbereitung wurden die trocken gelagerten Otolithen mit einem Skalpell transvers durch die Mitte geteilt und mit der Schnittfläche nach unten auf einem Standard-Objektträger der Biologen (Abmessungen: 26 x 76 mm) in Wachs (Mounting Wax Crystalbond 590 Amber, Fa. Buehler[®]) eingebettet. Anschließend erfolgte das Herunterschleifen der anderen Seite des Otolithen mit einer Serie von Schleifpapieren (Körnungen P280, P800, P1200 und P4000) bis auf etwa 0,4 mm Dicke. Dann wurde jeder Otolith für ca. 1 min. in Mikropolitur geschliffen (Micropolish II, 0,3 micron, Fa. Buehler[®]) und danach mehrmals mit einer angefeuchteten Faserpolitur gereinigt und nachpoliert (Microcloth with adhesive, Fa. Buehler[®]). Abschließend wurde der eingebettete Otolith mit Hilfe einer Diamantscheibe quadratisch aus dem Objektträger ausgeschnitten, sechs solcher Präparate mittig auf einen Glasträger mit Gießener Format (Abmessungen: 28 x 48 mm) geklebt und beschriftet (Abb. 3).



Abb. 3: Objektträger mit sechs Querschnitten von Quappenotolithen (Probennummern Q-Q-15-1 bis Q-Q-15-6) für die Elementanalyse. Die blauen Punkte markieren die längere Seite des jeweiligen Otolithen.

Mikrochemische Otolithenanalysen werden vor allem bei Untersuchungen von Migrationsverhalten und Habitatwahl bei Wanderfischarten angewendet, die unterschiedliche Habitate aufsuchen, z. B. Aal oder Quappe (ARAI & HIRATA 2006; ROHTLA et al. 2014; TZENG et al. 1997). Artübergreifend kann das Strontium:Calcium-Verhältnis im Otolithen als Indikator für den Salzgehalt des umgebenden Wassers genutzt werden. Lebt der Fisch in salzigem Wasser, ist der Strontium-Gehalt und somit das Sr:Ca-Verhältnis im Otolithen erhöht (CAMPANA 1999; ELSDON & GILLANDERS 2002). Bei einigen Fischarten konnten weitere Einflussfaktoren auf die Elementeinlagerung in den Otolithen, wie z. B. die Wassertemperatur (MAROHN et al. 2011; TZENG 1994) oder Wachstumsgeschwindigkeit (CAMPANA 1999) nachgewiesen werden. Die Bedeutung dieser Einflussfaktoren auf die Elementverteilung in Otolithen muss noch artspezifisch bestimmt und quantifiziert werden.

Die Bestimmung der Elementkonzentrationen von ⁴³Ca und ⁸⁸Sr erfolgte vom Kern zum Rand eines jeden Quappenotolithen mittels „Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry“ (LA-ICP-MS). Die LA-ICP-MS Analysen wurden an der Universität Bremen im Fachbereich Geowissenschaften durchgeführt. Zum Einsatz kam ein Nd:YAG-Festkörperlaser mit 193 nm Wellenlänge (NewWave UP193, Fa. New Wave Research Inc, Fremont, Ca, USA), der an ein Massenspektrometer (Thermo-Finnigan Element2[™], Fa. Thermo Fisher Scientific, Bremen) gekoppelt ist. Die Analysebedingungen waren dabei wie

folgt: Transektmessgeschwindigkeit 6 $\mu\text{m/s}$, Laserpulsfrequenz 10 Hz, Laserleistungsdichte ca. 1 GW/cm^2 und Strahldurchmesser 35 μm . Vor jeder Messung wurde die Oberfläche des Transekts mit einer Geschwindigkeit von 100 $\mu\text{m/s}$ und einem Strahldurchmesser von 50 μm zur Säuberung entfernt. Als Probengas wurde Helium (ca. 0,8 l/min) verwendet, dem hinter der Ablationszelle Argon (0,8 l/min.) als Make-Up-Gas zugefügt wurde. Die Plasmaleistung betrug 1.200 W. Bei jedem Massenscan wurden alle Isotope bei niedriger Massenauflösung und einer Messzeit von 50 ms pro Isotop analysiert. Gasblanks (gemessene Intensitäten ohne Laserbetrieb) wurden jeweils für 20 s vor der Messung ermittelt. Nach jedem dritten Transekt wurde für die externe Kalibrierung ein zertifiziertes Referenzmaterial aus Glas (NIST610) analysiert. Als interner Standard wurde Calcium verwendet, wobei für die Proben eine Konzentration von 38,8 Gew% angenommen wurde, was dem Otolithenstandard NIES22 entspricht (YOSHINAGA et al. 2000). Zur Quantifizierung der Daten wurde die Software GeoPro™ (Fa. CETAC, Excel-Makros) mit den Werten des NIST610-Standards von JOCHUM et al. (2011) verwendet.

Nach TZENG et al. (2007) können Otolithen auch Gebiete aufweisen, die Vaterit anstelle von Aragonit enthalten, was einen erheblichen Einfluss auf die Einlagerung verschiedener Elemente hat. Um die Verwendung von Daten zu vermeiden, die in Vaterit gesammelt wurden, wurden die Konzentrationen von Sr, Na, Ba, Mg und Mn auf für Vaterit charakteristische Werte (TZENG et al. 2007) überprüft und von der Datenauswertung ausgeschlossen.

Die Elementkonzentrationen von Sr wurden als Strontium/Calcium-Verhältnisse dargestellt, um die Substitution von Ca durch zweiwertige Elemente wie z. B. Sr oder Ba oder die gemeinsame Abscheidung von anderen Karbonaten, z. B. MgCO_3 , darzustellen (CAMPANA 1999). Die Datenqualität wurde durch regelmäßige Analysen eines Presslings des NIES22 Otolithenstandards überwacht. Für Sr bestand mit einem relativen Fehler von 1,5 % eine sehr gute Übereinstimmung mit den zertifizierten Werten (Tab. 4). Dies zeigt, das NIST610 trotz der stark abweichenden Grundsubstanz (Natriumsilikatglas) und der im Vergleich zu Otolithen niedrigeren Strontiumkonzentration (76 $\mu\text{g/g}$) als Kalibrierungsstandard für Karbonatanalysen gut geeignet ist (JOCHUM et al. 2012). Da die Variationen der Analysen von NIES22 zum großen Teil auf Heterogenitäten innerhalb des Presslings beruhen, war die tatsächliche analytische Präzision der Analysen besser als die in Tab. 4 gezeigten relativen Standardabweichungen. Für Konzentrationen von Sr wurde eine Präzision besser als 3,3 % ermittelt (Tab. 4). In den nachfolgenden Auswertungen wurde daher das Sr:Ca-Verhältnis dargestellt.

Tab. 4: Mittelwert und relative Standardabweichung von 14 Analysen des gepressten Otolithenstandards NIES22 während der Analyse von Quappenotolithen.

	Sr
Mittelwert ($\mu\text{g/g}$)	2.324
Relative Standardabweichung (%)	3,3
Referenzwert ($\mu\text{g/g}$)	2.360
Relative Fehler (%)	1,5

Entlang der Elbe wurden zu zwei Terminen jeweils dreizehn Wasserproben genommen und ebenfalls einer Elementanalyse unterzogen (Probestellen in Tab. 5). Diese Vergleichsmessungen dienten der genaueren Nachverfolgung der Aufenthaltsorte der Quappen. Die Elementkonzentrationen (Ca und Sr) in den Wasserproben wurden mittels

optischer Emissionsspektrometrie (Inductively Coupled Plasma-Optical Emission Spectrometry, ICP-OES) unter Verwendung eines Agilent 720 (Agilent Technologies Inc., Palo Alto, USA) gemessen. Dabei wurden zur Qualitätskontrolle zur Matrix der Proben (Salz-, Brack- und Süßwasser) passende internationale Referenzstandards (NASS-5, SLRS-5, SLEW-3) verwendet. Die erzielte Genauigkeit und Präzision war besser als 4 % (Standardabweichung 0-3%). Die Untersuchungen wurden von der AG Sediment-Geochemie des Zentrums für Marine Umweltwissenschaften in Bremen durchgeführt.

Tab. 5: Lage der vergleichenden Wasserproben als Elbe-Stromkilometer. Für Nebenflüsse wird der Mündungsbereich angegeben. Kursive Zeilen geben die Lage der Fangstellen an, dort wurden keine Wasserproben genommen.

Fluss	Probestelle Name	Skm
Saale	Fähranleger Groß Rosenberg	291
Elbe	Elbebrücke Schönebeck	312
Ohre	Ohre bei Loitsche	350
Elbe	Fähranleger Rogätz	351
Elbe	Bühnenkopf Quaschny	378
<i>Elbe</i>	<i>Fangort Elbe 1</i>	379
Havel	alter Fähranleger Nitzow	428
Elbe	Sandkrug Elbe	446
<i>Elbe</i>	<i>Fangort Elbe 2</i>	490
Elbe	Wootz Elbe	492
Elbe	Fähranleger Bleckede	550
<i>Elbe</i>	<i>Geesthacht</i>	586
Elbe	Laßrönne	596
<i>Elbe</i>	<i>Fangort Elbe 3</i>	600
Elbe	Lühe	645
Elbe	Fähranleger Glückstadt	675
Elbe	Cuxhaven "Alte Liebe"	725

Der am äußeren Otolithenrand ermittelte Strontiumgehalt entspricht dem, den der Fisch bei seinem Aufenthalt im Gewässer kurz vor dem Fang aufgenommen hat. Dies ermöglichte eine Validierung der Sr-Konzentrationsbereiche. Zusätzlich wurden die bei ROHTLA et al. (2013) gefundenen Konzentrationsbereiche zum Vergleich mit herangezogen.

3.5 Genetische Untersuchungen

Für die molekulargenetischen Untersuchungen wurde ein ca. 5 x 5 mm großes Stück aus der Schwanzflosse entnommen und in Alkohol (96 %) konserviert. Vor und nach jeder Gewebeentnahme erfolgte eine Reinigung des Operationsbestecks durch Abwischen und Lagerung in Reinstalkohol. Die weiteren Untersuchungen wurden am Institut für Umweltwissenschaften der Universität Koblenz-Landau vorgenommen. Die Laborgenetischen Analysen erfolgten im Rahmen der bundesweiten Untersuchungen zu „Erfassung und Dokumentation der genetischen Variabilität von Wildpopulationen der Quappe (*Lota lota*) aus verschiedenen Flussgebietseinheiten in Deutschland“ (Fördernummer 12BE-003 des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft über die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung). Untersucht wurden 12 Mikrosatelliten-Loci [Llo1, Llo6,

Llo7, Llo12, Llo13, Llo15, Llo16, Llo21, Llo22, Llo26, Llo32 und Llo34 (SANETRA & MEYER 2005)] mittels automatisiertem Sequenzierer (CEQ 8000 Genetic Analysis System, Beckman Coulter, Fullerton, USA) in drei Multiplex-PCR's. Die Zusammenstellung der Loci erfolgte anhand des zu erwartenden Polymorphismusgrades. Zur Qualitätskontrolle wurden 10 % aller Proben zufällig für eine wiederholte Messung ausgewählt. Der daraus ermittelte Fehlerindex („genotyping error“) von 2,08 % zeigt eine ausreichend gute Reproduzierbarkeit der erzielten Ergebnisse. Eine detailliertere Beschreibung der Labor-Methodik und weitere Auswertungsergebnisse können WETJEN et al. (2016) entnommen werden.

Zur weitergehenden Untersuchung der Quappenbestände der Elbe wurden die Allel-Daten der 12 Mikrosatelliten-Loci von 137 Tieren mittels Diskriminanzanalysen von Hauptkomponenten (DAPC; (JOMBART et al. 2010) neu analysiert. Zunächst wurde mittels einer *k-means*-Implementierung und anhand des bayesischen Informationskriteriums (BIC) diejenige Anzahl genetischer Cluster (K), die den Datensatz bestmöglich beschreibt, ermittelt. In der anschließenden DAPC wurden für jedes untersuchte Tier die Zugehörigkeitswahrscheinlichkeiten zu den im ersten Schritt gefundenen Clustern bestimmt. Bei der Clusterfindung wurden keine *Apriori*-Informationen (Herkunft, Wachstum, Brackwasseraufenthalt) zu Grunde gelegt, so dass die Ergebnisse optimal die tatsächliche genetische Struktur der untersuchten Tiere anzeigen. Für die letztliche Zuordnung zu einem Cluster wurde eine Zugehörigkeitswahrscheinlichkeit von mind. 90 % gewählt. Die Analysen wurden in der Statistik-Umgebung R Version 3.4.2 (R 3.4.2) mit dem Zusatzpaket *adegenet* Version 2.0.1 (JOMBART 2008) durchgeführt.

3.6 Einteilung der Quappen in Formen

Ein wesentlicher Aspekt der vorliegenden Untersuchung war die Frage, ob bei Quappen in der Elbe verschiedene Phäno- und Verhaltenstypen vorliegen: eine großwüchsige, wandernde und eine stationäre, kleinwüchsige Form. Die detailliert untersuchten Tiere im Labordatensatz wurden dazu anhand verschiedener Merkmale gruppiert, die im Zusammenhang mit einer Wanderungsbewegung stehen. Die Einteilungen liefern z. T. unterschiedliche Aussagen zur Art der Wanderung und werden daher begrifflich unterschieden. Tab. 6 zeigt eine Übersicht der Formen-Einteilung. Details werden im Anschluss dargestellt.

Tab.6: Kategorisierung von Quappen nach Kriterien, die im Zusammenhang mit einer Wanderungsbewegung stehen.

Merkmal	Formen
Herkunft	Elbe 1 ↔ Elbe 2 ↔ Elbe 3
Wachstum	langsamwüchsig ↔ schnellwüchsig
Parasitierung	Mittelelbe ↔ Unterelbe
Sr:Ca Analyse	Süßwasser ↔ Brackwasser
Genetik	Cluster 1 ↔ Cluster 2

Bei der Einteilung nach **Herkunft** wurden die Quappen gemäß dem Fangort den Kategorien Elbe 1 (SkM 379, Mittelelbe), Elbe 2 (SkM 490, Mittelelbe) oder Elbe 3 (SkM 600, Unterelbe) zugeordnet (Karte auf S. 25). Eventuell auftretende Unterschiede zwischen den Herkünften deuten auf regional unterschiedliche Populationsmerkmale. Von den drei Herkunftsorten wurden jeweils vergleichbar viele Individuen untersucht:

- Elbe 1 (Mittelerlbe): 51 Individuen
- Elbe 2 (Mittelerlbe): 41 Individuen
- Elbe 3 (Untererlbe): 45 Individuen

Die **Wachstumsgeschwindigkeiten** wurden anhand der Gehörsteine (Otolithen) ermittelt. Die Präparationsmethodik der Otolithen wird auf S. 27 dargestellt. Dabei konnten 134 Otolithen vermessen werden (drei waren deformiert). Die Otolithen von Quappen wachsen proportional zur Länge des Fisches (KOOPS 1959). Dieses Ergebnis wurde bei eigenen Untersuchungen bestätigt. Die Längen der Otolithen zeigten einen klaren und hoch signifikanten Zusammenhang. Der Zusammenhang zwischen Körperlänge L_{Tot} [cm] und Otolithenlänge L_{Oto} [mm] der Quappen betrug $L_{Tot} = 0,168 * L_{Oto} + 2,171$ ($n = 134$, $p < 0,0001$). Damit war eine Durchführbarkeit von Längenrückberechnungen bestätigt.

Auf den Otolithen werden Altersringe angelegt und die Größe des Otolithen bei Anlage des Altersringes lässt sich messen. Durch den engen Zusammenhang zwischen Otolithenlänge und Körperlänge lässt sich die Länge der Quappe für diesen Zeitpunkt rückberechnen. Für die Längen- bzw. Wachstumsrückberechnung wurde der Abstand zwischen den einzelnen Winterringen unter dem Binokular gemessen. Dazu wurde ein Okularmikrometer der Fa. Ernst Leitz Wetzlar GmbH bei 13-facher Vergrößerung genutzt (Messgenauigkeit $\pm 0,1$ mm). Die Wachstumsrückberechnung erfolgt nach der Formel von BERG (1988):

$$ln = (On / Og) * lg$$

ln = die Quappengesamtlänge zur Zeit der Bildung des Winterrings n ,

lg = die Quappengesamtlänge zum Zeitpunkt der Otolithenentnahme,

On = der Otolithenradius zum Winterring n in ventraler Ebene und

Og = der Otolithengesamtradius in ventraler Ebene.

Für die 134 Quappen lagen damit Informationen vor, wie lang das Tier bei Anlage des ersten Winterrings, bei Anlage des zweiten Winterrings usw. war. So konnte für jedes Tier der Längenzuwachs im ersten Jahr, im zweiten Jahr usw. berechnet werden. Für jedes Lebensjahr wurde anschließend der Mittelwert des Längenzuwachses aller untersuchten Tiere errechnet. Quappen, die mehr als der Mittelwert gewachsen waren, wurden als schnellwüchsig für dieses Lebensjahr charakterisiert - Quappen mit einem Wachstum unterhalb des Mittelwertes als langsamwüchsig in diesem Jahr. Wenn eine Quappe in der überwiegenden Zahl ihrer Lebensjahre schnellwüchsig war, wurde sie insgesamt als schnellwüchsig charakterisiert (langsamwüchsig entsprechend). Bei Ausgeglichenheit wurde die Wachstumsgeschwindigkeit im letzten Lebensjahr als entscheidend angesehen (z. B. ergibt ein schnellwüchsiges und ein nachfolgendes langsamwüchsiges Jahr eine Gesamtcharakterisierung als langsamwüchsig). Bei 13 Tieren war keine Zuordnung möglich, da die Tiere im ersten Lebensjahr gefangen wurden oder keine Altersbestimmung möglich war. Durch Berechnung der Wachstumsgeschwindigkeit (größer oder kleiner als der Mittelwert des jeweiligen Lebensjahres) waren für jedes Lebensjahr etwa gleich viele Tiere schnell- bzw. langsamwüchsig. Da das Wachstum vergangener Jahre ermittelt werden konnte, umfassten die Einschätzungen der Wachstumsgeschwindigkeiten die Jahre 2008 bis 2015. Die Wachstumsgeschwindigkeit war nicht von den kalendarischen Jahren abhängig. Die Tiere verteilten sich in etwa gleichmäßig auf die beiden Gruppen:

- Langsamwüchsig: 57 Individuen
- Schnellwüchsig: 67 Individuen

Grundsätzlich können Fischpopulationen anhand ihrer **Parasitierung** voneinander abgegrenzt werden. Die Methodik der Parasitenuntersuchung findet sich auf S. 28. Quappen kommen im Süß- bzw. Brackwasser mit unterschiedlichen Parasiten in Kontakt. Quappen, die sich zeitlebens im Süßwasser aufhielten, sollten ausschließlich mit Süßwasser-Parasiten infiziert sein. Ein Individuum, das sich im Brackwasser aufgehalten hat oder mit marinen Wirten in Kontakt gekommen ist, kann zusätzlich auch marine Parasiten aufweisen. Als „marin“ werden Parasiten bezeichnet, die zur Weiterentwicklung in wenigstens einer Lebensphase auf im Salz- oder Brackwasser lebende Wirte (COSTELLO et al. 2001) angewiesen sind. Eine Unterscheidung zwischen den marinen Bereichen der Nordsee und den Brackwasserbereichen der Elbe war nicht möglich. Damit kann anhand der Parasitierung nur zwischen Quappen der Mittel- und Quappen der Unterelbe unterschieden werden. Beim Nachweis mariner Parasiten wurden die Fische einer Form zugeordnet, die sich nachweislich in der Unterelbe aufgehalten hat. Über ausschließlich mit Süßwasserparasiten infizierte Quappen kann keine Aussage getroffen werden, da diese Tiere sich in der Unterelbe aufgehalten haben können, ohne sich mit marinen Parasiten zu infizieren. Wenn Quappen nicht infiziert waren, Parasitenarten nicht bestimmt werden konnten oder die Entwicklung der verschiedenen Parasitenstadien von nachgewiesenen Schmarotzern in einer Lebensphase sowohl in marinen als auch in Süßwasser-Wirten möglich war, wurden die Fische als „nicht zuzuordnende Form“ gewertet.

Die **Sr:Ca-Analyse** (Methodik ab S. 30) erlaubte die Identifikation von Quappen, die sich in Brackwasser aufgehalten haben und somit die Einteilung in die Formen Süßwasser (ständiger Aufenthalt im Süßwasser) und Brackwasser (mindestens einmaliger Aufenthalt im Brackwasser). „Brackwasser“ ist hier definiert als Aufenthalt unterhalb von Cuxhaven. Ein eventueller Aufenthalt in der Unterelbe oberhalb von Cuxhaven (bis unterhalb von Geesthacht) war anhand der Methodik nicht von einem Aufenthalt in der Mittel- oder Unterelbe oberhalb von Geesthacht zu unterscheiden.

Die **genetischen Untersuchungen** ergaben das Vorhandensein von zwei bzw. drei genetischen Clustern. Die Methodik der Untersuchungen ist auf S. 33, die Ergebnisse sind ab S. 61 dargestellt. Für die Einteilung in Formen wurde die zweistufige Clusterung bevorzugt, da die Unterscheidbarkeit der beiden Cluster hier eindeutiger war. Da eventuelle Zusammenhänge der Clusterung mit dem Wachstum bzw. dem Wanderverhalten geprüft wurden, werden die Formen neutral als Cluster 1 bzw. Cluster 2 bezeichnet.

3.7 Statistik

Sofern nicht anders angegeben, wurden die statistischen Berechnungen mit der Software R (R 3.4.2) und den im Text genannten Zusatzpaketen durchgeführt. Die Nullhypothesen (kein Unterschied bzw. kein Zusammenhang zwischen den geprüften Datensätzen) wurden für alle Tests bei einem Signifikanzwert von $p \leq 0,05$ abgelehnt.

Details zu den genutzten Tests finden sich im folgenden Text, eine Übersicht zeigt Tab. 19 (Anhang). Aus Gründen der besseren Lesbarkeit werden die teilweise umfangreichen Statistiktabelle gebündelt im Anhang wiedergegeben.

Für die Prüfung von **Korrelationen** wurden die Daten zunächst mittels eines Chi²-Tests auf bivariate Normalität getestet. Für Korrelationen kontinuierlicher Variablen wurde der Spearman Rank-Korrelations-Koeffizient berechnet. Für den Zusammenhang zwischen dichotomen und kontinuierlichen Variablen wurde die *point biserial correlation* (PBC) berechnet, wenn es sich bei der dichotomen Variablen um eine natürlich dichotome Variable handelte (z. B. Geschlecht). Anderenfalls wurde eine polyserielle Korrelation (PSK) berechnet; z. B. schnell - langsamwüchsig als dichotom-ordinale Variable. Die Korrelationen wurden mit den R-Paketen „polycor“ (FOX & WEISBERG 2011) bzw. „ltm“ (RIZOPOULOS

2017) berechnet. Als Zusammenhangsmaß für nominale Variablen wurde der Koeffizient phi mit Hilfe des Pakets „psych“ (REVELLE 2017) berechnet.

Bei **univariaten Stichprobenvergleichen** wurde ein Test auf Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnov-Test) vorangestellt. Zum Vergleich von zwei Stichproben bei nicht normal verteilten Variablen wurden der Mann-Whitney U-Test (MWU), bei einem entsprechenden Vergleich für mehr als zwei Stichproben der Kruskal-Wallis Test (KWT) angewendet. Waren die Tests aufgrund zu geringer Stichprobenumfänge nicht möglich, wurde der exakte Fisher-Test (FISH) eingesetzt. Im Falle mehrfacher Tests (multiple MWU Tests, *post hoc* MWU Tests, multiple Korrelationen) wurden die Signifikanzwerte *p* nach BENJAMINI & HOCHBERG (1995) adjustiert. Die Berechnungen dieser sog. *fdr* (*false discovery rate*) wurden mit dem R-Paket „fdrtool“ durchgeführt (KLAUS & STRIMMER 2015). Längen-Häufigkeitsverteilungen wurden mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test mit bootstrapping verglichen (5.000 Iterationen). Genutzt wurde das Paket „Matching“ für R (SEKHON 2011), für Details wird auf OGLE (2016) verwiesen.

Es wurden zwei **multivariate Stichprobenvergleiche** mit unterschiedlicher Methodik durchgeführt. Um zu testen, ob sich die Quappen anhand der Artenzusammensetzung der Magen-Darm Parasiten voneinander unterscheiden lassen, bzw. ob sich die Parasitengemeinschaften zwischen den Fangorten der Fische unterscheiden, wurde eine ANOSIM Analyse durchgeführt (*Analysis of similarities*, 9.999 Permutationen, Bray-Curtis Matrix). Methodische Details finden sich in CLARKE (1993). Dabei wurden nur Parasiten berücksichtigt, von denen mindestens fünf Exemplare gefunden wurden (elf Taxa).

Um zu testen, ob sich die Quappen anhand einer Kombination der gemessenen Variablen in die zuvor definierten Gruppen „langsam- und schnellwüchsig“, „Wander- und Binnenform“ und „Fangort“ einteilen lassen, wurde das Verfahren der nichtmetrischen multidimensionalen Skalierung (NMDS) eingesetzt. Die NMDS wurde mit den R Paketen „Pikante“ (KEMBEL et al. 2010) und „Vegan“ (OKSANEN et al. 2017) durchgeführt. Verwendet wurden die Parameter Totallänge, Korpulenz, mittlere Steigung der Wachstumskurve, eingeschätzte Helligkeit der Haut, Messwerte Gelbblaufärbung Haut, Messwerte Marmorierung, Messwerte Helligkeit Filet, Messwerte Gelbblaufärbung Filet, Gehalt ungesättigter Fettsäuren, Gehalt mehrfach ungesättigter Fettsäuren, EPA Gehalt, Aschegehalt, $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$, Anzahl der Parasitenarten, Anzahl der Parasiten und die Anzahl der häufig (d. h. an vielen Fischen) vorkommenden Parasiten *A. clavula*, *E. rugosum* und *Eustrongylides sp.*

Abbildungen zu bivariaten linearen Korrelationen wurden mit Microsoft Excel erstellt. Längen-Häufigkeitsverteilungen wurden mit dem R-Paket „FSA“ (OGLE 2017) und mit dem Grafikpaket „ggplot2“ dargestellt (WICKHAM 2009). Boxplots wurden mit Excel erstellt. Die Linie innerhalb der Box zeigt den Median. Die oberen und unteren Begrenzungen der Box entsprechen dem 1. und 3. Quartil, die Antennen den Minimal- und Maximalwerten. Die Matrix-Scatterplots wurden mit den Paketen „car“ (FOX & WEISBERG 2011) und „PerformanceAnalytics“ (PETERSON & CARL 2014) erzeugt.

4 Ergebnisse

4.1 Die Quappen der Elbe: Bestandsentwicklung und Populationsparameter

4.1.1 Verbreitung / Vorkommenshäufigkeit

Anhand der Befischungsdaten aus dem Fachinformationssystem der Flussgebietsgemeinschaft Elbe (FIS der FGG) und dem Artenkataster für Brandenburg/Sachsen-Anhalt (IfB Potsdam-Sacrow) wurde zunächst in einem ersten Schritt geprüft, in welchen Jahren Quappen in den verschiedenen Flussabschnitten nachgewiesen wurden (Tab. 7).

Tab. 7: Präsenz von Quappen in den Elektrobefischungsdaten des FIS der FGG sowie des Fischartenkatasters (IfB Potsdam-Sacrow), zusammengefasst nach Gewässerbereich und Jahr (n=1.553 Befischungen). Die Fangbereiche sind stromabwärts von oben nach unten sortiert. (Bedeutung der Symbole: ○ vorhandene Fischdaten, ● Quappennachweise, ■ Nachweis juveniler Quappen).

Bereich	92	93	94	95	96	97	98	99	00	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	
Oberelbe																										
Schmilka				○		○	○	●	●	○	○	●	○	○					●	●	●	○				○
Prossen			○	○	○	●	○	●	○	○		○	○	○	○	○	○	●	●	●						
Meißen			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○					
Mittellelbe																										
Riesa		○			○			○	○		○	○	○	○	○											
Belgern															●	●	●	●	○							
Dommitzsch	○	○	○	○	○					○	○	●								●						
Elster	○		■	○	●				●	○	○	●	○	■							●					
Wittenberg	○			○	●					●	○	●	○	○		●	■	■	■	■	■	■	■	■	○	
Rosslau	○	○	○	○	●			●		○	●	○	○	○	■								■		○	
Barby	○	○	○	●	●	○	○	○	○	●	○	●	○	○	■						●					
Magdeburg	○	○	○	○		■	●	■	■	■	■	■	■	■	■									○		
Klietznik	○	○	●	○	●	○	○	○	■	■	■	○	○	○	■		●	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Mühlenholz		○	●	●		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			■			●					
Wittenberge	●	○	●	●	●	●	●	■	■	○	○	○	○	■	■	●	●									
Schnackenberg		○	○			■	■	■					●	○		●	■				■	■	■	■		■
Dömitz															■	■										
Boizenburg																									●	
oh. Geesthacht																									●	
Untereelbe																										
Zollenspieker														○	○	●		■	■	■						

Aus Tab. 7 wird ersichtlich, dass die Quappe regelmäßig ab dem Jahr 1996 in der Mittellelbe und ab dem Jahr 2006/08 auch in der Unter- und Oberelbe nachgewiesen wurde. In der Mittellelbe ist sie seit 2005 praktisch in allen Untersuchungsbereichen und -jahren vertreten. Eine natürliche Reproduktion der Quappe findet nach den vorliegenden Ergebnissen nur in der Mittel- und Untereelbe statt. In der Oberelbe tritt die Quappe zwar durchaus regelmäßig in Erscheinung, scheint sich aufgrund der fehlenden Nachweise juveniler Tiere dort aber nicht zu reproduzieren.

Abb. 4 zeigt Einheitsfänge von Quappen in Elektrofischungen verschiedener Elbabschnitte. Ausgewählt wurde der Zeitraum 2001-05, für den Daten zu den meisten Gewässerabschnitten verfügbar waren. Die höchsten Bestandsdichten der Quappe werden demnach in der oberen und unteren Mittelelbe erreicht. In der Oberelbe kommt sie regelmäßig, aber in deutlich geringeren Dichten vor. Für die Unterelbe ist keine Einschätzung möglich, da hier Befischungsdaten zu nur einem Gewässerabschnitt (Zollenspieker) vorlagen.

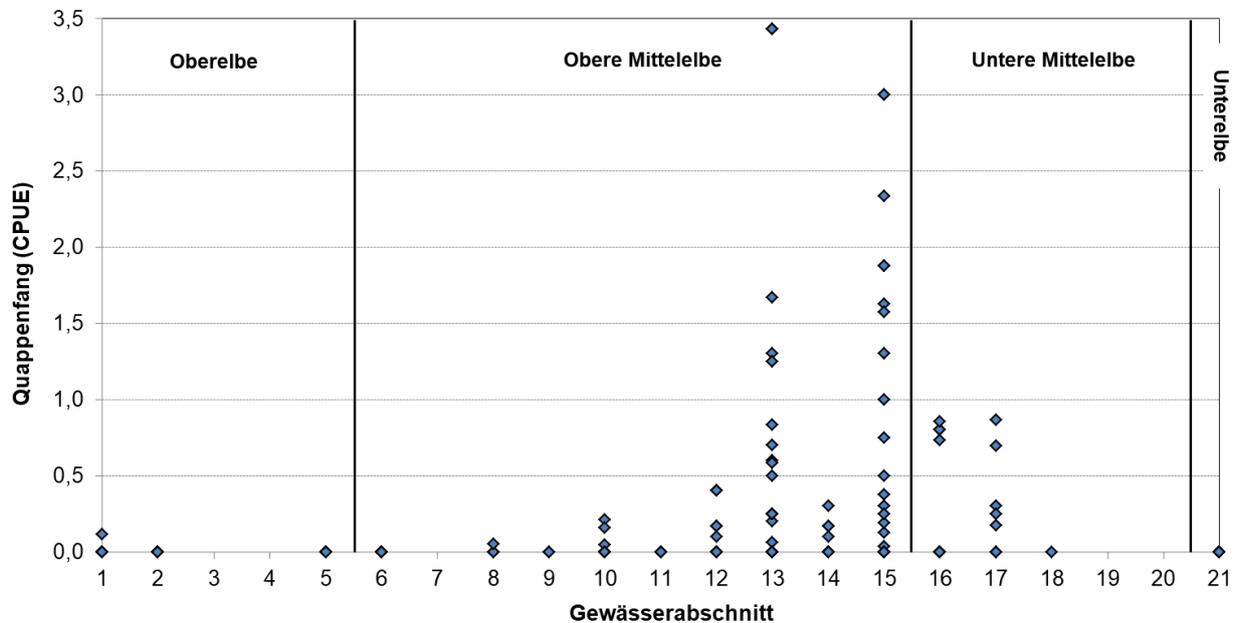


Abb. 4: Einheitsfänge (CPUE) von Quappen in Elektrofischungen (Stück pro 100 m) verschiedener Elbabschnitte im Zeitraum 2001-05 nach Daten des FIS der FGG sowie des Fischartenkatasters am IfB (n=294 Befischungen). Zu beachten ist, dass auch „Nullfänge“ von Quappen dargestellt sind. Für die Gewässerabschnitte 3, 4, 7 sowie 19-20 lagen keine Befischungsdaten vor.

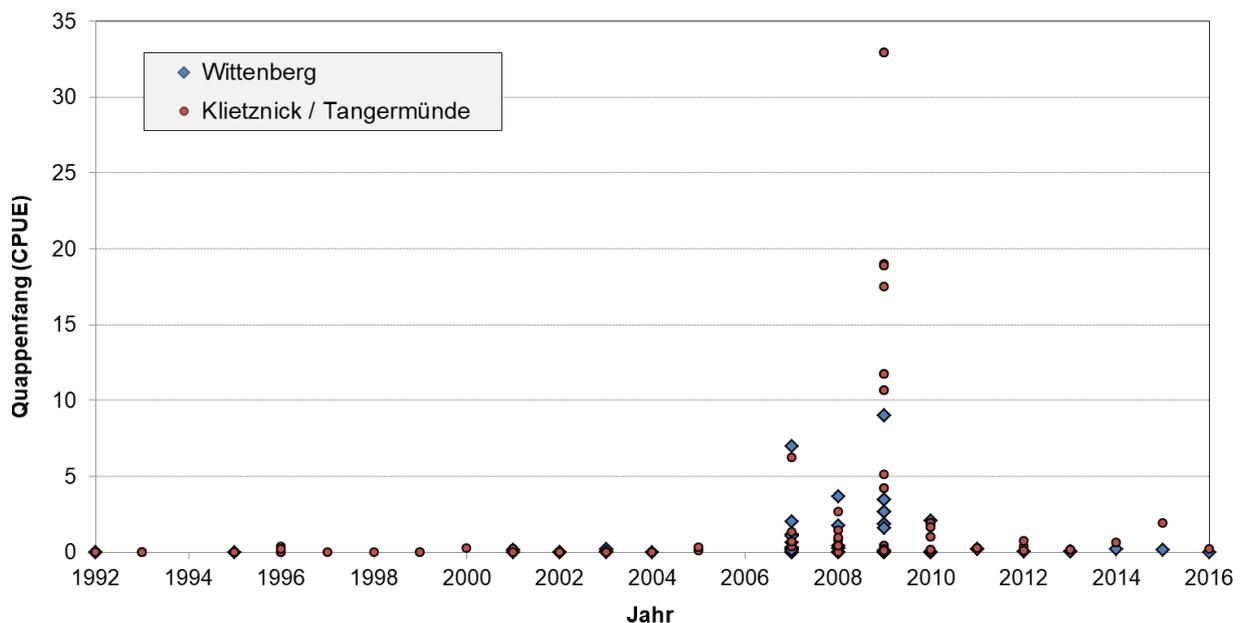


Abb. 5: Einheitsfänge (CPUE) von Quappen in Elektrofischungen (Stück pro 100 m) aus zwei Gewässerabschnitten der Mittelelbe nach Daten des FIS der FGG sowie des Fischartenkatasters am IfB (n=174 Befischungen).

Aussagen zur Entwicklung des Quappenbestandes in der Elbe sind nur anhand der Gewässerabschnitte 10 (Wittenberg) und 14 (Klietznick/Tangermünde) in der oberen Mittelelbe möglich, für die längere Datenreihen zu Elektrobefischungen mit nennenswerten Quappenfängen vorlagen (Abb. 5). In beiden Gewässerabschnitten ist gleichlaufend eine deutliche Zunahme der Einheitsfänge an Quappen etwa ab dem Jahr 2007 (fehlende Daten für das Jahr 2006) bis zum Jahr 2010 zu beobachten, die insbesondere auf das verstärkte Auftreten von juvenilen und präadulten Tieren zurückzuführen ist. In den Folgejahren scheinen die Bestandsdichten wieder auf das ursprüngliche (niedrigere) Niveau zurückgegangen zu sein. Ein genereller Trend zur Zu- oder Abnahme der Quappenbestände in den letzten 15 Jahren lässt sich aus den wenigen, vorliegenden Daten nicht ableiten.

4.1.2 Aufstiegszahlen

Abb. 6 und Abb. 7 zeigen die Aufstiegszahlen bei Geesthacht sowie an der Probestelle Elbe 1, über 200 Skm oberhalb von Geesthacht zwischen August 2010 und Ende 2016. Es ist eine saisonale Entwicklung mit deutlichen Maxima während der kalten Monate zu erkennen. Bei Geesthacht steigt die Anzahl aufsteigender Fische in den Monaten Oktober/November an und erreicht im Dezember den jährlichen Höchstwert (Abb. 6). Nach dem Maximum im Dezember fallen die Werte im Januar/Februar deutlich ab, steigen aber zwischen Februar und April noch mal leicht an. Dieser Verlauf lässt sich in fast allen Untersuchungsjahren beobachten, einzige Ausnahme ist der Winter 2015/16. Nach April nehmen die Aufstiegszahlen ab. In den Monaten Mai bis September liegen die monatlichen Nachweise unter zehn Individuen, teilweise fehlen die Quappen ganz. Sehr niedrig waren die Nachweise im Jahr 2016, wo von Anfang März bis Ende Oktober insgesamt nur 20 Tiere nachgewiesen wurden.

Die Hamenfänge beim Skm 379 zeigen einen ähnlichen Jahresverlauf (Abb. 7). Die Zahlen steigen ab Oktober, und erreichen im Dezember hohe Werte. Wenn Fänge für den Januar vorlagen, waren sie hier allerdings noch mal höher als im jeweiligen Vormonat (Januar 2013, 2015, 2016). Informationen für den Februar lagen aus methodischen Gründen nicht vor. Ein zweiter Anstieg der Fangzahlen bis in den April ist hier nicht zu beobachten. Von Mai bis September sind die Quappennachweise in den Hamen vernachlässigbar gering bis fehlend. Beispielsweise wurde von April bis September 2015 und von Mai bis September 2016 keine Quappe nachgewiesen, trotz hohen fischereilichen Aufwands (Leerung der Reuse täglich bis zweitäglich). Eine nennenswerte Sommerpopulation war hier nicht nachweisbar. Dabei ist zu beachten, dass der verwendete Scherbretthamen ausschließlich Fische fängt, die sich stromab bewegen.

Für die langfristige Bestandsentwicklung lässt sich über die Untersuchungsjahre hinweg kein klarer Trend erkennen. Die Nachweiszahlen bleiben zwischen Mai und September an beiden Probestellen durchgängig sehr gering. Für Nachweise im Dezember bei Geesthacht lassen sich relativ hohe Werte in den Jahren 2011, 2012 und 2015 beobachten. Dazwischen liegen Jahre sehr niedriger Nachweiszahlen. Bei den Hamenfängen scheint es einen Anstieg der Winterpopulation von 2010 bis einschließlich 2013 mit anschließender Abnahme bis 2016 gegeben zu haben.

Die Dezember-Nachweise an den beiden Probestellen verlaufen nicht gleich. Im Jahr 2011 wurden in Geesthacht viele Tiere nachgewiesen, bei den Hamenfängen hingegen mittlere Werte. Im Jahr 2013 wurde bei den Hamenfängen ein Maximalwert erreicht, die Fänge bei Geesthacht waren niedrig.

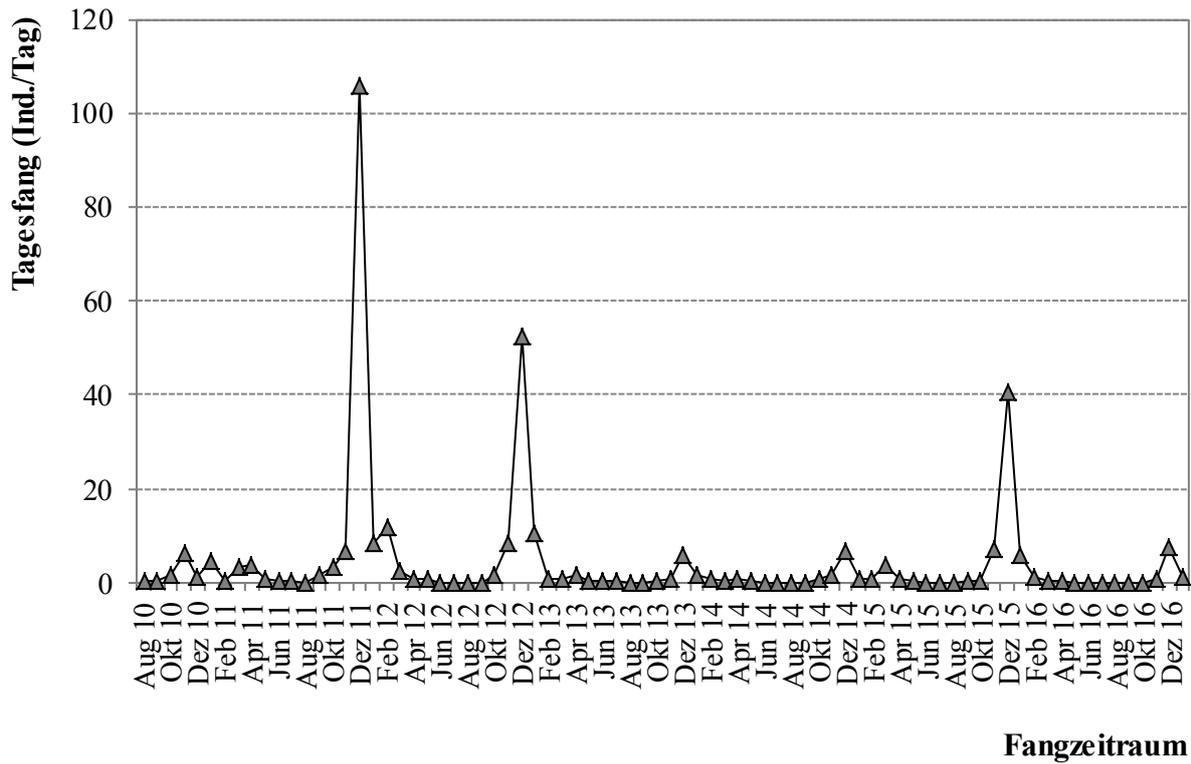


Abb. 6: Quappenfänge der Aufstiegskontrolle am Doppelschlitzpass am Wehr Geesthacht bei Skm 586. Angabe als mittlere tägliche Anzahl für einzelne Monate über den betrachteten Zeitraum. Abwandernde Fische werden nicht erfasst, d. h. die Fänge entsprechen dem Fischeaufstieg.

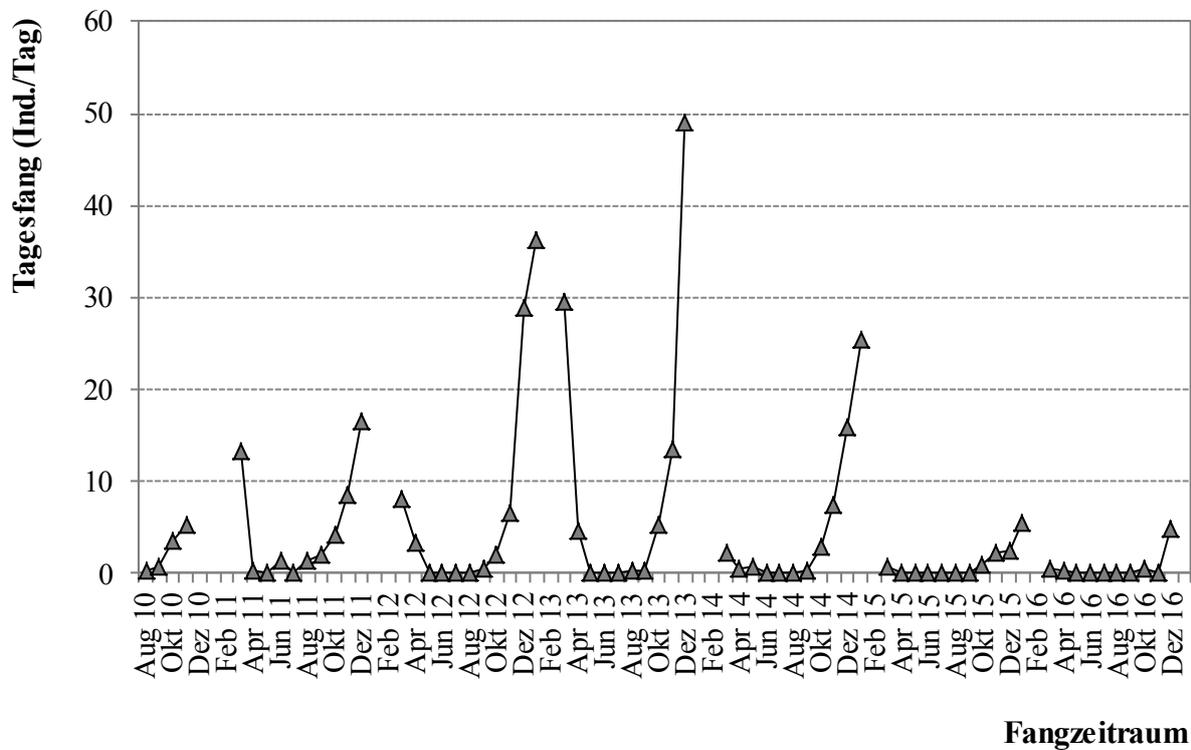


Abb. 7: Quappenfänge mit Hamen an Probeort Elbe 1 bei Skm 379. Angabe als mittlere tägliche Anzahl für einzelne Monate über den betrachteten Zeitraum.

Am Wehr Geesthacht ist der Fischaufstieg durch zwei Wanderhilfen möglich - den Doppelschlitzpass am Nordufer und ein Umgehungsgerinne am Südufer. An beiden wurden die Aufstiegszahlen soweit möglich durchgängig und vollständig kontrolliert. Die Anzahl aufsteigender Quappen in den Monaten November bis Januar zeigt Tab. 8. Die Werte sind sehr unterschiedlich und liegen zwischen 230 und 3.300. Die Zahlen können als Schätzwert für die Gesamtzahl der im entsprechenden Jahr von der Untereibe in die Mittelelbe aufgestiegenen Quappen dienen. Allerdings werden aufsteigende Tiere unter bestimmten Bedingungen nicht erfasst: bei Ausfall der Fischaufstiegskontrolle bei Eisgang (ca. zwei bis drei Wochen pro Jahr), bei Wasserspiegelausgleich am Wehr Geesthacht bei Hochwasser oder Sturmflut (zwei bis drei Tage pro Jahr) und bei Aufstieg der Tiere durch den nördlich des Wehres gelegenen Schleusenkanal.

Tab. 8: Winterlicher Aufstieg von Quappen bei Geesthacht (Doppelschlitzpass und Umgehungsgerinne) in den Monaten November, Dezember und Januar für die Jahre 2010-2016. Oben Summe der Anzahl aufsteigender Tiere in den drei Monaten, unten Summe der Masse.

Summe Anzahl							
Winter	2010/11	2011/12	2012/13	2013/14	2014/15	2015/16	2016/17
Doppelschlitzpass	231	3.178	2.063	205	278	1.569	293
Umgehungsgerinne	13	193	22	21	31	Fehlt	29
Gesamt	244	3.371	2.085	226	309	1.569	322

Summe kg							
Winter	2010/11	2011/12	2012/13	2013/14	2014/15	2015/16	2016/17
Doppelschlitzpass	81	916	1.609	176	137	1.196	291
Umgehungsgerinne	4	46	16	13	22	fehlt	22
Gesamt	85	962	1.625	189	159	1.196	313

Die sehr hohen Nachweiszahlen für die Quappe in den Jahren 2011 und 2012 sind kein artspezifisches Phänomen. In diesen Jahren war der Fischaufstieg für alle Arten deutlich höher als in den anderen Untersuchungsjahren.

4.1.3 Fangerträge der Erwerbs- und Angelfischerei

Die gemeldeten erwerbsfischereilichen Fänge der Quappe in Sachsen-Anhalt sind minimal (Abb. 8). Zwischen 2002 und 2016 betragen sie für das gesamte Bundesland weniger als 350 kg pro Jahr. Der Anteil der Quappe am Gesamtfang lag in den betrachteten Jahren stets deutlich unter 1 %. Aus den erwerbsfischereilichen Daten lässt sich kein eindeutiger Trend erkennen, die Gesamterträge der Quappe scheinen jedoch tendenziell zu sinken. Da keine Angaben zum Fischereiaufwand vorlagen, können daraus keine Rückschlüsse auf die Bestandsentwicklung in Sachsen-Anhalt gezogen werden.

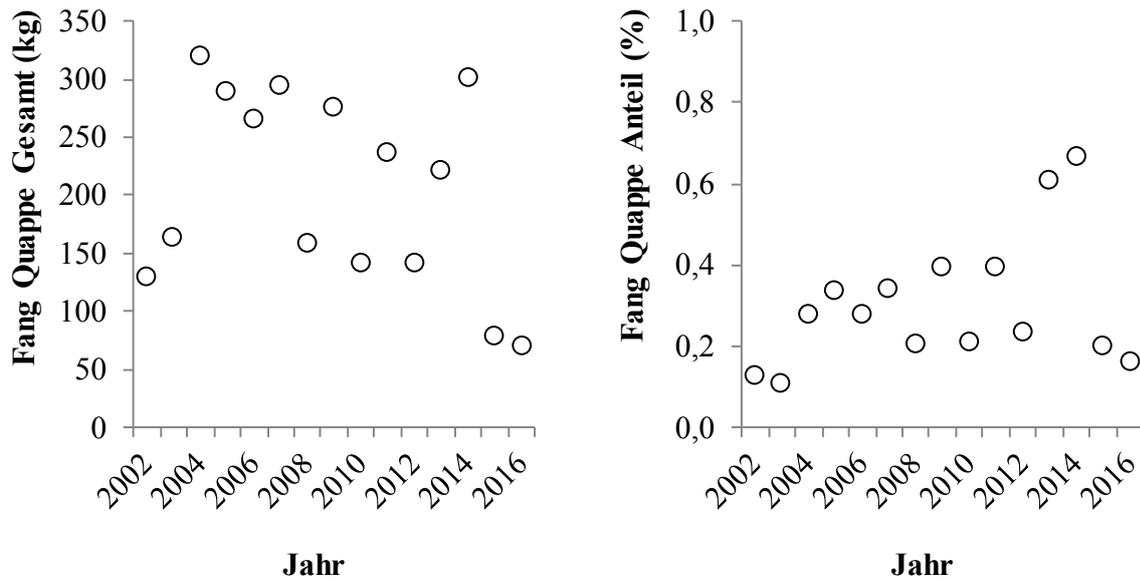


Abb. 8: Entwicklung der erwerbsfischereilichen Quappenfänge in Sachsen-Anhalt. Links: absolute jährliche Erträge der Art, rechts: Anteile der Art am Gesamtfang.

Bei sinkenden Erträgen der Quappe zeigen die Anteile der Art am Gesamtfang keine Entwicklungstendenz. Ursache ist eine sehr deutliche und kontinuierliche Abnahme der erwerbsfischereilichen Gesamtfänge nach einem Maximum im Jahr 2003. Im Jahr 2016 betragen die Gesamtfänge nur noch 1/3 dieses Maximalwertes.

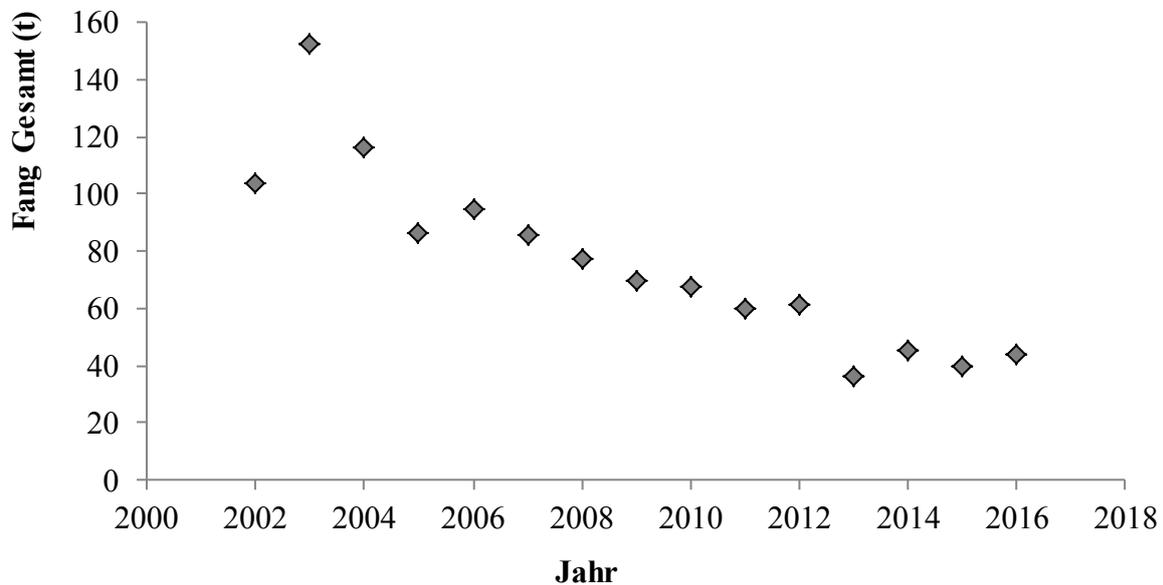


Abb. 9: Jährliche Gesamterträge der Erwerbsfischerei in Sachsen-Anhalt (Quellen: Jahresberichte Binnenfischerei).

Die gemeldeten angelfischereilichen Fänge zeigt Abb. 10. Durch Angler dürfen nur Tiere ab einer Körperlänge von 30 cm entnommen werden. Das entspricht einem Gewicht von ca. 200 g (vergl. Abb. 15). Ein hoher Fang von 700 kg entspricht damit der jährlichen Entnahme von maximal 3.500 Tieren durch angelfischereiliche Tätigkeiten. Da in der Regel Quappen über dem Mindestmaß entnommen worden sein dürften, liegt die tatsächliche Anzahl deutlich darunter.

Im Gegensatz zu den erwerbsfischereilichen Fängen zeigen die angelfischereilichen zwischen 2009 und einschließlich 2013 eine zunehmende Tendenz. In den Jahren 2014 bis 2016 schwanken die Gesamterträge, eine Tendenz ist nicht abzuleiten. Ein Vergleich mit der Ertragsentwicklung der Erwerbsfischerei oder Aussagen zur Bestandsentwicklung der Quappen in der Elbe sind nicht möglich. Die Angelfischerei findet in allen Fließgewässern statt, während die Quappenfänge der Erwerbsfischerei im Wesentlichen in der Elbe realisiert werden.

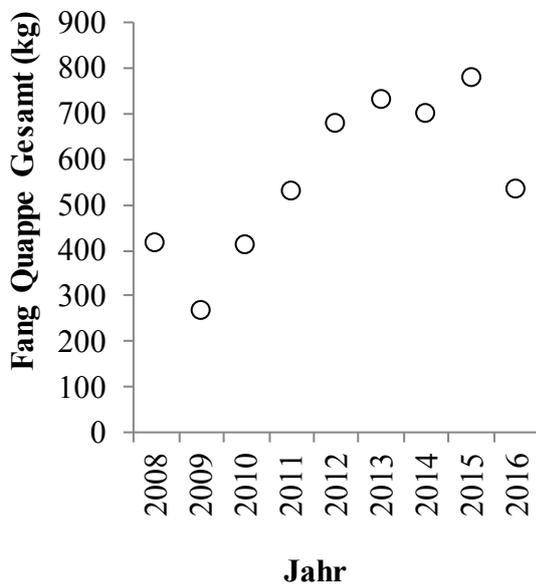


Abb. 10: Angelfischereiliche Quappenfänge in Sachsen-Anhalt als absolute jährliche Erträge.

4.1.4 Längenverteilungen

Anhand von Analysen der Länge wurden Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren und Probestellen geprüft.

Abb. 11 zeigt Längen-Häufigkeitsverteilungen für die Probestelle bei Geesthacht (SkM 586) sowie für die Probestelle Elbe 1 bei SkM 379 (Herr Quaschny) über drei Untersuchungsjahre. Um einen vergleichbaren Zustand während der Laichwanderungen darzustellen, werden hier nur die Fänge in den Monaten November und Dezember betrachtet (im Januar kommen die Hamen nur ausnahmsweise zum Einsatz).

Die Längenverteilungen der Quappen zeigen keine Kohorten. Insbesondere die mit hohem Stichprobenumfang nachgewiesene Verteilung bei Geesthacht war in den drei dargestellten Jahren eingipflig. Obwohl der Längenbereich mehrere Altersstufen umfassen sollte, lassen sich keine Verteilungsspitzen erkennen. Das Phänomen wurde auch bei früheren Untersuchungen beobachtet (HUGFARD & SCHWEVERS 2013b).

Die beiden Probestellen unterscheiden sich sehr deutlich. Die bei Stelle Elbe 1 gefangenen Quappen waren überwiegend zwischen 19 und 29 cm lang - die bei Geesthacht gefangenen Tiere hingegen 30 bis 45 cm. Tiere kleiner als 25 cm fehlten in den Fängen bei Geesthacht ganz. Die Unterschiede der Längenverteilungen der beiden Probestellen sind 2015 und 2016 sehr deutlich; es gibt keinen Überschneidungsbereich der Längen.

Es gibt auch Unterschiede zwischen den drei Untersuchungsjahren. In den Jahren 2015 und 2016 waren die bei SkM 272 (Geesthacht) gefangenen Quappen gegenüber 2014 um etwa 10 cm größer. Für die Probestelle bei SkM 379 gibt es im Jahr 2014 einen Verteilungsschwerpunkt bei 15-30 cm Länge und einige deutlich größere Tiere mit mehr als 45 cm Länge. In den Folgejahren 2015 und 2016 treten die großen Quappen bei SkM 379 nicht mehr auf.

Abb. 12 zeigt die sommerlichen Fänge im Zeitraum Mai bis September 2014. In den Sommermonaten wurden deutlich weniger Tiere gefangen. Die Längen der bei SkM 379 gefangenen Tiere liegen schwerpunktmäßig zwischen 20 und 25 cm und sind damit mit der Winterverteilung vergleichbar. Große Quappen mit Längen über 35 cm wurden hier in den Sommermonaten nicht nachgewiesen. Die Längen für Tiere bei SkM 586 sind annähernd zweigeteilt.

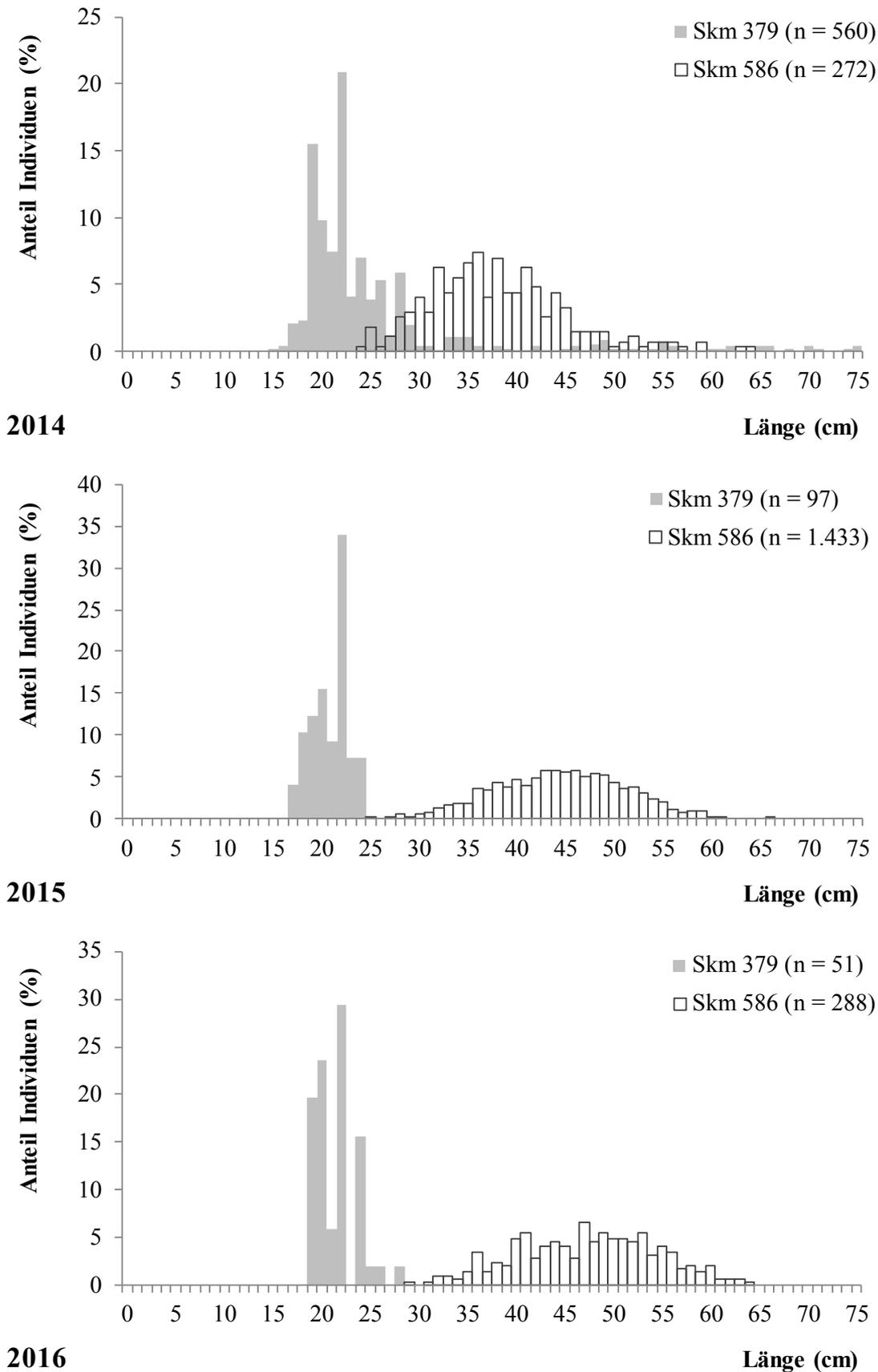


Abb. 11: Prozentuale Längen-Häufigkeitsverteilung der Quappenfänge bei Skm 379 (Hamenfang) und Skm 586 (Fischaufstiegsanlage Geesthacht) in den Wintermonaten November und Dezember der Jahre 2014 bis 2016 (n = Individuenzahl).

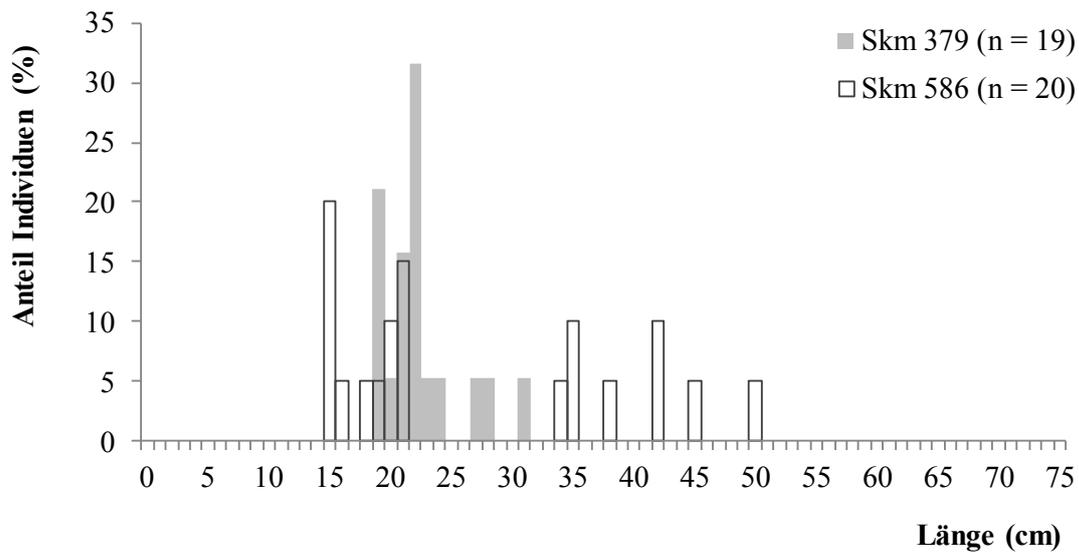


Abb. 12: Prozentuale Längen-Häufigkeitsverteilung der Quappenfänge bei Skm 379 (Hamenfang) und Skm 586 (Fischaufstiegsanlage Geesthacht) in den Sommermonaten Mai bis September des Jahres 2014 (n = Individuenzahl).

Auch die saisonale Entwicklung von Populationsparametern lässt sich anhand der Längen abbilden. Dazu wurden die Körperlängen der gefangenen Quappen monatsweise zusammengefasst. Auch hier zeigen sich die Unterschiede zwischen den Längen der Tiere bei Geesthacht und in den Hamenfängen der Mittelelbe (Abb. 13, Abb. 14).

Bei Geesthacht (SkM 586) verlaufen die monatlichen Mediane der Längen wellenförmig (Abb. 13). In den Monaten November und Dezember sind die Längen groß, jahresabhängig zwischen 35 und 45 cm. Zwischen April und August sind die nachgewiesenen Tiere deutlich kleiner, die Mediane der Längen liegen zwischen ca. 20 und 35 cm. Bei den Maximalwerten treten sehr große Tiere (> 60 cm) in den Monaten Oktober bis Dezember auf, kleine Tiere (< 20 cm) werden ab Februar nachgewiesen und dann bis Mai/Juni gefangen. Die Größenverteilung der Quappen ist in den verschiedenen Jahren sehr unterschiedlich; beispielsweise liegen die Mediane der im Dezember gefangenen Tiere zwischen 35 (2010) und 45 cm (2012), die jeweiligen Extremwerte zwischen 30 und 40 cm bzw. 25 und 65 cm. Über den Untersuchungszeitraum ist ein Anstieg der Totallängen zu beobachten. Der Zusammenhang ist bei einem Vergleich der Längen während der Laichwanderungen deutlich und statistisch hoch signifikant (SPEAR: $\rho = 0,60$, $p = 0,002$), bei einem Vergleich während der Sommermonate schwach, aber signifikant (SPEAR: $\rho = 0,31$, $p = 0,019$).

In den Hamenfängen bei SkM 379 sind die Tiere deutlich kleiner (Abb. 14). Die Mediane der Längen liegen zwischen 20 und 30 cm (Geesthacht 20–50 cm). Lediglich 2014 wurden hier Maximallängen > 60 cm nachgewiesen, was mit den Werten in Geesthacht vergleichbar ist. Alle Tiere von dieser Probestelle, für die anhand des Sr:Ca-Verhältnisses der Aufenthalt im Brackwasser nachgewiesen wurde, stammen aus dem Jahr 2014.

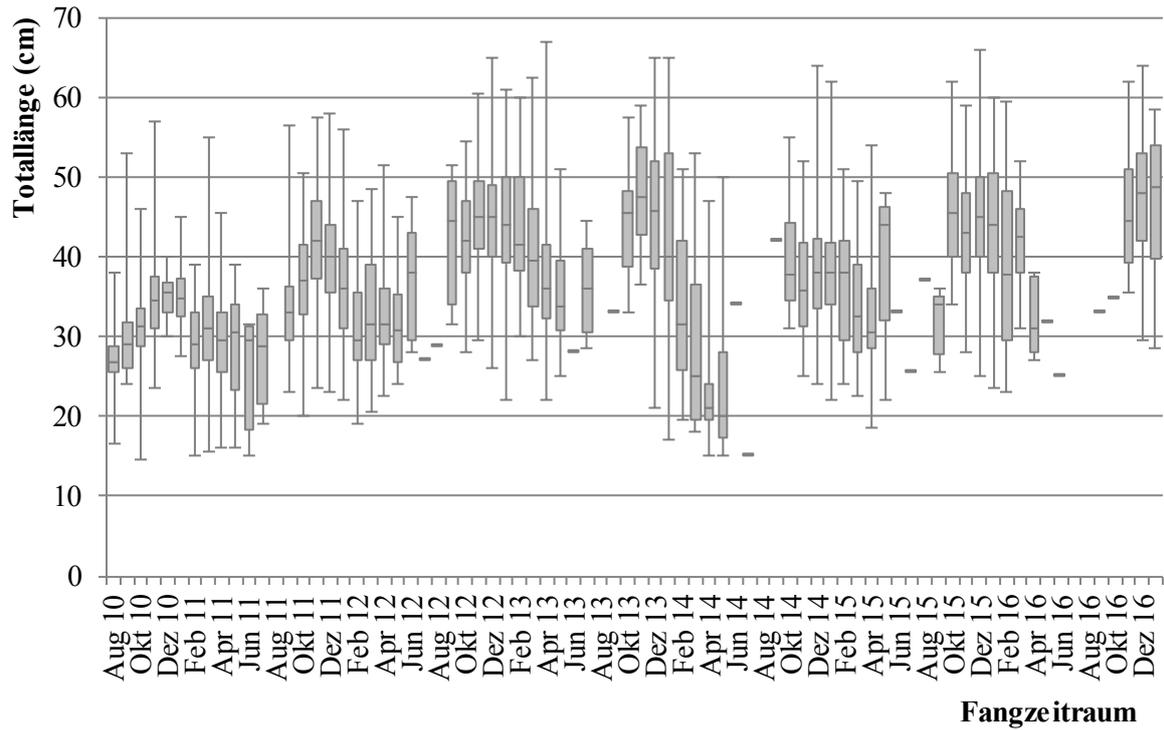


Abb. 13: Totallängen von Quappen am Wehr Geesthacht (SkM 586, Aufstiegskontrollen). Die Box-Plots stellen Median (Mittelstrich), 25 % und 75 % Quartile (Boxen), sowie Minimal- und Maximalwerte dar (Antennen). Bei maximal drei nachgewiesenen Tieren pro Monat wird nur der Median dargestellt.

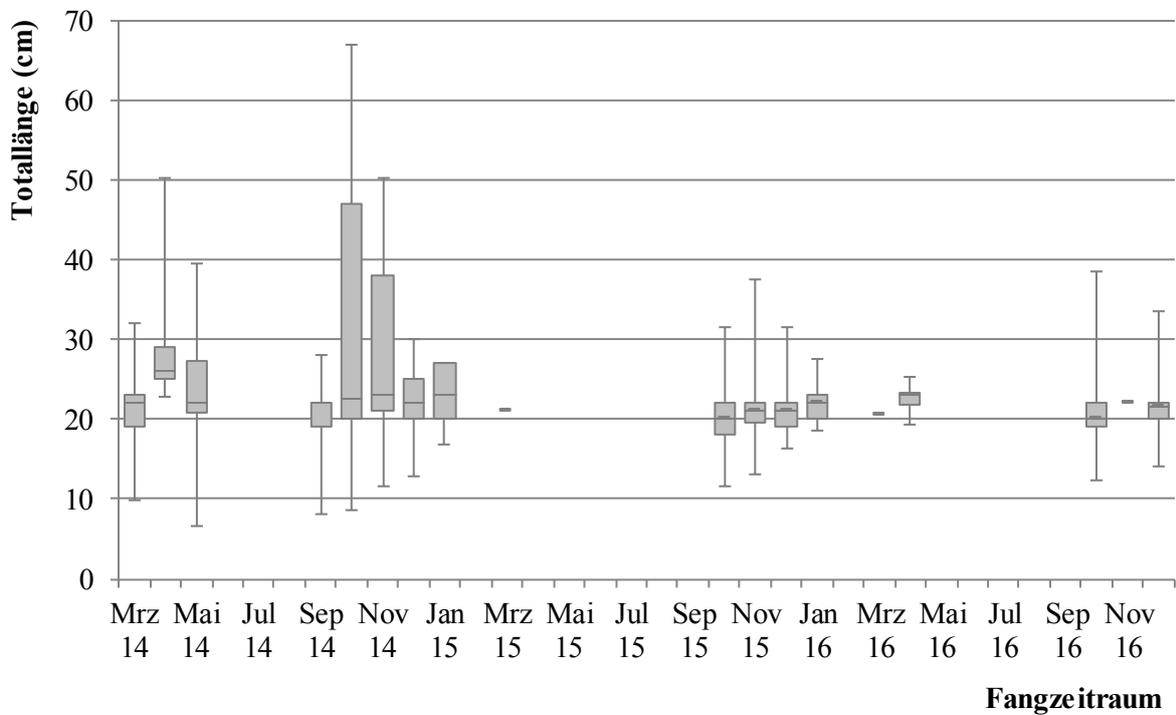


Abb. 14: Monatliche Darstellung der Totallängen von Quappen in Hamenfängen bei SkM 379. Box-Plots wie in Abb. 13.

4.1.5 Längen-Masse-Beziehung

Die gemessenen Maximalwerte der Größe von Quappen lagen im Rahmen der Untersuchungen bei 75 cm Körperlänge und 3.290 g Gewicht. Dabei wurden alle Daten berücksichtigt (Kontrolle bei Geesthacht, Labordatensatz, Messungen von Herrn Quaschny an Elbe 1). Die Längen-Gewichts-Beziehung der Quappen in der Elbe zeigt Abb. 15.

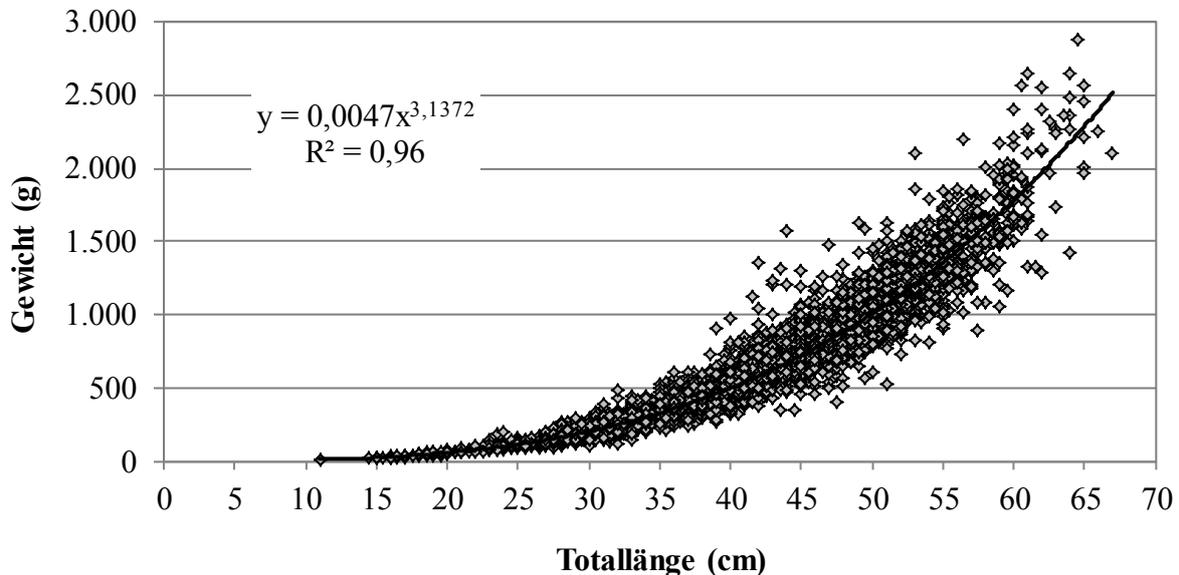


Abb. 15: Längen-Gewichts-Beziehung für Quappen aus der Elbe anhand von Fängen am Wehr Geesthacht aus dem Zeitraum 5/2009–9/2017 (n = 8.042).

4.1.6 Befragungen

Die nachstehenden Ergebnisse fassen die Angaben der Erwerbsfischerei zusammen. Insgesamt wurden befragt:

- 3 Fischer der Elbe unterhalb von Hamburg
- 2 Fischer der Elbe zwischen Hamburg und Geesthacht
- 4 Fischer der Elbe zwischen Geesthacht und Sachsen-Anhalt
- 4 Fischer an der Elbe in Sachsen-Anhalt

Unterhalb von Hamburg wird die Quappe nicht von der Erwerbsfischerei gefangen. Oberhalb von Hamburg kommt die Quappe selten bis regelmäßig in den fischereilichen Fängen vor. Die jährlichen Fänge der einzelnen Betriebe liegen dabei in sechs Fällen unter 50 kg, in drei Fällen unter 100 kg und in einem Fall darüber. Nur zwei Betriebe fischen gezielt während der winterlichen Wanderungen auf Quappen, wobei einer dieser Betriebe angibt, dass sich diese Fischerei nicht lohnt.

Die Fischer bemerken eine Abnahme der Bestände in den letzten zehn Jahren, die als deutlich ausgeprägt beschrieben wird (Abb. 16, links). Demnach nehmen nicht nur die wandernden Bestände ab, sondern auch die sommerlichen Fänge.

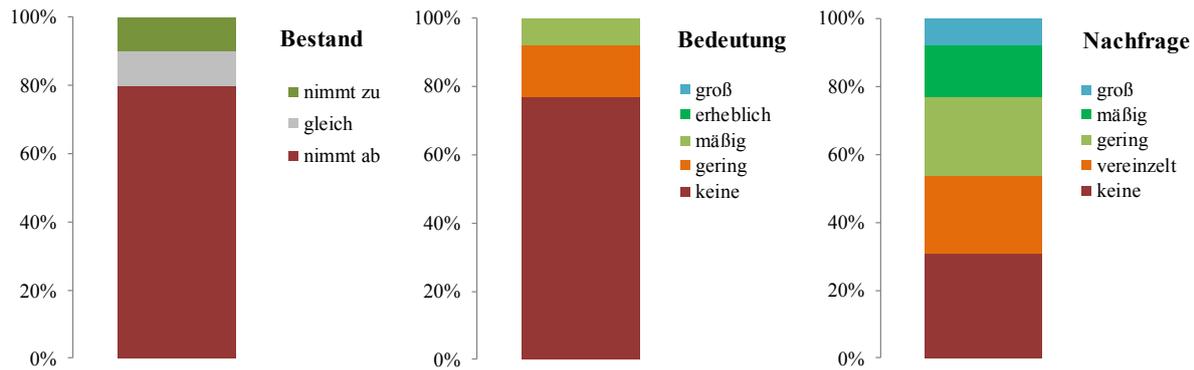


Abb. 16: Anteile der Antworten bei Befragungen von Erwerbsfischereibetrieben an der Elbe. Links: Bestandsentwicklung in den letzten zehn Jahren. Mitte: wirtschaftliche Bedeutung im Vergleich zum restlichen Eigenfang. Rechts: Einschätzung der Kundennachfrage.

In Anbetracht der geringen Fänge hat die Quappe heutzutage keinen bzw. einen nur geringen Anteil an der wirtschaftlichen Bedeutung der Eigenfänge (Abb. 16, Mitte). Lediglich ein Betrieb schätzte die Bedeutung als mäßig ein, wobei die zeitliche Begrenzung der Fänge auf die kalte Jahreszeit betont wurde. Es handelte sich um einen Betrieb, der auch gezielt auf Quappen fischt.

Die Kundennachfrage nach der Quappe wird als sehr unterschiedlich beschrieben und reicht von „keine“ bis „groß“ (Abb. 16, rechts). Im Bereich der vereinzelt bis geringen Nachfrage werden hauptsächlich Einzelkunden genannt, die die Art und ihren guten Geschmack kennen. Als Ursache einer mäßigen bis großen Nachfrage werden Verkäufe als Besatzmaterial sowie in einem Fall als Speisefisch an Gaststätten an der Oder genannt, wo die Quappenfänge ebenfalls zurückgehen.

Nur einer von neun Betrieben, bei denen die Art nachgefragt wird, kann die Nachfrage durch eigenen Fang abdecken. In den meisten Fällen könnten demnach größere Fänge auch abgesetzt werden.

Die Unterscheidung von Wanderform und Binnenquappe ist neun von dreizehn Elbfischern bekannt (einer davon lehnt diese Unterscheidung jedoch ab). Dabei gibt es kleinere Unterschiede der Begriffsverwendung. Die Formen sind nach Aussagen der Fischer anhand der Größe und Färbung bzw. nur anhand der Größe und nicht anhand der Färbung unterscheidbar (jeweils die Hälfte der acht Betriebe).

Von den neun Betrieben, denen die Unterscheidung von Wander- und Binnenquappe geläufig ist, geben die vier stromab gelegenen Betriebe an, dass die Wanderquappe nicht (mehr) im Fanggebiet vorkommt. Fünf Betriebe in Brandenburg und Sachsen-Anhalt geben hingegen an, dass die Wanderquappe im Fanggebiet vorkommt. Dabei wird die Häufigkeit des Auftretens als gering und unregelmäßig beschrieben. Zudem wird berichtet, dass die früher kennzeichnenden Größen von 60–70 cm nicht mehr oder nur noch selten erreicht werden.

4.2 Anatomische, physiologische und genetische Unterscheidung der Formen

4.2.1 Anwendung der Einteilung in Formen

Die detaillierten Untersuchungen am Labordatensatz dienten der Beschreibung und Analyse der Elbpopulation der Quappen. Sie wurden auch zur Prüfung von Unterschieden zwischen verschiedenen Formen genutzt.

Die Parasitierung war als Merkmal zur Einteilung in Formen ungeeignet. Bei den untersuchten Quappen wurde nur eine marine Parasitenart festgestellt (*Corynosoma semerme*). Dieser Parasit wurde für die Probestelle Elbe 3 in zwei Fischen diagnostiziert. Damit wurden lediglich in der Unterelbe eindeutig Fische nachgewiesen, die sich auch in marinen Bereichen aufgehalten hatten bzw. mit marinen Wirten in Kontakt gekommen sein mussten. Die Parasitierung lieferte somit in der vorliegenden Studie keine Hinweise zur Aufdeckung von Wanderbewegungen zwischen Unter- und Mittelelbe.

Neben den Beschreibungen der Untersuchungsergebnisse werden daher in den folgenden Teilen auch Unterschiede von drei Formen-Einteilungen geprüft:

Herkunft	Elbe 1 ↔ Elbe 2 ↔ Elbe 3
Wachstum	langsamwüchsig ↔ schnellwüchsig
Sr:Ca Analyse	Süßwasser ↔ Brackwasser

4.2.2 Alter und Wachstum

Die Alterszusammensetzung der Quappe im Labordatensatz zeigt Tab. 9. Auch die Altersverteilungen in den einzelnen Formen sind dargestellt (die Wachstumsgeschwindigkeit war erst ab einem Alter von 1+ bestimmbar). Es zeigen sich Schwerpunkte der Verteilungen in den Altersklassen 2+, 3+ und 5+. Diese sind bei der Gesamtbetrachtung und auch bei den einzelnen Gruppen der Herkunfts-, Wachstums- oder Sr:Ca-Formen zu beobachten. Nur Tiere eines Alters von 3+ oder älter hatten sich im Brackwasser aufgehalten. Auch bei diesen war der Schwerpunkt bei den fünfjährigen Tieren zu finden. Tab. 9 zeigt, dass nur ein Bruchteil der älteren Tiere bis ins Brackwasser wandert.

Tab. 9: Anzahl der Quappen der verschiedenen Formen (Zeilen) in Abhängigkeit vom Alter (Spalten). Die Altersangabe 0+ entspricht dem Fang im ersten Lebensjahr, n. b.: nicht bestimmbar).

	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	n. b.
Gesamt	10	8	51	29	6	25	4	1	
Herkunft Elbe 1	5	1	19	12	1	8	2	0	3
Herkunft Elbe 2	5	7	10	5	4	9	1	0	0
Herkunft Elbe 3	0	0	22	12	1	8	1	1	0
Wachstum schnell	n. b.	3	26	9	5	12	1	1	
Wachstum langsam	n. b.	5	25	20	1	13	3	0	
Sr:Ca Süßwasser	10	8	51	28	6	20	3	0	2
Sr:Ca Brackwasser	0	0	0	1	0	5	1	1	1

Als Ergänzung zur Wachstumsgeschwindigkeit wurden die altersabhängigen Längen geprüft. Im Gegensatz zur relativen Wachstumsgeschwindigkeit über alle Lebensjahre liefern die

altersabhängigen Längen eine absolute Zustandsbeschreibung zu einem bestimmten Alter. Es wurden zwei als vergleichbar eingeschätzte Zeiträume ausgewählt, zu denen sich die Fische in vergleichbaren Wachstumsphasen befunden haben sollten.

Der Winterdatensatz umfasst Fische, die im November oder im Dezember gefangen wurden. Der Datensatz umfasst 41 Fische von den Herkunftsorten Elbe 1 (SkM 379) und Elbe 2 (SkM 490). Der Januar wurde nicht einbezogen, da hier nur wenige Tiere untersucht wurden, die ausschließlich von Elbe 2 stammten. Im Winter zeigen die altersabhängigen Längen bei den Altersstufen 3, 5 und 6 jeweils zwei Längengruppen (Abb. 17). Es lassen sich „kleine Quappen“ mit Längen bis 35 cm von „großen Quappen“ mit Längen von 50 bis 75 cm unterscheiden. Dabei sind „kleine Quappen“ nicht aufgrund eines geringeren Alters kleiner. Tiere mit Längen zwischen 35 und 48 cm fehlten im Datensatz.

Alle „großen Quappen“ im Datensatz stammten von Probestelle Elbe 1 bei SkM 379. Bei einer geschlechtsspezifischen Betrachtung der altersabhängigen Länge im Winter zeigen sich keine Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen (Abb. 28, Anhang). Sowohl Männchen als auch Weibchen gehören zur Gruppe der altersspezifisch „großen“ Tiere. Die altersabhängigen Längen zeigten auch keinen eindeutigen Zusammenhang zu einem Aufenthalt im Brackwasser nach Sr:Ca-Analyse: Alle Brackwassertiere waren groß - aber nicht alle großen Tiere hielten sich auch im Brackwasser auf.

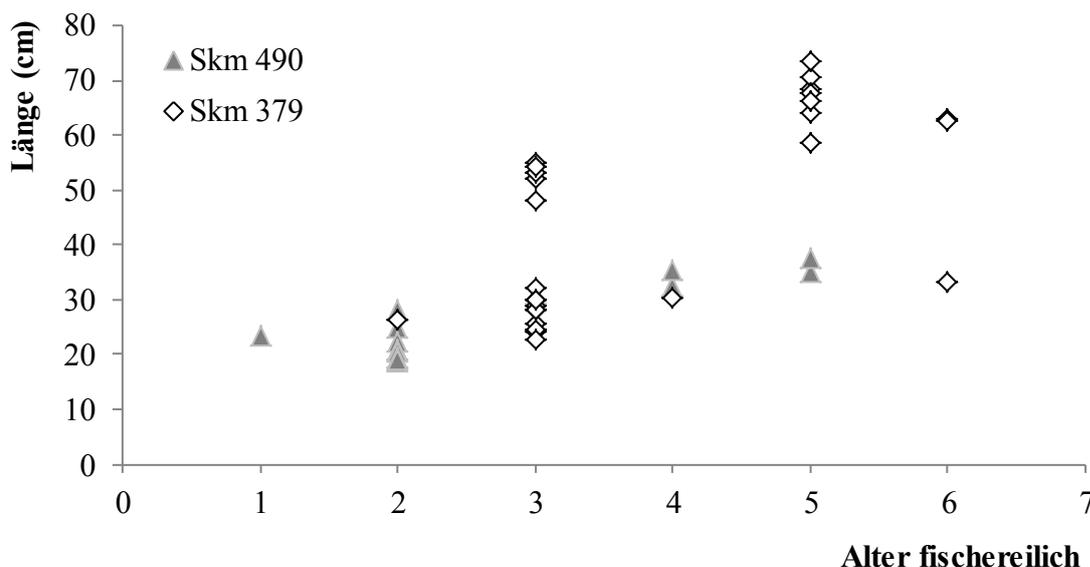


Abb. 17: Altersabhängige Längen von Quappen aus der Elbe im Winter (November, Dezember 2014, n = 41). Die Altersangabe bezieht sich auf abgeschlossene Lebensjahre, d. h. bei 1 stehen die Tiere vor ihrem zweiten Winter.

Zur Beschreibung der altersabhängigen Länge außerhalb der Wander- bzw. Laichzeit wurden Tiere ausgewählt, die ab Mai bis einschließlich September gefangen wurden. Eine deutlich zweistufige Längenverteilung in bestimmten Altersstufen lässt sich nicht beobachten (Abb. 18). Allerdings sind die Längenunterschiede bei gleichem Alter sehr ausgeprägt, z. B. reicht das Längenspektrum von Quappen der Altersstufe 3+ von 19 bis 53 cm. Auch während der Sommermonate sind Tiere mit Längen über 35 cm in der Mittel- bzw. Unterelbe nachweisbar, d. h. nicht alle größeren Tiere wandern in die Unterelbe ab. Es gibt keine Hinweise auf eine Abhängigkeit der altersspezifischen Länge von der Lage des Fangortes.

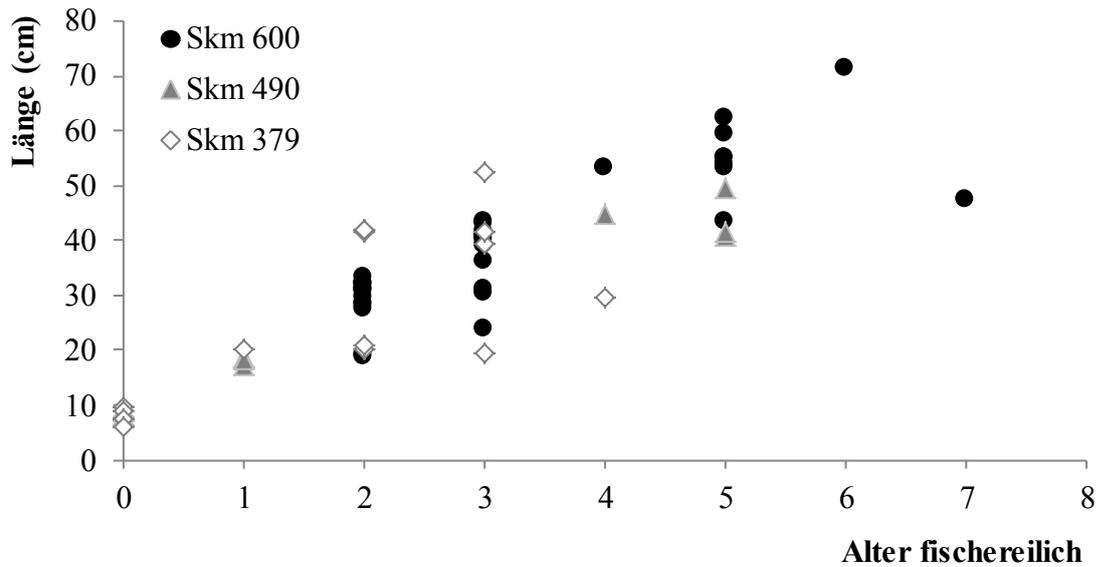


Abb. 18: Altersabhängige Längen von Quappen aus der Elbe im Sommer (Mai bis September, n = 64). Altersangabe wie Abb. 17.

4.2.3 Länge

Der gesamte Labordatensatz umfasste 41 Männchen und 76 Weibchen, bei 20 Tieren waren die Gonaden nicht bestimmbar. Bei der statistischen Analyse des gesamten Labordatensatzes ergaben sich ebenfalls keine geschlechtsspezifischen Unterschiede der altersabhängigen Längen (PBC, $r = 0,12$, $p > 0,5$). Dementsprechend unterschieden sich auch die Längen-Häufigkeitsverteilungen der beiden Geschlechter nicht (KS-Test, $D = 0,15$; $p = 0,5$). Bei der Analyse von Längen ist keine Unterscheidung von Männchen und Weibchen erforderlich.

Die Längen-Häufigkeiten der Quappen im Labordatensatz unter Berücksichtigung der Einteilung in Formen zeigt Abb. 19. In Verbindung mit den statistischen Vergleichen der Längenverteilungen lassen sich eventuelle Unterschiede zwischen den Formen erkennen (Anhang Tab. 20).

Die Verteilungen der drei Herkunftsorte ähneln sich. Die Längen-Häufigkeiten der schnell- und der langsamwüchsigen Formen unterscheiden sich, die schnellwüchsigen Tiere haben höhere Anteile großer Individuen. Bis ca. 30 cm Totallänge sind alle Tiere langsamwüchsig, zwischen 30 und 40 cm sind die Anteile schnell- und langsamwüchsiger etwa gleich groß. Zwischen 40 und 55 cm dominieren die schnellwüchsigen und längere Individuen sind immer schnellwüchsig. Quappen, die nachweislich bis in den Brackwasserbereich gewandert waren, gehörten mit Längen von über 47 cm zu den größten Tieren. Es gab jedoch auch Süßwasser-Formen in diesem Größenbereich, so dass keine eindeutige Unterscheidung anhand der Körperlänge möglich ist. Eine statistische Unterscheidung der Längen-Verteilungen war aufgrund der geringen Individuenzahl von Brackwasser-Tieren nicht möglich ($n = 9$).

Ein Vergleich der mittleren und der unteren Verteilungen in Abb. 19 zeigt, dass Brackwasser-Tiere immer groß und schnellwüchsig sind, sich aber dennoch nur ein geringer Anteil aller schnellwüchsigen Tiere auch im Brackwasser aufgehalten hat.

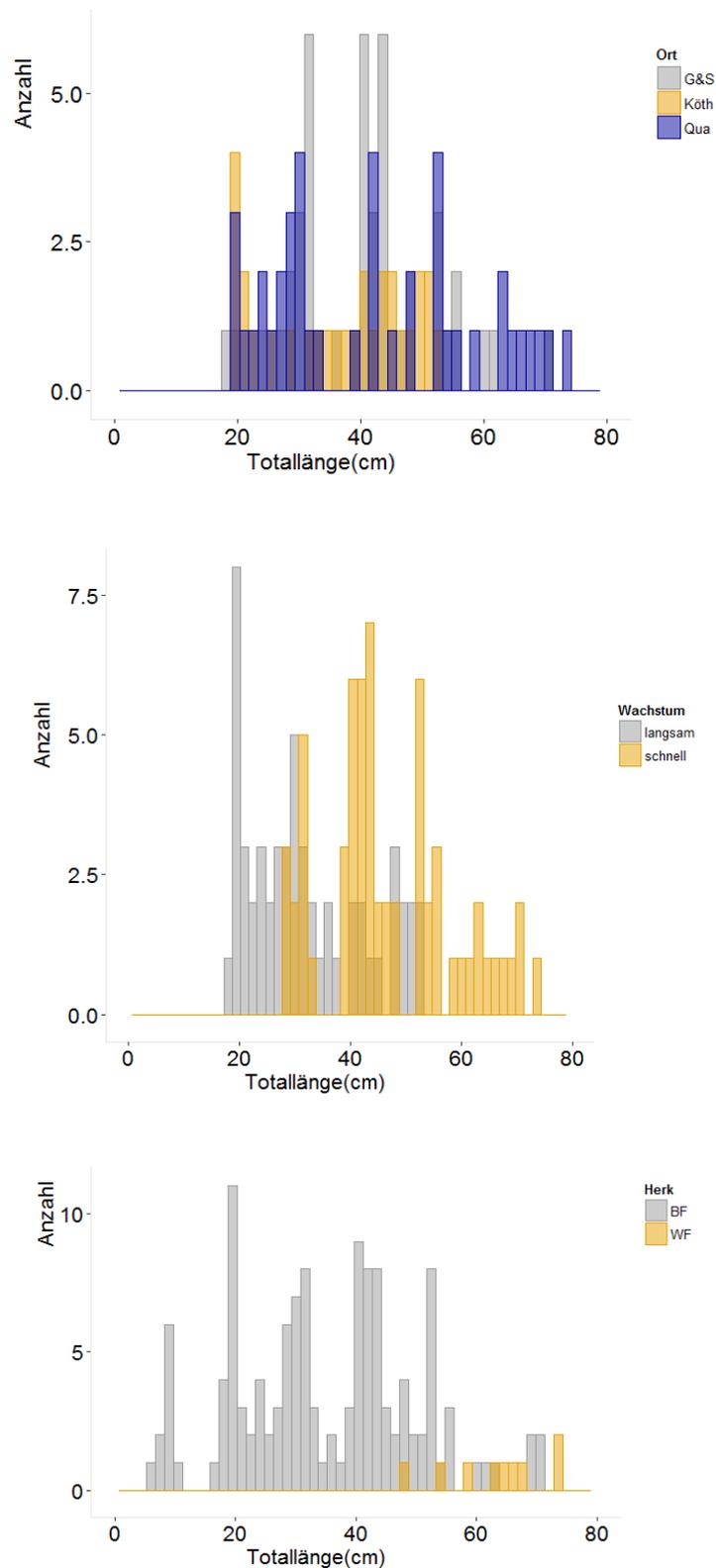


Abb. 19: Längen-Häufigkeiten der verschiedenen Formen im Labordatensatz. Oben: Herkünfte: Qua (Quaschny; Elbe 1), Köth (Köthke; Elbe 2) und G&S (Grube und Stoef; Elbe 3), Mitte: Wachstumsgeschwindigkeiten, Unten: Sr:Ca-Analyse: BF (Binnenform, hier Süßwasser), WF (Wanderform: hier bis Brackwasser).

4.2.4 Geschlecht

Im Zusammenhang mit Wachstum und Wanderverhalten von Quappen stellt sich die Frage einer Geschlechtsabhängigkeit, d.h. ob beispielsweise Weibchen schneller wachsen oder häufiger Wanderungsbewegungen durchführen. Die geschlechtsspezifischen Individuenzahlen im gesamten Labordatensatz sowie für die verschiedenen Formen zeigt Tab. 10. Die Geschlechterzusammensetzung war mit der Herkunft assoziiert (Fisher's exact test: $p = 0,009$). An Stelle Elbe 1 lag ein ausgeglichenes Verhältnis vor, an Elbe 2 wurden etwa doppelt so viele Weibchen wie Männchen nachgewiesen, an Elbe 3 über viermal so viele. Es gab keine signifikante Assoziation zwischen Geschlechterzusammensetzung und Wachstumsgeschwindigkeit (Fisher's exact test: $p = 0,33$). Auch zwischen Geschlecht und Aufenthalt im Brackwasser wurde keine signifikante Assoziation gefunden (Fisher's exact test: $p = 0,43$ - der Test wurde nur für Quappen der Altersgruppe $\geq 3+$ durchgeführt). Die Ergebnisse zeigen eine Tendenz zur Verschiebung des Geschlechterverhältnisses zugunsten der Weibchenanteile in Richtung Unterlauf. Allerdings wären für abgesicherte Aussagen größere Stichprobenumfänge erforderlich, sodass Faktoren wie Fangzeitraum und Methodik berücksichtigt werden können.

Tab. 10: Geschlechterzusammensetzung der Quappen in Abhängigkeit von der Einteilung in Formen (n. b.: nicht bestimmbar).

	männlich	weiblich	Geschlecht n. b.
Gesamt	41	76	20
Herkunft Elbe 1	23	23	5
Herkunft Elbe 2	10	19	12
Herkunft Elbe 3	8	34	3
Wachstum schnell	19	43	5
Wachstum langsam	21	31	5
Wachstum n. b.	1	2	10
Sr:Ca Süßwasser	37	72	19
Sr:Ca Brackwasser	4	4	1

4.2.5 Hautfärbung und -marmorierung, Filetfarbe

Die gemessenen Werte für Helligkeit und Färbung der Quappen variierten erheblich (Tab. 11). Die visuelle Klassifizierung der Marmorierung reichte von „nicht vorhanden“ bis „deutlich erkennbar“, die Hautfärbung zeigte sich abgestuft von hellen gelb/braun-Tönen über grünlich/rötliche Farbvarianten bis hin einem dunklen Braun bzw. Anthrazit.

Tab. 11: Mittelwerte, Standardabweichungen (Stabw), Datenbereiche und Stichprobenumfänge (N) der gemessenen Färbungsparameter an Haut und Filet.

Parameter	Mittelwert	Stabw.	Minimum	Maximum	N
Messwert Haut Helligkeit	37,0	6,1	24,8	53,9	107
Messwert Haut Gelbblau	6,6	4,7	-3,21	17,0	107
Messwert Haut Rotgrün	2,9	1,8	-2,0	7,1	107
Messwert Filet Helligkeit	48,2	3,2	41,8	57,4	107
Messwert Filet Gelbblau	1,6	1,9	-2,3	6,4	107
Messwert Filet Rotgrün	2,2	1,9	-1,1	8,1	107

Zwischen einigen Formen der Quappe lassen sich signifikante Unterschiede von Färbungsparametern der Haut feststellen (Anhang, Tab. 21). Die Haut der Quappen von Probeort Elbe 1 war heller gefärbt, als die der unterhalb gefangenen Tiere. Bei den Filets zeigte sich ein niedriger Gelbbau -Wert an Quappen der Herkunftsstelle Elbe 2. Die als schnellwüchsig kategorisierten Quappen waren signifikant heller sowie gelblicher gefärbt. Die anhand des Sr:Ca-Verhältnisses in Binnen- und Brackwasserform eingeteilten Quappen unterschieden sich nicht bezüglich der Färbung von Haut oder Filet.

Zudem traten signifikante Korrelationen zwischen der Körperlänge der Quappen und den Färbungsparametern Helligkeit und Gelbbau-Färbung auf (Anhang, Tab. 21). Größere Quappen sind demnach heller bzw. gelber gefärbt.

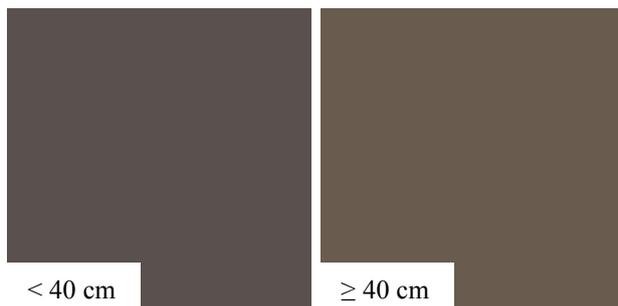


Abb. 20: Vergleich der Hautfärbung von kleinen und großen Quappen aus der Elbe mit einem Grenzwert bei 40 cm. Farbmessungen als Mittelwerte von jeweils vier Messungen pro Tier im Lab-Farbraum, Stichprobenumfang 51 (< 40 cm) bzw. 58 (≥ 40 cm).

4.2.6 Parasitierung

Die Quappen aller drei Probenahmeorte der Elbe wiesen insgesamt 20 Parasitenarten auf, die den Taxa Cestoidea, Trematoda, Acanthocephala sowie Nematoda angehören (Tab. 12). Von den 137 untersuchten Quappen wiesen rund 60 % Parasiten auf.

Die höchste Abundanz im gesamten Untersuchungsgebiet hatten *Pomphorhynchus laevis* (1,03), *Eubothrium rugosum* (0,98) sowie *Acanthocephalus clavula* (0,51). Auf den weiteren Plätzen folgten *Goezia anguillae* (0,33), Kratzer gen. spec. (0,31), *Camallanus lacustris* (0,29), *C. truncatus* (0,18) sowie *Eustrongylides sp.* und *Contracaecum sp.* mit jeweils 0,14 Exemplaren je untersuchtem Fisch. Alle anderen Parasitenarten wiesen Abundanzen < 0,1 Individuen je Fisch auf.

Die Parasitengemeinschaften der an den drei Probestellen gefangenen Quappen zeigten Unterschiede hinsichtlich der Artenzusammensetzung und der Befallsparameter. In den Quappen der Probenstelle Elbe 1 wurden acht Parasitenarten nachgewiesen, an den beiden anderen Stellen jeweils zwölf. An Probestelle Elbe 1 war eine Larvenform zu beobachten, flussabwärts an den Probestellen Elbe 2 und 3 jedoch zwei bzw. vier Larvenstadien. Der Cestode *Eubothrium rugosum* war ausschließlich in Quappen der Stelle Elbe 1 nachweisbar, wohingegen das Vorkommen der Nematoden *G. anguillae* und *Contracaecum sp.* (mit jeweils einer Ausnahme) auf den untersten Gewässerabschnitt (Probe Elbe 3) begrenzt war. Der Kratzer *Acanthocephalus clavula* wurde ebenfalls nur in den Fischen der Probestellen Elbe 2 und Elbe 3 vorgefunden, nicht jedoch an der Probe Elbe 1. Ein statistisch signifikanter Unterschied der Probestellen war jedoch weder bei der Abundanz noch bei den pro Fisch gefundenen Artenzahlen gegeben. Zwar waren die Befallsintensitäten mit den 10 häufigsten Parasitenarten zwischen den Probestellen teilweise signifikant unterschiedlich. Dabei

unterschied sich Probestelle Elbe 1 von den Probestellen Elbe 2 und Elbe 3. Insgesamt war aber der Einfluss der Probestelle nahezu unbedeutend (ANOSIM, Anhang Tab. 22).

Tab. 12: Parasiten der Quappe an den Probestellen Elbe 1-3 (Prä: Prävalenz (%), Befall: mittlere Befallsintensität \pm Standardabweichung).

Taxon	Habitat	Prä 1	Befall 1	Prä 2	Befall 2	Prä 3	Befall 3
Cestoidea							
<i>Eubothrium rugosum</i>	süß	35,2	7,5 \pm 4,9	-	-	-	-
Cestode gen. spec.	nez	-	-	-	-	2,2	1
Trematoda							
<i>Azygia lucii</i>	süß	-	-	-	-	2,2	1
Acanthocephala							
<i>Acanthocephalus clavula</i>	süß	-	-	31,7	4,4 \pm 3,2	15,5	1,8 \pm 0,6
<i>A. anguillae</i>	süß	5,8	1,6 \pm 1,1	-	-	-	-
<i>Corynosoma semerme</i>	mar	-	-	-	-	4,4	1,5 \pm 0,7
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	süß	1,9	1	2,4	2	-	-
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	süß	9,8	11,6 \pm 11,6	4,8	42 \pm 57,9	-	-
<i>P. tereticollis</i>	nez	3,9	1,5 \pm 0,7	-	-	-	-
Kratzer gen. spec.	nez	-	-	9,7	2,7 \pm 2,3	17,7	4,0 \pm 2,1
Nematoda							
<i>Camallanus lacustris</i>	süß	1,9	1	12,1	3,0 \pm 2,9	13,3	4,1 \pm 7,7
<i>C. truncatus</i>	süß	1,9	1	2,4	3	8,8	5,7 \pm 8,8
<i>Contraecaecum</i> sp. (l.)	nez, ter	-	-	2,4	1	17,7	3,2 \pm 2,4
<i>Cosmocephalus obvelatus</i> (l.)	nez, ter	-	-	-	-	4,4	2,5 \pm 2,1
<i>Eustrongylides</i> sp. (l.)	süß, ter	15,6	1,3 \pm 0,7	2,4	1	13,3	1,3 \pm 0,8
<i>Goezia anguillae</i>	nez	-	-	2,4	1	15,5	6,4 \pm 6,2
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (l.)	nez	-	-	-	-	2,2	13
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	süß	-	-	2,4	1	-	-
Nematode gen. spec. 1	nez	-	-	2,4	3	-	-
Nematode gen spec. 2	nez	-	-	2,4	1	-	-

* Lebensraum der am Entwicklungszyklus des Parasiten beteiligten Wirte (süß = Süßwasser, nez. = nicht eindeutig zuzuordnen (Salz-, Brack- und/oder Süßwasser), ter = terrestrisch, mar = marin)

Bei den Wachstumsformen ließen sich keine signifikanten Zusammenhänge zu den Parametern der Parasitierung feststellen. Quappen, die anhand des Sr:Ca-Verhältnisses nachweislich im Brackwasser waren, hatten größere Artenzahlen an Parasiten.

Es gab im Gesamtdatensatz signifikante Korrelationen zwischen der Länge von Quappen und der jeweiligen Anzahl von Parasitenarten und -individuen. Das deutet darauf hin, dass die Parasitierung eher durch die Länge bzw. das Alter der Fische bestimmt wird, als durch Herkunftsort oder Wanderverhalten.

4.2.7 Bruttoenergie, Fett-, Protein- und Aschegehalt

Bruttoenergie und Fettgehalt bei Quappen sind längenabhängig. Die beiden Parameter korrelierten sehr deutlich miteinander (Anhang Tab. 23). Daher wurden die Formen der Quappe nur bezüglich des Fettgehaltes statistisch verglichen.

Die Fettgehalte der Proben schwanken insgesamt zwischen 0,71 und 9,85 %. (Tab. 15). Es zeigte sich für die Probe Elbe 2 ein signifikant geringerer Fettgehalt als an den Probestellen 1 und 3. Langsamwüchsige Quappen hatten geringere Fettgehalte. Zwischen Brackwasser- und Binnenform (Sr:Ca) ließen sich keine Unterschiede des Fettgehaltes feststellen (Anhang Tab. 24).

Die Proteingehalte im Fischkörper der untersuchten Quappen (bezogen auf Frischmasse) betragen im Mittel 18 % (Tab. 15). Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen nach Herkunft, Wachstum oder Sr:Ca-Verhältnis (Anhang Tab. 24).

Die Aschegehalte im Körper der untersuchten Quappen wiesen mit 3-5 % der Frischmasse eine geringe Schwankungsbreite auf (Tab. 15). Die Aschegehalte der Quappen von Probestelle Elbe 2 waren im Vergleich zu den Stellen 1 und 3 signifikant erhöht (Anhang Tab. 24). Bei den Wachstumsformen zeigten die langsamwüchsigen Tiere mit im Mittel 3,7 % höhere Aschegehalte als die schnellwüchsigen (3,2 %). Bei der Unterscheidung nach Sr:Ca-Verhältnis zeigte sich kein signifikanter Unterschied der untersuchten Gehalte.

Tab. 13: Mittelwerte, Standardabweichungen (Stabw), Datenbereiche und Stichprobenumfänge (N) für die Messungen von Bruttoenergie sowie Fett-, Protein- und Aschegehalt.

Parameter	Mittelwert	Stabw.	Minimum	Maximum	N
Bruttoenergie (MJ/kg)	4,4	0,7	3,0	6,6	117
Fettgehalt (% FM)	2,5	1,5	0,7	9,9	112
Proteingehalt	17,8	1,2	14,3	21,3	68
Aschegehalt	3,4	0,7	2,3	5,3	112

Zusammenfassend zeigten schnellwüchsige Quappen erhöhte Werte für den Fett- und geringere für den Aschegehalt, was im Zusammenhang mit der größeren Länge dieser Tiere steht.

Der geringere Fettgehalt an Probestelle Elbe 2 war eventuell durch die Probenahmezeitpunkte beeinflusst. Die Zusammenhänge konnten aufgrund der Stichprobenumfänge aber nur für den gesamten Labordatensatz geprüft werden. Der Gesamtkörper-Fettgehalt der Quappen zeigt eine charakteristische saisonale Entwicklung (Abb. 21). In den Monaten August bis Oktober sind die Fettgehalte minimal. Ab November bis Januar sind sie leicht erhöht, ab Februar nehmen sie deutlich zu. Höchstwerte werden in den Monaten April und Mai erreicht, wobei die beiden Werte in Abb. 21 jeweils auf Einzelmessungen beruhen. Im Anschluss nimmt der Fettgehalt bis August wieder deutlich ab.

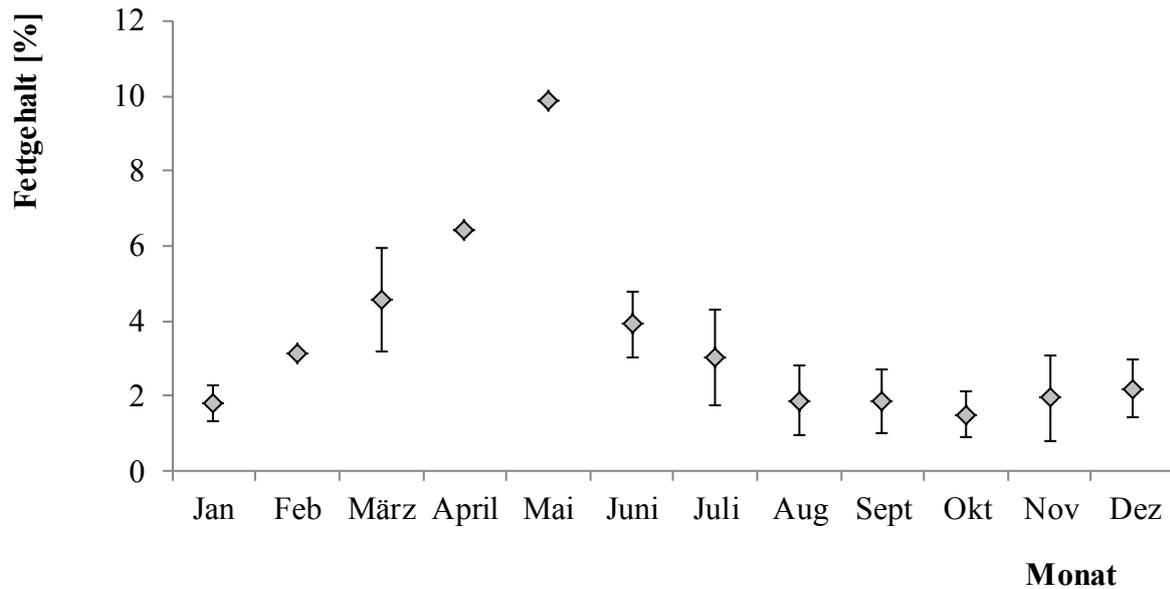


Abb. 21: Fettgehalt im Gesamtkörper-Homogenat von Quappen aus der Elbe (Mittelwert und Standardabweichung). Datengrundlage Labordatensatz (n = 137), Monatswerte gemittelt über drei Probestellen und drei Untersuchungsjahre.

4.2.8 Fettsäurezusammensetzung

Die Fettsäuremuster der untersuchten Quappen waren individuell verschieden (Abb. 22).

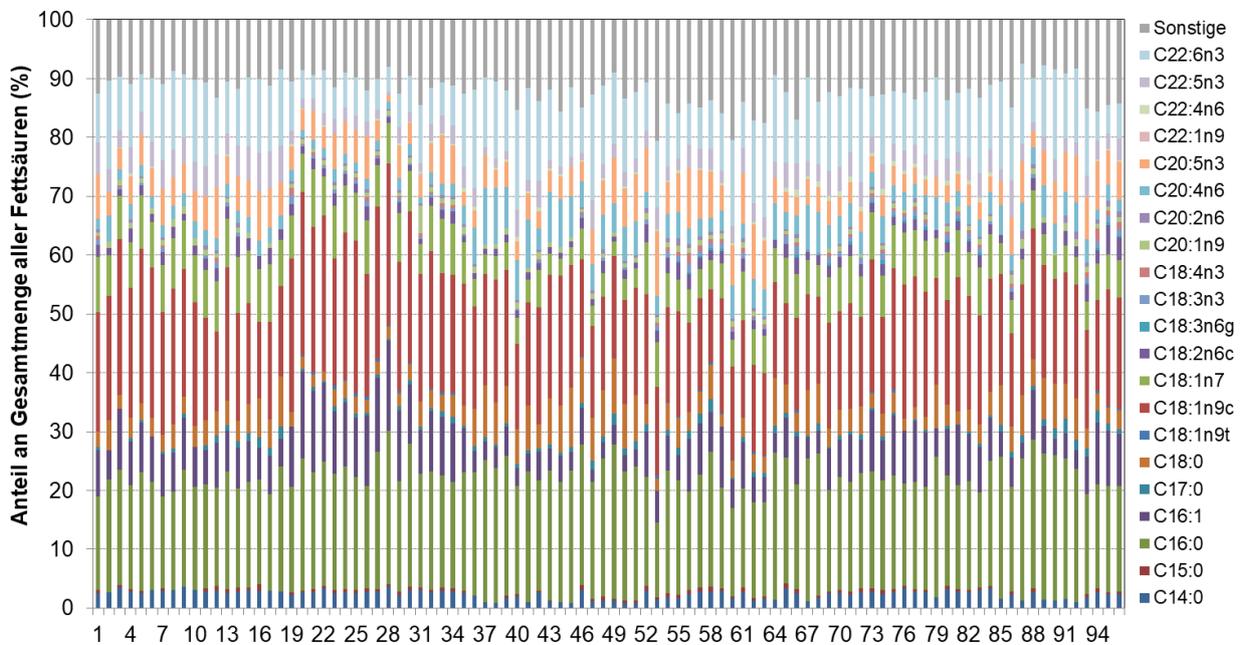


Abb. 22: Fettsäurezusammensetzung im Fett der untersuchten Quappen (n = 96). Abkürzungen der Fettsäuren in Tab. 3.

Betrachtet man die verschiedenen Fettsäurenparameter (Tab. 14), so machen die einfach ungesättigten Fettsäuren mit durchschnittlich 34 % den höchsten Anteil aus, gefolgt von den gesättigten bzw. mehrfach ungesättigten Fettsäuren (28 % bzw. 26 %). Unter den ungesättigten Fettsäuren stellen die Omega 3- und Omega 9-Fettsäuren mit je etwa 20 % die höchsten Anteile, in deutlichem Abstand gefolgt von den Omega 6-Fettsäuren mit rund 6 %. Die Anteile der ernährungsphysiologisch besonders wertvollen Docosahexaensäure (DHA) und Eicosapentaensäure (EPA) betragen durchschnittlich 10 % bzw. 5 %.

Tab. 14: Mittlere prozentuale Anteile verschiedener Fettsäuregruppen der untersuchten Quappen (n = 112, bezogen auf Körperfett).

Parameter	Mittelwert	Stabw.	Minimum	Maximum
gesättigte Fettsäuren	28,0	4,27	16,6	39,2
einfach ungesättigte Fettsäuren	33,2	7,0	22,3	50,8
mehrfach ungesättigte Fettsäuren	26,3	5,0	8,8	35,4
omega 3 Fettsäuren	20,0	4,2	6,2	28,9
omega 6 Fettsäuren	6,2	2,0	2,4	11,2
omega 9 Fettsäuren	20,4	3,76	13,0	29,0
EPA	5,6	2,1	1,1	11,0
DHA	10,2	3,3	4,0	17,9

Die Anteile einiger untersuchter Fettsäurenparameter (FS) korrelierten in vielen Fällen sehr stark miteinander (Tab. 25, Anhang). Für den Vergleich der verschiedenen Formen der Quappe wurden die Fettsäurenparameter mehrfach ungesättigte Fettsäuren, Omega 3 und DHA geprüft (Tab. 26, Anhang). Bei Quappen unterschiedlicher Herkunft zeigte sich ein signifikant geringerer Anteil an mehrfach ungesättigten Fettsäuren bei Probestelle Elbe 3 (Untereibe) als bei den Probestellen Elbe 1 und 2 (Mittlereibe). Die Anteile von Omega 3 und EPA im Fett unterschieden sich nicht. Die Wachstumsformen unterschieden sich nicht bezüglich der geprüften Fettsäurenparameter. Auch bei den Formen gemäß Sr:Ca-Analyse zeigten sich keine signifikanten Unterschiede der Fettsäurezusammensetzung. Zwar hatte die Brackwasserform tendenziell geringere Anteile mehrfach ungesättigter Fettsäuren, die Unterschiede waren aber nicht statistisch abgesichert.

4.2.9 Stabil-Isotopen

Bei der Stabil-Isotopen-Analyse wurden die Parameter %¹³C, %¹⁵N, δ¹³C und δ¹⁵N untersucht. Eine Übersicht der Messwerte zeigt Tab. 15.

Tab. 15: Mittelwerte, Standardabweichungen (Stabw), Datenbereiche und Stichprobenumfänge (N) der gemessenen Parameter für die Stabil-Isotopen.

Parameter	Mittelwert	Stabw.	Minimum	Maximum	N
% ¹³ C	45,0	4,3	29,6	55,1	107
δ ¹³ C	-25,9	1,9	-28,8	-17,0	107
% ¹⁵ N	12,1	1,1	8,5	14,3	107
δ ¹⁵ N	17,0	2,2	13,5	21,7	107

Zwischen den gemessenen Parametern gab es zwischen $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$ eine statistisch signifikante Korrelation (Tab. 27). Die anderen Parameter zeigten keine Zusammenhänge.

Die drei Herkünfte unterschieden sich signifikant bezüglich der Parameter $\%^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$. Elbe 1 hatte höhere Werte von $\delta^{15}\text{N}$; Elbe 3 niedrigere Werte von $\delta^{13}\text{C}$ und $\%^{15}\text{N}$. Die Wachstumsformen unterschieden sich hinsichtlich $\%^{13}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$. Die schnellwüchsigen Tiere hatten für alle drei Parameter höhere Werte. Brackwasser und Binnenform (Sr:Ca) unterschieden sich nicht signifikant bezüglich der Parameter der Stabil-Isotopen-Analyse.

4.3 Sr:Ca-Elementanalyse

Die Sr:Ca-Verhältnisse im Wasser entlang der Elbe sowie in Nebenflüssen zeigt Abb. 23. Bei Kontrollen in „echtem“ Süßwasser an der Havel und im Sacrower See wurden Sr:Ca-Verhältnisse im Wasser von 3,8-4,3 mmol/mol nachgewiesen (Mittelwert 4,1; ohne Abb.). Die Werte für die Elbe lagen an den beiden Untersuchungsterminen zwischen 4,0 und 5,9 mmol/mol, bei einem Mittelwert von 4,9 mmol/mol. Die Elbe sowie die Nebenflüsse Saale und Ohre zeigten im Vergleich zu reinem Süßwasser einen deutlich erhöhten Sr Gehalt im Wasser, ein Anzeiger für erhöhte Salzgehalte. Die erhöhten Konzentrationen in der Elbe entstehen durch Einleitungen, deren Schwerpunkte in der Saale (BERGEMANN 2005; KA 6/7615 2012) und evtl. in der Ohre liegen dürften. Die „reinen“ Süßwasserbereiche sind daher anderen Nebenflüssen der Elbe oder der Elbe oberhalb der Saale zuzuordnen.

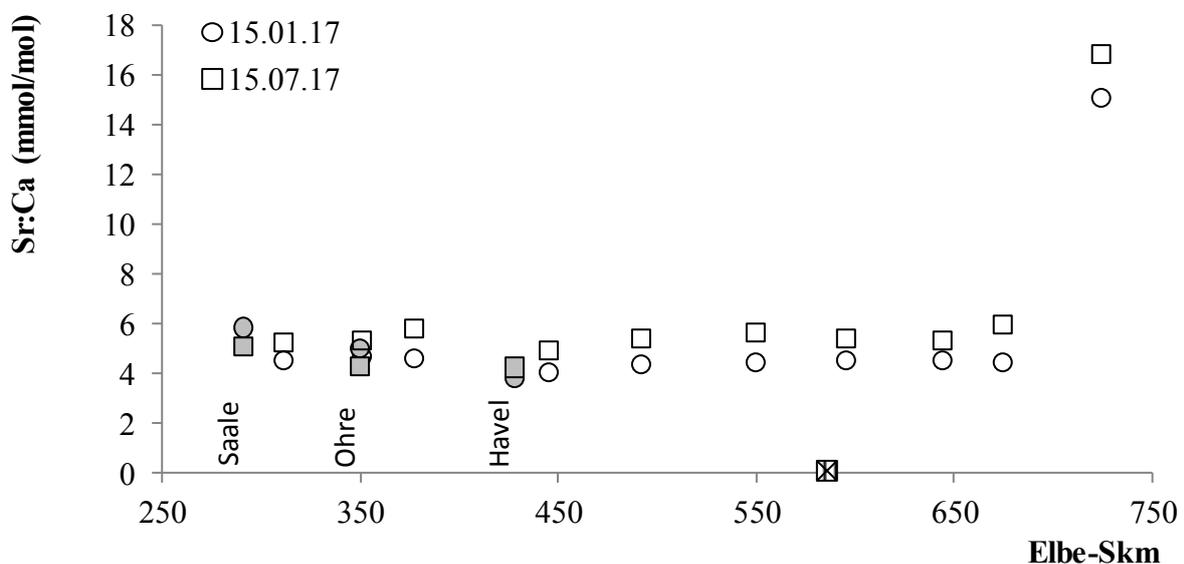


Abb. 23: Sr:Ca-Verhältnisse im Wasser der Elbe entlang des Stromverlaufs sowie in einigen Nebenflüssen (grau) an zwei Terminen. Das Quadrat auf der X-Achse markiert die Lage des Wehres Geesthacht als Grenze zwischen Mittel- und Unterelbe.

Anhand des Sr:Ca-Verhältnisses im Wasser waren Mittel- und Unterelbe nicht zu unterscheiden. Ein erwarteter, zum Unterlauf ansteigender Gradient der Sr:Ca-Verhältnisse war nicht nachweisbar. Lediglich die im Mündungsbereich gelegene Probestelle bei Cuxhaven (SkM 725, ca. 3 km oberhalb der Nordsee) war anhand des Sr:Ca-Verhältnisses eindeutig abzugrenzen (Abb. 23). Das Sr:Ca-Verhältnis stieg zwischen SkM 675 und SkM 725 sprunghaft von 4-6 auf 15-17 mmol/mol.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen war also lediglich eine Unterscheidung der Aufenthaltsbereiche „reines“ Süßwasser ($< 0,5$ mmol/mol), Elbestrom ($0,5$ – $1,5$ mmol/mol) und Brackwasser unterhalb von Cuxhaven ($2,0$ – $3,0$ mmol/mol) möglich. Die Angaben beziehen sich jeweils auf Sr:Ca-Konzentrationen im Otolithen. Ein Beispiel zeigt Abb. 24. Das untersuchte Quappenmännchen ist in einem Nebenfluss der Elbe aufgewachsen und nach 1,5 Jahren (mit einem Alter von 1+ und ca. 22 cm Körperlänge) im Herbst in die Mittel-elbe gewandert. Dort ist es zielstrebig bis ins Brackwasser stromab gewandert. Im Brackwasser hat es sich 2 Jahre aufgehalten, um dann mit 4 Jahren und 58 cm im Herbst wieder die Elbe hoch bis zur Mittel-elbe zu wandern. Dort ist es bis zum Fang geblieben. Beim Fang bei Jerichow war das Tier 68 cm groß und gehörte der Altersgruppe 5+ an.

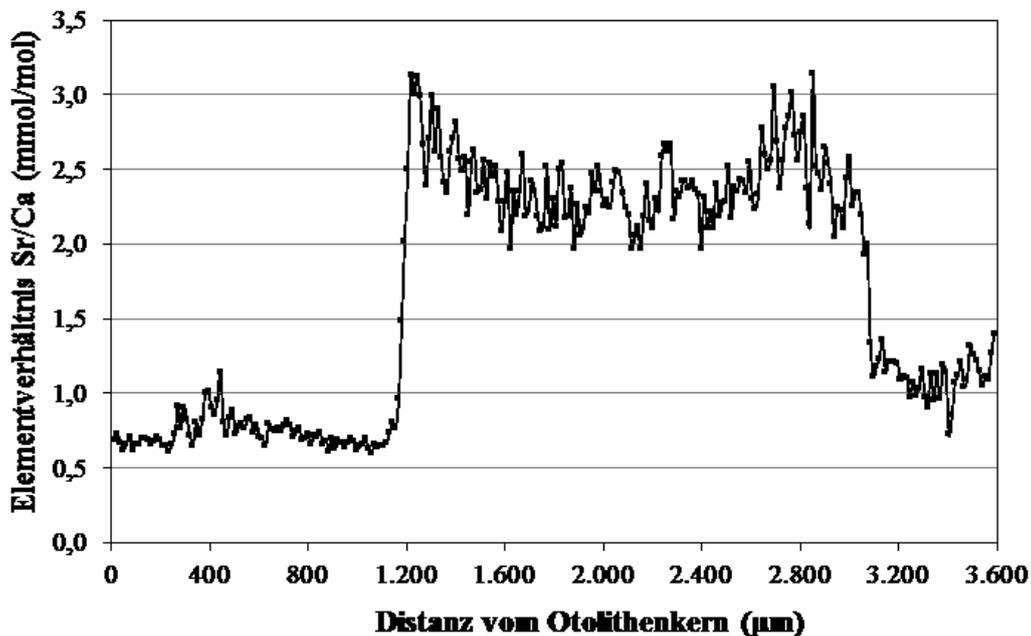


Abb. 24: Elementarverhältnis von Strontium zu Calcium im Otolithen einer Quappe aus der Elbe entlang einer Traverse vom Kern zum Rand.

Anhand der Sr:Ca-Elementanalyse konnte nur geprüft werden, welche Tiere sich nachweislich im Brackwasser unterhalb von Cuxhaven aufhielten, d.h. im Mündungsbereich der Elbe oder in der Nordsee selbst. Nur 9 von 137 untersuchten Tieren hielten sich nachweislich für eine gewisse Zeit im Brackwasserbereich unterhalb von Cuxhaven auf. Da diese Tiere oberhalb gefangen wurden, müssen sie gewandert sein. Die anderen 128 Tiere hielten sich ausschließlich im Süßwasser oberhalb von Cuxhaven auf. Es ist nicht bekannt, ob sie innerhalb der Elbe gewandert sind oder nicht; es kann nur gesagt werden, dass sie nicht bis ins Brackwasser gewandert sind.

Anhand der Sr:Ca-Analyse können Aussagen über die individuellen Wanderungsbewegungen der untersuchten Quappen getroffen werden. Für die neun Quappen mit zeitweiligem Aufenthalt im Brackwasser lassen sich folgende Beobachtungen zu Aufenthaltsdauer, Alter und Körperlänge ableiten:

-
- Eine Quappe wuchs im Larven- bzw. Jungfischstadium im Brackwasser auf. Sie wanderte die Elbe hoch, kehrte aber nicht mehr in das Brackwasser zurück (Fanglänge 48 cm, 7+).
 - Eine Quappe wuchs in der Elbe auf (untere Mittelelbe-Untere Elbe). Das Tier wanderte im Herbst mit einem Alter von 2+ (33 cm) in das Brackwasser ab. Bereits im folgenden Winter (Alter 3, 35 cm) wanderte das Tier wieder die Elbe hinauf und blieb bis zu einem Alter von 6+ (63 cm) im Elbe-Strom.
 - Sieben Tiere schlüpften in der Elbe oberhalb der Saale oder in Nebenflüssen. Sie wuchsen im Süßwasser auf und wanderten in einem Alter von 1+ bis 3+ in das Brackwasser ab (vier davon mit 1+). In einem Alter von 3+ bis 5+ stiegen sie wieder auf. Die Tiere hatten dann weniger als ein Jahr bis maximal vier Jahre im Brackwasser verbracht - die Aufenthaltsdauern waren gleichmäßig verteilt. Daraus lässt sich ableiten, dass nicht alle Tiere des Brackwassers auch jedes Jahr an Laichwanderungen in Süßwasserbereiche teilnehmen.
 - Acht der neun Brackwasserquappen wurden an Probestelle Elbe 1 bei Skm 379 gefangen. Damit haben sie von Cuxhaven aus ca. 350 Stromkilometer zurückgelegt. Zwei Tiere verließen das Brackwasser im Herbst und wurden Anfang November des gleichen Jahres an Probestelle Elbe 1 gefangen. Die Strecke wurde von diesen Quappen also innerhalb einer Aufstiegsphase zurückgelegt.
 - Keines der neun Tiere kehrte wieder ins Brackwasser zurück, nachdem es dieses einmal verlassen hatte. Nach den Daten zu urteilen, wandern einzelne Quappen nicht regelmäßig (z. B. jährlich) zwischen Brack- und Süßwasserbereichen.
 - Es waren keine geschlechtsspezifischen Unterschiede des Alters bei Abwanderung, bei Aufwanderung oder bei der Dauer des Aufenthalts im Brackwasser zu beobachten, wobei jedoch die Stichprobe mit neun Tieren gering war.

4.4 Zusammenfassende multivariate Analyse

Anhand einer multivariaten Analyse (NMDS) wurde geprüft, ob sich die Formen der Quappe anhand der kombinierten anatomischen und physiologischen Parameter trennen lassen (ohne Berücksichtigung der genetischen Cluster). Eine Trennung gelang jedoch weder zwischen den drei Herkünften, noch zwischen den beiden Wachstumsgeschwindigkeiten oder zwischen Brack- und Süßwasserform (Abb. 25, Stresswerte 0,17; 0,18 und 0,17). In den Abbildungen wird das durch die großen Schnittmengen der Konfidenzintervall-Ellipsen deutlich. Die untersuchten Parameter sind einzeln oder in Kombination nicht geeignet, um Wander- oder Wachstumsformen zu identifizieren.

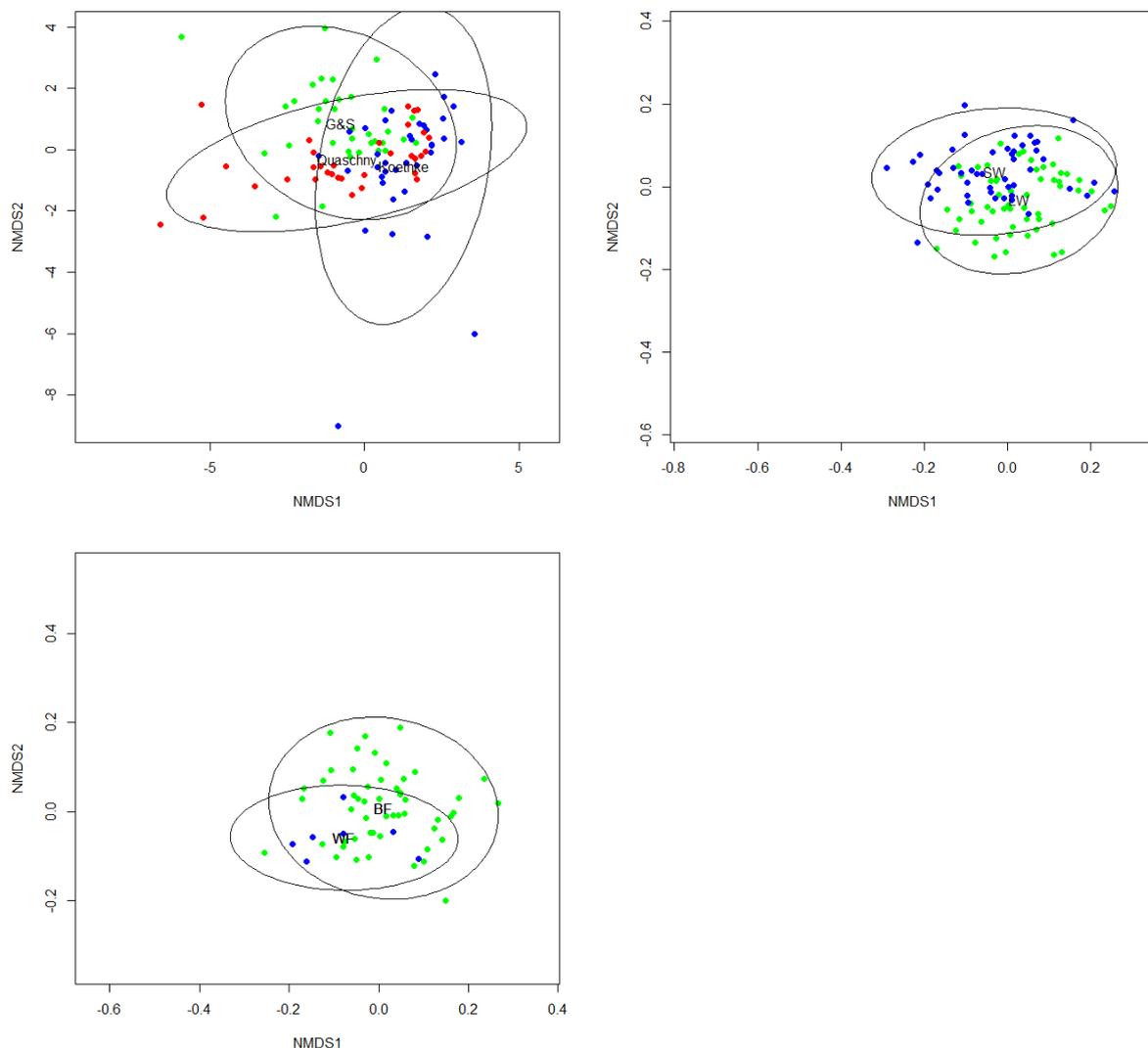


Abb. 25: NDMS-Plots zur Unterscheidung der Quappenformen bei zusammenfassender Betrachtung der untersuchten Parameter. Die Ellipsen zeigen das 95 % Konfidenzintervall. Oben links Herkunft: Quaschny (Elbe 1), Köthke (Elbe 2) und G&S (Grube und Stoeff; Elbe 3), oben rechts Wachstum: SW (schnellwüchsig) und LW (langsamwüchsig), unten Sr:Ca-Verhältnis: BF (nur Süßwasser; hier Binnenform), WF (Wanderform: hier Aufenthalt im Brackwasser).

4.5 Genetische Cluster

Die Bewertung des Bayesischen Informationskriteriums (BIC) in der Cluster-Analyse zeigte, dass sowohl zwei als auch drei Cluster eine sinnvolle Beschreibung der tatsächlichen genetischen Struktur der untersuchten Quappen darstellen. Die weiteren Analysen wurden daher sowohl für das Modell mit $K=2$ als auch für das Modell mit $K=3$ durchgeführt.

Mit einem gewählten K von 2 Clustern wurden zwei genetische Gruppen gebildet, die entlang der ersten Diskriminante sehr gut getrennt waren. Es war nur ein minimaler Überlappungsbereich feststellbar (Abb. 26). Vier Individuen ließen sich keinem der beiden Cluster eindeutig zuordnen (mit einer Wahrscheinlichkeit von mindestens 90 %).

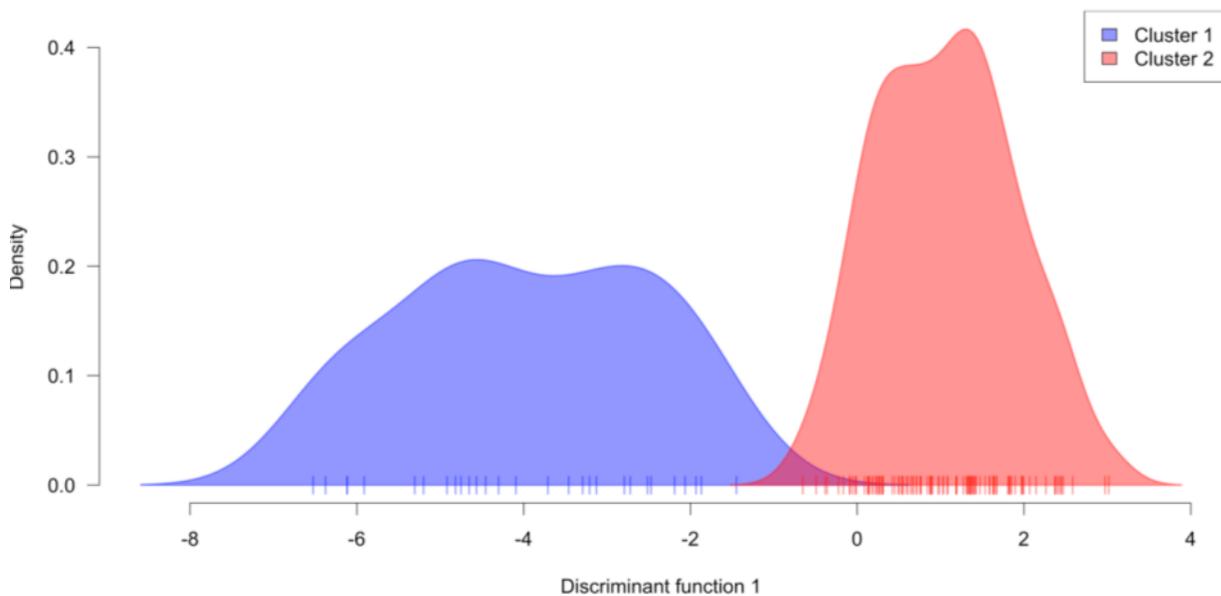


Abb. 26: Ergebnisse der DAPC ohne Apriori-Gruppierung für zwei genetische Cluster.

Bei einem gewählten K von 3 Clustern ließ sich jeweils eine genetische Gruppe gut von den anderen beiden anhand einer Diskriminante trennen, während letztere Gruppen zusammen fielen. Entlang der ersten Diskriminante differenzierte Cluster 2 und die Cluster 1 und 3 zeigten einen deutlichen Überschneidungsbereich, wohingegen entlang der zweiten Diskriminante Cluster 1 differenzierte und die Cluster 2 und 3 vollständig überlappten (Abb. 27). Insgesamt 18 Individuen ließen sich keinem der drei Cluster mit einer Wahrscheinlichkeit von mindestens 90 % zuordnen. Hierbei handelte es sich in allen Fällen um Tiere, die vermutlich zu Cluster 1 gehören, aber auch Cluster 3 (15 Tiere) und Cluster 2 (drei Tiere) zugeordnet werden könnten. Dies unterstreicht, dass die Abgrenzung zwischen Cluster 2 einerseits und den Clustern 1 und 3 andererseits deutlicher ausgeprägt ist.

Die genetische Clusterung zeigt, dass es bei den untersuchten Tieren genetisch unterscheidbare Gruppen gibt, die allerdings keine zweifelsfreie Zuordnung der Individuen erlauben. Bei einer Unterscheidung von zwei Clustern sind relativ wenige Tiere nicht zuzuordnen (im Vergleich zu drei Clustern).

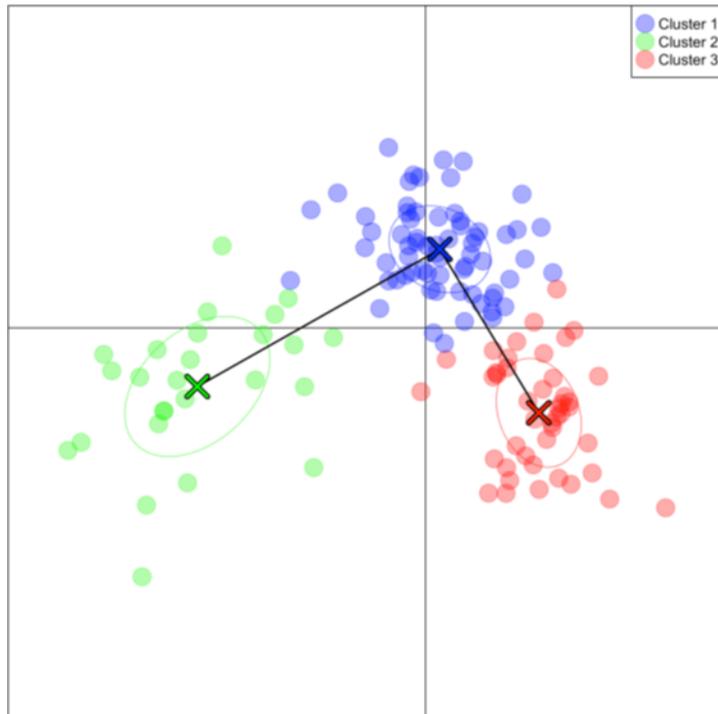


Abb. 27: Ergebnisse der DAPC ohne Apriori-Gruppierung für drei genetische Cluster.

Bei beiden Einteilungen unterschieden sich Quappen unterschiedlicher Herkunft, unterschiedlicher Wachstumsgeschwindigkeit sowie Brack- und Süßwasserform auch hinsichtlich der Zusammensetzung der Individuenzahlen in den genetischen Clustern (Tab. 16).

Tab. 16: Signifikanzwerte des *Fisher's exact test* zu den Zusammenhängen zwischen genetischem Cluster bei Quappen und einer Einteilung in Formen anhand bestimmter Merkmale. p: Signifikanzwert, n. b.: nicht bestimmbar.

Vergleich	p
Herkunft	
2 Cluster	< 0,0001
3 Cluster	n. b.
Wachstum	
2 Cluster	< 0,0001
3 Cluster	0,0009
Sr:Ca Analyse	
2 Cluster	0,0018
3 Cluster	0,024

Bezüglich der Unterschiede der Formen waren die Aussagen der genetischen Unterschiede bei einer Einteilung in zwei oder in drei Cluster vergleichbar. Cluster 1 der zweistufigen Clusterung ähnelte Cluster 2 bei der dreistufigen Clusterung. Cluster 2 (zweistufig) entsprach den Clustern 1 und 3 (dreistufig).

Die Verteilung der Individuenzahlen in den Kategorien der jeweiligen Form-Einteilung auf die Cluster zeigt Tab. 17.

Tab. 17: Zuordnung von Individuenzahlen zu verschiedenen Formen und einer genetischen Einteilung in zwei bzw. drei Cluster. Spaltenüberschrift als Angabe der Clusternummer / Angabe der Gesamtzahl von Clustern.

Vergleich	Cluster 1/2	Cluster 2/2	Cluster 1/3	Cluster 2/3	Cluster 3/3
Herkunft Elbe 1	22	25	17	23	8
Herkunft Elbe 2	0	41	19	-	14
Herkunft Elbe 3	3	42	23	1	14
Schnellwüchsig	21	45	28	19	12
Langsamwüchsig	2	53	27	2	20
Brackwasser	7	1	1	7	-
Süßwasser	18	107	58	17	36

Nachfolgend werden Unterschiede der Formen bei zweistufiger Clusterung beschrieben, da hier weniger Tiere nicht zuzuordnen waren. Bei der Herkunft war Elbe 1 durch etwa 50 % Quappen des Clusters 1 (von 2) gekennzeichnet, während dieser Cluster an den Stellen Elbe 2 und 3 nahezu fehlte. Schnellwüchsige Quappen stammten zu etwa 30 % aus Cluster 1, langsamwüchsige nur zu etwa 3 %. Das heißt, dass die als Cluster 2 bezeichnete Fortpflanzungsgemeinschaft durch einen höheren Anteil schnellwüchsiger Tiere gekennzeichnet war. Die Quappen, die sich im Brackwasser aufgehalten haben, waren zu 88 % Cluster 1 zuzuordnen. Quappen, die sich ausschließlich im Süßwasser aufhielten, waren zu 86 % dem Cluster 2 zuzuordnen. Es besteht also eine Tendenz, dass ein größerer Anteil von Quappen des Cluster 1 bis in Bereiche unterhalb Cuxhaven abwandert.

4.6 Zusammenfassung: Nachweisbarkeit von Formen

Eine wichtige Fragestellung des Vorhabens war die Identifikation von zwei Formen, d.h. ob großwüchsige, hell gefärbte und wandernde Tiere von kleineren, dunkleren, eher stationären Tieren unterscheidbar sind. Für zahlreiche Parameter wurden Vergleiche zwischen den jeweiligen Ausprägungen bei einer Vorabenteilung nach Herkunft, Wachstumsgeschwindigkeit und Aufenthalt im Brackwasser durchgeführt. Es ergaben sich wenige eindeutige Zusammenhänge.

Bezüglich der Herkunftsorte waren die Tiere an Elbe 1 (Mittelelbe, Skm 379) heller, hatten eine andere Parasitenzusammensetzung und einen höheren Anteil an $\delta^{15}\text{N}$ als die beiden anderen Herkünfte. Die größten Tiere wurden hier gefangen. Die Quappen von Elbe 2 hatten einen geringeren Fettgehalt, was auf die deutlich geringere Länge der hier gefangenen Tiere zurückzuführen ist. Elbe 3 (Untereibe, nahe Geesthacht) unterschied sich von den beiden anderen Stellen durch Parameter der Körperzusammensetzung: hier war ein geringerer Anteil mehrfach ungesättigter Fettsäuren, höhere Anteile von $\delta^{13}\text{C}$ und geringere von $\%15\text{N}$ zu beobachten.

Bei den Wachstumsformen waren schnellwüchsige Tiere durch größere Längen, hellere und gelbere Färbung, durch geringeren Asche- und höheren Fettgehalt gekennzeichnet. All diese Parameter sind längenabhängig. Es ist eher ein Zusammenhang der Parameter mit der Körperlänge anzunehmen als mit der Wachstumsgeschwindigkeit (d. h. der Geschwindigkeit, mit der diese Länge erreicht wird).

Bei Brackwassertieren nach Sr:Ca-Verhältnis waren mehr Parasitenarten nachzuweisen als bei reinen Süßwassertieren. Brackwassertiere waren im Mittel aber auch größer. Da die Parasiten-Artenzahl längenabhängig ist, muss auch hier ein Zusammenhang mit der Länge und nicht mit dem Aufenthalt im Brackwasser angenommen werden, zumal keines der Brackwassertiere spezifische marine Parasiten aufwies.

Es zeigten sich signifikante Zusammenhänge zwischen der Körperlänge und der Färbung - große Quappen waren heller gefärbt. Zudem ließen sich auffällige Längenunterschiede bei Quappen gleichen Alters beobachten. Die Prüfung der altersabhängigen Längen der winterlich gefangenen Tiere im Labordatensatz zeigte in einem Jahr deutlich unterscheidbare Wachstumsformen. Es traten altersabhängig kleine und altersabhängig große Tiere auf, deren Längen keinen Überlappungsbereich aufwiesen. Die größeren Tiere waren auch heller gefärbt (Abschnitte 4.2.2, 4.2.5).

Allerdings zeigten die Analysen der Längenhäufigkeiten bei großen Stichproben keine unterscheidbaren Längengruppen. Auch im Sommer waren keine deutlichen Größenunterschiede erkennbar. Es gab jedoch sehr große individuelle Unterschiede im Wachstum. Dies führte dazu, dass in den Längenhäufigkeiten der Probestellen keine Kohorten erkennbar waren. Die mittleren Längen zeigten jedoch deutliche Unterschiede im Stromverlauf, wobei Tiere aus unterhalb gelegenen Abschnitten deutlich größer werden (hier Elbe Skm 586 im Vergleich zu Skm 379). Außerhalb der Länge und der davon abhängigen Färbung ließen sich keine eindeutigen Unterscheidungsmerkmale bei den untersuchten anatomischen, physiologischen und genetischen Parametern feststellen. Die Längenunterschiede waren insbesondere nicht von einem Aufenthalt im Brackwasser abhängig (Abschnitte 4.1.4, 4.2, 4.3, 4.4, 4.5).

Zusammenfassend lassen sich die Beobachtungen durch einen Wachstumsgradienten entlang der Elbe erklären, wobei Tiere aus unterhalb gelegenen Abschnitten länger werden. Während der Laichwanderungen stromauf treten diese größeren Tiere in oberhalb gelegenen Bereichen auf. Die Unterschiede sind jedoch graduell. Zudem ist das Wanderverhalten sehr variabel; auf Ebene der Population (Unterschiede der Aufstiegszahlen zwischen den Jahren) und auf Ebene des Individuums (Tiere nehmen über mehrere Jahre nicht an der Wanderung teil). Auf Basis der wissenschaftlichen Ergebnisse ist das Vorhandensein genetisch fixierter unterschiedlicher Formen daher nicht plausibel. Vielmehr scheint es bei Quappen in der Elbe eine hohe Varianz im Verhalten zu geben (z.B. Wanderung bis ins Salzwasser, Ernährung), woraus unterschiedliche Phänotypen resultieren.

Das Ergebnis wird dadurch unterstützt, dass die verschiedenen Formeneinteilungen nur begrenzt deckungsgleich sind, obwohl sie auf die gleiche Fragestellung abzielen (Tab. 18). Die Kreuztabelle zeigt die Verteilung der Individuenzahlen bei Vergleichen zwischen den Formen.

Die Parasitierung lieferte in der vorliegenden Untersuchung keine plausible Zuordnungsmöglichkeit, da nur zwei Tiere marine Parasiten aufwiesen, die sich aber nach Sr:Ca-Analyse nicht im Brackwasser oder in marinen Bereichen aufgehalten hatten.

Bei der Herkunft fällt die Probestelle Elbe 2 bei Skm 490 auf; hier gab es geringe Anteile an schnellwüchsigen Tieren, keinen Nachweis des genetischen Clusters 1 und auch kein Tier, das sich im Brackwasser aufgehalten hatte. Da aber keine Gradienten von der Mündung der Elbe in Richtung Oberlauf zu beobachten sind, müssen diese Ergebnisse als Zufallsbefunde gewertet werden.

Tab. 18: Kreuztabelle der Individuenzahlen in den verschiedenen Formen der Quappe. Gesamtzahl der untersuchten Individuen ist 137. Kleinere Summen entstehen durch Individuen, die nicht zuzuordnen waren.

	Elbe 1	Elbe 2	Elbe 3	Wachs langsam	Wachs schnell	Parasit Mittel	Parasit Unter	Sr:Ca süß	Sr:Ca Brack
Wachs_langsam	21	25	11	x	x				
Wachs_schnell	22	11	34	x	x				
Parasit_Mittel	26	17	7	25	24	x	x		
Parasit_Unter	0	0	2	0	2	x	x		
Sr:Ca_Süß	43	41	44	56	60	43	2	x	x
Sr:Ca_Brack	8	0	1	1	7	7	0	x	x
Gen Cluster 1	22	0	3	2	21	17	0	18	7
Gen Cluster 2	22	41	42	53	45	31	2	107	1

Bezüglich der Wachstumsgeschwindigkeit haben sich ca. 10 % der schnellwüchsigen Tiere im Brackwasser aufgehalten. Bei den langsamwüchsigen Tieren waren es nur 1-2 %. Damit sind Tiere des Brackwassers zwar schnellwüchsig, der Aufenthalt im Brackwasser ist aber keine Voraussetzung für schnelles Wachstum.

Die genetische Einteilung lieferte Hinweise darauf, dass Tiere des Cluster 1 überwiegend schnellwachsend waren. Zudem hielt sich ein deutlich größerer Anteil im Brackwasser auf (28 % in Cluster 1, < 1% in Cluster 2).

Zusammenfassend ergibt sich ein Bild, nach dem für die Quappen in der Elbe sehr deutliche Unterschiede im Wachstum und im Wanderverhalten existieren. Die unterschiedlichen Merkmale überschneiden sich aber und lassen keine eindeutigen Gruppierungen zu. Zudem verlieren die Unterschiede zwischen den Gruppen durch die unterschiedlichen Stichprobenumfänge an Aussagekraft (wenige Brackwassertiere, wenige Tiere des Cluster 1). Eindeutige Rückschlüsse sind nicht möglich. Beispielsweise sind 91 % der Tiere des Cluster 1 schnellwüchsig - umgekehrt gehören aber nur 32 % der schnellwüchsigen Tiere zu Cluster 1. Zudem ist anzumerken, dass die Auswahl der Tiere an den Probestellen nicht zufällig war, sondern das gesamte Größenspektrum abdecken sollte.

5 Diskussion

5.1 Die Quappen der Elbe

5.1.1 Verbreitung / Vorkommenshäufigkeit

Die Quappe besiedelt in der Elbe den gesamten Hauptstrom von der sächsischen Oberelbe bis in den Brackwasserbereich der Unterelbe (Tideelbe) hinein, darüber hinaus kommt sie in vielen Nebengewässern, v.a. größeren Nebenflüssen (z.B. Mulde, Saale, Havel, Spree), aber auch zahlreichen angebundenen Stillgewässern vor (FÜLLNER et al. 2016; GAUMERT & KÄMMEREIT 1993; JÜRGENSEN & PUCHMÜLLER 2013; KAMMERAD & SCHARF 2012; SCHARF et al. 2011a; SPRATTE & HARTMANN 1998; THIEL & THIEL 2015). Im Elbestrom scheinen die bestandsbildenden Hauptvorkommen nach den vorliegenden Daten in der Mittel- und Unterelbe zu liegen. In der sächsischen Oberelbe tritt die Quappe nach den FIS-Daten sowie FÜLLNER et al. (2016) in geringen Beständen, aber regelmäßig, in Erscheinung. Nachweise von juvenilen Quappen sind in den vorliegenden Datenbanken nicht verzeichnet.

Für die Mittel- und Unterelbe sind deutlich höhere Bestandsdichten und zumindest ab dem Jahr 1997 auch das regelmäßige Auftreten von juvenilen Quappen belegt (siehe 4.1.1). Die Hauptlaichplätze der Elbquappe befanden sich nach KOOPS (1959, 1960) in der unteren Mittel- und Unterelbe zwischen Bleckede und Scharleuk (SkM 450-545) sowie in der Havel. Nach BAUCH (1958) laichte die Quappe im Hauptstrom der Elbe in sandigen Bühnenfeldern und Altwässern unterhalb von Lenzen (SkM 487). FLADUNG et al. (2004) konnten einen Laichplatz in der Elbe bei Arneburg (SkM 400) nachweisen. Im Zusammenhang mit telemetrischen Untersuchungen stellten FREDRICH & ARZBACH (2002) während der Laichzeit einen zielstrebigem Aufstieg von Quappen aus der Unterelbe in die Mittel- und Unterelbe fest. Wenngleich ihnen kein direkter Nachweis gelang, so führten doch die kalkulierten Endpunkte der Laichwanderungen der markierten Quappen zu den altbekannten Laichplätzen in der Mittel- und Unterelbe.

Ob sich die Quappe auch in Nebenflüssen bzw. im Hauptstrom der Unterelbe fortpflanzt oder dieser Elbabschnitt - wie von KOOPS (1959) und MÜLLER (1958, 1960) postuliert – nur als wichtiges Nahrungs- und Aufwuchshabitat genutzt wird, kann anhand der diesbezüglich spärlichen Datenbasis nicht beurteilt werden. WILKENS & KÖHLER (1977) berichten, dass die Quappe nach Schließung des Wehrs Geesthacht ersatzweise in der Unterelbe oberhalb von Hamburg, z.B. in der Ilmenau, laichte. Nach GAUMERT & KÄMMEREIT (1993) wird die Elbe unterhalb von Hamburg hingegen ausschließlich als Nahrungshabitat durch die Quappe genutzt. Gestützt wird letztere These auch dadurch, dass im Zuge dieses Forschungsprojektes durch einen Erwerbsfischer bei Cuxhaven (Mündungsbereich Elbe) zwar insgesamt 77 fünfbartelige Seequappen (*Ciliata mustela*), aber kein einziges Exemplar der Art *Lota lota* gefangen bzw. zur Verfügung gestellt werden konnte und auch alle drei befragten Erwerbsfischer im Bereich unterhalb von Hamburg keine Quappen fangen. Einzelnachweise von insgesamt zwei juvenilen Quappen bei Hamburg bzw. einem unterhalb gelegenen Flussabschnitt bei Kollmar (FIS-Datenbank) im Zeitraum 1983-2016 dürften auf eine Verdriftung von Larven/Jungfischen aus der Mittel- und Unterelbe zurückzuführen sein.

5.1.2 Bestandsgröße und -entwicklung

Mit der umfassenden Kontrolle des Fischaufstiegs in Geesthacht (SkM 586) sowie der kontinuierlichen Datenaufnahme zu den Hamenfängen bei SkM 379 lag eine umfangreiche, vollständige und vergleichsweise langfristige Datengrundlage vor. Bei Geesthacht wurde der Aufstieg aller Fische zwischen 2010 und 2016 nahezu durchgängig erfasst. Lediglich zwei bis

drei Wochen pro Jahr konnte der Fischaufstieg aufgrund von Eisgang nicht kontrolliert werden. Hinzu kommen wenige Tage, in denen es am Wehr Geesthacht durch Hochwasser oder Tideeinfluss zu einem Pegelausgleich kommt, sodass Fische im Strom passieren können. Zusammenfassend kann davon ausgegangen werden, dass der nachgewiesene Aufstieg in den beiden Fischwanderhilfen bei Geesthacht einen Großteil des tatsächlich stattfindenden Aufstiegs ausmacht.

In Anbetracht dessen sind die Aufstiegszahlen als sehr gering zu bewerten: in vier von sieben Untersuchungsjahren wurden lediglich 220 bis 320 Tiere nachgewiesen. Rechnet man mit einer mittleren Größe von 45 cm und dementsprechend einer mittleren Masse von ca. 700 g, entspricht das in Jahren mit geringen Aufstiegszahlen einem jährlichen Gesamtaufstieg von 150 bis 220 kg. Diese Zahlen stehen in keinem Verhältnis zu historischen Fangmengen, die von hohen Quappenbeständen in der Elbe zeugen:

- Ende des 19. Jahrhunderts wurden 250 kg Quappen in einem (!) nicht näher definierten fischereilichen „Zug“ gefangen (KLUGE 1900),
- Zwischen 1893 und 1919 wurden jährlich zwischen 4.000 und 40.000 kg Quappen (durchschnittlich 21.000 kg) in der Unterelbe gefangen (RÖNNAU 1987),
- Um 1900 konnten bei Hohnstorf bis zu 1.000 kg in einer Nacht gefangen werden (WILKENS & KÖHLER 1977)
- In den Jahren 1924 und 1925 betragen die Verkaufsmengen an Elbquappen am Fischmarkt Hamburg-Altona 8.400 bzw. 7.800 kg (REL 1925, 1926).
- in den Jahren 1946-1948 wurden in der niedersächsischen Elbe jährlich zwischen 1,2 und 8,7 Tonnen von Erwerbsfischern gefangen (NOLTE 1953),
- in den 50ern wurden am Hamburger Fischmarkt jährlich 1–7 Tonnen Elbquappen angelandet (KOOPS 1959),
- bei Bleckede erzielte ein Fischer im Herbst 1953 als „recht gut“ bezeichnete Tagesfänge von 10 kg (SCHIEMENZ & KÖTHKE 1956).

Die Aufstiegszahlen in Geesthacht sind nicht mit der Bestandsgröße gleichzusetzen, sondern als Näherung der Anzahl der von der Unterelbe in die Mittelelbe aufsteigenden Fische zu werten. So werden ältere und laichreife Individuen aufgrund ihrer Laichwanderung durch den Doppelschlitzpass zahlenmäßig besser repräsentiert als jüngere bzw. kleinere Individuen, die sich in der Unterelbe aufhalten und die Laichwanderung erst in den Folgejahren vollziehen. Bei der Betrachtung einzelner Aufstiegsjahre muss auch beachtet werden, dass starke Nachwuchsjahrgänge erst mit einigen Jahren Verzögerung in den Aufstiegszahlen ersichtlich werden. So dürften einzelne Jahre mit geringen Aufstiegszahlen auf vorangegangene schwache Jahrgänge zurückzuführen sein.

In drei Jahren der vorliegenden Untersuchung wurden etwa zehnfach erhöhte Aufstiegszahlen beobachtet (s. Pkt. 4.1.2). Die Ursachen dieser hohen Aufstiegszahlen sind nicht bekannt. Es wurden in diesen Jahren jedoch für alle Fischarten deutlich erhöhte Werte beobachtet; die zahlenmäßigen Anteile der Quappe am Gesamtaufstieg lagen immer unter 1 %. Es handelt sich demnach bei dieser Beobachtung nicht um ein artspezifisches Phänomen. Mit insgesamt 1.500–3.400 Tieren sind die Aufsteigerzahlen der Quappen aber auch in diesen Jahren als im historischen Vergleich außerordentlich gering zu bewerten. Auch bei Skm 379 zeigen sich einzelne Jahre mit deutlich erhöhten Nachweisen. Die Winter mit maximalen Quappennachweisen am Wehr Geesthacht bei Skm 586 sind aber nicht identisch mit den Wintern maximaler Fänge bei Skm 379. Innerhalb der Elbe wandern demnach Quappen nicht synchronisiert während einer Wanderphase (November/Dezember eines Jahres) von der Unterelbe bis zur Untersuchungsstelle in der Mittelelbe. Stattdessen rekrutieren sich die erhöhten Individuenzahlen während der Laichzeit aus unterschiedlichen Stromabschnitten. Die Annahme wird durch deutliche Unterschiede der Längenverteilungen im Stromverlauf

gestützt. So waren die Quappen während der Laichwanderungen 2014 bis 2016 in der Untereibe (Geesthacht) zwischen 30 und 55 cm lang, in der Mittelbe hingegen wurden 25 cm nur selten überschritten.

Die Untersuchungen bei Geesthacht zeigten, dass sich die Aufstiegszahlen durch den Bau des Doppelschlitzpasses erhöht haben. Damit ist von einer Verbesserung der Durchgängigkeit der Elbe für die Quappe auszugehen. Die Daten zeigen allerdings keine steigende Tendenz des Quappenaufstiegs bzw. der fischereilichen Fänge der Art zwischen 2010 und 2016. Es sind damit bisher keine fördernden Effekte des neuen Fischpasses auf den Gesamtbestand der Quappe in der Elbe zu verzeichnen. Es konnte nicht geklärt werden, ob der neue Fischpass von der Quappe unzureichend angenommen wird oder ob die Bestände in der Untereibe insgesamt so gering sind. Auch bei Skm 379 gibt es zwar einzelne Winter mit vergleichsweise hohen Fängen, aber keine erkennbar steigende Tendenz.

Die stromauf gerichtete Laichwanderung findet überwiegend in den Monaten November und Dezember statt. Im Anschluss zeigte sich bei Geesthacht eine zweite Wanderungsbewegung ab Februar, die allerdings weniger ausgeprägt war. Hierbei handelt es sich wahrscheinlich um eine Phase erhöhter Aktivität zur Nahrungssuche im Anschluss an die Laichzeit. Die Annahme wird gestützt durch die Fettgehalte der Quappen, die ab Februar ansteigen. In der zweiten Winterhälfte werden Reservestoffe für den Sommer angelegt (WOLTER et al. 2009).

In der Mittelbe ist der Quappenbestand Mitte der 1990er Jahre im Zusammenhang mit einer Verbesserung der Wasserqualität und der Habitatstrukturen wieder angestiegen. Während bei Bestandserhebungen im Zeitraum 1992-94 im Hauptstrom der Mittelbe nur vereinzelt Quappen nachgewiesen werden konnten (GAUMERT 1995; SPIEB et al. 1994), waren sie in den Befischungen verschiedener Uferstrukturen im Zeitraum 1997-2000 bereits häufig, wenngleich mit einem geringen Abundanzanteil an der Fischartengemeinschaft, nachweisbar (FLADUNG 2002). Bezüglich der jüngeren Bestandsentwicklung sind anhand der vorliegenden Daten keine klaren Trends erkennbar. In den Jahren 2007-10 ist ein verstärktes Aufkommen von Jungtieren im Hauptstrom festzustellen, das sich nachfolgend in einem Anstieg der Aufstiegszahlen am Wehr Geesthacht in den Jahren 2011 und 2012 sowie in deutlich erhöhten Quappenfängemengen in zwei Hamen der Mittelbe im Zeitraum 2010-13 widerspiegelt. THIEL & THIEL (2015) stellen für den Hamburger Raum eine kurzfristige, deutliche Zunahme des Quappenbestandes fest, die unsere Einschätzung bestätigt. Danach scheinen aber sowohl der Quappenaufstieg aus der Untereibe als auch die Bestandsdichten in der Mittelbe wieder rückläufig gewesen zu sein.

Während des Sommers werden Quappen in der Elbe sehr selten gefangen. Nach Literaturangaben ist es wahrscheinlich, dass größere Tiere in eine Ruhephase mit reduzierter Aktivität und Nahrungsaufnahme übergehen und sich in den tieferen Flussbereichen aufhalten. Sie sind dann mit ufernah gestellten Reusen schlecht nachweisbar, was die überwiegend genutzte fischereiliche Methodik in der Elbe ist. Auch der Aufstieg über den Doppelschlitzpass bei Geesthacht wäre dann gering. Allerdings sind die Fangzahlen so auffällig niedrig, dass unklar bleibt, wo sich größere Quappen den Sommer über aufhalten. Auch in der Untereibe oder in küstennahen Gebieten treten keine sommerlich hohen Quappenfänge auf. Diese Beobachtung findet sich mehrfach in der Literatur (HOLZER et al. 2011; MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000; PULLIAINEN & KORHONEN 1990), ihre Ursachen konnten auch im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht geklärt werden.

5.1.3 Wachstum

Die längste im Untersuchungszeitraum gemessene und gewogene Quappe hatte eine Länge vom 73,5 cm und ein Gewicht von ca. 3.300 g. Die Längen der Tiere während des winterlichen Laichaufstiegs im November / Dezember lagen in der Unterelbe überwiegend zwischen 30 und 55 cm, maximal bei 67 cm (Geesthacht, Skm 586). Damit entspricht das Größenspektrum Vergleichsangaben aus der Literatur, die für das Gebiet Körperlängen von 30-60 cm angeben (FREDRICH & ARZBACH 2002; KOOPS 1959; MÜLLER 1960).

Bei der oberen Probestelle der Mittelelbe (Skm 379) wurde ein anderes Größenspektrum festgestellt; die Tiere hatten überwiegend Längen zwischen 15 und 25 cm. Einzeltiere waren jedoch bis 75 cm groß, allerdings nur im Jahr 2014. Damit bestätigt sich die Beobachtung, dass Quappenbestände in den Unterläufen größer werden (BLABOLIL et al. 2018).

Die Längen winterlich gefangener Tiere der Altersstufe 2+ lagen bei 20-30 cm. Diese Längen liegen im Bereich von Literaturangaben für die kleinwüchsige sog. „Binnenquappe“ nach MÜLLER (1960). Ab Ende des vierten Lebensjahres (Ende 3+) traten bei den vorliegenden Untersuchungen große Längenunterschiede bei Quappen gleichen Alters auf. Es ließen sich bei den winterlich gefangenen Tieren zwei Gruppen unterscheiden: kleine Exemplare mit Längen bis 35 cm und große Exemplare über 50 cm. Die Längengruppen traten bei zwei Untersuchungsstellen auf (Skm 586 und 379), beruhten nicht auf geschlechtsspezifischen Unterschieden und hingen nicht mit einem Aufenthalt im Brackwasser zusammen. Ab der Altersstufe +3 entsprechen die Längen der kleine Tiere den Längenangaben zur „Binnenform“ von MÜLLER (1960), die Längen der großen Tiere der „Wanderform“. Auch HUGFARD & SCHWEVERS (2013b) zeigen große Wachstumsunterschiede bei markierten Quappen aus der Elbe (z. B. Jahreszuwachs zwischen 3,5 und 9 cm). In einer kanadischen Untersuchung wird nahegelegt, dass es bei Quappen auch innerhalb einer Population keinen signifikanten Zusammenhang von Alter und Länge gibt (NEUFELD et al. 2011).

Die Ursachen dieser Wachstumsunterschiede konnten im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht geklärt werden. Eine Möglichkeit ist die Umstellung von überwiegend benthivorer zu piscivorer Ernährungsweise. Fische sind eine energetisch bessere Nahrungsquelle als Invertebraten und führen zu einem höheren Wachstum (ELLIOTT & HURLEY 2001). Die Nahrungsumstellung kann bei Quappen bei Längen von 12 bis 22 cm stattfinden (BAUCH 1963; KAHILAINEN & LEHTONEN 2003; MÜLLER 1960). Sollte ein ontogenetischer Nahrungswechsel für die Unterschiede des Längenwachstums verantwortlich sein, ist unklar, warum dann ein Teil der Population keinen solchen Nahrungswechsel durchführt. Als zweite Möglichkeit können reproduktive Ruhejahre zu distinkten altersspezifischen Längen führen. Bei Quappen werden während der Laichzeit nennenswerte Anteile adulter Tiere ohne ausgebildete Gonaden nachgewiesen (1,5 bis 93 %). Die Auslöser der Nicht-Teilnahme am Laichgeschäft bzw. des Aussetzens der Gonadenbildung hängen aber nicht mit dem Ernährungszustand zusammen und sind demnach nicht zur Kompensation von Defiziten erforderlich (MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000; PULLIAINEN & KORHONEN 1990, 1993). Eventuell führen diese Ruhephasen aber zu einem erhöhten Längenwachstum, Untersuchungen dazu liegen allerdings nicht vor.

5.1.4 Wanderungen

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen konnten Zusammenhänge zwischen den Wachstumsunterschieden und Wanderungsbewegungen festgestellt werden. Tiere der unteren Elbabschnitte waren deutlich größer. Es konnte aber nicht geklärt werden, ob für ein gutes Wachstum der Aufenthalt in der Unterelbe, d.h. unterhalb von Geesthacht erforderlich ist. Methodisch war anhand der Sr:Ca-Analysen nur der Aufenthalt im Brackwasser unterhalb von Cuxhaven zu identifizieren.

Trotz der geringen Anzahl von neun Quappen, die sich nachweislich zeitweise im Brackwasser aufhielten, brachten die Untersuchungen einige neue Ergebnisse bezüglich des Wanderverhaltens. Einzelne Quappen in der Elbe führen Wanderungen über Hunderte von Kilometern durch (hier mindestens 350). Es wandert nur ein Teil der Quappen bis in die Brackwasserbereiche, das gilt auch für große oder schnellwüchsige Tiere. Wenn Tiere in Brackwasserbereiche wandern, dann halten sie sich dort für wenige Monate bis zu vier Jahren auf, bevor sie wieder in die Elbe aufsteigen. Sie können sich demnach über längere Zeiträume im Brackwasser aufhalten, keines der Tiere kehrte aber ein zweites Mal in das Brackwasser zurück. Die Existenz einer Elbe-Wanderform, die die warmen Monate im Brackwasser unterhalb von Cuxhaven verbringt und jährlich Laichwanderungen stromauf unternimmt, kann anhand der Ergebnisse ausgeschlossen werden. Da allerdings die Analyse der Sr:Ca-Verhältnisse keine Diskriminierung entlang des Elbstromes zwischen Mittel- und Unterelbe zuließ, kann ein solches saisonales Wanderverhalten innerhalb dieses Bereiches und mögliche Auswirkungen auf die Wachstumsgeschwindigkeit und Maximalgröße nicht beurteilt werden.

Für den Gesamtbestand zeigt sich eine jährliche, stromauf gerichtete Laichwanderung zahlreicher Tiere im Winter. In diesem Rahmen ist das individuelle Verhalten jedoch hoch variabel. Ein Tier wanderte im Herbst ins Brackwasser ab (also nicht stromauf). Einzelne Tiere blieben über mehrere Jahre im Brackwasser. Die Wanderung stromauf bis zur Probestelle bei Skm 379 fand innerhalb einer Aufstiegsphase statt oder zog sich über mehrere Jahre hin. Es wurde auch gezeigt, dass einzelne Quappen im Brackwasser geboren wurden. Da die Eier abgedriftet sein können, ist allerdings nicht klar, ob die Laichabgabe ebenfalls im Brackwasser erfolgte. Insgesamt zeigte die Nachverfolgung der individuellen Wanderungen enorme Unterschiede bei Alter und Körperlänge zu Wanderungsbeginn, bei der zurückgelegten Strecke, der Wandergeschwindigkeit sowie dabei, ob überhaupt an Laichwanderungen teilgenommen wird. Auch FREDRICH & ARZBACH (2002) zeigten den individuellen Wechsel zwischen Phasen einer eher stationären Lebensweise und langen Wanderungen.

In der Literatur wird die Frage nach den biologisch-ökologischen Hintergründen der Wanderungsbewegungen wenig behandelt. Für die Elbe werden die Unterschiede zwischen stationärer Form und Wanderquappe mit einem höheren Angebot kleiner Beutefische in Unterelbe und Ästuar erklärt. Demnach führen Quappen unter bestimmten Umständen stromabwärts gerichtete Wanderungen zur Nahrungssuche durch und kehren zur Laichzeit zu stromaufwärts gelegenen Laichplätzen zurück (KOOPS 1959; MÜLLER 1958, 1960).

Nach Meinung der Verfasser wird bei einer solchen Interpretation ein wichtiger Punkt nicht beachtet. Quappeneier haben ein geringes spezifisches Gewicht und sind pelagisch oder sinken nur sehr langsam (KAINZ & GOLLMANN 1996; KIECKHÄFER 1972; MÜLLER 1960; SCHRECKENBACH et al. 1995). Während des Laichaktes werden die befruchteten Eier von den Elterntieren aktiv aufgewirbelt (MC PHAIL & PARAGAMIAN 2000). Auch die Larven leben für mehrere Monate pelagisch (DONNER & ECKMANN 2011; KUPREN et al. 2014). Häufig wird angenommen, dass strömungsberuhigte Flussbereiche eine wichtige Rolle für Ei- und Larvalentwicklung spielen (HOCHLEITHNER 2002; MÜLLER 1960; PATZNER & RIEHL 1992; SCHNEIDER et al. 2002; SCHREIBER & VAN HOUTDT 2002). Jedoch laichen Quappen bevorzugt über Hartsubstraten in sauerstoffreichen Zonen (BUNZEL-DRÜKE et al. 2004; MÜLLER 1960), solche Bereiche sind in der Regel nicht strömungsarm. Auch sind strömungsberuhigte Bereiche in Flüssen nicht immer oder nur zeitlich begrenzt vorhanden. Quappeneier werden daher immer zu einem gewissen Grad stromabwärts getrieben, wodurch die Habitate der Larven und Jungfische unterhalb der Laichplätze liegen. Bei Strömungsgeschwindigkeiten der Elbe von etwa 1 m/s würden Eier oder Larven bei freiem Abtrieb ca. 86 Skm in 24 h zurücklegen. Eine

stromauf gerichtete Wanderung kompensiert diese Drift. Daher wandern Quappen zum Laichen auch in den Mittel- und Oberläufen von Flüssen stromauf.

Einige Fragen im Zusammenhang mit den Wanderungsbewegungen der Quappe in der Elbe bleiben offen. Welche Faktoren entscheiden letztendlich darüber, ob eine Quappe abwandert (z. B. Alter, Nahrungsangebot oder Populationsdichte)? Welche Faktoren entscheiden darüber, ob eine Quappe an der Laichwanderung teilnimmt? Wie weit wandern Quappen stromab und wie weit stromauf; ist die Wanderungsdistanz größenabhängig? Wo sind die Tiere in den Sommermonaten? Diese oder ähnliche Fragen tauchen in der Literatur immer wieder auf (HOLZER et al. 2011; PULLIAINEN & KORHONEN 1990) und konnten auch im Zuge unserer Untersuchungen nicht oder nicht abschließend geklärt werden.

Auf die Zusammenhänge zwischen Wanderungsbewegungen und Wachstum wird bei der Diskussion der anatomischen und physiologischen Untersuchungen noch einmal eingegangen.

5.1.5 Fischereiliche Nutzung

Die frühere fischereiliche Nutzung der Quappe basierte auf großen, aufsteigenden Tieren, die in den Wintermonaten über einen kurzen Zeitraum, aber in teilweise hohen Mengen gefangen wurden (vergl. S. 70). Aufstiegszahlen, Wachstum und Wanderverhalten bestimmen damit die potenzielle fischereiliche Nutzung des Quappenbestandes.

Die Statistik der erwerbsfischereilichen Quappenfänge und die Befragungen der Fischer unterstützen die Beobachtung von außerordentlich geringen Bestandsdichten der Quappe in der Elbe. Die Individuendichte ist so gering, dass die Quappe fischereilich nicht nutzbar ist. Es gab weder eine Erholung der Bestände noch eine Zunahme der aufsteigenden Laichtiere im Untersuchungszeitraum 2002-2016. Eine positive Entwicklung hätte aufgrund der stetigen Verbesserung der Wasserqualität und der erhöhten Aufsteigerzahlen durch den Bau des Doppelschlitzpasses bei Geesthacht erwartet werden können. Im Gegenteil berichten die Fischer aber von abnehmenden Bestandsdichten in den letzten zehn Jahren, was sich auch in den Fangstatistiken zeigt. Dabei steht die Entwicklung der Quappenbestände im Zusammenhang mit der Entwicklung des gesamten Fischbestandes in der Elbe. Die Erträge der Erwerbsfischerei in Sachsen-Anhalt nehmen seit 2003 kontinuierlich ab.

Zu den Ursachen des Bestandsrückgangs der Quappe in der Elbe bzw. der mangelnden Erholung des Bestandes wurden von den befragten Erwerbsfishern einige Vermutungen abgegeben. Mehrere Fischer gehen davon aus, dass die aus der Unterelbe stromauf ziehenden Quappen die schnellen Strömungsgeschwindigkeiten in Fischwanderhilfen meiden („Die denken, die sind schon zu weit“). Dadurch führte der Bau des Doppelschlitzpasses bei Geesthacht nicht zu einer Bestandszunahme. Für den unteren Bereich der Elbe werden Saugbaggerarbeiten genannt. Als biologische Ursache wird die Zunahme des Welses vermutet, der Nahrungskonkurrent und Räuber mit einem vergleichbaren Lebensraum ist (RITTERBUSCH 2014). Aufgrund der aktuellen Ausbreitung können auch invasive Grundelarten eine Rolle spielen. Weder Wels noch Grundeln haben den Bestand der Quappe reduziert, verhindern aber eventuell eine Erholung. Die genannten Ursachen sind aber reine Vermutungen, es liegen keine Untersuchungen dazu vor.

Problematisch für die Erwerbsfischerei ist neben den geringen Quappenfängen auch die sehr geringe Kundennachfrage (vergl. HILLER & WICHMANN (2007b) für Mecklenburg-Vorpommern). Nach Aussagen der Erwerbsfisher werden heutzutage fast ausschließlich Aal und Zander nachgefragt. Für die Quappe interessieren sich in Einzelfällen Endkunden, die die Art kennen und kulinarisch schätzen, häufig ältere Menschen. Es wird zwar ein Steigerungspotenzial des Absatzes gesehen, allerdings nur wenn die Art dauerhaft in ausreichenden Mengen gefangen wird. Nach Angaben der Fischer wäre auch unter diesen hypothetischen Umständen insgesamt eine geringe wirtschaftliche Bedeutung der Art zu

erwarten. Ein gewisses Potenzial für den Absatz bieten Angelteiche, wo die Quappe als im Winter zu befischende Art genutzt werden kann (HILLER & WICHMANN 2007a).

Eine Steigerung der Quappenerträge durch intensivere Befischung scheint derzeit nicht sinnvoll zu sein. Die Quappenbestände sind sehr gering und zudem eher rückläufig. Eine verstärkte Befischung wäre kontraproduktiv und nicht kostendeckend (HILLER & WICHMANN 2007a). Die Befischung müsste zudem speziell im Winter stattfinden, in dem üblicherweise keine Reusenfischerei erfolgt.

Grundsätzlich sind Quappen in der Elbe vorhanden und reproduzieren sich. Dennoch bleiben die Dichten gering, insbesondere die der fangfähigen Größen. Eine lokale Ertragssteigerung durch Besatz dürfte kaum möglich sein, da die Ursachen der geringen Bestandsdichten nicht geklärt sind. Zudem wandern die Tiere schon vor der Speisefischgröße ab. Durch die ausgeprägten Wanderungen der Quappe müsste ein Bestandsmanagement den ganzen Flusslauf der Elbe berücksichtigen.

Die Quappe hat in Sachsen-Anhalt ein Mindestmaß von 30 cm (FISCHOLSA 2013). Nach den vorliegend erzielten Ergebnissen haben Quappen in der Elbe bei Erreichen der Laichreife Ende des zweiten oder dritten Lebensjahres eine Länge unterhalb von 30 cm (vergl. Abschnitt 2.7 und Abb. 17). Daher ist es wahrscheinlich, dass beim gegenwärtigen Mindestmaß alle Quappen mindestens einmal an der Reproduktion teilnehmen können. Eine fischereiliche Schonzeit besteht nicht. Ob eine solche zur Stabilisierung bzw. Stärkung des Quappenbestandes in der Elbe beitragen könnte, ist aus den Untersuchungsergebnissen nicht ableitbar. Dafür wären weitere Analysen zur Rekrutierung sowie zu Ausmaß und Ursachen von Sterblichkeiten notwendig.

5.2 Anatomische, physiologische und genetische Merkmale

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden zahlreiche Parameter der Elbquappen aufgenommen: Alter, Länge, Geschlecht, Färbung, Parasitierung, Bruttoenergie und Fettgehalt, Protein- und Aschegehalt, Fettsäuren, Isotopenanalyse und genetische Clusterung.

Für diese Parameter sollte geprüft werden, ob sich Unterschiede zwischen festgelegten Einteilungen in Formen finden lassen. Die Einteilungen trennen nach Herkunft, Wanderung, Phänotyp (Länge, Färbung), Wachstumsgeschwindigkeit und genetischem Cluster. Sie unterscheiden sich damit von der ursprünglichen Charakterisierung in Wanderform und Binnenform nach MÜLLER (1958) und KOOPS (1959), die Größe, Wachstumsgeschwindigkeit, Phänotyp, Wanderung und Salzgehalt vereint. Zwei der untersuchten Ansätze stellten sich als nicht zielführend heraus. So ließ sich der Aufenthalt von Quappen im Brackwasser nicht anhand der Parasitengemeinschaft identifizieren. Grundsätzlich können Parasiten von Süßwasserfischen genutzt werden, um Bestände zu differenzieren oder das Wanderverhalten von Fischen innerhalb eines Gewässersystems aufzudecken (MARCOGLIESE & JACOBSON 2015). Auch die Parasitengemeinschaften der Quappen der verschiedenen Probestellen unterschieden sich und waren somit prinzipiell geeignet, Aussagen zur Herkunft der Tiere abzuleiten. Jedoch hatten nur zwei Tiere marine Parasiten und diese Tiere hatten sich nach den Ergebnissen der Sr:Ca-Analyse nicht in Brack- oder Salzwasser aufgehalten. Es ist denkbar, dass die Infektion mit dem marinen Schmarotzer durch paratenische Zwischenwirte erfolgte, d. h. durch Wirte, die am Lebenszyklus der Parasiten teilnehmen können (und somit als Parasitenüberträger fungieren), aber nicht zwingend für die Entwicklung der Parasiten notwendig sind. Die Parasitierung lieferte im vorliegenden Fall somit keine Hinweise zur Identifikation von ins Brackwasser wandernden Quappen. Die verbleibenden Einteilungen waren:

- Herkunft Elbe 1 ↔ Elbe 2 ↔ Elbe 3
- Wachstum langsamwüchsig ↔ schnellwüchsig
- Sr:Ca Analyse Süßwasser ↔ Brackwasser

Bei den nachfolgend diskutierten Ergebnissen ist zu beachten, dass sie sich auf den „Labordatensatz“ von 137 Tieren beziehen.

Die **Herkunftsorte** waren die Mittelelbe (SkM 379), die untere Mittelelbe (SkM 490) sowie die obere Unterelbe (SkM 600). Die Tiere der verschiedenen Herkunft unterschieden sich nicht bezüglich der Längenverteilung. Keine Unterschiede gab es auch beim Proteingehalt. Die Quappen der Probestellen wiesen Unterschiede in der Artenzusammensetzung und Diversität der Parasitengemeinschaften auf. Die Tiere der unteren Mittelelbe hatten weniger Bruttoenergie und weniger Fett bei einem erhöhten Aschegehalt. Ein Rückschluss auf unterschiedliche Ernährungsbedingungen war dadurch aber nicht möglich. Bei der Quappe werden Reservestoffe in der Leber gespeichert. Die Fettgehalte sind saisonal sehr variabel und die untersuchten Tiere stammen nicht in gleichem Umfang von den gleichen Probezeiten. Zudem ist aufgrund der Wanderungsbewegung der Tiere für die kalte Jahreszeit nicht klar, woher die an einer Probestelle gefangenen Tiere stammen.

Bei der Analyse der Stabil-Isotopen wurden an Probestelle Elbe 1 (Mittelelbe) höhere Werte von $\delta^{15}\text{N}$ nachgewiesen. Demnach wäre die trophische Stellung der Tiere hier höher (POST 2002). Allerdings stammen zahlreiche sehr große Tiere im Datensatz von Stelle Elbe 1 und wurden während der Wanderzeit gefangen. Es kann demnach nicht darauf geschlossen werden, dass sich die Quappen an Stelle Elbe 1 anders ernähren. Vielmehr ist der Großteil der Tiere hier kleiner als bei Stelle Elbe 3, was eine niedrigere trophische Ebene nahelegen würde. Vergleichbares gilt für den Nachweis eines niedrigeren Wertes für $\delta^{13}\text{C}$ an der in der Unterelbe gelegenen Stelle Elbe 3. Der Aufenthalt im Brackwasser sollte jedoch zu erhöhten Werten des Kohlenstoff-Isotops führen (FRY 2002; HARROD et al. 2005). Somit ist das Ergebnis der Tatsache zuzurechnen, dass fast alle Tiere, die nachweislich im Brackwasser waren (Sr:Ca-Analyse), während der Wanderzeit an Stelle Elbe 1 gefangen wurden. Die Stabil-Isotopen reichern sich im Körper an und liefern Aussagen über bevorzugte Habitats und Nahrungsspektren im Mittel über das ganze Leben des untersuchten Tieres (HARROD et al. 2005; POST 2002). Sie sind damit für die stark wandernde Art mit einer ontogenetisch variablen Nahrungsbasis nur begrenzt geeignet.

Bezüglich der Einteilung nach **Wachstumsgeschwindigkeit** zeigten sich ebenfalls Unterschiede zwischen den Formen. Schnellwüchsige Tiere waren erwartungsgemäß auch größer als langsamwüchsige. Die Färbung der Quappen war längenabhängig, schnellwüchsige Tiere sind heller. Die Wachstumsgeschwindigkeits-Formen zeigten keinen Zusammenhang zum Geschlecht der untersuchten Tiere. Ebenfalls kein Zusammenhang war zu den Parametern der Parasitierung, zum Proteingehalt und zu den Fettsäurenparametern zu erkennen. Schnellwüchsige Quappen hatten höhere Fett- und niedrigere Aschegehalte.

Schnellwüchsige Tiere hatten erhöhte Werte der Isotopen $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$. Folglich wären sie höheren trophischen Ebenen zuzuordnen (HARROD et al. 2005; POST 2002; ZANDEN & RASMUSSEN 1999). Das Ergebnis lässt sich durch die Ernährungsbiologie der Quappe erklären: die Art geht mit zunehmender Länge von einer benthischen Ernährungsweise zu einer piscivoren über (BECKE 2012; BLABOLIL et al. 2018; HÖLKER et al. 2004; KIECKHÄFER 1972; KOOPS 1959; MÜLLER 1960; RYDER & PESENDORFER 1992; TRAHMS 1942; WOLTER et al. 2009). Das entspricht einer Änderung der trophischen Ebene.

Bei der genetischen Clusterung in zwei Gruppen waren bei schnellwüchsigen Tieren etwa 32 % der Individuen dem Cluster 1 zuzuordnen, während bei langsamwüchsigen Tieren nur 4 % diesem Cluster zuzuordnen waren.

Anhand des **Sr:Ca-Verhältnisses** konnte unterschieden werden, welche Tiere sich für eine gewisse Zeit ihres Lebens im Brackwasser aufgehalten haben und welche durchgängig im Süßwasser lebten. Die nachfolgend als „Brackwassertiere“ bezeichneten Individuen haben sich nachweislich im Brackwasser aufgehalten, sind jedoch nicht überwiegend oder regelmäßig in diesem Lebensraum gewesen. Weiterhin ist zu beachten, dass die Anzahl von Brackwassertieren im Labordatensatz mit neun Tieren gering war.

Keine Unterschiede zwischen Brackwasser- und Süßwassertieren gab es hinsichtlich der Geschlechterzusammensetzung und der Farbe. Auch bei den physiologischen Parametern traten keine nachweislichen Unterschiede auf: Bruttoenergie, Fett-, Asche- und Proteingehalt sowie Fettsäurenparameter. Überraschend war das Fehlen von Unterschieden bei Parametern der Stabil-Isotopen-Analyse. Für Brackwassertiere hätten aufgrund des Aufenthaltes in salzhaltigerem Wasser und der piscivoren Ernährung der großen Individuen erhöhte Werte von $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$ erwartet werden können (HARROD et al. 2005; POST 2002).

Brackwassertiere waren mit Körperlängen über 45 cm immer groß. Allerdings erreichten auch Süßwassertiere derartige Längen, sodass die Länge kein Merkmal zur Identifikation eines Aufenthaltes im Brackwasser ist. Brackwassertiere hatten mehr Parasiten als Süßwassertiere. Da diese Parasiten aber nicht marin waren, ist hier ein Zusammenhang mit der Länge und der Wanderdistanz gegeben, nicht mit dem Aufenthalt im Brackwasser.

Bei der Unterscheidung von Brack- und Süßwasserform gab es einen gewissen Zusammenhang mit der genetischen Clusterung. Ein Anteil von 88 % (sieben von acht) Brackwassertieren gehörte zu Cluster 1, wohingegen nur 14 % der Süßwassertiere zu Cluster 1 gehörten. Bei der zusammenfassenden Interpretation der genetischen Unterschiede ist die Ungleichverteilung der Individuenzahl in Cluster 1 (25 Individuen) und Cluster 2 (108) entscheidend. Tiere des Cluster 1 waren fast ausschließlich an Probestelle Elbe 1 nachzuweisen, ganz überwiegend schnellwüchsig und viel häufiger im Brackwasser als Tiere des Cluster 2. Da aber Cluster 1 deutlich weniger Individuen umfasste, war ein eindeutiger Umkehrschluss von Herkunft, Wachstumsgeschwindigkeit oder Aufenthalt im Brackwasser auf den zugehörigen genetischen Cluster nicht möglich.

Bei der Analyse der weiteren Ergebnisse spielt die Art der Probennahme des Labordatensatzes eine wichtige Rolle. Insgesamt gab es keine erkennbaren und interpretierbaren Unterschiede der Formen hinsichtlich der physiologischen Parameter (Bruttoenergie, Fett-, Protein- und Aschegehalt, Fettsäuren sowie Isotopenanalyse). Hier wäre es günstiger gewesen, zu gleichen Zeitpunkten größere Stichproben von allen drei Untersuchungsstellen zu nehmen, die jeweils das gesamte Größenspektrum abdecken. Das war aber aufgrund der Verfügbarkeit der Quappen nicht möglich. Bei den Untersuchungen von Fett-, Protein- und Aschegehalt sowie der Fettsäuren verringert die nicht ausreichende Homogenisierung der Proben die Aussagekraft. Quappen speichern Reserven nicht gleichmäßig im Körper, sondern überwiegend in der Leber. Bei unzureichender Homogenisierung werden bei den Analysen unter Umständen unterschiedliche Anteile von Körperteilen (Filet, Eingeweide, Bauchlappen usw.) untersucht.

Der überwiegende Teil der Parameter war längenabhängig. Es ergaben sich dadurch eindeutige Zusammenhänge zur Größe, nicht aber zur Art der Wanderung. Zudem konnten Wanderungen nur nachgewiesen werden, wenn sie bis ins Brackwasser führten. Damit war eine innerhalb der Elbe wandernde Form methodisch nicht von einer eventuellen stationären Form unterscheidbar.

Die genetischen Untersuchungen zeigten das Vorhandensein von zwei bis drei unterscheidbaren genetischen Gruppen („Clustern“) der Quappe innerhalb der Elbe. Dieser Befund weist auf Einschränkungen des Genflusses hin. Dem steht gegenüber, dass die Anzahl der Cluster nicht eindeutig bestimmbar ist und dass sowohl für $K=2$ als auch insbesondere für

K=3 nicht alle Tiere mit ausreichender Sicherheit einem spezifischen Cluster zugeordnet werden konnten. Diese Resultate sind deutliche Hinweise auf einen gewissen genetischen Austausch zwischen den Clustern. Ein solches Muster kann entstehen, wenn ein genetischer Austausch zwischen ansonsten reproduktiv getrennten (Sub-) Populationen nur sporadisch und durch wenige Individuen erfolgt. Dies ist z.B. denkbar, wenn weitestgehend residente (Sub-) Populationen stets in verschiedenen Laichgebieten reproduzieren. Dieses Verhalten würde zu unterscheidbaren genetischen Clustern führen, deren Abgrenzung aber durch wandernde, d.h. zwischen den Laichgebieten wechselnde, Tiere zu einem gewissen Grad aufgehoben werden kann. Nur ein sehr geringer Anteil der untersuchten Quappen (ca. 6 %) hat sich im Brackwasser aufgehalten, während sich die anderen Tiere ausschließlich im Süßwasser bewegten. Dies kann als Hinweis darauf gesehen werden, dass es Unterschiede im Wanderverhalten der Quappe gibt, die grundsätzlich geeignet sind die beobachteten genetischen Muster hervorzubringen. Andererseits können 88 % der Quappen aus dem Brackwasser einem gemeinsamen Cluster zugeordnet werden. Eine Vermutung, dass es sich hierbei um wandernde Tiere handelte, die den Genfluss zwischen ansonsten getrennten, residenten (Sub-) Populationen aufrechterhalten, greift demnach zu kurz.

Insgesamt korrespondierten die genetischen Cluster nicht eindeutig mit den Formeneinteilungen nach Herkunft, Wachstumsgeschwindigkeit oder Aufenthalt im Brackwasser. Cluster 1 war beispielsweise in der Unterelbe mit geringeren Anteilen vertreten als in der am weitesten stromauf gelegenen Probestelle. Andererseits gab es bei Cluster 1 einen deutlich höheren Anteil an Tieren, die nachweislich im Brackwasser waren als in Cluster 2. Die komplexen genetischen Muster und die Zugehörigkeit der einzelnen Tiere zu einem spezifischen Cluster war demnach allein anhand der drei Kriterien Herkunft, Wachstumsgeschwindigkeit und Brackwasseraufenthalt biologisch nicht widerspruchsfrei zu interpretieren.

5.3 Gibt es in der Elbe eine Binnenform und eine Wanderquappe?

Eine Unterscheidung von zwei Wachstumsformen der Quappe wird erstmalig von MÜLLER (1958, 1960) vorgenommen. Er beobachtete deutliche Wachstumsunterschiede bei Quappen verschiedener Herkünfte und definierte zwei funktionelle Gruppen:

- Die schnell wachsende Wanderform kommt in Elbe, Oder und Oderhaff vor, d. h. in Brackgewässern und in Gewässern mit Verbindung zu Brackgewässern. Die Form ist groß, hell und gelblich gefärbt sowie deutlicher marmoriert. Sie wird nur während des Winteraufstiegs gefangen, dann aber in großen Mengen. Als Ursache des guten Wachstums wird eine gute Nahrungsbasis an Kaulbarsch und Stint in den Brackwasserbereichen vermutet.
- Die Binnenform der Quappe findet sich in kleineren Flüssen des Binnenlandes und in Binnenseen; diese Form ist kleinwüchsig und dunkel. Sie wird das ganze Jahr über gefangen, allerdings nur gelegentlich. Die Binnenform findet sich auch in der Mittelelbe.

Nach MÜLLER kommen in Oder und Elbe beide Formen vor. Der Autor verwies darauf, dass es sich bei den kleinwüchsigen „Steinquappen“ eventuell um Jugendstadien handelt, eine Überprüfung war nicht möglich. In den Analysen von KOOPS (1959) zeigten Quappen in der Mittelelbe ein langsames Wachstum als in der Unterelbe (unterhalb von Geesthacht). Er bot verschiedene Erklärungen dafür an:

- In der Unterelbe liegt ein besseres Nahrungsangebot an Kaulbarschen und Flundern vor (vergl. MÜLLER (1958, 1960))
- Langsam wachsende Quappen wandern nicht ab und bleiben als kleinwüchsige Sommerpopulation in der Mittelelbe

- Langsam wachsende Quappen wandern nicht zum Laichen stromauf, damit sind die wandernden Individuen im Mittel größer
- Der Einfluss saisonal unterschiedlicher Fanggeräte, wodurch letztendlich Wachstumsunterschiede zwischen ufernah lebenden Quappen im Sommer und in der Strommitte gefangenen Quappen im Winter gezeigt wurden.

Die Unterscheidung zwischen Wanderquappe und Binnenform ist eine funktionelle fischereiliche Einteilung: große Quappen werden in bedeutenden Mengen während der winterlichen Laichzüge gefangen, kleine Quappen lassen sich in geringen Mengen ufernah während des ganzen Jahres nachweisen.

Diese Unterscheidung wurde in der Folge von einigen Autoren übernommen. KNÖSCHE (2001) beschreibt die Existenz der beiden Formen mit Unterschieden bei Wachstum und Wanderdistanz. FREDRICH & ARZBACH (2002) unterscheiden anhand von Markierungsexperimenten eine großwüchsige Wanderform, die im Ästuar aufwächst und in der Mittelelbe laicht, von einer kleinwüchsigen, standorttreuen Form. Das Wanderverhalten der Formen unterscheidet sich in Dauer und sommerlichem Aufenthaltsort, aber beide wandern zur gleichen Zeit in die gleiche Richtung zu den gleichen Laichplätzen. FREDRICH & ARZBACH (2002) belegten auch individuelle Wechsel zwischen den Formen; einige stationäre Tiere wanderten später ab, einige Wanderquappen verblieben nach dem Aufstieg in der Mittelelbe.

Bei einer Analyse der angegebenen Literatur wird klar, dass in der Elbe während des Sommers kleinere, dunklere Quappen gefangen werden, wohingegen während der Laichzeit größere, lebhafter gezeichnete Exemplare auftreten. Die Zuordnung dieser Unterschiede zu „Formen“ ist rein phänotypisch. Weder MÜLLER noch KOOPS erhoben den Anspruch, differenzierte Populationen mit unterschiedlichen ökologischen Nischen nachgewiesen zu haben, sie wiesen lediglich auf diese Möglichkeit hin. Ein Zusammenhang der Formeneinteilung „Wanderquappe ↔ Binnenform“ mit dem tatsächlichen Wanderverhalten wurde von ihnen nicht geprüft. Als mögliche Ursachen der Unterschiede werden zudem verschiedene Altersstadien und unterschiedliche Fanggeräte diskutiert.

HUFGARD & SCHWEVERS (2013b) lehnen die Annahme einer ausgestorbenen großwüchsigen Wanderform der Quappe in der Elbe ab. Als Argumente führen sie an, dass ein Großteil der aktuell wandernden Tiere eher klein ist (30-60 cm). Zudem stellten sie anhand von individuellen Markierungen fest, dass die wandernden Quappen jeweils zur Hälfte langsam bzw. schnell wuchsen. Überdies wurde gezeigt, dass auch kleinere Quappen Strecken bis zu 150 km zurücklegten. Daraus schließen sie, dass es keine stationäre Form kleiner Quappen gibt und dass auch heute noch wandernde Quappen in der Elbe existieren.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen spezifizieren den Lebenszyklus der Quappe in der Elbe weiter. Als Merkmal der Wanderquappe wurden Wachstum und Färbung angegeben. So wurden die zur Laichzeit aufsteigenden, schnellwüchsigen Wanderquappen als hell-gelbbraun oder grünlich-gelb gefärbt und deutlich marmoriert beschrieben, während die langsamwüchsige Binnenquappe durch eine dunkelbraune bis schwarze Hautfärbung und eine schwache Marmorierung gekennzeichnet ist (KOOPS 1959; MÜLLER 1958). Bei unserer Analyse zeigte sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen Größe und Färbung: schnellwüchsige bzw. große Tiere waren heller. Durch die enge Korrelation der Parameter liefert die Färbung kein zusätzliches Unterscheidungsmerkmal zur Größe der Tiere.

Quappen aus stromab gelegenen Bereichen werden größer - in der vorliegenden Untersuchung waren Tiere zu vergleichbaren Zeitpunkten bei Skm 586 etwa 15-25 cm länger als bei Skm 379. Es gibt zwei deutlich unterscheidbare Wachstumsformen, wenn das Alter berücksichtigt wird. Quappen eines Alters von 3+ oder mehr lassen sich in zwei Größengruppen ohne Überlappungen einteilen: kleiner als 35 cm und größer als 50 cm. Diese Unterscheidbarkeit trat allerdings nur bei Skm 379 auf und lässt sich durch den Aufstieg

großer Quappen von unterhalb gelegenen Elbabschnitten erklären. Von der Größe der Tiere auf einen Aufenthalt im Brackwasser zu schließen, ist nach unseren Ergebnissen unzulässig. Zwar waren fast alle Tiere, die bis in das Brackwasser gewandert sind, auch groß und schnellwüchsig. Aber auch Tiere, die nicht bis dorthin gewandert sind, können groß und schnellwüchsig sein. Da nur ein geringer Anteil der Quappen bis ins Brackwasser wandert, hat sich sogar der überwiegende Anteil der großen und schnellwüchsigen Tiere zeitlebens im Süßwasser aufgehalten. Anhand unserer Ergebnisse war es aber nicht möglich, beim Süßwasser zwischen Mittel- und Unterelbe zu unterscheiden. Insofern ist nicht auszuschließen, dass es eine distinkte Wanderform gibt, die zwischen Mittel- und Unterelbe pendelt aber nicht bis Cuxhaven oder darüber hinaus zieht.

Auch aufgrund einer Literaturanalyse scheint die Existenz einer stationären bzw. nicht wandernden Form äußerst unwahrscheinlich. In zahlreichen Untersuchungen werden die Wanderungen von Quappen beschrieben (vergl. Abschnitt 2.8). Außerhalb Deutschlands findet sich in keiner Publikation eine Unterscheidung von Formen mit stationärem bzw. wanderndem Verhalten.

Jüngere bzw. kleinere Tiere in Flüssen wandern überwiegend im zweiten Lebensjahr erstmalig stromab (ROHTLA et al. 2013), somit setzt sich der Bestand der verbleibenden Quappen überwiegend aus eher kleinen Tieren zusammen. Aber auch ältere Tiere nehmen nicht immer an den saisonalen stromauf oder stromab gerichteten Wanderungen teil (MCPHAIL & PARAGAMIAN 2000; PULLIAINEN & KORHONEN 1990, 1993). Zudem gibt es individuelle Wechsel zwischen stationären und wandernden Verhaltensweisen (FREDRICH & ARZBACH 2002). Im Prinzip wandern alle Quappen, jedoch erst ab einer bestimmten Größe und nicht regelmäßig jährlich. Damit sind die stationären Tiere nicht als „Form“ zu beschreiben. Die wahrscheinliche Ursache der geringeren Größe der Sommer-Bestände ist vielmehr, dass es sich um überwiegend kleinere oder jüngere Tiere handelt, die noch nicht abgewandert sind.

Die Befragungen der Erwerbsfischer an der Elbe ergaben kein eindeutiges Bild. Ein Großteil der Erwerbsfischer unterscheidet zwei Phänotypen, die kleine Binnen- oder Steinquappe und die große Wander- oder Elbquappe. Auch Färbungsunterschiede werden beschrieben. Als Ursache der phänotypischen Unterschiede werden Ernährung und Wanderungen genannt. Keiner der Befragten hat darüber hinausgehende Angaben zu Ursachen der Unterschiede gemacht (denkbar wären z. B. zwei Unterarten, verschiedene Bestände oder unterschiedliche Laichhabitats gewesen). Zwei der Fischer waren sich sicher, dass es sich bei der Wanderquappe um eine eigenständige, aber ausgestorbene Form handelt. Anderenfalls müssten diese Tiere hin und wieder nachweisbar sein. Dieser Annahme stehen die Aussagen des Großteils der Fischer entgegen, nach der auch aktuell einzelne Wanderquappen gefangen werden. Insgesamt unterstützen die Befragungen die Annahme, dass der Begriff Wanderquappe den Anteil großer, abgewanderter und zum Laichen wieder aufsteigender Tiere beschreibt. Durch die insgesamt geringen Bestände sind auch die großen Tiere von 60–70 cm Länge selten geworden. Damit sind Wander- und Binnenquappe keine distinkten Formen.

Zusammenfassend kann der Schluss gezogen werden, dass es in der Elbe keine Abgrenzungen zwischen stationär lebenden, klein bleibenden Quappen von bis in das Brackwasser wandernden, großwüchsigen Quappen gibt. Es handelt sich bei den unterschiedlichen Formen um Tiere einer Population, die sich unterschiedlich entwickeln, wobei die Zugehörigkeit zu einer Form nicht dauerhaft ist. Der Begriff „Wanderquappe“ ist als fischereiliche Bezeichnung großer, während der Laichzeit aufsteigender und kommerziell nutzbarer Quappen zu werten. Der Begriff entspricht nicht einer genetisch, ökologisch oder phänotypisch fixierten Varietät. Dementsprechend kann die Wanderquappe auch nicht

ausgestorben sein. Vor diesem Hintergrund ist auch das Fehlen nachweislicher Unterschiede bei den anatomischen, physiologischen und genetischen Untersuchungen plausibel.

Die Diskussion von Begrifflichkeiten darf aber nicht davon ablenken, dass die Quappe in der Elbe selten geworden ist und größere Exemplare kaum noch vorkommen.

6 Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Untersuchung war die Beschreibung der Bestandssituation der Quappe in der Elbe. Mit Blick auf eine eventuelle fischereiliche Nutzbarkeit wurden Bestände eingeschätzt, Aufstiegszahlen ermittelt und Wachstumsparameter aufgenommen. Die Quappenfischerei wird traditionell während der Wintermonate durchgeführt, wo besonders große aufsteigende Exemplare vorkommen. Diese wurden in der Literatur als Wanderquappen den kleineren Binnenquappen gegenübergestellt. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen sollte daher auch die Frage geprüft werden, ob es sich bei diesen Wanderquappen um eine besondere, eventuell in der Elbe ausgestorbene Form handelt.

Die Quappe besiedelt in der Elbe den gesamten Hauptstrom von der sächsischen Oberelbe bis in den Brackwasserbereich der Unterelbe. Die bestandsbildenden Hauptvorkommen sowie die Hauptlaichgebiete liegen nach den vorliegenden Daten in der Mittelelbe. Die Unterelbe dient vorwiegend als wichtiges Nahrungs- und Aufwuchshabitat. In der Mittelelbe ist der Quappenbestand Mitte der 1990er Jahre im Zusammenhang mit einer Verbesserung der Wasserqualität und der Habitatstrukturen wieder angestiegen, spielt in der Fischartengemeinschaft aber nach wie vor eine untergeordnete Rolle.

Die Untersuchungen der Quappenbestände in der Elbe bestätigten das ausgeprägte Wanderverhalten der Art. Es lässt sich zwischen stromauf gerichteten Laichwanderungen im Winter (November bis Januar), anschließenden Wanderungen zur Nahrungssuche (Februar bis April) und einer stromab gerichteten Abwanderung unterscheiden. In den Sommermonaten Juni bis August sind die Nachweise von Quappen im Elbestrom sehr gering. Quappen in stromab gelegenen Flussabschnitten sind im Mittel größer. Während der Laichwanderungen tauchen daher große Tiere in den Mittel- bis Oberläufen auf.

Umfangreiche anatomische, physiologische und genetische Untersuchungen ergaben keine Hinweise auf die Unterscheidbarkeit einer speziellen Binnenform (Schlupf und lebenslanger Verbleib im Süßwasser) von einer Wanderform (Schlupf im Süßwasser, Aufwuchs im Brackwasser, Laichen im Süßwasser). Es konnten keine distinkten Gruppen hinsichtlich Färbung, Größe, Wachstumsgeschwindigkeit oder genetischer Unterschiede festgestellt werden, die im Zusammenhang mit einem Aufenthalt im Brackwasser standen. Obwohl es zwischen den untersuchten Quappen sehr deutliche Unterschiede in den altersspezifischen Längen und im Wanderverhalten gab, sind diese Unterschiede als individuelle Merkmale anzusehen und nicht als Ausprägung zweier unterscheidbarer Gruppen.

Die Untersuchungen zeigten auch einige Auffälligkeiten der Quappe im Vergleich zu anderen Fischarten. Durch die großen Wachstumsunterschiede bilden die Populationen keine Kohorten, d.h. von der Länge ist kein Rückschluss auf das Alter möglich. Zudem zeigte sich eine erhebliche Variabilität im Wanderverhalten. Grundsätzlich wanderten Individuen der Art ab einer bestimmten Größe bzw. Alter stromab und später dann im Winter zum Laichen stromauf. Die Wanderungen der Quappen führten aber nicht zwangsweise bis in die Brackwasserbereiche der Elbe. Tiere, die einmal das Brackwasser verlassen hatten, kehrten auch nicht wieder in diese Bereiche zurück. Es wurden zudem Quappen gefunden, die sich über mehrere Jahre im Brackwasserbereich aufgehalten hatten. Anhand von Literatur konnte bestätigt werden, dass große Anteile der Quappenpopulation nur unregelmäßig an Wanderungen und am Laichgeschäft teilnehmen. Auch in der Elbe gibt es einen Laichzug, an dem aber nicht immer alle Fische teilnehmen. Die Untersuchungen bestätigten die große Bedeutung der Wanderungen für die Quappe. In mehreren Untersuchungsjahren stiegen zur Laichzeit insgesamt nur wenige hundert Quappen aus der Unterelbe in die Mittelelbe auf. Im Vergleich zu historischen Angaben (bis 1960) sind die heutigen Bestände in der Elbe sehr gering und es ist keine Bestandszunahme als Folge des 2010 in Betrieb genommenen

Fischpasses zu verzeichnen. Es zeichnet sich auch keine Zunahme großer, fischereilich nutzbarer Individuen während der Laichzeit im November bis Januar ab.

Die zukünftige Bestandsentwicklung der Quappe, insbesondere die Vorkommen großwüchsiger Tiere zur Laichzeit, können derzeit nicht eingeschätzt werden. Es ist jedoch nicht anzunehmen, dass die in Zukunft realisierbaren Fangerträge zu einer Erhöhung der derzeit geringen wirtschaftlichen Bedeutung dieser Fischart für die Erwerbsfischerei führen werden.

7 Danksagung

Die Autoren bedanken sich bei Ines Lehmann (Max Rubner-Institut, Institut für Sicherheit und Qualität bei Milch und Fisch) für die Analyse von Fett-, Protein- und Aschegehalt sowie Fettsäurenparameter und darüber hinaus für Hinweise zur Auswertung. Die Elementanalysen des Elbwassers wurden von der AG Sediment-Geochemie des Zentrums für Marine Umweltwissenschaften (MARUM) in Bremen durchgeführt (Silvana Pape, Martin Kölling und Matthias Zabel), wofür wir uns bedanken. Wir bedanken uns auch bei den Erwerbsfischern auf der Elbe für ihre freundlichen Auskünfte bei der Befragung. Besonderer Dank gebührt den Fischereibetrieben G. Quaschny, C. Köthke sowie Grube & Stoef für die Bereitstellung von Quappen für die weiteren Laboruntersuchungen.

8 Literatur

- 2008/105/EG (2008): Richtlinie 2008/105/EG des Europäischen Parlaments und des Rates über Umweltqualitätsnormen im Bereich der Wasserpolitik und zur Änderung und anschließenden Aufhebung der Richtlinien des Rates 82/176/EWG, 83/513/EWG, 84/156/EWG, 84/491/EWG und 86/280/EWG sowie zur Änderung der Richtlinie 2000/60/EG. Abl. L 348 Seiten 84-97 ff.
- ALBRECHT, M.-L. (1960): Die Elbe als Fischgewässer. *Wasserwirtschaft Wassertechnik* 10: 461-465.
- ANTONACOPOULOS, N. (1973): Lebensmittelchemisch-rechtliche Untersuchung und Beurteilung von Fischen und Fischerzeugnissen. In: W. Ludorff & V. Meyer: *Fische und Fischerzeugnisse*. Paul Parey, Berlin.
- AOAC (2005): Method #968.06: Protein (Crude) in Animal Feed. In: AOAC International: *Official Methods of Analysis of AOAC International*. Aoac Intl, Gaithersburg.
- ARAI, T. & T. HIRATA (2006): Determination of trace elements in otoliths of chum salmon *Oncorhynchus keta* by laser ablation-ICP-mass spectrometry. *Fisheries Science* 72: 977-984.
- ARZBACH, H. H., I. LÜBKER & H. J. SCHUBERT (1999): Radiotelemetrische Untersuchung der Bewegungen von Quappen (*Lota lota* (L.)) an der Staustufe Geesthacht im Winter 1998/1999 Teil 1.
- BADE, E. (1901): *Die mitteleuropäischen Süßwasserfische*. Hermann Walther Verlagsbuchhandlung.
- BAILEY, M. M. (1972): Age, Growth, Reproduction, and Food of the Burbot, *Lota lota* (Linnaeus), in Southwestern Lake Superior. *Transactions of the American Fisheries Society* 101: 667-674.
- BAUCH, G. (1958): Untersuchungen über die Gründe für den Ertragsrückgang der Elbfischerei zwischen Elbsandsteingebirge und Boizenburg. *Zeitschrift für Fischerei NF* 7: 161-437.
- BAUCH, G. (1963): *Die einheimischen Süßwasserfische*. Neumann Verlag, Radebeul.
- BAUER, O. N. (1987): *Key to parasites of freshwater fishes of the fauna of the USSR*. Nauka, Leningrad.
- BECKE, C. (2012): Altersstruktur und Nahrungsspektrum der Trüsche (*Lota lota*) im oligotrophen Bodensee. Masterarbeit, Westfälische Wilhelms-Universität Münster.
- BECKE, C. & R. RÖSCH (2014): Untersuchung zur Altersstruktur und Längenverteilung der Trüsche (*Lota lota*) im Bodensee. *AUF AUF* 2: 11-15.
- BECKEDORF, R. & H.-J. SCHUBERT (1995): Funktionsüberprüfung der Fischaufstiegsanlagen an der Staustufe Geesthacht. *Binnenfischerei in Niedersachsen* 4: 49.
- BENJAMINI, Y. & Y. HOCHBERG (1995): Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society* 57: 289-300.
- BERG, R. (1988): *Der Aal im Bodensee*. Ökologie & Landwirtschaft, J. Margraf, Gaimersheim.
- BERGEMANN, M. (2005): Berechnung des Salzgehaltes der Elbe. Bericht, Wassergütestelle Elbe.
- BERGERSEN, E. P., M. F. COOK & R. J. BALDES (1993): Winter movements of burbot (*Lota lota*) during an extreme drawdown in Bull Lake, Wyoming, USA. *Ecology of Freshwater Fish* 2: 141-145.

- BERNARD, D. R., J. F. PARKER & R. LAFFERTY (1993): Stock Assessment of Burbot Populations in Small and Moderate-Size Lakes. *North American Journal of Fisheries Management* 13: 657-675.
- BISCHOFF, A. & C. WOLTER (2001): Groyne-heads as potential summer habitats for juvenile rheophilic fishes in the Lower Oder, Germany. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 31: 17-26.
- BLABOLIL, P., M. ČECH, T. JŮZA, L. KOČVARA, J. MATĚNA, M. ŘÍHA, L. VEJŘÍK & J. PETERKA (2018): Condition and feeding behaviour of subadult burbot (*Lota lota*) in riverine and lacustrine environments. *Biologia*.
- BOSVELD, J., J. KRANENBARG, H. J. R. LENDERS & A. J. HENDRIKS (2015): Historic decline and recent increase of Burbot (*Lota lota*) in the Netherlands. *Hydrobiologia*.
- BRACKWEHR, L., M. BUNZEL-DRÜKE, U. DETERING, G. JACOBS, M. KÜHLMANN, S. KUSS, K. P. LAMPERT, M. MÖHLENKAMP, B. REINERT, A. PETRUCK, M. SCHARF, V. SCHULZ, T. SEUME & O. ZIMBALL (2016): Die Quappe (*Lota lota*) im Einzugsgebiet der Lippe: Ökologie, Schutzmaßnahmen, Zucht und Wiederherstellung. Landesfischereiverband Westfalen und Lippe e. V., Münster.
- BRÄMICK, U. (2017): Jahresbericht zur Deutschen Binnenfischerei und Binnenaquakultur 2016. Institut für Binnenfischerei e. V.
- BUNZEL-DRÜKE, M., M. SCHARF & O. ZIMBALL (2004): Zur Biologie der Quappe. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 36: 334-340.
- BUSH, A. O., K. D. LAFFERTY, J. M. LOTZ & A. W. SHOSTAK (1997): Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- CAMPANA, S. E. (1999): Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* 188: 263-297.
- CARL, L. M. (1995): Sonic Tracking of Burbot in Lake Opeongo, Ontario. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 77-83.
- CLARKE, K. R. (1993): Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology* 18: 117-143.
- COHEN, D. M., T. LNADA, T. LWAMOTO & N. SCIALABBA (1990): FAO species catalogue Vol. 10 Gadiform fishes of the worls. *FAO Fisheries Synopsis* 125 Vol. 10.
- COSTELLO, M. J., C. S. EMBLOW & R. WHITE (2001): European register of marine species. A check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. *Patrimoines naturels* 50.
- DGF (1998): DGF-Einheitmethode C-VI-11d. Fettsäuremethylester: Alkalische Umesterung. Ed.: Deutsche Gesellschaft für Fettwissenschaft, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.
- DGF (2000): DGF-Einheitmethode C-VI-10a. Gaschromatographie: Analyse der Fettsäuren und Fettsäureverteilung. Ed.: Deutsche Gesellschaft für Fettwissenschaft, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.
- DILLEN, A., J. COECK & D. MONNIER (2007): Habitat use and seasonal migrations of burbot in lowland rivers in north France. In: V. L. Paragamian & D. H. Bennett: Burbot: ecology, management, and culture. *American Fisheries Society Symposium*, Bethesda.
- DONNER, M. T. & R. ECKMANN (2011): Diel vertical migration of larval and early-juvenile burbot optimises survival and growth in a deep, pre-alpine lake. *Freshwater Biology* 56: 916-925.
- EDSALL, T. A. & G. W. KENNEDY (1993): Distribution, abundance, and resting microhabitat of burbot on Julian's Reef, southwestern Lake Michigan. *Transactions of the American Fisheries Society* 122: 560-574.

- EICK, D. (2013): Habitat preferences of the burbot (*Lota lota*) from the River Elbe: an experimental approach *Journal of Applied Ichthyology* 29: 541-548.
- ELLIOTT, J. M. & M. A. HURLEY (2001): Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish. *Freshwater Biology* 44: 605-615.
- ELSDON, T. S. & B. M. GILLANDERS (2002): Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1796-1808.
- ELSDON, T. S. & B. M. GILLANDERS (2003): Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13: 219-235.
- EVENSON, M. J. (1993): Seasonal movement of radio-implanted burbot in the Tanana river drainage. *Fishery data series 93-47*, Alaska Department of Fish and Game.
- FISCHER, P. (1999): Otolith microstructure during the pelagic, settlement and benthic phases in burbot. *Journal of Fish Biology* 54: 1231-1243.
- FISCHER, P. (2000): An experimental test of metabolic and behavioural responses of benthic fish species to different types of substrate. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2336-2344.
- FISCHER, P., H. KAUTZ, H. WEBER & W. OBERGFELL (2001): The use of passive integrated transponder systems (PIT) triggered by infrared-gates for behavioural studies in nocturnal, bottom-dwelling fish species. *Journal of Fish Biology* 58: 295-298.
- FISCHO LSA (2013): Fischereiordnung des Landes Sachsen-Anhalt. GVBl LSA 2 Seiten 16 ff, zuletzt geändert am 06.03.2013.
- FLADUNG, E. (2002): Der präadulte/adulte Fischbestand in Bühnenfeldern und Leitwerken der Mittelbe. *Zeitschrift für Fischkunde Suppl.* 1: 101-120.
- FLADUNG, E., M. SCHOLTEN & C. WIRTZ (2004): Verfügbarkeit und Nutzung von Sand- und Kiesbänken im Hauptstrom der unteren Mittelbe als Laich- und Aufwuchshabitate für Fische. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ichthyologie* 4: 25-47.
- FOX, J. & S. WEISBERG (2011): *An {R} Companion to Applied Regression*. Sage Publications, Thousand Oaks CA.
- FRATT, T. W., D. W. COBLE, F. COPES & R. E. BRUESEWITZ (1997): Diet of Burbot in Green Bay and Western Lake Michigan With Comparison to Other Waters.
- FREDRICH, F. & H.-H. ARZBACH (2002): Wanderungen und Uferstrukturnutzung der Quappe, *Lota lota*, in der Elbe, Deutschland. *Zeitschrift für Fischkunde* 1: 159-178.
- FROESE, R. (2006): Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 241-253.
- FROESE, R. & D. PAULY (2018): FishBase. www.fishbase.org.
- FRY, B. (2002): Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: A conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries* 25: 264-271.
- FÜLLNER, G., M. PFEIFER, F. VÖLKER & A. ZARSKA (2016): *Atlas der Fische Sachsen*. Ed.: Sächsische Landesanstalt für Umwelt, Landwirtschaft und Geologie (LFULG), Dresden.
- FURGAŁA-SELEZNIOW, G., A. SKRZYPCZAK, D. KUCHARCZYK, R. KUJAWA, A. MAMCARZ, D. ŻARSKI & K. TARGOŃSKA (2014): Food selection of burbot (*Lota lota* L.) larvae reared in illuminated net cages in mesotrophic Lake Maróz (north-eastern Poland). *Aquaculture International* 22: 41-52.
- GAUMERT, D. & M. KÄMMEREIT (1993): *Süßwasserfische in Niedersachsen*. Ed.: Niedersächsisches Landesamt für Ökologie, Hildesheim.

- GAUMERT, T. (1995): Spektrum und Verbreitung der Rundmäuler und Fische in der Elbe von der Quelle bis zur Mündung. Arbeitsgemeinschaft für die Reinhaltung der Elbe, Hamburg.
- GAUMERT, T. (2008): Die Notwendigkeit der Erhöhung der Fischwechselkapazität am Wehr Geesthacht. FGG, Hamburg.
- GHAN, D. & W. SPRULES (2005): Diet, prey selection, and growth of larval and juvenile burbot *Lota lota* (L.). *Journal of Fish Biology* 42: 47-64.
- HARRISON, P. M., L. F. G. GUTOWSKY, E. G. MARTINS, D. A. PATTERSON, S. J. COOKE & M. POWER (2016a): Temporal plasticity in thermal-habitat selection of burbot *Lota lota* a diel-migrating winter-specialist. *Journal of Fish Biology* 88: 2111-2129.
- HARRISON, P. M., L. F. G. GUTOWSKY, E. G. MARTINS, D. A. PATTERSON, S. J. COOKE & M. POWER (2016b): Burbot and large hydropower in North America: benefits, threats and research needs for mitigation. *Fisheries Management and Ecology*.
- HARROD, C., J. GREY, T. K. MCCARTHY & M. MORRISSEY (2005): Stable isotope analyses provide new insights into ecological plasticity in a mixohaline population of European eel. *Oecologia* 144: 673-683.
- HEDIN, J. (1983): Seasonal spawning migrations of the burbot (*Lota lota* L.) in a coastal stream of the northern Bothnian Sea. *Fauna Norrlandica* 6: 1-20.
- HILLER, J. & T. WICHMANN (2007a): Analyse des Käuferpotentials für Quappe in Mecklenburg-Vorpommern / Teil 2. *Fischerei & Fischmarkt in Mecklenburg-Vorpommern* 2: 36-42.
- HILLER, J. & T. WICHMANN (2007b): Analyse des Käuferpotentials für Quappe in Mecklenburg-Vorpommern / Teil 1. *Fischerei & Fischmarkt in Mecklenburg-Vorpommern* 1: 36-42.
- HOCHLEITHNER, M. (2002): Die Quappe (*Lota lota* Linnaeus, 1758) Biologie und Aquakultur. In: *Fisch des Jahres 2002: Die Quappe (Lota lota)*, pp. 23-37. VDSF Verband Deutscher Sportfischer e. V.
- HOFMANN, N. & P. FISCHER (2003): Impact of temperature on food intake and growth in juvenile burbot. *Journal of Fish Biology* 63: 1295-1305.
- HÖLKER, F., S. VOLKMANN, C. WOLTER, P. L. M. VAN DIJK & I. HARDEWIG (2004): Colonization of the freshwater environment by a marine invader: how to cope with warm water temperatures? *Evolutionary Ecology Research* 6: 1123-1144.
- HOLZER, G., G. UNFER, C. GUMPINGER, M. HINTERHOFER, S. GUTTMANN & K. PINTER (2011): Der Verein "Die Bewirtschafter" stellt den Fisch des Jahres 2011 vor: Die Aalrutte (*Lota lota*). *Österreichs Fischerei* 64: 254-268.
- HUBBS, C. L. & L. P. SCHULTZ (1941): Contributions to the ichthyology of Alaska with description of two new fishes. . *Occasional Papers of the Museum of Zoology*.
- HUFGARD, H. & U. SCHWEVERS (2013a): Monitoring des Elbfischaufstiegs an der Staustufe Geesthacht an der Elbe, Jahrbuch 2011. *Schriftenreihe Elbfisch-Monitoring Band 3*.
- HUFGARD, H. & U. SCHWEVERS (2013b): Monitoring des Fischaufstiegs an der Staustufe Geesthacht in der Elbe (Jahrbuch 2011). *Schriftenreihe Elbfisch-Monitoring*.
- HUFGARD, H. & U. SCHWEVERS (2013c): Monitoring des Fischaufstiegs an der Staustufe Geesthacht in der Elbe (Jahrbuch 2010). *Schriftenreihe Elbfisch-Monitoring*.
- HUFGARD, H., B. ADAM & U. SCHWEVERS (2013): Monitoring des Fischaufstiegs an der Staustufe Geesthacht in der Elbe (Jahrbuch 2012). *Schriftenreihe Elbfisch-Monitoring*.
- IKSE (1991): Erstes Aktionsprogramm (Sofortprogramm) zur Reduzierung der Schadstofffrachten in der Elbe und ihrem Einzugsgebiet. Internationale Kommission zum Schutz der Elbe (IKSE), Magdeburg.
- IKSE (1996): Abschlußbericht über den Stand der Durchführung der im "Ersten Aktionsprogramm (Sofortprogramm) zur Reduzierung der Schadstofffrachten in der

- Elbe und ihrem Einzugsgebiet" enthaltenen Maßnahmen. Internationale Kommission zum Schutz der Elbe (IKSE), Magdeburg.
- IKSE (2008): Die Fischfauna des Elbestroms - Bewertung nach Wasserrahmenrichtlinie. Internationale Kommission zum Schutz der Elbe (IKSE), Magdeburg.
- IKSE (2010): Die Elbe ist wieder ein lebendiger Fluss - Abschlussbericht Aktionsprogramm Elbe 1996-2010. Internationale Kommission zum Schutz der Elbe (IKSE), Magdeburg.
- JOCHUM, K. P., D. SCHOLZ, B. STOLL, U. WEIS, S. A. WILSON & Q. YANG (2012): Accurate trace element analysis of speleothems and biogenic calcium carbonates by LA-ICP-MS. *Chemical Geology* 318-319: 31-44.
- JOCHUM, K. P., U. WEIS, B. STOLL, D. KUZMIN, Q. YANG, I. RACZEK, D. E. JACOB, A. STRACKE, K. BIRBAUM, D. A. FRICK, G. D. & J. ENZWEILER (2011): Determination of Reference Values for NIST SRM 610-617 Glasses Following ISO Guidelines. *Geostandards and Geoanalytical Research* 35: 397-429.
- JOHNSON, T. (1981): Biotopwechsel und Lebensweise der Quappe (*Lota lota* L.) in der Bottnischen See und einem Küstenfluss. *Österreichs Fischerei* 34: 6-9.
- JOMBART, T. (2008): adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403-1405.
- JOMBART, T., S. DEVILLARD & F. BALLOUX (2010): Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* 11: 94.
- JÜRGENSEN, S. & J. PUCHMÜLLER (2013): Fische in Berlin : Bilanz der Artenvielfalt. Senatsverwaltung für Stadtentwicklung und Umwelt, Berlin.
- KA 6/7615 (2012): Antwort der Landesregierung auf eine Kleine Anfrage zur schriftlichen Beantwortung: Salzkonzentration in der Saale. Landtag von Sachsen-Anhalt Drucksache 6/1572.
- KAHILAINEN, K. & H. LEHTONEN (2003): Piscivory and prey selection of four predator species in a whitefish dominated subarctic lake. *Journal of Fish Biology* 63: 659-672.
- KAINZ, U. & H. P. Ö. GOLLMANN (1996): Laichgewinnung, Erbrütung und erste Aufzuchtversuche bei Aalrutten (*Lota lota*). *Österreichs Fischerei* 49: 154-158.
- KAMMERAD, B. & J. SCHARF (2012): Fischarten und Fischgewässer in Sachsen-Anhalt - Teil I: Die Fischarten. Landesverwaltungsamt Sachsen-Anhalt, Referat Fischerei & Institut für Binnenfischerei e. V.
- KARL, H., J. OEHLENSCHLÄGER, K. BEKAERT, J.-P. BERGÉ, A. CADUN, G. DUFLOS, B. M. POLI, M. TEJADA, S. TESTI & M. TIMM-HEINRICH (2012): WEFTA Interlaboratory Comparison on Total Lipid Determination in Fishery Products Using the Smedes Method. *Journal of AOAC International* 95: 489-493.
- KEMBEL, S. W., P. D. COWAN, M. R. HELMUS, W. K. CORNWELL, H. MORLON, D. D. ACKERLY, S. P. BLOMBERG & C. O. WEBB (2010): Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463-1464.
- KIECKHÄFER, H. (1972): Die Biologie der Bodenseetrüschchen (*Lota lota*). *Zoologischer Anzeiger* 189: 298-325.
- KLAUS, B. & K. STRIMMER (2015): fdrtool: Estimation of (Local) False Discovery Rates and Higher Criticism (R package version 1.2.15)
- KLEIN, Z. B., R. S. HARDY & M. C. QUIST (2016): Diet of Juvenile Burbot and Insight into Gape Limitation. *Intermountain Journal of Sciences* 22.
- KLUGE, M. (1900): Unsere Elbfische. *Magdeburgische Zeitung* 10/14: S. 94-95.
- KNÖSCHE, R. (2001): Fische und Fischerei in der Mittelelbe. *Schriften des Instituts für Binnenfischerei e. V.* 6: 1-99.

- KNÖSCHE, R., S. ZAHN, P. SCHOPPE & H. EBEL (2001): Fische und Fischerei in der Mittelelbe. Schriften des Instituts für Binnenfischerei, 6, Potsdam-Sacrow.
- KOOPS, H. (1959): Der Quappenbestand der Elbe. Untersuchungen und die fischereiliche Bedeutung der Aalquappe (*Lota lota* (L.)) im Hinblick auf die Auswirkungen des im Bau befindlichen Elbstaus bei Geesthacht. Kurze Mitteilungen aus dem Institut für Fischereibiologie der Universität Hamburg 9: 1-60.
- KOOPS, H. (1960): Die Bedeutung der Staustufe Geesthacht für die Quappenfischerei der Elbe. Kurze Mitteilungen aus dem Institut für Fischereibiologie der Universität Hamburg 10: 43-55.
- KOTTELAT, M. & J. FREYHOF (2007): Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol.
- KUPREN, K., I. TRĄBSKA, D. ŻARSKI, S. KREJSZEFF, K. PALIŃSKA-ŻARSKA & D. KUCHARCZYK (2014): Early development and allometric growth patterns in burbot *Lota lota* L. *Aquaculture International* 22: 29-39.
- LAVES (2011): Vollzugshinweise zum Schutz von Fischarten in Niedersachsen. Fischarten des Anhangs II der FFH-Richtlinie und weitere Fischarten mit Priorität für Erhaltungs- und Entwicklungsmaßnahmen - Quappe, Aalrutte (*Lota lota*). Niedersächsisches Landesamt für Verbraucherschutz und Lebensmittelsicherheit.
- LAWA (2002): Gewässergüteatlas der Bundesrepublik Deutschland - Fließgewässer: Karten der Wasserbeschaffenheit (1992-2001) und Darstellung des Zustandes sowie langjähriger Entwicklungen in den Flussgebieten. Länderarbeitsgemeinschaft Wasser.
- LÜHMANN, M. & H. MANN (1960): Untersuchung über die Erträge der Unterelbe. *Der Fischwirt* 10: 197- 204.
- LUKOWICZ, M. v. & U. BRÄMICK (2003): Binnenfischerei 2002. Institut für Binnenfischerei e. V.
- MAITLAND, P. S. & A. A. LYLE (1992): Conservation of freshwater fish in the British Isles: Proposals for management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 2: 165-183.
- MANN, H. (1968): Die Beeinflussung der Fischerei in der Unterelbe durch zivilisatorische Maßnahmen. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 17: 168-181.
- MARCOGLIESE, D. J. & K. C. JACOBSON (2015): Parasites as biological tags of marine, freshwater and anadromous fishes in North America from the tropics to the Arctic. *Parasitology* 142: 68-89.
- MAROHN, L., V. HILGE, K. ZUMHOLZ, A. KLÜGEL, H. ANDERS & R. HANEL (2011): Temperature dependency of element incorporation into European eel (*Anguilla anguilla*) otoliths. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* 6: 2175-2184.
- MCPHAIL, J. D. & V. L. PARAGAMIAN (2000): Burbot biology and life history. In: V. L. Paragamian & D. H. Willis: Burbot biology, ecology, and management, pp. 11-23. Fisheries Management Section of the American Fisheries Society, Bethesda.
- MILER, O. & P. FISCHER (2004): Distribution and onshore migration behaviour of burbot larvae in Lake Constance, Germany. *Journal of Fish Biology* 64: 176-185.
- MORAVEC, F. (1994): Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Academia, Praha.
- MÜLLER, K. (1969): Nachweis circannualer Periodik bei der Quappe (*Lota lota* L.). *Experimentia* 25: 1268-1269.
- MÜLLER, W. (1957): Beiträge zur Biologie der Quappe (*Lota lota* (L.)) nach Untersuchungen in Gewässern zwischen Elbe und Oder. Dissertation, Humboldt-Universität Berlin.
- MÜLLER, W. (1958): Das Wachstum der Quappe (*Lota lota* L.) im Oderhaff und deutschen Gewässern. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* XIII: 743-747.

- MÜLLER, W. (1960): Beiträge zur Biologie der Quappe nach Untersuchungen in den Gewässern zwischen Elbe und Oder. *Zeitschrift für Fischerei* 9: 1-72.
- MUSTONEN, A.-M., P. NIEMINEN & H. HYVÄRINEN (2002a): Leptin, ghrelin, and energy metabolism of the spawning burbot (*Lota lota*, L.). *Journal of Experimental Zoology* 293: 119-126.
- MUSTONEN, A. M., P. NIEMINEN & H. HYVAURINEN (2002b): Liver and plasma lipids of spawning burbot. *Journal of Fish Biology* 61: 1318-1322.
- NEUFELD, M. D., C. A. DAVIS, K. D. CAIN, N. R. JENSEN, S. C. IRELAND & C. LEWANDOWSKI (2011): Evaluation of methods for the collection and fertilization of burbot eggs from a wild stock for conservation aquaculture operations. *Journal of Applied Ichthyology* 27: 9-15.
- NOLTE, W. (1953): Versuch einer Statistik der Binnenfischerei 1946 - 1948 im Bereich des Landesfischereiverbandes Niedersachsen. *Neues Archiv für Niedersachsen, Veröffentlichungen, Reihe C Band 6*: 332 - 350.
- OGLE, D. H. (2016): *Introductory Fisheries Analyses with R*. CRC Press, Boca Raton.
- OGLE, D. H. (2017): *FSA: Fisheries Stock Analysis (R package version 0.8.18)*.
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, M. FRIENDLY, G. KINDT, P. LEGENDRE, D. MCGLINN, P. R. MINCHIN, R. B. O'HARA, G. L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M. H. M. STEVENS, E. SZOECZ & H. WAGNER (2017): *vegan: Community Ecology Package (R package version 2.4-4)*.
- PÄÄKKÖNEN, J. P. J. & T. J. MARJOMÄKI (1997): Gastric evacuation rate of burbot fed single-fish meals at different temperatures. *Journal of Fish Biology* 50: 555-563.
- PÄÄKKÖNEN, J. P. J., O. TIKKANEN & J. KARJALAINEN (2003): Development and validation of a bioenergetics model for juvenile and adult burbot. *Journal of Fish Biology* 63: 956-969.
- PALIŃSKA-ŻARSKA, K., D. ŻARSKI, S. KREJSZEFF, J. NOWOSAD, M. BILAS, K. TREJCHEL & D. KUCHARCZYK (2014): Dynamics of yolk sac and oil droplet utilization and behavioural aspects of swim bladder inflation in burbot, *Lota lota* L., larvae during the first days of life, under laboratory conditions. *Aquaculture International* 22: 13-27.
- PAPE, A. (1952): Untersuchungen über die Erträge der Fischerei der Mittel-Elbe und die Auswirkungen ihres Ertragsniedergangs. *Zeitschrift für Fischerei NF* 1: 45-72.
- PARAGAMIAN, V. L., R. HARDY & B. GUNDERMAN (2005): Effects of regulated discharge on burbot migration. *Journal of Fish Biology* 66: 1199-1213.
- PARZYK, R. (1994): Jungwelse und Jungquappen wieder in der Mittel-Elbe. *Fischer und Teichwirt* 2: 62-63.
- PATZNER, R. A. & R. RIEHL (1992): Die Eier heimischer Fische. 1. Rutte, *Lota lota* L. (1758), (Gadidae). *Österreichs Fischerei* 45: 235-238.
- PETERSON, B. G. & P. CARL (2014): *PerformanceAnalytics: Econometric tools for performance and risk analysis (R package version 1.4.3541)*.
- PEZENBURG, M., R. THIEL & R. KNÖSCHE (2002): Ein fischökologisches Leitbild für die mittlere Elbe. *Zeitschrift für Fischkunde Suppl.* 1: 189-215.
- PIVNICKA, K. (1970): Morphological variation in the burbot (*Lota lota*) and recognition of the subspecies: a review. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 27: 1757-1765.
- POST, D. M. (2002): Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718.
- PROBST, W. N. & R. ECKMANN (2009): The influence of light on the diel vertical migration of young-of-the-year burbot *Lota lota* in Lake Constance. *Journal of Fish Biology* 74: 150-166.

- PULLIAINEN, E. & K. KORHONEN (1990): Seasonal changes in condition indices in adult mature and non-mature burbot, *Lota lota* (L.), in the north-eastern Bothnian Bay, northern Finland. *Journal of Fish Biology* 36: 251-259.
- PULLIAINEN, E. & K. KORHONEN (1993): Does the burbot, *Lota lota*, have rest years between normal spawning seasons? *Journal of Fish Biology* 43: 355-362.
- R 3.4.2 (2015): R Project for Statistical Computing. The R Development Core Team, Wien.
- REL (1925): Jahresbericht über die Deutsche Fischerei 1924. Reichministerium für Ernährung und Landwirtschaft, Berlin.
- REL (1926): Jahresbericht über die Deutsche Fischerei 1925. Reichministerium für Ernährung und Landwirtschaft, Berlin.
- REVELLE, W. (2017): psych: Procedures for Personality and Psychological Research (Version 1.7.8).
- RITTERBUSCH, D. (2014): Der Wels in der Elbe - Bestandsentwicklung und Wachstum. *Schriften des Instituts für Binnenfischerei e.V.* 37: 70.
- RIZOPOULOS, D. (2017): ltm - Latent trait models under IRT (Version 1.1-0)
- ROHTLA, M., M. VETEMAA, I. TAAL, R. SVIRGSDEN, K. URTSON, L. SAKS, A. VERLIIN, M. KESLER & T. SAAT (2013): Life history of anadromous burbot (*Lota lota*, Linneaus) in the brackish Baltic Sea inferred from otolith microchemistry. *Ecology of Freshwater Fish*: 1-8.
- ROHTLA, M., M. VETEMAA, I. TAAL, R. SVIRGSDEN, K. URTSON, L. SAKS, A. VERLIIN, M. KESLER & T. SAAT (2014): Life history of anadromous burbot (*Lota lota*, Linneaus) in the brackish Baltic Sea inferred from otolith microchemistry. *Ecology of Freshwater Fish* 23: 141-148.
- RÖNNAU, K. (1987): Historische Entwicklung und gegenwärtiger Stand der Fischerei auf der Unterelbe. Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität Kiel.
- RYDER, R. A. & J. PESENDORFER (1992): Food, growth, habitat, and community interactions of young-of-the-year burbot, *Lota lota* L., in a Precambrian Shield lake. *Hydrobiologia* 243: 211-227.
- SANETRA, M. & A. MEYER (2005): (Microsatellites from the burbot (*Lota lota*), a freshwater gadoid fish (Teleostei). *Molecular Ecology* 5: 390-392.
- SCHAARSCHMIDT, T., H. H. ARZBACH, R. BOCK, I. BORKMANN, U. BRÄMICK, M. BRUNKE, R. LEMCKE, M. KÄMMEREIT, L. MEYER & L. TAPPENBECK (2005): Die Fischfauna der kleinen Fließgewässer Nord- und Nordostdeutschlands - Leitbildentwicklung und typgerechte Anpassung des Bewertungsschemas nach EU-Wasserrahmenrichtlinie. Abschlussbericht, Landesforschungsanstalt für Landwirtschaft und Fischerei Mecklenburg-Vorpommern.
- SCHARF, J., U. BRÄMICK, F. FREDRICH, U. ROTHE, H. SCHUHR, M. TAUTENHAHN, C. WOLTER & S. ZAHN (2011a): Fische in Brandenburg - aktuelle Kartierung und Beschreibung der märkischen Fischfauna. Ed.: Institut für Binnenfischerei e.V., Potsdam-Sacrow.
- SCHARF, J., U. BRÄMICK, F. FREDRICH, U. ROTHE, H. SCHUHR, M. TAUTENHAHN, C. WOLTER & S. ZAHN (2011b): Fische in Brandenburg - Aktuelle Kartierung und Beschreibung der märkischen Fischfauna. Ed.: Institut für Binnenfischerei e.V., Potsdam-Sacrow.
- SCHIEMENZ, F. (1962): Wanderweite und Wanderdruck bei den Fischen und die Auswirkungen auf den Fischbestand in Flußstrecken mit Wehren. *Österreichische Fischerei* 15: 22-26.
- SCHIEMENZ, F. & H. KÖTHKE (1956): Die Fischereiverhältnisse in der Elbe vor dem Bau des Wehres in Geesthacht. *Zeitschrift für Fischerei NF* 5: 175-210.
- SCHNEIDER, J., A. LELEK & E. KORTE (2002): Wiedereinbürgerung der Quappe (*Lota lota*) in der Ruhr (NRW) durch die Ruhrfischereigenossenschaft, Essen. In: *Fisch des Jahres 2002: Die Quappe (*Lota lota*)*, pp. 5-19. VDSF Verband Deutscher Sportfischer e. V.

- SCHRECKENBACH, K. (1995): Grundregeln für den Fischbesatz und die Beurteilung des Besatzmaterials. AFZ-Fischwaid 5: 32-36.
- SCHRECKENBACH, K. (1996): Die Beurteilung und Förderung von Raubfischbeständen. AFZ-Fischwaid 5: 14-17.
- SCHRECKENBACH, K. (2002): Einfluss von Umwelt und Ernährung bei der Aufzucht und beim Besatz von Fischen. VDSF-Schriftenreihe 4: 55-73.
- SCHRECKENBACH, K., R. KNÖSCHE & K. EBERT (2001): Nutrient and energy content of freshwater fishes. Journal of Applied Ichthyology 17: 142-144.
- SCHRECKENBACH, K., R. KNÖSCHE, E. FLADUNG, S. ZIENERT, C. THÜRMER, P. SCHOPPE & H. EBEL (1995): Untersuchungen zur Verbesserung der Raubfischbestände unter besonderer Berücksichtigung der Quappe.
- SCHREIBER, A. & J. VAN HOUTT (2002): Populationsgenetische Untersuchungen an der Quappe. In: Fisch des Jahres 2002: Die Quappe (*Lota lota*), pp. 20-22. VDSF Verband Deutscher Sportfischer e.V.
- SCHUBERT, H.-J., H.-H. ARZBACH, I. LÜBKER & M. KÄMMEREIT (1999): Untersuchungen zum Wanderverhalten von Fischen im Bereich von Staustufen großer Flüsse am Beispiel des Elbewehres bei Geesthacht unter besonderer Berücksichtigung der Schiffsschleuse. Forschungsverbund Elbe-Ökologie, L. GmbH.
- SCHUBERT, H. J. (2008): Kontrolluntersuchungen im Fischaufstieg am Elbewehr bei Geesthacht September - Dezember 2007.
- SCHWEVERS, U., M. FALLER & H. HUGGARD (2011): Monitoring des Fischaufstiegs an der Staustufe Geesthacht in der Elbe (Jahrbuch 2009). Schriftenreihe Elbfisch-Monitoring.
- SEKHON, J. S. (2011): Multivariate and Propensity Score Matching Software with Automated Balance Optimization: The Matching Package for R. Journal of Statistical Software 42: 1-52.
- SLAVIK, O. & L. BARTOS (2002): Factors affecting migrations of burbot. Journal of Fish Biology 60: 989-998.
- SMEDES, F. (1999): Determination of total lipid using non-chlorinated solvents. Analyst 124: 1711-1718.
- SOROKIN, V. N. (1971): The Spawning and Spawning Grounds of the Burbot [*Lota lota* (L.)]. Journal of Ichthyology 11: 907-915.
- ŠPAKULOVÁ, M., M.-J. PERROT-MINNOT & B. NEUHAUS (2011): Resurrection of *Pomphorhynchus tereticollis* (Rudolphi, 1809) (Acanthocephala: Pomphorhynchidae) based on new morphological and molecular data. Helminthologia 48: 268-277.
- SPIEB, H. J., K. H. JÄHRLING & U. RASCHEWSKI (1994): Rundmäuler und Fische der Elbe im Land Sachsen-Anhalt. Staatliches Amt für Umweltschutz, Magdeburg.
- SPRATTE, S. & U. HARTMANN (1998): Süßwasserfische und Neunaugen in Schleswig-Holstein. Ministerium für ländliche Räume, Landwirtschaft, Ernährung und Tourismus des Landes Schleswig-Holstein, Kiel.
- STAPANIAN, M. A., V. L. PARAGAMIAN, C. P. MADENJIAN, J. R. JACKSON, J. LAPPALAINEN, M. J. EVENSON & M. D. NEUFELD (2010): Worldwide status of burbot and conservation measures. Fish and Fisheries 11: 34-56.
- STÜEKEN, M. J. P. (2012): Reproduktion, Aufzucht und Wiederansiedelung der Aalquappe (*Lota lota*). Universität Osnabrück Osnabrück.
- SVOBODOVÁ, Z., R. LLOYD, J. MÁCHOVÁ & B. VYKUSOVÁ (1993): Water quality and fish health. EIFAC Technical Paper 54: 59.
- TESCH, F.-W. (1967): Aktivitäten und Verhalten wandernder *Lampetra fluviatilis*, *Lota lota* und *Anguilla anguilla* im Tidegebiet der Elbe. Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 16: 92-111.

- THIEL, R. & R. THIEL (2015): Atlas der Fische und Neunaugen Hamburgs: Arteninventar, Ökologie, Verbreitung, Bestand, Rote Liste, Gefährdung und Schutz. Amt für Natur- und Ressourcenschutz, Abteilung Naturschutz, Hamburg.
- TIITU, V. & M. VORNANEN (2002): Morphology and fine structure of the heart of the burbot, a cold stenothermal fish. *Journal of Fish Biology* 61: 106-121.
- TRAHMS, O.-K. (1942): Ein Beitrag zur Ernährung der Jungquappe (*Lota vulgaris*). *Monatshefte für Fischerei* 5: 1.
- TZENG, W. N. (1994): Temperature effects on the incorporation of strontium in otoliths of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Journal of Fish Biology* 45: 1055-1066.
- TZENG, W. N., K. P. SEVERIN & H. WICKSTROEM (1997): Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel, *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 149: 73-81.
- TZENG, W. N., C. W. CHANG, C. H. WANG, J. C. SHIAO, Y. IIZUKA, Y. J. YANG, C. F. YOU & L. LOZYS (2007): Misidentification of the migratory history of anguillid eels by Sr/Ca ratios of vaterite otoliths. *Marine Ecology Progress Series* 348: 285-295.
- VAN HOUDT, J. K., B. HELLEMANS & F. A. M. VOLCKAERT (2003): Phylogenetic relationships among Palaearctic and Nearctic burbot (*Lota lota*): Pleistocene extinctions and recolonization. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 599-612.
- VAN HOUDT, J. K. J., L. DE CLEYN, A. PERRETTI & F. A. M. VOLCKAERT (2005): A mitogenic view on the evolutionary history of the Holarctic freshwater gadoid, burbot (*Lota lota*). *Molecular Ecology* 14: 2445-2457.
- VON BERTALANFFY, L. (1957): Quantitative laws in metabolism and growth. *The Quarterly Review of Biology* 32: 217-231.
- WANG, N. & A. APPENZELLER (1998): Abundance, depth distribution, diet composition and growth of perch (*Perca fluviatilis*) and burbot (*Lota lota*) larvae and juveniles in the pelagic zone of Lake Constance. *Ecology of Freshwater Fish* 7: 176-183.
- WETJEN, M., T. SCHMIDT, A. SCHRIMPF & R. SCHULZ (2016): Erfassung und Dokumentation der genetischen Variabilität von Wildpopulationen der Quappe (*Lota lota*) aus verschiedenen Flussgebietseinheiten in Deutschland. Abschlussbericht an die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung, Institut für Umweltwissenschaften, Universität Koblenz-Landau.
- WICKHAM, H. (2009): *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer Verlag, New York.
- WILKENS, H. & A. KÖHLER (1977): Die Fischfauna der unteren und mittleren Elbe: die genutzten Arten, 1950-1975. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF)* 20: 185-222.
- WOCHER, H. (2011): Reproduktion und Satzfisherzeugung von Rutten (*Lota lota*). *VDSF-Schriftenreihe* 13: 37-47.
- WOLTER, C., S. VOLKMANN, F. NAGEL & F. HÖLKER (2009): Die Oderquappe - ein Leben am Temperaturlimit. In: *Nationalpark-Jahrbuch Unteres Odertal*, pp. 57-72.
- WORTHINGTON, T., P. KEMP & P. E. OSBORNE (2011): Factors affecting the population viability of the burbot, *Lota lota*. *Fisheries Management and Ecology* 18: 322-332.
- WORTHINGTON, T., J. TISDALE, P. KEMP, I. WILLIAMS & P. E. OSBORNE (2010): Public and stakeholder attitudes to the reintroduction of the burbot, *Lota lota*. *Fisheries Management and Ecology* 17: 465-472.
- WRRL (2000): Richtlinie 2000/60/EG des Europäischen Parlaments und des Rates zur Schaffung eines Ordnungsrahmens für Maßnahmen der Gemeinschaft im Bereich der Wasserpolitik. *ABl. L* 327.
- YOSHINAGA, J., A. NAKAMA, M. MORITA & J. S. EDMONDS (2000): Fish otolith reference material for quality assurance of chemical analyses. *Marine Chemistry* 69: 91-97.

-
- ZANDEN, M. J. V. & J. B. RASMUSSEN (1999): Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80: 1395-1404.
- ŻARSKI, D., D. KUCHARCZYK, W. SASINOWSKI, K. TARGOŃSKA & A. MAMCARZ (2010): The Influence of temperature on successful reproductions of burbot, *Lota lota* (L.) under hatchery conditions. *Polish Journal of Natural Sciences* 25: 93–105.

9 Anhang Abbildungen

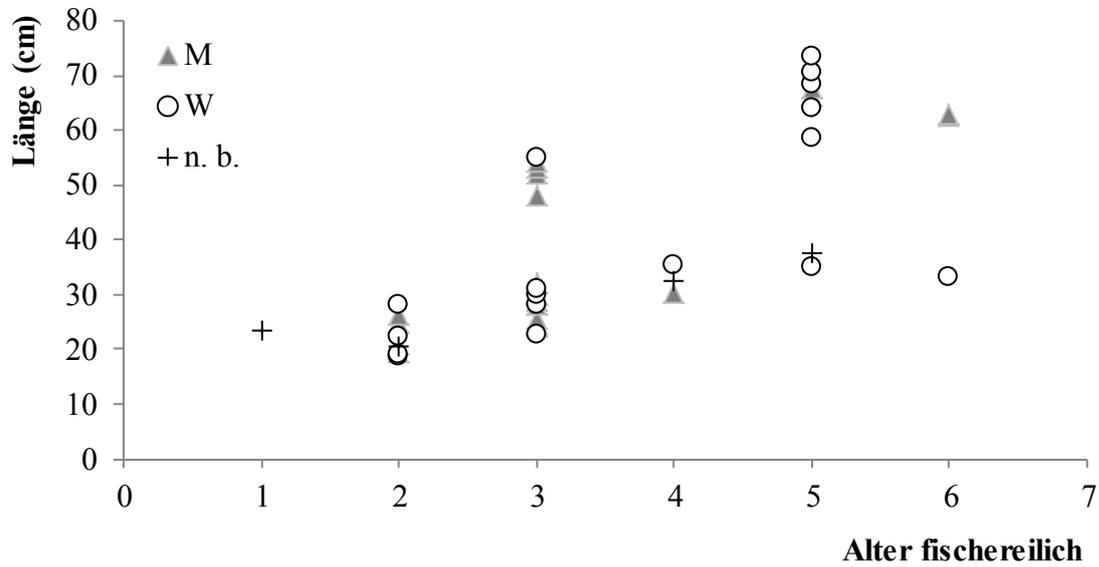


Abb. 28: Geschlechtsspezifische Unterschiede der altersabhängigen Längen von Quappen aus der Elbe im Winter (M: Männchen; W: Weibchen; n. b.: nicht bestimmbar). Auswahl von Tieren aus dem Labordatensatz, die im November oder Dezember gefangen wurden (n = 41).

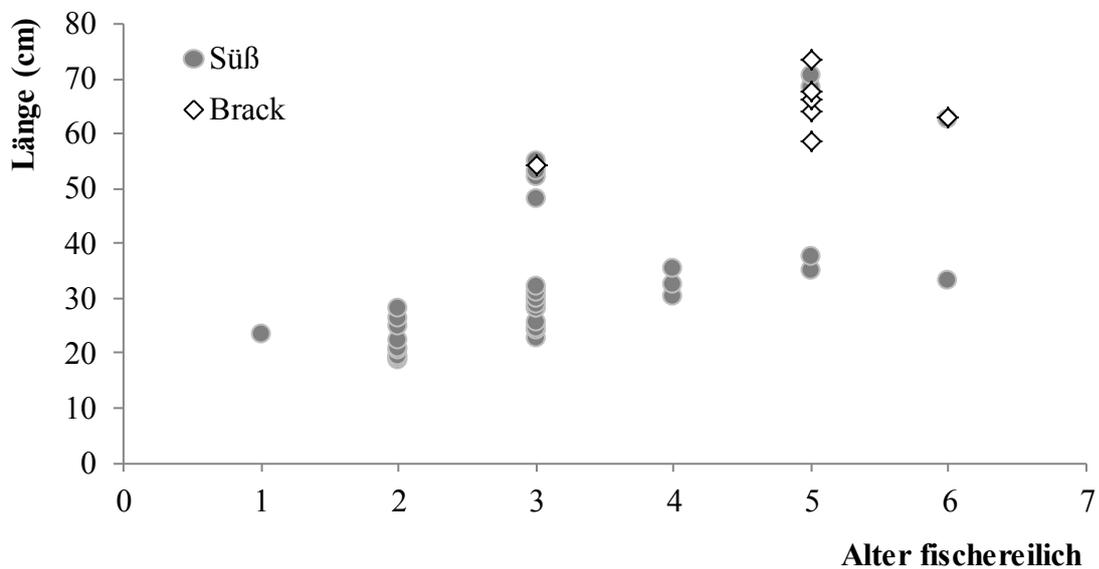


Abb. 29: Unterschiede der altersabhängigen Längen von Quappen aus der Elbe im Winter in Abhängigkeit vom Aufenthalt im Brackwasser (Süß: Aufenthalt zeitlebens im Süßwasser, Brack: Lebenszyklus mit Aufenthalt im Brackwasser). Daten wie Abb. 28 (n = 41).

10 Anhang Statistiktabelle

Im Ergebnisteil wird auf zahlreiche statistische Auswertungen Bezug genommen. Diese werden nachfolgend in tabellarischer Form nach einem bestimmten Schema dargestellt. In jeder Tabelle werden die verglichenen Parameter, ggf. der genutzte Vergleich (Abkürzungen in Tab. 19), der entsprechende Testwert und der Signifikanzwert angegeben. Zur Erklärung sind für die ersten zwei Tabellen Lesebeispiele angegeben.

Tab. 19: Abkürzungen der statistischen Tests für die Tabellen im Ergebnisteil.

Abkürzung	Testname, Anwendungsvoraussetzungen, weitere Angaben
n. b.	nicht bestimmbar
Korrelationen	
PBC	point biserial correlation zwischen natürlich dichotomen und kontinuierlichen Variablen (z. B. Geschlecht als natürlich-dichotome Variable) mit Angabe von Korrelationskoeffizient r und Signifikanzwert p
PSK	polyserielle Korrelation bei nicht-natürlichen dichotomen Variablen (z. B. Wachstumsgeschwindigkeit als dichotom-ordinale Variable) mit Angabe von Korrelationskoeffizient r und Signifikanzwert p
SPEAR	Spearman-Rangkorrelation bei kontinuierlichen Variablen mit Angabe des Korrelationskoeffizienten ρ und Signifikanzwert p
Vergleich von Stichproben	
ANOSIM	Analysis of similarity für den Vergleich von Stichproben mit Angabe von Testgröße U und Signifikanzwert p
FISH	Fisher's exact test für nominale Variablen bei zu geringen Fallzahlen für Chi ² -Tests mit Angabe von Testgröße t und Signifikanzwert p
KWT	Kruskal Wallis Test zum Vergleich von Stichproben bei nicht-normalverteilten Daten mit Angabe der Testgröße Chi ² , der Anzahl der Freiheitsgrade d.f. (degree of freedom) und Signifikanzwert p
KS-Test	Kolmogorov-Smirnov Test für den Vergleich von Längen-Häufigkeitsverteilungen mit Angabe von Testgröße D und Signifikanzwert p .
MWU	Mann-Whitney U-Test zum Vergleich von Stichproben bei nicht-normalverteilten Daten mit Angabe der Testgröße U und Signifikanzwert p
NMDS	Nicht-metrische multidimensionale Skalierung (Ähnlichkeitsstrukturanalyse) zur multivariaten Gruppierung von Datensätzen mit Angabe von Stresswerten

Tab. 20: Ergebnisse des Vergleichs von Längen-Häufigkeitsverteilungen bei Quappen, die anhand bestimmter Merkmale in Formen eingeteilt wurden. Kolmogorov-Smirnov-Test mit Bootstrapping, p : Signifikanzwert. Ausgewertet auf S. 53.

Vergleich	Testwert	p
Herkunft Elbe 1 - Elbe 2*	$D = 0,32$	0,09
Herkunft Elbe 2 - Elbe 3*	$D = 0,22$	0,26
Herkunft Elbe 1 - Elbe 3*	$D = 0,23$	0,16
Schnellwüchsig - langsamwüchsig*	$D = 0,55$	< 0,0001

***Lesebeispiel** Tab. 20: *Es gab keine signifikanten Unterschiede der Längen-Häufigkeitsverteilungen zwischen den Herkünften (Elbe 1, Elbe 2, Elbe 3). Die Längen-Häufigkeitsverteilungen von schnellwüchsigen und langsamwüchsigen Tieren unterschieden sich signifikant. Geprüft wurde mit einem KS-Test.*

Tab. 21: Statistische Kennzahlen zu Unterschieden von Färbung und Marmorierung bei Quappen, die anhand bestimmter Merkmale in Formen eingeteilt wurden. Test: gewählter statischer Test (Tab. 19), p: Signifikanzwert. Ausgewertet auf S. 59.

Vergleich	Test	Testwert	P
Helligkeit visuell - Messwerte	SPEAR	$\rho = -0,05$	0,70
Gelb visuell - Gelbblau Messwert	PSK	$r = -0,59$	n. b.
Länge Quappe - Helligkeit Messwert	SPEAR	$\rho = 0,33$	0,0006
Länge Quappe - Gelbblau Messwert	SPEAR	$\rho = 0,76$	< 0,00001
Länge Quappe - Rotgrün Messwert	SPEAR	$\rho = 0,13$	0,17
Herkunft			
Haut - Helligkeit Messwert*	KWT	$\chi^2 = 10,87$, d.f. = 2	0,004
Haut - Gelbblau Messwert	KWT	$\chi^2 = 1,65$, d.f. = 2	0,44
Haut - Rotgrün Messwert	KWT	$\chi^2 = 4,30$, d.f. = 2	0,12
Filet - Helligkeit Messwert	KWT	$\chi^2 = 4,50$, d.f. = 2	0,11
Filet - Gelbblau Messwert	KWT	$\chi^2 = 18,3$, d.f. = 2	0,0001
Filet - Rotgrün Messwert	KWT	$\chi^2 = 0,63$, d.f. = 2	0,73
Wachstum			
Haut - Helligkeit Messwert	MWU	U = 681	0,005
Haut - Gelbblau Messwert	MWU	U = 520	< 0,00001
Haut - Rotgrün Messwert	MWU	U = 1360	0,13
Filet - Helligkeit Messwert	MWU	U = 1011	0,31
Filet - Gelbblau Messwert	MWU	U = 1002	0,28
Filet - Rotgrün Messwert	MWU	U = 979	0,21
Sr:Ca Analyse			
Haut - Helligkeit visuell	FISH		n. b.
Haut - Gelbfärbung visuell	FISH		0,004
Haut - Marmorierung visuell	FISH		0,81
Haut - Helligkeit Messwert	MWU	U = 130	0,61
Haut - Gelbblau Messwert	MWU	U = 118	0,41
Haut - Rotgrün Messwert	MWU	U = 181	0,42
Filet - Helligkeit Messwert	MWU	U = 109	0,28
Filet - Gelbblau Messwert	MWU	U = 177	0,47
Filet - Rotgrün Messwert	MWU	U = 107	0,27

***Lesebeispiel:** *Die Herkunft-Formen (Elbe 1, Elbe 2, Elbe 3) unterschieden sich signifikant bezüglich der gemessenen Haut-Helligkeit, was mit einem Kruskal-Wallis-Test geprüft wurde*

Tab. 22: Statistische Kennzahlen zur Parasitierung bei Quappen, die anhand bestimmter Merkmale in Formen eingeteilt wurden. Test: gewählter statistischer Test (Tab. 19), p: Signifikanzwert. Ausgewertet auf S. 56.

Vergleich	Test	Testwerte	P
Gesamtzahl Parasiten - Länge Fisch	SPEAR	$r = 0,44$	0,0002
Artenzahl Parasiten - Länge Fisch	SPEAR	$r = 0,37$	0,002
Gesamtzahl-Artenzahl (pro Fisch)	SPEAR	$r = 0,71$	< 0,0001
Herkunft			
Gesamtzahl Parasiten/Fisch	KWT	$Chi^2 = 0,12$, d.f. = 2	0,94
Artenzahl Parasiten/Fisch	KWT	$Chi^2 = 1,34$, d.f. = 2	0,51
Befallsintensität mit			
<i>Acanthocephalus clavula</i>	KWT	$Chi^2 = 18,8$, d.f. = 2	< 0,0001
<i>Camallanus lacustris</i>	KWT	$Chi^2 = 4,75$, d.f. = 2	0,09
<i>Camallanus truncatus</i>	KWT	$Chi^2 = 3,33$, d.f. = 2	0,19
<i>Contracaecum</i> sp.	KWT	$Chi^2 = 14,0$, d.f. = 2	0,0009
<i>Eubothrium rugosum</i>	KWT	Nur Elbe 1	-
<i>Eustrongylides</i> sp.	KWT	$Chi^2 = 4,51$, d.f. = 2	0,11
<i>Goezia anguillae</i>	KWT	$Chi^2 = 11,8$, d.f. = 2	0,003
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	KWT	$Chi^2 = 2,04$, d.f. = 2	0,36
Kratzer	KWT	$Chi^2 = 9,60$, d.f. = 2	0,008
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	KWT	$Chi^2 = 4,70$, d.f. = 2	0,1
Parasitengemeinschaft	ANOSIM	$R = 0,08$	0,0001
Wachstum			
Gesamtzahl Parasiten/Fisch	MWU	$U = 1491$	0,30
Artenzahl Parasiten/Fisch	MWU	$U = 1384$	0,09
Parasitengemeinschaft	ANOSIM	$R = 0,04$	0,05
Sr:Ca Analyse			
Gesamtzahl Parasiten/Fisch	MWU	$U = 100$	0,01
Artenzahl Parasiten/Fisch	MWU	$U = 174$	0,26
Parasitengemeinschaft	ANOSIM	$R = 0,02$	> 0,05

Tab. 23: Statistische Kennzahlen der Spearman-Rangkorrelation zu Zusammenhängen von Bruttoenergie (BE) und Fettgehalt bei Quappen untereinander und zur Länge. p: Signifikanzwert. Ausgewertet auf S. 58.

Vergleich	Testwert	P
BE - Fett	$\rho = 0,77$	< 0,0001
Länge - BE	$\rho = 0,34$	0,0003
Länge - Fett	$\rho = 0,27$	0,0045

Tab. 24: Statistische Kennzahlen zu Unterschieden von Fett-, Protein- und Aschegehalten bei Quappen, die anhand bestimmter Merkmale in Formen eingeteilt wurden. Test: gewählter statistischer Test (Tab. 19), p: Signifikanzwert. Ausgewertet auf S. 58.

Vergleich	Test	Testwert	P
Herkunft			
Fettgehalt	KWT	$Chi^2 = 22,0$, d.f. = 2	0,0001
Proteingehalt	KWT	$Chi^2 = 5,28$, d.f. = 2	0,07
Aschegehalt	KWT	$Chi^2 = 6,85$, d.f. = 2	0,03
Wachstum			
Fettgehalt	MWU	U = 598	< 0,00001
Proteingehalt	MWU	U = 561	0,51
Aschegehalt	MWU	U = 1,69	< 0,0001
Sr:Ca Analyse			
Fettgehalt	MWU	U = 119	0,41
Proteingehalt	MWU	U = 122	0,16
Aschegehalt	MWU	U = 189	0,31

Tab. 25: Korrelationskoeffizienten r und Signifikanzwerte p für Spearman-Korrelationen zwischen verschiedenen Parametern der prozentualen Fettsäurezusammensetzung. Ausgewertet auf S. 59.

Parameter 1	Parameter 2	r	p
Einfach unges. Fettsäuren	Mehrfach unges. Fettsäuren	-0,83	< 0,0001
Omega 3	Einfach unges. Fettsäuren	-0,67	< 0,0001
	Mehrfach unges. Fettsäuren	0,92	< 0,0001
EPA	Einfach unges. Fettsäuren	0,30	0,004
	Mehrfach unges. Fettsäuren	0,41	< 0,0001
	Omega 3 Fettsäuren	0,46	< 0,0001
	DHA	-0,31	0,76
DHA	Einfach unges. Fettsäuren	-0,71	< 0,0001
	Mehrfach unges. Fettsäuren	0,81	< 0,0001
	Omega 3 Fettsäuren	0,78	< 0,0001

Tab. 26: Statistische Kennzahlen zu Unterschieden von Fettsäureparametern bei Quappen, die anhand bestimmter Merkmale in Formen eingeteilt wurden. Test: gewählter statischer Test (Tab. 19), p: Signifikanzwert. Ausgewertet auf S. 59.

Vergleich	Test	Testwert	P	Sig
Herkunft				
Mehrfach ungesättigte Fettsäuren	KWT	$Chi^2 = 18,6, d.f. = 2$	< 0,0001	X
Omega 3	KWT	$Chi^2 = 3,77, d.f. = 2$	0,15	-
EPA	KWT	$Chi^2 = 4,25, d.f. = 2$	0,12	-
Wachstum				
Mehrfach ungesättigte Fettsäuren	MWU	$U = 1338$	0,17	-
Omega 3	MWU	$U = 1160$	0,95	-
EPA	MWU	$U = 1385$	0,09	-
Sr:Ca Analyse				
Mehrfach ungesättigte Fettsäuren	MWU	$U = 225$	0,05	-
Omega 3	MWU	$U = 215$	0,07	-
EPA	MWU	$U = 249$	0,09	-

Tab. 27: Statistische Kennzahlen zu den Zusammenhängen der stabilen Isotopen $\%13C$, $\%15N$, $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ untereinander sowie zu Unterschieden bei Quappen, die anhand bestimmter Merkmale in Formen eingeteilt wurden. Test: gewählter statischer Test (Tab. 19), p: Signifikanzwert. Ausgewertet auf S. 60.

Vergleich	Test	Testwert	P
$\%13C - \%15N$	SPEAR	$\rho = 0,10$	0,29
$\%13C - \delta^{13}C$	SPEAR	$\rho = -0,03$	0,77
$\%15N - \delta^{15}N$	SPEAR	$\rho = -0,02$	0,81
$\delta^{13}C - \delta^{15}N$	SPEAR	$\rho = 0,50$	< 0,001
Herkunft			
$\%13C$	KWT	$Chi^2 = 3,3, d.f. = 2$	0,19
$\%15N$	KWT	$Chi^2 = 23,6, d.f. = 2$	< 0,0001
$\delta^{13}C$	KWT	$Chi^2 = 14,9, d.f. = 2$	0,0006
$\delta^{15}N$	KWT	$Chi^2 = 13,3, d.f. = 2$	0,001
Wachstum			
$\%13C$	MWU	$U = 683$	0,0008
$\%15N$	MWU	$U = 1393$	0,1
$\delta^{13}C$	MWU	$U = 561$	< 0,0001
$\delta^{15}N$	MWU	$U = 451$	< 0,0001
Sr:Ca Analyse			
$\%13C$	MWU	$U = 130$	0,61
$\%15N$	MWU	$U = 182$	0,47
$\delta^{13}C$	MWU	$U = 105$	0,54
$\delta^{15}N$	MWU	$U = 79$	0,25

