

# Populationsdynamische Grundlagen der Ertragsbildung in angelfischereilich genutzten Fischbeständen: Schlussfolgerungen für die Wirkungsweise von Entnahmebestimmungen und Fischbesatz

Robert Arlinghaus<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> Leibniz-Institut für Gewässer-ökologie und Binnenfischerei, Abteilung Biologie und Ökologie der Fische, Müggelseedamm 310, 12587 Berlin, arlinghaus@igb-berlin.de

<sup>2</sup> Humboldt-Universität zu Berlin, Lebenswissenschaftliche Fakultät, Fachgebiet für Integratives Fischereimanagement, Philippstrasse 13, Haus 67, 10115 Berlin.

## Korrespondierender Autor

Robert Arlinghaus  
arlinghaus@igb-berlin.de

Eingereicht: 04.05.2020

Begutachtet: 28.07.2020

Erhalt Überarbeitung: 27.08.2020

Akzeptiert: 08.09.2020

## Zitierhinweis

Arlinghaus, R. (2021): Populationsdynamische Grundlagen der Ertragsbildung in angelfischereilich genutzten Fischbeständen: Schlussfolgerungen für die Wirkungsweise von Entnahmebestimmungen und Fischbesatz. Zeitschrift für Fischerei 1: Artikel 4: 1-17.  
DOI: [10.35006/fischzeit.2020.9](https://doi.org/10.35006/fischzeit.2020.9)

## Verantwortlicher Redakteur:

Uwe Brämick  
ub@zeitschrift-fischerei.de

## Finanzierung

Der Artikel ist in einer Vorfassung als Kapitel 1 im Buch Arlinghaus (2017) erschienen.

## Interessenkonflikt

Keiner

## Ergänzendes Material

Keines

## Copyright

© Autor(en) 2021, veröffentlicht unter der creative commons Lizenz [CC-BY-NC 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/)  
[www.zeitschrift-fischerei.de](http://www.zeitschrift-fischerei.de)

## Zusammenfassung

Fischpopulationen regulieren sich über drei wesentliche Prozesse: Wachstum, Rekrutierung und Sterblichkeit. All diese Raten sind dichte- und größenabhängig; sie werden also durch die Entnahme von Biomasse über die Fischerei oder durch Besatz in charakteristischer Weise verändert. Ein Resultat der dichteabhängigen Populationsregulation ist die Fähigkeit von Fischen, die Biomasseentnahme als Fischertrag in gewissen Grenzen zu kompensieren oder die Zugabe von Individuen über Besatz zu regulieren. Die Kenntnis ausgewählter populationsdynamischer Details ist daher für die Einschätzung der Wirkungsweise von Fischschonbestimmungen wie Mindestmaße oder Entnahmefenster und den Fischbesatz von entscheidender Bedeutung.

Schlagworte: Rekrutierung, Sterblichkeit, Wachstum, Fischertrag, Mindestmaß, Besatz

## Abstract

Fish populations are regulated by survival, recruitment and growth. All these rates are density- and size-dependent and change in response to fish harvest. One outcome of density-dependent population regulation is that fish are able to compensate for the removal of biomass. Alternatively viewed, adding fish in naturally recruited stocks increases density to which the fish population responds through compensation. By knowing how fish populations regulate themselves it is possible to fine-tune harvest regulations and design successful stocking policies.

Keywords: mortality, recruitment, growth, minimum-length limit, fish stocking

## Fazit für die Praxis

- Mindestmaße sind nicht pauschal die besten Entnahmebestimmungen.
- Wegen der unterschätzten Bedeutung großer Laichfische für die Bestandserneuerung und die Stabilität von Beständen sowie ihrer großen sozialen Bedeutung ist ihre verstärkte Schonung wichtig, z. B. über Entnahmefenster oder andere Maßnahmen, die die Fischereisterblichkeit reduzieren.
- Der Erfolg von Besatz ist zentral davon abhängig, ob der zu stützende Fischbestand natürlich reproduziert oder nicht und ob die zu besetzenden Größen so groß sind, dass sie nicht mehr über dichteabhängige Sterblichkeit reguliert werden.
- Die optimale Satzfishgröße ist daher bestands- und gewässerabhängig und kann daher nicht pauschalisiert werden. Jungfische stellen nicht zwangsläufig das beste Satzfishmaterial dar

## 1. Grundlagen der Fischpopulationsdynamik

Jede natürliche Fischpopulation einer Art setzt sich aus verschiedenen Altersklassen (Kohorten bzw. Jahrgängen) zusammen, die insgesamt den Fischbestand dieser Art (in Stückzahl bzw. Biomasse) bilden (BEVERTON & HOLT 1957). Aus jedem sich natürlich reproduzierenden Fischbestand kann über die Fischerei in gewissen

Grenzen ein bestimmter Biomasse- oder Stückzählertrag jährlich entnommen werden (die sogenannte Überschussproduktion), ohne dass die genutzte Population bei ansonsten stabilen sonstigen Umweltbedingungen zusammenbricht (BEVERTON & HOLT 1957; BARTHELMES 1981). Nach welchen populationsdynamischen Mechanismen regulieren sich Fischbestände und wie erklärt sich die fischereiliche Ertragsbildung bzw. die Überschussproduktion an Fischbiomasse, die über den fischereilichen Ertrag abgeschöpft werden kann? Und wie ist der Fischbestand einer Art in der Lage, die fischereiliche Sterblichkeit zu kompensieren? Zur Beantwortung dieser Fragen ist es sinnvoll, sich die drei wesentlichen Prozesse zu vergegenwärtigen, die die Populationserneuerung und den Zuwachs von Biomasse auf der Ebene der Population einer Zielart bestimmen. Diese drei Prozesse sind (RICKER 1975):

- individuelles Wachstum,
- Rekrutierung,
- natürliche und fischereiliche Sterblichkeit.

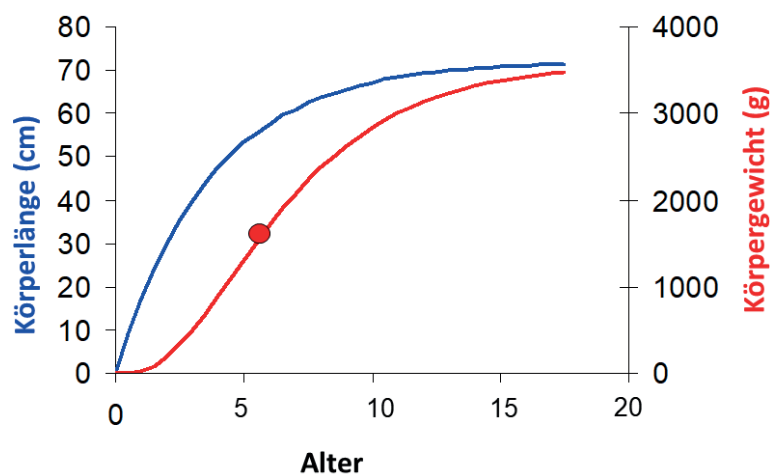
Will man Effekte bestimmter Hegemaßnahmen, der Befischung oder von Änderungen der Lebensräume auf einzelne Fischbestände verstehen, müssen stets die Veränderungen der Wachstums-, Reproduktions- und Sterblichkeitsraten zusammengenommen über alle Jahrgänge eines Bestands angeschaut werden. Der Schlüssel zum Verständnis der Populationsdynamik von Fischen ist die Dichte- und Größenabhängigkeit aller drei Prozesse (WALTERS & MARTELL 2004; LORENZEN 2005). Das heißt, die Menge an Fischen in einem gewissen Jahr und ihre Größenverteilung bestimmen die wesentlichen populationswachstumsbestimmenden Raten (Wachstum, Rekrutierung, Sterblichkeit) in einer dynamischen (d. h. über die Jahre variablen) Weise.

Die Dichteabhängigkeit ist entscheidend für das Verständnis der kompensatorischen Reaktionsfähigkeit von Fischpopulationen, insbesondere deren Reaktion auf fischereiliche Biomasseentnahme und die damit verbundene Ausdünnung des Bestands, auf die die meisten Fischpopulationen durch rasche Biomasseneubildung zur Wiederauffüllung der verlorenen Biomasse reagieren (BARTHELMES 1981; WALTERS & MARTELL 2004; ANDERSEN et al. 2017). Die Entnahme von Biomasse über die Fischerei aus einem Bestand geht in den meisten Fällen und der Mehrheit der genutzten Fischarten einher mit gesteigertem individuellen Wachstum, früherem individuellen Eintritt in die Geschlechtsreife und erhöhter Fruchtbarkeit, stabiler oder sogar erhöhter Reproduktionsrate und reduzierter natürlicher Sterblichkeit (BEVERTON & HOLT 1957; LORENZEN 2005). Entsprechend erklärt die Dichteabhängigkeit bei der Populationsregulation auch die Reaktion von Fischbeständen auf vom Menschen ausgelöste Dichteerhöhungen, wie bei intensivem Besatz der Fall: Wird zu viel besetzt, reduziert sich das Wachstum der Fische im Bestand und die Sterblichkeit erhöht sich (LORENZEN 2005; JOHNSTON et al. 2018).

## 2. Wachstumsrate

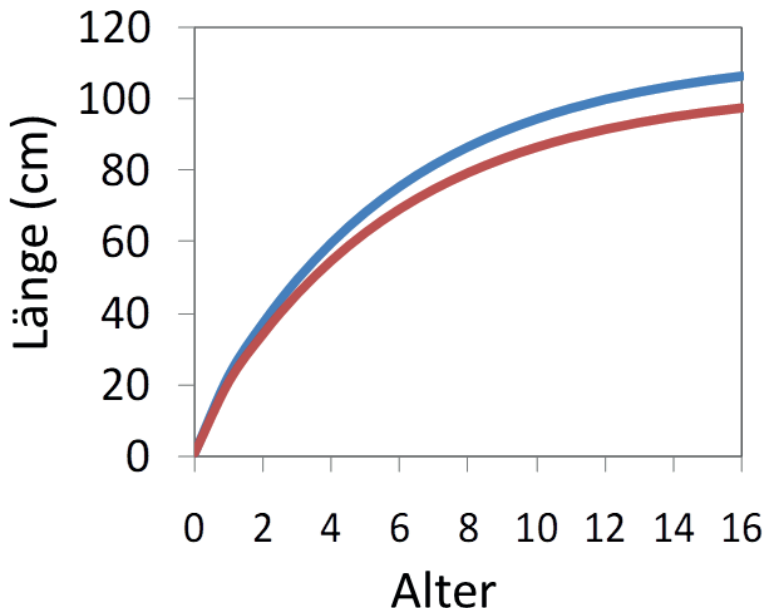
Fische wachsen im Jungfischstadium mehr oder weniger linear mit dem Alter, weil die gesamte Überschussenergie in das Körperwachstum investiert wird (LESTER et al. 2004; Abb. 1). Die individuelle Wachstumsrate nimmt nach dem Eintritt in die Geschlechtsreife ab, weil der Fisch dann Energie für die Reproduktion aufwendet, die nicht mehr für das Körperlängenwachstum zur Verfügung steht (LESTER et al. 2004). Allerdings wachsen die meisten Fische im Unterschied zum Menschen ihr Leben lang auch in die Länge; der Längenzuwachs bei alten Fischen ist aber meist sehr gering und kann bei Futterknappheit auch stagnieren (BEVERTON & HOLT 1957; LESTER et al. 2004; Abb. 1).

Mit der Länge steigt die Masse eines Fisches überproportional (potenziell) an, da die individuelle Körpermasse bei den meisten Arten proportional zur Länge<sup>3</sup> ansteigt (WALTERS & MARTELL 2004). Stellt man nun das Wachstum von Fischen nicht als Beziehung von Alter und Länge, sondern als Beziehung von Alter und Körpermasse dar, so sieht man, dass mittelalte Fische absolut gesehen den höchsten Körpermasse- bzw. Biomassezuwachs pro Jahr zeigen (Abb. 1). Daraus darf aber nicht geschlossen werden, dass alte Fische unproduktiv sind. Im Gegenteil: Die Gesamtproduktion (Biomasseproduktion pro Zeit) schließt auch die Produktion von Gonaden mit ein, die in Abb. 1 nicht separat dargestellt ist. Wenn man diesen Teil der Bioproduktion ebenfalls berücksichtigt, sinkt die Produktivität von Fischen nicht mit der Länge bzw. dem Alter, sondern sie steigt an (und zwar proportional nach der Beziehung Masse<sup>0,66</sup>, LESTER et al. 2004). Alte Fische sind also insgesamt produktiver als junge Fische, wohingegen der Körpermassezuwachs pro Jahr – also die Produktion von abschöpfbarer Biomasse bei jungen bzw. mittelalten Fischen relativ und absolut am größten ist. FROESE et al. (2016) geben als Faustzahl für die Realisierung einer maximalen Ertragsfähigkeit eines Fischbestands im Sinne der abschöpfbaren Biomasse an, dass die Fische geschont werden sollten, bis sie im Durchschnitt eine Länge von ca. 2/3 der theoretischen Maximallänge erreicht



**Abbildung 1**

Allgemeine Beziehung zwischen Alter und Körperlänge (linke Y-Achse) bzw. -masse (rechte Y-Achse) bei einem einzelnen Fisch einer Art mit einem Maximalalter von 20 Jahren. Bei mittelalten Fischen ist der Biomassezuwachs am größten (roter Punkt).



**Abbildung 2**

Längenwachstum von Fischen (am Beispiel Hecht, *Esox lucius*) bei hoher (rot) und geringer (blau) Konkurrenz um Nahrung.

haben. Entsprechend (hoch) sollten Mindestmaße ausfallen, wenn sie die Ertragsmaximierung unterstützen sollen.

Die Maximierung der Ertragsfähigkeit ist vor allem unter berufsfischereilichen Bedingungen ein wichtiges Bewirtschaftungsziel. In der Angelfischerei sind hingegen auch andere Hegeziele von Bedeutung, wie z. B. der Erhalt möglichst großer Fische im Fang, der Erhalt einer angemessen hohen Fangaussicht oder der Erhalt einer naturnahen Altersstruktur (ARLINGHAUS 2006, 2017). Entsprechend ist eine Ausrichtung der anglerischen Hege ausschließlich auf die Förderung der absolut besonders schnell wachsenden mittelalten Jahrgänge nicht zwangsläufig optimal (AHRENS et al. 2020).

Eine Besonderheit des Wachstums von Fischen liegt in der Abhängigkeit des Zuwachses von der Futterverfügbarkeit (sogenanntes dichteabhängiges Wachstum). Nimmt die Menge an Konkurrenten der eigenen Art oder von Nahrungskonkurrenten anderer Arten zu, verringert sich die Verfügbarkeit von Nahrung für jedes Tier und damit sinkt auch die individuelle Zuwachsrate (LORENZEN & ENBERG 2002; Abb. 2). Das dichteabhängige Wachstum ist für die Einschätzung von Fischbesatzeffekten bzw. für die Erklärung, wie Fischbestände die Ausdünnung durch die Fischerei kompensieren, von besonders großer Bedeutung (LORENZEN 2005; ANDERSEN et al. 2017). Werden beispielsweise zu viele Fische ausgesetzt, reduzieren sich Längenwachstum und Kondition, so dass die Fruchtbarkeit sinkt und die Sterblichkeit ansteigt, was in der Folge die Bestandsgröße (wieder) auf das Ursprungsmaß herunterregulieren kann (LORENZEN 2005; JOHNSTON et al. 2018).

### 3. Rekrutierung

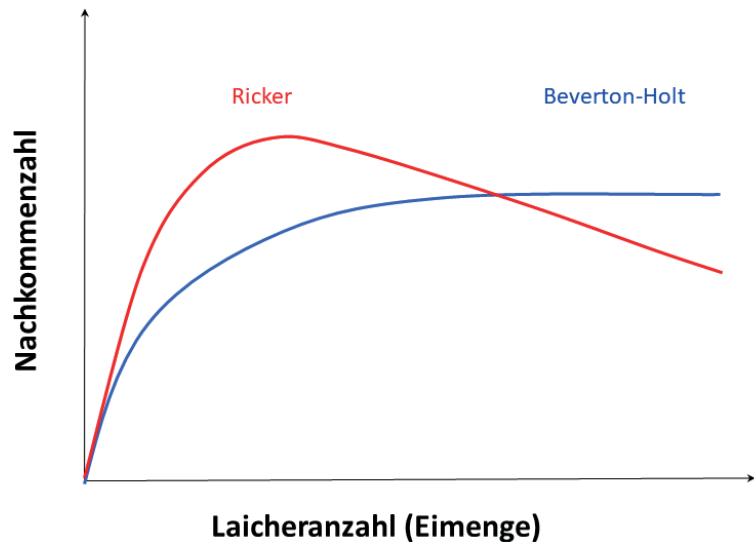
In der Fischereibiologie wird mit dem Begriff des Rekruten ein Fisch bezeichnet, der in den Fang hereingewachsen ist

(BEVERTON & HOLT 1957). Beispielsweise werden die meisten Hechte unabhängig von den herrschenden Mindestmaßen erst mit 30 cm Totallänge im Fang von Anglern auftauchen, weil die Fische erst dann groß genug sind, um sich mit den in der Angelfischerei heute üblichen Kunstködern haken zu lassen. Allerdings dürfen die Fische erst ab dem Mindestmaß von etwa 45 oder 50 cm mitgenommen werden. Entsprechend wäre ein Rekrut beim Hecht ein Fisch länger als das Mindestmaß. Die Rekrutierung von Fischen wird (bei den meisten, aber längst nicht bei allen Arten (ANDERSEN et al. 2017)) wesentlich im ersten Lebensjahr bzw. im Jungfischstadium bestimmt.

Die Höhe des Jungfischauftkommens hängt von einem komplexen Gefüge abiotischer und biotischer Faktoren ab. Sie ist daher meist sehr schwer und in vielen Fällen gar nicht exakt vorherzusagen, weil viele Zufallsprozesse (z. B. Temperatureinbrüche im Frühjahr oder Abflussgeschehen in einem Fluss) die Reproduktion beeinflussen, (weitgehend) unabhängig davon, wie viele Eier der Laichfischbestand abgegeben

hat, und auch (weitgehend) unabhängig davon, wie viele Laichfische am Laichgeschehen beteiligt waren (WALTERS & MARTELL 2004). Das gilt allerdings nur, wenn die Gesamteizahl, die der Laicherbestand in einem Jahr abgegeben hat, grundsätzlich ausreichend groß ist (rechter Bereich in Abb. 4). Bei geringen Laicherbiomassen und entsprechend geringen Eizahlen, die der Laicherbestand als Ganzes abgegeben hat, hängt die Höhe der Rekrutierung bei vielen Arten zusätzlich auch von der Gesamtzahl abgegebener Eier, d. h. von der Größe des Laicherbestands und seiner altersmäßigen Zusammensetzung ab (Abb. 3, 4) (z. B. LANGANGEN et al. 2011 beim Hecht oder STIGE et al. 2017 beim Dorsch, *Gadus morhua*). Der Zusammenhang zwischen dem Laicherbestand und den sich aus den abgegebenen Eiern entwickelnden und die fischereiliche Nutzbarkeit erreichenden Jungfischen bzw. Rekruten – die sogenannte Laicherbestand-Rekrutierungs-Beziehung – ist insbesondere bei geringen Laicherbiomassen (und damit verbundenen insgesamt geringen abgegebenen Eizahlen) vergleichsweise eng ausgeprägt (Abb. 4). Bei sehr geringen Laicherbiomassen bedeuten mehr (und größere) Laichfische, mehr Eier und entsprechend auch mehr Nachkommen. Der Zusammenhang zwischen Laicherbestandshöhe und Rekrutierung an Jungfischen schwächt sich mit steigenden Laicherbiomassen allerdings aufgrund dichteabhängiger Prozesse ab. Dies erzeugt dann den Anschein, dass das Jungfischauftkommen bei hohen Laicherbiomassen ausschließlich von Zufallsprozessen, nicht aber von der Höhe des Laichfischbestands selbst abhängig ist. Gleichzeitig wirken aber dichteabhängige Regulationsprozesse vor allem der juvenilen Sterblichkeit entgegen: Weil große Laichfischbestände auch eine höhere Eiabgabe realisieren, muss bei abnehmenden Laicherbeständen die Sterblichkeit der Jungfische systematisch zurückgehen – andernfalls könnte (bei angemessen ho-

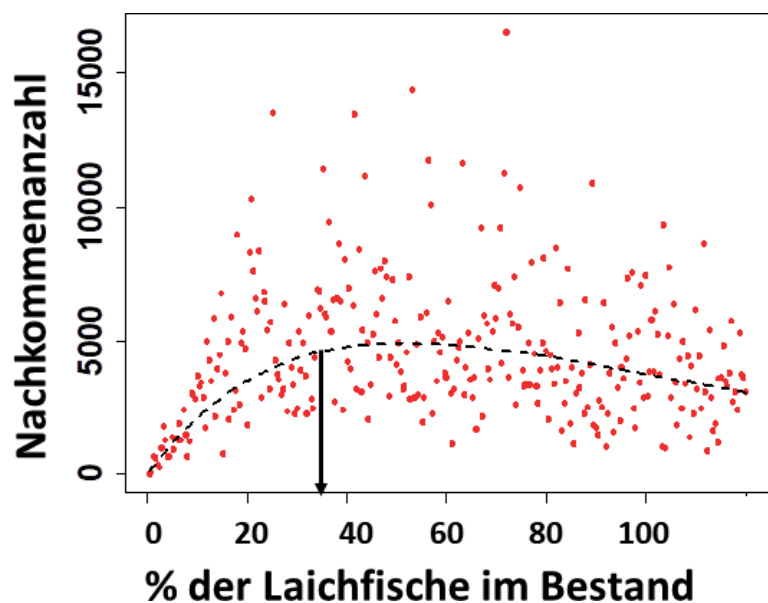
hen Laicherbiomassen) die Gesamtrekrutierung nicht vergleichsweise stabil bleiben. Dies ist ein eindeutiger Beleg der für Fische typischen Dichteabhängigkeit der juvenilen Sterblichkeit (WALTERS & MARTELL 2004): Je dichter ein Bestand ist und je knapper die Nahrung oder die Verfügbarkeit von Unterständen, desto höher ist die Sterblichkeit im Larven- und Jungfischstadium durch Futterkonkurrenz und Fraßdruck. Die Sterblichkeit orientiert sich stets an der Tragkapazität des Gewässers, die wiederum von der Verfügbarkeit des Futters und der inner- und zwischenartlichen Konkurrenz geprägt ist. Jedes Gewässer ermöglicht nach der Eiablage durch die Rogner entsprechend so viele Jungtiere hervorzubringen, wie das Gewässer aktuell ernähren kann (BARTHELMES 1981). Gibt es wenige Eier im Bestand, überleben (in den meisten Fällen) viele Larven, gibt es viele Eier und daraus sich entwickelnde Jungfische im Bestand, überleben (in den meisten Fällen) wenige. Und genau da wird es kompliziert, weil der fischereiliche Bewirtschafter auch unvorhergesehene Dinge mit einkalkulieren muss. Ein im Fischereimanagement beliebter Vorhersageansatz ist, in jedem Jahr möglichst viele Laicher mit einer variablen Alterszusammensetzung im Bestand zu erhalten, um so „auf Nummer Sicher“ zu gehen. Wie viele Jungfische in einem Gewässer aufkommen und in den Fang hineinwachsen, hängt eng mit der Anzahl und Qualität der Jungfischlebensräume und mit dem Futterangebot zusammen (MINNS et al. 1996; WALTERS & MARTELL 2004). Selbstverständlich ist auch die Anzahl und Qualität der Laichplätze wichtig. Bei vielen Arten liegt der wesentliche Engpass für die Gesamtproduktion an abschöpfbaren Rekruten, aber im Jugendfischstadium und nicht im Laichhabitat (MINNS et al. 1996). In der Regel regulieren sich alle Fischbestände spätestens im Jungfischstadium auf eine dem Gewässer entsprechende Fischmenge (die Tragkapazität) herunter; das ist Resultat der bereits angesprochenen dichteabhängigen Sterblichkeit im Jungfischstadium. Wäre dies nicht so, wären alle Gewässer angesichts der besonders hohen Fruchtbarkeit vieler Fischarten überfüllt. Die entsprechende Beziehung zwischen Laicherbestand und Rekrutenanzahl folgt beim Vorliegen eines Maximums an Rekruten der sogenannten Beverton-Holt-Beziehung (BEVERTON & HOLT 1957; Abb. 3). Die meisten Fische, z. B. Cypriniden, folgen diesem Zusammenhang. Bei kannibalischen Raubfischarten und bei einigen Salmoniden (wegen der Zerstörung von Laichbetten, wenn viele Laicher auf die begrenzten Laichplätze wandern) sinkt die Zahl der Nachkommen unabhängig vom Zustand der Lebensräume bei sehr hohen Laicherabundanzen wieder (Abb. 3). Man spricht von der sogenannten Ricker-Beziehung (RICKER



**Abbildung 3**  
Zusammenhang zwischen der Laicheranzahl und der Nachkommenzahl (Zahl der Rekruten). Die Ricker-Beziehung ist typisch für Raubfischarten, die Beverton-Holt-Beziehung für Friedfische.

1954), die z. B. bei Zandern (*Sander lucioperca*), pazifischen Lachsarten und Hechten (EDELIN et al. 2008) nachgewiesen worden ist.

Die Existenz einer Laicherbestand-Rekrutierungs-Beziehung lässt sich zweifelsfrei nur über Daten zur Bestandshöhe und anschließenden Rekrutierungshöhen nachweisen (WALTERS & MARTELL 2004). Häufig werden mindestens 15 oder 20 Jahre an Daten verlangt, außerdem muss der Bestand in



**Abbildung 4**  
Stochastische Realität der Laicherbestand-Rekrutierungs-Beziehung in den meisten Gewässern bei einer Raubfischart (Ricker-Beziehung, Abb. 3). Die Zufallsereignisse bei der Rekrutierung führen dazu, dass bei mittleren und hohen Laicheranzahlen der Zusammenhang mit der Nachkommenzahl nicht mehr augenscheinlich wird. Sinkt die Laicheranzahl aber auf sehr geringe Werte, zieht das in der Regel auch Einbußen für die Nachkommenzahl nach sich, die fischereibiologisch nicht gewünscht sind. Hält man den Bestand über 35 % der unbefischten Laicheranzahl, wird eine Rekrutierungsüberfischung wirksam vermieden.

dieser Zeit ausreichend geschwankt haben, damit man die in Abb. 4 gezeigten Zusammenhänge nachweisen kann. Weil kaum ein Angelverein oder Berufsfischer entsprechende Daten haben wird, ist es sinnvoll, im Sinne des Vorsorgeansatzes stets genügend Laichfische im Bestand zu erhalten, um eine stabile Reproduktion zu gewährleisten, die zufällige Umweltereignisse abpuffern kann (im Fachjargon spricht man von der Umgehung der demographischen Stochastizität). Wenn man mindestens 35 % der Laicherbiomasse eines unbefischten Bestands im genutzten Bestand erhält, wird die sogenannte Rekrutierungsüberfischung in den meisten Fällen effektiv verhindert (Abb. 4, ALLEN et al. 2013).

Über die Dichte der Laichfische und Nachkommen hinaus wirken auf Eier und Larven eine Vielzahl dichteunabhängiger Einflüsse wie z. B. das von Zufallsprozessen gesteuerte Zusammentreffen von Schlupfzeitpunkt und Futterangebot an Zooplankton. Entsprechend gering ist die Überlebensrate der meisten Larven, meist überleben weniger als 0,01 % aller abgelegten Eier, unabhängig von der Zahl der Eier (bzw. der Laicher). Anders ausgedrückt: Selbst wenn die Fruchtbarkeit der meisten Fische sehr hoch ist, kann davon ausgegangen werden, dass nur die wenigsten Nachkommen selbst geschlechtsreif werden, (fast) unabhängig davon, wie viele Eier ein Bestand abgegeben hat. Auch dies spricht dafür, dass man als Bewirtschafter lieber auf Nummer sicher geht und immer genügend Laichfische im Bestand erhält. Die manchmal geäußerten Hinweise, dass schon geringste Laicheranzahlen (im Extremfall ein Laichfischpaar) bei den meisten Arten so fruchtbar sind, dass damit ein Gewässer rasch mit Nachkommen bestückt werden können, stimmen zwar theoretisch, aber nicht notwendigerweise in der Praxis, eben weil es dichteunabhängige Sterblichkeiten gibt, die dazu führen, dass in der Regel nur sehr wenige Nachkommen wirklich überleben. Beispielsweise produzieren die meisten Hechtrogner im Freiland gar keine Nachkommen (auch wenn gelaicht wird) und selbst bei den erfolgreich reproduzierenden Tieren wurden in Freilandstudien im Mittel nur 1 oder 2 Junghechte im Herbst pro Rogner und Laichsaison festgestellt (PAGEL 2009), obwohl jedes Weibchen hunderttausende Eier gelegt hat. Überdies kann das Verlaichen von nur sehr geringen Laichfischzahlen zum Verlust der genetischen Diversität beitragen.

Neue Studien bestätigen, dass es für die Stabilität der Rekrutierung wichtig ist, dass der Laicherbestand ausreichend hoch bleibt (STIG et al. 2017). Darüber hinaus zeigen aktuelle Studien, dass der Laicherbestand sich auch aus möglichst vielen Längen- und Altersklassen und nicht nur aus jungen Erstlaichern kleiner als das Mindestmaß zusammensetzen muss, um in jedem Jahr stabile Nachkommenszahlen zu generieren (z. B. HSIEH et al. 2006, 2010; BOTSFORD et al. 2014; STIG et al. 2017). Beispielsweise ist die Zahl der Rekruten beim Zander dreifach höher, wenn die gleiche Eimenge von einem breiten Altersklassenbestand abgegeben wird, im Vergleich zur Situation, wenn die gleiche Eimenge nur von jungen Erstlaichern abgelaiicht wird (ARLINGHAUS et al. 2008). Eine aktuelle Studie an amerikanischen Zandern (*Sander vitreus*) zeigte überdies, dass der Anteil großer Laichfische am Gesamtbestand und nicht etwa die Gesamtlaicherbiomasse

die Rekrutierung maßgeblich bestimmte (SHAW et al. 2018). Über die zugrundeliegenden Mechanismen besteht in der Literatur noch Uneinigkeit (HSIEH et al. 2006; ANDERSON et al. 2008; BOTSFORD et al. 2014). Aber es ist inzwischen unstrittig, dass stark verjüngte Bestände destabilisieren (z. B. Anderson et al. 2008; OHLBERGER et al. 2014) und auch die Gesamtzahl der Rekruten zurückgehen. Diese Ergebnisse betonen die wichtige und meist unterschätzte ökologische Bedeutung (auch) großer Laichtiere und einer insgesamt breiten Altersstruktur im Laichfischbestand (ARLINGHAUS 2006; HSIEH et al. 2006; HIXON et al. 2014; STIG et al. 2017).

#### 4. Am großen Fisch erkennt man die gute fischereiliche Hege

„Am großen (alten) Fisch erkennt man den schlechten Fischer“ (Schiemenz, zitiert nach SCHÄPERCLAUS 1960). Mit dieser griffigen Aussage soll zum Ausdruck gebracht werden, dass die großen Fische im Sinne der abschöpfbaren Biomasseproduktion weniger ertragreich sind als kleinere Fische (Abb. 1). Daher werden traditionell aus der berufsfischereilichen Perspektive Bestände mit vielen großen Fischen als „unterfischt“ bzw. „schlecht befischt“ charakterisiert. Dies gilt allerdings nur für Fischarten und -bestände mit Reproduktionsüberschuss (SCHÄPERCLAUS 1960) und auch nur dann, wenn das Hegeziel die Abschöpfung maximaler Fischbiomassen umfasst, ohne weitergehende Beachtung der ökologischen Rolle verschiedener Größen und Arten im Nahrungsnetz oder sozio-ökonomischer Erwägungen (z. B. Erwartungen von Anglern an die Präsenz bestimmter Fischlängen in Beständen). Diese Bedingungen treffen insbesondere auf teichwirtschaftliche Produktionsbedingungen zu, wo die Reproduktion durch das Aussetzen von Satzfishen unbegrenzt und vollständig in der Kontrolle des Bewirtschafters ist, Effekte der Zielart auf andere Glieder im Nahrungsnetz irrelevant sind und populationsdynamisch lediglich Wachstum und Sterblichkeit die Ertragsbildung bestimmen, die maximiert werden soll. Unter diesen Bedingungen maximiert tatsächlich die Bewirtschaftung mit mittelalten Fischen die Erträge.

All das trifft aber nur begrenzt oder gar nicht auf natürliche Bedingungen in Seen und Flüssen und auf die Angelfischerei zu. In der Natur ist es z. B. keinesfalls sicher, dass die Fischbestände in jedem Jahr einen Reproduktionsüberschuss realisieren, weil es, wie bereits ausgeführt, hohe dichteunabhängige Sterblichkeiten im Ei- oder Jungfischstadium gibt (z. B. als Folge außergewöhnlicher Wetterbedingungen). Und wenn zusätzlich, wie in der Angelfischerei üblich, die Hegeziele (auch) auf die Maximierung des numerischen Ertrags (Zahl der Fische) und den Erhalt der Fangaussicht großer, kapitaler Tiere ausgelegt sind (ARLINGHAUS et al. 2010; GWINN et al. 2015; AHRENS et al. 2020), so verliert der Schiemenz'sche Lehrsatz weiter an Bedeutung. Dagegen gewinnt der Schutz der großen, besonders fruchtbaren Tiere aus ökologischen und teilweise auch aus sozialen (hohe Bedeutung des Fangs großer Fische in der Angelfischerei) Gründen an Relevanz (ARLINGHAUS et al. 2010; HIXON et al. 2014;

GWINN et al. 2015; AHRENS et al. 2020). Entsprechend wurde durch ARLINGHAUS (2017) eine Modifikation des altersbasierten, fischereilichen Lehrsatzes für die Angelfischerei vorgeschlagen: **„Unter natürlichen Bedingungen erkennt man am großen Fisch die gute angelfischereiliche Hege“**. Diese doch starke Abkehr von der traditionellen Lehrbuchmeinung verlangt einige Erläuterungen.

Große Fische investieren ihre Überschussenergie, wie bereits erläutert, nicht in Wachstum, sondern in die Produktion von Eiern (BARNECHE et al. 2018). Sie sind daher keinesfalls unproduktiv wie manchmal behauptet wird (MATTERN 2015), sie investieren nur anders in künftige Generationen. Für die Erneuerung der Bestände kann diese Eiiinvestition durch die großen Fische sehr wichtig sein und als Puffer gegen Bestandsschwankungen wirken (SHELTON et al. 2012; GWINN et al. 2015; LE BRIS et al. 2015; STIG et al. 2017; BARNECHE et al. 2018; AHRENS et al. 2020). Bei den meisten Fischen gibt es, wie bereits erwähnt, einen linear positiven Zusammenhang zwischen der Masse und der Eizahl (WALTERS & MARTELL 2004; vgl. auch BERNRACHE et al. 2018 zu hyperallometrischer Beziehung von Länge und Fruchtbarkeit bei vielen marinen Arten). Entsprechend überproportional steigt die Eizahl mit der Fischlänge an, weil die Körpermasse mit dem Exponenten von etwa 3 mit der Fischlänge ansteigt. Auch die Laichqualität großer Fische geht unter natürlichen Bedingungen nicht wie in der Aquakulturforschung unter Laborbedingungen häufig dokumentiert (z. B. SCHÄFER 2016) zurück, sondern bleibt auch bei Fischen im letzten Drittel ihres Lebens unverändert hoch oder steigt sogar mit der Länge bzw. dem Alter an (z. B. ARLINGHAUS et al. 2010; HSIEH et al. 2010; FRAUENSTEIN 2012; KOTAKORPI et al. 2013; HIXON et al. 2014). Große Fische haben also nicht nur überproportional mehr Eier, sondern produzieren auch in vielen Fällen höhere Laichqualitäten (HIXON et al. 2014). In einem unbefischten Bestand ist der Beitrag eines Einzelfisches für die Gesamtrekrutierung irrelevant. Wenn ein Bestand aber fischereilich ausgedünnt ist und die Laichfische knapp werden, steigt die Bedeutung eines einzelnen großen Laichfisches für die Bestandserneuerung (GWINN et al. 2015; CHRISTIE et al. 2018; SHAW et al. 2018). Überdies gibt es eine Reihe weiterer positiver ökologischer Effekte der großen Fische in Beständen, z. B. ihre Bedeutung als Leittiere mit hoher Erfahrung bei schwarmbildenden Arten (HIXON et al. 2014).

Manchmal wird mit Verweis auf die Situation beim Menschen oder anderen Säugetieren eingewendet, dass große, vor allem sehr alte Fische keine guten Laichtiere mehr sein könnten und deswegen aus den Beständen entfernt gehören. Das biologische Ziel jedes Rogners ist, in der Natur möglichst viele Fortpflanzungschancen zu haben, da in jedes einzelne Ei nur sehr wenig Energie investiert wird. Da die Futter- und Wetterbedingungen jedes Jahr schwanken, ist es aus Sicht des individuellen Fortpflanzungserfolgs zur Weitergabe der eigenen Gene bei den meisten Arten sinnvoll, mehrfach im Leben zur Verlaichung zu kommen (Ausnahmen sind pazifische Lachsarten). Dann ist es natürlich und zu erwarten, dass Fische im Unterschied zu Menschen und anderen Säugetieren ein ganzes Leben lang in die nachfolgende Generationen (und damit auch in die eigene Genwei-

tergabe = Fitness) investieren, und es wäre kontraproduktiv, wenn mitten im Leben oder gar direkt nach dem erstmaligen Laichen die Eianzahl oder gar die Laichqualität einbrechen würde. Natürlich gibt es auch bei Fischen Alterungsprozesse (BENOIT et al. 2018) und den Alterstod, aber das betrifft nur die sehr seltenen Methusalem-Fische, die in befischten Beständen übrigens so gut wie nicht vorkommen. Gleichzeitig ist die Sterberate der größeren Fische deutlich geringer als die der kleineren (LORENZEN 2005; s. auch unten). Deshalb dienen Laichfische, die eine bestimmte gegenüber Fraßdruck sichere Länge erreicht haben, unter natürlichen Bedingungen mehrere Jahre (im letzten Drittel ihres Lebens) als Garant für die Gewährleistung der Eiablage. Diese Fische scharf zu befischen, kann ökologische Konsequenzen haben, wie eine Reihe von Modellen und empirische Studien gezeigt haben (ARLINGHAUS et al. 2010; SHELTON et al. 2012; GWINN et al. 2015; STIG et al. 2017; TIAINEN et al. 2014, 2017; BARNECHE et al. 2018; SHAW et al. 2018; AHRENS et al. 2020).

Neben der Eimenge ist auch die Eiqualität von Bedeutung für die Reproduktion (SHELTON et al. 2012). Diverse aktuelle Studien belegen, dass vor allem Erstlaicher bei Fischen eine geringere Laichqualität aufweisen als die älteren Mehrfachlaicher (ARLINGHAUS 2006; HIXON et al. 2014). Studien in Teichen zeigten z. B., dass die Überlebensrate der Nachkommen großer Hechte und Zander deutlich höher war als die der Larven von Erstlaichern (VENTURELLI et al. 2010; ARLINGHAUS et al. 2010; FRAUENSTEIN 2012). Studien, nach denen die Eiqualität großer Fische unter künstlichen Aufzuchtbedingungen und bei künstlichen Erbrütungsversuchen geringer ausfiel als die von mittelalten Laichfischen (z. B. SCHÄFER 2016), haben für die Situationen unter befischten natürlichen Bedingungen geringe bzw. gar keine Relevanz. Es ist in der Tat so, dass in der Fischzucht mittelalte Fische die besten Laicher sind. Diese lassen sich in der Haltung auch langfristig gut ernähren und handhaben, was bei der künstlichen Befruchtung vorteilhaft ist.

Das heißt aber nicht, dass das auch in der Natur so sein muss. In der Natur herrschen völlig andere Selektionsbedingungen als in der Fischzucht. Die Natur bevorteilt in der Regel größere Nachkommen und Elterntiere (PAGEL 2009; HIXON et al. 2014; CHRISTIE et al. 2018). Unter Zuchtbedingungen in Zugerläsern oder Brutrinnen überleben hingegen vor allem die kleinen Eier, sie haben unter diesen künstlichen Bedingungen Selektionsvorteile (z. B. HEATH et al. 2003). Entsprechend höher erscheint die Ei- und Rognerqualität der kleinen und mittleren Laicher in künstlichen Erbrütungsversuchen, weil bei den meisten Fischen mit der Größe auch die Eigröße ansteigt (ARLINGHAUS et al. 2010; HSIEH et al. 2010; FRAUENSTEIN 2012). Auch lassen sich die großen Tiere unter künstlichen Bedingungen nur sehr schlecht in guter Kondition ernähren und halten (was zu ungewollten und unkontrollierten Handlungseffekten in den Versuchen führen kann), die sexuelle Partnerwahl ist unter künstlichen Bedingungen meist außer Kraft gesetzt oder wird gänzlich von Menschen übernommen. Daher sind Laichqualitätsergebnisse unter künstlichen Laborbedingungen nur eingeschränkt oder gar nicht übertragbar auf die Natur. In der Natur hingegen nimmt mit der Fischlänge nicht nur die Eigröße, sondern vor

allem auch der Anteil der Geschlechtsprodukte an der Fischmasse (gonadosomatischer Index), d. h. die relative Fruchtbarkeit, zu (HIXON et al. 2014). Alle verfügbaren Studien zur relativen Reproduktionsleistung unterschiedlich langer Tiere unter naturnäheren oder sogar natürlichen Bedingungen belegen folglich eine höhere oder mindestens gleich hohe Nachkommensproduktion großer Fische gegenüber kleineren Fischen und eine höhere Reproduktionsleistung gegenüber Erstlaichern sowohl bei marinen wie auch bei Süßwasserarten (z. B. ARLINGHAUS 2006; PAGEL 2009; HSIEH et al. 2010; VENTURELLI et al. 2010; FRAUENSTEIN 2012; BRAVINGTON et al. 2016; STIG et al. 2017; CHRISTIE et al. 2018). Diese erhöhte Nachkommensproduktion der größeren Laicher ergibt sich bereits aus der mit der Länge überproportional erhöhten Fruchtbarkeit (Eianzahl), möglicherweise bestehende längenabhängige Vorteile in der Laichqualität (sog. maternale Effekte; ARLINGHAUS 2006) und gesteigerte relative Fruchtbarkeiten mit der Länge kommen als Mechanismen zusätzlich zum absoluten Fruchtbarkeitseffekt hinzu. Welche konkrete Bedeutung die reinen längenabhängigen maternalen Effekte auf die Laichqualität für die Populationsdynamik und Ertrag haben, ist in der Fachliteratur kontrovers diskutiert (vgl. z. B. ARLINGHAUS et al. 2010; SHELTON et al. 2012; CALDUCH-VERDIELL et al. 2014; VINDENES et al. 2016). Aktuelle Studien zeigen, dass maternale Effekte an sich keine Auswirkungen auf die Wahl der optimalen Fangbestimmungen haben und daher vergleichsweise irrelevant sind (AHRENS et al. 2020). Wichtig zu verstehen ist aber, dass der unstrittige längenabhängige Fruchtbarkeitseffekt bereits ausreicht, um die verstärkte Schonung der großen Tiere gerade bei hoher fischereilicher Intensität zu rechtfertigen (ARLINGHAUS et al. 2010; AHRENS et al. 2020). Anders ausgedrückt: große Tiere fungieren als Eireservoir und das alleine kann die Reproduktionsleistung des Bestands gerade bei einem Laichfischmangel hochhalten – ob große Tiere zusätzlich ggf. noch überlebensfähigere Eier und Larven produzieren ist von zweitrangiger oder nach AHRENS et al. (2020) von keiner weiteren Bedeutung. Grundsätzlich kann daher festgestellt werden, dass die Laichqualitätsargumente großer Tiere (entgegen früheren Aussagen; ARLINGHAUS 2006) für die Ableitung einer Schutzempfehlung dieser Größenklassen nach neuestem Kenntnisstand eher eine untergeordnete Rolle spielen. Als Argument für den verstärkten Schutz großer Tiere reichen der völlig unstrittige Fruchtbarkeitsvorteil großer Tiere (BARNECHE et al. 2018) und andere mit der Rognerlänge zusammenhängende Mechanismen (z. B. in Raum und Zeit stärker gestreute Gesamteimenge in Abhängigkeit der Altersstruktur des Laichfischbestands, Beitrag als Leittiere, Reservoir kognitiver Fähigkeiten für das soziale Lernen in Fischgruppen usw.) aus, um die (empirisch nachweisbare) erhöhte Reproduktionsleistung eines naturnäheren Laichtierbestands zu erklären (ARLINGHAUS et al. 2008, 2010; SHELTON et al. 2012; BOTSFORD et al. 2014; GWINN et al. 2015). Hinzu kommen Belege, dass stark verjüngte Bestände aus bisher nicht vollends geklärten Gründen stärker zwischen den Jahren schwanken, also destabilisieren (HSIEH et al. 2010; BOTSFORD et al. 2014; OHLBERGER et al. 2014).

Bereits SCHÄPERCLAUS (1960) räumte ein, dass der Indikatorwert des „großen Fisches“ als Anzeiger für schlecht befischte Bestände bei rekrutierungslimitierten Beständen nur eingeschränkt zutrifft – eine Einschätzung, die durch die neue Studienlage gestützt wird. Entsprechend sollte eine nachhaltige anglerische Bewirtschaftung dadurch gekennzeichnet sein, dass die Verjüngung von Beständen möglichst moderat erfolgt und ein möglichst naturnaher Altersklassenaufbau erhalten bleibt. Dieser ist u. a. durch die Präsenz großer Tiere als Laichfische charakterisiert.

## 5. Überleben

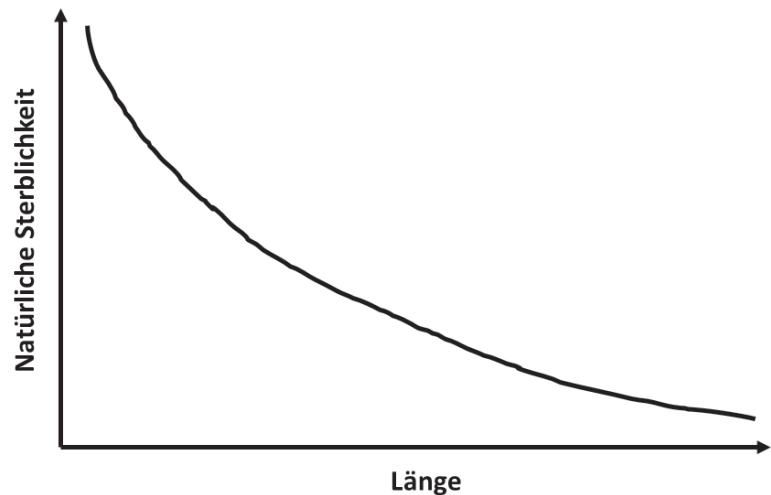
In der Fischbiologie ist neben der individuellen Fruchtbarkeit (s.o.) auch die Überlebensrate von Fischen vor allem im Jungfischstadium von der Dichte abhängig (LORENZEN 2005). Gibt es große Konkurrenz, sterben viele Fische, sinkt die Konkurrenz, überleben mehr. Darüber hinaus sind alle Fischbestände größenstrukturiert. Nach dem Motto „Groß frisst Klein“ ist die Sterberate bei den meisten Fischen größenabhängig und nimmt mit der Fischlänge stark ab (LORENZEN 2005; ANDERSEN 2020; Abb. 4). Entsprechend wirkt sich eine veränderte Dichte vor allem auf die Überlebensrate der Jungfische aus. Über die größenabhängige Sterblichkeit über Raubdruck hinaus (Abb. 5) steigen mit erhöhter Dichte auch andere Stressoren, die mit Futterknappheit und reduzierter Kondition einhergehen und die z. B. die Anfälligkeit für Krankheiten bei ansonsten unveränderter Jungfischlänge und unverändertem Raubdruck erhöhen. Das wiederum äußert sich in erhöhter Jungfischsterblichkeit mit ansteigender Jungfischdichte (LORENZEN 2005).

Ein Resultat der größen- bzw. altersabhängig unterschiedlichen Sterblichkeit ist, dass es in allen natürlichen Fischbeständen vergleichsweise viele Jungfische, aber nur wenige Adultfische gibt. Das äußert sich dann in der bekannten Alterspyramide. Die Abundanz (Fischmenge) nimmt also mit dem Alter bzw. der damit einhergehenden Länge ab (Abb. 5). Befischt man einen Bestand, so wird er weiter verjüngen, weil die Fische nicht mehr die Chance haben (sehr) alt zu werden. Schont man dann z. B. große Fische mit einem Maximalmaß zusätzlich zur Schonung der Jungfische über ein Mindestmaß, wird die typische Alterspyramide in den meisten Fällen nicht umdrehen können (ARLINGHAUS et al. 2010). Auch unter diesen Bedingungen werden es vor allem Jungfische sein, die der Bestand trägt, gefolgt von einer geringen Anzahl mittelgroßer Fische und einigen, wenigen kapitalen Fischen. Allerdings kann es sein, dass bei Entnahmefenstern zumindest einige Großtiere im Bestand erhalten bleiben, die bei scharfer Befischung mit einem Mindestmaß gänzlich aus dem Bestand verschwinden würden (GWINN et al. 2015; AHRENS et al. 2020). Insofern trägt die Schonung von großen Fischen zumindest teilweise zum Erhalt einer naturnäheren Größen- und Altersstruktur bei (PIERCE 2010; TIAINEN et al. 2014, 2018). Diese Schonung kann über längenbasierte Schonbestimmungen oder aber über die Reduktion der Fischereierblichkeit als Ganzes (z. B. über reduzierte Anglerzahlen oder Schongebiete und -zeiten) realisiert werden.

Bei den meisten Fischen ist die fischereiliche Sterblichkeit additiv, d. h. entnimmt man mehr Fische, erfolgt diese Entnahme zusätzlich zur natürlichen Sterblichkeit „oben drauf“. Bei Jungfischen wirkt die fischereiliche Sterblichkeit allerdings häufig kompensatorisch: Werden mehr Fische entnommen, sinkt die natürliche Sterblichkeit (ALLEN et al. 1998). Fischt man also erwachsene Tiere, dann sterben bei den meisten Fischarten insgesamt mehr Fische im Bestand. Würde man hingegen Jungtiere fischen, dann bliebe in vielen Fällen und in bestimmten Grenzen die Gesamtsterblichkeit der Jungfische konstant (zu Ausnahmen s. ANDERSEN et al. 2017). In Bezug auf Besatz entsteht ein gegenläufiger Prozess: Besetzt der Bewirtschafter Jungfische zu stark, wird sich die Bestandsgröße (Biomasse) kaum ändern, weil in vielen Fällen lediglich die juvenile Sterblichkeit ansteigen wird (LORENZEN 2005; JOHNSTON et al. 2018). Besetzt der Bewirtschafter nun erwachsene Fische zu stark, dann kommt es in der Regel zu dichteabhängiger Wachstumsdepression, ohne dass die Rekruten notwendigerweise verstärkt sterben (LORENZEN 2005; JOHNSTON et al. 2018). Das liegt daran, dass die Dichteabhängigkeit bei adulten, rekrutierten Fischen vor allem über die Wachstums- und weniger über die Sterblichkeitsregulation wie bei Jungfischen funktioniert (LORENZEN 2005). In diesen Fällen kann der Gesamtbestand durch Besatz sogar ansteigen (auf Kosten der Bestände anderer Fischarten, der der besatzgestützte Bestand die Nahrung streitig macht), weil wie angedeutet die kompensatorische Sterblichkeitsregulation auf natürlichem Wege bei adulten Fischen schwächer oder gar nicht ausgeprägt ist (LORENZEN 2005; LORENZEN & CAMP 2019). Überbesetzte adulte Fische „hungern“ sich groß, während überbesetzte Jungfischbestände sich über die Sterblichkeit auf das gewässerspezifische Maß herunterregulieren. Das Resultat ist, dass die schlecht genährten adulten Satzfishche einfach fangbar sein und eine Regulation auf Ausgangsniveau auf diesem Wege erfolgen dürfte (LORENZEN 2005; JOHNSTON et al. 2018). Der rasche Rückfang einmal besetzter adulter Fische ist unter Umständen aus fischereilicher Sicht sogar Bewirtschaftungsziel, z. B. bei Put-and-Take Besatzmaßnahmen oder aber bei Besatzmaßnahmen, die kurzfristig den Angelerfolg steigern sollen, ohne dass die Satzfishche langfristig an der Reproduktion teilnehmen (LORENZEN 2005; JOHNSTON et al. 2018).

## 6. Populationsdynamik und Wirkung von Fangbestimmungen und Fischbesatz

Die Entwicklung der Gesamtpopulation einer Art über die Zeit und in Reaktion auf Einflussfaktoren wie Fischerei wird durch das Zusammenspiel der drei vorgestellten Prozessraten (Wachstum, Reproduktion, Sterblichkeit) gesteuert (RICKER 1975). Entsprechend wichtig ist es, Bestandsveränderungen stets als Ergebnis aller drei Prozesse zu betrachten. Oder anders ausgedrückt: Es ist wenig sinnvoll und



**Abbildung 5**  
Typische Beziehung zwischen der Länge bzw. dem Alter und der Sterblichkeitsrate bei Fischen.

häufig sogar falsch, sich über Bestandsentwicklungen nur auf der Grundlage ausgewählter Prozesse oder Mechanismen (z. B. Laichqualität einzelner Mitglieder eines Bestands) Gedanken zu machen, da sich der Gesamtbestand immer in Reaktion auf Rekrutierung, Sterblichkeit und Wachstum über alle Individuen zusammengenommen verändern wird. Beispielsweise ist es unsinnig zu glauben, dass das Einbringen neuer Jungfische über Besatz (Versuch der erhöhten Rekrutierung) den Bestand auf jeden Fall steigern wird, da der Besatz nicht nur die Rekrutierung direkt ändert (bzw. zu ändern versucht), sondern auch die gesamte Fischdichte im Bestand und damit Wachstum und Sterblichkeit beeinflusst werden (LORENZEN 2005; JOHNSTON et al. 2018). Außerdem spielt für die Frage kompensatorischer oder additiver Sterblichkeit die Größe der Satzfishche eine entscheidende Rolle (LORENZEN & CAMP 2019). Als Beispiel möge das eines natürlich reproduzierenden Fischbestands, in dem mit Brütlingen besetzt wird, dienen. In einem solchen Falle würden die populationsdynamischen Überlegungen zum Ergebnis führen, dass diese Art von Besatz die Gesamtbestandsgröße der Zielart sehr wahrscheinlich nicht ändern wird, weil zwar durch Besatz mehr potenzielle Rekruten im Bestand sind, diese aber über die längenabhängige Sterblichkeitsregulation bis zum Maximum an Rekruten herunterreguliert werden dürften (JOHNSTON et al. 2018). Ganz anders ist das beim Besatz großer, im Extremfall fangreifer Rekruten. Diese dürften die Bestandshöhe der Zielart steigern, aber eventuell tritt bei einem Überbesatz Nahrungsmangel ein, den man über erhöhte Rückfänge als Bewirtschafter oder Angler sehr schnell realisieren dürfte (LORENZEN 2005).

Bisher haben wir vor allem Populationsprozesse und –entwicklungen innerhalb einer Art betrachtet. Das ist für den Bewirtschafter ja auch zunächst die logische Betrachtungsebene – die der zu fördernden Zielart. Selbstverständlich entstehen aber alle zuvor besprochenen Prozesse wie z. B. die längenabhängige Sterblichkeit durch Zusammenhänge wie Fraß oder Futterkonkurrenz innerhalb und zwischen den Arten. Alle Populationen aller Arten werden jeweils



durch Reproduktion, Wachstum und Sterblichkeit reguliert und natürlich haben Veränderungen einer Art auch Konsequenzen für andere Arten, sofern die andere Art die gleiche Nahrung frisst, das gleiche Habitat nutzt oder ein Räuber der Zielart ist. Im Normalfall wird ein Gewässer nach einer gewissen Zeit einen Fischbestand innerhalb einer Art und über die ökologischen Beziehungen schlussendlich auch über alle Arten zusammengenommen ausbilden, der der verfügbaren Nahrung, den Unterständen und dem Raubdruck entspricht (BARTHELMES 1981). Man spricht von dem Erreichen der gewässerspezifischen Tragkapazität in einem (dynamischen) Gleichgewicht (Abb. 6). Fördert man eine Art über das natürliche Maß hinaus (z. B. durch den starken Besatz großer, robuster Fische), dann wird das je nach Art und Ernährungsstrategie Auswirkungen auf andere Arten und Glieder im Nahrungsnetz haben. Diese müssen bei der Wahl von Hegemethoden immer mitgedacht werden. Und es gibt natürliche Grenzen, die durch die gewässerspezifische Tragkapazität für Fischbiomasse vorgegeben ist, d. h. die Gesamtmenge an produzierter Biomasse je trophischer Ebene über alle Arten ist vom Gewässer energetisch über die Nahrung und die verfügbaren Unterstände vorgegeben und ist weitgehend unveränderlich, es sei denn, man führt durch die Bewirtschaftung neue Energie zu, z. B. durch Düngung wie beim Anfüttern der Fall (MEHNER et al. 2019).

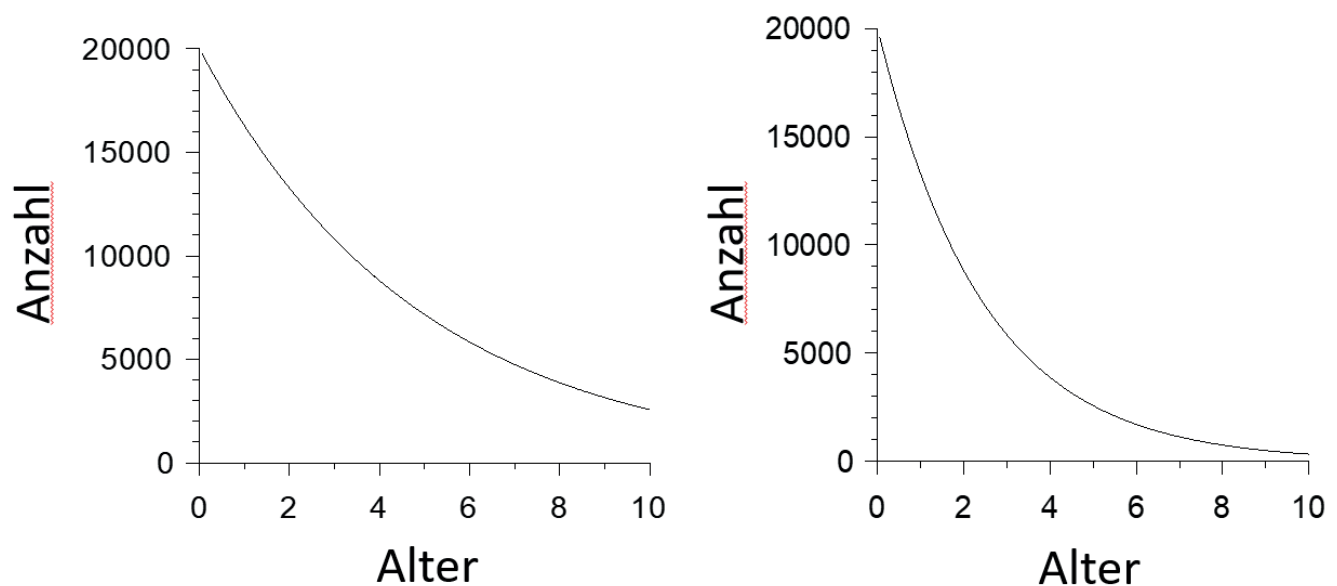
## 7. Die fischereiliche Ertragsbildung

Wie reagieren Fische einer Art nun auf die Entnahme, d. h. die Bestandsausdünnung? Oder anders gefragt: Wie funktioniert die fischereiliche Ertragsbildung angesichts der zuvor beschriebenen Kompensationspotenziale von Fischen in Bezug auf Reproduktion, Sterblichkeit und Wachstum?

Hier kommt die Dichteabhängigkeit von Wachstum, Rekrutierung und Sterblichkeit als Schlüsselprozess ins Spiel. Ein Fischbestand einer Zielart wird auf die Ausdünnung in der Regel mit folgenden Anpassungen reagieren:

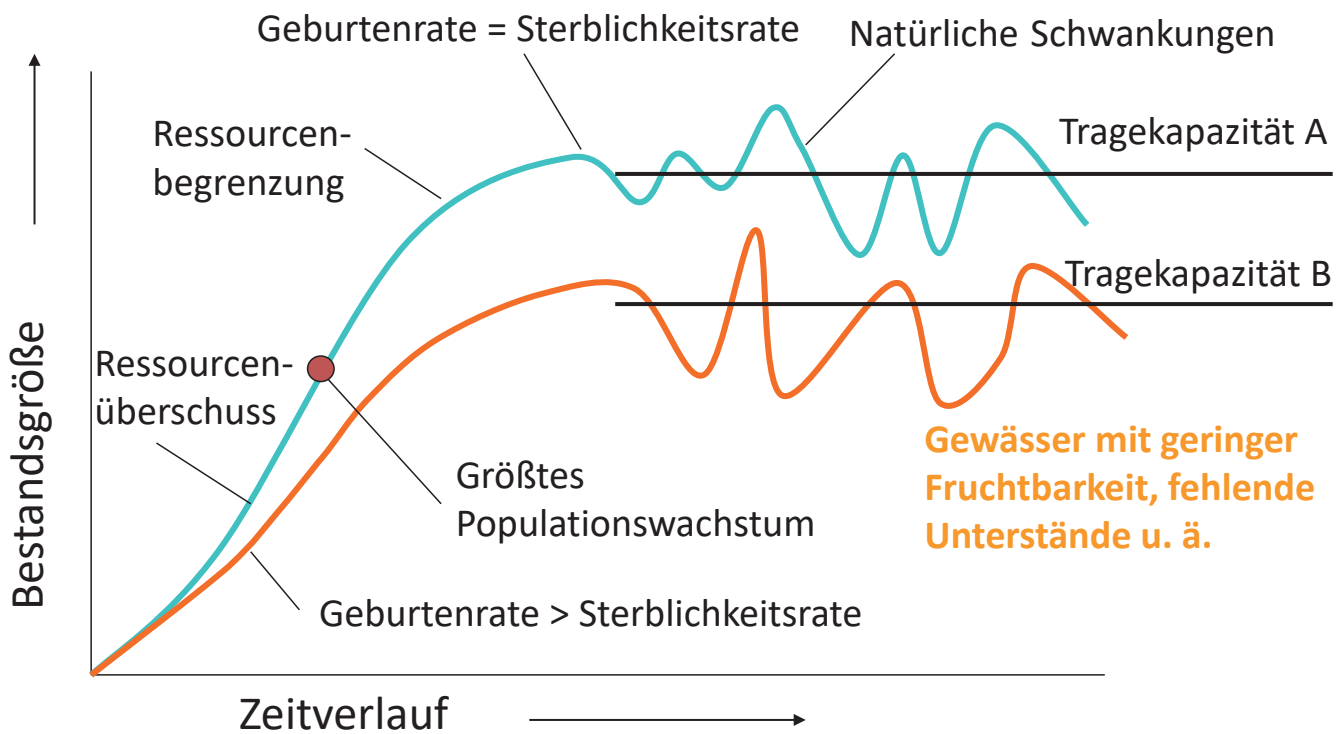
- erhöhtes Wachstum der überlebenden Fische durch die verbesserte Nahrungsgrundlage, früherer Eintritt in die Geschlechtsreife und ggf. verbesserte Kondition und erhöhte Fruchtbarkeit;
- erhöhtes Überleben durch das bessere Wachstum und die reduzierte Konkurrenz, vor allem stark erhöhtes Überleben der Jungfische;
- gleichbleibende oder sogar (bei kannibalischen Arten) erhöhte Rekrutierungsrate in Bezug auf die abgegebene Gesamteimenge.

All diese Prozesse begünstigen die Biomasseneubildung nach der Entnahme (Abb. 7): Die Biomasseneubildung nach einer Bestandsausdünnung durch Befischung entspricht dem „Wegschieben“ der Population von der Tragkapazität nach links entlang der Kurve in Abb. 7, was zu einem „Zurückfallen“ entlang der Kurve im nächsten Jahr (= Biomasseneubildung) führt. Diese Neubildung von Biomasse wird über den Ertrag zum Teil wieder abgeschöpft. Lastet auf einem Gewässer über mehrere Jahre ein bestimmter Fischereidruck, wird sich der Fischbestand durch die stete Abschöpfung der Biomasseneubildung in einem neuen befischten Gleichgewicht unterhalb der Tragkapazität einpendeln (irgendwo entlang der Kurve in Abb. 7; BEVERTON & HOLT 1957). Jedes Jahr greifen erneut Kompensationsmechanismen zur Wiederauffüllung des Bestands nach der Ausdünnung, die zu einer Biomasseneubildung maximal bis zur möglichen Tragkapazität führen könnten (d. h. der Fischbestand strebt wieder rechts die Kurve entlang in Abb. 7). Diese Biomasseneubildung wird in einem befischten Gleichgewicht Jahr für Jahr über den Ertrag (Fischernte) abgeschöpft. Folglich pendelt sich die Populationsgröße auf



**Abbildung 6**

Abnahme der Fischhäufigkeit mit dem Alter in Abhängigkeit einer bestimmten, konstant angenommenen natürlichen Sterblichkeitsrate innerhalb einer Art. Rechts die Situation nach einer Erhöhung der Sterblichkeit um 100 %, z. B. durch Befischung.



**Abbildung 7**

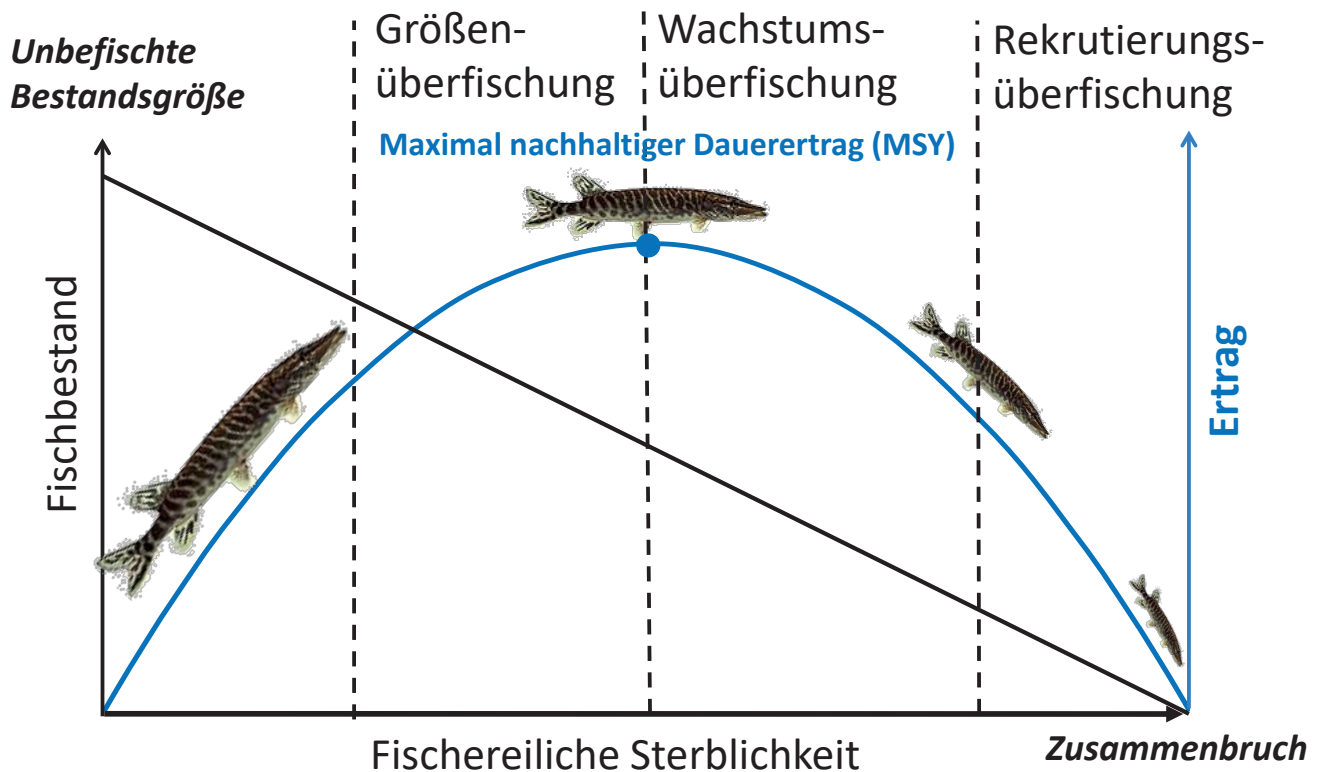
Darstellung der Entwicklung eines Fischbestands einer Art nach der Initialbesiedelung eines Gewässers oder in Reaktion auf Bestandsausdünnung (was dem Wegbewegen von der Tragekapazität entlang der Kurve entspricht). Zunächst wächst der Bestand exponentiell, weil ein Ressourcenüberschuss vorfindlich ist. Nach dem Umkehrpunkt des größten Populationswachstums entsteht Ressourcenmangel. Am Ende pendelt sich die Population auf einem bestimmten Level ein – die sogenannte Tragekapazität. Jedes Gewässer hat je nach verfügbarer Nahrung usw. eine eigene Tragekapazität, die der Fischbestand in der Regel auch jährlich erreicht, wenn er nicht befischt wird. Natürliche Schwankungen um die Tragekapazität entstehen durch Zufallsprozesse wie Wettergeschehen. Man spricht vom Erreichen eines Gleichgewichts, das aber ein Stück weit dynamisch ist.

einer Größe unterhalb der Tragekapazität ein (BEVERTON & HOLT 1957; BARTHELMES 1981). Das ist das befischte Gleichgewicht.

Die Folge davon ist, dass der Fischbestand – in gewissen Grenzen – seinen eigenen Überschuss an Biomasse produziert, der jedes Jahr als Ertrag abgeschöpft werden kann. Anders ausgedrückt: Der Fischbestand strebt jährlich danach, die vorhandenen Ressourcen (Futter, Energie, Habitate etc.) optimal auszunutzen und sich nach der Ausdünnung wieder aufzufüllen (BARTHELMES 1981), was durch dichteabhängige kompensatorische Mechanismen wie reduzierte Sterblichkeit von Jungfischen und rasches Wachstum überhaupt erst ermöglicht wird. Wenn ein (genutzter) Fischbestand ausgedünnt ist, wird er also danach streben, die verloren gegangene Biomasse (und entsprechend die Abundanz) über die Aufnahme der freigewordenen Energie aufzufüllen. Diese wird in einer befischten Situation aber erneut abgeschöpft, so dass der Fischbestand zwar Biomasse gebildet hat, aber am Ende der Befischungsperiode (in etwa) wieder genauso groß ist wie vorher (der Bestand strebt nach oben entlang der Kurve in Abb. 7, aber die Biomasseneubildung wird sofort wieder über den Ertrag entnommen). Daraus folgt, dass mit steigender Befischungsintensität (steigender Grad der Bestandsausdünnung) der Fischertrag zunächst ansteigt, um im (befischten) Gleichgewicht bei mittleren Bestandsgrößen ein Maximum zu erreichen (dies entspricht dem violett-

ten Punkt in Abb. 7). Dieser Punkt ist im Zustand des (befischten) Gleichgewichts (also nachdem mehrere Jahre der gleiche Befischungsdruck auf der Population gelastet hat) als maximaler Dauerertrag (Maximum Sustainable Yield, MSY) bekannt (BEVERTON & HOLT 1957; Abb. 8). Fischt man über diesen Punkt hinaus mit höherer Intensität (rechts vom Maximum in Abb. 8), setzt zunächst die Wachstumsüberfischung (Fische werden zu jung gefischt und haben ihr maximales individuelles Zuwachspotenzial noch nicht erreicht) und dann die Rekrutierungsüberfischung (Rückgang der Population durch Mangel an Laichfischen) ein. Damit verringert sich der Ertrag, die Bestandsgröße sinkt weiter und der Bestand reduziert sich so stark, dass eine fischereiliche Nutzung nicht mehr attraktiv ist (Abb. 8). Im Extremfall kommt es zum vollständigen Bestandszusammenbruch auf ein sehr geringes Niveau, insbesondere wenn dann noch Umweltveränderungen auf die Reproduktionsrate einwirken.

Wichtig ist in diesem Zusammenhang die Erkenntnis, dass ein befischter Bestand nach einigen Jahren Fischereidruck stets einen bestimmten Gleichgewichtszustand erreichen wird. Dieser entspricht dem herrschenden durchschnittlichen Befischungsdruck und ist durch eine im Vergleich zum unbefischten Bestand reduzierte befischte Bestandsbiomasse gekennzeichnet. Eine unvermeidbare Konsequenz der Befischung ist also, dass der genutzte Bestand im Durchschnitt über das Befischungsjahr geringer sein

**Abbildung 8**

Schematische Darstellung der Reaktion von natürlich reproduzierenden Fischbeständen auf zunehmende Befischung. Der maximal nachhaltige Dauerertrag (maximum sustainable yield, MSY) wird meist bei mittleren Fischereintensitäten und mittleren Bestandsbiomassen erreicht (entspricht dem Umkehrpunkt des maximalen Populationswachstums in Abbildung 7). Die Wachstumsüberfischung setzt bereits direkt am Umkehrpunkt rechts vom MSY ein. An diesem Punkt sind die Fische im Durchschnitt weniger häufig, kleiner und jünger als im unbefischten Zustand. Da die Fangraten direkt proportional zur Bestandsgröße sind, sind Einheitsfänge (Fänge pro Zeit) im unbefischten Zustand maximal und sinken mit zunehmender fischereilicher Sterblichkeit und abnehmenden Bestandsgrößen. Rekrutierungsüberfischung meint die Reduktion der Rogner bis zu einem Punkt, an dem die Reproduktionsleistung gefährdet ist. Die Größenüberfischung liegt links vom MSY und meint einen Fischereidruck, der die Anzahl großer Fische im Bestand aus demografischen Gründen reduziert. Letzteres ist vor allem für Angler problematisch. Die maximale Bestandsgröße wird bei einem Fischereidruck von Null erreicht (Ursprung).

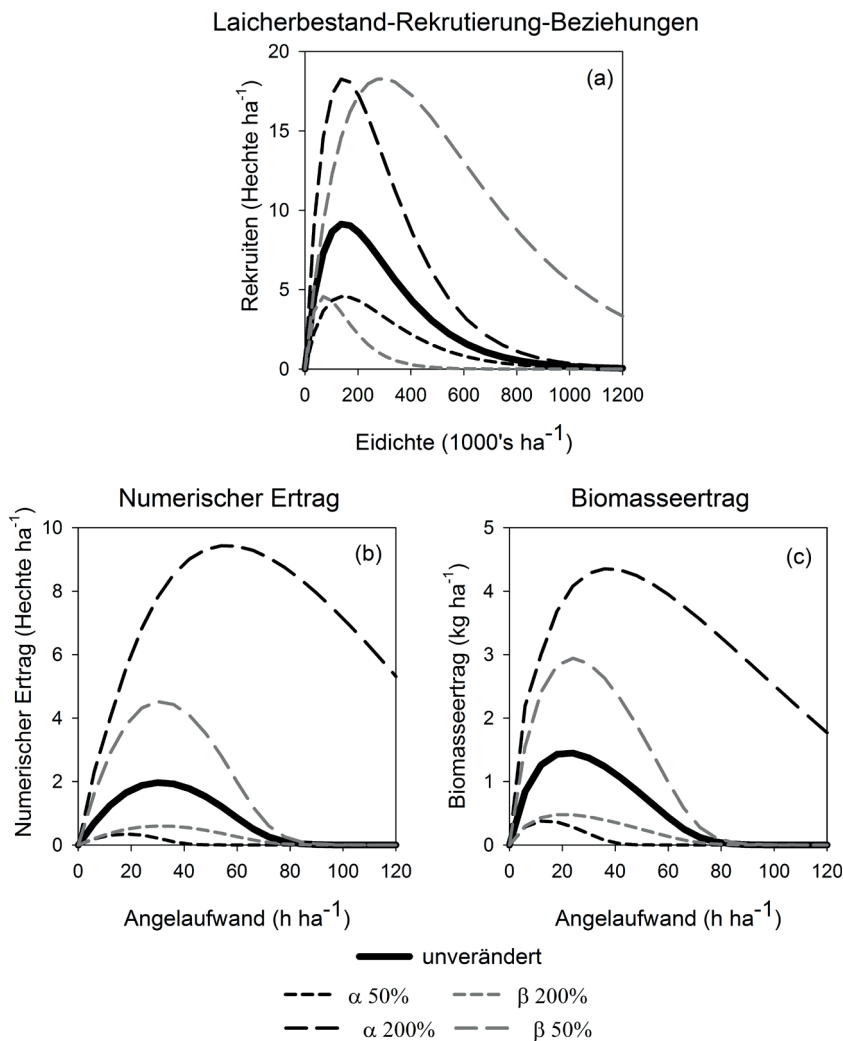
wird als im unbefischten Zustand (Abb. 8). Gleichsam werden die verbleibenden Fische im genutzten Zustand jünger und kleiner sein (Abb. 6), weil die erhöhte fischereiliche Sterblichkeit dazu führt, dass die Tiere nicht mehr die Chance haben, sehr alt zu werden (die Alterspyramide aus Abb. 6 rechts verschiebt sich hin zu jungen Tieren). Entsprechend ergibt sich folgende Beziehung: Der maximale Dauerertrag wird in der Regel bei Bestandsbiomassen erreicht, die im Gleichgewicht in etwa halb so groß sind wie der unbefischte Zustand. Die maximal mögliche Abundanz der Fische bzw. die maximal mögliche stehende Biomasse findet sich aber im unbefischten Zustand. Die Fänge von Anglern pro Zeit (der sogenannte Einheitsfang) ist – meist – direkt proportional zur Menge an Fischen im Gewässer (ARLINGHAUS et al. 2016a). Daher sinken die Einheitsfänge bzw. Fangraten mit dem Anstieg der Befischung und dem Rückgang der Bestände proportional und monoton (Abb. 8). Daraus folgt (AHRENS et al. 2020):

- Wer maximale Fangraten im Gewässer produzieren will, darf keine Fische entnehmen und muss den Bestand nahe der unbefischten Tragkapazität halten.
- Wer in einer entnahmeorientierten Fischerei maximale Biomassen abschöpfen will, muss mit stark

verjüngten Fischbeständen, geringen stehenden Biomassen und um ca. die Hälfte gegenüber dem unbefischten Zustand reduzierten täglichen Fangraten leben (Abb. 9).

- Und wer möglichst große Fische im Bestand und damit im Fang haben will, darf nur geringe oder keine fischereiliche Sterblichkeiten produzieren, weil selbst geringe Sterblichkeiten zum Verlust der Alttiere führen. Eine Ausnahme bilden einige verbutterte Arten an der Tragkapazität, deren individuelles Wachstum und das Erreichen besonders großer Größen erst durch eine gewisse Entnahme angekurbelt werden muss.

Ein ausgedünnter Bestand ist also maximal produktiv im Sinne der Ernte von Biomasse und dient daher der Berufsfischerei oder einer entnahmeorientierten Angelfischerei. Ein unbefischter Bestand offeriert hingegen die höchsten Fangraten je Zeit und die längsten Fische im Fang. In der Regel werden die meisten Angelvereine und andere Bewirtschafter einen Kompromiss anstreben wollen zwischen einer moderaten Entnahme der natürlichen Ertragsfähigkeit und einer guten Angelqualität mit angemessen hohen „Fischkontakten“ für jeden einzelnen Angler des Vereins



**Abbildung 9**

Ertragskurven und numerischer Ertrag von Hechten in Abhängigkeit verschiedener Produktivitäten (dargestellt über Variationen in der Laicherbestand-Rekrutierungs-Beziehung) und in Abhängigkeit unterschiedlicher Angelaufwände auf Hecht in dem Modell von JOHNSTON et al. (2013). Die Laicherbestand-Rekrutierungs-Beziehung folgt Ricker (1954) und hat die Form  $R = \alpha S e^{\beta S}$ , wobei  $\alpha$  die maximale Überlebensrate nach der Geburt bis zur Rekrutierung  $R$  (hier Altersklasse 1) bei geringer Laicherabundanz  $S$  ist,  $\beta$  ist die Rate des Rückgangs der Rekruten/Laicher mit der Zunahme der Laicherdichte, was für kannibalische Arten wie den Hecht typisch ist. Die Erhöhung von  $\alpha$  und die Reduktion von  $\beta$  erhöhen die Rekrutierung. Die Erhöhung von  $\alpha$  führt dazu, dass die maximale Rekrutierung schneller erfolgt (über eine Veränderung der Steigung nahe dem Ursprung), während die Reduktion von  $\beta$  keine nennenswerten Effekte auf die Steigung hat. In der Abbildungen werden beide Parameter entweder um 50 oder 200 % gegenüber der Basisvariante („unverändert“) variiert.

(AHRENS et al. 2020). Auch der Fang von großen, kapitalen Fischen spielt bei vielen Anglern eine große Rolle. Entsprechend ist die ideale Fischereiersterblichkeit in der Angelfischerei meist geringer als die, die die Biomasseerträge maximiert (ARLINGHAUS 2006; ARLINGHAUS et al. 2016b; AHRENS et al. 2020), weil dadurch die durchschnittlichen Bestandsgrößen nicht so stark abfallen und der Bestand nicht so stark verjüngt.

Einzelne Fischbestände variieren nun je nach Gewässerbedingungen (Futter, Zahl der Einstände, Temperatur) in ihrer Produktivität und damit in der Ertragsfähigkeit (BARTHELME 1981; Abb. 7). Konzeptionell bedeutet dies, dass die Steigung und die maximale Rekrutierungsmenge der Laicherbe-

stand-Rekrutierungs-Beziehung zwischen Gewässern variieren kann. In Abb. 9 ist eine solche Variation der Produktivität von Fischbeständen dargestellt. Von besonderer Bedeutung für die Ertragsbildung ist die Variation in der Steigung der Kurve nahe dem Ursprung. Diese führt zu unterschiedlichen Mengen an Rekruten, die ein ausgedünnter Bestand je Laichtier produziert, und bestimmt damit auch die Schnelligkeit der Erholung nach einer Ausdünnung. Aus dieser Variation der Laicherbestand-Rekrutierungs-Beziehung erwachsen unterschiedliche Ertragsmöglichkeiten, wie in Abb. 10 am Beispiel von Hecht und Zander dargestellt ist. Man sieht, dass bei den Raubfischen Erträge von nur einigen wenigen Tieren je Hektar und Jahr maximal und nachhaltig möglich sind, die auch durch Besatz nicht weiter gesteigert werden können. Ebenfalls ersichtlich ist, dass die Ertragspotenziale stark von der Laicher-Rekrutierungs-Beziehung abhängig sind, was wiederum auf gewässerspezifische Eigenheiten und Qualitäten zurückgeht (Abb. 10). Als Bewirtschafter wird man nicht umhin kommen, sich jedes Gewässer als Unikat im Detail anzusehen und die hier herrschenden Produktivitäten und Fischereidrücke gegeneinander abzuwägen, bevor Hegeentscheidungen gefällt werden.

## 8. Schlussfolgerungen für die fischereiliche Hege

Aus den Ausführungen kann abgeleitet werden, dass alle wesentlichen Bewirtschaftungsmaßnahmen in der Angelfischerei – Veränderung der fischereilichen Sterblichkeit über Fangbestimmungen, Verbesserung der Lebensräume und Besatz – Einflüsse auf die drei wesentlichen Prozesse Reproduktion, Wachstum und Sterblichkeit haben werden. Umgekehrt bedeuten die Ausführungen, dass populationsdynamische Details – konkret die Ausprägung der Reproduktions-, Wachstums- und Sterblichkeitsraten – wesentliche Auswirkungen auf die Wirkungsweise und Eignung verschiedener Hegestrategien haben und die Wahl z. B. der geeigneten längenabhängigen Fangbestimmung sowie der richtigen Satzfishgröße beeinflussen werden (im Detail, ARLINGHAUS et al. 2016b; ARLINGHAUS 2017; AHRENS et al. 2020). Einige wesentliche Schlussfolgerungen für die fischereiliche Hege von Angelgewässern sollen abschließend gezogen werden.

Reduktionen der fischereilichen Sterblichkeiten über Entnahmebestimmungen wie Mindestmaße, Tagesfangbeschränkungen, Schongebiete oder Schonzeiten wirken vor

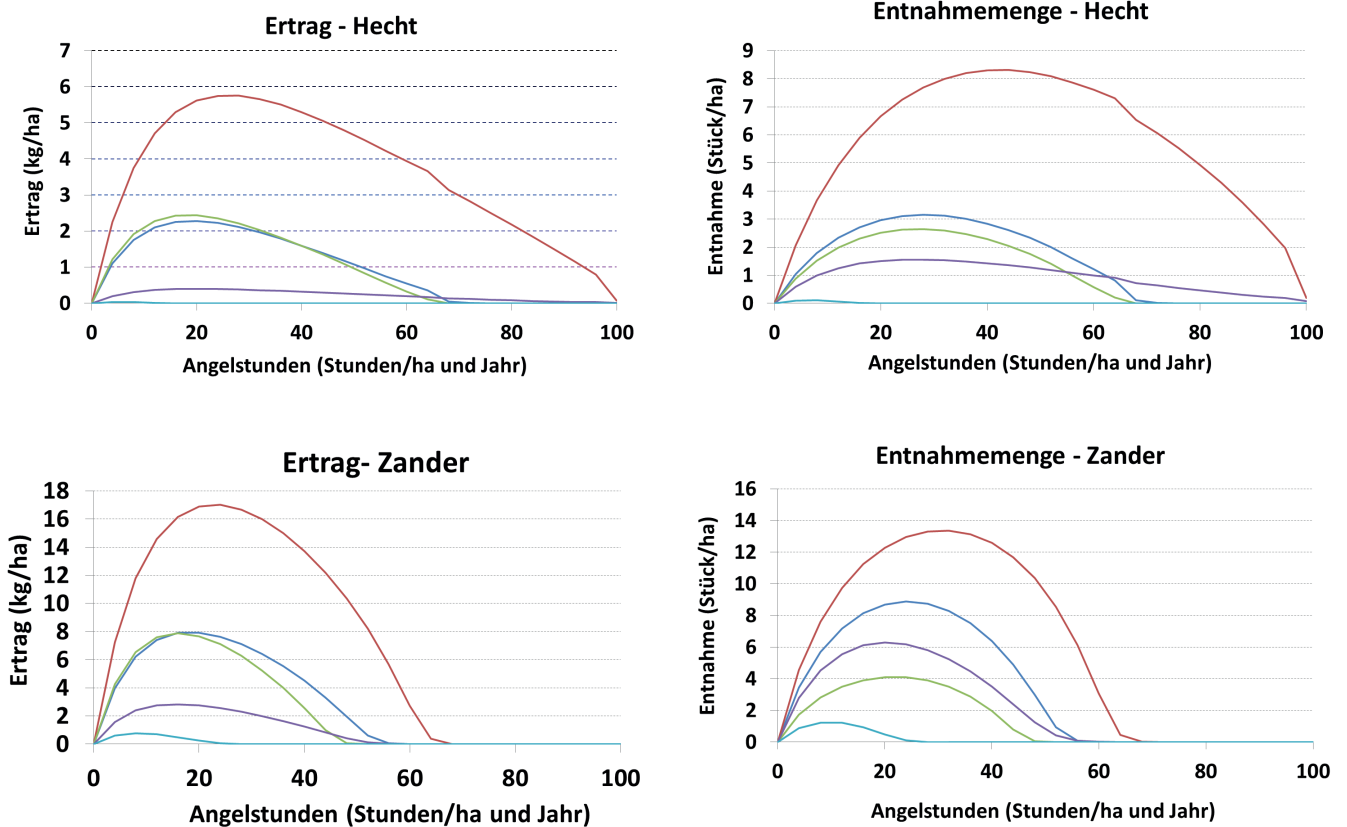


Abbildung 10

Darstellungen unterschiedlicher Erträge (kg/ha) und Entnahmen (Stück/ha) in Abhängigkeit des Angelaufwandes bei verschiedenen Laicher-Rekrutierungsbeziehungen (vgl. Abb. 9) bei Hecht und Zander.

allein auf die Aufrechterhaltung der Laichfischbestände und die Altersstruktur der Laichfische, weil in der Regel nur rekrutierte Adultfische von Anglern außerhalb der Schonzeiten und -gebiete gefangen und entnommen werden. In der Folge kann sich die Reproduktion verbessern oder stabilisieren. In diesem Zusammenhang beeinflusst der Grad der dichteabhängigen Wachstumsleistung und der Grad der natürlichen Sterblichkeit die Wahl der Fangbestimmungen (ARLINGHAUS 2017). Das gilt vor allem für die Wahl der längenabhängigen Fangregularien. Mindestmaße sind in diesem Zusammenhang zwar weitverbreitet, aber nicht die pauschal besten Entnahmebestimmungen. Wenn z. B. Jungfische wie bei einigen Barschbeständen (*Perca fluviatilis*) aufgrund dichteabhängiger Prozesse unter Kümmerwachstum und Verbüttung leiden, ist deren Ausdünnung über die Aufhebung von Mindestmaßen unbedingt angeraten (TESCH 1959). Allerdings sind Mindestmaße auch bei gut wüchsigen Beständen nicht zwangsläufig die besten Fangbestimmungen (GWINN et al. 2015; AHRENS et al. 2020), da sie stärker als viele andere Fangbestimmungen die Verjüngung vorantreiben und nach aktuellen Modellen auch numerisches Ertragspotenzial (Anzahl entnommener Fische pro Hektar) kosten (GWINN et al. 2015; AHRENS et al. 2020). Außerdem maximieren Mindestmaße vor allem die Biomasserträge, was aber in der Angelfischerei nur eines von mehreren Bewirtschaftungszielen ist. Eine umfangreiche aktuelle Modellierstudie von AHRENS et al. (2020) zeigte, dass Entnahme-

fenster bessere Kompromisse zwischen unterschiedlichen fangbasierten Bewirtschaftungszielen erreichen als Mindestmaße. Allerdings muss die Fenstergröße an den lokalen Fischereidruck angepasst sein. Sofern das gegeben ist und die Fische durch das Fenster durchwachsen können, erhalten Entnahmefenster größere Laichtiere im Bestand und können so die Populationsdynamik und die Fangaussicht großer Fische stabilisieren (GWINN et al. 2015; LE BRIS et al. 2015; ARLINGHAUS 2017; TIANINEN et al. 2018; AHRENS et al. 2020). Dadurch erhalten sie ähnlich dem Mindestmaß die Laicherbiomasse und beugen so der Rekrutierungsüberfischung vor. Der große Nachteil ist, dass in den meisten Fällen der Biomassertrag von Fischbeständen, die mit Entnahmefenstern bewirtschaftet werden, geringer ausfällt als der Biomassertrag, den Mindestmaßregelungen versprechen (AHRENS et al. 2020). Die Wahl der richtigen Fangbestimmungen ist also immer auch von den Bewirtschaftungszielen abhängig. Selbstverständlich können auch andere Fangbestimmungen, die die Fischereiersterblichkeit drücken, zum Erhalt gerade der großen Fische beitragen, wie z. B. Begrenzungen des Anglerzugangs. Allerdings haben die zugangsbeschränkenden Herangehensweisen hohe soziale Kosten, weswegen längenbasierte Entnahmebestimmungen in vielen Fällen favorisiert werden.

Leider basieren die meisten Studien zur Wirkungsweise von Mindestmaßen, Schongebieten, Entnahmefenstern und anderen Regularien auf populationsdynamischen Modellen

oder auf Einzelobservationen. Kontrollierte Experimente, die die Wirkung unterschiedlicher Schutzbestimmungen sauber über mehrere Jahre in unterschiedlichen Gewässern untersuchen, sind selten und sollten künftig unbedingt durchgeführt werden, um z. B. die unterstellte relative Überlegenheit von Entnahmefenstern gegenüber Mindestmaßen oder andere Alternativen zu den besonders stark verjüngenden Mindestmaßen auf den Prüfstand zu stellen. Selbstverständlich gilt auch, dass in Beständen, die keiner nennenswerten Fischereierblichkeit unterliegen, Fangbestimmungen grundsätzlich überdenkenswert sind.

Maßnahmen zur Aufwertung der Lebensräume als Alternative zu Fangbestimmungen können die Rekrutierung direkt erhöhen oder die Sterblichkeit reduzieren. Natürlich kann sich auch das Wachstum verbessern, wenn die lebensraum-aufwertende Maßnahme auch die Nahrungsgrundlagen verbessert. Da man gegen eine hohe natürliche Reproduktionsleistung im Grunde nicht „anbesetzen“ kann, ist es angeraten, über das Lebensraummanagement vor allem die natürliche Rekrutierung zu verbessern (was konzeptionell einem Anstieg der Steigung der Laicherbestands-Rekrutierungs-Beziehung und des Ertrags entspricht, Abb. 9).

Die in der Praxis weitverbreitete Hegemaßnahme Fischbesatz ist nichts anderes als der Versuch, die natürliche Rekrutierung zu steigern. Entweder versucht man, die Anzahl der Jungfische zu steigern, um die Zahl der Rekruten, die in den Fang hineinwachsen, zu erhöhen, oder man ändert beim Besatz großer, entnahmefähiger Fische die Rekrutierung direkt. Die obigen Prozesse – Wachstum, Rekrutierung und längenabhängige Sterblichkeit – werden aber alle vom Besatz beeinflusst, weil das Besetzen zur Änderung der Dichte führt (LORENZEN 2005). Jedes Gewässer hat eine Obergrenze an natürlichen Rekruten und diese Grenze wird vor allem im Jungfischstadium bestimmt. Daher kann eine Steigerung der natürlichen Rekrutenzahl in der Regel nur mit dem Besatz von Rekruten, nicht aber mit dem Besatz von Jungfischen erreicht werden. Eine Faustregel besagt, dass die Satzfishche in einem sich natürlich reproduzierenden Bestand länger als 20 % der Maximallänge der jeweiligen Fischart sein sollten – idealerweise Wildfische oder Fische, die in Teichen aufgezogen wurden – um bestands- und fangsteigernde Effekte zu erzielen (LORENZEN & CAMP 2019). Das gilt natürlich nur für natürlich rekrutierende Bestände. Findet gar keine Rekrutierung der Zielart statt, weil es unveränderliche Engpässe im Laichhabitat oder frühen Larven- oder Jungfischstadium gibt, ist Jungfischbesatz sehr erfolgreich gestaltbar und führt zum Aufbau eines Bestands, der ansonsten nicht existieren würde (HÜHN et al. 2014).

Insbesondere beim Umgang mit Fischbesatz liegen enorme Verbesserungspotenziale in der Angelfischerei, weil häufig viel zu unkritisch besetzt wird. Neben der Notwendigkeit des Rückgriffs auf lokale Satzfishcherkünfte, ist eine weitere Empfehlung, vor der Durchführung von Besatz die Besatznotwendigkeit gewässerspezifisch durch die Untersuchung der natürlichen Rekrutierungshöhe abzusichern. Sollte auf Besatz zurückgegriffen werden, wird vor dem Hintergrund der in diesem Beitrag zusammengefassten

populationsdynamischen Grundlagen empfohlen, mit den an das Gewässer ökologisch gut angepassten Größen oder Stadien zu besetzen, die größer sind als die, die natürlicherweise das Aufkommen begrenzen (ARLINGHAUS et al. 2015).

Die fischereiliche Hege in den meisten Angelvereinen wird über sogenannte Gewässerwarte organisiert und unterscheidet sich in der Skala substantiell zwischen den alten und den neuen Bundesländern. Trotz dieser Organisationsunterschiede finden sich hierzulande zwei dominierende hegerische Ansätze. Die meisten Fischbestände werden über Mindestmaße und die meisten Gewässer zusätzlich regelmäßig über Fischbesatz bewirtschaftet. Als Satzfishgröße überwiegt die Empfehlung, auf möglichst junge Satzfishche zurückzugreifen, weil diese Tiere sich noch besser an die herrschenden ökologischen Bedingungen anpassen können. Vorliegender Beitrag zeigt, dass Alternativen zum Mindestmaß, die zu einem verstärkten Schutz gerade der großen Laichfische beitragen, diskussionswürdig sind. Außerdem zeigt der vorliegende Beitrag, dass Jungfische nicht pauschal die besten Satzfishche sind und, dass in vielen Fällen auf Besatz verzichtet werden kann. Es wird empfohlen, dass die hiesigen Bewirtschafter Alternativen zu den klassischen Vorgehensweisen ausprobieren und über ein begleitendes Monitoring zur Erfolgsmessung beitragen. Eine Möglichkeit, die besonders robuste Ergebnisse verspricht, ist, dass ein Set von Seen oder Flussabschnitten über einen gewissen Zeitraum im Sinne der Fischbestandsentwicklung beobachtet wird und dann in einer Untermenge eine Veränderung der Bewirtschaftung (z. B. Abkehr von Mindestmaß und Zuwendung zum Entnahmefenster oder Einstellen von Besatz) erfolgt. Nach der Veränderung sollte wieder über einen gewissen Zeitraum der Fischbestand beobachtet werden, z. B. über Einheitsangel-fänge oder begleitende Elektrofischereibefischungen bei litoralen Arten. Im Vergleich zu den Entwicklungen in den nicht veränderten Vergleichsgewässern und im Vergleich zur Situation vor der Maßnahmenänderung können sehr robuste Einsichten erlangt werden, ob die in diesem Beitrag hergeleiteten Empfehlungen auch in der Praxis Erfolg versprechen.

## 9. Danksagung

Ich danke Fiona Johnston für wesentliche Beiträge zu den Modellen, die in dieser Arbeit dargestellt werden sowie Uwe Brämick und zwei anonymen Gutachter\*innen für wichtige Hinweise, die das Manuskript erheblich verbessert haben. Kim Fromm sei für die redaktionelle Hilfe gedankt.

## Literaturverzeichnis

- Ahrens, R., Allen, M.S., Walters, C., Arlinghaus, R. (2020): Saving large fish through harvest slots outperforms the classical minimum-length limit when the aim is to achieve multiple harvest and catch-related fisheries objectives. *Fish and Fisheries*, 21: 483–510.
- Allen, M.S., Miranda, L.E., Brock, R.E. (1998): Implications of compensatory and additive mortality to the management of selected sportfish populations. *Lakes & Reservoir Management*, 3: 67–79.
- Allen, M.S., Ahrens, M., Hansen, M.J., Arlinghaus, R. (2013): Dynamic angling effort influences the value of minimum-length limits to prevent recruitment overfishing. *Fisheries Management and Ecology*, 20: 247–257.
- Andersen, K.H. (2020): Fish ecology, evolution, and exploitation: the size- and trait-based approach. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Andersen, K., Jacobsen, N.S., Jansen, T., Beyer, J.E. (2017): When in life does density dependence occur in fish populations? *Fish and Fisheries*, 18: 656–667.
- Anderson, C.N.K., Hsieh, C.H., Sandin, S.A., Hewitt, R., Hollowed, A., Beddington, J., May, R.M., Sugihara, G. (2008): Why fishing magnifies fluctuations in fish. *Nature*, 452: 835–839.
- Arlinghaus, R. (2006): Der unterschätzte Angler: Zukunftsperspektiven für die Angelfischerei in Deutschland. Kosmos, Stuttgart.
- Arlinghaus, R., Matsumura, S., Venturelli, P. (2008): Größen-selektive Angelfischerei und ihre möglichen populationsdynamischen Auswirkungen: Eine Herausforderung für die fischereiliche Bewirtschaftung? *VDSF-Schriftenreihe Fischerei & Naturschutz*, 10: 83–104.
- Arlinghaus, R., Matsumura, S., Dieckmann, U. (2010): The conservation and fishery benefits of protecting large pike (*Esox lucius L.*) by harvest regulations in recreational fishing. *Biological Conservation*, 143: 1444–1459.
- Arlinghaus, R., Cyrus, E.M., Eschbach, E., Fujitani, M., Hühn, D., Johnston, F.D., Pagel, T., Riepe, C. (2015): Hand in Hand für eine nachhaltige Angelfischerei: Ergebnisse und Empfehlungen aus fünf Jahren praxisorientierter Forschung zu Fischbesatz und seinen Alternativen. *Berichte des IGB*, 28.
- Arlinghaus, R., Pagel, T., Hühn, T., Rapp, T. (2016a): Einheitsfanganalysen als praxisnahes Hilfsmittel zur Abschätzung der Fischbestandsentwicklung in Binnengewässern. *Fischerei & Fischmarkt in Mecklenburg-Vorpommern*, 2: 30–41.
- Arlinghaus, R., Alós, J., Beardmore, B., Díaz, A.M., Eschbach, E., Hagemann, R., Hühn, D., Johnston, F., Klefoth, T., Lübke, K., Matsumura, S. (2016b): Hechtbestandsmanagement in der Angelfischerei – Möglichkeiten und Grenzen der Hege über Besatz, Habitatmanagement und veränderte Fang- und Entnahmebestimmungen. *Der Hecht – Fisch des Jahres, DAFV*, Berlin, pp. 19–53.
- Arlinghaus, R. (2017): Nachhaltiges Management von Angalgewässern: Ein Praxisleitfaden. *Berichte des IGB*, Band 30.
- Barthelmes, D. (1981): Hydrobiologische Grundlagen der Binnenfischerei. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Barneche, D.R., Robertson, D.R., White C.R., Marshall D.J. (2018): Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science*, 360: 642–645.
- Benoit, H.P., Swain, D.P., Hutchings, J.A., Knox, D., Doniol-Valcroze, T., Bourne, C.M. (2018): Evidence for reproductive senescence in a broadly distributed harvested marine fish. *Marine Ecology Progress Series*, 592: 207–224.
- Beverton, R.J.H., Holt, S.J. (1957): On the dynamics of exploited populations. Chapman & Hall, Fish and Fisheries Series 11, London.
- Botsford, L.W., Holland, M.D., Field, J.C., Hastings, A. (2014): Cohort resonance: a significant component of fluctuations in recruitment, egg production, and catch of fished populations. *ICES Journal of Marine Science*, 71: 2158–2170.
- Bravington, M.V., Grewe, P.M., Davies, C.R. (2016): Absolute abundance of southern bluefin tuna estimated by close-kin mark-recapture. *Nature Communications*, 7: 13162.
- Calduch-Verdiell, N., MacKenzie, B.R., Vaupel, J.W., Andersen, K.H. (2014): A life history evaluation of the impact of maternal effects on recruitment and fisheries reference points. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71: 1113–1120.
- Christie, M.R., McNickle, G.G., French, R.A., Blouin, M.S. (2018): Life history variation is maintained by fitness trade-offs and negative frequency-dependent selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115: 4441–4446.
- Edeline, E., Ari, T.B., Vøllestad, L.A., Winfield, I.J., Fletcher, J.M., James, J.B., Stenseth, N.C. (2008): Antagonist selection from predators and pathogens alters food-web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 105: 19792–19796.
- Frauenstein, A. (2012): Bedeutung der Körperlänge für die Ei- und Larvengröße sowie der Reproduktionserfolg beim Hecht. Bachelorarbeit, Brandenburgische Technische Universität Cottbus.
- Froese, R., Winker, H., Gascuel, D., Sumaila, U.R., Pauly, D. (2016): Minimizing the impact of fishing. *Fish and Fisheries*, 17: 785–802.
- Gwinn, D.C., Allen, M.S., Johnston, F.D., Brown, P., Todd, C.R., Arlinghaus, R. (2015): Rethinking length-based fisheries regulations: the value of protecting old and large fish with harvest slot. *Fish and Fisheries*, 16: 259–281.
- Heath, D.D., Heath, J.W., Bryden, C.A., Johnson, R.M., Fox, C.W. (2003): Rapid evolution of egg size in captive salmon. *Science*, 299: 1738–1740.

- Hixon, M.A., Johnson, D.W., Sogard, S.M. (2014): BOFFFFs: on the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations. *ICES Journal of Marine Science*, 71: 2171–2185.
- Hsieh C.H., Reiss, C.S., Hunter, J.R., Beddington, J.R., May, R.M., Sugihara, G. (2006): Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, 443: 859–862.
- Hsieh, C.H., Yamauchi, A., Nakazawa, T., Wang, W.F. (2010): Fishing effects on age and spatial structures undermine population stability of fishes. *Aquatic Sciences*, 72: 165–178.
- Hühn, D., Lübke, K., Skov, C., Arlinghaus, R. (2014): Natural recruitment, density-dependent juvenile survival, and the potential for additive effects of stock enhancement: an experimental evaluation of stocking northern pike (*Esox lucius* L.) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71: 1508–1519.
- Johnston, F.D., Arlinghaus, R., Dieckmann, U. (2013): Fish life history, angler behaviour and optimal management of recreational fisheries. *Fish and Fisheries*, 14: 554–579.
- Johnston, F.D., Allen, M.S., Beardmore, B., Riepe, C., Pagel, T., Hühn, D., Arlinghaus, R. (2018): How ecological processes shape the outcomes of stock enhancement and harvest regulations in recreational fisheries. *Ecological Applications*, 28: 2033–2054.
- Kotakorpi, M., Tiainen, J., Olin, M., Lehtonen, H., Nyberg, K., Ruuhijärvi, J., Kuparinen, A. (2013): Intensive fishing can mediate stronger size-dependent maternal effect in pike (*Esox lucius*). *Hydrobiologia*, 718: 109–118.
- Langangen, Ø., Edeline, E., Ohlberger, J., Winfield, I.J., Fletcher, J.M., James, J.B., Stenseth N.C., Vøllestad, L.A. (2011): Six decades of pike and perch population dynamics in Windermere. *Fisheries Research*, 109: 131–139.
- Le Bris, A., Pershing, A.J., Hernandez, C.M., Mills, K.E., Sherwood, G.D. (2015): Modelling the effects of variation in reproductive traits on fish population resilience. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 2590–2599.
- Lester, N.P., Shuter, B.J., Abrams, P.A. (2004): Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 1625–1631.
- Lorenzen, K., Enberg, K. (2002): Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proceedings of the Royal Society B*, 269: 49–54.
- Lorenzen, K. (2005): Population dynamics and potential of fisheries stock enhancement: practical theory for assessment and policy analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 360: 171–189.
- Lorenzen, K., Camp, E.V. (2019): Density-dependence in the life history of fishes: when is a fish recruited? *Fisheries Research*, 2017: 5–10.
- Mattern, J. (2015): *Praxishandbuch Gewässerwart – Hege und Pflege von Gewässern*. Kosmos, Stuttgart.
- Mehner, T., Rapp, T., Monk, C.T., Beck, M.E., Trudeau, A., Kiljunen, M., Hilt, S., Arlinghaus, R. (2019): Feeding aquatic ecosystems: whole-lake experimental addition of angler’s ground bait strongly affects omnivorous fish despite low contribution to lake carbon budget. *Ecosystems*, 22: 346–362.
- Minns, C.K., Randall, R.G., Moore, J.E., Cairns, V.W. (1996): A model simulating the impact of habitat supply limits on northern pike, *Esox lucius*, in Hamilton Harbour, Lake Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 20–34.
- Ohlberger, J., Thackeray, S.J., Winfield, I.J., Maberly, S.C., Vøllestad, L.A. (2014): When phenology matters: age-size truncation alters population response. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281: 20140938.
- Pagel, T. (2009): Determinants of individual reproductive success in a natural pike (*Esox lucius* L.) population: a DNA-based parent-age assignment approach. Masterarbeit, Humboldt-Universität zu Berlin. Download unter: [http://www.adaptfish.rem.sfu.ca/Theses/Thesis\\_MSc\\_Pagel.pdf](http://www.adaptfish.rem.sfu.ca/Theses/Thesis_MSc_Pagel.pdf)
- Pierce, R.B. (2010): Long-term evaluations of length limit regulations for northern pike in Minnesota. *North American Journal of Fisheries Management*, 30: 412–432.
- Ricker, W.E. (1954): Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 11: 559–623.
- Ricker, W.E. (1975): Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin 191, Department of the Environment, Fisheries and Marine Science, Ottawa.
- Schäfer, F.S. (2016): Reproductive management and gamete quality in pikeperch (*Sander lucioperca*). Doktorarbeit, Humboldt-Universität zu Berlin. Download unter: <https://edoc.hu-berlin.de/handle/18452/18288>
- Schäperclaus, W. (1960): *Fischereiwirtschaftslehre (Seen- und Flusswirtschaft)*. In: Wundsch, H.H. (Hrsg.), *Fischereikunde: Eine Einführung für die Praxis* (2. Aufl.). Neumann Verlag, Radebeul und Berlin, 154–194.
- Shaw, S.L., Sass, G.G., VanDeHey, J.A. (2018): Maternal effects better predict walleye recruitment in Escanaba Lake, Wisconsin, 1957–2015: implications for regulations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 75: 2320–2331.
- Shelton, A.O., Munch, S.B., Keith, D., Mangel, M. (2012): Maternal age, fecundity, egg quality, and recruitment: linking stock structure to recruitment using an age-structured Ricker model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69: 1631–1641.
- Stige, L.C., Yaragina, N., Langangen, Ø, Bogstad, B., Stenseth, N.Chr., Otterson, G. (2017): Effect of a fish stock’s demographic structure on offspring survival and sensitivity to climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114: 1347–1352.
- Tesch, F.W. (1959): Kritische Betrachtungen zum Mindestmaß bei Nutzfischen. *Deutsche Fischereizeitung*, 5: 131–139.



- Tiainen, J., Olin, M., Lehtonen, H. (2014): The effects of size-selective fishing on pike populations. pp 3–6. In: Valkonen, N. [ed.]. Perspectives on sustainable fisheries management – case examples from Sweden and Finland. Future Missions Oy, Joensuu, Finland.
- Tiainen, T., Olin, M., Lehtonen, H., Nyberg, K., Ruuhijärvi, J. (2018): The capability of harvestable slot-length limit regulation in conserving large and old northern pike (*Esox lucius*). Boreal Environmental Research, 22: 169-186.
- Venturelli P.A., Murphy, C.A., Shuter, B.J., Johnston, T.A., deGroot, P.Jv.C., Boag, P.T., Casselman, J.M., Montgomerie, R., Wiegand, M.D., Leggett, W.C. (2010): Maternal influences on population dynamics: evidence from an exploited freshwater fish. Ecology, 91: 2003–2012.
- Vindenes, Y., Langangen, Ø., Winfield, I.J., Vøllestad L.A. (2016): Fitness consequences of early life conditions and maternal size effects in a freshwater top predator. Journal of Animal Ecology, 85: 692–704.
- Walters, C.J. & Martell, S.J.D. (2004): Fisheries ecology and management. Princeton University Press, Princeton.