

Verhalten der Glasaale (*Anguilla anguilla*) bei ihrer Wanderung in den Ästuarien deutscher Nordseeflüsse

FRIEDRICH-WILHELM TESCH

Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale, Hamburg

ABSTRACT: Behaviour of elvers (*Anguilla anguilla*) during their migration in estuaries of German North Sea rivers. Upon observing the tidal section of the Elbe River, it was found that the elvers (*Anguilla anguilla* L.), gathering in shoals immediately below the surface of the water, moved only in the early part of the morning. The area of such below-the-surface movements probably ranges from approximately the uppermost point reached by the flood stream to the uppermost point of measurable vertical tidal fluctuations. In the Elbe this area spreads over a distance of about 50 kilometers. Subsequent to such early day movements, the elvers bury themselves in the river bottom. They are passively carried upstream and, following a midnight high tide, appear at the upper boundary of the flood stream. Above this boundary the elvers swim against the current and close to the river bank. If the direction of the downstream current occasionally changes, for example, due to the special morphology of the river banks, the elvers swim with it, but, in principle, they do not alter their upstream direction of swimming. The elvers reach the section above the weir near Geesthacht only when the water is extremely high and the surrounding land flooded, or, though more seldom, through the sluice. Behavioural patterns and hydrographical relationships similar to those described for the Elbe were found by other authors to exist in the Weser and Ems Rivers. The periodic emergence of the elvers to the surface in the upper tidal region can be explained by previous experiences and resulting internal rhythms, which do not need reinforcements by external factors over shorter periods of time. The question of how ebb and flood streams are perceived in outer and inner coastal waters by the elvers, as well as possible direct and indirect influences through the moon, are discussed.

EINLEITUNG

Zur Frage, wie die Jungaale (*Anguilla anguilla* L.) nach Umwandlung vom Leptocephalusstadium zum Glasaal die Flußmündungen finden, wurden in den letzten Jahren verschiedene Untersuchungen durchgeführt. CREUTZBERG (1959, 1963) stellte fest, daß sich die Jungaale nicht nach dem Salzgehaltsgefälle orientieren, sondern die für das Süßwasser der Binnengewässer charakteristischen Geruchsstoffe wahrnehmen. Sie lassen sich außerdem nach weiteren Untersuchungen im holländischen Küstengebiet durch den Flutstrom, bei Nacht stärker als bei Tage, passiv zur Küste treiben (DEELDER 1952, 1958, 1960; CREUTZBERG 1958, 1963). Der Ebbstrom ruft unter Umständen Rheotaxis und daher Gegenanschwimmen hervor (CREUTZBERG 1963). Vor Einwanderung in das Süßwasser findet eine Umstimmung des Verhaltens gegenüber Süßwassereinfluß statt (DEELDER 1958), die offensichtlich mit der osmotischen Anpassung an das Süßwasser einhergeht.

Ungelöst bleibt das Problem, wie sich die Aale bei Umkehrung des normalen Salzgehaltsgefälles verhalten. Auch DEELDER (1960) nimmt an, daß im holländischen Wattenmeer bei gleicher oder unregelmäßiger Salinitätsverteilung zwischen Nordsee und Deich die Aale sich kaum noch nach dem Süßwassereinfluß orientieren können. Selbst in trichterförmigen Flußmündungen mit relativ gleichmäßiger Salzgehaltsabnahme, wie dem Elbeästuar, kommen Unregelmäßigkeiten und flußaufwärts gerichtete Zunahmen des Salzgehaltes vor (LUCHT 1964), so daß die Aale oft ihre Orientierung verlieren müßten. Besonders schwierig erscheint die Orientierung im Süßwassergebiet des Flutstromes, der in der Elbe noch eine Strecke von 70 km umfaßt und sich in Weser und Ems 30 bis 50 km ausdehnt.

Um die bestehenden Fragen zu klären, ist es notwendig, auch den oberen Tidebereich zu untersuchen. Leider gibt es bisher nur wenige sichere Angaben über die zeitliche und räumliche Aufwärtswanderung der Aale. Es liegen jedoch eine ganze Anzahl von sich zum Teil widersprechenden Einzelbeobachtungen vor, die eine Grundlage für die Beurteilung des Orientierungsverhaltens der Glasaaale bieten könnten. Auch der Verfasser hatte im Frühjahr 1965 Gelegenheit, einen aufsteigenden Glasaalzug zu beobachten und Ermittlungen über die Berichte von Augenzeugen anzustellen. In der folgenden Darstellung sollen diese und die früheren Beobachtungen verglichen und in Beziehung zu den hydrographischen Verhältnissen gesetzt werden, um so zu einer Synthese des Verhaltensablaufes und der möglichen Orientierung zu kommen.

Eingehende ökologische Untersuchungen über den Gesamtkomplex der Jungaalwanderung in den deutschen Flußmündungen sind in Weser und Ems infolge der wasserbaulichen Veränderungen nicht mehr durchführbar. In der Elbe würden sie auf große Schwierigkeiten stoßen und sich über viele Jahre erstrecken müssen. Dies ist im Rahmen der zur Verfügung stehenden Mittel nicht möglich. Die nachfolgende Darstellung ist daher vornehmlich als Bestandsaufnahme der bisher bekannten, größtenteils älteren Einzelbeobachtungen anzusehen, die unter dem Aspekt neuerer biologischer Erkenntnisse heute mehr auszusagen vermögen als bis dahin.

BEOBACHTUNGEN AM ELBESTAUWEHR IN GEESTHACHT

Das Elbestauwehr wurde im Jahre 1960 fertiggestellt und liegt etwa 15 km oberhalb der Flutstromgrenze. Vor 1960 war unter normalen Umständen Tideeinfluß bis etwa Lauenburg, also noch etwa weitere 15 km oberhalb festzustellen. Im Frühjahr und Frühsommer 1965 waren die aus dem Oberwasser kommenden Wassermengen so groß, daß am Wehr kein nennenswertes Gefälle auftrat, das Wasser an beiden Seiten des Wehrs vorbeifloß und zeitweise ein fast ungehinderter Fischauftstieg stattfinden konnte.

Die Beobachtung eines Glasaalauftstiegs fand am 14. Mai 1965 statt, nachdem an den Vortagen keinerlei Anzeichen eines Aalzugs bemerkt worden waren. Zu diesem Zeitpunkt waren die Wiesen des linken Elbeufers seitlich des Wehrs zwar weitestgehend überschwemmt, jedoch nicht durch zufließendes Elbwasser überströmt, so daß hier keine Fische ins Oberwasser gelangen konnten.

Die erste Beobachtung fand um 9 Uhr am Fischpaß statt (Abb. 1). Die Aale schwammen dicht am Ufer, kamen bis zur untersten, noch aus dem Wasser heraus-

ragenden Querwand des Fischpasses und schwammen an der anderen Seite des Fischpasses, allerdings zum Teil irritiert durch die Turbulenz innerhalb des Fischpasses wieder zurück, bis sie die Spundwand des Wehrs erreichten und in der Strömung des Wehrwassers nicht mehr weiterkamen. Hier verschwanden sie teilweise ebenfalls durch die Turbulenz. Kescherfänge zeigten jedoch, daß große Mengen vorhanden sein mußten. Der Aalzug konnte bis etwa 150 m unterhalb des Wehrs verfolgt werden und brach dann ab (Abb. 1).

Von mehreren Augenzeugen wurde berichtet, daß der Aalzug morgens um 7 Uhr am Deich gesehen worden war (Abb. 1). Zwischen Deich und Wehr konnte der Verfasser um 12 Uhr nur noch ein einzelnes Exemplar entdecken, so daß hier die Verfolgung des Wanderwegs nicht möglich war. Zu diesem Zeitpunkt waren auch am Stauwehr nur noch wenige Aale zu sehen. Von dem sogenannten „gebündelten Aalaufstieg“ konnte überhaupt nur noch bis etwa 11 Uhr die Rede sein.

Am folgenden Tag traten den ganzen Vormittag wiederum einige Glasaale auf, jedoch nicht in konzentrierter Form, wie dem Verfasser von Augenzeugen berichtet wurde. An den Vortagen, am 12. oder 13. Mai, beobachteten Fischer anscheinend den gleichen Glasaalzug morgens um 5 Uhr in Drage, also 6 km weiter abwärts. Da der Tag nicht genau feststand, läßt sich hieraus leider kein sicherer Schluß auf die Wandergeschwindigkeit ziehen. Es kann nur angenommen werden, daß die Aale pro Tag zwischen 6 und 12 Elbkilometer zurücklegten. Nach Angaben der Fischer handelte es sich um einen relativ kleinen Glasaalzug. Die Beobachtungen am Stauwehr riefen ebenfalls diesen Eindruck hervor.

Die Breite des Bandes betrug nicht mehr als 20 cm, die Tiefe kaum 10 cm. Die Fische hielten bei ihrer Wanderung engen Uferkontakt. Dies stimmt mit den Angaben anderer Autoren überein (HEROLD 1933, LEICH 1929). In dem ersten Bühnenfeld unterhalb des Fischpasses hatte sich eine Gegenströmung gebildet. Auch hier wendeten sich die Aale nicht etwa gegen die Strömung, sondern verfolgten das Ufer weiter flußaufwärts. Es entsteht deshalb die Frage, ob neben der von SCHIEMENZ (1949/50) im Strömungskanal und von CREUTZBERG (1963) bei experimentell erzeugtem Ebbstrom beobachteten Rheotaxis andere Orientierungsmechanismen in Funktion treten. Es ist außerdem zu berücksichtigen, daß sich die Fische ja im Schwarm befanden. Rheotaxis des Einzelindividuums hätte den Schwarm an dieser Stelle auseinandergerissen oder ihn auf die Elbe hinausgeleitet.

Nachdem die Aale am Nachmittag des 14. Mai 1965 verschwunden waren, wurde mittels eines 3-kW-Gleichstrom-Elektrofanganaggregates festgestellt, daß unter den Steinen des Elbufers große Mengen von Glasaalen verborgen waren. An der Oberfläche zeigte sich kein Fisch. Oberhalb des Stauwehrs waren am 14. und 15. Mai auch elektrisch an keiner Stelle Aale zu bekommen. Das Wehr ist von ihnen also zumindest in den ersten Tagen nicht überwunden worden.

Der vom Verfasser beobachtete Aalaufstieg war offensichtlich der erste des gegenwärtigen Frühjahrs gewesen, da bei Elektrofängen an den oben erwähnten Stellen am 3., 4., 6. und 11. Mai kein Glasaal gefangen wurde. Danach wurden jedoch von Fischern sowie Wehr- und Schleusenpersonal im Abschnitt Geesthacht häufig und in stärkeren Schwärmen Glasaale beobachtet. Alle diesbezüglichen Angaben und die eigenen Ermittlungen seien im folgenden tabellarisch zusammengefaßt und der Zeitpunkt des vor-

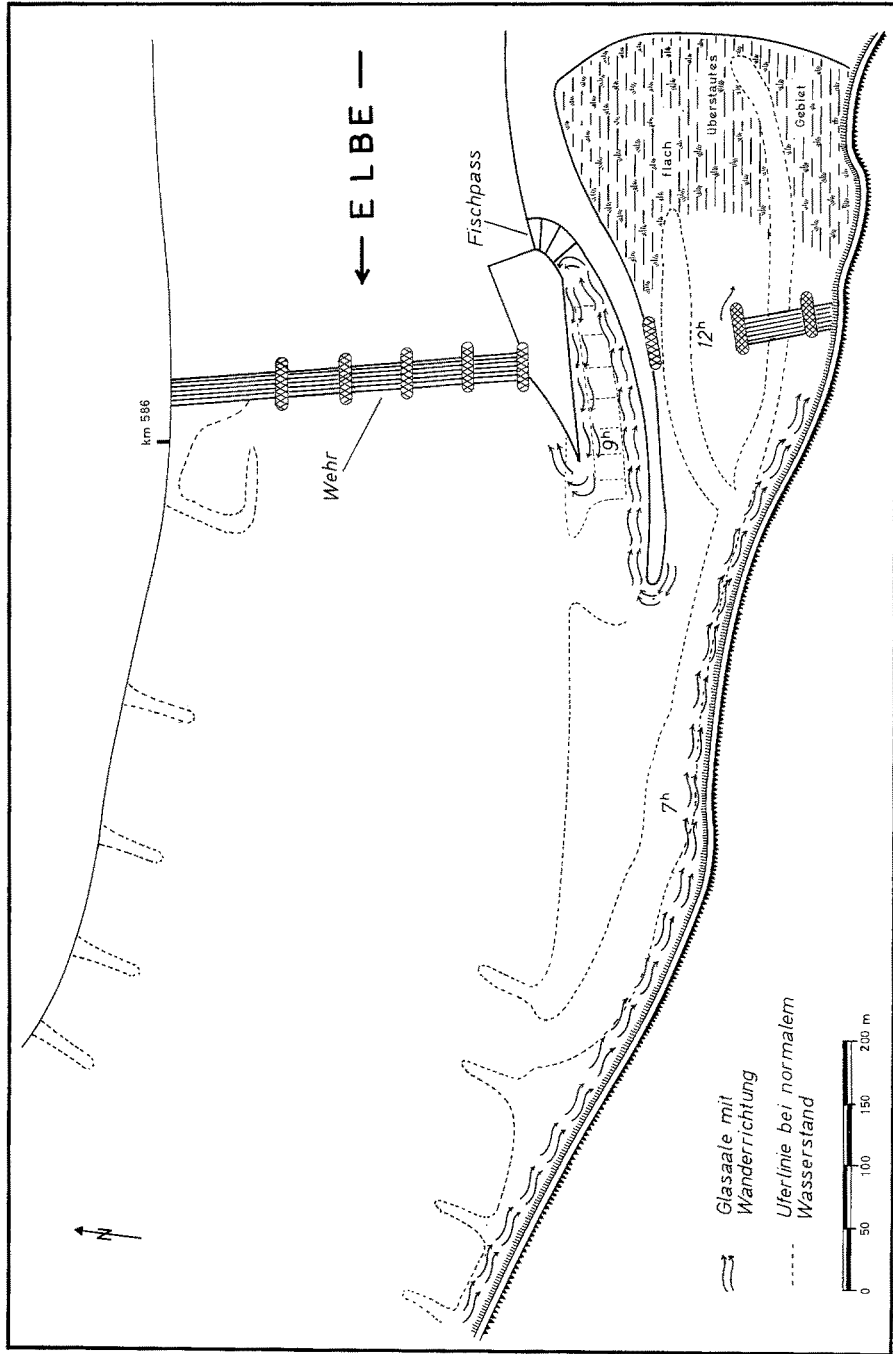


Abb. 1: Schematische Darstellung der Glasaalwanderung am Elbestauwehr Geesthacht

Tabelle 1
Ort, Zeit und Tideverhältnisse bei konzentrierten Glasaalwanderungen
im Jahre 1965 in der Elbe

Datum	Uhrzeit	Ort und Elb-km	Hochwasser in Hamburg ca. 24 Uhr am	Spring-tide am	Beobachter
14. Mai	7–11 Uhr	Stauwehr (586)	10./11. Mai	18. Mai	Tesch
12. oder 13. Mai	5 Uhr	Drage (592)	10./11. Mai	18. Mai	Fischer
Mitte Juni 3–4 Tage	morgens	Drage (592)	8./9. Juni	17. Juni	Fischer
22. Juni	6 Uhr	zw. Elbsdorf (590) u. Stauwehr (586)	8./9. Juni	17. Juni	Stauwärter
14. Juli u. 18. Juli	5–7 Uhr	Schleuse Geesthacht	8. Juli	16. Juli	Schleusenwärter

angegangenen Mitternachtshochwassers in Hamburg und der Springtide hinzugefügt (Tab. 1).

Weitere Angaben über Beobachtungen, insbesondere an der Schleuse Geesthacht, waren so ungenau, daß sie hier nicht mit aufgenommen worden sind. Im Jahre 1964 wurden nur ein einziges Mal Glasaale in den frühen Morgenstunden an der Schleuse Geesthacht gesehen. In vorangegangenen Jahren war der Aufstieg reichlicher, wie aus Fischerberichten hervorgeht.

Da bei den späteren Aalzügen des Jahres 1965 der Wasserstand teilweise so hoch war, daß die Aale am Stauwehr vorbeiwandern konnten, wurde der gebündelte Aalaufstieg auch oberhalb des Wehrs gesehen. Fischer in Hohnsdorf/Lauenburg teilten dem Verfasser dieses mit. Fischer oberhalb Lauenburgs, also zum Beispiel in Wendewisch, Drethem, Langendorf und Gorleben, hatten keine Aale gesehen. Auch in früheren Jahren sind von den Fischern dieses Elbeabschnitts bis auf einen nicht glaubhaften Fall an der Oberfläche wandernde Glasaale nicht gesehen worden. Es kann also angenommen werden, daß der Bereich gebündelter Oberflächenwanderung oberhalb Lauenburgs zu Ende ist. Ebenso wurde nach Umfragen bei Fischern im unteren Elbeabschnitt, ab Hamburg elbabwärts, ein gebündelter Aalaufstieg nicht beobachtet.

Literaturangaben aus früheren Jahren bestätigen und ergänzen die 1965 beobachteten Verhältnisse in der Elbe. LÜBBERT veröffentlichte 1923 Beobachtungen über den gebündelten Glasaalaufstieg am 9. und 11. Mai 1923. Setzt man seine Angaben in das oben dargestellte Schema ein und fügt die hydrographischen Daten hinzu, so ergibt sich folgendes Bild (Tab. 2).

Der Schwarm soll an beiden Tagen eine Länge von 10 bis 12 km gehabt haben und maximal 1 m breit gewesen sein. Am Nachmittag des 9. Mai fanden entsandte Beobachter keine Glasaale mehr vor.

Allen hier von der Elbe geschilderten Beobachtungen ist folgendes gemeinsam: (1) Die Wanderung dicht unter der Oberfläche erfolgte in den Morgenstunden. (2) Sie trat hauptsächlich in den ersten Tagen nach dem Mitternachtstidehochwasser in Hamburg auf (am 22. Juni 1965 etwas davor), je später desto weiter elbaufwärts. (3) Sie

Tabelle 2

Ort, Zeit und Tideverhältnisse bei konzentrierten Glasaalwanderungen im Jahre 1923 in der Elbe

Datum	Uhrzeit	Ort und Elb-km	Hochwasser in Hamburg ca. 24 Uhr am	Spring-tide am	Bemerkungen
9. Mai	4-6 Uhr	Spadenland (612)	9. Mai	18. Mai	Schwarm auch an Alsterschleuse u. bis zu 12 km oberhalb Spadenland
11. Mai	4-6 Uhr	zwischen Hoopte u. Drage (602-592)	9. Mai	18. Mai	

wiederholte sich teilweise an mehreren Tagen hintereinander, während sie jeweils nachmittags oder schon in den späten Vormittagsstunden unterbrochen wurde. Den eigenen Ermittlungen ist weiterhin zu entnehmen: (4) Die Oberflächenwanderung beginnt im oberen Stadtgebiet von Hamburg etwas unterhalb der Flutstromgrenze und endet oberhalb von Lauenburg bei der früheren Tidegrenze. Sie umfaßt damit einen Abschnitt von annähernd 50 km. (5) Bei normalem Wasserstand ist es den Glasaalen nicht möglich, das Elb-Wehr zu überwinden. Auf der nördlichen Elbseite aufsteigende Glasaalschwärme gelangen in den Schleusenkanal bei Geesthacht und werden eventuell zufällig oder beabsichtigt durchgeschleust. (6) Die Glasaale halten engen Uferkontakt und lassen sich in ihrer Wanderrichtung durch gleichlaufende Strömungen nicht irritieren. Starker Turbulenz vermögen sie jedoch nicht zu widerstehen. (7) Nach dem täglichen Aussetzen der Wanderung befinden sich die Aale im Sand oder unter den Steinen.

VERGLEICH ZUM VERHALTEN DER GLASAALE NACH FRÜHEREN BEOBACHTUNGEN IM WESER- UND EMSTIDEGEBIET

Weitere Beobachtungen aus dem nordwestdeutschen Küstengebiet über das Auftreten von Glasaalschwärmen, die bei Tageslicht dicht unter der Oberfläche wandern, liegen von LÖWE (1930) in der Weser und von LEICH (1929) in der Ems vor. Die dort gemachten Angaben werden unter Hinzufügung der Tideverhältnisse nachfolgend in dem bereits verwendeten Schema zusammengefaßt (Tab. 3).

Obgleich für die Weser keine Zeitbegrenzungen angegeben wurden, schien der Aufstieg nur am Vormittag stattzufinden. Für die Ems wurde das Erscheinen des Schwarmes vormittags um 8 Uhr und das Verschwinden der Aale 3½ Stunden später eindeutig dargestellt. In beiden Fällen wurde ähnlich wie in der Elbe Uferkontakt beobachtet. Jedoch soll der Schwarm in der Weser den Fluß an einer Stelle überquert haben. Breite und Tiefe des Bandes lagen in der Weser bei 20 bis 30 bzw. 5 bis 6 cm und in der Ems bei 70 bzw. 5 cm. Die Wandergeschwindigkeit betrug in der Weser 0,2 cm/sec, ein Wert wie ihn ähnlich später HEROLD (1933) in der Swine ermittelte.

Schwierig ist es, besonders im Falle der Ems, den Bezugspunkt für das Eintreten des Mitternachtshochwassers festzulegen. Wenn für die

Tabelle 3

Ort, Zeit und Tideverhältnisse bei konzentrierten Glasaalwanderungen in Weser und Ems

Datum	Uhrzeit	Ort	Hochwasser um 24 Uhr in am	Spring- tide am	Bemerkungen	
16. Juli 08	11 Uhr	Weser-km 350 bei Up- husen	Vege sack Bremen	8./9. Juli	16. Juli	Vor Errichtung des Stauwehres Bremen- Hemeling
6. Mai bis 8. Mai 28	8-11.30 Uhr	Ems bei Herbrum	Papen- burg	etwa 1. Mai	5. Mai	1928 um 30 cm niedrigerer Tidehub als 1964

Elbe die Meßstelle Hamburg-St. Pauli gewählt wurde, so kann für die Meßstelle Bremen - W e s e r brücke noch festgestellt werden, daß dieser Punkt bezüglich seiner Lage zur F l u t s t r o m g r e n z e nicht ganz der Elbmeßstelle entspricht. Hamburg-St. Pauli liegt etwa 20 km unterhalb der Flutstromgrenze. Die Meßstelle Bremen dagegen befindet sich 5,5 km oberhalb der Flutstromgrenze. Der Zeitpunkt des Mitternachtshochwassers müßte deshalb eigentlich, um demjenigen in der Elbe zu entsprechen, für einen weiter weserabwärts gelegenen Punkt angegeben und daher um etwa 1 Tag vorverlegt werden. Das ist jedoch für die vorliegende Betrachtung unwesentlich.

Für die E m s kann dieser Bezugspunkt dagegen für 1928 kaum errechnet werden, da der Flutstrom durch das Wehr in Herbrum seit 1899 unterbrochen ist und sich außerdem bis heute durch Wasserbaumaßnahmen ständig verlagert hätte. Salzgehaltsgrenze, angenommene Flut- und Tidegrenze lagen 1928 weiter flußabwärts als 1965. So betrachtet, klärt sich vermutlich auch eine Diskrepanz auf, die die Angaben von LEICH (1929) in der Ems zunächst unglaubwürdig erscheinen lassen. Nach einer Veröffentlichung von MEYER & KÜHL (1952/53) steigen die Aale am Wehr Herbrum nur nachts auf. LEICH dagegen beobachtete den Aalzug am Vormittag, was er noch ausdrücklich in seinen Ausführungen unterstreicht. Unter den Tideverhältnissen nach 1928 hat sich der Abschnitt, auf dem die Brut durch den Flutstrom bei Nacht flußaufwärts getrieben wird, wesentlich weiter landeinwärts verlagert. Herbrum liegt heute in diesem Abschnitt. 1928 dagegen lag das Wehr an einer Strecke, wo die Brut am Ufer unter der Oberfläche und schon bei Tageslicht wanderte.

In der W e s e r hat sich die Flutstromgrenze gegenüber der Beobachtung von 1908 heute um etwa 5 km nach oben verlagert. Das Verhalten der Glasaale kann sich also gegenüber heute, bezogen auf die verschiedenen Stromabschnitte, nicht so wesentlich verändert haben. Nach Erkundigungen beim Wehr- und Schleusenpersonal des Wehres Bremen erscheinen die Glasaale nach jahrelangen Erfahrungen hauptsächlich nachts und in den frühen Morgenstunden. Bei großen Schwärmen dehnt sich die Wanderung bis in die Vormittagsstunden aus. Diese Beobachtungen entsprechen den Erfahrungen an der Elbe. Der Punkt, wo LÖWE (1930) den Glasaalzug feststellte, liegt etwa 15 km weiter oberhalb. Es ist deshalb erklärlich, daß die Aale dort so relativ lange Zeit nach dem Mitternachtshochwasser in Bremen erschienen.

Alle Beobachtungen sind selbstverständlich nur Ausschnitte aus dem Gesamtablauf der Aalwanderung. Sie können deshalb unter Umständen teilweise Extremvarianten er-

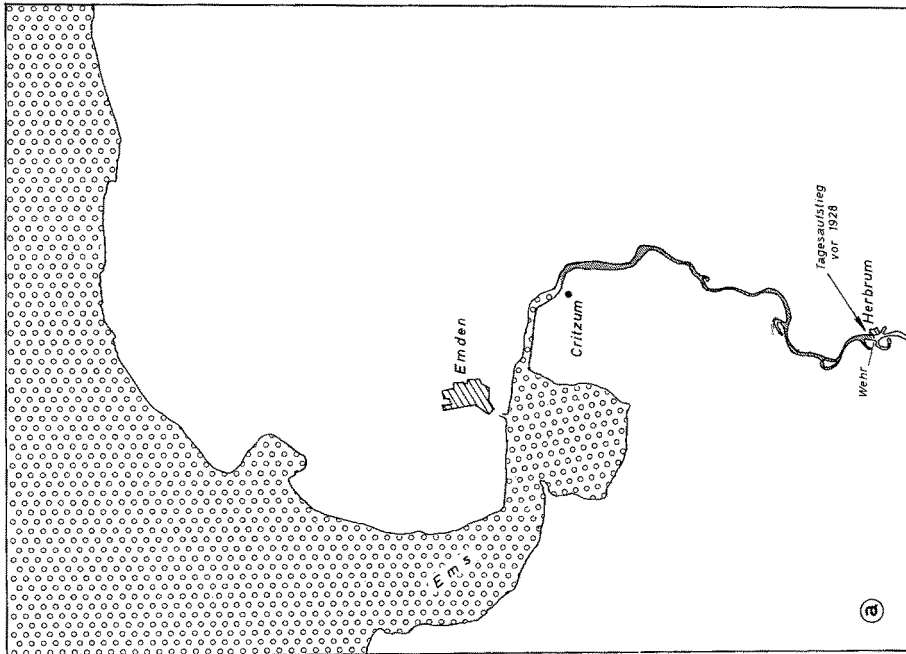
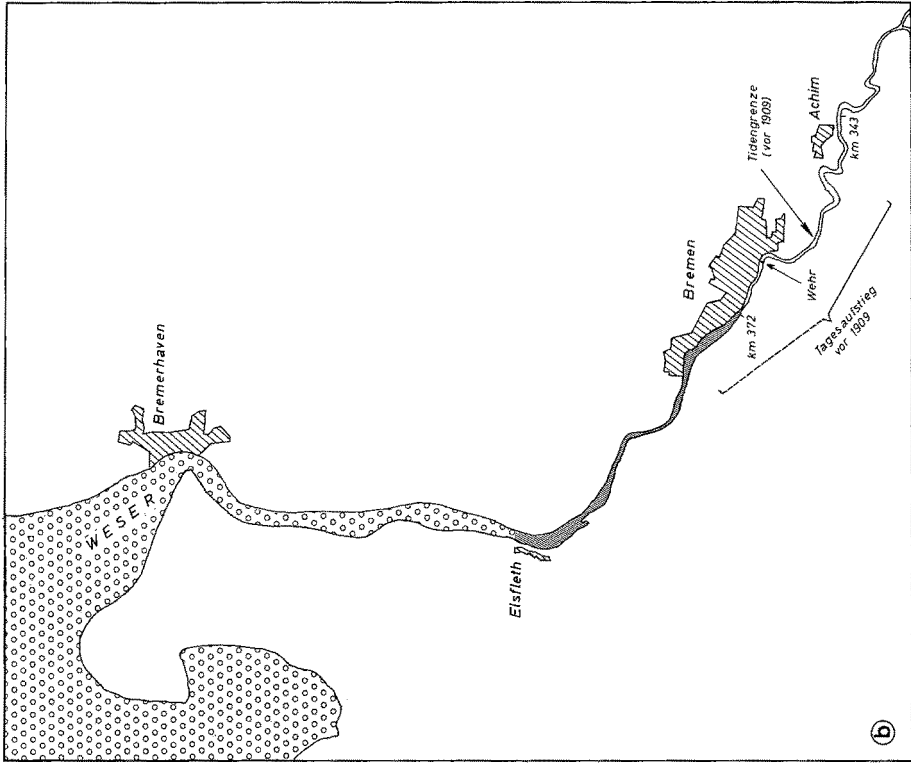
faßt haben. Die Glasaale werden ja auch nicht nur bei Mitternachtshochwasser transportiert. In dieser Zeit erscheinen sie nur in den größten Mengen. Bei sehr starken Schwärmen dehnt sich die Wanderung selbstverständlich erheblich auf die Tage vor und nach diesem Zeitpunkt aus. Verschiebungen gegenüber dem Normalfall in der vorliegenden Größenordnung sind deshalb durchaus möglich.

Ort und entwicklungsphysiologischer Zustand zu dem Zeitpunkt, an dem die Aale erstmalig bei Tage an der Oberfläche wandern, sind dem Verfasser von der Weser nicht bekannt. Er müßte nach den Erfahrungen in der Elbe etwas unterhalb von Bremen-Vegesack liegen. In der Hunte, einem Nebenfluß im Unterlauf der Weser, wird der Glasaalaufstieg in Oldenburg ebenfalls durch ein Wehr unterbrochen. Von der Mündung der Hunte in die Weser liegt das Wehr ähnlich weit flußaufwärts wie in der Weser das Hafengebiet der Stadt Bremen von der Huntemündung an weseraufwärts gerechnet. In Oldenburg sollen starke Glasaalschwärme zeitweise auch bei Tage zu sehen sein. Das Bremer Hafengebiet liegt noch etwa 10 km oberhalb von Bremen-Vegesack, so daß der Beginn der Tageswanderung mit diesem Bezugspunkt wohl nicht zu weit flußabwärts angegeben ist.

Kaum zu rekonstruieren ist dieser Punkt für die Verhältnisse des Jahres 1928 in der Ems. Heute mögen erste Anzeichen von Oberflächenwanderung bei Tageslicht bei Herbrum oder theoretisch etwas oberhalb davon zu erkennen sein. (Bei starker Wanderung sollen, wie von der dortigen Aalfangstation berichtet wird, auch unter Umständen einige Aale in der Dämmerung zu sehen sein.)

Für die Weser werden über die auslaufende Oberflächenwanderung Angaben gemacht. Löwe (1930) berichtet, daß vor Erbauung des Weserwehres in Bremen-Hemelingen viele Aalzüge beobachtet worden sind. Sie reichten jedoch niemals weiter als bis in die Gegend von Achim (Weser-km 343). Die Entfernung von der Flutstromgrenze bis zu diesem Punkt beträgt etwa 30 km (in der Elbe ebenfalls 30 km).

Für die Ems ist der Punkt, wo die Aale aufhören, an der Oberfläche zu wandern, nicht bekannt. Er liegt vermutlich sehr weit emsaufwärts. Ein Fischer des Zwischenahner Meeres nordwestlich von Oldenburg berichtete dem Verfasser, daß er des öfteren im Frühjahr an der Oberfläche aufsteigende Aale bis zum Ablauf des Sees gesehen hätte. Dieser See fließt in das Leda-Einzugsgebiet ab. Die Leda mündet bei Leer, also oberhalb der Brackwassergrenze in die Ems. Die Entfernung bis zum Zwischenahner Meer beträgt von hier aus über 50 km. Ein ähnliches Gefälle bei der Ems vorausgesetzt, müßte das Ende der Oberflächenwanderung in der Ems heute 25 km oberhalb des Wehres in Herbrum liegen. Es ergäbe sich hier eine recht gute Übereinstimmung mit den Verhältnissen in der Elbe und Weser. Eine Darstellung des Abschnittes der Oberflächenwanderung in den Flüssen des nordwestdeutschen Küstengebietes vermittelt Abbildung 2.



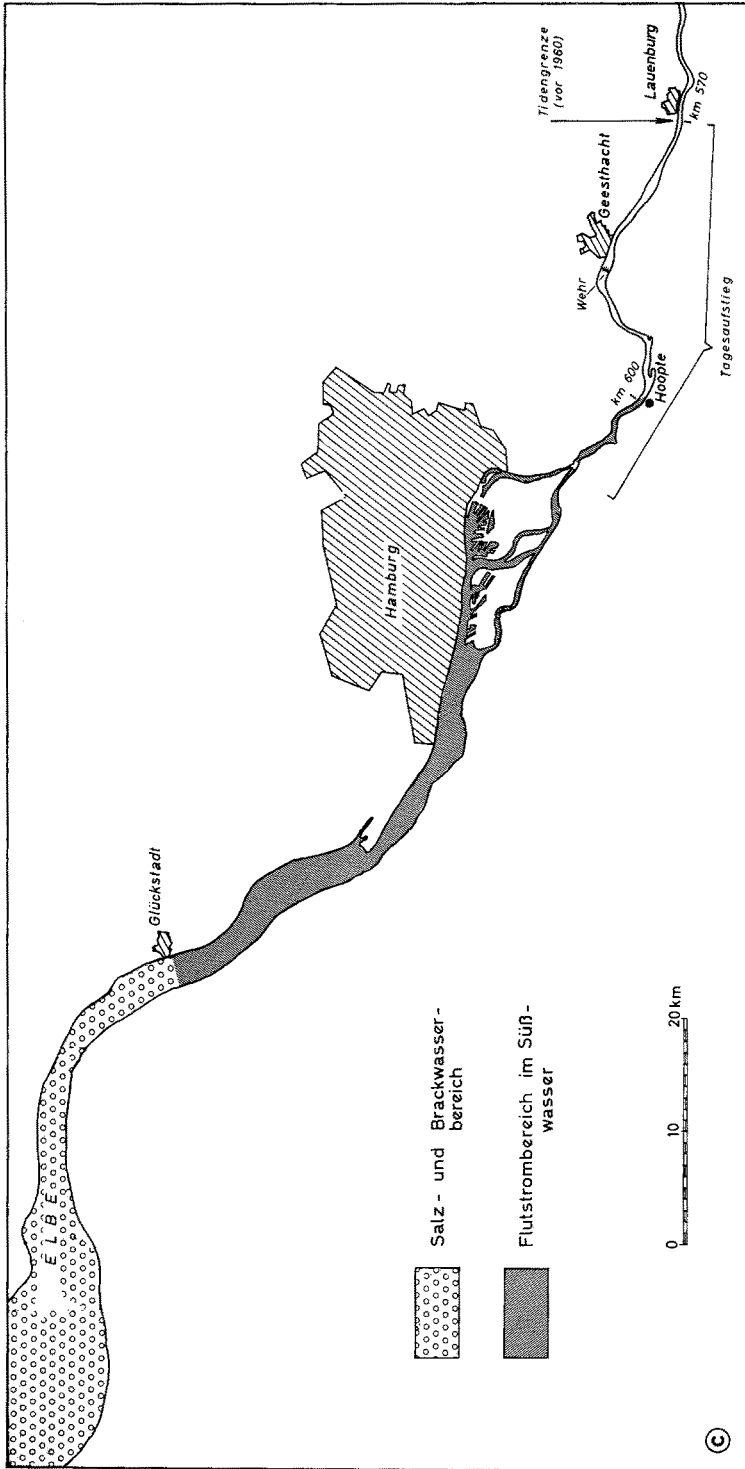


Abb. 2: Zusammenfassende Darstellung der bisher beobachteten Wanderungen von Glasaalen in unmittelbarer Ufernähe und direkt unterhalb der Wasseroberfläche (Tagesaufstieg); a: Ems, b: Weser, c: Elbe

DISKUSSION, INSBESONDERE ÜBER VERHALTENSABLAUF UND ORIENTIERUNG IM KÜSTENGEBIET

Nachfolgend sollen die mitgeteilten Beobachtungen zu den eingangs erwähnten Ergebnissen aus dem holländischen Küstengebiet und zu anderen Untersuchungsergebnissen in Beziehung gesetzt werden. Hieraus lassen sich einige Hinweise für die Verhaltensweise und die mögliche Orientierung ableiten.

Wenn die Glasaale im Mündungsgebiet eintreffen, werden sie zunächst durch den Flutstrom verfrachtet. In den langgestreckten Flußmündungen der deutschen Küste bleibt ihnen dabei genügend Zeit, sich an das Süßwasser anzupassen. Problematisch ist, ob sie bereits hier bei Ebbe dem Ufer zustreben. Sie befinden sich zunächst im Bereiche eines Flutstromes, der zum Beispiel in der Elbe bei Pagensand zeitweise noch fast 1 m/sec beträgt (LUCHT 1964) und daher die Aale während einer Flut entsprechend der Bewegung eines Wasserteilchens durchschnittlich 10 km flußaufwärts transportieren kann. Da die Aale in diesem Entwicklungsabschnitt während der Ebbe positiv rheotaktisch reagieren, müßten sie dem ablaufenden Wasser entgegenschwimmen. Ob sie dabei hier schon ans Ufer gelangen, ist fraglich. Der Ebbstrom hat eine ähnliche Geschwindigkeit wie der Flutstrom, so daß die Brut allein während ihres Weges zum Ufer der immerhin 2 km breiten Elbe beträchtliche Strecken abwärts transportiert werden würde.

Einer Bemerkung von LOWE (1950) zufolge, schwimmen die Glasaale in der Mündung des südwestenglischen Flusses Severn nur zur Ebbe am Ufer aufwärts. DEELDER (1952) teilt über das gleiche Gewässer ähnliche Erfahrungen mit. Anscheinend stammen diese Beobachtungen jedoch aus dem oberen Tidebereich, wo die Brut auch nach den Erfahrungen in Deutschland am Ufer entlangwandert. Uferkontakt scheinen also die Aale im Gebiet der Brackwassergrenze noch nicht zu haben.

Eine zweite Frage werfen die zahlreichen Beobachtungen auf, die besagen, daß die Glasaalschwärme im oberen Tidebereich nicht den ganzen Tag über wandern, sondern sich in der Regel bereits am Vormittag im Boden verbergen. Bei den Beobachtungen des Verfassers in der Elbe schien die Sonne in den Morgenstunden mit voller Intensität. Auch bei anderen Untersuchungen (LEICH 1929, LÖWE 1930) herrschte Sonnenschein. Die Fische waren also starker Lichtintensität ausgesetzt. Von negativ phototaktischem Verhalten kann hier deshalb nicht mehr die Rede sein.

Einen gewissen Hinweis gibt die Tatsache, daß bei allen Beobachtungen gebündelten Oberflächenaufstieges im oberen Flutstrombereich Ebbe herrschte. Das Verhalten läßt sich deshalb am besten folgendermaßen erklären: Die Aale hatten das Stadium, bei Ebbe aktiv gegen den Strom zu schwimmen und bei Flut negativ rheotaktisch zu reagieren, auch oberhalb der Flutstromgrenze noch nicht aufgegeben. Beispielsweise herrschte an einem Beobachtungstag in Geesthacht, am 14. Mai 1965, im oberen Flutstrombereich, also in Hamburg-St. Pauli, von 4.12 bis 11.51 Uhr Ebbe. Der Beginn der Wanderung wurde leider nicht beobachtet. Jedoch sah man das Band an einem der beiden Vortage weiter elbabwärts bereits um 5 Uhr. Um 11 Uhr war der größte Teil der Aale von der Oberfläche verschwunden. Oberflächenwanderung fand also von den frühen Morgenstunden bis gegen Mittag statt. Diese Aale waren vermutlich ungefähr am 10. Mai mit dem Mitternachtshochwasser in Hamburg eingetroffen; bis dahin

reagierten sie noch negativ phototaktisch. Während der Ebbe wanderten sie dann aktiv zum Ufer strebend weiter. In dieser Zeit und vielleicht auch schon etwas an den Vortagen ließ die negative Phototaxis in den Morgenstunden nach. Außerdem mußten sich die Aale nunmehr im Grund verbergen, wenn die Flut einsetzte, da allmählich die Flutstromgrenze begann und keine transportierende Wirkung mehr gegeben war. Eine aktive Oberflächenwanderung während der Nachmittagebbe, die ja in den ersten Tagen bei voller Helligkeit begann, setzte vermutlich noch nicht ein. Die Vortage hatten sie während der Tagesebbe am Boden verbracht. Alle übrigen Beobachtungen des Jahres 1965 lassen sich, soweit sie einigermaßen genaue Angaben enthalten, ähnlich deuten.

Gut stimmt auch das Verhalten der von LÜBBERT in der Elbe beobachteten Aale mit den angegebenen Tideverhältnissen überein. 1923 wurden die Aale nur bereits an der Flutstromgrenze gesehen. Ebbe herrschte von etwa 24 Uhr bis 7 Uhr, und die Aale befanden sich in der ersten Phase der Anpassung an das Tageslicht. Sie wurden von 4 Uhr bis mindestens 6 Uhr gesehen. Auch die von LÖWE (1930) und LEICH (1929) beobachteten Aalzüge in Weser und Ems fallen in die Zeit der Ebbe.

Wie die Aale jedoch den Wechsel von Ebbe und Flut wahrnehmen, ist problematisch, wirkt sich doch im oberen Tidegebiet der Gezeitenwechsel nur in einer Wasserstandsänderung aus. Die Orientierung auf Grund der Rheotaxis fällt also fort. Es bleibt deshalb nur die Möglichkeit eines endogenen Rhythmus, der, synchronisiert durch den Gezeitenwechsel im unteren Tidegebiet, bei Ebbe und Flut unterschiedliche Verhaltensweisen induziert.

Das Gleichmaß im Wechsel von negativer und positiver Rheotaxis bleibt auch zunächst bestehen, wenn die entsprechenden Umwelteinflüsse, also der Gezeitenwechsel, abklingen und aufhören. Schließlich schwächt sich dann jedoch der bisherige Verhaltensrhythmus ab. Die Aale stellen die Oberflächenwanderungen ein, das heißt, sie verhalten sich wie die stark pigmentierten, aufsteigenden, negativ phototaktisch und positiv rheotaktisch reagierenden „Gelbaale“ (nach MANN 1961 und bisher unveröffentlichten Ergebnissen des Verfassers). Außerdem kann die im Meer und Wattengebiet festgestellte negative Phototaxis zu einem gewissen endodiurnalen Rhythmus geführt haben, der sich im Bereich der Flutstromgrenze abschwächt, um, wie gesagt, später wieder zuzunehmen.

Existiert, wie hier ausgeführt, ein Rhythmus im Sinne des Gezeitenwechsels, so entsteht die Frage, durch welche Faktoren dieser ausgelöst wird. Daß Süßwassereinfluß für die Orientierung, ob Flut- oder Ebbstrom einsetzt, in Frage kommt, lehnt DEELDER (1952, 1960) für das holländische Wattengebiet ab. Ähnliches ist für die deutschen Flußmündungen, insbesondere den Süßwasserbereich mit noch starkem Flutstrom festzustellen. Auch andere Faktoren, wie bei Flut verstärkt einsetzende Turbulenz und Trübung (DEELDER 1952, 1960), haben nur örtlichen Charakter. Es wäre denkbar, daß nach dem Kentern des Flut- und Ebbstromes eine neu einsetzende Strömung von den Glasaaalen bemerkt werden würde, wobei nicht immer wahrgenommen werden kann, ob es sich speziell um Ebbe oder Flut handelt.

Es entsteht daher, ähnlich wie bei anderen Organismen, die Frage, ob nicht direkter Lichteinfluß des Mondes oder, wie CASPERS (1951) andeutet, damit zusammenhängende elektroperiodische Vorgänge eine Rolle spielen. Bei den Fischen existiert dieses Problem ebenfalls bei *Leuresthes tenuis* (WALKER 1952). Nicht nur für den Jungaal,

sondern auch für den abwandernden Blankaal ist die Frage der Abhängigkeit von der Lunarperiodizität in Erwägung zu ziehen. JENS (1952/53) stellte fest, daß bei der Wanderungsintensität der zum Meer strebenden Aale ein ganz konstanter Rhythmus offenbar wird, der den Phasen des synodischen Monats entspricht. Es liegt daher nahe, auch für die Glasaale eine Wirksamkeit des Mondes, und zwar hier speziell der Phasen des Lunartages anzunehmen.

Besonders aktuell könnte diese Einwirkung sein, wenn die Aale nach der Umwandlung vom *Leptocephalus*stadium zum Glasaal mit dem Golfstrom am Kontinentalschelf ankommen und noch relativ weit von den Küsten Europas entfernt sind. Dort sind Gezeitenströmung kaum und Süßwasser wahrscheinlich noch viel weniger wahrzunehmen. Hier müßte ein eventuell vorhandener endogener Rhythmus synchronisiert werden. Da die Gezeiten so weit außerhalb des Küstenbereiches noch wenig von den Mondphasen differieren, liegt es nahe, hierfür Lunareinflüsse verantwortlich zu machen.

Weiter zur Küste, von den Shetlandinseln beispielsweise an gerechnet bis zu den deutschen Küsten, ergibt sich eine Phasenverschiebung der Tide gegenüber dem Mond von mindestens 5 Stunden. Es scheint dann nur möglich, daß die Gezeiten für die Korrektur des Rhythmus wirksam werden. Dies könnte von den Aalen dadurch perzipiert werden, daß sie nach dem Kentern des Ebbstromes in Bodennähe das Einsetzen einer Strömung, das heißt der Flut, bemerken. Kentert dagegen der Flutstrom, so befinden sich die Fische in mittleren Tiefen. Eine Strömungsänderung ist für sie kaum zu erkennen. Die Wasserteilchen, in denen sie sich befinden, gehörten ja bisher zum Flutstrom und werden mit dem Kentern ohne irgendwelche chemische Änderungen Ebbstrom. Es kann hier nur eine innere Uhr wirksam werden, die 6 Stunden nach Einsetzen der Flut Rheotaxis und eventuell Bodenkontakt einleitet. Dieses Verhalten klingt im oberen Tidebereich ab, ist aber noch einige Tage sichtbar, wie weiter oben dargestellt.

Eine weitere Frage ist die des Vorhandenseins eines 2- oder 4wöchentlichen Rhythmus entsprechend den Phasen des synodischen Monats auch bei den einwandernden Jungaalen. Wie bereits diskutiert, erscheint die Hauptmenge der Glasaale im oberen Flutstromgebiet, wenn dort die Tage des Hochwassers um Mitternacht eintreten, das heißt, sie wandern besonders intensiv, wenn Hochwasser von Dunkelheit begleitet wird. Diese Schlußfolgerung läßt sich aus den holländischen Untersuchungen ziehen, aus denen hervorgeht, daß die im Flutstrom treibenden Glasaale hauptsächlich bei Nacht angetroffen werden. MEYER & KÜHL (1952/53) veröffentlichten eine Statistik, die 10 Jahre lang den täglichen Fang von Glasaalen in der Ems bei Herbrum wiedergibt. Aus den Aufstellungen ist zwar nicht in deutlicher Regelmäßigkeit zu erkennen, daß hier ein 14tägiger Rhythmus vorliegt, da Abweichungen vorhanden sind. Das ist im biologischen Geschehen, beeinflusst durch die Unregelmäßigkeiten der Witterung, auch nicht anders zu erwarten. Eine 14tägige Folge von Aufstiegsmaxima in den meisten Jahren ist jedoch ohne weiteres zu erkennen. Sie liegen meistens kurz vor Neu- oder Vollmond, nach dem ersten oder dritten Viertel, und fallen in die Zeit des jeweiligen Mitternachtshochwassers. Daß zu solchen Zeiten die besten Fänge zu erwarten sind, betonen auch MEYER & KÜHL. Die Folge eines solchen Geschehens ist zwangsläufig eine 14tägige Periodizität, die mit bestimmten Phasen des Mondumlaufes korre-

liert. Auch die eigenen Beobachtungen in der Elbe weisen auf einen 2- oder 4wöchigen Rhythmus hin.

Ob dabei nur die Gezeiten als Folge der Mondphasen auslösender Faktor sind oder ob auch andere Lunareinflüsse wirken, läßt sich schwer entscheiden. Von NEUMANN (1965) durchgeführte Untersuchungen an *Clunio*-Populationen weisen darauf hin, daß selbst das schwache Dämmerlicht des Mondes (0,3 Lux gegenüber 400 Lux künstlichen Tageslichtes) von Wassertieren unterschieden wird und die endogene Periodik der Larven synchronisiert. Wahrscheinlicher ist jedoch bei den Aalen, daß die Gezeiten unmittelbar einwirken, da die Aale durch ihren ständigen Ortswechsel infolge unterschiedlicher Wassertrübung in andere Beleuchtungsverhältnisse geraten und außerdem einer gewissen, wenn auch geringen Verschiebung der Springtiden unterworfen sind.

Wie kompliziert und schwierig eingehende Untersuchungen des Verhaltens der Glasaale im oberen Tidebereich sind, kann daran ermessen werden, daß auch noch die Abflußmenge der Flüsse eine bedeutsame Rolle für die Intensität des Aufstieges spielt. Dieser Frage hat LOWE (1950) eine eingehende Darstellung gewidmet. In der Elbe stiegen 1964 bei extrem niedrigen Abflußmengen im Frühjahr ganz offensichtlich nur wenige Glasaale auf. 1965 sind, gemessen an der Zahl der Schwärme, wesentlich mehr Glasaale flußaufwärts gewandert. In diesem Jahr waren während der Frühjahrsmonate extrem hohe Abflußmengen zu verzeichnen. Bezüglich der hier angeschnittenen Probleme ist anzunehmen, daß die Abflußmengen auch den Zeitabschnitt des Aufstiegs zu verschieben vermögen, denn durch die Menge des abfließenden Wassers kann eine erhebliche Verschiebung des Tidebereiches eintreten.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Verhalten von Glasaalen *Anguilla anguilla* L., die bei Tage im oberen Tidegebiet der Elbe an der Oberfläche und im Schwarm wanderten, wurde beobachtet.
2. Aus diesen und früheren Untersuchungen in der Elbe geht hervor, daß bei Ebbe die Aale ihre Tageswanderung am Ufer etwas unterhalb der Flutstromgrenze in den frühen Morgenstunden beginnen und täglich in den Vormittagsstunden wieder abbrechen. Sie verbergen sich dann im Sand oder unter den Steinen.
3. Die täglich weiter flußaufwärts begonnenen Oberflächenwanderungen enden vermutlich an der Tidegrenze oder etwas oberhalb davon und umfassen damit einen Bereich von etwa 50 km.
4. Glasaalschwärme wurden am häufigsten an den Tagen, die dem Mitternachtstidehochwasser an der Flutstromgrenze folgten, festgestellt. Diese Erscheinung läßt sich aus dem Verhalten der Glasaale erklären, negativ phototaktisch und passiv mit dem Flutstrom flußaufwärts zu treiben.
5. Die Aale halten während der Tageswanderung engen Uferkontakt und lassen sich in ihrer Wanderrichtung, außer bei starker Turbulenz, durch gleichlaufende Strömungen nicht irritieren.
6. Das Elbestauwehr wird, außer gelegentlich an der Schleuse, während des beschriebenen Entwicklungsabschnittes nur bei Hochwasser überwunden; dann können

die Aale im Bereich überfluteten Geländes in das Gebiet oberhalb des Stauwehrs gelangen.

7. Die in der Elbe nachgewiesenen Verhaltensweisen bestätigen sich nach früheren Beobachtungen anderer Autoren und eigenen Ermittlungen in den Flüssen Weser und Ems.
8. Das periodische Auftauchen der Glasaale an der Wasseroberfläche im oberen Tidebereich wird dadurch erklärt, daß sich aus der vorangegangenen Zeit im wechselnden Flut- und Ebbstrom ein innerer Rhythmus erhalten hat, der abwechselnd eine positive und negative Rheotaxis auch ohne äußeren Zeitgeber noch einige Tage in Erscheinung treten läßt.
9. Die Frage, wie die Aale im äußeren und inneren Küstenabschnitt Ebbe- oder Flutströmungen perzipieren und welche Bedeutung möglicherweise lunaren Einflüssen zukommt, wird diskutiert.

Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt und teilweise aus Mitteln des Niedersächsischen Kultusministeriums finanziert. Herr J. MARSCHALL fertigte die Zeichnungen an. Soweit Angaben über Hoch- und Niedrigwasserzeiten und Springtide nicht den Tidekalendern entnommen werden konnten, wurden sie vom Deutschen Hydrographischen Institut (Hamburg) zur Verfügung gestellt. Auskünfte über die räumliche Ausdehnung der Tide und Flutstromgebiete gaben die Wasser- und Schiffsverwaltungen in Bremen und Emden. Die Brackwassergrenzen wurden den Veröffentlichungen von LUCHT (1964) sowie KÜHL & MANN (1955, 1957) entnommen. Allen Genannten sei an dieser Stelle freundlichst gedankt.

ZITIERTE LITERATUR

- CASPERS, H., 1951. Rhythmische Erscheinungen in der Fortpflanzung von *Clunio marinus* (Dipt. Chiron.) und das Problem der lunaren Periodizität bei Organismen. *Arch. Hydrobiol.* (Suppl. Bd) **18**, 415–594.
- CREUTZBERG, F., 1958. Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.). *Nature, Lond.* **181**, 857–858.
- 1959. Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.). *Nature, Lond.* **184**, 1961–1962.
- 1963. The role of tidal stream in the navigation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.). *Ergebn. Biol.* **26** (1962), 118–127.
- DEELDER, C. L., 1952. On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris*, Turt.) at sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* **18**, 187–218.
- 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.) migrating from the sea into fresh water. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* **24**, 135–146.
- 1960. Ergebnisse holländischer Untersuchungen über den Glasaalzug. *Arch. FischWiss.* **11**, 1–10.
- HEROLD, W., 1933. Über einen Zug von Jungaalen in der Swine. *Zool. Anz.* **101**, 161–164.
- JENS, G., 1952/53. Über den lunaren Rhythmus der Blankaalwanderung. *Arch. FischWiss.* **4**, 94–110.
- KÜHL, H. & MANN, H., 1955. Über die Hydrochemie der unteren Ems. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* **3**, 126–158.
- 1957. Beiträge zur Hydrochemie der unteren Weser. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* **5**, 34–62.
- LEICH, H., 1929. Der Aalaufstieg am Emswehr Herbrum vom 6. bis 8. Mai 1928. *Fischerbote* **21**, 103–105.

- LÖWE, 1930. Zwei Beobachtungen von Glasaalzügen in der Weser. *Fischerbote* **22**, 281–282.
- LOWE, R. M., 1950. Factors influencing the runs of elvers in the River Bann, Northern Ireland.
- LUCHT, F., 1964. Hydrographie des Elbe-Aestuars. *Arch. Hydrobiol.* (Suppl. Bd) **29** (2), 1–96.
- J. Cons. perm. int. Explor Mer* **17**, 299–315.
- LÜBBERT, H., 1923. Der Aufstieg von Glasaaalen in der Elbe im Jahre 1923. *Fischerbote* **15**.
- MANN, H., 1961. Der Aalaufstieg in der Aalleiter an der Staustufe Geesthacht. *Fischwirt* **11**, 69–74
- MEYER, P. F. & KÜHL, H., 1952/53. Welche Milieu-Faktoren spielen beim Glasaalauftstieg eine Rolle? *Arch. FischWiss.* **4**, 87–94.
- NEUMANN, D., 1965. Photoperidische Steuerung der 15tägigen lunaren Metamorphose-Periodik von *Clunio*-Populationen (*Diptera; Chironomidae*). *Z. Naturf.* **20** b, 818–819
- SCHIEMENZ, F., 1949/50. Wie soll das Unterende der Fischtreppe in das Hauptgewässer münden? Versuche mit Glasaaalen. *Wasserwirtschaft, Stuttg.* **40**, 130–135.
- WALKER, B., 1952. A guide to the grunion. *Calif. Fish Game* **38**, 409–420.