Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Luzern
Band: 33 (1993)

Artikel: Fische
Autor: Müller, Rudolf / Ventling-Schwank, Andrea / Meng, Hans Jürg
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-523882

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Fische

Rudolf Müller, Andrea Ventling-Schwank, Hans Jürg Meng
und Mampasi Mbwenemo Bia

Der Sempachersee war schon seit Jahrhunderten für seinen Fischreichtum bekannt. Der eigentliche Träger dieses Rufs war der Sempacher Balchen («Ballen»), ein Fisch aus der Gattung der Felchen. Andere Fischarten wurden wohl auch gefangen, traten aber in ihrer Bedeutung hinter dem Ballen zurück. Im Zuge der kulturbedingten Verschlechterung des Seezustandes traten auch beim Fischbestand Probleme wie Bestandeszusammenbrüche und Artverschiebungen auf – Veränderungen, deren Ende noch nicht abzusehen ist.

Der erste Teil dieser Arbeit gibt einen Überblick über die Biologie der ursprünglich und heute im Sempachersee lebenden Fische.

Im zweiten Teil werden einige ausgewählte Ergebnisse aus fischereibiologischen Untersuchungen der letzten Jahre vorgestellt. Die wichtigsten Vorgänge, welche zu Veränderungen in der Bestandeszusammensetzung führen können, sollen damit deutlich gemacht werden.

Biologie der Sempacherseefische

Über die Fischarten, welche der Sempachersee ursprünglich beherbergte, wissen wir nicht allzu viel. Die besten Kenntnisse liegen über die begehrten Fischarten vor, also Balchen, Seeforelle, Hecht und Egli (Barsch). Aufgrund der Lage dieses Mittellandsees im Einzugsgebiet der Aare ist anzunehmen, dass daneben noch folgende Fischarten vorgekommen sind:

Bachneunauge, Aal, Bachforelle, Seeforelle, Seesaibling (Rötel), Äsche, Brachsen, Schneider, Laube, Barbe, Blicke, Gründling, Hasel, Alet, Elritze, Rotauge, Rotfeder, Schleie, Bartgrundel, Trüsche und Groppe.

Die Kenntnisse über die heute im Sempachersee vorkommenden Fischarten beruhen einerseits auf der kantonalen Fangstatistik der Berufs- und Sportfischer, andererseits auf Erhebungen für den Verbreitungsatlas der Fische und Rundmäuler der Schweiz, die Jean-Carlo Pedroli und Mitarbeiter zwischen 1984 und 1988 vorgenommen hatten.

Heute kommen im Sempachersee folgende Fischarten vor:

Aal, Bachforelle, Seeforelle, Regenbogenforelle, Seesaibling, Felchen (Balchen), Hecht, Karpfen, Brachsen, Barbe, Blicke, Gründling, Hasel, Alet, Rotauge, Rotfeder, Schleie, Trüsche, Egli, Zander und Groppe.

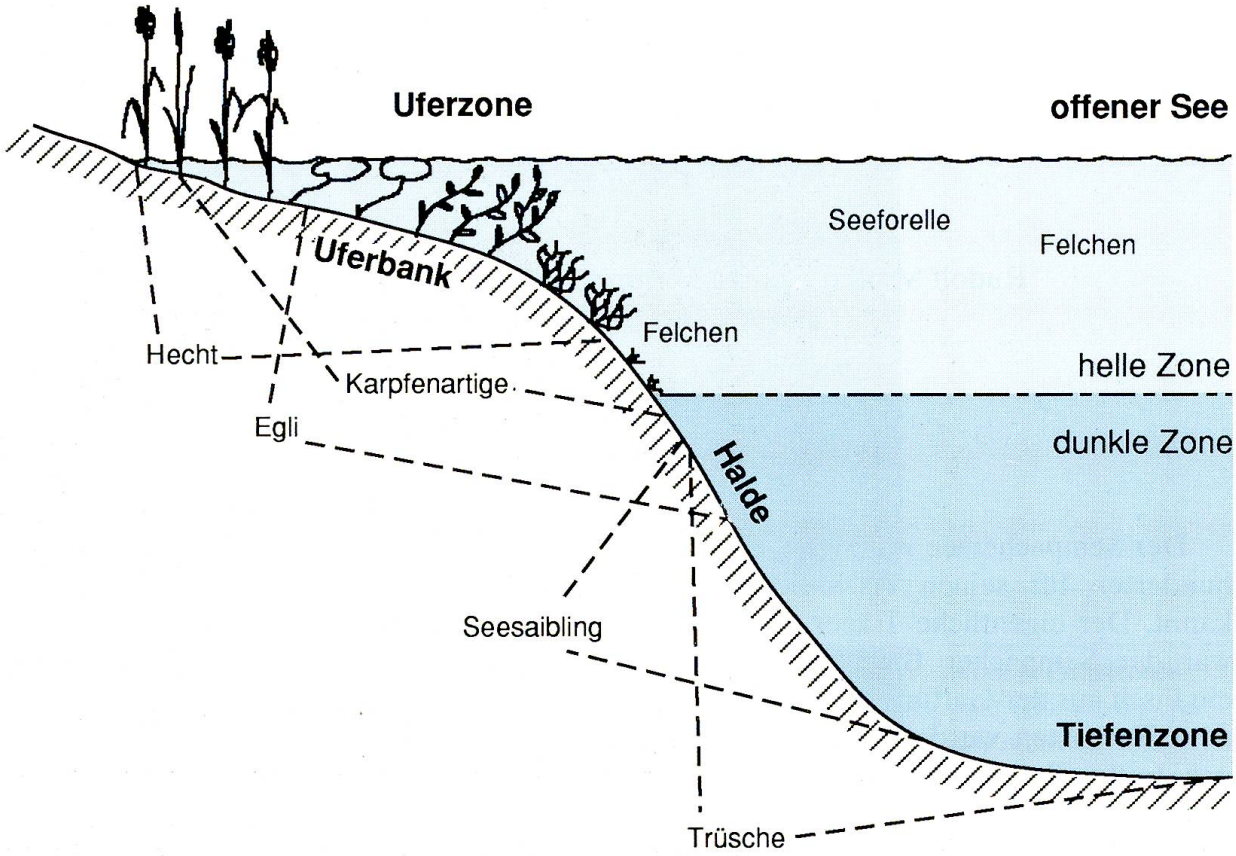


Abb. 1: Schematische Darstellung der Besiedlung der einzelnen Lebensräume im See durch die Fische.

Die wesentlichen Veränderungen zu früher beruhen im Auftreten neuer Arten wie Regenbogenforelle, Karpfen und Zander, die vom Menschen aus wirtschaftlichen Interessen eingeführt wurden. Ob gewisse Kleinfische wie Schneider, Elritze oder Bartgrundel tatsächlich verschwunden sind, wäre genauer zu untersuchen, da diese Arten meist nur durch gezieltes Suchen oder durch Zufall nachgewiesen werden können. Bachneunaugen leben in den Zuflüssen des Sees.

Die Biologie der einzelnen Fischarten spiegelt sich in ihrer Verteilung im See wider (Abb. 1). Grundsätzlich ist zu unterscheiden zwischen der Seeregion, in der sich eine Art den Sommer über aufhält, und jener, die für die Fortpflanzung aufgesucht wird.

Der *Aal* pflanzt sich im Meer fort und steigt als Jungfisch in die Flüsse und Seen auf, wo er etwa fünf bis acht Jahre lang lebt und sich von Kleintieren und Fischen ernährt. Er hält sich tagsüber im Kraut und Schlamm versteckt auf und geht bei Dunkelheit auf Nahrungssuche.

Die *Seeforellen* leben vorwiegend in der durchlichteten Oberflächenschicht, wo sie Kleintiere, Zooplankton und kleine Fische fressen. Die Fortpflanzung erfolgt im Herbst in den Zuflüssen, eventuell auch im Abfluss, wo die Eier in einer Grube im kiesigen Flussgrund abgelegt werden. Die Jungfische steigen im Alter von ein bis zwei Jahren in den See ab bzw. auf. *Bachforellen* leben zwar mehrheitlich im Fliessgewässer, können aber gelegentlich auch im Mündungsbereich der Fliessgewässer im See

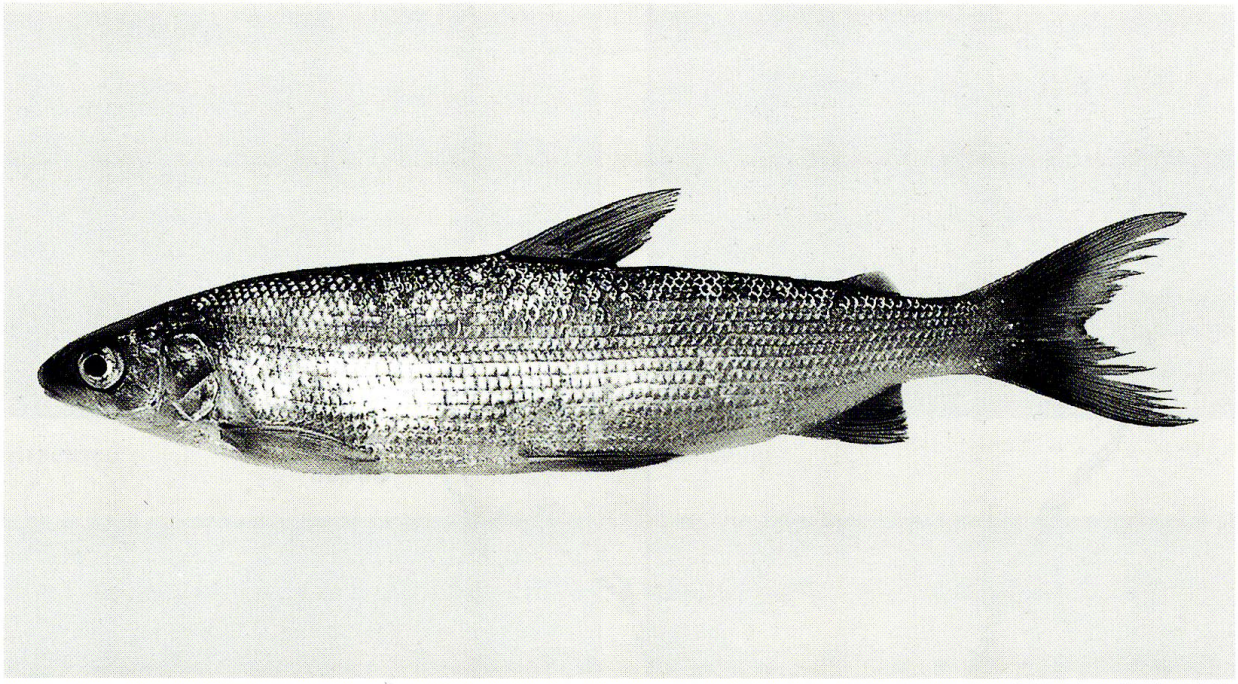


Abb. 2: Felchen aus dem Sempachersee, sogenannter «Sempacher Ballen». Der Fisch, ein Männchen, wurde am 3. April 1992 gefangen, war 30 cm lang und wog 190 g.

angetroffen werden. Die *Regenbogenforellen* stammen alle aus Einsätzen.

Seesaiblinge halten sich meist ganzjährig in grösserer Tiefe in der Nähe des Seegrundes auf. Die Nahrung besteht mehrheitlich aus Zooplankton und Bodentieren, ältere Exemplare fressen auch Fische. Für die Fortpflanzung im November benötigt der Saibling saubere Schotterflächen, über denen die Eier abgegeben werden. Im Sempachersee stammen alle Saiblinge aus Einsätzen; sie sind eher selten im Fang anzutreffen.

Die *Felchen* («Ballen», Abb. 2) sind weitaus die häufigsten Fische im Sempachersee. Als typische Planktonfresser leben sie im offenen See, im Sommer in der Nähe der Oberfläche, im Winter mehr in der Tiefe (Abb. 3). Für die Laichablage, die ungefähr von Anfang bis Mitte Dezember dauert, suchen die Felchen den oberen Haldenbereich und die Uferzone auf, wo die Eier in das Wasser abgegeben werden und auf den Seegrund sinken. Die Eientwicklung dauert etwa bis Ende Februar. Nach dem Schlüpfen steigen die Brütlinge an die Wasseroberfläche auf, da sie für den Beutefang relativ viel Licht benötigen. Die Nahrungsaufnahme beginnt bereits wenige Tage nach dem Schlüpfen.

Die Zuordnung der heutigen Sempachersee-Felchen zu einer bestimmten Art oder Form fällt um so schwerer, als im Laufe der vergangenen hundert Jahre grosse Mengen von Felchen aus fast allen schweizerischen Seen sowie aus Russland und Nordamerika eingesetzt wurden. Schon Paul Steinmann spricht deshalb in seinem Werk über die Koregonen der Schweiz 1951/52 nicht mehr von einem arttypischen Felchen, sondern von einem «compositum mixtum», einer Mischform also. Alle Felchen im Sempachersee dürften heute aus Einsätzen stammen.

Der *Hecht* ist ein typischer Vertreter der Uferfische. Er hält sich mit Vorliebe im Pflanzengürtel auf, wo er auf vorbeischwimmende Fische lauert. Seine Ge-

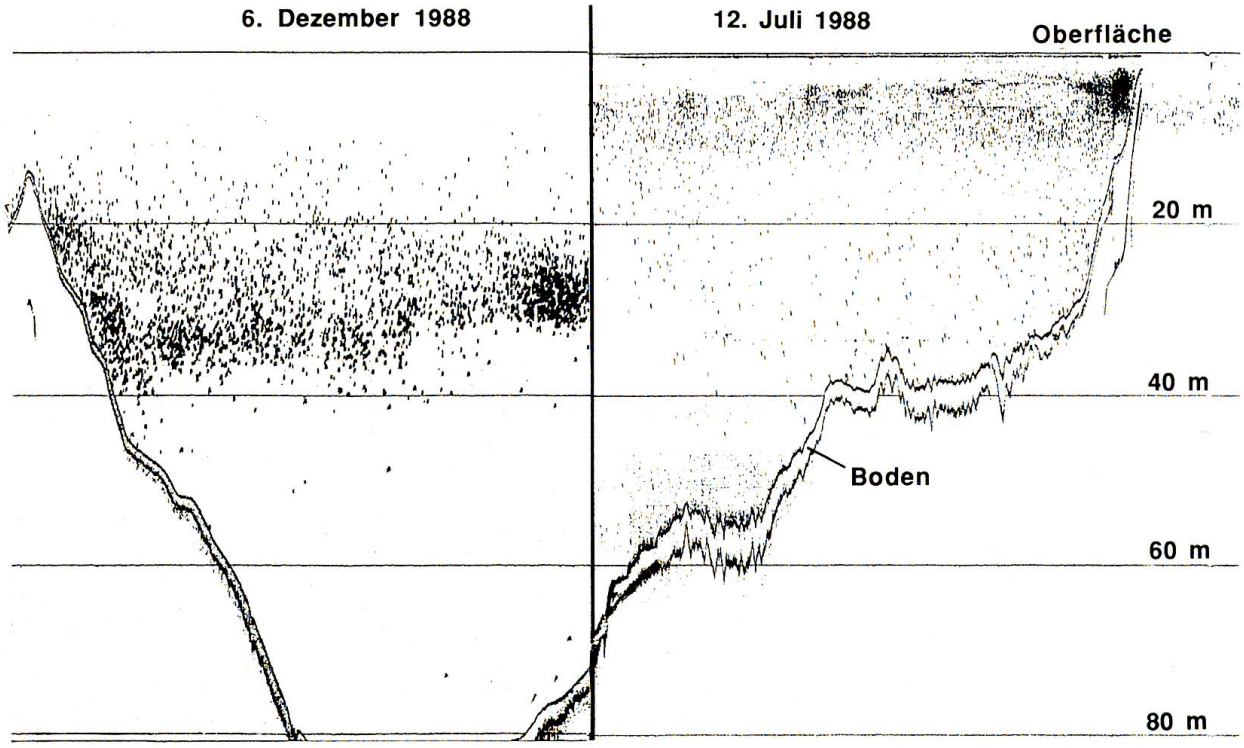


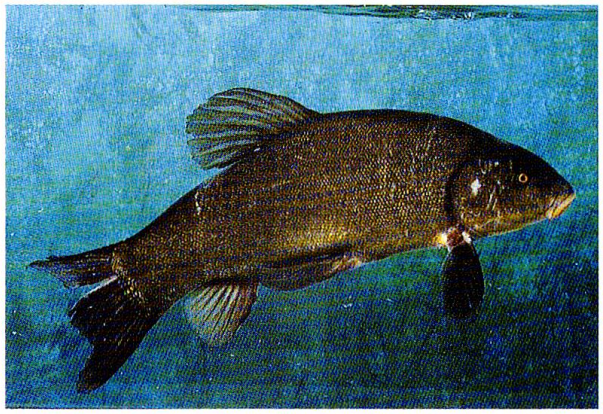
Abb. 3: Echolotaufzeichnung des Fischbestandes im Sempachersee. Rechts 12. Juli 1988, links 6. Dezember 1988, jeweils nachts. Fische erscheinen als Punkte, der Boden wird durch die obere der doppelten Linien dargestellt. Im Sommer hält sich der grösste Teil der Fische – grossmehrheitlich Felchen – in den obersten 10 m auf. Im Winter, d. h. zur Felchen-Laichzeit, bilden sie eine Schicht zwischen 15 und 40 m Tiefe, bewegen sich aber auch dem Boden entlang gegen das Ufer hinauf. Die unterschiedliche Grösse der Echosignale im Sommer und Winter kam durch unterschiedliche Fahrgeschwindigkeiten des Bootes zustande.

frässigkeit ist sprichwörtlich: Er kann Fische verschlingen, die nur wenig kleiner sind als er selbst, auch solche der eigenen Art. Hechte sind deshalb Einzelgänger, ausser in der Laichzeit. Die Laichablage erfolgt im zeitigen Frühjahr an Wasserpflanzen in der Uferzone oder in verkrauteten Gräben, die mit dem See in Verbindung stehen. Die Junghechte haften sich nach dem Schlüpfen für einige Tage an Pflanzen und anderen Unterlagen an, bevor sie frei schwimmen und zu fressen beginnen, erst Zooplankton, nach einigen Wochen dann Fischbrut und bald auch grössere Fische.

Die meisten *karpfenartigen Fische* des Sees (Karpfen, Brachsen, Blicke, Hasel, Rotauge, Rotfeder, Schleie) unterscheiden sich nur wenig in ihrer Biologie und können deshalb gesamthaft betrachtet werden. Alle diese Arten sind mehr oder weniger Allesfresser, die wir vorwiegend in der Uferzone und im oberen Bereich der Halde antreffen. Ihre Nahrung besteht aus Kleintieren des Bodens, die aus dem Schlamm herausgelesen werden, sodann aus Zooplankton, Insekten von der Wasseroberfläche, Fadenalgen und zeitweise auch bedeutenden Mengen Detritus, also verrottendem Pflanzen- und Tiermaterial. Die Fortpflanzung findet im Frühling bis Frühsommer im Pflanzengürtel der Uferzone statt, die Eier sind klebrig und haften an den Pflanzen und Steinen. Wegen der relativ hohen Wassertemperatur dauert die Eientwicklung nur einige Tage. Die Jungfi-

Brachsen

Gründling



Schleie

Rotfeder

sche fressen erst kleinste Zooplankter, später Wasserflöhe und Hüpferlinge. Sie sind ein wichtiges Futter für Raubfische wie Hecht und Egli. Im Gegensatz zu den übrigen Karpfenartigen lebt der *Gründling* meist gesellig an sandigen, seichten Stellen in Ufernähe, wo er Kleintiere frisst und wo wahrscheinlich auch die Laichablage stattfindet. Die eher strömungsliebenden Arten wie *Barbe* und *Alet* sind gelegentlich auch im See anzutreffen, vor allem in der Nähe der Zu- und Abflüsse. Ihre Fortpflanzung findet dagegen im Fliessgewässer auf kiesigem Grund statt, wobei die Eier an und auf den Steinen haften. Obschon die karpfenartigen Fische in nährstoffreichen Seen in der Regel massenhaft vorkommen, sind sie im Sempachersee eher schwach vertreten.

Die *Trüsche* ist ein Bewohner der kalten, tiefen Seegründe. Sie ernährt sich von wirbellosen Bodenorganismen, aber auch von Fischen. Ausserdem macht sie sich gerne über den Laich der Felchen her. Trüschen laichen von November bis März, die Eier sind mit einer Ölkugel versehen und schweben leicht über dem Grund. Die Larven leben im Freiwasser und fressen feines Zooplankton. Ältere Jungfische halten sich in der Uferzone unter Steinen auf, gehen dann aber mit zunehmender Grösse in die Tiefe. Die Trüsche ist im Sempachersee nicht häufig.

Ein weiterer typischer Vertreter der Uferfische ist der *Egli,* auch *Flussbarsch* genannt. Zwar lebt er in einem etwas tieferen Bereich der Uferzone als die karpfen-

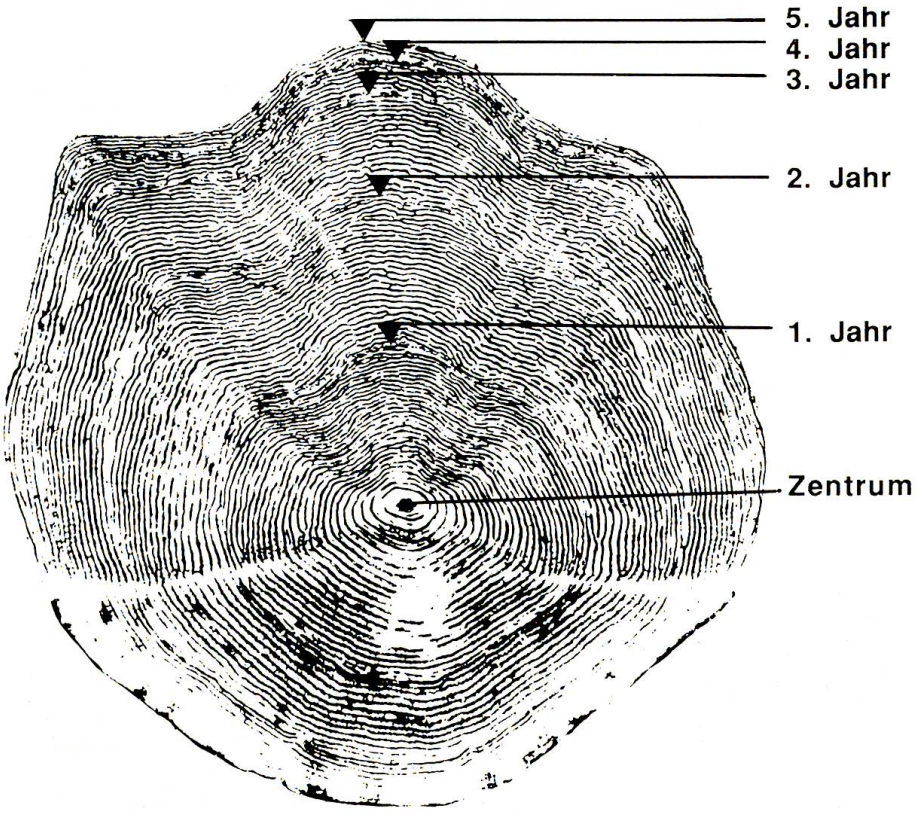


Abb. 4: Schuppe des Sempachersee-Felchens von Abb. 2. Die Jahrringe, die durch den Wachstumsstillstand im Winter zustande kommen, sind markiert. Die zwischen den Jahrringen liegenden konzentrischen Zuwachszonen des Sommerhalbjahres bestehen aus einer grösseren Anzahl feiner Rillen. Der Fisch wurde im Februar/März 1987 geboren und ist fünf Jahre alt.

artigen Fische; er ist aber in den ersten Lebensjahren oft mit Rotaugen vergesellschaftet. Kleine Egli fressen Zooplankton, Bodentiere und Fischbrut, grössere Exemplare auch etwas grössere Fische. So hatten sechs Egli von 19 bis 28 cm Länge, die wir am 13. Juni 1986 in Versuchs-Schwebnetzen fingen, bis zu elf Felchensömmerlinge von 52 bis 62 mm Länge in ihrem Magen! Egli sind im Sempachersee recht häufig.

Der *Zander* ist ein Raubfisch des trüben Wassers. Er ernährt sich vorwiegend von Fischkost, weshalb er oft zur Dezimierung grosser Weissfischbestände eingesetzt wird. Auch im Sempachersee dürften alle Zander aus Einsätzen stammen.

Ein eigentümlicher Fisch ist die *Groppe*. Sie lebt bevorzugt unter Steinen in der Uferzone, wo sie auch die Eier ablegt. Man sagt ihr zwar nach, dass sie den Laich anderer Fischarten fresse, doch zur Hauptsache ernährt sie sich von Kleintieren des Seegrundes. Wegen ihrer versteckten Lebensweise am Boden – sie besitzt übrigens keine Schwimmblase – ist die Groppe ein wenig bekannter Fisch.

Der heutige Fischbestand

Für die Charakterisierung des heutigen Fischbestandes im Sempachersee bieten sich zwei Informationsquellen an. Einerseits ist die Fangstatistik der Berufs- und Sportfischer zu nennen, die Auskunft über die erzielten Fänge nach Fischart gibt und mit gewissen Einschränkungen Rückschlüsse auf den Fischbestand ermöglicht. Andererseits liegen spezielle Untersuchungen vor, welche die EAWAG teils im Auftrag des Kantons Luzern und teils auf eigene Veranlassung in den Jahren 1986 bis 1991 durchgeführt hat. Dazu gehören die Analyse des Berufsfischerfangs nach Alter und Wachstum der Felchen, Echolot-

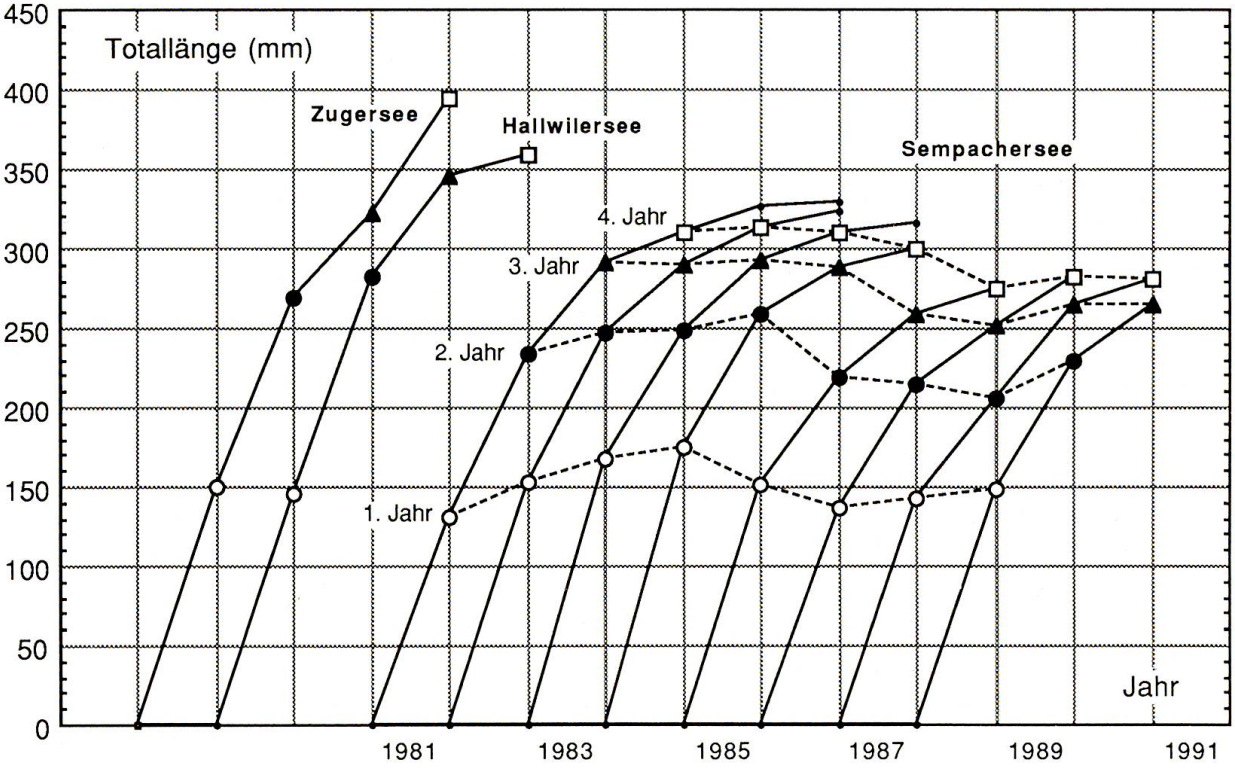


Abb. 5: Wachstumskurven der Sempachersee-Felchen. Dargestellt ist die mittlere Länge der Fische eines Jahrgangs am Ende ganzer Lebensjahre, aufgeschlüsselt nach Jahrgang. Der Jahrgang entspricht jenem Jahr, in welchem das erste Wachstum erfolgt. Aufschlussreich ist der Verlauf der gestrichelten Linien, welche die Längen gleich alter Fische verbinden: einjährige Fische, zweijährige, dreijährige, vierjährige. Zum Vergleich sind die Wachstumskurven des Felchenjahrgangs 1986 in zwei anderen eutrophen Seen, dem Hallwilersee und dem Zugersee, eingetragen.

aufnahmen des Fischbestandes im Freiwasser, Untersuchungen über die Naturverlaichung der Felchen und Erhebungen über die Verteilung der Jungfelchen im See.

Wegen der zahlenmässigen Dominanz der Felchen im Sempachersee und wegen der guten Kenntnisse, die wir über sie besitzen, beschränken wir uns im folgenden weitgehend auf diese Fischgattung.

Alter und Wachstum der Felchen

Das Alter und das individuelle Wachstum eines Felchens lässt sich in der Regel sehr gut anhand der Wachstumszonen auf den Schuppen ablesen (Abb. 4). Der Längenzuwachs erfolgt fast ausschliesslich zwischen Anfang Mai und Ende Oktober; danach kommt es zu einem Wachstumsstillstand, der auf der Schuppe als Jahrring sichtbar ist. Aus dem Abstand der einzelnen Jahrringe kann das Wachstum des Fisches in den früheren Jahren berechnet werden. Die Wachstumsberechnung erfolgt mit Vorteil für jeden Jahrgang getrennt, wie dies in Abbildung 5 dargestellt ist. Dadurch können Unterschiede im Wachstum von Jahr zu Jahr sichtbar gemacht werden, die einerseits auf Klimaunterschieden beruhen – warme Sommer ergeben besseres Wachstum als kalte Sommer –, andererseits aber auch durch die Fischdichte selbst hervorgerufen werden – je mehr Fische sich in das Futter teilen müssen, um so geringer ist das Wachstum.

Nun zeigen Felchen in stark gedüngten (eutrophen) Seen in der Regel ein sehr gutes Wachstum, wie die in Abbildung 5 eingezeichneten Wachstumskurven für die Hallwilersee- und die Zugerseefelchen belegen. Die Felchen des Sempachersees wachsen jedoch für einen eutrophen See ausserordentlich langsam und unterscheiden sich hierin kaum von den Kleinfelchen, den «Albeli», im nährstoffarmen (oligotrophen) Vierwaldstättersee. Wir vermuten, dass die unvergleichlich hohe Fischdichte im Sempachersee trotz der hohen Primärproduktion zeitweise zu Nahrungsknappheit führt und somit eine Abnahme des Zooplanktons verursachen könnte. Diese Vermutung konnte allerdings durch eine erste grobe Beurteilung von Zooplanktondaten aus dem Sempacher- und dem Hallwilersee nicht bestätigt werden. Die Feststellung, dass besonders hohe Bestandsdichten, beispielsweise hervorgerufen durch den extrem starken Jahrgang 1985, mit einer zusätzlichen Wachstumsdepression gekoppelt sind, stützt jedoch die These der Nahrungsknappheit als Folge von Nahrungskonkurrenz.

Grösse des Felchenbestands im See

Da wir über die tatsächliche Anzahl der zu einem bestimmten Zeitpunkt im See lebenden Fische nicht Bescheid wissen, verwenden wir die Gesamtzahl der von jedem Jahrgang gefangenen Fische als Mass für die Bestandsgrösse. Diese Zahl, auch Jahrgangsstärke oder virtuelle («scheinbare») Population genannt, erhalten wir aus der altersmässigen Zusammensetzung der Berufsfischerfänge und der Zahl der jährlich gefangenen Fische, zusammengefasst über mehrere Jahre. Eine solche Aufstellung wird auch als «Lebenstabelle» bezeichnet.

Die Felchen werden zur Hauptsache in ihrem dritten bis fünften Lebensjahr gefangen. Deshalb dauert es bis zu fünf Jahre, bis ein Jahrgang weitgehend ausgefischt ist. Die Angaben für die Jahrgänge 1988 und jünger sind somit noch unvollständig. Die Stärke der Jahrgänge 1982 und 1983 wurde mangels vollständiger Angaben über die Altersklassenverteilung im Fang der Jahre 1984 und 1985 teilweise extrapoliert. Über die früheren Jahrgänge können dagegen nur Vermutungen angestellt werden.

Bei einem mittleren Stückgewicht von 180 bis 270 g (je nach Fanggerät) werden im Sempachersee jährlich zwischen etwa 80 000 und 600 000 Felchen gefangen. Da der Felchenbestand langfristig in einem Gleichgewicht ist, liegt die mittlere Jahrgangsstärke ebenfalls in dieser Grössenordnung. Allerdings können von einem Jahrgang zum nächsten grössere Schwankungen auftreten: Der stärkste bekannte Jahrgang war 1985 mit etwa 640 000 Fischen, die schwächsten Jahrgänge waren 1983 und 1984 mit etwa 85 000 und 100 000 Fischen. Der Grund für diese grossen Schwankungen der Jahrgangsstärke ist nach heutiger Kenntnis in erster Linie in der klimabedingten Sterblichkeit der Felchenbrütlinge während der ersten Lebenswochen zu suchen. Zwei unterschiedliche Mechanismen sind hierbei von Bedeutung:

1. Die Wassertemperatur beeinflusst sowohl die Nahrungsproduktion im See als auch den Stoffwechsel der Brütlinge. Steigt die Temperatur nach dem Schlüpfen der Brütlinge, also im März/April, rasch und stetig an, so bildet sich bald genügend feines Plankton, welches vielen Brütlingen eine gute Ernährung und – dank günstiger Wassertemperatur – ein gutes Wachstum ermöglicht, wodurch sie allfälligen Räubern bald einmal besser entkommen können. Es überleben also relativ viele Brütlinge. Ist der Frühling aber kalt oder kommt es in dieser Zeit zu einem markanten Kälteeinbruch, so bildet sich weniger Nahrung, auch der Appetit der Jungfische geht zurück, und bei tiefer Temperatur

Felchenbestand					
Jahrgang	Alter in Jahren	Anzahl Fische	Fischgrösse mittlere Länge cm	Fischgrösse mittleres Gewicht g	Gesamtgewicht des Jahrgangs kg
1983	4	2800	31,0	217	610
1984	3	30800	28,8	173	5330
1985	2	637000	21,9	77	49050
1986	1	414000	13,6	18	7450
Total		1084600 Felchen		Gesamtgewicht von 62440 kg	

Tab. 1: Ungefähre Grösse und Zusammensetzung des Felchenbestands im Sempachersee am 1. Januar 1987. Für die Berechnung siehe Text.

wachsen sie ohnehin kaum. Viele Brütlinge gehen an Energiemangel ein oder werden von anderen Fischen gefressen. Dieser Mechanismus spielt sowohl in wenig produktiven als auch in hochproduktiven Seen.

2. Im Normalfall ist Wasser zu 100 % mit atmosphärischem Sauerstoff gesättigt. In eutrophen Seen kann es jedoch während Schönwetterperioden im Laufe des April und Mai an der Seeoberfläche zu extremer Sauerstoffübersättigung kommen. Die Algenproduktion steigt in dieser Jahreszeit dank hoher Nährstoffkonzentration und starker Sonneneinstrahlung in der Oberflächenschicht massiv an, wobei durch die Photosynthese grosse Mengen Sauerstoff an das Wasser abgegeben werden. Die Gasübersättigung wird ausserdem durch die steigende Wassertemperatur verstärkt. So werden im Sempacher- und Baldeggersee immer wieder Sauerstoff-Sättigungswerte von 230 % und mehr festgestellt, welche für Felchenbrütlinge, die sich in den obersten 1 bis 3 m aufhalten, gefährlich werden können. Es kommt zur sogenannten «Gasblasenkrankheit», d. h. der im Überschuss gelöste Sauerstoff perlt im Gewebe des Brütlings aus, der Fisch bekommt Auftrieb und treibt an die Wasseroberfläche, wo er erstickt, an einer Embolie stirbt oder von Vögeln gefressen wird. Dieser Prozess wird als wichtigster – wenn auch nicht einziger – Grund für die zum Teil enormen Schwankungen der Jahrgangsstärke in überdüngten Seen angesehen. Derartige Brütlingssterben im Frühling werden denn auch immer wieder beobachtet, im Sempachersee zuletzt recht massiv im April 1987, im Baldeggersee fast jedes Jahr. Der beschriebene Vorgang ist eine Folge der zu hohen Nährstoffkonzentration im See. Ein Zusammenhang zwischen Brütlingssterben und Seebelüftung konnte dagegen nicht nachgewiesen werden und ist auch aus physikalischen Gründen unwahrscheinlich.

Versuchen wir nun, die Zahl der zu einem bestimmten Zeitpunkt, beispielsweise zu Beginn des Jahres 1987, im See lebenden Felchen zu berechnen. Folgende Überlegung soll uns dabei helfen: Die Gesamtzahl ist mindestens so gross wie alle zu diesem Zeitpunkt bereits geborenen und nach diesem Zeitpunkt gefangenen Fische. In unserem Beispiel betrifft dies die Jahrgänge 1983 bis 1986, da die Jahrgänge vor 1983 ausgefischt und jene nach 1986 noch nicht geboren waren. Nach der Lebenstabelle und den Angaben zum Wachstum setzte sich der Felchenbestand im Sempachersee am 1. Januar 1987 ungefähr so zusammen, wie es in Tabelle 1 dargestellt ist.

Bei diesen Werten ist zu berücksichtigen, dass sie nur die scheinbare Population

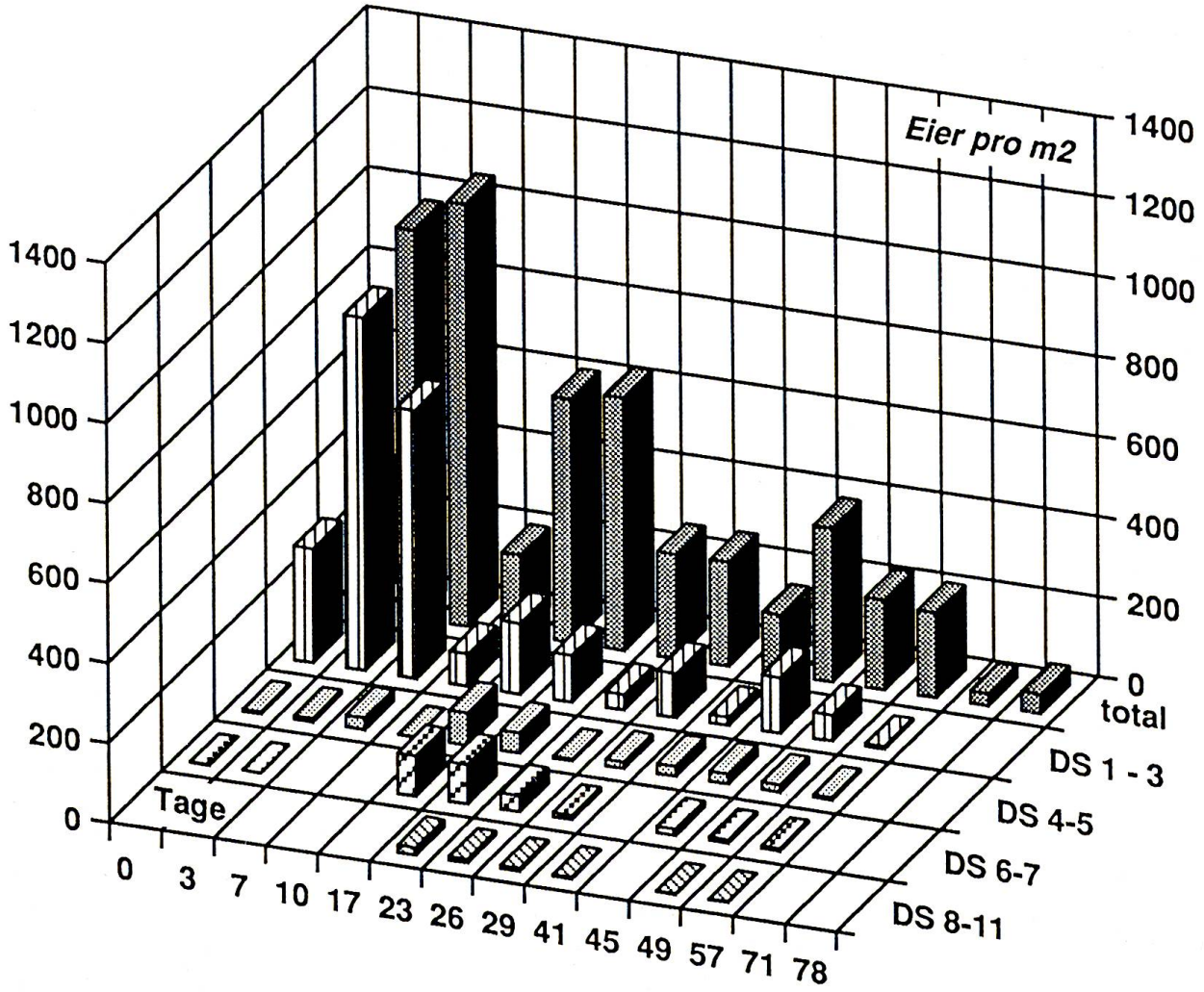


Abb. 6: Dichte der Felcheneier im Sempachersee im Winter 1989/90 in einer Tiefe von 3 bis 9 m, aufgenommen mit dem Saugapparat. Tag 0 = 4. Dezember 1989, Beginn der Laichzeit. Die Darstellung zeigt die totale Eidichte sowie die Dichte der Eier in einer bestimmten Entwicklungsphase (DS): DS 1 bis 3 = kurz nach Befruchtung, DS 4 bis 5 = Bildung des Rückenmarks (Neuralrohr), DS 6 bis 7 = Embryo sichtbar, DS 8 bis 11 = beginnende Augenpigmentation und Blutzirkulation. Das Schlüpfen beginnt bei DS 14.

betreffen, dass also Fische, die zum besagten Zeitpunkt zwar im See lebten, aber vor dem Fang im See gestorben sind, nicht enthalten sind. Die wahren Zahlen dürften deshalb insbesondere beim Jahrgang 1986 um einiges höher liegen, da kleine bzw. junge Fische einer höheren natürlichen Mortalität unterliegen als grosse bzw. alte Fische. Die Aufstellung gibt aber einen Eindruck von der Dichte des Bestandes: Pro Hektare bevölkerten Anfangs 1987 mindestens 748 Felchen im Gewicht von mindesten 43 kg den Sempachersee. Auffallend war die Dominanz des Jahrgangs 1985, auf den rund 60 % der Individuen und 80 % der Biomasse entfielen. Die ausser den Felchen ebenfalls im See vorhandenen Fische sind dabei noch nicht berücksichtigt.

Fortpflanzung der Felchen

Die Ballen des Sempachersees gehören zum Typus der Sandfelchen oder Uferfel-

chen, welche in Ufernähe oder über unterseeischen Erhebungen, beispielsweise auf dem «Ballenberg» bei Sempach, in Bodennähe laichen. Ein Weibchen produziert etwa 4000 bis 15000 Eier, je nach Grösse. Die relative Fruchtbarkeit bewegt sich zwischen etwa 30000 und 66000 Eiern pro kg Fischgewicht, das Mittel liegt bei rund 51000 Eiern/kg. Das Geschlechtsverhältnis der erwachsenen Fische ist ausgewogen; je die Hälfte sind Weibchen und Männchen. Gemäss eigenen Beobachtungen mit dem Echolot halten sich die Fische während der Laichzeit im Dezember tagsüber mehrheitlich im Freiwasser in einer Tiefe zwischen etwa 25 und 50 m auf, nachts konzentrieren sie sich in einer Schicht zwischen 15 und 40 m Tiefe (Abb. 3). Wie Tauchbeobachtungen gezeigt haben, scheint die Laichablage selbst vorwiegend nachts stattzufinden. Zu diesem Zweck verschieben sich die Fische in Bodennähe gegen das Ufer hin, wo sie nachts auch in Tiefen von 1 bis 2 m vom Boot aus beobachtet werden können. Eiuntersuchungen, die in den drei Laichperioden 1987/88 bis 1990/91 mit Hilfe einer Schlittendredge und eines Saugapparates mit Taucherin durchgeführt wurden, ergaben die höchsten Eidichten in Tiefen um 5 bis 10 m, obschon Felcheneier in geringerer Dichte auch von 1 m bis in 50 m Tiefe nachgewiesen werden konnten. Im Sempachersee wird praktisch der gesamte Haldenbereich rund um den See als Laichgebiet benutzt, eine deutliche Bevorzugung eines bestimmten Gebietes scheint es nicht zu geben.

Die erwähnten Eiuntersuchungen wurden nun nach Ende der Laichzeit jeweils weitergeführt bis zum Zeitpunkt, wo erwartet werden konnte, dass die Brütlinge mit dem Schlüpfen beginnen würden. Es gelang jedoch in keiner der drei untersuchten Laichperioden, auch nur ein einziges lebensfähiges Ei kurz vor dem Schlüpfen nachzuweisen (Abb. 6). Nur einzelne Eier wiesen Embryonen mit schwach pigmentierten Augen auf. Besonders eindrücklich ist auch die Abnahme der Eidichte um rund 80 % in den ersten zwei Wochen nach Ende der Hauptlaichzeit. Als Grund hierfür wurde die Verfrachtung der Eier in grössere Tiefen durch starke Strömungen und das Zudecken durch aufgewirbeltes Sediment gefunden. Starke Strömungen mit derartigen Auswirkungen treten erwiesenermassen als Folge von Winterstürmen auf. Dies bedeutet, dass unter den heutigen Verhältnissen alle im See abgelegten Felcheneier – ihre Zahl wurde auf rund 150 Millionen für die Laichperiode 1986/87 und je 1800 Millionen für 1987/88 und 1988/89 berechnet – im Verlaufe der Embryonalentwicklung zugrunde gehen. Als Grund für das Absterben der Felcheneier trotz genügend hoher Sauerstoffkonzentration im Tiefenwasser wird heute folgender Vorgang als wahrscheinlich angenommen:

Die hohe Algenproduktion im Sommerhalbjahr führt zu starken organischen Ablagerungen am Seegrund, die für ihren Abbau Sauerstoff verbrauchen. Diese relativ intensive Sauerstoffzehrung aus dem überstehenden Wasser bewirkt auch im Winter einen steilen Sauerstoff-Gradienten unmittelbar über dem Sediment, d.h. in einer Schicht von 1 bis 2 mm Dicke über dem Sediment. Die Eier mit einem Durchmesser von etwa 2,5 mm liegen mit ihrer unteren Seite in dieser sauerstoffarmen Zone und erleiden einen langsamen Erstickungstod, da der Sauerstoffbedarf des Embryos im Ei im Verlaufe der Entwicklung stark ansteigt. Die gleiche Erscheinung wurde im übrigen auch im Hallwilersee und im Zugersee festgestellt.

Diese erschreckende Erkenntnis führt zwangsläufig zu folgenden Schlüssen:

1. Alle heute im Sempachersee lebenden Felchen (und sicher auch die Seesaiblinge, deren Eier sich ebenfalls auf dem

Hecht

Groppe

Aal

Flussbarsch

Seegrund entwickeln) stammen aus Einsätzen. Ohne die künstliche Fortpflanzung mit Erbrütung in den Fischzuchtanstalten wäre die Felchenpopulation im Sempachersee Ende der siebziger Jahre mit Sicherheit ausgestorben, als die Phosphorkonzentration die kritische Grenze von etwa 80 mg/m^3 überschritt.

2. Eine natürliche Bestandserhaltung der Ballen durch die Fortpflanzung im See ist nur durch eine deutliche Verminderung der Nährstoffkonzentration, in erster Linie des Phosphors, zu erreichen. Die Belüftung des Sees allein vergrössert zwar unter Umständen den Lebensraum der Fische, kann aber das Absterben der Felcheneier am Seegrund nicht verhindern.

Über die Verteilung und das Wachstum der Brütlinge nach dem Einsatz in den See besitzen wir einige Anhaltspunkte aus Larvennetzfängen, die jeweils im Frühjahr 1987, 1988 und 1989 durchgeführt wurden. Das trichterförmige Larvennetz wird vor dem Boot durch das Wasser gestossen, um zu verhindern, dass die Fischchen durch das Boot weggescheucht werden. Das Netz wird in einer Tiefe von etwa 20 bis 70 cm eingesetzt, da frühere Versuche in anderen Seen ergeben hatten, dass sich Felchenbrütlinge in den ersten acht Wochen meist nahe der Oberfläche aufhalten.

Die erwähnten Aufnahmen zeigten nun, dass sich die Felchenbrütlinge zwar grundsätzlich über die ganze Seefläche verteilten, dass sie aber an gewissen Tagen sehr hohe Konzentrationen in bestimmten

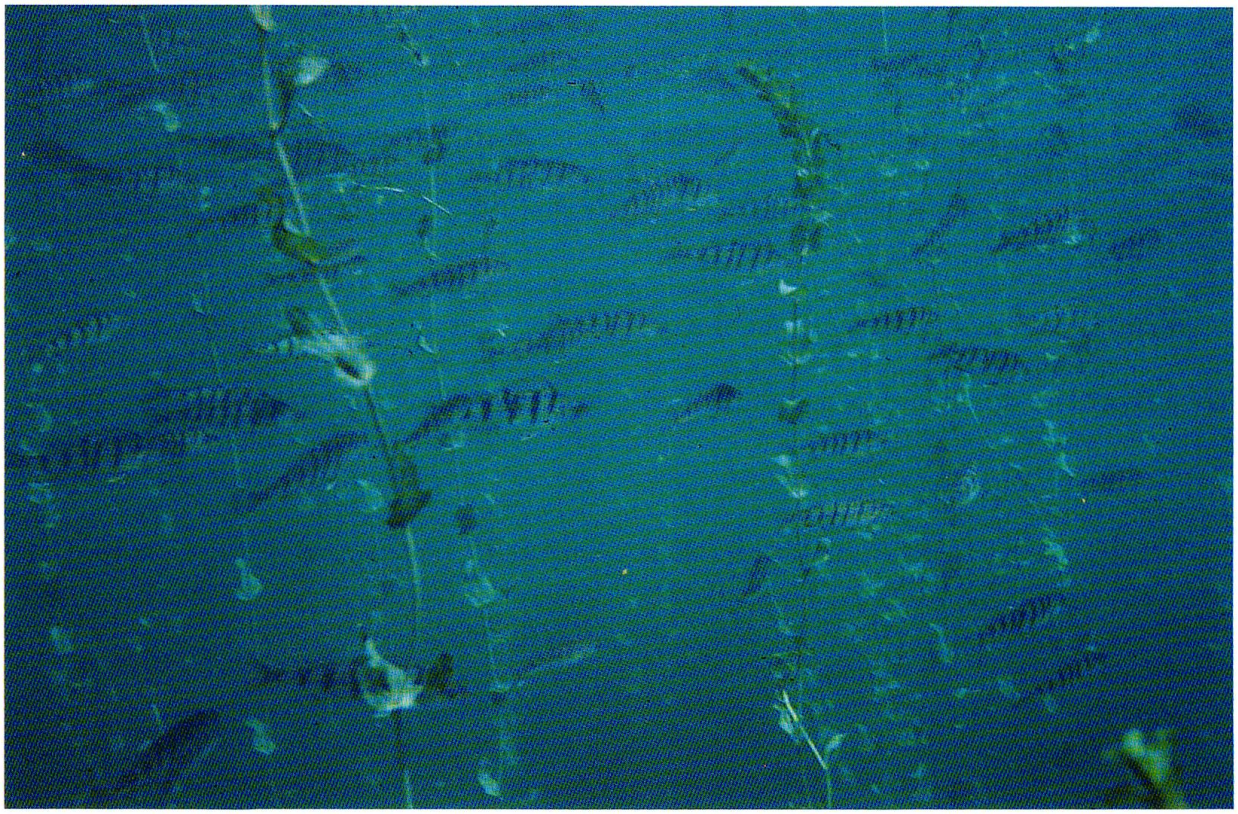


Abb. 7: Flussbarsche, auch Egli genannt, sind mit ihren dunklen Querstreifen zwischen den Laichkräutern gut getarnt. Wasserpflanzen sind für viele Fischarten für die Laichablage besonders wichtig. Egli legen ihre Eier in gallertartigen Laichbändern an Wasserpflanzen oder Steinen in der Uferzone ab.

Seegebieten aufwiesen. Sehr hohe Jungfischdichten waren immer nur in Ufernähe festzustellen, teils im oberen See bei Sempach, teils vor Nottwil oder dann im untersten Seeteil. Wir führen diese Massierung auf windbedingte Strömungen zurück, welche die Brütlinge in Windrichtung zum Ufer verdriften, wo sie sich in grosser Zahl ansammeln, bis die Strömung wieder ändert. Dass die Brütlinge ausserdem auch aktiv die Nähe des Ufers suchen, kann nicht ausgeschlossen werden.

Fortpflanzung anderer Fischarten

Im Gegensatz zu den Felchen und Saiblingen sind andere Fischarten wie Hecht, Barsch oder Weissfische von den negativen Auswirkungen der Gewässerüberdüngung kaum betroffen. Da sie (mit Ausnahme des Hechts) nicht durch Einsätze gefördert werden, beruhen ihre Bestände vollständig auf Naturverlaichung. Alle diese Fischarten legen den Laich bevorzugt an Wasserpflanzen, Wurzelwerk, Geäst, einhängendes Gras oder auch an Reusen ab, jedoch viel weniger auf den Boden. Die meisten Eier haben somit keinen Kontakt mit dem Sediment, sie werden mit Sauerstoff optimal versorgt und benötigen zudem weniger hohe Sauerstoffkonzentrationen für ihre Entwicklung als die Felcheneier. Die Entwicklung bis zum Schlüpfen dauert wegen der höheren Wassertemperatur im Frühling und Sommer nur wenige Wochen oder sogar Tage. Die Brütlinge treffen optimale

Futterverhältnisse an, eine gefährliche Gasübersättigung tritt nach Mitte Mai kaum mehr auf, und wenn nicht allzu viele Räuber die Brütlinge dezimieren, können starke Jahrgänge entstehen. Allerdings sind weder Barsch noch Weissfische im Sempachersee besonders zahlreich. Diese für einen eutrophen See atypische Erscheinung ist nicht leicht zu erklären. Nicht auszuschliessen ist der Frass von Barsch- und Weissfischbrut durch die sehr zahlreichen Felchen, welche die Brütlinge als grosses Zooplankton betrachten. Diese Vermutung müsste allerdings noch bewiesen werden.

Die Eier der Trüsche entwickeln sich zwar ähnlich wie Felcheneier auf dem Sediment. Sie liegen aber wegen ihres viel geringeren spezifischen Gewichts viel leichter auf dem Sediment auf, wobei sie möglicherweise durch schwache Strömungen immer wieder abgehoben und mit Sauerstoff versorgt werden. Die Feststellung, dass Trüschen im Sempachersee ebenfalls verhältnismässig rar sind, könnte aber ein Hinweis auf ähnliche Probleme bei der Fortpflanzung wie bei den Felchen sein. Die Trüsche gilt als Laichräuber, ist aber im Sempachersee viel zu selten, um an der drastischen Reduktion der Eidichte bei den Felchen mitbeteiligt zu sein.