

Kaltwasserfische und Fische der Subtropen



A K F S aktuell
Nr. 41 - Oktober 2019



Beschildungsformen bei *Gasterosteus aculeatus*

Lothar DRIFTE — Horn - Bad Meinberg

Pädomorphose ?

Alte und neue Erkenntnisse zur Variabilität der Beschildungsformen des Dreistachligen Stichlings (*Gasterosteus aculeatus* L.)



Abb. 1: Typische Vertreter der drei Beschildungsformen des Dreistachligen Stichlings. Die voll beschildete Trachurus-Variante (oben), die partiell beschildete Semiarmatus-Form, und der niedrig beschildete Leirus-Typ (unten). Die abgebildeten Individuen stammen aus der Unterelbe und wurden mit Alizarin rot angefärbt. Foto: V. Wagner.

Lateralschilde und der Morphgruppen- und Artstatus des Dreistachligen Stichlings

Die Familie der Stichlinge (Gasterosteidae) zählt zu den vergleichsweise wenigen Fischgruppen, die ihre äußere Hülle nicht durch ein Schuppenkleid, sondern durch Knochenplatten oder Knochenschilde schützen. Die an den Körperseiten befindlichen und in die Haut eingebetteten Knochenelemente werden als Lateralschilde bezeichnet. Ihre Zahl kann besonders beim Drei- und Neunstachligen Stichling, je nach Fundort und Lebensraum, erheblich variieren und rangiert beim Dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus* LINNAEUS, 1758) zwischen 0 und 36 einzelnen Schilden. Es ist daher nicht verwunderlich, dass in der frühen Taxonomiegeschichte dieses Stichlings auf der Grundlage ihres Beschildungstyps eine kaum überschaubare Vielzahl von Arten oder Unterarten beschrieben wurde. Münzing (1959) führt insgesamt 42 verschiedene Bezeichnungen auf, die seit der Erstbeschreibung dieser Art im Jahr 1758 durch den Naturforscher und Systematiker Carl von Linné bis 1910 eingeführt wurden. Die Aufstellung einer solch großen Artenvielfalt sorgte bald für Verwirrung und wurde in der Fachwelt schon damals heftig diskutiert. Erst in Folge neu gewonnener Erkenntnisse über die vielschichtigen Ursachen für die Herausbildung der Lateralschildvarianten dieses Stichlings konnte allmählich eine fortschreitende Reduktion der ursprünglich beschriebenen Artenvielfalt erreicht werden.

Bis heute konnte jedoch noch keine übereinstimmende Meinung über den Status von morphologisch, ökologisch, genetisch und verhaltensbiologisch differenzierten Formen erreicht werden. So zum Beispiel reduziert Münzing (1959) den Dreistachligen Stichling in Europa auf nur noch die eine Art *G. aculeatus* und unterscheidet diese lediglich in die drei morphologisch differenzierten Hauptgruppen: Trachurus für voll beschildet, Semiarmatus für partiell beschildet und Leirus für niedrig beschildet (Abb. 1).

Obwohl die Verschiedenheit dieser morphologischen Grundtypen weltweit als Folge der Anpassung an ökologisch spezifische Lebensräume betrachtet wird (Wootton 1976, Bell 1984, Bakker & Sevenster 1988; Bell & Foster 1994, Paepke 1996, Östlund-Nilsson et al. 2007 und viele andere), plädieren Kottelat (1997), Kottelat & Freyhof (2007) und Brunken et al. (2008) für eine Trennung des Dreistachligen Stichlings in Europa in eine voll beschildete Art *G. aculeatus* LINNAEUS, 1758 und eine niedrig beschildete Art *G. gymnurus* CUVIER, 1829. Diese Meinung fußt im Wesentlichen auf den zoogeografisch in weiten Bereichen getrennten Verbreitungsstrukturen der beiden verschiedenen Lateralschildvarianten (Abb. 2). Daher bezeichnen Kottelat & Freyhof (2007) den voll beschildeten Typ *G. aculeatus* als „Östlichen“ oder „Europäischen“ und die niedrig beschildete Variante *G. gymnurus* als „Westlichen“ Dreistachligen Stichling. Die teilbeschildete Semiarmatus-Variante wird von Kottelat & Freyhof als Hybridform der beiden ausgesprochenen „Ausgangsarten“ betrachtet. Ferner unterscheiden Kottelat & Freyhof in Europa noch einen Islandstichling (*G. islandicus*) mit einer im vorderen Rand des Pelvic-Gürtels besonders ausgeprägten Einbuchtung und einen in Rumänien beheimateten Techirghiol-Stichling (*G. crenobiontus*), auf dessen Besonderheiten auf S.25 eingegangen wird.

Diese Einteilung ist in der Fachwelt sehr umstritten und sorgt spätestens seit der Publikation der Roten Liste für Deutschland (Freyhof 2009) bis heute für große Verwirrung, denn auch darin werden der „Östliche Stichling“ (*G. aculeatus*) und der „Westliche Stichling“ (*G. gymnurus*) als eigenständige und anerkannte Arten geführt. In einem Artikel von Brunken & Woltmann (2018) ist in einer vom Deutschen Fischereiverband zum „Fisch des Jahres 2018“ herausgegebenen Broschüre „Der Dreistachlige Stichling“ zu lesen,

dass diese Sichtweise auch von taxonomischen und ichthyologischen Datenbanken (u. a. IUCN: Freyhof & Kottelat 2008, Froese & Pauly 2017) und Biodiversitäts-Atlanten übernommen wurde. Brunken & Woltmann (2018) weisen aber auch darauf hin, dass einige Autoren die Problematik nach Erscheinen der Roten Liste von 2009 eher konservativ betrachten oder auch keine klare Stellung beziehen und berufen sich dabei auf Scharf et al. (2011), Thiel & Thiel (2015) und Füllner et al. (2016). In welcher Kürze der Zeit sich die Meinung zu dieser Thematik ändern kann, machen Brunken & Woltmann am folgenden Beispiel deutlich: Im Catalogue of Fishes (Eschmeyer & van der Laan 2017) wird der „Westliche Stichling“ (*G. gymnurus*) in der Online-Version vom 31. 08. 2017 noch als eigenständige (valide) Art genannt, während er in der Aktualisierung vom 1. 11. 2017 nur noch als Synonym von *G. aculeatus* geführt wird.

Historische Eckdaten zu den Möglichkeiten postglazialer Wiederausbreitungswege des Dreistachligen Stichlings in Europa (Münzing 1959, 1962; Paepke 1996; Mäkinen et al. 2006) sowie molekulargenetische Befunde (Mäkinen et al. 2006, Malhi et al. 2006, Mäkinen & Merilä 2007, Cano et al. 2008, DeFaveri et al. 2012, Vita et al. 2017) machen jedoch deutlich, dass die heute sowohl in Nordost- als auch in Südwest-Europa lebenden Populationen jeweils von genetisch verschiedenen Abstammungslinien herzuleiten sind.

Die Ergebnisse dieser Arbeiten beweisen außerdem, dass die Süßwasserpopulationen in Europa auf einer großen geografischen Breite einen vielfachen und voneinander unabhängigen Ursprung haben (Mäkinen et al. (2006). So waren beispielsweise an der Besiedlung der iberischen Flusssysteme Invasoren der transatlantischen-, europäischen- und mediterranen Stammlinien beteiligt (Vita et al. 2017) und Populationen des Rhonesystems bilden eine genetisch getrennte Gruppe zu denen des Elbe-, Weser- und Rheingebiets (Mäkinen et al. 2006). Auch der Verbreitungsraum des „Östlichen Dreistachligen Stichlings“ (siehe rote Region in Abb. 2) wurde von Angehörigen der im Verlauf des Spätglazials aus nordöstlicher Richtung vordringenden (als europäische Linie bezeichnet) besiedelt, während die Populationen der Schwarzmeer-Region eine eigene Stammlinie bilden, die aus dem Mittelmeer hergeleitet werden kann (Mäkinen et al. 2006, Mäkinen & Merilä 2007).

Damit ist erst einmal festzustellen, dass beide der von Kottelat & Freyhof für den europäischen Verbreitungsraum aufgestellten „Arten“, *G. gymnurus* und *G. aculeatus* populationsgenetisch keinen gemeinsamen Ursprung haben und somit in dieser Hinsicht auch nicht als Einheit betrachtet werden können. Darüber hinaus unterscheidet sich *G. aculeatus* laut Denys et al. (2016) nach DNA-Analysen mit dem COI-Marker weder von *G. gymnurus* noch von *G. islandicus*. Die Autoren betrachten *G. gymnurus* Cuvier (1829) daher lediglich als ein junges Synonym von *G. aculeatus* Linnaeus (1758). Da laut Denys et al. - neben *G. islandicus* - auch einige Populationen in Norwegen und Finnland eine Einbuchtung im Pelvic-Gürtel aufweisen, halten sie die Präsenz dieses Merkmals ebenfalls für einen polyphyletischen Charakter. Auch nach den Untersuchungsergebnissen von Woltmann (2013) lassen sich im Hinblick auf die in ihrer Arbeit aufgenommenen morphologischen Parameter, morphometrischen Berechnungen der Körperproportionen und durch die Auswertung der Verbreitungsmuster keinerlei Hinweise darauf finden, dass es sich bei *G. aculeatus* und *G. gymnurus* um unterschiedliche Arten handelt.

Ob es sich bei der niedrig beschildeten Form des Dreistachligen Stichlings in Europa tatsächlich um eine von der voll beschildeten Ursprungsform getrennte Art handelt, kann an dieser Stelle nicht abschließend geklärt werden. Nach der Artdefinition müsste

diese aber die Rahmenbedingungen eines charakteristischen Verbreitungsgebiets, einer gemeinsamen Stammesgeschichte und die Entwicklung fortpflanzungsbiologischer Isolationsmechanismen erfüllen. Das ist jedoch nur in einem dieser Punkte ansatzweise der Fall:

Unbestreitbar ist das Vorkommen der niedrig beschildeten Form beinahe ausschließlich auf das Süßwasser beschränkt. Aber im Küstengebiet der nordeuropäischen anadromen Mischpopulation (siehe schraffiertes Feld in Abb. 2) sind im Einzugsbereich der Eider (Eigenuntersuchungen) und Elbe (Münzing 1959) auch etwa 5% der niedrig beschildeten Variante vertreten, deren Anteil an den holländischen, belgischen und nordfranzösischen Küsten in südlicher Richtung immer weiter zunimmt (Münzing 1959).



Abb. 2: Verbreitung des Dreistachligen Stichlings in Europa kombiniert gezeichnet nach Münzing (1959, 1961, 1962a, 1963, 1964), Malhi et al. (2006), Kottelat & Freyhof (2007), Cano et al. (2008) und Denys et al. (2017). Rote Linie = marine Verbreitung des Phänotyps Trachurus, rote Quadrate = stationäre voll beschildete Populationen, grüne Kreise = stationäre niedrig beschildete Populationen, schwarze Dreiecke = stationäre Populationen mit einem hohen Semiarctus-Anteil, rotes Feld = Verbreitung des „Östlichen Dreistachligen Stichlings“ (*G. gymnurus*) nach Kottelat & Freyhof (2007), grünes Feld = Verbreitung des „Westlichen Dreistachligen Stichlings“ (*G. aculeatus*) nach Kottelat & Freyhof (2007), grün schraffiertes Feld = europäische Hybridzone nach Kottelat & Freyhof (2007), violett schraffiertes Feld = Verbreitung der anadromen Mischpopulation nach Münzing (1959), gestrichelte Linie = Permafrostgrenze während des glazialen Kältemaximums vor etwa 150.000 Jahren, orange Felder = Erläuterungen im Text.

Die Verbreitungsstrukturen im Einzugsgebiet der Oberen- und Mittleren Donau sind bewusst unberücksichtigt geblieben, da die hier möglicherweise ursprünglich beheimateten Morphotypen historisch nicht mehr nachvollziehbar sind (Gaschott 1941, Paepke 2002). Zeichnung: L. Drifte.

Darüber hinaus ist das Verbreitungsgebiet von *G. gymnurus* weder zusammenhängend, noch auf eine bestimmte Klimazone begrenzt (Abb. 2).

Die übrigen Kriterien für eine Abtrennung von *G. gymnurus* als eigenständige Art bleiben - um es vorweg zunehmen - nach meiner Auffassung vollkommen unerfüllt. Ihre Stammesgeschichte muss nach den schon dargelegten Befunden - ganz im Gegenteil - als polyphyletisch angesehen werden. Zudem haben sich fortpflanzungsbiologisch wirklich greifende Isolationsmechanismen in Europa nur zwischen zwei sympatrisch lebenden Populationen in Island entwickelt (Kristianson et al. 2002, 2004, 2006, Ólafsdóttir et al. 2006). Aber überall dort, wo sich Kontaktzonen zwischen der voll und niedrig beschildeten Form ergeben, ist eine Hybridation mit einer uneingeschränkt fertilen und polymorphen Nachkommenschaft zu verzeichnen. Aus diesen Gründen lehnt auch Paepke (2002) den Artenstatus von *G. gymnurus* und *G. islandicus* ab. Diese Integrationsräume zwischen voll und niedrig beschildeten Individuen bestehensowohl im Meer als auch im Süßwasser und nehmen einen verhältnismäßig großen Raum ein, gemessen an der Gesamtverbreitung des Dreistachligen Stichlings (Abb. 2).

In Anbetracht dieser Erkenntnisse ist eine Teilung des Dreistachligen Stichlings in getrennte Arten allein auf der Grundlage einer morphologischen Verschiedenheit nach meiner Ansicht nicht gerechtfertigt. Die Entwicklung von einer voll in eine niedrig beschildete Form sollte daher in erster Linie weiterhin als Folge der Anpassung an ökologisch veränderte Lebensbedingungen interpretiert werden. Unter diesen Voraussetzungen bliebe es in Europa vorerst nur bei der einen Art *Gasterosteus aculeatus*, die grob in die drei phänotypischen Hauptgruppen Trachurus (für voll beschildet), Semiarmatus (für partiell beschildet) und Leirus (für niedrig beschildet) differenziert werden kann.

Die Lateralschildzahl und ihre Anordnung ist jedoch keineswegs immer so angelegt, dass alle Individuen ohne Weiteres einer der drei Hauptbeschildungsgruppen zugeordnet werden können. Solche Typen repräsentieren vielmehr eine Reihe morphologisch ganz unterschiedlicher Zwischenformen, die im Zusammenschluss ihrer Vielfalt einen lückenlosen Übergang von der voll bis zur niedrig beschildeten und im Extremfall schildlosen Form erkennen lassen.

Die Häufigkeit und Vielfältigkeit dieser Zwischenformen und Unregelmäßigkeiten innerhalb der morphologisch grob differenzierten Hauptgruppen ist ein Themenbereich dieser Arbeit. Ein anderer Teil befasst sich mit Untersuchungen zum Vorkommen auf den Körperseiten asymmetrisch angelegter Schildzahlen von Vertretern der Trachurus- und Leirus-Form verschiedener Populationen. Die von mir dazu ermittelten Verhältniswerte (siehe Kapitel Anlage zur Pädomorphose) stehen nicht immer im Einklang mit den bislang hierzu publizierten Forschungsergebnissen.

Daraus ergibt sich die Frage, ob die Reduktion von Lateralschilden möglicherweise ein auf Progenese (einer Form der Pädomorphose) beruhender Grundcharakter dieses Stichlings ist, dies wird in den folgenden Kapiteln eingehend diskutiert. Die ganze Breite und Mannigfaltigkeit der in dieser Arbeit aufgezeigten morphologisch nicht eindeutig zuordbaren „Übergangstypen“ wird aber nur dann verständlich, wenn wir uns zunächst mit dem Grundcharakter der drei phänotypischen Hauptgruppen dieses Stichlings auseinandersetzen.

Material und Methodik

Die insgesamt 2.826 untersuchten Stichlinge stammen aus verschiedenen Gewäs-

sern Nordrhein-Westfalens, der Eider bei Kleihörn, der Elbe bei Hamburg, der Schlei bei Kappeln und von Tangstedt bei Hamburg. In Tab. 1 sind alle untersuchten Populationen (mit Ausnahme der Izniksee-Leihpräparate und der Ostseepopulation aus der Schlei bei Kappeln) und die zur Untersuchung gekommenen Anzahlen enthalten. Die Lateralschildtypen der in Tab. 1 (s. 40) aufgeführten Populationen wurden jeweils zu Beginn der Laichzeit in den Jahren 2003 bis 2018 durch Reusen- und Kescherfänge gesammelt. Nur Individuen mit einer Gesamtlänge von mindestens 3 cm wurden berücksichtigt.

Ein Teil der Tiere wurde zunächst in einer 4%-igen Formaldehyd-Lösung fixiert, nach Bleichung mit 30%-igem Wasserstoffperoxyd mehrere Tage in 90%-igen Alkohol gegeben und dann mit Alizarin rot S. Mononatriumsalz (C.I. 58005) angefärbt. Ein anderer Teil wurde in 96%-igen Alkohol präpariert und in angetrocknetem Zustand mit einer 5- bis 6-fach vergrößernden Lupe untersucht.

Alle so gesammelten Daten basieren auf der Auszählung und Anordnung der Knochenschilde beider Körperseiten und wurden pro Jahr und Sammlung statistisch erfasst. Entsprechend der so ermittelten Werte zur Zahl und Verteilung der Lateralschilde wurden die Präparate - sofern möglich - einer der drei morphologisch unterschiedenen Hauptgruppen zugeordnet. Diejenigen Individuen, die dem vorgegebenen Muster der phänotypischen Hauptgruppen nicht entsprachen, wurden separiert, ihre Zahl und ihre jeweiligen Besonderheiten tabellarisch festgehalten. Die auf diese Weise gewonnenen Ergebnisse liefern eine Vergleichsmöglichkeit von sich verändernden Anteilen phänotypischer Grundformen und das Auftreten davon abweichender Erscheinungstypen im Verlauf mehrerer Generationen innerhalb einzelner Populationen.

Die von mir zum Thema „Lateralschild-Vererbung“ vorgenommenen Kreuzungen wurden ausschließlich in Gartenteichen ohne sonstigen Fischbesatz durchgeführt, da die Aufzucht einer statistisch relevanten Zahl der Brut im Aquarium nur mit der Fütterung von Nauplien des Salinenkrebses gelingt und sich somit aufwendig gestaltet. Die Zuchtansätze bestanden (je nach Teichgröße) aus 2 bis 3 Männchen und 3 bis maximal 5 Weibchen. Vor dem Einsetzen der Zuchttiere wurden ihre Herkunft, die Schildzahl und deren Anordnung sorgfältig registriert. Um eine ausreichende Ernährung und gute Entwicklung der Jungfische zu gewährleisten, wurden die Elterntiere nach Vollendung ihrer zweiten Brut entfernt. Eine Zufütterung der Brut mit Wasserflöhen erfolgte nur gelegentlich. Erst im Oktober/November wurden die Teiche vollständig abgelassen und der Bestand an Jungfischen (wenn nötig) noch eine gewisse Zeit in jeweils separaten Aquarien bis zum Erreichen einer Gesamtlänge von 30 mm weiter gepflegt, anschließend in Alkohol fixiert und die Daten ihrer Schildkonstellationen tabellarisch erfasst. Insgesamt wurden 518 Kreuzungsnachzuchten erzielt.

Auf die Unterscheidung der Geschlechter wurde dabei verzichtet, da die Geschlechtsmerkmale im Alter von 6 bis maximal 8 Monaten äußerlich nicht immer eindeutig erkennbar sind und geschlechtsbedingte Unterschiede hinsichtlich der Vererbung der Lateralschildzahl laut Münzing (1959) nicht bestehen.

Alle Kreuzungen wurden nur einmalig durchgeführt und ihre Ergebnisse liefern somit lediglich einen Anhaltspunkt, der noch unbestätigt bleibt. Allerdings konnten die Resultate der prozentualen Zusammensetzung der F1-Beschildungsvarianten der in Tab. 1 aufgeführten Kreuzungen Nr. 2 und 5 durch reziproke Verpaarungen mit Eltern gleicher Schildkonstellationen beinahe zu 100% bestätigt werden.

Der vollbeschildete Phänotyp Trachurus

Der voll beschildete Trachurus-Typ wird als marine Ursprungsform von *G. aculeatus* angesehen (Münzing 1959, Wootton 1976, Bell & Foster 1994, Paepke 1996, Östlund-Nilsson et al. 2007) und hat sich laut Bell (1994) in den vergangenen 10 Millionen Jahren nur unwesentlich verändert. Der Phänotyp Trachurus lebt auch gegenwärtig noch vorwiegend marin, ist in zahlreichen Gebieten als Angehöriger von Mischpopulationen und monomorphen Süßwasserpopulationen aber auch weit landeinwärts anzutreffen (siehe Abb. 2). Die marine Form pflanzt sich größtenteils als anadromer Laichwanderer in den in die See mündenden Flusssystemen fort, während andere Populationen ihr gesamtes Leben im Meer verbringen und dort auch laichen.

Die Lateralschilde dieses Phänotyps bilden immer eine komplette Reihe dachziegelartig überlappender Knochenschilde, die in Gestalt kleiner Platten direkt hinter dem Kopfansatz beginnen, sich besonders im Bereich der Rumpfregion vertikal verlängern und mit den letzten 4 bis 8 Schilden einen erhabenen Caudalkiel bilden. Nach eigenen Untersuchungen von 65 Individuen einer nahezu monomorphen Trachurus-Population (1 Leirus unter 64 Trachurus) aus der Schlei bei Kappeln wurden - davon abweichend - jedoch 8 voll beschildete Exemplare (= 12,30 %) mit jeweils 9 Caudalschilden auf beiden Körperseiten gefunden.

Die Breite und vertikale Ausdehnung der einzelnen Schilde kann individuell und populationsabhängig erheblich variieren. Nach eigenen Beobachtungen verjüngen sich besonders bei den permanent im Süßwasser lebenden Trachurus-Individuen die Lateralschilde ab dem Ansatz der Rückenflosse in ihrer vertikalen Ausdehnung häufig recht drastisch und sind dann nur noch in punktförmigen Knochenscheiben angelegt (vergleiche Abb. 1 oben und Abb. 3). In einer Mischpopulation bei Friedenstal (NRW) liegt der Anteil solcher Individuen mit 55 % der voll beschildeten Tiere schon recht hoch und kann hier nach meinen Beobachtungen als zunehmende Tendenz einer Form der Rückbildung hinsichtlich der Lateralschildgröße interpretiert werden.

2014 beschrieben Higuchi et al. eine neue Spezies des Dreistachligen Stichlings (*G. nipponicus*) aus dem Gebiet des Japanischen Meeres mit ganz ähnlich in der Größe reduzierten Knochenschilden im Bereich der hinteren Körperregion (Abb. 4). Mehrere



Abb. 3: Bei vielen der permanent im Süßwasser lebenden Individuen der voll beschildeten Form nimmt die vertikale Ausdehnung der Lateralschilde schon in der mittleren Körperregion deutlich ab und setzt sich dann häufig nur noch in punktförmigen Knochenscheiben fort. Anfärbung mit Alizarin rot. Foto: V. Wagner.

Studien zur Morphologie, Genetik und Ethologie legen nahe, dass es sich um eine von *G. aculeatus* differenzierte Spezies handelt (Honma et al. 1986, Haglund et al. 1992, Higuchi & Goto 1996, Ishikawa & Mori 2000, Kitano et al. 2007, Kume et al. 2005, 2010) und dass die beiden Formen sich vermutlich schon vor 2 Millionen Jahren auseinanderentwickelten, als das Japanische Meer durch Absenkung des Meeresspiegels vom Pazifischen Ozean isoliert wurde (Kitano et al. 2007).

Die spezifische Abtrennung von *G. nipponicus* vom *G. aculeatus*-Komplex basiert jedoch nicht allein auf einer morphologischen Verschiedenheit, sondern ist auch genetisch begründet. Bei *G. nipponicus* ist das angestammte Y-Chromosom mit einem Nichtsex-chromosom verschmolzen - so entstand ein neues Sexchromosom (Kitano et al. 2008). Dadurch gehen aus der Verpaarung von *G. aculeatus*-Männchen mit Weibchen von *G. nipponicus* sterile männliche Nachkommen hervor, während die umgekehrte Verpaarung fertile weibliche und männliche Nachkommen hervorbringt. Obwohl die Bruthabitate der beiden Formen bis zu 90 % räumlich getrennt sind (Kume et al. 2010), die Männchen von *G. nipponicus* ein insgesamt aggressiveres Balzverhalten zeigen (Kitano et al. 2008) und eine chromosomale Verschiedenheit besteht, ist die Wirksamkeit der Isolationsmechanismen zwischen *G. aculeatus* und *G. nipponicus* noch nicht so weit fortgeschritten, dass einer Hybridation vollständig entgegen gewirkt werden kann (Kume et al. 2005, Kitano et al. 2011). Aus diesem Grund ist es zumindest fraglich, ob eine Abtrennung des „Japanischen Stichlings“ (*G. nipponicus*) als eigenständige Art wirklich gerechtfertigt ist.

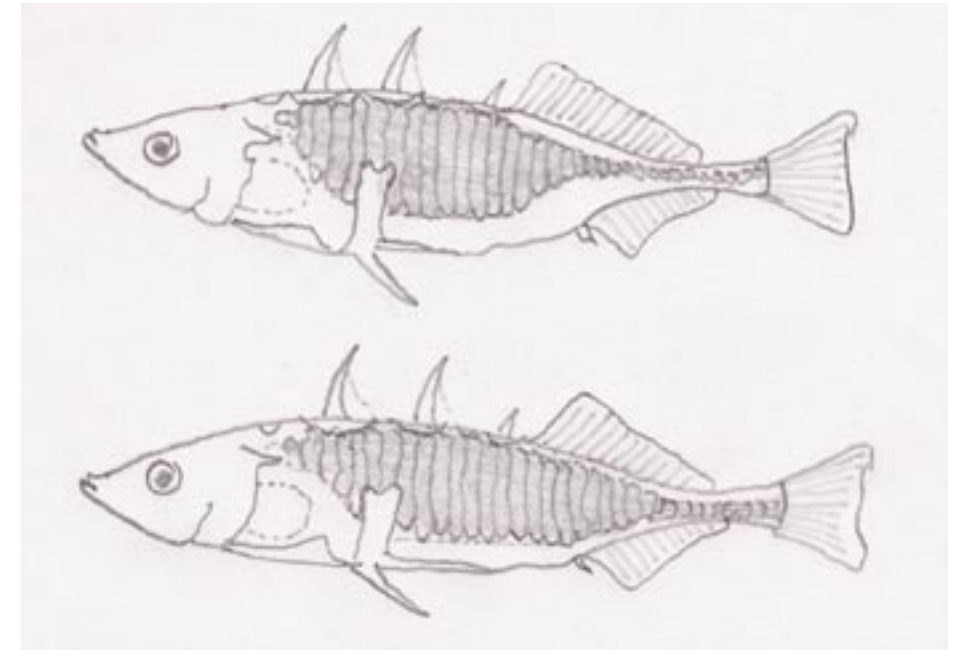


Abb. 4: Unterschiedliche Lateralschild-Ausprägung zwischen *G. nipponicus* (oben) und *G. aculeatus* nach einer Vorlage aus Higuchi et al. (2014). Zeichnung: L. Drifte.

Die Angaben zur Schildzahl der voll beschildeten Trachurus-Form reichen von 29 bis 33 (Münzing 1959), 29 bis 35 (Wootton 1976) und bis maximal 36 Schilden (Bell 1981) auf einer Körperseite. Die Lateralschildzahl dieses Phänotyps schwankt nach den Angaben in der Fachliteratur somit zwischen minimal 29 und maximal 36 Schilden.

Der niedrig beschildete Phänotyp *Leiurus*

Das Gegenstück zur Morphgruppe Trachurus bildet der niedrig beschildete Phänotyp *Leiurus*. Im Hinblick auf die ökologische Plastizität ist diese Morphgruppe gegenüber der marinen und anadromen Trachurus-Form deutlich eingeschränkter. Von wenigen Ausnahmen abgesehen ist dieser Phänotyp ausschließlich im Süßwasser vertreten und hat die ursprünglich enorme Salinitätstoleranz durch den permanenten Aufenthalt im Süßwasser weitgehend eingebüßt. So sind die Süßwasserformen bei niedrigen Temperaturen unter Meerwasserbedingungen nicht mehr in der Lage, ausreichend zu osmoregulieren und sterben deshalb an den Folgen einer zu hohen Salzkonzentration im Körper (Gutz 1970). Darüber hinaus offenbaren ihre Spermatozoen im Seewasser eine im Vergleich zu den anadromen Formen geringere Lebensaktivität (McPhail 1969, Ziuganov & Khlebovich 1979). Der *Leiurus*-Phänotyp wird daher allgemein als „Süßwasserform“ des Dreistacheligen Stichlings aufgefasst. Durch die Aufgabe des Wanderungsverhaltens und erdgeschichtlich bedingte Isolationsprozesse konnte sich eine Vielzahl von binnenländischen Populationen herausbilden. Es entwickelten sich im Vergleich zu der marinen Ursprungsform eine ganze Reihe von morphologisch mehr oder weniger deutlich differenzierten Varianten, die aber durch den ausbleibenden Austausch mit anderen Populationen allmählich genetisch verarmten (Malhi et al. 2006). Die veränderten klimatischen -, ökologischen - und Raubfeind-Verhältnisse führten unter anderem auch zur Reduktion der Lateralschildzahl.

Am Beispiel des fossilen *Gasterosteus doryssus* aus der letzten Epoche des Tertiärs konnte von Bell & Haglund (1982) nachgewiesen werden, dass es auch vor Millionen Jahren schon niedrig beschildete und sogar schildlose Formen von *G. aculeatus* gab. Doch der Ursprung der meisten heute existierenden Populationen der Morphgruppe *Leiurus* ist auf einen wesentlich späteren Zeitpunkt zurückzuführen.

Sicherlich gab es Süßwasserp Populationen, die während der letzten Eiszeit außerhalb der Zone des riesigen Eisschildes in pleistozänen Refugien existierten, z.B. in Alaska (McPhail & Lindsey 1970), möglicherweise auch in anderen eisfreien Bereichen der nordamerikanischen Ostküste (O'Reilly et al. 1993), in der gesamten eurasischen Zone, einschließlich den Gebieten des heutigen Belgiens, Frankreichs, Spaniens und des nördlichen Mittelmeerraums (Münzing 1959, Mäkinen & Merilä 2007, Cano et al. 2008, DeFaveri et al. 2012). Alle anderen Süßwasserp Populationen können jedoch frühestens mit dem Zurückweichen des Eises vor etwa 15.000 bis 10.000 Jahren entstanden sein. Die heutige Verbreitung von *G. aculeatus* im binnenländischen Raum ist laut Münzing (1959) somit weitgehend als Ergebnis postglazialer Ausbreitungsstrukturen von ehemals mehr oder weniger voll beschildeten anadromen Einwanderern aufzufassen.

Obwohl es noch nicht gelungen ist, alle Ursachen für den Verlust von Lateralschilden aufzuklären, konnten inzwischen mehrere Faktoren gefunden werden, die diese Reduktion beeinflussen. Maßgeblich beteiligt sind nachweislich ein niedriges Kalziumniveau (Heuts 1947a), Strömungsverhältnisse (Baumgartner & Bell 1984), Parasiten-Empfänglichkeiten (McLean 1980), eine gesteigerte Körperflexibilität, unterschiedliche Anforderun-

gen an die Schwimmleistung (Taylor & McPhail 1986, Bergstrom 2002), sowie Veränderungen des vorherrschenden Raubfeindsystems (Reimchen 1995, 2000) und der Klimaverhältnisse (Hagen & Moodie 1982).

Ein Blick auf die geografische Verteilung der Beschildungsformen offenbart eine lose Wechselbeziehung zu den Verhältnissen der Jahresdurchschnittstemperaturen. Nach Hagen & Moodie (1982) sind hoch beschildete Formen von *G. aculeatus* in einer größeren Häufigkeit in Gebieten der Ostküste Asiens, Nordamerikas sowie in Teilen Osteuropas verbreitet. Niedrig beschildete Phänotypen sind in diesen Gebieten eher selten, oder kommen dort gar nicht vor (Östlund-Nilsson et al. 2007). Diese Regionen weisen nach den Angaben der Autoren alle ein ähnliches Klima und in etwa übereinstimmende Winter- und Sommertemperaturen von 6,6 bis 10 °C auf. Umgekehrt dominieren die

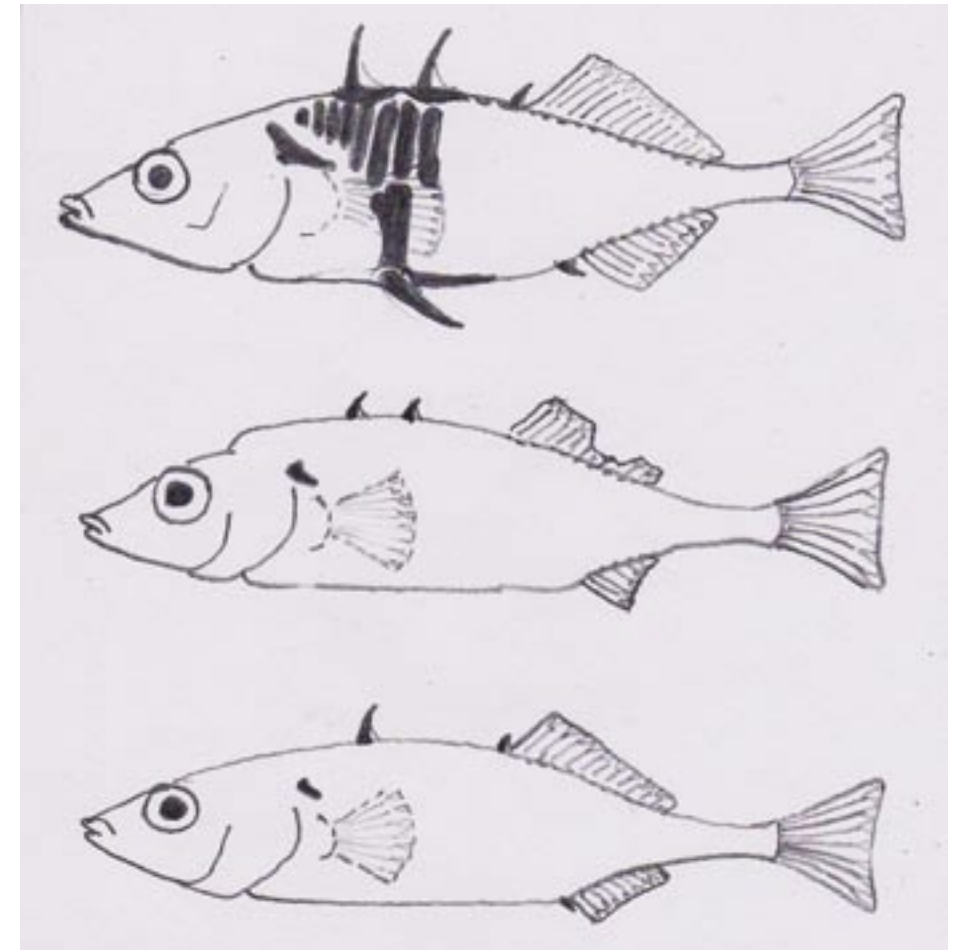


Abb. 5: Repräsentative Individuen vom Rouge Lake (Mitte), Serendity Lake (unten) und der auf Haida Gwaii morphologisch gewöhnlichen Form von *G. aculeatus*. Vereinfacht nach einer Vorlage aus Reimchen (1984). Zeichnung: L. Drifte

niedrig beschildeten Phänotypen im Bereich der Westküste von Nordamerika und im Westen Europas (Abb. 2), wo die Temperaturen im Winter zwischen 4,5 und 15,5 °C und im Sommer zwischen 10 und 21 °C rangieren.

Eine Reihe von Studien zur geografischen Variabilität, Genetik und zu Tauglichkeitseffekten der Lateralschildvarianten erklären viele der ökologischen und genetischen Zusammenhänge zur Entstehung des Phänotyps *Leiurus* (Münzing 1959, Hagen & Gilbertson 1972, 1973a,b, Kynard 1972, 1979; Hagen 1973, Moodie et al. 1973, Avise 1976, Ziuganov 1983, Banbura 1994, Colosimo et al. 2004). Der Umwandlungsprozess von einer voll beschildeten in eine niedrig beschildete Form kann sich unter günstigen Bedingungen in einem Zeitraum von nur etwa 10 Generationen vollziehen (Bell et al. 2004) und wird als „Rapid Evolution“ bezeichnet.

Die Angaben zur Lateralschildzahl der Morphgruppe *Leiurus* rangiert zwischen 1 und 9 (Wootton 1976, Östlund-Nilsson et al. 2007), 4 bis 10 für den ostdeutschen Raum (Paepke 1996), 4 bis 7 für Grönland, Island und Neufundland (Münzing 1959), und 3 bis 8 für den Raum Hamburg (Münzing 1959). Eigene Untersuchungen mehrerer Populationen im Raum Lippe (NRW) erbrachten eine Lateralschildzahl zwischen 3 und 7. Laut Reimchen (1984) sind sogar bis zu 0 Lateralschilden im Rouge- und Serendity-Lake auf Haida Gwaii in British Columbia (Abb. 5) registriert worden. Ferner wurde eine schildlose Variante unter dem Synonym *G. hologymnus* von Regan (1909) aus Rom beschrieben, eine weitere mit 0 bis 4 als *G. algerensis* von Sauvage (1874) aus Algier und eine als *G. santa annae* bezeichnete Form mit 2 bis 3 Schilden aus Kalifornien (Regan 1901). Bertin (1925) betrachtet die drei letztgenannten, teilweise schildlosen Formen als vierte Morphgruppe und bezeichnet sie als „hologymnus“. Hubbs (1929) kritisiert diese Klassifizierung. Münzing (1959) zieht den Artenstatus der letztgenannten drei Formen ein und stellt sie zur Phänotypengruppe *Leiurus*, da sie seiner Auffassung nach lediglich die äußerste Grenze der Variation innerhalb dieser Morphgruppe verkörpern. Seit Hagen & Gilbertson (1972) werden bei *G. aculeatus* allgemein nur noch drei morphologische Hauptgruppen unterschieden. Demnach besitzt der Phänotyp „*Leiurus*“ also 0 bis maximal 10 Lateralschilder, die ausschließlich im Bereich der vorderen Rumpfregion angelegt sind, aber niemals einen Caudalkiel bilden.

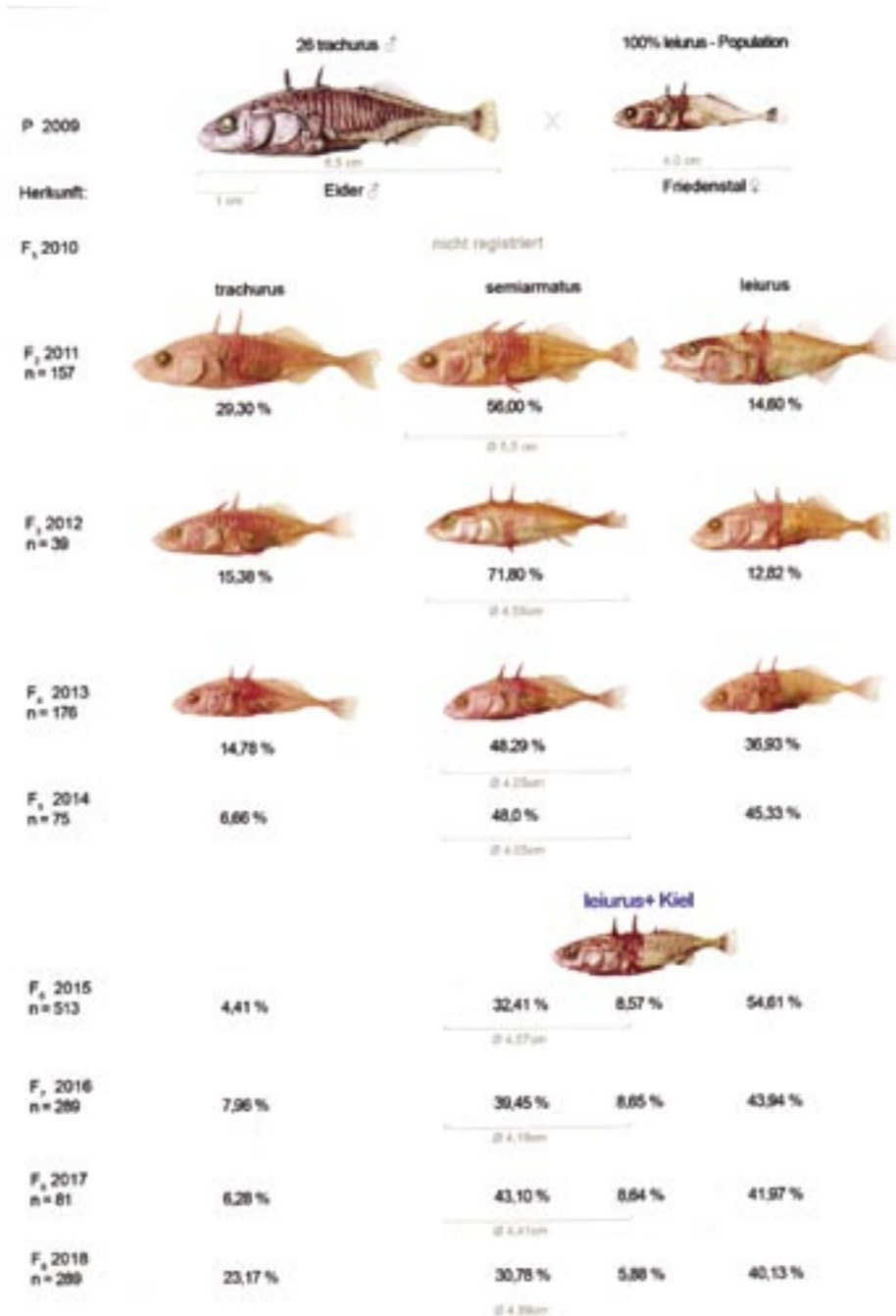
Der partiell beschildete Phänotyp *Semiarmatus*

Im Hinblick auf die Zahl der Lateralschilder kann die Morphgruppe der partiell beschildeten *Semiarmatus*-Form als ein Intermediat zwischen dem voll beschildeten *Trachurus* und dem niedrig beschildeten *Leiurus*-Typ betrachtet werden. Typisch für diesen sowohl in der See als auch im Süßwasser vertretenen Phänotyp ist eine mehr oder weniger große Lücke zwischen den Schilden in der vorderen Rumpfregion und den Schwanzstiel besäumenden Caudalschilden (siehe Abb. 1 und die beiden rechten Reihen in Abb. 7, S. 18). Dieser Befund verleitet zu der Annahme, dass es sich bei dem *Semiarmatus*-Typ um eine Mischform handelt, die aus der Kreuzung zwischen voll und niedrig beschildeten Formen hervorgegangen ist. Zahlreiche Kreuzungsexperimente (Münzing 1959, Hagen & Gilbertson 1973a, Avise 1976, Ziuganov 1983, Cresko et al. 2004, Colosimo et al. 2004) bestätigen diese Annahme. Die Tatsache, dass aus der Kreuzung zwischen voll und niedrig beschildeten Formen oder Populationen der partiell beschildete *Semiarmatus*-Typ hervorgeht, lässt keinen Zweifel daran, dass zumindest in denjenigen Regionen, wo die beiden Ausgangsformen *Trachurus* und *Leiurus* aufeinandertreffen, der morphologisch intermediäre *Semiarmatus*-Typ als Kreuzungsprodukt aufzufassen ist.

Vielschichtige Isolationsmechanismen zwischen anadromen und stationären Populationen - wie etwa Unterschiede der Fortpflanzungszeiten (Hagen 1967, Ziuganov et al. 1987), der Bevorzugung von Neststandorten (Hagen 1967) und im Balzverhalten (Mori 1987, Ishikawa & Mori 2000) - sprechen für ein insgesamt ausgeprägtes assortatives Paarungsverhalten (Hay & McPhail 1975, McPhail & Hay 1983, Ziuganov et al. 1987, Östlund-Nilsson, et al. 2007). Demnach paaren sich beide Formen also bevorzugt mit Partnern des eigenen Erscheinungstyps. Andere Forschungen von Jones et al. (2008) und Furin et al. (2012) fanden dagegen keine direkten Beweise für ein positiv assortatives Paarungsverhalten, d.h. dass Dreistachelige Stichlinge zu einer Verpaarung möglichst gleicher Form neigen. Jedenfalls bleibt festzustellen, dass es unter Laborbedingungen kaum nennenswerte Barrieren gibt, die die Bastardierung zwischen den Ausgangsformen *Trachurus* und *Leiurus* beeinträchtigen. Zwar konnte Heuts (1946) in Laborexperimenten zeigen, dass die Eier von marinen *Trachurus*- und binnenländischen *Leiurus*-Weibchen unterschiedliche Salinitätsverhältnisse zur optimalen Entwicklung benötigen, aber nach den Ergebnissen der Kreuzungsexperimente von Münzing (1959), McPhail (1994), Jones et al. (2008) und zahlreichen eigenen dazu durchgeführten Kreuzungen (siehe S. 21), sind die Hybriden und Rückkreuzungen untereinander uneingeschränkt fruchtbar und lebensfähig.

Die Überlebenschancen der Hybriden in der Natur können allerdings sehr verschieden sein. So berichtet Hagen (1967) vom Little Campbell River in British Columbia, dass es dort lediglich eine kleine Integrationszone gibt, in der nur wenige anadrome und stationäre Individuen aufeinandertreffen, deren Nachkommenschaft aber vollständig eliminiert wird. Im Einzugsbereich der großen mitteleuropäischen Flusstäler beträgt der Anteil der voll beschildeten Form laut Paepke (1996) durchschnittlich etwa 52 %, der der *Leiurus*-Form etwa 30 % und der Anteil der aus Bastardierungen hervorgegangenen partiell beschildeten Form in der Regel nur um die 18 %. Paepke weist in diesem Zusammenhang aber explizit darauf hin, dass der Genaustausch zwischen den beiden Ausgangsformen in dieser Region vielerorts durch Wehre, Staustufen oder andere natürliche Hindernisse unterbunden ist. Das bedeutet, dass der Anteil der Hybrid-Form unter der Bedingung eines uneingeschränkten Genaustauschs möglicherweise größer wäre. Nach eigenen Untersuchungen wurde dagegen in einem in die Pinnau mündenden Bach bei Tangstedt, im Norden Hamburgs, in den nur wenige anadrome Laichwanderer der Nordsee-Mischpopulation unter Hochwasserbedingungen einzuwandern vermögen, folgende Zusammensetzung vorgefunden: Von 44 Individuen entsprachen 15,90 % dem voll beschildeten, 27,27 % dem *Leiurus*- und immerhin 61,37 % dem partiell beschildeten Typ. Viele Befunde legen nahe, dass Selektionsprozesse die relativen Verhältnisse zwischen den drei Morphgruppen in polymorphen Populationen bestimmen (Wootton 1976).

Ein weiteres Beispiel dafür liefert die stationäre Binnenland-Population im lippischen Friedenstal (NRW). In diesem vollkommen isolierten und ansonsten fischfreien Gewässer - mit einer Grundfläche von etwa 14 x 14 Metern - wurden von mir im Jahr 2009 26 voll beschildete Männchen der Eiderpopulation zu einer dort seit Jahrzehnten ansässigen reinen *Leiurus*-Population gesetzt. Basierend auf Untersuchungen von jeweils zum Winteranfang und darauf folgenden Frühjahr vorgenommenen Reusenfängen dieser „Freilandpopulation“ war der gesamte Bestand phänotypisch schon in der zweiten Folgegeneration vollständig durchmischt. Dabei konnte ein Anteil von voll beschildeten Tieren mit 29,3 %, der partiell beschildeten mit 56,0 % und der niedrig beschildeten, dort ursprünglichen Form mit nur noch 14,6 % ermittelt werden (Abb. 6). Ab der vierten,



spätestens aber fünften Generation pendelte sich ein relativ stabiler Verhältniswert von durchschnittlich 6,33 % für die voll beschildete, rund 41 % für die partiell beschildete und 46,46 % für die Leirus-Form ein. Aber in den letzten drei Generationen ist auch ein Anteil von 8,62 % auffallend niedrig beschildeter Semiarmatus-Varianten zu berücksichtigen, auf deren morphologische und genetische Besonderheiten in den beiden nachfolgenden Kapiteln noch ausführlich eingegangen wird.

Ganz andere Verhältnisse liegen bei der panmiktischen Großpopulation der europäischen Nordseeküste und der nordwestlichen Gebiete der Ostseeküste vor. Hier ist der partiell beschildete Semiarmatus-Typ in südwestlicher Richtung zunehmend weit verbreitet und stellt mit 49 % gegenüber 42 % voll beschildeten Individuen an den Küsten Belgiens (Heuts 1947a) den größten Anteil dieser marinen Mischpopulation. Das weist darauf hin, dass die Semiarmatus-Form in bestimmten marinen Habitaten einen selektiven Vorteil hat (Wootton 1976). Münzing (1959) betrachtet die partiell beschildete Form in der Nordsee daher als einen voll integrierten Genotyp, der allem Anschein nach besonders gut an die stark wechselnden Salinitätsverhältnisse adaptiert ist.

Bei dem geringen Anteil des Phänotyps Leirus (3,12 %) im Gebiet der Eider (Eigenuntersuchung von n = 158) und maximal nur 9 % an den Küsten Belgiens (Heuts 1947a, Münzing 1959) liegt aber nahe, dass der hohe Anteil der Semiarmatus-Variante hier nicht allein aus der Hybridation zwischen den voll beschildeten und den wenigen niedrig beschildeten Angehörigen dieser Mischpopulation zu erklären ist. Die vielen in die Nordsee mündenden Flusssysteme bieten zwar einen weitläufigen Integrationsraum, doch - wie bereits bemerkt - schränken verschiedene Isolationsmechanismen und zahlreiche wasserbauliche Elemente den Genaustausch mit den im Süßwasser vertretenen, niedrig beschildeten Flusspopulationen weitgehend ein. Im Einzugsgebiet der Eider findet ein Genaustausch möglicherweise gar nicht statt, da die in den Seliuzügen zurückbleibenden Individuen in den Wintermonaten größtenteils ersticken (Daniel 1965) und sich dort somit keine Süßwasserpöpopulationen entwickeln können. Aber aus den Kreuzungen von Trachurus x Semiarmatus, die ja die Hauptanteile dieser Mischpopulation bilden, fallen nach Münzing (1959) die meisten Nachkommen auf den Phänotyp Semiarmatus zurück (siehe auch Abb. 11, S. 26) - so lässt sich der hohe Anteil der intermediären Mischform in der Nordsee, sowohl genetisch als auch physiologisch, gut erklären.

Die Schildzahl dieser aus Kreuzungen hervorgegangenen, partiell beschildeten Individuen ist sehr verschieden (Abb. 7) und wird mit minimal 8 oder 9 bis zu maximal 30 Schilden pro Körperseite angegeben (Wootton 1976, Paepke 1996, Östlund-Nilsson et al. 2007). Sie kann aber nach eigenen Untersuchungen von einzelnen Individuen der Eiderpopulation auch aus bis zu 33 Schilden bestehen (zweites und drittes Exemplar in Abb. 7 oben rechts). Ferner ist zu bemerken, dass die Schildzahl beider Körperseiten bei der partiell beschildeten Form in Mischpopulationen nicht immer übereinstimmen muss. Laut Paepke (1996) differieren die Zahlen meist nur um 1 bis 2 Schilde, können sich aber auch um bis zu 10 (Münzing 1959), im Extremfall sogar durch 18 Schilde unterscheiden (Paepke 1996). Im Gebiet der Unterelbe liegt der Mittelwert bei 20 bis 22 Schilden pro Körperseite (Münzing 1959). Exemplare mit weniger als 15 Schilden werden dort nur selten gefunden. Nach eigenen Untersuchungen ist ihr Vorkommen bei

Abb. 6 (links): Vererbungsmuster der Lateralschild-Varianten am Beispiel von acht Generationen nach der Einkreuzung von nur 26 voll beschildeten Männchen in eine genetisch reine Leirus-Population. Anfärbung mit Alizarin rot. Foto: V. Wagner.

der Elbpopulation aber größer als bei der weiter nördlich lebenden Eiderpopulation, wo unter 136 untersuchten *Semiarmatus*-Individuen lediglich 4 solcher Tiere (2,94 %) gefunden werden konnten. Leider gibt die Arbeit von Kahl & Thiel (2018) in der Unterelbe dazu keinen weiteren Aufschluss, weil nur *Trachurus*- und *Leiurus*-Formen im Sinne von West- und Ost-Stichling unterschieden wurden, aber auf das Vorkommen von Hybriden (hier = *Semiarmatus*) nicht weiter eingegangen wurde.

Semiarmatus-Typen mit und ohne Caudalkiel und immer mit schildfreier Lücke

In trimorphen Mischpopulationen treten immer wieder einzelne Individuen auf, die ihrer äußeren Erscheinung nach (ähnlich wie die wie die auf S.26 beschriebene Iznik-Population) mit nur 4 bis 7 Rumpfschilden am ehesten der *Leiurus*-Form entsprechen, jedoch einen Caudalkiel besitzen (siehe linke Spalte oben in Abb. 7). Dieser ist bei solchen Tieren meist nur wenig erhaben und daher auch bei genauer Betrachtung am lebenden Objekt nur schwer zu erkennen. Nach Einkreuzung von 26 männlichen *Trachurus* in eine 100 %

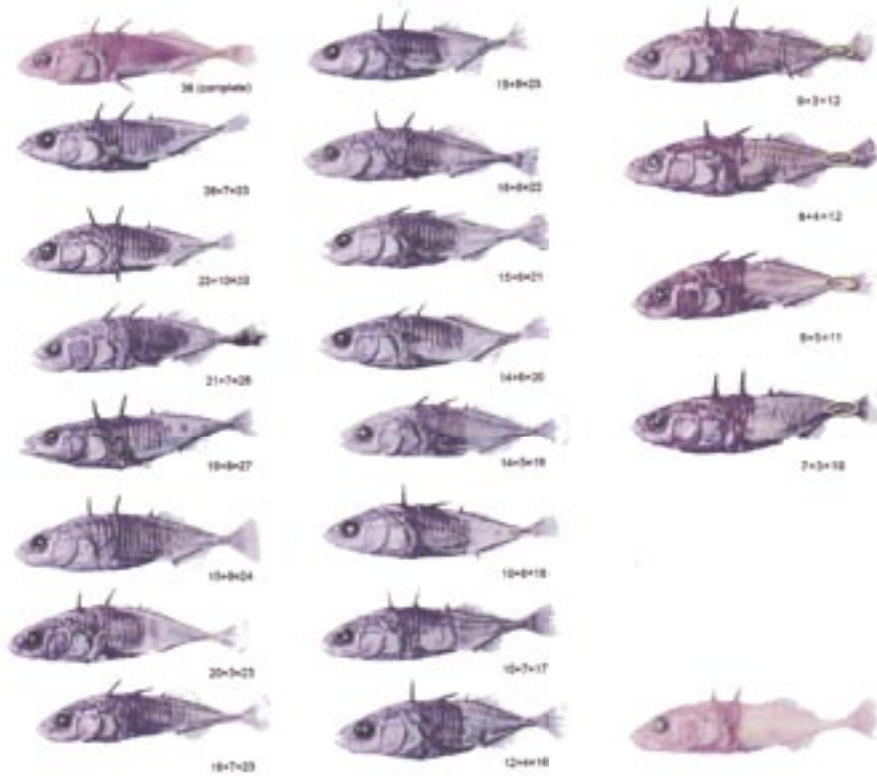


Abb. 7: Verschiedene Beschildungsvarianten der partiell beschildeten Form aus einer Sammlung des Verfassers im Gebiet der Eider (die beiden Spalten links) und der Unterelbe (rechts). Zum Vergleich ist der Aufnahme ein voll beschildetes Exemplar des Phänotyps *Trachurus* (oben links) und *Leiurus* (unten rechts) beigefügt. Anfärbung mit Alizarin rot. Foto: V. Wagner.

reine *Leiurus*-Population (Friedenstal) traten in der sechsten Folgegeneration 8,57 % ($n = 513$), der siebten 8,65 % ($n = 289$) und der achten 8,64 % ($n = 81$) dieses Erscheinungstyps auf (siehe Abb. 6). Ähnliche „Zwischentypen“ wurden von mir auch schon häufiger in einer Mischpopulation im Pinnau-Zufluss bei Tangstedt (Raum Hamburg) gefunden, die im Spätherbst 2016 fast 16 % von insgesamt 44 untersuchten Individuen stellten. Die recht unterschiedlichen Konstellationen der Rumpf- und Caudalschilde beider Körperseiten von 21 präparierten Individuen dieses Erscheinungstyps sind in Tab. 2 (siehe S.39) wiedergegeben.

Ein ganzer Teil dieser in der Rumpfregeion sehr niedrig beschildeten *Semiarmatus*-Typen ist nach ihrer Gesamtschildzahl eindeutig der Morphgruppe *Semiarmatus* zuzuordnen (weiße Felder in Tab. 2). Die Individuen mit der Schildkombination beider Körperseiten von 10:9, 10:8, 9:9, 9:8, oder gar 8:8 (gelbe Felder in Tab. 2) bewegen sich dabei im Grenzbereich zwischen den in der Fachliteratur dargestellten Kriterien von minimal 8 bis 9 Schilden für die Morphgruppe *Semiarmatus* und 0 bis 10 Schilden für die *Leiurus*-Gruppe. Auch sie sind trotz ihrer geringen Rumpfbeschildung mit maximal nur 7 Schilden wegen ihres vorhandenen Caudalkiels gerade noch als Vertreter der *Semiarmatus*-Gruppe zu betrachten. Anders jedoch verhält es sich bei den 5 Individuen mit einer Gesamtschildzahl von nur 7 auf einer ihrer Körperseiten (grüne Felder in Tab. 2). Da sie den Wert von minimal 8 für die Morphgruppe *Semiarmatus* festgelegte Schildzahl auf zumindest einer oder sogar beiden Körperseiten unterschreiten, können sie genau genommen - trotz ihres Caudalkiels - nicht als *Semiarmatus*-Typ eingestuft werden. Man müsste sie korrekterweise als „*Leiurus* mit Kiel“ bezeichnen (Ziuganov 1983, Banbura & Bakker 1995). Hinweise darauf, dass solche außergewöhnlichen Phänotypen - wenn auch nur in relativ geringer Zahl - durchaus auftreten können, wurden von mir - trotz eingehender Recherchen in der neuzeitlichen Fachliteratur neben diesen beiden erwähnten Arbeiten nur noch bei Ahnelt et al. (2006) gefunden. Die Autoren fanden eine solche Lateralschildvariante in einem Dorfteich in Österreich und betrachten diese als zusätzliche vierte Beschildungsform. Im Harder Dorfteich fanden sie 51 % voll beschildete, nur 6,1 % partiell beschildete Tiere und bemerkenswerte 12,1 % der Variante „*Leiurus* + Kiel“. Als Erster identifizierte Ziuganov (1983) diese Schildvariante und betrachtet sie ebenfalls als eine vierte Morphgruppe von *G. aculeatus*. Banbura & Bakker (1995) untersuchten die phänotypische Zusammensetzung einer anadromen Mischpopulation bei Den Halder in Holland. Sie fanden 5,7 % *Leiurus*, 31,05 % *Semiarmatus*, 51,58 % *Trachurus* und 11,4 % des Phänotyps *Leiurus* mit Kiel. Von 40 Exemplaren dieses Morphtyps war der Caudalkiel bei sechs Tieren (= 15 %) nur auf einer Körperseite ausgebildet, fünf Individuen (= 12,5 %) wiesen nur einen sehr kleinen Kiel auf. Diese von Banbura & Bakker bei der Den Helder-Population festgestellten Verhältniszahlen sind jedoch zu hinterfragen, da ihre Richtwerte für die Morphgruppe *Leiurus* und *Leiurus* mit Kiel mit weniger als 18 Schilden, die für *Semiarmatus* mit 19 bis 38 Schilden und für *Trachurus* mit mehr als 39 Lateralplatten angegeben werden und damit nicht den für diese Morphgruppen festgelegten Werten entsprechen (siehe i.E. die Kapitel ab S. 10). Pohl (1997) und Muerth (2007) beschreiben - ebenfalls aus Österreich - partiell beschildete Typen ohne einen Caudalkiel. Die Anordnung einer solchen Schildkonstellation ist nach meinen Beobachtungen jedoch nur äußerst selten zu finden und überschreitet auch in trimorphen Populationen selten die 1 % Marke (siehe in Tab. 5 unter sonstigen Besonderheiten, S. 42). Der Vollständigkeit halber bleibt noch zu erwähnen, dass der Dreistachelige Stichling in

Österreich ursprünglich nicht beheimatet ist. Im Wiener Becken findet die Art ihre erste Erwähnung bei Gaschott (1941). Die heutigen Vorkommen von *G. aculeatus* in Österreich sind laut Gaschott (1941), Kähnsbauer (1961), Balon (1967) und Ahnelt (1985) aller Wahrscheinlichkeit nach eine Folge der Ausbreitung der von Aquarianern ausgesetzten Tieren.

Die Variante „Leiurus + Kiel“ ist somit im Hinblick auf die Beschreibung der Morphgruppen *Semiarmatus* und *Leiurus* als ein „Novum“ zu betrachten. Im Unterschied zu Ziuganov (1983), Banbura (1994), Banbura & Bakker (1996) und Ahnelt et al. (2006) sehe ich die Variante „Leiurus + Kiel“ - trotz ihrer relativen Häufigkeit - keineswegs als eine neue und damit vierte Morphgruppe. Nach meiner Ansicht verkörpert dieser Typ lediglich eine Variante der morphologisch vielfältigen Zwischenformen der beiden phänotypischen Hauptgruppen *Semiarmatus* und *Leiurus* (siehe dazu Tab. 2, S. 39). Aber Banbura (1994) modifizierte ein von Ziuganov (1983) entwickeltes Modell zur Vererbung der Lateralschildformen von *G. aculeatus*, wonach ein zusätzliches drittes Allel die Kielbildung der Erscheinungsvariante *Leiurus* mit Kiel kontrolliert. Banbura & Bakker (1995) untermauerten diese These mit den Ergebnissen zahlreicher Kreuzungen verschiedener Morphotypen. Auch meine Kreuzungs-Experimente (siehe S. 21) bestätigen ein eigenes Vererbungsmuster des Morphtyps *Leiurus* mit Kiel. Ob dieser Befund jedoch ausreicht, um die Form als eigenständige Morphgruppe zu betrachten, ist nach meiner Ansicht ohne weitere Forschungsarbeiten nicht endgültig zu beantworten. Denn nach meinen Forschungsergebnissen wird der Caudalkiel bei 17,64 % (n = 17) dieser Variante nur einseitig ausgebildet. Im Vergleich zum Vorkommen einseitiger Caudalkielbildung bei den Formen *Trachurus* (n = 88) und *Semiarmatus* (n = 124) von knapp 2 % entspricht das einer Steigerung von rund 16 % und ist somit für den Dreistachligen Stichling als sehr untypisch anzusehen. Zudem ist die Schild-Differenz im Caudalkielbereich bei den Formen *Trachurus* und *Semiarmatus* auch deutlich geringer (siehe Beispiel Friedenstal im Anhang). Die Existenz solcher Phänotypen sollte bei zukünftigen Überlegungen zu einer wie auch immer gestalteten Aufteilung dieses Stichlings in differenzierte Morphgruppen berücksichtigt werden. Vielleicht ist eine solche Gliederung in Anbetracht der in dieser Arbeit dargelegten phänotypischen Vielfalt dieses Stichlings auch gar nicht möglich.

Ganz unabhängig von diesen Überlegungen bleibt festzustellen, dass ein partiell beschildeter *Semiarmatus*-Vertreter mit 30 oder mehr Schilden höher beschildet sein kann als ein niedrig beschildeter *Trachurus*-Typ mit nur 29 und weniger lateralen Knochenplatten - und darüber hinaus können im Extremfall niedrig beschildete *Semiarmatus*-Typen mit 8 oder 9 Knochenplatten niedriger beschildet sein als hoch beschildete Individuen der *Leiurus*-Form mit bis zu 10 Lateralschilden. Somit kann die Morphgruppe *Semiarmatus* nicht über die Schildzahl definiert werden, sondern ihr eigentliches und zugleich einziges Unterscheidungsmerkmal besteht in der nur bei dieser Morphgruppe mehr oder weniger großen, schildfreien Lücke zwischen der vorderen Rumpfregion und dem Caudalkiel. Gelegentlich findet man aber auch Typen der *Semiarmatus*-Form, deren Schildreihe in der Rumpfregion nicht durchgängig ist und durch das Fehlen von 1 bis zu 3 aufeinander folgenden Schilden eine, oder sogar zwei zusätzliche schildfreie Lücken entstehen können. Allein an ihrer Schildzahl gemessen aber gehen die drei Morphgruppen fließend ineinander über und sind somit auch nicht wirklich trennbar.

Zwar behauptet Hay (1969), dass die *Leiurus*-Form vom *Semiarmatus*-Typ außerdem



Abb. 8: Die Anordnung der Lateralschilde von *G. aculeatus* in der vorderen Rumpfregion nach einer Vorlage aus Reimchen (1988). Zeichnung: L. Drifte.

auch durch das Fehlen des Lateralschildes Nr. 1 (Abb. 8) sicher zu unterscheiden sei. Eigene Nachforschungen haben jedoch gezeigt, dass diese Behauptung längst nicht immer zutreffen muss und daher nicht als sicheres Unterscheidungsmerkmal zwischen diesen beiden Morphgruppen gelten kann (siehe Tab. 4 und 5, S. 41, 42). Fraglos besitzen beispielsweise alle Individuen der *Trachurus*- und *Semiarmatus*-Variante der Elbe-, Schlei- und Eiderpopulation den Lateralschild Nr. 1, aber dieser ist nur bei 66,66 % der voll beschildeten Tiere und 30,59 % der partiell beschildeten Individuen aus trimorphen Mischpopulationen auf beiden Körperseiten vorhanden (siehe Tab. 4). Auch dem unteren in der Abb. 9 wiedergegebenen Exemplar der partiell beschildeten Form aus der Unterelbe fehlt dieser Lateralschild Nr. 1 ebenso, wie einigen Individuen der von Münzing (1962b) beschriebenen Iznik-Population (siehe Abb. 13, S. 30). Dagegen ist diese Schildplatte nach meinen Untersuchungen bei bis zu 20 % der Individuen aus monomorphen *Leiurus*-Populationen sogar beidseitig ausgeprägt (siehe Tab. 4 und zweites Exemplar von unten in Abb. 10, S. 23), obwohl sie der

Morphgruppe *Leiurus* - laut Hay - angeblich immer fehlt. In der überwiegenden Mehrzahl trifft das auf solche Tiere zu, die mindestens 6 Lateralschilde pro Körperseite besitzen. Hays Kriterium zur angeblich sicheren Unterscheidung zwischen den Morphgruppen *Leiurus* und *Semiarmatus* ist daher in dieser Arbeit nicht weiter berücksichtigt worden.

Kreuzungsexperimente zwischen verschiedenen Morphtypen von *G. aculeatus*

Dass es sich bei den partiell beschildeten Typen mit nur 5 bis 7 Rumpfschilden eben nicht um gewöhnliche Vertreter der Morphgruppe *Semiarmatus* handelt, wird auch beim Vergleich von Kreuzungsergebnissen deutlich. Heute wissen wir, dass die Lateralschildzahl neben diversen Umwelteinflüssen maßgeblich auch genetisch bestimmt wird (Heuts 1947a,b, Münzing 1959, Hagen & Gilbertson 1973a, Avise 1976, Ziuganov 1979, Paepke 1982, Cresko et al. 2004, Colosimo et al. 2004). Die Dominanzverhältnisse der Erbeigenschaften von Kreuzungen zwischen vermutlich reinerbigen voll und niedrig beschildeten Formen beziehungsweise Populationen verschiedener Herkunftsverhältnisse erweisen sich jedoch längst nicht immer gleich. Trotz aufwendiger Bemühungen ist es bisher nicht gelungen, einen auf das gesamte Verbreitungsgebiet des Dreistachligen Stichlings allgemein anwendbaren Vererbungsmodus für das Merkmal der Lateralschildvarianten zu erarbeiten. Die bisher dazu entworfenen genetischen Modelle spiegeln

häufig nur die spezifischen Erbeigenschaften von Eltern aus ihren jeweiligen Herkunftsgebieten wider und lassen sich nicht ohne Weiteres auf Eltern gleicher Morphotypen aus ganz anderen Verbreitungsgebieten übertragen. Eine Ursache dafür liegt vermutlich darin begründet, dass sich im Verlauf erdgeschichtlich bedingter Veränderungen aus einer einst existierenden voll beschildeten marinen „Urpopulation“ von *G. aculeatus* (Münzing 1959, Bell & Foster 1994, Paepke 1996, Östlund-Nilsson et al. 2007) mehrere sogenannte Kladen oder Abstammungsgemeinschaften gebildet haben (Ikeda 1933, Honma et al. 1986, Haglund et al. 1992, Orti et al. 1994, Higuchi & Goto 1996, Deagle et al. 1996, Ishikawa & Mori 2000, Yamada et al. 2001, Johnson & Taylor 2004, Kume et al. 2005 und 2010, Mäkinen & Merilä 2007, Kitano et al. 2007, Östlund-Nilsson et al. 2007, Nazarkin et al. 2012). Die lange eigenständige Entwicklung dieser Kladen kann durchaus auch zu unterschiedlichen Eigenschaften der Lateralschild-Vererbung geführt haben.

Bei der Kreuzung zwischen einer voll und niedrig beschildeten kalifornischen Population (Colosimo et al. 2004) und einer voll beschildeten marinen und niedrig beschildeten Binnensee-Population aus Alaska (Cresko et al. 2004) verhalten sich die Erbfaktoren zur Bestimmung des niedrig beschildeten Phänotyps beispielsweise weitgehend rezessiv, so dass alle mischerbigen F1-Nachkommen voll beschildet sind (Kingsley & Peichel 2007). Dagegen spaltet die F1 einer Kreuzung aus voll beschildeten japanischen und niedrig beschildeten Eltern aus dem Paxtonlake in British Columbia (Kanada) in alle drei Morphgruppen auf (Colosimo et al. 2004); und im Little Campbellriver (ebenfalls British Columbia) soll laut Hagen (1967) aus der Kreuzung von voll beschildeten anadromen und niedrig beschildeten stationären Eltern eine vollkommen intermediäre, also zu 100 % teilbeschildete F1-Nachkommenschaft hervorgehen.



Abb. 9: Zwei außergewöhnliche Varianten der partiell beschildeten Form von *G. aculeatus* aus der Unterelbe. Exemplare mit einer schildfreien Lücke von zwei oder mehreren Schilden in der Rumpffregion (oben) oder sich in diesem Bereich vertikal stark verjüngenden Schilden (unten) sind im Hinblick auf die Mannigfaltigkeit von Varianten der Semiarmatus-Form als selten einzustufen. Anfärbung mit Alizarin rot.
Foto: J. Münzing.

Noch anders verhält es sich bei der Kreuzung zwischen voll beschildeten anadromen Eltern aus der Nordsee mit Eltern niedrig beschildeter Süßwasserpopulationen aus dem nordwest-europäischen Verbreitungsraum, auf die letztlich die partiell beschildeten Typen mit nur 5 bis 7 Rumpfschilden zurückzuführen sind. Nach den Ergebnissen der von Münzing (1959) dazu durchgeführten Kreuzungen fallen in der ersten Folgegeneration nur partiell und voll beschildete Nachkommen. Dabei rangiert der Anteil von partiell beschildeten Tieren aus insgesamt vier Kreuzungen mit jeweils verschiedenen Elternpaaren zwischen 44,0 und 87,5 %, durchschnittlich knapp 60 %. Wie aus der Abb. 11 (S. 26) ersichtlich, spalten partiell beschildete F1-Nachkommen - untereinander verpaart - in der Nachfolgegeneration immer in die drei Morphgruppen auf, deren prozentuale Anteile jedoch sehr unterschiedlich ausfallen können. Allerdings stellen dabei die partiell beschildeten F2-Nachkommen immer den

größten Anteil.

Entsprächen die von mir gefundenen, partiell beschildeten Tiere mit nur 5 bis 7 Rumpfschilden gewöhnlichen Semiarmatus-Individuen, dann müssten sie - untereinander verpaart - eine mit den Ergebnissen Münzings zumindest vergleichbare Aufspaltung ihrer Nachkommenschaft hervorbringen. Das ist aber nicht der Fall (siehe Kreuzung Nr. 4 in Abb. 11, S. 26). Die F1-Nachkommenschaft solcher niedrig beschildeter Semiarmatus-

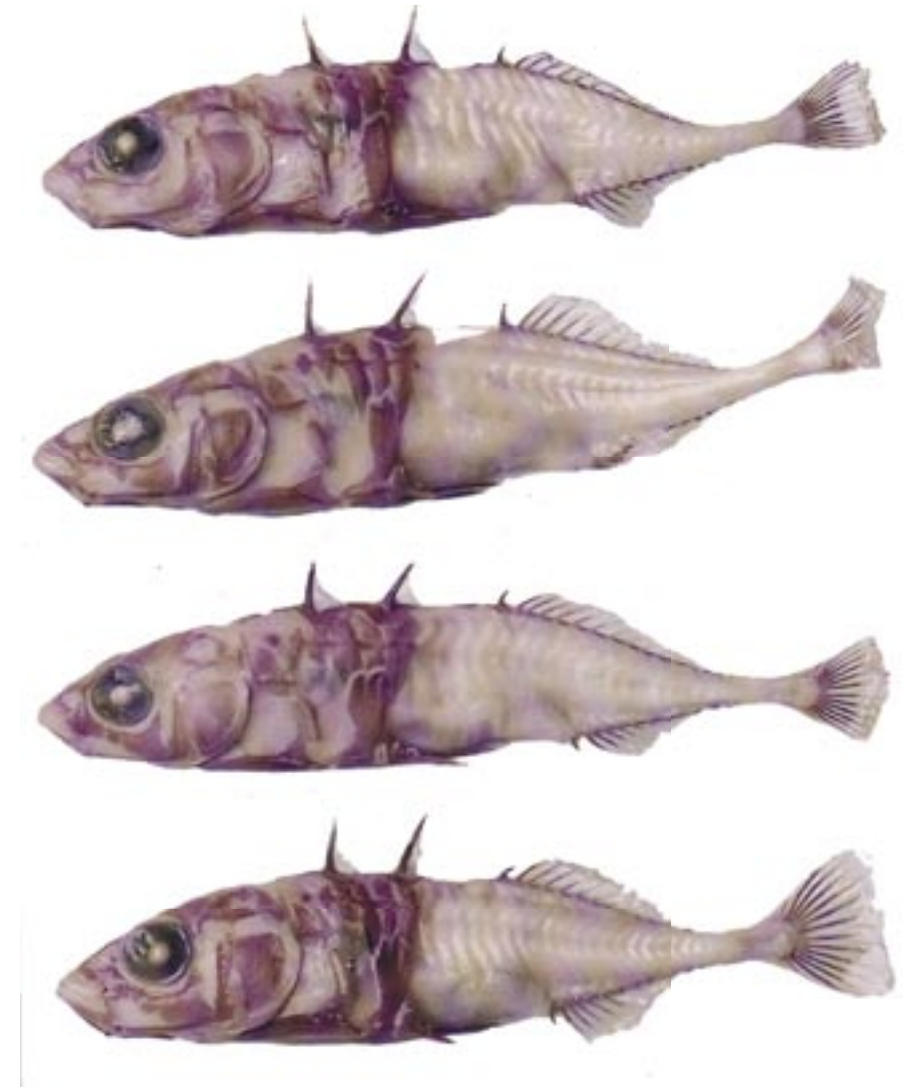


Abb. 10: Verschiedene Beschildungsvarianten des Phänotyps Leirus aus einer binnenländischen Mischpopulation. Anfärbung mit Alizarin rot. Foto: V. Wagner.

Eltern bringt nämlich gar keine voll beschildeten Typen hervor und nur ein geringer Anteil von 5,55 % fällt phänotypisch auf die Eltern zurück. Da sich unter den 198 Nachkommen kein einziges voll beschildetes und nur ein partiell beschildetes Tier mit für die Semiarmatus-Form typischen Lateralschildzahlen fand, wird deutlich, dass es sich bei diesem niedrig beschildeten Semiarmatus-Typ - sowohl von seinem Erscheinungsbild als auch genetisch - um eine phänotypische Zwischenform der Morphgruppen Semiarmatus und Leiurus handeln muss. Dabei ist eine klare Entwicklungs-Tendenz zum Leiurus-Typ erkennbar. Dieser Eindruck wird durch die folgenden Sachverhalte noch bekräftigt:

Bislang wurde trotz der Vielzahl von untersuchten, partiell beschildeten Individuen mit auf den Körperseiten asymmetrisch verteilten Schildzahlen noch kein Exemplar beschrieben, dem der Caudalkiel auf einer der beiden Körperseiten gänzlich fehlte. Aber siehe Pohl (1997) und Muerth (2007), sie fanden Exemplare der partiell beschildeten Form, denen der Caudalkiel beidseitig fehlte. Bei meinen Untersuchungen von ausschließlich extrem niedrig beschildeten „Semiarmatus-Typen“ mit einer Gesamtschildzahl von maximal 12 Schilden pro Körperseite, fand ich unter 64 Tieren nur 1 Exemplar, das lediglich einseitig einen Caudalkiel besaß. Das entspricht einer Quote von 1,56 %. Dagegen tritt dieses Phänomen bei den von mir als „Leiurus + Kiel“ bezeichneten Tieren schon deutlich häufiger in Erscheinung. Hier bewegt sich die Quote zwischen 35,71 % (n = 14) und 40 % (siehe Tab. 2, S. 39, in den Spalten 4 und 20).

Meine Untersuchungen ergaben außerdem, dass sogar die Rückkreuzung von Verpaarungen zwischen aus Mischpopulationen stammenden partiell beschildeten Tieren und „Leiurus-Eltern“ aus isolierten Populationen einen geringeren Anteil von niedrig beschildeten Nachkommen hervorbringt als die F1 von „Semiarmatus-Eltern“ mit nur 4 bis 7 Rumpfschilden (vergleiche Abb. 11 unten und Abb. 12, S. 26 und 28). Zusammengekommen belegen diese Ergebnisse, dass sich nicht alle Lateralschildvarianten von *G. aculeatus* in die von der Fachwelt kategorisierten Morphgruppen gliedern lassen - das schließt sowohl morphologische als auch genetische Aspekte ein.

Abschließend zum Phänotyp „Leiurus + Kiel“ noch einige Erkenntnisse zu seiner Herausbildung:

Eigene Kreuzungen haben gezeigt, dass „Semiarmatus-Eltern“ mit weniger als 12 Gesamtschilden pro Körperseite untereinander verpaart 3,57 % (n = 56) dieses Phänotyps hervorbringen; mit einem Elternteil aus einer reinen Leiurus-Population beträgt der Anteil von 102 Nachkommen 3,92 %. Diese Quote erhöht sich, wenn ein Elternteil dem Typ „Leiurus + Kiel“ entspricht und liegt bei der Kombination mit einem reinen „Leiurus-Partner“ bei 7,14 % (n = 14) - mit einem „Semiarmatus-Partner“ mit weniger als 12 Gesamtschilden pro Körperseite schon bei 9,76 % von 41 untersuchten Nachkommen. Der sich daraus ergebende Mittelwert von knapp 7 % kommt dem Anteil von 8,6 % dieses Phänotyps in den letzten Generationen der Population „Friedenstal“ auffallend nah (siehe Abb. 6, S. 16).

Wie eingangs schon erwähnt, wurde diese Zwischenform von mir ausschließlich in trimorphen Mischpopulationen gefunden, wo eine natürliche Auffrischung von Genträgern der Morphgruppe *Trachurus* entweder gar nicht (Friedenstal) oder nur sehr sporadisch (Tangstedt) gegeben ist. Auch im Harder Dorfteich wurde diese Lateralschildvariante in einer trimorphen binnenländischen Mischpopulation gefunden (Ahnelt et al. 2006a). Dadurch nimmt die Wahrscheinlichkeit von Verpaarungen zwischen voll beziehungsweise hoch beschildeten Eltern in diesen Populationen im Verlauf der Generationen stetig ab, während umgekehrt der Anteil von Paarungen zwischen solchen Phänotypen zunimmt,

wie sie in den oben aufgeführten Kreuzungsexperimenten vorgenommen wurden. Diese bringen eine gewisse Quote von Mischtypen zwischen niedrig beschildeten Semiarmatus- und Leiurus-Formen (= „Leiurus + Kiel“) hervor, deren Caudalkiel im Extremfall aus nur noch 2 Schilden besteht oder sogar nur noch einseitig ausgebildet ist (siehe Tab. 2, S. 39).

Die monomorphen Semiarmatus-Populationen im Techirghiol See und Izniksee

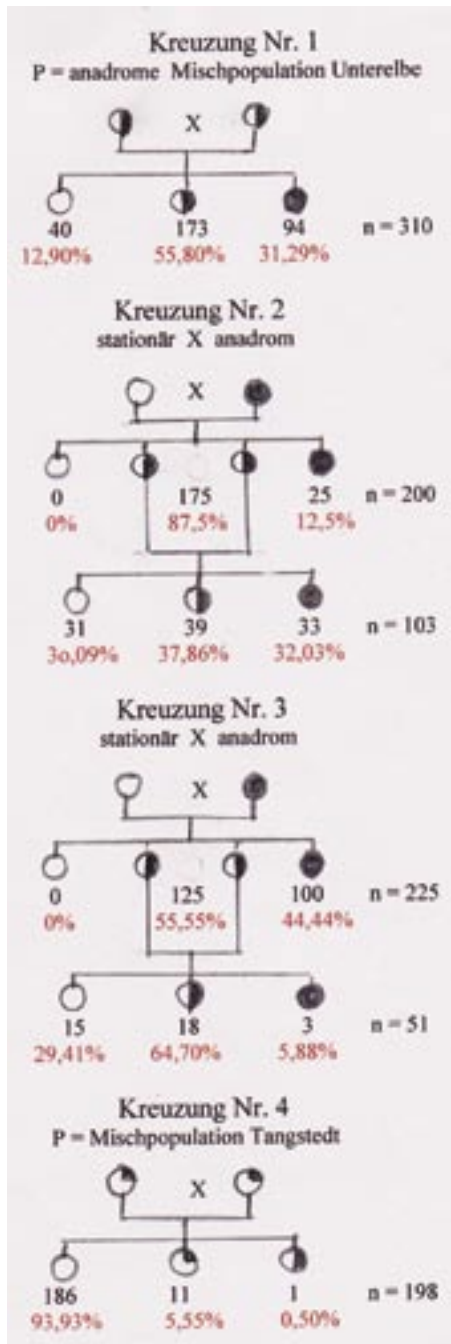
Bis hierher lässt sich die Entstehung des partiell beschildeten Phänotyps eindeutig als Kreuzungsprodukt zwischen der voll und niedrig beschildeten Form interpretieren. Dass sich der Semiarmatus-Typ möglicherweise aber auch unabhängig vom Vorkommen der Leiurus-Form entwickeln kann, legen die Forschungen zu den Populationen im rumänischen Techirghiol See und der bis zu den Münzing'schen Arbeiten (z.B. Münzing 1962b) in den 1960er Jahren bekannten monomorphen Semiarmatus-Population aus dem türkischen Iznik See nahe (zur geografischen Lage siehe Abb. 2).

Der Techirghiol See ist seit etwa 100 Jahren vom Schwarzen Meer isoliert. Aufgrund der geografischen Lage des Sees ist seine Besiedlung durch den Dreistachligen Stichling laut Münzing (1962b) von einer nahezu monomorphen voll beschildeten Population herzuleiten, wie sie gegenwärtig auch noch im Schwarzmeergebiet vertreten ist. Die Untersuchung von allerdings nur 36 Individuen erbrachte ein Verhältnis von lediglich 5 voll beschildeten Tieren gegenüber 31 partiell und 0 niedrig beschildeten. Die Schildzahl der Semiarmatus-Typen rangiert hier zwischen 19 und 29 - im Mittel bei 24 Schilden pro Körperseite, wovon 4 bis 8 Schilde den Caudalkiel bilden. Die Angaben zu den Schildzahlen von Münzing (1962b) und Kottelat & Freyhof (2007) stimmen jedoch nicht überein. Während Münzing die Zahl der Rumpfschilde mit 14 bis 22, durchschnittlich 17,87 angibt, variiert ihre Zahl laut Kottelat & Freyhof nur zwischen 13 und 17.

Ganz unterschiedlich sind auch die Angaben zum Lebensraum dieses Stichlings. Münzing geht von einer Verbreitung im Techirghiol See aus, der mit einem Salzgehalt von 80 bis 100 Promille noch salziger ist als das Schwarze Meer (Lepsi 1935, Bacescu & Mayer 1956). Diese ökologischen Verhältnisse liefern jedoch keine plausible Erklärung dafür, warum sich unter einer solch ausgeprägten Salinität eine Population entwickeln konnte, die sich aus 86 % Semiarmatus- und 14 % *Trachurus*-Phänotypen zusammensetzt. Dagegen ist das Vorkommen laut Kottelat & Freyhof (2007) auf die Süßgewässer der Zuflüsse des Techirghiol Sees beschränkt. Die Umwandlung von einer vermutlich ursprünglich voll beschildeten Form in eine vorwiegend partiell beschildete ist unter diesen Voraussetzungen erklärbar. Die Frage, warum sich aber in den Verzweigungen der Schwarzmeer-Zuflüsse keine Semiarmatus-Phänotypen entwickelten, bleibt jedoch offen.

Der „Techirghiol-Stichling“ wird von Kottelat und Freyhof (2007) als eigenständige Art (*G. crenobiontus*) angesehen und gilt heute als ausgestorben. Diese Art/Form wurde zuletzt in den 1960er Jahren nachgewiesen und trotz intensiver Suche - zuletzt im Jahr 1998 - nicht mehr wiedergefunden. Als mögliche Ursache für das Aussterben wird eine durch wasserbauliche Maßnahmen ermöglichte Hybridisierung mit anderen Populationen des Dreistachligen Stichlings angenommen (Kottelat & Freyhof 2007).

Eine weitere Besonderheit im Hinblick auf die Lateralschildzahl stellt die monomorphe partiell beschildete Population aus dem Izniksee im Nordwesten der Türkei dar. Dieser Süßwassersee hat seinen geologischen Ursprung im Pleistozän (Pfannenstiel 1944), liegt heute 85 Meter über dem Meeresspiegel und hat keinen oberirdischen Abfluss zum



Marmarameer, der Verbindung zwischen dem Schwarzen Meer und dem Mittelmeer (Münzing 1962b). Die Schildzahl dieser vergleichsweise niedrig beschildeten Semiarmatus-Population variiert von 5 bis zu 13 Rumpfschilden, während sich der Caudalkiel aus 2 bis 8 Schilden zusammensetzt (Abb. 13, S. 30). Münzing (1962b) ermittelte aus einer Sammlung von 990 Individuen einen Mittelwert von 7 + 6, also 13 Schilden pro Körperseite. Der Autor weist wiederholt darauf hin, dass sowohl die Anordnung als auch die Zahl der Schilde auf beiden Körperseiten eine große Regelmäßigkeit und nur geringe Asymmetrie aufweisen und sich in dieser Hinsicht deutlich von partiell beschildeten Vertretern nordwest-europäischer Mischpopulationen unterscheiden. Ferner betont Münzing, dass die Schildverteilung im Bereich der Rumpfregion ganz derjenigen nördlicher Leirus-Typen entspricht. Er betrachtet den „Iznik-Semiarmatus“ als morphologisch stabilen Genotyp, der durch die Isolation im Süßwasser möglicherweise mutativ aus einer ehemals höher beschildeten Form entstanden ist. Nach eigener Ansicht einiger von Dr. Münzing zur Verfügung gestellter Leihpräparate von Exemplaren der Iznik-Population kann ich bestätigen, dass hinsichtlich der Zahl und Anordnung ihrer Lateralschilde eine erstaunliche Ähnlichkeit zu den partiell beschildeten Exemplaren mit nur 5 bis 7 Rumpfschilden aus nordwesteuropäischen Mischpopulationen besteht (vgl. linke Spalte in Abb. 7 und Abb.

Abb. 11: Vergleich von Kreuzungsergebnissen am Beispiel von drei Verpaarungen jeweils verschiedener Eltern der Semiarmatus-Form aus dem Gebiet der Untereibe (oben) nach Münzing (1959) und partiell beschildeten Individuen mit nur 5 bis 7 Rumpfschilden aus einer Mischpopulation bei Tangstedt.
 Volle Kreise = voll beschildet,
 halb offene Kreise = partiell beschildet,
 offene Kreise = niedrig beschildet,
 dreiviertel offene Kreise = partiell beschildet mit nur 5 bis 7 Rumpfschilden.
 Zeichnung: L. Drifte.

13, S. 18 und 30).

Ähnlich wie bei der Techirghiol-Population lassen sich auch bei der Iznik-Population bis heute weder ihr morphologisch ursprünglicher Charakter noch ihr Alter eindeutig bestimmen. Es wird jedoch angenommen, dass die Kolonisierung des Schwarzmeergebiets sehr wahrscheinlich vom Mittelmeer erfolgte (Mäkinen et al. 2006), denn laut Ryan et al. (1997, 2003) ereigneten sich in diesem Gebiet vor rund 15.000 Jahren drastische Wasserstands- und Salinitätswechsel. Der Wasserpegel im mediterranen Raum hob sich zeitweise über 100 Meter. Nach Ansicht von Mäkinen & Merilä (2007) hat das dem Dreistacheligen Stichling vermutlich die Möglichkeit eröffnet, vom Mittelmeer über die Dardanellen, das Marmarameer und den Bosphorus in das Einzugsgebiet des Schwarzen Meeres vorzudringen. Bislang ungeklärt bleibt aber die Frage, ob es sich bei diesen Invasoren um voll, niedrig beschildete oder möglicherweise auch trimorphe Mischpopulationen gehandelt hat.

Im Mittelmeer selbst gilt *G. aculeatus* heute als ausgestorben (Paepke 1996). Auch der Blick auf die gegenwärtig im Mittelmeerraum noch existierenden Populationen lässt keinen konkreten Schluss auf einen vor rund 15.000 Jahren vorherrschenden Beschildungstyp in dieser Region zu. Nachgewiesen wurde aber, dass die Süßwasserp Populationen im Neretva-, Zeta-River und Skadar-See (zu den Lokalitäten siehe Abb. 2) gegenüber den übrigen Mittelmeer-Populationen, erhebliche mtDNA- und Microsateliten-Verschiedenheiten aufweisen und damit eine lange, voneinander unabhängige Entwicklungsgeschichte nahelegen (Mäkinen & Merilä 2007, Cano et al. 2008, DeFaveri et al. 2012). Laut den Autoren verdienen diese Populationen den Status einer evolutiv bedeutsamen Einheit.

In den nordwestlichen Gebieten der ins Mittelmeer mündenden Flusssysteme sind heute ausschließlich niedrig beschildete Populationen vertreten, die sich laut Münzing (1959, 1961, 1962a, 1962b, 1964) aber im Verlauf der Klimaerwärmung erst postglazial aus ehemals höher beschildeten Formen entwickelt haben. Dagegen ist das Schwarze Meer auch gegenwärtig ausschließlich nur von voll beschildeten Populationen besiedelt, die sich ihren angenommenen morphologischen Urcharakter - unter der Bedingung eines Salzgehalts von etwa 17 Promille - erhalten konnten (Münzing 1962b). Die von Münzing (1959) vertretene These, die Besiedlung des Schwarzmeergebiets vor rund 10.000 Jahren habe über ein im Postglazial mehr oder weniger ausgedehntes System von glazialen Flüssen aus dem Ostseeraum stattgefunden, halten Mäkinen & Merilä (2007) für unwahrscheinlich. Sie meinen, der Stamm der Schwarzmeerpopulation müsste nach Befunden von mtDNA-Analysen eine größere genetische Affinität zu der europäischen Stammlinie aufzeigen, wenn er tatsächlich aus dem baltischen Raum herzuleiten wäre. Wenn auch Vieles für eine Abstammung der Techirghiol- und Iznik - Population von einer ursprünglich voll beschildeten Form spricht, bleibt unter Berücksichtigung der oben aufgeführten Fakten dennoch ungeklärt, aus welchen Beschildungsformen sich diese beiden Populationen entwickelten.

Genetische Einflüsse zur Entstehung des Phänotyps Leirus

Dass sich die Reduktion der Lateralschildzahl von einer ursprünglich marinen, voll beschildeten Form unter Süßwasserbedingungen auch ohne Vorkommen des Leirus-Phänotyps im Verlauf nur weniger Generationen ereignen kann, veranschaulichen die Beobachtungen von Bell (2019) am Beispiel einer noch jungen Süßwasserp Population

in Alaska. Der 4,5 Hektar große Loberg Lake wurde nach den Angaben von Bell wahrscheinlich zwischen den Jahren 1983 und 1989 von voll beschilderten marinen Einwanderern über das Cook Inlet kolonisiert und dann eingeschlossen. Die Untersuchungen von seit 1990 jährlich gesammelten Proben ergaben eine zunehmende Reduktion der Lateralschildzahl. Die erste Sammlung bestand noch aus 96 % voll beschildeter Individuen - aber schon 3 Jahre später war der Anteil dieses Phänotyps auf nur noch 39 % geschrumpft (Bell et al. 2004). Typische Süßwasserexemplare mit Lateralschilden nur in der vorderen Rumpffregion erschienen im Loberg Lake erstmals 1991, ihr Anteil betrug im Jahr 2001 bereits 75 %.

Dass Süßwasserverhältnisse die Reduktion der Lateralschildzahl in vielfältiger Weise beeinflussen, ist mittlerweile durch zahlreiche Forschungen belegt (z.B. Giles 1983, McLean 1980, Baumgartner & Bell 1984, Reimchen 1984, 2000, Taylor & McPhail 1986, 2000). Eine derart rasante Umformung eines der „Urform“ entsprechenden Phänotyps (Rapid Evolution) lässt jedoch vermuten, dass die unmittelbare Einleitung dieses Umwandlungsprozesses auch auf genetischen Einflüssen beruht.

Tatsächlich beweisen Forschungen zur Genetik des Dreistachligen Stichlings (Cresko et al. 2004, Johnson & Taylor 2004, Schluter et al. 2004, Colosimo et al. 2004, 2005, Malhi et al. 2006), dass das für die Anlage einer niedrigen Schildzahl verantwortliche

Eda-Allel bei immerhin 3,8 % einer voll beschilderten anadromen Population in Kalifornien und 0,2 % bei einer ebenfalls voll beschilderten anadromen Population im Verbreitungsgebiet von British Columbia vertreten ist (Colosimo et al. 2005). Diese niedrige Frequenz wird allem Anschein nach durch einen geringen Grad von natürlichen Hybridisationsraten zwischen voll beschilderten anadromen und residenten niedrig beschilderten Süßwasserpopulationen aufrecht erhalten. Zusammen mit jährlich stattfindenden Migrationen könnte ein solcher Genaustausch die Erklärung für einen einfachen Mechanismus liefern, durch den Erbanlagen (hier Eda-Allel) für niedrig beschilderte Phänotypen über voll beschilderte anadrome Invasoren in neu eroberte Süßwasserhabitate eingeführt werden (Thompson et al. 1997, Colosimo et al. 2005, Kingsley & Peichel (2007). Darüber hinaus können - nach einem ursprünglich von Hagen & Gilbertson (1973a) und von Ziuganov (1983) weiter entwickelten (jedoch nicht mehr ganz aktuellen) Vererbungsmodell zur freien Kombinierbarkeit von Gameten in einem Kombinationsquadrat (Tab. 3) - theoretisch sogar reinerbige

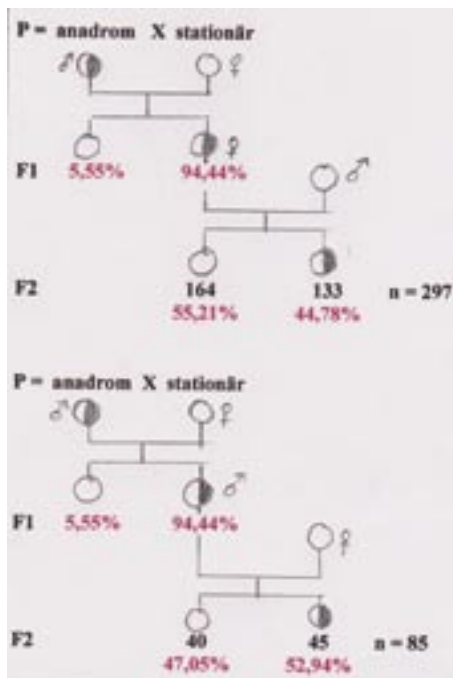


Abb. 12: Zwei Beispiele von Rückkreuzungsergebnissen der partiell beschilderten Form mit jeweils verschiedenen Partnern aus einer isolierten Leirus-Population nach Münzing (1959). Zeichnung: L. Drifte.

Leirus-Phänotypen aus der Verpaarung spalterbiger voll beschildeter F2-Nachkommen hervorgehen (Abb. 14, S. 32).

Zusammengenommen erklären diese Befunde die Fähigkeit des Dreistachligen Stichlings, seinen morphologischen Charakter in gerade kolonisierten Süßgewässern innerhalb kurzer Zeit drastisch zu verändern.

Ist die Anlage zur Pädormorphose ein Grundcharakter dieses Stichlings ?

Die partiell beschilderte Form von *G. aculeatus* ist nach den Ausführungen in den vorhergehenden Kapiteln somit sowohl als Kreuzungsprodukt aufzufassen, als auch durch rein selektive Prozesse aus vermutlich voll beschilderten Vorfahren ohne Mitwirkung des Leirus-Phänotyps hervorgegangen - wie die Beispiele der Techirghiol- und Iznik-Populationen vermuten lassen. Auf der Grundlage dieser Befunde stellen Hagen & Moodie (1982) die Frage, ob es sich bei der Morphgruppe *Semiarmatus* nicht um einen „Charakter in sich selbst“ handelt.

Nach den Untersuchungen zur ontogenetischen Entwicklung der Lateralschilder bei *G. aculeatus* von Bell (1981) formen sich im juvenilen Stadium immer zuerst die Lateralschilder in der Brustflossenregion, dann die auf dem Schwanzstiel (Caudalkiel) und - im Fall von voll beschilderten Tieren - schließlich diejenigen der dazwischen liegenden Lücke zu einer vollständigen Reihe. Dagegen wird die Fortsetzung dieser (bei einer Größe von frühestens 25 mm abgeschlossenen) Entwicklung bei den Varianten „*Semiarmatus*“ und „*Leirus*“ in vorher unterschiedlich weit fortgeschrittenen Stadien abgebrochen. Dieses Phänomen ist als Progenese (eine Form der Pädormorphose) zu bezeichnen, bei der Merkmalsausprägungen (hier bezogen auf die volle Anzahl der Lateralschilder) im Verlauf ihrer Entwicklung stagnieren und dann nicht mehr fortgesetzt werden.

Schon Bell (1981) und Igarashi (1994) gelangen daher zu der Auffassung, dass sowohl die Morphgruppe *Semiarmatus* als auch die im Extremfall schildlose Variante *Leirus* möglicherweise pädormorphe Formen sind. Diese Vermutung kann durch die in dieser Arbeit nachgewiesenen Typen von außergewöhnlichen Lateralschildvarianten untermauert werden. Denn nach den allgemein akzeptierten Kriterien des bestehenden Gliederungssystems in drei morphologisch klar abgegrenzte Beschildungsgruppen (siehe die Kapitel ab S. 10) können die hier beschriebenen Lateralschildvarianten auf Grund ihrer morphologischen „Zwiespältigkeit“ keiner der umschriebenen Morphgruppen zugeordnet werden.

Wenn die Pädormorphose auch die Eigenschaften der asymmetrischen Verteilung von Lateralschilden einschließt, wie das bei gut 80 bis über 90 % der *Semiarmatus*-Individuen der Fall ist (Tab. 5, S. 42), erhebt sich die Frage, ob und in welcher Breite dieses Phänomen auch bei den beiden anderen Morphgruppen besteht.

In der Fachliteratur (z.B. Münzing 1959, Wootton 1976, Bell & Foster 1994, Paepke 1996, Östlund-Nilsson et al. 2007) wird die Asymmetrie von Schildzahlen bei der Morphgruppe *Semiarmatus* immer besonders hervorgehoben. Hinweise auf diesbezügliche Vorkommen bei den Phänotypen *Trachurus* und *Leirus* sind dagegen nur auf einzelne Vorkommensgebiete beschränkt. Bezogen auf die nordwest-europäischen Populationen hebt Münzing (1959) sogar ausdrücklich hervor, „dass Typen dieser beiden Formen auf der linken und rechten Körperseite durchweg die gleiche Zahl an Schilden tragen“. Mit Ausnahme der partiell beschilderten Form ist es in der Forschung auch heute häufig noch üblich, dass lediglich die Schildzahl der linken Körperseite untersucht wird. Diese Metho-

de führt dazu, dass asymmetrische Verteilungen der Lateralschilde bei den Phänotypen Trachurus und Leiurus unerkant bleiben.

Zur Ergründung der oben erhobenen Frage, habe ich die Schildzahl beider Körperseiten von Individuen der Leiurus-Form aus drei verschiedenen Lokalitäten und von Vertretern der beiden anderen Morphgruppen aus jeweils zwei Populationen untersucht. Die daraus resultierenden Vergleichswerte sind in der Tab. 5 zusammengefasst. Danach rangiert die Quote von Exemplaren mit asymmetrischen Schildzahlen bei der Leiurus-Form nämlich zwischen 47, 83 und 66,66 % (durchschnittlich 58,02 %), wobei sich die Schildzahl-Differenz zwischen 0 und 3 Schilden bewegt. Ferner wurden auch 3 Exemplare mit einer für diesen Phänotyp außergewöhnlich hohen Schildzahl gefunden (im Einzelnen siehe Tab. 5, S. 42 unter „sonstige Besonderheiten“).

Meine Untersuchungen von Phänotypen der Trachurus-Variante aus einer trimorphen Mischpopulation haben ergeben, dass immerhin 80 % (n = 30) asymmetrische Schildzahlen aufweisen (weiße und gelbe Felder in Tab. 4). Lediglich bei 6 Exemplaren (20 %) konnte eine auf beiden Körperseiten identische Gesamtschildzahl festgestellt werden. Eine vollkommene Symmetrie ist aber nur bei den Individuen Nr. 6, 12, 16 und 20 gegeben, bei denen sowohl die Zahl der Lateral- und Caudalschilde auf beiden Körperseiten übereinstimmen (grüne Felder in Tab. 4, S. 41). Das bedeutet, dass letztlich 86,66 % dieser Sammlung von voll beschildeten Phänotypen in irgendeiner Weise asymmetrisch angelegte Schilde besitzen. Die Asymmetrie kann in einigen Fällen (30 %) sogar so weit ausgeprägt sein, dass die Schildzahl auf der einen Seite einen voll beschildeten und auf der anderen Körperhälfte nur einen partiell beschildeten Typ zeigt (siehe gelbe Felder in Tab. 4). Fünf dieser Tiere (Spalten Nr. 1, 2, 8, 9 und 17 in Tab. 4) weisen auf einer ihrer Körperseiten eine mehr oder weniger große Lücke in ihrer Schildreihe auf. Obwohl ihre andere Körperhälfte durchgehend beschildet ist, müssen sie (als allerdings außergewöhnlich hochbeschildete Vertreter) zu der Semiarmatus- Gruppe gestellt werden. Mit nur 27 oder 28 Gesamtschilden auf einer Körperseite erreichen die anderen 4 Exempla-

re (Spalten Nr. 4, 5, 21 und 27) nicht den für den Trachurus-Phänotyp festgelegten Wert von minimal 29 Einzelschilden und können nach den bestehenden Kriterien daher, trotz einer beidseitig lückenlos ausgebildeten Schildreihe, weder der einen noch der anderen Morphgruppe zugeordnet werden.

Die Differenz der Schildzahl liegt bei Vertretern einer monomorphen Trachurus-Population bei Kappeln an der Schlei zwischen 0 und 4. Sie kann sich bei voll beschildeten Exemplaren aus einer trimorphen Mischpopulation sogar auf bis zu 9 Schilde belaufen (siehe Tab. 5, S. 42). Darüber hinaus machen die Ergebnisse meiner Untersuchungen deutlich, dass es durchaus möglich ist, mit nur 27 oder 28 Schilden (6,66 %) eine lückenlose Schildreihe zu bilden (siehe Spalten Nr. 3, 4, 5, 7 und 21 in Tab. 4). Auf Grund der nicht erreichten mindestens 29 Schilde pro Körperseite, müssten diese Tiere der partiell beschildeten Form zugeordnet werden, besitzen aber eine lückenlose und somit komplette Schildreihe.

Loehr et al. (2012) untersuchten die Schildasymmetrie an 2.079 Individuen einer marinen Ostseepopulation bei Helsinki in Finnland. Der Bereich des Finnischen Meerbusens wird laut Paepke (1996) und Kottelat & Freyhof (2007) fast ausschließlich von voll beschildeten Populationen bevölkert. Laut Loehr et al. waren 35 % der Tiere asymmetrisch beschildet, wobei sich die Differenz meist nur zwischen ein und zwei Schilden bewegte. Wenn einzelne Schilde nicht ausgebildet waren, dann fehlten sie häufig zwischen den Myomeren oder segmentalen Muskelabschnitten der Körperlängsachse Nr. 12 und 25. Das bedeutet, sie fehlten meist genau in der Region, in der auch die Semiarmatus-Formen eine Schildlücke aufweisen. Bei den umfangreichen Untersuchungen konnte ferner festgestellt werden, dass im Fall von Asymmetrie häufig mehr Schilde auf der rechten Körperseite ausgebildet werden. Diese Ergebnisse entsprechen auch meinen Untersuchungen von 211 asymmetrischen Individuen (73,01 % von n = 289) einer trimorphen binnenländischen Mischpopulation (Friedenstal, NRW). 91 Exemplare (43,13 %) waren linksseitig, 100 Tiere (47,39 %) rechtsseitig asymmetrisch. Bei den restlichen 9,48 % der Fische war lediglich die Schildzahl des Caudalkiels asymmetrisch – wobei allerdings auch hier eine rechtsseitig dominante Asymmetrie von 66 zu 46 Tieren zu verzeichnen war. Reimchen & Bergstrom (2009) kamen bei ihren Untersuchungen an verschiedenen Populationen auf Haida Gwaii (British Columbia) zu einem umgekehrten Ergebnis und meinen, dass die Ursache dafür möglicherweise auf spezialisierte Beutefangtechniken von Vogelfischräubern zurückzuführen sei. Nach Bergstrom & Reimchen (2000) variiert die Häufigkeit der Asymmetrie bei Süßwasserp Populationen auf Haida Gwaii von 1 % bis über 75 %. Bei einer dieser Populationen waren 55,2 % (n = 11. 236) der Fische asymmetrisch. Die Asymmetrie bewegt sich hier zwischen einem und sechs Schilden (Reimchen & Bergstrom 2009). Bei der Mehrzahl der Tiere mit einer asymmetrischen Schildzahl (81 %) konnte auch hier lediglich nur eine Differenz von einer Schildplatte festgestellt werden.

Bergstrom & Reimchen (2003) unterscheiden zwischen einer strukturellen und nicht-strukturellen Asymmetrie. Die strukturelle Asymmetrie ist auf die Lateralschilde 4, 5, 6 und 7 (Abb. 8, S. 21) beschränkt, die nach Reimchen (1993) als wesentliche Stütze der Defensivbewaffnung des Dreistacheligen Stichlings fungieren, weil sie eine stabilisierende Verbindung zwischen dem aufsteigenden Teil des Beckenskeletts (ascending branch nach Nelson 1971, oder lateraler Pubisfortsatz nach Paepke 1996) und den Stachel tragenden Basalplatten auf dem Rücken bilden. Alle anderen vor oder hinter dieser

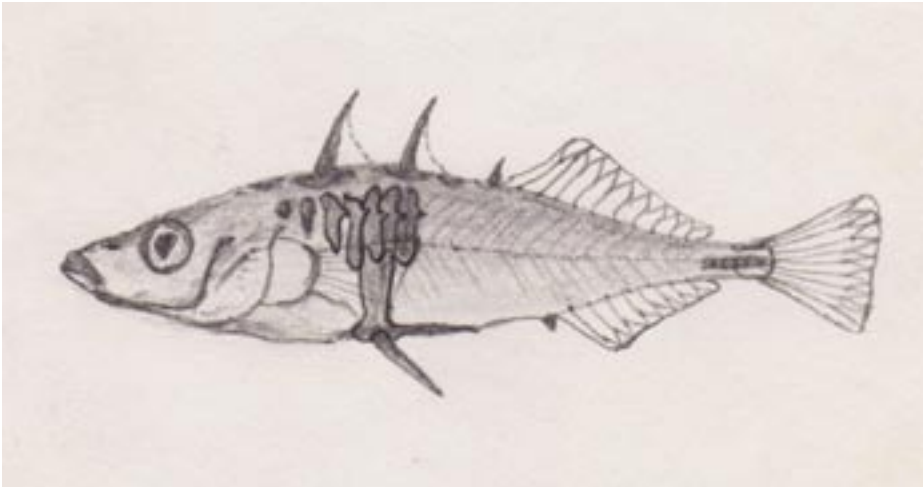


Abb. 13: Lateralbeschildung der „Iznik-Semiarmatus-Population“ nach den Angaben von Münzing (1962b) und der Vorlage einiger Leihpräparate. Zeichnung: L. Drifte.

Schildgruppe angelegten Knochenplatten werden von Bergstrom & Reimchen als nicht-strukturelle Schilde betrachtet.

Nach den Untersuchungen von Bergstrom & Reimchen (2003) vermindert sich die Häufigkeit von nicht-struktureller Asymmetrie von beinahe 100 % zu weniger als 10 % mit zunehmender Schildzahl. Das heißt, dass die nicht-strukturelle Asymmetrie bei hoch beschildeten Tieren weniger als 10 % beträgt. Die niedrigste Frequenz (etwa 2 %) von struktureller Asymmetrie konnte bei Tieren mit einer durchschnittlichen Schildzahl von 7 Schilden pro Körperseite festgestellt werden. Zusammen genommen kommen innerhalb der Populationen laut Bergstrom & Reimchen (2000) nicht-strukturelle Asymmetrien sehr viel häufiger vor als strukturelle Asymmetrien. Die Autoren führen diesen Befund auf die funktionale Wirkung der strukturellen Schilde während des Beutefangs zurück. Denn für die Antiraubfeind-Effektivität ist die Anwesenheit einer möglichst gleichen Zahl von strukturellen Schilden auf beiden Körperseiten nach Reimchen (1983) sehr entscheidend, während Symmetrien auf den nicht-strukturellen Positionen vermutlich eine geringere Bedeutung für das Überleben der Beutetiere haben. Demnach haben also besonders diejenigen Tiere mit asymmetrischen Schildzahlen auf den Positionen 4, 5, 6 und 7 zumindest in einigen Habitaten auf Haida Gwaii einen klaren selektiven Nachteil (Bergstrom & Reimchen 2003).

Ein wesentlicher Faktor für die erfolgreiche Jagd vieler Fischräuber ist die Klarheit der Gewässer. Auf der Insel Haida Gwaii ist ein Teil der Gewässer durch Tannin oft dauerhaft mehr oder weniger stark getrübt. Populationen mit 5 bis 7 Schilden werden dort in allen Trübheitsgraden vorgefunden. Diese Situation erlaubt einen direkten Vergleich zwischen den Trübheitsgraden und dem Vorkommen asymmetrischer Tiere. Vielfache Vergleiche konnten zeigen, dass in sehr stark getrühten Gewässern eine bedeutend höhere Zahl von asymmetrischen Stichlingen vorgefunden wird als in mitteltrüben oder klaren Gewässern (Bergstrom & Reimchen 2003). Reimchen & Nosil (2001) fanden ein bedeutend geringeres Vorkommen asymmetrischer Tiere in der Forellenregion, was nach Moodie & Reimchen (1976) und Bergstrom & Reimchen (2000) eine reduzierte Fitness der asymmetrischen Fische nahelegt. Andererseits aber sollen asymmetrisch beschildete Männchen laut Moodie & Moodie (1996) wiederum erfolgreicher bei der Aufzucht ihrer Brut sein, was eindeutig gegen eine Einschränkung der Fitness asymmetrischer Stichlinge spricht.

Resümee

Die in dieser Arbeit von mir vorgelegten Daten zur Häufigkeit der asymmetrischen Verteilung von Lateralschilden der Morphgruppen Trachurus und Leiurus stehen nur bedingt im Einklang mit den bisherigen Forschungsergebnissen. Zusammen mit der Beschreibung einiger morphologisch außergewöhnlicher Schild-Varianten und der Existenz einer möglicherweise vierten Morphgruppe nach Ziuganov (1983), Banbura & Bakker (1995) und Ahnelt et al. (2006a) eröffnen sie eine neue Sichtweise auf die Zusammenhänge der Ursachen zur Lateralschild-Reduktion beim Dreistachligen Stichling:

Vergleicht man die für die möglichen vier Morphgruppen zur Asymmetrie der Lateralschildzahl ermittelten Daten, gelangt man zu der überraschenden Erkenntnis, dass die Quote von durchschnittlich 84,74 % asymmetrischer Tiere beim Phänotyp Trachurus den Durchschnittswert der Morphgruppe Semiarmatus mit 83,52 % sogar noch übertrifft. Ebenso erstaunlich ist auch die Feststellung, dass dieser Wert bei der Leiurus-Variante rund 58 % beträgt, da in Anbetracht der geringen Schildzahl dieses Phänotyps eigentlich

eine niedrigere Quote von asymmetrisch verteilten Schilden zu erwarten wäre. Zusammengefasst belegen diese Daten, dass die auf den Körperseiten asymmetrische Verteilung der Lateralschildzahlen bei allen Morphgruppen durchaus als typisch zu betrachten ist. Darunter existieren diverse „Zwischenformen“ (siehe in den Kapiteln über die Phänotypen zuvor), die sich nicht in das bestehende System einordnen lassen.

Angesichts einer Durchschnittsquote von rund 80 % asymmetrisch verteilter Schilde bei Vertretern der voll beschildeten Ursprungsform ist offensichtlich, dass die Veranlagung zur Reduktion der Lateralschildzahl ein Grundcharakter dieses Stichlings ist. Dieser Befund führt mich zu dem Schluss, dass auch die voll beschildete Trachurus-Variante pädomorph veranlagt ist und beantwortet die Frage, warum sich aus voll beschildeten anadromen Tieren in neu eroberten Süßwasserhabitaten innerhalb kurzer Zeit Populationen mit einer deutlich reduzierten Schildzahl entwickeln können (siehe dazu ab S. 27).

Auf der Basis des Wissens um eine offenbar grundsätzliche Neigung zur pädomorphen Ausbildung der Lateralschildzahl lässt sich die lückenlos fortschreitende Reduktion von ursprünglich 36 auf im Extremfall 0 Einzelschilde plausibel erklären. Diese Grundlage bietet darüber hinaus auch den erforderlichen Raum für alle anderen hier beschriebenen in das bestehende System nicht integrierbaren Beschildungs-Varianten. Die Gesamtheit der dargelegten Befunde macht jedenfalls deutlich, dass die Varianz von Lateralschildzahlen und ihrer Verteilung auf den Körperseiten bei *G. aculeatus* zu groß ist, um die Art in drei oder möglicherweise auch vier fest definierte Morphgruppen gliedern zu können (siehe Beispiel Friedenstal im Anhang). Diese bieten daher allenfalls einen Rahmen zur groben Kategorisierung morphologisch differenzierter „Grundtypen“ innerhalb einzelner Populationen, werden der Mannigfaltigkeit von tatsächlich existierenden Lateralschild-Varianten dieses Stichlings aber in keiner Weise gerecht.

Zugespitzt lässt sich aus den Ergebnissen dieser Arbeit sogar schließen, dass es sich bei den mannigfaltigen Lateralschildvarianten des Dreistachligen Stichlings ausschließlich um in ihrer Lateralschildzahl reduzierte Typen handelt - die einzige Ausnahme bilden die im Verhältnis wenigen symmetrisch angelegten Individuen des Phänotyps Trachurus. Alle anderen Lateralschild-Varianten müssten demnach letztlich als Übergangsformen von einem wahrscheinlich ursprünglich voll beschildeten in einen durch zahlreiche

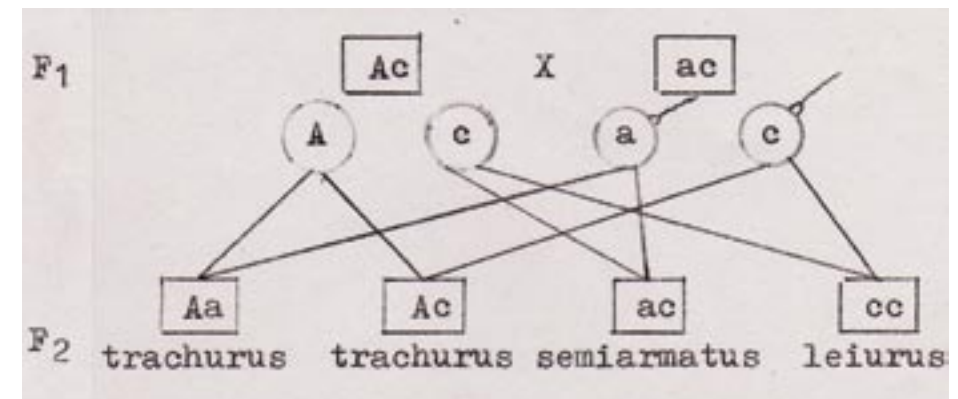


Abb. 14: Vererbungsschema der spalterbigen F1-Trachurus-Genotypen des Feldes Nr. 6 in Tab. 3, nach Ziuganov (1983). Zeichnung: L. Driete.

Modifikatoren beeinflussten niedrig beschildeten Typ interpretiert werden. Schwankende Asymmetrie wird laut Loehr et al. (2013) als ein Indikator für genetisch- und umweltbeeinflussten Stress betrachtet, den Tiere im Verlauf ihrer Entwicklung erfahren haben. Unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte kann der Phänotyp *Semiarmatus* - entgegen der Ansicht von Kottelat & Freyhof (2007) - nicht länger ausschließlich auf eine „genetisch bedingte“ Hybridform reduziert werden.

Nach allen Erkenntnissen zur genetischen Herausbildung des *Semiarmatus*-Typs ist vielmehr zu schließen, dass diese Form in gleicher Weise auch eine durch Umwelteinflüsse geprägte reduzierte Lateralschild-Variante ist, die auf der Basis ihrer Schildzahl und Anordnung als nicht klar abgrenzbare Übergangsform dieses Stichlings betrachtet werden muss und sich nur unter Ausnahmebedingungen langfristig nicht in eine niedrig beschildete *Leirus*-Form wandelt.

Danksagung

Die hier vorliegende Arbeit wäre ohne die Mithilfe der nachfolgend erwähnten Personen nicht möglich gewesen - an dieser Stelle mein Dank für die tatkräftige Unterstützung und konstruktive Zusammenarbeit!

Dank an meinem Schulfreund Volker Wagner für die Muster-Fotos von zahlreichen Präparaten verschiedener Beschildungsvarianten des Dreistachligen Stichlings.

Dank an Elbfischer Wilhem Grube, der für mich Dreistachlige Stichlinge aus der Unterelbe sammelte.

Dank an meinen Cousin Peter Grabe, der mir über viele Jahre bei meinen Feldforschungen, der Beschaffung von Stichlingen aus dem norddeutschen Raum und der Korrektur meines Manuskripts immer zuverlässig zur Seite stand.

Ein großer Dank geht auch an Dr. Joachim Münzing vom Zoologischen Institut und Museum in Hamburg für die Überlassung von Photomaterial und den gewährten Blick auf einige Leihpräparate von Individuen der morphologisch einzigartigen Izniksee-Population.

Nicht zuletzt danke ich Herrn Hans Joachim Scheffel vom Arbeitskreis Kaltwasserfische und Fische der Subtropen (AKFS) für die kritische Durchsicht meines Manuskripts und viele wertvolle Tipps und Hinweise zum Thema dieser Arbeit.

Literatur

- Ahnelt, H. (1986): Zum Vorkommen des Dreistachligen Stichlings (*Gasterosteus aculeatus*, Pisces: Gasterosteidae) im österreichischen Donaauraum.- Ann. Naturhist. Mus. Wien 88/89 B: 309-314.
- Ahnelt, H., Muerth, P. & Lunardon, A. (2006): Erster Nachweis einer vierten Lateralplattenform des Dreistachligen Stichlings *Gasterosteus aculeatus* (Teleostei, Gasterosteidae) in Österreich.- Österreichs Fischerei 59: 156-159.
- Avise, J. C. (1976): Genetics of plate morphology in an unusual population of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*.- Genet. Res. 27: 33-46.
- Bacescu, M. & Mayer, R. (1956): Certari asupra ghidrinilor (*Gasterosteus aculeatus* L.) din apele Romineti.- Bul. Inst. Cercet. Piscicole Roman. Bucarest 15: 19-36.
- Bakker, T.C.M. & Sevenster, P. (1988): Plate morphs of *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces: Gasterosteidae): Comments on terminology.- Copeia 1988 (3): 659-663.
- Balon, E.K. (1967): Three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* LINNAEUS, 1758 in the Danube near Bratislava.- Ac. Rer. Nat. Mus. Nat. Slov. Bratislava 13 (2): 127-134.
- Banbura, J. (1994): A new model of lateral plate morph inheritance in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*).- Theor. Appl. Genet. 88: 871-876.
- Banbura, J. & Bakker, T.C.M. (1995): Lateral plate morph genetics revisited: evidence for a fourth morph in three-spined sticklebacks.- Behavior 132 (15 – 16): 1153 – 1171.

- Baumgartner, J.V. & Bell, M.A. (1984): Lateral plate morph variation in California populations of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*.- Evolution 38: 262-268.
- Bell, M.A. (1981): Lateral plate polymorphism and ontogeny of the complete plate morph of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*).- Evolution 35: 67-74.
- Bell, M.A. (1982): Melanism in a high elevation population of *Gasterosteus aculeatus*.- Copeia 1982: 829-835.
- Bell, M.A. (1984): Evolutionary phenetics and genetics: the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, and related species. In: Turner, B.G. (ed.), Evolutionary genetics of fishes.- New York, Plenum Press, pp.431-528.
- Bell, M.A. (1994): Paleobiology and evolution of threespine stickleback. In: Bell, M.A. & Foster, S.A. (eds), The evolutionary biology of the threespine stickleback.- Oxford University Press, pp.438-471.
- Bell, M.A. & Foster, S.A. (eds.) (1994): The evolutionary biology of the threespine stickleback.- Oxford Univ. Press. Oxford UK., 571 pp.
- Bell, M.A.; Aguirre, D.E. & Buck, N.J. (2004): Twelve years of contemporary armour evolution in a threespine stickleback population.- Evolution 58: 814-824.
- Bell, M.A. (2019): Contemporary evolution of threespine stickleback in Loberg Lake, Alaska.- <http://life.bio.sunysb.edu/ee/belllab/loberg.html>, gesehen März 2019.
- Bergstrom, C.A. & T.E. Reimchen (2000): Functional implications of fluctuating asymmetry among endemic populations of *Gasterosteus aculeatus*.- Behavior 137: 1097 – 1112.
- Bergstrom, C.A. (2002): Fast-start performance and reduction in lateral plate number in threespine stickleback.- Can. J. Zool. 80: 207-213.
- Bergstrom, C.A. & T.E. Reimchen (2002): Geographical variation in asymmetry in *Gasterosteus aculeatus*.- Biol. J. Linn. Soc. 77: 9 - 22
- Bertin, L. (1925): Recherches bionomiques, biométriques et systématiques sur les epinoches (*Gasterosteidae*).- Ann. Inst. Monaco 2: 1- 204.
- Brunken, H., Brunn Schön, C., Sperling, M. & Winkler, M. (2008): Digitaler Fischartenatlas von Deutschland und Österreich.- www.fischfauna-online.de, gesehen in 2008.
- Brunken, H. & Woltmann, I. (2018): Wie viele Stichlingsarten haben wir in Deutschland? In: Fisch des Jahres 2018. Der Dreistachlige Stichling (*Gasterosteus aculeatus*). - Deutscher Angelfischer-Verband e.V. (Hrsg.). S. 16-21.
- Cano, J.M., Mäkinen, H.S., Leinonen, T., Freyhof, J. & Merilä, J. (2008): Extreme neutral genetic and morphological divergent supports classification of Adriatic threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations as distinct units.- Biol. Conservation 114 (4): 1055-1066.
- Clark, P.U., Dyka, A.S., Shakon, J.D., Andres, E.C., Carlson, J.C., Barbara, W.X., Mitrovic, S., Hostetter, W. & McCape, M. (2009): The last glacial maximum.- Science 325: 710-714.
- Colosimo, P.F., Peichel, C.L., Nereng, K., Blackman, B.K., Sharpio, M.D., Schluter, D. & Kingsley, D.M. (2004): The genetic architecture of parallel armour plate reduction in threespine sticklebacks.- Plos Biol. 2: 635-641.
- Colosimo, P., Hoseman, K., Bulabhadra, S., Villareal, G., Dickson, M., Grimwood, J., Schmutz, J., Myers, R., Schluter, D. & Kingsley, D. (2005): Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of ectodysplasin alleles.- Science 307: 1928-1933.
- Cresko, W.A., Amores, A., Wilso, C., Murphy, J., Currey, M., Phillips, P., Bell, M.A., Kimmel, C.B. & Postlethwait, J.H. (2004): Parallel genetic basis for repeated evolution of armour loss in Alaskan threespine stickleback populations.- Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101: 6050-6055.
- Daniel, W. (1965): Beiträge zur Biologie des Dreistachligen Stichlings (*Gasterosteus aculeatus* L.). Beobachtungen in einem Marschensielzug.- Faun. Mitt. Norddeutschland. 2: 289-307.
- Deagle, B.E., Reimchen, T.E. & Levin, D.B. (1996): Origins of endemic stickleback from the Queen Charlotte Islands: mitochondrial and morphological evidence.- Can. J. Zool. 74: 1045-1056.
- DeFaveri, J., Zanella, I.N., Zanella, D., Markovicic, M. & Merilä, J. (2012): Phylogeography of isolated freshwater threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations in the Adriatic Sea basin.- J. Fish Biol. 80 (1): 61-85.
- Denys, G.P.J., Geiger, M.E., Persat, H., Keith, P. & Dettia, A. (2015): Invalidity of *Gasterosteus gymmnurus* (Cuvier, 1829) (Actinopterygii, Gasterosteidae) according to integrativer taxonomy.- Cybium 39 (1): 37-45.
- Eschmeyer, W.N. & van der Laan, R. (eds.) (2019). Eschmeyer's Catalog of fishes: Genera, species, references.- <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatma.in.asp>, gesehen Nov. 2017.
- Freyhof, J. & Kottelat, M. (2008): *Gasterosteus gymmnurus*.- iucnredlist.org, gesehen in 2008.
- Freyhof, J. & Kottelat, M. (2009): Rote Liste der im Süßwasser reproduzierenden Neunaugen und Fische (Cyclosomata & Pisces).- Naturschutz und Biologische Vielfalt 70 (1): 291-316.
- Froese, R. & Pauly, D. (2017): Fish Base.- www.fishbase.org, gesehen März 2017.
- Furin, C.G., von Hippel, E.A. & Bell, M.A. (2012): Partial reproductive isolation of a recently derived resident-freshwater population of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) from its putative anadromous ancestor.- Evolution 66 (10): 1 – 26.
- Füllner, G., Pfeiffer, M., Völker, F. & Zirsche, A. (2016): Atlas der Fische Sachsens.- Landesamt für Umwelt, Landschaft und Geologie,

Dresden, 408 S.

- Gaschott, O. (1941): Die Stichlinge (Gasterosteidae). In: Demoll, R. & Meier, H. N. (Hrsg.), Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, Stuttgart, Band III, Lief. 3: 129-141 + Tafel.
- Giles, N. (1983): The possible role of environmental calcium levels during the evolution of phenotypic diversity in Outer Hebridean populations of the three-spined stickleback. - J. Zool. 199: 535 - 544.
- Gutz, M. (1970): Experimental studies on adaption to salinity shown by the different races of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.).- Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 55: 1637-1692.
- Hagen, D.W. (1967): Isolating mechanism in threespine sticklebacks (*Gasterosteus*).- J. Fish. Res. Board. Can. 24: 1637-1692.
- Hagen, D.W. (1973): Inheritance of numbers of lateral plates and gill rakers in *Gasterosteus aculeatus*.- Heredity 30: 303-312.
- Hagen, D.W. & Gilbertson, L.G. (1972): Geographic variation and environmental selection in *Gasterosteus aculeatus* L. in the Pacific Northwest America.- Evolution 26: 32-51.
- Hagen, D.W. & Gilbertson, L.G. (1973a): Selective predation and the intensity of selection acting upon the lateral plates of threespine stickleback.- Heredity 31: 275-287.
- Hagen, D.W. & Gilbertson, L.G. (1973b): The genetics of plate morphs in the freshwater threespine sticklebacks.- Heredity 30: 273-287.
- Hagen, D.W. & Moodie, G.E.E. (1982): Polymorphism for plate morphs in *Gasterosteus aculeatus* on the east coast of Canada and an hypothesis of their global distribution.- Can. J. Zool. 60: 1032-1042.
- Haglund, T.R., Butth, G.D. & Lawson, R. (1992): Allozyme variation and phylogenetic relationships of Asian, North American and European populations of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*.- Copeia 1992: 432-443.
- Hay, D.E. (1969): Mate selection in the threespine stickleback (*Gasterosteus*).- Unpublished M. Sc. Thesis. Univ. of Br. Columbia, Vancouver.
- Hay, D.E. & McPhail, J.D. (1975): Mate selection in threespine sticklebacks.- Can. J. Zool. 52: 441-450.
- Heuts, M.J. (1946): Physiological isolating mechanisms and selections within the species *Gasterosteus aculeatus* L.- Nature (London) 158: 839-840.
- Heuts, M.J. (1947a): The phenotypic variability of *Gasterosteus aculeatus* L. populations in Belgium.- Meded. Vlam. Akad. Wetensch 9: 1-63.
- Heuts, M.J. (1947b): Experimental studies on adaptive evolution in *Gasterosteus aculeatus* L.- Evolution 1: 89-102.
- Higuchi, M. & Goto, A. (1996): Genetic evidence supporting the existence of two distinct species in the genus *Gasterosteus* around Japan.- Environ. Biol. Fish. 47: 1-16.
- Higuchi, M., Sakai, H. & Goto, A. (2014): A new threespine stickleback, *Gasterosteus nipponicus*, sp. nov. (Teleostei : Gasterosteidae), from the Japan Sea region.- Ichthyol. Research 61 (4): 341-351.
- Honma, Y., Chiba, A. & Tamura, E. (1986): Fine structure of the sterile testis of hybrid threespine stickleback between marine and landlocked forms.- Japan. J. Ichthyol. 33: 262-268.
- Hubbs, C.L. (1929): The Atlantic American species of the fish genus *Gasterosteus*.- Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 200: 1-9.
- Igarashi, K. (1964): Observations on the development of the scutes in landlocked form of three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus aculeatus* Linnaeus.- Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 30: 95103.
- Ikeda, K. (1933): Effects of castration on the secondary sexual characters of anadromous threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.).- Japan. J. Zool. 5: 135-157.
- Ishikawa, M. & Mori, S. (2000): Mating success and male courtship behaviours in three populations of the threespine stickleback.- Behaviour 137 (7): 1065-1080.
- Johnson, L.S. & Taylor, E.B. (2004): The distribution of divergent mitochondrial DNA lineages of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the northern Pacific basin: postglacial dispersal and lake accessibility.- J. Biogeogr. 31: 1073-1083.
- Jones, F.C., Brown, C. & Braithwaite, V.A. (2008): Lack of assortative mating between incipient species of stickleback from a hybrid zone.- Behaviour 145 (4), 463 - 484
- Kahl, L. & Thiel, R. (2018): Verbreitung und Nahrungsökologie verschiedener Formen des Dreistachligen Stichlings in der Tiedelbe. In: Fisch des Jahres 2018. Der Dreistachlige Stichling, *Gasterosteus aculeatus*.- Deutscher Angelfisch Verband e. V. (Hrsg.), S. 23-26.
- Kähnsbauer, P. (1961): Cyclostomata, Teleostomi (Pisces). Catalogus Faunae Austriae, Teil XXIIa.- Österreichische Akademie der Wissenschaften, Kommission Springer-Verlag, Wien, 56 S.
- Kingsley, D.M. & Peichel, C.L. (2007): The molecular genetics of evolutionary changes in sticklebacks. In: Östlund-Nilsson, S., Mayer, I., Huntingford, F.A. (eds.), Biology of the three-spined stickleback.- CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 41-81.
- Kirchlerchner, G., Muerth, P., Pohl, H. & Ahnelt, H. (2008): Welche Stichlingsart kommt in Österreich vor, *Gasterosteus aculeatus* oder *Gasterosteus gymnanus*?.- Österreichs Fischerei 61: 158-161.
- Kitano, J., Mori, S. & Peichel, C.L. (2007): Phenotypic divergence and reproductive isolation between sympatric forms of Japanese threespine stickleback.- Biol. J. Linn. Soc. 91: 671-685.

- Kitano, J.; Mori, S. & Peichel, C.L. (2008): Divergence of male courtship displays between sympatric forms of anadromous threespine stickleback.- Behavior 145: 443-461.
- Kitano, J., Ross, J.A., Mori, S., Kume, M., Jones, F.C., Chan, Y.F., Absher, D.M., Grimwood, J., Schmutz, J., Mayer, R.M., Kingsley, D.M. & Peichel, C.L. (2009): A role for a neo-sex chromosome in stickleback speciation.- Nature 461: 1079-1083.
- Kitano, J., Kawagishi, Y., Mori, S., Peichel, C.L., Makino, T., Kawata, M. & Kusakabe, M. (2011): Divergence in sex steroid hormone signaling between sympatric species of Japanese threespine stickleback.- PLoS ONE 6 (12): e29253. Letters: // doi. Org/10. 137 / Journal.pone. 0029253.
- Kottelat, M. (1997): European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematics and comments on nomenclature and conservation.- Biologia (Bratislava), Sect. Zool. 52, Suppl. 5, 271 pp.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. (2007): Handbook of European Freshwater Fishes.- Selbstverlag, Cornol and Berlin, 646 pp.
- Kristjánsson, B.K. Skulason, S. & Noakes, D.L.G. (2002a): Rapid divergence in a recently isolated population of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.).- Evol. Ecol. Res. 4: 247-257.
- Kristjánsson, B.K., Skulason, S. & Noakes, D.L.G. (2002b): Morphological segregation of islandic threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.).- Biol. J. Linn. Soc. 76: 247-257.
- Kristjánsson, B.K., Skulason, S. & Noakes, D.L.G. (2004): Unusual number of pectoral fin rays in a islandic population of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) recently isolated in freshwater.- Evol. Ecol. 18: 379-384.
- Kume, M., Kitamura, T., Takahashi, H. & Goto, A. (2005): Distinct spawning migration patterns in sympatric Japan-Sea and Pacific-Ocean forms of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*.- Ichthyol. Res. 52: 189-193.
- Kume, M., Kitano, J., Mori, S. & Shibuya, T. (2010): Ecological divergence and habitat isolation between two migratory forms of Japanese threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*).- J. Evol. Biol. 23: 1436-1448.
- Kynard, B.E. (1972): Male breeding behaviour and lateral plate phenotypes in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.).- Diss. Abstr. Sec. B 33: 2413-B, Ph.D.thesis, University of Washington.
- Kynard, B.E. (1979): Breeding behaviour of a lacustrine population of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*.- Behaviour 67: 178-207.
- Lepsi, I. (1935): Die Seen Rumäniens und ihre Bewirtschaftung.- Verh. Intern. Verein. Limnol. 7: 371-387.
- Loehr, J., Leinonen, T., Herczeg, G., O'Hara, R.B. & Merilä, J. (2012): Heritability of asymmetry and lateral plate number in the threespine stickleback.- PloS ONE 7 (7): e39843.
- Loehr, J., Herczeg, G., Leinonen, T., Gonda, A., Van Dongen, S. & Merilä, J. (2013): Asymmetry in threespine stickleback lateral plates.- Journal of Zoology 289: 279-284.
- McLean, J.A. (1980): Ecological genetic of threespine sticklebacks in Heisholt Lake.- Can. J. Zool. 58: 2026-2039.
- McPhail, J.D. (1969): Predation and the evolution of a stickleback (*Gasterosteus*). J. Fish. Res. Bd. Can. 26: 3183-3208.
- McPhail, J.D. & Lindsey, C.C. (1970): Freshwater fishes of northwestern Canada and Alaska.- Bull. Fish. Res. Bd. Can. 173: 1-381.
- McPhail, J.D. & Hay, D.E. (1983): Differences in male courtship in freshwater and marine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*).- Can. J. Zool., 61: 292-297.
- McPhail, J.D. (1994): Speciation and the evolution of reproductive isolation in the sticklebacks (*Gasterosteus*) of south-western British Columbia. In: Bell, M.A. and Foster, S.A. (eds.), The evolutionary biology of the threespine stickleback.- Oxford University Press, Oxford: 399-437.
- Malhi, R.S., Ruet, G. & Bell, M.A. (2006): Mitochondrial DNA evidence of an early Holocene population expansion of threespine sticklebacks from Scotland.- Mol. Phylogenet. Evol. 40: 148-154.
- Mäkinen, H.S., Cano, J.M. & Merilä, J. (2006): Genetic relationships among marine and freshwater populations of the European threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) revealed by microsatellites.- Mol. Ecol. 15: 1519-1534.
- Mäkinen, H.S. & Merilä, J. (2007): Mitochondrial DNA phylogeography of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Europe. Evidence for multiple glacial refugia.- Mol. Phylogenet. Evol. 46: 167-182.
- Moodie, G.E.E., McPhail, J.D. & Hagen, D.W. (1973): Experimental demonstration of selective predation in *Gasterosteus aculeatus*.- Behaviour 47: 95-105.
- Moodie, G.E.E. & Reimchen, T.E. (1976): Phenetic variation and habitat differences in *Gasterosteus* populations of the Queen Charlotte Islands.- Systematic Zoology 25: 49-61.
- Moodie, G.E.E. & Moodie, P.F. (1996): Do asymmetric sticklebacks make better fathers?- Proc. Roy. Soc. London Ser. B 236: 535-539.
- Mori, S. (1987): Divergence in reproductive ecology of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*.- Japan. J. Ichth. 34: 165-175.
- Muerth, P. (2007): Morphologische Veränderungen des Dreistachligen Stichlings *Gasterosteus aculeatus* L. (Teleostei, Gasterosteidae) in Vorarlberg (Österreich).- Diplomarbeit Univ. Wien.
- Münzing, J. (1959): Biologie, Variabilität und Genetik von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces). Untersuchungen im Elbegebiet.-Int.

Rev. Ges. Hydrobiol. 44 (3): 317-382.

Münzing, J. (1961): *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces) im Ostseeraum. Das heutige Bild der Verbreitung und postglaziale Entwicklung.- Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 59: 61-72.

Münzing, J. (1962a): Die Populationen der marinen Wanderform von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces) an den holländischen und deutschen Nordseeküsten.- Netherl. J. Sea. Res. 1: 508-525.

Münzing, J. (1962b): Ein neuer Semiarmatus-Typ von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces) aus dem Izniksee.- Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 60: 181-194.

Münzing, J. (1963): The evolution of variation and distributional patterns in European populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*.- Evolution 17: 320-322.

Münzing, J. (1964): Variabilität und Verbreitung von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces) in Europa.- Verh. Ver. Naturw. Unters. Heimatforsch., Hamburg, 36: 1 - 22.

Nazarin, M.V., Yabumoto, Y & Urabe, A. (2012): A new miocene threespine stickleback (Pisces, Gasterosteidae) from central Japan.- Paleontological Research 16 (4): 318-328.

Nelson, J.S. (1971): Comparison of the pectoral and pelvic skeleton and some other bones and their phylogenetic implications in the Aulorhynchidae and Gasterosteidae (Pisces).- J. Fish. Res. Board. Can. 28: 427-442.

Ólafsdóttir, G.A., Ritchie, M.G. & Snorrason, S.S. (2006): Positive assortative mating between recently described sympatric morphs of islandic stickleback.- Biology Letters 2: 250-252.

Orti, G., Bell, M.A., Reimchen, T.E. & Meyer, A. (1994): Global survey of mitochondrial DNA sequences in the threespine stickleback: evidence for recent migrations.- Evolution 48 (3): 608-622.

O'Reilly, P., Reimchen, T.E., Beech, R. & Strobeck, C. (1993): Mitochondrial DNA in *Gasterosteus* and pleistocene glacial refugium on the Queen Charlotte Islands, British Columbia.- Evolution 47: 678-684.

Östlund-Nilsson, S., Mayer, J. & Huntingford, F. (2007): Biology of the three-spined stickleback.- CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, 392 pp.

Paepke, H.-J. (1982): Phänogeografische Strukturen in den Süßwasserpopulationen von *Gasterosteus aculeatus* L. in der DDR und ihre evolutionsbiologischen Aspekte.- Mitt. Zool. Mus. Berlin 58: 269-328.

Paepke, H.-J. (1983): Die Stichlinge. Gasterosteidae.- Neue Brehm Bücherei. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg- Lutherstadt, Berlin, 144 S.

Paepke, H.-J. (1996): Die Stichlinge. Gasterosteidae.- Neue Brehm Bücherei Bd. 10, 175 S. (2. überarbeitete Auflage).

Paepke, H.-J. (2002): *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758. In: Banarescu, P.M., Paepke, H.-J. (eds.), The Freshwater Fishes of Europe.- Aula Verlag, Wiebelsheim 2002, Vol. 5: 209-256.

Pfannenstiel, M. (1944): Die diluvialen Entwicklungsstadien und die Urgeschichte von Dardanellen, Maramaree und Bosphorus.- Geol. Rundschau 34 (7/8): 341-434.

Pohl, H.U. (1997): Morphologische Untersuchungen an Skelettelementen des Defensivkomplexes des Dreistacheligen Stichlings *Gasterosteus aculeatus*: Teleostei, Gasterosteidae). Ein Vergleich ost- und westösterreichischer Populationen.- Diplomarbeit Univ. Wien.

Regan, C.T. (1909): The species of threespine sticklebacks (*Gasterosteus*).- Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8 (11): 435-437.

Reimchen, T.E. (1983): Structural relationships between spines and lateral plates in threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*).- Evolution 37: 931-946.

Reimchen, T.E. (1984): Status of unarmoured and spine-deficient populations (Charlotte unarmoured stickleback) of threespine stickleback, *Gasterosteus* sp., on the Queen Charlotte Islands, British Columbia.- Can. Field Naturalist 98: 120-126.

Reimchen, T.E. (1988): Inefficient predators and prey injuries in a population of giant stickleback.- Can. J. Zool. 66: 2036-2044.

Reimchen, T.E. (2000): Predator handling failures of lateral plate morphs in *Gasterosteus aculeatus*: implication for stasis and distribution of the ancestral plate condition.- Behaviour 137: 1081-1096.

Reimchen, T.E. & Nosil, P. (2001): Lateral plate asymmetry, diet and parasitism in threespine stickleback.- J. Evol. Biol. 14: 632-645.

Reimchen, T.E. & Bergstrom, C.A. (2009): The ecology of asymmetry in stickleback defense structures.- Evolution 63 (1): 115-126.

Ryan, W.B.F., Pitmann, W.C., Major, C.O., Shimkus, K., Moskolenko, V., Jones, G.A., Dimitrov, P., Gorur, N., Sakinc, M. & Yüce, H. (1997): An abrupt drowning of the Black Sea shelf.- Mar. Geol. 138: 119-126.

Ryan, W.B.F., Major, C.O., Lericois, G. & Goldstein, S.L. (2003): Catastrophic flooding of the Black Sea.- Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 31: 525-554.

Sauvage, H.E. (1874): Revision des espèces du groupe des épinoches.- Nouv. Arch. Mus. His. Nat., Paris 10: 5-38.

Scharf, J., Brämick, U., Friedrich, F., Rothe, U., Tautenhahn, M., Wolters, C. & Zahn, S. (2011): Fische in Brandenburg. Aktuelle Kartierung und Beschreibung der märkischen Fischfauna.- Institut für Binnenfischerei, Potsdam-Sacrow, 187 S.

Schluter, D., Clifford, E.A., Nemethy, M. & McKinnon, J.S. (2004): Parallel evolution and inheritance of quantitative traits.- Am. Naturalist 163: 809-822.

Taylor, E.B. & McPhail, J.D. (1986): Prolonged and burst swimming in anadromous and freshwater threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*.- Can. J. Zool. 64: 416-420.

Taylor, E.B. & McPhail, J.D. (2000): Historical contingency and ecological determinism interact to prime speciation in sticklebacks, *Gasterosteus*.- Proc. Roy. Soc. London 267: 2375-2384.

Thiel, R. & Thiel, R. (2015): Atlas der Fische und Neunaugen Hamburgs.- Freie und Hansestadt Hamburg, Stadterforschung und Umwelt (Hrsg.), 170 S.

Thompson, C.E., Taylor, E.B. & McPhail, J.D. (1997): Parallel evolution of lake-stream pairs of threespine sticklebacks (*Gasterosteus*) inferred from mitochondrial DNA variation.- Evolution 51: 1955-1997.

Vila, M., Hermida, M., Fernández, C., Perea, S., Doadrio, I., Amaro, R. & Miguel, E.S. (2017): Phylogeography and conservation genetics of the Ibero-Balearic three spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*).- PLoS ONE 12 (1): 0170685.

Woltmann, I.A. (2013): Morphologie, Morphometrie und Verbreitung von *Gasterosteus* spec. in Nordwestdeutschland.- Bachelorarbeit Hochschule Bremen, Fakultät Natur und Technik, 56 S. + Anhang.

Wootton, R.J. (1976): The biology of the sticklebacks.- Academic Press, London, 387 pp.

Wootton, R.J. (1984): A functional biology of sticklebacks.- Croom Helm, London & Sydney, 265 pp.

Yamada, M., Higuchi, M. & Goto, A. (2001): Extensive introgression of mitochondrial DNA found between two genetically divergent forms of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), around Japan.- Env. Biol. Fishes 61: 269-284.

Ziuganov, V.V. (1979): Mechanismen der Formenbildung im Komplex *Gasterosteus aculeatus* sensu lato.- Diss. Lomonosov-Univ. Moskau, zit. in Paepke 1983.

Ziuganov, V.V. & Khlebovich, V.V. (1979): Analysis of mechanism which determine differences in the reaction of spermatozoa to water salinity in the threespine stickleback marine and freshwater forms.- Ontogenie Moskau 10: 506-509.

Ziuganov, V.V. (1983): Genetics of osteal plate polymorphism and micro-evolution of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.).- Theoret. Appl. Genet. 65: 239-246.

Ziuganov, V.V., Golovajuk, G.J., Savaitova, K.A. & Buger, V.F. (1987): Genetically isolated sympatric forms of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Lake Azabachije (Kamptschatka-Penninsula).- Environ. Biol. Fishes 18 (4): 241-247..

Anschrift des Autors:

Lothar Drifte, Alte Treppe 1, 32805 Horn-Bad Meinberg.

E-Mail: -

Tab. 2: Tabellarische Übersicht der Lateralschildzahl und ihrer Anordnung von 21 Individuen der partiell beschildeten Form mit nur 5 bis 7 Rumpfschilden nach eigenen Untersuchungen.

Nr.	Schildzahl		Gesamtschildzahl
	Links + Kiel	rechts + Kiel	
1	7 + 6	7 + 8	13 : 15
2	7 + 5	6 + 2	12 : 8
3	7 + 3	7 + 3	10 : 10
4	7 + 0	6 + 3	7 : 9
5	6 + 6	6 + 6	12 : 12
6	6 + 6	5 + 5	12 : 10
7	6 + 5	5 + 4	11 : 9
8	6 + 4	6 + 3	10 : 9
9	6 + 3	5 + 3	9 : 8
10	5 + 4	6 + 4	9 : 10
11	5 + 4	6 + 3	9 : 9
12	5 + 3	6 + 4	8 : 10
13	5 + 2	6 + 3	7 : 9
14	5 + 7	5 + 6	12 : 11
15	5 + 6	5 + 7	11 : 12
16	5 + 4	5 + 4	9 : 9
17	5 + 4	4 + 3	9 : 7
18	5 + 3	5 + 3	8 : 8
19	5 + 2	5 + 3	7 : 8
20	5 + 2	4 + 0	7 : 4
21	4 + 6	5 + 6	10 : 11

Individuen-Zahl	Fundort	Population
65	Schlei / Cappeln	98% Trachurus
277	Eider / Kleibörn	anadrome Mischpopulation
107	Elbe / Hamburg	-
20	Izniksee / Türkei	stationäre Semiarmatus-Population
61	Tangstedt / Hamburg	stationäre Mischpopulation
84	Blauer See / NRW	stationäre Leirus-Population
91	Pivitsbeide / NRW	-
56	Bellenberg / NRW	-
22	Hörsing / NRW	-
102	Lomgo / NRW	-
422	Friedenstal / NRW	-
157	Friedenstal - F2 / NRW	stationäre Mischpopulation
39	- F3 / -	-
176	- F4 / -	-
75	- F5 / -	-
513	- F6 / -	-
289	- F7 / -	-
81	- F8 / -	-
289	- F9 / -	-
2.826		
Morph - Kreuzungen		
14	F1 Leirus + Kiel	X Leirus
198	F1 Leirus + Kiel	X Leirus + Kiel
41	F1 Leirus + Kiel	X Semiarmatus mit max. 12 Rumpfschilden
102	F1 Semiarmatus mit max. 12 Rumpfschilden	X Leirus + Kiel
102	F1 Leirus	X Semiarmatus mit max. 12 Rumpfschilden
56	F1 Semiarmatus mit max. 12 Rumpfschilden	X Semiarmatus mit max. 12 Rumpfschilden
518		

Tab. 1: Übersicht der untersuchten Populationen und Summe ihrer Individuen.

	OO	Go	oo
	trachurus	trachurus	trachurus
AA	① AAOO	② AAOo	③ AAOo
	semiarmatus	semiarmatus	trachurus
Aa	④ AaOO	⑤ AaOo	⑥ AaOo
	leirus	leirus	leirus
aa	⑦ aaOO	⑧ aaOo	⑨ aaOo

Tab. 3: Kombinationsquadrat eines Vererbungsmodells nach Ziuganov (1983).

Nr.	linke Körperseite					rechte Körperseite				
	Rumpf	Schild Nr. 1	Schildflücke (*)	caudal	gesamt	Rumpf	Schild Nr. 1	Schildflücke (*)	caudal	gesamt
1	16		*	6	22	26	+		5	31
2	17	+	*	6	23	24	+		6	30
3	21	+		6	27	21	+		7	28
4	23			4	27	27	+		5	32
5	23	+		4	27	24	+		6	30
6	23	+	*	8	31	23	+		8	31
7	24	+		4	28	21			7	28
8	24	+	*	4	28	25	+		6	31
9	24	+	*	4	28	25	+		7	32
10	24			6	30	24	+		5	29
11	24	+		6	30	26			7	33
12	25	+		5	30	25			5	30
13	25			4	29	27	+		4	31
14	25	+		4	29	27	+		4	31
15	26	+		4	30	28	+		3	31
16	26	+		5	31	26	+		5	31
17	26			7	33	20	+	*	4	24
18	26	+		7	33	30	+		6	36
19	27	+		4	31	24			6	30
20	27	+		4	31	27	+		4	31
21	27	+		6	33	22	+		5	27
22	28	+		4	32	29	+		5	34
23	28	+		3	31	24	+		7	31
24	28	+		4	32	28	+		6	34
25	28	+		4	32	29	+		4	33
26	29	+		4	33	25	+		4	29
27	29	+		4	33	24			4	28
28	29	+		5	34	27	+		5	32
29	30	+		4	34	28	+		4	32
30	30	+		4	34	31	+		4	35

Tab. 4: Die Lateralschildzahl und ihre Anordnung auf beiden Körperseiten am Beispiel von 30 voll beschildeten Individuen einer trimorphen F7-Population bei Friedenstal nach eigenen Erhebungen. Zeichnung: L. Drifte.

	M O R P H G R U P P E N						
	vollbeschildet		partiell beschildet		niedrig beschildet		
Populationen	Schlei 2014 monomorph 98,68%	Friedenstal 2016 isolierte Mischpopul.	Eider 2013 anadrome Mischpopul.	Friedenstal 2015 isolierte Mischpopul.	Friedenstal 2016 isolierte Mischpopul.	Privinbeide 2014 monomorphe Bachpopul.	Blauer See 2013 monomorphe isolierte Binnenland Population
Individuenzahl	N = 65	N = 30	N = 31	N = 85	N = 47	N = 15	N = 46
a.) Schildzahl pro Körperseite Durchschnitt	28 - 36 31,95	27 - 36 29,48	13 - 35 22,44	8 - 28 16,99	3 - 11 6,5	5 - 13 7,13	4 - 9 5,48
b.) Schildzahl symmetrisch asymmetrisch	29,23% 70,77%	20,0% 80,0%	wie unter c.)	23,52% 76,47%	wie unter c.)	wie unter c.)	wie unter c.)
c.) Schildzahl und Anordnung symmetrisch asymmetrisch	13,85% 86,15%	16,66% 83,33%	9,68% 90,32%	16,47% 83,52%	40,43% 59,57%	33,33% 66,66%	42,17% 57,83%
d.) Schildzahl - Differenz Körperseiten durchschnittlich	0 - 4 1,42	0 - 9 2,73	0 - 7 2,32	0 - 8 1,87	0 - 3 0,83	0 - 2 0,80	0 - 3 0,65
e.) Schild Nr. 1 fehlt einseitig vorh. beidseitig vorh.	0 4,62% 95,38%	0 33,33% 66,66%	0 12,90% 87,10%	21,17% 48,23% 30,59%	46,80% 48,42% 12,77%	40,0% 40,0% 20,0%	65,22% 28,26% 6,52%
f.) sonstige Besonderheiten	1 Exemplar beidseitig lückenlose Reihe mit 28 Schilden	4 Exemplare einseitig lückenlose Reihe mit 27 oder 28 2 Exemplare beidseitig lückenlose Reihe mit 27 oder 28 Schilden 8 Exemplare nur einseitig vollbeschildet	1 Exemplar ist mit 35 Schilden einseitig vollbeschildet	1 Exemplar mit 14 : 14 Schilden jedoch beidseitig ohne Caudalkiel 1 Exemplar ist mit 12 Schilden einseitig semimatura und 8 Schilden auf der anderen Körperseite laeta 2 Exemplare mit einseitiger Schildlücke	1 Exemplar mit 11 : 9 Schilden 5 Exemplare mit nur 7 Schilden, jedoch vorhandenem Caudalkiel	1 Exemplar mit 13 : 11 Schilden 1 Exemplar mit 11 : 10 Schilden	keine

Tab. 5: Ergebnisse eigener Untersuchungen zur Asymmetrie der Schild-Zahl, -Anordnung, -Differenz und Anlage von Lateralschild Nr. 1 an insgesamt 325 Individuen der drei Morphgruppen von *G. aculeatus* aus verschiedenen Populationengemeinschaften. Von den Literaturangaben abweichende Resultate sind blau in blauer Schrift gekennzeichnet.

Anhang

Morphanteile der Mischpopulation „Friedenstal“ (NRW) im Jahr 2018.
Die in 2009 stattgefundenen Bastardisierung zwischen voll und niedrig beschildeten Formen ist hier ein gutes Beispiel dafür, innerhalb welcher kurzer Zeit (2009 bis 2018) sich eine enorme Mannigfaltigkeit von Schildvarianten entwickeln kann, von denen viele keiner der drei oder vier bislang in der Literatur beschriebenen Hauptgruppen zugeordnet werden können.

Index: Morphanteile der Mischpopulation „Friedenstal“ im Jahr 2018 n = 289

Trachurus

Nr.	Schild Nr.1 links rechts	Lateralschilder links rechts		Caudalkiel links rechts		Gesamtschilder links rechts		Differenz
		links	rechts	links	rechts	links	rechts	
1		26	26	8	6	34	32	2
2	x x	25	26	6	7	31	33	2
3		22	25	9	8	31	32	1
4	x x	25	24	8	6	33	30	3
5	x	25	26	6	6	31	32	1
6	x x	24	25	8	6	32	31	1
7	x x	25	23	7	7	32	30	2
8	x	26	25	4	7	30	32	2
9	x	23	22	9	8	32	31	2
10		23	25	6	7	29	32	3
11	x	22	25	6	7	28	32	4
12	x x	26	24	5	7	31	31	
13	x x	24	24	7	7	31	31	
14		23	23	8	8	31	31	
15	x	27	26	4	4	31	30	1
16	x x	23	22	8	8	31	30	1
17	x	23	24	7	7	30	31	1
18	x x	23	22	7	9	30	31	1
19	x	25	22	6	7	31	29	2
20	x x	24	24	5	7	29	31	2
21		23	25	5	6	28	31	3
22	x	26	24	4	6	30	30	
23	x	25	24	5	6	30	30	
24	x x	24	25	6	5	30	30	
25		22	22	8	8	30	30	
26		24	23	6	7	30	29	1
28	x	25	22	5	7	30	29	1
29		24	23	6	6	30	29	1
30	x	23	22	7	7	30	29	1
31		22	22	8	7	30	29	1
32	x	23	26	6	4	29	30	1
33		24	25	5	5	29	30	1
34	x x	23	24	6	6	29	30	1
35		23	23	6	7	29	30	1
36	x x	26	28	4	0	30	28	2
37		25	23	5	5	30	28	2
38	x x	23	23	7	5	30	28	2
39	x	21	21	9	7	30	28	2
40	x x	23	24	5	6	28	30	2
41		23	24	5	6	28	30	2
42	x	22	22	6	8	28	30	2
43	x	23	24	4	6	27	30	3
44		24	24	5	5	29	29	
45	x	24	22	5	7	29	29	
46	x x	23	21	6	8	29	29	
47		21	21	8	8	29	29	
48		22	24	7	4	29	28	1
49		22	22	7	6	29	28	1
50	x	24	24	4	5	28	29	1

Nr.	Schild Nr. 1		Lateralschilde		Caudalkiel		Gesamtschilde		Differenz
	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	
51		x	23	24	5	5	28	29	1
52		x	23	24	5	5	28	29	1
53		x	23	24	5	5	28	29	1
54			23	23	5	6	28	29	1
55		x x	23	25	5	3	28	28	
56			22	25	6	3	28	28	
57		x	25	23	3	4	28	27	1
58			23	23	4	5	27	28	1
eine Körperseite = Trachurus / andere Körperseite = Semiarmatus									
1		x	25	14	6	7	31	31	
2		x	18	21	7	9	25	30	5
3			17	23	5	7	22	30	7
4		x	23	21	6	6	29	27	2
5			24	19	5	5	29	24	5
6		x	17+1	23	5	6	23	29	6
7		x	21	13+2	8	6	29	21	8
8			23	11	6	4	29	15	14
9		x	18	23	4	5	22	28	6
Semiarmatus									
1			20	19	5	7	25	26	1
2		x x	17	17	7	7	24	24	
3		x	16+1	17	5	7	22	24	2
4		x	17	17	7	4	24	21	3
5		x	16	16	8	5	24	21	3
6		x x	16	16	7	7	23	23	
7			17	16	6	5	23	21	2
8		x	15	13+3+1	6	6	21	23	2
9		x x	14	13+4	7	6	21	23	2
10		x x	19	19	3	3	22	22	
11		x	15	14	7	8	22	22	
12		x	17	15	5	6	22	21	1
13			16	15	6	6	22	21	1
14		x x	16	17	5	5	21	22	1
15		x	15	16	6	6	21	22	1
16		x	16	17	4	5	20	22	2
17		x x	15	15	6	6	21	21	
18		x	15	15	6	6	21	21	
19			13+1	12+1+3	6	5	20	21	1
20		x	15	15	5	6	20	21	1
21		x x	15	15	4	6	19	21	2
22			14	14+3	4	4	18	21	3
23		x	15	16	3	5	18	21	3
24			12	15	6	6	18	21	3
25		x x	17	16	3	4	20	20	
26			16	14	4	6	20	20	
27		x	15	15	5	5	20	20	
28			15	15	5	4	20	19	1
29			11+2	12+1+1	6	6	19	20	1
30		x	14	13	5	7	19	20	1
31			15	12	5	6	20	18	2
32		x	16	15	4	3	20	18	2
33		x x	14	14	4	6	18	20	2
34		x	15	13	5	4	20	17	3
35		x	12	13	4	7	16	20	4

Nr.	Schild Nr.1		Lateralschilde		Caudalkiel		Gesamtschilde		Differenz
	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	
36		x	12	14	3	6	15	20	5
37		x x	15	15	4	4	19	19	
38		x x	14	14	5	5	19	19	
39			14	14	5	4	19	18	1
40		x x	15	13	4	4	19	17	2
41			13	15	4	4	17	19	2
42			12	13	5	6	17	19	2
43			14	11	5	5	19	16	3
44			12	7+5	7	4	19	16	3
45		x x	13	14	3	5	16	19	3
46		x	16	12	3	3	19	15	4
47		x	15	12	4	3	19	15	4
48		x x	14	11	4	7	18	18	
49			12	12	6	6	18	18	
50			13	13	5	4	18	17	1
51			14	14	3	4	17	18	1
52			13	13	4	5	17	18	1
53		x	12	13	5	5	17	18	1
54		x	13	11	5	5	18	16	2
55		x x	15	13	3	3	18	16	2
56		x	11	12	4	6	15	18	3
57		x	14	13	1	5	15	18	3
58		x x	12	12	5	5	17	17	
59			11+2	12	4	4	17	16	1
60			13	12	4	4	17	16	1
61			13	11	4	5	17	16	1
62		x x	14	15	2	2	16	17	1
63			10+1	13	5	4	16	17	1
64			12	12	4	5	16	17	1
65			12	11	5	4	17	15	2
66		x x	11	11	5	5	16	16	
67		x	13	8+1	3	6	16	15	1
68		x	13	11	3	3	16	14	2
69		x	11	13	3	3	14	16	2
70			12	11	3	4	15	15	
71			11	11	4	4	15	15	
72		x	10+1	11	4	3	15	14	1
73			11	10+1	4	3	15	14	1
74		x	13	13	1	2	14	15	1
75		x x	12	14	2	3	14	15	1
eine Körperseite = Semiarmatus / andere Körperseite = Leiurus + Kiel									
1			15	10	6	5	21	15	6
2			15	10	4	2	19	12	7
3			12	9	6	4	18	13	5
4		x	13	10	3	4	16	14	2
5			12	10	4	4	16	14	2
6			11	10	4	4	15	14	1
7			10	13	4	5	14	18	4
8		x x	10	12	2	3	12	15	3
9			9	10+1	3	4	12	15	3
10			6	11	4	4	10	15	5
11		x x	10	11	3	3	13	14	1
12			8	11	3	3	11	14	3

Nr.	Schild Nr.1		Lateralschilde		Caudalkiel		Gesamtschilde		Differenz
	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	
89			6	4					2
90			4	6					2
91			5	5					
92			5	5					
93			5	5					
94			5	5					
95			5	5					
96			5	5					
97			5	5					
98			5	5					
99			5	5					
100			5	5					
101			5	5					
102			5	5					
103			5	5					
104			5	4					1
105			5	4					1
106			5	4					1
107			4	5					1
108			4	5					1
109			4	5					1
110			4	5					1
111			4	5					1
112			4	5					1
113			5	3					2
114			3	5					2
115			4	4					
116			4	3					1

Symmetrisch angelegte Schildpartien sind grün markiert

