

Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck	Band 65	S. 139 - 162	Innsbruck, Okt. 1978
-------------------------------	---------	--------------	----------------------

Untersuchungen an Coregonen (Pisces: Salmonidae) im Achensee (Tirol, Österreich)

von

Norbert SCHULZ *)

Studies on the coregonids (Pisces: Salmonidae) in the lake Achensee (Tyrol, Austria)

S y n o p s i s : In the oligotrophic Achensee in Northern Tyrol (47°27'30" N, 11°42'30" E, 929 m a.s.l., surface area 680 ha, maximum depth 133 m) there is a little exploited population of coregonids. 595 specimens were caught by gill-nets in the years 1970 - 1972. Age-composition, growth and meristic parameters were investigated. The coregonid species was determined according to WAGLER (1941).

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung
2. Methodik der Untersuchungen
3. Ergebnisse
 - 3.1. Beschreibung der Coregonen
 - 3.2. Wachstumsuntersuchungen
 - 3.2.1. Altersbestimmung
 - 3.2.2. Alterszusammensetzung der Fänge
 - 3.2.3. Abwachs nach direkter Messung
 - 3.2.4. Wachstumsrückberechnung nach den Otolithen
 - 3.3. Versuch der Abtrennung von Teilpopulationen mit morphometrischen Methoden
4. Diskussion
5. Zitierte Literatur

*) Anschrift des Verfassers: Dr. N. Schulz, Kärntner Institut für Seenforschung, Flatschacherstraße 70, A-9020 Klagenfurt, Österreich.

1. Einleitung:

Die Coregonen bewohnen kalte Gewässer der holarktischen Region und als "lebende Zeugen der Eiszeit" (HAEMPEL, 1930) einige Seen der Britischen Inseln und der Alpen. Die Hauptmenge der Formen findet man in Skandinavien, Finnland und in der Sowjetunion, wo sie eine wichtige und leicht erreichbare Nahrungsquelle darstellen (HAEMPEL, 1930; WAGLER, 1941; SVÄRDSON, 1949; STEINMANN, 1950; BEHNKE, 1972). Die Coregonen sind eine modifizierbare und phänotypisch sehr plastische Gruppe. Bei allen untersuchten taxonomischen Merkmalen (Zahl der Reusendornen, Schuppen, Wirbel, Flossenstrahlen und der Pylorus-Anhänge, Lebensgeschichte und Morphologie, usw.) und beim Wachstum zeigen sich in den verschiedenen Seen erhebliche Unterschiede, wobei aber überall Bindeglieder und Übergangsformen vorhanden sind. In dem Formenreichtum der Gattung *Coregonus* liegt auch die Vielzahl der Namen begründet. Im Achensee werden die Coregonen **R e n k e n** genannt. Bei der systematischen Einordnung der Coregonen stehen sich von alters her zwei Grundauffassungen gegenüber, deren Vertreter STEINMANN (1950) als "Monophyletiker" und "Polyphyletiker" bezeichnet.

Den "Polyphyletikern" (HARTMANN, 1827; HECKEL und KNER, 1858; von SIEBOLD, 1863; FATIO, 1890; HOFER, 1899, alle zit. bei STEINMANN (1950) und WAGLER (1941) erscheinen die Coregontypen in morphologischer und physiologischer Hinsicht zu unterschiedlich, als daß sie einer einzigen Art zugesprochen werden könnten. Sie führen die genetische Vielfalt der sympatrischen Populationen auf mehrere Ausgangstypen zurück, die in postglazialer Zeit unabhängig von einander eingewandert sind.

Bei WAGLER (1941) sind es 4 Arten, die nach der letzten Eiszeit in die Gewässer Mitteleuropas einwanderten und aus denen die heute lebenden sympatrischen Populationen entstanden. Neben dem Aussehen berücksichtigt WAGLER zur Charakterisierung verschiedene morphologische Kriterien, wie die Zahl der Reusendornen, die Maulstellung, die Form des Kieferfeldes und besonders die unterschiedlichen Abwachskurven.

WAGLER (1941) beschreibt für den Bodensee folgende Arten:

1. **S c h w e b r e n k e n** : spitzer Kopf mit endständigem oder leicht unterständigem Maul; Kieferfeld lang, schmal, mit parallelen Rändern; Reusendornen engstehend, lang, zahlreich (> 30).

a) **B l a u f e l c h e n** (*C. wartmanni* BLOCH)

Rücken schwärzlichblau oder bläulichgrün; Flossen größerer Exemplare berußt; Augen klein (3 - 4 % der Körperlänge); Abfischen meist an der Wasseroberfläche über den tiefsten Stellen; Eier orangefarben; ernährt sich in der Regel von Plankton und schwebenden Mückenlarven; frohwüchsig, erreicht im 4. Jahr mehr als 30 cm.

b) **G a n g f i s c h** (*C. macrophthalmus* NÜSSLIN)

Rücken grünlich, oliv oder bräunlichgrün; Brust- und Bauchflossen wenig oder gar nicht berußt; Augen groß (3.5 - 4.7 % der Körperlänge); laicht am Ufer oder im flachen Wasser; Eier blaßgelb, nie orange; ernährt sich von Plankton, ausnahmsweise auch von Bodenorganismen; schlechtwüchsig, erreicht im 4. Jahr weniger als 30 cm.

2. **B o d e n r e n k e n** : stumpfer Kopf mit mehr oder weniger stark unterständigem Maul; Kieferfeld breiter und kürzer, mit nach hinten divergierenden Rändern; Reusendornen weiterstehend, kurz (< 30).

a) **S a n d f e l c h e n** (*C. fera* JURINE)

Rücken dunkelgrün bis bläulichgrün, Flossen speziell bei großen Exemplaren etwas berußt; Augen klein (2.8 - 3.8 % der Körperlänge); Flachwasserlaicher; Eier sehr hell, fast farblos; ernährt sich von Bodenorganismen, ausnahmsweise von Plankton; frohwüchsig, 4jährige immer größer als 30 cm.

b) **K i l c h** (*C. acronius* VON RAPP)

Rücken bräunlich bis olivfarben; Flossen nie berußt; Auge groß (4 - 5 % der L_t); Tiefenlaicher; ernährt sich ausschließlich von Bodenorganismen; schlechtwüchsig, 4jährige immer kleiner als 30 cm.

Nach SVÄRDSON (1949 - 1957) waren es 5 Coregonen-Arten, die nach Nordeuropa einwanderten, nachdem sie sich vorher allopatrisch in geographischer Isolation entwickelt hatten. Nach Verlust dieser Isolation kamen diese Arten sekundär in Kontakt und waren fähig, sympatrisch nebeneinander zu leben. Eine Sterilitätsschranke war jedoch nicht entstanden, und es kam zu einem leichten Ineinanderfließen der Arten, in großen Seen schwächer, in kleinen stärker. Auf Grund von Versetzungs- und Kreuzungsexperimenten stellte SVÄRDSON (1957) fest, daß die Zahl der Reusendornen genetisch bestimmt sei und daher taxonomisch als einziges Unterscheidungsmerkmal brauchbar sei.

In der *lavaretus*-Gruppe faßte er 5 Arten zusammen:

Coregonus pidschian (GMELIN, 1788)

Coregonus nasus (PALLAS, 1776)

Coregonus lavaretus (LINNAEUS, 1758)

Coregonus oxyrhynchus (LINNAEUS, 1758)

Coregonus peled (GMELIN, 1788).

Es ist nicht möglich, eine überzeugende Übereinstimmung dieser Arten mit denen von WAGLER zu finden (BEHNKE, 1972). Die "Monophyletiker" (KLUNZINGER, 1884; THIENEMANN, 1912; STEINMANN, 1939, 1950, 1951; BERG, 1932, 1948; PRAVDIN, 1948; RESHETNIKOV, 1963) sind der Meinung, daß alle sympatrischen Populationen eines Sees nur von einem "Urcoregonen" abzuleiten sind. STEINMANN (1950) begründet dies mit folgenden Argumenten:

1. Die Coregonen sind auch heute noch überaus labil. In den wenigen überschaubaren Jahrzehnten der Coregonen-Forschung haben sich die Typen nicht unerheblich geändert.
2. Die Gesamtübersicht über die Merkmale und Merkmalsgruppen der Coregonen läßt eine kontinuierliche Mannigfaltigkeit erkennen. Überall finden sich Zwischenformen und Bindeglieder.
3. Auch zwischen extrem gestalteten Formen ist die Verwandtschaft so groß, daß man Kreuzungen vornehmen kann. Soweit sich heute erkennen läßt, tritt dabei keine Beeinträchtigung der Fruchtbarkeit auf.

BERG (1948) und PRAVDIN (1948) nehmen an, daß der gesamte europäische Coregonen-Komplex aus 2 Grundformen, dem arktischen *Coregonus lavaretus pidschian* und dem europäischen *Coregonus lavaretus lavaretus* besteht. Aus dem letzteren entwickelten

sich durch das Besetzen der vorhandenen ökologischen Nischen auch die sympatrischen Populationen der Alpanseen. Beide Autoren stufen die sympatrischen Populationen als Infraspesies ein. RESHETNIKOV (1963) akzeptierte die Einteilung von BERG und von PRAVDIN, erkannte aber, daß der Versuch, all die genetischen Verschiedenheiten in ein taxonomisches System bringen zu wollen, nomenklatorisch zu einem Chaos führen müsse. RESHETNIKOV schloß, daß alle europäischen Coregonen als eine einzige "polymorphe" Art, *Coregonus lavaretus* zu betrachten seien.

BEHNKE (1972) hält es weder für vernünftig, noch für praktisch, die enorme Menge evolutionsmäßiger Unterschiede, die zwischen den extremen Formen bestehen, in einer einzigen polytypischen Art zu vereinigen. Er meint, das Coregonen-Problem sei noch bei weitem nicht als gelöst zu betrachten. Er wirft SVÄRDSON vor, seine Revision der Gattung *Coregonus* enthalte zum Teil höchst irrige Taxonomie. Es wäre nicht möglich, alle Coregonen SVÄRDSONs 5 Arten zuzuordnen, ohne dabei bestimmte taxonomische Prinzipien zu verletzen. Die 5 Arten seien ausschließlich für schwedische Gewässer zugeschnitten.

Die Übersicht zeigt, daß es heute eine allgemein anerkannte Coregonen-Systematik nicht gibt. Wenn hier die Achenseecoregonen nach WAGLER (1941) beschrieben werden, so deshalb, weil seine Coregonen-Namen im allgemeinen Sprachgebrauch sind. In den folgenden Kapiteln soll untersucht werden, welcher Art die Coregonen des Achensees zugeordnet werden können und ob sich im Achensee 2 oder mehr Populationen nachweisen lassen.

Zur Trennung von Populationen, die möglicherweise genetisch verschieden sind, werden neben Form und Aussehen die Wüchsigkeit und meristische Kriterien herangezogen. Merkmale wie Färbung, Berührung, Körperform, Schnauzenform und ähnliches sind schwer zu quantifizieren, und es ist notwendig, gut zählbare oder meßbare Parameter zu finden (LAMPERT, 1971). Voraussetzung dafür ist, daß die verwendeten Merkmale keine Abhängigkeit von anderen Größen [z.B. Geschlecht (BERG und GRIMALDI, 1965; LAMPERT, 1971) Alter oder Länge (SVÄRDSON, 1949, 1952)] haben. Ist ein Merkmal in einer Stichprobe normal verteilt, so ist entweder nur eine Population vorhanden, oder das Merkmal ist zur Abtrennung von Populationen nicht geeignet. Wenn die Verteilung mehrgipfelig ist, kann unter Umständen auf mehr als eine Population geschlossen werden, und man kann weitere Prüfungen anschließen.

Bei den Untersuchungen der Coregonen des Achensees wurde der Abwachs und die Verteilung folgender Merkmale geprüft:

- relativer Augendurchmesser
- Anzahl der Flossenstrahlen der Analflosse (A), Dorsalflosse (D), Pectoralflosse (P), Ventralflosse (V) und Caudalflosse (C)
- Zahl der Reusendornen auf dem ersten rechten Kiemenbogen
- Zahl der Schuppen entlang der Seitenlinie.

2. Methodik der Untersuchungen:

Für die Untersuchung standen 595 Coregonen zur Verfügung, die in der Fangperiode (1970 - 1972) mit Stellnetzen (15 - 50 mm Maschenweite) im Achensee in Tiefen zwischen 10 und 100 m gefangen wurden. Die Längen der Coregonen lagen zwischen 215 und 455 mm. Die Häufigkeitsverteilung der Längen ist in Abbildung 1 dargestellt.

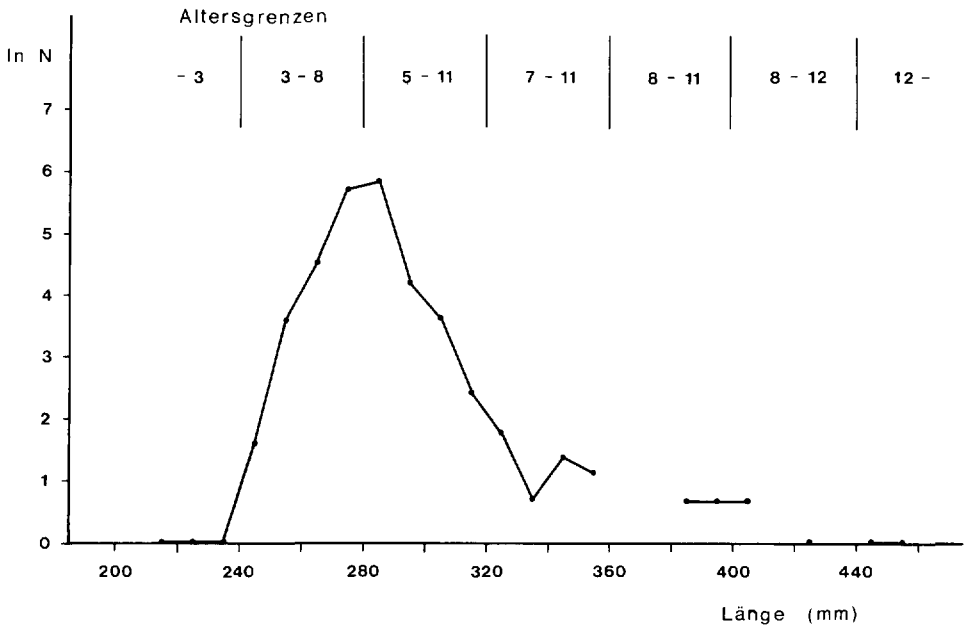


Abb. 1: Längenverteilung (L_1) der Coregonen für die gesamte Fangzeit in halblogarithmischer Darstellung. An der Oberkante sind die Altersgrenzen eingetragen.

Für jeden Fisch wurde eine Karteikarte angelegt, auf der unter anderem folgende Daten festgehalten wurden:

Beschreibung des Fisches: Kopfform, Maulstellung, Färbung, Berufung.

Körperlänge: Mit Hilfe eines Meßbrettes wurde die Gesamtlänge (L_1 = Fischlänge von der Schnauzenspitze bis zum äußersten Punkt der zusammengelegten Schwanzflosse) gemessen.

Augendurchmesser: Die Augen wurden horizontal und vertikal zur Längsachse des Fisches vermessen, die Werte in Prozent der Körperlänge angegeben.

Zahl der Flossenstrahlen.

Zahl der Reusendornen: Bei 501 Coregonen wurden die Dornenfortsätze des 1. re Kiemenbogens gezählt.

Körpergewicht in Gramm.

Alter: Altersbestimmung wurde mit Hilfe der Schuppen, der Opercularknochen und der Otolithen (Sagittae) durchgeführt.

Die Schuppen wurden mit einer spitzen Pinzette an der Bauchseite zwischen Ventral- und Analflosse entnommen. Zur Entfernung organischer Reste wurden die Schuppen ca.

24 Stunden in 5prozentige Kalilauge gelegt und anschließend dreimal mit destilliertem Wasser gespült. 9 bis 16 gut erhaltene Schuppen (Ersatzschuppen wurden ausgeschieden) wurden trocken zwischen Diagläsern (50 x 50 mm) gespannt. Das Alter wurde in der Projektion, zum Teil mit gekreuzten Polarisationsfiltern gelesen und vermessen. Die Kiemen-deckel wurden mit einer kräftigen Schere abgetrennt, und nach Kochen in konzentrierter Waschmittellösung wurden die Opercula und Subopercula mit destilliertem Wasser gespült und trocken zwischen Diagläsern aufbewahrt. Die Opercularknochen wurden mit Hilfe eines Diaprojektors vermessen.

Der Schädel der Fische wurde durch einen dorsal verlaufenden Schnitt, der parallel zur Längsachse geführt wurde, geöffnet. Mit einer spitzen Pinzette wurden die beiden Sagittae herausgezogen [anatomische Lage und Aussehen sind unter anderem bei WUNDER (1936) und TESCH (1971) beschrieben]. Diese Otolithen wurden mit einer Lanzett-nadel von Geweberesten gereinigt und in beschrifteten Glasröhrchen mit ca. 70prozentigem Alkohol aufbewahrt. Die Otolithen wurden unter dem Stereomikroskop im schrägen Auflicht auf schwarzem Untergrund untersucht. Bei schwer lesbaren Otolithen wurden die latero-distalen und die latero-proximalen Oberflächen mit feinstem Schleif-papier angeschliffen.

3. Ergebnisse:

3.1. Beschreibung der Coregonen:

K ö r p e r f o r m : Die Fische sind im allgemeinen schlank, seitlich mehr oder weniger zusammengepreßt. Große Exemplare sind häufig plump und gedrun-gen. Zwischen den Extremen kommen unzählige Zwischenglieder vor. Die Änderung der Form schlägt sich deutlich sichtbar in den Konditionsfaktoren (SCHULZ, 1974) nieder. Die Schwanzflos-sen sind tief eingeschnitten, die Lappen sind zumeist etwa gleich lang (Abb. 2, 4, 5, 6).

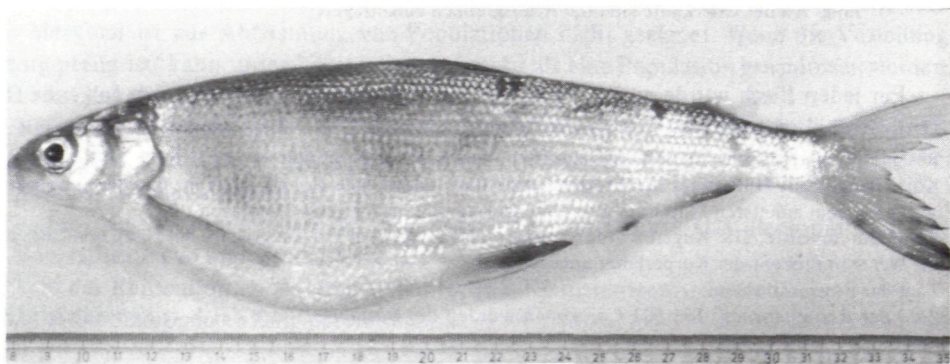


Abb. 2: Coregone 455, gefangen am 1972-02-15, Länge 288 mm, "stumpf".

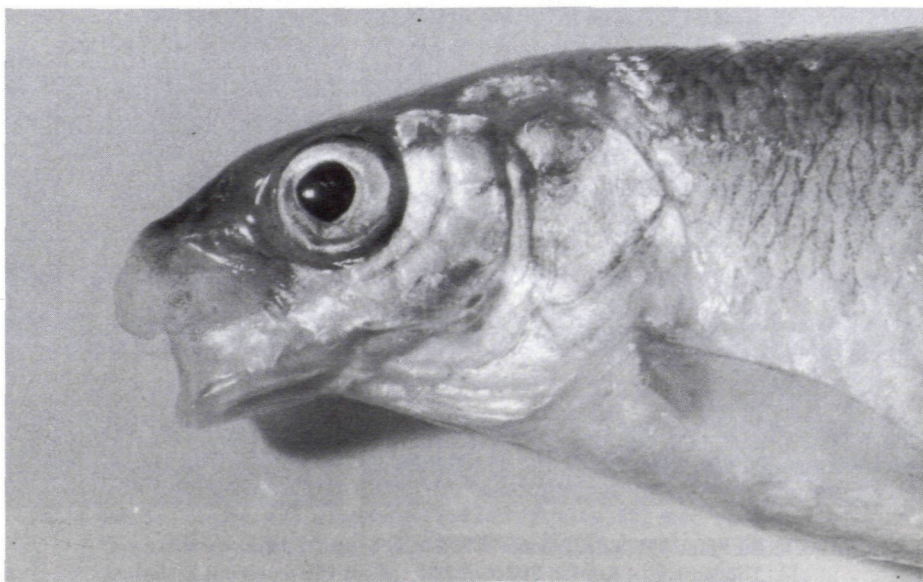
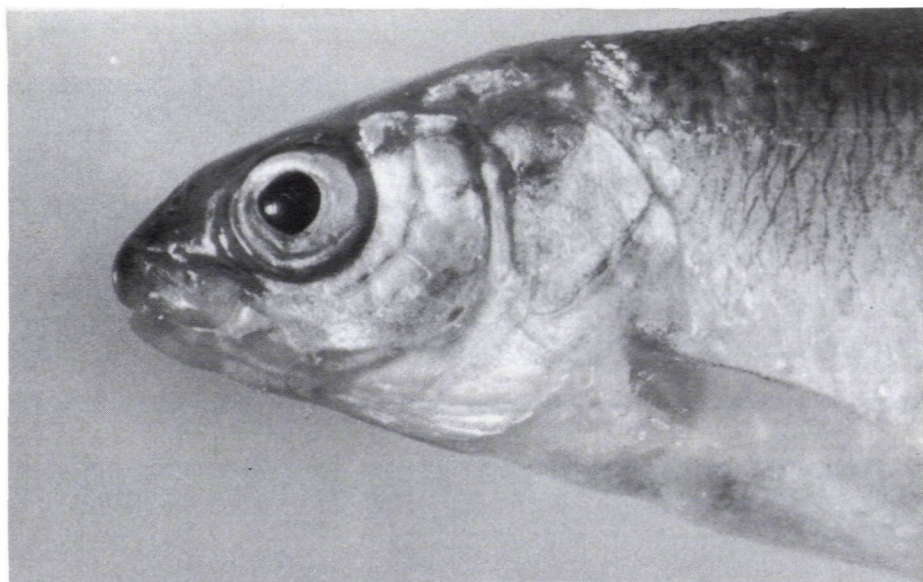


Abb. 3: A/Cor 455, Kopf in Seitenansicht "stumpf".

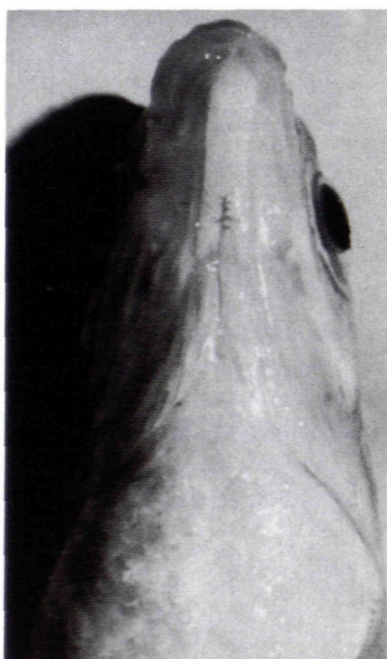
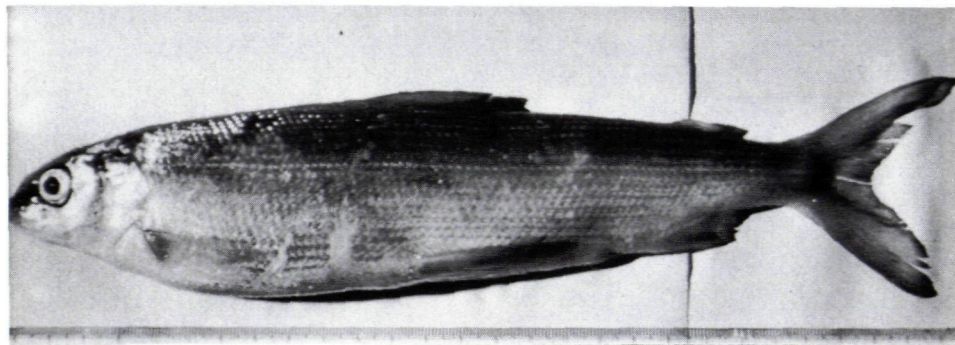


Abb. 4: *Coregone* 499, gefangen am 1972-04-11, Länge 272 mm, "sehr stumpf".
Totalansicht – Kopf in Seitenansicht – Kopf von unten mit Kieferfeld.

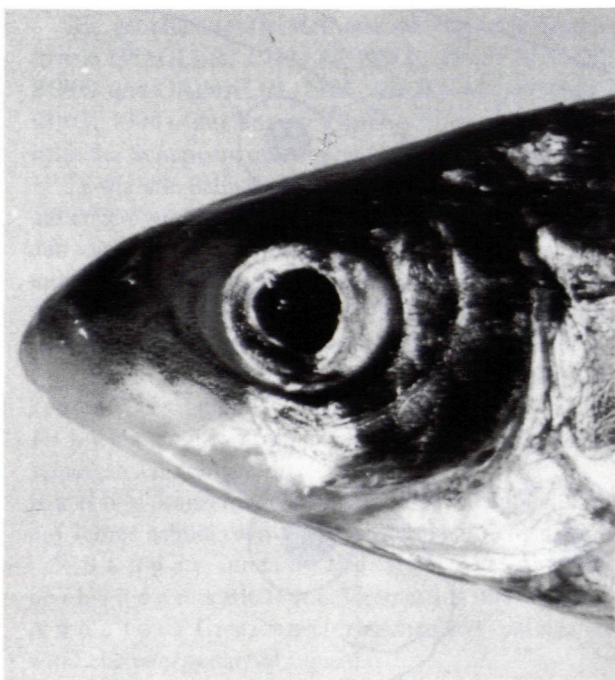
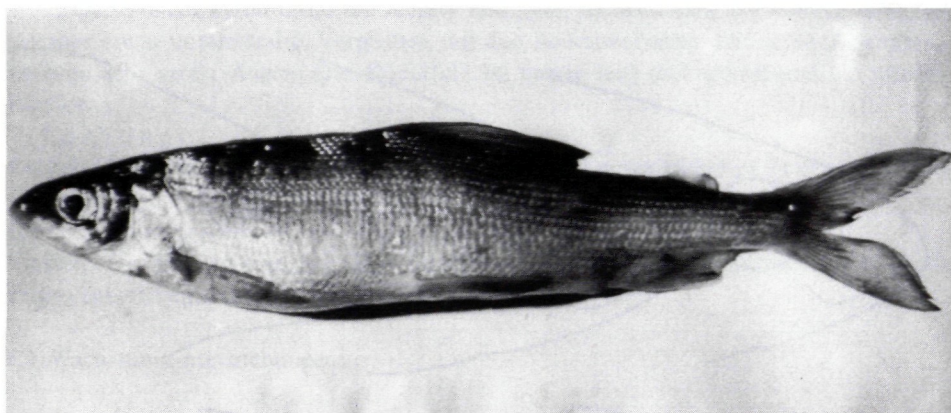


Abb. 5: *Coregone* 490, gefangen am 1972-03-23, Länge 265 mm, "spitz".
Totalansicht – Kopf in Seitenansicht – Kopf von unten mit Kieferfeld.

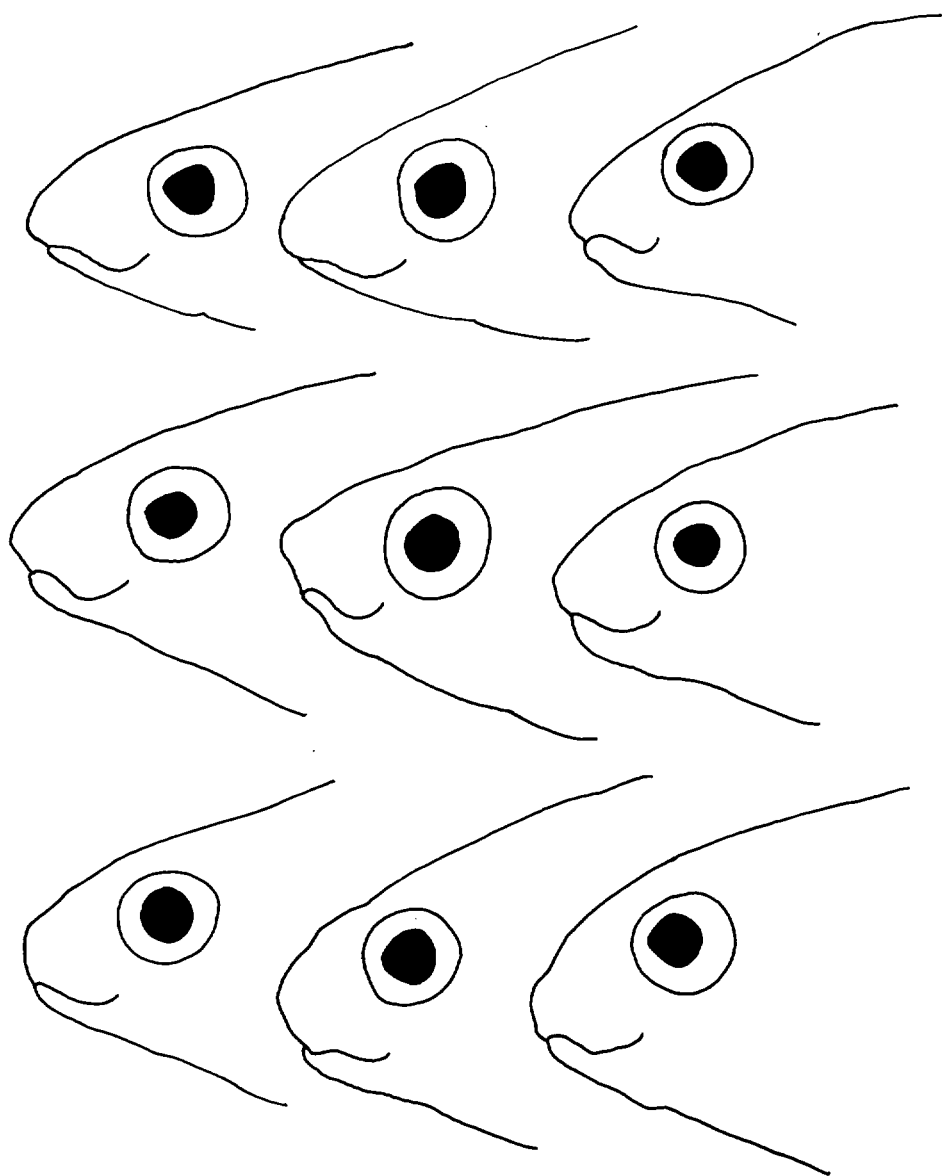


Abb. 6: Kopfformen verschiedener Coregonen aus dem Achensee (nach Photographien).

K o p f f o r m : Die Kopfform der Coregonen wechselt außerordentlich stark. In jedem Fang befanden sich neben Exemplaren mit spitzen auch solche mit ausgesprochen stumpfen Köpfen. Der Schädel hat häufig vor dem Auge einen deutlichen Knick. Die Mundspalte reicht kaum unter die Augen. Das Maul ist manchmal endständig, in der Regel aber etwas unterständig. Verglichen mit den Bodenseefelchen haben die Achenseecoregonen sehr große Augen. Das Kieferfeld ist immer lang und schmal und hat parallele Ränder.

F ä r b u n g :

Rücken: blaugrün, olivgrün, bräunlich, manche haben einen rötlichen Farbton, bei allen sind aber diese Farben mit einem silbrigen Schimmer kombiniert.

Bauch: schmutzig-weiß.

Flossen: Die Flossen sind bei allen Coregonen mehr oder weniger beruht, ältere Fische zeigen zumeist eine stärkere Beruhtung.

3.2. Wachstumsuntersuchungen:

3.2.1. Altersbestimmung:

Die gebräuchlichste Methode der Altersbestimmung bei den Coregonen ist die Scalmetrie (WAGLER, 1941; EINSELE, 1943; ELSTER, 1944; STEINMANN 1950, 1951; BERG und GRIMALDI, 1965; BAGENAL, 1969; BERG, 1970; LAMPERT, 1971; KÖLBING, 1974). Bei unserer Untersuchung wurde versucht, das Alter der Coregonen mit Hilfe der Schuppen, der Opercularknochen und der Otolithen zu bestimmen.

1) Wie alle Salmoniden, haben auch die Coregonen Cycloidschuppen, auf denen man die engere und weitere Anordnung der Circuli, also helle und dunkle Bänder unterscheiden kann. Probleme, die sich bei der Analyse der Zuwachsstreifen ergeben, spiegeln sich unter anderem in der verwirrenden Nomenklatur wider, die für die Schuppen verwendet wird. BERG und GRIMALDI (1967) unternahmen den Versuch, eine einheitliche Terminologie für die Strukturen der Schuppen zu schaffen:

C i r c u l i (S t r i a e) : Furchen, die an der Oberfläche der Schuppen in Form von konzentrischen dunklen Linien auftreten.

J a h r e s z o n e (" a n n u a l z o n e ") : konzentrische Region einer Schuppe, die einem vollständigen Jahr entspricht.

B a n d : konzentrische Region einer Schuppe, die während einer bestimmten Periode des Jahres gebildet wird. Die Autoren empfehlen die Verwendung der Ausdrücke **d u n k l e B ä n d e r** und **h e l l e B ä n d e r** sowie **S o m m e r b ä n d e r** und **W i n t e r b ä n d e r** anstelle von Sommering und Wintering.

A n n u l u s : Grenzbereich zwischen zwei aufeinanderfolgenden Jahreszonen, stellt eine wirkliche oder gedachte Linie dar.

Diese Bezeichnungen wurden übernommen und auch für andere Hartteile verwendet.

Der Durchmesser der Schuppen der Achenseecoregonen betrug bis zu 9 mm. Trotz dieser Größe war die Alterslesung mit Schwierigkeiten verbunden: In den meisten Fällen war es nicht möglich, das erste Winterband mit absoluter Sicherheit zu lokalisieren, weil die inneren Ringe ganz eng oder sehr weit angelegt werden. Begründet wird

dies mit den uneinheitlichen Schlüpfterminen (Jänner bis August, SCHULZ, 1974). Mit Zunahme des Alters wird der Abstand der Annuli zum Rand hin immer kleiner. Bei älteren Fischen liegen die Annuli an der Peripherie der Schuppen so dicht beieinander, daß das exakte Alter nicht zu erkennen war.

Ein weiteres Problem bei der Altersanalyse ergab sich durch das Auftreten von Zwischenringen (ELSTER, 1944; LAMPERT, 1971). Sie können durch das Auftreten mehrerer Maxima im Nahrungsangebot für die Coregonen entstehen (SCHULZ, 1974). Ihre Berücksichtigung führt zu einer Überschätzung des Alters. Vielfach zeigten aber auch mehrere Schuppen ein und des selben Fisches eine unterschiedliche Art von Altersmarken. Die Differenzen betragen bei den Coregonen bis zu drei Jahren.

Die Lesbarkeit der Schuppen ist bei Coregonen-Populationen verschiedener Seen verschieden gut. Während manche Autoren (z.B. WAGLER, 1937; STEINMANN, 1950; LAMPERT, 1971) über Schwierigkeiten bei der Schuppenanalyse (z.B. Zwischenringe) berichten, betonen BERG und GRIMALDI (1965) und BERG (1970) die problemlose Altersbestimmung nach Schuppen der Coregonen des Lago Maggiore. Beim Vergleich mit Schuppenmaterial anderer Coregonen-Populationen müssen unsere Schuppen als "sehr schlecht lesbar" bezeichnet werden (derartige Vergleiche wurden 1973 mit Dr. Lampert in Konstanz durchgeführt).

2) Altersbestimmung nach Kiemendeckelknochen: Die Alterslesung mit Hilfe der Opercula war nur bei jüngeren Coregonen möglich. Bei älteren Fischen aber lagen die Zuwachsstrukturen am peripheren Rand so dicht beieinander, daß eine Zählung nicht möglich war.

3) Altersbestimmung nach Otolithen: Im Zentrum der Otolithen befindet sich meistens ein dunklerer Kern, der vermutlich den Otolithen während des Schlüpfens und sicher auch während der Dottersackperiode darstellt. Danach kommt ein mehr oder weniger breites opakes Band, welches die Zeit der ersten Nahrungsaufnahme repräsentiert. Nach einem schmalen Winterband folgt ein breites opakes Band. Mit zunehmendem Alter werden die opaken Bänder immer schmaler, bei alten Fischen sind am Rande des Otolithen nur zarte weiße Linien zu finden. Bei ca. 50 % der Coregonen waren die "Sommerbänder" nicht gleichmäßig kräftig opak, sondern wurden von einigen, mehr oder weniger durchscheinenden Zonen unterbrochen. Diese zusätzlichen Ringe wurden folgendermaßen gedeutet: Die Coregonen des nahrungsarmen Achensees haben während der warmen Jahreszeit mehrere Maxima der Nahrungsaufnahme (SCHULZ, 1974). Diese führen zu Perioden mit unterschiedlich intensivem Stoffwechsel, in denen mehr oder weniger anorganisches Material an die Otolithen angelagert wird. Während der Wachstumsperiode entsteht daher nicht nur ein Sommerband, sondern mehrere schmale Bänder, die durch "Zwischenringe" unterbrochen sind. Bei der Alterslesung wurden diese "Zwischenringe" nicht berücksichtigt. Insgesamt war es möglich, bei 75 % der Coregonen das Alter nach den Otolithen zu bestimmen.

Da die Otolithen vieler mariner Fische sehr groß und undurchsichtig sind, wird üblicherweise ein Querschnitt durch den Mittelpunkt (gebrochen oder geschliffen) untersucht (NORDENG, 1961). Bei 5 Coregonen wurde ein Otolith gebrochen. Von den Bruchstellen wurden im Institut für Elektronenmikroskopie in Graz Rasteraufnahmen mit unterschiedlichen Vergrößerungen (26 x bis 12800 x) angefertigt. Mit dieser Methode konnten

aber keine Zuwachsstrukturen festgestellt werden, die sich für die Altersbestimmung verwenden lassen.

Die Schuppenanalyse erwies sich nicht als passende Methode, das Alter der Achensee-Coregonen zu bestimmen: bei der Lesung mehrerer Schuppen eines Individuums ergaben sich widersprüchliche Alterswerte mit einer Differenz bis zu drei Jahren. Wir sehen die Gründe darin, daß die Schuppen erst nach mehreren Monaten an einer artspezifischen Körperstelle, zumeist aber entlang der Seitenlinie im Bereich des Schwanzstieles angelegt werden (WUNDSCH, 1927; TESCH, 1971). Wie bei den Seesaiblingen (RUHLE, 1976) dürfte auch bei den Coregonen das Erreichen einer Mindestgröße für die Anlage der ersten Schuppen notwendig sein. Auf Grund der langen Laichzeit der Coregonen im Achensee (Ende Oktober bis Juni, SCHULZ, 1974) schlüpft die Coregonenbrut während einer langen Zeitspanne [von Jänner bis August, wenn man von einer Entwicklungszeit der Eier von ca. 3 Monaten bei etwa 4°C (STEINMANN, 1950) ausgeht]. Es wird nun vom Schlüpfzeitpunkt und von der Wachstumsrate abhängen, wann die jungen Coregonen die ersten Schuppen und damit die ersten Zuwachsringe ausbilden. Es ist damit zu rechnen, daß einige Fische die ersten Schuppen schon im ersten Jahr anlegen, während andere – wegen des späten Schlüpftermins – nicht die nötige Mindestgröße erreichen und die Schuppen erst im 2. Lebensjahr ausbilden. Wegen der unübersichtlichen Anordnung der dunklen Bänder konnten die ersten Jahresmarken nicht lokalisiert werden, und es war praktisch unmöglich, zuverlässige Altersangaben auf Grund von Schuppenlesungen zu machen.

Die Otolithen und die Opercular-Knochen haben den Vorteil, daß sie bereits beim Schlüpfen vorhanden sind und von Beginn an mitwachsen. Ein dunklerer Kern stellt vermutlich den Otolithen zum Zeitpunkt des Schlüpfens dar. Die Wachstumsperioden sind durch verhältnismäßig deutliche opake Bänder repräsentiert. Innerhalb dieser Bänder treten mehr oder weniger hyaline Ringe auf, die mit kurzen Hungerperioden während der Wachstumsperiode erklärt werden. Diese Zwischenringe, deren Berücksichtigung starke Unregelmäßigkeiten bei den individuellen Abwachskurven verursacht, wurden ausgeschieden. Bei mehr als 60 % der Coregonen zeigten sich Unterschiede bei der Alterslesung nach Schuppen und Otolithen. Die Schuppen zeigten in den meisten Fällen weniger Annuli als die Otolithen.

NÜMANN und SELLA (1943) beobachteten Unterschiede in der zeitlichen Ausbildung des Winterringes bei Schuppen von Blaufelchen des Bodensees. Die älteren, langsamwüchsigen Fische legen ihren "Winter"ring viel später an als die Individuen jüngerer Jahrgänge mit größerer Wachstumsrate, einige sogar erst im August.

Unterschiede in der zeitlichen Anlage von Winterringen auf Schuppen und Otolithen können beim Vergleich der Alterslesungen höchstens 1 Jahr Unterschied ausmachen. Wenn die Schuppen wegen zu späten Schlüpfens erst im 2. Lebensjahr angelegt wurden, so kann das Alter bei der Schuppenanalyse um ein weiteres Jahr unterschätzt werden. Die Unterschiede bei der Schuppen- und Otolithenanalyse sind zum Teil größer als die diskutierten Fehlermöglichkeiten erklären können. Sie werden mit Schwierigkeiten bei der korrekten Alterslesung der Schuppen erklärt. Die verwendeten Altersangaben und die folgenden Wachstumsrückberechnungen wurden daher von Otolithen abgeleitet (unsichere Altersangaben wurden durch Lesung der Opercular-Knochen erhärtet).

3.2.2. Alterszusammensetzung der Fänge:

Die Abbildung 7 zeigt die Altersverteilung der Coregonen in den Fängen der gesamten Untersuchungszeit. Es wurden keine Fische der Altersklassen 0^+ , 1^+ und 2^+ gefangen. Während die 3-, 4- und 5jährigen Coregonen nur zu einem geringen Prozentsatz erfaßt wurden, dürften die Alterklassen von 6^+ aufwärts einigermaßen repräsentativ vertreten sein. Die 6jährigen stellen die Hauptmenge mit 38.22 %. Der rechte Kurvenast hat, wie es zu erwarten ist, einen exponentiellen Abfall, der nur geringfügige Störungen aufzuweisen hat.

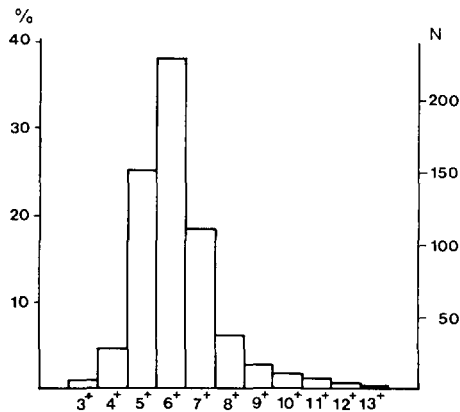


Abb. 7: Altersverteilung der Coregonen in den Fängen, relative und absolute Anteile.

3.2.3 Abwachs nach direkter Messung:

Die einfachste Abwachsbestimmung erfolgt durch die direkte Vermessung der gefangenen Fische. Von den Körperlängen der einzelnen Altersklassen wird der Mittelwert errechnet. Die Kurve ① in Abbildung 8 zeigt das Wachstum, das nach der direkten Messung für die Coregonen des Achensees ermittelt wurde. Diese Art der Abwachsbestimmung enthält aber viele Fehler. Wenn für den Fang – wie bei unserer Untersuchung – nicht eine vollständige Serie von Netzen verwendet wird und besonders, wenn hauptsächlich mit nur einer Maschenweite gefischt wird, kommt es zur Verfälschung der mittleren Längen der Jahresklassen. Bei niederen Jahrgängen erhält man durch Fang der Vorwüchser zu hohe, bei den älteren Jahresklassen durch den Fang der Schlechtwüchser zu niedrige Durchschnittswerte (WAGLER, 1930; ELSTER, 1944; LAMPERT, 1971).

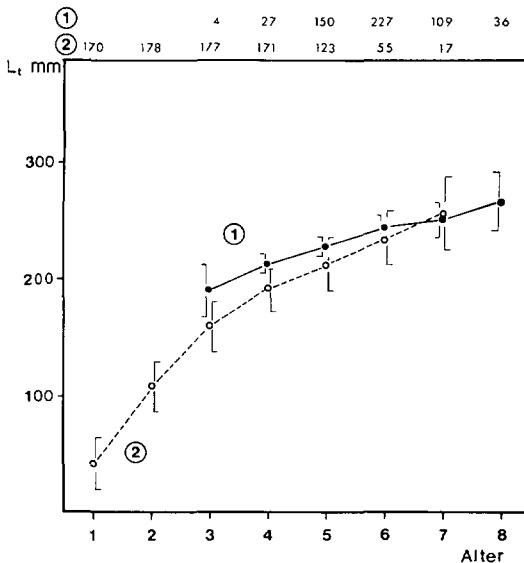


Abb. 8: Abwachskurven

- (1): Durchschnittliche Längen (L_t) der Altersklassen 1 bis 8, Werte nach direkter Messung (volle Kreise, mit einer durchgehenden Linie verbunden).
 (2): Durchschnittliche Längen der Altersklassen 1 bis 7, Werte nach Otolithen rückberechnet (offene Kreise, mit einer durchbrochenen Linie verbunden).

Die Zahlenreihen am oberen Bildrand geben die Anzahl der vermessenen Fische (1) bzw. Otolithen (2) an.

3.2.4. Wachstumsrückberechnung nach den Otolithen:

Für die Rückberechnung des Abwachses wurden jene Otolithen verwendet, die schon bei der Altersbestimmung brauchbare Werte geliefert hatten. Unter dem Stereomikroskop wurden mit Hilfe eines Meßokulars die caudalen Annulusradien der Otolithen und ihre Gesamtlänge vermessen. Ist die Beziehung Körperlänge : Otolithenlänge linear und geht die Regressiongerade durch den Nullpunkt des Koordinatensystems, dann kann die Fischlänge in einem bestimmten Alter ("n") auf Grund der Anlage der Annuli nach der Formel von LEA (1910) berechnet werden:

$$L_n = \frac{O_n}{O_t} \cdot L_t$$

L_n = Länge des Fisches, als der Annulus "n" gebildet wurde

L_t = Länge des Fisches zum Zeitpunkt des Fanges

O_n = Otolithenradius im Jahre "n"

O_t = totaler Otolithenradius

Für jeden Fisch wurde der "Otolithenfaktor" [im Sinne des "Schuppenfaktors" nach ELSTER (1944)] $L_t : O_t$ errechnet. Die Multiplikation der Otolithenradien (O_n) mit dem

"Otolithenfaktor" des jeweiligen Fisches ergab die unkorrigierten Längenwerte (in den Jahren "n") nach LEA (1910).

Da die Wachstumsbeziehung zwischen Körper- und Otolithenlänge nicht proportional, sondern disproportional ist, müssen die nach LEA rückberechneten Längenwerte korrigiert werden. Mit Hilfe der Beziehung zwischen Körperlänge L_t und dem "Otolithenfaktor" (Abbildung 9) wurde eine Korrekturtabelle (Tabelle 1) erstellt, die angibt, um wie viel Prozent die nach LEA rückberechneten Längen zu hoch sind.

	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46
63,150	0																					
67,650	6,7	0																				
72,125	12,1	6,2	0																			
76,625	17,9	11,7	5,9	0																		
81,125	22,3	16,6	11,1	5,5	0																	
85,600	26,3	20,9	15,7	10,5	5,2	0																
90,100	29,8	24,8	19,9	15,0	10,0	5,0	0															
94,575	33,0	28,6	23,7	19,0	14,2	9,5	4,7	0														
99,075	36,0	32,0	27,2	22,7	18,1	13,6	9,1	4,5	0													
103,575	39,2	35,0	30,4	26,0	21,7	17,3	13,0	8,7	4,3	0												
108,050	41,6	37,4	33,3	29,1	24,9	20,8	16,6	12,5	8,3	4,1	0											
113,500	43,9	40,0	35,9	31,9	27,9	23,9	19,9	15,9	11,9	7,9	3,6	0										
117,025	45,9	42,4	38,4	34,5	30,7	26,8	23,0	19,2	15,3	11,5	7,7	3,9	0									
121,525	47,8	44,6	40,7	36,9	33,3	29,6	25,9	22,7	18,5	14,8	11,1	7,4	3,7	0								
126,025	50,1	46,6	42,8	39,2	35,6	32,1	28,5	25,0	21,4	17,9	14,3	10,7	7,1	3,6	0							
130,500	51,6	48,2	44,7	41,3	37,8	34,4	31,0	27,5	24,1	20,6	17,2	13,8	10,3	6,9	3,4	0						
135,000	53,2	50,0	46,6	43,2	39,9	36,6	33,3	30,0	26,6	23,3	20,0	16,7	13,3	10,0	6,7	3,3	0					
139,475	54,7	51,7	48,3	45,1	40,1	38,6	35,4	32,2	29,0	25,7	22,4	19,3	16,1	12,9	9,7	6,4	3,2	0				
143,975	56,6	53,3	49,9	46,9	43,7	40,7	37,4	34,3	31,2	28,1	25,0	21,9	18,7	15,6	12,5	9,4	6,2	3,1	0			
148,475	57,7	54,4	51,4	48,4	45,4	42,4	39,3	36,3	33,3	30,2	27,2	24,2	21,2	18,2	15,1	12,1	9,1	6,1	3,0	0		
152,950	58,8	55,8	52,8	49,9	47,0	44,0	41,1	38,2	35,2	32,3	29,4	26,4	23,5	20,6	17,6	14,7	11,7	8,8	5,9	2,9	0	
157,450	59,9	57,2	54,2	51,3	48,5	45,6	42,8	39,9	37,1	34,2	31,4	28,6	25,7	22,8	20,0	17,1	14,0	11,4	8,3	5,7	2,9	0

Tabelle 1: Achensee/Coregonen. Korrekturwerte für die Wachstumsrückberechnungen nach Otolithen
 horizontal: rückberechnete Werte nach LEA
 vertikal: "Otolithenfaktoren", ermittelt nach der Regression $y = 2.245 \cdot x + 54.185$
 Die Werte der Tabelle geben an, um wieviel % die rückberechneten Längenwerte zu hoch sind.

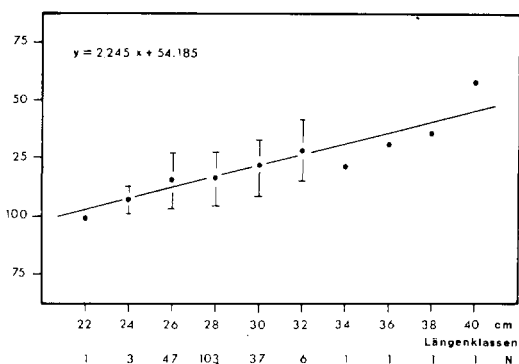


Abb. 9: Beziehung zwischen Längenklassen der Coregonen und "Otolithenfaktor". Intervall der Längenklassen = 3 cm. Bezeichnung von x = Mittelwert der Klasse. Die Zahlenreihe am unteren Abbildungsrand gibt die Zahl der Coregonen in den einzelnen Längenklassen an.

Die Kurve ② der Abbildung 8 zeigt das durchschnittliche Wachstum der Coregonen, das nach den Otolithen rückberechnet wurde. Die Kurven ① und ② weichen von einander ab. Kurve ① ist zu flach, weil durch unzureichende Fangmethoden von den jüngeren Jahr-

gängen nur die Vorwüchser gefangen wurden. Die Fangfehler werden in der Kurve ② nicht wirklich ausgeschaltet, und die Werte werden, je nachdem, ob im Fang Vor- oder Schlechtwüchser sind, wieder zu hoch oder zu niedrig sein. Durch die Rückberechnung macht man sich aber etwas unabhängiger von den von Jahr zu Jahr wechselnden Ausleseerscheinungen der Fanggeräte (ELSTER, 1944).

3.3 Versuch der Abtrennung von Teilpopulationen mit morphometrischen Methoden:

1) Relativer Augendurchmesser:

Bei 521 Coregonen wurde der Durchmesser des Auges (vom Vorderrand bis zum Hinterrand) gemessen und auf die Körperlänge (L_t) bezogen. Das Merkmal streut von 3.0 bis 5.5 % der L_t . Der Mittelwert beträgt 4.06 %, die Standardabweichung 0.2797. In Abbildung 10 ist die Verteilung der horizontalen (und zusätzlich der vertikalen) relativen Augenlängen dargestellt. Es wurde eine geringe Schiefe (-0.04580) und ein verhältnismäßig hoher Exzess ($+2.39409$) errechnet. Das Merkmal "relativer Augendurchmesser" hat eine geringe Streuung und seine Verteilung läßt keine Hinweise auf 2 oder mehr Populationen erkennen. Um die Aussagekraft des Merkmals "relativer Augendurchmesser" zu prüfen, wurde die Beziehung zwischen dem relativen Augendurchmesser und der Körperlänge untersucht. Das Ergebnis ist in Abbildung 11 dargestellt und zeigt, daß die Augendurchmesser mit der Fischlänge korreliert sind. Der berechnete Korrelationsquotient beträgt -0.501 . Coregonen der Größenklasse 24 cm (22.0 - 25.9 cm) haben im Durchschnitt einen relativen Augendurchmesser von 4.22 %, während große Coregonen mit mehr als 40 cm einen relativen Augendurchmesser von weniger als 3.3 % aufweisen. Der Merkmal "relativer Augendurchmesser" ist daher nicht für die Abtrennung sympatrischer Populationen geeignet.

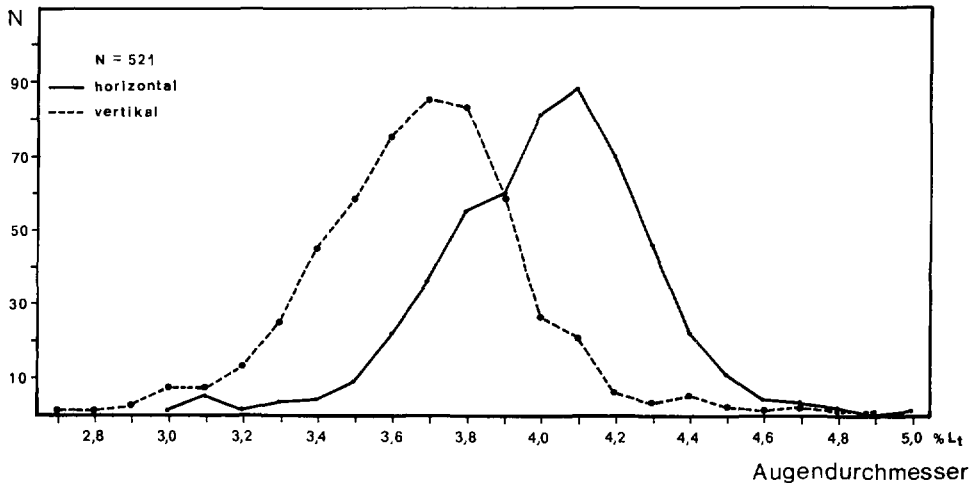


Abb. 10: Verteilung der relativen Augendurchmesser. Intervall der Klassen = 0.2; Bezeichnung von x = Mittelpunkt der Klasse.

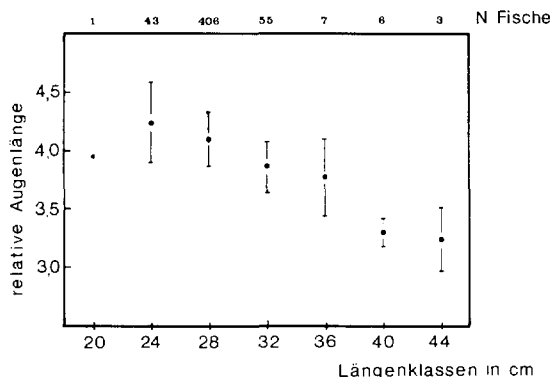


Abb. 11: Beziehung zwischen dem relativen Augendurchmesser und der Länge der Coregonen. Intervall der Klassen = 4 cm; Bezeichnung von x = Mittelpunkt der Klasse; N = Zahl der Individuen in den Klassen.

2) Zahl der Flossenstrahlen

Bei 501 Coregonen wurden die Flossen dicht beim Ansatz abgeschnitten (bei den paarigen Flossen nur die der linken Seite) und auf Karteikarten geklebt. Die Flossenstrahlen wurden später in trockenem Zustand gezählt.

Die Analflossen (A) haben 10 bis 18 Strahlen, im Mittel 14.70 ($s = 1.1954$).

Die Dorsalflossen (D) haben 11 bis 17 Strahlen, durchschnittlich 14.39 ($s = 0.9396$).

Die Pectoralflossen (P) haben 12 bis 19 Strahlen, der Mittelwert lautet 16.02 ($s = 1.1572$).

Die Ventralflossen (V) haben 9 bis 18 Strahlen, im Durchschnitt 12.43 ($s = 0.9580$).

Die Caudalflossen (C) haben 25 bis 40 Strahlen, im Durchschnitt 32.79 ($s = 2.4134$).

Die Häufigkeitsverteilungen der Flossenstrahlen sind für alle 5 Flossen in Abbildung 12 dargestellt. Auch sie werden durch eingipfelige Kurven gekennzeichnet und enthalten keinerlei Hinweise auf mehr als eine Population. Die Abweichungen von der Normalkurve sind in Tabelle 2 angeführt.

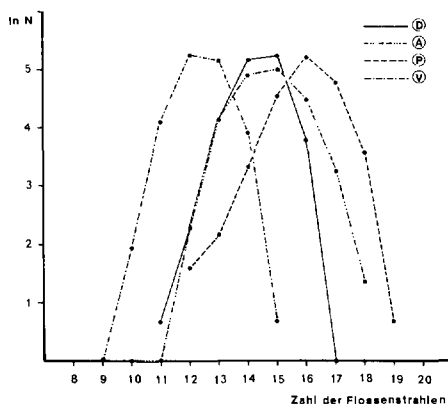


Abb. 12: Verteilungskurven der Flossenstrahlen-Zahlen, halblogarithmische Darstellung.

3) Zahl der Reusendornen (RD):

Der Kiemenkorb der Coregonen des Achensees hat an der Innenseite der Kiemenbögen ein dichtes Filter von Reusenfortsätzen (Abbildung 13). Bei 501 Coregonen wurden die Reusendornen am ersten rechten Kiemenbogen gezählt. Das Merkmal "Reusendornen" ist verhältnismäßig weit gestreut. Es wurden Zahlen von 27 bis 42 gefunden. Der erhobene Mittelwert beträgt 35.09 ($s = 2.1371$). Die Verteilung dieses Merkmals ist in Abbildung 14 dargestellt und läßt auf Grund der deutlichen Eingipfeligkeit ebenso keine Rückschlüsse auf sympatrische Populationen zu. Die statistischen Größen sind in Tabelle 2 aufgeführt.

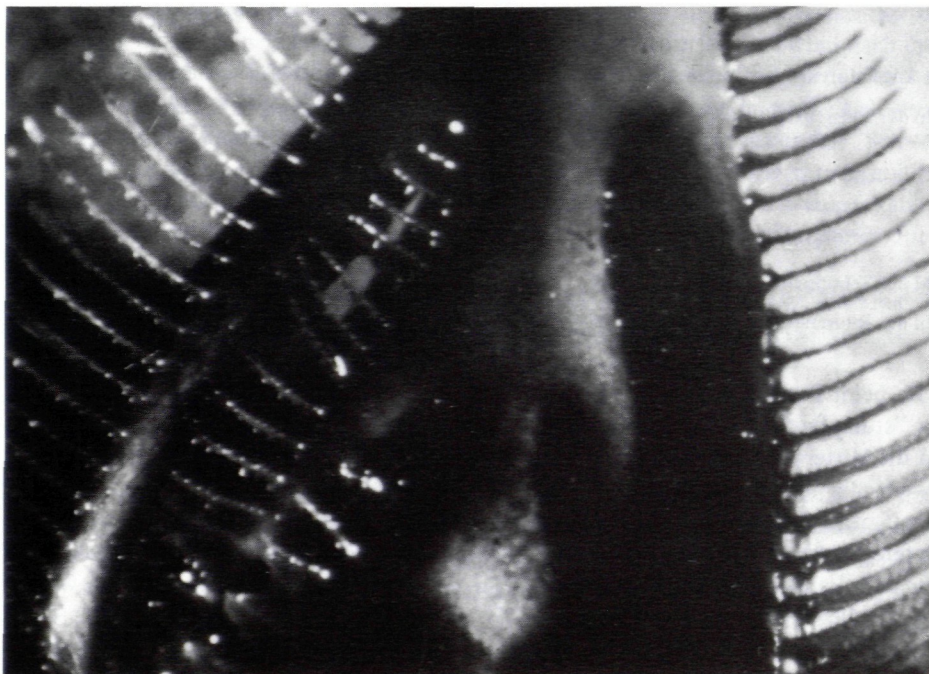


Abb. 13: Reusenkorb von A/Cor 56.

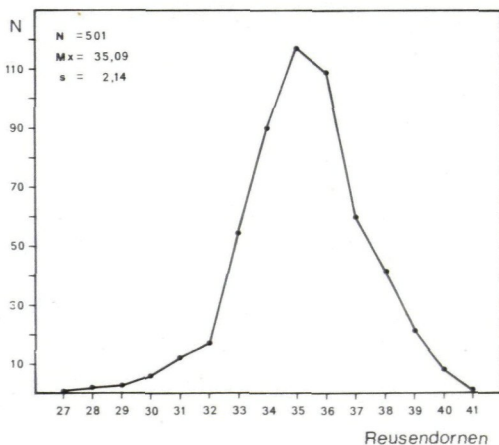


Abb. 14: Verteilung der Reusendornenzahl.

4) Zahl der Schuppen:

Bei 130 Coregonen wurde die Zahl der Schuppen entlang der Seitenlinie ermittelt. Die Variationsbreite für dieses Merkmal liegt zwischen 76 und 97. Der Mittelwert beträgt 86.09 (Standardabweichung $s = 3.8388$). Die Verteilung zeigt geringe Abweichungen von der Normalkurve. Auch bei diesem Merkmal wurden keine Anzeichen für zwei oder mehr Populationen gefunden. Die statistischen Größen sind in Tabelle 2 eingetragen.

Tabelle 2: Statistische Größen einiger morphometrischer Parameter der Achenseecoregonen

	N	Variations- breite	M_x	s	Schiefe	Exzess
rel. Augendurchmesser	521	3.0 - 5.5	4.06	0.2797	-0.04580	+2.39409
Zahl der Flossenstrahlen Ⓐ	497	10 - 18	14.70	1.1954	+0.22577	+0.18708
Ⓢ	498	11 - 17	14.39	0.9306	+1.33276	+0.24877
Ⓟ	496	12 - 19	16.02	1.1572	+0.58967	+0.88894
Ⓥ	501	9 - 18	12.43	0.9580	+1.50280	+2.20068
Ⓢ	500	25 - 40	32.79	2.4134	+0.21129	+0.13095
Zahl der Schuppen	130	76 - 97	86.09	3.8388	+0.30865	+0.32893
Zahl der Reusendornen	501	27 - 41	35.09	2.1371	+0.37115	+1.05354

Da beim Bearbeiten der Coregonen immer wieder Exemplare mit sehr "spitzem" und sehr "stumpfen" Kopf aufgefallen sind (Abbildungen 2, 4, 5, 6), wurden diese ausgelesen und die Mittelwerte des Merkmals "Reusendornen" getestet (STUDENTs t-Test). Die Mittelwerte der Reusendornen der stumpfen und der spitzen Coregonen waren auf dem 5 %-Niveau nicht signifikant verschieden. Weiters wurde getestet, ob Coregonen mit spitzen Köpfen anderen Größenklassen angehören als solche mit stumpfen Köpfen. Hier zeigte sich, daß die mittleren Längen (L_t) auf dem 1 %-Niveau signifikant verschieden waren.

Zusätzlich wurde festgestellt, daß die Coregonen mit stumpfem Kopf zu 37.68 % aus Männchen und zu 62.32 % aus Weibchen bestanden. Bei den Coregonen mit spitzem Kopf waren es 59.29 % Männchen und nur 40.71 % Weibchen. Das läßt sich so deuten, daß kleine Renken (vor allem Männchen) spitze Köpfe haben, während sie mit zunehmender Länge (besonders die Weibchen) zur Bildung stumpfer Köpfe neigen.

4. Diskussion:

W a c h s t u m : Der Abwachs der Achensee-Coregonen ist sehr gering und bleibt hinter dem anderer Schwebrenken weit zurück. Nach WAGLER (1941) entspricht das Wachstum der Achenseerenken dem der Bodenrenken des Bodensees.

M o r p h o m e t r i s c h e U n t e r s u c h u n g e n : Da die untersuchten Merkmale eine unimodale Verteilung hatten, war es nicht möglich, sympatrische Populationen abzutrennen. Die Auswahl der morphologischen Kriterien, die für solch eine Abtrennung ge-

eignet sind, ist allerdings recht schwierig. Die Verwendung von Körperproportionen ist problematisch, weil sämtliche Körperteile allometrisch wachsen oder einen deutlichen Sexualdimorphismus aufweisen können. Bei Untersuchungen an Coregonen des Lago Maggiore (BERG und GRIMALDI, 1965) und des Schluchsees (LAMPERT, 1971) wurde nachgewiesen, daß Männchen signifikant längere Brustflossen haben als Weibchen. STEINMANN (1950) fand, daß kleine Felchen (des Thunersees) durch große Augen, große (und alte!) durch kleine Augen gekennzeichnet sind. Auch bei den Achenseecoregonen wurde eine Abhängigkeit des relativen Augendurchmessers von der Länge festgestellt.

NÜSSLIN (1882) begann mit dem Zählen der Reusendornen bei Coregonen. Dies wurde später zur Standardmethode, um zwischen 2 Populationen zu unterscheiden. Bei der Bestimmung der einzelnen Formen spielten die Kiemenreusenfortsätze sowohl nach ihrer Zahl als auch nach ihrer Beschaffenheit eine große Rolle. Die Beschaffenheit der Kiemenreusen ermöglicht, wenigstens in weiten Grenzen, eine Einteilung in zwei ökologische Gruppen (LADIGES und VOGT, 1965), in die sogenannten planktonfressenden "Schwebrenken" mit zarteren, längeren und zahlreicheren Reusendornen und die vorwiegend Bodennahrung aufnehmenden "Bodenrenken" mit gröberen, kürzeren und weniger zahlreichen Reusendornfortsätzen (das Kiemenfilter hat mit der Nahrungsaufnahme direkt nichts zu tun).

SVÄRDSON (1952) fand, daß die Zahl der Reusendornen das einzige Merkmal sei, das unter genetischer Kontrolle und der Umwelt gegenüber relativ stabil sei:

RD ändern sich nicht in verpflanzten Populationen

RD ändern sich nicht mit der Zeit

RD ändern sich als Antwort auf Selektion

RD-Zahlen mitteln sich bei Hybriden.

Daher hält SVÄRDSON die Zahl der Reusendornen für das einzige Merkmal, das taxonomisch brauchbar ist. LADIGES und VOGT (1965) sehen in den Reusendornen ebenfalls das einzige statistisch zu verwertende Material der Coregonen. Bei der Untersuchung der zwei Coregonenpopulationen des Lago Maggiore war unter den morphologischen Merkmalen die Zahl der RD das passendste, da seine Verteilungen nur eine Überlappung von 13 - 14 % aufwiesen (BERG und GRIMALDI, 1965). Allerdings fanden die Autoren eine klare Beziehung zwischen der Zahl der Reusendornen und der Wachstumsrate während des ersten (und zweiten) Lebensjahres. Sie folgern daraus eine gewisse Abhängigkeit der Reusendornen von ökologischen Bedingungen.

Für BEHNKE (1972) jedoch stellt das Merkmal der Reusendornen evolutionsmäßig eine zu dünne Spur dar, die einer raschen Änderung zu empfänglich sei, um zur Trennung von Populationen geeignet zu sein. Trotz mancher Einwände scheint das Merkmal "Reusendornen" doch das einzige zu sein, das bei einer Arten- oder Populationstrennung ohne allzu großen Aufwand zum Erfolg führt.

Voraussetzung für die Existenz sympatrischer Populationen ist genetische Isolation. Diese kommt zustande, wenn die Populationen völlig getrennte Nischen eines Sees (Pelagial, Litoral, Profundal) bewohnen, oder wenn sie getrennte Laichplätze und andere Laichzeiten haben. Räumliche Isolation ist bei der geringen Größe des Achensees unwahrscheinlich. Pelagische Laicher würden immer mit Uferlaichern Kontakt haben. Die Auswertung von Echogrammen zeigt, daß die Coregonen in der kalten Jahreszeit (und damit

während ihrer Laichzeit), praktisch im ganzen See gleichmäßig verteilt sind. Während der langen Laichzeit, die in der Untersuchungszeit ca. ein halbes Jahr dauerte (SCHULZ, 1974) mußten laichbereite Subpopulationen bei Anwesenheit der übrigen Coregonen laichen. Fische anderer Populationen würden sich den Laichern anschließen (SVÄRDSON, 1951 LAMPERT, 1971). Daraus müßte zwangsläufig eine Verschmelzung der Populationen resultieren.

Die Möglichkeit, daß im Achensee mehrere sympatrische Populationen von Coregonen leben, kann mit sehr großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden. Es wird angenommen, daß die Coregonen des Achensees nur eine Population bilden, die allerdings genetisch nicht einheitlich ist und bei den Merkmalen eine sehr große Variationsbreite besitzt. Unter der Voraussetzung, daß der Achensee von nur einer Coregonenpopulation bevölkert wird, muß es möglich sein, die Coregonen des Achensees durch Vergleich mit Populationen anderer Seen in ein bestehendes System einzuordnen.

WAGLER (1941) entwickelte eine Methode der Artbestimmung, bei der jeweils an einer größeren Zahl von Fischen derselben Population eine Reihe von Merkmalen erhoben wird, die nicht für sich, aber in der Kombination mit anderen die Einordnung ermöglichen. Trotz vieler Einwände (STEINMANN, 1950, 1951; SVÄRDSON, 1949 - 1957) erscheint es zweckmäßig, die Coregonen des Achensees in WAGLERS System einzugliedern. Nach WAGLERS Methode wurden folgende Kriterien berücksichtigt (Tabelle 3):

Tabelle 3: Beschreibung der Coregonen des Achensees nach den Bestimmungsmerkmalen von WAGLER (1941) und die mögliche Zuordnung dieser Kriterien zu den Bodenseearten

Merkmal	Ausbildung des Merkmals bei den Coregonen des Achensees	die gefundenen Merkmale entsprechen d. Merkmalen folgender Bodensee-Arten
Reusendornen	$M_x = 35.09$ (27 - 41)	Blaufelchen
RD-Beschaffenheit	eng, lang, zahlreich	Blaufelchen
Kopfform	von sehr spitz bis sehr stumpf	keine Abgrenzung möglich
Maulstellung	end- oder etwas unterständig	Blaufelchen, Gangfisch
Form des Kieferfeldes	lang, schmal, mit parallelen Rändern	Blaufelchen, Gangfisch
Farbe des Rückens	bläulichgrün bis braunoliv	keine Abgrenzung möglich
Farbe der Flossen	etwas berußt bis sehr berußt	Blaufelchen, Sandfelchen
Augengröße	$M_x = 4.06 \%$ (Lt) (3.0 - 5.5 %)	Kilch, Tiefenformen
Laichabgabe	vermutlich in der Tiefe	Kilch
Eifarbe	blaßgelb, orange, braunrot	Blaufelchen, Gangfisch
Wüchsigkeit im 4. J.	unter 30 cm	Gangfisch, Kilch
Nahrung	Plankton, Bodenfauna	Gangfisch, Sandfelchen

Viele wichtige Merkmale, wie die Zahl der Reusendornen, Maulstellung, Form des Kieferfeldes, Berührung der Flossen sprechen dafür, daß es sich bei den Achenseecoregonen um *Blaufelchen* (*Coregonus wartmanni*) handelt. Andere Merkmale wie die Freßgewohnheiten und der geringe Abwachs lassen keinen eindeutigen Schluß zu, dürften aber durch die im Achensee vorherrschenden Umweltbedingungen geprägt worden sein. Sehr auffällig sind die sehr großen Augen, deren Größe denen der Tiefenformen des Bodensees entspricht.

5. Zitierte Literatur:

- BAGENAL, T.B. (1969): Notes on the biology of the shelly *Coregonus lavaretus* (L) in Haweswater and Ullswater. — J. Fish. Biol., 2: 137 - 154.
- BEHNKE, R.J. (1972): The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. — J. Fish. Res. Bd. Can., 29: 639 - 671.
- BERG, A. (1970): A comparative study of food and growth, and competition between two species of coregonids introduced into Lake Maggiore, Italy. — Biology of Coregonid Fishes: 311 - 346. Edit. by C.C. LINDSEY and C.S. WOODS, University of Manitoba Press, Winnipeg, Canada.
- BERG, A. und GRIMALDI, E. (1965): Biologia delle due forme di coregone (*Coregonus* sp.) del Lago Maggiore. — Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18: 25 - 196.
- BERG, A. and GRIMALDI, E. (1967): A critical interpretation of annuli in fish growth studies. — Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 21: 225 - 239.
- BERG, L.S. (1932): Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas. — Zoogeographica, 50: 107 - 208.
- BERG, L.S. (1948): Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. — Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, 1, 27, 1: 466 pp.
- EINSELE, W. (1943): Über das Wachstum der Coregonen im Voralpengebiet, insbesondere über das Verhältnis von Schuppen- und Längenwachstum. — Z. Fischerei, 41: 23 - 45.
- ELSTER, H.-J. (1944): Über das Verhältnis von Produktion, Bestand, Befischung und Ertrag sowie über die Möglichkeiten einer Steigerung der Erträge, untersucht am Beispiel der Blaufelchenfischerei des Bodensees. — Z. Fischerei u. Hilfswiss., 42: 169 - 357.
- HAEMPEL, O. (1930): Fischereibiologie der Alpenseen. — Die Binnengewässer, 10: 259 pp.
- KLUNZINGER, C.B. (1884): Über die Felchenarten des Bodensees. — Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, 37: 172 - 304.
- KÖLBING, A. (1974): Der Starnberger See und die seinem Trophiegrad angemessene Bewirtschaftungsweise des Coregonenbestandes. — Veröff. zool. Staatssamml. München, 17: 1 - 108.
- LADIGES, W. und VOGT, D. (1965): Die Süßwasserfische Europas. — Verlag P. Parey, Hamburg und Berlin, 250 pp.
- LAMPERT W. (1971): Untersuchungen zur Biologie und Populationsdynamik der Coregonen im Schluchsee. — Arch. Hydrobiol., Suppl., 38: 237 - 314.
- LEA, E. (1910): On the methods used in herring investigations. — Publ. Circonst. Cons. perm. int. Explor. Mer., 53: 7 - 174.
- NORDENG, H. (1961): On the biology of char (*Salmo alpinus* L.) in Salangen, N-Norway. I. Age and spawning frequency determined from scales and otoliths. — Nytt Magazin f. Zoology, 10: 67 - 123.
- NÜMANN, W. und SELLA, M. (1943): Die Ausbildung des "Winterringes" bei Schuppen von Forellen (*Salmo carpio*, *S. fario*, *S. marmoratus* und *S. irideus*) und Blaufelchen (*Coregonus wartmanni*). — Thalassia, 5 (7): 1 - 18.

- NÜSSLIN, O. (1882): Beiträge zur Kenntnis der Coregonusarten des Bodensees und einiger anderer nahegelegener nordalpiner Seen. – Zool. Anz., 5: 86 - 306.
- PRAVDIN, I.F. (1948): Sigi Vygozera. – Uch. Zap. Karelo-Fin. Gos. Univ., 2: 58 - 71.
- RESHETNIKOV, Y.S. (1963): Ob izmenchivosti sigov. – Zool. Zh., 42: 1187 - 1199.
- RUHLÉ, Ch. (1976): Die Bewirtschaftung des Seesaiblings (*Salvelinus alpinus salvelinus* L.) im Zugersee. – Diss. aus der ETH Zürich, 220 pp.
- SCHULZ, N. (1974): Seesaiblinge und Coregonen des Achensees (Nordtirol, Österreich). – Diss. aus dem Inst. f. Zool., Univ. Innsbruck, 150 pp.
- STEINMANN, P. (1950 - 1951): Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. – Schweiz. Z. Hydrol., 12: 109 - 191, 340 - 491; 13: 54 - 155.
- STEINMANN, P. (1952): Polytypie und intraspezifische Evolution bei Süßwassertieren. – Schweiz. Ztsch. Hydrol., 14: 313 - 332.
- SVÄRDSON, G. (1949 - 1957): The coregonik problem. I - VI. – Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm (1949): Teil I. - 29: 89 - 101. (1950): II. Morphology of two coregonid species in different environments. - 31: 151 - 162. (1951): III. Whitefish from the Baltic, successful introduced into the North of Sweden. - 32: 79 - 125. (1952): IV. The significance of scales and gillrakers. - 33: 204 - 232. (1953): V. Sympatric whitefish species in the lakes Idsjön, Storsjön and Hornavn. - 34: 141 - 166. (1957): VI. The palearctic species and their intergrades. - 38: 267 - 356.
- TESCH, F.W. (1971): Age and growth. – IBP Handbook No 3: Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters. Edit. by W.E. RICKER, 2. Auflage: 89 - 130. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- THIENEMANN, A. (1912): Die Silberfelchen des Laacher Sees. – Zool. Jahrb., Abt. Syst., 32: 173 - 220.
- WAGLER, E. (1930): Der Bestand an Blaufelchen im Bodensee und die Bewirtschaftung der alpinen Renkenseen. – Schriften Ver. Gesch. Bodensees, 59: 68 pp.
- WAGLER, E. (1937): Die Systematik der Voralpencoregonen. – Int. Rev. Ges., Hydrobiol., 27: 345 - 446.
- WAGLER, E. (1941): Die Coregonen. – Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, In: R. DEMOLL und H.N. MAIER, Stuttgart, 3, 6: 371 - 494.
- WUNDER, W. (1936): Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. – Ibidem, II b: 340 pp.
- WUNDSCH, H.H. (1927): Die Arbeitsmethoden der Fischereibiologie. – In: ABDERHALDEN, Handb. biol. Arbeits-Methoden, Abt. 9, 2, 1, Lieferung 231: 853 - 1208.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [65](#)

Autor(en)/Author(s): Schulz Norbert

Artikel/Article: [Untersuchungen an Coregonen \(Pisces: Salmonidae\) im Achensee \(Tirol, Österreich\). 139-162](#)