

Variabilität, Verbreitung und Ökologie von *Pungitius pungitius* (L.), (Pisces) in Norddeutschland

Von Joachim Münzing

Mit 3 Abbildungen und 3 Tabellen

Herrn Professor Dr. W. Emeis zum 75. Geburtstag gewidmet

Gliederung

1. Einleitung
2. Material
3. Die Knochenbeschilderung
4. Geographische Verbreitung in Norddeutschland
5. Einige Bemerkungen zur Ökologie
6. Geographische Verbreitung in Europa
7. Überlegungen zur postglazialen Ausbreitungsgeschichte
8. Summary
Literatur

1. Einleitung

Von den 170 Süßwasserfischarten Europas (Mitteleuropa nördlich der Pyrenäen, der Alpen, des Balkans und des Kaukasus und unter Ausschluß Skandinaviens, Finnlands und des nördlichen Rußlands: 70 Arten) sind 45 auch in Schleswig-Holstein verbreitet. Aus der Familie der Gasterosteidae seien hier einige Untersuchungen und Überlegungen über den zehnstacheligen Stichling, *Pungitius pungitius* (L.), unseren kleinsten einheimischen Süßwasserfisch, mitgeteilt. Zieht man von der oben genannten Anzahl von 45 Arten noch 9 anadrome ab, so verbleiben 36 stationäre Süßwasserfische, unter denen auch der bislang kaum näher untersuchte zehnstachelige Stichling einiges zoogeographische und ökologische Interesse beanspruchen darf.

Die Gesamtverbreitung der Art *pungitius pungitius* (L.) ist fast zirkumpolar, allerdings weniger weit südwärts reichend als die des dreistacheligen Stichlings (*Gasterosteus aculeatus* L.). An den europäischen Küsten nur im nördlichen Eismeer und in der Ostsee, an den Nordseeküsten nur sporadisch; im Mittelmeer und Atlantik fehlend. Auf dem Festland nur nördlich des Balkans, der Alpen und der Pyrenäen. Im Norden des europäischen und asiatischen Rußlands, auf Kamtschatka, den Kurilen, auf Sachalin und den Inseln des Bering-Meeress; im Amurgebiet und südwärts bis Hondo (Japan). In Nordamerika von Nordalaska über ganz Kanada bis in den Nordosten der USA. Auf Grönland und Island fehlend (s. a. BERG 1932 und 1949).

Über Lebensweise und Brutpflege des zehnstacheligen Stichlings ist an anderer Stelle genügend gesagt (LEINER 1934; MORRIS 1958). Hingewiesen sei jedoch bereits auf eine morphologische Besonderheit der Gattung *Pungitius*: wie auch in den Nachbargattungen *Gasterosteus* und *Spinachia* sind keine Schuppen entwickelt, stattdessen sind die Körperseiten je nach Provenienz mit einer wechselnden Anzahl von in die Haut eingebetteten Knochenschildern versehen, die auf der Seitenlinie angeordnet sind (Kap. 4 und Abb. 1 a, b, c).

Auf Grund dieser Knochenbeschilderung sind, neben anderen Merkmalen, diverse Arten und Unterarten unterschieden worden, von denen hier lediglich die Art *Pungitius pungitius*, und zwar deren Unterart *pungitius*, behandelt werden soll, die in unserem Gebiet nur am Schwanzstiel eine Beschilderung aufweist.

Für das Schwarze und Kaspische Meer sowie für den Aralsee und dessen Zuflüsse ist die Art *platygaster* beschrieben worden (*Gasterosteus platygaster*, Kessler 1859), sie ist längs der gesamten Körperseiten mit Knochenschildern versehen (Abb. 1 c).

Als *Gasterosteus sinensis* wurde von GUICHENOT (1869) eine ostasiatische Form als eigene Art beschrieben, die jedoch lediglich als Unterart *sinensis* der Art *pungitius* zu führen ist.

Über das Merkmal der Knochenbeschilderung von *Pungitius* ist bisher überhaupt noch nicht eingehender gearbeitet worden. Erst jüngst sind aus dem nordamerikanischen Raum diesbezügliche Daten mitgeteilt worden (McPHAIL 1963), die zum Teil analoge Probleme erkennen lassen, wie sie in europäischen Populationen der Art auftreten; von letzteren soll im folgenden die Rede sein.

Herrn Dr. W. Ladiges, Kustos am Zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum Hamburg, der den größten Teil des hier behandelten Museumsmaterials zur Verfügung stellte, sei an dieser Stelle herzlich gedankt, desgleichen Herrn Dr. Karbe und Herrn H. Kullack für die Überlassung von Freilandmaterial; ferner den Herren Dr. P. Ohm vom Zoologischen Museum der Universität Kiel, Dr. W. Klausewitz vom Senckenberg-Museum in Frankfurt a. M., Mag. Johnson vom Zoologischen Institut in Aarhus und Prof. Dr. S. G. Segerstråle vom Zoologischen Institut in Helsinki.

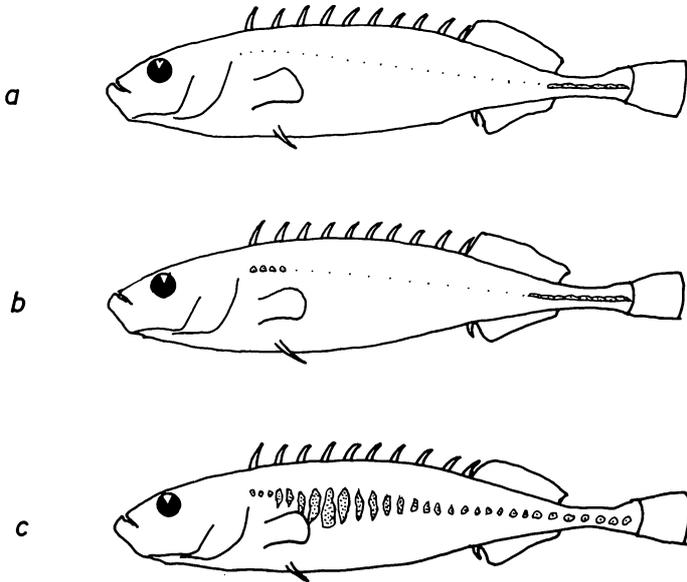


Abb. 1. Unterschiedliche Knochenbeschilderung in der Gattung *Pungitius*. a und b = *P. pungitius*, häufige Ausprägung in Nordwesteuropa; c = *P. platygaster*, Region des Schwarzen und Kaspischen Meeres.

Tabelle 1

Fundorte von *Pungitius pungitius* (L.) in Norddeutschland und angrenzenden Gebieten

	Fundort	Datum	Herkunft	Anzahl
1.	Murmansk	1890	Zool. Mus. Hamburg	5
2.	Helsinki	VI. 1898	"	1
3.	Nyborg auf Fünen	V. 1914	"	4
4.	Höruphaff auf Alsen	o. J.	"	7
5.	Skallingen, Westjütland	I. 1964	Zool. Mus. Aarhus	328
6.	Sylt, im Wattenmeer vor Schleuse Archsumer Wehle	IV. 1961	eigene Aufslg.	315
7.	Amrum, aus Brackwasser	VI. 1926	Zool. Mus. Hamburg	2
8.	Winderatter See, Angeln	VIII. 1926	"	16
9.	Eckernförde	VIII. 1913	"	3
10.	Kieler Förde	o. J.	Zool. Mus. Kiel	6
11.	Fehmarn	VII. 1925	Zool. Mus. Hamburg	38
12.	Selenter See	VII. 1925	"	3
13.	Klein-Timmendorf, Ostholstein	XII. 1898	"	1
14.	Oldenburg in Holstein	VIII. 1927	"	27
15.	Großer Plöner See	X. 1925	"	9
16.	Lindenbruch bei Eutin	II. 1910	"	9
17.	Neustädter Bucht	IX. 1905	"	3
18.	Pelzerhaken, Neustädter Bucht	IX. 1924	"	3
19.	Travemünde	1830	Mus. Senckenberg	7
20.	Kellinghusen	1946	Zool. Mus. Kiel	2
21.	Grevesmühlen, Mecklenburg	VI. 1926	Zool. Mus. Hamburg	5
22.	Warnow, Mecklenburg	XII. 1898	"	4
23.	Rostock, Mecklenburg	o. J.	"	2
24.	Kudensee bei Brunsbüttel	VIII. 1927	"	6
25.	Timmerhorner Teich, zur Hunnau gehörig	XII. 1924	"	6
26.	Hunnau, oberhalb Ahrensburg	X. 1965	"	46
27.	Wohldorf, Hamburg	XII. 1898	"	2
28.	Oberalster bei Rade	VI. 1964	eigenes Material	2
29.	Susebek, Nebenfluß der Alster	VI. 1964	"	11
30.	Bramfelder Teich, Hamburg	IX. 1945	Zool. Mus. Hamburg	19
31.	Eppendorfer Moor, Hamburg	XI. 1927	"	5
32.	Diebsteich, Hamburg-Altona	V. 1891	"	60

	Fundort	Datum	Herkunft	Anzahl
33.	Barmbeker Torfmoor, Hamburg	VI. 1884	Zool. Mus. Hamburg	1
34.	Hamburg-Waltershof	II. 1914	"	3
35.	Hamburg-Finkenwerder	VIII. 1904	"	4
36.	Unternelbe bei Cranz und Wedel	IV. 1957	eigene Aufslg.	16
37.	Bergedorf bei Hamburg	X. 1935	Zool. Mus. Hamburg	9
38.	Allermöhe bei Hamburg	III. 1908	"	4
39.	Hamburg-Altengamme	VIII. 1904	"	15
40.	Eschede bei Celle	ca. 1955	Inst. f. Fischereibiol. Hamburg	84
41.	Lippstadt, Westfalen	IX. 1926	Zool. Mus. Hamburg	2
42.	Münster in Westfalen	V. 1913	"	3
43.	Springe/Deister	IX. 1949	"	2
44.	Freiwalde im Spreewald	VI. 1923	"	20
45.	Freiwalde im Spreewald	XII. 1925	"	16
46.	Panickschlache bei Leipzig	X. 1942	"	3
47.	Wellspanger Au bei Bad Tölz (?)	VIII. 1928	"	13
48.	Isar bei München (?)	1908	Mus. Senckenberg	3

Tabelle 2

Knochenbeschilderung bei *Pungitius pungitius* (L.), ausgewählte Fundorte der Tabelle 1

Fundort	Anzahl der Knochenschilder										n
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
5	5	44	89	29	8	7	8	5	2	3	200
6	8	55	98	31	5	2				1	200
10				2	2	1	1				6
26	1	7	10	10	7	6	1	1	2	1	46
29		5	2	3	1						11
30		9	7	3							19
32	1	14	31	10	1		1	2			60
n	15	134	237	88	24	16	11	8	4	5	

Tabelle 3

Längenverteilung bei *Pungitius pungitius* (L.) von Skallingen (Westjütland) und Sylt

Fundort	18-	21-	24-	27-	30-	33-	36-	39-	42-	45-	48-	51-	54-	n
	20	23	26	29	32	35	38	41	44	47	50	53	56	
5	3	14	22	32	44	52	52	46	35	18	10			328
6			6	7	32	57	40	53	60	41	10	7	2	315

2. Material

Der zehnstachelige Stichling ist in den vergangenen Jahrzehnten nirgendwo in wünschenswert ausreichender Menge in die Sammlungen der Museen gelangt. Trotzdem läßt sich aus dem vorhandenen Museumsmaterial, ergänzt durch einige größere Fänge aus dem Freiland, ein einigermaßen klares Bild der Verteilung in Schleswig-Holstein geben, das sich zwanglos in den Rahmen der gesamteuropäischen Verbreitung einfügt.

In der Tabelle 1 sind zunächst alle Fundorte verzeichnet, von denen Material zur eigenen Untersuchung gelangte, und zwar sowohl des Museums- als auch des Freilandmaterials – in ungefährender geographischer Anordnung Nord–Süd. Aus diesen Angaben, verbunden mit Daten aus der Literatur, soll dann im folgenden versucht werden, ein Gesamtbild der Verbreitung zunächst im norddeutschen Raum, sodann in Europa, unter Berücksichtigung der Ökologie und der postglazialen Ausbreitungsgeschichte der Art *P. pungitius*, zu entwickeln.

Von einigen noch zu besprechenden Ausnahmen abgesehen weisen die in Tabelle 1 aufgeführten Exemplare etwa 4–7 Schilder am Schwanzstiel auf. Eine genauere Angabe ist nicht möglich, da es sich um Museumsmaterial handelt, an dem keine Färbungen zur besseren Sichtbarmachung der Schilder vorgenommen werden konnten. In einigen Fällen war dieses jedoch möglich. In der Tabelle 2 sind die Fundorte zusammengefaßt, an deren Material Auszählungen der Knochenschilder vorgenommen werden konnten. Es handelt sich um die Nummern 5, 6, 10, 26, 29, 30 und 32 der Tabelle 1. Nach vorherigem Bleichen wurde ein Alizarinfärbung vorgenommen, die selektiv allen verknöcherten Körperteilen, so auch den Knochenschildern, eine deutlich abgesetzte rötliche Färbung verleiht und eine exakte Auszählung gestattet.

Das Material der Fundorte 5 und 6 (Skallingen und Sylt) gestattete auf Grund der großen Anzahl von Exemplaren die (durch Zusammenfassung von jeweils 3-mm-Werten vereinfachte) Aufstellung einer Längenverteilung (Tabelle 3; Standardlänge in mm); eine Trennung der Geschlechter wurde nicht vorgenommen. Altersbestimmungen an Otolithen konnten bislang noch nicht ausgeführt werden; die Längenverteilung der Individuen deutet jedoch darauf hin, daß jeweils mindestens zwei Altersgruppen beteiligt sind. Daß bei Fundort 5 (Tabelle 3) keine Zweigipfligkeit erkennbar ist, findet seine Begründung in einem offensichtlich weitgehenden Überlappen der Altersgruppen.

3. Die Knochenbeschilderung

Die Art *P. pungitius* ist in der in Europa vorkommenden Unterart *pungitius* niemals vollbeschildert; es sind lediglich am Schwanzstiel fast immer (Ausnahmen s. Kap. 6) einige kleine Schilder ausgebildet, im nordwestdeutschen Gebiet etwa 4–7 (Abb. 1 a und b), die etwas gekielt sind und in ihrer Gesamtheit einen zarten Knochenkamm bilden, während bei der Art *platygaster* die Schilder des Schwanzstiels in Form kleiner rundlicher Scheiben lockerer angeordnet sind und einander kaum oder gar nicht berühren (Abb. 1 c).

Wie aus Tabelle 2 hervorgeht, fällt in den Bereich von 4–7 Schildern die weitaus überwiegende Anzahl der Exemplare, zumindest soweit es um die behandelten Fundorte geht. Bereits aus den Daten der Tabelle 2 geht jedoch hervor, daß ein vergleichsweise geringer Prozentsatz der untersuchten Exemplare eine etwas höhere Schilderzahl am Schwanzstiel aufweist, der caudale Knochenkamm reicht also in solchen Fällen, da der Beginn stets kurz vor der Schwanzflosse liegt, etwas weiter cranial, also in Richtung des Kopfendes. Gleiches gilt für die Fundorte 2, 3, 9, 12, 16, 17, 18, 19, 22 und 23 der Tabelle 1. Hier konnte die Schilderzahl lediglich möglichst genau geschätzt werden, weil

ein Anfärben des Materials nicht möglich war. Die wenigen Exemplare dieser Fundorte wiesen sämtlich nicht unter 10–12 Schilder auf, diejenigen von Helsinki, Fünen und aus der Neustädter Bucht besaßen sogar 14–18 Schilder. Es fällt auf, daß die oben angeführten Fundorte sämtlich im Ostseeraum liegen, ein Umstand, auf den noch zurückzukommen sein wird. Da nämlich bei den Fundorten der Tabelle 2 Exemplare mit einer Schilderzahl von 8–12 nur vereinzelt neben einer überwiegenden Mehrzahl geringer beschilderter Tiere auftauchen, während in den soeben angeführten Fundorten aus dem Ostseeraum bereits die wenigen vorhandenen Exemplare nicht unter 10 Schilder und mehr aufweisen, ist der vorläufige Schluß berechtigt, daß die Populationen der zum Ostseeraum gehörigen Küsten Schleswig-Holsteins und wahrscheinlich auch Dänemarks eine höhere Beschilderung zeigen als diejenigen im Nordseeküstenbereich und den dorthin entwässernden Flußsystemen der Cimbrischen Halbinsel.

Hier sei noch auf eine weitere Eigentümlichkeit in der Ausprägung der Knochenbeschilderung hingewiesen. Es wurden eingangs die vollbeschilderte Unterart *sinensis* der Art *pungitius* und die gleichfalls vollbeschilderte Art *platygaster* erwähnt. Die auch hier im Verlaufe der Seitenlinie in die Haut eingelagerten Knochenschilder reichen von der Wurzel der Schwanzflosse kontinuierlich bis über den Ansatz der Brustflossen und ein wenig darüber hinaus. Einen schwachen Anklang an eine derartige Beschilderung, wenngleich in kaum feststellbarer Ausprägung (und nur durch Anfärben sichtbar zu machen) beobachten wir auch in unserem Gebiet. Ein Teil der genauer untersuchten Exemplare der Fundorte 5 (Skallingen, Westjütland) und 26 (Fluß Hunnau bei Ahrensburg) weist in der Seitenlinie über und noch ein wenig vor den Brustflossen 2–6 kleine, rundliche Plättchen von kaum 1 mm Durchmesser auf, die zweifelsohne den Schwanzstielschildern homologe Bildungen darstellen und sicherlich auch den Schildchen in der Pectoralregion von *sinensis* und *platygaster* direkt entsprechen (Abb. 1). Möglicherweise hätte sich eine derartige Bildung auch bei manchen der übrigen Exemplare aus den in Tabelle 1 verzeichneten Fundorten feststellen lassen, wenn das Material hätte angefärbt werden können; dem normalen Augenschein ist sie nicht erkennbar.

Die sich in diesem Zusammenhang erhebende Frage, ob diese schwachen Bildungen in der Pectoralregion unserer Unterart *pungitius* als Reste einer ehemals vollen Beschilderung der Flanken aufzufassen sind oder primäre, wenn auch homologe Parallelbildungen ohne voraufgegangenes Stadium einer Vollbeschilderung darstellen, muß einstweilen unentschieden bleiben. Hier wird eine Klärung nicht ohne eine (in Aussicht genommene) Ausweitung dieser Untersuchungen möglich sein.

Über eine als wahrscheinlich angenommene genetische Fixierung der Knochenbeschilderung sollen an dieser Stelle noch keine Aussagen gemacht werden. Zur Klärung dieser Frage bedarf es erst einmal noch auszuführender Kreuzungsexperimente. Des weiteren wäre noch die Frage einer möglichen Selektion in Richtung auf niedriger beschilderte Formen in vom Meere isolierten Süßwasserpolygonen zu untersuchen; hier ließen sich wahrscheinlich Parallelen zu *Gasterosteus aculeatus* aufdecken (MÜNZING 1959).

4. Geographische Verbreitung in Norddeutschland

Auf der Abbildung 2 ist die heutige Verbreitung des zehnstacheligen Stichlings in Schleswig-Holstein dargestellt. Zugrundegelegt wurden die betreffenden Fundorte aus Tabelle 1, des weiteren die bislang noch spärlichen Angaben aus der Literatur. Wenn auch angenommen werden darf, daß die Verbreitung in unserem Gebiet eine ziemlich allgemeine ist, und auch von DUNCKER/LADIGES (1960) angegeben wird, daß „im

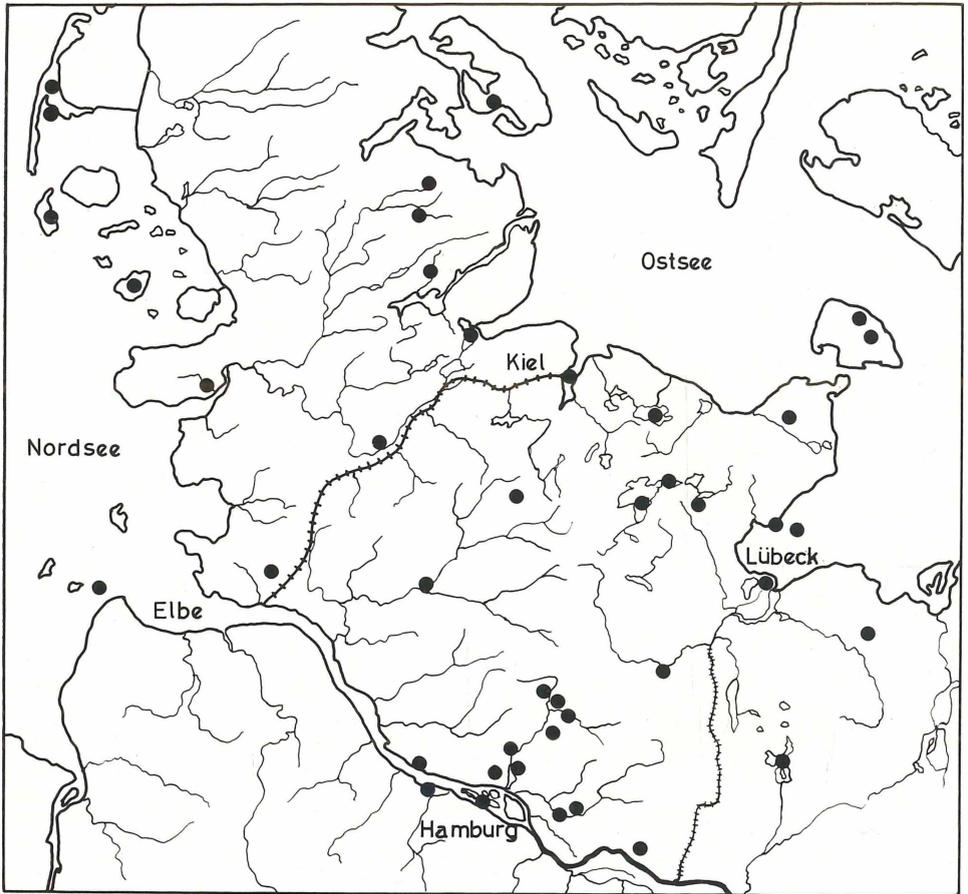


Abb. 2. Verbreitungsnachweise von *P. pungitius* in Schleswig-Holstein.

gesamten Elbgebiet vom Schaal- bis zum Kudensee und die Stör aufwärts bis zum Einfelder See, in allen Zuflußgräben des ostholsteinischen Seengebiets, im Bereich der Schleuzflüsse und im Seengebiet der oberen Treene“ der zehnstachelige Stichling „ebenso gemein (ist) wie in den niedrigen Landesteilen“, so darf doch nicht übersehen werden, daß uns Fundortbelege außer den in dieser Arbeit mitgeteilten nicht vorliegen. Eine größere Lücke in unseren Kenntnissen besteht vornehmlich noch für das Gebiet des westschleswigischen Festlandes (Abb. 2). Trotzdem gehört *Pungitius* in Schleswig-Holstein eindeutig zu den 21 ubiquitären Arten unter den 36 stationären Süßwasserfischen dieser Region, die nicht nur im Elb- und Travegebiet, sondern auch in den West- und Ostflüssen vorkommen (DUNCKER 1926).

Zunächst noch einige Bemerkungen zur Verbreitung im einzelnen, die sich auf Fundorte beziehen, die nicht in Tabelle 1 enthalten sind. Auf Sylt selbst ist *Pungitius* noch 1868 von Friedel (1871) in Pfützen bei der Tinnummer Wallburg gefunden worden. Er scheint zur Zeit auf der Insel nicht vorzukommen, jedenfalls was das eingedeichte

Gebiet betrifft (siehe jedoch Fundort 6 der Tabelle 1), ist aber, weil ursprünglich vorhanden gewesen, in Abbildung 2 mit eingetragen. Ebenso liegen bislang von Föhr und Nordstrand keine Nachweise vor. Für Pellworm ist das Vorkommen belegt (durch E. MOHR, nach DUNCKER / LADIGES l. c.). Die Angaben von Eiderstedt und nördlich des Kaiser-Wilhelm-Kanals bei Hamdorf sind nach mündlichen Mitteilungen von W. DANIEL und P. OHM eingetragen. KOURIST (1963) für das Cuxhavener Wattengebiet bei Neuwerk und ZACHAU (1961) für Wiesenteiche zwischen Geesthacht und Worth sind weitere Belege zur Verbreitung.

Verbreitungsangaben aus den Nachbargebieten Schleswig-Holsteins sind bislang einigermaßen spärlich. Für Dänemark wird von KRÖYER (1838–40) ein Vorkommen von *Pungitius* lediglich für Bachläufe bei Skagen und für „die Ostsee“ erwähnt. Ein umfangreicheres Material aus dem Zoologischen Museum Kopenhagen wird z. Z. vom Verf. bearbeitet und wird demnächst in anderem Zusammenhang publiziert werden.

Für Niedersachsen wird die Art von LÖNS (1907) als „gemein im Weser- und Elbgebiet“ bezeichnet, „schon im Hügellande sehr vereinzelt, im Gebirge ganz fehlend“. Genaue Fundorte werden nicht mitgeteilt. Bei HÄPKE (1880) findet sich lediglich die Angabe, daß *Pungitius* nicht nur im unteren Wesergebiet häufig sei, „sondern auch bis zu den Gebirgsbächen hinauf im Göttingischen und im Deister“ vorkomme. Auch hier fehlen direkte Fundortmitteilungen. Von SIEBOLD (1863) stammt eine Angabe aus der Oker bei Braunschweig. LANDOIS (1871) spricht von einem Vorkommen in fast allen Gewässern Westfalens, ohne allerdings Fundorte im einzelnen zu nennen. Als Belege für Deutschland nördlich der Mittelgebirge seien ferner die Nummern 40–46 der Tabelle 1 genannt.

Für Mecklenburg sind die Angaben etwas zahlreicher. An bislang bekannt gewordenen Daten seien erwähnt Warnow und Elbe (BLANCK 1881); dieser Autor und ebenso SIEMSEN (1794) geben die Art unter dem Namen „Seestichling“ an, eine Bezeichnung, die eher von dem Vorkommen in den mecklenburgischen Süßwasserseen abzuleiten wäre als aus dem Vorkommen im Meere, also in diesem Falle der Ostsee. Des weiteren: Wiesengräben bei Nossentiner Hütte; Entwässerungsräben bei Klink; Jabeler, Loppiner und Mühlensee; Elde und dortige Seen; endlich Fleesensee, Plauer See und Drewitzer See (SCHRÖDER 1962). Aus Pommern hat mir ein Exemplar (von 1842) aus dem Wiener Naturhistorischen Museum vorgelegen.

5. Einige Bemerkungen zur Ökologie

Wenn wir einen Vergleich anstellen zwischen dem dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) und der zehnstachligen Art im Hinblick auf deren Verbreitung, so fällt auf, daß der Schwerpunkt der Verbreitung bei *Gasterosteus* zweifelsohne marin ist, wenn auch von den Küsten aus im überwiegenden Teil des Verbreitungsgebietes ein weites, teils permanent gewordenes Eindringen ins Binnenland erfolgt ist, was in vielen Fällen sogar zu vom Meere isolierten Süßwasserpopulationen geführt hat, andererseits in jedem Frühjahr in Form ausgedehnter Laichwanderungen vom Meer ins Süßwasser immer wieder von neuem sich vollzieht. Im letzteren Falle ist das Süßwasser nur während der Fortpflanzungsperiode dauernder Aufenthaltsort (MÜNZING 1959).

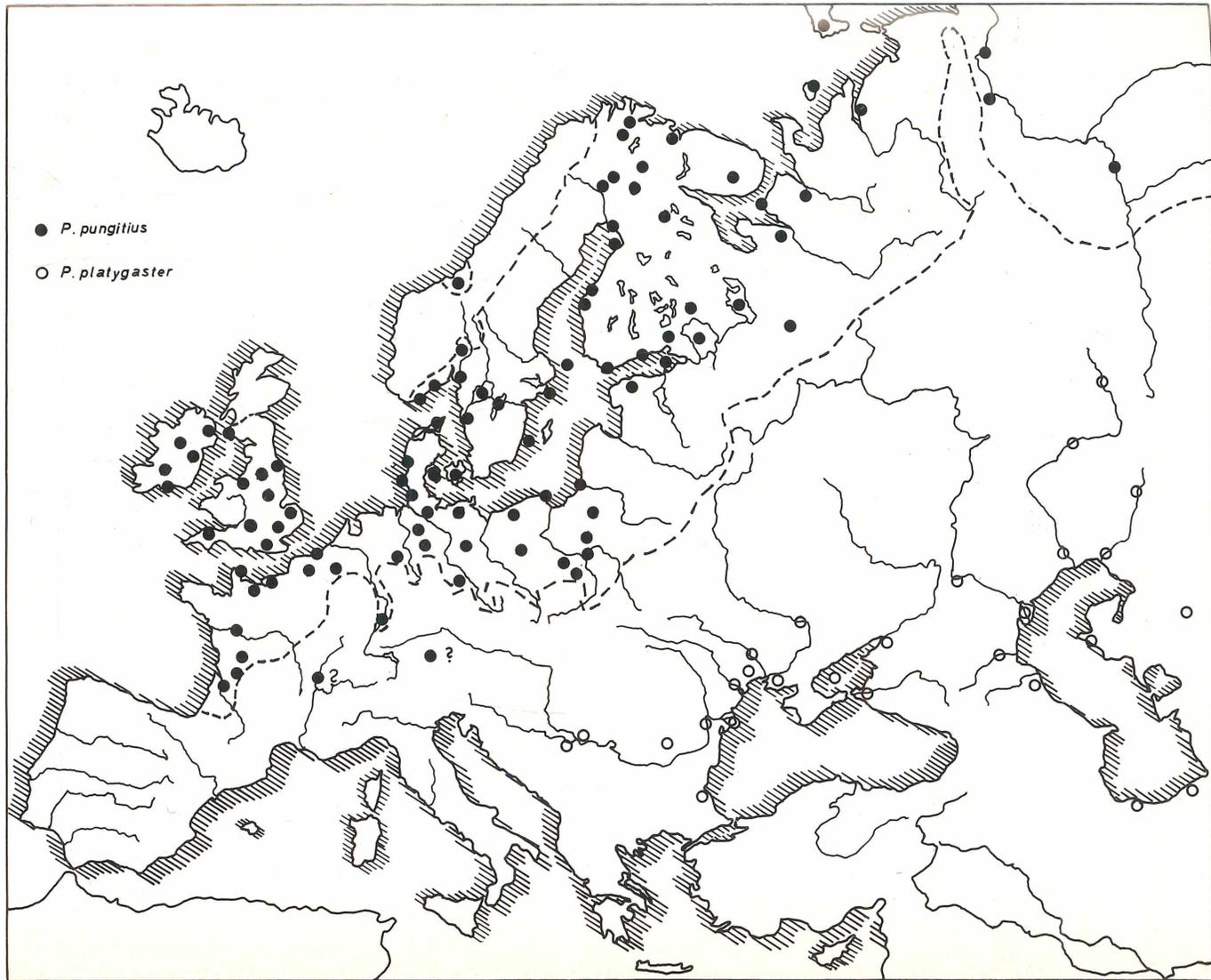
Anders der zehnstachlige Stichling. Nach allen bisherigen Daten können wir hier von einem Verbreitungsschwerpunkt im Süßwasser sprechen. Wenn bei GROTE / VOGT / HOFER (1909) *Pungitius* im wesentlichen als „Meerfisch“ bezeichnet wird, so ist das sicherlich eine falsche Kennzeichnung dieser Art. Die Toleranz gegenüber höherem Salzgehalt ist hier wesentlich geringer als bei dem dreistachligen Verwandten. Das hat,

wie bereits an dieser Stelle angedeutet sei, auch zu verschiedenen postglazialen Ausbreitungswegen beider Arten geführt (Kap. 7). Angaben in der Literatur über die Toleranz von *Pungitius* gegenüber dem Salzgehalt sind widersprüchlich. Es ist sicher nicht richtig, die Art als ausgesprochenen Süßwasserfisch zu bezeichnen. Das Laichen erfolgt zwar stets nur im Süßwasser (*Gasterosteus* laicht auch im Meerwasser), außerhalb der Laichzeit jedoch kann eine Verbreitung zumindest auch im Brackwasser als erwiesen gelten. Ich selber fing im April 1961 *Pungitius* in größerer Anzahl (zusammen mit enormen Mengen von *Gasterosteus*) im Sylter Wattenmeer vor dem geschlossenen Schleusentor der Archsumer Wehle (Tabelle 1, Fundort 6). Ein geringes Durchsickern von Süßwasser von binnendeichs her hatte offensichtlich die Tiere veranlaßt, sich hier in beträchtlichen Mengen zu sammeln. Auch die Fische von Fundort 5 der Tabelle 1 (Skallingen, Westjütland) stammen aus dem Meer, die untersuchte Probe enthielt Armbruchstücke von Schlangensterne (*Ophiura*). KOURIST (1963) entdeckte im Beifang der Krabbenfischerei von einer Station zwischen dem Buchtloch und dem Leitdamm an der Kugelbake vor Cuxhaven einige wenige *Pungitius* bei einem Salzgehalt von etwa 20‰. (Wenn dieser Autor mitteilt, er habe keine Knochenschilder am Schwanzstiel gefunden, so liegt das wohl zweifelsohne daran, daß die Exemplare nicht mit Alizarin angefärbt wurden; *Pungitius* ohne Knochenbeschilderung am Schwanzstiel (noch dazu im Salzwasser) kommen in unserem Gebiet nicht vor. In dem gesamten von mir untersuchten Material, also alles in allem einige hundert Tiere, war kein Stück ohne den caudalen Knochenkamm; dieser ist, wenn auch in manchen Fällen nur schwach ausgeprägt, immer vorhanden. Desgleichen müssen MÖBIUS und HEINCKE (1883) die Knochenleiste übersehen haben, wenn sie, bei Unterscheidung einer Salzwasser- und einer Süßwasserform (was sich in dieser scharfen Trennung nicht ohne weiteres behaupten läßt) angeben, letztere werde mit „ganz glattem Schwanz“ gefunden). Immerhin bestätigen die Angaben dieser Autoren zum einen das Vorkommen von *Pungitius* im Brackwasser der Kieler Förde, zum anderen das Auftreten etwas höher beschilderter Formen im Ostseeraum (wie auch das von uns untersuchte Material, Kapitel 3).

Ein Vorkommen in Salzwasser von offensichtlich ziemlich hoher Konzentration (Fundorte 5 und 6 der Tabelle 1) scheint allerdings keineswegs so häufig zu sein. Eher läßt sich von einer zeitweisen Verbreitung im Brackwasser sprechen; außer den Ostseeküsten seien hier die diversen Vorkommen an den Küsten des Eismeres genannt (BERG 1949), deren Gewässer wohl eher Brackwasser als Meerwasser normaler Konzentration sind. REDEKE (1941) sagt für die holländischen Gewässer, daß der zehnstachelige Stichling dort nicht im Meere angetroffen wird, er gibt nur einen Fundort überhaupt an, nämlich im Süßwasser der westfriesischen Insel Terschelling; dorthin ist die Art jedoch mit Sicherheit ursprünglich durch Meer- oder zumindest Brackwasser gelangt, denn alle west- und ostfriesischen Inseln sind jüngere Bildungen ohne feste Geestkerne und haben nie in Zusammenhang mit dem Festland gestanden.

Einer Mitteilung von THIENEMANN (1926) ist das Vorkommen in salzhaltigen Torfstichen des Oldesloer Kurparks zu entnehmen (bei einer Salzkonzentration von 8–11‰, gemeinsam mit *Gasterosteus*); ferner der Nachweis in Salzwiesengraben bei Alt-Fresenburg oberhalb Oldesloes (10–24‰ Salzgehalt).

Abb. 3. Verbreitungsnachweise von *P. pungitius* und *P. platygaster* in Europa. Gestrichelte Linie: Vermutliche Verbreitungsgrenzen von *P. pungitius*.



6. Geographische Verbreitung in Europa

In Abbildung 3 ist die Verbreitung von *Pungitius pungitius* in Europa dargestellt. Zur Verwendung gelangten sämtliche verfügbaren Daten, die bislang nur sehr verstreut in der Literatur vorhanden waren. Die Eintragungen für Schleswig-Holstein sind eine Auswahl der wichtigsten Fundorte des von uns untersuchten Materials. Desgleichen liegen allen Eintragungen für Finnland im einzelnen noch unveröffentlichte Daten zugrunde, die vom Verfasser aus Untersuchungen an Material aus dem Zoologischen Museum in Helsinki gewonnen wurden*. Uns soll in diesem Zusammenhang nur die Art *P. pungitius* (in der in Nordeuropa vorkommenden Unterart *pungitius*) interessieren; die bisher bekannten Daten über das Vorkommen der Art *platygaster* im Gebiet des Schwarzen und Kaspischen Meeres seien hier der Orientierung halber mit aufgeführt.

Außer den bereits genannten Gebieten, nämlich Schleswig-Holstein und Finnland, für die eigene Untersuchungen vorliegen, sind die Eintragungen für die übrigen Regionen folgendermaßen belegt:

Norwegen und Schweden: FRIES/ EKSTRÖM/ SUNDEWALL (1895); HUITFELDT-KAAS (1923)
Ostbaltikum: SCHNEIDER (1926)

Dänemark: KRÖYER (1838–40)

Nördliches Rußland, Schwarzes und Kaspisches Meer: BERG (1932 und 1949)

Großbritannien und Irland: DAY (1880–84); JENYNS (1835); REGAN (1941);

THOMPSON (1841); YARREL (1836)

Frankreich, Belgien, Holland: BERTIN (1925); REDEKE (1941)

Polen: JASKOWSKI (1962); KULAMOWICZ (1959 und 1964); PLISZKA (1953);

REMBISZEWSKI (1964).

Zur europäischen Verbreitung im einzelnen sei noch folgendes ausgeführt. Während *Pungitius* im Hügellande durchaus noch angetroffen wird, fehlt er in ausgesprochenen Gebirgsgegenden. So stellen denn auch die deutschen Mittelgebirge die Südgrenze seiner Verbreitung dar. Der bisher einzig sichere Nachweis weiter im Süden ist das von STEBOLD (1863) für den Rhein bei Speyer angegebene Vorkommen. Das Zoologische Museum Hamburg und das Senckenberg-Museum in Frankfurt besitzen Exemplare aus der Isar und von Bad Tölz südlich von München. Diese Vorkommen sind jedoch fast mit Sicherheit als das Ergebnis künstlicher Aussetzung (eventuell durch Aquarienfreunde) anzusehen. So verläuft denn die von uns skizzierte Südgrenze der Verbreitung (gestrichelte Linie in Abb. 3) überall nördlich der europäischen Mittelgebirge. Auch im Hochland von Schottland und Wales und im skandinavischen Gebirgsland ist *Pungitius* bislang nicht nachgewiesen.

Leider wurden in der Vergangenheit niemals exakte Knochenschilderzählungen an *Pungitius* vorgenommen. Nach unseren eigenen Untersuchungen und den unter diesem Gesichtspunkt verwertbaren Daten aus der Literatur kann bis jetzt angegeben werden, daß die Knochenbeschilderung im Nordosten Europas etwas höher ist, d. h. im Maximum um etwa 10 Schilder über die bei uns normale Anzahl (4–7) hinausreichen kann (nördliches Rußland, Finnland, Schweden teilweise; ausgeprägter in Polen; in schwachen Anklängen bis zur schleswig-holsteinischen Ostseeküste). In Nordwestdeutschland über Holland und Belgien bis nach Frankreich und England ist die Form mit 4–7 Schildern die vorherrschende bzw. ausschließlich auftretende.

Von einigen Fundorten in England und aus dem südwestlichen Frankreich sind (als einzige Ausnahmen im Rahmen der europäischen Verbreitung) in einigen Populationen

* Museumsmaterial aus Stockholm, Göteborg und Oslo ist ebenfalls in Bearbeitung.

gänzlich unbeschilderte Individuen, bei denen auch der Schwanzstiel nackt ist, beschrieben worden (ursprünglich von CUVIER 1829 unter dem Namen *Gasterosteus laevis*). Selbst BERG (1949) übernimmt noch die spezifische Abtrennung in Form von *Pungitius laevis* (Cuv.), was zweifelsohne nicht aufrechterhalten werden kann; dieser Merkmalsunterschied rechtfertigt höchstensfalls die Abtrennung einer subspecies *laevis* von *P. pungitius*.

7. Überlegungen zur postglazialen Ausbreitungsgeschichte

Der zehnstachelige Stichling gehört zu einer Gruppe von Fischen, die heute jeweils in derselben Art zirkumpolar verbreitet sind. Diese Gruppe umfaßt folgende Arten:

Salmo alpinus s. l. (Saibling)

Lota lota (Quappe)

Esox lucius (Hecht)

Lampetra (*Petromyzon*) *fluviatilis* (Flußneunauge)

Gasterosteus aculeatus (dreistacheliger Stichling)

Pungitius pungitius (zehnstacheliger Stichling)

Von den Vertretern dieser Gruppe, also auch *P. pungitius*, darf angenommen werden, daß sie mit Sicherheit bereits zu den präglazialen Ureinwohnern Europas gehört haben (s. a. THIENEMANN 1925 und 1950); mit größter Wahrscheinlichkeit sind sie auch zur glazialen Mischfauna Europas zu rechnen. *Salmo alpinus* und z. T. *Lota lota* sind kaltstenotherme Winterlaicher, alle übrigen hingegen eurytherme Sommerlaicher. Nach THIENEMANN rechnen wir alle diejenigen eurythermen Fische zur glazialen Mischfauna, die heute außer in Deutschland auch in England und Skandinavien, und dort mindestens in Südschweden, vorkommen, also auch *P. pungitius*. Da England durch die Corbulasenkung (= Flandrische Transgression für Belgien und Nordfrankreich; = Litorinatransgression für den Ostseeraum) vor etwa 5–6000 Jahren vom Festland getrennt wurde, müssen diese mindestens schon während der vorhergehenden Ancyluszeit vor 6–7000 Jahren zu Beginn des Atlantikums ihre heutige Westverbreitung erreicht haben. Die heutige weit nach Norden (bis Finnmarken) vorgeschobene Verbreitung der borealen species *pungitius* läßt kaum eine andere Deutung denn als Mitglied der glazialen Mischfauna zu. Hätte die Art nicht in dem eisfreien Raum zwischen nördlichem Inlandeis und Alpen ausdauern können, wäre sie also weit nach Südwesten oder Südosten abgedrängt gewesen, so hätte sie im Postglazial bis zur Ancylusperiode (Süßwasser!) kaum Zeit genug gehabt, so weit nach Norden vorzudringen, um England und vor allem auch Skandinavien noch auf dem Süßwasserwege zu erreichen, bevor eben durch die Corbulasenkung bzw. Litorinatransgression (Salzwasser!) dieser Weg der Nordausbreitung versperrt wurde.

Ein Vergleich von *P. pungitius* mit *G. aculeatus* zeigt sehr deutlich die unterschiedliche postglaziale Ausbreitungsgeschichte dieser beiden nächstverwandten Arten. Während *Gasterosteus* im Ostseeraum zu den ersten Einwanderern noch während der Yoldiazeit gerechnet werden muß und heute kennzeichnenderweise längs der gesamten norwegischen Westküste angetroffen wird, muß nach der europäischen Schwerpunktverbreitung von *P. pungitius* in den Ländern um die Ostsee seine Einwanderung nach Skandinavien von Süden und Osten durch den Ancylussee erfolgt sein. Während die Art im Norden bis nach Finnmarken vorgedrungen ist, wurde Westnorwegen offensichtlich nur an einer Stelle erreicht; nur direkt südlich vom Trondheimfjord ist *Pungitius* dort bisher nachgewiesen worden (Abb. 3), die Ausbreitung hierhin ging ursprünglich wohl über den Überlauf von schwedischen Flüssen, überall sonst wurde das norwegische Gebirge nicht überwunden (s. a. HUITFELDT-KAAS 1923).

Nach dem oben Gesagten ist klar, daß auch Schleswig-Holstein und überhaupt die ganze damals breitere unvereist gebliebene Westregion der Cimbrischen Halbinsel, die am Ende der letzten Vereisung den von Süden kommenden Früheinwanderern noch eher zugänglich war als der östliche Teil, postglazial wohl in erster Linie während der Ancyluszeit wieder besiedelt wurde. Interessant wäre die Frage, wenngleich schwer zu entscheiden, ob die Populationen der nordfriesischen Inseln Sylt und Amrum aus dieser Zeit, also vor Beginn der marinen Transgression (Corbulasenkung des Nordseeraumes) stammen, als diese Gebiete noch auf dem Süßwasserwege erreichbar waren, oder (an der schleswig-holsteinischen Westküste setzte die Überflutung etwa an der Wende Boreal/ Atlantikum vor etwa 7000 Jahren ein; DITTMER 1952) während der mittelalluvialen Verlandung im Subboreal vor etwa 3000 Jahren, bevor dann die jungalluviale Dünkirchener Transgression im 1. Jahrtausend nach Christi Geburt wiederum Meereseinbrüche in Nordfriesland im Gefolge hatte, dorthin gelangten.

Zur postglazialen Wiederbesiedlung der Cimbrischen Halbinsel im ganzen läßt sich sagen, daß die Westflüsse von Populationen mit etwas geringerer Knochenbeschilderung besetzt wurden, die aus südlicher oder südwestlicher Richtung einwanderten, während das hügelige Endmoränenland an der Ostküste erst etwas später, nach dem Zurückweichen des Eises aus diesem Gebiet, von etwas höher beschilderten Populationen aus östlicher Richtung erreicht worden sein muß.

Noch eine Bemerkung zur Südgrenze der europäischen Verbreitung. Die europäischen Mittelgebirge sind sicher auch während des Maximums der letzten Vereisung für *Pungitius* nicht zu überschreiten gewesen. Es muß angenommen werden, daß einerseits in dem Raum zwischen nordeuropäischem Inlandeis und Alpengletschern die Art in wahrscheinlich geringerer Populationsdichte überdauerte, zum anderen auch etwas weiter nach Südwesten und Osten ausweichen konnte, als es der heutigen Verbreitung entspricht. Die heute viel weiter nach Süden reichende Verbreitung von *Gasterosteus aculeatus*, des nächsten Verwandten, findet ihre Erklärung in der Interpretation dieser Art als Glazialrelikt z. B. im Mittelmeerraum (MÜNZING 1959 und 1963); diese eher als marin zu kennzeichnende Art konnte vor der Klimaverschlechterung der Eiszeit längs der westeuropäischen Atlantikküste nach Süden ausweichen, sie findet sich heute sporadisch im küstennahen Süßwasser der nördlichen Mittelmeerküsten.

Summary

In the species *Pungitius pungitius*, as well as in the other representatives of the family of Gasterosteidae there are developed bony plates instead of scales. In *P. pungitius* populations of northern Germany this bony armature is forming a feeble caudal crest on the sides of the tail, while the rest of the body is naked. The variation of the bony armature shows obvious geographical relationships, as e. g. in east European areas some more bony shields are developed, which extend partially on the flanks, whereas in some localities of southwestern France and England populations with completely naked individuals are found. The hypothesis of supposed well-defined genotypes underlying the corresponding phenotypes has still to be verified.

On the contrary to *Gasterosteus aculeatus* which, zoogeographically speaking, is doubtless a marine species with regard to its main distribution, the striking feature in the distributional pattern of *P. pungitius* is a somewhat closer restriction to freshwater. Nevertheless the species is able to penetrate brakish water localities, though any propagation has not yet been observed in this habitat.

The recent distributional pattern of *P. pungitius* is the result of a postglacial spreading; very likely the Ancylus-Lake, a freshwater stage of the Baltic some 6–7000 years ago enabled the species to penetrate the northern regions of Europe after the melting of the ice cap. This must have happened before the final change of the Baltic into a brakish water basin.

The southern limit of the modern distribution belt of *P. pungitius* in Europe is running along the northern slopes of the Middle Mountainous regions which formed an obstacle to further southward migration of the species when escaping the ice during the last glaciation, whereas a good deal of *G. aculeatus* populations were able to escape the deterioration of the climate by southward migration through Atlantic coastal waters of western Europe which finally led to the occupation of the Mediterranean where the species has survived as a glacial relict in perimediterranean freshwater.

Literatur

- BERG, L. S. (1932): Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas. Zoogeographica, **1**, 107–208. – BERG, L. S. (1949): Ryby presnych vod SSSR i sopredelnych stran (Die Süßwasserfische der Sowjet-Union und angrenzender Länder). **3**, 965–971. Moskau und Leningrad. – BERTIN, L. (1925): Recherches bionomiques, biométriques et systématiques sur les Épinoches (Gasterosteides). Ann. Inst. Oceanogr. Monaco, **2**, 1–204. – BLANCK, A. (1881): Die Fische der Seen und Flüsse Mecklenburgs. Schwerin. – CUVIER, G. (1829): Le Règne Animal, **2** (2. éd.), 169–171. Paris. – DAY, F. (1880–84): The Fishes of Great Britain and Ireland. **1**, 245–246. London. – DITTMER, E. (1952): Die nacheiszeitliche Entwicklung der schleswig-holsteinischen Westküste. Meyniana, **1**, 138–168. – DUNCKER, G./LADIGES, W. (1960): Die Fische der Nordmark. Abh. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, N. F. **3** Suppl.), 178–181. – FRIEDEL, E. (1871): Der kleine Stichling, *Gasterosteus pungitius* L. bei Berlin. Der Zoologische Garten, **12**, 28–31. – FRIES, B., EKSTRÖM, C. U., und SUNDEVALL, C. (1895): A History of Scandinavian Fishes (2. ed.), 658–660. Stockholm. – GROTE, W., VOGT, C., und HOFER, B. (1909): Die Süßwasserfische von Mitteleuropa, 517–518. Leipzig. – GUICHENOT, M. (1869): Notice sur quelques poissons inédits de Madagascar et de la Chine. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, **5**, 204–206. – HUITFELDT-KAAS, H. (1923): Einwanderung und Verbreitung der Süßwasserfische in Norwegen, mit einem Anhang über den Krebs. Arch. Hydrobiol., **14**, 223–314. – JASKOWSKI, J. (1962): Materialien zur Kenntnis der Fischfauna der Warthe und ihrer Nebenflüsse (auf Polnisch). Fragmenta Faunistica, **9**, 449–499. – JENYNS, L. (1835): A manual of British vertebrate animals, 348–352. Cambridge. – HÄPKE, L. (1880): Fische und Fischerei im Wesergebiet. 2. Beitrag. Abh. Naturw. Ges. Bremen, **6**, 577–616. – KESSLER, K. (1859): Auszüge aus dem Berichte über eine an die nordwestlichen Küsten des Schwarzen Meeres und durch die westliche Krym unternommene Reise. Bull. Soc. Imp. Nat., **32**, 199–208. – KOURIST, W. (1963): Zwergstichlinge – *Pungitius pungitius* (Linné, 1858) – im Cuxhavener Wattengebiet. Mitt. Faun. Arb.-Gemein. Schlesw.-Holst., Hamburg und Lübeck, **16**, N. F., 14–16. – KRÖYER, H. (1838–40): Danmarks Fiske, **1**, 188–192. Kopenhagen. – KULAMOWICZ, A. (1959): Cierniczek – *Pygosteus pungitius* (L.) ze stawu „Rydwan“ w dorzeczu Bzury. Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Lodzkiego, Nauki Matematyczno-przyrodnicze, ser. I (5), 115–131. – KULAMOWICZ, A. (1964): Nine-Spined Stickleback, *Pungitius pungitius* L. (Gasterosteidae), in the Basin of Pilica River. Przegląd Zoologiczny, **8**, 265–267. – LANDOIS, H. (1871): Der kleine Stichling, *Gasterosteus pungitius* L. und sein Nestbau. Zool. Garten, **12**, 1–10. – LEINER, M. (1934): Die drei europäischen Stichlinge und ihre Kreuzungsprodukte. Vergleichende Betrachtung ihrer Laichzeit, ihrer Körperform und ihrer Brutpflęgetätigkeit. Z. Morph. Ökol. Tiere, **28**, 107–154. – LÖNS, H. (1907): Die Wirbeltiere der Lüneburger Heide. Jahrb. naturw. Ges. Fürstentum Lüneburg, **17**, 77–123. – MCPHAIL, J. D. (1963): Geographic Variation in North American Ninespine Sticklebacks, *Pungitius pungitius*. I. Fish. Res. Bd. Canada, **20**, 27–44. – MÖBIUS, K., und HEINCKE, F. (1883): Die Fische der Ostsee. 65–66. Berlin. – MORRIS, D. (1958): The repro-

ductive behaviour of the stickleback (*Pygosteus pungitius* L.). Behaviour, Spl. VI, 1-154. – MÜNZING, J. (1959): Biologie, Variabilität und Genetik von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces). Untersuchungen im Elbegebiet. Int. Rev. ges. Hydrobiol., **44**, 317-382. – MÜNZING, J. (1963): The evolution of variation and distributional patterns in European populations of the Three-spined Stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Evolution, **17**, 320-332. – PLISZKA, F. (1953): Dynamics of feeding relations of the lake Harsz (auf Polnisch). Polsk. Arch. Hydrobiol., **1**, 271-300. – REDEKE, H. C. (1941): Fauna van Nederland, Lief. 10 (Pisces), 258. Leiden. – REGAN, C. T. (1911): The Freshwater Fishes of the British Isles. 249-251. London. – REMBISZEWSKI, J. M. (1964): Fishes (Pisces) of the Rivers Jeziorka and Czarna Struga near Warszawa (auf Polnisch). Fragmenta Faun., **11**, 83-102. – SCHNEIDER, G. (1926): Die Süßwasserfische des Ostbaltikums und ihre Verbreitung innerhalb des Gebietes. Arch. Hydrobiol., **16**, 133-155. – SCHRÖDER, H. (1962): Fische und Fangergebnisse von 1952 bis 1961 in den Gewässern der Fischereiproduktionsgenossenschaft „Müritz“. In: Müritzfischer. Veröff. Müritz-Mus. Waren, H. 9/10, 96-133. – SIEBOLD, C. Th. E. v. (1863): Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. 72-73. Leipzig. – SIEMSEN, A. C. (1794): Die Fische Mecklenburgs. Rostock und Leipzig. – THIENEMANN, A. (1925): Die Süßwasserfische Deutschlands. Eine tiergeographische Skizze. Handb. Binnenfisch. Mitteleuropas, **3**, 1-32. Stuttgart. – THIENEMANN, A. (1926): Dippteren aus den Salzwässern von Oldesloe. Mitt. Geogr. Ges. Naturhist. Mus. Lübeck, 2. Reihe (31): 102-126. – THIENEMANN, A. (1950): Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Die Binnengewässer, **18**, 1-809. – THOMPSON, W. (1841): On the species of Stickleback found in Ireland. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 1, **7**, 95-104. – YARREL, W. (1836): A History of British Fishes, **1**, 85-86. London. – ZACHAU, A. (1961): Faunistische Notizen II. (Gliedertiere und Wirbeltiere). Faun. Mitt. Norddeutschland, **2**, 20.

Anschrift des Verfassers: Dr. Joachim Münzing, 2 Hamburg 50,
Altonaer Museum, Postfach 125

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Faunistisch-Ökologische Mitteilungen](#)

Jahr/Year: 1967-1970

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Münzing Joachim

Artikel/Article: [Variabilität, Verbreitung und Ökologie von Pungitius pungitius \(L.\), \(Pisces\) in Norddeutschland 36-50](#)