©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Faun.-Ökol. Mitt. 4, 69–84 Februar 1972

Polymorphe Populationen von Gasterosteus aculeatus L. (Pisces, Gasterosteidae) in sekundären Intergradationszonen der Deutschen Bucht und benachbarter Gebiete

Die geographische Variation der Lateralbeschildung

Von Joachim Münzing

Gliederung

1. Einleitung
2. Material und Methode
3. Die Variation in den Intergradationszonen
   3.1. Deutsche Bucht
   3.2. Holländische und belgische Küsten
   3.3. Das brandenburgische Gebiet
4. Diskussion
   4.1. Das heutige Verbreitungsmuster als Ergebnis der spät- und postglazialen Ausbreitungsgeschichte
   4.2. Genetik der Mischpopulationen

Summary

Literatur

1. Einleitung

Die Variabilität der Lateralbeschildung des Dreistachligen Stichlings (*Gasterosteus aculeatus* L.) mit vertikal angeordneten Knochenplättchen weist im großen und ganzen gesetzmäßige Beziehungen zur geographischen Verbreitung der Populationen auf (Bertin 1925; Heuts 1947a u. b; Münzing 1959, 1961, 1962, 1963, 1964). Die Grundlage des Verbreitungsmusters der drei Beschildungstypen trachurus (vollbeschildet), leiurus (nur in der Pectoralregion beschildet) und semiarmatus (stark variable, intermediäre Beschildung) bilden deren unterschiedliche ökologische Ansprüche. Den drei genannten Phänotypen liegen genetische Unterschiede zugrunde (Heuts 1947b; Münzing 1959). Es werden unterschieden:

1. Sowohl marine trachurus-Populationen in den Küstengewässern Nordeuropas, in Teilen der Ostsee und im Schwarzen Meer als auch reine trachurus-Populationen im Süßwasser des Binnenlandes (Osteuropa; Penczak 1965).

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

2. leiurus-Populationen im Süßwasser vornehmlich Südwesteuropas, aber auch versprengt im vom Meere isolierten küstennahen Süßwasser Nordwest- und Nordeuropas.

3. Polymorphe Populationen in sekundären Intergradationszonen (s. u.), einerseits im Brackwasser gewisser Küstenabschnitte der Nord- und Ostsee, andererseits aber auch im binnenländischen Süßwasser einer brandenburgischen Intergradationszone (Paepke 1970). In diesen Mischpopulationen sind alle drei Phänotypen in je nach Fundort wechselnden Prozentsätzen vertreten, die in manchen Fällen Beziehungen zur geographischen Verbreitung erkennen lassen. Der hier auftretende semiarmatus-Typ gilt als Bastard zwischen trachurus und leiurus.

Die Ausprägung des heutigen Verbreitungsmusters wurde erst durch Ausbreitungsvorgänge während des Spät- und Postglazials erreicht, an denen die drei Beschildungsformen nach Maßgabe ihrer unterschiedlichen ökologischen Ansprüche beteiligt waren, ferner durch Kreuzungs- und Selektionsvorgänge sowohl in marinen als auch in Süßwasserpopulationen, denen die drei Formen in unterschiedlichem Ausmaß unterworfen waren.

2. Material und Methode

Bei den Mischpopulationen der Deutschen Bucht handelt es sich um eine marine Wanderform, deren kennzeichnendes Merkmal eine alljährlich im Frühjahr stattfindende Laichwanderung ins Brack- und Süßwasser der Flüsse ist. Aus den massierten, flußauf wandernden Schwärmen spalten sich laufend kleine Populationen ab, dabei erfolgt diese Verteilung auf die einzelnen diskreten Fortpflanzungsgemeinschaften der jeweiligen Laichplätze rein zufallsgemäß (Münzing 1959).

In Proben von nur etwa 100–200 Individuen erweist sich die Anzahl der zur Ermittlung der tatsächlichen anteiligen Zusammensetzung aus den drei Beschildungstypen erforderlichen Tiere als zu gering, und es treten bei einem Vergleich mehrerer Fundorte beträchtliche Schwankungen in der prozentualen Zusammensetzung auf. Dagegen stellen Kollektive von ca. 1000 Individuen durchaus repräsentative Proben dar.

Im Verlaufe der vergangenen 15 Jahre wurden derart umfangreiche Proben an verschiedenen Lokalitäten der Deutschen Bucht gesammelt, und zwar stets während der Phase intensiver Einwanderung, also in den Monaten März/April. Insbesondere vor Schleusentoren mit ausströmendem Süßwasser, welches zu dieser Zeit auf die Stichlinge physiologisch als starkes Stimulans wirkt, lassen sich aus den dann häufigen Massenansammlungen die Fänge leicht tätigen. Lokal detaillierte Angaben über die Verhältnisse der Ein- und Abwanderung in einem Marschensielzug der Halbinsel Eiderstedt finden sich bei Daniel (1965); für den Oberlauf der Alster im Norden Hamburgs bei Kullack (1967).

Um Anhaltspunkte nicht nur über die geographische, sondern auch über eine eventuelle zeitliche Variation der Beschildung zu gewinnen, wurden in einigen Fällen an jeweils ein und derselben Station auch Proben im Abstand mehrerer Jahre entnommen. In der Tab. 1 sind die jeweiligen Prozentanteile (in Klammern Anzahl der Individuen) der drei Phänotypen angegeben.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Tab. 1: Prozentanteile der drei Beschildungstypen in Mischpopulationen von *Gasterosteus aculeatus* aus der Deutschen Bucht und angrenzenden Gebieten

	Lokalität	trachurus	semiarmatus	leiurus	n
1	Sylt (1961) (Münzing 1962)	52.5 (525)	43.0 (430)	4.5 (45)	1000
1a	Sylt (1962)	51.2 (512)	44.4 (444)	4.4 (44)	1000
2	Eidermündung (Tönning; 1966)	58.2 (3369)	38.3 (2217)	3.5 (199)	5785
2a	Eidermündung (Tönning; 1971)	51.3 (739)	44.5 (641)	4.2 (60)	1440
3	Elbmündung (Cuxhaven; 1956) (Münzing 1959, 1962)	53.6 (270)	42.3 (213)	4 1 (21)	504
3a	Elbmündung (Cuxhaven; 1961) (Münzing 1962)	58.5 (585)	37.8 (378)	3.7 (37)	1000
4	Unterelbe (Cranz; 1958) (Münzing 1959, 1962)	54.1 (533)	40.9 (403)	5.0 (49)	985
4a	Unterelbe (Borstel; 1971)	50.8 (659)	45.0 (583)	4.2 (54)	1296
5	Jadebusen (Varel; 1956) (Münzing 1959, 1962)	53.4 (948)	42.0 (744)	4.6 (81)	1773
5a	Jadebusen (Varel; 1961) (Münzing 1962)	57.0 (570)	39.7 (397)	3.3 (33)	1000
6	Emsmündung (Dollart; 1961) (Münzing 1962)	49.2 (492)	46.8 (468)	4.0 (40)	1000
6a	Ems (Herbrum; 1961) (Münzing 1962)	47.6 (476)	48.5 (485)	3.9 (39)	1000
7	Den Helder (1961) (Münzing 1962)	38.2 (382)	53.5 (535)	8.3 (83)	1000
8	Flämische Bucht (1944/45) (Heuts 1947a)	42.5 (837)	48.8 (962)	8.7 (171)	1970

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

3. Die Variation in den Intergradationszonen

3.1. Deutsche Bucht

Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich von der Insel Sylt im Norden der Deutschen Bucht bis Den Helder an der holländischen Küste. Die angetroffenen Verhältnisse wurden vom Verf. bereits an früherer Stelle (1962) eingehend diskutiert. Einen Überblick über den Verteilungsmodus der Beschildung innerhalb der drei Phänotypen trachurus, semiarmatus und leiurus im Gebiet gibt die Abb. 1 nebst zugrundeliegender Tab. 2. Die Daten stammen aus dem Material der Unterelbe aus den Jahren 1956 und 1957 (MÜNZING 1959: Stat. 1, 3, 4, 5, 5a, 6, 7), welches seinerzeit unter diesem speziellen Aspekt nicht ausgewertet wurde. Zusammengefaßt sind Individuen jeweils gleicher Beschildung aus den genannten Stationen, was zulässig ist, da es sich um Angehörige ein und derselben panmiktischen Großpopulation handelt (s. a. 4.2.).

Zwischen dem klar abgrenzbaren trachurus-Bereich von 29–34 Schilden, der im behandelten Gebiet den größten Anteil der Individuen stellt, und einem kleinen, aber noch gut erkennbar abgegrenzten leiurus-Bereich von 4–8 (9?) Schilden erstreckt sich breit aufgefächert der semiarmatus-Bereich von 9(10?)–28 Schilden, mit einem leichten Ansteigen der Frequenzen in Richtung auf trachurus. Zur Interpretation dieser breiten Streuung in der Beschildung s. u. 4.2.

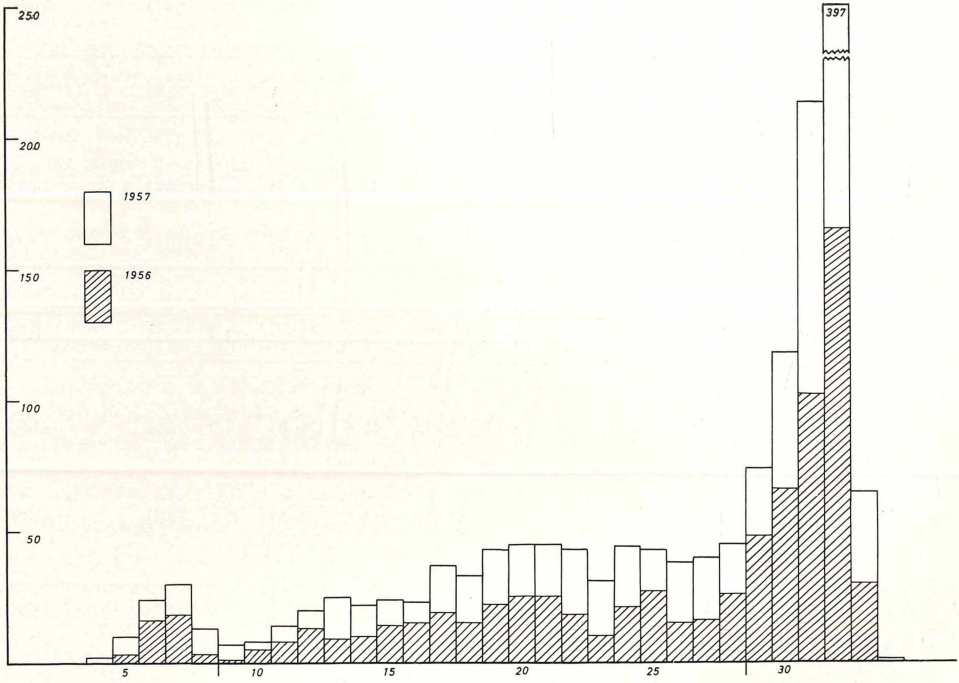

Abb. 1: Frequenzen von Individuen gleicher Lateralbeschildung bei *Gasterosteus aculeatus* in polymorphen Populationen der Unterelbe. Durchschnittlicher Verteilungsmodus der drei Phänotypen trachurus (29–34), semiarmatus (9–28) und leiurus (4–8 Lateralschilde)

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Tab. 2: Frequenzen gleicher Beschildung in Mischpopulationen von *Gasterosteus aculeatus* aus der Unterelbe

Anzahl der Knochenschilde	Stationen 1956				Quersumme 1956	Stationen 1957			Quersumme 1957	Quersumme 1956 + 1957
	1	3	4	5		5a	6	7		
4							2		2	2
5	1	1	1		3	3	3	1	7	10
6	8	2	1	5	16	3	1	4	8	24
7	6	6	5	1	18		3	9	12	30
8		2		1	3	4	1	5	10	13
9			1		1	2	3	1	6	7
10		3	1	1	5	2	1		3	8
11	1	1	1	5	8	2	2	2	6	14
12	4	1	2	6	13	3	2	2	7	20
13	3	3		3	9	7	5	4	16	25
14	3	2	1	4	10	9	2	1	12	22
15	5	6	1	2	14	5	5		10	24
16	4	4	2	5	15	5	2	1	8	23
17	3	5	5	6	19	10	4	4	18	37
18	7	2		6	15	5	9	4	18	33
19	6	3	5	8	22	11	7	3	21	43
20	8	6	4	7	25	8	6	6	20	45
21	8	6	7	4	25	8	6	6	20	45
22	6	7		5	18	6	11	8	25	43
23	2	3	2	3	10	10	7	4	21	31
24	2	4	9	6	21	5	11	7	23	44
25	5	9	5	8	27	7	6	3	16	43
26	4	3	4	4	15	8	9	6	23	38
27	4	3	4	5	16	12	8	4	24	40
28	8	6	5	7	26	5	9	5	19	45
29	14	11	8	15	48	8	13	5	26	74
30	18	15	11	22	66	21	19	12	52	118
31	27	22	29	24	102	53	51	7	111	213
32	36	38	43	48	165	104	108	20	232	397
33	6	5	10	9	30	14	17	4	35	65
34							1		1	1

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Das seither in einem Teil der Deutschen Bucht ergänzend gesammelte Material (Nummern 1a, 2, 2a, 4a der Tab. 1) bestätigt die seinerzeit getroffenen Feststellungen, nach denen von einer ausgeprägten Konstanz der Prozentanteile der Beschildungstypen in den jeweiligen Stationen, sowohl in räumlicher als auch in zeitlicher Hinsicht, nicht gesprochen werden kann. Immerhin läßt sich bei der Betrachtung der Stationen 1–5a doch eine gewisse Einheitlichkeit feststellen. Über einen Zeitraum von 15 Jahren hinweg sind größere Abweichungen von einem überschläglichen Prozentverhältnis trachurus/semiarmatus/leiurus = 54/42/4 nicht eingetreten (gemittelt aus den Daten der ersten 10 Querreihen der Tab. 1).

Den Grund für diese im großen Durchschnitt einigermaßen gleichbleibende Zusammensetzung sehen wir in der Tatsache eines teilweisen Austausches zwischen den Populationen innerhalb der von den Stat. 1–5a erfaßten Region, wie er durch die alljährlich im Herbst stattfindende Abwanderung der Jungfischschwärme aus den Laichplätzen des Süßwassers ins Prielsystem der Watten und deren winterliche Verteilung daselbst immer wieder ermöglicht wird. Daß dieser Austausch längs der Küsten kein vollständiger sein kann, geht aus den bereits genannten Schwankungen hervor, wie sie die Daten der Tab. 1 zum Ausdruck bringen (zur diesbezüglichen Interpretation s. u. 4.2.).

Die Verhältnisse in den Stationen 6 und 6a leiten mit bereits absinkenden trachurus- und ansteigenden semiarmatus-Prozentsätzen über zur im folgenden behandelten benachbarten Region der holländischen und belgischen Küsten.

3.2. Holländische und belgische Küsten

Westlich der Emsmündung, in südwestlicher Richtung längs der holländischen und belgischen Küsten fortschreitend, verringert sich der trachurus-Anteil in den Mischpopulationen dann weiterhin, während sowohl der semiarmatus- als auch der leiurus-Anteil sich vergrößern (Nr. 7 u. 8 der Tab. 1). Dieser übergreifende Trend weist jedoch im einzelnen offensichtlich Unregelmäßigkeiten auf, denn die Werte aus einer Probe von Den Helder liegen eigenartigerweise im trachurus-Anteil niedriger und im semiarmatus-Anteil höher als die Werte aus dem noch weiter südwestlich gelegenen Gebiet der Flämischen Bucht (zusammengefaßte Daten aus Heuts 1947a).

Bemerkenswert erscheint in diesem Zusammenhang auch das Material einer bereits im Jahre 1961 im „Veerse Meer" (vormals „Zandkreek") entnommenen, jedoch bislang nicht ausgewerteten Probe folgender prozentualer Zusammensetzung, die uns seinerzeit freundlicherweise von Dr. K. F. Vaas, Yerseke, zur Verfügung gestellt wurde (in Klammern Anzahl der Individuen):

trachurus	semiarmatus	leiurus	n
34.9 (260)	54.2 (404)	10.9 (81)	745

Das „Veerse Meer" ist gelegen zwischen Walcheren und Zuid-Beveland im Süden und Nord-Beveland im Norden, also in der Provinz Zeeland; es hat im Osten Kontakt mit der Ooster Schelde (durch Schleusen bei Kats) und im Südwesten mit der Wester Schelde mittels des Kanals durch Walcheren; der Salzgehalt zur Fangzeit (Dezember) betrug 21,7 Promille.

Boulenger (1893) berichtet über eine aus einem „tidal pool" nahe dem Hafen von Ostende entnommene Probe von 66 Individuen, die sich aus 16 trachurus-, 35 semiar-

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

matus- und 15 leiurus-Exemplaren zusammensetzten. Dieses entspräche einem trachurus-Prozentsatz von ca. 24, der natürlich infolge der geringen Individuenzahl nicht als repräsentativ anzusehen ist.

Für die nordfranzösischen Küsten läßt sich auf Grund einiger Angaben bei BERTIN (1925) ein trachurus-Anteil von etwa 20 % errechnen; aus diesem Gebiet wäre die Erstellung umfangreicherer Daten sehr erwünscht.

3.3 Das brandenburgische Gebiet

In zwei jüngst erschienenen Arbeiten setzt sich PAEPKE (1968 u. insbesondere 1970) mit der Variabilität der Lateralbeschildung von *Gasterosteus aculeatus* innerhalb einer in diesem Gebiet neuentdeckten binnenländischen, gleichfalls sekundären Intergradationszone auseinander. Die detaillierte Untersuchung fußt auf der Auswertung von 5532 Individuen aus 17 Populationen der drei brandenburgischen Bezirke Potsdam, Frankfurt/O. und Cottbus.

Im Gegensatz zur Deutschen Bucht ist der Bastard semiarmatus in den hochvariablen Mischpopulationen der brandenburgischen Gewässer prozentual schwächer vertreten, unter einer in der Mehrzahl der Fälle stärkeren Beteiligung des leiurus-Typs. Veranschaulicht wird dieses in den Blockdiagrammen a und b der Abb. 2 (nach PAEPKE 1970), die zum Vergleich der hier vorliegenden Verhältnisse

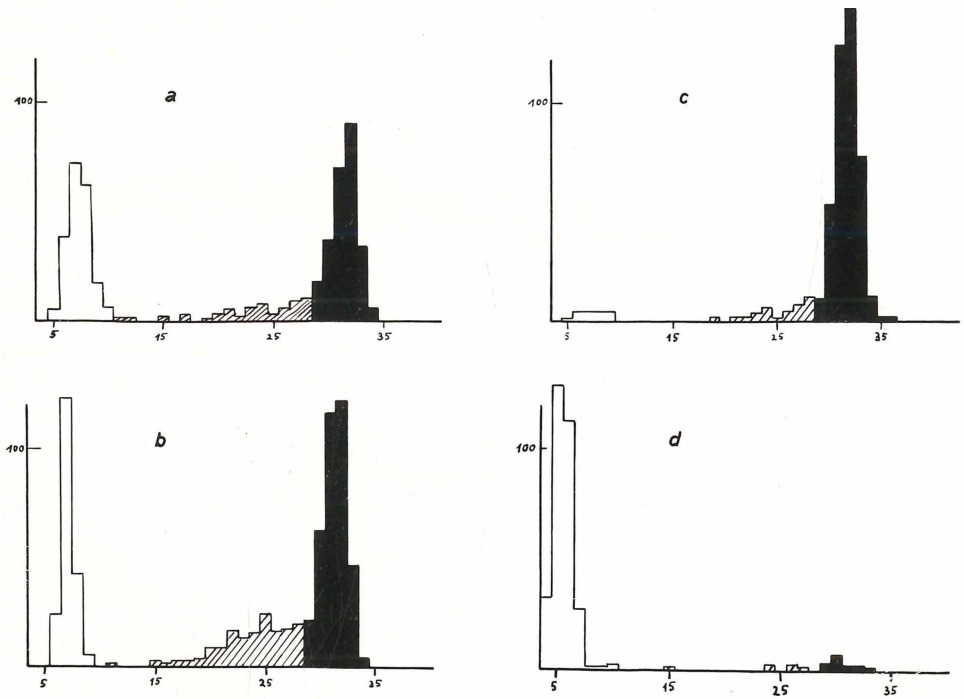

Abb. 2: Frequenzen der drei Phänotypen bei *Gasterosteus aculeatus* in einigen polymorphen Populationen der brandenburgischen Intergradationszone (nach PAEPKE 1970). a Saarmund, b Pillgram, c Elslaacke, d Treuenbrietzen (schwarz = trachurus, schraffiert = semiarmatus, weiß = leiurus)

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

mit denen aus der marinen Intergradationszone der Nordseeküsten (Abb. 1) dienen mögen (zu c u. d s. unter 4.2.2.).

Eine genaue Ausdehnung der brandenburgischen Intergradationszone, insbesondere nach Westen hin, ist zur Zeit noch nicht anzugeben; nach Osten hingegen dringen die Mischpopulationen dieses Gebietes offenbar kaum in nennenswertem Maße über die Oder hinaus vor, wie sich aus Untersuchungen von PENCZAK (1965) ergibt, der in Polen unter 2122 ausgewerteten Individuen aus 10 Populationen lediglich 39 semiarmatus- und 9 leiurus-Exemplare feststellen konnte. Penczaks Untersuchungen erbrachten als eines der wesentlichsten Ergebnisse, daß im Gegensatz zu Westeuropa die osteuropäischen, jedenfalls aber die polnischen Binnengewässer fast ausschließlich von trachurus-Populationen besiedelt sind.

Das Vorkommen des trachurus-Typs ist mithin keineswegs überall an Meer- oder Brackwasser geknüpft. Die Ergebnisse beider Autoren waren uns seinerzeit bei der Auswertung unseres in den Jahren 1959–1964 publizierten Materials noch nicht bekannt; sie geben Anlaß, unsere früher entwickelten Anschauungen, insbesondere hinsichtlich der postglazialen Ausbreitungsgeschichte von *Gasterosteus aculeatus* in Europa, in einigen Punkten zu modifizieren (s. a. unter 4.1), wie es durch PAEPKE (l. c.) denn auch bereits unter mehreren von ihm aufgeführten Aspekten erfolgt ist.

4. Diskussion

4.1 Das heutige Verbreitungsmuster als Ergebnis der postglazialen Ausbreitungsgeschichte.

Wie seinerzeit von uns hervorgehoben und jetzt auch durch PAEPKES Untersuchungen (1970) bekräftigt, kann eine lediglich ökologische Interpretation der Heteroenität der Lateralbeschildung, wie sie durch das Auftreten der drei unterschiedlichen Phänotypen trachurus, semiarmatus und leiurus in den polymorphen Populationen der Intergradationszonen zum Ausdruck kommt, nicht befriedigen.

Unter den Verhältnissen relativ steiler ökologischer Gradienten, wie sie in der Intergradationszone im Brackwasser der kontinentalen Nordseeküsten und dortigen Ästuare der großen Tieflandflüsse herrschen, ist eine ökologische Erklärung angesichts der unterschiedlichen Adaption von trachurus und leiurus relativ einfach. Die von dort beschriebenen Hybridpopulationen (zur Genetik s. unter 4.2) trennen rein marine trachurus-Populationen nördlicher Verbreitung von reinen leiurus-Populationen des binnenländischen Süßwassers (HEUTS 1947a; MÜNZING 1959, 1962; HAGEN 1967 und MILLER a. HUBBS 1969 für die nordamerikanische Pazifikküste).

Nach einer von uns ursprünglich in etwas abweichender Form (1962) vorgetragenen und nunmehr von PAEPKE (l. c.) modifizierten historischen Interpretation ist der Polymorphismus in den anadromen Mischpopulationen der Intergradationszone der kontinentalen Nordseeküsten das Resultat eines Aufeinandertreffens nordatlantisch-borealer trachurus-Populationen einerseits und aus einem südwesteuropäischen glazialen Binnenlandrefugium nördlich der Pyrenäen gekommener leiurus-Populationen andererseits. Während der postglazialen Ausbreitung der letzteren nach Norden begann im frühen Boreal, also etwa um 7000 v. d. Ztr., das Absinken des anglojütischen Zwischenlandes

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

(in Abb. 3 südlich der gepunkteten Linie) mit dem Ergebnis einer stetig fortschreitenden Überflutung des Gebietes von Norden her und einem von ca. –50 m NN bis etwa –10 m NN ansteigenden Meeresspiegel bis ungefähr 3500 v. d. Ztr. (NILSSON 1948). Hinsichtlich der zahlenmäßigen Stärke der dadurch schließlich aufeinandertreffenden nördlichen trachurus- und südlichen leiurus-Populationen läßt sich aus der Kenntnis der heutigen Zusammensetzung der Mischpopulationen ein Überwiegen von trachurus vermuten. Der Anteil von leiurus in unseren Küstengewässern kann jedoch zur Zeit etwa des postglazialen Wärmemaximums möglicherweise höher gewesen sein und durch langfristige Selektionsvorgänge im Zuge der später einsetzenden Klimaverschlechterung eventuell wieder geringer geworden sein. Jedenfalls entwickelte sich in der Folgezeit innerhalb der entstandenen sekundären Intergradationszone der heutige Gradient in der Häufigkeit der drei Phänotypen. Dieser längs der kontinentalen Nordseeküsten von Dänemark bis Nordfrankreich sich hinziehende Bastardgürtel stellt in seiner gesamten Länge überall nur ein ziemlich schmales Band dar mit dem hier offensichtlich adaptiven, prozentual relativ zahlreich vertretenen semiarmatus-Bastard. Die hier in der species

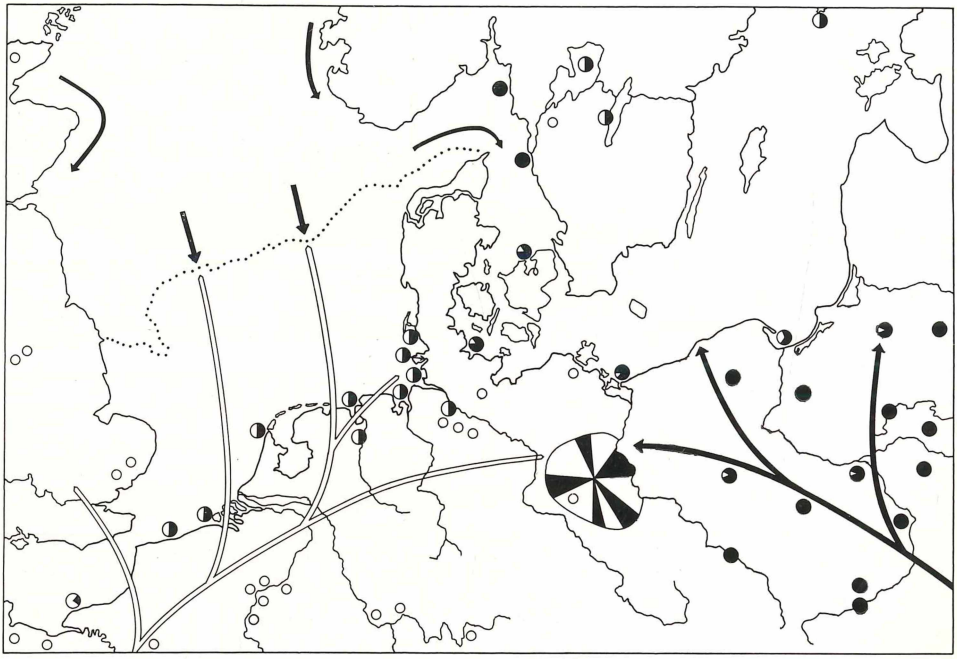

Abb. 3: Heutige Verbreitung polymorpher Populationen von *Gasterosteus aculeatus:* 1. in einer marinen nordwesteuropäischen, 2. in einer binnenländischen brandenburgischen Intergradationszone (schwarz-weiße Kreise) und mutmaßliche postglaziale Ausbreitungswege von leiurus-Populationen (weiße Pfeile) aus einem südwesteuropäischen und von trachurus-Populationen (schwarze Pfeile) aus einem pontischen Glazialrefugium. Schwarze Kreise = reine trachurus-Populationen, kleine weiße Kreise = reine leiurus-Populationen (nur im Süßwasser)

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Gasterosteus aculeatus vorliegenden Probleme des Polymorphismus sind insbesondere von Kosswig (1964, 1966) in größerem Zusammenhang, unter Einbeziehung auch anderer systematischer Gruppen der Fische, behandelt worden.

Aus den Untersuchungen von Penczak (1965) und Paepke (1970) geht nun jedoch hervor, daß die Verbreitung der trachurus-Form in Osteuropa, wo sie in fast reinen Populationen im Süßwasser vorkommt, ferner in der brandenburgischen Intergradationszone, wo sie einen erheblichen Anteil der dortigen Mischpopulationen, ebenfalls im Süßwasser, stellt, keineswegs auf marine Biotope beschränkt ist. Eine ökologische Interpretation, wie sie (neben der historischen) für die marinen Bastardpopulationen zulässig erscheint, muß mithin für diese Regionen versagen.

Die bislang (hinsichtlich weiter Bereiche nach wie vor zu Recht) vertretene Auffassung, daß der Schwerpunkt der Verbreitung von *Gasterosteus aculeatus*, insbesondere im Vergleich zur eng verwandten species *Pungitius pungitius* (L.) (s. a. Münzing, 1969), im wesentlichen als marin zu bezeichnen sei, muß daher eine gewisse Einschränkung erfahren.

Paepke (l. c.) interpretiert nun die brandenburgische Intergradationsszone, also das Gebiet der niedrig gelegenen Wasserscheide zwischen den Flußsystemen der Elbe und der Oder, als das Resultat eines Aufeindertreffens von leiurus-Populationen aus dem bereits erwähnten südwesteuropäischen Glazialrefugium einerseits und von trachurus-Populationen aus einem zweiten Glazialrefugium andererseits, wie es von Paepke (l. c.) im Pontischen Becken postuliert wird, während der spät- und postglazialen Ausbreitung dieser beiden Refugialgruppen, also einer südwestlichen und einer südöstlichen Vikariante (Abb. 3).

Gasterosteus aculeatus hätte demnach, ursprünglich von Norden kommend, mit vielen anderen Einwanderern bereits im Pleistozän das Schwarze Meer besiedelt und nicht erst postglazial, wie wir auf Grund unserer seinerzeitigen Kenntnisse (Münzing 1959) vermuteten. Paepke geht bei seiner Interpretation, die uns die zur Zeit plausibelste zu sein scheint, natürlich von ökologischen Bedingungen im Schwarzen Meer zur Glazialzeit aus, die dem trachurus-Typ die Erhaltung seiner vollen Beschildung ermöglichten. Ein Teil der heutigen Ostseepopulationen, zumindest die der südöstlichen Küsten mit ihren hohen trachurus-Anteilen, geht offensichtlich auch auf diese pontische Refugialgruppe zurück.

4.2. Genetik der Mischpopulationen.

4.2.1. Die nordwesteuropäische marine Intergradationszone.

Auf Grund von Kreuzungsexperimenten zur Klärung der genetischen Basis des Polymorphismus in den anadromen Mischpopulationen der Deutschen Bucht ist die Auffassung entwickelt worden (Münzing 1959), daß es sich bei den der Beschildung zugrundeliegenden Genotypen nicht um ein System von polymeren Genen mit additiver Wirkung handeln kann, wie es von Heuts (1947b) angenommen worden ist. Die verschiedenen Genotypen werden vielmehr in erster Linie durch ein mendelndes Allelen-Paar, T für trachurus und t für leiurus, kontrolliert, wobei sich das trachurus-Gen gegenüber dem leiurus-Gen als weitgehend dominant erweist. Außerdem muß ein polygenes System von Modifikatoren angenommen werden, welches sich je nach seiner speziellen Konstellation in den jeweiligen Elterntieren einer Kreuzung in deren F_1- und später F_2- und F_2R-Nachkommen im Verteilungsbild der Phänotypen auf die ein-

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

zelnen Bereiche der Beschildung in unterschiedlichem Grade manifestiert. Der semiarmatus-Typ in den Mischpopulationen wird definiert als Bastard zwischen trachurus und leiurus. Er genügt auch im Experiment der theoretischen Forderung, unter sich gekreuzt, stets wieder in die drei Phänotypen aufzuspalten.

Diese Verhältnisse gelten zweifelsohne auch im Freiland. Wir können die jeweiligen panmiktischen Großpopulationen in den Unterläufen und Ästuren der nordwesteuropäischen Tieflandsflüsse als einen gene pool auffassen, in dem, unter offensichtlichem Fehlen jeglicher Paarungsbevorzugung, zwischen den drei Beschildungstypen trachurus, semiarmatus und leiurus ungehinderte Kreuzbarkeit besteht. Anhaltspunkte für eine selektive Benachteiligung eines der drei Phänotypen innerhalb dieser Mischpopulationen haben sich bislang nicht ergeben.

Die Anzahl der Knochenschilde kennzeichnet ja zunächst, ohne selbst adaptiv sein zu müssen, lediglich einen bestimmten Phänotyp, der eine Nebenerscheinung pleiotroper Gene sein kann, die für eine generelle Adaptabilität selegiert worden sind. Der Ausbildungsgrad der Beschildung wäre dann nur die Manifestation dieses Genotyps, der gleichzeitig kryptische physiologische Merkmale steuert, die ihrerseits der natürlichen Selektion unterliegen (MAYR 1963), worauf auch PAEPKE (l. c.) neuerlich hingewiesen hat.

So scheint auch der anteilig bedeutende semiarmatus-Bastard der anadromen Mischpopulationen ein vollintegrierter adaptiver Genotyp zu sein mit im Vergleich zu trachurus und leiurus nicht geminderter, eventuell sogar gesteigerter Vitalität (und Fertilität?), so daß wir geneigt sind, im vorliegenden Fall ein Beispiel von balanciertem Polymorphismus zu sehen. Die innerhalb dieser nordwesteuropäischen marinen Intergradationszone von Norden nach Süden abnehmenden trachurus- und zunehmenden leiurus- und semiarmatus-Frequenzen deuten nach unserer Auffassung zudem auf einen Fall von geographischer Variation eines balancierten Polymorphismus hin, indem nämlich das feinabgestimmte Gleichgewicht der drei Genotypen TT, Tt und tt und deren relative Eignung geographisch variieren und somit die Grundlage abgeben für den beobachteten Gradienten in der Häufigkeit der drei Phänotypen.

Der gene pool der polymorphen Populationen dieser Intergradationszone stellt mit seiner Heterozygotie natürlich ein wirksames Instrument einer notwendigen Adaptabilität und auch Präadaptabilität dar, wie sie für einen so inhomogenen Lebensraum wie die brackigen Ästuare mit ihren kurzfristig stark wechselnden Milieubedingungen zu fordern ist.

Unter der Annahme des Fehlens einer selektiven Benachteiligung eines der drei Beschildungstypen müßte in diesen panmiktischen Großpopulationen deren Zahlenverhältnis in den aufeinanderfolgenden Generationen theoretisch konstant bleiben. Unter natürlichen Bedingungen kann eine derart ideale Population mit gleichbleibenden Allelenfrequenzen allein schon deshalb nicht existieren, weil ja durchaus mit einem gewissen Austausch zwischen benachbarten Populationen, und zwar vornehmlich während der Zeit der winterlichen Verteilung im Wattengebiet längs der Küsten gerechnet werden muß.

Unter populationsdynamischen Aspekten wären als mögliche Ursachen dieser tatsächlich beobachteten geographischen und zeitlichen Variation in den Prozentanteilen der Beschildungstypen außer den Austauschvorgängen weiterhin in Betracht zu ziehen:

a) Selektion auf dem Zygotenstadium. HEUTS (1947b) hat Zygoten, die er aus Reinzuchten und Kreuzungen verschieden beschildeter Individuen erhielt, bestimmten Temperatur/Salinitäts-Kombinationen unterworfen und dabei unterschied-

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

liche adaptive Gipfel im Kurvenbild der jeweils überlebenden und sich weiterentwickelnden Zygoten festgestellt. Insbesondere die Temperaturen können nun in den flachen Laichgewässern, wie die Kinderstuben der Jungstichlinge in den von Außendeichgräben durchzogenen Alluvionen der Unterelbe sie darstellen, sowohl innerhalb einer Laichsaison (und hier allein schon im Tag/Nacht-Wechsel) als auch in aufeinanderfolgenden Jahren stark schwanken. Über das genaue Ausmaß der Selektionsvorteile, die unter verschiedenen Milieubedingungen die Gene T und t unterscheiden, haben wir immer noch keine genauen Anhaltspunkte; alle bisher bekannt gewordenen Tatsachen deuten lediglich darauf hin, daß diese Unterschiede als relativ gering anzusehen sind. Jedenfalls muß eingeräumt werden, daß selektive Vorgänge auf die TT-, Tt- und tt-Zygoten wirken und somit die späteren Häufigkeiten der Phänotypen in den Mischpopulationen mitbestimmen.

b) Eine in den Laichgewässern unter extremen Temperaturschwankungen verstärkte Mutabilität der Keimzellen, wie sie von KULLACK (1967) auf Grund vorhandener Daten aus dem Bereich der Unterelbe vermutet wurde, ist als eine weitere mögliche Ursache der Variabilität zwar nicht grundsätzlich auszuschließen, jedoch weniger wahrscheinlich und auch einstweilen nicht nachprüfbar.

c) Dominanzschwankungen des Allels T gegenüber t als mögliche Ursache einer Verschiebung in den Prozentanteilen zwischen den Phänotypen. Unter der Annahme von Veränderungen im polygenen System der Modifikatoren erschiene es uns durchaus denkbar, daß der Tt-Bastard, der in einer bestimmten Generation infolge seiner speziellen Modifikatorenkonstellation als trachurus-Phänotyp auftritt, also mit vollständiger Dominanz von T über t, nunmehr als semiarmatus-Phänotyp erscheint mit unvollständiger Dominanz von T. Die Resultate der von uns seinerzeit durchgeführten Kreuzungen (MÜNZING 1959) legen derartige Deutungen nahe. Andererseits könnten homozygote TT-Individuen bei einer in Richtung auf geringere Beschildung zielenden Modifikatorenkonstellation wohl auch (allerdings relativ hochbeschildete) semiarmatus-Phänotypen ergeben. Es steht nichts der Annahme entgegen, daß grundsätzlich die gleichen Vorgänge auch der Populationsdynamik der Fortpflanzungsgemeinschaften im Freiland zugrunde liegen. Eine weiterführende genetische Analyse zur endgültigen Klärung dieser Fragen mittels gezielt anzusetzender Kreuzungen steht noch aus.

4.2.2. Die brandenburgische Intergradationszone

Die regellose Verteilung der Phänotypen auf die einzelnen Binnenlandpopulationen läßt hier eine geographische Kontinuität nicht erkennen. So ist die zu ca. 90 % aus trachurus bestehende Population Elslaacke (PAEPKE 1970, Tab. 2), in der vorliegenden Arbeit in Abb. 2c wiedergegeben, nicht etwa an der Ostflanke dieser Intergradationszone lokalisiert, wie man zunächst im Hinblick auf das Vorkommen fast reiner trachurus-Populationen im angrenzenden Polen vermuten könnte, sondern an der westlichen Grenze. Das andere Extrem hinsichtlich der Zusammensetzung ist in den Populationen Neuruppin und Treuenbrietzen (Abb. 2d) mit ca. 97 bzw. 93 % leiurus (nebst ganz weniger semiarmatus und trachurus) realisiert (nur eine Population, Niemegk, erwies sich bislang als reiner leiurus-Bestand). Außer diesen Extremfällen werden zahlreiche weitere Mischpopulationen mit im einzelnen stark wechselnden Prozentanteilen der Phänotypen beschrieben, in denen jedoch übereinstimmend, wie bereits unter 3.3.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

erwähnt, der Bastard semiarmatus im Vergleich zur nordwesteuropäischen marinen Intergradationszone anteilig sehr viel schwächer vertreten ist.

Angesichts des Fehlens jeglicher Anzeichen für eine Paarungsbevorzugung unter den drei Phänotypen „... wäre nach diesem Befund zu vermuten, daß der heterozygote semiarmatus-Phänotyp als Ergebnis einer disharmonischen Genkombination der natürlichen Auslese in der Bastardzone häufiger zum Opfer fällt, als die stabileren trachurus- und leiurus-Tiere" (PAEPKE l. c.). Der hohe Anteil asymmetrisch beschildeter Individuen insbesondere beim semiarmatus-Typ dieses Gebietes wäre ein weiterer Hinweis hierauf. Diese Unausgewogenheit in den rekombinierten Genotypen dieser schmalen Bastardierungszone zwischen Elbe und Oder findet ihren Ausdruck nun eben in einer stark gesteigerten Variabilität. Ein balancierter Polymorphismus liegt also in dieser Intergradationszone nicht vor.

Das eindeutige Überwiegen von trachurus oder leiurus in den oben genannten Populationen mit hohen Anteilen von über 90 % (Abb. 2, c u. d) findet unserer Auffassung nach eine plausible Interpretation unter der Annahme voraufgegangener Bastardierung zwischen trachurus und leiurus im Zuge deren ursprünglichen Aufeinandertreffens während der Wiederausbreitung im Postglazial und nachfolgender massenhafter Rückkreuzung auf einen der beiden Beschildungstypen hin mit dem Ergebnis eines jeweils integrierten Bestandes. Ein in solchen Populationen früher eventuell ausgeprägterer Polymorphismus hinsichtlich dreier Komponenten wäre mithin ein lediglich transitorischer gewesen.

Die ganz vereinzelten leiurus- und semiarmatus-Individuen in einigen der polnischen trachurus-Populationen (PENCZAK l. c.) wertet PAEPKE (l. c.) als Indiz für eine bedingte Introgression von leiurus-Genen in die osteuropäischen trachurus-Populationen über die eigentliche binnenländische Bastardzone der polymorphen brandenburgischen Populationen hinaus. Die ausgesprochene Seltenheit des leiurus- und semiarmatus-Phänotyps östlich der Oder scheint uns jedoch auf eine strenge und stetige Gegenauslese der introgredierenden leiurus-Gene hinzudeuten und somit durch drastische Einschränkung des gene flow eine allmähliche Verbreiterung des Bastardgürtels der brandenburgischen Intergradationszone zu verhindern.

Eine klarumschriebene Intergradationszone geringer Ausdehnung aus dem Gebiet der nordamerikanischen Pazifikküste wurde von HAGEN (1967) aus einem kleinen Küstenfluß in British Columbia (Canada) beschrieben; sie entstand und besteht dort durch Bastardierungsvorgänge infolge eines alljährlichen Aufeinandertreffens anadromer reiner trachurus-Populationen einerseits und stationärer reiner leiurus-Populationen aus dem Oberlauf des Flusses andererseits innerhalb eines nur wenige Kilometer messenden Flußabschnittes. Innerhalb dieser engen Bastardierungszone, die auch ökologisch gesehen einen Übergangscharakter aufweist, läßt sich für die hier relativ zahlreichen semiarmatus-Individuen keinerlei selektive Benachteiligung nachweisen, was sich jedoch bereits wenige hundert Meter ober- und unterhalb dieser Zone völlig anders verhält. Auf die dort herrschenden interessanten Verhältnisse kann im Rahmen dieser Ausführungen nicht weiter eingegangen werden; hierzu sei auf Hagens Publikation selbst und insbesondere auch auf MILLER and HUBBS (1969) verwiesen, wo an Hand kalifornischer polymorpher Populationen von *Gasterosteus aculeatus* auf die wichtigen populationsdynamischen Vorgänge von Intergradation und Introgression am Beispiel dieser Fischart des näheren eingegangen wird (zur grundlegenden Behandlung dieser Begriffe im Rahmen der Populationsgenetik s. a. MAYR 1963).

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Zusammenfassung

1. Im gene pool der anadromen polymorphen Populationen von *Gasterosteus aculeatus* L. in der nordwesteuropäischen marinen Intergradationszone stellt der semiarmatus-Bastard einen integrierten, adaptiven Genotyp dar, nicht nur ohne jede erkennbare selektive Benachteiligung, sondern wahrscheinlich sogar von gesteigerter Vitalität, was auf einen balancierten Polymorphismus hindeutet. Innerhalb der jeweiligen panmiktischen Großpopulationen in den Ästuaren der großen nordwesteuropäischen Tieflandsflüsse, insbesondere der Deutschen Bucht, bleibt das zahlenmäßige Verhältnis der drei Phänotypen trachurus, semiarmatus und leiurus im großen Durchschnitt gesehen konstant, unterliegt jedoch längs der Nord/Süd-Ausdehnung dieser Intergradationszone einer geographischen Variation im Sinne einer Abnahme von trachurus und einer Zunahme von leiurus und semiarmatus. Irgendwelche Hinweise auf eine Paarungsbevorzugung liegen nicht vor. Die hier vorherrschende Heterozygotie ist ein wirksames Instrument einer in diesem inhomogenen Lebensraum notwendigen Adaptabilität und Präadaptabilität. Entstanden ist diese sekundäre Intergradationszone durch das Aufeinandertreffen nordwestatlantisch-borealer trachurus-Populationen einerseits und binnenländischer leiurus-Populationen aus einem südwesteuropäischen Glazialrefugium andererseits im Zuge einer postglazialen Wiederausbreitung.

2. In den hochvariablen Populationen der binnenländischen brandenburgischen (gleichfalls sekundären) Intergradationszone, entstanden durch das postglaziale Aufeinandertreffen einer südwesteuropäischen leiurus- und einer südosteuropäischen trachurus-Vikariante von *Gasterosteus aculeatus,* ist eine regelmäßige Verteilung der Phänotypen im Sinne einer geographischen Kontinuität nicht erkennbar. Obwohl es sich um Süßwasserbiotope handelt, liegen keine Hinweise auf eine selektive Benachteiligung des trachurus-Typs vor. Der semiarmatus-Bastard ist hier vergleichsweise anteilig sehr viel schwächer vertreten. Als Ursache ist zu vermuten, daß infolge einer in dieser Bastardzone disharmonischen Genkombination die Heterozygoten im Vergleich zu den homozygoten trachurus- und leiurus-Genotypen selektiv benachteiligt sind.

3. Der in der brandenburgischen Intergradationszone bereits im Süßwasser als Teil der dortigen polymorphen Populationen auftretende trachurus-Phänotyp bildet im Süßwasser Osteuropas (Polen) sogar überwiegend reine Populationen, ist hier also keineswegs auf marine Biotope beschränkt. Diese Verbreitung findet ihre zur Zeit plausibelste Interpretation, die hier keine lediglich ökologische sein kann, in der Annahme einer Abkunft dieser trachurus-Populationen von dem Bestand des pontischen Glazialrefugiums. Die große Seltenheit der leiurus- und semiarmatus-Phänotypen in den Populationen östlich der Oder spricht für eine stetige Gegenauslese introgredierender leiurus-Gene, die somit durch drastische Einschränkung des gene flow eine allmähliche Verbreiterung des Bastardgürtels der brandenburgischen Intergradationszone verhindert.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Summary

Polymorphic populations of *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterosteidae) in secondary intergradation zones of the German Bight and adjacent areas.

The geographic variation of the lateral bony shields.

1. Within the gene pool of the polymorphic anadromous populations of *Gasterosteus aculeatus* L. in the northwest European marine zone of secondary intergradation (= "allopatric hybridization") the semiarmatus hybrid represents a well established and adaptive genotype without any recognizable selective disadvantage. Genetic divergence has evidently not yet proceeded to the amount of preferential mating. Within the respective giant panmictic populations in the estuaries of the northwest European lowland rivers, especially the German Bight, the ratio of the three types of armature trachurus, semiarmatus and leiurus remains constant on a large scale. Along a north/south gradient within the range of this zone of intergradation this ratio is subject to geographic variation with a decrease of trachurus and an increase of leiurus and semiarmatus. The prevailing heterozygosity found in these populations, thus furnishing some evidence of balanced polymorphism, works as an effective means in maintaining adaptability and also preadaptability, necessary in suchlike inhomogeneous biotopes. This zone of intergradation is the result of hybridization after northwest Atlantic boreal trachurus populations on the one hand and inland leiurus populations from a southwest European glacial refuge on the other hand had come into contact in course of their respective postglacial spreading.

2. Within the highly variable polymorphic populations of the Brandenburg inland zone of secondary intergradation in the area between the Elbe and the Oder river, having originated from postglacial contact of a southwest European leiurus isolate and a southeast European trachurus isolate no regularity in the distributional pattern of the phenotypes as to a geographic cline or gradient is recognizable. Despite the fact of all these populations living in freshwater there are no indications of any selective disadvantage of the trachurus type. The semiarmatus hybrid is comparatively less numerous in this zone of intergradation. As a possible explanation of this fact there may be assumed a comparatively disharmonic gene combination in the heterozygotes which are selected against more strongly than the respective homozygous parental genotypes.

3. In eastern Europe the trachurus phenotype is by no means restricted to marine biotopes. Whereas existing in freshwater as a component already of the polymorphic populations in the Brandenburg zone of intergradation it occurs almost exclusively in pure populations in freshwaters of Poland. An interpretation of this distributional pattern has to be historical rather than ecological, i. e. by assuming these trachurus populations having originated from the stock of the Pontic glacial refuge. The striking rarity in the populations east of the Oder river of the leiurus and semiarmatus phenotype points at a steady counterselection against introgressing leiurus genes, thus reducing gene flow drastically and preventing a gradual broadening of the hybrid belt of the Brandenburg zone of intergradation.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Literatur

BERTIN, L. (1925): Recherches bionomiques, biométriques et systématiques sur les Épinoches (Gastérosteides). Ann. Inst. Oceanogr. Monaco **2** (1), 1–204. – BOULENGER, G. A. (1893): Note on the variations of the lateral shields in the Three-spined Stickleback (Gasterosteus aculeatus). Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 6) **11**, 228–229. – DANIEL, W. (1965): Beiträge zur Biologie des Dreistachligen Stichlings (Gasterosteus aculeatus L.). Beobachtungen in einem Marschensielzug. Faun.-Ök. Mitteil. **2**, 289–307. – HAGEN, D. W. (1967): Isolating mechanisms in Threespine Sticklebacks (Gasterosteus). J. Fish. Res. Bd. Canada **24** (8), 1637–1692. – HEUTS, M. J. (1947a): The phenotypical variability of Gasterosteus aculeatus L. populations in Belgium. Verhandel. Vl. Akad. Wetensch. **9** (25), 1–63. – HEUTS, M. J., (1947b): Experimental studies on adaptive evolution in Gasterosteus aculeatus L. Evolution **1**, 89–102. – KOSSWIG, C. (1964): Problems of polymorphism in fishes. Copeia, No. 1, 65–75. – KOSSWIG, C. (1966): 40 Jahre genetische Untersuchungen an Fischen. Abh. Verh. Naturw. Ver. Hamburg (NF) **10**, 13–39. – KULLACK, H. (1967): Untersuchungen zur Biologie und Variabilität des Dreistachligen Stichlings im Gebiet der Unterelbe und ihrer Nebenflüsse. Hausarbeit im Wahlfach Biologie zur 1. Lehrerprüfung, Manuskr. Univ. Hamburg, 53 S. – MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. Cambridge, Massachusetts. – MILLER, R. R., and HUBBS, C. L. (1969): Systematics of Gasterosteus aculeatus, with particular reference to intergradation and introgression along the Pacific coast of North America: A commentary to a recent contribution. Copeia, No. 1, 52–69. – MÜNZING, J. (1959): Biologie, Variabilität und Genetik von Gasterosteus aculeatus L. (Pisces). Untersuchungen im Elbegebiet. Intern. Rev. Hydrobiol. **44** (3), 317–382. – MÜNZING, J. (1961): Gasterosteus aculeatus L. (Pisces) im Ostseeraum. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **59**, 61–72. – MÜNZING, J. (1962): Die Populationen der marinen Wanderform von Gasterosteus aculeatus L. (Pisces) an den holländischen und deutschen Nordseeküsten, Netherland's J. Sea Research **1** (4), 508–525. – MÜNZING, J. (1963): The evolution of variation and distributional patterns in European populations of the Three-spined Stickleback, Gasterosteus aculeatus. Evolution **17** (3), 320–332. – MÜNZING, J. (1964): Variabilität und Verbreitung von Gasterosteus aculeatus L. (Pisces) in Europa. Verh. Ver. naturw. Heimatforsch. Hamburg **36**, 1–22. – MÜNZING, J. (1969): Variabilität, Verbreitung und Systematik der Arten und Unterarten in der Gattung Pungitius Coste, 1848 (Pisces, Gasterosteidae). Z. f. zool. Systematik und Evolutionsforschung **7** (3), 208–233. – NILSSON, T. (1948): Versuch einer Anknüpfung der postglazialen Entwicklung des nordwestdeutschen und niederländischen Flachlandes an die pollenfloristische Zonengliederung Skandinaviens. Lunds Univ. Årsskr. (NF) **44** (7), 1–79. – PAEPKE, H.-J. (1968): Über eine Mischpopulation des Dreistachligen Stichlings (Gasterosteus aculeatus L.) aus der Umgegend von Potsdam. Veröff. Bez.-Mus. Potsdam **16**, 23–34 (Beiträge zur Tierwelt der Mark V). – PAEPKE, H.-J. (1970): Studien zur Ökologie, Variabilität und Populationsstruktur des Dreistachligen und Neunstachligen Stichlings. II. Die Variabilität der Lateralbeschildung von Gasterosteus aculeatus L. in einer brandenburgischen Intergradationszone und ihre zoogeographisch-historischen Hintergründe. Veröff. Bez.-Mus. Potsdam **21**, 5–48 (Beiträge zur Tierwelt der Mark VII). – PENCZAK, T. (1965): Morphological variation of the Stickleback (Gasterosteus aculeatus L.) in Poland. Zoologica Poloniae **15** (1), 3–49.

Anschrift des Verfassers: Dr. Joachim Münzing,
Altonaer Museum, 2 Hamburg 50, Museumstraße 23

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Faunistisch-Ökologische Mitteilungen

Jahr/Year: 1971-1973

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Münzing Joachim

Artikel/Article: Polymorphe Populationen von Gasterosteus aculeatus L. (Pisces, Gasterosteidae) in sekundären Intergradationszonen der Deutschen Bucht und benachbarter Gebiete 69-84