

## Zur Reproduktions- und Ausbreitungsstrategie von Bitterling (*Rhodeus amarus*) und Moderlieschen (*Leucaspis delineatus*)

Andreas Arnold

### Zusammenfassung

Diese beiden kleinwüchsigen Vertreter der Familie Cyprinidae weisen pädomorphe Merkmale auf, beispielsweise eine unvollständige Seitenlinie. Im Unterschied zu größeren Karpfenfischarten schützen sie ihre wenigeren Nachkommen, um deren Überlebenschancen zu erhöhen. Die Männchen der Moderlieschen betreiben aktive Pflege des Laiches, wogegen die Bitterlingsweibchen mittels einer langen Legeröhre ihre Eier zur Brutpflege Muscheln anvertrauen. Die Reproduktionsstrategie beider Arten wird verglichen und deren Vor- und Nachteile diskutiert.

### Abstract

#### Reproduction and dispersal strategies of Bitterling (*Rhodeus amarus*) and Sunbleak (*Leucaspis delineatus*)

These two small members of the family Cyprinidae exhibit pedomorphic characteristics, such as an incomplete lateral line. Unlike larger carp fish species they protect their smaller offspring to increase their chances of survival. The males of the Sunbleak actively take care of the spawn, whereas the female Bitterlings entrust their eggs to mussels for brood care with a long laying tube. The reproductive strategy of both species is compared and their advantages and disadvantages are discussed.

### 1 Einleitung

Moderlieschen und Bitterling gehören zu den kleinsten heimischen Süßwasserfischen und weisen für Zwergwuchs (Nanismus) typische anatomische Gemeinsamkeiten auf. Sie haben reduzierte, auf wenige kopfnahen Schuppen beschränkte Seitenlinienkanäle. Sie erinnern damit an Jungfische größerer Cypriniden-Arten, bei denen das Seitenliniensystem noch nicht vollständig entwickelt ist. Dies kann man als pädomorphes Infantilitätsmerkmal auffassen, als nicht abgeschlossene

morphologische Entwicklung infolge verfrühten Eintritts der Geschlechtsreife (Gosline 1974). Pädomorphose bedeutet Beibehaltung jugendlicher Merkmale im Erwachsenenalter (Sedlag & Weinert 1987). Auffällig sind auch die relativ großen Augen, deren Durchmesser nahezu 1/3 der Kopflänge ausmacht, ein weiteres pädomorphes Infantilitätsmerkmal der Zwergfischarten. Mit geringer Körpergröße einer Spezies sind in der Regel eine Intensivierung des Stoffwechsels, kurze Lebensdauer der Individuen und schnelle Generationsfolge verbunden (Sedlag 1986). Mit abnehmendem Körpervolumen vergrößert sich die Körperoberfläche in Relation zum Volumen, weshalb die physiologische Leistungsanforderung zur Kompensation des osmotischen Druckunterschiedes infolge unterschiedlicher Elektrolyt-Konzentration zwischen Körperflüssigkeit und Umgebung mit abnehmender Körpergröße steigt. Deshalb müssen vor allem kleine Süßwasserfische erhebliche Mengen von passiv aufgenommenem Wasser als Harn ausscheiden (Bone & Marshall 1985).

Wie viele kleine Fischarten betreiben Bitterling, Moderlieschen und beispielsweise auch die Stichlinge Brutfürsorge. Durch die geringe Größe der Bauchhöhle bzw. der Ovarien und die kurze Lebensdauer ist die Zahl der von einem Weibchen erzeugbaren Eier im Vergleich zu großen Fischarten viel geringer. Das kann durch Brutfürsorge kompensiert werden, indem diese die Überlebenschancen der Nachkommen in den ersten Entwicklungsstadien erhöht. Die Weibchen beider Arten entwickeln während der Laichzeit spezielle Organe, die eine präzise Positionierung der Eier ermöglichen, beim Bitterling die Legeröhre und beim Moderlieschen eine optisch weniger auffällige Genitalpapille. Die Männchen der Moderlieschen praktizieren aktive Brutpflege bis zur Schwimmfähigkeit der Jungfische. Bitterlinge betreiben nur Brutvorsorge, indem sie ihre Eier im Kiemerraum von Großmuscheln (Unioniden) deponieren und diesen die „Brutpflege“ überlassen (interspezifischer Brutparasitismus). Der Dottervorrat ihrer unverhältnismäßig großen Eier ermöglicht es den jungen Bitterlingen, bis zu einem weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadium im Schutz der Muschel zu verbleiben.

Zielstellung der vorliegenden Arbeit ist es, die unterschiedlichen Strategien beider Arten bei der Bewältigung der mit dem Nanismus verbundenen Probleme zu vergleichen. Dazu wurden Literatur und frühere eigene Untersuchungsergebnisse ausgewertet.

## **2 Beschreibung der Tierarten**

Beide Arten sind in Mittel- und Osteuropa beheimatete kleine Vertreter der Familie Cyprinidae (Karpfenfische).

## 2.1 Europäischer Bitterling, *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782)

Der Europäische Bitterling wurde früher als Unterart des Amurbitterlings *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776) angesehen. *Rhodeus sericeus amarus* galt lange als einziger in Europa vorkommender Vertreter der mit etwa 40 Spezies (Bohlen et al. 2006) schwerpunktmäßig in Ostasien beheimateten Cypriniden-Unterfamilie Acheilognathinae. Wegen der auffälligen Arealdisjunktion der Acheilognathinae wurde der Verdacht nahegelegt, es handle sich bei den Bitterlingen in Europa um kein autochthones Vorkommen, sondern um ein mit Fischtransporten nach Europa eingeschlepptes Neozoon (Van Damme et al. 2007). Aufgrund umfangreicher Auswertungen historischer Quellen schlussfolgerten sie, Bitterlinge könnten erst mit Ausbreitung der Karpfenteichwirtschaft nach Mittel- und Osteuropa gelangt sein. Als ursprüngliches Areal vermuten sie die pontokaspische Region und angrenzende Gebiete in Südeuropa und Kleinasien. Inzwischen wurde *Rhodeus amarus* aber der Status als eigenständige Art zugestanden. Die Bitterlinge Transkaukasiens wurden als *Rhodeus colchicus* Bogutskaya & Komlev 2001 beschrieben und der Artstatus von *Rhodeus meridionalis* Karaman 1924 anerkannt. Dagegen schlussfolgern Bohlen et al. (2006) auf Basis phylogenetischer Untersuchungen, Bitterlinge könnten bis vor etwa 1,8 Millionen Jahren flächendeckend von Ostasien bis Mitteleuropa verbreitet gewesen und im Zwischenraum erst infolge der Eiszeit ausgestorben sein. Sie empfehlen, für die ostasiatischen Populationen weiterhin den wissenschaftlichen Namen *Rhodeus sericeus*, für die Population des Vardar-Einzugsgebietes in Griechenland *R. meridionalis*, für die Population in Georgien *R. colchicus* und für die Populationen in Zentral- und Osteuropa *R. amarus* zu benutzen. Die Existenz von drei Bitterlingsarten in Europa einschließlich Transkaukasien spricht eher für deren autochthones Vorkommen. Wolter (2008) schließt sich offensichtlich den Schlussfolgerungen von Van Damme et al. (2007) an und diskutiert die Frage, ob es sich beim Europäischen Bitterling um eine invasive Art handelt, welche durch zunehmende Ausbreitung die Bestände heimischer Muschelarten beeinträchtigt. Genetische Untersuchungen zur Abstammung der europäischen Bitterlinge werden zusätzlich erschwert, weil Bitterlinge unklarer Herkunft seit mehr als hundert Jahren in Aquarien gehalten, gehandelt und ausgesetzt werden. Zierfischimporte (und auch Chinesische Teichmuscheln) kommen heutzutage nach Auskunft der Händler überwiegend per Luftfracht aus Asien. Da fällt es wahrscheinlich kaum auf, wenn im Habitus ähnliche Bitterlinge importiert werden und sich unkontrolliert mit heimischen Beständen vermischen. Es wurden bereits vor Jahrzehnten auch andere Bitterlingsarten nach Mitteleuropa importiert, im Zierfischhandel und in Märkten für Gartenbedarf als „Bitterlinge“ verkauft, und zum Teil ausgesetzt. So beispielsweise Amurbitterling (*Rhodeus sericeus*), Hongkong-Bitterling (*R. ocellatus*), japanischer Bitterling (*R. sinensis atremius*) und China-Bitterling (*Acanthorhodeus*

*barbatulus*) (Baensch et al. 1992). Die Chinesische Teichmuschel *Sinanodonta woodiana* wurde bereits in mehreren Bundesländern nachgewiesen (Körnig et al. 2013). Der Bitterling ist ein verhältnismäßig hochrückiger Fisch von etwa 5 bis 7 cm Totallänge (TL = Standardlänge + Länge Schwanzflosse), den man aufgrund seiner gedrungenen Gestalt eher als Bewohner stehender Gewässer anspricht. Die Körperhöhe beträgt 29-45 % der Standardlänge (Holčík 1995, zit. in Smith et al. 2004). Trotzdem sind Bitterlinge sehr wanderfreudig und überwinden auch Gewässerabschnitte mit erheblicher Fließgeschwindigkeit. Geschlechtsreife Bitterlinge unternehmen, wo sich die Gelegenheit bietet, im Frühjahr Wanderungen in kleinere Wasserläufe und kehren nach Beobachtungen des Verfassers am Ende der Laichzeit zur Überwinterung meistens wieder in größere Gewässer zurück. Juvenile und subadulte Bitterling wandern im Spätsommer zahlreich in kleinere Gewässer ein, vermutlich um bei hoher Populationsdichte die Konkurrenz zu verringern und den vorwiegend größere Gewässer bewohnenden Raubfischen zu entgehen. Daher sind Bitterlinge im Sommerhalbjahr häufig in Fließgewässern mit bis etwa 1 m/S Strömungsgeschwindigkeit anzutreffen. Laichwanderungen von Fischen tragen dazu bei, die wenig migrationsfähigen Muscheln im Glochidien-Stadium zu verbreiten und dem Bitterling so neue Reproduktionshabitate zu erschließen. Die Larven der Unioniden leben vorübergehend als Parasiten in den Kiemenblättern (*Unio*) oder in der Flossenhaut (*Anodonta*) von Fischen. Während man nach Entdeckung der Fortpflanzung des Bitterlings anfangs von einer für beide Seiten vorteilhaften Beziehung (Symbiose) zwischen Bitterlingen und Muscheln ausging, wird das nach neueren Untersuchungen bezweifelt (Wolter 2008). Eier und Larven der Bitterlinge können vor allem bei starkem Befall Teile des Kiemengewebes der Muscheln verstopfen und zerstören, was deren Atmung und Filtration beeinträchtigt. Außerdem gibt es Untersuchungen, wonach Bitterlinge zu den Fischarten gehörten, die sich eines Befalls mit Glochidien erfolgreich erwehren könnten und daher als Wirte der Muschellarven kaum in Betracht kämen (Aldridge 1997, zitiert bei Wolter 2008). Demnach wäre es eine einseitige Abhängigkeit der Bitterlinge von den Muscheln. Es gibt vereinzelt auch gegenteilige Beobachtungen, so durch Schaumburg (1989), der von einem starken Befall der Bitterlinge mit Glochidien von *Anodonta cygnea* berichtet. Zur Biologie und Lebensweise des Bitterlings findet man in der Fachliteratur zum Teil widersprüchliche bis irreführende Angaben, insbesondere was seine Ernährung betrifft. Einige bahnbrechende Veröffentlichungen aus dem 19. Jahrhundert zur Entdeckungsgeschichte der Fortpflanzung wie von Noll (1869, 1870, 1877) und Olt (1893) sind offenbar in Vergessenheit geraten. Schon Oken (1836) waren Funde von Fischeiern in den Kiemenräumen von Muscheln bekannt, jedoch vermutete er als Urheber den Dreistachligen Stichling. Er betonte bereits die für Karpfenfische untypische, für die Acheilognathinae charakteristische Beflossung

des Bitterlings. Der auffällig großen Afterflosse könnte eine Funktion bei der Konditionierung der Muscheln für die Eiablage zukommen. Die besteht darin, dass die Männchen durch Berührungsreize die meistens ein bis vier in ihrem Revier befindlichen Muscheln abstumpfen (konditionieren), damit sie die Schalen nicht schließen, bevor die Weibchen ihre Legeröhre einführen können.

Wenig publik ist die Nahrungsspezialisierung des Bitterlings, der oft fälschlich als „Kleintierfresser“ oder „Allesfresser“ bezeichnet wird. Der Bau der Pharyngealzähne und ihr verhältnismäßig langer Darm sind aber typisch für Pflanzenfresser. Besonders auffällig ist nach Olt (1893) die große Gallenblase der Bitterlinge, die sie zur Verwertung dieser eiweißarmen Nahrung befähigt und die den namensgebenden bitteren Geschmack verursacht. In Nahrungsanalysen von Schaumburg (1989) bildete Zooplankton bei Jungfischen 77,9 % des Gewichts der Nahrung, Pflanzen nur 13,8 % und pflanzlicher Detritus nur 6,7 %. Schon bei mittelgroßen (subadulten) Bitterlingen sank der Anteil des Zooplanktons auf 19,9 %, was zum Teil durch andere animalische Nahrung (15,8 % terrestrische Arthropoden) kompensiert wurde, aber der Anteil der Pflanzen stieg mit dem Heranwachsen auf 41,8 % und der von Detritus auf 19,9 %. Bei den adulten Bitterlingen stieg der Pflanzenanteil an der Gesamtbiomasse auf 87,5 % und Detritus 11,4 %, und Zooplankton spielte mit 0,5 % nur noch eine untergeordnete Rolle. Ab etwa 2 cm Körperlänge ernährten sich die Bitterlinge überwiegend vegetarisch. Jungfische, welche zur Akkumulation von Körpersubstanz mehr und vor allem auch tierisches Eiweiß benötigen, bedürfen einer Nahrung mit deutlich höherem Anteil animalischer Kost als adulte Fische. Adulten Bitterlingen steht damit ein wenig von der Konkurrenz anderer Fischarten beeinträchtigtes, zusätzliches Nahrungsangebot zur Verfügung. Überwiegend herbivore Ernährung ist unter den Süßwasserfischen der gemäßigten Klimazone selten (Bone & Marshall 1985).

In der Mehrzahl der Literaturquellen wird als Laichzeit des Bitterlings April bis Juni angegeben, seltener auch bis August. Schaumburg (1989) beobachtete den Beginn der Eiablage erst Anfang Mai. Er vermutete, dass Angaben anderer Autoren über eine längere Laichzeit möglicherweise auf Fehlinterpretation des auch außerhalb der eigentlichen Laichzeit bei den Männchen sichtbaren Hochzeitskleides zurückzuführen sind. Noll (1869), der von Anfang April bis Mitte Juli regelmäßig jede Woche Muschelproben aus dem Main bei Frankfurt entnahm, fand darin schon am 14. April die ersten Bitterlingseier, am 08. Mai die ersten Larven und am 15. Mai die ersten zum Verlassen der Muschel reifen Jungfische von 11 mm Länge. Nach Smith et al. (2004) laichen Bitterlinge in mehreren Perioden, wobei 1-3 laichaktive Tage durch 5-7 Ruhetage unterbrochen werden. Schaumburg (1989) beobachtete ab einer Populationsdichte von durchschnittlich etwa 6,5 Bitterlingen pro m<sup>2</sup> Gewässerfläche eine Sättigungsgrenze, ab welcher offensichtlich der Druck auf die Muschelpopulation zu groß war, die Muscheln einen Teil der

Eier und Larven auswarfen und die Bitterlinge infolge Stress ihr Laichgeschäft gegenseitig behinderten. Limitierender Faktor ist vermutlich in den meisten Gewässern nicht Nahrungsmangel, sondern eine nicht für die Entwicklung der Eier aller Weibchen ausreichende Anzahl von Muscheln.

## 2.2 Moderlieschen, *Leucaspis delineatus* (Heckel in Russegger, 1841)\*

Das Moderlieschen gehört zur Cypriniden-Unterfamilie Weißfische (Leuciscinae). Es ist ein kleiner, schlanker Fisch von nur 5 bis 9 cm Totallänge und mit bis etwa 7 g Körpergewicht. Der Augendurchmesser ist mit 27–33 % der Kopflänge relativ groß. Die Rückenfärbung ist gelbgrünlich bis bräunlich, die Bauchpartie durch die leicht ausfallenden Schuppen silbrig glänzend. Die Flossen sind unpigmentiert. Im Gegensatz zum Bitterling gibt es während der Laichzeit keine Verfärbung der Männchen.

Das Areal erstreckt sich etwa von Westfrankreich bis zum Westufer des Kaspischen Meeres und von der Donauaue bis zur Südküste der Ostsee. Allerdings ist eine Arealerweiterung vor allem in südwestliche Richtung, beispielsweise mit Nutzfischtransporten, als Besatzfisch für Gartenteiche usw. zu beobachten, obwohl das Moderlieschen wie der Bitterling keine wirtschaftliche Bedeutung hat. Wichtigste Habitate sind in Mitteleuropa kleinere stehende Gewässer wie Teiche und Weiher, Restlöcher von Lehm- und Kiesgruben, Steinbrüche und in geringerem Umfang auch Fließgewässer (Flachlandflüsse und deren Altarme, Bäche und Gräben). Als konkurrenzschwache Pionierart bevorzugt das Moderlieschen neu entstandene Gewässer, was sich in der bevorzugten Besiedlung anthropogener Habitate widerspiegelt. Alle Altersstadien zeigen ein stark ausgeprägtes Schwarmverhalten. Nur zur Pflege des Laiches sondern sich die Männchen aus dem Schwarm ab. Die Nahrung besteht vorwiegend aus Zooplankton, aus Insektenlarven, Benthosorganismen, Pflanzenteilen, Detritus und vor allem bei adulten Moderlieschen zusätzlich aus Anflugsnahrung (terrestrische Arthropoden). Deren Anteil kann in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot des jeweiligen Gewässers variieren. (alle Angaben nach Arnold & Längert 1995 und darin zitierten Literaturquellen).

---

\* Die Artbeschreibung wurde in einem Buch veröffentlicht, dessen Autor Russegger (1841) ist. Heckel ist darin nur als Bearbeiter der Fische genannt. Seine Erstbeschreibung von „*Squalius delineatus*“ wurde demnach bereits 1841 publiziert, nicht erst 1843, wie üblicherweise im ichthyologischen Schrifttum angegeben (vgl. Arnold & Längert 1995).

### 3 Diskussion und Vergleich der Reproduktions- und Ausbreitungsstrategien

#### 3.1 Europäischer Bitterling (*Rhodeus amarus*)

Neben dem Dichromismus zur Laichzeit ist ein leichter Größendimorphismus zugunsten der Männchen bei Bitterlingen die Regel. Die Mehrzahl der Autoren fand durchschnittlich größere und um bis 20 % hochrückigere Männchen. In Nordamerika wurde *Rhodeus amarus* an wenigen Stellen eingebürgert (Page & Burr 1991). Schmidt (1982) fand in einer bei New York ausgesetzten Population Weibchen, welche die Männchen an Größe geringfügig übertrafen, was ungewöhnlich ist. Die Bitterlingsmännchen zeigen während der Laichzeit eine starke Bindung an die Muscheln, die für sie eine Art Sexualpartner-Substitut darstellen, zumal nicht wie bei den meisten Fischarten eine Paarung durch Körperkontakt mit den Weibchen stattfindet. Sie verteidigen von Muscheln besiedelte Reviere gegen Konkurrenten und warten auf laichbereite Weibchen. Verschiedene Autoren berichten, dass eine „Besamung“ der Muschel auch ohne Laichakt erfolgen kann, auch in Aquarien, in denen keine Weibchen vorhanden waren. Durchschnittlich größere Männchen sind für die meisten Karpfenfisch-Arten untypisch. In polygamen Tiergesellschaften beanspruchen die stärksten Männchen einen mehr oder weniger großen Harem und schließen dadurch kleinere und schwächere Konkurrenten überwiegend von der Fortpflanzung aus (Sedlag 1986). Rivalität der Männchen begünstigt die Ausbildung von Geschlechtsunterschieden in Größe und Färbung. In Bitterlingspopulationen sind die meistens zu wenigen Muscheln hart umkämpft und werden von den größten und stärksten Männchen beansprucht. Dieser Selektionsvorteil zu Gunsten größerer Männchen ist vermutlich Ursache für den untypischen Geschlechtsdimorphismus der Bitterlinge. Das erhöht den Druck auf kleinere und jüngere Bitterlinge, durch Abwanderung in angrenzende Gewässer nach neuen Muschelvorkommen zu suchen. Außerdem verschiebt sich das Gesamtbild der Population zur Laichzeit, da sich die größten Männchen aus dem Schwarm absondern, um Reviere zu besetzen. Fangergebnisse aus Bitterlingsschwärmen während der Laichzeit sind daher nicht repräsentativ für die Gesamtpopulation. Das könnte eventuell die Begründung für die abweichenden Messergebnisse von Schmidt (1982) sein. Dagegen ist beim Moderlieschen ein Selektionsdruck zugunsten größerer Männchen nicht gegeben, weil in den meisten Gewässern genügend Pflanzenstängel für die Eiablage vorhanden sind. Sie sind durchschnittlich kleiner und leichter als die Weibchen und es fehlt ihnen auch die prächtige Brutfärbung der Bitterlings-♂♂.

Der Vorteil, den Bitterlinge dadurch gewinnen, dass sie den Schutz der Brut Muscheln übertragen, ist wegen damit verbundener Nachteile fragwürdig. Je nach Perspektive könnte man in der Abhängigkeit von den Muscheln sogar eine Begrenzung des Populationswachstums nach dem Konzept der K-selektionierten Arten verste-

hen, die stabile Verhältnisse schaffen und einer Überstrapazierung der begrenzten Ressourcen des Gewässers vorbeugen soll. Das gilt insbesondere für stehende Gewässer, aus denen keine Abwanderung möglich ist. Dort kann eine zu hohe Populationsdichte der Bitterlinge die Muscheln zu stark stressen und zum Auswerfen von Bitterlingsbrut veranlassen. In einem von Schaumburg (1989) intensiv untersuchten Gewässer verteidigten die Männchen bei anfangs noch geringer Populationsdichte Reviere von 4 bis 10 m<sup>2</sup> mit je einer bis drei Teichmuscheln (*Anodonta cygnea*). Da bei Besatz des Gewässers noch wesentlich weniger laichreife Bitterlinge als Muscheln vorhanden waren, konnten große Reviere mit mehreren Muscheln gebildet werden. Als in den Folgejahren die Zahl der Bitterlinge angestiegen war, und auch die Dichte der Muscheln von 0,2 auf 1,5 pro m<sup>2</sup>, wurden die Reviere viel kleiner. Nach starker Vermehrung der Bitterlinge als auch der Muscheln stand schließlich um jede Muschel eine Gruppe von 6 bis 11 Männchen, wobei immer ein größeres dominierendes Männchen als Revierinhaber zu erkennen war. Die ständig hohe Konzentration von 40 bis 50 Männchen pro m<sup>2</sup> Gewässerfläche führte zu einer zehnfachen Aktivitätssteigerung und chaotischen Verhältnissen ohne klar erkennbare Revierstrukturen. Dadurch konnte das arttypische, bis 2 Minuten dauernde Balzverhalten nicht mehr ungestört ablaufen. Die Weibchen kamen immer seltener zu einem erfolgreichen Abläichen und die Zahl der Eier pro Muschel ging drastisch zurück.

### **Nachteile der Reproduktionsstrategie des Bitterlings, die Populationswachstum und Ausbreitung begrenzen:**

- Isolierte Gewässer sind schwerer zu besiedeln, weil eine Verfrachtung des Laiches beispielsweise durch Wasservögel im Gegensatz zu anderen Fischarten, die ihre Eier vorwiegend an Pflanzen heften, kaum möglich ist.
- Stark verunreinigte Gewässer – wie beispielsweise Weiße Elster, Pleiße und Zschampert im Raum Leipzig bis etwa 1990 – können nicht besiedelt werden, da sie Großmuscheln kaum Lebensmöglichkeiten bieten. Die schnelle Verbesserung ab 1990 zeigte sich in der zügigen Wiederbesiedlung durch flugfähige Insekten wie Gebänderte Prachtlibelle (*Calopteryx splendens*), Federlibelle (*Platycnemis pennipes*), Gemeine Keiljungfer (*Gomphus vulgatissimus*) und Grüne Keiljungfer (*Ophiogomphus cecilia*). Wie die Muscheln sind auch die Larven der Keiljungfern auf faulschlammfreie Sedimentbereiche angewiesen.
- Nicht selten wird bei zeitweiliger Trockenlegung von Staugewässern der Muschelbestand vernichtet und es dauert Jahre, bis sich wieder eine Population an Großmuscheln und Bitterlingen aufbauen kann. Auch beim Schlämmen von Gräben (beispielsweise 2008 in der Leine bei Sausedlitz) oder bei zeitweiligem Austrocknen von Bächen (Zschampert 2018 bis 2020) in niederschlagsarmen

Jahren werden viele Großmuscheln, und damit manchmal auch Bitterlingsbrut, vernichtet. Die Muscheln werden vor allem bei niedrigem Wasserstand beispielsweise von Krähen, Waschbären und Wildschweinen gefressen.

- Zu Ermgassen & Aldridge (2010) beobachteten an in Cambridgeshire/England eingebürgerten Bitterlingen, dass sich in mit Schalen von Zebra- oder Dreikantmuscheln (*Dreissena* spp.) bewachsenen Unioniden deutlich weniger Bitterlings-Embryonen befanden als in unbelasteten. Entweder stoßen mit Zebra- oder Dreikantmuscheln besetzte Malermuscheln (*Unio pictorum*) stressbedingt mehr Bitterlingslarven vorzeitig aus oder der Bewuchs mit Zebra- oder Dreikantmuscheln beeinflusst die Wirtswahl der Bitterlinge negativ.
- Wie bei Parasiten und Parasitoiden erhöht die Abhängigkeit von einem Wirt das Aussterberisiko.

Schaumburg (1989) ermittelte in dem von ihm untersuchten Gewässer eine Eizahl von 30 bis 40 pro Bitterlingsweibchen, in der ausgewerteten Literatur 40 bis 100. Pro Gelege fand er 6 bis 80 Eier und in verschiedenen Literaturangaben 12 bis 100. Nach Wolter (2008) legt ein Weibchen während einer Laichperiode 80 bis 250 Eier von 2,5-3 mm Durchmesser. Deren Zahl ist sicher neben der Körpergröße von verschiedenen anderen Faktoren abhängig. Es können sowohl verschiedene Weibchen Eier in derselben Muschel ablegen, als auch ein Teil der Eier von Muscheln ausgestoßen werden. Der Bitterling hat unter den heimischen Karpfenfischen in Relation zur Körpergröße die größten Eier und die geringste Eizahl (Reichenbach-Klinke 1970). Der Eidurchmesser bei den Cypriniden der gemäßigten nördlichen Hemisphäre schwankt zwischen 1,0 und 2,0 mm (Bone & Marshall 1985). Ein Grund dafür könnte sein, dass Eier und Embryonen groß genug sein müssen, um von den Kiemenlamellen der Muscheln zurückgehalten zu werden. Das wird kompensiert, indem die Nachkommenschaft das bei Fischarten ohne Brutfürsorge sehr verlustreiche Ei- und Larvenstadium in den Muscheln relativ geschützt übersteht. Bei ihrer „Geburt“ durch die Muschel sind die wenigen Jungfische so groß und selbständig wie bei keiner anderen heimischen Karpfenfischart. Diesbezüglich sind sie mit lebendgebärenden Fischen vergleichbar, beispielsweise den mit einer Pseudoplazenta ausgestatteten, in Mittelamerika beheimateten Hochlandkärpflingen (Goodeidae). Letztendlich bedeutet eine verringerte Nachkommenschaft, dass Bitterlinge auf sich plötzlich verbessernde Lebensbedingungen weniger schnell mit Massenvermehrung reagieren können wie der r-Strategie Moderlieschen oder große Fischarten, von denen ein Weibchen mehrere Tausend Eier ablegt. Die geringere Nachkommenschaft ermöglicht auch weniger Selektion und damit langsamere genetische Anpassungsfähigkeit. Und wie bei lebendgebärenden Tierarten werden aufgrund körperlicher Defekte in der Außenwelt nicht überlebensfähige Nachkommen nicht bereits in einem Frühstadium der Entwicklung eliminiert. Die weit verbreitete Annahme, dass

Tierarten sich immer nur nach dem Nützlichkeitsprinzip entwickeln, kann bezweifelt werden. Viele Tierarten setzen ihrer Häufigkeit und Ausbreitung enge Grenzen, indem sie sich monophag auf seltene Nahrungspflanzen spezialisieren oder als Parasiten bzw. Hyperparasiten von einer oder mehreren ebenfalls seltenen Wirtsarten abhängig sind. Oder indem sie ihre Verbreitung unter Verzicht auf Anpassungsfähigkeit auf ein winziges Areal wie beispielsweise ein isoliertes Höhlensystem oder ein kleines Thermalgewässer beschränken. Beispiele sind in Europa die nur in einem Thermalgewässer in Rumänien (Arnold 1986) vorkommende Rotfeder *Scardinius racovitzai* und mehrere Eierlegende Zahnkarpfen im Südwesten Nordamerikas (Page & Burr 1991). Zahlreiche Arten existieren daher nur in individuenarmen Populationen in einem kleinen Verbreitungsgebiet und haben dadurch ein hohes Aussterberisiko. Mit oft schwer verständlichen Selbstbeschränkungen setzen sie sich enge bio(un)logische Grenzen, manövrieren sich in eine evolutionäre Sackgasse, und „balancieren“ geradezu am Rand des Aussterbens entlang. Das ist eines der Erklärungsdefizite der darwinistischen Abstammungslehre (Illies 1983).

### 3.2 Moderlieschen (*Leucaspis delineatus*)

Moderlieschenpopulationen können sich im frühen Eutrophierungsstadium neu entstandener Gewässer optimal entfalten, aber es kommt oft nach ein bis zwei Jahrzehnten zu einem auffälligen Rückgang bis hin zum völligen Verschwinden der Art (Fiedler 2006). Neben Prädation und Konkurrenz spielen vermutlich andere Fischarten als Dauerausscheider von Fischkrankheiten und Parasiten, gegen die Moderlieschen anfälliger sind, eine limitierende Rolle. Die zahlreichen parasitischen Erkrankungen des Moderlieschens scheinen eine nicht geringe Bedeutung bei der Bestandsregulierung zu haben (Arnold & Längert 1995). So wird die Population im Schlossteich Leipzig-Gundorf seit mindestens 2011 regelmäßig durch Verpilzung mit Fischschimmel (*Saprolegnia* und *Achlya*) dezimiert (Arnold 2012). An Mykose erkrankte Moderlieschen werden schwarmhygienisch ausgesondert, vielleicht allein schon dadurch, dass der dicke Pilzbelag den Strömungswiderstand so stark vergrößert, dass sie dem Schwarm nicht mehr folgen können. Sie fallen schon aus weiter Entfernung durch die weißliche Verfärbung auf und werden vermutlich von Fressfeinden dezimiert. Nach dem Pilzbefall beginnt sich das Gewebe vom Schwanzstiel ausgehend nekrotisch zu zersetzen (Abb. 1), die Fische verlieren ihre Schwimmfähigkeit und beginnen abzusterben. Nach den von Amlacher (1986) beschriebenen Symptomen handelt es sich wahrscheinlich um Bakterielle Flossenfäule (*Bacteriosis pinnatum*) ohne spezifischen Erreger. Für diese Diagnose spricht auch, dass die inneren Organe nach makroskopischem Befund nicht betroffen sind. Verpilzung durch *Saprolegnia* befällt auch Fischlaich. Deshalb entfernen brutpflegende Moderlieschen verpilzende

Eier aus dem Gelege und bestreichen dieses mit ihrem keimhemmenden Körperschleim. Diese Brutpflege könnte Ursache oder auch Folge der erhöhten Anfälligkeit für Pilzkrankheiten sein, insofern eventuell außerhalb der Laichzeit die Widerstandsfähigkeit gegenüber dem Erreger herabgesetzt ist.



Abb. 1: Moderlieschen aus dem Schlossteich Gundorf mit *Saprolegnia*-Befall. Der Fisch lebt noch, trieb aber schwimmunfähig an der Oberfläche. Der Schwanzstiel beginnt sich vom Ende her nekrotisch zu zersetzen. (Foto: Andreas Arnold)

Mindestens in einem Fall hat der Verfasser Laich anderer Fischarten (Plötze, *Rutilus rutilus*, Artzugehörigkeit durch Aufzucht im Gartenteich nachgewiesen) in einem Moderlieschen-Gelege gefunden. Die Eiablage anderer Fische am selben Substrat könnte zufällig geschehen sein. Es wäre auch möglich, dass diese den Vorteil des Schutzes vor Verpilzung und Fressfeinden nutzen, also Brut(pflege)parasitismus. Auch bei einem Befall mit Cercarien und Metacercarien (Larven von Saugwürmern [Trematoda]) von *Posthodiplostomum cuticola* (Nordmann, 1832) und *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) waren die Moderlieschen stark betroffen. Von den im gleichen Gewässer lebenden Bitterlingen und Giebeln waren dagegen nur einzelne Exemplare befallen, und deutlich schwächer als die Moderlieschen (Arnold 1990). Auf Parasitierung durch Karpfenläuse (*Argulus* spp.) reagieren Moderlieschen ebenfalls sehr empfindlich. Bereits das Gift einer Karpfenlaus kann ein Moderlieschen töten oder eine tödliche Sekundärinfektion zur Folge haben. Ähnliches gilt für mechanische Verletzungen der Schleimhaut. Bitterlinge wurden durch Karpfenläuse (*Argulus foliaceus*) im Vergleich zu anderen Fischarten gering, von Glochidien der Teichmuscheln dagegen stärker befallen (Schaumburg 1989). Dies widerspricht den Beobachtungen von Aldridge (zit. in Smith et al. 2004).

Das Moderlieschen ist (wie viele Kleintiere, insbesondere Insekten) ein typisches Beispiel für das ökologische Konzept der r-selektionierten Arten. Diese sind nach Bone & Marshall (1985) darauf spezialisiert, in einer dünn besiedelten, aber wenig stabilen Umwelt kurzfristig ein maximales Wachstum der Population zu erzielen. Sie können auf sich plötzlich verbessernde Lebensbedingungen spontan mit Massenvermehrung reagieren. Andererseits sind sie gegenüber anderen Fischarten wenig konkurrenzfähig und werden stärker als diese durch Fischkrankheiten, Konkurrenten und Prädatoren beeinträchtigt. Sobald sich nach mehreren Jahren in neu besiedelten Gewässern eine stabile, aus mehreren Arten bestehende Fischfauna etabliert hat, ist oft ein deutlicher Rückgang bis völliger Zusammenbruch der Moderlieschen-Population zu beobachten. Als konkurrenzschwacher Primärbesiedler artenarmer Lebensräume ist es für das Moderlieschen wichtig, neu entstandene isolierte Gewässer wie Kiesgruben und Steinbrüche schneller als andere Fischarten besiedeln oder auf unvermittelt eintretende verbesserte Lebensbedingungen kurzfristig mit starker Vermehrung reagieren zu können. Solche Gelegenheiten sind neu entstandene oder vorübergehend entleerte Staugewässer, wie die sogenannten Teichwirtschaften, die nach dem Wiederanstau temporär arm an Fressfeinden, Konkurrenten und Krankheitserregern sind. Das Abfischen geschieht meistens im Herbst und es erweist sich als vorteilhaft, dass ein Teil der adulten Moderlieschen in die Zuläufe abwandert, weil das eine Neubesiedlung der Staugewässer nach Wiederbefüllung ermöglicht. Auch werden meistens nicht alle Gewässer einer Teichkette gleichzeitig entleert und kleine Fischarten haben in verbleibenden Wasserlachen bessere Überlebenschancen als große. Nach der Neubespannung der Staugewässer entstehen für Pionierarten wie das Moderlieschen günstige Bedingungen, die sie für zahlreiche Reproduktion nutzen können, damit die folgende Selektionsphase möglichst einige davon Zeiträume mit pessimalen Bedingungen überstehen oder neue Lebensräume erreichen können. Durch die für Karpfenfische untypische Brutpflege gelingt es, die Reproduktionsrate zu steigern. Beispielsweise erreichten in einem von Schaumburg (1989) intensiv untersuchten Bach- und Teichsystem von 5.345 m<sup>2</sup> Fläche die Moderlieschen innerhalb von fünf (Moderlieschen, Bitterlinge, Teichmuscheln) bis sieben (Stichlinge) Jahren einen maximalen Bestand von 300.000 Individuen (durchschnittlich 56,1 Ex./m<sup>2</sup>, Bitterlinge 35.000 (6,55 Ex./m<sup>2</sup>), Dreistachlige Stichlinge 30.000 (5,61 Ex./m<sup>2</sup>) und Teichmuscheln 10.305 (1,93 Ex./m<sup>2</sup>)), womit die Kapazität dieses Gewässersystems vermutlich ausgelastet war. Vor allem außerhalb der Laichzeit nutzen Moderlieschen Fließgewässer zur aktiven Wanderung gegen die Fließrichtung auf der Suche nach geeigneten Reproduktionshabitaten. Zusätzlich ist eine passive Ausbreitung durch Wasserströmung, insbesondere von Laich und Jungfischen, in Erwägung zu ziehen. Außerdem spielt passive Verbreitung durch Verfrachtung von Laich eine wichtige Rolle, um isolierte, nicht durch Fließgewässer vernetzte Habitate zu erreichen. Hilfsmittel bei Eroberung neuer Lebensräume sind Zoochorie beziehungsweise Anthro-

pochorie, also Verfrachtung durch Tiere sowie absichtliche oder unabsichtliche Verschleppung durch Menschen. Neben der Verschleppung mit Nutzfischtransporten, durch Angler oder absichtliche Aussetzung, ist die Verbreitung des an Wasserpflanzen haftenden Laiches durch Wasservögel mitunter erfolgreich. Die Eier einiger Fische können längere Trockenperioden überstehen und der Flug einer Ente zu einem anderen Gewässer dauert oft nur wenige Minuten (Sedlag 1974). Sedlag hält auch einen Kurzstreckentransport von im Gefieder von Wasservögeln Zuflucht suchenden Jungfischen für vorstellbar. Fiedler (2006) berichtete vom Ablaihen an Angelgeräten und vielleicht sogar am Bauchgefieder von Stockenten. Auch der Verfasser beobachtete einen Eiablage-Versuch am Schwimmer einer Angel (Arnold 1989) und fand an schwimmenden leeren Glasflaschen Laich von Moderlieschen und anderen Cypriniden (Arnold 2012). Da das Moderlieschen in der Kulturlandschaft bevorzugt anthropogen entstandene oder bewirtschaftete Gewässer besiedelt, kann man diese Fischart durchaus als „Kulturfolger“ bezeichnen.

### 3.3 Vergleich beider Arten

Inzuchtdepression, oder bei räumlicher Beschränkung Selektion auf Populations- statt Körpergröße, begünstigen die Entstehung von Zwergformen (Sedlag & Weinert 1987). Das ermöglicht es kleinen Fischarten, auch in kleinen Gewässern individuenreiche Populationen zu etablieren.

Der Bitterling repräsentiert eher den konservativen Reproduktionstypus des K-Strategen, der an stabilere Umweltsysteme angepasst ist. Neu entstandene Gewässer kann er später als die meisten heimischen Fischarten besiedeln, wenn sich dort eine Population von Großmuscheln erst aufbauen muss, sofern für diese überhaupt geeignete Lebensbedingungen bestehen. Bei der Trockenlegung von Staugewässern, bei Schlämmung von Gräben oder zeitweiligem Austrocknen von Gewässern wird der Muschelbestand häufig vernichtet. Die Reproduktionsrate ist durch die oft zu geringe Zahl der Muscheln und die geringe Eizahl limitiert, auch wenn das durch die Brutvorsorge teilweise kompensiert wird. Es kann Jahrzehnte dauern, bis sich in einem neu besiedelten Gewässer eine stabile Muschel- und Bitterlingspopulation etabliert hat. Auch die Chancen, durch Zoo- bzw. Anthropochorie (Verschleppung durch Tiere bzw. Menschen) neue Lebensräume besiedeln zu können, sind deutlich geringer. Deshalb ist der Bitterling stärker als das Moderlieschen auf Fließgewässer als Lebensraum mit ihrem Bestand an Unioniden angewiesen. Ein großer Vorteil gegenüber Moderlieschen und anderen heimischen Süßwasserfischen ist die Fähigkeit, viel stärker als diese auch pflanzliche Nahrung verwerten zu können. Gegenüber Fischkrankheiten ist er offenbar weniger anfällig als das Moderlieschen. In von beiden Arten besiedelten Gewässern war der Befall durch Metacercarien und *Saprolegnia* im Gegensatz zu Moderlieschen bei Bitterlingen sehr viel geringer (Arnold 1990 u. 2012).

Hinsichtlich ökologischer Reproduktionsstrategie, Brutfürsorge und Ernährung bestehen also wesentliche Unterschiede zwischen beiden Arten. Adulte Bitterlinge ernähren sich im Gegensatz zu Moderlieschen überwiegend vegetarisch. Die Ab-

Tab. 1: Vergleich von Bitterling und Moderlieschen

	Bitterling	Moderlieschen
Nahrung adulter Fische	hoher Anteil pflanzlicher Nahrung (bis über 99 %)	geringer Anteil pflanzlicher Nahrung
Körperform	gedrungen (Körperhöhe 29–45 % der Standardlänge)	schlank (Körperhöhe 20-24 % der Standardlänge)
Sexualdimorphismus und –dichromismus	♂♂ größer und mit prächtiger Laichfärbung	♀♀ größer; kaum deutliche Laichfärbung
Brutfürsorge	passive Brutpflege („Brutparasitismus“)	aktive Brutpflege durch ♂♂ bis zum Freischwimmen
Rivalität der ♂♂	größte und vitalste ♂♂ dominieren; dadurch kleinere bei hoher Populationsdichte weitgehend von der Fortpflanzung ausgeschlossen	Konkurrenz der ♂♂ gering, da meistens kein Mangel an Laichsubstrat; geringere Reviergröße
Selektionsstrategie	K-Strategie, der eine längerfristig stabile Beziehung zur Muschelpopulation anstrebt, ohne diese durch Überbeanspruchung zu schädigen	r-Strategie; Primärbesiedler, der in unausgereiften Ökosystemen schnell individuenreiche Populationen aufbauen kann; hohe Anfälligkeit gegenüber Konkurrenten, Prädatoren und Krankheiten
Selbständigkeit der Jungfische	spät; erst nach 26–45 Tagen mit 10–11 mm Länge Verlassen der Muschel	früh; schon 1–2 Tage nach dem Schlupf mit etwa 5 mm Länge
Eidurchmesser	2,5–3 mm	1,25–1,5 mm
Gelegegröße	Limitierung der Gelege durch begrenzte Anzahl und Aufnahmefähigkeit der Muscheln (bis rund 150, maximal bis rund 250) Larven pro Muschel)	praktisch unbegrenzte Gelegegröße, da jedes ♂ gleichzeitig unterschiedlich alte Gelege mehrerer ♀♀ betreuen kann
Zoochorie	nur Anthropochorie, Umsetzen von Muscheln und Fischen durch Menschen	auch durch Wasservögel oder an Gegenständen anhaftenden Laich

hängigkeit des Bitterlings von der Brutpflege durch Muscheln erweist sich besonders bei erheblicher Abwasserbelastung der Fließgewässer als nachteilig. Auch die Chancen, durch passive Verfrachtung von Laich isolierte Gewässer besiedeln zu können, sind dadurch eingeschränkt. Man könnte in der Abhängigkeit der Bitterlinge von

Großmuscheln auch einen Bezug zum Selektionstyp K sehen, indem die Art ihrer Vermehrung und Ausbreitung Grenzen setzt, um die Gewässerressourcen nicht zu überbeanspruchen. Das ist im Tierreich vor allem bei Wirbellosen sehr häufig, indem sich beispielsweise phytophage Arten auf wenige mitunter seltene Nahrungspflanzen spezialisieren oder Parasiten auf eine einzige oft seltene Wirtsart. Infolge dieser oft irrational erscheinenden Spezialisierung und Abhängigkeit von anderen Spezies sind viele Arten sehr selten und haben ein hohes Aussterberisiko.

#### 4 Danksagung

Der Verfasser dankt Herrn Dr. Winkler für Hinweise zur Verbesserung des Manuskriptes.

#### 5 Literatur

- Amlacher, E. (1986): Taschenbuch der Fischkrankheiten. Grundlagen der Fischpathologie. 5. Aufl. Jena.
- Arnold, A. (1986): *Scardinius racovitzai* G. S. Müller, eine endemische Rotfeder aus den heißen Quellen von Baile Episcopesti. Aquarien und Terrarien 33/6: 202–204.
- Arnold, A. (1989): Beobachtungen zur Fortpflanzung des Moderlieschens (*Leucaspius delineatus*) (Heckel). Zoologische Abhandlungen des Museums für Tierkunde Dresden 44: 89–99.
- Arnold, A. (1990): Schwarzfleckenkrankheit beim Moderlieschen. Die Aquarienzeitschrift DATZ 43/11: 697.
- Arnold, A. (2012): Beobachtungen zur Fortpflanzung des Moderlieschens (*Leucaspius delineatus*) in drei Sekundärbiotopen (Teich, Kiesgrube, Gartenteich). RANA 13: 54–60.
- Arnold, A. (2015): Die Fische der Bienitz-Gewässer; mit Anmerkungen zum Vorkommen des Bitterlings (*Rhodeus amarus*) in NW-Sachsen. Jahresschrift für Feldherpetologie und Ichthyofaunistik in Sachsen 16: 32–56.
- Arnold, A. & H. Längert (1995): Das Moderlieschen: *Leucaspius delineatus*; Biologie, Haltung und Artenschutz. Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 623. Magdeburg.
- Baensch, H. A., Paffrath, K. & L. Seegers (1992): Gartenteich Atlas. Rund um den Gartenteich und das Kaltwasseraquarium. Mergus-Verlag, Melle.
- Bogutskaya, N. G. & A. M. Komlev (2001): Some new data to morphology of *Rhodeus sericeus* (Cyprinidae: Acheilognathinae) and a description of a new species, *Rhodeus colchicus*, from West Transcaucasia. Proceedings of the Zoological Institute 287: 81–97.
- Bohlen, J., Šlechtová, V., Bogutskaya, N. & J. Freyhof (2006): Across Siberia and over Europe: Phylogenetic relationships of the freshwater fish genus *Rhodeus* in Europe and the phylogenetic position of *R. sericeus* from the River Amur. Molecular Phylogenetics and Evolution 40: 856–865.
- Bone, Q. & N. B. Marshall (1985): Biologie der Fische. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York.
- Fiedler, F. (2006): Zu Biologie und Verhalten ausgewählter Fischarten in den Steinbruch-Restgewässern des Klosterberggebietes bei Demitz-Thumitz. Jahresschrift für Feldherpetologie und Ichthyofaunistik in Sachsen 8: 100–111.
- Gosline, W. A. (1974): Certain Lateral-Line Canals of the head in Cyprinid Fishes, with Particular Reference to the Derivation of North American Forms. Japanese Journal of Ichthyology 21(1): 9–15.

- Illies, J. (1983): Der Jahrhundert-Irrtum: Würdigung und Kritik des Darwinismus. Umschau Verlag Frankfurt a. M.
- Karaman, S. (1924): Pisces Macedoniae. Hrvatska Stampaija, Split: 1–90.
- Körnig, G., Hartenauer, K., Unruh, M., Schnitter, P. & A. Stark (Bearb.) (2013): Die Weichtiere (Mollusca) des Landes Sachsen-Anhalt. 2. Aufl. Berichte des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen-Anhalt (Halle) 12/2013.
- Noll, F. C. (1869 und 1870): Bitterling und Malermuschel. Der Zoologische Garten, Frankfurt 10(9): 257–265 und 11(8): 237–238.
- Noll, F. C. (1877): Gewohnheiten und Eierlegen des Bitterlings. Der Zoologische Garten, Frankfurt 18: 351–262.
- Oken, L. (1836): Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände, von Professor Oken. Sechster Band oder Thierreich, dritter Band. Stuttgart.
- Olt, A. (1893): Lebensweise und Entwicklung des Bitterlings (*Rhodeus amarus*). Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 55(4): 543–576.
- Page, L. M. & P. M. Burr (1991): A Field Guide to Freshwater Fishes, North America, North of Mexico. The Peterson Field Guide Series 42. Houghton Mifflin Company, Boston, New York.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. (1970): Grundzüge der Fischkunde. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Russegger, J. (1841): Reisen in Europa, Asien und Afrika. 1. Band. Reise in Griechenland, Unteregypten, im nördlichen Syrien und südöstlichen Kleinasien. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Schaumburg, J. (1989): Zur Ökologie von Stichling *Gasterosteus aculeatus* L., Bitterling *Rhodeus sericeus amarus* BLOCH 1782 und Moderlieschen *Leucaspis delineatus* (HECKEL, 1843) – drei bestandsbedrohten, einheimischen Kleinfischarten. Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege 13: 145–194.
- Sedlag, U. (1974): Die Tierwelt der Erde. 3. Aufl. Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin.
- Sedlag, U. (1986): Zwerge und Giganten im Tierreich. 1. Aufl. Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin.
- Sedlag, U. & W. Weinert (1987): Wörterbücher der Biologie. Biogeographie, Artbildung, Evolution. VEB G. Fischer Verlag, Jena.
- Schmidt, R. E. (1982): Biology of the European bitterling *Rhodeus sericeus* (Pisces: Cyprinidae) in the Bronx River, New York, USA: An apparently benign exotic species. Biological Conservation 24: 157–162.
- Smith, C., Reichard, M., Jurajda, P. & M. Przybylski (2004): The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). Journal of Zoology 262(2): 107–124.
- Van Damme, D., Bogutskaya, N., Hoffmann, R. C. & C. Smith (2007): The introduction of the European bitterling (*Rhodeus amarus*) to west and central Europe. Fish and Fisheries 8: 79–106.
- Wolter, C. (2008): Der Bitterling *Rhodeus amarus* – ein Problemfisch für den Artenschutz? Nationalpark-Jahrbuch Unteres Odertal 5: 58–70.
- Zu Ermgassen, P. S. E. & D. C. Aldridge (2010): The zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts European bitterling (*Rhodeus amarus*) load in a host freshwater mussel (*Unio pictorum*). Hydrobiologia 654: 83–92.

## Verfasser

Andreas Arnold, Zur schönen Aussicht 25, 04435 Schkeuditz, E-Mail: an\_h\_arnold@yahoo.de

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [RANA](#)

Jahr/Year: 2022

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Arnold Andreas

Artikel/Article: [Zur Reproduktions- und Ausbreitungsstrategie von Bitterling \(\*Rhodeus amarus\*\) und Moderlieschen \(\*Leucaspius delineatus\*\) 126-141](#)