Die heutigen sympatrischen Felchenpopulationen
(*Coregonus* spp.) des Thuner- und Bielersees
und ihre Morphologie

Von Hans Ruffli

Eidg. Technische Hochschule Zürich, Institut für Gewässerschutz und Wassertechnologie

Manuskript eingegangen am 8. August 1978

ABSTRACT

The present sympatric whitefish populations (Coregonus spp.) of Lake Thun and Lake Biel and their morphology.

During the past 25 years the effects of eutrophication in the oligo- to mesotrophic Lake Thun and the eutrophic Lake Biel have changed the morphology and biology of the *Coregonus* spp., as well as the composition of the stock.

Statistical procedures and immunodiffusion revealed the existence of three *Coregonus* populations in Lake Thun: 5% Kropfer, 28% 'Albock' and 67% Brienzlig (local names). Their gillrakers range between 20 and 32, 25 and 40, and 29 and 46, respectively (mean: 22, 31, 40). In Lake Biel two populations were distinguished: 16% Palée and 84% Bondelle with 22-35 and 30-40 gillrakers (mean: 30, 34).

Changes of the spawning grounds and periods most probably have led to a bastardization of two species (Schwebalbock and Bodenalbock) to the present 'Albock' in Lake Thun.

Overlapping values of all 20 morphological characters of the populations studied render the identification of forms difficult. Only gillrakers and a few more characters show significant statistical differences between populations. The determination of *Coregonus* spp. of Lake Thun and Lake Biel thus often needs additional data on growth, feed, maturation, spawning ground and/or period.

INHALTSVERZEICHNIS

1.	Einleitung und Problemstellung	8
2.	Charakterisierung der Seen	8
3.	Ermittlung der sympatrischen Populationen	9
3.1	Die sympatrischen Populationen nach Angaben früherer Autoren	9
3.2	Ermittlung der heutigen sympatrischen Populationen	10
3.21	Probenahmen	10
3.22	Kriterien	11
3.23	Auswertung	12
	- Häufigkeitsverteilung	12
	- Automatische Klassifikation	14
	- Immunochemie	15
3.24	Schlussfolgerungen	16
4.	Morphologie der Populationen	18
4.1	Ermittlung der Populationszugehörigkeit der einzelnen Individuen	18
4.11	Methode	18
4.12	Resultate	18

4.2	Biometrie	20
4.21	Berechnung der Daten	20
4.22	Resultate	21
4.23	Diskussion	21
	- Die Bestimmung der Populationszugehörigkeit in der Praxis	21
	- Vergleich mit älteren Daten	23
5.	Zusammenfassung	26
	Summary	27
	Résumé	27
	Verdankung	28
	Literaturverzeichnis	29

1. Einleitung und Problemstellung

Die Coregonen gehören in den meisten Schweizer Seen zu den wirtschaftlich wichtigsten Fischen. Durch direkte und indirekte Auswirkungen der Eutrophierung haben sich in den letzten 25 Jahren nicht nur ihre Lebensgewohnheiten, sondern auch die Bestandesgrößen und die Zusammensetzung der Arten und Rassen verändert [17, 22, 29–38]. Im Thuner- und Bielersee sind die Verhältnisse seit Steinmanns Untersuchungen in den Jahren 1940–1950 als Folge der Umweltveränderungen unklar geworden, und eine Identifizierung der Coregonen ist heute in vielen Fällen unmöglich. Die vorliegende Arbeit analysiert die Zusammensetzung des Felchenbestandes und die Unterscheidungsmerkmale der Populationen. Ihre Kenntnis ist für eine zweckmässige Bewirtschaftung der beiden Seen von Bedeutung.

Aufgrund der besonderen Schwierigkeiten der Coregonensystematik wird nicht auf die taxonomische Stellung der Populationen eingegangen.

2. Charakterisierung der Seen

Beim Thunersee handelt es sich um einen tiefen, oligo- bis mesotrophen Alpenrandsee (Tab. 1), während der Bielersee einen flachen, eutrophen Mittellandsee darstellt [43]. Nach dem thermischen Verhalten ist der Thunersee als subtropischer, der Bielersee als temperierter See anzusprechen [39] mit inverser Schichtung im Winter. Beide Seen werden von der Aare durchflossen, Wehre unterbinden jedoch eine Fischwanderung von See zu See.

Tabelle 1. Morphometrische und hydrologische Daten des Thuner- und Briersees.

Table 1. Morphometrical and hydrological data of Lake Thun and Lake Biel.

	Thunersee	Bielsee
Meereshöhe (m)	560,2	432,1
Oberfläche (km ²)	47,9	40,0
Länge (km)	18,2	14,8
Mittlere Breite (km)	2,65	2,7
Volumen (km ³)	6,44	1,24
Grösste Tiefe (m)	217	74,6
Mittlere Tiefe (m)	135	31
Theoretische Dauer der Wassererneuerung (Tage)*	684	59

* Nach Angaben des Eid. Amtes für Energiewirtschaft.

3. Ermittlung der sympatrischen Populationen

3.1 Die sympatrischen Populationen nach Angaben früherer Autoren

Die Vielfalt der Probleme der Unterscheidung der Coregonenformen und ihrer Systematik hat dazu geführt, dass die Felchenpopulationen des Thuner- und Bielersees von verschiedenen Autoren unterschiedlich bestimmt und systematisch eingeteilt wurden:

Thunersee

Fatio [10]:

- *Coregonus wartmanni alpinus* Bloch
- *Coregonus exiguus bondella* Nuesslin
- *Coregonus exiguus albellus* Nuesslin
- *Coregonus schinzii helveticus* Fatio

Trivialnamen:

- «Albock»
- Brienzzlig
- Kropfer
- Balchen

Wagler [62]:

- *Coregonus wartmanni* Bloch
- *Coregonus macrophthalmus* Nuesslin
- *Coregonus acronius* Rapp
- *Coregonus fera* Jurine

- «Albock»
- (Blaufelchen des Bodensees)
- Brienzzlig
- (Gangfisch des Bodensees)
- Kropfer
- (Kilch des Bodensees)
- Balchen
- (Sandfelchen des Bodensees)

Steinmann [47]:

— <i>Coregonus lavaretus</i> L. natio <i>arurensis</i> ,
oecotypus <i>primigenius</i> (Bodenalbock)	Balchen
— <i>Coregonus lavaretus</i> L. natio <i>arurensis</i> ,
oecotypus <i>litoralis</i> (Uferalbock)*	} «Albock»
— <i>Coregonus lavaretus</i> L. natio <i>arurensis</i> ,
oecotypus <i>pelagicus</i> (Schwebfelchen)	
— <i>Coregonus lavaretus</i> L. natio <i>arurensis</i> ,
oecotypus <i>profundus</i> (Tiefenalbock)	Kropfer
— <i>Coregonus lavaretus</i> L. natio <i>arurensis</i> ,
oecotypus <i>nanus</i> (Zwergalbock)	Brienzzlig

* Allfällige Bezeichnung eines Uferfelchens, von dessen Existenz sich Steinmann [47] aber nicht überzeugen konnte.

Bielersee

Fatio [10]:

- *Coregonus exiguus bondella* Nuesslin
- *Coregonus schinzii palea* Fatio

Trivialnamen:

- Bondelle
- Palée

- *Coregonus wartmanni confusus* Fatio
(Balch – Pfärrit)

Wagler [62]:

- *Coregonus macrophthalmus* Nuesslin Bondelle
— *Coregonus fera* Jurine Palée

Steinmann [47]:

- *Coregonus* L. *natio jurassica*,
 oecotypus nanus Bondelle
— *Coregonus* L. *natio jurassica*,
 *oecotypus primigenius** Palée

* Unterteilt in zwei «biologische Rassen»: Palée de bord und Palée de fond.

Die Unterscheidung der Arten und Rassen basierte häufig auf Merkmalen wie Schuppenzahl, Augengrösse, Kopflänge, Umfang, Gewicht oder Abwachs [4, 12, 16, 21, 47, 62]. Nach Svaerdson [50, 51] sind von den bekannten taxonomischen Merkmalen der Coregonen aber einzig die Kiemenreusendornen umweltstabil.

3.2 Ermittlung der heutigen sympatrischen Populationen

Wie erwähnt, ist eine taxonomische Identifizierung der Coregonen im Thuner- und Bielersee mit Hilfe der von früheren Autoren benützten Unterscheidungsmerkmale heute in vielen Fällen unmöglich. Zudem ist die arten- und rassenmässige Zusammensetzung des Felchenbestandes unklar. Wir besitzen Anhaltspunkte dafür [42, 43], dass die zunehmende Eutrophierung Veränderungen in der Biologie und Morphologie der Fische bewirkte, die in der Folge möglicherweise auch die Zusammensetzung der Populationen beeinflusste. Es bleibt deshalb abzuklären, wie sich der Felchenbestand des Thuner- und Bielersees heute zusammensetzt.

3.21 Probenahmen

Vom Februar 1971 bis März 1972 wurden im Thuner- und Bielersee monatlich 20 bis 45 Fische, gesamthaft 872, aus den Fängen der Berufsfischer untersucht¹⁾. Die folgenden Kunstfasernetze und Maschenweiten kamen zur Anwendung:

	Grundnetze Maschenweite (mm)	Tiefe (m)	Schwebnetze Maschenweite (mm)
Thunersee	30, 32, 35, 40, 45, 50	8–150	20*, 24*, 28*, 35*, 40, 45*, 50*
Bielersee	18, 32, 35, 40	1–60	20*, 24*, 28*, 35, 40*, 45*, 50*

* Kontrollfänge während März, August und Dezember 1972.

1) Das Originalmaterial befindet sich in der EAWAG/ETH, CH-6047 Kastanienbaum. Die Dissertation (Diss.Nr. 5451) ist in der ETH Zürich erhältlich.

Im Thunersee standen Unterlagen aus den Untersuchungen von Roth [42] an rund 1100 Fischen aus den Fängen der Berufsfischer in den Jahren 1969 und 1970 zur Verfügung.

3.22 Kriterien

Es wurden folgende Kriterien verwendet, die sich nach den Untersuchungen von Wagler [62], Dottrens und Quartier [9], Steinmann [46, 47] und Berg und Grimaldi [3] am ehesten zur Unterscheidung der Populationen eignen (Abb. 1):

Abb. 1. Verwendete Kriterien.

Figure 1. Criteria used.

1. Totallänge (Kopfspitze bis hintere Schwanzlappen, bei normaler Spreizung).
2. Körperlänge (Kopfspitze bis letzte Schuppenquerreihe).
3. Totalgewicht.
4. Basis der Afterflosse (bei aufgestellter Afterflosse).
5. Basis der Rückenflosse (bei aufgestellter Rückenflosse).
6. Länge der Rückenflosse (bei maximal aufgestellter Rückenflosse).
7. Länge der Brustflosse (bei abgewinkelter Brustflosse).
8. Anzahl der Seitenlinienschuppen (nur perforierte Schuppen).
9. Laichausschlag (O: kein, 1: schwacher, 2: starker Ausschlag).
10. Geschlecht.
11. Reifegrad nach Nikolskii [28].
12. Fettgehalt (0: kein, 1: wenig, 2: viel, 3: sehr viel Eingeweidefett in der Leibeshöhle).
13. Gonadengewicht (Genauigkeit $\pm 0,1$ g).
14. Anzahl der Kiemenreusendornen auf dem ersten rechten Kiemenbogen.
15. Rückberechnete Länge des Fisches am Ende des zweiten Lebensjahres [44, 45].

Bei der Hälfte der Fische wurden zusätzlich folgende Größen gemessen:

16. Schwanzstielhöhe (an der schmalsten Stelle).

17. Schwanzstiellänge (vom Winkel der Fettflosse bis Ansatz des Schwanzflossenrandes).
18. Kopflänge (Spitze der geschlossenen Schnauze bis Hinterrand des Kiemendeckels).
19. Augendurchmesser (in Längsrichtung des Kopfes).
20. Umfang (mit schmalen Messband direkt vor der Rückenflosse).

3.23 Auswertung

Häufigkeitsverteilung

Um auf Unterschiede im Genom schliessen zu können, in unserem Fall auf verschiedene Populationen, sind morphologische Merkmale im allgemeinen ungeeignet. Sie können nämlich nicht nur vom Alter oder von der Grösse, sondern auch vom Geschlecht, von der Wachstumsrate oder dem Jahrgang der Fische beeinflusst werden [3]. Wie erwähnt, kennt man in der Coregonontaxonomie als einziges genetisches Merkmal die Anzahl der Kiemenreusendornen [48–55]. Sie werden deshalb zur Ermittlung sympatrischer Populationen mit Hilfe der Häufigkeitsverteilung herangezogen.

Resultate

Thunersee: Die polymodale Kiemenreusenverteilung in Abb. 2 deutet auf drei oder mehr Populationen hin. Die graphische Analyse des Histogramms nach Harding [13] ergibt drei Lösungsmöglichkeiten, die auch in biologischer Hinsicht denkbar wären. Den danach zu unterscheidenden hypothetischen Populationen – die vorläufig als A, B und C bezeichnet werden sollen, wobei A und C weiter in A_1 , A_2 bzw. C_1 , C_2 unterteilt sind – entsprechen folgende Mittelwerte der Reusendornen:

	Hypothetische Populationen					
	A		B	C		
	A_1	A_2		C_1	C_2	
Lösung 1:		22,3	29,2		38,3	
Lösung 2:	20,6		29,2		38,3	
Lösung 3:		22,3	29,2	37,0		41,9

Werden die drei Lösungsmöglichkeiten mit Hilfe eines χ^2 -Tests mit der tatsächlichen Verteilung verglichen, ergeben die ersten beiden Vorschläge eine leicht bessere Anpassung ($p < 0,005$) als die dritte ($p < 0,001$).

	χ^2	Freiheitsgrade	p
Lösung 1:	15,2	4	< 0,005
Lösung 2:	9,1	1	< 0,005
Lösung 3:	14,5	1	< 0,001

Ob sich eine weitere Unterteilung von A oder C in zwei Populationen rechtfertigt, soll in der weiteren Untersuchung überprüft werden.

Lokalisiert man innerhalb der Verteilung die von den Fischern unterschiedenen Formen (die oft falsch angesprochen werden), lässt sich einzig der Kropfer einer unserer hypothetischen Populationen zuordnen: Population A (nur durch wenige Exemplare vertreten). Die übrigen Formen sind auf die Populationen B und C verstreut.

Abb. 2. Häufigkeitsverteilung der Anzahl der Kiemenreusendornen der Thuner- und Bielerseefelchen.
Figure 2. Pooled frequency distribution of gillrakers of *Coregonus* spp. of Lake Thun and Lake Biel.

Bielersee: Im Bielersee scheinen nach dem Histogramm zwei Populationen vorhanden zu sein (Abb. 2), was durch die graphische Analyse bestätigt wird. Es ergeben sich folgende zwei Möglichkeiten:

	Hypothetische Populationen		χ^2	Freiheitsgrade	p
	A	B			
Lösung 1:	28,6	33,6	14,8	11	< 0,25
Lösung 2:	25,7	33,4	17,9	10	< 0,1

Die erste Lösung der tatsächlichen Verteilung ist besser angepasst ($p < 0,25$ gegenüber $p < 0,1$).

Bei den Tieren mit niederen Kiemenreusenzahlen handelt es sich ausschliesslich um die vom Fischer als Palée bezeichnete Form, die heute sehr selten geworden ist. Durch den kleinen Gipfel im Histogramm bei 27-28 Reusendornen wird sie schwach angedeutet. Die übrigen Tiere sind, nach den Fischern, Vertreter der Bondelle.

Automatische Klassifikation

Die Tatsache, dass die Fischer den Kropfer und den Palée identifizieren können (zumindest während eines gewissen Zeitabschnitts, z.B. Laichzeit), zeigt, dass sich diese Formen offenbar nicht nur in ihrer Kiemenreusenzahl, sondern auch in andern Merkmalen unterscheiden. Mit den Verfahren der automatischen Klassifikation soll geprüft werden, welche Populationen unter gleichzeitiger Berücksichtigung mehrerer Merkmale in den beiden Seen zu unterscheiden sind.

Methode

Bei dem agglomerativen Verfahren nach Ward [63] bildet in der Ausgangssituation jeder Fisch mit seinen Merkmalen eine separate Gruppe. Im Agglomerationsschritt werden diejenigen zwei Gruppen zusammengefasst, deren Gruppenmittelpunkte am nächsten beieinanderliegen. Diese Kombination der zwei ähnlichsten Gruppen wird so lange wiederholt, bis alle Objekte in einer einzigen Gruppe vereinigt sind.

Eindeutigkeit der Resultate

Das Verfahren ergibt eine Anzahl Klassierungen (mit abnehmender Zahl Gruppen) und die dazugehörige Streuung. Damit ist das Resultat nicht eindeutig bestimmt. In Kombination mit andern Verfahren lässt sich die subjektive Beeinflussung jedoch auf ein Minimum reduzieren.

Kriterien

Durch voneinander unabhängige Klassifikationen, je mit Fischen gleichen Alters, Geschlechts und Fangmonats, soll eine Klassierung nach diesen Faktoren vermieden werden. Als Eingangsdaten der automatischen Klassifikation werden die unkorrelierten Werte der Hauptkomponentenanalyse folgender Kriterien benutzt:

- Totallänge/Gewicht.
- Relative Länge der Afterflossenbasis.
- Relative Rückenflossenlänge.
- Relative Länge der Rückenflossenbasis.
- Relative Brustflossenlänge.
- Länge/Basis der Rückenflosse.
- Rückenflossenbasis/Afterflossenbasis.
- Anzahl Kiemenreusendornen.
- Kiemenreusendornen/Seitenlinienschuppen.
- Anzahl Seitenlinienschuppen.
- Relative Schwanzstielhöhe.
- Relative Schwanzstiellänge.
- Schwanzstielhöhe/Schwanzstiellänge.
- Länge am Ende des zweiten Lebensjahres [44, 45].
- Reifegrad nach Nikolskii [28].
- Relatives Gonadengewicht.
- Laichausschlag.
- Fettgehalt.
- Relative Kopflänge.

- Relativer Umfang.
- Brustflossenlänge/Kopflänge.
- Augengrösse/Kopflänge.

Resultate

Thunersee: Drei voneinander unabhängige Klassifikationen (mit verschiedenen Gruppen von Fischen) erbringen ein einheitliches Ergebnis: eine Auftrennung in Klassen, die mit den hypothetischen Populationen A, B und C übereinstimmen. Aus der Analyse geht zudem hervor, dass innerhalb der Populationen B und C unabhängig von der Kiemenreusenzahl grössere Differenzen bestehen als innerhalb der Population A.

Bielersee: Die beiden Klassifikationen der Bielerseefelchen ergeben eine klare Auftrennung in die hypothetischen Populationen A und B.

Immunochemie

Qualitative proteinanalytische Methoden wie Elektrophorese, Ouchterlony-Immunodiffusion und Immunoelktrophorese gestatten einen direkten Nachweis von einzelnen Proteinen und damit Genen oder Gensequenzen. Mit Elektrophorese-Untersuchungen an Tieren des Genus *Coregonus* gelang es einerseits, Fischpopulationen zu trennen [14, 15, 24, 58–61], andererseits verunmöglichten starke Variationen in den Elektropherogrammen eine Charakterisierung der untersuchten Tiere [5, 40, 41, 56, 57]. In den wenigen bisherigen immunologischen Versuchen konnten Populationen getrennt werden [2, 11].

Mit Hilfe der Ouchterlony-Immunodiffusion an Gonadenextrakten der Thunerseefelchen soll festgestellt werden, inwieweit sich die aus der Häufigkeitsverteilung und automatischen Klassifikation hervorgegangenen Populationen immunochemisch unterscheiden lassen.

Material und Methode

Untersuchte Fische: Zur Untersuchung gelangten 18 laichreife Tiere der Populationen A, B und C, die an demselben Tag (Ausnahme: Population A) auf den Laichplätzen gefangen wurden.

Herstellung von Gonadenextrakten: 1 mg der Ovarien (Reifegrad nach Nikolskii [28]: 4–5) wurde zu gleichen Teilen mit Quarzsand zerrieben und 0,2 ml Phosphatpuffer ($\frac{1}{15}$ M, pH 7,2 nach Sørensen) zugegeben. Das Extrakt wurde nach 10 Minuten Zentrifugation (Christ-Zeta-20-Zentrifuge) bei 10000 U./min erhalten.

Herstellung von Gonadenantiserum: Durch wöchentliche intramuskuläre Injektionen von 500 μ l Gonadenextrakten mit 500 μ l Freund's adjuvant wurden Meerschweinchen während 5 Wochen immunisiert. In der sechsten Woche wurde das Blut durch Herzpunktion entnommen. Die Seren lagerten anschliessend für 8 Monate bei -20°C .

Doppeldiffusion: Die Diffusion wurde während 48 Stunden bei $1-4^{\circ}\text{C}$ ($7,5 \times 4,5$ -cm-Platten) in Agarose durchgeführt. Die zentrale Vertiefung enthielt 100 μ l Antiserum, die peripheren 50 μ l der Gonadenextrakte. Nach dem Waschen in physiologischer Kochsalzlösung (72 Std.) wurden die Präzipitate mit Thiazinrot T gefärbt.

Resultate

Die Ouchterlony-Diffusion ergibt klare Differenzen durch sich kreuzende Präzipitate (und damit genetische Unterschiede) zwischen A und C sowie B und C (Abb.3). Zudem bestehen Unterschiede zwischen A und C sowie A und B in der Anzahl der Fällungslinien.

Abb. 3. Ouchterlony-Diffusion mit Gonadenextrakten der hypothetischen Populationen A, B, C im Thunersee und dem Antiserum der Population B (ASB). Pfeile: Sich kreuzende Präzipitate, die auf genetische Unterschiede hinweisen.

Figure 3. Double diffusion using extracts of gonads of the hypothetical populations A, B, C of Lake Thun, and the antiserum of population B (ASB). Arrows: crossing precipitates pointing out genetical differences.

3.24 Schlussfolgerungen

Die wahrscheinlichsten Lösungen der Analyse der Kiemenreusenverteilung entsprechen sowohl den Ergebnissen der automatischen Klassifikation als auch jenen der Immunodiffusion für die Thunerseefelchen. Die durch die Diskontinuität im Kiemenreusendiagramm bei 24 und 41 Kiemenreusen abgetrennten Populationen sind deshalb höchst wahrscheinlich identisch mit A bzw. C. Dafür sprechen auch die folgenden Gründe:

- Aus der automatischen Klassifikation geht hervor, dass innerhalb der Population A die geringsten Differenzen bestehen.
- Die Diskontinuität bei 24 Kiemenreusendornen könnte auch durch die zu geringe Zahl an Tieren der Population A hervorgerufen sein.
- Es bestehen keine statistisch gesicherten Differenzen zwischen den Populationen C_1 und C_2 bezüglich der Laichzeit (Tiere mit Kiemenreusenzahlen über 36 laichen von August bis Dezember).
- Fische mit 33 bis 46 Kiemenreusendornen wurden auf denselben Laichplätzen gefangen.

Wir schliessen deshalb auf drei sympatrische Populationen im Thunersee mit den folgenden Anteilen an der Gesamtfelchenpopulation:

	Anteil an Gesamtpopulation (%)
Hypothetische Population A	5
Hypothetische Population B	28
Hypothetische Population C	67

In Anlehnung an die von früheren Autoren unterschiedenen Formen und den von ihnen verwendeten Bezeichnungen nennen wir die Populationen nach der Zahl der Kiemenreusendornen:

Nach vorliegender Arbeit			Nach Steinmann [47]		Bezeichnung
Bezeichnung	Kiemendornen Bereich	Mittel	Kiemendornen Bereich	Mittel	
A: Kropfer	20-32	22	13-25		Kropfer (Tiefenalbock)
B: «Albock»	25-40	31	20-37	27	Balchen (Bodenalbock)
			22-36	34	Albock (Schwebalbock)
C: Brienzlig	29-46	40	32-42		Brienzlig (Zwergalbock)

Wie bereits erwähnt, wird die Population A auch vom Fischer als Kropfer (Tiefenalbock) identifiziert und nicht etwa als Balchen (Bodenalbock) oder Albock (Schwebalbock), wie man nach dem Bereich der Kiemenreusendornen allein auch schliessen könnte [42]. Der heutige Kropfer ist mit der von Steinmann beschriebenen Form des Tiefenalbocks (Kropfer), aber zusätzlich aufgrund der Laichzeit, des Laichplatzes, der Nahrung und der Aufenthaltstiefe [44] sowie des grösseren relativen Augendurchmessers und der längeren relativen Brustflosse identisch. Die Population B entspricht dem Balchen des Fischers und z.T. dem Albock (Schwebalbock). Die Population C wird hingegen vom Fischer nebst Brienzlig häufig als Albock angesprochen (ursprünglich ein Kleinfelchen, unterscheidet er sich heute in der Grösse nur mehr wenig vom früheren Balchen und Albock [44, 45]). Die Population C ist nebst den Kiemenreusen auch nach dem Wachstum, z.T. nach der Laichzeit und dem Laichplatz und nach der Mehrzahl der morphologischen Merkmale (in ihrer relativen Grösse zueinander), soweit Vergleichswerte bestehen, dem Brienzlig von Steinmann gleichzusetzen.

Um die heutige Form des Albocks vom früheren Schlag des Albocks (Schwebalbock) zu unterscheiden, soll sie in der Folge als «Albock» gekennzeichnet werden. Analog resultieren im *Bielsee* zwei sympatrische Populationen:

	Anteil an Gesamtpopulation (%)
Hypothetische Population A	16
Hypothetische Population B	84

die den von den Fischern und früheren Autoren als:

	Nach vorliegender Arbeit		Nach Dottrens und Quartier [9]		Nach Steinmann [47]
	Kiemendornen Bereich	Mittel	Kiemendornen Bereich	Mittel	Kiemendornen Bereich
A: Palée	22-35	30	21-35	27	19-32
B: Bondelle	30-40	34	26-41	34	26-35

bezeichneten Populationen entsprechen.

4. Morphologie der Populationen

4.1 Ermittlung der Populationszugehörigkeit der einzelnen Individuen

Die Ermittlung der Populationszugehörigkeit von einzelnen Individuen anhand morphologischer Unterschiede allein ist, wie erwähnt, in vielen Fällen nicht mit Sicherheit möglich. Es empfiehlt sich deshalb, weitere Kriterien heranzuziehen, wie Laichgewohnheiten, Wachstum, Alter und Länge beim Eintritt der Geschlechtsreife. Mit statistischen Verfahren, die eine vorgeschlagene Gruppierung (nach den Reusenzahlen) unter gleichzeitiger Berücksichtigung mehrerer Merkmale einschätzen und aufgrund gewisser Kriterien verbessern, lassen sich einzelne Individuen anschliessend einer Gruppe zuordnen.

4.11 Methode

Nach dem Verfahren von Demirmen [6] wird die vorgeschlagene Gruppierung durch die Summe über alle Gruppenstreuungen (Kompaktheit) geschätzt. Durch Umgruppierung entsprechender Individuen nach dem Algorithmus des «nächsten Nachbarn» (analog der «k-means»-Methode von McQueen [27]) wird die Summe reduziert und die Klassierung damit in bezug auf ihre Kompaktheit verbessert. Die neu erhaltene Einteilung wird in der Folge auf gleiche Weise geschätzt. Dieser Algorithmus wird so lange fortgesetzt, bis keine Verbesserung der Kompaktheit mehr möglich ist.

Die Berechnung basiert auf den orthonormalisierten Daten (Übergewichtung einzelner Merkmale wird verhindert) folgender Zahlenwerte:

- Anzahl Reusendornen auf dem ersten rechten Kiemenbogen.
- Gewicht.
- Relative Afterflossenbasis.
- Relative Rückenflossenbasis.
- Relative Rückenflossenlänge.
- Relative Brustflossenlänge.
- Rückenflossenbasis/Afterflossenbasis.
- Rückenflossenlänge/Rückenflossenbasis.
- Seitenlinienschuppenzahl.
- Reifegrad nach Nikolskii [28].
- Laichausschlag.
- Relatives Gonadengewicht.
- Fettgehalt.
- Länge am Ende des ersten Lebensjahres [44, 45].
- Anzahl Reusendornen/Seitenlinienschuppen.

4.12 Resultate

Die aus dem Verfahren resultierenden Kiemenreusenverteilungen der einzelnen Populationen sind in Abb. 4 dargestellt.

ANZAHL KIEMENREUSENDORNEN

Abb. 4. Häufigkeitsverteilung der Anzahl der Kiemenreusendornen der unterschiedenen Thuner- und Bielerseefelchenpopulationen.
Figure 4. Frequency distribution of the number of gillrakers of the separated *Coregonus* populations in Lake Thun and Lake Biel.

Tabelle 2. Statistisch gesicherte Differenzen zwischen den Populationen (Totallängen der Fische im Thunersee: 28–32 cm, im Bielersee: 28–30 cm).
Table 2. Significant differences between populations (total length of specimens of Lake Thun: 28–32 cm, of Lake Biel: 28–30 cm).

	Thunersee «Albock»/ Brienztlig (p)	«Albock»/ Kropfer (p)	Brienztlig/ Kropfer (p)	Bielersee Bondelle/ Palée (p)
Anzahl Kiemenreusendornen	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Anzahl Seitenlinienschuppen			<0,05	
Relative Afterflossenbasis	<0,01			<0,001
Relative Rückenflossenbasis	<0,001		<0,005	
Relative Rückenflossenlänge	<0,001		<0,001	
Relative Brustflossenlänge	<0,001	<0,001	<0,001	
Brustflossenlänge/Rückenflossenlänge	<0,001			
Rückenflossenlänge/Rückenflossenbasis				
Rückenflossenbasis/Afterflossenbasis	<0,001			
Relative Schwanzstielhöhe	<0,001	<0,005	<0,01	
Schwanzstielhöhe/Schwanzstielhöhe	<0,001			
Relative Kopflänge		<0,001	<0,001	
Relative Augengröße	<0,05	<0,001	<0,001	
Augendurchmesser/Kopflänge	<0,005	<0,005	<0,005	
Relativer Umfang				
Totallänge/Gewicht				
Gewicht				
Kiemenreusendornen/Seitenlinienschuppen	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
N-Faktor* (9)	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

* $N = \frac{\text{Rückenflossenbasis}}{\text{Afterflossenbasis}} + \text{Seitenlinienschuppen} - \frac{\text{Brustflossenlänge}}{\text{Rückenflossenbasis}} - 3 \times \text{Kiemenreusendornen}$.

Tabelle 3. Werte der morphologischen Unterscheidungsmerkmale der Felchenpopulation des Thunersees.
Table 3. Values of the morphological characteristics of *Coregonus* populations of Lake Thun.

Merkmal	Kropfer				«Albock»				Brienzzlig			
	TL	M	ST	N	TL	M	ST	N	TL	M	ST	N
Anzahl Kiemenreusen	0	23,5	3,7	18	0	30,8	2,7	98	0	39,0	3,0	239
	260	25,5	4,9	6	260	30,5	2,7	15	220	42,3	0,8	6
	300	22,3	2,1	12	300	31,3	3,6	34	260	40,6	2,9	40
					340	30,3	2,0	32	300	39,6	3,0	79
					380	30,6	1,6	14	340	38,0	2,8	104
					420	30,6	1,1	5	380	38,0	3,0	19
Länge der Brustflosse	0	157,9	16,3	18	0	136,1	9,1	97	0	136,5	10,0	236
Totallänge	260	157,3	21,8	6	260	133,8	11,9	15	220	140,3	13,3	6
	300	160,2	12,8	11	300	133,0	7,6	33	260	141,5	9,9	38
					340	135,3	7,4	30	300	138,4	10,8	74
					380	143,8	7,9	13	340	133,1	8,3	102
					420	145,0	4,3	5	380	135,6	7,7	16
Augengrösse	0	37,5	2,9	11	0	31,4	3,1	45	0	31,2	3,3	59
Totallänge	260	38,8	3,9	5	260	34,4	3,9	7	260	33,4	3,1	20
	300	36,3	1,2	6	300	32,3	3,0	14	300	30,5	2,4	20
					340	30,5	1,9	11	340	29,1	2,4	16
					380	29,6	2,6	7				
Augengrösse	0	223,3	18,6	11	0	198,4	18,4	46	0	199,1	21,8	60
Kopflänge	260	223,0	29,0	5	260	212,9	24,1	7	260	211,3	25,7	20
	300	223,5	4,8	6	300	205,5	16,8	14	300	193,8	14,9	20
					340	193,8	12,7	11	340	188,1	16,0	16
					380	191,0	14,1	7				
					420	189,0	13,0	5				
Anzahl Kiemenreusen	0	276,7	40,8	18	0	359,2	32,5	98	0	445,9	47,2	239
Anz. Seitenliniensuppen	260	292,7	56,3	6	260	356,6	34,1	15	220	502,2	19,6	6
	300	264,2	27,3	11	300	365,3	41,7	33	260	486,0	41,8	40
					340	355,0	26,1	30	300	459,3	42,3	74
					380	354,5	21,0	13	340	420,5	37,1	102
					420	355,0	23,2	5	380	419,7	26,8	16

TL: Totallänge, M: Mittelwert, ST: Standardabweichung, N: Anzahl Individuen, 0: alle Grössenklassen, 220: Grössenklasse 200–239 mm, 260: Grössenklasse 240–279 mm, 300: Grössenklasse 280–319 mm, 340: Grössenklasse 320–359 mm.

4.2 Biometrie

4.2.1 Berechnung der Daten

Um Vergleichswerte zu den Untersuchungen anderer Autoren zu erhalten, wurden im wesentlichen diejenigen Merkmale und Merkmalskombinationen berechnet (Mittelwerte und Standardabweichungen; die Merkmale und ihre Verhältnisse zueinander erwiesen sich als normalverteilt), die auch in den Arbeiten von Wagler [62], Steinmann [46, 47], Dottrens und Quartier [9] und Berg und Grimaldi [3] verwendet wurden (Tab. 2). Für die Grössenklassen 28–32 cm im Thunersee und 28–30 cm im Bielersee (bei 28–32-cm-Klassen unterscheiden sich Palée und Bon-delle in ihrer mittleren Länge $p < 0,01$) wurde zudem geprüft, ob statistisch gesicherte Differenzen zwischen den Populationen bestehen.

Tabelle 4. Werte der morphologischen Unterscheidungsmerkmale der Felchenpopulationen des Bielersees.

Table 4. Values of the morphological characteristics of *Coregonus* populations of Lake Biel.

TL: Totallänge, M: Mittelwert, ST: Standardabweichung, N: Anzahl Individuen, 0: alle Grössenklassen, 220: Grössenklasse 200–239 mm, 260: Grössenklasse 240–279 mm, 300: Grössenklasse 280–319 mm, 340: Grössenklasse 320–359 mm.

Merkmal	Palée				Bondelle			
	TL	M	ST	N	TL	M	ST	N
Anzahl Kiemenreusen	0	29,6	2,7	56	0	34,1	1,9	304
	260	28,9	1,7	7	260	33,5	1,7	61
	300	30,3	2,6	40	300	34,3	1,9	231
	340	27,2	1,7	4	340	35,6	2,7	5
	380	25,5	1,9	4				
Anzahl Kiemenreusen	0	338,5	36,1	56	0	396,7	26,9	304
Anzahl Seitenliniensuppen	260	333,1	30,0	7	260	391,6	26,8	61
	300	347,0	33,8	40	300	397,7	26,5	231
	340	307,2	21,2	4	340	402,0	40,0	5
	380	288,0	28,6	4				
Basis der Afterflosse	0	97,3	8,1	55	0	100,3	10,0	301
Totallänge	260	100,7	8,5	7	260	102,0	10,5	61
	300	97,3	7,6	40	300	99,7	6,5	231
	340	99,0	12,8	4	340	102,8	6,9	5
	380	89,0	3,0	3				

4.22 Resultate

In den Ergebnissen kommt die für die *Coregonen* bekannte grosse Variationsbreite der morphologischen Merkmale zum Ausdruck. Auffallend ist aber die Überschneidung der Extremwerte der verschiedenen Formen, selbst bei Merkmalen oder Merkmalskombinationen, in denen sich die Populationen am stärksten unterscheiden (Tab. 3, 4). Einzig die Kiemenreusenzahlen und das Verhältnis derselben zur Zahl der Seitenliniensuppen sowie der N-Faktor nach Dottrens und Quartier [9] weisen statistisch gesicherte Differenzen zwischen sämtlichen Populationen der beiden Seen auf (Tab. 2). Die Felchenformen des Thunersees unterscheiden sich ausserdem bezüglich der Brustflossenlänge, der Augengrösse und der Kopflänge sowie deren Verhältnis zueinander. Palée und Bondelle besitzen unterschiedliche Längen der Afterflossenbasis (Tab. 2).

Morphologische Differenzen bestehen vor allem zwischen Brienzlig und «Albock» bzw. Brienzlig und Kropfer, während sich die beiden Felchenformen des Bielersees äusserlich überhaupt kaum zu unterscheiden scheinen (Abb. 5–9).

4.23 Diskussion

Die Bestimmung der Populationszugehörigkeit in der Praxis

Die Populationszugehörigkeit der Felchen des Thuner- und Bielersees lässt sich anhand der statistisch gesicherten, morphologischen Differenzierungsmerkmale

Abb. 5. Kropfer des Thunersees. Totallänge 280 mm, Gewicht 170 g, Alter 4+.
Figure 5. Kropfer of Lake Thun. Total length 280 mm, weight 170 g, age 4+.

Abb. 6. «Albock» des Thunersees. Totallänge 350 mm, Gewicht 225 g, Alter 3+.
Figure 6. 'Albock' of Lake Thun. Total length 350 mm, weight 225 g, age 3+.

Abb. 7. Brienzlig des Thunersees. Totallänge 323 mm, Gewicht 260 g, Alter 4+.
Figure 7. Brienzlig of Lake Thun. Total length 323 mm, weight 260 g, age 4+.

Abb. 8. Palée des Bielersees. Totallänge 430 mm, Gewicht 780 g, Alter 4+.
Figure 8. Palée of Lake Biel. Total length 430 mm, weight 780 g, age 4+.

Abb. 9. Bondelle des Bielersees. Totallänge 300 mm, Gewicht 225 g, Alter 3⁺.
 Figure 9. Bondelle of Lake Biel. Total length 300 mm, weight 225 g, age 3⁺.

allein nicht immer eindeutig bestimmen. Jede zusätzliche Information über Wachstum, Nahrung, Eintritt der Geschlechtsreife kann deshalb wertvoll sein, insbesondere sind es Angaben über Laichplätze und Laichzeiten der betreffenden Fische. Um eine allfällige Bestimmung der Thuner- und Bielerseefelchen zu erleichtern, sind in den Tabellen 5 und 6 sämtliche Differenzierungsmerkmale zusammengestellt, welche aus der vorliegenden Arbeit sowie aus Untersuchungen über die Ernährung und das Wachstum [44, 45] als auch über die Fortpflanzung [44] hervorgingen.

Vergleich mit älteren Daten

Eine Gegenüberstellung der Kiemenreusenzahlen der heutigen Populationen im *Thunersee* (als wichtigstem Merkmal der *Coregonentaxonomie*) mit den Ergebnissen von Steinmann [47] ergibt deutliche Abweichungen.

Obwohl beim Kropfer nur 18 Individuen zur Verfügung stehen, dürfen wir annehmen, dass sich die Anzahl der Reusendornen in den letzten 25 Jahren um mindestens vier Einheiten erhöht hat (Bereich der Reusendornen bei Steinmann [47]: 13–25, eigene Untersuchungen: 20–32, Mittel 22). Auffallend ist vor allem, dass Tiere mit extrem geringen Zahlen sowohl im Material der Untersuchungen von Roth [42] als auch im eigenen vollständig fehlen.

Falls es sich dabei nicht um eine scheinbare Verschiebung handelt, hervorgerufen durch zahlenmässig zu geringe Proben, kann sie in diesem Umfang nicht allein durch veränderte Umweltbedingungen verursacht worden sein. Nach bisherigen Erfahrungen haben solche Änderungen 2,4 Einheiten nicht überschritten [18, 20, 21, 26]. Grössere Abweichungen, wahrscheinlich als Folge natürlicher oder/und künstlicher Selektion, sind hingegen von Svaerdson [48–55] und Berg und Grimaldi [3] festgestellt worden. Letztere konnten an der Bondella des Lago Maggiore zudem eine Abhängigkeit von der Wachstumsrate während der ersten beiden Lebensjahre nachweisen. Das Wachstum sämtlicher Thuner- und Bielerseefelchen hat sich in den letzten 25 Jahren tatsächlich stark verbessert [44, 45]. Andererseits sind auch genetische Verschiebungen denkbar. Es ist bekannt, dass zahlenmässig geschwächte Populationen – wie der Kropfer – eher zur Hybridisierung neigen [25]. Die überlappenden Laichzeiten und Laichplätze würden eine Vermischung insbesondere von Kropfer und dem ursprünglichen Schwebalbock sowie von Kropfer und Brienzlig gestatten. In beiden Fällen führte eine Hybridisierung zu einer Erhöhung der

Tabelle 5. Unterscheidungsmerkmale der Felchenpopulationen des Thunersees.
Table 5. Characteristics of *Coregonus* populations of Lake Thun.

	Kropfer	«Albock»	Brienzzlig
<i>Morphologie</i> (Mittelwerte für Totallängen 28–32 cm)			
Reusendornen	22	31	40
Brustflossenlänge/Totallänge	160	133	138
Augendurchmesser/Totallänge	363	323	305
Augendurchmesser/Kopflänge	224	206	194
Reusendornen/Seitenlinienschuppen	264	365	459
<i>Nahrung</i>	Vorwiegend Bodennahrung, häufig Chironomiden	Vorwiegend Zooplankton, häufig Daphnia. Im Oktober/November v.a. Brienzzlig, auch Chironomiden	
<i>Wachstum</i> (mittlere Jahresendlänge in cm)			
1. Altersjahr	14	15	10
2. Altersjahr	24	27	22
3. Altersjahr	27	33	28
4. Altersjahr	29	37	30
5. Altersjahr		38	31
<i>Eintritt der Geschlechtsreife</i>			
Alter	2–3	1–2	2
Totallänge	>26	>25	>20
<i>Laichzeit</i>	Ende Juli–Dezember	Mitte Dezember	August–Dezember
<i>Laichplatz</i>	40–150 m Tiefe, vorwiegend Bachdeltas	Ufer, ca. 0–30 m Tiefe	20–80 m Tiefe, vorwiegend Bachdeltas, z.T. im Schwebel, am Ufer oder >80 m Tiefe

Kiemenreusenzahlen. Eine stärkere Vermischung des Kropfers mit andern Populationen müsste aber darüber hinaus auch Veränderungen eines Teils der übrigen Merkmale mit sich bringen. Nach Andriasheva [1] sind Hybridisierungen oft auch von einer Vergrößerung des Nahrungsspektrums begleitet. Wie erwähnt, unterscheidet sich der heutige Kropfer allerdings sehr wenig von der von Steinmann [47] beschriebenen Form. Nach Ruffi [44, 45] sind sie bezüglich Laichzeit, Laichplatz, Nahrung und Aufenthaltstiefe identisch. Ebenso besitzt der Kropfer noch heute längere Brustflossen sowie grössere Augen und einen längeren Kopf als «Albock» und Brienzzlig (soweit Vergleichswerte bestehen, sind dies die einzigen Merkmale, in denen Unterschiede zu erkennen sind). Deshalb vermuten wir, dass sich der Kropfer nicht in starkem Masse mit andern Populationen vermischt hat und die Erhöhung der Kiemenreusenzahlen eher auf die grössere Wachstumsrate und/oder Selektion zurückzuführen ist.

Steinmann [47] unterschied im Bereich von etwa 20–37 Kiemenreusendornen zwei Populationen: den Bodenalbock (Balchen) mit 20–37, im Mittel 27, und den

Tabelle 6. Unterscheidungsmerkmale der Felchenpopulationen des Bielersees.
 Table 6. Characteristics of *Coregonus* populations of Lake Biel.

	Palée	Bondelle
<i>Morphologie</i> (Mittelwerte für Totallängen 28–30 cm)		
Reusendornen	30	34
Reusendornen/Seitenliniensuppen	347	398
Afterflossenbasis/Totallänge	973	997
<i>Nahrung</i>	Unreife und Verlaichte im Dezember, z.T. im Januar vorwiegend Felcheneier	Wenig Felcheneier im Dezember und Januar
<i>Wachstum</i> (mittlere Jahresendlänge in cm)		
1. Altersjahr	18	17
2. Altersjahr	27	26
3. Altersjahr	29	28
4. Altersjahr	31	30
5. Altersjahr	35	
<i>Eintritt der Geschlechtsreife</i>		
Alter	2–3	1–2
Totallänge	>27	>25
<i>Laichzeit</i>	Anfang Dezember	Mitte Dezember (1–2 Wochen nach Palée)
<i>Laichplatz</i>	Ufernähe, z.T. bis 20 m Tiefe	Halde, 2–20 m Tiefe

Schwebalbock (Albock) mit 22–36, im Mittel 34 Reusendornen. Die damaligen Hauptunterscheidungsmerkmale, nämlich Laichzeiten und Laichplätze, haben sich seither stark verändert. Die Laichzeit des Schwebalbocks hat sich seit dem 19. Jahrhundert (September) immer mehr gegen das Jahresende hin verschoben, bis sie schliesslich mit der Balchenlaichzeit im Dezember zusammenfiel. Nach Steinmann deckte sich die Laichfangperiode der Schwebalböcke bereits 1950 praktisch mit jener der Bodenalböcke. Die Laichplätze der beiden Schläge überlappten sich wahrscheinlich an ihren Grenzen ebenso. Während meiner Untersuchungen konnten auf den ursprünglichen Laichplätzen der Schwebalböcke nur zwei Tiere gefangen werden, die in bezug auf Kiemenreusenzahl, Laichplatz und Laichzeit einem Schwebalbock entsprachen. Bei den übrigen Tieren mit demselben Fangort handelte es sich ausschliesslich um den Brienzlig. Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass es während der letzten 25 Jahre zum Zusammenbruch der Isolationsbarrieren und in der Folge zu einer Introgression (im Sinne von Mayr [25]) gekommen ist. Nach den Kiemenreusenzahlen und Laichgewohnheiten (identisch mit jenen des Bodenalbocks) der heutigen «Alböcke» zu beurteilen, stellen diese einen Hybriden aus Schwebalbock und Bodenalbock dar. Ähnliche Vermischungsprozesse sind aus dem Bodensee [17, 38], dem Starnberger See [19] und vor allem aus kleineren Seen bekannt [7, 8, 23].

Beim Brienzzig stehen den früheren Werten von 28 bis 42 Reusendornen heute 29 bis 46 gegenüber. Die Zahl der Kiemenreusen hat sich demnach um etwa vier Einheiten erhöht. Als Ursachen kommen ebenfalls Modifikationen, natürliche Selektion und die von Berg und Grimaldi festgestellte Abhängigkeit von der Wachstumsrate in Frage. Infolge des drastisch verbesserten Wachstums werden demnach heute beim Auszählen der Kiemenreusen kleine Dornen mitgezählt, die bei den früheren Zwergalböcken nicht sichtbar waren. Auszuschliessen ist eine stärkere Vermischung mit andern Formen, denn der Brienzzig besitzt die höchsten Reusenzahlen. Eine solche hätte daher eine Verminderung der Kiemenreusenzahlen mit sich gebracht.

Im *Bielersee* stimmen die Werte der Bondelle mit den von Dottrens und Quartier [9] gefundenen Zahlen der Bondelle aus dem Neuenburgersee überein. Beim Palée hingegen liegt der Mittelwert um drei Einheiten höher. Es ist durchaus möglich, dass auch diese in starkem Rückgang begriffene Form zur Introgression neigt. Teilweise kommt es in den Brutanstalten zur künstlichen Bastardierung. Wie beim Brienzzig können Veränderungen aber auch hier durch natürliche und/oder künstliche Selektion, Modifikation oder durch das verbesserte Wachstum [3] verursacht werden.

Dass unter diesen Umständen viele der Werte der übrigen Merkmale und Merkmalskombinationen nicht mehr den früheren entsprechen, ist nicht erstaunlich. Svaerdson [51, 53–55] hat durch Umsetzen («transplantations») von Populationen in andere Gewässer wiederholt den Einfluss der Umwelt auf die bekannten taxonomischen *Coregonen*merkmale nachweisen können. Dieselben Veränderungen zeigten sich an der aus dem Neuenburgersee stammenden Bondella des Lago Maggiore [3]. Die Autoren schreiben dazu, dass sich die Bondella des Lago Maggiore von der Bondella des Neuenburgersees heute stärker unterscheidet als vom Lavarello des Lago Maggiore. Ihre Untersuchungen ergaben, dass neben der Grösse des Fisches die Wachstumsrate, der Jahrgang, das Alter, das Geschlecht und das Fanggebiet einen bestimmenden Einfluss auf morphologische Merkmale ausüben.

5. Zusammenfassung

Die Auswirkungen der Eutrophierung haben die Morphologie und die Biologie der *Coregonen* im Thuner- (oligo- bis mesotroph) und Bielersee (eutroph) verändert. Die vorliegende Arbeit hatte zum Ziel, Angaben über die arten- oder rassenmässige Zusammensetzung sowie über die Charakteristiken der Populationen als Basis für eine zweckmässige Bewirtschaftung zu liefern.

Aufgrund der Ergebnisse der Reusendornenverteilung, der multivariaten Analyse biometrischer und biologischer Merkmale sowie der Immunodiffusion von Gonadenextrakten sind im Thunersee drei sympatrische Felchenformen zu unterscheiden: 5% Kropfer, 28% «Albock» und 67% Brienzzig (Trivialnamen). Die Bereiche der Reusendornen betragen 20–32, 25–40 und 29–46 (Mittel: 22, 31, 40) (Abb. 4). Im Bielersee ergeben sich zwei Populationen Palée und Bondelle mit 16 und 84% Anteil am Felchenbestand und 22–35 bzw. 30–40 Reusendornen (Mittel: 30, 34) (Abb. 4).

Die von Steinmann beschriebenen Schläge Balchen (Bodenalbock) und Albock (Schwebalbock) des Thunersees können heute nicht mehr voneinander differenziert

werden. Aufgrund der Änderungen der Laichzeiten und Laichplätze kam es während der letzten 25 Jahre vermutlich zum Zusammenbruch der Isolationsbarrieren und in der Folge zu einer Introgression. Nach den Kiemenreusendornen und Laichgewohnheiten handelt es sich beim heutigen «Albock» um einen Hybriden aus ursprünglichem Albock (Schwebalbock) und Balchen (Bodenalbock). Durch Selektion, verbessertes Wachstum und/oder genetische Verschiebungen hat sich die Anzahl Reusendornen des Kropfers, Brienzlgs und der Bondelle erhöht.

Von sämtlichen 20 untersuchten morphologischen Merkmalen überschneiden sich die Extremwerte der verschiedenen Formen (Tab.3, 4). Nur die Reusendornen, deren Kombination mit der Zahl der Seitenliniensuppen und der N-Faktor weisen statistisch gesicherte Differenzen zwischen sämtlichen Populationen auf (Tab.2). Die Formen im Thunersee unterscheiden sich ausserdem bezüglich der Brustflossenlänge, der Augengrösse und der Kopflänge sowie deren Verhältnis zueinander. Palée und Bondelle besitzen unterschiedliche Längen der Afterflossenbasis (Tab.2). Morphologische Unterschiede bestehen vor allem zwischen «Albock» und Brienzlig sowie Kropfer und Brienzlig (Abb.5-9). Für eine Bestimmung der Felchen des Thuner- und Bielersees sind z.T. zusätzliche Angaben über Wachstum, Ernährung, Eintritt der Geschlechtsreife und/oder Laichzeit und Laichplatz notwendig (Tab.5, 6).

SUMMARY

The effects of eutrophication in the oligo- to mesotrophic Lake Thun and the eutrophic Lake Biel have changed the morphology and biology of the *Coregonus* spp. The objective of this paper is to obtain data on composition and population characteristics for a purposeful management of the *Coregonus* stock.

By means of analyses of gillraker distributions, of biometrical and biological characters, and of immunodiffusion of gonad extracts, the present study reveals the existence of three populations in Lake Thun: 5% Kropfer, 28% 'Albock' and 67% Brienzlig (local names). Their gillrakers range between 20 and 32, 25 and 40 and 29 and 46, respectively (mean: 22, 31, 40) (fig.4). In Lake Biel two stocks are distinguished: 16% Palée and 84% Bondelle with 22-35 and 30-40 gillrakers (mean: 30, 34) (fig.4).

The forms Balchen (Bodenalbock) and Albock (Schwebalbock), as described by Steinmann, cannot be distinguished anymore. Due to changes of spawning grounds and periods during the past 25 years, the isolation barriers most probably collapsed and led to an introgression. According to the number of gillrakers and the spawning behaviour, the present 'Albock' resulted from a bastardization of the former Albock (Schwebalbock) and Balchen (Bodenalbock). Selection, improved growth rate and/or genetical shiftings have increased the number of gillrakers of Kropfer, Brienzlig and Bondelle.

The extreme values of all 20 morphological characters of the various populations studied overlap and render the identification of the forms difficult (tables 3, 4). Only gillrakers, the ratio between gillrakers and the number of lateral line scales, and the N-factor show significant differences between all populations (table 2). Moreover the forms in Lake Thun differ in regard to the length of the pectoral fin, the longitudinal iris diameter and the head length. Palée and Bondelle show different lengths of the anal fin base (table 2). Morphological differences exist mainly between 'Albock' and Brienzlig, and Kropfer and Brienzlig (fig.5-9). The determination of *Coregonus* spp. of Lake Thun and Lake Biel often needs additional data on growth, feed, maturation, spawning ground and/or period (tables 5, 6).

RÉSUMÉ

Les répercussions d'eutrophication dans le lac de Thoun (oligo- jusqu'à mesotrophe) et le lac de Bienne (eutrophe) ont changé la morphologie et la biologie des Corégones. Le présent travail a pour but d'obtenir des données sur la composition et les caractéristiques de ces populations et de fournir une base adéquate concernant l'économie piscicole.

Les analyses des distributions de branchiospines, des caractères biométriques et biologiques et de l'immunodiffusion des extraits de gonade démontrent l'existence de trois populations dans le lac de Thoune: 5% de Kropfer, 28% d'«Albock» et 67% de Brienzlig (noms locaux). Leurs branchiospines varient entre 20 et 32, 25 et 40 et 29 et 46 (moyennes: 22, 31, 40) (fig. 4). Le lac de Bienne contient deux populations: 16% de Palée et 84% de Bondelle avec 22-35, respectivement 30-40 branchiospines (moyennes: 30, 34) (fig. 4).

Les formes Balchen (Bodenalbock) et Albock (Schwebalbock) du lac de Thoune, décrites par Steinmann, ne peuvent plus être différenciées. Du au changement des frayères et des saisons du frai pendant les 25 dernières années, les barrières d'isolation se sont probablement effondrées, ce qui mena à une introgression. Selon le nombre des branchiospines et des habitudes de frai l'«Albock» d'aujourd'hui est le résultat d'une hybridation de l'ancien Albock (Schwebalbock) et du Balchen (Bodenalbock). Par sélection, amélioration de la croissance et/ou changement génétique le nombre des branchiospines des Kropfer, Brienzlig et Bondelle a augmenté.

Les valeurs extrêmes de tous les 20 caractères morphologiques des différentes populations étudiées chevauchent et rendent difficile l'identification des formes (tabl. 3, 4). Parmi toutes les populations, seuls les branchiospines, leur rapport avec le nombre des écailles de la ligne latérale ainsi que l'indice N ont montré des différences significantes (tabl. 2). En plus, les formes que l'on trouve dans le lac de Thoune se distinguent par la longueur des nageoires pectorales, par le diamètre de l'œil et la longueur de la tête ainsi que par la relation entre l'œil et la tête. La longueur de la base des nageoires anales diffère chez Palée et Bondelle (tabl. 2). Des différences morphologiques existent surtout entre «Albock» et Brienzlig et entre Kropfer et Brienzlig (fig. 5-9). La détermination des Corégones des lacs de Thoune et de Bienne demandent souvent des informations supplémentaires sur la croissance, la nourriture, la maturation sexuelle, fraye et/ou période du frai (tabl. 5, 6).

VERDANKUNG

Herrn Prof. Dr. W. Stumm, Direktor der EAWAG, und Herrn Prof. Dr. O. Jaag, alt Direktor, möchte ich danken, dass sie die Durchführung dieser Arbeit ermöglichten. Besonderen Dank möchte ich dem Leiter der Abt. Fischereiwissenschaften an der EAWAG, Herrn Dr. W. Geiger, aussprechen, der die Arbeit anregte und mit seinen wertvollen Ratschlägen und seiner Hilfe unterstützte. Danken möchte ich auch Herrn Privatdozent Dr. R. Peduzzi für persönliche Hilfe und Einführung in das Gebiet der Elektrophorese und Immunologie.

Für das stetige Interesse und die persönliche Unterstützung der Untersuchungen danke ich Herrn Prof. Dr. H. Roth, Kantonalen Fischereinspektor des Kantons Bern, herzlich. Besonders dankbar bin ich den Fischereiaufsichtern, Herren W. Röthlisberger, H. Fahrni, H. Greber, H. Roth, A. Wittwer, H. Perrod, H. Ballif, und den Berufsfischern des Brienz-, Thuner- und Bielersees, vor allem den Herren H. Kaufmann, R. und F. Thomann, A. und E. Meyer, W. Sieber, H. Tschanz, H. Tschan, K. Furer, A. Martin, H. Pilloud, A. Grimm, H. Dubler und H.P. Dasen. Die vielen Probenahmen waren nur mit der Hilfe dieser Herren möglich. Zeitweise halfen mir auch Frl. C. Kühn und Studienkollegen, denen ich ebenfalls meinen besten Dank aussprechen möchte. Schliesslich danke ich Herrn Dr. A. Keller für anregende Diskussionen und Hinweise sowie für die Durchsicht des Manuskriptes. Die Arbeit wurde mit Unterstützung der «Stiftung der Wirtschaft zur Förderung des Gewässerschutzes in der Schweiz» durchgeführt.

LITERATURVERZEICHNIS

- 1 Andriasheva, M.A.: Some results obtained by the hybridization of Cyprinids. Proceedings of the World Symposium on Warmwater pond fish culture, Rome 18-25/5/1966, F.A.O. Fish. Rep. 44/4, 205-214 (1966).
- 2 Bargetzi, J.P.: Applications de méthodes d'analyses biochimique à un problème taxonomique: les Corégones du lac de Neuchâtel. Schweiz. Z. Hydrol. 22, 641-759 (1960).
- 3 Berg, A., und Grimaldi, E.: Biologia delle due forme di Coregone (*Coregonus* sp.) del Lago Maggiore. Memorie Ist. ital. Idrobiol. 18, 25-196 (1956).
- 4 Berg, L.S.: The freshwater fishes of U.S.S.R. and the surrounding countries (Russisch), Teil I, 4. Aufl. Moskau 1948.

- 5 Booke, H.E.: Variability of the electrophoretic patterns of blood serum proteins in a whitefish, *Coregonus clupeaformis*, population. M.S. thesis, Michigan State University, 1962.
- 6 Demirmen, F.: Multivariate procedures and Fortran IV program for evaluation and improvement of classifications, 50 p. Stanford University of Kansas, Lawrence 1969.
- 7 Dottrens, E.: Acclimatation et hybridation de Corégones. Revue suisse Zool. 62, 101-118 (1955).
- 8 Dottrens, E.: Systématique des Corégones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique. Revue suisse Zool. 66, 1-66 (1959).
- 9 Dottrens, E., und Quartier, A.: Les Corégones du Lac de Neuchâtel. Etude biométrique. Revue suisse Zool. 56, 689-730 (1949).
- 10 Fatio, V.: Faune des Vertébrés de la Suisse, Bd. V, 2. Teil. Genf, Basel 1890.
- 11 Fenderson, O.C.: Evidence of subpopulations of lake whitefish *Coregonus clupeaformis*, involving a dwarfed form. Trans. Am. Fish. Soc. 93/1, 77-94 (1964).
- 12 Freidenfeldt, T.: Untersuchungen über die Coregonen des Wenersees. Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 30, 49-163 (1934).
- 13 Harding, J.P.: The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. J. Mar. Biol. 28, 141-153 (1949).
- 14 Hodgins, H.O., Ames, E.E., und Utter, F.M.: Variants of lactate dehydrogenase isozymes in sera of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd Can. 26, 15-19 (1969).
- 15 Hodgins, H.O., und Utter, F.M.: Lactate dehydrogenase polymorphism of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Cons. Perma. Int. Explor. Mer., Rapp. Proc.-Verb. Réun. 161, 100-101 (1971).
- 16 Hubbs, L., und Lagler, K.: Fishes of Great lakes region. The Cranbrook Press, Michigan 1947.
- 17 Karbe, L.: Die Auswirkung der künstlichen Eutrophierung des Bodensees auf das Artgefüge seiner Coregonenpopulationen. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. Kosswig-Festschrift, S.83-90 (1964).
- 18 Kliever, E.V.: Gillraker variation and diet in lake whitefish *Coregonus clupeaformis* in Northern Manitoba. In: Lindsey, C.C., und Woods, C.S. (eds.): Biology of Coregonid fishes, 560 p. University of Manitoba Press, Winnipeg 1970.
- 19 Kölbing, A.: Der Starnberger See und die seinem Trophiezustand angemessene Bewirtschaftungsweise des Coregonenbestandes. Veröff. zool. Staatssamml. München 17, 1-108 (1974).
- 20 Koelz, W.: Coregonid fishes of Great Lakes. Bull. U.S. Bur. Fish. 43/2, 297-643 (1929).
- 21 Koelz, W.: The Coregonid fishes of northeastern America. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts Lett. 13, 303-432 (1931).
- 22 Kriegsmann, F.: Der Wechsel in der Vergesellschaftung der Fischarten des Ober- und Untersees und die Veränderungen des See-Reagierens. Arch. Hydrobiol. 22, 397-408 (1955).
- 23 Lampert, W.: Untersuchungen zur Biologie und Populationsdynamik der Coregonen im Schluchsee. Arch. Hydrobiol., suppl. 38, 237-314 (1971).
- 24 Lindsey, C.C., Clayton, J.W., und Franzin, W.G.: Zoogeographic problems and protein variation in the *Coregonus clupeaformis* whitefish species complex. In: Lindsey, C.C., und Woods, C.S. (eds.): Biology of Coregonid fishes, 560 p. University of Manitoba Press, Winnipeg 1970.
- 25 Mayr, E.: Artbegriff und Evolution. 617 p. Paul-Parey-Verlag, Hamburg und Berlin 1967.
- 26 McCart, P., und Andersen, B.: Plasticity of gillraker number and length in *Oncorhynchus nerka*. J. Fish. Res. Bd Can. 24/9, 1999-2002 (1967).
- 27 McQueen, J.: Some methods for classification of slight alterations in numerical technique. Syst. Zool. 14, 196-213 (1966).
- 28 Nikolskii, G.V.: The ecology of fishes, 352 p. Academic Press, London, New York 1963.
- 29 Nümann, W.: Vorläufiger Bericht über das stark veränderte Wachstum der Blaufelchen im Bodensee und Versuch einer Fangprognose für das Jahr 1958. Allg. Fisch.-Ztg. 83, 88-91 (1958).
- 30 Nümann, W.: Das Wachstum der Blaufelchen und seine Berechnung bei Erfassung aller Individuen der einzelnen Jahrgänge in Abhängigkeit von der Stärke des Jahrganges, den jährlich variierenden Aussenfaktoren, der Eutrophierung und den regionalen Unterschieden des Sees. Arch. Fisch.-Wiss. 10, 5-20 (1959).
- 31 Nümann, W.: Das Problem der Ertragssteigerung und Überfischung in der Blaufelchenfischerei am Bodensee. Z. Fisch. Hilfswiss. 10 (N.F.), 241-252 (1961).
- 32 Nümann, W.: Schnelleres Wachstum, grössere Fangerträge, jüngere Jahrgänge und Frühreife bei den Bodenseeblaufelchen als Folge der Düngung des Sees durch Abwässer. Allg. Fisch.-Ztg. 87, 114-116 (1962).

- 33 Nümann, W.: Die Auswirkungen der Eutrophierung auf den Eintritt der Reife, auf die Eizahl und Eigrösse beim Bodenseeblaufelchen (*Coregonus wartmanni*). Allg. Fisch.-Ztg. 88, 225-227 (1963).
- 34 Nümann, W.: Die Eutrophierung des Bodensees, die Zunahme der Barsche und die intensive Befischung als Ursachen für den rapiden Rückgang der Blaufelchenfänge. Allg. Fisch.-Ztg. 89, 308-311 (1964).
- 35 Nümann, W.: Reife und Laichzeit, erblich determiniert oder von Umweltfaktoren bestimmt? Öst. Fisch. 19, 3-8 (1966).
- 36 Nümann, W.: Ungewollte und gezielte Eingriffe in die Populationsdynamik der Blaufelchen. Arch. Fisch.-Wiss. 18, 12-24 (1967).
- 37 Nümann, W.: The 'Blaufelchen' of Lake Constance (*Coregonus wartmanni*) under negative and positive influence of man. In: Lindsey, C.C., and Woods, C.S. (eds.): Biology of Coregonid fishes, 560 p. University of Manitoba Press, Winnipeg 1970.
- 38 Nümann, W.: Versuch einer Begründung für den Wandel in der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung des Fischbestandes im Bodensee während der letzten 60 Jahre und eine Bewertung der Besatzmassnahmen. Schweiz. Z. Hydrol. 35, 206-238 (1974).
- 39 Nydegger, P.: Vergleichende limnologische Untersuchungen an sieben Schweizerseen. Beitr. Geol. Schweiz, Hydrol. 9, 1-80 (1957).
- 40 Nymann, O.L.: Inter- and intraspecific variations of proteins in fishes. Ann. Acad. Reg. Sci. Upsal. 9, 1-18 (1965).
- 41 Nymann, O.L.: Protein variations in Salmonidae. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 47, 5-38 (1967).
- 42 Roth, H.: Fischereibiologische Probleme in Brienzer-, Thuner- und Bielersee. Veröffentlichung Nr. 29 des Eidg. Amtes für Gewässerschutz und der Eidg. Fischereinspektion, S. 45-79 (1972).
- 43 Roth, H., und Geiger, W.: Brienzersee, Thunersee, and Bielersee: effects of exploitation and eutrophication on the salmonid communities. J. Fish. Res. Bd Can. 29, 755-764 (1972).
- 44 Ruffi, H.: Die Biologie der Coregonen im Thuner- und Bielersee. Diss. Nr. 5451, ETH Zürich, 1975.
- 45 Ruffi, H.: Ernährung und Wachstum der Coregonen des Thuner- und Bielersees. Schweiz. Z. Hydrol., in Vorbereitung.
- 46 Steinmann, P.: Gutachten über die Fischereiverhältnisse des Thunersees (an die Kant. Forstdirektion des Kantons Bern) (1944).
- 47 Steinmann, P.: Monographie der schweizerischen Koregonen. Schweiz. Z. Hydrol. 12/1-2, 13/1 (1950/51).
- 48 Svaerdson, G.: The Coregonid problem. I. Some general aspects of the problem. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 29, 89-101 (1949).
- 49 Svaerdson, G.: Natural selection and egg number in fish. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 29, 115-122 (1949).
- 50 Svaerdson, G.: The Coregonid problem. II. Morphology of two Coregonid species in different environments. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 31, 79-125 (1950).
- 51 Svaerdson, G.: The Coregonid problem. III. Whitefish from the Baltic, successfully introduced into fresh waters in the north of Sweden. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 32, 79-125 (1951).
- 52 Svaerdson, G.: The Coregonid problem. V. Sympatric whitefish species of the lakes Idsjön, Storsjön and Hornavan. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 34, 141-166 (1953).
- 53 Svaerdson, G.: The Coregonid problem. VI. The Palearctic species and their intergrades. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 38, 268-310 (1957).
- 54 Svaerdson, G.: The Coregonid problem. VII. The isolating mechanisms in sympatric species. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 46, 95-123 (1965).
- 55 Svaerdson, G.: Significance of introgression in Coregonid evolution. In: Lindsey, C.C., and Woods, C.S. (eds.): Biology of Coregonid fishes, 560 p. University of Manitoba Press, Winnipeg 1970.
- 56 Tsuyuki, H., and Roberts, E.: Zone electrophoretic comparison of muscle myogens and blood protein of artificial hybrids of Salmonidae with their parental species. J. Fish. Res. Bd Can. 22/3, 767-773 (1965).
- 57 Tsuyuki, H., Uthe, J.F., Roberts, E., and Clarke, L.W.: Comparative electropherograms of *Coregonus clupeaformis*, *Salvelinus namaycush*, *S. alpinus*, *S. malma*, and *S. fontinalis* from the family Salmonidae. J. Fish. Res. Bd Can. 23/10, 1599-1606 (1966).
- 58 Utter, F.M., Ames, W.E., and Hodgins, H.O.: Transferrin polymorphism in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). J. Fish. Res. Bd Can. 27, 2371-2373 (1970).

- 59 Utter, F.M., und Hodgins, H.O.: Phosphoglucomutase polymorphism in sockeye salmon. *Comp. Biochem. Physiol.* 36, 195-199 (1970).
- 60 Utter, F.M., Hodgins, H.O., und Johnson, A.G.: Biochemical studies of genetic differences among species and stocks of fish. *Int. N. Pac. Fish. Comm. Annu. Rep.* 1970, 98-101 (1972).
- 61 Utter, F.M., Hodgins, H.O., Allendorf, F.W., Johnson, A.G., und Mighell, J.L.: Biochemical variants in Pacific salmon and rainbow trout: their inheritance and application in population studies. In: Schröder, J.H. (ed.): *Genetics and mutagenesis of fish*, 356 p. Springer-Verlag, Heidelberg, New York 1973.
- 62 Wagler, E.: Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes. IX. Die Systematik der Voralpencoregonen. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 35, 345-446 (1937).
- 63 Ward, J.: Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. Am. statist. Ass.* 58, 236-244 (1963).

Adresse des Autors: Dr. Hans Rufli, Seenforschungslaboratorium der EAWAG/ETH, Abt. Fischereiwissenschaften, CH-6047 Kastanienbaum.