

Die Eier heimischer Fische

15. Huchen – *Hucho hucho* (Linnaeus, 1758) (Salmonidae)

CLAUS WEIDINGER, ROBERT A. PATZNER

Organismische Biologie, Universität Salzburg, Hellbrunner Straße 34, A-5020 Salzburg

RÜDIGER RIEHL

Inst. Zoologie, Universität Düsseldorf, Universitätsstraße 1, D-40225 Düsseldorf

Abstract

The eggs of native fishes. 15. Huchen – *Hucho hucho* (Linnaeus, 1758) (Salmonidae)

An overview of the biology, habits and reproduction of the huchen or Danube salmon (*Hucho hucho*) is given. The eggs were studied by scanning electron microscopy. They have in non-swollen state a diameter of around 4,5 mm and are not sticky. The zona radiata is thick (30 µm) and does not have any attaching structures on its surface. The micropyle consists of a small micropylar pit (diameter 34,6–43,5 µm) and a micropyle canal with a diameter of 4,8 µm. It belongs to type III according to Riehl (1991).

1. Einleitung

In einer Untersuchungsreihe wurden bisher Daten über Lebensweise, Fortpflanzung und Eimorphologie von 16 mitteleuropäischen Süßwasserfischarten publiziert. In der vorliegenden Arbeit werden zum ersten Mal die Struktur der Eihülle und die Morphologie der Mikropyle des Huchens beschrieben.

2. Material und Methoden

Die Eier des Huchens stammen aus dem Alpenzoo in Innsbruck. Die Eier wurden durch vorsichtiges Abstreifen laichreifer Weibchen gewonnen und unverzüglich in 4%iges Neutralformaldehyd überführt und dort gelagert. Eine Nachfixierung erfolgte in 1%igem Osmiumtetroxyd. Nach einer Alkoholreihe wurden die Eier Kritisch-Punkt getrocknet (Baltec CPD030 Kritisch-Punkt-Apparat) und mit Gold besputtert. Die Auswertung erfolgte am Rasterelektronenmikroskop Philips XL30 ESEM.

3. Lebensweise

Der Huchen ist ausschließlich in der oberen als auch der mittleren Donau sowie in deren rechtsseitigen Nebenflüssen anzutreffen (Terofal, 1984; Holcik et al., 1988; Gerstmeier und Romig, 1998; Hauer, 2003). Deshalb führt er den Beinamen »Donauhuchen« (Pedroli et al., 1991; Vilecinskas, 1993) bzw. wird er oft auch als »Donaulachs« bezeichnet. Weitere lokale Vorkommen in Mittel- und Osteuropa gehen ohne Ausnahme auf künstliche Besatzmaßnahmen zurück. Der Huchen ist ein stattlicher Fisch. Der offizielle Weltrekord nach IGFA beträgt 34,8 kg bei einer Länge von 144 cm, Drau bei Spittal, 1985 (Hauer, 2003). Es gibt allerdings Indizien, wonach der Huchen in der Vergangenheit noch höhere Gewichte und größere Längen erreicht hat. So wurde am 9. 1. 1873 in der Donau bei Tulln ein Huchen mit einem Gewicht von 60 kg gefangen. Seine entsprechend dem Längen-Gewichtsverhältnis rückberechnete Länge waren erstaunliche 183 cm (Harsányi, 1982). Abgesehen von seiner enormen Größe zeichnet er sich nach außen hin in erster Linie durch seine gut ausgebildete Fettflosse aus (Ladiges und Vogt, 1979). Die Lebenserwartung beläuft sich im besten Fall auf 15 bis 16 Jahre (Harsányi, 1982; Pedroli et al., 1991).

Als Bewohner der Äschen- und Barbenregion bevorzugt der Huchen kühle, schnell fließende und sauerstoffreiche Gewässer, verbunden mit einem hartgründigen Boden. Hier bezieht er, im Zuge seiner Rolle als typischer Einzelgänger, in jungen Jahren ein festes Revier, welches

er in weiterer Folge mehr oder weniger ein Leben lang für den Beutefang nutzt und gegen etwaige aus den eigenen Reihen kommende Konkurrenten verteidigt. In logischer Konsequenz auf die Beanspruchung eines umfangreichen Territoriums ergibt sich eine äußerst geringe Individuendichte von maximal 2 Tieren pro 100 m Befischungsstrecke (Bayr. Staatsministerium, 2000). Sehr wohl scheint sich der Huchen nachweislich an tiefen, überhängenden Uferpartien und hinter anderen schutz bietenden Hindernissen, wie Brückenpfeilern oder Wehren, zu fühlen. Insbesondere große Individuen erweisen sich in der Wahl ihrer Beute nicht wählerisch und ernähren sich von allem, was überwältigt werden kann: Fische finden ebenso ihren Platz auf dem Speiseplan wie Frösche, Wasservogel und kleinere Säugetiere. Vor dem im vergangenen Jahrhundert in unseren Breiten in hohem Maße einsetzenden Rückgang der Cypriniden-Populationen dürfte der lachsartige Raubfisch eine ungemein starke Vorliebe für den Verzehr von Nasen (*Chondrostoma nasus*) verspürt haben – sie stellten seine primäre Nahrungsquelle dar (Pintér und Erzberger, 1998).

4. Fortpflanzung und Entwicklung

Zur Zeit der Fortpflanzung verformt sich der Unterkiefer der männlichen Tiere zu einer Art »Laichhaken«, und ferner entwickeln sie eine dickere Haut – beides Hinweise auf heftige innerartliche Konkurrenzkämpfe um Laichplätze (Gerstmeier und Romig, 1998) sowie um die Gunst eines Weibchens (Scheuring, 1938). Noch in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts tappte man, die Bedeutung des Hakens betreffend, im Dunkeln – stellvertretend für die damals herrschende Ratlosigkeit sei die Interpretation Ehrenbaums (1929, zit. nach Duncker, 1960) erwähnt: Er fasste den Haken als pathologische Bildung auf.

Geeignete Laichplätze sind meist vergleichsweise kurze Strecken stromaufwärts oder in kleineren Nebenbächen, nach dem Vorbild aller Lachsverwandten in flachem, sauerstoffreichem Wasser mit starker Strömung über Kiesgrund gelegen. Nach Benda et al. (1962) bestehen die »Laichwanderungen« lediglich darin, dass der Huchen von seinem Standplatz zur nächsten geeigneten Kiesbank wandert. Die zurückgelegten Strecken betragen in der Regel ein bis zwei, höchsten sechs Kilometer. Diese Wanderungen sind von einer ansteigenden Wassertemperatur abhängig. Vor Ort und Stelle angelangt, schlagen die Weibchen, auf der Seite liegend, mit gewaltigen Schwanzschlägen flache Gruben in das Substrat, in welche sie im Anschluss daran portionsweise ihre Eier ablegen, die von einem rasch darüberschwimmenden Männchen sofort besamt werden (Scheuring, 1938; Hartl, 1994). Die Frage, ob die Laichgrube von den weiblichen Salmoniden mit Absicht gewählt wird, ist strittig. Es mangelt nicht an Stimmen, welche ihr Zustandekommen als zufällig ansehen, wenn das Weibchen durch das Sich-auf-die-Seite-Werfen das Auspressen der Eier zu beschleunigen sucht (Scheuring, 1938) und von den jeweiligen Partnern besamen lässt; abschließend werden sie mit einer Schicht Kieselsteine zum Zwecke des Schutzes vor Verdriftung abgedeckt.

Nach dem Ablaichen ziehen die Fische wieder flussabwärts in den Hauptstrom ihres Lebensraumes zurück; die Rogner sofort, die Milchner erst nach Beendigung der gesamten Laichzeit. Nach Ivaška (1951) beträgt das Geschlechterverhältnis von Weibchen zu Männchen in der freien Wildbahn 1 zu 3. Es kann aber von Gewässer zu Gewässer variieren. In den meisten Fällen überwiegen die Männchen.

Die Zahl der Eier pro kg Körpergewicht schwankt je nach dem Gewässer, in dem die Fische vorkommen. Die von Schindler (1975) angegebenen Zahlen von 1500 bis 1600 Eiern pro kg Körpergewicht scheinen am genauesten zu sein. Hartl (1994) geht von 2000 < Eiern pro kg Körpergewicht aus. Diese Zahlen treffen aber nur für die älteren Tiere zu, denn bei jüngeren Rognern ist die Anzahl geringer. Sie schwankt hier zwischen 700 bis 1000 Stück (Harsányi, 1982).

Im Hinblick auf künstliche Zuchtprogramme ist es im Besonderen wichtig zu wissen, dass sich beim Huchen, im Gegensatz zu den meisten seiner Familienverwandten, die Eiabgabe nicht über mehrere Tage erstreckt, sondern er innerhalb einer guten Stunde abzulaichen pflegt. Aus diesem Grund steht zunächst eine sorgfältige Bestimmung des Fangzeitpunktes im Fokus (Hartl, 1994).

Entsprechend der für Salmoniden relativ spät anberaumten Laichperiode im März und April – lachsartige Fische laichen normalerweise von November bis Januar (Duncker, 1960) –, geht die Entwicklung in den frühlinghaften Temperaturen im innerfamiliären Vergleich rascher vonstatten. Gelegentlich gehen die Huchen erst im Mai auf die Balz (Berg und Blank, 1989; Ladiges und Vogt, 1979; Lohmann, 1991). Bei 8 bis 10° C schlüpft die Brut nach ziemlich genau 5 Wochen (Muus und Dahlström, 1968; Vilcinskas, 1993; Gerstmeier und Romig, 1998); Humpesch (1985) legt die optimale Aufzuchttemperatur für die Art *Hucho hucho* auf 7 bis 8° C fest. Die Sauerstoffkonzentration am Laichplatz erweist sich für gewöhnlich als limitierender Faktor in der Eientwicklung (Müller, 1992). Sich zwischen den Steinen des Laichplatzes versteckt haltend, zehren die Larven in der ersten Phase ihres Lebens von den Nahrungsreserven des Dottersackes. Mit fortschreitender Größe – die Jungfische des Huchens gelten als sehr schnellwüchsig – machen sie dann Jagd auf kleinere, wirbellose Bodentiere; während dieser Phase tragen sie die für Salmoniden typische dunkle Querbänderung am Körper. Gegen Anfang des zweiten Lebensjahres gehen die juvenilen Tiere – sie messen in der Zwischenzeit um die 20 cm – auf Fischnahrung über. Die Geschlechtsreife tritt nach Erreichen des 3. respektive 4. Lebensjahres ein; die jüngsten, das erste Mal ablaichenden Milchner befanden sich gemäß statistischer Erfassung im 4. Lebensjahr, die dazugehörigen Rogner im 5. Lebensjahr (Witkowski, 1988).

5. Eier

Die Eier des Huchens haben einen Durchmesser von 4,46 mm (Mittelwert) und zeigen eine weißliche bis bernsteingelbe Färbung.

Mikropyle: Die Öffnung des Mikropylenganges liegt direkt an der Eihüllenoberfläche. Hier erweitert sich der Besamungskanal trichterartig zu einem flach auslaufenden Hof. Der Mikropyleneingangsdurchmesser beläuft sich im Mittel auf 4,8 µm; für den dem Eingang angeschlossenen Hof ergaben sich Werte zwischen 34,6 und 43,5 µm im Durchmesser (Abb. 1 und Abb. 2). Bei einigen Exemplaren erkennt man spiralig-angelegte Versteifungen im Inneren des Mikropylenganges (Abb. 1).

Oberfläche: Die Oberfläche ist glatt und ohne Haftfäden. Das einzige Profil liefern die über die gesamte Außenhülle verteilten Poren (Abb. 3). Diese sind gegenüber ihrer Umgebung scharf abgegrenzt. Ihre kreisrunde Form hat einen Durchmesser von 275 nm. Hochgerechnet durchziehen im Schnitt 29,235.000 Radiärkanäle die *Zona radiata*.

Bruch/Schnitt: Die Eihülle oder *Zona radiata* weist mit 29,4 µm im Mittel (maximal 34 µm) eine beachtliche Stärke auf. Eine Zonierung ihrerseits ist nicht augenscheinlich. Im Schnittbild erkennt man den radiären Verlauf der Porenkanäle (Abb. 4).

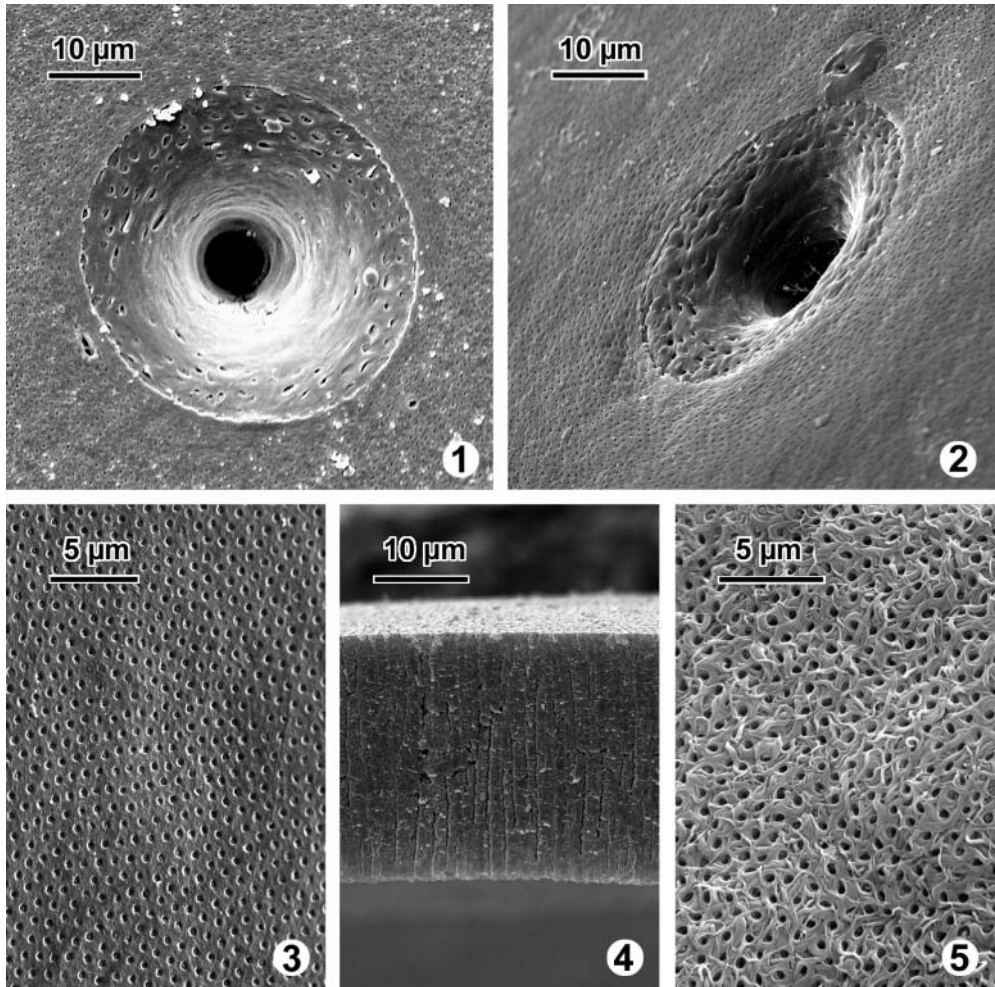
Innenfläche: Die innerste Schicht der *Zona radiata interna* bildet, dem Embryo zugewandt, ein wirres Geflecht an fadenartigen Strukturen aus, in deren Zwischenräume gut sichtbar Poren eingelassen sind (Abb. 5).

Tab. 1: Die wichtigsten Merkmale der Eier des Huchens

Eiablage	Farbe	Durchmesser (mm)	Eihülle Dicke	Eizahlen	Öltropfen	Haftzotten	Mikropyle	Poren-Ø	Porendichte
benthisch, nicht klebend	weißlich bis bernsteingelb	ungequollen 4,46 mm	30 µm	1000 bis 2000 per kg	keine	keine	Typ III	0,28 µm	829×10 ³ pro mm ²

6. Diskussion

Die festgestellte Eigröße von 4,46 mm im ungequollenen Zustand steht in ganz gutem Einklang sowohl mit dem von Penaz und Prihoda (1981) konstatierten Durchmesser von 3,95 mm als auch mit den von diversen sekundären Literaturquellen angegebenen 5 mm (Muus und Dahlström, 1968; Terofal, 1984; Vilcinskas, 1993). Generell erweisen sich Salmoniden-Eier



Rasterelektronenmikroskopische Bilder des Huchen-Eies:

Abb. 1: Öffnung des Mikropylenganges mit trichterartigem Besamungskanal.

Abb. 2: Schrägansicht des Mikropylentrichters.

Abb. 3: Die Oberfläche des Eies ist glatt und nur durch eine Vielzahl von Poren unterbrochen.

Abb. 4: Im Schnitt durch die Eihülle erkennt man deutlich den radiären Verlauf der Porenkanäle. Der helle Streifen oben ist die Schrägansicht der Außenseite.

Abb. 5: Eihülle von der Innenseite. In den Zwischenräumen der fadenartigen Strukturen sind die Poren eingelassen.

im interfamiliären Größenvergleich der heimischen Ichthyologie als führend. So verfügen die Eier von *Salmo trutta*, gleich wie jene der beiden Unterarten *Salmo trutta fario* und *Salmo trutta lacustris*, über einen Durchmesser zwischen 4,5 und 5,5 mm liegend, jener der Eier des Gattungsverwandten *Salmo salar* bewegt sich sogar in einem Bereich von 6 bis 7 mm (Riehl, 1980). Tendenziell steht die jeweilige Eigröße stets in Relation zu Länge beziehungsweise Gewicht des dazugehörigen Tieres (Bartel et al., 1999); indirekt besteht somit ein Zusammenhang zum Alter des Weibchens.

Neben dem Umfang der Eier an sich verfügt das Ei von *Hucho hucho* des weiteren über eine beachtliche Hüllenstärke (siehe Ergebnisse). Entsprechend jener Theorie, wonach sich die

Dicke der *Zona radiata* der mechanischen Beanspruchung, welcher sie sich postlaichend ausgesetzt sieht, anpasst (Riehl, 1995; Riehl, 1996), ist dieser Tatbestand als logische Konsequenz auf das Vergraben der Eier in flachen Laichgruben anzusehen (Scheuring, 1938; Hartl, 1994). Die deutliche Radiärstreifung der Eihülle ist auch von anderen Salmonidenarten dokumentiert (Young und Smith, 1956; Hurley und Fisher, 1966; Flügel, 1967; Bell et al., 1969; Osanai, 1977; Lönning, 1981; Kobayashi, 1982; Schmehl und Graham, 1987).

In seinem äußeren Erscheinungsbild ist das Ei des Huchens, abgesehen von den zahlreich die Oberfläche durchstoßenden Porenöffnungen, glatt. Ebenso strukturlos sind die Oberflächen der Eier von *Oncorhynchus gorbuscha*, *Salmo trutta* und *Salmo gairdneri* (heute *Oncorhynchus mykiss*) (Schmehl und Graham, 1987). Demgegenüber stehen innerhalb der Familie der Lachsartigen die mit einer rauen Außenseite versehenen Eier von *Salvelinus namaycush*, *Oncorhynchus kisutch* und *Oncorhynchus tshawytscha* (Schmehl und Graham, 1987). Zudem sind alle bisher untersuchten Eier der Salmoniden nicht klebrig (Patzner und Glechner, 1996). Die Mikropyle nimmt lediglich 0,003% der gesamten Eioberfläche in Anspruch – der Hauptgrund, weshalb die Mikropyle kaum mit dem Stereomikroskop, geschweige denn mit freiem Auge ausgemacht werden kann. Dieses geringe Gesamtausmaß scheint im Hinblick auf die Besamung kontraproduktiv zu sein, erwartet man sich doch eher einen Erfolg, wenn das Mikropylenareal und somit die auf die Spermien wirkende Leitstruktur möglichst umfangreich sind. Jedoch befindet sich der Huchen damit in guter Gesellschaft: Sämtliche Vertreter der Salmoniden besitzen Eier großen Ausmaßes mit im Verhältnis dazu verschwindend kleinen Mikropylenarealen. Stellvertretend sollen hierfür *Oncorhynchus gorbuscha* (Stehr und Hawkes, 1979) und *Salmo salar* (Riehl, 1980) angeführt werden. Aufgrund dessen sind für eine erfolgreiche Besamung größere Mengen an Spermien erforderlich. Im Rahmen einer von Yanagimachi et al. (1992) durchgeführten Studie wurden im näheren mikropylären Umfeld 10^7 bis 10^8 Spermazellen pro ml festgestellt. Zusätzlich wäre ein Anlocken der Spermien mit Hilfe von Pheromonen denkbar.

Die in den Mikropylengang eingelagerten spiraligen Leisten dienen der Stabilisierung des Kanals und verhindern dessen Kollabieren (Riehl und Schulte, 1977). Der Mikropylenkanal mündet in einer trichterförmigen Erweiterung nach außen. Eine Mikropylengrube im eigentlichen Sinn gibt es nicht, deshalb lässt sich die Mikropyle des Huchens dem Typ III der Klassifizierung nach Riehl (1991) zuordnen, ein unter Salmoniden sehr weit verbreiteter Mikropylentyp. Weitere Beispiele: *Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta*, *Salmo trutta fario* etc. Salmoniden-Eier welche mit einem etwas stärker ausgeprägten Hof ausgestattet sind, gehören dem Typ II an. Hierzu zählen unter anderem *Salmo salar* und *Salvelinus alpinus*. Der flache Mikropylenhof ist zur umgebenden Eihülle leicht nach unten versetzt. In Kombination mit der abweichenden Morphologie legt dies den Schluss nahe, dass es sich bei dem Hof um eine Aussparung der *Zona radiata* externa handelt. Selbiges Phänomen konnte auch bei *Oncorhynchus keta* festgestellt werden (Kobayashi und Yamamoto, 1981).

7. Danksagung

Für die Bereitstellung der Eier danken wir Herrn Robert Rauch vom Alpenzoo Innsbruck.

8. Literatur

- Bartel, R., K. Bieniarz und P. Epler, 1999. The relationship between egg size, and the size and age of Danube salmon (*Hucho hucho* L.) females. Arch. Ryb. Pol. 7: 221–226.
- Bayr. Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, 2000. Ergebnisse der Artenkartierungen in den Fließgewässern Bayerns. 212 S. Presse-Druck- und Verlags-GmbH, Augsburg.
- Bell, G. R., G. E. Hoskins und J. W. Bagshaw, 1969. On the structure and enzymatic degradation of the external membrane of the salmon egg. Can. J. Zool. 47: 146–148.
- Benda, H., E. Bruscheck, M. Schussmann, K. Scheffold, und G. Tomaschko, 1962. Zur Naturgeschichte und Fischereiwirtschaft des Huchens. Österr. Fischerei 15: 134–140.
- Berg, R. und S. Blank, 1989. Fische in Baden-Württemberg. 158 S. Ministerium für Ländlichen Raum, Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Stuttgart.
- Duncker, G., 1960. Die Fische der Nordmark. 432 S. Kommissionsverlag Cram, de Gruyter und Co., Hamburg.
- Flügel, H., 1967. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Oocyten und Eiern einiger Knochenfische. Z. Zellforsch. 83: 82–116.

- Gerstmeier, R. und T. Romig, 1998. Die Süßwasserfische Europas. 367 S. Franckh-Kosmos Verlags-GmbH und Co., Stuttgart.
- Hartl, A., 1994. Der Huchen. Datz 47: 148–151.
- Harsányi, A., 1982. Der Huchen. 175 S. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- Hauer, W., 2003. Faszination Huchen. 132 pp. Leopold Stocker Verlag, Graz.
- Holcik, J. K. Hensel, J. Nieslanik, und L. Skacel (Hrsg.), 1988. The Eurasian Huchen, *Hucho hucho*. Largest salmon of the world. Perspectives in Vertebrate Science 11, 1–239.
- Humpesch, U. H., 1985. Gibt es die optimale Wassertemperatur für die Erbrütung von Salmoniden- und Thymalliden-eiern? Österr. Fischerei 38: 273–279.
- Hurley, D. A. und K. C. Fisher, 1966. The structure and development of the external membrane in young eggs of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). Can. J. Zool. 44: 173–190.
- Ivaška, S., 1951. Huchen – Fang und künstliche Aufzucht. S. Verlag Tatran, Bratislava.
- Kobayashi, W., 1982. The fine structure and amino acid composition of the envelope of the chum salmon egg. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool. 23: 1–12.
- Kobayashi, W. und T. S. Yamamoto, 1981. Fine structure of the micropylar apparatus of the Chum Salmon egg, with a discussion of the mechanism for blocking polyspermy. J. Exp. Zool. 217: 265–275.
- Ladiges, W. und D. Vogt, 1979. Die Süßwasserfische Europas. 2. Auflage. 299 S. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- Lohmann, M., 1991. Die Fische des Chiemsees. 88 S. Columbia Verlag, Prien am Chiemsee.
- Lönnig, S., 1981. Comparative electron microscope studies of the chorion of the fish egg. Rapp. P-V Reum. Cons. Int. Explor. Mer. 178: 560–564.
- Müller, R., 1992. Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. Hydrobiologica 243/244: 261–268.
- Muus, B. J. und P. Dahlström, 1968. BVL Bestimmungsbuch Süßwasserfische. 224 S. BLV GmbH, München.
- Osanai, K., 1977. Scanning electron microscopy of the envelopes surrounding the chum-salmon oocytes. Bull. Mar. Biol. St Asamusii 16: 21–25.
- Patzner, R. A. und R. Glechner, 1996. Attaching structures in eggs of native fishes. Limnologia 26: 179–182.
- Pedroli, J.-C., B. Zaugg und A. Kirchhofer, 1991. Verbreitungsatlas der Fische und Rundmäuler in der Schweiz. 207 S. Schweizerisches Zentrum für die kartografische Erfassung der Fauna, Neuchâtel.
- Penaz, M. und J. Prihoda, 1981. Reproduction and early ontogeny of *Hucho hucho*. Acta Sc. Nat. Brno 15 : 1–33.
- Pintér K. und Erzberger, P., 1998. Die Fische Ungarns. 1. deutsche Auflage. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Riehl, R., 1980. Micropyle of some salmonids and coregonids. Env. Biol. Fish. 5: 59–66.
- Riehl, R., 1991. Die Struktur der Oocyten und Eihüllen oviparer Knochenfische – eine Übersicht. Acta Biol. Benrodis 3: 27–65.
- Riehl, R., 1995. Die Eier und Eihüllen von Knochenfischen. In: Greven, H. und R. Riehl: Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische: 11–26. Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.
- Riehl, R., 1996. The ecological significance of the egg envelope in Teleosts with special reference to limnic species. Limnologia 26: 183–189.
- Riehl, R. und E. Schulte, 1977. Vergleichende rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an den Mikropylen ausgewählter Süßwasser-Teleostee. Arch. Fisch. Wiss. 28: 95–107.
- Scheuring, L., 1938. Brutpflege bei Fischen. Wochenschr. f. Aqu. u. Terr. Kunde 35: 386–389.
- Schindler, O., 1975. Unsere Süßwasserfische. 222 S. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Schmehl, M. K. und E. F. Graham, 1987. Comparative ultrastructure of the *zona radiata* from eggs of six species of salmonids. Cell Tissue Res. 250: 513–519.
- Stehr, C. M. und J. W. Hawkes, 1979. The comparative ultrastructure of the egg membrane and associated pore structures in the Starry Flounder, *Platichthys stellatus* (Pallas), and Pink Salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). Cell Tissue Res. 202: 347–356.
- Terofal, F., 1984. Süßwasserfische in europäischen Gewässern. 287 S. Mosaik Verlag GmbH, München.
- Vilcinskas, A., 1993. Einheimische Süßwasserfische. 207 S. Weltbild Verlag GmbH, Augsburg.
- Witkowski, A., 1988. The spawning run of the huchen. Acta Ichthyologica et Piscatoria, 18: 23–31.
- Yanagimachi, R., Cherr, G. N. und M. C. Pillai, 1992. Factors controlling sperm entry into the micropyles of salmonid and herring eggs. Develop. Growth und Differ. 34: 447–461.
- Young, E. G. und D. G. Smith, 1956. The amino acids in the inchtulokeratin of salmon eggs. J. Biol. Chem. 219: 161–164.