

> Genetik und Fischerei

Zusammenfassung der genetischen Studien und Empfehlungen für die Bewirtschaftung



Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Bundesamt für Umwelt BAFU

> Genetik und Fischerei

*Zusammenfassung der genetischen Studien und Empfehlungen
für die Bewirtschaftung*

Impressum

Herausgeber

Bundesamt für Umwelt (BAFU)

Das BAFU ist ein Amt des Eidg. Departements für Umwelt, Verkehr, Energie und Kommunikation (UVEK).

Autoren

Dr. Pascal Vonlanthen: p.vonlanthen@aquabios.ch

Dr. Daniel Hefti: daniel.hefti@bafu.admin.ch

Arbeitsgruppe

Prof. Ole Seehausen, Eawag

Dr. David Bittner, Sektion Jagd und Fischerei des Kantons Aargau

Diego Dagani, BAFU

PD Dr. Carlo Largiadèr, Inselspital

Dr. Bänz Lundsgaard-Hansen, FIBER

Christoph Küng, Fischereiinspektorat des Kantons Bern

Zitierung

Vonlanthen P., Hefti D. 2016: Genetik und Fischerei. Zusammenfassung der genetischen Studien und Empfehlungen für die Bewirtschaftung. Bundesamt für Umwelt, Bern. Umwelt-Wissen Nr. 1637: 90 S.

Übersetzung

Laurence Frauenlob: Laurence.Frauenlob@t-online.de

Gestaltung

Stefanie Studer, 5444 Künten

Titelbild

Foto: Michel Roggo

PDF-Download

www.bafu.admin.ch/uw-1637-d

Eine gedruckte Fassung kann nicht bestellt werden.

Diese Publikation ist auch in französischer Sprache verfügbar.

© BAFU 2016

> Inhalt

Abstracts	5	6 Der Alet und der Cavedano (<i>Squalius</i> sp.)	52
Vorwort	7	6.1 Taxonomischer Status	52
1 Zusammenfassung und allgemeine Empfehlungen	8	6.2 Nationale Studien	52
2 Einleitung	10	6.3 Synthese der genetischen Studien über die Gattung <i>Squalius</i> und Vorschläge für die Bewirtschaftung	56
2.1 Genetische Vielfalt	11	7 Die Groppe (<i>Cottus gobio</i>)	59
2.2 Erhaltung der genetischen Eigenschaften	12	7.1 Taxonomischer Status	59
2.3 Wieso ist ein Besatz mit standortfremden Fischen problematisch?	12	7.2 Nationale Studien	59
2.4 Plastizität und lokale Anpassung	12	7.3 Studien auf lokaler und regionaler Ebene	62
2.5 Definition von Bewirtschaftungseinheiten	14	7.4 Synthese der genetischen Studien über die Groppen und Vorschläge für die Bewirtschaftung	64
3 Die Forellen (<i>Salmo</i> sp.)	15	8 Die Felchen (<i>Coregonus</i> sp.)	67
3.1 Taxonomischer Status	15	8.1 Taxonomischer Status	67
3.2 Nationale Studien	15	8.2 Synthese der genetischen Studien über die Felchen und Vorschläge für die Bewirtschaftung	67
3.3 Studien auf lokaler und regionaler Ebene	17	9 Der Hecht (<i>Esox</i> sp.)	69
3.4 Synthese der genetischen Studien über die Forellen und Vorschläge für die Bewirtschaftung	31	9.1 Taxonomischer Status	69
4 Die Äsche (<i>Thymallus thymallus</i>)	34	9.2 Nationale Studien	69
4.1 Taxonomischer Status	34	9.3 Studien auf lokaler und regionaler Ebene	70
4.2 Nationale Studien	34	9.4 Synthese der genetischen Studien über die Hechte und Vorschläge für die Bewirtschaftung	70
4.3 Studien auf lokaler und regionaler Ebene	36	10 Der Seesaibling (<i>Salvelinus</i> sp.)	71
4.4 Synthese der genetischen Studien über die Äschen und Vorschläge für die Bewirtschaftung	42	10.1 Taxonomischer Status	71
5 Die Nasen (<i>Chondrostoma</i> sp., <i>Parachondrostoma toxostoma</i>)	46	10.2 Studien auf lokaler und regionaler Ebene	71
5.1 Taxonomischer Status	46	10.3 Synthese der genetischen Studien über die Seesaiblinge und Vorschläge für die Bewirtschaftung	71
5.2 Nationale Studien	46	11 Das Rotaugen (<i>Rutilus rutilus</i>)	72
5.3 Synthese der genetischen Studien über die Nasen und Vorschläge für die Bewirtschaftung	49	11.1 Taxonomischer Status	72
		11.2 Nationale Studie	72
		11.3 Regionale Studie	73
		11.4 Synthese der genetischen Studien über die Rotaugen und Vorschläge für die Bewirtschaftung	74

12 Der Flussbarsch (<i>Perca fluviatilis</i>)	75
12.1 Taxonomischer Status	75
12.2 Nationale Studie	75
12.3 Regionale Studien	75
12.4 Synthese der genetischen Studien über die Flussbarsche und Vorschläge für die Bewirtschaftung	77
<hr/>	
13 Der Stichling (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	78
13.1 Taxonomischer Status	78
13.2 Synthese nationale und regionale Studien	78
<hr/>	
14 Anhang	79
14.1 Angewandte genetische Methoden	79
14.2 F_{ST} : ein Mass für die genetische Differenzierung	81
<hr/>	
Literatur	83
Verzeichnisse	86
Glossar	89

> Abstracts

Stocking still plays a key role in fisheries management. In addition to the quantitative aims of stocking, the origin of the fishes to be stocked is important in order to maintain the genetic specificities of the native populations. In this context, it is particularly useful to identify different management units based on the genetic composition of the wild populations. Today, this is possible through the use of modern methodologies based on DNA-analysis. Due to the standardization of these methods, their costs are affordable to fishery managers. The present document proposes a synopsis of all genetic studies performed in Switzerland during the last 15 years in the context of fisheries management. Practical recommendations are given for each of the species included in these studies.

Keywords:
population genetic, stocking
policies, fisheries management,
conservation

Der Besatz spielt immer noch eine wichtige Rolle bei der fischereilichen Bewirtschaftung. Zusätzlich zu den rein quantitativen Aspekten, muss beim Besatz auch auf die Herkunft der eingesetzten Fische geachtet werden. Die genetischen Eigenheiten der lokal vorhandenen Population darf durch die Besatzfische nicht verändert werden. Daher dürfen nur Fische besetzt werden, die direkt von der lokalen Population abstammen. Anhand von DNA-Analysen kann die genetische Identität der Besatzfische bestimmt werden. Durch die Standardisierung dieser Methoden konnten die Kosten so gesenkt werden, dass sie heute für die Bewirtschafteter verfügbar sind. Das vorliegende Dokument schlägt eine Synthese von genetischen Studien vor, die in der Schweiz in den letzten 15 Jahren im Rahmen der genetischen Untersuchungen der Fischbestände durchgeführt wurden. Es formuliert konkrete Empfehlungen über alle diskutierten Arten.

Stichwörter:
Populationsgenetik, Besatz,
fischereiliche Bewirtschaftung,
Arternförderung

Le repeuplement joue un rôle prépondérant en matière de gestion piscicole. Hormis les objectifs quantitatifs, l'origine des poissons immergés constitue un facteur clé afin de ne pas péjorer les spécificités génétiques de la population receveuse. Dans ce contexte, il est utile de pouvoir définir des unités de gestion sur la base des spécificités génétiques des populations naturelles. Cela est aujourd'hui possible grâce à des méthodes modernes basées sur l'analyse de l'ADN. La standardisation de ces méthodes a par ailleurs permis d'abaisser considérablement les coûts de ces analyses, les rendant ainsi accessibles aux gestionnaires. Le présent document propose une synthèse de l'ensemble des études génétiques réalisées ces quinze dernières années en Suisse en matière de gestion génétique des populations piscicoles. Il formule également des recommandations pratiques pour toutes les espèces traitées.

Mots-clés:
génétique des populations,
repeuplement, gestion piscicole,
conservation

Le pratiche di ripopolamento giocano ancor'oggi un ruolo fondamentale nell'ambito della gestione piscicola. Oltre agli aspetti di natura quantitativa, esse devono prestare particolare attenzione all'origine del materiale di ripopolamento, fattore chiave nel mantenimento della composizione genetica specifica di una popolazione locale. In questo contesto, è molto importante poter definire delle unità di gestione sulla base delle specificità genetiche delle popolazioni naturali. Le moderne tecniche di analisi genetiche permettono questo tipo di approccio e, grazie alla standardizzazione dei metodi, sono oggi accessibili ai gestori della pesca. Questa pubblicazione propone una sintesi degli studi in termini di gestione genetica delle popolazioni piscicole effettuati negli ultimi quindici anni in Svizzera. Inoltre, per tutte le specie trattate sono formulate delle raccomandazioni pratiche.

Parole chiave:
genetica delle popolazioni
ripopolamento, gestione della
pesca, conservazione

> Vorwort

Mit dem Besatz von künstlich erbrüteten Jungfischen wird angestrebt, einheimische Fischpopulationen in Gewässern mit Lebensraum-Defiziten zu fördern. Langfristig sollen gemäss der Strategie Biodiversität Schweiz die Lebensräume der Fische so aufgewertet werden, dass auf diese Massnahmen sukzessive verzichtet werden kann. Die Renaturierung der Gewässer trägt in den nächsten Jahrzehnten zu diesem Ziel bei.

In der Zwischenzeit soll die Bewirtschaftung der Fischbestände weiter optimiert werden, damit die Risiken des Besatzes mit künstlich erbrüteten Fischen möglichst minimiert werden. Risiken und Unsicherheiten bestehen bei der Effizienz und der Wirksamkeit der Massnahmen sowie den Einflüssen von Besatzfischen auf die vorhandene Wild-Fischpopulation.

Die Besatzstrategien haben sich in den letzten Jahrzehnten bereits stark entwickelt. Von einem mehrheitlich quantitativen Ansatz haben sich die Massnahmen in Richtung eines qualitativen Ansatzes verschoben. Dabei stehen die genetischen Eigenschaften und die lokale Anpassung von Populationen im Vordergrund der fischereilichen Bewirtschaftung. Dieser Paradigmenwechsel wurde durch neue wissenschaftliche Erkenntnisse im Bereich der Genetik unterstützt.

Neue Technologien erlauben es heute, die genetischen Eigenschaften jeder Population zu erfassen und die Konsequenzen der Besatzmassnahmen zu erkennen. Diese Methoden haben gezeigt, wie gross die Biodiversität auf der genetischen Ebene innerhalb einer Art ist. Dies hat direkte Konsequenzen darauf, wie diese Arten in Zukunft bewirtschaftet werden sollen.

Den kantonalen Fachstellen stehen heute bereits verschiedene leistungsfähige Instrumente zur Verfügung, die eine gute Planung der Besatzmassnahmen ermöglichen. Die vorliegende Publikation fasst die aktuellen Kenntnisse zur Genetik der einheimischen Fische zusammen, ergänzt damit die Planungsgrundlagen und unterstützt so die kantonalen Fachstellen bei der Erhaltung und Förderung der einheimischen Fischpopulationen.

Hans Romang
Leiter der Abteilung Arten, Ökosysteme, Landschaften
Bundesamt für Umwelt (BAFU)

1 > Zusammenfassung und allgemeine Empfehlungen

Bei der Bewirtschaftung der Fische in der Schweiz spielen Besatzmassnahmen eine wichtige Rolle. Kantone regeln die Bewirtschaftung und bestimmen, falls notwendig, geografisch definierte Bewirtschaftungseinheiten. Eine nachvollziehbare und objektive Bestimmung von Bewirtschaftungseinheiten setzt eine gute Datengrundlage voraus. Diese Datengrundlage ist je nach untersuchter Fischart mehr oder weniger gut.

In diesem Dokument wurden die von 1999 bis 2015 für die Schweiz relevanten genetischen Arbeiten zusammengefasst. Die Daten wurden zudem im Sinne einer Hilfestellung für die Definition von Bewirtschaftungseinheiten ausgewertet. Die in diesem Dokument ausgearbeiteten allgemeinen Empfehlungen stellen daher eine Vereinfachung der teilweise komplexen Gegebenheiten und Resultate dar. Es kann daher sein, dass bei genauen Untersuchungen von diesen Empfehlungen abweichende Muster festgestellt werden. Die hier formulierten allgemeinen Grundsätze ermöglichen es, im Rahmen der Bewirtschaftung der Schweizer Fischbestände kantonal und regional biologisch sinnvolle Einheiten zu definieren. Dies, um die möglichen negativen Einflüsse von Besatzmassnahmen zu minimieren.

Die verschiedenen genetischen Studien haben gezeigt, dass die Grösse dieser sinnvollen Bewirtschaftungseinheiten stark von der Biologie der einzelnen Fischarten abhängig ist. So weisen Groppen (*Cottus gobio*) bereits innerhalb von mittelgrossen Gewässern und kurzen Strecken von wenigen Kilometern signifikante genetische Unterschiede auf. Demgegenüber scheinen Nasen (*Chondrostoma nasus*) ein grosses Verbreitungsgebiet gehabt zu haben, mit intensivem Genaustausch auch über längere Strecken von mehreren 100 km. So wiesen die Nasen aus der Sense im Kanton Freiburg und der Wiese im Kanton Basel-Stadt zum Beispiel keine genetischen Unterschiede auf, während innerhalb der Sense mehrere genetisch differenzierte Groppenpopulationen beobachtet werden konnten.

Die in dieser Arbeit zusammengetragenen Resultate zeigen deutlich, dass für die Bewirtschaftung der Fische in Schweizer Gewässern **eine möglichst lokale Bewirtschaftung anzustreben ist**. Dies, um die genetischen Eigenschaften und die lokalen Anpassungen von Populationen zu erhalten.

Folgende allgemeingültigen Empfehlungen können abgegeben werden:

- a) In sich natürlich fortpflanzenden Populationen können evolutionär relevante Prozesse wie Partnerwahl und die natürliche Selektion ungestört ablaufen. Durch Besatzmassnahmen wird in diese Prozesse eingegriffen, was zu einem Fitnessverlust von Wildfischen führen kann (z. B. durch die Einführung von neuen Krankheiten oder durch den Verlust von lokaler Anpassung). **Wenn die natürliche Fortpflanzung in einem Gewässer funktioniert, sollte deshalb immer auf Besatzmassnahmen verzichtet werden.**
- b) Sind Besatzmassnahmen notwendig, dann sollten die Elterntiere oder die Besatzfische möglichst im gleichen Gewässer und geografisch möglichst nahe zum Besatzort gelegen, beschafft werden. Dabei sollten genügend Elterntiere verwendet und Domestikationseffekte (Elterntierhaltung in der Zucht, Aufziehen der Jungfische in der Zucht) vermieden werden.
- c) Ist eine lokale Bewirtschaftung aus gerechtfertigten Gründen nicht möglich, wie zum Beispiel bei Wiederansiedlungen, dann **sollten geografisch möglichst nahe gelegene Populationen aus ähnlichen Gewässertypen verwendet werden.**

Die Tabelle 1 gibt einen Überblick, ab welchen Distanzen zwischen Population der jeweiligen Art genetische Unterschiede auftreten. Diese lassen sich als Richtwerte für die Suche nach Quellpopulationen für Wiederansiedlungen verwenden.

Tab. 1 > Allgemeine Empfehlungen zur Definition von Bewirtschaftungseinheiten

Fischart	Bewirtschaftungseinheiten	Anzahl Studien	Gewässerdistanz bis >80 % der F_{ST} Signifikant
Forellen	Lokal	15	20 km
Äsche	Lokal	5	20 km
Nase	Einzugsgebiet	1	<100 km
Alet und Cavedano	Teileinzugsgebiet	1	50 km
Groppe	Lokal	5	10 km
Felchen	Seespezifisch + Art*	–	–
Hecht	Gewässerspezifisch	2	–
Seesaibling	Seespezifisch + Art*	2	–
Rotauge	Gewässerspezifisch	2	–
Flussbarsch	Seespezifisch + Art*	5	–
Stichling	Keine	10	–

* Bei den Felchen, den Seesaiblingen und den Flussbarschen können in gewissen Seen mehrere Arten sympatrisch vorkommen. Diese müssen zwingend getrennt voneinander bewirtschaftet werden.

2 > Einleitung

Im Jahr 2002 publizierte das Bundesamt für Umwelt BAFU (damals noch BUWAL) in der Reihe «Mitteilungen zur Fischerei» ein Dokument mit dem Titel «Genetische Aspekte des Schutzes und der nachhaltigen Bewirtschaftung von Fischarten» [1]. Dadurch sollten die in der Bewirtschaftung der Fische eingebundenen Akteure für die Bedeutung der Genetik sensibilisiert werden, insbesondere in Bezug auf Besatzmassnahmen (supportive breeding). Der Artikel beinhaltete konkrete praktische Empfehlungen zur Auswahl und Hälterung von Elterntieren mit dem Ziel, Domestizierung zu vermeiden und negative Auswirkungen auf die genetische Vielfalt der Wildfische so gering wie möglich zu halten.

Die oben erwähnte Publikation enthält auch eine Synthese genetischer Studien zu Forellen (*Salmo* sp.), Äschen (*Thymallus thymallus*), Felchen (*Coregonus* sp.), Seesaiblingen (*Salvelinus* sp.) und Groppen (*Cottus gobio*). Vor 15 Jahren verfügten jedoch die genetischen Untersuchungsmethoden mittels Protein-Markern nicht über genügend Aussagekraft, um die genetischen Strukturen von Populationen vollständig aufzulösen und präzise Bewirtschaftungseinheiten zu definieren. Die genetischen Methoden haben sich inzwischen stark weiterentwickelt. Deshalb ist es an der Zeit, die zwischen 1999 und 2015 durchgeführten Studien zusammenzufassen, um deren Lehren im Hinblick auf eine nachhaltige Bewirtschaftung umsetzen zu können.

Das vorliegende Dokument ist nach Fischarten gegliedert. In jedem Kapitel wird der taxonomische Status der Arten (oder Artengruppe) kurz dargestellt. Anschliessend wird ein Einblick in die auf europäischer oder nationaler Ebene durchgeführten genetischen Untersuchungen gewährt. Die Resultate dieser Studien erlauben es, die bedeutenden Bewirtschaftungs- und Naturschutzeinheiten zu definieren sowie ihre phylogenetischen Verhältnisse aufzuzeigen. Danach wird die genetische Struktur der Populationen auf lokaler und regionaler Ebene dokumentiert. Die Bewirtschaftungs- und Naturschutzeinheiten werden detailliert dargestellt, und es werden lokale Anpassungsmechanismen und/oder Phänomene der Artbildung aufgezeigt. Schliesslich werden die Resultate zusammengefasst, und falls möglich wird eine Empfehlung für die Bewirtschaftung formuliert.

Die meisten Fachausdrücke sind im Glossar erklärt und im digitalen Dokument mit einem Hyperlink versehen. Die angewandten genetischen Methoden sind im Anhang kurz beschrieben.

2.1 Genetische Vielfalt

Strategie Biodiversität Schweiz: Ziel 4

«Die genetische Verarmung wird bis 2020 gebremst, wenn möglich gestoppt. Die Erhaltung und die nachhaltige Nutzung der genetischen Ressourcen, einschliesslich der Nutztiere und Kulturpflanzen, werden gesichert.»

Die genetische Vielfalt der lebenden Organismen ist, wie auch die Artenvielfalt und die Vielfalt der Lebensräume, ein wichtiger Teil der globalen Biodiversität. Ihre Erhaltung gehört zu den zehn Zielen der «Strategie Biodiversität Schweiz», die 2012 vom Bundesrat verabschiedet wurde. Es ist erwiesen, dass die genetische Vielfalt für die Erhaltung der Artenvielfalt und für die Stabilität und das Funktionieren von Ökosystemen eine zentrale Rolle spielt.

Die Vielfalt an Genen (im Dokument von nun an genetische Vielfalt genannt), die innerhalb einer Art und ihren Populationen beobachtet werden können, ist auf Mutationen im Genom, Rekombination, Genfluss, genetische Drift und auf lokale Anpassungen an äussere Gegebenheiten zurückzuführen (als Antwort auf die natürliche Selektion). Individuen, die über Gene verfügen, welche ihnen in ihrer Umwelt Vorteile gegenüber anderen Individuen verschaffen, pflanzen sich mit erhöhter Wahrscheinlichkeit fort. Dadurch werden diejenigen Gene, die ihnen den Vorteil verschafft hatten, in der Population häufiger. Diese Möglichkeit, sich durch Evolution an die herrschenden Umweltbedingungen anzupassen, hängt vom Spektrum der in einer Population vorhandenen Genen ab. Aus diesem Grunde ist die genetische Vielfalt für den Fortbestand der Population einer Art so wichtig [2]. Ohne genetische Vielfalt wäre eine Anpassung an sich verändernde Umweltbedingungen nicht möglich. Der Erhaltung dieser genetischen Vielfalt kommt deshalb bei der Bewirtschaftung und beim Schutz von Tierarten eine wichtige Rolle zu. In der Regel gilt: Je grösser die genetische Vielfalt einer Population ist, desto robuster ist diese Population gegenüber Veränderungen in der Umwelt und umso grösser ist ihre Überlebenschance.

Die genetische Vielfalt kann sich entweder innerhalb einer Population (genetische Unterschiede zwischen Individuen, die derselben Population angehören) oder zwischen Populationen (genetische Unterschiede zwischen Individuen die unterschiedlichen Populationen angehören) befinden. Letztere kann als Massstab für die genetische Differenzierung zwischen Populationen dienen (F_{ST} -Wert). Die Bedeutung von einzelnen Populationen bezogen auf die genetische Diversität der gesamten Art steigt also, je grösser die genetischen Unterschiede (F_{ST} -Wert) zwischen den verschiedenen Populationen sind.

2.2 Erhaltung der genetischen Eigenschaften

Die genetischen Eigenschaften einer Population entwickeln sich fortlaufend durch evolutionäre Prozesse wie Selektion und genetische Drift. Der Einfluss dieser Prozesse auf eine Population hängt stark von deren Grösse ab. Kleine, isolierte Populationen sind wesentlich empfindlicher gegenüber genetischer Drift. Des Weiteren besteht in kleinen Populationen die Gefahr von Inzucht. Diese kann zum Aussterben einer Population beitragen, wenn die genetische Diversität verloren geht und es zu einer Akkumulation von schädlichen Allelen kommt.

2.3 Wieso ist ein Besatz mit standortfremden Fischen problematisch?

Oft wird angenommen, dass durch Besatzmassnahmen mit Fischen aus geografisch auseinander liegenden Populationen die Überlebenschancen einer lokalen Population erhöht werden können, weil sich durch den Besatz die lokale genetische Vielfalt steigern lässt. Es ist wichtig zu präzisieren, dass ein solcher künstlicher Genaustausch sich nur im Falle von Inzuchteffekten einer lokalen Population positiv auswirken wird. Wenn keine Inzuchtproblematik vorliegt, sind negative Auswirkungen auf die Überlebensfähigkeit der Population zu erwarten. Dies, weil die künstliche Vermischung der Populationen zum Verlust von lokalen Anpassungen führt und so die Überlebensfähigkeit der Population, auch Fitness genannt, reduziert wird. Anders als bei Grosssäugetieren sind Inzuchtphänomene bei Fischen in der Natur eher selten. Die grösste Gefahr besteht hier in den Zuchten.

Ziel einer nachhaltigen Bewirtschaftung muss daher sein, die genetischen Eigenschaften einzelner Populationen einer Art zu erhalten.

2.4 Plastizität und lokale Anpassung

Individuen der gleichen Art, die aber aus verschiedenen Gewässern stammen, weisen oft unterschiedliche äussere (z. B. morphologische) und innere (z. B. physiologische) Eigenschaften auf. Die Vielfalt der Färbungen bei Forellen aus dem Einzugsgebiet des Rheins in der Schweiz (*Salmo trutta*) ist ein guter Indikator dafür (siehe Abb. 1). Diese Unterschiede können entweder das Resultat einer sogenannten phänotypischen Plastizität sein oder auf Unterschieden im Erbgut beruhen.

Abb. 1 > Eine Auswahl von Schuppenkleidern der Forellen (*Salmo trutta*), die im Einzugsgebiet des Rheins in der Schweiz beobachtet werden können

Die Punkte, Farben und Zeichnungen sind Zeugen einer grossen phänotypischen Vielfalt.

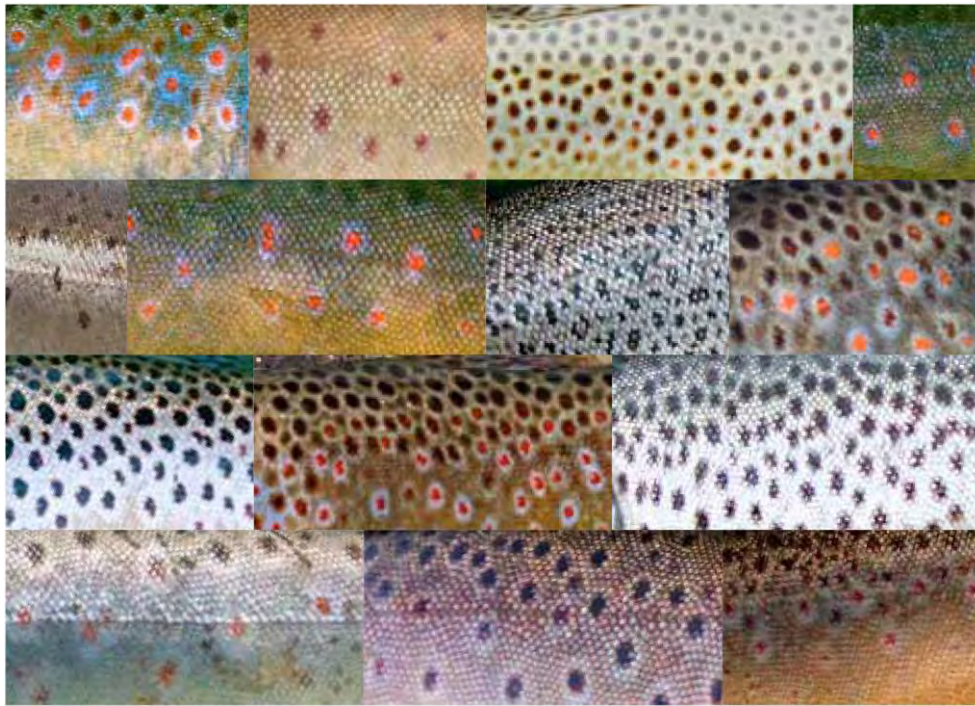


Bild aus [3]

Phänotypische Plastizität bezeichnet die Fähigkeit von Lebewesen, ihren Phänotyp als Antwort auf Umwelteinflüsse zu verändern, ohne dass der Genotyp verändert wird [4]. Die morphologischen Unterschiede, die aus der phänotypischen Plastizität entstehen, können einem Individuum eine höhere Fitness einräumen. Phänotypisch plastische Anpassungen werden nicht an die nächste Generation vererbt. Das Ausmass der Fähigkeit zur phänotypischen Plastizität hat aber eine genetische Komponente und kann an die Nachkommen vererbt werden [5].

Im Gegensatz zu phänotypisch plastischen Merkmalen werden genetisch basierte Merkmale, welche zum Beispiel das Erscheinungsbild oder das Verhalten eines Individuums beeinflussen, an die nächste Generation vererbt. Im Verlaufe der Zeit und unter Einwirkung der natürlichen Selektion werden so Genotypen und damit auch Phänotypen gefördert, die dem Individuum einen Vorteil gegenüber anderen, weniger gut angepassten Individuen, verschaffen. Das Zusammenspiel von Vererbung und natürlicher Selektion führt somit zu genetisch bedingten, lokalen Anpassungen an herrschende Umweltbedingungen.

Eine weitere Aufgabe der Bewirtschafter besteht folglich darin, die lokalen Anpassungen zu erhalten, indem so wenig wie möglich in die vorhandenen evolutionären Prozesse eingegriffen wird.

2.5

Definition von Bewirtschaftungseinheiten

In der Vergangenheit wurde die Bewirtschaftung der Fischbestände oft ohne Rücksicht auf die geografische Herkunft der Populationen vorgenommen. So wurden zum Teil Fische aus dem Ausland eingeführt und in schweizerische Gewässer eingesetzt. Heute fordert die Bundesgesetzgebung über die Fischerei eine Bewilligung des Bundes für den Einsatz von standortfremden Fischen (Art. 6 BGF). Als «standortfremd» gelten u. a. Populationen mit genetischen Differenzierungen (Art. 6, Abs. 2, VBGF). Durch die Erteilung dieser «Artenschutzbewilligung» soll der freie Transfer von Fischen aus verschiedenen Einzugsgebieten verhindert werden. Einsätze von einheimischen Fischen innerhalb des gleichen Einzugsgebietes bleiben ohne Bewilligung des Bundes möglich (Art. 8, Abs. 3, VBGF). Bewirtschaftungseinheiten, die auf genetischer Differenzierung basieren oder lokale Anpassung aufweisen, sind durch die Kantone im Rahmen ihrer Bewirtschaftungstätigkeit (Art. 8 Abs. 3 VBGF) zu bestimmen.

Diese rechtlichen Bestimmungen entsprechen insgesamt den wissenschaftlichen Empfehlungen für den Naturschutz, welche die genetischen Unterschiede und die lokalen Anpassungen als Kriterien für die Definition von Bewirtschaftungseinheiten heranziehen [6, 7]. Zwei ineinander übergreifende Einheiten werden heute verwendet:

- > Evolutionary Significant Unit (ESU);
- > Management Unit (MU).

Eine **ESU** ist eine Bewirtschaftungseinheit, die eine evolutionäre Komponente beinhaltet. Alleine die genetische Differenzierung an einem selektiv neutralen Marker (wie Mikrosatelliten) genügt also nicht, um eine ESU zu definieren. Ziel dieser Bewirtschaftungseinheit ist eine dauerhafte Erhaltung des evolutionären Potenzials [6]. Da eine ESU in der Regel mehrere MU beinhaltet, ist diese Bewirtschaftungseinheit einer MU übergeordnet.

Im Gegensatz zur ESU nimmt eine **MU** nicht Rücksicht auf ökologische und evolutionäre Faktoren. Sie wird lediglich definiert anhand der genetischen Unterschiede, die zwischen verschiedenen Populationen mittels selektiv neutraler Marker beobachtet werden [7].

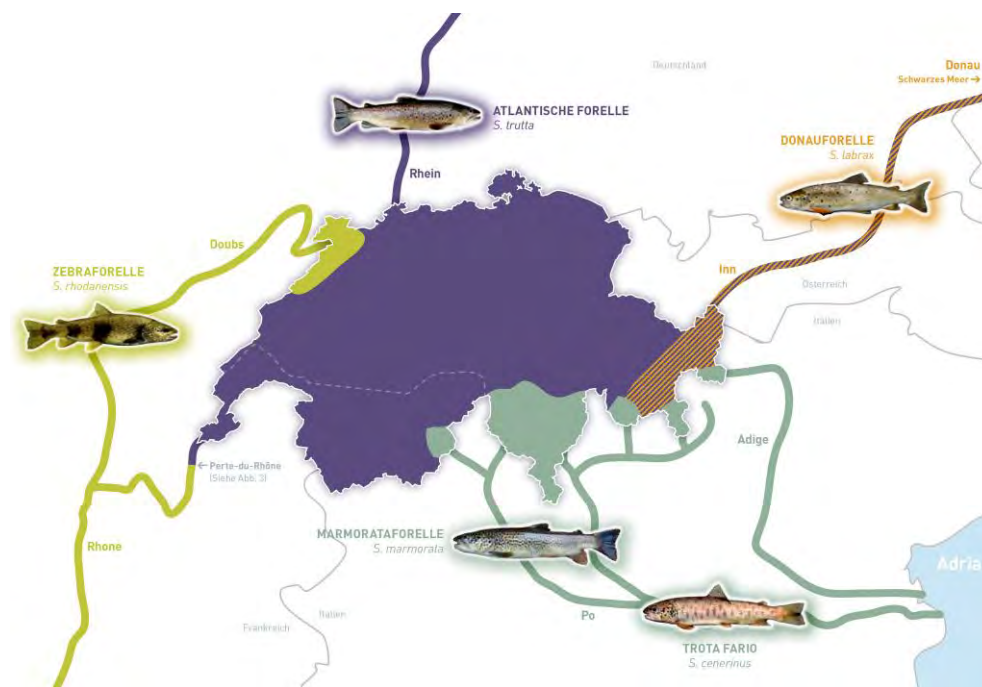
Für die Bewirtschaftung der Fischbestände sehen die Empfehlungen vor, dass je nach Fischart, Einzugsgebiet, Gewässer oder manchmal sogar nach verschiedenen Bereichen desselben Fließgewässers vorgegangen werden sollte. Dabei sollte jegliche künstliche Vermischung von Bewirtschaftungseinheiten durch Besatzmassnahmen vermieden werden.

3 > Die Forellen (*Salmo* sp.)

3.1 Taxonomischer Status

In der Schweiz ist die Forelle mit fünf Arten vertreten; jede gehört zu einer genetisch unterschiedlichen Evolutionslinie (Abb. 2) [8]: die atlantische Forelle (*Salmo trutta*), die Marmorataforelle (*Salmo marmoratus*), die Zebraforelle (*Salmo rhodanensis*), die adriatische Forelle (*Salmo cenerius*) und die Donauforelle (*Salmo labrax*).

Abb. 2 > Historische Verbreitung der verschiedenen Forellenarten in der Schweiz

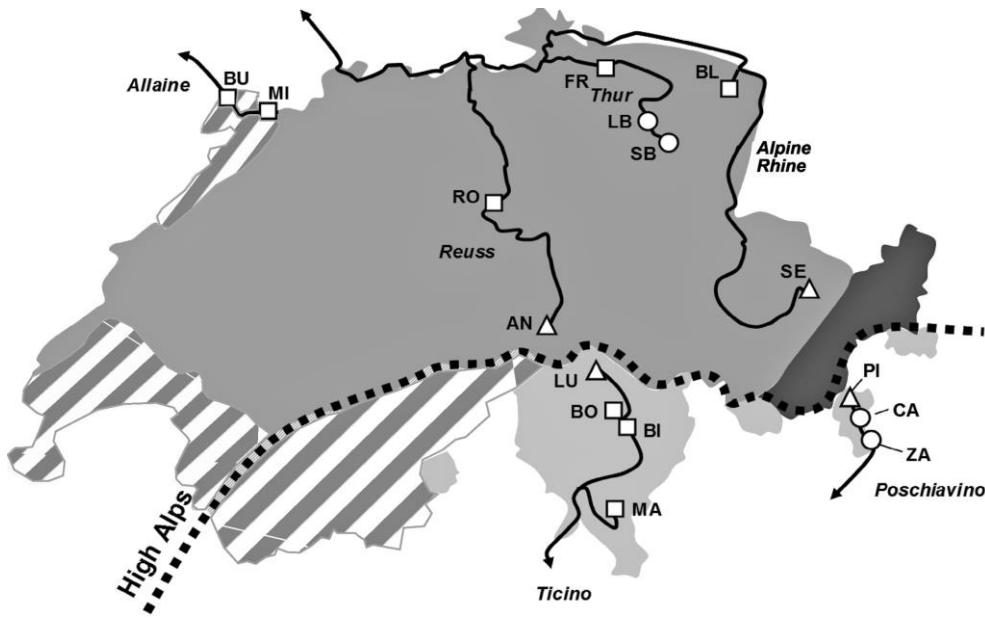


angepasst von [3]

3.2 Nationale Studien

Die unten aufgeführte Synthese basiert auf von der Eawag und der Universität Bern durchgeführten Untersuchungen der Forelle [9–11]. 30 Forellenpopulationen aus neun Schweizer Fließgewässern wurden untersucht. Die Studien beinhalten die Auswertung der genetischen Eigenschaften von 850 Individuen aus dem Einzugsgebiet des Rheins, der Rhône (Doubs), und des Po (Ticino, Etsch) (Abb. 3).

Abb. 3 > Lage der 30 untersuchten Populationen [11]



3.2.1 Studien basierend auf der Mikrosatellitenmethode

In dieser Studie sind 18 Mikrosatelliten Loci analysiert worden [9]. Zehn Loci waren neutral und acht mit Genen assoziiert, also nicht neutral, da durch die natürliche Selektion beeinflusst.

Die Analysen zeigen, dass trotz der durch Menschenhand entstandenen Vermischung der Populationen noch genetisch differenzierte Forellenpopulationen beobachtet werden können. In jedem Einzugsgebiet kann noch ein mehr oder weniger grosser Teil der genetischen Charakteristiken der ursprünglichen Forellenarten gefunden werden. Mit einem mittleren F_{ST} -Wert von 0,062 ist der genetische Unterschied zwischen den Populationen mässig. Die genetischen Unterschiede zwischen Populationen aus unterschiedlichen Einzugsgebieten sind höher als zwischen Populationen innerhalb eines Einzugsgebietes.

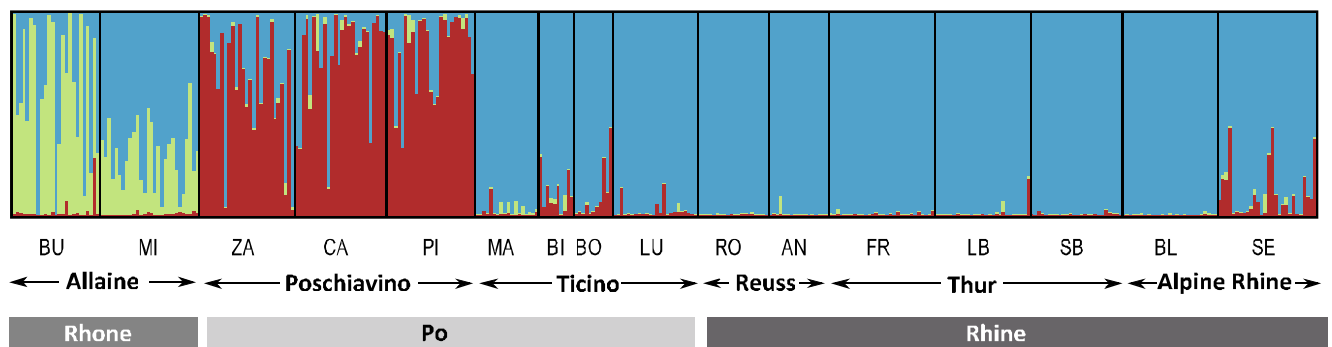
Die über Jahre praktizierte Besatzwirtschaft hat die genetische Integrität der Forellen stark beeinflusst, ohne jedoch die genetischen Eigenschaften der ehemals standorttypischen Arten ganz verschwinden zu lassen. Weiter zeigen fünf Mikrosatelliten-Loci, die nicht selektiv neutral sind, genetische Unterschiede zwischen den Einzugsgebieten auf, was als Hinweis auf eine lokale Anpassung innerhalb der Einzugsgebiete interpretiert werden kann. Zudem weisen andere an Gene gekoppelte Mikrosatelliten-Loci auf eine lokale Anpassung bezüglich der Wassertemperatur hin.

3.2.2 Studien basierend auf der AFLP-Methode

In derselben Studie und basierend auf derselben Probenahme, wurden auch 229 polymorphe AFLP-Loci und 369 Individuen analysiert [9]. Die Resultate bestätigen die genetische Unterscheidung der drei Einzugsgebiete und die systematische Introgression der atlantischen Forelle (*S. trutta*), die durch die Mikrosatellitenanalyse festgestellt worden ist (Abb. 4). Die AFLP-Studie bestätigt, dass innerhalb der Einzugsgebiete eine lokale Anpassung entlang der Höhengradienten vorliegt.

Abb. 4 > STRUCTURE-Analyse (gestützt auf AFLP-Daten) der Forellen aus verschiedenen Populationen der Einzugsgebiete (jeder vertikale Balken repräsentiert ein Individuum)

Die blaue Farbe entspricht der atlantischen Forelle (*S. trutta*) aus dem Einzugsgebiet des Rheins, die rote Farbe steht für die adriatische Forelle (*S. cenerius*) aus dem Einzugsgebiet des Po und die grüne Farbe für die Zebraforelle (*S. rhodanensis*) aus dem Einzugsgebiet des Doubs (Allaine).



3.3 Studien auf lokaler und regionaler Ebene

3.3.1 Die Forellen in der Allaine

Die durchgeführten genetischen Analysen [12] zeigen das Vorkommen von zwei Forellenarten in der Allaine auf:

- > Zebraforelle bzw. Doubsforelle (*S. rhodanensis*), standortgerecht im Einzugsgebiet des Doubs;
- > atlantische Forelle (*S. trutta*), eingeführt.

Beide Arten kommen innerhalb des gleichen Wasserlaufs (Allaine) vor. Die standortgerechte Zebraforelle (*S. rhodanensis*) lebt eher im Unterlauf, während die standortfremde atlantische Forelle insbesondere im Oberlauf der Allaine zu finden ist (Abb. 5). Die Phänotypen bestätigen die genetische Analyse. Im Oberlauf sind erwachsene Exemplare mit dem Phänotyp der atlantischen Forelle wesentlich häufiger als im Unterlauf. Die beiden Arten kommen teilweise nebeneinander vor, und obwohl sie sich zur selben Jahreszeit und zum Teil auch auf denselben Laichplätzen fortpflanzen, ist der Grad der Hybridbildung aussergewöhnlich gering. Es sind also Mechanismen vorhanden, welche die beiden Arten reproduktiv voneinander isolieren und eine Hybridisierung verhindern. Welche dies sind, konnte noch nicht festgestellt werden. In diesem

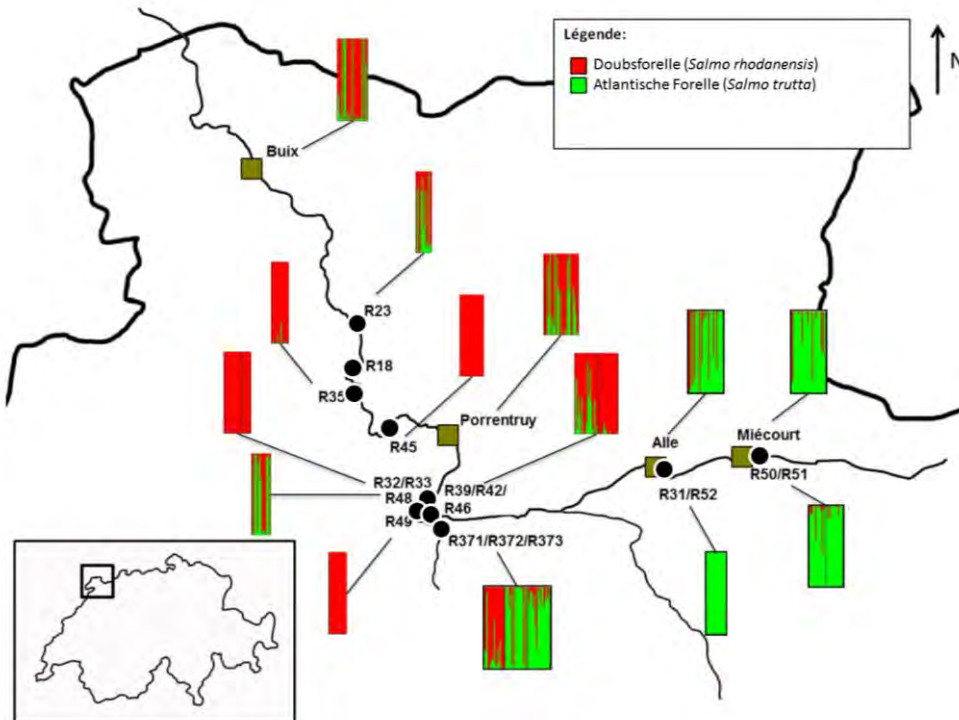
Zusammenhang ist anzumerken, dass in der Allaine von 2001 bis 2012 offiziell keine Forellen besetzt wurden.

Für die Bewirtschaftung der Allaine wird empfohlen:

- > Keine Individuen sollten innerhalb des Einzugsgebietes verschoben werden (dies gilt auch für Verschiebungen von den Zuflüssen ins Hauptgewässer).
- > Das Einführen von atlantischen oder anderen nicht standortgerechten Forellen in die Allaine sollte eingestellt werden.

Abb. 5 > Karte der Probenahmestandorte

Die STRUCTURE-Resultate sind in den Vierecken dargestellt. Jeder vertikale Balken repräsentiert ein Individuum, das entweder zur standortgerechten Zebraforelle *S. rhodanensis* (rot) oder zur standortfremden atlantischen Forelle *S. trutta* gehört grün). Die zweifarbigen Balken repräsentieren Hybriden, die sowohl Erbgut von der standortgerechten als auch von der eingeführten Art besitzen (modifiziert von [12]).



3.3.2 Die Forellen im Ticino

Ursprünglich ist das Einzugsgebiet des Po von der Marmorataforelle (*S. marmoratus*) und der adriatischen Forelle (*S. cenerinus*) besiedelt worden [8]. Durch wiederholtes Aussetzen von atlantischen Forellen (*S. trutta*) wurden die standortgerechten Arten einer starken genetischen Introgression ausgesetzt. Um feststellen zu können, ob noch Gene der standortgerechten Forellenarten vorhanden sind, wurde eine Analyse mit sechs Mikrosatelliten-Loci durchgeführt [13].

Die Resultate zeigen, dass im Ticino und seinen Nebenflüssen (TI in der Abb. 6) die standortgerechte Art der Marmorataforellen (gelb in Abb. 7) praktisch verschwunden ist und ihr Platz von den atlantischen Forellen (rot und grün in Abb. 7) eingenommen worden ist. Nur einige wenige Exemplare mit einem hohen Anteil an Genen der Marmoratalinie konnten in der Melezza beobachtet werden.

Weiter zeigten die Analysen, dass sich die genetische Struktur der atlantischen Forellen im Ticino stark von derjenigen aus der Fischzucht (HAT auf Abb. 7) unterscheidet, obwohl genau diese für die Besatzmassnahmen in diesem Fluss verwendet worden ist. Die domestizierten Forellen aus der Zucht scheinen also besten-falls nur mässig zum Fortbestand der Forellen in diesem Gewässer beizutragen. Letztere stammen grösstenteils aus der natürlichen Fortpflanzung. Zudem ist die genetische Vielfalt der Wildfische signifikant höher als jene der Zuchtforellen.

Schlussfolgernd kann gesagt werden, dass die genetischen Spuren der einheimischen Marmorataforellen und adriatischen Forellen beinahe ganz aus den Flüssen im Tessin verschwunden sind. Nur einige wenige Exemplare mit einem hohen Anteil an Genen der Marmoratalinie konnten in der Melezza (Nr. 2, Abb. 7) beobachtet werden. Auch die Seeforellen, die im Toce/Anza (Nr. 3, Abb. 7) gefangen worden sind und aufgrund ihrer Morphologie ausgewählt wurden, weisen einen hohen Anteil Gene der Marmorataforellen. Ihr Überleben ist jedoch stark durch die Introgression von atlantischen Forellen gefährdet.

Im Rahmen des Möglichen sollten die noch vorhandenen standortgerechten Forellen geschützt und gefördert werden.

Abb. 6 > Probenahme-standorte (schwarze Punkte) und Besatzstandorte (Grossbuchstaben) der im Ticino durch die verschiedenen Fischzuchten ausgesetzten Forellen [13]

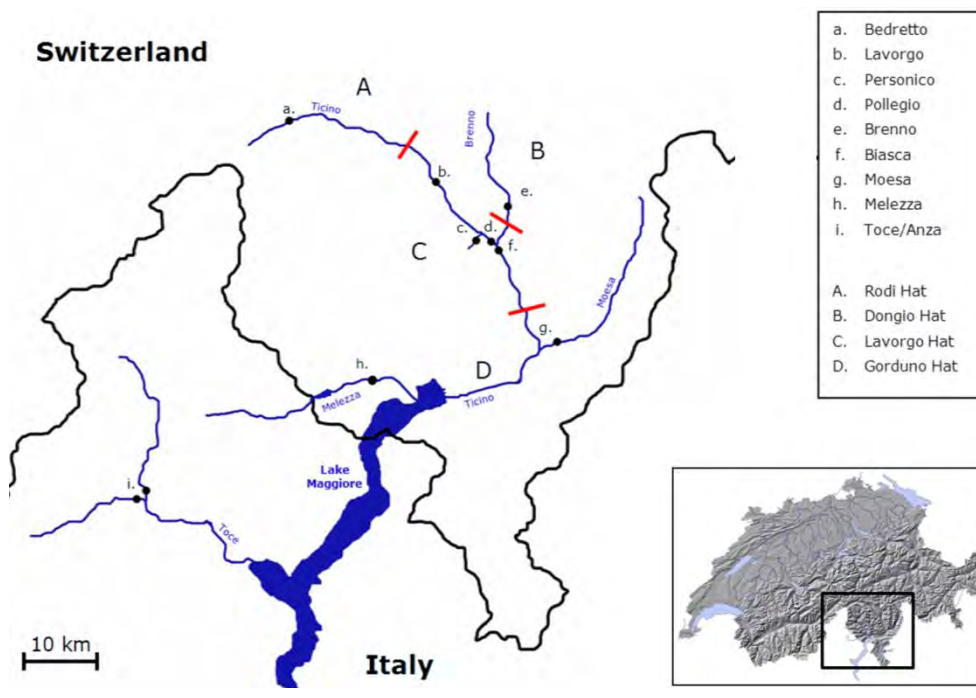
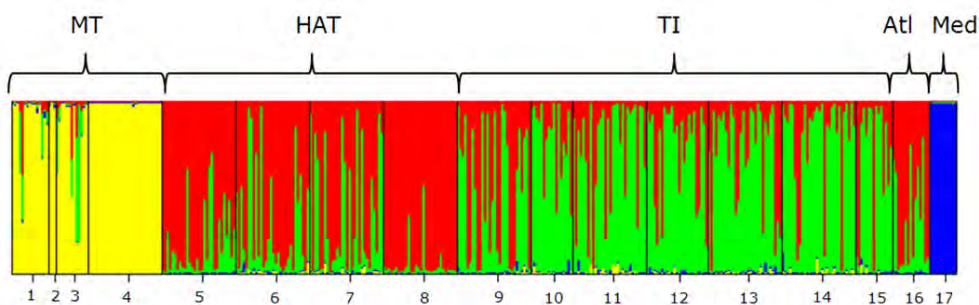


Abb. 7 > Resultate der STRUCTURE-Analyse basierend auf den Mikrosatelliten-Loci

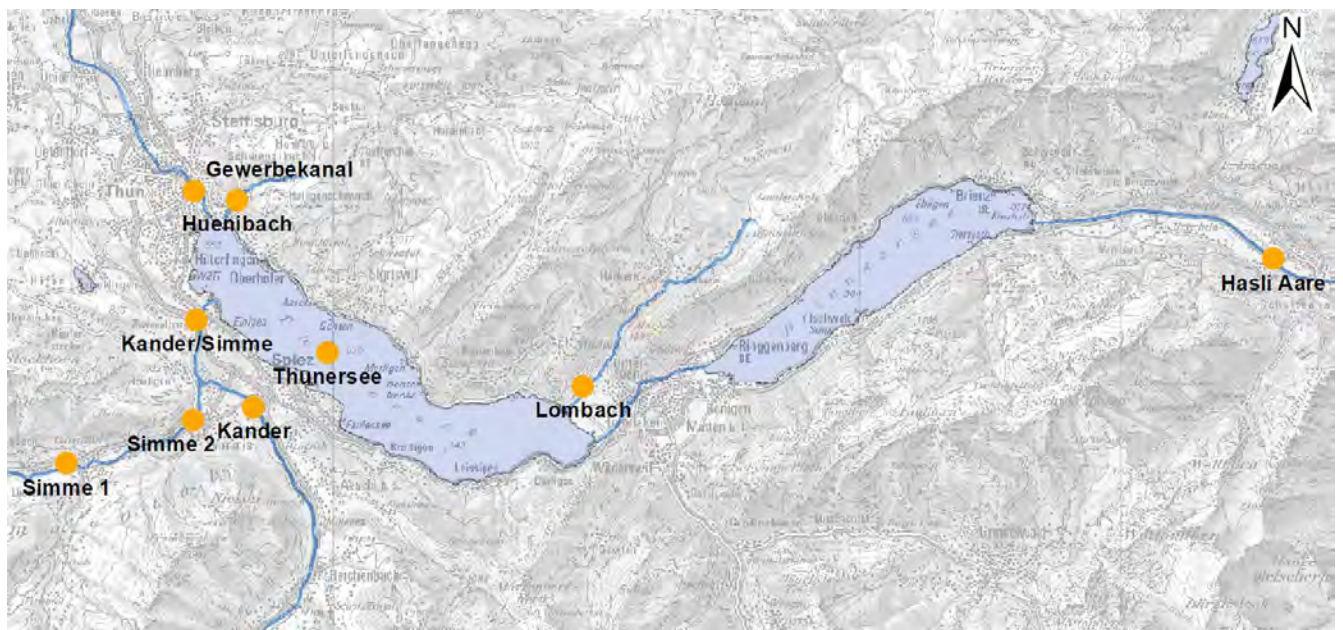
MT = Marmoratalinie (1 = Tessiner Marmoratafischzucht-Stamm, 2–3 = Zuflüsse des Lago Maggiore, 4 = Referenzstamm aus Slowenien), HAT = Stamm aus Tessiner Fischzuchten (5–8), TI = Forellen des Ticino und seinen Nebenflüssen (9–15), ATL = atlantische Forelle (16, Referenzstamm aus Schweden), MED: Mediterraner Stamm (17, Doubs).



3.3.3 Forellen aus den Zuflüssen des Thunersees

606 atlantische Forellen (*S. trutta*) von zehn Populationen im Einzugsgebiet des Thunersees (Abb. 8) wurden mit 11 Mikrosatelliten-Loci analysiert [14, 15].

Abb. 8 > Probenahmestandorte im Einzugsgebiet des Thunersees



Grafik angepasst von [14, 15].

Zunächst wurde untersucht, ob es an selektiv neutralen Markern einen genetischen Unterschied zwischen den Forellen mit dem Seeforellenphänotyp und denen mit dem Bachforellenphänotyp gibt. Dies war nicht der Fall. Der genetische Unterschied zwischen Bachforellen aus verschiedenen Zuflüssen des Thunersees war grösser als der genetische Unterschied zwischen den Seeforellen und den Bachforellen innerhalb der Kander.

Die Studie bestätigt, dass die Seeforelle keine eigenständige Art, sondern eine Lebensform der atlantischen Forelle ist.

Anschliessend haben die Autoren die genetische Verwandtschaft der verschiedenen Populationen untersucht. Mit einer einzigen Ausnahme ergaben alle paarweisen Populationsvergleiche eine signifikante genetische Differenzierung. Die Unterschiede waren relativ gering und entsprachen in ihrer Grössenordnung den Resultaten aus anderen regionalen genetischen Untersuchungen. Die Studie zeigte auch, dass die Forellenpopulation in der Fischzucht (Mutttertierhaltung) Unterschiede zur Ursprungspopulation in der Kander aufwies. Sie hat ebenfalls einen differenzierten Einfluss der Besatzmassnahmen nachgewiesen. Während diese in zwei Zuflüssen kaum Wirkung zeigten (Kander und Lombach), führten sie in zwei anderen Zuflüssen zu einer genetischen Introgression mit den lokalen Populationen (Hünibach und Simme). Schliesslich hat

die Studie auch aufzeigen können, dass der grösste Teil der im See gefangenen Forellen aus der Kander und der Simme stammt. Ein relativ grosser Anteil stammte zudem aus dem Einzugsgebiet des Brienzersees.

Die Autoren schlagen vor, i) dass die Bewirtschaftung im Einzugsgebiet des Thunersees, die bisher nach Untereinzugsgebieten vorgenommen wurde, von nun an nach einzelnen Gewässern vorgenommen werden sollte (ein MU pro Fließgewässer), ii) dass alle Besatzbemühungen, die zu einer Hybridisierung von verschiedenen Populationen führen, vermieden werden sollten, und iii) dass die Anzahl der für die Fortpflanzung in der Zucht verwendeten Fische erhöht werden soll, damit die genetische Vielfalt der Wildpopulationen nicht durch Besatzmassnahmen beeinträchtigt wird.

3.3.4 Die Forellen aus der Aare und ihren Nebenflüssen

603 atlantische Forellen (*S. trutta*) von 21 Populationen aus dem Einzugsgebiet der Aare zwischen dem Thunersee und Bern wurden mit 11 Mikrosatelliten-Loci analysiert [16]. Die Studie untersuchte, ob sich die Forellen aus den verschiedenen Gewässern genetisch und phänotypisch unterscheiden.

Die Resultate zeigen, dass 88 % der paarweisen genetischen Unterschiede (F_{ST}) signifikant waren. Dies, obwohl nur eine geringe geografische Distanz zwischen den Populationen liegt (2–44 km). Die F_{ST} -Werte sind eher klein und mit anderen regionalen Studien zur Forelle in der Schweiz vergleichbar. Die genetischen Daten zeigen kein Defizit in der genetischen Vielfalt.

Parallel zu den genetischen Auswertungen zeigt die Analyse der Phänotypen, dass 50 % der Populationen sich morphologisch voneinander unterscheiden. Die phänotypischen Unterschiede stehen mit dem Gefälle des Wasserlaufs in Zusammenhang. Dies deutet auf eine Anpassung an die lokalen Umweltbedingungen hin.

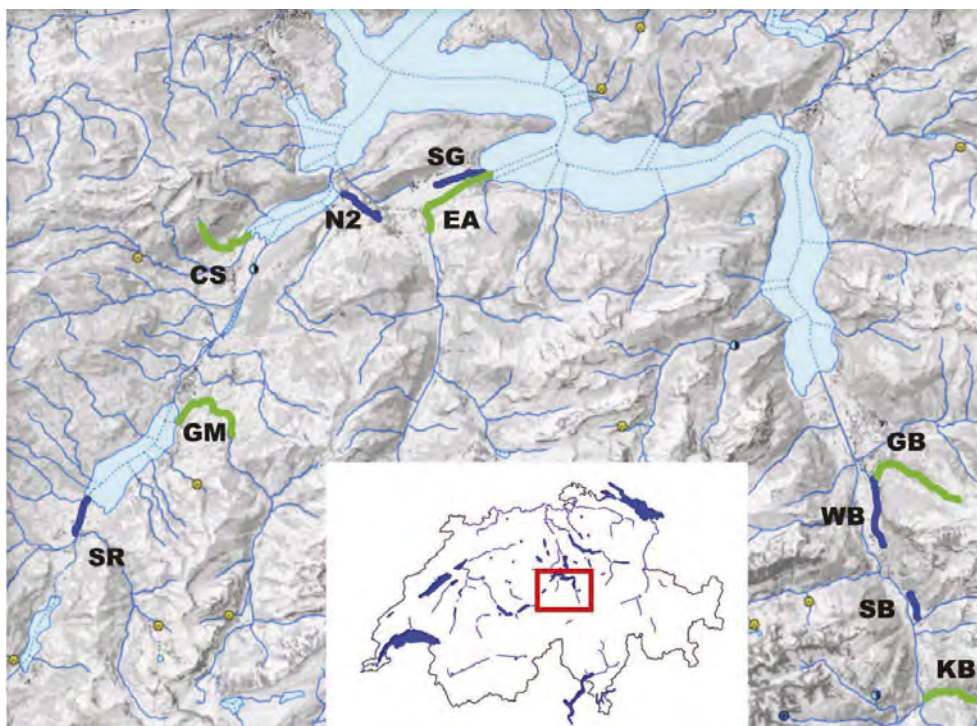
Die Autoren dieser Arbeit geben keine Bewirtschaftungsempfehlungen ab. Der Kanton Bern bewirtschaftet schon heute nach Untereinzugsgebieten oder sogar nach einzelnen Gewässern. Diese Studie bestätigt die Resultate der am Thunersee durchgeführten Untersuchung: Jeder Wasserlauf trägt zur globalen genetischen Diversität bei und sollte deshalb eine eigene Bewirtschaftungseinheit (MU) bilden. Die Beobachtung einer Korrelation von Morphologie und Gefälle eines Wasserlaufes ist ein Hinweis darauf, dass unterschiedliche Gewässer an die spezifischen, lokalen Bedingungen angepasste Forellen beheimaten.

3.3.5 Die Forellen im Einzugsgebiet des Vierwaldstättersees

Zehn atlantische Forellenpopulationen (*S. trutta*) aus dem Einzugsgebiet des Vierwaldstättersees (Abb. 9) sind mit 14 Mikrosatelliten-Loci analysiert worden [17]. Der Autor hat zudem auch die Färbung, die Nahrung und die Morphologie der Forellen analysiert. In dieser Studie wurde untersucht, ob sich die Forellen aus den verschiedenen Gewässern genetisch und morphologisch unterscheiden.

Die Resultate zeigen, dass fast alle Populationen genetisch signifikant verschieden voneinander sind (Tabelle 2). Die Unterschiede sind eher gering und entsprechen anderen regionalen Studien in der Schweiz. Parallel dazu hat die Analyse der Phänotypen gezeigt, dass die Art der Wasserspeisung der Fliessgewässer eine Auswirkung auf die Morphologie der Fische hat. Forellen, die in von Grundwasser gespeisenen Flüssen leben, haben eine gedrungenerere Form und einen kürzeren Kopf als diejenigen, die in von Oberflächenwasser gespeisenen Gewässern leben. Die Körperfärbung der Fische weist ebenfalls Unterschiede zwischen den Gewässertypen auf.

Abb. 9 > Probenahmestellen im Einzugsgebiet des Vierwaldstättersees [17]



Tab. 2 > Beobachtete F_{ST} -Werte zwischen den Populationen des Einzugsgebietes des Vierwaldstättersees sind unterhalb der Diagonalen angegeben

	N2	CS	SR	GM	EA	WB	GB	SB	KB	SG
N2	-	<0,001	0,009	<0,001	0,036	0,063	0,014	0,009	0,063	<0,001
CS	0,0247***	-	0,018	<0,001	0,027	0,189	0,009	0,108	<0,001	0,045
SR	0,0157**	0*	-	<0,001	0,027	0,036	0,015	0,018	0,018	<0,001
GM	0,0120***	0,0219***	0,0167***	-	<0,001	0,009	0,016	<0,001	0,027	<0,001
EA	0,0205*	0,0121*	0,0108*	0,0231***	-	0,135	0,007	0,018	0,009	0,009
WB	0,0168	0,0217	0,0154*	0,0136**	0,0072	-	<0,001	0,108	0,108	<0,001
GB	0,0350*	0,0155**	0,0331*	0,0219*	0,0158**	0,0197***	-	0,009	<0,001	<0,001
SB	0,0320**	0,0173	0,0129*	0,0170***	0,0149*	0,0118	0,0229**	-	0,603	0,009
KB	0,0122	0,0250***	0,0126*	0,0292*	0,0090**	0,0146	0,0423***	0,0192	-	<0,001
SG	0,0262***	0,0113*	0,0064***	0,0198***	0,0141**	0,0168***	0,0226***	0,0232**	0,0202***	-

*: p<0,05, **: p<0,01, ***: p<0,001

Oberhalb der Diagonalen sind die Signifikanzwerte für die paarweisen Vergleiche angegeben [17]

Auch in der Innerschweiz trägt somit jedes Fließgewässer zur globalen genetischen Diversität bei und bildet deshalb eine eigene Bewirtschaftungseinheit (MU). Die Studie weist zusätzlich nach, dass die Morphologie der Forellen mit der Wasserspeisung der Fließgewässer im Zusammenhang steht. Diese Beobachtung zeigt, dass sich Forellen in den Wasserläufen mit unterschiedlicher Wasserspeisung unterschiedlich an die lokalen Bedingungen angepasst haben. Obwohl zurzeit unklar ist, ob diese Anpassungen genetischer oder phänotypisch plastischer Natur sind, sollten die Unterschiede zwischen den Gewässertypen bei der Bewirtschaftung berücksichtigt werden.

3.3.6 Die Forellen aus der Birs

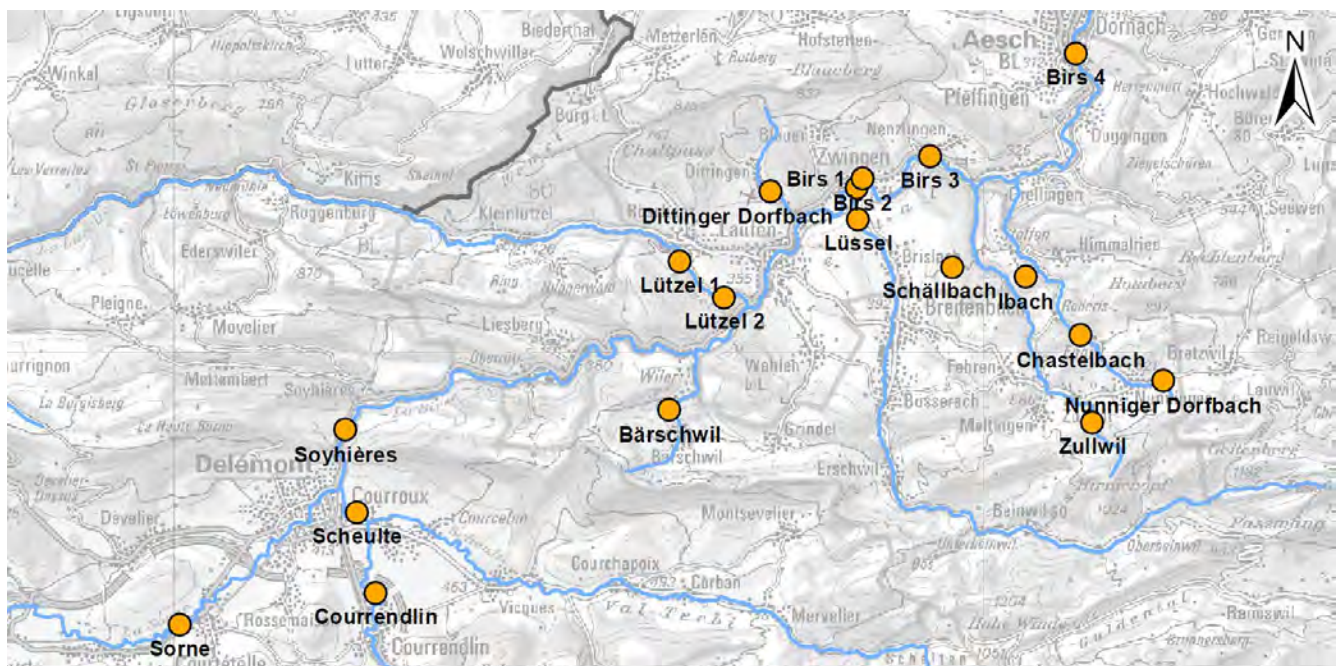
585 atlantische Forellen (*S. trutta*) aus 19 Populationen (darunter zwei Fischzuchten) der oberhalb von Reinach gelegenen Birs und ihren Nebenflüssen wurden (Abb. 10) mit acht Mikrosatelliten-Loci analysiert [18]. Die Studie untersuchte, ob sich die Forellen aus den verschiedenen Gewässerabschnitten und Zuflüssen genetisch unterscheiden.

Die Resultate zeigen, dass ein Grossteil (74%) der Populationen sich nicht signifikant von den anderen Populationen unterscheiden. Die F_{ST} -Werte sind nicht veröffentlicht worden, wurden aber für dieses Dokument zur Verfügung gestellt. Sie weisen eine grosse Ähnlichkeit mit den Werten bei anderen Untersuchungen in der Schweiz auf (F_{ST} zwischen 0 und 0,07). Die eingeschränkte statistische Aussagekraft der Analyse von acht Loci könnte ein möglicher Grund für die statistische Nichtsignifikanz der beobachteten Unterschiede sein.

Nebst der geografischen Struktur haben die Autoren überprüft, ob es genetische Probleme wie Inzucht gibt, die auf die Bewirtschaftung zurückzuführen sind und für die Deformationen der Forellen in der Birs verantwortlich sind. Diese Hypothese konnte nicht bestätigt werden.

Aus den Daten geht hervor, dass die Forellen aus dem oberen Einzugsgebiet der Birs genetisch nur schwach strukturiert sind. Den Autoren zufolge ist dies eine Konsequenz der bisherigen Bewirtschaftung der Forellenpopulationen, die ohne Rücksicht auf die Spezifitäten der einzelnen Gewässer des Einzugsgebietes durchgeführt wurde. Dies suggeriert, dass die Birs heute nur noch eine einzige durch die Bewirtschaftung beeinflusste Bewirtschaftungseinheit (MU) darstellt. Die Ähnlichkeit der beobachteten F_{ST} -Werte mit anderen genetischen Studien zeigt allerdings, dass das Fehlen von signifikanten Unterschieden zwischen vielen Populationen im Einzugsgebiet der Birs sich möglicherweise auch durch eine vergleichsweise geringe Anzahl untersuchter Loci erklären lässt.

Abb. 10 > Probenahmestandorte im Einzugsgebiet der Birs



Grafik angepasst von [18]

3.3.7 Die Forellen im Silsersee und im Poschiavosee

2012 wurden im Silsersee und im Poschiavosee eine Probenahmekampagne («Projet Lac») durchgeführt. 62 Forellen mit verschiedenen Phänotypen (Abb. 11) wurden mit über 20000 SNP-Loci analysiert [19]. Die Studie untersuchte, ob innerhalb eines Sees mehrere Forellenarten koexistieren.

Abb. 11 > Beobachtete Phänotypen im Poschiavosee im Jahr 2012 [19]

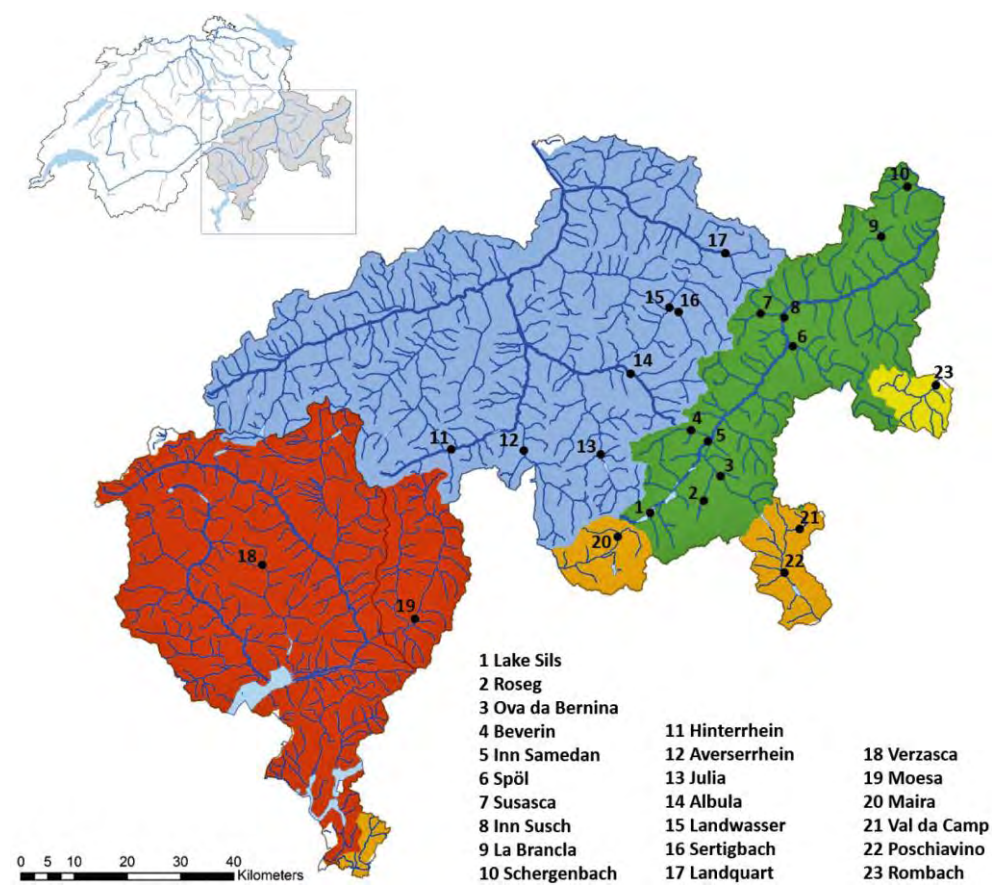
Die Hybridisierung von verschiedenen Forellenarten aus drei Einzugsgebieten (Po, Rhein, Donau) war im Poschiavosee sehr stark. Die Individuen konnten nicht den im See möglicherweise vorkommenden Forellenarten (*S. trutta*, *S. cenerinus*, *S. marmorata*, *S. labrax*) zugewiesen werden. Allerdings liess sich ein Zusammenhang zwischen Genotyp und Phänotyp nachweisen. Deshalb sollten im Rahmen der Bewirtschaftung standortgerechte Genotypen gefördert werden.

Im Silsersee konnten zwei Forellenpopulationen mit grossen genetischen Unterschieden beobachtet werden. Die eine Population gehört zur atlantischen Forelle (*S. trutta*), die andere zur Donauforelle (*S. labrax*), Fische der beiden Arten scheinen sich nicht miteinander fortzupflanzen. Eine Assoziation zwischen Genotyp und Phänotyp liess sich jedoch nicht aufzeigen. Es liegen keine historischen Dokumente vor, aus denen mit Sicherheit abgeleitet werden könnte, welche der beiden Arten die standortgerechte Art ist. Im Einklang mit der Gesetzgebung sollten beide Arten getrennt bewirtschaftet werden.

3.3.8 Die Forellen in den Kantonen Graubünden und Tessin

722 Forellen aus 23 Populationen aus dem Einzugsgebiet des Alpenrheins, des Inns, des Pochiavino und des Ticino (Abb. 12) wurden im Rahmen des «Progetto Fiumi» mit 13 Mikrosatelliten-Loci und bei einem Teil der Individuen mittels einer Sequenz der mitochondrialen DNS analysiert [20]. Ziel der Studie war es, die genetische und phänotypische Diversität und deren Zusammenhänge zu untersuchen.

Abb. 12 > Probenahmestandorte im Einzugsgebiet des Alpenrheins, des Inns, des Pochiavino und des Ticino [20]

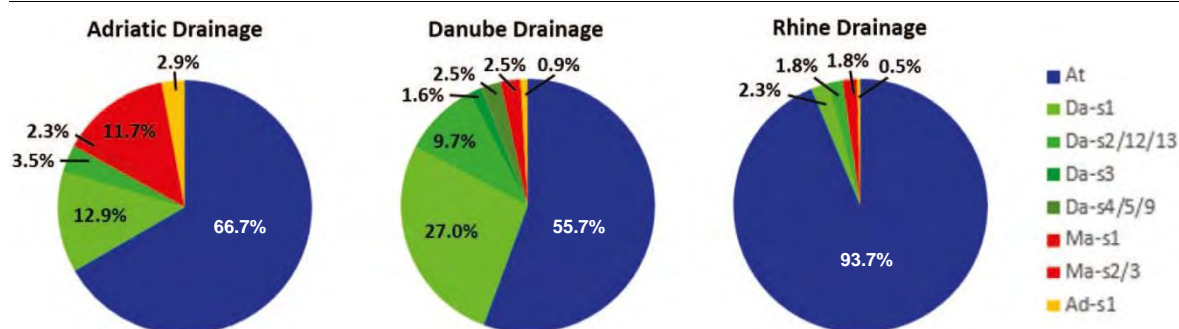


Im Engadin wurden sowohl Gene der atlantischen Forelle als auch der Donauforelle festgestellt (Abb. 13). Die beiden Arten (*S. trutta* und *S. labrax*) haben sich jedoch zu einem grossen Teil genetisch vermischt. Die Resultate weichen also von den am Silsersee gemachten Beobachtungen ab (vgl. Kapitel 3.3.7). Wie auch in der «Projet Lac»-Studie, konnte auch in dieser Studie kein Zusammenhang zwischen den untersuchten Loci und dem Aussehen der Forellen hergestellt werden.

In der Arbeit werden nur wenige Angaben zu den genetischen Unterschieden zwischen den Populationen innerhalb der Einzugsgebiete gemacht. Lediglich für die Populationen aus dem Engadin wird eine F_{ST} -Tabelle geliefert. Diese zeigt, dass 19 von 45 genetischen Unterschieden signifikant sind. Die F_{ST} -Werte liegen dabei zwischen 0 und 0,05, also in einem ähnlichen Bereich wie in anderen Studien in der Schweiz. Der Anteil signifikanter Unterschiede ist aber eher gering.

Abb. 13 > Verteilung der mtDNS-Haplotypen in den drei untersuchten Einzugsgebieten

Die mitochondrialen DNS-Haplotypen der atlantischen Forellen (*S. trutta*) sind blau, der danubischen Forelle (*S. labrax*) grün, der Marmorforellen (*S. marmoratus*) rot und diejenigen der adriatischen Forelle (*S. cenerinus*) orange dargestellt. Insbesondere im danubischen und adriatischen Einzugsgebiet sind sehr viele standortfremde Haplotypen zu finden [20].

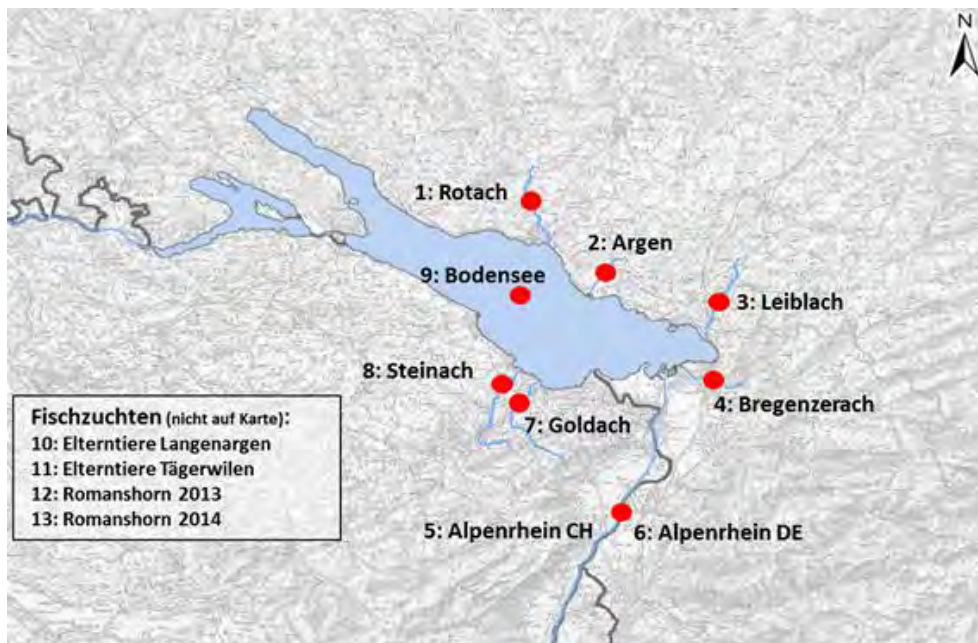


3.3.9 Die Seeforellen im Einzugsgebiet des Bodensees

Im Rahmen dieser Studie wurden 351 atlantische Seeforellen aus den Zuflüssen Rottach, Argen, Leiblach, Bregenzerach, Alpenrhein, Goldach und Steinach untersucht, welche im Rahmen des Laichfischfangs gefangen wurden [21]. Zusätzlich wurden 32 Seeforellen aus dem Elternstamm Romanshorn, 31 Forellen vom Elternstamm aus der Simmi, 39 Bachforellen vom Elternstamm aus dem Liechtensteiner Binnenkanal und 22 Bachforellen aus der Nafla untersucht (Abb. 14). Die Populationsstruktur wurde mit neun Mikrosatelliten-Loci analysiert. Die Herkunft der Seeforellen und die nacheiszeitliche Besiedlungsgeschichte des Bodensees wurde durch Sequenzanalysen der mtDNS untersucht.

Zwischen den Seeforellen verschiedener Seezuflüsse gibt es mehrheitlich signifikante genetische Unterschiede (Tab. 3). Insgesamt wiesen die Seeforellen aus den Zuflüssen der deutsch/österreichischen Seite genetisch eine grössere Ähnlichkeit miteinander auf als mit den Seeforellen aus den Schweizer Zuflüssen. Weiter wurde beobachtet, dass die Gründertiere des Seeforellen-Elternstamms Romanshorn sich genetisch deutlich von den Seeforellen aller untersuchten Zuflüsse unterschieden.

Abb. 14 > Probenahmestandorte im Einzugsgebiet des Bodensees [21]



Die Seeforellen des Bodensees weisen vorwiegend atlantische Haplotypen (*S. trutta*) auf, es wurden aber auch drei Individuen mit danubischen (*S. labrax*) bzw. einem Marmorata-Haplotyp (*S. marmoratus*) gefunden. Die Autoren vermuten, dass die Seeforellen nach der letzten Eiszeit den Bodensee aus zwei verschiedenen Rückzugsgebieten besiedelt haben und im Bodensee in Sekundärkontakt gekommen sind. Allerdings schliessen die Autoren nicht aus, dass die danubischen Haplotypen aus Seeforellenbesatz mit unbekannter Herkunft stammen, der nach dem Zusammenbruch der Seeforellenpopulation Ende der 1980er-Jahre in grossem Umfang erfolgte.

Aus diesen Resultaten kann geschlussfolgert werden, dass alle untersuchten Zuflüsse des Bodensees eine genetisch eigenständige Population beherbergen und als eigenständige Bewirtschaftungseinheit (MU) betrachtet werden sollten. Zwischen verschiedenen Standorten innerhalb eines Gewässers wurden keine nennenswerten genetischen Unterschiede beobachtet.

Tab. 3 > Paarweiser Vergleich zwischen Seeforellen verschiedener Zuflüssen und der Elterntierhaltung Romanshorn (basierend auf 9 Mikrosatelliten-Loci)

Unterhalb der Diagonale: paarweise F_{ST} -Werte. P-Werte sind oberhalb der Diagonalen angegeben. Die Nummern entsprechen den Nummern der Probenahmestellen der Abbildung 14. Für die F_{ST} -Tabelle wurden mehrere Standorte eines Gewässers zusammengefasst.

Gewässer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 Rotach	-	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
2 Argen	0,032	-	p<0,05	p<0,01	p<0,01	n.s.	p<0,01	p<0,05	p<0,01	p<0,001	p<0,01	p<0,001	p<0,001
3 Leiblach	0,015	0,012	-	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
4 Bregenzerach	0,013	0,017	0,013	-	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
5 Alpenrhein CH	0,015	0,022	0,018	0,012	-	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
6 Alpenrhein DE	0,030	0,013	0,030	0,024	0,015	-	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
7 Goldach	0,044	0,019	0,017	0,037	0,031	0,036	-	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
8 Steinach	0,025	0,015	0,013	0,021	0,025	0,024	0,00951	-	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
9 Bodensee SF	0,015	0,017	0,013	0,016	0,011	0,028	0,02241	0,01664	-	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
10 Elterntiere Langenargen	0,014	0,061	0,033	0,029	0,029	0,063	0,06992	0,05145	0,02879	-	p<0,001	p<0,001	p<0,001
11 Elterntiere Tägerwilen	0,019	0,033	0,025	0,027	0,029	0,035	0,02597	0,00781	0,01665	0,04694	-	p<0,001	p<0,001
12 Romanshorn 13	0,028	0,056	0,026	0,034	0,044	0,057	0,05909	0,04687	0,03748	0,05177	0,5923	-	p<0,001
13 Romanshorn 14	0,038	0,055	0,036	0,045	0,045	0,075	0,07885	0,07139	0,04318	0,03155	0,07407	0,06144	-

3.3.10 Die Forellen im Kanton Aargau

Insgesamt wurden 2687 atlantische Forellen (492 aus Zuchten, 2061 aus Fliessgewässern und 134 Forellen aus Stehgewässern) anhand von 12 Mikrosatelliten-Loci untersucht. Im Zentrum der Auswertungen stand die Definition von Bewirtschaftungseinheiten. Die ersten Resultate zeigen ähnliche genetische Unterschiede wie andere bisher in der Schweiz durchgeführte Studien. Für Empfehlungen zu den Bewirtschaftungseinheiten wird auf den Schlussbericht verwiesen [22].

3.4 Synthese der genetischen Studien über die Forellen und Vorschläge für die Bewirtschaftung

3.4.1 Nationale Ebene

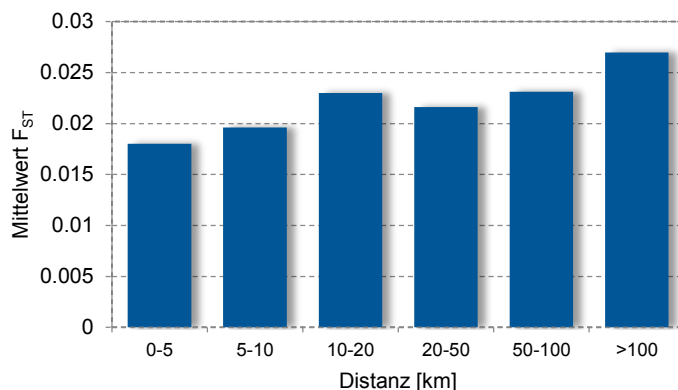
Die europäischen Forellenarten wurden durch Kottelat und Freyhof 2007 beschrieben [8]. Die genetischen Untersuchungen von Forellen auf nationaler Ebene zeigen, dass trotz massiver Einführung standortfremder Arten in allen Einzugsgebieten gewisse genetische Eigenschaften der standortgerechten Arten weiterhin identifizierbar sind.

*Zwischen den einheimischen Forellenarten (*S. trutta*, *S. rhodanensis*, *S. labrax*, *S. marmoratus*, *S. cenerinus*) sind trotz massivem Fischbesatz in jüngster Vergangenheit noch genetische Unterschiede nachweisbar. Dies sollte bei der Bewirtschaftung auf nationaler Ebene berücksichtigt werden. Diese auch gesetzlich vorgegebenen Einheiten dürfen nicht vermischt werden, um die standortgerechten Forellenarten und die stets laufenden Evolutionsprozesse zu erhalten und zu fördern.*

3.4.2 Regionale Ebene

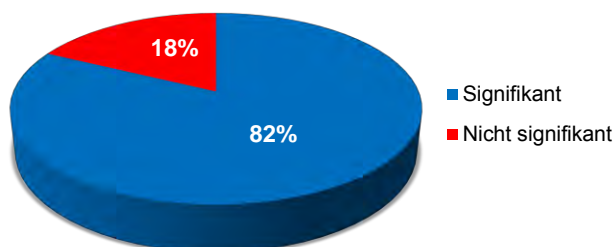
Untersuchungen auf regionaler Ebene haben gezeigt, dass die genetischen Unterschiede zwischen den Populationen in der Regel eher gering sind (F_{ST} -Werte zwischen 0 und 0,07). Weiter wird auch ersichtlich, dass die genetischen Unterschiede mit der geografischen Distanz zwischen den Populationen leicht zunehmen (Abb. 15).

Abb. 15 > Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)



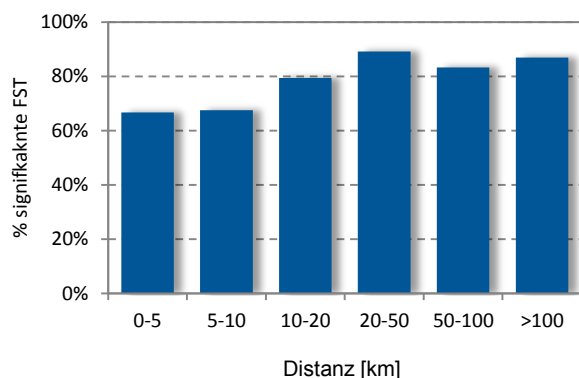
Insgesamt sind 82% der festgestellten genetischen Unterschiede, gemessen als F_{ST} -Werte, signifikant (Abb. 16). Der Anteil an signifikanten genetischen Unterschieden erhöht sich mit der Distanz zwischen den Populationen (Abb. 17).

Abb. 16 > Anteil signifikanter F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden



Die durchgeführten genetischen Studien haben gezeigt, dass unterschiedliche Gewässer grösstenteils genetisch differenzierte Forellenspopulationen enthalten. Diese genetischen Unterschiede können dabei auf engstem Raum auftreten. Verschiedene Gewässer sollten deshalb als eigenständige Bewirtschaftungseinheiten (MU) angesehen werden. Die schweizweit kleinen genetischen Unterschiede (F_{ST} -Werte) sind vermutlich die Konsequenz der Besatzbewirtschaftung der letzten Jahrzehnte.

Abb. 17 > Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Fließgewässer)



3.4.3 Lokale Anpassungen

Den Autoren sind nur zwei Studien bekannt, die versucht haben, lokale Anpassungen bei Forellen in der Schweiz nachzuweisen. Beide konnten den Zusammenhang zwischen Umweltparametern und lokalen Anpassungen auf genetischer Ebene zeigen [9, 11]. Sie haben in verschiedenen Einzugsgebieten lokale Anpassungen entlang eines Höhengradienten nachgewiesen.

Zwei weitere Studien konnten einen Zusammenhang zwischen Lebensraumeigenschaften und dem Phänotyp der Forellen nachweisen [17, 18]. Einerseits korreliert die Morphologie der Fische mit dem Gefälle eines Fließgewässers [17]. Andererseits nimmt auch die Art der Wasserspeisung eines Fließgewässers Einfluss auf die Form und die

Farben der Forellen. Diese Studien haben allerdings nicht untersucht, ob diese Anpassungen das Resultat von phänotypischer Plastizität oder von genetischen Unterschieden ist.

Bisher wurden in der Schweiz nur wenige genetische Studien über die lokale Anpassung von Forellen gemacht; entsprechend wurden lokale Anpassungen nur in zwei Studien dokumentiert. Diese zeigten, dass Forellen aus unterschiedlichen Höhenlagen sich in mehreren Einzugsgebieten durch Evolution genetisch an ihren Lebensraum angepasst haben. Andere Studien deuten die Möglichkeit von lokalen Anpassungen in Färbung oder Morphologie an, allerdings ohne phänotypische Plastizität ausschliessen zu können. Die Beobachtungen, wonach «in unterschiedlichen Lebensräumen unterschiedliche (genetische) Merkmale vorkommen», sollten bei der Definition von Bewirtschaftungseinheiten beachtet werden.

3.4.4 Bewirtschaftungseinheiten der Forellen

Zusammenfassend können folgende Empfehlungen für die Bewirtschaftung der Forellen auf regionaler Ebene gemacht werden:

- > In der Schweiz kommen fünf verschiedene Forellenarten vor. Diese sollen getrennt bewirtschaftet werden (siehe auch Abb. 2):
 - *Salmo trutta* im Einzugsgebiet der Rhône (Genfersee-Einzugsgebiet) und des Rheins;
 - *Salmo rhodanensis* im Einzugsgebiet des Doubs;
 - *Salmo cenerinus* im Einzugsgebiet des Ticino, der Etsch, des Poschiavino und der Maira;
 - *Salmo marmoratus* im Einzugsgebiet des Ticino und des Poschiavino;
 - *Salmo labrax* im Einzugsgebiet des Inns.
- > Die Einzugsgebiete der Schweiz (Rhône, Doubs, Rhein, Ticino, Inn, Adda und Etsch) müssen wie gesetzlich vorgeschrieben getrennt bewirtschaftet werden.
- > Die aus verschiedenen Gewässern stammenden Forellen sollten getrennt bewirtschaftet werden. Wenn aus diversen Gründen eine Bewirtschaftung pro Gewässer nicht möglich ist (beispielsweise für eine Wiederansiedlung), dann sollten Fische von einem geografisch nahe gelegenen Gewässer desselben Untereinzugsgebietes und mit ähnlicher Typologie verwendet werden.
- > Innerhalb eines Kleineinzugsgebietes oder sogar eines Gewässers sollten Forellen aus Bereichen mit unterschiedlichen hydrogeomorphologischen Charakteristiken nicht ausgetauscht werden. Auf diese Weise bleiben allfällige lokale Anpassungen erhalten.

4 > Die Äsche (*Thymallus thymallus*)

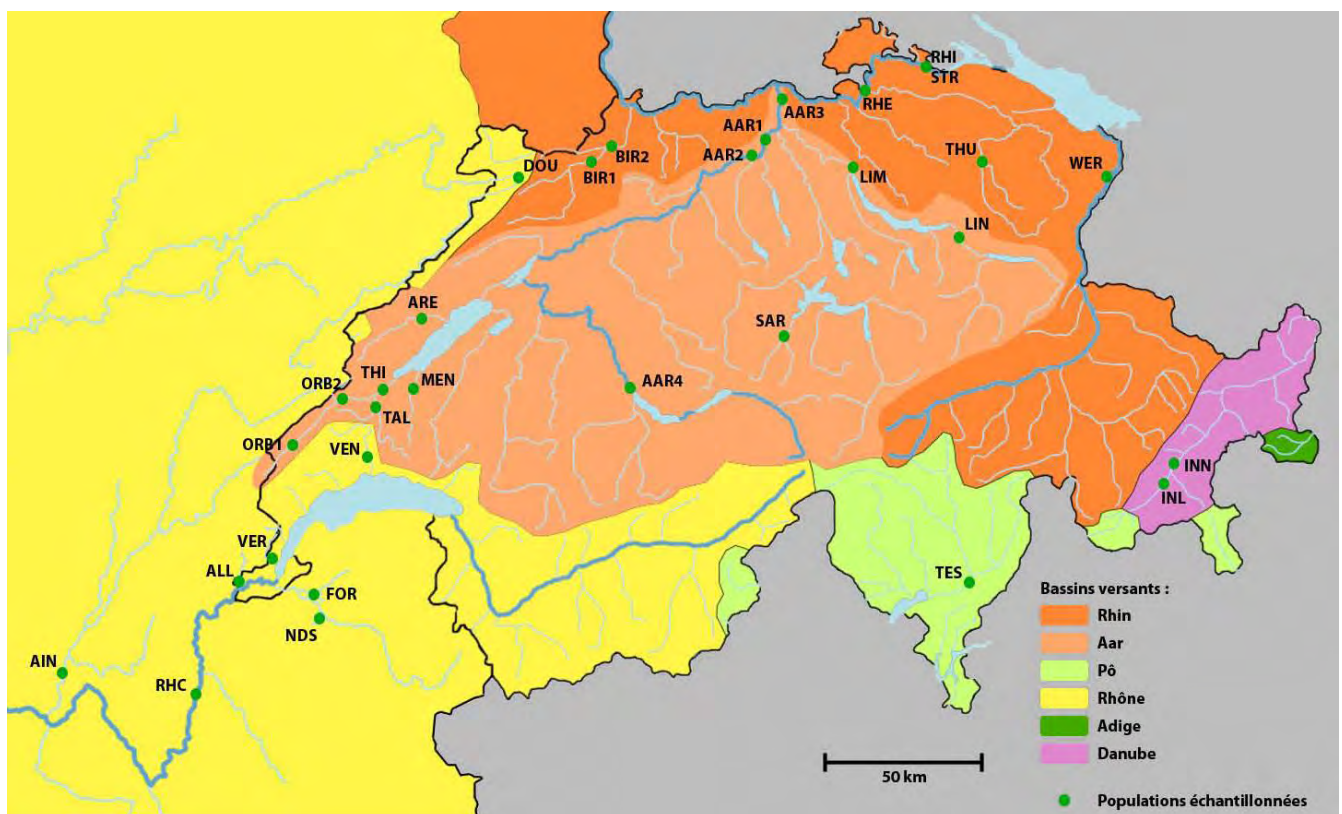
4.1 Taxonomischer Status

Die Äsche (*Thymallus thymallus*) ist in der Schweiz mit einer beschriebenen Art vertreten. Sie ist ein beliebter Fisch der Angelfischer und wurde in den letzten Jahrzehnten bewirtschaftet, wenn auch deutlich weniger intensiv als die Forelle.

4.2 Nationale Studien

Das BAFU hat eine nationale Studie in Auftrag gegeben, die 2011 publiziert wurde [23]. Dabei sollten möglichst viele Äschenpopulationen der Schweiz genetisch untersucht werden. Insgesamt wurden 1118 Individuen von 31 Standorten und fünf Referenzpopulationen aus Österreich untersucht. Es wurden zehn Mikrosatelliten-Loci und eine Sequenz der mitochondrialen DNS analysiert. Die Probenahmestandorte sind in der Abbildung 18 dargestellt.

Abb. 18 > Geografische Verteilung der Probenahmestandorte der nationalen, genetischen Äschenstudie [23]



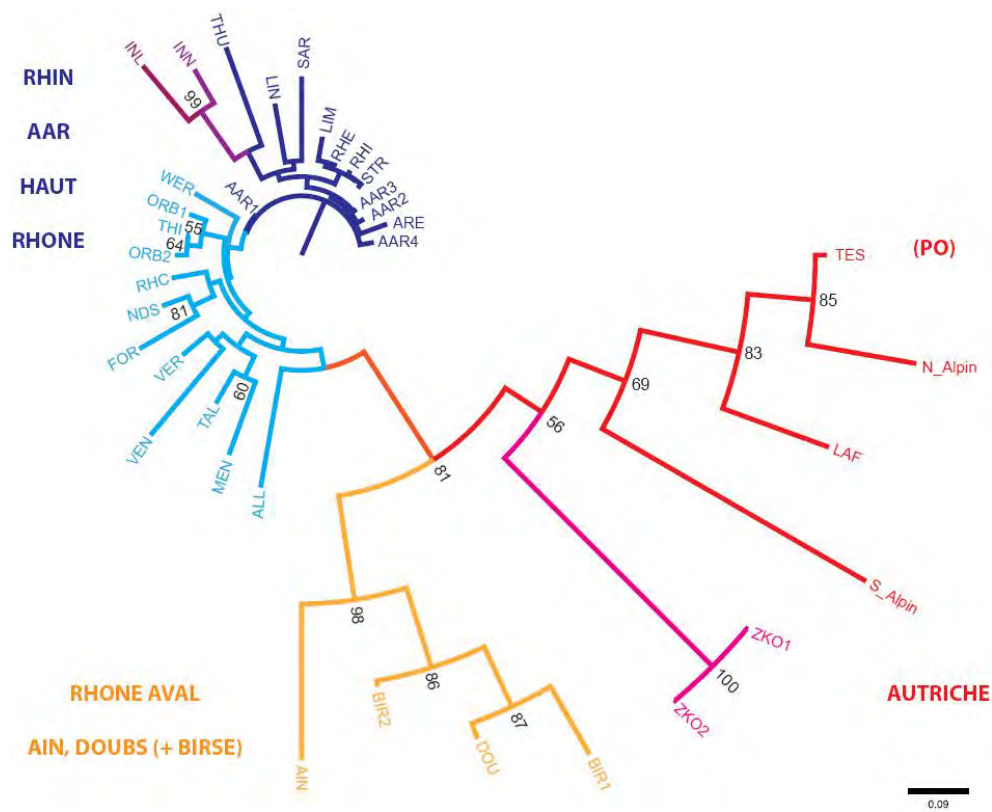
4.2.1 Studien basierend auf der Mikrosatellitenmethode

Die durchgeführten Untersuchungen zeigen, dass die genetische Vielfalt bei den verschiedenen Äschenpopulationen hoch ist. Gemessen als mittlerer Heterozygotiegrad, variiert sie zwischen 0,51 und 0,75.

Die genetische Differenzierung (F_{ST}) ist für praktisch alle paarweisen Vergleiche signifikant (456 von 465 Vergleichen). Bei den nicht signifikanten Werten handelt es sich jeweils um Vergleiche von unterschiedlichen Stellen innerhalb eines Gewässers. Die F_{ST} -Werte variieren zwischen 0,01 (zwischen Populationen eines einzelnen Gewässers) und sehr hohen 0,37 (für geografisch weit entfernte Populationen).

Abb. 19 > Phylogenetischer Stammbaum der untersuchten Äschenpopulationen [23]

Die Abkürzungen entsprechen den Angaben in der Abbildung 18. Die Zahlen in der Grafik geben an, wie robust die einzelnen Verzweigungen statistisch sind (von 0 bis 100).



Die phylogenetische Analyse der Daten zeigt, dass die verschiedenen Einzugsgebiete in der Regel genetisch erkennbar sind. Zu den Ausnahmen gehören die Birs. Diese Populationen wurde nach einem Fischsterben mit Äschen aus dem Doubs wieder aufgebaut. Im Werdenberger Binnenkanal konnten Äschen aus dem Einzugsgebiet der Donau nachgewiesen werden, die ebenfalls auf Besatzmassnahmen zurückzuführen sind. Demgegenüber liessen sich in den beiden Populationen aus dem Inn, der zum

Einzugsgebiet der Donau gehört, keine donaustämmigen Äschen nachweisen. Die Inn-Äschen stammten aus dem östlichen Teil des Schweizer Einzugsgebietes des Rheins. Schliesslich gehört auch die Population aus dem Kanton Tessin nicht zu den Po-Äschen, sondern stammt ebenfalls von Besatzmassnahmen aus dem Einzugsgebiet der Donau ab.

4.2.2 Resultate basierend auf der mitochondrialen DNS

Die phylogenetischen Analysen der mitochondrialen DNS bestätigen die grobe Auflösung nach Einzugsgebieten, die anhand der Mikrosatelliten-Daten beobachtet wurde. Für Details sei auf den Bericht verwiesen [23].

4.2.3 Schlussfolgerungen

Insgesamt ist noch eine sehr ausgeprägte genetische Strukturierung der Äschenpopulationen erkennbar. In verschiedenen Populationen konnte allerdings auch eine Durchmischung, die auf Besatzmassnahmen zurückgeht, festgestellt werden. Aufgrund dieser Ergebnisse unterscheiden die Autoren folgende evolutionäre Linien, die zu erhalten sind:

- > Einzugsgebiete des Rheins und des Genfersees, welche die Populationen der Aare, des Rheins, der Limmat, des Neuenburgersees, des Genferseebeckens und die standortfremde Population des Inns beinhalten;
- > Einzugsgebiete der Rhône, welche die Populationen des Ain (F), des Doubs und die standortfremde Population der Birs beinhalten;
- > Einzugsgebiet der Donau, welches die österreichischen Referenzpopulationen und die im Kanton Tessin vorhandenen standortfremden Populationen beinhaltet.

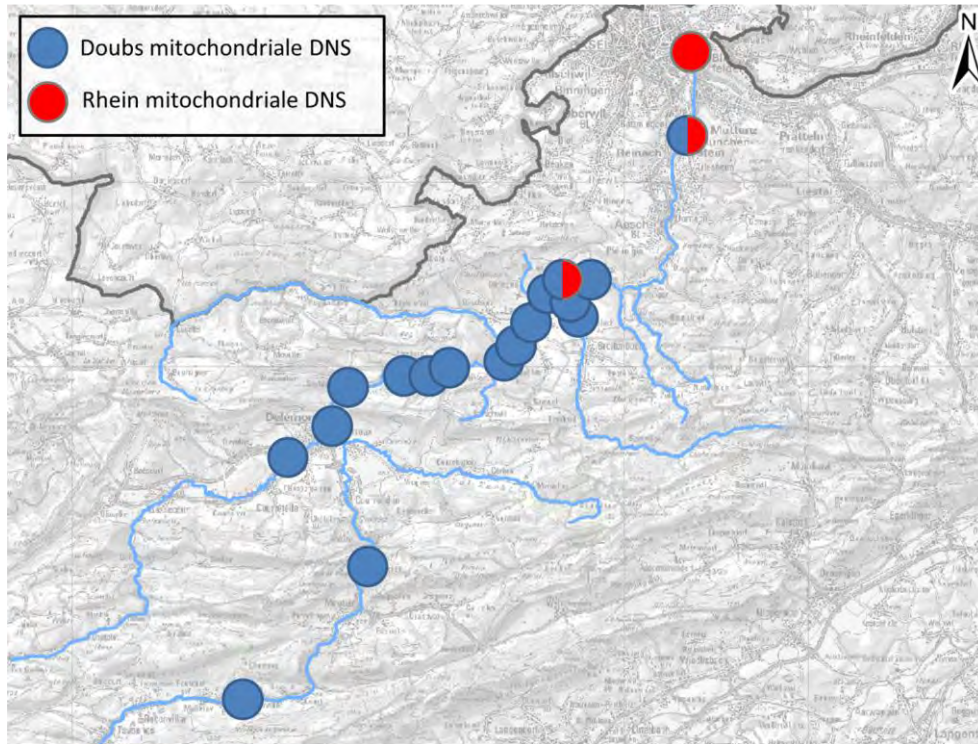
Aufgrund der genetischen Unterschiede zwischen den Populationen innerhalb von evolutionären Linien halten die Autoren weiter fest, dass die Äschen jedes einzelnen Gewässers genetisch eigenständige Bewirtschaftungseinheiten darstellen (MU). In den grösseren Gewässern wie der Aare und dem Rhein wird jeweils eine einzige MU für das gesamte Gewässer empfohlen.

4.3 Studien auf lokaler und regionaler Ebene

4.3.1 Die Äschen der Birs

Die Äschen der Birs wurden in den letzten Jahren mehrfach genetisch untersucht. Es ging in den Studien [24, 25] insbesondere darum abzuklären, ob die zahlreich im Gewässer bestehenden Wanderhindernisse sich auf die genetischen Eigenschaften der Äschen ausgewirkt haben. Insgesamt wurden 277 Individuen entlang des Gewässers gesammelt (Abb. 20). Diese Proben wurden mit zwölf Mikrosatelliten-Loci und der mitochondrialen DNS (mtDNS) untersucht.

Abb. 20 > Verteilung der Probenahmestandorte entlang der Birs und Identifikation der mitochondrialen Linien des Rhonestammes (blau) und des Rheinstammes (rot)



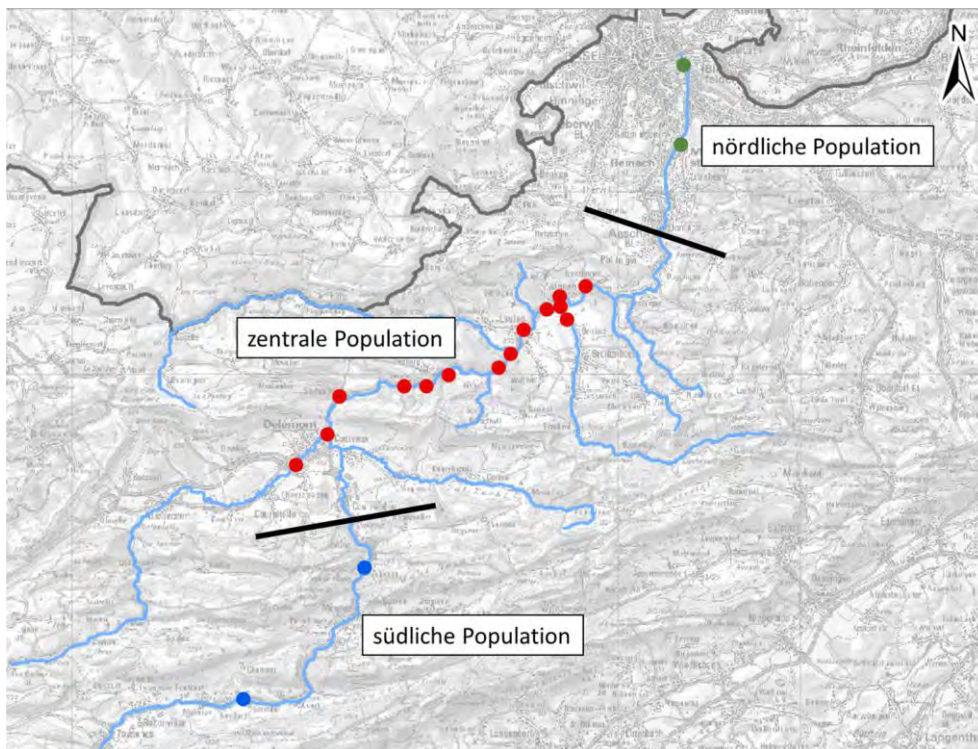
Grafik angepasst von [24].

Die Auswertungen der mitochondrialen Daten zeigen, dass heute in der Birs zwei genetisch stark differenzierte evolutionäre Linien vorkommen. Die erste Linie, welche der standortgerechten Rheinlinie entspricht, konnte nur im unteren Bereich der Birs von der Mündung bis Moossee nachgewiesen werden. Im gesamten mittleren und oberen Einzugsgebiet liessen sich nur standortfremde Äschen aus dem Einzugsgebiet der Rhône nachweisen (Abb. 20). Als Ursache für das Fehlen der Rheinlinie im Mittel- und Oberlauf wird eine ungenügende Vernetzung im Gewässer angenommen.

Die Resultate der Mikrosatelliten-Analyse bestätigen in erster Linie die Resultate der mitochondrialen DNS. Zusätzlich stellt sich aber heraus, dass die Äschen der Birs in drei genetische Einheiten eingeteilt werden können (Abb. 21):

- > Die erste Population liegt im unteren Teil der Birs im Bereich der Mündung bis nach Moossee und entspricht den rheinstämmigen Äschen.
- > Die zweite Population liegt im mittleren Bereich zwischen Moossee und Delémont. Diese Population scheint aus einer Mischung von Äschen aus mindestens zwei Populationen zu bestehen. Der Ursprung dieser Fische liegt hauptsächlich im Einzugsgebiet der Rhône.
- > Die dritte Population liegt oberhalb von Delémont und der Ursprung liegt ebenfalls im Einzugsgebiet der Rhône.

Abb. 21 > Lage der drei genetisch identifizierten Populationen in der Birs



Grafik angepasst von [25]

Die genetischen Unterschiede zwischen den drei Populationen sind mässig bis sehr stark (F_{ST} zwischen 0,12 und 0,48). Die Unterschiede weisen darauf hin, dass der natürliche Genfluss bei den Birsäschen durch Wanderhindernisse stark reduziert wird.

In der Birs leben heute also Äschen von zwei genetisch stark differenzierten Linien. Die standortgerechte Rheinäsche kommt dabei nur noch im Bereich der Mündung vor. Im gesamten mittleren und oberen Teil leben heute aus dem Einzugsgebiet der Rhône eingeführte Äschen. Im Rahmen der Bewirtschaftung sollten die standortgerechten Äschen gefördert werden. Dies einerseits durch eine bessere Vernetzung des Gewässers und andererseits durch den Verzicht auf Besatzmassnahmen mit standortfremden Linien

4.3.2 Die Äschen im Kanton St. Gallen

Die Studie untersuchte, ob die im Kanton vorkommenden Äschenpopulationen genetisch differenzierte Populationen darstellen und ob eine populationspezifische Bewirtschaftung notwendig ist [26]. Zu diesem Zweck wurden 199 Individuen von fünf schweizerischen und zwei österreichischen Populationen mit zwölf Mikrosatelliten-Loci untersucht.

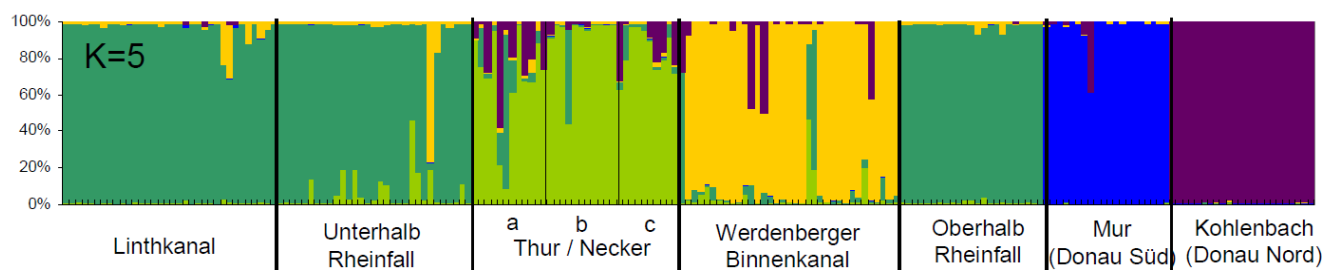
Die Resultate zeigen, dass es sich mit Ausnahme der Äschen aus dem Hochrhein in allen Fällen um genetisch differenzierte Populationen handelt. Die genetischen Unterschiede waren dabei mit einem F_{ST} von 0,006 bis 0,190 meist mässig (Tabelle 4). Der natürliche Genfluss zwischen diesen Populationen ist somit gering. Weiter konnten im Werdenberger Binnenkanal und in der Thur / dem Necker genetische Fingerabdrücke von Äschen aus dem nördlichen Einzugsgebiet der Donau festgestellt werden (Abb. 22). Diese wurden mit Besatzmassnahmen eingeschleppt. Es scheint ebenfalls wahrscheinlich, dass sich Donauäschen genetisch zum Teil mit den Rheinäschen vermischt haben.

Tab. 4 > Genetische Unterschiede (F_{ST}) zwischen den verschiedenen Populationen im Kanton St. Gallen (Populationen 1–5) und zwei Populationen aus dem Einzugsgebiet der Donau (6 und 7)

Nr.	Population	1	2	3	4	5	6	7
1	Rhein unterhalb Rheinflall	-	n.s.	***	***	***	***	***
2	Rhein bei Stein am Rhein	0,006	-	***	***	***	***	***
3	Linthkanal	0,083	0,068	-	***	***	***	***
4	Thur/Necker	0,122	0,161	0,190	-	***	***	***
5	Werdenberger Binnenkanal	0,106	0,117	0,131	0,128	-	***	***
6	Mur (Donau südl. Alpen)	0,600	0,613	0,600	0,525	0,538	-	***
7	Kohlenbach (Donau nördl. Alpen)	0,532	0,539	0,527	0,422	0,442	0,544	-

Die Autoren schlussfolgern, dass die verschiedenen Populationen getrennt bewirtschaftet werden sollten. Dementsprechend sollte jedes Gewässer als eine eigene MU betrachtet werden. Auf nichteinheimisches Besatzmaterial sollte in Zukunft in jedem Fall verzichtet werden.

Abb. 22 > Resultate einer STRUCTURE-Analyse der Äschen aus dem Kanton St. Gallen im Vergleich mit zwei Referenzpopulationen aus der Donau



4.3.3 Die Äschen im Kanton Aargau

Im Kanton Aargau stellte sich die Frage, ob es sich bei den Äschen aus der Reuss, der Aare, der Limmat und dem Rhein um eine einzige oder um mehrere genetisch differenzierte Populationen handelt, die separat bewirtschaftet werden müssten. Die Untersuchung sollte ebenfalls prüfen, ob die bisherigen Besatzmassnahmen der Äsche erfolgreich waren und ob der Fischeinsatz mit standortgerechtem Besatzmaterial ausgeführt wurde. Um diese Fragen zu klären, wurden 404 Äschen aus dem Rhein, der Aare, der Limmat, der Reuss und aus vier Fischzuchten (Abb. 23) mit 12 Mikrosatelliten-Loci genetisch untersucht.

Die Resultate zeigen, dass in den einzelnen Gewässern (Aare, Reuss, Rhein und Limmat) genetisch unterscheidbare Populationen leben. Im Bereich der Aare-, Limmat- und Reussmündung (Wasserschloss) vermischen sich diese Populationen teilweise. Die Äschen von den Fischzuchten unterscheiden sich stark von den in den Flüssen lebenden Äschen und sind für Besatzmassnahmen nicht geeignet.

Abb. 23 > Standorte der Äschenprobenahmen in den Fliessgewässern des Kantons Aargau

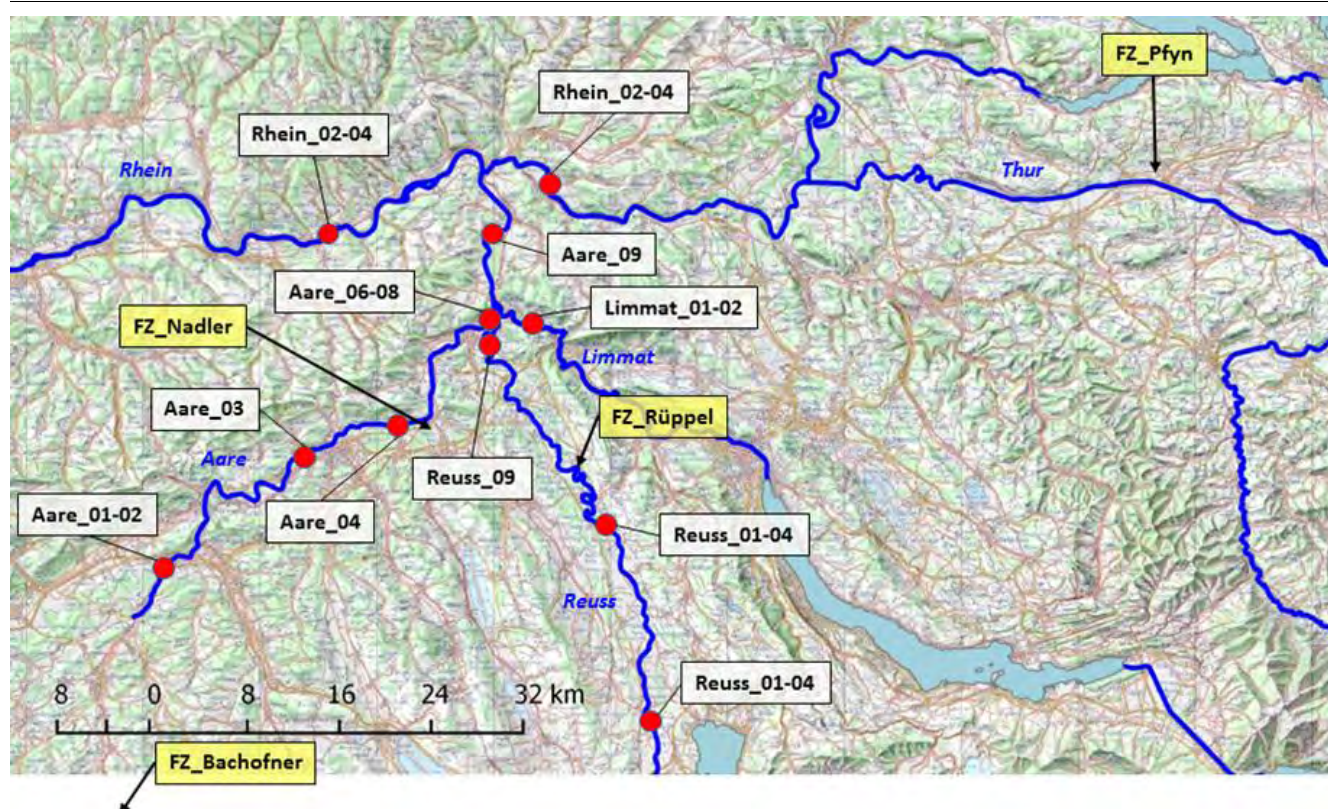
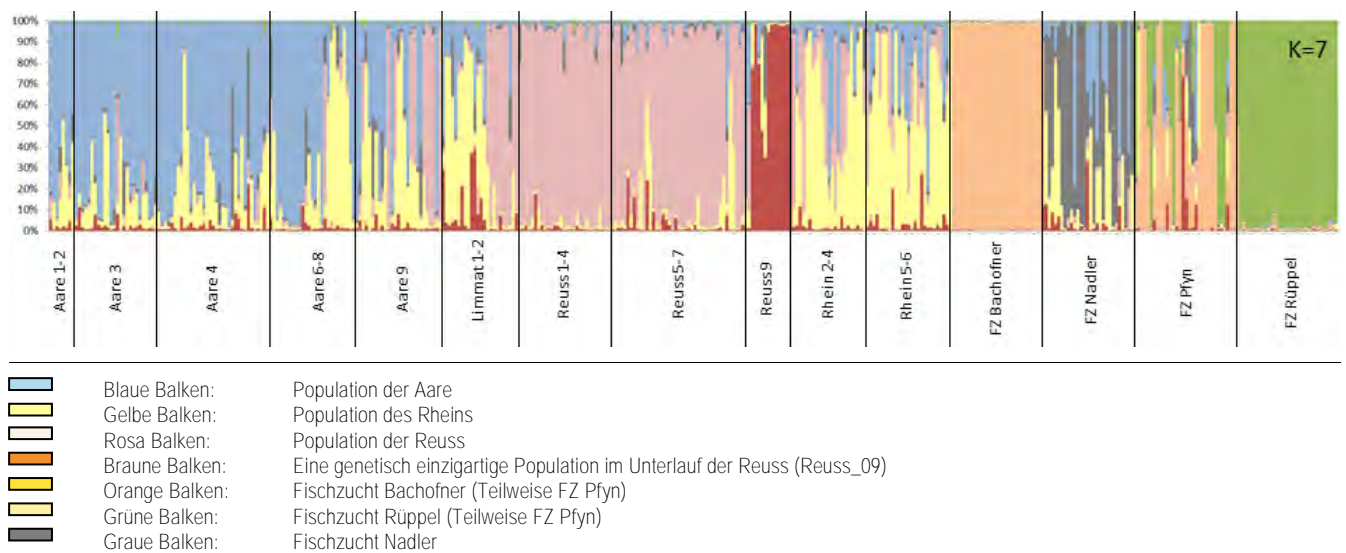


Abb. 24 > Resultate der STRUCTURE-Analyse für sieben Populationen

Die identifizierten genetischen Gruppen sind in unterschiedlichen Farben dargestellt. Jeder vertikale Balken entspricht einem Individuum.

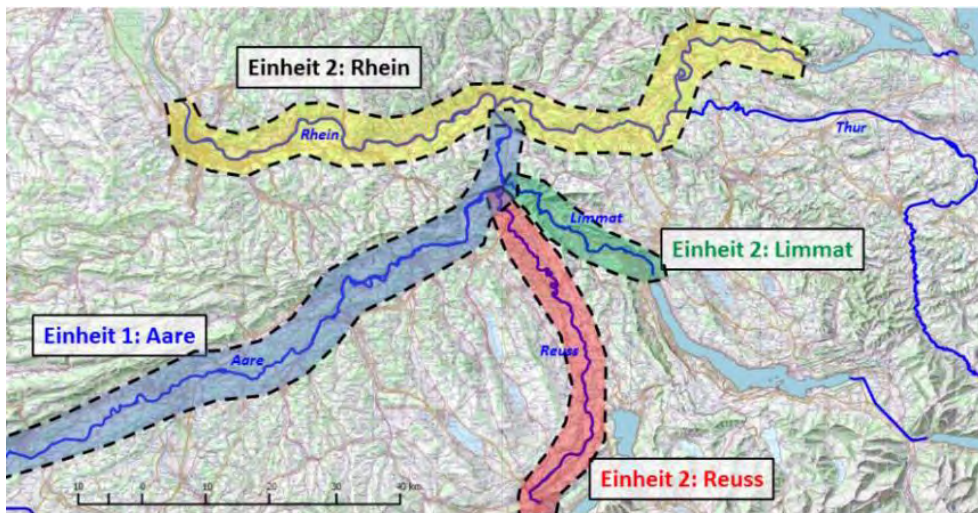


Basierend auf diesen Erkenntnissen, definieren die Autoren für die Bewirtschaftung der Äschen im Kanton Aargau folgende Bewirtschaftungseinheiten (eigenständige MU, Abb. 25):

- > Aare (Ausfluss Bielersee bis Mündung in den Rhein);
- > Reuss (Vierwaldstättersee bis Mündung in die Aare);
- > Rhein;
- > Limmat.

Die Autoren empfehlen, auf weitere Besatzmassnahmen mit Äschen der nichteinheimischen Populationen aus den privaten Fischzuchten zu verzichten. Sollten Besatzmassnahmen weiterhin durchgeführt werden, dann sollte Besatzmaterial aus den vier Bewirtschaftungseinheiten gewonnen werden.

Abb. 25 > Bewirtschaftungseinheiten, die aufgrund von genetischen Daten definiert wurden



4.4 Synthese der genetischen Studien über die Äschen und Vorschläge für die Bewirtschaftung

4.4.1 Nationale Ebene

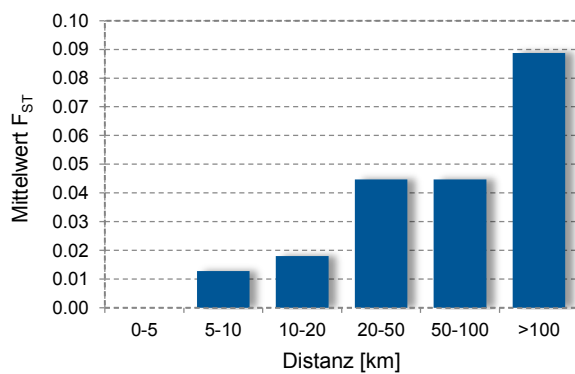
Bei der Äsche (*T. thymallus*) konnten in der Schweiz drei genetische Linien nachgewiesen werden, die Rhône-, die Rhein- und die Donaulinie. Die ursprüngliche Verbreitung der drei Linien ist ähnlich wie bei der Forelle (vgl. Abb. 2). Die Rheinlinie ist also im Genferseebecken heimisch, die Äschen aus dem Rheineinzugsgebiet konnten das Genferseebecken natürlich besiedeln. Im Engadin und im Tessin wurden allerdings standortfremde Äschen aus dem Einzugsgebiet des Rheins festgestellt. Die Äschen aus der Rhône-Linie sind im Einzugsgebiet des Doubs standortgerecht und in der Birs standortfremd. Die Donaulinie wurde in verschiedenen Gewässern der Ostschweiz beobachtet, wo sie durch Besatzmassnahmen eingeführt wurde.

Diesen Analysen zufolge sollten bei der Bewirtschaftung der Äsche die einzelnen Grosseinzugsgebiete (ESUs) berücksichtigt werden. Diese auch gesetzlich vorgegebenen Einheiten müssen befolgt werden, um die standortgerechten Äschenlinien und die fortwährend laufenden Evolutionsprozesse zu erhalten. In Fällen, in denen bereits standortfremde Linien eingeführt wurden, sollten diese nicht weiter durch Besatzmassnahmen mit standortfremden Äschen gefördert werden.

4.4.2 Regionale Ebene

Untersuchungen auf regionaler Ebene haben gezeigt, dass die genetischen Unterschiede zwischen den Populationen in der Regel schwach (5–100 km) bis mässig (>100 km) sind (Abb. 26). Das Ausmass der genetischen Differenzierung ist dabei stark von der Gewässerdistanz abhängig. Trotz der in den einzelnen Studien genannten Hinweise auf Verschleppung von verschiedenen Linien konnte insbesondere im Rhein und im Genferseebecken eine signifikante genetische Strukturierung der einzelnen Populationen nachgewiesen werden. Die genetischen Unterschiede sind bei grösseren Gewässerdistanzen deutlich stärker, als dies bei der Forelle der Fall ist.

Abb. 26 > Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)



92 % der festgestellten genetischen Unterschiede, gemessen als F_{ST} -Werte, sind signifikant (Abb. 27). Der Anteil der signifikanten Unterschiede erhöht sich erheblich mit der Distanz zwischen den Populationen (Abb. 28).

Die durchgeführten genetischen Studien haben gezeigt, dass der grösste Teil der untersuchten Äschenpopulationen genetische Unterschiede zu anderen Populationen aufweist. Aus diesem Grund müssen sie als eigenständige Bewirtschaftungseinheiten (MUs) angesehen werden. Je grösser die Distanz zwischen zwei Populationen ist, umso grösser wird der genetische Unterschied zwischen ihnen. Um das genetische Erbe der einzelnen lokalen Populationen zu erhalten, sollten unterschiedliche Fliessgewässer separat bewirtschaftet und für grössere Fliessgewässer zum Teil mehrere MUs ausgeschieden werden.

Abb. 27 > Anteil der ermittelten signifikanten F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden

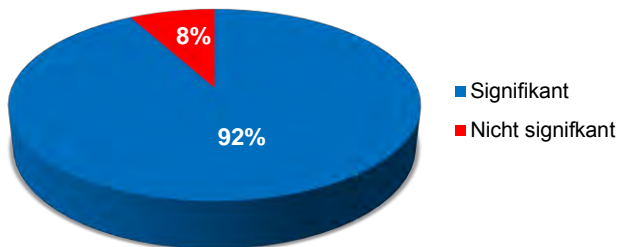
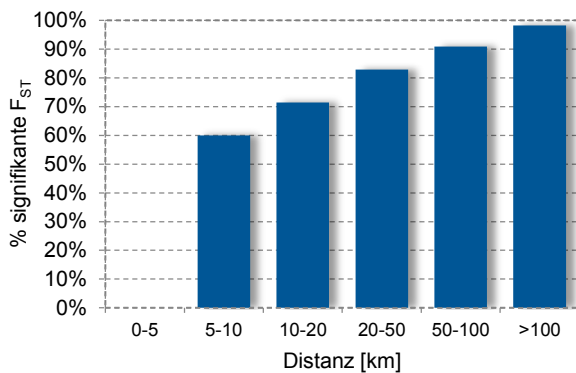


Abb. 28 > Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)



4.4.3 Lokale Anpassungen

Bis heute hat keine Studie in der Schweiz versucht, lokale Anpassungen bei Äschen nachzuweisen. Daher können diesbezüglich keine Schlussfolgerungen gezogen werden. Basierend auf dem Vorsorgeprinzip, sollte davon ausgegangen werden, dass sich auch die Äschen an lokale Bedingungen angepasst haben. Dies sollte bei der Bewirtschaftung und der Definition von Einheiten berücksichtigt werden.

4.4.4 Bewirtschaftungseinheiten der Äschen

Zusammenfassend können folgende Empfehlungen für die Bewirtschaftung der Äschen auf regionaler Ebene in der Schweiz gemacht werden:

- > Für die Schweiz ist nur eine Äschenart beschrieben:
 - *Thymallus thymallus* in den Einzugsgebieten der Rhône, des Doubs, des Rheins, des Ticino und des Inns.

-
- > Folgende evolutionäre Linien sollten berücksichtigt werden:
 - Einzugsgebiet des Rheins und das Genferseebecken;
 - Einzugsgebiet der Rhône (Doubs, Allaine);
 - Einzugsgebiet des Po.
 - > Die grossen Einzugsgebiete der Schweiz (Rhône, Rhein, Ticino, Inn) müssen wie gesetzlich vorgeschrieben getrennt bewirtschaftet werden.
 - > Weiter sollten die verschiedenen Gewässer als unterschiedliche MUs betrachtet werden. Wenn aus diversen Gründen eine Bewirtschaftung pro Gewässer nicht möglich ist (beispielsweise für eine Wiederansiedlung), dann sollten Fische von einem geografisch nahe gelegenen Gewässer desselben Untereinzugsgebietes und mit ähnlicher Typologie verwendet werden.

5 > Die Nasen (*Chondrostoma* sp., *Parachondrostoma toxostoma*)

5.1 Taxonomischer Status

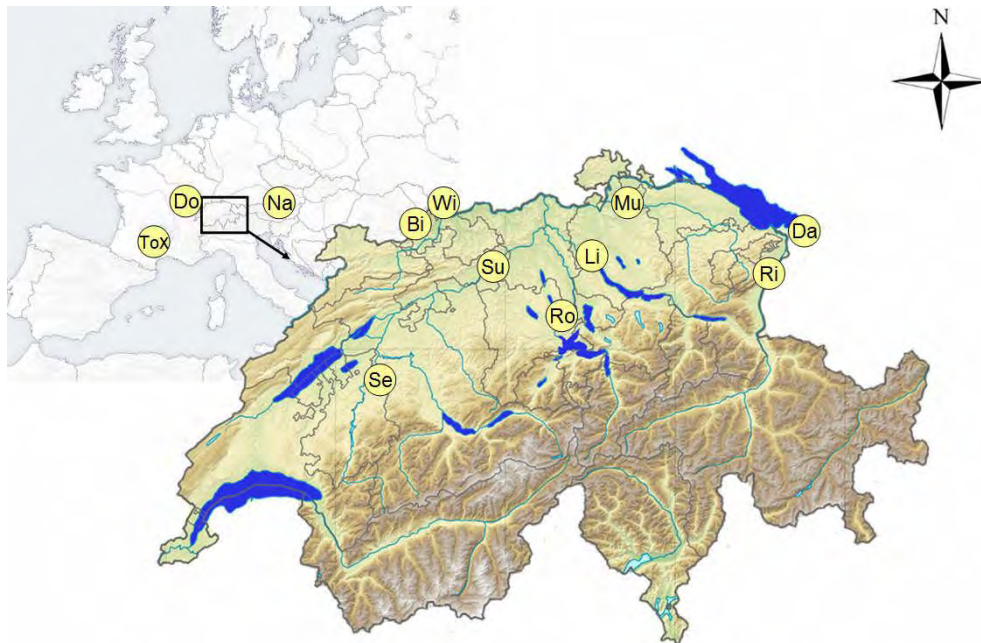
In der Schweiz kommen drei Nasenarten vor. Zwei gehören zur Gattung *Chondrostoma*: die Nase (*Chondrostoma nasus*), die nördlich der Alpen im Einzugsgebiet des Rheins heimisch ist, und die Savetta (*Chondrostoma soetta*), die südlich der Alpen im Tessin lebt. Eine weitere Art, die zur Gattung *Parachondrostoma* gehört, lebt ausschliesslich im unteren Abschnitt des Doubs: die Sofie oder Toxostome (*Parachondrostoma toxostoma*). Die drei Arten haben keine Bedeutung für die Fischerei und wurden nicht systematisch besetzt.

Die Nase (*C. nasus*) ist in der Schweiz akut vom Aussterben bedroht. Die Bestände sind rückläufig und die Nase ist in mehreren Gewässern bereits ausgestorben. Sie wird bezüglich Arterhaltung und -förderung als National prioritäre Art der höchsten Stufe geführt [27] und spielt daher bei den Arterhaltungsprojekten der Kantone und des Bundes eine wichtige Rolle. Die unten aufgeführte Synthese wurde aufgrund der von der Eawag durchgeführten Untersuchungen zur genetischen Verwandtschaft der Nasen in der Schweiz erstellt.

5.2 Nationale Studien

Die Genetik der Nase (*C. nasus*) wurde in der Schweiz in einer einzigen Studie untersucht [28]. Diese wurde auch wissenschaftlich publiziert [29]. Um ein möglichst vollständiges Bild aller Schweizer Nasenpopulationen zu erhalten, wurden möglichst viele der noch nachgewiesenen Populationen berücksichtigt. Insgesamt konnten 262 Nasen von 12 verschiedenen Standorten untersucht werden (Abb. 29). Inbegriffen waren auch je eine Referenzpopulation aus dem Doubs, wo die Art standortfremd ist, und aus der Donau (Österreich) sowie eine Population der Sofie (*P. toxostoma*) aus dem Einzugsgebiet der Rhône. Für die genetischen Analysen wurden zehn Mikrosatelliten-Loci, eine Sequenz der mitochondrialen DNS sowie AFLPs verwendet. Nebst der Genetik wurden auch das Wachstum und die Körperform der Nasen untersucht.

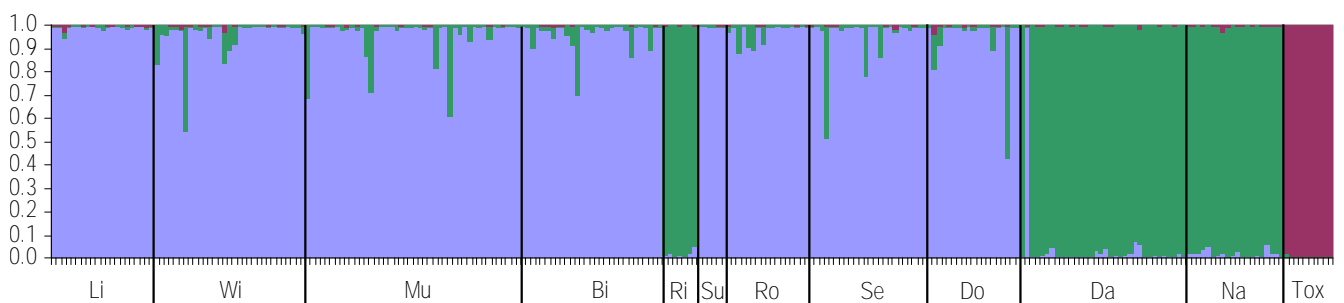
Abb. 29 > Probenahmestandorte der untersuchten Fische [28]



Die Resultate zeigen, dass sich die Nasen aus dem Einzugsgebiet des Bodensees genetisch stark von den unteren Rheinpopulationen unterscheiden (Abb. 30). Unterhalb des Rheinfalls konnte innerhalb des Einzugsgebietes des Rheins an neutralen genetischen Markern keine genetische Differenzierung zwischen den Populationen festgestellt werden (Tabelle 5). Eine Ausnahme bildet die Population aus dem Schanzengraben in Zürich, die sich von allen anderen Populationen deutlich unterscheidet. Die Autoren vermuten, dass die Einzigartigkeit der Schanzengrabenpopulation auf einen demografischen Flaschenhals zurückzuführen ist.

Abb. 30 > Resultate der STRUCTURE-Analyse, die mit Mikrosatelliten-Daten durchgeführt wurde

Die blauen Balken zeigen die Rheinnasen, die grünen Balken die Donau- bzw. Bodenseenasen und die roten Balken die Sofie [28]. Für die Abkürzungen siehe Tabelle 5.



Tab. 5 > F_{ST} -Werte, die zwischen den verschiedenen Nasenpopulationen beobachtet wurden [28]

Code	Gewässer	Einzugsgebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Li	Schanzengraben	Rhein	-	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Wi	Wiese	Rhein	0,132	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	***	***	***	***	***
Mu	Murg	Rhein	0,128	-0,001	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	***	***	***	***	***
Bi	Birs	Rhein	0,127	0,000	0,004	-	n.s.	n.s.	n.s.	***	***	***	**	***
Su	Suhre	Rhein	0,119	0,016	0,020	0,004	-	n.s.	n.s.	***	***	***	*	***
Ro	Rotbach	Rhein	0,107	-0,007	-0,002	-0,004	0,003	-	n.s.	***	***	***	**	***
Se	Sense	Rhein	0,132	-0,002	0,006	0,004	0,000	0,003	-	***	***	***	***	***
Ri	Alpenrhein	Rhein	0,213	0,083	0,082	0,079	0,123	0,087	0,088	-	n.s.	***	***	***
Da	Dornbirner Aach	Rhein	0,198	0,105	0,097	0,087	0,129	0,096	0,108	-0,011	-	***	***	***
Na	Danube	Rhein	0,243	0,097	0,095	0,090	0,131	0,105	0,097	0,082	0,095	-	***	***
Do	Doubs	Rhein	0,175	0,024	0,028	0,021	0,047	0,032	0,031	0,085	0,108	0,118	-	***
Tox	Toxostoma	Rhein	0,445	0,351	0,349	0,353	0,426	0,371	0,369	0,395	0,343	0,366	0,393	-

***: $p < 0,001$, **: $p < 0,01$, *: $p < 0,05$, n.s.: nicht signifikant

Aus der Analyse der mitochondrialen DNS geht hervor, dass bei den Nasen aus dem Bodensee Gene aus dem unteren Rhein und aus der Donau zu finden sind. Ähnliche Muster werden auch bei anderen Fischarten beobachtet und deuten auf eine natürliche Besiedlung des Bodensees durch diese beiden Linien hin.

Die AFLP-Analyse konnte nur bei einem Locus die Auswirkungen von natürlicher Selektion in den Genen nachweisen, was als sehr gering zu werten ist. Im Gegensatz dazu zeigen die morphologischen Auswertungen, dass sich die Nasen aus den verschiedenen Gewässern innerhalb des unteren Einzugsgebietes des Rheins zum Teil recht stark voneinander unterscheiden. Besonders auffällig sind die Unterschiede zwischen Nasen aus den unteren Teilen des Einzugsgebietes (Birs, Wiese) und denen aus den oberen Teilen des Einzugsgebietes (Rotbach, Suhre) sowie die morphologisch sehr unterschiedlichen Nasen aus dem Schanzengraben.

Für Artenerhaltungsmassnahmen schlagen die Autoren folgende Bewirtschaftungseinheiten vor:

- > Populationen innerhalb des Rhein-Hauptstammes (Wiese, Birs, Ergolz);
- > Populationen der oberen Rheinzufüsse;
- > Populationen innerhalb des Einzugsgebietes des Bodensees;
- > Schanzengraben.

Es ist möglich, dass diese Bewirtschaftungseinheiten durch allfällige weitere Studien nicht bestätigt werden. Dies, weil die Einzigartigkeit der Populationen aus den oberen Rheinzufüssen sowie aus dem Schanzengraben möglicherweise durch einen Flaschenhals und durch die fehlende Vernetzung mit der Gründerpopulation im Rhein verursacht wurde und weil die morphologischen Unterschiede auf phänotypische Plastizität zurückzuführen sein könnten. Aus Vorsicht sollten sie trotzdem berücksichtigt werden, bis weitere Erkenntnisse vorliegen.

5.3 Synthese der genetischen Studien über die Nasen und Vorschläge für die Bewirtschaftung

5.3.1 Nationale Ebene

In der Schweiz konnten für die Nase (*C. nasus*) zwei genetische Linien nachgewiesen werden, die Rheinlinie und die Donaulinie. Beide haben die Schweiz mit grosser Wahrscheinlichkeit natürlicherweise nach den letzten Eiszeiten besiedelt. Diese haben sich anschliessend im Einzugsgebiet des Rheins vermischt. Nach der Eiszeit haben sich zwei genetische klar getrennte Populationen ausgebildet. Alle Nasen aus dem Einzugsgebiet des Bodensees bilden dabei eine Bewirtschaftungseinheit, die es getrennt zu bewirtschaften gilt (ESU). Innerhalb des Rheins unterhalb des Rheinfalls konnten mit Ausnahme der Population aus dem Schanzengraben keine weiteren genetischen Unterschiede beobachtet werden. Zwischen den Gewässern des Rhein-Hauptstammes (Birs, Wiese, Ergolz) und der Gewässer im oberen Einzugsgebiet (Rotbach, Suhre, Murg) wurden aber morphologische Unterschiede beobachtet. Deshalb wird empfohlen, die Populationen des oberen Einzugsgebietes und die Population des Schanzengrabens als eigenständige Populationen zu bewirtschaften.

5.3.2 Regionale Ebene

Die Betrachtung der Resultate auf regionaler Ebene zeigt, dass die genetischen Unterschiede insgesamt schwach und nicht signifikant sind (Abb. 31, Abb. 32, Abb. 33). Die wenigen signifikanten Resultate sind auf die genetische Verschiedenheit des Bodensees und der Schanzengraben-Population zurückzuführen.

Abb. 31 > Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)

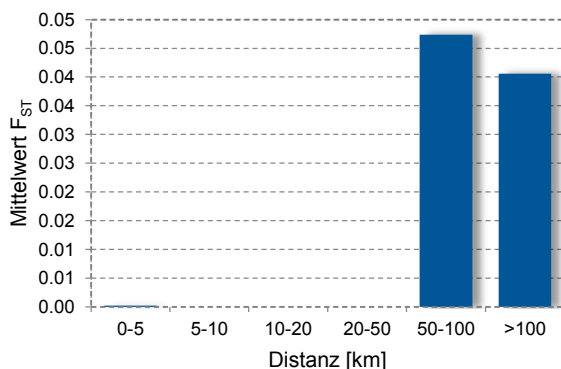


Abb. 32 > Anteil signifikanter F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden

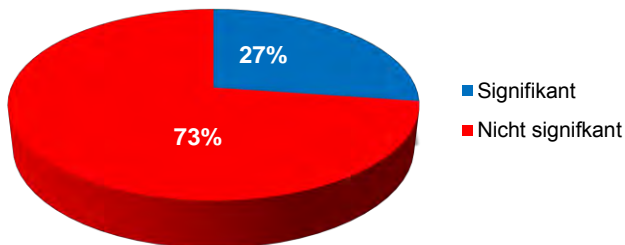
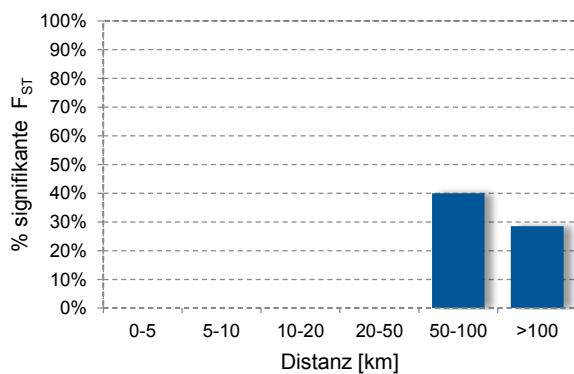


Abb. 33 > Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)



5.3.3 Lokale Anpassungen

Es wurde nur an einem Locus ein genetischer Hinweis auf lokale Anpassungen gefunden. Dies ist relativ wenig und kann entweder auf landesweit homogene Selektionskräfte, auf eine geringe Aussagekraft der Methode oder auf kleine Populationsgrößen und starke genetische Drift zurückzuführen sein.

5.3.4 Bewirtschaftungseinheiten der Nasen

Aus den oben zusammengefassten Resultaten lassen sich folgende Empfehlungen für die Bewirtschaftung der Nasen (*Chondrostoma nasus*) auf regionaler Ebene ableiten:

- > In der Schweiz kommt die Nase (*Chondrostoma nasus*) im Einzugsgebiet des Rheins natürlicherweise vor.
- > Sie kann in zwei ESUs unterteilt werden:
 - die Nasen aus dem Einzugsgebiet des Bodensees;
 - die Nasen aus dem Einzugsgebiet des Rheins unterhalb des Rheinfalls.

-
- > Innerhalb des Rheins sind zudem folgende MUs zu berücksichtigen:
 - die Nasen des Rheins bei Basel sind aufgrund der morphologischen Resultate als eine eigenständige Bewirtschaftungseinheit zu betrachten;
 - die Nasen aus den Oberläufen des Rheins sind aufgrund der morphologischen Resultate als eine eigenständige Bewirtschaftungseinheit zu betrachten;
 - die Nasen aus dem Schanzengraben sind aufgrund ihrer genetischen und morphologischen Einzigartigkeit als eine eigene Bewirtschaftungseinheit zu betrachten.

6 > Der Alet und der Cavedano (*Squalius* sp.)

6.1 Taxonomischer Status

In der Schweiz ist die Gattung *Squalius* mit zwei beschriebenen Arten vertreten [8], dem nördlich der Alpen vorkommenden Alet (*Squalius cephalus*) und dem südlich der Alpen vorkommenden Cavedano (*Squalius squalus*). Beide Arten wurden bis heute kaum bewirtschaftet. Sie dienen daher bei genetischen Untersuchungen als Beispiel für nicht durch den Menschen beeinflusste Fischarten. Die unten aufgeführte Synthese wurde aufgrund der von der Eawag durchgeführten Untersuchungen in der Schweiz erstellt.

6.2 Nationale Studien

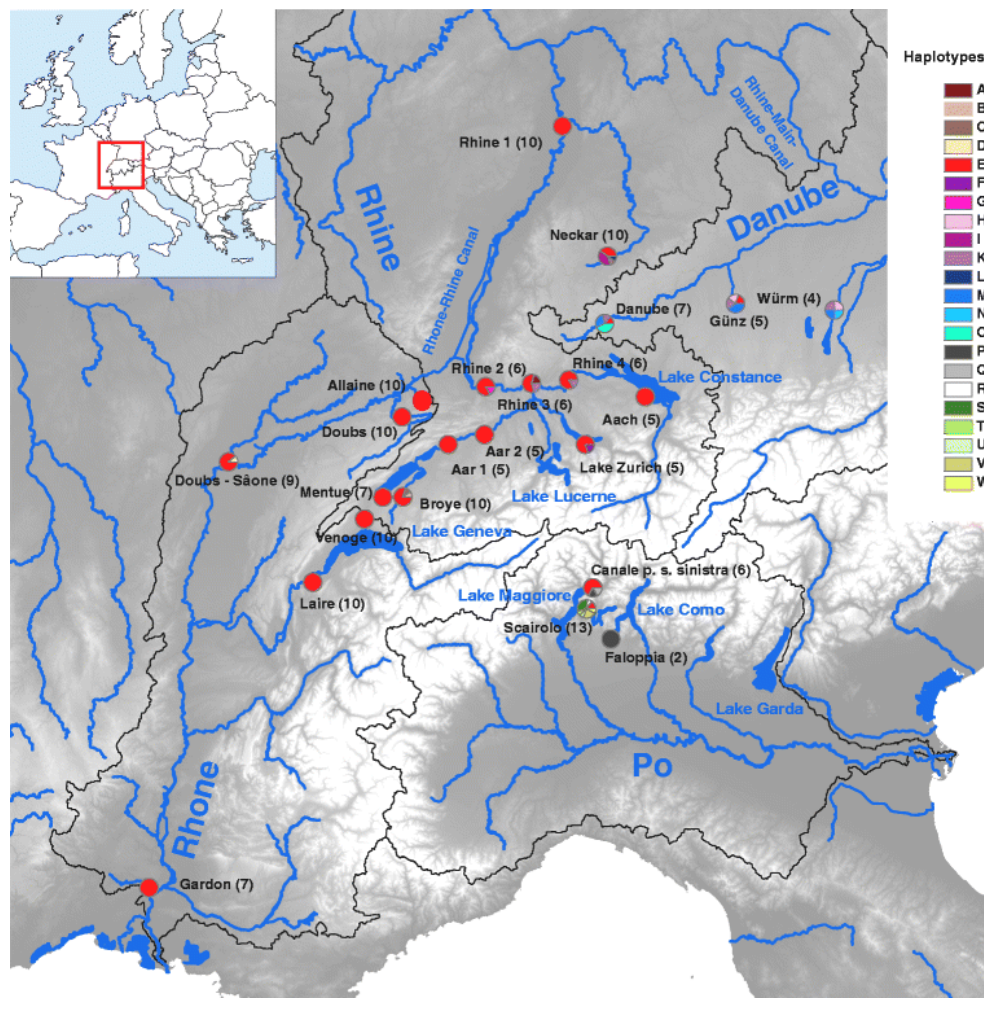
Die Genetik des Alets (*S. cephalus*) und des Cavedanos (*S. squalus*) wurde in der Schweiz im Rahmen einer Dissertation untersucht [30, 31]. Sie verfolgte zwei Ziele: In einem ersten Teil sollte die geografische Herkunft des Alets und des Cavedanos in den Einzugsgebieten von Rhein, Rhône und Po untersucht werden. Im zweiten Teil stand der Einfluss der Fragmentierung der Fließgewässer auf die genetische Populationsstruktur des Alets (*S. cephalus*) im Fokus. Um diesen Fragestellungen nachzugehen, wurden 168 Individuen von Alet und Cavedano anhand von zwei genetischen Sequenzen der mitochondrialen DNS und 2133 Individuen aus 47 Populationen mit neun Mikrosatelliten-Loci untersucht.

6.2.1 Besiedlungsgeschichte

Die Auswertung der mitochondrialen DNS zeigt, dass in der Schweiz zwei evolutionäre Linien vorkommen (Abb. 34). Eine dieser Linien entspricht dem Alet (*S. cephalus*) im Einzugsgebiet des Rheins, der Rhône und der Donau und die andere Linie dem Cavedano (*S. squalus*). Die Studie zeigt auch, dass Gene des Alet im natürlichen Verbreitungsgebiet des Cavedano gefunden wurden. Die beiden Arten haben sich in diesen Kontaktregionen genetisch vermischt (genetische Introgression).

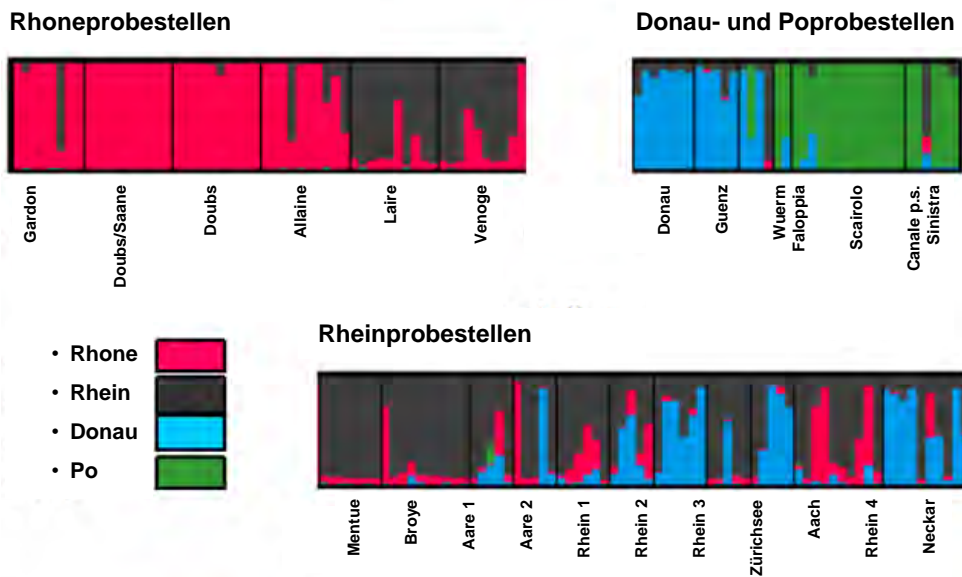
Abb. 34 > Übersicht der Haplotypen des Alets (*S. cephalus*) und des Cavedanos (*S. squalus*) aus den Einzugsgebieten von Rhône, Rhein, Donau und Po

In Klammern steht die Stichprobengrösse [30].



6.2.2 Grossräumige Populationsstruktur von *S. cephalus* und *S. squalus*

Eine STRUCTURE-Analyse hat die untersuchten Fische der Gattung *Squalius* (*S. cephalus* und *S. squalus*) in vier genetische Gruppen eingeteilt, die zu den vier Schweizer Haupteinzugsgebieten passen (Abb. 35). Es fällt aber auch auf, dass zwischen den einzelnen Einzugsgebieten ein genetischer Austausch stattgefunden hat. Ob es sich dabei um einen natürlichen oder um einen menschengemachten Austausch handelt, kann die Studie nicht definitiv beantworten. Die Autoren vermuten, dass es sich bei den Rheinfischen in der Donau und im Genferseebecken um eine natürliche Besiedlung handelt. Diese Interpretation steht mit Beobachtungen an anderen Fischarten im Einklang (vgl. Kapitel 7). Südlich der Alpen gehen die Autoren dagegen eher von einem menschlichen Verschleppen des Alets (*S. cephalus*) ins Tessin aus.

Abb. 35 > Genetische Zugehörigkeit der Gattung *Squalius* ermittelt durch einer STRUCTURE-Analyse

6.2.3 Feinräumige Populationsstruktur von *S. cephalus*

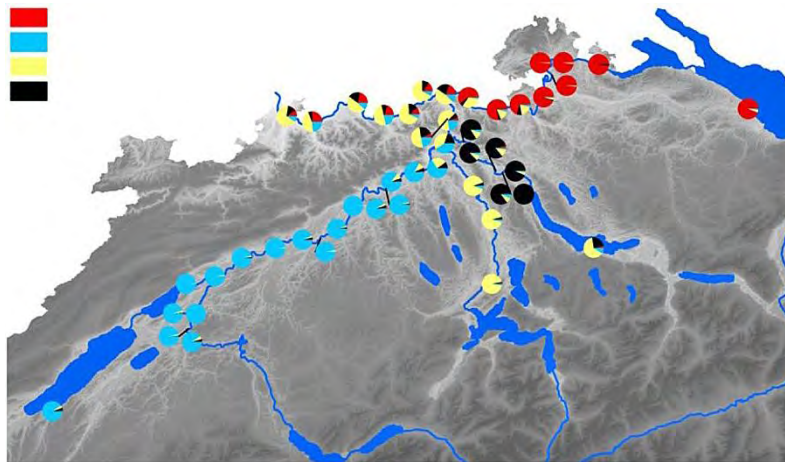
Eine feinräumige Analyse von *S. cephalus* im Einzugsgebiet des Rheins zeigt, dass die untersuchten Individuen in vier genetische Gruppen einteilt werden können (Abb. 36). Es fällt dabei auf, dass die vier Cluster recht gut den vier Einzugsgebieten von Rhein, Aare, Limmat und Reuss entsprechen. Ähnlich wie bei den Äschen werden diese genetisch differenzierten Populationen bei den Mündungen in die jeweiligen Hauptflüsse durchmischt. Gestützt auf diese und andere Analysen, schlussfolgern die Autoren, dass der Genfluss einseitig flussabwärts auftritt und in Gegenrichtung durch Wanderhindernisse stark eingeschränkt ist.

Abb. 36 > Mittels Structure-Analyse ermittelte genetische Zugehörigkeit der Populationen von *S. cephalus* im Schweizer Mittelland [30]

Die rote Farbe entspricht dem Alet aus dem Rhein, die schwarze Farbe dem Alet aus der Limmat, die gelbe Farbe dem Alet aus der Reuss, und die hellblaue Farbe entspricht dem Alet aus der Aare. Im Bereich des Wasserschlusses und unterhalb der Aaremündung in den Rhein vermischen sich die genetischen Gruppen.

Cluster

Rhein	■
Aare	■
Reuss	■
Limmat	■



6.2.4 Einfluss der Wanderhindernisse

Die Auswertungen zeigen, dass sich sowohl die Distanz als auch die Anzahl Wanderhindernisse signifikant auf die genetischen Unterschiede zwischen den untersuchten Populationen auswirken. Folgende Schätzungen wurden abgeleitet:

- > Ein natürliches Wanderhindernis (Rheinfall) verursacht einen genetischen Unterschied zwischen Populationen, der mit einer geografischen Isolation von 190 km freier Fliessstrecke vergleichbar ist.
- > Künstliche Wanderhindernisse ohne Fischpass verursachen einen genetischen Unterschied zwischen Populationen, der mit einer geografischen Isolation von 105 km freier Fliessstrecke vergleichbar ist.
- > Künstliche Wanderhindernisse mit Fischpass verursachen einen genetischen Unterschied zwischen Populationen, der mit einer geografischen Isolation von 17 km freier Fliessstrecke vergleichbar ist.
- > In der frei fliessenden Thur treten genetische Unterschiede erst bei einer Fliessstrecke von 80 km auf (pers. Mitteilung Alexandre Gousskov).

Die Resultate zeigen, dass sich Fischpässe zwar positiv auf die Wanderung und den Genfluss im Gewässer auswirken und somit ihren Zweck erfüllen. Die Studie zeigt aber auch, dass künstliche Wanderhindernisse mit einer Fischtreppe den Genfluss nach wie vor beeinträchtigen.

6.2.5 Schlussfolgerungen

Die Resultate der Studie ergeben für den Rhein ein sehr ähnliches Bild wie die genetischen Studien der Äschen. Sie zeigen jedoch auch, dass die anthropogene Fragmentierung der Gewässer zur genetischen Isolation der Populationen auf lokaler Ebene beiträgt.

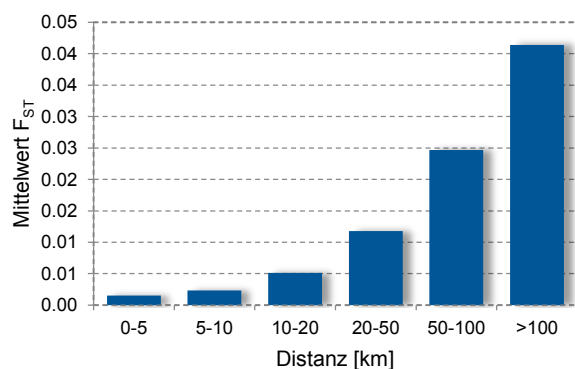
6.3 Synthese der genetischen Studien über die Gattung *Squalius* und Vorschläge für die Bewirtschaftung

6.3.1 Nationale Ebene

In der Schweiz konnten in der Gattung *Squalius* zwei Arten nachgewiesen werden. Der Cavedano (*S. squalus*) besiedelt das Einzugsgebiet der Adria und der Alet (*S. cephalus*) die Einzugsgebiete der Rhône, des Rheins und der Donau. Die Alet der drei Einzugsgebiete Rhône, Rhein, und Donau sind als eigenständige ESUs zu betrachten. Dies mit Ausnahme des Genferseebeckens, welches nach der letzten Eiszeit vom Rheineinzugsgebiet her besiedelt wurde und daher zum ESU des Einzugsgebietes des Rheins zu zählen ist.

6.3.2 Regionale Ebene

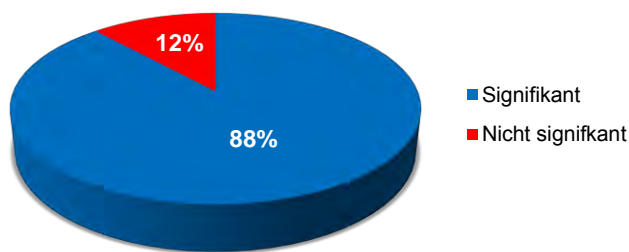
Abb. 37 > Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)



Die detaillierte Analyse des Einzugsgebietes des Rheins zeigt, dass die grossen Fließgewässer Aare, Reuss, Limmat und Rhein je eine genetisch eigenständige Population beheimaten. Innerhalb dieser Gewässer verursachen die Distanz und die Anzahl Wanderhindernisse eine genetische Isolation. Dabei nimmt der mittlere F_{ST} mit der Gewässerdistanz zu (Abb. 37). Insgesamt sind die genetischen Unterschiede meist schwach, in von Wanderhindernissen geprägten Gewässern ab einer Distanz von 20 bis 50 km

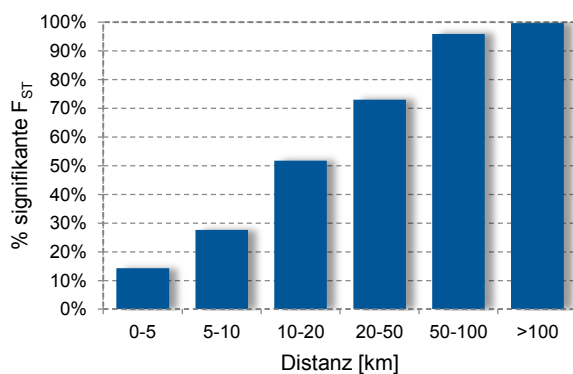
aber meist signifikant (Abb. 38, Abb. 39). In frei fliessenden Strecken werden die genetischen Unterschiede erst ab mindestens 60 km signifikant.

Abb. 38 > Anteil der ermittelten signifikanten F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden



Die durchgeführten genetischen Studien zeigen, dass der grösste Teil der untersuchten Populationen des Alets (*S. cephalus*) genetische Unterschiede aufweisen. Diese sind teilweise natürlichen Ursprungs und wurden durch Wanderhindernisse verstärkt. Innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete sind die grösseren Gewässer als eigenständige Bewirtschaftungseinheiten zu betrachten (MU). Ab rund 60 km Gewässerstrecke können auch innerhalb eines Fliessgewässers ohne Wanderhindernisse signifikante Unterschiede beobachtet werden.

Abb. 39 > Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)



6.3.3 Lokale Anpassungen

Lokale Anpassungen wurden beim Alet nicht untersucht.

6.3.4 Bewirtschaftungseinheiten des Alets und des Cavedanos

Aus den oben zusammengefassten Resultaten, lassen sich folgende Empfehlungen für die Bewirtschaftung des Alets und Cavedanos ableiten:

- > In der Schweiz kommen in der Gattung *Squalius* zwei verschiedene Arten vor, die getrennt bewirtschaftet werden müssen:
 - *Squalius cephalus* im Einzugsgebiet der Rhône, des Doubs, der Donau und des Rheins;
 - *Squalius squalus* im Einzugsgebiet des Po.
- > Beide Arten müssen wie gesetzlich vorgeschrieben nach den grossen Einzugsgebieten der Schweiz bewirtschaftet werden (Rhône, Doubs, Rhein, Po, Inn).
- > Schliesslich zeigt die detaillierte Analyse des Einzugsgebietes des Rheins, dass grössere Gewässer genetisch eigenständige Populationen beheimaten, die als separate Bewirtschaftungseinheiten (MUs) zu betrachten sind.

7 > Die Groppe (*Cottus gobio*)

7.1 Taxonomischer Status

In der Schweiz ist die Groppe (*Cottus gobio*) mit einer beschriebenen Art vertreten. Die Art hat keine Bedeutung für die Fischerei. Sie wurde daher bis auf ein paar wenige Wiederansiedlungen nach Verschmutzungen oder anderen Schadensereignissen kaum bewirtschaftet. Sie dient deshalb bei genetischen Studien als wenig durch den Menschen beeinflusstes Studienobjekt. Die unten aufgeführte Synthese wurde aufgrund der von der Eawag und der Universität Bern durchgeführten Untersuchungen zu den genetischen Verwandtschaften der Groppen in der Schweiz erstellt.

7.2 Nationale Studien

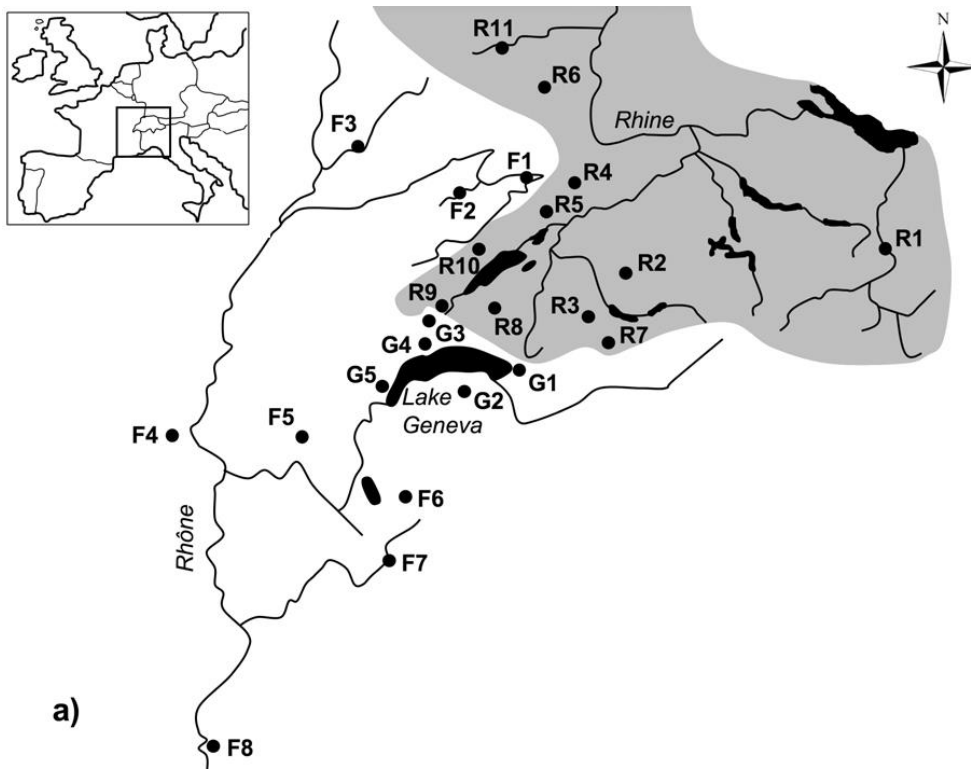
7.2.1 Postglaziale Wiederbesiedlung

Die Wiederbesiedlung der Schweizer Gewässer nach der letzten Eiszeit wurde im Rahmen einer Diplomarbeit erforscht [32, 33]. In dieser Studie wurden 478 Groppen (*C. gobio*) aus 24 Populationen des Einzugsgebietes des Rheins und der Rhônes (Abb. 40) mit acht Mikrosatelliten-Loci untersucht.

Die Resultate zeigen, dass das Genferseebecken nach der letzten Eiszeit vor rund 15000 Jahren von Groppen aus dem Rhein wiederbesiedelt wurde. Die Analyse der genetischen Differenzierung zwischen den einzelnen Populationen weist nach, dass die beobachteten F_{ST} -Werte mit einem Durchschnitt von 0,48 (0,1–0,75) eine sehr starke Differenzierung anzeigen. Dabei waren alle genetischen Unterschiede hochsignifikant ($p < 0,001$).

Die Autoren ziehen für die Bewirtschaftung keine Schlussfolgerung. Die sehr hohen genetischen Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen deuten darauf hin, dass die genetischen Unterschiede zwischen den Populationen in der ganzen Schweiz sehr gross sind und dass auf lokaler Ebene mit vielen kleinen Bewirtschaftungseinheiten zu rechnen ist.

Abb. 40 > Probenahmestandorte der untersuchten Groppen [32]



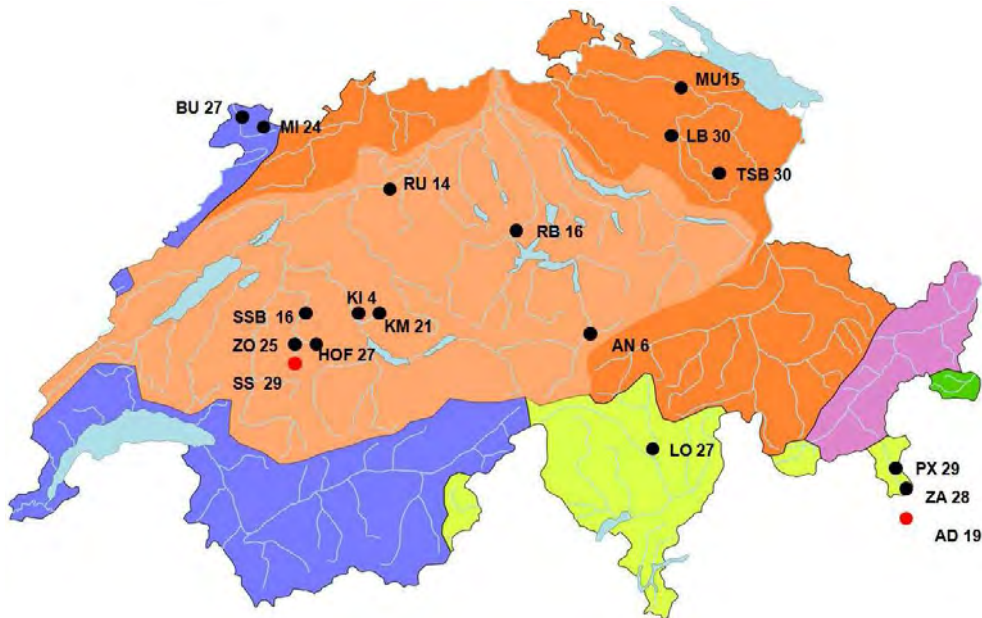
7.2.2 Höhengradienten

Im Rahmen einer weiteren Studie (Projekt Biochange) wurden 387 Groppen aus 18 Populationen aus unterschiedlichen Höhenlagen untersucht [34] (Abb. 41).

Auch in dieser Studie waren alle genetischen Unterschiede hoch und signifikant. Die genetischen Unterschiede sind dabei zwischen den Groppen aus den verschiedenen Einzugsgebieten Rhein, Rhône und Po besonders gross (Tab. 6).

Es wurden in dieser Arbeit keine Schlussfolgerungen gezogen, welche die Definition von Bewirtschaftungseinheiten betreffen. Sie zeigt jedoch auf, dass die genetischen Unterschiede sowohl zwischen den einzelnen Einzugsgebieten als auch zwischen den Populationen innerhalb der Einzugsgebiete sehr gross sind. Alle untersuchten Populationen sind daher als eigenständige Bewirtschaftungseinheiten (MUs) zu betrachten.

Abb. 41 > Probenahmestandorte der untersuchten Gropfen [34]

Tab. 6 > F_{ST} -Werte, die zwischen den verschiedenen Gropfenpopulationen beobachtet wurden

	KI	KM	RU	AN	RB	HOF	SSB	SS	ZO	LB	MU	TSB	BU	MI	AD	PX	ZA	LO
KI	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
KM	0,06	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
RU	0,12	0,21	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
AN	0,18	0,30	0,14	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
RB	0,06	0,27	0,18	0,24	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
HOF	0,13	0,22	0,10	0,19	0,22	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
SSB	0,13	0,21	0,11	0,18	0,21	0,02	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
SS	0,21	0,35	0,23	0,35	0,31	0,08	0,16	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
ZO	0,09	0,20	0,11	0,18	0,15	0,01	0,04	0,07	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LB	0,21	0,32	0,19	0,28	0,27	0,20	0,19	0,32	0,19	0,00	*	*	*	*	*	*	*	*
MU	0,22	0,32	0,20	0,32	0,25	0,24	0,24	0,37	0,21	0,17	0,00	*	*	*	*	*	*	*
TSB	0,26	0,42	0,31	0,38	0,34	0,28	0,28	0,40	0,25	0,25	0,38	0,00	*	*	*	*	*	*
BU	0,40	0,51	0,45	0,51	0,45	0,50	0,50	0,57	0,45	0,47	0,47	0,58	0,00	*	*	*	*	*
MI	0,45	0,57	0,50	0,56	0,49	0,55	0,55	0,62	0,50	0,53	0,53	0,62	0,08	0,00	*	*	*	*
AD	0,41	0,56	0,46	0,56	0,45	0,52	0,52	0,62	0,46	0,53	0,52	0,64	0,60	0,64	0,00	*	*	*
PX	0,40	0,54	0,45	0,54	0,44	0,50	0,51	0,61	0,45	0,51	0,51	0,63	0,57	0,62	0,06	0,00	*	*
ZA	0,39	0,53	0,44	0,53	0,42	0,49	0,49	0,59	0,43	0,50	0,49	0,61	0,57	0,61	0,01	0,06	0,00	*
LO	0,38	0,54	0,43	0,53	0,43	0,49	0,50	0,61	0,43	0,50	0,50	0,63	0,59	0,64	0,31	0,30	0,29	0,00

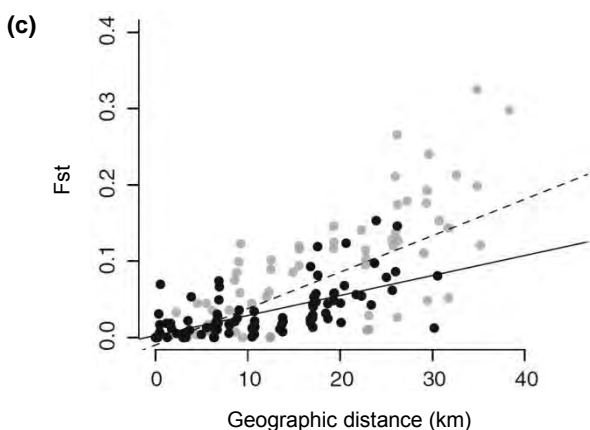
7.3 Studien auf lokaler und regionaler Ebene

7.3.1 Die Groppen der Sense

Im Rahmen dieser Studie wurden die Groppen des Einzugsgebietes der Sense untersucht [35]. Dabei wurden 462 Individuen aus 18 Populationen (Abb. 43) mit zehn Mikrosatelliten-Loci analysiert. Ziel der Studie war es, die kleinräumige genetische Struktur der Groppen zu erforschen und dabei den Einfluss von Gewässerdistanz und Abzürzen auf die genetische Populationsstruktur auszuarbeiten.

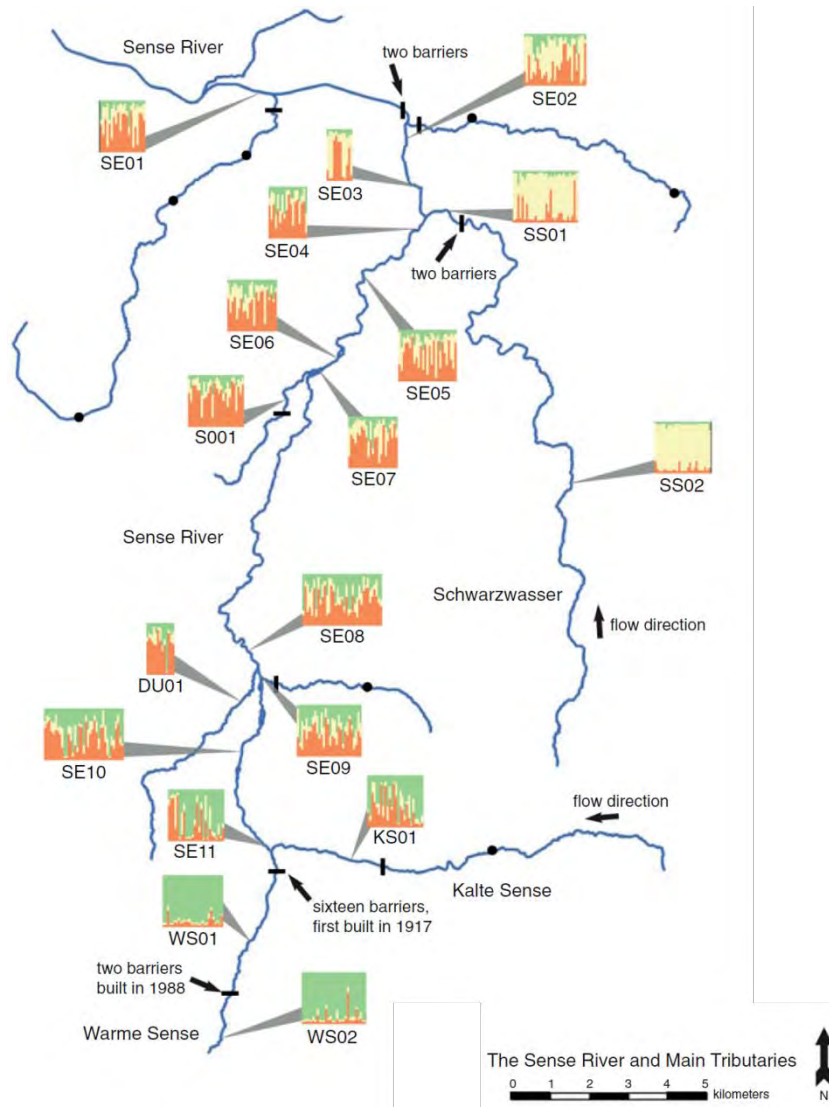
Die Resultate zeigen, dass bereits auf sehr engem Raum signifikante genetische Unterschiede auftreten können. Sie liegen in dieser Studie im Mittel bei einem F_{ST} von 0,058 (Min: 0; Max: 0,32). Die genetischen Unterschiede nehmen mit der Distanz und mit der Anzahl Wanderhindernisse zu (Abb. 42). Somit spielen sowohl natürliche (Gewässerdistanz) als auch künstliche (Wanderhindernisse) Faktoren eine Rolle bei der genetischen Differenzierung der Groppe in der Sense. Zudem zeigt die Studie auch, dass teilweise Groppen desselben Standortes zu verschiedenen genetischen Gruppen zugewiesen werden (Abb. 43).

Abb. 42 > Zusammenhang zwischen der geografischen Distanz und dem genetischen Unterschied (F_{ST}) für frei fließende (schwarz) und durch Hindernisse fragmentierte (grau) Strecken [35]



Die Autoren schlagen keine Bewirtschaftungseinheiten vor. Die Resultate zeigen jedoch, dass bei den Groppen schon auf kleinstem geografischem Raum innerhalb von natürlichen Gewässern signifikante genetische Unterschiede auftreten. Eine Bewirtschaftung nach kleinstmöglichen Einheiten, wobei die MUs im Bereich von wenigen Kilometern Gewässerstrecke liegen, scheint bei der Groppe daher angebracht zu sein. Es sollte zudem darauf geachtet werden, dass der bereits natürlicherweise sehr niedrige Genfluss zwischen den Populationen nicht noch zusätzlich durch Wanderhindernisse beeinträchtigt wird, da es sonst zu einer genetischen Verarmung der peripheren Populationen kommen kann.

Abb. 43 > Karte mit den Probenahmestandorten der Groppen (*C. gobio*) in der Sense und ihren Zuflüssen
Für jeden Standort ebenfalls angegeben sind die Resultate der STRUCTURE-Analyse [35].



7.3.2 Die Groppen der Innerschweiz

Im Rahmen einer Masterarbeit wurden die Groppen im Vierwaldstättersee und in den nahe liegenden Zuflüssen untersucht [36]. Insgesamt wurden 53 Populationen morphologisch und mit zehn Mikrosatelliten-Loci analysiert. Ziel der Studie war es, die kleinräumige genetische Struktur der Groppen zu untersuchen. Im Zentrum stand die Unterscheidung zwischen Fließgewässerpopulationen und Seepopulationen.

Die Resultate zeigen, dass sich Groppen in den Seen morphologisch von denen aus den Fließgewässern signifikant unterscheiden. Weiter zeigt die Studie, dass die genetischen Unterschiede zwischen Groppen aus Fließgewässern und aus Seen, unabhängig

von der geografischen Distanz, grösser sind als die Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen innerhalb der Seen oder innerhalb der Fliessgewässer. Der Übergang zwischen Fluss und See scheint für Groppen eine relevante Wanderbarriere darzustellen. Die Barriere ist dabei nicht von physischer Natur, sondern ist wohl ökologisch/lebensraumbedingt. Die Autoren vermuten, dass die Anpassungen an derart verschiedene Umweltbedingungen den Genfluss zwischen See und Fliessgewässer unterbinden.

7.4 **Synthese der genetischen Studien über die Groppen und Vorschläge für die Bewirtschaftung**

7.4.1 **Nationale Ebene**

Die genetischen Studien zeigen, dass die genetischen Unterschiede zwischen den Groppen aus den verschiedenen Einzugsgebieten Rhein, Rhône und Po besonders gross sind. Die Studien zeigen aber auch, dass das Genferseebecken, ähnlich wie bei anderen Fischarten, nach der letzten Eiszeit vom Einzugsgebiet des Rheins besiedelt wurde.

Auf nationaler Ebene muss für die Groppen also – wie auch bei anderen Fischarten – eine Bewirtschaftung nach den gesetzlich vorgeschriebenen Einzugsgebieten durchgeführt werden.

7.4.2 **Regionale Ebene**

Die Untersuchungen auf regionaler Ebene zeigen, dass die genetischen Unterschiede zwischen den Populationen mit der geografischen Distanz stark zunehmen (Abb. 44). Insgesamt sind die genetischen Unterschiede bei den Groppen auf lokaler Ebene bei 0–10 km Distanz schwach, bei 10–20 km mässig, bei 20–50 km stark und bei Populationen, die mehr als 50 km voneinander getrennt sind, sehr stark.

Insgesamt sind 85 % der festgestellten F_{ST} -Werte signifikant (Abb. 45). Der Anteil der signifikanten Unterschiede erhöht sich mit der Distanz zwischen den Populationen erheblich (Abb. 46). Ab einer Gewässerdistanz von rund 20 km werden mässige und signifikante genetische Unterschiede beobachtet. Lokal unterscheiden sich die Groppen der Fliessgewässer morphologisch und genetisch von denen aus den Seen.

Die durchgeführten genetischen Studien zeigen, dass der grösste Teil der untersuchten Populationen der Groppe genetische Unterschiede zu anderen Populationen aufweisen. Aus diesem Grund müssen sie als eigenständige Bewirtschaftungseinheiten (MU) angesehen werden. In der Regel treten diese Unterschiede innerhalb von einzelnen Fliessgewässern schon auf engstem Raum auf. Eine Handhabung nach Fliessgewässerstrecken, die wenige km lang sind, ist deshalb bei den Groppen die Regel, die es einzuhalten gilt, um das genetische Erbe der einzelnen lokalen Populationen zu erhalten.

Abb. 44 > Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)

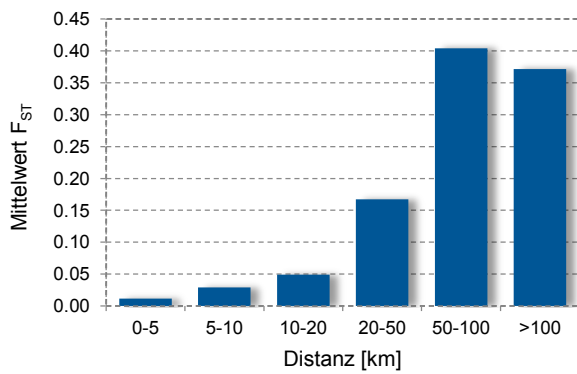


Abb. 45 > Anteil der ermittelten signifikanten F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden

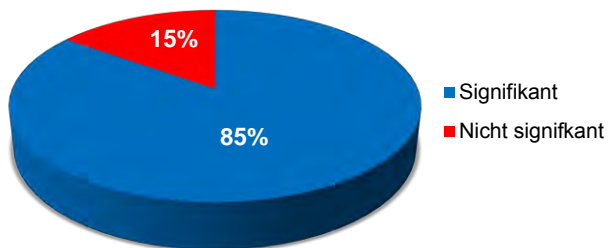
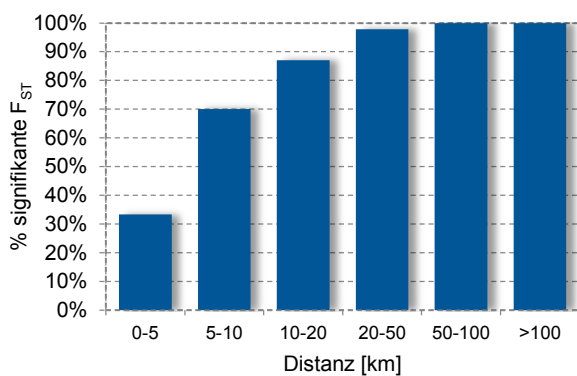


Abb. 46 > Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)



7.4.3 Lokale Anpassungen

Lokale Anpassungen wurden bei der Groppe nicht untersucht. Es konnten aber morphologische Unterschiede zwischen in Fließgewässern und in Seen lebenden Groppen festgestellt werden, die als Hinweise auf eine mögliche lokale Anpassung gewertet werden dürfen.

7.4.4 Bewirtschaftungseinheiten der Groppe

Aus den oben zusammengefassten Resultaten lassen sich folgende Empfehlungen für die Bewirtschaftung der Groppe ableiten:

- > In der Schweiz kommt nur eine Groppenart vor:
 - *Cottus gobio* im Einzugsgebiet der Rhône, des Doubs, des Rheins, des Po und des Inns.
- > In der Schweiz können folgende ESUs ausgeschieden werden:
 - Einzugsgebiet der Rhône (Doubs und Allaine);
 - Einzugsgebiet des Genfersees und des Rheins;
 - Einzugsgebiet der Donau;
 - Einzugsgebiet des Po.
- > Die grossen Einzugsgebiete der Schweiz (Rhône, Doubs, Rhein, Ticino, Inn) sollten wie gesetzlich vorgeschrieben getrennt bewirtschaftet werden.
- > Die Groppen aus verschiedenen Abschnitten eines Gewässers, die mehr als 20 km voneinander entfernt liegen, sollten als getrennte MUs bewirtschaftet werden. Für Wiederansiedlungen sollten nur Groppen aus nahe gelegenen Populationen verwendet werden.

8 > Die Felchen (*Coregonus* sp.)

8.1 Taxonomischer Status

Die Felchen (*Coregonus* sp.) sind in der Schweiz mit einer grossen Anzahl Arten vertreten. Lange wurden die verschiedenen Felchenarten der einzelnen Seen als Formen, als Ökotypen oder als Rassen bezeichnet. Aufgrund des sympatrischen Vorkommens von verschiedenen Arten innerhalb einzelner Seen werden die Felchen heute aber als Arten bezeichnet [8]. Es wird geschätzt, dass in der Schweiz rund 32 Felchenarten gelebt haben.

Eine genaue taxonomische Aufarbeitung der morphologischen und genetischen Resultate sowie konkrete Empfehlungen für die Bewirtschaftung der einzelnen Arten in den verschiedenen Seen werden derzeit von der Eawag erarbeitet und in einem separaten Bericht publiziert. Daher wird in diesem Dokument nicht vertieft auf die genetischen Resultate eingegangen.

8.2 Synthese der genetischen Studien über die Felchen und Vorschläge für die Bewirtschaftung

8.2.1 Nationale und regionale Ebene

Diverse Studien zeigen, dass sich die verschiedenen Felchen innerhalb der einzelnen Seen sowohl genetisch als auch morphologisch unterscheiden. Sie werden deshalb als eigenständige Arten betrachtet. Um die verbleibende, einzigartige Felchenvielfalt in den Schweizer Seen zu erhalten, sollten daher anthropogene Veränderungen im See-ökosystem vermieden werden. Bezogen auf die jeweiligen Seen ist es wichtig, die einzelnen Arten getrennt zu bewirtschaften. Dies ist nicht immer einfach, da gewisse Arten äusserlich nur schwer auseinandergehalten werden können. Folgende Empfehlungen sollten beim Laichfischfang befolgt werden:

- > Fische, die in unterschiedlichen Tiefen gefangen werden, sollten nicht gekreuzt werden. Netze sollten daher möglichst horizontal zum Ufer gesetzt werden. Dies ist in Tiefen von 0 bis 30 m besonders wichtig.
- > Die Maschenweiten sollten möglichst zielgerichtet auf die zu fangenden Arten ausgerichtet sein, da sich viele Felchenarten in ihrem Wachstum unterscheiden.
- > Wenn ein zielgerichteter Fang nicht möglich ist und solange der Nutzen von Besatz nicht nachgewiesen ist, sollte auf Besatzmassnahmen verzichtet werden.

8.2.2 Bewirtschaftungseinheiten der Felchen

Aus den oben zusammengefassten Resultaten werden folgende Empfehlungen für die Bewirtschaftung der Felchen in der Schweiz formuliert:

- > Jede Felchenart stellt eine eigenständige Bewirtschaftungseinheit dar. Wenn eine Art in mehreren Seen vorkommt (z. B. das Albeli (*C. heglings*) im Walensee und im Zürichsee), ist sie in jedem See als eigenständige Bewirtschaftungseinheit (MU) zu betrachten.

9 > Der Hecht (*Esox sp.*)

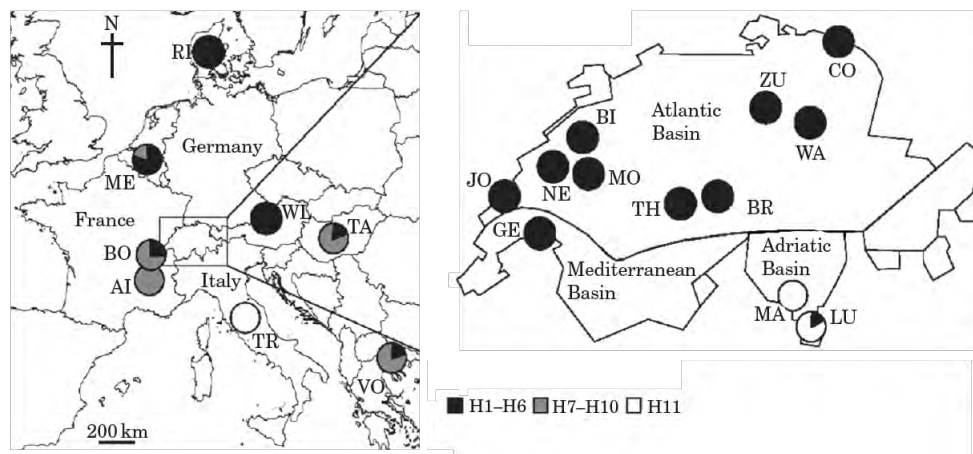
9.1 Taxonomischer Status

In der Schweiz ist der Hecht mit zwei beschriebenen Arten vertreten, dem nördlich der Alpen vorkommenden Hecht (*Esox lucius*) und dem südlich der Alpen vorkommenden Hecht (*Esox cisalpinus*). Der Hecht wird in der Schweiz recht intensiv bewirtschaftet. Genetische Untersuchungen wurden nur wenige durchgeführt. Die unten aufgeführte Synthese wurde basierend auf zwei wissenschaftlichen Publikationen erstellt [37, 38].

9.2 Nationale Studien

Hechte (*Esox sp.*) wurden in der Schweiz im Rahmen einer einzigen Studie genetisch untersucht [37]. In dieser Arbeit wurden 108 Individuen aus 20 Populationen in Europa (zwölf Schweizer Populationen, Abb. 47) anhand der mitochondrialen DNS untersucht.

Abb. 47 > Karte mit den Probenahmestandorten in Europa und in der Schweiz [37] und den Häufigkeiten der verschiedenen Haplotypen (H1-H11)



Insgesamt wurden 11 Haplotypen beobachtet. Nur vier wurden in Schweizer Populationen beobachtet (H1; H2; H3 et H11). Insgesamt ist die genetische Vielfalt auf der Ebene der mtDNS bei den Hechten im Vergleich zu anderen Fischarten niedrig. Die Hechte aus dem Tessin haben mit dem H11 einen anderen dominanten Haplotyp als die Hechte des Einzugsgebietes des Rheins. Dies lässt darauf schliessen, dass es sich bei den nördlich und südlich der Alpen lebenden Hechten um zwei genetisch differenzierte Linien handelt, die getrennt bewirtschaftet werden sollten.

9.3 Studien auf lokaler und regionaler Ebene

9.3.1 Die Hechte des Genfersees

Eine geringe Anzahl Hechte des Genfersees wurden in einer französischen Taxonomie-Studie mituntersucht [38]. In dieser Studie wurden 65 Individuen anhand der mitochondrialen und nuklearen DNS-Sequenz untersucht.

Die Resultate zeigen, dass im Genfersee sowohl Gene des nördlichen als auch des südlichen Hechts festgestellt werden konnten. Interessanterweise stammten die Proben aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, was vermuten lässt, dass beide Linien natürlich in den See eingewandert sein könnten. Weitere genetische Untersuchungen sind notwendig, um die mögliche Präsenz von *E. cisalpinus* in der West- und in der Südschweiz zu dokumentieren.

9.4 Synthese der genetischen Studien über die Hechte und Vorschläge für die Bewirtschaftung

9.4.1 Nationale Ebene

Ohne zusätzliche und ausführlichere Studien ist es nicht möglich, für den Hecht Bewirtschaftungseinheiten zu definieren. Die bis anhin durchgeführte Studie zeigt lediglich, dass es südlich und nördlich der Alpen vermutlich zwei genetisch differenzierte Linien gibt. Die südliche Linie entspricht dabei vermutlich der südlichen Art *E. cisalpinus* und die nördliche Linie der nördlichen Art *E. lucius*.

10 > Der Seesaibling (*Salvelinus* sp.)

10.1 Taxonomischer Status

Es wird vermutet, dass sich die Seesaiblinge, ähnlich wie die Felchen, innerhalb verschiedener Seen in mehrere Arten aufgespalten haben (pers. Mitteilung Ole Seehausen). Aktuelle Studien, die dieser Frage nachgehen, sind noch nicht abgeschlossen. Seit der Arbeit von P. Brunner [39], die bereits aufgearbeitet wurde [1], ist in der Schweiz nur eine Studie publiziert worden.

10.2 Studien auf lokaler und regionaler Ebene

10.2.1 Die Seesaiblinge des Genfersees und des Neuenburgersees

386 Seesaiblinge (*Salvelinus* sp.) aus 20 Populationen aus dem Genfersee, dem Lac de Bourget, dem Neuenburgersee und zwei Fischzuchten wurden im Rahmen einer Masterarbeit mit neun Mikrosatelliten-Loci untersucht [40]. Im Vordergrund stand die Frage, wie sich die genetischen Eigenschaften der Seesaiblinge über die letzten 50 Jahre entwickelt haben.

Die Resultate zeigen, dass zwischen Saiblingen von verschiedenen Standorten innerhalb eines Sees keine genetischen Unterschiede vorhanden sind. Zwischen den Seen wurden signifikante F_{ST} -Werte nur für den Vergleich zwischen dem Genfersee und dem Lac de Bourget beobachtet (F_{ST} von 0,034 bis 0,040). Der Vergleich mit historischen Daten zeigt, dass sich die genetischen Eigenschaften der Seesaiblinge im Genfersee über die Zeit verändert haben.

10.3 Synthese der genetischen Studien über die Seesaiblinge und Vorschläge für die Bewirtschaftung

Da die einzige neue Studie keine aufschlussreichen genetischen Ergebnisse zu den Seesaiblingen liefert, werden die Resultate aus älteren Studien (vgl. Zusammenfassung in [1]) für die Synthese mitberücksichtigt.

Die bis anhin durchgeführten Studien zeigen, dass die Seesaiblinge (*Salvelinus* sp.) der verschiedenen Seen in der Regel genetisch voneinander differenziert sind. Diese sollten daher als eigenständige MUs betrachtet werden. Das Nichtvorhandensein genetischer Unterschiede zwischen den Saiblingen des Neuenburgersees und denjenigen des Genfersees bzw. des Lac de Bourget dürfte eine Ausnahme darstellen, die auf Fischtransfers zwischen diesen Seen zurückzuführen ist. Weiter gibt es fundierte Hinweise, dass in gewissen Seen mehrere Seesaiblingsarten vorkommen. Diese sollten ebenfalls getrennt bewirtschaftet werden.

11 > Das Rotauge (*Rutilus rutilus*)

11.1 Taxonomischer Status

In der Schweiz ist das Rotauge (*Rutilus rutilus*) im Einzugsgebiet von Rhein, Rhône und Donau heimisch. Im Tessin wurde es eingeführt und kreuzt sich mit den im Süden heimischen Arten. Die unten aufgeführte Synthese wurde basierend auf von der Eawag und dem Kanton Aargau durchgeführten Untersuchungen erstellt.

11.2 Nationale Studie

Auf nationaler Ebene wurde das Rotauge (*R. rutilus*) nur im Rahmen einer Studie genetisch untersucht. 94 Fische aus dem Genfer-, Hallwiler-, Briener-, Walen- und Neuenburgersee wurden mittels 65 819 SNP-Loci analysiert. Im Zentrum stand die Frage, ob sich die Rotaugen der verschiedenen Seen genetisch voneinander unterscheiden und ob sie sich an die unterschiedlichen ökologischen Bedingungen angepasst haben.

Die Resultate zeigen, dass sich die Rotaugen zwischen den Seen genetisch nur teilweise unterscheiden (Tabelle 7). 4 von 10 Vergleichen waren nicht signifikant. Die Studie konnte keinen Zusammenhang zwischen den morphologischen und den genetischen Resultaten feststellen. Die Autorin schlussfolgert daher, dass die beobachteten morphologischen Unterschiede zwischen den Seen auf phänotypischer Plastizität statt auf lokalen Anpassungen beruhen.

Tab. 7 > Genetische Unterschiede (F_{ST}) zwischen den verschiedenen Rotaugen-Populationen (*R. rutilus*) (unterhalb der Diagonale) und die dazugehörigen P-Werte (oberhalb der Diagonale)

	Leman	Hallwil	Brienz	Walen	Neuchatel
Leman	-	0,3988	0,000	0,0469	1,000
Hallwil	0,02178	-	0,000	0,000	0,4497
Brienz	0,01900	0,01984	-	0,000	0,000
Walen	0,02573	0,03023	0,03365	-	0,1251
Neuchatel	0,00129	0,01924	0,01599	0,02194	-

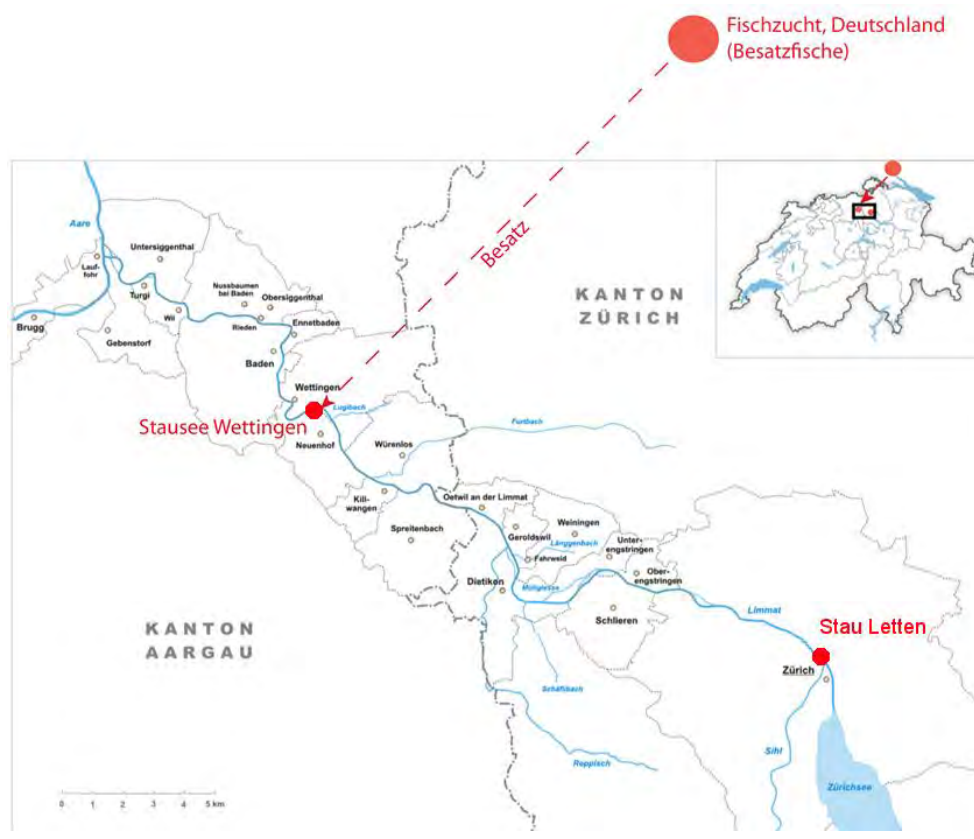
11.3 Regionale Studie

11.3.1 Rotaugen vom Stausee Wettingen

In dieser Studie [41] wurden Rotaugen aus den Limmat-Stauhaltungen Wettingen und Letten mit den für Besatzmassnahmen verwendeten Rotaugen aus einer Fischzucht in Deutschland verglichen (Abb. 48). Dabei wurden insgesamt 120 Individuen mit sechs Mikrosatelliten-Loci untersucht. Ziel der Studie war es herauszufinden, ob sich die Besatzfische aus Deutschland für einen Besatz in der Stauhaltung Wettingen eignen und, falls nicht, ob sich die in der Vergangenheit stattgefundenen Besatzmassnahmen bereits auf die genetischen Eigenschaften der lokalen Population ausgewirkt haben.

Abb. 48 > Lage der Probenahmestandorte

Der genaue Ursprung der deutschen Zuchtfische ist nicht bekannt.



Die Resultate der genetischen Analysen der drei Rotaugenpopulationen (Wettingen, Letten und Fischzucht in Deutschland) zeigen, dass sich die Rotaugen aus der deutschen Fischzucht genetisch stark von den einheimischen Limmatrotaugen (Wettingen und Letten) unterscheiden. Die standortfremden Rotaugen aus der Fischzucht in Deutschland eignen sich somit nicht für Besatzmassnahmen. Die Resultate zeigen auch, dass zumindest ein Teil der besetzten Rotaugen überleben konnte und sich mit den einheimischen Rotaugen fortgepflanzt hat, was zu einer genetischen Introgression

in die einheimische Population geführt hat. Der Grossteil der Population in Wettingen besteht zurzeit aber noch aus dem einheimischen Genpool mit recht hoher genetischer Vielfalt. Von weiteren Besatzmassnahmen mit Rotaugen aus einer standortfremden Population (z. B. Fischzucht in Deutschland) raten die Autoren der Studie dringend ab.

11.4 **Synthese der genetischen Studien über die Rotaugen und Vorschläge für die Bewirtschaftung**

11.4.1 **Nationale Ebene**

Die beiden genetischen Studien zu den Rotaugen (*R. rutilus*) liefern nur wenige Hinweise für die Definition von Bewirtschaftungseinheiten. Bei der nationalen Studie waren sechs von zehn genetischen Vergleichen zwischen den Seen signifikant. Es ist daher davon auszugehen, dass auch beim Rotauge in der Schweiz mehrere MUs vorhanden sind. Hinweise für eine lokale Anpassung konnten nicht beobachtet werden, obwohl die angewandten genetischen Methoden für die Detektion von lokalen Anpassungen geeignet wären.

12 > Der Flussbarsch (*Perca fluviatilis*)

12.1 Taxonomischer Status

In der Schweiz ist der Flussbarsch (*Perca fluviatilis*) im Einzugsgebiet von Rhein, Rhône-, Donau und Po heimisch. Die unten aufgeführte Synthese wurde basierend auf der von der Eawag und der Universität Konstanz durchgeführten Untersuchungen erstellt.

12.2 Nationale Studie

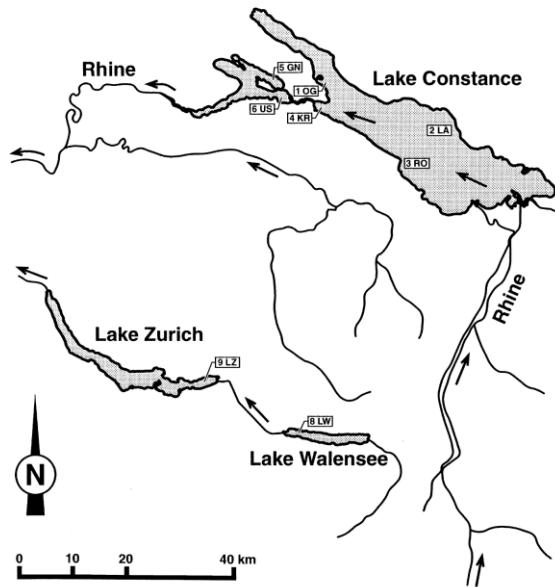
Der Flussbarsch wurde auf nationaler Ebene nur im Rahmen einer Studie genetisch untersucht [42]. 59 Fische aus sechs Seen (Lac des Brenets, Brienersee, Lac de Joux, Lago di Lugano, Vierwaldstättersee und Neuenburgersee) wurden anhand der mitochondrialen DNS untersucht. Im Zentrum der genetischen Analyse stand die Frage, ob die Schweiz von mehreren evolutionären Linien besiedelt wurde oder nicht. Die Resultate haben gezeigt, dass die Flussbarsche aller untersuchten Seen von einer evolutionären Linien abstammen [42].

12.3 Regionale Studien

12.3.1 Die Flussbarsche des Bodensees

2001 hat eine erste Studie [43] 162 Flussbarsche aus verschiedenen Standorten im Bodensee (Obersee und Untersee) anhand von fünf Mikrosatelliten-Loci miteinander verglichen. Als Referenzproben wurden Flussbarsche aus dem Zürichsee und dem Walensee hinzugezogen (Abb. 49). Die Studie konnte zeigen, dass im Bodensee zwei genetisch differenzierte Populationen leben. Die eine Population besiedelt eher den westlichen Teil des Sees, während die zweite Population in der Ostseite des Sees anzutreffen ist. Zwischen den beiden Referenzpopulationen aus dem Walensee und dem Zürichsee konnten keine signifikanten genetischen Unterschiede beobachtet werden. Die beiden Populationen waren aber genetisch verschieden von allen Bodenseepopulationen.

Abb. 49 > Probenahmestandorte der Flussbarsche im Bodensee, im Zürichsee und im Walensee [43]



In einer Studie von 2004 wurde die mitochondriale DNS von 82 Flussbarschen der beiden genetisch differenzierten Flussbarschpopulationen des Bodensees untersucht [44]. Die Studie konnte zeigen, dass die Flussbarsche des Bodensees von zwei sehr alten genetischen Linien abstammen, die im See hybridisiert haben, bevor die heute genetisch differenzierten Flussbarschpopulationen entstanden sind. Das heisst, die beiden genetisch getrennten Flussbarschpopulationen des Bodensees sind sehr wahrscheinlich sympatrisch im See entstanden und stammen nicht direkt von unterschiedlichen Besiedlungswellen ab.

In 2008 konnte eine weitere Studie belegen [45], dass Hybriden zwischen den beiden Bodenseepopulationen eine weniger hohe Fitness besitzen als genetisch reine Nachkommen der einen oder anderen Population. Dieses Resultat belegt, dass heute bereits starke Isolationsmechanismen bestehen und sich die beiden Populationen im See kaum mehr kreuzen. Die beiden Populationen können daher als Arten angesehen werden, die nach der Besiedlung des Bodensees sympatrisch entstanden sind.

Schliesslich konnte eine Studie von 2015 zeigen, dass sich die gelbflossigen Flussbarsche im Bodensee genetisch von den rotflossigen Flussbarschen unterscheiden [46]. Wie die Phänotypen im See verteilt sind, ist noch unklar. Interessanterweise waren die gelben Barsche stärker von zwei Parasiten befallen als die roten Flussbarsche [46].

12.4 **Synthese der genetischen Studien über die Flussbarsche und Vorschläge für die Bewirtschaftung**

12.4.1 **Nationale Ebene**

Eine Studie hat Flussbarsche von sechs Schweizer Seen untersucht. Eindeutige Bewirtschaftungseinheiten konnten jedoch nicht bestimmt werden. Eine andere Studie konnte zeigen, dass sich die Flussbarsche aus dem Walensee/Zürichsee-System genetisch stark von den Flussbarschen aus dem Bodensee unterscheiden.

12.4.2 **Regionale Ebene**

Auf regionaler Ebene wurden die Flussbarsche aus dem Bodensee in den letzten Jahren mehrfach genetisch untersucht. Die Studien zeigen, dass im See mehrere genetisch differenzierte Populationen vorkommen, die wohl als echte Arten anerkannt werden könnten.

13 > Der Stichling (*Gasterosteus aculeatus*)

13.1 Taxonomischer Status

In der Schweiz ist der Stichling mit einer Art (*Gasterosteus aculeatus*) im Einzugsgebiet von Rhein, Rhône, Donau und Po vorhanden. Die Art wurde Anfang des 19. Jahrhunderts nur in der Region Basel nachgewiesen [47]. Heute hat sie grosse Gebiete der Schweiz besiedelt.

13.2 Synthese nationale und regionale Studien

Die unten aufgeführte Zusammenfassung wurde basierend auf verschiedenen wissenschaftlichen Publikationen erstellt [47–56]. Da der Stichling nicht bewirtschaftet wird, werden die Hauptresultate dieser Studien nur kurz zusammengefasst, und es werden keine Empfehlungen für die Bewirtschaftungen formuliert:

- > In der Schweiz kommen morphologisch sehr variable Stichlinge vor. Insbesondere die Anzahl Knochenplatten auf dem Körper weisen eine grosse Variation auf.
- > Die Schweiz wurde durch Stichlinge aus drei verschiedenen evolutionären Linien besiedelt. Diese haben sich in gewissen Regionen teilweise vermischt (insbesondere in zentralen Teilen der Schweiz).
- > Die Stichlinge haben sich an unterschiedliche Lebensbedingungen (See und Fließgewässer) angepasst. Diese Anpassungen haben sich innert sehr kurzer Zeit über die letzten 140 Jahre entwickelt.
- > Der Stichling stellt ein interessantes Studienobjekt für die Erforschung von lokalen Anpassungen und der Artentstehung dar. Die Stichlinge der Schweiz sind besonders interessant, da sie weite Gebiete des Landes erst im Verlauf der letzten 140 Jahre besiedelt haben. Somit haben die Anpassungen in diesem Zeitraum stattgefunden.

14 > Anhang

14.1 Angewandte genetische Methoden

Die zur Verfügung stehenden genetischen Methoden haben sich in der jüngeren Vergangenheit stark weiterentwickelt. In den letzten 20 Jahren ist man von der Analyse einiger Loci zur Analyse des gesamten Genoms vorangeschritten. Die Möglichkeiten, welche die Genetik den Bewirtschaftern bietet, sind immens und noch bei Weitem nicht ausgeschöpft [57]. Es ist heute möglich, Regionen im Genom zu erkennen, die der natürlichen Selektion unterworfen sind. Damit können ESUs genauer und objektiver definiert werden. Diese Methoden sind aber noch sehr neu und sind deshalb den Bewirtschaftern noch wenig zugänglich. Ihr Gebrauch im angewandten Fischereimanagement dürfte aber nicht mehr lange auf sich warten lassen.

Das Element, das allen populationsgenetischen Studien zugrunde liegt, ist die Desoxyribonukleinsäure (DNS) als Trägerin der Erbinformation von lebenden Organismen. Die DNS beinhaltet alle genetischen Informationen, die für die Entwicklung und die Funktionstüchtigkeit von Lebewesen notwendig sind. Sie besteht normalerweise aus zwei antiparallelen, verwickelten Strängen, die eine Doppelhelix bilden. Bei den Fischen befindet sich die DNS in Form von Chromosomen im Zellkern und in den Mitochondrien. Im Zellkern sind jeweils zwei Kopien jedes Chromosoms vorhanden. Es sind also jeweils zwei Kopien jedes Gens vorhanden, die Allele genannt werden.

Die wichtigsten Methoden, die in den in diesem Dokument zitierten Studien angewandt wurden, werden nach-folgend kurz vorgestellt.

14.1.1 Sequenz der mitochondrialen DNS

Die mitochondriale DNS (mtDNS) zeichnet sich aus durch eine monoparentale Vererbung, da die mtDNS sich nur innerhalb der Mitochondrien der Eizellen des Weibchens befindet und in den Spermien des Männchens nicht vorkommt. Die mtDNS stammt also ausschliesslich von der mütterlichen Linie und liegt in der Form eines einzigen DNS-Stranges vor, der Haplotyp genannt wird. Weil jede Zelle relativ viel mtDNS beinhaltet, ist es einfach, diese zu isolieren. Die mtDNS ist der genetischen Rekombination nicht unterworfen. Unterschiede zwischen Haplotypen sind das Resultat von Mutationen.

Die Sequenzierung eines Locus der mitochondrialen DNS war in den letzten Jahren die in der Phylogenetik am häufigsten angewandte Methode, um Evolutionslinien zu identifizieren. Sie hilft bei der Definition von ESUs.

14.1.2 Mikrosatelliten

In der nuklearen DNS gibt es kurze Abfolgen von Nukleotiden, die sich mit einer hohen Frequenz wiederholen. Diese sogenannten Mikrosatelliten-Loci sind nicht kodierend und in der Regel nicht der natürlichen Selektion unterworfen. Diese Charakteristik macht diese Marker nützlich, wenn es um die Studie von neutralen Prozessen geht, die nicht von der natürlichen Selektion beeinflusst werden. Im Prinzip gilt: Je mehr verschiedene Mikrosatelliten-Loci analysiert werden, umso aussagekräftiger sind die Resultate.

Diese Methode wird benutzt, um die detaillierte genetische Struktur einer Art zu beschreiben, wobei Individuen in genetisch identifizierbare Populationen eingeteilt werden. Sie erlaubt es, auch den Genaustausch zwischen Untergruppen zu quantifizieren. Dank mathematischer Methoden ist es auch möglich, genetische Gruppen oder Cluster zu identifizieren.

Dies ist die am häufigsten angewandte Methode bei der Bewirtschaftung von Populationen. Sie erlaubt es, MUs zu identifizieren.

14.1.3 AFLP

Die Analyse der AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphisms) war eine weitverbreitete Methode für phylogenetische und genomische Studien [58, 59]. AFLPs sind DNS-Fragmente, die zwischen 50 bis 600 Basenpaare lang sind und auf dem gesamten Genom verteilt sind. Für die statistischen Auswertungen wird das Vorhandensein oder die Abwesenheit der einzelnen Fragmente genutzt.

Die AFLPs haben drei interessante Eigenschaften: Erstens ist es möglich, Hunderte Loci auf demselben Genom zu analysieren, und das bei einer geringen Anzahl an Primern. Zweitens ist es eine bewährte Methode, die auf alle Organismen ohne Vorarbeiten angewendet werden kann. Drittens sind die AFLP nicht alle selektiv neutral. Es ist also möglich, Regionen oder Gene zu identifizieren, die durch natürliche Selektion beeinflusst werden.

Es handelt sich um eine Methode, die in den letzten Jahren sowohl in der Phylogenetik als auch in der Evolutionsbiologie oft zur Anwendung gekommen ist. Heute wird sie durch weiter fortgeschrittene Methoden ersetzt (z.B. Sequenzierung des gesamten Genoms). Sie erlaubt es, ESUs und MUs zu definieren.

14.1.4 SNP

Die SNP-Methode (Single-Nucleotide Polymorphism) basiert auf der Variation (Polymorphismus) eines einzigen Basenpaares an einem Standort auf dem Genom. Für die Analyse werden mehrere Zehntausend SNP vom gesamten Genom parallel verwendet. Sie können sich also sowohl innerhalb der kodierenden wie auch in den nichtkodierenden Regionen des Genoms befinden.

Heute kann dank neuer Sequenzierungstechnologien eine grosse Anzahl SNPs gleichzeitig generiert werden, weshalb diese Daten eine hohe Aussagekraft für Auswertungen haben. So ist es möglich, gezielt und detailliert Regionen auf dem Genom zu untersuchen, die der natürlichen Selektion unterworfen sind. Damit entsteht die Möglichkeit, Zusammenhänge zwischen dem Genotyp und dem Phänotyp zu untersuchen.

Die Resultate dieser Analysen erlauben es, gleichzeitig sowohl ESUs und MUs zu untersuchen.

Die SNP-Methode findet sowohl in der Phylogenetik als auch in der Populationsgenetik Verwendung. Ihre Anwendung steckt noch in den Anfängen, es ist jedoch zu erwarten, dass sich der Anwendungsbereich in den nächsten Jahren stark weiterentwickeln wird. Ihre Nutzung für die Bewirtschaftung ist zurzeit noch schwierig, die Methode wird in Zukunft für die Bewirtschafter aber zweifellos ein wichtiges Instrument sein.

14.2 **F_{ST}: ein Mass für die genetische Differenzierung**

Der F_{ST} -Wert wird gebraucht, um genetische Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen zu quantifizieren. Er misst die genetische Varianz (Diversität der Allele), die zwischen den Populationen beobachtet werden kann. Das Spektrum der F_{ST} -Werte reicht theoretisch von 0 (identische Population, sie teilen die gleiche genetische Vielfalt) bis 1 (völlig verschiedene Populationen, jede Population hat ihre eigene genetische Vielfalt).

Der F_{ST} -Wert ist also ein Indikator für die genetische Verwandtschaft zwischen Populationen. Wenn der Genfluss zwischen Populationen stark ist, wird in der Regel ein tiefer F_{ST} -Wert beobachtet (0–0,05). Im Gegensatz dazu können bei Arten, die ein diskontinuierliches Verbreitungsgebiet aufweisen und wenig Genaustausch haben, starke Differenzierungen zwischen Populationen beobachtet werden.

Grad der genetischen Differenzierung, gemessen zwischen Populationen einer Art:

F_{ST}	Erläuterung
$0 < F_{ST} < 0,05$	Schwache Differenzierung
$0,05 < F_{ST} < 0,15$	Mässige Differenzierung
$0,15 < F_{ST} < 0,25$	Starke Differenzierung
$F_{ST} > 0,25$	Sehr starke Differenzierung

Es ist wichtig anzumerken, dass der F_{ST} -Wert eine statistische Grösse ist, deren Aussagekraft vom Umfang der Stichprobe abhängt. Weiter muss beachtet werden, dass der F_{ST} -Wert schnell einen hohen Wert erreicht, wenn kleine Populationen untersucht werden. Im Gegensatz dazu kann der Wert in grossen Populationen relativ klein bleiben, auch wenn es kaum zu Genaustausch zwischen Populationen kommt. Dies, weil es in grossen Populationen länger dauert, bis durch Drift genetische Unterschiede entstehen.

Ein F_{ST} -Wert alleine reicht somit nicht aus, um Bewirtschaftungseinheiten zu definieren. Er gibt jedoch in den meisten Fällen einen guten Einblick in die nicht ökologischen, genetischen Unterschiede zwischen Populationen.

Es sollte auch erwähnt werden, dass ein F_{ST} -Wert alleine nicht ausreicht, um Arten zu definieren. Somit bedeutet ein sehr hoher F_{ST} -Wert zwischen Populationen nicht unbedingt, dass es sich um zwei Arten handelt. Genau-so wenig bedeutet ein mässiger F_{ST} -Wert nicht, dass es sich bei zwei Populationen nicht um Arten handeln könnte. So gehören zum Beispiel die Groppen mit einem F_{ST} von 0,2 zwischen zwei Populationen ein und derselben Art an (*Cottus gobio*). Gleichzeitig sind das Albeli und der Balchen im Vierwaldstättersee trotz eines kleineren F_{ST} von 0,11 echte Arten. Weitere biologische und morphologische Parameter müssen also für die Definition einer Art herangezogen werden.

> Literatur

- [1] Largiadèr C.R., Hefti D. 2002: Genetische Aspekte des Schutzes und der nachhaltigen Bewirtschaftung von Fischarten. In Mitteilungen zur Fischerei Nr. 73. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern: 115 S.
- [2] Reed D.H., Frankham R. 2003: Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conservation Biology*. 17(1): p. 230–237.
- [3] FIBER 2014: Forellen in der Schweiz Vielfalt. Biologie und Fortpflanzung. Schweizerische Fischereiberatungsstelle, Kastanienbaum.
- [4] Reed T.E. et al. 2010: Phenotypic plasticity and population viability. The importance of environmental predictability. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 277, 1699: p. 3391–3400.
- [5] Lundsgaard-Hansen B., Vonlanthen P., Seehausen O. 2013: Adaptive plasticity and genetic divergence in feeding efficiency during parallel adaptive radiation of whitefish (*Coregonus* spp.). *Journal of Evolutionary Biology*. 26(3): p. 483–498.
- [6] Moritz C. 1994: Defining «Evolutionary Significant Units» for conservation. *TREE*. 9(10): p. 373–375.
- [7] Palsboll P., Bérubé M., Allendorf F. 2006: Identification of management units using population genetic data. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 22: p. 11–16.
- [8] Kottelat M., Freyhof J. 2007: Handbook of European Freshwater Fishes. Publications Kottelat. Cornol, Switzerland.
- [9] Keller I. et al. 2012: Parallel divergent adaptation along replicated altitudinal gradients in Alpine trout. *BMC Evolutionary Biology*. 12: p. 1–16.
- [10] Schuler J. 2010: Parallel adaptive divergence across thermal gradients in Swiss trout populations. In Philosophisch-naturwissenschaftliche Fakultät. Universität Bern, Bern.
- [11] Keller I., Taverna A., Seehausen O. 2011: Evidence of neutral and adaptive genetic divergence between European trout populations sampled along altitudinal gradients. *Molecular Ecology*. 20(9): p. 1888–1904.
- [12] Dagani D. 2012: Rapport d'étude sur l'hybridation des truites «du Doubs» (*S. rhodanensis*) et des truites atlantiques (*S. trutta*) dans la rivière Allaine (Jura, CH). Eawag, Kastanienbaum.
- [13] Dagani D. 2010: Introgression of Atlantic brown trout 6 (*Salmo trutta*) and presence of marble trout (*Salmo marmoratus*) in the Ticino River (South of Switzerland). In Faculté de biologie et de médecine. Université de Lausanne, Lausanne: p. 37.
- [14] Bittner D. 2004: Genetic population structure of brown trout (*Salmo trutta*) in the Lake Thun area and the influence of stocking on natural populations. In Philosophisch-naturwissenschaftliche Fakultät. Universität Bern, Bern: p. 76.
- [15] Bittner D., Largiadèr C.R. 2004: Genetische Populationsstruktur der Bach- und Seeforellen im Thunerseeinzugsgebiet und der Einfluss des Besatzes auf die Wildpopulationen. Universität Bern, Bern: p. 28.
- [16] Stelkens R.B. et al. 2012: Genetic and phenotypic population divergence on a microgeographic scale in brown trout. *Molecular Ecology*. 21(12): p. 2896–2915.
- [17] Dermond P. 2014: Phenotypic and ecological diversification in relation with habitat stability. In Department of Ecology. Universität Zürich, Zürich: p. 25.
- [18] Beerli B., Kläfiger Y., Salzburger W. 2014: Genetische Populationsstruktur der Bachforellen (*S. trutta*) im oberen Teil der Birs zwischen dem Delsberger Becken (JU) und Aesch (BL). Universität Basel, Basel: p. 18.
- [19] Vonlanthen P. et al. 2015: Untersuchung der Fischpopulation im Lago di Poschiavo und im Silsersee. In Projet Lac. Eawag, Kastanienbaum.
- [20] Stamm A. 2015: Evaluation of the intraspecific diversity of brown trout (*Salmo trutta*) in the Engadin (CH). In Fish ecology and evolution. University of Zurich, Zürich
- [21] Behrmann-Godel J. 2014: Genetische Untersuchungen zur Diversität von Seeforellen im Bodensee-Obersee. Universität Konstanz, Konstanz.
- [22] Aquabios: Populationsgenetische Untersuchung der Forellen im Kanton Aargau. V.u.U. Auftraggeber: Departement Bau, Sektion Jagd und Fischerei. Kanton Aargau (in Arbeit). Aquabios GmbH, Düringen.
- [23] Cattaneo F. et al. 2011: Caractérisation génétique des populations d'ombre commun (*Thymallus thymallus*) de Suisse et France transfrontalière.
- [24] Vonlanthen P., Salzburger W. 2010: Populationsgenetische Untersuchung der Äschen in der Birs. Universität Basel, Basel.
- [25] Kläfiger Y., Salzburger W. 2012: Populationsgenetische Untersuchungen der Äschen in der Birs. Universität Basel, Basel.
- [26] Vonlanthen P., Marbach Y., Seehausen O. 2010: Genetische Differenzierung der Äschen im Kanton St. Gallen. Eawag. EAWAG, Kastanienbaum.
- [27] BAFU 2011: Liste der National Prioritären Arten. In Umwelt-Vollzug. Bundesamt für Umwelt, Bern.

- [28] Vonlanthen P., Hudson A.G., Seehausen O. 2010: Genetische Differenzierung und lokale Anpassung der Nasenpopulationen in der Schweiz. BAFU. Editor 2010. EAWAG, Kastanienbaum.
- [29] Hudson A., Vonlanthen P., Seehausen O. 2014: Population structure, inbreeding and local adaptation within an endangered riverine specialist. The nase (*Chondrostoma nasus*). *Conservation Genetics*. 15(4): p. 933–951.
- [30] Goukov A., Vorburger C. 2016: Postglacial recolonizations, watershed crossings and human translocations shape the distribution of chub lineages around the Swiss Alps. *BMC Evolutionary Biology*, 16:185.
- [31] Goukov A. et al. 2015: Fish population genetic structure shaped by hydroelectric power plants in the upper Rhine catchment. *Evolutionary Applications*. Online early.
- [32] Vonlanthen P. et al. 2007: Genetic analysis of potential postglacial watershed crossings in central Europe by the bullhead (*Cottus gobio* L.). *Molecular Ecology*. In press.
- [33] Vonlanthen P. 2004: Genetic analysis of potential postglacial watershed crossings by the bullhead (*Cottus gobio* L.). In Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät. Universität Bern, Bern.
- [34] Hellmann J. 2011: Divergent adaptation and speciation in Alpine bullheads living along altitudinal gradients. In Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bern. Universität Bern. Bern.
- [35] Junker J. et al. 2012: River fragmentation increases localized population genetic structure and enhances asymmetry of dispersal in bullhead (*Cottus gobio*). *Conservation Genetics*. 13: p. 545–556.
- [36] Häberli M. 2015: Phenotypic and Genetic Diversification of *Cottus gobio* in a Metapopulation, in Philosophisch-naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Bern. Universität Bern, Bern.
- [37] Nicod J.-C. et al. 2004: Low levels of mitochondrial DNA variation among central and southern European *Esox lucius* populations. *Journal of Fish Biology*. 64: p. 1442–1449.
- [38] Denys G. et al. 2014: Morphological and molecular evidence of three species of pikes *Esox* spp. (Actinopterygii, Esocidae) in France. Including the description of a new species. *C. R. Biologies*. 337: p. 521–534.
- [39] Brunner P. 1997: Molecular Evolution and Phylogenetic Relationships in the *Salvelinus alpinus* (Telostei, Salmoniformes) Complex. ETH, Zürich.
- [40] Savary R. 2011: Genetic diversity in time and space: The case of a stocked Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) population in Lake Geneva, implications for management. In Faculté de biologie et de médecine. Université de Lausanne, Lausanne: p. 41.
- [41] Unibas and Aquabios 2014: Populationsgenetische Untersuchung von Rotaugen in der Limmat. Unibas + Aquabios, Basel.
- [42] Pulver J. 2014: Density-dependent ecological and phenotypic differentiation in prealpine perch (*Perca fluviatilis*) populations. In Philosophisch-naturwissenschaftliche Fakultät. Universität Bern, Bern.
- [43] Gerlach G. et al. 2001: Kin-structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Heredity*. 86: p. 213–221.
- [44] Behrmann-Godel J., Gerlach G., Eckmann R. 2004: Postglacial colonization shows evidence for sympatric population splitting of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Constance. *Molecular Ecology*. 13: p. 491–497.
- [45] Behrmann-Godel J., Gerlach G. 2008: First evidence for postzygotic reproductive isolation between two populations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) within Lake Constance. *Frontiers in Zoology*.
- [46] Roch S., Behrmann-Godel J., Brinker A. 2015: Genetically distinct colour morphs of European perch *Perca fluviatilis* in Lake Constance differ in susceptibility to macroparasites. *Journal of Fish Biology*. 86: p. 854–863.
- [47] Lucek K. et al. 2010: Hybridization between distant lineages increases adaptive variation during a biological invasion. Stickleback in Switzerland. *Molecular Ecology*. 19: p. 3995–4011.
- [48] Lucek K., Seehausen O. 2015: Distinctive insular forms of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) from western Mediterranean islands. *Conservation Genetics*.
- [49] Lucek K., Sivasunder A., Seehausen O. 2012: Evidence of Adaptive Evolutionary Divergence during Biological Invasion. *PLOS one*: 7(11).
- [50] Lucek K. et al. 2013: Repeated and predictable patterns of ecotypic differentiation during a biological invasion. Lake–stream divergence in parapatric Swiss stickleback. *Journal of Evolutionary Biology*.
- [51] Lucek K., Sivasunder A., Seehausen O. 2014: Disentangling the role of phenotypic plasticity and genetic divergence in contemporary ecotype formation during a biological invasion. *Evolution*.
- [52] Lucek K., Lemoine M., Seehausen O. 2014: Contemporary ecotypic divergence during a recent range expansion was facilitated by adaptive introgression. *Journal of Evolutionary Biology*. 27: p. 2233–2248.
- [53] Lucek K. et al. 2014: Quick divergence but slow convergence during ecotype formation in lake and stream stickleback pairs of variable age. *Journal of Evolutionary Biology*: 27(1878–1892).

-
- [54] Moser D., Roesti M., Berner D. 2012: Repeated Lake-Stream Divergence in Stickleback Life History within a Central European Lake Basin. *PLOS one*: 7(12).
- [55] Roy D. et al. 2015: Hybrid «superswarm» leads to rapid divergence and establishment of populations during a biological invasion. *Molecular Ecology*.
- [56] Marques D.A. et al. 2015: Genomics of Rapid Incipient Speciation in Sympatric Threespine Stickleback. *PLOS one*.
- [57] Weir B., Cockerham C. 1984: Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*. 38(6): p. 1358–1370.
- [58] Ouborg N.J. et al. 2010: Conservation genetics in transition to conservation genomics. *Trends in Genetics*. 26(4): p. 177–187.
- [59] Bensch S., Akesson M. 2005: Ten years of AFLP in ecology and evolution: why so few animals? *Molecular Ecology*. 14(10): p. 2899–2914.

> Verzeichnisse

Abbildungen

Abb. 1 Eine Auswahl von Schuppenkleidern der Forellen (<i>Salmo trutta</i>), die im Einzugsgebiet des Rheins in der Schweiz beobachtet werden können	13	Abb. 13 Verteilung der mtDNS-Haplotypen in den drei untersuchten Einzugsgebieten	28
Abb. 2 Historische Verbreitung der verschiedenen Forellenarten in der Schweiz	15	Abb. 14 Probenahmestandorte im Einzugsgebiet des Bodensees [21]	29
Abb. 3 Lage der 30 untersuchten Populationen [11]	16	Abb. 15 Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)	31
Abb. 4 STRUCTURE-Analyse (gestützt auf AFLP-Daten) der Forellen aus verschiedenen Populationen der Einzugsgebiete (jeder vertikale Balken repräsentiert ein Individuum)	17	Abb. 16 Anteil signifikanter F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden	32
Abb. 5 Karte der Probenahmestandorte	18	Abb. 17 Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Fließgewässer)	32
Abb. 6 Probenahmestandorte (schwarze Punkte) und Besatzstandorte (Grossbuchstaben) der im Ticino durch die verschiedenen Fischzuchten ausgesetzten Forellen [13]	20	Abb. 18 Geografische Verteilung der Probenahmestandorte der nationalen, genetischen Äschenstudie	34
Abb. 7 Resultate der STRUCTURE-Analyse basierend auf den Mikrosatelliten-Loci	20	Abb. 19 Phylogenetischer Stammbaum der untersuchten Äschenpopulationen [23]	35
Abb. 8 Probenahmestandorte im Einzugsgebiet des Thunersees	21	Abb. 20 Verteilung der Probenahmestandorte entlang der Birs und Identifikation der mitochondrialen Linien des Rhönestammes (blau) und des Rheinstammes (rot)	37
Abb. 9 Probenahmestellen im Einzugsgebiet des Vierwaldstättersees [17]	23	Abb. 21 Lage der drei genetisch identifizierten Populationen in der Birs	38
Abb. 10 Probenahmestandorte im Einzugsgebiet der Birs	25	Abb. 22 Resultate einer STRUCTURE-Analyse der Äschen aus dem Kanton St. Gallen im Vergleich mit zwei Referenzpopulationen aus der Donau	39
Abb. 11 Beobachtete Phänotypen im Poschiavosee im Jahr 2012 [19]	26	Abb. 23 Standorte der Äschenprobenahmen in den Fließgewässern des Kantons Aargau	40
Abb. 12 Probenahmestandorte im Einzugsgebiet des Alpenrheins, des Inns, des Poschiavino und des Ticino [20]	Fehler! Textmarke nicht definiert.	Abb. 24 Resultate der STRUCTURE-Analyse für sieben Populationen	41
		Abb. 25 Bewirtschaftungseinheiten, die aufgrund von genetischen Daten definiert wurden	42
		Abb. 26 Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete, gruppiert nach der	

zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)	43	Abb. 39 Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)	57
Abb. 27 Anteil der ermittelten signifikanten F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden	44	Abb. 40 Probenahmestandorte der untersuchten Groppen [32]	60
Abb. 28 Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)	44	Abb. 41 Probenahmestandorte der untersuchten Groppen [34]	61
Abb. 29 Probenahmestandorte der untersuchten Fische [28]	47	Abb. 42 Zusammenhang zwischen der geografischen Distanz und dem genetischen Unterschied (F_{ST}) für frei fließende (schwarz) und durch Hindernisse fragmentierte (grau) Strecken [35]	62
Abb. 30 Resultate der STRUCTURE-Analyse, die mit Mikrosatelliten-Daten durchgeführt wurde	47	Abb. 43 Karte mit den Probenahmestandorten der Groppen (<i>C. gobbio</i>) in der Sense und ihren Zuflüssen	63
Abb. 31 Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)	49	Abb. 44 Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)	65
Abb. 32 Anteil signifikanter F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden	50	Abb. 45 Anteil der ermittelten signifikanten F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden	65
Abb. 33 Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)	50	Abb. 46 Anteil der signifikanten genetischen Unterschiede, gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)	65
Abb. 34 Übersicht der Haplotypen des Alets (<i>S. cephalus</i>) und des Cavedanos (<i>S. squalus</i>) aus den Einzugsgebieten von Rhône, Rhein, Donau und Po	53	Abb. 47 Karte mit den Probenahmestandorten in Europa und in der Schweiz [37] und den Häufigkeiten der verschiedenen Haplotypen (H1-H11)	69
Abb. 35 Genetische Zugehörigkeit der Gattung <i>Squalius</i> ermittelt durch einer STRUCTURE-Analyse	54	Abb. 48 Lage der Probenahmestandorte	73
Abb. 36 Mittels Structure-Analyse ermittelte genetische Zugehörigkeit der Populationen von <i>S. cephalus</i> im Schweizer Mittelland [30]	55	Abb. 49 Probenahmestandorte der Flussbarsche im Bodensee, im Zürichsee und im Walensee [43]	76
Abb. 37 Durchschnitt der beobachteten genetischen Unterschiede innerhalb der einzelnen Einzugsgebiete gruppiert nach der zwischen den Populationen liegenden Distanz (entlang der Wasserläufe)	56		
Abb. 38 Anteil der ermittelten signifikanten F_{ST} -Werte, die zwischen Populationen desselben Einzugsgebietes beobachtet wurden	57		

Tabellen

Tab. 1

Allgemeine Empfehlungen zur Definition von Bewirtschaftungseinheiten 9

Tab. 2

Beobachtete F_{ST} -Werte zwischen den Populationen des Einzugsgebietes des Vierwaldstättersees sind unterhalb der Diagonalen angegeben 24

Tab. 3

Paarweiser Vergleich zwischen Seeforellen verschiedener Zuflüssen und der Elterntierhaltung Romanshorn (basierend auf 9 Mikrosatelliten-Loci) 30

Tab. 4

Genetische Unterschiede (F_{ST}) zwischen den verschiedenen Populationen im Kanton St. Gallen (Populationen 1–5) und zwei Populationen aus dem Einzugsgebiet der Donau (6 und 7) 39

Tab. 5

F_{ST} -Werte, die zwischen den verschiedenen Nasenpopulationen beobachtet wurden [28] 48

Tab. 6

F_{ST} -Werte, die zwischen den verschiedenen Groppenpopulationen beobachtet wurden 61

Tab. 7

Genetische Unterschiede (F_{ST}) zwischen den verschiedenen Rotaugen-Populationen (*R. rutilus*) (unterhalb der Diagonale) und die dazugehörigen P-Werte (oberhalb der Diagonale) 72

> Glossar

Allel

Ein Allel bezeichnet eine mögliche Variante eines Gens oder eines Locus. Im Fall der Mikrosatelliten werden die unterschiedlichen Fragmentlängen als Allele bezeichnet.

Allelfrequenzen

Die Häufigkeit eines Allels innerhalb einer Population.

Biologisches Artkonzept

Arten sind Gruppen von sich miteinander fortpflanzenden Populationen, die von anderen solchen Gruppen reproduktiv isoliert sind.

Chromosom

Ein fadenförmiges Gebilde, welches das Erbgut eines Lebewesens trägt und in jedem Zellkern vorhanden ist.

Demografischer Flaschenhals

Damit wird in der Populationsgenetik eine genetische Verarmung einer Population oder eines Chromosoms bezeichnet, welche eine Folge einer (zeitweiligen) starken Reduktion der Anzahl Individuen einer Population oder Art ist.

Desoxyribonukleinsäure (DNS)

Die Desoxyribonukleinsäure (DNS) ist ein Makromolekül, das die Erbinformation enthält. Sie ist im Zellkern und in den Mitochondrien vorhanden. Die DNS ist zusammengesetzt aus den chemischen Elementen Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff und Phosphor. Im Sprachgebrauch wird häufig die Abkürzung DNA verwendet, die sich vom englischen Begriff Deoxyribonucleic Acid ableitet.

Fitness

Die Fitness beschreibt die Überlebens- und die Fortpflanzungswahrscheinlichkeit sowie die Anzahl von Nachkommen eines Individuums. Je besser ein Individuum an seine Umwelt angepasst ist, desto höher ist seine Fitness.

F_{ST}

Der F_{ST} beschreibt den Anteil der Varianz in Allelfrequenzen, der durch die Einteilung der Individuen in verschiedene Populationen erklärt wird [57]. Vereinfacht ausgedrückt, bedeutet dies, dass die berechneten Werte zwischen 0 (die Populationen sind identisch) und 1 (die Populationen sind komplett verschieden) liegen. Siehe auch Anhang 16.2.

Gen

Erbinheit, partikuläre Erbanlage, die ein Protein kodiert oder dieses reguliert. Beeinflusst morphologische und physiologische Merkmale eines Individuums.

Genetische Drift

Unter diesem Begriff wird die vom Zufall abhängige, also nicht durch Selektion gesteuerte genetische Veränderung (Schwankungen der Allelfrequenzen) einer Population verstanden.

Genfluss

Bezeichnet den Austausch von genetischem Material zwischen zwei Populationen einer Art bzw. zwischen Individuen innerhalb einer Population.

Genom/Erbgut

Als Genom oder Erbgut eines Lebewesens bezeichnet man die Gesamtheit der materiellen Träger der vererbten Informationen einer Zelle.

Genotyp

Genetische (Allel-)Zusammensetzung eines Individuums an einem oder mehreren Loci.

Haplotyp

Als Haplotyp wird eine Variante einer Nukleotidsequenz auf ein und demselben Locus im Genom eines Lebewesens bezeichnet.

Heterozygote

Wenn ein Individuum an einem Locus zwei unterschiedliche Allele hat, ist es bezogen auf diesen Locus heterozygot.

Homozygote

Wenn ein Individuum an einem Locus zwei identische Allele hat, ist es bezogen auf diesen Locus homozygot.

Hybridisierung

Ein Hybrid ist ein Individuum, das aus einer Kreuzung zwischen verschiedenen Gattungen, Arten, Unterarten oder Zuchtlinien hervorgegangen ist. Die Hybridisierung beschreibt diesen Vorgang.

Introgression

Die genetische Introgression beschreibt die Bewegung eines Gens, Chromosoms, Chromosomen-segments oder Genoms von einer Art oder Population auf eine andere durch Hybridisierung.

Inzucht

Fortpflanzung von nah verwandten Individuen.

Locus/Loci

Ein Locus (Mehrzahl: Loci) beschreibt eine Stelle im Genom (z. B. ein Gen oder einen Mikrosatelliten).

Mikrosatellit

Ein Mikrosatellit ist ein Locus auf dem Genom, in dem sich kurze DNS-Sequenzen oft wiederholen (z. B. 3'-5').

Mutation

Als Mutation bezeichnet man jede Veränderung im genetischen Material, die auf die Tochterzellen vererbt wird bzw. vererbt werden könnte.

Natürliche Selektion

Natürliche Selektion ist ein Prozess, bei dem aus der Menge der ererbten Merkmalsvarianten eher diejenigen an nachfolgende Generationen weitergegeben werden, die zum Überleben und zu vermehrter Reproduktion führen.

Phänotyp

Das Erscheinungsbild eines Individuums. Der Phänotyp ist das Resultat der Interaktion des Genotyps mit Umwelteinflüssen.

Phänotypische Plastizität

Phänotypische Plastizität bezeichnet die Möglichkeit eines Genotyps, als Antwort auf unterschiedliche Lebensbedingungen unterschiedliche Phänotypen auszuprägen. Verschiedene Individuen können auch innerhalb eines Lebensraumes durch Plastizität unterschiedlich sein.

Phylogenie

Untersuchung des historischen Ablaufs der Aufspaltung und der meist mit Höherentwicklung einhergehenden Entwicklung der Lebewesen im Laufe der Erdgeschichte.

Polymerase Kettenreaktion (PCR)

Die Polymerase-Kettenreaktion (englisch Polymerase Chain Reaction, PCR) ist eine Methode, um die Erbsubstanz DNS in vitro zu vervielfältigen. Dazu wird ein Enzym namens DNS-Polymerase verwendet. Der Begriff «Kettenreaktion» beschreibt in diesem Zusammenhang die Tatsache, dass die Produkte vorheriger Zyklen als Ausgangsstoffe für den nächsten Zyklus dienen und somit eine exponentielle Vervielfältigung der Erbsubstanz erreicht wird.

Population

Gruppe von Individuen in einem bestimmten (zusammenhängenden) Gebiet, die sich sexuell miteinander fortpflanzen.

Populationsgenetik

Zweig der genetischen Forschung, der sich insbesondere mit dem Austausch und der Dynamik der Erbanlagen auf dem Niveau ganzer Populationen beschäftigt und die Wirkungen von Selektion und Mutation auf die genetische Zusammensetzung der Populationen studiert.

Rekombination

Darunter wird die bei der sexuellen Fortpflanzung im Zellkern vor sich gehende Neuordnung von genetischem Material verstanden. Durch Rekombination kommt es zu neuen Gen- und Merkmalskombinationen.

STRUCTURE-Analyse

Eine Zuordnungsanalyse mit der Computersoftware STRUCTURE, die Individuen anhand ihrer genetischen Eigenschaften einer genetisch eigenständigen Population zuweist. Berechnet wird die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum einer Population zugehört. Je grösser die genetischen Unterschiede zwischen den Populationen sind, desto besser können die Individuen den verschiedenen Populationen zugewiesen werden. Die Resultate werden in der Regel als Balkengrafik dargestellt. STRUCTURE-Analysen ermöglichen in vielen Fällen auch die Identifikation von Hybriden.

Sympatrie

Als Sympatrie bezeichnet man in der Biologie eine Form der geografischen Verbreitung, bei der sich die Verbreitungsgebiete von zwei Populationen, Unterarten oder Arten überlappen.