

**MITTEILUNGEN ZUR  
FISCHEREI**

**NR. 73**

**Genetische Aspekte  
des Schutzes und  
der nachhaltigen  
Bewirtschaftung  
von Fischarten**





**MITTEILUNGEN ZUR  
FISCHEREI**

**NR. 73**

**Genetische Aspekte  
des Schutzes und  
der nachhaltigen  
Bewirtschaftung  
von Fischarten**

**Herausgegeben vom Bundesamt  
für Umwelt, Wald und Landschaft  
BUWAL  
Bern, 2002**

**Herausgeber**

Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft  
BUWAL

**Autoren**

- Carlo R. Largiadè  
Zoologisches Institut, Universität Bern
- Daniel Hefti, Sektion Fischerei, BUWAL

**Layout, Lektorat**

Irène Keller, Thomas Giger

**Umschlag**

Foto: Michel Roggo

**Bezug**

Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft  
Dokumentation  
3003 Bern  
Fax + 41 (0)31 324 02 16  
E-Mail: [docu@buwal.admin.ch](mailto:docu@buwal.admin.ch)  
Internet: [www.buwalshop.ch](http://www.buwalshop.ch)

**Bestellnummer**

MFI-73-D

# Inhaltsverzeichnis

<b>EINLEITUNG</b>	<b>1</b>
<b>TEIL I</b>	<b>5</b>
I. Schutz und nachhaltige Bewirtschaftung der genetischen Ressourcen einer Art.....	7
<b>TEIL II</b>	<b>13</b>
II.1. Grundbegriffe und Definitionen .....	15
II.2. Über die Natur des Problems .....	17
II.2.1. Biodiversität auf globalem Niveau .....	17
II.2.2. Biodiversität auf nationalem Niveau .....	18
II.3. Grundlagen zur Erhaltung der genetischen Vielfalt .....	21
II.4. Grundlagen zur nachhaltigen Bewirtschaftung der genetischen Vielfalt .....	25
II.4.1. Unterstützender Besatz ( <i>Supportive Breeding</i> ) .....	25
II.4.2. Genetische Variabilität einer Stichprobe.....	26
II.4.3. Bewirtschaftung eines Laichtierstammes in der Fischzucht .....	29
II.4.3.1. „Geschlossene“ Bewirtschaftung .....	29
II.4.3.2. „Offene“ Bewirtschaftung .....	34
II.4.4. Auswirkungen des Besatzes auf die genetische Zusammensetzung der natürlichen Populationen .....	35
II.5. Definition einer Strategie zur Erhaltung der genetischen Vielfalt .....	39
II.5.1. Prinzipien .....	39
II.5.2. Beeinträchtigungen des natürlichen Lebensraums .....	40
II.5.3. Bewirtschaftung von Fischbeständen .....	41
II.5.4. Empfehlungen .....	44
<b>TEIL III</b>	<b>47</b>
III.1. <i>Topik 1</i> : Evolution und genetische Variabilität .....	49
III.1.1. Natürliche Selektion .....	49
III.1.2. Mutation und Rekombination .....	50
III.1.3. Genfluss .....	51
III.1.4. Genetische Zufallsdrift .....	52
III.2. <i>Topik 2</i> : Effektive Populationsgrösse ( $N_e$ ) .....	55
III.3. <i>Topik 3</i> : Komponenten der genetischen Variabilität .....	59

III.4. <i>Topik 4</i> : Inzucht und Inzuchtdepression .....	65
III.5. <i>Topik 5</i> : Domestikation .....	69
III.6. <i>Topik 6</i> : Hybridisierung und <i>Outbreeding Depression</i> .....	71
III.7. <i>Topik 7</i> : Einheiten der nachhaltigen Bewirtschaftung und des Artenschutzes .....	73
III.8. <i>Topik 8</i> : Empfehlungen der Arbeitsgruppe „Troutconcert“ .....	75
<b>TEIL IV</b> .....	<b>77</b>
IV. Zusammenfassung der bisherigen populationsgenetischen Untersuchungen .....	79
IV.1. Forelle ( <i>Salmo trutta</i> ) .....	81
IV.1.1. Material .....	81
IV.1.2. Hauptresultate .....	81
IV.1.3. Schlussfolgerungen .....	84
IV.2. Äsche ( <i>Thymallus thymallus</i> ) .....	87
IV.2.1. Material .....	87
IV.2.2. Hauptresultate .....	87
IV.2.3. Schlussfolgerungen .....	89
IV.3. Felchen ( <i>Coregonus sp.</i> ) .....	91
IV.3.1. Material .....	91
IV.3.2. Hauptresultate .....	91
IV.3.3. Schlussfolgerungen .....	94
IV.4. Seesaibling ( <i>Salvelinus alpinus</i> ) .....	95
IV.4.1. Material .....	95
IV.4.2. Hauptresultate .....	95
IV.4.3. Schlussfolgerungen .....	96
IV.5. Groppe ( <i>Cottus gobio</i> ) .....	97
IV.5.1. Material .....	97
IV.5.2. Hauptresultate .....	97
IV.5.3. Schlussfolgerungen .....	98
<b>FORMELVERZEICHNIS</b> .....	<b>101</b>
<b>GLOSSAR</b> .....	<b>104</b>
<b>LITERATURVERZEICHNIS</b> .....	<b>107</b>

## Einleitung

### *Programm zum Schutz und zur nachhaltigen Bewirtschaftung*

Die Erarbeitung eines Programms zum Schutz und zur nachhaltigen Bewirtschaftung von Fischarten verlangt die Mitwirkung zahlreicher Fachpersonen, welche mindestens drei verschiedenen Gruppen angehören:

### *Involvierte Akteure*

- der Wissenschaft;
- der Politik;
- dem Fischereimanagement.

### *Notwendigkeit eines gemeinsamen Programms*

Isoliert betrachtet, stellt jede der drei Kategorien eine Welt für sich dar. Diese Welten funktionieren und entwickeln sich weitgehend unabhängig voneinander nach unterschiedlichen Regeln und Zwängen.

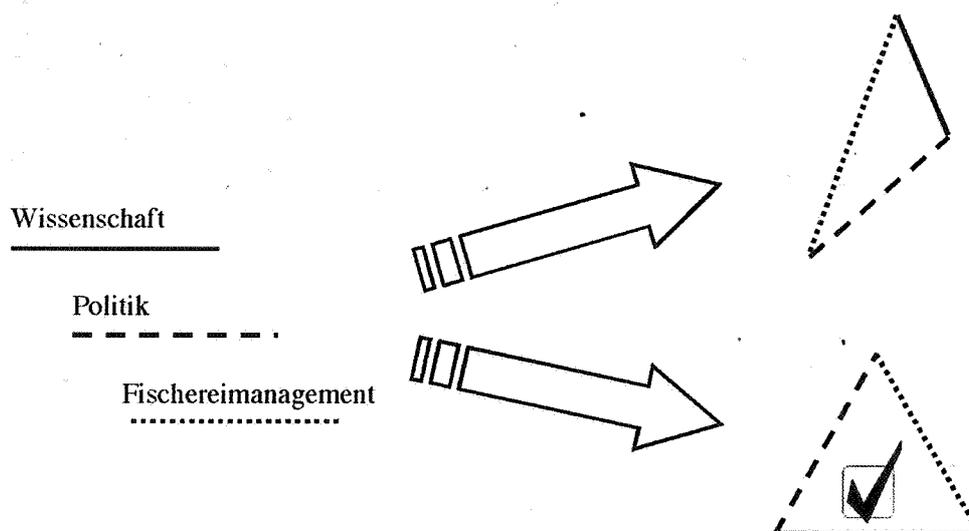
Jede der drei Gruppen könnte ein spezifisches und ein aus ihrer Sichtweise logisches Programm zum Schutz und zur nachhaltigen Bewirtschaftung von Fischarten entwickeln. In der Praxis müssen jedoch die Anliegen und Zielsetzungen aller berücksichtigt und so weit wie möglich miteinander in Einklang gebracht werden. Es müssen **konkrete Massnahmen** definiert werden, die sich auf ein **gemeinsames Programm** abstützen. Unabhängig von der Komplexität, welche in der Natur der Sache liegt, ist ein solches Programm a priori das Resultat eines Kompromisses, der mindestens folgende Bedingungen erfüllen muss:

### *Rahmenbedingungen*

- auf einer soliden wissenschaftlichen Basis abgestützt sein,
- in einem kohärenten gesetzlichen Rahmen eingebettet sein,
- die Sorgen und Wünsche der Nutzer von Fischbeständen berücksichtigen.

### *Das gleichseitige Dreieck*

Es ist offensichtlich keine leichte Aufgabe, all diese Ansprüche unter einen Hut zu bringen. Es ist daher auch nicht erstaunlich, dass ein Programm zum Schutz und zur nachhaltigen Bewirtschaftung von Fischarten nicht imstande ist, alle Wünsche vollständig zu befriedigen! Die Ausarbeitung eines solchen Programms lässt sich schematisch als Dreieck darstellen (Abb. 1). Jede der drei Seiten repräsentiert eine der drei involvierten Gruppen. Das Dreieck sollte so gleichseitig wie möglich gestaltet sein, d.h. die Interessen jeder Gruppe sollten möglichst ausgeglichen berücksichtigt werden.



**Abbildung 1:** Die drei Komponenten eines Programms zum Schutz und zur nachhaltigen Bewirtschaftung von Fischarten.

*Massnahmen  
zum Schutz  
und zur  
nachhaltigen  
Bewirt-  
schaftung  
genetischer  
Ressourcen*

*Molekular-  
biologische  
Methoden*

*Ziel der  
Publikation*

*Teil I für Laien*

Obige Erwägungen treffen auch auf Massnahmen zum Schutz und zur nachhaltigen Bewirtschaftung genetischer Ressourcen zu, welche das Thema dieses Textes sind. Fortschritte in der Entwicklung molekularbiologischer Methoden eröffneten völlig neue Perspektiven für das Fischereimanagement. Es ist heute möglich mit diesen Methoden die genetische Diversität innerhalb einer Art, innerhalb einer Population und sogar innerhalb von Individuen zu erfassen. Die neuen Methoden, welche der wissenschaftlichen Forschung entstammen, haben folglich die Gesetzgebung im Bereich des Artenschutzes (Schutz und Bewirtschaftung) beeinflusst. Sie haben aber auch eine gewisse Skepsis, ja sogar ein gewisses Misstrauen, unter den Fischereimanagern hervorgerufen, weil sie in gewissen Fällen die bestehende Praxis in Frage stellen. Wiederum bewegen wir uns also im Spannungsfeld der drei oben erwähnten Interessensgruppen!

Die vorliegende Publikation bezweckt, alle Personen, die in den Programmen zum Schutz und zur nachhaltigen Bewirtschaftung involviert sind, für die genetische Perspektive getroffener Massnahmen zu sensibilisieren. In Anbetracht der Komplexität der besprochenen Materie haben wir die Publikation in mehrere Blöcke eingeteilt, die jeweils an eine bestimmte Leserschaft gerichtet sind. Im Prinzip können diese Blöcke – mit ansteigendem Schwierigkeitsgrad von Teil I bis III – unabhängig voneinander gelesen werden. Wir hoffen, dass wir auf diese Weise allen Lesern einen tieferen Einblick in dieses relativ komplexe Thema vermitteln können.

Teil I enthält eine allgemein zugängliche Zusammenfassung für ein erweitertes Publikum, das über keine oder wenige Kenntnisse in Genetik verfügt. Die Grundlagen und Prinzipien von Massnahmen zum Schutz und

zur nachhaltigen Bewirtschaftung genetischer Ressourcen werden hier am Beispiel von Fischpopulationen zusammenfassend besprochen.

**Teil II für  
Fachleute**

**Teil II** ist an die Fachpersonen gerichtet, welche sich unmittelbar mit dem Schutz und der nachhaltigen Bewirtschaftung genetischer Ressourcen von Fischen befassen. Das in diesem Teil verwendete Vokabular ist mehrheitlich der klassischen Terminologie des Fischereimanagements entlehnt. Der Leser kann zudem die Definitionen der wichtigsten Fachbegriffe in einem Glossar am Ende dieses Textes nachschlagen. Graphische Darstellungen sowie einfache Rechenbeispiele sollen die hier vorgestellten mathematischen Konzepte zugänglicher machen. Es muss an dieser Stelle jedoch darauf hingewiesen werden, dass diese Beispiele, obwohl sie wissenschaftlich fundiert sind, nur sehr vereinfachte und approximative Lösungen der behandelten Fragestellungen erlauben. In der Realität sind die zu lösenden Fälle komplexer und erfordern die Anwendung statistischer Methoden, welche den Rahmen dieser Publikation sprengen würden.

**Graphische  
Darstellungen  
und Rechen-  
beispiele**

**Teil III für  
Spezialisten**

Leser mit guten Kenntnissen der hier behandelten Materie finden in **Teil III** weiterführende Informationen über weitere relevante Aspekte. Diese Themen sind getrennt als „**Topiken**“ gegliedert und können unabhängig voneinander gelesen werden. Mit ihnen sollen bestimmte Konzepte vertieft behandelt oder ergänzende Informationen vermittelt werden. Das Lesen dieser Abschnitte erfordert jedoch bereits fortgeschrittene Kenntnisse in Biologie und Genetik.

**Teil IV fasst den  
aktuellen Stand  
der Kenntnisse  
zusammen**

**Teil IV** präsentiert eine Zusammenfassung der Resultate populationsgenetischer Untersuchungen der Forelle (*Salmo trutta*), der Äsche (*Thymallus thymallus*), der Felchen (*Coregonus* sp.), des Seesaiblings (*Salvelinus alpinus*) und der Groppe (*Cottus gobio*) in der Schweiz.



# TEIL I

1900



## I. Schutz und nachhaltige Bewirtschaftung der genetischen Ressourcen einer Art

*Worum geht es?*

Eine Art zu schützen bedeutet in erster Linie, deren Verschwinden zu verhindern bzw. Überleben zu sichern. Hinter dieser etwas trivialen Aussage verstecken sich jedoch mehrere Probleme, die nicht unterschätzt werden dürfen.

*Was soll erhalten werden?*

Das erste Problem besteht darin, sich darüber zu einigen, was man wirklich schützen möchte. Wir stellen fest, dass eine Art in der Regel nicht aus gleichförmigen Individuen besteht, sondern aus einer Vielzahl von unterschiedlichen Populationen, die wiederum aus einer einzigartigen Mischung von einmaligen Individuen bestehen. Die Individuen und somit auch die Populationen unterscheiden sich in gewissen äusserlichen Merkmalen (Körpergrösse, Färbung, Verhalten usw.). Welche dieser Populationen repräsentieren die Art am besten und müssen vorrangig geschützt werden?

*Warum gibt es Unterschiede zwischen Populationen der gleichen Art?*

Darüber hinaus kann man sich fragen, welches die Ursachen dieser Unterschiede zwischen Populationen der gleichen Art sind. Um diese Frage zu beantworten, müssen wir von der Annahme ausgehen, dass sich diese Populationen ursprünglich sehr ähnlich waren. Im Verlauf der Generationen entwickelten sie sich unter dem Einfluss der Evolutionskräfte - darunter die natürliche Selektion - auseinander und passten sich soweit möglich ihrer spezifischen Umwelt an. Jede Population „optimierte“ gewissermassen ihre Überlebensfähigkeit im Rahmen der Grenzen, welche durch die Bedingungen ihres Lebensraumes gegeben waren. Eine Forellenpopulation, die in einem Bergbach lebt, ist nicht den gleichen Bedingungen ausgesetzt wie eine Population eines grossen Flusses im Mittelland. Folglich muss davon ausgegangen werden, dass die Unterschiede, die wir heute beobachten, teilweise das Resultat von Anpassungsprozessen sind. Eine Schutzstrategie auf der Stufe von Arten darf daher die Unterschiede zwischen Populationen nicht ausser Acht lassen, sondern muss im Gegenteil darauf abzielen, diese zu erhalten.

*Warum sollen die Unterschiede zwischen den Populationen erhalten werden?*

Wir wissen heute, dass sich diese Unterschiede entweder durch äussere Faktoren (Umweltbedingungen, Nahrung etc.) verursacht werden oder erblich (genetisch) bedingt sind. Die meisten Merkmale werden sowohl durch die Umwelt als auch durch genetische Faktoren beeinflusst. Die Anpassung einer Population an die speziellen Eigenschaften ihres Lebensraumes beinhaltet folglich genetische Mechanismen. Obwohl jede Population einer bestimmten Art die gleichen Erbfaktoren (Gene) besitzt, können sie sich in ihrer genetischen Zusammensetzung voneinander unterscheiden. Solche Unterschiede kommen dann zustande, wenn

unterschiedliche Varianten irgendwelcher Gene in unterschiedlichen Häufigkeiten in den Populationen vorkommen. Mit einem erfundenen Beispiel (Fallbeispiel I.1) soll dieses Phänomen näher erläutert werden: es handelt von einer Art, die sich aus fünf Populationen zusammensetzt. Obwohl die Populationen die gleichen Gene besitzen, unterscheiden sie sich in ihrer genetischen Zusammensetzung deutlich (Abb. I.1.). Diese Art ist folglich genetisch stark strukturiert und weist eine grosse genetische Vielfalt auf.

*Populationen  
der gleichen Art  
besitzen die  
gleichen Gene  
aber eine  
unterschiedliche  
Zusammen-  
setzung der  
Genvarianten*

Im Fallbeispiel I.1 gehören Albert, Alfred, Anton, Alex und Franz der gleichen Art an und sind Nachkommen einer einzigen Population von Vorfahren, die vor vielen Generationen existiert hat. Diese Urpopulation besass drei Gene, welche als Kreise, Dreiecke oder Vierecke dargestellt sind. Unter dem Einfluss der natürlichen Selektion wurden in den Populationen im Verlaufe der Zeit diejenigen Varianten der Gene (unterschiedliche Schattierungen der Symbole) häufiger, welche den Individuen eine bessere Anpassung an die örtlichen Bedingungen ermöglichten. Innerhalb jeder Population haben die am besten angepassten Individuen (d.h. diejenigen mit der günstigsten Kombination von Genvarianten) besser überlebt als andere und sich überdurchschnittlich fortgepflanzt. Folglich haben diese Tiere die Kopien ihrer Genvarianten erfolgreicher an die nächste Generation übertragen als andere Individuen. Da die örtlichen Umweltbedingungen unterschiedlich waren, und daher nicht die gleichen Kombinationen durch die Selektion begünstigt wurden, haben sich die Populationen genetisch immer weiter auseinander entwickelt (Abb. I.1).

*Gene können  
sich im Verlaufe  
der Evolution  
verändern*

Die Population von Franz besitzt anstelle der Dreiecke Rhomben. Letztere stellen eine spezielle Familie von sehr stark abgewandelten Varianten des „Dreieckgens“ dar. Die Rhombenvarianten des Gens sind entweder neu entstanden oder gehen auf eine Variante zurück, die in der Ursprungspopulation sehr selten war und in den übrigen Populationen verloren ging. In diesem Fall bilden die Populationen von Albert, Alfred, Anton und Alex eine eigenständige Evolutionslinie, welche durch „Dreieckvarianten“ des dritten Gens charakterisiert ist. Die Population von Franz stellt eine zweite eigenständige Evolutionslinie dar, die durch die Rhombenvarianten des dritten Gens gekennzeichnet ist. Anhand der Varianten des dritten Gens lassen sich die beiden Linien somit eindeutig unterscheiden. Die Trennung der beiden Evolutionslinien erfolgte – wie es im Fallbeispiel I.1 näher erläutert wird – vor der Differenzierung der Populationen innerhalb des gleichen Gewässersystems.

**Fallbeispiel I.1:**

Albert, Alfred, Anton und Alex sind Fische, die der gleichen Art angehören. Sie besitzen alle drei Gene (rund, viereckig und dreieckig), welche für bestimmte Eigenschaften codieren und welche in drei unterschiedlichen Varianten (weiss, grau und schwarz) auftreten (vergleiche mit Abbildung I.1)

- Das runde Gen liefert den Bauplan zur Herstellung einer Substanz, welche es den Fischen erlaubt, bei tiefen oder hohen Temperaturen zu überleben. Je heller die Variante des Gens ist, desto ausgeprägter ist diese Kälteresistenz der betreffenden Fische bzw. je dunkler die Variante des Gens ist, desto ausgeprägter ist diese Wärmetoleranz der betreffenden Fische
- Das viereckige Gen liefert den Bauplan zur Herstellung einer Substanz, welche die Leistungsfähigkeit der Muskulatur erhöht. Je heller die Variante des Gens ist, desto besser ist die maximale Schwimmleistung der betreffenden Fische.
- Das dreieckige Gen liefert den Bauplan für eine Substanz, welche das Verhalten der Fische beeinflusst. Je heller die Variante ist, desto vorsichtiger wird der Fisch und desto mehr neigt er dazu, sich nahe am Grund aufzuhalten.

Albert lebt in den wechselhaften Strömungen eines voralpinen Baches. Trotz der harschen Umweltbedingungen fühlen sich Albert und die anderen Fische seiner Population in ihrer Umwelt wohl, da sie optimal an ihre Umwelt angepasst sind. Sie besitzen mehrheitlich die weisse Variante des runden Gens, welche ihnen eine Anpassung an die tiefen Temperaturen erlaubt. Für das viereckige Gen besitzen sie die weisse Variante, welche ihnen erlaubt, eine genügende Schwimmleistung zu entwickeln, um auf plötzliche und sehr heftige Hochwasser reagieren zu können. Schliesslich besitzen sie ebenfalls mehrheitlich die weisse Variante des dreieckigen Gen, welche ein Verhalten auslöst, das eine Anpassung an flache Gewässer erlaubt, indem sich die Fische hauptsächlich direkt auf dem Grund aufhalten, wo sie vor Fressfeinden besser geschützt sind.

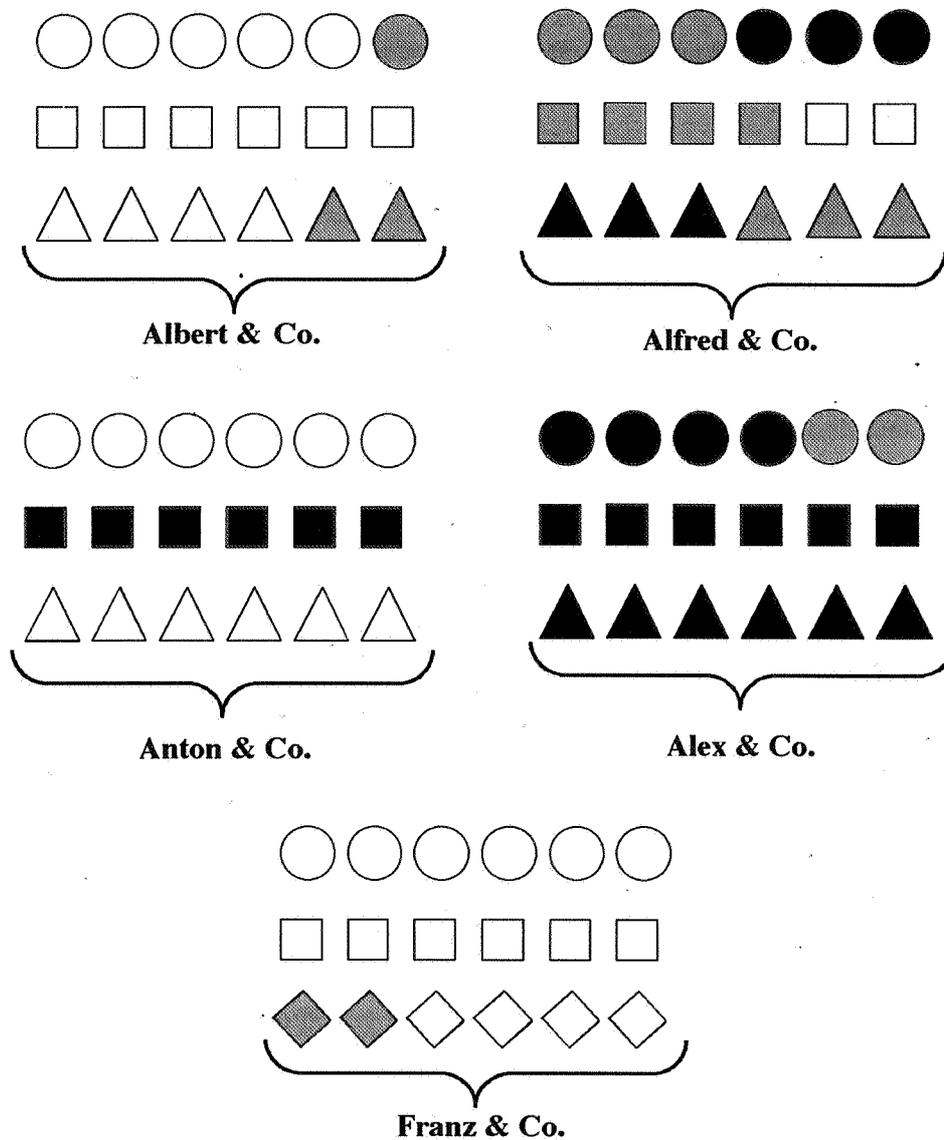
Verfolgt man das Gewässer talwärts, trifft man auf die Population von Alfred, die in einem breiten Fluss in der Ebene lebt. Diese Population besitzt die gleichen Gene wie Albert (rund, viereckig und dreieckig) aber mit einer anderen „Färbung“: die runden Gene sind grau oder schwarz, eine Mischung von Varianten, die sowohl eine Anpassung an die winterlichen als auch an die sommerlichen Temperaturen ermöglicht. Die viereckigen Gene sind mehrheitlich grau. Die Schwimmleistung dieser Tiere muss nicht an plötzliche Hochwasser angepasst sein, aber doch ausreichen, um der konstanten Strömung standzuhalten. Die Dreiecke schliesslich sind grau oder schwarz, und Alfred fürchtet sich nicht davor, sich in der offenen Wassersäule aufzuhalten, welche dauernd durch Schwebstoffe getrübt ist.

Weiter flussabwärts gelangt man in einen sehr unterschiedlichen Lebensraum, in dem Anton und Alex leben. Es handelt sich dabei um einen See. Anton besitzt die weisse Variante des runden Gens, weil er dauernd in der Tiefe des Sees lebt, wo die Temperaturen konstant tief sind. Das viereckige Gen ist schwarz, da Anton keiner Strömung ausgesetzt ist; das dreieckige Gen ist weiss, da er das Licht scheut und den Kontakt zum Boden sucht.

Alex lebt im gleichen See, jedoch nur in den Zonen nahe der Oberfläche. Alex und die anderen Fische seiner Population besitzen die schwarze oder graue Variante des runden Gens, welche eine Anpassung an die erhöhten Temperaturen im Sommer ermöglichen. Im Winter suchen diese Fische tiefere Wasserschichten auf, wo die Wassertemperaturen milder sind als nahe der Oberfläche. Das viereckige und das dreieckige Gen sind schwarz, da Alex keiner starken Strömungen ausgesetzt ist und sich hauptsächlich im Bereich der Oberfläche ernährt.

Albert, Alfred Anton und Alex haben aber auch noch einen entfernten Verwandten, der in einem anderen Flusssystem lebt. Zwischen den beiden Gewässersystemen bestehen jedoch keine Kontaktmöglichkeiten. Bei diesem Verwandten handelt es sich um Franz, der in einem vergleichbaren Milieu lebt wie Albert (in einem kalten und turbulenten voralpinen Bach). Obwohl er Genvarianten der gleichen Färbung (d.h. mit den gleichen Eigenschaften) besitzt wie Albert, weist Franz eine genetische Besonderheit auf. Anstelle des dreieckigen Gens besitzt er rhombusförmige Varianten, die im anderen Gewässersystem nirgends zu finden sind.

Die fünf Populationen besitzen die gleichen Gene (die Rhomben sind stark abgewandelte Varianten des dreieckigen Gens). Sie sind jedoch genetisch klar voneinander unterscheidbar, da jede der Populationen eine spezifische Zusammensetzung von Varianten („Färbung“) der Gene aufweist.



**Abbildung I.1:** Genetische Zusammensetzung der fünf Populationen (Erklärung, siehe Text und Fallbeispiel I.1).

*Erhaltung der genetischen Vielfalt: eine erste Definition*

Wir werden nun versuchen, die generellen Ziele, welche mit Massnahmen zum Schutz der genetischen Vielfalt einer Art verfolgt werden, zu definieren: **Sicherung der genetische Integrität der Populationen und Erhaltung der genetischen Vielfalt** – auch als genetische Variabilität oder Diversität bezeichnet - **innerhalb und zwischen den Populationen**. Diese Grundprinzipien müssen sowohl im Rahmen von Artenschutzprogrammen als auch im Rahmen einer nachhaltigen Bewirtschaftung von Arten respektiert werden.

**Beim Aussetzen von Fischen muss die genetische Populationsstruktur beachtet werden**

Diese Prinzipien sind auch im Zusammenhang mit dem Einsetzen von Fischen zu beachten. Falls Anton zu Albert zieht, werden seine Überlebenschancen geringer, da ihm seine Gene keine gute Anpassung an die harschen Bedingungen in Alberts Lebensraum ermöglichen. Falls er trotzdem bis zur Geschlechtsreife überlebt und sich mit den Individuen der lokalen Population fortpflanzt, tragen seine Genvarianten zu einer Nachkommenschaft bei, die schlecht an die örtlichen Bedingungen angepasst ist.

**Ein Vermischen von Populationen kann zu einem Verlust der genetischen Vielfalt führen**

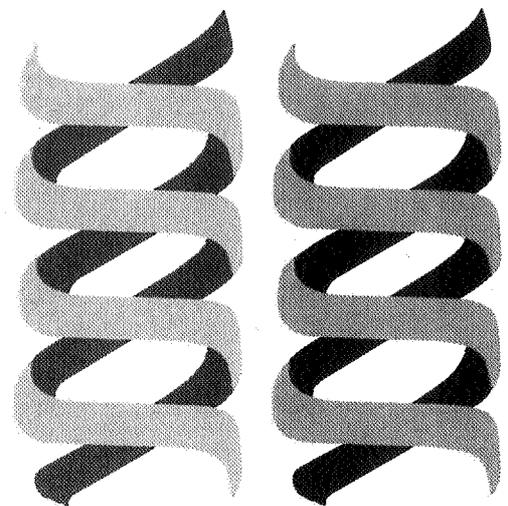
Auf eine ähnliche Art und Weise produziert ein vollständiges Vermischen der fünf Populationen mittelfristig die gleiche genetische Zusammensetzung in allen Populationen. Dies stellt für den Schutz dieser Art ein hohes Risiko dar: es kommt zu einem vollständigen Verlust der genetische Vielfalt zwischen Populationen und die einzelnen Populationen sind an keinen der unterschiedlichen Lebensräume mehr angepasst.

**Das Aussetzen von stark domestizierten Zuchtfischen ist aus genetischer Sicht höchst problematisch**

Ähnliche Aussagen lassen sich auch machen, wenn Fische aus Zuchtstämmen ausgesetzt werden, welche seit mehreren Generationen in der Fischzucht gehalten worden sind. Die Bedingungen in einer Fischzucht (Aufzucht in hohen Dichten, Überfluss an Nahrung, Fehlen von Fressfeinden usw.) üben einen Selektionsdruck zu Gunsten derjenigen Individuen aus, die am besten an diesen Typ von Milieu angepasst sind. Dieses Phänomen der Domestikation kann sich bereits nach wenigen Generationen unter Zuchtbedingungen manifestieren. Die domestizierten Fische haben also genetisch wenig Ähnlichkeit mit der Wildpopulation, in die sie eingeführt werden. Folglich sollte bei Programmen zum Aussetzen von Fischen darauf geachtet werden, dass hierfür Tiere verwendet werden, welche genetisch nahe mit der Wildpopulation verwandt sind, um die genetische Integrität der Population nicht zu gefährden und die genetische Variabilität zwischen den Populationen zu erhalten.



# TEIL II





## II.1. Grundbegriffe und Definitionen

Bevor wir uns dem eigentlichen Thema zuwenden, ist es notwendig, einige Grundkonzepte und -begriffe zu definieren und zu erläutern, welche im vorliegenden Text verwendet werden.

*Die Information für vererbte Eigenschaften befindet sich auf den Chromosomen*

*Definition des Gens*

*Definition des Allels*

*Definition des Genotyps und des Phänotyps*

*Fische zeigen eine grosse phänotypische Variation*

*Artbegriff*

*Genfluss*

Jede Zelle der allermeisten Wirbeltiere enthält (mit Ausnahme der Geschlechtszellen) zwei Kopien jedes Chromosoms, wovon einer väterlicherseits und der andere mütterlicherseits vererbt wurde. Die Chromosomen sind die Träger des Erbmaterials, d.h. auf diesen befinden sich die vererbaren (genetischen) Informationseinheiten (= Gene) eines Individuums. Jedes **Gen** nimmt auf dem Chromosom einen bestimmten Standort ein, der als **Genlocus** bezeichnet wird (Mehrzahl: Genloci). Jedes Gen ist Träger einer spezifischen Information und kann in verschiedenen Formen oder Varianten in einer Art auftreten, welche als **Allele** bezeichnet werden. Wenn für ein bestimmtes Gen nur ein Allel existiert, wird es als monomorphes Gen bezeichnet, und wenn mehrere Allele existieren, spricht man von einem polymorphen Gen. Unter den Wirbeltieren variiert der Polymorphismusgrad (Gesamtheit polymorpher Gene) zwischen den Arten sehr stark. Die Forelle (*Salmo trutta*) zählt zum Beispiel zu den Wirbeltierarten mit dem höchsten genetischen Polymorphismus (FERGUSON, 1989). Die Summe aller Allele eines Individuums wird als **Genotyp** bezeichnet. Analog bildet die Gesamtheit aller Allele einer Population den **Genpool**. Entsprechend wird das äussere Erscheinungsbild, das heisst der morphologische, physiologische, anatomische und biochemische Ausdruck der genetischen Merkmale eines Individuums in einer gegebenen Umwelt, als **Phänotyp** bezeichnet. Die Beziehung zwischen genotypischer und phänotypischer Vielfalt variiert stark unter den verschiedenen systematischen Gruppen. Innerhalb einer Art können zwei unterschiedliche Genotypen unter den gleichen Umweltbedingungen den gleichen Phänotyp hervorbringen und sehr unterschiedliche Phänotypen in einer anderen Umwelt ausprägen. Andererseits kann eine Art, die eine grosse phänotypische Vielfalt zeigt, eine relativ geringe genetische Vielfalt aufweisen und umgekehrt. Die Fische weisen im allgemeinen eine grosse phänotypische Vielfalt auf, wahrscheinlich die grösste unter den Wirbeltieren (ALLENDORF *et al.*, 1987; ELLIOTT, 1994).

Ein grundsätzliches Ziel der Biologie besteht darin, die Vielfalt der lebenden Organismen auf Grund morphologischer bzw. genetischer Merkmale in sinnvolle Gruppen einzuteilen. Als Grundeinheit wird hierzu die **Art** verwendet. Gemäss der klassischen Definition (*Biological Species Concept*: MAYR, 1967) gehören Individuen zur gleichen Art, wenn aus ihrer Kreuzung fruchtbare Nachkommen hervorgehen. In diesem Fall besteht ein **Genfluss** (Austausch von genetischem Material) zwischen Individuen und

den folgenden Generationen. Nach dieser Artdefinition ist kein Genfluss zwischen zwei Arten möglich. Zwischen manchen Arten kann es jedoch zur Hybridisierung kommen. Die Nachkommen solcher Kreuzungen sind jedoch steril und können somit ihre Gene nicht an die nächste Generation weitervererben (z.B. die „Tigerforellen“, Nachkommen von Forellenweibchen und Männchen des Saiblings). Zwischen den Arten bestehen also Fortpflanzungsbarrieren (physiologische, ökologische und ethologische), welche eine Durchmischung verhindern. Arten sind somit genetisch geschlossene Systeme, die sich hinsichtlich der Gene unabhängig voneinander entwickeln. Die heute bestehenden Hauptgruppen des Tierreiches (z.B. Insekten, Vögel, Fische, Säuger etc.) sind eine direkte Folge von Artaufspaltungen (Speziationen). Wenn zwischen zwei stark spezialisierten Populationen keinerlei Fortpflanzungsschranken existieren, führt die Hybridisierung zur Bildung von Zwischenformen (bezüglich der speziellen Merkmale) ohne die spezifischen Anpassungen an die Habitate oder Lebensweisen der Elternformen.

**Definition der  
Population**

Eine Art wird nicht aus einer homogenen Gruppe von Individuen (genetisch und phänotypisch) gebildet, sondern besteht aus einem Mosaik unterschiedlich verwandter **Populationen**. Eine Population im engeren Sinn wird definiert als eine Fortpflanzungsgemeinschaft von Organismen derselben Art (Spezies), zwischen denen ein ständiger Genaustausch stattfindet. Es handelt sich dabei um geographische Einheiten, die mehr oder weniger stark von benachbarten Populationen abgegrenzt (isoliert) sind und die eine unterschiedliche Anzahl Individuen aufweisen. Zwischen den Populationen bestehen genetische Unterschiede, die sich dadurch erklären lassen, dass innerhalb der einzelnen Populationen verschiedene Varianten gewisser Gene (Allele) in unterschiedlichen Häufigkeiten vorkommen (siehe *Topik 1*).

## II.2. Über die Natur des Problems

### II.2.1. Biodiversität auf globalem Niveau

*Menschliche Aktivitäten sind die Ursache einer weltweiten drastischen Abnahme der Biodiversität*

*Das Phänomen betrifft alle Gruppen der Fauna und Flora*

Gemäss einer neueren Studie, die gemeinsam vom *World Resources Institute*, der Internationalen Union zur Erhaltung der Natur und der natürlichen Lebensräume und dem Umweltprogramm der Vereinten Nationen durchgeführt wurde, kommen auf unserem Planeten gegenwärtig rund 10 Millionen Tier- und Pflanzenarten vor. Die Beeinträchtigung und Zerstörung der natürlichen Lebensräume durch den Menschen haben eine drastische Abnahme der Biodiversität bzw. der biologischen Vielfalt des Tier- und Pflanzenreiches zur Folge. Experten schätzen, dass ohne Anstrengungen im Bereich der Erhaltung von Lebensräumen innerhalb von 30 Jahren zwischen 5 und 15% der auf der Erde beheimateten Arten aussterben könnten (MESSAGE RIO, 1994, RS 94.040). Dies bedeutet, dass jedes Jahr durchschnittlich zwischen 17'000 und 50'000 Arten verschwinden werden (in der Schweiz kommen im Vergleich dazu 40'000 Arten vor!). Dieses Phänomen betrifft alle Gruppen der Fauna und Flora, einschliesslich der Süsswasserfische. Obwohl die Süsswasserhabitate (Fliessgewässer und Seen) lediglich 0.01% der Süsswasservorräte der Erde ausmachen (RAMADE, 1998), trägt die darin lebende Fischfauna wesentlich zur globalen Biodiversität des Lebensraums Wasser bei (Tabelle II.1).

**Tabelle II.1:** Anzahl Süsswasserarten der echten Knochenfische (Teleostei) in verschiedenen Regionen der Welt.

Region	Anzahl Arten	Literaturquelle
Afrika	2'780	DAGET <i>et al.</i> , 1984, 1986
Südamerika	2'400 - 4'000	MOYLE & CECH, 1982
Tropisches Asien	2'500	LOWE-McCONNELL, 1987
Nordamerika	1'033	WILLIAMS & MILLER, 1990
Europa (ohne ehem. UdSSR)	358	KOTTELAT, 1997
Europe (inkl. ehem. UdSSR)	500	KOTTELAT, pers. Mitt.
Zentralamerika	242	MOYLE & CECH, 1982
Australien	188	ALLEN <i>et al.</i> , 2002

*Die Biodiversitätskonvention der Konferenz von Rio...*

Angesichts der sich beschleunigenden Abnahme der Biodiversität hat die internationale Gemeinschaft beschlossen, ein verbindliches Instrument zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der biologischen Vielfalt auf globaler Ebene zu schaffen. Anlässlich der Umwelt- und Entwicklungskonferenz der Vereinten Nationen (UNCED), welche vom 3. bis 14. Juni 1992 in Rio de Janeiro stattfand, wurde das Übereinkommen über die biologische Vielfalt von 156 Staaten unterzeichnet, unter anderem auch von der Schweiz. Mit

dieser Konvention werden drei Ziele verfolgt:

*....verfolgt drei Hauptziele*

- Erhaltung der biologischen Vielfalt (Biodiversität);
- nachhaltige Nutzung der natürlicher Ressourcen;
- gerechte und gleichmässige Verteilung der aus der Nutzung der genetischen Ressourcen entstehenden Vorteile.

*Erarbeitung von nationalen Strategien*

Die Konvention sieht vor, dass in diesem Bereich alle Parteien entsprechende nationale Strategien zum Schutz der natürlichen Ressourcen erarbeiten. Vorgesehen sind insbesondere Bestimmungen zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der biologischen Vielfalt durch die Anwendung folgender Massnahmen (Botschaft zum Übereinkommen der Vereinten Nationen über die biologische Vielfalt; MESSAGE RIO, 1994, RS 94.040):

*Erhaltung der genetischen Ressourcen*

- Inventarisierung der Biodiversität;
- Identifizierung der Aktivitäten mit nachteiliger Wirkung auf die biologische Vielfalt;
- **Erhaltung der genetischen Ressourcen in den natürlichen Lebensräumen;**
- Restauration zerstörter Ökosysteme.

## II.2.2. Biodiversität auf nationalem Niveau

Der erste Artikel des Bundesgesetzes vom 21. Juni 1991 über die Fischerei (BGF, SR 923.0) definiert die Ziele, welche durch die nationale Gesetzgebung verfolgt werden:

*Die Ziele des BGF...*

1. *Dieses Gesetz bezweckt:*
  - a. *die natürliche Artenvielfalt und den Bestand einheimischer Fische, Krebse und Fischnährtiere sowie deren Lebensräume zu erhalten, zu verbessern oder nach Möglichkeit wiederherzustellen;*
  - b. *bedrohte Arten und Rassen von Fischen und Krebsen zu schützen;*
  - c. *eine nachhaltige Nutzung der Fisch- und der Krebsbestände zu gewährleisten;*
  - d. *die Fischereiforschung zu fördern.*

*... sind kompatibel mit der Konvention von Rio*

Wir stellen fest, dass die Zielsetzungen des BGF die Hauptanliegen der Konvention von Rio integrieren. Insbesondere werden diejenigen Anliegen in den Vordergrund gestellt, welche die Erhaltung und Förderung der Biodiversität betreffen (Buchstabe a). In dieser Hinsicht ist die

***Biodiversität  
einheimischer  
Arten***

***Tragfähigkeit  
des Lebens-  
raumes berück-  
sichtigen***

Formulierung des BFG eindeutig: es geht um die Förderung der **natürlichen Diversität einheimischer Arten**. Mit anderen Worten ist nur die ursprüngliche faunistische Zusammensetzung, welche an die lokalen Bedingungen angepasst ist, massgebend. Das Einsetzen von ortsfremden oder exotischen Arten liefert somit keinen Beitrag zur Biodiversität. Ebenfalls stellt ein künstlich „forciertes“ Bevölkern, welches die Tragfähigkeit des Lebensraumes übersteigt, kein gültiges Ziel mehr dar. Das BFG führt also gleichzeitig ein **Kriterium qualitativer Natur** (lokal ursprüngliche Arten) und ein **Kriterium quantitativer Natur** (nicht über die natürliche Diversität hinausgehen) ein.



## II.3. Grundlagen zur Erhaltung der genetischen Vielfalt

*Der Schutz der Arten und ihrer Habitate bildet ein Ganzes*

*Biodiversität auf der Ebene der Populationen, Arten, Habitate und Landschaften*

Der Schutz einer Art darf nicht unabhängig von einer globalen Strategie zum Schutze des Lebensraumes betrachtet werden. Der Schutz der Arten und ihrer Habitate bildet ein zusammenhängendes und unteilbares Ganzes. Es genügt manchmal nicht, die ökologischen Funktionen eines Habitats wiederherzustellen. Das langfristige Überleben einer Art erfordert zusätzlich den Erhalt der evolutionären Prozesse, welche den Ursprung der Anpassungsfähigkeit einer Art bilden. Das generelle Ziel des Naturschutzes (und einer nachhaltigen Bewirtschaftung) besteht also darin, die **Biodiversität erzeugenden Prozesse** auf allen Ebenen (Populationen, Arten, Habitate und Landschaften) zu erhalten. Die genetische Dimension des Schutzes einer Art, welche den Schutz jeder Population und ihrer genetischen Eigenheiten (als Produkt der Evolution) anstrebt; wird somit besser ersichtlich.

Gemäss ANTONOVICS (1990) müssen alle Massnahmen zur Erhaltung der genetischen Vielfalt Folgendes gewährleisten:

- Erhalt der ursprünglichen Rassen / Stämme von Nutztieren und Kulturpflanzen;
- Erhalt der **genetischen Vielfalt** seltener und bedrohter Arten;
- Erhalt der **genetischen Vielfalt** von Wildpopulationen.

*Die Komponenten der genetischen Vielfalt*

*Die genetische Vielfalt bestimmt das Anpassungspotential einer Art*

*Nicht-spezifischer Ansatz für die Erhaltung von genetischen Ressourcen*

Wir stellen fest, dass der Begriff „genetische Vielfalt“ (auch „genetische Diversität“) im Zusammenhang mit dem Schutz von Arten eine zentrale Rolle spielt. Die genetische Vielfalt, welche sich auf genetische Unterschiede zwischen Populationen und innerhalb von Populationen aufteilt (siehe *Topik 3* in Teil III), bestimmt das Anpassungspotential einer Art. Populationen können also durch ein „Schöpfen“ in ihrer Allelreserve oder Reserve von Allelkombinationen auf wechselnde Umweltbedingungen „antworten“ (siehe *Topik 1*). Daher muss unbedingt darauf geachtet werden, dass Bewirtschaftungs- und Schutzmassnahmen keine Schädigung der genetischen Integrität der Populationen und keine Reduktion ihrer genetischen Diversität zur Folge haben (RIGGS, 1990). Die Strategie zur Erhaltung der genetischen Vielfalt besteht in erster Linie darin, **die genetische Diversität zwischen und innerhalb von Populationen einer Art zu erhalten** (RYMAN & STAHL, 1980; UTTER, 1981; MEFFE, 1986; WAPLES, 1991; HINDAR *et al.*, 1991). Dabei handelt es sich um einen nichtspezifischen Ansatz, der nicht darauf abzielt irgendwelche Merkmale oder Eigenschaften künstlich zu fördern. Wir werden im folgenden Text

noch sehen, dass es sich dabei auch nicht um ein „Bereichern“ einer Population durch das Einsetzen von ortsfremden Individuen handelt.

*Die genetischen Vielfalt innerhalb einer Art:*

- schwer erfassbar

- unsichtbare Verluste

*Minimum Viable Population (MVP)*

*Kritischer genetischer Schwellenwert*

*Rote Listen sind ein wertvolles politisches Instrument, jedoch im Rahmen des Naturschutzes und der Bewirtschaftung meist ungenügend*

*Der Fall von polymorphen Arten*

Sowohl ethische als auch praktische Gründe rechtfertigen den Erhalt der genetischen Variation natürlicher Populationen. Da wir heute praktisch nichts über den ökonomischen und ökologischen Wert der allermeisten Gene wissen, hat die Erhaltung der genetischen Ressourcen der Populationen einer Art höchste Priorität. Diese Zielsetzung wird jedoch durch ein methodisches Problem erschwert: auf welche Weise soll die genetische Vielfalt innerhalb einer Art, einer Population oder eines Individuums erfasst werden? Während die faunistische Vielfalt eines Ökosystems direkt aus der Anzahl vorhandener Arten hervorgeht, ist die genetische Vielfalt viel schwieriger zu erfassen. Da die Gene nicht sichtbar sind, finden allfällige Veränderungen des Genoms unbemerkt statt, solange sie sich nicht auf der Stufe des Phänotyps äussern (zum Beispiel verringerte Fitness oder Unfähigkeit, sich veränderten Umweltbedingungen anzupassen usw.). Auf diese Weise kann ein wesentlicher Bestandteil der genetischen Vielfalt einer Art oder einer Population unwiderruflich verschwinden, ohne dass dies jemand bemerkt! Wie wir noch sehen werden, kommt der Populationsgrösse bei der Erhaltung genetischer Vielfalt eine grosse Bedeutung zu. Jede Population hat einen kritischen Schwellenwert für die Populationsgrösse, unter dem ein Aussterben der Population praktisch sicher ist. Der Fortbestand einer Population ist grundsätzlich nur ab einer bestimmten Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens zweier geschlechtsreifer Individuen unterschiedlichen Geschlechts möglich. Dieser Schwellenwert wird als *Minimum Viable Population (MVP)*, „minimale lebensfähige Population“ bezeichnet. Analog dazu besteht ein **kritischer genetischer Schwellenwert**, unter dem die Auswirkungen der zufälligen, nicht-adaptiven Prozesse stärker sind als die Auswirkungen der adaptiven Prozesse (SOULE, 1986). Kleine Populationen und solche mit starken demographischen Schwankungen sind besonders anfällig für irreversible Verluste der genetischen Vielfalt (siehe *Topik 1*).

Die Roten Listen sind eines der Instrumente zur Dokumentierung der Biodiversität. Mit diesen Listen soll für jede Art auf Grund bestimmter Kriterien ein Gefährdungsstatus festgelegt werden. Bereits verfügen zahlreiche europäische Staaten über eine *"Rote Liste der Fische und Rundmäuler"* für ihr Land (Tabelle II.2). Als politisches Instrument sind die Roten Listen sehr wertvoll, da sie auf eine einfache und anschauliche Weise die globale Gefährdungssituation auf der Stufe von Arten definieren. Für die Bewirtschaftung und den Schutz von natürlichen Populationen sind sie allerdings oft von begrenztem Interesse, da die genetische Vielfalt innerhalb einer Art nicht ausreichend berücksichtigt wird. Dies sei am Beispiel einer polymorphen Art veranschaulicht, welche eine weiträumige geographische Verbreitung aufweist und in viele „Rassen“ und/oder „Ökotypen“ gegliedert

**Die Population  
ist die Grund-  
einheit der  
Bewirtschaftung**

ist (z.B. die Forelle, *Salmo trutta*). Obwohl diese Art weltweit gesehen nicht bedroht sein mag, können gewisse, genetisch einzigartige Populationen vom Aussterben bedroht sein. Gerade der Schutz solcher einzigartiger oder hoch spezialisierter Populationen ist von grosser Bedeutung, da sie in einem überdurchschnittlichen Masse zur gesamten genetischen Vielfalt (Diversität) einer Art beitragen. Ausserdem, stellen sie ein Reservoir an neuen genetischen Varianten dar. Aus diesem Grund darf die Grundeinheit für die Bewirtschaftung und für den Schutz nicht die ganze Art umfassen. Im Idealfall sollte sie auf der Stufe von Populationen definiert werden. Aus praktischen Gründen ist dies jedoch nicht immer möglich. In diesen Fällen müssen andere geeignete Einheiten nachhaltiger Bewirtschaftung auf Grund zusätzlicher Kriterien definiert werden (siehe *Topik 7*).

**Tabelle II.2:** Gefährdungsstatus der einheimischen Fauna einiger europäischer Länder nach Kriterien der IUCN. S = Anzahl einheimischer Arten; Ex = ausgestorben; E = vom Aussterben bedroht; V = stark gefährdet; R = gefährdet; Tot. Gef. = Gesamtzahl der gefährdeten Arten (und in Prozent der einheimischen Fauna).

Land	S	Ex.	E	V	R	Tot. Gef. (%)	Literaturquelle
Schweiz	54	7	5	8	8	28 (52%)	KIRCHHOFER <i>et al.</i> , 1990
Frankreich	49	2	2	15	4	23 (47%)	KEITH & ALLARDI, 1996
Deutschland	70	4	16	16	13	49 (70%)	BLESS & LELEK, 1984
Österreich	61	5	7	26	-	38 (62%)	HERZIG-STRASCHIL, 1991
Grossbritannien	41	2	7	-	-	9 (22%)	MAITLAND & LYLE, 1996
Irland	22	-	3	3	-	6 (27%)	QUIGLEY & FLANNERY, 1996
Spanien	53	1	6	12	8	27 (51%)	ELVIRA, 1996
Slowenien	98	3	23	8	4	38 (39%)	POVZ, 1996
Ungarn	79	-	4	10	3	17 (21%)	KERESZTESSY, 1996
Slowak. Republik	67	11	10	6	7	34 (51%)	HOLCIK, 1996
Tschech. Republik.	57	11	10	6	7	34 (60%)	LUSK, 1996



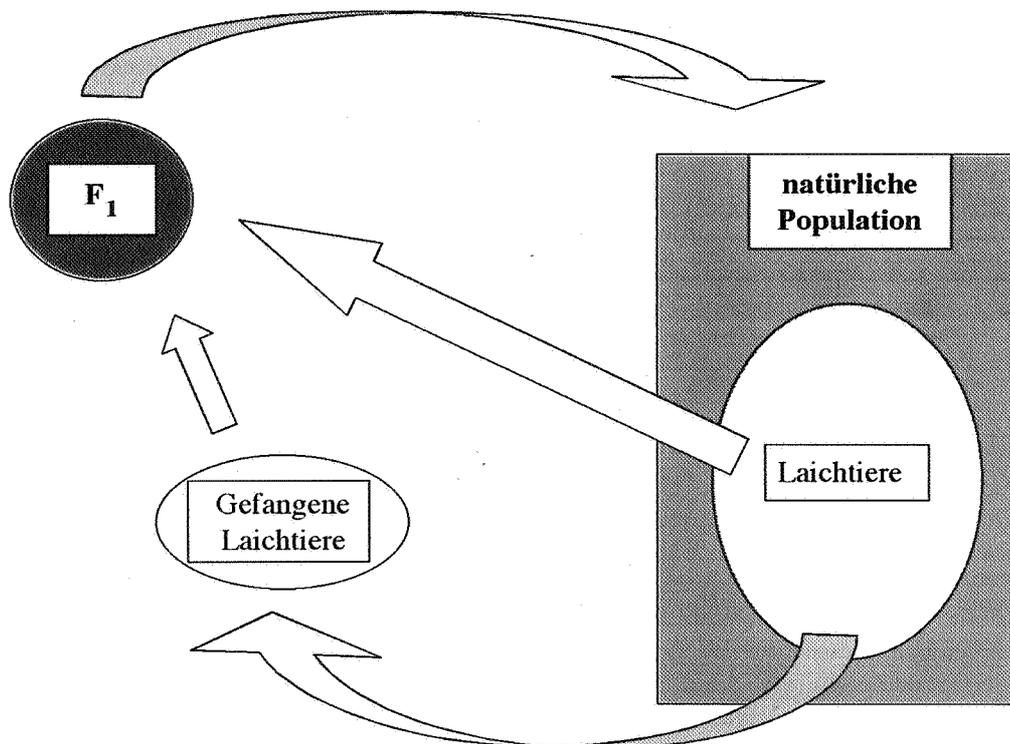
## II.4. Grundlagen zur nachhaltigen Bewirtschaftung der genetischen Vielfalt

### II.4.1. Unterstützender Besatz (*Supportive Breeding*)

*Der unterstützende Besatz soll eine ungenügende natürliche Reproduktion kompensieren*

*Prinzip*

In die meisten bewirtschafteten Fischpopulationen werden künstlich aufgezogene Fische eingesetzt (Besatz). Diese Besatzmassnahmen sollen eine ungenügende oder ausbleibende natürliche Reproduktion kompensieren. Unter der Voraussetzung, dass sie effektiv zur Populationsrekrutierung des folgenden Jahrgangs beitragen, spricht man von einem unterstützenden Besatz (*Supportive Breeding*; RYMAN & LAIKRE 1991). Das Prinzip des unterstützenden Besatzes (Abb. II.1) ist folgendes: laichreife Individuen der gefährdeten Population werden gefangen und zur Gewinnung von Brutmaterial verwendet; die Nachkommen werden in Gefangenschaft aufgezogen und schliesslich wieder im natürlichen Lebensraum ihrer Eltern ausgesetzt. Diese Art von Besatz erlaubt also eine Unterstützung der Population, ohne fremdes genetisches Material einzuführen.

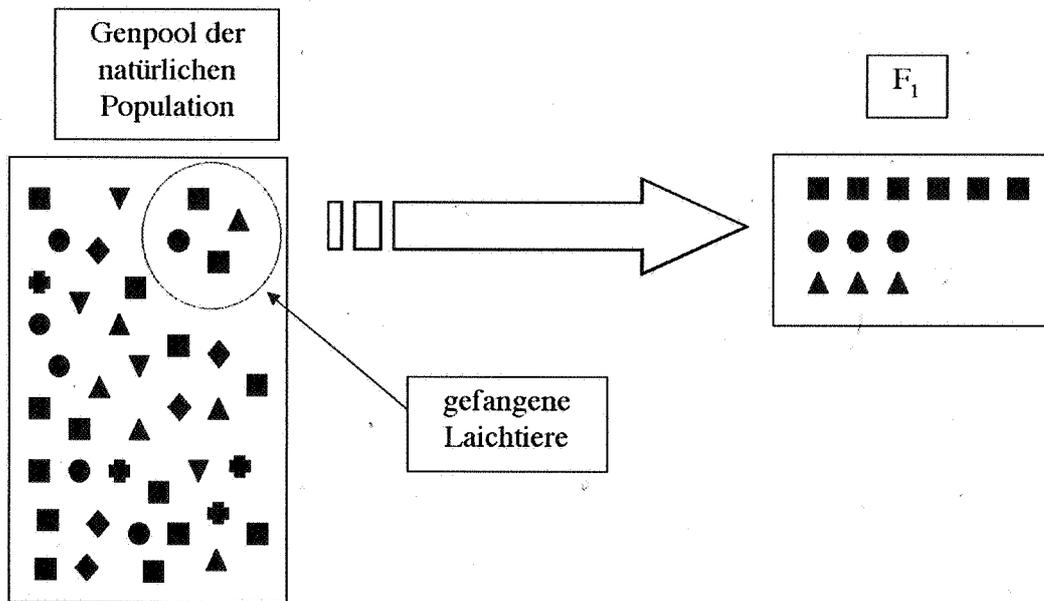


**Abbildung II.1:** Schematische Darstellung einer unterstützenden Besatzstrategie (*Supportive Breeding*). Ein Teil der Laichtiere der natürlichen Population wird zur Produktion von Besatzmaterial gefangen. Die nächste Generation der natürlichen Population ( $F_1$ ) setzt sich aus der künstlich erbrüteten und wieder eingesetzten Nachkommenschaft der gefangenen Laichtiere und den Nachkommen aus der natürlichen Verlaichung zusammen.

## II.4.2. Genetische Variabilität einer Stichprobe

*Die gefangenen Laichtiere enthalten nur einen Teil der genetischen Variabilität der natürlichen Population*

Wird einer natürlichen Population eine Stichprobe von Laichtieren entnommen, so enthält diese lediglich einen Teil der gesamten genetischen Variabilität der Ausgangspopulation (Abb. II.2). Die Probenentnahme hat also eine zentrale Bedeutung: es werden nur gewisse genetische Varianten gesammelt (potentiell selektiver Effekt), welche nach der künstlichen Aufzucht des Besatzmaterials in die natürliche Population zurückfließen (potentiell verstärkender Effekt).



**Abbildung II.2:** Die Laichtiere, welche zur künstlichen Nachzucht verwendet werden, besitzen nur einen Teil der genetischen Varianten (dargestellt als unterschiedliche Symbole) der natürlichen Ausgangspopulation. Folglich enthält auch ihre Nachkommenschaft ( $F_1$ ) nicht alle Varianten bzw. nicht die gesamte genetische Variabilität der natürlichen Population.

*Die genetische Variabilität einer Stichprobe ist abhängig von der effektiven Populationsgrösse*

Die genetische Variabilität einer Stichprobe hängt von der Anzahl der gefangenen Laichtiere ab (SOULÉ & WILCOX, 1980; FRANKEL & SOULÉ, 1981) oder genauer von der **effektiven Populationsgrösse** ( $N_e$ ) der Stichprobe gemäss folgender Formel (KIMURA & CROW, 1963):

$$\frac{V_S}{V_T} = 1 - \frac{1}{2N_e} \quad (\text{Gleichung 1})$$

Dabei entspricht:

- $V_S$  der genetischen Variabilität der Stichprobe,
- $V_T$  der gesamten genetischen Variabilität der Ausgangspopulation und,
- $N_e$  der effektiven Populationsgrösse der Stichprobe.

**Effektive  
Populations-  
grösse ( $N_e$ )**

**Die Berechnung  
von  $N_e$  ist  
komplex**

**Eine grobe  
Schätzung  
von  $N_e$**

**Empfohlene  
minimale  
 $N_e$  - Werte**

**Selektiver Effekt  
des Laichfisch-  
fanges**

Die effektive Populationsgrösse ( $N_e$ ) ist der wichtigste Parameter für die Erhaltung der genetischen Vielfalt und somit für eine nachhaltige Bewirtschaftung (siehe **Topik 2**).  $N_e$  darf nicht mit der Anzahl der verwendeten Laichtiere verwechselt werden ( $N_e \neq N = N_f + N_m$ ; siehe unten). Die Berechnung der effektiven Populationsgrösse ist relativ komplex, weil dafür gewisse Parameter bekannt sein müssen (z.B. durchschnittliche Grösse und Varianz der Nachkommenschaft pro Elternpaar). Diese sind auf Grund der verwendeten Verfahren bei der künstlichen Befruchtung von Fischen kaum zu ermitteln (zum Beispiel falls die Milch mehrerer Männchen mit dem Rogen mehrerer Weibchen in einem einzigen Behälter vermischt wird). Einen ungefähren Wert für die effektive Populationsgrösse ( $N_e$ ) lässt sich jedoch mittels der Anzahl entnommener männlicher ( $N_m$ ) und weiblicher ( $N_f$ ) Laichtiere schätzen:

$$N_e = \frac{4N_m \cdot N_f}{N_m + N_f} \quad \text{(Gleichung 2)}$$

Gleichung 2 setzt voraus, dass jedes Elterntier im gleichen Umfang zur Nachkommenschaft ( $F_1$ ) beiträgt. In der Realität wird diese Annahme wahrscheinlich nie erfüllt. Es ist deshalb wichtig zu bedenken, dass die mit dieser Formel erhaltenen Werte stets höher sind als die tatsächlichen Werte.

In Tabelle II.3 und Fallbeispiel II.1 ist die Abhängigkeit der effektiven Populationsgrösse und der entnommenen genetischen Variabilität von der Anzahl Weibchen und Männchen in der Stichprobe dargestellt. Wir stellen fest, dass mit einer genügenden Anzahl Laichtiere praktisch die gesamte genetische Variabilität der Ausgangspopulation in der Stichprobe enthalten ist. Generell werden Stichprobenumfänge empfohlen, welche einer minimalen effektiven Populationsgrösse von 50 bis 500 Individuen entsprechen (ALLENDORF *et al.*, 1987; LANDE & BARROWCLOUGH, 1987).

In der Praxis ist es einerseits nicht immer möglich, genügend Laichtiere zu fangen, andererseits ist die Auswahl der Laichtiere bei der Stichprobenerhebung oft nicht zufällig (potentiell selektiver Effekt). In der Regel werden grössere Tiere zur Gewinnung von Besatzmaterial bevorzugt, was einen potentiell selektiven Faktor darstellt. Gewisse Genotypen können in solchen Fällen eine geringere Fangwahrscheinlichkeit aufweisen als andere. Dies führt zu einer systematischen Abweichung in der genetischen Zusammensetzung der Stichprobe gegenüber der Ausgangspopulation.

**Tabelle II.3:** Die effektive Populationsgrösse ( $N_e$ ) und die genetische Variabilität ( $V_s/V_T$ ) einer Stichprobe in Abhängigkeit von der Anzahl gefangener Männchen und Weibchen. Schraffiert sind alle Werte, welche mindestens 99% der genetischen Variabilität in der Ausgangspopulation entsprechen (siehe Fallbeispiel II.1 für die Berechnung dieser Werte).

 $N_e$ 

	5 Männchen	10 Männchen	25 Männchen	50 Männchen	100 Männchen
5 Weibchen	10	13	17	18	19
10 Weibchen	13	20	29	33	36
25 Weibchen	17	29	50	67	80
50 Weibchen	18	33	67	100	133
100 Weibchen	19	36	80	133	200

 $V_s / V_T$ 

	5 Männchen	10 Männchen	25 Männchen	50 Männchen	100 Männchen
5 Weibchen	0.950	0.961	0.970	0.972	0.974
10 Weibchen	0.961	0.975	0.983	0.985	0.986
25 Weibchen	0.970	0.983	0.990	0.992	0.994
50 Weibchen	0.972	0.985	0.992	0.995	0.996
100 Weibchen	0.974	0.986	0.994	0.996	0.998

#### Fallbeispiel II.1:

Einer natürlichen Seeforellenpopulation werden 6 weibliche und 3 männliche Laichtiere für die Nachzucht von Besatzmaterial entnommen.

Wie wird die effektive Populationsgrösse der gefangenen Laichtiere bzw. der Anteil der von der natürlichen Population entnommenen genetischen Variabilität berechnet?

1. Berechnung von  $N_e$  anhand der reellen Anzahl Laichtiere (gemäss Gleichung 2):

$$N_e = 4N_m \cdot N_f / (N_m + N_f)$$

$$N_e = (4 \cdot 6 \cdot 3) / (6 + 3) = 8$$

Wir stellen fest, dass die effektive Populationsgrösse kleiner ist als die Gesamtzahl der gefangenen Laichtiere ( $6 + 3 = 9$ ).

2. Im nächsten Schritt kann der Anteil der entnommenen genetischen Variabilität berechnet werden (gemäss Gleichung 1):

$$V_s / V_T = 1 - 1 / (2N_e)$$

$$V_s / V_T = 1 - 1 / (2 \cdot 8) = 0.94$$

Dies bedeutet, dass die gefangenen Laichtiere (6 Weibchens und 3 Männchen) 94 % der genetischen Variabilität der natürlichen Population enthalten (dies entspricht einem Verlust von 6 %).

**II.4.3. Bewirtschaftung eines Laichtierstammes in der Fischzucht**

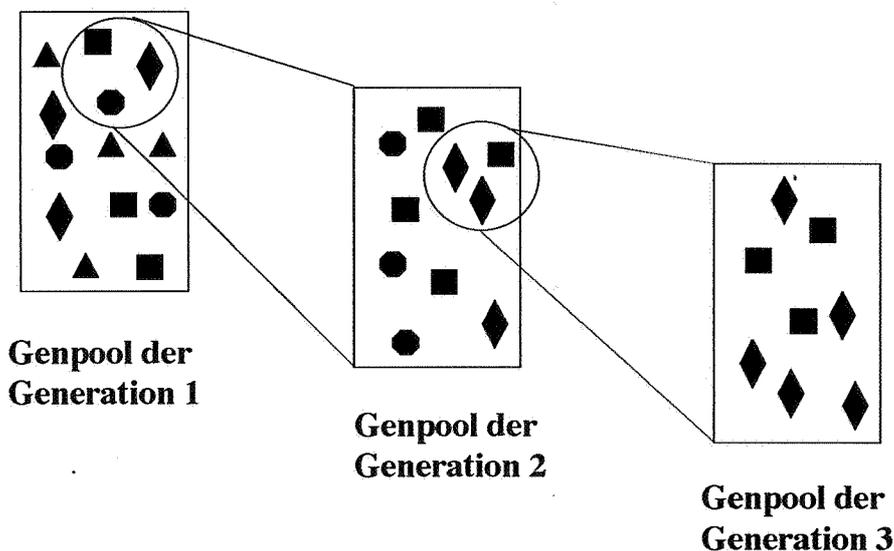
**II.4.3.1. „Geschlossene“ Bewirtschaftung**

*Die geschlossene Bewirtschaftung führt zu einer genetischen Verarmung*

Da der Fang von Laichtieren für einen unterstützenden Besatz in vielen Fällen sehr aufwendig ist, wird oft über mehrere Generationen der Laichtierbestand in der Fischzucht mit Nachkommen der gefangenen Elterntiere aufrechterhalten. In diesem Fall spricht man von einer „geschlossenen“ Bewirtschaftung eines Fischbestandes in Gefangenschaft, weil mehrere Generationen ohne genetischen Beitrag von aussen aus demselben Bestand hervorgehen. In jeder Generation geht ein Teil der ursprünglichen Variabilität durch **genetische Zufallsdrift** (siehe *Topik 1*) verloren (Abb. II.3). Ist die Anzahl der Elterntiere in jeder Generation gleich, kann die verbleibende genetische Variabilität  $V_t$  nach  $t$  Generationen mit Hilfe folgender Gleichung berechnet werden:

$$V_t = V_0 \left[ 1 - \frac{1}{2N_e} \right]^t \quad \text{(Gleichung 3)}$$

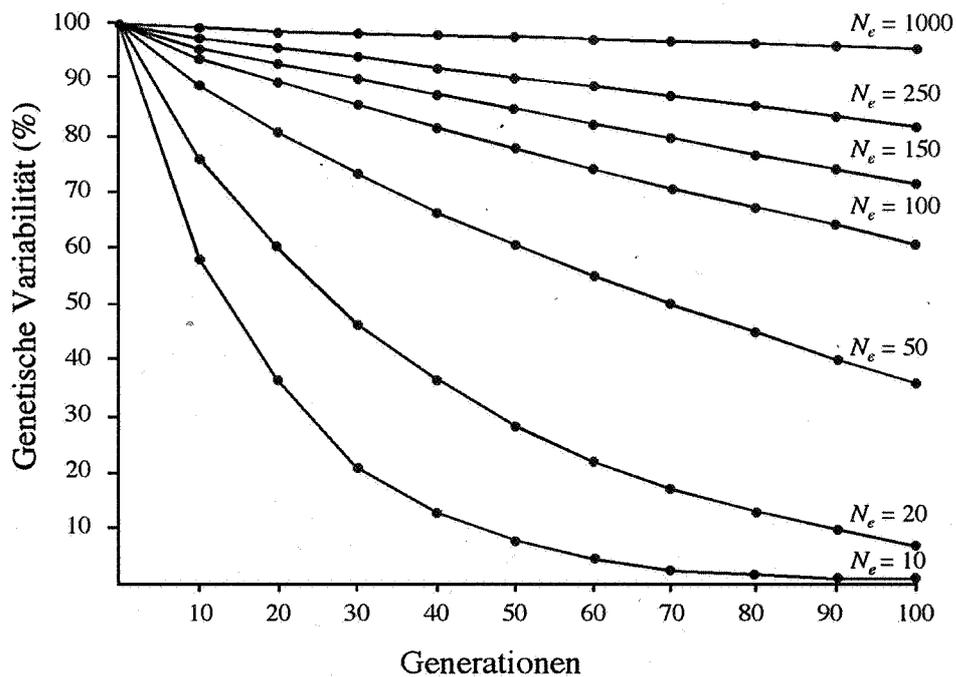
$V_0$  entspricht dabei der genetischen Variabilität der Gründertiere des Zuchtstammes. Die Variabilität des Zuchtstammes wird mit jeder Generation um den Faktor  $1 - 1/(2N_e)$  verringert.



**Abbildung II.3:** Schematische Darstellung der Abnahme der genetischen Variabilität über die Generationen im Fall einer „geschlossenen“ Bewirtschaftung eines Laichtierstammes. Der Genpool der ersten Generation enthält vier verschiedene Genvarianten (dargestellt als unterschiedliche Symbole). Nur ein Teil der ersten Generation wird für die Produktion der zweiten Generation von Muttertieren verwendet. Diese Stichprobe (Kreis) wie auch ihre Nachkommenschaft (Generation 2) enthalten nur drei der vier Genvarianten. Für die Produktion der dritten Generation wird wiederum nur eine Stichprobe (Kreis) der zweiten Generation verwendet und wiederum geht eine Genvariante verloren.

**Die Bedeutung  
von  $N_e$**

Abbildung II.4 illustriert den Einfluss der effektiven Populationsgrösse auf die genetische Variabilität über die Generationen: die Verwendung einer kleinen Anzahl von Laichtieren führt zu einem schnellen Verlust der genetischen Variabilität des Laichtierstamms. Zum Beispiel verliert ein Zuchtstamm mit einer effektiven Populationsgrösse von 10 rund 40% seiner ursprünglichen genetischen Variabilität nach nur 10 Generationen geschlossener Bewirtschaftung. Fallbeispiel II.2 zeigt, wie sich der Verlust der ursprünglichen genetischen Variabilität anhand der Anzahl verwendeter Laichtiere berechnen lässt.



**Abbildung II.4:** Abnahme der genetischen Variabilität über die Generationen in Abhängigkeit der effektiven Populationsgrösse (siehe Fallbeispiel II.2 für die Berechnung der Abnahme).

**Fallbeispiel II.2:**

Ein Zuchtstamm wurde mit zehn Männchen und fünf Weibchen einer natürlichen Population gegründet. Ihre Nachkommenschaft ( $F_1, F_2, \dots, F_n$ ) wird für die Produktion von befruchteten Eiern verwendet. In jeder Generation werden vier Männchen und sechs Weibchen des Zuchtstammes für die Produktion von befruchteten Eiern verwendet.

**Berechnung der verbleibenden genetischen Variabilität nach fünf Generationen?**

1. Gründung eines Zuchtstammes mit 10 Männchen und 5 Weibchen:

$$N_e = 4 \cdot 10 \cdot 5 / (10 + 5) = 13.3 \text{ (gemäss Gleichung 2)}$$

dies entspricht einer entnommenen genetischen Variabilität von (gemäss Gleichung 1):

$$V_s/V_T = 1 - 1 / (2 \cdot 13.3) = 0.96$$

Der Laichtierstamm enthält 96% der genetischen Variabilität der natürlichen Ursprungspopulation.

2. Berechnung der effektiven Populationsgrösse von 4 Männchen und 6 Weibchen des Zuchtstammes (gemäss Gleichung 2):

$$N_e = 4 \cdot 4 \cdot 6 / (4 + 6) = 9.6$$

3. Schliesslich kann obiger Wert für die effektive Populationsgrösse für die Berechnung der verbleibenden genetischen Variabilität nach 5 Generationen (gemäss Gleichung 3) verwendet werden:

$$V_t = 0.96 [1 - 1 / (2 \cdot 9.6)]^5 = 0.73$$

Nach 5 Generationen besitzt der Laichtierstamm nur noch 73% der genetischen Variabilität der natürlichen Ausgangspopulation.

**Der Verlust von genetischer Variabilität wenn die Anzahl der Laichtiere von Generation zu Generation schwankt**

Ist die Anzahl Zuchttiere nicht für alle Generationen identisch, entspricht die effektive Populationsgrösse nach  $t$  Generationen dem harmonischen Mittelwert der effektiven Populationsgrösse jeder Generation ( $N_1, N_2, \dots, N_t$ ):

$$\frac{1}{N_e} = \left(\frac{1}{t}\right) \cdot \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t}\right) \text{ (Gleichung 4)}$$

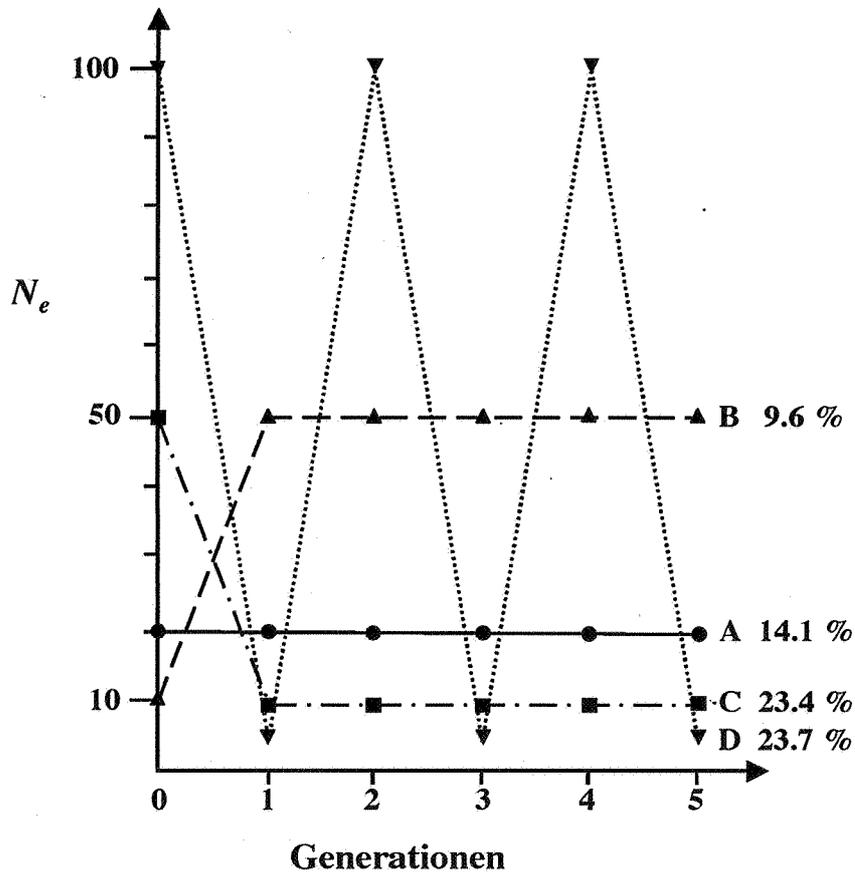
Mit dem Wert  $N_e$  lässt sich anschliessend die verbleibende genetische Variabilität nach  $t$  Generationen berechnen (Gleichung 3).

**Die Probleme der nachfolgenden Bewirtschaftung eines Laichtierstammes dürfen nicht unterschätzt werden**

Abbildung II.5 illustriert die mittelfristigen genetischen Konsequenzen von vier verschiedenen hypothetischen Szenarien „geschlossener“ Bewirtschaftung. Diese Beispiele veranschaulichen, dass es nicht genügt, nur bei der Gründung eines Laichtierstammes auf eine ausreichende effektive Populationsgrösse zu achten. Bei dieser Bewirtschaftungsform muss unbedingt auch die nachfolgende Bewirtschaftung überwacht werden. Wir stellen fest, dass Laichtierstamm B in Abbildung II.5 den kleinsten Verlust von genetischer Variabilität nach fünf Generationen aufweist (9.6%), obwohl er nur mit zehn gefangenen Laichtieren der natürlichen Ausgangspopulation gegründet wurde. Im Gegensatz dazu verlor Stamm D fast ein Viertel (23.7%) der ursprünglichen genetischen Vielfalt, obwohl er mit 100 Laichtieren gegründet wurde. Dieses Resultat lässt sich durch die starken Fluktuationen der effektiven Populationsgrösse des Stammes D zwischen den Generationen erklären. Es unterstreicht auch die negative und irreversible Wirkung von kleinen effektiven Populationsgrössen (1., 3. und 5. Generation von Stamm D). Diese „Flaschenhalseffekte“ können zum Verschwinden bestimmter Allele führen, welche innerhalb der Population nur selten vorkommen (< 5%). Obwohl diese seltenen Allele insgesamt nur

**Flaschenhalseffekte**

einen geringen Einfluss auf die genetische Variabilität der Population haben, spielen sie eine wichtige Rolle, da sie die Grundlage für neue Anpassungen bilden können. Fallbeispiel II.3 zeigt, wie sich der Verlust der ursprünglichen genetischen Variabilität in einem solchen Szenario berechnen lässt.



**Abbildung II.5:** Effektive Populationsgrösse von vier Laichtierstämmen (A, B, C und D) während fünf Generationen in Abhängigkeit von der effektiven Populationsgrösse der Gründergeneration ( $N_e = 10, 20, 50$  und  $100$ ) und der nachfolgenden geschlossenen Bewirtschaftung. Die Prozentzahlen entsprechen dem Verlust der genetischen Variabilität im Vergleich zur Ursprungspopulation nach fünf Generationen geschlossener Bewirtschaftung. (Nach CHEVASSUS, 1989; verändert)

### Fallbeispiel II.3:

Ein Zuchtstamm wurde mit 10 Männchen und fünf Weibchen einer natürlichen Population gegründet. Ihre Nachkommenschaft ( $F_1, F_2, \dots, F_n$ ) wurde anschliessend für die Produktion von befruchteten Eiern verwendet. Für die ersten fünf Generationen wurden folgende Anzahl Laichtiere verwendet:

- $F_1$ : 3 Männchen und 4 Weibchen
- $F_2$ : 5 Männchen und 3 Weibchen
- $F_3$ : 2 Männchen und 6 Weibchen
- $F_4$ : 8 Männchen und 8 Weibchen
- $F_5$ : 6 Männchen und 5 Weibchen

**Berechnung der verbleibenden genetischen Variabilität nach fünf Generationen?**

## 1. Gründung eines Zuchtstammes mit zehn Männchen und fünf Weibchen:

$$N_e = 4 \cdot 10 \cdot 5 / (10 + 5) = 13.3 \text{ (gemäss Gleichung 2)}$$

$$V_s/V_t = 1 - 1 / (2 \cdot 13.3) = 0.96 \text{ (gemäss Gleichung 1)}$$

Der Laichtierstamm enthält 96% der genetischen Variabilität der natürlichen Ursprungspopulation.

2. Effektive Populationsgrösse jeder Generation ( $N_t$ )(gemäss Gleichung 2):

$$1. \text{ Generation: } N_1 = 4 \cdot 3 \cdot 4 / (3 + 4) = 6.9$$

$$2. \text{ Generation: } N_2 = 7.5$$

$$3. \text{ Generation: } N_3 = 6.0$$

$$4. \text{ Generation: } N_4 = 16.0$$

$$5. \text{ Generation: } N_5 = 10.9$$

## 3. Der harmonische Mittelwert der effektiven Populationsgrössen (gemäss Gleichung 4):

$$1/N_e = [1/N_1 + 1/N_2 + \dots + 1/N_t] / t$$

$$1/N_e = [1/6.9 + 1/7.5 + 1/6.0 + 1/16.0 + 1/10.9] / 5 = 0.12$$

$$N_e = 8.3$$

## 4. Berechnung der verbleibenden genetischen Variabilität nach fünf Generationen (gemäss Gleichung 3):

$$V_t = V_o [1 - 1 / (2N_e)]^t$$

$$V_t = 0.96 [1 - 1 / (2 \cdot 8.3)]^5 = 0.70$$

Folglich besitzen die Laichtiere der 5. Generation nur noch 70% der genetischen Variabilität der Ursprungspopulation

**Risiken einer  
„geschlossenen“  
Bewirtschaftung**

Die geschlossene Bewirtschaftung eines Laichtierbestandes in Gefangenschaft bringt noch weitere Probleme mit sich:

**Inzucht**

- Die sukzessive Verwendung einer begrenzten Anzahl Laichtiere, ohne "von aussen Gene einzubringen", erhöht in einem bedeutenden Umfang die Inzucht (siehe Inzuchtdepression, **Topik 4**).

**Domestikation**

- Die systematische Verwendung von Individuen, die in der Fischzucht produziert und aufgezogen worden sind, beinhaltet generell eine starke Selektion gegen Individuen, die genetisch den ursprünglichen Wildtypen am ähnlichsten sind (siehe Domestikation, **Topik 5**).

**Beispiele von  
Verlusten von  
genetischer  
Variabilität durch  
„geschlossene“  
Bewirtschaftung**

ALLENDORF & PHELPS (1980) stellten bei einem aus 60 wilden Individuen gezüchteten Stamm von *Salmo clarkii* nach 14 Jahren geschlossener Bewirtschaftung eine ausgeprägte Verarmung der genetischen Vielfalt fest (Abnahme des Polymorphiegrades um mehr als 50%, der Anzahl Allele pro Gen um 30% und des mittleren Heterozygotiegrades pro Individuum um 20%). Bei anderen Salmonidenarten wurde in Gefangenschaft ebenfalls eine beträchtliche Verarmung der

genetischen Vielfalt beobachtet, sobald die Anzahl der Zuchttiere unter 100 Individuen lag (VERSPoor, 1988; WINANS, 1989). Somit ist dieser Effekt der genetischen Drift besonders langfristig und für kleine Populationen von Bedeutung, da er unter diesen Bedingungen zu einer Fixierung bestimmter Allele und einem vollständigen Verlust der genetischen Variabilität innerhalb der Population führen kann (Anteil polymorpher Genloci, durchschnittliche Anzahl Allele pro Genlocus, mittlerer Heterozygotiegrad pro Individuum).

#### II.4.3.2. „Offene“ Bewirtschaftung

*Das Prinzip einer „offenen“ Bewirtschaftung eines Laichtierstammes*

Bei der Verwendung von Laichtierbeständen in Gefangenschaft ist es zu empfehlen, den Bestand gelegentlich mit Individuen der natürlichen Ausgangspopulation „aufzufrischen“ („offene“ Bewirtschaftung). Im Idealfall besteht eine offene Bewirtschaftung darin, dass jährlich männliche und weibliche Laichtiere der natürlichen Population entnommen werden. In der Praxis ist dies jedoch nicht immer möglich. In diesem Fall ist es unbedingt wichtig, den genetischen Austausch zwischen dem Laichtierstamm und der natürlichen Population soweit wie möglich zu fördern. Mit dieser Massnahme kann der Zuchttierbestand regeneriert, die genetische Ähnlichkeit mit der natürlichen Population erhalten und die Inzucht reduziert werden (siehe *Topik 4*). Manchmal wird ein Stamm mit ausschliesslich weiblichen Laichtieren gehalten, während die Männchen zur Befruchtung der Eier jedes Jahr der natürlichen Population entnommen werden.

*Vermeidung von ortsfremden Stämmen*

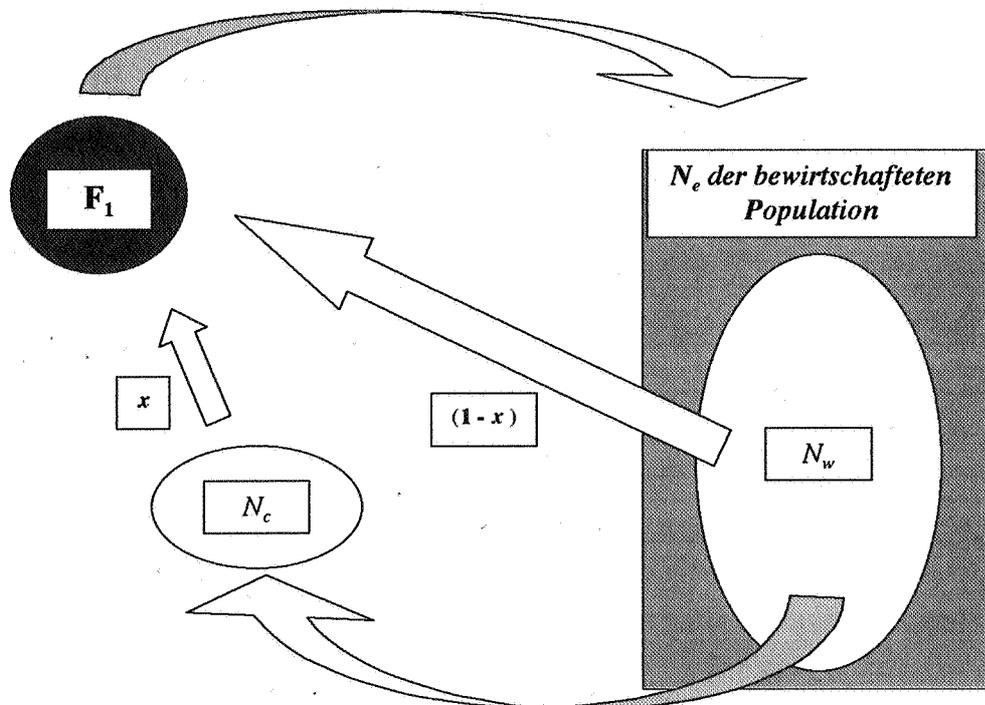
Von einem Gebrauch von Fische aus anderen Einzugsgebieten oder entfernten Regionen muss grundsätzlich abgeraten werden. Die Verwendung von nicht lokalen Stämmen für den Besatz wird oft mit der Vorstellung gerechtfertigt, dass die Empfängerpopulationen auf diese Weise von einer „Blutauffrischung“ profitieren würden. Auf der genetischen Ebene ist diese Vorstellung nicht haltbar: ein solcher künstlicher Genfluss zwischen isolierten Populationen stellt eine gefährliche Praxis dar, die mit den Prinzipien einer nachhaltigen Bewirtschaftung nicht vereinbar ist. Die Hybridisierung zwischen genetisch entfernten Individuen kann eine Neuordnung bestimmter Allelkombinationen zur Folge haben. Die potentielle Gefahr für eine Lokalpopulation durch solche Neuordnungen des Erbgutes besteht im Auseinanderbrechen bestimmter koadaptierter Genkomplexe, deren Zustandekommen das Ergebnis langfristiger Anpassungsprozesse ist. Eine solche Hybridisierung kann eine beträchtliche Verringerung der durchschnittlichen Fitness (Vitalität und Fertilität) der Individuen einer natürlichen Population bewirken (siehe *Topik 6*)

*Gefahr der Hybridisierung*

#### II.4.4. Auswirkungen des Besatzes auf die genetische Zusammensetzung der natürlichen Populationen

*Einfluss des Besatzes auf die natürlichen Populationen*

Es wurde bereits gezeigt, dass in einer geeigneten Stichprobe von Laichtieren ein bedeutender Teil der genetischen Vielfalt der Ausgangspopulation enthalten ist, wenn gewisse Grundsätze beachtet werden. Auch die Auswirkungen evolutionärer Prozesse auf die genetische Zusammensetzung der Zuchtfischbestände wurden bereits dargelegt. Im Folgenden sollen nun die Auswirkungen des Besatzes auf die genetische Zusammensetzung der natürlichen Populationen („Empfängerpopulationen“) näher betrachtet werden.



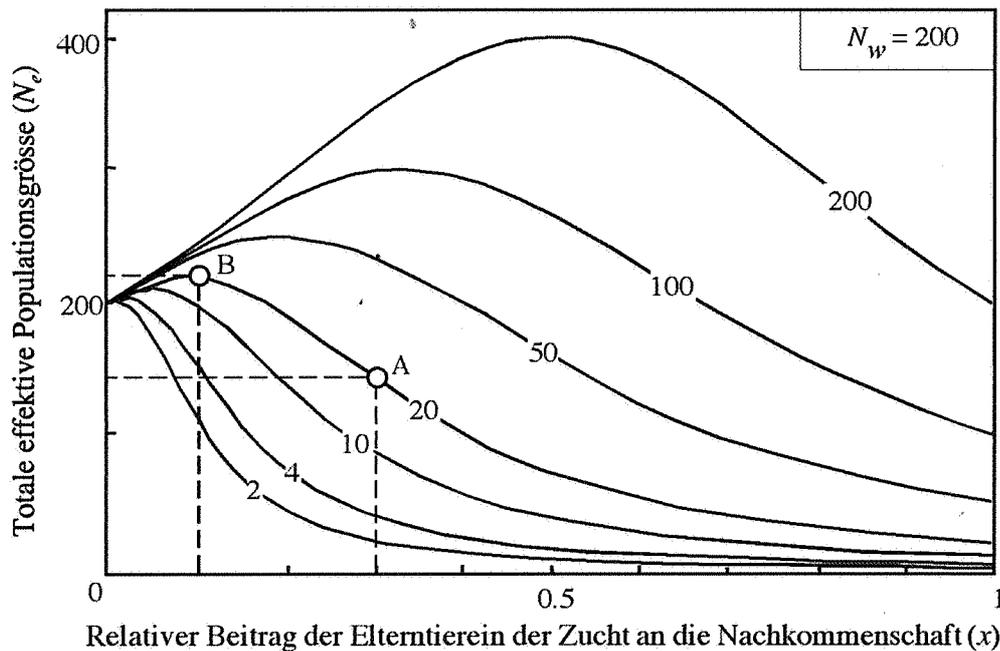
**Abbildung II.6:** Schematische Darstellung der *Supportive Breeding* - Besatzwirtschaft.  $N_e$  ist die gesamte effektive Populationsgröße der bewirtschafteten Population,  $N_c$  ist die effektive Anzahl Elterntiere in der Zucht und  $N_w$  ist die effektive Anzahl Elterntiere in der Natur; ( $x$ ) und ( $1-x$ ) sind die relativen Anteile der beiden Elterngruppen an der Nachkommenschaft ( $F_1$ ).

*Der Einfluss des Besatzes hängt von der Anzahl entnommener Laichtiere und deren Beitrag an die Nachkommenschaft ab*

Betrachten wir eine natürliche Population, welcher mit dem Ziel, den Bestand der Wildpopulation zu verstärken, einige Laichtiere für die künstliche Aufzucht von Besatzfische entnommen werden (Abb. II.6). Die gesamte effektive Populationsgröße ( $N_e$ ), die aus der Kombination der effektiven Populationsgrößen der Laichtiere in der Natur ( $N_w$ ) und der Laichtiere in der Zucht ( $N_c$ ) hervorgeht, kann mit folgender Formel berechnet werden (RYMAN & LAIKRE, 1991):

$$N_e = \frac{1}{\left[ \frac{x^2}{N_c} + \frac{(1-x)^2}{N_w} \right]} \quad \text{(Gleichung 5)}$$

wobei  $x$  und  $(1-x)$  den relativen Beiträgen der beiden Elterngenerationen an die Nachkommenschaft entsprechen.



**Abbildung II.7:** Gesamte effektive Populationsgröße ( $N_e$ ) eines durch Besatz unterstützten Bestandes in Abhängigkeit von der Anzahl zusätzlicher Elterntiere in der Zucht ( $N_c$ ; unterschiedliche Kurven) und deren relativer Anteil ( $x$ ) an der Nachkommenschaft (X-Achse). Die effektive Populationsgröße der sich unter natürlichen Bedingungen fortpflanzenden Tiere ( $N_w$ ) beträgt in allen Fällen konstant 200.

**Punkt A:** im Rahmen eines unterstützenden Besatzprogramms werden zur Verstärkung der natürlichen Population 20 Elterntiere entnommen und in Gefangenschaft vermehrt ( $N_c = 20$ ). Die Entnahme der Laichtiere führt zu keiner Reduktion der effektiven Populationsgröße in der Natur, weil die Population mehr Laichtiere produziert, als sich tatsächlich natürlicherweise fortpflanzen können. Unter der Annahme, dass 30% der Nachkommenschaft von den Elterntieren in Gefangenschaft stammen, kann die effektive Populationsgröße unter dem Einfluss des Besatzes mit Hilfe von Gleichung 5 berechnet werden ( $N_w = 200$ ;  $N_c = 20$ ;  $x = 0.3$ ):

$$N_e = 1 / [x^2 / N_c + (1-x)^2 / N_w]$$

$$N_e = 1 / [0.3^2 / 20 + (1-0.3)^2 / 200] = 144 \text{ (Punkt A auf der Grafik)}$$

**Punkt B:** im Rahmen eines unterstützenden Besatzprogramms werden zur Verstärkung der natürlichen Population 20 Elterntiere entnommen und in Gefangenschaft vermehrt ( $N_c = 20$ ). Die Entnahme der Laichtiere führt zu keiner Reduktion der effektiven Populationsgröße in der Natur, weil die Population mehr Laichtiere produziert, als sich tatsächlich natürlicherweise fortpflanzen können. Unter der Annahme,

dass 10% der Nachkommenschaft von den Elterntieren in Gefangenschaft stammen, kann die effektive Populationsgrösse unter dem Einfluss des Besatzes mit Hilfe von Gleichung 5 berechnet werden ( $N_w = 200$ ;  $N_c = 20$ ;  $x = 0.1$ ):

$$N_e = 1 / [x^2 / N_c + (1 - x)^2 / N_w]$$

$$N_e = 1 / [0.1^2 / 20 + (1 - 0.1)^2 / 200] = 220 \text{ (Punkt B auf der Grafik)}$$

In Abbildung II.7 ist basierend auf Gleichung 5 der Einfluss von Besatz auf die effektive Populationsgrösse ( $N_e$ ) einer natürlichen Population dargestellt. In diesem Beispiel wird die ursprüngliche effektive Populationsgrösse der natürlichen Population ( $N_w$ ) durch die Entnahme von Laichtieren nicht reduziert, d.h. sie bleibt konstant 200.  $N_e$  hängt von der Anzahl verwendeter Laichtiere (unterschiedliche Kurven) und deren Beitrag an die Nachkommenschaft ab. Die Abbildung verdeutlicht, dass unter bestimmten Umständen ein unterstützender Besatz die effektive Populationsgrösse der natürlichen Population reduzieren kann (siehe auch Fallbeispiel II.4). Für jede Anzahl verwendeter Laichtiere (unterschiedliche Kurven) steigt zunächst die effektive Populationsgrösse bis zu einem Punkt, an dem der Beitrag der gefangenen Laichtiere zur Nachkommenschaft optimal ist. Darüber hinaus sinkt die effektive Populationsgrösse stetig, manchmal deutlich **unterhalb** den Wert ohne unterstützenden Besatz!

*Unterstützender Besatz kann zu einer Reduktion der effektiven Populationsgrösse führen*

#### **Fallbeispiel II.4:**

*Einer natürlichen Population werden zwei Weibchen und sechs Männchen zur Gewinnung von Besatzmaterial entnommen. Die effektive Populationsgrösse in der Natur beträgt 100. Markierungsversuche zeigen, dass der Anteil der eingesetzten Tiere etwa 20% der Nachkommenschaft beträgt.*

*Berechnung der Auswirkung des Besatzes auf die gesamte effektive Populationsgrösse der bewirtschafteten Population?*

1. *Wir kennen folgende Grössen (siehe Gleichung 5):  $N_w = 100$ ;  $x = 0.20$ ;  $N_c$  kann mittels Gleichung 2 geschätzt werden ( $N_c = 4 \cdot 2 \cdot 6 / (2 + 6) = 6$ )*
2. *Anschliessend kann die Auswirkung des Besatzes auf die gesamte effektive Populationsgrösse der bewirtschafteten Population berechnet werden (gemäss Gleichung 5):*  

$$N_e = 1 / [x^2 / N_c + (1 - x)^2 / N_w]$$

$$N_e = 1 / [0.20^2 / 6 + (0.80)^2 / 100]$$

$$N_e = 76.5$$

*Der unterstützende Besatz führte folglich zu einem Verlust von genetischer Variabilität im Vergleich zur ursprünglichen Situation ( $N_e = 76.5$  mit Besatz und  $N_e = 100$  ohne Besatz).*

***Unterstützender  
Besatz kann  
einen Verlust  
von genetischer  
Variabilität zur  
Folge haben***

Obige Ausführungen sind von zentraler Bedeutung für eine nachhaltige Bewirtschaftung der genetischen Ressourcen. Sie zeigen, dass unter bestimmten Bedingungen (z.B. falls eine kleine Anzahl gefangener Laichtiere einen bedeutenden Teil an die Nachkommen beiträgt) ein unterstützender Besatz zu einer Reduktion der effektiven Populationsgrösse der natürlichen Population führt, und somit zu einem Verlust von genetischer Variabilität. In der Regel ist jedoch das Hauptziel eines Besatzprogramms den Beitrag der gefangenen Laichtiere an die Nachkommenschaft zu maximieren, um auf diese Weise die Grösse der natürlichen Population zu erhöhen. Gerade in dieser Situation sind Risiken eines Verlustes von genetischer Vielfalt am grössten, besonders wenn nur wenige Laichtiere der Population entnommen worden sind.

***Unterstützender  
Besatz hat  
primär eine  
Erhöhung der  
Anzahl Indi-  
viduen zum Ziel.***

Daher ist es unbedingt notwendig zu überprüfen, ob ein hoher Beitrag der gefangenen Laichtiere nicht zu einer Verminderung der effektiven Populationsgrösse führt. Man sollte also darauf achten, genügend Laichtiere zu entnehmen. Dies ist jedoch nicht immer möglich oder wünschenswert, z.B. falls die Dichte der Laichtiere auf den Laichplätzen sehr niedrig ist.

***Dabei dürfen  
jedoch die  
genetischen  
Effekte nicht  
unterschätzt  
werden***

Wir stellen somit fest, dass Besatzmassnahmen mit grösstmöglicher Vorsicht durchgeführt werden müssen, selbst dann wenn das Besatzmaterial direkt von der natürlichen Population abstammt.

## II.5. Definition einer Strategie zur Erhaltung der genetischen Vielfalt

### II.5.1. Prinzipien

Gemäss SOULÉ (1980) werden mit dem Schutz der genetischen Vielfalt einer Art drei Hauptziele verfolgt:

- kurzfristig den Erhalt überlebensfähiger Populationen;
- Erhalt des Potentials der Art, sich Umweltveränderungen anzupassen;
- Erhalt des Artbildungspotentials der Art.

#### *Kurzfristige Zielsetzung*

Das erste Ziel liegt nahe: eine Art zu schützen bedeutet in erster Linie, deren Verschwinden zu verhindern. Unter den drei Zielen ist es auch das Einzige, dessen Erreichen direkt beobachtbar ist! Die Bewirtschaftung darf sich jedoch nicht auf kurzfristige Ziele beschränken. Eine nachhaltige Nutzung der Ressourcen bedingt eine langfristig ausgelegte Bewirtschaftung mit dem Ziel, die Anpassungsmöglichkeiten der Art und somit einen gewissen Grad an genetischer Variabilität innerhalb und zwischen den Populationen zu erhalten. Auf einem noch höheren Niveau gilt es, die Perspektiven der Art im Hinblick auf evolutionäre Prozesse zu berücksichtigen, die schliesslich das geeignete Mass an genetischer Variabilität bestimmen.

#### *Erhaltung des Anpassungspotentials*

#### *Erhaltung des Artbildungspotentials*

#### *Erhaltung der genetischen Vielfalt einer Art*

Wir haben bereits eingehend den Zweck von Massnahmen zum Schutz der genetischen Vielfalt betrachtet, nämlich die **genetische Vielfalt einer Art zu erhalten** und dabei auch auf die **Erhaltung der natürlichen genetischen Populationsstruktur** (d.h. die genetische Variabilität innerhalb und zwischen den Populationen) zu achten. Jeder Eingriff, der eine Fischpopulation betrifft, sollte in dieser Hinsicht überdacht werden: verändert diese Massnahme die genetische Populationsstruktur? Führt sie zu einer Abnahme der genetischen Variabilität der Population? Obwohl es nicht immer einfach ist, diese Fragen zu beantworten, ist es wichtig, sich vor Augen zu halten, dass jede Veränderung des Lebensraumes oder auf dem Niveau der Population Auswirkungen auf die genetische Populationsstruktur der Fische hat.

#### *Zusammenstellung konkreter Fälle*

Eine Zusammenstellung von menschlichen Eingriffen, welche eine bedeutende Reduktion der genetischen Vielfalt von Fischbeständen zur Folge hatten, wurde von RYMAN *et al.* (1995) erarbeitet. Sie umfasst diverse Kategorien von menschlichen Aktivitäten: Konstruktion von Dämmen und Wasserumleitungen, Einführung von exotischen Arten, Überfischung und

selektive Fischerei, Verschmutzung, Besatz, etc. Alle diese Aktivitäten können schliesslich in zwei Kategorien von Eingriffen eingeteilt werden: solche die den Lebensraum beeinflussen und solche die direkt die Fische betreffen.

## II.5.2. Beeinträchtigungen des natürlichen Lebensraumes

*Der Schutz der Habitate als Massnahme zur Erhaltung der genetischen Vielfalt*

*Der kumulative Effekt kleiner Beeinträchtigungen darf nicht unterschätzt werden*

*Künstliche Wanderhindernisse für Fische...*

*...können zu einer genetischen Verarmung führen*

Die Erhaltung der genetischen Vielfalt von Fischen erfordert vor allem **einen wirkungsvollen Schutz ihres Lebensraumes**. In der Schweiz gehören Gewässer zu den Biotopen, die am stärksten unter den Beeinträchtigungen durch die Zivilisation gelitten haben. Die zeitliche und räumliche Skala, mit welcher der Mensch seine Umwelt verändert, ist in keiner Weise mit den natürlichen Variationen der Umwelt zu vergleichen. Die massive Zerstörung der natürlichen Habitate der Fische, welche zu Beginn des 20. Jahrhunderts begann, ist eine der Hauptursachen der heutigen Bedrohung der natürlichen Fischfauna. Obwohl das vollständige Verschwinden einer Art fast immer mit einer schwerwiegenden Schädigung ihrer Habitate verbunden ist, sollte der kumulative Effekt von zahlreichen „kleinen“ Beeinträchtigungen nicht unterschätzt werden.

Jeder technische Eingriff, der eine Fragmentierung oder eine Isolierung von Habitaten zur Folge hat, kann besonders schädlich sein (Errichtung von unpassierbaren Hindernisse, Abschnitte ohne Oberflächenwasser usw.). Zahlreiche Verbauungen sind für viele Fischarten nicht passierbar. Manche Hindernisse können von den Fischen nur flussabwärts überwunden werden; eine Wiederbesiedlung von Abschnitten oberhalb solcher Hindernisse nach einem starken Hochwasser wird dadurch verunmöglicht. Dasselbe gilt auch für Arten, bei denen die Juvenilen flussabwärts verdriftet werden. Nun aber ist ein ständiger genetischer Austausch zwischen nur teilweise isolierten Populationen (Metapopulationen; siehe II.5.3) für eine Gewährleistung des Anpassungspotentials dieser Populationen unerlässlich. Die Fragmentierung des Habitats kann zu einer vollständigen Unterbrechung dieses Genflusses führen und hat die Bildung von Subpopulationen mit kleinen effektiven Populationsgrössen zur Folge. Diese Subpopulationen sind den negativen Effekten der genetischen Drift und der Inzucht verstärkt ausgesetzt.

Folglich ist es in solchen Situationen unbedingt erforderlich, die Vernetzung der Habitate wiederherzustellen, um so einen natürlichen Genfluss zwischen den Teilpopulationen wieder zu ermöglichen. Dieses Prinzip beruht auf der Dynamik der Populationen. Jede Teilpopulation ist den Schwankungen der lokalen Umweltbedingungen ausgesetzt; sie ist daher in gewissen Momenten natürlicherweise in ihrer Existenz gefährdet. In der Tat entsteht mit der Zeit ein Gleichgewicht von lokalen Aussterbeereignissen (Extinktionen) und Wiederbesiedlungen (Rekolonisationen)

durch Tiere anderer Teilpopulationen. Dieses Gleichgewicht ist Garant für die Anpassungskapazität einer Art: schlecht angepasste Populationen verschwinden und werden durch besser angepasste Populationen ersetzt.

Dagegen sollte die Migration der Fische nicht erleichtert werden, falls es sich um natürliche Hindernisse handelt, die seit Jahrhunderten existiert haben und oberhalb derer sich die Populationen genetisch differenziert haben.

*Massnahmen zur Verbesserung der Lebensräume sind prioritär*

Aus der Sicht einer nachhaltigen Bewirtschaftung sind der Schutz des Lebensraumes und die Wiederherstellung natürlicher ökologischer Funktionen die vordringlichsten Aufgaben. **Massnahmen in dieser Richtung sollten stets als prioritär eingestuft werden und den Bewirtschaftungsmassnahmen (Besatz) vorgezogen werden.**

### II.5.3

### Bewirtschaftung von Fischbeständen

Unter dem Begriff Bewirtschaftung fassen wir hier die Praktiken der Fischerei und des Besatzes zusammen.

*Die Fischerei kann die genetische Zusammensetzung einer Population modifizieren*

Die Fischerei kann die genetische Zusammensetzung einer Population modifizieren (SMITH *et al.*, 1991), insbesondere wenn sie einen stark selektiven Charakter aufweist. Zum Beispiel kann ein Fischereidruck, der zu einer selektiven Entnahme von schnellwüchsigen Fischen führt, bevor diese sich fortpflanzen können, den Genpool der Population nachhaltig verändern (d.h. im Falle einer Vererbarkeit der Schnellwüchsigkeit). Das Prinzip einer nachhaltigen Nutzung von Ressourcen, welches im Bundesgesetz definiert wurde, bezweckt ja gerade die Erhaltung der natürlichen Diversität genutzter Arten!

*Massiver Besatz stellt eine Gefahr für die genetische Integrität der natürlichen Populationen dar*

Der **Besatz** kann als potentielle Gefahr für die natürlichen Fischpopulationen betrachtet werden, insbesondere wenn ein massives Einsetzen mit ortsfremden oder stark domestizierten Zuchtstämmen erfolgt (siehe *Topik 8*). Diese Art von Besatz (oft mit Massfischen durchgeführt) trägt nichts zum Erhalt der natürlichen Population bei, sondern bezweckt ein „Auffüllen“ der Gewässer mit Fischen. Diese Besatzmassnahmen werden manchmal mit dem Argument gerechtfertigt, dass sich der Fischereidruck auf die eingesetzten Fische konzentriere und somit die lokale Population geschont werde. Dieses Argument bleibt zweifelhaft. Einerseits verschwinden die eingesetzten Fische, welche schlecht an die Verhältnisse des lokalen Habitats angepasst sind, schnell aus dem System. Andererseits stellt ihre Anwesenheit in überhöhten Dichten eine direkte Konkurrenz für die Fische der Lokalpopulation dar. Schliesslich ist die genetische Integrität der Lokalpopulation beim Auftreten von Hybridisierung gefährdet.

Falls Massnahmen zur Verbesserung des Lebensraumes nicht realisierbar

*Unter gewissen Bedingungen ist ein unterstützender Besatz ein nützliches Instrument der nachhaltigen Bewirtschaftung*

oder ungenügend sind, stellt ein Besatz, der mit Zurückhaltung und auf eine korrekte Weise durchgeführt wird, ein nützliches Instrument für eine nachhaltige Bewirtschaftung dar. Zum Beispiel wenn der Besatz in der Form eines **Unterstützungsprogramms mit einer regionalisierten Strategie** erfolgt. Letzteres sollte prioritär auf Gewässerabschnitte ausgerichtet und limitiert sein, welche stark beeinträchtigt sind und in welchen eine natürliche Fortpflanzung nicht mehr in ausreichendem Masse gewährleistet ist. Ausserdem sollten alle Besatzmassnahmen mit einer Erfolgskontrolle verbunden werden.

*Für jede Art müssen spezifische Lösungen definiert werden*

Eine Strategie, die sich zur nachhaltigen Bewirtschaftung allers Fischarten eignet, gibt es nicht. Für jede Art müssen spezifische Lösungen definiert werden. Dabei spielt die räumliche Struktur der genetischen Variabilität zwischen und innerhalb der Populationen eine Schlüsselrolle. MEFFE & VRIJENHOEK (1988) unterscheiden basierend auf dem Grad der Isolation bzw. dem Grad des Genflusses zwei gegensätzliche Populationsmodelle:

*Zwei «extreme» Modelle der genetischen Populationsstruktur:*

*- vollständig isolierte Populationen*

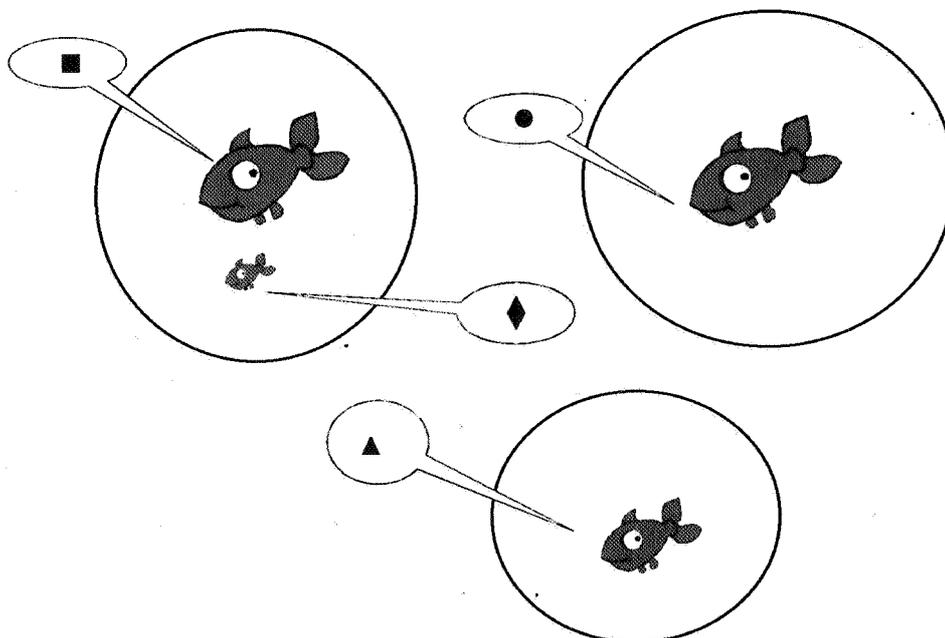
- „*Death Valley Model*“ (Abb. II.8): eine Art besteht aus verschiedenen, räumlich isolierten Populationen, zwischen denen natürlicherweise kein Genfluss mehr besteht. Die Populationen entwickeln sich unabhängig voneinander und akkumulieren so mit der Zeit spezifische genetische Eigenschaften, welche sie von allen anderen unterscheiden. Die genetische Vielfalt einer solchen Art setzt sich hauptsächlich aus den Unterschieden zwischen den Populationen zusammen (siehe *Topik 3*). Dieses Modell trifft typischerweise auf Arten zu, die in Seen vorkommen wie zum Beispiel die Felchen.

*- teilweise isolierte Populationen*

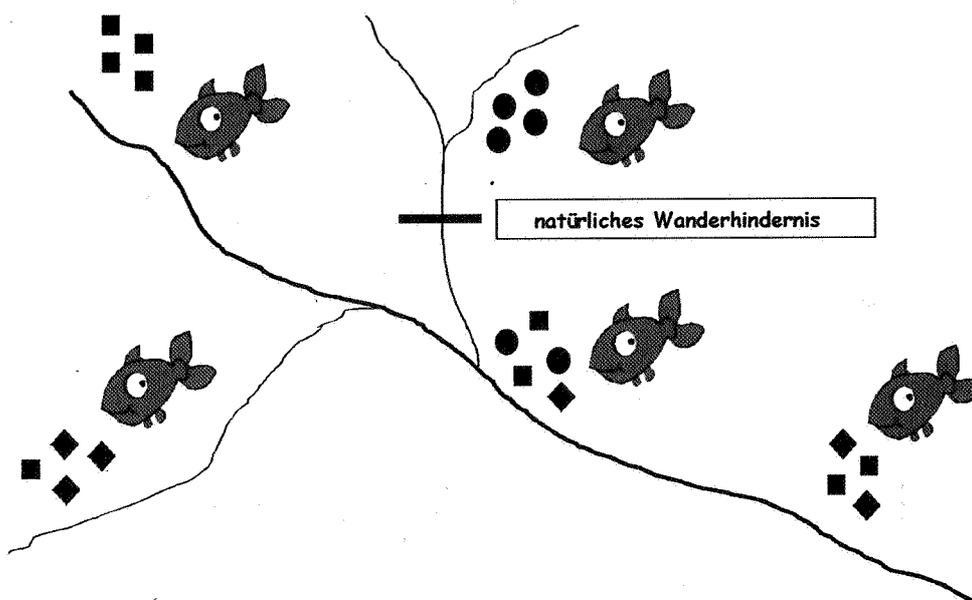
- „*Stream Hierarchy Model*“ (Abb. II.9): eine Art besteht aus einem Mosaik von nicht klar abgrenzbarer Subpopulationen, zwischen denen natürlicherweise ein gewisser Grad an Genfluss stattfindet. In diesem Fall spricht man auch von **Metapopulationen**. Die genetische Variabilität innerhalb der Population ist generell erhöht (siehe *Topik 3*). Die genetische Variabilität zwischen den Populationen setzt sich aus mehreren Komponenten zusammen: Variabilität zwischen Populationen des gleichen Flusses, zwischen Flüssen des gleichen Einzugsgebiets, zwischen Einzugsgebieten etc. Dieses Modell trifft typischerweise auf Arten der Fliessgewässer zu zum Beispiel die Forelle.

Die beiden Modelle beschreiben zwei diametral entgegengesetzte Situationen, welche sehr unterschiedliche Bewirtschaftungsstrategien

verlangen. Zwischen diesen beiden Extremen besteht ein Kontinuum von intermediären Situationen.



**Abbildung II.8:** Räumliche Strukturierung einer Art gemäss dem «*Death Valley Model*». Jeder See beherbergt eine Population der gleichen Art, welche spezifische genetische Merkmale aufweist (dargestellt als Symbole). In einem See können auch zwei (oder mehr) sympatrische aber genetisch getrennte Populationen vorkommen.

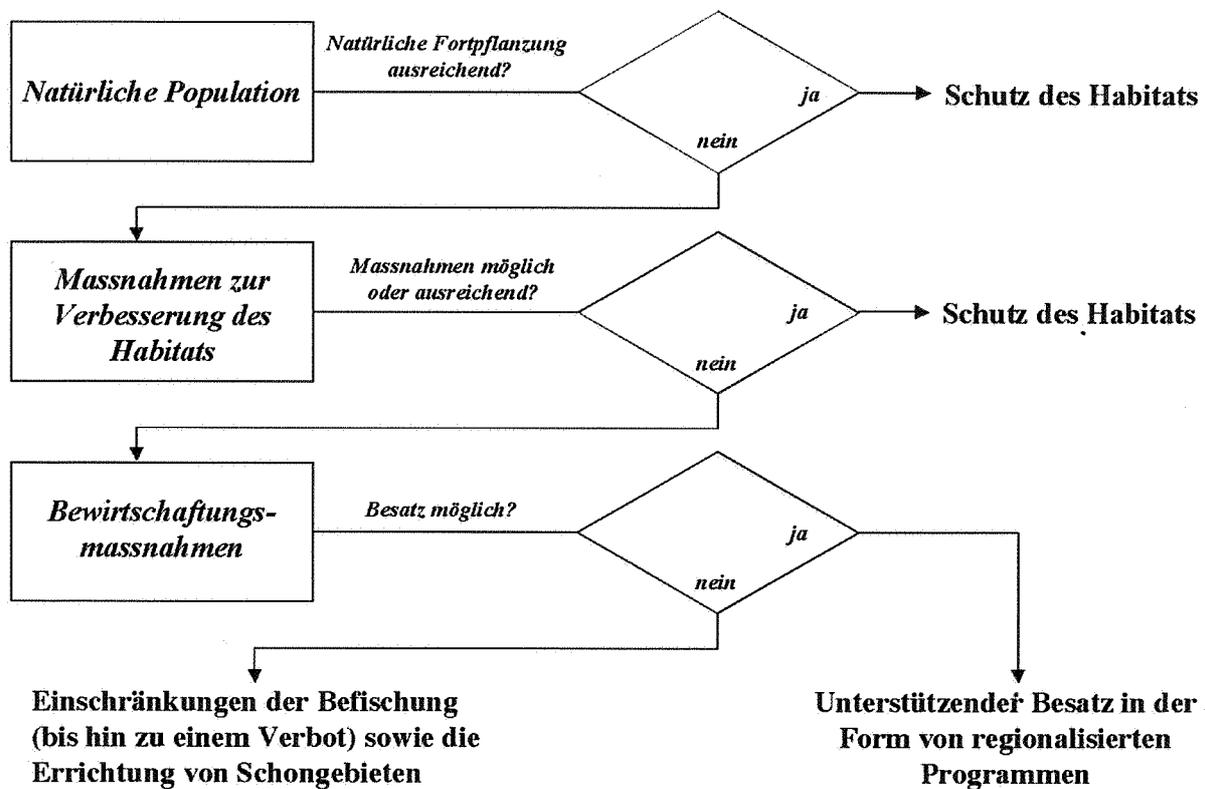


**Abbildung II.9:** Räumliche Strukturierung einer Art gemäss dem «*Stream Hierarchy Model*». Zwischen den Populationen besteht ein gewisser Grad an Genfluss (mit Ausnahme der Population, die durch ein unpassierbares natürliches Wanderhindernis isoliert ist; die genetischen Merkmale sind als Symbole dargestellt).

## II.5.4. Empfehlungen

*Die Erhaltung der genetischen Variabilität innerhalb und zwischen den Populationen ist grundlegend für einen langfristigen Schutz einer Art*

Aus der Sicht einer nachhaltigen Bewirtschaftung gilt die Hauptsorge dem langfristigen Überleben einer Art und ihrer Populationen. In diesem Zusammenhang stellten wir fest, dass die genetische Zusammensetzung bestimmend ist, insbesondere die Verteilung der genetischen Variabilität auf Unterschiede innerhalb und zwischen Populationen. Ein Vorschlag eines generellen Schemas für die Definition von geeigneten nachhaltigen Bewirtschaftungsmassnahmen ist in Abbildung II.10 dargestellt. Massnahmen, welche vordringlich fischereiwirtschaftliche Ziele verfolgen (Einsetzen von Massfischen, Einführung exotischer Arten usw.), sind darin nicht berücksichtigt.



**Abbildung II.10:** Schema zur Definition von Massnahmen für eine nachhaltige Bewirtschaftung der genetischen Ressourcen natürlicher Fischbestände.

*Die Population ist die Grundeinheit jeder Massnahme zur nachhaltigen Bewirtschaftung*

**Die Population ist die Grundeinheit jeder Massnahme zur nachhaltigen Bewirtschaftung.** Sie ist auch Ausgangspunkt jeglicher Überlegungen. Zuerst muss die Frage gestellt werden, ob die natürliche Population eine ausreichende effektive Populationsgrösse aufweist, welche die langfristige Erhaltung der genetischen Vielfalt gewährleistet und welche den negativen Effekten der genetischen Zufallsdrift usw. entgegenwirkt. Bei einer positiven Antwort bedeutet dies, dass das Habitat alle Eigenschaften

**Massnahmen zur  
Verbesserung der  
Habitate haben  
erste Priorität**

aufweist, die ein langfristiges Überleben der Populationen ermöglichen. In dieser Situation müssen alle notwendigen Schritte eingeleitet werden, um das Habitat in seinem aktuellen Zustand zu schützen. Bei einer negativen Antwort müssen zuerst Massnahmen zur Verbesserung des Habitats (Revitalisierungen, Wiederherstellung ökologischer Funktionen) ins Auge gefasst und vordringlich behandelt werden. Dies sind die einzigen Massnahmen, die einen nachhaltigen Effekt für die gesamte aquatische Lebensgemeinschaft haben. Ausserdem ist die Zerstörung der Umwelt oft die Ursache von Problemen, welche auf der Stufe von Populationen sichtbar werden. Falls diese Schädigungen der Umwelt mittelfristig nicht behebbar sind, können Bewirtschaftungsmassnahmen unter der Bedingung in Betracht gezogen werden, dass diese mit der natürlichen Tragfähigkeit der Habitate vereinbar sind. An diesem Punkt muss zwischen Arten unterschieden werden, für welche ein unterstützender Besatz technisch nicht möglich ist, und solchen, für welche er durchführbar ist. Im ersten Fall sind für die befischten Arten Einschränkungen der Nutzung (bis hin zu einem Verbot) sowie die Errichtung von Schongebieten zu empfehlen. In zweiten Fall kann ein unterstützendes Besatzprogramm unter der Berücksichtigung folgender Empfehlungen in Betracht gezogen werden:

**Ein Besatz ist  
nicht immer  
möglich**

**Gezielte  
regionalisierte  
Programme**

- Der unterstützende Besatz sollte in der Form von regionalisierten Programmen durchgeführt werden (*Topik 7*). Er sollte prioritär auf Gewässerabschnitte ausgerichtet und limitiert sein, welche stark beeinträchtigt sind und in welchen eine natürliche Fortpflanzung nicht mehr in ausreichendem Masse gewährleistet ist.

**Ausreichende  
Anzahl  
entnommener  
Laichtiere**

- Die Anzahl Laichtiere, die zur Gewinnung von Besatzmaterial den natürlichen Population entnommen wurde, muss ausreichend sein, darf aber die Population nicht gefährden (Gleichung 1 und 2, *Topik 2*).

**Ausgewogenes  
Geschlechter-  
verhältnis**

- Das Verhältnis der beiden Geschlechter unter den verwendeten Laichtieren sollte ausgewogen sein (Gleichung 1 und 2, *Topik 2*).

**Jährliche  
Entnahmen von  
Laichtieren**

- Im „Idealfall“ sollten die Besatzfische mit Laichtieren produziert werden, welche jedes Jahr direkt der natürlichen Population entnommen werden.

**Keine  
„geschlossene“  
Bewirtschaftung  
der Laichtier-  
stämme!**

- Falls die Bildung eines Laichtierstammes zur Produktion mehrerer Elterngenerationen in der Zucht dienen soll, ist es notwendig, diesen Bestand regelmässig mit Tieren aus der natürlichen Ausgangspopulation „aufzufrischen“. Von einer „geschlossenen“ Bewirtschaftung ist unter allen Umständen abzuraten, da dabei die Auswirkungen der Inzucht und der Domestikation verstärkt werden (Gleichungen 3 und 4, *Topiken 4* und 5).

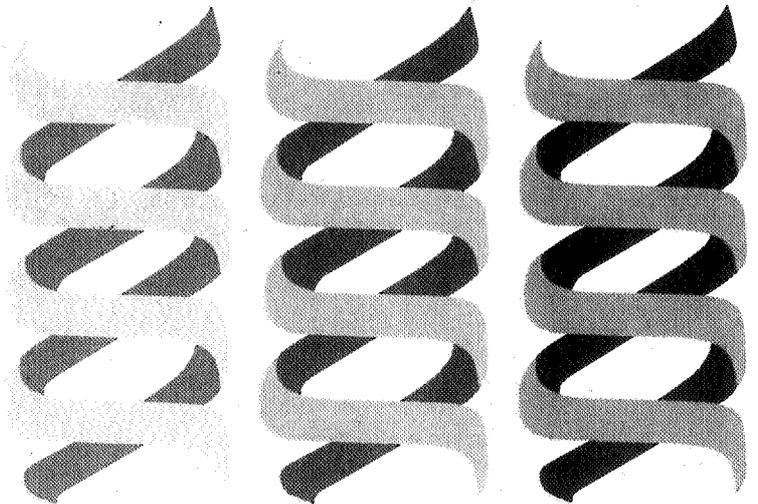
**Die genetischen Effekte eines Besatzes nicht unterschätzen!**

**Die Herkunft der Besatzfische beachten!**

**Keine genetische verarmten und domestizierten Zuchtstämme verwenden!**

- Der Einfluss des Besatzes auf die natürlichen Populationen darf nicht unterschätzt werden. Man muss sich der genetischen Risiken bewusst sein, welche mit einem massiven Einsetzen von genetisch verarmten und/oder stark domestizierten Besatzfischen einhergehen (Gleichung 5).
- Von der Verwendung genetisch weit entfernter und schlecht angepasster Zuchtstämme ist unbedingt abzuraten, da damit die im Laufe der Evolution lokal selektionierten, koadaptierten Genkomplexe gefährdet werden (*Topik 6*).
- Die Verwendung von stark domestizierten Zuchtstämmen, die zwar von den entsprechenden Empfängerpopulationen abstammen, jedoch nur eine geringe genetische Variabilität aufweisen, erhöht das Risiko der Inzucht (*Topik 4*). Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn der Besatz einen bedeutenden Beitrag an die nächste Generation leistet.

# TEIL III





### III.1. **Topik 1: Evolution und genetische Variabilität**

*Mechanismen,  
die zur  
genetischen  
Differenzierung  
führen*

Um zu verstehen, wie sich die genetische Struktur einer Population verändern kann, ist es notwendig, verschiedene wichtige Evolutionsmechanismen, welche Einfluss auf die genetische Vielfalt einer Population haben, kurz zu erläutern. Für diploide Organismen, die sich sexuell fortpflanzen, werden grundsätzlich fünf verschiedene Evolutionsfaktoren unterschieden, die sich gegenseitig beeinflussen: **Selektion, Mutation, Rekombination, Genfluss, und genetische Zufallsdrift.**

#### III.1.1. **Natürliche Selektion**

*Einfluss der  
Selektion*

*Das Fitness-  
konzept*

*Die Selektion  
greift am  
Phänotyp*

Genotypen, welche den Fortpflanzungserfolg (Fortpflanzungs- und Überlebensrate) von Individuen einer Population erhöhen, werden durch die **natürliche Selektion** begünstigt. Als Mass für die selektive Eignung eines bestimmten Genotyps können wir die **Fitness** als die Fähigkeit definieren, möglichst viel genetisches Material zum Genpool der nächsten Generation beizutragen oder auch als die Fähigkeit möglichst hoher Reproduktion schlechthin. Individuen mit hoher Fitness tragen viel, solche mit geringer Fitness wenig zum Nachkommen-Genpool bei. Die Selektion wirkt nicht direkt auf der Ebene des Genotyps sondern am Phänotyp. Auf diese Weise beeinflusst sie die Allelfrequenzen der nächsten Generationen. Anhand des fiktiven Fallbeispiels III.1 lässt sich der Einfluss der Selektion auf die Allelfrequenzen eines Gens mit den zwei Allelen A und B veranschaulichen.

---

#### ***Fallbeispiel III.1:***

*Nehmen wir an, dass in einer bestimmten Population das Allel A einen höheren Selektionswert besitzt als das Allel B. Zudem ist die Auswirkung der Allele auf den Phänotypen additiv, d.h. homozygote Individuen mit den Allelen AA weisen eine höhere Fitness auf als heterozygote Individuen (AB), und diese wiederum eine höhere Fitness als homozygote Individuen BB. Unter diesen Umständen wird der Anteil des Allels A im Laufe der kommenden Generationen zunehmen, da Individuen des Genotyps AA durchschnittlich den höchsten Fortpflanzungserfolg aufweisen. Dadurch wird das Allel B durch das Allel A mit der Zeit vollständig verdrängt (sofern kein anderer Evolutionsfaktor mitspielt).*

---

*Heterosiseffekt*

Manchmal begünstigt die Selektion die Erhaltung von genetischem Polymorphismus innerhalb einer Population. Dies ist zum Beispiel bei **Heterosis** der Fall. Dabei weist der heterozygote Genotyp (AB) gegenüber

den homozygoten Genotypen (AA oder BB) einen Selektionsvorteil auf (Fallbeispiel III.2).

---

***Fallbeispiel III.2:***

*Betrachten wir einen Genlocus mit den zwei Allelen A und B, die für zwei unterschiedliche Varianten eines Enzyms codieren, welche bei unterschiedlichen Temperaturen optimal funktionieren. In diesem Fall kann der heterozygote Genotyp gegenüber den homozygoten Genotypen im Vorteil sein, da ihm für einen breiteren Temperaturbereich leistungsfähige Enzymvarianten zur Verfügung stehen (ein im See lebender Fisch könnte auf diese Weise über Enzymvarianten verfügen, welche sowohl im Bereich nahe der Oberfläche als auch im Tiefwasserbereich optimal funktionieren).*

---

*Die Fitness  
eines Genotyps  
kann variieren*

Der selektive Wert eines Allels bzw. die relative Fitness von bestimmten Genotypen ist jedoch in der Regel keine konstante Grösse. Er variiert mit einer sich verändernden Umwelt oder sogar mit der genetischen Zusammensetzung der Population. Beispielsweise können gewisse Genotypen eine höhere Fitness aufweisen, solange sie innerhalb der Population selten vorkommen. Mit zunehmender Häufigkeit verlieren sie jedoch ihren Selektionsvorteil.

*Koadaptierte  
Genkomplexe*

Die genetische Differenzierung zwischen verschiedenen Populationen basiert in der Regel nicht auf der unterschiedlichen Beschaffenheit der vorhandenen Allele, sondern auf deren Häufigkeit. In diesem Kontext muss deshalb berücksichtigt werden, dass die Anpassungen einer Population an die lokalen Umweltbedingungen auf die Kombination koadaptierter Allele mehrerer Gene zurückzuführen ist (*Coadapted Gene Complexes* oder *Coadapted Genepool* gemäss DOBZHANSKY, 1970).

### **III.1.2. Mutation und Rekombination**

*Genmutationen*

Durch **Genmutationen** entstehen neue Genvarianten, die sich bezüglich des selektiven Drucks als positiv, negativ oder neutral herausstellen können. Verhalten sie sich gegenüber der Selektion neutral, hat die neue Variante denselben Selektionswert wie die bisherigen Allele und wird nicht aus der Population eliminiert. Solche neutralen Varianten können jedoch bei Umweltveränderungen einen neuen Selektionswert erhalten. Es kommt häufig vor, dass sich ein Allel A mit einem geringen Selektionswert innerhalb einer Population halten kann, wenn der heterozygote Genotyp AB dieselbe Fitness wie der homozygote Genotyp mit dem vorteilhafteren Allel

**Dominant-rezessive Vererbung****Die Mutation als Quelle neuer genetischer Varianten**

B aufweist. In diesem Fall wird beim Heterozygoten AB das „schlechtere“ Allel A durch die phänotypische Expression des „besseren“ Allels B kompensiert. Die Selektion, die lediglich auf den Phänotypen wirkt, kann ihren Druck nur auf den homozygoten Genotyp AA, der eine reduzierte Fitness aufweist, ausüben. Man spricht hier von dominant-rezessiver Vererbung (wichtig im Falle der Inzucht). Die Mutation ist die Quelle neuer genetischer Variation im engeren Sinn. Jedoch sind Mutationsraten so klein, dass die Mutation alleine nicht für die schnelle Evolution von Populationen und Arten verantwortlich sein kann. Die genetischen Unterschiede, die wir zwischen heutigen Populationen einer Art messen, sind praktisch ausschliesslich auf andere Evolutionsprozesse zurückzuführen. Dies bedeutet aber auch, dass der grösste Teil der genetischen Vielfalt einer Art vor der Artbildung entstanden ist. Verliert eine Art einen bedeutenden Anteil ihrer genetischen Vielfalt, so kann dieser Verlust nicht mehr durch Neumutationen kompensiert werden und die daraus entstehende Reduktion des Anpassungspotentials kann folglich nicht mehr rückgängig gemacht werden.

**Chromosomenmutationen****Strukturmutationen****Die genetische Rekombination als Quelle neuer genetischer Kombinationen**

Eine andere spezielle Klasse von Mutationen sind **Chromosomenmutationen**, welche eine Veränderung der Chromosomenzahl bewirken. Beispielsweise deuten viele Indizien daraufhin, dass der Entstehung der lachsartigen Fische eine Verdoppelung des Chromosomensatzes im gemeinsamen Vorfahren vorangegangen ist. Als **Strukturmutationen** wird eine weitere Klasse von Mutationen bezeichnet. Diese betreffen Änderungen von Chromosomenabschnitten (**Deletionen, Inversionen, Translokationen und Duplikationen von Chromosomenabschnitten**). Sie spielen eine mehr oder weniger wichtige Rolle im Evolutionsprozess, einige sind zudem letal. Zu den Chromosomenmutationen (und in geringerem Masse zu den Genmutationen) gehört auch die **genetische Rekombination**, die bei der Bildung der Geschlechtszellen stattfindet: während der Meiose findet bei der Paarung homologer Chromosomen ein Austausch statt (*Crossing-over*). Durch das Austauschen elterlicher Genvarianten zwischen homologen Chromosomenpaaren und deren folgender Trennung entstehen neue genetische Kombinationen.

**III.1.3.****Genfluss****Der Genfluss als Quelle von Variabilität in Populationen**

Der **Genfluss** trägt zur genetischen Variabilität innerhalb von Populationen bei. Wenn Individuen in eine andere Population derselben Art einwandern und sich dort fortpflanzen, wird ein Teil ihrer Gene in den Genpool dieser Population eingeführt. Im allgemeinen wirkt dieser

Austauschmechanismus zwischen verschiedenen Populationen der genetischen Differenzierung entgegen, welche durch die natürliche Selektion und die genetische Zufallsdrift (siehe unten) aufgebaut wird. Ein begrenzter Genfluss zwischen Populationen ist für die Erhaltung kleiner und genetisch stark differenzierter Populationen wichtig, weil durch diese „Immigration“ von Genen die durch genetische Zufallsdrift bedingten Verluste genetischer Vielfalt kompensiert werden. An diesem Punkt ist es wichtig anzumerken, dass die natürliche Migration einen begrenzten räumlichen Kontakt zwischen abgrenzbaren Populationen voraussetzt, welcher nicht mit dem künstlichen Einsetzen genetisch weit entfernter Individuen vergleichbar ist (siehe *Topik 6*).

### III.1.4. Genetische Zufallsdrift

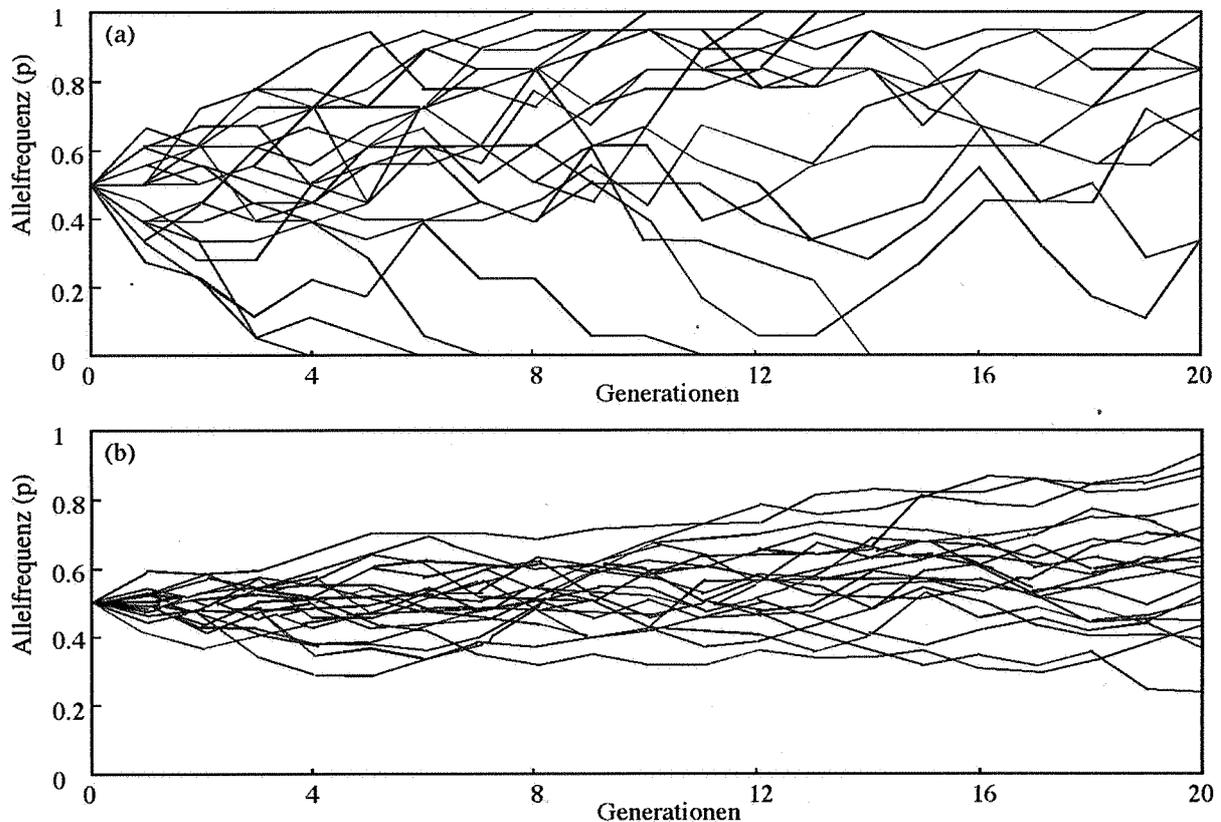
*Mechanismen,  
die zum Verlust  
von genetischer  
Vielfalt führen*

*Die Bedeutung  
der Populations-  
grösse*

Losgelöst von natürlicher Selektion, Mutation und Migration, führen sowohl die zufällige Verteilung der Gene auf der Stufe der Gameten (Geschlechtszellen) als auch die ungleiche Reproduktion zwischen Individuen zu zufälligen Fluktuationen in den Allelfrequenzen eines polymorphen Genlocus. Dieser Prozess, der als **genetische Zufallsdrift** bezeichnet wird, führt zu einer Abnahme der genetischen Vielfalt, da er die Eliminierung oder die Fixierung eines Allels zur Folge haben kann. Die genetische Drift ist der wichtigste Prozess, der zur genetischen Differenzierung zwischen Populationen führt. Abbildung III.1 zeigt anhand einer Computersimulation, dass die Auswirkungen der genetischen Drift umso ausgeprägter sind, je kleiner eine Population ist. Es handelt sich dabei um Simulationen, welche die Zufallseffekte der genetischen Drift bei einer fiktiven Population mit einer effektiven Populationsgrösse von neun Individuen (Fall a) oder von 50 Individuen (Fall b) reproduzieren. In beiden Fällen wurden die Frequenzen der beiden Allele des simulierten selektiv neutralen Genlocus vor dem Start der Simulationen auf je 50% gesetzt ( $p = 0.5$ ). Der Vergleich der Fälle a und b veranschaulicht den stabilisierenden Effekt einer grossen Populationsgrösse auf die zufälligen Schwankungen von Allelfrequenzen über die Generationen. In der kleineren Population (Fall a) geht relativ häufig (über alle Wiederholungen der Simulation betrachtet) eines der beiden Allele durch den Effekt der genetischen Drift verloren ( $p = 0$  oder  $p = 1$ ). Dagegen bleiben in der grösseren Population (Fall b) in allen Wiederholungen beide Allele des Locus während einer Zeitspanne von 20 Generation in der Population erhalten. Unabhängig von Genfluss, Selektion und Mutation wird das Ausmass des Verlusts genetischer Vielfalt als Folge der genetischen Drift durch die Anzahl sich reproduzierender Individuen bestimmt. In der Regel verschwinden seltene

**Der Zufalls-  
effekt der  
genetischen  
Drift**

Allele eher durch genetische Drift. Es soll an dieser Stelle betont werden, dass es sich bei der genetischen Drift um ein rein zufälliges Phänomen handelt.



**Abbildung III.1:** Auswirkungen der genetischen Drift: Computersimulation des Wright-Fisher-Modells der genetischen Zufallsdrift (nach HARTL & CLARK, 1989). Jede Linie in (a) und (b) zeigt die Entwicklung der Allelfrequenz eines neutralen Genlocus mit zwei Allelen in einer Simulation über 20 Generationen. Fall (a)  $N_e = 9$ ; Fall (b)  $N_e = 50$ ;  $N_e$  ist die effektive Populationsgrösse.

**Gründereffekt**

Der **Gründereffekt** kann als ein Extremfall der genetischen Zufallsdrift angesehen werden: wenn eine kleine Gruppe von Individuen sich von einer Population abspaltet und eine neue Population gründet, weisen die Nachkommen der Gründer lediglich einen winzigen Teil der genetischen Vielfalt der ursprünglichen Population auf. Zudem kann die Häufigkeit der Allele in der neuen Gründergeneration stark von den Allelfrequenzen der Ursprungspopulation abweichen. Diese neue genetische Zusammensetzung in der Gründerpopulation schafft neue Ausgangspunkte für die natürliche Selektion.



### III.2. *Topik 2: Effektive Populationsgrösse ( $N_e$ )*

*$N_e$  entspricht nicht der Anzahl Individuen einer Population*

*Definition*

In einer Population mit  $N$  Individuen ist nur ein Teil (effektiv) an der Fortpflanzung beteiligt, und nur dieser Teil überträgt somit seine Varianten der Gene auf die nächste Generation. Ausserdem pflanzen sich nicht alle Individuen gleich erfolgreich fort und leisten daher einen unterschiedlichen Beitrag an die nächste Generation. Die genetische Variabilität, die auf die nächste Generation übertragen wird, hängt folglich nicht direkt von der Anzahl Individuen einer Population ab sondern von der effektiven Populationsgrösse ( $N_e$ ). Die Grösse  $N_e$  kann folgendermassen definiert werden:  *$N_e$  entspricht der Populationsgrösse ( $N$ ) einer idealen Population, die aus gleich vielen Männchen und Weibchen zusammengesetzt ist. In dieser Population pflanzen sich alle Individuen mit dem gleichen Erfolg fort, und es herrscht Zufallspaarung.* Demzufolge kann  $N_e$  als Mass für die genetische Variabilität angesehen werden, welche in einer bestimmten Population auf die nächste Generation übertragen wird.

Die effektive Populationsgrösse einer Population kann mit folgender Formel berechnet werden:

$$N_e = \frac{4N_{em} \cdot N_{ef}}{N_{em} + N_{ef}} \quad \text{(Gleichung 6),}$$

wobei  $N_{em}$  der effektiven Anzahl männlicher Laichtiere und  $N_{ef}$  der effektiven Anzahl weiblicher Laichtiere entsprechen. Trotz der Ähnlichkeit dieser Formel mit Gleichung 2 dürfen  $N_{em}$  und  $N_{ef}$  nicht mit  $N_m$  und  $N_f$  (reelle Anzahl männlicher bzw. weiblicher Laichtiere) verwechselt werden.

*Berechnung von  $N_{ef}$  und  $N_{em}$*

Für Arten mit diskreten, sich nicht überlappenden Generationen - was für viele Fischarten nicht zutrifft - kann die effektive Anzahl männlicher ( $N_{em}$ ) und weiblicher Laichtiere ( $N_{ef}$ ) mit folgenden Formeln geschätzt werden (LANDE & BARROWCLOUGH, 1987):

$$N_{em} = \frac{N_m \cdot M_m - 1}{M_m + \frac{V_m}{M_m} - 1} \quad \text{(Gleichung 7),}$$

$$N_{ef} = \frac{N_f \cdot M_f - 1}{M_f + \frac{V_f}{M_f} - 1} \quad \text{(Gleichung 7'),}$$

wobei:  $N_m$  und  $N_f$  der reellen Anzahl männlicher bzw. weiblicher Laichtiere entsprechen;

$M_m$  und  $M_f$  entsprechen der mittleren Anzahl Nachkommen pro Männchen bzw. Weibchen. Definiert man  $N_{FI}$  als Gesamtzahl aller produzierten Nachkommen, so entspricht  $M_m = N_{FI}/N_m$  und  $M_f = N_{FI}/N_f$ ;

$V_m$  und  $V_f$  sind die Varianzen der Anzahl Nachkommen pro Männchen bzw. Weibchen.

Die mit einer Stichprobe von Laichtieren entnommene Variabilität ist abhängig:

*Die entnommene genetische Variabilität ist abhängig...*

→ *von der effektiven Zahl der Laichtiere ( $N_{ef}$  und  $N_{em}$ )*

Die entnommene genetische Variabilität ist proportional zur effektiven Populationsgrösse ( $N_e$ ). An dieser Stelle muss auf den Flaschenhalseffekt (*Bottleneck Effect*; NEI *et al.*, 1975) hingewiesen werden. Dieser tritt bei einem dramatischen Rückgang der effektiven Populationsgrösse nach einem Zusammenbruch der Population auf. Die Nachkommenschaft der wenigen überlebenden Laichtiere enthält als Folge nur einen kleinen Teil der ursprünglichen genetischen Variabilität.

*... von  $N_{ef}$  und  $N_{em}$ ...*

→ *vom Geschlechterverhältnis der Laichtiere*

Ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis maximiert den Wert von  $N_e$ . Folglich kann mit einer relativ kleinen Anzahl Laichtiere fast die ganze genetische Variabilität der Ursprungspopulation entnommen werden, wenn das Geschlechterverhältnis ausgeglichen ist. Im Gegensatz dazu benötigt es eine bedeutend grössere Anzahl Laichtiere, wenn das Verhältnis stark von 1:1 abweicht: Ein Zuchtstamm ausgehend von sechs männlichen und sechs weiblichen Laichtieren enthält 96% der genetischen Variabilität der Ursprungspopulation (gemäss Gleichungen 1 und 2, Teil II); ein Zuchtstamm ausgehend von zehn männlichen und zwei weiblichen Laichtieren enthält 92.5% der genetischen Variabilität der Ursprungspopulation. Obwohl die Anzahl der Laichtiere in beiden Fällen gleich ist, führt das unausgeglichene Geschlechterverhältnis im zweiten Fall zu einer deutlichen Verminderung der entnommenen genetischen Variabilität.

*... vom Geschlechter-Verhältnis der Laichtiere...*

...und von der  
Varianz der  
Anzahl  
Nachkommen  
pro Paar

→ **von der Varianz der Anzahl Nachkommen pro Paar**

Im Idealfall folgt die Verteilung der Nachkommenschaft pro Paar einer Poisson-Wahrscheinlichkeitsverteilung (SENNER, 1980; FRANKEL & SOULE, 1981), für welche der Mittelwert gleich der Varianz ist. Diese Situation ist für Fischarten nicht sehr realistisch, da die Qualität der Eier von Weibchen zu Weibchen sehr unterschiedlich sein kann und die Befruchtungs- und Schlüpfraten der Gelege stark variieren können. Dies führt zu einer nicht vernachlässigbaren Abweichung des Verhältnisses  $V/M$  (siehe Gleichung 7) von eins, wobei dieser Quotient Werte von weit über eins annimmt. Die effektive Populationsgrösse hängt folglich stark von der Varianz der Anzahl Nachkommen ( $V_m$  und  $V_f$ ) pro Paar ab. Diese Varianz verzerrt sozusagen die gleichmässige Übertragung des elterlichen Genpools auf die folgende Generation (vgl. Fallbeispiel III.3).

**Fallbeispiel III.3:**

Betrachten wir eine natürliche Seeforellenpopulation. Während eines Laichfischfanges wurden sechs Weibchen (a, b, c, d, e und f) gefangen und deren Eier mit der Milch von drei Männchen befruchtet (A, B und C). Die Anzahl Nachkommen pro Paar sind in der folgenden Tabelle aufgelistet:

	a	b	c	d	e	f
A	2'500	4'000	50	3'000	90	45
B	5'000	3'000	10	1'000	1'000	60
C	6'000	600	30	1'500	30	10

**Berechnung der effektiven Populationsgrösse der Laichtiere bzw. des Ausmasses der von der natürlichen Population entnommenen genetischen Variabilität?**

Anzahl männlicher Laichtiere:  $N_m = 3$  (A, B und C)

Anzahl weiblicher Laichtiere:  $N_f = 6$  (a, b, c, d e und f)

Die Gesamtzahl der Nachkommen ( $N_{F1}$ ) entspricht der Summe aller Nachkommen aller Paarungen:

$$N_{F1} = 2500 + 4000 + \dots + 30 + 10 = 27'925$$

1. In einem ersten Schritt muss die effektive Populationsgrösse der männlichen ( $N_{em}$ ) und der weiblichen Laichtiere ( $N_{ef}$ ) berechnet werden.

**Berechnung von  $N_{em}$ :**

Anzahl Nachkommen jedes Männchens:

A:	$2500 + 4000 + 50 + 3000 + 90 + 45$	=	<b>9'685</b>
B:	$5000 + 3000 + 10 + 1000 + 1000 + 60$	=	<b>10'070</b>
C:	$6000 + 600 + 30 + 1500 + 30 + 10$	=	<b>8'170</b>

Mittelwert ( $M_m$ ) und Varianz ( $V_m$ ) der Männchen:

$$M_m = N_{F1} / N_m = 27'925 / 3 = 9'308$$

$$V_m = \frac{1}{(N_m - 1)} \sum_{i=1}^{N_m} (x_i - M_m)^2 = 1'008'909$$

Dabei entspricht  $x_i$  der Anzahl Nachkommen des Männchens  $i$ .

Von hier aus kann die effektive Populationsgrösse der Männchen berechnet werden (gemäss Gleichung 7):

$$N_{em} = (N_m \cdot M_m - 1) / (M_m + V_m / M_m - 1)$$

$$N_{em} = 2.97$$

**Berechnung von  $N_{ef}$ :**

Anzahl Nachkommen jedes Weibchens:

a:	2500 + 5000 + 6000	=	13'500
b:	4000 + 3000 + 600	=	7'600
c:	50 + 10 + 30	=	90
d:	3000 + 1000 + 1500	=	5'500
e:	90 + 1000 + 30	=	1'120
f:	45 + 60 + 10	=	115

Mittelwert ( $M_f$ ) und Varianz ( $V_f$ ) der Weibchen:

$$M_f = N_{F1} / N_f = 27'925 / 6 = 4'654$$

$$V_f = \frac{1}{(N_f - 1)} \sum_{i=1}^{N_f} (x_i - M_f)^2 = 28'313'624$$

Von hier aus kann die effektive Populationsgrösse der Weibchen berechnet werden (gemäss Gleichung 7):

$$N_{ef} = (N_f \cdot M_f - 1) / (M_f + V_f / M_f - 1)$$

$$N_{ef} = 2.87$$

2. Berechnung der effektiven Populationsgrösse ( $N_e$ ) für alle Laichtiere (gemäss Gleichung 6):

$$N_e = 4N_{em} \cdot N_{ef} / (N_{em} + N_{ef})$$

$$N_e = 4 \cdot 2.97 \cdot 2.60 / (2.97 + 2.60) = 5.55$$

3. Berechnung der entnommenen genetischen Variabilität von (gemäss Gleichung 1, Teil II):

$$V_s / V_T = 1 - (1 / 2N_e)$$

$$V_s / V_T = 0.91$$

oder 91% der genetischen Variabilität der Wildpopulation.

Bemerkung: eine Schätzung auf Grund der Anzahl verwendeter Laichtiere ergibt folgende Resultate:

$$N_e = 4 \cdot 3 \cdot 6 / (3 + 6) = 8 \text{ (gemäss Gleichung 2, Teil II)}$$

$$V_s / V_T = 1 - (1 / 2N_e) = 0.9375 \text{ (gemäss Gleichung 1, Teil II)}$$

### III.3. *Topik 3: Komponenten der genetischen Variabilität*

*Die gesamte genetische Variabilität einer Art umfasst zwei Hauptkomponenten*

Wie bereits erwähnt, besteht eine Art aus einem Mosaik von Populationen mit einer spezifischen genetischen Zusammensetzung. Die **gesamte genetische Variabilität** ( $H_T$ ) einer Art ist die Summe aller genetischen Variation dieser Art. Unter bestimmten Bedingungen (auf die wir hier nicht näher eingehen), kann für **einen bestimmten Locus** die gesamte genetische Variabilität einer Art mit folgender Formel geschätzt werden (NEI, 1977, 1987):

$$H_T = 1 - \sum_{i=1}^k \bar{p}_i^2 \quad (\text{Gleichung 8}),$$

wobei  $\bar{p}_i$  der durchschnittlichen Allelfrequenz (d.h. über alle Populationen gemittelt) für das Allel  $i$  von insgesamt  $k$  Allelen des untersuchten Genlocus entspricht.

*Variabilität innerhalb von Populationen*

Die gesamte genetische Variabilität einer Art kann in die folgenden zwei Hauptkomponenten zerlegt werden:

*Variabilität zwischen Populationen*

- Die **genetische Variabilität innerhalb der Populationen** ( $H_S$ );
- die **genetische Variabilität zwischen den Populationen** ( $D_{ST}$ ).

$$H_T = H_S + D_{ST} \quad (\text{Gleichung 9})$$

Die **genetische Variabilität innerhalb der Populationen** ( $H_S$ ) steht für den Anteil an der gesamten genetischen Variabilität einer Art, der auf genetische Variation innerhalb von Populationen zurückzuführen ist. Man spricht in diesem Zusammenhang auch vom mittleren Heterozygotiegrad aller Populationen. Innerhalb einer Population sind die Allele eines Genlocus mit bestimmten Häufigkeiten vertreten. Für einen Locus lässt sich der Heterozygotiegrad ( $h_{ij}$ ) einer einzelnen Population mit folgender Formel anhand der Allelfrequenzen schätzen (NEI, 1977, 1987):

*Mittlerer Heterozygotiegrad eines Genlocus*

$$h_{ij} = 1 - \sum_{i=1}^k p_{ij}^2 \quad (\text{Gleichung 10}),$$

Dabei entspricht  $p_{ij}$  der Häufigkeit des  $i$ -ten Allels (von  $k$  Allelen) des Locus  $l$  in Population  $j$ .

*Polymorphe und monomorphe Gene*

Der Heterozygotiegrad eines polymorphen Gens innerhalb der Population  $j$  hängt somit von den Häufigkeiten (Frequenzen) der verschiedenen Allele ab. Ist ein Gen nur in Form eines einzigen Allels vorhanden (monomorph), ist dessen Häufigkeit  $p_{ij} = 1$ , und der entsprechende Heterozygotiegrad ( $h_{ij}$ ) beträgt 0.

Der mittlere Heterozygotiegrad ( $\bar{h}_j$ ), der Population  $j$  entspricht der Summe der Heterozygotiegrade aller untersuchter Genloci, geteilt durch ihre Anzahl ( $L$ ; einschliesslich der monomorphen Loci, bei denen  $h_{ij} = 0$  ist):

*Mittlerer Heterozygotiegrad einer Population*

$$\bar{h}_j = \frac{1}{L} \sum_{l=1}^L h_{lj} \quad (\text{Gleichung 11}),$$

Theoretische und experimentelle Studien haben gezeigt, dass die Genauigkeit der Schätzungen des Heterozygotiegrades einer Population fast ausschliesslich von der Anzahl untersuchter Genloci abhängt, wenn die Anzahl untersuchter Individuen pro Population mehr als 10 beträgt (NEI, 1978; GORMAN & RENZI, 1979). Der Heterozygotiegrad ist im Wesentlichen ein quantitatives Mass für die genetische Vielfalt innerhalb von Populationen oder innerhalb von Individuen. Er liefert jedoch nur eine unvollständige Beschreibung der genetischen Diversität. Ein weiteres wichtiges und ergänzendes Mass für die quantitative Beschreibung der genetischen Vielfalt ist die durchschnittliche Anzahl Allele pro Genlocus.

Tabelle III.1 zeigt die Schätzungen für die mittlere genetische Variabilität innerhalb von Populationen ( $\bar{H}_S$ ) für verschiedene Arten der Salmoniformes (Ordnung Lachsfische), welche auf Grund einer unterschiedlichen Anzahl untersuchter Populationen und Gene (Genloci) berechnet wurden.

*Die genetische Variabilität zwischen Populationen misst die genetische Differenzierung zwischen den Populationen*

Die Differenz  $H_T - H_S$  entspricht der **genetischen Variabilität zwischen Populationen** ( $D_{ST}$ ; siehe Gleichung 9). Sie kann als ein Mass für die genetische Differenzierung zwischen Populationen aufgefasst werden. Je grösser der Wert von  $D_{ST}$  ist, desto weiter sind die Populationen genetisch voneinander entfernt. Zwei isolierte Populationen können genetisch so stark auseinander divergieren, bis kein Genfluss zwischen ihnen mehr möglich ist. In diesem Fall kommt es zu einer Arttaufspaltung (Speziation), d.h. der Bildung zweier verschiedener Arten.

**Tabelle III.1:** Mittlere genetische Variabilität innerhalb von Populationen ( $\bar{H}_s$ ) einiger Arten der Salmoniformes berechnet anhand einer unterschiedlichen Anzahl von Genloci (Enzymloci).

Art	Anzahl Populationen	Anzahl Genloci	$\bar{H}_s$	Literaturquelle
<i>Salmo salar</i>	52	38	0.023	STAHL (1987)
<i>S. salar</i>	32	37	0.026	RYMAN (1983)
<i>S. trutta</i>	38	35	0.025	RYMAN (1983)
<i>S. clarki</i>	2	30	0.023	ALLENORF & UTTER (1979)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	38	16	0.058	RYMAN (1983)
<i>O. mykiss</i>	31	31	0.092	BERG & GALL (1988)
<i>O. nerka</i>	10	30	0.018	ALLENORF & UTTER (1979)
<i>O. nerka</i>	18	26	0.044	RYMAN (1983)
<i>O. keta</i>	5	30	0.040	ALLENORF & UTTER (1979)
<i>O. grobuscha</i>	6	30	0.039	ALLENORF & UTTER (1979)
<i>O. tschawitscha</i>	10	30	0.035	ALLENORF & UTTER (1979)
<i>O. kisutch</i>	10	30	0.015	ALLENORF & UTTER (1979)
<i>Thymallus arcticus</i>	4	36	0.034	LYNCH & VYSE (1979)
<i>T. thymallus</i>	20	26	0.032	KOSKINIEMI (1987)
<i>T. thymallus</i>	9	34	0.021	BOUVET <i>et al.</i> (1990)

Fallbeispiel III.4 zeigt anhand fünf fiktiver Populationen, wie die Hauptkomponenten der genetischen Variabilität berechnet werden können. Die Beispiele III.5 und III.6 behandeln zwei reale Fälle aus der Literatur. Sie zeigen, dass die quantitative Schätzung der relativen Anteile genetischer Variabilität innerhalb ( $\bar{H}_s$ ) und zwischen Populationen ( $\bar{D}_{ST}$ ) an der gesamten Variabilität ( $\bar{H}_T$ ) einer Art für eine nachhaltige Bewirtschaftung von grossem Nutzen ist.

**Fallbeispiel III.4 :**

Nehmen wir vier Populationen der gleichen Art an, bei welchen die folgenden Allelfrequenzen an drei Loci gemessen wurden:

		Population 1	Population 2	Population 3	Population 4
Locus 1	Allel 1	0.95	0.90	0.88	0.75
	Allel 2	0.05	0.10	0.12	0.25
Locus 2	Allel 1	1.00	1.00	1.00	0.60
	Allel 2				0.40
Locus 3	Allel 1	1.00	1.00	1.00	1.00

**Berechnung der genetischen Variabilität innerhalb und zwischen den vier Populationen?**

1. Berechnung des mittleren Heterozygotiegrades für jede Population (gemäss Gleichungen 10 und 11):

Population 1:

$$h_{11} = 1 - \sum_{i=1}^2 p_{i1}^2 = 1 - (0.95^2 + 0.05^2) = 0.095$$

$$h_{21} = 1 - I^2 = 0$$

$$h_{31} = 1 - I^2 = 0$$

$$\bar{h}_1 = \frac{1}{3} \sum_{l=1}^3 h_{l1} = (0.095 + 0 + 0) / 3 = 0.03$$

Population 2:  $\bar{h}_2 = 0.06$

Population 3:  $\bar{h}_3 = 0.07$

Population 4:  $\bar{h}_4 = 0.29$

2. Berechnung der mittleren genetischen Variabilität der vier Populationen:

$$\bar{H}_s = (0.03 + 0.06 + 0.07 + 0.29) / 4 = 0.11$$

3. Berechnung der gesamten genetischen Variabilität ( $\bar{H}_T$ ):

Um die gesamte genetische Variabilität aller vier Populationen berechnen zu können, müssen zuerst die mittleren Allelfrequenzen  $\bar{p}_i$  der vier Populationen für jeden Locus berechnet werden:

Mittlere Allelfrequenz $\bar{p}_i$ der Populationen 1-4		
<b>Locus 1</b>	<b>Allel 1</b>	$\bar{p}_1 = (0.95 + 0.90 + 0.88 + 0.75) / 4 = 0.87$
	<b>Allel 2</b>	$\bar{p}_2 = (0.05 + 0.10 + 0.12 + 0.25) / 4 = 0.13$
<b>Locus 2</b>	<b>Allel 1</b>	$\bar{p}_1 = (1 + 1 + 1 + 0.6) / 4 = 0.90$
	<b>Allel 2</b>	$\bar{p}_2 = (0 + 0 + 0 + 0.4) / 4 = 0.10$
<b>Locus 3</b>	<b>Allel 1</b>	$\bar{p}_1 = (1 + 1 + 1 + 1) / 4 = 1.00$

Anschliessend werden diese mittleren Frequenzen zur Berechnung der gesamten Variabilität pro Locus  $H_T$  verwendet (gemäss Gleichung 8):

$$H_{T(\text{Locus 1})} = 1 - (0.87^2 + 0.13^2) = 0.23$$

$$H_{T(\text{Locus 2})} = 0.18$$

$$H_{T(\text{Locus 3})} = 0$$

4. Berechnung der über die drei Loci gemittelten gesamten Variabilität ( $\bar{H}_T$ ) der vier Populationen:

$$\bar{H}_T = (0.23 + 0.18 + 0) / 3 = 0.137$$

5. Mit Kenntnis von  $\bar{H}_T$  und  $\bar{H}_S$  lässt sich der Anteil der genetischen Variabilität zwischen den Populationen ( $\bar{D}_{ST}$ ) ermitteln (gemäss Gleichung 9):

$$\bar{H}_T = \bar{H}_S + \bar{D}_{ST}$$

$$\bar{D}_{ST} = \bar{H}_T - \bar{H}_S$$

$$\bar{H}_S = 0.137 - 0.11 = 0.027$$

In relativen Anteilen ausgedrückt, sind 80% der gesamten genetischen Variabilität innerhalb der Populationen enthalten (0.11). Die restlichen 20% sind auf genetische Variabilität zwischen Populationen (bzw. auf genetische Unterschiede zwischen den Populationen) zurückzuführen (0.027).

#### Fallbeispiel III.5:

BOUVET et al. (1992) untersuchten mittels Proteinelektrophorese mehrere Subpopulationen des Rotauges (*Rutilus rutilus*) und der Äsche (*Thymallus thymallus*), die im Gebiet der Haut-Rhône (F) oberhalb Lyon sympatrisch vorkommen. Folgende genetische Populationsstruktur wurde ermittelt:

	Anz. Pop.	Anz. Loci	$\bar{H}_S$	$\bar{D}_{ST}$
<i>R. rutilus</i>	13	28	88.8 %	11.2 %
<i>T. thymallus</i>	10	34	57.9 %	42.1 %

Das Rotauge weist eine relativ geringe genetische Variabilität zwischen den untersuchten Populationen auf ( $\bar{D}_{ST} = 11.2\%$ ), was auf eine geringe Differenzierung zwischen flussaufwärts bzw. -abwärts lebenden Populationen sowie auf einen bedeutenden Genfluss zwischen den Populationen hinweist.

Die Äsche dagegen weist eine starke genetische Variabilität zwischen den untersuchten Populationen auf ( $\bar{D}_{ST} = 42.1\%$ ) was auf eine relativ klare Abgrenzung der Populationen und einen geringeren Genfluss zwischen diesen Populationen sowie auf kleine Bestände, die einer starken genetischen Drift ausgesetzt sind, schliessen lässt.

#### Fallbeispiel III.6:

RYMAN (1983) berechnete die genetische Variabilität von 32 Populationen des Lachses (*Salmo salar*) auf der Grundlage der Allelfrequenzen von 37 Genloci, wovon sieben polymorph waren. Aus der Tabelle wird ersichtlich, dass sich die genetische Vielfalt in verschiedene hydrographische Einheiten unterteilen lässt (genetische Distanz zwischen Populationen, die im gleichen Wasserlauf, in verschiedenen Wasserläufen, in verschiedenen Einzugsgebieten usw. leben):

Anzahl untersuchter Populationen	32
Anzahl untersuchter Genloci	37
Relative Anteile genetischer Variabilität	
- zwischen den Populationen	78.6 %
- zwischen Populationen des gleichen Flusses	2.8 %
- zwischen Populationen in Flüssen des gleichen Einzugsgebiets	6.1 %
- zwischen Pop. mit anadromer und nicht anadromer Lebensweise des gleichen Einzugsgebiets	0.2 %
- zwischen Pop. verschiedener Einzugsgebiete (Atlantik und Ostsee)	12.3 %

Die so berechneten Werte sind von grossem Nutzen für die Bewirtschaftung, da sie die biogeographischen Einheiten mit den grössten Anteilen genetischer Vielfalt identifizieren, d.h. jene, die als unabhängige Einheiten unbedingt geschützt werden müssen. Die Zusammenstellung zeigt, dass mehr als drei Viertel der gesamten genetischen Variabilität der Art auf die genetische Variabilität zwischen Populationen zurückzuführen ist (78.6%), und dass wiederum mehr als die Hälfte der verbleibenden Vielfalt auf der genetischen Variabilität zwischen Populationen verschiedener Einzugsgebiete beruht. Aus der Sicht einer kohärenten genetischen Bewirtschaftung des Lachses, die auf eine Maximierung des Wertes  $\bar{H}_T$  abzielt, sind zwei Massnahmen notwendig:

- die Erhaltung ausreichender Populationsgrössen, um einen hohen Heterozygotiegrad innerhalb der Populationen ( $\bar{H}_S$ ) beizubehalten;
- das Vermeiden des genetischen Austausches zwischen den Populationen der Einzugsgebiete des Atlantik und der Ostsee, um eine hohe genetische Distanz zwischen diesen Populationen zu erhalten ( $\bar{D}_{ST}$ ).

In diesem Fall ist die Berücksichtigung wandernder oder nicht wandernder Stämme nicht entscheidend, da dieses Merkmal nur zu 0.2% zur gesamten genetischen Variabilität ( $\bar{H}_T$ ) beiträgt.

---

### III.4. **Topik 4: Inzucht und Inzuchtdepression**

#### Definition

Der Inzuchtkoeffizient  $F$  kann als die Wahrscheinlichkeit definiert werden, dass beide Kopien eines beliebigen Gens im Erbgut eines Individuums Kopien des gleichen Allels eines gemeinsamen Vorfahren sind, d.h. abstammungsidentisch sind. Diese Wahrscheinlichkeit hängt von der genetischen Variabilität der Stichprobe ab:

$$F = 1 - \frac{V_t}{V_0} \text{ (Gleichung 12),}$$

wobei  $V_t$  der verbleibenden genetischen Variabilität zum Zeitpunkt  $t$  und  $V_0$  der ursprünglichen genetischen Variabilität entspricht.

Im allgemeinen wird das Konzept der relativen Zunahme des Verwandtschaftsgrads pro Generation ( $\Delta F$ ) verwendet. Dieses quantifiziert den Verlust an Variabilität im Vergleich zur vorangehenden Generation:

Die Zunahme  
des Inzucht-  
grades pro  
Generation  
hängt von  $N_e$  ab

$$\Delta F = \frac{1}{2N_e} \text{ (Gleichung 13)}$$

Die Inzucht  
reduziert den  
Heterozygotie-  
grad

Inzucht reduziert  
die Vitalität und  
Fruchtbarkeit  
und somit die  
Fitness

Im Gegensatz zur genetischen Zufallsdrift beeinträchtigt die Inzucht nicht die gesamte genetische Variabilität, - das heisst, die Anzahl und die relativen Häufigkeiten der Allele in der Population werden nicht verändert, - sondern bewirkt eine Erhöhung des Homozygotiegrades (FRANKEL & SOULE, 1981). Die negativen Folgen der Inzucht werden unter dem Begriff „**Inzuchtdepression**“ zusammengefasst. Die negativen Auswirkungen der Inzucht betreffen grundsätzlich Reproduktionsmerkmale (Fertilität, Alter bei Geschlechtsreife), Wachstums- und Überlebensrate (ROBERTSON, 1955; BOWMAN & FALCONER, 1960; FALCONER, 1981). Inzucht reduziert also die Vitalität und Fruchtbarkeit und somit die Fitness. Die **Inzuchtdepression** ist hauptsächlich eine Folge der Tatsache, dass nachteilige, rezessive Allele durch Inzucht homozygot werden.

Die schädlichen Auswirkungen der Inzucht wurden in wissenschaftlichen Untersuchungen für verschiedene Fischarten belegt: Karpfen *Cyprinus carpio* (MOAV & WOLFARTH, 1963), Bachsaibling *Salvelinus fontinalis* (COOPER, 1961) und Regenbogenforelle *Oncorhynchus mykiss* (AULSTAD & KITTLESON, 1971; GJERDE *et al.*, 1983; KINCAID, 1983).

Bei der Verwendung eines Laichtierstammes in Gefangenschaft sollte dieser Bestand gelegentlich mit Individuen der natürlichen Ausgangspopulation „aufgefrischt“ werden (siehe „offene“ Bewirt-

Mit einer offenen Bewirtschaftung kann die Inzucht eingeschränkt werden

schaftung, Teil II). Mit dieser Massnahme kann der Zuchttierbestand regeneriert und die genetische Ähnlichkeit mit der natürlichen Population erhalten werden. Zudem strebt der Inzuchtkoeffizient bei dieser Praxis zu einem Gleichgewichtswert:

$$F = \frac{1}{1 + 4M \cdot N_e} = \frac{1}{1 + 4K} \quad (\text{Gleichung 14}),$$

wobei  $M$  dem Erneuerungsgrad der Population ( $M = K / N_e$ ) entspricht, d.h. der Anzahl Laichtiere ( $K$ ) der natürlichen Ausgangspopulation, die jede Generation in die effektive Populationsgrösse ( $N_e$ ) des Laichtierstammes einfließen.

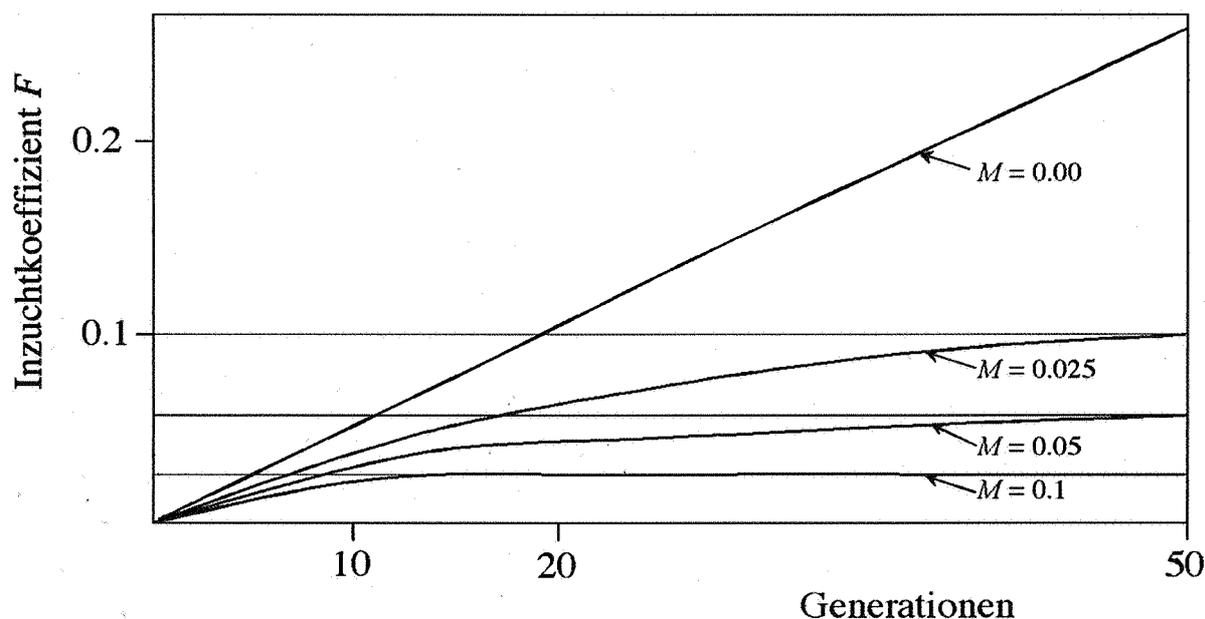


Abbildung III.2: Entwicklung des Inzuchtkoeffizienten  $F$  in einer Population in Gefangenschaft mit verschiedenen Werten für  $M$  (siehe Text) und einer konstanten effektiven Populationsgrösse von  $N_e = 100$ . Es werden konstante Allelfrequenzen für die Wildpopulation angenommen.

Der  $F$ -Wert kann auch als ein „Fixierungsindex“ der Allele aufgefasst werden, welcher die Wirkung der genetischen Zufallsdrift in relativ kleinen (endlichen) Populationen schätzt. Falls die Allelfrequenzen an einem Locus über die Generationen nicht schwanken, ist  $F = 0$ . Das heisst, die genetische Variabilität ist stabil. Wenn durch die genetische Zufallsdrift die Fixierung eines Alleles erfolgt (also der totale Verlust der genetischen Variabilität an einem Locus), ist  $F = 1$ . Abbildung III.2 zeigt die Entwicklung des  $F$ -Indexes eines selektiv neutralen Genlocus im Verlauf der Generationen für verschiedene Werte von  $M$ . Ist  $M$  grösser als 0, so erreicht  $F$  nach einigen

Generationen einen Gleichgewichtswert. Wir stellen ebenfalls fest, dass wenige Immigranten pro Generation genügen, um den  $F$ -Wert möglichst klein zu halten. Für einen Laichtierstamm mit  $N_e = 100$  nimmt der Inzuchtkoeffizient  $F$  einen Gleichgewichtswert von unter 0.05 an ( $M = 5 / 100 = 0.05$ , Abb. III.2), falls jede Generation des Stammes mit fünf Männchen ( $K = 5$ ) aus der natürlichen Population „aufgefrischt“ wird. Im Falle einer „geschlossenen“ Bewirtschaftung (siehe Teil II) würde der Inzuchtkoeffizient mit jeder Generation um 0.5% ansteigen (siehe Gleichung 13).



### III.5. *Topik 5: Domestikation*

*Die natürlichen Umweltbedingungen unterscheiden sich von denjenigen in der Fischzucht*

*Die Selektionskräfte, die in der Fischzucht wirken, unterscheiden sich von denjenigen im natürlichen Habitat*

*Das Einsetzen von stark domestizierten Fischen trägt nicht zum Erhalt der Wildpopulation bei*

Die Umweltbedingungen eines Habitats beeinflussen massgeblich die Art und Stärke des Selektionsdrucks, welchem die dort lebenden Individuen ausgesetzt sind. Die genetisch bedingten Eigenschaften besser adaptierter Tiere werden sich auf Kosten anderer im Verlauf der Generationen durchsetzen. Dieses Prinzip der Selektion gilt auch für Populationen, die in Gefangenschaft gehalten werden. Die Bedingungen in der Gefangenschaft (Fischzucht) unterscheiden sich meist erheblich von denjenigen im natürlichen Lebensraum. In der Fischzucht werden die Fische in sehr hohen Dichten gehalten. Sie werden mit einem Maximum an Nahrung versorgt und zeigen daher ein starkes Wachstum. Zudem leben sie in einem vor Prädatoren geschützten Lebensraum. Unter diesen künstlichen Bedingungen favorisiert die Selektion das Überleben und die Fortpflanzung von Individuen mit ganz anderen genetisch bedingten Eigenschaften, als es im natürlichen Lebensraum der Fall wäre. Beispielsweise hat das Flüchten vor einem Prädatator (eine Verhaltensweise, welche erbliche Komponenten aufweist), die Tendenz nach mehreren Generationen in der Fischzucht zu verschwinden, weil dort Fressfeinde fehlen (JOHNSON *et al.*, 1996). In einer natürlichen Umgebung gehört ein solches Fluchtverhalten jedoch zu den wichtigsten Anpassungen. BEREJKIAN *et al.* (1996) dokumentierten weitere bedeutende Verhaltensänderungen bei Fischen nach vier bis sieben Generationen in der Gefangenschaft. Folglich kann das unter Zuchtbedingungen stark unterschiedliche Selektionsregime bedeutende Veränderungen der genetischen Eigenschaften einer Population bewirken: es handelt sich dabei um das Phänomen der **Domestikation** (KINCAID, 1993).

Von einem Besatz mit Fischen, welche über mehrere Generationen in Gefangenschaft gezüchtet wurden (und welche daher stark domestiziert sind), ist entschieden abzuraten, weil diese Praxis grundsätzlich keine positiven Effekte für natürliche Populationen mit sich bringt. Diese eingesetzten Fische, welche schlecht an die natürlichen Umweltbedingungen angepasst sind, haben zwar eine verminderte Überlebenschance, ihre Präsenz im natürlichen Habitat stellt jedoch einen zusätzlichen Stress (erhöhte intraspezifische Konkurrenz um Ressourcen) für die Tiere der natürlichen Population dar. Falls die eingesetzten Fische trotzdem bis zur Fortpflanzung überleben, besteht die Gefahr einer Hybridisierung mit Individuen der Wildpopulation. Ein andauernder Besatz kann dadurch zu einer Verdrängung der natürlichen und lokal besser adaptierten Populationen führen. Dieser Prozess kann durch eine *Outbreeding Depression* (siehe *Topik 6*), die zu einem starken Rückgang der Fitness führt, beschleunigt werden und hat auch eine bedeutende Reduktion der

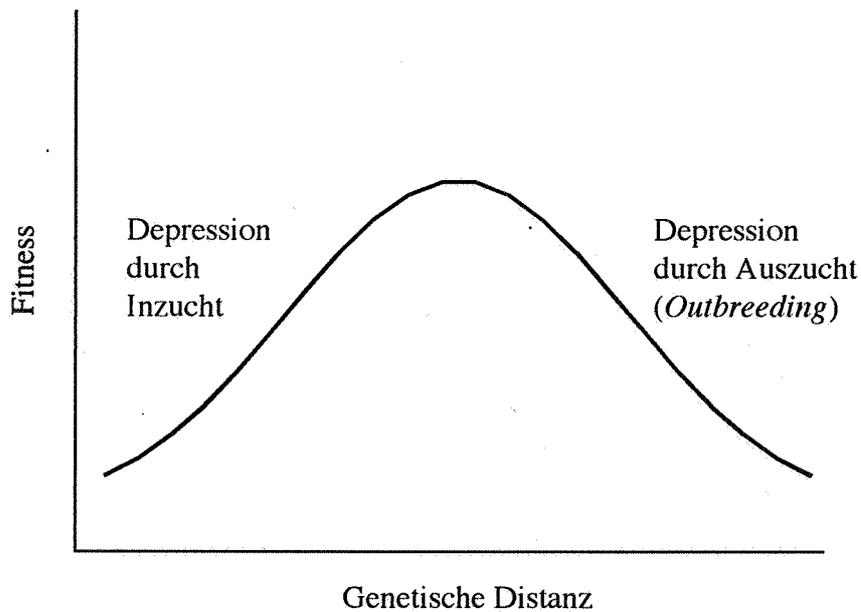
genetischen Vielfalt der bewirtschafteten Populationen zur Folge, da die verwendeten Zuchtstämme meist stark ingezüchtet sind (siehe *Topik 4*). Zum Beispiel zeigte GUYOMARD (1989), dass die Verdrängung gewisser natürlicher Forellenpopulationen durch domestizierte Zuchtstämme allein in den Gewässern Frankreichs zu einer Abnahme der genetischen Variabilität von über 50% führte.

### III.6. *Topik 6: Hybridisierung und Outbreeding depression*

- Definition** Man spricht von *Outbreeding Depression*, wenn eine verminderte Fitness bei Nachkommen einer Kreuzung (Hybridisierung) zwischen Individuen verschiedener Populationen der gleichen Art auftritt. Diese Reduktion der Fitness kann sich bei der F<sub>1</sub>-Nachkommenschaft oder meist erst in den folgenden Generationen manifestieren. Oft zeigt die F<sub>1</sub>-Generation eine erhöhte Fitness im Vergleich zu ihren Eltern (LERNER 1954; THORNHILL, 1993), während dann aber eine dramatische Reduktion der Fitness in der zweiten Generation auftritt (WU & PALOPOLI, 1994).
- Koadaptierte Genkomplexe** *Outbreeding Depression* kann mit der Theorie **koadaptierter Genkomplexe** (DOBZHANSKY, 1970) erklärt werden. Koadaptierte Genkomplexe sind spezifische Allelkombinationen, welche mehrere Gene umfassen, und die im Zusammenspiel selektiv vorteilhafte Phänotypen hervorbringen. Die Bildung solcher Komplexe erfolgt durch die lokale Anpassung der Populationen an die spezifischen Umweltbedingungen in ihren Habitaten oder durch die „gegenseitige Anpassung“ der Gene innerhalb eines Genoms (intrinsische Koadaptation; TEMPLETON, 1986). Im zweiten Fall entwickeln sich diese Genkomplexe nicht als adaptive Antwort auf das – durch die örtlichen Umweltvariablen bestimmte – Selektionsregime, sondern sind „Anpassungen“ an die „genetische Umwelt“ innerhalb der Organismen. Haben sich solche koadaptierte Genkomplexe in einer Lokalpopulation ausgebildet, so führt eine Hybridisierung mit einer genetisch weit entfernten Population nicht zu einem Verlust von Genen, sondern zu einer Neuordnung der ursprünglichen Kombinationen genetischer Varianten der lokalen Population. Die potentielle Gefahr für die Lokalpopulation durch solche Neuordnungen des Erbgutes besteht folglich im Auseinanderbrechen der lokalen, **koadaptierten Genkomplexe**, deren Zustandekommen das Ergebnis langfristiger Anpassungsprozesse war. Das Auseinanderbrechen führt dann zur Bildung nicht koadaptierter Allelkombinationen in den folgenden Generationen und somit zu einer generellen Fitnessreduktion durch *Outbreeding Depression*. Im allgemeinen ist dieser Effekt umso ausgeprägter, je grösser die genetische Distanz zwischen den Populationen bzw. Individuen ist (ALTUKHOV *et al.*, 1983; Abb. III.3).
- Lokale Anpassung**
- Intrinsische Koadaptation**
- Potentielle Gefährdung durch Hybridisierung** Ein Besatz mit genetisch weit entfernten Fischen stellt folglich eine potentielle Gefährdung der natürlichen Lokalpopulation durch *Outbreeding Depression* dar, wenn es zu einer **Hybridisierung** kommt. Diese Gefahr kann leicht unterschätzt werden, da die Fitnessreduktion durch *Outbreeding Depression* manchmal erst nach mehreren Generationen introgressiver Hybridisierung erfolgen kann (ROUGHGARDEN, 1979; STAHL, 1981 bei
- Je grösser die genetische Distanz zwischen Populationen ist, umso ausgeprägter ist die Outbreeding Depression**

*Salmo salar*).

In Abbildung 3 ist die theoretische Beziehung zwischen der Fitness von Individuen und der genetischen Distanz zwischen deren Eltern schematisch dargestellt. Eine Reduktion („Depression“) der Fitness in der Nachkommenschaft kann sowohl bei „zu nahe“ verwandten Eltern (Inzucht) als auch bei „zu weit entfernt“ verwandten Eltern auftreten.



**Abbildung III.3:** Schematische Darstellung der Abhängigkeit der Fitness der Nachkommen von der genetischen Distanz zwischen sich kreuzenden Individuen.

### III.7. **Topik 7: Einheiten der nachhaltigen Bewirtschaftung und des Artenschutzes**

Die erste Frage die sich beim Artenschutz und bei einer nachhaltigen Bewirtschaftung stellt, ist die Definition von geeigneten Einheiten. Mit anderen Worten geht es um die Frage: was genau soll geschützt werden?

#### *ESU-Konzept*

Ein erstes Konzept zur Definition von Einheiten wurde von RYDER (1986) und WAPLES (1991, 1995) entwickelt. Es schlägt die Erhaltung evolutionärer Hauptlinien einer Art vor. Dieses Konzept, das als ESU-Konzept (*Evolutionary Significant Unit*) bezeichnet wird, wurde ursprünglich für die nachhaltige Bewirtschaftung pazifischer Lachse entwickelt. Es kann jedoch prinzipiell auch bei allen anderen Arten angewandt werden. Unter einem ESU versteht man: „eine Population oder eine Gruppe von Populationen, die (1) fortpflanzungsmässig von anderen Einheiten der gleichen Art genügend isoliert ist, und die (2) eine bedeutende evolutionäre Komponente der Art repräsentiert“ (WAPLES, 1991). So besteht zum Beispiel die Forelle (*Salmo trutta*) aus mindestens fünf evolutionären Hauptlinien (LAIKRE *et al.*, 1999; BERNATCHEZ, 2001), wobei jede dieser Linien ein ESU repräsentiert. Im Rahmen einer nachhaltigen Bewirtschaftung müssen die evolutionären Eigenheiten dieser Linien erhalten und eine künstliche Vermischung vermieden werden.

#### *OCU-Konzept*

In manchen Fällen können diese Einheiten nicht ausschliesslich auf Grund biologischer Kriterien definiert werden. Meistens ist auch die genetische Populationsstruktur nicht oder unvollständig bekannt, und es ist daher nicht möglich, die evolutionären Hauptlinien dieser Arten zu identifizieren. Für diese Situationen, welche auf die meisten Arten zutreffen, wurde das OCU-Konzept (*Operational Conservation Units*, DODSON *et al.* 1998) vorgeschlagen. Das OCU-Konzept ist eine Verknüpfung von biologischen Kriterien (im Prinzip den ESUs) und sozio-ökonomischen Kriterien. Die OCUs stellen also einen gewissen Kompromiss für die Definition von Einheiten des Artenschutzes und der nachhaltigen Bewirtschaftung dar. Dieser Kompromiss ist vertretbar, solange damit die Erhaltung der genetischen Vielfalt einer Art gewährleistet ist.

#### *MU-Konzept*

Für eine nachhaltige Bewirtschaftung von Arten, die aus vielen isolierten Populationen bestehen und eine schnelle radiative Evolution zeigen, wurde das MU-Konzept (*Management Unit*, MORITZ, 1994 a,b) vorgeschlagen. Die MUs sind als Untereinheiten von ESUs definiert. Im Gegensatz zum ESU-Konzept basiert das MU-Konzept prinzipiell auf der aktuellen Populationsstruktur (Allelfrequenzen) und nicht auf der phylogenetischen Struktur (historische Dimension) der Art. Für manche Gruppen wie zum

Beispiel für die Koregonen, ist eine Anwendung des MU-Konzepts gerechtfertigt, da es den Schutz jeder genetisch differenzierten Form ermöglicht. Eine nachhaltige Bewirtschaftung, welche auf das ESU-Konzept aufbaut, würde nach den zurzeit gängigen Kriterien die Gesamtheit aller Koregonenpopulationen des Alpenraumes als ein einziges ESU betrachten. Dagegen würden unter dem MU-Konzept alle genetisch differenzierten Formen einschliesslich derer, die im gleichen See vorkommen, als getrennte Einheiten definiert werden.

*Bewirtschaftungs-  
massnahmen  
müssen auf der  
Ebene von Lokal-  
populationen  
erfolgen*

An dieser Stelle muss darauf hingewiesen werden, dass ESUs und OCUs übergeordnete Einheiten sind, welche in der Regel aus mehreren, genetisch differenzierten Populationen zusammengesetzt sind. Jegliche Schutz- und Bewirtschaftungsmassnahmen müssen grundsätzlich auf der Ebene von Lokalpopulationen innerhalb dieser Einheiten erfolgen (siehe Teil II, Abschnitt II.5.4. und Teil III, *Topik 8*). In diesem Sinne bietet auch das MU-Konzept keine grundsätzlichen Neuerungen für die Definition von Schutz- bzw. Bewirtschaftungseinheiten. Hingegen birgt das MU-Konzept die Gefahr, dass auf Grund fehlender Daten oder geringer genetischer Differenzierung mehrere Population zu einem MU zusammengefasst werden (Moritz 1994b). Folglich sollte auch das MU nicht automatisch mit der Bewirtschaftungseinheit Lokalpopulation gleichgesetzt werden. Schliesslich muss erwähnt werden, dass eine einheitliche Definition dieser Einheiten und deren Interpretation immer noch Gegenstand von Diskussionen ist.

### III.8. *Topik 8: Empfehlungen der Arbeitsgruppe „Troutconcert“*

*Eine internationale Expertengruppe erarbeitete ein Konzept zum Erhalt der genetischen Diversität der Forelle*

Im Rahmen des EU-Projektes *Fisheries and Agriculture Research (FAIR): Concerted action on identification, management and exploitation of genetic resources in the brown trout Salmo trutta* (abbreviated as „Troutconcert“) wurde von einer Expertengruppe der Populationsgenetik ein Konzept zum Schutz und Bewirtschaftung der Forelle erarbeitet (LAIKRE *et al.*, 1999). Dieser sehr ausführliche Bericht beschreibt den heutigen Kenntnisstand bezüglich der Erhaltung der genetischen Diversität der Forelle in Europa. Er listet die wichtigsten Ursachen auf, welche die genetische Diversität gefährden, und liefert eine Synthese von Massnahmen für die Erhaltung der genetischen Vielfalt. Die zahlreichen Ursachen, welche die natürlichen Forellenpopulationen gefährden, fassen die Experten in drei Hauptkategorien zusammen:

*Drei Hauptkategorien der Gefährdungsursachen*

- Zerstörung der Habitate (Verschmutzung, Hindernisse für Fischwanderungen etc.);
- Befischung (Überfischung, selektive Fischerei etc.);
- Besatz (Hybridisation, Einschleppung von Krankheiten etc.)

*Die bisherige Besatzpolitik bei Forellen muss als eine Gefahr betrachtet werden*

Die Experten fällen ein strenges Urteil über die bis heute verbreitete Besatzpolitik: *„Eine spezielle Aktivität, welche zu einer ernsthaften Gefährdung von Forellenpopulationen in vielen europäischen Ländern führt, ist der Besatz. Natürliche Populationen werden mit einer grossen Anzahl translozierter Fische "gesteigert", welche oft aus Fischzuchten stammen. Der Besatz stellt eine besonders ernsthafte Gefahr dar, weil er allgemein als nützliche Massnahme und als Mittel, um eine natürliche Population zu "unterstützen", angesehen wird. In der Realität kann er jedoch zum Aussterben oder zur ernsthaften Reduktion des Genpools der lokalen Population führen. Häufig repräsentieren die ausgesetzten Fische mehr oder weniger "domestizierte" Zuchtstämme. Selbst wenn die ausgesetzten Fische von derselben Population abstammen (Supportive Breeding), besteht ein Risiko negativer genetischer Effekte“* (Übersetzung des englischen Originaltexts; Kapitel 7, S. 65).

*Globale Strategie des Schutzes*

Die Expertengruppe schlägt schliesslich eine globale Strategie zum Schutz der genetischen Diversität der Forelle in Europa vor:

- Die Bewirtschaftung der Forelle muss in Übereinstimmung mit den Konventionen zum Schutz der biologischen Diversität erfolgen, welche

**Kompatibilität  
mit den  
internationalen  
Konventionen**

von den europäischen Staaten unterzeichnet wurden. Einige von ihnen, darunter die „*Biodiversity Convention*“, zielen auf generelle Prinzipien des Naturschutzes ab, während andere, wie z.B. die „*IUCN Red List of Threatened Animals*“, spezifisch individuelle Arten einschliesslich der Forelle erwähnen.

**Die Grundeinheit  
für Bewirt-  
schaftungs- und  
Schutzmass-  
nahmen ist die  
Lokalpopulation**

- Es ist unbedingt erforderlich zu erkennen, dass es ungenügend und unangebracht ist, die Art „Forelle“ als grundlegende Schutz- und Bewirtschaftungseinheit zu betrachten. Ein effektiver Schutz und eine effektive Bewirtschaftung müssen sich auf die genetische Diversität konzentrieren, welche auf der intraspezifischen Ebene existiert. Die Forelle besteht aus mehreren wichtigen evolutionären Gruppen, und es ist wichtig, sie alle zu erhalten. Das Konzept der „*Operational Conservation Units*“ (OCUs) stellt ein Werkzeug für die Beschreibung der Gruppen und die Fokussierung auf diese evolutionären Gruppen dar (DODSON *et al.*, 1998). Es muss jedoch unbedingt deutlich gemacht werden, dass diese OCUs nicht die Grundeinheit für Massnahmen der Bewirtschaftung und des Naturschutzes darstellen. **Die Grundeinheit sind die Lokalpopulationen.** Durch den Erhalt von Populationen innerhalb eines OCUs wird die genetische Diversität innerhalb des OCUs erhalten, und durch die Erhaltung der OCUs wird ebenfalls die genetische Diversität innerhalb der Forelle als Ganzes erhalten.

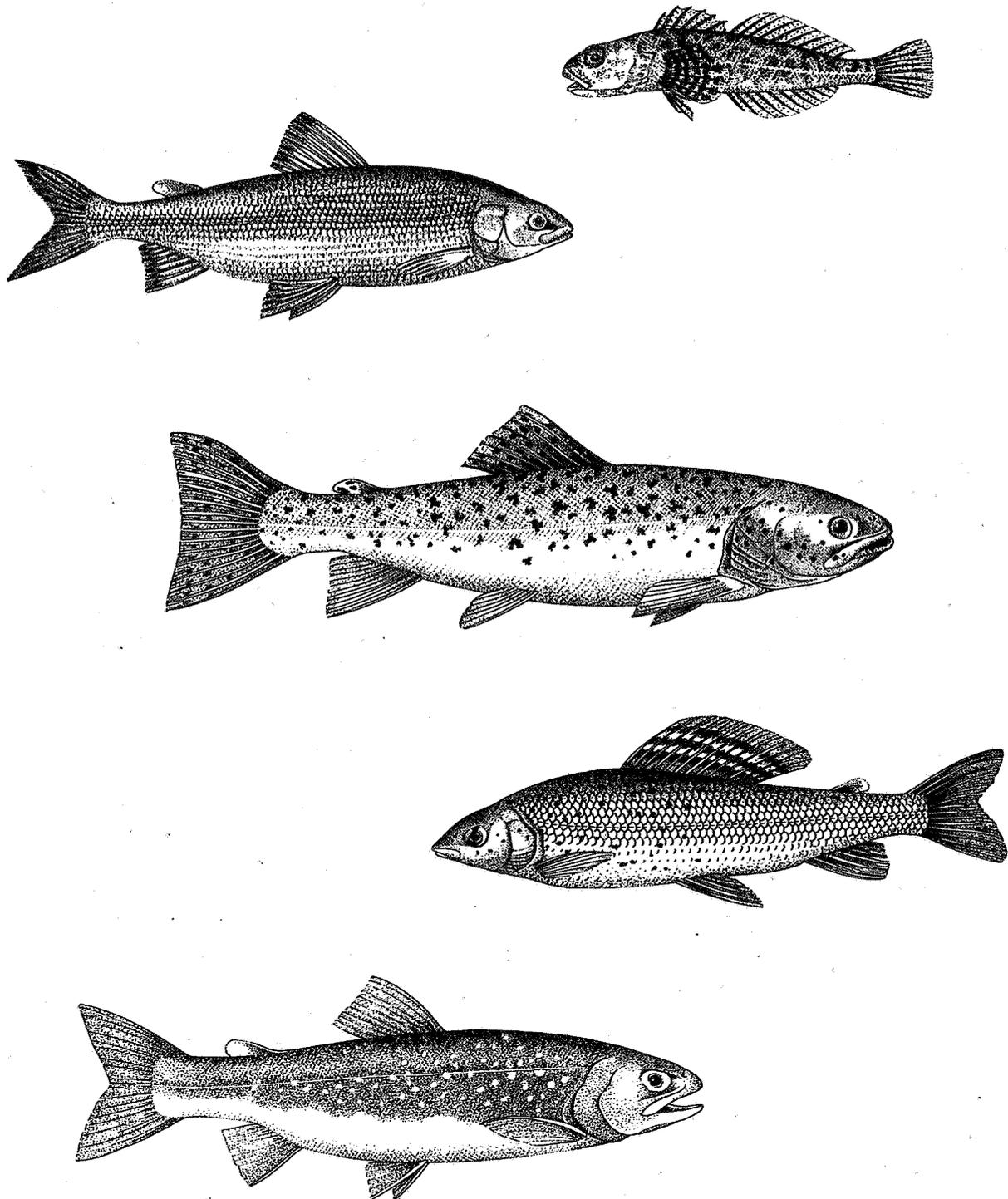
**Prioritäten-  
setzung beim  
Schutz von  
Populationen**

- In gewissen Fällen erlauben die verfügbaren Ressourcen nur den Erhalt einer begrenzten Anzahl von Populationen einer geographischen Region. In diesem Fall ist es notwendig, gezielt gewisse Populationen vorrangig zu schützen.

**Die Prinzipien  
einer nach-  
haltigen Bewirt-  
schaftung  
müssen in die  
Praxis integriert  
werden**

- Es existieren zahlreiche Texte mit Richtlinien zum Schutze lokaler Populationen. Einige beschreiben die generellen Prinzipien der Naturschutzbiologie, während andere spezifischer auf einzelne Arten ausgerichtet sind. Es ist unbedingt erforderlich, dass diese Richtlinien und Prinzipien bei der Bewirtschaftung von Forellenpopulationen in den verschiedenen europäischen Ländern berücksichtigt werden, und dass alle Länder Strategien für den Erhalt der Forelle entwickeln.

# TEIL IV





## IV. Zusammenfassung der bisherigen populationsgenetischen Untersuchungen

Teil IV dieser Publikation beinhaltet eine Zusammenfassung der populationsgenetischen Untersuchungen von Fischpopulationen in der Schweiz. Die wichtigsten Schlussfolgerungen, welche für den Schutz und die nachhaltige Bewirtschaftung der untersuchten Fischarten von Bedeutung sind, werden kurz besprochen. Diese Zusammenfassung hat nicht den Anspruch erschöpfend zu sein; der interessierte Leser kann sich auf die erwähnten wissenschaftlichen Publikationen beziehen, um umfassender Informationen zu erhalten. Zudem sind gewisse Daten noch lückenhaft und müssen in weiteren Studien vertieft werden. Die Untersuchungen sind mit Absicht mehrheitlich auf lachsartige Fische fokussiert (Forelle, Äsche, Seesaibling und Felchen), für welche eine nach Haupteinzugsgebieten getrennte Bewirtschaftung durch die eidgenössische Gesetzgebung vorgeschrieben ist. Trotz der intensiven Besatzprogramme bestätigen die genetischen Daten in allen Fällen noch die Existenz ursprünglicher biogeographischer Einheiten, welche genetische Eigentümlichkeiten aufweisen und deren Schutz von grosser Bedeutung ist. In diesem Zusammenhang ist der Vergleich mit einer Art (Groppe), welche nicht Objekt von Besatzmassnahmen war, besonders informativ.

*Lachsartige  
Fische als  
Beispiele für  
bewirtschaftete  
Arten...*

*...und die  
Groppe als  
Beispiel einer  
nicht bewirt-  
schafteten Art*



## IV.1. Forelle (*Salmo trutta*)

### Genetische Marker:

- *Proteinloci*  
(Enzyme)
- *mitochondriale*  
DNA

Die genetische Populationsstruktur der Forelle (*Salmo trutta*) in der Schweiz wurde von LARGIADÈR (1995; siehe auch LARGIADÈR & SCHOLL 1994, 1995, 1996; LARGIADÈR *et al.*, 1996) im Rahmen einer vom BUWAL finanziell unterstützten Dissertation untersucht. Die genetischen Analysen basieren auf der elektrophoretischen Untersuchung (mit Stärkegelen) von 19 Enzymsystemen, womit der genetische Polymorphismus von 43 Genloci erfasst werden konnte. Ergänzende Untersuchungen von Abschnitten der mitochondrialen DNA mit Hilfe der DNA-Sequenzanalyse und der SSCP-Analyse wurden von BAUMANN (1999) und von WIRTHNER (2001) im Rahmen von zwei Diplomarbeiten durchgeführt. Zudem wurde eine Reihe von kleinräumigen Studien der genetischen Populationsstruktur mit Hilfe von Mikrosatelliten-Markern durchgeführt (LARGIADÈR, 2001; LARGIADÈR & EXCOFFIER, 2002; MEZZERA, 2000; MEZZERA & LARGIADÈR, 2001ab; SCHNEIDER, 1999; BOUILLE, unpubliziert), deren Resultate jedoch hier nicht näher erläutert werden.

### IV.1.1. Material

#### Populationen aus den vier Haupteinzugs- gebieten der Schweiz

Insgesamt wurden für die Studien von LARGIADÈR (1995), BAUMANN (1999) und WIRTHNER (2001) 73 Forellenpopulationen (ca. 2000 Individuen) der Schweiz genetisch untersucht. Davon stammten 28 Populationsstichproben aus dem **adriatischen Einzugsgebiet** (Po und Etsch), 29 Stichproben aus dem **Rhein-Einzugsgebiet**, 5 Stichproben aus dem **Donau-Einzugsgebiet** und 11 Stichproben aus dem **Rhône-Einzugsgebiet**.

### IV.1.2. Hauptresultate

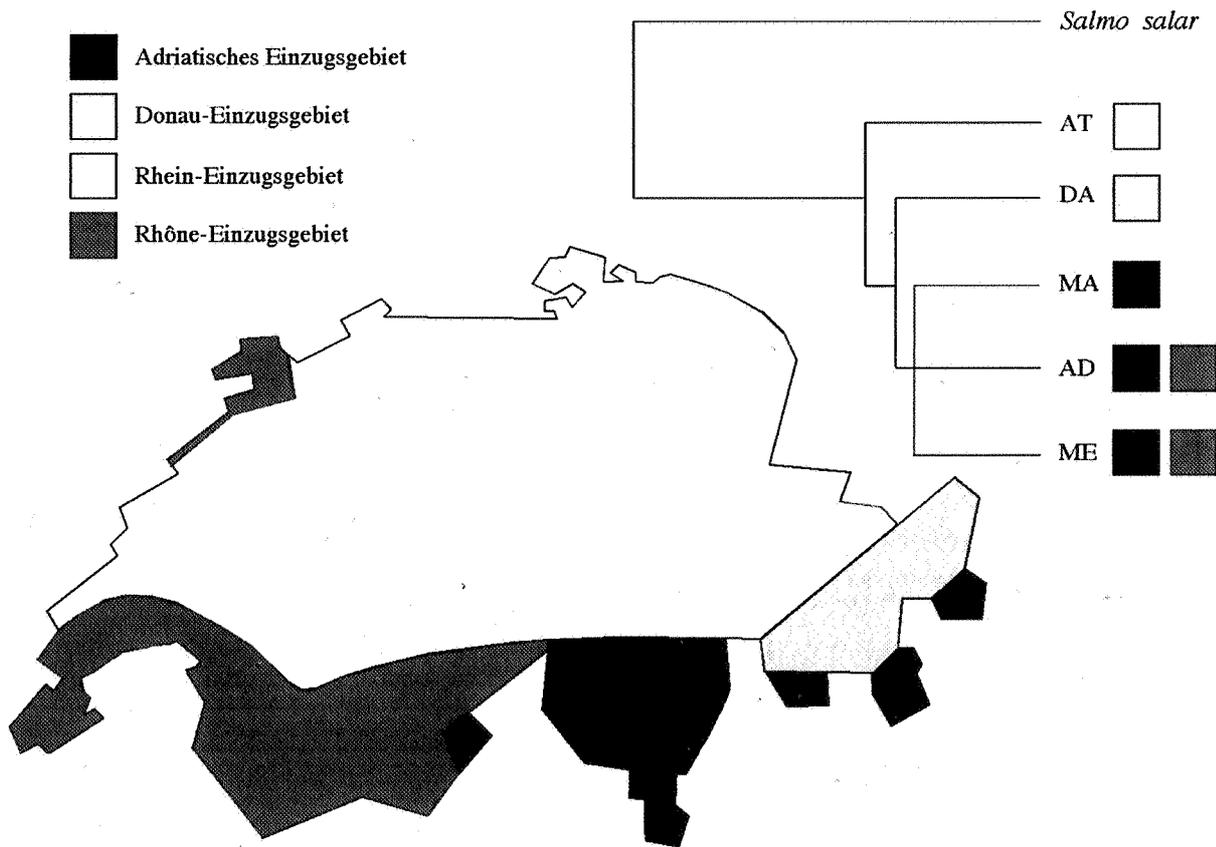
#### Starke genetische Differenzierung zwischen den Haupteinzugs- gebieten

#### Zwei Formen im Adria-Einzugs- gebiet

- Zwischen den ursprünglichen Forellenpopulationen der vier Haupteinzugsgebiete der Schweiz besteht eine starke genetische Differenzierung. Im adriatischen Einzugsgebiet kommen sogar zwei stark differenzierte Forellenformen nebeneinander vor, die sich, wie zwei gute Arten, natürlicherweise nicht vermischen: die Marmorforelle (*Salmo trutta marmoratus*) und eine „mediterrane“ Bachforelle (Abb. IV.1).

**Natürliche Populationsstruktur ist gefährdet**

- Die oben beschriebene ursprüngliche genetische Populationsstruktur ist zwar noch nachweisbar, jedoch besitzen die meisten der untersuchten Populationen (insbesondere in den adriatischen Einzugsgebieten, Abb. IV.2) eine genetische Zusammensetzung, die auf eine weitgehende Verdrängung der Lokalpopulationen durch eingesetzte Zuchtforellen (die von einer atlantischen Populationsgruppe abstammen) schliessen lässt.



**Abbildung IV.1:** Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den fünf evolutionären Hauptlinien der Forelle nach BERNATCHEZ (2001) und ihre natürliche Verbreitung in den Haupteinzugsgebieten der Schweiz (AT: atlantische Linie; AD: adriatische Linie; DA: Donaulinie; MA: *Salmo trutta marmoratus* -linie; ME: mediterrane Linie). Die beiden Linien AD und ME haben sich vor längerer Zeit natürlicherweise stark durchmischt und bilden gemeinsam eine mediterrane Populationsgruppe.

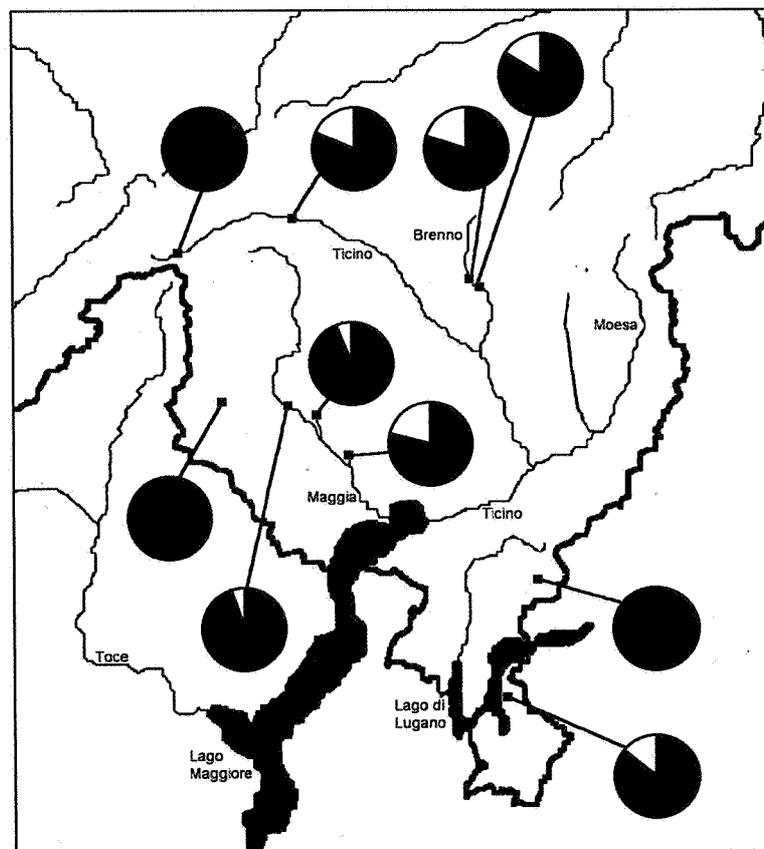
**Noch ursprüngliche Lokalpopulationen**

- Trotz des intensiven Besatzes mit atlantischen Zuchtforellen konnten einige wenige Populationen nachgewiesen werden, welche genetisch weitgehend als ursprünglich eingestuft werden können (z.B. die Doubsforelle bei St. Ursanne (JU) oder die Populationen des Donau-Einzugsgebiets im Engadin).

**Populationsstruktur im Rhône-Einzugsgebiet**

- Während im Doubs erwartungsgemäss Forellen einer mediterranen Populationsgruppe dominieren, besitzen die Populationen des restlichen Rhône-Einzugsgebiets der Schweiz (Genferseegebiet) mehrheitlich

genetische Varianten, die für die atlantische Populationsgruppe des Rheinsystems typisch sind. Obwohl die aktuellen Bestände des Genfersees wahrscheinlich mehrheitlich von eingesetzten atlantischen Zuchtforellen abstammen, können wir eine natürliche Besiedlung des Genferseegebiets durch atlantische Forellen aus dem Rhein-Einzugsgebiet aus erdgeschichtlichen Gründen nicht vollständig ausschliessen (vgl. Äsche und Groppe). Hingegen kann auf Grund der heutigen Datenlage eine natürliche Besiedlung des Genfersees durch Forellen der mediterranen Populationsgruppe nach der letzten Eiszeit als sehr wahrscheinlich angenommen werden.



**Abbildung IV.2:** Häufigkeitsverteilung von Genvarianten eingesetzter Zuchtforellen (schwarz) und ursprünglicher Forellenformen (weiss) in Populationen des Kantons Tessin. (Nach LARGIADÈR, 1995; verändert)

**Populationsstruktur im Rhein-Einzugsgebiet**

- Die ursprüngliche genetische Populationsstruktur der Forellen des Rhein-Einzugsgebiets wurde nicht vollständig durch den Besatz mit Zuchtfischen zerstört. Da jedoch die Populationen dieses Einzugsgebiets der gleichen Populationsgruppe angehören wie die früher verwendeten Besatzfische, ist eine Quantifizierung des Einflusses schwierig.

*Differenzierung zwischen Lokalpopulationen im Rhein-Einzugsgebiet*

- Obwohl nur 7.3% der gesamten genetischen Variabilität der Populationen des Rhein-Einzugsgebiets auf Unterschiede zwischen den Populationen zurückzuführen sind, lassen sich zwischen den meisten Populationen statistisch signifikante Unterschiede feststellen.

*Seeforellen*

- Die untersuchten Seeforellenpopulationen sind generell näher mit den Bachforellenpopulationen ihres Laichgewässers verwandt als mit den Seeforellenpopulationen anderer Gewässer.

### IV.1.3. Schlussfolgerungen

*Bewirtschaftung nach Haupteinzugsgebieten ist ungenügend*

In Anbetracht der Tatsache, dass ein grosser Teil der ursprünglichen Lokalpopulationen durch Besatz mit Zuchtforellen verdrängt worden sind, ist aus zwei Gründen eine sehr lokale Bewirtschaftung - dass heisst auf der Ebene von Lokalpopulationen - der Forellenbestände zu empfehlen:

*Generelles Vorkommen von domestizierten Zuchtfischen*

- Erstens wurden durch eine intensive und über 100 Jahre dauernde Besatzwirtschaft Populationen, welche zu einem grossen Teil oder vollständig von den eingesetzten atlantischen Zuchtforellen abstammen, in allen Einzugsgebieten etabliert. Folglich ist eine getrennte Bewirtschaftung der Haupteinzugsgebiete ungenügend, um eine weitere Durchmischung der stark differenzierten ursprünglichen Forellenformen der verschiedenen Einzugsgebiete zu verhindern.

*Die genetische Zusammensetzung kann stark zwischen benachbarten Populationen variieren*

- Zweitens ist es unmöglich, auf Grund der genetischen Zusammensetzung einer Population auf die genetische Zusammensetzung der benachbarten Population zu schliessen. Zum Beispiel kann eine Lokalpopulation des gleichen Flusses zu einem grossen Teil von eingesetzten Fischen abstammen, während die Nachbarpopulation flussabwärts trotz intensiven Besatzes kaum beeinflusst ist (LARGIADÈR & SCHOLL, 1996). Folglich besteht bereits bei einem Austausch von Individuen benachbarter Populationen eine beträchtliche Gefahr, eine der verbleibenden ursprünglichen Populationen zu gefährden.

*Genetik der Seeforelle*

Die Resultate bezüglich der genetischen Beziehungen zwischen Bach- und Seeforellen sind im Einklang mit den Befunden früherer Untersuchungen. Bei diesen zwei Formen handelt es sich nicht um zwei getrennte Unterarten, sondern um alternative Lebensstrategien innerhalb der gleichen Art. Generell hat jede Forelle das genetische Potential, eine der beiden Lebensweisen zu „wählen“ (JONSSON & JONSSON, 1993, ELLIOTT, 1994). Die „Entscheidung“ für eine Lebensweise erfolgt aufgrund eines komplexen Zusammenspiels von genetischen und umweltbedingten Faktoren. Die genauen Mechanismen sind jedoch völlig unbekannt. Dieses

flexible System erlaubt es den Forellenpopulationen, eine optimale Mischung der beiden Lebensweisen für ein bestimmtes Habitat zu finden. Populationen mit einer vollständig sesshaften Lebensweise („Bachforellenpopulation“) oder einer vollständig wandernden Lebensweise („Seeforellenpopulation“) sind wohl eher die Ausnahme. Folglich sollte eine Förderung von Seeforellenbeständen nicht ohne Kenntnis der lokalen genetischen Beziehungen zwischen den Seeforellen und den Bachforellen geplant werden.



## IV.2. Äsche (*Thymallus thymallus*)

### Genetische Marker:

- *Proteinloci*  
(Enzyme)

Die aktuelle genetische Populationsstruktur der Äsche in der Schweiz wurde von EPPE & PERSAT (1999) im Auftrag des BUWALs untersucht. Die genetischen Analysen basierten auf der elektrophoretischen Untersuchung (mit Stärkegelen) von 15 Enzymsystemen. Insgesamt wurde der genetische Polymorphismus von 21 Genloci auf diese Weise untersucht.

### IV.2.1. Material

*Populationen aus den vier Haupteinzugsgebieten der Schweiz*

Folgende 15 Standorte aus den vier grossen Flusssystemen der Schweiz wurden in den Jahren 1997 und 1998 beprobt:

**Rhein-Einzugsgebiet:** der Rhein (Binnenkanal) oberhalb des Bodensees (19 Individuen), die Aare bei Thun (16 Individuen), der Rhein bei Stein am Rhein unterhalb des Bodensees (10 Individuen), der Rhein bei Schaffhausen unterhalb des Wasserkraftwerkes (10 Individuen), der Rhein unterhalb des Rheinfalls (10 Individuen), die Reuss bei Luzern (10 Individuen), der Linthkanal (15 Individuen) und die Orbe oberhalb des Lac de Joux (12 Individuen).

**Rhône-Einzugsgebiet:** der Doubs bei Saint-Ursanne (10 Individuen) und die Versoix (18 Individuen).

**Po-Einzugsgebiet:** der Ticino bei Claro (8 Individuen), der Brenno bei Biasca (14 Individuen) und die Maggia bei Lodano (18 Individuen).

**Donau-Einzugsgebiet:** der Inn bei Samedan (30 Individuen).

### IV.2.2. Hauptresultate

*Grosse genetische Variabilität innerhalb der Populationen*

- Mit Ausnahme der genetisch monomorphen Population des Doubs zeigen alle anderen Populationen eine hohe genetische Variabilität innerhalb der Populationen (hohe Heterozyotiegrade an jedem Genlocus).

*Starke genetische Differenzierung zwischen den Haupteinzugsgebieten*

- Anhand dreier Enzymloci (CK-1, LDH-1 und PGDH-2) wurde eine starke genetische Differenzierung zwischen Populationen der verschiedenen Einzugsgebiete festgestellt.

**Populationsstruktur im Rhein-Einzugsgebiet**

- Die Populationen des Rhein-Einzugsgebiets sind genetisch relativ homogen, falls nur sechs der zehn polymorphen Loci betrachtet werden. Nur die Population des Binnenkanals zeigt eine leichte Differenzierung. Die restlichen vier Genloci zeigen jedoch eine hohe genetische Variabilität innerhalb des Einzugsgebiets (bzw. genetische Differenzierung zwischen den Populationen).

**Populationsstruktur im Rhône-Einzugsgebiet**

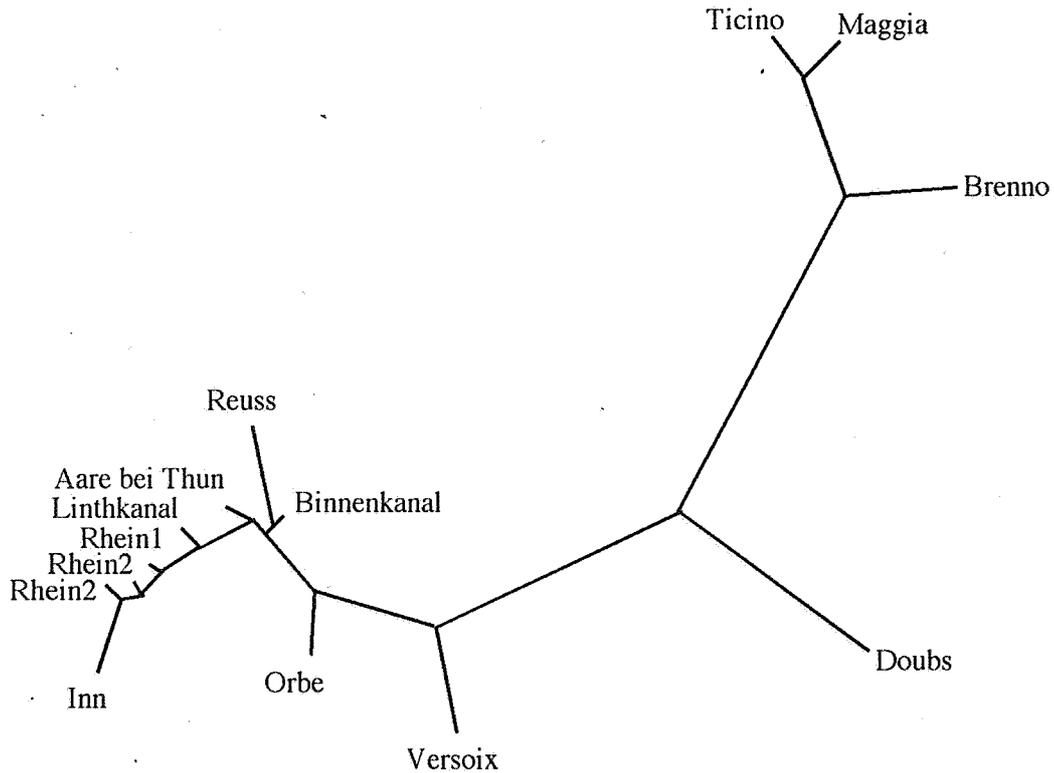
- Rhône-Einzugsgebiet: es konnte eine genetische Differenzierung zwischen den beiden untersuchten Populationen nachgewiesen werden. In der Population aus dem Doubs wiesen alle Individuen den gleichen Genotyp auf. Im Gegensatz dazu zeigt die Population der Versoix eine ausgeprägte Variabilität innerhalb der Population. Die Heterozygotie- und Polymorphiegrade gehören zu den höchsten Werten, die in dieser Untersuchung gemessen wurden. Die Population der Versoix weist eine ähnliche genetische Zusammensetzung auf wie die untersuchten Populationen des Rhein-Einzugsgebiets (Abb. IV.3). Obwohl die Populationen des Doubs und der Versoix beide aus dem Rhône-Einzugsgebiet stammen, gehören sie offensichtlich nicht der gleichen genetischen Populationsgruppe an. Eine französische Population (Loue) aus dem Rhône-Einzugsgebiet wies eine sehr ähnliche genetische Zusammensetzung wie die Population des Doubs auf. Dies lässt vermuten, dass die beiden Populationen einer ursprünglichen Rhône-Populationsgruppe angehören.

**Populationen des Po-Einzugsgebiets sind genetisch klar abgrenzbar**

- Über alle Loci betrachtet, bilden die Populationen des Po-Einzugsgebiets eine deutliche und homogene biogeographische Einheit, welche sich deutlich von den Populationen der anderen Einzugsgebiete unterscheidet (Abb. IV.3).

**Die Population des Inns aus dem Donau-Einzugsgebiet zeigt eine unerwartete genetische Zusammensetzung**

- Donau-Einzugsgebiet: eine einzige Population (diejenige des Inns) wurde analysiert. Diese Population zeigt eine ähnliche genetische Zusammensetzung wie die Populationen des Rhein-Einzugsgebiets (Abb. IV.3). Hingegen wurden bedeutende genetische Unterschiede zwischen der Population des Inns und anderen Populationen des Donausystems aus Österreich festgestellt.



**Abbildung IV.3:** Verwandtschaftsbaum der untersuchten Äschenpopulationen basierend auf Enzymdaten (Rhein 1: bei Schaffhausen; Rhein 2: bei Stein am Rhein; Rhein 3: unterhalb des Rheinfalls). (Nach EPPE & PERSAT, 1999; verändert)

### IV.2.3. Schlussfolgerungen

*Starke genetische Differenzierung zwischen den Haupteinzugsgebieten*

*Verdrängung der lokalen Population des Inns durch Äschen aus dem Rheingebiet*

Die Untersuchung stellte bedeutende genetische Unterschiede zwischen den Äschenpopulationen verschiedener Flusssysteme fest. In den meisten Fällen, wurde die ursprüngliche genetische Zusammensetzung der Einzugsgebiete kaum durch Introgression verändert. So weisen die Stichproben eine spezifische genetische Zusammensetzung in drei der vier untersuchten Haupteinzugsgebiete auf (Rhône, Po und Rhein). Dagegen deutet die genetische Zusammensetzung der Stichprobe aus dem Inn (Donau) auf eine vollständige Verdrängung der ursprünglichen Population durch eingesetzte Äschen aus dem Rheingebiet hin. Im Bezug auf die Bewirtschaftung unterstreichen diese Resultate deutlich die Notwendigkeit, diese Einzugsgebiete als eigenständige biogeographische Einheiten aufzufassen. Folglich sollten zwischen diesen Einheiten keine Äschen zu Besatzzwecken ausgetauscht werden, um diese natürliche genetische Differenzierung zwischen den Einzugsgebieten zu erhalten. Eine spezielle Situation beobachtet man bei den Populationen des Rhône-Einzugsgebiets. Während die Population des Doubs offenbar einer Rhôneline angehört, handelt es sich bei den Äschen aus der Versoix um Tiere einer Rheinlinie. Obwohl der aktuelle Bestand der Versoix sehr wahrscheinlich von

*Spezielle  
Situation im  
Rhône-Einzugs-  
gebiet*

eingesetzten Fischen abstammt, können wir eine natürliche Besiedlung des Genferseegebiets durch Äschen aus dem Rhein-Einzugsgebiet nicht vollständig ausschliessen. Der Genfersee und seine Zuflüsse war möglicherweise durch das Karstgebiet „Pertes du Rhône“ stark vom restlichen Rhônesystem isoliert, während eine Kolonisierung des Sees über das Rheinsystem nach der letzten Eiszeit für eine kurze Zeitmögich gewesen zu sein scheint. Die Hypothese einer natürlichen Besiedlung des Genferseegebiets über die Wasserscheide hinweg wird durch Resultate von Untersuchungen weiterer Fischarten (z.B. Groppe und Forelle) unterstützt. Folglich ist eine getrennte Bewirtschaftung der Äschenbestände des Genferseegebiets und des Doubs-Einzugsgebiets zu empfehlen.

### IV.3. Felchen (*Coregonus sp.*)

#### Genetische Marker:

#### - Mikrosatelliten (DNA-Marker)

Die genetische Populationsstruktur der Gattung *Coregonus* in der Schweiz wurde von DOUGLAS (1998; siehe auch DOUGLAS *et al.*, 1999) im Rahmen einer vom BUWAL finanziell unterstützten Dissertation untersucht. Die genetischen Analysen wurden mit Hilfe von Mikrosatelliten – einer speziellen Klasse von DNA-Markern – durchgeführt. Diese genetische Markerklasse zeichnet sich durch eine hohe Variabilität aus und ist daher besonders für die Untersuchung nahe verwandter Taxa geeignet.

#### IV.3.1. Material

#### 23 als „ursprünglich“ eingestufte Formen...

#### ...und neun als „zweifelhaft“ eingestufte Formen

Insgesamt wurden im Rahmen dieser Untersuchungen 32 Felchenformen der Schweiz beprobt (Tab. IV.1) Davon können 23 Formen aus acht Seen als „ursprünglich“ bezeichnet werden. Bei diesen besteht Grund zur Annahme, dass sie nicht von künstlich eingesetzten Fischen anderer Seen abstammen oder mit solchen vermischt worden sind. Für die übrigen neun Formen konnte die natürliche oder künstliche Herkunft nicht eindeutig bestimmt werden. Sie wurden deshalb als „zweifelhaft“ eingestuft. Zum Beispiel wurden seit Beginn des letzten Jahrhunderts massiv Felchen verschiedener Herkunft in den Genfersee eingesetzt (GERDEAUX, 1993); die Form, welche sich im See etablieren konnte, scheint der Palée aus dem Neuenburgersee zu sein (DOTTERENS, 1950). Gleichermassen ist der stammt der Lavarello des Lago Maggiore von eingesetzten Felchen von nördlich der Alpen ab, jedoch ist die genaue Herkunft unbekannt. Diese „zweifelhaften“ Populationen sind in Tabelle IV.1 mit einem Stern (\*) gekennzeichnet.

#### IV.3.2. Hauptresultate

#### Jede Felchen- form ist genetisch unterscheidbar

#### Genetische Ähnlichkeit zwischen den Formen des gleichen Sees

- Die 23 Felchenformen, die als ursprünglich eingestuft wurden, unterscheiden sich genetisch alle voneinander, einschliesslich der sympatrischen (= gemeinsam im gleichen See vorkommenden) Formen. Das bedeutet zum Beispiel, dass sich eine Bondelle aus dem Neuenburgersee von einer Bondelle aus dem Bielersee genetisch unterscheidet (Abb.IV.4).
- Die verschiedenen Formen des gleichen Sees stehen sich generell genetisch näher als ähnliche Formen aus verschiedenen Seen, sind aber trotzdem unterscheidbar. Zum Beispiel ist ein Albeli des Vierwaldstättersees näher mit einem Ballen des gleichen Sees verwandt als mit einem Albeli des Zürichsees oder des Walensees (Abb.IV.4).

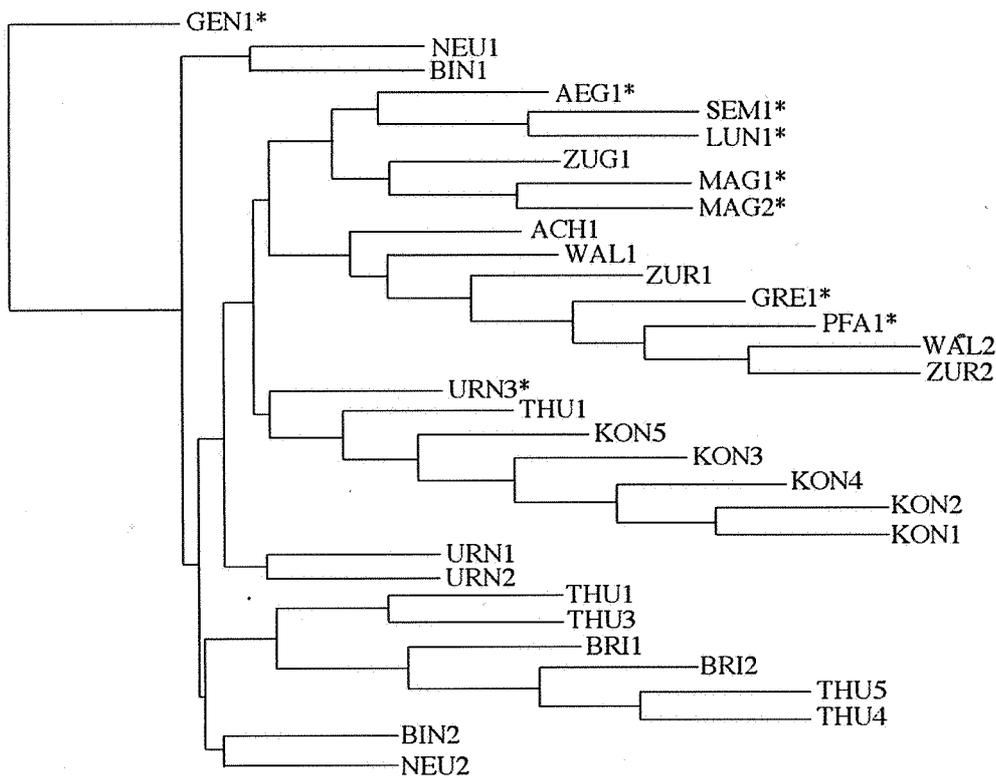
**Tabelle IV.1:** Untersuchte Forellenformen und ihre Herkunft.

<b>Population</b>	<b>Lokaler Name</b>	<b>Status</b>	<b>Probenstandort</b>	<b>Herkunftssee</b>
NEU1	Palée	ursprünglich	Neuenburgersee	Neuenburgersee
NEU2	Bondelle	ursprünglich	Neuenburgersee	Neuenburgersee
BIN1	Palée	ursprünglich	Bielersee	Bielersee
BIN2	Bondelle	ursprünglich	Bielersee	Bielersee
GEN1*	Palée	zweifelhaft	Genfersee	Neuenburgersee
THU1	Albock	ursprünglich	Thunersee	Thunersee
THU2	Ballen	ursprünglich	Thunersee	Thunersee
THU3	Kropfer	ursprünglich	Thunersee	Thunersee
THU4	Winterbrienzig	ursprünglich	Thunersee	Thunersee
THU5	Sommerbrienzig	ursprünglich	Thunersee	Thunersee
BRI1	Albock	ursprünglich	Brienzersee	Brienzersee
BRI2	Sommerbrienzig	ursprünglich	Brienzersee	Brienzersee
LUN1*	Felchen	zweifelhaft	Lungernsee	?
SEM1*	Sempacherballen	zweifelhaft	Sempachersee	?
URN1	Albeli/Weissfisch	ursprünglich	Vierwaldstättersee	Vierwaldstättersee
URN2	Ballen/Balchen	ursprünglich	Vierwaldstättersee	Vierwaldstättersee
URN3*	Blaufelchen	zweifelhaft	Vierwaldstättersee	Vierwaldstättersee
ZUG1	Balchen/Blaufelchen	ursprünglich	Zugersee	Zugersee
AEG1*	Balchen/Blaufelchen	zweifelhaft	Ägerisee	Zugersee
ZUR1	Albeli	ursprünglich	Zürichsee	Zürichsee
ZUR2	Felchen	ursprünglich	Zürichsee	Zürichsee
GRE1*	Felchen	zweifelhaft	Greifensee	Zürichsee
PFA1*	Felchen	zweifelhaft	Pfäffikersee	Zürichsee
WAL1	Albeli	ursprünglich	Walensee	Walensee
WAL2	Felchen	ursprünglich	Walensee	Walensee
KON1	Gangfisch	ursprünglich	Bodensee	Bodensee
KON2	Blaufelchen	ursprünglich	Bodensee	Bodensee
KON3	Sandfelchen	ursprünglich	Bodensee	Bodensee
KON4	Weissfisch	ursprünglich	Bodensee	Bodensee
KON5	Alpenrheinfelchen	ursprünglich	Bodensee	Bodensee
MAG1*	Lavarello	zweifelhaft	Lago Maggiore	?
MAG2*	Nuova forma	zweifelhaft	Lago Maggiore	?

**Sym- und allopatrische Formen**

**Verteilung der gesamten genetischen Variabilität**

- Jede Form (sympatrisch oder allopatrisch) stellt somit eine genetisch identifizierbare Population dar.
- 78% der gesamten genetischen Variabilität ( $= \bar{H}_T$ ; siehe *Topik 3*, Teil III) ist innerhalb der Populationen bzw. innerhalb jeder Form enthalten ( $= \bar{H}_S$ : relativer Anteil genetischer Variabilität innerhalb der Populationen; siehe *Topik 3*, Teil III).
- 17% der gesamten genetischen Variabilität können durch genetische Unterschiede zwischen den Populationen verschiedener Seen erklärt werden.
- 5% der gesamten genetischen Variabilität sind auf genetische Unterschiede zwischen Populationen (= Formen) des gleichen Sees zurückzuführen. Dieser tiefe Wert verdeutlicht die nahe Verwandtschaft zwischen den Formen innerhalb eines Sees. Wie jedoch bereits oben erwähnt wurde, stellen diese dennoch genetisch klar abgrenzbare und identifizierbare Einheiten dar.



**Abbildung IV.4:** Verwandtschaftsbaum der untersuchten Felchenpopulationen basierend auf Mikrosatellitendaten. Die Populationskürzel sind in Tabelle IV.1 erklärt. ACH1 ist eine Stichprobe einer Population aus dem Achensee (Österreich; Donaueinzugsgebiet). (Nach DOUGLAS, 1998; verändert)

**Die Herkunft der „zweifelhaften“ Populationen konnte nicht geklärt werden**

- Was die genetische Populationsstruktur der als „zweifelhaft“ eingestuften Populationen anbelangt, so konnten generell keine eindeutigen Aussagen darüber gemacht werden, ob diese Populationen tatsächlich auf einen Besatz mit einer bestimmten Felchenpopulation oder auf eine Vermischung verschiedener Felchenformen zurückgehen. So besitzen gewisse Populationen Genotypen, die sich relative stark von den Genotypen der vermuteten Ursprungspopulationen unterscheiden (z.B. der Palée des Genfersees, der von einem Besatz mit Palée aus dem Neuenburgersee abstammen soll, Abb. IV.4).

### **IV.3.3. Schlussfolgerungen**

**Jede Felchenform ist genetisch klar abgrenzbar**

**Eine nach Populationen getrennte Bewirtschaftung ist angezeigt**

Die Arbeiten von DOUGLAS (1998) und DOUGLAS *et al.* (1999) beweisen die genetische Eigenständigkeit der verschiedenen ursprünglichen Felchenformen des Zentralalpenraumes. Jede dieser Formen ist genetisch klar abgrenzbar und besitzt somit einen eigenständigen Genpool. Unter diesen Umständen sollte eine Bewirtschaftung unter allen Umständen getrennt nach Populationen erfolgen, damit jede dieser genetisch unterschiedlichen Formen erhalten werden kann. Folglich sollte auf jeglichen Austausch von Felchen zwischen den Seen verzichtet und jede Felchenform als eigenständige Population bewirtschaftet werden.

## IV.4. Seesaibling (*Salvelinus alpinus*)

### Genetische Marker:

#### - Mikrosatelliten (DNA-Marker)

Die genetische Populationsstruktur des Seesaiblings (*Salvelinus alpinus*) in der Schweiz und der benachbarten Länder wurde von BRUNNER (1997; siehe auch BRUNNER *et al.*, 1998) im Rahmen einer vom BUWAL finanziell unterstützten Dissertation untersucht. Die genetischen Analysen wurden mit Hilfe von Mikrosatelliten-Markern durchgeführt.

### IV.4.1. Material

#### Populationen aus drei Einzugsgebieten

Insgesamt wurden 15 Populationen aus dem Rhein-Einzugsgebiet (Boden-, Thuner-, Briener-, Neuenburger-, Walen-, Vierwaldstätter- und Zugersee), dem Rhône-Einzugsgebiet (Genfersee und Lac du Bourget) und dem Donau-Einzugsgebiet (Ammer-, Grundl- und Königsee) beprobt. Aus methodischen Gründen wurden die genetischen Beziehungen zwischen unterschiedlichen Saiblingsformen des gleichen Sees nicht untersucht.

### IV.4.2. Hauptresultate

#### Jede Population ist genetisch identifizierbar

- Jede untersuchte Saiblingspopulation unterscheidet sich genetisch von allen anderen Populationen.

#### Genetische Differenzierung zwischen den Einzugsgebieten

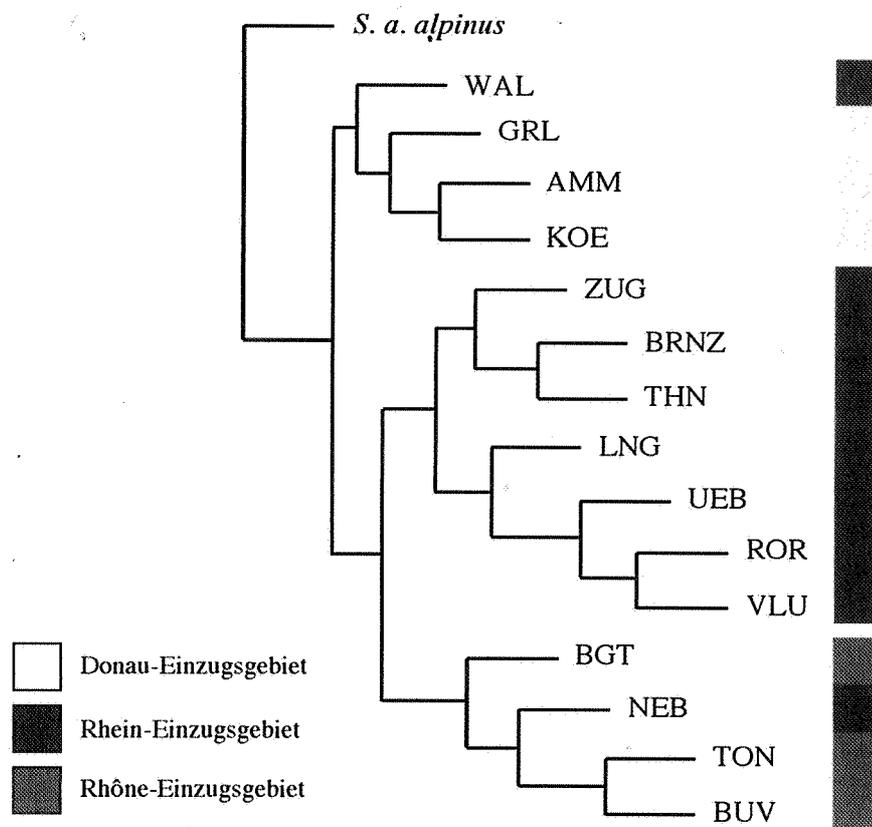
- Die Saiblingspopulationen des Alpenraumes bilden genetisch klar definierte Gruppen, die geographisch mit den Haupteinzugsgebieten übereinstimmen (Abb. IV.5). Ausnahmen sind die Populationen des Walensees und des Neuenburgersees: die Walenseepopulation zeigt eine ähnliche genetische Zusammensetzung wie die Populationen des Donau-Einzugsgebiets, und die Population des Neuenburgersees zeigt Ähnlichkeiten mit den Populationen des Rhône-Einzugsgebiets (Abb. IV.5). Der zweite Fall kann dadurch erklärt werden, dass die aktuelle Population des Neuenburgersees im Jahr 1979 durch einen Besatz mit Saiblingsen aus dem Genfersee gegründet wurde.

#### Spezialfall Genferseegebiet

#### Verteilung der gesamten genetischen Variabilität

- 63% der gesamten genetischen Variabilität ( $= \bar{H}_T$ ; siehe **Topik 3**, Teil III) ist innerhalb der Populationen enthalten ( $= \bar{H}_S$ : relativer Anteil genetischer Variabilität innerhalb der Populationen; siehe **Topik 3**, Teil III).
- 19% der gesamten genetischen Variabilität können durch genetische Unterschiede zwischen den Populationen innerhalb des gleichen Einzugsgebiets erklärt werden.

- 18% der gesamten genetischen Variabilität sind auf genetische Unterschiede zwischen verschiedenen Einzugsgebieten zurückzuführen.



**Abbildung IV.5:** Verwandtschaftsbaum der untersuchten Seesaiblingspopulationen basierend auf Mikrosatellitendaten. Stichprobenkürzel: Bodensee (UEB, LNG und ROR), Thunersee (THN), Brienersee (BRZ), Walensee (WAL), Zugersee (ZUG), Vierwaldstättersee (VLU), Neuenburgersee (NEB), Genfersee (TON und BUV), Lac du Bourget F (BGT) und drei Seen im Donau-Einzugszugsgebiet Deutschlands (AMM, KOE und GRL). *S. a. alpinus* ist eine Population aus Finnland. (Nach BRUNNER *et al.*, 1998; verändert)

### IV.4.3. Schlussfolgerungen

*Eine nach Populationen getrennte Bewirtschaftung ist angezeigt*

Es konnte eine deutliche genetische Differenzierung zwischen allen Populationen aufgezeigt werden. Ausserdem bilden die Populationen nach Einzugsgebieten getrennte Gruppen. Die Bewirtschaftung sollte daher unbedingt getrennt nach Populationen erfolgen. Das heisst, ein Austausch von Saiblings zwischen den Seen muss vermieden werden, damit der hohe Anteil an der gesamten genetischen Variabilität, welcher auf genetische Unterschiede zwischen Populationen zurückzuführen ist, erhalten werden kann.

## IV.5. Groppe (*Cottus gobio*)

### Genetische Marker:

- Proteinloci  
(Enzyme)
- mitochondriale  
DNA

Die genetische Populationsstruktur der Groppe (*Cottus gobio*) in der Schweiz wurde von ZBINDEN (1999) im Rahmen einer vom BUWAL finanziell unterstützten Diplomarbeit untersucht. Die genetischen Analysen basieren auf der elektrophoretischen Untersuchung (mit Stärkegelelektrophorese) von neun Enzymsystemen, womit der genetische Polymorphismus von 14 Genloci erfasst werden konnte. Zusätzlich wurden auch Abschnitte der mitochondrialen DNA mit Hilfe der DNA-Sequenzanalyse untersucht.

### IV.5.1. Material

#### Populationen aus drei Einzugsgebieten

Folgende 12 Standorte aus drei grossen Flusssystemen der Schweiz wurden zwischen 1996 und 1998 beprobt:

**Rhein-Einzugsgebiet:** die Aare bei Kiesen BE (21 Individuen), die Emme bei Lützelflüh BE (18 Individuen), die Saar bei Sargans SG (29 Individuen), der Werdenberger Binnenkanal bei Buchs SG (29 Individuen) und die Suze bei La Heutte BE (14 Individuen).

**Rhône-Einzugsgebiet:** der Doubs bei Saint-Ursanne JU (31 Individuen), der Doubs bei Subey JU (35 Individuen), der Torrent d'Yvorne bei Yvorne VD (4 Individuen), die Aubonne bei Montherod VD (8 Individuen) und die Saubrette bei Montherod VD (12 Individuen) und die Chevenne im Haute-Savoie F (20 Individuen).

**Po-Einzugsgebiet:** der Brenno bei Malvaglia TI (23 Individuen) und der Agno bei Verdeggio TI (21 Individuen).

### IV.5.2. Hauptresultate

#### Zwei genetisch differenzierte Populations- gruppen

- Anhand der Enzymdaten lassen sich zwei genetisch stark differenzierte Populationsgruppen erkennen: die Populationen des Doubs einerseits und alle übrigen Populationen der Rhône-, Rhein- und Po-Einzugsgebiete andererseits (Abb. IV.6). Die zweite Populationsgruppe weist für die untersuchten Loci eine ähnliche Zusammensetzung auf wie Gropfenpopulationen aus dem Donaugebiet (Abb. IV.6).

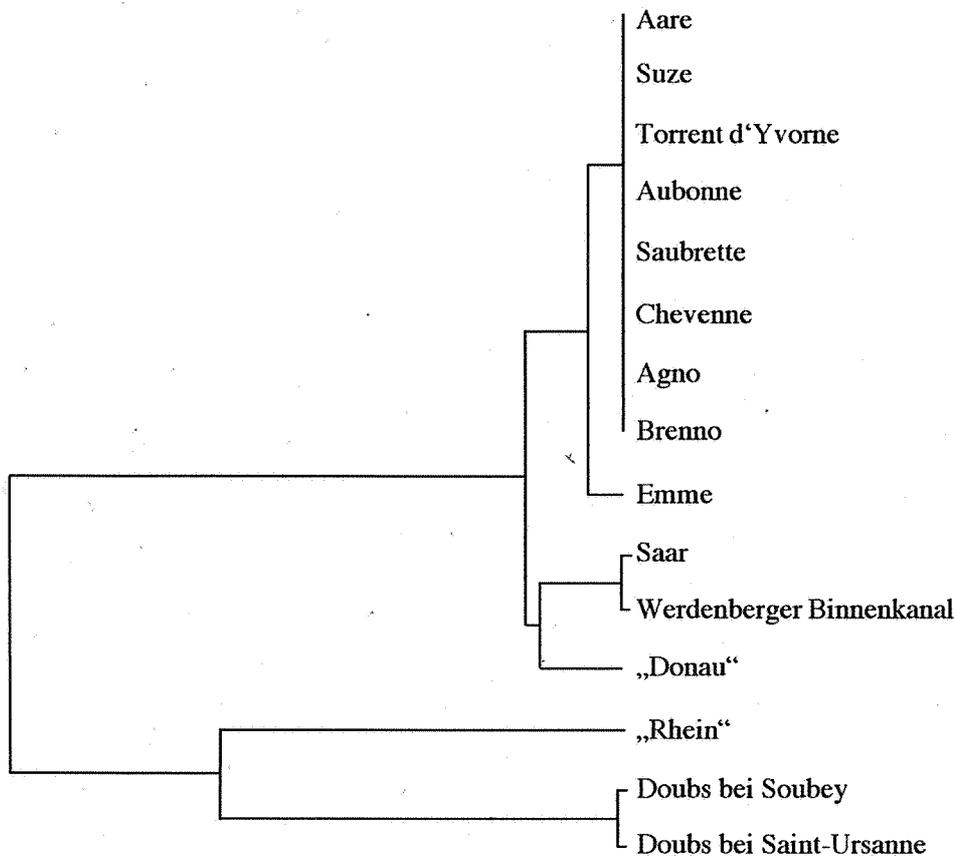
#### Höhere Auf- lösung mit mito- chondrialer DNA

- Die Untersuchung der mitochondrialen DNA ermöglicht eine weitere Auflösung der genetischen Populationsstruktur und zeigt, dass sich praktisch alle Populationen genetisch deutlich unterscheiden. Zum

Beispiel weisen die beiden Populationen aus dem Po-Einzugsgebiet mitochondriale DNA-Varianten auf, welche in den übrigen Populationen nicht gefunden wurden. In den meisten Fällen wurden bestimmte Varianten ausschliesslich in einer einzigen Population gefunden.

**Spezialfall  
Genferseegebiet**

- Im Genferseegebiet treten nur zwei nahe verwandte Varianten der mitochondrialen DNA auf. Interessanterweise wurde eine fast identische Variante in der Population der Emme (Rhein-Einzugsgebiet) gefunden.



**Abbildung IV.6:** Verwandtschaftsbaum der untersuchten Groppenpopulationen basierend auf Enzymdaten. „Rhein“ und „Donau“ sind Referenzpopulationen aus den entsprechenden Einzugsgebieten in Deutschland. (Nach ZBINDEN, 1999; verändert)

### IV.5.3. Schlussfolgerungen

Die genetische Populationsstruktur der Groppe in der Schweiz ist noch nicht ausreichend untersucht, um fundierte Empfehlungen bezüglich ihrer Bewirtschaftung zu machen. Die momentane Datenlage (Enzymdaten und mitochondriale DNA zusammengefasst) erlaubt jedoch bereits die Aussage,

***Mindestens drei  
übergeordnete  
Einheiten der  
Bewirtschaftung***

dass mindestens die drei untersuchten Einzugsgebiete als eigenständige biogeographische Einheiten aufzufassen sind. Folglich sollten zwischen diesen Einheiten keine Groppen ausgetauscht werden, um diese natürliche genetische Differenzierung zwischen den Einzugsgebieten zu erhalten. Eine spezielle Situation beobachtet man für die Populationen des Rhône-Einzugsgebiets. Wie bei den Äschen sind die Populationen des Doubs und des Genferseegebietes genetisch stark verschieden. Und ebenfalls wie bei den Äschen sind die Groppen des Genferseegebietes den Populationen des Rhein-Einzugsgebietes sehr ähnlich. Da bis heute praktisch kein Besatz mit Groppen stattgefunden hat, scheint eine natürliche Besiedlung des Genferseegebiets durch Groppen aus dem Rhein-Einzugsgebiet nach der letzten Eiszeit wahrscheinlich zu sein. Die Hypothese einer natürlichen Besiedlung des Genferseegebiets über die Wasserscheide hinweg wird durch Resultate weiterer Fischarten (z.B. Äsche und Forelle) unterstützt. Folglich ist eine getrennte Bewirtschaftung der Groppenbestände des Genferseegebiets und des Doubs-Einzugsgebiets zu empfehlen.



## Formelverzeichnis

Abk.:	Erklärung:	Formel:	Nummer:
$\Delta F$	Relative Zunahme des Verwandtschaftsgrads pro Generation	$\Delta F = \frac{1}{2N_e}$	(13)
$F$	Inzuchtkoeffizient	$F = 1 - \frac{V_t}{V_0}$	(12)
	Gleichgewichtswert des Inzuchtkoeffizienten bei Immigration	$F = \frac{1}{1 + 4M \cdot N_e} = \frac{1}{1 + 4K}$	(14)
$F_1$	Erste Filialgeneration (direkte Nachkommenschaft einer bestimmten Elterngeneration)		
$h_{ij}$	Heterozygotiegrad bzw. genetische Variabilität der Population $j$ am Locus $l$	$h_{ij} = 1 - \sum_{i=1}^k p_{ij}^2$	(10)
$\bar{h}_j$	Mittlerer Heterozygotiegrad bzw. genetische Variabilität der Population $j$ (gemittelt über die Anzahl ( $L$ ) untersuchter Loci).	$\bar{h}_j = \frac{1}{L} \sum_{l=1}^L h_{lj}$	(11)
$\bar{H}_S$	Mittlere genetische Variabilität innerhalb von Populationen einer Art ( $h_{ij}$ -Werte gemittelt über die Anzahl untersuchter Populationen und Loci).		
$H_S$	Mittlere genetische Variabilität innerhalb von Populationen an einem bestimmten Locus.		
$\bar{D}_{ST}$	Mittlere genetische Variabilität zwischen Populationen einer Art (gemittelt die über Anzahl untersuchter Populationen und Loci).		
$D_{ST}$	Mittlere genetische Variabilität zwischen Populationen an einem bestimmten Locus.		
$\bar{H}_T$	Gesamte genetische Variabilität einer Art (gemittelt die über die Anzahl untersuchter Populationen und Loci).	$\bar{H}_T = \bar{H}_S + \bar{D}_{ST}$	(9)
$H_T$	Gesamte genetische Variabilität einer Art an einem bestimmten Locus	$H_T = 1 - \sum_{i=1}^k \bar{p}_i^2; H_T = H_S + D_{ST}$	(8); (9)
$k$	Anzahl Allele an einem bestimmten Locus.		
$K$	Anzahl der eingewanderten Individuen		
$L$	Anzahl untersuchter Loci		
$M$	Immigrationsrate pro Generation	$M = K / N_e$	
$M_f$	Mittlere Anzahl Nachkommen pro Weibchen	$M_f = N_{f1} / N_f$	
$M_m$	Mittlere Anzahl Nachkommen pro Männchen	$M_m = N_{m1} / N_m$	
$N$	Anzahl Individuen	$N = N_m + N_f$	

Abk.:	Erklärung:	Formel:	Nummer:
$N_c$	Effektive Populationsgrösse der Laichtiere in der Zucht		
$N_e$	Effektive Populationsgrösse einer Population oder einer Populationsstichprobe:		
	- grober Schätzwert für die einer natürlichen Population entnommenen Laichtiere	$N_e = \frac{4N_m \cdot N_f}{N_m + N_f}$	(2)
	- Schätzwert mit Korrektur für ungleichen Fortpflanzungserfolg der Laichtiere	$N_e = \frac{4N_{em} \cdot N_{ef}}{N_{em} + N_{ef}}$	(6)
	- Schätzwert mit Korrektur für Schwankungen von $N_e$ über die Generationen	$\frac{1}{N_e} = \left(\frac{1}{t}\right) \cdot \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t}\right)$	(4)
	- Schätzwert im Falle eines unterstützenden Besatzes	$N_e = \frac{1}{\frac{x^2}{N_c} + \frac{(1-x)^2}{N_w}}$	(5)
$N_{fi}$	Gesamtzahl der Nachkommen		
$N_{ef}$	Effektive Anzahl weiblicher Laichtiere	$N_{ef} = \frac{N_f \cdot M_f - 1}{M_f + \frac{V_f}{M_f} - 1}$	(7')
$N_{em}$	Effektive Anzahl männlicher Laichtiere	$N_{em} = \frac{N_m \cdot M_m - 1}{M_m + \frac{V_m}{M_m} - 1}$	(7)
$N_w$	Effektive Populationsgrösse der Laichtiere in der Natur		
$N_f$	Reelle Anzahl weiblicher Laichtiere		
$N_m$	Reelle Anzahl männlicher Laichtiere		
$p_i$	Frequenz des Allels $i$ eines Genlocus		
$\bar{p}_i$	Durchschnittliche Allelfrequenz (d.h. über alle Populationen gemittelt) für das Allel $i$ von $k$ Allelen des untersuchten Genlocus		
$t$	Anzahl Generationen		
$V_s$	Genetische Variabilität einer Stichprobe von Laichtieren	$\frac{V_s}{V_T} = 1 - \frac{1}{2N_e}$	(1)
$V_f$	Varianz der Anzahl Nachkommen pro Weibchen	$\frac{1}{(N_f - 1)} \sum_{i=1}^{N_f} (x_i - M_f)^2$	Fallbeispiel III.3
$V_m$	Varianz der Anzahl Nachkommen pro Männchen	$\frac{1}{(N_m - 1)} \sum_{i=1}^{N_m} (x_i - M_m)^2$	Fallbeispiel III.3
$V_0$	Genetische Variabilität der Gründertiere eines Zuchtstammes		
$V_t$	Verbleibende genetische Variabilität nach $t$ Generationen	$V_t = V_0 \left[ 1 - \frac{1}{2N_e} \right]^t$	(3)

<b>Abk.:</b>	<b>Erklärung:</b>	<b>Formel:</b>	<b>Nummer:</b>
$V_T$	Gesamte genetischen Variabilität der Ausgangspopulation		
$x$	Relativer Beitrag an die Nachkommenschaft der Elterntiere in der Zucht ( $N_c$ )		
$x_i$	Anzahl Nachkommen eines bestimmten Laichtieres		

## Glossar

<i>Allel</i>	eine Variante eines bestimmten Gens.
<i>Art</i>	Gesamtheit aller Individuen, die sich unter natürlichen Bedingungen gemeinsam fortpflanzen, und aus deren Kreuzung fruchtbare Nachkommen hervorgehen.
<i>Chromosom</i>	Elemente des Zellkerns, welche die Gene enthalten.
<i>diploid</i>	Zustand eines Zellkerns, der seine Chromosomen in homologen Paaren und in doppelter Anzahl zur haploiden Grundzahl enthält. Bei diploiden, sich sexuell fortpflanzende Organismen stammt jeweils ein Chromosomensatz von der Mutter und der andere vom Vater.
<i>dominant</i>	beim Zusammentreffen eines <b>dominanten</b> und <b>rezessiven</b> Allels (Heterozygotie) wird das vom <b>dominanten</b> Allel determinierte Merkmal ausgebildet.
<i>effektive Populationsgrösse (<math>N_e</math>)</i>	$N_e$ entspricht der Populationsgrösse ( $N$ = Anzahl Individuen) einer idealen Population, die aus gleichvielen Männchen und Weibchen zusammengesetzt ist. In dieser Population pflanzen sich alle Individuen mit dem gleichen Erfolg fort und paaren sich zufällig.
<i>Fitness</i>	die durchschnittliche Anzahl Nachkommen eines bestimmten Genotyps ( $\Rightarrow$ auch als absolute Fitness bezeichnet). Die Fitness eines Genotyps wird durch dessen Überlebenswahrscheinlichkeit und Fortpflanzungsrate bestimmt.
<i>Gen</i>	Erbinheit, partikuläre Erbanlage, welche ein bestimmtes Merkmal determiniert.
<i>genetische Distanz</i>	Sammelbegriff für Masse, welche den Grad der genetischen Differenzierung (Verschiedenheit) zwischen Individuen, Populationen, Arten usw. quantifizieren.
<i>genetische Zufallsdrift</i>	die vom Zufall abhängige, also nicht durch Selektion gesteuerte genetische Veränderung (Schwankungen der Allelfrequenzen) einer Population in der Generationenfolge, insbesondere der Allelverlust in kleinen oder schwankenden Populationen.
<i>Genfluss</i>	Die Bewegung von Genen (Allelen) durch Genaustausch (z.B. durch Migration oder durch Besatz) zwischen Populationen.
<i>Genotyp</i>	Genetische (Allel-) Zusammensetzung eines Individuums an einem oder mehreren Genloci.

<i>haploid</i>	Zustand eines Zellkerns, der nur einen Satz unpaarer Chromosomen enthält, z.B. die Geschlechtszellen welche aus der Meiose hervorgehen.
<i>Heterozygote</i>	Zelle oder Organismus, die/der an einem bestimmten Locus zwei unterschiedliche Allele auf den homologen Chromosomen besitzt.
<i>Heterozygotie(-grad)</i>	ein Mass für die genetische Variabilität in einer Population, definiert als die Frequenz der Heterozygoten in der Population.
<i>homolog</i>	entsprechend, übereinstimmend.
<i>Homozygote</i>	Zelle oder Organismus, die/der an einem bestimmten Locus dasselbe Allel auf den homologen Chromosomen besitzt.
<i>Hybrisierung (Bastardierung)</i>	Kreuzung zwischen Individuen unterschiedlichen Genotyps aus der Nachkommen hervorgehen.
<i>Introgression</i>	das „Einfließen“ von Allelen / Genen einer Art, Unterart oder genetisch stark differenzierten Population in den Genpool einer anderen Art, Unterart oder genetisch stark differenzierten Population.
<i>Inzucht</i>	eine (fortgesetzte) Paarung naher Verwandter, die einen homogenisierenden Effekt auf das Erbmaterial hat und durch Homozygotie in ungewohntem Masse rezessive Merkmale zum Durchbruch kommen lässt. Dabei kann es sich sowohl um vorteilhafte wie um nachteilige Merkmale handeln, im allgemeinen überwiegen jedoch die Nachteile (z.B. Erbkrankheiten!) ⇒ <b>Inzuchtdepression</b> , und der Verlust an genetischer Variabilität vermindert die Anpassungsfähigkeit.
<i>Locus (Mz. Loci)</i>	Ort eines Gens auf dem Chromosom.
<i>Meiose (Reifeteilung)</i>	Zellteilungen, in deren Verlauf der diploide Chromosomensatz eines Organismus auf die Hälfte reduziert wird, und die zur Bildung der haploiden Geschlechtszellen (Fortpflanzungs- oder Keimzellen) führen.
<i>Mutation</i>	eine spontane oder induzierte, im Hinblick auf den auslösenden Faktor zufällige und daher primär nicht adaptive Änderung der Erbsubstanz (⇒ neue Allele). Die Mutationsraten sind in der Regel sehr klein.
<i>Phänotyp</i>	das Erscheinungsbild, die Summe der sichtbaren Merkmale eines Organismus. Der Phänotyp ist das Resultat der Interaktion des Genotyps mit der Umwelt und ist der Angriffspunkt der Selektion.

- Population** eine Gruppe von Individuen der gleichen Art, die zur gleichen Zeit in einem begrenzten Territorium leben und sich miteinander fortpflanzen können, während sie von anderen Populationen meist unvollständig isoliert sind.
- Rekombination** ein Austauschprozess elterlicher Genvarianten während der Meiose. Durch den Austausch von Chromosomenstücken zwischen homologen Chromosomenpaaren und deren anschliessender Trennung entstehen neue genetische Kombinationen, die eine Mischung der mütterlichen und der väterlichen Chromosomensätze sind.
- rezessiv** zurücktretend, rückgängig, verborgen vorhanden. Im Hinblick auf ein Allel: nur im homozygoten Zustand manifest werdend.
- Selektion** Evolutionsfaktor, der ein unterschiedliches Überleben und eine unterschiedliche Fortpflanzung der verschiedenen Genotypen bewirkt.

## LITERATURVERZEICHNIS

- ALLEN, G.R., MIDGLEY, S.H., ALLEN, M. 2002. *Field Guide to the Freshwater Fishes of Australia*. Western Australian Museum, Perth, XIV.
- ALLENDORF, F.W. & UTTER, F.M. 1979. Population Genetics. In *Fish Physiology. Vol. 8, Bioenergetics and Growth*. W.S. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett (eds), Academic Press, Washington, 407-454.
- ALLENDORF, F.W. & PHELPS, S.R. 1980. Loss of genetic Variation in a Hatchery Stock of Cutthroat Trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 109, 537-543.
- ALLENDORF, F. RYMAN, N. & UTTER, F. 1987. Genetics and Fishery Management: Past, Present and Future. In *Population Genetics and Fishery Management*. N. Ryman & F. Utter (eds), University of Washington Press, Seattle, 1-19.
- ALTHUKHOV, Y.P. 1983. *Genetic Process in Populations*. Nauku, Moscow.
- ANTONOVICS, J. 1990. Genetically based Measure of Uniqueness. In *The preservation and valuation of biological resources*. G.H. Orians, G.M. Brown, W.E. Kunin, J.E. & Szerbinski (eds), University of Washington Press, Seattle, 94-119.
- AULSTAD, D. & KITTELSON, A. 1971. Abnormal Body Curvatures of Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*) inbred Fry. *J. Fish. Res. Board Can.* 28, 1918-1920.
- BAUMANN, F. 1999. *Entwicklung und Anwendung der Analyse von Konformationspolymorphismus als effiziente Methode zur Identifikation von mtDNA-Sequenzhaplotypen bei der Forelle*. Diplomarbeit, Universität Bern
- BEREJIKIAN, B.A., MATHEWS, S.B., & QUINN, T.P. 1996. Effects of Hatchery and Wild ancestry and rearing Environments on the Development of agonistic Behavior in Steelhead Trout (*Oncorhynchus mykiss*) Fry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 2004-2014.
- BERG, W.J. & GALL, G.A. 1988. Gene Flow and Genetic Differentiation among California coastal Rainbow Trout Populations. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 45, 122-131.
- BERNATCHEZ, L. 2001. The Evolutionary History of Brown Trout (*Salmo Trutta* L.) Inferred From Phylogeographic, Nested Clade, and Mismatch Analyses of Mitochondrial DNA Variation. *Evolution* 55, 351-379.
- BLANC, M., BENARESCU, P., GAUDET, J.L. & HUREAU, J.C. 1971. *European Inland Water Fish, multilingual Catalogue*. Fish News Books, London:
- BLESS, R. & LELEK, A. 1984. Rote Liste der Fische und Rundmäuler (Pisces und Cyclostoma). In Blab *et al.* (eds), 30-32.
- BOUVET, Y., KADARWAN, S. & PATTEE, E. 1990. Genetic Divergence within natural Populations of Grayling (*Thymallus thymallus*) from two French River Systems. *Arch. Hydrobiol.* 119, 89-101.

- BOUVET, Y., PATTEE, E. & MASLIN, J.L.** 1992. Comparaison de la variabilité génétique de deux espèces de poissons, l'ombre commun et le gardon, dans un fleuve aménagé. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 324, 26-35.
- BOWMAN, J.C. & FALCONER, D.S.** 1960. Inbreeding Depression and Heterosis of litter Sizes in Mice. *Genetical Research* 1, 262-274.
- BRUNNER, P.C.** 1997. *Molecular Evolution and Phylogenetic Relationships in the Salvelinus alpinus (Teleostei, Salmonidae) Complex*. Dissertation, ETH Zürich.
- BRUNNER, P.C., DOUGLAS, M.R. & BERNATCHEZ, L.** 1998. Microsatellite and mitochondrial DNA Assessment of Populations Structure and Stocking Effects in Arctic Charr *Salvelinus alpinus* (Teleostei: Salmoniformes) from central Alpine Lakes. *Molecular Ecology* 7, 209-223.
- CHEVASSUS, B.** 1989. Aspects génétiques de la constitution de populations d'élevage destinées au repeuplement. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 314, 146-168.
- COOPER, E.L.** 1961. Growth of Wild and Hatchery Strains of Brook Trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 90, 424-438.
- DAGET, J., GOSSE, J.P. & THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E.** 1984. *Check-List of the Freshwater Fishes of Africa. I.* ORSTOM, Paris & Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren xviii.
- DAGET, J., GOSSE, J.P. & THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E.** 1986. *Check-List of the Freshwater Fishes of Africa. II.* Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren & ORSTOM, Paris xiv.
- DOBZHANSKY, T.** 1970. *Genetics of the evolutionary Process*. Columbia Univ. Press, New York, NY.
- DODSON, J.J., GIBSON, R.J., CUNJAK, R.A., FRIDLAND, K.D., GARCIA DE LEANIZ, C., GROSS, M.R., NEWBURYM, R., NIELSEN, J.L., POWER, M.E. & ROY, S.** Elements in the development of conseration plans for Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 313-323.
- DOUGLAS, M.** 1998. *Central Alpine Coregonus (Teleostei, Coregonidae): Evolution and Conservation of a unique Assemblage*. Dissertation, Universität Zürich.
- DOUGLAS, M.R., BRUNNER, P.C. & BERNATCHEZ, L.** 1999. Do Assemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine Region of Europe represent Species Flocks? *Molecular Ecology* 8, 589-603.
- DOTTERENS, E.** 1950. Le corégone actuel du Léman. *Rev. Suisse Zool.* 57, 789-913.
- ELLIOTT, J.M.** 1994. *Quantitative Ecology and the Brown Trout, Oxford Series in Ecology and Evolution*. Oxford University Press.

- ELVIRA, B. 1996. Endangered Freshwater Fish of Spain. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 55-61.
- EPPE, R. & PERSAT, H. (1999). *Différentiation génétique entre les populations d'ombre de rivière (Thymallus thymallus) des bassins versants de la Suisse*. BUWAL, interne Bericht.
- FALCONER, D.S. 1981. *Introduction to Quantitative Genetics*. Longmann, New York.
- FERGUSON, A. 1989. Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater Biology* 21, 35-46.
- FRANKEL, O.H. & SOULÉ, M.E. 1981. *Conservation and Evolution*. Cambridge Univ. Press, New York, NY.
- GERDEAUX, D. 1993. Etat actuel des connaissances sur le corégone du Léman. *Les cahiers de la pêche no 51*, OFEFP.
- GJERDE, B., GUNNES, K. & GJERDREM, T. 1983. Effect of Inbreeding on Survival and Growth in Rainbow Trout. *Aquaculture* 34, 327-332.
- GORMAN, G.C. & RENZI, J. 1979. Genetic Distance and Heterozygosity Estimates in electrophoretic Studies Effects of Sample Size. *Copeia* 1979, 242-249.
- GUYOMARD, R. 1989. Gestion génétique des populations naturelles: l'exemple de la truite commune. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 314, 136-145.
- HARTL, D.L. & CLARK, A.G. 1989. *Principles of Population Genetics (2<sup>nd</sup> edition)*. Sinauer, Ass. Sunderland, Massachusetts.
- HERZIG-STRASCHIL, B. 1991. Rare and Endangered Fishes of Austria. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 2501-2504.
- HINDAR, K., RYMAN, N. & UTTER, F. 1991. Genetic Effects of Cultured Fish on natural Fish Populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 945-957.
- HOLCIK, J. 1996. Vanishing Freshwater Fish Species of Slovakia. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 79-88.
- JONSSON B. & JONSSON N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3, 348-365.
- JOHNSON, J.I., PETERSON, E., JÖNSSON, E., BJÖRNSSON, B. TH. & JÄRVI, T. 1996. Domestication and Growth Hormone alter antipredator Behaviour and Growth Patterns in juvenile Brown Trout, *Salmo trutta*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, 1456-1554.

- KEITH, P. & ALLARDI, J.** 1996. Endangered Freshwater Fish: The Situation in France. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 35-54.
- KERESZTESSY, K.** 1996. Threatened Freshwater Fish in Hungary. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 73-77.
- KIRCHHOFER, A., ZAUGG, B. & PEDROLI, J.C.** 1990. Liste rouge des poissons et cyclostomes de Suisse. *Documenta Faunistica Helvetiae* 10, 24pp.
- KIMURA, M. & CROW, J.F.** 1963. The Measurement of effective Population Number. *Evolution* 17, 279-288.
- KINCAID, H.L.** 1983. Inbreeding in Fish Population used for Aquaculture. *Aquaculture* 33, 215-227.
- KINCAID, H.L.** 1993. Selective Breeding and Domestication. In *Genetic Conservation of Salmonid Fishes*. J.G. Cloud & G.H. Thorgaard (eds), Plenum Press, New York, 307-309.
- KOSKINIEMI, J.** 1987. Harjuskantojen perinnöllisten erojen selvityes. *Suomen Kalastuslenti* 94, 424-427.
- KOTTELAT, M.** 1997. European Freshwater Fishes. *Biologia* 52/suppl. 5, 271 pp.
- LAIKRE, L. ANTUNES A., APOSTOLIDIS A., BERREBI P., DUGUID A., FERGUSON A., GARCIA-MARIN J.L., GUYOMARD R., HANSEN M.M., HINDAR K., KOLJONEN M.L., LARGIADÈR C.R., MARTINEZ P., NIELSEN E.E., PALM S., RUZZANTE D., RYMAN N. & TRIANTAPHYLLIDIS T.S** 1999. *Conservation genetic management of brown trout (Salmo trutta) in Europe*. Bogtryk, Silkeborg (DK).
- LANDE, R. & BARROWCLOUGH, G.** 1987. Effective Population Size, Genetic Variation, and their Use in Population Management. In *Viable Populations for Conservation*. E. Soulé, E. (ed), Cambridge University Press, 87-123.
- LARGIADÈR, C.R.** 1995. *Genetische Differenzierung der Forelle (Salmo trutta L.) in der Schweiz und der Einfluss von Besatz auf die Lokalpopulationen*. Dissertation, Universität Bern.
- LARGIADÈR, C.R.** 2000. *Genetische Differenzierung zwischen Seeforellenpopulationen des Brienzer- und Thunersees*. Bericht im Auftrag des Fischereiinspektorates des Kantons Bern.
- LARGIADÈR, C.R. & EXCOFFIER, L.** 2002. *Genetische Untersuchung der Bach- und Seeforellenpopulationen des Thunerseegebiets*. Bericht im Auftrag des Fischereiinspektorates des Kantons Bern.
- LARGIADÈR, C.R. & SCHOLL, A.** 1994. Untersuchungen zur genetischen Variabilität bei einheimischen Forellen. *Mitteilungen zur Fischerei* 52, 35-45.

- LARGIADÈR, C.R. & SCHOLL, A. 1995. Effects of stocking on the genetic diversity of brown trout populations of the Adriatic and Danubian drainages in Switzerland. *Journal of Fish Biology* 47 (Supplement A), 209-225.
- LARGIADÈR, C.R. & SCHOLL, A. 1996. Genetic introgression between native and introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) populations in the Rhône River basin. *Molecular Ecology* 5, 417-426.
- LARGIADÈR, CR, SCHOLL, A. & GUYOMARD, R. 1996. The role of natural and artificial propagation on the genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.) of the upper Rhône drainage. In: *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/ Switzerland, 181-197.
- LERNER, I.M. 1954. *Genetic Homeostasis*. Oliver & Boyd, London.
- LOWE-MCCONNELL, R.M. 1987. *Ecological Studies in Tropical Fish Community*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LUSK, S. 1996. The Status of the Fish Fauna in Czech Republic. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 89-98.
- LYNCH, J.C. & VYSE, E.R. 1979. Genetic Variability and Divergence in Grayling (*Thymallus arcticus*). *Genetics* 92, 263-278.
- MAITLAND, P.S. & LYLE, A.A. 1996. Threatened Freshwater Fishes of Great Britain. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 9-21.
- MAYR, E. 1967. *Principles of Systematic Zoology*. Mc-Graw Hill, New York.
- MEFFE, G. 1986. Conservation Genetics and the Management of Endangered Fishes. *Fisheries* 11/1, 14-23.
- MEFFE, G.K. & VRIJENHOEK, R.C. 1988. Conservation Genetics in the Management of Desert Fishes. *Conservation biology* 2, 157-169.
- MESSAGE RIO, 1994. *Message concernant la Convention des Nations Unies sur la diversité biologique*. RS 94.040.
- MEZZERA, M. 2000. *Koexistenz autochthoner Forellen mit eingesetzten Zuchtforellen im Doubs: Erfassung von Überlebensraten und Fortpflanzungserfolg der reinen Formen und deren Hybriden mit molekulargenetischen Methoden*. Dissertation, Universität Bern.
- MEZZERA, M. & LARGIADÈR, C.R. 2001a. Evidence for selective angling of introduced trout and their hybrids in a stocked brown trout population. *Journal of Fish Biology* 59, 287-301.

- MEZZERA, M. & LARGIADÈR, C.R. 2001b. Comparative analysis of introgression at three marker classes: A case study in a stocked population of brown trout. *Journal of Fish Biology* 59 (Supplement A), 289-305.
- MOAV, R. & WOHLFARTH, G.W. 1963. Breeding Schemes for the Improvement of Edible Fish. *Fish. Breed. Assoc. Isr.* 40 pp.
- MORITZ, C. 1994a. Application of mitochondrial DNA Analysis in Conservation: a critical Review. *Molecular Ecology* 3, 401-411.
- MORITZ, C. 1994b. Defining «Evolutionary Significant Units» for Conservation. *TREE* 9, 373-375.
- MOYLE, P.B. & CECH, J.J. 1982. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- NEI, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York
- NEI, M. 1977. *F*-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.* 41, 225-232.
- NEI, M. 1978. Estimation of Average and Genetic Distance from a Small Number of Individuals. *Genetics* 89, 583-590.
- NEI, M., MARUYAMA, T. & CHAKRABORTY, R. 1975. The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution* 29, 1-10.
- POVZ, M. 1996. The red Data List of the Freshwater Lampreys (Cyclostomata) and Fish (Pisces) of Slovenia. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 63-72.
- QUIGLEY, D.T.G. & FLANNERY, K. 1996. Endangered Freshwater Fish in Ireland. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 27-34.
- RAMADE, F. 1998. *Dictionnaire encyclopédique des sciences de l'eau*. Ediscience international.
- RIGGS, L. 1990. *Principles for Genetic Conservation and Production Quality*. Report for the Northwest Power Planning Council, Portland, OR, USA.
- RYDER, O.A. 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *TREE* 1, 9-10.
- ROBERTSON, F.W. 1955. Selection Response and the Properties of Genetic Variation. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* 20, 166-177.
- ROUGHGARDEN, J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: an Introduction*. MacMillan Publ. Co, Inc., New York.

- RYMAN, N. 1983. Pattern of Distribution of biochemical Genetic Variation in Salmonids: Differences between Species. *Aquaculture* 33, 1-21.
- RYMAN, N. 1991. Conservation Genetics Considerations in Fishery Management. *Journal of Fish Biology* 39, Supplement A, 211-224.
- RYMAN, N. & STAHL, G. 1980. Genetic Changes in Hatchery Stocks of Brown Trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37, 82-87.
- RYMAN, N. & LAIKRE, L. 1991. Effects of supportive Breeding on the genetically effective Population Size. *Conservation Biology* 5, 325-329.
- RYMAN, N, UTTER, F. & LAIKRE, L. 1995. Protection of intraspecific Biodiversity of exploited Fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5, 417- 466.
- SCHNEIDER, B. 2000. *Structure of a Brown Trout (Salmo trutta L.) Population in a Pre-alpine Water System: Relationship between Genetics and Ecology*. Dissertation Universität Zürich
- SENNER, J.W. (1980). Inbreeding Depression and the Survival of Zoo Populations. In *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. M.E. Soulé, & B.E. Wilcox (eds), Sinauer Associates, Sunderland, MA, 209-224.
- SMITH, P.J., FRANCIS, R.I.C.C. & MCVEAGH, M. 1991. Loss of genetic Diversity due to fishing Pressure. *Fisheries Research* 10, 309-316.
- SOULÉ, M.E. 1980. Thresholds for Survival: Maintaining Fitness and Evolutionary Potential. In *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. M.E. Soulé, & B.E. Wilcox (eds), Sinauer Associates, Sunderland, MA, 151-169.
- SOULÉ, M.E. & WILCOX, B.A. 1980. *Conservation Biology: an evolutionary-ecological Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- SOULÉ, M.E. (ed) 1986. *Conservation Biology. The Science of Scaracity and Diversity*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- STAHL, G. 1981. Genetic Differentiation among natural Populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) in Northern Sweden. In *Fish gene pools*. N. Ryman (ed), Ecol Bull. 34, 95-105.
- STAHL, G. 1987. Genetic Population Structure of Atlantic salmon. In *Population Genetics and Fishery Management*. N. Ryman & F. Utter (eds), University of Washington Press, Seattle, 121-140.
- TEMPLETON, A.R. 1986. Coadaptation and Outbreeding Depression. In *Conservation Biology. The Science of Scaracity and Diversity*. M.E. Soulé (ed), Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 105- 116.
- THORNHILL, N.W. (ed) 1993. *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding*. University of Chicago Press, Chicago IL.

- UTTER, F.M.** 1981. Biological Criteria for Definition of Species and distinct intraspecific Populations of Salmonids under the R.S. Endangered Species Act of 1973. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38, 1626-1635.
- VERSPoor, E.** 1988. Reduced genetic Variability in first Generations of Hatchery Populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45, 1686-1690.
- WAPLES, R.S.** 1991. *Definition of «Species» under the Endangered Species Act: application to Pacific Salmon*. NOAA Technical Memorandum NMFS F/NWC-194.
- WAPLES, R.S.** 1995. Evolutionary significant units and the conservation of biological diversity under the endangered species act. *American fisheries Society Symposium* 17, 8-27.
- WINANS, G.A.** 1989. Genetic Variability in Chinook Salmon Stocks from the Columbia River Basin. *Nort. Am. J. Fish Manage.* 1, 47-52.
- WILLIAMS, J.E. & MILLER, R.R.** 1990. Conservation Status of the North American Fish Fauna. *J. Fish Biol.* 37 (Suppl.A), 79-85.
- WIRTHNER, C.** 2001. *Variation der mitochondrialen DNA der Forellenpopulationen (Salmo trutta L.) aus dem Adria- und Donau-Einzugsgebiet der Schweiz*. Diplomarbeit, Universität Bern.
- WU, C.-I. & PALOPOLI, M.F.** 1994. Genetics of postmating reproductive isolation in animals. *Annu. Rev. Genet.* 28, 283-308.
- ZBINDEN, J.** 1999. *Analyse der genetischen Populationsstruktur und postglazialen Besiedlung der Groppe Cottus gobio L. (Scorpaeniformes in der Schweiz)*. Diplomarbeit, Universität Bern.

**Mitteilungen zur Fischerei - Informations concernant la pêche**  
(Bezugsquelle BUWAL / Commande OFEFP)

- Nr. 61 Einfluss von Abwassereinleitungen aus Kläranlagen auf Fischbestände und Bachforelleneier. 1999. 201 S.
- Nr. 62 Biologie, Gefährdung und Schutz des Schneiders (*Alburnoides bipunctatus*) in der Schweiz. 1999. 46 S.  
Biologie, menaces et protection du spirlin (*Alburnoides bipunctatus*) en Suisse.
- Nr. 63 Fischfangrückgang in schweizerischen Fliessgewässern. 1999. 29 S.  
Baisse des captures de poisson dans les cours d'eau suisses.
- Nr. 64 Schutzkonzept des Apron (*Zingel asper*): Bestandesaufnahme im Doubs. 1999. 43 S.  
Concept de protection de l'apron (*Zingel asper*): recensement des effectifs dans le Doubs.
- Nr. 65 Verbreitung der Flusskrebse in der Schweiz. 1999. 41 S.  
Atlas de distribution des écrevisses en Suisse.
- Nr. 66 Fortbildungskurs für Fischereiaufseher vom 26. bis 28. August 1998 in Landquart (GR). 2000. 52 S.  
Cours de perfectionnement pour gardes-pêche du 26 au 28 août 1998 à Landquart (GR).  
Corso federale di perfezionamento per guardapesca dal 26 al 28 agosto 1998 a Landquart (GR).
- Nr. 67 Monitoring der Nase (*Chondrostoma nasus*) in der Schweiz. 2000. 18 S + Anhänge.  
Monitoring du nase (*Chondrostoma nasus*) en Suisse.
- Nr. 68 Fortbildungskurs für Fischereiaufseher vom 30. August bis 1. September 2000 in Jongny/Vevey (VD). 2001. 131 S.  
Cours fédéral de perfectionnement pour gardes-pêche. 30 août au 1 septembre 2000 à Jongny/Vevey (VD). 2001.  
Corso federale di perfezionamento per guardapesca dal 30 agosto al 1 settembre 2000 a Jongny/Vevey (VD). 2001.
- Nr. 69 Bestandesentwicklung des Aals (*Anguilla anguilla*) im Hochrhein. 2001. 77 S + Anhänge.
- Nr. 70 Äschenpopulationen von nationaler Bedeutung / Populations d'ombres d'importance nationale / Popolazioni di temoli d'importanza nazionale. 2002.
- Nr. 71 Erfolgskontrolle zum Fischbesatz in der Schweiz. 2002. 53 S.
- Nr. 72 Einwanderung von Fischarten in die Schweiz. 2002. 84 S.