

Auftragnehmer

Zoologische Staatssammlung München (SNSB-ZSM)
Münchhausenstr. 21, 81247 München
Projektbetreuung Dr. U. Schliewen
Mitarbeiter Dr. A. Cerwenka, F. Schedel MSc, Dipl. Biol. J. Weiss

BLE-Projektnummer

17BE001

Erfassung und Dokumentation der genetischen Vielfalt deutscher Coregonenbestände (*Coregonus* spp.)

Laufzeit

26. Juli 2017 bis 30. September 2019

Zusammenarbeit mit anderen Stellen

Institut für Fischerei LfL (Dr. H. Wedekind, Dr. M. Schubert)
Fischerei-Fachberatung Oberbayern (Dr. B. Gum, Dr. U. Wunner)
Fischerei-Fachberatung Schwaben (Dr. O. Born)

Inhaltsverzeichnis

1	Ziele und Aufgabenstellung des Projekts	4
2	Planung und Ablauf des Projekts	6
3	Wissenschaftlicher und technischer Stand , an den angeknüpft wurde,..	7
3.1	Nacheiszeitlicher Ursprung der Renkenvielfalt im Voralpenraum.....	7
3.2	Vielfalt und Merkmale präalpinen Renkenformen.....	8
3.3	Probleme der süddeutschen Renken-Taxonomie und Systematik.....	9
3.4	Renkenbesatz im Voralpenraum.....	10
3.5	Historisch dokumentierte Renkendiversität in Süddeutschland.....	11
4	Material und Methoden	13
4.1	Hintergrund.....	13
4.2	Neuaufsammlung, Dokumentation und Archivierung an der ZSM.....	13
4.2.1	Geographische Übersicht und Dokumentation der Referenzpopulationen,..	13
4.2.2	Kurzdarstellung der nördlichen Referenzpopulationen und –arten.....	15
4.2.3	Übersicht über die RAD-genotypisierten süddeutschen Populationen.....	22
4.3	Fotodokumentation und Zahl der untersuchten Renken.....	23
4.4	Molekulargenetische Analyse.....	25
4.4.1	DNA-Extraktion.....	26
4.4.2	RAD-tag Sequenzierung und Genotypisierung.....	26
4.4.3	Datenaufbereitung mit dem populations-Tool von <i>stacks</i> v. 2.4.....	28
4.4.4	Populationsgenomische Analyse der finalen RAD-Datenmatrizen.....	29
4.5	Bewertung der süddeutschen Renkenpopulationen vor dem Hintergrund möglicher genetischer Überformung durch historischen allochthonen Besatz.....	32

5	Ausführliche Darstellung der Ergebnisse	
5.1	Globale Analyse mit <i>Coregonus clupeaformis</i> und <i>Coregonus cf. peled</i>	33
5.2	Seen-übergreifende populationsgenomische Ergebnisse	35
5.2.1	Ergebnisse der Hauptkomponenten-Analysen	35
5.2.2	Validierung der Ergebnisse aus der Hauptkomponentenanalyse	41
5.3	Zusammenfassung der validierten Zuordnungsergebnisse	45
5.3.1	Pragmatische Gruppenzuordnung	45
5.3.2	Übergeordnete Ergebnisse in Bezug auf die Referenzpopulationen	48
5.3.3	Übergeordnete Ergebnisse in Bezug auf die Referenzpopulationen Österreichs, der Schweiz und Frankreichs	49
5.3.4	Übergreifende Ergebnisse in Bezug auf süddeutsche Coregonen	51
5.4	Einzeldarstellung der süddeutschen Renkenpopulationen	53
5.4.1	Bodensee (Rhein-Einzug)	53
5.4.2	Chiemsee (Inn-Alz-Einzugsgebiet)	55
5.4.3	Ammersee (Donau/Ammer-Amper-Einzugsgebiet)	59
5.4.4	Wörthsee (Ammer-Amper-Einzugsgebiet)	62
5.4.5	Pilsensee (Ammer-Amper-Einzugsgebiet)	63
5.4.6	Tegernsee (Isar-Mangfall-Einzugsgebiet)	64
5.4.7	Schliersee (Isar-Mangfall-Einzugsgebiet)	66
5.4.8	Kochelsee und Loisach (Isar-Loisach-Einzugsgebiet)	68
5.4.9	Walchensee (Isar-Einzugsgebiet)	70
5.4.10	Starnberger See (Isar-Würm-Einzugsgebiet)	72
5.4.11	Großer Ostersee und Stechsee (Isar-Würm-Einzugsgebiet)	75
5.4.12	Staffelsee (Ammer-Amper-Einzugsgebiet)	76
5.4.13	Simssee (Inn-Sims-Einzugsgebiet)	77
5.4.14	Hartsee (Inn-Alz-Einzugsgebiet)	79
5.4.15	Seeoner Klostersee (Inn-Alz-Einzugsgebiet)	80
5.4.16	Langenbürgner See	81
5.4.17	Riegsee (Ammer-Amper-Einzugsgebiet)	81
5.4.18	Weissensee (Lech-Einzugsgebiet)	82
5.4.19	Zuordnungsergebnisse für weitere Gewässer	83
6	Voraussichtlicher Nutzen und Verwendbarkeit der Ergebnisse	90
7	Zusammenfassung	92
8	Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen, mit Hinweisen auf weitere Fragestellungen	93
9	Danksagung	95
10	Literaturverzeichnis	96

1 Ziele und Aufgabenstellung des Projekts

Fische aus der Gattung *Coregonus* gehören zur Familie der Lachsartigen (Salmonidae). Ihre Verbreitung erstreckt sich über die gesamte nördliche Hemisphäre (Nordamerika, Europa und Asien). Die rezenten Renkenformen sind ökologisch, genetisch und morphologisch unterschiedlich stark differenziert und unter verschiedenen regionalen Namen bekannt, wie zum Beispiel „Felchen“, „Maräne“, „Reinanke“ oder „Renke“. Die Vielfalt und Stammesgeschichte der Renkenfauna (Coregonen) der bayerischen Seen ist dabei jedoch bisher verhältnismäßig schlecht untersucht, v.a. aus der Sicht der Zoologie und der Systematik. Der Mangel an vergleichenden Untersuchungen in Kombination mit kontroversen Ansichten über die enorme Vielfalt der Renkenformen führte dazu, dass Zoologen und Fischereifachleute bis heute zu keiner gemeinsamen Grundlage für deren Beschreibung und Klassifikation gelangt sind. Die Frage der Systematik und Taxonomie, d.h. wie die eigenen und fremden Populationen mit wissenschaftlichen Artnamen belegt werden, spielt für die Bewirtschaftung der Coregonenseen zwar nur eine formale Rolle, ist aber für die Kommunikation der Managementbelange durchaus relevant.

Eine unveröffentlichte Vorgängerstudie „*Untersuchungen zu morphometrischen und genetischen Merkmalen bayerischer Renkenpopulationen (Coregonus lavaretus-Formenkreis)*“, im vorliegenden Bericht von hier an als „LfL-Vorgängerstudie“ bezeichnet, sollte einen ersten umfassenden Beitrag dazu leisten, die süddeutschen Coregonen in ihrer genetischen Vielfalt mit modernen Methoden zu dokumentieren und charakterisieren. Dazu waren Aufsammlungen an der Zoologischen Staatssammlung München umfänglich mit Aufsammlungen aus Befischungen der bayerischen Fischereifachbehörden komplementiert worden. Um einen Vergleich über den Voralpen-Raum hinweg zu ermöglichen, waren auch einige schweizerische und österreichische Proben in die vergleichenden Analysen mit einbezogen worden. Diese vorläufigen Analysen hatten ergeben, dass sich die Populationen des österreichischen Traun-Einzugs, die bis heute mit Aquakultur-Maränen baltischen Ursprungs besetzt werden, und die Populationen des Rhein-Einzugs (Bodensee, schweizerische Seen) von oberbayerischen Populationen im Mittel - also mit breiter Überlappung - absetzen. Da die süddeutschen Coregonen-Populationen aber mindestens seit 1879 und bis zum Ersten Weltkrieg intensiv mit nicht aus der Voralpenregion stammendem Besatzmaterial aus Nordamerika, Norddeutschland, Polen, Estland, Russland und Skandinavien besetzt wurden, in der LfL-Vorgängerstudie diese Herkünfte aber nicht miteinbezogen worden waren, blieben die Ergebnisse dieser Studie schwer interpretierbar. Ohne die Klärung des genetischen Beitrages der allochthonen Herkünfte, der sich möglicherweise in den Genpools der ehemals fremdbesetzten Populationen im süddeutschen Raum manifestierte, ist eine evidenzbasierte Erhaltung und Nutzung dieser genetischen Ressourcen erschwert. Es musste also offenbleiben, ob möglicherweise in Süddeutschland Coregonen-Populationen existieren, die auf Fremdbesatz zurückgeführt werden können, bzw. die genomischer Anteile allochthoner Populationen aufweisen.

Die vorliegende BLE-Studie soll zur Klärung dieses schon sehr lange und teilweise kontrovers diskutierten Sachverhaltes beitragen und Basiswissen für eine nachhaltige

Bewirtschaftung der Renkenpopulationen liefern. Das sollte dadurch bewerkstelligt werden, dass die Verwandtschaftsverhältnisse aller wichtigen süddeutschen Populationen zusammen mit solchen, die historisch als Besatzherkünfte gedient haben könnten, bestimmt und dokumentiert werden. In der LfL-Vorgängerstudie war die genomische RAD-Methode zum Einsatz gekommen, die neuesten wissenschaftlichen Fortschritten in der Populationsgenomik gerecht wird (Details siehe Punkt 4.5.2; u.a. Verwendung des SbfI-Restriktionsenzym, 100 Basenpaare „raw read length“). Diese sollte deshalb auch auf die im Rahmen des BLE-Projektes neu beprobten Populationen und Bestände angewandt werden. Um eine mögliche Introgression in süddeutsche Gewässer zu überprüfen, sollten insgesamt 180 Individuen untersucht werden. Diese sollten nach dem Änderungsvertrag vom 14.1.2019 die 8 wichtigsten *Coregonus*-Linien mit mindestens 10, möglichst 20 Individuen pro Herkunft, die für historische Besatzmaßnahmen in Süddeutschland relevant sind, repräsentieren:

- (1) Typ „Schaalsee-Maräne“ (*Coregonus cf. holsatus*) aus dem Drewitzer See (Deutschland)
- (2) Typ „Anadromer Nordsee-Schnäpel“ (*Coregonus cf. maraena*) aus der Treene- und/oder Vida-Population (Dänemark)
- (3) Typ „Anadromer Ostsee-Schnäpel“ (*Coregeonus cf. maraena*) aus der Region Achterwasser / Peene / Untere Oder (Deutschland)
- (4) Typ „Peipus-Maräne“ (*Coregonus cf. maraenoides*) aus dem Peipsi-See (Estland)
- (5) Typ „Skandinavische Binnenmaräne“ (*Coregonus cf. widegreni*) aus dem Vätternsee (Schweden)
- (6) Typ „Peled-Maräne“ (*Coregonus peled*) aus einer Aquakultur-Population, z.B. Polen oder Russland
- (7) Typ „Aquakultur-Maräne Waldviertel“ (*Coregonus sp.*), z.B. Waldvierteler Aquakultur-Maräne (Österreich)
- (8) Typ „Erie-See-American Whitefish“ (*Coregonus clupeaformis*) von den Bass-Inseln im Erie-See,

und um den Datensatz der LfL-Vorgängerstudie zu komplementieren weitere 3 Individuen des

- (9) Typ „Bodensee-Sandfelchen“ (*Coregonus cf. arenicolus*) aus dem Bodensee (Deutschland) (hier nur 3 Tiere)

Dabei durften, wenn nicht genügend Fische einer oder mehrerer Populationen verfügbar sein sollten, mit Individuen aus den anderen acht Linien kompensiert werden, um eine Anzahl von 180 Fischen zu erreichen.

Nicht miteinbezogen werden konnten die ausgestorbene Rhein-Schnäpel-Population (*Coregonus cf. oxyrinchus*) und die historische Population der Madü-See-Maräne (*Coregonus cf. maraena*), für die Hinweise auf historischen Besatz in Bayern vorliegen. Letztere ist aber indirekt dadurch repräsentiert, dass die Waldvierteler Aquakultur-Maräne, die ihrerseits tschechischen Ursprungs ist, mit großer Wahrscheinlichkeit aus Fischen des Madü-Sees aufgebaut wurde (von dem Borne 1881, T. Kainz, pers. Mittlg. Sept. 2019).

Nach erfolgter Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse im Vergleich mit den Daten des LfL-Vorgängerprojektes sollten die süddeutschen Renkenpopulationen vor dem Hintergrund der genetischen Überformung (Introgression) durch die erhobenen Besatzpopulationen bewertet werden, wobei eine Aussage hinsichtlich der Erhaltung und der Nutzung bzw. des fischereilichen Managements der Coregonenbestände in Süddeutschland abgegeben werden sollte.

Der hier vorgelegte Report berichtet über die abgeleiteten Aufgaben, in dem er die wichtigsten Daten erfasst und dokumentiert, die genomischen Verwandtschaftsanalysen rezenter süddeutscher Renkenbestände ausführlich im Vergleich zu möglichen Besatzerkünften darstellt und diese im Kontext der historisch bekannten Renkenbiodiversität und ihrer Besatzgeschichte bewertet.

2 Planung und Ablauf des Projekts

Das BLE-Projekt hatte sich – wie oben beschrieben – aus dem LfL-Vorgängerprojekt ergeben, dessen Ergebnisse ohne die Miteinbeziehung potentieller allochthoner Besatzpopulationen nicht eindeutig zu interpretieren waren. Die Planung bezog sich vornehmlich auf die Identifikation der relevanten neu zu genotypisierenden Coregonen-Populationen, die genomische Laboranalysen, sowie die Analyse des neu zu generierenden genomischen Datensatzes zusammen mit den Daten aus der LfL-Vorgängerstudie. Eine große Herausforderung stellte die Probenbeschaffung dar, weil es sich bei einigen Referenzpopulationen um ausländische Herkünfte mit entsprechenden Beschaffungs- und Importproblemen handelt. Andere Populationen waren inzwischen ausgestorben, gefährdet oder selber massiv überformt. Deshalb gestaltete sich die Probenbeschaffung zeitaufwändig und konnte in wenigen Fällen nicht ganz vollständig bewerkstelligt werden, weil z.B. keine fotografischen und Museumsbelege für alle beprobten Tiere beigebracht werden konnten (Vida- und Erie-See-Population), oder in anderen Fällen nur eine vergleichsweise geringe Anzahl von Tieren in die Analyse mit eingehen konnten (Vättern-See, Vida/Treene-Nordsee-Schnäpel). Die Labor-Analysen außer der DNA-Extraktion selber wurden einer auf RAD-Analysen spezialisierten Firma (Florigenex, USA) überlassen, was zu einer Bearbeitungspause und damit einer (im Vorfeld erwarteten und kommunizierten) kostenneutralen Fristverlängerung bis zum 30.9.2019 für die Abgabe des Abschlussberichtes führte. Die bioinformatischen Auswertungen konnten trotz des enormen Datenumfanges des kombinierten Gesamtdatensatzes aus der LfL-Vorgängerstudie, den neu erstellten Daten und eines inzwischen aus der Schweiz verfügbar gewordenen RAD-Datensatzes einer zwischenzeitlich erschienenen Publikation von Feulner & Seehausen (2018) innerhalb weniger Monate durchgeführt werden, so dass der Abschlussbericht hier rechtzeitig vorgelegt werden kann.

3 Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde

3.1 Nacheiszeitlicher Ursprung der Renkenvielfalt im Voralpenraum

Die natürliche Besiedlung des Voralpenraums durch Renken muss am Ende der letzten Eiszeit vor maximal ca. 15000 Jahren aus Nordeuropa (Region des damaligen „Baltischen Eisstausees“) heraus stattgefunden haben (Douglas et al. 1999, Hudson et al. 2007; Hudson et al. 2011;). Sowohl heutige voralpine, als auch die nordeuropäischen Populationen sind heterogen aus zwei verschiedenen mitochondrialen Abstammungslinien zusammengesetzt: Der „Nordeuropäischen Linie“ und der „Südeuropäischen Linie“ (Østbye et al. 2005). Diese beiden Linien haben sich spätestens seit etwa 100.000 Jahren voneinander getrennt, also deutlich vor der Besiedlung des Alpenraumes (Hudson et al. 2011, Jacobsen et al. 2012). Ob diese zwei Linien erst im Alpenraum zusammenkamen, oder schon damals in den die Voralpenregion besiedelnden Gründerpopulationen der Alpen vermischt waren, wird derzeit diskutiert (Hudson et al. 2011, Jacobsen et al. 2012).

Alle bisher untersuchten natürlichen Renkenpopulationen des Voralpenraumes gehören zu dem paläarktischen *Coregonus lavaretus*-Formenkreis und sind nach der Analyse von DNA-Kern-Genmarkern (AFLPs) näher untereinander verwandt als sie es mit ihren nächsten Verwandten („Maränen“) aus Nord- und Nordosteuropa sind, von denen sie abstammen (Hudson et al. 2011). Die nächstverwandte nordeuropäische Linie ist heute nach derzeitigem Kenntnisstand noch im Drewitzer und Schaalsee zu finden (Hudson et al. 2011, Hudson, pers. Mitlg Dez. 2016) und würde wohl der sogenannten Schaalsee-Maräne (*Coregonus holsatus*) taxonomisch zugeordnet werden, die allerdings nach Kottelat & Freyhof (2007) heute nur noch im Drewitzer See vorkommen soll. Andere mit den Voralpen-Coregonen sehr nahe verwandte Linien stammen ebenfalls aus Norddeutschland (Schlei und Nordeuropa (Hudson et al. 2011, Hudson, persönliche Mitteilung Dez. 2016)), und werden derzeit den Formen Ostsee-Schnäpel (*C. maraena*), Peipus-Maräne (*C. maraenoides*) zugeordnet (Kottelat & Freyhof 2007), wobei die Verwandtschaft mit dem ausgestorbenen Rhein-Schnäpel (*C. oxyrinchus*) und anderen nord- und nordosteuropäischen Formen noch nicht mit Kernmarkern umfassend analysiert wurde. Die nächstverwandte eindeutig von dem *Coregonus lavaretus*-Formenkreis abzugrenzende Art ist der nordamerikanische „Whitefish“ (*C. clupeaformis*), der ursprünglich in Europa nicht vorkam, und sich vor etwa 350.000 Jahren, wahrscheinlich aber noch deutlich eher (bis etwa 1.500.000 Jahren) von den Formen des *C. lavaretus*-Formenkreises abspaltete (Hudson et al. 2011, Jacobsen et al. 2012).

Die genaue Besiedlungsgeschichte des Voralpenraumes durch Renken ist nicht genauer rekonstruiert. Innerhalb der Voralpenregion konnten Hudson et al. (2011) jedoch fünf statistisch relativ schwach unterstützte genetische Gruppen unterscheiden, die sich auch geographischen Regionen zuordnen lassen: vier in der Schweiz und eine relativ einheitliche Bodensee-Donauraum-Gruppe, zu der alle untersuchten bayerischen Populationen gehören. Diese für den Voralpenraum geltenden Ergebnisse, aber auch viele analoge Publikationen aus anderen mit Coregonen besiedelten Regionen in der

nördlichen Hemisphäre belegen, dass isolierte Coregonen-Populationen innerhalb kurzer prähistorischer (nacheiszeitlicher) Zeiträume Populationen oder Arten mit eigenen Charakteristika entwickeln können, oft sogar mehrere ökologisch und genetisch separierte im gleichen See. Südlich der Alpen kommen Renken natürlicherweise nicht vor (Vogt & Hofer 1909).

3.2 Vielfalt und Merkmale präalpiner Renkenformen

In den Seen des Voralpenraums entstand in prähistorischer Zeit eine große Vielfalt verschiedener Schweb- und Bodenrenkentypen, die sich zumindest noch in historischer Zeit mehr oder weniger deutlich in ihren Körperproportionen, Maulstellung, Färbung, Anzahl Kiemenreusendornen, Laichzeit und Laichort voneinander unterscheiden können (z.B. Vogt & Hofer 1909, Wagler 1937 & 1950, Steinmann 1939 & 1950). Allerdings liegen in den wenigsten Fällen eindeutige Belege dafür vor, dass diese Formen vollständig und nicht nur teilweise reproduktiv voneinander isoliert waren und dass sie anhand körperbaulicher Merkmale eindeutig und in jedem Fall zu einem bestimmten Typus zuzuordnen waren. Genetische Analysen ökologisch und phänotypisch unterschiedlicher Renkenformen des gleichen Seensystems zeigen eindeutig, dass Formen aus dem gleichen See einander genetisch ähnlicher sind, als zu Formen aus anderen Seensysteme (Hudson et al. 2011). Auch zeigen andere Analysen an Vertretern des *C. lavaretus*-Formenkreises, dass zumindest einige sich körperbauliche Unterscheidungsmerkmale, z.B. Anzahl der Kiemenreusendornen oder die Körperform, innerhalb eines Sees über wenige Jahrzehnte hinweg sehr schnell verändern können (Bittner et al. 2010, Vonlanthen et al. 2012), weshalb sie zur Analyse zur diskreten Abgrenzung verschiedener Formen nur sehr eingeschränkt brauchbar sind (Etheridge et al. 2012).

Eine ursprünglich mehr oder weniger stark vorhandene reproduktive Isolation ehemals vorhandener Fortpflanzungsgemeinschaften mit jeweils eigenen körperbaulichen Merkmalen ist heute in vielen Fällen als Folge anthropogen verursachter Veränderungen der lokalen Seen-Ökosysteme aufgeweicht oder sogar aufgehoben (Vonlanthen et al. 2012). Als Hauptursache dafür wird angesehen, dass Umweltveränderungen dazu geführt haben, dass während der Fortpflanzung ehemals durch Laichzeit und Ort relativ stark getrennte Formen nicht mehr deutlich getrennt sind und es so leichter zu Genfluss zwischen diesen Formen kommt (Hudson et al. 2013). Alternative Erklärungen sind der Einfluss von allochthonem Besatzmaterial (Winkler et al. 2011) oder die künstliche Erbrütung, bei der es auch zu Vermischung verschiedener Formen gekommen sein kann (Baer & Göbel 2013, Eckmann 2015). Auch die für einige bayerische Populationen beschriebene historische Merkmalsvarianz weicht aus diesen Gründen möglicherweise zum Teil deutlich von der aktuellen ab. Dies betrifft unter anderem alle drei Bodensee-Formen: „Blaufelchen“, „Gangfisch“, „Sandfelchen“ (Baer & Göbel 2013, Gum et al. 2008 & 2014, Hirsch et al. 2013). Sogar Anteile der vierten Bodenseeform, des als ausgestorben geltenden „Kilches“, scheint in das heutige Gangfisch-Genom eingeflossen zu sein (Hirsch et al. 2013). Die heutigen Exemplare des mit einem eigenen Artnamen

versehen Ammersee-Kilchs (*C. bavaricus*) entsprechen nicht der ursprünglichen Beschreibung (Freyhof 2005).

Diese neueren Erkenntnisse sprechen dafür, dass sich ursprünglich die verschiedenen Renkenformen innerhalb ausgewählter Seen noch im mehr oder weniger fortgeschrittenen Prozess der Artaufspaltung befanden. Eine Auftrennung in verschiedene Formen war historisch klar zu beobachten und maßgeblich durch Umweltfaktoren bedingt, die die Etablierung von distinkten Formen unterstützte bzw. aufrechterhielt. Diese mögen zwar nicht unbedingt alle vollständig reproduktiv isoliert und/oder körperbaulich distinkt gewesen sein, waren aber anhand ihrer Merkmalsverteilungen mehrheitlich zu zwei oder mehr Gruppen zuordenbar. Auch heute sind z.B. in manchen schweizerische Seen, dem Bodensee und in manchen österreichischen Seen mehrere Phänotypen unterscheidbar, wobei ihre ökologische, morphologische und genetische Differenzierung nicht mehr so deutlich ist wie früher, oder sogar durch neu eingebrachte Aquakultur-Maränen und andere weitere Formen identifizierbar sind (Bittner et al. 2010, Hudson et al. 2017, Vonlanthen et al. 2008 & 2012, Winkler et al. 2011 & 2013).

Eine Form gilt mittlerweile sicher als ausgestorben (Bodensee-Kilch *C. gutturosus*), und für zwei weitere, mit einem wissenschaftlichen Namen belegten Formen, fehlten bisher Vergleichsdaten, nämlich für die eine aus dem Starnberger See beschriebene Form (beschrieben als *C. renke*) und eine Schwebrenkenform aus dem Chiemsee (beschrieben als *C. hoferi*).

3.3 Probleme der süddeutschen Renken-Taxonomie und Systematik

Die zoologische korrekte Namensgebung der Renken ist derzeit nicht zufriedenstellend gelöst. Während einige Coregonen-Spezialisten der Meinung sind, dass alle Formen aus dem *C. -lavaretus*-Formenkreis im Voralpenraum und auch in Nordeuropa besser als *Coregonus lavaretus* und einer informellen Zusatzbezeichnung (z.B. „Bodensee-Sandfelchen“) benannt werden sollten, bevorzugen andere eine eigene wissenschaftliche Artbezeichnung für jede unterscheidbare Form (z.B. Kottelat 1997, Kottelat & Freyhof 2007). Erstere berufen sich oft auf die Unvollständigkeit der Fortpflanzungsbarrieren und damit indirekt auf den sogenannten „biologischen Artbegriff“, der nur dann von Arten spricht, wenn zwei Formen durch Fortpflanzungsbarrieren voneinander getrennt sind, die bei Renken eher in präzygot trennend wirkenden Umwelt-Genotyp-Interaktionen liegen, als in postzygoten Mechanismen (Eckmann 2015). Letztere berufen sich dagegen oft auf das sogenannte „evolutionäre Artkonzept“, nach dem zwei Formen als eigene Arten anzusprechen sind, die diagnostizierbar unterschiedlich voneinander sind und die eine Abstammungsgemeinschaft bilden. Kontroversen darüber, wie die einzelnen Renkenformen im Licht dieser beiden Konzepte zu bewerten sind, entstehen unter anderem dadurch, dass das biologische Artkonzept schwer in der Praxis zu überprüfen ist, weil es keine „Grenzwerte“ für die reproduktive Isolation von Arten gibt, und weil es für Formen aus unterschiedlichen Seen gar nicht anwendbar ist, da sie sich nicht natürlicherweise zur Fortpflanzung begegnen können. Für die Anwendung des evolutionären Artkonzepts entstehen Probleme dadurch, dass für fast alle Formen des *C.*

lavaretus-Formenkreises unzweideutige Merkmale oder Merkmalskombinationen zu deren Abgrenzung in der Regel nicht zur Verfügung stehen. Dies mag entweder daran liegen, weil sie sich z.B. noch im Prozess der Artaufspaltung befinden, oder weil die Merkmalsverteilungen an nur einer kleinen Stichprobe gewonnen wurden, die nicht statistisch repräsentativ ist und nur selten die evolutionäre Plastizität des Merkmals berücksichtigt. Früher wurden in der Renkensystematik für nicht eindeutig zu differenzierende Formen auch oft Unterarten-Namen in einer dreigliedrigen Taxonomie vergeben (z.B. *Coregonus lavaretus wartmanni*). Unterart-Namen werden aber in der Fischtaxonomie grundsätzlich kaum mehr verwendet.

In der Praxis hat sich in Bezug auf die Akzeptanz von wissenschaftlichen Renken-Artnamen gezeigt, dass solche für ökologisch und morphologisch extremere Formen, z.B. der Tiefenformen („Kilche“), eher verwendet und akzeptiert werden, als solche für weniger aberrante Formen. In jedem Fall ist bei der Diskussion zu berücksichtigen, dass immer unterschieden werden muss, zwischen der Art-Taxonomie, d.h. den Formalismen der zoologischen Artbenennung, und der Frage, inwieweit die Taxonomie die realen biologischen Differenzierungsmuster und Prozesse korrekt widerspiegelt. Die taxonomische Verfügbarkeit eines Artnamens bedeutet nicht automatisch, dass eine solche taxonomische Art auch in der Natur als Abstammungsgemeinschaft mit in der Beschreibung gelieferten Merkmalen als biologische Art tatsächlich existiert. Ein verfügbarer Artnamen bedeutet auch nicht, dass er unbedingt verwendet werden muss. Sie spiegelt nur den (möglicherweise nicht ausreichenden) Kenntnisstand des jeweiligen Artnamen-Beschreibers wider und bietet für den Anwender die Möglichkeit, aber eben nicht die Verpflichtung, diesen Artnamen zu verwenden.

3.4 Renkenbesatz im Voralpenraum

In Studien zum Status der aktuellen Diversität und Zusammensetzung bayerischer Renkenpopulationen wurde besonders in Bayern die Besatzthematik bisher kaum berücksichtigt, aber auch in der Schweiz und in Österreich wurde sich des Themas in nur wenigen Studien angenommen (z.B. Pamminger-Lahnsteiner et al. 2008 & 2009 & 2010, Winkler et al. 2011, Hudson et al. 2017).

Ende des 19. Jahrhunderts und Anfang des 20. Jahrhunderts, aber auch später bis etwa in die 1950iger Jahre, wurden in Bayern z.T. massiv Besatzmaßnahmen mit nicht im Voralpenraum heimischen Renken durchgeführt (z.B. Festschrift 1900, Kölbing 1974). Viele größere und kleinere Seen erhielten über viele Jahre hinweg Jungbrut-Besatz mit Coregonen, die heute in der Regel folgenden taxonomischen Einheiten zugeordnet werden): American Whitefish aus dem Erie-See in Nordamerika (*Coregonus clupeaformis*), Maränen aus dem Peipus-See an der estisch-russischen Grenze (nach Kottelat & Freyhof (2007): *C. maraenoides*) und aus dem Madü-See (*Midwie*)- und Puls-See (*Pelcz*)-See-Maränen und Ostseeschnäpel (alle nach Kottelat & Freyhof (2007): *C. maraena*) und Rheinschnäpel (nach Kottelat & Freyhof (2007): *C. oxyrinchus*). Möglicherweise wurden auch noch weitere Maränen-Formen aus Nordeuropa inklusive Skandinavien besetzt, z.B. *C. widegreni* und *C. peled*. Ebenso häufig tauchen in

Besatznachweisen für oberbayerische Seen Herkünfte aus anderen Voralpen-Gegenden auf, v.a. Blau- und Sandfelchen aus dem Bodensee, aber auch Felchen aus dem Vierwaldstättersee, oder Reinanken aus österreichischen Seen, oder sogenannten „Aquakultur-Maränen“ tschechischen oder österreichischen Ursprungs, in denen Anteile der russischen Peled-Maräne (*C. peled*) stecken sollen. Schließlich war und ist es auch nach der Etablierung eigener Bruthäuser an den größeren bayerischen Seen zum Teil gängige Praxis, dass einerseits Brutüberschüsse aus dem einen oberbayerischen See in einen anderen verbracht werden, andererseits bei eigenem Mangel oder in Ermangelung einer eigenen Erbrütung (bei kleineren Seen), Renkenbrut von außerhalb zur Bestandstütze zugekauft wird.

Die Auswirkungen von allochthonem Besatz auf die ursprüngliche Renkendiversität sind bisher für Süddeutschland nicht gezielt untersucht. Zwar geht Wagler (1938) davon aus, dass „nennenswerte Maränenbestände in den meisten Voralpenseen nicht vorhanden sind“, erwähnt aber auch, dass „im Simssee ein fast reines Volk dieser Art“ und in den Populationen des Eib- und Staffelsees „ein Schuss Maränenblut“ zu finden sei. Aus Österreich weiß man, dass z.B. eingeführte Maränen-Typen durch eine Trennung der Laichzeiten und Laichplätze nebeneinander weiterexistieren können, wohingegen es in anderen Seen zur Bildung von Hybridschwärmen gekommen ist (Winkler et al. 2011). Auch in der Schweiz scheinen sich manchmal allochthone und autochthone Formen nebeneinander zu behaupten (Hudson et al. 2017). Erstaunlicherweise ist aber außer in diesen Studien nicht untersucht worden, ob es im Voralpenraum noch Hinweise auf die vormals in großen Mengen besetzt amerikanischen Whitefish (*C. clupeaformis*) oder auf norddeutsche oder nordeuropäische Maränen gibt. Das mag möglicherweise daran liegen, dass eindeutige Nachweise wegen der teilweise großen Ähnlichkeit von nordischen und präalpinen Renken schwer zu erbringen sind. Es liegt aber auch sicher daran, dass eine mögliche Vermischung verschiedener sehr ähnlicher und extrem nahe verwandter Formen methodisch besonders schwierig zu analysieren ist, auch weil die genauen Besatzerkünfte meist nicht exakt dokumentiert sind. Interessanterweise lassen sich aus der Studie von Hudson et al. (2011) indirekt Hinweise auf allochthone nordische Elemente sowohl für die Bodensee-Donau-Gruppe, als auch für zwei der vier schweizerische Seen Gruppen finden (West-Schweiz und Luzern).

3.5 Historisch dokumentierte Renkendiversität in Süddeutschland

Eine sorgfältig recherchierte Studie auf der Basis von Primärquellen zur historisch vor etwa 1880 nachweisbaren Renkendiversität in Bayern existiert bisher nicht. Nach Abgleich von eigenen Literaturrecherchen mit den Angaben in Schmidt (2012) ist es sehr sicher, dass in den weiter unten genannten Seen Bayerns autochthone Renkenbestände bereits davor vorhanden waren. Es ist allerdings anzumerken, dass nur die Sichtung von Primärquellen, z.B. klösterlichen, staatlichen oder fischereigenossenschaftlichen Rechnungsbüchern, oder eindeutige historische Berichte von Fachleuten über die Verbringung von Brut und/oder Jährlingen und Renkenbeobachtungen eine bessere Datengrundlage schaffen könnte.

Nach zuverlässigen Literaturquellen wiesen bis 1909 mindestens 15 bayerische Seen Renkenbestände auf (v. Paula Schrank 1783 , v. Siebold 1863, v. d. Borne 1881, Vogt & Hofer 1909): Bodensee (4 Formen), Alpsee bei Immenstadt (1 Form), Niedersonthofener Seen (1 Form), Ammersee (2 Formen), Wörthsee (1 Form), Starnberger See (2 Formen), Eibsee (1 Form), Kochelsee (1 Form), Staffelsee (1 Form), Riegsee (1 Form), Walchensee (1 Form, aber 1480 besetzt aus Kochelsee), Schliersee (nur Bodenrenke), Tegernsee (v.d. Borne 1881:“in neuester Zeit“ auch Bodenrenken), Chiemsee (1 Form), Waginger See (1 Form). Nach den Angaben von Vogt & Hofer (1909), die explizit Hinweise darauf geben, in welchen Seen nordische Maränen besetzt wurden, kann man in späteren Angaben, v.a. von Wagler, nicht mehr sicher davon ausgehen, dass neu gefundene Bestände wirklich autochthon sind, denn das müsste anhand von älteren Quellen geprüft werden. So gibt Wagler (1937) für drei weitere Seen bayerische Renkenbestände an: Simssee, Pilsensee, Weissensee, wobei Simssee und Pilsensee zwar von v.d. Borne (1881) erwähnt werden, aber Renken als Bestand nicht angegeben wurden. Schließlich gibt Wagler (1950) noch sechs weitere Bestände in den folgenden Seen an: Weissensee, Großer Ostersee, Langenbürgner See, Seehamer See, Obinger See, Seeoner Klostersee. Alle später aufgeführten Bestände (Schmidt 2012) müssten ebenfalls auf ihre Autochthonizität hin überprüft werden, wobei nachweislich viele besetzt wurden. Neben den oben genannten Beständen zählt Schmidt (2012) als autochthone Renkenbestände die des Barmsees, des Pelhamer Sees und Soyensees, und die des Hartsees, des Alpsees bei Schwangau und des Sulzberger Sees als möglicherweise autochthon. Insgesamt kommt Schmidt (2012) auf insgesamt 44 Renkenbestände in Bayern.

Trotz der oben genannten Probleme in der süddeutschen Renken-Taxonomie wurden sieben der in Süddeutschland vorkommenden Formen mit eigenen wissenschaftlichen Artnamen beschrieben. Vier davon stammen aus dem Bodensee: Den Blaufelchen *C. wartmanni* (Bloch 1784), den Sandfelchen *C. arenicolus* Kottelat 1997, der Gangfisch *C. macrophthalmus* Nüsslin 1882 und der bereits ausgestorbene Bodensee-Kilch *C. gutturosus* (Gmelin 1818). Aus dem oberbayerischen Donaueinzugsgebiet wurden drei weitere Formen mit einem taxonomisch gültigen Artnamen versehen: Die Renke des Starnberger Sees wurde von v. Paula Schrank 1783 beschrieben und von Kottelat (1997) als *Coregonus renke* geführt, und soll nach Kottelat & Freyhof (2007) nicht nur im Starnberger See, sondern auch im Schliersee, Tegernsee, Kochelsee und Ammersee heimisch sein. Eine von Vogt & Hofer (1909) charakterisierte Schwebrenkenform aus dem Chiemsee wurde von dem russischen Ichthyologen Berg 1933 mit dem Unterartnamen *Coregonus lavaretus hoferi* belegt, und soll nach Kottelat & Freyhof (2007) als *Coregonus hoferi* endemisch im Chiemsee sein. Schließlich wurde noch der Kilch des Ammersees als *C. acronius* var. *bavarica* von Hofer in Vogt & Hofer (1909) mit einem wissenschaftlichen Namen geehrt und wird seit Kottelat (1997) als *Coregonus bavaricus* geführt.

4 Material und Methoden

4.1 Hintergrund

Der Fokus des vorliegenden BLE-Projektes als Fortsetzung des LfL-Vorgängerprojektes lag auf der Dokumentation und genomischen Charakterisierung der allochthonen Coregonenbestände. Neben der genomischen Analyse und Bestandsbewertung sollte das im Rahmen dieses Projektes neu beigebrachte Vergleichsmaterial dokumentiert werden. Deren Dokumentation steht eine weniger detaillierte Dokumentation des Materials und der Daten aus dem bayerischen Vorgängerprojekt gegenüber. Die im Rahmen dieses Projektes neu erhobenen Daten (RAD-Rohdaten, Datenblätter, Fotos), Analysen und Ergebnisse werden im Anhang vollumfänglich digital zur Verfügung gestellt und stehen für vergleichende Analysen zur Verfügung.

4.2 Neuaufsammlung, Vergleichsmaterial und Archivierung an der ZSM

4.2.1 Geographische Übersicht und Dokumentation der Referenzpopulationen

Für das in diesem BLE-Projekt vorgestellte Projekt wurden insgesamt 166 Individuen aus 10 Coregonen-Populationen aus Österreich, der Tschechei, Norddeutschland, dem Bodensee, Dänemark, Schweden, den USA und Estland einer RAD-Genotypisierung (siehe unten) unterzogen. Dazu kamen acht Replikate von Tieren aus der Vorgängerstudie, sowie weitere 16 Replikate aus der aktuellen Studie, so dass insgesamt 190 Proben RAD-genotypisiert wurden. Die in diesem Projekt neu beprobten Coregonen sollten möglichst die gesamte Bandbreite möglicher historischer Besatzpopulationen repräsentieren. Wie unter Punkt 3.4 kursorisch und in den Einzelsee-Darstellungen detailliert dargestellt, wurden in Süddeutschland historisch nachweislich oder hochwahrscheinlich allochthone Populationen folgender Herkünften besetzt: Madü (Midwie)- und Pulssee (Polen), Peipussee (Estland), American Whitefish aus der Gegend der Bass-Islands im Erie-See (USA), Schaalsee-Maränen (Norddeutschland), Waldvierteler Aquakulturmaränen (Österreich). Weiter kann es als nicht unwahrscheinlich gelten, dass auch skandinavische Binnenmaränen, Nord- und Ostseeschnäpel, Rheinschnäpel und Peledmaränen in der Voralpenregion historisch besetzt wurden. In diesem Wissen sollten ebendiese Populationen in die Populationsanalyse mit eingehen. Dazu waren Flossenproben bereits toter Tiere von ZSM-Mitarbeitern oder von Kooperationspartnern genommen worden, und wurden, wenn möglich zusammen mit Belegexemplaren, entsprechend der Vorgaben aus dem Projektvertrag mit folgenden Daten hinterlegt: Gewässername, Gewässertyp, Gewässer/Probestelle (Deutschland: Bundesland, Landkreis, Gemeinde, Längen- und Breitengrad / Ausland: Land, evtl. Region, Längen- und Breitengrad); wissenschaftliche Bezeichnung (nach aktuellem Wissensstand), regionale Bezeichnung der beprobten Fische, digitalmorphometrische Fotodokumentation der Lateralansicht möglichst aller genetisch beprobten Individuen, Konservierung und Hinterlegung aller Exemplare, zumindest aber des Kiemenreusenapparates; Beschreibung des fischereilichen Bestandsmanagements (bewirtschaftet, unbewirtschaftet); Angaben zur Herkunft von Besatztieren, soweit

möglich. Diese Daten werden hier nur cursorisch wiedergegeben. Im Anhang finden sich die detaillierten Daten, sowie alle digitalmorphometrisch auswertbaren Fotos.

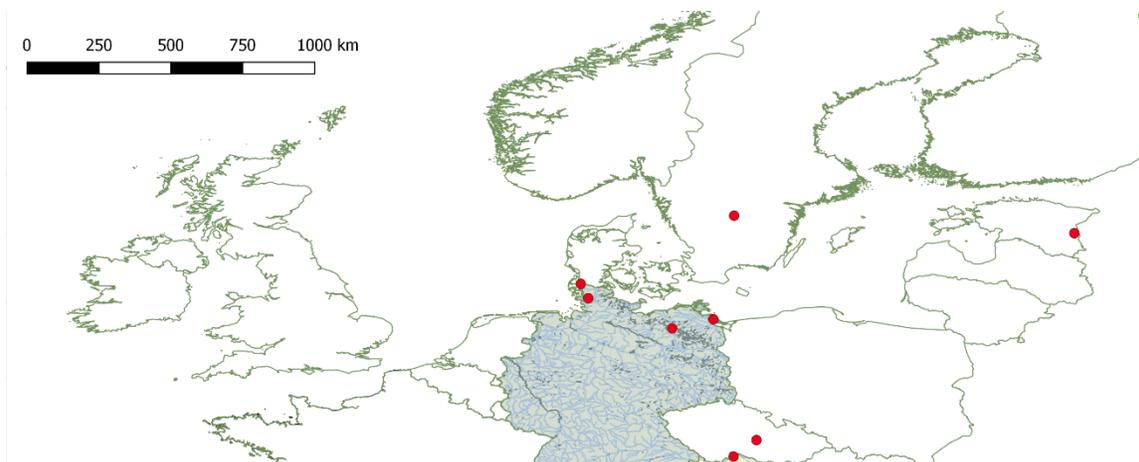


Abb. 1. Geographische Übersicht über die neu beprobten nördlichen und Aquakulturfundorte (rote Punkte); (außer Sammelstelle von *C. clupeaformis* in den USA). Genauere Fundortdaten sind Tabelle 1, sowie dem Appendix zu entnehmen. Karte basierend auf GIS-shapefiles die von DIVA-GIS (<http://www.diva-gis.org/Data>) sowie Eurostat © EuroGeographics stammen.

Tab. 1 Beprobte Gewässer und RAD-genotypisierte Probenzahl (davon Anzahl Replikate in Klammern) der neu aufgesammelten Coregonen aus Referenzpopulationen

Land	Gewässer	Bundesland/Region	Längengrad	Breitengrad	n RAD
Dänemark	Vida	-	54.90°	8.75°	5 (1)
Deutschland	Drewitzer See	Mecklenburg-Vorpommern	53.52°	12.36°	33 (8)
Deutschland	Achterwasser / Oder / Peene	Mecklenburg-Vorpommern	54.00°	13.90°	18 (1)
Deutschland	Treene	Schleswig-Holstein	54.38°	9.082°	6 (2)
Deutschland	Bodensee	Baden-Württemberg	47.59°	9.473°	3
Estland	Peipussee	Tartu	58.46°	27.32°	29
Österreich	Aquakultur "Kinsky"	Waldviertel	48.86°	15.12°	26 (2)
Schweden	Vätternsee	Götaland	57.99°	14.34°	6
Tschechien	Aquakultur Peled	Zdar nad Sazavou	49.56°	15.93°	26 (1)
USA	Eriesee / Bass Islands	Erie-See / Bass Islands	-82.81	41.649°	30 (1)
Deutschland	Replikate Vorgängerstudie	Verschiedene Seen			8
			Gesamtzahl RAD-Genotypen		190

Für die BLE-Nachfolgestudie neu aufgesammelte Vergleichsproben aus anderen Regionen wurden freundlicherweise von Kollegen oder Fischereifachleuten in Estland (R. Gross), Dänemark (M. Deacon), den USA (C. Vandergoot), der Tschechei Z. Musilová), Österreich (W. Hafellner; J. Wanzenböck), Schweden (B. Dellling), der Schweiz (P. Vonlanthen), Mecklenburg-Vorpommern (T. Moritz), Schleswig-Holstein (T. Jäger-Kleinicke) und Baden-Württemberg (J. Baer) zur Verfügung gestellt.

4.2.2 Kurzdarstellung der nördlichen Referenzpopulationen und - arten

Im Folgenden werden für die Besatzgeschichte in Süddeutschland relevante Aspekte der jeweiligen beprobten *Coregonus*-Referenzpopulation bzw. -art dargestellt,

***Coregonus cf. peled* aus tschechischer Aquakultur**

Die Peled-Maräne (*Coregonus peled*) wurde nach Müller (1969) seit 1963 erstmals außerhalb von Aquakulturanlagen als Brut aktiv in deutsche Gewässer verbracht. In den Jahren davor waren Zuchtpopulationen aus befruchteten Eiern aus der ehemaligen Sowjetunion in der DDR aufgebaut worden. Seit etwa dieser Zeit wurde sie auch intensiv in Polen und der Tschechei in die Aquakultur aufgenommen worden, und in diesen Ländern auch vielfach in offene Gewässer verbracht (Mamcarz 1992, Mraz 2017). In der Aquakultur kam es auch zur einer Introgression von *C. peled* genomischen Anteilen in *C. lavaretus* Formenkreis (Lusk et al. 2010, Luczynski et al. 1999, Mraz 2017, Popovic et al. 2016). Letztere wurden und werden intensiv in Österreich in das Freiland besetzt (Winkler et al. 2011), und sie wurden auch nach mehreren unbestätigten Berichten mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit wiederholt aus Österreich und der Tschechei in Süddeutschland besetzt. Daher kann theoretisch davon ausgegangen werden, dass evtl. genomische *C. peled*-Anteile in süddeutsche Gewässer gelangten.

Die Art kommt ursprünglich aus subpolaren Gewässern Russland westlich und östlich des Ural. Sie ist eher planktivor, hochrückig mit einem endständigen Maul und durch eine hohe Anzahl von Kiemenrechen auf dem ersten Kiemenbogen (46-69) charakterisiert, wobei Hybriden oft intermediäre Werte aufweisen (Luczynski et al. 1999). Die Peledmaräne wird bis etwa 50 cm groß und obwohl sie phylogenetisch weiter von *Coregonen* aus dem *C. lavaretus*-Formenkreis entfernt ist als alle anderen in diesem Bericht aufgeführten Formen, sind Hybride lebensfähig und fertil (Luczynski et al. 1999).



Abb. 2. In die Analyse eingegangene Peled-Maräne (*Coregonus cf. peled*) aus tschechischer Aquakultur. Foto: Zuzana Musilová.

Für das hier dargestellte Projekt wurden insgesamt 25 (plus eines Replikates) *Coregonus cf. peled* Individuen aus tschechischer Aquakultur RAD-genotypisiert und 27 fotografiert. Die verfügbaren Daten und Fotos zu den beprobten Fischen sind im Anhang dokumentiert.

***Coregonus clupeaformis* aus dem Erie-See (USA)**



Abb. 3. In die Analyse eingegangener American Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) von den Bass Islands, Erie-See (Ohio, USA). Foto: Christopher Vandergoot.

Der „American Whitefish“ oder „Lake Whitefish“ (*Coregonus clupeaformis*) wurde nach Vogt & Hofer (1909) zwischen 1871 und 1889 in mehrere süddeutschen Seen, darunter in den Bodensee, den Tegernsee und den Walchensee eingesetzt. Die Herkunftspopulation stammte nach Kurzmitteilungen deutscher Fischereizeitschriften aus der Umgebung der damals stark auf diese Fischart befischten Bass-Inseln im Erie-See. Die Art hat ein eindeutig unterständiges Maul, eine runde Schnauze, 15-30 Kiemenrechen auf dem ersten Kiemenbogen, und zwischen 73 bis 95 Schuppen entlang der Seitenlinie. Sie wird 70, evtl. sogar über 90 cm groß (Trautmann 1981). Die 29 (inklusive eines Replikates; nur zwei individualisierte Fotos) Vergleichsproben für dieses Projekt stammen von Fischen aus Monitoringfängen aus der Region der Bass Inseln. Die verfügbaren Daten und Fotos zu den beprobten Fischen sind im Anhang dokumentiert.

***Peipus-Maränen* aus dem estnisch-russischen Peipus-See**

Die Maräne des Peipus-Sees wurde 1874 als Unterart von *Coregonus lavaretus* als *C. l. maraenoides* beschrieben. Sie ist in estnisch-russischen Peipsi-See und seinen Nachbarseen endemisch und erreicht eine Standardlänge von bis zu 63 cm, weist 88 – 114 Schuppen entlang der Seitenlinie und 30-44 Kiemenrechen auf dem ersten Kiemenbogen auf (Krause & Turovski 2003). Die Peipus-Maräne wurde nicht nur in Estland, sondern in sehr viele europäische Seen besetzt, wobei der Bestand im Peipsi-See wohl nie mit allochthonen *Coregonus* besetzt wurde. In Süddeutschland wurden sehr viele Seen zwischen 1905 und etwa 1927 mit Peipus-Maränen besetzt (Vogt & Hofer 1909, Wagler 1930a, Koch 1956, Melzer 1994). Für Norddeutschland ist bekannt, dass Peipus-Maränen in viele Seen eingesetzt wurden und zum Teil die dort autochthonen Formen verdrängt bzw. mit diesen hybridisiert haben (Mehner et al. 2018).



Abb. 4. Konserviertes Exemplar einer in die Analyse eingegangene Peipus-Maräne (*Coregonus cf. maraenoides*) aus dem Peipsi-See in Estland.

Für das hier dargestellte Projekt wurden insgesamt 29 *Coregonus cf. maraenoides* aus dem estnischen Teil des Peipus-Sees RAD-genotypisiert und 30 Individuen fotografiert. Die verfügbaren Daten und Fotos zu den beprobten Fischen sind im Anhang dokumentiert.

Die Maränen des Drewitzer See in Mecklenburg-Vorpommern

Die Maränen des Schaal- und Selentersees wurden von Thienemann 1916 als eigene Unterart *Coregonus maraena holsata* beschrieben, weil sie sich von als *Coregonus maraena* aus dem Madü-See durch deutlich niedrigere Kiemenrechenzahlen unterschieden (Thienemann 1916). Sowohl der Schaalsee als auch der Selenterseen wurden nach dieser Beschreibung mit anderen Maränen aus Pommern und Estland besetzt und wahrscheinlich sogar mit Blaufelchen aus dem Bodensee (Mehner et al. 2018). Die heute dort vorkommenden Coregonen entsprechen morphologisch und



Abb. 5. In die Analyse eingegangene Maräne aus dem Drewitzer See (Typ Schaalsee-Maräne, *Coregonus cf. holsatus*). Foto: Udo Rothe.

genetisch nicht mehr dem ursprünglichen Schaalsee-Marärentypus. Allerdings wurden nach 1931 unveröffentlichten Berichten zitiert in Lenz (1948) und Mehner et al. (2018)

Maränen des Schaalsees in den mecklenburg-vorpommerschen Drewitzer See besetzt. Diese Maränen entsprechen morphologisch und genetisch der historischen Schaalsee-Maräne (Mehner et al. 2018). Der Drewitzer See kann deshalb als *ex-situ*-Refugium der Schaalsee-Maräne gelten und wurde daher als Referenz einer unverfälschten norddeutschen Maränenlinie, die möglicherweise als Besatzmaterial auch für süddeutsche Seen verwendet wurde, verwendet. Allerdings konnte bisher kein konkreter Beleg dafür gefunden werden, dass *Coregonus cf. holsatus* tatsächlich aus dem Schaal- oder Drewitzer See in süddeutsche Seen eingesetzt wurde.

Coregonus cf. holsatus (entspricht Thienemanns *C. maraena holsata*) weist nur 22 – 25 Kiemenrechen auf dem ersten Kiemenbogen auf und wird bis etwa 46 cm lang (Thienemann 1916, Kottelat & Freyhof 2007).

Für das hier dargestellte Projekt wurden in Zusammenarbeit mit dem Naturhistorischen Museum in Potsdam insgesamt 25 (acht davon als Replikate) *Coregonus cf. holsatus* aus dem Drewitzer See RAD-genotypisiert und 26 fotografiert. Die verfügbaren Daten und Fotos zu den beprobten Fischen sind im Anhang dokumentiert.

Nordsee-Schnäpel der Treene und Vida

Nordseeschnäpel (*Coregonus cf. maraena* oder *Coregonus cf. oxyrinchus*) wurden nach Vogt & Hofer (1909) in den Starnberger See besetzt, wobei die exakte Herkunft der Besatztiere nicht erwähnt wird. Bei dieser Form handelt um eine früher weit verbreitete anadrome Schnäpelpopulation des nördlichen Nordsee-Einzuges, die entweder in historischer Zeit in Deutschland ausgestorben war oder möglicherweise gar nicht in Deutschland vorkam. Die Unsicherheit darüber stammt daher, dass bis heute kontrovers diskutiert wird, ob diese nördliche Population mit dem Rheinschnäpel (bezeichnet als *Coregonus oxyrinchus*) identisch ist oder nicht. Der bis zu 47 cm Standardlänge groß werden Rheinschnäpel soll nur in dem Rhein, Schelde, Maas und Südengland vorgekommen sein und grenzt sich durch deutliche höhere Kiemenrechenzahlen auf dem ersten Kiemenbogen (38 – 46), durch eine lange, spitze Schnauze und ein unterständiges Maul von Ostsee-Schnäpel ab. Im Rhein soll noch eine weitere Coregonenform mit kurzer Schnauze vorgekommen sein, die sich durch niedrigere Kiemenreusenzahlen abgrenzt, *Coregonus sp. „Rhine“* (Freyhof & Schöter 2005). Genetische Analysen, die historisches Vergleichsmaterial der heute ausgestorbenen langschnäuzigen Rheinpopulation einbezogen, zeigen aber keine eindeutige Differenzierung an (Mehner et al. 2018). Sicher ist nur, dass sich die rezenten Nordseepopulationen sich genetisch von den baltischen differenzieren, wenn auch mit breiten Übergängen und möglichen Hybridpopulationen (Dierking et al. 2014, Mehner et al. 2018). Interessanterweise fanden jedoch Mehner et al. (2018), dass Schnäpel aus der Treene genetisch einer als *Coregonus widegreni* bezeichneten anadromen Population aus Finnland (Oulu) ähnelten. Tatsache ist weiter, dass heute in Deutschland vorkommende Nordseeschnäpel durch Besatz aus dem dänischen Vida-Fluss in der deutschen Treene und in anderen Flüssen wieder angesiedelt wurden und nicht identisch mit historischen deutschen Populationen sind.



Abb. 6. oben: Exemplarisches Foto eines Nordsee-Schnäpels (*Coregonus cf. oxyrinchus?*) aus dem dänischen Vida-Fluss (Typ Anadromer Nordsee-Schnäpel, *Coregonus cf. oxyrinchus?*). Foto: Michael Deacon. Unten: in die Analyse eingegangenes konserviertes Exemplar des Nordsee-Schnäpels aus der deutschen Treene.

Für das hier dargestellte Projekt konnten von dieser bedrohten Form insgesamt 4 (plus ein Replik; Foto nur von einem Tier) Schnäpelproben aus der dänischen Vida und 4 (plus zwei Replik; Foto von allen Tieren) Schnäpelproben aus der deutschen Treene RAD-genotypisiert werden, um die Nordseeschnäpel im Vergleichsdatensatz zu süddeutschen Populationen repräsentieren zu können. Die verfügbaren Daten und Fotos zu den beprobten Fischen sind im Anhang dokumentiert.

Aquakultur-Maränen (*Coregonus sp.*) aus dem Waldviertel in Österreich

Nach von dem Borne (1887) hatte bereits 1887 Fischmeister Šusta Maränen (*Coregonus cf. maraena*) aus dem Madü-See nach Wittingau (heute Třeboň, Tschechien) gebracht, um sie dort für die Mischkultur in Karpfenteichen zu testen. Diese Versuche verliefen erfolgreich (Šusta 1898), was dazu führte, dass in Tschechien seitdem erfolgreich Aquakultur-Maränen als Nebenfisch der Karpfenteichwirtschaft verwendet wird, besonders in kühleren Regionen (Mraz 2017). Allerdings kam es in Tschechien zu massiver Hybridisierung mancher Aquakulturbestände mit *C. peled* (Lusk et al. 2010), weswegen tschechische Bestände genomische Anteile von *C. peled* aufweisen könnten. Kurz nach dem zweiten Weltkrieg wurden durch den ehemals tschechischen Fischermeister Planatsky nach Heidenreichstein im Waldviertel Österreichs tschechische Aquakultur-Maränen eingeführt und werden seitdem erfolgreich für die Aquakultur als Speise- aber als Besatzfische verwendet (Pamminger-Lahnsteiner et al. 2009, T. Kainz,

pers. Mittlg. Sept. 2019). In Österreich hinterlässt der nach wie vor praktizierte Besatz mit diesen Maränen sowohl Bestände, die Anzeichen von Hybridisierung und Introgression tragen, als auch auch Bestände, die morphologische und genetische Anzeichen dafür aufweisen, dass allochthone und autochthone Populationen wegen unterschiedlicher Laichzeiten nebeneinander weiter existieren können (Pamminger-Lahnsteiner et al. 2008 & 2009 & 2010, Winkler et al. 2011).



Abb. 7. Konserviertes Exemplar einer in die Analyse eingegangene Aquakultur-Maräne (*Coregonus* sp.) aus dem österreichischen Waldviertel.

Für das hier dargestellte Projekt wurden insgesamt 24 (plus zwei Replikate) Aquakulturmaränen aus dem österreichischen Waldviertel RAD-genotypisiert, da diese Fische genomische Anteile von Madüsee-Maränen (*Coregonus* cf. *maraena*) enthalten sollten, die seit den 1870er Jahren nach Vogt & Hofer (1909) massiv in süddeutsche Seen besetzt worden waren. Nach Gasowska (1967) haben ursprüngliche Madü-See Maränen 27-35 Kiemenreusendornen. Andererseits gibt es auch viele nicht publizierte Hinweise darauf, dass Waldvierteler Aquakultur-Maränen aus Österreich nach Deutschland besetzt wurden und gelegentlich auch noch weiter werden. Der Analyse dieser Waldvierteler Aquakultur-Maränen kommt daher besondere Bedeutung bei der Beurteilung der Authentizität süddeutscher Populationen zu. Die verfügbaren Daten und 25 Fotos zu den beprobten Fischen sind im Anhang dokumentiert.

Ostsee-Schnäpel aus dem Oder-Einzug (Achterwasser)

Als Ostsee-Schnäpel (*Coregonus* cf. *maraena*) werden die, mit über ein Meter sehr groß werdenden, anadromen Schnäpelpopulationen des Unteren Oder- und Peene-Einzugs der vorpommerschen Boddenlandschaft bezeichnet, die sich in ihrer Lebensweise deutlich von stationären Binnenpopulationen dieser Region (z.B. Madü-Maränen (*C.* cf. *maraena*)) und Edelmaränen (z.B. aus dem Pelcz-See (*Coregonus* cf. *nilssonii*)) unterscheiden. Einzig in dieser Region hatten sich anadrome Schnäpel in der Ostsee gehalten, von wo aus sie in verschiedene andere Ostsee-Gewässer wiederbesetzt wurden (z.B. Trave und Schlei) (Dierking et al. 2014, Mehner et al. 2018). Der taxonomische Status all dieser Formen ist nach wie vor ungeklärt, die verschiedenen Populationen der Region können sich aber deutlich morphologisch (Kiemenreusendornen) unterscheiden. Weitere Details zu Ostsee-Schnäpeln siehe unter Nordsee-Schnäpel (oben).



Abb. 8 oben: In die Analyse eingegangener Ostsee-Schnäpel aus einem Zuchtprogramm zur Bestandsstützung; **unten:** Exemplarisches Lebendfoto (Foto: Vivica von Vietinghoff).

Für das hier dargestellte Projekt wurden insgesamt 17 (plus ein Replikat) Ostsee-Schnäpel RAD-genotypisiert, die aus Zuchtprogrammen zur Bestandstützung stammen. 20 Tiere wurden fotografisch dokumentiert. Diese wurden in die Studie integriert, obwohl keine Besatzhinweise für Süddeutschland publiziert wurden. Es kann aber wegen der örtlichen Nähe zu anderen Besatzherkünften (Madü-See) nicht ausgeschlossen werden, dass auch anadrome Ostsee-Schnäpel in Süddeutschland besetzt wurden. Die verfügbaren Daten und Fotos zu den beprobten Fischen sind im Anhang dokumentiert.

Vätternsee-Maränen aus dem schwedischen Vätternsee

Immer wieder werden unspezifisch auch skandinavische Herkünfte als Besatzmaterial für süddeutsche Seen genannt, ohne dass hierfür publizierte Belege vorliegen würden. Da die anadromen Coregonen-Populationen der Ostsee und Nordsee durch die Schnäpelproben im Vergleichsdatensatz berücksichtigt sind, und da davon auszugehen ist, dass diese eine starke Ähnlichkeit zueinander haben (Dierking et al. 2014, Mehner et al. 2018), sollten noch isolierte skandinavische Binnenmaränen in den Vergleichsdatensatz integriert werden, um zumindest eine mögliche skandinavische Herkunft zu integrieren.



Abb. 9. Konserviertes Exemplar einer In die Analyse eingegangene Skandinavische Binnenmaräne (*Coregonus cf. widegreni*). aus dem Vättern-See in Schweden. Foto: Bo Delling.

Für das hier dargestellte Projekt wurden deshalb 6 Binnenmaränen aus dem schwedischen Vätternsee RAD-genotypisiert und 10 Tiere fotografiert. Diese Herkunft war auch deshalb gewählt worden, da ein Teil der Typenserie von *Coregonus widegreni* aus dem Vätternsee beschrieben wurde. Als *C. widegreni* bezeichnete Fische waren auch in die Analyse von Mehner et al. (2018) eingegangen, wobei sich dahinter ein anadrome Population aus Finnland verbarg. Diese Proben waren aus dem Naturhistorischen Museum Stockholm zur Verfügung gestellt worden, wo die Belegtiere auch hinterlegt sind. Die verfügbaren Daten und Fotos zu den beprobten Fischen sind im Anhang dokumentiert.

4.2.3 Übersicht über die RAD-genotypisierten süddeutschen Populationen

Für das Lfi-Vorgängerprojekt aufgesammelte Renken aus dem Voralpenraum wurden möglichst kurz vor der Laichzeit an ihren Laichplätzen gefangen. Hierzu waren am Boden und in der Schweb Netze (Maschenweite: 30-45 mm) gestellt worden. Zusätzlich wurden Renken in ausgewählten Fließgewässern gefangen (mit Handkeschern in der Koppentraun (Zufluss Hallstättersee, Österreich) und elektrisch in der Loisach (Zufluss Kochelsee, Deutschland). Insgesamt wurden 41 Gewässer mit selbsterhaltenden Renken-Vorkommen beprobt, davon: 28 in Süddeutschland.

Die Befischungen und Aufsammlungen in Süddeutschland fanden in Einzelinitiative oder in enger Kooperation von örtlichen Berufsfischern, der Fachberatung für Fischerei Oberbayern, der Fachberatung für Fischerei Schwaben, dem Institut für Fischerei in Starnberg und der Zoologischen Staatssammlung München statt.

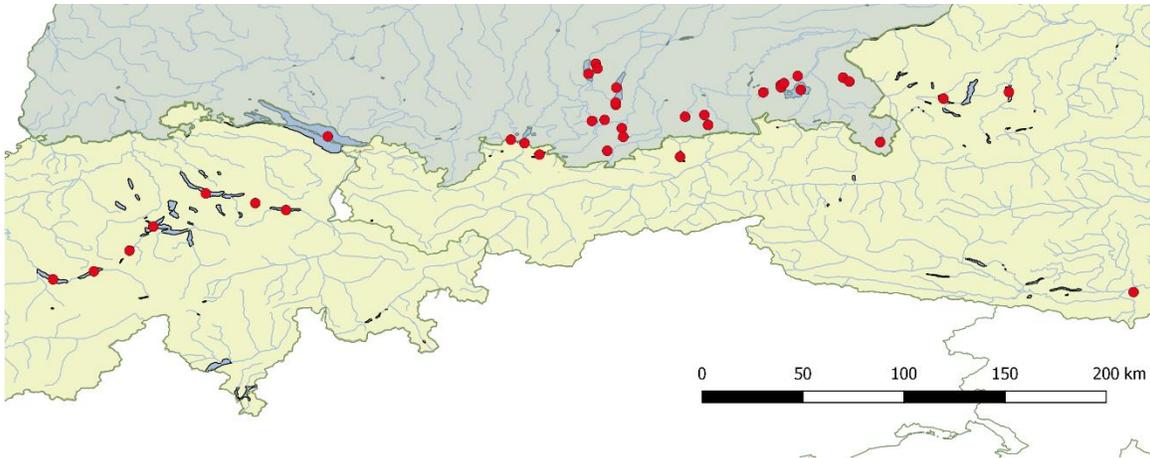


Abb. 10. Verteilung der in die RAD-Analyse eingeflossen Gewässer im Voralpenraum (Deutschland hellblau hinterlegt). Karte basierend auf GIS-shapefiles die von DIVA-GIS (<http://www.diva-gis.org/Data>) sowie Eurostat (<https://ec.europa.eu/eurostat/web/gisco/geodata/reference-data/administrative-units-statistical-units>; © EuroGeographics bezüglich der Verwaltungsgrenzen) heruntergeladen wurden.

4.3 Fotodokumentation und Zahl der untersuchten Renken

Alle zur Verfügung stehenden Renken aus dem LfL-Vorgängerprojekt und des BLE-Folgenprojektes wurden frischtot oder konserviert auf der rechten Körperseite liegend zusammen mit einem Größenstandard, fotografiert, zumeist mit der ZSM-eigenen Kamera (Pentax K5, Tokio, Japan), in einigen Fällen aber auch von den Kooperationspartnern in Tschechien (Z. Musilová), Potsdam (U. Rothe) und Schweden (B. Delling). Von den beprobten Exemplaren aus Dänemark (Vida) konnte nur ein exemplarisches Foto gemacht werden (M. Deacon), und von den *C. clupeiformis* nur von wenige beprobten Tieren (C. Vandergoot). Es wurde darauf geachtet, möglichst gerade fixierte Fotos zu machen, die eine digitalmorphologische Auswertung ermöglichen soll, die zusammen mit den Fotos in der LfL-Vorgängerstudie stattfinden kann. Die digitalmorphometrische Auswertung war aber nicht Teil dieser BLE-Studie, die Fotos werden aber mit dem Abschlussbericht zur weiteren Verwertung zur Verfügung gestellt.

Tabelle 2 (folgende Seite) gibt eine genaue Aufstellung der untersuchten Gewässer und aller gefangenen, beprobten und analysierten Renken wieder. Weitere Detaildaten zu den beprobten Gewässern befinden sich im Anhang.

Land	Gewässer	Bundesland/Region	Längengrad	Breitengrad	n RAD
Deutschland	Bodensee	Bayern / Baden-Württemberg	47.590°	9.473°	62
Deutschland	Loisach	Bayern	47.652°	11.322°	4
Deutschland	Stechsee	Bayern	47.805°	11.298°	5
Deutschland	Weissensee	Bayern	47.570°	10.634°	12
Deutschland	Alpsee	Bayern	47.547°	10.721°	6
Deutschland	Lech	Bayern	48.348°	10.934°	6
Deutschland	Ammersee	Bayern	47.987°	11.125°	41
Deutschland	Staffelsee	Bayern	47.688°	11.148°	18
Deutschland	Wörthsee	Bayern	48.050°	11.172°	36
Deutschland	Pilsensee	Bayern	48.020°	11.184°	5
Deutschland	Riegsee	Bayern	47.695°	11.228°	18
Deutschland	Barmsee	Bayern	47.499°	11.245°	4
Deutschland	Großer Ostersee	Bayern	47.790°	11.300°	20
Deutschland	Starnbergersee	Bayern	47.899°	11.303°	13
Deutschland	Kochelsee	Bayern	47.642°	11.337°	39
Deutschland	Walchensee	Bayern	47.588°	11.347°	14
Deutschland	Tegernsee	Bayern	47.715°	11.739°	21
Deutschland	Schliersee	Bayern	47.726°	11.861°	38
Deutschland	Spitzingsee	Bayern	47.663°	11.885°	5
Deutschland	Simssee	Bayern	47.869°	12.235°	20
Deutschland	Schlosssee	Bayern	47.915°	12.346°	1
Deutschland	Langenbürgner See	Bayern	47.901°	12.347°	16
Deutschland	Hartsee	Bayern	47.927°	12.366°	12
Deutschland	Seeoner Klostersee	Bayern	47.973°	12.453°	15
Deutschland	Chiemsee	Bayern	47.886°	12.472°	58
Deutschland	Tachingensee	Bayern	47.963°	12.741°	7
Deutschland	Wagingensee	Bayern	47.937°	12.781°	4
Deutschland	Königssee	Bayern	47.554°	12.976°	2
Frankreich	Lac de Bourget	Départements Savoie	45.730°	5.870°	5
Österreich	Klopeiner See	Kärnten	46.604°	14.583°	5
Österreich	Koppentraun	Oberösterreich	47.554°	13.677°	6
Österreich	Mondsee	Oberösterreich	47.830°	13.377°	7
Österreich	Traunsee	Oberösterreich	47.871°	13.792°	6
Österreich	Plansee	Tirol	47.475°	10.816°	2
Österreich	Achensee	Tirol	47.461°	11.707°	3
Schweiz	Brienzer See	Kanton Bern	46.736°	7.989°	3
Schweiz	Thuner See	Kanton Bern	46.685°	7.730°	3
Schweiz	Vierwaldstättersee	K Luzern, Uri, Schwyz, Niederwalden	47.019°	8.366°	5
Schweiz	Sarnersee	Kanton Obwalden	46.867°	8.215°	3
Schweiz	Linth-Kanal*	Kanton St. Gallen	47.168°	9.013°	38
Schweiz	Walensee*	Kanton St. Gallen	47.124°	9.208°	24
Schweiz	Zürichsee*	Kanton Zürich, Schwyz	47.229°	8.699°	38
(Tab. 2 (Legende vorhergehende Seite))					

4.4 Molekulargenetische Analyse

Auswertung vereinfacht erklärt

Mit der **RAD-Genomik** können nicht nur wenige Genorte des gesamten Genoms eines Organismus analysiert werden, sondern gleichzeitig zehntausende. Damit ist zwar nicht das gesamte Genom analysiert, aber ein hochrepräsentativer Anteil. Für jeden Genort jedes analysierten Tieres wird dafür die DNA-Sequenz an ausgewählten Stellen des Genoms bestimmt.

Der Vergleich von RAD-Genom-Daten zwischen einzelnen Tieren ist durch die sehr große Datenmenge nur mit Hilfe von computerbasierten Verfahren möglich. Dazu werden alle Einzel-DNA-Sequenzen aller Tiere und aller Genorte miteinander verglichen und jeweils solche DNA-Stellen herausgefiltert, die variabel im Vergleich zwischen den Tieren sind. Diese Stellen heißen SNPs (sprich: snips). Ein Genort kann einen oder mehrere SNPs enthalten.

Statistische Auswertung auf genomische Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen einzelnen Tieren. Wegen der hohen Datenmenge muss die Variabilität für eine sinnvolle Auswertung nach Ähnlichkeiten und Unterschieden im Zusammenhang mit der Fragestellung „vorsortiert“ werden. Dazu dienen sogenannte multivariate statistische Verfahren, z.B. die **Hauptkomponentenanalyse (PCA)**. Diese reduziert die Gesamtvariabilität im Datensatz auf wenige voneinander unabhängige „Variabilitäten“ (= Hauptkomponenten oder PCs). Für die vorliegende Analyse wurde dazu jeweils ein zufällig ausgewählter SNP pro Genort und Tier ausgewählt. Dann wurde evaluiert, wie ähnlich sich einzelne Tiere in Bezug auf ihre Hauptkomponenten sind, in dem für jedes einzelne Tier aussagekräftige Hauptkomponenten in einer Graphik („Plot“) gegeneinander aufgetragen werden. Datenpunkte einander ähnlicher Tiere liegen in den entsprechenden Plots nahe beieinander.

Welcher Anteil der genomischen Variabilität erlaubt Rückschlüsse über die Autochthonizität? Für die vorliegende Auswertung hatte sich u.a. durch Auswertung dieser PC-Plots ergeben, dass zwei PCs besonders aussagekräftig für die genomische Differenzierung von Voralpen-Coregonen-Populationen in Deutschland sind: PC I und PC V. Entlang der Verteilung der Einzelproben auf der PC I – Achse sortierten sich alle untersuchten Tiere in einem Gradienten Norddeutschland/Osteuropa (negativere Werte) bis Voralpenregion (positivere Werte). Entlang der Verteilung auf der PC V – Achse sortierten sich alle Voralpentiere so, dass auf den tendenziell positiven Werten vor allem Tiere aus dem Donau-Einzug vertreten waren und auf den tendenziell negativen Werten Bodensee-Coregonen. In weiteren Evaluationsschritten mittels anderer statistischer Verfahren (z.B. „Co-Ancestry-Analysen“ – hier nicht näher erklärt) konnten schließlich Areale als Vielecke (Polygone) auf den PC I – PC V Plots validiert werden, die fast ausschließlich Bodensee- oder wahrscheinlich autochthone Donau-einzugstiere enthielten, also Polygone hoher Autochthonizität sind. Areale, die Zwischenpositionen auf PC V einnehmen zeigen eine Vermischung von genomischen Bodensee- und Donauanteilen an. Areale, die auf negativen PC I – Werten zu liegen kamen, zeigen an, ob dort befindliche Voralpentiere Anteile (Vermischung) mit nördlichen Populationen aufweisen.

Evaluierung aller Einzelproben aus einzelnen Seen auf „Autochthonizität“ auf Basis der Einordnung in den unabhängig validierten Polygonen auf den Plots PC I – PC V. Um zu ermitteln, wo sich alle auswertbaren Einzelproben innerhalb der „Autochthonizitätspolygone“ oder „Vermischungspolygone“ positionieren, wurde die PC I und PC V -Werte der Einzelproben auf die Polygone projiziert und alle Zuordnungen zu den jeweiligen Polygonen ausgezählt. Diese Zählwerte bilden Grundlage für die Einzelbeurteilung der Seen.

4.4.1 DNA-Extraktion

Proben von Muskel- oder Flossengewebe wurde jeweils kurz nach dem Fang der Renken in EtOH (96%) gesammelt und danach tiefgekühlt aufbewahrt. Die DNA-Extraktionen wurde entweder mittels des DNeasy® Blood and Tissue Kit (QIAGEN) oder mittels des CTAB-Protokolls durchgeführt und in 250 µl AE Puffer eluiert und auf 100 µl eingedampft (Proben vor 2018), oder in 60 µl ddH₂O eluiert (Proben von 2018). Nach fotometrischer DNA-Konzentrationsmessung (NanoDrop®) wurden alle Proben auf 20 ng/µg eingestellt, was vor der RAD-Sequenzierung noch mittels einer Qubit-Messung verifiziert wurde.

4.4.2 RAD-tag Sequenzierung und Genotypisierung

Mit Hilfe der sogenannten RAD-Sequenzierung (*restricted site associated DNA-sequencing*) wurde die genetische Variation tausender Loci für jedes untersuchte Renkenindividuum verglichen (wie in Hohenlohe et al. 2010). Die RAD-Methode erlaubt es ohne genauere Vorkenntnisse des jeweilig untersuchten Genoms von immer gleichen Restriktionsenzym-Schnittstellen in das Genom hinein zu sequenzieren. Durch die geschickte Auswahl des jeweiligen Restriktionsenzym kann gesteuert werden, wie viele mit Schnittstellen assoziierte Genorte zwischen den zu untersuchten Individuen verglichen werden sollen. In unserem Fall kam das auf das Restriktionsenzym *SbfI* zugeschnittene Laborprotokoll von Etter et al. (2011) zum Einsatz (Details siehe dort). Im Zusammenspiel mit sogenannten Next-Generation-Sequencing (NGS) Methoden können mit dieser Methode nicht nur wenige, sondern tausende Genorte gleichzeitig sequenziert und zwischen hunderten von Individuen verglichen werden. Dadurch heben sich früher vorhandene Beschränkungen bei der populationsgenomischen Analyse auf, die vor allem auf einer niedrigen Anzahl untersuchter Genorte (wenige Mikrosatelliten-Genorte, das Mitochondrium-Genome oder wenige Kernmarker) beruhten (Hohenlohe et al. 2010). Ein weiterer Vorteil, der in vollem Umfang auch auf die vorliegende Studie zutrifft, ist, dass die erhobenen Sequenzdaten jederzeit mit weiteren Vergleichsdaten komplementiert werden können, ohne dass eine komplett neue Laboranalyse aller Samples nötig ist, so wie das bisher bei vielen Mikrosatelliten-Studien oder sogenannten AFLP-Studien der Fall war. Ein „Nachteil“ ist, dass die Methode auf der Auswertung von hunderttausenden bis Millionen kurzer Einzel-DNA-Sequenzen (RAD-tags = „reads“) pro Individuum (!) beruht, die zunächst erst mit Hilfe aufwendiger Bioinformatik in eine populationsgenomisch analysierbare Datenmatrix umgewandelt werden müssen.

Die RAD-Laborarbeiten wurden an die Firma Floragenex (Oregon, USA) auf der Basis von 50 µl-Aliquots der 20ng/µl-Extrakte (1µg DNA) outgesourct. Von den dort im Rahmen des BLE-Projektes generierten 222 DNA-Extrakten konnten insgesamt 184 verwendet werden, sowie acht Replikate von Extrakten aus der LfL-Vorgängerstudie und 16 aus der BLE-Erweiterungsstudie. Alle resultierenden 190 (2x95) *SbfI*-RAD-libraries bestehend aus den RADtags, Adaptoren, Illumina-Primersequenzen und Barcodes wurden bei Floragenex auf je zwei Lanes auf einem HiSeq-Sequenzierer (Illumina) single-end mit

einer Leselänge von 1x100 Basenpaaren sequenziert. Die resultierenden Rohdaten wurden nach einem firmeninternen Qualitätscheck über einen temporären Link der ZSM-Arbeitsgruppe zum Download zur Verfügung gestellt.

Zusammen mit allen Rohdaten der LfL-Vorgängerstudie wurden für die vorliegende Studie alle reads mittels des Softwaretools *process_radtags* aus der auf RAD-Daten spezialisierten bioinformatischen Analysepipeline *stacks v.2.4* (Catchen et al. 2011, Catchen et al. 2013) demultiplexed. Anschließend wurden diese Rohdaten sowie die Besten (mehr als 2 Millionen Reads) einer weiteren kürzlich veröffentlichten Studie an schweizerische Coregonen (Feulner & Seehausen 2018) mithilfe des Programms *cutadapt* (Martin 2011) von ihren Adapter- und Primersequenzen bereinigt und nach Readqualität gefiltert, d.h. Basenpaare mit einem phred quality score kleiner 33 wurden entfernt. Weiter wurden mit dem gleichen Softwaretool die ersten 10 Basenpaare der Reads aus Qualitätssicherungsgründen entfernt und alle auf die Länge von 75 Basenpaaren vereinheitlicht, bzw. es wurden kürzere Sequenzen verworfen. Da jedes der neu sequenzierten Sets mit jeweils 95 Individuen auf zwei verschiedenen HighSeq Lanes gelaufen war, wurden anschließend die korrespondierenden Reads beider *cutadapt*-Aufbereitungen bioinformatisch zusammengeführt. Insgesamt standen somit 835 Proben zur ersten Analyse zur Verfügung. Die weitere Aufbereitung der qualitätsgesicherten Daten erfolgte mittels des Software-Pakets *stacks v. 2.4*. Zunächst wurden *de novo* mithilfe des Unterprogramms *ustacks* alle Reads jedes einzelnen Individuums aligniert und zu sogenannten Stacks (mutmaßlich homologe Genortfragmente) zusammengefasst (Parameter: Anzahl Mismatches zwischen Stacks des gleichen Individuums: -M 2; Anzahl Mismatches zu Stacks verschiedener Individuen -N 3; minimale Anzahl von Reads damit ein Stack zur Analyse bereitgestellt wird (coverage): -m 6). Die Stacks bilden die Grundlage für die weitere Rohdatenaufbereitung mit dem Ziel homologe Genorte und SNPs innerhalb und zwischen Individuen zu ermitteln. Mittels des *stacks*-Unterprogrammes *cstacks* (Parameter: -n 1) wurde daraufhin ein Referenz-Katalog von Stacks von für den Gesamtdatensatz repräsentativen 120 Individuen erstellt, wobei möglichst jede geographische Teilpopulation durch mindestens ein Individuum im Katalog repräsentiert sein sollte. Allerdings waren zum Zeitpunkt dieser Analyse die schweizerischen Daten von Feulner & Seehausen (2018) noch nicht verfügbar und konnten deshalb nicht im Katalog berücksichtigt werden (Thuner See, Zürichsee). Danach wurden die mittels *ustacks* generierten Stacks aller Individuen mit dem vorher erstellten Referenz-Katalog aus 120 Tieren abgeglichen und mittels des *stacks*-Unterprogramms *tsv2bam* den Katalog-Referenzloci zugeordnet. Schließlich wurde das *stacks*-Unterprogramm *gstacks* zur Identifizierung aller SNPs innerhalb des Gesamtdatensatzes sowie zur SNP-Genotypisierung der einzelnen Individuen angewandt. Insgesamt wurden unter Miteinbeziehung der schweizerischen Rohdaten von Feulner & Seehausen (2018) und der Daten aus der LfL-Vorgängerstudie 835 *Coregonus*-Individuen genotypisiert.

4.4.3 Datenaufbereitung mit dem *populations*-Tool von *stacks* v. 2.4

Die aus *gstacks* resultierenden SNP-Matrizes bildeten die Grundlage für alle weiteren *populations*-differenzierenden Analysen im *stacks*-Unterprogramm *populations*. Allen *populations*-Analysen war gemein, dass nur Loci mit einfließen, die in mindestens zwei Populationen genotypisiert werden konnten ($-p\ 2$). Außerdem musste ein Allel mindestens mit einer Frequenz von 0.05 im Gesamtdatensatz auftreten ($--min_maf\ 0.05$), und es musste mindestens zwei Varianten aufweisen, um beachtet zu werden ($--min_mac\ 2$). Um den potentiell hohen Anteil orthologier Loci in den folgenden Analysen niedrig zu halten (Salmoniden sind partiell tetraploid), durfte die beobachtete Heterozygotie eines Alleles nicht höher als 0.5 betragen ($--max_obs_het\ 0.5$). Für alle Analysen bis auf die fineRADstructure-Analyse (siehe unten) wurde das Datenset auf je einen zufälligen gesampelten SNP pro Locus begrenzt ($--write-random-snp$), d.h. es wurde für jeden Genort nur ein polymorpher DNA-Basenpaar-Abschnitt ausgewählt, der in die finale Datenmatrix einging. Je nach Anforderung der weiter unten geschilderten *populations*genomischen Analysen wurden bioinformatisch nur solche Genorte (Loci) verwendet, die bei mindestens 5 % der Individuen ($R=0.05$), 20 % ($R=0.2$), 50 % ($R=0.5$) oder 60 % ($R=0.6$) bezogen auf den Gesamtdatensatz genotypisiert werden konnten. Diversen *populations*-basierten Voranalysen wurden schließlich alle Individuen von den weiteren Analysen ausgeschlossen, bei denen weniger als 20 Prozent der Gesamtanzahl Loci in einem explorativen Teildatenset von 3000 Loci mit *gstacks* genotypisiert werden konnten, d.h. von den insgesamt 835 genotypisierten Individuen fanden schließlich nur 748 Individuen für die weiteren Analysen mit dem *populations*-Tool von *stacks* verwendet:

Tabelle 3. Übersicht über alle *populations*-Analysen in *stacks* v.2.4.

Datenset	Charakterisierung	Indiv.	Loci (n)
Pop_WOPW15MB_R10	ohne <i>C. peled</i> aber mit <i>C. clupeaformis</i> ; sowie ohne Samples mit weniger als 15MB Dateigröße, aber noch ohne Feulner & Seehausen (2018) Daten	673	67487
New20Pop_P2MINR5	mit <i>C. peled</i> und <i>C. clupeaformis</i> , aber mit Feulner & Seehausen. (2018) Daten. Maximale Locuszahl auf Kosten der Datendichte	651	77918
Fineradstructure_run_P2MIN60populations	mit <i>C. peled</i> und <i>C. clupeaformis</i> , <i>Optimalanforderung für FineRAD = 60% Locus Coverage</i>	197	9605
fineRADstructure_run_P2Min50_Sept_populations	ohne <i>C. peled</i> und <i>C. clupeaformis</i> ; <i>Mindestanforderung für FineRAD = 50% Locus Coverage</i>	193	18743
WOPEB50PopSwiss_P2MINR50	ohne <i>C. peled</i> und <i>C. clupeaformis</i> ; konservative Auswahl von stark repräsentieren Loci, auf Kosten der Individuenzahl	505	29265
WOPEB20PopSwiss_P2MINR5	mit <i>C. peled</i> und <i>C. clupeaformis</i> , aber mit Feulner & Seehausen (2018) Daten. Maximale Locuszahl auf Kosten der Datendichte	693	78916

4.4.4 Populationsgenomische Analyse der finalen RAD-Datenmatrizen

Vorbemerkung zur Auswahl der Analyseverfahren

Anders als bei vielen Populationsstudien, die populationsgenetische Kennwerte auf der Basis von Stichproben mit oft hohem Stichproben-Umfang pro Population erheben, wurden in der hier vorgelegten Studie keine klassischen Populations-Kennwerte, z.B. F_{ST} oder F_{IS} -Werte zwischen Populationen berechnet. Solche Analysen setzen nicht nur relativ hohe Stichproben pro Population voraus, sondern auch definierte Populationseigenschaften, die z.B. bei stark überformten und oft unbekanntem Populationszusammensetzungen oft nicht gegeben sind. Es wurde vielmehr auf multivariate Verfahren zur Bestimmung der genomischen Zusammensetzung und Ähnlichkeit von Einzelsamples im Kontext einer großen Gesamtstichprobe zurückgegriffen, so wie das z.B. in der vergleichenden Humangenomik angewendet wird. Diese Auswertungen werden dadurch besonders aussagekräftig, dass sie pro Einzelsample nicht nur wenige Loci, sondern tausende oder sogar zehntausende berücksichtigen.

Hauptkomponentenanalysen mit eigensoft v. 6.1.4

Zur Beurteilung der Datenstruktur wurde zunächst das multivariate Hauptkomponentenanalyse-Verfahren (PCA) gewählt, da dieses Projektionsverfahren annahmefrei ist und somit eine objektive Darstellung der Daten gewährleistet ist. Die Hauptkomponentenanalyse ist ein auch in der anspruchsvollen Humangenomik häufig angewandtes Verfahren, um die enorme Informationen genomischer Datensätze auf wenige aussagekräftige und dimensionslose Variablen („Hauptkomponenten“) zu reduzieren, wobei die Hauptkomponenten jeweils maximal voneinander unabhängige Informationen bündeln. Die visuelle Darstellung der Lage dieser Hauptkoordinaten spiegelt die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeiten zwischen den einzelnen Samples wider und zeigt zum Beispiel an, wie ähnlich oder unähnlich Individuen einer Seen-Population im Vergleich zu andere Seen-Populationen sind. Es wurden jeweils die Daten in den Output-Files des *stacks_populations* tools *.ped* und *.map* als Grundlage verwendet, d.h. SNP-Matrizes mit jeweils einem zufälligen SNP pro Locus. Die Hauptkomponentenanalyse wurde mit dem für die Humangenomik erstellten software-tool *smartPCA* aus dem Paket *eigensoft version 6.1.4* (Price et al. 2006) mit den Default-Einstellungen durchgeführt. Die visuelle Inspektion von X-Y Plots der ersten Hauptkomponenten (PCs) im Statistikprogramm PAST3 (Hammer et al. 2001) zeigte, dass die Datensets mit maximierter Locuszahl im Gesamtdatensatz grundsätzlich gleiche Datenstrukturen nach Geographie und Population erkennen lassen, wie die Datensets mit maximierter Locuszahl pro Sample (20 vs. 50%), und mit maximierter Locus-Repräsentanz im Gesamtdatensatz (mindestens 5% der Individuen mit genotypisiertem Locus anstatt von mindestens 50%), wobei letztere aber aufgrund der geringeren Datenmenge weniger gut Populationen differenzieren. Aus diesem Grund wurde für alle Darstellungen von gegeneinander aufgetragenen Hauptkomponenten (x-y Plots) die Ergebnisse der Datensets „20Pop_P2MINR5“ verwendet, also das Datenset mit maximierter

Individuenzahl, für das aber nur vergleichsweise wenige Loci (mindestens 5%) der Gesamtlocuszahl typisiert wurden. Dies ist deswegen nicht problematisch, weil mit *eigensoft* im explorativen Datenset (s.o.) auf mögliche Ausreißer im *outliermode* getestet wurde und keine mehr in den finalen Datensets enthalten sind; und weil auch die am wenigsten erfolgreich genotypisierten Individuen immer noch etwa mindestens 10000 loci aufwiesen. In den PCAs gruppierten die Duplikate jeweils nahe ihrer Referenzprobe und zeigten so, dass es zu keinen Fehlern bei den Probenzuordnungen im Vergleich zu der Vorgängerstudie und auch innerhalb der aktuellen Studie kam (Daten nicht gezeigt).

Nearest Neighbour Co-Ancestry-Analyse mit fineRADstructure

Um zu verifizieren, ob (1) die in der Hauptkomponenten-Analyse identifizierten diskreten Cluster auf ausgewählten X-Y Plots mit unabhängigen Analysen übereinstimmen, und ob (2) intermediär angeordnete Individuen/Cluster nur auf dichotomer phylogenetischer Verwandtschaft beruhen, oder ob möglicherweise auch Introgression und Hybridisierung mosaikartigen Genotypen aus ursprünglich unvermischten Populationen generiert haben könnten, wurde zunächst eine sogenannte „Nearest Neighbour Coancestry-Analyse“ im Bayesianischen Programmpaket *fineRADstructure* (Malinski et al. 2018) durchgeführt. Die Anforderungen an die Datendichte sind höher als für die Hauptkomponenten-Analysen, weswegen für diese Analysen nur ein Teildatenset verwendet wird. Die Stärke dieser Analyse für die Aufdeckung subtiler Populationsstruktur liegt darin, dass nicht nur die quantitative Ähnlichkeit auf der Basis einzelner SNPs pro Locus evaluiert wird, sondern auf der Basis komplexerer Genotypen jedes einzelnen Haplotypen, d.h. mit mehreren phasierten SNPs pro Locus. Als Grundlage für die Analyse dienten die *haplotypes.tsv*-Outputfiles des *populations*-Moduls von *stacks* v. 2.4. Diese Files wurden mittels des Skripts *Stacks2fineRAD.py* (Parameter: -n 2, -m 50 oder keine „missingness“ definiert in der Analyse *Fineradstructure_run_P2R50_SeptFulldataset*) in ein für *RADpainter* lesbares Format umgewandelt. Auf dieser Basis wurde die „Coancestry Matrix“ mit hoher Datendichte berechnet, d.h. die Summen der paarweisen Übereinstimmungen von geteilten komplexen Haplotypen über das Gesamtdatenfile hinweg. Dann wurde mit *finestructure* der Monte Carlo (MCMC) Clustering-Algorithmus mit den folgenden Einstellungen (-x 100,000, -z 100,000 and -y 1,000) benutzt und ebenso ein einfacher Koaleszenz-Baumrekonstruktions-Algorithmus (-m T and -x 10,000), der es erlaubt, die individuenbasierte Co-Ancestry-Matrix zu dichotomen organisierten Clustern gemeinsamer Ähnlichkeit zu strukturieren. Schließlich wurden die Co-Ancestry Matrix der MCMC Output und der Koaleszenz-Baum in das Programm ‘Finestructure GUI’ zur Visualisierung geladen. Zur Interpretation der phylogenetischen Verwandtschaft wurden die Visualisierungen inspiziert und auf hohe paarweise Werte hin untersucht, die auf diskreten Populationsclustern hinweisen: Solche sind als diagonal angeordnete „Boxen“ hoher paarweiser Ähnlichkeitswerte sichtbar oder als „Boxen“, die nicht nur mit der eigenen Gruppierung entlang der Diagonalen platziert sind, sondern zusätzlich mit anderen gruppieren. Diese können als das Ergebnis von Vermischung und Introgression gedeutet werden, weil sie darauf hinweisen, dass komplexe Haplotypen zu Nicht-Nächstverwandten im Rahmen von Introgression und Hybridisierung, z.B. durch Besatz mit allochthonen Populationen, transferiert wurden.

Diskriminanz-Analyse von Hauptkomponenten (DAPC)-Analyse

Da die *fineRADstructure*-Analyse nur für Datensätze mit sehr hohen Datendichten verwendbar ist und deshalb nur ein Teildatenset für die *fineRADstructure*-Analysen verwendet werden konnte, wurden deren Ergebnis mit Hilfe eines weiteren Analysetools, *Diskriminanz-Analyse von Hauptkomponenten (DAPC)-Analyse* (Jombart et al. 2010), evaluiert und auf die *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analysen extrapoliert. Diese Analyse konnten für alle Individuen, die für die *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analysen verwendet worden waren, angewandt werden, also auch solche mit etwas niedrigerer Datendichte. Dazu wurden nur die Individuen als Gruppen für die DAPC-Analyse definiert, die vom treebuilding-Algorithmus der *fineRADstructure*-Analysen diskreten Clustern zugeordnet worden waren. Alle anderen Individuen wurden in einer großen, sicher nicht einheitlichen „Restgruppe“ definiert. 15 Individuen, die auf der Basis der *eigensoft*-Hauptkomponentenanalysen als Ausreißer erkannt wurden, gingen nicht in die DAPC-Analyse mit ein (siehe Ergebnisse in 5.2). Nach dieser Diskriminanz-Analyse erhält man für jedes Individuum Zuordnungswahrscheinlichkeiten zu vorgegebenen Gruppen auf der Basis der genomischen Zusammensetzung der vordefinierten Gruppen, d.h. nur Individuen, die in *fineRADstructure* analysiert wurden. Die DAPC beruht nicht nur auf wenigen Hauptkomponenten, sondern auch auf der Varianz höherer Hauptkomponenten, deren Anzahl unabhängig mit einem Alpha-Score-Test ermittelt wird. Die spezifischen Zuordnungen zu einer der vordefinierten Gruppen (außer die Zuordnung zur unspezifischen Restgruppe) wurden dann dazu genutzt, um viele weitere, vorher nicht in *fineRADstructure* analysierte Individuen den ebendort identifizierten Clustern zuordnen zu können. Es wurden für Gruppenzuordnungen nur prozentuale Zuordnungswerte verwendet, die bei mindestens 10% Zuordnung lagen. Die höchsten Zuordnungen erhielt zwar die heterogene Restgruppe, da diese aber unnatürlich zusammengesetzt ist, wurden diese Zuordnungen nicht miteinbezogen, sondern nur die Zuordnungen zu natürlichen Gruppen evaluiert. Zum Einsatz kam das Statistik-Werkzeug R version 3.6.1 (2019-07-05) (R Core Team 2019) in Kombination mit den zusätzlichen Software-Paketen *ape_5.0* (Paradis & Schliep 2018), *ade4_1.7-4* (Dray & Dufur 2007, Bougeard & Dray 2018, Chessel et al. 2004 und *adegenet_2.1.1* (Jombart 2008, Jombart & Ahmed 2011). Dabei sind im letzteren Software-Paket die benötigten Tools zur Berechnung des Alphascorers sowie der DAPC implementiert. Auf der Basis der beiden *fineRADstructure* Analysen *fineRADstructure_run_P2Min50* und *fineRADstructure_run_P2Min50_Sept_populations* (Tabelle 3) wurden die Individuen im Outputfile *.snps.genepop* der *stacks* Analyse *WOPEB20PopSwiss_P2MINR5* gruppiert und anschließend die DAPC-Analysen mit folgenden Parametern durchgeführt: *dapcAlphascoretest* (n.da=100, n.pca=150) und *dapc*(n.da=100, n.pca=25).

Extrapolation der DAPC-Resultate auf die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse

Populationsmitglieder, die zu 100% einer der vordefinierten Gruppen zugeordnet wurden, bzw. die 15 Individuen, die schon vorher als Ausreißer erkannt worden waren und deshalb nicht in die DAPC-Analysen miteinbezogen worden waren, wurden nicht weiter in der extrapolierten Betrachtung von Hauptkomponentenanalysen evaluiert (siehe Ergebnisse

in Punkte 5.1 und 5.2), sondern werden nur in den Einzelpopulationsdarstellungen (Punkt 5.3 und 5.4) genauer beleuchtet. Die einzige geographische Großgruppe, deren Mitglieder in den allermeisten Fällen keine eindeutigen Zuordnungswerte von unter 100% erhielten, setzte sich aus den Individuen des Donau-Einzugsgebietes und des Bodensees zusammen, d.h. der bayerischen und österreichischen Populationen, dazu kamen noch wenige schweizerische Individuen (siehe Punkt 5.3.10). 147 von insgesamt 603 Individuen aus dieser geographischen Großgruppe erhielten Zuordnungswerte von mehr als 10% zu einem der acht von fineRADstructure definierten Cluster (#1a, #1b, #1c, #2, #3a, #3b, #4a, #4b). Da die vorangegangenen *eigensoft*-Hauptkomponentenanalysen ergeben hatten, dass die informativste Varianz für eine Auffächerung nach verwandten Individuen auf den Hauptkomponenten PC_I und PC_VI im hochauflösenden Datensatz WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (siehe Tabelle 3) lag, wurden die PC_I und PC_VI Werte dieser 147 Samples nach Clusterzugehörigkeit mit der Statistiksoftware PAST3 (Hammer et al. 2001) differenziert so geplottet, dass ihre Extremwerte für PC_I und PC_IV in Form von Polygonen („convex hulls“) sichtbar wurden. Um die Zuordnung aller restlichen 456 Samples zu diesen als informativ validierten PC_I-PC_VI-Polygonen zu ermitteln, wurden in den Einzeldarstellungen jeweils alle PC_I-PC_VI-Werte von Individuen jeweils eines Gewässers auf diesen Hintergrund mit PAST3 geplottet. So konnten alle in die populationsgenomischen RAD-Analysen eingegangenen Samples in Bezug auf ihre validierte Clusterzugehörigkeit und damit ihre Verwandtschaften auf der Basis des sehr großen genomischen Datensatzes ermittelt werden. Die Ergebnisse der Cluster-Zuordnung auf der beschriebenen Basis für alle Individuen sind in den Tabellen 4, 5 und 6 zusammengefasst dargestellt.

4.5 Bewertung der süddeutschen Renkenpopulationen vor dem Hintergrund möglicher genetischer Überformung durch historischen allochthonen Besatz

Zur Bestandsbewertung einzelner süddeutscher Seen-Populationen wurde die ermittelte Clusterzugehörigkeit aller final in die Analyse eingegangenen Individuen pro Gewässer in Einzelgewässerdarstellungen zusammengefasst. Als Grundannahme wird dabei vorausgesetzt, dass (1) in historischen Zeiträumen (vor 1879) weder norddeutsche Maränen in Süddeutschland vorkamen, noch Felchen des Rhein-Einzuges im Donau-Einzug und umgekehrt; und dass sich (2) in prähistorischen Zeiträumen nach dem Ende der letzten Eiszeit in Seen oder Seensystemen Renkenpopulationen ausgebildet haben, die im Laufe der etwa letzten 10.000 Jahre einerseits eigene genomische fixierte Merkmale evolviert haben können, und andererseits aber kein signifikanter Genfluss mehr zwischen verschiedenen süddeutschen Seen oder Seensystemen oder zwischen Gründerpopulationen aus Nordeuropa und den süddeutschen Populationen mehr vorkam. Diese Grundannahmen sind durch andere Untersuchungen auch im Voralpenraum plausibel (z.B. Hudson et al. 2011, Feulner & Seehausen 2018). Die Bewertung der Ergebnisse bezieht sich unter diesen Annahmen darauf, ob und in welchem Ausmaß allochthone genetische Elemente in den süddeutschen Seenpopulationen detektiert werden konnten, und in wieweit davon ausgegangen werden kann, dass noch autochthone Elemente in süddeutschen Populationen erhalten sind. Da aber kein historisches Vergleichsmaterial von vor 1879 in die Analyse mit einbezogen werden

konnte und zum Teil nur wenig Detailliertes oder nur wenig eindeutig Nachvollziehbares (Wagler) über autochthone Charakteristika und Zusammensetzung süddeutscher Seenpopulationen publiziert ist, können nur abwägende Bewertungen und Empfehlungen abgegeben werden.

5 Ausführliche Darstellung der Ergebnisse

5.1 Globale Analyse mit *Coregonus clupeaformis* und *Coregonus cf. peled*

In Voranalysen des genomischen Datensatzes stellte sich erwartungsgemäß heraus, dass die nordamerikanische Art *C. clupeaformis* und die *Coregonus cf. peled* aus tschechischer Aquakultur extrem weit entfernt von den beprobten europäischen Populationen stehen. Eine Analyse des Gesamtdatensatzes mit diesen beiden divergenten Populationen wurde deshalb separat von den anderen für Europa feiner auflösenden Daten mit den beiden Datensets *New20Pop_P2MINR5* (Hauptkomponenten-Analyse) und mit *Fineradstructure_run_P2MIN60populations* (FineRADstructure-Analyse) durchgeführt. (siehe Tab. 3 zu den Details der angeführten Datensätze).

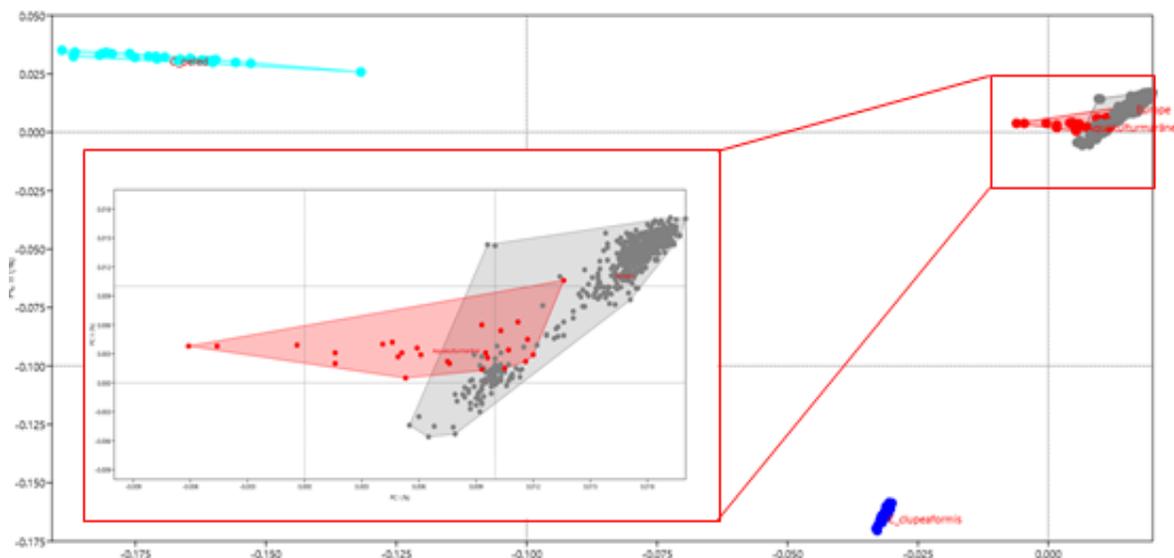


Abb. 11. Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse basierten auf 651 Individuen und 77918 Genorten im Datensatz *New20Pop_P2MINR5*. PC I vs. PC II: drei klar differenzierte Gruppen (türkis: *C. cf. peled*), blau (*C. clupeaformis*) und grau/rot (europäische Populationen grau; *C. sp.* „Aquakulturmäräne“ rot). Ausschnitt zeigt die letzte Gruppierung vergrößert).

Die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse differenzieren auf der ersten und zweiten Hauptkomponente drei klar getrennte Individuengruppen: *C. cf. peled*, *C. clupeaformis* und alle mitteleuropäischen Individuen. Verglichen mit *C. cf. peled* belegt die Nähe der mitteleuropäischen Individuen zu *C. clupeaformis* auf PC I deren größere phylogenetische Nähe zu letzteren. Interessanterweise streuen die Individuen der beiden aus der Aquakultur stammenden Populationen *C. cf. peled* und *C. sp.* „Aquakulturmäräne“ auf PC I weiter als alle mitteleuropäischen Populationen zusammengenommen (siehe Abb. 10),

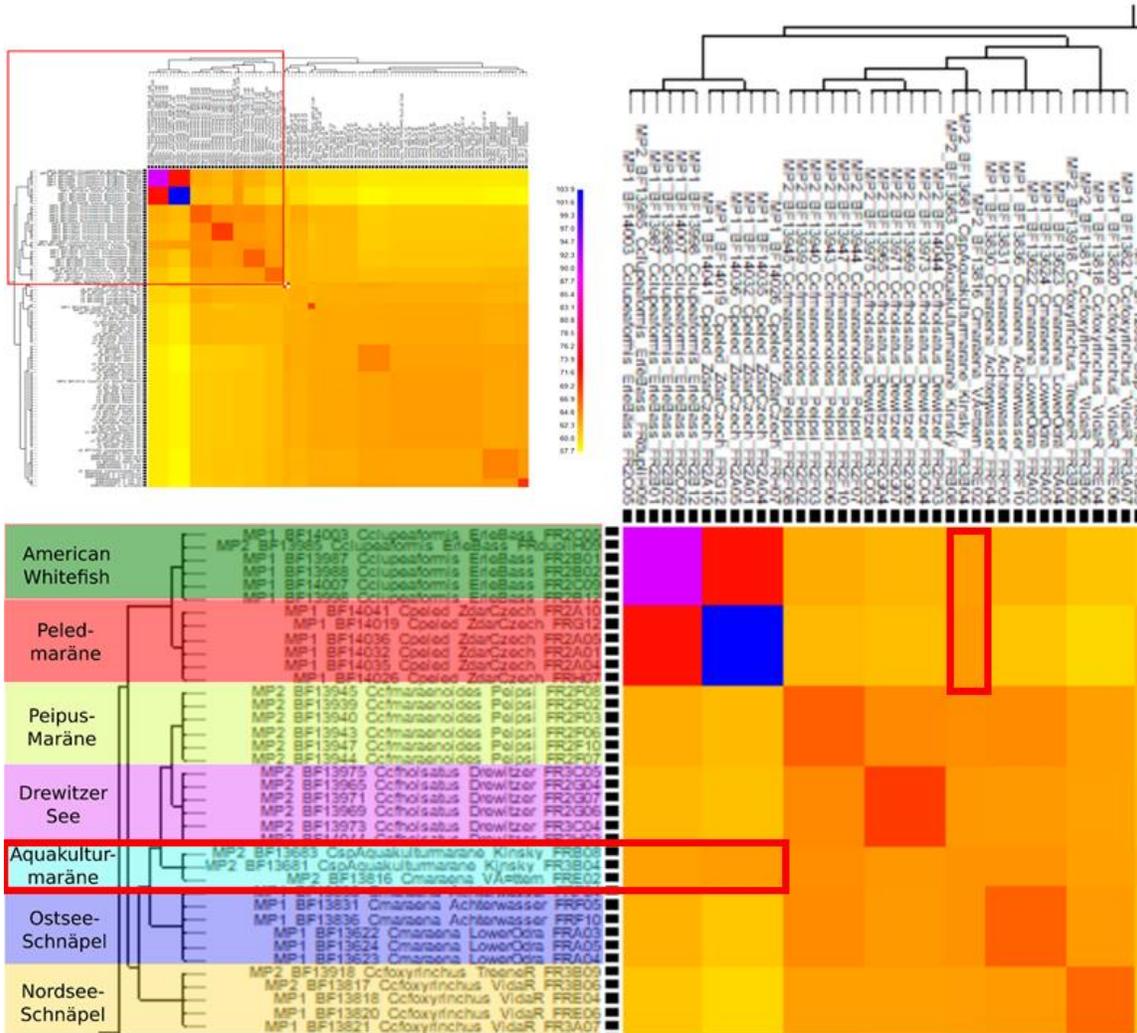


Abb. 12. Ergebnisse der FineRadstructure-Co-Ancestry-Analyse aller untersuchten *Coregonus*-Linien basierend auf ausgewählten 197 Individuen mit besonders hoher Datenüberlappung (60%) und 6908 analysierten Haplotypen im Datensatz *Fineradstructure_run_P2MIN60populations*. Gezeigt ist vergrößert ein Ausschnitt dieser der Gesamtanalyse (Ausschnittindikation oben links), der die paarweise „Co-Ancestry (= gemeinsame Anteile von Haplotypen) visualisiert, wobei die Matrix diagonal geteilt ist: oben rechts die Rohdaten, unten links aggregierte Daten (Unterschiede sind marginal). Erhöhte Co-Ancestry ist als zunehmend dunklere Farbe signalisiert (gelb – orange – rot – pink – blau). Die Individuen sind nach Ihrer primären Ähnlichkeit basierend auf dem Distanzbaum (links im Bild) angeordnet. Boxen gleicher Co-Ancestry entlang der Diagonale zeigen erhöhte paarweise Co-Ancestry aufgrund dieser Distanzen zueinander an, während „Ausreißer-Boxen“ außerhalb der Diagonale mögliche Introgression durch Hybridisierung anzeigen, da es neben der primären Verwandtschaft sekundäre Anteile erhöhter Co-Ancestry zu anderen Gruppierungen gibt. Mit einem roten Rahmen herausgehoben ist hier der sekundär erhöhte Anteil von *C. peled* und *C. clupeaformis* im Genom von „Waldvierteler Aquakulturmaränen“.

was auf eine heterogene Zusammensetzung dieser beiden Populationen mit Anteilen jeweils entfernt verwandter Arten hindeutet. Die Co-Ancestry-Analyse mit FineRADstructure (Abb. 11) bestätigt diese Hypothese in Bezug auf *C. cf. peled*, denn nur die in die FineRADAnalyse eingegangenen Individuen der „Waldvierteler Aquakulturmaräne“

(und evtl. die schwedische Vättern-Population) weisen einen geringen Anteil von *C. peled* im ihrem Genom auf, wohingegen alle anderen nördlichen Populationen zwar auch eine erhöhte Co-Ancestry mit der phylogenetisch näher Verwandten *C. clupeaformis* signalisieren, die aber mit der größeren phylogenetische Nähe zu erklären ist.

Zusammenfassung. American Whitefish und der Peledmaräne sind genetisch extrem weit von den europäischen *Coregonus* aus dem *C. lavaretus*-Formenkreis entfernt, d.h. sie gruppieren um vielfaches entfernter in den PCA-Plots als alle anderen Formen/Populationen zueinander. Letztere bilden daher eine im Vergleich zu *C. peled* und *C. clupeaformis* sehr nah verwandte Gruppe, die sich aus norddeutschen, nord- und osteuropäischen sowie präalpinen Individuen zusammensetzt. Die Aquakulturpopulation aus dem österreichischen Waldviertel enthält als einzige geringe genomische Anteile der Peledmaräne. Da diese Population auch zum Besatz natürlicher Gewässer verwendet wird und wurde, könnten in dieser nicht detektierte sehr geringe Peledmaränen-Anteile auch in den Voralpenraum gelangt sein.

5.2 Seen-übergreifende populationsgenomische Ergebnisse

5.2.1 Ergebnisse der Hauptkomponenten-Analysen

Nachdem einerseits die beiden nicht-europäischen *Coregonen* keine detektierbaren, genomischen Anteile in Voralpenpopulationen aufwiesen, andererseits aber eine Differenzierung der europäischen Populationen im globalen Datensatz kaschiert werden könnte, wurden alle weiteren Analysen ohne *C. clupeaformis* und *C. cf. peled* durchgeführt. Dazu wurden zwei verschiedene Datensätze verrechnet. Im einen (WOPEB20PopSwiss_P2MINR5) wurden mehr Genorte miteinander verglichen (78916), von denen jeder einzelne von nur 5% der 693 untersuchten Individuen geteilt werden musste. Im anderen (WOPEB50PopSwiss_P2MINR50) wurden deutlich weniger Genorte miteinander verglichen (29265), von denen jeder einzelne von mindestens der Hälfte der Individuen (50%) der dann nur noch 505 analysierten Individuen geteilt werden musste. Beide Analysen wiesen in den Hauptkomponentenanalysen die gleiche Ergebnisstruktur auf, wobei der Datensatz mit mehr Genorten besser zwischen Populationen differenzierte. Da dieser auch mehr Individuen berücksichtigte, werden an dieser Stelle nur die Hauptkomponenten-Analysen dieses Datensatzes dargestellt.

Die Hauptkomponenten (PCs) PC I bis PC X integrierten insgesamt zwei Drittel (65.07 %) der Gesamtvarianz im Datensatz, wobei allein die ersten beiden PCs ein Drittel (36.69 %) ausmachen. Da die Information, die jeweils eine errechnete Hauptkomponente integriert, unabhängig von der Information ist, die andere Hauptkomponenten integrieren, erlaubt die graphische Darstellung von Plots verschiedener PCs Rückschlüsse darüber, wie sich Individuen in Bezug auf unterschiedliche Merkmalsgruppen zueinander gruppieren. Die graphische Betrachtung zeigte, dass die ersten zehn Hauptkomponenten geographisch zuordenbare Information enthielten, während die folgenden PCs Varianz im Datensatz integrieren, die weniger offensichtlich im Populationszusammenhang stehen.

Hauptkomponente PC I vs PC II

Der Löwenanteil der genomischen Varianz (24.34 %) separierte auf der ersten Hauptkomponente (PC I) alle voralpinen Populationen von allen natürlichen Populationen aus Norddeutschland, Osteuropa und Skandinavien (Abb. 12). Die Aquakulturpopulation „Waldvierteler Aquakulturmaräne“ besetzt eine intermediäre Position. PC II differenziert einen Teil der schweizerischen Populationen (Walen- und Zürichsee, Linthkanal) zusammen mit den nord- und nordosteuropäischen Populationen von den restlichen Voralpenpopulationen. Intermediär positionieren wieder ein Teil der „Waldvierteler Aquakulturmaräne“, aber auch die schweizerischen Populationen des Thun- und Vierwaldstätter Sees, des Lac du Bourget. Eindeutige geographische Ausreißer bilden einige Individuen, für die angenommen werden kann, dass sie direkt allochthone Besatz in süddeutsche Gewässer repräsentieren. Dies betraf jeweils ein Tier aus dem Chiemsee, Mondsee, Bodensee, Tachinger See, Pilsensee, Barmsee, Achensee, Waginger See und ein Tier aus dem Walensee. Auch einzelne schweizerische Tiere aus dem Walensee, Brienersee und Sarnersee gruppierten im großen Donau-Bodensee-Cluster, d.h. außerhalb der separaten Cluster mit der Mehrzahl schweizerischer Tiere. All diese Individuen wurden später für die Selbstzuordnungs-Analysen (DAPC) nicht verwendet.

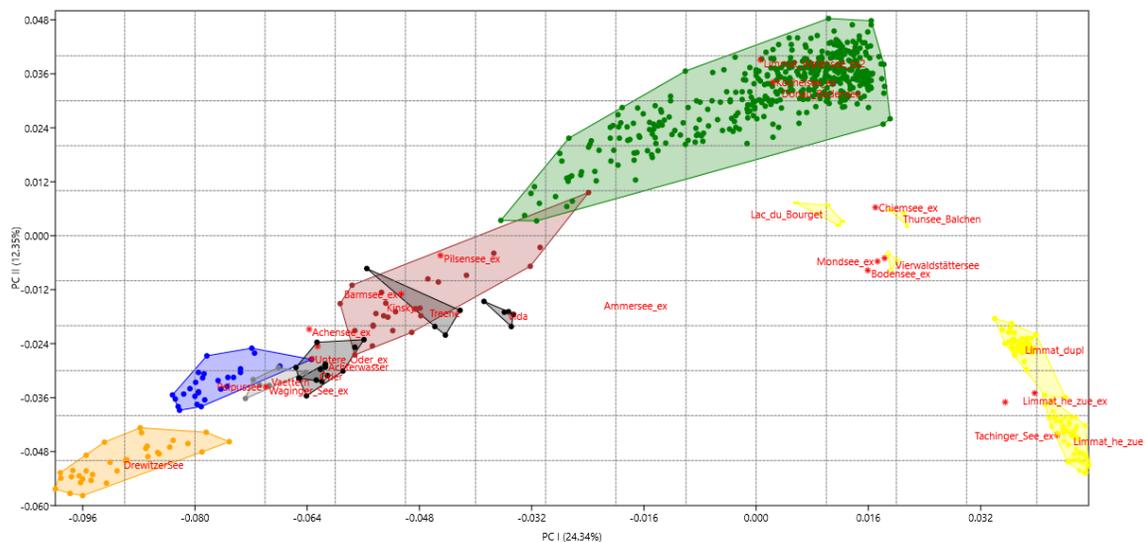


Abb. 13. Biplot der Hauptkomponenten PC I versus PC II der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916). Geographische Gruppen sind nach Farbe separat gekennzeichnet, wobei ausgewählte Farbcodes wie folgt definiert sind: grün: Präalpiner Donau-Bodensee-Cluster; gelb: schweizerische Proben; orange: Drewitzer See; blau: Peipussee; schwarz: Schnäpel; rotbraun: Aquakulturmaräne; grau: Vätternsee. Individuen, die auf einer der Hauptkomponenten von PC I bis PC X klar außerhalb ihrer geographischen Gruppe gruppieren, sind separat mit dem Suffix „_ex“ gekennzeichnet.

Hauptkomponente PC III vs PC IV

PC III (6.14 %) und PC IV (5.48 %) erklären zusammen über 10% der genomischen Varianz im Datenset und differenzieren deutlich andere Populationen voneinander als PC I und PC II. Überraschenderweise separiert PC III die zwei sympatrischen Populationen aus dem Walensee-Linthkanal-Zürichsee System, wobei alle anderen Populationen intermediär angeordnet sind. PC IV trennt die Population des Drewitzer Sees klar von allen anderen natürlichen nördlichen Populationen, wobei die Voralpenpopulationen intermediär gruppieren.

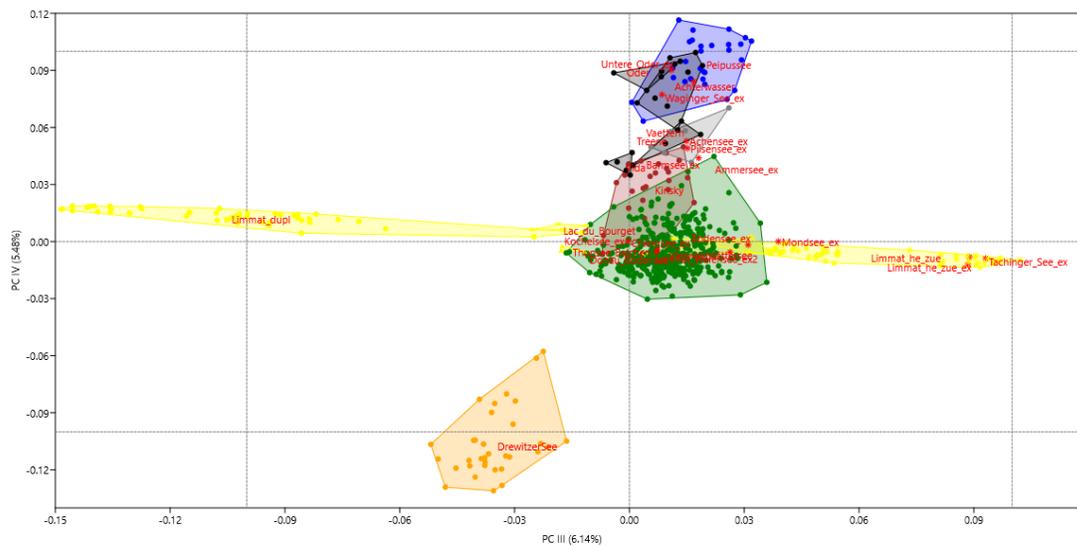


Abb. 14. Biplot der Hauptkomponenten PC III versus PC IV der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916). Geographische Gruppen sind nach Farbe separat gekennzeichnet, wobei ausgewählte Farbcodes wie folgt definiert sind: grün: Präalpiner Donau-Bodensee-Cluster; gelb: schweizerische Proben; orange: Drewitzer See; blau: Peipussee; schwarz: Schnäpel; rotbraun: Aquakulturmaräne; grau: Vätternsee. Individuen, die auf einer der Hauptkomponenten von PC I bis PC X klar außerhalb ihrer geographischen Gruppe gruppieren, sind separat mit dem Suffix „_ex“ gekennzeichnet.

Hauptkomponente PC V vs PC VI

PC V (3.49 %) und PC VI (3.31 %) erklären zusammen über 6% der genomischen Varianz im Datenset. PC VI stellt sich als besonders informativ für die süddeutschen und österreichischen Populationen heraus, weil fast alle Tiere des Bodensees (Rhein-Einzug) bei hohen Werten gruppieren, während die wenigen Individuen des Donau-Einzugs, die phänotypisch als charakteristisch für ihre jeweiligen Seen gelten können, bei niedrigen Werten gruppieren (Abbildung dazu siehe in den Einzelsee-Darstellungen unten). Das

betrifft die Riedlinge aus dem Traunsee, die einzigen Kilch-artigen Fische aus dem Ammersee, und als „Kilche“ bzw. „Kröpflinge“ von Chiemseefischern identifizierte Tiere, die meist nur wenige Kiemenrechen haben. Interessanterweise gruppieren auch die drei Thunersee-Balchen und Fische des Vierwaldstättersees bei relativ hohen PC VI-Werten zusammen mit Bodenseetieren. PC V separiert die anadromen Schnäpel-Populationen aus Nord- und Ostsee klar von der Peipusmaräne, wobei andere baltische Populationen eher in Richtung Schnäpel tendieren und zusammen mit den Voralpenpopulationen intermediär gruppieren.

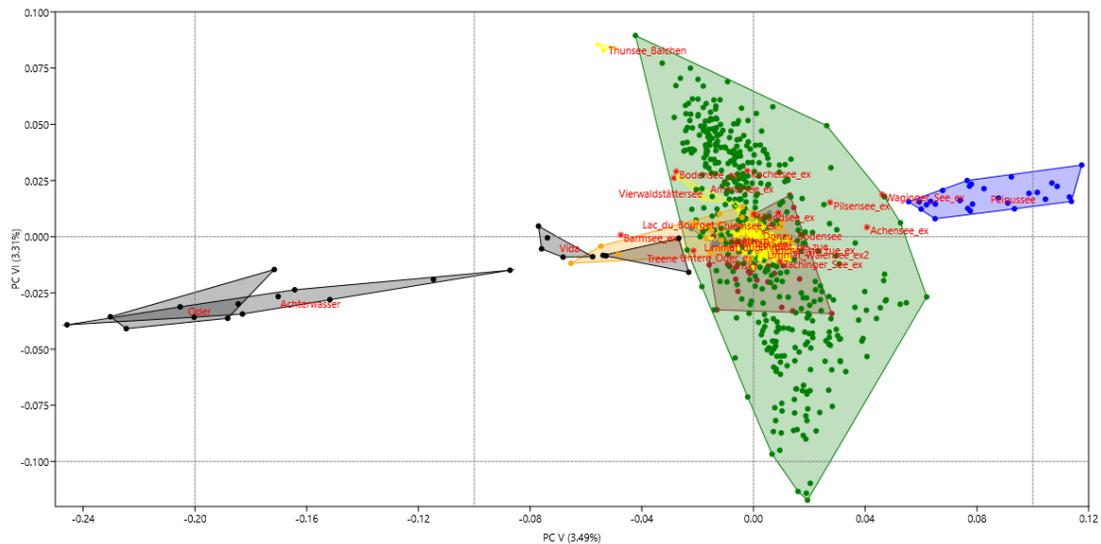


Abb. 15. Biplot der Hauptkomponenten PC V versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916). Geographische Gruppen sind nach Farbe separat gekennzeichnet, wobei ausgewählte Farbcodes wie folgt definiert sind: grün: Präalpiner Donau-Bodensee-Cluster; gelb: schweizerische Proben; orange: Drewitzer See; blau: Peipussee; schwarz: Schnäpel; rotbraun: Aquakulturmaräne; grau: Vätternsee. Individuen, die auf einer der Hauptkomponenten von PC I bis PC X klar außerhalb ihrer geographischen Gruppe gruppieren, sind separat mit dem Suffix „_ex“ gekennzeichnet.

Hauptkomponente PC VII vs PC VIII

PC VII (2.93 %) und PC VIII (2.45 %) erklären immer noch zusammen über 5% der genomischen Varianz im Datenset. PC VII separiert die drei Thunersee-Fische von allen anderen, während PC VIII die Nordseeschnäpel aus der Vida von allen anderen Populationen separiert, wobei die Waldvierteler Aquakulturmaränen und zwei Individuen der neu aufgebauten Schnäpelpopulation aus der Treene überlappen und Richtung Vida tendieren.

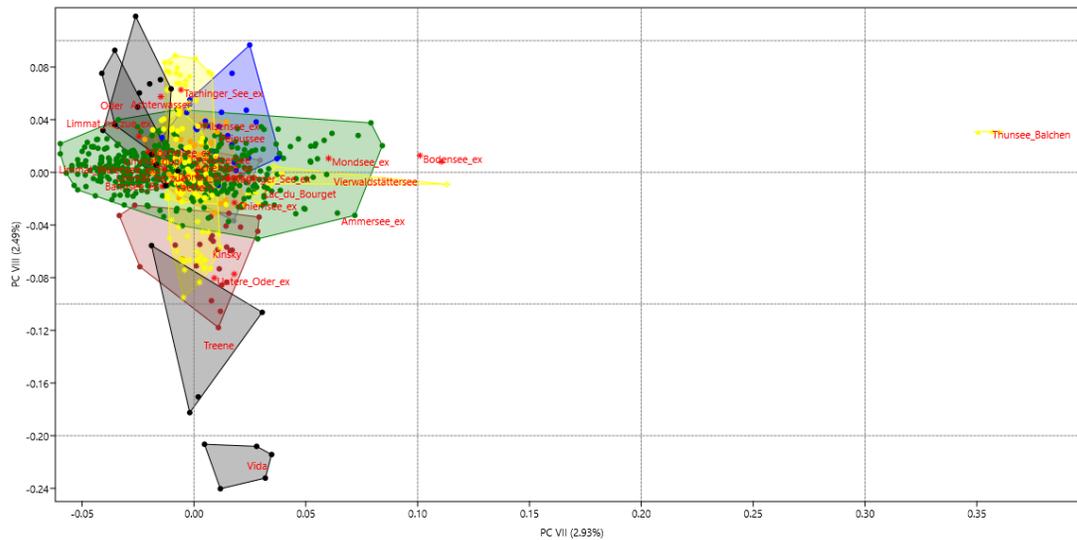


Abb. 16. Biplot der Hauptkomponenten PC VII versus PC VIII der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916). Geographische Gruppen sind nach Farbe separat gekennzeichnet, wobei ausgewählte Farbcodes wie folgt definiert sind: grün: Präalpiner Donau-Bodensee-Cluster; gelb: schweizerische Proben; orange: Drewitzer See; blau: Peipussee; schwarz: Schnäpel; rotbraun: Aquakulturmaräne; grau: Vätternsee. Individuen, die auf einer der Hauptkomponenten von PC I bis PC X klar außerhalb ihrer geographischen Gruppe gruppieren, sind separat mit dem Suffix „_ex“ gekennzeichnet

Hauptkomponente PC IX vs PC X

PC IX (2.33 %) und PC X (2.21 %) sind die letzten beiden Hauptkomponenten, die eine klare geographische Struktur auf dem ihrem PC Plot erkennen lassen. PC IX separiert ähnlich wie PC XIII, aber deutlicher, die Waldvierteler Aquakulturmaränen zusammen mit den Vida-Treene-Fischen, diesmal aber auch mit einer der beiden Formen aus dem Walen-Zürichsee-System. PC X trennt Vida-Treene-Schnäpel von den Aquakulturmaränen, wobei die Vätternsee-Coregonen intermediär zwischen den Aquakulturmaränen und den restlichen Maränen stehen, während die Drewitzer See und Peipusmaränen eher in Richtung Nordseeschnäpel tendieren.

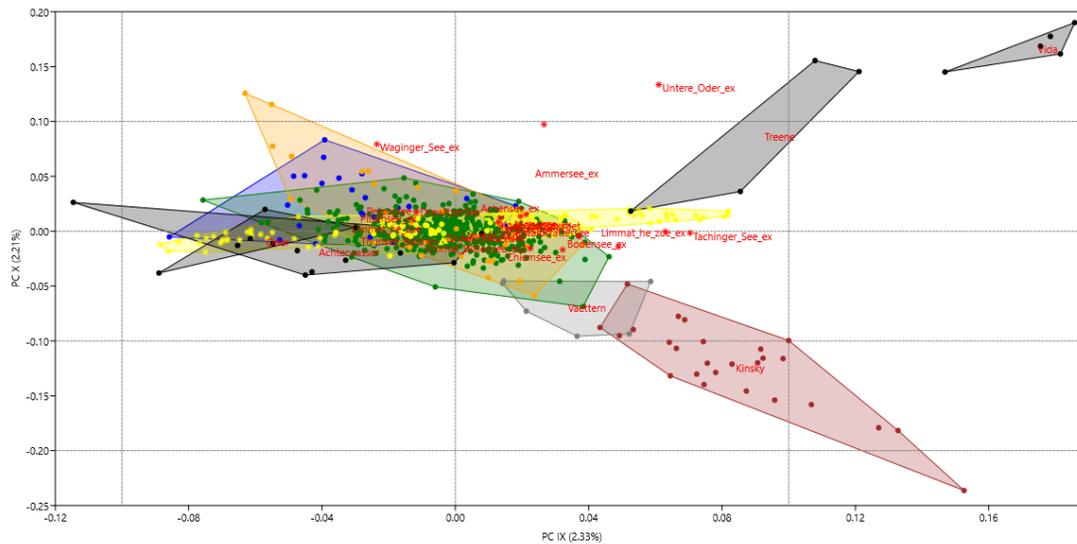


Abb. 17. Biplot der Hauptkomponenten PC IX versus PC X der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916). Geographische Gruppen sind nach Farbe separat gekennzeichnet, wobei ausgewählte Farbcodes wie folgt definiert sind: **grün**: Präalpiner Donau-Bodensee-Cluster; **gelb**: schweizerische Proben; **orange**: Drewitzer See; **blau**: Peipussee; **schwarz**: Schnäpel; **rotbraun**: Aquakulturmaräne; **grau**: Vätternsee. Individuen, die auf einer der Hauptkomponenten von PC I bis PC X klar außerhalb ihrer geographischen Gruppe gruppieren, sind separat mit dem Suffix „_ex“ gekennzeichnet.

Zusammenfassung. Auf der Basis der graphischen Darstellungen von PC I bis PC X der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analysen lassen sich folgende klar differenzierte Gruppen für weitergehende Analysen differenzieren. Dies, sofern einzelne geographische Ausreißer als nicht natürlichen Ursprungs gewertet werden: Drewitzer See, Nordsee-Schnäpel aus Vida- und Treene (gruppieren immer beieinander, aber ohne Überlappung), Ostsee-Schnäpel, Peipus-Maränen, Vätternsee, Lac du Bourget, Vierwaldstättersee, Thunersee, zwei separate aber sympatrische Gruppen aus dem Zürichsee-Walensee-Linthkanal-System sowie die Aquakulturmaränen aus dem Waldviertel. Die große Gruppe der Coregonen aus dem Donau-Einzug und dem Bodensee gruppieren ohne klare Abgrenzung untereinander, aber separat von den vorgenannten. In diese Gruppe fallen auch die wenigen Fische des schweizerischen Briener Sees und des Sarner Sees. PC I und PC VI sind am informativsten in Hinsicht auf tendenziell geographische Gruppierung innerhalb des Donau-Bodensee-Clusters, da sich auf PC I eine graduelle Differenzierung Voralpenraum vs. Maränen, und auf PC IV eine tendenzielle Separierung nach Donau vs. Rhein-Einzug erkennen lässt.

5.2.2 Validierung der Ergebnisse aus der Hauptkomponentenanalyse

Ergebnisse der FineRADstructure Co-Ancestry-Analyse

Die *eigensoft*-Hauptkomponentenanalyse ergab nur Tendenzen für Gruppierungen innerhalb des Donau-Bodensee-Clusters. Insbesondere Hybridanteile, die möglicherweise durch allochthonen Besatz in den Voralpenraum gelangt sein könnten, lassen sich zwar durch intermediäre Positionen zwischen geographisch definierten Gruppen annehmen, diese sind aber alleine mit den PC-Betrachtungen nicht zu validieren. Dazu diente die FineRADstructure-Co-Ancestry-Analyse, die allerdings im Gegensatz zur Hauptkomponentenanalyse auf eine höhere Datendichte angewiesen ist (Details dazu siehe Material und Methoden; vgl. auch mit Punkt 5.1). Entsprechend wurde ein Teildatenset mit 193 Individuen generiert, das den Ansprüchen von FineRADstructure genügt und in dem von jeder Population (außer den nach den unter Punkt 5.1. erklärten Ergebnissen nicht nahe verwandten *C. clupeaformis* und *C. peled* – beide wurden aus dieser Teilanalyse herausgenommen) ein oder mehrere Tiere enthalten sollte (193fineRADstructure_run_P2Min50_Sept_populations). Dieses Datenset wurde einmal mit und einmal ohne Herausnehmen von immer noch enthaltenen Sample-Dateien mit relativ vielen fehlenden Daten verrechnet. Nachdem sich herausgestellt hatte, dass beide Datensets tendenziell die gleichen Individuen clustern, werden analog zur Hauptkomponentenanalyse an dieser Stelle nur die umfangreicheren Ergebnisse präsentiert. Die FineRADstructure-Analyse bestätigte die gleichen diskreten Cluster für die Referenzpopulationen und validierte diese damit. Innerhalb des in der Hauptkomponentenanalyse nicht aufgelösten Donau-Bodensee-Clusters identifizierte die fineRAD-Analyse mehrere neue Cluster, die in der Abb. 17 nach ihrer hierarchischen Verwandtschaft numeriert und nach weiteren Untergruppen mit Buchstaben benannt wurden: #1A, #1B, #1c, #2, #3A, #3B, #4A und #4B. Die im Vergleich höhere Auflösungskraft der FineRADstructure-Analyse ergibt sich dadurch, dass nicht nur einzelne SNPs pro Genort ausgewertet werden, sondern bis zu zwei in Kombination als Haplotyp. Desweiteren gruppierten in dieser Analyse die schweizer Coregonen zusammen mit dem Donau-Bodenseecluster, dies aber als diskrete Gruppen.

Cluster #1 („Maräne-introgressed“ in Abb. 17) mit den Subclustern #1A, #1B und #1C repräsentiert Individuen, die zwar in ihrer dominanten genomischen Zusammensetzung dem Donau-Bodensee-Cluster zugehörig sind, aber so deutliche Anteile an nördlichen Populationen in ihr Genom integriert haben, dass sie als eine separate Gruppe zu identifizieren sind. Die beiden Subcluster #1b und #1c unterscheiden sich vor allem darin, welcher Untergruppe von Individuen sie unabhängig von ihrem genomischen Maränenanteil am ähnlichsten sind, #1b dem von Donau-Einzugstieren in #2, oder in #1c dem von Tieren, die eher Bodensee-Anteile in sich tragen. Subcluster #1c erscheint vergleichsweise unspezifisch, hat aber die stärkste „Co-Ancestry“ mit Maränen-Anteilen aus baltischen Binnenpopulationen.

Cluster #2 („Donau I“) teilt kaum Anteile mit Maränen, dafür aber mit den Clustern #4A und #4B, die jeweils auch hohe Donau-Systemanteile haben. Hier finden sich unter

anderem Riedlinge aus dem Traunsee, wenige Tiere aus dem Chiemsee (darunter auch „Kilche“) und Mondsee-Reinanken.

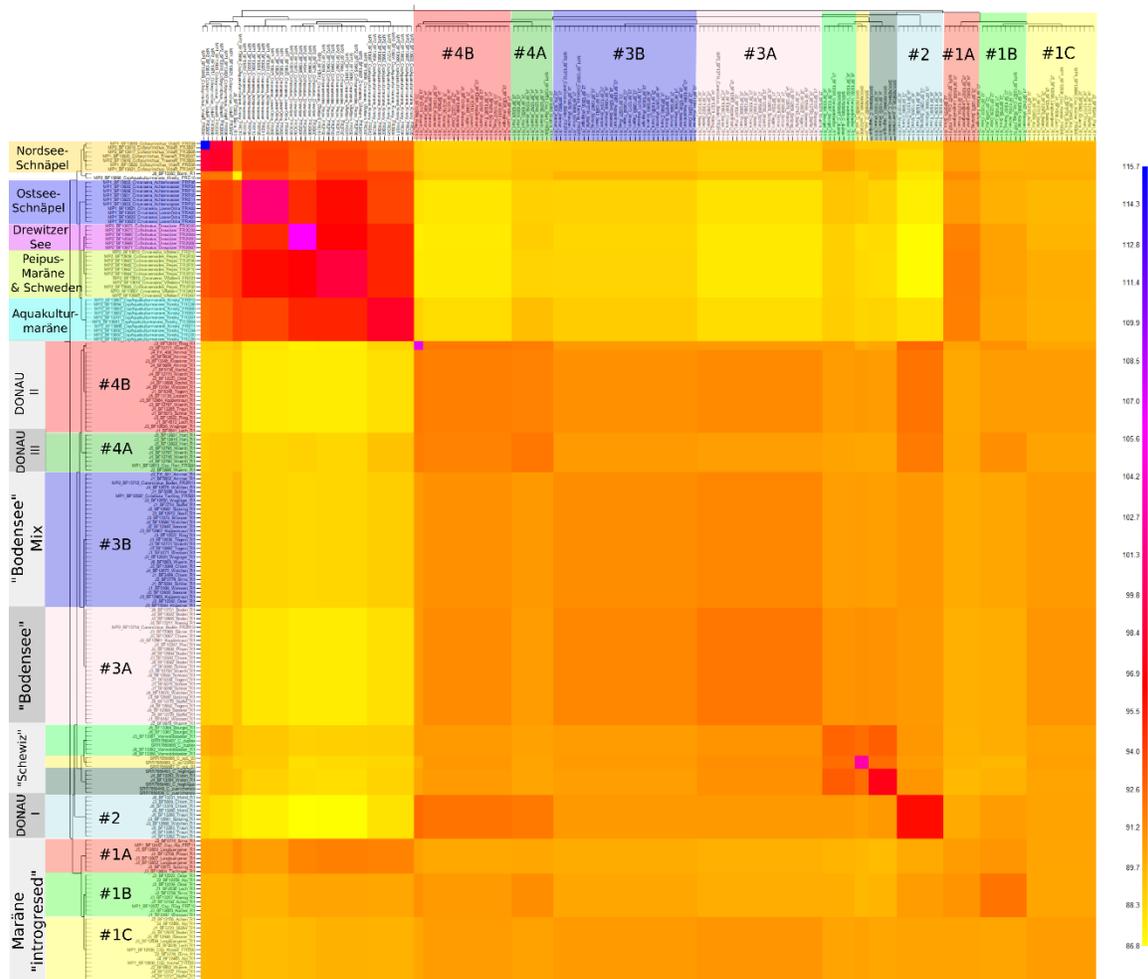


Abb. 18. Ergebnisse der FineRadstructure-Co-Ancestry-Analyse basierend auf ausgewählten 193 Individuen (ohne *C. peled* und *C. clupeaformis*) mit hoher Datenüberlappung (50%) und 18743 analysierten Haplotypen im Datensatz *fineRADstructure_run_P2Min50_Sept_populations*. Visualisiert sind die paarweisen „Co-Ancestry = gemeinsame Anteile von Haplotypen, wobei die Matrix diagonal geteilt ist: oben rechts die Rohdaten, unten links aggregierte Daten (Unterschiede sind marginal). Erhöhte Co-Ancestry ist als zunehmend dunklere Farbe signalisiert (gelb – orange – rot – pink). Die Individuen sind nach Ihrer primären Ähnlichkeit basieren auf dem Distanzbaum links im Bild angeordnet. „Boxen“ gleicher Co-Ancestry entlang der Diagonale zeigen erhöhte paarweise Co-Ancestry zueinander an, während „Ausreißer-Boxen“ außerhalb der Diagonale mögliche Introgression durch Hybridisierung anzeigen, da es neben der primären Verwandtschaft sekundäre Anteile erhöhter Co-Ancestry zu anderen Gruppierungen gibt. Die mit dieser Analyse identifizierten Gruppierungen innerhalb des Donau-Bodensee-Clusters #1A, #1B, #1c, #2, #3A, #3B, #4A und #4B sind links farblich hervorgehoben. Erklärungen, die sich aus dieser Matrix für die genomische Zusammensetzung der neu identifizierten Cluster innerhalb des Donau-Bodensee-Clusters ergeben finden sich im Text dieses Kapitels.

Cluster #3 mit #3A („Bodensee“) und #3B („Bodensee-Mix“) gruppieren alle in die Analyse eingegangenen Bodensee-Fische, aber auch viele andere aus dem Donaauraum. Letztere sind wohl, ohne vorgreifen zu wollen, mutmaßlich durch Besatz aus dem Bodensee in den Donaauraum gelangt. #3A unterscheidet sich von #3B durch deutlich geringere genomische Anteile norddeutscher Populationen, erscheint daher als unvermischter als #3B.

Cluster #4 mit #4A („Donau II“) und #4B („Donau III“) gruppieren alle in die Analyse eingegangenen Fische aus dem Donau-Einzug mit hohen Anteilen am Donau-Cluster #2, die aber im Gegensatz zu Cluster #2 entweder geringe Anteile nordeuropäischer Populationen (#4A) oder geringe Anteile „Bodensee (#3) aufweisen. Während fast alle Fische aus #4A dem Wörth- oder Hartsee entstammen, stammen die anderen aus andere oberbayerischen Seen.

Zusammenfassung. fineRADstructure validierte die Ergebnisse der Hauptkomponenten-Analyse unabhängig. Zusätzlich konnten weitere vier Gruppierungen innerhalb des vorher noch unaufgelösten Donau-Bodensee-Clusters identifiziert werden. Diese ließen sich noch weiter unterteilen. Diese definierten sich hauptsächlich durch ihre geographische Verortung, aber auch durch ihre jeweils unterschiedlichen genomischen Anteile allochthoner Populationen: Cluster #2 („Donau I“) und #3A („Bodensee“) wiesen wenig allochthone Anteile auf und waren dem Donau- bzw. Rheineinzug zuzuordnen; Cluster #3B („Bodensee-Mix“), #4A („Donau III“) und #4B („Donau II“) hatten jeweils relativ hohe Anteile mit #2 („Donau I“) oder #3A („Bodensee“), wiesen aber höhere Anteile mit nordeuropäischen oder, im Falle von #4B, von Bodensee-Anteilen (#3) auf.

Ergebnisse der DAPC-Selbstzuordnungsanalyse mit adegenet

Da sehr viele Individuen aus der Hauptkomponenten-Analyse nicht in die fineRADstructure-Analyse eingehen konnten, wurden die Ergebnisse mit der Hauptkomponenten-Analyse verglichen. Damit zusätzlich zu den von *fineRADstructure* analysierten Tieren möglichst viele weitere Individuen aus dem Donau-Bodensee-Cluster zugeordnet werden konnten, wurde eine weitere Zwischenanalyse (DAPC) durchgeführt. Dazu wurden nur die Individuen als Gruppen für die DAPC-Analyse definiert, die vom treebuilding-Algorithmus der *fineRADstructure*-Analysen diskreten Clustern zugeordnet worden waren (inkl. der Referenzgruppen). Alle anderen Individuen wurden in einer großen, sicher nicht einheitlichen „Restgruppe“ definiert und die 15 Individuen, die auf der Basis der *eigensoft*-Hauptkomponentenanalysen als Ausreißer erkannt wurden, gingen nicht in die DAPC-Analyse mit ein. Der für diese Analyse berechnete Alpha-Score Test berechnete die optimale Anzahl von 25 Hauptkomponenten, die in der DAPC verwendet wurden. Jedes Individuum, das mit mehr als 10% eine der von fineRADstructure identifizierten Cluster zugeordnet wurde, wurde als zu dieser Gruppe zugehörig definiert (Details siehe Material und Methoden). Insgesamt konnten zusätzliche 25 Samples mit Zuordnungswerten von mehr als 10% zu den fineRADstructure Clustern #1A, #1B, #1c, #2, #3A, #3B, #4A und #4B aus der vorangegangenen Analyse zugeordnet werden. Damit

stieg die Anzahl konservativ abgeschätzter Samples auf mit definierter Clusterzugehörigkeit innerhalb des Donau-Bodensee-Clusters auf 147.

Extrapolation der DAPC-Resultate auf die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse

Plottet man die besonders aussagekräftigen PC I- und PC VI-Werte der Tiere, die von *fineRADstructure* in Kombination mit der DAPC zu Clustern den #1A, #1B, #1c, #2, #3A, #3B, #4A und #4B zugeordnet wurden, auf die den Plot PC I vs. PC VI der Hauptkomponenten-Gesamtanalyse aller Tiere (siehe vorheriges Kapitel), wird sichtbar, wie sich auch die nicht in die *fineRADstructure*-Analysen zugeordneten Tiere nach Clustern unterschiedlicher Herkunft und mit unterschiedlichen Anteilen allochthonen Herkünfte auf der Gesamtplot verteilen. Von *fineRADstructure* identifizierte Hauptcluster gruppieren auf diesem Plot distinkt oder nur marginal überlappend.

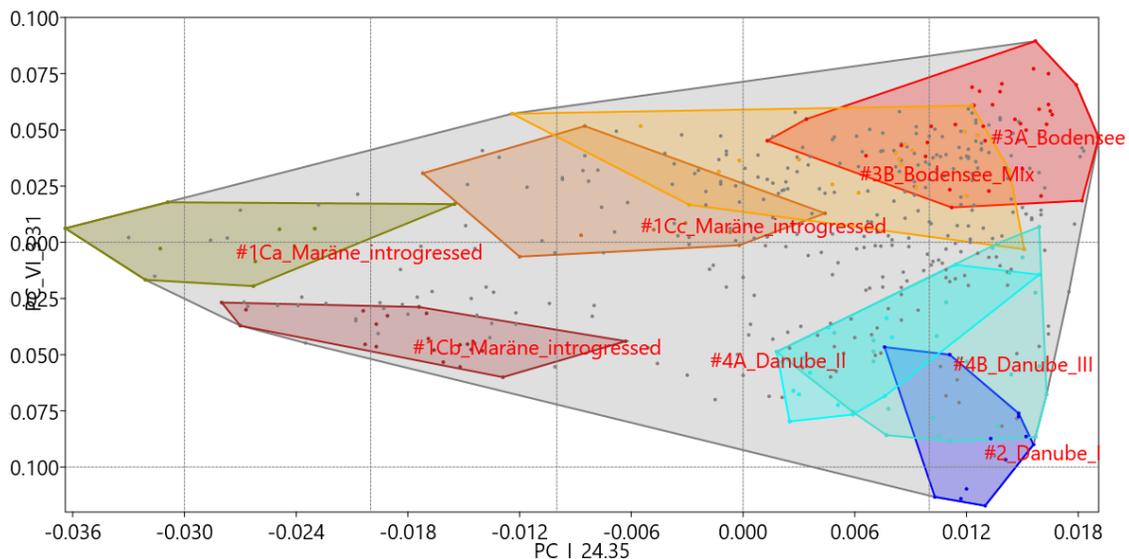


Abb. 19. Lage der Polygone der 8 von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Cluster auf dem Biplot der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Cluster #1 “Maräne introgressed” Individuen (inkl. der drei Untergruppen #1A, #1B, #1C) gruppieren alle auf den Negativwerten von PC I, und fast alle belegen Werte unterhalb eines Wertes der von keinem der beiden Cluster #2 und #4, die jeweils vor allem unvermischte Coregonen aus Bodensee-Einzug oder aus dem Donau-Einzug repräsentieren. Mit diesem Ergebnis validiert das *fineRAD*-Structure die Interpretation der Hauptkomponenten-Analyse, dass für Tiere des Donau-Bodensee-Clusters die Verteilung der Werte entlang des Gradienten von PC I ein Maß für den introgressierten genomischen

Anteil von nordeuropäischen Maränen in süddeutsche Populationen durch sekundäre Vermischung ist.

Eine weitere Untergruppierung des #1 „Maräne introgressed“-Clusters ist tendenziell entsprechend der PC VI-Werte möglich: Untergruppe #1B mit Werten >0 , #1C mit Werten <0 . Die FineRADstructure Analyse hatte diese beiden Cluster als solche identifiziert, die entweder mehr Bodensee-Anteile oder Donau-System-Anteile enthalten. In der Tat gruppieren die von FineRADstructure als nicht vermischte Bodensee- oder Donau-Einzugs-Anteile auf den insgesamt höchsten bzw. niedrigsten PC VI-Werten. In dem Bereich mit den niedrigsten Werten finden sich keine Bodensee-Tiere, von denen etwa 50 Individuen aus den 3 verschiedenen Formen Sandfelchen, Gangfisch und Blaufelchen eingegangen waren. Auf den niedrigsten Werten finden sich ausschließlich Tiere aus dem Traunsee, Mondsee und Chiemsee, allerdings sind das nur wenige.

Die Zwischenbereiche dieser drei Hauptgruppen nehmen Individuen ein, die entweder nach fineRADstructure zu Übergangsguppen gehören (#3B, /#1B oder #4B), oder sie fallen in Bereiche auf dem PC I – PC VI Plot, der von keinem Cluster-Polygon abgedeckt wird. Bei diesen Tieren handelt es sich nach der oben abgeleiteten Interpretation der übereinstimmenden Ergebnisse von fineRADstructure, DAPC und Hauptkomponentenanalyse um solche, deren genomische Anteile aus zwei oder drei Hauptgruppen zusammengesetzt sind, z.B. um Mehrfach-Hybride und Rückkreuzungen.

Zusammenfassung. Die Validierung der PC I vs PC VI Plots aus der Hauptkomponenten-Analyse durch die Hybridisierungs-Analyse in FineRADstructure erlaubt die Interpretation, dass (i) die Hauptkomponente PC I für den Donau-Bodensee-Cluster den Grad der Introgression mit nordeuropäischen Coregonen des *C. lavaretus*-Formenkreises angibt. Sie erlaubt weiter die Interpretation, dass (ii) die Hauptkomponente PC VI die genetischen Unterschiede zwischen den Renken des Donau-Raums und denen des Bodensees quantifiziert; und, dass (iii) Individuen des Donau-Bodensee-Clusters, die sowohl extrem hohe Werte für PC I als auch extrem negative bzw. positive Werte für PC VI belegen, am ehesten den ursprünglichen, nicht zwischen diesen drei Gruppierungen vermischten Individuen entsprechen, intermediäre dagegen für eine Vermischung eben dieser sprechen. Auf dieser Interpretationsgrundlage ist es möglich, anhand der PC I – PC VI Plots für jedes Individuum aus jedem Gewässer im Donau-Bodensee-Raum zu evaluieren, inwieweit es eher autochthone, unvermischte genomische Anteile enthält, oder eher allochthone Elemente.

5.3 Zusammenfassung der validierten Zuordnungsergebnisse

5.3.1 Pragmatische Gruppenzuordnung

Um für die süddeutschen Coregonen-Populationen zu evaluieren, ob und wie stark eine genetische Überformung durch genomischen Anteile allochthoner Populationen zu detektieren ist, wurde auf der Basis oben beschriebenen methodischen Validierungen der Hauptkomponenten-Analysen ein pragmatischer Evaluationsansatz gewählt. Basis für die

Identifikation sind dafür die (i) durch *fineRADstructure* und DAPC validierten Polygone innerhalb des „Donau-Bodensee-Clusters“ der Hauptkomponentenanalyse mit den Datenset WOPEB20PopSwiss_P2MINR bzw. (ii) die diskreten Cluster, die auch ohne Validierung in Punkt 5.1 und 5.2.1 herausgefiltert wurden. Für alle Individuen eines Gewässers wird dabei jeweils eine Zuordnung zu den identifizierten Clustern vorgenommen. Ohne *C. cf. peled* und *C. clupearformis* konnte für insgesamt 686 Individuen (mit *C. peled* und *C. clupearformis* 741) eine Zuordnung auf der Basis von 78916 ausgewerteten Genorten in der Hauptkomponentenanalyse vorgenommen werden, davon 438 Individuen aus 28 süddeutschen Gewässern, 139 aus 13 österreichischen, schweizerischen und einem französischen Gewässer, und 117/172 aus 7/9 Referenzpopulationen (ohne/mit *C. peled* und *C. clupearformis*). Weitere Individuen wurden zwar genotypisiert, schieden aber aufgrund der zu geringen Datendichte aus. Die Zuordnung zu validierten Clustern innerhalb des Donau-Bodensee-Clusters erfolgte nach folgendem Schema:

- (i) Individuen, die in eines der Cluster #1A, #1CB, #1C, #2 oder 3A fallen, werden diesen Clustern zugeordnet, da deren Cluster-Polygone im Plot PC I vs. PC VI keine Überschneidung zueinander aufweisen.
- (ii) Individuen aus den mit anderen Clustern überlappenden Clustern #3B, #4A und #4B, werden nur in ihren eigenen Clustern klassifiziert, wenn sie außerhalb der unter (i) genannten Cluster fallen.
- (iii) Individuen, die in kein validiertes Cluster fallen, werden entsprechend ihrer PC I – und PC II- Werte dem validierten Cluster zugeordnet, zu dessen Polygon sie am nächsten liegen.

Legende Tabelle 4 (folgende Seite oben): Zuordnung aller RAD-genotypisierten Coregonen-Individuen der im Rahmen des BLE-Projektes neu typisierten Referenz-Populationen. Die Spalte „N total“ gibt an, wie viele Individuen in die DAPC-Analyse eingegangen sind; die Spalten „N PCA“ gibt an, welche Zuordnungen direkt über die Hauptkomponenten-Analyse Plots vorgenommen wurden, weil sie als Ausreißer nicht mit die DAPC-Analyse mit eingegangen waren. In den Spalten mit der Überschrift „Maräne Introgressed“ finden sich Zuordnungen (unter 0.1) zur Donau-Bodensee-Großgruppe, hier nur „Maräne Introgressed #1A, #1B und #1C (hellbau unterlegt). Das Suffix „_less“ gibt in den entsprechenden Spalten an, dass es der Eintrag auf der Basis des zweithöchsten Zuordnungswerts erfolgte, d.h. manche (Hybrid-)Individuen hatten Mehrfach-Zuordnungen über 0.1 (10%) in der DAPC-Analyse.

Legende Tabelle 5 (folgende Seite unten): Zuordnung aller RAD-genotypisierten Coregonen-Individuen der Renkenpopulationen Frankreichs, Österreichs und der Schweiz. Die Spalte „N total“ gibt an, wie viele Individuen in die DAPC-Analyse eingegangen sind; die Spalten „N PCA“ gibt an, welche Zuordnungen direkt über die Hauptkomponenten-Analyse Plots vorgenommen wurden, weil sie als Ausreißer nicht mit die DAPC-Analyse mit eingegangen waren. In den Spalten mit der Überschrift „Maräne Introgressed“, „Donau“ und „Bodensee“ finden sich die primären Zuordnungen zu allen acht Subclustern der Donau-Bodensee-Gruppe (grün unterlegt). Das Suffix „_less“ gibt in den entsprechenden Spalten an, dass es der Eintrag auf der Basis des zweithöchsten Zuordnungswerts in der DAPC erfolgte, d.h. manche (Hybrid-)Individuen hatten Mehrfach-Zuordnungen über 0.1 (10%) in der DAPC-Analyse (gelb unterlegt).

5.3.2 Übergeordnete Ergebnisse in Bezug auf die Referenzpopulationen

Folgende übergreifenden Ergebnisse waren in Bezug auf die nördlichen Referenzpopulationen festzustellen, wenn man auch die Werte der DAPC-Zuordnungen mit für die Interpretation berücksichtigt (siehe Tabelle 5).

- ✓ alle Samples von 5 Referenzpopulationen gruppierten nur im eigenen Cluster.
- ✓ Die hohe genetische Integrität und z.T. große genetische Distanz zu anderen Clustern unterstützt den Status der Drewitzer See Population als eigenen Art *C. holsatus*
- ✓ 6 der 18 Samples aus der „Waldvierteler Aquakulturmaräne“-Population gruppierten nach DAPC Analyse nicht bei der eigenen Population, sondern (nach der Hauptkomponenten-Analyse tendenziell unspezifisch im großen Donau-Bodensee-Cluster, und hier mit spurenhafte Zuordnungen in den „Maränen-introgressed“-Cluster #1A und #1C). Die fineRADstructure-Analyse legte einen Anteil von *Coregonus cf. peled* in dieser Aquakulturpopulation nah.
- ✓ 1 Sample des Drewitzer Sees und 2 Samples des Peipus-Sees gruppierten in der Vättern-Population
- ✓ 2 Samples der Treene-Schnäpel-Population gruppierten unspezifisch im „Donau-Bodensee“ Cluster, mit spurenhafte Zuordnungen zum „Maränen-introgressed“-Cluster #1A, nicht aber im eigenen Nordsee-Schnäpel-Cluster. Die Stichprobenzahl ist aber zu niedrig, um weitergehende Aussagen zu treffen.
- ✓ 1 von 5 Vättern-Samples gruppierte unspezifisch im Donau-Bodensee-Cluster, und mehrere spurenhafte in den „Maränen-introgressed“-Clustern

Grundsätzlich gruppieren alle natürlichen Referenzpopulationen außer der Aquakulturpopulation diskret voneinander, zumindest im Vergleich mit den Unterclustern des Voralpenraumes. Sie sind daher als Vergleichspopulationen für die süddeutschen Populationen geeignet. Die nicht immer eindeutigen Zuordnungen der Waldvierteler Aquakulturmaränen liegen wahrscheinlich an deren heterogener Zusammensetzung, die sich in den spurenhafte Zuordnungen zu den „#1 Maränen-Introgressed“ Clustern des „Donau-Bodensee“-Clusters zeigt. Dies ist wohl durch Besatz begründet. Die Analysen belegen einen dominant baltischen Ursprung dieser Aquakulturmaränen, aber auch, dass zumindest der untersuchte Bestand möglicherweise weitere Einkreuzungen (*C. cf. peled*, evtl. verschiedene nördliche Populationen, österreichische Reinanken) erfahren hat.

5.3.3 Übergeordnete Ergebnisse in Bezug auf die Referenzpopulationen Österreichs, der Schweiz und Frankreichs

Die vergleichsweise wenigen untersuchten Schweizer Populationen wiesen teilweise eine hohe eigene genetische Identität auf (vergleiche mit Tabelle 5). Dies war durch die Untersuchungen von Hudson et al (2011) und Feulner & Seehausen (2018) schon bekannt und soll hier nicht weiter vertieft werden. Interessant war allerdings, dass einzelne Individuen aus dem Briener See, dem Sarner See und dem Walensee im Donau-Bodensee-Cluster gruppierten, und zwar mit drei Individuen im #1c Maränen-introgressed Cluster, der durch eine Vermischung von Bodensee-Anteilen und nördlichen Populationen in der fineRADstructure-Analyse gekennzeichnet war. Desweiteren gruppierten zwei Samples innerhalb der „Bodensee“-Cluster #3A und #3B. Diese vorläufigen Ergebnisse weisen entweder auf allochthonen Besatz auch in der Schweiz hin, oder sie sind möglicherweise durch geographische Nähe zum Bodensee teilweise natürlichen Ursprungs.

Die österreichischen Coregonen sind von besonderem Interesse in Bezug auf die süddeutschen Populationen, auch weil immerhin zehn Zuordnungen der 27 untersuchten Samples aus sechs Seen deutlich in den „#2 Donau-I“-Cluster fallen. Dieser ist am stärksten vom dem #3A Bodensee-Cluster auf der Hauptkomponente VI entfernt. Auf der anderen Seite zeigen eindeutige Zuordnungen zum #3A und #3B Cluster, dass Fremdbesatz nicht nur mit Aquakultur-Maränen stattgefunden haben muss und weiter stattfindet, sondern auch mit Coregonen aus Gewässern, die Bodensee-Anteile aufweisen. Der Aquakultur-Maränebesatz in Österreich ist gut dokumentiert (Pamminger-Lahnsteiner et al. 2009). Die Vielfalt der österreichischen Renken wurde aber im Rahmen dieser Studie nicht vertieft, so dass keine weiterreichenden Aussagen möglich sind.

Legende Tabelle 6 (folgende Seite): Zuordnung aller RAD-genotypisierten süddeutscher Coregonen-Individuen. Die Spalte „N total“ gibt an, wie viele Individuen in die DAPC-Analyse eingegangen sind; die Spalten „N PCA“ gibt an, welche Zuordnungen direkt über die Hauptkomponenten-Analyse Plots vorgenommen wurden, weil sie als Ausreißer nicht mit die DAPC-Analyse mit eingegangen waren. In den Spalten mit der Überschrift „Maräne Introgressed“, „Donau“ und „Bodensee“ finden sich die Zuordnungen zu allen acht Subclustern der Donau-Bodensee-Gruppe (**grün** unterlegt). Das Suffix „_less“ gibt in den entsprechenden Spalten an, dass es der Eintrag auf der Basis des zweithöchsten Zuordnungswerts in der DAPC erfolgte, d.h. manche (Hybrid-)Individuen hatten Mehrfach-Zuordnungen über 0.1 (10%) in der DAPC-Analyse (**gelb** unterlegt).

5.3.4 Übergreifende Ergebnisse in Bezug auf süddeutsche Coregonen

Die Zuordnungen der 435 Samples aus 28 süddeutschen Gewässern fiel sehr heterogen aus, weswegen für die Beurteilung der einzelnen (wichtigeren, weil größeren) Gewässer auf das folgende Kapitel verwiesen wird. Die Tabelle 6 gibt hier einen kursorischen Überblick, der folgende Muster belegt:

- ✓ Einzig die 49 Samples des Bodensees, die alle drei endemischen See-Formen Sandfelchen, Gangfisch und Blaufelchen in Bayern berücksichtigt, gruppieren fast ausschließlich (90%; N= 49) im „Bodensee“-Cluster #3A, der am weitesten entfernt von den introgressierten #1-„Maräne-Introgressed“-Clustern, als auch vom #2-Donau-I-Cluster ist. Damit kann der Bodensee mit 90% Selbstzuordnung als einziger der wenigen Seen Süddeutschlands gelten, der in der Artzusammensetzung noch ursprünglich ist. Da er nachweislich als Quelle für Besatz in viele süddeutsche Seen des Donau-Einzugs genutzt wurde, können Zuordnungen von Nicht-Bodenseefisch zum #3- Bodensee-Clustern als starker Beleg für Fremdbesatz dienen. Allerdings ist dabei zu berücksichtigen, dass seit sehr langen Zeiträumen Bodensee-Coregonen fremdbesetzt wurden, und deshalb genetische Bodensee-Anteile auch indirekt über Herkunft aus anderen Seen weiterverbreitet worden sein könnten.
- ✓ Nur 13 Coregonen aus dem Donau-Einzug in Süddeutschland wurden dem distinkten #2 Donau-I-Cluster zugeordnet (gute 3%). Interessanterweise fanden sich darunter auch einige morphologisch auffällige Kilche (Kröpflinge) aus dem Chiemsee und der einzige Ammersee-Fisch, der morphologisch an den historischen Ammersee-Kilch erinnert. Dieser Befund spricht dafür, dass es sich bei diesem #2 Donau-Cluster I um relativ ursprüngliche Coregonen aus dem Donaauraum handelt. Da solche Genotypen aber auch in nachweislich in künstlich besetzten Gewässern vorkommen, kann es auch sein, dass Fremdbesatz aus Österreich mit #2-Donau-I-Cluster Coregonen dafür verantwortlich ist. In der vorliegenden Studie trugen die meisten österreichischen Mondsee- und Traunsee-Coregonen ebenfalls #2-Donau-Genotypen.
- ✓ Cluster #4-Donau-II und III Genotypen sind durch die hohe Ähnlichkeit mit #2 Donau-I-Cluster-Tieren gekennzeichnet und können auch wegen ihrer bis auf ein Tier ausschließlichen Donau-Verbreitung als „genomisch vorwiegend autochthon“ betrachtet werden, auch wenn fineRADstructure einen genomischen Anteil von Maränen identifiziert hat. Die geringe Anzahl der #2-Donau-I zugeordneten Samples und die weiträumige Überlappung von #2 und #4 Cluster-Polygonen lässt allerdings keine weiter differenzierenden Schlüsse zu. Insgesamt konnten nur 116 von 385 Samples (30%) aus dem Donau-Einzugsgebiet den „Donau-Clustern“ #2 und #4 zugeordnet werden. Nur fünf Gewässer aus dem Donaauraum wiesen vergleichsweise hohe Anteile an #2 und #4 Tieren auf, darunter der Wörthsee (71%; N=28), der Hartsee (100%; N=7), der Walchensee (69%; N=13), die Loisach (100%; N=3) und der Stechsee (67%; N=3)

- ✓ Zu Cluster #1 „Maräne-Introgressed“ zugeordnete Individuen machen einen substantiellen Anteil in süddeutschen Seen des Donau-Gebietes aus (31%; N=385). Betrachtet man nur die beiden Cluster #1A und #1B, die nicht mit anderen Clustern überlappen und höhere Maränenanteile haben als #1C, stellt man fest, dass sie in 19 von 27 Seen aus dem Donau-Einzug in Süddeutschland zu finden waren. Zählt man dem Cluster #1C mit, erhöht sich die Zahl auf 21. In Seen, in denen keine Individuen mit #1A oder #1B festgestellt wurden, wurden allerdings nur sehr kleine Stichproben (<5) genommen. Auffällig ist, dass es nur Seen (Langenbürgner See, Simssee) gibt, die fast mehrheitlich oder sogar fast ausschließlich #1-Maräne Introgressed Individuen beherbergen. Die Subcluster-Zugehörigkeiten unterscheiden sich aber zwischen dem Langenbürgner See (85% mit #1A; N=13) und im Simssee (55% tragen #1B oder #1C, aber keinen #1A Genotypen; N=20). Die (i) unterschiedliche Zuordnung zu verschiedenen Subclustern des #1 „Maräne-Introgressed“-Clusters, (ii) die weite Verbreitung und (iii) die Detektion von einerseits fast reinen „Maräne-introgressed“ Populationen, als auch solchen, wo im gleichen See unterschiedlich stark introgressierte Individuen vorkommen, legt eine lange und heterogene Besatzgeschichte unterschiedlicher Coregonen-Linien aus nördlichen Herkunftsgebieten bzw. mit Aquakulturmaränen nahe.
- ✓ Im süddeutschen Donaunraum wurden insgesamt vier Individuen detektiert, die genotypisch eindeutig einem klar zu unterscheidenden Cluster aus den schweizerischen Seen zuzuordnen sind. Auch wenn es nur wenige Tiere sind, belegen diese klaren Zuordnungen, dass aus verschiedenen Seen der Schweiz, Coregonen z.B. in den Ammersee und den Chiemsee eingesetzt wurden.
- ✓ Aus der separaten Analyse zusammen mit *C. clupeaformis* („American Whitefish“) und Peledmaräne aus der Aquakultur (*C. cf. peled*) konnten keinerlei Hinweise für Introgression in die Genpools rezenter süddeutscher Populationen gezogen werden.

Zusammenfassung. Im Gegensatz zu vielen schweizerischen Populationen scheint es nur wenige autochthone Elemente in süddeutschen Seen zu geben. Ausnahmen bilden im hier präsentierten Datenset nur der Bodensee, aber möglicherweise auch neben eingeführten Coregonen weiter existierende autochthone Subpopulationen, z.B. im Wörthsee oder Hartsee sowie möglicherweise mit sehr geringen Populationsgrößen auch im Chiemsee oder Ammersee. Da aber in der vorliegenden Studie keine Populationsvergleiche angestellt wurden, die auch innerhalb der Seen differenzieren könnten, kann über sympatrisch differenzierte autochthone Populationen nur spekuliert werden. Dazu wären Populationsstudien an einzelnen Seen nötig, die mit morphologischen und ökologischen Methoden gekoppelt sein sollten.

5.4 Einzeldarstellung der süddeutschen Renkenpopulationen

5.4.1 Bodensee (Rhein-Einzug)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Die untersuchten Samples des Bodensees, die drei endemischen See-Formen in Bayern berücksichtigt (Sandfelchen, Gangfisch und Blaufelchen), gruppieren fast ausschließlich (90%; N= 49) im „Bodensee“-Cluster #3A. Damit kann der Bodensee mit einer 90%igen Selbstzuordnung als einiger der wenigen Seen Süddeutschlands gelten, der in Artzusammensetzung noch ursprünglich ist. Allerdings wurden in der vorliegenden Analyse keine Silberfelchen des geographisch nahe gelegenen Untersees und keine der wandernden Alpenrheinfelchen beprobt. Die wenigen beprobten Sandfelchen gruppieren sehr nahe beieinander, was als Hinweis auf ihre genetische Eigenheit gedeutet werden kann. Ein möglicher Einfluss historischen Besatzes aus Nordost-Europa (3 Proben), dem Donau-Einzug (eine Probe) und (bisher nicht dokumentiert) aus anderen Seen der Schweiz (eine Probe), kann durch wenige aber eindeutige Zuordnungen als gesichert gelten.

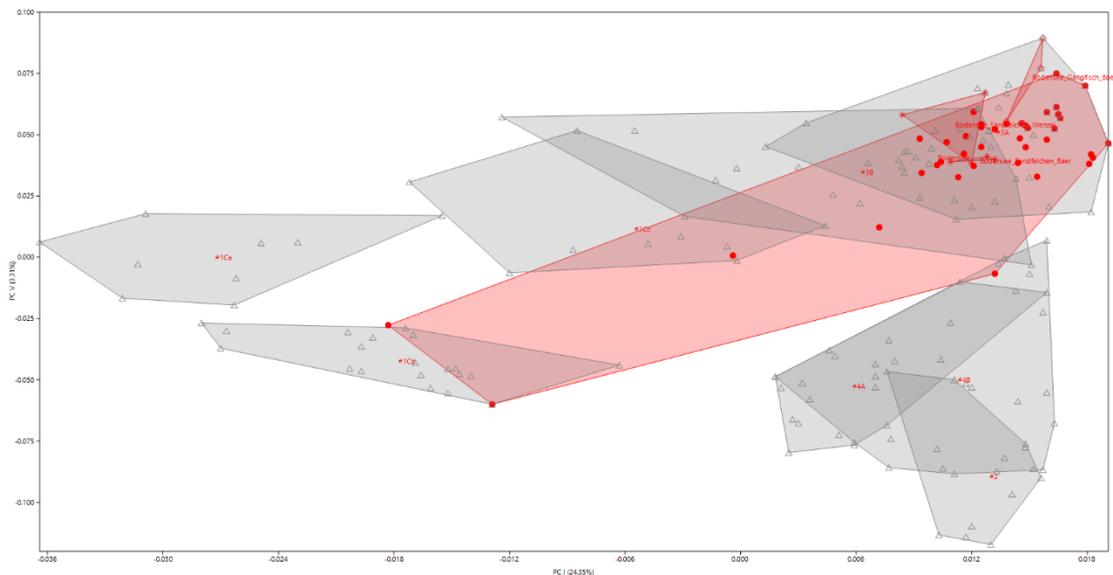


Abb. 20. Lage von N=48 Bodensee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Bodensee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch sind vier verschiedene Renkenformen aus dem Bodensee beschrieben, die als „Blaufelchen“, „Gangfisch“, „Sandfelchen“ und „Kilch“ in die Literatur eingegangen sind (Historische Abbildungen

dieser Formen: Abb. 19). Dazu kommt noch das in der vorliegenden bayerischen Untersuchung nicht berücksichtigte „Silberfelchen“ aus dem Untersee (Baden-Württemberg und Schweiz). Ebenfalls wurde eine wandernde Form nicht berücksichtigt, die als „Alpenrhein“-Felchen bezeichnet wird. Der Kilch gilt als ausgestorben, von den anderen drei Formen konnten, von Fischereifachleuten als solche zugeordnet, berücksichtigt werden.



Abb. 21. Historische Renkenvariabilität im Bodensee. Oben: Gangfisch („*C. macrophthalmus*“), Mitte oben: Blaufelchen („*C. wartmanni*“). Mitte unten: Sandfelchen („*C. arenicolus*“), Unten: Kilch („*C. gutturosus*“). Fotos E. Wagler (Zoologische Staatssammlung München).

Besatzgeschichte. Auch in den Bodensee sind nach Vogt & Hofer (1909) und Wagler (1930a) zwischen 1881 und 1889 mindestens 775.000 Brütlinge amerikanischer „Whitefish“ aus dem Erie-See, und spätestens seit 1905 bis 1927 mindestens 64.400 Jährlinge nordeuropäischer Madü- und Peipus-Maränen besetzt worden, und vor 1905 sicher auch noch eine große Anzahl Dottersacklarven.

5.4.2 Chiemsee (Inn-Alz-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). In der vorliegenden Studie konnten Chiemsee-Renken aus verschiedenen Fangaktionen und verschiedenen Fischern berücksichtigt werden, die z.T. von den Fischern mit unterschiedlichen Namen angesprochen wurden und gezielt aus den Fängen herausgesucht worden waren, v.a. die als „Kilche“, Kropffelchen oder „Kröpflinge“ benannten Renken. Die 51 untersuchten Tiere gruppieren sehr heterogen: 20% in den „#1A und #1B Maränen-Introgressed“ – Clustern, fast die Hälfte aller Tiere (24) in einem der Cluster „#3A - Bodensee“ und #3B-Bodensee-Mix“, aber nur 29% (15) in den Donaucluster #2, #4A und #4B. Bemerkenswert ist, dass zu der Donau-Gruppierung vier der fünf untersuchten „Kilche“ gruppieren. Die genetische Zusammensetzung des Chiemsees passt nicht zum biogeographisch zu erwartendem Bild, das die Donau-Cluster Zuordnungen erwarten ließe. Dieses Ergebnis passt jedoch zu den morphologischen Ergebnissen der LfL-Vorgängerstudie. Darin war aufgefallen, dass sich bezogen auf die Gesamtstichprobe die Anzahl der Kiemenreusendornen (KRD) der heutigen Renkenfänge höchst signifikant von denen in Wagler (1932b & 1937) unterscheidet. Während der Mittelwert bei Wagler noch bei 26 KRD lag (207 ausgezählte Fische), liegt er heute bei 33 (78 ausgezählte Fische), und es treten sehr häufig Werte über 34 auf, die historisch unbekannt im Chiemsee sind. Zusammenfassend kann die rezente Renkenvariation im Chiemsee als extrem heterogen beschrieben werden. Neben solchen Formen, die historisch aus dem See (niedrige KRD-Zahlen) beschrieben wurden, existieren heute auch typische Bodenrenkenformen und Schwebrenkenformen, die früher in der Form nicht detektiert worden waren. Ob in dieser Vielfalt auch sicher solche vorkommen, die taxonomisch mit dem Namen „*C. hoferi*“ belegt worden waren, kann nicht sicher überprüft werden, weil einerseits die Beschreibung auf wahrscheinlich zwei und nicht eine Form bezogen war, also selbst nicht eindeutig ist, und weil kein historisches Vergleichsmaterial zur Überprüfung vorliegt. Die bereits früh angedeutete Hybridisierung von autochthonen und allochthonen Formen aus dem Besatz am Ende des 19. und Beginn des 20. Jahrhunderts, besonders mit Maränenformen oder mit Bodenseefelchen erscheint angesichts der großen detektierten Vielfalt, ohne dass diskrete Formen zu unterscheiden wären, wahrscheinlich, besonders da seit über 25 Jahren kein allochthoner Besatz mehr im Chiemsee stattgefunden haben soll (U. Wunner & B. Gum, pers. Mittlg.).

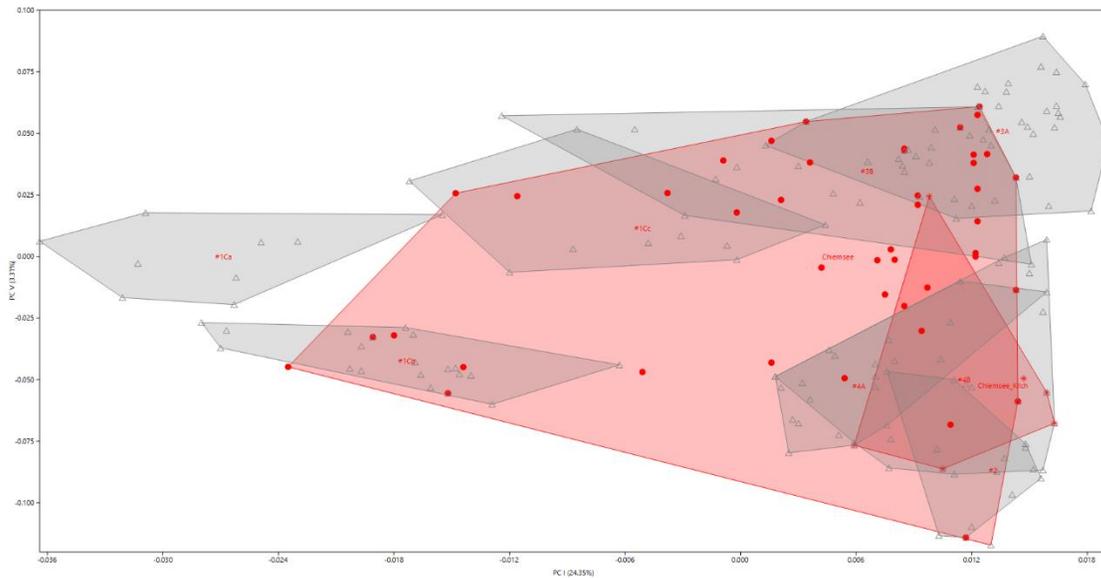


Abb. 22. Lage von N=50 Chiemsee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Chiemsee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916). Das Subsample der von Chiemseefischern als „Kilch“ oder „Kröpfling“ benannten Tiere (N=X) ist gesondert hervorgehoben.

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Der Chiemsee ist der größte oberbayerische See mit einem autochthonen Renkenbestand. Die Diskussion um den taxonomischen Status der Diversität seiner Renkenfauna war und ist in vollem Gange. Historisch erwähnt v. Siebold (1863) zunächst nur eine Renkenform im See, („*C. wartmanni*“), ebenso wie v. d. Borne (1881). Erste Berichte zur Variabilität der Chiemsee-*Coregonus* liegen von Vogt & Hofer (1909) vor. Sie erwähnen eine endemische Form, eine „Schwebrenke“ sowie „als Seltenheit auch die Bodenrenke, welche im Jahr 1876 eingesetzt wurde...“. Des Weiteren erwähnen sie, dass „in neuester Zeit“ auch die Peipusmaräne in den Chiemsee erfolgreich verpflanzt wurde.

Den Schwebrenkentyp beschreiben Vogt & Hofer (1909) in ihrer Arbeit recht ausführlich und bezeichnen ihn als „Chiemseerenken“: „Das Rückenprofil steigt wie beim Blaufelchen in sanftem Bogen bis zur Rückenflosse an, um von hier allmählich zu dem schwächtigen und niedrigen Schwanzstiel abzufallen. Der namentlich bei jüngeren, d. h. dreijährigen Fischen kegelförmige, stark zugespitzte Kopf ist häufig an der Kehle seitlich zusammengedrückt und verhält sich zur Körperlänge wie 1:6 oder beträgt meist 15.7-16.6 %. (NB. Wir messen die Körperlänge von der Schnauzenspitze bis zum Ende der Schwanzspitzen.) Mit zunehmendem Alter verschwindet diese Einschnürung mehr und mehr und die Fische zeigen dann oft überhaupt keinen stark zugespitzten, sondern ähnlich wie die Bodenrenken einen auch unten breiten und plumperen Kopf. Das Auge ist

relativ klein, d. h. ca. 3.6 % des Körpers. Die Schnauze des Fisches ist bei den meisten Exemplaren schräg nach hinten abgestutzt und an der Spitze gerundet, so daß der Mund mehr oder minder unterständig liegt. Es kommen aber auch oft Individuen vor mit senkrecht abgestutzter Schnauze und endständigem Munde, so daß der Fisch in dieser Beziehung auch kein einheitliches Bild darbietet, obwohl er im allgemeinen den entsprechenden Formverhältnissen des Blaufelchens näher steht, da auch der allerdings immer hohe Zwischenkiefer zumeist senkrecht gestellt ist. Der an beiden Längsrändern leicht eingebuchtete Oberkiefer berührt mit seinem Hinterende gerade den Vorderrand des Augapfels. Die Brustflossen sind kürzer als der Kopf und erreichen zurückgeschlagen die Nasenlöcher, bei einzelnen Individuen indessen auch die Schnauzenspitze; sie betragen meist 14 % der Körperlänge; die Bauchflossen zeigen etwa die gleiche Länge; die größten Strahlen der hinten gerade abgestutzten Rückenflosse sind ein wenig kürzer als der Kopf, dessen Länge nur von den längsten Strahlen der mittelmäßig ausgeschnittenen Schwanzflosse übertroffen wird. Die Afterflosse ist am Hinterrand leicht konkav. Die Reusenbezaehlung ist insofern eigenartig, als unser Fisch auf dem ersten Kiemenbogen in der Regel nur 26-28 Dornen zeigt; seltener finden sich 24, zuweilen allerdings sogar bis 32 Dornen. Die einzelnen Reusendornen sind durchschnittlich so eingepflanzt, daß auf je 1 mm Bogenlänge ein Dorn zu stehen kommt. Ihre größte Länge schwankt zwischen 6 und 7 mm bei Fischen von 26-37 cm Körperlänge. In dieser Beziehung weicht der Chiemseerenken daher am meisten vom Blaufelchen ab, da dieser 33-39 Dornen am ersten Kiemenbogen aufweist, unterscheidet sich aber ebenso auch vom Traunseefelchen mit seinen 30-36 Dornen. In der Färbung stimmt der Chiemseerenken mit dem Blaufelchen überein, indem der Rücken einen mit dem Alter der Fische an Stärke und Tiefe zunehmenden bläulichen Ton aufweist, während die Seiten silberweiß glänzen und der Bauch stumpf kreidefarben wird. Die Flossen sind an der Basis und auf den Flächen zart, durchscheinend graugelb und gegen das Ende zu stark dunkelgrau pigmentiert. Bei jüngeren Exemplaren kann sich diese dunkle Farbe auf die Ränder und Spitzen beschränken, an den Brustflossen sogar ganz fehlen, wie beim Gangfisch. Diese Färbung der Flossen weicht besonders stark von den entsprechenden Verhältnissen des Traunseefelchens mit seinen an der Spitze geradezu blau-schwarzen Flossen ab.“ Zur Ökologie schreiben sie weiter: „Die Chiemseerenken laichen von Mitte November bis zur ersten Januarwoche; jedoch fällt die Hauptlaichzeit gewöhnlich auf den 5.-6. Dezember. Im Gegensatz zu dem Blaufelchen im Bodensee sammeln sich die laichenden Fische nicht zu großen Schwärmen, sondern sie werden in kleineren Partien überall im See angetroffen, wo der Grund steinig und kiesig ist. Hier setzen sie am Boden ihre 2 mm großen Eier und zwar auf seichtem Grunde in einer Tiefe von 1-2 m ab. Mittelgroße ca. halbpfündige Exemplare laichen gewöhnlich etwas tiefer und zwar ca. 4-5 m. Die kleinen etwa 1/4 Pfund schweren Renken sollen am tiefsten laichen, und zwar in 12-15 m Tiefe. Diese bevorzugen besonders den als „Berg“ bezeichneten Querrücken, der am sogenannten Weitsee nahe der Fraueninsel sich vom Grunde erhebt. In seiner Größe bleibt der Chiemseerenken hinter dem Blaufelchen des Bodensees stark zurück, da er durchschnittlich nur ein Gewicht von etwa 1/2 Pfund erreicht und im Maximum nicht wesentlich über 1 Pfund schwer wird. Er gehört somit in die Gruppe der Kleinrenken. Seine Nahrung besteht im Sommer vorwiegend aus Plankton, während er im Frühjahr vielfach

nach sogenannten Maifliegen (Ephemeriden) Jagd macht. In seltenen Fällen findet man in seinem Darm auch ganz kleine Fischchen.“

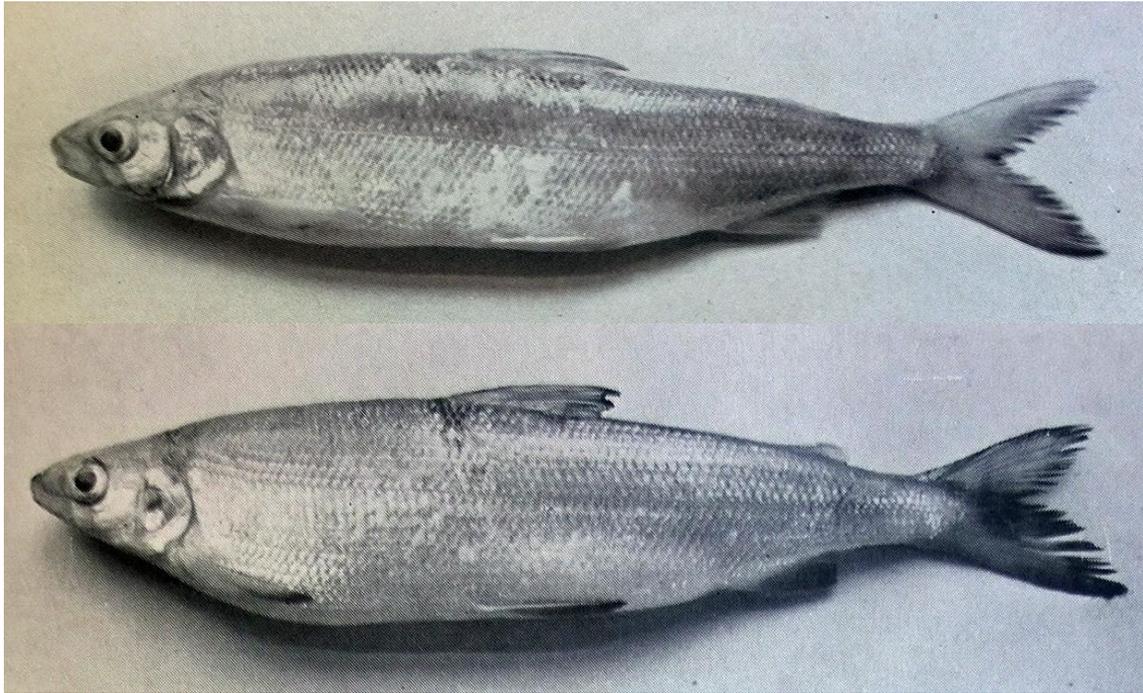


Abb. 23 Historisches Foto von der „Kleinen Chiemseerenke“ (oben) und der Großen Chiemseerenke“ (unten), auch am Chiemsee als „Kilch“ bezeichnet (aus Wagler 1932b). Die größere Form entspricht nach Wagler (1932b) „leidlich gut“ der Beschreibung von Vogt & Hofer (1909), also der Form, die später als *Coregonus lavaretus hoferi* von Berg (1933) beschrieben wurde.

Im Gegensatz zu Vogt & Hofer (1909) folgt Wagler (1932b) in seiner Arbeit „Die Schwebrenken des Chiemsees“ der Praxis der Chiemsee-Fischer, zwei und nicht nur eine Schwebrenken-Form zu unterscheiden. Demnach gäbe es drei unterscheidbare Renkenformen im Chiemsee, zwei einheimische und eine eingesetzte Bodenrenke. Zur Beschreibung von Vogt & Hofer (1909) bemerkt Wagler (1932b): „Es kann aber kein Zweifel sein, daß hier ein Irrtum vorliegt und daß bei der Bearbeitung der äußerlich blaufelchenähnlichen Schwebrenke eine andere schlechter wüchsige Art als Jugendform der größeren angesehen und in die Diagnosen mit einbezogen worden ist. Der größere Fisch ist durch die HOFER'sche Beschreibung leidlich gut charakterisiert und wird am Chiemsee kurz Renke genannt, der kleinere ist der Wissenschaft noch kaum bekannt, obgleich er von den Fischern wohl unterschieden als „Kilch“ bezeichnet wird.“ Nach Einweisung durch die Fischer am Chiemsee unterscheidet er die beiden Formen zunächst anhand der Färbung, wobei die „Große Chiemseerenke“ farblich der Beschreibung von Vogt & Hofer (1909, siehe oben) entspricht, die Kleine Chiemseerenke (Kilch) aber „in allen Exemplaren und noch bedeutend mehr in jüngeren wesentlich heller getönt“ ist. Wohl auf der Basis der Färbung unterscheidet Wagler die zwei Typen in den Fängen der Chiemseefischer, vermisst sie und gibt neben weiteren morphometrischen und Farbmerkmalen folgende Zählwerte an: Die „Große Chiemseerenke“ hat 23 – 34

(Mittelwert 28,60; N=94) Kiemenreusendornen, und 77 – 93 (Mittelwert 85,6, N=100) Schuppen in der Seitenlinie. Der Kilch hat 20 – 30 (Mittelwert 24,88, N=118) Kiemenreusendornen, und 74 – 89 (Mittelwert 80,99, N=163) Schuppen entlang der Seitenlinie. In der Tat unterscheiden sich diese beiden Kennwerte zwischen den beiden Formen statistisch signifikant (nachgerechnet auf der Basis von Waglers Daten (1932b)).

Verwirrenderweise bezeichnet er in einer späteren Übersichtsarbeit Wagler (1937) die Große Chiemseerenke (Renke) als „Blaufelchen“, die Kleine Chiemseerenke (Kilch) als „Gangfisch“. In Tabelle 2 der gleichen Arbeit führt er neben diesen beiden Formen noch ein „Sandfelchen“ für den Chiemsee auf, listet aber auf S.28 als den einzigen bayerischen See mit drei Renken-Formen lediglich den Ammersee auf. In seiner letzten Übersichtsarbeit erwähnt er für den Chiemsee sogar vier Formen (Wagler 1950): „*Die Fischer, die früher überhaupt nur „Renken“ schlechthin kannten, sprechen jetzt z. T. die Arten sicher an und gebrauchen in der Unterhaltung die Namen Blaufelchen, Sandfelchen, Gangfisch und Kilch völlig richtig — genau wie am Bodensee.*“

Ohne die Arbeit zur Differenzierung der Chiemsee-Schwebrenken in zwei Formen von Wagler zu kennen, vergibt Berg (1933, meist fälschlich mit dem Jahr 1932 zitiert) allein auf der Grundlage des Textes von Vogt & Hofer (1909) einen taxonomisch verfügbaren Namen für Tiere, die der Beschreibung von Vogt & Hofer (1909) entsprechen. Geht man von Waglers (1937) Erkenntnissen aus, bezieht sich der von Berg (1933) vergebene Artnamen auf zwei verschiedene Formen, Berg vermischt diese also. Die komplette Beschreibung ist extrem kurz und besteht eigentlich nur aus der Angabe der KRD. Sie sieht wie folgt aus (Berg 1933, S.130): „*C. lavaretus hoferi* BERG, nom. nov. (*C. wartmanni* var. HOFER 1909). Schwebrenke. Chiemsee. Sp. br. 24 – 32, meistens 26 – 28. Gewicht bis 0.5 kg.“

Besatzgeschichte. Die Besatzhistorie des Chiemsees ist bisher wenig differenziert aufgearbeitet. Oelwein (2010) zitiert die Arbeit von Höfling („Chiemsee-Fischerei“), wonach vor 1900 verschiedene Maränen-Arten im Chiemsee eingesetzt worden seien und wonach die verschiedenen Renkenformen miteinander bastardisierten, und deshalb die genetische Identität der Chiemseerenken verloren gegangen sei. Aus den Angaben von Vogt & Hofer (1909) und Wagler (1937) geht hervor, dass es sich bei den Maränen wahrscheinlich um Madü- und Peipus-Maränen gehandelt hat, es könnten aber auch Bodenrenken aus dem Bodensee dabei gewesen sein.

5.4.3 Ammersee (Donau/Ammer-Amper-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Zusammenfassend lässt sich für den Ammersee ein Status beschreiben, der auf eine sehr heterogene Zusammensetzung des Genpools schließen lässt. Donau-Elemente sind in der Gesamtstichprobe von N=38 Tieren mit nur etwa 37% (13 Proben) vertreten und treten hinter Bodensee-Elementen mit 45% Zuordnung (17 Proben) zurück. „#1 Maräne Introgressed“ Genotypen sind nur wenige vertreten, und ein genetisch eindeutig dem

schweizerischen Vierwaldstättersee-Lac-du-Bourget Cluster zuzuordnender Fisch wurde genomisch detektiert.

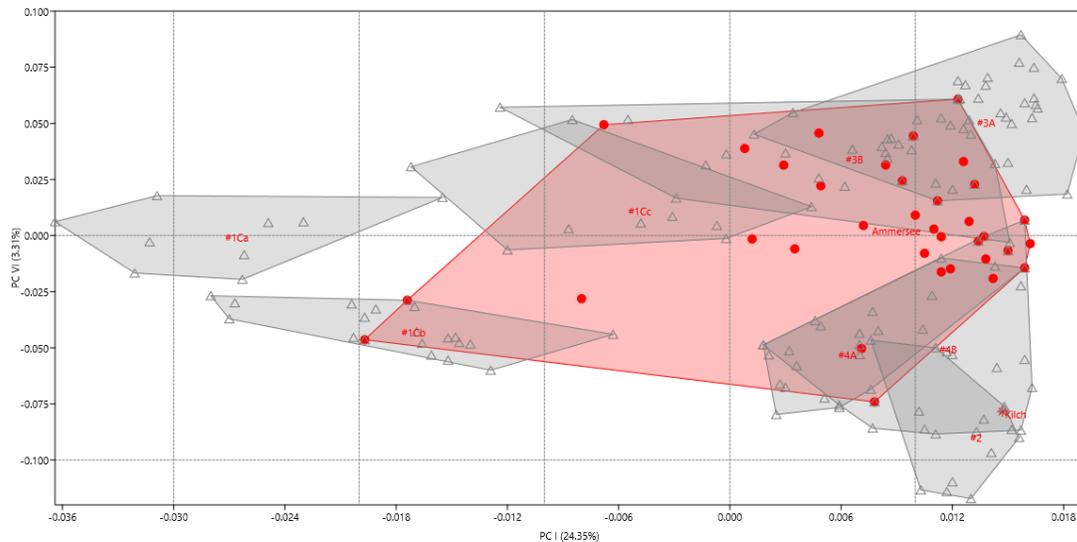


Abb. 24. Lage von N=38 Ammersee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Ammersee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916). Der einzige Fisch, der morphologisch am ehesten dem historischen Ammersee-Kilch entspricht, ist unten rechts im Plot mit einem Sternchen-Symbol separat eingetragen.

Dieses Ergebnis passt zu morphologischen Vergleichen, die in der LfL-Vorgängerstudie durchgeführt wurden. Demnach beherbergt der Ammersee eine der wenigen Renkenpopulationen, deren heutige Kiemenrechenzahlen im historischen Vergleich mit Daten aus Wagler (1937) hochsignifikant abweichen. Während Wagler für den Schwebrenken-Typus im Ammersee im Mittel nur 35 Kiemenreusen zählte, sind es heute im Schnitt 37, und es treten Werte von über 40 auf, die historisch nicht bekannt waren. Ammersee-Kilch-Exemplare mit historischen Kiemenreusen-Zahlen konnten leider nicht in den genomischen Vergleich mit einbezogen werden. Es ist aber in Bezug auf die Kilche anzumerken, dass die wenigen heute gefangenen „Kilche“ kaum oder nur in Einzelfällen Ähnlichkeiten mit den historisch beschriebenen Ammersee-Kilchen aufweisen (siehe unten und Abbildung 23 und Freyhof 2005). Es ist daher fraglich, ob und wenn ja welche der rezenten „Kilche“ aus dem Ammersee taxonomisch und genomisch den damaligen Kilch-Phänotypen im Ammersee entsprechen.

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch wird zunächst von v. Siebold (1863) nur die eine besondere Bodenrenke, der „Kilch“, angegeben. Vogt & Hofer (1909) geben für den Ammersee zwei autochthone Renkenarten („Renke“ und „Kilch“) an,

eine aus dem Freiwasser („Renke“) und eine bodenständige Form („Kilch“) an sowie die „erst kürzlich eingesetzten Peipusmaränen“.

Die Freiwasserform beschreiben Vogt & Hofer (1909) wie folgt, ohne ihm allerdings einen taxonomisch verfügbaren Namen zu geben: *„Der Mund ist endständig, der Zwischenkiefer senkrecht oder sogar ein wenig schräg nach vorne und unten geneigt, die Schnauzenspitze zart und gerundet. Der Kopf verhält sich zur Länge des Körpers etwa wie 1:5½—6 resp. 16—18 %; er ist auf der Oberseite breit, unten in der Kehlgegend nicht wie beim Blaufelchen eingezogen; das Auge ist groß und hat bei Köpfen von 4.5—5.4 cm Länge 1.2—1.3 cm Durchmesser, beträgt somit 4.3—4.6 % der Körperlänge. Brust- und Bauchflossen sind auffallend kurz, wie überhaupt sämtliche Flossen schwach entwickelt sind. Die Schwanzflossen z.B. erreichen in ihren längsten Strahlen nur die Länge des Kopfes. Die Brustflossen reichen zurückgelegt nur bis zum Hinterrande des Oberkiefers und machen ca. 13.5% der Körperlänge aus; der Oberkiefer reicht bis zum Vorderrande des Auges. Sehr auffallend ist die schwache Pigmentierung aller Flossen. Die Brustflossen sind in der Regel ganz unpigmentiert, häufig auch die Bauchflossen, während die übrigen Flossen nur an den Spitzen einen schwarzen Anflug besitzen. Die Reusenzähne stehen auf dem ersten Bogen in einer Anzahl von 33—38 Stück; sie haben eine durchschnittliche Länge von 7—8 mm und sind so eingepflanzt, daß auf je 0.9—1 mm Bogenlänge ein Dorn zu stehen kommt. Die Ammerseerenken leben in der freien Fläche und in der Tiefe des Sees und werden hier meist 1/3-pfündig gefangen; zuweilen finden sich auch ½-pfundige Fische vor, selten sind jedoch Exemplare, die über 1 Pfund wiegen. Die Fische laichen im Ammersee in der Zeit vom 1. November bis 1. Dezember; sie beginnen gewöhnlich am 6. November mit dem Laichgeschäft. Die meisten Fische laichen an der Oberfläche des Sees und lassen ihre Eier in die Tiefe fallen wie der Blaufelchen des Bodensees. Die Fischer behaupten jedoch, daß auch ein anderer Teil in etwa 30 m Tiefe am Grunde laichen soll.“*

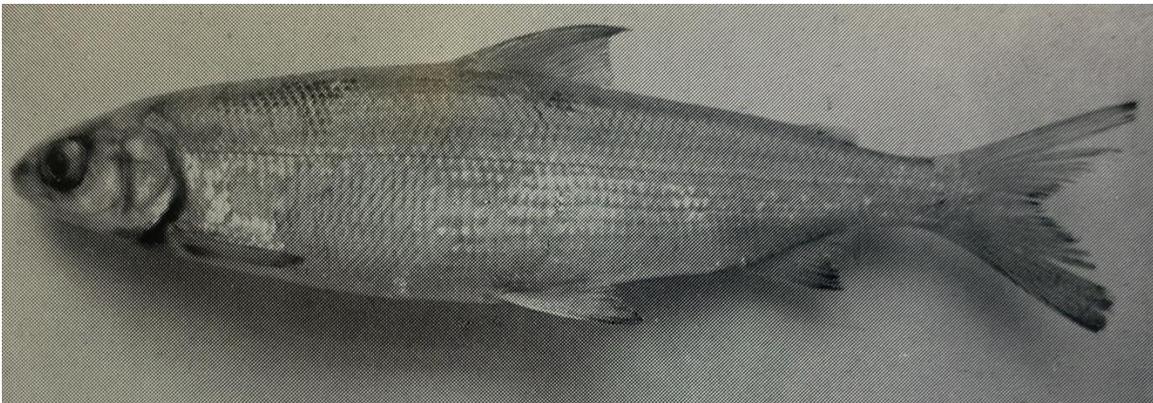


Abb. 25 Historisches Foto einer Ammersee-Schwebrenke (aus Wagler 1930c).

Den Kilch beschreiben sie auch taxonomisch verfügbar (d.h der Arname „*bavaricus*“ darf theoretisch verwendet werden) als eine Unterart des Bodensee-Kilches (*Coregonus acronius bavaricus*) wie folgt: *„Die Brustflossen [...] erreichen beim Ammerseekilch, wenn sie nach vorne umgebogen werden, kaum das Hinterende der Mundspalte, [...]. Die Kilche*

im Ammersee laichen nämlich in der Hauptsache vom 15. Juni bis 15. Juli. Vereinzelte Exemplare zeigen allerdings schon einige Wochen früher und noch einige Wochen später laichreifen Rogen. Eine Sendung von 20 Kilchen, welche am 19. Juni 1908 von Hofer untersucht wurde, enthielt lauter laichreife Exemplare. Die Fische hatten ein durchschnittliches Körpergewicht von 60—80 gr, während ihre Eierstöcke 8—9 gr wogen. Die reifen Eier hatten einen Durchmesser von 2 mm. Von 20 Fischen, welche am 10. Juli 1908 untersucht wurden, war nur noch ein Exemplar mit reifen Eiern gefüllt, eines im Heranreifen 18 Stück waren dagegen bereits abgelaicht. Die Eierstöcke dieser durchschnittlich je 64 gr schweren Fische wogen zusammen nunmehr 3/4 gr. [...]. Die Fische laichen gewöhnlich am Grunde in Tiefen von 40—50 m und zwar im ganzen See zerstreut, ohne sich in großen Scharen an einzelnen Plätzen zu sammeln. [...]. Man zählt auf dem ersten Kiemenbogen 18—21 Reusenzähne, wovon der längste 3—4 mm aufweist. Die von Reusenzähnen besetzte Strecke des Kiemenbogens hat eine Länge von 1.7—2.2 cm, sodaß im Allgemeinen auf je 1 mm ein Reusenzahn zu stehen kommt. Die Zähne sind somit ähnlich wie bei der Bodenrenke in weitem Abstand voneinander eingepflanzt. [...]. Der Ammerseekilch ist ein auffallend kleiner Fisch, da durchschnittlich 8—9 Stück auf ein Pfund gehen; größere Exemplare von 80—90 gr sind schon Seltenheiten. Der Fisch hält sich im Ammersee gewöhnlich in Tiefen von 60 m auf, steigt aber auch bis auf 80 und 85 m herab. Im Hochsommer wird der Fisch immerhin auch in Tiefen von 30—40 m gefangen, seichter jedoch nicht.

Später gibt Wagler (1937) neben dem „Gangfisch“ und dem „Kilch“ auch „Sandfelchen“ für den Ammersee an.

Besatzgeschichte. Auch in den Ammersee sind nach Wagler (1930a) zwischen 1881 und 1889 mindestens 438.000 Brütlinge amerikanischer „Whitefish“ aus dem Erie-Seebesetzt worden. Auch vor 1905 wurden nach Wagler sicher schon noch eine große Anzahl Dottersacklarven besetzt. Massiv wurde in dieser Periode auch bereits mit „Blau- und Sandfelchen“ aus dem Bodensee (Festschrift 1900) im Ammersee besetzt.

5.4.4 Wörthsee (Ammer-Amper-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). In der aktuellen Aufsammlung geben die Wörthsee-Renken genomisch ein vergleichsweise einheitliches Bild ab, da 71% (19 Proben) der untersuchten 28 Renken in den Donau-Clustern #4 und #5 gruppieren. Damit stellt dieser See zusammen mit dem Hartsee einen Sonderfall dar, der auf den ersten Blick dafür spricht, dass er viele autochthone Elemente enthält. Allerdings bleibt zu bedenken, dass die *fineRADstructure*-Analyse einen erhöhten genomischen Anteil von „#1 Maräne Introgressed“ bei Wörthsee-Renken festgestellt hat. Es wäre daher denkbar, dass es sich bei der rezenten Wörthsee-Population um eine vergleichsweise homogene Hybrid-Population mit hohen autochthonen Anteilen und nur wenigen nördlichen Anteilen handelt, die auf historischen Besatz mit nördlichen Populationen zurückgeht. Für ein solches Szenario spricht die Homogenität der Wörthsee-Renken und, dass sich nach Vergleichen aus der LfL-Vorgängerstudie die aktuellen Wörthsee-Renken im Vergleich mit Daten aus Wagler (1937) in Bezug auf die

Kiemenschnitz-Zahlen signifikant unterscheiden, denn Wagler zählte im Schnitt deutlich mehr als es heute der Fall ist.

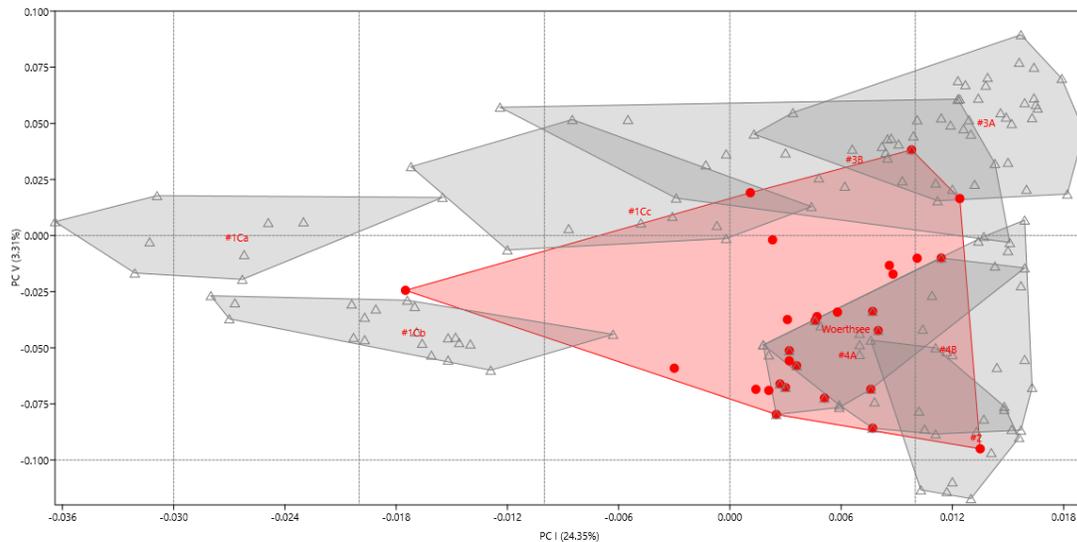


Abb. 26. Lage von N=28 Würthsee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Würthsee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch liegen bisher keine eindeutigen Berichte darüber vor, ob es im Würthsee schon immer Renken gegeben hat oder nicht. Wagler (1937) gibt für den Würthsee lediglich den „Gangfisch“ an, während er 1950 „Blaufelchen“, „Sandfelchen“ und „Gangfisch“ auflistet.

Besatzgeschichte. Über die Besatzgeschichte ist sehr wenig bekannt. Von den derzeitigen Fischereiberechtigten wird angegeben, dass der Bestand autochthon ist.

5.4.5 Pilsensee (Ammer-Amper-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Vom Pilsensee konnten nur fünf Individuen untersucht werden. Von diesen war eines eindeutig der Aquakulturmaräne aus dem Waldviertel zuzuordnen, zwei den beiden #1 Maräne-Introgressed-Clustern, und zwei #3 Bodensee-Clustern. Trotz der Nähe zum Würthsee oder Ammersee, mit denen der Pilsensee kurz nach den Eiszeiten ein einziges Seebecken formte, sind im Pilsensee keine Donau-Elemente zu finden, möglicherweise auch wegen der nur kleinen Stichprobe.

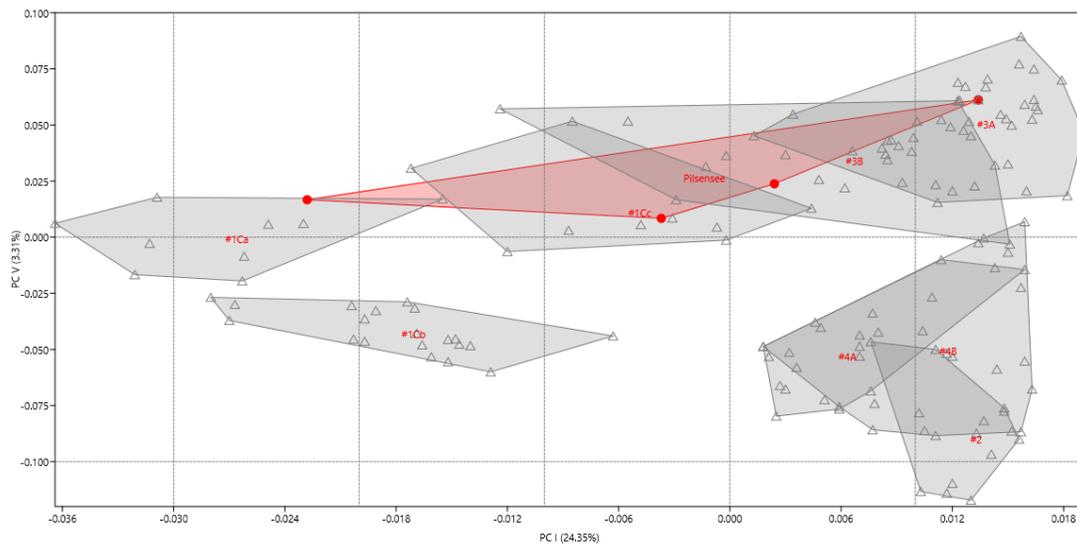


Abb. 27. Lage von N=5 Pilsensee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Pilsensee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch liegen bisher keine eindeutigen Berichte darüber vor, ob es im Pilsensee schon immer Renken gegeben hat oder nicht. Wagler (1937) gibt für den Pilsensee lediglich den „Gangfisch“ an, während er 1950 „Blaufelchen“ und „Sandfelchen“ auflistet (aber nicht den „Gangfisch“).

Besatzgeschichte. Auch über die Besatzgeschichte ist sehr wenig bekannt.

5.4.6 Tegernsee (Isar-Mangfall-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). In der vorliegenden Studie konnten 18 Tegernsee-Coregonen zugeordnet werden, von denen alleine 78% (14 Proben) in eine der beiden #3 Bodensee-Cluster fielen und einer in den #1C Maräne-Introgressed-Cluster. Lediglich drei Proben wurden dem „#4A Donau-Cluster II zugeordnet. Morphologischen Ergebnisse der LfL-Vorstudie zeigen aber, dass der Tegernsee heute Renken beherbergt, deren Kiemenreusenzahlen sich im historischen Vergleich kaum von Daten aus Wagler (1937) unterscheiden. Nach den genetischen Ergebnissen kann der Tegernsee dennoch als stark überformt gelten, auch wenn auffällig ist, dass einige wenige Tiere deutlich aus der ansonsten homogenen Gruppe herausfallen. Eine höhere Stichprobenzahl ist allerdings nötig, um sich ein abschließendes Bild der rezenten genetischen und auch morphologischen Diversität zu machen.

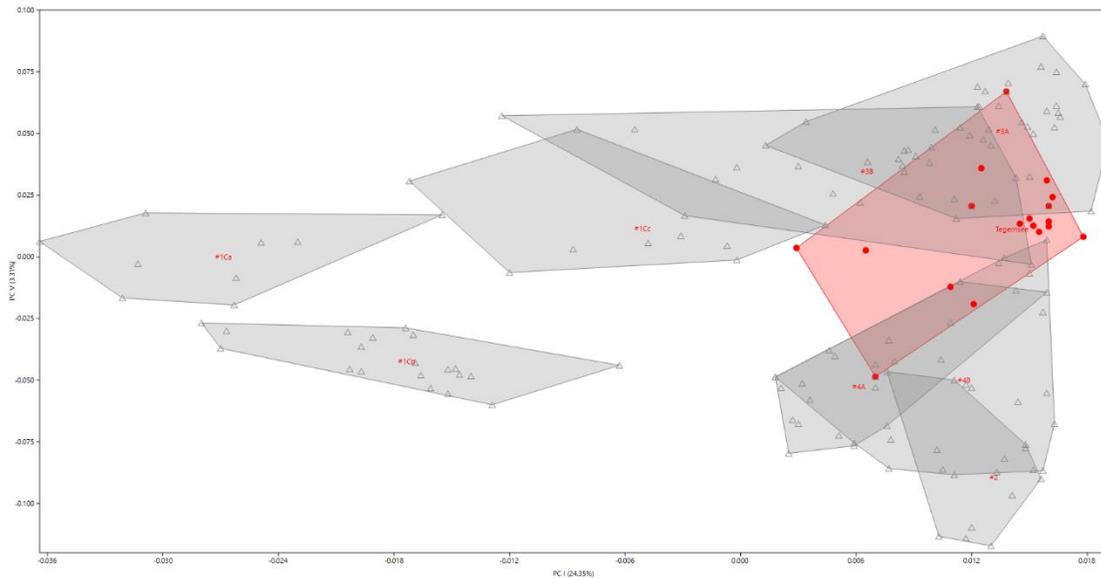


Abb. 28. Lage von N=18 Tegernsee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Tegernsee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch erwähnt bereits v. Siebold (1863) „*C. wartmanni*“ Tegernsee, womit klar ist, dass der Tegernsee mit Sicherheit ein autochthones Renkengewässer ist. Wenig später beschreiben Vogt & Hofer (1909) aus dem Tegernsee relativ ausführlich eine “Bodenrenke”, welche sich allerdings von der gleichen Art im Schliersee in einigen Merkmalen unterscheidet: *Der Fisch [...] erreicht ein Maximalgewicht von zwei Pfund. Er bleibt somit kleiner als der Schlierseerenken. Auf dem ersten Kiemenbogen stehen im Durchschnitt bei 2 —3 pfundigen Fischen 34—35 Reusendornen in sehr weitem Abstand, da man auf etwa 1.4 mm Kiemenbogenlänge nur einen Dorn antrifft. Die größten Reusendornen werden 9—10 mm lang. Der Schwanzstiel ist schwächig und lang, sodaß der Fisch in dieser Richtung mehr an ein Blaufelchen erinnert. Bei älteren Fischen wird der Schwanzstiel jedoch massiver und breiter [...]. Der Kopf ist bei jüngeren d. h. 3—4 jährigen Fischen zugespitzt, bei älteren jedoch vorne breit abgestutzt und am Ende nur leicht konvex gewölbt. An der Unterseite ist er nicht eingezogen. Seine Länge beträgt 14—16 % der Körperlänge, ältere Exemplare bekommen größere und massivere Köpfe. Die Schnauze ist von vorne gesehen fünfkantig, von der Seite steht sie deutlich über den Mund vor und ist bei älteren Fischen hoch, gerade abgestutzt oder schräg nach hinten geneigt, der sehr hohe Zwischenkiefer steht senkrecht oder schräg nach hinten und unten. Jüngere, d. h. 3—4 jährige Fische zeigen eine niedrigere und am Ende gerundete Schnauze. Der Oberkiefer erreicht mit seinem Hinterrand gerade den Augapfel. Die Brust- und Bauchflossen betragen 13—15 %*

der Körperlänge. Die ersteren reichen zurückgelegt bis zur Schnauzenspitze. Die Rückenflosse erreicht meist die Kopflänge, die Schwanzflosse ist um wenigstens ausgedehnter. Das Auge ist nicht besonders groß, eher klein, da sein Durchmesser 3—3½ % der Körperlänge ausmacht. In der Färbung zeigen die Fische keine Besonderheiten, die Flossen sind bei alten Fischen gegen die Spitzen tief dunkel pigmentiert, bei jüngeren Exemplaren bleiben sie blasser, besonders die Brustflosse. Die Nahrung ist teils Grundnahrung, teils Plankton und besteht ausnahmsweise auch aus kleinen Fischchen, mit denen man zuweilen den Darm vollgestopft findet. Der Fisch laicht in den Monaten Dezember und Januar im ganzen See in einer Tiefe von 10—20 m am Grunde. In diesen Tiefen wird er im Sommer auch gefangen. Wagler (1937) gibt für den Tegernsee sowohl „Gangfisch“ als auch „Sandfelchen“ an, während Wagler (1950) noch zusätzlich den „Blaufelchen“ auflistet.

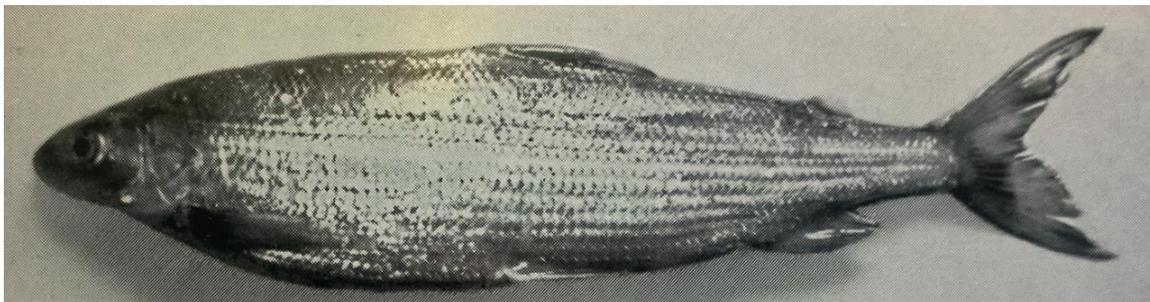


Abb. 29. Historisches Foto einer Tegernsee-Renke (aus Wagler 1930b).

Besatzgeschichte. Die Besatzhistorie im Tegernsee begann spätestens mit dem Einsatz von hunderttausenden Eiern und Brut des amerikanischen „Whitefish“ von 1882 an, zum größeren Teil aus einer eigenen Zuchtanstalt (Festschrift 1900). Vogt & Hofer (1909) schreiben: *„Auch im Tegernsee sind ... wiederholt Einsetzungen von Blaufelchenbrut gemacht worden, ohne daß bis jetzt durchschlagende Erfolge erzielt worden wären.* Laut Oelwein (2010) wurden 1879 Madü-Maränen im Tegernsee besetzt.

5.4.7 Schliersee (Isar-Mangfall-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Insgesamt konnten 38 Individuen untersucht werden, von denen fast die Hälfte (45 %; 17 Proben) den #3 Bodensee-Clustern und ein weiteres Viertel (24%, 9 Proben) den #1 Maräne-Introgressed-Clustern zugeordnet werden konnten. Immerhin aber ein Drittel der untersuchten Fische (32%, 11 Proben) wurden den #4A und #4B Donau-Clustern II und III zugeordnet. Interessanterweise ist aus der LfL-Vorgängerstudie bekannt, dass Bodennetz- und Schwebnetzfränge sich statistisch in ihrer Körperform unterscheiden (vergleiche auch mit Abb. 29). Dies spricht dafür, dass sich im Schliersee neben eindeutigen Besatzherkünften möglicherweise auch autochthone Elemente gehalten haben.

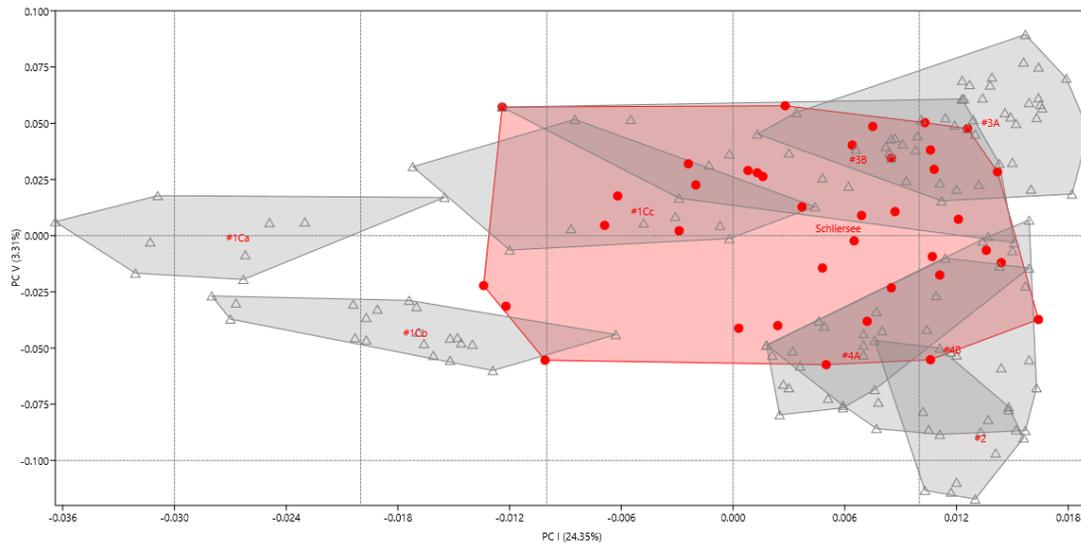


Abb. 30. Lage von N=38 Schliersee-Coregenen: Dargestellt sind die Individuen der Schliersee-Coregenen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Die Bodenrenken des Schliersees werden bereits von v. Siebold (1863) und v. d. Borne (1881) erwähnt, wobei er betont, dass die Bodenrenke dort nicht „*C. wartmanni*“ sei, sondern letztere dort ersetzt. Auch Vogt & Hofer (1909) geben an, dass es im Schliersee nur die „die ihm eigentümlichen Bodenrenken“ gibt, obwohl „wiederholt erhebliche Mengen von Blaufelchenbrut“ eingesetzt wurden. Sie beschreiben diese Form wie folgt: „Die kurze und dicke Schnauze springt kegelförmig über das unterständige Maul vor und ist schräg nach unten und hinten abgestutzt, indem die hohen Zwischenkiefer gleichfalls schräg nach hinten ragen. Der Oberkiefer erreicht mit seinem Hinterrand nicht den Augenbulbus, der Schwanzstiel ist kurz und gedrungen. Der langgestreckte Körper ist vor und hinter der Rückenflosse nur wenig gebogen, die Flossen sind lang und kräftig entwickelt, sodaß die Brustflosse nach vorne umgeschlagen über den queren Teil der Mundspalte sogar herausragt und fast die Schnauzenspitze erreicht. Die Schuppen sind relativ groß und stecken fest in ihren Taschen. Auf dem ersten Kiemenbogen stehen bei Fischen von 40—55 cm Länge 36—38 Reusendornen, deren längster 9 mm ist und zwar in weitem Abstand, sodaß auf je 1—1.2 mm Kieferbogenlänge ein Dorn zu stehen kommt. [...] Auf alle Fälle handelt es sich im Schliersee um eine sehr ausgeprägte Lokalform der Bodenrenke, die mit der Tegernseerenke möglicherweise auch als eine neue Art angesprochen werden muß. Die Fische laichen Ende November, oft sogar in der ersten Dezemberwoche. Zu diesem Zwecke wandern sie gegen das südliche Ufer des Sees, wo sie zusammen mit den Saiblingen der Gegend von Fischhausen in 3—4 m Tiefe am Grunde ihren Laich

absetzen.“ Wagler (1937) gibt seltsamerweise für den Schliersee keine autochthone Renkenform an, erwähnt aber, dass es in diesem nach Aussagen der Fischer nur noch große Peipus-Maränen gebe. Wagler (1950) gibt für den Schliersee dann sowohl „Blaufelchen“ als auch „Sandfelchen“ an.



Abb. 31. Genetisch evaluierte Variabilität von Renken des Schliersees. Oben: BF5066, Unten: BF5080.

Besatzgeschichte. Im Gegensatz zu den Berichten über Maränenbesatz im nahe gelegenen Tegernsee, ist dieser ausführlich für den Schliersee belegt (Festschrift 1900): 1883 wurden 9000 Madü-Maränen, zwischen 1884 und es wurden auch „viele Maräneneier direkt im See erbrütet“ und mindestens 23.500 gut entwickelte Jungfische besetzt. Zwischen 1895 und 1897 wurden mindestens 300.000 Blaufelchen-Brütlinge in den See entlassen. Schließlich schreibt Koch (1956), dass auch zwischen 1905 und 1912 Peipus-Maränen im Schliersee besetzt worden seien.

5.4.8 Kochelsee und Loisach (Isar-Loisach-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). In der aktuellen Aufsammlung geben die Kochelsee-Renken genomisch ein sehr heterogenes Bild ab: etwa je ein Drittel der 36 untersuchten Kochelsee-Renken ordnen sich den drei grundverschiedenen Hauptclustern #1 Maräne-Introgressed-Clustern #1B und #1C (36%; 13 Proben), den #3 Bodenseeclustern #3A und #3B (36%; 13 Proben) und den „vorwiegend autochthonen“ Donau-Clustern #4A und #4B (27%, 9 Proben) zu. Interessanterweise ordnen sich die drei untersuchten Renken, die im Vorfluter des Kochelsees, der Loisach zur Laichzeit gefangen wurden, alle den Donau-Clustern #4A und #4B zu, was für separate Laichorte möglicherweise autochthoner versus allochthoner Renken im Kochelsee spricht. Interessanterweise unterscheiden sich die aktuellen

Kochelsee-Renken im Vergleich mit Daten aus Wagler (1937) in Bezug auf die Kiemenrechen-Zahlen deutlich: Wagler zählte im Schnitt deutlich weniger als es heute der Fall ist, und Werte von über 37 kommen heute vor, bei Wagler (1937) und bei Vogt & Hofer (1909) aber nicht. Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Kochelsee-Renken genomisch und phänotypisch sehr heterogen sind, und dass sich die in die Loisach wandernden Kochelsee-Tiere deutlich absetzen.

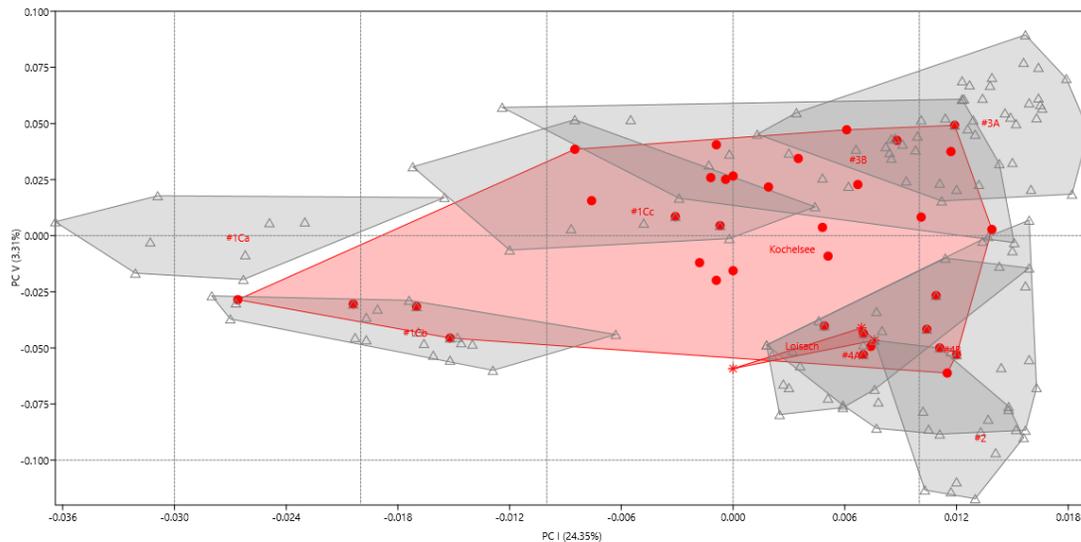


Abb. 32. Lage von N=36 Kochelsee-Coregonen sowie der N=3 Loisach-Renken: Dargestellt sind die Individuen der Kochelsee-Coregonen und Loisach-Renken als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historische Berichte zur Variabilität der Kochelsee-Coregonen liegen im Bericht von v. Siebold (1863) vor, der für den Kochelsee „*C. wartmanni*“ erwähnt. Vogt & Hofer (1909) schreiben von zwei Renkenform aus dem Kochelsee, wovon allerdings die Bodenrenkenform damals selten war: „*Kochel- und Walchensee werden im Wesentlichen nur von einer Art Renken bewohnt. [...] Die ganze Form des schlanken langgestreckten Körpers, der sich von der Rückenflosse nach vorn und hinten gleichmäßig verjüngt, die senkrecht abgestützte oder am Ende leicht abgerundete Schnauze mit dem endständigen Maul, über welches der Oberkiefer kaum hervorragt, die stark zusammengedrückte Gestalt der vorderen Kopfhälfte an der ventralen Seite unterhalb der Augen, die Länge des Oberkiefers, welcher den Augenbulbus berührt, sowie der gestreckte und dünne Schwanzstiel und die zarten Schuppen charakterisieren die Fische [...], während der relativ große Kopf und die*

blassen, kaum oder gar nicht pigmentierten Flossen dem Fisch eine Sonderstellung [...] anweisen. Auf dem ersten Kiemenbogen stehen bei Fischen von 23—24 cm Körperlänge 30—34 Reusendornen, deren längster 0.5—0.6 cm ist. Der Abstand, in welchem sie auf dem Kiemenbogen eingepflanzt sind, beträgt 0.75—0.8 mm. Die Kopflänge verhält sich zur Gesamtlänge wie 1:4.5—4.7, beträgt somit meist 21—22 %. Doch zeigen die Walchenseerenken durchschnittlich die größeren Köpfe. Ebenso reichen bei den letzteren Fischen die Brustflossen, welche, wie auch die Bauchflossen entweder ganz blaß oder nur an der Spitze schwach pigmentiert sind, nach vorne zurückgelegt, nur bis zum Hinterrand der Mundspalte, und betragen 17 % der Körperlänge, während sie beim Kochelseerenken den queren Teil des Mauls berühren und 18 % der Körperlänge erreichen. Das Auge erreicht durchschnittlich 4.5 % der Körperlänge. Die Laichzeit findet um Mitte Dezember statt. Im Kochelsee setzen die Fische ihre Geschlechtsprodukte in der Nähe des Südufers an den tiefsten Stellen des Sees am Grunde ab, indem sie sich hier in kleineren Partien zusammenscharen. Im Walchensee sollen die Renken im Dezember in großer Tiefe laichen [...]. Nach den Angaben der Berufsfischer hat der Kochelsee in früheren Jahren auch die Bodenrenke beherbergt, welche hier gegen 3 Pfund schwer wurde. Gegenwärtig aber ist sie eine große Seltenheit geworden. [...]. Wagler (1937) gibt für den Kochelsee sowohl „Blaufelchen“ als auch „Sandfelchen“ an, während Wagler (1950) noch zusätzlich den „Gangfisch“ auflistet.

Über die Renken, die am Seeausgang in der Loisach laichen, ist historisch nichts bekannt.

Besatzgeschichte. Die frühe Besatzgeschichte des Kochelsees ist mittelmäßig dokumentiert: Bereits 1884 wurde mit „Renken“ (vor allem „Blaufelchen“ aus dem Bodensee), sowie zehntausenden amerikanischen „Whitefish“ besetzt. Koch (1956) schreibt, dass zwischen 1905 und 1912 auch die Peipus-Maräne besetzt wurde.

5.4.9 Walchensee (Isar-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Die 13 untersuchten Renken des Walchensees ordneten sich fast ausschließlich (85%, 11 Tiere) den #3A und #3B Bodensee-Clustern zu, und nur je ein Tier dem #1C Maräne-Introgressed und ein Tier dem #2 Donau-I-Cluster. Damit scheint die genetische Vielfalt im Walchensee recht einheitlich durch Besatz mit Bodensee-Genotypen überformt. Bei der Beurteilung ist aber zu berücksichtigen, dass der möglicherweise noch vorkommende seltene Bodenrenkentyp aus dem Walchensee nicht gezielt durch Bodennetzfänge beprobt werden konnte.

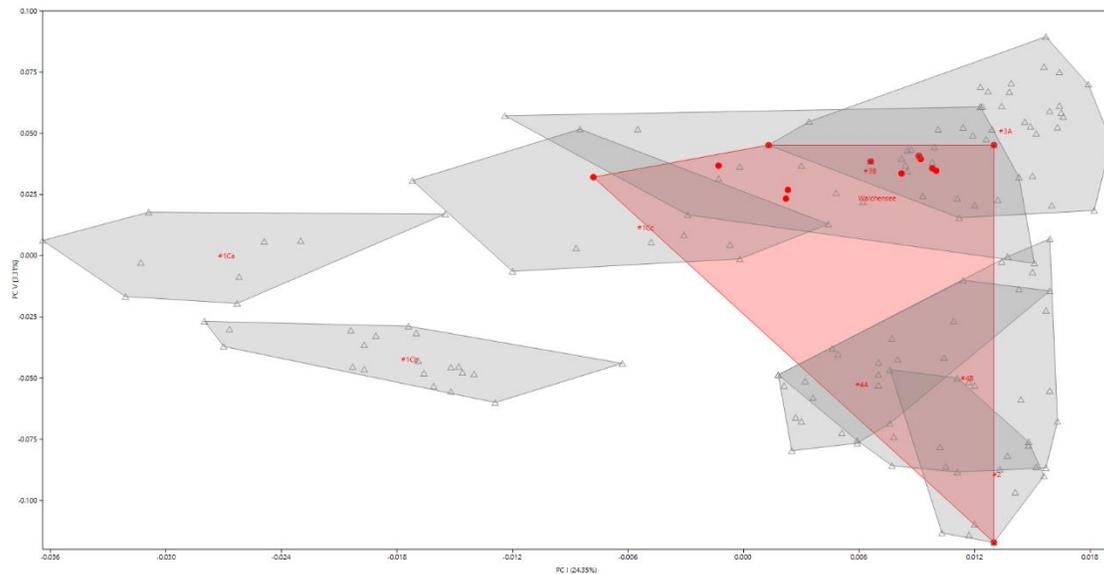


Abb. 33. Lage von N=13 Walchensee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Walchensee-Coregonen als rote Punkte mitumgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch erwähnt bereits v. Siebold (1863) „*C. wartmanni*“ im Walchensee, wobei schon früh berichtet wurde, dass ursprünglich im Walchensee keine Renken vorhanden waren, und sie deshalb mit für damalige Verhältnisse großem Aufwand aus dem Kochelsee in den Walchensee verpflanzt wurden. Vogt & Hofer (1909) schreiben z.B.: „*Nach der im Jahre 1753 von dem Archivar des Klosters Benediktbeuern, Abt Meichelbeck, herausgegebenen Klosterchronik ist der Renken im Jahre 1480 vom Abt Wilhelm in den Walchensee aus dem Kochelsee eingeführt worden; vor dieser Einsetzung habe, wie der Chronist ausdrücklich betont, der Walchensee keine Renken gehabt, sei überhaupt sehr fischarm gewesen und habe nur Hechte, Lachsforellen und kleinere Fischlein ernährt, wie aus den alten Ausgabebüchern des im Jahre 733 gegründeten Klosters hervorgehe. Der Transport der zarten und so leicht hinfälligen Fischchen über den steilen Kesselberg machte den Mönchen nicht wenig Schwierigkeiten, glückte aber nach wiederholten Versuchen in hölzernen Fässern, welche auf der Innenseite mit einem weichen Stoff ausgefüttert waren. Es ist dies wohl der älteste Versuch eines geglückten Importes von Renken aus einem in einen anderen See.*“ Vogt & Hofer (1909) schreiben weiter: „*Kochel- und Walchensee werden im Wesentlichen nur von einer Art Renken bewohnt. [weitere Beschreibung siehe Kochelsee].... Im Walchensee sollen die Renken im Dezember in großer Tiefe laichen [...]. Auch im Walchensee kommt die Bodenrenke infolge von Einsetzungen aus neuerer*

Zeit vor, jedoch werden deren im Jahre nur einige Dutzend Stück gefangen im Gewicht bis zu 2 Pfund. Seit einigen Jahren wurden auch erhebliche Einsetzungen mit Peipusseemaränen sowohl im Kochel- wie Walchensee gemacht [...]. Wagler (1937) gibt für den Walchensee sowohl „Gangfisch“ als auch „Sandfelchen“ an, während Wagler (1950) noch zusätzlich den „Blaufelchen“ auflistet.

Besatzgeschichte. Seit 1881 ist der Walchensee intensiv mit anderen Renken als aus dem Kochelsee besetzt worden, unter anderem mit Madü-Maränen (Eier und Brut) und vielen hunderttausenden amerikanischen „Whitefish“, aber auch „Blaufelchen“ (Oelwein 2010, Festschrift 1900, Wagler 1930a).

5.4.10 Starnberger See (Isar-Würm-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Zwei der (nur) 12 untersuchten Renken des Starnberger Sees ordneten sich den „vorwiegend autochthonen“ #4A und #4B Donau-Clustern zu, die restlichen sechs bzw. vier Tiere jeweils den #1B und #1C Maräne-Introgressed und #3A und #3B Bodensee-Clustern. Damit erscheint die genetische Vielfalt relativ wenig ursprünglich, was nach dem dokumentieren historischen massiven allochthonen Besatz auch nicht unbedingt anders zu erwarten ist. Dabei ist bei der Beurteilung der Ergebnisse die niedrige Stichprobengröße zu berücksichtigen. Im historischen Vergleich mit Daten aus Wagler (1937) weichen nach Angaben in der LfL-Vorgängerstudie für die durchschnittlichen Kiemenrechen-Zahlen nicht deutlich ab, obwohl einige wenige rezente Renken niedrigere KRD-Zahlen aufweisen (<33) als die 95 von Wagler ausgezählten Tiere.

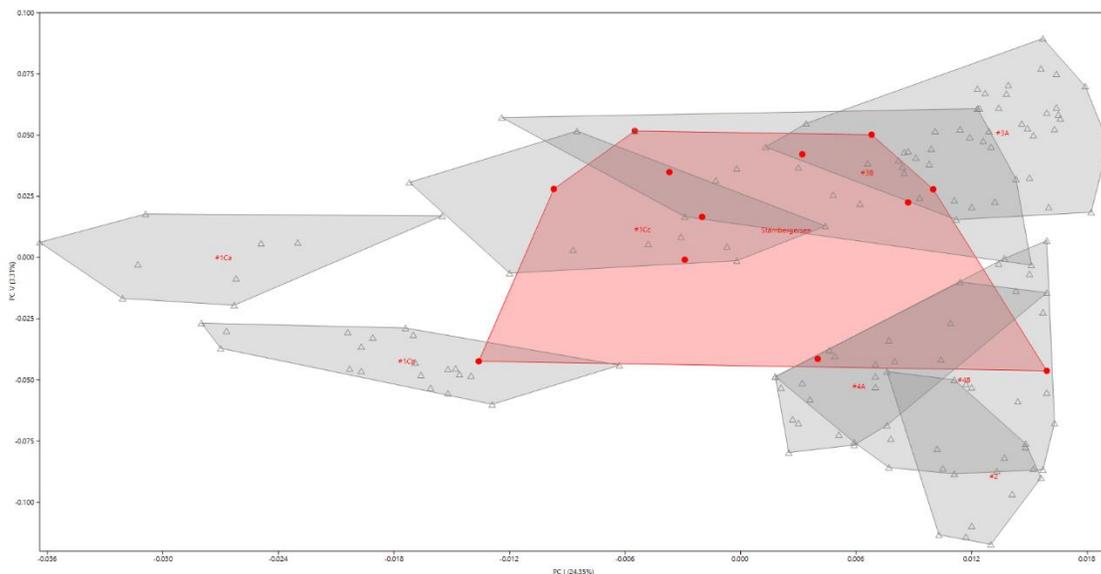


Abb. 34. Lage von N=12 Starnberger See-Coregenen: Dargestellt sind die Individuen der Starnbergersee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten

Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Aus dem Starnberger See beschrieb v. Paula Schrank bereits im Jahr 1783 aus dem „Starnberger oder Wurm-See“ eine Renkenform, der er den Namen *Salmo renke* gab. Die damals übliche lateinische Beschreibung ist sehr kurz gehalten und liest sich wie folgt: „*Salmo Renke*“ *cauda pinnaque dorsali subsucis, reliquis pallidis, apice fuscis; ore minuto, aequali edentulo. Pinn. D. 10 – 13. P. 10-15. A. 14 – 15. V 11 – 12. C 19.*“ Auf deutsch werden folgende Ergänzungen gegeben: „*Der Kopf ist stumpf, lanzettförmig, hebt sich allmählig nackenwärts in einer schiefen Fläche, so, daß der Ränken gleich hinter den Kiehmendeckeln am höchsten ist; dann nimmt er wieder sacht ab und läuft zum Schwanz lanzettförmig zu. Die Fettfinne ist fast nur eine sehr blaß schattenbraun durchscheinende Haut, die gegen das Licht gehalten, mit feinen Tüpfchen übersät ist; die Seitenlinie fängt über dem Kiehmendeckel an, und läuft wagrecht bis zum Schwanz, ununterbrochen fort. Der Mund ist klein; die Lippen sind gleich und zähnelos. Der Augenring ist weiß mit einem gelblichten Schein. Die Farbe des Kopfes ist oben schattenbraun, an den Seiten beinweiß mit einem Silberglanze, die des Rückens ist graulich, stahlblau, verlieret sich aber noch über der Seitenlinie durch eine grünlichte Schattirung in ein Silberweiß, von welcher letztern Farbe der ganze Bauch ist; die Schuppen sind klein; die an der Bauchseite am Grunde und am Umfange mit schattenbraunen sehr kleinen Tüpfchen besaet. Die Rückenflosse ist schattenbraun, auch die Schwanzflosse, aber letztere ganz blaß. Die übrigen Flossen sind gelblicht, besonders die Bauch- und Afterflossen, gegen die Spitze zu blaß schattenbraun. Die Grösse dieses Fisches erreicht fast niemals einen Fuß; die gewöhnlichen haben ungefähr 9 Zoll.*“

von Westenrieder (1784) erwähnt eine „Bodenrenke“ im Starnberger See, und v. Siebold (1863) benennt schon zwei Renkenformen aus diesem See, einen Bodenrenkentyp und „*C. wartmanni*“ und belegt damit schon vor den ersten großen interregionalen Besatztransaktionen zwei Renkentypen. Auch nach Vogt & Hofer (1909) kommen im Starnberger See zwei Renkenarten vor, wobei es laut ihrer Wahrnehmung schon zu ihrer Zeit zu Bastardierungen mit gebietsfremden Arten gekommen sein könnte, weil „*im Laufe der Jahrzehnte große Mengen von verschiedenen Renken ausgesetzt worden sind, so namentlich Blaufelchen, Weißfelchen und Gangfische aus dem Bodensee, ferner die Peipusseemaräne aus dem Peipussee und der Nordseeschnäpel.*“ Die Bodenrenke beschreiben sie wie folgt: „*Dieser Fisch erreicht ein durchschnittliches Gewicht von 1—½ Pfund; größere Exemplare von 2 und 3 Pfund sind indessen keine besonderen Seltenheiten. In der Schnauzenbildung nähert sich der Fisch am meisten der Bodenrenke, indem der Zwischenkiefer entweder senkrecht oder etwas schräg nach hinten gestellt ist, sodaß der Mund etwas unterständig wird. Die Schnauze ist dick, an ihrem Ende jedoch abgerundet, [...]. Der Oberkiefer ist an seinen beiden Längsseiten ein wenig gewölbt und erreicht zurückgelegt nicht ganz den vorderen Rand des Augapfels. Der Kopf ist [...] breit und massiv und in der Kehlgegend in den meisten Fällen nicht eingeschnürt, jedoch gibt*

es auch Exemplare, welche in dieser Beziehung mehr an den Blaufelchen erinnern. Seine Länge verhält sich zur Gesamtlänge des Körpers etwa wie 1.6—6½. Der Schwanzstiel ist schlank wie beim Blaufelchen, das Flossenwerk im allgemeinen kräftig entwickelt [...]. Brustflossen und Bauchflossen, welche wie die übrigen Flossen gegen das Ende dunkel pigmentiert sind, haben die gleiche Länge und verhalten sich zur Länge des Körpers etwa wie 1:7 - 7½—8. Die längsten Strahlen der Rückenflosse sind gleich der Kopflänge, die Schwanzflosse überragt indessen die Kopflänge um fast 1 cm; die an ihrem Hinterrande leicht konkav oder gerade gestutzte Afterflosse ist an ihrem Ansatz etwa halb so lang wie die längsten Strahlen der Rückenflosse. Die Schuppen sind groß und kräftig und stecken fest in ihren Taschen. Auf dem ersten Kiemenbogen stehen 30—33 Reusendornen von schlanker Gestalt, aber in ziemlich weitem Abstand, sodaß auf je 1 — 1.3 m Bogenlänge ein Dorn zu stehen kommt. Die Fische laichen in der zweiten Novemberhälfte und begeben sich zu diesem Zwecke in die Nähe der Ufer, wo sie in einer Tiefe von ca. 2—3 m ihre Eier am Grunde ablegen.“

Die kleine Starnberger Renke beschreiben sie wie folgt: „Er erreicht nur eine geringe durchschnittliche Größe, da z. Z. etwa 3—4 Stück auf 1 Pfund gehen. Vor wenigen Jahren war der Fisch noch erheblich kleiner, denn in den 90 er Jahren rechnete man allgemein an dem Starnberger See 6—7 Stück dieser kleinen Renken auf 1 Pfund. Allerdings gibt es auch einzelne Exemplare, die bis zu 2 Pfund schwer werden. [...] Blaufelchenähnlich ist die Gestalt des langgestreckten Körpers und des zierlichen, langen und dünnen Schwanzstieles; gangfischähnlich dagegen der etwas plumpe Kopf, der nicht so spitzkegelförmig zuläuft, wie beim Blaufelchen und auch auf der Unterseite in der Kinngegend nicht so stark eingeschnürt ist. Die Länge des Kopfes beträgt etwa 17— 18 % der Körperlänge. Das Auge [...] beträgt 4—4.3 % der Körperlänge, wenn diese von der Schnauzenspitze bis zum Ende der Schwanzflosse gemessen wird. Die Schnauzenspitze steht kaum über den Unterkiefer hervor, das Maul ist zumeist endständig, der niedrige Zwischenkiefer senkrecht gestellt. Bei manchen Exemplaren ist er allerdings auch ein wenig schräg, von vorn nach hinten und unten geneigt, dann erscheint der Mund auch etwas unterständig. Die Schnauzenspitze selbst ist meist abgerundet und teils niedrig wie beim Blaufelchen, teils mehr angeschwollen und höher wie beim Gangfisch. Der Oberkiefer erreicht mit seinem Hinterrande den Vorderrand des Augenbulbus. Besonders gangfischähnlich sind die Verhältnisse der Reusenbezaehlung. Man zählt auf dem ersten Kiemenbogen 37—44 Reusendornen, deren längster ca. 9 mm beträgt und die so eingepflanzt sind, daß auf je 0.9 mm Bogenlänge je ein Reusenzahn vorhanden ist. Die Flossen sind schwach entwickelt wie beim Blaufelchen, die Brustflosse reicht zurückgeschlagen nur bis zum Hinterrande des Oberkiefers und betragen [beträgt; Anm. d. Verfasser] ca. 14 % der Körperlänge, die Bauchflosse hat dieselbe Länge, die längsten Strahlen der Schwanzflosse sind um ein wenig länger als die Seitenlänge des Kopfes; die Rückenflosse, welche an ihrem Hinterrande ebenso wie die Afterflosse ein wenig konkav ausgeschnitten ist, bleibt hinter der Kopflänge sehr erheblich zurück. In der Färbung zeigt der Fisch [...] die grünlichbläuliche Färbung des Blaufelchens; er wird nach den Seiten zu intensiv silberglänzend und am Bauch mehr stumpf kreideweiß. Die Flossen sind zumeist an ihrem Hinterrande stark pigmentiert [...]. Von der Lebensweise der kleinen

Starnberger Seerenken ist nur zu berichten, daß sie echte Planktonfresser sind und in der zweiten Hälfte des Monats November ihrem Laichgeschäfte obliegen. Sie sammeln sich zu diesem Zwecke an verschiedenen Stellen in der Mitte des Sees, wo sie an der Oberfläche ihre Eier absetzen und in die Tiefe fallen lassen.“

Wagler (1937) gibt für den Starnberger See (Würmsee) den „Blaufelchen“ und den „Sandfelchen“ an, während er 1950 noch zusätzlich den „Gangfisch“ angibt.

Besatzgeschichte. Für die frühe Besatzgeschichte des Starnberger Sees ab 1884 ist gut dokumentiert (Festschrift 1900), dass große Mengen „Blaufelchen“ und „Bodenrenken“ bzw. „Sandfelchen“-Brut aus dem Bodensee besetzt wurden. Daneben wurden auch mindestens 1000 Madü-See-Jährlinge im Jahr 1884 besetzt. Koch (1956) schreibt, dass zwischen 1905 und 1912 die Peipus-Maräne besetzt wurde, was durch Vogt & Hofer (1909, siehe oben) bestätigt ist. Nach Kölbing (1974) und Klein (1980) wurden bis in die 1970iger Jahre neben den eben genannten noch Maränen aus dem ehemaligen Ostpreußen (Angerburg), aus dem Baltikum, aus dem Laacher See sowie auch Peled- (*C. peled*) und Sewan-Maränen besetzt, die entweder dem Ladoga-Maränen (*C. lutokka*) oder Peipus-Maränen (*C. maraenoides*) oder ein Hybrid aus diesen sein könnten (Savvaitova & Petr 1992). Auch sollen neben den oben genannten Bodensee-Felchen noch Gangfische aus dem Bodensee besetzt worden sein sowie schließlich sogar die heute extrem seltenen Nordseeschnäpel (Vogt & Hofer 1909, Kölbing 1974). Im Detail listet Kölbing (1974) folgende beeindruckende Zahlen für den Besatz zwischen 1900 und 1971 auf: 1.17 Millionen Blaufelchen und Gangfische (1900 bis 1921), 3.55 Millionen Coregonen aus Maria Laach (1962 bis 1970), 761000 Maränen aus Angerburg (1912 bis 1951), 45000 Peipusmaränen aus Russland (1904 bis 1932) und 170000 Sandfelchen aus dem Bodensee (1900).

5.4.11 Großer Ostersee und Stechsee (Isar-Würm-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Insgesamt wurden 20 Individuen aus dem Großen Ostersee und drei aus dem verbundenen Stechsee untersucht. Die Ergebnisse weisen auf drei sehr unterschiedlich gruppierende Individuengruppen hin. Fünf Individuen (25%) lassen sich den genetisch relativ weit von den anderen entfernten #1A und #1B Maräne-Introgressed-Clustern zuordnen, 11 (55%) den beiden Bodensee-Clustern #3A und 3B aber nur drei (15%) dem #4A Bodensee-II-Cluster. Die drei Tiere des Stechsees gruppieren entweder im #3B Bodensee-Cluster (1 Probe) oder im #4B Donau-III-Cluster. Aus den hier ermittelten Ergebnissen lässt sich wegen der niedrigen Donau-Cluster-Zuordnungen kaum auf eine autochthone Reliktpopulation des Würmsee-Systems in den Osterseen schließen, sondern eher auf eine historisch eingeführte Maränen- und Besatz-Population mit Genotypen des Bodensee-Clusters.

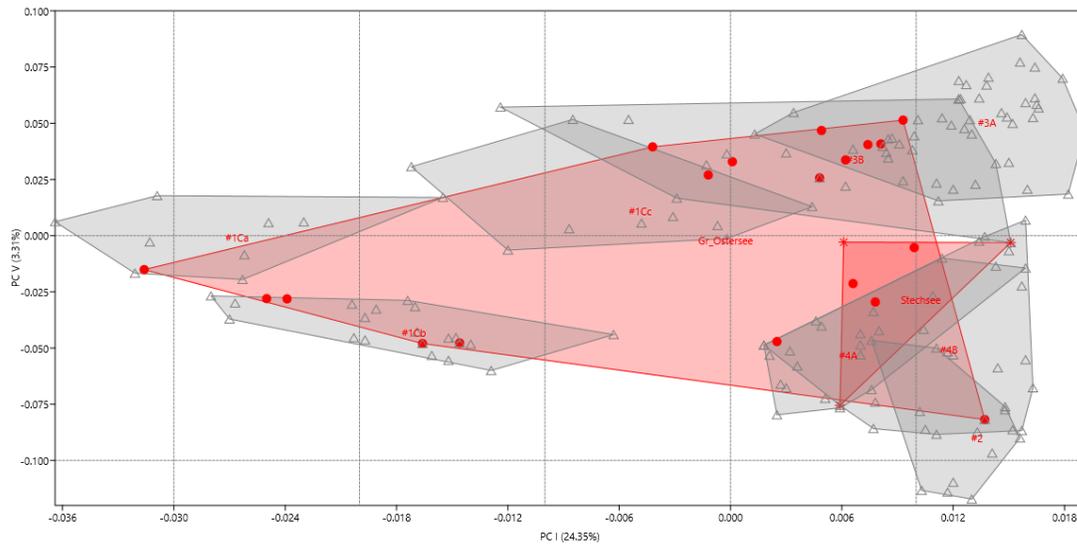


Abb. 35. Lage von N=20 Groß-Ostsee-Coregonen und N=3 Stechsee-Renken. Dargestellt sind die Individuen der Groß-Ostsee-Coregonen und Stechsee-Renken als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC V der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historische Berichte zur Variabilität der Ostsee-*Coregonus* liegen im Bericht von Melzer (1994) vor.

Besatzgeschichte. Melzer (1994) plausibilisiert schlüssig, dass Setzlinge aus dem estnisch-russischen Peipussee vor dem ersten Weltkrieg in die Ostseen eingesetzt wurden, kann aber nicht mit Bestimmtheit sagen, ob die Ostseen davor schon eine Renkenpopulation aufwiesen. Sicher sind Renken seit Wagler (1950) in den Ostseen nachgewiesen, die er als „Blaufelchen“ bezeichnet.

5.4.12 Staffelsee (Ammer-Amper-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Insgesamt 16 Renken wurden aus dem Staffelsee beprobt, von denen die Mehrzahl (56%; 9 Proben) den #1 - Maräne-Introgressed-Clustern zugeordnet wurden, davon wiederum sechs dem Cluster #1C, der intermediär zwischen Bodensee und Maräne-Introgressed #1A und #1B liegt. Nur zwei Proben wurden einem #4A-Donau-Cluster zugeordnet. Aus der LfL-Vorgängerstudie ist bekannt, dass sich rezente Bodennetzfängen von Schwebnetzfängen unterscheiden. Angesichts der aktuellen vergleichsweise niedrigen Stichprobenzahl wäre

daher eine gezielte Untersuchung mit größeren Stichprobenzahlen wünschenswert, um festzustellen, ob eine dieser Gruppen möglicherweise autochthonen Subpopulationen im See entspricht.

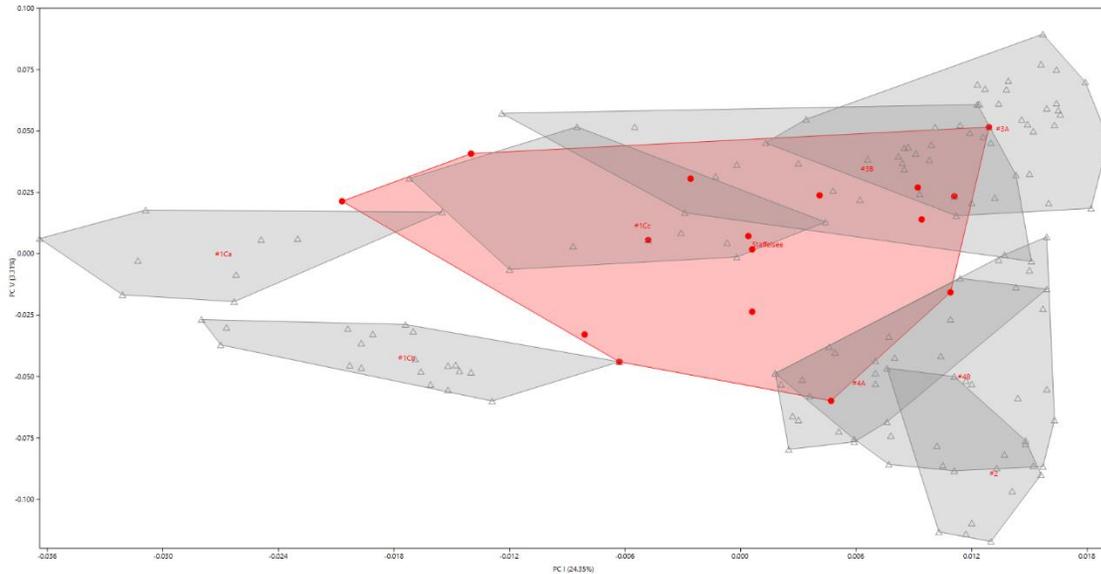


Abb. 36. Lage von N=16 Staffelsee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Staffelsee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch gibt v. Siebold (1863) für den Staffelsee „*C. wartmanni*“ an und belegt damit indirekt einen autochthonen Renkenbestand vor der ersten Phase des intensiven Renkenbesatzes von außerhalb. Wagler (1937) gibt sowohl „Blaufelchen“ als auch „Gangfisch“ an, während er 1950 noch zusätzlich den „Sandfelchen“ auflistet.

Besatzgeschichte. Über die Besitzgeschichte ist bekannt, dass bereits 1884 „Renken“ besetzt wurden (wahrscheinlich Blaufelchen aus dem Bodensee) (Festschrift 1900). Die Peipus-Maräne wurde nach Koch (1956) zwischen 1905 und 1912 im Staffelsee besetzt. Aktuelle Bewirtschafter geben als mögliche rezente Besitzherkunft den Starnberger See und den Bodensee an.

5.4.13 Simssee (Inn-Sims-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Der Simssee wurde anhand von 20 Individuen untersucht, die sich entweder auf den #1B Maräne-

Introgressed-Cluster verteilten (7 Tiere), auf den #1C Maräne-Introgressed-Cluster (3 Tiere) verteilen oder dem Bodensee-Cluster #3A und #3B (7 Tiere) zugeordnet sind. Nur zwei wurden randlich im #4A Donau-II-Cluster gruppiert. Damit erscheint der Simssee als mehr oder weniger frei von autochthonen Donau-Elementen, was den historisch begründeten Erwartungen (siehe unten) entspricht. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass ein Überdauern des historischen bekannten Maränen-Besatzes im Simssee nicht unwahrscheinlich ist.

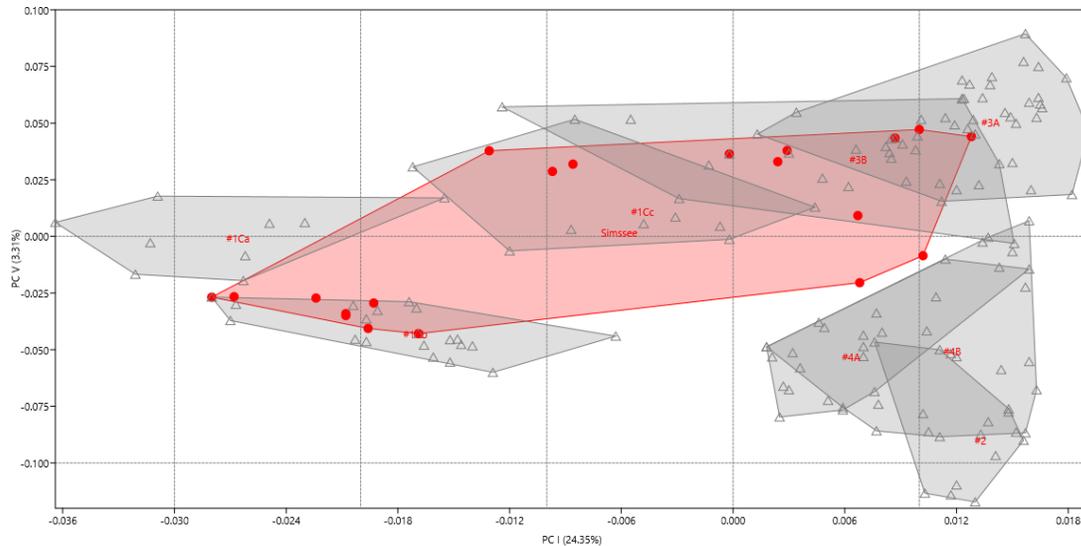


Abb. 37. Lage von N=20 Simsee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Simssee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch sind für den Simssee keine Renkennachweise sicher, auch v. d. Borne (1881) nennt für den Simssee keine Renken.

Besatzgeschichte. Die erste Erwähnung ist ein Besatzhinweis (Festschrift 1900), in dem angegeben wird, dass zwischen 1893 und 1895 über 170.000 Stück „Renkenbrut“ bzw. „Blaufelchenbrut“ eingebracht wurde. Wagler (1938) scheint davon auszugehen, dass im Simssee ursprünglich keine Renken gelebt haben, denn dort habe der Einsatz mit der „Großen Maräne“ deswegen Erfolg gehabt, weil vorher keine Felchen darin gelebt hätten. Wagler (1940) erwähnt explizit das Vorhandensein des Blaufelchens im Simssee (KRD-Zahlen von 38 – 43; N=15) und auch, dass die dortigen Fischer die „Peipusmaräne oder auch große Maräne“ erworben hätten. Er meint im gleichen Aufsatz, dass im Simssee nur schnellwüchsige „Riesenformen“ zu finden seien.

5.4.14 Hartsee (Inn-Alz-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Die sieben vom Hartsee untersuchten Individuen wurden sehr einheitlich den „vorwiegend autochthonen“ Donau-Clustern #4A und #4B zugeordnet. Sie wiesen damit und auch in der *fineRADstructure*-Voranalyse große Ähnlichkeiten mit einem Teil der Wörthsee-Renken auf, die ebenfalls überwiegend in diesen Clustern gruppierten. Damit könnte der Hartsee als einer der Satellitenseen des Chiemsees theoretisch ein Refugium für genomische Anteile der ursprünglichen Renkendiversität dieser Region darstellen. Bei der Beurteilung ist aber zu berücksichtigen, dass die *fineRADstructure*-Analyse für die Cluster #4A und #4B geringe Maränen-Anteile angezeigt hatte (vergleiche dazu auch mit Wörthsee-Unterkapitel). Eine genauere Untersuchung wäre wünschenswert, vielleicht auch zusammen mit dem noch nicht beprobten Pelhamer See, für den Schmidt (2012) eine bisher nicht untersuchte Renkenpopulation dieser Region (Eggstätter Seenplatte) angibt.

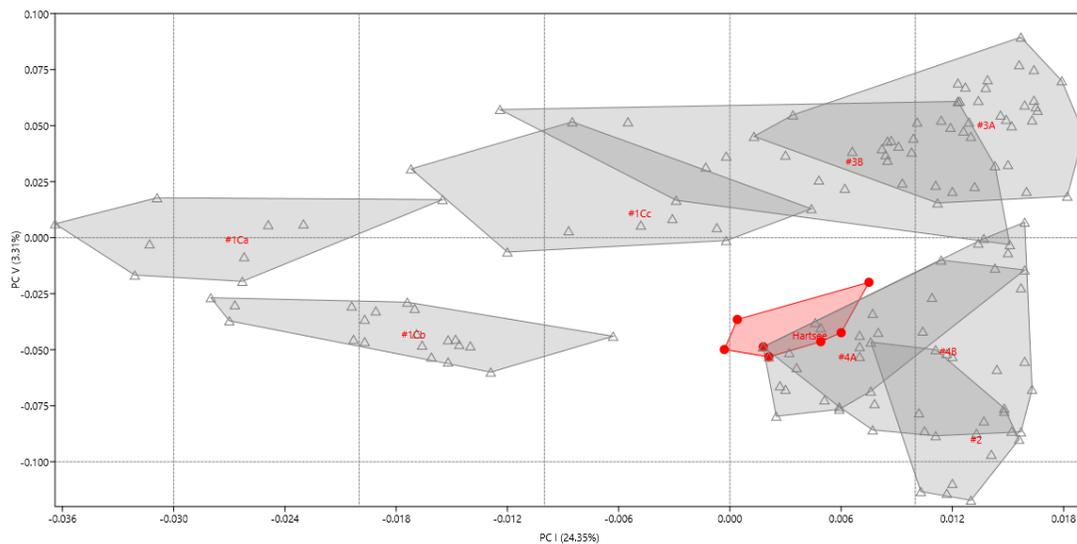


Abb. 38. Lage von N=7 Hartsee Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Hartsee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch erscheint nichts über die Renken des Hartsees dokumentiert.

Besatzgeschichte. Es wurden keine Publikationen zum Besatz im Hartsee gefunden.

5.4.15 Seeoner Klostersee (Inn-Alz-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Von den elf Renken, die aus dem Seeoner Klostersee untersucht wurden, waren alle bis auf eine keine dem Donau-Cluster zuzuordnen. Dieses einzelne Individuum konnte allerdings dem #2 Donau-Cluster 2 zugeordnet werden. Alle restlichen entfielen entweder zu zwei Dritteln (auf den #1C Maräne-Introgressed-Cluster (7 Proben), eine auf den #1C Maräne-Introgressed-Cluster und auf #3 Bodensee-Cluster (2 Tiere). Damit scheint, anders als für den nahe gelegenen Hartsee, unwahrscheinlich, dass der Seeoner Klostersee eine autochthone Renkenpopulation beherbergt, vielmehr scheinen sich historisch eingebrachte Maränenbestände gehalten zu haben, denn der See wurde in letzten 30 Jahren sehr wahrscheinlich nicht mehr besetzt.

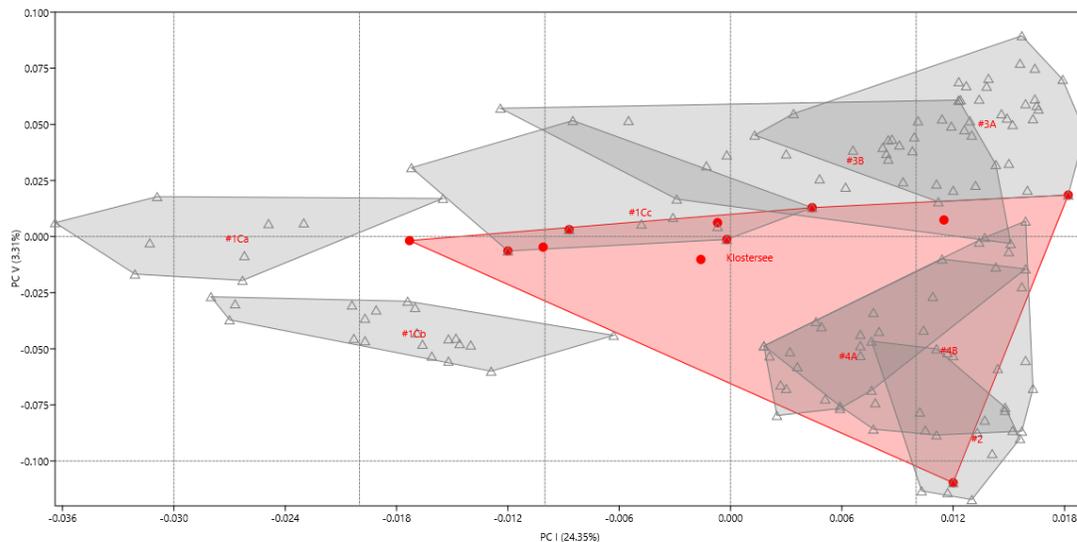


Abb. 39. Lage von N=11 Seeoner Klostersee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Seeoner Klostersee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch erscheint nichts über die Renken des Seeoner Klostersees dokumentiert.

Besatzgeschichte. Der Seeoner Klostersee wurden seit mindestens 30 Jahren nicht mehr besetzt.

5.4.16 Langenbürgner See

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Insgesamt wurden 13 Renken aus dem Langenbürgner See untersucht, von denen 85% (11 Tiere) dem in anderen süddeutschen Populationen kaum repräsentierten #1A Maräne-Introgressed-Cluster zugeordnet worden wurden (in anderen Seen wurden nur insgesamt 7 weiteren Individuen diesem Cluster zugeordnet), zwei Tiere wurden dem #1B Maräne-Introgressed zugeordnet und lediglich ein Tier dem Donau-Cluster #4B. Damit sticht der Langenbürgner See als einziger See mit einer grundsätzlich anderen Renkenfauna mit Maränen-Genomanteil heraus. Es ist aber unwahrscheinlich, dass Langenbürgner See eine eigene autochthone Renkenpopulation beherbergt.

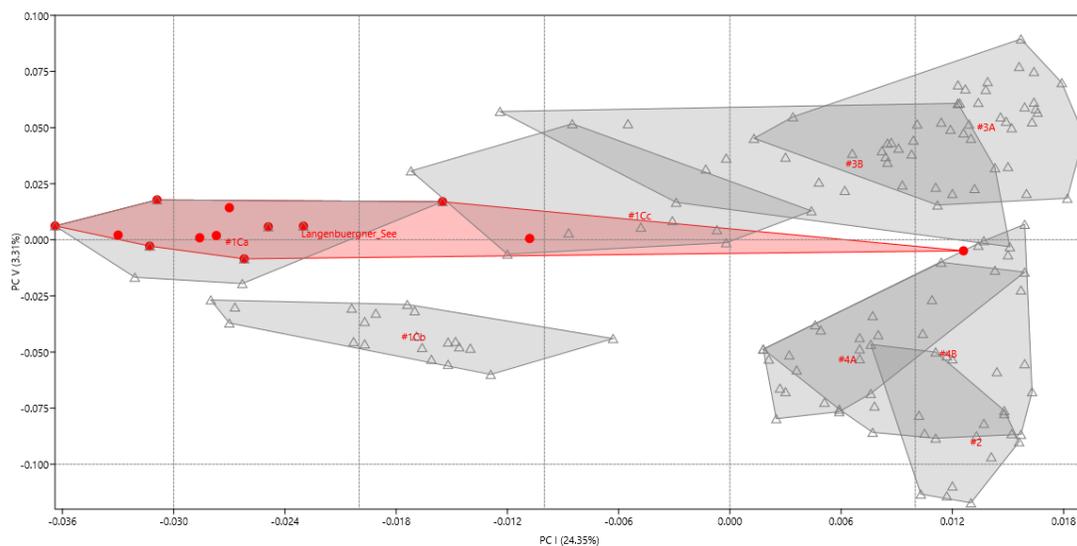


Abb. 40. Lage von N=13 Langenbürgner See-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Langenbürgner See-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch sind Renken aus diesen See im weiteren Chiemseegebiet nicht sicher beschrieben. Wagler (1950) gibt für den Langenbürgner See lediglich den „Blaufelchen“ an.

5.4.17 Riegsee (Ammer-Amper-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Insgesamt wurden 14 Renken untersucht, von denen keine bis auf ein Individuum einem möglicherweise autochthonen Donau-Cluster #2, #4A und #4B zugeordnet wurden. Zwei Drittel der Tiere der Samples (64%; 9 Tiere) wurden dem #1B Maräne-Introgressed-Cluster zugeordnet,

und die restlichen vier einem der beiden #3-Bodensee-Cluster. Damit ist wahrscheinlich, dass der Riegsee keine nennenswerten autochthonen Elemente enthält.

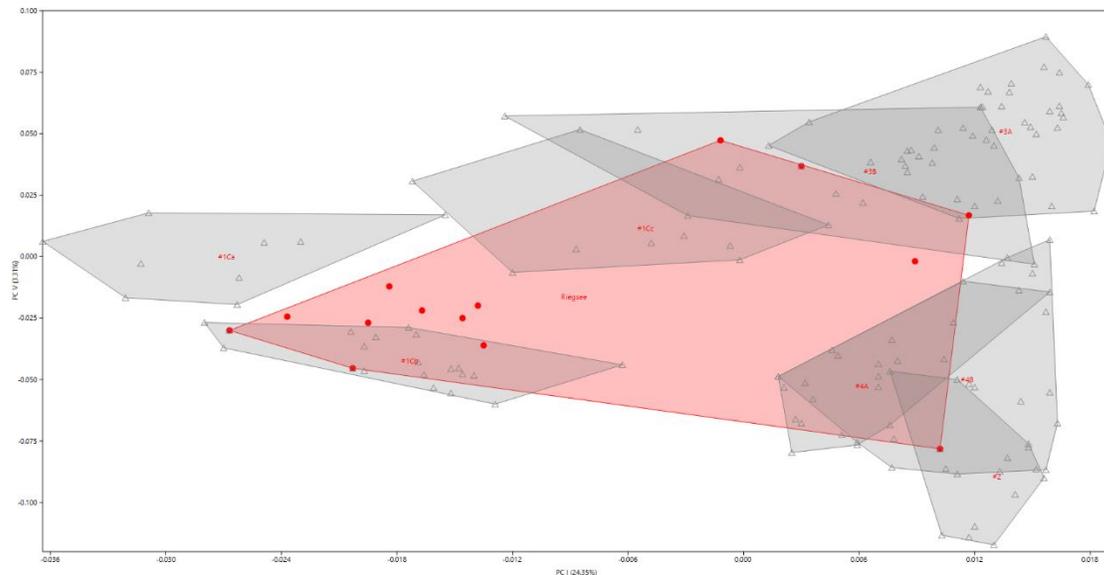


Abb. 41. Lage von N=14 Riegsee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Riegsee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch gibt v. Siebold (1863) für den Riegsee „*C. wartmanni*“ an und belegt damit indirekt einen autochthonen Renkenbestand vor der ersten Phase des intensiven Renkenbesatzes von außerhalb. Wagler (1950) gibt für den Riegsee den „Blaufelchen“ und den „Sandfelchen“ an.

Besatzgeschichte. Über die Besitzgeschichte ist wenig bekannt.

5.4.18 Weissensee (Lech-Einzugsgebiet)

Ergebnisse der Zuordnungsanalyse (vergleiche mit Tabelle 6). Die 12 untersuchten Proben aus dem Weissensee gruppieren trotz der niedrigen Stichprobenzahl sehr heterogen in allen drei Hauptclustern, d.h. in #1 Maräne-Introgressed drei Proben, in #4A und #4B Donau-Clustern drei Proben und die Mehrheit (6 Proben) in den #3 Bodensee-Clustern. Dieser Befund belegt einen deutlichen historischen Besatzeinfluss, lässt aber wegen der nur drei vorhandenen Donau-Cluster-Proben keine vertieften Rückschlüsse über möglicherweise überdauernde, autochthone Populationen zu.

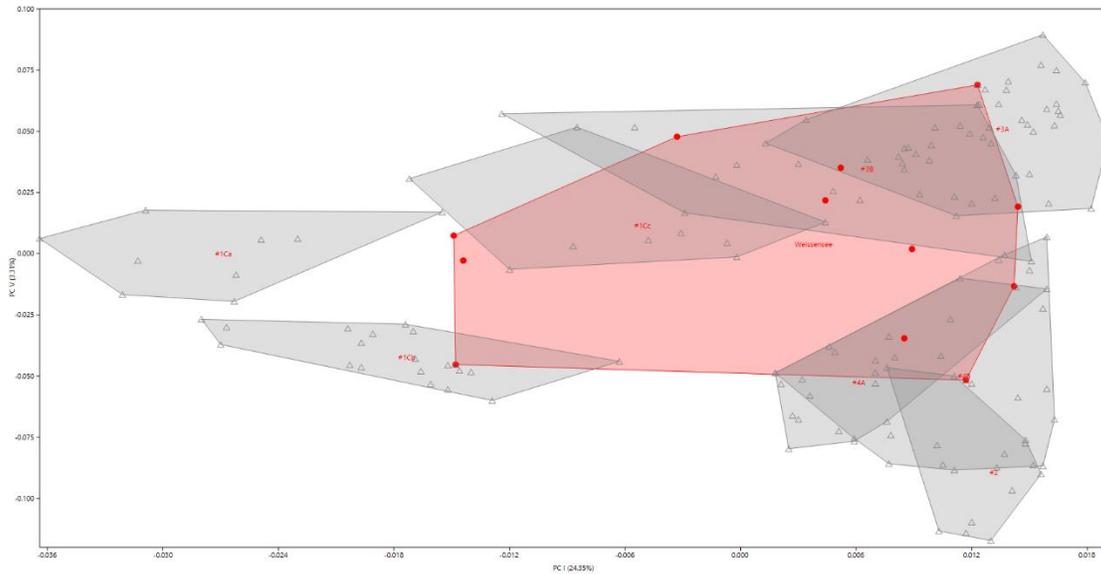


Abb. 42. Lage von N=12 Weissensee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Weissensee-Coregonen als rote Punkte mit dieser umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Historisch beschriebene autochthone Diversität. Historisch liegen bisher keine eindeutigen Berichte darüber vor, ob es im Weissensee schon immer Renken gegeben hat oder nicht. Wagler (1937) gibt für den „Weißensee“ den „Gangfisch“ als einzige Renkenform dieses Sees an, während Wagler (1950) zusätzlich noch „Sandfelchen“ angibt.

Besatzgeschichte. Über die Besatzhistorie ist bisher wenig bekannt, außer dass die Bewirtschafter als eine mögliche Besatzquelle den Ammersee genannt haben.

5.4.19 Weitere Zuordnungsergebnisse für Gewässern mit niedriger Stichprobenzahl oder ohne ursprünglichen Coregonenbestand.

An dieser Stelle werden nur die Zuordnungsplots für süddeutsche Gewässer wiedergegeben, sowie, falls bekannt, recherchierte Hintergründe über die historisch bekannte Situation in Bezug auf möglicherweise autochthone Bestände und Besatz.

Waginger und Tachinger See (Inn-Salzach-Einzugsgebiet)

Insgesamt wurden vier Renken aus dem Waginger See und fünf aus dem mit dem Waginger See verbundenen Tachinger See in die Zuordnungsanalyse mit einbezogen (vergleiche mit Tabelle 6). Keine der beprobten Tiere wurde einem mutmaßlich autochthonen #2 oder #4A und #4B Donau-Cluster zugeordnet. Die Waginger See Renken gruppierten alle im #1 Maräne-Introgressed-Cluster, die des Tachinger Sees in #3 Bodensee-Clustern, und ein Exemplar wurde sogar einer schweizer Seen-Population aus dem Walen-Zürichsee-System zugeordnet. Die beiden Renken-Stichproben aus dem Waginger und Tachinger See unterscheiden sich allerdings sehr deutlich voneinander: Während die extrem hochrückigen und „buckligen“ Renken des Waginger Sees einen großwüchsigen Maräentyp entsprechen, ist dies nur bei einer Renke des Tachinger Sees der Fall, wohingegen die anderen eher dem Blaufelchentypus entsprechen. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Renkenpopulationen des Waginger und Tachingersees nicht einheitlich sind und dass der große Bodenrenkentyp wahrscheinlich einer Maränenherkunft angehört. Diese vorläufigen Ergebnisse lassen darauf schließen, dass es keine autochthonen Bestände im Waginger See gibt.

Der Autor von dem Borne (1881) nennt für den Waginger See „*Coregonus wartmanni*“. Wagler (1939 & 1950) gibt für den „Tachensee“ (Waginger See) den „Blaufelchen“ an, der im 17. Jahrhundert noch häufig gewesen sein soll. Als Besonderheit beschreibt er auch „die aus Norddeutschland eingeführte Kleine Maräne“, die nach einem Zitat von 1912 in Wagler (1939) Anfang der 1880er Jahre eingesetzt worden sei (*Coregonus albula*). Dies ist bestätigt durch die „Festschrift der Fischzuchtanstalt Starnberg“ (Festschrift 1900), in der detailliert aufgelistet wird, dass zwischen 1884 und 1897 über 100.000 kleine Maränen neben 150.000 Blaufelchen im Waginger See besetzt worden sind. Es bleibt aber unklar, ob jeweils genau zwischen den zusammenhängenden Seen Waginger und Tachinger See unterschieden wurde.

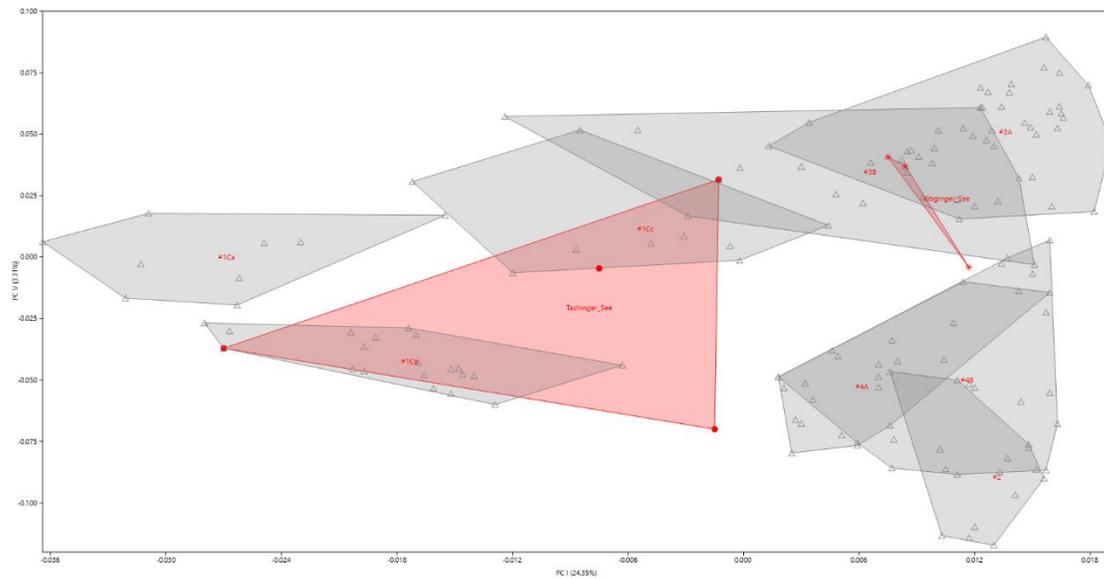


Abb. 43. Lage von N=4 Waginger See-Coregonen sowie der N=5 Tachinger See-Renken: Dargestellt sind die Individuen der Waginger See-Coregonen und Tachinger See-Renken als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Alpsee bei Schwangau (Lech-Einzugsgebiet)

Die fünf untersuchten Tiere waren alle den #1 Maränen-Clustern zuzuordnen (vergleiche mit Tabelle 6). Historisch liegen uns von vor 1930 bisher keine eindeutigen Berichte darüber vor, ob es im Alpsee bei Füssen (Schwangau) schon immer Renken gegeben hat oder nicht. In Wagler (1930a) werden Unterlagen von Thienemann zitiert, die angeben, dass zwischen 1882 und 1884 in den Alpsee insgesamt 230.000 amerikanische „Whitefish“ eingesetzt wurden. Die Angaben von Wagler (1937) für den „Alpsee“ beziehen sich auf den Alpsee bei Immenstadt, der im Rahmen der vorliegenden Studie nicht beprobt wurde.

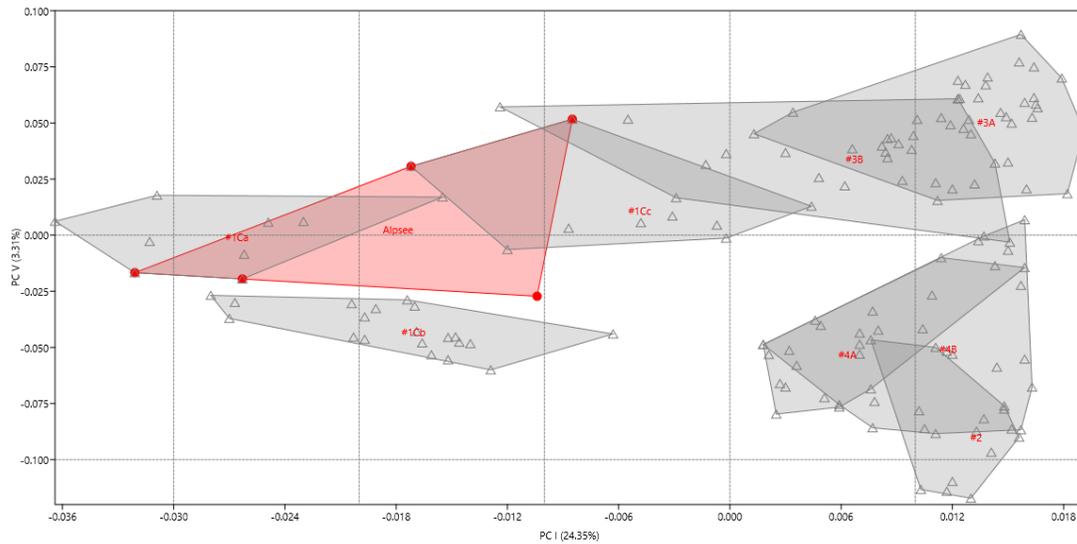


Abb. 44. Lage von N=5 Alpsee (Schwangau)-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen der Alpsee (Schwangau)-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Schloßsee (Inn-Alz-Einzugsgebiet)

Das einzige untersuchte Tier gruppierte im #3 Bodenseecluster (vergleiche Tab. 6). Es liegen keine historischen Angaben vor.

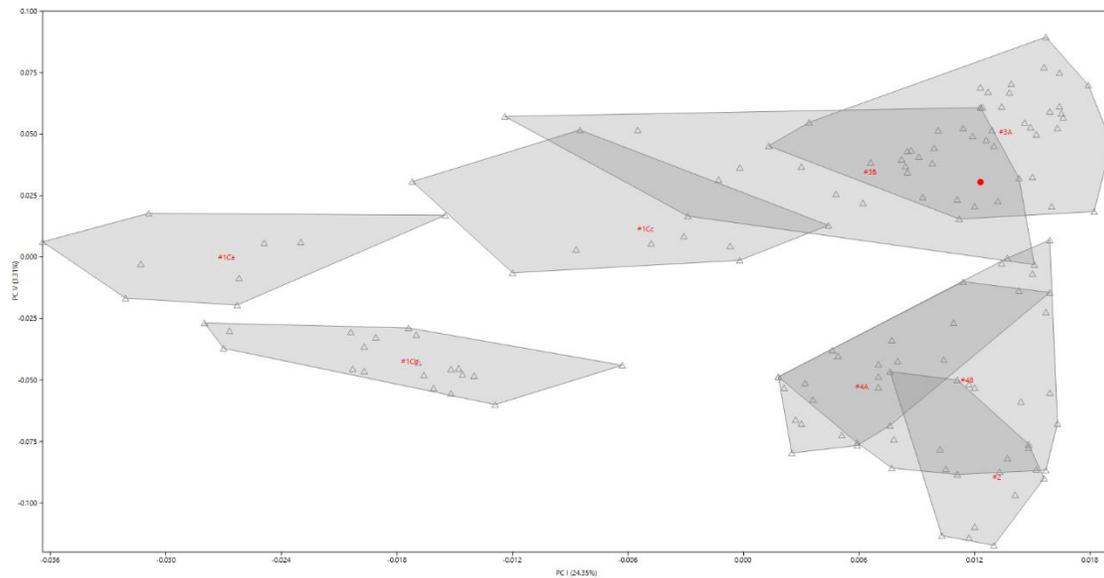


Abb. 45. Lage der einzigen N=1 Schloßsee-Renke: Dargestellt ist ein einziges Individuum der Schloßsee-Renken als **roter Punkt** in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Barmsee (Isar-Einzugsgebiet)

In der vorliegenden Studie wurde das einzige genotypisierte Barmsee-Tier weit außerhalb des großen Donau-Bodensee-Clusters bei Aquakulturmaränen aus dem Waldviertel positioniert. Damit ist wahrscheinlich, dass es sich um eine besetzte Population handelt. Über die Zusammensetzung der Renkenpopulation des Barmsees ist unseres Wissens nach weder historisch noch aktuell publiziert worden.

Eibsee

Leider konnte der Coregonen-Bestand des Eibsees nicht im Rahmen des vorliegenden Projektes untersucht werden. Historisch ist der geologisch stark isolierte Eibsee als autochthones Renkengewässer nachgewiesen, denn v. Siebold (1863) erwähnt eine Renkenform, „*C. wartmanni*“, aus dem Eibsee. Zur Besatzgeschichte schreibt Wagler (1937), dass eine eingesetzte Maräne aus dem Mauer-See, die ursprüngliche Form verdrängt haben soll. Koch (1956) schreibt, dass zwischen 1905 und 1912 im Eibsee die Peipus-Maräne eingesetzt worden ist. M. Klein (pers. Mittlg.) berichtet, dass im Eibsee die Kleine Maräne (*Coregonus albula*) rezent zu finden sei.

Königssee (Inn-Salzach-Einzugsgebiet)

Es wurden nur zwei Renken aus dem Königssee in die Zuordnungsanalyse mit einbezogen (vergleiche Tabelle 6). Die eine gruppierte im #1B Maräne-Cluster, die andere im #3A Bodensee-Cluster. Wie der Walchensee gilt der Königssee als historisch frei von Renken (Rettenbeck 1992), obwohl Weber (1851) Renken für den Königssee angibt. Besetzt wurde von 1895 bis 1897 nachweislich mit 120.000 Blaufelchen aus dem Bodensee (Festschrift 1900), und zwischen 1849 und 1954 wurden über 20.000 Brut und einsömmerige Renken besetzt (Rettenbeck 1992). Spätestens seitdem der Königssee Teil des Nationalparks ist, werden keine Renken mehr besetzt. Für autochthone Bestände gibt es keine Hinweise.

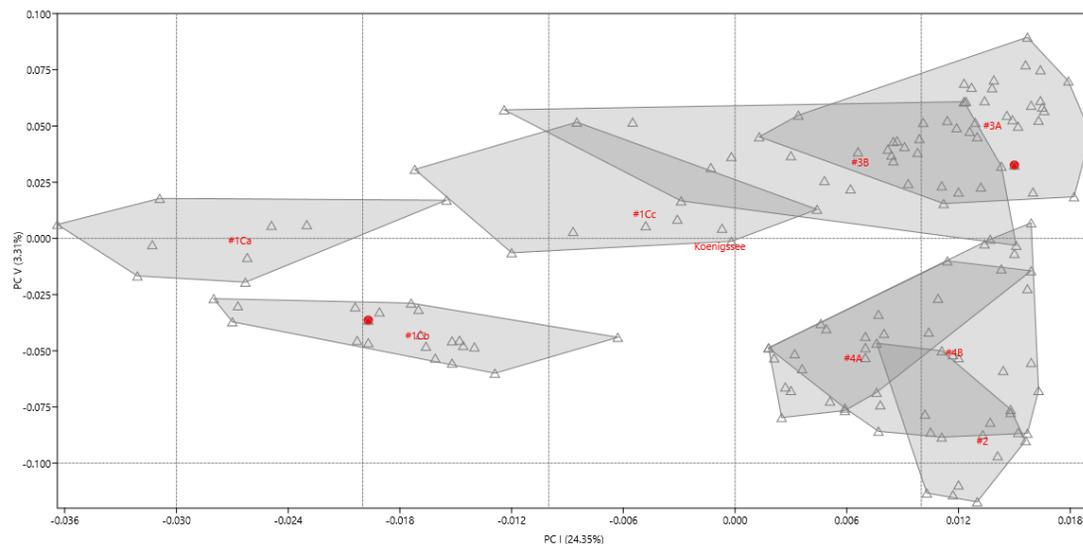


Abb. 46. Lage von N=2 Königssee-Coregonen: Dargestellt sind die zwei Individuen der Königssee-Coregonen als rote Punkte in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Spitzingsee (Inn-Valepp-Einzug (künstlich besetzt))

Insgesamt wurden fünf Individuen beprobt, von denen zwei im #2B Maräne-Introgressed-Cluster 2 in dem #3A Bodensee-Cluster und eine im #2 Donau-I-Cluster zugeordnet werden. Über den Spitzingsee lagen keine eindeutig interpretierbaren Unterlagen vor. Wegen des Fehlens jeglicher Hinweise in historischen Publikationen kann man davon ausgehen, dass er keinen autochthonen Renkenbestand aufwies. Die Zuordnungen der fünf untersuchten Tiere unterstützen diese Hypothese.

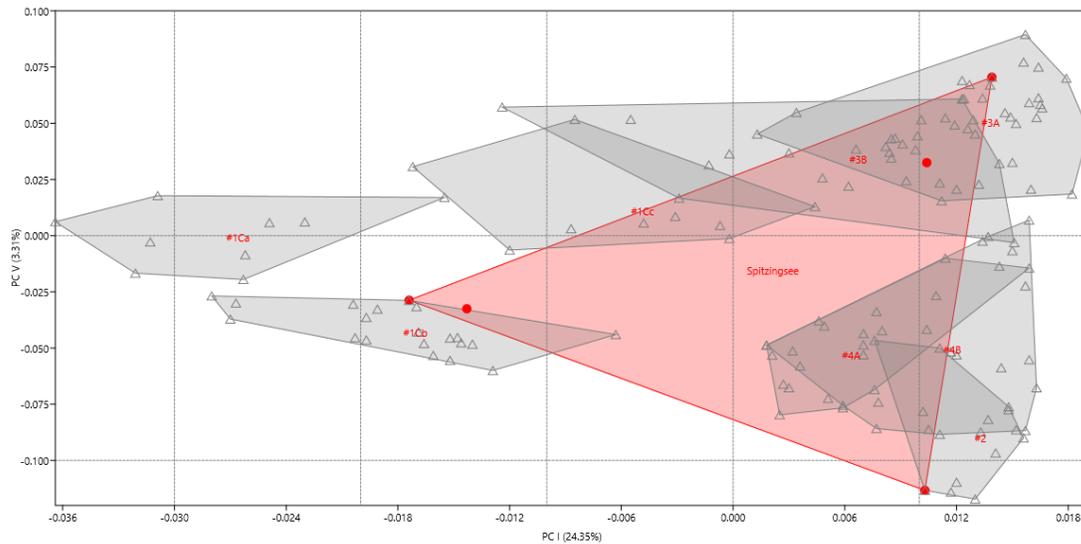


Abb. 47. Lage von N=5 Spitzingsee-Coregonen: Dargestellt sind die Individuen Spitzingsee-Coregonen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

Lech-Kanäle (Lech-Einzugsgebiet)

Insgesamt wurden sechs Renken-Proben aus den Lech-Kanälen in Augsburg zugeordnet, die wahrscheinlich aus den oberhalb gelegenen Lech-Stauseen stammen, die keine natürliche Renkenfauna aufweisen (vergleiche Tabelle 6). Historisch liegen bisher keine eindeutigen Berichte zum Vorhandensein, Identität und Besatz der Lechkanäle um Augsburg vor.

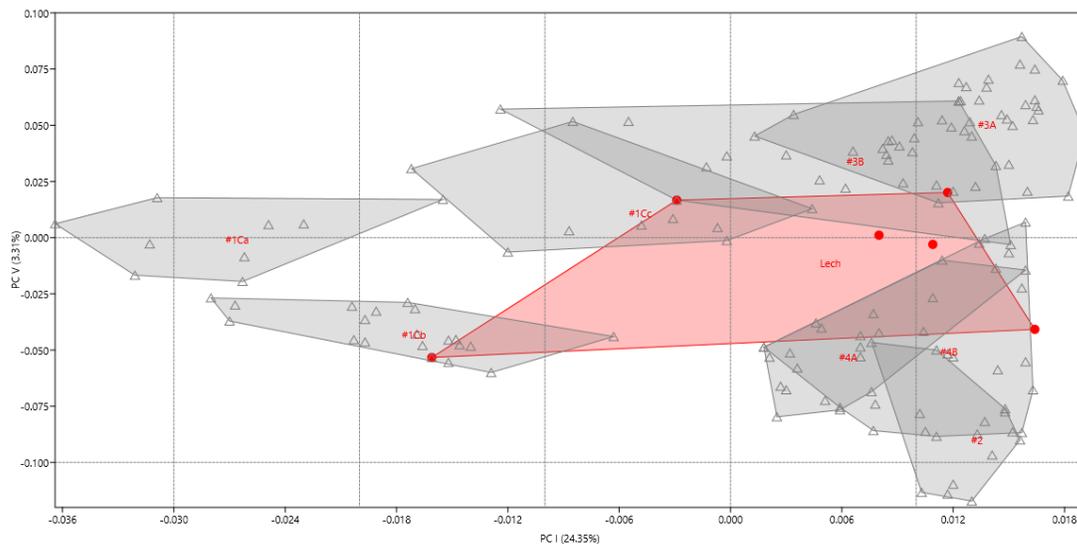


Abb. 48. Lage von N=6 Lechkanal-Coregenen: Dargestellt sind die Individuen Lechkanal-Coregenen als rote Punkte mit umgrenzender Polygonhülle in Bezug auf die Polygone der acht von *fineRADstructure* identifizierten und mit Hilfe der DAPC extrapolierten Clustern. Die Abbildung zeigt den Biplot-Ausschnitt der Hauptkomponenten PC I versus PC VI der *eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse des umfangreichsten und am besten nach Populationen auflösenden Datensatzes WOPEB20PopSwiss_P2MINR5 (693 Individuen inkl. Replikate; Anzahl genotypisierter Loci, die in mindestens 5 % der Individuen vorkamen: 78916).

6 Voraussichtlicher Nutzen und Verwendbarkeit der Ergebnisse

Die in diesem Bericht zusammengetragenen Daten dienen dazu, die Populationen süddeutscher Coregenen in ihrer genetischen Vielfalt mit modernen Methoden zu dokumentieren und zu charakterisieren sowie in den historisch bekannten Kontext über dokumentierte autochthone Diversität in Süddeutschland zu stellen. Für das BLE-Projekt war dabei vorrangig, die süddeutsche Vielfalt in einen aussagekräftigen stammesgeschichtlichen Kontext zu stellen, in dem die nacheiszeitlichen Gründerpopulationen aus Nordeuropa, die den Alpenraum ursprünglich besiedelten, sowie mögliche nordosteuropäische und amerikanische Coregenenstämme, die Ende des 19. und Anfang des 20. Jahrhunderts in die Voralpenseen besetzt wurden, in die Analyse mit einbezogen wurden. Mit der vorliegenden Dokumentation ist dafür eine nützliche Basis geschaffen worden.

Der Nutzen und die Verwertbarkeit der Ergebnisse liegt vor allem in folgenden Punkten begründet:

- **Dauerhaft verwertbare Referenz für zukünftige Studien.** Die mit den Sbf-I-RAD Genotypen geschaffene Datengrundlage ist auch in der Zukunft für vertiefende Studien an (nicht nur) süddeutschen Coregenen verwendbar, insbesondere die im

Rahmen der BLE-Studie hier zur Verfügung gestellten Rohdaten der wichtigsten Referenzpopulationen aus Norddeutschland, Skandinavien, dem Baltikum, den USA und zweier Aquakulturpopulationen von *Coregonus cf. peled* und *C. sp.* „Waldvierteler Aquakulturmaräne“. Auch die Validierung der hier vorgelegten Ergebnisse durch Vergleiche mit DNA aus historischen Schuppenproben wäre auf dieser hochauflösenden Datenbasis machbar und sinnvoll.

- **Identifizierung von autochthonen Populationsanteilen in manchen süddeutschen Seen.** Die Zuordnungsanalysen erlaubten das erste Mal die genetische Charakterisierung süddeutscher Seen-Populationen in Bezug auf ihren genomischen Anteil nicht autochthoner Populationen, die historisch durch Besatz eingebracht wurden. Folgende Populationen in Süddeutschland enthielten neben nachweislich hohen allochthonen genetischen Anteilen auch Individuen mit mutmaßlich autochthonen Elementen: *Chiemsee*, *Ammersee*, *Schliersee*, *Kochelsee*, *Hartsee* und *Wörthsee*. Möglicherweise beherbergen auch der *Walchensee*, *Starnberger See* und *Tegernsee* höhere autochthone Anteile als in den vorliegenden geringen Proben. Der *Bodensee* ist der einzige See in Süddeutschland, der fast nur autochthone Elemente enthält.
- **Grundlage für weiterführende Studien an einzelnen Seen.** Im Rahmen eines fischereilichen Managements, das Erhaltung und Nutzung autochthoner Ressourcen berücksichtigt, wäre sicher sinnvoll, die in dieser Studie erstmals ermittelte autochthone Diversität zu erhalten. Die hier ermittelten Daten schaffen die Voraussetzung dafür, verstärkt beim Eigenbesatz auf nachweislich autochthone Elemente setzen können, die allerdings erst im Rahmen von vertieften seenspezifischen Populationsstudien ermittelt werden müssten. Die methodische Grundlage ist mit dem hier vorgestellten Datensatz gegeben und sollte mit Untersuchungen zum Phänotyp, Fortpflanzungsverhalten und Ökologie auf Populationsniveau ergänzt werden. Deshalb sollte die in vielen Seen seit Jahrzehnten angewandte Praxis, Besatzmaterial möglichst aus dem jeweils eigenen See zu gewinnen, beibehalten werden.
- **Identifizierung von Seen mit mutmaßlich geringen autochthonen Anteilen.** Analog erlaubte diese Studie solche Seen zu identifizieren, die wahrscheinlich kaum oder keine autochthonen Elemente beherbergen.
- **Die Zusammenfassung der historischen Literaturbelege zur autochthonen Diversität der Renken Süddeutschlands** in diesem Bericht wird es in der Zukunft leichter ermöglichen, die rezente morphologische Diversität mit der historischen Situation zu vergleichen.

7 Zusammenfassung

Renken aus der Familie der Lachsartigen (Salmonidae) stellen in nacheiszeitlichen Seen Süddeutschlands einerseits einen relevanten Anteil der natürlich entstandenen Biodiversität aber auch einen relevanten Wirtschaftsfaktor dar. Im Rahmen von historisch gut dokumentierten Besatzmaßnahmen wurde die ursprünglich vorhandene Diversität sekundär durch Besatz mit allochthonen Coregonen aus den dem Baltikum (Peipsi-See, Madü (Miedwie-See), Norddeutschland (verschiedene Binnen- und Schnäpelpopulationen) und wohlmöglich auch aus Skandinavien und den USA (*C. clupeaformis*) beeinflusst. Auch innerhalb der Voralpenregion und innerhalb Süddeutschlands wurden Coregonen-Herkünfte zwischen Seen transferiert. Bis vor Kurzem standen keine über alle Regionen hinwegreichende genetische Daten mit hoher Auflösungskraft für Populationsdifferenzierungen zur Verfügung, die es ermöglicht hätten, den Besatzeinfluss nach verschiedenen Herkünften in Süddeutschland zu rekonstruieren. Um dies zu ermöglichen, wurden die Genome von 742 Coregonen-Individuen aus 51 Populationen aus dem gesamten Voralpenraums von Frankreich bis nach Österreich, sowie aus natürlichen und Aquakultur-Populationen mithilfe der RAD Methode (**R**estriction **S**ite associated **D**N**A**) an über 75000 Genorten (Loci) genotypisiert. Dabei wurde der Fokus auf die wichtigsten süddeutschen Populationen gelegt, die bereits in einer Vorgängerstudie berücksichtigt worden waren.

Mithilfe populationsgenomischer Auswertungs-Software (*eigensoft*-Hauptkomponenten-Analyse, Nearest Neighbour-Co-Ancestry Analyse mit *fineRADstructure* und Discriminant Analysis of Principal Components (DAPC) mit *adegenet*) wurden die komplexen Daten auf Populationsstrukturen hin ausgewertet, um eine Grundlage für die Differenzierung nach autochthon süddeutschen und allochthonen genomischen Anteilen zu erarbeiten. Für Süddeutschland konnten insgesamt acht differenzierbare Einheiten rekonstruiert werden, die in drei größeren Einheiten zusammengefasst werden konnten: (1) eine „Maräne-Introgressed“ Einheit mit drei Untereinheiten, der etwa ein Viertel aller genotypisierten süddeutschen Renkenindividuen zugeordnet werden konnten; (2) eine „Bodensee“-Einheit mit zwei Untereinheiten, der über 40 % aller süddeutschen Individuen zuzuordnen waren, sowie (3) eine „Donau“-Einheit mit drei Untereinheiten, der etwa das restliche Drittel zuzuordnen war. Es sind also allochthone, genomische Anteile nördlicher Populationen in süddeutschen Populationen zu finden, aber auch sehr hohe Anteile von Bodensee-Genomanteilen in Seen des Donau-Einzuges.

Die auf dieser Auswertung basierende Seen-spezifische Analyse ergab das folgende Bild:

- (1) Folgende Renken-Populationen in Süddeutschland enthielten neben nachweislich hohen allochthonen genetischen Anteilen auch Individuen mit mutmaßlich autochthonen Elementen: *Chiemsee*, *Ammersee*, *Schliersee*, *Kochelsee*, *Hartsee* und *Wörthsee*. Möglicherweise beherbergen auch der *Walchensee*, *Starnberger See* und *Tegernsee* höhere autochthone Anteile als in den vorliegenden geringen Proben. Die allochthonen Elemente können entweder

nördlichen Ursprungs oder Bodensee-Ursprungs sein oder in den meisten Fällen eine Kombination davon.

- (2) Der *Bodensee* ist der einzige See in Süddeutschland, der fast nur autochthone Elemente enthält.
- (3) Der Chiemsee enthält neben vielen allochthonen Elementen möglicherweise autochthone Donau-Elemente, die auch morphologisch unterscheidbar sind.
- (4) Wenige Seen beherbergen dominant nördliche Maränen-Elemente, besonders der Langenbürgner und der Simsee.

Im Rahmen der Studie werden diese Ergebnisse See-übergreifend, aber auch See für See dargestellt und in den historisch dokumentierten Kontext der ursprünglichen (autochthonen) Coregonendiversität gestellt. Dazu werden die relativ wenigen historischen Veröffentlichungen ausführlich zitiert, um als Referenz dienen zu können.

Die erhobenen Daten dienen als Referenzdaten für zukünftige Studien, die verstärkt auf die Populationsdifferenzierung innerhalb einzelner Seen eingehen sollten. Die Ergebnisse dienen weiter dazu, nachhaltiges Fischereimanagement dahingehend zu optimieren, dass zwischen autochthonen und allochthonen Elementen innerhalb der Seen unterschieden werden kann. Dazu wären aber weitere Untersuchungen nötig, die Genotyp, Ökotyp und Morphotyp auf Populationsbasis miteinander verknüpfen, und die möglicherweise auch historisches Schuppenmaterial als genetische Referenz genotypisieren.

8 Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen, mit Hinweisen auf weitere Fragestellungen

Das Hauptziel der Studie konnte erreicht werden, d.h. die Klärung des schon lange kontrovers diskutierten Sachverhalts, ob in Süddeutschland Coregonenpopulationen existieren, die auf Fremdbesatz zurückgeführt werden können, bzw. genomische Anteile allochthoner Populationen aufweisen. Die erhobenen Rohdaten und Auswertungen haben das zweite Hauptziel der Studie erreicht, (genetisches) Basiswissen für eine nachhaltige Bewirtschaftung der süddeutschen Renkenpopulationen zu liefern. Fast alle im Leistungsumfang beschriebenen Leistungen wurden auch erbracht, bis (1) auf wenige Abweichungen in Bezug auf zu ermittelnde Probezahlen, denn Linie 2 „Skandinavische Binnenmaräne“ konnten final nur 6 (anstatt mindestens 10) analysiert werden, weil sich die Probenqualität der vorhandenen 10 Proben erst zu spät als unzureichend herausgestellt hatte; und (2) bis auf geringfügig weniger digitalmorphometrisch auswertbare Fotos als vorgesehen, was aber in einem Änderungsvertrag schon berücksichtigt wurde. Die folgende Tabelle vermittelt einen Überblick über die erreichten Probezahlen, Analysen und Photos im Vergleich zum Vertragsziel:

Tab. 7 Vergleich zwischen vertraglich geforderten und erbrachten RAD-Genotypisierungen (oben) sowie zwischen vertraglich geforderten und tatsächlich erstellten Fotos für digitale Morphometrie.

		Proben DNA-extrahiert	Individuen RAD-genotypisiert (Anzahl Replikate)	Fehlbetrag
Linien-#	Coregonus-Typ			
1	„Schaalsee-Maräne“ (<i>Coregonus cf. holbatus</i>)	26, davon 11 zweimal	25 (8)	0
2	„Anadromer Nordsee-Schnäpel“ (<i>Coregonus cf. maraena</i>)	9, davon 5 zweimal	8 (3)	2
3	„Anadromer Ostsee-Schnäpel“ (<i>Coregonus cf. maraena</i>)	20, davon 2 zweimal	17 (1)	0
4	„Peiplus-Maräne“ (<i>Coregonus cf. maraenoides</i>)	30	29	0
5	„Skandinavische Binnenmaräne“ (<i>Coregonus cf. widegreni</i>)	10, davon 6 zweimal	6	4
6	„Peled-Maräne“ (<i>Coregonus peled</i>)	27, davon 3 zweimal	25 (1)	0
7	„Aquakultur-Maräne Waldviertel“ (<i>Coregonus sp.</i>)	24, davon 5 zweimal	24 (2)	0
8	„Erie-See-American Whitefish“ (<i>Coregonus clupeaformis</i>)	31, davon 1 zweimal	29 (1)	0
9	„Bodensee-Sandfelchen“ (<i>Coregonus cf. arenicolus</i>)	3	3	0
	Zwischensumme Individuen aus Linie #1 bis #9	166		
	Replikate aus Vorgängerstudie BayFi 05637 Ammersee	1	1	keine
	Replikate aus Vorgängerstudie Probe BayFi 12457 Alpsee	1	1	keine
	Replikate aus Vorgängerstudie Probe BayFi 12527 Riegsee	1	1	keine
	Replikate aus Vorgängerstudie Probe BayFi 12587 Tachingener See	1	1	keine
	Replikate aus Vorgängerstudie Probe BayFi 12690 Kochelsee	1	1	keine
	Replikate aus Vorgängerstudie Probe BayFi 12813 Hartsee	1	1	keine
	Replikate aus Vorgängerstudie Probe BayFi 12938 Klostersee	1	1	keine
	Replikate aus Vorgängerstudie Probe BayFi 13151 Bodensee	1	1	keine
	Replikate aus aktueller Studie	16	16	13 zuviel
	Gesamtsumme Individuen aus #1-9 + 11 Pflichtreplikate		177	
	Gesamtsumme RAD-Genotypisierungen		190	3
Linien-#	Coregonus-Typ	Anzahl digitalmorphometrisch auswertbarer Fotos	nicht erbrachte Fotos	
1	„Schaalsee-Maräne“ (<i>Coregonus cf. holbatus</i>)	26 (mit einem Tier, die nicht RAD-genotypisiert wurde)	0	
2	„Anadromer Nordsee-Schnäpel“ (<i>Coregonus cf. maraena</i>)	5 (Vida nur ein repräsentatives Tier; Treene: alle vier)	5	
3	„Anadromer Ostsee-Schnäpel“ (<i>Coregonus cf. maraena</i>)	20 (alle extrahierten Individuen)	0	
4	„Peiplus-Maräne“ (<i>Coregonus cf. maraenoides</i>)	30 (alle extrahierten Individuen)	0	
5	„Skandinavische Binnenmaräne“ (<i>Coregonus cf. widegreni</i>)	10 (mit vier Tieren, die nicht RAD-genotypisiert wurden)	0	
6	„Peled-Maräne“ (<i>Coregonus peled</i>)	27 (mit zwei Tieren, die nicht RAD-genotypisiert wurden)	0	
7	„Aquakultur-Maräne Waldviertel“ (<i>Coregonus sp.</i>)	25 (mit einem Tier, das nicht RAD-genotypisiert wurden)	0	
8	„Erie-See-American Whitefish“ (<i>Coregonus clupeaformis</i>)	2 (nur BayFi 13985 und BayFi 13995)	28	
9	„Bodensee-Sandfelchen“ (<i>Coregonus cf. arenicolus</i>)	3 (alle extrahierten Individuen)	0	

Aus der Tabelle geht hervor, dass von zwei Populationen weniger Tiere als vorgegeben RAD-genotypisiert werden konnten, denn es konnte das Minimum von 10 Tieren nicht erreicht werden. Der Grund dafür ist, dass von den 10 zur Verfügung gestellten Proben aus dem Vättern in Schweden 4 nicht die erforderliche DNA-Qualität aufwiesen, auch nachdem sie ein zweites Mal extrahiert wurden. Vom Nordsee-Schnäpel konnten leider überhaupt nur insgesamt 9 Proben beigebracht werden, u.a. auch weil sowohl die deutsche (Treene-) als die dänische (Vida-) Population geschützt ist und nur zufällig gefangene Tiere beprobt werden durften. Von der dänischen Population wurden auch keine Fotos gemacht, weil die Proben von Tieren stammten, die sofort wieder zurückgesetzt wurden. Weiter fehlen von den nordamerikanischen *C. clupeaformis* von 28 der 30 beprobten Tiere Fotos, weil diese von Partnern zur Verfügung gestellt wurden, die die Proben bereits genommen hatten, nachdem unsere Anfrage kam. Wichtige morphologische Kennwerte dieser Populationen (Kiemenreusenzahlen, Schuppenzahlen) sind stattdessen im Eingangsteil genannt.

Aus der vorgelegten Studie ergeben sich folgenden weiterführenden Fragenstellungen in Bezug auf die Bestandsbewertung und das nachhaltige Management:

- Die vorliegende Studie verglich Individuen aus unterschiedlichen Populationen, ohne vertieft auf möglicherweise innerhalb einzelner Seen vorliegende (sympatrische) Populationsdifferenzierungen eingehen zu können. Für ein seenspezifisches Management wäre es aber nötig, unterschiedliche Populationen und möglicherweise Arten differenziert zu behandeln, so wie es im Bodensee mit Gangfisch, Blaufelchen und Sandfelchen versucht wird. Für die wirtschaftlich

besonders bedeutenden, aber relativ schlecht bearbeiteten Seen des süddeutschen Donau-Einzuges, d.h. für den Chiemsee und evtl. auch für den Ammersee, sollte die vorliegende Datenbasis auf Populationsniveau erweitert werden. Dabei sollte gezielt zu verschiedenen Jahreszeiten und an verschiedenen Abfischorten Renken gefangen werden und sowohl genetisch als morphologisch und ökologisch charakterisiert werden.

- Die hier beschriebenen autochthonen Donau-Cluster könnten noch besser von österreichischen Einflüssen (Mondsee-Reinanke, etc.) differenziert werden, wenn mehr und bessere Proben aus dem Mondsee, Attersee, Hallstätter See und Traunsee analysiert würden. Solche zusätzlichen Daten würden den vorliegenden Datensatz in Bezug auf die Beurteilung der süddeutschen Verhältnisse substantiell aufwerten.
- In Seen mit mutmaßlich autochthonen Populationsanteilen in geringer Frequenz sollten für eine nachhaltige Bewirtschaftung gezielt solche Fische identifiziert werden können, um sie gezielter in das Populationsmanagement aufnehmen zu können. Dazu müsste im Chiemsee, Ammersee, Starnberger See, Schliersee, Kochel- und Walchensee gezielt nachgesucht und nachbeprobte werden.

9 Danksagung

Wir danken besonders allen Seenfischern in Oberbayern und Österreich, die uns Renkenproben – oft kostenlos – für die Untersuchungen überlassen haben. Ebenso P. Vonlanthen (EAWAG) und Josef Wanzenböck (Forschungsinstitut Mondsee), die uns schweizerische und österreichische Vergleichsproben überließen. Besondere Mühe verwandte D. Neumann für die „artgerechte“ Präparation und Inventarisierung der Renken in der Zoologischen Staatssammlung München. Den BLE-Mitarbeitern Dr. Hamm und C. Fieseler wird ausdrücklich für die konstruktive und unterstützende Zusammenarbeit gedankt.

10 Literaturverzeichnis

- Baer, J. & S. Göbel (2013) Ergebnisse einer Befischungskampagne auf laichreife Sandfelchen im Bodensee-Obersee. *Auf Auf* 2013: 13-16.
- Berg, L. S. (1933) Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas. *Zoogeographica* 1: 107-208.
- Bittner, D., L. Excoffier & C. R. Largiader (2010) Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication? *Molecular Ecology* 19: 2152-2167.
- Bougaard S. & S. Dray (2018) Supervised Multiblock Analysis in R with the ade4 Package. *Journal of Statistical Software*, 86(1), 1-17.
- Catchen J., P. Hohenlohe, S. Bassham, A. Amores & W. Cresko (2013) Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Molecular Ecology*.
- Catchen J., A. Amores, P. Hohenlohe, W. Cresko & J. Postlethwait (2011) Stacks: building and genotyping loci de novo from short-read sequences. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 1, 171-183
- Chessel D., A. Dufour & J. Thioulouse (2004) The ade4 Package - I: One-Table Methods. *R News*, 4(1), 5-10.
- Dierking, J., L. Phelps, K. Præbel, G. Ramm, E. Prigge, J. Borcharding, M. Brunke & C. Eizaguirre (2014) Anthropogenic hybridization between endangered migratory and commercially harvested stationary whitefish taxa (*Coregonus* spp.). *Evolutionary Applications* 7: 1068-1083.
- Douglas, M. R., P. C. Brunner & L. Bernatchez (1999). Do assemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks? *Molecular Ecology* 8(4): 589-603.
- Dray S. & A. Dufour (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1-20.
- Eckmann, R. (2015) Absence of intrinsic post-zygotic incompatibilities in artificial crosses between sympatric coregonid species from upper Lake Constance. *Journal of Fish Biology* 86(5): 1601-1611.
- Etheridge, E. C., C. E. Adams, C. W. Bean, N. C. Durie, A. R. D. Gowans, C. Harrod, A. A. Lyle, P. S. Maitland & I. J. Winfield (2012) Are phenotypic traits useful for differentiating among a priori *Coregonus* taxa? *Journal of Fish Biology* 80(2): 387-407.
- Etter, P. D., S. Bassham, P. Hohenlohe, W. Johnson & E. Cresko (2011) SNP discovery and genotyping for evolutionary genetics using RAD sequencing. *Molecular Methods for Evolutionary Genetics, Methods in Molecular Biology*. V. Orgogozo & M. V. Rockman, Springer Science+Business Media, 772: 157-178.
- Festschrift (1900) Die Fischzuchtanstalt des Bayerischen Landes-Fischerei-Vereins zu den 7 Quellen in Starnberg. Von der Gründung im Jahre 1881 bis zum 31. Dezember 1900.
- Feulner, P. & O. Seehausen (2018) Genomic insights into the vulnerability of sympatric whitefish species flocks. *Molecular Ecology* 28(3), 615-629.
- Freyhof, J. (2005) Redescription of *Coregonus bavaricus* Hofer, 1909 from Lake Ammersee, Bavaria (Salmoniformes: Coregonidae). *Cybium* 29(2): 179-183.
- Freyhof J. & C. Schöter (2005) The houting *Coregonus oxyrinchus* (L.) (Salmoniformes: Coregonidae), a globally extinct species from the North Sea basin. *Journal of Fish Biology* 67 (3); Seiten 713–729.

- Gasowska, M. (1967) Analytic survey of coregonids of three Polish lakes: Miedwie, Pelcz and Wielkie Okoninskie. *Polska Akademia Nauk Annales Zoologici* 24: 343-359
- Gum, B., J. Geist, S. Eckenfels & A. Brinker (2014) Genetic diversity of upper Lake Constance whitefish *Coregonus* spp. under the influence of fisheries: a DNA study based on archived scale samples from 1932, 1975 & 2006. *Journal of Fish Biology* 84(6): 1721-1739.
- Gum, B., S. Eckenfels & A. Brinker (2008) Veränderung der genetischen Variabilität der Blaufelchenpopulation des Bodensees: eine DNA Studie an archivierten Schuppenproben (1932-2006). *Aquakultur- und Fischereiinformationen* 4: 3-6.
- Hammer O., D. Harper & P. Ryan (2001) PAST: Palaeontological statistics software package for education & data analysis. *Palaeontologica Electronica* 4(1): 9 Seiten.
- Hirsch, P. E., R. Eckmann, C. Oppelt & J. Behrmann-Godel (2013) Phenotypic and genetic divergence within a single whitefish form – detecting the potential for future divergence. *Evolutionary Applications* 6: 1119-1132.
- Hohenlohe, P.A., S. Bassham, P. Etter, N. Stiffler, E. Johnson, W. Cresko (2010) Population genomics of parallel adaptation in threespine stickleback using sequenced RAD tags. *PLoS Genetics* 6(2): e1000862.
- Hudson, A. G., B. Lundsgaard-Hansen, K. Lucek, P. Vonlanthen & O. Seehausen (2017) Managing cryptic biodiversity: fine-scale intralacustrine speciation along a benthic gradient in Alpine Whitefish (*Coregonus* spp.): clinal speciation along a benthic gradient. *Evolutionary Applications* 10 (3), 251-266.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen, E. Bezault & O. Seehausen (2013) Genomic signatures of relaxed disruptive selection associated with speciation reversal in whitefish. *BMC Evolutionary Biology* 13(108): 18.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen & O. Seehausen (2011) Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 278(1702): 58-56.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen, R. Müller & O. Seehausen (2007) Review: The geography of speciation and adaptive radiation in coregonines. *Advances in Limnology* 60: 111-146.
- Jacobsen, M. W., M. M. Hansen, L. Orlando, D. Bekkevold, L. Bernatchez, E. Willerslev & M. Gilbert (2012) Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.). *Molecular Ecology* 21: 2727-2742.
- Jombart T. & I. Ahmed (2011) adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*. doi: 10.1093/bioinformatics/btr521
- Jombart T., S. Devillard & F. Balloux (2010) Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* 11: 94
- Jombart, T. (2008) adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403-1405.
- Klein, M. (1980) Die Situation der Renkenfischerei im Starnberger See. *Fischer und Teichwirt* 10, 7.
- Koch, W. (1956) Festschrift zum 100jährigen Fischereijubiläum in Bayern. A. Zur Geschichte der Bayerischen Fischerei. *Allgemeine Fischerei-Zeitung* 81, 302-316.
- Kölbing, A. (1974) Der Starnberger See und die seinem Trophiezustand angemessene Bewirtschaftungsweise des Coregonenbestandes. *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München* 17, Seiten 1-108.

- Kottelat M. & J. Freyhof (2007) *Handbook of European Freshwater Fishes*. Publications Kottelat, Cornol & Freyhof, Berlin. 646 Seiten
- Kottelat, M. (1997) European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia (Bratislava)* 52(Supplement 5): 1-271.
- Krause, T. & A. Turovski (2003) Peipsi whitefish, *Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakow. pp. 131-134. In: E. Ojaveer, E. Pihu & T. Saat (ed.) *Fishes of Estonia*, Estonian Academy Publisher, Tallin.
- Lenz, J. (1948) Die Edelmaräne in den Plöner Seen. *Archiv für Fischereiwissenschaften*. 1948;1:163–73
- Luczynski, M., A. Mamcarz, P. Brzuzan & K. Demska-Zakes (1999) Introgressive hybridization of the introduced peled (*Coregonus peled*) with the native whitefish (*Coregonus lavaretus*) threatens indigenous coregonid populations: a case study. pp. 188-205. In: S. Mustafa (ed.) *Genetics in Sustainable Fisheries Management*, Blackwell Science Ltd.
- Lusk, S., V. Luskova & L. Hanel (2010) Alien fish species in the Czech Republic and their impact on the native fish fauna. *Folia Zoologica* 59: 57-72.
- Malinski, M., E. Trucchi, D. J. Lawson & D. Falush (2018) RADPainter and fineRADstructure: Population inference from RADseq data. *Molecular Biology and Evolution*, 35(5), 1284–1290.
- Mamcarz, A. (1992) Review of 17 years of attempts to introduce *Coregonus peled* Gmel. into Polish lakes. *Acta Academiae Agriculturae ac Technicae Olstenensis* 1992: 15-29.
- Martin, M. (2011) *Cutadapt* removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads, *EMBnet. J.*, 2011, 17, 10-12.
- Mehner, T., K. Pohlmann, D. Bittner & J. Freyhof (2018) Testing the devil's impact on southern Baltic and North Sea basins whitefish (*Coregonus* spp.) diversity. *BMC Evolutionary Biology* 18:208, 1-16.
- Melzer, A. (1994) *Die Große Maräne in den Osterseen*. In: 90 Jahre die Gesplißten 1994: 18-24.
- Müller, H. (1969) Die Peledmaräne (*Coregonus peled* Gmelin) in den Gewässern der Deutschen Demokratischen Republik. *Z. Fischerei N.F.* 17: 281-286.
- Mráz, L. (2017) Možnosti chovu a produkce sítě na území České republiky. Diplomová, Jihočeská univerzita v Ěeských Budějovicích, Ěeské Budějovice. 112 pp.
- Oelwein, C. (2010) Die Fische im Walchensee. In: *Die Geschichte des Walchensees und seiner Fischerei*. M. Boehm. Uffing am Staffelsee, Edition Alpenblick et Seenland GbR: Seiten 84-103.
- Østbye, K., L. Bernatchez, T. Naesje, K. Himberg & K. Hindar. (2005) Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers. *Molecular Ecology* 14(14): 4371-4387.
- Pamminger-Lahnsteiner, B., K. A. Winkler & J. Wanzenböck (2010) Verschwinden unsere heimischen Reinanken im Mondsee durch den Besatz mit Maränen? *Österreichs Fischerei* 63: 300-311.
- Pamminger-Lahnsteiner, B., S. Weiss, K. A. Winkler & J. Wanzenböck (2009) Composition of native & introduced mtDNA lineages in *Coregonus* sp. in two Austrian lakes: evidence for spatio-temporal segregation of larvae? *Hydrobiologia* 632: 167-175.
- Pamminger-Lahnsteiner, B., K. A. Winkler, S. Weiss & J. Wanzenböck (2008) Does segregated spawning time prevent the introgression of stocked whitefish species into native species? A

- morphometric and genetic study in Lake Mondsee, Austria. *Advances in Limnology* 63 (Biology and Management of Coregonid Fishes): 197-208.
- Paradis E. & K. Schliep (2018) ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526-528.
- Popovic, D., M. Szczepkowski, T. Heese & P. Weglenski (2016) Introgression of peled (*Coregonus peled*) into European whitefish (*C. lavaretus*) in Poland. *Conservation Genetics* 17: 503-508,
- Price, A., N. Patterson, R. Plenge, M. Weinblatt, N. Shadick & D. Reich (2006) Principal components analysis corrects for stratification in genome wide association studies. *Nature Genetics* 38, 904-909
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Rettenbeck, H. (1992) Die Entwicklung der Fischfauna im Königssee. *Forschungsberichte Nationalpark Berchtesgaden* 24, 115-154.
- Savvaitova, K.A. & T. Petr (1992) Fish & fisheries in Lake Sevan, Armenia & in some other high altitude lakes of Caucasus, Seiten 279-304.. , In: T. Petr. (d.) *Fish and Fisheries at higher altitudes: Asia*. FAO Fisheries Tech. Pap. No: 385 , FAO, Rome, 304 Seiten.
- Schmidt, G. (2012) Forschungsvorhaben Vorstudie (Literaturrecherche) zur bayerischen Renkenvielfalt (A/10/15), *Bayerische Landesanstalt für Landwirtschaft Institut für Fischerei*: 34.
- Steinmann, P. (1950) Monographie der schweizern Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 12(1-2): 340-491.
- Steinmann. P. (1939) Zur Frage der Systematik der schweizerische Coregonen. 1. Und 2. *Mitt. SFZ* 47 (Heft 10 und 12),
- Šusta, J. (1898) Fünf Jahrhunderte der Teichwirtschaft zu Wittingau. Ein Beitrag zur Geschichte der Fischzucht mit besonderer Berücksichtigung der Gegenwart. Herrcke & Lebeling, Stettin: 1-232.
- Thienemann, A. (1916) Die Unterschiede zwischen der grossen Maräne des Madüses und des Selentersees. *Zoologischer Anzeiger* 48: 97-101
- Trautman, Milton B. (1981). *The Fishes of Ohio*. Columbus, Ohio: Ohio State University Press. 782 Seiten.
- Vogt, C. & B. Hofer (1909) *Salmoniden*. In: Grote, Vogt & Hofer: *Die Süßwasserfische von Mitteleuropa*. Barmen, Wilhelm Grote: 293-369.
- von dem Borne, M. (1881) *Die Fischerei-Verhältnisse des Deutschen Reiches, Österreich-Ungarns, der Schweiz und Luxemburgs*. Moeser, Berlin 1881, 307 Seiten.
- von dem Borne-Berneuchen, M. (1887) *Kurze Anleitung zur Fischzucht in Teichen*. 3. Verm. Und verb. Auflage. Verlag J. Neumann, 63 Seiten.
- von Paula Schrank, F. (1783) Kurze Nachrichten und Auszüge aus Briefen unserer auswärtigen gelehrten Freunde. Nr. 9. Auszüge aus Briefen an den Herrn Bloch, von den Herrn von Paula Schrank und Herrn D. Wartmann. *Schriften der Berlinischen Gesellschaft Naturforschender Freunde* 4(27): 426-431.
- von Siebold, C. T. E. (1863) *Salmoniden. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa*. Leipzig, Wilhelm Engelmann: 53-61.
- von Westenrieder, L. (1784) *Beschreibung des Wurm- oder Starenbergersees, und der umliegenden Schlösser samt einer Landkarte*. München, 163 Seiten.

- Vonlanthen, P., D. Bittner, A. G. Hudson, K. A. Young, R. Müller, B. Lundsgaard-Hansen, D. Roy, S. Di Piazza, C. R. Largiader & O. Seehausen (2012) Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature* 482: 357-362.
- Vonlanthen, P., D. Roy, A. G. Hudson, C. R. Largiader, D. Bittner & O. Seehausen (2008) Divergence along a steep ecological gradient in Lake whitefish (*Coregonus* sp.). *Journal of Evolutionary Biology* 22(3): 498-514.
- Wagler, E. (1950) Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes XI. Herkunft und Einwanderung der Voralpencoregonen. *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München* 1: 3-62.
- Wagler, E. (1940) Die Fischerei am Simssee. *Allgemeine Fischerei-Zeitung* 1940(5): 1-4.
- Wagler, E. (1939) Der Wagingersee und die in ihm lebende kleine Maräne. *Allgemeine Fischerei-Zeitung* 1939(22/23): 1-7.
- Wagler, E. (1938) Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes X. Die Bewirtschaftung der Coregonenseen. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 37: 1-130.
- Wagler, E. (1937) Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes IX. Die Systematik der Voralpencoregonen. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 35(1-6): 345-446.
- Wagler, E. (1932a) Die Biologie der Renken (Coregonen) in den subalpinen Seen. *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München* 40: 69-79.
- Wagler, E. (1932b) Die Coregonen des Voralpengebietes - VI. Die Schwebrenken des Chiemsees. *Archiv für Hydrobiologie* 24: 282-300.
- Wagler, E. (1932c) Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes. V. Der Silberfelchen des Untersees. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 26(3-4): 195-222.
- Wagler, E. (1930a) Der Bestand an Blaufelchen (*Coregonus wartmanni* Bloch) im Bodensee und die Bewirtschaftung der alpinen Renkenseen. *Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung* 58: 1-68.
- Wagler, E. (1930b) Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes - II. Die Schwebrenke des Tegernsees. *Archiv für Hydrobiologie* 21: 455-469.
- Wagler, E. (1930c) Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes - II. Die Schwebrenke des Ammersees. *Archiv für Hydrobiologie* 21: 470-482.
- Weber, J.C. (1851) *Abbildungen der Fische, die in den Flüssen und Seen von Bayern vorkommen*. München, 46 Seiten plus Tafeln.
- Winkler, A.K., S. Weiss, B. Pamminer-Lahnsteiner & J. Wanzenböck (2013) Multiple stocks of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) complex in the pre-alpine Lake Traunsee: recommendations for habitat specific conservation units. *Advanc. Limnol.* 64, 289-301
- Winkler, K.A., B. Pamminer-Lahnsteiner, J. Wanzenböck & S. Weiss (2011) Hybridization & restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments. *Molecular Ecology* 20(3): 456-472.