

Erfassung und Dokumentation der genetischen Vielfalt der Seeforelle (*Salmo trutta lacustris*) in Deutschland Abschlussbericht

erstellt im Auftrag des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft
über die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung



Maj Wetjen, Thomas Schmidt, Christian Löb, Ralf Schulz

**Institut für Umweltwissenschaften
Universität Koblenz-Landau
Fortstrasse 7, 76829 Landau/Pfalz**

Projektnummer: 2815BE002

Projektlaufzeit: 14.12.2015 - 31.10.2018

Berichtszeitraum: 14.12.2015 - 31.10.2018

Zusammenarbeit mit anderen Stellen:

Fachausschuss Aquatische Genetische Ressourcen,
Sachverständigenausschuss der Internationalen Bevollmächtigtenkonferenz
für die Bodenseefischerei, Fischereibehörden und Forschungsstellen der
Bundesländer und Regierungspräsidien, fischerei-, naturschutz- und
tierschutzrechtliche Genehmigungsbehörden, Fischereiverbände, externe
Fachkollegen, Inhaber von Fischereirechten

Zitiervorschlag:

Wetjen, M., Schmidt, T., Löb, C., Schulz, R. (2018) Erfassung und Dokumentation der genetischen Vielfalt der Seeforelle (*Salmo trutta lacustris*) in Deutschland. Abschlussbericht an die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung, Institut für Umweltwissenschaften, Universität Koblenz-Landau, Landau, Deutschland, 78 S.

Planung: Christian Löb, Thomas Schmidt, Maj Wetjen, Ralf Schulz

Bearbeitung: Maj Wetjen, Christian Löb, Britta Wahl-Ermel, Anne Schrimpf, Thomas Schmidt, Ralf Schulz

Bericht: Maj Wetjen, Thomas Schmidt, Christian Löb, Ralf Schulz

Titelfoto: Thomas Schmidt

Die Autoren bedanken sich bei dem Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft für die Finanzierung des Projektes. Für die gute Zusammenarbeit gilt der Dank der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung, dem Fachausschuss Aquatische Genetische Ressourcen, dem Sachverständigenausschuss der Internationalen Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei, den Fischereibehörden und Forschungsstellen der Bundesländer und Regierungspräsidien, den zuständigen fischerei-, naturschutz- und tierschutzrechtlichen Genehmigungsbehörden, den Fischereiverbänden, den mitarbeitenden externen Fachkollegen, sowie den beteiligten Inhabern von Fischereirechten.

Vorwort

Dieser Abschlussbericht beschreibt die Arbeiten im Rahmen der Untersuchung "Erfassung und Dokumentation der genetischen Vielfalt der Seeforelle (*Salmo trutta lacustris*) in Deutschland" für den Projektzeitraum von Dezember 2015 bis Oktober 2018.

Gegenstand der Untersuchung ist die populationsgenetische Charakterisierung von Seeforellenbeständen aus bayerischen Voralpenseen und dem Bodensee sowie deren Zuflüssen und weiteren Zuchtstämmen der Seeforelle. Die mittels Mikrosatelliten- und Sequenz-Analysen gewonnenen Informationen sollen dabei die Basis für ein geeignetes Management zur Aufrechterhaltung der Seeforellenbestände bilden. Anhand der erhobenen Daten sollen geeignete Maßnahmen zur nachhaltigen Nutzung fachlich abgeleitet werden und als Grundlage dienen, um die Aufrechterhaltung der Vielfalt dieser aquatischen genetischen Ressource zu gewährleisten. Die erhobenen Daten werden der AGRDEU-Datenbank der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung (BLE) bereitgestellt.

Inhalt

Vorwort	1
Inhalt.....	ii
Abbildungsverzeichnis.....	iii
Tabellenverzeichnis.....	iv
1. Ziele und Aufgabenstellung des Projekts	1
2. Planung und Ablauf des Projekts	3
3. Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde.....	11
4. Material und Methoden.....	14
4.1 Auswahl der untersuchten Bestände.....	14
4.2 Untersuchte Gewässer.....	14
4.3 Benennung der Phänotypen.....	24
4.4 Genetische Analysen.....	24
4.4.1 DNA-Extraktion	24
4.4.2 Sequenz-Analysen.....	25
4.4.3 Mikrosatelliten-Analysen	25
4.5 Datenanalyse	28
4.5.1 Sequenzen.....	28
4.5.2 Mikrosatelliten.....	29
5. Ausführliche Darstellung der Ergebnisse.....	31
5.1 Sequenz-Analysen	31
5.2 Mikrosatelliten-Analyse.....	38
6 Nutzen und Verwertbarkeit der Ergebnisse.....	55
6.1 Bewertung der untersuchten Populationen.....	55
6.2 Managementempfehlungen.....	59
7 Zusammenfassung.....	64
8 Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen und Hinweise auf weiterführende Fragestellungen	65
9 Literaturverzeichnis	69
10 Anhang	74

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Ursprünglicher Zeitplan des Projekts	4
Abbildung 2: Lage der Untersuchungsgebiete	15
Abbildung 3: Haplotypen-Netzwerk nach Phänotyp	32
Abbildung 4: Haplotypen-Netzwerk nach Populationen	33
Abbildung 5: Haplotypendiversität je Population	34
Abbildung 6: Mittlere Allelzahl je Population	38
Abbildung 7: Faktorielle Korrespondenzanalyse von 33 Populationen der See- und Bachforelle	42
Abbildung 8: Faktorielle Korrespondenzanalyse von 18 Populationen der See- und Bachforelle aus dem Donaueinzugsgebiet	43
Abbildung 9: Faktorielle Korrespondenzanalyse von 15 Populationen aus dem Bodenseeraum	44
Abbildung 10: Faktorielle Korrespondenzanalyse von 15 natürlichen Populationen aus dem Donaueinzugsgebiet nach Phänotyp	46
Abbildung 11: Faktorielle Korrespondenzanalyse von 15 natürlichen Populationen aus dem Bodenseeraum nach Phänotyp	47
Abbildung 12: Faktorielle Korrespondenzanalyse von 10 Zuchtstämmen nach Phänotyp	48
Abbildung 13: STRUCTURE-Analyse aller Populationen	52
Abbildung 14: STRUCTURE-Analyse der Populationen des Donaueinzugsgebietes nach Phänotyp	53
Abbildung 15: STRUCTURE-Analyse der Populationen aus dem Bodenseeraum nach Phänotyp	54

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Übersicht der Populationen.....	26
Tabelle 2: Übersicht der Mikrosatellitenmarker.....	27
Tabelle 3: Ergebnisse der Sequenz- und Mikrosatelliten-Analysen je Population	35
Tabelle 4: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten aller Individuen	37
Tabelle 5: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten der Individuen aus dem Bodenseeraum	37
Tabelle 6: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten der Individuen aus dem Bodenseeraum nach Phänotyp	37
Tabelle 7: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten der Individuen aus dem Donaueinzugsgebiet nach Phänotyp	38
Tabelle 8: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten aller Individuen.....	40
Tabelle 9: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten der Individuen aus dem Bodenseeraum	40
Tabelle 10: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten der Individuen aus dem Bodenseeraum nach Phänotyp.....	40
Tabelle 11: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten der Individuen aus dem Donaueinzugsgebiet nach Phänotyp .	40
Tabelle 12: Gegenüberstellung der geplanten und der bearbeiteten Proben	68
Tabelle 13-A1: Paarweise F_{ST} - und Φ_{ST} -Werte zwischen den Populationen	74
Tabelle 14-A2: Liste der Haplotypennamen und verwendeter Codes.....	76
Tabelle 15-A3: Ausführliche Ergebnisse der Sequenz- und der Mikrosatelliten-Analysen je Population	77

1. Ziele und Aufgabenstellung des Projekts

Die biologische Diversität ist ein international anerkanntes Schutzgut und umfasst sowohl die Vielfalt der Ökosysteme, die inter- und intraspezifische Vielfalt der Arten als auch die genetische Vielfalt. Die nachhaltige Nutzung der genetischen Ressourcen wurde im Jahr 1993 in dem von Deutschland ratifizierten Übereinkommen über die biologische Vielfalt (CBD) als Ziel verfasst. Ebenso ist das Prinzip „Schutz durch Nutzung“ im nationalen Fachprogramm „Aquatische Genetische Ressourcen (AGR)“ des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) verankert. Als Grundvoraussetzung zur Umsetzung des Nationalen Fachprogramms und zur Sicherung der aquatischen genetischen Ressourcen ist eine Erhebung und Dokumentation der genetischen Diversität und der genetischen Charakteristika von Wildpopulationen der Fischarten in Deutschland unerlässlich. Das Prinzip setzt die geeignete Berücksichtigung von evolutionsbiologisch als eigenständig zu betrachtende Populationen innerhalb einzelner Arten voraus. Dabei ist es von Bedeutung, nicht nur die genetische Diversität der Arten an sich zu erhalten, sondern auch den Prozess der Evolution zu gewährleisten. Die innerartliche Diversität stellt dabei die Grundbasis dar, um auf eine sich verändernde Umwelt reagieren zu können.

Die Seeforelle kommt in Deutschland natürlicherweise im Bodensee sowie in den bayerischen Alpenvorseen vor. Während die Art Bachforelle (*Salmo trutta*) in Deutschland insgesamt nicht als gefährdet eingestuft wird, so gilt deren Ökotyp Seeforelle derzeit in den Gewässern Bayerns als stark gefährdet. Viele Populationen genutzter und/oder bewirtschafteter Fischarten sind z.T. deutlich durch anthropogene Einflüsse wie Besatzmaßnahmen, Gewässerverbauung und Gewässerverschmutzung genetisch beeinflusst wurden, sodass der ursprüngliche genetische Zustand überformt ist.

Ziel dieser Studie ist es, die genetische Diversität und Variabilität der Seeforelle in den bayerischen Seen und dem Bodensee zunächst zu erfassen. Weiterhin ist festzustellen, ob sich die beiden Ökotypen See- und Bachforelle innerhalb der untersuchten Seen und deren Zuflüssen genetisch voneinander unterscheiden lassen. Auf der Basis der gewonnenen Informationen sollen geeignete Maßnahmen zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der genetischen Ressourcen der Seeforelle fachlich abgeleitet werden. Die erhobenen Daten werden für die AGRDEU-Datenbank

der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung (BLE) aufbereitet und dokumentiert.

2. Planung und Ablauf des Projekts

Für die Durchführung des gesamten Projekts war ursprünglich der Zeitraum vom 14. Dezember 2015 bis zum 15. Juni 2018 (30 Monate) geplant. Es waren elf sich z.T. überschneidende Arbeitsphasen vorgesehen. Der geplante zeitliche Verlauf der einzelnen Arbeitsphasen ist in Abbildung 1 tabellarisch dargestellt. Zu gewissen Abweichungen von diesem Zeitplan kam es zunächst durch Ausfälle bei der Beschaffung von Probenmaterial aus zwei der zur Untersuchung vorgesehenen Seen. Die Möglichkeit, sehr umfangreiches Probenmaterial aus dem Bodensee und seinen Zuflüssen mit in die Untersuchungen einzubeziehen, zog allerdings ab dem Frühjahr 2018 beträchtliche Änderungen des Projektverlaufs nach sich. Auf Nachfrage des Auftraggebers sollten Gewebeproben und Daten der Forellenbestände des Bodenseegebiets aus den Untersuchungen von Behrmann-Godel (2014, 2015), sowie weitere, noch nicht untersuchte Proben von Bodensee-Seeforellen aus dem Bestand der Internationalen Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei in die Studie integriert werden. Insgesamt hat sich dadurch die Anzahl an zu untersuchenden Proben etwa verdoppelt und der Bearbeitungszeitraum wurde um 4,5 Monate bis zum 31.10.2018 verlängert. Weitere Details werden im Abschnitt 7 „Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen“ dargestellt. Der zeitliche Verlauf der einzelnen Arbeitsphasen wird im Folgenden beschrieben.

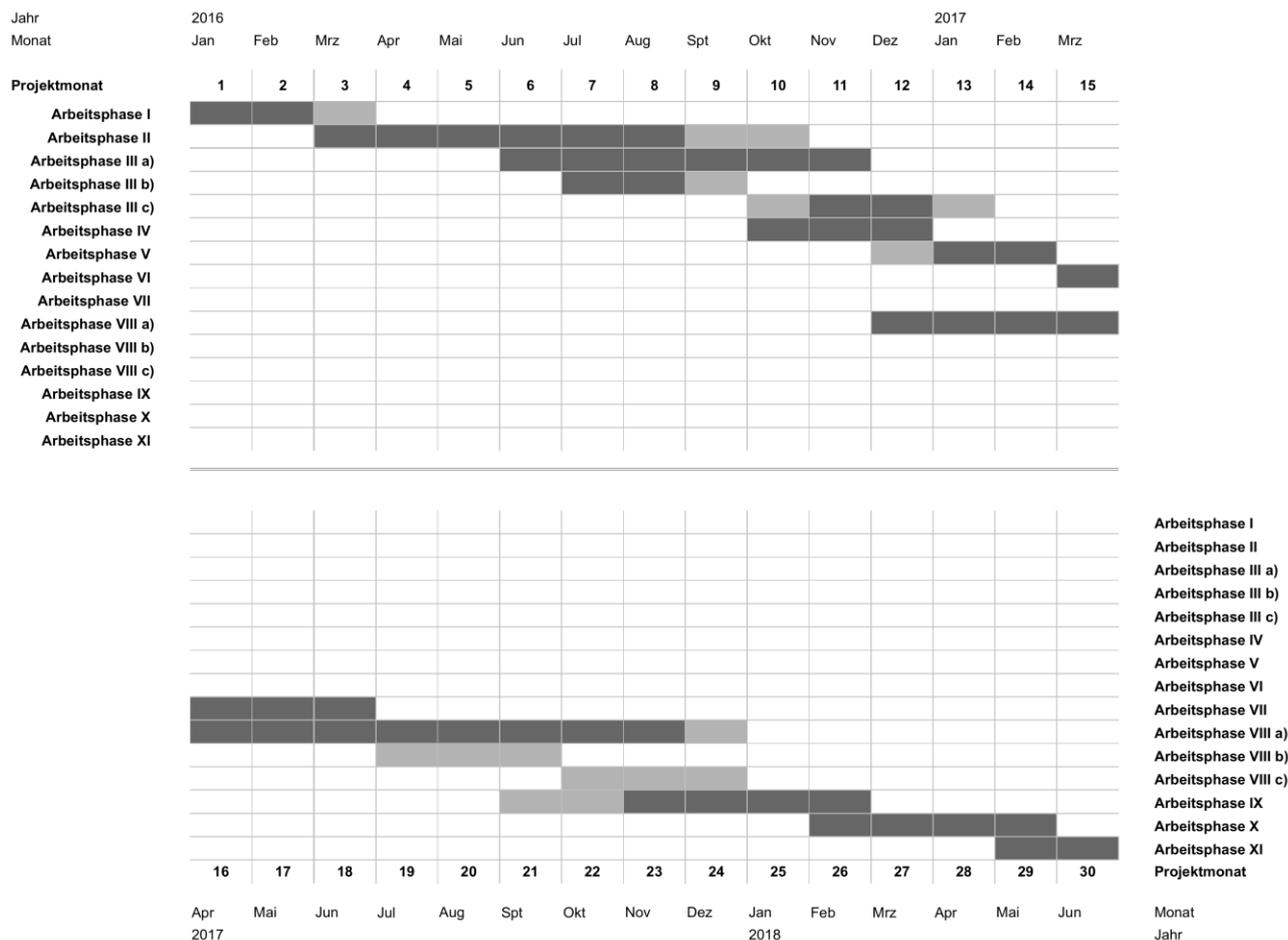


Abbildung 1: Ursprünglicher Zeitplan für den gesamten Projektzeitraum von Dezember 2015 bis Juni 2018.

Arbeitsphase I

Für dieses Projekt waren die Untersuchungsgewässer vorgegeben. Im Wesentlichen beinhaltete daher das Ziel der ersten Arbeitsphase zum einen die Identifizierung von drei zu untersuchenden Zuchtstämmen der Seeforelle in Bayern und zum anderen die Herstellung notwendiger Kontakte, sowie der Informationsbeschaffung.

Es wurden die einschlägigen Behörden und Einrichtungen des Landes Bayerns kontaktiert um Informationen über die zur Untersuchung vorgesehenen Bestände der Seeforelle zu erhalten. Ferner wurden Informationen zu Maßnahmen, in deren Zuge Probenahmen erfolgen könnten, abgefragt. Für die Beprobungen der Seeforellen in den Voralpenseen wurden die jeweiligen Fischereigenossenschaften, in welchen die ansässigen Berufsfischer organisiert sind, kontaktiert.

Weiterhin wurden Informations- und Literaturrecherchen durchgeführt. Alle

recherchierten, artbezogenen Informationen wurden mit geographischen und ökologischen Daten, wie Gewässertypen, Verbreitungsdaten und Bewirtschaftung zusammengeführt.

Die Ziele der ersten Arbeitsphase wurden weitestgehend erreicht. Wie vorgesehen konnte im Anschluss mit der weiteren, konkreten Planung der Beprobungen begonnen werden.

Arbeitsphase II

Die Vorbereitung der Freiland-Datenerhebungen erfolgte in Arbeitsphase II. Hierzu zählte die Einholung von tierschutzrechtlichen Genehmigungen bei den zuständigen Veterinärämtern. Diese konnten nach deutlichen Verzögerungen im Antragsverfahren, letztlich jedoch noch rechtzeitig, im September 2017 erwirkt werden. Die fischereirechtlichen Genehmigungen wurden über die Fachberatung für Fischerei des Bezirks Oberbayern realisiert. Für Beprobungen der Seeforellen aus den Fängen der Berufsfischerei wurden die Fischer mit vorgefertigten Gefäßen für die Gewebeproben und einheitlichen Protokollbögen ausgestattet. Die Verteilung an die einzelnen Fischereien erfolgte über die Fischereigenossenschaften.

Arbeitsphase III

In der dritten Arbeitsphase fanden die ersten Probenahmen statt. Da für die Entnahme von Gewebe aus den Fängen der Berufsfischerei keine weiteren Genehmigungen notwendig waren, konnten hier die Probensammlungen unmittelbar beginnen. Die Seeforelle wird nicht gezielt kommerziell befischt. Es war daher zunächst kaum abzusehen, in welchem Zeitraum die notwendigen Anzahlen an Proben zusammenkommen würden. Tatsächlich gab es hier erhebliche Unterschiede zwischen den Seen. Insgesamt war der Verlauf dieser Probenahmen jedoch zufriedenstellend. Eine Ausnahme hiervon stellt der Königssee dar. Hier scheint der Bestand der Seeforelle in den letzten Jahren völlig zusammengebrochen zu sein. Seit etwa 2013 liegen weder Netzfänge noch Hinweise auf Fänge der Angelfischerei vor (pers. Mitt. T. Amort, B. Gum).

Auf Grund der zunächst noch nicht vorliegenden tierschutzrechtlichen Ausnahmegenehmigungen wurden im Herbst 2016 noch keine Beprobungen der Zuflüsse der Seen durchgeführt. Hierfür war ausreichend Zeit in Arbeitsphase VIII b) im Jahr 2017 vorgesehen. Gleiches gilt für die Untersuchung der Zuchtbetriebe. Entsprechende Vereinbarungen mit den Betreibern konnten im Jahr 2016 plangemäß getroffen werden. Die Untersuchungen sollten dann aber in Arbeitsphase VIII c) durchgeführt werden.

Arbeitsphase IV

Die Arbeitsphase IV diente zunächst, wie vorgesehen, der Etablierung von 10 Mikrosatellitenmarkern im genetischen Labor. Die Seeforellen sollten anhand von 22 Markern untersucht werden. Zwölf der zu verwendenden Marker waren in unserem Labor bereits etabliert, so dass gemäß den Untersuchungszielen zehn weitere Marker in zwei weiteren Multiplex-PCR-Programmen neu etabliert wurden. Die laborgenetischen Methoden für die ebenfalls zu untersuchenden Sequenzen der mitochondrialen Kontrollregion waren ebenfalls bereits aus früheren Untersuchungen etabliert.

Anschließend wurden in Arbeitsphase IV, beginnend im Oktober 2016 die Extraktion der DNA und die genetischen Laboranalysen (Mikrosatelliten- und Sequenz-Analysen) der bis dahin vorliegenden Proben durchgeführt. Abweichend von der ursprünglichen Planung wurde Arbeitsphase IV bis in den Februar 2017 verlängert, um für die anschließenden ersten Auswertungen (Arbeitsphase V) Rohdaten von mehr Proben zur Verfügung zu haben.

Arbeitsphase V

Auswertungen der ersten Daten wurde zwischen Januar und März 2017 durchgeführt. Genetische Werte und Indizes für die einzelnen Populationen wurden berechnet. Die genetischen und die morphometrischen Daten wurden zudem in der AGRDEU Datenbankstruktur dargestellt.

Arbeitsphase VI

Während der Arbeitsphase VI wurde eine Präsentation der ersten Ergebnisse mit einem Ausblick auf den weiteren Projektverlauf erstellt und im Februar 2017 auf der 13. Sitzung des Fachausschusses „Aquatische genetische Ressourcen“ in Nonnenhorn vorgestellt und diskutiert. Anschließend wurde ein Zwischenbericht über den Stand der Arbeiten und die weiteren Erfolgsaussichten unter Berücksichtigung der Diskussion der Ergebnispräsentation angefertigt und termingerecht im Juni 2017 vorgelegt.

Arbeitsphase VII

In der Arbeitsphase VII wurde als primäres Ziel der Abschluss des tierschutzrechtlichen Genehmigungsverfahrens verfolgt. Es wurden Rückfragen der Genehmigungsbehörden bearbeitet und ergänzend geforderte Dokumente erstellt. Dieser Prozess konnte erst im September 2017 endgültig zu einem erfolgreichen Abschluss gebracht werden. Damit traten Verzögerungen der Beprobungen in den Zuflüssen der Seen ein (Arbeitsphase VIII b)). Für die Beprobung der Zuchtstämme hingegen hatte dies keine Bedeutung. Hier sollte ohnehin die Laichreife der Tiere abgewartet werden, so dass die Untersuchungen im laufenden Produktionsbetrieb ohne zusätzliche Belastung für die Tiere durchgeführt würden.

Parallel dazu wurden Recherchen intensiviert, um ein geeignetes Ersatzgewässer für den Königssee zu identifizieren. Eine Fischbestandserhebung am Titisee, in deren Zuge Gewebeprobe hätten genommen werden können, blieb leider hinsichtlich der Seeforellen erfolglos. Ein weiterer geeigneter Seeforellenbestand, der nicht rein durch Besatzmaßnahmen erhalten wird und für den zugleich realistische Aussichten auf eine erfolgreiche Beprobung in ausreichender Stückzahl bestanden, konnte letztlich nicht identifiziert werden. Daher wurden jeweils in Absprache mit dem Auftraggeber und unter Einbeziehung der Fachberatung für Fischerei des Bezirks Oberbayern mehrere alternative Probennahmen vorbereitet. Hier wurden v.a. ein für das Ammerseegebiet relevanter Zuchtstamm der Bachforelle, sowie mehrere Bäche im Einzugsgebiet des Ammersees in Betracht gezogen.

Arbeitsphase VIII

Trotz der bereits genannten Verzögerung konnten die Beprobungen der Zuflüsse der Seen weitestgehend plangemäß durchgeführt werden. Mit Ausnahme des Mühlbachs (N=20) konnte in allen Untersuchungsgewässern die notwendige Anzahl von ≥ 30 Proben genommen werden. Der Mühlbach, ein direkter Zufluss des Ammersees, war als möglicher Ausgleich in die Untersuchungen aufgenommen worden. Da hier keine 30 Proben gewonnen werden konnten, wurden weitere Probennahmen im oberen Einzugsgebiet der Ammer durchgeführt. Hier konnten wiederum in drei Strecken jeweils 10 - 20 Proben genommen werden.

Für den Ammersee, den Chiemsee, den Starnberger See und den Walchensee wurden ebenfalls jeweils mindestens 30 Proben genommen. Während der gesamten Beprobungsphase wurde mehrfach bei den einzelnen Betrieben und/oder Fischereigenossenschaften der Verlauf der Probenahmen nachgefragt. Für den Tegernsee lag zunächst die Information vor, dass zumindest ca. 20 Proben genommen worden waren. Im Dezember 2017 stellte sich jedoch sehr überraschend heraus, dass diese Proben aber tatsächlich dort nicht mehr vorliegen. Damit wäre nach dem Königssee ein zweiter der ursprünglich für die Untersuchung vorgesehenen bayerischen Seen unberücksichtigt geblieben. Da beim Tegernsee anders als beim Königssee eine Untersuchung nicht grundsätzlich unmöglich war, wurde nach Absprache mit dem Auftraggeber zunächst über die Fachberatung für Fischerei des Bezirks Oberbayern eruiert, ob und in welchem Zeitraum weitere Probenahmen am Tegernsee aussichtsreich wären. Die Erfolgchancen, bis zum Frühsommer eine relevante Anzahl Proben aus dem Tegernsee gewinnen zu können, wurde angesichts der Bedeutung der Seeforellenpopulation dieses Gewässers für das Gesamtprojekt als rechtfertigend für eine Verlängerung des Bearbeitungszeitraums erachtet. Daher wurde mit dem Auftraggeber die Verlängerung des Projektes um drei Monate vereinbart. Leider erbrachte die Verlängerung der Probenahmen am Tegernsee bis in der Frühsommer 2018 lediglich sieben Proben.

Erweiterung der Untersuchungen um das Bodenseegebiet

Im Februar 2018 wurden bei der 14. Sitzung des Fachausschusses „Aquatische genetische Ressourcen“ in Starnberg weitere Zwischenergebnisse des Projektes

vorge stellt. In Folge dessen wurde vom Auftraggeber angefragt, ob und in welchem Umfang eine Erweiterung der Untersuchungen basierend auf dem Probenmaterial der Untersuchungen von Behrman-Godel (2014, 2015) und möglicherweise weiteren Proben des Sachverständigenausschusses der Internationalen Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei auf das Bodenseegebiet zu realisieren wäre. Nach einem intensiven Abstimmungsprozess wurde eine Erweiterung der Untersuchungen um ca. 550 Proben aus dem Bodensee, seinen Zuflüssen, sowie relevanten Zuchten bis zum 31.10.2018 vereinbart. Weitere Informationen zu diesen Probensets werden im Abschnitt 7 „Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen“ dargestellt.

Arbeitsphase IX

Die laborgenetischen Analysen konnten in Arbeitsphase IX für die vorhandenen Proben aus dem bayerischen Untersuchungsgebiet wie geplant erfolgreich durchgeführt werden. Zur Bearbeitung der Proben aus dem Bodenseegebiet (und dem Tegernsee) wurde diese Arbeitsphase jedoch bis in den August 2018 verlängert. Diese Gewebeproben wurden anhand der 22 Mikrosatelliten-Loci vollständig neu analysiert. Ein Teil dieser Loci wurde zwar bereits von Behrman-Godel (2014, 2015) verwendet, aber die gemeinsame Analyse von Rohdaten aus verschiedenen Laboren setzt einen mitunter sehr zeit- und kostenintensiven Kalibrierungsprozess voraus. Die vollständige Neubearbeitung erschien daher wesentlich effektiver und erhöht zudem die Datensicherheit erheblich. Untersuchungen der mitochondrialen Kontrollregion wurden nur ergänzend für bestimmte Populationen durchgeführt, da für Sequenzdaten anders als bei den Mikrosatelliten-Analysen keinerlei Kalibrierungen zwischen Laboren notwendig sind. Eine besondere Herausforderung stellte der Erhaltungszustand der (zum Teil als Extrakt vorliegenden) DNA dar. Teile des Materials zeigten bereits Degradationserscheinungen, so dass etliche Messungen wiederholt oder verworfen werden mussten. Für einen kleinen Teil des Probenmaterials waren keine Messungen möglich. Insgesamt konnte trotzdem die angestrebte Anzahl an Populationen und Proben je Population realisiert werden.

Arbeitsphase X

Entsprechend der oben genannten Verzögerung und der Untersuchungserweiterung wurde die Auswertung der Daten in der Arbeitsphase X bis September 2018 verlängert. Ab April konnte mit der Aufbereitung der Sequenzdaten, sowie ergänzender Daten, wie zur Morphometrie oder zur Geografie der Proben aus dem Bodenseegebiet begonnen werden. Das Ziel hierbei war es, einen konsistenten Datensatz über das gesamte, erweiterte Untersuchungsgebiet herzustellen.

Arbeitsphase XI

In Arbeitsphase XI wurde im September und Oktober 2018 der vorliegende Abschlussbericht erstellt. Zu diesem Bericht wurde eine „Darstellung, Wertung und Anwendung der Ergebnisse für Zwecke des BMEL“, eine Kurzfassung sowie ein englischsprachiger Abstract angefertigt. Die erhobenen Daten wurden in der AGRDEU Datenbankstruktur dargestellt, sowie ein Datenblatt mit Informationen über die verwendeten Mikrosatellitenmarker erstellt.

3. Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde

Die europäische Forelle (*Salmo trutta*) weist eine hohe phänotypische Variabilität auf. Im Wesentlichen werden drei Ökotypen unterschieden: Die stationäre Bachforelle, die anadrome Meerforelle und die potamodrome Seeforelle. Diese drei Ökotypen können in den Zuflüssen koexistieren, weshalb angenommen wird, dass sie sich untereinander kreuzen (Hindar et al. 1991) und demnach der gleichen Population angehören können. Ein Teil des Bestandes wandert jedoch aufgrund verschiedener Umweltfaktoren wie der Individuendichte, dem Raumangebot und der Nahrungsverfügbarkeit ab (Kallio-Nyberg et al. 2002). Die Seeforelle (früher: *Salmo trutta lacustris*) wandert zur Fortpflanzung in die Zuflüsse der Seen und kann dabei Strecken von über 100 Kilometern zurücklegen (Gum et al. 2013).

Die Seeforelle kam in Deutschland ursprünglich in den Seen des gesamten Alpen- und Voralpenraums vor. Die Bestände in den bayerischen Seen brachen jedoch in den 1960-70er Jahren dramatisch ein, sodass lediglich im Walchensee und im Königssee noch nennenswerte Bestände nachzuweisen waren (Gum et al. 2013). Durch die Wiederherstellung der Durchgängigkeit der Laichgewässer, eine verbesserte Wasserqualität, strengere fischereiliche Bestimmungen sowie Jahrzehnte langer Nachzucht und Seeforellenbesatz kann derzeit wieder eine Erholung der Bestände verzeichnet werden. Dennoch gilt die Seeforelle in Bayern und Baden-Württemberg als stark gefährdet. Aufgrund von Besatzmaßnahmen kommt die Seeforelle mittlerweile aber auch über ihr natürliches Verbreitungsgebiet hinaus in einigen Talsperren, Stau- und tiefen Baggerseen vor (Gum et al. 2013).

Über die Phylogeographie der Seeforelle ist derzeit relativ wenig bekannt. Da aber Seeforellen sowohl aus Bachforellen, als auch Bachforellen aus Seeforellen, hervorgehen können, wird an dieser Stelle Bezug auf die Phylogeographie der Bachforelle genommen. Die beiden Ökotypen Bachforelle und Seeforelle stellen demnach keine unterschiedlichen Arten oder Unterarten, sondern lediglich unterschiedliche Ausprägungsformen der Forelle dar. Über die Phylogeographie der Bachforelle ist im Allgemeinen mehr bekannt. Eine großräumige phylogenetische Studie zur Bachforelle legten Bernatchez et al. (1992) vor. Hier wurden fünf verschiedene phylogenetische Gruppen identifiziert. Vier dieser Gruppen wurden

entsprechend ihrer wesentlichen geographischen Verbreitung bezeichnet: Die atlantische, danubische, adriatische und die mediterrane Linie (Bernatchez & Osinov 1995; Bernatchez 2001). Die fünfte Gruppe wurde nach ihrem besonderen Phänotyp aus dem Gebiet zwischen dem Po in Italien und der Soča in Slowenien, als Marmoratus-Linie benannt. Bernatchez (2001) beschrieb diese fünf phylogenetischen Gruppen als grundlegende evolutionär eigenständige Einheiten [‘Evolutionarily Significant Units’ (ESUs)]. Weitere Studien zeigten aber, dass innerhalb der von Bernatchez (2001) vorgeschlagenen Linien weitere relevante Unterteilungen festgestellt werden können. Auch auf der iberischen Halbinsel wurden genetisch und morphologisch distinkte Populationen autochthoner Bachforellen beschrieben, die auf ein oder mehrere vorher unbekannte glaziale Refugialgebiete schließen lassen (Cortey et al. 2009; Suárez et al. 2001; Vera et al. 2010, 2018). In Deutschland sind natürlicherweise zwei der fünf phylogenetischen Linien vertreten. Während die atlantische Linie in ganz Deutschland verbreitet ist, kommt die danubische Linie ausschließlich im Donaeinzugsgebiet vor. Weiteren Aufschluss über die genetische Konstitution der Bach- und Seeforelle in Deutschland lieferten die Studien von Schmidt et al. (2015) und Behrmann-Godel (2014, 2015).

Zur genetischen Diversität der Seeforelle innerhalb Deutschlands ist vor allem die Studie von Behrmann-Godel (2014, 2015) von Bedeutung. In dieser genannten Studie wurden Seeforellen im Bodensee sowie dessen Zuflüssen bereits genetisch untersucht. Die Studie legt die Vermutung nahe, dass Seeforellen unterschiedlicher Zuflüsse des Bodensees genetisch sehr differenziert sind. Dies weist darauf hin, dass Seeforellen ein ausgeprägtes Homing-Verhalten aufweisen und innerhalb der einzelnen Zuflüsse eigenständige und einheitliche Populationen bilden. Im Bodensee sind drei der bisher beschriebenen Linien der Forelle vertreten. Obwohl überwiegend Seeforellen der atlantischen Linie präsent sind, konnten zwei Individuen der danubischen und ein Individuum der Marmoratus-Linie nachgewiesen werden. Das Vorkommen dieser beiden Linien ist sehr wahrscheinlich auf Besatz zurückzuführen. Da der Bodensee z.T. mit Seeforellen aus den bayerischen Seen besetzt wurde, ist es möglich, dass die Bodenseeforellen auch einen Teil der genetischen Konstitution der Forellen aus den bayerischen Seen widerspiegeln. Auch wäre eine natürliche Durchmischung der verschiedenen Linien an Seeforellen in den unterschiedlichen Seen denkbar, da der süddeutsche Raum inklusive des Bodensees als Kontaktzone zwischen verschiedenen phylogenetischen Linien diverser Arten gilt (Barluenga et al.

2006, Weiss et al. 2011, Bartáková et al. 2018). Nach dem Ende des Pleistozäns wurde Mitteleuropa aus diversen Rückzugsgebieten wie der Iberischen Halbinsel, Italien und dem Balkan neu besiedelt, weshalb es zu einem Sekundärkontakt verschiedener Linien gekommen sein kann. Eine natürliche Durchmischung erscheint aber aufgrund der Ergebnisse der Studie von Behrmann-Godel (2015) sowie der Zusammenbrüche der Bestände in den 1960er Jahren und dem daraus resultierenden maßgeblichen Seeforellenbesatz in den Folgejahren als eher unwahrscheinlich.

4. Material und Methoden

4.1 Auswahl der untersuchten Bestände

Insgesamt sollten ursprünglich 13 Bestände der Forelle untersucht werden. Diese sollten zunächst aus sechs bayerischen Voralpenseen, sowie aus vier Zuflüssen dieser Seen stammen: der Ammersee, der Chiemsee mit der Tiroler Ache, der Königssee, der Starnberger See mit dem Maisinger Bach, der Tegernsee mit dem Söllbach und der Walchensee mit der Obernach. Die genannten Zuflüsse gelten als relevante Seeforellenlaichgewässer. Zusätzlich zu diesen zehn Wildbeständen sollten drei der wichtigsten regionalen Seeforellenzuchtstämme untersucht werden. Hierfür wurden gemeinsam mit der Fachberatung für Fischerei des Bezirks Oberbayern die folgenden drei Betriebe für die Untersuchung identifiziert: die Fischzucht Mauka des Landesfischereiverband Bayern e.V., das Fischbruthaus am Tegernsee der Fachberatung für Fischerei des Bezirks Oberbayern und die privatwirtschaftliche Fischzucht Kreissig in Amerang-Thalham. Zusätzlich zu diesen 13 Beständen wurde die Population aus dem Lüssbach, einem östlichen Zufluss des Starnberger Sees, der bereits von Schmidt et al. (2015) untersucht wurde, in die vorliegende Studie mit einbezogen. Mit der Ausdehnung der Studie auf das Bodenseegebiet wurden zunächst 13 weitere Populationen ausgewählt. Hierbei handelt es sich um Forellen aus dem Bodensee selbst, seinen acht Zuflüsse Alpenrhein, Argen, Bregenzer Ach, Goldach, Leiblach, Rotach, Schwarzach und Steinach, sowie aus vier Zuchtstämmen/Elterntierhaltungen (Bad Waldsee, Simmi Romanshorn, Tägerwilen; vgl. Tab. 1 und 12).

Abweichend von dieser Auswahl konnten aus dem Königsee keine Proben gewonnen werden. Aus dem Tegernsee lagen nur sieben Proben vor. Daher wurden gemeinsam mit der Fachberatung für Fischerei des Bezirks Oberbayern weitere Untersuchungen im Gebiet des Ammersees angestellt. Letztlich wurden hier vier Populationen in Zuflüssen und eine Elterntierhaltung untersucht. Die Tiroler Ache konnte nicht direkt befischt werden. Es wurden anstatt dessen zwei ihrer Zuflüsse in deren Mündungsbereich untersucht. Im Bodenseegebiet konnten alle vorgesehenen Populationen und drüber hinaus zwei weitere Elterntierhaltungen (Liechtensteiner Binnenkanal, Rankweil) untersucht werden.

4.2 Untersuchte Gewässer

Im Rahmen dieser Studie wurden insgesamt 33 Populationen der Seeforelle und der

Bachforelle aus Seen, relevanten Zuflüssen und Zuchten/Elterntierhaltungen untersucht. Von den insgesamt 33 untersuchten Populationen stammen sechs aus den großen Voralpenseen Ammersee, Chiemsee, Starnberger See, Tegernsee, Walchensee und Bodensee. Aus den Zuflüssen der genannten Seen (zumeist potenzielle Seeforellenlaichgewässer) stammen 17 Populationen. Weiterhin wurden zehn Zuchtpopulationen untersucht. Aus dem Donauroaum wurden 18 Populationen (5 Seen, 9 Zuflüsse, 4 Zuchten) und aus dem Bodenseeraum 15 Bestände (Bodensee, 8 Zuflüsse, 6 Zuchten) untersucht (Abb. 2).

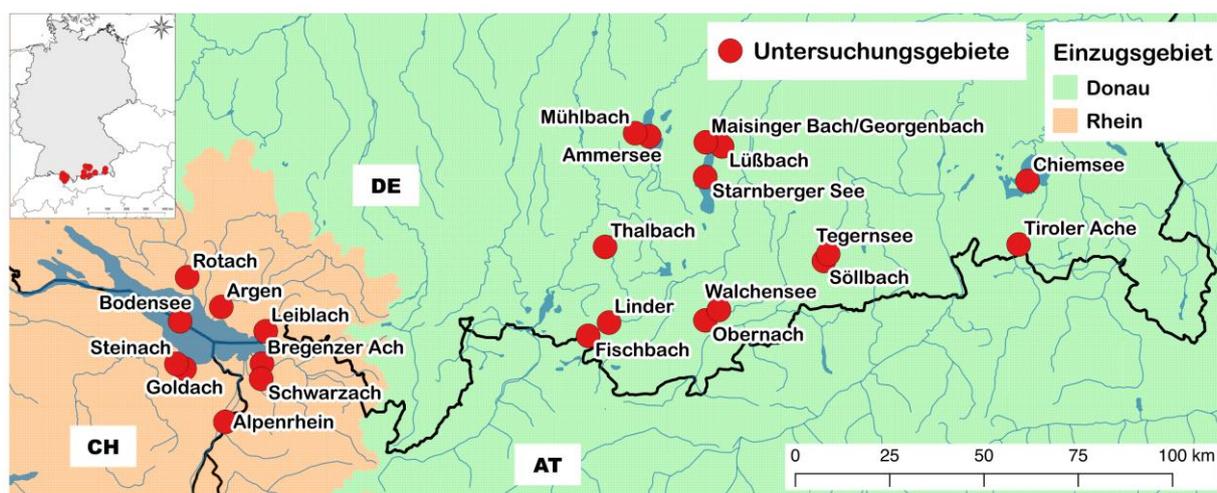


Abbildung 2: Lage der Untersuchungsgebiete in Süddeutschland und angrenzenden Regionen Österreichs und der Schweiz.

Im Folgenden werden weitere Informationen zu den natürlichen Populationen der untersuchten Gewässer bzw. den Zuchten in Form von Steckbriefen dargestellt.

Ammersee

Der Ammersee ist ein nördlicher Voralpensee Bayerns, welcher über die Amper, die Isar und die Donau in das Schwarze Meer entwässert. Der Seeforellenbestand des Ammersees galt früher als einer der bedeutendsten Bestände Bayerns. Im Ammersee kam es aber ab den 1950er Jahren vor allem durch Längs- und Querverbauung zum Zusammenbruch der Seeforellenbestände (Gum et al. 2013). Im Rahmen von Wiederansiedlungsprojekten wurden im Jahr 2012 Seeforellen im Uttinger Mühlbach (vgl. unten) ausgesetzt, woraufhin in den Folgejahren im Ammersee selbst wieder vermehrt Seeforellen nachgewiesen werden konnten.

Folgende Zuflüsse des Ammersees wurden untersucht:

Fischbach

Der Fischbach ist der 3,1 km lange linke Quellbach der Linder in Bayern. Er vereinigt sich mit dem Neuaimbach zur Linder.

Linder

Die Linder ist ein 13,5 km langer bayerischer Alpenfluss. Die Linder fließt zunächst durch das Graswangtal und versickert schließlich vollständig, bis sie östlich von Graswang an den Quelltöpfen der Ammer im Weidmoos wieder zutage tritt. Ein oberirdischer Abfluss findet nur bei Hochwasserereignissen statt.

Thalbach

Der Thalbach ist ein 7,5 km langer linker Zufluss der Ammer im bayerischen Landkreis Weilheim-Schongau.

Mühlbach

Der Mühlbach ist ein 6,3 km langer direkter Zufluss des Ammersees. Er mündet bei Utting in den Ammersee. Im Rahmen eines Projektes zur Stützung der Seeforellen wird hier seit einigen Jahren ein Besatz mit Seeforellenbrütlingen durchgeführt

Die drei untersuchten Populationen Fischbach, Linder und Thalbach repräsentieren auf Grund ihrer isolierten Lage (u.a. Versickerung im Graswangtal) vermutlich reine Bachforellenbestände ohne beachtenswerte direkte Verbindung zu den Seeforellenbeständen des Ammersees. Im Gegensatz dazu können im Mühlbach die beiden Formen Seeforelle und Bachforelle erwartet werden.

Chiemsee

Der Chiemsee ist der größte bayerische See. Er entwässert über die Alz, den Inn und die Donau in das Schwarze Meer. Historische Quellen dokumentierten, dass vor dem Zusammenbruch der Seeforellenbestände in den 1950er Jahren, neben dem Ammersee im Chiemsee die bedeutendsten Seeforellenbestände vorkamen (Gum et al. 2013).

Folgender Zufluss des Chiemsees wurde untersucht:

Tiroler Ache

Die 79 km lange Tiroler Ache mit ihrem Ursprung in Tirol ist mit einem mittleren Abfluss

von 35,5 m³/s und mit einem Einzugsgebiet von 944 km² der größte Zufluss des Chiemsees. Untersucht wurden Forellen aus den Mündungsbereichen der beiden linken Zuflüsse Alpbach (N=30) und Mühlbach (N=2) nahe der Gemeinde Schlechting. Hier werden im Rahmen eines Wiederansiedlungsprogrammes seit 2013 Besatzmaßnahmen durchgeführt (pers. Mitt. P. Türk). Es ist unklar, in wie weit die Seeforellen des Chiemsees die Tiroler Ache selbst und/oder deren Zuflüsse als Laichhabitate nutzen, bzw. in früheren Zeiten nutzten (pers. Mitt. B. Gum). Zudem ist bei der Einordnung der untersuchten Tiere aus dem Alp- und dem Mühlbach die Größe des Gewässersystems „Tiroler Ache“ mit ihren zahlreichen Nebengewässern und entsprechend großen Forellenbeständen zu berücksichtigen.

Starnberger See

Der Starnberger See ist sowohl Vogelschutzgebiet als auch FFH-Gebiet. Er entwässert über die Würm, die Amper, die Isar und die Donau in das Schwarze Meer.

Eine ausreichende und natürliche Reproduktion der Seeforelle ist in den Zuflüssen des Starnberger Sees derzeit nicht zwingend gewährleistet, da Querbauwerke eine Wanderung der laichreifen Tiere in ihre Laichgewässer z.T. einschränken (Wedekind et al. 2016)

Folgende Zuflüsse der Starnberger Sees wurden untersucht:

Lüssbach

Der Lüssbach ist ein östlicher und zugleich der drittgrößte Zufluss des Starnberger Sees. In diesem Gewässer wurde Besatz mit Bachforellen durch den bewirtschaftenden Angelsportverein vor etwa 15 Jahren als erfolglos aufgegeben. Die Besatztiere konnten sich anders als Forellen aus Naturverlaichung anscheinend nicht im Gewässer halten. Sporadisch findet Angelfischerei statt. Für Fische aus dem Starnberger See ist der Lüssbach wegen eines Absturzes sehr schlecht zu erreichen. Trotzdem wurden bei Elektro-Befischungen in seinem Unterlauf vereinzelt Seeforellen und auch Saiblinge festgestellt (pers. Mitt. J. Ostermeier). Demnach könnte der Lüssbach ein potenzielles Laichgewässer für Seeforellen darstellen. Auch im Rahmen eines Projektes zur Untersuchung des Seeforellenbestandes im Starnberger See wurde der Lüssbach als Untersuchungsgewässer ausgewählt, da dieser natürlicherweise ausreichenden Wasser führt, um als Aufwuchs- und Laichgewässer

für Seeforellen zu fungieren (Wedekind et al. 2016).

Maisinger Bach

Mit einem mittleren Abfluss von 0,5 m³/s und einer Gewässerlänge von 18,4 km ist der Maisinger Bach, der in Mündungsnähe im Starnberger Stadtgebiet als Georgenbach bezeichnet wird, der zweitgrößte Zufluss des Starnberger Sees. In der Vergangenheit konnten hier noch regelmäßig Seeforellen gefangen werden. Durch Querverbauungen in Mündungsnähe konnten dann jedoch kaum noch Seeforellen in den Bach aufsteigen. Aktuell findet sich in diesem Gewässer eine sehr hohe Bachforellendichte. Die hohe Anzahl von natürlich aufgekommenen Bachforellen deutet darauf hin, dass der Maisinger Bach auch für Seeforellen ein geeignetes Laichgewässer darstellt. Mittlerweile konnten bei Bestandserhebungen auch wieder Seeforellen erfasst werden (pers. Mitt. Dr. Schubert). Die untersuchten Forellen stammen im Wesentlichen aus einer Elektro-Befischung im Maisinger Bach (N=55). Weitere fünf Tiere, vier Seeforellen und eine Bachforelle, stammen aus Reusenfängen des Instituts für Fischerei im Georgenbach.

Tegernsee

Dieser südlich von München gelegene Voralpensee entwässert über die Mangfall, den Inn und die Donau in das Schwarze Meer. Der größte Zufluss ist die Weißbach. Wie auch beim Walchensee ging der Zusammenbruch der Seeforellenbestände in den 1950-60er Jahren im See mit der Umgestaltung und Ausleitung der Zu- und Abflüsse einher. Mittlerweile werden im Tegernsee regelmäßig Seeforellen besetzt, welche im Fischbruthaus am Tegernsee aufgezogen wurden (pers. Mitt. v.Preysing).

Folgender Zufluss des Tegernsees wurde untersucht:

Söllbach

Der Söllbach ist mit einer mittleren Wasserführung von 1 m³/s der drittgrößte Zufluss des Tegernsees. Die Mündung des 13 km langen Gebirgsbaches liegt bei Bad Wiessee. Für die heutige Bewirtschaftung der Seeforellen des Tegernsees ist der Söllbach wahrscheinlich das wichtigste Nebengewässer. Historisch war aber die Weißbach das bedeutendste Reproduktionsgewässer der Seeforellen des Tegernsees. Zwischen der Weißbachmündung und dem Wehr eines Elektrizitätswerks verhindern bis heute wahrscheinlich zu geringe Restwassermengen eine nennenswerte Reproduktion der Seeforellen. Seit wenigen Jahren scheinen sich aber Laichgebiete

in der für Fische ebenfalls direkt vom See zu erreichenden Ausleitungsstrecke zu etablieren (pers. Mitt. B. Gum).

Walchensee

Der Walchensee ist ein relativ großer und tiefer Voralpensee, welcher über das Walchenseekraftwerk und den Jachen in die Isar, die Donau und anschließend in das Schwarze Meer entwässert. Eine frühere Umgestaltung und Ausleitung der Zu- und Abflüsse und der damit einhergehende Verlust der Laichhabitats führte im Walchensee in den 1960er Jahren zu einer drastischen Reduktion der Seeforellenbestände. Die Obernach ist der einzige relevante Zufluss für die Seeforellen des Walchensees.

Folgender Zufluss des Walchensees wurde untersucht:

Obernach

Die Obernach ist der größte Zufluss des Walchensees und entwässert im Südwesten bei der Gemeinde Einsiedel in den See. Durch den Obernachkanal wird das am Isarstausee abgeschlagene Wasser in den Walchensee geleitet. Die Strecke wird derzeit fischereilich nicht genutzt. Durch eine Fischtreppe im Mündungsbereich der Obernach konnte die aufwärtsgerichtete Durchgängigkeit wiederhergestellt, und somit der Aufstieg der Seeforellen aus dem Walchensee ermöglicht werden. Die Obernach wurde unmittelbar ab der Fischtreppe im Mündungsbereich und an einem etwa einen Kilometer flussaufwärts gelegenen Abschnitt untersucht.

Historisch fand die Reproduktion der Seeforellen des Walchensees hauptsächlich in der Jachen, dem natürlichen Abfluss des Walchensees statt (pers. Mitt. B. Gum.) Seit 1924 ist die Jachen wegen des Walchenseekraftwerkes durch ein Wehr gesperrt.

Folgende bayerischen Seeforellenzuchtstämme wurden untersucht:

Fischzucht Kreissig

Die Gründertiere dieses Seeforellenzuchtstammes wurden ursprünglich aus dem Walchensee entnommen. Diese Tiere wurden dort noch entnommen bevor ein massiver Besatz mit Bachforellen stattfand. Die Zucht wird bereits seit 1984 betrieben, und es wurden seitdem keine weiteren Tiere mehr in die Zucht mit aufgenommen. Seit der Gründung wurden Nachkommen dieses Zuchtstammes u.a. in Starnberger See,

Chiemsee, Bodensee, Königssee und Traunsee besetzt. Zudem wurden etliche weitere Fischzuchten beliefert (pers. Mitt. Fr. Kreissig & Hr. Persch).

Fischbruthaus am Tegernsee

Im Fischbruthaus am Tegernsee, betrieben vom Bezirk Oberbayern, werden u.a. die Seeforellen für den Besatz in Tegernsee und Söllbach herangezogen. Heute werden dazu Laichtiere aus diesen Gewässern verwendet (pers. Mitt. B. Gum).

Landesfischzuchtanstalt Mauka

Die Landesfischzuchtanstalt Mauka ist die Fischbrutanlage des Landesfischereiverbandes Bayern e.V. Der hier kultivierte Seeforellenstamm geht im Wesentlichen auf Laichfische aus dem Walchensee zurück (pers. Mitt. M. Brunnhuber, P. Zechmeister).

Salgenstamm

Der „Salgenstamm“ ist ein Bachforellenstamm der Fischereifachberatung des Bezirks Schwaben. Er wird auf dem Fischereihof in Salgen kultiviert. Es handelt sich hierbei um einen Bachforellenstamm, der im Wesentlichen die regionalen Forellenbestände des Iller- bis Ammergebiets repräsentiert (pers. Mitt. O. Born). Der Bestand wurde in die Untersuchung aufgenommen, da zunächst unklar war, ob Untersuchungen wilder Bachforellen aus dem Ammergebiet möglich sein würden und um einen Zuchtstamm des Phänotyps Bachforelle zu berücksichtigen.

Bodensee

Der Bodensee ist der flächenmäßig drittgrößte See Mitteleuropas. Er entwässert über den Rhein in die Nordsee. Die Seeforellenpopulation des Bodensees ist Mitte des 20. Jahrhunderts fast völlig zusammengebrochen. Erst im Jahr 1983 wurde durch die Internationale Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei (IBKF) ein Seeforellenprogramm initiiert, in dessen Rahmen neben Strukturverbesserungen u.a. Besatzmaßnahmen durchgeführt wurden. Den Grundstock für diese Besatzmaßnahmen bildeten hierbei die wenigen Laichtiere, die in Alpenrhein und Goldach gefangen werden konnten (4 Weibchen, 1 Männchen). Im Laufe der Jahre wurden Eier und Jungfische aus anderen Zuflüssen mit in den Besatz einbezogen (Rulé et al. 2005). Des Weiteren wurde Besatzmaterial u.a. aus dem Genfer See, dem

Alpsee im Ostallgäu und verschiedenen anderen bayerischen Voralpenseen, z.B. dem Walchensee, sowie aus weiteren unbekanntem Quellen zugekauft (Behrmann-Godel 2014). Die Bestände der Seeforelle haben sich in den letzten 20 Jahren etwas erholt. Der Fangertag liegt derzeit jährlich im Bereich von etwa 5 t (Rey et al. 2014).

Folgende Zuflüsse des Bodensees wurden beprobt:

Alpenrhein

Der Alpenrhein bezeichnet den 90 km langen Flussabschnitt des Rheines ab dem Zusammenschluss von Vorder- und Hinterrhein bei Reichenau-Tamins bis zu dessen Mündung in den Bodensee. Mit einem Einzugsgebiet von 6119 km² und einem mittleren Abfluss von 235 m³/s stellt er den größten Zufluss des Bodensees dar. Im Alpenrhein findet regelmäßig ein Besatz von Seeforellen (Vorsömmerlinge) und Bachforellen (einjährige und adulte) statt (Hydra 2017). Zwar konnten im Alpenrhein die höchsten Aufsteigerzahlen aller Bodenseezuflüsse erfasst werden, bezogen auf die Größe des Einzugsgebietes liegen diese Zahlen jedoch deutlich unter denen anderer Zuflüsse wie z.B. Goldach, Steinach und Leiblach. Nach dem Zusammenbruch der Seeforellenpopulation des Bodensees bilden die Eier einer Restpopulation aus dem Alpenrhein und der Goldach den Grundstock für die in den folgenden Jahren bewirtschafteten Elterntierstämme (Rey et al. 2014).

Argen

Die Argen ist mit einem mittleren Abfluss von 20 m³/s und einem Einzugsgebiet von 639 km² der drittgrößte Zufluss des Bodensees. Von den 94 Flusskilometern gelten derzeit zwar insgesamt 50 km als durchgängig, das entscheidende Wanderhindernis für Seeforellen liegt aber bereits an der Flussmündung. In der Argen findet regelmäßig Besatz von Seeforellen statt, jedoch gelang bisher kein Nachweis einer Naturvermehrung anhand geschlüpfter Brütlinge (Rey et al. 2014).

Bregenzer Ach

Die Bregenzer Ach ist mit einem mittleren Abfluss von 41 m³/s und einem Einzugsgebiet von 832 km² der zweitgrößte Zufluss im Südosten des Bodensees. Regelmäßig finden auch hier Besatzmaßnahmen mit Seeforellen statt. Die Durchgängigkeit der Bregenzer Ach ist im Vergleich zu den anderen Zuflüssen am stärksten gestört. Dennoch konnten in der Bregenzer Ach regelmäßig Smolts sowie auch aufsteigende Seeforellen nachgewiesen werden, was für eine, wenn auch bedingt erfolgreiche Naturvermehrung spricht (Rey et al. 2014).

Goldach

Die Goldach ist ein 18,5 km langer südlicher Zufluss des Bodensee und weist bei einem Einzugsgebiet von 50 km² einen mittleren Abfluss von 1,35 m³/s auf. Für den Seeforellenbesatz in der Goldach wurde ausschließlich auf Laich aus dem eigenen Laichfischfang zurückgegriffen. Der Aufstieg von Seeforellen endet seit 2010 an einem natürlichen Wanderhindernis, rund 8 km von der Mündung entfernt. Bezogen auf die vergleichsweise geringe Gewässergröße der Goldach konnten hier mit die höchsten Aufsteigerzahlen aller Bodenseezuflüsse verzeichnet werden. Seit über 25 Jahren kann hier eine natürliche Reproduktion von Seeforellen beobachtet werden (Rey et al. 2014).

Rotach

Die Rotach ist ein 39 km langer südlicher Zufluss des Bodensees mit einem mittleren Abfluss von 1,97 m³/s und einem Einzugsgebiet von 132 km². Wie in der Goldach wird auch hier ausschließlich auf Besatzmaterial von Seeforellen aus eigenem Laichfischfang zurückgegriffen. Ein Besatz findet hier jährlich statt. Im Unterlauf der Rotach werden regelmäßig Laichgruben von Seeforellen nachgewiesen, jedoch konnte der Nachweis einer natürlichen Reproduktion bisher nicht erbracht werden (Rey et al. 2014).

Schwarzach

Die Schwarzach ist ein 13,4 km langes Fließgewässer im österreichischen Bundesland Vorarlberg. Sie entwässert über die Dornbirner Ach in den Bodensee, und verläuft in Mündungsnähe parallel zum Alpenrhein. Hier wurde wiederholt Besatzmaterial aus der Leiblach, dem Rhein und der Steinach eingebracht (Behrmann-Godel 2015).

Steinach

Die Steinach ist ein im schweizerischen Kanton St. Gallen gelegener 13,5 km langer Bodenseezufluss mit einem Einzugsgebiet von 25,2 km². Er gilt nach dem Alpenrhein als zweitwichtigstes Reproduktionsgewässer der Seeforellen am Bodensee. Hier werden, bezogen auf die Gewässergröße, mit die meisten aufsteigenden Seeforellen erfasst (Rey et al. 2014).

Folgende Elterntierstämme aus dem Bodenseeraum wurden untersucht:

Elterntierstamm Seeforellen Romanshorn

Der ursprüngliche Elterntierstamm Romanshorn wurde auf Seeforellen aus Rhein und Leiblach begründet. Dieser Stamm wird regelmäßig durch Fänge aus der Berufsfischerei vor der Goldach-Mündung erweitert (Behrmann-Godel 2014 & 2015).

Elterntierstamm Bachforellen Simmi

Die untersuchten Bachforellen dieses Elterntierstammes sind Wildfänge aus der Simmi (Behrmann-Godel 2014). Die Simmi liegt im Schweizerischen Kanton St. Gallen und entwässert über den Werdenberger Binnenkanal als linker Zufluss in den Alpenrhein.

Elterntierstamm Bachforellen Nafla

Die beprobten Bachforellen sind Wildfische, welche im Zuge der Laichfischfischerei gefangen und abgestreift wurden (Behrmann-Godel 2014). Die Nafla ist ein Fließgewässer im österreichischen Vorarlberg und entwässert über den Ehbach als rechter Zufluss in den Alpenrhein.

Elterntierstamm Bachforellen Liechtensteiner Binnenkanal

Die beprobten Bachforellen sind Wildfische, welche aus dem Liechtensteiner Binnenkanal, einem rechten Rheinzufuss, und dem Äulehag gefangen wurden und seitdem gehältert werden (Behrmann-Godel 2014).

Elterntierstamm Seeforellen Tägerwilen

Der Elterntierstamm Tägerwilen stammt ursprünglich aus der Steinach und wurde in den letzten Jahren immer wieder aufgestockt. Mit den Nachkommen dieser Elterntiere werden mehrere kleine Schweizer Bodenseezuflüsse besetzt (Behrmann-Godel 2015).

Elterntierstamm Seeforelle Bad Waldsee Langenargen

Dieser Elterntierstamm rekrutiert sich aus den Gewässern Argen und Rotach (Rey 2017).

4.3 Benennung der Phänotypen

Die Unterscheidung der beiden Ökotypen „Bachforelle“ und „Seeforelle“ allein anhand des äußeren Erscheinungsbildes ist mit erheblichen Unsicherheiten verbunden. Bei großen Seeforellen stellt sich häufig eine typische Zeichnung ein. In den entsprechenden Habitaten ist in diesem Fall eine sichere Ansprache des Ökotyps möglich. In jungen, kleineren Stadien, zumal in Fließgewässerhabitaten, in denen beide Formen gemeinsam auftreten, ist hingegen in der Regel keine sichere Unterscheidung anhand von morphologischen Merkmalen möglich.

Vor diesem Hintergrund wurde hier die Benennung der Phänotypen nach den folgenden Kriterien gewählt: Die Fänge der Berufsfischerei aus den bayerischen Seen wurden auf Grund des Habitats als Seeforelle bezeichnet. Die untersuchten Tiere aus den Zuflüssen wurden ebenfalls auf Grund des Habitats als Bachforellen bezeichnet, es sei denn, die Untersuchungsstrecken sind für Forellen aus den Seen erreichbar und die einzelnen Tiere zeigten eine typische Färbung (und Größe). Dies traf nur für vier untersuchte Tiere in der Population Maisinger Bach zu. Diese Tiere wurden in einer Kontrollreue des Instituts für Fischerei nahe der Mündung des Georgenbaches in den Starnberger See gefangen und konnten eindeutig als Seeforelle angesprochen werden (pers. Mitt. M. Schubert). Für die beprobten Tiere aus den bayerischen Zuchten wurden die Angaben der Betreiber (Seeforellenstamm, Bachforellenstamm) übernommen. Zu den Proben aus dem Bodenseegebiet lagen jeweils Angaben zum Phänotyp vor und wurden übernommen. Nicht eindeutig benannte Proben wurden von der Analyse ausgeschlossen.

4.4 Genetische Analysen

4.4.1 DNA-Extraktion

Von insgesamt 1252 Seeforellen aus 33 Populationen wurde die DNA für genetische Analysen extrahiert. Für die DNA-Extraktion aus dem Forellengewebe wurde ein nach Aljanabi und Martinez (1997) modifiziertes Protokoll verwendet (Wetjen et al. 2017).

Alle 1252 Individuen sind für die Mikrosatelliten-Analysen herangezogen worden und eine Teilprobe von 610 Individuen für die Sequenz-Analysen (Tab. 1). Für die Sequenz-Analysen aus dem Bodenseeraum wurde soweit möglich auf die bereits sequenzierten Tiere aus der Studie von Behrmann-Godel (2014, 2015) zurückgegriffen und nur ergänzend weitere Tiere bearbeitet.

4.4.2 Sequenz-Analysen

Für die Analyse mitochondrialer DNA wurde nach Möglichkeit von jeweils ≥ 10 Individuen pro Population ein DNA-Abschnitt der Kontrollregion sequenziert. Die nicht-codierende Kontrollregion weist eine 5 bis 10 mal höhere Mutationsrate als die des codierenden Kerngenoms auf und wird verwendet, um historische phylogenetische Prozesse innerhalb der Arten zu untersuchen (Wang 2010). Die Sequenzierung erfolgte mit den bereits publizierten Primern Str-L19 und Str-H17 (Bernatchez et al. 1992). Für die PCR-Reaktionen wurde in einem Gesamtvolumen von 20 μL , bestehend aus 2 μL DNA Template, 2 μL GoFLexi-Buffer, 0,2 μL Go-FLexi-Taq Polymerase (5U/ μL), 14,3 μL $\text{H}_2\text{O}_{\text{dd}}$, 2 μL MgCl_2 (25mM), 0,5 μL dNTP's (10mM) und 1 μL der jeweiligen Primer (10 μM), eingesetzt.

Das PCR-Programm lautete wie folgt: Initiale Denaturierung bei 94°C für 4 min, 35 Zyklen mit 30 sec bei 94°C, 30 sec bei 55°C und 90 sec bei 72°C, und einem finalen Elongationsschritt von 10 min bei 72°C. Anhand einer anschließenden Gelelektrophorese (1,5%iges Agarosegel) wurde kontrolliert, ob eine erfolgreiche Amplifikation stattgefunden hat. Die Sequenzierung der DNA in „forward-“ und „reverse-“ Richtung wurde von der Firma Seq IT GmbH & Co.KG in Kaiserslautern durchgeführt. Die Zusammenlagerung (Alignment) der beiden DNA-Stränge erzeugte einen DNA-Abschnitt mit einer Länge von 941 Basenpaaren (bp).

4.4.3 Mikrosatelliten-Analysen

Für die Mikrosatelliten-Analyse wurden die folgenden 22 Loci verwendet: OMM1323, OMM1310, MST-60, MST-73, MST-15, Sco204, Sco216, Ssa410UOS, Ssa417UOS, SsaA86, SsoSL85, Ssa187, Ssa85, CA059136, CA048828, CA048302, CA050376, CB515794, Str73, Str15, Brun14, Brun13 (Tab. 2). 20 dieser Marker wurden im Labor in vier Multiplex-PCRs (Batches) zusammengefasst, während hingegen zwei Marker (Sco204, Sco216) einzeln amplifiziert wurden (Tab. 2). Die Amplifikation der Mikrosatelliten-Fragmente wurde nach folgendem PCR-Programm durchgeführt: Initiale Denaturierung bei 95°C für 5 min, 30 Zyklen mit 30 sec bei 94°C, 90 sec bei 57°C und 1 min bei 72°C, und einem finalen Elongationsschritt von 30 min bei 60°C.

Die Mikrosatelliten-Loci wurden mittels automatisiertem Sequenzierer (CEQ 8000 Genetic Analysis System, Beckman Coulter, Fullerton, USA) mit dem GenomeLab DNA Größenstandard Kit - 400 oder 600 analysiert.

Tabelle 1: Lage der untersuchten Populationen mit Zuordnung zu den Seensystemen und Flussgebietseinheiten (FGE). Ferner ist die mittels Mikrosatelliten- (N_{MSat}) und Sequenz-Analytik (N_{Seq}) untersuchte Anzahl an Proben aufgeführt. Die Angaben in Klammern stellen die Verteilung nach den Phänotypen Seeforelle (SF) und Bachforelle (BF) dar.

Population	Koordinaten	See-systemen	FGE	N_{MSat} (SF/BF)	N_{Seq} (SF/BF)
Ammersee	48° 0' 4" N, 11° 7' 4" O	Ammersee	Donau	38 (38/0)	12 (12/0)
Fischbach	47° 32' 20" N, 10° 52' 60" O	Ammersee	Donau	13 (0/13)	6 (0/6)
Linder	47° 34' 10" N, 10° 57' 29" O	Ammersee	Donau	10 (0/10)	5 (0/5)
Mühlbach	48° 1' 9" N, 11° 4' 5" O	Ammersee	Donau	20 (0/20)	13 (0/13)
Thalbach	47° 45' 0" N, 10° 57' 2" O	Ammersee	Donau	18 (0/18)	7 (0/7)
Chiemsee	47° 52' 20" N, 12° 27' 14" O	Chiemsee	Donau	33 (33/0)	12 (12/0)
Tiroler Ache	47° 43' 18" N, 12° 24' 45" O	Chiemsee	Donau	32 (0/32)	13 (0/13)
Starnberger See	47° 54' 37" N, 11° 18' 44" O	Starnberger See	Donau	30 (30/0)	12 (12/0)
Lüssbach	47° 58' 55" N, 11° 22' 31" O	Starnberger See	Donau	37 (0/37)	11 (0/11)
Maisinger Bach	47° 59' 34" N, 11° 19' 5" O	Starnberger See	Donau	61 (4/57)	18 (4/14)
Tegernsee	47° 43' 1" N, 11° 44' 18" O	Tegernsee	Donau	7 (7/0)	6 (6/0)
Söllbach	47° 42' 3" N, 11° 43' 21" O	Tegernsee	Donau	35 (0/35)	12 (0/12)
Walchensee	47° 35' 32" N, 11° 20' 47" O	Walchensee	Donau	31 (31/0)	12 (12/0)
Obernach	47° 34' 6" N, 11° 17' 52" O	Walchensee	Donau	50 (0/50)	26 (0/26)
Zucht BY1		Zucht - Donau	Donau	47 (47/0)	13 (13/0)
Zucht BY2		Zucht - Donau	Donau	35 (35/0)	11 (11/0)
Zucht BY3		Zucht - Donau	Donau	46 (46/0)	12 (12/0)
Zucht BY4		Zucht - Donau	Donau	52 (0/52)	12 (0/12)
Bodensee	47° 35' 18" N, 9° 26' 44" O	Bodensee	Rhein	105 (105/0)	68 (68/0)
Alpenrhein	47° 20' 51" N, 9° 36' 8" O	Bodensee	Rhein	42 (42/0)	18 (18/0)
Argen	47° 37' 19" N, 9° 35' 28" O	Bodensee	Rhein	20 (12/8)	18 (12/6)
Bregenzer Ach	47° 29' 9" N, 9° 43' 58" O	Bodensee	Rhein	39 (38/1)	16 (16/0)
Goldach	47° 28' 30" N, 9° 27' 37" O	Bodensee	Rhein	68 (37/31)	43 (30/13)
Leiblach	47° 33' 46" N, 9° 44' 50" O	Bodensee	Rhein	38 (38/0)	14 (14/0)
Rotach	47° 41' 36" N, 9° 28' 17" O	Bodensee	Rhein	70 (32/38)	23 (10/13)
Schwarzach	47° 26' 58" N, 9° 43' 46" O	Bodensee	Rhein	23 (10/13)	21 (9/12)
Steinach	47° 29' 12" N, 9° 25' 54" O	Bodensee	Rhein	65 (41/24)	44 (30/14)
Zucht BS1		Zucht - Rhein	Rhein	35 (35/0)	61 (61/0)
Zucht BS2		Zucht - Rhein	Rhein	31 (0/31)	26 (0/26)
Zucht BS3		Zucht - Rhein	Rhein	43 (43/0)	20 (20/0)
Zucht BS4		Zucht - Rhein	Rhein	20 (0/20)	2 (0/2)
Zucht BS5		Zucht - Rhein	Rhein	29 (0/29)	1 (0/1)
Zucht BS6		Zucht - Rhein	Rhein	29 (29/0)	22 (22/0)
Σ				1252 (733/519)	610 (404/206)

Tabelle 2: Übersicht zu den 22 verwendeten Mikrosatellitenmarkern.

	Locus	Primer Konzentration (μM)	Batch	Referenz
1.	SsoSL85	0,150	I	Slettan et al. 1995
2.	MST-15	0,050	I	Presa & Guyomard 1996
3.	OMM1323	0,050	I	Palti et al. 2002
4.	SsaA86	0,025	I	King et al. 2005
5.	Ssa85	0,013	I	O'Reilly et al. 1996
6.	MST-60	0,050	II	Presa & Guyomard 1996
7.	MST-73	0,075	II	Presa & Guyomard 1996
8.	OMM1310	0,750	II	Palti et al. 2002
9.	Ssa410UOS	0,500	II	Cairney et al. 2000
10.	Ssa417UOS	0,450	II	Cairney et al. 2000
11.	Sco204	0,035	III	Dehaan & Ardren 2005
12.	Sco216	4,000	IV	Dehaan & Ardren 2005
13.	Ssa197	0,010	V	O'Reilly et al. 1996
14.	Str15	0,360	V	Estoup et al. 1993
15.	CA050376	0,044	V	Vasemägi et al. 2005
16.	Brun14	0,050	V	Heggenes & Roed, 2006
17.	Brun13	0,200	V	Heggenes & Roed, 2006
18.	Str73	0,050	VI	Estoup et al. 1993
19.	CA048302	0,025	VI	Vasemägi et al. 2005
20.	CA048828	0,040	VI	Vasemägi et al. 2005
21.	CA059136	0,066	VI	Vasemägi et al. 2005
22.	CB515794	0,360	VI	Vasemägi et al. 2005

4.5 Datenanalyse

4.5.1 Sequenzen

Alle Sequenzen wurden mit dem Programm Geneious v. 6.0.6 bearbeitet und zu einem Alignment zusammengeführt. Die Haplotypen- und Nukleotid-Diversität je Population, sowie Analysen der Molekularen Varianz (AMOVAs) wurden in der Statistikumgebung R (V. 3.3.3; R Core Team 2017) mit den Paketen „seqinr“ (V. 3.3.6; Charif & Lobry 2007), „pegas“ (V. 0.10; Paradis 2010), „adegenet“ (V. 2.0.1; Jombart 2008, Jombart & Ahmed 2011), „poppr“ (V. 2.4.1; Kamvar et al. 2014, Kamvar et al. 2015) und „ade4“ (V. 1.7.6; Dray & Dafur 2007) berechnet. Mittels AMOVA werden hierarchisch strukturierte Datensätze untersucht. Die Analysen geben Aufschluss darüber, zu welchen Anteilen die Ebenen der Hierarchien (Varianzkomponenten) zur vorgefundenen Gesamtvarianz beitragen. Idealerweise werden dabei untere Ebenen vollständig und ohne Überschneidungen zu höheren Ebenen zusammengefasst, wie dies zum Beispiel anhand der einfachen geografischen Beziehungen (Individuen, Populationen, Gewässer, Untereinzugsgebiet, Flussgebietseinheit) möglich wäre. Bei dem vorliegenden Datensatz ist eine solche direkte Gruppierung jedoch nicht ohne weiteres möglich. Sowohl die Kategorie Zucht/Elterntiere einerseits, als auch die phänotypische Unterscheidung zwischen Seeforellen und Bachforellen andererseits lassen sich nicht konsistent in eine einfache Hierarchie einordnen. Beide Kategorien tragen jedoch potentiell wesentlich zur genetischen Situation der untersuchten Bestände bei. Es wurden daher mehrere AMOVAs mit verschiedenen hierarchischen Einteilungen durchgeführt. Es wurden folgende Varianzkomponenten verwendet (vgl. Tab. 4 - 11):

- Flussgebietseinheiten (FGE): Hier wurden die beiden Flussgebietseinheiten Donau und Rhein unterschieden. Auch die Zuchten und Elterntierhaltungen wurden entsprechend ihrer primären Bewirtschaftungsregion in dieses Schema übernommen.
- System: In dieser Kategorie wurde jeweils ein namensgebender See mit seinen Zuflüssen zusammengefasst. Die einzelnen Zuchtbetriebe wurden in den beiden Gruppen „Zuchten - Donau“ und „Zuchten - Rhein“ zusammengefasst.
- Population: Die Populationen entsprechen weitestgehend den einzelnen Untersuchungsgewässern. Zum Teil wurden mehrere Untersuchungsstrecken innerhalb eines Baches zu einer Population zusammengefasst (vgl. Abschnitt 4.2). Die einzelnen Zuchtbetriebe bilden jeweils eine Population.
- Population-Phänotyp (Pop-PT): In dieser Kategorie werden die Populationen

nach den Phänotypen der einzelnen Fische weiter unterteilt. D.h. in den Fällen in denen ausschließlich einer der beiden Phänotypen verzeichnet wurde, ist diese Ebene identisch mit der entsprechenden Population.

- Phänotyp (PT): In dieser Kategorie wurden alle Individuen einzeln in die beiden Gruppen „Seeforelle“ und „Bachforelle“ eingeteilt

Für den gesamten Datensatz der Sequenzdaten wurde eine AMOVA mit den Varianzkomponenten Pop-PT / Population / System / FGE durchgeführt. Für die Tiere des Rheineinzugsgebietes wurden des weiteren AMOVAs mit den Varianzkomponenten Pop-PT / Population / System, sowie Pop-PT / PT gesondert berechnet. Die Berechnung mit den Ebenen Pop-PT / PT erfolgte ebenfalls für die Tiere des Donaugebietes.

Mit der Software Network 5.0.0.3 (www.Fluxus-Engineering.com, 2009) wurden zwei Median-Joining-Netzwerke erstellt. Beide Netzwerke basieren auf den gleichen Input-Daten, wurden aber unterschiedlich dargestellt und eingefärbt. Während das erste Netzwerk die Haplotypenverteilung auf Grundlage der Herkunft (Rheineinzugsgebiet vs. Donaeinzugsgebiet) sowie dem Phänotyp der Tiere (Seeforelle vs. Bachforelle) unterscheidet, zeigt das zweite Netzwerk die Haplotypenverteilung nach den einzelnen untersuchten Populationen. Alle identifizierten Haplotypen wurden mit Sequenzen aus der Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) verglichen um derzeit ggf. noch unbekannte Haplotypen identifizieren zu können.

4.5.2 Mikrosatelliten

Der Allelreichtum, der genetische Inzuchtkoeffizient, maximale Allelzahl, mittlere Allelzahl und erwarteter Heterozygotiegrad, wurden mit dem Programm FSTAT 2.9.3.2 (Goudet 1995) ermittelt. Mit der Software Arlequin v 3.11 (Excoffier & Lischer 2010) wurden die F_{ST} -Werte und Φ_{ST} -Werte berechnet. Die privaten Allele je Population wurden mit dem Paket „poppr“ (Kamvar et al. 2014, Kamvar et al. 2015) in R (R Core Team 2017) berechnet.

Mittels Faktorieller Korrespondenzanalyse (FKA) wurden aus den Mikrosatellitendaten die Allelfrequenzen berechnet, mit denen sich die einzelnen Populationen aufgrund ihrer Variabilität zueinander einordnen lassen. Diese Beziehung lässt sich dabei graphisch in Form von Punktwolken ähnlicher Allelfrequenzen darstellen. Die Analyse erfolgte mit dem Programm GENETIX Version 4.05 (Belkhir et al. 1996). Es wurden sechs FKAs durchgeführt: 1) anhand aller Populationen (Gesamtdatensatz), 2)

ausschließlich anhand aller Populationen aus dem Donaueinzugsgebiet inklusive der vier Zuchtstämme, 3) ausschließlich anhand aller Populationen aus dem Rheineinzugsgebiet inklusive der sechs Zuchtstämme, 4) ausschließlich mit Daten aus dem Donaueinzugsgebiet exklusive der Zuchtstämme, unterteilt nach Phänotyp Seeforelle und Bachforelle, 5) ausschließlich mit Daten aus dem Rheineinzugsgebiet exklusive der Zuchtstämme, unterteilt nach Phänotyp Seeforelle und Bachforelle und 6) anhand aller Zuchtstämme, unterteilt nach dem Phänotyp Seeforelle und Bachforelle.

Mit der Software STRUCTURE v. 2.3.4 (Pritchard et al. 2000) wurde die Populationsstruktur der untersuchten Bestände abgeschätzt. Dabei wurden die Individuen anhand ihrer Allelfrequenzen/Genotypen den ermittelten Clustern (K) zugeordnet. Für jedes K wird eine a-priori-Wahrscheinlichkeit berechnet, welche die Übereinstimmung der Daten mit dem angenommenen K angibt. Für die Berechnungen der Admixture-Analyse wurde das „admixture model“ unter der Annahme, dass keine Korrelation der einzelnen Loci untereinander vorhanden ist, verwendet. Zuerst wurde die Software mit 50 000 MCMC-Verfahren und einem „burn-in“ von 10 000 und der folgenden Anzahl an Clustern gestartet: K=1 bis 33 für den gesamten Datensatz bzw. K=1 bis 19 für die Populationen aus dem Donaunraum und K=1 bis 21 für die Populationen aus dem Bodensee und dessen Zuflüssen. Die wahrscheinlichste Anzahl an Clustern K wurde nach der delta K Methode von Evanno et al. (2005) bestimmt. Das höchste delta K lag bei 18 für den gesamten Datensatz, bei 12 für das Donaueinzugsgebiet und 12 für das Rheineinzugsgebiet. In einer zweiten Analyse wurde der jeweils höchste delta K Wert für die Anzahl an Clustern (K) eingestellt und die Analyse lief mit einem „burn-in“ von 50 000 und 500 000 MCMC-Verfahren.

Auf den Mikrosatellitendaten basierend wurden ebenfalls AMOVAs in der Statistikumgebung R (R Core Team 2017) mit den Paketen „adegenet“ (Jombart 2008, Jombart & Ahmed 2011), poppr“ (Kamvar et al. 2014, Kamvar et al. 2015) und „ade4“ (Dray & Dafur 2007) berechnet. Hierbei wurden die Varianzkomponenten entsprechend den Analysen der Sequenzdaten verwendet. In der AMOVA für alle Tiere wurde davon abweichend die zusätzliche Varianzkomponente „Individuen“ ergänzt. Diese Ebene bildet die genetische Varianz innerhalb diploider Individuen ab.

5. Ausführliche Darstellung der Ergebnisse

Insgesamt wurden 1252 See- bzw. Bachforellen im Rahmen dieser Studie anhand von 22 Mikrosatellitenmarkern und/oder Sequenzanalysen untersucht. Von diesen stammen 595 Individuen (415 Individuen aus natürlichen Populationen und 180 Individuen aus Zuchtstämmen) aus dem Donaueinzugsgebiet und 657 Individuen (470 Individuen aus natürlichen Populationen und 187 Individuen aus Zuchtstämmen) aus dem Bodenseeraum.

5.1 Sequenz-Analysen

Insgesamt konnten unter 610 erfolgreich sequenzierten Individuen 30 unterschiedliche Haplotypen nachgewiesen werden. Die vier häufigsten Haplotypen (At1b, At1d, At10a, At1a) wurden sowohl in den untersuchten Gewässern des Donaueinzugsgebietes als auch im Rheineinzugsgebiet identifiziert (Abb. 3). Allerdings ist der Haplotyp At10a fast ausschließlich im Bodenseeraum zu finden. Von insgesamt 93 Tieren, die diesen Haplotyp tragen, stammen lediglich 2 Tiere (2,1%) aus dem Ammersee in Bayern. Alle weiteren 91 Individuen stammen aus den Gewässern im Rheineinzugsgebiet. Hier ist der Haplotyp At10a der zweithäufigste Haplotyp (ca. 23%) nach Haplotyp At1b (N=153, ca. 39%).

Der Vergleich mit den Haplotypen anderer genetischer Linien zeigt, dass 21 der 30 Haplotypen dieser Studie der atlantischen Linie und acht der danubischen Linie zuzuordnen sind (Abb. 3 und 4). Weiterhin konnte ein Haplotyp (Ma2b) der Marmoratus-Linie zugeordnet werden. Haplotypen der danubischen Linie sind insgesamt mit 48 Tieren vertreten. Von diesen danubischen Tieren stammen 39 aus dem Donaueinzugsgebiet und 9 aus dem Rheineinzugsgebiet. Haplotypen der atlantischen Linie wurden für 561 Tiere bestimmt. Im Bodenseeraum war diese Linie mit 387 Tieren, im Donaauraum mit 174 Tieren vertreten. Der Haplotyp der Marmoratus-Linie wurde bei einem Individuum aus dem Bodensee nachgewiesen (Abb. 4). Die maximale Differenz zwischen den in dieser Studie nachgewiesenen Haplotypen beträgt 14 Mutationsschritte.

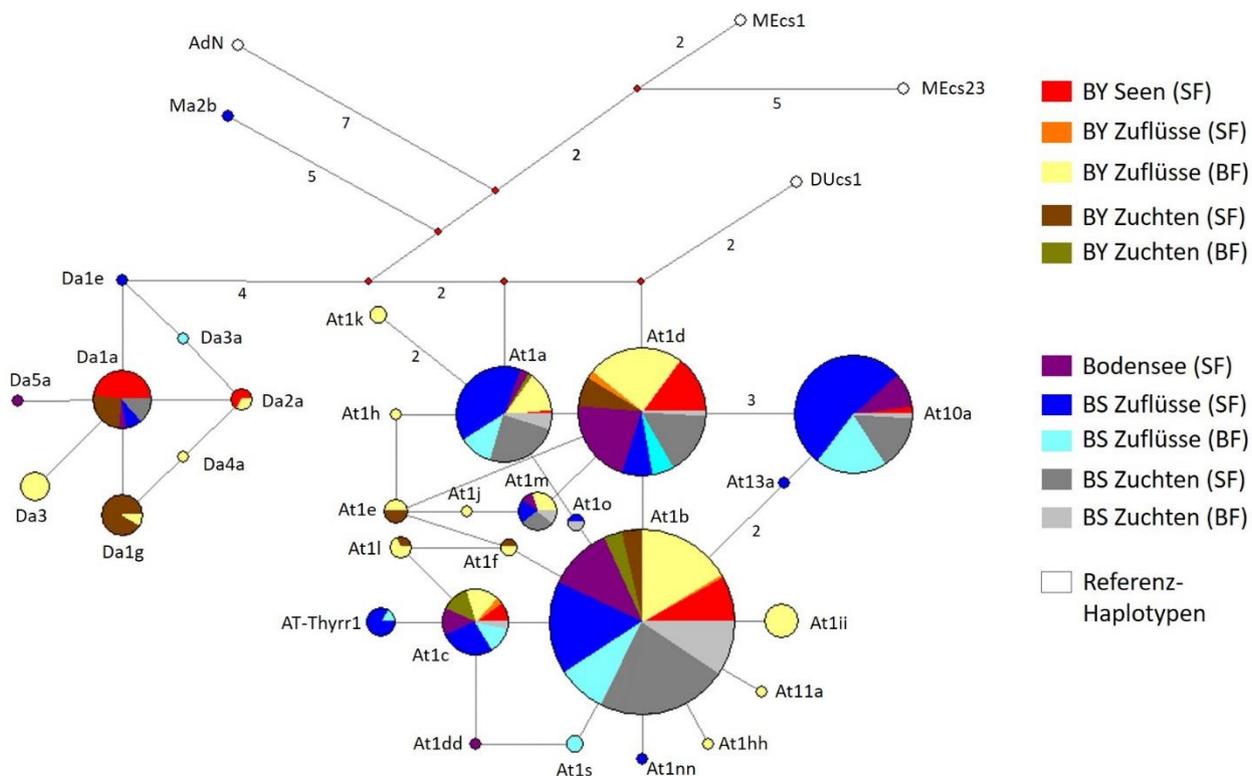


Abbildung 3: Median-Joining-Netzwerk bestehend aus den Haplotypen der 941 bp langen Kontrollregion der untersuchten See- und Bachforellen gegliedert nach geographischer Herkunft (Bayern = BY; BS = Bodensee), sowie nach den Phänotypen Seeforelle (SF) und Bachforelle (BF). Jeder Kreis symbolisiert einen Haplotyp. Die Größe des Kreises deutet an, wie viele Individuen diesen Haplotyp tragen. Liegt mehr als ein Mutationsschritt zwischen zwei Kreisen, ist die Linie mit der Anzahl der Mutationsschritte versehen. Die Referenzhaplotypen der Adria- (Ad), der mediterranen (ME) und der Duero-Linie (DU) sind weiß dargestellt. Die ausführlichen Haplotypennamen sind in Tabelle 14-A2 im Anhang aufgelistet.

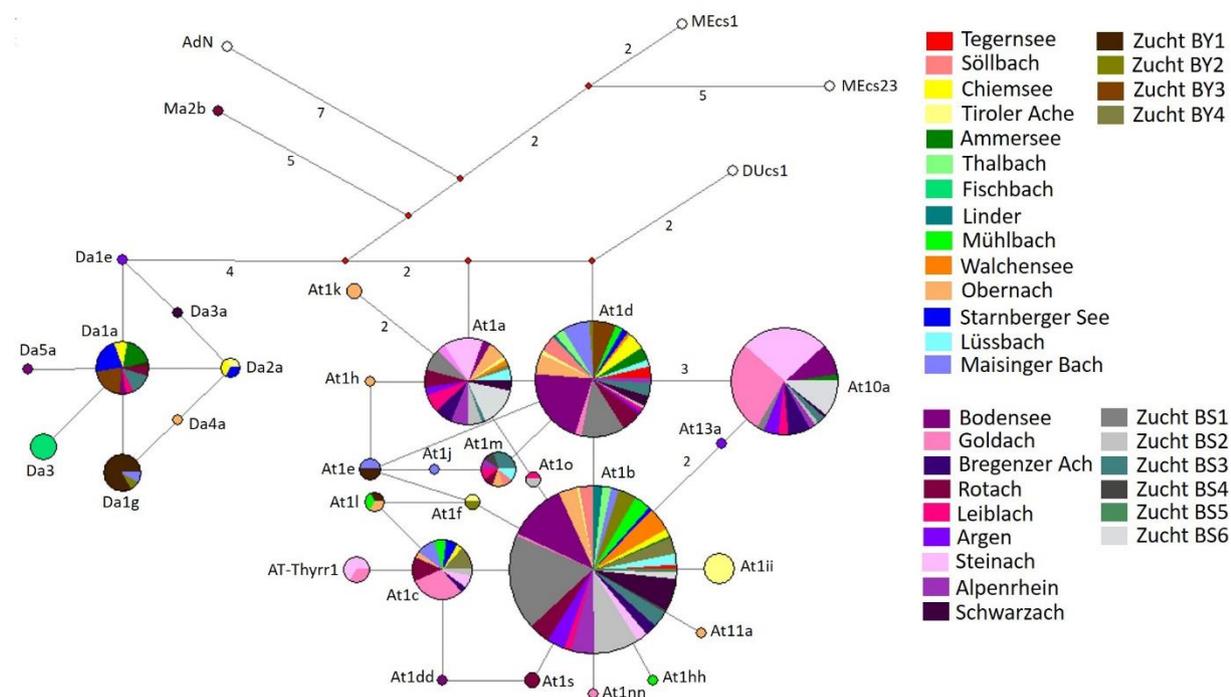


Abbildung 4: Median-Joining-Netzwerk bestehend aus den Haplotypen der 941 bp langen Kontrollregion der untersuchten Forellenpopulationen. Jeder Kreis symbolisiert einen Haplotyp. Die Größe des Kreises deutet an, wie viele Individuen diesen Haplotyp tragen. Liegt mehr als ein Mutationsschritt zwischen zwei Kreisen, ist die Linie mit der Anzahl der Mutationsschritte versehen. Die Referenzhaplotypen der Adria- (Ad), der mediterranen (ME) und der Duero-Linie (DU) sind weiß dargestellt. Die ausführlichen Haplotypennamen sind in Tabelle 14-A2 im Anhang aufgelistet.

Von den insgesamt 30 vertretenen Haplotypen handelt es sich bei 16 um private Haplotypen, d.h. sie kommen in dieser Studie ausschließlich in einem der untersuchten Gewässer vor (Abb. 4, Tab. 3). Von den 16 privaten Haplotypen werden acht dem Donaeinzugsgebiet (Fischbach $P_{Hap}=1$; Obernach $P_{Hap}=4$; Maisinger Bach $P_{Hap}=1$; Mühlbach $P_{Hap}=1$; Tiroler Ache $P_{Hap}=1$) zugeordnet und acht dem Rheineinzugsgebiet (Bodensee $P_{Hap}=2$; Schwarzach $P_{Hap}=1$; Argen $P_{Hap}=3$; Rotach $P_{Hap}=1$; Goldach $P_{Hap}=1$).

Die Haplotypendiversität ist im Zuchtstamm BS4 (1,00), für den jedoch nur zwei Sequenzen vorliegen, am höchsten, gefolgt von der Leiblach (0,868) und der Obernach (0,846). Im Fischbach, wo alle sechs untersuchten Individuen den gleichen Haplotypen tragen, ist die Haplotypendiversität mit 0,000 am niedrigsten (Tab. 3; Abb. 5). Der Zuchtstamm BS4 hat auch die höchste Nukleotiddiversität (0,012) unter allen untersuchten Populationen, gefolgt vom Chiemsee und der Argen mit jeweils 0,005 (Tab. 3).

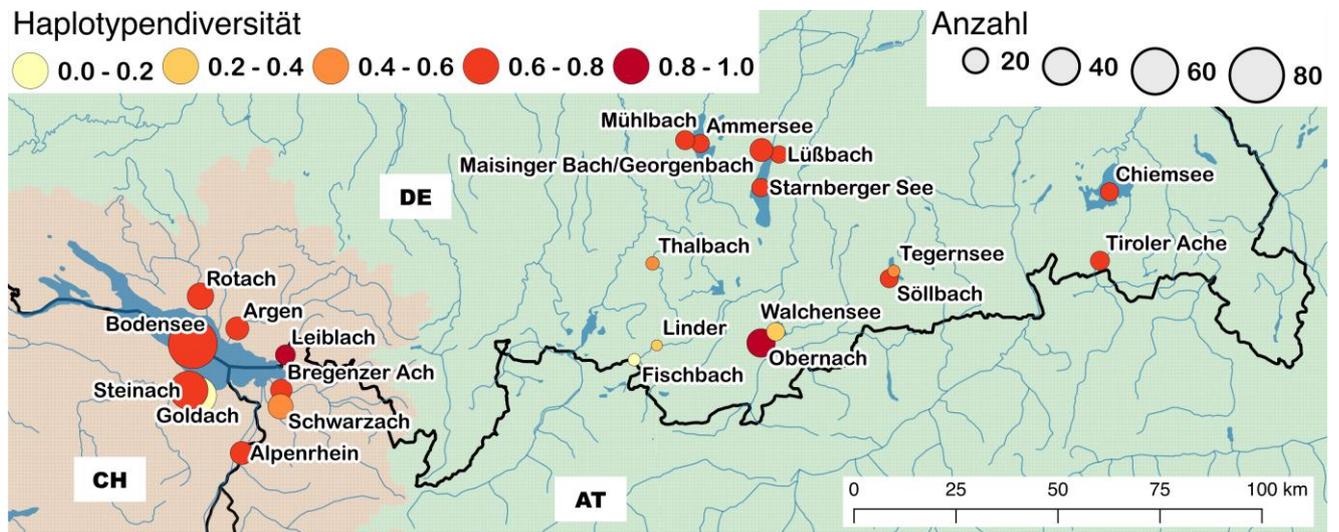


Abbildung 5: Anzahl der untersuchten Individuen und Haplotypendiversität je Population.

Tabelle 3: Ergebnisse der Sequenz- und Mikrosatelliten-Analyse. Gezeigt sind die Anzahl an Haplotypen (N_{Hap}), die Haplotypendiversität (Hap Div), die Nukleotiddiversität (Nuk Div), die Anzahl privater Haplotypen (P_{Hap}), die mittlere Allelzahl, die erwartete Heterozygotie (H_E) und die mittlere Anzahl an privaten Allelen ($\emptyset P_{\text{All}}$) je Population. Die Mittelwerte wurden über alle 22 Loci berechnet.

Population	Sequenzdaten				Mikrosatellitendaten		
	N_{Hap}	Hap Div	Nuk Div	P_{Hap}	\emptyset Allelzahl	H_E	$\emptyset P_{\text{All}}$
Ammersee	4	0,742	0,006	0	8,273	0,662	0,727
Mühlbach	5	0,705	0,001	1	7,227	0,651	0,136
Thalbach	2	0,571	0,001	0	6,273	0,669	0,000
Fischbach	1	0,000	0,000	1	3,364	0,457	0,000
Linder	2	0,400	0,000	0	4,636	0,568	0,000
Chiemsee	5	0,788	0,005	0	10,727	0,751	0,227
Tiroler Ache	6	0,641	0,003	1	9,818	0,739	0,364
Starnberger See	5	0,803	0,006	0	9,227	0,694	0,136
Lüssbach	4	0,745	0,001	0	9,864	0,715	0,909
Maisinger Bach	6	0,771	0,002	1	12,364	0,726	0,455
Tegernsee	2	0,533	0,001	0	5,727	0,691	0,000
Söllbach	3	0,621	0,001	0	11,136	0,754	0,182
Walchensee	3	0,318	0,001	0	11,773	0,758	0,318
Obernach	10	0,846	0,002	4	11,545	0,741	0,318
Zucht BY1	3	0,410	0,004	0	7,273	0,616	0,091
Zucht BY2	4	0,491	0,002	0	9,045	0,699	0,318
Zucht BY3	2	0,530	0,005	0	6,091	0,493	0,273
Zucht BY4	3	0,591	0,001	0	10,455	0,734	0,227
Bodensee	9	0,734	0,002	2	13,591	0,755	0,364
Alpenrhein	5	0,614	0,002	0	10,136	0,734	0,182
Argen	7	0,771	0,003	3	8,409	0,748	0,000
Bregenzer Ach	4	0,742	0,003	0	10,864	0,739	0,182
Goldach	7	0,597	0,003	1	9,773	0,708	0,091
Leiblach	7	0,868	0,003	0	9,909	0,752	0,318
Rotach	6	0,771	0,003	1	11,818	0,733	0,227
Schwarzach	5	0,548	0,002	1	8,273	0,711	0,045
Steinach	5	0,652	0,003	0	8,591	0,711	0,045
Zucht BS1	4	0,503	0,001	0	8,273	0,662	0,000
Zucht BS2	6	0,465	0,001	0	7,227	0,651	0,136
Zucht BS3	6	0,821	0,004	0	6,273	0,669	0,091
Zucht BS4	2	1,000	0,002	0	3,364	0,457	0,045
Zucht BS5	1	-	-	0	4,636	0,568	0,136
Zucht BS6	3	0,636	0,002	0	10,727	0,751	0,000

Die genetische Distanz (paarweise Φ_{ST} -Werte) auf Grundlage der Sequenz-Analysen zwischen den einzelnen Populationen ist für zahlreiche Paare statistisch nicht signifikant. Demnach zeigen hier die Häufigkeitsverteilungen der Haplotypen keine Populationsstrukturen. Die signifikanten genetischen Distanzen reichen von 0,0577 (Zucht BS1 - Bodensee) bis 0,9835 (Fischbach - Linder). Sehr hohe paarweise Φ_{ST} -Werte von über 0,9 liegen in acht Fällen vor. In allen acht Fällen ist der Fischbach im Ammerseegebiet

involviert. Dieses Gewässer scheint demnach sowohl von den beiden weiteren Populationen des oberen Ammergebiets, als auch von etlichen weit entfernt liegenden Populationen sehr differenziert. Signifikante, aber sehr niedrige paarweise Φ_{ST} -Werte kleiner 0,1 zeigen sich sowohl zwischen direkt verbundenen Populationen (z.B. Oberrach und Walchensee, Bodensee und die Zuchten BS1 und BS2), als auch zwischen Populationen, zwischen denen keine offensichtliche Verbindung besteht, wie zwischen z.B. Argen und Maisinger Bach, Argen und Oberrach oder Schwarzach und Chiemsee (Tab. 13-A1, Anhang).

Die Analyse der molekularen Varianz aller Sequenzdaten ergab, dass der Großteil der Gesamtvarianz (68,53%) durch die Varianz innerhalb der Populationen und weiter unterteilt nach den Phänotypen (Pop-PT, vgl. Abschnitt 4.3.1) erklärt werden kann (Tab. 4). Der zweitgrößte Anteil der Gesamtvarianz wird durch die Varianz zwischen den Populationen innerhalb der Systeme (Seen und ihre Zuflüsse) beschrieben (22,88%). Durch Unterschiede zwischen den Flusseinzugsgebieten Donau und Rhein konnten 6,96% der Varianz erklärt werden. Statistisch hoch signifikant ist jedoch lediglich die Varianz innerhalb der Populationen unterteilt nach Phänotypen (Pop-PT; Tab. 4).

Werden ausschließlich die Sequenzdaten aus dem Rheineinzugsgebiet in die Analyse der molekularen Varianz einbezogen, macht die Varianz innerhalb der Populationen unter Berücksichtigung des Phänotyps 83,76% der Gesamtvarianz aus, während die Varianz zwischen den Phänotypen innerhalb der Populationen 5,00% und die Varianz zwischen den Populationen innerhalb der Systeme 9,93% ausmachen. Die Varianz zwischen den Systemen (1,32%) ist nicht signifikant (Tab. 5).

Die Analyse der molekularen Varianz der Phänotypen Seeforelle und Bachforelle aus dem Rheineinzugsgebiet zeigt ebenfalls, dass die Gesamtvarianz nahezu ausschließlich durch die Varianz innerhalb (85,41%) und zwischen (16,39%) den Populationen unterschieden nach Phänotyp erklärt werden kann. Der negative Anteil an der Gesamtvarianz von -1,80%, der auf die übergeordnete Unterscheidung zwischen den Phänotypen zurückgeführt werden könnte, ist nicht signifikant (Tab. 6).

Die molekulare Varianz im Einzugsgebiet der Donau unter Berücksichtigung der Phänotypen zeigt ebenfalls, dass die Varianz innerhalb (59,00%) und zwischen (31,90%) den Populationen unterschieden nach Phänotyp den größten Anteil der Varianz erklären kann. Mit 9,10% scheint hier die übergeordnete Unterscheidung zwischen Bach- und Seeforellen jedoch eine höhere Bedeutung zu haben, als im Bodenseegebiet (Tab. 7).

Insgesamt zeigt sich bei der Betrachtung der signifikanten Varianzkomponenten, dass die Varianzkomponenten mit der höchsten Unterteilung den größten Beitrag zur Gesamtvarianz leisten. Je weiter die Gruppen gefasst werden, desto geringer wird dieser Beitrag.

Tabelle 4: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten aller untersuchten Individuen (N=610). Dargestellt sind die Freiheitsgrade (df), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ) und deren Signifikanzwerte. Abkürzungen von Varianzkomponenten: FGE = Flussgebietseinheit, Pop-PT = Population unterteilt nach Phänotypen.

Varianzkomponenten	df	Var [%]	Φ	P
Φ zwischen FGE	1	6,96	0,315	0,1050
Φ zwischen Systemen innerhalb FGE	6	-1,16	0,039	0,7612
Φ zwischen Populationen innerhalb Systemen	25	22,88	0,243	0,0446
Φ zwischen Pop-PT innerhalb Populationen	6	2,79	-0,012	0,1500
Φ innerhalb Pop-PT	571	68,53	0,070	0,0001

Tabelle 5: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten der untersuchten Individuen (N=397) aus dem Bodenseeraum. Dargestellt sind die Freiheitsgrade (df), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ) und deren Signifikanzwerte. Abkürzungen von Varianzkomponenten: Pop-PT = Population unterteilt nach Phänotypen.

Varianzkomponenten	df	Var [%]	Φ	P
Φ zwischen Systemen	1	1,32	0,162	0,2819
Φ zwischen Populationen innerhalb Systemen	13	9,93	0,056	0,0871
Φ zwischen Pop-PT innerhalb Populationen	5	5,00	0,101	0,0985
Φ innerhalb Pop-PT	377	83,76	0,013	0,0001

Tabelle 6: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten der untersuchten Individuen (N=397) aus dem Bodenseeraum. Dargestellt sind die Freiheitsgrade (df), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ) und deren Signifikanzwerte. Abkürzungen von Varianzkomponenten: Pop-PT = Population unterteilt nach Phänotypen, PT = Phänotyp.

Varianzkomponenten	df	Var [%]	Φ	P
Φ zwischen PT	1	-1,80	0,146	0,5786
Φ zwischen Pop-PT innerhalb PT	18	16,39	0,161	0,0001
Φ innerhalb Pop-PT	377	85,41	-0,018	0,0001

Tabelle 7: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten der untersuchten Individuen (N=213) aus dem Donaeinzugsgebiet. Dargestellt sind die Freiheitsgrade (df), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ) und deren Signifikanzwerte. Abkürzungen von Varianzkomponenten: Pop-PT = Population unterteilt nach Phänotypen, PT = Phänotyp.

Varianzkomponenten	df	Var [%]	Φ	P
Φ zwischen PT	1	9,10	0,410	0,0495
Φ zwischen Pop-PT innerhalb PT	17	31,90	0,351	0,0001
Φ innerhalb Pop-PT	194	59,00	0,091	0,0001

5.2 Mikrosatelliten-Analyse

Insgesamt wurden 1252 Individuen anhand von 22 Mikrosatellitenmarkern analysiert. Die erwartete Heterozygotie pro Population war beim Zuchtstamm BY3 (0,493) am geringsten und im Walchensee am größten (0,758). Die mittlere Allelzahl je Population lag zwischen 3,364 im Fischbach und 13,591 Allelen im Bodensee (Abb. 6). Die Populationen mit der durchschnittlich höchsten Anzahl an privaten Allelen sind der Lüßbach (0,909) und der Ammersee (0,727). Keine privaten Allele waren in den sieben Populationen Thalbach, Linder, Tegernsee, Argen, Zuchtstamm BS1 und Zuchtstamm BS6 zu verzeichnen (Tab. 3). Der Allelreichtum liegt zwischen 1,491 für Zucht BS3 und 1,770 im Walchensee (siehe Tab. 15-A3, Anhang).

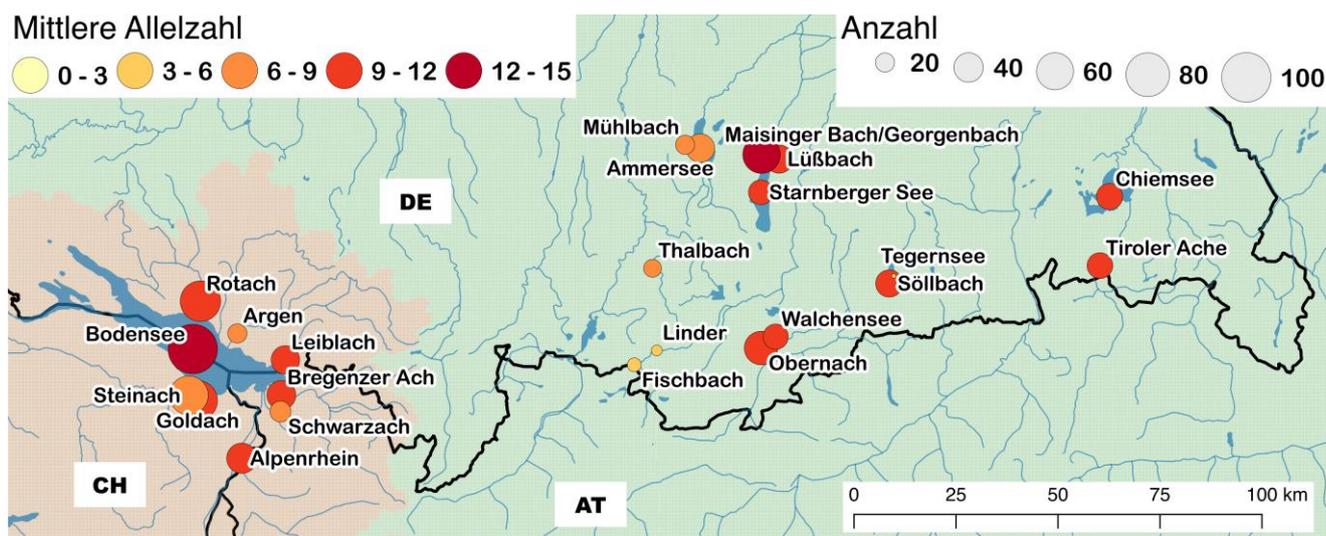


Abbildung 6: Anzahl untersuchter Individuen und mittlere Allelzahl je Population.

Bis auf vier Ausnahmen waren die paarweisen F_{ST} -Werte der genetischen Distanz zwischen den Populationen basierend auf den Mikrosatellitendaten signifikant. Nicht-signifikante Werte fanden sich ausschließlich im Bodenseeraum. Demnach lässt sich hier keine Differenzierung

zwischen dem Bodensee und der Bregenzer Ach, sowie zwischen der Argen und der Rotach, der Leiblach und der Zucht BS3 feststellen. Insgesamt variierten die signifikanten paarweisen F_{ST} -Werte zwischen 0,006 und 0,363. Besonders geringe genetische Distanzen ($<0,01$) lagen ebenfalls im Bodenseegebiet (Bodensee - Argen, Zucht BS1 - Rotach, Zucht BS3 - Leiblach), aber auch zwischen dem Walchensee und seinem Zufluss Obernach und dem in den Tegernsee mündenden Söllbach. Die größte genetische Distanz lag zwischen den Populationen Fischbach und dem Zuchtstamm BY3 (Tab. 13-A1, Anhang).

Die Analyse der molekularen Varianz aller Mikrosatellitendaten ergab, dass der Großteil der Gesamtvariation (83,28%) durch die Varianz innerhalb der Individuen erklärt werden kann. Durch die Varianz zwischen den Individuen innerhalb der Population und unter zusätzlicher Berücksichtigung der Phänotypen konnten 8,86% der Varianz erklärt werden. Lediglich 1,36% der Varianz liegt zwischen den nach Phänotyp unterteilten Populationen, während 4,29% durch die Varianz zwischen den Populationen erklärt werden. Die Unterscheidungen zwischen den Systemen (1,02%) und den Flussgebietseinheiten (1,20%) tragen nicht signifikant zu der Gesamtvarianz bei (Tab. 9).

Die Analyse der molekularen Varianz der Mikrosatellitendaten aus dem Bodenseeraum ergab, dass der Großteil der Gesamtvarianz (95,61%) auf die Varianz innerhalb der Populationen unterteilt nach Phänotyp zurückzuführen ist, während die Varianz zwischen diesen Einheiten lediglich 2,00% ausmacht. Auch zwischen den Populationen liegen nur 2,25% der Varianz. Die Unterteilung zwischen den Systemen (Bodensee und Zuflüsse - Zuchten) trägt nicht zur Erklärung der Varianz bei (Tab. 10).

Testet man die Varianz anhand der Phänotypen der untersuchten Tiere aus dem Bodenseeraum, so macht die Varianz innerhalb und zwischen den nach Phänotyp unterteilten Populationen in der Summe 99,94% der Gesamtvarianz aus. Die übergeordnete Unterscheidung zwischen See- und Bachforellen hat keine Bedeutung (Tab. 11). Für das Donaeinzugsgebiet macht die Varianz innerhalb der nach Phänotyp unterteilten Populationen 85,29% und die Varianz zwischen diesen Einheiten 12,04% der Gesamtvariation aus. Die Bedeutung der übergeordneten Kategorien See- und Bachforellen ist sehr gering (2,67%), aber vorhanden (Tab. 12).

Tabelle 8: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten aller untersuchten Individuen (N=1252). Dargestellt sind die Freiheitsgrade (df), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ) und deren Signifikanzwerte. Abkürzungen von Varianzkomponenten: FGE = Flussgebietseinheit, Pop-PT = Population unterteilt nach Phänotypen.

Varianzkomponenten	df	Var [%]	Φ	P
Φ zwischen FGE	1	1,20	0,167	0,1782
Φ zwischen Systemen innerhalb der FGE	6	1,02	0,096	0,3465
Φ zwischen Populationen innerhalb der Systeme	25	4,29	0,015	0,0198
Φ zwischen Pop-PT innerhalb der Populationen	7	1,36	0,044	0,0001
Φ zwischen Individuen innerhalb der Pop-PT	1212	8,86	0,010	0,0001
Φ innerhalb der Individuen	1252	83,28	0,012	0,0001

Tabelle 9: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten der untersuchten Individuen (N=657) aus dem Bodenseeraum. Dargestellt sind die Freiheitsgrade (df), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ) und deren Signifikanzwerte. Abkürzungen von Varianzkomponenten: Pop-PT = Population unterteilt nach Phänotypen.

Varianzkomponenten	df	Var [%]	Φ	P
Φ zwischen Systemen	1	0,14	0,044	0,1956
Φ zwischen Populationen innerhalb der Systeme	13	2,25	0,021	0,0228
Φ zwischen Pop-PT innerhalb der Populationen	6	2,00	0,023	0,0001
Φ innerhalb Pop-PT	636	95,61	0,001	0,0001

Tabelle 10: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten der untersuchten Individuen (N=657) aus dem Bodenseeraum. Dargestellt sind die Freiheitsgrade (df), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ) und deren Signifikanzwerte. Abkürzungen von Varianzkomponenten: Pop-PT = Population unterteilt nach Phänotypen, PT = Phänotyp.

Varianzkomponenten	df	Var [%]	Φ	P
Φ zwischen PT	1	0,06	0,043	0,1668
Φ zwischen Pop-PT innerhalb PT	19	4,25	0,043	0,0001
Φ innerhalb Pop-PT	636	95,69	0,001	0,0001

Tabelle 11: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten der untersuchten Individuen (N=595) aus dem Donau-einzugsgebiet. Dargestellt sind die Freiheitsgrade (df), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ) und deren Signifikanzwerte. Abkürzungen von Varianzkomponenten: Pop-PT = Population unterteilt nach Phänotypen, PT = Phänotyp.

Varianzkomponenten	df	Var [%]	Φ	P
Φ zwischen PT	1	2,67	0,147	0,0108
Φ zwischen Pop-PT innerhalb PT	17	12,04	0,124	0,0001
Φ innerhalb Pop-PT	576	85,29	0,027	0,0001

In Abbildung 7 sind die ersten beiden Faktoren der Faktoriellen Korrespondenzanalyse dargestellt. Der erste Faktor erklärt 2,26% der Varianz und der zweite Faktor 1,01%. Während in der Darstellung aller untersuchten Individuen aus allen Populationen zunächst eine klare Differenzierung nur schwer ersichtlich ist, so ist dennoch eine Gruppierung von einigen Tieren aus dem Starnberger See sowie aus den Zuchten (BY1 und BY3) abseits von den übrigen Populationen deutlich erkennbar. Während die Punktwolken der beiden Zuchtstämme noch etwas überlagern, liegt die Punktwolke der Population Starnberger See isolierter.

Die Abbildungen 8 und 9 zeigen die Faktoriellen Korrespondenzanalysen einzeln für die jeweiligen Einzugsgebiete Donau und Bodensee. Betrachtet man die Abbildung 6, so ist auch hier erkenntlich, dass unter den untersuchten Individuen aus dem Donaueinzugsgebiet vor allem die Zuchten (BY1 und BY3) sowie einige Tiere aus dem Starnberger See weit abseits gruppieren, während die restlichen Populationen eine größere überlagerte Punktwolke darstellen. Hier erklärt der erste Faktor 3,00% und der zweite Faktor 1,30% der Varianz der Tiere (Abb. 8).

In der dritten Korrespondenzanalyse sind ausschließlich die Populationen aus dem Bodenseeraum dargestellt (Abb. 9), in welcher der erste Faktor 1,42% und der zweite Faktor 1,12% der Varianz erklären. Die untersuchten Populationen aus dem Bodenseeraum zeigen keine klar voneinander differenzierten Punktwolken. Lediglich einzelne Tiere scheinen etwas weiter abseits von der großen Punktwolke zu gruppieren.

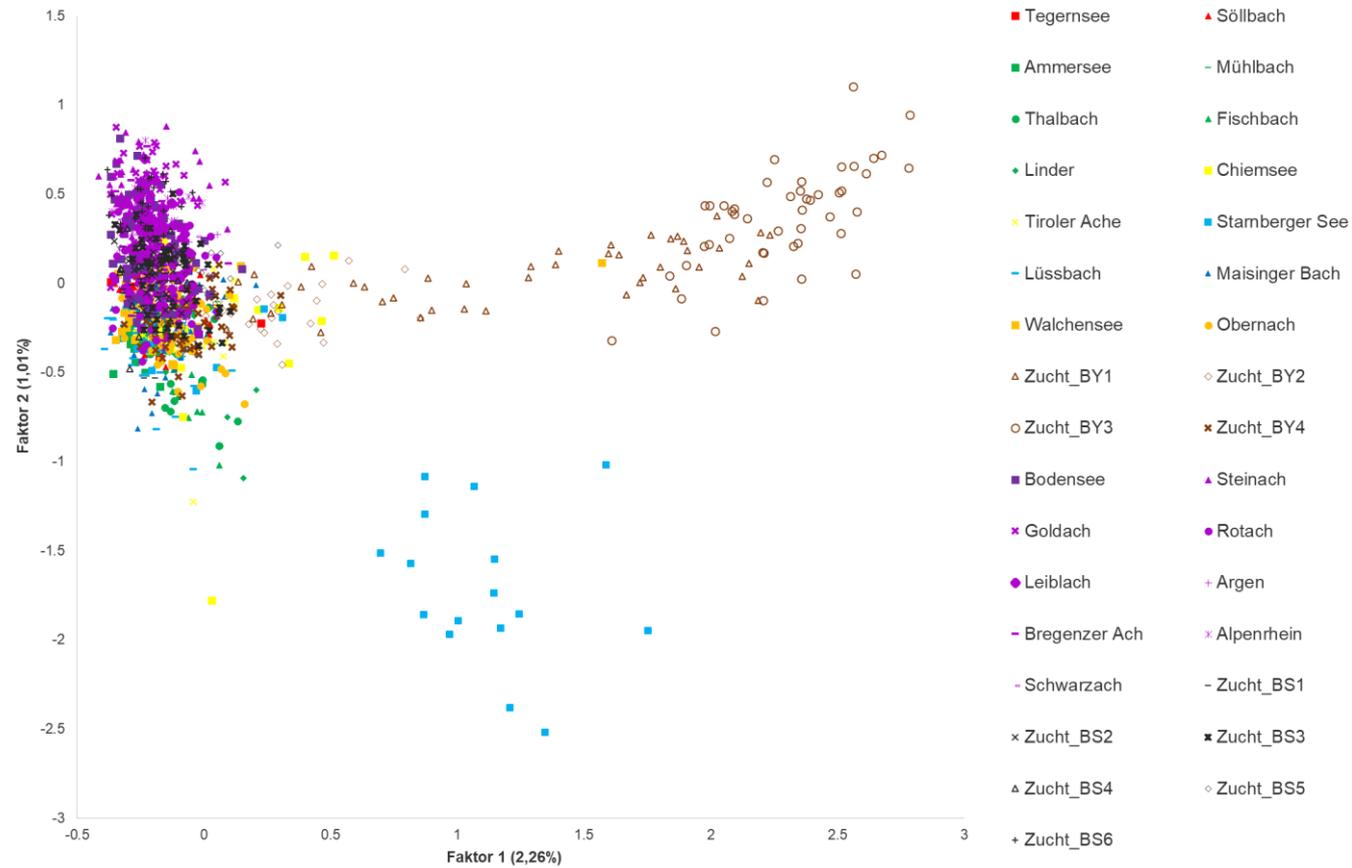


Abbildung 7: Faktorielle Korrespondenzanalyse von 33 Populationen der See- und Bachforelle. Verschiedene Symbole stehen für die einzelnen Populationen. Farblich codiert ist die Zugehörigkeit zu den Systemen aus einem namensgebendem See und seinen Zuflüssen, bzw. Zuchten (Zuchten Donau = braun; Zuchten Bodensee = grau). Jedes Symbol repräsentiert ein Individuum. Je größer der Abstand zwischen den Symbolen, je unähnlicher sind die Individuen zueinander.

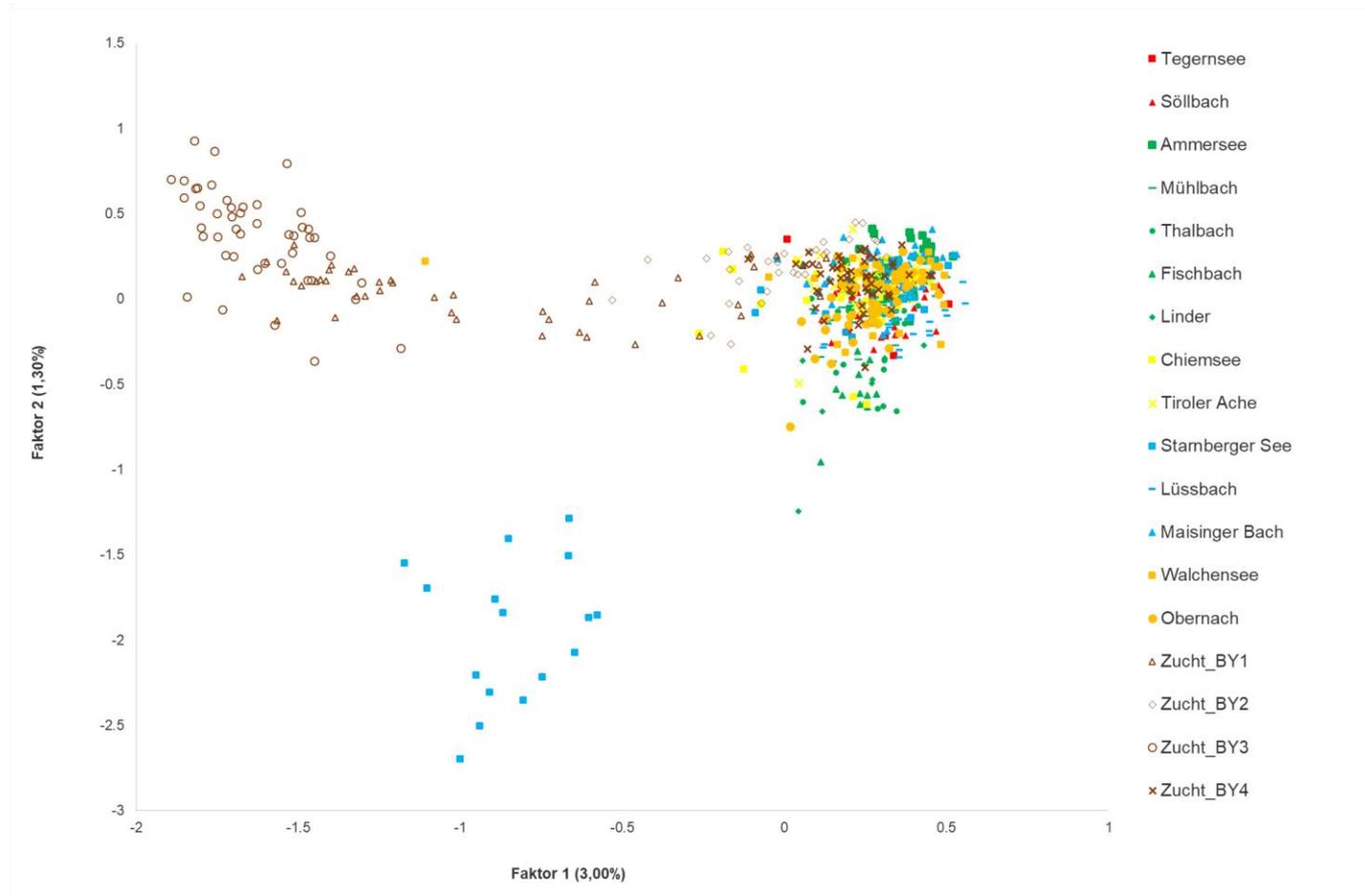


Abbildung 8: Faktorielle Korrespondenzanalyse von 18 Populationen der See- und Bachforelle aus den bayerischen Seen des Donauraumes. Verschiedene Symbole stehen für die einzelnen Populationen. Farblich codiert ist die Zugehörigkeit zu den Systemen aus einem namengebendem See und seinen Zuflüssen bzw. Zuchten. Jedes Symbol repräsentiert ein Individuum. Je größer der Abstand zwischen den Symbolen, desto unähnlicher sind die Individuen zueinander.

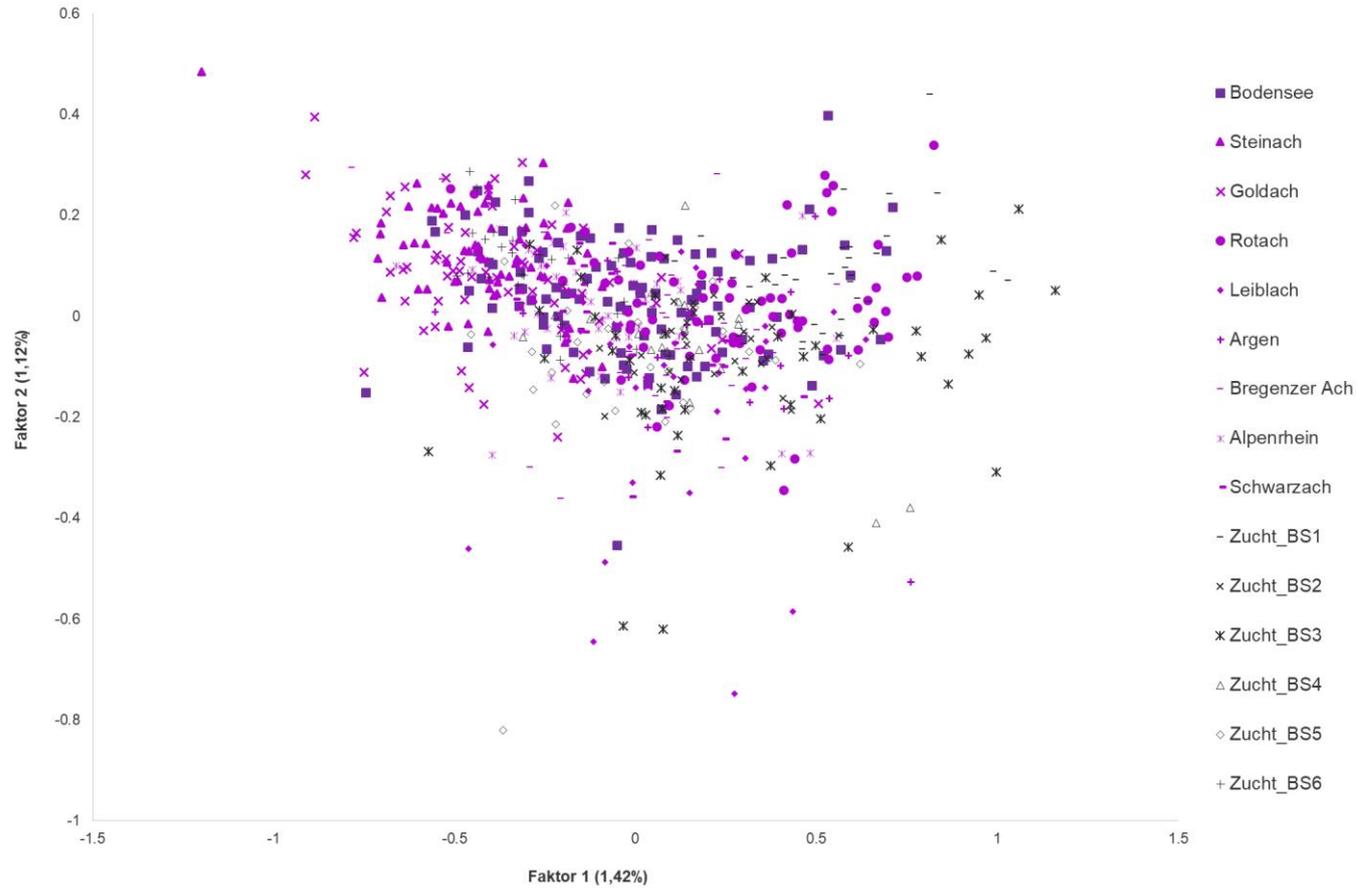


Abbildung 9: Faktorielle Korrespondenzanalyse von natürlichen Populationen aus dem Bodensee und seinen Zuflüssen (lila), sowie Zuchtstämmen (grau). Jedes Symbol repräsentiert ein Individuum. Je größer der Abstand zwischen den Symbolen, desto unähnlicher sind die Individuen zueinander.

Die Abbildungen 10 und 11 zeigen die Korrespondenzanalysen für die jeweiligen Untersuchungsgebiete der Donau und des Bodensees exklusive der Zuchtstämme. Hier sind die Individuen der Wildpopulationen zusätzlich nach ihrem Phänotyp See- oder Bachforelle unterteilt. In der Abbildung 8 für das Einzugsgebiet Donau erklärt der erste Faktor 2,14% und der zweite Faktor 1,33% der totalen Varianz. Wie in den anderen FKAs gruppieren einige Seeforellen aus dem Starnberger See abseits von allen anderen Tieren im Untersuchungsgebiet. Aber auch einige wenige Bachforellen, überwiegend aus der Linder, dem Fischbach und dem Lüssbach gruppieren etwas weiter abseits von der wesentlichen Punktwolke. Vor allem ein Tier aus dem Lüssbach liegt hier auffällig weit weg von allen weiteren untersuchten Individuen. Für die Phänotypen Seeforelle und Bachforelle zeigt sich keine klare Differenzierung (Abb. 10).

Die FKA getrennt nach See- und Bachforelle für den Bodenseeraum zeigt keine klaren Gruppierungen, weder für die einzelnen Populationen, noch für die Phänotypen. Es gibt nur einige wenige Individuen, die leicht abseits der großen Punktwolke liegen. Dies sind zum Beispiel einzelne Seeforellen aus der Leiblach, der Steinach und dem Bodensee selbst. Hier erklärt der erste Faktor 1,55% und der zweite Faktor 1,27% der Varianz (Abb. 11).

Die insgesamt 10 untersuchten Zuchtstämme (4 aus dem Donaauraum, 6 aus dem Bodenseeraum) zeigen deutlich unterschiedliche Gruppierungen. In dieser FKA erklärt der erste Faktor 4,41% und der zweite Faktor 1,66% der Varianz. Am deutlichsten abseits gruppieren die Seeforellen aus dem Zuchtstamm BY3, aber auch die Seeforellen der Zuchtstämme BY1 und BY2, sowie die Bachforellen des Zuchtstammes BY4 liegen getrennt von allen anderen untersuchten Tieren. Eine deutlichere Überlappung ist bei den Zuchttieren aus dem Bodenseeraum gegeben. Hier liegen alle Zuchtstämme (BS1-BS6) nah beieinander und es ist keine klare Trennung zwischen den Bachforellen (BS2, BS4, BS5) und den Seeforellen (BS3 und BS6) ersichtlich (Abb. 12).

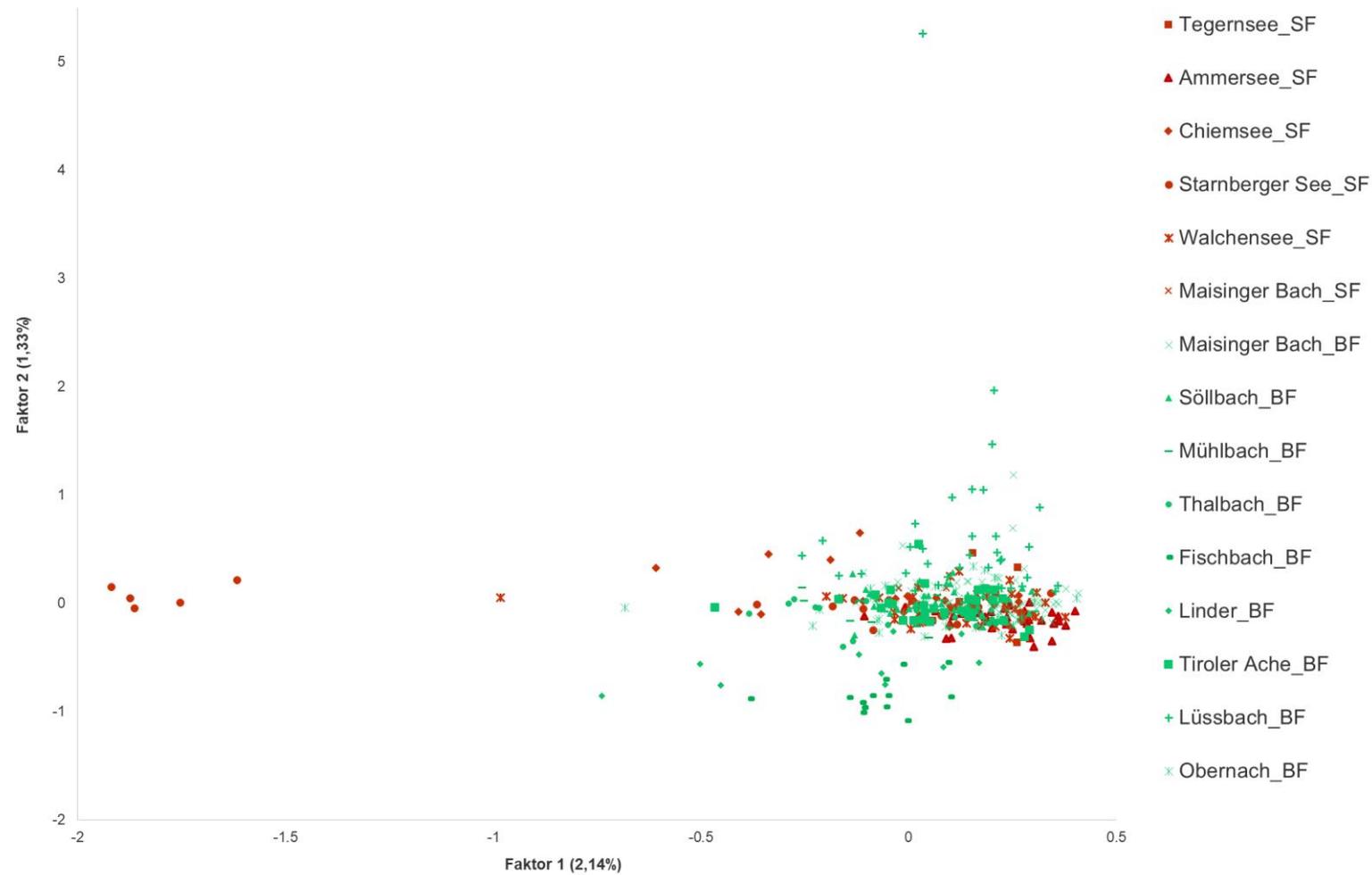


Abbildung 10: Faktorielle Korrespondenzanalyse von natürlichen Populationen aus bayerischen Seen und ihren Zuflüssen, farblich kodiert nach dem Phänotyp Seeforelle (SF, rot) und Bachforelle (BF, grün). Jedes Symbol repräsentiert ein Individuum. Je größer der Abstand zwischen den Symbolen, desto unähnlicher sind die Individuen zueinander.

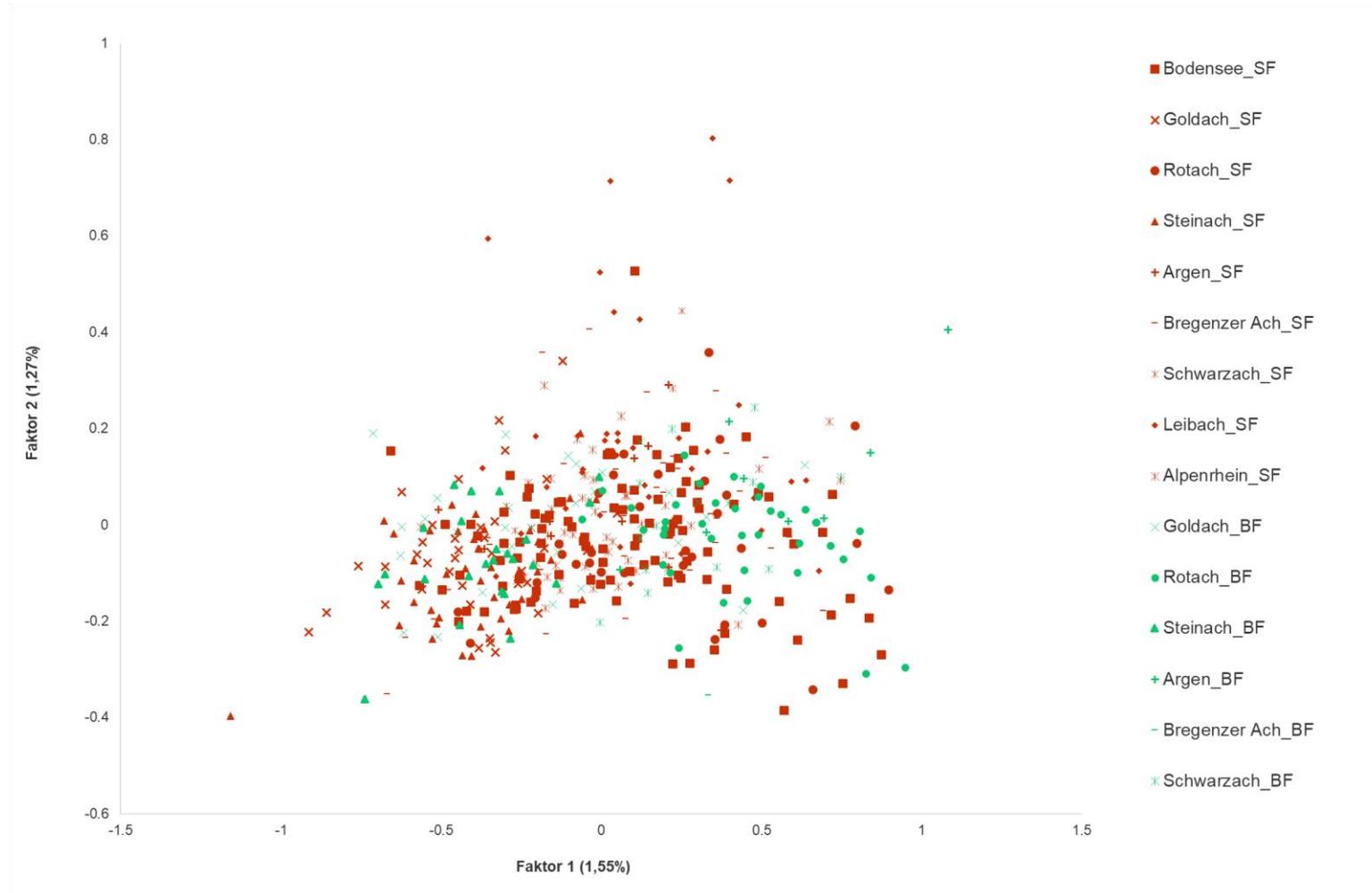


Abbildung 11: Faktorielle Korrespondenzanalyse von natürlichen Populationen aus dem Bodensee und seinen Zuflüssen, farblich kodiert nach dem Phänotyp Seeforelle (SF=rot) und Bachforelle (BF=grün). Jedes Symbol repräsentiert ein Individuum. Je größer der Abstand zwischen den Symbolen, desto unähnlicher sind die Individuen zueinander.

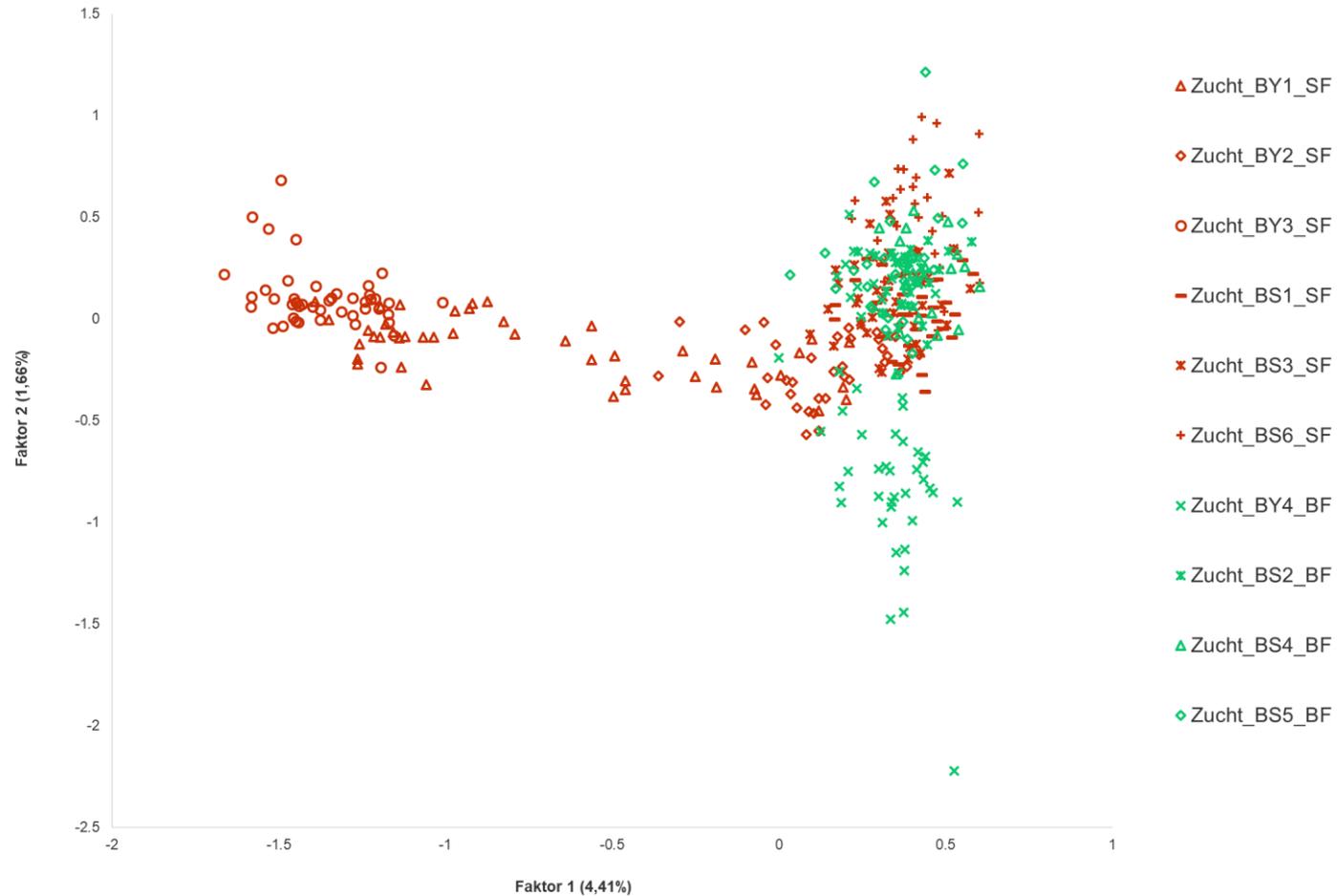


Abbildung 12: Faktorielle Korrespondenzanalyse von 10 Zuchtstämmen aus dem Raum Bodensee (N=6) und dem Donau (N=4), farblich kodiert nach dem Phänotyp Seeforelle (SF, rot) und Bachforelle (BF, grün). Jedes Symbol repräsentiert ein Individuum. Je größer der Abstand zwischen den Symbolen, desto unähnlicher sind die Individuen zueinander.

Die STRUCTURE-Analyse zeigt, dass der Gesamtdatensatz, bestehend aus 33 Populationen, am besten anhand von 18 Clustern beschrieben wird (Abb. 13). Nachfolgend werden die 18 Cluster mit den Populationen aufgelistet, die mit der höchsten Wahrscheinlichkeit zu den jeweiligen Clustern gehören.

K1: Tegernsee, Lüssbach und Thalbach

K2: Zucht BY4

K3: Zucht BY1, Zucht BY3 und der Starnberger See

K4: Ammersee

K5: Chiemsee und Tiroler Ache

K6: Walchensee, Söllbach und Obernach

K7: Mühlbach, Schwarzach und Zucht BS4

K8: Zucht BY2

K9: Maisinger Bach

K10: Linder und Fischbach

K11: Bodensee, Steinach, Goldach und Argen

K12: Rotach, Zucht BS1 und Zucht BS3

K13: Leiblach und Bregrenzer Ach

K14: Alpenrhein und Zucht BS6

K15: Zucht BS2

K16: Zucht BS5

Den beiden weiteren Clustern (K17 und K18) sind nicht eindeutig einzelnen Populationen zuzuordnen. Im Cluster K17 sind mit dem höchsten Anteil Tiere aus dem Thalbach (23,1%) und im Cluster 18 Tiere aus dem Zuchtstamm BY1 (27,3%) vertreten.

Die STRUCTURE-Analyse ausschließlich mit den Populationen des Donaeinzugsgebietes zeigt, dass die 19 Populationen, unterteilt nach Phänotyp Seeforelle (SF) und Bachforelle (BF), am besten durch 12 Cluster repräsentiert werden (Abb. 14). Die Populationen sind mit höchster prozentualer Zugehörigkeit den folgenden Clustern zuzuordnen:

K1: Tegernsee SF, Chiemsee SF und Walchensee SF

K2: Lüssbach BF

K3: Zucht BY4 BF

K4: Starnberger See SF, Zucht BY1 SF und Zucht BY3 SF

K5: Ammersee SF

K6: Mühlbach BF und Söllbach BF

K7: Zucht BY2 SF

K8: Maisinger Bach SF und Maisinger Bach BF

K9: Thalbach BF

K10: Linder BF und Fischbach BF

K11: Tiroler Ache BF und Obernach BF

Das Cluster K12 ist keiner der untersuchten Populationen eindeutig zuzuordnen. Tiere aus der Zucht BY1 SF haben den höchsten Anteil (28,2%) an diesem Cluster. Demnach gruppieren die einzelnen Seepopulationen (Starnberger See, Walchensee, Chiemsee, Ammersee und Tegernsee) nicht mit den jeweiligen Populationen aus ihren Zuflüssen. Die Seeforellenpopulationen aus den einzelnen Seen selbst, scheinen zum Teil ähnlicher zueinander zu stehen (z.B. Cluster 10 bestehend aus Tegernsee, Chiemsee und Walchensee) als die Seeforellen zu den Bachforellen der jeweiligen Zuflüsse. Lediglich das Cluster 11 zeigt eine „Mischung“ der beiden Phänotypen See- und Bachforelle. Die Tiere der beiden Phänotypen stammen in diesem Fall aber auch aus dem gleichen Zufluss, dem Maisinger Bach.

Die STRUCTURE-Analyse der Populationen aus dem Bodenseeraum getrennt nach den Phänotypen See- und Bachforelle wird ebenfalls am besten durch 12 Cluster beschrieben. In der Abbildung 13 ist deutlich zu sehen, dass die Tiere aus dem Bodenseeraum eine erheblich stärkere Vermischung aufweisen als die Tiere aus dem Raum Bayern und demnach keine so eindeutige Clusterzugehörigkeit zeigen. Die Cluster gruppieren sich mit der höchsten prozentualen Zugehörigkeit wie folgt:

K1: Goldach SF und Goldach BF

K2: Zuchtstamm BS2 BF

K3: Argen SF

K4: Alpenrhein SF, Bregenzer Ach BF, Rotach SF und Schwarzach SF

K5: Leiblach SF und Zuchtstamm BS3 SF

K6: Steinach BF, Steinach SF und Zuchtstamm BS6 SF

K7: Zuchtstamm BS5 BF

K9: Argen BF, Bodensee SF, Zuchtstamm BS4 BF und Schwarzach BF

K10: Zucht BS1 SF

K12: Bregenzer Ach SF und Rotach BF

Die Cluster K8 und K11 gruppieren zu keiner untersuchten Population eindeutig. Den höchsten Anteil im Cluster K8 machen Tiere aus dem Zuchtstamm BS1 SF (27,2%) und im Cluster K11 Tiere aus dem Zuchtstamm BS6 SF (30,7%) aus. Während also die See- und Bachforellen aus der Goldach und Steinach anhand der STRUCTURE-Analyse jeweils in ein gemeinsames Cluster fallen, scheinen sich die beiden Phänotypen in den Zuflüssen von Schwarzach und Argen zu unterscheiden und gruppieren in unterschiedlichen Cluster.

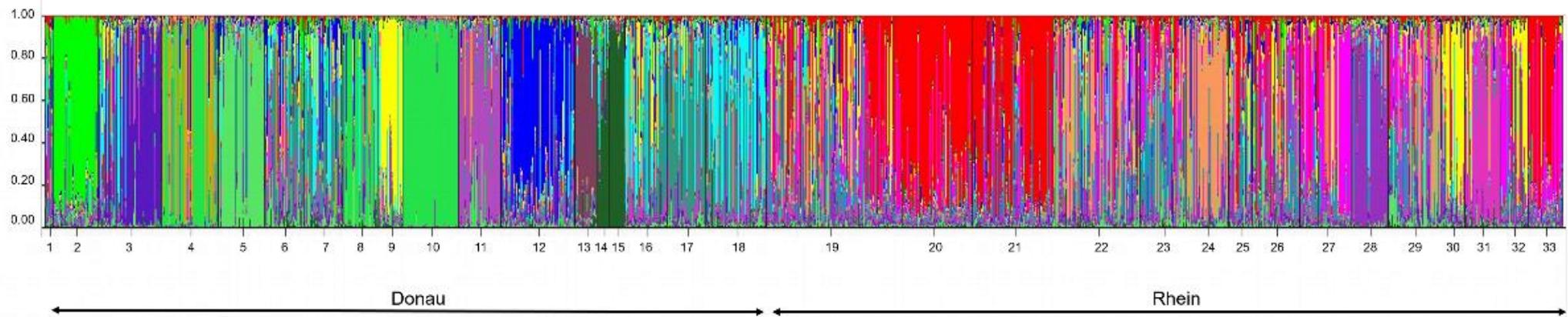
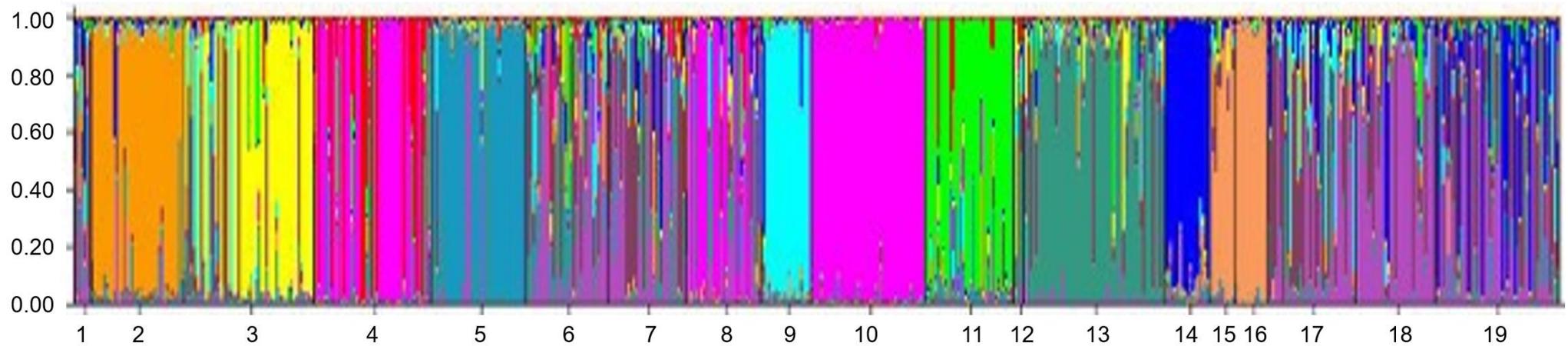


Abbildung 13: STRUCTURE-Analyse der insgesamt 1252 Individuen aus den untersuchten Populationen (1-33). Jedes Individuum ist durch eine senkrechte Linie repräsentiert. Die Farben geben die prozentuale Zugehörigkeitswahrscheinlichkeit der Individuen zu den unterschiedlichen Clustern (K=18) an. 1=Tegernsee, 2=Lüssbach, 3=Zucht BY4, 4=Zucht BY1, 5=Ammersee, 6=Chiemsee, 7=Walchensee, 8=Starnberger See, 9=Mühlbach, 10=Zucht BY3, 11=Zucht BY2, 12=Maisinger Bach, 13=Thalbach, 14=Linder, 15=Fischbach, 16=Söllbach, 17=Tiroler Ache, 18=Obernach, 19=Bodensee, 20=Steinach, 21=Goldach, 22=Rotach, 23=Leiblach, 24=Zucht BS1, 25=Argen, 26=Bregenzer Ach, 27=Alpenrhein, 28=Zucht BS2, 29=Zucht BS3, 30=Zucht BS4, 31=Zucht BS5; 32=Schwarzach, 33=Zucht BS6.



1=Tegernsee (SF), 2=Lüssbach (BF), 3=Zucht BY4 (BF), 4=Zucht BY1 (SF), 5=Ammersee (SF), 6=Chiemsee (SF), 7=Walchensee (SF), 8=Starnberger See (SF), 9=Mühlbach (BF), 10=Zucht BY3 (SF), 11=Zucht BY2 (SF), 12=Maisinger Bach (SF), 13=Maisinger Bach (BF), 14=Thalbach (BF), 15=Linder (BF), 16=Fischbach (BF), 17=Söllbach (BF), 18=Tiroler Ache (BF), 19=Oberrach (BF)

Abbildung 14: STRUCTURE-Analyse aller Individuen (N=595) aus den natürlichen Populationen sowie den Zuchtstämmen des Donaeinzugsgebietes unterteilt nach dem Phänotyp Seeforelle (SF) und Bachforelle (BF). Jedes Individuum ist durch eine senkrechte Linie repräsentiert. Die Farben geben die prozentuale Zugehörigkeitswahrscheinlichkeit der Individuen zu den unterschiedlichen Clustern (K=12) an.

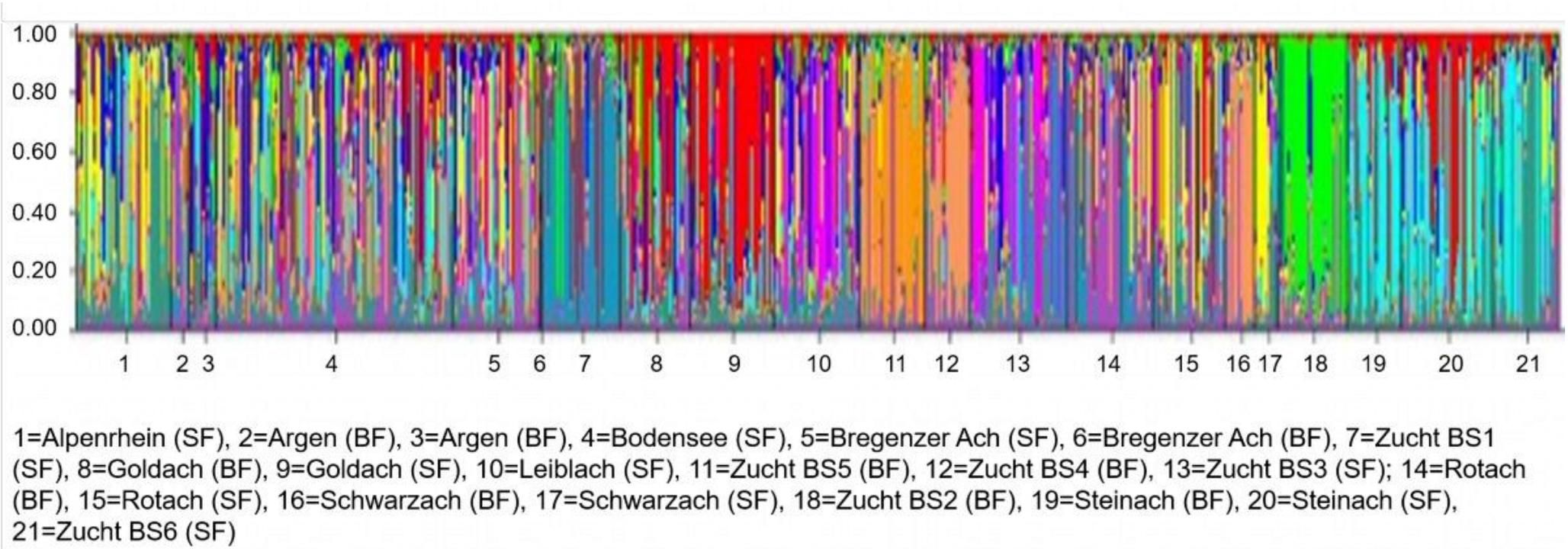


Abbildung 15: STRUCTURE-Analyse aller Individuen (N=657) aus den natürlichen Populationen sowie den Zuchtstämmen aus dem Bodenseeraum unterteilt nach dem Phänotyp Seeforelle (SF) und Bachforelle (BF). Jedes Individuum ist durch eine senkrechte Linie repräsentiert. Die Farben geben die prozentuale Zugehörigkeitswahrscheinlichkeit der Individuen zu den unterschiedlichen Clustern (K=12) an.

6 Nutzen und Verwertbarkeit der Ergebnisse

6.1 Bewertung der untersuchten Populationen

Insgesamt konnten in dieser Studie 30 Haplotypen nachgewiesen werden. Die drei am häufigsten vertretenen Haplotypen At1b, At1d und At10a gehören alle der atlantischen Linie an und waren sowohl im Donaueinzugsgebiet als auch im Bodenseeraum vertreten. Auch in der Bachforellenstudie von Schmidt et al. (2015) kamen die beiden Haplotypen At1b und At1d am häufigsten vor und waren in allen untersuchten Flussgebietseinheiten in Deutschland (Donau, Rhein, Weser, Elbe und Oder) vertreten. Der Haplotyp At10a, dem in dieser Studie 93 Tiere (74 Seeforellen und 19 Bachforellen) zugeordnet werden konnten, ist bisher in der Literatur noch nicht beschrieben und kommt vor allem im Bodenseeraum vor, während er im Donaueinzugsgebiet (Ammersee) lediglich zwei Tieren zugeordnet werden konnte.

Insgesamt wurden im Donaueinzugsgebiet in 18 untersuchten Populationen (inklusive der 4 Zuchtstämme) 20 verschiedene Haplotypen identifiziert. Fünf dieser Haplotypen konnten der danubischen Linie zugeordnet werden und 15 der atlantischen Gruppe. Das Vorkommen dieser beiden evolutionären Linien im oberen Donaueinzugsgebiet war zu erwarten und ist bereits durch vorherige Studien an Forellen bekannt (Bernatchez 2001, Lerceteau-Köhler et al. 2013, Riffel et al. 1995, Schmidt et al. 2015). Es gab mit dem Fischbach lediglich eine Population in der ausschließlich Tiere der danubischen Linie vertreten waren. Da in allen weiteren untersuchten Populationen des Donauraums auch atlantische Haplotypen nachgewiesen wurden, liefert auch die vorliegende Studie deutliche Hinweise darauf, dass Forellen der atlantischen Linie im oberen Donaueinzugsgebiet natürlicherweise vorkommen. Auch im Bodenseeraum wurden Individuen danubischen Ursprungs gefunden. Hier konnten fünf unterschiedliche Haplotypen der danubischen Linie nachgewiesen werden. Dies sind drei weitere danubische Haplotypen, die in der Studie von Behrmann-Godel (2015) noch nicht erfasst wurden. Insgesamt sind im Untersuchungsgebiet des Bodensees Tiere danubischen Ursprungs aber im Vergleich zum Donaueinzugsgebiet in deutlich geringerer Anzahl vertreten (Bodenseeraum: N=9, 2,3%; Donaueinzugsgebiet: N=39, 18,3%). Bachforellen danubischen Ursprungs konnten in Wildpopulationen des Bodenseeraums bisher nicht nachgewiesen werden. Daher unterstützt der erneute Nachweis von danubischen Haplotypen im Bodenseeraum die Vermutung von Behrmann-Godel (2015), dass der Bodensee in der Vergangenheit mit Forellen aus dem bayerischen Donaauraum besetzt wurde. Somit kann hier eine anthropogen bedingte Verbreitung von Tieren danubischer Herkunft in den Bodenseeraum angenommen werden. Weiterhin wurde ein Tier im Bodensee nachgewiesen, welches der Marmoratus-Linie zuzuordnen ist. Dieses Tier wurde bereits in der Studie von

Behrmann-Godel (2015) erfasst. Weitere Tiere der Marmoratus-Linie konnten auch durch die hier zusätzlich durchgeführten Sequenzierungen nicht nachgewiesen werden. Es kann als sicher gelten, dass es sich bei dem Fund der Marmoratus-Linie um einen Hinweis auf Besatz handelt. Der Bodenseeraum ist zwar als Kontaktzone verschiedener evolutionärer Linien bei diversen Fischarten, wie z.B. der Quappe (Barluenga et al. 2006; Wetjen et al. 2016), bekannt. Forellen der Marmoratus-Linie sind aber natürlicherweise vor allem in Italien verbreitet. Hier sind Individuen der Marmoratus-Linie z.B. im Po, der Etsch (Meraner et al. 2013) und dem Gardasee (Bernatchez 2001) nachgewiesen worden. Ein natürliches Vorkommen der Marmoratus-Linie im Rheineinzugsgebiet ist nicht anzunehmen.

Hinsichtlich der Phänotypen Seeforelle und Bachforelle lassen sich aus den Verteilungen der Haplotypen kaum relevante Unterscheidungen ableiten (Abb. 3). Alle besonders häufigen Haplotypen (At1a, At1b, At1c, At1d, At10a) sind sowohl bei See- als auch bei Bachforellen häufig. Ausnahmen bilden möglicherweise der atlantische Haplotyp At1ii und der danubische Haplotyp Da1a. Der Haplotyp At1ii ist jedoch ein privater Haplotyp der Tiroler Ache (Alpbach), so dass hier eher ein geografischer Effekt anzunehmen ist. Der Haplotyp Da1a ist hier der häufigste danubische Haplotyp und wurde in acht Populationen festgestellt. In den Untersuchungen von Schmidt et al. (2015) an Bachforellen war dieser Haplotyp jedoch ebenfalls der häufigste danubische Haplotyp und wurde in vier Populationen residenter Forellen nachgewiesen. Einige der seltenen Haplotypen finden sich demgegenüber entweder ausschließlich bei Bachforellen oder bei Seeforellen. Auf Grund des seltenen Auftretens lassen sich hieraus aber keine validen Aussagen hinsichtlich der Differenzierung der beiden Phänotypen ableiten. Es konnte erwartet werden, dass anhand der Analysen der mitochondrialen DNA keine ausgeprägte Differenzierung der Phänotypen erkennbar würde. Es ist anzunehmen, dass sich die unterschiedlichen Phänotypen im Voralpenraum erst nach dem Rückzug der Gletscher und der Bildung der großen Seen (etwa vor 10.000 Jahren) aus einem gemeinsamen Ursprung heraus entwickelt haben. Aus einer phylogenetischen Perspektive, wie sie durch die vergleichsweise konservative Evolution der mitochondrialen Kontrollregion abgebildet wird, ist dies ein eher kurzer Zeitraum, zumal davon auszugehen ist, dass die denkbare genetische Auseinanderentwicklung der Phänotypen ein kontinuierlicher und langsamer Prozess ist.

In einigen der untersuchten Populationen des Bodenseeraums lassen sich anhand der Mikrosatelliten-Analysen die Seeforellen von den Bachforellen gut differenzieren. In den meisten Zuflüssen des Bodensees gruppieren die Seeforellen des jeweiligen Zuflusses getrennt von den Bachforellen desselben Zuflusses (Abb. 15). Lediglich in der Goldach und

der Steinach lässt sich anhand der STRUCTURE-Analyse keine Unterscheidung zwischen See- und Bachforellen herausstellen (Abb. 15). Weiterhin bekräftigen die Ergebnisse dieser Studie die Aussagen von Behrmann-Godel (2014, 2015) insofern, dass die Populationen der Goldach und Steinach, welche sich auf der schweizerischen Seite des Bodensees befinden, einander ähnlicher sind, als zu den Populationen auf der deutsch/österreichischen Seite (Rotach, Argen, Leiblach, Bregenzer Ach und Alpenrhein). Der paarweise F_{ST} -Wert der Mikrosatelliten liegt zwischen Goldach und Steinach bei 0,0198, während für die Goldach und Steinach zu den deutsch/österreichischen Zuflüssen F_{ST} -Werte zwischen je 0,0225 (Argen) bis 0,0400 (Rotach) und 0,0294 (Alpenrhein) bis 0,0425 (Rotach) ermittelt wurden (Tab. 13-A1, Anhang).

Eine klare Differenzierung zwischen den Seeforellen und Bachforellen des Donauraums ist kaum möglich. Zwar sind hier gewisse Unterschiede zwischen den Phänotypen ersichtlich, doch sind diese nicht immer eindeutig. Die Seeforellen des Chiemsees bilden z.B. in der STRUCTURE-Analyse des Gesamtdatensatzes ein gemeinsames Cluster mit den Bachforellen der Zuflüsse der Tiroler Ache (Abb. 13). Betrachtet man jedoch nur die untersuchten Tiere aus dem Donaueinzugsgebiet, so bilden die beiden Populationen kein gemeinsames Cluster mehr (Abb. 14). Ebenso ist in der FKA an dieser Stelle keine deutliche Differenzierung zu erkennen (Abb. 10) und auch die genetischen Distanzwerte der Mikrosatelliten-Analysen sind nicht signifikant unterschiedlich (Tab. 13-A1, Anhang). Beim Starnberger See und seinen Zuflüssen Lüssbach und Maisinger Bach zeigt sich wiederum ein anderes Muster. Hier gruppieren in der FKA sowohl einige Tiere des Starnberger Sees, als auch Tiere des Lüssbaches weiter entfernt von der Hauptpunkt Wolke der meisten Individuen (Abb. 10). In der Mikrosatelliten-Analyse zeigt vor allem der Lüssbach eine große genetische Distanz zum Starnberger See (0,3329; Tab. 13-A1, Anhang). Auch in der STRUCTURE-Analyse gruppieren Starnberger See, Lüssbach und Maisinger Bach in getrennte Cluster (Abb. 14). Im Starnberger See wurden die letzten Tiere eines inzwischen aufgegebenen Zuchtstammes von Seeforellen, der wahrscheinlich auf Tieren aus dem Walchensee gründete, vor wenigen Jahren besetzt (pers. Mitt. M. Schubert, B. Gum). Es ist möglich, dass diese Tiere bei den Proben aus dem Starnberger See enthalten sind. Da es sich hierbei ausschließlich um phänotypische Seeforellen handelt, könnten diese Tiere zu der ausgeprägter erscheinenden Differenzierung zwischen den Phänotypen im Starnberger See und seinen Zuflüssen beitragen. Tatsächlich wäre diese Differenzierung dann aber auf die unterschiedlichen Herkünfte und weniger auf die unterschiedlichen Phänotypen zurückzuführen.

Im Gegensatz zu den Analysen der mitochondrialen DNA lassen sich anhand der Mikrosatelliten-Analysen rezente Genflüsse besser darstellen. Da sich hier zumindest für einige Bereiche genetische Differenzierungen zwischen den Phänotypen Seeforelle und Bachforelle zeigen, ist in den genannten Fällen von einer (mehr oder weniger deutlich) getrennten Reproduktion der Phänotypen auszugehen. Diese natürlichen Reproduktionsbarrieren sollten berücksichtigt und nicht durch Maßnahmen der Bewirtschaftung überwunden werden.

Generell ist bei der Bewertung der Populationen hinsichtlich der Phänotypen zu berücksichtigen, dass die Differenzierungen auf Grund methodischer Schwierigkeiten tendenziell eher unter- als überschätzt werden (vgl. Abschnitte 4.3 und 8). Die Ansprache insbesondere der jungen Lebensstadien der Forellen in den untersuchten Fließgewässern als Bach- oder Seeforelle ist mit Unsicherheiten verbunden. Daher ist in Betracht zu ziehen, dass ein gewisser Anteil der analysierten Fische der Kategorie Bachforelle zugeordnet wurde, es sich aber tatsächlich um Seeforellen handelt. Dies würde dazu führen, dass etwaig vorhandene genetische Differenzierungen zwischen den Phänotypen in den Ergebnissen nicht vollständig abgebildet werden.

Im Donaueinzugsgebiet unterscheiden sich alle fünf untersuchten Seen anhand ihrer genetischen Distanzen signifikant voneinander. Die genetische Distanz scheint dabei zwischen dem Chiemsee, dem Tegernsee und dem Walchensee am geringsten zu sein. Dies zeigt sich zum einen in der STRUCTURE-Analyse, in welcher die drei genannten Seen ein gemeinsames Cluster bilden (Abb. 14), sowie an den F_{ST} -Werten, die hier innerhalb der fünf Seen am niedrigsten zwischen diesen drei Populationen (Chiemsee - Walchensee 0,0094; Chiemsee - Tegernsee 0,029 und Tegernsee - Walchensee 0,026) sind. Nach dem Zusammenbruch einiger Seeforellenbestände in den 1950er Jahren wurde wahrscheinlich auf die zu dieser Zeit noch nennenswerten Bestände des Walchen- und des Königssees zurückgegriffen, um die Restpopulationen der weiteren Seen mit Besatztieren zu unterstützen. Vor diesem Hintergrund erscheint die eher geringe Differenzierung zwischen Chiemsee, Tegernsee und Walchensee plausibel.

Die untersuchten Zuchtstämme fügen sich zum Teil relativ gut in das Gesamtbild der untersuchten natürlichen Forellenpopulationen. Auch konnten in den Zuchtstämmen keine privaten Haplotypen nachgewiesen werden. Vor allem die untersuchten Zuchtstämme aus dem Bodenseeraum zeigen keine klare Differenzierung zu den natürlichen Populationen. Weder in den FCA noch in den STRUCTURE-Analysen grenzen sich die Zuchtstämme aus dem Bodenseeraum eindeutig von den natürlichen Populationen ab (Abb. 7, 9, 13, 15). Auch

der einzige untersuchte Zuchtstamm von Bachforellen im Donauraum zeigt keine auffällige Differenzierung (z.B. Abb. 7). Für die Zuchtstämme der Seeforelle aus dem Donauraum stellt sich die Situation jedoch anders dar. Der Zuchtstamm BY2 hat in den FCA einen weiten Überlappungsbereich mit den Hauptpunktswolken, zeigt jedoch entlang des 1. Faktors auch eine deutliche Tendenz zur Differenzierung (Abb. 7, 8). In den STRUCTURE-Analysen bildet er ein einzelnes Cluster (Abb. 13, 14). Die beiden Zuchtstämme BY1 und BY3 gruppieren in den FCA eindeutig getrennt von den natürlichen Populationen. Dabei erscheint der Zuchtstamm BY3 vollständig von den natürlichen Populationen isoliert, während der Stamm BY1 entlang des 1. Faktors eine enorme Streuung aufweist, die von den Hauptpunktswolken bis zu einem Überlappungsbereich mit dem Stamm BY3 reicht (Abb. 7, 8). Die beiden letztgenannten Zuchtstämme zeigen zudem relativ hohe genetische Distanzen zu den weiteren Populationen sowohl auf der Sequenz- (BY1 $\Phi_{ST}=0,22-0,83$; BY3 $\Phi_{ST}=-0,07-0,57$), als auch auf der Mikrosatellitenebene (BY1 $F_{ST}=0,11-0,25$; BY3 $F_{ST}=0,08-0,33$). Obwohl diese beiden Zuchtstämme ursprünglich mit Forellen aus dem Walchensee aufgebaut wurden, bilden sie in der STRUCTURE-Analyse ein gemeinsames Cluster mit dem Starnberger See und nicht mit der rezenten, natürlichen Population aus dem Walchensee selbst. Wenn es zutrifft, dass in den Proben aus dem Starnberger See zu einem erheblichen Anteil Zuchttiere, die wie die Zuchtstämme BY1 und BY3 auf den ursprünglichen Walchenseebestand zurückgehen, enthalten sind, dann zeigt diese Clusterbildung möglicherweise diesen gemeinsamen Ursprung an. Diese Interpretation wirft jedoch die Frage auf, warum dann kein enger Zusammenhang zu der heutigen natürlichen Population des Walchensees nachzuvollziehen ist. Unabhängig davon stellen züchterische Faktoren eine Erklärungsmöglichkeit für die beschriebenen Muster dar. Allein anhand der hier vorliegenden Ergebnisse können darüber hinaus die deutlichen Differenzierungen der Zuchtstämme BY1 und BY3 nicht zweifelsfrei erklärt werden.

6.2 Managementempfehlungen

Eine einfache Ausweisung der Flussgebietseinheiten Donau und Rhein als Managementeinheiten erscheint auf Grund der genetischen Ergebnisse nicht zweckmäßig. Einerseits gibt es Befunde, die auf einen historischen genetischen Austausch über die Grenzen der Flussgebietseinheiten hinweg verweisen. So wurden die beiden häufigsten Haplotypen (At1b, At1d) sowohl im Donau- als auch im Rheineinzugsgebiet verbreitet nachgewiesen, was darauf schließen lässt, dass die postglaziale Wiederbesiedlung des Untersuchungsgebiets zumindest teilweise aus einem gemeinsamen glazialen Refugialgebiet

erfolgt sein könnte. Es ist davon auszugehen, dass die beiden am häufigsten vorkommenden Haplotypen in den unterschiedlichen Flusseinzugsgebieten eher den gemeinsamen Ursprung der mitteleuropäischen Forellenbestände anzeigen als einen rezenten Genfluss.

Dem gegenüber kommt der Haplotyp At10a fast ausschließlich im Rheineinzugsgebiet vor. Auch die STRUCTURE-Analyse zeigt, dass, mit Ausnahme einer Population, keine der untersuchten Populationen aus dem Donaueinzugsgebiet mit denen des Bodensees in ein Cluster fallen (Abb. 13). Die Ausnahme bildet der Zuchtstamm BS4. Er bildet ein gemeinsames Cluster mit dem Mühlbach und der Schwarzach, so dass dieser Befund eher als Hinweis auf die fischereiliche Bewirtschaftung zu werten ist. Es ist auch bekannt, dass im Bodensee selbst Besatzmaßnahmen mit Seeforellen aus dem bayerischen Donauroaum stattgefunden haben (Behrmann-Godel 2015). Demnach ist die Verbreitung der danubischen Haplotypen in das Rheineinzugsgebiet und des atlantischen Haplotypen At10a in das Donaueinzugsgebiet über die Grenzen der Flussgebietseinheiten im Rahmen fischereilicher Bewirtschaftung anzunehmen.

Weiterhin weisen beide Flussgebietseinheiten spezifische genetische Charakteristika auf. So kamen zum Beispiel 16 von insgesamt 30 Haplotypen ausschließlich in einem der beiden Einzugsgebiete vor (acht im Bodensee und acht in der Donau). Die Anzahl solcher privater Haplotypen hängt sehr stark vom Stichprobenumfang und der Größe des Untersuchungsgebiets ab. Es wäre daher einerseits möglich, dass weitere private Haplotypen bei einem größeren Umfang untersuchter Tiere zu finden wären, andererseits aber auch in dem jeweiligen anderen Einzugsgebiet noch nachgewiesen werden könnten. Beispielsweise wurde der Haplotyp At1k hier als privater Haplotyp der Oberrach bestimmt. Dieser Haplotyp wurde jedoch bereits in den Untersuchungen von Schmidt et al. (2015) identifiziert und war dort ein privater Haplotyp eines isolierten Bachforellenvorkommens der Elbeniederungen. In dieser Studie wurde allerdings vor allem im Bodenseegebiet mit insgesamt 397 sequenzierten Proben und teilweise deutlich über 20 durchgeführten Sequenz-Analysen pro Population eine verhältnismäßig hohe Anzahl an Proben analysiert, so dass den privaten Haplotypen im praktischen Management eine angemessene Bedeutung zukommen sollte.

Die privaten Haplotypen der Flussgebietseinheiten, der wahrscheinlich auf die frühere Bewirtschaftung zurückgehende, sehr geringe Anteil an Forellen danubischer Abstammung im Bodensee, sowie das fast ausschließliche Vorkommen des sehr häufigen Haplotypen At10a im Rheineinzugsgebiet deuten auf eine Differenzierung zwischen den Flusseinzugsgebieten hin. Insgesamt ist es daher angebracht, die beiden Flussgebietseinheiten als getrennte Managementeinheiten zu behandeln.

Bernatchez (2001) folgend, könnten für das Untersuchungsgebiet lediglich die atlantische und die danubische mitochondriale Linie als ESUs ausgewiesen werden. Das Konzept der ESUs fordert aber auch eine eindeutige geografische Trennung der gefundenen Gruppen. Dies ist für die beide Flussgebietseinheiten Rhein und Donau hier nicht gegeben. Beide evolutionären Linien sind in beiden Flussgebietseinheiten (wenn auch zu sehr unterschiedlichen Anteilen) vorhanden. Insbesondere die Ergebnisse der Sequenz-Analysen zeigen, dass eine konsequente flusseinzugsgebietsbezogene Einordnung der Seeforelle in genetische Hauptlinien als streng monophyletische Gruppen im Sinne der ESUs nicht möglich ist. Das Konzept der ESUs erfasst die heutige, komplexe, genetische Situation der Seeforellen nicht hinreichend und kann daher hier nicht konsequent angewendet werden. Natürlicherweise isolierten, rein danubischen Beständen, wie in dieser Studie dem Fischbach, sollte aber besondere Beachtung geschenkt werden. Die Population des Fischbach sollte als eigene Managementeinheit betrachtet werden, um eine Vermischung mit anderen evolutionären Linien langfristig zu verhindern.

In der Analyse zur molekularen Varianz wird sowohl für den Gesamtdatensatz, als auch für die einzeln betrachteten Flusseinzugsgebiete Donau und Rhein der Großteil der gesamten genetischen Varianz aller untersuchten Tiere anhand von beiden Markersystemen durch die Variation innerhalb der Populationen erklärt. Dies zeigt die hohe genetische Diversität der einzelnen Populationen an. Ein relevanter Anteil der genetischen Varianz liegt noch zwischen den Populationen (und nach Phänotyp unterschiedenen Subpopulationen). Die weiter gefassten Kategorien Seen-Systeme, Flussgebietseinheit und Phänotyp haben dagegen keinen nennenswerten Erklärungswert. Das heißt, dass in der Gesamtbetrachtung die einzelnen Populationen innerhalb einer Flussgebietseinheit (Systeme, Phänotypen) genetisch stärker differenziert sind, als es die Populationen zwischen den Flussgebietseinheiten (Systeme, Phänotypen) sind. Dieser Befund betont die Bedeutung der einzelnen Populationen für die Gesamtdiversität der untersuchten Bestände. Er legt nahe, dass eine Bewirtschaftung in den beiden einfachen Managementeinheiten Donaauraum und Bodenseeraum der genetischen Situation nicht gerecht würde.

Für eine gute fischereiliche Planung von Besatzmaßnahmen mit Seeforellen sind somit folgende Handlungsempfehlungen abzuleiten:

- 1) Besatzmaterial (Elterntiere oder Eier und Sperma) sollte aus dem Besatzgewässer selbst entnommen werden ('supportive breeding').
- 2) Besatzmaterial kann aus angrenzenden Gewässerabschnitten entnommen werden.
- 3) Besatzmaterial kann in gut begründeten Fällen ausnahmsweise aus einem anderen

Untereinzugsgebiet innerhalb der jeweiligen FGE entnommen werden.

Diese Empfehlungen sind in der angegebenen Reihenfolge zu priorisieren. Dennoch gilt grundsätzlich:

- 4) Besatzmaterial sollte nicht aus einer anderen FGE eingebracht werden.

Diese Handlungsempfehlungen stellen aber lediglich die minimalen Regeln dar, die bei der Bewirtschaftung der Seeforellenbestände beachtet werden sollten. Auf regionaler Ebene werden zudem genetische Strukturen und geografische Zusammenhänge erkennbar, die im Hinblick auf das Populationsmanagement darüber hinaus zu beachten sind. Dies betrifft nicht nur den geographischen Aspekt, sondern auch die unterschiedlichen Ausprägungsformen/Ökotypen der Forelle. So fallen beispielsweise zum einen bei der Betrachtung der einzelnen Populationen der bayerischen Seen die Seeforellen aus dem Starnberger See deutlich auf. Hier stellen mehrere Individuen in der Faktoriellen Korrespondenzanalyse sowohl im Gesamtdatensatz als auch innerhalb aller Populationen der bayerischen Seen eine Gruppe an Individuen dar, die gemeinsam deutlich von allen anderen untersuchten Populationen und Individuen abweicht. Weiterhin lassen sich auch gewisse Unterschiede zwischen den See- und Bachforellen sowohl in den Zuflüssen des Bodensees als auch in den Zuflüssen der bayerischen Seen erkennen. Während anhand der STRUCTURE-Analyse See- und Bachforellen in der Goldach genetisch nicht eindeutig voneinander differenzierbar sind, so gruppieren z.B. See- und Bachforellen der Schwarzach in unterschiedliche Cluster. Hier lassen sich die beiden Ökotypen also gut voneinander trennen. Auch das Beispiel Starnberger See mit seinen beiden Zuflüssen Lüssbach und Maisinger Bach zeigt, dass sich eine Teilpopulation der Seeforellen des Sees selbst z.T. von den Bachforellen der Zuflüsse differenzieren lässt. Diese drei Populationen unterscheiden sich in ihrer genetischen Distanz signifikant voneinander (Tab. 13-A1, Anhang) und gruppieren auch in der STRUCTURE-Analyse in drei unterschiedliche Cluster (Abb. 14). Zumindest in diesen Bereichen, wo natürlichen Reproduktionsbarrieren zwischen den Phänotypen nachweisbar sind, sollten diese im Management adäquat berücksichtigt und nicht durch Maßnahmen der Bewirtschaftung „künstlich“ überwunden werden.

Bei zukünftigen Besatzmaßnahmen sollte stets ganz besonderer Wert daraufgelegt werden, dass spezifische genetische Charakteristika einzelner Systeme und Populationen erhalten

bleiben und geschützt werden. Die Verbreitung evolutionärer Linien über ihr natürliches Vorkommen hinaus sollte dringend vermieden werden. Daher sollte ein Besatz mit Seeforellen grundsätzlich nur mit fachwissenschaftlicher Unterstützung und Begleitung durchgeführt werden. Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass z.B. Zuchtstämme aus dem bayerischen Raum zum Teil sehr erhebliche Unterschiede zu allen Wildpopulationen der See- und Bachforelle aufweisen, während die Zuchtstämme aus dem Bodenseeraum sich verhältnismäßig gut in das Bild der dortigen Wildpopulationen einfügen. Vor allem die Zuchtstämme BY1 und BY3 zeigen auf Basis der Mikrosatelliten-Analysen sowohl in der FKA eine deutliche Differenzierung zu den anderen untersuchten Populationen als auch anhand der genetischen Distanzen mittels der F_{ST} -Werte. Diese beiden Zuchtstämme scheinen den Individuen des Starnberger Sees noch am ähnlichsten zu sein, denn in der STRUCTURE-Analyse gruppieren diese drei untersuchten Populationen in ein Cluster. Für einen Besatz, zumindest in den hier untersuchten Gewässern, erscheinen die Tiere dieser beiden Zuchtstämme derzeit als ungeeignet.

7 Zusammenfassung

Gegenstand der Untersuchung ist die populationsgenetische Charakterisierung der Seeforellenbestände Deutschlands und die Identifikation geeigneter, evolutionär eigenständiger Einheiten (ESU) der Seeforelle für praxisnahe Maßnahmen des Bestandsmanagements. Untersuchungen wurden in fünf bayerischen Seen und deren Zuflüssen sowie dem Bodensee und seinen Zuflüssen durchgeführt. Weiterhin wurden vier Zuchtstämme aus dem bayerischen Raum und sechs Zuchtstämme aus dem Bodenseeraum analysiert, sodass insgesamt 33 Populationen der See- bzw. Bachforelle beprobt wurden. Von 1252 Gewebeproben wurden jeweils 22 Mikrosatelliten-Loci und zusätzlich von mindestens 10 Individuen pro Population die Kontrollregion der mitochondrialen DNA untersucht. Morphometrische Parameter, genetische Werte und Indizes wurden ermittelt und für eine Eintragung in die AGRDEU-Datenbank aufbereitet.

Die untersuchten Tiere konnten anhand der Sequenz-Analysen drei evolutionären Linien zugeordnet werden, der atlantischen, der danubischen sowie der Marmoratus-Linie. Der überwiegende Teil der Haplotypen gehört der atlantischen Linie (N=21) an. Aber auch danubische Haplotypen (N=8) sind in den beiden Flusseinzugsgebieten Rhein und Donau vertreten. Die Marmoratus-Linie (N=1) war lediglich mit einem Individuum im Bodensee vertreten. Aufgrund der z.T. intensiven Besatzmaßnahmen von Seeforellen nach dem Zusammenbruch der Bestände in den 1960er Jahren kam es sehr wahrscheinlich zu einer Vermischung der Seeforellen zwischen den Flussgebieten Rhein und Donau, welche das Vorkommen der Individuen danubischen Ursprungs sowie des Individuums der Marmoratus-Linie im Rheineinzugsgebiet erklären könnte.

Mittels kombinierter Markersysteme konnten dennoch Differenzierungen zwischen einzelnen Populationen innerhalb eines Flusseinzugsgebietes, aber auch zwischen den beiden Flussgebietseinheiten ermittelt werden. Messbare Unterschiede aufgrund der geographischen Grenzen der Einzugsgebiete sind vorhanden. Innerhalb der Flusseinzugsgebiete lassen sich z.T. die Populationen nach ihren Phänotypen See- und Bachforelle unterscheiden.

Genetische Charakteristika wie private Haplotypen (N=16) konnten in 10 der Populationen und private Allele in mehr als 3/4 der untersuchten Populationen nachgewiesen werden. Diese spezifischen genetischen Charakteristika gilt es zu erhalten, um die Diversität der Forelle weiterhin zu gewährleisten. Die Daten aus dieser Studie bilden eine wichtige Grundlage für den Schutz der genetischen Ressourcen der Seeforelle und deren Management.

8 Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen und Hinweise auf weiterführende Fragestellungen

Die Projektziele wurden hinsichtlich der Probenahmen und der genetischen Analyse weitestgehend erreicht. Sowohl die geplante Anzahl der zu untersuchenden Populationen als auch die geplante Mindestanzahl der zu untersuchenden Individuen wurde im Ergebnis übertroffen. Vorgesehen war, inklusive der Erweiterung der Studie auf das Bodenseegebiet, die Untersuchung von 26 Populationen. Insgesamt konnte die Bearbeitung von 33 Populationen realisiert werden. Das Zielgewässer Königssee konnte nicht untersucht werden, da dort nach derzeitigem Kenntnisstand der Seeforellenbestand weitestgehend erloschen ist (pers. Mitt. T. Amort, B. Gum). Alle anderen vorgesehenen Populationen konnten untersucht werden.

Mit Ausnahme von drei Populationen aus dem Bodenseeraum, zu denen weniger als 30 Proben vorlagen (Behrmann-Godel 2015) sollten mindestens 30 Individuen je Population anhand von Mikrosatelliten-Analysen untersucht werden. Für Populationen des Bodenseegebietes mit gemeinsamem Vorkommen von Seeforelle und Bachforelle sollten je 30 Individuen der beiden Phänotypen, soweit in dieser Anzahl vorhanden, untersucht werden. Dies gelang bis auf wenige Ausnahmen in allen Populationen. Die wichtigste dieser Ausnahmen ist der Tegernsee. Hier konnten nur sieben Seeforellen beprobt werden. In den vier Populationen der Bäche des Ammerseegebietes wurden jeweils 10 - 20 Fische untersucht. Zusammengenommen ergibt sich daraus aber eine hinreichend gute Charakterisierung der Forellenbestände dieser Region. Für den Bodensee war die Mikrosatelliten-Analyse von mindestens 100 Seeforellen vorgesehen. Auch dieses Ziel wurde erreicht.

Sequenz-Analysen sollten an mindestens zehn Tieren je Population bzw. an jeweils zehn Tieren je Phänotyp bei gemeinsamem Vorkommen, durchgeführt werden. Von den Seeforellen des Bodensees sollten mindestens 40 Proben sequenziert werden. Wiederum mit Ausnahme des Tegernsees konnten diese Anzahlen in den ursprünglich geplanten Populationen erreicht werden. In Populationen des Ammerseegebietes wurden je Population 7 - 13 Proben sequenziert, was jeweils etwa der Hälfte der Proben entspricht und als repräsentativ angesehen wird.

In Tabelle 12 werden die Anzahlen der geplanten und tatsächlich bearbeiteten Proben für die beiden Analyse-Verfahren je Population direkt gegenübergestellt. In der Aufstellung der Sequenz-Analysen sind dabei die von Dr. Behrmann-Godel und der Internationalen

Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei zur Verfügung gestellten Daten inbegriffen.

Das weiterführende Ziel dieser Studie war, angelehnt an die Konzepte der ESUs, die Identifizierung möglicher Managementeinheiten. Hier konnten einige wichtige grundsätzliche Handlungsempfehlungen zum Schutz und zum langfristigen Erhalt der genetischen Diversität der Forellen für die fischereiliche Bewirtschaftung erarbeitet werden. Es zeigte sich, dass das Konzept der ESUs der komplexen genetischen Konstitution der untersuchten Bestände nicht umfänglich gerecht wird. Darüber hinaus wurde festgestellt, dass die getrennte Behandlung der Phänotypen Bach- und Seeforelle in einigen Fällen notwendig erscheint, während dies in anderen Fällen nicht der Fall ist. Unterschiedliche Befunde ergaben sich auch hinsichtlich der Eignung von Systemen bestehend aus einem See und seinen Zuflüssen als eigenständigen Managementeinheiten. Eine abschließende Interpretation der erstaunlich weiten Differenzierung bestimmter Seeforellen-Zuchtstämme und einer Teilpopulation der Seeforellen des Starnberger Sees war nicht abschließend möglich. Insgesamt erschien es daher nicht angemessen, in letzter Konsequenz für alle untersuchten Populationen eine Zuordnung zu einer Management Einheit abzuleiten.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie dokumentieren erstmals die genetische Vielfalt der See- und Bachforelle im gesamten süddeutschen Raum inklusive benachbarter Gebiete der Schweiz und Österreichs. Damit wurde eine zentrale Grundlage für die weitere nachhaltige Bewirtschaftung dieser wertvollen genetischen Ressource geschaffen. Auf dieser Grundlage können weitere Bestrebungen unternommen werden, um offen gebliebene und neu aufgeworfene Fragen zu klären. Es ist deutlich geworden, dass praktikable Managementeinheiten allein auf Grund der genetischen Befunde kaum nach einem einfachen Schema definiert werden können. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit vor der nun vorliegenden genetischen Gesamtkulisse spezifische Handlungsrahmen zu entwickeln.

Da mit dem Tegernsee ein wichtiges Seeforellen-Gewässer nicht ausreichend berücksichtigt werden konnte, sollten hier nach Möglichkeit weitere Untersuchungen folgen. Der Tegernsee-Bestand kann sehr wahrscheinlich in den kommenden Jahren beprobt werden. Genetische Informationen zu diesem Bestand könnten wertvolle Hinweise bei einer weiteren Ausarbeitung spezifischer Managementeinheiten liefern.

Der Königsee ist ein weiteres wichtiges Seeforellen-Gewässer, das nicht untersucht werden konnte. Da der Bestand derzeit als verschollen einzuschätzen ist, werden hier wahrscheinlich keine weiteren Untersuchungen möglich sein. Da jedoch nicht auszuschließen ist, dass dort

noch vereinzelte Seeforellen überdauern, sollte versucht werden, hier Vorkehrungen zu treffen, so dass DNA von Einzelexemplaren zukünftig gesichert werden könnte. Bei möglichen Versuchen im Königsee wieder einen Bestand an Seeforellen zu etablieren, sollten die generellen Empfehlungen dieser Studie berücksichtigt werden. Idealerweise würde ein solches Vorhaben durch weiterführende genetische Untersuchungen begleitet.

Im Rahmen der vorliegenden Studie konnten zahlreiche Informationen zur Historie etlicher Populationen zusammengetragen werden. Meistens handelte es sich dabei allerdings um anekdotische Evidenz. Eine systematische Aufarbeitung der biologischen, wie der fischereilich-wirtschaftlichen Geschichte der Seeforellenbestände könnte weitere wertvolle Erkenntnisse zum besseren Verständnis der genetischen Befunde erbringen. In weiterführenden Studien zur Konkretisierung von Managementstrategien sollte dieser Aspekt Beachtung finden.

Hinsichtlich der Beurteilung und des Managements der Phänotypen ergeben sich Unsicherheiten unter anderem daraus, dass die sichere Zuordnung insbesondere junger Lebensstadien der Forellen in den potentiellen Laichgewässern mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Diese Tiere können in genetischen Studien jedoch kaum außen vorgelassen werden, da sie einen ganz erheblichen Anteil an der Gesamtpopulation ausmachen und so wahrscheinlich ein stark verzerrtes Bild entstünde. Lösungsansätze für diese Problematik liegen in der Kombination von genetischen Methoden mit anderen (fischerei-) biologischen und ökologischen Methoden. Beispielsweise können Individualmarkierungen in Kombination mit DNA-Beprobungen das Wanderverhalten von Fischen in direkten Zusammenhang zu genetischen Analysen setzen. Stabile Isotopen-Analysen können helfen die Ökotypen, zum Beispiel über Nahrungsspektren, zu identifizieren und mit genetischen Untersuchungen kombiniert werden.

Tabelle 12: Gegenüberstellung der geplanten (N_{geplant}) und der tatsächlich bearbeiteten ($N_{\text{bearbeitet}}$) Proben für die Mikrosatelliten- und die Sequenz-Analysen je Population.

Population	Mikrosatelliten-Analysen		Sequenz-Analysen	
	N_{geplant}	$N_{\text{bearbeitet}}$	N_{geplant}	$N_{\text{bearbeitet}}$
Königsee	≥ 30	0	≥ 10	0
Ammersee	≥ 30	38	≥ 10	12
Fischbach	0	13	0	6
Linder	0	10	0	5
Mühlbach	0	20	0	13
Thalbach	0	18	0	7
Chiemsee	≥ 30	33	≥ 10	12
Tiroler Ache	≥ 30	32	≥ 10	13
Starnberger See	≥ 30	30	≥ 10	12
Lüssbach	0	37	0	11
Maisinger Bach	≥ 30	4/57	≥ 10	4/14
Tegernsee	≥ 30	7	≥ 10	6
Söllbach	≥ 30	35	≥ 10	12
Walchensee	≥ 30	31	≥ 10	12
Obernach	≥ 30	50	≥ 10	26
Zucht BY1	≥ 30	47	≥ 10	13
Zucht BY2	≥ 30	35	≥ 10	11
Zucht BY3	≥ 30	46	≥ 10	12
Zucht BY4	0	52	0	12
Bodensee	≥ 100	105	≥ 40	68
Alpenrhein	≥ 30	42		18
Argen	12/8	12/8	≥ 10/8	12/6
Bregenzer Ach	≥ 30/0	38/1	≥ 10/0	16/0
Goldach	≥ 30/≥ 30	37/31	≥ 10/≥ 10	30/13
Leiblach	≥ 30	38	≥ 10	14
Rotach	≥ 30/≥ 30	32/38	≥ 10/≥ 10	10/13
Schwarzach	10/13	10/13	10/≥ 10	9/12
Steinach	≥ 30/≥ 30	41/24	≥ 10/≥ 10	30/13
Zucht BS1	≥ 30	35	≥ 10	61
Zucht BS2	≥ 30	31	≥ 10	26
Zucht BS3	29	43	≥ 10	20
Zucht BS4	0	20	0	2
Zucht BS5	0	29	0	1
Zucht BS6	30	29	≥ 10	22
Σ	≥ 922	1252	≥ 328	610

9 Literaturverzeichnis

- Aljanabi S M, Martinez I (1997) Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res* 25 (22): 4692-4693.
- Barluenga, M, Sanetra, M, Meyer, A (2006) Genetic admixture of burbot (Teleostei: *Lota lota*) in Lake Constance from two European glacial refugia. *Molecular Ecology*, 15, 3583-3600. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03045.x.
- Bartáková, V, Bryja, J, Reichard, M (2018) Fine-scale genetic structure of the European bitterling at the intersection of three major European watersheds. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 105.
- Behrmann-Godel J (2014) Genetische Untersuchungen zur Diversität von Seeforellen im Bodensee - Obersee. Abschlussbericht, im Auftrag der Internationalen Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodensee-Fischerei (IBKF), AG Wanderfische. Universität Konstanz, Konstanz, Deutschland.
- Behrmann-Godel J (2015) Genetische Untersuchungen zur Diversität von Seeforellen im Bodensee - Obersee. Zusatzbericht, im Auftrag der Internationalen Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodensee-Fischerei (IBKF), AG Wanderfische. Universität Konstanz, Konstanz, Deutschland.
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (1996) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire génome, populations, interactions, CNRS UMR, 5000, 1996-2004.
- Bernatchez L, Guyomard R, Bonhomme F (1992) DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Molecular Ecology* (1), 161-173.
- Bernatchez L, Osinov A (1995) Genetic diversity of trout (genus *Salmo*) from its most eastern native range based on mitochondrial DNA and nuclear gene variation. *Molecular Ecology* 4, 285-297.
- Bernatchez L (2001) The Evolutionary History of Brown Trout (*Salmo trutta* L.) Inferred from Phylogeographic, Nested Clade, and Mismatch Analyses of Mitochondrial DNA Variation. *Evolution* 55 (2), 351-379.
- Cairney M, Taggart J B, Høyheim B (2000) Characterization of microsatellite and minisatellite

loci in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and cross-species amplification in other salmonids. *Molecular Ecology* 9(12), 2175-2178. doi:10.1046/j.1365-294X.2000.105312.x.

Charif D, Lobry J R (2007) SeqinR 1.0-2: a contributed package to the R project for statistical computing devoted to biological sequences retrieval and analysis. In Bastolla U, Porto M, Roman H E, Vendruscolo M (eds.) *Structural approaches to sequence evolution: Molecules, networks, populations*. Springer, New York, 207-232

Cortey M, Vera M, Pla C, García-Marín J L (2009) Northern and Southern expansions of Atlantic brown trout (*Salmo trutta*) populations during the Pleistocene. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(4), 904-917. doi:10.1111/j.1095-8312.2009.01220.x.

Dehaan P W, Ardren W R (2005) Characterization of 20 highly variable tetranucleotide microsatellite loci for bull trout (*Salvelinus confluentus*) and cross-amplification in other *Salvelinus* species. *Molecular Ecology Notes* 5(3), 582-585. DOI:10.1111/j.1471-8286.2005.00997.x.

Dray S, Dufour, A B (2007): The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*. 22(4), 1-20.

Estoup A, Presa P, Krieg F, Vaiman D, Guyomard R (1993) (CT) and (GT) microsatellites: a new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout). *Heredity* (71), 488-496.

Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol* 14: 2611-1620.

Excoffier L, Lischer H E L (2010) Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol Ecol Resour* 10 (3): 564-567. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x.

Goudet J (1995) Fstat version 1.2: a computer program to calculate 500 Fstatistics. *J Hered* 86 (6): 485-486.

Gum B, Täubert J-E, Rösch R, Hantke H (Verband Deutscher Sportfischer e.V, Hrsg.) (2013) *Die Forelle, Fisch des Jahres 2013*. S. 51.

Heggenes J, Røed K H (2006) Do dams increase genetic diversity in brown trout (*Salmo trutta*)? Microgeographic differentiation in a fragmented river. *Ecology of Freshwater Fish* 15 (4), 366-375. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2006.00146.x.

Hindar K, Jonsson B, Ryman N, Ståhl G (1991) Genetic relationships among landlocked,

resident, and anadromous Brown Trout, *Salmo trutta* L. Heredity 66, 83-91.

Hydra AG (2017): Jahresbericht 2016 über die Fischerei im Alpenrhein

Jombart, T. (2008) adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. Bioinformatics 24, 1403-1405. doi: 10.1093/bioinformatics/btn129

Jombart T, Ahmed I (2011) adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. Bioinformatics 27, 3070-3071. doi: 10.1093/bioinformatics/btr521

Kallio-Nyberg I, Saura A, Ahlfors P (2002) Sea migration pattern of two sea trout (*Salmo trutta*) stocks released into the Gulf of Finland. Annales Zoologici Fennici 39, 221-235.

Kamvar Z N, Tabima J F, Grünwald N J. (2014) Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction. PeerJ 2:e281. doi: 10.7717/peerj.281

Kamvar Z N, Brooks J C and Grünwald N J (2015) Novel R tools for analysis of genome-wide population genetic data with emphasis on clonality. Frontiers in Genetics. 6:208. doi: 10.3389/fgene.2015.00208

King T L, Eackles M S, Letcher B H (2005) Microsatellite DNA markers for the study of Atlantic salmon (*Salmo salar*) kinship, population structure, and mixed-fishery analyses. Molecular Ecology Notes, 5(1), 130-132. DOI:10.1111/j.1471-8286.2005.00860.x.

Lerceteau-Köhler E, Schliewen U, Kopun T, Weiss S (2013) Genetic variation in brown trout *Salmo trutta* across the Danube, Rhine, and Elbe headwaters: a failure of the phylogeographic paradigm? BMC evolutionary biology, 13, 176. doi:10.1186/1471-2148-13-176.

Meraner A, Gratton P, Baraldi F, Gandolfi A (2013) Nothing but a trace left? Autochthony and conservation status of Northern Adriatic *Salmo trutta* inferred from PCR multiplexing, mtDNA control region sequencing and microsatellite analysis. Hydrobiologia 702: 201-213.

O'Reilly P T, Hamilton L C, McConnell S K, Wright J M (1996) Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53, 2292-2298. DOI:10.1139/cjfas-53-10-2292.

Palti Y, Fincham M R, Rexroad C E (2002) Characterization of 38 polymorphic microsatellite markers for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Molecular Ecology Notes 2(4), 449-452. DOI:10.1046/j.1471-8286.2002.00274.x.

Paradis E (2010) pegas: an R package for population genetics with an integrated-modular approach. *Bioinformatics* 26, 419-420.

Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of Population Structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945-959.

Presa P, Guyomard R (1996) Conservation of microsatellites in three species of salmonids. *Journal of Fish Biology* 49, 1326-1329. DOI:10.1111/j.1095-8649.1996.tb01800.x.

R Core Team (2017) R: A Language and Environment for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

Rey P, Werner S, Hesselschwerdt J (2014) Seeforelle - Arterhaltung in den Bodenseezuflüssen - Kurzbericht, IBKF, 23 S.

Rey P (2017) Bewirtschaftungskonzept der IBKF für die Bodensee-Seeforelle. Hrsg. AG Wanderfische der Internationale Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei (IBKF), 22 S.

Riffel M, Storch V, Schreiber A (1995) Allozyme variability of brown trout (*Salmo trutta* L.) populations across the Rhenanian-Danubian watershed in southwest Germany. *Heredity*. doi:10.1038/hdy.1995.37.

Rulé, C, Ackermann, G, Berg R, Kindle T, Kistler R, Klein M, Konrad M, Löffler H, Michel M, Wagner B (2005) Die Seeforelle im Bodensee und seinen Zuflüssen: Biologie und Management. *Österreichs Fischerei* 58: 230-262

Schmidt T, Schrimpf A, Wetjen M, Schulz R (2015) Erfassung und Dokumentation der genetischen Variabilität von Wildpopulationen der Bachforelle (*Salmo trutta fario*) aus verschiedenen Flussgebietseinheiten in Deutschland. Abschlussbericht. Institut für Umweltwissenschaften, Universität Koblenz-Landau, Landau/Pfalz, Deutschland.

Slettan A, Olsaker I, Lie Ø (1995) Atlantic salmon, *Salmo salar*, microsatellites at the SSOSL25, SSOSL85, SSOSL311, SSOSL417 loci. *Animal Genetics* 26(4), 281-282. DOI:10.1111/j.1365-2052.1995.tb03262.x.

Suárez J, Bautista J M, Almodóvar A, Machordom A (2001) Evolution of the mitochondrial control region in Palaeartic brown trout (*Salmo trutta*) populations: The biogeographical role of the Iberian Peninsula. *Heredity* 87(2), 198-206. DOI:10.1046/j.1365-2540.2001.00905.x.

Vasemägi A, Nilsson J, Primmer C R (2005) Seventy-five EST-linked Atlantic salmon (*Salmo*

salar L.) microsatellite markers and their cross-amplification in five salmonid species. *Molecular Ecology Notes* 5 (2), 282-288.

Vera M, Cortey M, Sanz N, García-Marín J L (2010) Maintenance of an endemic lineage of brown trout (*Salmo trutta*) within the Duero river basin. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 48(2), 181-187. DOI:10.1111/j.1439-0469.2009.00547.x.

Vera M, Bouza C, Casanova A, Heras S, Martínez P, García-Marín J L (2018) Identification of an endemic Mediterranean brown trout mtDNA group within a highly perturbed aquatic system, the Llobregat River (NE Spain). *Hydrobiologia*, in press. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3775-9>.

Wang, I J (2010). Recognizing the temporal distinctions between landscape genetics and phylogeography. *Molecular Ecology*, 19:2605-2608.

Wedekind H, Reiter R, Oberle M, Schubert M, Leuner E, Bayrle H (2016) Jahresbericht 2015. Hrsg. Bayerische Landesanstalt für Landwirtschaft (LfL), 78 S.

Weiss S, Marić S, Snoj, A (2011) Regional structure despite limited mtDNA sequence diversity found in the endangered Huchen, *Hucho hucho* (Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia*, 658, 103-110. doi: 10.1007/s10750-010-0453-y.

Wetjen M, Schmidt T, Schrimpf A, Schulz R (2016) Erfassung und Dokumentation der genetischen Variabilität von Wildpopulationen der Quappe (*Lota lota*) aus verschiedenen Flussgebietseinheiten in Deutschland. Abschlussbericht an die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung, Institut für Umweltwissenschaften, Universität Koblenz-Landau, Landau, Deutschland, 113 S.

Wetjen M, Cortey M, Vera M, Schmidt T, Schulz R, García-Marín J-L (2017) Occurrence of length polymorphism and heteroplasmy in brown trout. *Gene Reports* 6: 1-7. doi: 10.1016/j.genrep.2016.11.002.

10 Anhang

Tabelle 13-A1 (Teil 1): Paarweise F_{ST} -Werte basierend auf Mikrosatellitendaten (oberhalb der Diagonalen) und paarweise Φ_{ST} -Werte basierend auf Sequenzdaten (unterhalb der Diagonalen) zwischen den untersuchten Populationen. Nicht-signifikante Werte sind fett dargestellt.

	Tegernsee	Lüssbach	Zucht_BY4	Zucht_BY1	Ammersee	Chiemsee	Walchensee	Sarnberger See	Mühlbach	Zucht_BY3	Zucht_BY2	Maisinger Bach	Thalbach	Linder	Fischbach	Söllbach
Tegernsee	-	0.0760	0.0532	0.1899	0.0874	0.0290	0.0260	0.1144	0.0698	0.3307	0.0662	0.0472	0.0846	0.1488	0.2253	0.0217
Lüssbach	-0.0274	-	0.0833	0.1830	0.1196	0.0603	0.0554	0.1235	0.0967	0.2987	0.1027	0.0721	0.0957	0.1637	0.2176	0.0560
Zucht_BY4	0.3349	0.2237	-	0.1451	0.0821	0.0321	0.0263	0.0951	0.0723	0.2528	0.0606	0.0368	0.0884	0.1384	0.1861	0.0263
Zucht_BY1	0.6450	0.6628	0.7132	-	0.2058	0.1267	0.1330	0.1144	0.2019	0.1260	0.1445	0.1560	0.2013	0.2303	0.2544	0.1446
Ammersee	0.2539	0.3032	0.4119	0.1374	-	0.0548	0.0617	0.1329	0.1318	0.3099	0.0879	0.0666	0.1180	0.1712	0.2155	0.0709
Chiemsee	0.0469	0.0884	0.2064	0.3594	0.0085	-	0.0094	0.0665	0.0644	0.2403	0.0439	0.0250	0.0732	0.1112	0.1570	0.0124
Walchensee	0.2856	0.1284	0.0909	0.7210	0.4004	0.1853	-	0.0772	0.0541	0.2519	0.0441	0.0162	0.0690	0.1220	0.1584	0.0087
Sarnberger See	0.2927	0.3323	0.4018	0.0775	-0.0563	0.0287	0.4060	-	0.1353	0.2179	0.0987	0.0969	0.1244	0.1617	0.2048	0.0803
Mühlbach	0.2401	0.1792	-0.0477	0.7185	0.4116	0.1972	0.0210	0.4102	-	0.3147	0.1086	0.0891	0.1228	0.1553	0.1956	0.0456
Zucht_BY3	0.2644	0.3116	0.4364	0.1573	-0.0724	0.0032	0.4243	-0.0501	0.4341	-	0.2429	0.2648	0.3116	0.3490	0.3626	0.2582
Zucht_BY2	0.0644	0.0557	0.0454	0.6011	0.2534	0.0470	-0.0290	0.2557	0.0161	0.2692	-	0.0510	0.0959	0.1502	0.2068	0.0480
Maisinger Bach	-0.0797	-0.0027	0.1612	0.6333	0.2733	0.0477	0.1327	0.3087	0.1211	0.2701	0.0592	-	0.0786	0.1449	0.1859	0.0232
Thalbach	-0.0554	-0.0148	0.1745	0.6638	0.2950	0.0797	0.0350	0.3181	0.0678	0.3126	-0.0252	-0.0267	-	0.1011	0.1941	0.0676
Linder	0.2163	0.0638	0.0428	0.6511	0.2858	0.0782	-0.1413	0.2940	-0.0557	0.3118	-0.1051	0.0367	-0.0724	-	0.1684	0.1164
Fischbach	0.9742	0.9256	0.9502	0.3705	0.4396	0.6373	0.9702	0.4072	0.9487	0.5091	0.8620	0.8543	0.9706	0.9835	-	0.1672
Söllbach	-0.0777	-0.0046	0.2349	0.7020	0.3535	0.1292	0.1136	0.3821	0.1392	0.3668	0.0474	-0.0109	-0.1049	0.0123	0.9542	-
Tiroler Ache	0.1711	0.1689	0.1996	0.6172	0.3038	0.1337	0.1682	0.3094	0.1875	0.3211	0.0783	0.1757	0.1308	0.0802	0.8369	0.1927
Obernach	-0.0304	-0.0524	0.1482	0.6548	0.3124	0.0756	0.0912	0.3443	0.1263	0.3106	0.0540	-0.0020	-0.0080	0.0294	0.8460	0.0174
Bodensee	-0.0406	0.0174	0.1293	0.6898	0.3637	0.1159	0.0751	0.4175	0.0928	0.3745	0.0552	0.0069	-0.0246	0.0030	0.8220	0.0030
Steinach	0.2463	0.2733	0.3736	0.6627	0.3322	0.2373	0.3584	0.4185	0.3615	0.3914	0.3098	0.2551	0.2793	0.3026	0.7871	0.3004
Goldach	0.3001	0.3391	0.3957	0.6794	0.3680	0.2817	0.3984	0.4457	0.3854	0.4308	0.3468	0.2986	0.3246	0.3403	0.7974	0.3470
Zucht_BS1	0.0650	0.0555	0.1441	0.8170	0.5663	0.2961	-0.0107	0.5888	0.0722	0.5759	0.0390	0.1137	-0.0567	-0.0800	0.9323	0.0096
Rotach	-0.0436	-0.0403	0.1133	0.6028	0.2601	0.0426	0.0446	0.2889	0.0893	0.2557	0.0041	0.0002	-0.0352	-0.0242	0.8012	0.0010
Argen	0.0406	0.0624	0.1445	0.5908	0.2264	0.0621	0.1075	0.2754	0.1267	0.2662	0.0444	0.0679	0.0362	0.0253	0.7835	0.0818
Leiblach	0.0346	0.0278	0.2328	0.5216	0.1367	0.0072	0.1880	0.1985	0.2208	0.1604	0.0957	0.0547	0.0786	0.0998	0.7482	0.1123
Bregenzer Ach	0.1128	0.1273	0.2753	0.6201	0.2500	0.1152	0.2470	0.3176	0.2589	0.2985	0.1658	0.1282	0.1418	0.1602	0.8162	0.1788
Alpenrhein	-0.0105	-0.0397	0.1382	0.6750	0.3280	0.1108	0.0449	0.3639	0.1023	0.3485	0.0253	0.0306	-0.0339	-0.0211	0.8817	0.0018
Zucht_BS2	0.1670	0.0843	0.0590	0.7563	0.4656	0.2291	-0.0481	0.4761	0.0245	0.4856	-0.0031	0.1405	0.0112	-0.0912	0.9310	0.0864
Zucht_BS3	-0.0093	0.0223	0.1604	0.4647	0.0970	-0.0421	0.1149	0.1433	0.1408	0.1022	0.0260	0.0084	0.0207	0.0302	0.6853	0.0486
Zucht_BS4	0.0233	-0.1096	0.2303	0.5660	0.1100	-0.1095	0.2451	0.1396	0.1542	0.1328	-0.1013	-0.1560	0.0075	0.1089	0.9689	-0.0867
Schwarzach	0.0026	-0.0024	0.0768	0.6687	0.3304	0.0975	-0.0153	0.3539	0.0400	0.3471	-0.0361	0.0378	-0.0552	-0.0829	0.8678	-0.0010
Zucht_BS5	0.2000	-0.2800	-0.6364	0.5221	-0.0882	-0.4779	-0.8788	-0.0961	-0.7778	-0.0264	-0.9667	-0.3756	-0.3333	1.0000	1.0000	-0.2208
Zucht_BS6	0.2386	0.2408	0.4252	0.6357	0.2712	0.1849	0.3967	0.3618	0.4124	0.3249	0.3119	0.2395	0.2923	0.3285	0.8102	0.3157

Tabelle 13-A1 (Teil 2): Paarweise F_{ST} -Werte basierend auf Mikrosatellitendaten (oberhalb der Diagonalen) und paarweise Φ_{ST} -Werte basierend auf Sequenzdaten (unterhalb der Diagonalen) zwischen den untersuchten Populationen. Nicht-signifikante Werte sind fett dargestellt.

	Tiroler Ache	Obernach	Bodensee	Steinach	Goldach	Zucht_BS1	Rotach	Argen	Leiblach	Bregenzer Ach	Alpenrhein	Zucht_BS2	Zucht_BS3	Zucht_BS4	Schwarzach	Zucht_BS5	Zucht_BS6
Tegernsee	0.0571	0.0412	0.0343	0.0656	0.0594	0.0368	0.0354	0.0270	0.0391	0.0367	0.0409	0.0462	0.0375	0.0487	0.0497	0.0838	0.0645
Lüssbach	0.0769	0.0592	0.0610	0.0970	0.0802	0.0851	0.0641	0.0629	0.0840	0.0568	0.0725	0.0853	0.0752	0.0773	0.0698	0.0886	0.0918
Zucht_BY4	0.0468	0.0342	0.0442	0.0763	0.0710	0.0496	0.0320	0.0287	0.0460	0.0411	0.0476	0.0538	0.0361	0.0510	0.0412	0.0685	0.0672
Zucht_BY1	0.1582	0.1417	0.1392	0.1722	0.1653	0.1622	0.1467	0.1359	0.1415	0.1431	0.1593	0.1724	0.1371	0.1811	0.1676	0.1551	0.1875
Ammersee	0.0656	0.0761	0.0809	0.1202	0.1224	0.0611	0.0619	0.0749	0.0739	0.0742	0.0908	0.0904	0.0642	0.0934	0.0941	0.1133	0.1197
Chiemsee	0.0305	0.0181	0.0303	0.0554	0.0509	0.0304	0.0210	0.0174	0.0317	0.0235	0.0374	0.0356	0.0278	0.0423	0.0322	0.0540	0.0547
Walchensee	0.0236	0.0099	0.0221	0.0519	0.0438	0.0382	0.0191	0.0150	0.0284	0.0185	0.0303	0.0405	0.0194	0.0299	0.0252	0.0518	0.0502
Starnberger See	0.0881	0.0792	0.0980	0.1249	0.1207	0.0999	0.0933	0.0792	0.0949	0.0915	0.1077	0.1164	0.0904	0.1141	0.1110	0.1079	0.1290
Mühlbach	0.0699	0.0594	0.0566	0.0862	0.0778	0.0906	0.0594	0.0524	0.0756	0.0575	0.0577	0.0760	0.0716	0.0387	0.0586	0.0867	0.0662
Zucht_BY3	0.2515	0.2450	0.2324	0.2728	0.2623	0.2834	0.2533	0.2493	0.2468	0.2535	0.2681	0.2820	0.2415	0.3049	0.2790	0.2711	0.2998
Zucht_BY2	0.0575	0.0479	0.0627	0.0974	0.0861	0.0554	0.0504	0.0520	0.0599	0.0594	0.0727	0.0781	0.0553	0.0800	0.0674	0.0822	0.0920
Maisinger Bach	0.0352	0.0294	0.0429	0.0770	0.0656	0.0331	0.0249	0.0291	0.0488	0.0356	0.0533	0.0590	0.0416	0.0543	0.0451	0.0807	0.0729
Thalbach	0.0862	0.0664	0.0817	0.1299	0.0996	0.0883	0.0806	0.0729	0.0713	0.0777	0.0952	0.0891	0.0709	0.1031	0.0917	0.1196	0.1079
Linder	0.1362	0.1161	0.1302	0.1594	0.1388	0.1373	0.1211	0.1120	0.1111	0.1296	0.1326	0.1380	0.1134	0.1399	0.1511	0.1481	0.1424
Fischbach	0.1869	0.1633	0.1567	0.1972	0.1954	0.1947	0.1603	0.1627	0.1702	0.1647	0.1699	0.1869	0.1562	0.1884	0.1894	0.2003	0.1913
Söllbach	0.0285	0.0142	0.0225	0.0478	0.0407	0.0295	0.0137	0.0107	0.0307	0.0208	0.0277	0.0385	0.0281	0.0349	0.0279	0.0530	0.0440
Tiroler Ache	-	0.0232	0.0369	0.0717	0.0612	0.0465	0.0288	0.0279	0.0390	0.0289	0.0456	0.0534	0.0376	0.0430	0.0413	0.0665	0.0650
Obernach	0.1639	-	0.0280	0.0602	0.0476	0.0427	0.0227	0.0224	0.0368	0.0197	0.0380	0.0452	0.0311	0.0440	0.0279	0.0514	0.0552
Bodensee	0.1746	0.0303	-	0.0272	0.0261	0.0367	0.0154	0.0096	0.0266	0.0031	0.0132	0.0361	0.0247	0.0264	0.0160	0.0428	0.0273
Steinach	0.3462	0.2593	0.1769	-	0.0198	0.0721	0.0425	0.0313	0.0393	0.0304	0.0294	0.0578	0.0499	0.0568	0.0445	0.0552	0.0193
Goldach	0.3814	0.3217	0.2189	-0.0014	-	0.0694	0.0400	0.0225	0.0307	0.0288	0.0310	0.0556	0.0433	0.0515	0.0392	0.0598	0.0289
Zucht_BS1	0.2630	0.0828	0.0577	0.3933	0.4407	-	0.0098	0.0254	0.0405	0.0313	0.0425	0.0514	0.0335	0.0568	0.0515	0.0806	0.0592
Rotach	0.1184	-0.0222	0.0318	0.2597	0.3165	0.0615	-	0.0063	0.0244	0.0110	0.0153	0.0319	0.0183	0.0295	0.0214	0.0512	0.0321
Argen	0.1360	0.0624	0.0047	0.0734	0.1120	0.1410	0.0503	-	0.0082	0.0121	0.0150	0.0205	0.0082	0.0288	0.0214	0.0517	0.0216
Leiblach	0.1625	0.0232	0.0448	0.0928	0.1683	0.2361	0.0255	-0.0088	-	0.0225	0.0237	0.0312	0.0060	0.0418	0.0327	0.0555	0.0301
Bregenzer Ach	0.2230	0.1136	0.0476	0.0017	0.0531	0.2723	0.1099	-0.0311	-0.0164	-	0.0144	0.0384	0.0240	0.0244	0.0095	0.0405	0.0291
Alpenrhein	0.1497	-0.0109	-0.0048	0.2096	0.2690	0.0196	-0.0082	0.0029	0.0226	0.0590	-	0.0397	0.0282	0.0237	0.0134	0.0469	0.0180
Zucht_BS2	0.1929	0.0856	0.0773	0.3530	0.3962	0.0030	0.0580	0.1059	0.1930	0.2337	0.0264	-	0.0325	0.0488	0.0390	0.0652	0.0403
Zucht_BS3	0.1179	0.0273	0.0389	0.1710	0.2198	0.1715	0.0121	0.0151	-0.0243	0.0531	0.0332	0.1413	-	0.0413	0.0290	0.0615	0.0393
Zucht_BS4	0.0198	-0.1080	-0.1099	0.2008	0.2536	0.0888	-0.1483	-0.0864	-0.1068	0.0208	-0.1156	0.1129	-0.1911	-	0.0226	0.0494	0.0440
Schwarzach	0.1180	0.0138	0.0117	0.2584	0.3056	-0.0075	-0.0045	0.0178	0.0697	0.1121	-0.0289	-0.0106	0.0409	-0.0935	-	0.0478	0.0323
Zucht_BS5	-0.5152	-0.4044	-0.4572	0.0907	0.1444	-0.5634	-0.5933	-0.5433	-0.3670	-0.2242	-0.5418	-0.8031	-0.5114	-1.0000	-0.7524	-	0.0601
Zucht_BS6	0.3386	0.2143	0.1677	0.0063	0.0810	0.4286	0.2110	0.0729	0.0189	-0.0103	0.1886	0.3861	0.1228	0.1911	0.2541	0.1232	-

Tabelle 14-A2: Auflistung der ausführlichen Haplotypennamen und der im Bericht verwendeten Codes. Die ausführlichen Haplotypennamen setzten sich aus der Nomenklatur nach Bernatchez et al. (1992), nach Weiss et al. (2001), nach Cortey & Garcia-Marin (2002) und einzelnen aus vorherigen oder dieser Studie erfolgten Ergänzungen fortlaufend zusammen.

Haplotyp	Code
AT-s1 At1 H1 At1a	At1a
AT-s1 At1 H2 At1b	At1b
AT-s1 At1 H4 At1c	At1c
AT-s1 At1 H3 At1d	At1d
AT-s1 At1 At1dd	At1dd
AT-s1 At1 U54 At1e	At1e
AT-s1 At1 ER127 At1f	At1f
AT-s1 At1 At1h	At1h
AT-s1 At1 At1hh	At1hh
AT-s1 At1 At1ii	At1ii
AT-s1 At1 At1j	At1j
AT-s1 At1 At1k	At1k
AT-s1 At1 At1l	At1l
AT-s1 At1 At1m	At1m
AT-s1 At1nn	At1nn
AT-s1 At1 At1o	At1o
AT-s1 At1 A15 At1s	At1s
At10a	At10a
At11a	At11a
At13a	At13a
AT-Thyrr1	AT-Thyrr1
DA-s1 Da1 Da1 Da1a	Da1a
DA-s1 Da1 Da1 Da1g	Da1g
DA-s2 Da2 Da2 Da2a	Da2a
DA-s1 Da1 Da1e	Da1e
Da3	Da3
Da3a	Da3a
Da4a	Da4a
Da5a	Da5a
Ma2b	Ma2b

Tabelle 15-A3: Ergebnisse der Sequenz- und der Mikrosatelliten-Analyse für jede Population. Gezeigt sind die Anzahl der vorhandenen Gewebeproben (N_{Ind}), der durchschnittliche Korpulenzfaktor, die Anzahl an Individuen von denen eine Sequenz-Analyse durchgeführt wurde (N_{Seq}), die Haplotypendiversität (Hap Div), Nukleotiddiversität (Nuk Div), die Anzahl an Individuen von denen eine Mikrosatelliten-Analyse durchgeführt wurde (N_{MSat}), die mittlere Anzahl an Allelen pro Locus, der Allelreichtum (A_R), die mittlere Anzahl privater Allele (P_{All}), die erwartete Heterozygotie (H_E), die beobachtete Heterozygotie (H_o), genetischer Inzuchtkoeffizient (F_{IS}), die minimale ($F_{ST\ min}$) und maximale ($F_{ST\ max}$) genetische Distanz der jeweiligen Population zu anderen Populationen.

Population	N_{Ind}	Ø Korpulenzfaktor	N_{Seq}	Hap Div	Nuk Div	N_{MSat}	Ø Allelzahl	A_R	P_{All}	H_E	H_o	F_{IS}	$F_{ST\ min}$	$F_{ST\ max}$
Alpenrhein	32	1,16	18	0,614	0,001	42	10,136	1,742	0,182	0,734	0,663	0,108	0,0132	0,2601
Ammersee	38	1,24	12	0,742	0,001	38	8,273	1,671	0,727	0,662	0,597	0,111	0,0548	0,3009
Argen	20	1,13	18	0,797	0,005	20	8,409	1,768	0,000	0,748	0,628	0,187	0,0063	0,2395
Bodensee	147	1,12	68	0,745	0,004	105	13,591	1,759	0,364	0,755	0,683	0,100	0,0031	0,2257
Bregenzer Ach	104	1,14	16	0,742	0,003	39	10,864	1,749	0,182	0,739	0,669	0,107	0,0031	0,2449
Chiemsee	14	-	12	0,788	0,005	33	10,727	1,763	0,227	0,751	0,655	0,144	0,0094	0,2314
Zucht BS5	30	-	1	-	-	29	8,500	1,712	0,136	0,699	0,660	0,074	0,0405	0,2624
Zucht BS4	22	0,90	2	1,000	0,012	20	8,000	1,721	0,045	0,703	0,679	0,060	0,0226	0,2950
Zucht BS3	62	1,23	20	0,821	0,003	43	10,318	1,757	0,091	0,747	0,701	0,075	0,0060	0,2327
Zucht BS2	31	-	26	0,465	0,002	31	8,591	1,729	0,136	0,717	0,710	0,026	0,0205	0,2729
Zucht BS6	0	-	22	0,636	0,003	29	7,500	1,705	0,000	0,692	0,650	0,080	0,0180	0,2909
Fischbach	13	-	6	0,000	0,005	13	3,364	1,476	0,000	0,457	0,419	0,124	0,1562	0,3519
Goldach	116	1,12	43	0,597	0,002	68	9,773	1,714	0,091	0,708	0,665	0,069	0,0198	0,2551
Leiblach	64	1,22	14	0,868	0,004	38	9,909	1,763	0,318	0,752	0,703	0,080	0,0060	0,2383
Linder	10	-	5	0,400	0,002	10	4,636	1,604	0,000	0,568	0,585	0,033	0,1011	0,3379
Lüssbach	50	0,96	11	0,745	0,002	37	9,864	1,727	0,909	0,715	0,710	0,022	0,0554	0,2906
Maisinger Bach	61	1,11	18	0,771	0,003	61	12,364	1,732	0,455	0,726	0,682	0,068	0,0162	0,2567
Mühlbach	20	-	13	0,705	0,003	20	7,227	1,668	0,136	0,651	0,609	0,089	0,0387	0,3047
Obernach	87	1,06	26	0,846	0,002	50	11,545	1,749	0,318	0,741	0,686	0,084	0,0099	0,2368
Rotach	89	1,15	23	0,771	0,001	70	11,818	1,739	0,227	0,733	0,673	0,089	0,0063	0,2456
Schwarzach	18	0,99	21	0,548	0,001	23	8,273	1,727	0,045	0,711	0,638	0,126	0,0095	0,2691
Söllbach	35	-	12	0,621	0,001	35	11,136	1,766	0,182	0,754	0,698	0,089	0,0087	0,2496
Starnberger See	24	1,19	12	0,803	0,004	30	9,227	1,706	0,136	0,694	0,520	0,267	0,0665	0,2094
Steinach	65	1,11	44	0,652	0,003	65	8,591	1,716	0,045	0,711	0,674	0,060	0,0193	0,2654
Tegernsee	7	1,33	6	0,533	0,003	7	5,727	1,747	0,000	0,691	0,660	0,125	0,0217	0,3182
Thalbach	18	-	7	0,571	0,003	18	6,273	1,692	0,000	0,669	0,630	0,095	0,0664	0,3015

Population	N _{Ind}	Ø Korpulenzfaktor	N _{Seq}	Hap Div	Nuk Div	N _{MSat}	Ø Allelzahl	A _R	P _{All}	H _E	H _o	F _{IS}	F _{ST} min	F _{ST} max
Tiroler Ache	41	1,07	13	0,641	0,003	32	9,818	1,751	0,364	0,739	0,713	0,051	0,0232	0,2430
Walchensee	34	1,17	12	0,318	0,003	31	11,773	1,770	0,318	0,758	0,693	0,102	0,0087	0,2426
Zucht BS1	0	-	61	0,503	0,002	35	8,545	1,718	0,000	0,708	0,687	0,044	0,0098	0,2743
Zucht BY1	52	1,02	13	0,410	0,002	47	7,273	1,623	0,091	0,616	0,459	0,266	0,1144	0,2544
Zucht BY2	0	-	11	0,491	0,002	35	9,045	1,706	0,318	0,699	0,628	0,112	0,0439	0,2429
Zucht BY3	0	-	12	0,530	0,003	46	6,091	1,491	0,273	0,493	0,380	0,234	0,1260	0,3626
Zucht BY4	53	1,28	12	0,591	0,001	52	10,455	1,741	0,227	0,734	0,679	0,085	0,0263	0,2446