

Erfassung und Dokumentation der genetischen Vielfalt der Meerforelle (*Salmo trutta trutta*) in Deutschland

Abschlussbericht

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



Maj Wetjen, Christian Löb, Thomas Schmidt, Anne Schrimpf, Ralf Schulz

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

Projektnummer: 2815BE001

Projektlaufzeit: 14.12.2015 – 30.04.2020

Berichtszeitraum: 14.12.2015 – 30.04.2020

Zusammenarbeit mit anderen Stellen:

Fachausschuss Aquatische Genetische Ressourcen, Fischereibehörden und Forschungsstellen der Bundesländer und Regierungspräsidien, fischerei-, naturschutz- und tierschutzrechtliche Genehmigungsbehörden, Fischereiverbände, externe Fachkollegen, Inhaber von Fischereirechten

Zitiervorschlag:

Wetjen, M., Löb, C., Schmidt, T., Schrimpf, A., Schulz, R. (2020) Erfassung und Dokumentation der genetischen Vielfalt der Meerforelle (*Salmo trutta trutta*) in Deutschland. Abschlussbericht an die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung, iES Landau, Institut für Umweltwissenschaften, Universität Koblenz-Landau, Landau, Deutschland, 55 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, Christian Löb, Thomas Schmidt, Anne Schrimpf, 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, 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 durchgeführten Arbeiten im Rahmen der Untersuchung "Erfassung und Dokumentation der genetischen Vielfalt der Meerforelle (*Salmo trutta trutta*) in Deutschland" für den Projektzeitraum von Dezember 2015 bis April 2020.

Gegenstand der Untersuchung war die populationsgenetische Charakterisierung von Meerforellenbeständen in Deutschland. Mittels Sequenz- und Mikrosatellitenanalysen wurde die genetische Struktur und Diversität der Meerforellen in den Zuflüssen der Nord- und Ostsee charakterisiert. Diese genetischen Grundlagen stellen die Basis für praxisnahe Maßnahmen des Bestandsmanagements in Bezug auf Fischereiwirtschaft und Artenschutz dar. Weiterhin sollen anhand der erhobenen Daten mögliche Managementeinheiten für die Meerforellenbestände in Deutschland identifiziert werden. Diese Grundlagen sind von Bedeutung für zukünftige Besatzmaßnahmen. Der Erhalt der Vielfalt dieser aquatischen genetischen Ressource und ihre nachhaltige Nutzung sollen damit wissenschaftlich fundiert werden. Die erhobenen Daten werden zudem in die AGRDEU-Datenbank der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung (BLE) eingestellt.

Inhalt

Abbildungsverzeichnis	iv
Tabellenverzeichnis	v
1. Ziele und Aufgabenstellung des Projekts	1
2. Planung und Ablauf des Projekts	2
2.1 Angepasster Zeitplan	2
2.2 Ablauf des Projekts	4
2.2.1 Kommunikation mit Kooperationspartnern.....	4
2.2.2 Auswahl der Probestandorte	4
2.2.3 Genehmigungsverfahren	5
2.2.4 Laborarbeit	5
2.2.5 Datenanalysen.....	5
3. Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde.....	6
4. Material und Methoden.....	10
4.1 Auswahl der untersuchten Bestände	10
4.2 Untersuchte Gewässer	10
4.3 Genetische Analysen	17
4.3.1 DNA-Extraktion.....	17
4.3.2 Sequenz-Analysen	17
4.3.3 Mikrosatelliten-Analysen.....	17
4.4 Datenanalyse	19
4.4.1 Sequenzen	19
4.4.2 Mikrosatelliten.....	20
5. Ausführliche Darstellung der Ergebnisse.....	22
5.1 Sequenz-Analysen.....	22
5.2 Mikrosatelliten-Analysen	27
6. Voraussichtlicher Nutzen und Verwertbarkeit der Ergebnisse.....	38

6.1	Bewertung der untersuchten Populationen	38
6.2	Managementempfehlungen	40
7	Zusammenfassung	45
8	Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen und Hinweise auf weiterführende Fragestellungen	46
9	Literaturverzeichnis	49
10	Anhang	53

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Angepasster Zeitplan für den verlängerten Projektzeitraum bis zum 30.04.2020.....	2
Abbildung 2: Lage der Untersuchungsgebiete der 23 Meerforellenbestände in der nördlichen Hälfte Deutschlands vor dem Hintergrund der Flussgebietseinheiten.....	10
Abbildung 3: Median-Joining Netzwerk aller 23 untersuchten Meerforellen Populationen in Deutschland.....	23
Abbildung 4: Median-Joining Netzwerk aller 296 untersuchten Meerforellen aus sechs Flussgebietseinheiten in Deutschland.	24
Abbildung 5: Darstellung der Haplotypendiversität je Population.	25
Abbildung 6: Darstellung der mittleren Allelzahl je Population.....	29
Abbildung 7: STRUCTURE-Analyse der insgesamt 765 Individuen aus den 23 untersuchten Meerforellen-Populationen.....	31
Abbildung 8: Darstellung der ersten zwei Achsen der Hauptkomponenten-Analyse der 23 untersuchten Meerforellen-Populationen.....	32
Abbildung 9: Darstellung der ersten zwei Achsen der Hauptkomponenten-Analyse der 765 untersuchten Individuen der Meerforelle.....	33

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Lage der untersuchten Populationen (Pop) mit Zuordnung zu den Flussgebietseinheiten (FGE).....	16
Tabelle 2: Übersicht zu den 12 in dieser Studie verwendeten Mikrosatellitenmarkern für die Meerforelle.....	18
Tabelle 3: Ergebnisse der Sequenz- und Mikrosatelliten-Analyse je Population (Pop).	26
Tabelle 4: Ergebnisse der Sequenz- und Mikrosatelliten-Analyse der sechs Flussgebietseinheiten und der Haupteinzugsgebiete Nord- und Ostsee.	26
Tabelle 5: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten aller untersuchten Individuen (N=296).....	27
Tabelle 6: Paarweise F_{ST} -Werte der Mikrosatellitendaten (oberhalb der Diagonalen) und paarweise Φ_{ST} -Werte der Sequenzen (unterhalb der Diagonalen) zwischen den Flussgebietseinheiten.	27
Tabelle 7: Self-Assignment Test: Dargestellt sind die Anzahl (N) sowie in Klammern der prozentuale Anteil (%) der korrekt zugeordneten Individuen je Population (Pop) zu ihren Einzugsgebieten (Assign. EZG), Flussgebietseinheiten (Assign. FGE) und Populationen (Assign. Pop).	35
Tabelle 8: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten aller untersuchten Individuen (N=765).	36
Tabelle 9: Ergebnisse der Bottleneck-Analyse je Population (Pop).....	37

1. Ziele und Aufgabenstellung des Projekts

Die biologische Diversität ist ein international anerkanntes Schutzgut und umfasst 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. Zudem 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 spezifischer 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 Grundvoraussetzung dar, um auf eine sich verändernde Umwelt reagieren und sich anpassen zu können.

Eine Vielzahl an Fischarten wurde in der Vergangenheit erheblich durch Besatzmaßnahmen beeinflusst und somit genetisch übergeprägt. Damit entsprechen wahrscheinlich die derzeitigen genetischen Populationsstrukturen nur noch selten ihrem natürlichen, ursprünglichen Zustand. Ziel dieser Untersuchungen war es, mindestens 20 Bestände der Meerforelle in Deutschland genetisch zu charakterisieren. Dabei sollten möglichst alle in die Nord- und Ostsee entwässernden Flussgebietseinheiten (FGE) abgedeckt werden. Auf Grundlage der gewonnenen Informationen sollten geeignete Maßnahmen zur Aufrechterhaltung und nachhaltigen Nutzung der genetischen Ressourcen der Art fachlich abgeleitet werden. Die erhobenen Daten wurden zudem für die AGRDEU-Datenbank der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung aufbereitet.

2. Planung und Ablauf des Projekts

2.1 Angepasster Zeitplan

Die Bearbeitung des Projekts folgte dem in der Übersicht dargestellten Zeitplan (Abb. 1). Es gliedert sich in die fünf Arbeitsphasen I. Recherche, II. Probenahme, III. Laborarbeit, IV. Auswertung und V. Berichterstellung. Die Bearbeitung war ursprünglich für den Zeitraum 14.12.2015 bis 13.6.2018 vorgesehen. Da sich Verzögerungen bei der Probenbeschaffung aufgrund sich ändernder Zuständigkeiten bei Institutionen in Mecklenburg-Vorpommern und aufgrund sich verzögernder Tierschutzgenehmigungen in Niedersachsen ergaben musste die Arbeitsphase II nach hinten verlängert werden. Schließlich traten Probleme bei der Mikrosatellitenanalyse auf, die infolge zu hoher Fehlerraten wiederholt werden musste. Hierdurch umfasste die Arbeitsphase III einen wesentlich längeren Zeitraum als eigentlich vorgesehen. Die jeweils nachfolgenden Arbeitsphasen wurden entsprechend angepasst. Dankenswerterweise wurde die Bearbeitungszeit durch die BLE kostenneutral verlängert, so dass im schließlich resultierenden Projektzeitraum bis 30.4.2020 mit dem vorliegenden Abschlussbericht alle Arbeiten ordnungsgemäß abgeschlossen werden konnten.

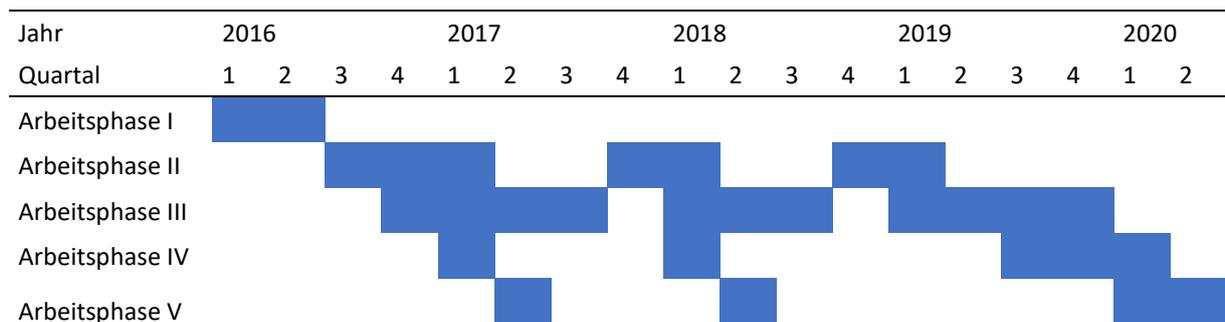


Abbildung 1: Angepasster Zeitplan für den verlängerten Projektzeitraum bis zum 30.04.2020.

Arbeitsphase I

Die Arbeitsphase I (Januar bis Juni 2016) diente vor allem der Recherchearbeit und der Beschaffung von Informationen über die Bestände der Meerforelle in Deutschland. Ziel war es, möglichst optimal ausgewählte Bestände der Meerforelle zu identifizieren. Nach der Auswahl der mindestens 20 zu untersuchenden Bestände aus den Zuflüssen der Nord- und Ostsee diente die Arbeitsphase vor allem der Umsetzung der

tierschutzrechtlichen Genehmigungsverfahren für die Durchführung der Probenahmen. Zuzüglich wurde eine umfassende Literaturrecherche durchgeführt. Alle recherchierten, artbezogenen Informationen wurden mit geographischen und ökologischen Daten, wie Flussgebietseinheiten und Gewässertypen, in einem Geographischen Informationssystem (GIS) zusammengeführt und für die Kartendarstellungen im vorliegenden Bericht aufbereitet.

Arbeitsphase II

In der zweiten Arbeitsphase wurden die Probenahmen im Freiland durchgeführt, die sich aus den o.g. Gründen über einen längeren Zeitraum als ursprünglich geplant hinzogen.

Arbeitsphase III

Die DNA-Extraktion der vorliegenden Gewebeproben sowie die Mikrosatelliten-, und die Sequenzanalysen wurden nachfolgend zum Eingang der Proben durchgeführt. Da die zu verwendenden 12 Mikrosatelliten-Loci bereits im Labor etabliert waren, konnte jeweils nach Eintreffen der Proben unverzüglich mit den Laboranalysen begonnen werden.

Arbeitsphase IV

Die Auswertung der Daten erfolgte gemäß der oben aufgeführten Übersicht in Zwischenschritten für die entsprechenden Zwischenberichte und zum Ende des Projektes für den gesamten Datensatz als Eingangsmaterial für den Abschlussbericht. Genetische Werte und Indizes wurden für die einzelnen bis zum jeweiligen Zeitraum bereits untersuchten Populationen der Art berechnet.

Arbeitsphase V

Während der Arbeitsphase V wurde Anfang 2017 eine Präsentation der ersten Ergebnisse mit einem Ausblick auf den weiteren Projektverlauf erstellt. Neben den entsprechenden Zwischenberichtsschritten über den Stand der bis dahin erfolgten Arbeiten und die weiteren Erfolgsaussichten wurde im Zeitraum Januar bis April 2020 der vorliegende Abschlussbericht angefertigt.

2.2 Ablauf des Projekts

2.2.1 Kommunikation mit Kooperationspartnern

Im vorliegenden Projekt wurde mit diversen Kooperationspartnern (Behörden, andere Institutionen, Angelvereinen und -verbänden) in den Ländern Nordrhein-Westfalen, Niedersachsen, Hamburg, Schleswig-Holstein, Mecklenburg-Vorpommern und Brandenburg zusammengearbeitet. Für das Projekt wichtige Bestände stammen aus Mecklenburg-Vorpommern. Diese Bestände sollten ursprünglich über ein geplantes Projekt des Vereins „Fisch & Umwelt“ bezogen werden. Aufgrund von Umstrukturierungen innerhalb des Vereins wurde dieses Projekt schließlich bei der Landesanstalt für Landwirtschaft und Fischerei Mecklenburg-Vorpommern – Institut für Fischerei angegliedert. Hierdurch ergaben sich zwischenzeitlich, wie oben dargelegt Verzögerungen in der Probenbeschaffung, die allerdings am Ende erfolgreich durchgeführt und abgeschlossen werden konnten.

2.2.2 Auswahl der Probestandorte

Die Auswahl der zu untersuchenden Meerforellenbestände war in dieser Studie von großer Bedeutung. Ziel war es, mindestens 20 Bestände der Meerforelle aus den Zuflüssen der Nord- und Ostsee genetisch zu untersuchen. Die Bestände sollten möglichst die Zuflüsse aller Hauptflussgebietseinheiten der Nord- und Ostsee, d.h. Rhein, Weser, Ems, Eider, Schlei/Trave, Elbe und Warnow/Peene, umfassen. Ein Fokus lag dabei unter anderem auf den Gewässern Mecklenburg-Vorpommerns. Bei der Meerforelle ist davon auszugehen, dass die genetischen Strukturen weitestgehend anthropogen überprägt sind. Lediglich in Mecklenburg-Vorpommern werden noch autochthone Bestände vermutet. Solche Informationen über das historische und aktuelle Management konkreter Bestände waren bei der Festlegung der zu untersuchenden Populationen zu berücksichtigen. Häufig waren genaue Informationen aber nicht öffentlich verfügbar oder sofern vorhanden nur schwer zugänglich. Um dennoch eine repräsentative Auswahl an Meerforellenbeständen identifizieren zu können, wurde hier versucht, neben den üblichen Literatur- und Datenbankrecherchen, bereits in einer frühen Projektphase die Expertise verschiedener Fachgruppen einzuholen. Hierzu wurden insgesamt etwa 15 einschlägige Fachleute und Institutionen direkt kontaktiert.

Dieses Vorgehen hat schließlich zum Erreichen der angestrebten Ziele geführt: Probenahmen wurden im Endeffekt an insgesamt 23 Populationen realisiert.

Insgesamt 12 der Populationen (385 Individuen) stammen aus dem Warnow/Peene Einzugsgebiet, vier Populationen (152 Individuen) aus dem Elbeeinzugsgebiet, drei Populationen (94 Individuen) aus dem Schlei/Trave Einzugsgebiet, zwei Populationen (61 Individuen) aus dem Wesereinzugsgebiet und je eine Population aus dem Rheineinzugsgebiet (39 Individuen) und dem Eidereinzugsgebiet (37 Individuen). Es wurde eine Gesamtanzahl von 765 Individuen für Mikrosatellitenanalysen und 296 Individuen für die Untersuchung der Kontrollregion der mitochondrialen DNA erreicht.

2.2.3 Genehmigungsverfahren

Die tierschutzrechtlichen Anträge wurden zunächst in den zuständigen Veterinärämtern der Bundesländer Schleswig-Holstein, Niedersachsen, Sachsen-Anhalt, Brandenburg, Mecklenburg-Vorpommern, Rheinland-Pfalz, Baden-Württemberg und Bayern gestellt. Hier kam es allerdings zu Schwierigkeiten bei der Durchführung der tierschutzrechtlichen Genehmigungsverfahren, weshalb es zu zeitlichen Verzögerungen kam. Während die tierschutzrechtlichen Anträge für die Bundesländer Schleswig-Holstein und Mecklenburg-Vorpommern bereits genehmigt waren, mussten für einige Bundesländer zusätzliche Unterlagen nachgereicht werden. Schließlich konnten allerdings von allen zuständigen Behörden die notwendigen Genehmigungen zur Durchführung des vorliegenden Projektes eingeholt werden.

2.2.4 Laborarbeit

Die Laborarbeiten konnten wie geplant durchgeführt werden. Unmittelbar nach Eintreffen der Gewebeproben im Labor konnte mit der DNA-Extraktion und den Untersuchungen von 12 Mikrosatelliten-Loci und der Kontrollregion der mitochondrialen DNA begonnen werden.

2.2.5 Datenanalysen

Die Auswertung der erhobenen Daten konnte wie geplant durchgeführt werden. Morphometrische Kenngrößen, genetische Werte und Indizes wurden für die einzelnen Populationen und als Durchschnittswerte aller Populationen für die gesamte Art berechnet. Die notwendigen Literaturrecherchen wurden durchgeführt. Alle recherchierten, artbezogenen Informationen wurden mit geographischen und ökologischen Daten, wie Flussgebietseinheiten, Bewirtschaftung und möglichem Besatz, zusammengeführt und sind in diesem Abschlussbericht ausführlich dargestellt.

3. Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde

Die europäische Forelle (*Salmo trutta*) weist eine hohe phänotypische Variabilität auf, weshalb auch die Taxonomie der Art derzeit noch immer umstritten ist. Die große morphologische und ökologische Vielfalt innerhalb der europäischen Forelle führte in der Vergangenheit dazu, dass mehr als 100 Arten und Unterarten beschrieben wurden, welche aber heute meist dem Taxon *Salmo trutta* zugeordnet werden (Schöffmann 2013). Derzeit werden drei wesentliche Ausprägungsformen unterschieden: Die stationäre Bachforelle, die potamodrome Seeforelle und die anadrome Meerforelle. Diese drei Formen variieren z.T. in Größe, Wachstum, Ernährung und in ihrem Wanderverhalten (Kallio-Nyberg et al. 2002). Die Meerforelle (früher: *Salmo trutta trutta*) ist eine Langstreckenwanderart und lebt zumeist in küstennahen Gebieten. Sie verbringt mehrere Jahre im Meer und kehrt anschließend zur Fortpflanzung in die Zuflüsse zurück. Die Aufstiegszeit der Meerforelle beschränkt sich hauptsächlich auf die Monate März bis Dezember und findet in der Regel bei einer Temperatur von 10-12°C statt (Hantke et al. 2008; Hantke & Laatz, 2006). Die Eier (circa 1500 Stück pro kg Körpergewicht) werden in Kiesbetten abgelegt. Die nach einer 2-3 monatigen Entwicklungszeit geschlüpfte Brut verweilt noch etwa 2 Jahre im Süßwasser, bevor sie dann ins Meer abwandern (Gaumert & Kämmereit 1993).

Das Verbreitungsgebiet der Meerforelle erstreckt sich von der Biskaya zur britischen Küste, über die Ost- und Nordsee, bis hin zur norwegischen Küste und ins Weiße Meer (Gum et al. 2013). Als Wanderfischart ist die Meerforelle vor allem durch anthropogene Einflüsse wie Flussdegradierungen und Wasserverschmutzung gefährdet. Oftmals versperren Dämme den Zugang zu den Laichplätzen in den Oberläufen (Schöffmann 2013). Derzeit gibt es stabile Populationen in Dänemark und Schweden, während Polen und Estland eine Abnahme verzeichnen. Gefährdet ist die Meerforelle vor allem in den Ostseeregionen Finnlands und Russlands (Gum et al. 2013). In Deutschland war die Meerforelle ursprünglich in den Flussgebietseinheiten Rhein, Ems, Weser, Elbe und Oder bis weit in den süd- und mitteldeutschen Raum verbreitet (Gum et al. 2013). Derzeit sind lediglich in Mecklenburg-Vorpommern noch zwei Wildbestände im Warnow-System bekannt. In anderen Zuflüssen der Nord- und Ostsee sind zwar reproduktive Bestände der Meerforelle vorhanden, diese gehen aber größtenteils auf Besatzmaßnahmen zurück (Gum et al. 2013). In Deutschland geht der

Meerforellenbesatz bis in die 1920er Jahre zurück. Bereits zum Ende des 19. Jahrhunderts gab es zahlreiche Fischbrutanstalten, welche die Grundlage für die Ausdehnung des Meerforellenbesatzes in Nord- und Ostseezuflüssen bildeten. Gewässer wie z.B. die Kossau, Lippingau und Farver Au wurden in der Vergangenheit regelmäßig besetzt (Petereit et al. 2013). Im Durchschnitt wurden z.B. in Schleswig-Holstein im Zeitraum von 2005-2012 jährlich rund 2 Millionen Meerforellen besetzt. Diese Besatztiere wurden sowohl in Gewässer besetzt, welche in die Ostsee, als auch in die Nordsee sowie den Nord-Ostsee-Kanal entwässern (Petereit et al. 2013, 2018). Durch die **wiederholten Durchführungen von** Besatzmaßnahmen ist davon auszugehen, dass die ursprünglich natürliche genetische Struktur der Meerforelle zum Teil übergeprägt wurde. Auch die Gegebenheit, dass nicht nur innerhalb der Nord- und Ostseezuflüsse, sondern auch zwischen den beiden Einzugsgebieten Besatz stattgefunden hat sowie die Öffnung des Nord-Ostsee-Kanals als potenzieller Migrations-Korridor zwischen Nord- und Ostsee (Petereit et al. 2018), könnten den Grad einer Durchmischung der Meerforellen auf genetischer Ebene zunehmend beeinflusst haben.

Meerforellen und Bachforellen leben zum Teil sympatrisch in den Zuflüssen. Kreuzungen dieser beiden Formen sind wahrscheinlich (Ferguson 2006; Laikre 1999). Da die Meerforelle keine eigene Art oder Unterart, sondern lediglich einen Ökotypus der Forelle darstellt, soll hier Bezug auf die Phylogeographie der Bachforelle im Allgemeinen genommen werden. Eine großräumige phylogenetische Betrachtung der Forelle über weite Teile ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes mittels mitochondrialer DNA-Sequenzierung legten Bernatchez et al. (1992) vor. In dieser genannten Studie wurden fünf verschiedene phylogenetische Gruppen identifiziert. Während vier dieser Gruppen entsprechend ihrer wesentlichen geographischen Verbreitung als atlantische (AT), danubische (DA), adriatische (AD) und mediterrane (ME) Linie bezeichnet werden, wird die fünfte Gruppe, die Marmoratus-Forelle (MA), ihrem Phänotyp entsprechend nach benannt. Die Marmoratus-Gruppe kommt vor allem in Italien und Slowenien vor. In weiten Teilen Deutschlands ist vor allem die atlantische Linie vertreten. Ausschließlich im Einzugsgebiet der Donau konnte neben der atlantischen Linie noch die danubische Linie nachgewiesen werden (Bernatchez 2001; Schmidt et al. 2015a).

Bernatchez (2001) schlug vor, die fünf identifizierten phylogenetischen Gruppen als

grundlegende `Evolutionarily Significant Units` (ESUs) zu betrachten. Nachfolgende Arbeiten zeigten jedoch, dass die Evolutionsgeschichte der Bachforelle wesentlich komplexer, als zunächst von Bernatchez (2001) gedacht, zu sein scheint. So wurden innerhalb der atlantischen Linie weitere relevante Unterteilungen festgestellt. Auf der iberischen Halbinsel wurden genetisch und morphologisch distinkte Populationen autochthoner Bachforellen beschrieben, die auf ein oder mehrere vorher unbekannte glaziale Refugialgebiete schließen lassen und als Duero-Linie (DU) beschrieben wurden (Cortey et al. 2009; Suárez et al. 2001; Vera et al. 2010).

Im Vergleich zur Bachforelle ist die Anzahl an populationsgenetischen Untersuchungen zur Meerforelle deutlich geringer (Ferguson 2006; Laikre et al. 2002), weshalb über die Phylogeographie der Meerforelle weniger bekannt ist. Molekulargenetische Studien zur Meerforelle beziehen sich hauptsächlich auf die Verbreitungsgebiete in Schweden (Laikre et al. 2002; Palm et al. 2003), Norwegen (Knutsen et al. 2001), Dänemark (Hansen & Mensberg 1998; Hansen et al. 2002) sowie England (Hauser et al. 1991) und Polen (Wenne et al. 2016). Viele der genannten Studien untersuchten den Einfluss von Meerforellenbesatz auf die stationären Formen sowie die regionalen genetischen Populationsstrukturen (Bernas et al. 2020). Insgesamt scheint auf Grundlage dieser Studien die genetische Differenzierung von Populationen der Meerforelle nicht so deutlich ausgeprägt zu sein wie bei Bachforellen, was vor allem auf das Wanderverhalten und dem damit höheren Genfluss zwischen den Meerforellenpopulationen zurückgeführt wird (Ferguson et al. 1995; Knutsen et al. 2001). Dennoch wird der Genfluss zwischen Populationen der Meerforelle aufgrund des Homing-Verhaltens zum Teil eingeschränkt. Somit konnten genetische Unterschiede zwischen Populationen der Meerforelle sowohl zwischen unterschiedlichen Gewässern als auch innerhalb eines Gewässers nachgewiesen werden (Ferguson 2006). Auch auf der Ebene von Mikrosatellitenanalysen konnte gezeigt werden, dass eine Differenzierung von Meerforellenbeständen möglich ist. Diese Differenzierung war sogar zeitlich stabil. Sie zeigte über die Zeit weniger Variation innerhalb einer Population als zwischen untersuchten Individuen von verschiedenen Populationen (Hansen 2002). Auch die Studie von Bernas et al. (2020) konnte mittels SNP Markern an der Ostseeküste eine gewisse Differenzierung zwischen Populationen feststellen. Vor allem aber konnte am Flussdelta der Weichsel ein erheblicher Anteil der Population Besatztieren (~11%) sowie Tieren der Pommerschen Bucht (~28%) zugeordnet werden. Dies zeigt zum einen, dass der

Meerforellenbesatz hier als erfolgreich angesehen werden kann und zum anderen, dass eine genetische Differenzierung und Identifizierung der Bestände zum Teil möglich ist, wobei ein gewisser Genfluss zwischen Meerforellen aus verschiedenen Flüssen/Küstenregionen der Ostsee vorhanden ist. Die für Deutschland bedeutendste Studie stammt von Petereit et al. (2018). In dieser Studie wurden 540 Meerforellen aus 24 norddeutschen Populationen mittels SNP Markern untersucht. Die Ergebnisse zeigten, dass die genetische Struktur der Meerforelle von einer Durchmischung zwischen Nord- und Ostsee geprägt ist. Dennoch war es möglich, die untersuchten Populationen nach Nord- und Ostsee-Herkünften zu unterscheiden. Die offensichtliche Durchmischung der Meerforellen der beiden Einzugsgebiete ist höchstwahrscheinlich auf die vielfältigen Besatzmaßnahmen zurückzuführen. Dennoch konnten Petereit et al. (2018) vor allem in der Ostsee genetisch distinkte Strukturen nachweisen, weshalb sie sich dafür aussprachen, Meerforellen der Nord- und Ostsee nicht durch weitere Besatzmaßnahmen zunehmend zu vermischen und diese stets getrennt zu betrachten. Auch das Umsetzen von Meerforellen aus Ostseezuflüssen in benachbarte Gewässer sollte zukünftig unterlassen werden.

4. Material und Methoden

4.1 Auswahl der untersuchten Bestände

Insgesamt sollten mindestens 20 Bestände der Meerforelle aus relevanten Zuflüssen der Nord- und Ostsee untersucht werden. Die Probestandorte sollten das gesamte Verbreitungsgebiet der Meerforelle in den Nord- und Ostseezuflüssen innerhalb Deutschlands und hier die wichtigsten Flussgebietseinheiten repräsentieren. Der Fokus lag hierbei zum einen auf dem Warnow/Peene Einzugsgebiet, da hier noch autochthone Meerforellenbestände vermutet werden und zum anderen auf Gewässern, in denen gute Laichhabitate der Meerforelle wissentlich vorhanden sind. Informationen über das historische und aktuelle Management konkreter Bestände sind bei der Festlegung der zu untersuchenden Populationen daher unbedingt zu berücksichtigen.

4.2 Untersuchte Gewässer

Insgesamt konnten im Rahmen dieser Studie 23 Bestände der Meerforelle erfolgreich beprobt werden (Abb. 2; Tab.1).

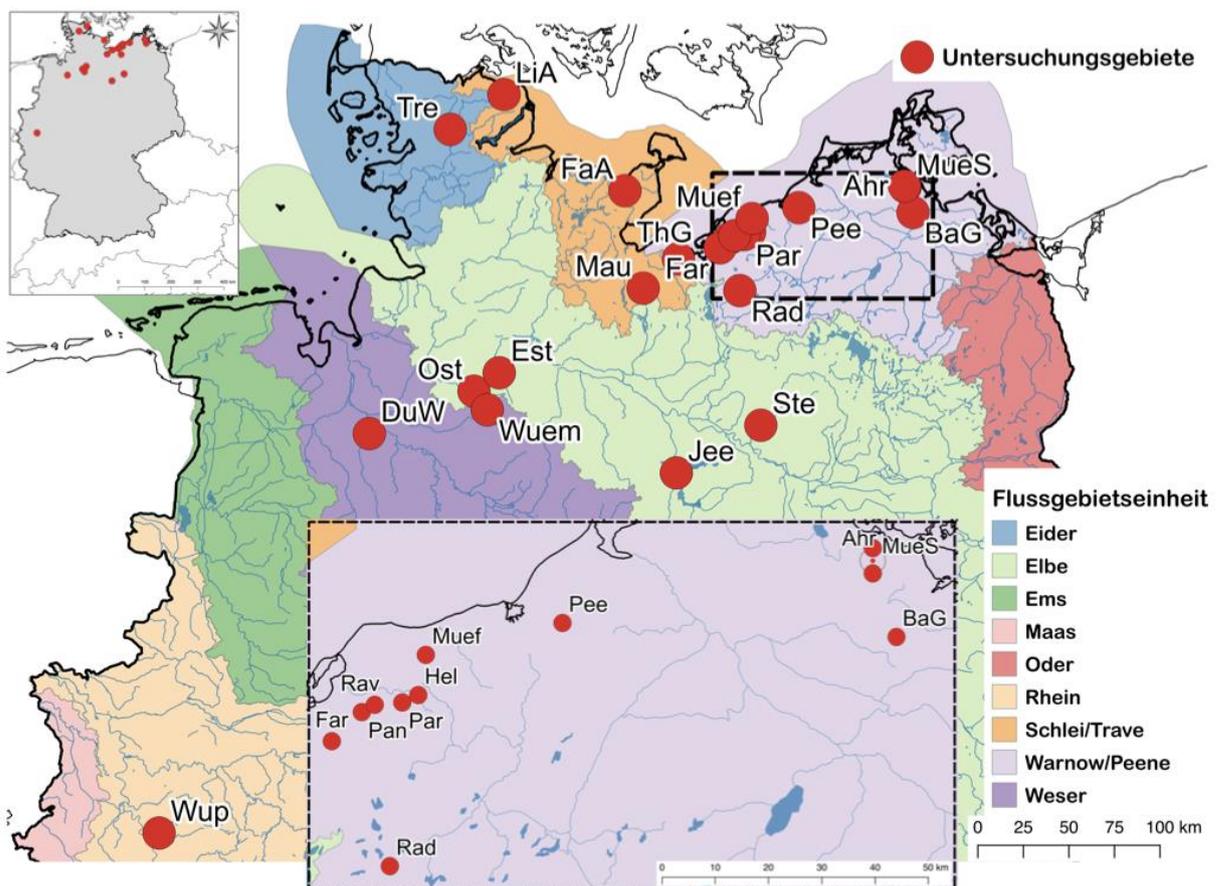


Abbildung 2: Lage der Untersuchungsgebiete der 23 Meerforellenbestände in der nördlichen Hälfte Deutschlands vor dem Hintergrund der Flussgebietseinheiten.

DuW – Delme

Delme und Welse, beides Sand- und lehmgeprägte Tieflandflüsse, gehören zur Flussgebietseinheit Weser. Die Welse ist ein Bach im niedersächsischen Landkreis Oldenburg. Er entspringt nördlich der Gemeinde Dötlingen und mündet nach etwa 16 Kilometern Fließstrecke bei Delmenhost als linker Zufluss in die Delme. Die Delme selbst entspringt in Twistringen, einer Stadt im Landkreis Diepholz und mündet nach etwa 46 km Fließstrecke vor Bremen in die Ochtum, welche wiederum über die Weser in die Nordsee entwässert. Um die Bestände an Meerforellen mit eigenem Besatz zu stärken werden hier regelmäßig Meerforellen für die Reproduktion abgestreift und vermehrt. Es wurden an drei Probestellen sowohl Tiere aus der Delme und der Welse beprobt.

FaA - Farver Au

Die Farver Au (Steinbek) entspringt nördlich der Gemeinde Langenhagen in Schleswig-Holstein und zählt zu den kiesgeprägten Tieflandbächen der Flussgebietseinheit Schlei/Trave. Der weitere Abfluss erfolgt über Testorfer Au und Johannisek-Randkanal. Die Mündung über den Oldenburger Graben in die Ostsee liegt westlich der Gemeinde Weißenhaus.

LiA – Lippingau

Die Lippingau entspringt südwestlich der Gemeinde Sterup in Schleswig-Holstein und mündet bei Ohrfeldhaff in die Ostsee. Sie gehört der Flussgebietseinheit Schlei/Trave an und wird als kiesgeprägter Tieflandbach charakterisiert.

Tre - Treene

Die Treene ist ein etwa 95 km Fluss in Schleswig-Holstein. Er wird der Flussgebietseinheit Eider zugeordnet und als Sandgeprägter Tieflandbach typisiert. Der Quellfluss der Treene, die etwa 20 km lange Bodenau entspringt nördlich der Gemeinde Mohrkirch in Schleswig-Holstein. Die Treene mündet als rechter Nebenfluss bei Friedrichstadt in die Eider, welche in die Nordsee entwässert. Im Treene-Einzugsgebiet findet jährlich ein Laichfischfang statt. Hier werden aufsteigende Meerforellen gefangen, abgestreift und wieder in das Gewässer zurückgesetzt. Die Eier werden in einem Bruthaus aufgezogen und dienen dem späteren Besatz zur Stärkung der Meerforellenpopulation in der Treene.

Ste - Stepenitz

Die Stepenitz ist ein etwa 84 km langes Fließgewässer in Brandenburg und zählt zu den Sand- und lehmgeprägten Tieflandflüssen der Flussgebietseinheit Elbe. Sie entspringt südöstlich der Stadt Meyenburg im Landkreis Prignitz und entwässert als rechter Zufluss der Elbe in die Nordsee. Seit Ende der 90er Jahre wird hier ein Wiederansiedlungsprojekt für Lachse und Meerforellen. Laichreife Tiere werden gefangen, abgestreift und künstlich vermehrt. Die Nachkommen dieser Tiere dienen der Unterstützung des Bestandes und werden in die Stepenitz und deren Nebengewässern eingebracht.

Jee - Jeetze

Die Jeetze ist ein etwa 73 km langer kiesgeprägter Tieflandfluss der Flussgebietseinheit Elbe in Sachsen-Anhalt und Niedersachsen. Sie entspringt südwestlich der Stadt Klötze im Landkreis Altmarkkreis Salzwedel in Sachsen-Anhalt und entwässert bei Hitzacker über die Elbe in die Nordsee.

Ost - Oste

Die Oste ist ein etwa 150 km langer Fluss in Niedersachsen und zählt zur Flussgebietseinheit Elbe. Die Oste entspringt nordwestlich der Gemeinde Otter im Landkreis Harburg und entwässert als linker Nebenfluss der Elbe bei Belum in die Nordsee. Oberhalb der Gemeinde Sittensen wird die Oste als kiesgeprägter Tieflandbach typisiert, im Unterlauf ändert sich der Fließgewässertyp zu einem Sand- und lehmgeprägter Tieflandfluss. An der Oste werden jährlich Meerforellen gefangen und zur künstlichen Vermehrung abgestreift. Die Elterntiere wie auch die aufgezogenen Jungfische werden dem Gewässer wieder zugeführt. In der Vergangenheit wurden jedoch auch Nachkommen dieser Elterntiere in der Este besetzt.

Est - Este

Die Este ist ein etwa 63 km langer Fluss der Flussgebietseinheit Elbe in Niedersachsen und Hamburg. Sie entspringt nordöstlich der Stadt Schneverdingen in der Lüneburger Heide und entwässert bei Hamburg in die Elbe. Sie wird als Sand- und lehmgeprägter Tieflandfluss typisiert. An der Este werden im Bereich Hollenstedt jährlich Meerforellen abgestreift, aufgezogen und zur Bestandsstärkung in das Gewässer eingebracht. In der Vergangenheit wurden auch Meerforellen aus Oste-Beständen besetzt.

Wüm - Wümme

Die Wümme ist ein etwa 120 km langer Fluss in den Bundesländern Niedersachsen und Bremen. Sie gehört zur Flussgebietseinheit Weser und entspringt östlich der Stadt Schneverdingen (Landkreis Heidekreis) in der Lüneburger Heide. Sie vereinigt sich bei Wasserhorst mit der Hamme zur Lesum. Diese entwässert über die Weser in die Nordsee. Beprobte wurden zwei Zuflüsse der Wümme, die Fintau und die Ruschwede, beides kiesgeprägte Tieflandbäche. Die Ruschwede entspringt nördlich des Schneverdinger Ortsteil Insel im Landkreis Heidekreis und mündet westlich der Gemeinde Vahlde im Landkreis Rotenburg in die Fintau. Der Ursprung der Fintau ist ein Zusammenschluss zweier Gräben zwischen den beiden Schneverdinger Ortsteilen Wintermoor und Insel. Nach einer Fließgewässerstrecke von etwa 18 km mündet er bei Lauenbrück im Landkreis Rotenburg in die Wümme.

ThG - Thorstorfer Graben

Der Thorstorfer Graben entspringt nahe der Stadt Grevesmühlen im Landkreis Nordwestmecklenburg in Mecklenburg-Vorpommern am Santower See und besitzt eine Wasserkörperlänge von 7,7 km. Er mündet in den Tarnewitzer Bach und gehört zur Flussgebietseinheit Warnow/Peene. Er ist ein kiesgeprägter Tieflandbach der durch den anthropogenen Einfluss erheblich verändert wurde. Der Thorstorfer Graben weist viele sehr gute Laichhabitats für die Meerforelle auf.

Hel – Hellbach

Der Hellbach entspringt nahe der Gemeinde Satow im Landkreis Rostock in Mecklenburg-Vorpommern und mündet bei Roggow in das Salzhaff. Er besitzt eine Wasserkörperlänge von 11,9 km und gehört zur Flussgebietseinheit Warnow/Peene. Er ist ein natürlicher und kiesgeprägter Tieflandbach. Das Hellbachtal ist ein durch das Land Mecklenburg-Vorpommern ernanntes Landschaftsschutzgebiet und besitzt viele sehr gute Laichhabitats für die Meerforelle.

Par - Bach aus Parchow

Der Bach aus Parchow besitzt eine Wasserkörperlänge von 13,4 km. Er entspringt im Landkreis Rostock in Mecklenburg-Vorpommern nordöstlich bei der Gemeinde Carinerland und mündet in den Hellbach. Der Bach aus Parchow gehört zur Flussgebietseinheit Warnow/Peene und ist ein kiesgeprägter Tieflandbach. Er ist durch viele künstliche Querbauwerke verbaut. Die Qualität der Laichhabitats an den

Probenpunkten ist hervorragend.

Rav - Bach aus Ravensberg

Der Bach aus Ravensberg entspringt nördlich von Ravensberg, einem Ortsteil der Gemeinde Carinerland im Landkreis Rostock in Mecklenburg-Vorpommern, und mündet nördlich von Berghausen in den Hellbach. Er gehört zum Warnow/Peene Flusseinzugsgebiet und ist ein Sand- und lehmgeprägter Tieflandbach.

Pan - Panzower Bach

Der Panzower Bach entspringt nordöstlich von Steinhagen, einem Ortsteil der Gemeinde Carinerland im Landkreis Rostock. Er besitzt eine Wasserkörperlänge von 20,7 km und mündet in den Mühlenteich bei Neubukow. Er gehört zur Flussgebietseinheit Warnow/Peene und ist ein kiesgeprägter Tieflandbach.

Müf - Mühlenfließ

Das Mühlenfließ entspringt bei Brussow und mündet nach 21 km bei Heiligendamm in die Ostsee. Es gehört zur Flussgebietseinheit Warnow/Peene und es ist ein sandgeprägter Tieflandbach. Auffällig waren die sehr kräftigen und gut genährten Tiere im untersuchten Abschnitt.

MüS - Mühlbach Strelasund

Der Mühlbach Strelasund entspringt südöstlich von Behnkendorf und besitzt eine Wasserkörperlänge von 17,8 km und mündet in den Strelasund. Er gehört zur Flussgebietseinheit Warnow/Peene und ist ein organisch geprägter Bach, der in seiner Struktur künstlich verändert wurde.

Ahr - Graben aus Ahrendsee

Der Graben aus Ahrendsee entspringt östlich von Ahrendsee und mündet nach 3 km in den Mühlbach. Er gehört zur Flussgebietseinheit Warnow/Peene und ist ein organisch geprägter Bach. An der beprobten Gewässerstrecke ist die Sohlenstruktur durch feinen Sand und vereinzelte Steine und Kiesbänken charakterisiert. An den untersuchten Probenpunkten wurden gute Laichhabitats vorgefunden.

BaG - Bachgraben

Der Bachgraben entspringt östlich von Hinrichshagen Hof II und mündet nach 13,5 km in die Ryck. Er gehört zur Flussgebietseinheit Warnow/Peene und ist ein sand- und

lehmgeprägter Tieflandbach. Er unterliegt einer starken Nährstoffanreicherung durch die Landwirtschaft und wird zusätzlich durch den Tourismus im Ballungsraum Greifswald beeinflusst.

Mau - Maurine

Die Wasserkörperlänge der Maurine beträgt 20,0 km zwischen der Quelle bei Gross Rünz und der Mündung in die Stepenitz. Sie gehört zur Flussgebietseinheit Schlei/Trave und ist vom Gewässertyp ein sandgeprägter Tieflandbach. Die Maurine ist ein natürlicher Bach mit sehr guten Wasserverhältnissen. In den 1920er und 1930er Jahren wurde die Maurine begradigt. Einige Teile der Maurine in der Nähe von Carlow wurden wieder renaturiert.

Wup – Wupper

Die Wupper ist ein etwa 117 km langer Fluss in Nordrhein-Westfalen. Sie entspringt im Oberbergischen Kreis nahe der Ortschaft Marienheide und entwässert bei Leverkusen-Rheindorf in den Rhein und ist als silikatischer, fein- bis grobmaterialreicher Mittelgebirgsfluss typisiert.

Rad – Radebach

Der Radebach gehört zur Flussgebietseinheit Warnow/Peene. Der kiesgeprägte Bach entspringt bei Klein Labenz, einem Ortsteil der Stadt Warin im Mecklenburg-Vorpommerschen Landkreis Nordwestmecklenburg aus dem großen Labenzer See und mündet westlich der Stadt Brüel in den Mühlenbach. Dieser fließt über die Warnow in die Ostsee.

Pee – Peezer Bach

Der Peezer Bach entspringt nördlich der Gemeinde Sanitz im Nordosten des Landkreises Rostock in Mecklenburg-Vorpommern. Er ist ein kiesgeprägter Bach und gehört der Flussgebietseinheit Warnow/Peene an. Der Peezer Bach entwässert nach einer Fließgewässerstrecke von etwa 22 km im Südosten in den Breitling, einer Aufweitung der Unterwarnow.

Tabelle 1: Lage der untersuchten Populationen (Pop) mit Zuordnung zu den Flussgebietseinheiten (FGE). Ferner ist die mittels Mikrosatelliten- (N_{MS}) und Sequenz-Analytik (N_{Seq}) untersuchte Anzahl an Proben (Individuen) aufgeführt.

Pop	Gewässer	Koordinaten	FGE	N_{MS}	N_{Seq}
Jee	Jeetze	N 52° 51' 23"; E 11° 9' 21"	Elbe	36	13
Ste	Stepenitz	N 53° 4' 36"; E 11° 51' 35"	Elbe	40	10
Ost	Oste	N 53° 16' 40"; E 9° 30' 37"	Elbe	40	12
Est	Este	N 53° 22' 3"; E 9° 43' 12"	Elbe	36	12
Wup	Wupper	N 51° 4' 59"; E 7° 0' 59"	Rhein	39	11
Tre	Treene	N 54° 34' 13"; E 9° 19' 25"	Eider	37	12
LiA	Lippingau	N 54° 44' 30"; E 9° 47' 4"	Schlei/Trave	32	11
FaA	Farver Au	N 54° 15' 21"; E 10° 47' 43"	Schlei/Trave	32	12
Mau	Maurine	N 53° 46' 18"; E 10° 55' 34"	Schlei/Trave	30	11
Pan	Panzower Bach	N 54° 00' 21"; E 11° 40' 02"	Warnow/Peene	30	13
Rav	Bach aus Ravensberg	N 54° 01' 02"; E 11° 42' 18"	Warnow/Peene	30	13
Müf	Mühlenfließ	N 54° 05' 52"; E 11° 51' 25"	Warnow/Peene	30	13
Hel	Hellbach	N 54° 01' 51"; E 11° 49' 50"	Warnow/Peene	40	14
Pee	Peezer Bach	N 54° 08' 30"; E 12° 15' 10"	Warnow/Peene	35	27
MüS	Mühlbach Strelasund	N 54° 13' 02"; E 13° 09' 18"	Warnow/Peene	37	12
Rad	Radebach	N 53° 44' 40"; E 11° 43' 50"	Warnow/Peene	32	10
Far	Farpener Bach	N 53° 57' 31"; E 11° 34' 43"	Warnow/Peene	30	12
ThG	Thorstorfer Graben	N 53° 54' 41"; E 11° 13' 38"	Warnow/Peene	28	13
Par	Bach aus Parchow	N 54° 01' 10"; E 11° 47' 03"	Warnow/Peene	30	13
Ahr	Graben aus Ahrendsee	N 54° 13' 16"; E 13° 09' 00"	Warnow/Peene	30	13
BaG	Bachgraben	N 54° 05' 19"; E 13° 12' 28"	Warnow/Peene	30	12
DuW	Delme	N 53° 04' 10"; E 8° 39' 00"	Weser	24	15
Wüm	Wümme	N 53° 11' 08"; E 9° 37' 05"	Weser	37	12
Σ	23		6	765	296

4.3 Genetische Analysen

4.3.1 DNA-Extraktion

Von insgesamt 765 Meerforellen aus 23 Populationen wurde die DNA für genetische Analysen extrahiert. Für die DNA-Extraktion aus dem Forellengewebe wurde ein nach Aljanabi & Martinez (1997) modifiziertes Protokoll verwendet (Wetjen et al. 2017; Wetjen et al. 2020). Alle 765 Individuen sind für die Mikrosatelliten-Analysen herangezogen worden und eine Teilprobe von 296 Individuen für die Sequenz-Analysen (Tab. 1).

4.3.2 Sequenz-Analysen

Für die Analyse mitochondrialer DNA (mtDNA) 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 FST (5'GCTTTAGTTAAGCTACGC'3) und PST (5'CCCAAAGCTAAAATTCTAAAT'3) welche die Kontrollregion flankieren (Cortey & García-Marín, 2002). Für die PCR-Reaktionen wurde ein Gesamtvolumen von 20 μ L, bestehend aus 2 μ L DNA Template, 2 μ L GoFLexi-Buffer, 0,2 μ L Go-FLexi-Taq Polymerase (5U/ μ L), 14,3 μ L H₂O_{dd}, 2 μ L MgCl₂ (25mM), 0,5 μ L dNTP's (10mM) und 0,5 μ L der jeweiligen Primer (10 μ M), eingesetzt.

Das PCR-Programm lautete wie folgt: Initiale Denaturierung bei 94°C für 4 min, 35 Zyklen mit je 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 957 Basenpaaren (bp).

4.3.3 Mikrosatelliten-Analysen

Für die Mikrosatelliten-Analysen wurden die folgenden 12 Loci verwendet: OMM1323, OMM1310, MST-60, MST-73, MST-15, Sco204, Sco216, Ssa410UOS, Ssa417UOS, SsaA86, SsoSL85, Ssa85 (Tab. 2). Zunächst wurden alle DNA-Extrakte im Verhältnis 1:10 mit 10 mmol Tris-HCl verdünnt. Die 12 Marker wurden in 4 Multiplex-PCR Reaktionen (M1, M2a, M2b, M3) zusammengefasst.

Die Multiplex-PCR 1 (MST-60, SsaA86, MST-73) wurde in einem 10 µL Reaktionsvolumen, bestehend aus 2-10 ng DNA, 5 µL Hot FIREPol Multiplex Mix, H₂O_{dd} und den entsprechenden Primern (10µM), angesetzt und wie folgt durchgeführt: Eine initiale Denaturierung bei 95°C für 12 min, gefolgt von 35 Zyklen (95°C für 20 s, 60°C für 50 s, 72°C für 2 min) und einem abschließenden Elongationsschritt bei 72°C für 30 min.

Die PCR-Reaktionen M2a (Sco216, Ssa410UOS) und M2b (Ssa417UOS, OMM1310) wurden mit dem Qiagen 2x QIAGEN Multiplex PCR Master Mix (5 µL) wie folgt durchgeführt: Eine initiale Denaturierung (95°C, 15 min) gefolgt von 35 Zyklen (94°C für 30 s, 56°C für 90 s und 72°C für 60 s) und einem letzten Elongationsschritt bei 72°C für 30 min.

Die PCR-Reaktion M3 (Ssa85, OMM1323, Sco204, SSOSL85, MST-15) wurde mit dem Hot FIREPol Multiplex Mix (5 µL) durchgeführt. Die PCR-Reaktionen wurden wie folgt durchgeführt: Initiale Denaturierung (95°C, 12 min), gefolgt von 35 Zyklen (95°C für 20 s, 60°C für 50 s und 72°C für 120 s) und einem abschließenden Elongationsschritt bei 72°C für 5 min.

Tabelle 2: Übersicht zu den 12 in dieser Studie verwendeten Mikrosatellitenmarkern für die Meerforelle.

	Locus	Primer Konzentration (µM)	Multiplex-PCR	Referenz
1.	SsoSL85	0,3	3	Slettan et al. 1995
2.	MST-15	0,3	3	Presa & Guyomard 1996
3.	OMM1323	0,3	3	Palti et al. 2002
4.	SsaA86	0,3	1	King et al. 2005
5.	Ssa85	0,3	3	O'Reilly et al. 1996
6.	MST-60	0,3	1	Presa & Guyomard 1996
7.	MST-73	0,3	1	Presa & Guyomard 1996
8.	OMM1310	0,3	2b	Palti et al. 2002
9.	Ssa410UOS	0,6	2a	Cairney et al. 2000
10.	Ssa417UOS	0,3	2b	Cairney et al. 2000
11.	Sco204	0,3	3	Dehaan & Ardren 2005
12.	Sco216	0,9	2a	Dehaan & Ardren 2005

Die Mikrosatelliten-Analysen wurden an einem Applied Biosystems 3730XL DNA Analyzer von der Firma ecogenics GmbH in Balgach, Schweiz durchgeführt. Die Auswertung der Peaks erfolgte mit der Software GenMarker v2.6.4. Für die Mikrosatelliten wurden circa 10% der Proben wiederholt, um einen Fehlerindex zu berechnen und die Reproduzierbarkeit der Daten zu gewährleisten. Der Fehlerindex über alle Proben belief sich auf 0,4% bei der einzelnen Betrachtung aller Allele bzw. auf 0,8% bei der Betrachtung der Loci.

4.4 Datenanalyse

4.4.1 Sequenzen

Alle Sequenzen wurden mit dem Programm Geneious v6.0.6 bearbeitet und zu einem Alignment zusammengeführt. Alle identifizierten Haplotypen wurden mit Sequenzen aus der Datenbank GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) abgeglichen, um ggf. derzeit noch unbekannte Haplotypen zu identifizieren.

Mit dem Programm Network 5.0.0.3 (www.Fluxus-Engineering.com, 2009) wurden zwei Median-Joining Netzwerke (Bandelt et al. 1999) der generierten Sequenzen erstellt. Beide Netzwerke basieren auf den gleichen Input-Daten, wurden aber unterschiedlich dargestellt und eingefärbt. Während das erste Netzwerk die Haplotypenverteilung auf Grundlage der Herkunftsgewässer (Populationen) unterscheidet, zeigt das zweite Netzwerk die Haplotypenverteilung nach den einzelnen Flussgebietseinheiten und enthält zusätzlich vier Referenz-Haplotypen weiterer genetischer Linien (DA = Danubisch; ME = Mediterran; MA = Marmoratus; DU = Duero) der Forelle, um so die Haplotypen der untersuchten Meerforellen im größeren Kontext einordnen zu können.

Die genetische Varianz der Sequenzdaten wurde als Haplotypen- und Nukleotid-Diversität je Population, Flussgebietseinheit sowie über den gesamten Datensatz in DNAsp v5.10.1 (Librado & Rozas 2009) ermittelt. Die genetische Diversität wurde als effektive Anzahl an Haplotypen dargestellt (Jost 2008). Die paarweisen Φ_{ST} -Werte zur Ermittlung der genetischen Distanz zwischen den Populationen und Flussgebietseinheiten wurden in Arlequin v3.5 (Excoffier & Lischer 2010) berechnet.

Die Analyse der Molekularen Varianz (AMOVA) wurde ebenfalls in Arlequin berechnet. Mittels AMOVA werden hierarchisch strukturierte Datensätze untersucht. Die Analysen geben Aufschluss darüber, zu welchen Anteilen die Ebenen (Individuen, Populationen, Flussgebietseinheiten) der Hierarchien (Varianzkomponenten) zur vorgefundenen Gesamtvarianz beitragen.

4.4.2 Mikrosatelliten

Zunächst wurde der Datensatz auf Nullallele mittels MICROCHECKER v2.2.3 untersucht. Abweichungen vom Hardy-Weinberg Gleichgewicht (HWE), Linkage Disequilibrium (LD) der jeweiligen Populationen und Marker, maximale Allelzahl, mittlere Allelzahl und erwarteter Heterozygotiegrad wurde mit dem Programm Arlequin v3.5 (Excoffier & Lischer 2010) bestimmt. Der genetische Inzuchtkoeffizient (F_{IS}) wurde mit dem Programm FSTAT 2.9.3.2 (Goudet 1995) ermittelt. Die genetische Diversität wurde als effektive Anzahl an Allelen dargestellt (Jost 2008). Der Allelreichtum sowie der private Allelreichtum wurden mittels rarefaction (Petit et al 1998) in HP-RARE (Kalinowski 2005) berechnet, um die unterschiedliche Anzahl an untersuchten Individuen je Population zu berücksichtigen. Außerdem wurden mit Arlequin die paarweisen F_{ST} -Werte zwischen den Populationen und den Flusseinzugsgebieten berechnet.

Mit der Software STRUCTURE v2.3.4 (Pritchard et al. 2000) wurde die Populationsstruktur der Meerforellenbestände untersucht. 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 sowie einer Anzahl an Clustern von K=1 bis K=23 gestartet. Die wahrscheinlichste Anzahl an Clustern K wurde mittels der delta K Methode nach Evanno et al. (2005) bestimmt. Für die untersuchten 23 Populationen wurde ein K von 9 als am wahrscheinlichsten erachtet. 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.

Um die Varianz der genetischen Struktur der Meerforellen darzustellen, wurden zusätzlich zwei Hauptkomponentenanalysen (Principal component analyses – PCoA) mit der Software GenAlEx v 6.5 (Peakall & Smouse, 2012) durchgeführt. Die erste PCoA zeigt die Varianz zwischen den untersuchten Populationen der jeweiligen Flussgebietseinheiten, während die zweite PCoA die Varianz zwischen den einzelnen Individuen aller untersuchten Populationen darstellt.

Um die genetische Struktur ergänzend zu erfassen, wurden drei Self-Assignment

Tests in dem Programm GeneClass2 (Piry et al. 2004) durchgeführt. In der ersten Analyse wurde untersucht mit welcher Wahrscheinlichkeit ein Individuum dem korrekten Einzugsgebiet (Nord- oder Ostsee) anhand seines Genotyps zugeordnet werden konnte. In der zweiten Analyse sollten die Individuen entsprechend ihrer Flussgebietseinheiten (Weser, Elbe, Eider, Rhein, Warnow/Peene, Schlei/Trave) und in einer dritten Analyse entsprechend ihren Herkunftsgewässern/Populationen zugeordnet werden. Auf der Populationsebene wurde zudem erfasst, welcher Population ein Individuum am wahrscheinlichsten zugehörig ist, sofern es nicht korrekt seiner Herkunftspopulation zugeordnet wurde. Alle Analysen wurden nach der Methode von Paetkau et al. (2004) mit einer simulierten Anzahl von je 10000 Individuen durchgeführt.

Um zu ermitteln, zu welchen Anteilen die Ebenen (Individuen, Populationen, Flussgebietseinheiten) der Hierarchien (Varianzkomponenten) zur vorgefundenen Gesamtvarianz im Datensatz beitragen, wurde für die Mikrosatelliten-Daten ebenfalls eine AMOVA in Arlequin durchgeführt.

Die genetische Vielfalt wird durch demographische Prozesse beeinflusst. Während eines Bottlenecks (Flaschenhals-Effekt) kann oftmals eine charakteristische Veränderung in der Verteilung der Allelhäufigkeiten festgestellt werden (Luikart et al., 1998). Während seltene Allele verloren gehen, bleiben die anderen Allele in mittleren Frequenzen erhalten. Es wird daher erwartet, dass die beobachtete Heterozygotie größer ist als die Heterozygotie, die von der beobachteten Allelzahl im Mutations-Drift-Gleichgewicht erwartet wird (Cornuet & Luikart, 1996). Um zu überprüfen, ob die untersuchten Populationen in der Vergangenheit demographische Veränderungen im Sinne eines Bottlenecks erfahren haben, wurde die Software BOTTLENECK (Cornuet & Luikart, 1996) verwendet. Die Analyse wurde unter zwei statistischen Testmethoden durchgeführt, dem Sign-Rank Test und dem Wilcoxon Test. Diese Testmethoden finden vor allem Anwendung bei Analysen in denen ≤ 20 Mikrosatellitenmarker zu Verfügung stehen. Es wurden zwei unterschiedliche Mutationsmodelle genutzt, die bei Mikrosatelliten die häufigste Anwendung finden: Das Zwei-Phasen-Mutationsmodell (TPM; 70% schrittweise Mutationen) und das stufenweise Mutationsmodell (SMM).

5. Ausführliche Darstellung der Ergebnisse

Insgesamt wurden in dieser Studie 765 Meerforellen aus 23 unterschiedlichen Gewässern anhand von 12 Mikrosatellitenmarkern und/oder Sequenzanalysen untersucht. Von diesen stammen 382 Individuen (12 Populationen) aus dem Warnow/Peene Einzugsgebiet, 152 Individuen (vier Populationen) aus dem Elbeeinzugsgebiet, 94 Individuen (drei Populationen) aus dem Schlei/Trave Einzugsgebiet, 61 Individuen (zwei Populationen) aus dem Wesereinzugsgebiet, 39 Individuen (eine Population) aus dem Rheineinzugsgebiet und 37 Individuen (eine Population) aus dem Eider-Einzugsgebiet.

5.1 Sequenz-Analysen

Insgesamt konnten unter den 296 untersuchten Meerforellen 19 unterschiedliche Haplotypen nachgewiesen werden (Abb. 3). Alle 19 Haplotypen gehören der atlantischen Linie an, was zu erwarten war. Am häufigsten vertreten waren die Haplotypen H_2 (23,65%), H_4 (29,05%) und H_7 (21,96%). Die Haplotypen H_2 und H_4 konnten in allen untersuchten Flussgebietseinheiten nachgewiesen werden, während der Haplotyp H_7 nicht in der Weser vertreten war. Haplotypen weiterer genetischer Linien, welche bei Bach- und/oder Seeforellen z.B. auf der iberischen Halbinsel (Duero-Linie) oder im Donaoraum (danubische Linie) nachgewiesen werden konnten, sind von den hier untersuchten Meerforellen mit mindestens fünf bzw. zehn Mutationsschritten zu unterscheiden (Abb. 4).

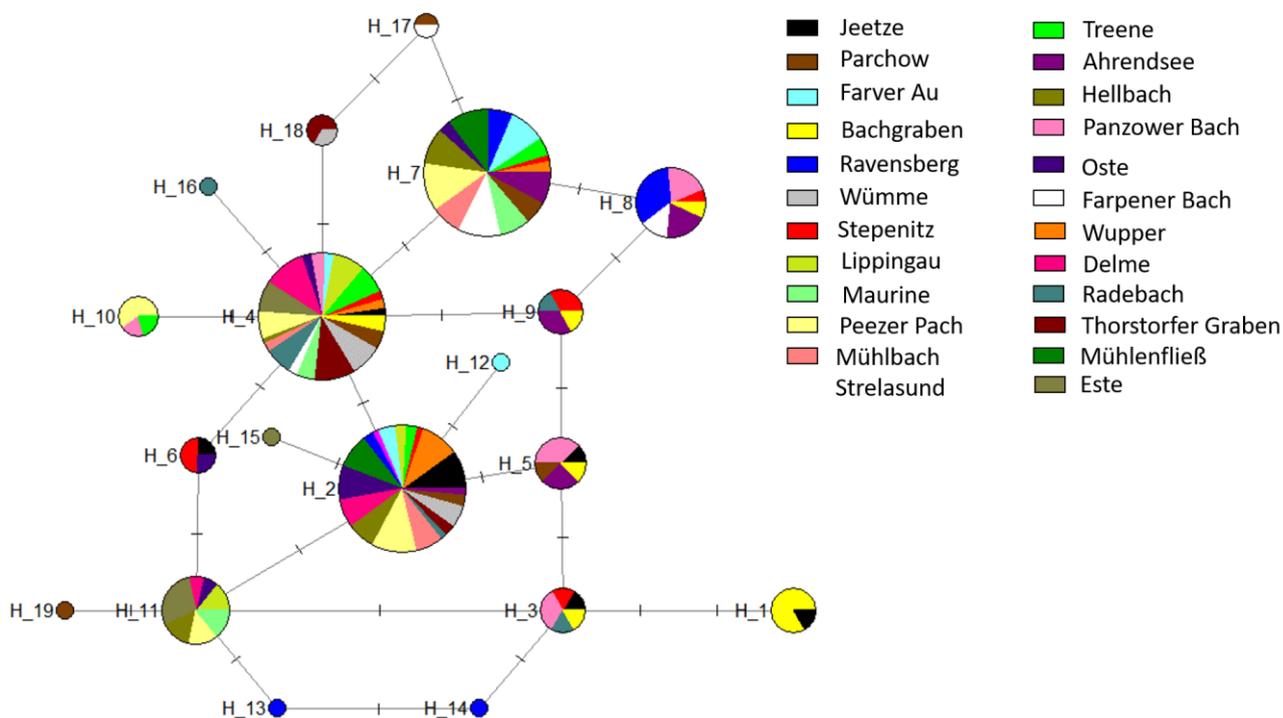


Abbildung 3: Median-Joining Netzwerk aller 23 untersuchten Meerforellen Populationen in Deutschland. Jeder Kreis entspricht einem Haplotyp (H_1 – H_19). Die Größe der Kreise ist proportional zur Anzahl der Individuen, die diesen Haplotypen tragen. Die Farben entsprechen den Herkunftsgewässern der Individuen. Mutationsschritte sind durch dazwischenliegende Striche dargestellt.

Ferner wurden bei den untersuchten Meerforellen aber fünf Haplotypen nachgewiesen, die bisher in der Literatur nicht beschrieben waren. Diese fünf Haplotypen waren in den Gewässern Farver Au (H_12), Ravensberg (H_13 & H_14), Radebach (H_16) sowie Thorstorfer Graben und Wümme (H_18) vertreten. Weiterhin konnten unter allen untersuchten Individuen sechs private Haplotypen gefunden werden. Hiervon gehören zwei private Haplotypen (H_13 & H_14) der Population Ravensberg an. Ein weiterer privater Haplotyp konnte in der Farver Au (H_12), einer in der Este (H_15), einer im Radebach (H_16) und einer im Bach aus Parchow (H_19) nachgewiesen werden (Abb. 3; Tab. 3).

Eindeutige Unterschiede in der Verteilung der Haplotypen zwischen den sechs Flussgebietseinheiten sowie zwischen den Haupteinzugsgebieten Nord- und Ostsee konnten anhand der Median-Joining Netzwerke nicht ermittelt werden.

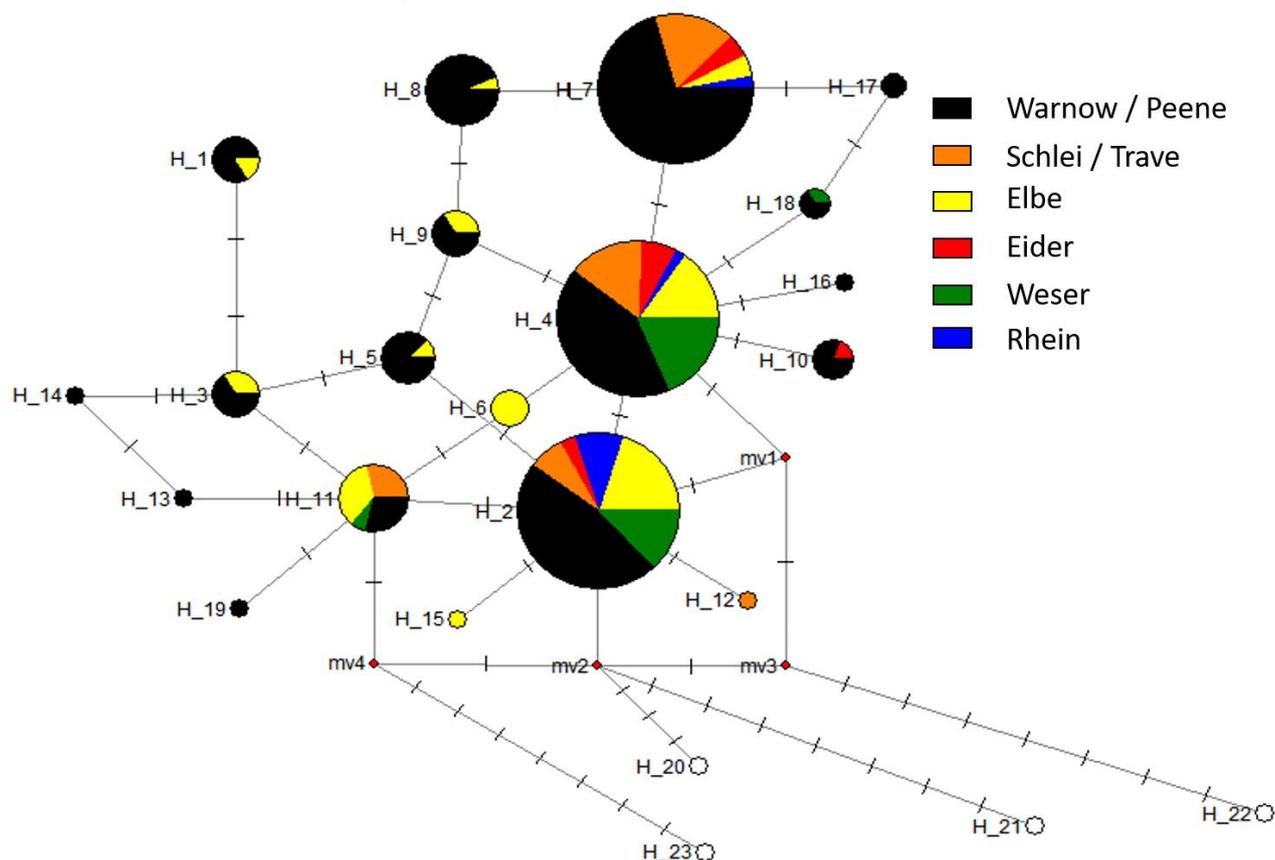


Abbildung 4: Median-Joining Netzwerk aller 296 untersuchten Meerforellen aus sechs Flussgebietseinheiten in Deutschland. Jeder Kreis entspricht einem Haplotyp (H₁ – H₂₃). Die in weiß dargestellten Haplotypen sind Referenz-Haplotypen der Duero (H₂₀; Acc. Nr.: EF530513.1), der mediterranen (H₂₁; Acc. Nr.: AY836350.1), der Adria (H₂₂; Acc. KX958421.1) der danubischen (H₂₃; Acc. Nr.: AY185568.1) Linie. Die Größe der Kreise ist proportional zur Anzahl der Individuen, die diesen Haplotypen tragen. Die Farben entsprechen der jeweiligen Flussgebietseinheit der untersuchten Individuen. Mutationsschritte sind durch dazwischenliegende Striche dargestellt. Fehlende Haplotypen sind durch rote Karos (mv1 – mv4) dargestellt.

Alle untersuchten Populationen wiesen mindestens zwei unterschiedliche Haplotypen auf (Tab. 3). Die Haplotypen-Diversität je Population ist moderat bis hoch (Abb. 5). Die höchste Haplotypen-Diversität konnte in der Stepenitz mit $H_{Div} = 0,93$, die geringste im Thorstorfer Graben mit $H_{Div} = 0,51$, nachgewiesen werden. Auch die effektive Anzahl an Haplotypen war in der Stepenitz ($D_{Seqs} = 15,00$) mit Abstand am höchsten. Insgesamt erscheinen anhand der Sequenzanalysen die Populationen der Ostseezuflüsse etwas diverser als die der Nordsee (Tab. 4). Die Flussgebietseinheiten Elbe ($D_{Seq} = 5,69$) und Warnow/Peene ($D_{Seq} = 5,78$) weisen die höchste effektive Anzahl an Haplotypen auf. Am wenigsten divers ist die Flussgebietseinheit Weser mit einer effektiven Anzahl an Haplotypen von 2,25, einer Haplotypendiversität von 0,56 und insgesamt vier unterschiedlichen Haplotypen (Tab. 4).

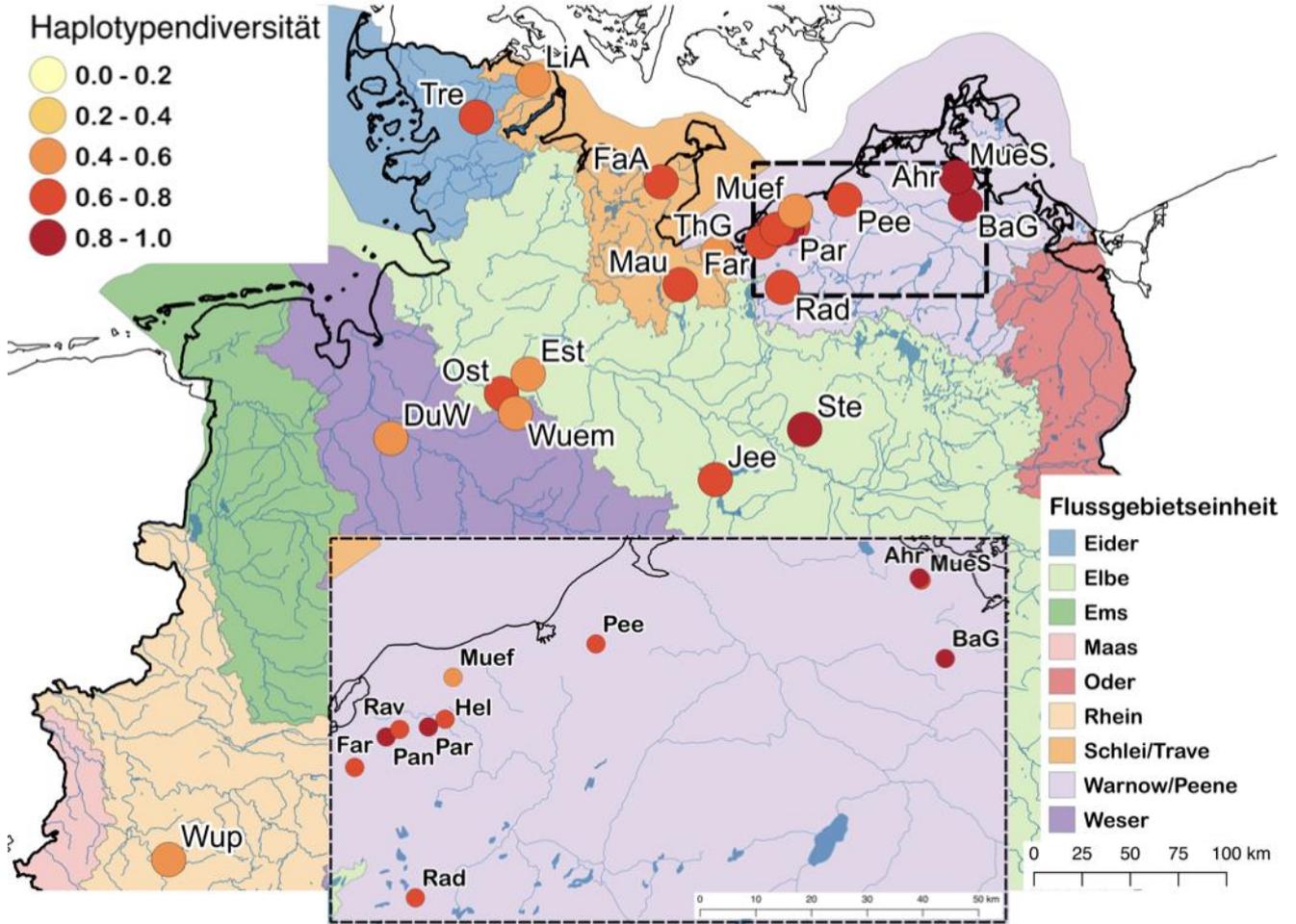


Abbildung 5: Darstellung der Haplotypendiversität je Population.

Tabelle 3: Ergebnisse der Sequenz- und Mikrosatelliten-Analyse je Population (Pop). Gezeigt sind die Anzahl an Haploypen (N_{Hap}), die Haplotypendiversität (H_{Div}), die effektive Anzahl an Haplotypen (D_{Seqs}), die Nukleotiddiversität (N_{Div}), die Anzahl privater Haplotypen (P_{Hap}), die erwartete (H_e) und beobachtete Heterozygotie (H_o), die effektive Anzahl an Allelen (D_{MS}), der Allelreichtum (A_{R15}), der private Allelreichtum (pA_{R15}), der Fixationsindex (F_{IS}) sowie die mittlere Anzahl an Allelen ($\emptyset A/L$). Die Mittelwerte wurden über alle 12 Loci berechnet.

Pop	N_{Hap}	H_{Div}	D_{Seqs}	N_{Div}	P_{Hap}	H_e	H_o	D_{MS}	A_{R15}	pA_{R15}	F_{IS}	$\emptyset A/L$
Jee	6	0,7180	3,55	0,0008	0	0,6212	0,6061	2,64	5,00	0,09	0,038	8,00
Ste	7	0,9333	15,00	0,0012	0	0,5954	0,5549	2,47	4,85	0,05	0,081	7,75
Ost	5	0,7424	3,88	0,0012	0	0,6351	0,6049	2,74	4,86	0,06	0,060	7,83
Est	3	0,5909	2,44	0,0012	1	0,6336	0,6112	2,73	5,01	0,09	0,050	8,33
Wup	3	0,5818	2,39	0,0009	0	0,6738	0,5971	3,07	5,46	0,23	0,127	9,08
Tre	4	0,7121	3,47	0,0009	0	0,6233	0,6146	2,65	4,88	0,13	0,028	7,92
LiA	3	0,5818	2,39	0,0009	0	0,6637	0,6568	2,97	5,20	0,10	0,027	8,00
FaA	4	0,7121	3,47	0,0013	1	0,6492	0,6026	2,85	5,24	0,12	0,088	8,08
Mau	3	0,6909	3,24	0,0013	0	0,6701	0,6345	3,03	4,98	0,04	0,070	7,42
Pan	6	0,8718	7,80	0,0014	0	0,6597	0,6165	2,94	5,13	0,14	0,082	8,08
Rav	5	0,7821	4,59	0,0013	2	0,6565	0,6299	2,91	5,16	0,03	0,058	7,33
Müf	2	0,5385	2,17	0,0011	0	0,6644	0,6359	2,98	5,15	0,24	0,060	7,58
Hel	4	0,7143	3,50	0,0014	0	0,6521	0,6179	2,87	5,16	0,09	0,065	8,58
Pee	5	0,7863	4,68	0,0013	0	0,6714	0,6655	3,04	5,08	0,14	0,023	8,33
MüS	3	0,6818	3,14	0,0011	0	0,6391	0,6268	2,77	4,92	0,12	0,033	7,58
Rad	5	0,6667	3,00	0,0006	1	0,6524	0,6184	2,88	4,98	0,09	0,068	7,75
Far	4	0,6515	2,87	0,0003	0	0,6512	0,6347	2,87	4,90	0,15	0,043	7,25
ThG	3	0,5128	2,05	0,0003	0	0,6084	0,5279	2,55	4,12	0,07	0,151	5,67
Par	6	0,8333	6,00	0,0014	1	0,6804	0,6419	3,13	5,26	0,17	0,074	8,25
Ahr	5	0,8077	5,20	0,0009	0	0,6320	0,6222	2,72	4,54	0,14	0,032	6,67
BaG	6	0,8030	5,08	0,0013	0	0,6770	0,6743	3,10	5,02	0,21	0,022	7,00
DuW	3	0,5619	2,28	0,0007	0	0,5942	0,5714	2,46	4,70	0,04	0,062	6,75
Wüm	3	0,5909	2,44	0,0005	0	0,5914	0,5741	2,45	4,31	0,08	0,043	6,83

Tabelle 4: Ergebnisse der Sequenz- und Mikrosatellitenanalyse der sechs Flussgebietseinheiten und der Haupteinzugsgebiete Nord- und Ostsee. Gezeigt sind die Anzahl analysierter Individuen mittels Sequenzanalyse (N_{Seq}), die Anzahl an Haploypen (N_{Hap}), die Haplotypendiversität (H_{Div}), die Nukleotiddiversität (N_{Div}) und die effektive Anzahl an Haplotypen (D_{Seqs}) sowie die Anzahl analysierter Individuen mittels Mikrosatellitenanalyse (N_{MS}), die mittlere Anzahl an Allelen/Locus ($\emptyset A/L$), die erwartete Heterozygotie (H_e) und die effektive Anzahl an Allelen (D_{MS}).

	N_{Seq}	N_{Hap}	H_{Div}	N_{Div}	D_{Seq}	N_{MS}	$\emptyset A/L$	H_e	D_{MS}
Nordsee	97	13	0,74	0,0010	3,84	289	13,6	0,65	2,85
Elbe	47	11	0,82	0,0012	5,69	152	11,4	0,64	2,77
Rhein	11	3	0,58	0,0009	2,39	39	9,4	0,68	3,17
Eider	12	4	0,71	0,0009	3,47	37	8,1	0,64	2,74
Weser	27	4	0,56	0,0006	2,25	61	8,4	0,61	2,59
Ostsee	199	17	0,81	0,0012	5,40	476	15,3	0,69	3,23
Schlei/Trave	34	5	0,73	0,0012	3,77	94	10,7	0,68	3,15
Warnow/Peene	165	16	0,83	0,0012	5,78	382	14,8	0,69	3,23

Die Ergebnisse der AMOVA zeigen, dass anhand der Sequenzdaten der größte Anteil der genetischen Varianz durch die Varianz innerhalb der einzelnen Populationen zu erklären ist. Die Varianz innerhalb der Populationen betrug 86,07%, während die Varianz zwischen den Flussgebietseinheiten lediglich 1,58% der Gesamtvarianz ausmachte (Tab. 5).

Tabelle 5: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Sequenzdaten aller untersuchten Individuen (N=296). Dargestellt sind die Freiheitsgrade (d.f.), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ). Abkürzungen von Varianzkomponenten: FGE = Flussgebietseinheit; Pops = Populationen. *** = $p \leq 0,001$; n.s. = nicht signifikant.

Varianzkomponenten	d.f.	Var (%)	Φ
Zwischen FGE	5	1,58	0,01576 ^{n.s.}
Zwischen Pops innerhalb FGE	17	12,36	0,12556***
Innerhalb Pops	273	86,07	0,13934***

Die genetische Distanz (Φ_{ST} -Werte) zwischen den Flussgebietseinheiten auf Grundlage der Sequenzdaten ist gering bis moderat. Wenn auch nicht stark, so unterscheiden sich einige Flussgebietseinheiten dennoch signifikant voneinander (Tab. 6). Die größten signifikanten Unterschiede konnten zwischen den Flussgebietseinheiten Rhein und Weser ($\Phi_{ST} = 0,17$) sowie zwischen Rhein und Eider ($\Phi_{ST} = 0,15$) nachgewiesen werden. Auf Populationsebene war die genetische Distanz zwischen den Populationen Este und Mühlenfließ ($\Phi_{ST} = 0,44$) und den Populationen Thorstorfer Graben und Mühlenfließ ($\Phi_{ST} = 0,43$) am größten (Tab. A2).

Tabelle 6: Paarweise F_{ST} -Werte der Mikrosatellitendaten (oberhalb der Diagonalen) und paarweise Φ_{ST} -Werte der Sequenzen (unterhalb der Diagonalen) zwischen den Flussgebietseinheiten. Signifikante Werte sind fett dargestellt.

	Elbe	Rhein	Eider	Schlei	Warnow	Weser
Elbe	-	0,0300	0,0162	0,0248	0,0339	0,0145
Rhein	0,0452	-	0,0232	0,0118	0,0225	0,0458
Eider	0,0295	0,1448	-	0,0231	0,0347	0,0341
Schlei	0,0456	0,1415	-0,0289	-	0,0079	0,0457
Warnow	0,0335	0,0767	0,0143	0,0150	-	0,0511
Weser	0,0532	0,1662	0,0291	0,1019	0,1195	-

5.2 Mikrosatelliten-Analysen

Unter den untersuchten 12 Mikrosatellitenmarkern erwies sich der Locus OMM1323 bei allen Individuen als homozygot. Mit der Software Microchecker konnten keine Nullallele festgestellt

werden. Die Genotypen aller Populationen entsprachen den Erwartungen des HWE ($p > 0.05$). Lediglich der Marker MST15 zeigte einen Überschuss an Homozygoten. Nur wenige Loci zeigten in einzelnen Populationen eine Abweichung von HWE. Zwischen den Populationen und Markern konnte ebenfalls kein Linkage Disequilibrium festgestellt werden.

Insgesamt sind die Populationen der Ostseezuflüsse auf der Basis der Mikrosatelliten geringfügig diverser als die der Nordseezuflüsse (Tab. 4). Innerhalb des Einzugsgebietes der Nordsee ist die Flussgebietseinheit Rhein am meisten divers. Der Rhein zeigt eine effektive Anzahl an Allelen von 3,17 (Tab. 4). Auf Populationsebene zeigten die Populationen Parchow und Bachgraben die höchste erwartete Heterozygotie mit je 0,68. Auch die effektive Anzahl an Allelen war in diesen beiden Populationen mit $D_{MS} = 3,13$ und $D_{MS} = 3,10$ am höchsten (Tab. 3). Der größte private Allelreichtum war hingegen in den Populationen Mühlenfließ ($p_{AR} = 0,24$) und Wupper ($p_{AR} = 0,23$) vorhanden. In der Wupper konnte auch die höchste mittlere Allelzahl nachgewiesen werden (Abb. 6).

Der Fixationsindex (F_{IS}) war in allen untersuchten Populationen leicht positiv, aber nahezu gleich null. Die höchsten F_{IS} -Werte wurden in den Populationen Wupper ($F_{IS} = 0,127$) und Thorstorfer Graben ($F_{IS} = 0,151$) nachgewiesen (Tab. 3). Somit zeigt aber keine Population signifikante Anzeichen von Inzucht.

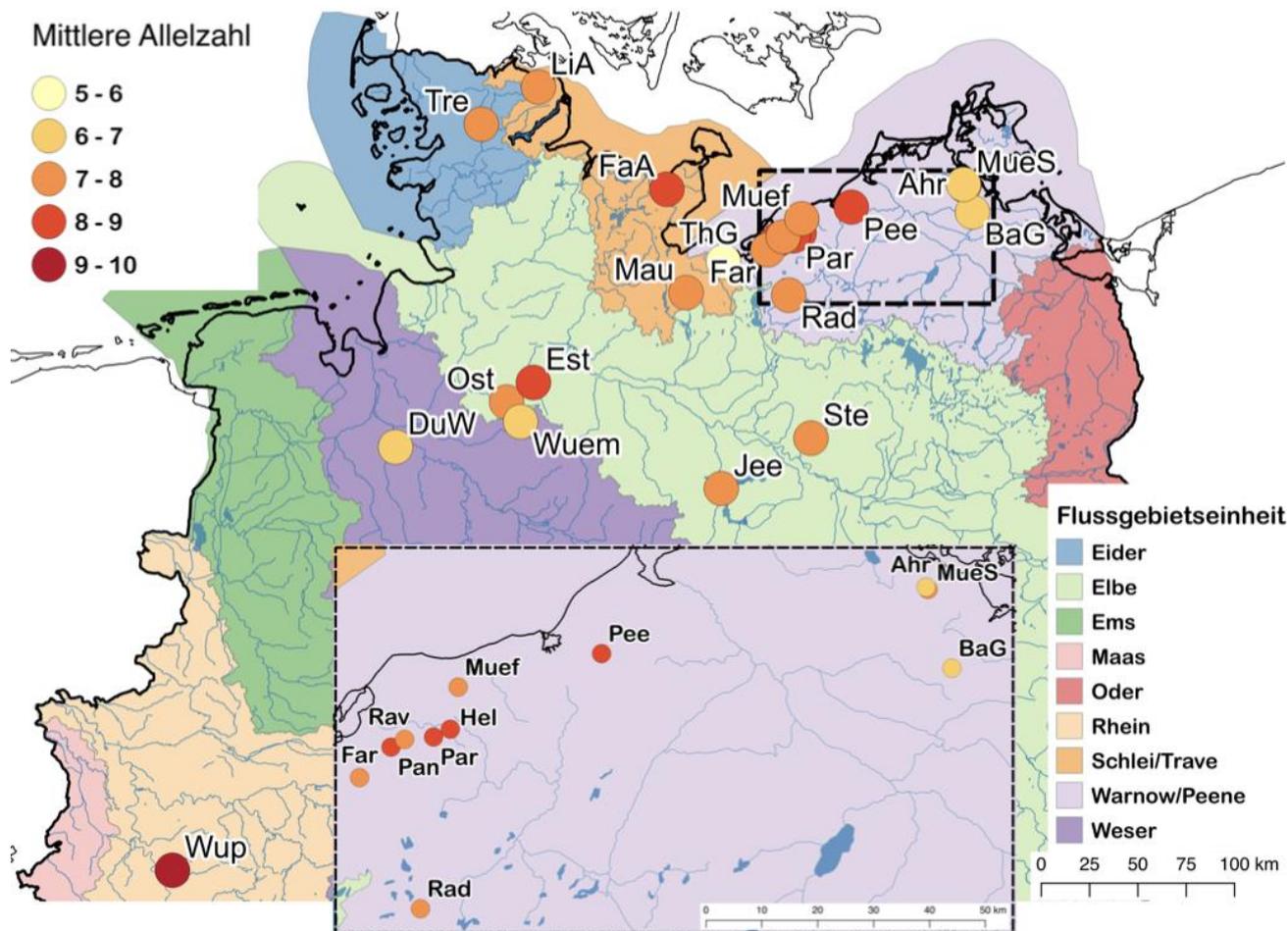


Abbildung 6: Darstellung der mittleren Allelzahl je Population.

Die Structure-Analyse ergab, dass die 23 untersuchten Populationen am wahrscheinlichsten in neun verschiedene Cluster gruppieren (Abb. 7). Hierbei ist aber keine eindeutige Gruppierung nach den Einzugsgebieten Nord- und Ostsee noch nach den sechs Flussgebietseinheiten ersichtlich. Zudem weisen alle untersuchten Populationen einen hohen Grad der Durchmischung auf. Basierend auf den prozentualen Wahrscheinlichkeiten würden die meisten Individuen der Populationen wie folgt gruppieren:

Cluster 1: Ost (0,38%), DüW (0,39%), Hel (0,32%), ThG (0,44%)

Cluster 2: Par (0,37%), Mau (0,50%)

Cluster 3: Wüm (0,48%)

Cluster 4: Ahr (0,49%), LiA (0,35%), Ste (0,44%), Wup (0,34%)

Cluster 5: MüS (0,35%)

Cluster 6: Jee (0,35%), Tre (0,33%), BaG (0,47%)

Cluster 7: Est (0,34%), Rad (0,24%), Far (0,37%)

Cluster 8: MüF (0,25%), Pee (0,32%)

Cluster 9: FaA (0,29%), Pan (0,22%), Rav (0,24%)

Da eine hohe Durchmischung der Populationen vorliegt, sind die Clusterzugehörigkeiten der jeweiligen Populationen zu den einzelnen Clustern auch insgesamt mit Zugehörigkeiten von 0,22 – 0,50% eher gering. Das heißt, etwa 50 bis 80% der Individuen einer jeweiligen Population gruppieren in weitere Cluster.

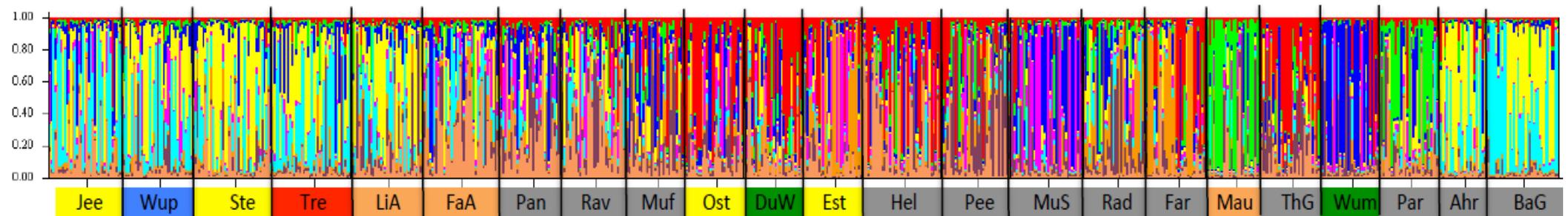


Abbildung 7: STRUCTURE-Analyse der insgesamt 765 Individuen aus den 23 untersuchten Meerforellen-Populationen. Jedes Individuum ist durch eine senkrechte Linie repräsentiert. Die Farben geben die prozentuale Zugehörigkeitswahrscheinlichkeit der Individuen zu den unterschiedlichen Clustern (K=9) an.

Die Hauptkomponentenanalyse (PCoA) der Populationen zeigt, dass ebenfalls keine klare Gruppierung der Populationen nach Flussgebietseinheiten vorhanden ist (Abb. 8). Zwar gruppieren einzelne Populationen etwas weiter entfernt von anderen und scheinen damit genetisch weiter entfernt zu sein, dennoch sind keine eindeutigen Gruppierungen nach Nord- und Ostseezuflüssen oder Flussgebietseinheiten ersichtlich. Gleiches gilt für die PCoA der einzelnen Individuen (Abb. 9). Auch wenn hier drei größere Punktwolken zu sehen sind, die sich anhand ihrer Allele zu unterscheiden scheinen, so können keine bestimmten Populationen diesen Punktwolken zugeordnet werden. Vielmehr sind die Punktwolken durch Individuen diverser Populationen aus unterschiedlichen Flussgebietseinheiten repräsentiert. Häufig streuen Individuen einer einzelnen Population über alle drei Punktwolken. Dies weist daraufhin, dass die Meerforellen einen relativ hohen Grad an Durchmischung aufweisen und einzelne isolierte Populationen innerhalb Deutschlands kaum ersichtlich sind.



Abbildung 8: Darstellung der ersten zwei Achsen der Hauptkomponenten-Analyse der 23 untersuchten Meerforellen-Populationen. Jeder Punkt stellt eine Population dar, welche nach den dazugehörigen Flussgebietseinheiten eingefärbt sind: schwarz = Warnow/Peene; orange = Schlei/Trave; rot = Eider; gelb = Elbe; blau = Rhein; grün = Weser.

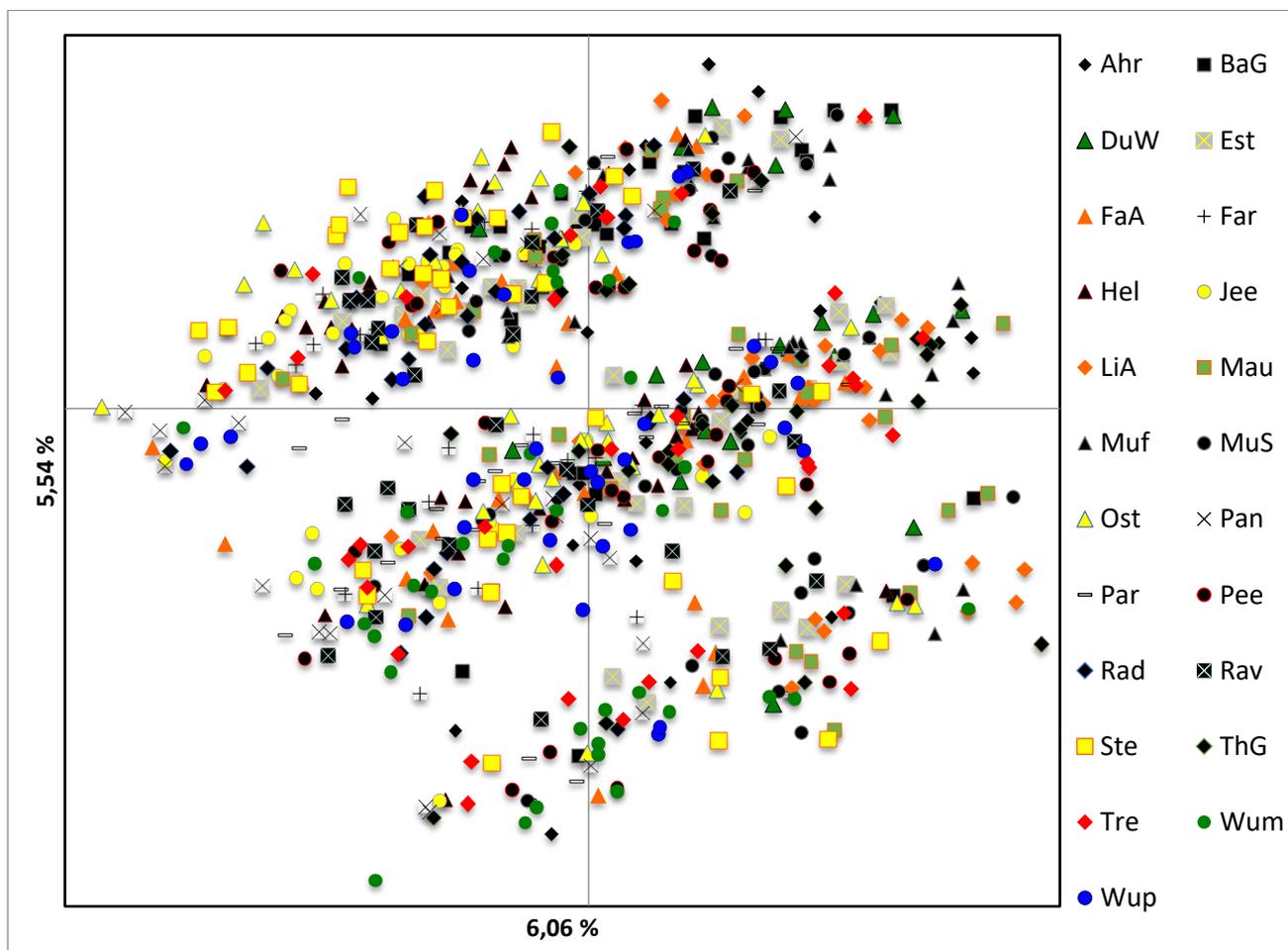


Abbildung 9: Darstellung der ersten zwei Achsen der Hauptkomponenten-Analyse der 765 untersuchten Individuen der Meerforelle. Jeder Punkt stellt ein Individuum dar. Individuen einer Population besitzen das gleiche Symbol und die gleiche Farbe. Die Farbe der Flusseinzugsgebiete ist die gleiche wie in Abb. 8: schwarz = Warnow/Peene; orange = Schlei/Trave; rot = Eider; gelb = Elbe; blau = Rhein; grün = Weser.

Die Ergebnisse der Structure-Analyse und der PCoAs werden zudem von den durchgeführten Self-Assignment Tests unterstützt. Auch hier konnte gezeigt werden, dass nur ein relativ geringer Anteil an Individuen ihren eigentlichen Herkunftsgewässern zugeordnet werden konnten. Von allen untersuchten Individuen wurden ca. 38% (291 Individuen von 765) korrekt zugeordnet (Tab. 7). Mit jeweils 69,23% und 63,33% war die Self-Assignment Rate in den Populationen Wupper und Bachgraben am größten. In den Populationen Stepenitz und Hellbach konnten hingegen nur 20% der untersuchten Individuen ihren Herkunftsgewässern korrekt zugeordnet werden. Auf den höheren Ebenen der Einzugsgebiete Nord- und Ostsee sowie den einzelnen Flussgebietseinheiten, konnten deutlich mehr Individuen korrekt zugeordnet werden. Dies waren vor allem Individuen der Populationen Mühlbach Strelasund, Peene, Farpener Bach, Ravensbach und Ahrendsee (Tab. 7). Die Ergebnisse weisen darauf hin, dass entweder der Genfluss zwischen den Populationen durch das Migrationsverhalten der Meerforelle sehr ausgeprägt ist und/oder dass durch die Vielzahl an Besatzmaßnahmen

eine starke Durchmischung und „Verfälschung“ der ursprünglichen genetischen Eigenschaften in den einzelnen Populationen stattgefunden hat und sie somit ihren Herkunftsgewässern nur noch schwer zuzuordnen sind.

Auch bei der AMOVA mittels Mikrosatellitendaten kann der größte Anteil der Gesamtvariation durch die Varianz innerhalb der Populationen (95,2%) erklärt werden. Lediglich 2,93% und 1,87% werden jeweils durch die Varianz zwischen den Populationen innerhalb der Flussgebietseinheiten sowie zwischen den Flussgebietseinheiten erklärt (Tab. 8). Alle Werte sind höchst signifikant.

Tabelle 7: Self-Assignment Test: Dargestellt sind die Anzahl (N) sowie in Klammern der prozentuale Anteil (%) der korrekt zugeordneten Individuen je Population (Pop) zu ihren Einzugsgebieten (Assign. EZG), Flussgebietseinheiten (Assign. FGE) und Populationen (Assign. Pop). In der letzten Spalte (restl. Zuordnungen) ist aufgeführt, zu welchen Populationen die nicht korrekt zugeordneten Individuen mit der höchsten Wahrscheinlichkeit zugehörig sind.

Pop	Assign. EZG	Assign. FGE	Assign. Pop	restl. Zuordnungen
Jee	23 (63,89)	23 (63,89)	17 (47,22)	Wup (N=2); Ste (N=1); LiA (N=3); FaA (N=2); Rav (N=1), Müf (N=2), Ost (N=4), Hel (N=1); Pee (N=1); Mau (N=2)
Ste	25 (62,50)	23 (57,50)	8 (20,00)	Jee (N=4); Wup (N=5); Tre (N=1); LiA (N=1); FaA (N=5); Rav (N=3); Ost (N=2); Est (N=3); MüS (N=2); Rad (N=3); Far (N=1); Mau (N=1); BaG (N=1)
Ost	28 (70,00)	21 (52,50)	15 (37,5)	Tre (N=3); Jee (N=7); Wup (N=4); Rav (N=2); Est (N=1); DuW (N=1); Pee (N=3); FaA (N=1); Far (N=1); Par (N=2)
Est	19 (52,78)	12 (33,33)	9 (25,00)	Jee (N=1); Wup (N=8); Pan (N=2); Ost (N=4); Pee (N=1); Par (N=1); FaA (N=5); LiA (N=1); Mau (N=1); Rad (N=2); Ste (N=1)
Wup	14 (35,90)	37 (94,87)	27 (69,23)	Ost (N=1); Hel (N=3); Pee (N=1); Rad (N=2); Far (N=2); Mau (N=2); Par (N=1)
Tre	21 (56,76)	15 (40,54)	8 (21,62)	Jee (N=3); Wup (N=11); Ste (N=1); LiA (N=3); FaA (N=1), Müf (N=1), Ost (N=2); Est (N=2); Hel (N=2); Rad (N=1); Mau (N=1); Par (N=1)
LiA	29 (90,63)	16 (50,00)	9 (28,13)	Wup (N=5); FaA (N=5); Pan (N=2); Müf (N=2); Est (N=1); Hel (N=1); MüS (N=2); Far (N=2); Par (N=2); Ahr (N=1)
FaA	28 (87,50)	18 (56,25)	7 (21,88)	Wup (N=4); Ste (N=1); Tre (N=1); LiA (N=2); Pan (N=1); Rav (N=1); Ost (N=1); Est (N=3); Hel (N=2); Pee (N=1); Mau (N=2); Par (N=6)
Mau	30 (100,00)	20 (66,67)	10 (33,33)	Pan (N=2); FaA (N=3); LiA (N=2); Far (N=1); Müf (N=2); Hel (N=1); Wup (N=1); Pan (N=1); Rav (N=1); Est (N=1); Par (N=4); BaG (N=1)
Pan	30 (100,00)	26 (86,67)	10 (33,33)	Wup (N=2); LiA (N=2); FaA (N=1); Rav (N=1); Müf (N=1); Est (N=1); Hel (N=6); Rad (N=1); Par (N=5)
Rav	29 (96,67)	29 (96,67)	14 (46,68)	Wup (N=1); Pan (N=2); Müf (N=1); Hel (N=2); Pee (N=1); Mau (N=1); Par (N=6); Tre (N=1); MüS (N=1)
Müf	30 (100,00)	26 (86,67)	16 (53,33)	Par (N=3); Mau (N=1); Pan (N=2); FaA (N=4); LiA (N=2); Rav (N=1); Pee (N=1)
Hel	40 (100,00)	35 (87,50)	8 (20,00)	Wup (N=4); FaA (N=3); Pee (N=2); Mau (N=1); Pan (N=2); LiA (N=3); Far (N=2); Par (N=15)
Pee	35 (100,00)	33 (94,29)	13 (37,14)	LiA (N=3); Rav (N=2); Hel (N=2); MüS (N=2); Rad (N=1); Far (N=1); Müf (N=1); FaA (N=2); Mau (N=1); Pan (N=1), Par (N=6)
MüS	37 (100,00)	37 (100,00)	19 (51,35)	Wup (N=1); Pan (N=2); Müf (N=1); Pee (N=5); Hel (N=3); LiA (N=3); Mau (N=1); Par (N=1); BaG (N=1)
Rad	29 (90,63)	28 (87,50)	18 (56,25)	Ste (N=1); Tre (N=2); LiA (N=3); Far (N=2); Pee (N=1); Est (N=1); Wup (N=2); FaA (N=1); Müf (N=1)
Far	29 (96,67)	28 (93,33)	12 (40,00)	Ste (N=1); Pan (N=3); Hel (N=2); Pee (N=3); Rad (N=1); Rav (N=1); Mau (N=1); MüS (N=1); Müf (N=1); FaA (N=1); Par (N=3)
ThG	28 (100,00)	25 (89,29)	16 (57,14)	Wup (N=3); LiA (N=2); Pee (N=3); Hel (N=2); DuW (N=1); Est (N=1)
Par	30 (100,00)	26 (86,67)	11 (36,67)	Wup (N=2); Pan (N=2); Rav (N=5); Hel (N=3); Pee (N=2); Mau (N=3); Far (N=1); Müf (N=1)
Ahr	30 (100,00)	29 (96,67)	13 (43,33)	Par (N=1); Far (N=3); MüS (N=2); Müf (N=2); Rav (N=1); FaA (N=1); Mau (N=1); Pee (N=3); Rad (N=1); LiA (N=1); Wup (N=1)
BaG	29 (96,67)	26 (86,67)	19 (63,33)	Tre (N=1); LiA (N=1); FaA (N=2); Mau (N=2); Müf (N=1); Rad (N=1); Ost (N=1); Pee (N=1); Par (N=1)
DuW	20 (83,33)	2 (8,33)	6 (25,00)	Est (N=4); FaA (N=3); Ost (N=4); Jee (N=2); Wup (N=1); Rav (N=1); Müf (N=1); Par (N=2)
Wüm	32 (86,49)	14 (37,84)	9 (24,32)	Ost (N=7); Est (N=5); Pan (N=2); Tre (N=1); Wup (N=5); Rad (N=1); Ste (N=1); FaA (N=3); Jee (N=2); Far (N=1)

Tabelle 8: Ergebnisse der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) der Mikrosatellitendaten aller untersuchten Individuen (N=765). Dargestellt sind die Freiheitsgrade (d.f.), der Anteil an der Varianz (Var [%]), die Fixationsindices (Φ) und deren Signifikanzwerte. Abkürzungen von Varianzkomponenten: FGE = Flussgebietseinheit; Pops = Populationen. *** = p-Werte $\leq 0,001$.

Varianzkomponenten	d.f.	Var (%)	Φ
Zwischen FGE	5	1,87	0,01872***
Zwischen Pops innerhalb FGE	17	2,93	0,02985***
Innerhalb Pops	1507	95,2	0,04801***

Die paarweisen F_{ST} -Werte auf Grundlage der Mikrosatelliten zeigen, dass die Flussgebietseinheiten alle signifikant voneinander differenziert sind, die genetische Distanz jedoch nicht sehr ausgeprägt zu sein scheint (Tab. 6). Die größte genetische Distanz konnte zwischen den Flussgebietseinheiten Weser und Warnow/Peene ($F_{ST} = 0,051$) sowie Weser und Rhein ($F_{ST} = 0,046$) nachgewiesen werden, während die genetische Distanz zwischen Schlei/Trave und Warnow/Peene ($F_{ST} = 0,008$) am geringsten ist, was hier vermutlich auch auf die geographischen Distanzen zurückzuführen ist.

Die Bottleneck-Analysen zeigen, dass keine der untersuchten Populationen auf Grundlage der beiden Mutationsmodelle und Teststatistiken signifikant auf einen Bottleneck hinweist. Lediglich die beiden Populationen Bachgraben und Ravensberg deuten auf einen rezenten Bottleneck nach dem Zwei-Phasen-Model unter beiden Teststatistiken hin (Tab. 9).

Tabelle 9: Ergebnisse der Bottleneck-Analyse je Population (Pop). Dargestellt ist die mittlere Anzahl an Allelen (mean NA), die mittlere Heterozygotie (mean HE), sowie der Ergebnisse des Sign-Rank Tests und des Wilcoxon Tests auf Grundlage der zwei Mutationsmodelle: Zwei-Phasen Model (TPM) und Stufenweise-Mutations-Modell (SMM). Signifikante Werte sind fett dargestellt.

Pop	mean N	mean NA	mean HE	Sign-Rank		Wilcoxon one-tailed		Wilcoxon two-tailed	
				TPM	SMM	TPM	SMM	TPM	SMM
Jee	71.83	8.00	0.6299	0.2736	0.0079	0.0737	0.9385	0.1475	0.1475
Wup	77.00	9.08	0.6827	0.4645	0.0330	0.3501	0.9731	0.7002	0.0674
Ste	78.67	7.75	0.6032	0.2490	0.4959	0.2324	0.4829	0.4648	0.9658
Tre	73.33	7.92	0.6320	0.4733	0.1081	0.4492	0.9663	0.8984	0.0830
LiA	62.83	8.00	0.6745	0.5004	0.2564	0.0737	0.7402	0.1475	0.5771
FaA	63.67	8.08	0.6596	0.2743	0.2663	0.0737	0.6499	0.1475	0.7646
Pan	59.83	8.08	0.6710	0.2552	0.4938	0.2065	0.6499	0.4131	0.7646
Rav	59.83	7.33	0.6677	0.0225	0.5099	0.0012	0.3823	0.0024	0.7646
Müf	59.83	7.58	0.6757	0.2956	0.4830	0.0508	0.5171	0.1016	1.0000
Ost	79.67	7.83	0.6432	0.2805	0.1238	0.4155	0.9585	0.8311	0.1016
DuW	46.00	6.75	0.6080	0.4839	0.0366	0.4492	0.9585	0.8984	0.1016
Est	70.67	8.33	0.6428	0.2446	0.2853	0.3823	0.7935	0.7646	0.4648
Hel	79.17	8.58	0.6605	0.5252	0.2679	0.1826	0.7676	0.3652	0.5195
Pee	69.50	8.33	0.6812	0.2652	0.1180	0.0508	0.7676	0.1016	0.5195
MüS	73.67	7.58	0.6479	0.4997	0.1245	0.2324	0.8608	0.4648	0.3203
Rad	63.17	7.75	0.6629	0.4746	0.1165	0.1826	0.9126	0.3652	0.2061
Far	58.17	7.25	0.6627	0.5132	0.2615	0.2598	0.8174	0.5195	0.4131
Mau	59.17	7.42	0.6816	0.1200	0.4855	0.0017	0.4492	0.0034	0.8984
ThG	54.50	5.67	0.6199	0.2542	0.1240	0.1030	0.8174	0.2061	0.4131
Wüm	73.50	6.83	0.5996	0.4768	0.1043	0.4492	0.9585	0.8984	0.1016
Par	59.33	8.25	0.6921	0.1102	0.4963	0.0046	0.5171	0.0093	1.0000
Ahr	60.00	6.67	0.6427	0.2517	0.2823	0.1392	0.6177	0.2783	0.8311
BaG	58.67	7.00	0.6888	0.0279	0.2943	0.0005	0.0874	0.0010	0.1748

6 Voraussichtlicher Nutzen und Verwertbarkeit der Ergebnisse

6.1 Bewertung der untersuchten Populationen

Insgesamt konnten in dieser Studie 19 unterschiedliche Haplotypen der atlantischen Linie nachgewiesen werden. Dies ist deutlich weniger, als in anderen Studien zur Bach- (N=35) und Seeforelle (N=30) innerhalb Deutschlands (Schmidt et al. 2015a; Wetjen et al. 2018), wobei in den beiden genannten Studien auch eine höhere Anzahl an Individuen untersucht wurde. Weiterhin ist bekannt, dass in Deutschland natürlicherweise Forellen der atlantischen und danubischen Linie vertreten sind. Da das Donaueinzugsgebiet in dieser Studie nicht berücksichtigt wurde, war zu erwarten, dass alle untersuchten Meerforellen atlantischen Ursprungs sind. Die drei am häufigsten vertretenen Haplotypen H_2, H_4 und H_7 sind sowohl in den Zuflüssen der Nord- und Ostsee vertreten. Die Haplotypen H_2 und H_4 waren ebenso in den Studien zur Bach- und Seeforelle die am häufigsten vertretenen Haplotypen in Deutschland (Schmidt et al. 2015a; Wetjen et al. 2018). Eine Unterteilung der Haplotypen der atlantischen Linie (nach Bernatchez 2001) in weitere Untergruppen wird auf Grund der vorliegenden Analyseergebnisse der Meerforelle nicht ersichtlich. Die meisten Haplotypen sind durch lediglich einzelne Mutationsschritte voneinander differenziert, wie im Median-Joining-Netzwerk (Abb. 3) erkennbar ist. Einzelne, seltener vertretene Haplotypen, wie z.B. der Haplotyp H_1, sind mit maximal 13 Mutationsschritten von anderen Haplotypen entfernt. Für die atlantische Linie wurden in der Vergangenheit mehrere glaziale Refugialgebiete postuliert (z.B. Bernatchez 2001; Cortey et al. 2009; McKeown et al. 2010; Weiss et al. 2001). Demnach und unter der Voraussetzung, dass eine Besiedlung der deutschen Gewässer aus zwei oder mehr dieser Gebiete erfolgte, hätte mit einer Untergruppierung innerhalb der atlantischen Linie oder zumindest mit Unterschieden zwischen Nord- und Ostseepopulationen gerechnet werden können. Da aber eine solche Untergruppierung von Haplotypen in dieser Studie nicht ersichtlich ist, kann an dieser Stelle keine klare Unterteilung in unterschiedliche Managementeinheiten auf der Basis der Sequenzdaten berücksichtigt werden.

Die Haplotypendiversität der Meerforelle innerhalb der einzelnen Populationen Deutschlands ist generell relativ hoch. Es wurde keine Populationen gefunden, die genetisch verarmt zu sein scheint. In allen Populationen, mit Ausnahme der Population Mühlenfließ ($N_{\text{Hap}} = 2$), konnten mindestens drei unterschiedliche Haplotypen je Population nachgewiesen werden. Dies könnte auf das Migrationsverhalten der Meerforelle zurückzuführen sein und weist darauf hin, dass keine der untersuchten Populationen isoliert zu sein scheint. Isolierte Populationen sind hingegen bei den Ökotypen Bach- und Seeforelle häufiger zu finden, da diese entweder durch anthropogene Barrieren oder aber auch natürlicherweise reproduktiv voneinander

isoliert sind und ein geringeres Migrationsverhalten aufweisen. Dies führt langfristig oftmals zu differenzierteren, aber genetisch weniger diversen Populationen.

Auch die Mikrosatellitenanalysen zeigen insgesamt eine relativ hohe genetische Diversität innerhalb der Populationen, was auf eine gute Durchmischung der Tiere in den Populationen hindeutet. Besonders divers ist die Population aus der Wupper aus dem Einzugsgebiet des Rheins sowie die Populationen Bachgraben und Parchow des Warnow/Peene Einzugsgebietes, während keine Population eine deutlich geringere Diversität aufweist und genetisch verarmt zu sein scheint. Generell entsprechen die vorgefundenen Diversitäten der einzelnen untersuchten Populationen der Meerforelle denen anderer Studien aus dem baltischen Raum (z.B. Ruzzante et al. 2002; Samuiloviene et al. 2009).

Einen hohen Grad an Durchmischung zeigen die Structure-Analyse und die Self-Assignment Tests. Auch in der PCoA scheinen keine Populationen eindeutig von den anderen differenziert zu gruppieren, während die Individuen der einzelnen Populationen weit streuen. Die relativ hohe genetische Diversität der Meerforelle in Deutschland lässt darauf schließen, dass der Besatz in der Vergangenheit zu keiner deutlichen Reduktion der Diversität in den Populationen geführt hat. Diversität-Indices besetzter Populationen und vermeintlich nicht durch Besatz beeinflusster Populationen sind ähnlich. Andererseits ist durch die vielen Besatzmaßnahmen kaum eine Strukturierung der Populationen sichtbar und es wäre möglich, dass durch die Besatzmaßnahmen die Gesamtdiversität, auf ganz Deutschland bezogen, reduziert worden sein könnte. In der Treene wurden z.B. seit 2003 mehr als 3,5 Millionen Meerforellen besetzt. Diese Besatztiere hatten vermutlich ihren Ursprung im Ostsee-einzugsgebiet (Petereit et al. 2018), was auch die Ergebnisse des Assignment-Tests bestätigen. Nur 56,76% der Individuen aus der Treene wurden dem Nordsee-einzugsgebiet zugeordnet, während die restlichen Individuen eher dem Ostsee-einzugsgebiet zugeordnet wurden. Auch die Individuen der Populationen Este (52,78%), Stepenitz (62,50%) und Jeetze (63,89%) zeigten nur mäßige Zugehörigkeiten zu ihren Herkunfts-Einzugsgebieten. Auffällig ist, dass all diese zuvor genannten Populationen aus dem Nordsee-Einzugsgebiet stammen. Dies stimmt z.T. auch mit den vorliegenden Informationen zu vergangenen Besatzmaßnahmen in den Nordsee-zuflüssen überein. Die Este, Jeetze, und Stepenitz, aber auch weitere Gewässer des Nordsee-einzugsgebietes wurden vielfach besetzt.

Am besten konnten einige Populationen aus dem Warnow/Peene Einzugsgebiet (Ostsee) zugeordnet werden. Die Individuen der Populationen Bachgraben, Mühlbach Strelasund und Mühlenfließ wurden prozentual relativ hoch sowohl ihrer Population, ihrer Flussgebietseinheit als auch ihrem Einzugsgebiet der Ostsee korrekt zugeordnet. Dies lässt darauf schließen,

dass in diesen Populationen im Vergleich zu anderen eventuell eine geringere Durchmischung mit Individuen anderer Populationen vorhanden ist. Auch weisen diese Populationen verhältnismäßig viele private Allele auf, was eine korrekte Zuordnung der Individuen zu ihren Populationen ggf. weiter unterstützt. Der Großteil der Individuen aus der Wupper, wurde nicht korrekt zu dem Nordseeinzugsgebiet zugeordnet. Dies könnte aber daran liegen, dass insgesamt nur wenige Individuen (eine Population) aus dem Rheineinzugsgebiet untersucht wurden und das Rheineinzugsgebiet sich genetisch von den restlichen Einzugsgebieten (ggf. aufgrund der geographischen Lage) der Nordsee (Elbe, Eider, Weser) unterscheidet. Die Individuen der Wupper wurden hingegen auf den Ebenen der Flussgebietseinheit Rhein und der Population selbst relativ gut zugeordnet. Die Wupper zeigt eine relativ hohe Anzahl an privaten Allelen und ist auch auf Grundlage der genetischen Distanzen sowohl anhand der Sequenz- als auch der Mikrosatellitendaten signifikant von anderen Einzugsgebieten und den meisten Populationen differenziert. Allerdings ist hier zu berücksichtigen, dass nur eine Population aus dem Rheineinzugsgebiet untersucht werden konnte. Auch wenn insgesamt nur wenig differenzierte Populationen der Meerforelle in dieser Studie nachgewiesen werden konnten, so sollten gerade diese Populationen besondere Berücksichtigung bei zukünftigen Management- und Besatzmaßnahmen finden.

Die Ergebnisse zeigen, dass bei vielen untersuchten Populationen die ursprüngliche genetische Struktur durch Besatzmaßnahmen übergeprägt ist, da eine so deutlich ausgeprägte Durchmischung vermutlich nicht ausschließlich auf das Migrationsverhalten der Meerforelle zurückzuführen ist. Würde eine Durchmischung von Individuen ausschließlich durch das Migrationsverhalten stattfinden, wäre zu erwarten, dass zumindest einzelne untersuchte Populationen deutlich differenziertere und distinkte genetische Strukturen aufweisen. Da weder in der Structure-Analyse, noch in den PCoA's und in dem Self-Assignment Test eine Differenzierung der Flussgebietseinheiten Rhein, Elbe, Weser, Eider, Warnow/Peene und Schlei/Trave deutlich wurde, kann der hohe Grad an Durchmischung der Meerforellen in Deutschland als relativ gefestigt angenommen werden.

6.2 Managementempfehlungen

Als kommerziell genutzte Fischart mit ebenso großer Bedeutung in der Sport- und Angelfischerei wurde die Meerforelle in der Vergangenheit in den deutschen Gewässern zunehmend besetzt, um die vorhandenen Bestände zu stützen oder die Meerforelle wieder anzusiedeln. Von den in dieser Studie untersuchten Beständen ist bekannt, dass die Gewässer der Nordseezuflüsse Delme, Este, Jeetze, Oste, Stepenitz, Eider, Wümme und Wupper besetzt wurden. In den Ostseezuflüssen sind nach vorhandenen Kenntnissen

hingegen lediglich die Populationen Lippingau und Farver Au von Besatzmaßnahmen beeinflusst. Petereit et al. (2013) berichten, dass die Gewässer Lippingau (Brutbesatz ≥ 490000 Individuen), Farver Au (Brutbesatz ≥ 905500 Individuen) und Stepenitz seit den frühen 1990er Jahren zum Teil bis zum Jahr 2012 regelmäßig besetzt wurden. In Schleswig-Holstein wurden z.B. innerhalb der Jahre 2005-2012 jährlich zwischen 1,6 – 2,6 Mio. Forellen-Brütlinge ausgesetzt. Die Brütlinge stammen hauptsächlich von zwei unterschiedlichen Zuchtanlagen. Im Durchschnitt wurden von diesen Brütlingen jährlich 51-58% in Zuflüsse der Nordsee, 20-35% in die Ostseezuflüsse und 12-18% in die Zuflüsse des Nord-Ostseekanals entlassen (Petereit et al. 2013).

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass mittels beider Markersysteme (Mikrosatelliten und Sequenzanalysen) eine klare Differenzierung der Meerforellen zwischen den Flusseinzugsgebieten nicht möglich ist. Die drei häufigsten Haplotypen (Hap_2; Hap_4, Hap_7) wurden in fast allen untersuchten Flussgebietseinheiten und sowohl in den Nordseezuflüssen als auch den Ostseezuflüssen gefunden. Dies deutet daraufhin, dass die Meerforellen voraussichtlich den gleichen Ursprung haben oder aber durch die umfangreichen Besatzmaßnahmen in der Vergangenheit soweit vermischt wurden, dass keine nennenswerten Unterschiede zwischen den Populationen und Einzugsgebieten mehr ersichtlich sind. Frühere Studien in Dänemark haben gezeigt, dass der Anteil von Besatztieren in verschiedenen Gewässern stark variiert, dass aber der Anteil der nachgewiesenen Besatztiere, die zuvor durchgeführten Besatzmaßnahmen, bzw. die Anzahl an besetzten Tieren reflektiert (Ruzzante et al. 2004). Weiterhin wird das Migrationsverhalten der Meerforelle einen gewissen Genfluss begünstigen. In der Regel wird geschätzt, dass im Durchschnitt circa 5-20% der Salmoniden sogenannte „Streuner“ sind, d.h. nicht in ihre Heimatgewässer zurückkehren (z.B. Jonsson et al. 2003; Pearsons & O’Connor, 2020). Dies trägt ebenfalls zum weiteren Austausch der Gene bei. Weiterhin wird vermutet, dass die Rate der „Streuner“ für Besatztiere höher sein könnte, als für autochthone Tiere (wie z.B. beim Lachs, *Salmo salar*, Jonsson et al. 2003). Auch wenn die einzelnen untersuchten Populationen ausreichend divers sind, so weisen die wenigen privaten Haplotypen innerhalb dieser Studie auch auf eine relativ geringe Differenzierung der Populationen hin. Da die Anzahl solcher privater Haplotypen zudem sehr stark vom Stichprobenumfang abhängt, ist nicht auszuschließen, dass die privaten Haplotypen bei der Analyse weiterer Proben auch in anderen Populationen gefunden würden.

Bernatchez (2001) folgend, könnte für das Untersuchungsgebiet basierend auf den Sequenzdaten lediglich die atlantische mitochondriale Linie als ESU ausgewiesen werden.

Das Konzept der ESUs erfasst aber die heutige, komplexe, genetische Struktur der Meerforellen bzw. aller Forellentypen in Deutschland im Allgemeinen nicht hinreichend. Auch die Analyse der molekularen Varianz zeigt, dass der Großteil der Gesamtvarianz sowohl auf Sequenz- als auch auf Mikrosatellitenebene auf die Varianz innerhalb der einzelnen Populationen zurückzuführen ist. Dies zeigt zum einen, dass eine hohe genetische Diversität in den einzelnen Populationen vorhanden ist, zum anderen aber, dass die Ebene der Flussgebietseinheit keinen nennenswerten Erklärungswert aufweist. Demnach sind Populationen innerhalb einer Flussgebietseinheit genetisch stärker voneinander differenziert als die Populationen zwischen den sechs Flussgebietseinheiten. Dieser Befund betont die Bedeutung der einzelnen Populationen für die Gesamtdiversität der untersuchten Bestände, erschwert aber auch eine klare Ausweisung von Managementeinheiten für die Meerforelle. Eine einfache Ausweisung der einzelnen Flussgebietseinheiten als jeweils eigene Managementeinheiten erscheint aufgrund der genetischen Ergebnisse für die Meerforelle nicht zweckmäßig. Auch eine Differenzierung zwischen den Tieren der Einzugsgebiete Nord- und Ostsee ist aufgrund der großen Wasserscheiden als natürliche geographische Grenze kaum ersichtlich. Weder in der Structure-Analyse, noch anhand der PCoA oder der Self-Assignment Tests lassen sich klar differenzierbare genetische Strukturen ausfindig machen. Lediglich die genetischen Distanzen zeigen sowohl anhand der Sequenz- als auch der Mikrosatellitendaten signifikante, wenn auch nicht sonderlich stark ausgeprägte, Unterschiede zwischen den Flussgebietseinheiten und einzelnen Populationen.

Aufgrund der geringen Differenzierung der einzelnen Populationen ist Vorsicht geboten, an diesem Punkt klare Managementempfehlungen anhand geographischer Regionen und Gewässerscheiden abzuleiten. Populationen die aufgrund ihrer genetischen Konstitution ggf. schützenswerter wären als andere, sind die Populationen mit einer hohen Anzahl an privaten Allelen und/oder privaten Haplotypen. Denn gerade bei einer Art, bei der nur schwache Differenzierungen ersichtlich sind und eine hohe Durchmischung vorhanden ist, sollten Strukturen die verhältnismäßig selten vorkommen, besonders berücksichtigt und geschützt werden. Dies wären bei der Meerforelle vor allem die Populationen Ravensberg, Wupper, Mühlenfließ und Bachgraben, welche entweder private Haplotypen und/oder eine höhere Anzahl an privaten Allelen aufweisen. Es ist nicht auszuschließen, dass diese genetischen Charakteristika (private Allele und Haplotypen) populationsspezifisch sind und somit einen wichtigen Teil zur Gesamtdiversität der Meerforelle in Deutschland beitragen.

Dem Konzept der „Genetischen Management-Einheiten“ (GME) von Baer et al. (2007) folgend wurde die Meerforelle in die Kategorie der „Evolutionären Großraumgruppe“ zugeordnet. Auch

wenn keine eindeutigen Unterschiede zwischen den sechs untersuchten Flussgebietseinheiten ersichtlich sind, so wäre es für zukünftige Besatzmaßnahmen ratsam, zumindest zwischen Nord- und Ostseezuflüssen zu unterscheiden, sowie innerhalb der Nordseezuflüsse das Rheineinzugsgebiet gesondert zu betrachten. Die genetischen Distanzen sind zwischen Populationen der Nord- und Ostsee größer als zwischen Populationen/Flussgebietseinheiten innerhalb einer der Einzugsgebiete. Auch in der Structure-Analyse zeigen sich durch die Bildung von neun Clustern geringfügige Differenzen zwischen Populationen, wenngleich auch ein hoher Grad an, vermutlich anthropogener, Vermischung vorhanden ist. Ferner zeigten aber weitere Studien, wie Petereit et al. (2018), deutlich erkennbare genetische Unterschiede zwischen Meerforellen aus Nord- und Ostsee. Basierend auf den gewonnenen Daten der vorliegenden Studie sowie vorangegangener Studien aus dem baltischen Raum, sind folgende Handlungsempfehlungen nach dem Vorsorgeprinzip für eine gute fischereiliche Planung von Besatzmaßnahmen mit Meerforellen abzuleiten:

- 1) Besatzmaterial (Elterntiere oder Eier und Sperma) sollte im Optimalfall immer aus dem Besatzgewässer selbst entnommen werden ('supportive breeding').
- 2) Besatzmaterial kann aus angrenzenden Gewässerabschnitten entnommen werden.
- 3) Besatzmaterial kann in gut begründeten Fällen auch aus weit entfernten Einzugsgebieten innerhalb der jeweiligen FGE entnommen werden.

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

- 4) Besatzmaterial aus Nord- und Ostsee sollte nicht weiter vermischt werden.

Für zukünftige Besatzmaßnahmen in einem Gewässer würden idealerweise Tiere aus dem Besatzgewässer selbst entnommen werden. Dazu könnten laichreife Rückkehrer aus dem jeweiligen Gewässer selbst verwendet werden. Die Laichtiere könnten direkt vor Ort am Gewässer abgestreift werden und die befruchteten Eier anschließend in einer Zuchtanlage bis zur gewünschten Besatzgröße herangezogen und schließlich im Gewässer ausgesetzt werden. Dies hätte den Vorteil, eine weitere genetische Vermischung mit gebietsfremdem Material zu verhindern. Zudem wären vermutlich sowohl die Mortalität der dann wieder abwandernden Tiere im Meer geringer als auch der Reproduktionserfolg größer als bei Tieren, die über mehrere Jahre in einer Zuchtanlage gezüchtet und herangezogen wurden (Ruzzante et al. 2004).

Diese Handlungsempfehlungen stellen aber lediglich die minimalen Regeln dar, die bei

Besatzmaßnahmen mit Meerforellen beachtet werden sollten. Auf regionaler Ebene werden zudem genetische Strukturen erkennbar, die darüber hinaus beachtenswert sind. So weisen einige Populationen private Haplotypen/Allele auf und unterscheiden sich etwas deutlicher von anderen Populationen. Zum Beispiel Populationen wie die Wümme aus dem Wesereinzugsgebiet oder die Population Mühlbach Strelasund aus dem Warnow/Peene Einzugsgebiet scheinen sich anhand ihrer Genotypen geringfügig von anderen Populationen zu unterscheiden und bilden eigenständige Cluster in der Structure-Analyse. Insbesondere auch die Populationen, die aus Gewässern stammen welche von Besatz unbeeinflusst sind, sollten speziell geschützt werden, da ihnen für den Erhalt der Diversität der Meerforelle eine besondere Bedeutung zukommt. Auch zum Erhalt oder zur Verbreitung spezifischer Haplotypen sollten diese Populationen für eine gezielte Nachzucht die Grundlage bilden. Dies könnte dem Verlust der ohnehin nur selten vorgefundenen differenzierten Strukturen der Meerforelle entgegenwirken.

7 Zusammenfassung

Gegenstand der Studie ist die populationsgenetische Charakterisierung wilder Meerforellenbestände (*Salmo trutta trutta*) aus verschiedenen Nord- und Ostseezuflüssen Deutschlands sowie die Identifikation geeigneter, evolutionär eigenständiger Einheiten (ESU) der Meerforelle für praxisnahe Maßnahmen des Bestandsmanagements. Probenahmen wurden an 23 Beständen der Meerforelle durchgeführt. Neben Elbe (N = 152), Weser (N = 61), Rhein (N = 39) und Eider (N=37) wurden die Flussgebietseinheiten Warnow/Peene (N = 382) und Schlei/Trave (N = 94) untersucht. Von 765 Gewebeproben wurden jeweils zwölf Mikrosatelliten-Loci und zusätzlich von ≥ 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 Diversität war insgesamt in den Ostseezuflüssen höher als in denen der Nordsee. Die Diversität ist in dem Flusseinzugsgebiet Weser ($D_{Seq} = 2,25$ bzw. $D_{MS} = 2,59$) am niedrigsten. Alle 19 Haplotypen dieser Studie sind der atlantischen Linie zuzuordnen. Durch beide Marker konnte keine klare Differenzierung der Populationen zwischen Nord- und Ostsee sowie zwischen den Flusseinzugsgebieten ermittelt werden. Es ist davon auszugehen, dass nicht nur das Wanderverhalten der Meerforelle, sondern insbesondere die zahlreichen Besatzmaßnahmen zu einer starken Vermischung der Meerforellen geführt haben. Dennoch konnten z.T. signifikante genetische Distanzen zwischen den Flussgebietseinheiten und Populationen ermittelt werden. In einigen Populationen sind sowohl private Allele als auch private Haplotypen vorhanden. Diese Populationen sollten spezielle Beachtung bei künftigen Besatzmaßnahmen finden. Gerade weil kaum differenzierte Strukturen vorhanden sind, sind diese Populationen für die Erhaltung der Diversität der Meerforelle insgesamt von besonderer Bedeutung. Weiterhin sollte ein Meerforellenbesatz zwischen Nord- und Ostseezuflüssen unterbunden werden, um regionale genetische Strukturen zu schützen und eine weitere Vermischung der Meerforellen zwischen Nord- und Ostsee zu verhindern. Die Daten aus dieser Studie bilden eine wichtige Grundlage für den Schutz der genetischen Ressourcen der Meerforelle und deren zukünftiges 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 erreicht. Sowohl die geplante Anzahl der zu untersuchenden Populationen als auch die geplante Mindestanzahl der zu untersuchenden Individuen wurde im Ergebnis übertroffen. Vorgesehen war eine Untersuchung von 20 Populationen der Zuflüsse der Nord- und Ostsee. Insgesamt konnte die Bearbeitung von 23 Populationen realisiert werden. Aus jeder Population konnten ≥ 10 Tiere für die Sequenzanalyse herangezogen werden. Bei den Mikrosatellitenanalysen konnten mit Ausnahme von zwei Populationen (Thorstorfer Graben: $N = 28$; Delme: $N = 24$) und somit bei insgesamt 21 statt 20 ursprünglich vorgesehenen Populationen, ebenfalls die gewünschte Anzahl von ≥ 30 Individuen untersucht werden. Insgesamt wurden 765 Individuen anhand von Mikrosatellitenanalysen und für 296 Individuen ein Abschnitt der mitochondrialen Kontrollregion untersucht.

Weiterhin konnten Gewässer aus sechs Flussgebietseinheiten, namentlich Elbe, Weser, Rhein und Eider als Nordseezuflüsse sowie Warnow/Peene und Schlei/Trave als Ostseezuflüsse, untersucht werden. Meerforellen aus dem Ems- und dem Odereinzugsgebiet konnten hingegen in dieser Studie nicht berücksichtigt werden, da kein Probenmaterial zur Verfügung stand. Während für einige Bestände ausreichende Informationen zur Bestandssituation und erfolgten Besatzmaßnahmen vorlagen, erwies sich die Erlangung von Informationen zur Bestandssituation der Meerforellen aus anderen Herkünften teilweise als schwierig. Oft waren Informationen zu Besatzaktivitäten der vergangenen Jahre nicht oder nur spärlich bekannt, da genaue Aufzeichnungen fehlen. Für vollständig nachvollziehbare Aussagen der Besatzsituation in den jeweiligen Herkünften wurden alle bekannten Informationen mit aufgenommen und bei der Bearbeitung der Studie berücksichtigt.

Das weiterführende Ziel dieser Studie war, angelehnt an die Konzepte der ESUs, die Identifizierung möglicher Managementeinheiten der Meerforelle in Deutschland. Hier konnten einige wichtige grundsätzliche Handlungsempfehlungen zum Schutz und zum langfristigen Erhalt der genetischen Diversität und Variabilität der Meerforellen für die fischereiliche Bewirtschaftung ausgearbeitet werden. Aus den gewonnenen Ergebnissen dieser Studie zeigt sich zum einen, dass in Deutschland keine unterschiedlichen evolutionär eigenständigen Linien der Meerforelle verbreitet sind. Daher kann das Konzept der ESUs der komplexen genetischen Konstitution der untersuchten Bestände nicht umfänglich gerecht werden. Insgesamt erscheint es nicht angemessen, in letzter Konsequenz für alle untersuchten

Populationen eine Zuordnung zu einer Managementeinheit abzuleiten, da durch beide Markersysteme keine klare Differenzierung der Populationen zwischen den Flusseinzugsgebieten ermittelt werden konnte. Die natürliche genetische Struktur der Meerforelle ist somit noch deutlich übergeprägter als bei anderen Arten, wie z.B. bei der Bachforelle (Schmidt et al. 2015a), der Quappe (Wetjen et al. 2016) oder dem Edelkrebs (Schmidt et al. 2015b). Die erhobenen Daten dienen aber dennoch als zentrale Grundlage für die weitere nachhaltige Bewirtschaftung dieser wertvollen genetischen Ressource. 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. Zu einigen Flussgebietseinheiten Deutschlands, wie z.B. der Ems und der Oder fehlen weiterhin die Informationen über die genetische Struktur der Meerforelle. Aufgrund der festgestellten geringen Differenzierungen zwischen einzelnen Flussgebietseinheiten erscheint es sinnvoll, weitere Individuen und Standorte zu untersuchen, um auszuschließen das potenziell wichtige Regionen oder isolierte Populationen nicht ausreichend berücksichtigt werden. Da davon ausgegangen wird, dass vor allem im Warnow/Peene Einzugsgebiet noch weitestgehend autochthone Bestände der Meerforelle vorhanden sind, sollte unter Umständen auch hier in Erwägung gezogen werden, die Anzahl an zu untersuchenden Beständen weiter zu erhöhen, obwohl die meisten untersuchten Populationen im Rahmen dieser Studie bereits aus genau diesem Einzugsgebiet stammen.

Da andere Studien wie z.B. von Petereit et al. (2018) und Bernas et al. (2020) gezeigt haben, dass unter der Verwendung von SNP Markern relevante Differenzierungen zwischen Populationen und Einzugsgebieten der Meerforelle in Deutschland und Polen erkannt werden können, wäre ggf. zu prüfen, ob mit anderen als den in dieser Studie verwendeten Markern eventuell eine bessere Differenzierung der untersuchten Meerforellenbestände sichtbar wäre. Solche Differenzierungen, die in der Studie von Petereit et al. (2018) erkannt wurden, aber mittels der in dieser Studie verwendeten Marker (Mikrosatelliten und Sequenzanalysen) nicht ersichtlich sind, sind durchaus von Bedeutung für das weitere Besatzmanagement und die Definition von Managementeinheiten der Meerforelle. Weiterhin haben Studien an anderen Fischarten (z.B. Bachforelle, Schenekar et al. 2014) gezeigt, dass die Analyse von längeren Sequenzabschnitten der mtDNA eventuell zur weiteren Untergruppierung einzelner evolutionärer Linien hilfreich und relevant sein kann, um ESUs zu definieren. Demnach wäre es ebenfalls denkbar für zukünftige Studien weitere DNA-Abschnitte zu analysieren. Hierfür

kann das bereits vorhandene Probenmaterial als Grundlage dienen, um eine weitere mögliche Aufschlüsselung der atlantischen Linie der Meerforelle in Deutschland zu erhalten und diese ggf. besser einordnen zu können. Weiterhin könnte ebenfalls eine Kombination von genetischen Methoden mit anderen (fischerei-) biologischen und ökologischen Methoden neue Aufschlüsse liefern. Beispielsweise können Individualmarkierungen in Kombination mit DNA-Beprobungen das Wanderverhalten der Meerforellen in direkten Zusammenhang zu genetischen Analysen setzen. Dies könnte Aufschlüsse darüber geben, wie ausgeprägt das Homing-Verhalten der untersuchten Bestände ist bzw. zu welchem Grad das Wanderverhalten der Meerforelle zu einem natürlichen Genfluss beiträgt. Dies wäre ggf. von Bedeutung um abschätzen zu können, wie stark das Wanderverhalten eine natürliche Durchmischung z.B. zwischen Flussgebietseinheiten oder zwischen den Gewässern der Nord- und Ostsee begünstigt.

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.
- Baer J, George V, Hanfland S, Lemcke R, Meyer L, Zahn S. (2007) Gute fachliche Praxis fischereilicher Besatzmaßnahmen (Schriftenr.). Verband deutscher Fischereiverwaltungsbeamter und Fischereiwissenschaftler.
- Bandelt H, Forster P, Röhl A. (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol Biol Evol* 16 (1), 37–48.
- Bernas R, Pocwierz-Kotus A, Árnýasi M, Kent M P, Lien S, Wenne R. (2020) Genetic Differentiation in Hatchery and Stocked Populations of Sea Trout in the Southern Baltic: Selection Evidence at SNP Loci. *Genes*, 11 (184).
- 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. (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.
- Cornuet J M, Luikart G. (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144, 2001–2014.
- Cortey M, García-Marín J L. (2002) Evidence for phylogeographically informative sequence variation in the mitochondrial control region of Atlantic brown trout. *Journal of Fish Biology* 60, 1058–1063.
- 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 R A. (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.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 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. *Molecular Ecology Resources* 10 (3), 564–567. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x.
- Ferguson A, Taggart J B, Prodöhl P A, McMeel O, Thompson C, Stone C. et al. (1995) The application of molecular markers to the study and conservation of fish populations, with special reference to *Salmo*. *Journal of Fish Biology* (47), 103–126.
- Ferguson A. (2006) Genetics of Sea Trout, with particular Reference to Britain and Ireland. IN: Harris G, Milner N. (Hrsg.): Sea Trout: Biology, Conservation and Management. Proceedings of the First International Sea Trout Symposium, Cardiff, July 2004. Blackwell Publishing Ltd., S. 493.
- Gaumert D, Kämmereit M. (1993) Süßwasserfische in Niedersachsen. Niedersächsisches Landesamt für Ökologie, Dezernat Binnenfischerei. Hildesheim, Deutschland, S. 161.
- 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.

- Hansen M M, Mensberg K-L D. (1998) Genetic differentiation and relationship between genetic and geographical distance in Danish sea trout (*Salmo trutta* L.) populations. *Heredity* (81), 493–504.
- Hansen M M. (2002) Estimating the long-term effects of stocking domesticated trout into wild brown trout (*Salmo trutta*) populations: an approach using microsatellite DNA analyses of historical and contemporary samples. *Molecular Ecology* 11 (6), 1003–1015.
- Hansen M M, Ruzzante D E, Nielsen E E, Bekkevold D, Mensberg K-L D. (2002) Long-term effective population sizes, temporal stability of genetic composition and potential for local adaptation in anadromous brown trout (*Salmo trutta*) populations. *Molecular Ecology* 11 (12), 2523–2535.
- Hantke H, Laatz M. (2006) Untersuchungen zum Laichbestand der Meerforelle des Hellbach während des Projektzeitraumes 2004–2006. Fisch und Umwelt Mecklenburg-Vorpommern e.V., Jahresheft 2005/2006. S. 77–93.
- Hantke H, Krüger O W, Laatz M. (2008) Erste zusammenfassende Ergebnisse zum Pilotprojekt – automatisierte Langzeitregistrierung von Meerforellen im Salmonidengewässer Hellbach. Fisch und Umwelt Mecklenburg-Vorpommern e.V., Jahresheft 2007/2008. S. 57–80.
- Hauser L, Beaumont A R, Marshall G T H, Wyatt R J. (1991) Effects of sea trout stocking on the population genetics of landlocked brown trout, *Salmo trutta* L., in the Conwy River system, North Wales, U.K. *Journal of Fish Biology* 39 (sA), 109–116.
- Jonsson B, Jonsson N, Hansen L P. (2003) Atlantic salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology* 62 (3), 641–657.
- Jost L. (2008) GST and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17, 4015–4026.
- Kalinowski S T. (2005) HP-RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Molecular Ecology Notes* 5, 187–189.
- 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.
- 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.
- Knutsen H, Knutsen J A, Jorde P E. (2001) Genetic evidence for mixed origin of recolonized sea trout populations. *Heredity* (87), 207–214.
- Laikre L. (1999) Conservation genetic management of Brown trout (*Salmo trutta*) in Europe. Division of Population Genetics, Stockholm University, Sweden, S. 91.
- Laikre L, Järvi T, Johansson L, Palm S, Rubin J-F, Glimsäter C E. et al. (2002): Spatial and temporal population structure of sea trout at the Island of Gotland, Sweden, delineated from mitochondrial DNA. *Journal of Fish Biology* 60 (1), 49–71. doi: 10.1006/jfbi.2001.1809.
- Librado P, Rozas J. (2009) DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25 (11), 1451–1452. doi:10.1093/bioinformatics/btp187.
- Luikart G, Allendorf F W, Cornuet J M, Sherwin, W B. (1998) Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *J Hered.* 89 (3), 238–247.
- McKeown N J, Hynes R A, Duguid R A, Ferguson A, Prodöhl P A. (2010) Phylogeographic structure of brown trout *Salmo trutta* in Britain and Ireland: Glacial refugia, postglacial colonization and origins of sympatric populations. *Journal of Fish Biology* 76 (2), 319–347. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02490.x.
- 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.

- Palm S, Dannewitz J, Jarvi T, Petersson E, Prestegard T, Ryman N. (2003) Lack of molecular genetic divergence between sea-ranched and wild sea trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology* 12 (8), 2057–2071. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01892.x.
- 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.
- Peakall R, Smouse P E. (2012) GENALEX 6.5: Genetic analysis in excel. Population genetic software for teaching and research – An update. *Bioinformatics* 28, 2537–2539.
- Pearsons, T N, O`Connor R R. (2020) Stray Rates of Natural-Origin Chinook Salmon and Steelhead in the Upper Columbia River Watershed. *Transactions of the American Fisheries Society* 149 (2), 147–158.
- Paetkau D, Slade R, Burden M, Estoup A. (2004) Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology* 13, 55–65.
- Petereit C, Reusch T, Dierking J, Hahn A. (2013) Literaturrecherche, Aus- und Bewertung der Datenbasis zur Meerforelle (*Salmo trutta trutta* L.). Berichte aus dem GEOMAR Helmholtz-Zentrum für Ozeanforschung Kiel, Nr. 10, 102 S.
- Petereit C, Bekkevold D, Nickel S, Dierking J, Hantke H, Hahn A, Reusch T, Puebla O. (2018) Population genetic structure after 125 years of stocking in sea trout (*Salmo trutta* L.). *Conservation Genetics* 19 (5), 1123–1136.
- Petit R J, El Mousadik A, Pons O. (1998) Identifying populations for conservation on the bases of genetic markers. *Conservation Biology* 12 (4), 844–855.
- Piry S, Alapetite A, Cornuet JM, Paetkau D, Baudouin L, Estoup A. (2004) GENECLASS2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *J Hered.* 95 (6), 536–539.
- 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.
- Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P. (2000) Inference of Population Structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.
- Ruzzante D E, Hansen M M, Meldrup D. (2002) Distribution of individual inbreeding coefficients, relatedness and influence of stocking on native anadromous brown trout (*Salmo trutta*) population structure. *Molecular Ecology* 10 (9), 2107–2128.
- Ruzzante D E, Hansen M M, Meldrup D, Ebert K M. (2004) Stocking impact and migration pattern in an anadromous brown trout (*Salmo trutta*) complex: where have all the stocked spawning sea trout gone? *Molecular Ecology* 13 (6), 1433–1445.
- Samuiloviene A, Kontautas A, Gross R (2009) Genetic diversity and differentiation of sea trout (*Salmo trutta*) populations in Lithuanian rivers assessed by microsatellite DNA variation. *Fish Physiol Biochem* 35, 649–659.
- Schenekar T, Lerceteau-Köhler E, Weiss S. (2014) Fine-scale phylogeographic contact zone in Austrian brown trout *Salmo trutta* reveals multiple waves of postglacial colonization and a pre-dominance of natural versus anthropogenic admixture. *Conservation Genetics*, 15(3), 561–572.
- Schmidt T, Schrimpf A, Wetjen M, Schulz R. (2015a) Erfassung und Dokumentation der genetischen Variabilität von Wildpopulationen der Bachforelle (*Salmo trutta fario*) aus verschiedenen Flussgebietseinheiten in Deutschland. Abschlussbericht an die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung, Institut für Umweltwissenschaften, Universität Koblenz-Landau, Landau/Pfalz, Deutschland.
- Schmidt, T.; Schrimpf, A.; Theissing, K.; Schulz, R. (2015b) Erfassung und Dokumentation der genetischen Variabilität von Wildpopulationen des Edelkrebses (*Astacus astacus*) aus verschiedenen Flussgebietseinheiten in Deutschland. Abschlussbericht an die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung, Institut für Umweltwissenschaften, Universität Koblenz-Landau, Landau/Pfalz, Deutschland.
- Schöffmann J. (2013) Die Forellen der Gattung *Salmo*, Diversität und Verbreitung. *Aqua Tech*

- Publications, Kitzbühl, Österreich. S. 222.
- 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.
- 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.
- Wang I J. (2010). Recognizing the temporal distinctions between landscape genetics and phylogeography. *Molecular Ecology* 19, 2605–2608.
- Weiss S, Schlötterer C, Waidbacher H, Jungwirth M. (2001) Haplotype (mtDNA) diversity of brown trout *Salmo trutta* in tributaries of the Austrian Danube: Massive introgression of Atlantic basin fish - By man or nature? *Molecular Ecology* 10 (5), 1241–1246. doi:10.1046/j.1365-294X.2001.01261.
- Wenne R, Bernaś R, Poćwierz-Kotus A, Drywa A, Wąs A. (2016) Recent genetic changes in enhanced populations of sea trout (*Salmo trutta m. trutta*) in the southern Baltic rivers revealed with SNP analysis. *Aquatic Living Resources* 29 (1), 103. doi: 10.1051/alr/2016012.
- 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/Pfalz, Deutschland.
- 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.
- 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/Pfalz, Deutschland.
- Wetjen M, Schmidt T, Schrimpf A, Schulz R. (2020) Genetic diversity and population structure of burbot *Lota lota* in Germany: Implications for conservation and management. *Fisheries Management Ecology* 27, 170–184.

10 Anhang

Tabelle A1: Übersicht der Haplotypen. Aufgeführt ist der prozentuale Anteil (%) der jeweiligen nachgewiesenen Haplotypen in dieser Studie, deren genetische Linie sowie die dazugehörigen Akzessions-Nummern (Acc. No.).

Haplotyp	Anteil (%)	gen. Linie	Acc. No.
H_1	2,03	Atlantisch	MT276882
H_2	23,65	Atlantisch	AF274574
H_3	2,03	Atlantisch	KT360953
H_4	29,05	Atlantisch	AF273087
H_5	2,70	Atlantisch	AF253543
H_6	1,35	Atlantisch	KT360956
H_7	21,96	Atlantisch	AF274575
H_8	5,07	Atlantisch	AF253542.1
H_9	2,03	Atlantisch	AF253541
H_10	1,69	Atlantisch	DQ841192
H_11	4,73	Atlantisch	AF273086
H_12	0,34	Atlantisch	MT271683
H_13	0,34	Atlantisch	MT271682
H_14	0,34	Atlantisch	MT271681
H_15	0,34	Atlantisch	HQ848367
H_16	5,41	Atlantisch	MT271680
H_17	0,68	Atlantisch	KT002042.1
H_18	1,01	Atlantisch	MT271679
H_19	0,34	Atlantisch	HQ848358.1
H_20	0,00	Duero	EF530513.1
H_21	0,00	Mediterran	AY836350.1
H_22	0,00	Adria	KX958421.1
H_23	0,00	Danubisch	AY185568.1

Tabelle A2: 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. Signifikante Werte sind fett dargestellt.

	Jee	Ste	Ost	Est	Wup	Tre	LiA	FaA	Mau	Pan	Rav	Müf
Jee	-	0,008	0,010	0,023	0,033	0,022	0,040	0,031	0,039	0,056	0,054	0,071
Ste	0,079	-	0,019	0,022	0,039	0,024	0,044	0,033	0,039	0,066	0,059	0,075
Ost	-0,045	0,054	-	0,015	0,035	0,017	0,039	0,029	0,039	0,055	0,055	0,063
Est	0,280	0,143	0,238	-	0,032	0,027	0,035	0,022	0,034	0,046	0,055	0,059
Wup	-0,034	0,144	-0,067	0,344	-	0,023	0,008	0,016	0,026	0,034	0,040	0,041
Tre	0,142	0,044	0,081	0,080	0,145	-	0,026	0,020	0,041	0,050	0,054	0,059
LiA	0,189	0,116	0,158	-0,032	0,243	0,006	-	0,009	0,016	0,019	0,030	0,030
FaA	0,148	0,080	0,048	0,278	0,100	0,051	0,236	-	0,019	0,028	0,042	0,031
Mau	0,253	0,081	0,155	0,120	0,252	0,004	0,135	0,015	-	0,022	0,031	0,031
Pan	0,110	0,007	0,125	0,153	0,196	0,084	0,130	0,158	0,145	-	0,017	0,021
Rav	0,182	0,066	0,125	0,312	0,191	0,167	0,295	0,075	0,142	0,081	-	0,030
Müf	0,164	0,193	0,059	0,436	0,080	0,209	0,390	-0,015	0,189	0,269	0,135	-
Hel	0,101	0,097	-0,003	0,281	0,047	0,106	0,246	-0,042	0,067	0,171	0,080	-0,037
Pee	0,065	0,048	-0,008	0,173	0,036	0,007	0,122	-0,014	0,038	0,100	0,091	0,049
MüS	0,067	0,089	-0,025	0,295	-0,005	0,062	0,227	-0,056	0,085	0,163	0,093	-0,045
Rad	0,180	0,048	0,170	0,034	0,246	-0,009	-0,040	0,211	0,132	0,078	0,261	0,373
Far	0,297	0,116	0,203	0,312	0,285	0,115	0,309	-0,002	0,005	0,173	0,052	0,134
ThG	0,241	0,156	0,225	0,075	0,297	0,026	-0,029	0,278	0,199	0,164	0,337	0,434
Par	0,102	0,011	0,039	0,130	0,101	-0,040	0,085	-0,022	-0,020	0,052	0,084	0,101
Ahr	0,194	0,035	0,136	0,299	0,208	0,147	0,291	0,036	0,090	0,072	-0,018	0,111
BaG	0,171	0,054	0,194	0,184	0,272	0,134	0,175	0,209	0,177	0,060	0,181	0,332
DuW	0,123	0,130	0,107	0,082	0,158	0,014	-0,048	0,224	0,191	0,146	0,295	0,349
Wüm	0,104	0,109	0,094	0,104	0,140	0,002	-0,032	0,205	0,188	0,127	0,275	0,333

Tabelle A2 (Fortsetzung): 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. Signifikante Werte sind fett dargestellt.

	Hel	Pee	MüS	Rad	Far	ThG	Par	Ahr	BaG	DuW	Wüm
Jee	0,057	0,055	0,050	0,044	0,052	0,071	0,053	0,071	0,055	0,029	0,028
Ste	0,066	0,065	0,058	0,041	0,056	0,085	0,063	0,086	0,060	0,035	0,041
Ost	0,063	0,052	0,048	0,041	0,049	0,069	0,054	0,060	0,040	0,022	0,017
Est	0,059	0,046	0,044	0,035	0,053	0,065	0,049	0,060	0,046	0,026	0,036
Wup	0,041	0,026	0,042	0,036	0,036	0,061	0,032	0,051	0,028	0,061	0,047
Tre	0,047	0,053	0,041	0,052	0,046	0,076	0,052	0,069	0,043	0,049	0,038
LiA	0,023	0,012	0,025	0,027	0,024	0,048	0,019	0,033	0,020	0,070	0,054
FaA	0,026	0,022	0,037	0,038	0,033	0,041	0,029	0,062	0,026	0,056	0,054
Mau	0,025	0,020	0,038	0,020	0,031	0,048	0,015	0,041	0,019	0,065	0,063
Pan	0,012	0,017	0,022	0,032	0,030	0,047	0,010	0,047	0,031	0,077	0,071
Rav	0,017	0,035	0,040	0,037	0,029	0,051	0,018	0,058	0,037	0,080	0,080
Müf	0,031	0,029	0,044	0,029	0,030	0,061	0,038	0,043	0,037	0,095	0,083
Hel	-	0,027	0,032	0,048	0,031	0,043	0,011	0,065	0,032	0,090	0,095
Pee	-0,014	-	0,034	0,023	0,031	0,046	0,009	0,032	0,022	0,087	0,074
MüS	-0,057	-0,028	-	0,042	0,043	0,052	0,041	0,042	0,032	0,072	0,065
Rad	0,249	0,124	0,214	-	0,031	0,059	0,037	0,033	0,034	0,066	0,060
Far	0,074	0,084	0,086	0,268	-	0,061	0,034	0,052	0,039	0,076	0,075
ThG	0,313	0,172	0,274	-0,033	0,343	-	0,051	0,082	0,043	0,079	0,093
Par	0,022	-0,018	-0,002	0,059	0,026	0,118	-	0,052	0,031	0,082	0,083
Ahr	0,058	0,078	0,077	0,242	0,010	0,332	0,044	-	0,054	0,099	0,071
BaG	0,229	0,160	0,225	0,116	0,230	0,207	0,107	0,157	-	0,072	0,061
DuW	0,231	0,108	0,186	-0,010	0,328	-0,008	0,090	0,301	0,203	-	0,037
Wüm	0,220	0,097	0,167	-0,019	0,312	-0,037	0,073	0,280	0,184	-0,069	-