

Genetische Untersuchungen der Nasen der Bodenseeregion

Schlussbericht



Impressum

Auftraggeber

Internationale Bevollmächtigtenkonferenz
für die Bodenseefischerei (IBKF)
Herr Roland Jehle
Abteilung Umweltschutz
Gerberweg 5 / Postfach 684
9490 Vaduz

Autoren

Thomas Kreienbühl
hello@ecqua.ch
Ecqua GmbH
Bahnstrasse 6
9422 Staad SG



Pascal Vonlanthen
info@aquabios.ch
Aquabios GmbH
Les Fermes
Cordast



Begleitung:

Roland Jehle (Liechtenstein)
Michael Kugler (Schweiz)

Titelbild

Nasen mit Laichausschlag während der Fortpflanzung (Foto © Michel Roggo).

Zitervorschlag

Kreienbühl & Vonlanthen (2021). Genetische Untersuchungen der Nasen der Bodenseeregion. Aquabios GmbH. Auftraggeber: Internationale Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei (IBKF).

Cordast, 29.11.2021

Inhaltsverzeichnis

| | | |
|----------|--|-----------|
| 1 | AUFTRAG | 4 |
| 1.1 | AUSGANGSLAGE..... | 4 |
| 1.2 | FÖRDERMASSNAHMEN..... | 4 |
| 1.3 | BESATZHISTORIE..... | 4 |
| 1.4 | GENETIK..... | 5 |
| 1.5 | FRAGESTELLUNGEN..... | 5 |
| 2 | METHODEN | 7 |
| 2.1 | STANDORTE DER PROBENAHMEN..... | 7 |
| 2.2 | LABORARBEITEN..... | 8 |
| 2.3 | STATISTISCHE AUSWERTUNGEN UND TESTS..... | 9 |
| 3 | RESULTATE UND DISKUSSION | 10 |
| 4 | LITERATUR | 18 |

1 Auftrag

1.1 Ausgangslage

Der Bestand der Nase (*Chondrostoma nasus*) ist in der Schweiz und im Bodenseeeinzugsgebiet in den letzten Jahren stark zurückgegangen^[1-3]. Einst weitverbreitet, gehört die Nase heute zu den meistgefährdeten Fischarten im deutschsprachigen Raum. In der Schweiz und im Vorarlberg gilt die Nase heute als «vom Aussterben bedroht», in Baden-Württembergs gilt sie als «stark gefährdet»^[4], in Bayern als «gefährdet»^[5]. Die Nase benötigt in ihrem Lebenszyklus einen gut vernetzten Lebensraum mit unterschiedlichen Habitaten. Nur bei fischgängiger Anbindung kann sie alle Teillebensräume nutzen, die sie im Jahres- und Altersverlauf benötigt. Als Hauptgründe für den starken Rückgang der Nasenpopulationen werden daher auch vor allem Wanderhindernisse und die morphologische Degradierung der Teillebensräume identifiziert.

Neben der Seeform der Atlantischen Forelle (*Salmo trutta*) gehört die Nase zu den Zielfischarten der Arbeitsgruppe Wanderfische der IBKF (Internationale Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei). In einem ersten Schritt wurde ein Grundlagenbericht erstellt, der seit 2019 vorliegt^[1]. Darin wird das historische und aktuelle Vorkommen der Nase im Bodenseegebiet aufgezeigt, Fördermassnahmen vorgeschlagen und ein Vorgehenskonzept dargelegt.

1.2 Fördermassnahmen

Mit gezielten Massnahmen sollen die Nasen des Bodenseegebietes unterstützt werden^[1]. Ziel ist der Erhalt und die Förderung der rezenten Nasenpopulationen. Um diese Ziele zu erreichen, wurden folgende Massnahmenfelder identifiziert^[1]:

- Systemdurchgängigkeit (Fischaufstieg)
- Fischschutz (v.a. Fischabstieg an Kraftwerken)
- Lebensraumaufwertungen
- Nasen-Besatz-Bewirtschaftung

Es ist das langfristige Ziel, durch Lebensraumaufwertungen und Schutzmassnahmen die Nasenpopulationen so weit zu stabilisieren, dass kein Besatz mehr notwendig ist. Bis die Lebensraumdefizite behoben sind, empfehlen Rey et al. (2019)^[1] mittelfristig Stütz- und Initialbesätze mit autochthonen Nasen. Gegenwärtig sind nur mehr die Restpopulationen in der Dornbirnerach und im Schussensystem (pers. Mitteilung Uwe Dußling) ausreichend individuenstark, um einen Laichfischfang zuzulassen. Heute wird zur Förderung der Nasen im Bodenseegebiet nur in der Dornbirnerach Laichfischfang betrieben. Nach der Verpaarung der gefangenen Laichtiere werden die Eier im Landesfischereizentrum Vorarlberg in Hard (LFZ) aufgezogen und in verschiedenen «ehemaligen» Nasengewässern des Alpenrheintals eingesetzt. Jungnasen sollen nur dort ausgesetzt werden, wo ihre Lebensraumsprüche erfüllt werden können. Alle Teillebensräume, die Nasen im Alters- und Jahresverlauf nutzen, müssen in einem potenziellen Besatzgewässer vorhanden und miteinander vernetzt sein.

1.3 Besatzhistorie

Verschiedene Nasen-Populationen der Bodenseeregion wurden in den letzten Jahren bewirtschaftet und mit Nasen besetzt (Tabelle 1-1). In einigen Gewässern wurden Nasen der F1-Generation aus dem Laichfischfang der Dornbirnerach eingesetzt, meistens über mehrere Jahre. Die genauen Stückzahlen können Rey et al. (2019)^[1] entnommen werden.

Darüber hinaus wurden in der Vergangenheit auch Nasen aus weiter entfernten Gewässern eingesetzt. So wurden im Schussen-System Anfang und Mitte der 2000er Jahre mehrmals Nasen eingesetzt, die von einer im Mainsystem ansässigen Fischzucht bezogen wurden. Ausserdem wurden in den 1990er-Jahren Nasen aus dem Thur-/Murg-System in die Dornbirnerach umgesiedelt.

Tabelle 1-1: Übersicht zur Besatzhistorie der Nasen in den von der vorliegenden Studie untersuchten Gewässern (Quellen: Landesfischereizentrum Hard 2021 sowie Rey et al. (2019)^[1]).

| Besatzgewässer | Herkunft | Jahr |
|--|--------------------------------|-----------------------------------|
| Dornbirnerach | Murg/Thur | 1993 |
| Dornbirnerach | Dornbirnerach (Laichfischfang) | 2010, 2012, 2014-2019 |
| Leiblach | Dornbirnerach | 2012, 2014, 2016, 2017 |
| Bregenzerach | Dornbirnerach | 2012 |
| Binnenkanäle CH (Rheintaler- und Werdernberger BK) | Dornbirnerach | 2012, 2014, 2016, 2017 |
| Binnenkanäle FL | Dornbirnerach | 2014 |
| Bampfen/Schussen | Mainsystem | Anfang und Mitte der 2000er Jahre |

1.4 Genetik

Bisherige populationsgenetische Untersuchungen von Schweizer Nasenpopulationen haben gezeigt, dass sich die Bodensee-Nasen stark von den übrigen Rheinpopulationen unterhalb des Rheinfalls unterscheiden^[6]. So auch von der Population des Thur-/Murg-Systems, aus welchen früher schon Nasen im Bodenseeeinzugsgebiet eingesetzt wurden. Zudem wird im Bericht gemutmasst, dass der natürliche Ursprung der Nasen des Bodenseegebietes im Donaueinzugsgebiet liegen könnte. Damals wurden innerhalb des Bodenseeeinzugsgebietes keine genetischen Unterschiede zwischen den untersuchten Populationen festgestellt. Es muss jedoch eingeschränkt werden, dass in der Studie nur Tiere aus zwei Gewässern (Dornbirnerach und Rheintaler Binnenkanäle) und nur wenige aus letzterem (n = 7), untersucht werden konnten und deshalb keine belastbaren Resultate vorliegen. Andere Studien haben gezeigt, dass der genetische Austausch zwischen nah gelegenen Nasen-Populationen hoch sein kann^[7, 8], was zu niedrigen genetischen Unterschieden in nahegelegenen Populationen führt.

Ob dies auch am Bodensee der Fall ist, soll mit der vorliegenden Studie geklärt werden. Aktuell ist unklar, ob die Nasen des Bodenseegebietes genetisch nah verwandt sind oder ob es zwischen den Populationen genetische Unterschiede gibt. Letzteres wäre für die zukünftige Besatz-Bewirtschaftung relevant^[9].

1.5 Fragestellungen

Der Grundlagenbericht fordert, dass die Genetik aller rezenten Nasenpopulationen des Bodenseegebiets untersucht wird^[1]. Es soll geklärt werden, ob die Bodensee-Nasen genetische Strukturen aufweisen und ob deshalb mehrere Bewirtschaftungseinheiten (BWE) berücksichtigt werden sollten. Ebenfalls soll geklärt werden, ob Einflüsse früherer Einsätze aus dem Thur-/Murg-System festgestellt werden können. Nach Möglichkeit sollen auch die Konsequenzen der Einsätze von Nasen aus dem Main- ins Schussen-System analysiert werden.

Dazu haben die Sachverständigen der IBKF in den letzten Jahren genetische Proben von Nasen aus Zuflüssen mit bekannten Populationen gesammelt. Darüber hinaus wurden auch Nachkommen der Laichfischfänge in der Dornbirnerach aus dem LFZ beprobt. Alle Proben werden genetisch charakterisiert und ausgewertet. Mit den daraus gewonnenen Daten sollen folgende Fragestellungen nach Möglichkeit geklärt werden:

- Frage 1 | Wie steht es um die genetische Vielfalt innerhalb der lokalen Nasenpopulationen im Bodenseeeinzugsgebiet? Gibt es Hinweise, die darauf hindeuten, dass die Populationen genetisch verarmt sind?
- Frage 2 | Wie hoch sind die genetischen Unterschiede zwischen den untersuchten Populationen?
- Frage 3 | Welche lokalen Bewirtschaftungseinheiten können aufgrund der Ergebnisse für die Nasen der Bodenseeregion empfohlen werden?
- Frage 4 | Können genetische Konsequenzen der Besatzaktionen, der letzten Jahrzehnte, durch die Untersuchungen nachgewiesen werden?

2 Methoden

2.1 Standorte der Probenahmen

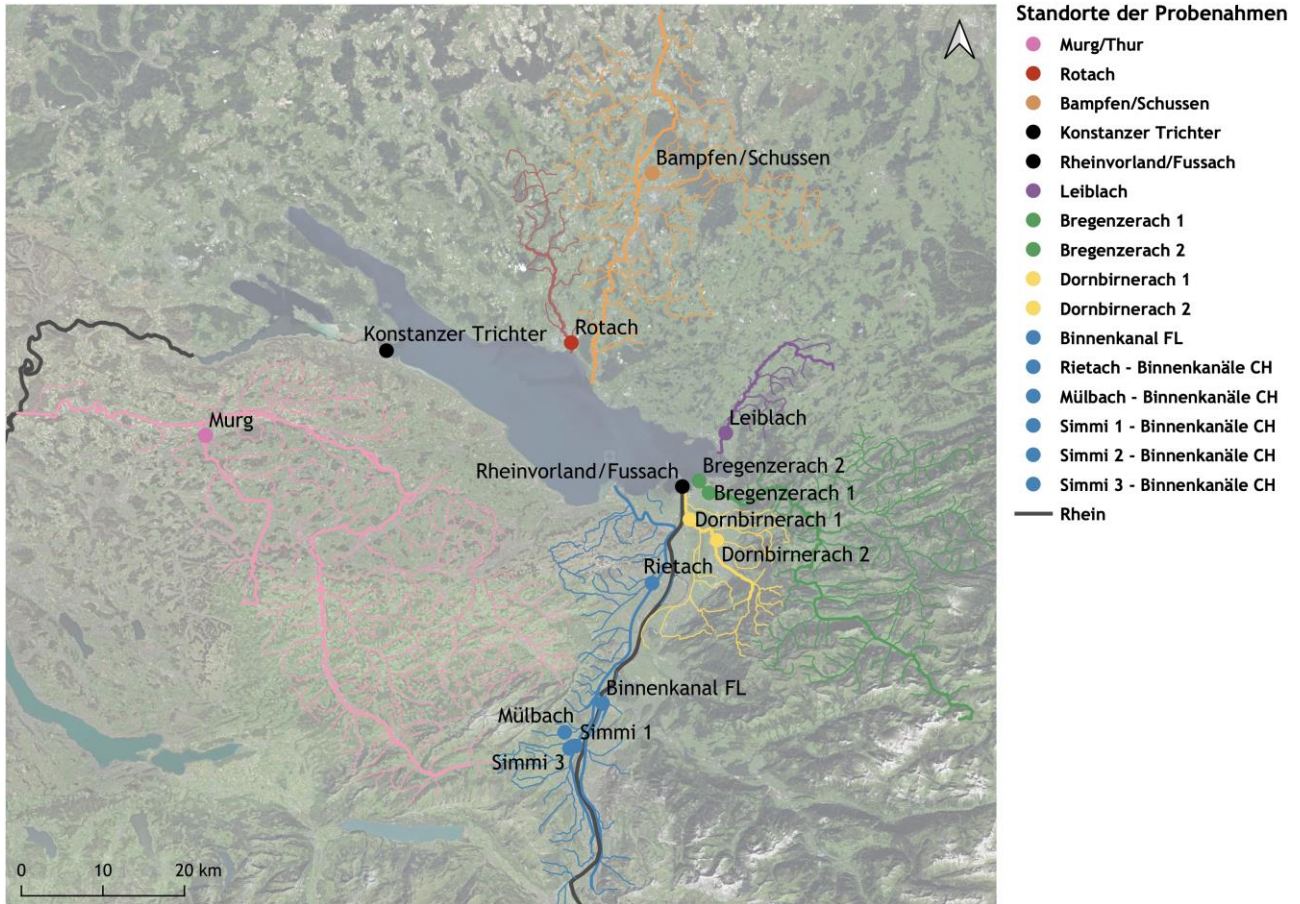


Abbildung 2-1: Übersicht der verschiedenen Probenahmestandorte der Nasen im Einzugsgebiet des Bodensees. Standorte in denselben Teileinzugsgebieten haben dieselbe Farbe. Der Rhein ist schwarz eingezeichnet, wie auch die Standorte Rheinvorland und Bodensee (Konstanzer Trichter).

Von insgesamt 190 Nasen wurden Gewebeproben gesammelt und genetisch analysiert (Tabelle 2-1). In Abbildung 2-1 sind die Standorte der Probenahmen dargestellt.

Am meisten Proben wurden von den Wildpopulationen der Dornbirnerach ($n = 39$), den Schweizer Binnenkanälen ($n = 28$) und im Schussensystem ($n = 18$) gesammelt. Hier sind aufgrund der Stichprobengrösse robuste Resultate zu erwarten. Zusätzlich wurden die Nachkommen der Laichfischfänge 2018 und 2019 beprobt (Dornbirnerach, je $n = 20$). Zudem wurden auch Referenzproben aus der Murg ($n = 17$) und der Main ($n = 24$) analysiert. Die Vergleichsproben aus der Main stammten von Wetjen et al. (2020)^[7]. Aus früheren Studien wurden zudem bereits analysierte Proben der Donau ($n = 20$), der Dornbirnerach ($n = 34$), des Schweizer Binnenkanalsystems ($n = 6$) und der Murg ($n = 44$) verwendet^[6] und interkalibriert.

Genetische Untersuchungen der Nasen der Bodenseeregion

Tabelle 2-1: Übersicht zur Herkunft der verschiedenen Proben, die in dieser Studie verwendet wurden.

| Population | Kürzel | Herkunft | Jahr Probeahme | Koordinaten (WGS 84) | n |
|---|--------|---|----------------|----------------------|------------|
| <i>Gewebeproben analysiert für die vorliegende Studie:</i> | | | | | |
| AT-Bregenzerach | BA | Bregenzerach 1 | 2019 | 47.48972° / 9.71337° | 5 |
| | | Bregenzerach 2 | 2020 | 47.50309° / 9.69777° | 2 |
| AT-Dornbirnerach | DA | Dornbirnerach 1 | 2019 | 47.46105° / 9.68103° | 7 |
| | | Dornbirnerach 2 | 2015 | 47.43692° / 9.72396° | 32 |
| CH-Binnenkanalsystem | BK | Rietach (RBK) | 2016/2017 | 47.39194° / 9.61659° | 4 |
| | | Mühlbach (WBK) | 2017 | 47.22995° / 9.46825° | 2 |
| | | Simmi 1 (WBK) | 2019 | 47.21446° / 9.48549° | 14 |
| | | Simmi 2 (WBK) | 2019 | 47.21389° / 9.47972° | 6 |
| | | Simmi 3 (WBK) | 2019 | 47.21196° / 9.47552° | 3 |
| DE-Rotach | RA | Rotach | - | 47.65962° / 9.49560° | 7 |
| DE-Bampfen/Schussen | BS | Bampfen/Schussen | 2020 | 47.84443° / 9.63609° | 18 |
| CH-Murg | MU | Murg | 2019 | 47.56642° / 8.89542° | 17 |
| FL-Binnenkanäle | BKF | Binnenkanal FL | - | 47.26063° / 9.53107° | 1 |
| CH-Bodensee | KT | Konstanzer Trichter | 1973 | 47.65565° / 9.19336° | 1 |
| AT-Rheinvorland | RV | Rheinvorland/Fussach | 2014 | 47.49762° / 9.66980° | 1 |
| AT-Leiblach | LA | Leiblach | 2020 | 47.55517° / 9.74348° | 1 |
| AT-Landesfischerei-zentrum Hard | LFZ14 | Nachkommen Dornbirnerach | 2014 | - | 5 |
| | LFZ18 | Nachkommen Dornbirnerach | 2018 | - | 20 |
| | LFZ19 | Nachkommen Dornbirnerach | 2019 | - | 20 |
| DE-Main | MA | Main Fischzucht H1 ^[7] | 2017 | - | 24 |
| <i>Total</i> | | | | | <i>190</i> |
| <i>Bereits analysierte Daten übernommen/interkalibriert aus früheren Studien:</i> | | | | | |
| AT-Donau V-09 | DO-V | Vonlanthen et al. (2009) ^[6] | - | - | 20 |
| AT-Dornbirnerach V-09 | DA-V | Vonlanthen et al. (2009) ^[6] | 2008 | 47.43650° / 9.71930° | 34 |
| CH-Murg V-09 | MU-V | Vonlanthen et al. (2009) ^[6] | 2008 | 47.56713° / 8.89504° | 44 |
| CH-Binnenkanäle V-09 | BK-V | Vonlanthen et al. (2009) ^[6] | 2008 | - | 6 |
| <i>Total</i> | | | | | <i>104</i> |

2.2 Laborarbeiten

Insgesamt wurden neun Mikrosatelliten-Marker analysiert. Es handelt sich dabei um die gleichen Marker, die in den Studien von Vonlanthen et al. (2009)^[6] und Wetjen et al. (2020)^[7] verwendet wurden. Dies sind LC27, LSOU21, LSOU05, SARN7G5, SARN7F8, SARN7K4, LSOU08, LC290 sowie SARN2F11B. Ein Marker, LC290, wurde, wie schon in früheren Studien, aufgrund seiner schlechten Datenqualität von den Auswertungen ausgeschlossen.

Die DNS (Desoxyribonukleinsäure) jedes Individuums wurde mithilfe der Chelex-Methode extrahiert^[10]. Dazu wurden die Gewebestücke mit 0.15 ml Chelex-Lösung (5 % Lösung, Hersteller: Biorad), 0.01 ml TE-Buffer und 0.005 ml Proteinase K während 2 Stunden bei 55 °C inkubiert, um die DNS aus den Zellen herauszulösen.

Die PCR-Vervielfachung der Mikrosatelliten erfolgte mit einem TC-412 (Techne) nach folgendem Protokoll:

- 1. Zyklus bei 95 °C für 12 min.
- 35 Zyklen bei 95 °C für 20 s, 60 °C für 50 s und 72 °C für 120 s
- letzter Zyklus bei 72 °C für 5 min.

Die dabei entstandenen Produkte wurden in einem DNS-Sequenziergerät (Applied Biosystems 3730XL DNA Analyzer) aufgetrennt und mit Genemarker^[11] manuell ausgewertet. Die darin erhaltenen Informationen über die Fragmentlängen wurden anschliessend für die statistischen Auswertungen und Tests weiterverwendet.

2.3 Statistische Auswertungen und Tests

Für statistische Auswertungen und Tests wurden folgende populationsgenetischen Programme verwendet: FSTAT^[12], Genepop^[13], Arlequin^[14], Structure^[15] und Structure Harvester^[16]. Falls sinnvoll und notwendig, wird die Funktionsweise einer Analyse oder eines Tests direkt in den Resultaten besprochen.

3 Resultate und Diskussion

Frage 1 | *Wie steht es um die genetische Vielfalt innerhalb der lokalen Nasenpopulationen im Bodenseeeinzugsgebiet? Gibt es Hinweise, die darauf hindeuten, dass die Populationen genetisch verarmt sind?*

Anhand der Basisanalysen kann die Qualität der Daten und somit der Untersuchung beurteilt werden (Tabelle 3-1). Im Rahmen dieser Basisanalysen ist es zudem möglich, die genetische Vielfalt der unterschiedlichen Populationen zu beurteilen. Als erstes wurde die genetische Variabilität innerhalb der einzelnen Populationen bestimmt: Berechnet wurde die durchschnittliche Anzahl beobachteter Allele pro Locus und Population (A_N) sowie deren für die Stichprobengrösse korrigierter Wert (A_R). Diese Berechnungen wurden mit dem Programm FSTAT durchgeführt^[12].

Bei den Populationen der Bregenzerach und der Rotach ist Stichprobengrösse zu gering, um die Resultate schlüssig zu interpretieren. Die beiden Werte der Nachkommen der Laichfischfänge aus dem Landesfischereizentrum Hard (AT-LFZ18 / AT-LFZ19) fallen im Vergleich mit den Populationen aus den Gewässern des Bodensees niedrig aus ($A_R = 3.0 / 3.875$; $A_N = 2.990 / 3.818$). Die genetische Vielfalt ist bei beiden Jahrgängen tief, deutlich tiefer als dies bei den Wildpopulationen zu beobachtet ist. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Nachkommen beider Jahrgänge jeweils von einem einzigen Rogner und wenigen Milchnern abstammen, also alle verwandtschaftlich sind (pers. Mitteilung N. Schotzko). Die genetische Variabilität der Wildpopulationen der Dornbirnerach, der Binnenkanäle und des Schussen-Systems ist auch im Vergleich mit anderen Studien hoch^[6, 7].

Tabelle 3-1: Übersicht zu den Basisanalysen und ihre Resultate (n = Anzahl Proben; A_N = durchschnittlich beobachtete Anzahl Allele pro Locus; A_R = korrigierter A_N ; H_O = beobachtete Heterozygotie; H_E = erwartete Heterozygotie; p -Wert_H = Signifikanz Abweichung H von Hardy-Weinberg-Gleichgewicht; F_{IS} = Inzuchtkoeffizient; p -Wert_I = Signifikanz des Inzuchtkoeffizienten; N_{LD} = Anzahl Loci mit physischer Assoziation).

| Standort | n | A_N | A_R | H_O | H_E | p-Wert | F_{IS} | p-Wert | N LD p < 0.05 |
|-----------------------|----|-------|-------|-------|-------|--------|----------|--------|---------------|
| AT-Bregenzerach | 6 | 3.875 | * | 0.604 | 0.585 | 0.992 | -0.036 | 0.470 | 0 |
| AT-Dornbirnerach | 39 | 6.750 | 5.715 | 0.644 | 0.648 | 0.121 | 0.006 | 0.450 | 6 |
| AT-Dornbirnerach V-09 | 34 | 6.000 | 5.361 | 0.650 | 0.643 | 0.038 | -0.011 | 0.398 | 1 |
| CH-Binnenkanal | 25 | 7.000 | 6.365 | 0.710 | 0.715 | 0.428 | 0.007 | 0.455 | 4 |
| CH-Binnenkanal V-09 | 7 | 4.125 | * | 0.661 | 0.683 | 0.702 | 0.035 | 0.382 | 1 |
| DE-BampfenSchussen | 17 | 6.625 | 6.564 | 0.676 | 0.733 | 0.053 | 0.079 | 0.050 | 4 |
| DE-Rotach | 7 | 4.500 | * | 0.607 | 0.641 | 0.577 | 0.058 | 0.280 | 3 |
| vMurg | 16 | 4.875 | 4.875 | 0.633 | 0.631 | 0.072 | -0.002 | 0.527 | 2 |
| vMurg V-09 | 44 | 6.000 | 5.054 | 0.662 | 0.650 | 0.066 | -0.019 | 0.273 | 3 |
| vDonau V-09 | 20 | 5.875 | 5.637 | 0.738 | 0.688 | 0.414 | -0.076 | 0.060 | 9 |
| vMain | 24 | 4.500 | 4.558 | 0.597 | 0.597 | 0.200 | -0.001 | 0.475 | 4 |
| zLFZ14 | 5 | 4.250 | * | 0.575 | 0.683 | 0.655 | 0.175 | 0.044 | 1 |
| zLFZ18 | 20 | 3.000 | 2.994 | 0.636 | 0.511 | 0.002 | -0.253 | 0.000 | 4 |
| zLFZ19 | 18 | 3.875 | 3.841 | 0.549 | 0.535 | 0.851 | -0.026 | 0.373 | 3 |

*berechnet für Populationen mit Stichprobengrösse > 15

Anschliessend wurde die erwartete Heterozygotie (H_E) sowie die beobachtete Heterozygotie (H_O) berechnet. Diese Analysen wurde mit dem Programm Arlequin durchgeführt^[14]. Die beiden Werte sind ein Mass dafür, wie häufig an einem Locus zwei unterschiedliche Allele (Heterozygotie) beobachtet werden können. Dazu wird auch der p-Wert angegeben, der mit dem Programm Genepop berechnet wurde^[13]. Dieser zeigt auf, wie stark die beobachtete Heterozygotie von der erwarteten Heterozygotie abweicht, unter der Annahme, dass die Population im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht ist (zufällige Verpaarung von Individuen). Die Werte für H_E

und H_0 liegen für alle Populationen zwischen 0.535 und 0.733. Sie liegen in einem mit anderen Studien vergleichbaren Bereich^[6, 7]. Die meisten Populationen weichen nicht signifikant vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht ab. Einzig die Nachkommen des Laichfischfangs von 2018 (AT-LFZ18) weichen signifikant ab ($p < 0.002$).

Die Berechnung des Inzuchtkoeffizienten (F_{IS}) sowie sein Signifikanzniveau (p -Wert) wurde mit dem Programm FSTAT durchgeführt^[12]. Der Wert gibt die Wahrscheinlichkeit an, dass der Nachwuchs die gleichen genetischen Erbinformationen besitzt wie beim letzten gemeinsamen Vorfahren. Da ein erhöhter Inzuchtkoeffizient (positiver F_{IS} -Wert) zu einer höheren Reinerbigkeit der Nachkommen führt und die meisten Erbkrankheiten zurücktretend vererbt werden (rezessiv), kann es bei regional oder sozial eingegrenzten Populationen, die sich nur oder vorwiegend untereinander paaren, zu reduzierter Fitness und Erbkrankheiten kommen. Der F_{IS} der Proben LFZ-18 weicht signifikant ab ($p < 0.001$).

Als letztes wurde überprüft, wie viele der einzelnen Mikrosatelliten-Loci physisch auf dem Genom assoziiert sind (LD = engl. linkage disequilibrium). Die Berechnungen wurden mit dem Programm Arlequin gemacht^[14]. Eine stark gehäufte Assoziation zwischen unterschiedlichen Loci konnte bei keiner Population nachgewiesen werden. Da die gefundenen Assoziationen verglichen zwischen den Populationen an unterschiedlichen Loci vorgefunden wurden, kann davon ausgegangen werden, dass die verschiedenen Loci unabhängig voneinander vererbt werden (keine physische Assoziation auf den Chromosomen). Somit sind weiterführende populationsgenetische Analysen zulässig (weitere Fragestellungen).

Antwort | Die Basisanalysen zeigen insgesamt, dass die beprobten lokalen Populationen über eine ausreichende genetische Vielfalt verfügen. Die Inzuchtkoeffizienten sowie die beobachtete Heterozygotie liegen in einem Bereich, der auch bei anderen Wildpopulationen beobachtet werden konnte^[6, 7]. Es gibt daher keine Hinweise darauf, dass die Populationen genetisch verarmt sind.

Bei den Zuchtnachkommen AT-LFZ18 und AT-LFZ19 wurde eine niedrige genetische Vielfalt vorgefunden. Darüber hinaus wurde bei der Population von 2018 ein signifikant negativer Inzuchtkoeffizient festgestellt. Beides ist darauf zurückzuführen, dass die Nachkommen aus den Laichfischfängen aus der Kreuzung von zu wenigen Elterntieren stammen. Dies wurde auch von Seiten des LFZ bestätigt. Im Vergleich dazu ist die genetische Vielfalt der Wildfischpopulation der Dornbirnerach hoch. Dies ist ein Hinweis darauf, dass die lokale Wildfischpopulation bisher, trotz dem starken Bestandsrückgang der letzten Jahre, über eine ausreichende Grösse verfügt, um die genetische Vielfalt zu erhalten. Eine künstliche Einkreuzung von Individuen anderer Populationen ist daher zu diesem Zeitpunkt aus genetischer Sicht und für den langfristigen Fortbestand der Population nicht notwendig.

Die Nachkommen der untersuchten Laichfischfänge sind hingegen genetisch verarmt. Dieses Ergebnis bestätigt die bekannten Vorgaben, dass bei der Kreuzung in den Zuchten eine ausreichende Anzahl von Elterntieren beider Geschlechter verwendet werden sollen um die genetische Vielfalt zu erhalten^[17, 18].

Es sollte in Zukunft darauf geachtet werden, dass die natürliche Spenderpopulation nicht durch den Laichfischfang zusätzlich geschwächt werden. Zum Beispiel sollte auf den Fang von Laichtieren verzichtet, wenn nur wenige Nasen am lokalen Laichgeschäft teilnehmen. Dies auch mit Hinblick auf die künstliche Kreuzung in der Zucht, bei der eine genetische Verarmung der Besatzfische vermieden werden sollte.

Frage 2 | Wie hoch sind die genetischen Unterschiede zwischen den untersuchten Populationen?

Die genetische Differenzierung zwischen zwei Populationen wird mit dem sogenannten F_{ST} -Wert (engl. fixation index) beschrieben. Der F_{ST} -Wert basiert auf der Varianz der Allelfrequenzen von zwei unterschiedlichen Populationen an einem oder mehreren Loci. Das Ergebnis ist eine Zahl zwischen 0 und 1. Je höher der F_{ST} -Wert ist, desto grösser ist die genetische Eigenständigkeit der beiden verglichenen Populationen. Es muss beachtet werden, dass F_{ST} -Werte von Populationen mit geringer Stichprobengrösse ($n < 30$) schnell relativ hoch sein können, was ihre Aussagekraft einschränken kann. Die Berechnungen wurden mit dem Programm Arlequin durchgeführt^[14].

Tabelle 3-2: Übersicht zu den Ergebnissen der F_{ST} -Berechnungen der unterschiedlichen Populationen, die für die vorliegende Studie analysiert wurden. Neben den aktuellen Proben wurden auch Proben aus der alten Nasengenetik-Studie berücksichtigt^[6]. Orange Schrift markiert nicht signifikante (n.s.) Vergleiche. Hohe F_{ST} -Werte sind blau, mittlere grün und niedrige gelb eingefärbt.

| Standort | n | Nr. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
|-----------------------|----|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-----|
| AT-Bregenzerrach | 6 | 1 | - | n.s. | n.s. | *** | n.s. | *** | n.s. | *** | *** | *** | *** |
| AT-Dornbirnerach | 39 | 2 | 0.000 | - | n.s. | *** | n.s. | *** | n.s. | *** | *** | *** | *** |
| AT-Dornbirnerach V-09 | 34 | 3 | 0.000 | 0.000 | - | *** | n.s. | *** | n.s. | *** | *** | *** | *** |
| CH-Binnenkanal | 25 | 4 | 0.075 | 0.045 | 0.050 | - | * | *** | n.s. | *** | *** | *** | *** |
| CH-Binnenkanal V-09 | 7 | 5 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.034 | - | * | n.s. | *** | *** | *** | *** |
| DE-BampfenSchussen | 17 | 6 | 0.121 | 0.081 | 0.077 | 0.035 | 0.053 | - | *** | *** | *** | *** | *** |
| DE-Rotach | 7 | 7 | 0.003 | 0.000 | 0.002 | 0.022 | 0.000 | 0.074 | - | *** | *** | *** | *** |
| vMurg | 16 | 8 | 0.143 | 0.107 | 0.097 | 0.069 | 0.082 | 0.044 | 0.088 | - | n.s. | *** | *** |
| vMurg V-09 | 44 | 9 | 0.134 | 0.102 | 0.094 | 0.072 | 0.080 | 0.045 | 0.080 | 0.005 | - | *** | *** |
| vDonau V-09 | 20 | 10 | 0.141 | 0.093 | 0.102 | 0.075 | 0.090 | 0.065 | 0.107 | 0.128 | 0.111 | - | *** |
| vMain | 24 | 11 | 0.165 | 0.118 | 0.111 | 0.073 | 0.081 | 0.062 | 0.097 | 0.033 | 0.034 | 0.1443 | - |

***: $p < 0.001$; **: $p < 0.01$; *: $p < 0.05$; n.s.: nicht signifikant

Folgende Beobachtungen können bei den genetischen Differenzierungen festgehalten werden:

- Die Berechnung der F_{ST} -Werte zeigt, dass sich die meisten Populationen mit ausreichender Stichprobengrösse signifikant von den anderen untersuchten Populationen unterscheiden (Tabelle 3-2). Dies gilt auch innerhalb des Bodensee-Einzugsgebiets.
- Die Populationen der Bregenzerrach ($n = 6$) und der Rotach ($n = 7$) liefern keine belastbaren Resultate, da der Stichprobenumfang jeweils zu klein ist.
- Innerhalb desselben Gewässers konnte kein genetischer Unterschied zwischen der Population der Murg resp. Dornbirnerach, die aus unterschiedlichen Jahren stammen, gefunden werden ($F_{ST} = 0.005$ resp. 0, nicht signifikant). Da es sich jeweils um die gleiche Population handelt, ist ein solches Ergebnis zu erwarten. Es zeigt auch, dass die Proben, die in den Studien von 2009 und nun 2021 untersucht wurden, vergleichbar sind und dass im Labor bei der Zuweisung der Allele die Interkalibrierung funktioniert hat.
- Hingegen ist der F_{ST} -Wert zwischen den Binnenkanal-Nasen der aktuellen Studie und der Studie von 2009 leicht signifikant. Da die Stichprobengrösse 2009 mit sieben Individuen klein war, sind diese Resultate mit Vorsicht zu interpretieren. Es könnte sein, dass damals zufällig Nasen beprobt wurden, die genetisch leicht verschieden waren. Es kann aber auch sein, dass sich die genetische Zusammensetzung der Nasen in den Binnenkanälen seit 2009 verändert haben (vgl. Zuweisungsanalyse mit Structure weiter unten im Bericht).

- Die genetischen Unterschiede zwischen den Bodensee-Nasen (Dornbirnerach, Binnenkanal (CH), Bampfen/Schussen) und den Nasen aus der Murg, der Donau und dem Maininzugsgebiet sind moderat. Wobei die genetischen Unterschiede zu den Donau- und Main-Nasen leicht höher sind als zu den Murg-Nasen.
- Im Vergleich etwas niedriger, jedoch signifikant, sind die F_{ST} -Werte zwischen den Bodensee-Populationen der Dornbirnerach, der Binnenkanäle sowie des Schussen-Systems. Die F_{ST} -Werte liegen zwischen 0.035 und 0.121. Damit liegt die genetische Differenzierung zwischen diesen Populationen im schwachen bis mittleren Bereich. Dies ist ein überraschendes Ergebnis, da bei der Schweizweiten Studie von 2009 innerhalb des Einzugsgebiets des Hochrheins, abgesehen von der Population des Schanzengrabens, keine signifikanten Unterschiede gefunden werden konnten^[6].
- Interessanterweise ist der genetische Unterschied zwischen dem Schussen-System und den Binnenkanälen des Alpenrheintals zwar signifikant, aber eher gering ($F_{ST} = 0.035$, $p < 0.001$), dies obwohl die Schussen ehemals mit Nasen aus dem Maininzugsgebiet besetzt wurde. Gegenüber den Main-Nasen weisen beide Populationen eine moderate und signifikante genetische Differenzierung aus ($F_{ST} = 0.081$ resp. 0.061).
- Eine geringe genetische Differenzierung weisen die Main-Nasen vor allem gegenüber den Murg-Nasen auf ($F_{ST} = 0.033$ resp. 0.034). Dies deckt sich mit den Ergebnissen der Studie von Wetjen et al. (2020)^[7] ($F_{ST} = 0.039$). Gegenüber den anderen Populationen ist die genetische Differenzierung der Main-Nasen moderat bis stark ($F_{ST} > 0.050$).

Antwort | Insgesamt zeigen die Resultate, dass im Bodenseegebiet die untersuchten Populationen mit ausreichender Stichprobengrösse genetisch voneinander unterschieden werden können. Die F_{ST} -Werte zeigen eine schwache bis mässige, jedoch signifikante, genetische Differenzierung. Klärungsbedarf besteht bei den Nasen-Populationen der Bregenzerach und der Rotach. Hier ist die Stichprobengrösse zu klein, um eine Aussage zur genetischen Differenzierung machen zu können.

Frage 3 | Welche lokalen Bewirtschaftungseinheiten können aufgrund der Ergebnisse für die Nasen der Bodenseeregion empfohlen werden?

Mit dem Programm Structure^[15] kann untersucht werden, ob und wie die einzelnen Individuen in unterschiedliche, genetisch eigenständige Populationen eingeteilt werden können. Die Software ermöglicht darüber hinaus zu erkennen, ob einzelne Individuen, die am gleichen Standort gefangen wurden, allenfalls unterschiedlichen Populationen zugewiesen werden können. Mit der Software werden Individuen anhand des mit Mikrosatelliten erhobenen genetischen Fingerabdrucks einer vordefinierten Anzahl Populationen (k) mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zugeordnet. Die Anzahl Populationen, die untersucht wird, muss vom Nutzer bei jeder Simulation vorbestimmt werden. Insgesamt wurden bei den vorliegenden Auswertungen jeweils zehn Simulationen pro k-Wert berechnet. Es wurde mit k = 3, k = 4, k = 5 und k = 6 gerechnet (burnin = 50'000, MCMC = 500'000). Anhand der Ergebnisse wurde entschieden, welches k die schlüssigsten Ergebnisse liefert. Darauf aufbauend wurde k = 4 ausgewählt (Abbildung 3-1). dargestellt. Dieses Resultat wurde zusätzlich mit gleicher Stichprobengrösse pro Population (k = 4; n = 20 pro Pop.) durchgerechnet. Diese Simulationen haben das Resultat bestätigt.

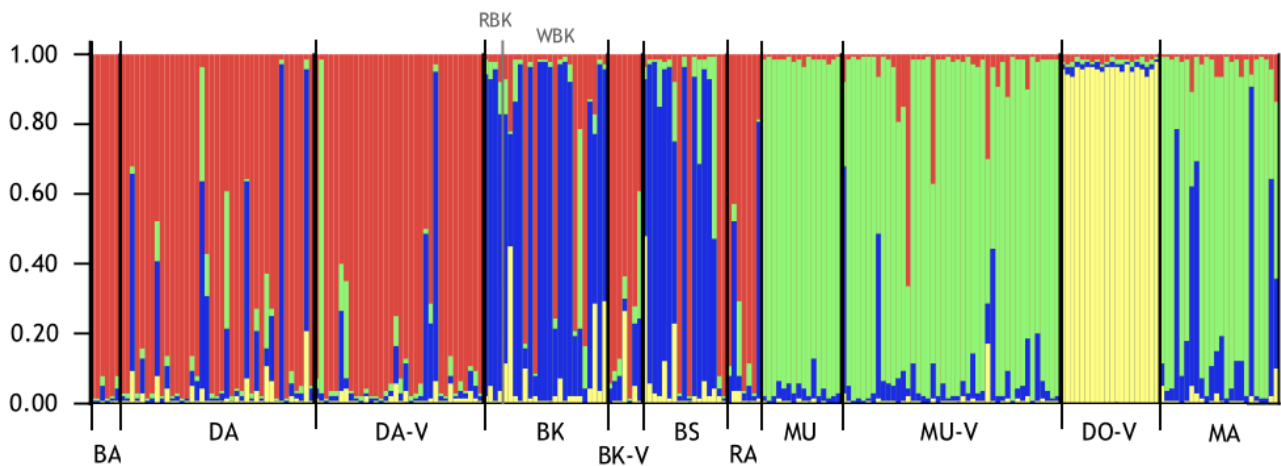


Abbildung 3-1: Structure-Plot, der die unterschiedlichen Populationen des Bodensee-Einzugsgebietes mit den Nasenpopulationen der Donau und der Murg vergleicht (k = 4, Burnin = 50'000, MCMC = 500'000; BA = Bregenzerrach, DA = Dornbirnerach, BK = Binnenkanäle CH, BS = Bampfen/Schussen, DO = Donau, MU = Murg, MA = Main; Endung -V bezieht sich auf Datenherkunft der Studie von Vonlanthen et al 2009).

Die Analyse der Ergebnisse führt zu den folgenden Beobachtungen:

- Der F_{ST} -Wert zwischen den Nasen-Populationen der Dornbirnerach und den Binnenkanälen ist mit 0.046 moderat, aber signifikant (Tabelle 3-2). Die Auswertungen mit der Software Structure zeigen nun, dass die Populationen der Binnenkanäle 2017-2019 (blau) und der Dornbirnerach (rot) unterschiedlich gruppieren. Dies stützt die Resultate der F_{ST} -Berechnung. Es handelt sich hier unserer Einschätzung nach doch um zwei genetisch unterscheidbare Populationen. Es werden aber auch Individuen gefunden, die nicht eindeutig einer der beiden Populationen zugewiesen werden. Die Nasen des Schweizer Binnenkanalsystems waren 2009 näher an den Dornbirnerach als 2020. Auch die F_{ST} -Werte zeigen dies.
- Die Nasen des Schussen-Systems sowie des Schweizer Binnenkanalsystems gruppieren zusammen - die Nasen der beiden Standorte sind sich also genetisch ähnlich. Auch der F_{ST} -Wert zwischen den beiden Populationen liegt mit 0.035 im schwachen Bereich, war aber auch signifikant. Das Programm Structure scheint hier also statistisch nicht in der Lage zu sein, die geringeren genetischen Unter-

schiede aufzulösen. Die Gründe für diese genetische Ähnlichkeit können nicht eruiert werden, insbesondere da kein Besatz aus dem Schussen-System in Rheintaler Gewässer erfolgt ist. Eine mögliche Erklärung wäre die Migration von Nasen aus dem Schussen-System in die Rheinzuflüsse. Interessanterweise wird dies aber nicht in der Dornbirner- oder Bregenzerach beobachtet. Hier besteht also noch Forschungsbedarf.

- Zudem stützt das Ergebnis der Structure-Simulationen die Erkenntnis, dass es sich bei den Dornbirnerach-Nasen von 2009 und 2015 um dieselbe Population handelt. Dies gilt auch für die Murg-Population. Die Daten sind also vergleichbar.
- Die Main- und Murg-Nasen gruppieren gemäss den Structure-Simulationen in der gleichen Gruppe. Die genetischen Unterschiede ($F_{ST} = 0.033$ resp. 0.034) zwischen den untersuchten Populationen sind zu gering, so dass Structure statistisch nicht in der Lage ist, die genetischen Unterschiede aufzuschlüsseln.
- Trotz jahrelangem Besatz aus dem Main-Einzugsgebiet scheinen die Nasen des Schussen-Systems eine eigenständige genetische Population zu bilden.

Antwort | Die Ergebnisse (Structure und F_{ST}) zeigen, dass die Populationen mit einem ausreichenden Stichprobenumfang allesamt genetisch unterschieden werden können. Dies legt nahe, dass diese Populationen heute zu einem grossen Teil reproduktiv isoliert voneinander sind. Die Gründe für diese Isolation können im Rahmen dieser Studie nicht eruiert werden. Das Ergebnis ist jedoch überraschend. Insbesondere, da in Studien aus der Schweiz und Deutschland gezeigt wurde, dass Nasen über weite Distanzen innerhalb eines Einzugsgebiets nicht genetisch voneinander unterschieden werden können^[7, 8]. Ob der Bodensee als natürliche Wanderbarriere wirkt, ist eine unter mehreren Hypothesen, die dieses Ergebnis erklären könnten.

So lange nicht geklärt ist, ob diese reproduktive Isolation natürliche oder anthropogene Ursachen hat, sollte die in dieser Studie festgestellte populationsgenetische Struktur im Rahmen der Besatz-Bewirtschaftung der Bodensee-Nasen berücksichtigt werden. Bei zukünftigen Besatzmassnahmen sollten die unterschiedlichen Populationen möglichst getrennt bewirtschaftet werden, damit die genetische Vielfalt der einzelnen Populationen und insbesondere mögliche lokale Anpassungen erhalten und gefördert werden.

Die Nasen-Populationen der einzelnen Bodensee-Zuflüsse sollten deshalb als eigenständige Bewirtschaftungseinheiten behandelt werden. Dies gilt erwiesenermassen für das Schussen-System, die Dornbirnerach und das Schweizer Binnenkanalsystem. Diese Schlussfolgerung gilt für alle Besatzmassnahmen, die in Populationen getätigt werden, die noch über eine minimale lokale Populationsgrösse verfügen. Aus der Bregenzerach, der Rotach sowie der Leiblach liegen (noch) zu wenige Proben vor, um Rückschlüsse ziehen zu können. Auf Besatz mit standortfremden Nasen sollte im Bodenseeeinzugsgebiet daher aufgrund der Ergebnisse dieser Studie vorsichtshalber verzichtet werden, zumindest so lange nicht alle Populationen genauer untersucht werden konnten.

Frage 4 | Können genetische Konsequenzen der Besatzaktionen, der letzten Jahrzehnte, durch die Untersuchungen nachgewiesen werden?

Mit dem Programm Structure^[15] wurden in einem weiteren Schritt ausschliesslich die Bodenseepopulationen verglichen, um zu sehen, ob einzelne Tiere einer Population einer anderen genetischen Gruppen zugeordnet werden. Durch die Reduktion der Anzahl untersuchten Population wird die statistische Stärke der Analyse in der Unterscheidung nah verwandter Populationen erhöht. Die Resultate der Structure-Simulationen sind in Abbildung 3-2 dargestellt ($k=2$, Burnin=50'000; MCMC=500'000). Es wurden mehrere k -Werte gerechnet (2-5). Anhand der Ergebnisse wurde entschieden, welches k die schlüssigsten Ergebnisse liefert. Dieses Resultat wurde zusätzlich mit gleicher Stichprobengrösse pro Population ($k=2$, $n=42$ pro Pop.) durchgerechnet. Diese Simulationen haben das Resultat bestätigt.

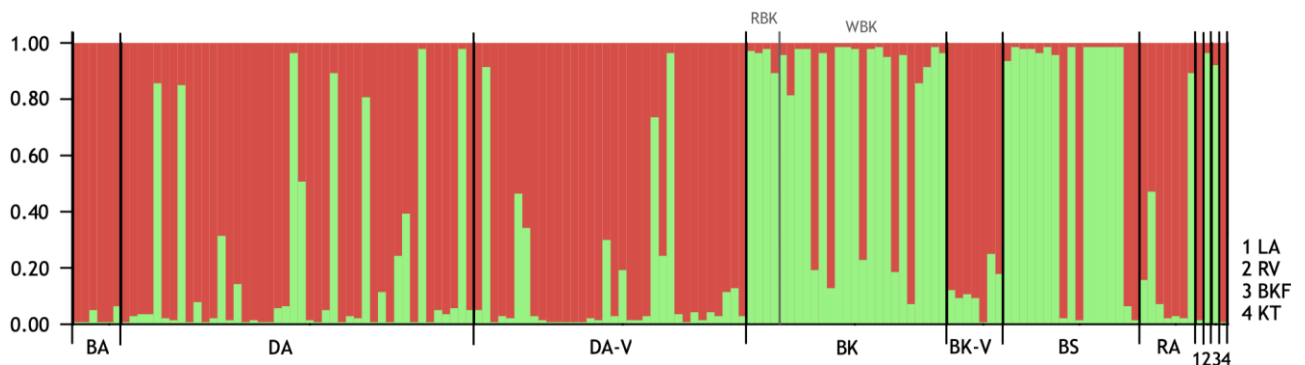


Abbildung 3-2: Structure-Plot, der die unterschiedlichen Populationen, die mit Fischen aus der Dornbirnerach besetzt wurden, vergleicht ($k=2$, Burnin = 50'000, MCMC = 500'000; BA = Bregenzerach, DA = Dornbirnerach 2021, DA-V = Dornbirnerach 2009, BK = Binnenkanäle CH 2021, BK-V = Binnenkanäle 2009, BS = Bampfen/Schussen, RA = Rotach, LA = Leiblach, RV = Rheinvorland Fussach, BKF = Binnenkanäle FL, KT = Konstanzer Trichter).

Die Betrachtung der Ergebnisse lässt folgende Schlüsse zu:

- Es zeigt sich, dass Structure heute zwei genetische Gruppen im Bodenseegebiet differenzieren kann. Diese gruppieren je um die Populationen der Dornbirnerach (BA, DA, DA-V, BK-V, RA, LA, KT) und der Binnenkanäle/Schussen (BK, BS, RV, BKF). Dies im Gegensatz zu den F_{ST} Analysen, die weitere Populationen als genetisch differenziert aufschlüsseln. Mehr genetisch differenzierbare Populationen kann Structure nicht auftrennen.
- Einzelne Fische aus den Populationen der Dornbirnerach (DA) gruppieren jeweils mit der genetischen Gruppe Binnenkanäle/Schussen und einzelne Fische der Populationen Binnenkanäle/Schussen (BK, BS) gruppieren mit der genetischen Gruppe der Dornbirnerach. Sowohl Besatzmassnahmen als auch natürliche Wanderungen können dieses Ergebnis erklären. Ob die Fische der Binnenkanäle, die mit den Nasen der Dornbirnerach gruppieren, aus den Besatzmassnahmen der Dornbirnerach stammen, bleibt offen. Es kann nicht eindeutig zwischen fehlender statistischer Aussagekraft, erfolgreichen Besatzmassnahmen oder natürlichen Wanderungen unterschieden werden. Klar ist, dass die Nasen der Binnenkanäle nicht ausschliesslich aus dem Laichfischfang der Dornbirnerach-Nasen abstammen können. Dies, weil die genetischen Unterschiede zu den Proben von 2009 eher klein sind und heute in den Binnenkanälen eine genetisch differenzierbare Population nachgewiesen wird. Die Nasen müssen sich folglich anderswo natürlich rekrutiert haben.
- Anhand der F_{ST} -Werte war es nicht zu erwarten, dass die Nasen der Binnenkanäle und der Schussen der gleichen genetischen Gruppen zugewiesen werden. Wir haben deshalb zusätzlich die genetische Zuweisung für Nasen des Schussen-Systems ausschliesslich mit den anderen Populationen des Bodenseege-

biets berechnen lassen. Jedoch konnte keine zusätzliche Population identifiziert werden. Mit nur 16 Individuen ist die statistische Aussagekraft gering und Structure kann vermutlich eine genetisch differenzierte Population mit niedrigem F_{ST} nicht erkennen (vgl. F_{ST} -Werte Tabelle 3-2). Es ist nicht auszuschließen, dass eine natürliche Wanderung von Nasen aus dem Alpenrhein über den Bodensee ins Schussen-System oder umgekehrt möglich ist, so dass sich die Nasen dieser beiden Gewässersysteme in einzelnen Jahren gemeinsam fortpflanzen. Es könnte aber auch sein, dass die beiden Populationen durch die ehemals durchgeführten Besatzmassnahmen beeinflusst wurden. Da die Main Populationen und die Murg Population genetisch recht ähnlich sind, könnte auch dies zum beobachteten Bild geführt haben.

- Irritierend ist die Tatsache, dass die Proben aus den Binnenkanälen 2009 und 2020 nicht der gleichen genetischen Gruppe zugewiesen werden. Die Proben aus der früheren Studie gruppieren eindeutig mit der Dornbirnerach-Population. Warum sich die Population heute genetisch unterscheidet, kann nicht abschliessend geklärt werden. Die Binnenkanäle wurden in den letzten Jahrzehnten ausschliesslich mit Dornbirnerach-Nachkommen besetzt.
- Zudem werden heute in allen Population Individuen mit geringen Anteilen der genetischen Gruppe der Murg berechnet (Abbildung 4.1). Die F_{ST} -Werte zwischen der Murg (Main)-Population und den Bodenseepopulationen sind insgesamt auch eher mässig, insbesondere was die Populationsgruppe Bampfen/Schussen und Binnenkanäle betrifft. Es besteht folglich eine gewisse Wahrscheinlichkeit, dass Murg- bzw. Main- Gene über frühere Besatzmassnahmen zu den Bodensee-Nasen fanden. Seit der 1990er Jahre wurden jedoch keine Nasen mehr aus der Murg besetzt (pers. Auskunft M. Kugler). Auch im Schussen-System wurde der Besatz mit aus dem Maingebiet bezogenen Nasen bereits vor 2010 wieder eingestellt (pers. Auskunft U. Dußling).

Antwort | Der Einfluss der älteren Besatzmassnahmen mit Nasen aus der Murg und aus dem Main ist in der heutigen genetischen Differenzierung der Populationen und ihrer genetischen Zuweisung erkennbar. Die Nasen, die heute in den Binnenkanälen vorgefunden werden, stammen nicht ausschliesslich von den Besatzmassnahmen mit Nachkommen der Dornbirnerach-Nasen ab. Ein Grossteil der untersuchten Individuen hat sich aus einer genetisch eigenständigen Population natürlich rekrutiert.

Aus populationsgenetischer Sicht wird empfohlen, zukünftig auf Besatzfische aus anderen Teileinzugsgebieten zu verzichten. Dies zumindest so lange, wie lokale Populationen nicht ausgestorben sind. Auf einen Besatz aus Populationen, die genetisch differenzierbar sind, sollte ebenfalls verzichtet werden. Damit bleiben die lokalen genetischen Anpassungen der Nasen erhalten. Im Rahmen von Wiederansiedlungsversuchen sollten möglichst Nasen aus geografisch nah gelegenen und hydromorphologisch vergleichbaren Gewässern verwendet werden.

Zudem ist zu beachten, dass Nasen natürlicherweise bei der Wanderung zu den Laichgebieten sehr stark streuen. Dies steht im Gegensatz etwa zu den Salmoniden, die sich sehr standorttreu verhalten. Das Verhalten der Nasen führt zu eher geringeren genetischen Unterschieden, wie sie insbesondere im Rheineinzugsgebiet festgestellt werden konnten^[6, 7]. Es kann daher davon ausgegangen werden, dass sich Nasen sehr effizient ausbreiten können, sofern die Umweltbedingungen das Erreichen der Laichgebiete ermöglichen und die morphologischen Eigenschaften des Gewässers vor Ort es erlauben.

Wo immer möglich, sollte deshalb die natürliche Wiederbesiedlung gefördert werden. Dies kann beispielsweise durch Vernetzungsmassnahmen und Lebensraumverbesserungen erreicht werden. Wenn dies nicht möglich ist und die lokale Population ausgestorben ist, können Wiederansiedlungen (Initialbesatz) in Betracht gezogen werden. Diese sind allerdings nur dann sinnvoll, wenn die anthropogenen Ursachen und Belastungen, die zum Aussterben der lokalen Population geführt haben, behoben wurden.

4 Literatur

1. Rey, P., J. Ortlepp, und A. Becker, *Die Nase (Chondrostoma nasus) im Einzugsgebiet des Bodensees. Grundlagenbericht für internationale Massnahmenprogramme*, HYDRA, Editor. 2019, IBKF.
2. Dönni, W. und L. Spalinger, *Erhaltung und Förderung der Wanderfische in der Schweiz: Zielarten, Einzugsgebiete, Aufgaben*, in *Expertenbericht im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt BAFU*. 2017: Ittingen.
3. Zbinden, S., D. E., und D. Hefti, *Monitoring der Nase (Chondrostoma nasus) in der Schweiz*. 2005, Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft BUWAL: Bern.
4. Baer, J., S. Blank, C. Chucholl, U. Dußling, und A. Brinker, *Die Rote Liste für Baden-Württembergs Fische, Neunaugen und Flusskrebse*. 2014, Ministerium für Ländlichen Raum und Verbraucherschutz Baden-Württemberg, Stuttgart. p. 64.
5. **Effenberger, M., J. Oehm, M. Schubert, U. Schliewen, und C. Mayr, *Rote Liste und Gesamtartenliste Bayern - Fische und Rundmäuler*. 2021, Bayerisches Landesamt für Umwelt [Hrsg.]: Augsburg. p. 50.**
6. Vonlanthen, P., A. Hudson, und O. Seehausen, *Genetische Differenzierung und lokale Anpassung der Nasenpopulationen in der Schweiz*, EAWAG, Editor. 2009, Bundesamt für Umwelt, BAFU: Kastanienbaum.
7. Wetjen, M., D. Hübner, O. Seehausen, und R. Schulz, *Genetic diversity of endangered Chondrostoma nasus in the River Rhine system: Conservation genetics considerations on stocking and reintroduction*. Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems, 2020(421): p. 25.
8. Hudson, A.G., P. Vonlanthen, und O. Seehausen, *Population structure, inbreeding and local adaptation within an endangered riverine specialist: the nose (Chondrostoma nasus)*. Conservation genetics, 2014. 15(4): p. 933-951.
9. Spalinger, L. und D. Hefti, *Nachhaltiger Fischbesatz in Fließgewässern. Rahmenbedingungen und Grundsätze.*, in *Umwelt-Wissen Nr. 1823*, BAFU (Hrsg.), Editor. 2018, Bundesamt für Umwelt BAFU: Ittingen. p. 42.
10. De Lamballerie, X., C. Zandotti, C. Vignoli, C. Bollet, und P. De Micco, *A one-step microbial DNA extraction method using "Chelex 100" suitable for gene amplification*. Research in microbiology, 1992. 143(8): p. 785-790.
11. Hulce, D., X. Li, T. Snyder-Leiby, und C.J. Liu, *GeneMarker® genotyping software: tools to increase the statistical power of DNA fragment analysis*. Journal of biomolecular techniques: JBT, 2011. 22(Suppl): p. S35.
12. Goudet, J., *FSTAT (version 2.9.4.), a program (for Windows 95 and above) to estimate and test population genetics parameters*, D.o.E.a. Evolution, Editor. 2003, University of Lausanne: Dorigny.
13. Rousset, F., *Genepop version 4.7.0*. 2017, University of Montpellier.
14. Excoffier, L., *Arlequin Version 3.5. An Integrated Software Packe for Population Genetics Data Analysis*, S.I.o. Bioinformatics, Editor. 2015, University of Bern: Bern.
15. Pritchard, J.K., M. Stephens, und P. Donnelly, *Inference of population structure using multilocus genotype data*. Genetics, 2000. 155(2): p. 945-959.

16. Earl, D.A., *STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method*. Conservation genetics resources, 2012. 4(2): p. 359-361.
17. Largiadèr, C.R. und D. Hefti, *Genetische Aspekte des Schutzes und der nachhaltigen Bewirtschaftung von Fischarten*. 2002.
18. Vonlanthen, P. und D. Hefti, *Genetik und Fischerei. Zusammenfassung der genetischen Studien und Empfehlungen für die Bewirtschaftung*. 2016, Bundesamt für Umwelt (BAFU): Ittingen. p. 90.