

## Morphologische und genetische Vielfalt bei den Forellenpopulationen (*Salmo trutta* L.) Norwegens

JOHANNES SCHÖFFMANN

Lastenstraße 25, A-9300 St. Veit/Glan, E-Mail: [j.schoeffmann@easyline.at](mailto:j.schoeffmann@easyline.at)

### Abstract

#### Morphological and genetic diversity among brown trout (*Salmo trutta* L.) populations in Norway

Norwegian trout populations can be divided into two groups – land-locked populations and coastal populations. The coastal trout vary from freshwater resident trout to partially migratory stocks to almost entirely anadromous populations. Land-locked populations have been separated from coastal populations by insurmountable waterfalls, which have been formed due to post-glacial rebound. Most of land-locked trout are descendants of the first trout to colonize the rivers and lakes, fish that were established immediately after the last glacial period. Two land-locked trout morphs with atypical and distinct coloration and spotting patterns have been described in the last century: the marmorated trout from the Otra River, and the fine-spotted trout from two lakes of the Hardangervidda plateau. Several of larger Norwegian lakes have populations of fast-growing brown trout, which feed almost exclusively on forage fish (inland smelt and vendace) and migrate up the inflowing rivers to spawn. The *hunder* trout of Lake Mjøsa is the biggest one of these lake brown trout, reaching weights up to 20 kg.

In parts of Norway many of the original populations of brown trout have been lost or severely reduced as a result of acid precipitation, organic water pollutions, or river regulations. At some locations the genetic characteristic of wild populations has been changed because of artificial stocking with hatchery strains, transplantations or escapes from fish farms.

### Einleitung

Skandinavien war bis vor 10.000 Jahren mit Eis bedeckt. Das Abschmelzen der Eismassen, die die Erdkruste niedergedrückt hatten, führte zu einer langsamen Anhebung der skandinavischen Halbinsel um 800 m. Anfangs wurde die postglaziale Landhebung noch durch den Anstieg des Meeresspiegels mehr oder minder ausgeglichen. Allmählich entstanden hohe Wasserfälle, die die zuerst zugewanderten Forellenpopulationen von den später nachfolgenden isolierten. Nach dem Rückzug der Eisdecke stiegen die Temperaturen rapide an und lagen während der folgenden 6000 Jahre bis zu 3 °C über dem heutigen Durchschnitt. Nach einer erneuten Abkühlung, die etwa 1000 Jahre anhielt, folgten wärmere und kühlere Perioden mit den tiefsten Temperaturen während der kleinen Eiszeit (ca. 1550 bis 1850). Die Lebensräume und Wanderrouten der Forellen waren im Verlauf der postglazialen Perioden erheblichen Veränderungen unterworfen. Das Verbreitungsgebiet der Forellen wurde wiederholt reduziert, wodurch es zu Populationsengpässen oder zur Auslöschung von Populationen mit anschließender Wiederbesiedelung vieler Gewässer kam. Diese Dynamik beeinflusste maßgeblich die genetische Vielfalt der skandinavischen Forellen (Skaala, 1992b).

Die Forellenpopulationen Norwegens können nach ihrer geografischen Verbreitung in zwei Gruppen geteilt werden:

- a) Populationen aus isolierten Binnengewässern, wo natürliche Barrieren (Wasserfälle) den Zugang vom Meer verhindern.
  - b) Populationen aus Gewässern mit Zugang vom und zum Meer.
- Auch wenn diese Einteilung im gesamten Verbreitungsraum der anadromen Wanderform (Meerforelle) Anwendung findet, ist sie in Norwegen aufgrund der markanten Landhebung von besonderer Bedeutung.

### Populationen der isolierten Binnengewässer

Unter den Binnenpopulationen Norwegens gibt es eine Forellenform mit atypischem Farbmuster, die nur in gewissen Abschnitten des Otra-Flusses vorkommt. Die außergewöhnliche Variabilität der Färbung innerhalb dieser Population ist schon seit mehr als 100 Jahren bekannt. Neben Individuen mit normaler Fleckenzeichnung, also mit roten und schwarzen Flecken, findet man Exemplare mit einer marmorierten Zeichnung, ähnlich der Marmorforelle (*Salmo marmoratus*) aus dem adriatischen Raum, zusammen mit einer großen Anzahl von Übergangsformen. Die Häufigkeit der verschiedenen Farbvarianten unterscheidet sich je nach Lokalität. Während an einigen Flussabschnitten die atypische Form völlig fehlt, dominiert sie an anderen Plätzen. Die Otra ist ein 245 km langer Fluss in Südnorwegen. Sie entspringt im oberen Setestal, durchfließt einige Seen und mündet bei Kristiansand in die Nordsee. Nur wenige Kilo-



Abb. 1: Marmorierte Forelle (280 mm) aus der Otra (Südnorwegen)



Abb. 2: Forelle (260 mm) mit gewöhnlicher Fleckenzeichnung aus der Otra

meter von der Mündung entfernt, bildet der Wasserfall Vigelandsfossen eine natürliche Barriere für vom Meer aufsteigende Fische. Mehrere Hypothesen zur Erklärung des Auftretens der marmorierten Form wurden aufgestellt. Zwei Hypothesen erklären die marmorierte Forelle der Otra als Hybrid zwischen zwei Arten: die erste zwischen der heimischen Forelle und dem eingesetzten Bachsaibling (*Salvelinus fontinalis*), die zweite zwischen Forelle und dem in der Otra ansässigen Binnenlachs (*Salmo salar*). Beide Theorien konnten widerlegt werden. Genetische Untersuchungen deuten darauf hin, dass die Otra sukzessive von zwei oder mehreren verschiedenen Linien des Atlantikstammes besiedelt wurde, die sich im Laufe der Zeit vermischten (Skaala & Solberg, 1997). Das ungewöhnliche Farbmuster repräsentiert demnach lediglich eine genetisch veranlagte Aberration.

Nördlich des Ursprungs der Otra befindet sich das Hardangervidda-Plateau, die größte Hochebene Europas. An seinem nördlichen Rande liegen die Seen Svartavasstjønn (50 ha) und Svartavatn (120 ha) ziemlich isoliert und abgelegen in der Quellregion eines Flusssystemes, das über einen der größten Flüsse Norwegens, den Numendalslågen, in den Skagerrak entwässert. In den zwei durch einen etwa ein Kilometer langen Flusslauf verbundenen Seen leben drei morphologisch unterschiedliche Forellenformen. Eine Form zeigt eine ungewöhnlich hohe Anzahl winziger schwarzer Flecken an den Seiten, am Rücken und an den Kiemendeckeln, an der Rücken- und an der Fettflosse, teilweise auch an der Schwanzflosse. Rund um die Pupille des Auges befinden sich 4 bis 7 schwarze Flecken. Die zweite Form besitzt eine normale Anzahl großer schwarzer Flecken an den Flanken und an den Kiemendeckeln, keine schwarzen Flecken um die Pupille und gleicht somit den Forellen benachbarter Seen. Die dritte Form stellt eine Zwischenstufe dar, mit großen Flecken entlang der Seiten und mehreren Flecken um die Pupille.



**Abb. 3:** Nachzucht der kleingefleckten Forelle aus dem See Svartavasstjønn im Aquarium vom Hardangervidda Natursenter in Eidfjord

Ähnlich wie für die Situation in der Otra nimmt man auch hier an, dass zwei verschiedene genetische Linien einwanderten, wobei die Form mit den kleinen Flecken einem älteren Stamm angehört, der bald nach dem Rückzug der Eismassen vor etwa 9000 Jahren am Plateau ansässig wurde. Diese Form macht im Svartavasstjønn 35% der Population aus, im Svartavatn nur 16%. In den letzten Jahrzehnten hat sich ihr Bestand stark verringert, wodurch man heute bestrebt ist, diese Form durch künstliche Nachzucht vom Aussterben zu bewahren. Erstmals berichtet der Zoologe Iacob D. Sømme, der viele Jahre lang die Forellen Norwegens studierte, 1941 über die klein gefleckte Forelle, die zu jener Zeit noch in einigen anderen Seen der Region vorkam. Die Bedrohungen für den Fortbestand sind unterschiedlicher Natur. Das Laichareal beschränkt sich auf weniger als 20 m<sup>2</sup>, und der saure Niederschlag senkt den pH-Wert oft unter 5,0, was besonders für Jungfische tödlich ist. Durch den Besatz mit Bachforellen aus Zuchtanstalten in die Gewässer der Region besteht die Gefahr der genetischen Veränderung der ursprünglichen Populationen und der Übertragung von Krankheiten. Außerdem setzte man in einige Gewässer flussabwärts Elritzen und Seesaiblinge ein, die dort zuvor nicht heimisch



**Abb. 4:** Eigentümlich gefärbte Forelle aus einem der unzähligen Seen des Hardangervidda-Nationalparks

waren. Beide Arten treten mit den Forellen in Nahrungskonkurrenz und könnten bei ihrem Vordringen die Forellenbestände am Hardangervidda weiter beeinträchtigen (Skaala & Jørstad, 1987; Skaala & Jørstad, 1988; Skaala et al., 1991). Forellen mit vielen kleinen schwarzen Flecken an den Seiten und an den Kiemendeckeln, nicht jedoch am Rücken, kennt man auch aus dem Atlantikbecken Marokkos (Schöffmann, 1993). Eine weit größere Ähnlichkeit mit der norwegischen Form weist indes eine Unterart der amerikanischen Cutthroat-Forellen auf: die sogenannte »Snake River fine-spotted cutthroat trout« (*Oncorhynchus clarki behnkei*), die nur in einem bestimmten Abschnitt des Snake Rivers in Wyoming vorkommt (Behnke, 1992).

Einige der größeren Seen Norwegens beherbergen schnell wachsende Forellenstämme, die sich ausschließlich von Fischen ernähren. Der wohl berühmteste Forellenstamm Norwegens ist die Hunder-Forelle aus dem Mjøsa-See, etwa 80 km nördlich von Oslo. Mit 117 km Länge ist er der größte See in Norwegen und mit einer maximalen Tiefe von 468 m einer der tiefsten Seen Europas. Sein wichtigster Zubringer ist der aus dem Norden kommende Gudbrandsdalslågen, in dem sich der Wasserfall Hunderfossen nur wenige Kilometer oberhalb der Mündung befindet. Die Hunder-Forelle laicht in diesem Fluss und hält sich zur Nahrungsaufnahme hauptsächlich im nördlichen Teil des Sees auf. Mit einer Körperlänge von 55 bis 75 cm ziehen die laichreifen Tiere zwischen Ende Juni und Mitte Oktober mit Hilfe einer Fischleiter bis weit oberhalb des Hundefossen. Die Fischleiter wurde 1966 zugleich mit dem Bau eines Dammes errichtet. Zuvor agierte der Wasserfall als Migrationsbarriere für die kleineren Forellen. Es gibt noch an die 40 weitere Zuflüsse, in welche die Seeforellen zum Laichen aufsteigen. Nahezu jeder dieser Zubringer besitzt einen eigenen Forellenstamm, doch keiner dieser Stämme weist die Großwüchsigkeit der Hunder-Forelle auf, die bis zu 20 kg schwer werden kann. Die Nah-



**Abb. 5:** Juvenile Seeforelle (250 mm) aus einem der kleineren Zuflüsse des Mjøsa, dem größten See Norwegens

rung der adulten Seeforellen besteht in erster Linie aus der im Süßwasser lebenden Form des Stintes (*Osmerus eperlanus*) sowie aus Kleinen Maränen (*Coregonus albula*). Beträchtliche genetische Unterschiede zwischen einzelnen Forellenpopulationen des Sees lassen darauf schließen, dass die postglaziale Besiedelung dieses Areals in mehreren Intervallen stattfand. Flussverbauungen und Besatzmaßnahmen gefährden die genetische Vielfalt der Forellen des Mjøsa (Skaala, 1992a; Jensen & Aass, 2006; Aass et al., 2007). Als eine Bedrohung für die Bestände gilt aber auch die Verschmutzung der Flüsse durch Abwässer aus Haushalten, Industrie und Landwirtschaft in dieser vergleichsweise dicht besiedelten Region Norwegens (Sommer & Cullen, 1982).

### Populationen in den vom Meer zugänglichen Gewässern

Diese sogenannten Küstenpopulationen variieren von ausschließlich stationären Süßwasserformen über gemischte Populationen mit anadromen und stationären Formen bis zu vorwiegend anadromen Populationen. Je nach Gewässer können anadrome und stationäre Tiere separate oder gemeinsame Laichplätze benutzen. Wenn sie am selben Ort laichen, kommen die stationären Weibchen später zur Eiablage. Dadurch wird eine Überlagerung durch die größeren anadromen Weibchen, die tiefere Laichgruben ausheben, vermieden. Meerforellen wachsen schneller als ihre residenten Artgenossen und verfügen über mehr Energie- und Fettreserven zur Gonadenentwicklung, jedoch haben residente Weibchen größere Eier im Vergleich zu gleich großen anadromen Weibchen. Diese Adaption dient offensichtlich dazu, den Konkurrenzkampf der jungen residenten Forellen mit den Nachkommen der meist größeren Meerforellen auszugleichen.

In vielen Flüssen laichen die Meerforellen in den unteren Abschnitten und deren Zuflüssen, während die stationären Forellen die oberen Abschnitte benutzen, wobei es zu einer gewissen Überschneidung in den mittleren Abschnitten kommen kann. Anadrome und residente Forellen, die dieselben Laichareale benutzen sind genetisch ident, gehören also derselben Population an. Genetische Unterschiede bestehen immer zwischen den Populationen verschiedener Flüsse. Allerdings findet ein beschränkter Genfluss zwischen den einzelnen Populationen statt. Der genetische Unterschied vergrößert sich daher mit der geografischen Distanz zwischen den Populationen. Ein bedeutend größerer genetischer Unterschied existiert aber immer zwischen zwei durch unüberwindbare Wasserfälle getrennte Populationen eines Flusses, da die Populationen oberhalb der Barrieren von einer früheren Besiedlungswelle stammen.

Obwohl genetisch verankert, wird das Wanderverhalten auch von Umwelteinflüssen, wie Nahrungsangebot und Populationsdichte in den Flüssen, gesteuert. Je größer das Nahrungsangebot im Süßwasser ist, desto weniger Individuen wandern ins Meer. Der Ernährungsvorteil im Meer bringt größeres Wachstum und höhere Fruchtbarkeit und wird im Allgemeinen mehr von weiblichen Tieren genutzt als von männlichen. Das Alter der ersten Wanderung ins Salzwasser



Abb. 6: Meerforellen beim Laichzug im Suldalsløgen (Westnorwegen)

ser schwankt sowohl innerhalb der Populationen als auch zwischen den Populationen. Langsam wachsende Tiere sind meist älter und größer, wenn sie ins Meer wandern, als schneller wachsende Individuen. In Norwegen, um den 70. Breitengrad, wandern die Forellen mit einem Alter von 4 bis 6 Jahren ins Meer, im südlichen Norwegen (50. bis 60. Breitengrad) in der Regel mit 2 bis 3 Jahren, ebenso in Dänemark und auf den Britischen Inseln. In Frankreich und in Spanien findet die erste Meerwanderung gewöhnlich im Alter von 1 bis 2 Jahren statt. Die Tiere bleiben bis zum Eintritt der Geschlechtsreife im Meer, in Norwegen 3 bis 4 Jahre, in Frankreich und Spanien nur 1 bis 2 Jahre. Die Lebensdauer der Meerforellen nimmt mit steigenden Wassertemperaturen ab. In südlichen Gewässern ( $43\text{--}50^\circ\text{N}$ ) werden die meisten Meerforellen nicht älter als 5 Jahre, im Norden ( $68\text{--}70^\circ\text{N}$ ) leben sie ungefähr 10 Jahre (Jonsson & Jonsson, 2006).

Im Meer nehmen die Forellen eine für pelagisch lebende Fische typische Tarnfärbung an, mit silbrigen oder silbrig-grauen Flanken, dunklem Rücken, weißem Bauch und schwarzer Fleckenzeichnung. Die Entfernungen, die Forellen im Salzwasser zurücklegen, sind sehr unterschiedlich. Manche Tiere halten sich nur in der Flussmündung auf, andere bewegen sich im Küstenbereich, einige schwimmen sogar hunderte Kilometer über das offene Meer. In Norwegen bleiben die Meerforellen meist in den Fjorden.

Der Effekt des sauren Niederschlages wirkte sich im Süden Norwegens besonders schlimm aus. Der Untergrund besteht größtenteils aus Granit mit wenig Pufferkapazität. Daher gingen in dieser Region viele Meerforellen- und so gut wie alle Lachspopulationen verloren. Ein Regierungsprogramm zur Wiederherstellung akzeptabler pH-Werte startete im Jahre 1987. Das Einbringen von Kalkmergel erwies sich als erfolgreich, und einige fischlere Gewässer erhielten so wieder einen guten Forellenbestand. Die Restaurierung der Meerforellenpopulationen geschah oft ohne menschliche Unterstützung durch Besatz, sondern allein durch natürliche Zuwanderung aus Populationen benachbarter Flüsse. Vor allem in den größeren Flüssen konnten die Forellen im Gegensatz zum Lachs der Versauerung standhalten. Seit dem Kalken der Gewässer konnte auch wieder der Lachs angesiedelt werden (Knutson et al., 2001).

Aus Netzgehegen und Fischfarmen entkommene domestizierte Forellen bedeuten, ähnlich wie beim Lachs, eine Gefahr für die wilden Bestände der Meerforellen, da neben der Übertragung von Parasiten und Krankheiten der genetische Einfluss durch die Hybridisation Nachteile für die Fitness der Nachkommen bringen kann (Skaala et al., 1996).



**Abb. 7:** Atlantischer Lachs beim Aufstieg im Laerdalselva, einem der besten Lachsflüsse Norwegens. Lachse und Meerforellen unterscheiden sich allein schon durch die Anordnung der Fleckenzeichnung, die sich beim Lachs nur auf die obere Körperhälfte beschränkt, hingegen bei der Meerforelle weit unter die Seitenlinie reicht.

## LITERATUR

- Aass, P., P. Sondrup Nielsen & A. Brabant, 2007. Effects of river regulation on the structure of a fast-growing brown trout (*Salmo trutta* L.) population. *Regulated Rivers: Research & Management*, 3 (1): 255–266.
- Behnke, R. J., 1992. Native Trout of Western North America. American Fisheries Society Monograph 6.
- Jensen, A. J. & P. Aass, 2006. Migration of fast-growing population of brown trout (*Salmo trutta* L.) through a fish ladder in relation to water flow and water temperature. *Regulated Rivers: Research & Management*, 10 (2–4): 217–228.
- Jonsson, B. & N. Jonsson, 2006. Life history of the anadromous trout *Salmo trutta*. In: *Sea Trout, Biology, Conservation and Management* (G. S. Harris & N. J. Milner, Eds.). Proceedings of the 1<sup>st</sup> International Sea Trout Symposium, July 2004, Cardiff, Wales, UK. Blackwell Publishing, Oxford, 196–223.
- Knutsen, H., J. A. Knutsen & P. E. Jorde, 2001. Genetic evidence for mixed origin of recolonized sea trout populations. *Heredity*, 87: 207–214.
- Schöffmann, J., 1993. Autochthone Forellen (*Salmo trutta* L.) in Nordafrika. *Österreichs Fischerei*, 46: 146, 164–169.
- Skaala, Ø. & K. E. Jørstad, 1987. Fine-spotted brown trout (*Salmo trutta*): its phenotypic description and biochemical genetic variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 1775–1779.
- Skaala, Ø. & K. E. Jørstad, 1988. Inheritance of the fine-spotted pigmentation pattern of brown trout. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 35: 295–304.
- Skaala, Ø., K. E. Jørstad & R. Borgstrøm, 1991. Fine-spotted brown trout: genetic aspects and the need for conservation. *Journal of Fish Biology*, 39: 123–130.
- Skaala, Ø., 1992a. Genetic population structure of Norwegian brown trout. *Journal of Fish Biology*, 41: 631–646.
- Skaala, Ø., 1992b. Genetic variation in brown trout *Salmo trutta* L., and application of genetic markers in studies of gene flow from cultured populations. Dr. scient. thesis, University of Bergen, Norway, 98 pp.
- Skaala, Ø., K. E. Jørstad & R. Borgstrøm, 1996. Genetic impact on two wild brown trout (*Salmo trutta* L.) populations after release of reared non-native spawners. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 2027–2035.
- Skaala, Ø. & G. Solberg, 1997. Biochemical genetic variability and taxonomy of marmorated Salmonid in the River Otra, Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 73: 3–12.
- Sømme, I. D., 1941. *Ørretboka*. Jakob Dybwads forlag, Oslo.
- Sommers, L. M. & B. T. Cullen, 1982. River-water pollution in Norway: some regional environmental policy implications. *The Professional Geographer*, 34: 208–219.

# Das Moostierchen *Pectinatella magnifica* in Österreich

CHRISTIAN BAUER<sup>1</sup>, JOHANNA MILDNER<sup>2</sup>, IRENA ŠETLÍKOVÁ<sup>3</sup>

- 1) Bundesamt für Wasserwirtschaft, Ökologische Station Waldviertel, Gebharts 33, 3943 Schrems  
2) Kärntner Institut für Seenforschung, Wissenschaftliches Forschungsinstitut, Kirchengasse 43, 9020 Klagenfurt  
3) Südböhmische Universität in České Budějovice, Fakultät für Landwirtschaft, Studentská 13, 37005 České Budějovice

## Abstract

### The bryozoan species *Pectinatella magnifica* in Austria

The bryozoan species *Pectinatella magnifica* (Leidy) is native to North America. It was presumably introduced to Europe in the 19<sup>th</sup> century. The first record was reported from Hamburg in 1883 (published in 1884). Meanwhile *P. magnifica* is found in several European countries including Germany and the Czech Republic. The first finding of *P. magnifica* in Austria was reported in autumn 2009 from a carp pond. This pond is situated near the border with the Czech Republic, closely to the area where increased occurrence of *P. magnifica* has been registered since 2003. It is likely that *P. magnifica* was spread by waterfowl from this area to Austria.

Im Herbst des vergangenen Jahres berichtete der Bewirtschafter eines Karpfenteiches von großen, gallertartigen Kugeln (Abb. 1) in einem etwas abgelegenen Teich im nördlichen Waldviertel (Niederösterreich), nahe der Grenze zur Tschechischen Republik. Die Kugeln, deren Konsistenz an Gelatine erinnert, erreichten die Größe eines Fußballes und traten relativ zahlreich im Bereich des Schilfgürtels auf. Die Ökologische Station Waldviertel, ein Institut am Bundesamt für Wasserwirtschaft, barg zwei dieser Gebilde, und mit Hilfe des Kärntner Institutes für Seenforschung gelang es, den fremdartigen Organismus rasch zu bestimmen.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichs Fischerei](#)

Jahr/Year: 2010

Band/Volume: [63](#)

Autor(en)/Author(s): Schöffmann Johannes

Artikel/Article: [Morphologische und genetische Vielfalt bei den Forellenpopulationen \(Salmo trutta L.\) Norwegens 256-262](#)