©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

Wissenschaft

Österreichs Fischerei Jahrgang 63/2010 Seite 300–311

Verschwinden unsere heimischen Reinanken im Mondsee durch den Besatz mit Maränen?

Morphologische, genetische und experimentell-ökologische Untersuchungen

BARBARA PAMMINGER-LAHNSTEINER
Selbständige Biologin, Mühlberg 11, 4890 Frankenmarkt

KATHRIN A. WINKLER
Institut für Zoologie, Karl-Franzens-Universität Graz, Universitätsplatz 2, 8010 Graz

JOSEF WANZENBÖCK
Institut für Limnologie, Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mondseestraße 9, 5310 Mondsee

Abstract

Does the native *Coregonus* form, i.e. "Reinanke", of Lake Mondsee disappear as a result of stocking non native "Maraene"? A morphological, genetic and experimental-ecological study.

Integrity of a native Alpine whitefish population in Lake Mondsee might have been threatened through potential introgression or hybridisation by stocking of non native whitefish of Baltic origin since many decades. Ecological niche differentiation, such as diverging spawning times (November to mid-December for the introduced population, mid-December to mid-January for the native population) could potenially lead to reproductive isolation and prevent hybridisation. To characterise whitefish in Mondsee fourteen morphometric and seven meristic characters were examined, additionally four newly developed tetra-nucleotid microsatellite markers were analysed. In a common garden experiment the spawning activities of the two populations were studied. Both our morphological and genetic data demonstrated considerable variability between the two populations. Characters involving the head of the fish contributed predominantly to the discrimination of the two populations. The genetic data supported also the existence of multiple population units within the lake and were largely congruent with two groups defined by morphological characters. The results of the experimental part generally confirm the reported differences in spawning time of the two groups and suggest a potential mechanism contributing to reproductive isolation. Differences in the onset of spawning of at least one month indicate distinct reactions to triggering factors and genetic rather than environmental control of spawning activity. Our results demonstrate the continued existence of the native Reinanke despite the ongoing stocking of non-native Maraene. We advocate for the protective management of the native fish.

1. Einleitung

Coregonen (*Coregonus sp.*) sind eine weit verbreitete Fischartengruppe der Nordhalbkugel und finden sich in Nordeuropa, Sibirien und Nordamerika. In Zentraleuropa kommen sie natür-

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

licherweise am Nordrand des Alpenbogens vor (Frankreich, Schweiz, Deutschland und Österreich) und gelten als Eiszeitrelikt. Die nacheiszeitliche Wiederbesiedlung der tiefen, kalten Seen Zentraleuropas erfolgte durch eine Stammform, die sich in zahlreiche, unterschiedliche Formen (in der Literatur oft als Stämme, Rassen, Völker oder Unterarten bezeichnet) aufgespalten hat (Steinmann, 1951; Douglas, et al.1999). Im deutschen Sprachgebrauch finden sich die unterschiedlichsten Bezeichnungen für diese Fische. Als gängigste Namen gelten Renken, Reinanken, Felchen oder Maränen. Im weiteren Verlauf des Textes wird die Bezeichnung Reinanken für die im Mondsee ursprünglich (autochthon) vorkommenden Fische verwendet, als Maräne werden die aus dem baltischen Raum stammenden und durch Besatz in den See eingebrachten (allochthonen) Fische bezeichnet. Früher wurden die verschiedenen Formen zur gleichen Art (*Coregonus lavaretus* L.) zusammengefasst und in verschiedene Unterarten unterteilt. Heute werden viele dieser Formen von einigen Autoren als eigene Arten anerkannt, trotzdem ist die Systematik dieser Fische weiterhin umstritten. Nach Kottelat und Freyhof (2007) bzw. Wolfram und Mikschi (2007) gehören die Reinanken des Mondsees zur Art *Coregonus atterensis*, die Maränen werden der Art *Coregonus maraena* zugerechnet.

Generell besetzt diese Fischgruppe unterschiedliche ökologische Nischen, was unter anderem an der aufgenommenen Nahrung, der Aufenthaltstiefe oder ihrer Laichzeit zu erkennen ist. Einsele (1955) beschrieb für die Reinanken der Salzkammergutseen Laichzeiten ab der zweiten Novemberhälfte (Traunsee, Hallstätter See), daran anschließend folgten die Reinanken der Trumer Seen und um die Jahreswende die des Mond- und des Wolfgangsees. Der kleinwüchsige »Kröpfling« des Attersees laichte ab dem 20. Dezember und die normalwüchsige Form ab Mitte Jänner. In der Regel erstreckt sich die Fortpflanzungszeit bei den Reinanken über einen Zeitraum von zwei bis drei Wochen.

In vielen Fällen sind die Unterschiede in der Ökologie von unterschiedlichen morphologischen Merkmalen wie z. B. der Körperform, der Farbe bzw. Pigmentierung oder der Anzahl der Kiemenreusendornen begleitet, und Coregonen sind deshalb für ihre Formenvielfalt bekannt (Steinmann, 1951; Svärdson, 1979; Kottelat und Freyhof, 2007).

Zusätzlich zu den auf natürlichem Wege hervorgerufenen Differenzen übte der Mensch aufgrund ökonomischer Aspekte einen bedeutenden Einfluss auf die Populationsstruktur der Reinanken aus. Die in Europa seit langem ausgeübte Praxis des Besatzes von Seen mit standortfremdem Fischmaterial wurde und wird auch in den Seen des Salzkammergutes ausgeübt (Luczynski und Ritterbusch-Nauwerck, 1995; Douglas und Brunner, 2002). Seit Ende der 1950iger Jahre wird die aus dem baltischen Raum stammende und in Teichwirtschaften im Waldviertel kommerziell gezüchtete Maräne regelmäßig in viele österreichische Seen besetzt. Durch den Besatz entstanden in den betroffenen Seen, so auch im Mondsee, künstliche Zonen der Vermischung (Hybridisierung) beider Formen. Das Ausmaß der Hybridisierung zwischen den ursprünglich vorkommenden Reinanken und dem Fremdmaterial war nicht abschätzbar, und es war unklar, ob der Besatz mit der baltischen Linie nicht zum völligen Zusammenbruch bzw. Verschwinden der ursprünglichen Art führen könnte (Luczynski und Ritterbusch-Nauwerck, 1995). Trotz dieser Unklarheiten unterscheiden ortsansässige Berufsfischer aufgrund des Körperbaues, aber auch der Pigmentierung zwischen der ursprünglichen Reinanke und der besetzten Maräne. In der Arbeit von Ritterbusch-Nauwerck und Lahnsteiner (2005) wurden ebenfalls zwei aktuell vorkommende Populationen beschrieben. Der Körperbau der ursprünglichen Form wird als lang und schlank charakterisiert, die Maräne hingegen zeigte einen kompakteren Körperbau und eine höhere Wachstumsrate, weshalb sie für den Besatz ausgewählt wurde.

Wie eingangs angeführt, unterscheiden sich die verschiedenen natürlichen Reinankenpopulationen der Salzkammergutseen hinsichtlich ihrer Laichzeiten, aber auch die Maränen haben, nach Berichten der Berufsfischer, ihre eigene Laichzeit. Sie beginnen im Mondsee Ende November mit dem Laichgeschäft, d. h. etwa vier Wochen vor den Reinanken. Generell ist die Gonadenreife mit der Tageslänge synchronisiert; auch ein Temperaturrückgang auf 7 °C und darunter könnte ein möglicher Auslöser für das Laichgeschäft sein (Zuromska, 1982; Dabrowski, 1981). Zusammenhänge mit dem Mondzyklus (Brown und Scott, 1994) und der Son-

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

neneinstrahlung (Hartmann, 1984) wurden beschrieben. Nimmt man an, dass sich die Laichzeiten standortfremder Fische an jene der natürlich vorkommenden angleichen, so kann der Besatz mit Fremdmaterial als idealer Modellversuch zur Anpassung der Laichzeiten angesehen werden. Im Mondsee dürfte es nicht (oder nicht vollständig) zu dieser Anpassung gekommen sein, und der nach wie vor bestehende zeitliche Unterschied im Fortpflanzungsgeschehen legt die Vermutung nahe, dass die beiden Populationen einer gewissen Isolation unterliegen bzw. noch keine völlige Vermischung zwischen Reinanken und Maränen stattgefunden hat. Ob diese Hypothese tatsächlich zutrifft, wurde in der vorliegenden Untersuchung geprüft. Diese gliedert sich in eine Studie mit morphologischen und genetischen Analysen zur Ermittlung der Diversität bzw. des Genflusses zwischen den Populationen und in einen experimentellen Teil, in dem die unterschiedlichen Laichzeiten von Reinanken und Maränen untersucht wurden.

2. Material und Methoden

Untersuchungsgebiet: Der Mondsee liegt östlich von Salzburg (47° 51' N, 13° 20' O), seine Seewanne wurde nach der letzten Eiszeit durch Gletscher geformt. Der Mondsee entwässert über die Seeache in den Attersee und über die Ager und die Traun in die Donau. Er liegt an der Grenze zwischen den nördlichen Kalkalpen und der Flyschzone. Hydrologische und morphometrische Daten sind in Tabelle 1 gelistet. Gegenwärtig werden für den Mondsee 20 Fischarten genannt, als Hauptwirtschaftsfische sind die Fische des Formenkreises *C. lavaretus* (d. h. Reinanken und Maränen) und der Seesaibling *Salvelinus alpinus* bekannt (Gassner et al., 2003).

Tab. 1: **Limnologische Eckdaten des Mondsees** (Gassner et al., 2006, Fischdatenbank Austria FDA, BAW, IGF Scharfling)

Meereshöhe (m ü. Adria)	481
Einzugsgebiet (km^2)	247
Seefläche (km^2)	13,8
Maximale Tiefe (m)	68,3
Mittlere Tiefe (m)	36
Seevolumen (10^6 m^3)	496,8
Abfluss (m^3/s)	9,3
Theoretische Wassererneuerungszeit (Jahre)	1,7
Mittlerer Gesamtphosphorgehalt 2009 (mg/m^3)	6,8
Sauerstoffgehalt im Hypolimnion 2009 (mg/l)	8,55
Chlorophyll-a (mg/m^3)	3,2
Mittlere Sichttiefe (m)	5,5
Trophische Klassifizierung	oligo-mesotroph

Probenahme: Insgesamt wurden 108 Fische für die morphologischen und genetischen Untersuchungen in einem Zeitraum von drei Jahren (2005–2008) von drei ortsansässigen Berufsfischern bereitgestellt. Die Fänge erfolgten von Ende November bis Mitte Jänner an drei unterschiedlichen Stellen im Mondsee (Abb. 1). Zur Laichgewinnung wurden die Fische von den Fischern abgestreift; anhand ihres Reifegrades konnten sie in Dezemberlaicher und Jännerlaicher eingeteilt werden. Den beiden Gruppen wurden auch Fische, die im Dezember gefangen, aber noch nicht abgelaicht hatten, bzw. im Jänner gefangen und bereits abgelaicht hatten, zugeordnet. Ein korrektes Einordnen sollte nach der Durchführung der Mikrosatellitenanalyse möglich sein. Im Anschluss daran wurde jedes Individuum fotografiert und mit einer fortlaufenden Nummer versehen. Vierzehn biometrische Messungen und sieben meristische (zählbare) Merkmale wurden auf der linken Seite jedes Fisches erhoben. Für die Gewinnung der DNA zur Durchführung der genetischen Analysen wurde ein Stück der Fettflosse abgetrennt und in 96 % Alkohol fixiert.

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

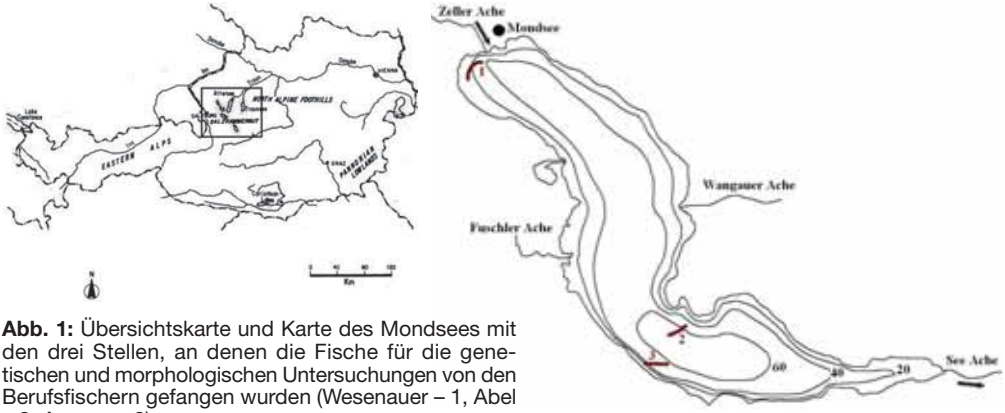


Abb. 1: Übersichtskarte und Karte des Mondsees mit den drei Stellen, an denen die Fische für die genetischen und morphologischen Untersuchungen von den Berufsfischern gefangen wurden (Wesenauer – 1, Abel – 2, Ammer – 3).

Morphologische Analysen:
Die Messung der Körpermerkmale (Abb. 2) erfolgte mit einer elektronischen Schublehre (± 0,1 Millimeter), darüber hinaus wurde die Totallänge jedes Individuums ermittelt. Gezählt wurden die Schuppen der Seitenlinie und die Schuppenreihen oberhalb und unterhalb derselben, die Flossenstrahlen der Rücken-, Brust-, Bauch- und Afterflosse. Jedem Fisch wurde der Kiemenkorb entnommen, im Labor wurde der erste Kiemenbogen der linken Seite des Kiemenkorbes präpariert und unter dem Mikroskop die Kiemenreusendornen gezählt. Die rudimentären Fortsätze gingen ebenfalls in die Untersuchung mit ein.
Die Totallänge der Fische korrelierte positiv mit den morphometrischen Daten, deshalb wurden diese zur weiteren Berechnung als Prozent der Totallänge standardisiert. Um mögliche Unterschiede zwischen den Dezember- und Jännerlaichern ausfindig zu machen, wurde jedes morphologische Merkmal mit dem nichtparametrischen Mann-Whitney-Rangsummentest geprüft. Die Prozentwerte der gemessenen Merkmale und die durch Zählung ermittelten Daten wurden mit einer Hauptkomponentenanalyse analysiert. Diese Analyse dient der Datenreduktion, indem die Variablen (Körpermerkmale) zu Faktoren zusammengefasst werden, welche die Unterschiede im Körperbau am besten beschreiben.

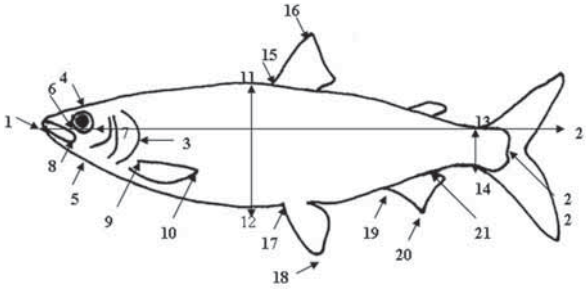


Abb. 2: Skizze der Seitenansicht einer Reinanke mit den gemessenen Merkmalen: Totallänge 1–2, Kopflänge 1–3, Kopfhöhe 4–5, Schnauzenlänge 1–6, Augendurchmesser 6–7, Augenhöhe: Augenzentrum-5, Oberkieferlänge 1-8, Brustflossenlänge 9-10, Körperhöhe 11-12, Höhe des Schwanzstieles 13–14, Rückenflossenlänge 15–16, Bauchflossenlänge 17–18, Analflossenlänge 19–20, Länge des Schwanzstieles 21–22.

Genetische Analysen:
Für die Abschätzung der genetischen Diversität und des Genflusses zwischen den Reinanken und Maränen wurden 18 neue Mikrosatellitenmarker entwickelt (Winkler und Weiss, 2008). Bei dieser Methode werden jene Bereiche der DNA aus dem Zellkern markiert, die eine mehrmalige Abfolge von 1–6 Basenpaaren (Sequenzmotive) aufweisen (meist 10–50 Kopien). Vier von diesen neuen Markern wurden in unserer Studie verwendet und wiesen die Sequenzmotive

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

GACA und GATA auf. Die Vorteile der Mikrosatelliten als DNA-Marker sind ihre gleichmäßige Verteilung im Genom, der ausgeprägte Polymorphismus (zwei Allele oder Genvarianten unterscheiden sich mit hoher Wahrscheinlichkeit voneinander) und der einfache Nachweis mit Hilfe des PCR-Verfahrens (Polymerase-Kettenreaktion zur Vervielfältigung genau definierter DNA-Abschnitte). Aus den in Alkohol fixierten Flossenstückchen wurde die Kern-DNA, dem Standardprotokoll von Sambrook et al. (1989) folgend, extrahiert. Details, die PCR und die Mikrosatellitenmarker betreffend, sind in Winkler und Weiss (2008) publiziert.
Es wurde die genetische Variabilität aufgrund der Anzahl der Allele, der erwarteten Heterozygosität H_E und der beobachteten Heterozygosität H_O und der F_{ST}-Wert bestimmt. Ebenso wurde ein paarweiser Fixationsindex F_{ST} zwischen Dezember- und Jännerlaichern kalkuliert. Ist der F_{ST}-Wert nahe bei 0, liegt nur eine Population vor; geht er gegen eins, unterscheiden sich die Populationen hinsichtlich der untersuchten Merkmale. Zur Differenzierung zwischen den Individuen wurde eine Faktorenanalyse, basierend auf den Alleldistanzen, angewandt.

Experimenteller Teil:
Mittels eines Experimentes sollten die zeitlich versetzten Laichaktivitäten von Reinanken und Maränen demonstriert werden sowie jene Faktoren beschrieben werden, die das Einsetzen der Laichzeit bewirken. Um für beide Formen die gleichen experimentellen Bedingungen zu schaffen, wurden die für das Experiment verwendeten Reinanken aus Eiern von Wildfischen (Jännerlaicher) aus dem Mondsee gezogen. Im Jänner 2005 erfolgte die künstliche Erbrütung von 447 Individuen; diese wurden bis zur Geschlechtsreife in Rundbecken in einer Halle gehältert. Im Jahr 2006 konnten von 12 Rognern (Weibchen) die ersten Eier gewonnen und befruchtet werden. Nach starken krankheitsbedingten Verlusten konnten im Winter 2007/08 lediglich sieben Rogner abgestreift werden. Die Maränen stammten von Individuen aus Teichwirtschaften im Waldviertel ab. Mit solchen Fischen erfolgt auch der regelmäßige Besatz der Seen. Die Nachzucht der Maränen begann zwei Jahre vor den Reinanken. Aus diesem Grund setzte sich die Gruppe der laichreifen Fische für das Experiment aus einigen 1+ (zweisömmrigen) und 2+ (dreisömmrigen) »Erstlaichern« zusammen. Hauptsächlich bestand die Gruppe aber aus 2+ und 3+ (drei- bzw. viersömmrigen) Fischen, die schon zumindest einmal gelaicht hatten (Wiederholungslaicher). Weitere Angaben zu den Fischen sind in Tabelle 2 ersichtlich. Die

Tab. 2: **Charakterisierung der Versuchsfischgruppen für Maränen und Reinanken sowie für die beiden Laichsaisonen.** Angaben getrennt für Erst- und Wiederholungslaicher.

	Erstlaicher				*Wiederholungslaicher*			
	Länge (cm)	Fischgewicht (g)	Eigewicht (g)	n	Länge (cm)	Fischgewicht (g)	Eigewicht (g)	n
Laichsaison 2006/07				**Maränen**				
	36 ± 2	494 ± 87	57 ± 27	10	46 ± 2	1242 ± 260	218 ± 66	24
				Reinanken				
	21 ± 1	80 ± 20	7,8 ± 5	12				0
Laichsaison 2007/08				**Maränen**				
	34	455	59	1	50 ± 3	1650 ± 404	256 ± 128	16
				Reinanken				
				0	26 ± 1	160 ± 18	22 ± 12	7

Rundbecken zur Hälterung wurden mit gefiltertem Wasser aus dem Mondsee versorgt. Sie hatten ein Volumen von 7 m^3 und einer Wasseraustauschrate von 1 l/s. Die Fische wurden mit kommerziellem Forellenfutter (2 und 3 mm Pellets) und ergänzend mit gefrorenen Chironomidenlarven (Zuckmückenlarven) gefüttert. Die Halle wurde durch die Fenster mit natürlichem Tageslicht versorgt, und die Tageslängen (Abb. 3) entsprachen dem natürlichen Verlauf. Die Wassertemperatur unterlag den in 10 m Tiefe vorkommenden Schwankungen, die bei plötzlicher Änderung der Windrichtung 2–3° C betragen konnten (Abb. 3).

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

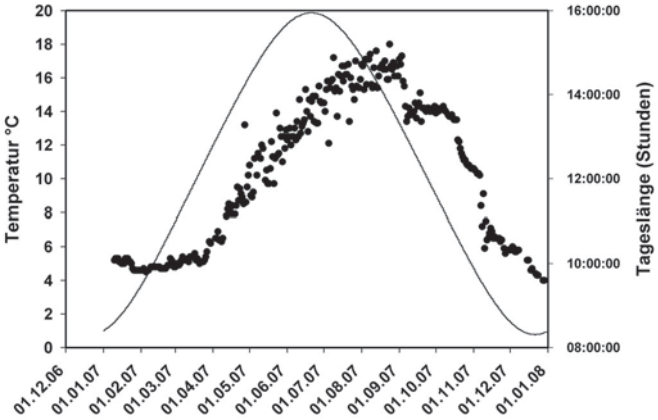


Abb. 3: Tagestemperatur (°C) des Wassers in den Hälterungstanks beider Versuchspopulationen im Jahr 2007 (Punkte, linke Achse) und Tageslänge in Stunden für Mondsee (Linie, rechte Achse).

Ab Anfang November wurden die Fische durch leichten Druck auf den Bauch wöchentlich auf Laichreife überprüft. Reife Rogner wurden gewogen (auf g genau) und die Totallänge gemessen (auf 0,5 cm genau), dann wurden ihre Eier in eine trockene Petrischale gestreift und mit dem Samen von 1–2 Milchnern befruchtet. Das Experiment erstreckte sich über zwei aufeinanderfolgende Laichperioden (Winter 2006/2007 und Winter 2007/2008).

Tab. 3: **Morphometrische und meristische Merkmale der Dezember- und Jännerlaicher im Mondsee.** Dargestellt sind das Minimum, das Maximum, das arithmetische Mittel und die Standardabweichung jedes Merkmales. Der p-Wert bezieht sich auf einen Vergleich der Gruppen mittels Mann-Whitney-Rangsummentest und zeigt signifikante Unterschiede der Merkmale, sofern der Wert kleiner als 0,05 ist. Merkmale die mit einem Stern versehen sind, wurden auf die Totallänge standardisiert.

	Dezember				Jänner				*P*-Wert
Merkmal	min	max	mean	sd	min	max	mean	sd	
Totallänge (mm)	320.00	635.00	425.69	80.74	325.00	410.00	360.86	21.97	0.000
Kopflänge *	15.79	18.91	17.24	0.67	15.03	18.61	15.99	0.55	0.000
Kopfhöhe *	7.24	8.49	7.80	0.35	6.49	8.65	7.34	0.36	0.000
Schnauzenlänge *	3.62	5.66	4.66	0.42	3.77	5.47	4.38	0.37	0.000
Augendurchmesser *	2.65	4.13	3.27	0.25	3.01	3.97	3.42	0.19	0.001
Augenhöhe *	4.05	5.76	5.00	0.33	3.50	5.26	4.49	0.35	0.000
Maxillenlänge *	4.43	6.06	5.32	0.42	3.81	5.40	4.54	0.32	0.000
Länge Brustflosse *	12.56	16.52	14.60	0.95	12.33	15.24	14.00	0.68	0.001
Körperhöhe *	19.51	24.29	21.54	1.33	16.51	21.65	19.07	1.05	0.000
Länge Schwanzstiel *	5.90	7.17	6.52	0.34	5.32	6.53	5.88	0.28	0.000
Kopfbreite *	4.56	6.24	5.42	0.43	4.21	5.35	4.73	0.29	0.000
Länge Rückenflosse *	14.92	19.10	17.39	0.97	11.29	18.27	16.56	0.96	0.000
Länge Bauchflosse *	12.95	16.27	14.50	0.83	12.10	15.41	13.88	0.67	0.000
Länge Afterflosse *	10.02	17.31	11.76	1.28	8.58	13.01	11.00	0.72	0.000
Länge Schwanzstiel *	10.47	14.28	12.47	0.85	10.77	14.37	12.57	0.71	0.907
Schuppen der Seitenlinie	80	101	89.33	5.02	78	96	84.78	3.46	0.000
Schuppen über d. Seitenlinie	8	9	8.75	0.44	8	9	8.29	0.46	0.000
Schuppen unter d. Seitenlinie	7	8	7.89	0.32	7	8	7.57	0.50	0.001
Flossenstrahlen-Rückenflosse	10	13	10.72	0.74	9	12	10.39	0.60	0.026
Flossenstrahlen-Bauchflosse	11	13	11.75	0.50	11	13	11.78	0.51	0.805
Flossenstrahlen-Brustflosse	14	18	16.08	0.87	13	17	15.29	0.85	0.000
Kiemenreusendornen	30	39	33.92	2.51	28	41	32.44	2.18	0.003

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

3. Ergebnisse

Morphologie: Die Dezember- und Jännerlaicher unterschieden sich in 13 der 14 gemessenen (morphometrischen) Merkmalen und in 6 der 7 gezählten (meristischen) Merkmalen statistisch signifikant voneinander (Tabelle 3). Die mittlere Körpergröße der beiden Gruppen war ebenfalls unterschiedlich, Dezemberlaicher waren im Mittel 425 mm lang, Jännerlaicher hingegen 410 mm. Die Hauptkomponentenanalyse zeigte die Unterschiede zwischen den Dezember- und Jännerlaichern deutlich auf. Die ersten vier Faktoren der Analyse erklärten 73 % der Variation der Daten. Stellt man bezüglich der gemessenen Merkmale Faktor eins und Faktor zwei gegeneinander grafisch dar, wird ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Populationen sichtbar, vor allem entlang der x-Achse (Abb. 4, oben). Am stärksten wird der Faktor eins durch die Kopflänge, Oberkieferlänge und die Höhe des Schwanzstieles bestimmt, d. h. dass diese drei Merkmale zur Unterscheidung am stärksten beitragen. Dezemberlaicher (Maränen) haben demzufolge größere Köpfe und einen höheren Schwanzstiel als Jännerlaicher (Reinanken). Eine starke Überlappung der erhobenen Messwerte deutet darauf hin, dass zusätzlich zu den beiden reinen Arten auch deren Hybriden (Mischlinge) im Mondsee vorkommen. Die ersten drei Faktoren der Hauptkomponentenanalyse der gezählten (meristischen) Daten erklärte 65 % der Variation der Daten. Die grafische Darstellung der beiden ersten Faktoren

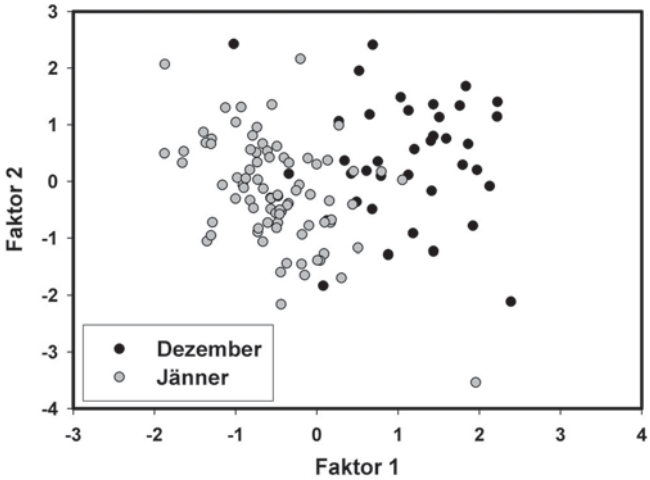
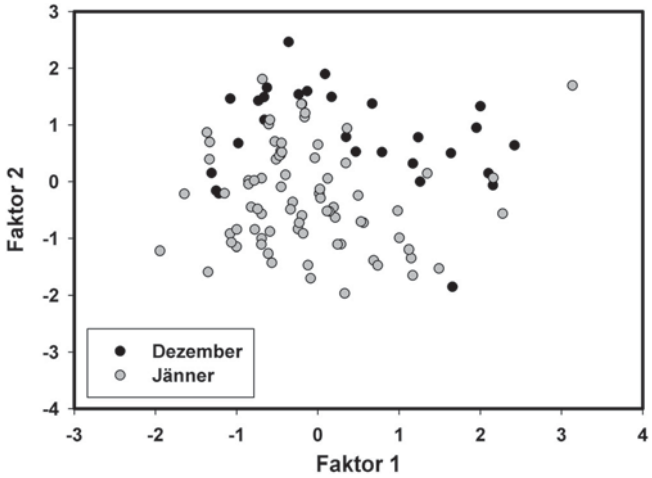


Abb. 4: Darstellung des Ergebnisses der Hauptkomponentenanalyse für die morphometrischen (obere Grafik) und die meristischen Daten (untere Grafik).

Schwarze Punkte symbolisieren die Dezemberlaicher, graue Punkte die Jännerlaicher. Aufgetragen wurden Faktor 1 gegen Faktor 2.



©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

der Hauptkomponentenanalyse (Abb. 4, unten) zeigt keine klare Gruppierung bzw. Unterscheidung von Dezember- und Jännerlaichern entlang der x-Achse. Für beide Gruppen wurde eine ähnliche Anzahl von Kiemenreusendornen gezählt (Tabelle 3).

Genetik: Die Variabilität der vier Mikrosatelliten wurde für 84 Individuen untersucht (22 Dezember- und 62 Jännerlaicher). Tabelle 4 listet die Ergebnisse der genetischen Analysen bzw. die ermittelte genetische Vielfalt der beiden Laichgruppen. Die Anzahl der gefundenen

Tab. 4: **Genetische Variabilitat und Test des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes (HWE) der Dezember- und Jännerlaicher (Dez., Jän.) des Mondsees.** Gezeigt werden die Anzahl der von beiden Gruppen untersuchten Individuen, die Anzahl der nachgewiesenen Allele, die erwartete H_E und die beobachtete H_O-Heterozygosität, der F_{ST}-Wert mit dem dazugehörigen *P*-Wert (berechnet mit einem einseitigen Zufallstest mit 1000 Wiederholungen).

Marker ID	Anzahl Indivd.		Anzahl d. Allele			Heterozygosität		F_{IS}	*P*-Wert
	Dez.	Jän.	Dez.	Jän.	Total	H_E	H_O		
ClaTet1	22	62	9	7	9	0.7359	0.7381	0.003	0.3250
ClaTet5	22	58	10	12	13	0.8670	0.8250	0.055	0.1000
ClaTet6	20	58	8	12	14	0.7315	0.6795	0.078	0.1000
ClaTet18	21	55	7	7	10	0.3959	0.2632	0.341	<0.0001
Alle loci	22	62	34	38	46	0.6826	0.6264	0.089	<0.0001

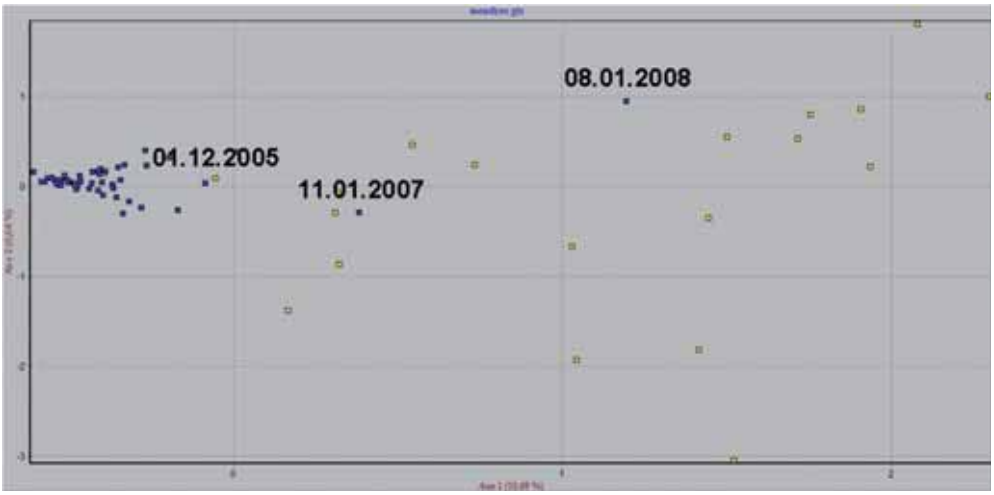


Abb. 5: Darstellung der individuellen Genotypen der untersuchten Fische. Gelbe Quadrate: Maränen (Dezemberlaicher), blaue Quadrate: Reinanken (Jännerlaicher). Das Datum (Fangdatum) markiert die aufgrund der genetischen Analyse neu zugeordneten Weibchen.

Allele war für beide Gruppen annähernd gleich. Die statstisch signifikante Abweichung vom Hardy-Weinberg-Equilibrium und der positive F_{ST}-Wert deuten auf das Vorhandensein mehrerer genetischer Gruppen innerhalb der Probe hin. Die bildliche Darstellung der Verwandtschaft der individuellen Genotypen mit der Faktorenanalyse (Abb. 5) zeigt ganz deutlich die Gruppierung der Jännerlaicher am äußerst linken (negativen) Ende der ersten Achse. Die Dezemberlaicher liegen weit verstreut über den gesamten Bereich der Grafik, nur am linken Ende der ersten Achse fehlen sie. Auffällig ist die neue Zuordnung von drei Weibchen. Das am 1. Dezember 2005 unreif gefangene Weibchen wurde mit der genetischen Analyse als Jänner-

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

laicher (Reinanke) identifiziert, die beiden am 11. Jänner 2007 bzw. 8. Jänner 2008 gefangenen Weibchen (abgelaicht) wurden den Maränen zugeordnet. Die Unterschiede zwischen diesen Gruppen konnten zusätzlich durch einen relativ hohen und statistisch signifikanten F_{ST}-Wert (0,18, $p < 0{,}05$) bestätigt werden.

Experimenteller Teil: In beiden Laichperioden konnten erste laichreife Maränen Anfang November abgestreift werden, nachdem die Temperatur von 10 °C auf 7 °C abgefallen war (Abb. 5 und 6). Im Winter 2006/2007 konnten über einen Zeitraum von sechs aufeinanderfolgenden Wochen laichreife Maränen abgestreift werden, zehn dieser Individuen waren »Erstlaicher« (Abb. 6). Am 11. November wurde das erste (und für diese Woche das einzige) laichreife Weibchen registriert, es war ein älteres Tier, das schon zum wiederholten Mal laichte. In der darauf folgenden Woche wurden deutlich mehr laichreife Maränen gestreift: Es waren 9 Individuen, von denen 3 »Erstlaicher« waren. In der nächsten Woche nahm die Anzahl reifer Weibchen weiter zu und erreichte mit 14 Fischen für 2006/2007 den Gipfel. Drei dieser Fische waren wiederum »Erstlaicher«. Im Laufe der folgenden Wochen nahm die Anzahl laichreifer Maränen wieder ab. Am 1. Dezember konnten vier Rogner abgestreift werden (ein »Erstlaicher«), und bei der darauffolgenden Überprüfung wurden wieder zwei Weibchen abgestreift. Die Laichzeit der Maränen endete am 14. Dezember mit dem Abstreifen der letzten drei »Erstlaicher«. Das mittlere Laichdatum der »Erstlaicher« unterschied sich nicht signifikant vom mittleren Laichdatum der »Wiederholungslaicher« (Mann-Whitney-Rangsummentest, $p = 0{,}358$).

Gleichzeitig mit den Maränen erfolgte eine regelmäßige Überprüfung der Laichreife der Reinanken, aber lediglich bei den Milchnern konnte im November und Dezember Laichreife festgestellt werden. Alle Reinanken gehörten im Winter 2006/2007 zur Altersgruppe der 2-sömmrigen (1+) Fische, trotzdem wurde ein Großteil dieser Fische schon bei diesem geringen Alter und kleiner Körpergröße geschlechtsreif (Tabelle 2) und alle waren »Erstlaicher«. Am 11. Jänner konnte das erste Weibchen abgestreift werden, somit lagen drei Wochen zwischen der letzten laichreifen Maräne und der ersten laichreifen Reinanke. Während der folgenden Woche nahm die Anzahl der laichreifen Reinanken auf 4 Individuen zu, in der darauffolgenden Woche konnte kein Weibchen abgestreift werden. Nach der ersten Februarwoche mit 2 laichreifen Rognern, folgte in der zweiten Februarwoche ein Gipfel mit der höchsten Anzahl an abgestreiften Weibchen (6 Individuen). Danach endete die Laichperiode für die Reinanken. Das mittlere Laichdatum 2006/2007 war signifikant früher für die Maränen als für die Reinanken (Mann-Whitney-Rangsummentest, $p < 0{,}001$).

In der darauffolgenden Laichsaison 2007/2008 wurden innerhalb von drei Wochen 17 Maränen abgestreift (Abb. 6). Die Laichreife der Maränen setzte, wie im Jahr davor, am 11. November ein und wies die meisten abgestreiften Rogner (11 Individuen, davon ein »Erstlaicher«) in der dritten Novemberwoche auf, mit Ende der vierten Novemberwoche endete die Laichzeit der Maränen.

Ebenfalls wie im Jahr davor begann die Laichzeit der Reinanken später. Im Winter 2007/2008 waren alle Reinanken ein Jahr älter (3-sömmrig) und entsprechend gewachsen (Tabelle 2). Krankheitsbedingt war die Gruppe auf wenige Fische geschrumpft, und es konnten insgesamt nur mehr 7 Weibchen abgestreift werden. Alle diese Fische laichten zum wiederholten Male. Während der zweiten Dezemberwoche konnten die ersten beiden Rogner abgestreift werden. In diesem Jahr betrug das Zeitfenster zwischen den letzten Maränen und den ersten Reinanken nur eine Woche, da die Reinanken um einen Monat früher laichreif waren als im Vorjahr. Bis Anfang Jänner wurden vereinzelt alle Rogner abgestreift. Das mittlere Laichdatum der Maränen war auch in diesem Jahr signifikant früher als jenes der Reinanken (Mann-Whitney-Rangsummentest, $p < 0{,}001$). Insgesamt erstreckte sich die Laichperiode der Reinanken wie im Jahr davor über fünf Wochen, das mittlere Laichdatum unterschied sich aber signifikant zwischen den beiden Jahren, d. h. zwischen »Erstlaichern« und »Wiederholungslaichern« (Mann-Whitney-Rangsummentest, $p < 0{,}001$). Ein Zusammenhang zwischen den Mondphasen und dem Laichgeschehen bzw. dem Eintritt der Laichreife konnte nicht festgestellt werden (Abb. 6).

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

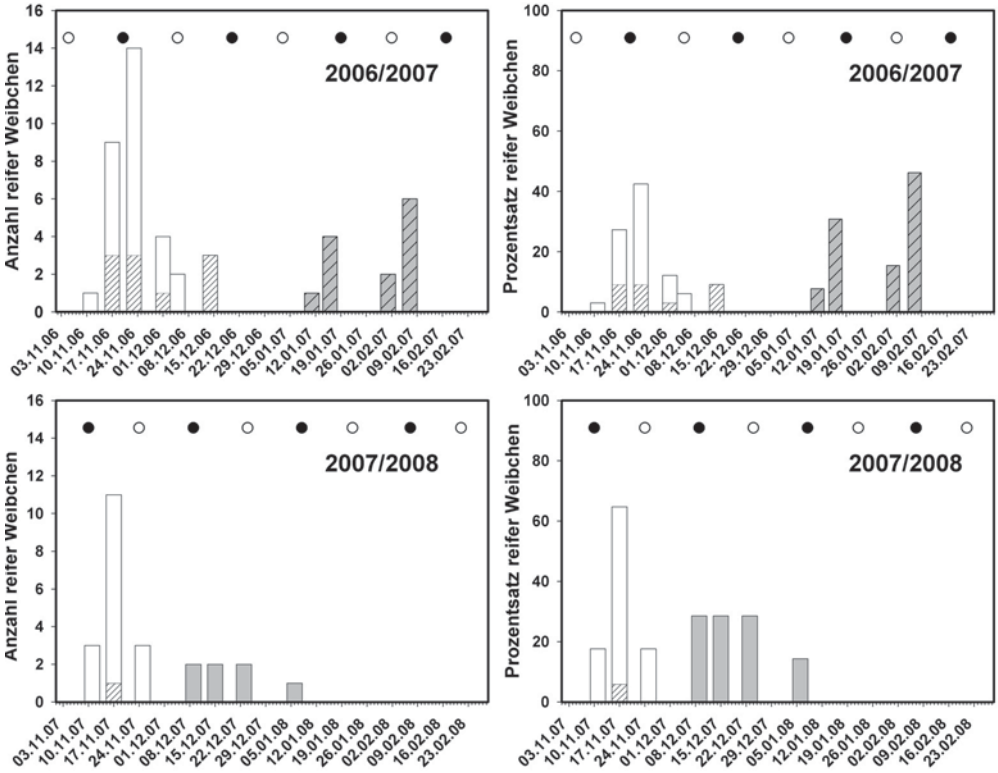


Abb. 6: Zeitverlauf der Laichbereitschaft für zwei Laichsaisonen (obere bzw. untere Graphen). Die Zahl der reifen Weibchen ist als absolute Zahl angegeben (linke Grafik) und als Prozent reifer Weibchen der zugehörigen Gruppe. Weiße Balken stehen für Maränen, graue Balken für Reinanken. Der schraffierte Teil der Balken kennzeichnet die Erstlaicher, offene Balkenteile repräsentieren Individuen, die wiederholt abgelaicht haben. Die schwarzen und weißen Punkte im oberen Bereich der Graphen stellen die Mondphasen dar (Vollmond = weiße Punkte, Neumond = schwarze Punkte).

4. Diskussion

In unserer Studie gingen wir von der Hypothese aus, dass die besetzten Maränen früher als die natürlich vorkommenden Reinanken laichen und dass dieser zeitliche Unterschied der Laichaktivität eine völlige Vermischung der beiden Formen verhindern kann. Sowohl für morphologische als auch genetische Merkmale konnten zahlreiche Unterschiede aufgezeigt werden, die unsere Hypothese bestätigen. Die Ergebnisse der Mikrosatellitenanalyse weisen deutlich auf das Vorkommen von zwei verschiedenen genetischen Gruppen im Mondsee hin, die sich mit Früh- (Dezember) und Spätlaichern (Jänner) decken. Dies zeigt sich sowohl in der signifikanten Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, als auch im relativ hohen F_{ST}-Wert (0.18, $p < 0{,}05$). Die Anzahl der gefundenen Allele ist bei Reinanken und Maränen ähnlich, aber die Dezemberlaicher unterscheiden sich in ihrer Individualität viel stärker voneinander (Abb. 5). Die größere Vielfalt kann womöglich in der Besatzgeschichte der Maränen begründet sein. Ihr ursprüngliches Vorkommen liegt im baltischen Raum (Madü-See, heutiges Polen); im 19. Jahrhundert wurden sie in böhmische Teichwirtschaften eingeführt (Šusta, 1898), und möglicherweise kam es zu einer Vermischung mit der nordamerikanischen Art *Coregonus clupeaformis*. Nach dem Zweiten Weltkrieg wurde sie in Teichwirtschaften im Waldviertel eingeführt. Darüber hinaus bestätigen die morphologischen Untersuchungen, in Übereinstimmung mit der Arbeit von Ritterbusch-Nauwerck und Lahnsteiner (2005), dass die früher laichenden

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

Maränen einen robusteren Körperbau haben. Die Zahl der Kiemenreusendornen der beiden Arten unterschied sich kaum und konnte nicht als Unterscheidungsmerkmal verwendet werden. Interessanterweise zählten wir eine höhere Anzahl, als in früheren Arbeiten publiziert worden war: Maränen – Kottelat und Freyhof (2007), Reinanken – Ritterbusch-Nauwerck und Lahnsteiner (2005). Das lässt sich darauf zurückführen, dass wir im Gegensatz zu diesen Arbeiten auch die rudimentären Kiemenreusendornen mitzählten. Unsere am häufigsten ermittelten Anzahlen für die Reinanken (30 bis 32) stimmen mit denen von Lechler (1929) überein.
Die Fortpflanzung von Reinanken und Maränen ist nicht absolut getrennt, denn auch das Vorhandensein von Hybriden (Mischlingen) wird durch den deutlichen Überlappungsbereich der morphologischen Merkmale (Abbildung 4) bzw. auch der genetischen Merkmale (Abbildung 5) nahegelegt. Allerdings kann aufgrund der Körperform oder der zählbaren Körpermerkmale keine eindeutige Zuordnung in reine Maränen, reine Reinanken oder Mischlinge (Hybriden) erfolgen. Die genetischen Untersuchungen mit Mikrosatelliten erlauben es, hier einen Schritt weiterzugehen. In der vorliegenden Arbeit wurde mit den genetischen Merkmalen die Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht demonstriert und damit ausgeschlossen, dass es sich im Mondsee um eine einzige Population von Coregonen handelt, die sich schrankenlos miteinander fortpflanzt (d. h. panmiktisch ist). Dies bedeutet, dass es mindestens zwei Gruppen geben muss, zwischen denen der Genfluss eingeschränkt ist und es daher ein gewisses Ausmaß an reproduktiver Isolation, d. h. eine Trennung in Bezug auf die Fortpflanzung, geben muss. Der Mechanismus dieser reproduktiven Trennung scheint in den unterschiedlichen Laichzeiten zu liegen, da die gefundenen genetischen Unterschiede weitgehend mit einer Gruppierung in Dezemberlaicher und in Jännerlaicher übereinstimmen. Eine eindeutige Zuordnung in Reinanken, Maränen und Hybride wurde in einer weiterführenden Studie von Winkler et al. (eingereicht) unter Verwendung von 8 Mikrosatellitenmarkern und tiefergehender genetischer Analysen versucht. In einer früheren Arbeit von Luczynski und Ritterbusch-Nauwerck (1995) wurden keine signifikanten genetischen Unterschiede in einer Probe von Coregonen aus dem Mondsee gefunden. Allerdings wurden dort nur Frühlaicher in die Untersuchung einbezogen, und es wurde mit einer weniger sensiblen genetischen Methode (Enzymelektrophorese) gearbeitet. Detaillierte populationsgenetische Analysen bedürfen jedoch einer ausreichend sensiblen Methodik, wie sie die Mikrosatelliten bieten.
Im experimentell-ökologischen Teil wurde in beiden Laichsaisonen ein Zeitfenster zwischen den letzten laichreifen Maränen und den ersten laichreifen Reinanken festgestellt. Die Dauer des zeitlichen Abstandes betrug in der ersten Laichsaison des Experimentes drei Wochen, in der zweiten hingegen nur eine Woche. Die unterschiedliche Länge lässt sich mit dem Vorhandensein von Erstlaichern im ersten Jahr erklären, da diese verzögert mit dem Laichgeschäft beginnen.
Obwohl beide Gruppen von Versuchsfischen unter gleichen Bedingungen aufgezogen und gehältert wurden, setzte die Laichaktivität zu unterschiedlichen Zeitpunkten ein. Dies lässt darauf schließen, dass das Einsetzen der Laichzeit vor allem genetisch gesteuert ist bzw. die beiden Gruppen unterschiedlich auf die gleichen äußeren Reize reagieren. Zumindest reagieren die Reinanken im Vergleich zu den Maränen deutlich verzögert auf den herbstlichen Temperaturrückgang. Für die Reinanken kommen auch die kurzen Tageslängen als Auslösereiz für die Laichreife in Betracht. Trotz dieser Ergebnisse ist zu beachten, dass es unwahrscheinlich ist, dass im See eine völlige Trennung der Laichzeiten zu verzeichnen ist. Es ist von einer Überlappung der beiden Laichzeiten im Ausmaß von ein bzw. zwei Wochen auszugehen.
Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass der Besatz mit Maränen nicht zum Verschwinden der ursprünglich vorkommenden (autochthonen) Reinanken geführt hat. Es existieren beide Gruppen im See nebeneinander, und der Genfluss zwischen diesen Gruppen ist deutlich eingeschränkt. Es ist (zumindest bis heute) zu keiner völligen Vermischung dieser beiden Formen gekommen. Andererseits deuten die Ergebnisse auf das Vorhandensein von Mischlingen (Hybride) hin. Daher raten die Autoren dem Fischereimanagement des Mondsees, den Schutz bzw. die Stärkung des natürlichen Reinankenbestandes zu forcieren. Der Laichfischfang im Jänner sollte in größerem Umfang durchgeführt werden und jener auf die Maräne hintan gehalten werden.

©Österr. Fischereiverband u. Bundesamt f. Wasserwirtschaft, download unter www.zobodat.at

5. Danksagung

Die Autoren bedanken sich sehr herzlich bei den Berufsfischern Herrn W. Abel, Herrn R. Ammer und Herrn M. Wesenauer für die Bereitstellung der Fische und die äußerst kooperative Zusammenarbeit. Unseren Mitarbeitern Maria Pichler, Stefan Mayr, Karl Maier und Giuliano Lupini gilt ein besonderes Dankeschön für die technische Unterstützung. Die Untersuchung wurde vom Österreichischen Wissenschaftsfonds finanziert (FWF), Projekt-Nr. L 229 – B 12.

6. Literatur

Brown, E. A. R. & D. B. C. Scott, 1994. Life history of the powan, *Coregonus lavaretus* (L.) (Salmonidae, Coregonidae) of Loch Lomond and Loch Eck. Hydrobiologia, 290: 121–133.

Dabrowski, K., 1981. The spawning and early live history of the pollan (*Coregonus pollan* Thompson) in Lough Neagh, Northern Ireland. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie, 66: 299–326.

Douglas, M. R. & P. Brunner, 2002. Biodiversity of Central Alpine Coregonus (Salmoniformes) impact of one-hundred years of management. Ecological Applications, 12: 154–172.

Douglas, M. R., Brunner, P. C. & L. Bernatchez, 1999. Do assemblages of Coregonus (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks? Molecular Ecology 8: 589–603.

Einsele, W., 1955. Einige Beobachtungen während der Laichzeit der Reinanken (Renken) in österreichischen Seen. Österreichs Fischerei 8, 3/4: 31–32.

Gassner, H., Zick, D., Wanzenböck, J., Lahnsteiner, B. & G. Tischler, 2003. Die Fischartengemeinschaften der großen Österreichischen Seen – Vergleich zwischen historischer und aktueller Situation, fischökologischer Seentypen. Wien. Schriftenreihe des BAW 18: 163 pp.

Hartmann, J., 1984. 11-year cycle of spawning time and growth of the whitefish (*Coregonus lavaretus*) of Lake Constance. Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie 46: 163–170.

Kottelat, M. & J. Freyhof, J., 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany, 646 pp.

Lechler, H., 1929. Untersuchungen über die Reinanke des Mondsees I. Zeitschrift für Fischerei 26: 547–560.

Luczynski, M. & B. Ritterbusch-Nauwerck, 1995. Biochemical genetic study of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Mondsee, Upper Austria. Aquatic Sciences 57: 127–135.

Ritterbusch-Nauwerck, B. & F. Lahnsteiner, 2005. Effects of stocking on morphological and meristic characteristics on native coregonid populations in four Austrian lakes. – Zeitschrift für Fischkunde, 7 (2): 101–111.

Sambrook, J., Fritsch, E. F. & T. Maniatis, 1989. Molecular Cloning. – A Laboratory Manual, 2nd edition, Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.

Steinmann, P., 1951. Monographie der schweizerischen Koregonen, Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten (third part), Aquatic Sciences – Research Across Boundaries 13: 54–151.

Šusta, J., 1898. Fünf Jahrhunderte Teichwirtschaft zu Wittingau. Ein Beitrag zur Geschichte der Fischzucht mit besonderer Berücksichtigung der Gegenwart. Herrcke und Lebeling, Stettin, 232 pp.

Svärdson, G., 1979. Speciation of Scandinavien Coregonus. – Report, Institute of Fresh-water Research, Drottningholm. 57: 1–95.

Winkler, K. A. & S. Weiss, 2008. Eighteen new tetranucleotide microsatellite DNA markers for *Coregonus lavaretus* cloned from an alpine lake population. – Molecular Ecology Resources, 8: 1055–1058.

Winkler, K. A., Pamminger-Lahnsteiner, B., Wanzenböck, J. & S. Weiss, 2010. Hybridization and restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments. Submitted to Molecular Ecology.

Wolfram, G. und E., Mikschi, 2007. Rote Liste der Fische Österreichs, 61–198, in: Zulka, K. P. (editor). Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs. Grüne Reihe, Band 14/2. Böhlau, Wien.

Zuromska, H., 1982. Conditions of natural reproduction of Coregonus albula and *Coregonus lavaretus* (L.) Polskie Archiwum Hydrobiologii, 29: 1–28.

Kontakt: Mag. Barbara Pamminger-Lahnsteiner, barbara.pamminger@aon.at

Anmerkung der Redaktion: Dieser Beitrag fasst die Ergebnisse von Untersuchungen zusammen, die beim 10. Internationalen Coregonen-Kongress in Winnipeg, Kanada, 2008, präsentiert wurden und im Tagungsband demnächst publiziert werden. Sie sollen hiermit einem breiteren deutschsprachigen Leserkreis zugänglich gemacht werden.

Die Originalbeiträge sind:

B. Pamminger-Lahnsteiner, S. Weiss, K. A. Winkler & J. Wanzenböck, 2011. Does segregated spawning time prevent the introgression of a stocked whitefish species into a native species? A morphometric and genetic study in Mondsee (Austria). (in press) Proceedings of the 10th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes, Winnipeg, Canada. Fundamental and Applied Limnology (Archiv für Hydrobiologie) Advances in Limnology.

J. Wanzenböck, B. Pamminger-Lahnsteiner, K. A. Winkler & S. Weiss, 2011. Experimental evaluation of the spawning periods of whitefish (Coregonus lavaretus complex) in Mondsee, Austria. (in press) Proceedings of the 10th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes, Winnipeg, Canada. Fundamental and Applied Limnology (Archiv für Hydrobiologie) Advances in Limnology.

ZOBODAT - 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): Lahnsteiner Barbara, Winkler Kathrin A., Wanzenböck Josef

Artikel/Article: Verschwinden unsere heimischen Reinanken im Mondsee durch den Besatz mit Maränen? Morphologische, genetische und experimentell-ökologische Untersuchungen 300-311