

Reinanke oder Maräne? Untersuchung zu Verwandtschaftsverhältnissen und genetischer Vermischung der Coregonen in österreichischen Seen

BARBARA PAMMINGER-LAHNSTEINER

Bundesamt für Wasserwirtschaft, IGF, Scharfling 18, 5310 Mondsee

KATHRIN A. WINKLER, STEVEN WEISS

Institut für Zoologie, Karl-Franzens-Universität Graz, Universitätsplatz 2, 8010 Graz

JOSEF WANZENBÖCK

*Forschungsinstitut für Limnologie, Universität Innsbruck,
Mondseestraße 9, 5310 Mondsee*

Abstract

The present paper is primarily a German language rewrite of the results published in Winkler et al. (2011).

»Reinanke« or »Maräne«? Investigations of the relatedness and hybridization between forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* species complex) in Austrian lakes

The genetic structure and differentiation of whitefish populations sampled throughout 13 Austrian lakes, one German lake, one hatchery strain and one wild caught population from coastal waters in Germany were investigated. Levels of introgression and hybridization of introduced (hatchery) forms with native forms were evaluated with support of simulated hybrid-populations. Two main population groups were identified which could be differentiated genetically and reflected the indigenous (native) Alpine populations (locally called »Reinanke«) and the introduced (hatchery) forms of Baltic origin (locally called »Maräne«). The level of hybridization as well as introgression in the individual lake populations reflected ecological disturbances caused by stocking allochthonous whitefish and possibly anthropogenic eutrophication. Thus, our results provide a basis for advice to fisheries managers on appropriate management actions focusing on the conservation of natural resources.

The project was funded by the Austrian Science Fund (FWF, project No. L229).

Einleitung

Die Reinanke (*Coregonus lavaretus* (Artkomplex)) ist in den Alpenländern sowohl für die Netz- als auch die Angelfischerei ein bedeutender Wirtschaftsfisch. Frankreich, die Schweiz, Deutschland, Österreich und Italien (dort eingebürgert) zählen zu den Ländern mit fischereilicher Nutzung der Bestände. Im weiteren Europa gehören Norddeutschland, Skandinavien, Finnland, Polen, das Baltikum und Russland zu den Hauptfanggebieten dieser Fische. In Österreich ist die Reinanke an den großen, tiefen Seen des Salzkammergutes, an den großen Kärntnerseen, im Bodensee und einigen Tiroler Seen noch »Brotfisch« der Berufsfischer. Zusätzlich zur Netzfischerei gewann in den vergangenen Jahren in vielen Seen des Alpenraumes die Angelfischerei immer mehr an Bedeutung. Mit der

Entwicklung der Hegenenfischerei in den 1980er Jahren nahm die Attraktivität der Reinanke in der Angelfischerei zu.

Die Gattung *Coregonus* ist die artenreichste innerhalb der Familie der Lachsfische (*Salmonidae*) (Reshetnikov 1988, Kottelat & Freyhof 2007, Bernatchez et al. 2010). Im deutschen Sprachraum sind Vertreter des Artkomplexes *Coregonus lavaretus* unter den Namen Reinanke, Riedling, Renke, Felchen, Balchen, Brienzling, Maräne, Schnäpel bekannt. In der englischen Sprache werden sie als »whitefish« bezeichnet. Die Besiedlung von kühlen, tiefen, natürlichen Seen erfolgte nach der letzten Eiszeit vor etwa 15.000 Jahren. Nach dem Rückgang der Gletscher konnten die Reinanken aus ihren eisfreien Rückzugsgebieten wieder in die Seen- und Flusslandschaft nördlich des Alpenhauptkammes einwandern. Die Gruppe der Coregonen unterliegt einer raschen Auffächerung der Arten in Unterarten bzw. Formen (Douglas et al. 1999, Douglas & Brunner 2002, Østbye et al. 2006). Die Anzahl der in einem See vorkommenden Formen kann dadurch unterschiedlich sein. Für die Seen nördlich des Alpenhauptkammes reicht das beschriebene Spektrum von einer bis zu sechs miteinander co-existierenden Formen (Wagler 1937, Steinmann 1950, Himberg & Lehtonen 1995, Kottelat & Freyhof 2007, Vonlanthen et al. 2012). Zusätzlich wird die Zuordnung bzw. Einteilung in Arten auch deshalb erschwert, weil Reinanken sogenannte Ökotypen ausbilden können. Das bedeutet, dass eine Art unterschiedliche Lebensbereiche im See (Habitate) nutzt und sich das äußere, phänotypische, Erscheinungsbild der Individuen im Laufe mehrerer Generationen verändern kann. Beispiele dazu wären kleinwüchsige Formen wie der Kilch im Bodensee oder der Riedling des Traunsees (Neresheimer & Ruttner 1928, Wagler 1937, Benda 1949). Ebenso kann die Anzahl der Kiemenreusendornen je nach Nahrungswahl unterschiedlich hoch sein (Østbye et al. 2006, Kahilainen & Østbye 2006). Das Etablieren einer klaren Stammesgeschichte bzw. Taxonomie ist bis heute noch mit Problemen behaftet und letztendlich noch nicht zufriedenstellend geklärt.

Zusätzlich zu den ursprünglich vorkommenden Arten wurden und werden Reinankenbestände durch das Einbringen von Besatzfischen in die Seen verändert. Bereits zu Beginn des 16. Jahrhunderts sind der Transport und Besatz von Reinanken aufgrund wirtschaftlicher Aspekte urkundlich belegt (Diem 1964). Zum Teil wurde für den Besatz seeeigenes, meist aber seefremdes Material verwendet. Im 20. Jahrhundert begann man in österreichischen Seen mit dem Besatz von Maränen (*Coregonus maraena*, Bloch 1779). Diese Art stammte ursprünglich aus dem Baltikum (Madüsee) im heutigen Polen und gelangte über tschechische Teichwirtschaften in österreichische Teichanlagen im Waldviertel. Von dort ausgehend wurden und werden viele Seen Österreichs mit Maränen besetzt.

Mögliche Konsequenzen aus dem Besatz mit Fremdfischarten sind vor allem in Hinblick auf den Erhalt der ursprünglichen Art nicht außer Acht zu lassen (Muhlfeld et al. 2009). Allendorf et al. (2001) beschreiben in ihrer Arbeit drei Kategorien einer anthropogen verursachten Hybridisierung (Ausbildung von Artbastarden). Zum einen kann sie ohne Einkreuzung einer Art in eine andere stattfinden. Das bedeutet, dass es nur eine Generation von Hybriden gibt und keine weitere Fortpflanzung mehr stattfindet. In diesem Fall ist der fehlende Fortpflanzungserfolg von größerer Bedeutung für ein Gewässer als die genetische Durchmischung der Arten. Zweitens kann eine umfassende Hybridisierung mit mehr oder weniger starkem Austausch der Gene über Generationen erfolgen. Die dritte Kategorie wäre eine völlige Durchmischung der Arten, die in weiterer Folge die Existenz der ursprünglichen Art ernsthaft bedroht.

Inwieweit die Durchmischung der Arten bereits vorangeschritten ist, sowie die damit einhergehende Analyse der Populationsstruktur kann mit molekulargenetischen Techniken untersucht werden. Auf dem Gebiet der Populationsgenetik findet zur Ermittlung von Verwandtschaftsverhältnissen unter anderem die Mikrosatellitentechnik Anwendung.

Mikrosatelliten sind sehr kurze, sich mehrfach wiederholende Abschnitte der DNA aus dem Zellkern (Goldstein & Schlötterer, 1999). Neue Mikrosatelliten DNA-Marker für die zentraleuropäischen Coregonen machten es möglich, Beziehungen innerhalb und zwischen Populationen, potentielle Hybridisierung, sowie einen möglichen Genfluss zu ermitteln (Winkler & Weiss 2008). Das Wissen über das Ausmaß der Durchmischung zwischen besetzten und ursprünglichen Coregonen bzw. ob noch reinrassige, ursprüngliche Populationen in einem See vorhanden sind, ist für die fischereiliche Bewirtschaftung und für die Erhaltung der Art von essentieller Bedeutung.

Die diesbezüglich erste Untersuchung an österreichischen Seen wurde von Winkler et al. (2011) durchgeführt. Die vorliegende Arbeit ist eine zusammenfassende Übersetzung dieser Publikation, die durch Kommentare und Empfehlungen der Autoren ergänzt wurde. Im Rahmen der oben genannten Studie wurden Proben von 13 Coregonenbeständen österreichischer Seen entnommen und molekulargenetisch untersucht. Ziel war es, zu analysieren, ob sich der Bestand aus reinen Reinanken, besetzten Maränen oder einer Mischung aus beiden Arten zusammensetzt. Darüber hinaus wurde mit Hilfe von simulierten Hybridpopulationen das Ausmaß der Durchmischung nachvollzogen.

Material und Methoden

Probennahme und Phänotypische Analysen

Im Zuge der Fischbestandserhebungen gemäß der EU-Wasser-Rahmenrichtlinie (WRRL) durch das Institut für Gewässerökologie und Fischereiwirtschaft (BAW, IGF Scharfling) wurden mit Multimaschenkiemennetzen Individuen von 13 Populationen aus österreichischen Seen im Donaeinzugsgebiet entnommen (Tab.1). Ein Zuchtstamm *Coregonus maraena* aus dem Waldviertel und wildgefangene Individuen aus zwei Populationen aus küstennahen Gewässern in Deutschland lieferten das Vergleichsmaterial für den Besatz aus dem baltischen Raum (Abb. 1). Sofort nach Anlandung wurde jeder Fisch mit einer Nummer versehen, die Totallänge und das Gesamtgewicht erhoben und eine Fotografie angefertigt. Darüber hinaus wurden im Labor 14 morphologische und 9 meristische Variablen gemessen bzw. gezählt (Abb. 2). 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.

Aufgrund der positiven Korrelation zwischen Totallänge und den morphologischen Messungen erfolgte die Auswertung mit standardisierten Daten (Prozent von der Totallänge). Mittels Hauptkomponentenanalyse wurden die meristischen und die größten-standardisierten Daten dahingegen untersucht, ob anhand morphologischer Merkmale eine Unterscheidung zwischen den Coregonenpopulationen getroffen werden kann.

Genetische Analysen

Für die Gewinnung der DNA wurde jedem Fisch direkt nach Fang und Tötung ein Stück einer Flosse entnommen und in 95 % Ethanol fixiert. Im Labor wurde die genomische DNA extrahiert. Von den Proben wurden mit acht Mikrosatelliten DNA-Markern genetische Profile erstellt. Alle Arbeitsschritte für die Durchführung der Mikrosatellitenanalyse sind aus Winkler & Weiss (2008) entnommen.

Um das bestmögliche Ergebnis zu erzielen, wurden die Populationsstrukturen auf vier unterschiedlichen Ebenen analysiert:

- a) zunächst sollten ursprüngliche, besetzte und Hybridpopulationen über das gesamte Probenmaterial genetisch bestimmt und klassifiziert werden
- b) zweitens wurden alle, dem ursprünglichen Taxon zugeordneten Proben, auf das Vorhandensein mehrerer genetischer Einheiten hin untersucht

Tabelle 1: Beprobte Seen mit Informationen über Fischereimanagement/Besatz und Daten zur ökologischen Verschlechterung. Die limnologischen Werte stammen von Nährstoffgehalt, Sichttiefe und Sauerstoffgehalt während der Spitzen der Eutrophierung in den Mitte 1970er Jahren (nach Sampl et al. 1970).

See	Code	natürlicher Bestand	Besatz	Herkunft Besatz	Geograph. Lage	Tiefe max.	Ökolog. Ver- schlechterung
Fuschlsee	FUS	nein	ja	Hallstätter- und Attersee, Maräne*	47° 48' 13° 16'	67	oligotroph
Hallstätter See	HAL	ja	ja	Maräne*	47° 34' 13° 39'	125	mesotroph
Koppentraun ¹	KOP	ja	nein	—	—	—	k. D.
Mondsee	MON	ja	ja	Maräne*	47° 51' 13° 21'	68	mesotroph
Niedertrumer See	NIE	ja	ja	Maräne*	47° 59' 13° 07'	42	mesotroph
Obertrumer See	OBE	ja	ja	Maräne*	47° 57' 13° 04'	36	eutroph
Traunsee	TRA	ja	ja	Bodensee	48° 31' 15° 15'	191	oligotroph
Wolfgangsee	WOL	ja	ja	Maräne*	46° 38' 14° 09'	113	oligotroph
Zeller See	ZEL	ja	ja	Hallstätter-, Atter-, Boden-, Wolfgangsee, Maräne	47° 19' 12° 48'	69	eutroph ²
Klopeiner See	KLO	?	nein	k. D.	46° 36' 14° 34'	48	oligotroph
Millstätter See	MIL	nein	ja	Hallstätter- und Attersee, Maräne*	46° 47' 13° 34'	141	oligotroph
Wörthersee	WOE	ja	ja	Maräne*	47° 45' 13° 23'	85	mesotroph
Achensee	ACH	ja	ja	Bodensee (sporadisch in den 1970er Jahren)	47° 26' 11° 43'	133	oligotroph
Kellersee	KEL	k. D.	k. D.	k. D.	54° 10' 10° 35'	27	k. D.
Ostsee	OST	k. D.	k. D.	k. D.	59° 00' 21° 00'	k. D.	k. D.
Waldviertel	WAL	k. D.	k. D.	Maräne*	—	k. D.	k. D.

k. D.: keine klare Datenlage.

* alle als Maräne (»besetzt«) bezeichneten Populationen stammen aus Teichwirtschaften im Waldviertel, mit baltischem Ursprung.

? der Klopeiner See dürfte im 19. Jhdt. mit Coregonen besetzt worden sein (Honsig-Erlenburg 1996)

¹ Hauptzufluss des Hallstätter Sees.

² die ökologische Verschlechterung im ZEL ist nicht auf Eutrophierung zurückzuführen, sondern die Folge eines Bergwerksunfalles im Mittelalter, verbunden mit einem großen Fischsterben.

c) darüber hinaus wurde jeder einzelne See dahingehend untersucht, ob mehrere genetische Einheiten in ihm vorkommen

d) und zuletzt sollte das Ausmaß der Hybridisierung für jeden See eingeschätzt werden. Sämtliche Details zu den Methoden, die auch alle Auswerteprogramme beinhalten, sind in der Originalarbeit von Winkler et al. (2011) nachzulesen.

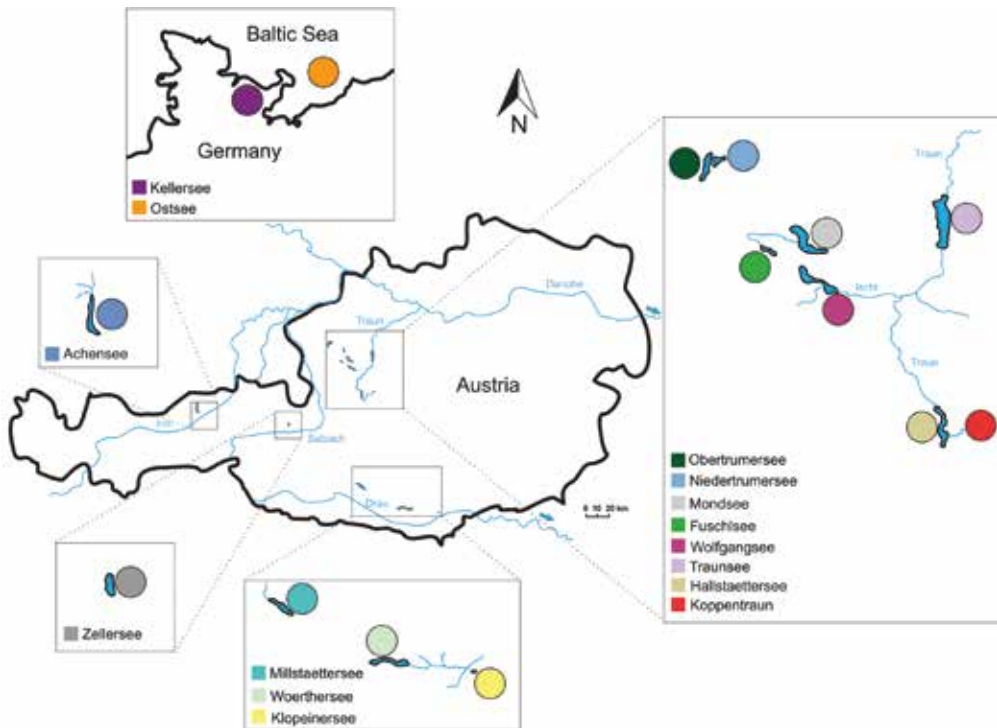


Abbildung 1. Karte der beprobten Populationen von *Coregonus*, dreizehn österreichische Seen und Vergleichsmaterial aus Norddeutschland. © Winkler et al. (2011)

Ergebnisse

Phänotypische Analysen

Die größte Varianz im Datensatz ergab sich durch die unterschiedlich hohe Anzahl der Kiemenreusendornen (Abb. 3) und der Schuppen der Seitenlinie (Faktoren eins und zwei der Hauptkomponentenanalyse). Den dichtesten Bestand an Kiemenreusendornen (KRD) wiesen die Individuen des KLO auf, mittlere Anzahl von 43 (Stabw. 3,9), während die restlichen Populationen im Durchschnitt bei 32 – 38 KRD lagen. Die geringste Anzahl wurde bei den Fischen aus der Ostsee (OST) gezählt, gefolgt von jenen aus dem Mondsee (MON). Darüber hinaus variierte der Körperbau der untersuchten Fische in der Höhe des Fischrumpfes (dritter Faktor). In die graphische Darstellung der morphologischen Distanzmatrix flossen die ersten sechs Faktoren ein, die 90 % der Gesamtvarianz ausmachten (Abb. 4). Die Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse im Dendrogramm, mit Fischen aus der Ostsee (OST) als Vergleichsgruppe, zeigte eine klare Abspaltung der, südlich des Alpenhauptkammes liegenden, Population des Klopeinsees (KLO) und des Wörthersees (WOE). Eine weitere Aufspaltung betraf den Zuchtstamm aus dem Waldviertel (WAL). Die verbleibenden Populationen formierten sich zu einem Cluster, in dem Millstätter See (MIL) und Wolfgangsee (WOL) sehr nahe beieinander liegen.

Bei der Ermittlung des Variationskoeffizienten (Schwellenwert 0,75) über alle morphologischen Merkmale der ursprünglichen Populationen unterschied sich der KLO deutlich von den übrigen Seen. Er wies eine ursprüngliche Population mit sehr hoher morphologischer Variabilität auf.

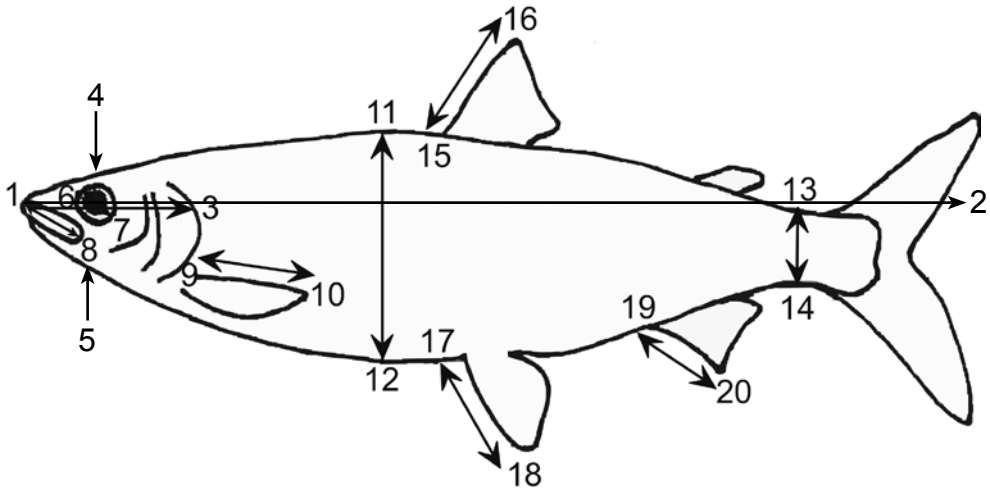


Abbildung 2. Skizze der Seitenansicht einer Reinanke mit den gemessenen Merkmalen: Totallänge 1–2, Kopflänge 1–3, Kopfhöhe 4–5, Schnauzenlänge 1–6, Augendurchmesser 6–7, Augenhöhe: Augenzentrum –5, Oberkieferlänge 1–8, Brustflossenlänge 9–10, Rumpfhöhe 11–12, Höhe des Schwanzstieles 13–14, Rückenflossenlänge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

Genetische Analyse

a) Insgesamt gingen 747 Individuen in die Untersuchung ein. Die Coregonenpopulationen der österreichischen Seen variierten über den gesamten Datensatz in ihrer genetischen Struktur stark. Ausgedrückt wird das mit der Anzahl der Allele pro Locus, sie war mit 17 bis 56 Allelen generell als hoch einzustufen. Die mittlere Alleldiversität über alle Seen reichte von 6,3 (KLO) bis 14,4 (MIL). Alle weiteren Maßgrößen zur genetischen Variation werden in Winkler et al. (2011) gezeigt.

Die Auswertung der 13 Seepopulationen und dem Zuchtstamm aus dem WAL zeigte deutlich das Vorhandensein zweier unterschiedlicher Gruppen (Cluster). Bezieht man die Daten aus den beiden küstennahen Gewässern in Deutschland Keller See (KEL), Ostsee (OST) mit ein, erhält man wiederum zwei Cluster, wobei sich KEL, OST und WAL zu einer Gruppe vereinen, was den baltischen Ursprung des Besatzmaterials aus dem Waldviertel (WAL) bestätigt.

In weiterer Folge wurden 661 Individuen basierend auf ihrem q -Wert ($<0,10$ = Maräne/besetzt; $>0,90$ = Reinanke/ursprünglich; dazwischenliegende Werte = Hybrid) klassifiziert. Es konnten 359 Individuen der Gruppe ursprünglich, 123 besetzt und 179 Hybrid zugeordnet werden. Das Ergebnis der Analyse ist in Abbildung fünf dargestellt und macht die genetische Verwandtschaft zwischen den Individuen deutlich. Die beiden Gruppen Reinanke und Maräne mit den dazwischen liegenden Hybriden sind klar zu erkennen. Relativ homogen erscheinen die Gruppen der besetzten Individuen und der Hybriden, jene der ursprünglichen Individuen ist variabler, aufgrund des genetischen Unterschiedes der KLO Population.

b) Alle Individuen, die als der ursprüngliche Bestand klassifiziert waren, wurden einer Analyse der genetischen Struktur unterzogen. Als Vergleichsgruppe wurden auch die Proben aus dem baltischen Raum inkludiert. Die Individuen aller Seen wurden paarweise verglichen und die statistische Auswertung ergab signifikante Unterschiede, die auf genetische Drift bzw. Genfluss zurückzuführen waren. Lediglich die Ergebnisse für die

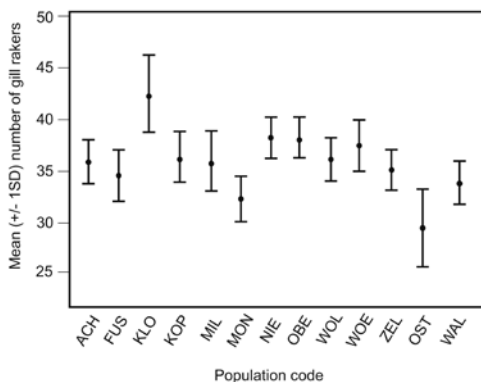


Abbildung 3.

Mittlere Anzahl der Kiemenreusendornen (\pm Standardabweichung) von 13 Proben, einschließlich des Zuchtstammes aus dem Waldviertel (WAL) und Wildfischen aus der Ostsee (OST). © Winkler et al. (2011)

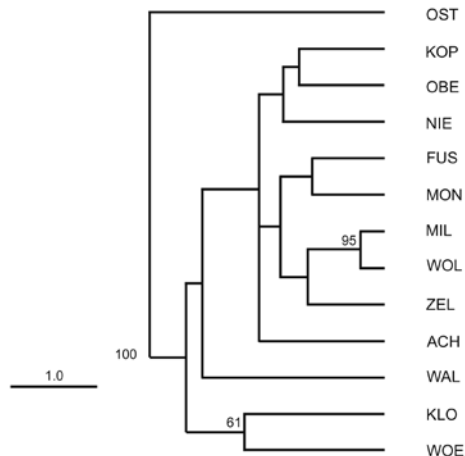


Abbildung 4.

Verwandschaftsverhältnis basierend auf einer Euklidischen Distanzmatrix, erstellt aus den Berechnungen der Hauptkomponentenanalyse der 14 morphometrischen und 9 meristischen Messungen. Aus den österreichischen Seen wurden von den ursprünglichen Proben nur jene verwendet, deren Schwellen q -Wert $>0,90$ war. Die Proben OST aus dem baltischen Raum dienten als Vergleichsgruppe. © Winkler et al. (2011)

Populationen KLO und Achensee (ACH) deuteten darauf hin, dass in diesen beiden Seen Mutationen eine größere Rolle spielten als Genfluss, was auf geringe genetische Beimischung fremder Herkunft schließen lässt (siehe auch Tabelle 1).

Der aus den ursprünglichen Individuen erhaltene genetische Baum (Neighbour-Joining-Tree), einschließlich der Proben KEL, OST und WAL, setzte sich aus vier genotypischen Gruppen zusammen (Abb. 6). Sie reflektierten eine geographische Trennung der Regionen Salzkammergut- und Salzburger Seen (FUS, WOL, MON, KOP, HAL, OBE, NIE, ZEL), Kärntner Seen (WOE, MIL, KLO), Tiroler See (ACH), sowie dem baltischen Raum (OST, WAL, KEL). Augenscheinlich war die große Abweichung der KLO und ACH Populationen von allen anderen ursprünglichen Populationen.

c) Die Analyse der ursprünglichen Populationen innerhalb eines Sees zeigte keine Anzeichen signifikanter Strukturen. Daraus kann geschlossen werden, dass der Datensatz der untersuchten österreichischen Seen nur aus einer, ursprünglich vorkommenden Coregonenart bestand.

d) In der Struktur der Populationen und dem Ausmaß der Hybridisierung konnten in den einzelnen Seen deutliche Unterschiede ermittelt werden (Abb. 7). Für den Zuchtstamm WAL wurde ein mittlerer q -Wert von 0,09 errechnet, 79 von 102 Individuen konnten »reinem« Besatzmaterial zugeordnet werden. Sechs der zwölf österreichischen Seen (FUS, HAL, MON, NIE, OBE, WOL) beherbergen sowohl ursprüngliche als auch besetzte Fische, jedoch in sehr unterschiedlichem Ausmaß. Der Anteil an reinen ursprünglichen Individuen reichte von 36,1 % (OBE) bis 100 % (KLO). Reines Besatzmaterial war anteilmäßig geringer in den Seen vorhanden, die höchsten Prozentsätze fanden sich im OBE (22,2 %) und im MON (20,2 %). Hybridpopulationen waren anteilmäßig von 10,3 %

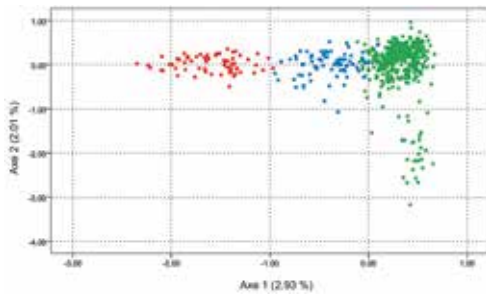


Abbildung 5.

Punktgrafik aus der Faktorenanalyse der Mikrosatellitenuntersuchung von 661 Individuen. Symbole: rot = Besatz (123), grün = ursprünglich (359), blau = Hybride (179) (Kreuzungen). © Winkler et al. (2011)

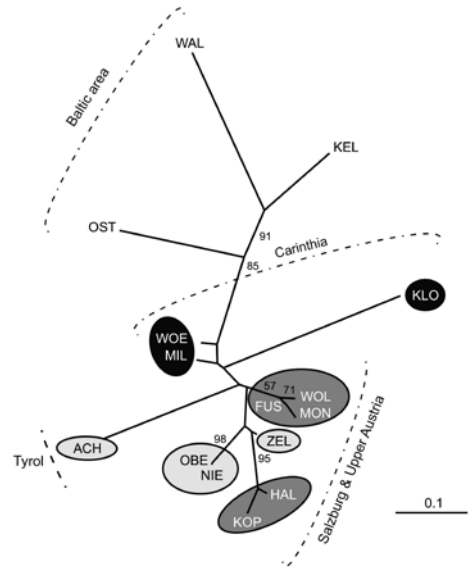


Abbildung 6.

Genetische Baumstruktur der Populationen basierend auf gemeinsamen Alleldistanzen für die ursprünglichen und die baltischen Proben. Die jeweils zum selben Einzugsgebiet gehörenden Gruppen sind gleich eingefärbt: schwarz = Einzugsgebiet der Drau, dunkelgrau = Traun und hellgrau = Inn. Die Abkürzungen für die Probestellen sind Tabelle 1 zu entnehmen. © Winkler et al. (2011)

(WOL) bis 74,3 % (ZEL) vertreten. Bei der grafischen Darstellung ergab sich zumeist eine s-förmige Kurve mit mehr oder weniger steilem Abfall und somit einem klaren Unterschied zwischen den ursprünglichen und den besetzten Individuen und ihren Hybriden (Abb. 7). Bei den drei Seen MIL, WOE und ZEL bildete sich annähernd eine Gerade aus, was auf starke Einkreuzung und das Fehlen reiner ursprünglicher Individuen, aber auch von reinem Besatzmaterial schließen lässt. In zwei der Proben (ACH, KLO) und in der laichenden Population der Koppentraun (KOP), dem Hauptzufluss des Hallstätter Sees, wurde kein Anzeichen von Hybridisierung detektiert. Dieses Ergebnis liefert den Hinweis, dass in der Vergangenheit kein Besatz mit seefremdem Material erfolgt war oder diese sich nicht mit den ursprünglichen Fischen vermischt haben. Der mittlere q-Wert dieser Seen reichte von 0,94 (KOP) bis 0,97 (KLO).

Diskussion

Verwandtschaftsverhältnisse

Entsprechend den Erwartungen von zwei Abstammungslinien, die einerseits die ursprünglichen Reinanken, andererseits die besetzten Maränen widerspiegeln, konnten für acht österreichische Seen jeweils zwei unterschiedliche Genotypen identifiziert werden. Der genetische Unterschied zwischen diesen Gruppen ist so groß, dass Maränen eindeutig einer eigenen Art (*C. maraena*) zugeordnet werden müssen. Daraus ergibt sich letztendlich, dass Maränen im Alpenraum als standortfremde Fischart einzustufen sind. Der Anteil an ursprünglichen Reinanken in allen untersuchten Seepopulationen reichte von etwa 47 % bis 100 %. Wir möchten völlig bewusst davon absehen, den ursprünglichen Reinanken der österreichischen Seen bestimmten Artnamen zuzuordnen. Es wurde schon in der Einleitung darauf verwiesen, dass die Taxonomie der Coregonen höchst umstritten ist und auch in anderen Ländern (z. B. Großbritannien) sich die Aufspaltung von *C. lavaretus* in drei Arten letztendlich als unhaltbar erwiesen hat (Etheridge et al. 2012). Wir

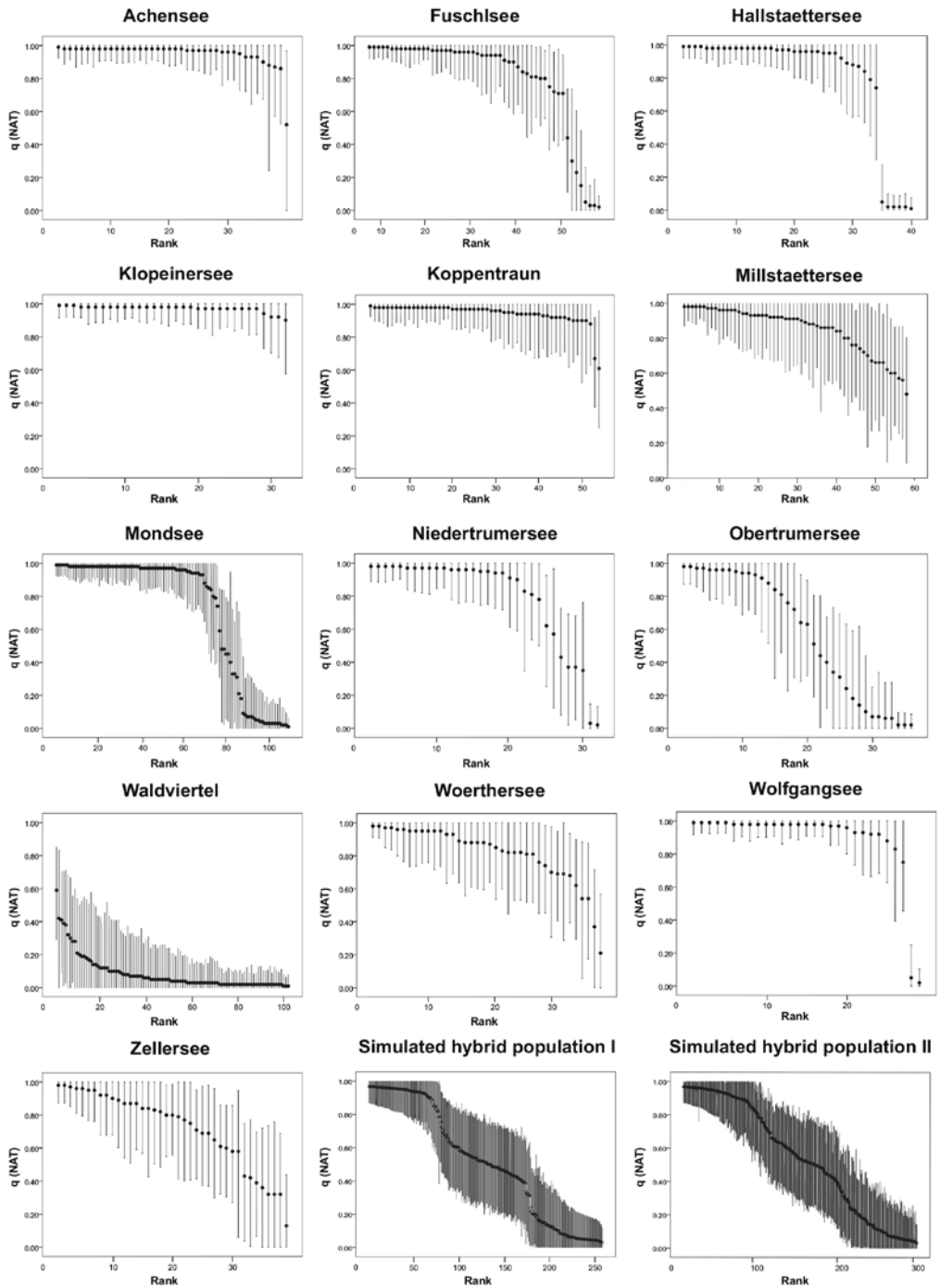


Abbildung 7. Ausmaß der Durchmischung von ursprünglichen Reinanken mit Maränen. Der Wert 1 repräsentiert ursprüngliche Individuen, 0 hingegen den Besatz, dazwischen liegen die Hybriden. Rechts unten wurden zwei Hybridpopulationen simuliert.

© Winkler et al. (2011)

sehen die ursprünglichen, österreichischen Reinanken daher, zumindest vorläufig, als Vertreter des großen Artkomplexes »*Coregonus lavaretus*« an.

Die beprobten ursprünglichen Reinankenbestände stammen aus vier dem Donaeinzugsgebiet zugehörigen Flusssystemen, dem Inn (NIE, OBE, ZEL), der Isar (ACH), der Drau (MIL, KLO, WOE) und der Traun (alle übrigen Proben) (Abb. 1). Zum Achensee (ACH) sei angemerkt, dass sein natürlicher Abfluss als Seeache nach Norden zur Isar verläuft, seit dem Bau des Achensee-Kraftwerks (im Inntal) wurde ein Großteil des Abflusses zur Nutzung der Wasserkraft nach Süden zum Inn umgeleitet. Im großen Einzugsgebiet des Inn entwässern ZEL, NIE und OBE in die Salzach, dass der ACH ursprünglich nicht dem Einzugsgebiet des Inn angehörte, spiegelt sich in der genetischen Distanz der ACH Population zu diesen drei Seen wider (Abb. 5). Zudem weisen ZEL, NIE und OBE hohe Hybridisierungsereignisse auf, der Coregonenbestand des ACH hingegen wurde als ursprünglich detektiert (Abb. 7).

Der KLO, für den es keine genauen Aufzeichnungen zum Ursprung des Coregonenbestandes gibt, zeigt in der graphischen Darstellung das Vorkommen einer reinen, ursprünglichen Population, obwohl er laut der gängigen Meinung außerhalb des geographischen Verbreitungsgebietes der Coregonen liegt (Steinmann 1951). In der von Honsig-Erlenburg und Mildner (1996) aus dem Latein übersetzten Publikation schreibt Franz Xaver Freiherr von Wulfen, dass Coregonen auch im Einzugsgebiet der Drau vorkommen. Er beschreibt in seiner Arbeit aus dem Jahr 1800 (mit Zitaten aus der Mitte des 16. Jhd.) die *Salmo Ošemize*, wobei der Name Ošemize der slawische Name für *Coregonus* ist. In ihrer Morphologie unterscheiden sich die Coregonen des Klopeiner Sees deutlich von den übrigen, ursprünglichen Populationen. Das bedeutet, dass sie aus keinem anderen österreichischen See abstammen. Wir leiten daraus ab, dass Coregonen tatsächlich auch in Seen südlich der Alpen ursprünglich heimisch gewesen sein könnten. Auch für den WOE, dem größten See des Einzugsgebietes der Drau, wird angenommen, dass Coregonen ursprünglich vorkommen. In weiteren genetischen Analysen konnten zwischen WOE und KLO verwandte Mikrosatelliten Allele gefunden werden. Das gibt zu Vermutungen Anlass, dass die Populationen der beiden Seen auf einen gemeinsamen genetischen Ursprung zurückgehen.

Im Neighbour-Joining Baum liegen der MIL und der WOL sehr nahe beisammen. Dies resultiert daraus, dass der MIL in der Vergangenheit mit Reinankenbrütlingen aus dem WOL besetzt wurde.

Im Einzugsgebiet der Traun liegt als weiteres Flusssystem jenes der Ager. FUS und MON, die in die Ager entwässern, gruppieren im genetischen Baum (Abb. 5) mit dem WOL, der über die Ischl in die Traun entwässert. HAL und KOP liegen zwar auch im Einzugsgebiet der Traun, sind jedoch vergleichsweise entfernter verwandt zum WOL. Die Distanz zwischen MON und WOL beträgt zwar nur 6 km, eine Verbindung zwischen den beiden Seen gibt es nicht. Allerdings beschreibt Schadler (1956) für den MON und den WOL einen späteiszeitlichen Hochstand um etwa 50 m und für den nahe gelegenen Attersee um etwa 23 m über dem heutigen Seespiegel. Man kann darüber spekulieren, ob die drei Seen in weiter Vergangenheit in Verbindung standen und man könnte dadurch die nahe Verwandtschaft der beiden Populationen aus MON und WOL erklären.

Genetische Vermischung

Die genetische Struktur der Coregonen in österreichischen Seen offenbart aktuelle, aber auch historische Kreuzungsgeschehnisse von ursprünglichen Reinanken mit besetzten Maränen aus dem baltischen Raum. Durch die Kombination der mittels Analytik zugeordneten Populationen mit simulierten Hybridpopulationen war es möglich, den Grad an Hybridisierung in den Populationen der untersuchten Seen zu veranschaulichen.

Hybridisierungen über die F1 Generationen hinaus konnten bestätigt werden, allerdings wurde auch das Vorhandensein von Individuen, deren genetischer Code auf keine oder nur wenig Einkreuzung hinweist, belegt. ACH und KLO, sowie KOP zeigten keine Anzeichen für eine Hybridisierung. Die KOP Proben stammen aus dem Hauptzufluss des HAL und wurden hier zur Laichzeit der Reinanken gefangen. Es ist bekannt, dass ein Teil der ursprünglichen Seepopulation in die Koppentraun zum Laichen aufsteigt (Haempel 1916, Lahnsteiner & Wanzenböck 2004). In diesem Fall spricht die räumliche Trennung der Laichplätze (See, Zufluss) für den Erhalt der ursprünglichen Population. Zusätzlich wurde eine Analyse von 35 Larven aus KOP vorgenommen, die ebenfalls keine Anzeichen von Durchmischung mit genetischem Material aus WAL zeigten.

Im MIL, WOE und ZEL wurde Hybridisierung nachgewiesen, wobei nur wenige oder keine reinen, besetzten Individuen (Maräne) detektiert werden konnten. Das Vorhandensein von Hybriden in diesen Populationen ist daher wohl eher auf historische, als auf gegenwärtige Prozesse zurück zu führen. Von großer Bedeutung ist, dass die drei Seen MIL, WOE und ZEL aktuell nicht mit Besatzmaterial baltischen Ursprungs versorgt werden, sondern Besatz ausschließlich mit seeeigenem Nachwuchs erfolgt.

Die restlichen sieben untersuchten Populationen zeigten allesamt ein ähnliches Hybridmuster, sowie eine ähnliche genetische Struktur.

Unsere Daten, in Kombination mit vorangegangenen Publikationen über österreichische Coregonen, weisen deutlich auf unterschiedliche Mechanismen hin, die einer völligen Durchmischung des ursprünglichen Bestandes mit Besatzmaterial entgegenwirken (Pamminger-Lahnsteiner et al. 2009 und 2012). Eine räumliche und zeitliche Trennung des Laichgeschehens von ursprünglichen und besetzten Coregonenpopulationen verhindern bis zu einem gewissen Grad ein Zusammentreffen laichreifer Individuen von ursprünglichen und besetzten Populationen. Der Erhalt unterschiedlicher Laichzeiten von Maränen und ursprünglichen Reinanken des Mondsees konnte auch unter experimentellen Aquakulturbedingungen nachvollzogen werden (Wanzenböck et al. 2012).

Betrachtet man die in der Einleitung angeführten drei Klassen der Hybridisierung (Allendorf et al. 2001), kommt in unseren Ergebnissen eine Hybridisierung ohne Genfluss nicht in Frage. Folglich können wir annehmen, dass Hybride nicht steril sind. Bestätigt wird die Fertilität von Hybriden durch eigene, nicht publizierte Laborexperimente, in denen keine Anzeichen von verringerter Fruchtbarkeit von Hybriden oder geringerer Schlüpftrate als Folge von künstlich durchgeführten Kreuzungen aufgezeigt wurden (Schöttl 2008). Das legt die Vermutung nahe, dass Hybridpopulationen ihr Genmaterial an ihre Nachkommen durch Rückkreuzungen weitergeben können.

Die Darstellung der Verhältnisse in MON, FUS, NIE und OBE (Abb. 4) reflektieren laufende Hybridisierung und Einkreuzung, jedoch keine völlige Durchmischung der ursprünglichen mit den besetzten Populationen. Die Vermutung liegt nahe, dass erhöhte Besatzintensität die Bildung von Hybridschwärmen fördert. Beispielsweise wurden im Mondsee durch das Institut für Gewässerökologie und Fischereiwirtschaft, Bundesamt für Wasserwirtschaft, im Zeitraum von 1975 bis 2009 zwischen 28 und 542 Fingerlinge pro ha (durchschnittlich 291) und eine nicht quantifizierte Anzahl an Maränen (ca. 20 cm Länge) jährlich besetzt (mündl. Mitteilung Jagsch). In keinem anderen See, soweit dies dem IGF bekannt ist, war laut Jagsch der Besatz mit Fingerlingen sowie mit subadulten Maränen so hoch wie im Mondsee. Aufgrund der unzureichenden, historischen Datenlage konnte keine statistische Auswertung zur Bewertung des Besatzes auf Hybridisierung und Einkreuzung durchgeführt werden. Dennoch weisen die Ergebnisse darauf hin, dass das Ausmaß der Einkreuzung nicht ausschließlich durch Besatzmaßnahmen forciert wird. So etwa findet sich im intensiv besetzten Mondsee kein Hybridschwarm. Korreliert die Besatzintensität

nur schwach mit der Hybridisierung, dann werden die Unterschiede zwischen den Seen durch andere Faktoren hervorgerufen. Dies können Isolierungsmechanismen sein oder zufällige, historische Ereignisse.

Für einige Seen ist bekannt, dass sie ihren ursprünglichen Reinankenbestand durch Verschlechterung des ökologischen Zustandes nahezu verloren haben (Vonlanthen et al. 2012). Diese Seen haben sehr stark vom Bau von Ringkläranlagen profitiert und der Fischbestand konnte durch den Besatz mit Maränen wieder gehoben werden. Als Beispiel für den Wiederbesatz und der Etablierung eines Reinankenbestandes sei hier der ZEL genannt. Nach dem Zusammenbruch des ursprünglichen Bestandes wurde er mit Brut aus verschiedenen Seen, wie Hallstätter-, Atter- und Bodensee, aber auch durch die Fischzuchtanstalt Kreuzstein (IGF) mit Maränen besetzt (Steyskal 2009). Seit Ende 1970 reproduziert die Reinanke im See, zusätzlich wird ausschließlich seeeigenes Material besetzt. Die Ausbildung einer annähernden Geraden bei der grafischen Darstellung des Ausmaßes der Hybridisierung im ZEL und den beiden Kärntner Seen MIL und WOE reflektiert deutlich das Vorhandensein von Hybridschwärmen. Erklärbar ist dieser Zustand auch durch das Fehlen von seeinternen Isolierungsmechanismen aufgrund des Fehlens einer zweiten Art (Rhymer & Symberloff 1996) oder einer Veränderung der Habitatvielfalt bzw. -beeinträchtigung (Seehausen et al. 2008). Die große Rolle, die einer Verschlechterung der ökologischen Gegebenheiten in Seen spielt, wurde für Schweizer Seen publiziert (Vonlanthen et al. 2010, 2012; Bittner et al. 2010). Im Gegensatz zu ZEL, MIL und WOE wurde in Seen mit geringer Eutrophierung in der Vergangenheit jedoch einem belegten Besatz mit dem Zuchtstamm aus dem Waldviertel (z. B. WOL, FUS, HAL) keine Anzeichen von Einkreuzungen diagnostiziert. Es konnten einige Individuen der WAL Population zugeordnet werden. Für den HAL ist zu erwähnen, dass seit den 1980er Jahren kein Besatz mehr getätigt wird.

Schlussfolgerungen

- In österreichischen See co-existieren zwei Stämme (ursprünglich, Besatz [Maränen]) und ihre Hybriden, wobei die Muster der Populationsstruktur von See zu See beträchtlich variieren.
- In vielen Seen scheint es so zu sein, dass sich trotz jahrzehntelangen Besatzes reine bzw. nahezu reine ursprüngliche Genotypen erhalten haben. Wenige der untersuchten Seen beherbergen sogenannte Hybridschwärme.
- Wir schließen daraus, dass sowohl umweltbedingte Verschlechterungen eines Gewässers (z. B. Eutrophierung) in der Vergangenheit, als auch andere ökologische Faktoren, wie räumlich-zeitlich getrenntes Laichverhalten, eine Rolle hinsichtlich der Auswirkungen des Besatzes auf ursprüngliche Populationen spielten.
- Bei Besatzmaßnahmen mit seefremdem Material bzw. standortfremden Formen kann sich durch Hybridisierung Genmaterial so verändern, dass dies bei zukünftigen Generationen zu einer Beeinträchtigung des Bruterfolges führen kann (Fleming et al. 2000, Weir & Grant 2005).
- Langfristig gesehen kann ein hoher Anteil an Besatzmaterial den ursprünglichen Bestand eines Sees zur Gänze verdrängen.
- Zahlreiche österreichische Seen beherbergen noch autochthone Reinankenbestände, wir empfehlen daher mit Nachdruck, dass künftige Besatzmaßnahmen immer nur mit seeeigener Brut von ursprünglich vorkommenden Formen durchgeführt werden sollen.
- Der Beitrag, den Besatzmaterial am ursprünglichen Bestand leistet, ist nicht immer positiv. Es ist von essentieller Bedeutung, bei den Seenbewirtschaftern dafür Verständnis zu finden. Es liegt in ihrer Verantwortung, dass ursprüngliche Reinankenbestände auch in Zukunft erhalten bleiben.

DANKSAGUNG

Unser Dank gilt den Bewirtschaftern der Seen, die uns die Probenahme ermöglicht hatten. Ein ganz besonderes Dankeschön geht an das technische Personal des Forschungsinstitutes für Limnologie, Mondsee für die tatkräftige Mitarbeit bei der Probenahme.

Finanziert wurde das Projekt (L 229) durch den Österreichischen Wissenschaftsfonds (FWF).

LITERATUR

- Allendorf, FW., Leary, RF., Spurrell, P. & Wenburg, JK. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 613–622.
- Benda, H. 1949. Der Riedling des Traunsees. *Österreichs Fischerei*, 2: 219–221.
- Bernatchez, L. 1995. A role for molecular systematics in defining evolutionary significant units in fishes. In: Nielsen, JL. & Powers, DA. (eds): *Evolution and the Aquatic Ecosystem: Defining Unique Units in Population Conservation*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, U.S.A., 17: 114–132.
- Bernatchez, L., Renaut, S., Whiteley, AR., Derome, N., Jeukens, J., Landry, L., Lu, G., Nolte, AW., Østbye, K., Rogers, SM. & St-Cyr, J. 2010. On the origin of species: insights from the ecological genomics of lake whitefish. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 365: 1783–1800.
- Bittner, D., Excoffier, L. & Largiadèr, CR. 2010. Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication? *Molecular Ecology*, 19: 2152–2167.
- Diem, H. 1964. Beiträge zur Fischerei Nordtirols, B, Die Fischerei in den natürlichen Gewässern der Vergangenheit. *Veröffentlichungen des Museums Ferdinandeum*, 43: 5–132.
- Douglas, MR. & Brunner, PC. 2002. Biodiversity of Central Alpine *Coregonus* (*Salmoniformes*): impact of one-hundred years of management. *Ecological Applications*, 12: 154–172.
- Douglas, MR., Brunner PC. & Bernatchez, L. 1999. Do assemblages of *Coregonus* (*Teleostei: Salmoniformes*) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks? *Molecular ecology*, 8: 589–603.
- Etheridge, E.C., Adams, C.E., Bean, C.W., Durie, N.C., Gowans, A.R.D., Harrod, C., Lyle, A.A., Maitland, P.S. & Winfield, I.J., 2012. Are phenotypic traits useful for differentiating among *a priori* *Coregonus* taxa? *Journal of Fish Biology*, 80: 387–407.
- Goldstein, DB. & Ch. Schlötterer. 1999. *Microsatellites: Evolution and Applications*. Oxford University Press, pp. 352.
- Haempel, O. 1916. Zur Fischereibiologie des Hallstätter Sees. *Österreichische Fischerei-Zeitung*, 13: 10–107.
- Hartmann, V. 1889: Die Fische Kärntens. *Jahrbuch des naturhistorischen Landesmuseums von Kärnten*, XXV: 1–48.
- Himberg, M. & Lehtonen, H. 1995. Systematic and nomenclature of coregonid fishes. Particularly in Northwest Europe. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues. Advances in Limnology*, 46: 39–47.
- Honsig-Erlenburg, W., 1996. Franz Xaver Freiherr von Wulfen als Ichthyologe. *Carinthia II*, 186/106. Jahrgang: 349–360.
- Kahilainen, K. & Østbye, K. 2006. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake. *Journal of Fish Biology*, 68: 68–79.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Lahnsteiner, B. & Wanzenböck, J. 2004. Variability in the spatio-temporal distribution of larval European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in two Austrian lakes. *Annale Zoologica Fennici*, 41: 75–83.
- Muhlfeld, CC., McMahon, TE., Thomas, E., Belcer, D. & Kershner, JL. 2009. Spatial and temporal spawning dynamics of native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and their hybrids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66: 1153–1168.
- Neresheimer, E. & Ruttner, F. 1928. Eine fischereibiologische Untersuchung am Traunsee. *Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften*, 18: 537–564.
- Østbye, K., Bernatchez, L., Naesje TF, Himberg, KJM. & Hindar, K. 2005. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers. *Molecular Ecology*, 14: 4371–4387.
- Østbye, K., Amundsen PA. & Bernatchez, L. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) complex during post-glacial times. *Molecular Ecology*, 15: 3983–4001.
- Pamminger-Lahnsteiner, B., Weiss, S., Winkler, KA. & Wanzenböck, J. 2009. Composition of native and introduced mtDNA lineages in *Coregonus* sp. in two Austrian lakes: evidence for spatio-temporal segregation of larvae? *Hydrobiologia*, 632, 167–175.
- Pamminger-Lahnsteiner, B., Winkler, KA., Weiss, S. & Wanzenböck, J. 2012. Does segregated spawning time prevent the introgression of stocked whitefish species into native species? A morphometric and genetic study in Lake Mondsee, Austria. *Advances in Limnology*, 63: 197–208.
- Reshetnikov, JS. 1988. Coregonid fishes in recent conditions, *Finnish Fisheries Research*, 9: 121–16.
- Rhymer, JM. & Simberloff, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 83–109.

- Sampl. H., Gusinde, RE. & Tomek, H. 1982. Seenreinhaltung in Österreich. Limnologie, Hygiene, Maßnahmen, Erfolge. Band 6 der Serie »Wasserwirtschaft«, BMLFUW, pp 256.
- Schadler, J. 1959. Zur Geologie der Salzkammergutseen. Österreichs Fischerei, 12: 36–54.
- Seehausen, O., Takimoto, G., Roy, D. & Jokela, J. 2008. Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. *Molecular Ecology*, 17: 30–44.
- Schöttl, P. 2009. Embryonic development and mortality in crossing experiments of a Baltic and Alpine whitefish lineage (*Coregonus lavaretus* species complex). MSc thesis, University of Salzburg
- Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. *Aquatic Sciences – Research Across Boundaries*, 12: 340–491.
- Steinmann, P. 1951. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. *Aquatic Sciences – Research Across Boundaries*, 13: 54–151.
- Steyskal, M. 2009. Fischbiologische Untersuchungen des Zellersees mit spezieller Betrachtung der Reinanke (*Coregonus* sp.), Diplomarbeit, Universität Salzburg, pp.87.
- Vonlanthen, P., Bittner, D., Hudson, A. G., Young, K. A., Müller, R., Lundsgaard-Hansen, B. & Seehausen, O. (2012). Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature*, 482: 357–362.
- Wagler, E., 1937. Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes IX. Die Systematik der Voralpencoregonen. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 35: 345–446.
- Wanzenböck, J., Pamminer-Lahnsteiner, B., Winkler, K., Weiss, S. (2012): Experimental evaluation of the spawning periods in a native Alpine whitefish population versus an introduced population of whitefish (*Coregonus lavaretus* complex) in Mondsee, Austria. *Fundamental and Applied Limnology, Advanc. Limnol.* 63: 89–97.
- Winkler, KA. & Weiss, S., 2008. Eighteen new tetranucleotide microsatellite DNA markers for *Coregonus lavaretus* cloned from an alpine lake population. *Molecular ecology Resources*, 8. 1055–1058.
- Winkler, KA., Pamminer-Lahnsteiner, B., Wanzenböck, J. & Weiss, S. 2011. Hybridization and restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments. *Molecular Ecology*, 20: 456–472.
- Winkler, KA., Weiss, S., Pamminer-Lahnsteiner, B. & Wanzenböck, J. 2011. Multiple stocks of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) complex) in the pre-alpine lake Traunsee: recommendations for habitat-specific conservation units. *Advances in Limnology. Biology and Management of Coregonid Fishes*, 64: 289–301.

GLOSSAR

Adaptive Radiation: Rasche Auffächerung einer Art in viele Unterarten; es entstehen neue Arten

Allel: das sind Zustandsformen von Genen. Die Unterschiede zwischen zwei Allelen geben Auskunft über Mutationsereignisse, je größer dieser ist, umso höher ist die Anzahl der Mutationen.

Habitat: Lebensraum, der den Anspruch einer Art erfüllt und diese dort gehäuft anzutreffen ist

Hybridisierung: Kreuzung oder Vermischung zweier verschiedener Gattungen, Arten, Unterarten oder Rassen; die Nachkommen werden als Hybride, Mischlinge oder Bastarde bezeichnet

Kiemerensendornen: dornartige Fortsätze am Innenrand der Kiemenbögen

Lokus, Genloкус: die Position (der Ort) im Genom, an dem sich ein Mikrosatellit befindet

Mikrosatelliten: das sind sehr kurze Abschnitte der DNA aus dem Zellkern, die sich mehrfach hintereinander wiederholen. Sie bestehen aus zwei, drei oder vier Nukleotiden (DNA-Bausteinen) und können sich über Bereiche von zwanzig bis zu hunderttausend Basenpaaren spannen. Typisch für Mikrosatelliten ist, dass sich die Zahl der Wiederholungen von Individuum zu Individuum unterscheidet.

Phänotyp: äußeres Erscheinungsbild eines Individuums

q-Wert: Zuordnungswert; prozentueller Anteil an Genen, welche von einer K Einheit abstammen

Punktgenau und zielgerichtet werben !

Erreichen Sie mit Ihrer **Einschaltung in Österreichs Fischerei** punktgenau Ihre **Zielkunden** ! Details finden Sie unter **www.oesterreichs-fischerei.at** im Bereich »**Media Daten**« inklusive der Anzeigenpreise.

Anzeigenannahme: Lukas Hundritsch, A-5310 Mondsee,
Scharfling 18 | E-Mail: office@oesterreichs-fischerei.at
Telefon: Mittwoch 15 bis 18 Uhr, +43(0)680/12 85 001

Annahmeschluss für Inserate Heft 5/6 2019: 29. April 2019



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichs Fischerei](#)

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: [72](#)

Autor(en)/Author(s): Pamminer-Lahnsteiner Barbara, Winkler Kathrin A., Weiss Steven, Wanzenböck Josef

Artikel/Article: [Reinanke oder Maräne? Untersuchung zu Verwandtschaftsverhältnissen und genetischer Vermischung der Coregonen in österreichischen Seen 94-107](#)