

Untersuchungen zur Verwandtschaft der Felchen aus dem Zürichsee, dem Walensee und dem Linthkanal

Vonlanthen Pascal, Lundsgaard-Hansen Bänz, Hudson Alan
und Seehausen Ole



Auftraggeber: Amt für Natur, Jagd und Fischerei, Davidstr. 35, 9001 St. Gallen

Kastanienbaum, 17 07 2008

EAWAG
Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology
Department of Fish Ecology and Evolution
6047 Kastanienbaum

Inhaltsverzeichnis

1. EINFÜHRUNG	3
2. MATERIAL UND METHODEN	3
2.1 PROBENAHMEN	3
2.1.1 Zürichsee:.....	3
2.1.2 Walensee:	4
2.1.3 Linthkanal:	4
2.2 GENETISCHE UNTERSUCHUNGEN	4
2.3 STATISTISCHE AUSWERTUNGEN.....	5
3. RESULTATE UND DISKUSSION	5
3.1 WALENSEE.....	5
3.2 ZÜRICHSEE	6
3.3 ZUGEHÖRIGKEIT DER LINTHKANALFELCHEN.....	6
3.4 ALLGEMEINE VERWANDTSCHAFTEN UND PHYLOGENIE	9
3.5 AUSWIRKUNGEN FÜR DAS MANAGEMENT DER FELCHEN	9
4. LITERATURVERZEICHNIS	10

1. Einführung

Ökonomisch sind Coregonen für die Schweizer Berufsfischerei die wichtigste Fischgruppe. Sie sind für Forscher aber auch wegen ihrer sympatrischen Artenvielfalt innerhalb der Seen von Interesse (Douglas *et al.*, 1999; Hudson *et al.*, 2007), denn dies erlaubt die Erforschung der Mechanismen der Artenstehung und Koexistenz von Arten, also der funktionellen Biodiversitätsforschung. Laut Literaturangaben beherbergten der Walen- und der Zürichsee bis zu fünf unterscheidbare Coregonenarten (Steinmann, 1950). In der aktuelleren, aber wenig detaillierten Literatur (Kottelat & Freyhof, 2007) werden jedoch nur noch drei Arten unterschieden: Der Grundler (*Coregonus duplex*), der Hägling (*Coregonus heglingus*) und der Blaalig (*Coregonus zuerichiensis*). Dabei entspricht der Hägling dem Albeli und der Grundler dem Felchen. Da kaum Informationen über die genetischen Verwandtschaften dieser Arten vorhanden sind, basiert diese Klassifizierung jedoch ausschliesslich auf morphologischen Merkmalen. Um diesen Bericht verständlicher zu gestalten, werden fortan die Häglinge (kleinwüchsige Felchenform) mit Albeli und die Grundler mit Felchen bezeichnet, was der lokalen Namensgebung entspricht. Wegen der Vielfalt an Coregonenarten die innerhalb der Schweizer Seen existieren und deren rezente Ursprungs (die Arten entstanden höchstwahrscheinlich postglazial nach der letzten Eiszeit vor ca. 10'000 - 15'000 Jahren), stellen Felchen Taxonomen und Fischereimanagern allerdings eine grosse Herausforderung.

Nebst den bereits beschriebenen Coregonenarten, konnten während der Laichzeit Felchen aus dem Linthkanal gefangen werden. Um die Verwandtschaften zwischen den Felchen aus dem Zürichsee und dem Walensee zu klären und um festzustellen woher die Felchen aus dem Linthkanal stammen, wurde die EAWAG beauftragt eine populationsgenetische Studie durchzuführen. Dazu wurden populationsgenetische Daten für Fische aus dem Zürichsee und dem Linthkanal generiert, sowie ein schon vorhandener Datensatz für den Walensee in die Analysen einbezogen.

2. Material und Methoden

2.1 Probenahmen

Die Probenahmen aus dem Zürich- und Walensee wurden ausschliesslich durch Berufsfischer auf bekannten Laichplätzen durchgeführt. Dabei wurde versucht, möglichst alle Felchenarten zu beproben.

2.1.1 Zürichsee:

Aus dem Zürichsee standen 17 Albeli und 18 Felchen für die genetischen Untersuchungen zur Verfügung. Leider konnten bei den Laichfischfängen mit Schwebnetzen nur fünf Blaalige gefangen werden, weshalb diese von den genetischen Auswertungen ausgeschlossen werden mussten. Die Felchen stammen aus relativ seichten Stellen in Nähe von Rapperswil und die Albeli aus tieferen Regionen des Sees in der Nähe von Stäfa.

2.1.2 Walensee:

Insgesamt standen sieben Grossfelchenpopulationen (zwei Felchen und fünf Blaalig) und vier Albelipopulationen (zwei sommer- und zwei winterlaichende) für die genetischen Untersuchungen zur Verfügung. Diese Proben beinhalten insgesamt 39 Sommeralbeli, 31 Winteralbeli, 38 Felchen und 80 Blaalige.

2.1.3 Linthkanal:

Insgesamt konnten 22 Felchen aus dem Linthkanal für die Untersuchungen benutzt werden. Diese wurden vom Amt für Natur, Jagd und Fischerei zur Verfügung gestellt.

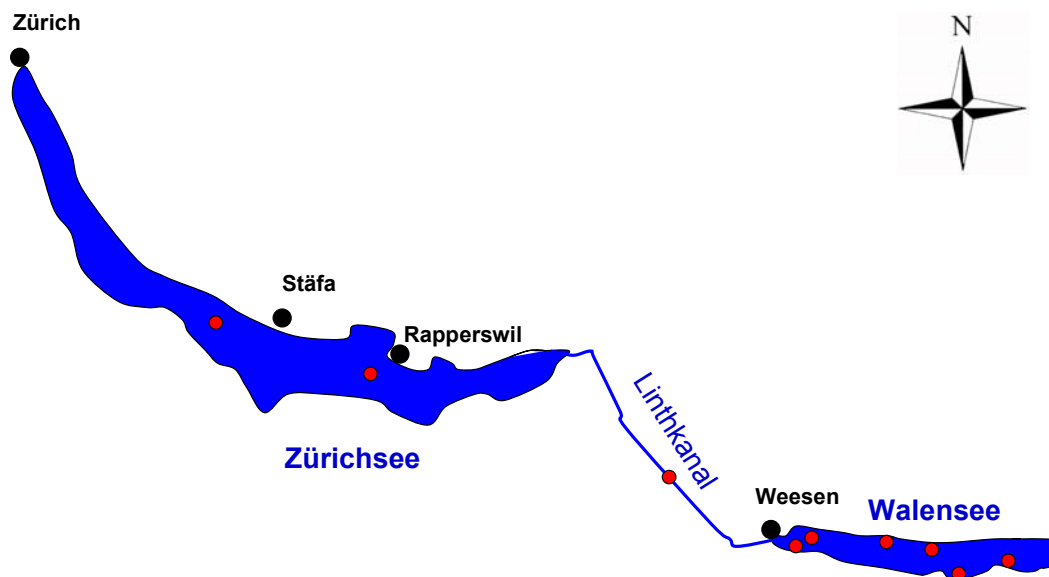


Abb. 1. Die Probenahmestandorte sind auf dieser Karte rot eingezeichnet. Im Zürichsee wurden die Felchen im flachen Wasser in der Nähe von Rapperswil gefangen. Die Albeli stammen aus tieferem Gewässer aus der Region von Stäfa. Im Walensee wurden mehrere Felchen und Albeli Probenahmen durchgeführt. Felchen wurden jeweils im Schwebnetz gefangen (Ausnahme: zwei Proben vom Lichtern, welche zwischen Quinten und Betlis gefangen wurden). Die Albeli stammen aus Bodennetzen aus Sommer- und Winterfängen.

2.2 Genetische Untersuchungen

Um die genetischen Unterschiede und Verwandtschaften der Coregonenpopulationen zu prüfen, wurden sogenannte Mikrosatellitenmarker angewandt. Ein Mikrosatellit ist eine Region des Genoms, in welchem sich kurze DNA Sequenzen oft wiederholen (z. Bsp. 3' ATATATATAT...AT 5'). Diese sind für populationsgenetische Untersuchungen nützlich, weil sie nicht für Gene kodieren, d. h. selektiv neutral sind und weil sie eine hohe Mutationsrate aufweisen und daher auch rezente Ereignisse im Genom reflektieren können. In der vorliegenden Studie wurden 11 solche Mikrosatelliten **Loci** (Standorte im Genom) untersucht. Da Coregonen jeweils zwei

Kopien jedes Chromosoms besitzen, kommen alle Mikrosatellitenloci zweimal im Genom vor. Man nennt jede einzelne dieser Kopien ein **Allel**. Mit der Zeit, sammeln sich in einer Population viele verschiedene Allele an (sie unterscheiden sich in der Anzahl Repetitionen). Mit der Information über die Verteilung dieser Allele in den verschiedenen Populationen kann man prüfen, ob sie sich genetisch voneinander unterscheiden oder nicht, ob und wieviel Genaustausch es gibt und wie die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Populationen aussehen.

Genauere Angaben über die angewandten Methoden liegen nicht im Rahmen dieses Berichtes, weshalb wir auf diese Informationen verzichtet haben. Wir möchten hier nur kurz festhalten, dass die Amplifikation der DNA Fragmente korrekt funktioniert hat, dass bei den Auswertungen keine statistisch relevanten Abweichungen vom Hardy-Weinberg Gleichgewicht aufgetreten sind und dass die verschiedenen Loci unabhängig voneinander vererbt werden (kein Linkage disequilibrium). D.h. dass uns keine statistisch relevanten Fehler während den Laborarbeiten unterlaufen sind und dass die Populationen normale genetische Populationsstrukturen aufweisen. Dies ist eine Voraussetzung um die nachstehenden Analysen durchführen zu können.

2.3 Statistische Auswertungen

Um die Unterschiede zwischen zwei Populationen aufzuzeigen, wurden sogenannte **F_{ST} Werte** berechnet (Weir & Cockerham, 1984). F_{ST} Werte werden anhand von Allelfrequenzen der einzelnen Mikrosatelliten Loci berechnet und zeigen den Varianzanteil der Allelfrequenzen die zwischen zwei Population divergieren. Demzufolge bedeutet ein F_{ST} von 1, dass die Populationen keine Allele teilen und eine F_{ST} von 0, dass die Populationen eine identische Verteilung der Allele haben und sich somit genetisch nicht unterscheiden. Falls die beobachteten Unterschiede statistisch signifikant waren, wurden sie in der Tabelle 2 grün eingefärbt. Nicht signifikante Werte wurden orange eingefärbt. Um die Verwandtschaften etwas genauer darzustellen, wurde, basierend auf diesen Allelverteilungen, ein Stammbaum erstellt (Abb. 2).

3. Resultate und Diskussion

3.1 Walensee

Innerhalb des Walensees konnten innerhalb der Felchen (Blaalig und Felchen) keine genetischen Unterschiede festgestellt werden (Tab. 1). Folglich können wir aufgrund neutraler Mikrosatelliten Daten nicht mehr zwischen dem Felchen und dem Blaalig im Walensee unterscheiden. Es gibt dafür mehrere mögliche Erklärungen: Entweder ist der Blaalig ausgestorben oder die Blaalige und die Felchen haben sich vermischt und bilden heute eine einzige nicht differenzierbare Population. Dies kann entweder durch Veränderungen der ökologischen Bedingungen (z. Bsp. Eutrophierung oder Gletscherwasserzuführung wegen der Linthkorrektion), oder durch die Besatzwirtschaft verursacht worden sein. Es kann aber auch sein, dass der Blaalig nur in sehr geringen Restbeständen vorkommt und durch unsere gezielte Probenahmen nicht erfasst wurde. Um dies zu klären, müssten weitere

Untersuchungen durchgeführt werden, die neben den genetischen Aspekten auch die Morphologie beinhalten. Diese Informationen könnten dann mit historischen Angaben verglichen werden.

Zwischen den sommer- und winterlaichenden Albeli konnten ebenfalls keine genetischen Unterschiede festgestellt werden. Bei Versuchsfängen, welche im Jahre 2006 durchgeführt worden sind, konnten wir beobachten, dass in tiefen Lagen des Sees von August bis Dezember durchgehend reife Albeli zu finden sind. Diese Coregonenart hat heute vermutlich eine recht ausgedehnte Laichzeit und es handelt sich dabei nicht um unterschiedliche Arten. Diese Resultate schliessen allerdings ebenfalls nicht aus, dass es vor den ökologischen Veränderungen im See (Eutrophierung, Linthkorrektion) zwei getrennte Albeliarten gab.

Die Unterschiede zwischen Felchen und Albeli sind aber mit einem F_{ST} von 0.10 bis 0.165 sehr gross. Diese beiden Coregonenformen sind also stark differenziert.

Heute können im Walensee also zwei Coregonenarten problemlos genetisch voneinander unterschieden werden. Dies sind der Felchen (Grundler) und das Albeli (Hägling), wobei das Albeli eine ausgedehnte Laichzeit hat. Was mit Blaalig und Felchen, bzw. Sommer- und Winteralbli geschehen ist oder ob es noch genetisch wenig differenzierte Restbestände dieser Arten gibt, müsste in Zukunft mit grösseren Probenahmen untersucht werden. Dabei sollte die aktuelle Diversität wenn möglich auch mit historischen Proben verglichen werden.

3.2 Zürichsee

Im Zürichsee lagen verhältnismässig wenig Proben für die Analysen vor, dies verunmöglicht es uns, eine klare Aussage über die Anzahl vorhandenen Arten oder Formen zu machen. Es kann aber festgestellt werden, dass mit dem Albeli (Hägling) und dem Felchen (Grundler) heute noch mindestens zwei Arten vorkommen (Tab. 1). Diese sind aber im Vergleich zum Walensee weniger stark differenziert. Der F_{ST} Wert zwischen diesen zwei Arten beträgt 0.044.

Wir konnten im Zürichsee zwei Arten genetisch unterscheiden, können aber nicht ausschliessen, dass noch weitere Arten vorhanden sind. Speziell vom Blaalig lagen zu wenige Proben vor, um diese Art in die Analyse einzubeziehen. Umfangreichere Probenahmen und Untersuchungen sind nötig um diese Fragen zu klären.

3.3 Zugehörigkeit der Linthkanalfelchen

Während der Laichzeit können regelmässig Felchen im Linthkanal beobachtet werden. Anhand der F_{ST} Werte (Tab. 1) und anhand des Stammbaumes (Abb. 2) können wir feststellen, dass diese mit den Felchen aus dem Walensee näher verwandt sind als mit denen des Zürichsees. Es konnten dabei keine signifikanten Unterschiede zwischen den Linthfelchen und denen aus dem Walensee beobachtet werden, während diese einen signifikanten F_{ST} von 0.027 gegenüber denen aus dem Zürichsee aufwiesen.

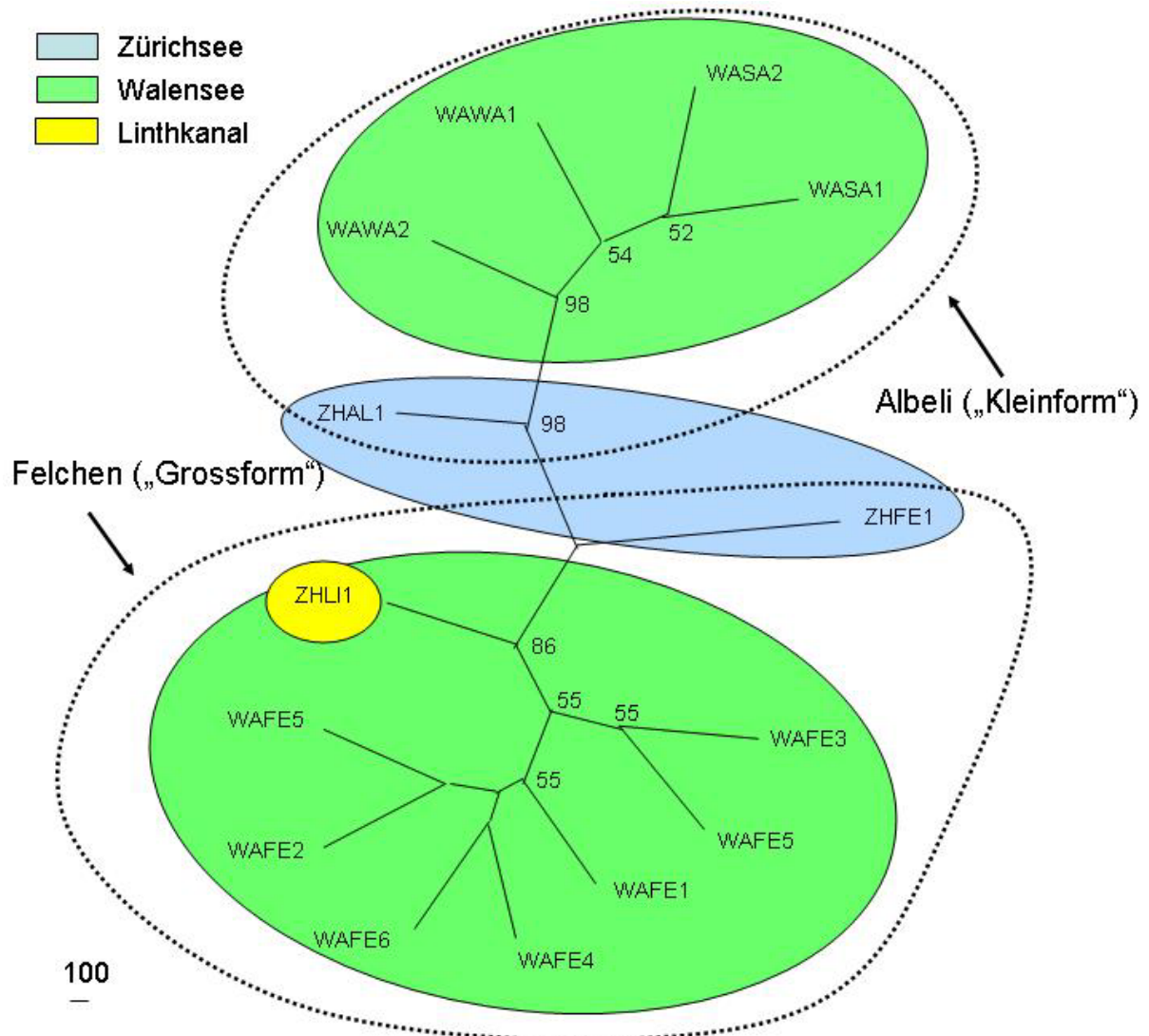


Abb. 2. Dargestellt ist der genetische Stammbaum der Zürichsee-, Walensee- und Linthkanalfelchen. Grün schattiert sind Felchen aus dem Walensee, blau die aus dem Zürichsee und Gelb die aus dem Linthkanal. WAFE1, WAFE2, WAFE3, WAFE4 und WAFE5 sind Blaalgproben aus dem Walensee; WAFE6 und WAFE7 sind Felchenproben aus dem Walensee; WASA1 und WASA2 sind Sommeralbelipproben aus dem Walensee; WAWA1 und WAWA2 sind Winteralbelipproben aus dem Walensee; ZHAL1 ist eine Albeli Population aus dem Zürichsee; ZHFE1 ist eine Felchenpopulation aus dem Zürichsee und ZHLI1 entspricht der Linthkanalpopulation.

Tabelle 1. F_{ST} Werte zwischen den verschiedenen Felchenproben. Signifikant unterschiedliche paarweise Vergleiche sind grün und nicht unterschiedliche Vergleiche sind orange markiert. WAFE1, WAFE2, WAFE3, WAFE4 und WAFE5 sind Blaaligproben aus dem Walensee; WAFE6 und WAFE7 sind Felchenproben aus dem Walensee; WASA1 und WASA2 sind Sommeralbelipproben aus dem Walensee; WAWA1 und WAWA2 sind Winteralbelipproben aus dem Walensee; ZHAL1 ist eine Albeli Population aus dem Zürichsee; ZHFE1 ist eine Felchenpopulation aus dem Zürichsee; und ZHLI1 entspricht der Linthkanalpopulation.

	N	WAFE1	WAFE2	WAFE3	WAFE4	WAFE5	WAFE6	WAFE7	WASA1	WASA2	WAWA1	WAWA2	ZHAL1	ZHFE1	ZHLI1
WAFE1	10	-													
WAFE2	19	0.012	-												
WAFE3	10	0.021	0.021	-											
WAFE4	21	0.007	-0.007	0.022	-										
WAFE5	20	-0.008	-0.004	0.008	-0.006										
WAFE6	14	-0.006	0.003	0.001	0.005	0.005	-								
WAFE7	24	-0.001	-0.001	0.004	-0.002	-0.007	-0.007	-							
WASA1	14	0.115	0.124	0.126	0.117	0.112	0.118	0.121	-						
WASA2	24	0.165	0.153	0.145	0.143	0.149	0.152	0.16	0.008	-					
WAWA1	15	0.119	0.122	0.114	0.101	0.109	0.12	0.12	0.021	0.005	-				
WAWA2	16	0.112	0.117	0.127	0.101	0.106	0.116	0.125	0.006	0.004	-0.007	-			
ZHAL1	17	0.023	0.054	0.046	0.048	0.033	0.044	0.052	0.058	0.069	0.043	0.039	-		
ZHFE1	23	0.047	0.022	0.041	0.013	0.036	0.04	0.045	0.074	0.094	0.081	0.062	0.044	-	
ZHLI1	22	0.018	0	0.005	-0.002	-0.002	0.014	-0.003	0.103	0.134	0.103	0.111	0.046	0.027	-

Die Felchen aus dem Linthkanal sind demzufolge genetisch nicht von denen aus dem Walensee zu unterscheiden, während ein klarer und signifikanter Unterschied zu denen aus dem Zürichsee besteht. Nicht auszuschliessen ist jedoch die Möglichkeit, dass eine ähnliche Art im Zürichsee vorkommt, von denen wir keine Proben hatten.

3.4 Allgemeine Verwandtschaften und Phylogenie

Wie der Abbildung 2 zu entnehmen ist, sind die Felchen aus dem Walensee den Felchen aus dem Zürichsee näher verwandt, als dem Albeli aus dem Walensee. In gleicher Weise ist das Albeli aus dem Walensee mit dem Albeli aus dem Zürichsee näher Verwandt als mit dem Felchen aus dem Walensee. Dies wurde bereits in früheren Publikationen beobachtet (Douglas *et al.*, 1999) und kann hier bestätigt werden. Auf der anderen Seite sind Albeli und Felchen im Zürichsees näher miteinander verwandt als im Walensee. Es scheint also im Zürichsee mehr Genaustausch zwischen diesen beiden Arten zu geben, was mit der stärkeren Eutrophierung des Sees zusammenhängen könnte. Die F_{ST} Werte zeigen weiter, dass sich die Felchen vom Walensee sehr wohl genetisch von denen aus dem Zürichsee unterscheiden. Gleichermassen besteht ein beträchtlicher genetischer Unterschied zwischen den Albeli aus dem Walensee und dem aus dem Zürichsee. Diese Formen sind demzufolge als genetisch und reproduktiv isolierte Einheiten zu betrachten.

3.5 Auswirkungen für das Management der Coregonen

Aus diesen Resultaten muss hervorgehoben werden, dass die Coregonen aus dem Walensee und dem Zürichsee zwar verwandt, aber doch deutlich reproduktiv voneinander isoliert sind. Gestützt auf Artikel 6 des Bundesgesetzes über die Fischerei (BGF) muss demzufolge ein aktiver Austausch der Coregonen zwischen den beiden Seen unbedingt vermieden werden. Dies insbesondere um den Verlust der lokalen Anpassungen der Coregoniden an die doch stark unterschiedlichen Umweltbedingungen der beiden Seen zu vermeiden.

4. Literaturverzeichnis

- 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.
- Hudson AG, Vonlanthen P, Müller R, Seehausen O (2007) Review: The geography of speciation and adaptive radiation in coregonines. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* **60**.
- Kottelat M, Freyhof J (2007) *Handbook of European freshwater fishes* Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Steinmann P (1950) Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizer Zeitschrift für Hydrobiologie* **12**, 340-491.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358-1370.