

DIE AUSSERGEWÖHNLICHE VIELFALT DER FELCHEN DER SCHWEIZ

ERGEBNISSE AUS 150 JAHREN FORSCHUNG

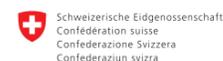
Oliver M. Selz

Pascal Vonlanthen

Thomas Kreienbühl

Ole Seehausen





eawag
aquatic research

Impressum

Auftraggeber

Bundesamt für Umwelt (BAFU), Abt. Wasser, CH-3003 Bern
Das BAFU ist ein Amt des Eidg. Departements für Umwelt, Verkehr, Energie und Kommunikation (UVEK)

Auftragnehmer

Eawag
Abteilung Fischökologie und Evolution
Seestrasse 79
CH-8047 Kastaniebaum
eawag.ch

Autoren

Oliver M. Selz (bis 2022 Mitarbeiter der Eawag): oliver.selz@bafu.admin.ch
Pascal Vonlanthen: p.vonlanthen@aquabios.ch
Thomas Kreienbühl: thomas.kreienbuehl@ecqua.ch
Ole Seehausen: ole.seehausen@eawag.ch

Hinweis

Diese Studie wurde im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt (BAFU) erstellt.
Für den Inhalt dieses Berichts ist allein der Auftragnehmer verantwortlich.

Zitiervorschlag

Selz, O.M., P. Vonlanthen, T. Kreienbühl & O. Seehausen. 2025 (Version 1, ohne Empfehlungen zum Erhalt der Felchenvielfalt). Die aussergewöhnliche Vielfalt der Felchen der Schweiz – Ergebnisse aus 150 Jahren Forschung. Eawag/Aquabios GmbH. Auftraggeber: Bundesamt für Umwelt, Bern.

Layout

katja@grafikvonfrauschubert.com

Fotos und Abbildungen

Alle nicht anders gekennzeichneten Fotos und Abbildungen sind Eigentum der Eawag.

Foto Titelseite

Kropfer (*Coregonus profundus*) aus dem Thunersee.

Verdankung

Wir bedanken uns herzlich bei den beteiligten Berufsfischerinnen und Berufsfischern sowie den kantonalen Fischereiverwaltungen für ihre wertvolle Unterstützung, ihre Gastfreundschaft und das Teilen ihres Wissens über die Felchen der Schweiz. Ein besonderes Dankeschön gilt auch den zahlreichen Studentinnen und Studenten der Universität Bern und der Eawag sowie allen weiteren Helferinnen und Helfern, die uns tatkräftig im Feld unterstützt haben. Diese Arbeit ist Teil des vom BAFU finanzierten Projekts «Felchenvielfalt in Schweizer Seen» (Beitrag: «A2310.0132 Wasser»). Weitere Mittel stammen von der Abteilung Fischökologie und Evolution sowie der Kommunikationsabteilung der Eawag und der Abteilung Aquatische Ökologie und Evolution der Universität Bern.



Die Texte, die mit dem Zusatz «Eawag» gekennzeichneten Fotos sowie alle Grafiken und Tabellen unterliegen der Creative-Commons-Lizenz «Namensnennung 4.0 International». Sie dürfen unter Angabe der Quelle und Zusendung eines Belegs an medien@eawag.ch frei vervielfältigt, verbreitet und verändert werden. Weitere Informationen zur Lizenz finden sich unter <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>.

Inhaltsverzeichnis

1 Zusammenfassung / Résumé	6		
2 Einführung	8		
2.1 Ausgangslage und Ziele des Berichts	8		
2.2 Rechtliche Grundlagen	12		
2.3 Zielvorgaben	12		
3 Felchenvielfalt in der Schweiz	13		
3.1 Heutige Verbreitung	13		
3.2 Besiedlungsgeschichte	15		
3.3 Was ist eine Art	16		
3.4 Neue Felchenarten durch ökologische Artbildung	17		
3.4.1 Beispiel Walensee: klare Differenzierung zweier Arten	19		
3.4.2 Beispiel Neuenburgersee: fließender Übergang von einer Art zur anderen – natürlich oder anthropogen verursacht	21		
3.4.3 Beispiel Thunersee: ausserordentlich grosse Felchenartenvielfalt	23		
3.5 Anpassung an Nahrungsnischen erklärt Artenvielfalt pro See	25		
3.6 Fortpflanzungsverhalten führt zu reproduktiver Isolation	26		
3.6.1 Laichzeit	26		
3.6.2 Laichtiefe	27		
3.6.3 Assortative Paarung	28		
3.6.4 Exkurs: Felchenlaichplätze	28		
3.7 Parallele Entstehung von ähnlichen Arten	29		
3.8 Massives Artensterben nach Umweltveränderungen	29		
3.9 Felchentaxonomie – früher und heute	33		
3.10 Genetik ermöglicht neue Einblicke	34		
3.10.1 Phylogenetische Einblicke in die Besiedlungsgeschichte	35		
3.10.2 Erste Aufschlüsselung der Schweizer Artenvielfalt dank neuerengenetischen Methoden (Mikrosatelliten und AFLP)	35		
3.10.3 Vertiefte Einblicke in Phylogenetik und Evolution	36		
4 Felchenfischerei	38		
4.1 Felchenfischerei in der Schweiz	38		
4.1.1 Berufsfischerei	38		
4.1.2 Angelfischerei	39		
4.2 Regulation der Felchenfischerei	40		
4.3 Bewirtschaftung durch Besatzmassnahmen	41		
4.3.1 Felchenbesatz	41		
4.3.2 Erfolgskontrollen Felchenbesatz	41		
4.3.3 Erfolgskontrollen zur natürlichen Fortpflanzung	43		
4.4 Monitoring	44		
4.5 Einfluss der Fischerei auf die Felchenartenvielfalt	44		
4.5.1 Ungleichem Befischungsdruck auf verschiedene Felchenarten	45		
4.5.2 Selektive Entnahme führt zu Evolution von langsamem Wachstum	46		
4.5.3 Besatzbewirtschaftung und potentielle Folgen: Hybridisierung zwischen Arten und fehlende natürliche Partnerwahl	46		
4.6 Nährstoffe, Felchenfischerei und Artenvielfalt	48		
		5 Schlussfolgerung	49
		6 Literaturverzeichnis	50
		7 Anhang – Seen	57
		7.1 Bodensee	58
		7.2 Genfersee	74
		Léman	84
		7.3 Greifen- und Pfäffikersee	94
		7.4 Jurarandseen	106
		Lacs du Seeland	130
		7.5 Zugersee	154
		7.6 Hallwiler- und Baldeggersee	164
		7.7 Sempachersee	176
		7.8 Zürich- und Walensee	186
		7.9 Vierwaldstätter- und Sarnersee	206
		7.10 Thuner- und Brienersee	236

1 Zusammenfassung

Die Artenvielfalt der Felchen in den grossen Seen der Schweiz ist einzigartig. Sie hat sich in den letzten rund 15000 Jahren entwickelt und spielt eine zentrale Rolle in diesen Ökosystemen, da Felchen natürlicherweise die bei weitem grösste Fischbiomasse in allen Lebensräumen der grösseren Seen – mit Ausnahme der flachen Uferzonen – darstellen. Diese grosse und diversifizierte Biomasse stellt seit jeher eine lokale und nachhaltige Nahrungsressource für den Menschen dar. Die Erforschung der Felchenartenvielfalt in den letzten zwei Jahrzehnten hat unser Verständnis darüber verbessert, wie diese Vielfalt entstanden ist, wie sie ökologisch und genetisch strukturiert ist, und warum viele Arten in den vergangenen 80 Jahren ausgestorben sind. Die neuen Erkenntnisse zeigen, dass für den Erhalt der verbleibenden Artenvielfalt und einer langfristig nachhaltigen fischereilichen Nutzung der Felchen die Mechanismen und Umweltbedingungen berücksichtigt werden müssen, die zur Entstehung der Artenvielfalt geführt haben. Der Schutz der Artenvielfalt und der damit verbundenen ökologischen Vielfalt der Felchen innerhalb eines Sees trägt dazu bei, das natürliche Ertragspotenzial des Sees als Nahrungsquelle für den Menschen zu erhalten.

Die Untersuchungen haben auch aufgezeigt, dass das bestehende Fischereimanagement teilweise überdacht und neue Ansätze entwickelt werden sollten. Zudem müssen Wissenslücken, beispielsweise im Bereich der Ökologie vieler Felchenarten, geschlossen werden, um auch zukünftig in veränderten Seeökosystemen (z. B. mit Klimawandel und invasiven Neozoen) wissenschaftsbasiert handeln zu können. Nur so kann die Artenvielfalt langfristig erhalten und nachhaltig genutzt werden.

1 Résumé

La biodiversité des corégones dans les lacs suisses est unique. Elle s'est développée au cours des quelque 15'000 dernières années et joue un rôle central dans ces écosystèmes, car les espèces de corégones constituent de loin la plus grande biomasse de poissons des lacs, à l'exception des zones riveraines peu profondes. Cette biomasse importante et diversifiée constitue depuis toujours une ressource alimentaire locale et durable pour l'homme. Les études de la diversité des espèces de corégones au cours des deux dernières décennies ont amélioré notre compréhension de la manière dont cette diversité s'est formée et pourquoi de nombreuses espèces se sont éteintes au cours des 80 dernières années. Ces nouvelles connaissances montrent que pour préserver cette biodiversité et afin d'assurer une exploitation halieutique durable à long terme, il faut tenir compte des mécanismes et des conditions environnementales qui ont conduit à l'apparition de ces espèces. Seule la protection de cette diversité permettra de préserver le potentiel de rendement naturel des lacs en tant que ressource alimentaire pour l'homme.

Les études ont également montré qu'il est nécessaire de repenser en partie la gestion actuelle de la pêche des corégones et de développer de nouvelles approches. Afin de pouvoir agir à l'avenir sur la base de connaissances scientifiques solides face à des écosystèmes lacustres modifiés (par le changement climatique et les néozoaires envahissants, p. ex.), il faut combler les lacunes, notamment dans le domaine de l'écologie de nombreuses espèces de corégones. Ce n'est qu'ainsi que la biodiversité pourra être préservée à long terme et utilisée de manière durable pour la pêche.

2 Einführung

2.1 Ausgangslage und Ziele des Berichts

Die Schweizer Seen beherbergen eine europaweit einzigartige Vielfalt (Abbildung 2.1) von insgesamt 24 (ursprünglich mindestens 34) genetisch, morphologisch und ökologisch unterscheidbaren Felchenarten. Alle diese Arten kommen weltweit ausschliesslich in Seen vor, die in der Schweiz liegen und zum Teil mit unseren Nachbarländern geteilt werden. Die Schweiz trägt deshalb eine grosse Verantwortung für den Erhalt dieser endemischen Artenvielfalt [1].

Die Felchen sind aber nicht nur aus der Sicht des Artenschutzes wichtig. Aus fischereilicher Sicht sind sie sowohl für die Berufsfischerei als auch für die Angelfischerei von grosser Bedeutung. Ihr Anteil am Gesamtfang der Angel- und Berufsfischerei in der Schweiz betrug in den letzten zwei Jahrzehnten circa 25 % bzw. 60 % (Quelle: www.fischereistatistik.ch). Die Felchenbestände stellen eine ökologisch vielfältige natürliche Ressource dar, welche die Natur dem Menschen zur Verfügung stellt. Die Felchenarten nehmen eine zentrale Rolle in den Ökosystemen der Seen ein, stellen sie doch mit Abstand die grösste Biomasse im offenen Wasser (Pelagial) und in den tieferen Seezonen [2]. Im Verlauf der letzten 150 Jahren ist jedoch ein wesentlicher Teil dieser einzigartigen Artenvielfalt durch menschliche Einflüsse verloren gegangen. Auch wurden Felchenarten durch Besatztätigkeiten in Seen eingeführt, in denen sie ursprünglich nicht vorkamen.

Die Anzahl der Felchenarten, die pro See historisch vorkamen, ist je nach Gewässer sehr unterschiedlich. In den Mittellandseen gab es oft nur eine, wahrscheinlich nie mehr als drei Felchenarten. In den grösseren und tieferen Alpenrandseen, wie z. B. dem Thunersee, leben heute noch bis zu sechs bekannte Felchenarten [3]. Trotz der grossen morphologischen Vielfalt, weisen einige Felchenarten grosse morphologische Ähnlichkeiten auf, sodass sie schwer voneinander zu unterscheiden sind. Dies gilt sowohl für Arten die gemeinsam in einem See vorkommen als auch für Felchenarten aus verschiedenen Seen.

Dies hat dazu geführt, dass sich in den letzten zwei Jahrhunderten mehrere Forscher daran versucht hatten, die Felchenvielfalt in Arten aufzuteilen und diese taxonomisch zu beschreiben. Die daraus resultierenden Publikationen kamen oft zu unterschiedlichen Einteilungen, u.a. auch weil Forschungen bis vor 25 Jahren ohne molekulargenetische Methoden auskommen mussten. Die sich daraus ergebenden taxonomischen Unsicherheiten erschwerten aber die Bewirtschaftung und den Schutz dieser Arten, ein Problem, das von artenreichen Artgruppen generell, einschliesslich anderer Fische, bekannt ist.

Diese Situation führte auch dazu, dass in der Schweizer Gesetzgebung bisher die Vielfalt der Felchenarten nur summarisch berücksichtigt wurde. Im Anhang 1 der Verordnung zum Bundesgesetz über die Fischerei (VBGF, SR 923.01) sind die Felchen als Artengruppe (*Coregonus* spp.) aufgeführt. Ein Gefährdungsstatus für die einzelnen Felchenarten ist nicht definiert. Obwohl diese Problematik typisch für besonders artenreiche Tierartengruppen ist, stellt sie eine Belastungsprobe für den Schutz der Biodiversität dar.

In den letzten zwei Jahrzehnten wurde in der Schweiz wieder intensiv über die Artenvielfalt der Felchen geforscht. Dabei wurden neben morphologischen neu auch genetische Methoden eingesetzt. Diese ermöglichten ein besseres Verständnis der Artenstruktur innerhalb von Seen und der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den verschiedenen Arten, und damit auch zu den ökologischen und evolutionären Prozessen, die zu ihrer Entstehung und Erhaltung notwendig waren und notwendig sind. Diese Arbeiten haben auch dazu geführt, dass im aktuellen Schweizer Fischatlas, der 2018 erschienen ist, und in der Roten Liste der Fische und Rundmäuler der Schweiz, die 2022 erschienen ist, erstmals die in der internationalen Fachliteratur beschriebene Artenvielfalt der Schweizer Felchen aufgelistet wurde [4, 5]. Wobei der Fischatlas keinen artspezifischen Gefährdungsstatus angibt und die Rote Liste der Fische und Rundmäuler nur im Anhang einen Gefährdungsstatus empfiehlt. In der neuesten europäischen Roten Liste der Süsswasserfische sind die Schweizer Felchenarten nicht nur im Anhang, sondern offiziell als gefährdete Arten aufgeführt (www.iucn.org). Die meisten Arten werden als gefährdet eingestuft, einige aber als stark gefährdet.

Die Berücksichtigung und der Schutz dieser Artenvielfalt sind Voraussetzung, um die Bestände der verschiedenen Felchenarten fischereilich nachhaltig nutzen zu können. Dafür müssen die Vielfalt und die Gefährdung der einzelnen Arten ausreichend bekannt sein. Dazu müssen die in den letzten Jahren gewonnen wissenschaftlichen Erkenntnisse dem Gewässermanagement für die Bewirtschaftung und Nutzung zur Verfügung gestellt werden.

Dies ist auch im Sinne des Aktionsplans der Strategie Biodiversität der Schweiz [6]. Die Bundesverfassung verpflichtet Bund und Kantone, für die dauerhafte Erhaltung der natürlichen Lebensgrundlagen zu sorgen und dabei die natürliche Umwelt des Menschen vor schädlichen Einwirkungen zu schützen (Art. 2 und 78 der Bundesverfassung). Ein besonderes Augenmerk gilt dabei den Ökosystemleistungen, welche die Biodiversität für den Menschen erbringt. Die Felchen sind ein lokales Paradebeispiel dafür, wie die Biodiversität sowohl eine Schlüsselfunktionen im Ökosystem als auch ein geschätztes Nahrungsmittel für den Menschen zur Verfügung stellt. Eine Reduktion oder ein Verlust dieser Artenvielfalt kann verschiedene wichtige Ökosystemleistungen beeinträchtigen, wie z. B. zu einem Verlust der natürlichen fischereilichen Produktivität der Seen führen [7] (Grafik siehe folgende Doppelseite).

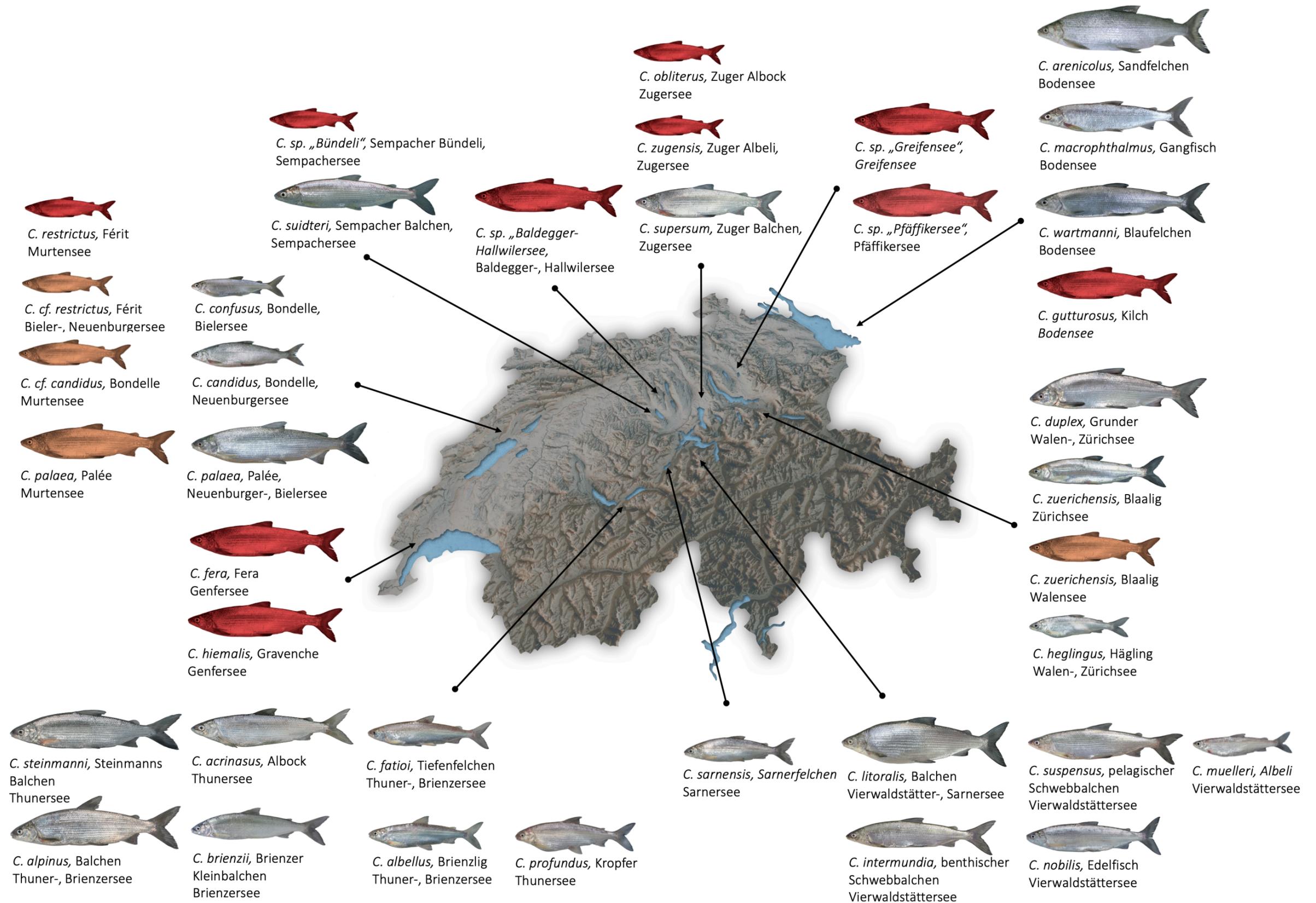


Abb. 2.1: Darstellung der Felchenvielfalt, die aus den Seen der Schweiz bis heute beschrieben wurde. Es wird nur die natürliche Verbreitung jeder Art gezeigt. Ausgestorbene Arten sind als rote Fische dargestellt und ausgestorbene Populationen einer andernorts noch teilweise existierenden Felchenart sind als orange Fische dargestellt. Die Grösse der abgebildeten Fische symbolisiert die Grössenunterschiede zwischen den Arten.

2.2 Rechtliche Grundlagen

In der Schweiz lebt europaweit eine einmalige Vielfalt an endemischen Felchenarten [8, 9], für deren Fortbestehen die Schweiz eine ganz besondere Verantwortung trägt. Gemäss Zweckartikels des Bundesgesetzes über die Fischerei (Art. 1 Abs. 1 Bst. a BGF, SR 923.0) sollen die natürliche Artenvielfalt, der Bestand an einheimischen Fischen, Krebsen und Fischnährtieren und deren Lebensräume erhalten, verbessert oder soweit möglich wiederhergestellt werden. Die Kantone regeln die nachhaltige Nutzung der Bestände (Art. 3 Abs. 1 BGF) und sorgen dafür, dass die natürliche Artenvielfalt der Fische und Krebse erhalten bleibt (Art. 3 Abs. 1 Bst. a BGF). Der Bund erlässt Bestimmungen über die Dauer der Schonzeiten und über die Fangmindestmasse (Art. 4 Abs. 1 Bst. a-b BGF) und bezeichnet die gefährdeten Fisch- und Krebsarten (Art. 5 Abs. 1 BGF). Die Kantone ergreifen die erforderlichen Massnahmen zum Schutz der Lebensräume von gefährdeten Arten (Art. 5 Abs. 2 BGF). Zudem sind die Kantone gemäss der Verordnung zum Bundesgesetz über die Fischerei (VBGF, SR 923.01) verpflichtet, die Gewässerabschnitte auf ihrem Gebiet zu bezeichnen, in denen Fische und Krebse mit dem Gefährdungsstatus 1–3 leben (Art. 10 Abs. 1 VBGF).

Für den Vollzug der gesetzlichen Vorgaben ist es deshalb erforderlich, die Artenvielfalt der Schweizer Seen und deren Gefährdungsstatus zu kennen. Dazu müssen die einzelnen Felchenarten beschrieben und deren Gefährdungsstatus definiert werden. Bis heute werden alle Felchenarten im Anhang 1 der VBGF unter einem einzigen, allgemein gültigen Gefährdungsstatus geführt (4, E: potenziell gefährdet, europäisch geschützt nach der Berner Konvention). Neben der wissenschaftlichen und taxonomischen Literatur [8, 10] differenziert bisher nur der Schweizer Fischatlas und die Rote Liste der gefährdeten Fische und Rundmäuler der Schweiz [4, 5] zwischen den einzelnen Felchenarten, ersterer ohne artspezifischen Gefährdungsstatus und letztere nur im Anhang mit einer Gefährdungsstatusempfehlung. In der neuesten europäischen Roten Liste der Süsswasserfische, die voraussichtlich 2025 publiziert wird, werden die Schweizer Felchenarten nicht nur im Anhang, sondern offiziell als gefährdete Arten aufgeführt (www.iucn.org). Die meisten Arten werden als gefährdet eingestuft, einzelne aber als stark gefährdet.

2.3 Zielvorgaben

Aufgrund der gesetzlichen Vorgaben sowie der in den letzten 20 Jahren erzielten Fortschritte in der Forschung zur Artenvielfalt der Schweizer Felchen, ist es notwendig, den aktuellen Wissenstand über die Artenvielfalt der Felchen zusammenzutragen und den betroffenen Akteuren zugänglich zu machen. Zudem soll geklärt werden, welche Auswirkungen diese neuen Erkenntnisse auf den Schutzstatus und die Bewirtschaftung der Felchen haben.

Die Eawag hat mit finanzieller Unterstützung des BAFU die Taxonomie der Schweizer Felchen aktualisiert. Zudem wurden die Forschungsergebnisse der letzten 150 Jahren zur Taxonomie, Ökologie, fischereilicher Nutzung und Bewirtschaftung der Felchen zusammengefasst. Übergreifende Themenbereiche, die alle Seen betreffen, werden in diesem Bericht behandelt. Zusätzlich werden in den seespezifischen Berichten alle Felchenarten und die Bewirtschaftung der Felchen des jeweiligen Sees oder Seen-Systems detailliert behandelt.

Folgende Ziele sollen mit dem vorliegenden Bericht erreicht werden:

- Zusammenstellung des Wissens über die Entstehung und Entwicklung der einzigartigen Artenvielfalt der Felchen in den Schweizer Gewässern (dieser Bericht).
- Ausführliche Zusammenfassung des heutigen Wissens über die einzelnen Felchenarten. Dies beinhaltet die Abhandlung der Arten (Taxonomie), beleuchtet aber auch Themen zur Ökologie, Bewirtschaftung und fischereilichen Nutzung der einzelnen Arten und deren Gefährdungsstatus (dieser Bericht und seespezifische Berichte).
- Zur Verfügungsstellung, soweit möglich, von seespezifischen Bestimmungsschlüsseln für die Felchenarten der Schweiz (seespezifische Berichte).
- Formulierung von Empfehlungen zum langfristigen Schutz der Artenvielfalt der Felchen (Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden nun gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.).

3 Felchenvielfalt in der Schweiz

3.1 Heutige Verbreitung

Die Felchenartigen (*Coregoninae*) bilden eine der drei Unterfamilien der Lachsische (*Salmonidae*). Die Felchenartigen sind eine der phänotypisch und ökologisch vielfältigsten Gruppen von Süsswasserfischen der nördlichen Breitengrade. Die Unterfamilie ist in drei Gattungen unterteilt: die Gattung *Stenodus* (fischfressende Arten), die Gattung *Prosopium* (überwiegend Arten, die sich benthisch ernähren) und die ökologisch sehr variable Gattung *Coregonus* [11]. Die Gattung *Coregonus* umfasst alle in der Schweiz vorkommenden Felchenarten.

Die Verbreitungsgebiete der Gattungen *Prosopium* und *Stenodus* sind wesentlich kleinräumiger als die der Gattung *Coregonus*. Die Gattungen *Prosopium* und *Stenodus* sind in kalten Gewässern Nordamerikas, Ostruslands und des kaspischen Meeres beheimatet, während die Gattung *Coregonus* eine holarktische Verbreitung aufweist und in kalten Gewässern der gesamten Halbkugel nördlich des 40. Breitengrades zu finden ist. Der nördliche Alpenraum entspricht in Europa der südlichen Verbreitungsgrenze und ist von dem weiter nördlich gelegenen Hauptverbreitungsgebiet der Gattung (in Skandinavien und der Ostsee) durch ein grosses Gebiet getrennt, in dem keine Felchen vorkommen. In diesem Gebiet sind Felchen höchst wahrscheinlich während der holozänen Erwärmung ausgestorben. Felchen besiedeln sowohl grosse Seen als auch Fließgewässer. Einige Arten, z. B. der Nordseeschnäpel, sind wie Lachse anadrom (Fische die ihr Erwachsenenleben im Salzwasser verbringen, aber zum Laichen ins Süsswasser schwimmen) und leben sogar im offenen Wattenmeer [12].

In der Schweiz kommen Felchen natürlicherweise in allen grösseren Seen auf der Alpennordseite vor (Abbildung 3.1). Dazu gehören im Rheineinzugsgebiet der Schweiz:

- Baldeggersee
- Bielersee
- Bodensee
- Brienersee
- Greifensee
- Hallwilersee
- Lac de Morat
- Lac de Neuchâtel
- Pfäffikersee
- Sarnersee
- Sempachersee
- Thunersee
- Vierwaldstättersee
- Walensee
- Zürichsee
- Zugersee

Auch die Alpenrandseen des Donaueinzugsgebiet in Deutschland und Österreich wurden von Felchen natürlich besiedelt. Darüber hinaus konnten Felchen einige Seen im Einzugsgebiet der Rhône natürlich besiedeln.

Dazu gehören:

- Léman
- Lac de Bourget
- möglicherweise der Lac de Annecy

Felchen werden gelegentlich auch in den grösseren Flüssen der Schweiz nachgewiesen: Einige Felchenarten können in den Flüssen leben und zu adulten Tieren heranwachsen, wie Beobachtungen in der Aare und im Rhein zeigen [4]. Während der Laichzeit wandern einige Felchenarten auch von Seen in Zuflüsse, um sich im Fluss oder in deren Mündungsbereichen fortzupflanzen. Dies wurde in mehreren Seen beobachtet. Die Felchenlarven weisen nach dem Schlupf nur eine sehr geringe Schwimmkraft auf und werden höchstwahrscheinlich durch die Strömung flussabwärts verdriftet. Historisch kamen solche Wanderungen von Felchen in Zuflüsse von Seen häufiger vor. In folgenden grösseren Fließsgewässern wurden in der Schweiz in den letzten Jahren Felchen nachgewiesen [4]:

- Aare
- Areuse
- Limmat
- Linthkanal
- Rhein
- Reuss
- Rhône

Schliesslich wurden einzelne Felchenarten vom Menschen in Seen eingeführt, in denen Sie natürlicherweise nicht vorkamen und in denen sie sich etabliert haben. Dabei handelt es sich um:

- Ägerisee
- Lac de Joux
- Lago di Lugano
- Lago Maggiore
- Lungernsee

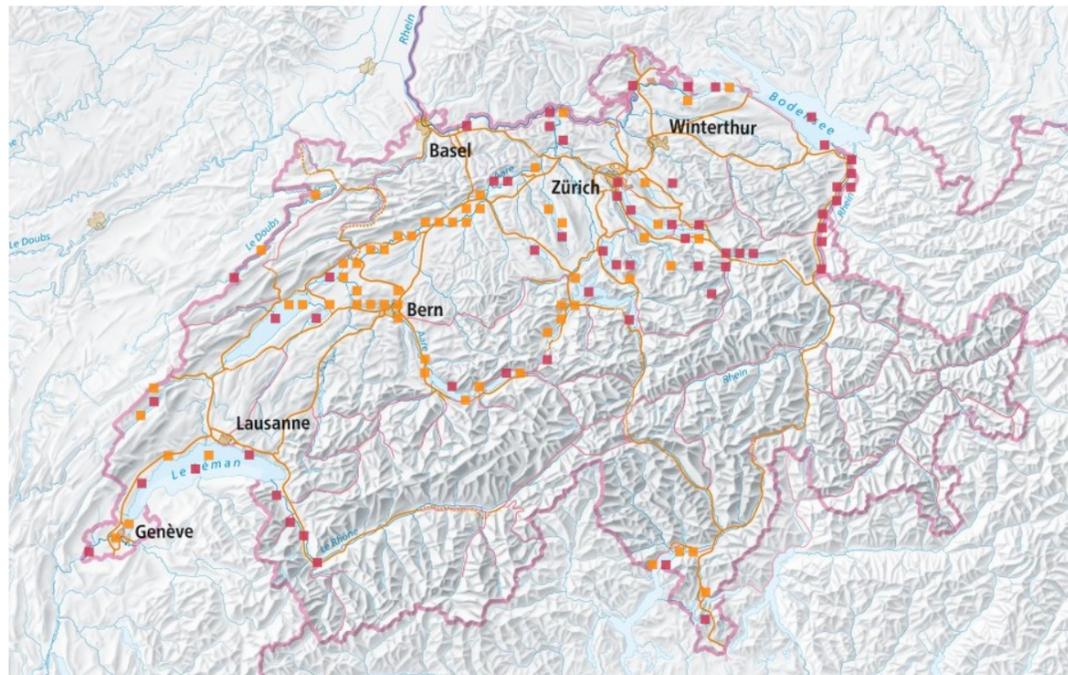


Abb. 3.1: Verbreitung der Felchen in der Schweiz gemäss Fischatlas der Schweiz [4] © info fauna – CSCF, swisstopo. Rote Punkte zeigen Vorkommen, die seit dem Jahr 2000 nachgewiesen wurden. Orangene Punkte sind Vorkommen, die nur bis zum Jahr 2000 nachgewiesen wurden. Vorkommen in den Seen sind vereinfacht mit nur einem oder wenigen Punkten dargestellt, obwohl Felchen innerhalb der Seen räumlich weit verbreitet vorkommen.

3.2 Besiedlungsgeschichte

In den letzten 700 000 Jahren wurde die Verbreitung der Fische im Alpenraum durch mehrere Episoden der Vergletscherung beeinflusst, wobei wiederholt grosse Gebiete von Eis bedeckt waren. Die Felchen überlebten diese Eiszeiten in den nichtvergletscherten Gebieten Europas [11]. In wärmeren Phasen – wenn sich die Gletscher wieder zurückzogen – wanderten die Felchen wieder ein und besiedelten die neu entstandenen Gewässer.

Das letzte Mal geschah dies vor etwa 15 000–20 000 Jahren nach der Würmeiszeit [13, 14]. Bis zu diesem Zeitpunkt war praktisch die ganze Schweiz von Eis bedeckt (Abbildung 3.2). Die uns heute bekannten Seen existierten vor dem Ende der letzten Eiszeit noch nicht und entstanden erst nach dem Rückzug der Gletscher. Es gab jedoch wahrscheinlich schon vor den grossen Gletschern Seen. Die heute in der Schweiz vorkommenden Fische konnten die heutigen Seen erst nach dem Rückzug der Gletscher besiedeln. Als Wander- und Ausbreitungsrouten nutzten Felchen Fließsgewässer wie Rhein, Aare, Limmat oder Reuss. Sie waren aber auch in der Lage, Wasserscheiden zu überqueren, also von einem Einzugsgebiet in ein anderes zu gelangen. Dies war vermutlich möglich, weil Gletschergewässer beim Rückzug der Gletscher ihr Einzugsgebiet oder ihre Fließrichtung änderten. So entwässerte der Rhônegletscher früher auch in den Rhein und verlor die Rheinverbindung erst im Verlauf des Gletscherzurückzugs, so dass er heute ausschliesslich über die Rhône ins Mittelmeer entwässert. Zudem konnten sich am Rand der Gletscher Seen bilden, deren Lage sich immer wieder änderte und die so ebenfalls zur Ausbreitung der Felchen beigetragen haben könnten [15].

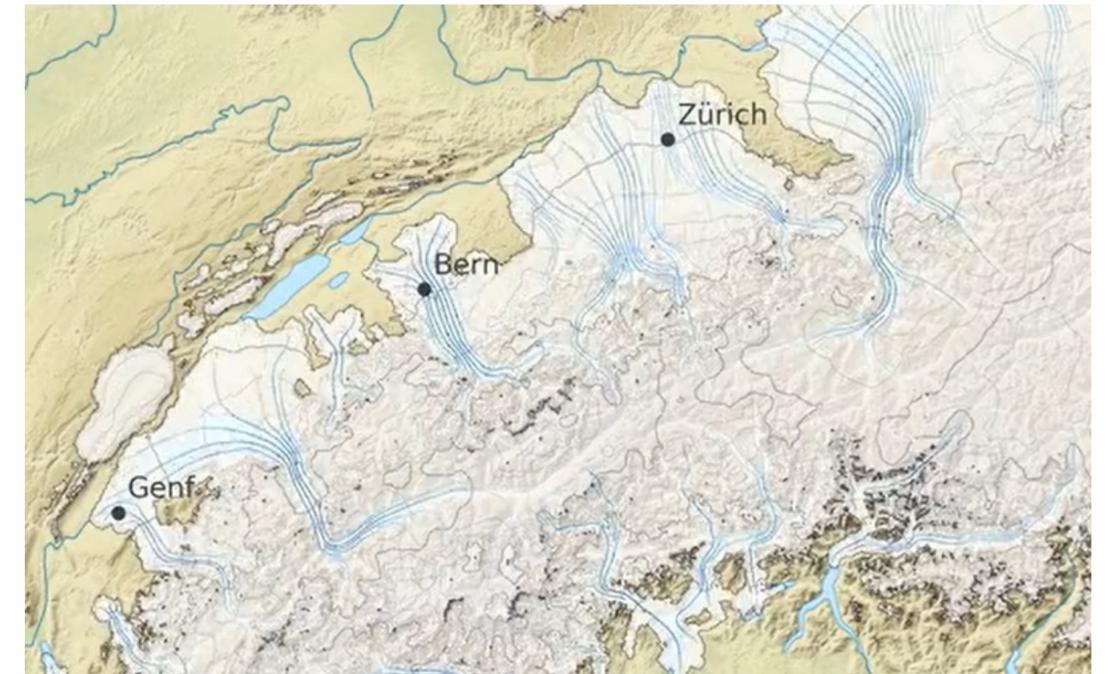


Abb. 3.2: Ausdehnung der Gletscher in der Schweiz zur Würmeiszeit (vor ca. 25 000 Jahren). Ausschnitt aus einer Simulation der ETHZ: <https://ethz.ch/de/news-und-veranstaltungen/eth-news/news/2018/11/eiszeitensimulation-macht-gletscherausdehnung-sichtbar.html>.

Die Besiedlungsgeschichte der Felchen im Alpenraum wurde mit genetischen Methoden detailliert untersucht. Dabei konnte gezeigt werden, dass die in der Schweiz lebenden Felchen von einer einzigen «Urfelchenart» abstammen [16]. Diese «Urfelchenart» wies wiederum genetische Eigenschaften auf, die aus zwei unterschiedlichen älteren eiszeitlichen Refugien stammten. Ein Refugium lag im nördlichen und östlichen Europa (blau in Abbildung 3.3) und das andere im westlichen Mitteleuropa (rot in Abbildung 3.3). Die Felchen aus diesen beiden eiszeitlichen Refugien haben sich wahrscheinlich schon vor der Besiedlung des Alpenraumes genetisch vermischt und dabei einen so genannten Hybrid-Schwarm gebildet, d.h. eine hybride Felchenart, die die genetische Vielfalt der beiden Ursprungsarten in sich vereint. Aus DNA-Analysen an subfossilen Knochenfunden ist bekannt, dass die genetischen Anteile beider Linien bereits vor 5 000 Jahren in der Schweiz vorkamen [17].

Genetische Untersuchungen zeigen, dass die heutige Artenvielfalt der Felchen in den Schweizer Seen erst nach der Wiederbesiedlung der Gewässer vor Ort entstanden ist [16]. Sie ist also das Ergebnis einer vielfältigen und schnellen Artbildung, bei der sich in den einzelnen Seen vor Ort aus einer «Urfelchenart» viele neue Arten mit unterschiedlichen ökologischen Anpassungen entwickelt haben [16, 18].

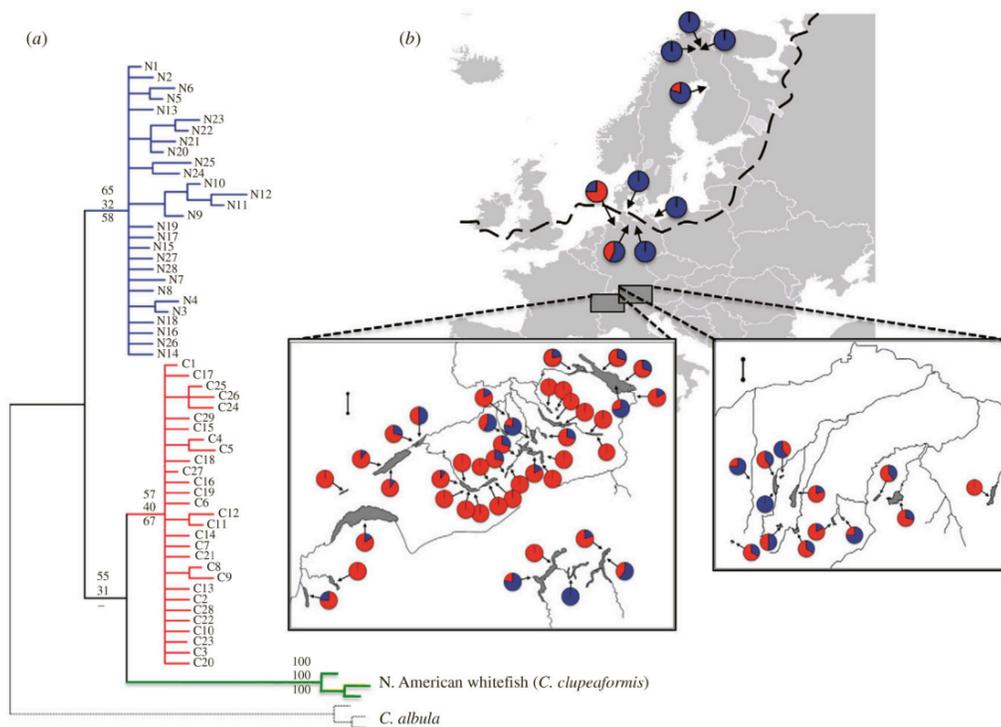


Abb. 3.3: Genetischer (Mitochondriale DNA-Haplotypen) Stammbaum (links) und Anteil der Individuen pro See und Felchenart (rechts), deren mitochondriale DNA aus den beiden Refugien (Rot: westliches Refugium; Blau: nordöstliches Refugium) stammt [16].

3.3 Was ist eine Art

Bevor die Prozesse der Artbildung betrachtet werden, die zu dieser einzigartigen Vielfalt geführt haben, soll zunächst das Artkonzept erläutert werden, das zur Beschreibung der Felchenarten herangezogen wird.

Artbildung ist in der Regel ein gradueller Prozess. Neue Arten entwickeln sich meist allmählich durch eine zunehmende Differenzierung einzelner Populationen aus einer Ursprungsart. Dies geht mit einer abnehmenden Häufigkeit von Verpaarungen zwischen Individuen der einzelnen Populationen einher, bis sich genetisch differenzierte Arten bilden. Letztere entsprechen der Definition des biologischen Artbegriffs (siehe unten).

Die Art ist die Grundeinheit der biologischen Systematik. Jede biologische Art ist ein Resultat von Artbildung. Aufgrund der graduellen und hochdimensionalen Natur des Artbildungsprozesses ist eine auf alle Situationen zutreffende Definition der „Art“ nicht möglich, welche die theoretischen und praktischen Anforderungen aller biologischen Teildisziplinen gleichermaßen erfüllen würde [19]. Daher werden in der Praxis je nach wissenschaftlicher Disziplin leicht unterschiedliche Artkonzepte verwendet, die manchmal auch zu unterschiedlichen Klassifizierungen führen können.

Die meisten Wissenschaftler wenden das biologische Artkonzept an [20]. Demnach wird eine Art wie folgt definiert [21]:

Eine Art ist eine Gruppe von Individuen und natürlichen Populationen, unter denen freier Genaustausch stattfindet oder stattfinden würde, wenn sie im selben Gebiet vorkommen würden. Individuen oder Populationen gehören zu unterschiedlichen Arten, wenn zwischen ihnen in der Natur normalerweise auch dann kein freier Genaustausch stattfindet, wenn sie im gleichen Gebiet vorkommen und also keine geografischen Barrieren den Genaustausch verhindern (es besteht also eine reproduktive Isolation die unabhängig von der Geografie ist).

Die Mechanismen, die zu dieser teilweisen oder vollständigen reproduktiven Isolation führen, sind vielfältig und werden im Folgenden an einigen Beispielen erläutert:

- Es kann sich um genetisch bedingte Inkompatibilitäten in der Entwicklung der Embryonen handeln, die im Extremfall dazu führen, dass keine lebensfähigen Nachkommen entstehen.
- Falls doch Nachkommen entstehen, können diese unter Umständen unfruchtbar sein.
- Es können aber auch fruchtbare Nachkommen entstehen, die jedoch Eigenschaften aufweisen, die ihnen in der Natur eine geringere Überlebensfähigkeit verleihen (z. B. indem sie weniger gut an die gegebene Umwelt angepasst sind). Die geringere Überlebensfähigkeit der Nachkommen schränkt den Genaustausch stark ein, es besteht also eine reproduktive Isolation.
- Schliesslich, und dies ist für die Artbildung der Felchen besonders wichtig, können auch ökologische Anpassungen oder sexuelle Selektion zu reproduktiver Isolation führen. Wenn sich also zwei Populationen nicht oder kaum miteinander fortpflanzen, weil sie unterschiedliche Laichhabitats aufsuchen oder zu unterschiedlichen Zeiten im Jahr laichen (ökologische Anpassungen) oder unterschiedliche Präferenzen bei der Partnerwahl haben (sexuelle Selektion), obwohl sie im gleichen Lebensraum leben, dann handelt es sich ebenfalls um biologische Arten [22].

Alle diese Mechanismen führen zu einer teilweisen oder vollständigen Unterbrechung des freien Genflusses zwischen Populationen und damit zu einer Zunahme von genetischen Unterschieden zwischen den Arten. Genetische Unterschiede können aber auch innerhalb einer Art entstehen, wenn zwei Populationen räumlich voneinander isoliert sind. Im Laufe der Zeit können sich solche geographischen Populationen zu eigenständigen Arten entwickeln.

Im Falle der Felchen ist die Situation deshalb oft eindeutig, da mehrere Arten gemeinsam im selben See vorkommen. Wenn Populationen im selben See leben, aber genetische Unterschiede an vielen Genabschnitten aufweisen, also weitgehend reproduktiv isoliert sind voneinander, handelt es sich um unterschiedliche biologische Arten. Genetische Unterschiede zwischen Arten gehen oft mit Unterschieden im Erscheinungsbild einher, d.h. sympatrische Arten sind oft phänotypisch und ökologisch unterscheidbar. Das liegt daran, dass Anpassung an ökologische Nischen mit gegensätzlichen Anforderungen an den Phänotyp oftmals eine Ursache der Artbildung war. Es kann aber auch vorkommen, dass Arten genetisch unterscheidbar sind, ohne dass dem Betrachter äusserliche Unterschiede auffallen (sogenannte «kryptische Arten»). Genetische Analysen schärfen demzufolge den Blick. Bei anschliessenden genaueren Untersuchungen können oft doch morphologische oder ökologische Unterschiede zwischen solchen Arten ausgemacht werden.

3.4 Neue Felchenarten durch ökologische Artbildung

Die Schweiz wurde nach der letzten Eiszeit wahrscheinlich nur von einer «Urfelchenart» besiedelt, die sich in den Schweizer Seen in mehrere Arten aufspaltete [16, 18]. Die Mechanismen, die zu dieser raschen Artbildung führten, sind komplex. Der gesamte Prozess, der dabei abläuft, kann als ökologische Artbildung zusammengefasst werden. Wenn dabei viele verschiedene Arten entstehen, spricht man von einer „adaptiven Radiation“.

Das Konzept der ökologischen Artbildung geht, genauso wie das biologische Artkonzept, auf die Arbeiten von Ernst Mayr von 1942 [21] und Theodosius Dobzhansky von 1937 zurück [23]. Dobzhansky ging davon aus, dass die Artbildung bei Fruchtfliegen auf Anpassungen an die Umwelt zurückgeführt werden kann. Erst mit neuen genetischen Methoden und Modellierungen konnte dieser Mechanismus der Artbildung besser verstanden werden [24, 25].

Bei der ökologischen Artbildung entsteht die reproduktive Isolation zwischen zwei Arten als Resultat einer auf Besiedlung von ökologischen Nischen mit gegensätzlichen Anforderungen zurückzuführenden divergierenden natürlichen Selektion [22, 25]. Damit eine ökologische Artbildung stattfinden kann, müssen also bestimmte Bedingungen erfüllt sein [26]:

- Es braucht eine ökologisch bedingte Quelle von divergierender natürlicher Selektion. Dies ist z.B. der Fall, wenn sich zwei Populationen derselben Art in der Natur an zwei unterschiedliche ökologische Nischen anpassen.
- Es braucht die genetische Grundlage für ökologische Anpassung (z.B. genügend genetische Vielfalt).
- Eine Form der reproduktiven Isolation zwischen zwei Populationen muss sich im Laufe der Zeit entwickeln (z.B. getrennte Laichgebiete und/oder Partnerwahl).
- Es braucht einen genetisch vererbaren Mechanismus, der die unterschiedlichen ökologischen Anpassungen mit einer Form von reproduktiver Isolation genetisch verbindet. Es sind also genetische Eigenschaften erforderlich, auf die die divergierende Selektion einwirken kann und die sich auch auf die reproduktive Isolation auswirken.

Kasten 1: Fiktives Beispiel für die ökologische Artbildung bei Felchen

In diesem Beispiel besiedelt eine Fischart einen See neu, wobei den Fischen zwei unterschiedliche Nahrungsressourcen zur Verfügung stehen. Einerseits Zooplankton, das sehr klein ist und schwebend im Wasser lebt und andererseits Makrozoobenthos, das deutlich grösser ist und im Sediment des Seegrunds lebt. Damit die Fische das Zooplankton effizient fressen können, brauchen sie viele, lange und dichtstehende Kiemenreusendornen (dornartige Fortsätze auf der Innenseite der Kiemenbögen, durch die das über den Mund aufgenommene Wasser aus den Kiemen wieder ausströmt). Um Makrozoobenthos aus dem Sediment herauszusieben zu können, benötigen sie dagegen wenige, robuste und damit kurze Kiemenreusendornen, da feine Dornen vom Sediment beschädigt würden.

Die neu in den See eingewanderte Fischart hat anfangs eine mittlere Anzahl mässig langer Kiemenreusendornen (Abbildung 3.4, links). Damit sind diese Fische weder für das Fressen von Zooplankton noch für die Aufnahme von Makrozoobenthos optimal angepasst. Da es aber individuelle Variationen gibt, setzt die divergierende natürliche Selektion ein. Da jene Felchen besonders gut wachsen, überleben und sich fortpflanzen, die entweder besonders viele lange Kiemenreusendornen oder aber besonders wenige und robuste Kiemenreusendornen haben und die sich daher besonders erfolgreich entweder von Zooplankton oder von Makrozoobenthos ernähren können, und da Anzahl und Struktur der Dornen vererbt werden, nehmen beide Extremvarianten über die Generationen zu. Dadurch werden Felchen mit wenigen robusten und solche mit vielen langen Kiemenreusendornen mit der Zeit immer häufiger in der gesamten Population, und solche mit mittleren Kiemenreusendornen werden weniger.

Wichtig dabei, Anzahl und Struktur der Kiemenreusendornen sind genetisch bedingt. D.h. die Eltern vererben ihre Eigenschaften an die Nachkommen. Dies führt nach einiger Zeit der divergierenden Selektion zu einer bimodalen Verteilung der Anzahl von Kiemenreusendornen bei den Fischen in diesem See (Abbildung 3.4, Mitte). Sind die Fische einmal an die gegensätzlichen Nahrungsressourcen angepasst, wird dieser Zustand durch eine stabilisierende natürliche Selektion beibehalten. Hybriden aus Individuen mit wenigen und solchen mit vielen Kiemenreusendornen können zwar entstehen, haben aber in der Regel schlechtere Überlebens- und Fortpflanzungschancen, da sie weniger effizient sowohl im Fressen von Plankton als auch Benthos sind.

In diesem fiktiven Beispiel könnte ein reproduktives Diskontinuum als Beiprodukt der morphologischen Anpassung entstehen, wenn die Morphologie einen Einfluss auf die Partnerwahl hätte. Bei Kiemenreusendornen ist dies nicht direkt, wohl aber indirekt der Fall. Die makrozoobenthos-fressenden Fische mit wenigen Kiemenreusendornen wachsen sehr rasch und werden gross, während die plankton-fressenden Fische mit vielen Kiemenreusendornen kleiner bleiben. Da die Grösse eine wichtige Rolle bei der Partnerwahl dieser Fische spielt, pflanzen sich die Individuen der beiden Populationen kaum noch miteinander fort.

Gemäss dem biologischem Artkonzept werden diese beiden Populationen, wenn sie im selben See vorkommen, als zwei eigenständige Arten betrachtet (Abbildung 3.4, rechts). Damit ist ein einfacher und plausibler Weg beschrieben, wie ökologische Artbildung nach dem biologischen Artkonzept bei Fischen ablaufen könnte. Die Realität ist oft viel komplexer, da die Richtung und Intensität von Selektion über die Zeit variieren können und auch andere nicht selektive Faktoren eine Rolle spielen. Ausserdem führt die Evolution nicht immer zu Artbildung, sondern es kann auch innerartliche Variation, sogenannte Polymorphismen, entstehen, wenn alternative Anpassungen in einer einzigen Population auftreten ohne reproduktive Isolation zu bedingen.

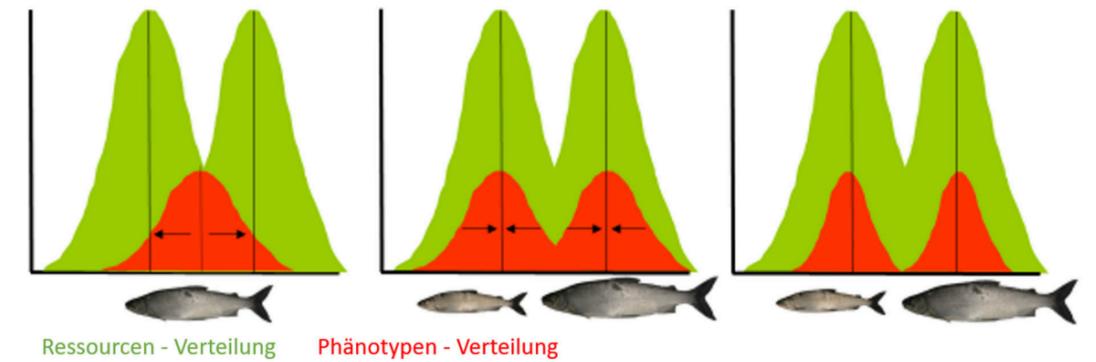


Abb. 3.4: Fiktives Beispiel, wie die ökologische Artbildung ablaufen könnte: Aus einer Art (links), die zwei verschieden verteilte Ressourcen nutzt, entwickeln sich zwei Phänotypen und schliesslich zwei eigenständige Arten (rechts).

3.4.1 Beispiel Walensee: klare Differenzierung zweier Arten

Wie im fiktiven Beispiel vereinfacht dargestellt, könnte es den Felchen in den Schweizer Seen nach der Wiederbesiedlung vielleicht tatsächlich ergangen sein. Die nach der Eiszeit von Felchen wiederbesiedelten Seen wiesen eine grosse Vielfalt an ökologischen Nischen auf, die von anderen Fischen nicht genutzt wurden. Die Felchen gehörten wahrscheinlich zu den ersten einwandernden Fischen. Zudem sind sie sehr anpassungsfähig, können sich in sehr kaltem Wasser fortpflanzen und auch in ewig dunkle, nährstoffarme Tiefen vordringen. Während die meisten Nischen im Uferbereich von anderen Fischarten besetzt wurden, die ebenfalls nach der Eiszeit wieder einwanderten, konnten die Felchen grosse Bereiche der tiefen Seen, sowohl im Pelagial (Offenwasserzone eines Sees) als auch im Profundal (Tiefenzone eines Sees) besetzen. Damit begannen auch die Prozesse der phänotypischen Diversifizierung und der Artbildung.

Am Beispiel der Felchenarten des Walensees lässt sich dies sehr gut illustrieren. Im Walensee kommen heute mindestens zwei Felchenarten vor (Abbildung 3.5). Der Hägling (*Coregonus heglingus*) und der Grunder (*C. duplex*). Der Zürichsee und der Walensee bildeten früher zusammen einen grossen See, in dem drei Felchenarten entstanden. Als sich dieser grosse See dann in den heutigen Zürich- und Walensee teilte, kamen die drei Arten in beiden Seen vor. Eine der drei Arten, der Blaialg (auch Bratfisch oder Schwebler genannt; *C. zuerichensis*), ist heute allerdings nur noch im Zürichsee häufig, im Walensee konnte die Art seit fast einem Jahrhundert nicht mehr nachgewiesen werden und gilt daher lokal als ausgestorben [27]. Der Einfachheit halber werden hier nur die beiden erstgenannten Arten aus dem Walensee betrachtet und die lokalen Namen Hägling für *C. heglingus* und Grunder für *C. duplex* verwendet.



Abb. 3.5: Oben: Adulter Grunder (*C. duplex*) und unten: Adulter Hägling (*C. heglingus*) vom Walensee.

Hägling und Grunder unterscheiden sich morphologisch [26] und genetisch [16, 18, 28] deutlich voneinander. Am stärksten zeigt sich dies am Wachstum, an der Grösse für ein gegebenes Alter und an der Anzahl Kiemenreusendornen (Abbildung 3.6). Die beiden Arten wachsen unterschiedlich schnell. Der Grunder ist mit fünf Jahren zwischen 30–40 cm gross. Der Hägling nur 15–20 cm (Abbildung 3.7). Fünfjährige Fische mit Grössen dazwischen gibt es keine. Die Anzahl Kiemenreusendornen liegt beim Grunder bei 21–30 und beim Hägling bei 33–39. In diesen beiden Merkmalen können die beiden Arten also eindeutig unterschieden werden. Ausserdem unterscheiden sie sich in der relativen Grösse der Augen und der Kopfgröße und in der Flossen- und Rückenfärbung.

Wie konnten diese Unterschiede entstehen? Eine Erklärung findet sich, wenn man die Funktion der Kiemenreusendornen bei der Nahrungsaufnahme näher betrachtet. Dies wurde für Balchen (*C. alpinus*) und Brienzlig (*C. albellus*) des Thunersees untersucht, die dem Grunder resp. dem Hägling des Walensees morphologisch und ökologisch ähnlich sind. In Fütterungsexperimenten konnte gezeigt werden, dass Brienzlige mit vielen langen Kiemenreusendornen effizienter kleines Zooplankton fressen als Balchen mit wenigen, kurzen Kiemenreusendornen [29]. Dies gilt insbesondere für kleines Zooplankton (Abbildung 3.8, links). Es konnte auch gezeigt werden, dass Balchen beim Fressen von benthischer Nahrung (in diesem Fall Mückenlarven aus dem Sediment) effizienter sind als Brienzlige [30].

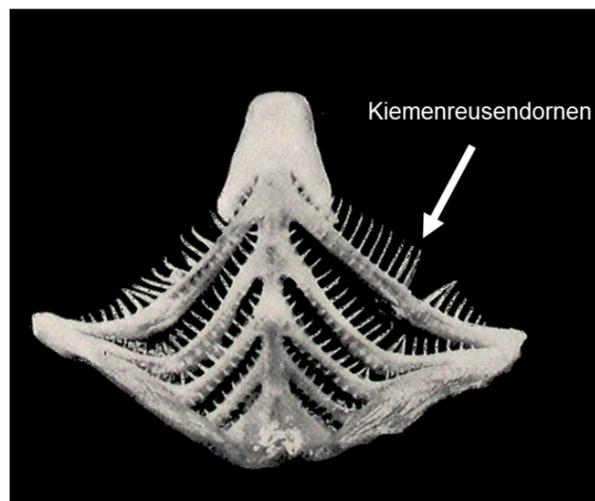


Abb. 3.6: Foto eines Kiemenapparats mit den vier Kiemenbögen und den darauf sitzenden Kiemenreusendornen. Mit diesen wird die aufgenommene Nahrung aus dem Wasser oder dem Sediment filtriert, zurückgehalten und in den Schlund befördert, während Wasser und feinere Bestandteile durch die Kiemenöffnungen wieder an die Umgebung abgegeben werden.

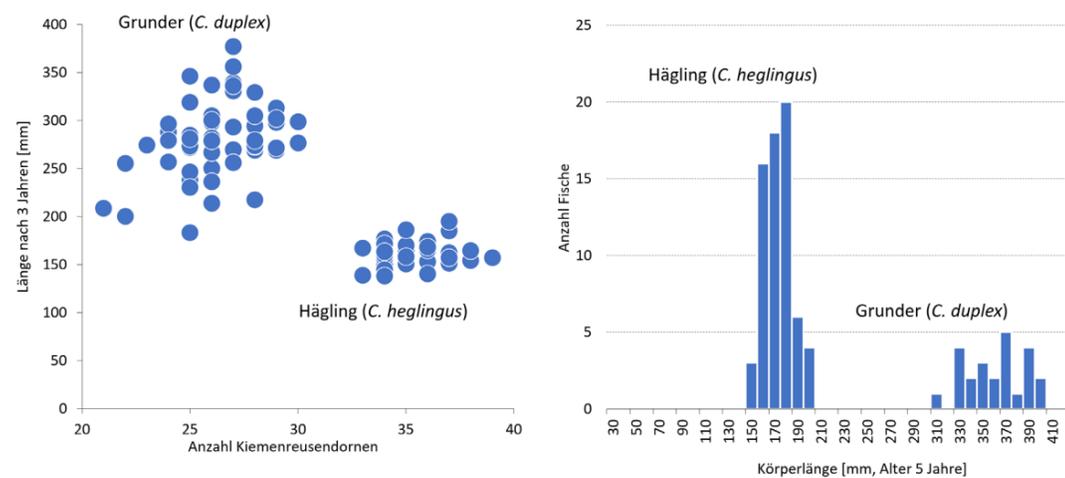


Abb. 3.7: Links: Anzahl Kiemenreusendornen und Körperlänge von Grunder und Hägling des Walensees im Alter von drei Jahren; Rechts: Längenhistogramm von fünf Jahre alten Häglings und Grundern des Walensees.

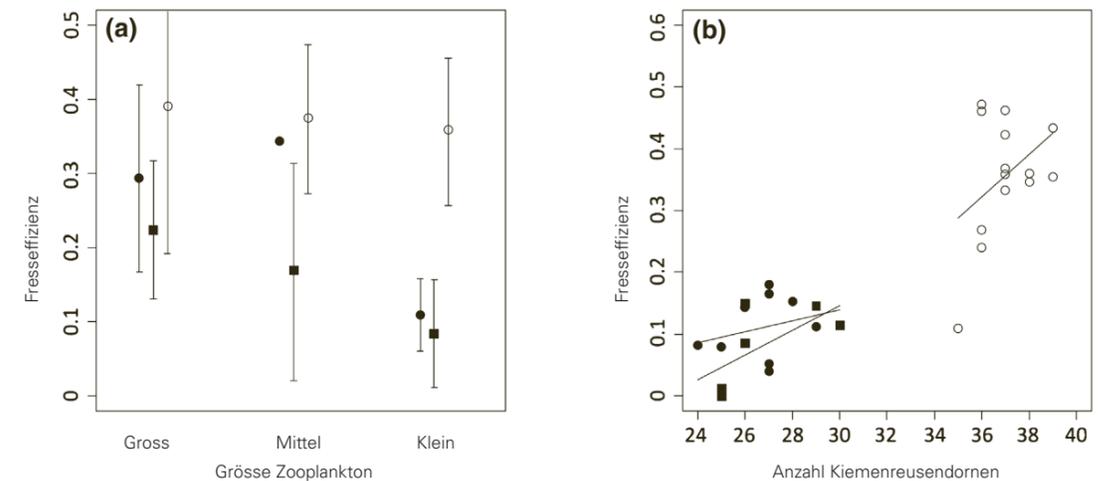


Abb. 3.8: Fressseffizienz der Albeli (*C. albellus*, weiss) und der Balchen (*C. alpinus*, schwarz) aus dem Thunersee in Abhängigkeit von der Grösse des Zooplanktons (links) und von der Anzahl Kiemenreusendornen (rechts). Gefüllte Kreise und Quadrate stellen die verschiedenen Aufzuchtbecken der Balchen dar.

Der Hägling und der Grunder sind also an unterschiedliche Nahrungsnischen angepasst und entsprechend variieren die Länge und Anzahl ihrer Kiemenreusendornen deutlich (Abbildung 3.8). Dies wurde auch anhand von Mageninhaltsanalysen bestätigt (M. Kugler pers. Mitteilung). Sie unterscheiden sich auch in ihrem Fortpflanzungsverhalten. Der Hägling laicht im tiefen Wasser (meist deutlich tiefer als 20 m) und hat eine sehr ausgedehnte Laichzeit. Die ersten Fische können sich bereits im Spätsommer fortpflanzen, die letzten sind noch im Winter mit der Fortpflanzung beschäftigt. Der Grunder laicht ausschliesslich in sehr seichtem Wasser nahe am Ufer (0.5–10 m, selten tiefer) und erst gegen Ende Dezember, wenn die Wassertemperatur im Flachwasser unter 10°C fällt. Daher kommen Kreuzungen (Hybridisierungen) zwischen den beiden Arten in der Natur nur selten vor [13, 26]. Der genetische Unterschied zwischen den beiden Arten ist daher sehr gross [28]. Damit ist klar, dass der Grunder (*C. duplex*) und der Hägling (*C. heglingus*) eindeutig als Arten zu betrachten sind. Sie sind das Ergebnis einer rezenten ökologischen Artbildung im Seesystem Walensee/Zürichsee.

3.4.2 Beispiel Neuenburgersee: fließender Übergang von einer Art zur anderen – natürlich oder anthropogen verursacht

Der Prozess der Artbildung ist jedoch nicht in allen Seen und nicht für alle Arten gleich weit fortgeschritten. Dementsprechend sind auch die genetischen, morphologischen und ökologischen Unterschiede zwischen jungen Arten unterschiedlich gross.

Für die Bewirtschaftung eines Sees ist entscheidend, wie sich die Artenvielfalt in einem See zusammensetzt, welche Mechanismen der Differenzierung der Artenvielfalt zugrunde liegen, und wie diese Mechanismen erhalten werden. Nur wenn diese Mechanismen bekannt und deren ökologischen Grundlagen entschlüsselt sind, kann die Bewirtschaftung artenreicher Fischbestände nachhaltig gestaltet werden.

Im Neuenburgersee hatte die Forschung Mühe, die Anzahl an Arten zu bestimmen. Mal wurden zwei Arten unterschieden, die Palée (*C. palaea*) und das Bondelle (*C. candidus*) [8]. Einige Autoren haben jedoch drei Arten unterschieden. Die Palée wurde dabei in zwei Arten unterteilt, die «Palée de bord», also die uferlaichende Palée, und die «Palée de fond», manchmal auch «petite Palée» genannt, die tiefer laicht [31, 32].

Eine detaillierte Untersuchung der Felchenvielfalt, die entlang eines Tiefengradienten gemacht wurde, konnte zeigen, dass heute im See ein morphologisches und genetisches Artenkontinuum existiert [33]. Die Studie konnte zeigen, dass sich die Morphologie der Felchen im Neuenburger See entlang des Tiefengradienten von den uferlaichenden Palée (*C. palaea*) zu den tief laichenden Bondelle (*C. candidus*) kontinuierlich verändert (Abbildung 3.9 und Abbildung 3.10, links). Sehr ähnlich stellt sich die genetische Differenzierung dar, wenn sie mit Mikrosatelliten-DNA gemessen wird (Abbildung 3.10, rechts). Mit der Sequenzierung ganzer Genome konnte aber kürzlich gezeigt werden, dass Bondelle aus dem Neuenburgersee untereinander und mit Bondelle (*C. confusus*) des Bielersees näher verwandt sind als mit den Palées des Neuenburgersees und dasselbe traf auf die Palées beider Seen zu [34].

Es gibt also eine reproduktive Isolation. Ohne diese wäre die Aufrechterhaltung der genetischen Differenzierung nicht möglich. Genetische und morphologische Zwischenformen sind heute im See dennoch vorhanden.

Die möglichen Ursachen für die Entstehung eines solchen Artengradienten sind vielfältig. Ein natürlicher Ursprung ist möglich, z.B. wenn der Prozess der Artbildung noch nicht abgeschlossen ist. Im Neuenburgersee kann dies jedoch ausgeschlossen werden, da sowohl Bondelle als auch Palée ihre nächsten Verwandten bei den Bondelle und Palée im Bielersee haben und nicht in der anderen Felchenart im gleichen See.

Die zweite, wahrscheinlichere Ursache ist anthropogener Natur. So könnten die ökologischen Veränderungen, die in den letzten ca. 100 Jahren im See stattgefunden haben, zu einer Abschwächung der Mechanismen geführt haben, die ursprünglich zur Artbildung führten, so dass wir eine teilweise Umkehrung der Artbildung beobachten.

Palée (*Coregonus palaea*) Fangtiefe: 2m



Coregonus ??? Fangtiefe: 30m



Bondelle (*Coregonus candidus*) Fangtiefe: 60m

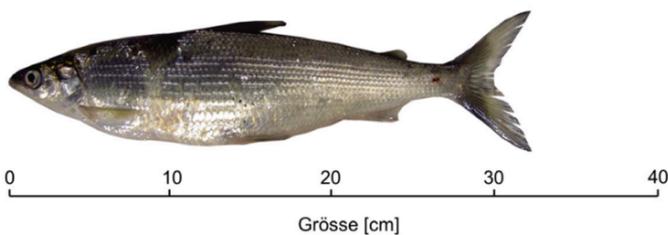


Abb. 3.9: Felchen, die im Neuenburgersee im Laichfischfang (2006) in unterschiedlichen Tiefen gefangen wurden [35].

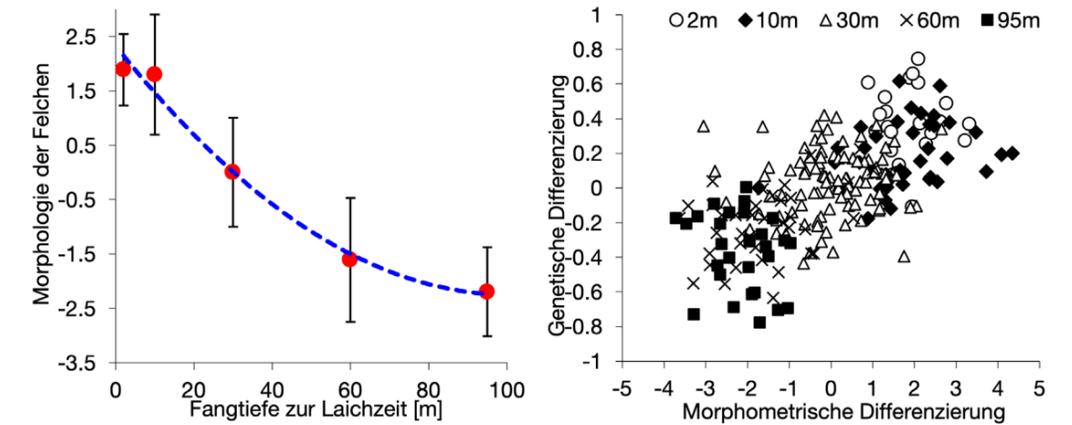


Abb. 3.10: Links: Morphologische Eigenschaften der zwei Felchenarten entlang des Tiefengradienten (die gestrichelte Linie zeigt die Regressionslinie), Rechts: Genetische und morphologische Differenzierung zwischen den zwei Felchenarten entlang des Tiefengradienten [33].

3.4.3 Beispiel Thunersee: ausserordentlich grosse Felchenartenvielfalt

Das Seensystem der beiden Seen im Berner Oberland weist eine sehr hohe Felchenvielfalt auf. Kein See oder Seensystem der Schweiz beherbergt mehr Felchenarten als der Briener- und der Thunersee. Im Thunersee wurden bis heute insgesamt sechs Felchenarten identifiziert. Zusammen mit dem Brienersee sind es sogar sieben Arten. Diese Vielfalt zeugt davon, dass die ursprüngliche Biodiversität der Felchen hier gut erhalten ist. Im weltweiten Vergleich ist das einzigartig. Nirgendwo sonst auf der Welt gibt es diese Konzentration von Felchenartenvielfalt auf relativ wenig Raum. Im russischen Ladogasee [11] sind zwar mindestens sieben sympatrische Felchenarten bekannt, im Onegasee vermutlich sogar neun Arten [8], aber diese Seen sind mit einer Oberfläche von 9700 respektive 17700 km² mindestens zweihundertmal grösser als der Thunersee mit einer Oberfläche von nur 48 km². Die Artenvielfalt zeugt also von einer ursprünglichen und gut erhaltenen Biodiversität im Thunersee. Gleichzeitig ist sie ein einzigartiges Zeugnis der sympatrischen Artbildung bei Fischen.

Alle sieben Arten unterscheiden sich genetisch voneinander (Abbildung 3.11 zeigt die Unterscheidung für den Thunersee). Die signifikanten genetischen Unterschiede (FST-Werte, ein Mass für die genetische Differenzierung zwischen Arten oder Populationen) zwischen den Arten liegen zwischen 0.05 bis 0.27 [36]. Das heisst, dass die reproduktive Isolation zwischen den Arten eindeutig messbar ist.

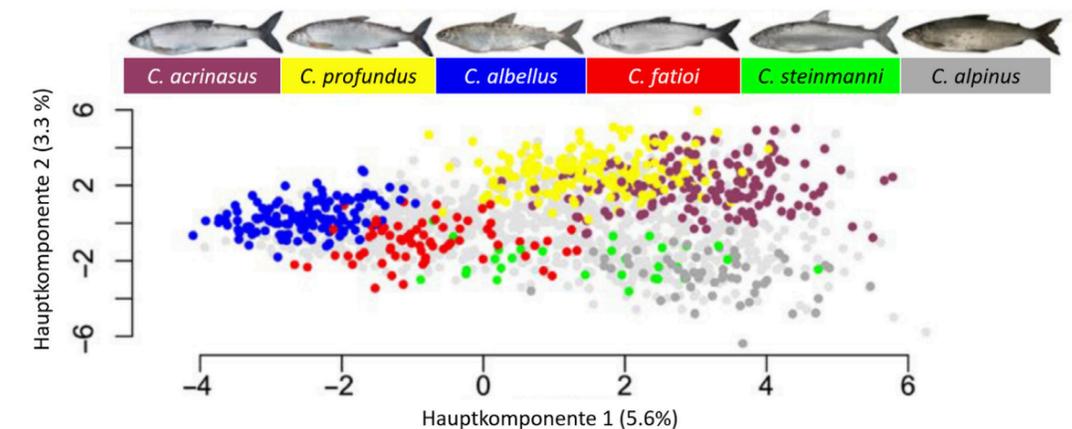


Abb. 3.11: Genetische Unterschiede (Hauptkomponentenanalyse) zwischen Felchenarten aus dem Thunersee. Nur Individuen mit eindeutiger Artzuordnung in der Strukturzuordnungsanalyse (Structure [37]) sind eingefärbt. Grafik angepasst von [36].

Die Arten unterscheiden sich nicht nur genetisch voneinander, sondern auch in Merkmalen wie z.B. der Grösse, der Anzahl und Länge der Kiemenreusendornen, der Laichtiefe und Laichzeit (Abbildung 3.12) [36]. Der Fangort im See spielt für die Differenzierung zwischen den Arten keine Rolle. Dies beweist, dass geographische Faktoren nicht für die genetische Differenzierung der Arten verantwortlich sind [36]. Stattdessen konnte gezeigt werden, dass die genetischen Unterschiede zwischen den Arten mit ökologischen (Anzahl der Kiemenreusendornen) oder reproduktiven (Laichtiefe) Merkmalen korrelieren. Diese Beobachtung deckt sich mit der aus dem Neuenburgersee, wobei die Artenvielfalt im Thunersee höher ist.

Neuere genetische [36] und genomische [34] Untersuchungen bestätigen frühere genetische Untersuchungen [18], die zeigen, dass der Albock (*C. acrinus*) genetisch nah verwandt ist mit den Bodenseefelchen. Aus historischen Dokumenten ist ein intensiver Besatz mit Bodenseefelchen im Thunersee bekannt, so dass davon auszugehen ist, dass diese Art entweder durch die Besatzmassnahmen beeinflusst wurde, oder gar als Hybridart aus Besatzmassnahmen hervorgegangen ist [36]. Der Albock ist heute eine häufige Art mit einer spezifischen Nische (Abbildung 3.12).

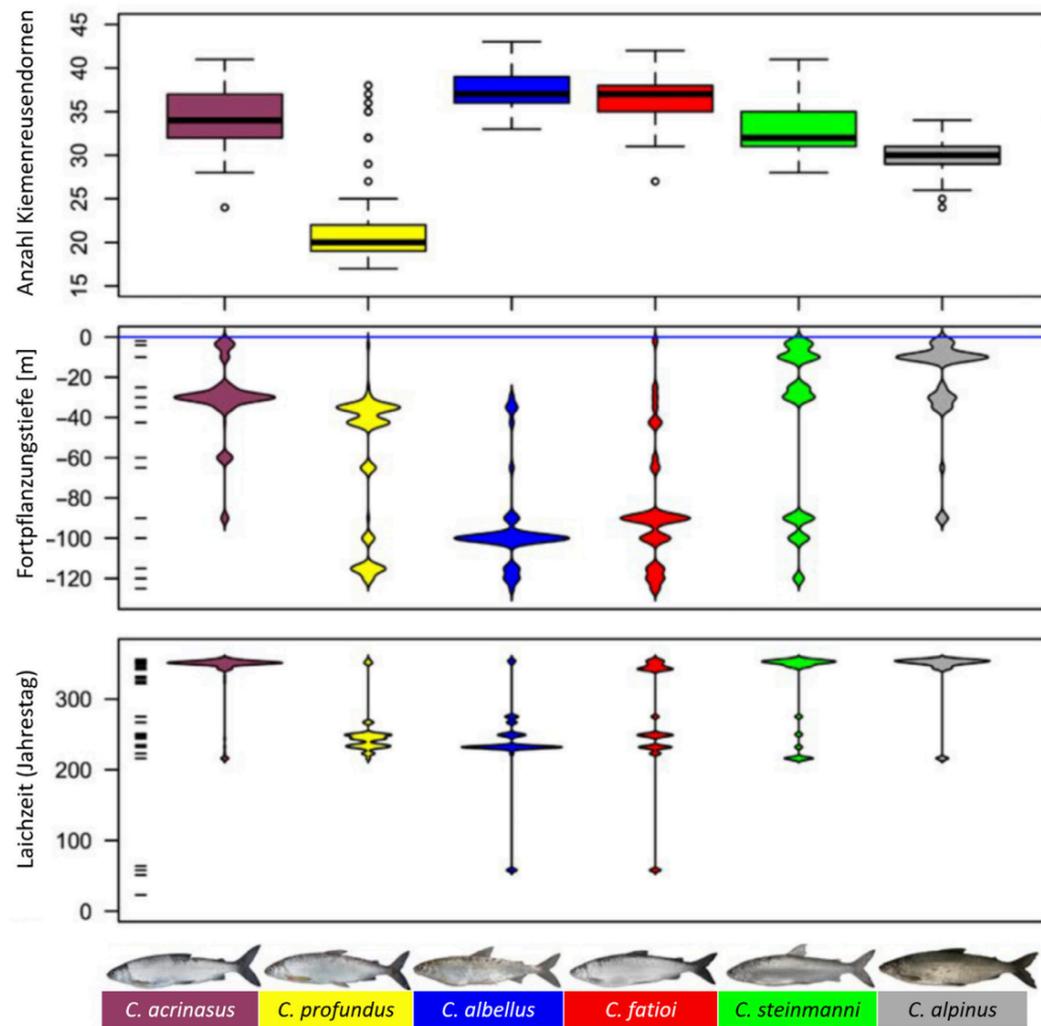


Abb. 3.12: Ökologische und reproduktive Differenzierungen zwischen den Felchenarten des Thunersees. Grafik angepasst von [36].

3.5 Anpassung an Nahrungsnischen erklärt Artenvielfalt pro See

Die drei Beispiele zeigen, dass die heute beobachtete Artenvielfalt in den verschiedenen Seen seenspezifisch ist. Die genauen Gründe, warum sich die Felchen in einem See in bis zu sechs Arten aufspalten konnten, in anderen aber nicht oder in weniger Arten, sind noch nicht abschliessend geklärt. Wahrscheinlich spielen auch Verbindungen zwischen Seen eine Rolle, denn neuere genomische Analysen weisen darauf hin, dass die artenreichsten Seen mehr als einmal natürlicherweise kolonisiert wurden [34]. In jedem Fall spielen die Umweltbedingungen in den jeweiligen Seen und die daraus resultierenden Anpassungen an die Nahrungsressourcen eine wichtige Rolle.

So konnte beispielsweise gezeigt werden, dass die beobachtete Artenvielfalt sehr stark mit der Variationsbreite der Anzahl Kiemenreusendornen in einem See korreliert (Abbildung 3.13, links). In Seen mit Felchen, die ein grösseres Spektrum an Kiemenreusendornen aufweisen, finden sich mehr Felchenarten. Da die Anzahl der Kiemenreusendornen nachweislich mit einer Spezialisierung auf gewisse Nahrungsquellen einhergeht, dürfte die Vielfalt an Nahrungsquellen eine wichtige Rolle bei der Differenzierung der Arten gespielt haben. Auffallend ist auch, dass sich eine hohe Artenvielfalt eher in grossen und tiefen Seen entwickelt hat (Abbildung 3.13, rechts; Thunersee, Vierwaldstättersee, Bodensee). Kleinere und weniger tiefe Seen beherbergen oder beherbergten meistens nur eine, maximal zwei Felchenarten (Sempachersee, Hallwilersee, Baldeggersee, Pfäffikersee, Greifensee). Das Potenzial für eine hohe Artenvielfalt ist deshalb in den grossen und tiefen Voralpenseen grundsätzlich höher. Trotzdem weisen nicht alle grossen und tiefen Voralpenseen eine hohe Anzahl Felchenarten auf. Im Genfersee z.B. kamen, soweit bekannt, natürlicherweise nur zwei Felchenarten vor, die heute als ausgestorben geltenden Gravenche (*C. hiemalis*) und Féra (*C. fera*).

Interessant ist die Beobachtung, dass benthische Felchenarten mit sehr wenigen Kiemenreusendornen nur in drei Schweizer Seen vorkommen oder vorkamen. In zwei dieser Seen sind diese benthischen Spezialisten jedoch ausgestorben: der heute noch existierende Kropfer (*Coregonus profundus*) im Thunersee, der ausgestorbene Kilch (*C. gutturosus*) im Bodensee sowie der ebenfalls ausgestorbene Zuger Albock (*C. obliterus*) im Zugersee.

Die häufigste Spezialisierung, die in vielen Seen beobachtet wird, ist die Entwicklung einer kleinen, pelagischen Felchenart, die auf Zooplankton spezialisiert ist (z.B. Albeli aus dem Zürich- und Walensee (*C. heglings*), Brienzlig aus dem Thuner- und Brienzsee (*C. albellus*) oder Bondelle aus dem Neuenburgersee (*C. candidus*)). Diese Arten sind immer mit mindestens einer grossen, mehr Makrozoobenthos fressenden Felchenart (z.B. Balchen aus dem Thuner- und Brienzsee (*C. alpinus*), Grunder aus dem Zürich- und Walensee (*C. duplex*) oder Palée aus dem Neuenburgersee (*C. palaea*) vergesellschaftet.

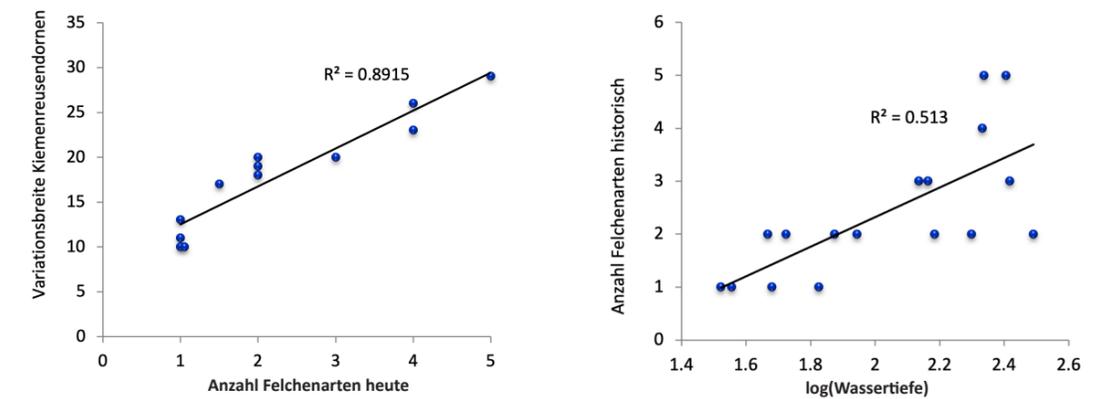


Abb. 3.13: Links: Anzahl Felchenarten im Vergleich mit der Variationsbreite der Anzahl Kiemenreusendornen, die im See beobachtet wird. Rechts: Anzahl Felchenarten, die in Schweizer Seen historisch beschrieben wurden, im Vergleich zur maximalen Wassertiefe der Seen (logarithmische Skala). Die schwarze Linie zeigt die Regressionslinie mit dem zugehörigen Bestimmtheitsmass (R^2) an [9].

3.6 Fortpflanzungsverhalten führt zu reproduktiver Isolation

Neben den Anpassungen an unterschiedliche Nahrungsnischen haben die verschiedenen Felchenarten auch unterschiedliche Anpassungen im Fortpflanzungsverhalten entwickelt. Diese Anpassungen in der natürlichen Fortpflanzung der Felchen führten zu einer mehr oder weniger starken reproduktiven Isolierung.

3.6.1 Laichzeit

Die meisten Felchenarten laichen zu Beginn des Winters. Verschiedene Arten haben jedoch unterschiedliche Laichzeiten. Die Unterschiede in der Laichzeit können neben Umweltfaktoren auch genetisch bedingt sein [38]. Möglicherweise ist der Zeitpunkt der Gonadenreife genetisch gesteuert. Spezialisierte Tiefwasserarten wie der Kropfer aus dem Thunersee (*C. profundus*) [39] oder früher der Kilch aus dem Bodensee (*C. gutturosus*) [13] sind, respektive waren ausgesprochene Spätsommer- bzw. Frühherbstlaicher. Auch der fast ausgestorbene Edelfisch (*C. nobilis*) des Vierwaldstättersees laicht ausschliesslich im Spätsommer und im Frühherbst [40].

Es gibt auch mehrere Arten mit mehr oder weniger ausgedehnten Laichzeiten. Der Hägling (*C. heglings*) aus dem Walensee beispielsweise laicht vom Spätsommer bis in den Winter hinein und dies mehr oder weniger über den gesamten Zeitraum. Zwischen den untersuchten Individuen mit unterschiedlicher Laichzeit konnten keine genetischen Unterschiede festgestellt werden, allerdings wurden bisher nur Untersuchungen mit neutraler Mikrosatelliten DNA und sehr begrenzter Stichprobengrösse angeschaut [28]. Diese Untersuchungen waren ev. nicht sensitiv genug, um kleine Unterschiede festzustellen. Im Brienzensee wurden früher sowohl spätsommer- bis herbstlaichende als auch winter- bis frühlinglaichende Brienzlige (*C. albellus*) gefangen [13, 41], welche aber ebenfalls keine genetischen Unterschiede zeigten. Heute kommen fast ausschliesslich spätsommer- bis herbstlaichende Brienzlige vor [42]. Die winter- bis frühlinglaichenden Brienzlige kommen kaum mehr vor [42]. Weitere spätsommer- bis herbstlaichende Felchenarten sind zudem der Tiefenalbock des Thuner- und Brienzensees (*C. fatioi*) und der ausgestorbene Zuger Albock (*C. obliterus*).

Auffallend ist auch, dass sich die Laichzeit einiger Arten in den letzten Jahren stark verschoben hat. Wurden im Walensee in den 80er und 90er Jahren vor allem im Winter laichende Häglinge (*C. heglings*) gefangen, so konnten in den letzten Jahren im Laichfischfang im Winter kaum mehr Häglinge nachgewiesen werden. Dafür laichen im Sommer umso mehr Häglinge (pers. Mitteilung M. Kugler). Auffallend ist auch, dass in den letzten fünfzig Jahren schweizweit vor allem spätsommer- bis herbstlaichende Felchenarten ausgestorben sind [9]. Felchenarten, die im Spätsommer bis Herbst laichen, tun dies grundsätzlich in der Tiefenwasserzone des Sees, die besonders empfindlich auf Eutrophierung und die damit verbundene Zunahme der Sauerstoffzehrung im Tiefenwasser reagieren.

Warum die Felchen diese Variation in der Laichzeit entwickelt haben, ist nicht bekannt, hängt aber sehr wahrscheinlich mit der Wassertemperatur in verschiedenen Tiefen und der Nahrungsverfügbarkeit zusammen. Der Erfolg der natürlichen Fortpflanzung der Felchen wird stark von der Sauerstoffversorgung der Eier auf dem Sediment und der Nahrungsverfügbarkeit für die Larven beeinflusst. Frisch geschlüpfte Felchenlarven sind zunächst auf Zooplanktonnauplien als Nahrung angewiesen. Diese Nauplien sind im Jahresverlauf und in Abhängigkeit von Wassertiefe und Seeigenschaften nicht immer in gleicher Anzahl und Artenzusammensetzung vorhanden [43]. Tiefen- und seespezifische Eigenschaften in der Nahrungsverfügbarkeit spielen daher wahrscheinlich eine Rolle bei der Entstehung unterschiedlicher Fortpflanzungszeiten.

Die in den letzten Jahren beobachteten Veränderungen der Laichzeiten dürften auch mit den veränderten Umweltbedingungen (Eutrophierung und Re-Oligotrophierung, Klimawandel usw.) zusammenhängen. So zeigt sich z.B. im Bodensee-Untersee, dass sich der Beginn der Laichfischerei auf Sandfelchen (*C. arenicolus*) als Folge veränderter Laichzeiten in den letzten 4 Jahrzehnten nach hinten verschoben hat und später im Jahr stattfindet. Gleichzeitig hat sich auch die Durchschnittstemperatur des Wassers im November erhöht, bzw. die Abkühlung hat sich verlangsamt (Abbildung 3.14, links). Der Beginn der Laichfischerei korreliert stark mit der Erwärmung des Bodensee-Untersees (Abbildung 3.14, rechts). Ein ähnliches Bild zeigt sich auch bei anderen Felchenarten, die in Ufernähe laichen, in weiteren Schweizer Seen (unveröffentlichte Daten). Die Verschiebung der Laichzeiten konnte zudem in einer kürzlich durchgeführten Übersichtsstudie in vielen Süsswasserfischarten der Nordhalbkugel gezeigt werden [44].

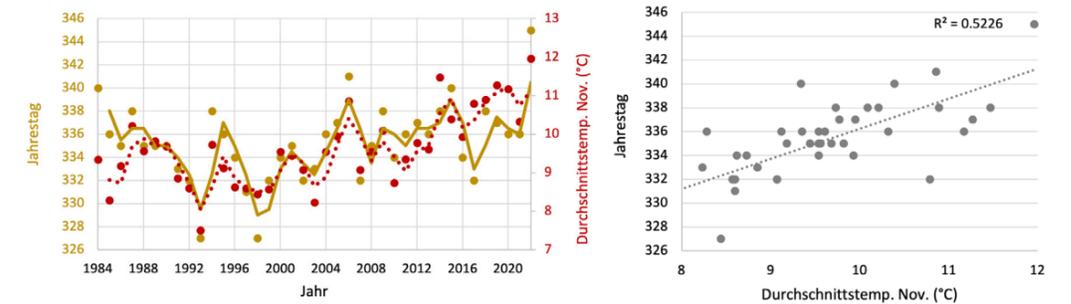


Abb. 3.14: (a) Links: Beginn der Laichfischerei (Jahrestag) im Bodensee-Untersee und durchschnittliche Temperatur im Monat November in 1 Meter Wassertiefe über einen Zeitraum von 39 Jahren (Daten: Laichzeiten 1984–2021 aus den Metadaten zu den Jahresberichten Fischerei Bodensee-Untersee; Temperaturdaten: www.alplakes.eawag.ch); (b) Rechts: Durchschnittliche Temperatur im Monat November im Vergleich mit dem Beginn der Laichzeitfischerei (Jahrestag). Die gestrichelte Linie zeigt die Regressionslinie mit dem zugehörigen Bestimmtheitsmass (R^2) an.

3.6.2 Laichtiefe

Neben der Laichzeit variiert auch die Tiefe, in der sich Felchen natürlicherweise fortpflanzen, je nach Art erheblich. Bei Befischungen in verschiedenen Tiefen während der Laichzeit wurde in den meisten Seen eine Abnahme der Grösse der laichenden Felchen mit zunehmender Befischungstiefe festgestellt [33, 45]. Das ist darauf zurückzuführen, dass kleine Felchenarten in der Regel tiefer laichen als grosse Felchenarten. Dieser Zusammenhang zwischen Körpergrösse und Laichtiefe könnte aber auch innerhalb von Arten bestehen, wobei die Datenlage noch unzureichend ist, um dies abschliessend zu beurteilen.

So konnte im Neuenburgersee gezeigt werden, dass sich die morphologischen Eigenschaften (Grösse, Kiemenreusendornen, Körperform) der Felchen, die während der Laichzeit gefangen wurden, mit zunehmender Tiefe kontinuierlich veränderten. Erst in Tiefen > 60 m veränderten sich die Felchen (*C. candidus*, Bondelle) morphologisch und genetisch nicht mehr [33].

Ein sehr ähnliches Muster wurde im Vierwaldstättersee beobachtet, wo sich sogar drei Felchenarten entlang eines Laichtiefengradienten verteilen [45]. Auch in diesem See verändert sich das Wachstum und weitere morphologische Eigenschaften mit zunehmender Laichtiefe (Abbildung 3.15). In diesem Fall konnten aber auch Überlappungen der Arten mit unterschiedlichen Grössen in den gleichen Tiefen festgestellt werden.

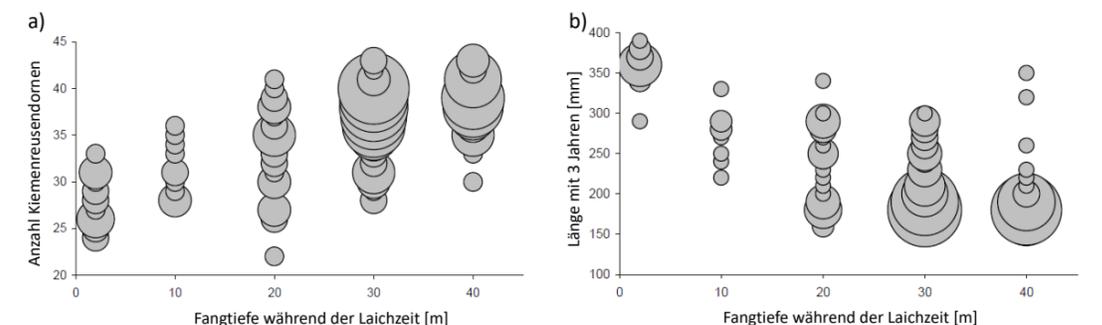


Abb. 3.15: Veränderung der morphologischen Eigenschaften bei Felchen des Vierwaldstättersees, die während der Laichzeit in unterschiedlichen Tiefen gefangen wurden (Grafik angepasst von [45]): (a) Kiemenreusendornen; (b) Länge mit drei Jahren.

In allen Seen laichen die schnellwüchsigen Grossfelchenarten (*C. palaea*, *C. alpinus*, *C. steinmanni*, *C. acrinus*, *C. litoralis*, *C. intermundia*, *C. duplex*, *C. arenicolus*) in Ufernähe in seichtem Wasser. Es gibt aber auch Ausnahmen von dieser Regel; im Genfersee laichte offenbar die grössere Art, die Féra (*C. fera*), tiefer als die kleinere Art, die Gravenche (*C. hiemalis*), die in Ufernähe laichte [13].

Alle sommer-, herbst- bzw. frühlinglaichenden Arten laichen unterhalb der Thermokline, der Übergangszone zwischen warmem Oberflächenwasser und kaltem Tiefenwasser, in der Regel in Tiefen von etwa 40 m oder mehr. Tief-laichende Felchen meiden dadurch potenzielle Prädatoren und suchen Seebereiche mit Wassertemperaturen auf, die für die natürliche Fortpflanzung geeignet sind. Die für eine erfolgreiche Fortpflanzung notwendige Temperatur liegt nach Experimenten und Felderfahrungen bei den Felchenarten unter 7°C [41, 46]. Insbesondere die Befruchtung der Eier ist bei niedrigen Temperaturen deutlich effizienter als bei Temperaturen über 7°C [46].

3.6.3 Assortative Paarung

Damit genetisch kompatible Arten im gleichen Lebensraum koexistieren können, ist eine sogenannte assortative Paarung erforderlich, bei der sich Individuen vorwiegend mit anderen Individuen der gleichen Art paaren. Unterschiede in der Laichzeit und der Laichtiefe der verschiedenen Felchenarten können zu assortativer Paarung führen, da das Laichgeschäft der verschiedenen Arten zeitlich und räumlich dann wenig überlappt. Es kommt aber auch vor, dass mehrere Arten zur gleichen Zeit in gleichen Tiefen laichen. In diesem Fall ist es wahrscheinlich, dass aktive Partnerwahl stattfindet, damit nahverwandte Arten koexistieren können.

Ein Fall, bei dem die Partnerwahl sehr wahrscheinlich eine Rolle spielt, findet sich im Thunersee. Der Brienzlig (*C. albellus*) und der Kropfer (*C. profundus*) laichen beide im Spätherbst und z. T. in überlappenden Tiefen (Abb. 3.12). Beide werden auch auf den gleichen Laichplätzen gefangen. Obwohl das Laichgeschäft zeitlich und räumlich überlappt sind die beiden Arten sowohl morphologisch als auch genetisch sehr unterschiedlich (Abbildung 3.16) [39]. Genetische Daten deuten darauf hin, dass Hybridisierung zwischen den beiden Arten relativ selten vorkommt, obwohl sie sich – wie alle Felchenarten – theoretisch miteinander kreuzen können [39]. Eine aktive assortative Partnerwahl ist bei diesen Arten sehr wahrscheinlich. Dies dürfte auch für andere Felchenarten gelten, die zur gleichen Jahreszeit in ähnlichen Wassertiefen und damit am selben Ort laichen. Ein direkter Nachweis hierfür steht bislang aus. Dafür wären entweder Experimente in sehr grossen Aquarien oder Unterwasserbeobachtungen des Laichverhaltens von zwei oder mehreren Arten an ihren Laichplätzen erforderlich – beides ist jedoch mit erheblichen Herausforderungen verbunden.

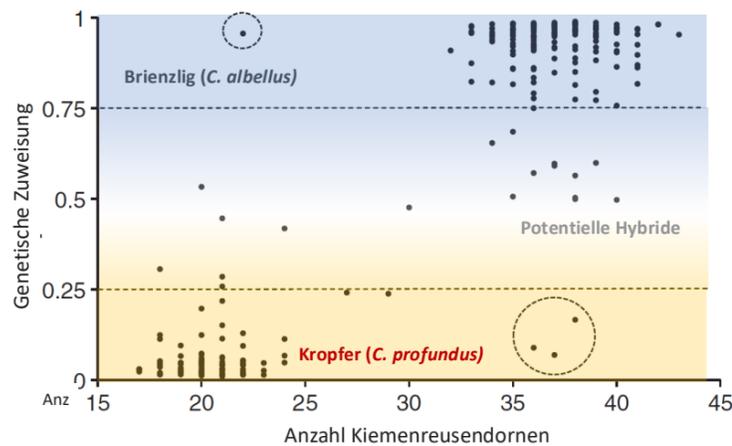


Abb. 3.16: Genetische Zuweisung von Felchen der beiden Arten *Coregonus albellus* und *C. profundus* aus dem Thunersee im Vergleich zu einer morphologischen Eigenschaft (Anzahl der Kiemenreusendornen) derselben Individuen. Unsichere Zuweisungen, die als potentielle Hybride betrachtet werden, befinden sich zwischen den gestrichelten Linien. Vermutliche Rückkreuzungen, die morphologische Merkmale einer Art zeigen, jedoch genetisch der anderen Art zugeordnet werden, sind eingekreist. Grafik angepasst von [39].

3.6.4 Exkurs: Felchenlaichplätze

Viele Fischarten suchen gezielt Laichplätze auf, um sich fortzupflanzen. Diese Laichplätze weisen spezifische Habitateigenschaften auf, die für das Überleben der Eier besonders geeignet sind. Soweit bekannt, zeigen Felchen in der Regel keine ausgeprägte Substratpräferenz. Je nach Art laichen sie eher in Ufernähe (nur im Winter) oder in der Tiefe (ganzjährig möglich). Fischer beobachten zwar ein gehäuftes Auftreten laichender Felchen an bestimmten Stellen, bei denen dann auch bevorzugt Laichfischfang betrieben wird. Es ist aber nicht so, dass sich die Felchen nur an diesen Stellen fortpflanzen. Dies haben die Befischungen des «Projet Lac» in Seen mit sommerlaichenden Felchenarten gezeigt. Diese sommerlaichenden Felchenarten wurden während der Laichzeit an vielen verschiedenen Stellen im See gefangen. Das gleiche Bild zeigte sich bei Befischungen von Tiefengradienten im Thuner- und Brienzsee, wo an den jeweiligen Standorten alle 6 bzw. 4 Arten zur jeweiligen Laichzeit in verschiedenen Tiefen angetroffen wurden [47].

Für die uferlaichenden Felchen, die Flachwasserbereiche bevorzugen, ist jedoch eine differenziertere Betrachtung erforderlich. Steilufer oder verbaute Ufer werden von uferlaichenden Felchen eher gemieden. Bevorzugte Laichhabitats sind flach abfallende Kies- und Geröllstrände. Obwohl Felchen in der Regel keine ausgeprägte Substratpräferenz zeigen, können grundlegende Veränderungen des Seegrunds – etwa die flächendeckende Besiedelung durch die invasive Quagga-Muschel – potenzielle Auswirkungen auf das Aufkommen ihres Laichs haben [48].

3.7 Parallele Entstehung von ähnlichen Arten

Die ökologische Artbildung hat in jedem grösseren See oder Seensystem der Schweiz mehrere Felchenarten hervorgebracht, die an verschiedene ökologische Nischen angepasst sind. Dabei entstanden in ähnlichen Nischen in den unterschiedlichen Seen Arten, die sich sehr ähnlich sehen. So ähneln sich z.B. die Balchen des Walen-/Zürichsees (*C. duplex*), die Palées des Neuenburger-/Bielersees (*C. palaea*) und die Balchen des Thuner-/Brienzsees (*C. alpinus*). Das Albeli des Vierwaldstättersees (*C. muelleri*) wiederum ähnelt dem Hägling aus dem Walensee (*C. heglingus*) oder dem Brienzlig des Brienzsees (*C. albellus*).

Diese Ähnlichkeiten sind auch der Grund dafür, wieso in der älteren Literatur ähnlich aussehende Arten aus verschiedenen Seen oftmals als derselben Art zugehörig behandelt wurden [49]. Insbesondere Fatio definierte die Arten über alle Seen hinweg anhand ihrer morphologischen Eigenschaften. So wurden bei Fatio [49] die grosswüchsigen und in Ufernähe laichenden Felchen mit wenigen Kiemenreusendornen aus allen Seen als *C. schinzii* bezeichnet. Die kleinwüchsigen pelagischen Felchenarten, die sich von Zooplankton ernähren und viele Kiemenreusendornen aufweisen, wurden in allen Seen als *C. exiguus* bezeichnet.

Heute zeigen genetische Untersuchungen klar, dass diese ähnlich aussehenden Arten unabhängig voneinander durch parallel stattfindende Artbildungsprozesse in den jeweiligen Seesystemen entstanden sind. Genau genommen entstanden diese Arten nicht in den heutigen Seen, sondern in den grösseren Paläoseen, die oft zwei oder drei der heutigen Seen miteinander verbanden.

3.8 Massives Artensterben nach Umweltveränderungen

In den letzten 150 Jahren ist ein beträchtlicher Teil der ehemals in der Schweiz vorkommenden Felchenarten ausgestorben [9]. Von den ursprünglich bekannten Arten sind mindestens 30% ausgestorben [9]. Der Artenverlust variiert stark zwischen den Seen und korreliert mit dem Grad der maximalen Eutrophierung (Nährstoffanreicherung) der Seen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts (Abbildung 3.17). Besonders ausgeprägt ist der Artenverlust in ehemals stark eutrophierten Seen.

Eine Folge der starken Nährstoffzunahme in der Wassersäule war die Abnahme des Sauerstoffgehaltes in der Tiefe der Seen und an den Sedimentoberflächen, bedingt durch die stark erhöhte bakterielle Aktivität. Dieser Sauerstoffmangel ist in der Stagnationsperiode, d.h. in den Sommermonaten, besonders akut, da dann kein Austausch mit sauerstoffreichem Oberflächenwasser möglich ist. Dieser Sauerstoffmangel war und ist in manchen Seen auch heute noch in den Sommer- und Herbstmonaten besonders ausgeprägt. Als Folge davon sind in mehreren Seen die Felchenarten, die in den Sommermonaten in der Tiefe laichten, ausgestorben. Völlig verschwunden sind beispielsweise Felchenarten wie der Kilch (*C. gutturosus*) aus dem Bodensee und der Zuger Albock (*C. obliterus*), welche im Spätsommer bis Herbst in der Tiefe laichten oder das Zuger Albeli (*C. zugensis*), das vom Herbst bis anfangs Winter in der Tiefe laichte. Den sommerlaichenden Edelfisch (*C. nobilis*) aus dem Vierwaldstättersee schien das gleiche Schicksal zu ereilen: Er galt jahrzehntelang als verschollen, wurde jedoch in den frühen 2000er Jahren wiederentdeckt [40]. In Seen mit durchgehend geringerer Nährstoffbelastung wie dem Vierwaldstätter-, Brienz- und Thunersee kommen heute noch alle historisch beschriebenen Felchenarten vor.

In einigen Seen haben aber weitere Ursachen zum Artensterben beigetragen. Im Genfersee z.B. verschwanden die ursprünglich im See vorkommenden Felchenarten Gravenche (*C. hiemalis*) und Féra (*C. fera*) bereits, bevor die Eutrophierungswelle ihr Maximum erreichte. Die Ursachen sind nicht genau bekannt. Die heutigen Felchen im Genfersee stammen von Besatzmassnahmen mit Palée (*C. palaea*) aus dem Neuenburgersee [13]. Im Walensee verschwand der Balaig (auch Bratfisch oder Schweber genannt; *C. zuerichensis*), obwohl der See nie eutroph war. Auch hier sind die genauen Ursachen nicht bekannt. Eine Hypothese ist, dass die Linthkorrektur, welche die

Limnologie und damit auch die Fischgemeinschaft des Walensees beeinflusste, eine Rolle gespielt haben dürfte [13]. Die Linth führt nun das trübe Gletscherwasser direkt in den Walensee und nicht mehr über die Linthebene in den Zürichsee, wie dies vor der Korrektur der Fall war. Dadurch hat der Walensee an Klarheit des Wassers verloren, was Einfluss auf Planktonproduktion und Fische haben könnte.

In anderen Seen wiederum überlebte zumindest ein Teil der ursprünglichen Felchenarten trotz ungünstigen Umweltbedingungen. Möglicherweise überbrückten Besatzmassnahmen in diesen Seen die nicht mehr funktionierende natürliche Fortpflanzung, wie z.B. im Zugersee, in dem der Zuger Balchen (*C. supersum*), welcher im flachen Wasser laicht, als einzige von ursprünglich drei Felchenarten überlebt hat.

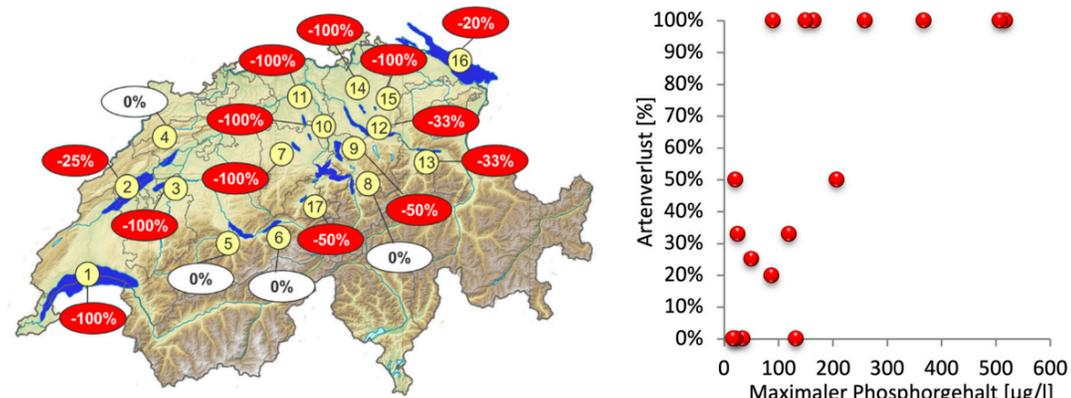


Abb. 3.17: Links: Anteil der pro See ausgestorbenen Felchenarten [9] in Prozent der Anzahl ursprünglich bekannter Arten. Rechts: Korrelation zwischen Eutrophierung und Artenverlust (Skala angepasst von [9]). Aufgrund neuerer Erkenntnisse [47, 64] bedürfen die in den Grafiken dargestellten Prozentwerte für bestimmte Seen einer Aktualisierung. Die Verschiebung der Prozentzahlen würde jedoch nichts an den Kernaussagen der Publikation ändern. Abbildung 2.1 veranschaulicht auf Grundlage der neueren Erkenntnisse [47, 64] den aktuellen Stand der Felchenartenvielfalt in den Seen, einschliesslich des Artenrückgangs.

Wichtig ist es den Mechanismus, der zum Artensterben geführt hat, zu verstehen. Der allgemein bekannte Mechanismus des Aussterbens einer Art ist die demographische Abnahme der Individuenzahl und der sequenzielle Verlust von Populationen bis zum kompletten Aussterben der Art. Die Felchen sind aber auch von einem weiteren, bis vor kurzem wenig bekannten Mechanismus betroffen der immer dort eine Rolle spielen kann, wo mehrere Arten aus der gleichen Gattung zusammen vorkommen: Quasi die Umkehrung des Prozesses der Artbildung [50]. Dabei verschwindet eine Art nicht nur, weil es immer weniger Tiere gibt, sondern auch, weil sich als Folge von Änderungen der Umweltbedingungen die evolutionären Kräfte ändern, die ursprünglich zur Entstehung der Arten geführt haben. Werden die evolutionären Kräfte abgeschwächt oder umgekehrt, welche zur ökologischen Artbildung beitrugen, führt dies zu einem verstärkten Genaustausch zwischen den Arten und schliesslich zum Verlust der zwischenartlichen Differenzierung [51].

Ändert sich z.B. das Nahrungsangebot in einem See, so kann dies Auswirkungen auf die Anpassungen der verschiedenen Felchenarten an die Nahrungsaufnahme haben. Wird z.B. das Zooplankton sehr häufig und gehen gleichzeitig die bodenlebenden Organismen zurück, so kann es für die bisher auf bodenlebende Makroinvertebraten spezialisierten Felchenart(en) vorteilhaft sein, sich vom Zooplankton zu ernähren, da die Konkurrenz der besser angepassten Zooplanktonspezialisten nun nicht mehr so stark ins Gewicht fällt. Dies führt zu einer zunehmenden Überlappung der Lebensräume und damit möglicherweise auch der Laichhabitats der Arten. Die Hybridisierung nimmt zu, und die Hybriden können sich nun besser an die neuen Umweltbedingungen anpassen als die ursprünglichen Arten. Letztendlich führt dies zu einem verstärkten Genfluss zwischen den Felchenarten. Dies kann innerhalb kurzer Zeit zu einer starken oder vollständigen genetischen Vermischung der ursprünglichen Felchenarten führen (Abbildung 3.18). Im Extremfall bleibt nur eine unspezialisierte Felchenart übrig. Ein Zwischenergebnis kann auch ein Artenkontinuum sein, wie dies heute im Neuenburgersee zu beobachten ist.

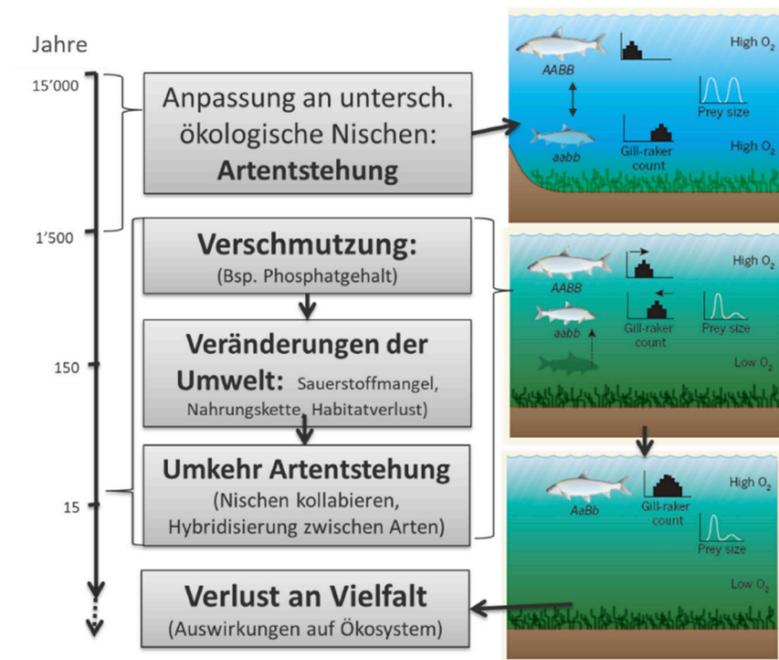


Abb. 3.18: Schematische Darstellung, wie die Umkehrung von Artbildungsprozessen zu einem Verlust von Artenvielfalt führen kann (modifiziert von [52]).

Auch in Seen, in denen alle Felchenarten bis heute erhalten geblieben sind, konnten die Folgen eines eutrophierungsbedingt erhöhten Genflusses beobachtet werden. So wurde die stärkste genetische Differenzierung der Arten im am wenigsten stark eutrophierten See, dem Brienzensee, beobachtet [9, 34]. Mit zunehmender Intensität der einstigen Eutrophierung nimmt die genetische Differenzierung zwischen den verbleibenden Felchenarten eines Sees ab (Abbildung 3.19). Viele der verbliebenen Felchenarten haben an genetischer und morphologischer Differenzierung verloren, sind aber nicht ausgestorben. Die Verbesserung der Wasserqualität bzw. der Nährstoffeinträge kam also in einigen Seen gerade noch rechtzeitig, um einen völligen Zusammenbruch der Artenvielfalt zu verhindern.

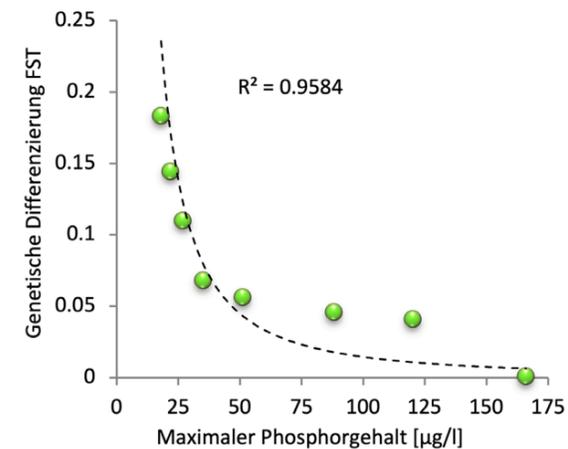


Abb. 3.19: Verhältnis zwischen der Ausprägung genetischer Differenzierung der Felchenarten innerhalb eines Sees, und dem maximalen gemessenen Phosphorgehalt während der Eutrophierungsphase in denselben Seen. Jeder Datenpunkt ist ein See (angepasst von [9]). Die gestrichelte Linie zeigt die Regressionslinie mit dem zugehörigen Bestimmtheitsmass (R^2) an.

Die beiden Mechanismen des Artenverlustes wirken synchron und beeinflussen sich gegenseitig: Wenn eine Art selten wird, vermischt sie sich auch zunehmend mit anderen Arten, was die Dynamik des Artenverlustes beschleunigt [9].

Dass die Veränderung in der Nahrungszusammensetzung während der Eutrophierung der Seen die natürliche Selektion auf den Nahrungsaufnahmeapparat der Felchen beeinflusst, konnte im Rahmen von Felchenmonitorings auch im nur schwach belasteten Thunersee beobachtet werden. So nahm sowohl beim Kropfer (*C. profundus*), welcher wenig Kiemenreusendornen aufweist, als auch beim Brienzlig (*C. albellus*), welcher viele Kiemenreusendornen aufweist, die Zahl der Kiemenreusendornen während der nährstoffreichen Periode im Thunersee zu (Abbildung 3.20). Dies deutet darauf hin, dass sich die Fische in dieser Zeit anders ernährten und Fische mit mehr Kiemenreusendornen in dieser Phase einen Vorteil hatten [39]. Im Zuge der Re-Oligotrophierung des Sees (d.h. der See näherte sich hinsichtlich Nährstoffeinträge wieder dem ursprünglichen Zustand an) nahm die Anzahl der Kiemenreusendornen bei beiden Felchenarten wieder ab (Abbildung 3.20).

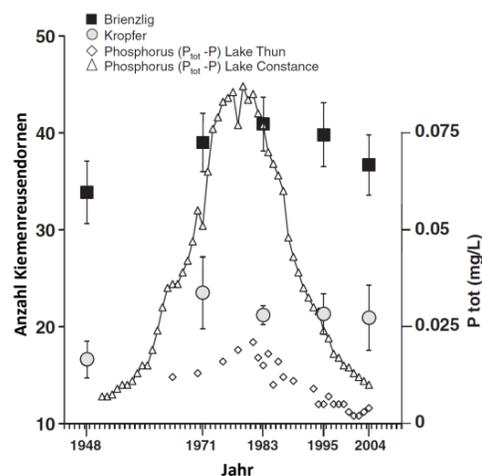


Abb. 3.20: Entwicklung der Anzahl Kiemenreusendornen bei Brienzlig (*C. albellus*; schwarze Quadrate) und Kropfer (*C. profundus*; graue Punkte) des Thunersees im Vergleich zur Entwicklung des Phosphorgehalts im Thunersee (weisse Diamanten) (angepasst von [39])

In vielen Seen konnte auch ein verändertes Wachstum der Felchen beobachtet werden. Insbesondere die eher langsam wachsenden, auf Zooplankton spezialisierten Arten, wie z.B. das Albeli (*C. muelleri*) vom Vierwaldstättersee (Abbildung 3.21 oben) wuchsen in der nährstoffreicheren Zeit deutlich schneller als heute. Im Gegensatz dazu blieb das Wachstum der Makrozoobenthos fressenden, schnell wachsenden Arten, wie z.B. des Balchen (*C. littoralis*), eher stabil (Abbildung 3.21 unten). Tendenzen zu einem veränderten Wachstum aufgrund veränderter Umweltbedingungen konnten in fast allen Seen nachgewiesen werden [53–59]. Welche Konsequenzen dies für die ökologischen Anpassungen der Arten, für die assortative Paarung und damit letztlich für die Artenvielfalt hat, ist noch unbekannt.

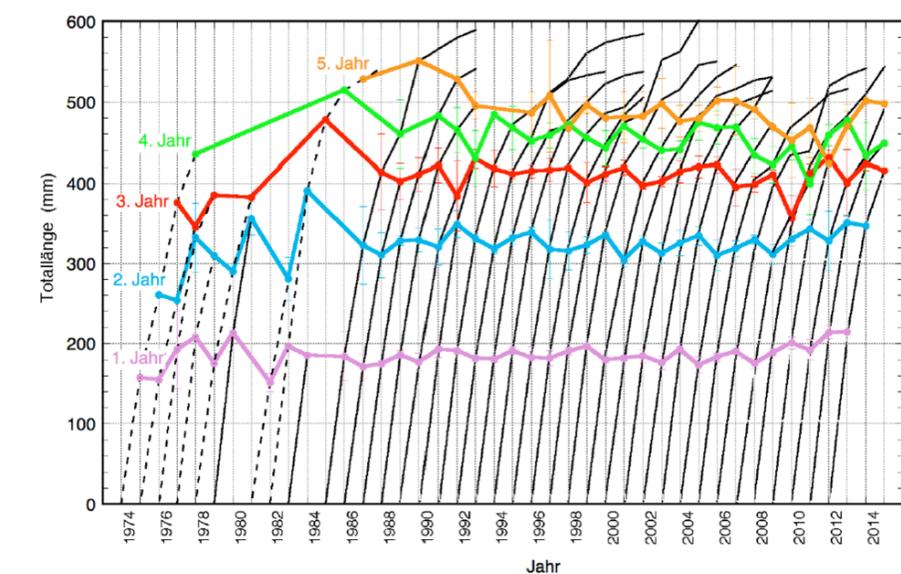
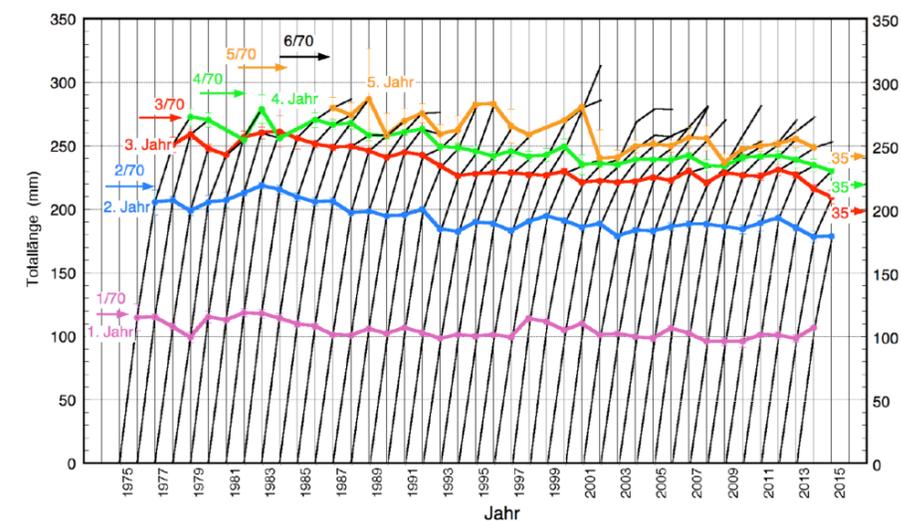


Abb. 3.21: Oben: Wachstumsentwicklung der Albeli (*C. muelleri*) im Vierwaldstättersee von 1975 bis 2016 [57]. Das Wachstum der Albeli hat in diesem Zeitraum bei dreijährigen Fischen um ca. 4 cm von 25 cm auf 21 cm abgenommen. Unten: Wachstumsentwicklung der Balchen (*C. littoralis*) im Vierwaldstättersee von 1975 bis 2016 [57]. Das Wachstum der Balchen hat sich in diesem Zeitraum nicht verändert.

3.9 Felchentaxonomie – früher und heute

Die grosse Artenvielfalt bei den Felchen, welche nicht immer einfach zu erkennen und zu beschreiben ist, hat dazu geführt, dass die Systematik (die biologische Klassifizierung von Lebewesen) der Felchen sich im Laufe der Zeit mehrmals grundlegend geändert hat.

Die überlieferten taxonomischen Arbeiten an Felchen beginnen 1553 mit Belonius [60], der in der Schweiz nur eine einzige Felchenart erwähnt, den «Lavaretus». Diese Art wurde 1766 von Linnée übernommen [61], die Schweizer Felchen wurden alle *C. lavaretus* genannt. Konrad Gessner hat im Jahr 1563, also fast zu gleichen Zeit wie Belonius, statt nur einer Felchenart bereits sechs Felchenarten unterschieden [62]. Ungeachtet der Uneinigkeit der Wissenschaftler bezüglich der Anzahl Felchenarten gab es schon zu jener Zeit lokale Namen für die unterschiedlich aussehenden Felchenarten.

1827 unterschied Hartmann in der Schweiz fünf Felchenarten [63]. 1890 teilte Fatio die Felchen wiederum in acht unterschiedliche Arten ein [49]. Felchen aus verschiedenen Seen, die sich morphologisch ähnelten, wurden von Fatio als ein und dieselbe Art betrachtet. Ihm war damals nicht bekannt, dass sich die «Urfelche» unabhängig voneinander in verschiedenen Seen in neue Arten aufgespalten hat, von denen sich einige ähnlich sehen. Er ging davon aus, dass alle Arten ausserhalb der Region entstanden sind und als bereits getrennte Arten die Seen besiedelt haben. Er war sich aber damals schon bewusst, dass es zu Kreuzungen zwischen den Arten kommen kann.

Steinmann gibt in seiner Arbeit von 1950 einen guten Überblick über die Entwicklung der Felchensystematik bis 1950 [13]. Er hatte die Systematik der Felchen grundlegend überarbeitet, allerdings in einer Art und Weise, die nicht dem heutigen (und auch nicht dem damaligen) Stand der wissenschaftlichen Systematik entspricht. Er erkannte nur eine taxonomische Art an (*C. lavaretus*) und ordnete die Felchenvielfalt unterschiedlichen Ökotypen innerhalb von geographisch bedingten Kategorien zu. Die meisten Ökotypen hat Steinmann aus mehreren Seen beschrieben, dabei aber festgehalten, dass diese sich zwar äusserlich ähneln aber unabhängig voneinander entstanden seien.

Mit der ersten modernen Revision der Felchentaxonomie von Kottelat 1997 [10] wurden die meisten dieser Ökotypen als Arten anerkannt. Die verschiedenen Felchenarten wurden anschliessend auch in das «Handbook of European Freshwater Fishes» übernommen [8].

Die neuste Revision der Taxonomie für die Schweizer Felchen sind die Arbeiten von Selz et al. (2020) und Selz & Seehausen (2023), die die Taxonomie der Felchen des Thuner und Brienzsees, und der Felchen des Vierwaldstätter-, Sarner-, Zuger- und Sempachersees grundlegend revidiert und dabei auch neue, zuvor wissenschaftlich nicht bekannte Arten beschrieben [3, 64]. Neuere genetische Analysen zeigen, dass Kottelat [10] und Kottelat & Freyhof [8] mit ihrer Einteilung der Arten grundsätzlich richtig lagen. Allerdings fehlten einige Arten, die erst durch intensive Besammlung der Seen und genetische und morphologische Untersuchungen an heutigen Populationen identifiziert oder in alten Sammlungen als ausgestorben dokumentiert wurden [3, 64]. All diese neuen Erkenntnisse werden in den seespezifischen Berichten erläutert.

Die Taxonomie ist ein Teilgebiet der Systematik, das sich mit der Vielfalt der Lebewesen und ihrer Einteilung in verschiedene Gruppen – wie Arten, Gattungen oder Familien – nach gemeinsamen Merkmalen (z.B. morphologische Merkmale wie Form, Grösse, Färbung oder anatomische Strukturen) und nach ihrer evolutionären Verwandtschaft befasst. Um eine Art zu definieren und zu beschreiben, werden in der Taxonomie Typen verwendet. Ein Typus ist ein einzelnes Exemplar oder eine Gruppe von Exemplaren, die als repräsentativ für eine bestimmte Art festgelegt werden. Dieses Typusmaterial dient als Bezugspunkt für zukünftige taxonomische Vergleiche. Dies ist besonders wichtig, da Arten in der Natur variabel sein können. Im Falle der systematischen Revision der Schweizer Felchen [3, 64] wurden möglichst repräsentative Stichproben von Typen pro Art untersucht, um die natürliche Variation in den gemessenen Merkmalen berücksichtigen zu können. Auf der Grundlage dieser Daten wurde versucht, für jeden See oder jedes Seensystem einen Bestimmungsschlüssel zu entwickeln (siehe See-spezifische Berichte). Solche taxonomischen Bestimmungsschlüssel dienen dazu, Individuen anhand möglichst weniger, leicht messbarer Merkmale zu identifizieren, können aber nur selten alle gefangenen Individuen eindeutig einer Art zuordnen. Die Schlüssel funktionieren in der Regel nur bei ausgewachsenen Tieren und können auch dann nicht alle Individuen korrekt zuordnen. Schliesslich wird die Art benannt. Dies geschieht nach einem standardisierten binären Nomenklatorsystem, wobei der wissenschaftliche Name einer Art aus zwei Teilen besteht: dem Gattungsnamen (*Coregonus*) und dem Artnamen (z.B. *Coregonus muelleri* für das Albeli des Vierwaldstättersees).

3.10 Genetik ermöglicht neue Einblicke

Vor der Entwicklung moderner molekulargenetischer Methoden beruhte das Verständnis über die Artenvielfalt der Felchen ausschliesslich auf morphologischen und ökologischen Kriterien. Damit war die einzigartige Vielfalt der Felchen in wesentlichen Zügen bereits erkannt [13], wurde aber immer wieder auch in Frage gestellt.

Durch die Anwendung genetischer Methoden ist es in den letzten Jahren jedoch gelungen, den Artstatus der bis dahin morphologisch diagnostizierten Arten zu bestätigen und zusätzlich auch morphologisch und ökologisch weniger offensichtlich diagnostizierbare Arten als solche zu erkennen und zu beschreiben. Ausserdem wurde es möglich zu zeigen, dass oft ähnlich aussehende Populationen aus unterschiedlichen Seen unabhängig voneinander entstandenen Arten zugehören. Damit wurde es erstmals möglich zu verstehen, wie gross die Artenvielfalt der Felchen in der Schweiz tatsächlich ist und wie sie in den verschiedenen Seen oder Seensystemen entstanden ist.

3.10.1 Phylogenetische Einblicke in die Besiedlungsgeschichte

Die erste detaillierte Studie zur Phylogenetik (stammesgeschichtliche Entwicklung der Arten) der mitteleuropäischen Felchen wurde 1994 mittels einer Fragmentanalyse der mitochondrialen DNA durchgeführt [65]. Dabei wurde noch keine – wie heute üblich – Vervielfältigung der DNA mittels PCR durchgeführt und die DNA wurde nicht sequenziert. Die DNA-Fragmente wurden lediglich elektrophoretisch auf einem Agarosegel nach ihrer Länge aufgetrennt. Die Schweizer Felchen wurden in dieser Studie einer phylogenetischen Gruppe zugeordnet, die sich deutlich von den skandinavischen Felchen unterscheidet [65]. Zwischen den Felchen aus verschiedenen Schweizer Seen konnten jedoch kaum Unterschiede festgestellt werden.

Erst im Jahr 2005 wurden die Phylogenie der Felchen Europas mittels Sequenzierung von zwei kleinen Abschnitten der mitochondrialen DNA phylogenetisch untersucht. Dabei wurden zwei spezifische Regionen sequenziert: 282 Basenpaare der Cytochrom oxidase b (cyt b) Genregion und 246 Basenpaare der NADH dehydrogenase subunit 3 (ND3) Genregion. Es konnte gezeigt werden, dass die Ausbreitung der «Urfelchen» in verschiedene Regionen vor ca. 6000 bis 24500 Jahren stattfand und dass die Vorfahren der Felchen der Alpenregion aus zwei verschiedenen glazialen Refugien stammen (Abbildung 3.22). In den meisten Seen der Schweiz und sogar innerhalb von derselben Art wurden beide genetische Linien gefunden, was darauf hindeutet, dass diese beiden Linien sich in den Urfelchen der Region vermischt haben. Die Mutationsraten in den beiden kurzen Genabschnitten sind aber viel zu langsam, um die Entstehung neuer Arten nach der Eiszeit sichtbar zu machen.

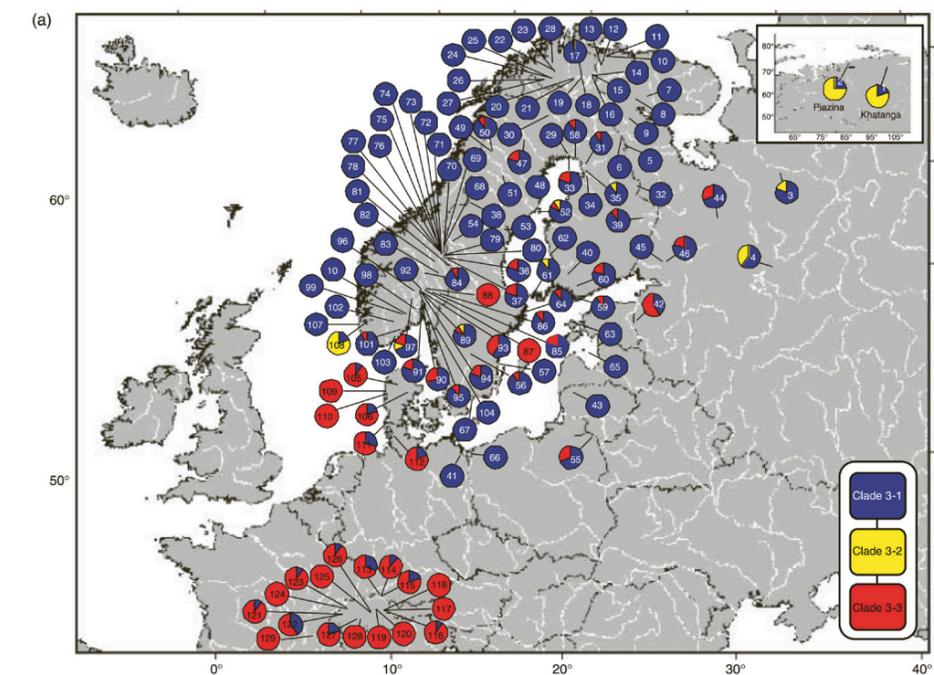


Abb. 3.22: Europäische Felchenpopulationen, die im Jahr 2005 anhand von mitochondrialer DNA-Sequenzen untersucht wurden [66]. Es konnten drei mitochondriale Gruppen unterschieden werden.

3.10.2 Erste Aufschlüsselung der Schweizer Artenvielfalt dank neueren genetischen Methoden (Mikrosatelliten und AFLP)

Um die Verwandtschaftsverhältnisse der Felchenarten zwischen und innerhalb der Schweizer Seen aufzuschlüsseln, brauchte es genetische Methoden, die auch jüngere evolutionäre Prozesse erfassen können. Ein erster Durchbruch gelang mit der Mikrosatellitenanalyse.

1999 konnte erstmals mit Hilfe von Mikrosatelliten (die Mikrosatelliten-Methode nutzt kurze, sich wiederholende DNA-Sequenzen mit sehr hoher Mutationsrate zur Analyse genetischer Variationen) nachgewiesen werden, dass sich die Felchen aus verschiedenen Seen, aber auch die verschiedenen Arten innerhalb der Seen, genetisch signifikant unterscheiden [18]. Die Studie zeigte auch, dass sich die Felchenarten aus demselben See oftmals innerhalb des Sees sympatrisch entwickelt hatten. Sie sind also nicht das Resultat einer Besiedlung der Schweizer Seenlandschaft durch verschiedene bereits bestehende Arten, sondern sind jeweils innerhalb eines Sees oder

Seensystems entstanden. Diese Schlussfolgerung wurde später durch weitere Mikrosatelliten- und phylogenetisch aussagekräftigere AFLP- und Genom-Analysen (Abbildung 3.23) weitgehend bestätigt [16, 34, 47]. AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) ist eine heute kaum noch angewandte Methode zur Analyse von Variation an hundert bis tausenden von Standorten im Genom, wobei das Genom aber nicht sequenziert wird. Genom-Methoden beruhen auf der Sequenzierung des gesamten Genoms eines Individuums, oder grosser Teile davon, und dem Vergleich mit einem Referenzgenom. Ein Referenzgenom eines Schweizer Felchen wurde 2020 erstellt [111], und seit dem wurden mehrere populations- und phylogenomische Analysen durchgeführt [34, 51, 68, 112].

Genetische Untersuchungen konnten auch zeigen, wie die Translokation von Felchen durch Besatzmassnahmen zwischen den Seen Auswirkungen hatte. So wurden z.B. in einer Felchenart aus dem Thunersee Gene von Bodenseefelchen gefunden (Abbildung 3.23) [34, 67] und die eingeführten Felchenpopulationen der Seen der Südalpen konnten ihren Ursprungsarten zugewiesen werden [16]. Aber auch ein Teil des Artensterbens und insbesondere die damit verbundenen Mechanismen wurden erst durch genetische Untersuchungen entdeckt [9].

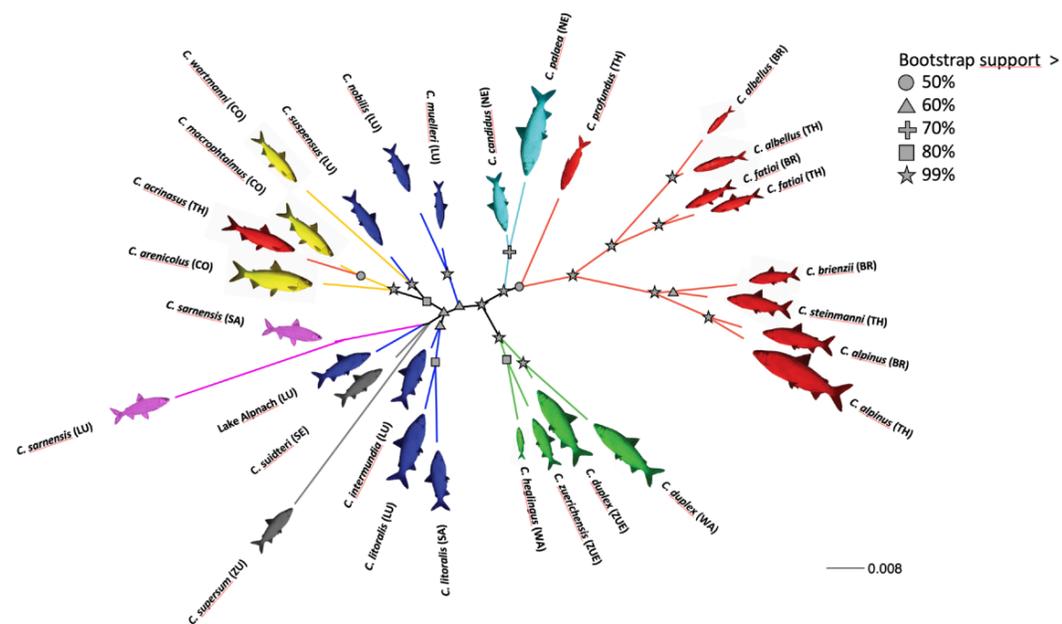


Abb. 3.23: Genetische Zuweisungsanalyse der meisten Schweizer Felchenarten. Die meisten sympatrischen Arten unterscheiden sich genetisch mittels Mikrosatelliten-Markern [47]. Die Farben der Fische entsprechen jeweils den adaptiven Radiationen eines Sees oder Seen-Systems und die Abkürzungen hinter den Namen der Fische geben den See an aus der die Art oder Population stammt (Rot: Thunersee (TH) und Brienzensee (BR), Hellblau: Neuenburgersee (NE), Grün: Walensee (WA) und Zürichsee (ZUE), Dunkelblau: Vierwaldstättersee (LU), Pink: Sarnersee (SA), Grau: Zugersee (ZU), Gelb: Bodensee (CO). Die in Prozent ausgedrückte «Bootstrap-support» basiert auf dem Bootstrap-Verfahren. Je höher der Wert, desto wahrscheinlicher ist es, dass die Arten oberhalb eines Knotens näher verwandt miteinander sind als mit den anderen Arten im Stammbaum.

3.10.3 Vertiefte Einblicke in Phylogenetik und Evolution

Die Methoden haben sich rasant entwickelt. Während in den 2000er Jahren die Analyse von einigen tausend AFLP-Markern und 10 bis 15 Mikrosatelliten (sozusagen einzelne genetische Merkmale) völlig neue Einblicke in der Phylogenetik bzw. Populationsgenetik ermöglichte, war es kaum 10 Jahre später möglich, Millionen von Bereichen im Genom oder gar ganze Genome kostengünstig zu untersuchen.

Die Analysen ganzer Genome werden erst seit kurzem bei den Felchen aus dem Alpenraum angewendet. Eine erste Studie, basierend auf mehreren Millionen Genomabschnitten mittels RADtag-Sequenzierungsmethode [27], aber noch keine ganzen Genome, konnte im Zürichsee zeigen, dass sowohl der Hägling (*C. heplingus*) als auch der Blaalg (*C. zürichensis*) und der Grunder (*C. duplex*) heute noch im Zürichsee vorkommen (Abbildung 3.24). Es konnte auch gezeigt werden, dass die Eutrophierung im Zürichsee, im Vergleich zum Walensee, zu einem starken Genfluss zwischen den Arten geführt hat. Dieser Genaustausch konnte neu genomweit nachgewiesen werden [27] und bestätigt damit die Schlussfolgerungen zum Mechanismus des Artenverlustes durch Umkehrung der Artbildung [9].

Mehrere Studien mit Ganzgenomsequenzen von zahlreichen Felchen wurden kürzlich publiziert. Zum einen eine schweizweite Studie zur Entstehungsgeschichte der Felchenvielfalt und zum anderen vertiefte Studien zu den Felchen im Bodensee [34, 51, 68, 112]. In der schweizweiten Felchenstudie wurden die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten innerhalb und zwischen den Seen noch detaillierter aufgelöst, die Geographie der Artbildung und die genomische Basis ökologischer Anpassung analysiert [34]. Die vertieften Studien der Bodenseefelchen konnten bestätigen, dass Gene des im Bodensee ausgestorbenen Kilchs (*C. gutturosus*) heute noch in den drei im Bodensee noch vorkommenden Felchenarten zu finden sind (siehe auch Vonlanthen et al. 2012 [9]). Der Kilch hat sich also vor seinem Aussterben als eigenständige Art genetisch mit den anderen im See lebenden Felchenarten gekreuzt [51, 68, 112]. Die neuen Arbeiten zeigen nun eindrücklich, dass der Genfluss vom Kilch zu den anderen Arten weite Bereiche des Genoms der ausgestorbenen Art betrifft und dass insgesamt ca. ein Drittel des Genoms des Kilchs in den heutigen Arten noch vorhanden ist, aber aufgeteilt in hunderte von kleinen Abschnitten [51]. In einer zweiten Studie konnte gezeigt werden, dass sich der Gangfisch (*C. macrophthalmus*), die Art welche am meisten Kilchgene aufgenommen hat, in den letzten Jahren ihr Vorkommen zunehmend in grössere Tiefen ausgeweitet hat, und dass die Gangfische am tiefsten Ende ihres derzeitigen Laichvorkommens, auf 90m Wassertiefe, überdurchschnittlich viele Genvarianten besitzen, die ursprünglich nur im Kilch vorhanden waren [68]. Es scheint also, dass die Hybridisierung mit dem Kilch, vor dessen Aussterben, es den Gangfischen derzeit ermöglicht, sich zur Fortpflanzung an die Bedingungen in Tiefen anzupassen, in denen Gangfische früher nicht vorkamen.

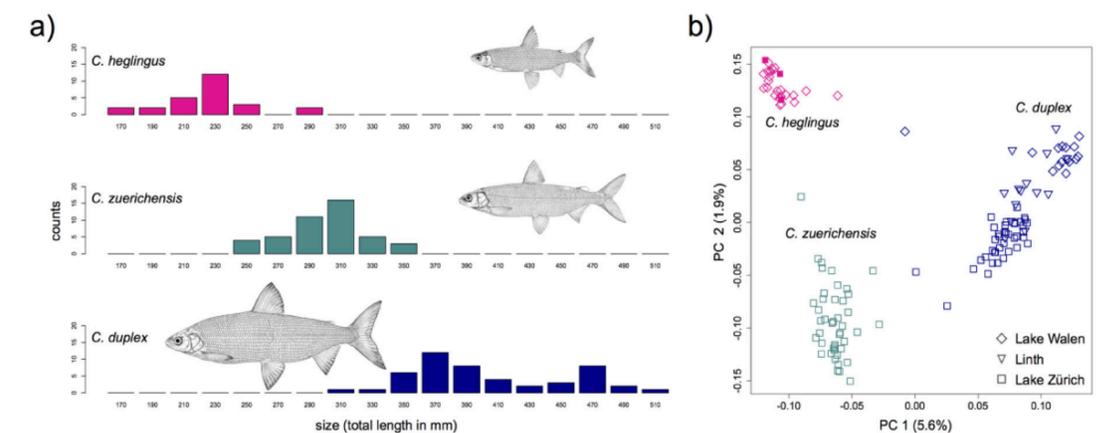


Abb. 3.24: Differenzierung zwischen den Felchen aus dem Zürichsee/Walensee-System. A) Längenverteilung der Individuen der drei Felchenarten. B) Genetische Differenzierung der einzelnen untersuchten Felchen [27].

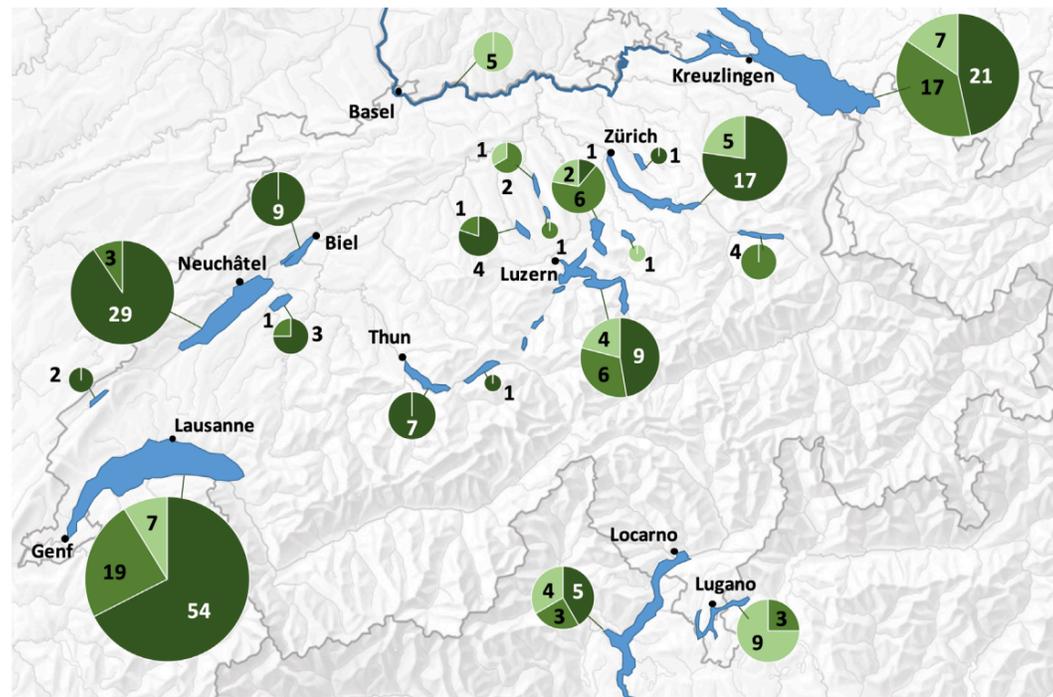
4 Felchenfischerei

4.1 Felchenfischerei in der Schweiz

4.1.1 Berufsfischerei

In fast allen Schweizer Seen mit natürlichem Felchenvorkommen oder in Seen, in denen Felchen von Natur aus nicht vorkommen und erst durch künstlichen Besatz etabliert wurden, wird auch kommerzielle Netzfischerei betrieben. Einzige Ausnahmen sind der Sarnersee, Ägerisee und Lungernsee. Die Zahl der Berufsfischer und Berufsfischerinnen nimmt mit der Seegrösse zu. Die grösseren Seen sind daher für die oft hauptberufliche Fischerei besonders wichtig (Abbildung 4.1; aktuelle Daten zu den drei Berufsfischerkategorien können auf der Webseite www.fischereistatistik.ch abgerufen werden).

Aufgrund der starken Saisonalität und der begrenzten Fangmöglichkeiten war die Netzfischerei bis ins 20. Jahrhundert ein Nebenerwerb für Landwirte und Landwirtinnen, Weinbauern und Weinbäuerinnen etc. Dies war mit ein Grund dafür, dass die Zahl der Netzfischereibetriebe früher deutlich höher war als heute. Erst im 20. Jahrhundert förderten die Fischereibehörden den Wandel zum Hauptberuf, indem sie vermehrt Lizenzen an gut ausgebildete, möglichst hauptberufliche Fischer und Fischerinnen vergaben [69].



- Reine Netzfischer: mindestens 90 % des Lebensunterhaltes oder mindestens 90 % der Arbeitszeit
- Netzfischer im Hauptberuf: 30 – 90 % des Lebensunterhaltes oder 30 – 90 % der Arbeitszeit
- Netzfischer im Nebenberuf: weniger als 30 % des Lebensunterhaltes oder weniger als 30 % der Arbeitszeit

Abb. 4.1: Anzahl Fischer und Fischerinnen, die haupt- oder nebenberuflich mit Netzen fischen. Grafik aus Standortbestimmung Fischerei [70]. Aktuelle Zahlen sind über die Webseite www.fischereistatistik.ch abrufbar.

Der Fang von Felchen ist für Berufsfischer und Berufsfischerinnen wirtschaftlich von besonderer Bedeutung. Zwischen 2000 und 2023 wurden in den Schweizer Seen durchschnittlich 844 Tonnen Felchen pro Jahr gefangen (Abbildung 4.2). Dies entspricht einem Anteil von 58 % am Gesamtfang der Berufsfischerei. Die Bandbreite dieser Durchschnittswerte reicht von 2 % Felchen am Lago di Lugano bis zu 95 % Felchen am Sempachersee [70]. An zweiter Stelle folgt der Egli mit 21 %. Die Entwicklung der Felchenbestände und deren Fangbarkeit sind somit von entscheidender Bedeutung für die Wirtschaftlichkeit der Berufsfischerei [70].

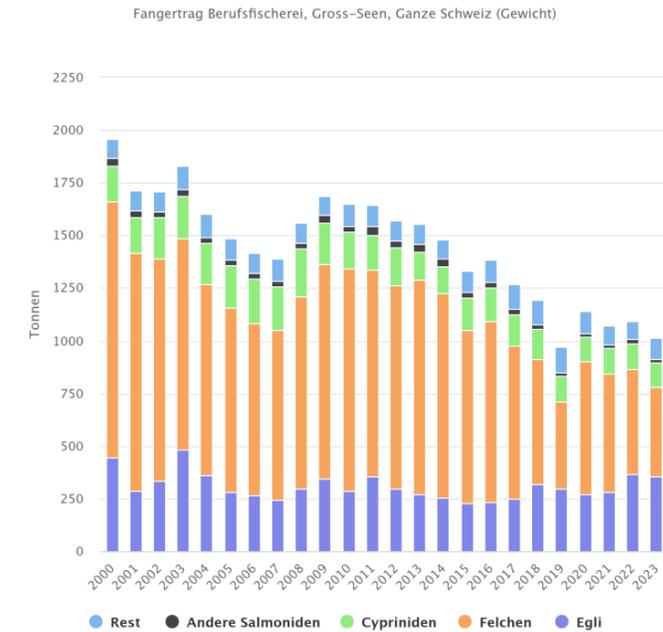


Abb. 4.2: Entwicklung der Fänge der Berufsfischerei in allen Schweizer Seen von 2000 bis 2023. Daten www.fischereistatistik.ch.

4.1.2 Angelfischerei

In der Angelfischerei verteilt sich der Befischungsdruk gleichmässiger auf mehrere Fischgruppen. Der Anteil der Felchen macht im Durchschnitt der Jahre 2000 und 2023 rund 25 % vom Fang in den Seen aus. Die Angelfischerei fängt mit durchschnittlich 70 Tonnen pro Jahr (Abbildung 4.3) deutlich weniger als die Berufsfischerei. Dennoch sind Felchen auch für die Angelfischerei attraktiv und wichtig. In den letzten Jahrzehnten hat der Befischungsdruk auf die Felchen durch die Angelfischerei in vereinzelt Seen zugenommen [71].

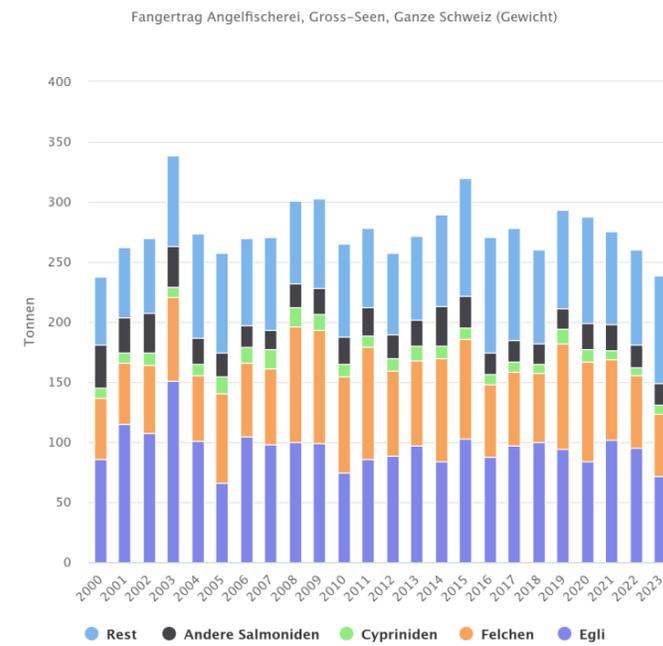


Abb. 4.3: Entwicklung der Angelfischerfänge in allen grossen Schweizer Seen von 2000 bis 2023. Daten www.fischereistatistik.ch.

4.2 Regulation der Felchenfischerei

Nach der Französischen Revolution wurden 1798 die bestehenden Fischenzen aufgehoben. Die Folge davon war eine starke Übernutzung der Fischgewässer [72]. Bereits 1803 wurde deshalb das Prinzip der freien Fischerei wieder aufgehoben [69]. In vielen Seen dauerte es jedoch länger, bis Fischereivorschriften eingeführt und auch durchgesetzt wurden [72, 73]. Vorerst gab es «nur» kantonale Vorschriften. Ab 1875 wurde das erste Bundesgesetz über die Fischerei (BGF) erlassen. Heute regeln das BGF (SR 923.0), die Verordnung zum Bundesgesetz über die Fischerei (VBGF, SR 923.01) und die kantonalen Fischereigesetze- und Verordnungen die Felchenfischerei in den einzelnen Seen.

Um Felchen fangen zu dürfen, müssen Angler und Anglerinnen in den meisten Gewässern einer Pacht angehören respektive ein Angelpatent lösen. Berufsfischer und Berufsfischerinnen müssen ein kantonales Berufsfischerpatent oder ehehafte Pachtrechte besitzen.

Der Fang der Felchen wird heute in der Angelfischerei durch folgende Vorschriften geregelt:

- Das Fangmindestmass soll sicherstellen, dass zu junge Felchen, die das Fortpflanzungsalter noch nicht erreicht haben, nicht entnommen werden [74]. Meist wird nur ein Fangmindestmass pro See festgelegt, auch wenn mehrere Felchenarten mit unterschiedlichen Wachstumsraten und Adultgrössen vorkommen.
- Die Fangzahlbeschränkung (Tages-, Monats- oder Jahresfangbeschränkung) regelt die Fangmenge pro Fischer oder Fischerin und damit die Gesamtentnahme. Die Artzugehörigkeit der Felchen wird dabei nicht berücksichtigt.

In der Berufsfischerei wird der Fang durch folgende Vorschriften reguliert:

- Die Behörden vergeben nur eine begrenzte Anzahl von Patenten und legen damit die Anzahl der Berufsfischer und Berufsfischerinnen pro See fest.
- Die Maschenweite und die saisonale Einsatzzeit (Fangzeit) der Netze bestimmen die Fanggrösse. Damit soll der Fang von subadulten Felchen vermieden werden. Die minimale Maschenweite ist dabei so festzulegen, dass untermässige Fische (basierend auf dem Schonmass der Felchen des jeweiligen Sees) einen möglichst kleinen Fanganteil ausmachen.
- Über die saisonal maximal zugelassenen Anzahl Netze eines Netztyps pro Berufsfischerpatent wird der Befischungsdruk und damit die Entnahme reguliert.
- Durch die Begrenzung der Netzhöhe und -länge sowie der Netztypen (z.B. Boden- oder Schwebnetze) und dem Einsatzort (z.B. Tiefenbegrenzung, Halde oder Freiwasser) wird der Befischungsdruk und damit die Entnahme reguliert.

Sowohl für die Berufsfischerei als auch für die Angelfischerei gilt eine Schonzeit:

- Die Schonzeit soll sicherstellen, dass Felchen kurz vor und während der Fortpflanzungszeit (Laichzeit) nicht gefangen werden. Meist wird nur eine Schonzeit pro See festgelegt, die nicht unbedingt die Fortpflanzungszeit aller Felchenarten eines Sees vollwertig berücksichtigt. Mit einer Sonderbewilligung ist eine Befischung zur Laichgewinnung (Laichfischfang) während der Schonzeit – in der Regel zeitlich befristet – für die Berufsfischerei erlaubt.

4.3 Bewirtschaftung durch Besatzmassnahmen

4.3.1 Felchenbesatz

Felchen werden in der Schweiz intensiv besetzt. Im Durchschnitt der Jahre 2000 bis 2023 wurden jährlich rund 423 Millionen Felchen künstlich erbrütet und ausgesetzt (Abbildung 4.4). In den letzten Jahren sind die Besatzmengen zurückgegangen. Im Jahr 2023 wurden noch 102 Millionen Felchen (meist als Brütlinge) ausgesetzt. Für die Produktion der Besatzfelchen werden keine Elterntiere aufgezogen. Es werden ausschliesslich wild gefangene Elterntiere verwendet. Der Fang erfolgt meist durch die Berufsfischer und Berufsfischerinnen. Die Aufzucht erfolgt je nach See entweder in den Betrieben der Berufsfischer und Berufsfischerinnen oder vielerorts in kantonalen Fischzuchten. Die Berufsfischer und Berufsfischerinnen geben in der Regel den Laich ab und dürfen im Gegenzug die während der Schonzeit gefangenen Fische vermarkten.

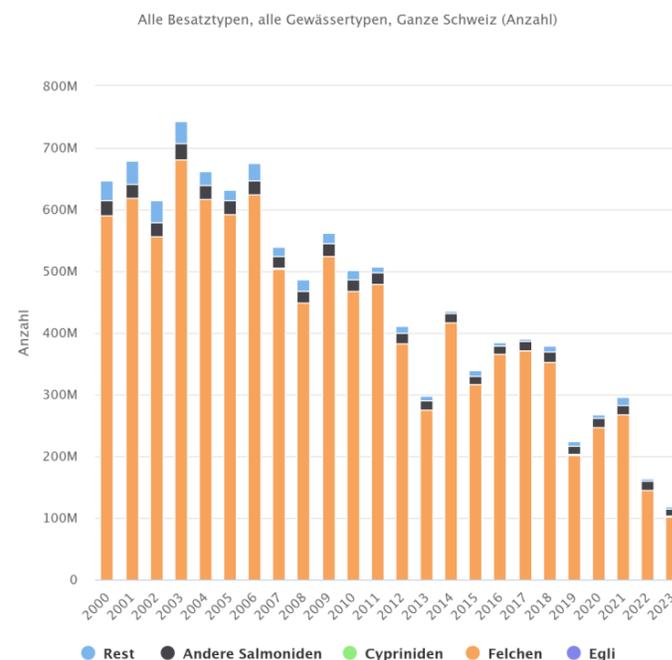


Abb. 4.4: Anzahl ausgesetzter Felchen und anderer Fischarten in der ganzen Schweiz (Seen und Fließgewässer) von 2000 bis 2023. Abgebildet sind alle Besatztypen (z.B. Eier, Brütlinge etc). Daten: www.fischereistatistik.ch.

Beim Laichfischfang wird in einigen Seen und für einen Teil der Felchenarten, soweit möglich, versucht eine Trennung vorzunehmen bei der Laichgewinnung, um Kreuzungen zwischen den Arten zu minimieren (siehe seespezifische Berichte). In der Praxis ist es für die Berufsfischer und Berufsfischerinnen und die kantonalen Behörden teilweise schwierig, die verschiedenen Felchenarten eines Sees zu unterscheiden. Die Unterscheidung der Arten erfolgt fast ausschliesslich über den Fangort (z.B. pelagischer, profundaler, litoraler Einsatz der Netze), die verwendeten Maschenweiten und die Unterschiede in den Laichzeiten mancher Felchenarten. Dies kann in einigen Seen problematisch sein, da sich Laichtiefe, Laichzeit und Laichhabitat einiger Felchenarten desselben Sees überlappen. Dies kann zu einer unbeabsichtigten Verpaarung von Felchenarten bei der künstlichen Befruchtung führen.

4.3.2 Erfolgskontrollen Felchenbesatz

Um den Erfolg von Besatzmassnahmen zu evaluieren, können Markierungsversuche durchgeführt werden. Dabei werden die Felcheneier oder die Felchenbrütlinge in der Zucht markiert (z.B. mit dem chemischen Farbstoff Alizarinrot) und anschliessend im See ausgesetzt. Eine solche Markierung ist noch Jahre später sichtbar in den Knochen der Fische. Beim Rückfang von Felchen in den Folgejahren kann anhand des Anteils rückgefangerer markierter Felchen am Gesamtfang abgeschätzt werden, wie gross der Anteil der Besatzfelchen am Gesamtbestand ist. Markierungsversuche zur Überprüfung des Erfolgs von Besatzmassnahmen (Abbildung 4.5) liegen nun für einen Teil der Schweizer Seen vor (Neuenburgersee, Lac de Joux, Hallwilersee, Sarnersee, Zürichsee, Bodensee). Im Hallwilersee sind die Besatzmassnahmen zentral; auch 30 Monate nach dem Besatz liegt der Anteil der eingesetzten und markierten Fische am Gesamtbestand noch bei über 90 % [75]. Im Sarnersee [76] und im Lac de Joux

[77, 78] hingegen liegt der Anteil adulter markierter Fische aus Besatzmassnahmen unter 10 %. Im Neuenburgersee wurden die beiden Felchenarten Palée (*C. palaea*) und Bondelle (*C. candidus*) in verschiedenen Jahren getrennt markiert. Dies erlaubt es, den Anteil des Besatzes jeder Art am Fischbestand einzeln zu bestimmen. Der Besatzerfolg ist zwischen den beiden Arten sehr unterschiedlich und betrug 20 % bei den Bondelle (*C. candidus*) und 50 % bei den Palée (*C. palaea*) [79]. Am Bodensee sind die Ergebnisse über die Zeit unterschiedlich. Während die Besatzerfolge von eingesetzten und markierten Felchen in den Fängen 1996 [80] und 2003 [81] mit 39.5 % bzw. 62 % recht hoch waren, zeigen aktuellere Untersuchungen im 2016 und 2018 einen geringeren Anteil markierter Felchen von ca. 20 % [82]. Auch im Genfersee dürfte der Einfluss der Besatzmassnahmen auf die Fänge der Berufsfischer und Berufsfischerinnen gering sein. Anhand eines Modells zum Besatzerfolg wird der Anteil der besetzten Felchen am Fang auf maximal 1 % bis 4 % geschätzt [83].

Derzeit laufen artspezifische Markierungsversuche am Zürichsee (Obersee und Untersee), Bielersee und Genfersee. Für viele Seen ist der tatsächliche Nutzen von Besatzmassnahmen für den Felchenbestand und somit für eine nachhaltige Fischerei noch nicht untersucht worden. Darüber hinaus ist anzumerken, dass anhand von Markierungsstudien nicht festgestellt werden kann, ob die Besatzfische in den einzelnen Seen den Felchenbestand effektiv vergrössern (additiv) oder ob sie nur Fische aus der Naturverlischung ersetzen (substitutiv). Die bisherigen Markierungsversuche können also nichts darüber aussagen, ob Besatz dazu beiträgt, dass die Felchenbestände im See erhöht werden oder nicht. Um dies zu überprüfen, müsste über mehrere Jahre alternierend auf Besatz verzichtet werden, um dann die Fangquoten von Jahrgängen mit und solchen ohne Besatz zu vergleichen. Solche Untersuchungen liegen für keinen Schweizer See vor.

Auch wenn der Besatzerfolg nicht für alle Felchenarten und Seen untersucht wurde, und speziell nicht für die tiefen historisch nährstoffarmen Seen mit mehreren Arten, zeigen die vorliegenden Ergebnisse, dass die Notwendigkeit der Besatzmassnahmen zur Sicherung der fischereilichen Nutzung nicht in allen Seen gegeben ist. Es muss daher see- und felchenartenspezifisch abgeklärt werden, ob Besatzmassnahmen notwendig und sinnvoll, bzw. nachhaltig sind [84, 85]. Insbesondere in Seen und bei Felchenarten, die heute noch stark unter den Folgen der Eutrophierung leiden, scheint der Felchenbesatz einen grossen Anteil der Bestände auszumachen. Es handelt sich dabei um Seen, in denen sich Felcheneier der betroffenen Arten auf dem Seegrund wegen Sauerstoffmangels nicht oder nur ungenügend entwickeln können [86]. Je stärker ein See einmal von Eutrophierung betroffen war (als Indikator wird der maximal historisch gemessene Phosphorgehalt eines Sees herangezogen), desto höher war der Anteil aus Besatz stammender Felchen in den Erfolgskontrollen (Abbildung 4.5). In über mehrere Jahre wiederholten Markierungsversuchen im Bodensee zeigt sich, dass mit der Re-Oligotrophierung des Gewässers, der Anteil der Felchen aus Besatz abgenommen hat (Abbildung 4.5). Das bedeutet, dass Besatzmassnahmen in reoligotrophierten Gewässern eventuell nicht mehr angezeigt sind. In Seen, die wenig durch Eutrophierung belastet waren, funktioniert die natürliche Fortpflanzung in aller Regel gut und der Besatzanteil am Felchenbestand fällt niedrig aus. Besatz ist in solchen Seen daher nicht angezeigt (Abbildung 4.5).

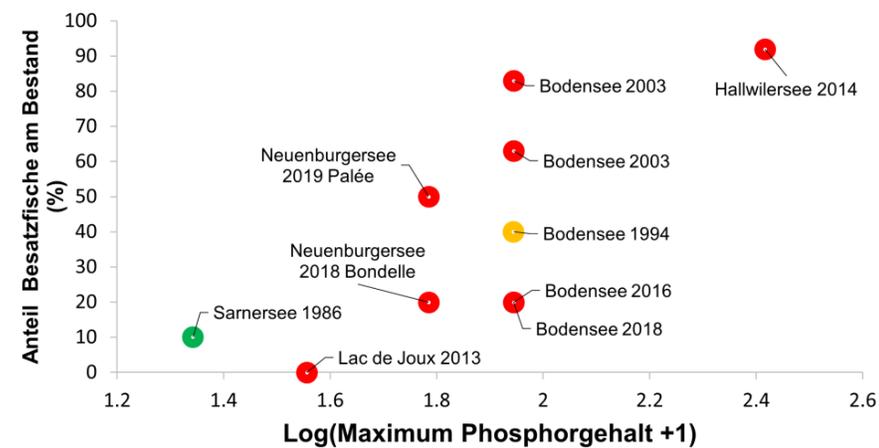


Abb. 4.5: Durchschnittlicher Besatzerfolg (Anteil der gefangenen Felchen, die aus dem Besatz mit juvenilen Fischen (0+) stammen) von Felchen (*Coregonus* spp.) in verschiedenen Schweizer Seen als Funktion des maximal gemessenen Phosphorgehalts. Jeder Datenpunkt entspricht einer Erfolgskontrolle in einem See. Farbkodierung der Punkte gibt die Markierungsmethode wieder (Rot = Alizarinrot, Blau = Tetracyclin, Gelb = Fettflossenschnitt, Grün = Microtag).

4.3.3 Erfolgskontrollen zur natürlichen Fortpflanzung

In den 1980er und 1990er Jahren wurde die Überlebensfähigkeit von Felcheneier in Ufernähe zahlreicher Seen intensiv untersucht [86–89]. Dabei konnten in den meisten Seen überlebende Felcheneier gefunden werden. Nur in wenigen Seen war die Überlebensrate sehr schlecht (z.B. im Sempachersee oder im Zugersee, Abbildung 4.6).

Daraus lässt sich ableiten, dass für das Überleben der Felcheneier nicht nur der gelöste Sauerstoff im Hypolimnion eines Sees entscheidend ist, sondern auch der trophische Zustand des Sees. Je höher der Phosphorgehalt und damit die Produktivität des Sees ist, desto geringer ist die Überlebensrate der Felcheneier am Seegrund [86], auch in späteren Jahren [9]. Der Sauerstoffgehalt in der Grenzschicht des Sediments spielt eine entscheidende Rolle. In stark eutrophierten Seen ist er häufig stark reduziert, da die erhöhte Produktivität zu einer verstärkten Ablagerung organischen Materials am Seegrund führt. Dieses Material wird von Bakterien zersetzt, wobei Sauerstoff verbraucht wird. Infolgedessen kann es in der Grenzschicht zu Sauerstoffmangel kommen, was dazu führen kann, dass dort liegende Eier nicht überleben. Nach einer Re-Oligotrophierung kann es lange dauern, bis sich der Sauerstoffgehalt in den tieferen Wasserschichten und in der Sedimentgrenzschicht wieder auf ein stabiles und ein für die Eientwicklung ausreichendes Niveau erholt. In sehr nährstoffreichen oder ehemals sehr nährstoffreichen Seen können sich demnach Felcheneier nicht gut entwickeln (Abbildung 4.7). In nährstoffarmen und damit sauerstoffreichen Seen entwickeln sich die Eier gut.

Entsprechende Untersuchungen wurden jedoch bisher nur in Ufernähe durchgeführt. Das Überleben von Eiern grösseren Wassertiefen wurde bisher kaum untersucht. Das Überleben von Eiern in tieferen Bereichen von Seen ist jedoch ungewisser, da der Seegrund häufig aus Feinsedimenten besteht und absterbendes organisches Material nicht wie in Ufernähe durch Strömungen entfernt wird. Daher sind die tiefen Bereiche direkt über dem Sediment häufiger von Sauerstoffmangel betroffen. So ist z.B. der Edelfisch (*C. nobilis*), eine Tiefseefelchenart des Vierwaldstättersees, fast ausgestorben [40], obwohl der See nur mässig nährstoffbelastet war und die natürliche Reproduktion der anderen Arten in Ufernähe erwiesenermassen immer funktionierte (Abbildung 4.7), anscheinend aber kaum mehr in grosser Tiefe, wo sich der Edelfisch ausschliesslich fortpflanzt.

Grundsätzlich sind Felchen für die natürliche Fortpflanzung auf kaltes und sauerstoffreiches Wasser in allen Tiefenbereichen und an der Sedimentgrenzschicht eines Sees angewiesen. Diese Bedingungen sind nur in nährstoffarmen Seen im Tiefwasser ganzjährig und im Flachwasser im Winter gegeben.

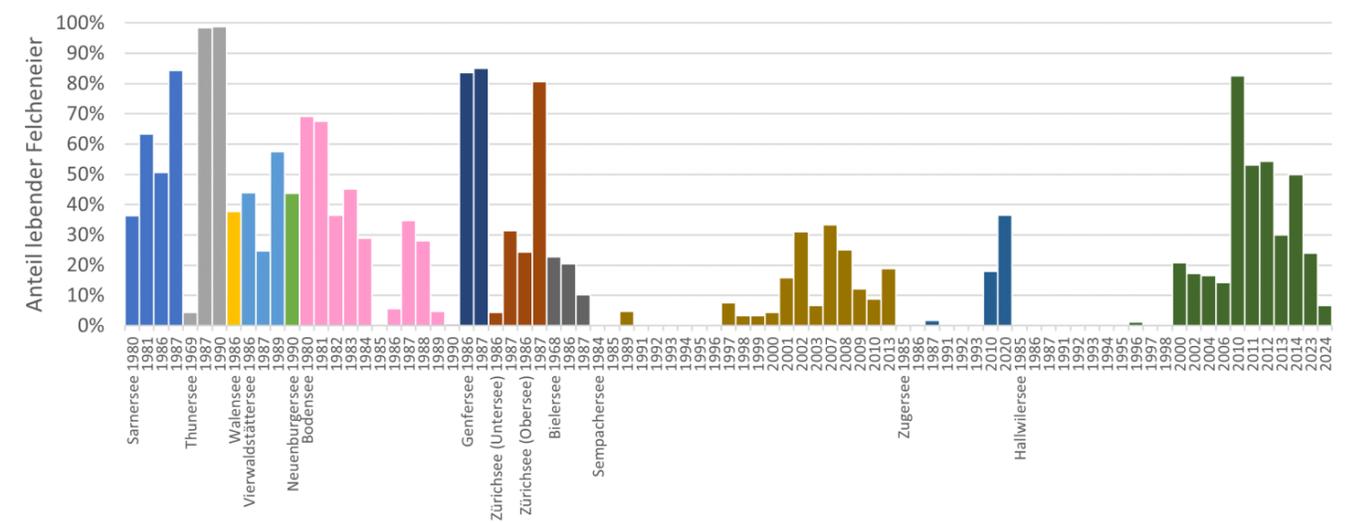


Abb. 4.6: Anteil lebender Felcheneier, die im Flachwasser der Seen im Winter gefunden wurden. Daten: [86–89] und Rudolf Müller (Eawag/LIMNOS).

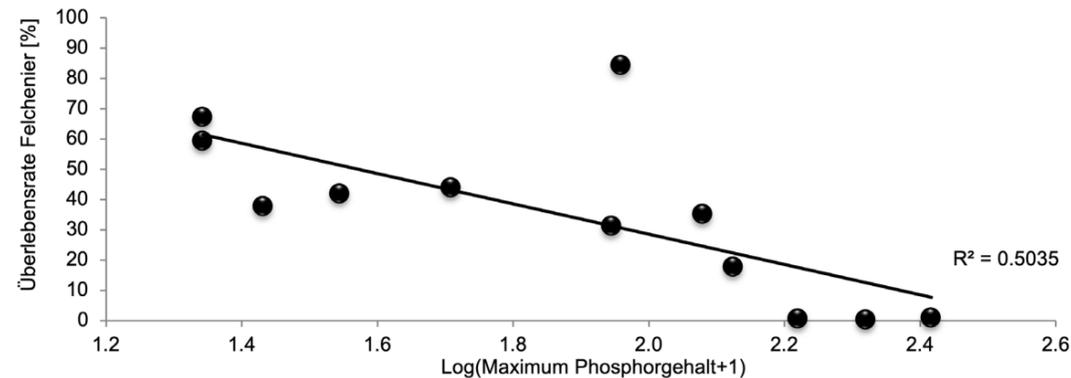


Abb. 4.7: Durchschnittliche Überlebensrate von Felcheneiern in Ufernähe von Seen als Funktion des maximal je gemessenen Phosphorgehalts [9]. Jeder Datenpunkt ist ein See (Eawag/LIMNOS). Die schwarze Linie zeigt die Regressionslinie mit dem zugehörigen Bestimmtheitsmass (R^2) an.

4.4 Monitoring

Die grosse Bedeutung der Felchen für die Fischerei hat zur Folge, dass die Felchen durch die Berufsfischerei in vielen Seen intensiv befischt werden [90]. Dementsprechend sind regulatorische Eingriffe nötig, um die Nachhaltigkeit der Fischerei zu gewährleisten. So soll die Ressource Fisch geschont werden, d.h. nicht überfischt werden, damit der Schutz der Felchenartenvielfalt gewährleistet werden kann und auch in Zukunft ein nachhaltiger Fisch-ertrag möglich ist.

Um die Fischerei nachhaltig zu gestalten, braucht es eine gute Datenbasis durch Monitoring der Bestände, die als Grundlage für Managemententscheidungen dient. Es ist daher auch nicht überraschend, dass gerade für Felchen in vielen Seen Monitorings durchgeführt werden. In der Regel wird bei diesen Monitorings die Altersstruktur und das Wachstum der Felchen in den Fängen der Fischer untersucht, um zu prüfen, ob allenfalls Anpassungen, z.B. bei den Schonmassen oder der zugelassenen Maschenweiten, notwendig sind.

Die Monitorings dienen bisher selten dazu, die Bestandsgrösse der Felchenarten in einem See abzuschätzen. In den meisten Seen findet bisher kein artenspezifisches Felchenmonitoring statt. Beobachtung der Bestandsgrösse der einzelnen Felchenarten eines Sees, und somit der Artenvielfalt, war bisher nicht das Ziel der Monitorings. Zudem werden meist nur die fischereilich am stärksten genutzten Felchenarten beprobt, während die wenig oder nicht genutzten Arten meist unberücksichtigt blieben. Da die begutachteten Proben selten auf Artniveau identifiziert werden, und morphologische bzw. genetische Daten selten erhoben werden, können populationsbiologische Parameter wie Wachstum, Altersverteilung etc. nicht artspezifisch erfasst werden. Das stellt die Wirksamkeit des Felchenmonitorings in artenreichen Seen in Frage, da keine artspezifische Bestandserhebungen erfolgen können. Um das Ziel einer nachhaltigen Felchenfischerei zu gewährleisten, sollten die regulatorischen Vorgaben auf der Grundlage von artspezifischen Monitorings überprüft und gegebenenfalls im Sinne einer adaptiven Bewirtschaftung angepasst werden.

4.5 Einfluss der Fischerei auf die Felchenartenvielfalt

Mögliche Auswirkungen der Fischerei auf Zielarten wurden vor allem in marinen Systemen untersucht und dokumentiert [91–93]. Diese und weitere Arbeiten zeigen, wie sich der Fischfang auf Bestände von Zielarten und auf das Ökosystem als Ganzes auswirkt. Der Fang kann über Grössenselektion und hohen Befischungsdruck die Abundanz der Zielarten, ihr Fortpflanzungspotenzial und weitere Populationsparameter, wie z.B. Gonadenreife beeinflussen. Der Fang kann auch die Alters- und Grössenstruktur, das Geschlechterverhältnis und die genetischen Eigenschaften der Zielarten verändern. Der Fang einer Zielart kann aber auch die Zusammensetzung der Fischartengemeinschaft eines Gewässers sowie die Bestände von assoziierten und abhängigen Arten [93, 94] verändern. Wird die Fischerei nicht nachhaltig gestaltet, ist daher mit erheblichen ökologischen, sozialen und letztlich auch ökonomischen Folgen zu rechnen [93].

So hat die fischereiliche Nutzung durch die Berufs- und Angelfischerei und die Bewirtschaftung der grossen Schweizer Seen das Potential sich direkt auf die Felchenbestände, aber auch auf andere Fischarten und insgesamt auf das Ökosystem See auszuwirken. Die möglichen Auswirkungen sind vielfältig und beeinflussen die Felchen in unterschiedlicher Weise. Einzelne bekannte Aspekte werden im Folgenden dargestellt, wobei sich die nicht abschliessende Aufzählung auf die heute bekannten und für die fischereiliche Bewirtschaftung besonders relevanten Aspekte beschränkt. Insgesamt sind die möglichen Auswirkungen auf Felchen noch wenig erforscht.

4.5.1 Ungleichlicher Befischungsdruck auf verschiedene Felchenarten

Die Ergebnisse der Befischungen im Rahmen des «Projet Lac» zeigen, dass Felchen sehr effizient von der Berufsfischerei gefangen werden und in manchen Seen ein hoher Befischungsdruck vorherrscht [90]. So konnte gezeigt werden, dass der Befischungsdruck einen entscheidenden Einfluss darauf hat, wie viele grosse Felchen in einem See nachgewiesen werden und sich somit fortpflanzen können. Seen ohne Berufsfischerei wiesen die höchsten Dichten an grossen Felchen auf [90]. Dies deutet darauf hin, dass der Befischungsdruck in Seen, die mit Netzen befischt werden, hoch ist und grosse Fische effizient abgeschöpft werden. Der Fang durch die Berufsfischerei erfolgt heute fast ausschliesslich mit Kiemennetzen. Diese Fangmethode ist grössenselektiv, d.h. kleine Fische werden kaum gefangen, da sie weniger hochrückig sind und dadurch durch die Maschen schwimmen können. Mit Kiemennetzen werden also selektiv Individuen einer oder weniger Fischarten aus dem See entnommen, die eine bestimmte Mindestgrösse erreichen. Andere, kleinere Arten werden nicht oder weniger stark befischt, da sie mit den verwendeten Netzen nicht oder nicht effizient gefangen werden. Der daraus resultierende ungleiche Befischungsdruck führt dazu, dass bestimmte Felchenarten häufiger gefangen werden und damit schlechter überleben als andere Felchenarten.

Der Befischungsdruck auf die Felchen kann auch Auswirkungen auf andere Arten haben. So wurde z.B. postuliert, dass die starke Befischung der Felchen zur Ausbreitung anderer Fischarten im Pelagial einiger Seen geführt haben könnte. So wurde z.B. in den 1970er Jahren der intensive Befischungsdruck auf die Felchen als Ursache für die Dominanz der Rotaugen im pelagischen Lebensraum des Genfersees interpretiert [95]. Diese Art kann mit den besser an die pelagische Lebensweise angepassten Felchen nur schlecht um die pelagische Nahrung konkurrieren, kann sich aber bei Abwesenheit der Konkurrenten gut davon ernähren. Im Bodensee stellt sich analog zum Genfersee die Frage, ob die Etablierung des Stichlings (*Gasterosteus aculeatus*) im Pelagial [96, 97] (Abbildung 4.8) möglicherweise durch den Rückgang der pelagischen Felchenbestände begünstigt wurde, oder ob deren Rückgang erst durch den Stichling beschleunigt wurde.

Beispiele aus der marinen Fischerei zeigen, dass eine solche selektive Entnahme bestimmter Arten aus einem Ökosystem das gesamte Nahrungsnetz und damit die Produktivität (Ökosystemleistung) eines Gewässers beeinflussen kann [91].

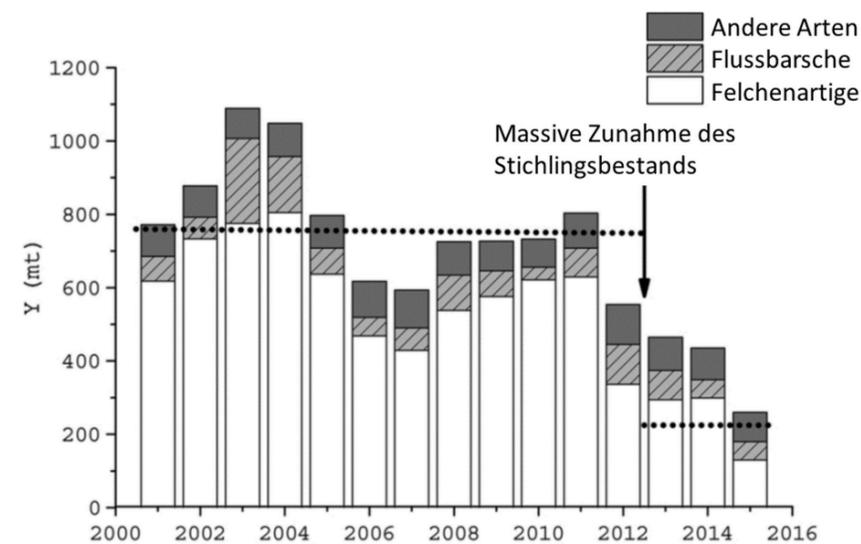


Abb. 4.8: Ertrag der Bodenseefischerei vor- und nach der massiven Zunahme des Stichlingsbestands im Bodensee-Obersee (Modifiziert von [96]).

4.5.2 Selektive Entnahme führt zu Evolution von langsamem Wachstum

Phänotypische Veränderungen in Tierpopulationen als Reaktion auf anthropogene Einflüsse können sehr schnell erfolgen [98, 99]. Innerhalb weniger Generationen können sich wichtige Merkmale, wie Körpermorphologie, Wachstum oder Zeitpunkt und Grösse der Gonadenreife verändern [100–102]. Laborexperimente unter kontrollierten Bedingungen konnten zeigen, dass solche Effekte eine genetische Grundlage haben können [103]. Das bedeutet, dass diese Veränderungen an die Nachkommen weitervererbt werden. Eine experimentelle Studie an Ährenfischen (*Menidia menidia*) hat gezeigt, dass evolutionäre Prozesse in Gang gesetzt werden, wenn aus einer Population systematisch schneller wachsende Fische entfernt werden. Dies führt zu einer positiven Selektion langsamer wachsender Fische und kann langfristig die Struktur der Population verändern. Dieser Effekt kann bereits nach nur vier Generationen messbar auftreten, mit negativen Einflüssen auf Wachstum und Biomassezuwachs [103].

Für Felchen wurden bisher keine vergleichbaren Versuche durchgeführt, die diese fischereilich induzierte Evolution experimentell belegen. Dies ist mit grossen und erst nach 2–3 Jahren laichreif werdenden Fischen wie den Felchen auch viel aufwendiger und langwieriger als für andere, kleinere Fischarten, die einfacher in Aquarien zu halten sind und sich jünger fortpflanzen können. Es gibt jedoch keinen Grund anzunehmen, dass Prozesse, die bei anderen Fischarten nachgewiesen wurden, nicht auch für Felchen von Bedeutung sind.

Zwei Untersuchungen an Felchen in zwei Seen der Schweiz liefern starke Hinweise in diese Richtung. Diese untersuchten die Wachstumsveränderungen von Felchen im Bodensee und im Lac de Joux [56, 100]. Beide kommen zum Schluss, dass die beobachteten Veränderungen im Wachstum der Felchen nicht nur umweltbedingt sind, sondern auch durch evolutionäre Prozesse gesteuert werden. Diesen Studien zufolge führt die intensive und selektive fischereiliche Nutzung dazu, dass Gene, die das Wachstum steuern, innerhalb der Population einem selektiven Druck unterliegen. Das bedeutet, dass Individuen mit bestimmten Wachstumseigenschaften – beispielsweise schnelles Wachstum – seltener zur Fortpflanzung kommen, wenn grosse Fische bevorzugt entnommen werden, wodurch langsamere wachsende Individuen einen relativen Vorteil erhalten und in der Population zunehmen [100]. Das langsamere Wachstum wiederum reduziert die Produktivität und damit den möglichen fischereilichen Ertrag.

4.5.3 Besatzbewirtschaftung und potenzielle Folgen: Hybridisierung zwischen Arten und fehlende natürliche Partnerwahl

Nicht nur der Fang der Felchen beeinflusst die Entwicklung der Populationen und Arten. Bei der Besatzbewirtschaftung wird intensiv in natürliche Evolutionsprozesse eingegriffen. Eine Herausforderung bei Besatzmassnahmen in Seen mit mehreren Felchenarten ist, beim Laichfischfang die einzelnen Felchenarten eindeutig zu unterscheiden. Wo das nicht möglich ist, kann das Besatzmanagement zu einer Vermischung von Arten (Hybridisierung) bei der künstlichen Befruchtung führen. Zudem verhindert die künstliche Befruchtung die auch innerhalb von Arten unter Umständen wichtige natürliche Partnerwahl und sie kann zu einer künstlichen Selektion und daraus resultierenden Domestikationseffekten (d.h. Veränderungen genetischer und verhaltensbiologischer Eigenschaften, die durch menschliche Zuchtpraktiken entstehen) führen. Solche Prozesse können die Fitness der Jungfelchen negativ beeinflussen. Wenn sich die Besatzfische als adulte Fische vermehren, kann das negative Einflüsse auf die natürlichen Populationen der Felchenarten haben [101–107, 110].

Die natürliche Partnerwahl tritt sowohl innerhalb einer Population als auch zwischen Individuen verschiedener Arten auf. Zum einen können Individuen innerhalb einer Art eine Präferenz für bestimmte Merkmale (z.B. Körpergrösse) entwickeln und dementsprechend selektiv Paarungspartner wählen. Dies führt zu einer Selektion auf spezifische Eigenschaften innerhalb der Population. Gleichzeitig kann eine Unterscheidung zwischen Individuen verschiedener Arten stattfinden – eine sogenannte assortative Paarung. Dabei bevorzugen Individuen die Fortpflanzung mit Artgenossen, was die Wahrscheinlichkeit von Hybridisierung verringert und somit zur Erhaltung der Artgrenzen beiträgt. Diese beiden Mechanismen der sexuellen Selektion haben daher eine doppelte Wirkung: Sie fördern die Selektion von Eigenschaften, die potenziell evolutionär vorteilhaft sein können, und stabilisieren zugleich die genetische Abgrenzung zwischen verschiedenen Arten.

Bei Felchen muss eine Form der assortativen Partnerwahl existieren, da verschiedene Felchenarten zur gleichen Zeit am selben Ort laichen, sich jedoch kaum miteinander kreuzen. Dies deutet darauf hin, dass spezifische Präferenzmechanismen oder reproduktive Barrieren eine Artvermischung verhindern (siehe Kapitel 3.6.3 Assortative Partnerwahl). Zudem kann beim Paarungsverhalten beobachtet werden, dass Weibchen von mehreren Männchen verfolgt werden und erst nach einer gewissen Zeit des Herumschwimmens zur mehrmaligen Eiablage übergehen [108, 109]. Dies legt nahe, dass Weibchen ihren Paarungspartner selektiv auswählen.

Besonders problematisch ist die Tatsache, dass die verschiedenen Felchenarten beim Fang und beim Streifen in der Fischzucht nicht immer auseinandergehalten werden können. Gerade in artenreichen Seen, wo eine artspezifische Befischung schwierig ist, kommt es so zu künstlichen Kreuzungen zwischen den Felchenarten. Dies wurde beispielsweise im Neuenburgersee beobachtet [35]. Die Fischer setzten über Jahrzehnte das Netz gerne quer zum Ufer und fischten damit in verschiedenen Tiefen. Durch Untersuchungen im Jahr 2007 wurde ersichtlich, dass dadurch beide im Neuenburgersee vorkommenden Felchenarten gefangen und anschliessend in der Zucht gekreuzt wurden [35]. Im Neuenburgersee wurde diese Art der Netzauslegung für den Laichfischfang anschliessend angepasst. Aber auch wenn die Netze während der Laichzeit parallel zum Ufer in nur einer Tiefenzone gesetzt werden, können mehrere Felchenarten gefangen werden. Mit Hilfe genetischer Methoden konnte für den Thuner- und Brienersee gezeigt werden, dass in den meisten Fällen laichreife Felchen mehrerer Arten gefangen werden und dass auch in Netzen mit nur einer Maschenweite und in einer Tiefenzone (Abbildung 4.9).

Die daraus resultierenden Kreuzungen zwischen den Arten können zu einer Erosion der genetischen, phänotypischen und ökologischen Vielfalt der Arten in einem See führen. Die Vermischung der Arten durch künstliche Verpaarung bei den Besatzmassnahmen kann mit den Auswirkungen der Eutrophierung interagieren und den Verlust der funktionellen Vielfalt der Felchen beschleunigen [7, 9, 110] (siehe dazu 4.6 Nährstoffe, Felchenfischerei und Artenvielfalt). Die ökologischen und morphologischen Veränderungen führen schliesslich zum Verlust von spezifischen Anpassungen der Felchenarten, was wiederum die Produktivität, d.h. das Ertragspotential der gesamten Felchengemeinschaft und damit die Fangträge, verringern kann [7, 110].

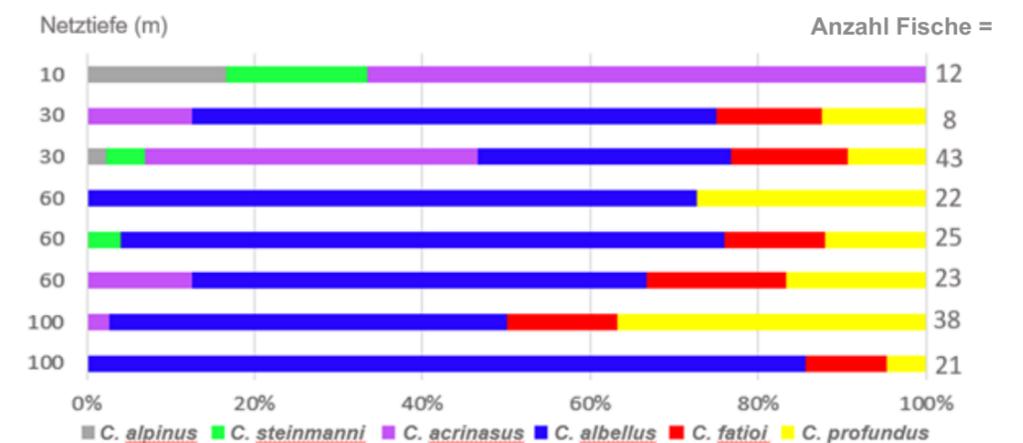


Abb. 4.9: Genetische Zuordnung von laichreifen Felchen zu einer der sechs Felchenarten des Thunersees (nur Individuen mit einer genetischen Zuordnungswahrscheinlichkeit von $\geq 60\%$ sind berücksichtigt, siehe Farbcodierung für die einzelnen Felchenarten in der Legende unten). Dargestellt ist die Anzahl gefangener Fische pro Netz (Nfische), rechts, die während der Laichzeit im Thunersee in Bodennetzen mit unterschiedlichen Maschenweiten sowie parallel zum Ufer in eng begrenzten Tiefen (Netztiefe in Meter, links) gefangen wurden [47].

4.6 Nährstoffe, Felchenfischerei und Artenvielfalt

Erhöhte Phosphorkonzentrationen haben einen negativen Einfluss auf die Artenvielfalt der Felchen [9]. Während nährstoffreichere Bedingungen das Wachstum bestimmter pelagischer Felchenarten fördern, was kurzfristig der Fischerei zugutekommt, führt die langfristige Eutrophierung häufig zu einer Homogenisierung der Fischgemeinschaften und zum Verlust seltener oder spezialisierter Arten [7].

Ergebnisse des Proje Lac zeigen, dass die Felchendichte in nährstoffarmen Seen, bezogen auf das gesamte Seevolumen (Abbildung 4.10), grundsätzlich am höchsten ist [90]. Diese hohe Dichte setzt sich jedoch überwiegend aus Individuen kleinwüchsiger Felchenarten zusammen, während Individuen grosswüchsiger Felchenarten nur in geringer Zahl vorkommen. Oft sind diese kleinwüchsigen Arten in grösseren Tiefen verbreitet, in denen die Fischerei nur selten aktiv ist. Da grössere Felchen für die Berufsfischerei wirtschaftlich relevanter sind, ist der Ertrag in solchen Seen oft begrenzt. Kleinwüchsige Felchenarten zeigen in diesen nährstoffarmen Gewässern ein langsames Wachstum und investieren einen erheblichen Teil ihrer Ressourcen in die Fortpflanzung, anstatt in Körpergrösse zuzulegen. Dies beeinflusst nicht nur die Alters- und Gröszenstruktur der Populationen, sondern hat auch direkte Auswirkungen auf die fischereiliche Nutzung.

Im Vergleich zu den nährstoffarmen Seen zeigt sich in nährstoffreicheren Seen ein etwas anderes Muster. Zwar ist die absolute Felchendichte in vielen dieser Gewässer geringer (Abbildung 4.10), doch profitieren die planktonfressenden Felchen in den oberflächennahen Wasserschichten von einem grösseren Nahrungsangebot. Dies führt zu einem beschleunigten Wachstum und einer insgesamt höheren Körpergrösse der Individuen. Da sich die Berufsfischerei vorwiegend auf diese oberflächennahen Zonen konzentriert, sind nährstoffreichere Seen trotz der geringeren Gesamtfelchendichte wirtschaftlich attraktiver für die Fischerei. Zudem sind in diesen Gewässern die Tiefwasserzonen häufig weitgehend frei von Felchen, was die fischereiliche Nutzung weiter auf die produktiveren oberen Wasserschichten fokussiert [90].

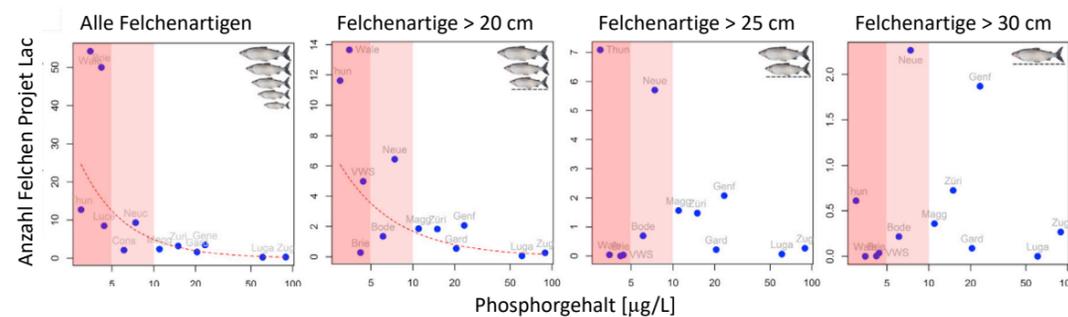


Abb. 4.10: Dichte der Felchen im Pelagial der Schweizer Seen (Anzahl mit pelagischen Vertikalnetzen gefangene Felchen pro Aufwand) in Abhängigkeit vom Phosphorgehalt. Die Abhängigkeit wird für den gesamten Bestand, sowie für die Fische, die drei Mindestgrössen (>20 cm, >25 cm, >30 cm) übertreffen, gezeigt [90]. Die gestrichelte Linie zeigt die Regressionslinie.

Die oben beschriebenen Muster treffen aber nicht immer auf alle Seen zu. So sind beispielsweise im nährstoffarmen Thunersee die Erträge der Berufsfischerei seit Jahren auf einem konstanten höheren Niveau. Dies liegt unter anderem daran, dass viele der im See vorkommenden Felchenarten trotz der geringen Nährstoffverfügbarkeit relativ schnell wachsen. Der Thunersee zählt zudem zu den artenreichsten Seen für Felchen, was darauf hindeutet, dass die verschiedenen Arten die verfügbaren Nahrungsnischen besonders effizient nutzen. Diese optimale Ressourcennutzung könnte das gute Wachstum der Felchen zusätzlich begünstigen.

Ein Mass für die Vielfalt der Anpassungen an Nahrungsnischen innerhalb einer Felchengemeinschaft ist die Bandbreite der Anzahl der Kiemenreusendornen. Vergleicht man diese funktionelle Vielfalt innerhalb eines Felchenbestandes mit dem Ertragsfähigkeit eines Sees [7], so zeigt sich ein positiver Zusammenhang (Abbildung 4.11). In Seen mit hoher funktioneller Vielfalt ist der Fangertrag pro Phosphoreinheit im See am höchsten [7]. Als Ertrag wurde bei dieser Berechnung der mittlere Jahresfang dividiert durch die Seefläche verwendet. Dieser um die Seefläche bereinigte Ertrag wurde dann durch die mittlere gemessene Phosphorkonzentration dividiert. Die Felchen sind also effizienter in der Umsetzung der verfügbaren Nahrungsressourcen, wenn die funktionelle Vielfalt hoch ist. Und diese funktionelle Vielfalt ist hoch, wenn die Artenvielfalt hoch ist [9].

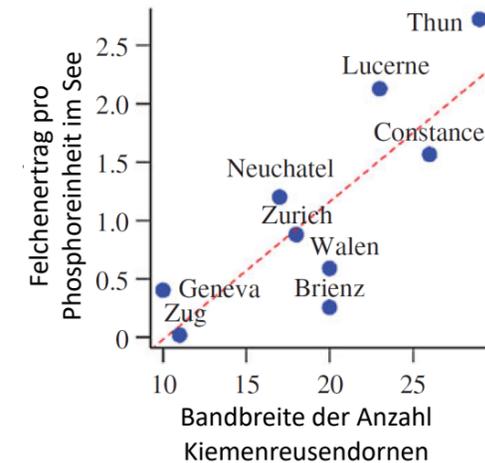


Abb. 4.11: Felchenertrag der Fischerei pro Phosphoreinheit im Seewasser im Vergleich zur funktionellen Felchenvielfalt, gemessen als Bandbreite der Anzahl gezählter Kiemenreusendornen bei den Felchen [7]. Die gestrichelte Linie zeigt die Regressionslinie.

Obwohl die oben beschriebenen Muster grundsätzlich vom Nährstoffgehalt der Seen beeinflusst werden, sind es nicht allein die Nährstoffe, die die Produktivität eines Sees für den Felchenfang bestimmen. Auch die Artenvielfalt und die unterschiedlichen Anpassungen der einzelnen Arten spielen eine entscheidende Rolle. Der Erhalt dieser Vielfalt und die damit einhergehenden Anpassungen an unterschiedliche Nahrungsnischen sind daher nicht nur aus naturschutzfachlicher Sicht von Bedeutung, sondern auch für die nachhaltige Nutzung der Felchen als Ressource. Leider führte im letzten Jahrhundert die Eutrophierung in vielen Seen zu einem drastischen Rückgang der Artenvielfalt und der unterschiedlichen Anpassungen der Felchen [9].

5 Schlussfolgerung

Die Artenvielfalt der Felchen in den Schweizer Seen ist einzigartig. Sie hat sich über die letzten 15000 Jahre entwickelt und spielt eine zentrale Rolle in diesen Ökosystemen. Felchen stellen die mit Abstand grösste Fischbiomasse in nahezu allen Lebensräumen der grösseren Seen dar – mit Ausnahme der flachen Uferzonen. Diese grosse und diversifizierte Biomasse war seit jeher eine bedeutende, lokale und nachhaltige Nahrungsressource für den Menschen.

Die intensive Erforschung der Felchenartenvielfalt in den vergangenen zwei Jahrzehnten hat unser Verständnis darüber erheblich erweitert, wie diese Vielfalt entstanden ist, wie sie ökologisch und genetisch strukturiert ist und warum viele Arten in den letzten 80 Jahren ausgestorben sind. Die neuen Erkenntnisse unterstreichen, dass der langfristige Erhalt der verbleibenden Artenvielfalt und eine nachhaltige fischereiliche Nutzung nur dann gesichert werden können, wenn die Mechanismen und Umweltbedingungen berücksichtigt werden, die zur Entstehung dieser Vielfalt geführt haben.

Der Schutz der Felchenartenvielfalt und der damit verbundenen ökologischen Diversität innerhalb eines Sees trägt massgeblich dazu bei, das natürliche Ertragspotenzial des Sees als Nahrungsquelle für den Menschen zu erhalten. Gleichzeitig haben die Untersuchungen gezeigt, dass das bestehende Fischereimanagement in einigen Bereichen überdacht und durch neue Ansätze ergänzt werden muss.

Darüber hinaus müssen bestehende Wissenslücken, insbesondere zur Ökologie vieler Felchenarten, geschlossen werden. Dies ist entscheidend, um auch in Zukunft auf veränderte Seeökosysteme – etwa durch den Klimawandel oder invasive Neozoen – gezielt und wissenschaftsbasiert reagieren zu können. Nur durch die Einbindung fundierter wissenschaftlicher Erkenntnisse in das Fischereimanagement lässt sich die Artenvielfalt langfristig schützen und nachhaltig nutzen.

6 Literaturverzeichnis

1. Tschudin, P., S. Eggenberg, S. Fivaz, M. Jutzi, A. Sanchez, N. Schnyder, B. Senn-Irlet, and Y. Gonseth. 2017. Endemiten der Schweiz – Methode und Liste 2017. Schlussbericht Im Auftrag des Bundesamts für Umwelt (BAFU). Berne.
2. Alexander, T., and O. Seehausen. 2021. Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes – «Projet Lac» synthesis report. Kastanienbaum: Eawag: Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology.
3. Selz, O.M., et al. 2020. A taxonomic revision of the whitefish of lakes Brienz and Thun, Switzerland, with descriptions of four new species (Teleostei, Coregonidae). *Zookeys*, 2020(989): p. 79–162.
4. Zaugg, B. 2018. Fauna Helvetica – Pisces – Atlas. CSCF.
5. BAFU. 2022. Rote Liste der Fische und Rundmäuler. Gefährdete Arten der Schweiz. 2022, Bundesamt für Umwelt (BAFU); info fauna (CSCF) Aktualisierte Ausgabe 2022. Umwelt-Vollzug Nr. 2217: Bern.
6. BAFU. 2017. Aktionsplan Strategie Biodiversität Schweiz. Bern: Bundesamt für Umwelt (BAFU).
7. Alexander, T. J., P. Vonlanthen, and O. Seehausen. 2017. Does eutrophication-driven evolution change aquatic ecosystems? *Phil. Trans. R. Soc. B* 372: 1–10. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0041>.
8. Kottelat, M., and J. Freyhof. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Cornol, Switzerland: Publications Kottelat.
9. Vonlanthen, P., D. Bittner, A. G. Hudson, K. A. Young, R. Müller, B. Lundsgaard-Hansen, D. Roy, C. R. Largiadèr, and O. Seehausen. 2012. Anthropogenic eutrophication drives extinction by speciation reversal in adaptive radiations. *Nature* 482: 375–362.
10. Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. *Biologia* 52: 1–271.
11. Hudson, A. G., P. Vonlanthen, R. Müller, and O. Seehausen. 2007. Review: The geography of speciation and adaptive radiation in coregonines. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 60.
12. Hansen, M. M., D. J. Fraser, T. D. Als, and K-L. D. Mensberg. 2008. Reproductive isolation, evolutionary distinctiveness and setting conservation priorities: The case of European lake whitefish and the endangered North Sea houting (*Coregonus* spp.). *BMC Evolutionary Biology* 8: 1–17.
13. Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizer Koregonen. Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie 12+13.
14. Taylor, E. B. 1999. Species pairs of north temperate freshwater fishes: evolution, taxonomy, and conservation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*: 299–324.
15. Neuenschwander, S., C. R. Largiadèr, N. Ray, M. Currat, P. Vonlanthen, and L. Excoffier. 2008. Colonization history of the Swiss Rhine basin by the bullhead (*Cottus gobio*): inference under a Bayesian spatially explicit framework. *Molecular Ecology* 17: 757–772.
16. Hudson, A. G., P. Vonlanthen, and O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proc. R. Soc. B*. 278: 58–66.
17. Alonso, J.D.G., S. Häberle, H. Hüster Progmann, J. Schibler, and A. Schlumbaum. 2017. Millennia-Long Co-Existence of Two Major European Whitefish (*Coregonus* spp.) Lineages in Switzerland Inferred from Ancient Mitochondrial DNA. *Diversity* 9: 1–12. <https://doi.org/doi:10.3390/d9030034>.
18. Douglas, M. R., P. C. Brunner, and L. Bernatchez. 1999. Do assemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks? *Molecular Ecology* 8: 589–603.
19. Groves, C. P., F.P.D. Cotterill, S. Gippoliti, J. Robovsky, C. Roos, P.J. Taylor, and D. Zinner. 2017. Species definitions and conservation: a review and case studies from African mammals. *Conservation Genetics* 18: 1247–1256.
20. Mayr, E. 1999. Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist. Harvard University Press.
21. Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. New York: Columbia University Press.
22. Schluter, D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 372–380.
23. Dobzhansky, T. 1946. Complete Reproductive Isolation between 2 Morphologically Similar Species of *Drosophila*. *Ecology* 27: 205–211.
24. Doebeli, M., and U. Dieckmann. 2003. Speciation along environmental gradients. *Nature* 421: 259–264.
25. Rundle, H.D., and P. Nosil. 2005. Ecological speciation. *Ecology Letters* 8: 336–352.
26. Vonlanthen, P. 2009. On speciation and its reversal in adaptive radiations – The central European whitefish system. Bern: Universität Bern.
27. Feulner, P.G.D., and O. Seehausen. 2019. Genomic insights into the vulnerability of sympatric whitefish species flocks. *Molecular Ecology*: 1–15. <https://doi.org/10.1111/mec.14977>.
28. Vonlanthen, P., B. Lundsgaard-Hansen, A. G. Hudson, and O. Seehausen. 2008. Untersuchungen zur Verwandtschaft der Felchen aus dem Zürichsee, dem Walensee und dem Linthkanal. Kastanienbaum: EAWAG.
29. Roesch, C., B. Lundsgaard-Hansen, P. vonlanthen, A. Taverna, and O. Seehausen. 2013. Experimental evidence for trait utility of gill raker number in adaptive radiation of a north temperate fish. *Journal of Evolutionary Biology Online early*.
30. Lundsgaard-Hansen, B., P. Vonlanthen, and O. Seehausen. 2013. Adaptive plasticity and genetic divergence in feeding efficiency during parallel adaptive radiation of whitefish (*Coregonus* spp.). *Journal of Evolutionary Biology* 26: 483–498.
31. Dotterens, E., and A. Quartier. Les corégones du Lac de Neuchâtel. *Rev. Suisse Zool.* 56: 689–730.
32. Bargetzi, J.-P. 1960. Application de méthodes d'analyse biochimique à un problème taxonomique: les Corégones du lac de Neuchâtel. *Schweiz. Z. Hydrol.* 22: 641–758.
33. Vonlanthen, P., D. Roy, A. G. Hudson, C. R. Largiadèr, D. Bittner, and O. Seehausen. 2009. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.). *Journal of Evolutionary Biology* 22: 498–514.
34. De-Kayne, R., O.M. Selz, D.A. Marques, D. Frei, O. Seehausen, and P.G.D. Feulner. 2022. Genomic architecture of adaptive radiation and hybridization in Alpine whitefish. *Nature comm.* <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32181-8>.
35. Vonlanthen, P., and G. Périat. 2007. Petite Palée und grande Bondelle? – Analyse morphologique et génétique des corégones du Lac de Neuchâtel. Kastanienbaum: Eawag.
36. Doenz, C., D. Bittner, P. Vonlanthen, C. E. Wagner, and O. Seehausen. 2018. Rapid buildup of sympatric species diversity in Alpine whitefish. *Ecology and Evolution* 8: 9398–9412.
37. Pritchard, J. K., M. Stephens, and P. Donnelly. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155: 945–959.
38. Wanzenböck, J., B. Pamminer-Lahnsteiner, K. Winkler, and S. Weiss. 2012. Experimental evaluation of the spawning periods of whitefish (*Coregonus lavaretus* complex) in Lake Mondsee, Austria. *Advanc. Limnol.* 63: 89–97.
39. Bittner, D., L. Excoffier, and C. R. Largiadèr. 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. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1365-294X.2010.04623.x>.
40. Müller, R. 2005. The re-discovery of the vanished «Edelfisch» *Coregonus nobilis* Haack, 1882, in Lake Lucerne, Switzerland. *Advances in Limnology – Biology and Management of Coregonid Fishes* 60: 419–430.
41. Kirchhofer, A. 1990. Limnologische und ichtyologische Untersuchungen im Brienzensee unter besonderer Berücksichtigung der Differenzierung der sympatrischen Felchenpopulationen. Bern: Universität Bern.
42. Bittner, D. 2009. Gonad deformations in whitefish (*Coregonus* spp.) from Lake Thun, Switzerland – A population genetic and transcriptomic approach. Bern: Universität Bern.
43. Anneville, O., Berthon, V., Glippa, O. et al. Ontogenetic dietary changes of whitefish larvae: insights from field and experimental observations. *Environ Biol Fish* 91, 27–38 (2011)
44. Koenigbauer, S.T., M.L. Cabbage, L.D. Warren, J.M. Tellier, O.M. Selz, G.G. Sass, and T.O. Höök. 2025. Fish reproductive phenology shifts with increasing temperature and year. *Biology Letters* 21: 1–8. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2024.0240>.
45. Lundsgaard-Hansen, B. 2009. Genetic and morphological differentiation in Whitefish along a depth gradient in Lake Lucerne. MsC, Bern: Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bern.
46. Cingi, S., M. Keinänen, and P.J. Vuorinen. 2010. Elevated water temperature impairs fertilization and embryonic development of whitefish *Coregonus lavaretus*. *Journal of Fish Biology* 76: 502–521.
47. Selz, O.M., C.J. Dönnz, P. Vonlanthen, and O. Seehausen. 2020. A taxonomic revision of the whitefish of lakes Brienz and Thun, Switzerland, with descriptions of four new species (Teleostei, Coregonidae). *ZooKeys* 989: 79–162.
48. Karatayev, A.Y., and L.E. Burlakova. 2025. What we know and don't know about the invasive zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels. *Hydrobiologia* 852: 1029–1102. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04950-5>.
49. Fatio, V. 1890. Histoire naturelle des poissons. In Faune des vertébrés de la Suisse, ed. H. Georg. Genève et Bale.
50. Seehausen, O. 2006. Conservation: Losing Biodiversity by Reverse Speciation. *Current Biology* 16.
51. Frei, D., R. De-Kayne, O. Selz, O. Seehausen, and P.G.D. Feulner. 2022. Genomic variation from an extinct species is retained in the extant radiation following speciation reversal. *Nature Ecology & Evolution* 6: 461–468.
52. McKinnon, J.S., and E.B. Taylor. 2012. Species choked and blended. *Nature* 482: 313–314.
53. Müller, R. 2016. Wachstumsuntersuchungen an den Felchen des Sempachersees – Bericht über die in den Jahren 2014 und 2015 durchgeführten Untersuchungen. Horw: LIMNOS Fischuntersuchungen.

54. Müller, R. 2012. Untersuchungen an den Felchen des Ägerisees. Horw: LIMNOS Fischuntersuchungen.
55. Aquabios. 2019. Fischereibiologische Untersuchungen Hallwilersee – Felchenmonitoring bis 2018. Kanton Aargau, Abteilung Landschaft Und Gewässer Und Abteilung Gewässer Und Wald, Sektion Jagd Und Fischerei. Cordast: Aquabios GmbH.
56. Thomas, G., H. Quob, J. Hartmann, and R. Eckmann. 2009. Human-induced changes in the reproductive traits of Lake Constance common whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Journal of Evolutionary Biology* 22: 88–96.
57. Müller, R. 2015. Fischereibiologische Untersuchungen an den Felchen des Vierwaldstättersees. Horw: Limnos.
58. Müller, R., M. Breitenstein, M. M. Bia, C. Rellstab, and A. Kirchhofer. 2007. Bottom-up control of whitefish populations in ultra-oligotrophic Lake Brienz. *Aquatic Sciences* 69: 271–288.
59. Müller, R., and D. Bernet. 2011. Die Entwicklung des Brienersees seit 1999: Zustandsanalyse 2010. Horw: Limnos, Fischereiinspektorat Kanton Bern.
60. Belonius, P. 1554. *La nature et diversité des Poissons*. Paris: De aquatilibus libri duo.
61. Linnée, C. von. 1766. *Systema naturae*. 12th ed.
62. Gessner, K. 1563. Fischbuoch – Das ist ein kurtze, doch vollkom[m]ne beschreybung aller Fischen so in dem Meer vnnd süssen wasseren, Seen, Flüssen, oder anderen Bächen jr wonung habend.
63. Hartmann, G. L. 1827. *Helvetische Ichtologie, oder ausführliche Naturgeschichte der in der Schweiz sich vorfindenden Fische ...* Zürich: Orell, Füssli und Compagnie.
64. Selz, O.M., and O. Seehausen. 2023. A taxonomic revision of ten whitefish species from the lakes Lucerne, Sarnen, Sempach and Zug, Switzerland, with descriptions of seven new species (Teleostei, Coregonidae). *ZooKeys* 1144: 95–169. <https://doi.org/doi: 10.3897/zookeys.1144.67747>.
65. Bernatchez, L., and J. J. Dodson. 1994. Phylogenetic Relationships among Palearctic and Nearctic Whitefish (*Coregonus* sp.) Populations as Revealed by ~itochondrial DNA Variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 240–251.
66. Ostbye, K., L. Bernatchez, T. F. Naesje, K.J.M. Himberg, and K. Hindar. 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.
67. Douglas, M. R., and P. C. Brunner. 2002. Biodiversity of central alpine coregonus (salmoniformes): Impact of one-hundred years of management. *Ecological Applications* 12: 154–172.
68. Frei, D., P. Reichlin, O. Seehausen, and P.G.D. Feulner. 2022. Introgression from extinct species facilitates adaptation to its vacated niche. *Molecular Ecology* 32: 841–853. <https://doi.org/10.1111/mec.16791>.
69. Amacher, U., and W. Geiger. 2012. *Fischerei. Historisches Lexikon der Schweiz*.
70. Elmiger, C., C. Bieler, M. Maibach, and P. Vonlanthen. 2017. Standortbestimmung zur Fischerei in Schweizer Seen und Fliessgewässern. Studie Im Auftrag Des Bundesamtes Für Umwelt. Zürich: Fornat AG, Infrac AG.
71. Escher, M., and P. Vonlanthen. 2016. 25 Jahre Angelfischer Fangstatistik – 1989 bis 2013. Fischereiinspektorat Des Kantons Bern. Bern: Aqua-Sana, Aquabios.
72. Muggli, J. 2015. *Fische kennen keine Grenzen. Fischereikommission Vierwaldstättersee. Sursee: Abächli Media AG, Sarnen*.
73. Vauthier, B. 2018. 1 000 ans de pêche en Suisse romande. Fresens: Editions Favra SA.
74. Marrer, H. 1976. Kriterien für die Festlegung des Fangmindestmasses. Weiterbildung Für Fischereiaufseher, Schriftenreihe Fischerei. Bern: Bundesamt für Umweltschutz.
75. Aquabios. 2018. Otolithenmarkierung der Felchen vom Hallwilersee – Markierung 2014 und Erfolgskontrollen 2014 – 2018 – Schlussbericht. Auftraggeber: Departement Bau, Verkehr Und Umwelt, Abteilung Wald, Sektion Jagd Und Fischerei, Kanton Aargau. Cordast: Aquabios GmbH.
76. Meng, H. J., R. Müller, and W. Geiger. 1986. Growth, mortality and yield of stocked coregonid fingerlings identified by microtags. *Archiv für Hydrobiologie* 22: 319–325.
77. Ducottet, C., and J.F. Rubin. 2016. Estimation de l'efficacité du repeuplement en corégones (*Coregonus palaea*) du lac de Joux par marquage fluorescent. Campagne 2015. Maison de la Rivière.
78. Nusslé, S., and J.F. Rubin. 2017. Palées du lac de Joux – Monitoring de décembre 2017. Maison de La Rivière. Tolothenaz: Maison de la Rivière.
79. Scimabio. 2024. Evaluation de l'efficacité du repeuplement en corégones dans le lac de Neuchâtel – Rapport final. Commission Intercantonale de La Pêche Dans Le Lac de Neuchâtel. Scimabio.
80. Ruhlé, C., and M. Kugler. 1998. Markierung Felchenbrut Tetracyclin Frühjahr 1995 + 1996 sowie Ausblick für weitere Markierungen mit Alizarin Red. St. Gallen: IBKF.
81. Eckmann, R., M. Kugler, and C. Ruhle. 2007. Evaluating the success of large-scale whitefish stocking at Lake Constance. In *Biology and Management of Coregonid Fishes – 2005*, ed. M. Jankun, P. Brzuzan, P. Hliwa, and M. Luczynski, 60:361–368. *Advances in Limnology*. Stuttgart: E Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.

82. Baer, J., M. Kugler, M. Schubert, N. Schotzko, R. Rösch, P. vonlanthen, and J.T. DeWeber. 2023. A matter of time–Efficacy of whitefish stocking in a large pre-alpine lake. *Fisheries Management and Ecology*: 1–12. <https://doi.org/10.1111/fme.12624>.
83. Champigneulle, Alexis, and Arnaud Caudron. 2013. *Projet franco-suisse « Truite-Ombles-Corégone au Léman »*. Thonon Les Bains, France: INRA, UMR ECOBIOP, Station d'hydrobiologie, Quartier Ibarron.
84. Périat, G., P. Vonlanthen, and A. Roulin. 2023. *Fischbesatz in der Schweiz – Synthese der Erfolgskontrollen*. Umwelt Wissen. Ittigen: Bundesamt für Umwelt.
85. FIBER. 2015. *Artikelserie «Erfolgskontrollen Fischbesatz»*. Schweizerische Fischereiberatung. Kastanienbaum.
86. Müller, R. 1992. Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. *Hydrobiologia* 243/244: 261–268.
87. Müller, Rudolf. 2014. *Untersuchung über die Entwicklung der Felcheneier im Hallwilersee 2014*. Horw: LIMNOS Fischuntersuchungen.
88. Müller, R. 2010. *Untersuchung über die Entwicklung der Felcheneier im Zugersee*. Im Auftrag Des Amtes Für Fischerei Und Jagd Des Kantons Zug. Horw: LIMNOS Fischuntersuchungen.
89. Ventling-Schwank, A.R. 1992. *Reproduktion und larvale Entwicklungsphase der Felchen (Coregonus sp.) im eutrophen Sempachersee*. PhD, Zürich: Universität Zürich.
90. Alexander, T. J., and O. Seehausen. 2021. *Diversity, distribution and community composition of fish in peri-alpine lakes – «Projet Lac» synthesis report*. Eawag: Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology. 282 pages. ISBN 978-3-906484-76-1
91. Dayton, P.K., S.F. Thrush, M.T. Agardy, and Hofmann, R.J. *Viewpoint – Environmental effect of marine fishing*. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 5: 205–232.
92. Gislason, H. 2003. The effect of fishing on non-target species and ecosystem structure and function. In *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, pp. and Wallingford, UK., 255–274. Rome, Italy: FAO and CAB International.
93. Garcia, S.M., A. Zerbi, C. Aliaume, T. Co Chi, and G. Lasserre. 2003. *The ecosystem approach to fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper 443.
94. Welcomme, R. L. 2001. *Inland Fisheries – Ecology and Management*. London: Blackwell Science.
95. Laurent, P.J. 1972. *Lac Léman: Effects of Exploitationo Eutrophication, and Introductionson the Salmonid Community*. *Journal Fisheries Research Board of Canada* 29: 867–875.
96. Roch, S., L. von Ammon, J. Geist, and A. Brinker. 2018. Foraging habits of invasive three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) – impacts on fisheries yield in Upper Lake Constance. *Fisheries Research* 204: 172–180.
97. Rösch, R., J. Baer, and A. Brinker. 2017. Impact of the invasive three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on relative abundance and growth of native pelagic whitefish (*Coregonus wartmanni*) in Upper Lake Constance. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3479-6>.
98. Hendry, A., and M.T. Kinnison. 1999. Perspective: The pace of modern life: Measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution* 53: 1637–1653.
99. Stockwell, C.A., A.P. Hendry, and M.T. Kinnison. 2003. Contemporary evolution meetsconservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 18.
100. Nusslé, S., C. N. Bornand, and C. Wedekind. 2009. Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate. *Evolutionary Applications*: 200–208.
101. Jorgensen, C., K. Enberg, E.S. Dunlop, R. Arlinghaus, D.S. Boukal, K. Brander, B. Ernande, et al. 2007. *Managing Evolving Fish Stocks*. *Science* 318: 1247–1248.
102. Kuparinen, A., and J. Merila. *Detecting and managing fisheries-induced evolution*. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 652–659.
103. Conover, D.O., and S.B. Munch. 2002. *Sustaining Fisheries Yields Over Evolutionary Time Scales*. *Science* 297. <https://doi.org/DOI: 10.1126/science.1074085>.
104. Wedekind, C., R. Müller, and H. Spicher. 2001. Potential genetic benefits of mate selection in whitefish. *Journal of Evolutionary Biology* 14.
105. Rudolfson, G., R. Müller, D. Urbach, and C. Wedekind. 2008. Predicting the mating system from phenotypic correlations between life-history and sperm quality traits in the Alpine whitefish *Coregonus zugensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 561–567.
106. Wedekind, C., G. Evanno, D. Urbach, A. Jacob, and R. Müller. 2007. «Good-genes» and «compatiblegenes» effects in an Alpine whitefish and the information content of breeding tubercles over the course of the spawning season. *Genetica*. <https://doi.org/DOI 10.1007/s10709-007-9164-3>.
107. Wedekind, C., G. Rudolfson, A. Jacob, D. Urbach, and R. Müller. 2007. The genetic consequences of hatchery-induced sperm competition in a salmonid. *Biological Conservation* 137.

108. Karjalainen, J., and T.J. Marjomäki. 2017. Communal pair spawning behaviour of vendace (*Coregonus albula*) in the dark. *Ecology of Freshwater Fish*: 1–7. <https://doi.org/10.1111/eff.12368>.
109. Stegmayer, B. 2018. Felchen ist nicht gleich Felchen. *Petri-Heil*.
110. Anneville, O., E. Lasne, J. Guillard, R. Eckmann, J.D. Stockwell, C. Gillet, and D.L. Yule. 2015. Impact of Fishing and Stocking Practices on Coregonid Diversity. *Food and Nutrition Sciences* 6.
111. De-Kayne, R., Zoller, S. and Feulner, P. G.D. 2020. A de novo chromosome level genome assembly of *Coregonus* sp. 'Balchen': one representative of the Swiss Alpine whitefish radiation. *Mol. Ecol. Resour.* 20, 1093–1109.
112. Frei, D., Mwaiko, S., Seehausen, O., and Feulner, P. G. D. 2024. Ecological disturbance reduces genomic diversity across an Alpine whitefish adaptive radiation. *Evolutionary Applications*, 17, e13617. <https://doi.org/10.1111/eva.13617>

7 Anhang – Seen

7.1	Bodensee	58
7.2	Genfersee	74
	Léman	84
7.3	Greifen- und Pfäffikersee	94
7.4	Jurarandseen	106
	Lacs du Seeland	130
7.5	Zugersee	154
7.6	Hallwiler- und Baldeggersee	164
7.7	Sempachersee	176
7.8	Zürich- und Walensee	186
7.9	Vierwaldstätter- und Sarnersee	206
7.10	Thuner- und Brienersee	236

7.1 Bodensee

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Frei, D., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.1.1	Limnologie und Fischgemeinschaft	59
7.1.2	Übersicht zur Taxonomie	60
7.1.3	Beschreibung der einzelnen Felchenarten	61
7.1.3.1	Sandfelchen (<i>Coregonus arenicolus</i> , Kottelat 1997)	61
7.1.3.1.1	Ökologie und Morphologie	62
7.1.3.1.2	Gefährdungsstatus	63
7.1.3.2	Blaufelchen (<i>Coregonus wartmanni</i> , Bloch 1784)	63
7.1.3.2.1	Ökologie und Morphologie	64
7.1.3.2.2	Gefährdungsstatus	65
7.1.3.3	Gangfisch (<i>Coregonus macrophthalmus</i> , Nüsslin 1882)	65
7.1.3.3.1	Ökologie und Morphologie	66
7.1.3.3.2	Gefährdungsstatus	67
7.1.4	Bestimmungsschlüssel	67
7.1.4.1	Bestimmung im Feld	67
7.1.4.2	Bestimmung nach morphologischen und meristischen Merkmalen	68
7.1.5	Fischereiliche Aspekte	69
7.1.5.1	Fischfang	69
7.1.5.1.1	Fischbesatz	70
7.1.5.1.2	Empfehlungen Erhaltung Felchenvielfalt	71
7.1.6	Literaturverzeichnis	72

7.1.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 7.1.1: Übersicht zur Limnologie und Fischgemeinschaft des Bodensees unter Berücksichtigung des Ober- und Untersees (Alexander & Seehausen 2020; BAFU 2016; Mürle 2004; Alexander & Vonlanthen 2016).

See	Höhenlage [m.ü.M]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m] ¹	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁹ m ³]	Wassererneuerungszeit [y]	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten	Felchenvielfalt
Bodensee	395	535	254	90	48.4	4.1	-	-	3 Arten
Obersee	-	472	254	101	47.6	-	oligotroph	31 (25); Stichlingsee	-
Untersee	-	62	45	12	0.8	-	oligo- mesotroph	25 (20); Eglisee	-

Eigenschaften

Der Bodensee liegt im Einzugsgebiet des Rheins auf 395 m.ü.M. in den Kantonen St. Gallen und Thurgau sowie in Österreich und Deutschland (BAFU 2016; Mürle 2004). Die maximale Tiefe des Bodensees liegt bei 254 m. Bei einer Fläche von 535 km² und einer durchschnittlichen Tiefe von 90 m besitzt er ein Volumen von 48.4 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 4.1 Jahre. Der Bodensee gliedert sich in einen grösseren Teil, den Obersee (472 km²), und einen kleineren Teil, den Untersee (62 km²). Während der Obersee heute als oligotropher See eingestuft wird (Gesamtphosphor (P_{tot}) tiefer als 0.01), pendelt der Untersee aktuell zwischen einem oligotrophen und mesotrophen (P_{tot} zwischen 0.01 und 0.03 mg/l) Zustand.

Fischgemeinschaft

Basierend auf den Erhebungen des Projet Lac aus dem Jahr 2014 und der Fischereiforschungsstelle in Langenargen aus dem Jahr 2019 wurde der Obersee als Stichlingssee bezeichnet, da diese Art das Pelagial des Sees dominierte. Eine neue Bestandsaufnahme der Fischfauna durch die Fischereiforschungsstelle im Jahr 2024 hat jedoch gezeigt, dass der Stichlingsbestand im Pelagial stark abgenommen hat und der Obersee des Bodensees heute nicht mehr als Stichlingssee bezeichnet werden kann (Brinker et al. unpubliziert / Alexander & Vonlanthen 2016). Der Stichling gilt im Bodensee zwar als gebietsfremd, kommt aber schon seit längerer Zeit vor. Der Untersee wird als Eglisee eingestuft (Alexander & Seehausen 2020; Alexander & Vonlanthen 2016). Standardisierte Erhebungen des Project Lac von 2014 haben aufgezeigt, dass der Stichling im Bodensee-Obersee in der Abundanz dominiert, vor den Flussbarschen und den Felchen. Im Untersee waren Stichlinge weniger häufig. Hier dominieren Egli und Felchen. Von 31 Fischarten, die im Obersee vorkommen, gelten deren 25 als einheimisch. Das heisst, dass sechs Fischarten in den See eingeführt wurden. Im Untersee kommen insgesamt 25 Fischarten vor, wovon 20 Arten als einheimisch gelten. Die Fischartengemeinschaft des Obersees kann heute aufgrund des massenhaften Vorkommens der Stichlinge nicht als natürlich bezeichnet werden, vor allem im Vergleich mit anderen grossen Alpenrandseen. Die Fischartengemeinschaft des Untersees scheint vergleichbar mit anderen, wenig tiefen Voralpen- und Jurarandseen (z.B. Obersee-Zürichsee, Lac de Joux, Lac Saint-Point).

7.1.2 Übersicht zur Taxonomie

Der Bodensee gehört zusammen mit dem Thuner- und Vierwaldstättersee zu den meistuntersuchten Grosseen der Schweiz in Bezug zur Thematik der Felchen. Nicht nur heute, sondern auch früher wurde der See von den drei Anrainerländern Deutschland, Österreich und der Schweiz detailliert untersucht. Dementsprechend liegt eine Fülle von Literatur vor, um die Felchenarten des Bodensees zu beschreiben (Taxonomie und Ökologie).

Fatio (1890) beschrieb für den Bodensee vier Felchenarten. Die Sand- oder Weissfelchen (*Coregonus schinzii helveticus* var. *Bodensis*, 19-23 KRD), die Blaufelchen (*Coregonus wartmanni caeruleus*, 34-38 KRD), den Gangfisch (*Coregonus exiguus nüsslinii*, 36-44 KRD) und den Kilch (*Coregonus acronius*, 17-21 KRD). Die Sand- und Weissfelchen kamen nach Fatio auch in den Berner Oberländer Seen, im Vierwaldstättersee sowie im Zugersee vor, wurden dort jedoch als Balchen bezeichnet. Blaufelchen waren zu Zeiten Fatiös die häufigste Art, die man überall im Bodensee finden konnte. Die Laichzeit des Blaufelchens fand damals ab Ende November statt und dauerte bis ca. Mitte Dezember. Sie laichten überwiegend im Pelagial an tiefen Stellen des Sees zwischen Romanshorn und Langenargen. Die als kleinwüchsig bezeichneten Gangfische lebten zu Zeiten Fatiös hauptsächlich in den Tiefen des Sees und kamen zur Laichzeit in die Region zwischen Konstanz und Ermatingen. Hier laichten sie ufernah auf Sand sowie Kies, aber auch im Rhein (Seeausfluss). Die als mittelwüchsig bezeichneten Kilchen sind nach Fatio ebenfalls eine Felchenart, die hauptsächlich in der Tiefe des Sees lebte. Davon zeugt auch der Beiname «Kropffelchen», da beim Fang aus grosser Tiefe deren Schwimmblase sich vergrössert hat und sie dadurch aufgebläht waren respektive «einen Kropf» hatten. Die Laichzeit des Kilchs fand laut Fatio zwischen Oktober und November statt. Da damals niemand sagen konnte, wo genau der Kilch laichte, ging Fatio davon aus, dass er dies am Grund des Bodensees in grosser Tiefe tat.

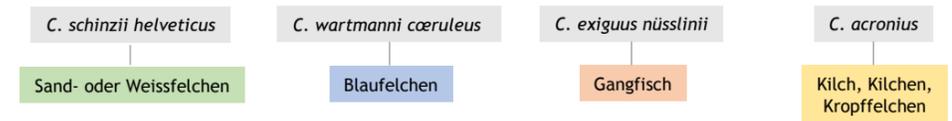
Schon Steinmann (1950) bezeichnet den Bodensee als den bestuntersuchten See bezüglich Felchenvielfalt. So hatten vor Fatio unter anderem Bloch (1784), Nüsslin (1882), Hartmann (1808) und Nenning (1834) an den Felchen gearbeitet. Nach Fatio (1890) untersuchte zudem Wagler (1941) die Felchen des Bodensees im Detail. Im Grunde hatten sich jedoch die Artbeschreibungen von Fatio gehalten. So unterschied Wagler Blaufelchen (KRD 30-40), Gangfisch (KRD 35-40), Sandfelchen (20-30) und Kilch (KRD < 25). Steinmann (1950) ging jedoch noch einen Schritt weiter und beschrieb den Weissfelchen (*Coregonus lavaretus* L. nat. *bodanensis*, oekot. *primigenius*; KRD 24-39, Mittelwert 33.35) als eigene Art. Sie ist mit ihren Eigenschaften zwischen Blaufelchen (*Coregonus lavaretus* L. nat. *bodanensis*, oekot. *pelagicus*; KRD 29-46, Mittelwert 36.2) und Sandfelchen (*Coregonus lavaretus* L. nat. *bodanensis*, oekot. *litoralis*; KRD 18-27, Mittelwert 22.4) angesiedelt und wurde bis zu diesem Zeitpunkt als Mischform der beiden angesehen. Weiter erkannte Steinmann im Bodensee den Kilch (*Coregonus lavaretus* L. nat. *bodanensis*, oekot. *profundus*; KRD 14-25, Mittelwert 20) und den Gangfisch (*Coregonus lavaretus* L. nat. *bodanensis*, oekot. *nanus*; KRD 31-49, Mittelwert 40.7) als eigenständige Arten.

In der Revision der Felchentaxonomie von Kottelat werden vier Felchenarten für den Bodensee beschrieben (Kottelat 1997; Kottelat & Freyhof 2007). Der Kilch (*C. gutturosus*) wurde als ausgestorben klassifiziert. Somit beschrieb Kottelat letztlich drei Felchenarten: Den Sandfelchen (*C. arenicolus*; KRD 18-27), den Gangfisch (*C. macrophthalmus*; KRD 31-49) und den Blaufelchen (*C. wartmanni*; KRD 29-46). Dem Weissfelchen gesteht Kottelat keinen Artstatus zu. Jedoch muss berücksichtigt werden, dass Kottelat nicht auf genetisch abgesicherte Bestimmungen zurückgreifen konnte und auch keine morphologischen Messungen vornahm.

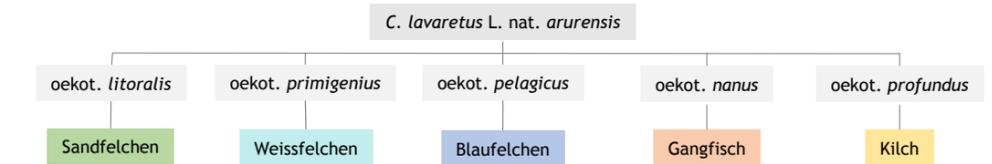
Für den Bodensee sind vier Felchenarten beschrieben (Kilch (*C. gutturosus*), Sandfelchen (*C. arenicolus*), Blaufelchen (*C. wartmanni*) und Gangfisch (*C. macrophthalmus*). Diese vier Arten können auch genetisch voneinander unterschieden werden, wobei der Kilch als ausgestorben gilt (Hudson et al. 2011; Douglas & Brunner 2002; Vonlanthen 2009). Vom Kilch (*C. gutturosus*) konnten bis heute keine Individuen mehr im See dokumentiert werden. Es konnten jedoch Anteile des Kilch-Erbguts in anderen Felchenarten des Bodensees nachgewiesen werden (Frei 2018). Dies legt den Schluss nahe, dass sich der Kilch aufgrund des Lebensraum- und Laichplatzverlustes, ausgelöst durch die Eutrophierung des Bodensees, mit anderen Felchenarten vermischt und so letztendlich ausstarb (Zusammenbruch der Population und Hybridisierung mit den anderen drei Arten des Bodensees). Dieser Mechanismus des Aussterbens ist als Umkehr der sympatrischen Artbildung durch Hybridisierung zweier oder mehrerer Arten bekannt (Vonlanthen 2009). Jacobs et al. (2019) gehen davon aus, dass dies auch für den Sandfelchen (*C. arenicolus*) zutrifft. Allerdings konnten andere Autoren, auch in neueren Studien, aufzeigen, dass die Sandfelchen im Bodensee nicht ausgestorben sind (Douglas & Brunner 2002; Vonlanthen 2009; Hudson et al. 2011; De-Kayne et al. 2022; Frei et al. 2022ab). Insbesondere Frei et al. (2022a) konnte aufzeigen, dass heutige Felchen, die dem Aussehen nach als Sandfelchen bestimmt werden, auch genetisch Sandfelchen zugewiesen werden können. Auch die Berufsfischer und die kantonalen Behörden bestätigen, dass der Sandfelchen im Bodensee heute noch immer regelmässig vorkommt.

Bodensee

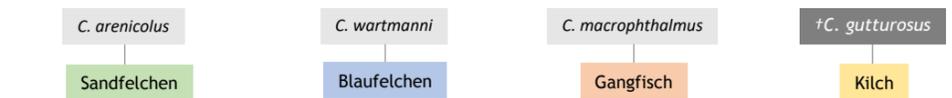
Fatio (1890)



Steinmann (1950)



Kottelat (1997), Kottelat & Freyhof (2007)



Douglas & Brunner (2002), Vonlanthen (2009), Hudson et al. (2012)

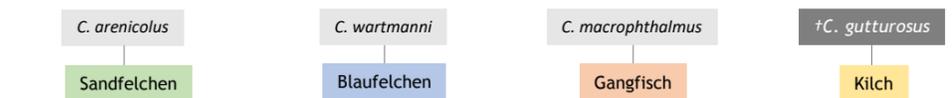


Abb. 7.1.2: Übersicht zur Taxonomie der Bodensee-Felchen im Laufe der Zeit († = als ausgestorben klassifiziert).

7.1.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.1.3.1 Sandfelchen (*Coregonus arenicolus*, Kottelat 1997)

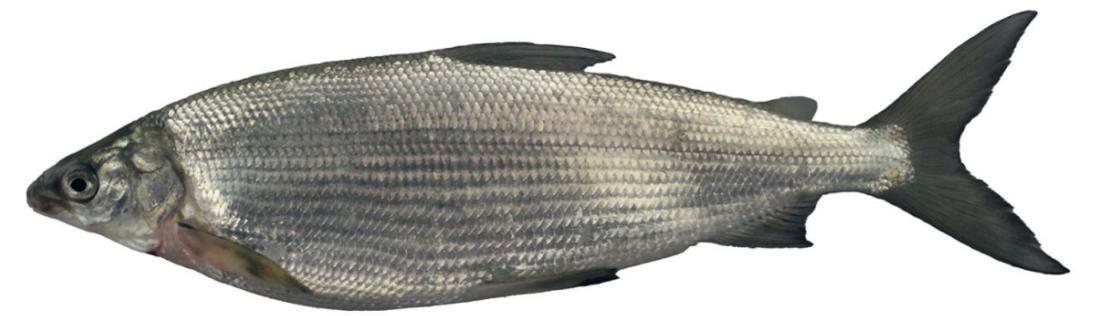


Abb. 7.1.3.1: Ein Sandfelchen (*C. arenicolus*), der im Bodensee gefangen wurde.

7.1.3.1.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.1.3.1.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Sandfelchenpopulation des Bodensees (Vonlanthen 2009; Fatio 1890; Kottelat & Freyhof 2007; Steinmann 1950; Frei et al. 2022ab).

	Bodensee
Vorkommen	Ja
Einheimisch	Ja
Endemisch	Ja
Nahrungsspektrum	benthische Invertebraten
Laichzeit	Dezember
Laichhabitat	ufernah bis ca. 10 m Tiefe
Länge mit 3y (mm)	318 ¹ (301-332, N = 5)
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	26-34; 26 ² (N = 28)

¹Mittelwert

²Modalwert

Vorkommen

Die Sandfelchen (*C. arenicolus*) kommen natürlicherweise im Bodensee vor und können als endemisch bezeichnet werden. Die Populationsgrösse der Sandfelchen ist wahrscheinlich relativ klein. Sie könnte in den letzten Jahren jedoch langsam wieder zugenommen haben (pers. Auskunft M. Kugler).

Gestalt

Die Sandfelchen zeichnet aus, dass sie einen unterständigen Mund haben und ihre Schnauze stumpf ist (Fatio 1890; Kottelat & Freyhof 2007; Steinmann 1950). Die Rückenfärbung wird als bläulich-grün bis hauptsächlich olivfarben beschrieben. Ihre Erscheinung ist insgesamt hochrückiger und der Bereich Hinterkopf-Rückenflosse steigt steiler an als bei den anderen Arten (pers. Auskunft M. Kugler).

Lebensraum

Die Sandfelchen halten sich vorwiegend in Bodennähe oder an der Halde auf (Steinmann 1950). Sandfelchen werden aber auch im Pelagial mit Schwebnetzen gefangen. Ansonsten ist nur wenig über ihren Lebensraum bekannt.

Nahrungsspektrum

Aktuelle Mageninhaltsanalysen liegen nicht vor. Nach Kottelat und Freyhof (2007) ernähren sich die Sandfelchen hauptsächlich von benthischen Invertebraten wie Muscheln, Schnecken, Würmern und Insekten. Auch gibt es in den letzten paar Jahren Meldungen von Angel- und Berufsfischern, dass «grosse Felchen» Quaggamuscheln, die erst seit wenigen Jahren im See vorkommen, im Magen haben.

Fortpflanzung

Sandfelchen laichen ufernah in Tiefen bis zu 10 m (Kottelat und Freyhof 2007, Steinmann 1950). Sie laichen im Dezember, leicht vor oder mit den ersten Gangfischen. Bekannt ist heute vor allem ein grosses Laichgebiet, in dem Sandfelchen zur Laichzeit gefangen werden, dass beim Konstanzer Trichter liegt (Obersee). Bekannt ist zudem, dass sie auch andernorts in kleineren Zahlen laichen (Kugler & Ruhlé 2002). Systematische Erhebungen liegen jedoch nicht vor. Felchen die im Alpenrhein laichen können genetisch den Sandfelchen zugeordnet werden (Roulin, nicht publiziert).

Wachstum

Das Wachstum der Sandfelchen kann als schnell bezeichnet werden. Im Alter von drei Jahren wiesen sie früher eine Länge zwischen 241 und 389 mm auf (Steinmann 1950). Heutige Sandfelchen sind mit drei Jahren im Durchschnitt 318 mm gross (301–332 mm, N = 5) (Frei et al. 2022a).

Kiemenreusendornen

Frei et al. (2022a) verortet in den erwähnten Untersuchungen die Anzahl Kiemenreusendornen von genetisch untersuchten Sandfelchen bei 26-34 (Modalwert = 26, N = 28). Der Wert liegt damit leicht höher als bei Steinmann (1950), der die Sandfelchen erstmalig unabhängig der Weissfelchen klassifiziert hatte (KRD 18–27, Mittel 22.35, N = 152). Kugler und Ruhlé (2002) verorten die Anzahl KRD der Sandfelchen bei durchschnittlich 28.3 (N = 58), was sich mit den Angaben von Frei et al. (2022a) deckt.

7.1.3.1.2 Gefährdungsstatus

Die Sandfelchen (*C. arenicolus*) werden im Bodensee heute selten gefangen und spielen für den Fangertrag der Netzfischer eine untergeordnete Rolle. Wie hoch der Befischungsdruck auf die Sandfelchen effektiv ist, kann nicht beurteilt werden. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass es bei der künstlichen Aufzucht von Gangfischbrut zu künstlicher Hybridisierung zwischen Sandfelchen und Gangfischen kommt.

Der Gefährdungsstatus der Sandfelchen wird aufgrund des IUCN-Kriteriums B1ab(iii) als «stark gefährdet» eingeschätzt.

B1ab(iii): Die geografische Verbreitung entsprechend dem Verbreitungsgebiet (B1) ist weniger als 5'000 km² und Schätzungen weisen auf mindestens zwei der Punkte a-c hin: a) Starke räumliche Fragmentierung oder nur ein bekannter Fundort b) Ein sich fortsetzender beobachteter, abgeleiteter oder projizierter Rückgang einer der folgenden Parameter: (iii) Fläche, Ausdehnung oder Qualität des Habitats.

Einschätzung Gefährdungsstatus

stark gefährdet (EN)

7.1.3.2 Blaufelchen (*Coregonus wartmanni*, Bloch 1784)



Abb. 7.1.3.2: Ein Blaufelchen (*C. wartmanni*), der im Bodensee gefangen wurde.

Tabelle 7.1.3.2.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Blaufelchenpopulation des Bodensees (Vonlanthen 2009; Kottelat & Freyhof 2007; Nümann 1978; Steinmann 1950; Eckmann 1991; Jacobs et al. 2019; Frei et al. 2022a).

	Bodensee
Vorkommen	Ja
Einheimisch	Ja
Endemisch	Ja
Nahrungsspektrum	v.a. Zooplankton und benthische Invertebraten
Laichzeit	Mitte Dezember
Laichhabitat	Pelagial, 0-40 m
Länge mit 3y	keine Angabe
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	29-40; 36 ¹ (N = 20)

¹Modalwert

7.1.3.2.1 Ökologie und Morphologie

Vorkommen

Die Blaufelchen (*C. wartmanni*) kommen natürlicherweise im Bodensee vor und können als endemisch bezeichnet werden. Zusammen mit dem Gangfisch hatten die Blaufelchen bis vor Kurzem (siehe Gefährdungsstatus) eine hohe fischereiliche Bedeutung.

Gestalt

Ein endständiger Mund zeichnet die Blaufelchen aus (Steinmann 1950; Nümann 1978). Darüber hinaus sind die Brustflossen der Blaufelchen stark pigmentiert («berusst») – dies vor allem im Vergleich mit den Gangfischen. Ihre Rückenfärbung wird als grünblau beschrieben, die oft mit einem blauen Schimmer versehen ist (vgl. Namensgebung). Diese Beschreibung gilt vor allem für «typische» Blaufelchen, dementsprechend weichen viele Blaufelchen auch von dieser ab.

Lebensraum

Die Blaufelchen leben hauptsächlich im Pelagial, meiden die Ufer und kommen bis in grosse Tiefen vor (Steinmann 1950). Im Sommer halten sie sich hauptsächlich in Tiefen zwischen 10 und 40 m auf (Kottelat & Freyhof 2007). Die Tiefe, in der sie sich hauptsächlich aufhalten, ist abhängig von der Nahrungsverfügbarkeit sowie der Wassertemperatur (Thomas et al. 2010; Eckmann 2010). Je wärmer das Oberflächenwasser des Bodensees ist, desto tiefer gehen die Felchen. Dieses Verteilungsmuster scheint sich in den 2000er-Jahren gegenüber früheren Jahren verstärkt zu haben. Zudem suchen Felchen in Jahren mit niedriger Nahrungsverfügbarkeit tiefere und kühlere Wasserschichten auf, um Energie zu sparen. Beide Verhaltensweisen führen gemäss den Autoren dazu, dass sich die intraspezifische Konkurrenz in den letzten 20 Jahren verstärkt haben dürfte. Die Konkurrenz um das Zooplankton hat auch interspezifisch zugenommen und könnte mit ein Grund für die plötzlich sehr starke Zunahme des Stichlings ab dem Jahr 2012 sein (Baer & Brinker 2016; Kugler & Friedl 2020).

Nahrungsspektrum

Aktuelle Mageninhaltsanalysen liegen nicht vor. Laut Steinmann (1950) ernährten sich die Blaufelchen je nach Verfügbarkeit von Zooplankton oder Insekten(-larven). Ob dies heute noch so ist, scheint fraglich. Blaufelchen aus Probefängen werden zwar nicht systematisch untersucht, dennoch scheint es, dass kaum benthische Nahrung in den Mägen der Blaufelchen zu finden ist (pers. Auskunft M. Kugler).

Fortpflanzung

Blaufelchen laichen im Pelagial des Obersees (Steinmann 1950; Nümann 1978). Sie haben eine kurze Laichzeit. Die Laichzeit liegt um Mitte Dezember, sobald die Wassertemperatur unter 7°C fällt. Zur Laichzeit finden sich die Blaufelchen am Tag in einer Tiefe zwischen 20 und 100 m und in der Nacht zwischen 0 und 40 m (Eckmann 1991), wobei die Männchen sich höher einschichten und die Weibchen nur bei Vollreife kurzfristig vertikal nach oben steigen und sich zu den Männchen gesellen.

Wachstum

Das Wachstum der Blaufelchen kann, relativ zu den anderen Bodenseefelchen, als rasch bezeichnet werden. Aktuelle Angaben, die mit genetischer Artbestimmung abgesichert sind, liegen nicht vor. Steinmann (1950) stellte fest, dass dreijährige Blaufelchen zwischen 277–315 mm gross waren. Daten des IBKF zeigen, dass zwischen 2004 und 2006 3-jährige Blaufelchen rund 300 mm lang wurden (Kugler & Ackermann 2007).

Kiemenreusendornen

Nach Frei et al. (2022a) liegt die Anzahl KRd bei 32-40 (Modalwert = 37, N = 24) und nach Jacobs et al. (2019) liegt die Anzahl KRd bei 29-40 (Modalwert = 36, N = 20). Damit sind die aktuellsten, genetisch abgesicherten, Daten vergleichbar mit den historisch bekannten Werten, die Steinmann (1950) (KRd 29–46, Mittel 36.15, N = 41) und Fatio (1890) (KRd 34–38) beobachtet haben.

7.1.3.2.2 Gefährdungsstatus

Der Blaufelchen (*C. wartmanni*) ist zusammen mit dem Gangfisch (*C. macrophthalmus*) eine häufige Felchenart im Bodensee und war bis vor Kurzem ein wichtiger Bestandteil des Fangetrags von vielen Netzfischern (siehe 5.1 Fischfang). Wie hoch der Befischungsdruck auf den Blaufelchen effektiv ist, kann nicht beurteilt werden. Der Befischungsdruck wird von der IBKF (internationale Bodensee Konferenz für Fischerei) basierend auf dem langjährigen Monitoring als eher hoch, aber seit vielen Jahren konstant und nachhaltig beurteilt (Baer und Brinker 2016, Kugler und Friedl 2020). Die fischereiliche Bedeutung der Blaufelchen kann als hoch eingestuft werden.

Der Gefährdungsstatus der Blaufelchen wird aufgrund der IUCN-Kriterien A2ace und B1ab(iii, v) als «stark gefährdet» eingeschätzt.

A2ace: Eine Abnahme des Bestandes (A) gemäss einer der folgenden Bedingung (2); eine beobachtete, geschätzte, abgeleitete oder vermutete Abnahme der Bestandsgrösse von (50%) in den letzten 10 Jahren oder über drei Generationen, je nachdem, was länger ist, wenn die Abnahme oder deren Ursachen möglicherweise nicht aufgehört haben ODER möglicherweise nicht verstanden sind ODER möglicherweise nicht reversibel sind, basierend auf einem der Punkte a–e: a) Direktbeobachtung, c) Ein Rückgang der Grösse des Verbreitungsgebiets, des effektiv besiedelten Gebiets und/oder der Qualität des Habitats, e) Auswirkungen von eingeführten Taxa, Hybridisierung, Krankheits-erregern, Schadstoffen, Konkurrenten oder Parasiten.

B1ab (iii, v): Die geografische Verbreitung entsprechend dem Verbreitungsgebiet (B1) ist weniger als 5000 km² und Schätzungen weisen auf mindestens zwei der Punkte a-c hin: a) Starke räumliche Fragmentierung oder nur ein bekannter Fundort b) Ein sich fortsetzender beobachteter, abgeleiteter oder projizierter Rückgang einer der folgenden Parameter: (iii) Fläche, Ausdehnung oder Qualität des Habitats und (v) Anzahl fortpflanzungsfähiger Individuen.

Einschätzung Gefährdungsstatus

stark gefährdet (EN)

7.1.3.3 Gangfisch (*Coregonus macrophthalmus*, Nüsslin 1882)



Abb. 7.1.3.3: Ein Gangfisch (*C. macrophthalmus*), der im Bodensee gefangen wurde.

Tabelle 7.1.3.3.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Gangfischpopulation des Bodensees (Steinmann 1950; Nümann 1978; Vonlanthen 2009; Jacobs et al. 2019; Frei et al. 2022a).

	Bodensee
<i>Vorkommen</i>	Ja
<i>Einheimisch</i>	Ja
<i>Endemisch</i>	Ja
<i>Nahrungsspektrum</i>	Zooplankton und benthische Invertebraten
<i>Laichzeit</i>	Dezember bis Januar
<i>Laichhabitat</i>	Halde
<i>Länge mit 3y (mm)</i>	264-312; 281 ¹ (N = 5)
<i>Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)</i>	30-42; 35/36 ² (N = 22)

¹Mittelwert

²Modalwert

7.1.3.3.1 Ökologie und Morphologie

Vorkommen

Der Gangfisch (*C. macrophthalmus*) kommt natürlicherweise nur im Bodensee vor und ist daher im See endemisch. Zusammen mit dem Blaufelchen hatte der Gangfisch bis vor Kurzem (siehe Gefährdungsstatus) eine hohe fischereiliche Bedeutung.

Gestalt

Der Mund der Gangfische ist in der Regel unterständig und im Gegensatz zu den Blaufelchen verfügen sie über weniger stark pigmentierte («berusste») Brustflossen (Steinmann 1950; Nümann 1978). Ihre Rückenfärbung wird als grünlich bis bläulich-grün beschrieben.

Lebensraum

Die Gangfische lebten nach Steinmann (1950) hauptsächlich an der Halde und kamen eher selten im Pelagial vor. Dies ist aus heutiger Sicht offenbar nicht mehr so (pers. Auskunft M. Kugler). Ausserhalb der Laichzeit überlappt ihr Lebensraum stark mit jenem der Blaufelchen. Sie leben teilweise bis in die maximale Tiefe des Bodensees.

Nahrungsspektrum

Aktuelle Mageninhaltsanalysen liegen nicht vor. Laut Steinmann (1950) ernähren sich die Gangfische sehr vielfältig, je nach Nahrungsverfügbarkeit im Jahresverlauf. Dabei ernähren sie sich von Plankton, Insekten, Muscheln oder anderen benthischen Invertebraten.

Fortpflanzung

Aktuelle Tiefengradientenbefischungen an mehreren Fangstandorten im Obersee des Bodensees zeigten, dass Gangfische während der Laichzeit ab 2 m bis in Tiefen von bis zu 90 m gefangen werden können (Jacobs et al. 2019; Frei et al. 2022a). Sie laichen bevorzugt an der Halde zwischen 20 und 40 m. Gangfische laichen ab Dezember bis in den Januar. Gangfische laichten früher überwiegend in der Nähe des Ufers in wenig tiefem Wasser (Steinmann 1950; Nümann 1978).

Wachstum

Das Wachstum der Gangfische kann, relativ zu den anderen Bodenseefelchen, als langsam bis mittel bezeichnet werden. Nach Steinmann (1950) waren Gangfische im Alter von drei Jahren durchschnittlich 237 mm lang (N = 245). Heutige Gangfische sind mit drei Jahren durchschnittlich 281 mm gross (264–312, N = 5) (Frei et al. 2022a). Aufgrund der kleinen Stichprobengrösse müssen diese Zahlen mit Vorsicht betrachtet werden.

Kiemenreusendornen

Nach Frei et al. (2022a) liegt die Anzahl KRD bei 30–42 (Modalwert = 35 und 36, N = 22) und nach Jacobs et al. (2019) liegt die Anzahl KRD bei 24-44 (Modalwert = 37, N = 269). Damit liegt der untere Bereich der Kiemenreusendornen und der Modalwert leicht tiefer als die historisch bekannten Bereiche und Durchschnittswerte von Steinmann (1950) (KRD 31–49, Mittelwert = 40.7, N = 245) und Fatio (1890) (KRD 36-44).

7.1.3.3.2 Gefährdungsstatus

Der Gangfisch (*C. macrophthalmus*) ist zusammen mit dem Blaufelchen (*C. wartmanni*) eine häufige Felchenart im Bodensee und war bis vor Kurzem (siehe 7.1.5.1 Fischfang) ein wichtiger Bestandteil des Fangertrags von Netzfishern. Wie hoch der Befischungsdruck auf den Gangfisch effektiv ist, kann nicht abschliessend beurteilt werden.

Der Gefährdungsstatus der Gangfische wird aufgrund der IUCN-Kriterien A2ae und B1ab (iii, v) als «stark gefährdet» eingeschätzt.

A2ae: Eine Abnahme des Bestandes (A) gemäss einer der folgenden Bedingung (2); eine beobachtete, geschätzte, abgeleitete oder vermutete Abnahme der Bestandsgrösse von (50%) in den letzten 10 Jahren oder über drei Generationen, je nachdem, was länger ist, wenn die Abnahme oder deren Ursachen möglicherweise nicht aufgehört haben ODER möglicherweise nicht verstanden sind ODER möglicherweise nicht reversibel sind, basierend auf einem der Punkte a–e: a) Direktbeobachtung, e) Auswirkungen von eingeführten Taxa, Hybridisierung, Krankheitsserregern, Schadstoffen, Konkurrenten oder Parasiten.

B1ab (iii, v): Die geografische Verbreitung entsprechend dem Verbreitungsgebiet (B1) ist weniger als 5'000 km² und Schätzungen weisen auf mindestens zwei der Punkte a–c hin: a) Starke räumliche Fragmentierung oder nur ein bekannter Fundort b) Ein sich fortsetzender beobachteter, abgeleiteter oder projizierter Rückgang einer der folgenden Parameter: (iii) Fläche, Ausdehnung oder Qualität des Habitats und (v) Anzahl fortpflanzungsfähiger Individuen.

Einschätzung Gefährdungsstatus stark gefährdet (EN)

7.1.4 Bestimmungsschlüssel

Der Bestimmungsschlüssel ist in zwei Teile gegliedert. Im ersten Teil wird aufgezeigt, welche Bestimmungen im Feld, am lebenden, adulten und laichreifen Fisch, möglich sind (vgl. Feldschlüssel Kapitel 7.1.4.1). Im zweiten Teil folgt die Bestimmung mittels gemessener morphologischer und meristischer Merkmale. Für diese Untersuchung muss der adulte Fisch getötet und im Labor untersucht werden (vgl. Laborschlüssel Kapitel 7.1.4.2). Das Vorgehen repräsentiert das traditionelle und verbreitete Verfahren mittels Analyse der Kiemenreusendornen und weiterer «einfacheren» Merkmalen. Der Schlüssel ist vergleichbar mit Bestimmungsverfahren an anderen Seen.

Es ist wichtig anzumerken, dass die genaue und zuverlässige Zuweisung eines Individuums zu einer Art auch in Kombination beider Methoden nicht für jeden einzelnen Fisch möglich ist. Dazu überlappen die morphologischen und meristischen Merkmale oftmals zu stark. Es ist bisher auch nicht bekannt, wie gross der Anteil der Individuen ist, die der richtigen Art zugewiesen werden können. Dies müsste im Rahmen einer spezifischen Untersuchung überprüft werden. Auch ökologische Merkmale wie Laichtiefe oder Laichzeit eigenen sich nur bedingt als Bestimmungshilfe. Die Bestimmungsschlüssel sind daher mit der notwendigen Vorsicht anzuwenden und die Ergebnisse sind im Wissen ihrer Schwächen zu interpretieren.

7.1.4.1 Bestimmung im Feld

Der Feldschlüssel für den Bodensee kann im Feld einen ersten Anhaltspunkt für die Artzuweisung geben. Dies gilt vor allem für «typische», adulte Individuen (Abbildung 7.1.4.1). Vorsicht ist geboten im Umgang mit der Rückenfärbung, die möglichst an lebenden Tieren erfasst werden sollte. Es sind einige Fehlzusweisungen zu erwarten, insbesondere wenn juvenile Fische betrachtet werden. Bei diesen Fischen sind die Merkmale noch nicht stark ausgeprägt.

<i>C. arenicolus</i>	<i>C. wartmanni</i>	<i>C. macrophthalmus</i>
Mundstellung		
unterständig	endständig	unterständig
Rückenfärbung		
olivfarben	grünblau, blauer Schimmer	grünlich bis bläulich-grün
Pigmentierung (Flossen & Körper) / Körperform		
k.A. / hochrückig	stark / schlank	schwach / schlank
<i>C. arenicolus</i>	<i>C. wartmanni</i>	<i>C. macrophthalmus</i>

Abb. 7.1.4.1: Bestimmungsschlüssel für Feldarbeiten, um die Felchen des Bodensees einer Art zuzuweisen (adulte Fische).

7.1.4.2 Bestimmung nach morphologischen und meristischen Merkmalen

Für die zweite Ebene des Bestimmungsschlüssels müssen Schuppen und Kiemenreusen entnommen werden (Laborschlüssel). Aus diesen können messbare meristische und morphologische Werte gewonnen werden. Auch der Laborschlüssel liefert keine abschliessende Bestimmung der Bodenseefelchen. Anhand der KRD können vor allem Sandfelchen (*C. arenicolus*) abgegrenzt werden. In Kombination mit dem Feldschlüssel und einiger Erfahrung möglicherweise recht zuverlässig. Die Eigenschaften der Blaufelchen (*C. wartmanni*) und Gangfische (*C. macrophthalmus*) überlappen jedoch zu stark, als dass man diese Arten im Feld oder im Labor zuverlässig abgrenzen könnte.

<i>C. arenicolus</i>	<i>C. wartmanni</i>	<i>C. macrophthalmus</i>
Wachstum (Totallänge mit drei Jahren)		
318 mm	ca. 300 mm	281 mm
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)		
mittel	viele	
26-35; 26	29-40; 36	30-42; 35/36
<i>C. arenicolus</i>	<i>C. wartmanni</i>	<i>C. macrophthalmus</i>

Abb. 7.1.4.2: Der Labor-Bestimmungsschlüssel für die Bodenseefelchen liefert wenig handfeste Resultate, vor allem für Gangfisch und Blaufelchen.

7.1.5 Fischereiliche Aspekte

7.1.5.1 Fischfang

Im Bodensee wird in der Fangstatistik von Netz- und Angelfischer zwischen Blaufelchen (*C. wartmanni*), Gangfischen (*C. macrophthalmus*) und Sandfelchen (*C. arenicolus*) unterschieden. Der Kilch (*C. gutturosus*) gilt wie beschrieben als ausgestorben. Die Ausweisung der Sandfelchen in der Statistik wird heute ausschliesslich über die Fanggrösse definiert; dies im Wissen, dass damit zwar nur einen kleinen Teil des effektiven Sandfelchenfanges ausgewiesen wird (pers. Auskunft M. Kugler). Aus nicht veröffentlichten Untersuchungen ist bekannt, dass es sich bei Felchen über 45 cm gross fast ausschliesslich um Sandfelchen handelt (pers. Auskunft M. Kugler). Unter Berücksichtigung des Umstandes, dass juvenile Sandfelchen phänotypisch kaum vom Blaufelchen und Gangfischen unterschieden werden können und deshalb von Angel- und Berufsfischern unerkannt gefangen werden, erhält man mit dieser Definition (Felchen > 45 cm) gewisse Information und eine Kontinuität über diese Felchenart. Auch bleibt die Art als eigene Felchenform im Bewusstsein der Angler thematisiert (pers. Auskunft M. Kugler). Sandfelchen werden gemäss Fangstatistik nur sehr selten gefangen (Abbildung 7.1.5.1). Da Felchen, die grösser als 30 bis 35 cm sind durch die Berufsfischerei sehr effizient gefangen werden (Alexander & Vonlanthen 2016), wird in der Fangstatistik die Sandfelchenpopulation vermutlich unterschätzt.

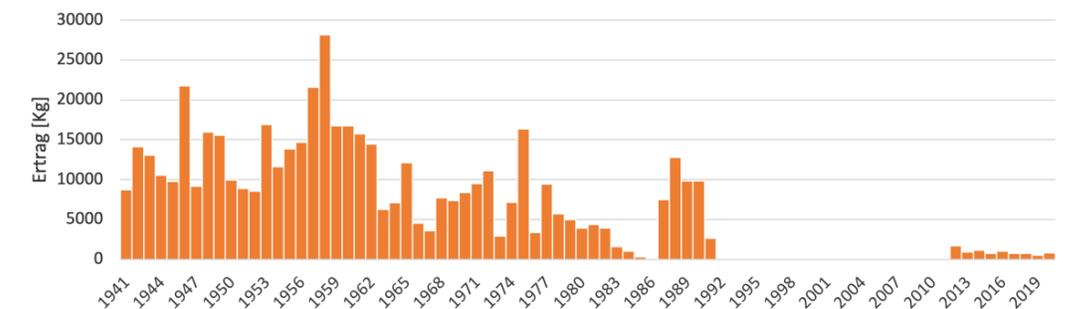


Abb. 7.1.5.1: Sandfelchenfänge zwischen 1945 und 2020 gemäss offizieller Bodensee-Obersee Fangstatistik (FFS).

Die Fangstatistiken des Bodensee-Obersees für Blaufelchen und Gangfische zeigen, dass die Fänge der Netzfischer im Verlauf der letzten 80 Jahre starken Schwankungen unterworfen waren (Abbildung 7.1.5.2). Geringe Fangmengen wurden insbesondere in den 1960er-Jahren und Ende der 2010er-Jahre beobachtet. Hohe Fangmengen wurden in den 1950er-Jahren und von 1990 bis 2000 realisiert.

Seit dem Jahr 2012 sind die Felchenerträge rückläufig. Die möglichen Ursachen dafür sind vielfältig und wurden im Rahmen des internationalen Projekts Seewandel untersucht (www.seewandel.org).

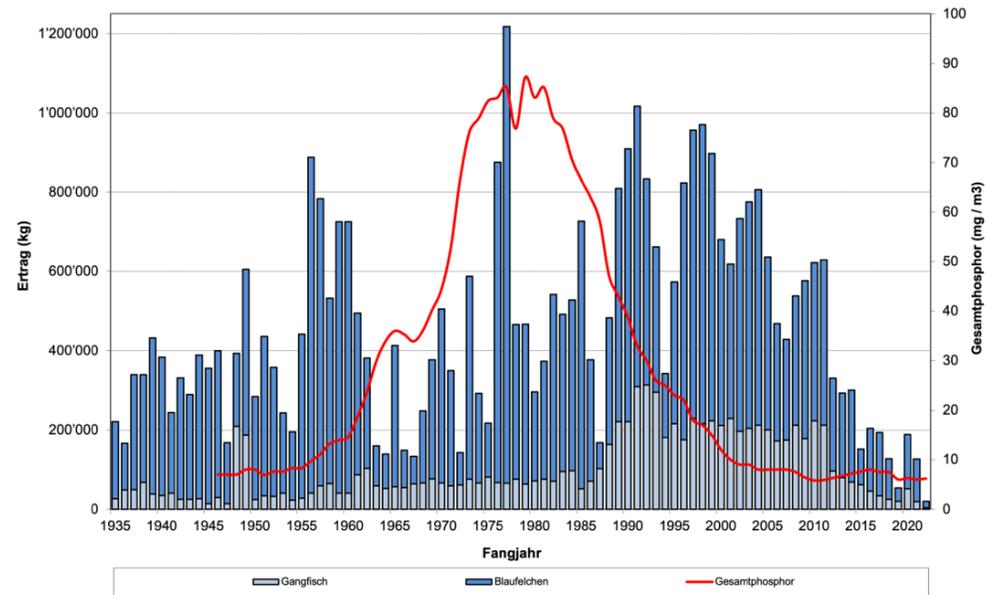


Abb. 7.1.5.2: Fischfangstatistik der Netzfischerfänge zwischen 1935 und 2022 in kg gefangener Felchen. Quelle: IBKF

Die für die Fischerei zugelassenen Gerätschaften sind klar reguliert und werden im Rahmen der internationalen IBKF Konferenz bestimmt (Kugler & Friedl 2020). Das Vorkommen und das Wachstum der Blaufelchen und der Gangfische wird im Rahmen von regelmässig durchgeführten Monitorings überwacht (Kugler & Friedl 2020; Schubert 2021). Im Rahmen dieser Monitorings werden regelmässig im Pelagial mit Multimaschen-Schwebnetzen für Blaufelchen und im Benthal an der Halde mit Multimaschen-Grundnetzen Probefänge durchgeführt. Die Daten werden jährlich in einem Fachbericht für die IBKF ausgewertet. Die Nachhaltigkeit der fischereilichen Nutzung wird im Rahmen dieser Monitorings beurteilt und es werden Empfehlungen für die Anpassung der genutzten Gerätschaften abgegeben, insbesondere was die zugelassenen Maschenweiten und die Anzahl zugelassener Netze pro Maschenweite betrifft. Die zugelassenen Maschenweiten wurden in den letzten Jahren mehrfach gesenkt, da das Wachstum der Felchen in den letzten 20 Jahren stark abgenommen hat (Kugler & Friedl 2020; Baer & Brinker 2016). Derzeit wird von einer weiteren Senkung abgeraten, um den Befischungsdruck auf die sinkenden Felchenbestände nicht noch mehr zu erhöhen. Zudem wurden in den letzten Jahren auch die Anzahl vergebener Berufsfischerlizenzen deutlich reduziert, dafür aber die Anzahl zugelassener Netze pro Fischerlizenz erhöht. Aufgrund der stark rückläufigen Felchenfänge in der Berufsfischerei wie auch in den Monitorings für alle Grössenklassen hat die IBKF 2023 beschlossen, dass ab 2024 ein dreijähriges Felchenfangmoratorium am Bodensee-Obersee gilt. Die Gründe für den starken Rückgang der Felchen ortet die IBKF in der Ausbreitung von gebietsfremden Arten wie den Stichlingen, der massiven Ausbreitung der Quagga Muschel sowie beim Klimawandel (www.ibkf.org).

7.1.5.1.1 Fischbesatz

Seit vielen Jahren werden im Bodensee Felchen künstlich erbrütet und ausgesetzt. Die Besatzmengen sind in den letzten Jahren deutlich zurückgegangen (Abbildung 7.1.5.3). Der Laichfischfang wird von den Berufsfischern in der Regel im Dezember durchgeführt, nachdem der Laichfischfang von der IBKF aufgrund von Erkenntnissen aus Versuchsfängen offiziell zugelassen wird. Der Laichfischfang wird eingestellt, sobald der relative Anteil an unreifen Weibchen stark abnimmt und der Anteil an verlaichten Tieren überwiegt. Die Artzuweisung erfolgt aufgrund der Standorte der eingesetzten Netze. Dies sowohl für den Laichfischfang als auch für die Fischfangstatistik. Im Pelagial mit Schwebnetzen gefangene Felchen werden als Blaufelchen klassifiziert. Die an der Halde mit Grundnetzen gefangenen Felchen gelten als Gangfische.

Der Erfolg der Besatzmassnahmen wurden schon mehrfach im Rahmen von Besatzmarkierungsversuchen mit Tetrazyklin und Alizarinrot S untersucht (Ruhlé & Kugler 1998; Eckmann et al. 2005; Eckmann 2006; Eckmann et al. 2007; Vonlanthen 2020). Die dabei festgestellten Anteile von markierten Felchen aus Probefängen variierten je nach Studie zwischen 20 und 83.3%. Bei der bisher umfang-

reichsten Markierungsstudie wurden Anteile von ca. 20% festgestellt (Vonlanthen 2022). Dredgeversuche, bei welchen die Überlebensrate von natürlich abgelichteten Felcheneiern untersucht werden, zeigen, dass die Überlebensrate der Eier im Sediment positiv korreliert mit der Sauerstoffkonzentration über Grund und seit Mitte der 1990er Jahre eine hohe Überlebensrate der Eier vorliegt (Jüngling 2001; Eckmann 2006; Wahl und Löffler 2009).

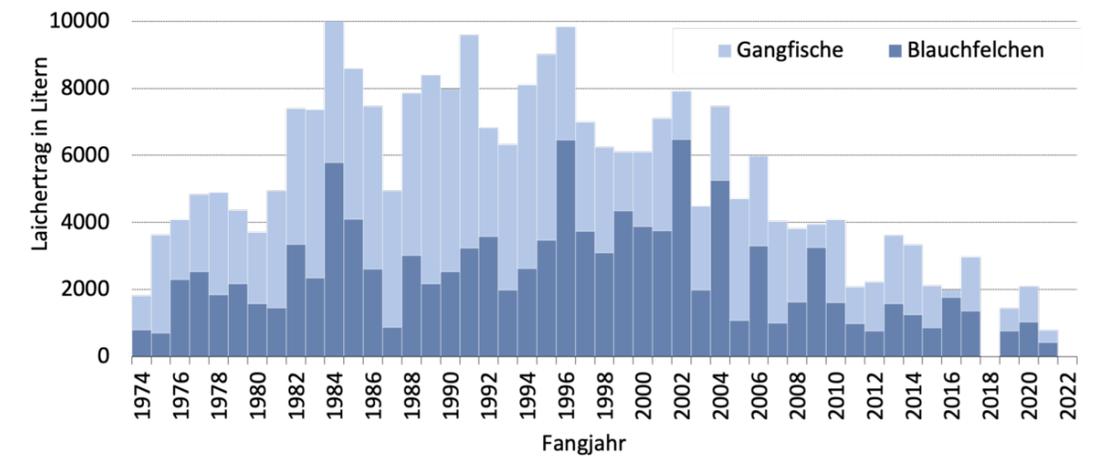


Abb. 7.1.5.3: Laichertrag aus dem Laichfischfang auf Gangfische und Blaufelchen aus den Jahren 1935 bis 2022. Im Jahr 2018 und 2022 fand aufgrund fehlender Laichtiere keine Laichfischfang statt. Daten: IBKF

7.1.5.1.2 Empfehlungen Erhaltung Felchenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.1.6 Literaturverzeichnis

- Alexander, T., & O. Seehausen. 2020. Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. «Projet Lac» synthesis report. Eawag: Das Wasserforschungsinstitut des ETH-Bereichs. <https://doi.org/10.55408/eawag:24051>
- Alexander, T., & P. Vonlanthen. 2016. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Bodensee. In LACS, P. (ed.). Kastanienbaum: EAWAG.
- Baer, J., & A. Brinker. 2016. Entwicklung des Gewichtes und der Dichte von Felchen im Pelagial des Bodensee-Obersees. Aktuelles aus Fluss- und Seenfischerei. LAZBW.
- BAFU 2016. Der Bodensee. Zustand bezüglich Wasserqualität. Faktenblatt. Ittingen: Bundesamt für Umwelt, Abteilung Wasser.
- Bloch, M.E. 1784. Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands. 3. Theil. Berlin, 234 pp. pls. 73–108.
- De-Kayne, R., O. M. Selz, D. A. Marques, D. Frei, O. Seehausen, & P. G. D. Feulner. 2022. Genomic architecture of adaptive radiation and hybridization in Alpine whitefish. *Nature comm.* <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32181-8>.
- Douglas, M. R., & P. C. Brunner. 2002. Biodiversity of Central Alpine Coregonus (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management. *Ecological Applications*, 12, 154–172.
- Eckmann, R. 1991. A hydroacoustic study of the pelagic spawning behavior of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Constance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 995–1002.
- Eckmann, R. 2006. Abschätzung des Anteils der von den Brutanstalten besetzten Fische an der Größe der Blaufelchenkohorte 2003. Bericht zu Händen der Sachverständigen der Internationalen Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei (IBKF). Konstanz.
- Eckmann, R. 2010. Hydroakustische Untersuchung der Horizontal- und Vertikalverteilung der pelagischen Felchen im Bodensee-Obersee. Limnologisches Institut, Universität Konstanz. Konstanz: Internationale Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei (IBKF).
- Eckmann, R., M. Kugler, & C. Rühlé. 2005. Erfolgskontrolle des Felchenbesatzes im Bodensee – eine erste Abschätzung. *Fischer & Teichwirt*, 3, 93–95.
- Eckmann, R., M. Kugler, & C. Rühlé. 2007. Evaluating the success of large-scale whitefish stocking at Lake Constance. *Advances in Limnology*, 60, 361–368.
- Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes., Genève et Bale.
- Frei, D., R. De-Kayne, O. M. Selz, O. Seehausen, & P. G. D. Feulner. 2022a. Genomic variation from an extinct species is retained in the extant radiation following speciation reversal. *Nature Ecology & Evolution* 6: 461–468.
- Frei, D., P. Reichlin, O. Seehausen, & P. G. D. Feulner. 2022b. Introgression from extinct species facilitates adaptation to its vacated niche. *Molecular Ecology* 32: 841–853. <https://doi.org/10.1111/mec.16791>.
- Hartmann, G. L. 1808. Versuch einer Beschreibung des Bodensee's. Huber.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 58–66.
- Jacobs, A., M. Carruthers, R. Eckmann, E. Yohannes, C. E. Adams, J. Behrmann-Godel, & K. R. Elmer. 2019. Rapid niche expansion by selection on functional genomic variation after ecosystem recovery. *Nature ecology & evolution*, 3, 77–86.
- Jüngling, T. 2001. Räumlich zeitliche Verteilung und Entwicklung der Felcheneier im Bodensee sowie experimentelle Untersuchung des Erbrütungserfolges in Abhängigkeit von verschiedenen Sedimenttypen. Diploma thesis, Eberhard-Karls-Universität Tübingen.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava, Section Zoology*, 52, 1–271.
- Kottelat, M., & J.F. Freyhof. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat.
- Kugler, M., & G. Ackermann. 2007. Blaufelchenfischerei, Blaufelchen-Bestandesüberwachung, Felchen-Laichfischfang. Berichtsjahr 2006. St. Gallen: Bericht zu Händen der Internationalen Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei (IBKF) 2007.
- Kugler, M., & C. Friedl. 2020. Felchenfischerei, Monitoring der Blaufelchen sowie Felchen-Laichfischfang im Jahr 2019. Amt für Natur, Jagd und Fischerei, Kanton St. Gallen. Bericht zur IBKF.
- Kugler, M., & C. Rühlé. 2002. Sandfelchen: Sandfelchen-Laichfischfang. Berichtsjahre 1999–2001. St. Gallen: Internationale Bevollmächtigten Konferenz für die Fischerei im Bodensee-Obersee (IBKF).
- Mürle, U. 2004. Der Bodensee: Zustand – Fakten – Perspektiven. In ORTLEPP, J. & REY, P. (eds.). Gestalt und Funktionen des Bodensees und seines Einzugsgebiets. Bregenz: Bregenzer Verlag.
- Nenning, S. 1834. Die Fische des Bodensees nach ihrer äussern Erscheinung. Bei C. Glukher.

- Nümann, W. 1978. Versuch einer Klassifizierung der Bodenseecoregonen durch Vergleich kombinierter Merkmale und die Eingliederung des sogenannten Braunfelchen. *Arch. Hydrobiol.*, 82.
- Nüsslin, O. 1882. Beiträge zur Kenntniss der Coregonus-Arten des Bodensees und einiger anderer nahe gelegener nordalpiner Seen. Breitkopf u. Härtel.
- Rühlé, C., & M. Kugler. 1998. Markierung Felcheneier Bodensee. Tetracyclin, Frühjahr 1995 + 1996 sowie Ausblick für weitere Markierungen mit Alizalinrot. Bericht zur Internationalen Bevollmächtigten Konferenz für die Fischerei im Bodensee-Obersee (IBKF).
- Schubert, M. 2021. Ergebnisse der Gangfisch-Probefänge im Bodensee-Obersee im Jahre 2020. LfL Fischerei. Starnberg.
- Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. Schweizerische Zeitung für Hydrologie, 12, 340–491.
- Thomas, G., R. Rösch, & R. Eckmann. 2010. Seasonal and long-term changes in fishing depth of Lake Constance whitefish. *Fisheries Management and Ecology*, 17, 386–393.
- Vonlanthen, P. 2009. On speciation and its reversal in adaptive radiations. The central European whitefish system. Universität Bern.
- Vonlanthen, P. 2022. Erfolgskontrolle Felchenbesatz Bodensee – Kontrolle der Markierungen 2017–2022. AQUABIOS GmBH, Auftraggeber: IBKF.
- Wahl, B., & H. Löffler. 2009. Influences on the natural reproduction of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Constance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 21 March 2009 <https://doi.org/10.1139/F09-019>
- Wagler, E. 1941. Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. Die Lachsartigen (Salmonidae); Teil 2: Coregonen.

7.2 Genfersee

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.2.1	Limnologie und Fischgemeinschaft	75
7.2.2	Übersicht zur Taxonomie	75
7.2.3	Beschreibung der einzelnen Felchenarten	77
7.2.3.1	Palée (<i>Coregonus palaea</i> , Cuvier 1829)	77
7.2.3.1.1	Ökologie und Morphologie	77
7.2.3.1.2	Gefährdungstatus	78
7.2.3.2	Ausgestorbene Felchenarten	78
7.2.4	Bestimmungsschlüssel	80
7.2.5	Fischereiliche Aspekte	80
7.2.5.1	Fischfang	80
7.2.5.2	Fischbesatz	81
7.2.5.3	Empfehlungen Erhaltung Felchenvielfalt	81
7.2.6	Literaturverzeichnis	82

7.2.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 7.2.1: Übersicht zur Limnologie und der lokalen Fischgemeinschaft des Genfersees (BAFU 2016; Liechti 1994; Periat & Vonlanthen 2014; Alexander & Seehausen 2021).

See	Höhenlage [m.ü.M]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m] ¹	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁹ m ³]	Wassererneuerungszeit [y]	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten	Felchenvielfalt
Genfersee	372	582.4	309.7	152.7	89	11.4	mesotroph	26 (19) Arten; Eglisee	1 Art

Eigenschaften

Der Genfersee liegt im Einzugsgebiet der Rhone auf 372 m.ü.M. in den Kantonen Genf, Waadt und Wallis sowie in Frankreich (BAFU 2016; Liechti 1994). Rund 60% der Fläche liegt in der Schweiz. Die maximale Tiefe des Genfersees liegt bei 309.7 m. Bei einer Fläche von 582.4 km² und einer durchschnittlichen Tiefe von 152.7 m besitzt er ein Volumen von 89 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 11.4 Jahre. Dies ist im Vergleich mit anderen grossen Voralpenseen lang. Der Genfersee wird heute als mesotropher See eingestuft (Gesamtphosphor (P_{tot}) zwischen 0.010 und 0.030 mg/l).

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft gilt der Genfersee als Eglisee (Periat & Vonlanthen 2014; Alexander & Seehausen 2021). Egli waren 2014 im Genfersee mit Abstand die häufigste Fischart und stellen mehr als 90% der Biomasse. Dies lag insbesondere auch an einem grossen Vorkommen von kleinen Barschen im Pelagial des gesamten Sees. Nur im Zugersee sind Egli vergleichbar häufig. Von 25 Fischarten, die im Genfersee vorkommen, gelten deren 19 als einheimisch. Das heisst, dass sechs Fischarten in den See eingeführt wurden. Die Fischartengemeinschaft des Genfersees gleicht den Seen aus dem Rheineinzugsgebiet. Dies liegt wahrscheinlich daran, dass der Genfersee nach dem Rückzug des Rhonegletschers für «kurze» Zeit mit der Aare verbunden war.

7.2.2 Übersicht zur Taxonomie

Fatio (1890) beschreibt im Genfersee zwei Felchenarten. Die Féra (*Coregonus schinzii Fera*, 21-28 KRD) und die Gravenche (*Coregonus hiemalis*, 25-33 KRD). Im Unterschied zu Hartmann (1827) sieht Fatio die überwiegend in der Tiefe lebende Gravenche als Zwischenform der von Fatio beschriebenen Ökotypen «dispersus» und «balleus». Die Gravenche, die im Dezember am Ufer laichte, verglich Fatio mit dem *Coregonus bezola* des Lac de Bourget (Savoyen, Frankreich). Er sah in beiden jedoch je eine eigenständige Art. Die Gravenche hatte im Vergleich zum Körper grosse Flossen. Die Féra teilt Fatio dem «dispersus»-Typ zu. Die Erscheinungsform des Féra war ebenfalls vielfältig, was der Art verschiedene Namen eintrug. Das Féra wird als wanderfreudige Art des Pelagials beschrieben, die sehr spät zwischen Januar und März in der Tiefe laichte (bevorzugt zwischen 100 und 200 m).

Steinmann (1950) kann die Artbeschreibungen von Fatio nicht vollständig nachvollziehen. Offenbar haben sich die Féras schon anfangs des 20. Jahrhundert stark verändert. Ihr Erscheinungsbild ist noch heterogener und sie scheinen ihr Fortpflanzungsverhalten deutlich verändert zu haben. So laichten die Féras zwischen Dezember und Januar in Tiefen zwischen 20 und 70 Metern. Ob diese Veränderung auf den Einsatz von Lavarets aus dem Lac de Bourget, aus Besatz mit Palées aus dem Neuenburgersee oder auf die Differenzierung der Felchen zurückgehen, vermag Steinmann nicht zu sagen. Hingegen konnte Steinmann die uferlaichenden Gravenche kaum mehr finden. Auch vorhandene alte Exemplare aus Museumssammlungen ordnet Steinmann nicht unbedingt den Gravenche zu. So kommt Steinmann nach eingehendem Studium zum Schluss, dass Gravenche und Féra sehr eng verwandt sein mussten. Die Gravenche sind für Steinmann folglich die kleinwüchsigen Felchen der Urform, aus der Gravenche und Féra

hervorgingen. Steinmann klassifiziert im Anschluss an seine Überlegungen die Féra als *Coregonus lavaretus* L. nat. *rhodanensis*, oekot. *primigenius* (28.5, 20-34 KRD) und die Gravenche als *Coregonus lavaretus* L. nat. *rhodanensis*, okot. *nanus* (26.4, 23-31 KRD).

In der Revision der Felchentaxonomie von Kottelat (1997) werden die Féra (*Coregonus fera*) und Gravenche (*Coregonus hiemalis*) auf der Basis der Artbeschreibung von Fatio geführt. Der Artstatus bei beiden Arten wurde als «ausgestorben» angegeben. Zudem beschreibt Kottelat für den Genfersee zusätzlich die Lavaret (*Coregonus lavaretus*, 33-42 KDR) sowie die Palée (*Coregonus palaea*). Die Lavarets sind nach Kottelat die dritte Felchenart des Genfersees und werden als einheimisch angesehen. Kottelat geht davon aus, dass sie einst im Genfersee ausgestorben waren und über Einsätze aus dem Lac de Bourget sich wieder ansiedeln konnten. Sie laichen im Dezember in seichtem Wasser am Ufer. Typenmaterial zu den vermeintlichen drei Felchenarten des Genfersees ist in verschiedenen Museen vorhanden. Um abschliessend klären zu können, ob es sich bei *C. lavaretus* um eine dritte im Genfersee beheimatete Art handelt, wie dies Kottelat vorschlägt, müsste das Typenmaterial dieser drei Arten systematisch verglichen werden. Da dies bisher nicht erfolgt ist stützen wir uns ausschliesslich auf die Artbeschreibung von Fatio (1890), da dieser die Felchenarten der Schweiz systematisch aufgearbeitet hat. Wir gehen davon aus, dass mindestens zwei Arten, *C. fera* und *C. hiemalis*, im Genfersee vorkamen und als ausgestorben gelten sollten.

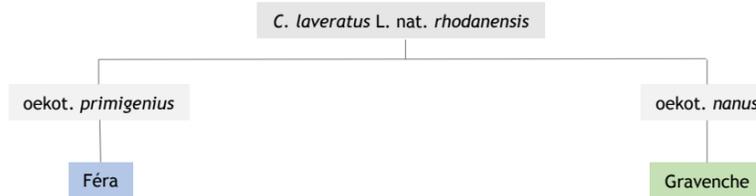
Neben Lavarets wurden im Genfersee über die Jahre auch viele Palée (*Coregonus palaea*) aus dem Neuenburgersee eingesetzt (Steinmann 1950; Bardel 1956). Genetische Untersuchungen der Genferseefelchen haben gezeigt, dass heute wahrscheinlich nur noch eine Felchenart im See vorkommt (Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Douglas & Brunner 2002). Diese eine Art ist dem Palée sehr nah verwandt. Damit ist aus heutiger Sicht wahrscheinlich, dass es sich bei Genferseefelchen genetisch grossmehrheitlich um Palée aus dem Neuenburgersee handelt, die im See eingeführt wurden. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass die Palée zum Teil mit ursprünglich im See vorkommenden Felchen hybridisierten, bevor die ursprünglichen Arten ausstarben. Ebenfalls ist nicht auszuschliessen, dass noch Reliktpopulationen der als ausgestorben deklarierten Arten im Genfersee vorkommen.

Genfersee

Fatio (1890)



Steinmann (1950)



Kottelat (1997), Kottelat & Freyhof (2007)



Douglas & Brunner (2002), Hudson et al. (2012)



Abb. 7.2.2: Übersicht zur Taxonomie der Genfersee-Felchen im Laufe der Zeit († = als ausgestorben klassifiziert).

7.2.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.2.3.1 Palée (*Coregonus palaea*, Cuvier 1829)



Abb. 7.2.3.1: Ein Genferseefelchen. Die genetische Zugehörigkeit zu *C. palaea* ist für dieses Individuum nicht geklärt.

7.2.3.1.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.2.3.1.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmalen der Felchenpopulationen aus dem Genfersee (Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Douglas & Brunner 2002; Anneville & Hamelet 2017; Lesne, Goulon, & Guillard 2017; Derruau et al. 2019).

	Genfersee	Neuenburgersee
Vorkommen	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	Nein	Ja
Nahrungsspektrum	v.a. Zooplankton (Daphnien, Bythotrephes, Leptodora)	v.a. Zooplankton
Laichzeit	Dezember-Januar	November-Dezember
Laichhabitat	ufernah bis 20 m, bevorzugt auf steinigen Flachwasserbereichen	0-10 m
Länge mit 3y	400 mm	332 mm (N = 333)
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	27.7±1.7 (N = 9)	27.5±1.6 (N = 26)

Vorkommen

Die Palée (*C. palaea*) kommt natürlicherweise im Bieler-, Murten- und Neuenburgersee vor. Darüber hinaus bestätigten genetische Untersuchungen, dass sich die Palée auch im Genfersee etabliert haben. Sie stammen aus jahrelangen Besatzaktionen mit Felchen aus dem Neuenburgersee (Steinmann 1950; Bardel 1956). Im Genfersee ist das Palée die einzige heute bekannte Felchenart.

Lebensraum

Es sind keine verlässlichen Angaben über den Lebensraum des Palées bekannt. Zufallsbefischungen im Herbst zeigen, dass die Palée des Genfersees während dieser Zeit hauptsächlich zwischen 2 und 36 m aufhalten (Vonlanthen & Periat 2018). Grosse adulte Felchen wurden insbesondere im pelagial in der Seemitte gefangen. Juvenile Felchen wurden im pelagial in Ufernähe gefangen. Im Verlauf des Jahres dürfte sich der Aufenthaltsort der Felchen aber je nach Nahrungsverfügbarkeit ändern. Netzfischer fangen sie grossmehrheitlich im Pelagial mit Schwebnetzen.

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen von Anneville & Hamelet (2017) zeigen, dass sich die Palée hauptsächlich von Zooplankton ernähren. Häufig wurden Daphnien und Bythotrephes gefunden. Wobei die Anteile dieser beiden Arten übers Jahr stark variieren kann. Zudem ist anzunehmen, dass sich die Palées je nach Verfügbarkeit von Zooplankton auch von anderen kleinen Nährtieren im Benthos ernähren.

Fortpflanzung

Das Palée laicht im Genfersee mehrheitlich im Dezember (Lesne, Goulon, & Guillard 2017). Sie bevorzugen dabei mineralisches Substrat in Ufernähe. Ein Versuch von Felchenfängen, die während der Laichzeit auf Laichplätzen durchgeführt wurde, zeigte, dass sie sich zur Fortpflanzung am häufigsten über Kiesigen und steinigem Substrat gefangen wurden (Périer und Reymont, unpubliziert). Sie konnten aber auch bei anderen Uferhabitaten wie künstlichen Mauern und Blockwürfen gefangen werden, allerdings deutlich weniger häufig. Die Palées laichen teilweise sehr nahe am Ufer, so dass sie beim Eindunkeln bei der Balz beobachtet werden können. Sie laichen vorwiegend in Tiefen bis 20 m, konnten aber auch schon im Pelagial beim Laichen beobachtet werden (pers. Auskunft D. Jaquet).

Wachstum

Die durchschnittliche Länge mit drei Jahren lag zwischen den Jahren 2011 bis 2016 bei den Palée des Genfersees bei 400 mm. Sie wachsen damit schneller als die Palée des Neuenburgersees.

Kiemenreusendornen

Hudson, Vonlanthen, & Seehausen (2011) verortet die Anzahl Kiemenreusendornen der Genfersee-Palée bei 27.7 (Standardabweichung = 1.7, N = 9). Dies deckt sich mit den Daten des Neuenburgersees (KRD 27.2 ± 2.3) und der alten Daten von Steinmann (26.4, 20-34 KRD) (Steinmann 1950).

7.2.3.1.2 Gefährdungsstatus

Das Palée (*C. palaea*) kommt im Genfersee heute häufig vor und ist ein wichtiger Bestandteil des Fangertrags von vielen Netzfischern. Wie hoch der Befischungsdruck auf das Palée effektiv ist, kann jedoch nicht beurteilt werden. Die fischereiliche Bedeutung des Palée kann als hoch eingestuft werden.

Da das Palée im Genfersee standortfremd ist, wird kein Gefährdungsstatus definiert. Zudem wird die Population des Genfersees nicht einbezogen in der Beurteilung des Gefährdungsstatus der Art, da Palée im Genfersee standortfremd sind. Der Gefährdungsstatus des Palées ist im Kapitel «Jurarandseen» definiert.

Einschätzung Gefährdungsstatus

***C. palaea* im Genfersee; kein Gefährdungsstatus definiert**

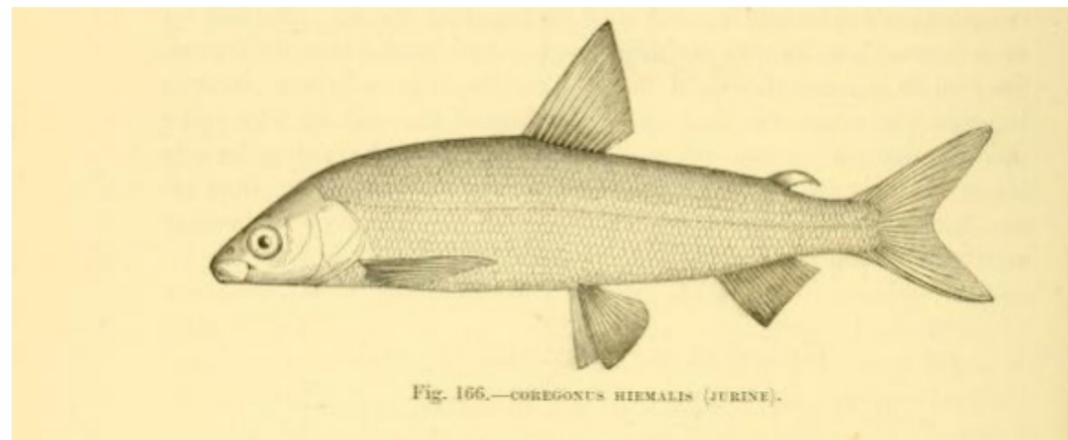
7.2.3.2 Ausgestorbene Felchenarten

Abb. 7.2.3.2: Eine Darstellung des Gravenche (*C. hiemalis*), wie es zu Zeiten Fatiros noch im Genfersee vorkam (Wikipedia).

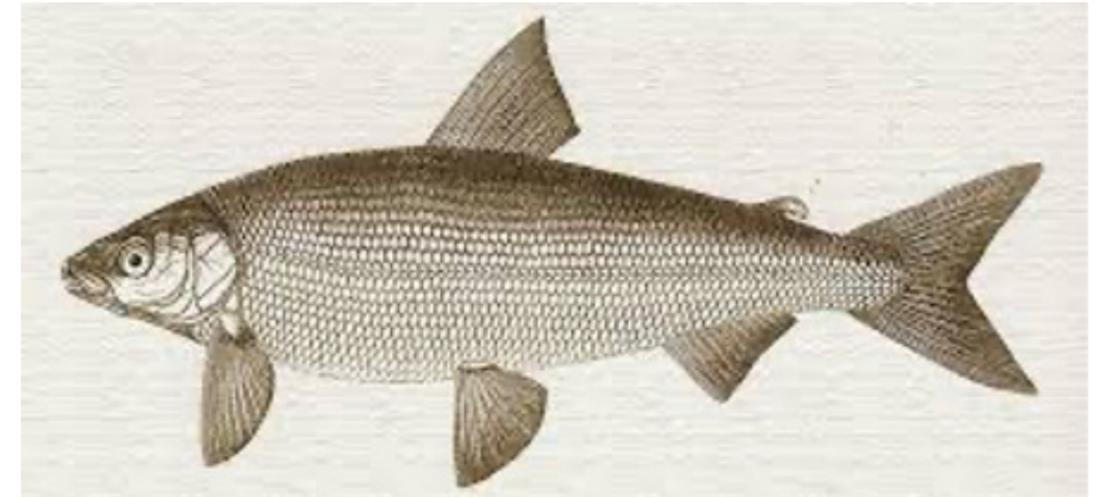


Abb. 7.2.3.3: Darstellung des Fera (*C. fera*), wie es zu Zeiten Fatiros noch im Genfersee vorkam (Alchetron).



Abb. 7.2.3.4: Ausstellungsexemplar des Naturhistorischen Museum Genf eines Fera (*C. fera*) aus dem Genfersee.

Gravenche (*Coregonus hiemalis*, Jurine 1825)

Der Körper schien eher langgestreckt und der Kopf etwas kurz mit meist grossen Augen (Fatio 1890). Maul war knapp unterständig bis endständig. Die Flossen waren breit und gross. Diese Eigenschaft hebt Fatio heraus, es habe den Gravenche ein eigentümliches Aussehen verliehen. Insgesamt soll es sich um eine durchschnittlich wüchsige Felchenart gehandelt haben. Fatio beschreibt, dass die meisten adulten Tiere, die er untersuchen konnte, zwischen 285 und 330 mm lang waren. Das Gravenche verfügte über 25 bis 33 KRD. Die Gravenche laichten im Dezember ufernah auf Kies. Dabei konnte man sie offenbar gut hören (und fangen), da sie mit ihrem Mund ein Klickgeräusch machten. Den Rest des Jahres verbrachten sie in grosser Tiefe. Sie ernährten sich von Mollusken, Insekten, verschiedenen Larven und kleinen Krustentieren. Sie galten als sehr vitale Fische, die man lange in Becken halten konnte und sich auch als Köderfische eigneten.

Féra (*Coregonus fera*, Jurine 1825)

Der Körper war eher länglich, relativ dick und teilweise hochrückig. Der Kopf war kräftig und dick (Fatio 1890). Der Mund unterständig bis knapp endständig. Die Augen waren relativ klein. Die meisten adulten Féra, die Fatio untersuchte, waren zwischen 360 und 415 mm lang. Somit wurden sie grösser als die Gravenche. Fatio betont auch die hohe Variabilität, die den Féra verschiedene Namen einbrachte. So bezeichnete man die in der Tiefe lebenden als weisse Féra und die an der Oberfläche lebenden als grüne Féra. Solche, die in den Makrophyten gefangen wurden, nannte man schwarze Féra. Zudem gab es auch eine offenbar eher heterogene Gruppe mit vielen jüngeren und schlankeren Tieren, die blaue Féra genannt wurden. Die Féra verfügten über 21 bis 28 KRD. Sie laichten sehr spät von

Februar bis März in tiefen Bereichen des Genfersees auf Sand und Schlick. Sie ernährten sich von Mollusken, Insekten, verschiedenen Larven und kleinen Krustentieren. Man konnte sie auch dabei beobachten, wie sie aus dem Wasser sprangen, um Mücken oder manchmal auch grosse Insekten zu fangen.

Tabelle 7.2.3.1.2: Zusammenstellung der wichtigsten Eigenschaften der ausgestorbenen Gravenche (*C. hiemalis*) und Féra (*C. fera*) aus dem Genfersee (Fatio 1890).

	<i>Coregonus hiemalis</i>, Jurine 1825 Gravenche	<i>Coregonus fera</i>, Jurine 1825 Féra
Vorkommen	ausgestorben	ausgestorben
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	Ja	Ja
Nahrungsspektrum	v.a. Invertebraten	v.a. Invertebraten
Laichzeit	Dezember	Februar-März
Laichhabitat	ufernah bevorzugt in kiesigen Flachwasserzonen	in grossen Tiefen auf Sand und Schlick
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	25-33	21-28

7.2.4 Bestimmungsschlüssel

Aktuell ist ein Bestimmungsschlüssel für die Felchen des Genfersees nicht nötig, da durch genetische Studien nur das Vorkommen des Palée (*C. palaea*) nachgewiesen werden konnte.

Dennoch ist nicht auszuschliessen, dass noch Reliktpopulationen des Gravenche (*C. hiemalis*) oder des Fera (*C. fera*) im See vorkommen. Es gibt immer wieder Berichte von Fischern, die Felchen fangen, die den alten Beschreibungen ähneln. Aus diesem Grund haben wir die beiden Arten auf der Grundlage der Artbeschreibung von Fatio (1890) beschrieben (vgl. Kapitel 3). Sollten lokale Fischer Felchen fangen, die diesen Beschreibungen nahekommen, wäre es sehr zu empfehlen, die Fische einzufrieren und die kantonalen Behörden zu informieren. Somit könnte eine genetische Untersuchung aufgegleist werden.

7.2.5 Fischereiliche Aspekte

7.2.5.1 Fischfang

Im Genfersee lebt heute nur noch eine eingeführte Felchenart, die fischereilich genutzt wird. Die Gerätschaften für den Fang der Angelfischer und Netzfischer sind durch ein internationales Konkordat klar reglementiert. Regelmässiges Monitoring der Felchenfänge wird durch die INRA (Frankreich) durchgeführt. Dabei werden nebst dem Wachstum auch die Nahrung und die Verschiebung der Laichzeit dokumentiert. Zusätzlich werden gelegentlich im Rahmen von Forschungsarbeiten, insbesondere der INRA in Thonon, Felchen untersucht (z.B. Derruau et al. (2019)).

Die Fänge der Netzfischer zeigen im Laufe der Zeit stark schwankende Erträge (Abbildung 7.2.5.1). Nach der Jahrtausendwende sind die Fänge massiv angestiegen, um nach 2019 wieder deutlich zu fallen. Der Anstieg der Fänge wurde 2004 teilweise den getätigten Besatzmassnahmen zugeschrieben, aber die verbesserten Umweltbedingungen spielten zweifelsfrei eine wichtigere Rolle (Gerdeaux 2004; Anneville et al. 2009). Die Gründe für den Zusammenbruch nach 2015 sind nicht bekannt. Sowohl veränderte Umweltbedingungen (z.B. Klimawandel und dessen Effekt auf die Zirkulation des Wassers im See) als auch eine Überfischung des Bestands könnten dabei eine Rolle spielen (pers. Auskunft D. Jaquet).

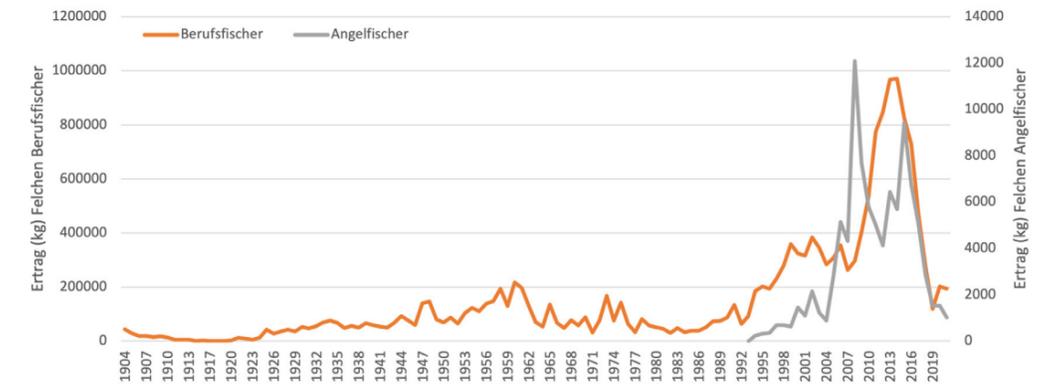


Abb. 7.2.5.1: Fischfangstatistik des Genfersees (Alle Kantone + Frankreich) der Berufsfischerfänge zwischen 1904 und 2021 und der Angelfischerfänge zwischen 1994 und 2021. Quelle: Kanton Waadt.

7.2.5.2 Fischbesatz

Im Rahmen der Besatzbewirtschaftung wird heute im See Laichfischfang betrieben. Dazu werden Grundnetze (Maschenweite 42 bis 55 mm) senkrecht zum Ufer in einer Tiefe von ca. 4 bis 20 m ausgelegt (persönliche Mitteilung F. Hofmann). Die gefangenen Felchen werden gestreift und die Eier in zwei Fischzuchten (St-Sulpice – im Kanton Waadt und Thonon-les-Bains Frankreich) erbrütet.

Nach dem Schlupf werden die Larven grösstenteils ohne Anfütterung im See freigelassen. Teilweise werden in Frankreich aber auch angefütterte Brütlinge und Vorsömmerlinge ausgesetzt (Gerdeaux 2004). In der ersten Hälfte der 20. Jahrhunderts, nachdem die lokalen Felchen praktisch ausgestorben waren, wurden vor allem Felchen aus dem Neuenburgersee (Palées) und dem Lac de Bourget (Lavarets) im Genfersee eingesetzt (Steinmann 1950; Bardel 1956). Seit den 1950er-Jahren wird allerdings kein Fremdbesatz mehr durchgeführt (persönliche Mitteilung F. Hofmann).

Der Erfolg der Besatzmassnahmen wurde bisher im See nicht systematisch untersucht. Im Jahr 2013 wurde versucht anhand von Daten zur Naturverlaichung und der Besatzmengen den Anteil aus den Zuchten stammenden Felchen im Fang abzuschätzen (Champigneulle & Caudron 2012). Dabei wurde vermutet, dass lediglich 1 bis 4% der gefangenen Felchen von den Besatzmassnahmen stammen. Dieses mit Unsicherheiten behaftete Ergebnis führte zur Schlussfolgerung, dass sich der Bestand natürlich reguliert und kein Besatz für die fischereiliche Nutzung der Felchen notwendig ist. Die Fischzuchten wurden dennoch erhalten, um das Know-how in der Aufzucht der Felchen zu bewahren.

7.2.5.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.2.6 Literaturverzeichnis

- Alexander, T.J., & O., Seehausen. 2021. Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. «Projet Lac» synthesis report. Eawag: Das Wasserforschungsinstitut des ETH-Bereichs. <https://doi.org/10.55408/eawag:24051>
- Anneville, O., & V. Hamelet. 2017. Régime alimentaire des corégones du Léman en milieu pélagique. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne: 121–26.
- Anneville, O., S. Souissi, J. C. Molinero, & D. Gerdeaux. 2009. Influences of human activity and climate on the stock-recruitment dynamics of whitefish, *Coregonus lavaretus*, in Lake Geneva. *Fisheries Management and Ecology*, 16: 492–500.
- BAFU. 2016. Der Léman. Zustand bezüglich Wasserqualität. Faktenblatt. Ittingen: Bundesamt für Umwelt, Abteilung Wasser.
- Bardel, M. 1956. La pêche professionnelle des coregones dans les eaux françaises du Lac Léman. *Bull. Fr. Piscic.* (182): p. 26–36
- Champigneulle, A., & A. Caudron. 2012. Projet franco-suisse «truite-omble-corégone» au Léman. Rapport final. [Franco-Swiss project «trout-omble-whitefish» in Lake Geneva. Final Report.] Available: www.pechehautesavoie.com/wp-content/uploads/2016/04/Rapport_Final_Salmonides_Leman.pdf. (October 2018).
- Cuvier, G. 1829. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Déterville, Paris, 2 : xv + 406 pp.
- Derruau, H., C. Goulon, J. Guillard, & O. Anneville. 2019. Analyse retrospective de la croissance du Coregone (*Coregonus lavaretus*) du Lac Lemman. In Master BE (Ecologie et Biodiversité). Thonon-les-Bains: Station INRA d'Hydrobiologie Lacustre.
- Douglas, M.R., & P. C. Brunner. 2002. Biodiversity of Central Alpine Coregonus (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management. *Ecological Applications*, 12: 154–72.
- Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes. Genève et Bale.
- Gerdeaux, D. 2004. The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva: the roles of stocking, reoligo-trophication, and climate change. In *Annales Zoologici Fennici*, 181–89. JSTOR.
- Hartmann, G.L. 1827. Helvetische Ichthyologie: oder ausführliche Naturgeschichte der in der Schweiz sich vorfindenden Fische. (Orell, Füssli und Company).
- Hudson, A.G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 58–66.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava, Section Zoology*, 52: 1–271.
- Lesne, E., C. Goulon, & J. Guillard. 2017. Etat des connaissances concernant les populations de perches et de feras au Léman, propositions de suivi halieutique.
- Liechti, P. 1994. Der Zustand der Seen in der Schweiz. In *Schriftenreihe Umwelt Nr. 237*. Bern: Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft BUWAL.
- Périat, G., & P. Vonlanthen. 2014. Etude de peuplement pisciaire du Lac Léman. In *Projet Lac*. Kastanienbaum: EAWAG.
- Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 12: 340–491.
- Vonlanthen, P., & G. Périat. 2018. Standardisierte Befischung Bielersee. Resultate der Erhebungen vom September 2017. In *Projet Lac*. Münsingen: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.

7.2 Léman

Auteurs: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.2.1	Limnologie & Peuplement pisciaire	85
7.2.2	Considerations taxonomiques et evolution de la classification	85
7.2.3	Description des différentes espèces de coréogones	87
7.2.3.1	Palée (<i>Coregonus palaea</i> , Cuvier 1829)	87
7.2.3.1.1	Écologie et morphologie	87
7.2.3.1.2	Statut de menace	88
7.2.3.2	Espèces de coréogones disparues	88
7.2.4	Clé de détermination	90
7.2.5	Considérations Halieutiques	90
7.2.5.1	Captures	90
7.2.5.2	Repeuplements	91
7.2.5.3	Recommandations pour la préservation de la diversité de coréogones	91
7.2.6	Références bibliographiques	92

7.2.1 Limnologie & peuplement pisciaire

Tableau 7.2.1: Caractéristiques limnologiques et peuplement pisciaire du lac Léman (OFEV 2016 ; Liechti 1994 ; Périat & Vonlanthen 2014 ; Alexander & Seehausen 2021).

Lac	Altitude [m]	Superficie [km ²]	Profondeur maximale [m]	Profondeur moyenne [m]	Volume [10 ⁹ m ³]	Temps de renouvellement de l'eau [années]	Statut trophique	Peuplement pisciaire () = espèces indigènes	Diversité des coréogones
Léman	372	582,4	309,7	152,7	89	11,4	Mésotrophe	26 (19) espèces Lac à perches	1 espèce

Caractéristiques

Le lac Léman se love à 372 m d'altitude dans le bassin du Rhône, entre les cantons de Genève, de Vaud et du Valais et la France (OFEV 2016; Liechti 1994). Près de 60 % de sa superficie est en Suisse. Sa profondeur maximale est de 309,7 m. Avec une surface de 582,4 km² et une profondeur moyenne de 152,7 m, il présente un volume de 89 km³. Le temps de stationnement de l'eau est de 11,4 ans, ce qui est long par rapport aux autres grands lacs préalpins. Le Léman est aujourd'hui jugé mésotrophe (teneur en phosphore total (P_{tot}) comprise entre 0,01 et 0,03 mg/l).

Peuplement pisciaire

La communauté piscicole du lac Léman le classe dans la catégorie des lacs à perches (Périat & Vonlanthen 2014 ; Alexander & Seehausen 2021). En 2014, ce poisson était de très loin l'espèce la plus abondante dans le lac où elle constituait plus de 90 % de la biomasse. Cette abondance s'explique notamment par une grande fréquence de petites perches dans la zone pélagique de l'ensemble du lac. Seul le lac de Zoug présente une telle abondance de perches. Sur les 25 espèces de poissons que compte le Léman, 19 sont considérées comme indigènes. Autrement dit, six espèces ont été introduites dans le lac. Le peuplement pisciaire du Léman est comparable à celui des lacs du bassin rhénan. Cela s'explique probablement par le fait que le lac a été «brièvement» relié à l'Aar après le retrait du glacier du Rhône.

7.2.2 Considérations taxonomiques et évolution de la classification

Fatio (1890) décrit deux espèces de coréogones dans le lac Léman : la Féra (*Coregonus schinzii Fera*, 21–28 brchsp) et la Gravenche (*Coregonus hiemalis*, 25–33 brchsp). Contrairement à Hartmann (1827), Fatio considère la Gravenche vivant dans les profondeurs comme une forme intermédiaire entre les écotypes «dispersus» et «balleus» qu'il a décrits. Fatio compare la Gravenche qui fraie alors en hiver près des rives au *Coregonus bezola* du lac du Bourget (Savoie, France). Il les considère cependant comme deux espèces indépendantes. La Gravenche présentait des nageoires de grande taille par rapport à son corps. Fatio rattache la Féra au type «dispersus». Son apparence était très variée, ce qui lui a valu de multiples noms. La Féra est décrite comme une espèce très mobile de la zone pélagique qui frayait tard, entre janvier et mars, au fond du lac (de préférence entre 100 et 200 m de profondeur).

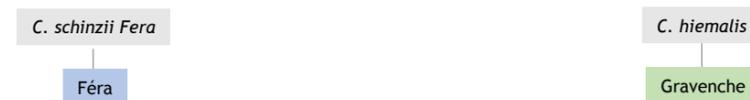
Steinmann (1950) n'adhère pas entièrement aux descriptions de Fatio. Il semble que les féras se soient fortement modifiées depuis le début du XX^e siècle. Leur apparence est encore plus hétérogène et elles semblent avoir changé de comportement pour leur reproduction. Elles fraient ainsi en décembre-janvier entre 20 et 70 mètres de profondeur. Steinmann ne saurait dire si ce nouveau comportement est lié à l'introduction du Lavaret du lac du Bourget, à l'empoissonnement avec des Palées du lac de Neuchâtel ou à une différenciation des coréogones. En revanche, il n'observe quasiment pas de Gravenches frayant en zone littorale. De même, il doute que tous les spécimens conservés dans les musées appartiennent réellement à cette espèce. Après une étude approfondie, Steinmann conclut que la Gravenche et la Féra doivent être très proches parentes. Il estime ainsi que la Gravenche correspond à la variante de petite taille du coréogone d'origine dont sont issues la Gravenche et la Féra. Ses réflexions le conduisent à classer la Féra en tant que *Coregonus lavaretus* L. nat. *rhodanensis*, écotype *primigenius* (28,5, 20–34 brchsp) et la Gravenche en tant que *Coregonus lavaretus* L. nat. *rhodanensis*, écotype *nasus* (26,4, 23–31 brchsp).

Dans la révision de la classification de Kottelat (1997), la Féra (*Coregonus fera*) et la Gravenche (*Coregonus hiemalis*) sont à nouveau décrites conformément à la systématique de Fatio. Les deux espèces sont assorties du statut d'espèce éteinte. Kottelat décrit également dans le Léman le Lavaret (*Coregonus lavaretus*, 33–42 brchsp) et la Palée (*Coregonus palaea*). Pour Kottelat, le Lavaret représente la troisième espèce du lac Léman où il est considéré comme indigène. Kottelat part du principe qu'il a tout d'abord disparu du lac Léman et a pu ensuite y être réintroduit par repoissonnement à partir du lac du Bourget. Le Lavaret fraie en décembre à faible profondeur en zone littorale. Les collections des différents musées renferment des spécimens des trois espèces de corégones supposées indigènes du Léman. Leur génome devrait être comparé de façon systématique pour savoir si, comme le suggère Kottelat, *C. lavaretus* correspond bien à une troisième espèce lémanique indigène. Étant donné que cela n'a pas encore été fait, nous nous référons exclusivement aux descriptions de Fatio (1890) puisqu'il a traité systématiquement tous les corégones de Suisse. Nous estimons que le lac Léman abritait au moins deux espèces indigènes de corégones, *C. fera* et *C. hiemalis*, qui doivent être considérées comme éteintes.

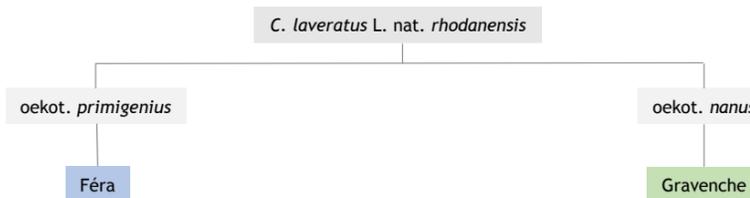
En plus du Lavaret, le Léman a bénéficié au fil des ans d'introductions abondantes et répétées de Palées (*Coregonus palaea*) à partir du lac de Neuchâtel (Steinmann 1950; Bardel 1956). Les analyses génétiques des corégones du Léman ont montré que le lac n'abrite probablement plus aujourd'hui qu'une seule et même espèce de corégonne (Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Douglas & Brunner 2002). Cette espèce est génétiquement très proche de la Palée. En l'état actuel des connaissances, il paraît vraisemblable que les corégones du lac Léman soient dans leur majorité génétiquement rattachés à la Palée du lac de Neuchâtel autrefois introduite. Mais il ne peut être exclu que la Palée se soit hybridée avec des souches locales avant que les espèces d'origine aient disparu. De même, il est tout à fait possible qu'il existe encore des populations reliques des espèces déclarées éteintes.

Lac de Geneve

Fatio (1890)



Steinmann (1950)



Kottelat (1997), Kottelat & Freyhof (2007)



Douglas & Brunner (2002), Hudson et al. (2012)



Figure 7.2.2: Évolution de la classification des corégones du lac Léman († = classé en tant qu'espèce éteinte).

7.2.3 Description des différentes espèces de corégones

7.2.3.1 Palée (*Coregonus palaea*, Cuvier 1829)



Figure 7.2.3.1: Un corégonne du lac Léman. L'appartenance génétique de cet individu à l'espèce *C. palaea* n'est pas clairement établie.

7.2.3.1.1 Écologie et morphologie

Tableau 7.2.3.1.1: Principaux caractères écologiques et morphologiques des populations de corégones du lac Léman (Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Douglas & Brunner 2002; Anneville & Hamelet 2017; Lesne, Goulon, & Guillard 2017; Derruau et al. 2019).

	Lac Léman	Lac de Neuchâtel
<i>Présence</i>	Oui	Oui
<i>Indigène en Suisse</i>	Oui	Oui
<i>Endémique</i>	Non	Oui
<i>Régime alimentaire</i>	Surtout zooplancton (daphnies, Bythotrephes, Leptodora)	Surtout zooplancton
<i>Période de reproduction</i>	Décembre-janvier	Novembre-décembre
<i>Habitat de reproduction</i>	Près des berges jusqu'à 20 m de profondeur, de préférence sur cailloux à faible profondeur	0-10 m
<i>Taille à 3 ans</i>	400 mm	332 mm (n = 333)
<i>Nombre de branchiospines (brchsp)</i>	27,7 ± 1,7 (n = 9)	27,5 ± 1,6 (n = 26)

Présence

La Palée (*C. palaea*) est naturellement présente dans les lacs de Bienne, de Morat et de Neuchâtel. Au-delà de cette aire de répartition, les analyses génétiques démontrent que la Palée s'est également établie dans le Léman. La population y est le résultat d'empoissonnements effectués pendant des années à partir du lac de Neuchâtel (Steinmann 1950; Bardel 1956). À l'heure actuelle, la Palée est la seule espèce de corégonne recensée dans le Léman.

Habitat

On ne dispose pas d'informations fiables sur l'habitat de la Palée. Des prélèvements ponctuels effectués à l'automne montrent qu'à cette saison, elle se maintient principalement entre 2 et 36 m de profondeur dans le Léman (Vonlanthen & Périat 2018). Les grands adultes ont été surtout capturés dans la zone pélagique au milieu du lac tandis que les juvéniles ont été rencontrés dans la zone pélagique à proximité des rives. Il est cependant probable qu'au cours de l'année, les corégones changent de lieu en fonction de la disponibilité en nourriture. Les pêcheurs professionnels capturent la grande majorité des corégones au filet flottant en zone pélagique.

Régime alimentaire

Les analyses de contenu stomacal d'Anneville & Hamelet (2017) montrent que la Palée se nourrit principalement de zooplancton. Les genres *Daphnia* et *Bythotrephes* sont souvent observés, mais dans des proportions extrêmement variables au cours des saisons. Il est d'autre part probable que, selon l'abondance du zooplancton, la Palée se nourrisse également d'autres organismes du benthos.

Reproduction

Dans le Léman, la Palée se reproduit principalement en décembre (Lesne, Goulon, & Guillard 2017). Elle privilégie les substrats minéraux à proximité des rives. Dans un essai de captures sur les frayères à la saison de reproduction, c'est sur substrat de graviers et de cailloux que les corégones se rencontraient le plus souvent (Périal et Reymont, résultat non publié). Toutefois, ils pouvaient également être capturés, mais beaucoup plus rarement, dans d'autres habitats littoraux comme les murs ou les enrochements. La Palée peut frayer très près de la rive, si bien qu'elle peut être observée en pleine parade nuptiale à la tombée de la nuit. Elle fraie de préférence à moins de 20 m de profondeur mais elle a également pu être observée en train de frayer en zone pélagique (communication personnelle de D. Jaquet).

Croissance

Chez les Palées observées entre 2011 et 2016 au lac Léman, la taille moyenne atteinte à 3 ans était de 400 mm. Sa croissance est donc plus rapide que celle de la Palée du lac de Neuchâtel.

Branchiospines

Hudson, Vonlanthen, & Seehausen (2011) estiment à 27,7 (écart-type = 1,7, n = 9) le nombre de branchiospines de la Palée du Léman. Ce chiffre concorde avec les données du lac de Neuchâtel ($27,2 \pm 2,3$ brchsp) et les données historiques de Steinmann (26,4 ; 20–34 brchsp) (Steinmann 1950).

7.2.3.1.2 Statut de menace

La Palée (*C. palaea*) est aujourd'hui fréquente dans le lac Léman où elle constitue une part importante des captures des pêcheurs professionnels. Il est cependant difficile d'évaluer la pression de pêche dont elle fait l'objet. Son importance halieutique peut toutefois être qualifiée de forte.

Étant donné que la Palée est allochtone dans le Léman, son statut de conservation n'y est pas défini. De plus, la population du Léman n'est pas prise en compte dans l'évaluation du statut de menace de l'espèce car elle n'y est pas indigène. Le statut de conservation de la Palée est défini dans le chapitre consacré aux lacs du Seeland.

Statut de menace estimé

pas de statut de menace défini pour *C. palaea* dans le lac Léman

7.2.3.2 Espèces de corégones disparues

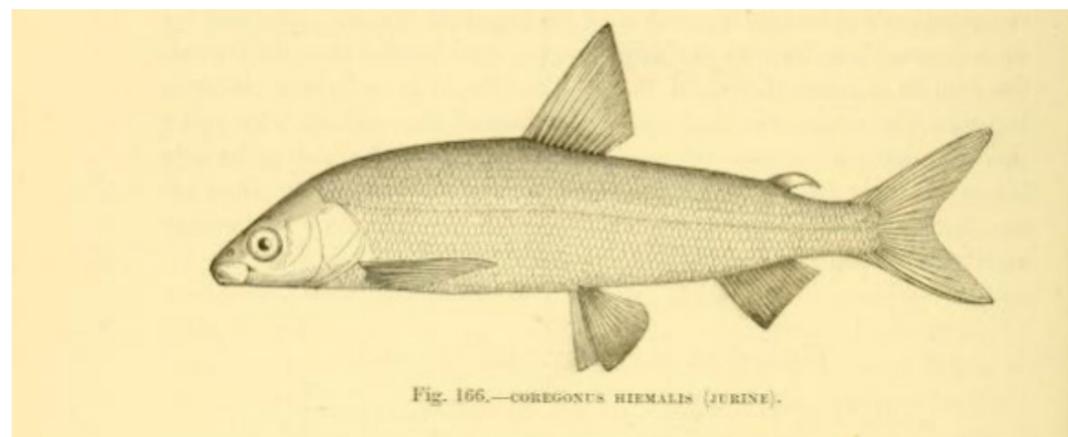


Fig. 166.—COREGONUS HIEMALIS (JURINE).

Figure 7.2.3.2: Une représentation de la Gravenche (*C. hiemalis*), telle qu'elle se rencontrait dans le Léman à l'époque de Fatio (Wikipedia).

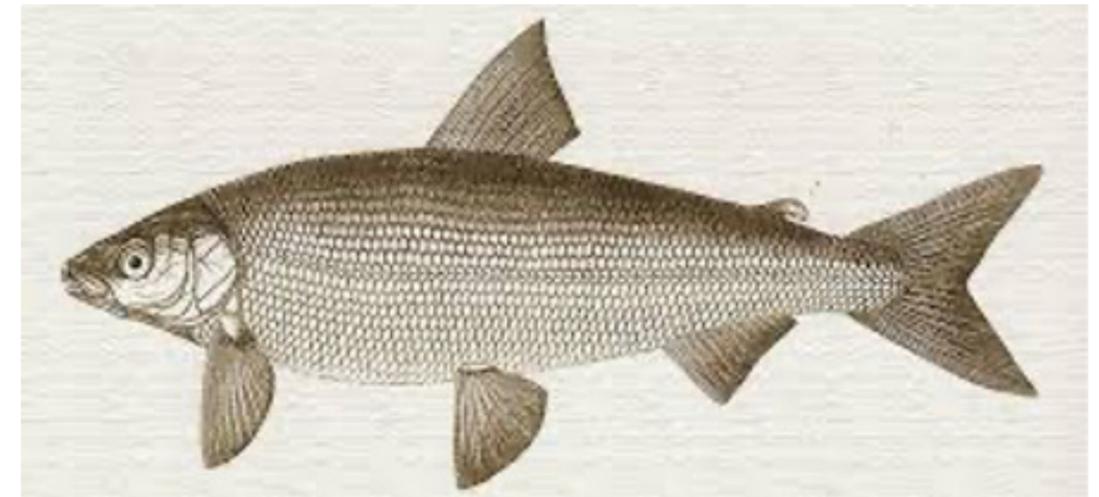


Figure 7.2.3.3: Représentation de la Féra (*C. fera*), telle qu'elle se rencontrait dans le Léman à l'époque de Fatio (Alchetron).



Figure 7.2.3.4: Spécimen de Féra (*C. fera*) du Léman exposé au Muséum d'histoire naturelle de Genève.

Gravenche (*Coregonus hiemalis*, Jurine 1825)

La Gravenche présentait un corps plutôt allongé et une tête assez ramassée au museau plutôt court et aux yeux assez grands (Fatio 1890). La bouche était légèrement infère à terminale et les nageoires larges et bien développées. Fatio souligne que ces caractéristiques donnaient à la Gravenche un aspect singulier. Dans l'ensemble, il s'agissait d'un corégonide de taille moyenne. Fatio indique que la plupart des adultes qu'il avait pu étudier mesuraient entre 285 et 330 mm de long. La Gravenche présentait de 25 à 33 branchiospines. Elle frayait en décembre et déposait ses œufs sur gravier, au ras du bord. Il était alors facile d'entendre (et de capturer) les individus venus frayer car ils produisaient un claquement sonore avec la bouche. Le reste de l'année, la Gravenche vivait à grande profondeur où elle se nourrissait de mollusques, d'insectes et diverses larves et de petits crustacés. Elle était considérée comme un poisson plein de vitalité pouvant être conservé longtemps dans un réservoir convenable et pouvant également servir d'amorce vivante.

Féra (*Coregonus fera*, Jurine 1825)

La féra présentait un corps oblong, plutôt épais et assez élevé et une tête relativement forte et épaisse avec une bouche infère à presque terminale et des yeux assez petits (Fatio 1890). La plupart des adultes que Fatio a pu étudier mesuraient entre 360 et 415 mm de long. La Féra était donc plus grande que la Gravenche. Mais Fatio souligne aussi la forte variabilité de l'espèce qui lui a valu de nombreux noms différents. Elle était ainsi appelée Féra blanche sous sa forme vivant en profondeur, Féra verte sous sa forme vivant près de la surface et Féra noire quand elle était capturée dans les macrophytes. De plus, on distinguait également la Féra bleue qui correspondait à un groupe apparemment

assez hétérogène d'individus plus jeunes et plus élancés. La Féra présentait entre 21 et 28 branchiospines. Elle frayait très tard de février à mars sur substrat sablonneux à limoneux dans les profondeurs du Léman. Elle se nourrissait essentiellement de mollusques, de vers, d'insectes, de larves de différentes sortes et de petits crustacés mais on pouvait également la voir sauter à la surface pour happer des moucherons ou même des insectes assez gros.

Tableau 7.2.3.1.2: Principales caractéristiques de la Gravenche (*C. hiemalis*) et de la Féra (*C. fera*) du lac Léman, aujourd'hui disparues (Fatio 1890).

	<i>Coregonus hiemalis</i>, Jurine 1825 Gravenche	<i>Coregonus fera</i>, Jurine 1825 Féra
<i>Présence</i>	Éteinte	Éteinte
<i>Indigène</i>	Oui	Oui
<i>Endémique</i>	Oui	Oui
<i>Régime alimentaire</i>	surtout des invertébrés	surtout des invertébrés
<i>Période de reproduction</i>	Décembre	Février-Mars
<i>Habitat de reproduction</i>	près de la rive, de préférence sur graviers en eau peu profonde	en profondeur, sur sable ou limon de fond
<i>Nombre de branchiospines (brchsp)</i>	25-33	21-28

7.2.4 Clé de détermination

Il ne semble actuellement pas nécessaire de disposer d'une clé de détermination pour les corégones du Léman puisque les analyses génétiques n'ont révélé la présence que d'une seule espèce, la Palée (*C. palaea*).

Il ne peut toutefois être exclu que des populations reliques de Gravenche (*C. hiemalis*) ou de Féra (*C. fera*) aient pu persister dans le lac. De temps en temps, les pêcheurs disent capturer des individus dont la description pourrait leur correspondre. Nous avons donc également décrit ces deux espèces sur la base des descriptions de Fatio (1890) (cf. Chapitre 3). Dans le cas où des pêcheurs locaux captureraient des corégones ressemblant à ces descriptions, il serait fort souhaitable qu'ils les congèlent et informent les autorités cantonales afin que des analyses génétiques puissent être effectuées.

7.2.5 Considérations halieutiques

7.2.5.1 Captures

Dans le lac Léman, seule une espèce de corégonne introduite fait aujourd'hui l'objet d'une exploitation halieutique. Les engins autorisés pour la pêche de loisir et professionnelle sont clairement réglementés dans le cadre d'un concordat international. Le suivi des captures est assuré par l'INRAE (France). Les données enregistrées se rapportent alors non seulement à la taille des individus et à leur croissance mais aussi à leur régime alimentaire et leur période de reproduction. D'autre part les corégones font également l'objet de travaux de recherche ponctuels, en particulier à la station de l'INRAE de Thonon-les-Bains (p.ex. Derruau et al. (2019)).

Les captures de la pêche professionnelle présentent de fortes variations au cours du temps (Figure 5 1). Après avoir fortement augmenté au début du siècle, elles ont de nouveau brutalement chuté après 2019. La hausse des captures a été en partie attribuée en 2004 aux repêchonnements effectués mais il apparaît que l'amélioration des conditions environnementales a indubitablement joué un rôle plus important (Gerdeaux 2004; Anneville et al. 2009). On ignore les raisons de l'effondrement survenu après 2015. Des modifications des conditions environnementales (le dérèglement climatique et ses effets sur la circulation des eaux du lac, p.ex.) ou une exploitation excessive du stock pourraient en être en partie responsables (communication personnelle de D. Jaquet).

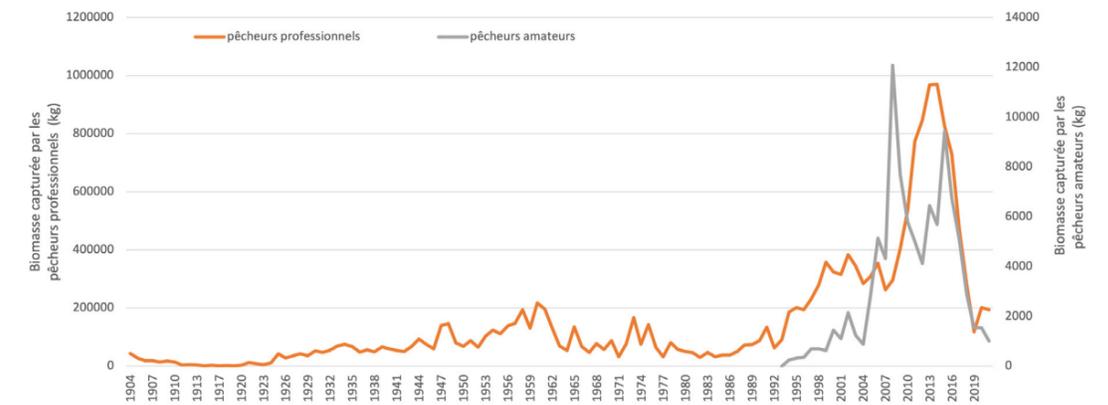


Figure 7.2.5.1: Statistiques des rendements de la pêche professionnelle dans le lac Léman (tous cantons + France) entre 1904 et 2021 ainsi que de la pêche de loisir entre 1994 et 2021. Source : canton de Vaud.

7.2.5.2 Repeuplements

Pour les opérations de repêchonnements programmées dans le cadre de la gestion halieutique du Léman, des pêches de frai sont actuellement menées dans le lac. Pour capturer les géniteurs, des filets de fond de maille de 42 à 55 mm sont installés perpendiculairement à la rive à une profondeur allant de 4 à 20 m (communication personnelle de F. Hofmann). Après massage abdominal des corégones capturés, les œufs sont incubés dans deux piscicultures (à Saint-Sulpice, dans le canton de Vaud, et à Thonon-les-Bains, en Haute-Savoie).

Après éclosion, les larves de corégones sont dans leur majorité déversées dans le lac sans être préalablement nourries. Toutefois, les gestionnaires français relâchent aussi des alevins et pré-estivaux nourris (Gerdeaux 2004). Dans la première moitié du XX^e siècle, après la disparition quasi-totale des espèces locales de corégones, les alevinages ont été principalement effectués à partir du lac de Neuchâtel (en Palée) et du lac de Bourget (en Lavaret) (Steinmann 1950; Bardel 1956). Depuis les années 1950, plus aucun déversement de corégones non originaires du Léman n'est cependant réalisé (communication personnelle de F. Hofmann).

Jusqu'à présent, le succès du repeuplement n'a pas été évalué de manière systématique dans le Léman. En 2013, la part de corégones de repeuplement dans les captures a été estimée à partir des données relatives au recrutement naturel et aux quantités déversées (Champigneulle & Caudron 2012). Les résultats suggèrent que seuls 1 à 4 % des corégones capturés proviennent des alevinages. Face à ce constat, même entaché d'incertitude, les gestionnaires ont estimé que le stock se régulait de lui-même et que les alevinages n'étaient pas nécessaires à l'exploitation halieutique des corégones. Les piscicultures ont cependant été maintenues pour perpétuer le savoir-faire en matière d'élevage du corégonne.

7.2.5.3 Recommandations pour la préservation de la diversité de corégones

Des recommandations sur la protection des espèces ainsi que sur la gestion durable des espèces de corégones dans les eaux concernées ont été formulées par les scientifiques et seront consolidées en collaboration avec la Confédération et les cantons. Ces recommandations seront intégrées ultérieurement dans les rapports pour chaque lac. En outre, un rapport de synthèse des recommandations sera publié.

7.2.6 Références bibliographiques

- Alexander, T.J., & Seehausen, O. 2021. «Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. Projet Lac synthesis report.» Kastanienbaum: EAWAG.
- Anneville, O., & Hamelet, V. 2017. «Régime alimentaire des corégones du Léman en milieu pélagique», Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne: 121–26.
- Anneville, O., Souissi, S., Molinero, J.C. & Gerdeaux, D. 2009. «Influences of human activity and climate on the stock-recruitment dynamics of whitefish, *Coregonus lavaretus*, in Lake Geneva», Fisheries Management and Ecology, 16: 492–500.
- Bardel, M. 1956. La pêche professionnelle des coregones dans les eaux françaises du Lac Léman. Bull. Fr. Piscic. (182): p. 26–36
- Champigneulle, A., & Caudron, A. 2012. «Projet franco-suisse «truite-omble-corégone» au Léman», Rapport final. Disponible sur : [www. pechehautesavoie. com/wp-content/uploads/2016/04/Rapport_Final_Salmonides_Leman. pdf](http://www.pechehautesavoie.com/wp-content/uploads/2016/04/Rapport_Final_Salmonides_Leman.pdf).(Octobre 2018).
- Cuvier, G. 1829. «Le règne animal distribué d’après son organisation, pour servir de base à l’histoire naturelle des animaux et d’introduction à l’anatomie comparée», Déterville, Paris, 2 : xv + 406 pp.
- Derruau, H., Goulon, C., Guillard, J., & Anneville, O. 2019. «Analyse retrospective de la croissance du Corégone (*Coregonus lavaretus*) du Lac Léman.» Master BE (Ecologie et Biodiversité). Thonon-les-Bains: Station INRA d’Hydrobiologie Lacustre.
- Douglas, M.R., & Brunner, P.C. 2002. «Biodiversity of Central Alpine *Coregonus* (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management», Ecological Applications, 12: 154–72.
- Fatio, V. 1890. «Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2^e Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes., Genève et Bale.»
- Gerdeaux, D. 2004. «The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva: the roles of stocking, reoligo-trophication, and climate change.» Annales Zoologici Fennici, 181–89. JSTOR.
- Hartmann, G.L. 1827. Helvetische Ichthyologie: oder ausführliche Naturgeschichte der in der Schweiz sich vorfindenden Fische (Orell, Füssli und Company).
- Hudson, A.G., Vonlanthen, P. & Seehausen, O. 2011. «Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population», Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 278: 58–66.
- Kottelat, M. 1997. «European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation.», Biologia, Bratislava, Section Zoology, 52: 1–271.
- Lesne, E., Goulon, C. & Guillard, J. 2017. «Etat des connaissances concernant les populations de perches et de féras au Léman, propositions de suivi halieutique.»
- Liechti, P. 1994. «L’état des lacs en Suisse.» Cahiers de l’environnement n° 237. Berne: Office fédéral de l’environnement, de la forêt et du paysage OFEFP.
- OFEV. 2016. «Le Léman. Qualité de l’eau du lac. Notice.» Office fédéral de l’environnement, Division Eaux, Ittingen.
- Périat, G., & Vonlanthen, P. 2014. «Etude du peuplement pisciaire du Lac Léman.» Projet Lac. Kastanienbaum: EAWAG.
- Steinmann, P. 1950. «Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil.», Schweizerische Zeitung für Hydrologie, 12: 340–491.
- Vonlanthen, P, & Périat, G. 2018. «Standardisierte Befischung Bielersee. Resultate der Erhebungen vom September 2017.» Projet Lac. Münsingen: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.

7.3 Greifen- und Pfäffikersee

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.3.1 Limnologie und Fischgemeinschaft	95
7.3.1.1 Greifensee	95
7.3.1.2 Pfäffikersee	95
7.3.2 Übersicht zur Taxonomie	96
7.3.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten	98
7.3.3.1 Greifensee-Felchen (<i>Coregonus cf. duplex</i>)	98
7.3.3.1.1 Ökologie und Morphologie	98
7.3.3.1.2 Gefährdungsstatus	99
7.3.3.2 Pfäffikersee-Felchen (<i>Coregonus cf. zuerichensis</i>)	99
7.3.3.2.1 Ökologie und Morphologie	99
7.3.3.2.2 Gefährdungsstatus	100
7.3.4 Bestimmungsschlüssel	100
7.3.5 Fischereiliche Aspekte	100
7.3.5.1 Greifensee	100
7.3.5.1.1 Fischfang	100
7.3.5.1.2 Fischbesatz	101
7.3.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	101
7.3.5.1 Pfäffikersee	102
7.3.5.1.1 Fischfang	102
7.3.5.1.2 Fischbesatz	103
7.3.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	103
7.3.6 Literaturverzeichnis	104

7.3.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 7.3.1: Übersicht zur Limnologie und der lokalen Fischgemeinschaft des Greifen- und Pfäffikersees.

See	Höhenlage [m.ü.M.]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m]	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁹ m ³]	Wassererneuerungszeit [Y]	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten	Felchenvielfalt
Greifensee	435	8.5	32	18	0.149	1.2	eutroph	k.A.	1 Art
Pfäffikersee	463	3	35	19	0.054	2.4	mesotroph	18 (13)	1 Art

7.3.1.1 Greifensee

Eigenschaften

Der Greifensee liegt auf 435 m.ü.M. im Kanton Zürich. Der See ist direkt durch die Einmündung des Aabach mit dem nahen Pfäffikersee verbunden. Die maximale Tiefe des Greifensees beträgt 32 m. Bei einer Fläche von 8.5 km² und einer durchschnittlichen Tiefe von 18 m besitzt er ein Volumen von 0.149 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 1.2 Jahre. Der Greifensee wird heute als eutropher See eingestuft (Gesamtposphor (P_{tot}) > 0.03 mg/l), wobei das Sanierungsziel des Phosphathaushalts (mesotroph, 0.025 mg/l) aktuell aufgrund der zu hohen Phosphatfrachten aus der Siedlungsentwässerung und der Landwirtschaft nicht erreicht werden kann.

Fischgemeinschaft

Die Fischartengemeinschaft des Greifensees ist bisher nicht eingehend untersucht worden. In der Fischfangstatistik des Bundes (www.fischereistatistik.ch) werden Felchen, Hechte, Egli, verschiedene Cyprinidenarten und vereinzelt Forellen ausgewiesen. Der mit Abstand wichtigste Fisch für die Angelfischerei ist das Egli. Für die Berufsfischerei sind auch Felchen wichtig. Es ist anzunehmen, dass die Fischgemeinschaft des Greifensees mit der des Pfäffikersees vergleichbar ist. Dies wäre durch die geografische Nähe und den limnologischen Ähnlichkeiten zumindest wahrscheinlich.

7.3.1.2 Pfäffikersee

Eigenschaften

Der Pfäffikersee liegt auf 463 m.ü.M. im Kanton Zürich. Die maximale Tiefe des Pfäffikersees liegt bei 35 m. Bei einer Fläche von 3 km² und einer durchschnittlichen Tiefe von 19 m besitzt er ein Volumen von 0.054 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 2.4 Jahre. Der Pfäffikersee wird heute als mesotropher See eingestuft (Gesamtposphor (P_{tot}) zwischen 0.01 und 0.03 mg/l). Im Gegensatz zum Greifensee kann das Sanierungsziel (mesotroph, 0.025 mg/l) des Phosphathaushalts eingehalten werden.

Fischgemeinschaft

Die Fischartengemeinschaft des Pfäffikersees ist bisher nicht vertieft mittels standardisierter Befischungen untersucht worden. Aufgrund der kantonalen Fischfangstatistik werden vor allem Felchen, aber auch Hechte, Egli und Rotaugen im Pfäffikersee gefangen (Hertig 2016). Dank Vernetzungsmassnahmen von Zuflüssen sind heute auch Forellen wieder häufiger im See anzutreffen. Weiter kommen nach Angaben von Hertig (2016) Alet, Karpfen, Schleie, Rotfeder, Brachse, Laube, Gründling, Zander, Sonnenbarsch, Forellenbarsch, Wels, Karausche und Groppe im Pfäffikersee vor. Damit geht man heute davon aus, dass insgesamt 18 Fischarten im Pfäffikersee leben, wovon mindestens fünf Fischarten als eingeführt klassifiziert werden können.

7.3.2 Übersicht zur Taxonomie

Fatio (1890) beschreibt für Greifen- und Pfäffikersee eine Felchenart, die er für die beiden Seen in je eine Unterart einteilt: *Coregonus asperi dispar* (22–29 KRd) resp. *Coregonus asperi sulzeri*, Nüsslin (28–32 KRd). Beide waren damals lokal unter dem Namen Albeli bekannt. Fatio zählt beide zur Felchenart *C. asperi* des Zürichsees, sieht jedoch einige abweichende Merkmale, weshalb beide je als Unterart beschreibt. Während die Pfäffiker-Albeli nach Fatio *Coregonus asperi marænooides* (Zürichsee) sehr ähnlich waren, sah Fatio bei den Greifensee-Felchen mehr Übereinstimmungen mit *C. schinzii duplex* (vgl. Kapitel Zürichsee). Aufgrund ihrer geografischen Nähe wollte Fatio die beiden Populationen jedoch nicht in zwei unterschiedliche Arten auftrennen, obwohl er anmerkte, dass die Verbindung zwischen den beiden Seen für Felchen nicht zu überwinden seien.

Steinmann (1950) bekommt für seine Studien keine Felchen aus den beiden Seen. Zu diesen Zeiten war die Eutrophierung in beiden Seen weit fortgeschritten und die Felchenbestände waren eingebrochen. Dennoch hat er aufgrund von Museumsstücken versucht, eine eigene Einteilung für die beiden Albeli zu machen. Er ordnet sie *Coregonus lavaretus* L.nat. *intermedia* oekot. *primigenius* zu.

In der Revision der Felchentaxonomie von Kottelat (1997) wird für Pfäffiker- wie auch Greifensee *C. zuerichensis* (27–39 KRd) als Felchenart angegeben. Jedoch vermerkt Kottelat die Felchenart in beiden Seen als ausgestorben. Bei der Taxonomie bezieht sich Kottelat denn auch auf Fatos Beschreibung von *C. asperi*. Kottelat ging offenbar davon aus, dass die ursprüngliche Felchenart von Greifen- und Pfäffikersee *C. asperi* (= *C. zuerichensis*) war und sie in beiden Seen ausgestorben ist. Dabei hatte er sich wohl auch auf die Notizen von Steinmann (1950) berufen. Es ist anzunehmen, dass Kottelat davon ausging, dass die heute in den beiden Seen vorkommenden Felchen aus Wiederansiedlungsmassnahmen stammen.

Genetische Untersuchungen zeigen, dass die Felchenarten, die im Greifen- und Pfäffikersee heute leben, nahe mit Felchen des Zürichsees verwandt sind (Douglas & Brunner 2002; Hudson, Vonlanthen, and Seehausen 2011). Während jedoch Douglas & Brunner (2002) davon ausgingen, dass beide Populationen am nächsten mit *C. zuerichensis* verwandt sind, zeigte Hudson, Vonlanthen, & Seehausen (2011), dass die Felchen des Pfäffikersees näher mit *C. zuerichensis* und die Greifensee-Felchen näher mit *C. duplex* verwandt sind. Interessanterweise deckt sich dies mit den Bemerkungen von Fatio (1890) (vgl. Abschnitt Fatio). Aufgrund der nahen Verwandtschaft mit den Felchenarten *C. zuerichensis* und *C. duplex* haben die Autoren die Bezeichnung «cf» (kurz für das lateinische «confer», «vergleichen mit») verwendet. Damit wird festgehalten, dass der Artstatus der Art noch unsicher ist und diese taxonomisch verglichen werden muss mit einer bereits beschriebenen Art.

Da bis heute keine Felchen genetisch untersucht wurden, die vor der Eutrophierung im Greifen- und Pfäffikersee lebten, kann nicht ausgeschlossen werden, dass die ursprünglichen Felchen in beiden Seen eigenständige Arten waren. Beiden Felchenarten wird daher die Bezeichnung «sp.» hinzugefügt (*C. sp.* «Greifensee»; *C. sp.* «Pfäffikersee»). «Sp.» (kurz für das lateinische «species») kennzeichnet potenziell neue Arten ohne Hinweis auf die mögliche Verwandtschaft und ist ein Hinweis darauf, dass der Artstatus wissenschaftlicher Klärung bedarf; entweder ist die Identifizierung noch nicht abgeschlossen oder die derzeit verfügbaren Belege und das Material reichen nicht aus, um die Exemplare den entsprechenden bekannten Taxa zuzuordnen, oder aber, das Exemplar kann noch nicht mit ausreichender Sicherheit einem eigenen neuen Taxon zugeordnet werden.

Aufgrund der starken Eutrophierung des Sees in Kombination mit Besatz von standortfremden Felchen muss davon ausgegangen werden, dass die ursprünglichen Felchenarten der beiden Seen (*C. sp.* «Greifensee»; *C. sp.* «Pfäffikersee») ausgestorben sind. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass die heutigen Felchen des Greifen- und Pfäffikersees, die eine genetische Verwandtschaft mit *C. zuerichensis* und *C. duplex* aufweisen (Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011), durch Hybridisierungen noch einen Teil des Genoms der möglichen ursprünglichen Arten besitzen (Steinmann 1950; Hertig 2016).

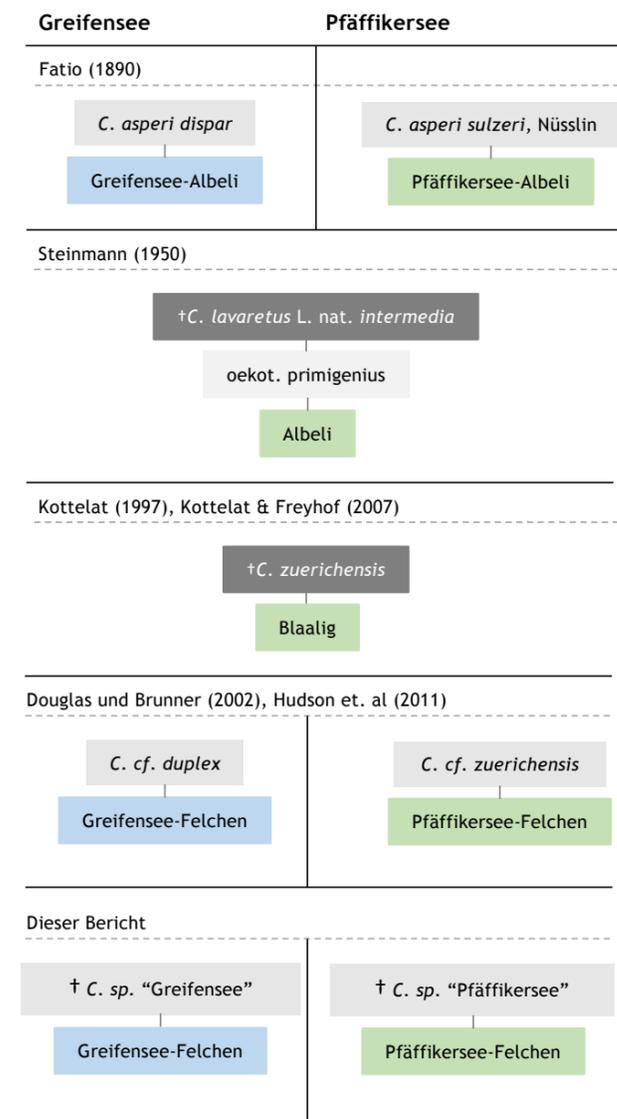


Abb. 7.3.2: Übersicht zur Taxonomie der Felchen des Greifen- und Pfäffikersees im Laufe der Zeit († = als ausgestorben klassifiziert).

7.3.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.3.3.1 Greifensee-Felchen (*Coregonus cf. duplex*)

7.3.3.1.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.3.3.1.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Populationen des Grunders (*C. duplex*) aus dem Zürichsee sowie der Greifensee-Felchen (*C. cf. duplex*) (Kottelat & Freyhof 2007; Fatio 1890; Steinmann 1950; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011).

	Zürichsee	Greifensee
Vorkommen	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	Ja	k.A.
Nahrungsspektrum	benthische Invertebraten	k.A.
Laichzeit	November-Dezember	November-Dezember
Laichhabitat	ufernah, 0-10 m	ufernah, 1-15 m
Länge mit 3y	326 mm (N = 3)	k.A.
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	28.8±2.2 (N = 20)	29.7 (N = 39)

Vorkommen

Die heutigen Felchen des Greifensees (*C. cf. duplex*) sind nahe mit den Grundern (*C. duplex*) aus dem Zürichsee verwandt. Sie stammen wahrscheinlich aus Besatzmassnahmen. Die ursprüngliche Felchenart des Greifensees (*Coregonus sp. «Greifensee»*) ist aufgrund der starken Eutrophierung des Sees in Kombination mit Besatz von standortfremden Felchen wahrscheinlich ausgestorben. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass die Greifensee-Felchen noch heute Gene der Ursprungsart besitzen (vgl. Kapitel Taxonomie).

Lebensraum

Es sind keine Angaben über den Lebensraum der Felchen des Greifensees bekannt. Von *C. duplex* ist bekannt, dass sie in Zürich- und Walensee im Herbst überwiegend zwischen 10 und 40 m gefangen werden (Alexander et al. 2017; Vonlanthen & Périat 2014).

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen von Felchen aus dem Zürichsee oder dem Greifensee liegen nicht vor. Kottelat & Freyhof (2007) beschreiben das Nahrungsspektrum von *C. duplex* mit benthischen Invertebraten.

Fortpflanzung

Die Laichzeit der Greifensee-Felchen liegt zwischen November und Dezember. Die Netze für den Laichfischfang werden hauptsächlich zwischen 1 und 15 m ausgelegt. Daher ist davon auszugehen, dass die Greifensee-Felchen hauptsächlich ufernah laichen.

Wachstum

Keine Angaben.

Kiemenreusendornen

Hudson, Vonlanthen, & Seehausen (2011) zählten bei den Greifensee-Felchen durchschnittlich 29.7 KRD (N=39). Nach Fatio (1890) lag die Anzahl Kiemenreusendornen von *C. asperi dispar* bei 22 bis 29 KRD. Die Anzahl KRD für *C. duplex* wird mit 28.6±2.2 (N=20; Zürichsee) resp. 26.2±2 (N=54; Walensee) angegeben (Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Vonlanthen et al. 2009).

7.3.3.1.2 Gefährdungsstatus

Es muss davon ausgegangen werden, dass die ursprüngliche Felchenart des Greifensees (*C. sp. «Greifensee»*) ausgestorben ist. An ihrer Stelle findet man Felchen, deren Ursprung aus standortfremden Felchenbesatz stammen und die heute mit *C. cf. duplex* gekennzeichnet sind, da sie nahe mit den Grundern (*C. duplex*) aus dem Zürichsee verwandt sind. Da die heutigen Felchen des Greifensees standortfremd sind, wird kein Gefährdungsstatus definiert.

Einschätzung Gefährdungsstatus ursprüngliche Art

C. sp. «Greifensee» ausgestorben.

Einschätzung Gefährdungsstatus heutige Art

***C. cf. duplex* kein Gefährdungsstatus definiert.**

7.3.3.2 Pfäffikersee-Felchen (*Coregonus cf. zuerichensis*)

7.3.3.2.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.3.3.2.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Populationen des Blaalig (*C. zuerichensis*) aus dem Zürichsee sowie des Pfäffikersee-Felchen (*C. cf. zuerichensis*) (Kottelat & Freyhof 2007; Fatio 1890; Steinmann 1950; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011).

	Zürichsee	Pfäffikersee
Vorkommen	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	Ja	k.A.
Nahrungsspektrum	Zooplankton	k.A.
Laichzeit	November-Dezember	Dezember
Laichhabitat	Halde, in 10-60 m Tiefe	ufernah, 3-12 m
Länge mit 3y	k.A.	k.A.
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	37 ¹ ; 33-40 (N = 18)	30.8 (N = 19)

¹Medianwert

Vorkommen

Die heutigen Felchen des Pfäffikersees (*C. cf. zuerichensis*) sind nahe mit den Blaalig (*C. zuerichensis*) aus dem Zürichsee verwandt. Sie stammen möglicherweise aus Besatzmassnahmen. Die ursprüngliche Felchenart des Pfäffikersees (*C. sp. «Pfäffikersee»*), eine Kleinfelchenart, ist in den 1940er-Jahren wahrscheinlich aufgrund einer starken Eutrophierung des Sees in Kombination mit Besatz von standortfremden Felchen ausgestorben. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass die Pfäffikersee-Felchen noch heute Gene der Ursprungsart besitzen (vgl. Kapitel Taxonomie).

Lebensraum

Es sind keine Angaben über den Lebensraum der Felchen des Pfäffikersees bekannt. Von *C. zuerichensis* ist bekannt, dass Netzfischer sie im Zürichsee in der Regel im Pelagial in Tiefen zwischen 10 und 30 m fangen.

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen von Felchen aus dem Zürichsee oder dem Pfäffikersee liegen nicht vor. Kottelat & Freyhof (2007) beschreiben das Nahrungsspektrum von *C. zuerichensis* mit Zooplankton.

Fortpflanzung

Die Laichzeit der Pfäffikersee-Felchen liegt hauptsächlich im Dezember. Die Netze für den Laichfischfang werden hauptsächlich zwischen 3 und 12 m ausgelegt. Daher ist davon auszugehen, dass die Pfäffikersee-Felchen hauptsächlich ufernah laichen.

Wachstum

Keine Angaben.

Kiemenreusendornen

Hudson, Vonlanthen, & Seehausen (2011) zählte bei den Pfäffikersee-Felchen (*C. cf. zuerichensis*) durchschnittlich 30.8 KR D (N=19). Nach Fatio (1890) lag die Anzahl KR D von *C. asperi sulzeri* bei 28 bis 32 KR D. Blasco et al. (unpubliziert) zählt für *C. zuerichensis* des Zürichsees zwischen 33 bis 40 (Median = 37, N=18) Kiemenreusendornen.

7.3.3.2.2 Gefährdungsstatus

Es muss davon ausgegangen werden, dass die ursprüngliche Felchenart des Pfäffikersees (*C. sp.* «Pfäffikersee») ausgestorben ist. An ihrer Stelle findet man Felchen, deren Ursprung aus standortfremden Felchenbesatz stammen und die heute mit *C. cf. zuerichensis* gekennzeichnet sind, da sie nahe mit den Blaalig (*C. zuerichensis*) aus dem Zürichsee verwandt sind. Da die heutigen Felchen des Pfäffikersees standortfremd sind, wird kein Gefährdungsstatus definiert.

Einschätzung Gefährdungsstatus ursprüngliche Art
***C. sp.* «Pfäffikersee» ausgestorben.**

Einschätzung Gefährdungsstatus heutige Art
***C. cf. zuerichensis* kein Gefährdungsstatus definiert.**

7.3.4 Bestimmungsschlüssel

Ein Bestimmungsschlüssel für die Felchen des Greifen- und Pfäffikersees ist nicht nötig, da aktuell jeweils bloss eine Art pro See vorkommt.

7.3.5 Fischereiliche Aspekte

7.3.5.1 Greifensee

7.3.5.1.1 Fischfang

Am Greifensee ist derzeit eine Netzfischerlizenz an einen Berufsfischer vergeben. Dieser befischt gezielt Felchen, Egli und Hecht. Die Felchen machen einen Grossteil des Fangs des Berufsfischers aus, der in den letzten Jahren zwischen 6 und 10 Tonnen lag. Die Angelfischerei fängt im Greifensee insgesamt ähnlich viel wie die Berufsfischerei. Der Gesamtfang der Angelfischer lag in den letzten Jahren zwischen 7 und 11 Tonnen. Die Angelfischer fangen aber etwas mehr Egli als der Netzfischer. Die zugelassenen Gerätschaften sind sowohl für die Angelfischerei als auch für die Netzfischerei klar reguliert. Ein standardisiertes Felchenmonitoring mit regelmässigen Auswertungen findet im Greifensee nicht statt.

Die Felchenfänge der Netz- und der Angelfischerei zeigen im Verlaufe der Zeit eine ähnliche Entwicklung (Abbildung 7.3.5.1.1). In den 1930er- und 1940er-Jahren sind die ursprünglichen Felchen im See wahrscheinlich ausgestorben (Hertig 2016; Steinmann 1950). Zucht- und Wiederansiedlungsmassnahmen waren damals wegen der schlechten Wasserqualität wenig erfolgsversprechend. Erst nachdem sich der limnologische Zustand des Sees langsam wieder besserte, konnten Felchen aus dem Zürichsee wiederangesiedelt werden (Hertig 2016). Die Fänge der Netz- und der Angelfischerei stiegen anschliessend kontinuierlich an, bis Ende der 1990er-Jahre der Höchststand erreicht wurde. Anschliessend gingen die Erträge zurück.

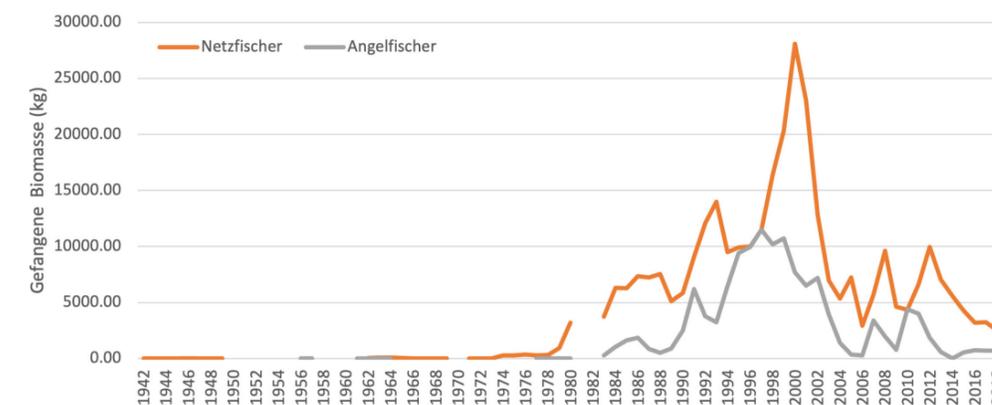


Abb. 7.3.5.1.1: Felchenertrag der Netz- und der Angelfischerei im Greifensee von 1942 bis 2019. Daten Amt für Jagd und Fischerei, Kanton Zürich.

7.3.5.1.2 Fischbesatz

Im Rahmen der Besatzbewirtschaftung wird durch den Berufsfischer Laichfischfang betrieben. Dieser findet in der Regel im Dezember statt. Dabei werden Netze mit einer Maschenweite zwischen 50 und 60 mm in einer Tiefe zwischen 1 und 15 m ausgelegt. Die gefangenen Felchen werden vor Ort gestreift. Die Eier werden anschliessend in der kantonalen Brutanstalt in Stäfa bei einer Temperatur zwischen 2°C und 6°C erbrütet. Pro Jahr werden zwischen 5 und 10 Mio. Felchen im Greifensee ausgesetzt (Abbildung 7.3.5.1.2).

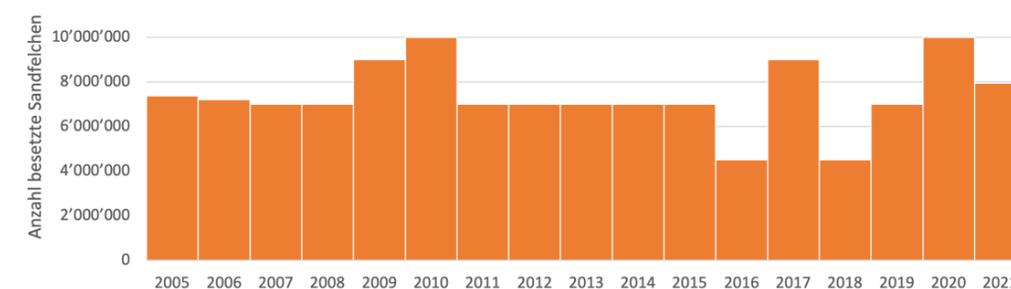


Abb. 7.3.5.1.2: Felchenbesatzzahlen des Greifensees von 2005 bis 2021 (Daten Kanton Zürich).

7.3.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.3.5.2 Pfäffikersee

7.3.5.2.1 Fischfang

Am Pfäffikersee ist derzeit für die Netzfischerei nur eine Teilzeitlizenz vergeben. Die Netzfischerei wird dabei nur für den Laichfischfang und für sogenannte Monitoringfänge im Auftrag des Kantons praktiziert (Hertig 2016). Letztere werden im Uferbereich mit Multimaschen-Netzen durchgeführt, jedoch bisher nicht in Form einer schriftlichen Berichterstattung ausgewertet (Pers. Mitteilung Werner Honold). Bis ins Jahr 2008 besass ein Berufsfischer eine Halbjahrespacht. In den letzten Jahren wurden durch die Netzfischerei zwischen ein und vier Tonnen Felchen gefangen. Die Angelfischerei fängt im Pfäffikersee insgesamt ähnlich viel wie die Netzfischerei. Der Gesamtfang der Angelfischerei lag in den letzten Jahren zwischen zwei und sieben Tonnen. Die zugelassenen Gerätschaften sind sowohl für die Angelfischerei als auch für den Netzfischerei klar reguliert.

Wie auch im Greifensee ist die ursprüngliche Felchenart (*C. sp.* «Pfäffikersee») in den 1930er- und 1940er-Jahren im See höchstwahrscheinlich ausgestorben (Hertig 2016; Steinmann 1950). Zucht- und Wiederansiedlungsmassnahmen waren damals wegen der schlechten Wasserqualität nicht erfolgreich und die Felchenfänge blieben bis Anfang der 1980er-Jahre tief. Erst nachdem sich der limnologische Zustand des Sees langsam wieder besserte, konnten Felchen aus dem Zürichsee mit Besatzmassnahmen wiederangesiedelt werden. Die Fänge der Angel- und Netzfischer stiegen anschliessend kontinuierlich an (Abbildung 7.3.5.2.1), bis Ende der 1990er-Jahre der Höchststand erreicht wurde. Anschliessend gingen die Erträge zurück. Die Felchenfänge der Netzfischer und der Angelfischer zeigen über die Zeit eine vergleichbare Entwicklung.

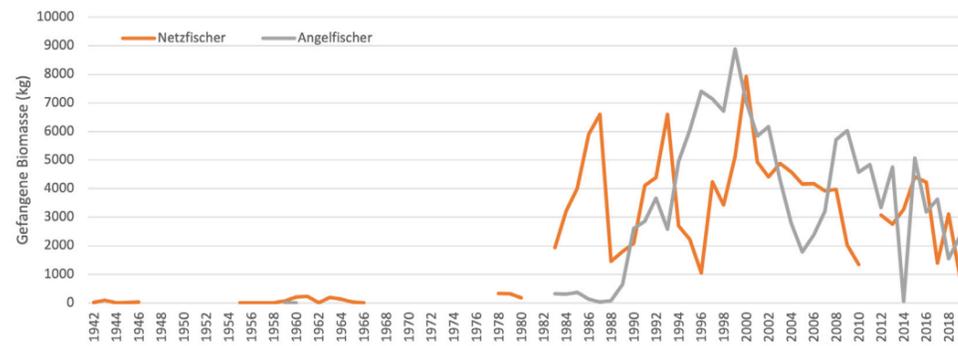


Abb. 7.3.5.2.1: Felchenertrag der Netz- und Angelfischerei im Pfäffikersee von 1942 bis 2019. Daten Amt für Jagd und Fischerei, Kanton Zürich.

7.3.5.2.2 Fischbesatz

Im Rahmen der Besatzbewirtschaftung wird durch den Netzfischer Laichfischfang betrieben. Dieser findet meistens im Dezember vor Weihnachten statt. Dabei werden Netze mit einer Maschenweite zwischen 45 mm und 60 mm in einer Tiefe zwischen 3 und 15 m ausgelegt. Die gefangenen Felchen werden vor Ort gestreift. Die Eier werden anschliessend in der kantonalen Brutanstalt in Pfäffikon bei einer Temperatur zwischen 2 °C und 7 °C erbrütet. Pro Jahr werden zwischen 4 und 10 Mio. Felchen im Pfäffikersee ausgesetzt (Abbildung 7.3.5.2.2).

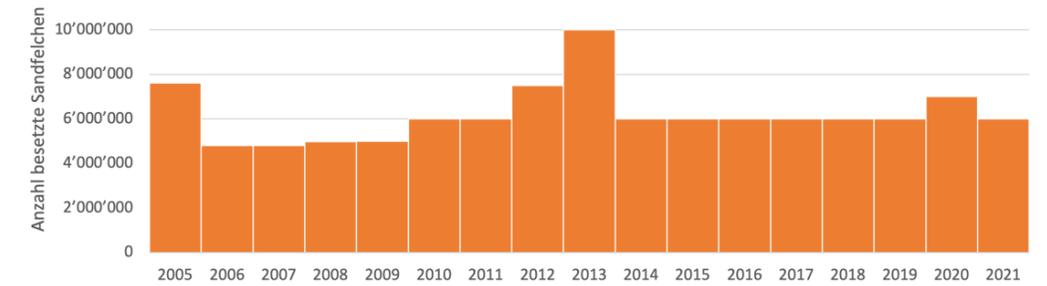


Abb. 7.3.5.2.2: Felchenbesatzzahlen des Pfäffikersees von 2005 bis 2021 (Daten Kanton Zürich).

7.3.5.2.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.3.6 Literaturverzeichnis

- Alexander, T.J., P. Vonlanthen, G. Périat, O. Selz, P.G.D. Feulner, & O. Seehausen. 2017. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischgemeinschaft im Zürichsee. In *Projet Lac. Kastanienbaum: Eawag*.
- Douglas, M. R., & P. C. Brunner. 2002. Biodiversity of Central Alpine Coregonus (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management. *Ecological Applications*, 12: 154–72.
- Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes. Genève et Bale.
- Hertig, A. 2016. Fische und Fischerei im Pfäffikersee. In *Der Pfäffikersee – Naturperle an Zürichs östlichem Agglomerationsrand und dauerhaft schützenswerter Lebensraum*. Zürich: Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich NGZH.
- Hudson, A.G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 58–66.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava, Section Zoology*, 52: 1–271.
- Kottelat, M., & J. Freyhof. 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. (Publications Kottelat).
- Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 12: 340–491.
- Vonlanthen, P., & G. Périat. 2014. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischgemeinschaft im Walensee. In edited by *Projet Lacs. Kastanienbaum: Eawag*.
- Vonlanthen, P., D. Roy, A. G. Hudson, C. T. Largiadèr, D. Bittner, & O. Seehausen. 2009. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.). *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 498–514.

7.4 Jurarandseen

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.4.1 Limnologie und Fischgemeinschaft	107
7.4.1.1 Bielersee	107
7.4.1.2 Neuenburgersee	107
7.4.1.3 Murtensee	108
7.4.2 Übersicht zur Taxonomie	108
7.4.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten	112
7.4.3.1 Palée (<i>Coregonus palaea</i> , Cuvier 1829)	112
7.4.3.1.1 Ökologie und Morphologie	112
7.4.3.1.2 Gefährdungsstatus	113
7.4.3.2 Bieler Bondelle (<i>Coregonus confusus</i> , Goll 1883)	114
7.4.3.2.1 Ökologie und Morphologie	114
7.4.3.2.2 Gefährdungsstatus	115
7.4.3.3 Neuenburger Bondelle (<i>Coregonus candidus</i> , Fatio 1885)	116
7.4.3.3.1 Ökologie und Morphologie	116
7.4.3.3.2 Gefährdungsstatus	117
7.4.3.4 Brienzlig (<i>Coregonus albellus</i> , Fatio 1890)	118
7.4.3.4.1 Ökologie	118
7.4.3.4.2 Gefährdungsstatus	119
7.4.3.5 Kropfer (<i>Coregonus profundus</i> , Selz, Dönz, Vonlanthen, Seehausen 2020)	120
7.4.3.5.1 Ökologie	120
7.4.3.5.2 Gefährdungsstatus	121
7.4.4 Bestimmungsschlüssel	122
7.4.4.1 Bestimmung im Feld	122
7.4.4.2 Bestimmung nach morphologischen und meristischen Merkmalen	122
7.4.5 Fischereiliche Aspekte	123
7.4.5.1 Neuenburgersee	123
7.4.5.1.1 Fischfang	123
7.4.5.1.2 Fischbesatz	124
7.4.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenvielfalt	124
7.4.5.2 Murtensee	124
7.4.5.2.1 Fischfang	124
7.4.5.2.2 Fischbesatz	125
7.4.5.2.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenvielfalt	125
7.4.5.3 Bielersee	126
7.4.5.3.1 Fischfang	126
7.4.5.3.2 Fischbesatz	126
7.4.5.3.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenvielfalt	127
7.4.6 Literaturverzeichnis	128

7.4.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 74.1: Übersicht zur Limnologie und der lokalen Fischgemeinschaft der Jurarandseen (Alexander & Seehausen 2020; GBL 2016; Vonlanthen & Periat 2013, 2018; Vonlanthen et al. 2015).

See	Höhenlage [m.ü.M.]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m]	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁹ m ³]	Wassererneuerungszeit [y]	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten	Felchenvielfalt
Murtensee	429	22.7	45	23	0.5	1.5	mesotroph	23 (19) Arten; Rotaugensee	1 Art
Neuenburgersee	429	215	153	64	13.9	8.2	oligotroph	26 (22) Arten; Eglisee	2 Arten
Bielersee	429	37.8	74	29	1.1	54 Tage	mesotroph	28 (22) Arten; Eglisee	4 Arten

7.4.1.1 Bielersee

Eigenschaften

Der Bielersee liegt auf 429 m.ü.M. in den Kantonen Bern und Neuenburg (GBL 2016; Vonlanthen & Periat 2018). Seine maximale Tiefe liegt bei 74 m. Bei einer Fläche von 37.8 km² und einer durchschnittlichen Tiefe von 29 m besitzt er ein Volumen von 1.1 x 10⁹ m³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 54 Tage. Das ist im Vergleich mit anderen grossen Voralpenseen sehr kurz. Der Bielersee wird heute als mesotropher See eingestuft (Gesamtphosphor (P_{tot}) zwischen 0.01 und 0.03 mg/l).

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft gilt der Bielersee als Eglisee (Vonlanthen & Periat 2018). Die Häufigkeit der Egli ist insbesondere auch durch ihr Vorkommen im Pelagial zurückzuführen. Neben den Egli kommen auch Felchen und Rotaugen häufig vor. Von 28 Fischarten, die im Bielersee vorkommen, gelten deren 22 als einheimisch (Alexander & Seehausen 2020). Das heisst, dass sechs Fischarten in den See eingeführt wurden.

7.4.1.2 Neuenburgersee

Eigenschaften

Der Neuenburgersee liegt auf 429 m.ü.M (Vaud 2016) in den Kantonen Neuenburg, Waadt, Bern und Freiburg. Seine maximale Tiefe liegt bei 153 m. Bei einer Fläche von 215 km² und einer durchschnittlichen Tiefe von 64 m besitzt er ein Volumen von 13.9 x 10⁹ m³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 8.2 Jahre. Das ist im Vergleich mit anderen grossen Voralpenseen sehr lang. Der Neuenburgersee ist der grösste Binnensee der Schweiz. Er wird heute als oligotropher See eingestuft (P_{tot} < 0.01 mg/l). In einzelnen Jahren, zum Beispiel im Jahr 2016, kann der See auch einen mesotrophen Zustand aufweisen (0.01 < P_{tot} < 0.03 mg/l).

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft gilt der Neuenburgersee als Eglisee (Périal & Vonlanthen 2013). Die Häufigkeit der Egli ist insbesondere auch durch ihr Vorkommen im Pelagial zurückzuführen. Neben den Egli kommen auch Felchen und Rotaugen häufig vor. Von 26 Fischarten, die im Neuenburgersee vorkommen, gelten deren 22 als einheimisch (Alexander & Seehausen 2020). Das heisst, dass vier Fischarten in den See eingeführt wurden. Grundsätzlich ist die Fischartenzusammensetzung von Bieler- und Neuenburgersee sehr ähnlich.

7.4.1.3 Murtensee

Eigenschaften

Der Murtensee liegt auf 429 m.ü.M. in den Kantonen Waadt und Freiburg. Seine maximale Tiefe liegt bei 45 m. Bei einer Fläche von 22.7 km² und einer durchschnittlichen Tiefe von 23 m besitzt er ein Volumen von 0.5 x 109 m³. Die Wassernerneuerungszeit beträgt 1.5 Jahre. Das ist im Vergleich mit anderen grossen Voralpenseen mässig lang. Der Murtensee wird heute als mesotropher See eingestuft (Gesamtphosphor (P_{tot}) zwischen 0.01 und 0.03 mg/l). In einzelnen Jahren, zum Beispiel im Jahr 2018, erreicht der Murtensee einen eutrophen Zustand (P_{tot} > 0.03 mg/l).

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft gilt der Murtensee als Rotaugensee (Périat 2013). Rotaugen sind im See die häufigste Fischart. Daneben sind Egli, Rotfedern oder Zander häufig. Von 23 Fischarten, die im Murtensee vorkommen, gelten deren 19 als einheimisch (Alexander & Seehausen 2020). Das heisst, dass vier Fischarten in den See eingeführt wurden. Die Fischartenzusammensetzung des Murtensees unterscheidet sich markant von jener des Bieler- und Neuenburgersees.

7.4.2 Übersicht zur Taxonomie

Bei Hartmann (1827) in der «Helvetischen Ichthyologie» werden die Felchen der drei Seen noch nicht genauer beschrieben. Erwähnt werden das Palée («Blaufelchen», *Salmo wartmanni*) aus dem Neuenburgersee und das Palaye («grosse Maräne», *Salmo maraena*), damals im Murten- und Neuenburgersee bekannt. Der umgangssprachliche Name Bondelle wird im frühen 19. Jahrhundert an Bieler- und Neuenburgersee mit der «Rothforelle» (*Salmo salvelinus*) in Verbindung gebracht (Hartmann 1827). Heute wird diese Fischart als Seesaibling (*Salvelinus alpinus*) bezeichnet.

Fatio (1885) bringt den Namen Bondelle erstmals mit einer Felchenart in Verbindung. Seine Artbeschreibungen der Felchen aus dem Bieler-, Neuenburger- und Murtensee, die damals neu auch die Kiemenreusendornen (KRD) berücksichtigten, war 1885 noch sehr vage gehalten. Es fiel ihm vorerst sichtlich schwer, einige Felchen Individuen klar einer Art zuzuweisen. Im Jahr 1887 erhielt Fatio die entscheidenden Hinweise in Form von drei Felchen, um seine Artbeschreibungen zu vollenden (Fatio 1890). Für Fatio war von nun an klar, dass es im Bielersee zwei Arten gibt, die «bastardisieren» (hybridisieren). Er beschrieb zwei Arten: *Coregonus schinzii palaea* (ugs. Palée, Palchen, 22–28 KRD) und *Coregonus exiguus bondella* (ugs. Bondelle, Pfärrit, 34–39 KRD). Den Hybriden aus den beiden beschrieben Arten bezeichnet Fatio als «confusus»-Form. Dieser Form ordnet Fatio die umgangssprachlichen Namen Bräter oder Balch-Pfärrit zu. Die zwei Felchenarten des Bieler- und Neuenburgersees sind für Fatio grundsätzlich die gleichen Arten, jedoch unterschiedliche Populationen. Darum geht er davon aus, dass die beiden Arten auch im Neuenburgersee hybridisieren. Hier ordnet er die umgangssprachlichen Namen Petite Palée, Petite Féra und Gibbion den Hybriden zu. Die Artenzusammensetzung des Murtensees wird durch Fatio anders eingeschätzt. Hier sieht er drei Arten, das Pfärrig (*Coregonus wartmanni confusus*; 33–38 KRD), das Férit oder Kropfer (*Coregonus exiguus feritus*; KRD 35–38) und das schon erwähnte Palée (*Coregonus schinzii palaea*). Für Fatio besitzen die «confusus»-Formen des Bielersees gewisse Analogien mit *C. confusus* aus dem Murtensee. Das ergibt sich nach Fatio jedoch aus der Hybridisierung von *Dispersus*- und *Balleus*-Typen (*C. bondella* resp. *C. palaea*). Ebenfalls erwähnt Fatio, dass sie allenfalls auch durch Zuwanderung aus dem Thunersee stammen könnten, da nach der Juragewässerkorrektion von 1868 bis 1891 die Aare via dem Hagneckkanal direkt in den Bielersee mündete. Die «confusus»-Typen des Neuenburgersees erwähnt Fatio nur am Rande. Möglicherweise lagen hier zu wenige Fische vor.

Trotz Durchsicht der Originalsammlung von Fatio fällt es Steinmann (1950) schwer, die Arteneinteilung von Fatio nachzuvollziehen. Allerdings findet Steinmann die als «confusus» bezeichneten alten Stücke aus der Sammlung von Fatio und erkennt in ihnen ebenfalls die Übergangsformen, die Fatio beschrieb. Eine weitere bemerkenswerte Äusserung Steinmanns ist der Fang von zwei Felchen aus dem Jahr 1942, die er – würden sie aus dem Thunersee stammen – dem «Brienzzig» zugeordnet hätte (je 39 und 40 KRD). So aber klassifiziert er die Fische als Bielersee-Bondelle mit einer ausserordentlich hohen Anzahl von Kiemenreusendornen. Die Felchen des Bieler- und Neuenburgersees teilt Steinmann in zwei seiner Ökotypen ein. Einerseits erkannte Steinmann ein Grossfelchen, das Palée (*Coregonus lavaretus* L. nat. *jurassica*, oekot. *primigenius*), mit Laichzeit zwischen Mitte und Ende Dezember (19–32 KRD). Andererseits das Bondelle (*Coregonus lavaretus* L. nat. *jurassica*, oekot. *nasus*), etwas früher laichend und mit Tendenz zu Zwergwüchsigkeit (26–35 KRD). Mit der Revision der Felchentaxonomie von Kottelat (1997) werden erstmals nach Steinmann die Felchen wieder in Arten statt Ökotypen eingeteilt. Seine Artbeschreibungen basieren auf den Arbeiten von Fatio (1890), Dottrens & Quartier (1949) und Rufli (1978). Zudem zeigt im Jahr 1999 eine genetische Untersuchung, dass sich das Bieler-Bondelle vom Neuenburger-Bondelle unterscheidet (Douglas,

Brunner, & Bernatchez 1999). Dies wurde kürzlich mit genomischen Daten nochmals bestätigt (De-Kayne et al. 2022). Unter Einbezug der neuen Daten revidieren Kottelat & Freyhof (2007) die Felchentaxonomie der Jurarandseen und bezeichnen nun das Bieler-Bondelle als *C. confusus* (KRD 33–38). Bei der Erstbeschreibung der Art berufen sie sich auf Fatio (1890). Wie bereits beschrieben, verwendete Fatio damals jedoch den Begriff «confusus» für Hybriden des Bielersees, für Fatio kam die Art *C. wartmanni confusus* ausschliesslich im Murtensee vor. Als zweite Felchenart beschreibt Kottelat (1997) das Palée (*C. palaea*) für den Bielersee (KRD 22–32).

Grundsätzlich ist es bis heute bei den Artbeschreibungen von Kottelat & Freyhof (2007) geblieben. Basierend auf den ursprünglichen Beschreibungen von Fatio (1885, 1890) muss jedoch davon ausgegangen werden, dass in jedem See drei Arten vorkamen; im Murtensee *C. restrictus*, *C. palaea* und *C. cf. candidus*, im Neuenburgersee *C. cf. restrictus*, *C. palaea* und *C. candidus* und im Bielersee *C. cf. restrictus*, *C. palaea* und *C. confusus*.

Im Murtensee sind alle drei Arten (*C. restrictus*, *C. palaea* und *C. cf. candidus*) ausgestorben. *C. palaea* kommt heute wieder im Murtensee vor, wurde aber durch Besatz aus dem Neuenburgersee eingeführt. Der Artstatus von *C. cf. candidus* kann durch morphologische Untersuchungen nicht mehr geklärt werden, da keine Museumsexemplare aus dem Murtensee existieren. Dasselbe gilt für *C. cf. restrictus* aus dem Bieler- und Neuenburgersee. Ist die Bestimmung einer Art unsicher, jedoch deren Zugehörigkeit zu einer bereits beschriebenen Art wahrscheinlich, steht zwischen dem Gattungs- und Artnamen «cf.» (von lateinisch *confer* «vergleiche, bringe zusammen, man vergleiche»). Damit wird festgehalten, dass der Artstatus der Art unsicher ist und diese taxonomisch verglichen werden muss mit einer bereits beschriebenen Art. Im Neuenburgersee kommen zwei Arten heute noch vor (*C. palaea* und *C. candidus*) und eine Art (*C. cf. restrictus*) ist ausgestorben. Im Bielersee kommen zwei Arten heute noch vor (*C. palaea* und *C. confusus*) und eine Art (*C. cf. restrictus*) ist ausgestorben.

Zudem haben genetische und morphologische Analysen den Nachweis erbringen können, dass Brienzzig (*C. albellus*) und Kropfer (*C. fatioi*) im Bielersee vorkommen (Bittner 2009; Selz et al. 2020). Vor allem beim Brienzzig ist davon auszugehen, dass es sich um eine stabile Population handelt. Sie sind auch den lokalen Fischern schon länger bekannt. Man geht heute davon aus, dass die Fische nach der Umleitung der Aare in den Bielersee (Juragewässerkorrektion zwischen 1868 und 1891) vom Thunersee abwanderten. Interessant ist, dass bereits Steinmann den Brienzzig erwähnt, sich aber offenbar noch nicht vorstellen konnte, dass der Brienzzig natürlicherweise einwanderte. Jedoch erwähnt schon Fatio, dass Felchen aus dem Thunersee über die Aare in den Bielersee gelangten. Es ist daher nicht auszuschliessen, dass Brienzzig und Kropfer schon seit längerer Zeit im Bielersee vorkommen. Denkbar ist auch, dass die beiden Arten über Besatz in den Bielersee gelangten, da Besatz mit standortfremden Fischarten in den Schweizer Gewässern bis zum Verbot auf Bundesebene im Jahr 1991 (BGF 61b) häufig vorkam. Ein solcher Fremdbesatz ist jedoch bei kleinwüchsigen und wirtschaftlich weniger relevanten Arten wie Kropfer und Brienzzig eher unwahrscheinlich.

Bielensee

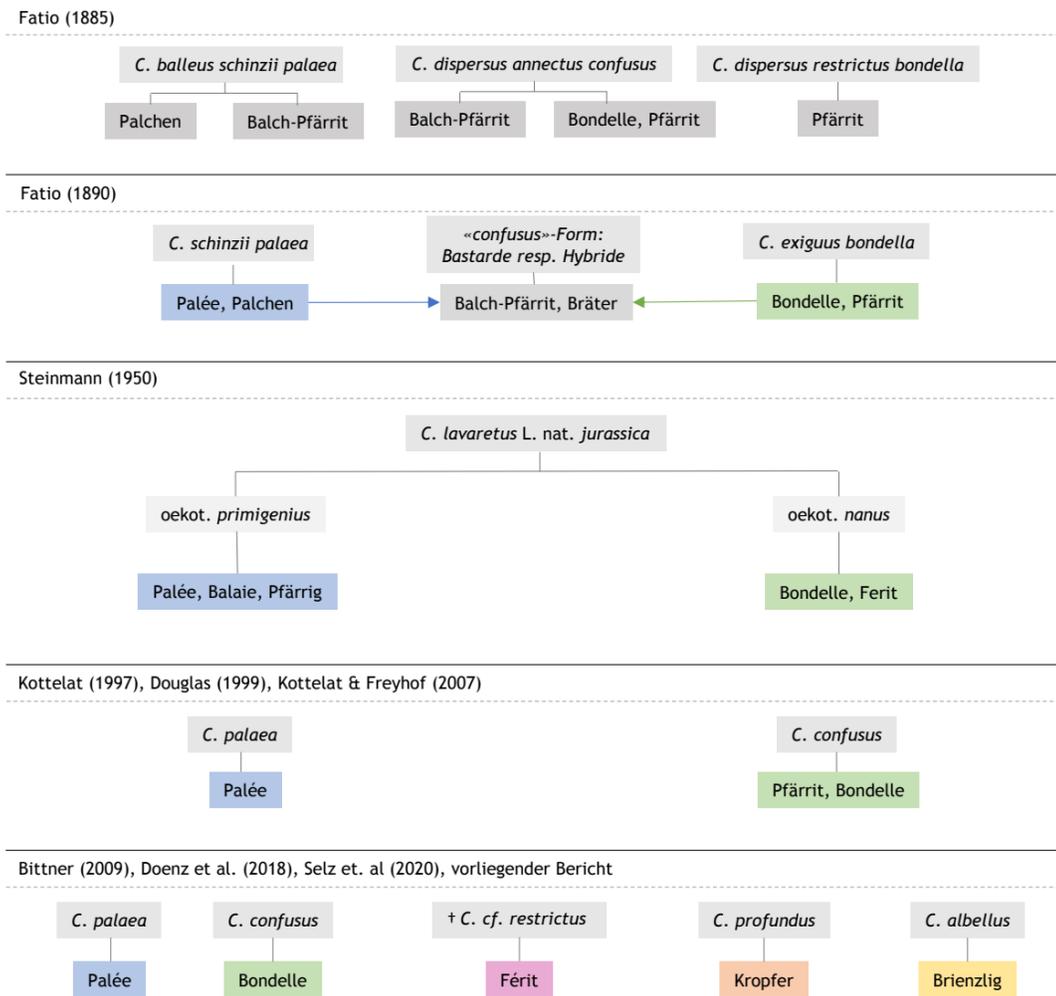


Abb. 7.4.2.1: Übersicht zur Taxonomie der Bielensee-Felchen im Laufe der Zeit († = als ausgestorben klassifiziert).

Neuenburgersee

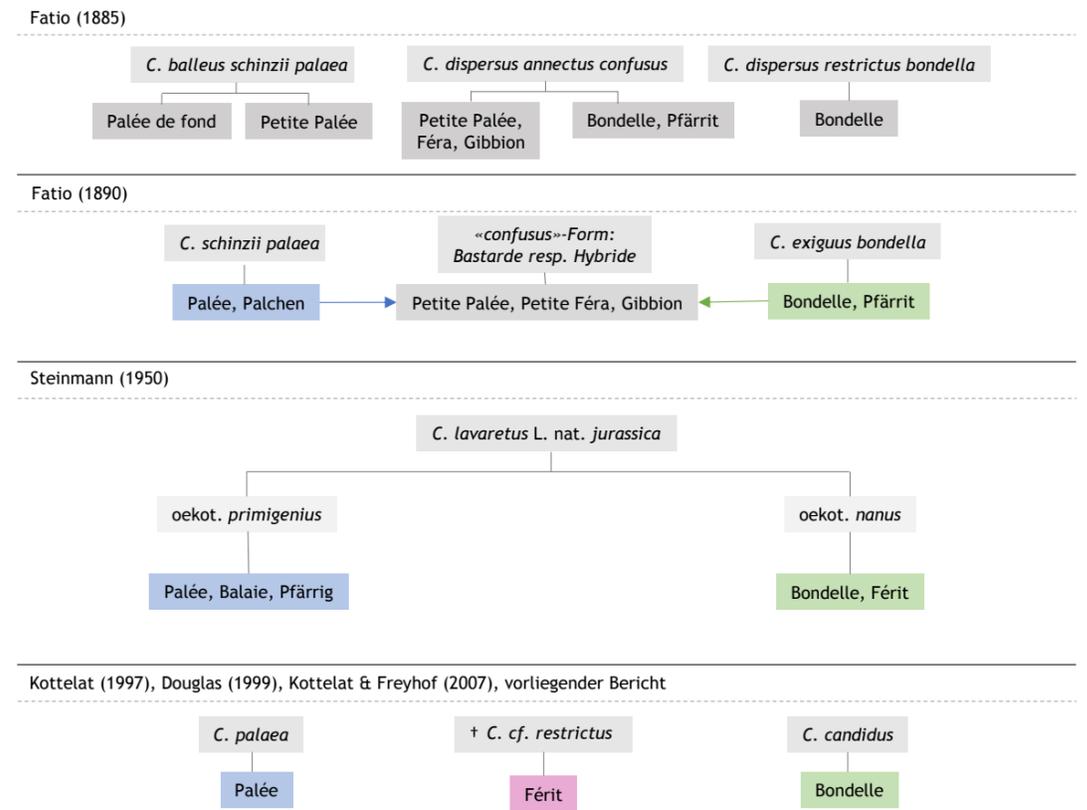


Abb. 7.4.2.2: Übersicht zur Taxonomie der Neuenburgersee-Felchen im Laufe der Zeit († = als ausgestorben klassifiziert).

Murtensee

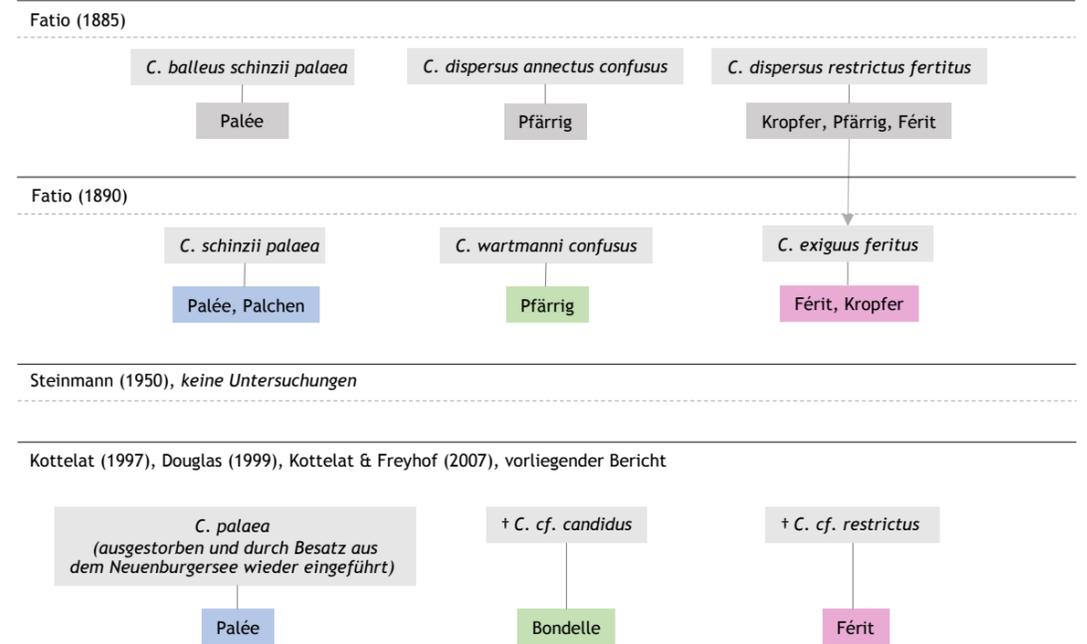


Abb. 7.4.2.3: Übersicht zur Taxonomie der Murtensee-Felchen im Laufe der Zeit († = als ausgestorben klassifiziert).

7.4.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.4.3.1 Palée (*Coregonus palaea*, Cuvier 1829)



Abb. 7.4.3.1: Ein Palée aus dem Neuenburgersee.

7.4.3.1.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.4.3.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Populationen des Palée (*C. palaea*) aus dem Bieler- und Neuenburgersee (Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Kirchhofer & Breitenstein 2004; Ruffli 1978, 1979; Kottelat & Freyhof 2007; Fatio 1890; Kirchhofer, Breitenstein, & Flück 2015; Büttiker 2014; Vonlanthen 2009; Nusslé 2022).

	Bielersee	Neuenburgersee	Murtensee
Vorkommen	Ja	Ja	Ja*
Einheimisch	Ja	Ja	Ja
Endemisch	endemisch		
Nahrungsspektrum	v.a. Zooplankton	v.a. Zooplankton	k.A.
Laichzeit	November-Dezember	Dezember	November-Dezember
Laichhabitat	ufernah	0-10 m	ufernah
Länge mit 3y	290 mm	332 - 352 mm	357 mm
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	22-30	27.5±1.58 (N = 26)	22-32

* Im Murtensee ist die Art lokal ausgestorben (Vonlanthen et al. 2012) und durch Besatz aus dem Neuenburgersee wieder eingeführt worden.

Vorkommen

Die Palée (*C. palaea*) kommen natürlicherweise im Bieler-, Neuenburger- und Murtensee vor. Die Art ist somit endemisch in diesem Seensystem. Im Murtensee ist die Art lokal ausgestorben (Vonlanthen et al. 2012) und ist durch Besatz aus dem Neuenburgersee wieder eingeführt worden. Palée wurden im Verlauf der Zeit in verschiedenen Seensystemen eingesetzt. Bekannt sind der Genfersee, Gerundensee (VS), les lacs de Joux et Brenet (VD) und Lac des Brenets (NE) in der Schweiz sowie Lac Chalain, Lac Saint-Point und Lac Rémorey in Frankreich (Fatio 1885; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011).

Lebensraum

Es sind keine verlässlichen Angaben über den Lebensraum der Palée aus der Literatur bekannt. Aufgrund von Beobachtungen von Angel- und Netzfischern wird angenommen, dass die Palée je nach Jahreszeit und Nahrungsvfügbarkeit im Pelagial leben oder in Seegrundnähe entlang der Halde in Ufernähe vorkommen. In den kühlen Wintermonaten können sie auch ufernah in geringen Tiefen gefangen werden.

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen zeigen, dass sich Palée und Bondelle im Bieler- und Neuenburgersee hauptsächlich von Zooplankton ernähren (Ruffli 1979; Bargetzi 1960). Dies gilt sowohl für Jungfische als auch für adulte Tiere. Der Anteil benthischer Nahrung bei adulten Palée ist eher gering. Je nach Saison werden aber beispielsweise Zuckmückenlarven gefressen (Luu 1980). Mit dem Aufkommen der Quaggamuschel dienen auch diese als Nahrung (pers. Mitteilung R. Berger/A. Hertig).

Fortpflanzung

Die Palée laichen im Bielersee zwischen November und Dezember (Kirchhofer & Breitenstein 2004; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011). An seichten Stellen kann es vorkommen, dass bis in den Februar gelaicht wird. Im Neuenburgersee laichen sie vorwiegend im Dezember (pers. Auskunft R. Berger) in Tiefen zwischen 0 und 10 m (Mercier 1983; Vonlanthen et al. 2009). Aus dem Murtensee liegen uns diesbezüglich keine Studien vor. Aufgrund von Erfahrungen kann davon ausgegangen werden, dass die Palée hier ein ähnliches Verhalten zeigen (pers. Auskunft M. Pompini).

Wachstum

Ruffli (1979) schätzt die Länge mit drei Jahren der Bielersee-Palée auf 29 cm. Die Anzahl untersuchter Fische (n) kann nicht aus der Arbeit entnommen werden, kann aber als ausreichend eingestuft werden. Ruffli konnte grundsätzlich mit einem grossen Datensatz arbeiten. Diese Daten sind jedoch nicht genetisch abgesichert. Die Palée des Neuenburgersees sind im Alter von drei Jahren zwischen 332 und 352 mm lang (Büttiker 2014; Nusslé 2018–2022). Im Murtensee erreichen die Palée mit drei Jahren eine mittlere Länge von 357 mm (Kirchhofer, Breitenstein, & Flück 2015). Seit Mitte der 1980er-Jahre geht das Wachstum der Bielerseefelchen im Zuge der Reoligotrophierung deutlich zurück (Kirchhofer, Breitenstein, & Vonlanthen 2021). Die Daten von Ruffli (1979) zeigen jedoch auch, dass Ende der 1960er-Jahren das Wachstum von Palée und Bondelle tiefer war als heute. Ruffli verweist zudem auf Dottrens & Quartier (1949), die ein noch geringeres Wachstum bei den beiden Arten festgestellt hatten.

Kiemenreusendornen

Hudson, Vonlanthen, & Seehausen (2011) verortet die Anzahl Kiemenreusendornen der Bielerseepopulation zwischen 25 und 30 KRd. Ruffli (1978) zählte am Bielersee durchschnittlich 30.3 KRd für Individuen mit Totallängen zwischen 280 bis 319 mm (N = 40). Kirchhofer, Breitenstein, & Vonlanthen (2021) verortet für den Palée beim 35-jährigen Felchenroutineprogramm am Bielersee einen Bereich von 30 oder weniger KRd. Detailliertere Daten liegen von der Population vom Neuenburgersee vor. Der Mittelwert liegt während der Laichzeit in 2 m Tiefe gefangenen Palée bei 27.5 (Standardabweichung = 1.58, n = 26) (Vonlanthen 2009). Eine genetische Artbestimmung liegt für diese Daten nur für den Neuenburgersee vor.

7.4.3.1.2 Gefährdungsstatus

Palée (*C. palaea*) sind im Bielersee eher selten anzutreffen, kommen aber im Neuenburgersee und im Murtensee häufig vor. Aufgrund der kleinen Populationsgrösse sind die Palée im Bielersee anfällig auf lokale Veränderungen der Umweltbedingungen. Ausserdem können negative Auswirkungen durch die Fischerei und die Bewirtschaftung (Besatz) nicht ausgeschlossen werden.

Der Gefährdungsstatus des Palée wird aufgrund der IUCN-Kriterien B1ab(iii, v) und B2ab(iii, v) als «stark gefährdet» eingeschätzt. Die kantonalen Fischereiverwaltungen stufen den Gefährdungsstatus tiefer ein, d.h. sie beurteilen die Gefährdung des Palée als «gefährdet».

B1ab(iii, v) und B2ab(iii, v): Die geografische Verbreitung entsprechend dem Verbreitungsgebiet (B1) ist weniger als 5000 km² respektive das effektiv besiedelte Gebiet ist weniger als 500 km² (B2) und Schätzungen weisen auf mindestens zwei der Punkte a-c hin: a) Starke räumliche Fragmentierung oder nur ein bekannter Fundort b) Ein sich fortsetzender beobachteter, abgeleiteter oder projizierter Rückgang einer der folgenden Parameter: (iii) Fläche, Ausdehnung oder Qualität des Habitats und (v) Anzahl fortpflanzungsfähiger Individuen.

Einschätzung Gefährdungsstatus stark gefährdet (EN)

7.4.3.2 Bieler Bondelle (*Coregonus confusus*, Goll 1883)



Abb. 7.4.3.2: Bild eines Bondelle, das im Bielersee gefangen wurde.

7.4.3.2.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.4.3.2: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale des Bondelles (*C. confusus*) aus dem Bielersee (Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Kirchhofer & Breitenstein 2004; Rufli 1978, 1979; Vonlanthen 2009).

	Bielersee	Neuenburgersee	Murtensee
Vorkommen	Ja	Nein	Nein
Einheimisch	Ja		
Endemisch	Ja		
Nahrungsspektrum	v.a. Zooplankton		
Laichzeit	Dezember-Mitte Januar		
Laichhabitat	Halde (mehrheitlich 15-30 m)		
Länge mit 3y	280 mm		
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	31-35		

Vorkommen

Das Bondelle (*C. confusus*) kommt natürlicherweise nur im Bielersee vor. Es handelt sich folglich um eine endemische Art des Bielersees.

Lebensraum

Es sind keine verlässlichen Angaben über den Lebensraum der Bondelle bekannt. Standardisierte Befischungen im Herbst zeigen, dass die Bondelle des Bielersees während dieser Zeit zwischen 2 und 36 m im Pelagial aber auch in Grundnähe aufhalten (Vonlanthen & Periat 2018). Angelfischer und Netzfischer fangen sie je nach Saison aber auch deutlich tiefer.

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen zeigen, dass sich die Bondelle hauptsächlich von Zooplankton ernähren (Rufli 1979). Häufig wurden *Daphnien* und *Leptodora* gefunden. Ausserdem werden weniger häufig auch *Bosmina* und *Cyclops* erbeutet. Je nach Saison und Verfügbarkeit von Zooplankton werden aber auch andere Nährtiefe (z.B. Zuckmückenlarven oder neuerdings kleine Quaggamuscheln, vgl. Palée) genutzt.

Fortpflanzung

Das Bondelle laicht im Bielersee ab Dezember, etwas später als das Palée (Kirchhofer & Breitenstein 2004; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011). Angelfischer fangen aber bis in den Februar ab und zu laichreife Bondelle. Das Bondelle laicht vorwiegend in einer Tiefe zwischen 15 und 30 m (pers. Auskunft D. Bernet).

Wachstum

Rufli (1979) schätzt die Länge mit drei Jahren der Bondelle auf 280 mm. Die Anzahl untersuchte Fische kann nicht aus der Arbeit gelesen werden. Seine Arbeiten waren jedoch sehr umfangreich, aus diesem Grund kann davon ausgegangen werden, dass viele Tiere untersucht wurden. Somit ist die Wachstumsrate des Bondelle im Vergleich zum Palée etwas geringer. Daten mit genetisch abgesicherter Artbestimmung liegen zum heutigen Zeitpunkt nicht vor. Seit Mitte der 1980er-Jahre geht das Wachstum der Bielerseefelchen im Zuge der Reoligotrophierung deutlich zurück (Kirchhofer, Breitenstein, & Vonlanthen 2021). Die Daten von Rufli (1979) zeigen jedoch auch, dass Ende der 1960er-Jahre das Wachstum von Palée und Bondelle tiefer war als heute. Rufli verweist zudem auf Dottrens & Quartier (1949), die ein noch geringeres Wachstum bei den beiden Arten festgestellt hatten.

Kiemenreusendornen

Hudson, Vonlanthen, & Seehausen (2011) verortet die Anzahl Kiemenreusendornen der Bielerseepopulation zwischen 31 und 35 KRD. Detaillierte Daten können der Arbeit jedoch nicht entnommen werden. Rufli (1978) zählte durchschnittlich 34.3 KRD für Individuen mit Totallängen zwischen 280 bis 319 mm (N = 231). Bittner hat alte Proben genetisch zugewiesen und beobachtet für die genetisch identifizierten Bondelle vergleichbare Werte (Bittner, nicht publiziert).

7.4.3.2.2 Gefährdungsstatus

Das Bieler Bondelle (*C. confusus*) kommt im Bielersee häufig vor. Die Art macht den Grossteil der Angler- und Netzfischerfänge aus. Die Art wird auch intensiv durch Besatzmassnahmen bewirtschaftet. Die fischereiliche Bedeutung des Bondelle ist demnach als hoch einzustufen. Aufgrund seiner auf den Bielersee begrenzten Ausbreitung ist die Bondelle anfällig auf lokale Veränderungen der Umweltbedingungen. Ausserdem können negative Auswirkungen durch die Fischerei und die Bewirtschaftung (Besatz) nicht ausgeschlossen werden. Es liegen für das Bieler Bondelle umfangreiche populationsbiologische Informationen vor (Kirchhofer, Breitenstein, & Vonlanthen 2021), die für die Einschätzung des Gefährdungsstatus einbezogen werden konnten.

Der Gefährdungsstatus der Bieler Bondelle wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.4.3.3 Neuenburger Bondelle (*Coregonus candidus*, Fatio 1885)



Abb. 7.4.3.3: Bild eines Bondelle, das im Neuenburgersee gefangen wurde.

7.4.3.3.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.4.3.3: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale des Bondelles (*C. candidus*) aus dem Neuenburgersee (Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Kottelat & Freyhof 2007; Büttiker 2014; Vonlanthen 2009; Nusslé 2022).

	Bielersee	Neuenburgersee	Murtensee
Vorkommen	Nein	Ja	Ja*
Einheimisch		Ja	Ja
Endemisch		Ja	Ja
Nahrungsspektrum		v.a. Zooplankton	
Laichzeit		Januar-Februar	
Laichhabitat		Sand, Feinsediment	
Länge mit 3y		267 - 275 mm	
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)		32.4±2.1 (N = 30)	

* Im Murtensee ist die Art lokal ausgestorben (Vonlanthen et al. 2012).

Vorkommen

Das Neuenburger Bondelle (*C. candidus*) kommt natürlicherweise im Neuenburger und Murtensee vor. Es ist endemisch in beiden Seen. Im Murtensee ist die Art lokal ausgestorben (Vonlanthen et al. 2012).

Lebensraum

Es sind keine verlässlichen Angaben über den Lebensraum des Bondelles bekannt. Netzfischer fischen die Art hauptsächlich im Pelagial und je nach Saison auch auf der Halde. Vereinzelt wurden sie aber auch schon bis in eine Tiefe von 130 m gefangen.

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen von Rufli (1979) zeigten, dass sich das Bieler Bondelle (*C. confusus*) hauptsächlich von Zooplankton ernährt. Ob dies auch auf die Neuenburger Bondelle zutrifft, ist nicht bekannt.

Fortpflanzung

Die Bondelle laichen im Neuenburgersee von Januar bis Februar (pers. Auskunft R. Berger). Die Laichtiefe liegt zwischen 60 m und 150 m. Bemerkenswert ist, dass in Tiefen zwischen 10 und 30 m Felchen laichen, die morphologisch und genetisch intermediär sind zwischen den Palée und den Bondelle (Vonlanthen et al. 2009; Vonlanthen & Periat 2007).

Wachstum

Im Alter von drei Jahren sind die Neuenburger-Bondelle zwischen 267 und 275 mm lang (Büttiker 2014; Vonlanthen et al. 2009; Nusslé 2022). Dementsprechend wachsen sie langsamer als die Palée.

Kiemenreusendornen

Vonlanthen (2009) hat für Bondelle, die in Tiefen von 60 und 95 m während der Laichzeit gefangen wurden, eine durchschnittliche Anzahl KRD von 32.4 KRD (Standardabweichung = 2.1) ermittelt (N = 30).

7.4.3.3.2 Gefährdungsstatus

Das Neuenburger Bondelle (*C. candidus*) kommt im Neuenburgersee häufig vor. Wie hoch der Befischungsdruck auf das Bondelle effektiv ist, kann jedoch nicht beurteilt werden. Die fischereiliche Bedeutung der Bondelle muss jedoch als hoch eingestuft werden. Aufgrund seiner begrenzten Ausbreitung – es kommt nur im Neuenburgersee vor – ist das Bondelle anfällig auf lokale Veränderungen der Umweltbedingungen. Ausserdem können negative Auswirkungen durch die Fischerei und die Bewirtschaftung (Besatz) nicht ausgeschlossen werden.

Der Gefährdungsstatus des Bondelle wird aufgrund der IUCN-Kriterien B1ab(iii, v) und B2ab(iii, v) als «stark gefährdet» eingeschätzt. Die kantonalen Fischereiverwaltungen stufen den Gefährdungsstatus tiefer ein, d.h. sie beurteilen die Gefährdung des Bondelle als «gefährdet».

B1ab(iii, v) und B2ab(iii, v): Die geografische Verbreitung entsprechend dem Verbreitungsgebiet (B1) ist weniger als 5000 km² respektive das effektiv besiedelte Gebiet ist weniger als 500 km² (B2) und Schätzungen weisen auf mindestens zwei der Punkte a-c hin: a) Starke räumliche Fragmentierung oder nur ein bekannter Fundort b) Ein sich fortsetzender beobachteter, abgeleiteter oder projizierter Rückgang einer der folgenden Parameter: (iii) Fläche, Ausdehnung oder Qualität des Habitats und (v) Anzahl fortpflanzungsfähiger Individuen.

Einschätzung Gefährdungsstatus

stark gefährdet (EN)

7.4.3.4 Brienzlig (*Coregonus albellus*, Fatio 1890)



Abb. 7.4.3.4: Ein Brienzlig, der im Thunersee gefangen wurde.

7.4.3.4.1 Ökologie

Tabelle 7.4.3.4: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale der Populationen des Brienzlig (*C. albellus*) aus dem Bieler-, Thuner- und Brienzensee (Selz et al. 2020; Bittner 2009; Vonlanthen & Periat 2018).

	Bielersee	Thunersee	Brienzensee
Vorkommen	Ja	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja	Ja
Endemisch	Nein	Ja	Ja
Lebensraum (Herbst)	k.A.	benthisch und pelagisch	
Nahrungsspektrum	k.A.	v.a. pelagisches Zooplankton, teilweise benthisch	
Laichzeit	Aug-Sep (evtl. länger)	August bis März	
Laichhabitat	k.A.	30-210 m (max. Tiefe)	50-250 m (max. Tiefe)
Länge 3y [mm]	277±13.4 (N = 27)	258±13 (N = 9)	152±8 (N = 14)
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	32.8±2.8 (N = 30)	32-44; 38 ¹ (N = 66)	

¹Modal

Vorkommen

Der Brienzlig kommt natürlicherweise im Thuner- und im Brienzensee vor (Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020). Jedoch erwähnten Fatio (1890) und Steinmann (1950), dass einzelne Felchen im Bielersee aufgrund des Phänotypen dem Brienzlig zuzuordnen sind. Bittner (2009) konnte einige Individuen im Bielersee genetisch eindeutig dem Brienzlig aus dem Thuner-/Brienzensee zuweisen. Fische aus neueren Fängen vom Berufsfischer Stefan Dasen konnten zudem – neben der genetischen Zuordnung – auch morphologisch *C. albellus* zugeordnet werden (Selz et al. 2020). Der Brienzlig kommt somit auch im Bielersee vor, wo er aber nicht endemisch ist. Es wird vermutet, dass der Brienzlig natürlicherweise über die Aare, die erst seit 1886 durch die Juragewässerkorrektur in den Bielersee mündet, in den Bielersee gelangen konnte. Vorstellbar ist auch die Ansiedlung durch Besatz, was bei kleinwüchsigen Felchen jedoch eher unwahrscheinlich ist.

Lebensraum

Es sind keine Angaben über den Lebensraum des Brienzlig im Bielersee vorhanden. Aus Befischungen im Brienz- und Thunersee im Herbst geht hervor, dass der Brienzlig während dieser Zeit bis auf die obersten Meter über die gesamte Seetiefe zu finden ist (Vonlanthen & Periat 2013; Vonlanthen et al. 2015; Doenz et al. 2018). Er kommt dabei bis in sehr grosse Tiefen beider Seen vor. Daten aus dem Bielersee liegen nicht vor. Fischer melden aber meistens Funde aus der Tiefe des Sees.

Nahrungsspektrum

Rufli (1979) beschreibt das Nahrungsspektrum der Brienzlig aus dem Thunersee als überwiegend pelagisch (Zooplankton), merkt allerdings an, dass – im Gegensatz zu den Untersuchungen von Steinmann (1950) – die Brienzlige Ende der 1970er Jahre vermehrt auch benthische Nahrung aufnahmen (vgl. Kapitel Thuner- und Brienzensee). Ergebnisse von Magenuntersuchungen von Brienzligen aus dem Bielersee liegen keine vor.

Fortpflanzung

Der Brienzlig verfügt im Thuner- und Brienzensee über eine sehr ausgedehnte Laichzeit. Im Bielersee wurden bisher ausschliesslich sommerlaichende Brienzlige untersucht (Bittner 2009; Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020). Da die endemischen Bielerseefelchen ausschliesslich im Winter laichen, lag es nahe, laichreife Individuen aus dem Sommer zu untersuchen. Es ist daher nicht klar, wie lange die Laichzeit des Brienzlig im Bielersee tatsächlich ist.

Wachstum

Über das Wachstum der Brienzlige aus dem Bielersee ist bisher wenig bekannt. Daten liegen nur für Fische aus dem Jahr 1970 vor, die von D. Bittner genetisch dem Brienzlig zugewiesen wurden (Bittner, nicht publiziert). Diese zeigen, dass die Brienzlige im Bielersee mit drei Jahren im Mittel 277 mm lang sind (SD 13.4, N = 27). Sie wachsen im Bielersee etwas schneller als im Thunersee. Einige Felchen, die im Rahmen des «Projet Lac» im Jahr 2018 gefangen wurden, waren kleinwüchsiger als die Bondelle und sahen den Brienzligen aus dem Thunersee sehr ähnlich (P. Vonlanthen, persönliche Mitteilung).

Kiemenreusendornen

Selz et al. (2020) betonen, dass die beiden dem Brienzlig zugewiesenen Individuen über vergleichbare morphologische Eigenschaften verfügen wie die Brienzlige aus dem Thuner-/Brienzenseesystem. Die Daten aus dem Jahr 1970 zeigen, dass Brienzlige aus dem Bielersee über etwas weniger KRD verfügten, als Brienzlige die heute im Thunersee leben (32.8±2.8 mm, N = 30) (Bittner, nicht publiziert). Am Thuner- und Brienzensee verfügt der Brienzlig über 32 bis 44 KRD (Modalwert 38 für beide Seen) (Selz et al. 2020). Die zwei Brienzlige aus dem Bielersee hatten 34 und 40 KRD.

7.4.3.4.2 Gefährdungsstatus

Das Neuenburger Bondelle (*C. candidus*) kommt im Neuenburgersee häufig vor. Wie hoch der Befischungsdruck auf das Bondelle effektiv ist, kann jedoch nicht beurteilt werden. Die fischereiliche Bedeutung der Bondelle muss jedoch als hoch eingestuft werden. Aufgrund seiner begrenzten Ausbreitung – es kommt nur im Neuenburgersee vor – ist das Bondelle anfällig auf lokale Veränderungen der Umweltbedingungen. Ausserdem können negative Auswirkungen durch die Fischerei und die Bewirtschaftung (Besatz) nicht ausgeschlossen werden.

Der Gefährdungsstatus des Bondelle wird aufgrund der IUCN-Kriterien B1ab(iii, v) und B2ab(iii, v) als «stark gefährdet» eingeschätzt. Die kantonalen Fischereiverwaltungen stufen den Gefährdungsstatus tiefer ein, d.h. sie beurteilen die Gefährdung des Bondelle als «gefährdet».

B1ab(iii, v) und B2ab(iii, v): Die geografische Verbreitung entsprechend dem Verbreitungsgebiet (B1) ist weniger als 5000 km² respektive das effektiv besiedelte Gebiet ist weniger als 500 km² (B2) und Schätzungen weisen auf mindestens zwei der Punkte a-c hin: a) Starke räumliche Fragmentierung oder nur ein bekannter Fundort b) Ein sich fortsetzender beobachteter, abgeleiteter oder projizierter Rückgang einer der folgenden Parameter: (iii) Fläche, Ausdehnung oder Qualität des Habitats und (v) Anzahl fortpflanzungsfähiger Individuen.

Einschätzung Gefährdungsstatus

***C. albellus* im Bielersee; kein Gefährdungsstatus definiert**

7.4.3.5 Kropfer (*Coregonus profundus*, Selz, Dönz, Vonlanthen, Seehausen 2020)



Abb. 7.4.3.5: Ein Kropfer, der im Thunersee gefangen wurde.

7.4.3.5.1 Ökologie

Tabelle 7.4.3.5: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale des Kropfer (*C. profundus*) aus dem Bieler- und dem Thunersee (Selz et al. 2020).

	Bielersee	Thunersee
Vorkommen	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	Nein	Ja
Lebensraum (Herbst)	k.A.	benthisch und pelagisch
Nahrungsspektrum	k.A.	benthisch
Laichzeit	Aug-Sep (evtl. länger)	Aug-Dez
Laichhabitat	k.A.	30-150 m
Länge 3y [mm]	218 (N = 1)	263±16 (N = 11)
Wachstumsrate	k.A.	mittel
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	25 (N = 1)	15-27; 21 ¹ (N = 28)

¹Modalwert

Vorkommen

Der Kropfer kommt natürlicherweise im Thunersee vor, wurde jedoch im Jahr 2016 durch den Berufsfischer Stefan Dassen auch erstmals im Bielersee gefangen (Selz et al. 2020). Dieses geschlechtsreife Individuum konnte genetisch und morphologisch dem Kropfer zugewiesen werden (Selz et al. 2020). Wie beim Brienzlig (*C. albellus*) wird vermutet, dass der Kropfer natürlicherweise über die Aare, die erst seit 1886 in den Bielersee mündet, dorthin kam. Vorstellbar ist auch die Ansiedlung durch Besatz, was bei kleinwüchsigen Felchen jedoch eher unwahrscheinlich ist.

Lebensraum

Es sind keine Angaben über den Lebensraum des Kropfers im Bielersee vorhanden. Aus Befischungen des Thunersees im Herbst geht hervor, dass der Kropfer in benthischen Habitaten während dieser Zeit zwischen 30 und 210 m (max. Tiefe) gefangen wurde (Vonlanthen & Periat 2013; Vonlanthen et al. 2015; Selz et al. 2020). Dies entspricht den Tiefen in denen er bevorzugt im Thunersee vorkommt. Es kann daher angenommen werden, dass er im Bielersee ähnliche Habitate nutzt wie auch im Thunersee.

Nahrungsspektrum

Die Kropfer des Thunersees ernähren sich ausschliesslich benthisch (Rufli 1979; Selz 2008; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Ingram et al. 2012). Neben verschiedenen benthischen Invertebraten verspeisen Kropfer auch Eier von anderen Fischarten und Muscheln (Rufli 1979; Bittner 2009). Über das Nahrungsspektrum der Bielersee-Kropfer ist nichts bekannt.

Fortpflanzung

Die Laichzeit des Kropfers dauert am Thunersee von August bis Dezember und ist damit vergleichsweise lang (Bittner 2009; Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020). Wie lange die Laichzeit des Bielersee-Kropfer ist, kann nicht beurteilt werden. Das bisher einzige gefangene Individuum aus dem Bielersee war jedoch sommerlaichend.

Wachstum

Der Kropfer weist am Thunersee eine niedrige Wachstumsrate auf und ist mit drei Jahren durchschnittlich 263 ± 16 mm lang (Selz et al. 2020).

Kiemenreusendornen

Am Thunersee verfügt der Kropfer über 15 bis 27 KRD (Modalwert 21) (Selz et al. 2020). Das Individuum aus dem Bielersee verfügt über 25 KRD.

7.4.3.5.2 Gefährdungsstatus

Die Populationsdichte des Kropfers (*C. profundus*) im Thunersee ist im Vergleich mit anderen Felchenarten des Thunersees eher gering (Kirchhofer & Breitenstein 2004; Doenz et al. 2018). Über die Grösse der Bielersee-population ist bisher nichts bekannt. Da der Kropfer im Bielersee standortfremd ist, wird kein Gefährdungsstatus definiert. Zudem wird die Population des Bielersees nicht einbezogen in der Beurteilung des Gefährdungsstatus der Art, da Kropfer im Bielersee standortfremd sind. Der Gefährdungsstatus des Kropfers ist im Kapitel «Thuner- und Brienzensee» definiert.

Einschätzung Gefährdungsstatus

***C. profundus* im Bielersee; kein Gefährdungsstatus definiert**

7.4.4 Bestimmungsschlüssel

Normalerweise ist der Bestimmungsschlüssel in zwei Teile gegliedert. Im ersten Teil wird aufgezeigt, welche Bestimmungen im Feld, am lebenden, adulten und laichreifen Fisch, möglich sind. Dies ist für die Felchen des Neuenburger- und Bielersee nicht möglich. Im zweiten Teil folgt die Bestimmung mittels gemessener morphologischer und meristische Merkmale. Für diese Untersuchung muss der adulte Fisch getötet und im Labor untersucht werden. Das Vorgehen in diesem Teil repräsentiert das traditionelle und verbreitete Verfahren mittels Analyse der Kiemenreusendornen und weiterer «einfacher» Merkmalen. Der Schlüssel ist vergleichbar mit Bestimmungsverfahren an anderen Seen.

Es ist wichtig anzumerken, dass die genaue und zuverlässige Zuweisung eines Individuums zu einer Art nicht für jeden einzelnen Fisch möglich ist. Dazu überlappen morphologische und meristische Merkmale je nach Individuum zu stark. Es ist bisher auch nicht bekannt, wie gross der Anteil der Individuen ist, die der richtigen Art zugewiesen werden können. Dies müsste im Rahmen einer spezifischen Untersuchung überprüft werden. Der Bestimmungsschlüssel ist daher mit der notwendigen Vorsicht anzuwenden und die Ergebnisse sind im Wissen ihrer Schwächen zu interpretieren. Ökologische Merkmale wie Laichtiefe oder Laichzeit eignen sich allerdings recht gut um die Arten selektiv zu fangen (Vonlanthen 2009).

7.4.4.1 Bestimmung im Feld

Ein Bestimmungsschlüssel fürs Feld anhand von äusseren Merkmalen ist für die beiden Seen mit mehreren Felchenarten (Bieler- und Neuenburgersee) zum heutigen Zeitpunkt nicht machbar. Dazu fehlen die Grundlagen.

7.4.4.2 Bestimmung nach morphologisch und meristischen Merkmalen

Für die zweite Ebene des Bestimmungsschlüssels müssen Schuppen und Kiemenreusen entnommen werden. Aus diesen können messbare meristische und morphologische Werte gewonnen werden, die für die Artbestimmung hilfreich sind.

Im Labor ist die Bestimmung möglich, aber auch hier kommt es zu vielen Überlappungen bei den Eigenschaften «Wachstum» und «KRD». Dies gilt vor allem für die Felchen des Neuenburgersees (Abbildung 7.4.4.2). Bei den Felchen des Bielersees ist es wahrscheinlich nicht möglich, die Fische im Labor zuverlässig zu unterscheiden. Die Eigenschaften überlappen zu stark (Abbildung 7.4.4.1).

<i>C. palaea</i>	<i>C. confusus</i>	<i>C. profundus</i>	<i>C. albellus</i>
Wachstum (Totallänge mit drei Jahren)			
290 mm	280 mm	218 mm	184 mm
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)			
mittel			
22-35	31-35	15-27; 21	32-44; 38
<i>C. palaea</i>	<i>C. confusus</i>	<i>C. profundus</i>	<i>C. albellus</i>

Abb. 7.4.4.1: Laborbestimmungsschlüssel für die Felchen des Bielersees.

<i>C. palaea</i>	<i>C. candidus</i>
Wachstum (Totallänge mit drei Jahren)	
332 mm	267 mm
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	
mittel	
27.5 ±2.29	32.4 ±2.1
<i>C. palaea</i>	<i>C. candidus</i>

Abb. 7.4.4.2: Laborbestimmungsschlüssel für die Felchen des Neuenburgersees.

7.4.5 Fischereiliche Aspekte

7.4.5.1 Neuenburgersee

7.4.5.1.1 Fischfang

Im Neuenburgersee werden Bondelle (*C. candidus*) und Palée (*C. palaea*) fischereilich genutzt und bewirtschaftet. Die Gerätschaften für den Fang sind klar reguliert und werden durch ein regelmässig durchgeführtes Monitoring begleitet (Pedroli 1988; Büttiker 2014; Nusslé 2018–2023). Die Nachhaltigkeit der fischereilichen Nutzung wird im Rahmen dieser Monitorings beurteilt und es werden Empfehlungen für die Anpassung der genutzten Gerätschaften abgegeben, insbesondere was die zugelassenen Maschenweiten betrifft.

Die Fänge der Netzfischer zeigen im Verlaufe der Zeit schwankende Erträge (Abbildung 7.4.5.1). Insbesondere in den 1960er- und 1970er-Jahren (v.a. Bondelle) sowie zwischen 2018 und 2020 waren die Erträge tief. Die Gründe für den Einbruch nach 2017 sind nicht bekannt und Gegenstand von Untersuchungen (Nusslé 2018–2023).

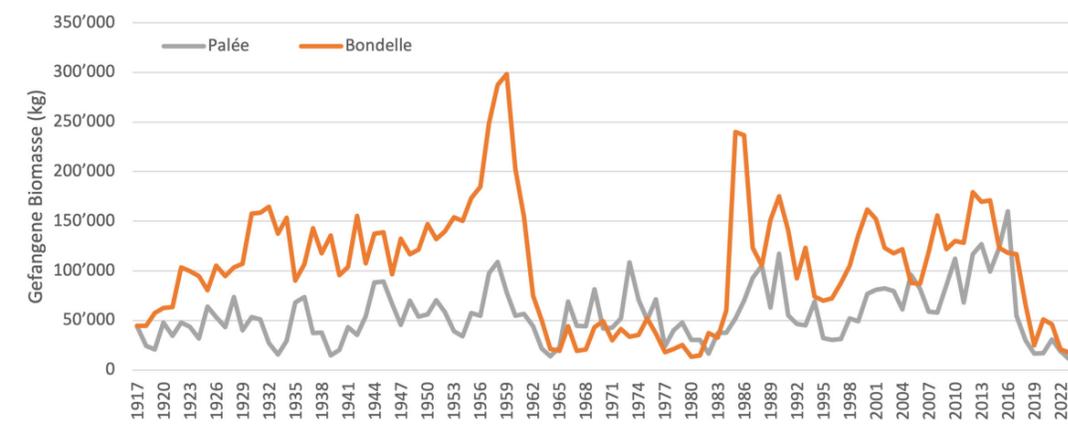


Abb. 7.4.5.1: Kantonale Fangstatistik der Berufsfischerfänge (kg) im Neuenburgersee von Palée und Bondelle zwischen den Jahren 1917 und 2024. Quelle: Kanton Neuenburg.

7.4.5.1.2 Fischbesatz

Im Rahmen der Besatzbewirtschaftung werden im See heute zwischen dem Palée de Bord, dem Palée de fond und dem Bondelle unterschieden.

- Das Palée de bord wird mit 45 mm Kiemennetzen in Tiefen <10 m gefangen. Der Laichfischfang wird Ende Dezember eingestellt.
- Das Palée de fond wird ebenfalls mit 45 mm Kiemennetzen gefangen, allerdings in Tiefen von 10 bis 40 m. Der Laichfischfang wird Ende Dezember eingestellt.
- Das Bondelle wird in Tiefen >80 m befischt und mit 35 mm Kiemennetzen. Die Eröffnung der Befischung wird anhand von Probefängen vom Kanton festgelegt.

Der Laichfischfang wurde angepasst, nachdem gezeigt werden konnte, dass im See heute ein Gradient von Felchenarten lebt (Vonlanthen & Periat 2007; Vonlanthen et al. 2009). Es kann nicht eindeutig zwischen Palée und Bondelle unterschieden werden. Mit der heutigen Tiefenverteilung der Netze und der zeitlichen Verschiebung des Laichfischfangs wird versucht, diesen Erkenntnissen Rechnung zu tragen. Bei der künstlichen Kreuzung in der Fischzucht soll dadurch eine Vermischung der unterschiedlichen Felchenarten vermieden werden.

Der Erfolg der Besatzmassnahmen wurde im Rahmen eines Markierungsexperimentes überprüft. Dazu wurden alle im See eingesetzten Felchen mit Alizarinrot markiert. Es wurden die beiden Felchenarten Palée (*C. palaea*) und Bondelle (*C. candidus*) in verschiedenen Jahren getrennt markiert. Dies erlaubt es, den Anteil des Besatzes jeder Art am Fischbestand einzeln zu bestimmen. Der Besatzerfolg ist zwischen den beiden Arten sehr unterschiedlich und betrug 20 % bei den Bondelle (*C. candidus*) und 50 % bei den Palée (*C. palaea*) (Scimabio 2024).

9.4.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.4.5.2 Murtensee

7.4.5.2.1 Fischfang

Die fischereiliche Nutzung des Murtensees wird im Konkordat zwischen den Kantonen Freiburg, Neuenburg und Waadt koordiniert. Die im Murtensee vorkommenden Palée (*C. palaea*) werden fischereilich genutzt und bewirtschaftet. Die gesetzlichen Vorgaben für die Ausübung der Angelfischerei und der Netzfischerei sind in einem jeweils für drei Jahre geltendem Reglement festgehalten.

In unregelmässigen Abständen wird ein Monitoring der Felchenpopulation durchgeführt, letztmals im Jahr 2015 (Kirchhofer, Breitenstein, & Flück 2015). Demnach ist der Befischungsdruck auf die Felchen gering. Im Rahmen dieses Monitorings wurde jedoch nicht gezielt der Frage nachgegangen, ob die fischereiliche Nutzung nachhaltig ist und die zugelassenen Gerätschaften schonend eingesetzt werden. Die Fänge der Angel- und Netzfischer zeigen im Verlaufe der Zeit zunehmende, aber stark schwankende, Felchenerträge. Dies könnten Hinweise auf fluktuierende Bestandsgrössen oder einen veränderlichen Befischungsdruck sein (Abbildung 7.4.6.2).

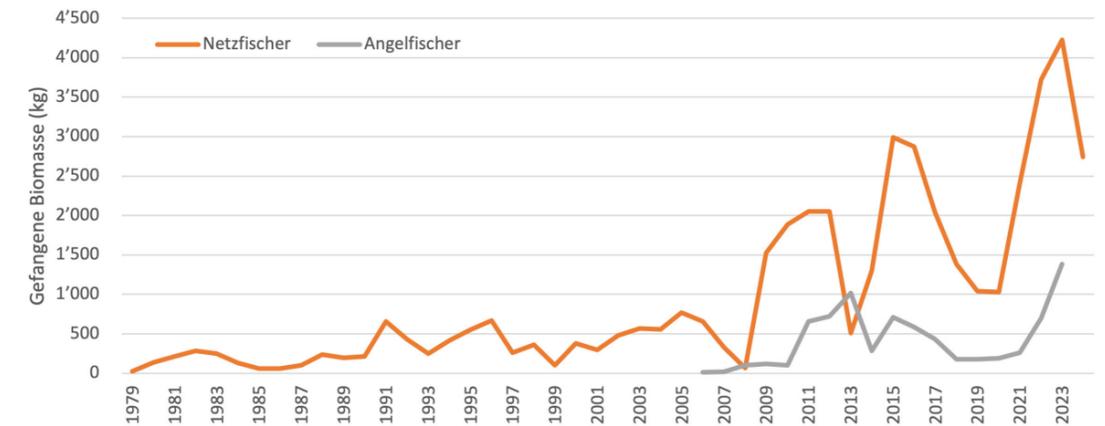


Abb. 7.4.5.2: Kantonale Fangstatistik der Netz- und Angelfischerei Fänge (kg) von Palée im Murtensee zwischen den Jahren 1979 und 2024 respektive 2006 und 2023. Quelle: Kanton Waadt.

7.4.5.2.2 Fischbesatz

Im Murtensee selbst wird kein Laichfischfang betrieben. Im Rahmen der Besatzbewirtschaftung werden seit Jahren aber Palée (*C. palaea*) des Neuenburgersees im Murtensee eingesetzt (Kirchhofer, Breitenstein, & Flück 2015). Diese als «Palée de bord» bezeichneten Felchen werden mit 45 mm Kiemennetzen in Tiefen von weniger als 10 m gefangen. Der Laichfischfang wird spätestens Ende Dezember eingestellt. Die Besatzmengen für den Murtensee haben seit dem Jahr 2017 aufgrund des Fangeinbruchs im Neuenburgersee deutlich abgenommen (persönliche Auskunft F. Hofmann). Der Erfolg der Besatzmassnahmen ist nicht bekannt. Es ist jedoch ein Markierungsexperiment angedacht, um den Erfolg des Besatzes zu überprüfen (persönliche Auskunft F. Hofmann). Eine Korrelationsanalyse hat gezeigt, dass bisher nur ein sehr geringer Zusammenhang zwischen Fang und Besatz der Felchen zu erkennen ist (Kirchhofer, Breitenstein, & Flück 2015). Derzeit wird aufgrund der limnologischen Bedingungen davon ausgegangen, dass die natürliche Fortpflanzung der Palée am Ufer des Murtensees möglich ist. Dies gilt jedoch nicht für allenfalls tieferlaichende Felchen.

7.4.5.2.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.4.5.3 Bielersee

7.4.5.3.1 Fischfang

Im Bielersee werden Palée (*C. palaea*) und Bondelle (*C. confusus*) fischereilich genutzt und bewirtschaftet. Kropfer und Brienzlig sind im See selten und fischereilich nicht relevant. Die Fänge der Netzfischer zeigen seit den 1960er-Jahren stark schwankende, aber insgesamt konstante Fänge (Abbildung 7.4.5.3). Ab dem Jahr 2011 sind die Fänge im Mittel etwas geringer ausgefallen als in den Vorjahren. Die Anglerfänge haben in den letzten Jahren jedoch deutlich zugenommen, was hauptsächlich auf einen erhöhten Befischungsdruk beruht (Escher & Vonlanthen 2016).

Die Felchenpopulation des Bielersees unterliegt einem regelmässigen Monitoring (Kirchhofer & Breitenstein 2004; Kirchhofer, Breitenstein, & Vonlanthen 2021). Als Grundlage für dieses Monitoring werden durch den Kanton Bern monatlich Felchen aus dem Fang der Netzfischer beprobt, die Anzahl Kiemenreusendornen (KRD) gezählt, das Alter bestimmt und Länge und Gewicht erhoben. Anhand von Wachstum und Anzahl KRD wird zwischen Bondelle und Palée unterschieden. Die Untersuchungen zeigen, dass das Wachstum der beiden Felchenarten in den letzten Jahren deutlich rückläufig war. Dies hat dazu geführt, dass die minimale Maschenweite der Netze seit dem Jahr 2008 in mehreren Schritten reduziert wurde, von 36 und 38 mm auf aktuell 32 und 34 mm für Grund- und Schwebnetze. Die Nachhaltigkeit der eingesetzten Gerätschaften wird regelmässig überprüft (Vonlanthen & Periat 2018; Kirchhofer, Breitenstein, & Vonlanthen 2021).

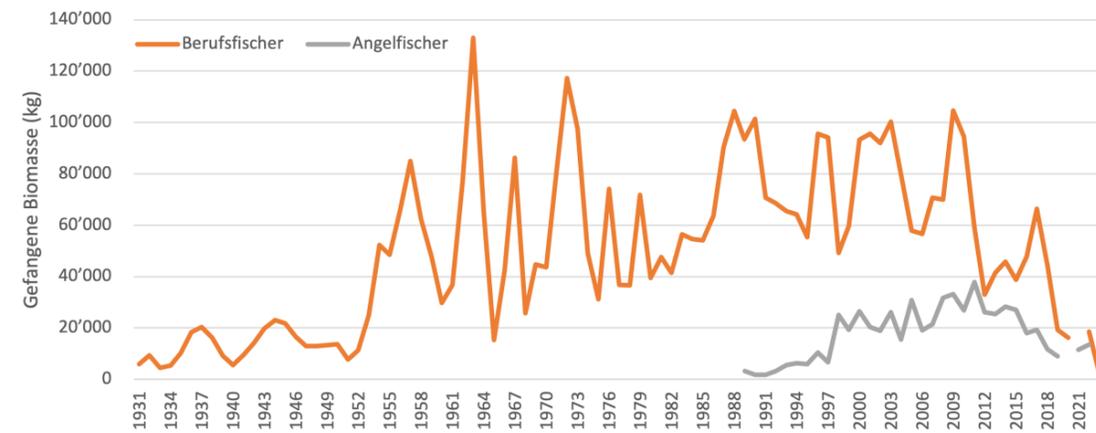


Abb. 7.4.5.3: Kantonale Fangstatistik der Netz- und Angelfischerei Fänge (kg) von Felchen im Bielersee zwischen den Jahren 1931 und 2023. Es fehlen Daten für die Netzfischerei für das Jahr 2021 und für die Angelfischerei für die Jahre 2020 und 2023. Quelle: fischereistatistik.ch.

7.4.5.3.2 Fischbesatz

Im Bielersee wird jährlich Laichfischfang auf Bondelle betrieben (Fang auf Laichplätzen in Tiefen > 20 m). In der kantonalen Fischzucht Ligerz werden die durch Netzfischer gefangenen Bondelle gestreift und erbrütet. Die Palée sind nicht Ziel des Laichfischfangs. Der Erfolg der Besatzmassnahmen ist nicht bekannt. Ein genetisches Markierungsexperiment zur Prüfung des Besatzerfolges hat in der Laichsaison 2022/23 begonnen. Eine Korrelationsanalyse hat gezeigt, dass bisher nur ein sehr geringer Zusammenhang zwischen Fang und Besatz der Felchen zu erkennen ist (Kirchhofer, Breitenstein, & Vonlanthen 2021). Derzeit kann aufgrund der limnologischen Bedingungen davon ausgegangen werden, dass die natürliche Fortpflanzung aller vier Felchenarten in weiten Teilen des Sees möglich ist (Vonlanthen & Periat 2018).

7.4.5.3.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.4.6 Literaturverzeichnis

- Alexander, T.J., & O. Seehausen. 2020. Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. *Projet Lac synthesis report*. Eawag: Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology. 282 pages. ISBN 978-3-906484-76-1, <https://doi.org/10.55408/eawag:24051>
- Cuvier, G. 1829. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Déterville, Paris, 2 : xv + 406 pp.
- Bargetzi, J.-P. 1960. Les Corégones du lac de Neuchâtel. In *Présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel*, edited by Thèse. Faculté des Sciences, Institut de Zoologie.
- Bittner, D. 2009. Gonad deformations in whitefish (*Coregonus* spp.) from Lake Thun, Switzerland – A population genetic and transcriptomic approach. University of Bern.
- Büttiker, B. 2014. Suivi des corégones du lac de Neuchatel: Principaux résultats des campagnes 1981 à 2013. In Neuchatel: Canton de Neuchatel.
- De-Kayne, R., O. M. Selz, D. A. Marques, D. Frei, O. Seehausen, & P. G. D. Feulner. 2022. Genomic architecture of adaptive radiation and hybridization in Alpine whitefish. *Nature Communications*, 13: 4479.
- Doenz, C., D. Bittner, P. Vonlanthen, C. E. Wagner, & O. Seehausen. 2018. Rapit buildup of sympatric species diversity in Alpine whitefish. *Wiley Ecology and Evolution*, open access: 43.
- Dottrens, E., & A. Quartier. 1949. Les corégones du lac de Neuchâtel: étude biométrique.
- Douglas, M.R., P. C. Brunner, & L. Bernatchez. 1999. Do assemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks? *Molecular Ecology*, 8: 589–603.
- Escher, M., & P. Vonlanthen. 2016. «25 Jahre Fischfangstatistik des Kanton Bern.» In. 44. Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Fatio, V. 1885. Les corégones de la Suisse (féras diverses) classification et conditions de frai. *Recueil Zoologie Suisse*, 1: 649–65.
- Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes. (Genève et Bale).
- GBL. 2016. Seen im Kanton Bern. In Amt für Wasser und Abfall. Gewässer- und Bodenschutzlabor GBL.
- Goll, H. 1883. Contribution à l'histoire naturelle des corégones du lac de Nauchatel.»
- Hartmann, G.L. 1827. Helvetische Ichthyologie: oder ausführliche Naturgeschichte der in der Schweiz sich vorfindenden Fische», (Orell, Füssli und Company).
- Hudson, A.G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 58–66.
- Ingram, T., A. G. Hudson, P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2012. Does water depth or diet divergence predict progress toward ecological speciation in whitefish radiations? *Evolutionary ecology research*: 487–502.
- Kirchhofer, A., & M. Breitenstein. 2004. Monitoring der Felchenfänge der Berufsfischer vom Brienersee, Thunersee und Bielersee, 1984 bis 2003. In Münsingen: Auftraggeber: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Kirchhofer, A., M. Breitenstein, & M. Flück. 2015. «Gestion des corégones dans le lac de Morat.» In WFN. Bern.
- Kirchhofer, A., M. Breitenstein, & P. Vonlanthen. 2021. Monitoring der Felchenfänge der Berufsfischer von Brienersee, Thunersee und Bielersee 1984–2018. In WFN. Münsingen: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia*, Bratislava, Section Zoology, 52: 1–271.
- Kottelat, M. & J. Freyhof. 2007. Handbook of European freshwater fishes. (Publications Kottelat).
- Luu, M-L. 1980. Régime alimentaire de la Palée (*C. lavaretus* L.) du lac de Neuchatel. In Neuchatel: Universite de Neuchatel.
- Mercier, B. 1983. Gestion piscicole du lac de Neuchatel: Peche et psciculture des coregones. In Neuchatel: Inspectorat Chasse et Pêche Neuchatel.
- Nusslé, S. 18–2023. Suivi des corégones de Lac de Neuchatel. In Statistiques et Environnement. Neuchatel: Cantone de Neuchatel et Cantone de Fribourg.
- Pedroli, J-C. 1988. Suivi des populations des coregones dans le Lac de Neuchatel. In Neuchatel: Cantone de Neuchatel.
- Périat, G. 2013. Etude de peuplement pisciaire de Lac de Morat. In *Projet Lac*. EAWAG, Kastanienbaum.
- Périat, G., & P. Vonlanthen. 2013. Etude de peuplement pisciaire de Lac de Neuchatel. In *Projet Lac*. EAWAG, Kastanienbaum.
- Ruffi, H. 1978. Die heutigen sympatrischen Felchenpopulationen (*Coregonus* spp.) des Thuner- und Bielersees und ihre Morphologie. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 40: 7–31.
- Ruffi, H. 1979. Ernährung und Wachstum der Felchenpopulationen (*Coregonus* spp.) des Thuner-und Bielersees. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 41: 64–93.

Selz, O. 2008. Building a link between dN and dC stable isotopes signatures and the ecological phenotypic forms of Whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in 4 Swiss Lakes. University of Bern.

Selz, O., C. Doenz, P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2020. A taxonomic revision of the whitefish radiation of lakes Brinez and Thun, Switzerland, with description of three new species (Teleostei, Coregonidae). *ZooKeys*: 82.

Spalinger, L., & D. Hefti. 2018. Nachhaltiger Fischbesatz in Fließgewässern. Rahmenbedingungen und Grundsätze. In *Umwelt-Wissen Nr. 1823 BAFU* (Hrsg.). Ittingen: Bundesamt für Umwelt BAFU.

Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 12: 340–491.

Vaud, Canton de. 2016. De Source Sure – La Qualité des Lacs Vaudois et du Lac de Bienne. In *Direction General de l'Environnement* (DGE). Neuchatel.

Vonlanthen, P. 2009. On speciation and its reversal in adaptive radiations. The central European whitefish system. Universität Bern.

Vonlanthen, P., & G. Périat. 2007. Petite Palée ou Grande Bondelle? In *Projet Lac*. Kastanienbaum: EAWAG.

Vonlanthen, P., & G. Périat. 2013. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Brienersee. In *Projet Lac*. Kastanienbaum: EAWAG.

Vonlanthen, P., & G. Périat. 2018. Standardisierte Befischung Bielersee. Resultate der Erhebungen vom September 2017. In *Projet Lac*. Münsingen: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.

Vonlanthen, P., D. Bittner, A. G. Hudson, K. A. Young, R. Müller, B. Lundsgaard-Hansen, D. Roy, S. Di Piazza, C. R. Largiadèr, & O. Seehausen. 2012. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature*, 482: 357–62.

Vonlanthen, P., G. Périat, C. J. Doenz, J. Hellmann, T. J. Alexander, & O. Seehausen. 2015. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Thunersee. Ein Bericht des «Projet Lac». In *Projet Lac*. Kastanienbaum: EAWAG.

Vonlanthen, P., D. Roy, A. G. Hudson, C. R. Largiadèr, D. Bittner, & O. Seehausen. 2009. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.). *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 498–514.

7.4 Lacs du Seeland

Auteurs: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.4.1 Limnologie & peuplement pisciaire	131
7.4.1.1 Lac de Bienne	131
7.4.1.2 Lac de Neuchâtel	131
7.4.1.3 Lac de Morat	132
7.4.2 Considerations taxonomiques et evolution de la classification	132
7.4.3 Description individuelle des especes de coregones	136
7.4.3.1 Palée (<i>Coregonus palaea</i> , Cuvier 1829)	136
7.4.3.1.1 Écologie et morphologie	136
7.4.3.1.2 Statut de menace	137
7.4.3.2 Bondelle du Lac de Bienne (<i>Coregonus confusus</i> , Goll 1883)	138
7.4.3.2.1 Écologie et morphologie	138
7.4.3.2.2 Statut de menace	139
7.4.3.3 Bondelle du Lac de Neuchâtel (<i>Coregonus candidus</i> , Fatio 1885)	140
7.4.3.3.1 Écologie et morphologie	140
7.4.3.3.2 Statut de menace	141
7.4.3.4 Brienzlig (<i>Coregonus albellus</i> , Fatio 1890)	142
7.4.3.4.1 Écologie et morphologie	142
7.4.3.4.2 Statut de menace	143
7.4.3.5 Kropfer (<i>Coregonus profundus</i> , Selz, Dönz, Vonlanthen & Seehausen 2020)	144
7.4.3.5.1 Écologie et morphologie	144
7.4.3.5.2 Statut de menace	145
7.4.4 Clé de détermination	146
7.4.4.1 Détermination sur le terrain	146
7.4.4.2 Détermination à partir de caractères morphologiques et méristiques	146
7.4.5 Considérations halieutiques	147
7.4.5.1 Lac de Neuchâtel	
7.4.5.1.1 Captures	147
7.4.5.1.2 Repeuplements	147
7.4.5.1.3 Recommandations pour la préservation de la diversité des corégones	148
7.4.5.2 Lac de Morat	148
7.4.5.2.1 Captures	148
7.4.5.2.2 Repeuplements	149
7.4.5.2.3 Recommandations pour la préservation de la diversité des corégones	149
7.4.5.3 Lac de Bienne	150
7.4.5.3.1 Captures	150
7.4.5.3.2 Repeuplements	150
7.4.5.3.3 Recommandations pour la préservation de la diversité des corégones	151
7.4.6 Références bibliographiques	152

7.4.1 Limnologie & peuplement pisciaire

Tableau 7.4.1: Caractéristiques limnologiques et peuplement pisciaire des lacs du Seeland (Alexander & Seehausen 2020 ; GBL 2016 ; Vonlanthen & Périat 2013, 2018 ; Vonlanthen et al., 2015).

Lac	Altitude [m]	Superficie [km ²]	Profondeur maximale [m]	Profondeur moyenne [m]	Volume [10 ⁹ m ³]	Temps de renouvellement de l'eau [années]	Statut trophique	Peuplement pisciaire () = espèces indigènes	Diversité des corégones
Lac de Morat	429	22,7	45	23	0,5	1,5	Mésotrophe	23 (19) esp. ; Lac à gardons	1 espèce
Lac de Neuchâtel	429	215	153	64	13,9	8,2	Oligotrophe	26 (22) esp. ; Lac à perches	2 espèces
Lac de Bienne	429	37,8	74	29	1,1	54 jours	Mésotrophe	28 (22) esp. ; Lac à perches	4 espèces

7.4.1.1 Lac de Bienne

Caractéristiques

Le lac de Bienne se situe à 429 m d'altitude, dans le canton de Berne et en petite partie dans celui de Neuchâtel (GBL 2016 ; Vonlanthen & Périat 2018). Sa profondeur maximale est de 74 m. Avec une surface de 37,8 km² et une profondeur moyenne de 29 m, il présente un volume de 1,1 x 10⁹ m³. Le temps de stationnement de l'eau est de 54 jours, ce qui est très faible par rapport aux autres grands lacs préalpins. Le lac de Bienne est aujourd'hui jugé mésotrophe (teneur en phosphore total (P_{tot}) comprise entre 0,01 et 0,03 mg/l).

Peuplement pisciaire

La communauté piscicole du lac de Bienne le classe dans la catégorie des lacs à perches (Vonlanthen & Périat 2018). L'abondance de ce poisson s'explique notamment par sa fréquence en zone pélagique. Les corégones et les gardons sont également très présents. Sur les 28 espèces de poissons que compte le lac de Bienne, 22 sont considérées comme indigènes (Alexander & Seehausen 2020). Autrement dit, six espèces ont été introduites dans le lac.

7.4.1.2 Lac de Neuchâtel

Caractéristiques

Le lac de Neuchâtel se situe à 429 m d'altitude (Vaud 2016) sur le territoire des cantons de Neuchâtel, de Vaud, de Berne et de Fribourg. Sa profondeur maximale est de 153 m. Avec une surface de 215 km² et une profondeur moyenne de 64 m, il présente une contenance de 13,9 x 10⁹ m³. Ses eaux séjournent 8,2 ans dans le lac, ce qui est très long par rapport aux autres grands lacs préalpins. Le lac de Neuchâtel est le plus grand lac entièrement situé en Suisse. Il est aujourd'hui jugé oligotrophe (P_{tot} < 0,01 mg/l). Certaines années, comme en 2016, il peut cependant présenter un état mésotrophe (0,01 < P_{tot} < 0,03 mg/l).

Peuplement pisciaire

La composition de sa communauté piscicole classe le lac de Neuchâtel parmi les lacs à perches (Périat & Vonlanthen 2013). L'abondance de ce poisson s'explique notamment par sa fréquence en zone pélagique. Les corégones et les gardons sont également très présents. Sur les 26 espèces de poissons que compte le lac de Neuchâtel, 22 sont considérées comme indigènes (Alexander & Seehausen 2020). Autrement dit, quatre espèces de poissons ont été introduites dans le lac. Les deux lacs de Bienne et de Neuchâtel présentent des communautés très similaires.

7.4.1.3 Lac de Morat

Caractéristiques

Le lac de Morat se situe à 429 m d’altitude sur le territoire des cantons de Vaud et de Fribourg. Sa profondeur maximale est de 45 m. Avec une surface de 22,7 km² et une profondeur moyenne de 23 m, il présente une contenance de 0,5 x 109 m³. Le temps de séjour de l’eau y est de 1,5 ans, ce qui est dans la moyenne des autres grands lacs pré-alpins. Le lac de Morat est aujourd’hui jugé mésotrophe (teneur en phosphore total (P_{tot}) comprise entre 0,01 et 0,03 mg/l). Certaines années, comme en 2018, il peut cependant atteindre un état eutrophe (P_{tot} > 0,03 mg/l).

Peuplement pisciaire

Sa communauté piscicole classe le lac de Morat parmi les lacs à gardons (Périat 2013). Il s’agit en effet de l’espèce la plus fréquente dans le lac. Mais la perche, le rotengle et le sandre sont également abondants. Sur les 23 espèces présentes dans le lac de Morat, 19 sont considérées comme indigènes (Alexander & Seehausen 2020). Quatre ont donc été introduites dans le lac. La composition du peuplement pisciaire du lac de Morat est très différente de celles des lacs de Bienne et de Neuchâtel.

7.4.2 Considérations taxonomiques et évolution de la classification

Dans son précis sur la Faune ichtyologique suisse (Helvetische Ichtyologie), Hartmann (1827) ne décrit pas encore avec précision les corégones des trois lacs. Il cite la Palée («Blaufelchen», *Salmo wartmanni*) du lac de Neuchâtel et la Palaye ou Grande Maraene («grosse Maräne», *Salmo maraena*), alors observée dans les lacs de Morat et de Neuchâtel. Au début du XIX^e siècle, le nom familier de «Bondelle» est utilisé pour désigner la «Rothforelle» (*Salmo salvelinus*) dans les lac de Bienne et de Neuchâtel (Hartmann 1827). Aujourd’hui cette espèce est appelée «Omble chevalier» (*Salvelinus alpinus*).

Fatio (1885) a été le premier à associer le nom de Bondelle à une espèce de corégone. En 1885, sa description des corégones des lacs de Bienne, de Neuchâtel et de Morat qui, pour la première fois, s’appuyait aussi sur les branchiospines (brchsp), était encore assez vague. Il avait encore manifestement des difficultés à rapporter certains individus à une espèce précise. En 1887, trois corégones lui ont livré les indices qui lui manquaient pour finaliser sa description des espèces (Fatio 1890). Pour Fatio, il était alors clair que le lac de Bienne abritait deux espèces qui se croisaient pour former des «bâtards» (ou hybrides). Il décrit deux espèces : *Coregonus schinzii palaea* (fam. Palée, Palchen, 22–28 branchiospines) et *Coregonus exiguus bondella* (fam. Bondelle, Pfaerrit, 34–39 branchiospines). Fatio qualifie les hybrides de ces deux espèces de forme «confusus». Pour lui, cette forme correspond aux corégones communément appelés Braeter ou Balch-Pfaerrit. Fatio estime que les deux espèces de corégones des lacs de Bienne et de Neuchâtel sont les mêmes dans les deux lacs quoiqu’elles forment des populations différentes. Il suppose donc que les deux espèces s’hybrident également dans le lac de Neuchâtel. Pour lui, les hybrides de ce lac correspondent aux corégones communément appelés petite Palée, petite Féra et Gibbion. Pour Fatio, la composition du peuplement de corégones est tout autre dans le lac de Morat. Il y distingue trois espèces : le Pfaerrig (*Coregonus wartmanni confusus*; 33–38 brchsp), le Férit ou Kropfer (*Coregonus exiguus feritus*; 35–38 brchsp) et la Palée déjà évoquée (*Coregonus schinzii palaea*). Fatio observe que les formes «confusus» du lac de Bienne présentent certaines analogies avec *C. confusus* du lac de Morat. Il estime cependant qu’elles découlent de l’hybridation entre les types *Dispersus* et *Balleus* (*C. bondella* et *C. palaea*) tout en évoquant la possibilité que ces formes intermédiaires aient pu provenir du lac de Thoune étant donné que, suite à la correction des eaux du Jura de 1868 à 1891, l’Aar se jetait directement dans le lac de Bienne par le canal de Hag-neck. Fatio ne s’étend pas sur les «confusus» du lac de Neuchâtel ; peut-être n’a-t-il pas disposé de suffisamment d’individus pour statuer.

Bien qu’il ait pu consulter la collection originale de Fatio, Steinmann (1950) n’admet pas totalement la classification de Fatio. Concernant les spécimens qualifiés de «confusus» dans la collection de Fatio, il abonde cependant dans son sens et y reconnaît les formes de transition décrites par ce dernier. Il a une remarque intéressante à propos de deux corégones capturés en 1942 : s’ils étaient issus du lac de Brienz, il les aurait rattachés au «Brienzzlig» (39 et 40 branchiospines, respectivement). Cela n’étant pas de cas, il les qualifie de «Bondelles du lac de Bienne à branchiospines exceptionnellement nombreuses». Steinmann rattache les corégones des lacs de Bienne et de Neuchâtel à deux écotypes : il identifie d’une part un grand corégone, la Palée (*Coregonus lavaretus* L. nat. *jurassica*, écotype *primigenius*), qui fraie entre mi et fin décembre (19–32 brchsp) et d’autre part la Bondelle (*Coregonus lavaretus* L. nat. *jurassica*, écotype *nasus*), qui fraie un peu plus tôt et tend au nanisme (26–35 brchsp).

Après Steinmann, il faut attendre la révision de la classification par Kottelat (1997) pour que les corégones soient à nouveau répartis en espèces plutôt qu’en écotypes. Sa description des espèces se base sur les travaux de Fatio (1890), Dottrens & Quartier (1949) et Rufli (1978). Qui plus est, une étude génétique menée en 1999 montre que la Bondelle du lac de Bienne se distingue de celle du lac de Neuchâtel (Douglas, Brunner & Bernatchez, 1999). Ce constat a été récemment confirmé par des données génomiques (De-Kayne et al. 2022). Considérant ces nouveaux éléments, Kottelat et Freyhof (2007) ont à nouveau révisé la taxonomie des corégones des Trois-lacs et nommé la Bondelle du lac de Bienne *C. confusus* (33–38 brchsp). Pour la description de l’espèce, ils se sont référés à Fatio (1890). Comme nous l’avons déjà évoqué, Fatio utilisait toutefois le terme de «confusus» pour désigner les hybrides du lac de Bienne. Pour Fatio, l’espèce *C. wartmanni confusus* n’existait que dans le lac de Morat. La deuxième espèce décrite par Kottelat (1997) est la Palée (*C. palaea*) dans le lac de Bienne (22–32 brchsp).

Dans l’ensemble, la description des espèces effectuée par Kottelat & Freyhof (2007) reste aujourd’hui valable. Considérant les descriptions d’époque de Fatio (1885, 1890), il est cependant fort probable que chaque lac abritait alors trois espèces : *C. restrictus*, *C. palaea* et *C. cf. candidus* au lac de Morat, *C. cf. restrictus*, *C. palaea* et *C. candidus* au lac de Neuchâtel et *C. cf. restrictus*, *C. palaea* et *C. confusus* au lac de Bienne.

Dans le lac de Morat, ces trois espèces (*C. restrictus*, *C.palaea* et *C. cf. candidus*) ont toutes disparu. On y trouve aujourd’hui à nouveau *C. palaea*, mais sa présence résulte d’une introduction à partir du lac de Neuchâtel. Le statut d’espèce de *C. cf. candidus* ne peut plus être vérifié à partir d’études morphologiques car les collections des musées n’en comprennent aucun spécimen originaire du lac de Morat. Le même problème se pose pour *C. cf. restrictus* des lacs de Bienne et de Neuchâtel. Lorsque la description d’une espèce est incertaine mais qu’elle correspond très probablement à une espèce déjà décrite, il est d’usage d’insérer la mention «cf» (du latin *confer*, se réfère à) entre le nom du genre et l’épithète de l’espèce. Cela permet immédiatement de savoir que le statut taxonomique de l’espèce est incertain et qu’elle doit être comparée à une espèce déjà décrite. Dans le lac de Neuchâtel, deux espèces sont encore présentes (*C.palaea* et *C. candidus*) et une a disparu (*C. cf. restrictus*). Dans le lac de Bienne, deux espèces sont encore présentes (*C.palaea* et *C. confusus*) et une a disparu (*C. cf. restrictus*).

Par ailleurs, des analyses génétiques et morphologiques ont démontré que le Brienzzlig (*C. albellus*) et le Kropfer (*C. fatioi*) étaient présents dans le lac de Bienne (Bittner 2009 ; Selz et al. 2020). Dans le cas du Brienzzlig, en particulier, on peut supposer qu’il s’agit de populations stables. Elles sont d’ailleurs bien connues des pêcheurs locaux. On considère aujourd’hui que ces espèces sont venues du lac de Thoune à la faveur de la déviation de l’Aar dans le lac de Bienne (correction des eaux du Jura entre 1868 et 1891). Il est intéressant de noter que Steinmann évoquait déjà le Brienzzlig mais ne pouvait apparemment pas imaginer que cette espèce soit parvenue naturellement dans le lac. Pourtant, Fatio indiquait déjà que des corégones du lac de Thoune gagnaient le lac de Bienne en empruntant l’Aar. Il n’est donc pas exclu que le Brienzzlig et le Kropfer soient déjà présents depuis longtemps dans le lac de Bienne. Il est également possible que ces deux espèces aient été introduites par le biais d’alevinages, étant donné que le repeuplement avec des espèces étrangères au milieu était une pratique courante dans les lacs et cours d’eau suisses avant son interdiction générale en 1991 (LFSP 61b). Un tel alevinage exogène est cependant peu vraisemblable pour des espèces aussi petites et donc économiquement peu intéressantes que le Brienzzlig et le Kropfer.

Lac de Biene

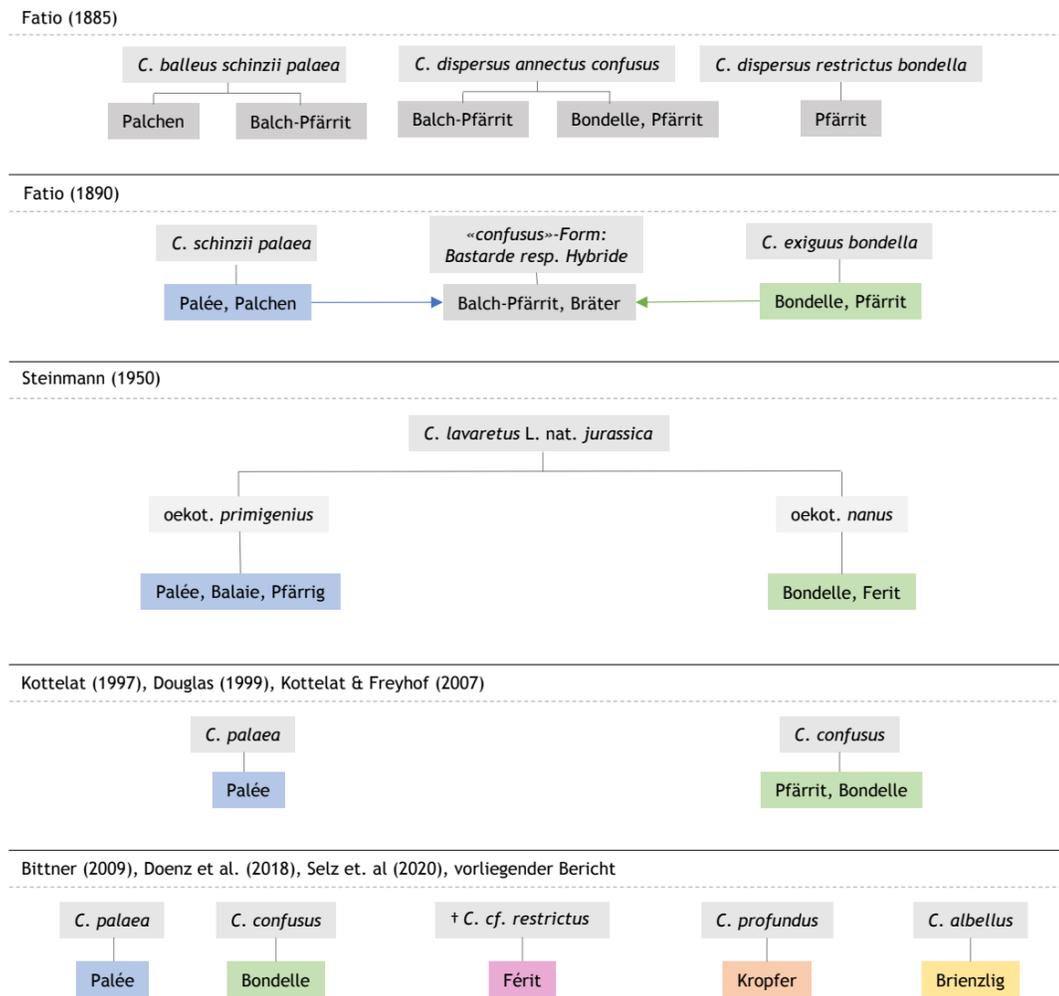


Figure 7.4.2.1: Évolution de la classification des corégones du lac de Biene († = classé en tant qu'espèce éteinte)

Lac de Neuchâtel

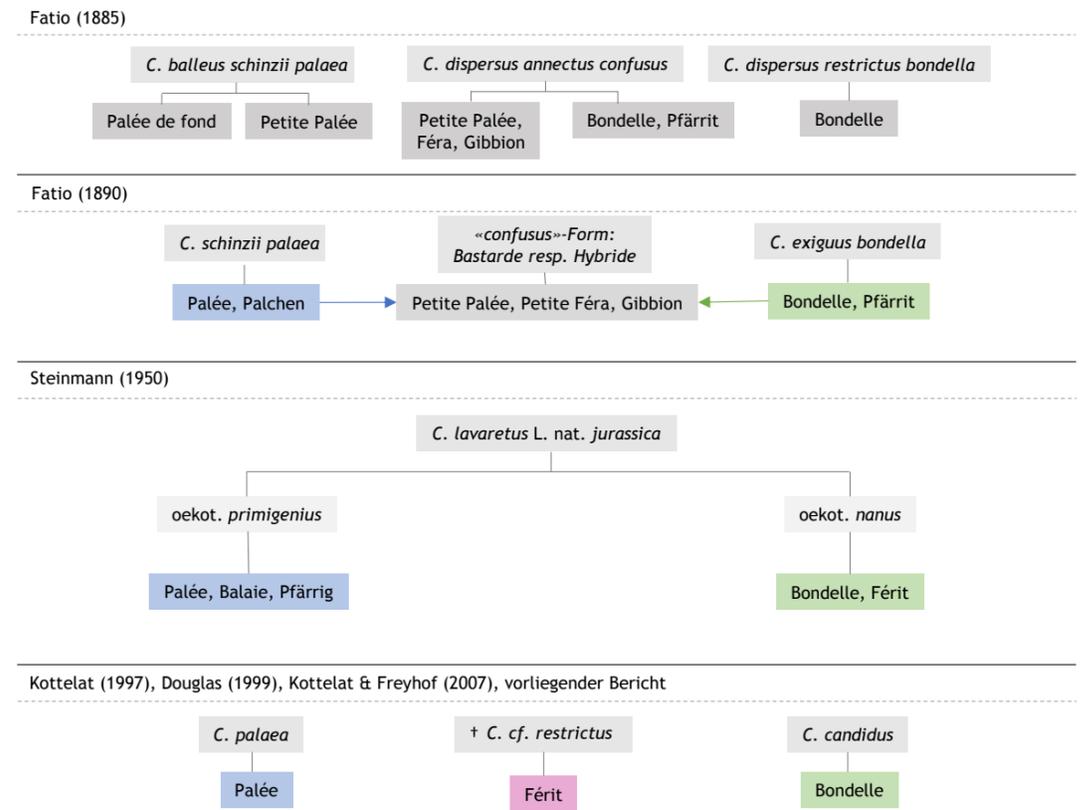


Figure 7.4.2.2: Évolution de la classification des corégones du lac de Neuchâtel au cours du temps († = classé en tant qu'espèce éteinte)

Lac de Morat

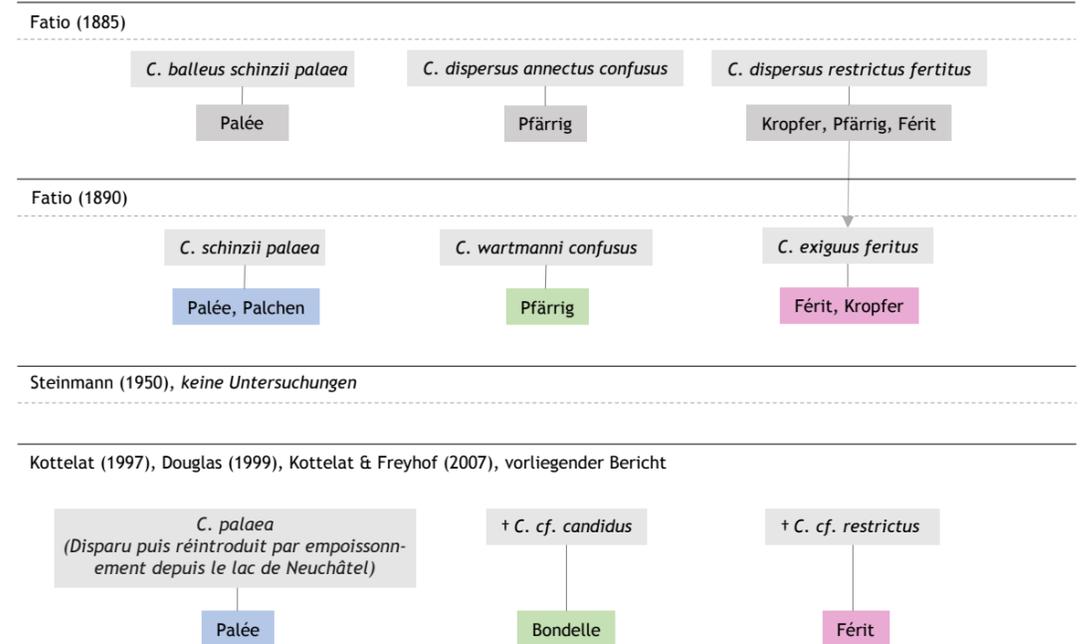


Figure 7.4.2.3: Évolution de la classification des corégones du lac de Morat au cours du temps († = classé en tant qu'espèce éteinte)

7.4.3 Description individuelle des espèces de corégones

7.4.3.1 Palée (*Coregonus palaea*, Cuvier 1829)



Figure 7.4.3.1: Une palée capturée dans le lac de Neuchâtel.

7.4.3.1.1 Écologie et morphologie

Tableau 7.4.3.1: Principaux caractères écologiques et morphologiques des populations de Palée (*C. palaea*) des lacs de Bienne et de Neuchâtel (Hudson, Vonlanthen & Seehausen 2011 ; Kirchhofer & Breitenstein 2004 ; Rufli, 1978, 1979 ; Kottelat & Freyhof 2007 ; Fatio 1890 ; Kirchhofer, Breitenstein & Flück 2015 ; Büttiker 2014 ; Vonlanthen 2009; Nusslé 2022).

	Lac de Bienne	Lac de Neuchâtel	Lac de Morat
<i>Présence</i>	Oui	Oui	Oui*
<i>Indigène</i>	Oui	Oui	Oui
<i>Endémique</i>	Endémique		
<i>Régime alimentaire</i>	Surtout zooplancton	Surtout zooplancton	Aucune information
<i>Période de reproduction</i>	Novembre-décembre	Décembre	Novembre-décembre
<i>Habitat de reproduction</i>	Près des berges	0-10 m	Près des berges
<i>Taille à 3 ans</i>	290 mm	332 - 352 mm	357 mm
<i>Nombre de branchiospines (brchsp)</i>	22-30	27.5±1.58 (n = 26)	22-32

* L'espèce a localement disparu dans le lac de Morat (Vonlanthen et al. 2012) où elle a été réintroduite à partir du lac de Neuchâtel.

Présence

La Palée (*C. palaea*) est naturellement présente dans les lacs de Bienne, de Neuchâtel et de Morat. Elle est donc endémique de ce complexe lacustre. Dans le lac de Morat, l'espèce est localement éteinte (Vonlanthen et al. 2012) et elle y a été réintroduite par rempoissonnements à partir du lac de Neuchâtel. En effet, la Palée a été introduite dans divers systèmes lacustres au cours du temps. Sa présence est ainsi connue dans le Léman, le lac de Géronde (VS), les lacs de Joux et Brenet (VD) et le lac des Brenets (NE) en Suisse ainsi que dans le lac Chalain, le lac Saint-Point et le lac Rémorey en France (Fatio 1885 ; Hudson, Vonlanthen & Seehausen 2011).

Habitat

La littérature scientifique ne fournit pas d'informations fiables sur l'habitat de la Palée. Les observations des pêcheurs à la ligne et au filet laissent supposer que, suivant la saison et la disponibilité de nourriture, elle vit dans la zone pélagique ou près du fond le long du talus sublittoral. Dans les mois d'hiver, elle peut aussi se rencontrer à moindre profondeur près des rives.

Régime alimentaire

Les analyses du contenu stomacal ont montré que la Palée et la Bondelle des lacs de Bienne et Neuchâtel se nourrissent principalement de zooplancton (Rufli 1979 ; Bargetzi 1960). Ce constat valait aussi bien pour les juvéniles que pour les adultes. La part de nourriture benthique est plutôt faible chez les palées adultes. Selon les saisons, elles peuvent cependant aussi consommer des larves de chironomes, par exemple (Luu 1980). Avec l'expansion de la moule quagga, celle-ci apparaît aussi dans le bol alimentaire (communication personnelle R. Berger/A. Hertig).

Reproduction

Dans le lac de Bienne, la Palée fraie entre novembre et décembre (Kirchhofer & Breitenstein 2004 ; Hudson, Vonlanthen & Seehausen 2011). Dans les zones peu profondes, il peut arriver que la ponte s'étende jusqu'à février. Dans le lac de Neuchâtel, la Palée se reproduit principalement en décembre (com. perso de R. Berger) entre 0 et 10 m de profondeur (Mercier 1983 ; Vonlanthen et al. 2009). À notre connaissance, aucune étude n'a été menée à ce sujet dans le lac de Morat. D'expérience, on peut cependant supposer que la Palée y adopte un comportement similaire (communication personnelle de M. Pompini).

Croissance

Rufli (1979) estime que, dans le lac de Bienne, la Palée atteint en moyenne 29 cm à l'âge de trois ans. Sa publication n'indique pas le nombre de poissons étudiés mais on peut le supposer suffisant. Rufli a très certainement pu travailler avec une grande abondance de données. Ces données, toutefois, ne sont pas étayées par des analyses génétiques. La Palée du lac de Neuchâtel atteint en moyenne une longueur de 332 à 352 mm à l'âge trois ans (Büttiker 2014; Nusslé 2022). À Morat, cette longueur est de 357 mm (Kirchhofer, Breitenstein & Flück 2015). Depuis le milieu des années 1980, la croissance des corégones du lac de Bienne baisse considérablement suite à la réoligotrophisation du milieu (Kirchhofer, Breitenstein & Vonlanthen 2021). Les données de Rufli (1979) montrent cependant aussi qu'à la fin des années 1960, la croissance de la Palée et de la Bondelle était plus faible qu'aujourd'hui. Rufli cite d'autre part Dottrens & Quartier (1949) qui avaient observé une croissance encore plus faible chez les deux espèces.

Branchiospines

Hudson, Vonlanthen & Seehausen (2011) estiment à 25 à 30 le nombre de branchiospines de la population du lac de Bienne. Dans ce même lac, Rufli (1978) en comptait en moyenne 30,3 chez les individus de 280 à 319 mm de long (n = 40). Ces données ne sont cependant pas étayées par une détermination génétique de l'espèce. Lors des 35 ans du programme de routine «corégones», Kirchhofer, Breitenstein & Vonlanthen (2021) indiquent un domaine de l'ordre de 30 branchiospines ou moins pour la Palée du lac de Bienne. On dispose de données détaillées pour le lac de Neuchâtel : les Palées capturées à 2 m de profondeur pendant la fraie comptaient en moyenne 27,5 branchiospines (écart-type = 1.58, n = 26) (Vonlanthen, 2009).

7.4.3.1.2 Statut de menace

La Palée (*C. palaea*) est assez rare dans le lac de Bienne mais fréquente dans ceux de Neuchâtel et de Morat. Suite à la petite taille de sa population, la Palée du lac de Bienne est vulnérable aux modifications des conditions écologiques locales. De plus, un certain impact négatif de la pêche et de la gestion piscicole (repeuplement) ne peut être exclu.

Selon les critères B1ab(iii, v) et B2ab(iii, v) de l'UICN, la Palée est jugée «fortement menacée» (catégorie «en danger» de l'UICN). Les services cantonaux de la pêche jugent son statut moins sévère et la considèrent comme «menacée» (catégorie «vulnérable»).

B1ab(iii, v) et B2ab(iii, v): la répartition géographique couvre moins de 5000 km² dans la zone d'occurrence (B1) et moins de 500 km² dans la zone d'occupation (B2) ; d'autre part, au moins deux des points (a–c) sont observés selon les estimations : a) répartition sévèrement fragmentée ou moins de cinq localités, b) Déclin continu constaté, estimé, déduit ou prévu de l'un des éléments suivants : (iii) superficie, étendue et/ou qualité de l'habitat, et (v) nombre d'individus matures.

Statut de menace estimé

fortement menacée / en danger (EN)

7.4.3.2 Bondelle du lac de Biemme (*Coregonus confusus*, Goll 1883)



Figure 7.4.3.2: Bondelle capturée dans le lac de Biemme

7.4.3.2.1 Écologie et morphologie

Tableau 7.4.3.2: Principaux caractères écologiques et morphologiques de la Bondelle (*C. confusus*) du lac de Biemme (Hudson, Vonlanthen & Seehausen 2011 ; Kirchhofer & Breitenstein 2004 ; Ruffli 1978, 1979 ; Vonlanthen, 2009).

	Lac de Biemme	Lac de Neuchâtel	Lac de Morat
Présence	Oui	Non	Non
Indigène	Oui		
Endémique	Oui		
Régime alimentaire	Surtout zooplancton		
Période de reproduction	Décembre-mi-janvier		
Habitat de reproduction	Talus (en général 15-30 m)		
Taille à 3 ans	280 mm		
Nombre de branchiospines (brchsp)	31-35		

Présence

La Bondelle (*C. confusus*) n'est naturellement présente que dans le lac de Biemme. Il s'agit donc d'une espèce endémique de ce lac.

Habitat

On ne dispose pas d'informations fiables sur l'habitat de la Bondelle. Des inventaires systématiques et standardisés effectués à l'automne ont cependant montré que la Bondelle du lac de Biemme évoluait à cette période de l'année entre 2 et 36 m de profondeur dans la zone pélagique mais aussi près du fond (Vonlanthen & Périat 2018). Suivant les saisons, les pêcheurs amateurs et professionnels peuvent cependant aussi la capturer à bien plus grande profondeur.

Régime alimentaire

Les analyses du contenu stomacal montrent que les bondelles se nourrissent principalement de zooplancton (Ruffli 1979). Les genres *Daphnia* et les *Leptodora* faisaient souvent partie du bol alimentaire tandis que *Bosmina* et *Cyclops* étaient moins souvent représentés. Suivant la saison et l'abondance du zooplancton, la Bondelle peut cependant aussi se reporter sur d'autres proies (larves de chironomes, par exemple, et depuis peu petites moules Quagga, cf. Palée).

Reproduction

Dans le lac de Biemme, la Bondelle se reproduit à partir du mois de décembre, un peu plus tard que la Palée (Kirchhofer & Breitenstein 2004 ; Hudson, Vonlanthen & Seehausen 2011). Toutefois, les pêcheurs à la ligne capturent de temps à autre des bondelles à maturité sexuelle jusqu'au mois de février. La Bondelle fraie principalement à une profondeur de 15 à 30 m (communication personnelle de D. Bernet).

Croissance

Ruffli (1979) estime que la Bondelle atteint en moyenne 280 mm à l'âge de trois ans. Sa publication n'indique pas le nombre de poissons étudiés mais ses travaux sont très fouillés et on peut donc supposer qu'il s'est appuyé sur un grand nombre d'individus. Le taux de croissance de la Bondelle semble ainsi un peu plus faible que celui de la Palée. On ne dispose pas encore à l'heure actuelle de données étayées par une détermination génétique de l'espèce. Depuis le milieu des années 1980, la croissance des corégones du lac de Biemme baisse considérablement suite à la réoligotrophisation du milieu (Kirchhofer, Breitenstein & Vonlanthen 2021). Les données de Ruffli (1979) montrent cependant aussi qu'à la fin des années 1960, la croissance de la Palée et de la Bondelle était plus faible qu'aujourd'hui. Ruffli cite d'autre part Dottrens & Quartier (1949) qui avaient observé une croissance encore plus faible chez les deux espèces.

Branchiospines

Hudson, Vonlanthen & Seehausen (2011) situent le nombre de branchiospines de la population du lac de Biemme entre 31 et 35. Leur étude ne fournit cependant pas de données détaillées. Ruffli (1978) comptait en moyenne 34,3 branchiospines chez les individus de 280 à 319 mm de long (n = 231). Bittner a effectué des analyses génétiques sur d'anciens échantillons et obtenu des valeurs similaires pour les spécimens identifiés comme étant des bondelles (Bittner, données non publiées).

7.4.3.2.2 Statut de menace

La Bondelle biennoise (*C. confusus*) est fréquente dans le lac de Biemme. Cette espèce constitue la majeure partie des prises de la pêche à la ligne et au filet. Elle fait aussi l'objet d'une importante gestion piscicole par des repeuplements massifs. Son importance halieutique peut donc être qualifiée de forte. Étant donné que sa population se limite au lac de Biemme, la Bondelle est vulnérable aux modifications des conditions écologiques locales. De plus, un certain impact négatif de la pêche et de la gestion piscicole (repeuplement) ne peut être exclu. On dispose pour la Bondelle du lac de Biemme de nombreuses données sur la dynamique de la population (Kirchhofer, Breitenstein & Vonlanthen 2021) qui permettent d'estimer son statut de conservation.

En vertu du critère D2 de l'UICN, la Bondelle du lac de Biemme est jugée «menacée» (catégorie «vulnérable» de l'UICN).

D2 : la population est très petite ou restreinte et les conditions suivantes (1 ou 2) sont remplies : 2) zone d'occupation restreinte (en règle générale moins de 20 km²) ou nombre de localités limité (en règle générale cinq ou moins), si bien que la population est susceptible d'être affectée à l'avenir par une menace vraisemblable (activités humaines ou événement stochastique) pouvant très vite conduire le taxon à disparaître ou à être en danger critique.

Statut de menace estimé

menacée / vulnérable (VU)

7.4.3.3 Bondelle du lac de Neuchâtel (*Coregonus candidus*, Fatio 1885)



Figure 7.4.3.3: Bondelle capturée dans le lac de Neuchâtel.

7.4.3.3.1 Écologie et morphologie

Tableau 7.4.3.3: Principaux caractères écologiques et morphologiques de la Bondelle (*C. candidus*) du lac de Neuchâtel (Hudson, Vonlanthen & Seehausen 2011 ; Kottelat & Freyhof 2007 ; Büttiker 2014 ; Vonlanthen 2009 ; Nusslé 2022).

	Lac de Bienne	Lac de Neuchâtel	Lac de Morat
Présence	Non	Oui	Oui*
Indigène		Oui	Oui
Endémique		Oui	Oui
Régime alimentaire		Surtout zooplancton	
Période de reproduction		Janvier-février	
Habitat de reproduction		Sable, sédiments fins	
Taille à 3 ans		267 - 275 mm	
Nombre de branchiospines (brchsp)		32,4±2,1 (n = 30)	

* L'espèce est localement éteinte dans le lac de Morat (Vonlanthen et al. 2012).

Présence

La Bondelle neuchâteloise (*C. candidus*) est naturellement présente dans les lacs de Neuchâtel et de Morat. Elle est endémique dans ces deux lacs mais a localement disparu du lac de Morat (Vonlanthen et al. 2012).

Habitat

On ne dispose pas d'informations fiables sur l'habitat de la bondelle du lac de Neuchâtel. Les pêcheurs au filet la capturent principalement dans la zone pélagique mais aussi au niveau du talus à certaines saisons. Elle a cependant pu être ponctuellement capturée jusqu'à 130 m de profondeur.

Régime alimentaire

Les analyses du contenu stomacal effectuées par Ruffli (1979) ont montré que la Bondelle du lac de Bienne (*C. confusus*) se nourrissait principalement de zooplancton. On ignore si cela vaut aussi pour la Bondelle du lac de Neuchâtel.

Reproduction

Dans le lac de Neuchâtel, la Bondelle se reproduit en janvier-février (communication personnelle de R. Berger), à une profondeur de 60 à 150 m. Fait intéressant, on observe que des corégones présentant des caractères génétiques et morphologiques intermédiaires entre la Palée et la Bondelle se reproduisent entre 10 et 30 m de profondeur (Vonlanthen et al., 2009, Vonlanthen & Périat, 2007).

Croissance

À l'âge de trois ans, la Bondelle neuchâteloise atteint en moyenne une longueur de 267–275 m (Büttiker, 2014 ; Vonlanthen et al. 2009; Nusslé 2022). Sa croissance est donc plus lente que celle de la Palée.

Branchiospines

Vonlanthen (2009) a compté en moyenne 34,4 branchiospines (écart-type = 2,1) chez les bondelles capturées entre 60 et 95 m de profondeur dans le lac de Neuchâtel pendant la saison de reproduction (n = 30).

7.4.3.3.2 Statut de menace

La Bondelle neuchâteloise (*C. candidus*) est fréquente dans le lac de Neuchâtel. Il est cependant difficile d'évaluer la pression de pêche dont elle fait l'objet. Son importance halieutique peut toutefois être qualifiée de forte. En raison de sa distribution limitée – elle n'est présente que dans le lac de Neuchâtel – la Bondelle est vulnérable aux modifications des conditions écologiques locales. De plus, un certain impact négatif de la pêche et de la gestion piscicole (repeuplement) ne peut être exclu.

Selon les critères B1ab(iii, v) et B2ab(iii, v) de l'UICN, la Bondelle est jugée «fortement menacée» (catégorie «en danger» de l'UICN). Les services cantonaux de la pêche jugent son statut moins sévère et l'estiment «menacée» (catégorie «vulnérable»).

B1ab(iii, v) et B2ab(iii, v): la répartition géographique couvre moins de 5000 km² dans la zone d'occurrence (B1) et moins de 500 km² dans la zone d'occupation (B2) ; d'autre part, au moins deux des points (a–c) sont observés selon les estimations : a) répartition sévèrement fragmentée ou moins de cinq localités, b) Déclin continu constaté, estimé, déduit ou prévu de l'un des éléments suivants : (iii) superficie, étendue et/ou qualité de l'habitat, et (v) nombre d'individus matures.

Statut de menace estimé

fortement menacée / en danger (EN)

7.4.3.4 Brienzlig (*Coregonus albellus*, Fatio 1890)



Figure 7.4.3.4: Brienzlig capturé dans le lac de Thoune

7.4.3.4.1 Écologie et morphologie

Tableau 7.4.3.4: Principaux caractères morphologiques et écologiques des populations de Brienzlig (*C. albellus*) des lacs de Bienne, de Thoune et de Brienz (Selz et al. 2020 ; Bittner 2009 ; Vonlanthen & Périat 2018).

	Lac de Bienne	Lac de Thoune	Lac de Brienz
Présence	Oui	Oui	Oui
Indigène	Oui	Oui	Oui
Endémique	Non	Oui	Oui
Habitat (automne)	n.d.	Zones benthique et pélagique	
Régime alimentaire	n.d.	Surtout zooplancton pélagique, parfois benthos	
Période de reproduction	Août-sept (evtl. plus)	Août à mars	
Habitat de reproduction	n.d.	30-210 m (prof. maxi)	50-250 m (prof. maxi)
Taille à 3 ans [mm]	277 ± 13,4 (n = 27)	258 ± 13 (n = 9)	152 ± 8 (n = 14)
Nombre de branchiospines (brchsp)	32,8 ± 2,8 (n = 30)	32-44; 38 ¹ (n = 66)	

¹Valeur modale

Présence

C'est dans les lacs de Thoune et de Brienz que le Brienzlig est naturellement présent (Doenz et al. 2018 ; Selz et al. 2020). Toutefois, Fatio (1890) et Steinmann (1950) ont signalé dans le lac de Bienne la présence d'individus devant être rattachés à cette espèce en regard de leur phénotype. Par ses analyses, Bittner (2009) a pu apporter la preuve génétique de l'appartenance d'individus du lac de Bienne à l'espèce du Brienzlig de Thoune et Brienz. D'autre part, certains poissons récemment capturés par le pêcheur professionnel Stefan Dasen ont pu être génétiquement et morphologiquement rattachés à *C. albellus* (Selz et al., 2020). Le Brienzlig est donc présent dans le lac de Bienne sans y être endémique. On suppose que cette espèce a pu arriver naturellement dans le lac de Bienne en empruntant l'Aar qui se jette dans ce lac depuis la correction des eaux du Jura de 1886. Mais il est également possible qu'il ait été introduit par des actions ciblées repeuplement piscicole. Toutefois, cette hypothèse est assez peu vraisemblable pour un corégone d'aussi petite taille.

Habitat

On ne dispose pas d'informations sur l'habitat du Brienzlig dans le lac de Bienne. Les résultats de pêches automnales pratiquées dans les lacs de Brienz et de Thoune ont montré qu'à cette période de l'année, le Brienzlig se rencontrait à toutes les profondeurs à l'exception des premiers mètres sous la surface (Vonlanthen & Périat, 2013 ; Vonlanthen et al. 2015 ; Doenz et al. 2018). Il peut alors être présent à très grande profondeur. On ne dispose pas de données sur le lac de Bienne. Les captures signalées par les pêcheurs proviennent cependant en général du fond du lac.

Régime alimentaire

Rufli (1979) qualifie le régime alimentaire des Brienzligns du lac de Thoune de majoritairement pélagique (zooplancton) mais note que – contrairement aux observations de Steinmann (1950) – les Brienzligns de la fin des années 1970 consomment aussi du benthos (cf. chapitre sur les lacs de Thoune et de Brienz). On ne dispose pas de résultats d'analyse du contenu stomacal de Brienzligns du lac de Bienne.

Reproduction

Dans les lacs de Thoune et de Brienz, le Brienzlig présente une période de reproduction très étalée. Dans le lac de Bienne, seuls des Brienzligns se reproduisant l'été ont été étudiés jusqu'à présent (Bittner 2009 ; Doenz et al. 2018 ; Selz et al. 2020). Étant donné que les corégones endémiques du lac de Bienne fraient exclusivement en hiver, il allait de soi de choisir des individus prêts à pondre l'été pour les études. Il est donc impossible de savoir quelle est réellement la durée de la période de reproduction du Brienzlig dans le lac de Bienne.

Croissance

On dispose jusqu'à présent de très peu d'informations sur la croissance du Brienzlig dans le lac de Bienne. Les données disponibles ne concernent que des individus de 1970 dont l'appartenance génétique au Brienzlig a été déterminée ultérieurement par D. Bittner (Bittner, non publié). Ces données montrent que, dans le lac de Bienne, le Brienzlig atteint en moyenne une longueur totale 277 mm à l'âge de trois ans (écart-type 13,4, n = 27). Sa croissance y est donc un peu plus rapide que dans le lac de Thoune. Certains corégones capturés dans le cadre du «Projet Lac» en 2018 étaient plus petits que la Bondelle et ressemblaient beaucoup au Brienzlig du lac de Thoune (P. Vonlanthen, communication personnelle).

Branchiospines

Selz et al. (2020) soulignent que les deux individus indubitablement rattachés génétiquement au Brienzlig présentent des caractères morphologiques similaires à ceux du Brienzlig du système Thoune/Brienz. Les données datant de 1970 montrent que ces Brienzligns disposent d'un nombre légèrement plus faible de branchiospines que ceux vivant aujourd'hui dans le lac de Thoune (32,8 ± 2,8 mm, n = 30) (Bittner, non publié). Dans les lacs de Thoune et de Brienz, le Brienzlig présente de 32 à 44 branchiospines (38 de valeur modale pour les deux lacs) (Selz et al. 2020). Les deux Brienzligns du lac de Bienne en présentaient respectivement 34 et 40.

9.4.3.4.2 Statut de menace

Le Brienzlig (*C. albellus*) est fréquent dans les lacs de Thoune et de Brienz. Il est pour l'heure peu courant dans le lac de Bienne où il ne joue qu'un rôle très mineur pour la pêche. Il semble donc que le Brienzlig y soit peu menacé par la pêche. Étant donné que le Brienzlig est allochtone dans le lac de Bienne, son statut de conservation n'y est pas défini. De plus, la population du lac de Bienne n'est pas prise en compte dans l'évaluation du statut de menace de l'espèce car elle n'y est pas indigène. Le statut de conservation du Brienzlig est défini dans le chapitre consacré aux lacs de Thoune et Brienz.

Statut de menace estimé

pas de statut de menace défini pour *C. albellus* dans le lac de Bienne

7.4.3.5 Kropfer (*Coregonus profundus*, Selz, DöNZ, Vonlanthen, Seehausen 2020)



Figure 7.4.3.5: Kropfer capturé dans le lac de Thoune

7.4.3.5.1 Écologie et morphologie

Tableau 7.4.3.5: Principaux caractères morphologiques et écologiques du Kropfer (*C. profundus*) dans les lacs de Bienne et de Thoune (Selz et al. 2020).

	Lac de Bienne	Lac de Thoune
Présence	Oui	Oui
Indigène	Oui	Oui
Endémique	Non	Oui
Habitat (automne)	n.d.	Zones benthique et pélagique
Régime alimentaire	n.d.	Benthos
Période de reproduction	Août-septembre (evtl. plus longue)	Août-décembre
Habitat de reproduction	n.d.	30-150 m
Taille à 3 ans [mm]	218 (n = 1)	263 ± 16 (n = 11)
Taux de croissance	n.d.	Moyen
Nombre de branchiospines (brchsp)	25 (n = 1)	15-27; 21 ¹ (n = 28)

¹Valeur modale

Présence

Le lac dans lequel le Kropfer est naturellement présent est celui de Thoune mais un spécimen a également été capturé dans le lac de Bienne, à savoir en 2016 par le pêcheur professionnel Stefan Dasen (Selz et al., 2020). L'individu était à maturité sexuelle et a pu être identifié en tant que Kropfer sur la base de ses caractères morphologique et génétiques (Selz et al. 2020). Comme dans le cas du Brienzlig (*C. albellus*), on suppose qu'il a pu arriver naturellement dans le lac de Bienne en empruntant l'Aar qui se jette dans ce lac depuis la correction des eaux du Jura de 1886. Mais il est également possible qu'il ait été introduit par des actions ciblées de repeuplement piscicole. Toutefois, cette hypothèse est assez peu vraisemblable pour les corégonides de petite taille.

Habitat

On ne dispose d'aucune information sur l'habitat du Kropfer dans le lac de Bienne. Les résultats de pêches automnales pratiquées dans le lac de Thoune ont montré qu'à cette période de l'année, le Kropfer se capturait dans les habitats benthiques à une profondeur allant de 30 à 210 m (profondeur maximale du lac) (Vonlanthen & Périat 2013 ; Vonlanthen et al., 2015 ; Selz et al., 2020). Cela correspond aux profondeurs qu'il privilégie dans le lac de Thoune. On peut donc supposer qu'il occupe des habitats similaires dans le lac de Bienne.

Régime alimentaire

Les Kropfers du lac de Thoune présentent une alimentation exclusivement benthique (Rufli 1979 ; Selz, 2008 ; Hudson, Vonlanthen & Seehausen 2011 ; Ingram et al., 2012). En plus de divers invertébrés, ils se nourrissent également des œufs d'autres espèces de poissons et de coquillages (Rufli 1979 ; Bittner 2009). On ne dispose d'aucune information sur le régime alimentaire du Kropfer dans le lac de Bienne.

Reproduction

Au lac de Thoune, la période de reproduction du Kropfer s'étend d'août à décembre, ce qui est relativement long (Bittner 2009 ; Doenz et al. 2018 ; Selz et al., 2020). On ignore quelle est la durée de cette période de reproduction dans le lac de Bienne mais l'unique individu capturé jusqu'à présent frayait l'été.

Croissance

Dans le lac de Thoune, le Kropfer présente un taux de croissance assez faible; il mesure en moyenne 263 ± 16 mm à l'âge de trois ans (Selz et al. 2020).

Branchiospines

Au lac de Thoune, le Kropfer présente entre 15 et 27 branchiospines (21 de valeur modale) (Selz et al. 2020). L'individu du lac de Bienne en présentait 25.

7.4.3.5.2 Statut de menace

Par rapport à d'autres espèces de corégonides du lac de Thoune, la densité de population du Kropfer (*C. profundus*) dans ce lac est plutôt faible (Kirchhofer et Breitenstein 2004 ; Doenz et al. 2018). On ignore encore la taille de sa population dans le lac de Bienne. Étant donné que le Kropfer est allochtone dans le lac de Bienne, son statut de conservation n'y est pas défini. De plus, la population du lac de Bienne n'est pas prise en compte dans l'évaluation du statut de menace de l'espèce car elle n'y est pas indigène. Le statut de conservation du Kropfer est défini dans le chapitre consacré aux lacs de Thoune et Brienz.

Statut de menace estimé

pas de statut de menace défini pour *C. profundus* dans le lac de Bienne

7.4.4 Clé de détermination

La clé de détermination est normalement divisée en deux parties. La première correspond aux déterminations pouvant être effectuées sur le terrain via l'examen de poissons vivants, adultes et matures. Cette approche n'est pas applicable aux corégones des lacs de Neuchâtel et de Biemme. La deuxième partie présente la détermination à partir de caractères morphologiques et méristiques mesurés. Cet examen doit être pratiqué au laboratoire sur le poisson adulte qui doit être sacrifié. Cette démarche correspond à la méthode traditionnelle et courante basée sur l'analyse des branchiospines et autres caractères «simples». Elle est comparable à celle adoptée dans d'autres lacs.

Il est important de souligner que, même en combinant toutes ces méthodes, il n'est pas toujours possible de déterminer l'espèce avec précision et fiabilité pour chaque individu. En effet, le chevauchement des intervalles de valeurs des caractères morphologiques et méristiques peut être assez important d'un individu à l'autre. On ignore encore actuellement quelle est la part d'individus pouvant être rattachés à la bonne espèce. Une étude spécifique serait nécessaire pour le savoir. La clé de détermination doit donc être utilisée avec précaution et les résultats interprétés en tenant compte de leur fiabilité. D'un autre côté, les critères écologiques tels que la profondeur et la période de reproduction permettent assez bien de choisir le lieu et le moment pour capturer les espèces de manière sélective (Vonlanthen 2009).

7.4.4.1 Détermination sur le terrain

Les éléments dont nous disposons actuellement ne permettent pas d'établir de clé de détermination basée sur l'apparence des poissons pour les deux lacs abritant plusieurs espèces de corégones (lac de Biemme et lac de Neuchâtel).

7.4.4.2 Détermination à partir de caractères morphologiques et méristiques

Le deuxième niveau de détermination nécessite le prélèvement des branchiospines et d'un certain nombre d'écailles. Ces éléments permettront de déterminer des caractères méristiques et morphologiques mesurables, utiles à l'identification de l'espèce.

Une détermination au laboratoire est possible mais, à nouveau, de nombreux chevauchements existent pour les caractères «croissance» et «nombre de branchiospines». Ce problème est particulièrement aigu au lac de Neuchâtel (Figure 7.4.4.2). Mais il concerne aussi les corégones du lac de Biemme où il n'est probablement pas permis de distinguer clairement les poissons des différentes espèces au laboratoire en raison du chevauchement trop important des intervalles des différents critères (Figure 7.4.4.1).

<i>C. palaea</i>	<i>C. confusus</i>	<i>C. profundus</i>	<i>C. albellus</i>
Croissance (longueur totale à l'âge de trois ans)			
290 mm	280 mm	218 mm	184 mm
Nombre de branchiospines (BBR)			
moyenne			
22-35	31-35	15-27; 21	32-44; 38
<i>C. palaea</i>	<i>C. confusus</i>	<i>C. profundus</i>	<i>C. albellus</i>

Figure 7.4.4.1: Clé de détermination morphologique et méristique au laboratoire des corégones du lac de Biemme.

<i>C. palaea</i>	<i>C. candidus</i>
Croissance (longueur totale à l'âge de trois ans)	
332 mm	267 mm
Nombre de branchiospines (BBR)	
moyenne	
27.5 ±2.29	32.4 ±2.1
<i>C. palaea</i>	<i>C. candidus</i>

Figure 7.4.4.2: Clé de détermination morphologique et méristique au laboratoire des corégones du lac de Neuchâtel.

7.4.5 Considérations halieutiques

7.4.5.1 Lac de Neuchâtel

7.4.5.1.1 Captures

Au lac de Neuchâtel, la Bondelle (*C. candidus*) et la Palée (*C. palaea*) font l'objet d'une exploitation et d'une gestion piscicoles. Les équipements de pêche autorisés sont clairement règlementés et font l'objet d'un suivi régulier (Pedroli 1988 ; Büttiker 2014 ; Nusslé 2018–2023). Ces évaluations permettent de s'assurer du caractère durable de l'exploitation de la ressource halieutique et conduisent à des recommandations visant à adapter le matériel (en particulier la largeur des mailles) à l'évolution de la population.

Les captures de la pêche professionnelle présentent de fortes variations au cours du temps, en particulier chez la Bondelle (Figure 7.4.5.1). Les rendements ont ainsi été particulièrement faibles, comparés à d'autres périodes, dans les années 1960 et 1970 ainsi qu'entre 2018 et 2020. Les raisons de l'effondrement constaté après 2017 ne sont pas encore clairement élucidées et font encore l'objet d'études (Nusslé, 2018–2023).

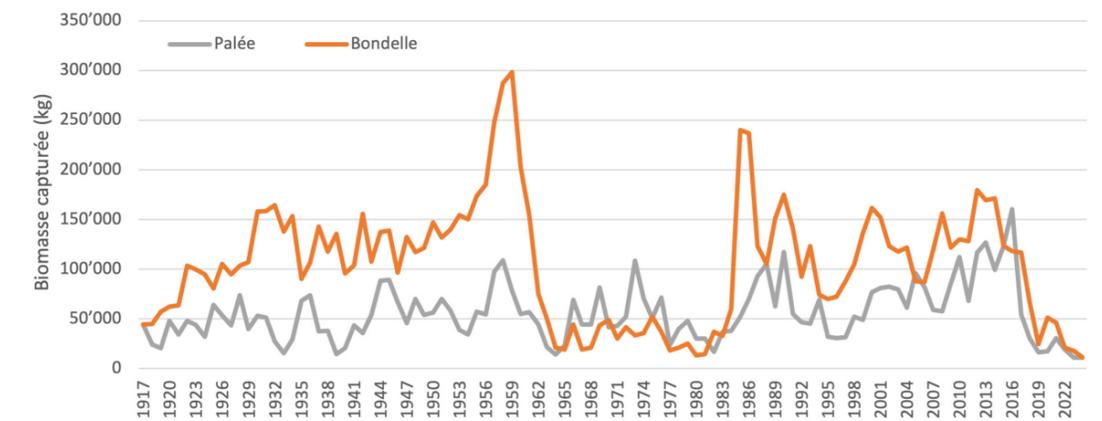


Figure 7.4.5.1: Statistiques cantonales des rendements de la pêche professionnelle à la Palée et à la Bondelle (kg) entre 1917 et 2024. Source : canton de Neuchâtel.

7.4.5.1.2 Repeuplements

En ce qui concerne les opérations de repeuplement piscicole dans le lac, on fait aujourd’hui une distinction entre la Palée de bord, la Palée de fond et la Bondelle.

- La Palée de bord se capture à moins de 10 m de profondeur avec des filets maillants de maille de 45 mm. La pêche du frai s’effectue au plus tard jusqu’à la fin du mois décembre.
- La Palée de fond se capture également avec des filets de 45 mm, mais à des profondeurs allant de 10 à 40 m. La pêche du frai s’effectue au plus tard jusqu’à la fin du mois décembre.
- La Bondelle se capture à plus de 80 m de profondeur avec des filets maillants de 35 mm. Le début de la pêche est fixé par le canton au vu de prélèvements tests.

Les modalités de la pêche géniteurs ont été modifiées après qu’il a été démontré qu’il existait aujourd’hui un gradient d’espèces de corégones dans le lac (Vonlanthen & Périat 2007 ; Vonlanthen et al. 2009). Il est impossible de distinguer nettement les Palées des Bondelles. Il convient donc de les capturer séparément. La disposition des filets à différentes profondeurs et l’échelonnage dans le temps des opérations de pêche du frai y contribuent aujourd’hui. L’objectif est d’éviter de mêler les différentes espèces de corégones lors de la fécondation artificielle en pisciculture.

Des essais de marquage sont été réalisés pour évaluer le succès du repeuplement. Pour ce faire, tous les corégones déversés dans le lac ont été marqués au rouge d’alizarine. Les deux espèces de corégones, la Palée (*C. palaea*) et la Bondelle (*C. candidus*), ont été marquées séparément au cours de différentes années. Cela permet de déterminer individuellement la part du repeuplement de chaque espèce dans la population de poissons. Le succès du repeuplement varie fortement entre les deux espèces et s’élève à 20 % pour la Bondelle (*C. candidus*) et à 50 % pour la Palée (*C. palaea*) (Scimabio 2024).

7.4.5.1.3 Recommandations pour la préservation de la diversité des corégones

Des recommandations sur la protection des espèces ainsi que sur la gestion durable des espèces de corégones dans les eaux concernées ont été formulées par les scientifiques et seront consolidées en collaboration avec la Confédération et les cantons. Ces recommandations seront intégrées ultérieurement dans les rapports pour chaque lac. En outre, un rapport de synthèse des recommandations sera publié.

7.4.5.2 Lac de Morat

7.4.5.2.1 Captures

L’exploitation piscicole du lac de Morat est coordonnée dans un concordat entre les cantons de Fribourg, de Neuchâtel et de Vaud. Sa population de Palées (*C. palaea*) est exploitée et gérée pour la pêche. Les prescriptions légales relatives à la pratique de la pêche de loisir et professionnelle sont fixées dans des règlements respectifs valables trois ans.

La population de corégones fait l’objet de suivis ponctuels et le dernier monitoring remonte à 2015 (Kirchhofer, Breitenstein & Flück 2015). Il atteste d’une pression de pêche plutôt faible. Le contrôle n’a cependant pas spécifiquement traité la question de savoir si l’exploitation de la ressource halieutique était durable et si les engins de pêche autorisés étaient employés de manière respectueuse du poisson. Les statistiques de pêche indiquent une augmentation du rendement de la pêche de loisir et professionnelle au cours du temps, toutefois marquée par de fortes fluctuations. Ces variations pourraient être l’expression de fluctuations du stock de corégones ou d’une variabilité de la pression de pêche (Figure 7.4.5.2).

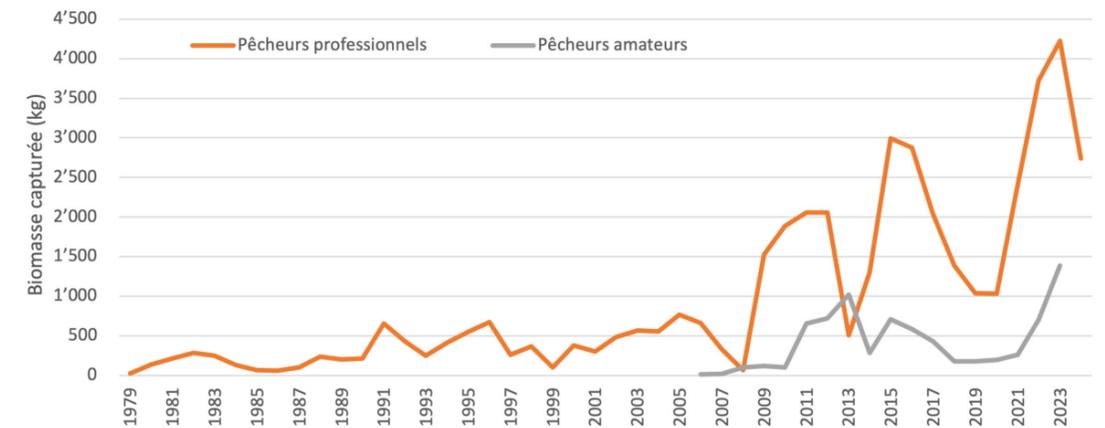


Figure 7.4.5.2: Statistiques cantonales des captures de la pêche professionnelle et de loisir à la Palée (kg) dans le lac de Morat entre 1979 et 2024, et entre 2006 et 2023. Source : canton de Vaud.

7.4.5.2.2 Repeuplements

Aucune opération de pêche de géniteurs n’est effectuée dans le lac de Morat lui-même. Mais dans le cadre du programme de repeuplement, le lac bénéficie depuis des années d’apports de Palées (*C. palaea*) du lac de Neuchâtel (Kirchhofer, Breitenstein & Flück 2015). Ces corégones, qualifiés de «Palées de bord», se capturent à moins de 10 m de profondeur avec des filets maillants de 45 mm et la pêche du frai les concernant est arrêtée jusqu’à la fin du mois décembre. Les quantités de poissons déversés dans le lac de Morat ont fortement baissé depuis 2017 en raison de l’effondrement des captures dans le lac de Neuchâtel (communication personnelle de F. Hofmann). Rien n’est connu sur le succès du repeuplement piscicole. Un essai de marquage est cependant envisagé à moyen terme pour tenter de l’évaluer (communication personnelle de F. Hofmann). Selon une analyse de corrélation, il apparaît qu’il n’existe jusqu’à présent qu’un lien très faible entre captures et repeuplement chez les corégones (Kirchhofer, Breitenstein & Flück 2015). Considérant les conditions limnologiques, on estime aujourd’hui que la Palée doit pouvoir se reproduire naturellement en bordure du lac de Morat. Ce n’est cependant pas le cas pour les corégones se reproduisant éventuellement à plus grande profondeur.

7.4.5.2.3 Recommandations pour la préservation de la diversité des corégones

Des recommandations sur la protection des espèces ainsi que sur la gestion durable des espèces de corégones dans les eaux concernées ont été formulées par les scientifiques et seront consolidées en collaboration avec la Confédération et les cantons. Ces recommandations seront intégrées ultérieurement dans les rapports pour chaque lac. En outre, un rapport de synthèse des recommandations sera publié.

7.4.5.3 Lac de Biemme

7.4.5.3.1 Captures

Dans le lac de Biemme, la Palée (*C. palaea*) et la Bondelle (*C. confusus*) sont exploitées et gérées pour la pêche. Le Kropfer et le Brienzlig sont assez rares dans le lac et ne jouent aucun rôle du point de vue halieutique. Les captures de la pêche professionnelle fluctuent fortement depuis les années 1960 mais se maintiennent globalement au même niveau (Figure 7.4.5.3). À partir de 2011, toutefois, les captures semblent en moyenne un peu plus faibles que les années précédentes. Il faut cependant noter que les captures de la pêche de loisir ont fortement augmenté ces dernières années, principalement suite à une intensification de la pression de pêche (Escher & Vonlanthen, 2016).

La population de corégones du lac de Biemme fait l'objet d'un suivi régulier (Kirchhofer & Breitenstein 2004 ; Kirchhofer, Breitenstein & Vonlanthen 2021). À cet effet, le canton de Berne prélève chaque mois des corégones dans les filets des pêcheurs professionnels et détermine le nombre de branchiospines, l'âge, la longueur totale et le poids des individus. La croissance et le nombre de branchiospines permettent alors de faire la distinction entre la Palée et la Bondelle. Les études montrent que la croissance des deux espèces de corégones a nettement régressé ces dernières années. En conséquence, la taille minimale des mailles des filets de fond et des filets flottants a été progressivement revue à la baisse depuis 2008, passant de 36 et 38 mm à 32 et 34 mm actuellement. La conformité des engins de pêche avec les objectifs de durabilité est régulièrement contrôlée (Vonlanthen & Périat 2018 ; Kirchhofer, Breitenstein & Vonlanthen 2021).

7.4.5.3.2 Repeuplements

Dans le lac de Biemme, des pêches de frai sont effectuées chaque année pour la Bondelle (captures au niveau des frayères à plus de 20 m de profondeur). Les œufs sont ensuite récupérés à la pisciculture cantonale de Gléresse par massage abdominal puis incubés. La Palée ne fait pas l'objet de pêches du frai. Rien n'est encore connu sur le succès du repeuplement piscicole. Un essai de marquage génétique a débuté dans la période de reproduction 2022/2023 pour évaluer son efficacité. Selon une analyse de corrélation, il apparaît qu'il n'existe jusqu'à présent qu'un lien très faible entre captures et repeuplement chez les corégones (Kirchhofer, Breitenstein & Vonlanthen 2021). Considérant les conditions limnologiques, on estime pour le moment que les quatre espèces de corégones sont en mesure de se reproduire naturellement dans une grande partie du lac (Vonlanthen & Périat 2018).

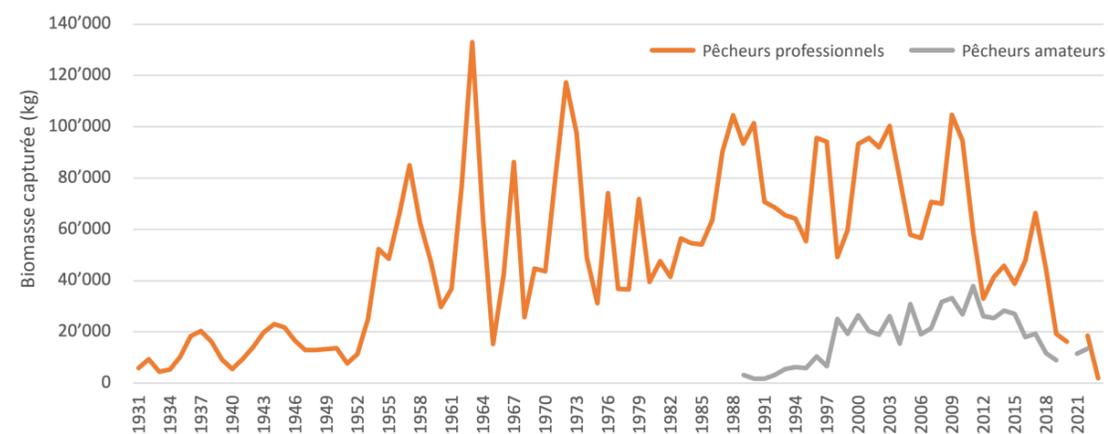


Figure 7.4.5.3: Statistiques cantonales des captures de corégones de la pêche professionnelle et de la pêche de loisir (kg) dans le lac de Biemme entre 1931 et 2023. Les données relatives à la pêche professionnelle manquent pour l'année 2021 et celles relatives à la pêche de loisir pour 2020 et 2023. Source : fischereistatistik.ch.

7.4.5.3.3 Recommandations pour la préservation de la diversité des corégones

Des recommandations sur la protection des espèces ainsi que sur la gestion durable des espèces de corégones dans les eaux concernées ont été formulées par les scientifiques et seront consolidées en collaboration avec la Confédération et les cantons. Ces recommandations seront intégrées ultérieurement dans les rapports pour chaque lac. En outre, un rapport de synthèse des recommandations sera publié.

7.4.6 Références bibliographiques

- Alexander, T.J., & O. Seehausen 2020. «Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. Projet Lac synthesis report.» Kastanienbaum: EAWAG.
- Cuvier, G. 1829. «Le règne animal distribué d’après son organisation, pour servir de base à l’histoire naturelle des animaux et d’introduction à l’anatomie comparée», Déterville, Paris, 2 : xv + 406 pp.
- Bargetzi, J-P. 1960. «Les Corégones du lac de Neuchâtel.» In: THÈSE (ed.) Présentée à la Faculté des Sciences de l’Université de Neuchâtel. Faculté des Sciences, Institut de Zoologie.
- Bittner, D. 2009. «Gonad deformations in whitefish (*Coregonus* spp.) from Lake Thun, Switzerland – A population genetic and transcriptomic approach», University of Bern.
- Büttiker, B. 2014. «Suivi des corégones du lac de Neuchâtel: Principaux résultats des campagnes 1981 à 2013.» Neuchâtel: Canton de Neuchâtel.
- De-Kayne, R., Selz, O.M., Marques, D.A., Frei, D., Seehausen, O. & Feulner, P.G.D. 2022. «Genomic architecture of adaptive radiation and hybridization in Alpine whitefish.» *Nature Communications*, 13, 4479.
- Doenz, C., Bittner, D., Vonlanthen, P., Wagner, C.E. & Seehausen, O. 2018. «Rapid buildup of sympatric species diversity in Alpine whitefish.» *Wiley Ecology and Evolution*, open access, 43.
- Dottrens, E. & Quartier, A. 1949. Les corégones du lac de Neuchâtel: étude biométrique.
- Douglas, M.R., Brunner, P.C. & Bernatchez, L. 1999. «Do assemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks?» *Molecular Ecology*, 8, 589–603.
- Escher, M. & Vonlanthen, P. 2016. «25 Jahre Fischfangstatistik des Kanton Bern.» Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Fatio, V. 1885. «Les corégones de la Suisse (féras diverses) classification et conditions de frai.» *Recueil Zoologie Suisse*, 1, 649–665.
- Fatio, V. 1890. «Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2^e Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes.» Genève et Bâle.
- GBL 2016. Seen im Kanton Bern. Amt für Wasser und Abfall. Gewässer- und Bodenschutzlabor GBL.
- Hartmann, G.L. 1827. «Helvetische Ichthyologie: oder ausführliche Naturgeschichte der in der Schweiz sich vorfindenden Fische (Orell, Füssli und Company).»
- Hudson, A.G., Vonlanthen, P. & Seehausen, O. 2011. «Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population», *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 58–66.
- Ingram, T., Hudson, A.G., Vonlanthen, P. & Seehausen, O. 2012. «Does water depth or diet divergence predict progress toward ecological speciation in whitefish radiations?»», *Evolutionary ecology research*, 487–502.
- Kirchhofer, A. & Breitenstein, M. 2004. «Monitoring der Felchenfänge der Berufsfischer vom Brienersee, Thunersee und Bielersee, 1984 bis 2003.» Münsingen: Auftraggeber: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Kirchhofer, A., Breitenstein, M. & Flück, M. 2015. «Gestion des corégones dans le lac de Morat». In: WFN (ed.). Berne.
- Kirchhofer, A., Breitenstein, M. & Vonlanthen, P. 2021. «Monitoring der Felchenfänge der Berufsfischer von Brienersee, Thunersee und Bielersee 1984–2018.» WFN (ed.). Münsingen: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Kottelat, M. 1997. «European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation.» *Biologia, Bratislava, Section Zoology*, 52, 1–271.
- Kottelat, M. & Freyhof, J.R. 2007. Handbook of European freshwater fishes (Publications Kottelat).
- Luu, M-L. 1980. «Régime alimentaire de la Palée (*C. lavaretus* L.) du lac de Neuchâtel.» Neuchâtel: Université de Neuchâtel.
- Mercier, B. 1983. «Gestion piscicole du lac de Neuchâtel: Pêche et pisciculture des corégones.» Neuchâtel: Inspectorat Chasse et Pêche Neuchâtel.
- Nusslé, S. 2018–2023. «Suivi des corégones du Lac de Neuchâtel.» In: STATISTIQUES ET ENVIRONNEMENT (ed.). Neuchâtel: Canton de Neuchâtel et Canton de Fribourg.
- Pedroli, J-C. 1988. «Suivi des populations de corégones dans le Lac de Neuchâtel.» Neuchâtel: Canton de Neuchâtel.
- Périat, G. 2013. «Etude du peuplement pisciaire du Lac de Morat.» In Projet Lac. EAWAG, Kastanienbaum.
- Périat, G. & Vonlanthen, P. 2013. «Etude du peuplement pisciaire du Lac de Neuchâtel.» Projet Lac. EAWAG, Kastanienbaum.
- Rufli, H. 1978. «Die heutigen sympatrischen Felchenpopulationen (*Coregonus* spp.) des Thuner- und Bielersees und ihre Morphologie.» *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 40, 7–31.
- Rufli, H. 1979. «Ernährung und Wachstum der Felchenpopulationen (*Coregonus* spp.) des Thuner- und Bielersees.» *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 41, 64–93.
- Selz, O. 2008. «Building a link between dN and dC stable isotopes signatures and the ecological phenotypic forms of Whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in 4 Swiss Lakes.» B.Sc., University of Bern.

Selz, O., Doenz, C., Vonlanthen, P. & Seehausen, O. 2020. «A taxonomic revision of the whitefish radiation of lakes Brinez and Thun, Switzerland, with description of three new species (Teleostei, Coregonidae).» *ZooKeys*, 82.

Spalinger, L. & Hefti, D. 2018. repeuplement durable des cours d’eau. Conditions-cadres et principes. L’environnement pratique n° UW-1823-F, Office fédéral de l’environnement OFEV, Ittingen.

Steinmann, P. 1950. «Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil.» *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 12, 340–491.

Vaud, Canton de. 2016. «De Source Sûre – La Qualité des Lacs Vaudois et du Lac de Bienne.» Direction Générale de l’Environnement (DGE). Neuchâtel.

Vonlanthen, P. 2009. «On speciation and its reversal in adaptive radiations. The central European whitefish system.» Universität Bern.

Vonlanthen, P. & Périat, G. 2007. «Petite Palée ou Grande Bondelle?» EAWAG, Kastanienbaum.

Vonlanthen, P. & Périat, G. 2013. «Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Brienersee.» Projet Lac, EAWAG Kastanienbaum.

Vonlanthen, P. & Périat, G. 2018. «Standardisierte Befischung Bielersee. Resultate der Erhebungen vom September 2017.» Projet Lac. Münsingen: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.

Vonlanthen, P., Bittner, D., Hudson, A.G., Young, K.A., Müller, R., Lundsgaard-Hansen, B., Roy, D., Di Piazza, S., Largiadèr, C.R. & Seehausen, O. 2012. «Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations», *Nature*, 482, 357–362.

Vonlanthen, P., Périat, G., Doenz, C., Hellmann, J., Alexander, T. & Seehausen, O. 2015. «Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Thunersee. Ein Bericht des «Projet Lac». Kastanienbaum: EAWAG.

Vonlanthen, P., Roy, D., Hudson, A., Largiadèr, C.R., Bittner, D. & Seehausen, O. 2009. «Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.)», *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 498–514.

7.5 Zugersee

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.5.1	Limnologie und Fischgemeinschaft	155
7.5.2	Übersicht zur Taxonomie	155
7.5.3	Beschreibung der einzelnen Felchenarten	157
7.5.3.1	Zuger Balchen (<i>Coregonus supersum</i> , Selz & Seehausen 2021)	157
7.4.3.1.1	Ökologie und Morphologie	157
7.4.3.1.2	Gefährdungstatus	158
7.5.3.2	Ausgestorbene Felchenarten des Zugersee: Zuger Albock (<i>C. obliterus</i> , Selz & Seehausen 2023) und Zuger Albeli (<i>Coregonus zugensis</i> , Nüsslin 1882)	159
7.5.4	Bestimmungsschlüssel	160
7.5.5	Fischereiliche Aspekte	160
7.5.5.1	Fischfang	160
7.4.5.2	Fischbesatz	161
7.4.5.3	Empfehlungen Erhaltung Felchenvielfalt	161
7.5.6	Literaturverzeichnis	162

7.5.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 75.1: Übersicht zur Limnologie und der lokalen Fischgemeinschaft des Zugersee (Vonlanthen & Periat 2014; BAFU 2016; Alexander & Seehausen 2020).

See	Höhenlage [m.ü.M]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m] ¹	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁹ m ³]	Wassererneuerungszeit [y]	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten	Felchenvielfalt
Zugersee	414	38.4	198	83	3.2	16.7	eutroph	19 (17) Arten; Eglisee	1 Art

Eigenschaften

Der Zugersee liegt im Einzugsgebiet der Reuss auf einer Höhe von 414 m.ü.M. in den Kantonen Zug, Schwyz und Luzern (BAFU 2016). Die maximale Tiefe des Zugersees beträgt 198 m. Bei einer Fläche von 38.4 km² und einer mittleren Tiefe von 83 m hat er ein Volumen von 3.2 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 16.7 Jahre. Dies ist im Vergleich zu anderen grossen Voralpenseen sehr lang. Der Zugersee gilt heute als eutropher See (Gesamtposphor (P_{tot}) zwischen 0.030 und 0.100 mg/l). Es wird angenommen, dass der Zugersee im ursprünglichen Zustand leicht mesotroph war (0.010 bis 0.030 mg/l). Unterhalb von ca. 80 bis 100 m ist heute ganzjährig kaum gelöster Sauerstoff vorhanden.

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft wird der Zugersee im heutigen Zustand als Eglisee bezeichnet (Vonlanthen & Périat 2014; Alexander & Seehausen 2020). Egli waren 2014 mit über 90% der Biomasse die mit Abstand häufigste Fischart im Zugersee. Dies ist insbesondere auf ihr häufiges Vorkommen im Pelagial zurückzuführen. Nur im Genfersee sind die Egli ähnlich häufig. Von den 19 im Zugersee vorkommenden Fischarten gelten deren 17 als einheimisch. Das bedeutet, dass zwei Fischarten in den See eingeführt wurden. Die Fischgemeinschaft des Zugersees gilt heute als atypisch und anthropogen beeinflusst. Unter oligotrophen oder schwach mesotrophen Bedingungen wird erwartet, dass Felchen oder Seesaiblinge im See dominieren (Ruhlé 1977).

7.5.2 Übersicht zur Taxonomie

Fatio (1890) beschreibt für den Zugersee zwei Felchenarten: Den Balchen (*Coregonus schinzii helveticus* var. *Zugensis*, 19–24 KRD) und den Albeli-Albock (*Coregonus wartmanni compactus*, 35–39 KRD). Der Name Albeli-Albock rührt daher, dass die lokalen Fischer zwischen Albeli (kleine, spät laichende Felchen) und Albock (mittelgrosse, früh laichende Felchen) unterschieden. Die Exemplare, die Fatio (1890) untersuchen konnte, rechtfertigten diese Unterscheidung jedoch nicht, und er schlug vor, die beiden möglichen Arten unter dem Namen «Albeli-Albock» zusammenzufassen. In seiner früheren Publikation benannte er ursprünglich drei Arten und unterschied zwischen Albeli und Albock (Fatio 1885).

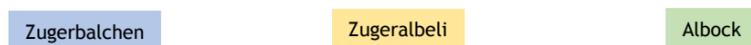
Steinmann (1950) gibt für den Zugersee nur noch eine vorkommende Art an: Den Zugerseebalchen (*Coregonus lavaretus* L. nat. *riusensis* oekot. *primigenius*, KRD 21–36). Diese Diagnose stellt er in eine Reihe mit der Bestimmung des Balchens von Fatio und sieht keinen Grund, von Fatos Artbeschreibung abzuweichen. Ausserdem beschreibt Steinmann anhand alter Museumsstücke das Albeli (*Coregonus lavaretus* L. nat. *riusensis* oekot. *primigenius-nanus*, KRD 24–38), dass er aber bereits als ausgestorben bezeichnet. Seine Beschreibung des Albelis orientiert sich im Gegensatz zu Fatio an einem Kleinfelchen des Typ «Albeli/Krofper» (Tiefenfelchen). Fatio hatte sich eher an einem Schwebfelchen vom Typ «Albock» orientiert und die «Albeli»-Eigenschaften mit dem geringen Alter der Kleinfelchen in Verbindung gebracht (Fatio 1890).

Die Revision der Felchentaxonomie von Kottelat (1997) bzw. Kottelat und Freyhof (2007) ändert für den Zugersee grundsätzlich nichts an der Diagnose von Steinmann. Das Zuger Albeli (*C. zugensis*, KR D 35–42) wird als lokal ausgestorben eingestuft. Nach Kottelat kommt *C. zugensis* nur im Vierwaldstättersee vor. Die einzige Art, die nach Kottelat im Zugersee vorkommt, ist der Balchen (*C. suidteri*, KR D 20–34).

Selz und Seehausen (2023) untersuchten in den Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Genf (MHNG) und des Naturhistorischen Museum in Bern (NHMBE) alle Exemplare von Felchen aus dem Zugersee, und stellten fest, dass der Zugersee – wie bereits von Fatio (1885) erwähnt – drei Felchenarten beherbergte. Selz und Seehausen (2023) haben anhand von morphologischen Messungen und der Laichtabelle und Notizen von Fatio (1885) drei Arten beschrieben, von denen zwei bereits ausgestorben sind. Die drei Arten wurden anhand von Museumsexemplaren aus der Zeit von 1873 bis 1941 beschrieben: Der heute noch im See vorkommende Balchen *C. supersum* (21–27 KR D, n=5) und die beiden ausgestorbenen Arten, der Albock *C. obliterus* (21–26 KR D, n=7) und das Albeli *C. zugensis* (33–40 KR D, n=11).

Zugersee

Fatio (1885)



Fatio (1890)



Steinmann (1950)



Kottelat (1997), Kottelat & Freyhof (2007)



Selz & Seehausen (2023)



Abb. 7.5.2.1: Übersicht über die Taxonomie der Felchen des Zugersees im Laufe der Zeit († = als ausgestorben klassifiziert).

7.5.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.5.3.1 Zuger Balchen (*Coregonus supersum*, Selz & Seehausen 2023)



Abb. 7.5.3.1: Ein heutiger Zuger Balchen.



Abb. 7.5.3.2: Ein Zuger Balchen (*C. supersum*) aus dem Jahr 1907, bevor der Zugersee stark eutroph wurde.

7.5.3.1.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.5.3.1.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Zuger Balchen aus dem Zugersee (Steinmann 1950; Hudson et al. 2011).

	Zugersee
Vorkommen	Ja
Einheimisch	Ja
Endemisch	Ja
Nahrungsspektrum	Zooplankton und benthische Invertebraten
Laichzeit	Januar
Laichhabitat	Halde
Länge mit 3y	k.A.
Anzahl Kiemenreusendornen (KR D)	25-32, Median = 28 (n = 20)

Vorkommen

Zuger Balchen (*C. supersum*) kommen natürlicherweise nur im Zugersee vor. Damit gilt die Art als endemisch für den Zugersee. Daneben kommen Zuger Balchen auch im Lago Maggiore (bezeichnet als «Lavarello»), Lago di Lugano und Lago di Como vor (Hudson et al. 2011). Dort wurden sie im Rahmen von Besatzmassnahmen eingesetzt. Felchen kommen in diesen Seen natürlicherweise nicht vor und gelten als standortfremd.

Lebensraum

Stichprobenbefischungen im Spätsommer zeigen, dass sich die Zuger Balchen in dieser Zeit hauptsächlich zwischen 10 und 20 m Tiefe aufhalten, obwohl der Zugersee insgesamt fast 200 m tief ist (Vonlanthen und Périat 2014). Generell wurden keine Fische tiefer als 81 m gefangen, was wahrscheinlich auf die anoxischen Bedingungen in der Tiefe zurückzuführen ist. Ansonsten liegen keine verlässlichen Informationen zur die Habitatnutzung dieser Felchenart vor.

Nahrungsspektrum

Aktuelle Mageninhaltsanalysen liegen nicht vor. Nach Steinmann (1950) ernähren sich die Zuger Balchen vielseitig und opportunistisch. Er gibt an, dass sie sich von Zooplankton und benthischen Invertebraten ernähren. Die Wahl der Nahrung hängt wahrscheinlich stark von der Verfügbarkeit im See ab. Dies deutet auch darauf hin, dass sich diese Art teilweise im Pelagial, teilweise aber auch im Benthos aufhält.

Fortpflanzung

Die Zuger Balchen laichen hauptsächlich in Tiefen zwischen 10 und 40 m an der Halde (Steinmann 1950; pers. Auskunft P. Reichlin). Die Laichzeit begann früher ab Mitte Dezember. Heute beginnt sie jedoch meist erst Ende Dezember und dauert bis Ende Januar. Die Zuger Balchen werden seit langem mit Besatzmassnahmen unterstützt. Früher funktionierte die natürliche Fortpflanzung aufgrund der extremen Eutrophierung und dem damit verbundenen Sauerstoffmangel in Sedimentnähe nicht mehr (Müller 2010). Eine aktuelle Studie zeigt, dass sich die Eier heute besser entwickeln können als noch vor wenigen Jahren (Vonlanthen 2020). Es ist daher davon auszugehen, dass sich die Sauerstoffbedingungen an der Halde je nach Standort verbessert haben.

Wachstum

Für Felchen aus dem Zugersee liegen keine Wachstumsdaten vor. Proben von Laichfischfängen aus der Dissertation von A. Hudson im Jahr 2005 zeigen, dass die Balchen im Mittel 33 cm lang (SD = 14.6 mm, n = 20) werden.

Kiemenreusendornen

Hudson et al. (2011) beziffern die Anzahl der Kiemenreusendornen der Zuger Balchen auf ein Medianwert von 28 (25–32, n=20). Der von Selz und Seehausen (2023) beschriebene Holotyp des Zuger Balchen aus dem Jahr 1939, weist 27 Kiemenreusendornen auf.

7.5.3.1.2 Gefährdungsstatus

Der Zuger Balchen (*C. supersum*) kommt im Zugersee heute häufig vor und ist ein wichtiger Bestandteil des Fangertrags der Netzfischer. Wie hoch der Befischungsdruck auf die Zuger Balchen ist, kann jedoch nicht beurteilt werden, da aufgrund fehlender Daten zum Befischungsaufwand der Netz- und Angelfischerei kein CPUE (catch per unit effort) berechnet werden kann. Die fischereiliche Bedeutung der Zuger Balchen kann als hoch eingestuft werden. Besatzmassnahmen werden durchgeführt, da davon ausgegangen wird, dass die Naturverlaichung weiterhin nur sehr eingeschränkt funktioniert. Neben der Population im Zugersee kommt der Zugerbalchen auch im Lago Maggiore und im Lago di Lugano vor. Der Gefährdungsstatus des Zuger Balchen stützt sich nur auf die Population im Zugersee, da die Populationen im Lago Maggiore und Lago di Lugano standortfremd sind. Der Gefährdungsstatus des Zuger Balchen wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)**7.5.3.2 Ausgestorbene Felchenarten des Zugersee: Zuger Albock (*C. obliterus*, Selz & Seehausen 2023) und Zuger Albeli (*Coregonus zugensis*, Nüsslin 1882)**

Abb. 7.5.3.3: Ein Zuger Albock (*C. obliterus*, oben) aus dem Jahr 1937 und ein Zuger Albeli (*C. zugensis*, unten) aus dem Jahr 1939.

Zuger Albock (*C. obliterus*, Selz & Seehausen 2023)

Eine der beiden ausgestorbenen Arten, der Zuger Albock, *C. obliterus* (21–26 KR, n = 7), laichte von Mitte September bis Mitte Oktober in Tiefen von 150 bis 180 m (Fatio 1885). Aufgrund des Phänotyp von *C. obliterus*, der Laichtiefe und der wenigen und kurzen Kiemenreusendornen scheint diese Art eine ähnliche ökologische Nische besetzt zu haben wie zwei Felchenarten aus zwei anderen Schweizer Seen: *C. gutturosus* (heute ausgestorben) aus dem Bodensee und *C. profundus* aus dem Thunersee teilen viele morphologische Merkmale mit *C. obliterus*. Über die Biologie des Zuger Albocks ist nichts bekannt, es kann aber davon ausgegangen werden, dass er sich wahrscheinlich wie *C. profundus* hauptsächlich von benthischen Beutetieren ernährt hat und in grossen Wassertiefen lebte.

Zuger Albeli (*Coregonus zugensis*, Nüsslin 1882)

Die zweite ausgestorbene Art, das Zuger Albeli *C. zugensis* (33–40 KR, n = 11), laichte von Mitte Oktober bis Dezember in mittleren Tiefen (Fatio, 1885). Nach Kottelat (1997) und Kottelat & Freyhof (2007) umfasste die Art *C. zugensis* die Albeli-Populationen des Zuger- und des Vierwaldstättersees. Selz und Seehausen (2023) konnten jedoch zeigen, dass es sich um zwei eigenständige Arten handelt und gaben dem Albeli des Vierwaldstättersees einen neuen Artnamen, *C. muelleri*. Über die Biologie des Zuger Albeli ist nichts bekannt, aber es ist anzunehmen, dass es sich wahrscheinlich wie andere kleinwüchsige pelagische Felchenarten hauptsächlich von Zooplankton ernährte.

Tabelle 7.5.3.2.1: Zusammenstellung der wichtigsten Eigenschaften der ausgestorbenen Zuger Albock (*C. obliterus*) und Zuger Albeli (*C. zugensis*) aus dem Zugersee (Selz & Seehausen 2023).

	<i>Coregonus obliterus</i>, Jurine 1825 Zuger Albock	<i>Coregonus zugensis</i>, Nüsslin 1882 Zuger Albeli
Vorkommen	ausgestorben	ausgestorben
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	Ja	Ja
Nahrungsspektrum	wahrscheinlich Invertebraten	wahrscheinlich Zooplankton
Laichzeit	Mitte September – Mitte Oktober	Mitte Oktober bis Dezember
Laichhabitat	150 – 180 m Tiefe	in weniger tiefem Wasser als <i>C. obliterus</i>
Anzahl Kiemenreusendornen (KR)	21-26 (n = 7)	33-40 (n = 11)

7.5.4 Bestimmungsschlüssel

Aktuell ist ein Bestimmungsschlüssel für die Felchen des Zugersees nicht nötig, da Selz und Seehausen (2023) durch taxonomische (morphologische) Arbeiten davon ausgehen, dass von den ursprünglichen Arten im Zugersee nur der Zuger Balchen, *C. supersum*, überlebt hat.

7.5.5 Fischereiliche Aspekte

7.5.5.1 Zugersee

7.5.5.1.1 Fischfang

Im Zugersee werden die Balchen sowohl von Angel- als auch von Netzfischerinnen und -fischern gefangen. Fischereigerätschaften, Schonzeiten und Schonmasse sind in der Fischereiverordnung klar geregelt. Die Bestimmungen beruhen auf den Erfahrungen der Fischereiaufsicht aus Erhebungen während der Laichzeit und aus Netzversuchen mit verschiedenen Maschenweiten im Jahresverlauf. Wachstumsanalysen, wie sie in anderen Seen bereits durchgeführt werden und Rückschlüsse auf eine nachhaltige Nutzung zulassen, wurden laut Zuger Fischereiverwaltung bisher nicht durchgeführt (pers. Mitteilung P. Müller). Für die Angel- und Netzfischerei liegen Fangdaten vor. Sie zeigen insbesondere in den Jahren 1970 bis 1996 im Vergleich zu 2000 bis 2018 deutlich höhere Fangmengen (Abbildung 7.5.5.1.1). Nach 1996 gingen die Fänge stark zurück und stabilisierten sich bis 2018 auf niedrigem Niveau. Dieser Trend gilt sowohl für die Angelfischerei als auch für die Netzfischerei. Ab 2018 stiegen die Felchenfänge sowohl bei den Angel- als auch bei den Netzfischern stark an. Der Aufwand für den Fang dieser Fische ist nicht bekannt. Die Entwicklung der Fänge ist daher nicht unbedingt repräsentativ für die Entwicklung des Felchenbestandes im See. Es ist jedoch davon auszugehen, dass die rasche Zunahme seit 2018 auf eine deutliche Bestandszunahme zurückzuführen ist. Eine von der Fischereiverwaltung in Auftrag gegebene Studie untersuchte die Entwicklung der Fänge im Zugersee unter Berücksichtigung ökologischer und fischereilicher Aspekte (Egloff et al. 2024). Die Studie konnte erste Hinweise auf mögliche Ursachen für die Entwicklung der Felchenfänge geben, aufgrund fehlender Daten konnten jedoch nicht alle Faktoren abschliessend berücksichtigt werden.

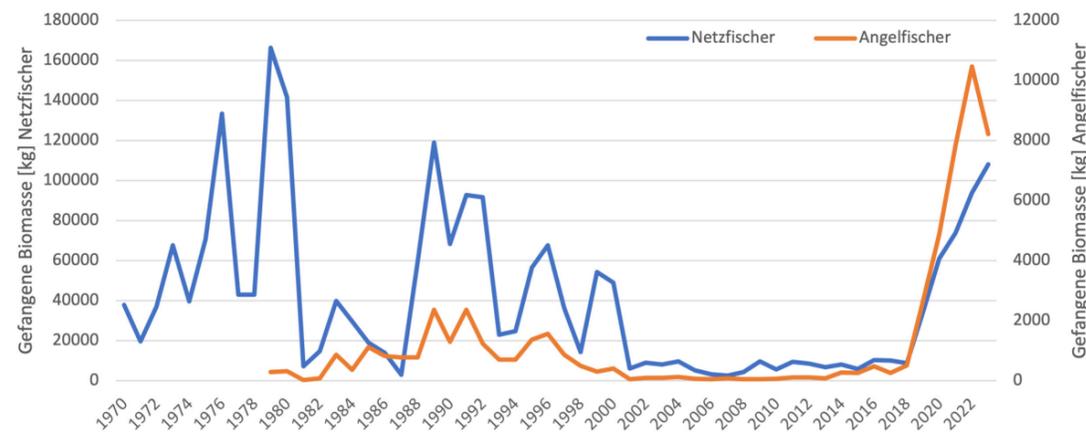


Abb. 7.5.5.1.1: Kantonale Fischfangstatistik der Fischerfänge (kg) zwischen 1970 und 2023. Quelle: Kanton Zug/BAFU.

7.5.5.1.2 Fischbesatz

Im Zugersee werden bereits seit vielen Jahren Felchen ausgesetzt. Die Erbrütungsmethode, bei der die Eier in so genannten Zuger Gläsern erbrütet werden, wurde, wie der Name schon sagt, am Zugersee entwickelt und wird heute vielerorts so angewendet.

Der Laichfischfang wird gemäss Auskunft der kantonalen Fischereiverwaltung von der Berufsfischerei jeweils zwischen Ende Dezember und Ende Januar durchgeführt. Dabei werden laichreife Felchen in Tiefen zwischen 10 und 30 m gefangen und anschliessend gestreift. Die Eier werden in der Fischzucht erbrütet und die meisten Felchen als Brütlinge in den See ausgesetzt (Abb. 7.5.5.1.2). Ein kleiner Teil wird jedoch angefüttert und weiter aufgezogen, um schliesslich als angefütterte Brut und Vorsommerlinge ausgesetzt zu werden. Der Erfolg der einzelnen Besatzstrategien ist nicht bekannt. Die Anzahl der besetzten Felchen lag über viele Jahre im Bereich von 5–10 Mio. Individuen. In den letzten Jahren stieg die Besatzmenge auf ca. 25 Mio. Individuen an. Die Erhöhung der Besatzmengen kann jedoch nicht als primäre Ursache für die Bestandszunahme angesehen werden, da die Felchenfänge bereits vor der Erhöhung der Besatzmengen angestiegen sind.

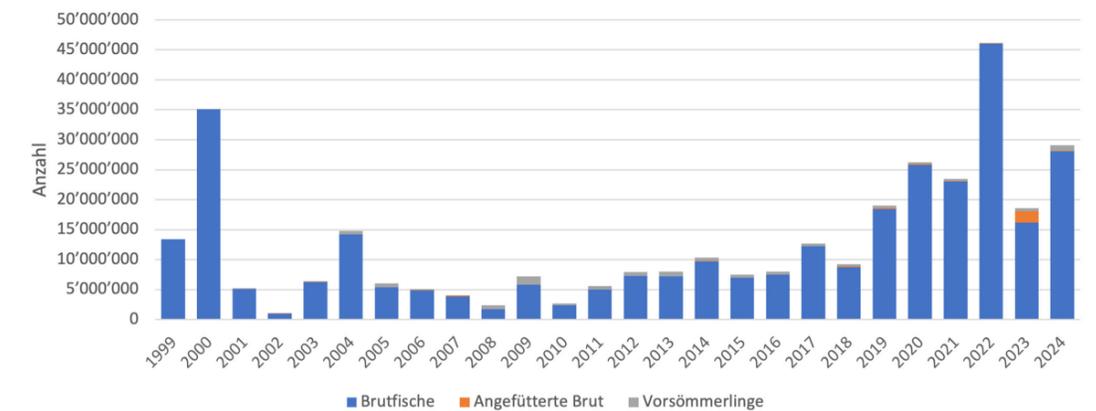


Abb. 7.5.5.1.2: Anzahl ausgesetzter Zuger Balchen im Zugersee seit 1999. Daten: Kanton Zug.

7.5.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.5.6 Literaturverzeichnis

- Alexander, T., & O. Seehausen. 2020. Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. «Projet Lac» synthesis report. Eawag: Das Wasserforschungsinstitut des ETH-Bereichs. <https://doi.org/10.55408/eawag:24051>
- BAFU 2016. Der Zugersee. Zustand bezüglich Wasserqualität. Ittingen: Bundesamt für Umwelt, Abteilung Wasser.
- Egloff, N., A. Hagmayer, P. Vonlanthen, & F. Peter. 2024. Fangentwicklung Zugersee – Analyse von Umwelteigenschaften und fischereilichen Aspekten. Auftraggeber: Kanton Zug, Amt für Wald und Wild.
- Fatio, V. 1885. Les corégones de la Suisse (féras diverses) classification et conditions de frai. *Recueil Zoologie Suisse*, 1, 649–665.
- Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes. Genève et Bale.
- Frei, D., R. De-Kayne, O. M. Selz, O. Seehausen, & P. G. D. Feulner. 2022a. Genomic variation from an extinct species is retained in the extant radiation following speciation reversal. *Nature Ecology & Evolution* 6: 461–468.
- Frei, D., P. Reichlin, O. Seehausen, & P. G. D. Feulner. 2022b. Introgression from extinct species facilitates adaptation to its vacated niche. *Molecular Ecology* 32: 841–853. <https://doi.org/10.1111/mec.16791>.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenetic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 58–66.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava, Section Zoology*, 52, 1–271.
- Kottelat, M., & J. R. Freyhof. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat.
- Müller, R. 2010. Untersuchung über die Entwicklung der Felcheneier im Zugersee. In LIMNOS (ed.). Aufnahme vom 1. März 2010. Zug: Amt für Fischerei und Jagd des Kantons Zug.
- Ruhlé, C. 1977. Biologie und Bewirtschaftung des Seesaiblings (*Salvelinus alpinus*) im Zugersee. Institut für Gewässerschutz und Wassertechnologie an der ETH Zürich. Zürich: Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie.
- Selz, O., & O. Seehausen. 2021. A taxonomic revision of ten whitefish species from the lakes Lucerne, Sarnen, Sempach and Zug, Switzerland, with descriptions of seven new species (Teleostei, Coregonidae). *ZooKeys* 1144: 95–169. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1144.67747>
- Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 12, 340–491.
- Vonlanthen, P. 2020. Entwicklung der Felcheneier im Zugersee – Ergebnisse der Untersuchung vom 2. März 2020. Zug: Kanton Zug, Amt für Wald und Wild.
- Vonlanthen, P., & G. Périat. 2014. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Zugersee. In LACS, P. (ed.). Kastanienbaum: EAWAG.

7.6 Hallwiler- und Baldeggersee

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.6.1 Limnologie und Fischgemeinschaft	165
7.6.1.1 Hallwilersee	165
7.6.1.2 Baldeggersee	165
7.6.2 Übersicht zur Taxonomie	166
7.6.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten	167
7.6.3.1 Hallwiler- und Baldegger-Ballen	167
7.6.3.1.1 Ökologie und Morphologie	168
7.6.3.1.2 Gefährdungstatus	169
7.6.4 Bestimmungsschlüssel	169
7.6.5 Fischereiliche Aspekte	169
7.6.5.1 Hallwilersee	169
7.6.5.1.1 Fischfang	169
7.6.5.1.2 Fischbesatz	170
7.6.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	171
7.6.5.2 Baldeggersee	172
7.6.5.2.1 Fischfang	172
7.6.5.2.2 Fischbesatz	172
7.6.5.2.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	172
7.6.6 Literaturverzeichnis	174

7.6.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 7.6.1: Übersicht zur Limnologie und der lokalen Fischgemeinschaft des Hallwiler- und Baldeggersees (Vonlanthen et al. 2014; BAFU 2016a; BAFU 2016b; Alexander und Seehausen 2020).

See	Höhenlage [m.ü.M.]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m] ¹	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁶ m ³]	Wassererneuerungszeit [y]	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten	Felchenvielfalt
Hallwilersee	449	10.2	47	28	0.285	3.9	mesotroph	20 (17) Rotaugensee	1 Art
Baldeggersee	463	5.2	66	33	0.173	3.9	mesotroph	k.A.	1 Art

7.6.1.1 Hallwilersee

Eigenschaften

Der Hallwilersee liegt im Einzugsgebiet des Aabachs auf 449 m.ü.M. in den Kantonen Aargau und Luzern (BAFU 2016b). Der Baldeggersee entwässert über den Aabach in den Hallwilersee und dieser wiederum in die Aare. Die beiden Seen bildeten nach dem Rückzug des Reussgletschers zusammen ein Seebecken. Der Rückgang des Wasserstands legte jedoch eine Moräne frei, welche die beiden Seen heute trennt. Die maximale Tiefe des Hallwilersees liegt bei 47 m. Bei einer Fläche von 10.2 km² und einer durchschnittlichen Tiefe von 28 m besitzt er ein Volumen von 0.285 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 3.9 Jahre. Der Hallwilersee wird heute als mesotropher See eingestuft (Gesamtposphor (P_{tot}) zwischen 0.010 und 0.030 mg/l). Der Hallwilersee wird seit 1985 künstlich belüftet und zirkuliert, um eine Sanierung der Nährstoffbelastung zu erwirken und die Funktion als Lebensraum bestmöglich sicherzustellen.

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft galt der Hallwilersee basierend auf den Erhebungen des Projet Lac aus dem Jahr 2012 als Rotaugensee (Vonlanthen et al. 2014; Alexander & Seehausen 2020). Rotaugen waren 2012 bei Versuchsfängen im Hallwilersee die häufigste Fischart und stellten rund 70 % der Biomasse. Dies liegt vor allem daran, dass die Art im Pelagial dominant war. In kühleren, nährstoffärmeren Seen kommen Rotaugen vor allem am Ufer vor. Weitere häufige Fischarten waren Hechte und Felchen. Im Vergleich mit den Erhebungen von 2012 hat sich in den neuen Erhebungen des Projet Lac aus dem Jahr 2022 gezeigt, dass sich der Fischbestand des Hallwilersees von 2012 bis 2022 massgeblich verändert hat (Vonlanthen et al. 2023). Für die Fischerei besonders relevant ist die Entwicklung des Felchenbestands. Dieser hat in diesen zehn Jahren deutlich und signifikant zugenommen. Ebenfalls deutlich zugenommen hat der Welsbestand. Abgenommen hat der Bestand von Flussbarschen, Rotaugen und Kaulbarschen. Von 20 Fischarten, die im Hallwilersee vorkommen, gelten deren 17 als einheimisch. Das heisst, dass drei Fischarten in den See eingeführt wurden.

7.6.1.2 Baldeggersee

Eigenschaften

Der Baldeggersee liegt oberhalb des Hallwilersees auf 463 m.ü.M. im Kanton Luzern (BAFU 2016a). Der Baldeggersee wird hauptsächlich durch die Ron gespeisen. Der See gehört seit 1940 der Stiftung ProNatura und ist deren grösstes Schutzgebiet. Die maximale Tiefe des Baldeggersees liegt bei 66 m. Bei einer Fläche von 5.2 km² und einer durchschnittlichen Tiefe von 33 m besitzt er ein Volumen von 0.173 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 3.9 Jahre. Der Baldeggersee wird heute als mesotropher See eingestuft (Gesamtposphor (P_{tot}) zwischen 0.010 und 0.030 mg/l). Der Baldeggersee wird seit 1982 künstlich belüftet und zwangszirkuliert, um dessen Nährstoffzustand zu sanieren und ein «Kippen» des Sees zu verhindern.

Fischgemeinschaft

Im Rahmen der standardisierten Befischung des Projet Lac wurden im Jahr 2023 insgesamt 15 Fischarten im Baldeggersee gefangen. Unter Einbeziehung weiterer Nachweise sind bisher 19 Fischarten im See dokumentiert. Die dominierenden Arten sind Egli und Rotaugen. Zudem wurden größere Bestände nicht einheimischer Fischarten wie Sonnenbarsch und Kaulbarsch nachgewiesen. Auffällig ist, dass bei der standardisierten Befischung unterhalb einer Wassertiefe von zwölf Metern keine Fische festgestellt wurden (Vonlanthen et al. 2024).

7.6.2 Übersicht zur Taxonomie

Fatio (1890) beschreibt für Hallwiler- und Baldeggersee eine Felchenart: Die lokal Hallwiler- und Baldegger-Ballen genannten *Coregonus dispersus annectus* (33–38 KR D). Fatio sieht in *C. annectus* eine eigenständige Art, die sich deutlich vom Sempacher-Ballen zu unterscheiden schien. Adulte Hallwiler-Ballen, die Fatio untersuchen konnte, waren zwischen 230 mm und 290 mm lang. Adulte Ballen aus dem Baldeggersee waren durchwegs grösser und erreichten Längen zwischen 290 mm und 320 mm. Weshalb die Ballen des Baldeggersees grösser wurden, konnte Fatio nicht abschliessend beurteilen. Er mutmasste, dass die Nahrungsgrundlage im Baldeggersee besser sei, da mehr Wasserpflanzen und abwechslungsreichere Habitats zur Verfügung standen. Die Ballen laichten ufernah in Flachwasserzonen auf Sand und Kies. Die Laichzeit lag zwischen Ende November und Dezember, wobei die Baldegger-Ballen etwas später laichten.

Steinmann (1950) folgt der Artbeschreibung von Fatio nicht und sieht im Ballen aus dem Sempacher-, Hallwiler- und Baldeggersee den gleichen Ökotypen. Er benennt ihn *Coregonus lavaretus* L. nat. *intermedia*, oekot. *primigenius* (23–39 KR D). Steinmann findet denn auch im Gegensatz zu Fatio eine deutlich grössere Variationsbreite bei den Kiemenreusendornen vor. Damals noch erhaltene Museumsexemplare, die von Fatio gesammelt wurden, bestätigten Steinmanns Feststellung. Steinmann gibt jedoch auch den Hinweis, dass die Seen seit Ende des 19. Jahrhunderts intensiv bewirtschaftet wurden (Besatz). Es ist daher nicht auszuschliessen, dass Fatio und Steinmann nicht mehr dieselbe Art untersuchten, weil zu dieser Zeit oft Besatz mit standortfremden Felchen getätigt wurde. Die Grössenunterschiede, die Fatio zwischen den Baldegger- und Hallwiler-Ballen noch anfangs des 20. Jahrhunderts festgestellt hatte, waren zu Zeiten Steinmanns nicht mehr vorhanden. Dies könnte auch mit gewissen Umweltveränderungen zusammenhängen. Beide Seen waren bereits Ende des 19. Jahrhunderts leicht eutroph und später zu Steinmanns Zeiten waren beide Seen dann deutlich stärker eutroph.

In der Revision der Felchentaxonomie von Kottelat (1997) werden die Innerschweizer Balchen des Vierwaldstätter-, Zuger-, Alpnacher-, Ägeri-, Sempacher-, Lungern-, Hallwiler- und Baldeggersees als eine Art angesehen. Diese bezeichnet Kottelat als *Coregonus suidteri* (20–34 KR D), wobei er sich bei der Artbeschreibung auf Fatio beruft. Kottelat merkt jedoch an, dass sich diese Art durch eine hohe Variationsbreite auszeichnet und dass die Datengrundlage für eine genauere Beurteilung ungenügend ist.

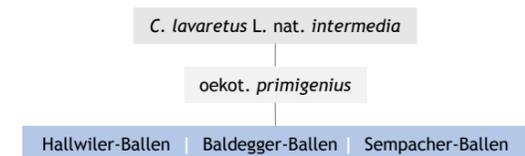
Die Studie von Hudson et al. (2011) hat aufgezeigt, dass die heutigen Balchen des Hallwilersees, welche einer starken Eutrophierung und standortfremden Felchen-Besatz ausgesetzt waren, genetisch mit den Balchen des Sempachersees gruppieren. Einzelne Individuen haben teilweise genetische Zugehörigkeiten zu Felchenarten des Vierwaldstätter-, Zürich- und Neuenburgersees aufgezeigt. Da keine genetischen Daten für die Balchen des Hallwilersees vor der Eutrophierung vorliegen, kann nicht abschliessend geklärt werden, ob es sich bei der von Fatio (1890) für den Hallwiler- und Baldeggersees beschriebenen Felchenart *C. annectus* um eine eigenständige Art handelt oder ob die Populationen dieser Seen schon damals mit den Felchen des Sempachersees eine Art bildeten. Daher werden die ursprünglichen Populationen des Hallwiler- und Baldeggersees heute als *C. sp.* «Baldegger-Hallwilersee» benannt. Die Bezeichnung «sp» gibt an, dass es sich wahrscheinlich um eine eigenständige Art handelt, dass dies aber noch wissenschaftlicher Klärung bedarf. Zu den heutigen Felchen im Baldeggersee gibt es keine genetischen Untersuchungen. Ob es sich bei den Felchen des Baldegger- und Hallwilersees um zwei Populationen der gleichen Art handelt, ist nicht bekannt. Bekannt ist, dass die Felchen des Baldeggersees lange sehr selten waren und deshalb seit mehreren Jahrzehnten mit standortfremden Felchen aus dem Sempachersee besetzt wurden und werden (pers. Mitteilung Thomas Hofer, Berufsfischer Baldeggersee). Es ist demnach möglich, dass die Felchen der beiden Seen heute genetisch nicht identisch sind, da sie aufgrund unterschiedlichem Besatzmaterials nicht denselben anthropogenen Ursprung haben. Aufgrund genetischer Untersuchungen an Felchen aus dem Hallwilersee, die zeigen, dass es sich bei den heutigen Felchen um eine Hybridpopulation handelt, muss davon ausgegangen werden, dass die ursprüngliche Art des Hallwiler- und Baldeggersees, *C. sp.* «Baldegger-Hallwilersee», ausgestorben ist.

Hallwiler- und Baldeggersee

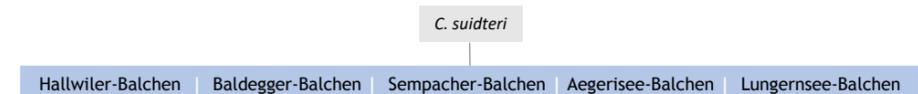
Fatio (1890)



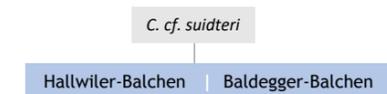
Steinmann (1950)



Kottelat (1997), Douglas et. al (1999), Kottelat & Freyhof (2007)



Hudson et al. (2011), Vonlanthen et. al (2012)



Dieser Bericht



Abb. 7.6.2.1: Übersicht zur Taxonomie der Felchen des Hallwiler- und Baldeggersees im Laufe der Zeit († = als ausgestorben klassifiziert).

7.6.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.6.3.1 Hallwiler- und Baldegger-Balchen



Abb. 7.6.3.1: Ein heutiger Felchen aus dem Hallwilersee.

7.6.3.1.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.6.3.1.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Felchenpopulationen aus dem Hallwiler- und Baldeggersee (Enz 2000; Douglas & Brunner 2002; Müller 2014; Vonlanthen et al. 2014; Hudson et al. 2011; Anneville & Hamelet 2017; Vonlanthen & Polli 2019).

	Hallwilersee	Baldeggersee
Vorkommen	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	aufgrund genetischer Studien unwahrscheinlich	unklar, da keine genetischen Studien vorliegen
Nahrungsspektrum	v.a. Zooplankton	v.a. Zooplankton
Laichzeit	Dezember – Februar	Dezember - Januar
Laichhabitat	Historisch: ufernah auf Kies und Sand Heute: ufernah bis tiefer	Historisch: ufernah Heute: ufernah und tiefer
Länge mit 3y	287 mm (n = 161)	296.5 (n = 13) ¹
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	Median = 32, (25-39, n = 296)	k.A.

¹Daten: Rudolf Müller z.H. Kanton Luzern vom Probefängen im Oktober 2009 (nicht veröffentlicht).

Vorkommen

Die ursprüngliche Felchenart der beiden Seen, *C. sp. «Baldegger-Hallwilersee»*, ist aufgrund einer langen und starken Eutrophierungsphase sowie Bewirtschaftungsmassnahmen mit standortfremden Felchenarten vermutlich ausgestorben. Stattdessen muss man zumindest für den Hallwilersee aufgrund von genetischen Untersuchungen davon ausgehen, dass es sich um eine Hybridpopulation handelt mit genetischen Anteilen aus dem Sempacher-, Zürich-, Neuenburger- und Vierwaldstättersee (Hudson et al. 2011).

Lebensraum

Hallwilersee: Je nach Jahreszeit nutzen die Felchen das Pelagial und unterhalb der Sprungschicht das Benthos des Sees. In den Wintermonaten können sie in allen Tiefenstufen gefangen werden. In den warmen Sommermonaten ziehen sie sich in die etwas tieferen, kühlen und noch sauerstoffreichen Wasserschichten zurück.

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen von Felchen aus dem Hallwilersee zeigen, dass sich die Felchen hauptsächlich von Zooplankton und benthischen Wirbellosen ernähren (Enz 2000). Dabei orientieren sie sich an der Verfügbarkeit der verschiedenen Beutetiere im Jahresverlauf. Die Nahrungsaufnahme folgt damit einem opportunistischen Muster.

Fortpflanzung

Die Felchen der beiden Seen laichen heute hauptsächlich zwischen Dezember und Januar. Zu Beginn der Laichzeit bevorzugen sie, wie historisch beschrieben, eher ufernahe Habitate sowie die Halde und kiesiges oder sandiges Substrat. Im weiteren Verlauf der Laichzeit verlagert sich die Laichaktivität in die Tiefe (Stadelmann 2020). Neuere Untersuchungen im Hallwilersee zeigen jedoch, dass die Brut der Felchen kaum überlebensfähig ist (Vonlanthen 2016). Ein Grossteil der Felchen stammt drei Jahre nach der künstlichen Erbrütung aus Besatzmassnahmen. Bei den «Dredge»-Zügen der Netzfischer in den Jahren 2023/2024 wurden vergleichsweise zu früheren Erhebungen wenige lebende Felcheneier gefunden (Vonlanthen 2024).

Wachstum

Die Felchenfischerei im Hallwilersee wird durch ein kontinuierliches Monitoring begleitet (Müller 2014; Vonlanthen & Polli 2019, 2022). Dabei werden auch Alter und Wachstum der gefangenen Felchen bestimmt. Im Alter von drei Jahren hatten die Felchen in den Jahren 2017 und 2018 eine durchschnittliche Länge von 287 mm (n = 161). Ihr Wachstum ist derzeit im Vergleich zu den Vorjahren rückläufig und liegt auf dem Niveau der späten 1990er Jahre.

Kiemenreusendornen

Die Felchen des Hallwilersees haben zwischen 25 und 39 KRD (Müller 2014). Das ist im Vergleich mit Arten aus anderen Seen ein sehr breites Spektrum. Dies könnte auf Hybridisierung zwischen verschiedenen Arten durch früheren standortfremden Besatz zurückzuführen sein.

7.6.3.1.2 Gefährdungsstatus

Die ursprünglichen Felchen des Hallwiler- und Baldeggersees, *C. sp. «Baldegger-Hallwilersee»*, sind vermutlich ausgestorben. An ihre Stelle findet man Felchen, deren Ursprung aus verschiedenem allochthonem Besatz stammen und eventuell eine Hybridpopulation darstellen mit Anteilen von unterschiedlichen Felchenarten aus unterschiedlichen Seen. Es handelt sich aktuell jedoch nicht um eine eigenständige Art. Aus diesem Grund kann kein Gefährdungsstatus für eine Art definiert werden.

Einschätzung Gefährdungsstatus

keine Einstufung

7.6.4 Bestimmungsschlüssel

Ein Bestimmungsschlüssel für die heutigen Felchen des Hallwiler- und Baldeggersees ist nicht nötig, da in beiden Seen vermutlich eine Hybridpopulation vorkommt.

7.6.5 Fischereiliche Aspekte

7.6.5.1 Hallwilersee

7.6.5.1.1 Fischfang

Am Hallwilersee sind derzeit drei Netzfischerlizenzen vergeben, gefangen werden in der Regel vor allem Felchen. Die Fanggeräte sind klar reglementiert und das Wachstum der Felchen wird seit den 1980er Jahre regelmässig mit einem Monitoring untersucht (Müller 2014; Vonlanthen 2016; Vonlanthen & Polli 2019; Vonlanthen & Polli 2022). Im Rahmen dieser Monitorings wird die Nachhaltigkeit der fischereilichen Nutzung beurteilt und es werden Empfehlungen zur Anpassung der eingesetzten Fanggeräte, insbesondere der zulässigen Maschenweiten, abgegeben (Vonlanthen 2019a). Die Maschenweiten wurden in den letzten Jahren mehrfach reduziert, da das Wachstum der Felchen in den letzten 20 Jahren stark abgenommen hat.

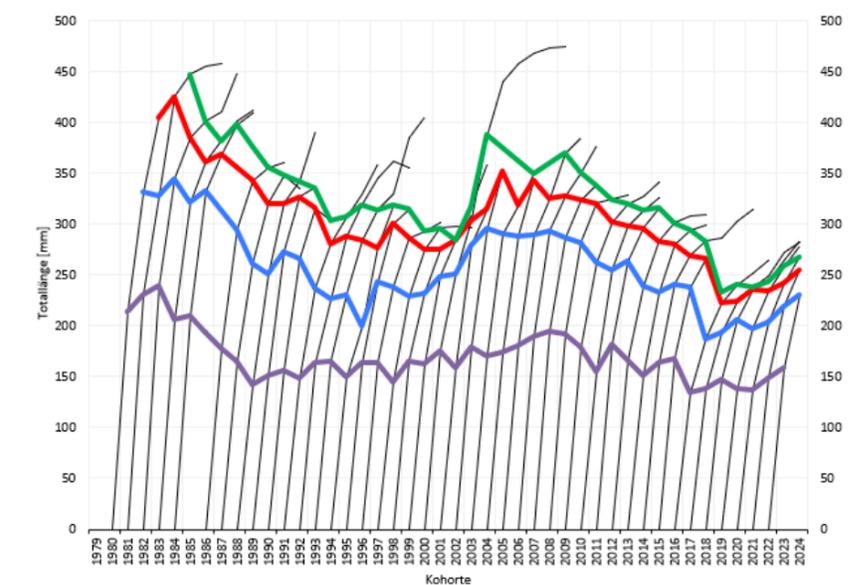


Abb. 7.6.5.1.1: Längenwachstum der Felchen im Hallwilersee bis Ende 2018. Mittelwerte der Jahresendlängen nach Jahrgang und Altersklasse, Jahrgänge 1980 bis 2024 (Vonlanthen & Polli 2019).

Die Fänge der Netzfischer weisen im Zeitverlauf starke Ertragsschwankungen auf (Abbildung 7.6.5.1.2). Auffallend ist der starke Einbruch Anfang der 1990er Jahre und die anschliessende Erholung Mitte der 2000er Jahre. Die Summe der Felchenerträge der Netzfischerei und der Angelfischerei liegt heute wieder auf einem deutlich tieferen Niveau, ähnlich wie in den Jahren 2003 bis 2007.

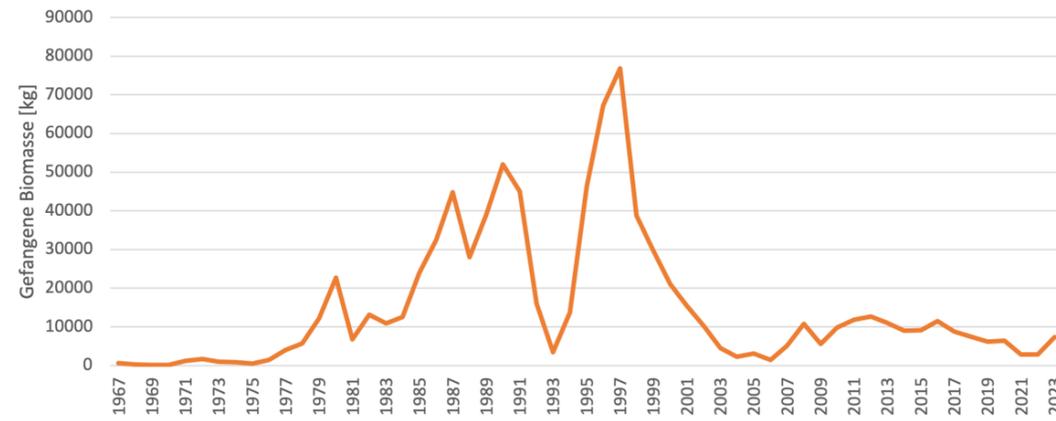


Abb. 7.6.5.1.2: Felchenertrag der Netz- und Angelfischerei im Hallwilersee bis zum Jahr 2023 (Daten: Kanton AG).

7.6.5.1.2 Fischbesatz

Im Rahmen der Besatzbewirtschaftung wird von den Netzfischern Laichfischfang betrieben. Dieser findet meistens im Dezember und Januar statt. Jeder Betrieb erbrütet die Eier im eigenen Betrieb. Je nach Jahrgang werden zwischen 10 und 68 Millionen Felchen im Hallwilersee ausgesetzt. Ein 2014–2018 durchgeführter Markierungsversuch hat gezeigt, dass ein Grossteil der durch die Fischerei gefangenen Felchen aus diesen Besatzmassnahmen stammt (Abbildung 7.6.5.1.3, Vonlanthen (2019b)).

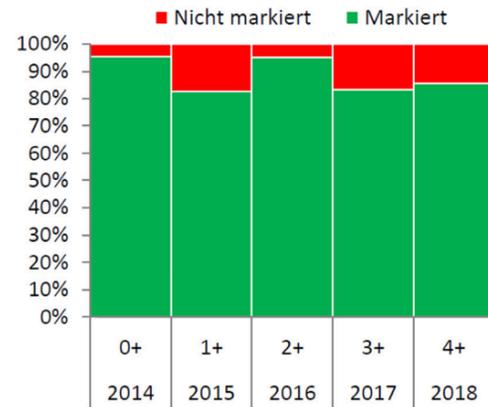


Abb. 7.6.5.1.3: Anteil der besetzten (markierten) Felchen an der Jahrgangskohorte 2014, ausgehend von der Anzahl wiedergefangener, markierter Individuen innerhalb der Stichprobe (Vonlanthen 2019b).

Gleichzeitig wurde untersucht, ob die naturverlaichten Eier der Felchen im Hallwilersee überleben können. Die Eier überleben im See nur schlecht, was das Resultat des Markierungsversuchs erklären kann (Müller 2014). Im Rahmen der durchgeführten Monitorings konnte eine starke Korrelation zwischen Wachstum und Besatzmenge festgestellt werden (Abbildung 7.6.5.1.4). Es wird daher vermutet, dass eine dichteabhängige innerartliche Konkurrenz der Felchen im See eine mögliche Ursache für den Wachstumsrückgang darstellt (Vonlanthen & Polli 2022). Aufgrund dieser Erkenntnisse wurde ab der Saison 2022/2023 eine maximale Besatzmenge von 10 Millionen Felchen pro Jahr festgelegt.

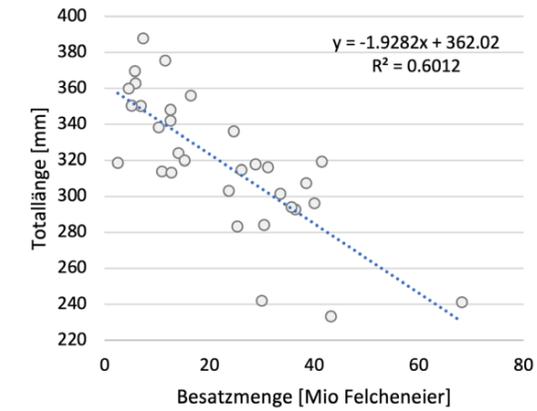


Abb. 7.6.5.1.4: Korrelation zwischen der Anzahl eingelegter Felcheneier in den Fischzuchten und der erreichten Totallänge der Felchen dieser Kohorte nach 4 Jahren. Die Daten umfassen die Jahrgänge 1986 bis 2017. Die lineare Regression weist einen hoch signifikanten P-Wert auf (Anova, $p < 0.001$) (Vonlanthen & Polli 2022).

7.6.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.6.5.2 Baldeggersee

7.6.5.2.1 Fischfang

Im Vergleich zum Hallwilersee liegen für den Baldeggersee deutlich weniger Daten zum Felchenbestand vor. Der See ist im Besitz von ProNatura Luzern und wird auch von diesem bewirtschaftet. Ein Berufsfischer besitzt ein Patent für die Netzfischerei im Baldeggersee. Patente werden auch an Angelfischer und -fischerinnen vergeben. Ein Monitoring mit Fokus auf die Felchenbewirtschaftung findet derzeit jedoch nicht statt. Der Berufsfischer ist in der Wahl der Maschenweiten und der Anzahl Netze, die er setzt, relativ frei und trägt somit eine grosse Verantwortung für die Nutzung und die Bewirtschaftung der Felchen im Baldeggersee (pers. Mitteilung Thomas Hofer).

Für den Baldeggersee werden seit 1976 Fangstatistiken geführt. Die Fänge des Berufsfischers zeigen im Laufe der Zeit starke Ertragsschwankungen (Abbildung 7.6.5.2.1). Dies dürfte jedoch nicht auf Bestandesschwankungen zurückzuführen sein, sondern eher den Befischungsdruk des Berufsfischers widerspiegeln. Der Berufsfischer ist auch im Sempachersee fischereiberechtigt. Der Befischungsdruk des Berufsfischers im Baldeggersee kann deshalb von Jahr zu Jahr schwanken (pers. Mitteilung Thomas Hofer). Die Angelfischerei fängt im Baldeggersee kaum Felchen, weshalb auch hier die Fangstatistik keine Aussage über die Bestandesentwicklung zulässt und hier nicht dargestellt wird.

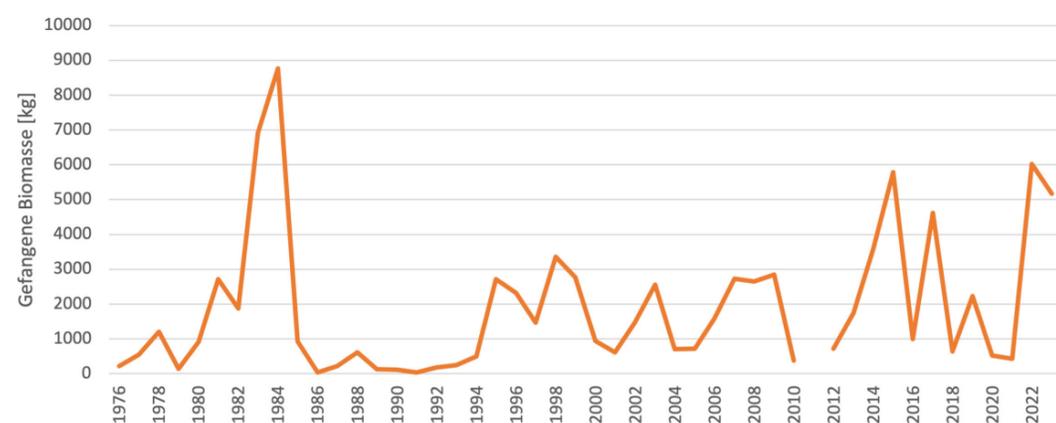


Abb. 7.6.5.2.1: Felchenertrag der Berufsfischerei im Baldeggersee (Daten Pro Natura Luzern/Kanton Luzern).

7.6.5.2.2 Fischbesatz

Im Rahmen der Besatzbewirtschaftung wird der Baldeggersee durch den lokalen Berufsfischer mit Felchenbrut besetzt. Dazu wird Laichfischfang im Baldeggersee betrieben. Diese Eier werden anschliessend in der betriebseigenen Fischzucht am Sempachersee erbrütet. Andererseits werden seit Jahrzehnten auch Felchen aus dem Sempachersee in den Baldeggersee eingesetzt. Der Berufsfischer geht deshalb davon aus, dass heute im Baldeggersee die gleiche Felchenart lebt wie im Sempachersee (pers. Mitteilung Thomas Hofer). Insgesamt wurden zwischen 2010 und 2020 zwischen 1 und 2 Millionen Felchenbrütlinge in den Baldeggersee eingesetzt (pers. Mitteilung Thomas Hofer/Kanton Luzern).

7.6.5.2.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.6.6 Literaturverzeichnis

- Alexander, T., & O. Seehausen. 2020. Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. «Projet Lac» synthesis report. Eawag: Das Wasserforschungsinstitut des ETH-Bereichs. <https://doi.org/10.55408/eawag:24051>
- Anneville, O., & V. Hamelet. 2017. Régime alimentaire des corégones du Léman en milieu pélagique. Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., Campagne, 121–126.
- BAFU 2016a. Der Baldeggersee. Zustand bezüglich Wasserqualität. Faktenblatt. Ittingen: Bundesamt für Umwelt, Abteilung Wasser.
- BAFU 2016b. Der Hallwilersee. Zustand bezüglich Wasserqualität. Faktenblatt. Ittingen: Bundesamt für Umwelt, Abteilung Wasser.
- Douglas, M. R., & P. C. Brunner. 2002. Biodiversity of Central Alpine Coregonus (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management. *Ecological Applications*, 12, 154–172.
- Enz, C. A. 2000. Population dynamics of whitefish (*Coregonus suidteri*) in artificially oxygenated Lake Hallwil, with special emphasis on larval mortality and sustainable management. ETH Zürich.
- Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes. Genève et Bale.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 58–66.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava, Section Zoology*, 52, 1–271.
- Müller, R. 2014. Fischereibiologische Untersuchungen am Hallwilersee. In LIMNOS (ed.). Aarau: Kanton Aargau, Abteilung Wald, Sektion Jagd und Fischerei.
- Stadelmann, N. 2020. Monitoring zur Felchenfortpflanzung im Hallwilersee. Durchgeführt mit Hilfe von Multimaschenetzen auf verschiedenen Tiefenstufen. Maturaarbeit im Fach Biologie, Kantonsschule Seetal.
- Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 12, 340–491.
- Vonlanthen, P. 2016. Otolithenmarkierung der Felchen vom Hallwilersee. In AQUABIOS (ed.). Aarau: Kanton Aargau, Abteilung Wald, Sektion Jagd und Fischerei.
- Vonlanthen, P. 2019a. Felchenversuchsfänge Hallwilersee 2018–2019. Evaluation von verschiedenen Maschenweiten. In AQUABIOS (ed.). Aarau: Kanton Aargau, Abteilung Wald, Sektion Jagd und Fischerei.
- Vonlanthen, P. 2019b. Otolithenmarkierung der Felchen vom Hallwilersee – Markierung 2014 und Erfolgskontrollen 2014–2018. In AQUABIOS (ed.). Aarau: Kanton Aargau, Abteilung Wald, Sektion Jagd und Fischerei.
- Vonlanthen, P., D. Bittner, A. G. Hudson, K. A. Young, R. Müller, B. Lundsgaard-Hansen, D. Roy, S. Di Piazza, C. R. Largiadèr, & O. Seehausen. 2012. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature*, 482, 357–362.
- Vonlanthen P., & G. Périat. 2020. Projet Lacs – Methodenbericht. Entwicklung und Anwendung einer Methode zur Erfassung des Fischbestands in stehenden Gewässern. In AQUABIOS/TELEOS (ed.). Ittingen: Bundesamt für Umwelt BAFU.
- Vonlanthen, P., Roulin, A. & Périat, G., 2024. Standardisierte Befischung Baldeggersee. Aquabios GmbH. Auftraggeber: Kanton Luzern, lawa, Natur, Jagd und Fischerei
- Vonlanthen, P., Roulin, A. & Périat, G., 2023. Standardisierte Befischung Hallwilersee – Resultate der Erhebungen von 2022 und Vergleich mit 2012. Aquabios GmbH. Auftraggeber: Kanton Aargau, Departement Bau, Verkehr und Umwelt, Aarau, Kanton Luzern, lawa, Natur, Jagd und Fischerei.
- Vonlanthen, P. 2024. Entwicklung der Felcheneier im Hallwilersee – Ergebnisse der Untersuchung vom 23. Februar 2024. Aquabios GmbH. Auftraggeber: Kanton Aargau, Departement Bau, Verkehr und Umwelt.
- Vonlanthen, P., G. Périat, O. Seehausen, & T. Alexander. 2014. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischgemeinschaft im Hallwilersee. In LACS, P. (ed.). Kastanienbaum: Eawag.
- Vonlanthen, P., & T. POLLI. 2019. Fischereibiologische Untersuchungen Hallwilersee – Felchenmonitoring bis 2018. In AQUABIOS (ed.). Aarau: Kanton Aargau, Abteilung Wald, Sektion Jagd und Fischerei.
- Vonlanthen, P., & T. POLLI. 2022. Fischereibiologische Untersuchungen Hallwilersee. In AQUABIOS (ed.). Felchenmonitoring bis 2021. Aarau: Kanton Aargau, Abteilung Wald, Sektion Jagd und Fischerei.

7.7 Sempachersee

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.7.1 Limnologie und Fischgemeinschaft	177
7.7.1.1 Felchenvielfalt in der wissenschaftlichen Literatur	177
7.7.2 Beschreibung der einzelnen Felchenarten	178
7.7.2.1 Sempacher Balchen (<i>Coregonus suidteri</i> , Fatio 1885)	178
7.7.2.1.1 Ökologie und Morphologie	179
7.7.3 Bestimmungsschlüssel	180
7.7.4 Fischereiliche Aspekte	180
7.7.4.1 Fischfang	180
7.7.4.2 Fischbesatz	182
7.7.4.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	182
7.7.5 Literaturverzeichnis	184

7.7.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 7.7.1: Übersicht zur Limnologie und der lokalen Fischgemeinschaft des Sempachersees.

See	Höhenlage [m.ü.M]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m]	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁹ m ³]	Wassererneuerungszeit [Y]	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten; Seetyp gem. Projeet Lacs	Felchenvielfalt heute
Sempachersee	504	14.4	87	44	0.64	18.4	mesotroph	20 (17) Arten; Felchen- /Eglisee	1 Art

Eigenschaften

Der Sempachersee liegt auf einer Höhe von 504 m. ü. M. im Kanton Luzern (Tabelle 7.7.1). Die maximale Tiefe des Sees beträgt 87 m (Lovas & Stadelmann 2007; BAFU 2016). Bei einer Fläche von 14.4 km² und einer mittleren Tiefe von 44 m hat der See ein Volumen von 0.64 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 18 Jahre. Der Sempachersee gilt heute als mesotropher See ($P_{\text{tot}} < 0.030$ mg/l). Die sehr lange Wassererneuerungszeit hat jedoch zur Folge, dass sich der See nur langsam von der starken Eutrophierungsphase in den 1970er Jahren erholen kann. Noch heute wird der See mit belüftet, um die Winterzirkulation zu forcieren und die tieferen Schichten mit Sauerstoff zu versorgen. Im Sommer wird Sauerstoff in die Tiefe gepumpt, um das Tiefenwasser mit Sauerstoff anzureichern. Dennoch scheint das Laichgeschäft der Felchen bis heute nicht zu funktionieren (Müller 2016).

Fischgemeinschaft

Der Sempachersee wird gemäss der Typisierung des «Projet Lac» als Mischform zwischen einem Felchen- und Eglisee eingestuft (Vonlanthen et al. 2019). Der Sempacher Balchen (*C. suidteri*) war bei den standardisierten Fängen von 2018 die am weitesten verbreitete Fischart im See. Auch das Egli (*P. fluviatilis*) wurde sehr häufig gefangen. Würden die Felchen nicht durch intensive Besatzmassnahmen gestützt, wären sie wahrscheinlich nicht so häufig (Müller 2016). Der Sempachersee würde dann dem Typ Eglisee entsprechen. Insgesamt kommen im Sempachersee 20 Fischarten vor, von denen 17 als einheimisch gelten (Vonlanthen et al. 2019). Die nicht-einheimischen Arten sind Blaubandbärbling (*P. parva*), Sonnenbarsch (*L. gibbosus*) und Zander (*S. lucioperca*). Darüber hinaus werden Wels (*S. glanis*) und Kaulbarsch (*G. cernua*) als standortfremd eingestuft. Der fischökologische Zustand des Sempachersees wird aufgrund der grossen Vorkommen an nicht-einheimischen Fischarten als unbefriedigend eingestuft.

7.7.1.1 Felchenvielfalt in der wissenschaftlichen Literatur

Wie Heuscher (1895) beschreibt, war die Felchenfischerei im Mittelalter von grosser Bedeutung. Fast lückenlos sind die jährlichen Fischfangstatistiken zwischen 1418 und 1853 dokumentiert, in denen die Felchen in grossen Stückzahlen gefangen wurden. Man unterschied damals zwischen dem Balchen (grosswüchsig) und dem Bündeli (kleinwüchsig). Heuscher und Steinmann gehen davon aus, dass es sich hierbei um zwei Arten handelte, *Coregonus suidteri* für den Balchen und *C. sp. «Bündeli»* für das Bündeli (Heuscher 1895; Steinmann 1950). Die Fischer hätten die Felchen des Sempachersees vermutlich nicht in zwei Gruppen aufgeteilt, wenn es sich nicht um zwei Morphotypen handeln würde, spekulieren sie. Heute kann das Bündeli, *C. sp. «Bündeli»*, nicht mehr nachgewiesen werden im See und gilt als ausgestorben. Die heute im Sempachersee lebenden Felchen werden dem Sempacher Balchen (*C. suidteri*) zugeschrieben.

Im 19. Jahrhundert führte die grosse fischereiliche Bedeutung der Felchen zu einem Dilemma. Bei Bestandseinbrüchen wurde die Felchenpopulation durch Besatzmassnahmen gestützt. Dies geschah vor allem im Laufe des 19. Jahrhunderts, so dass bereits Fatio (1890) von einem «*Species compositae*» sprach. Er bezog sich dabei auf die Herkunft der Sempacher Balchen aus verschiedenen Seen. Ein weiteres Indiz für den kontinuierlichen und regen Einsatz von seefremden Felchen ist, dass Steinmann (1950) rund 50 Jahre nach Fatio dessen Artbeschreibung für *C. suidteri* (v.a. Anzahl Kiemenreusendornen) nicht mehr nachvollziehen konnte. Auch Heuscher (1895) vermutete, dass der

Sempacher Balchen aus Kreuzungen verschiedener Felchen hervorgegangen sei. Aber auch später wurden noch Felchen aus anderen Seen eingesetzt. So wurden 1984 nach einem grossen Fischsterben Felchen aus dem Hallwilersee in den Sempachersee umgesiedelt (pers. Auskunft Samuel Gerhard). Heute nehmen die Felchen den umgekehrten Weg, so werden regelmässig Felchen aus dem Sempachersee in den Baldeggersee eingesetzt (vgl. Kapitel Hallwiler- und Baldeggersee). Dies, weil angenommen wird, dass in den Luzerner Mittellandseen dieselbe Felchenhybridform vorkommt (pers. Auskunft Peter Ulmann).

Populationsgenetische Analysen liefern weitere Hinweise, dass der Sempacher Balchen tatsächlich das Resultat verschiedener Hybridisierungen sein könnte (Hudson et al. 2011). Genetische Analysen von Hudson et al. (2011) deuten auf einen genetischen Einfluss aus dem Zürichsee und dem Vierwaldstättersee hin. Letzteres konnte auch von Selz und Seehausen (2023) gezeigt werden. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen werden, dass ein Teil der Genetik der ursprünglichen Arten heute noch im See vorhanden ist. Daher werden die heute im Sempachersee lebenden Felchen dem Sempacher Balchen (*C. suidteri*) zugeschrieben.

7.7.2 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.7.2.1 Sempacher Balchen (*Coregonus suidteri*, Fatio 1885)

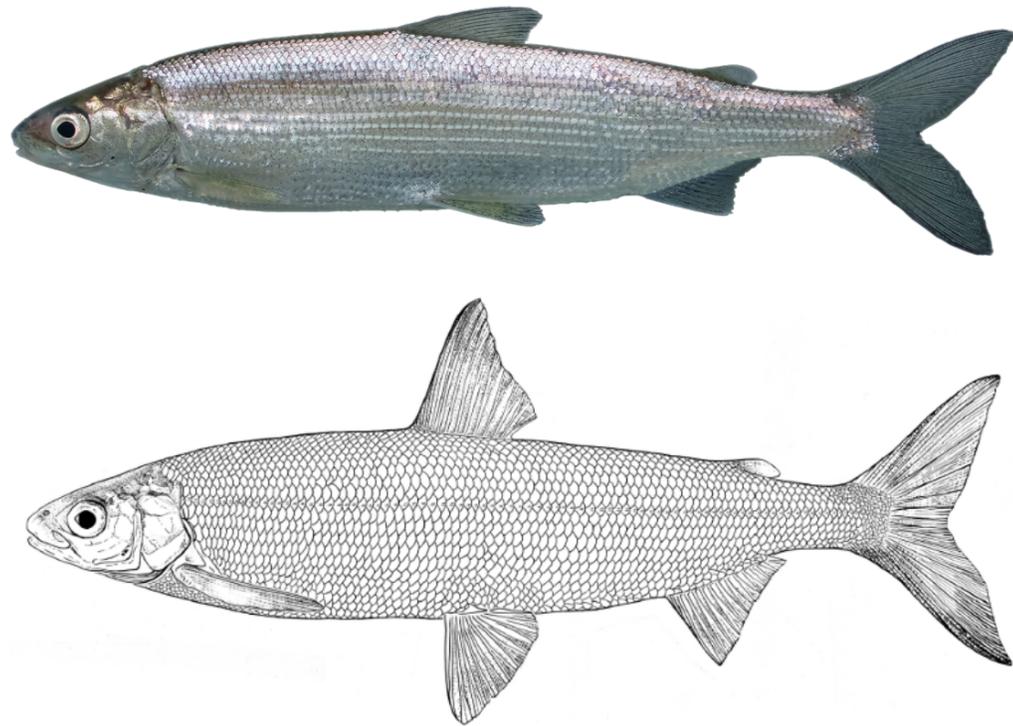


Abb. 7.7.2.1: Oben: Ein Sempacher Balchen (*C. suidteri*), wie er im Sempachersee heute gefangen werden kann. Unten: Wissenschaftliche Zeichnung eines Sempacher Balchen.

7.7.2.1.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.7.2.1.1: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale der Population des Sempacher Balchen (*C. suidteri*) aus dem Sempachersee (Ventling-Schwank 1992; Vonlanthen et al. 2012; Müller 2016; Vonlanthen et al. 2019).

	Sempachersee
Vorkommen	Ja
Einheimisch	Ja
Endemisch	möglicherweise*
Nahrungsspektrum	Makroinvertebraten und Zooplankton
Laichzeit	Dezember bis Januar, Hauptlaichzeit Mitte Dezember
Laichhabitat	bevorzugt 4 bis 10 m
Länge mit 3y (mm)	242.9 mm (n = 1007)
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	31.9 (n = 33)

*Durch die intensive Vermischung mit besetzten Felchen aus dem Hallwilersee ist unklar, ob die heutige Population im Sempachersee noch als endemisch betrachtet werden kann.

Vorkommen

Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass der Sempacher Balchen (*C. suidteri*) heute noch Gene der ursprünglich im See vorkommenden Felchen auf sich trägt. Zudem galt der Sempacher Balchen nie als ausgestorben. Deshalb kann aus heutiger Sicht nicht ausgeschlossen werden, dass die Felchenart endemisch ist oder zumindest genetische Anteile der Art noch im Sempachersee vorkommt.

Lebensraum

Über den Lebensraum des Sempacher Balchen liegen kaum verlässliche Daten vor. Standardisierte Befischungen im Herbst 2018 zeigen, dass die Art in dieser Jahreszeit sowohl benthisch als auch pelagisch lebt (Vonlanthen et al. 2019). Die Art wurde hauptsächlich in benthischen Habitaten zwischen 6 und 20 m gefangen, konnte aber auch in Tiefen von über 75 m nachgewiesen werden. Die pelagischen Habitate werden hauptsächlich zwischen 5 und 25 m Tiefe besiedelt. Aber auch hier wurde der Sempacher Balchen noch in 80 m Tiefe gefangen. Die Art nutzt also mit Ausnahme des ufernahen Litorals einen Grossteil des Sees.

Nahrungsspektrum

Über das Nahrungsspektrum der Sempacher Balchen ist wenig bekannt. Ursprünglich wurde angenommen, dass sich die Balchen bevorzugt pelagisch von Zooplankton ernähren (Ventling-Schwank 1992). Isotopenanalysen zeigen jedoch, dass sie sich auch benthisch ernähren (Selz 2008). Es ist daher davon auszugehen, dass sich die Sempacher Balchen sowohl von benthischen Makroinvertebraten als auch von Zooplankton ernähren.

Fortpflanzung

Der Sempacher Balchen (*C. suidteri*) laichte in den Jahren 1987 bis 1990 von Anfang Dezember bis etwa Ende Januar (Ventling-Schwank 1992). Die Hauptlaichzeit lag jeweils um Mitte Dezember. Heute liegt die Laichzeit in einem ähnlichen Bereich, wobei eine leichte Verschiebung festzustellen ist (pers. Auskunft P. Amrein). Die Felchen laichten im gesamten Uferbereich sowie am Ballenberg, einer Erhebung im See (Ventling-Schwank 1992). Die höchsten Eidichten wurden zwischen 4 und 10 m Tiefe festgestellt. Es wurden aber auch Eier in Tiefen von 50 m und mehr gefunden. Echolotuntersuchungen ergaben, dass sich die Fische während der Laichzeit tagsüber überwiegend zwischen 40 und 80 m Tiefe aufhielten. Nachts hielten sich die meisten Fische zwischen 15 und 40 m auf. Die Autorin vermutet, dass die Sempacher Balchen hauptsächlich in der ersten Nachthälfte laichen. Wahrscheinlich ist nur ein kleiner Teil der Gesamtpopulation am nächtlichen Laichgeschehen beteiligt.

Wachstum

Im Alter von drei Jahren weisen die Sempacher Balchen eine durchschnittliche Länge von 242.9 mm (n = 1007) auf (Müller 2016). Im Vergleich zu den 1980er Jahren hat das Wachstum abgenommen. Ab den 1990er Jahren kann jedoch nicht mehr von einem Wachstumsrückgang gesprochen werden. Das geringere Längenwachstum des Sempacher Balchen wird vor allem mit der hohen Populationsdichte in Verbindung gebracht (Müller 2016). Der Autor weist

allerdings auch darauf hin, dass der grössenselektive Fang der Fische ebenfalls eine entscheidende Rolle spielen dürfte. Langsam wachsende Fische werden bei effizienter Befischung älter als ihre schnell wachsenden Artgenossen. Schnellwachsende Fische können daher kaum zum Laichen kommen, da sie vor der laichreife weggefangen werden. Dies kann dazu führen, dass das langsame Wachstum mit der Zeit gefördert wird und die Population im Durchschnitt kleinwüchsiger wird. Dies konnte bei Felchen im Lac de Joux beobachtet werden (Nusslé et al. 2009).

Kiemenausendornen

Der Sempacher Balchen hat im Mittel 31.9 KDR (n=33) (Vonlanthen et al. 2012). Steinmann (1950) gibt die Anzahl KDR mit durchschnittlich 30.2 (28–38) an. Die Anzahl der Kiemenausendornen liegt damit in einem Bereich, der typisch ist für eine generalistische Felchenart, die nicht spezifisch auf kleine (Zooplankton) oder grössere benthische Nahrungsorganismen (Makrozoobenthos) spezialisiert ist.

7.7.2.1.2 Gefährdungsstatus

Der Sempacher Balchen (*C. suidteri*) ist im Sempachersee sehr häufig (Vonlanthen et al., 2019). Für die Berufsfischer am See ist er die wirtschaftlich wichtigste Fischart. Der Sempacher Balchen wird von den Berufsfischern intensiv und effizient befischt. Dies führt zu den schweizweit höchsten Felchenerträgen pro Hektare. Der Sempacher Balchen kommt in seiner heutigen Form ausschliesslich im Sempachersee vor. Ohne Besatzmassnahmen würde er mit grosser Wahrscheinlichkeit deutlich seltener werden oder sogar ganz aus dem See verschwinden (Ventling-Schwank 1992; Müller 2016). Die Aufzucht der Eier erfolgt durch die Berufsfischerei. Aufgrund seines regional begrenzten Vorkommens ist er jedoch sehr empfindlich gegenüber lokalen Veränderungen der Umweltbedingungen und akuten Gewässerbelastungen. Dies umso mehr, als der Sempachersee eine ausserordentlich lange Wassererneuerungszeit aufweist. Der Gefährdungsstatus des Sempacher Balchen wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.7.3 Bestimmungsschlüssel

Ein Bestimmungsschlüssel ist für den Sempacher Balchen (*C. suidteri*) nicht nötig, da heute nur noch eine Felchenart im Sempachersee vorkommt.

7.7.4 Fischereiliche Aspekte

7.7.4.1 Fischfang

Am Sempachersee sind zurzeit drei Berufsfischerlizenzen vergeben. Sie fangen mit ihren Netzen hauptsächlich Felchen. Die Fanggeräte sind reglementiert und das Wachstum der Felchen wurde seit den 1980er Jahren bis 2016 regelmässig durch ein Monitoring begleitet (EAWAG 1989; Müller 2011, 2014, 2016). Im Rahmen dieser Monitorings wurden das Wachstum der Felchen (Abbildung 7.7.4.1) und die Nachhaltigkeit der fischereilichen Nutzung beurteilt sowie Empfehlungen zur Anpassung der eingesetzten Fanggeräte, insbesondere der zulässigen Maschenweiten, abgegeben. Dieses Monitoring wurde nach 2016 nicht fortgesetzt.

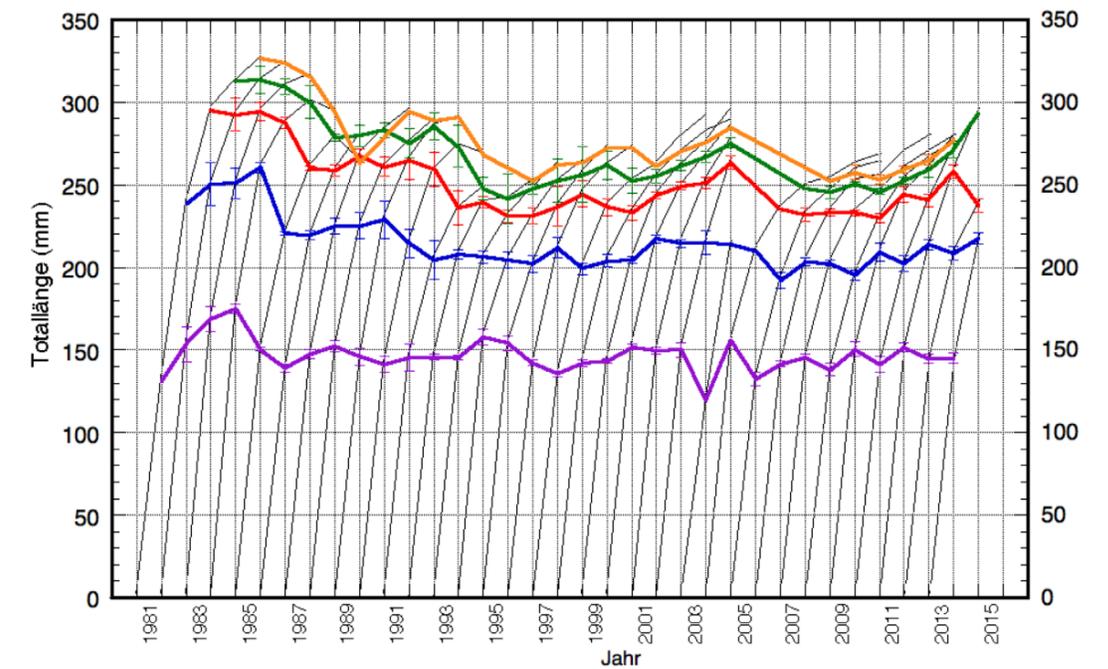


Abb. 7.7.4.1: Längenwachstum der Felchen im Sempachersee bis Ende 2014. Nach 2015 wurde das Monitoring eingestellt.

Die kantonale Fischfangstatistik erfasst seit 1973 die Fänge der Netzfischerei (Daten: Kanton Luzern). Erhoben werden Anzahl und Biomasse (kg). Die Fischfangstatistik zeigt, dass die Felchenfänge teilweise stark und zyklisch schwanken (Abbildung 7.7.4.2). In den letzten Jahren sind die Fänge der Netzfischerei relativ stabil. Im gesamtschweizerischen Vergleich sind die Fangerträge am Sempachersee für die Netzfischerei sehr hoch (Vonlanthen et al. 2019). Pro Hektare Seefläche werden jährlich fast 50 kg Fische gefangen, mehr als doppelt so viel wie am zweitplatzierten Bielersee. Der Ertrag der Netzfischerei besteht zu 96 % aus Felchen.

Die Fänge der Angelfischerei werden seit dem Jahr 1979 zentral erfasst (Abbildung 7.7.4.2). Die Angelfischerfänge haben in den 80er und 90er Jahren deutlich zugenommen. In den Jahren von 2005 bis 2017 gingen die Fänge nach einem Höchststand wieder etwas zurück und liegen zuletzt im Bereich der 90er Jahre. Insgesamt schwanken auch die Fänge der Angelfischerei stark und sie zeigen ebenfalls einen leicht zyklischen Verlauf. Schwache Jahre in der Angelfischerei (2004, 2008, 2015) korrespondieren mit schwachen Jahren in der Netzfischerei. Die Fangerträge der Angelfischerei sind auch im gesamtschweizerischen Vergleich hoch (Vonlanthen et al. 2019). Die Fangerträge liegen hier knapp bei 6 kg/ha pro Jahr (4. Platz). Im Greifen- und Bielersee, den Seen mit den höchsten Erträgen, liegen die Fangerträge bei etwas über 10 kg/ha. Die Bedeutung der Felchen für die Angelfischerei ist ebenfalls hoch. So machen die Sempacher Balchen 55 % der Anglerfänge aus.

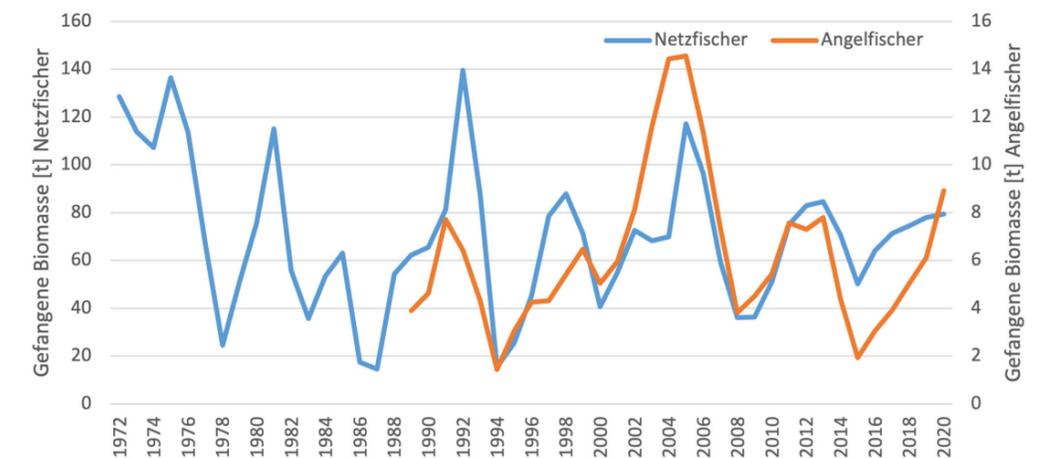


Abb. 7.7.4.2: Kantonale Fischfangstatistik der Angel- und Berufsfischerfänge zwischen 1972 und 2020 in Tonnen (t) gefangener Felchen. Quelle: Kanton Luzern.

7.7.4.2 Fischbesatz

Im Rahmen der Besatzbewirtschaftung erfolgt der Laichfischfang durch Berufsfischer. Dieser findet in der Regel im Dezember und Januar statt. Jeder Berufsfischer erbrütet die Eier im eigenen Betrieb. Je nach Jahrgang werden zwischen 20 und 70 Millionen Felchenbrütlinge in den Sempachersee eingesetzt. Ein Wirkungskontrolle des Felchenbesatzes wurde bisher nicht durchgeführt.

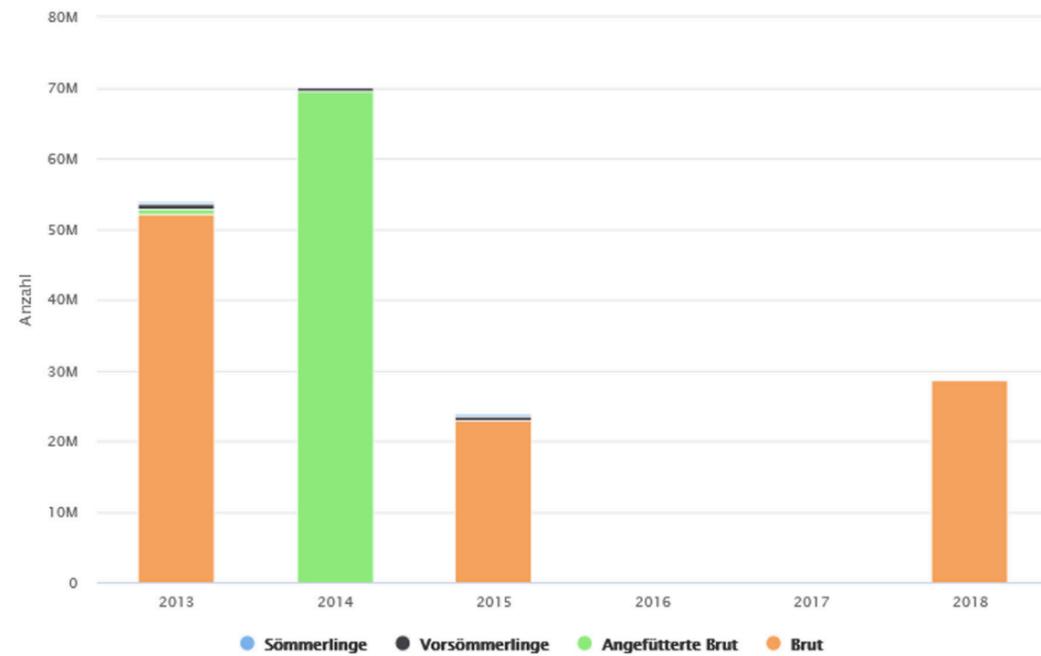


Abb. 7.7.4.2.1: Felchenbesatz im Sempachersee (Quelle www.fischereistatistik.ch)

Im Rahmen einer Studie wurde in den 90er Jahren untersucht, ob die naturverlaichten Eier der Felchen im Sempachersee überleben können (Ventling-Schwank 1992). Die Eier überlebten dabei je nach Jahr, Ort im See und Tiefe unterschiedlich gut. Vermutlich schlüpften die Felchen aber wegen Sauerstoffmangels zu früh und waren kaum überlebensfähig. Insgesamt nimmt die anfänglich sehr hohe Eierdichte mit der Zeit sehr schnell und sehr stark ab, was ebenfalls auf ein sehr schlechtes Überleben der Embryos hindeutet. Insgesamt wird die Zahl der sich natürlich entwickelten Eier in den 1990er Jahren als verschwindend gering eingeschätzt. Von 1995 bis 2013 wurde die Eientwicklung im Sempachersee regelmässig untersucht (Müller 2013). Dabei konnte keine signifikante Verbesserung des Überlebens der Eier festgestellt werden. Die natürliche Fortpflanzung wurde auch 2013 als nicht funktionierend beurteilt.

7.7.4.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.7.5 Literaturverzeichnis

- BAFU 2016. Faktenblatt Sempachersee. Zustand bezüglich Wasserqualität. Bundesamt für Umwelt BAFU, Abteilung Wasser, Ittingen.
- EAWAG 1989. Wachstumsuntersuchungen an Felchen des Sempachersees, im Auftrag der Fischerei- und Jagdverwaltung des Kantons Luzern. Untersuchungskampagne 1988 und Schlussbericht. Kastanienbaum, März 1989. 24 S.
- Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes., Genève et Bale.
- Heuscher, J. 1895. Der Sempachersee und seine Fischereiverhältnisse. Druck und Verlag E. Zwingli, Pfäffikon.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 58–66.
- Lovas, R., & P. Stadelmann. 2007. Zustandsentwicklung des Sempachersees und getroffene Gewässerschutzmassnahmen. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern*.
- Müller, R. 2011. Wachstumsuntersuchungen an den Felchen des Sempachersees. im Auftrag der Fischerei- und Jagdverwaltung des Kantons Luzern, Centralstrasse 33, 6210 Sursee. Bericht über die im Jahre 2010 durchgeführten Untersuchungen. 22. März 2011, 11 S.
- Müller, R. 2013. Untersuchung über die Entwicklung der Felcheneier im Sempachersee 2013. In LIMNOS (ed.) Aufnahme vom 4. März 2013. Sursee: Kanton Luzern, Abteilung Natur, Jagd und Fischerei.
- Müller, R. 2014. Untersuchung über die Entwicklung der Felcheneier im Sempachersee 2013. Limnos. Im Auftrag der Dienststelle Landwirtschaft und Wald (Iawa) des Kantons Luzern, Abt. Natur, Jagd und Fischerei, Centralstrasse 33, 6210 Sursee. Aufnahme vom 4. März 2013. 11 S.
- Müller, R. 2016. Wachstumsuntersuchungen an den Felchen des Sempachersees. Limnos. Auftraggeber: Fischerei- und Jagdverwaltung des Kantons Luzern, Sursee.
- Nusslé, S., C. N. Bornarnd, & C. Wedekind. 2009. Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate. *Evolutionary Applications*, 2, 200–208.
- Selz, O. 2008. Building a link between dN and dC stable isotopes signatures and the ecological phenotypic forms of Whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in 4 Swiss Lakes. B.Sc., University of Bern.
- Selz, O., & O. Seehausen. 2023. A taxonomic revision of ten whitefish species from the lakes Lucerne, Sarnen, Sempach and Zug, Switzerland, with descriptions of seven new species (Teleostei, Coregonidae) *ZooKeys*, 2023
- Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 12, 340–491.
- Ventling-Schwank, A. 1992. Reproduktion und larvale Entwicklungsphase der Felchen (*Coregonus* sp.) im eutrophen Sempachersee. Dissertation. Philosophische Fakultät II, Universität Zürich.
- Vonlanthen, P., D. Bittner, A. G. Hudson, K. A. Young, R. Müller, B. Lundsgaard-Hansen, D. Roy, S. Di Piazza, C. R. Largardèr, & O. Seehausen. 2012. «Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature*, 482, 357–362.
- Vonlanthen, P., T. Kreienbühl, & G. Periat. 2019. Standardisierte Befischung Sempachersee. Resultate der Erhebungen vom September 2018. *Aquabios*. Auftraggeber: Kanton Luzern, Fischerei- und Jagdverwaltung, Sursee.

7.8 Zürich- und Walensee

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.8.1 Limnologie und Fischgemeinschaft	187
7.8.1.1 Zürichsee	187
7.8.1.2 Walensee	187
7.8.2 Übersicht zur Taxonomie	188
7.8.2.1 Zürichsee	188
7.8.2.2 Walensee	189
7.8.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten	191
7.8.3.1 Grunder/Sandfelchen (<i>Coregonus duplex</i> , Fatio 1890)	191
7.8.3.1.1 Ökologie und Morphologie	192
7.8.3.1.2 Gefährdungsstatus	194
7.8.3.2 Hägling (<i>Coregonus heglings</i> , Schinz, in Cuvier 1822)	194
7.8.3.2.1 Ökologie und Morphologie	195
7.8.3.2.2 Gefährdungsstatus	197
7.8.3.3 Blaalig/Albeli (<i>Coregonus zuerichensis</i> , Nüsslin 1882)	197
7.8.3.3.1 Ökologie und Morphologie	198
7.8.3.3.2 Gefährdungsstatus	199
7.8.4 Bestimmungsschlüssel	199
7.8.4.1 Bestimmung im Feld	199
7.8.4.2 Bestimmung nach morphologisch und meristischen Merkmalen	199
7.8.5 Fischereiliche Aspekte	200
7.8.5.1 Walensee	200
7.8.5.1.1 Fischfang	200
7.8.5.1.2 Fischbesatz	201
7.8.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	201
7.8.5.2 Zürichsee	202
7.8.5.2.1 Fischfang	202
7.8.5.2.2 Fischbesatz	203
7.8.5.2.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	203
7.8.6 Literaturverzeichnis	204

7.8.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 7.8.1: Übersicht zur Limnologie und der lokalen Fischgemeinschaft des Zürichsees (BAFU 2016; Alexander et al. 2017; Alexander & Seehausen 2020).

See	Höhenlage [m.ü.M]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m]	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁹ m ³]	Wassererneuerungszeit [y]	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten	Felchenvielfalt
Zürich-Untersee	406	65.1	136	52	3.4	1.4	mesotroph	21 (18) Eglisee	3 Arten
Zürich-Obersee	406	20.7	48	23	0.47	0.2	mesotroph	20 (19) Eglisee	3 Arten
Zürichsee (insgesamt)	406	85.8	136	-	3.87	-	mesotroph	-	3 Arten
Walensee	419	24.1	145	105	2.52	1.5	oligotroph	20 (20) Felchensee	2 Arten

7.8.1.1 Zürichsee

Eigenschaften

Der Zürichsee liegt im Einzugsgebiet Linth-Limmat auf 406 m.ü.M. in den Kantonen Zürich, Schwyz und St. Gallen (BAFU 2016). Der Hauptzufluss ist die Linth, die aus dem Glarnerland über den Walensee in den Zürichsee fliesst. Der Hauptabfluss ist die Limmat, die im Kanton Aargau in die Aare mündet. Der Zürichsee gliedert sich in einen kleineren Obersee und grösseren Untersee. Die maximale Tiefe des Zürichsees liegt bei 136 m. Er hat eine Fläche von 85.8 km² und ein Volumen von 3.87 km³. Die Wassererneuerungszeit des Untersees beträgt 1.4 Jahre (Obersee 0.2 Jahre). Bereits im 19. Jahrhundert gab es erste Anzeichen für eine Nährstoffanreicherung im Zürichsee. Kurz vor der Jahrhundertwende kam es zu Massenbeobachtungen der Burgunderblutalge. Erst 1948 wurde mit Phosphormessungen der eutrophe Zustand des Sees nachgewiesen. Heute gilt der Zürichsee als mesotroph (Gesamtphosphor (P_{tot}) zwischen 0.01 und 0.03 mg/l). Im natürlichen Zustand wären Ober- und Untersee jedoch oligotroph (< 0.01 mg/l).

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft gilt der Zürichsee heute als Eglisee (Alexander et al. 2017; Alexander & Seehausen 2020). Bei den standardisierten Befischungen im Zürichsee waren die Egli im Herbst 2014 vor allem im Untersee sehr häufig. Im Obersee war die Artenverteilung ausgeglichener. Neben den Felchen wurden im Obersee auch Kaulbarsche und Rotaugen vergleichsweise häufig gefangen. Von den 21 im Untersee vorkommenden Fischarten gelten 18 als einheimisch (Obersee 20 bzw. 19). Das bedeutet, dass drei Fischarten in den See eingeführt wurden.

7.8.1.2 Walensee

Eigenschaften

Der Walensee liegt im Einzugsgebiet Linth-Limmat auf 419 m.ü.M. in den Kantonen Glarus und St. Gallen (BAFU 2016). Der wichtigste Zufluss ist die Linth, die über den Escherkanal aus dem Glarnerland eingeleitet wird. Vor der Linthkorrektur zwischen 1807 und 1822 floss die Linth direkt in den Zürichsee. Durch die Linthkorrektur wurde der Pegel des Walensees um ca. 5.5 m abgesenkt. Die maximale Tiefe des Walensees nach der Linthkorrektur beträgt 145 m. Bei einer Fläche von 24.1 km² hat er ein Volumen von 2.52 km³. Die Wassererneuerungszeit des Walensees beträgt 1.5 Jahre. Der Walensee gehört zu den nährstoffärmsten Seen der Schweiz. Auch hier wurde ab Ende der

1960er-Jahre erhöhte Phosphorwerte durch Abwassereinleitungen festgestellt. Diese konnten durch den Bau von Kläranlagen wieder gesenkt werden. Seit den 1990er Jahren befindet sich der See wieder in einem oligotrophen Zustand (< 0.01 mg/l). Begünstigt wurde dies durch die gute Durchmischung des Sees aufgrund seiner Exposition und des Schwebstoffeintrags. Zudem ist auch die Landnutzung im Umland vergleichsweise gering.

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft gilt der Walensee als typischer Felchensee (Vonlanthen & Périat 2014; Alexander & Seehausen 2020). Die Felchen waren im Jahr 2013 während den standardisierten Befischungen (Herbst) vor allem im Pelagial sehr häufig. In den Uferbereichen wurden mehrheitlich Egli, Hasel, Rotaugen und Elritzen gefangen. Von 20 Fischarten, die im Walensee vorkommen, gelten deren 20 als einheimisch. Damit sind der Walen- und Brienzsee die einzigen Seen, die nur einheimische Arten beherbergen.

7.8.2 Übersicht zur Taxonomie

7.8.2.1 Zürichsee

Fatio (1890) beschreibt im Zürichsee vier Felchenarten. *Coregonus schinzii duplex*, (26–29 Kiemenreusendornen (KRD)), *Coregonus wartmanni dolosus* (KRD 34–39) sowie *Coregonus asperi marænoïdes* (30–32 KRD), die damals unter verschiedenen Namen als «Blauling» bekannt waren, und den Hägling (*Coregonus exiguus heglingus*, 35–39 KRD). Fatio unterschied die Blaulinge vor allem anhand der Kiemenreusendornen und der Anzahl Wirbel. Ansonsten waren sich die Blaulinge sehr ähnlich. Zum Teil laichten sie auch zur gleichen Zeit am gleichen Ort. Fatio stellte daher fest, dass es zwischen den Blaulingen Bastarde geben muss. Auch die Fischer unterschieden zu Zeiten Fatios drei Blaulinge: Schwebblauling, Bodenblauling und Felsenblauling. Fatio war jedoch nicht in der Lage, sie mit taxonomischen Methoden in Arten einzuteilen. Er kam letztlich zu dem Schluss, dass es sich hier um Ausprägungen von *C. asperi marænoïdes* handelte.

Steinmann (1950) konnte einen Teil der Bestimmungen von Fatio nicht nachvollziehen, insbesondere was die Blaulinge betrifft. Nach eingehendem Studium von Museumsstücken kam Steinmann zu dem Schluss, dass Fatio wahrscheinlich der Einzige war, der die Fische unterscheiden konnte. Da Steinmann die Felchenarten vor allem nach Ökotypen unterscheidet, kommt er zu einer anderen Einteilung als Fatio. Seine Einteilung macht sich das Wissen der Fischer zunutze und er unterscheidet folgende Ökotypen: Den Schwebblaalig (*Coregonus lavaretus* L. nat. *lindimacensis*, oekot. *pelagicus*, 27–39 KRD), den Bodenblaalig (*Coregonus lavaretus* L. nat. *lindimacensis*, oekot. *litoralis*, 27–39 KRD), den Bratfisch (*Coregonus lavaretus* L. nat. *lindimacensis*, oekot. *primigenius*, KRD k.A.) sowie den Hägling (*Coregonus lavaretus* L. nat. *lindimacensis*, oekot. *nanus*, 21–33 KRD). Zwischen dem Boden- und Schwebblaalig sieht Steinmann keinen grossen Unterschied. Für ihn gehen die Typen fließend ineinander über. Der Zürichsee war damals bereits eutrophiert.

In der Revision der Felchentaxonomie von Kottelat (1997) bzw. Kottelat & Freyhof (2007) werden Grunder/Sandfelchen (*Coregonus duplex*, 24–28), Hägling/Albeli (*Coregonus heglingus*, 29–42 KDR) sowie Blaalig/Bratfisch (*Coregonus zuerichensis*, 27–39 KDR) basierend auf den Beschreibungen von Fatio (1890), Steinmann (1950) und Ruhlé (1986, 1988) aufgeführt. Kottelat beschreibt damit drei Felchenarten im Zürichsee. Er weist jedoch explizit darauf hin, dass mindestens zwei, möglicherweise sogar vier Felchenarten im Zürichsee vorkommen könnten. Die Datenlage wird von Kottelat & Freyhof (2007) dürftig eingestuft.

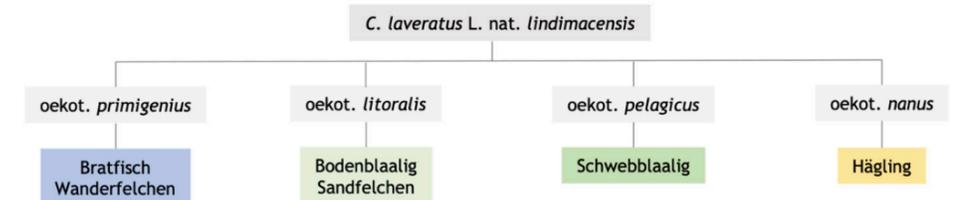
Neuere genetische Untersuchungen belegen das Vorkommen von mindestens drei Felchenarten (*C. zuerichensis*, *C. duplex* und *C. heglingus*) im Zürichsee (Feulner & Seehausen 2019). Zudem konnte bestätigt werden, dass es sich bei in der Linth laichenden Wanderform um *C. duplex* handelt (Alexander et al. 2017). Es handelt sich wahrscheinlich um eine eigenständige Population von *C. duplex*. Die beprobten Fische konnten genetisch *C. duplex* Populationen aus beiden Seen zugeordnet werden. Anhand von Isotopenanalysen konnte gezeigt werden, dass die Felchen aus dem Linthkanal in ihrer Isotopensignatur *C. duplex* aus dem Zürichsee ähneln und sich von den Felchen aus dem Walensee unterscheiden. Das bedeutet, dass sich alle im Linthkanal gefangenen *C. duplex* ausserhalb der Laichzeit im Zürichsee aufhalten.

Zürichsee

Fatio (1890)



Steinmann (1950)



Kottelat (1997), Douglas & Brunner (2002), Kottelat & Freyhof (2007)



Vonlanthen et al. (2009), Hudson et al. (2011), Feulner & Seehausen (2019)

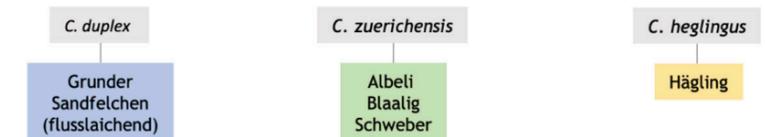


Abb. 7.8.2.1: Überblick über die Taxonomie der Zürichsee-Felchen im Laufe der Zeit.

7.8.2.2 Walensee

Fatio (1890) beschrieb im Walensee eine Felchenart. Es handelte sich um *Coregonus wartmanni dolosus* (KRD 34–39). Steinmann (1950) begründet dies damit, dass zur Zeit von Fatio keine ernsthafte Felchenfischerei betrieben wurde und deshalb nicht genügend Material vorhanden war. Steinmann führt dies auf die Linthkorrektur zurück. Steinmann bezieht sich dabei auf Steinmüller (1821) und fasst dessen Arbeit zusammen. Offenbar führte die Linthkorrektur (1807–1822) zu einem eindrücklichen Massensterben der Fische im Walensee. Nach diesem Ereignis konnten praktisch keine Felchen mehr gefangen werden. So wurde der Walensee bis Ende des 19. Jahrhunderts nicht mehr von Berufsfischern befischt. Erst 1904 nahm Albert Madörin jun. die Felchenfischerei im Walensee wieder auf. Dabei entdeckte er, dass im Walensee neben den Zwergfelchen am Grund des Sees auch Schweb- und Sandfelchen im Walensee vorkommen.

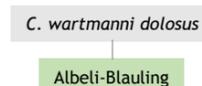
Steinmann (1950) machte sich bekanntlich das Handwerk der Berufsfischer zu Nutze. Er beschrieb seine Felchentypen vor allem auf Basis der ökologischen Nischen. Das heisst, er stütze sich bei seinen Beschreibungen in erster Linie auf den Fangort und die Laichzeit der Felchen und erst in zweiter Linie auf morphologische Merkmale. Im Walensee beschrieb Steinmann folgende Ökotypen: Grunder/Sandfelchen (*Coregonus lavaretus* L. nat. *lindimacensis*, oekot. *litoralis*, 24–28 KRD), Schwebfelchen (*Coregonus lavaretus* L. nat. *lindimacensis*, oekot. *pelagicus*, 31–38 KRD), Bratfisch (*Coregonus lavaretus* L. nat. *lindimacensis*, oekot. *primigenius*, KRD k.A.) sowie Bodenbeli (*Coregonus lavaretus* L. nat. *lindimacensis*, oekot. *nanus*, 29–42 KRD) und Schwebbeli (*Coregonus lavaretus* L. nat. *lindimacensis*, oekot. *profundus*, 29–42 KRD). Die Beschreibungen der Felchentypen des Walensees unterscheiden sich von denen des Zürichsees. Steinmann ordnet *C. wartmanni dolosus* von Fatio dem Ökotyp *primigenius* zu.

Neuere genetische Untersuchungen belegen das Vorkommen von mindestens zwei Felchenarten (*C. duplex* und *C. heglingus*) im Walensee (Douglas & Brunner 2002; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Feulner & Seehausen 2019). Grundsätzlich sind die von Kottelat und Freyhof (2007) zugrunde liegenden Artbeschreibungen weiterhin gültig. Die Art *C. zuerichensis*, die von früheren Autoren auch im Walensee vermutet wurde, konnte in den Erhebungen der letzten gut 20 Jahren nicht nachgewiesen werden und muss daher für den Walensee als lokal ausgestorben betrachtet werden.

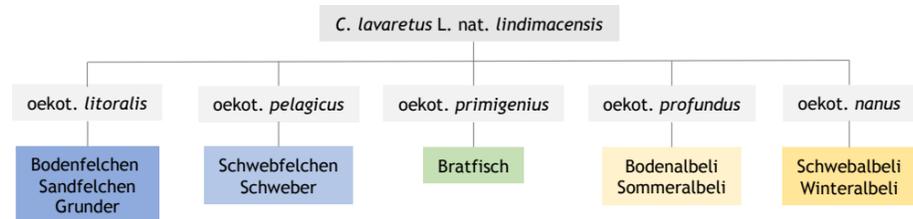
In diesem Bericht werden lokale Unterschiede in der Namensgebung der verschiedenen Felchenarten berücksichtigt. Grunder/Sandfelchen und Blaalig/Albeli werden als synonyme Namen für *C. duplex* bzw. *C. zuerichensis* verwendet. Hägling wird als Name für *C. heglingus* verwendet.

Walensee

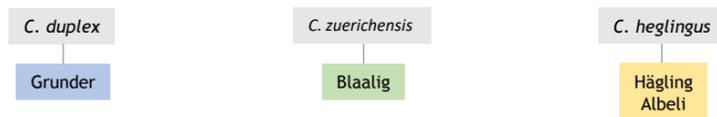
Fatio (1890)



Steinmann (1950)



Kottelat (1997), Douglas & Brunner (2002), Kottelat & Freyhof (2007)



Vonlanthen et. al (2009), Hudson et al. (2011), Feulner & Seehausen (2019)



Abb. 7.8.2.2: Überblick über die Taxonomie der Walensee-Felchen im Laufe der Zeit.

7.8.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.8.3.1 Grunder / Sandfelchen (*Coregonus duplex*, Fatio 1890)

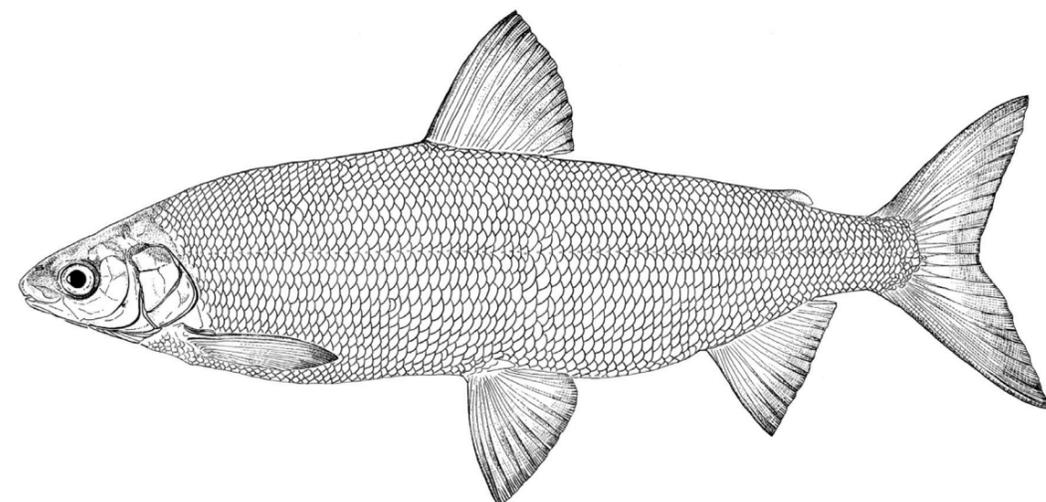


Abb. 7.8.3.1: Ein im Zürichsee gefangener Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*, oben) und eine wissenschaftliche Zeichnung eines Grunders/Sandfelchen aus dem Zürichsee (unten).

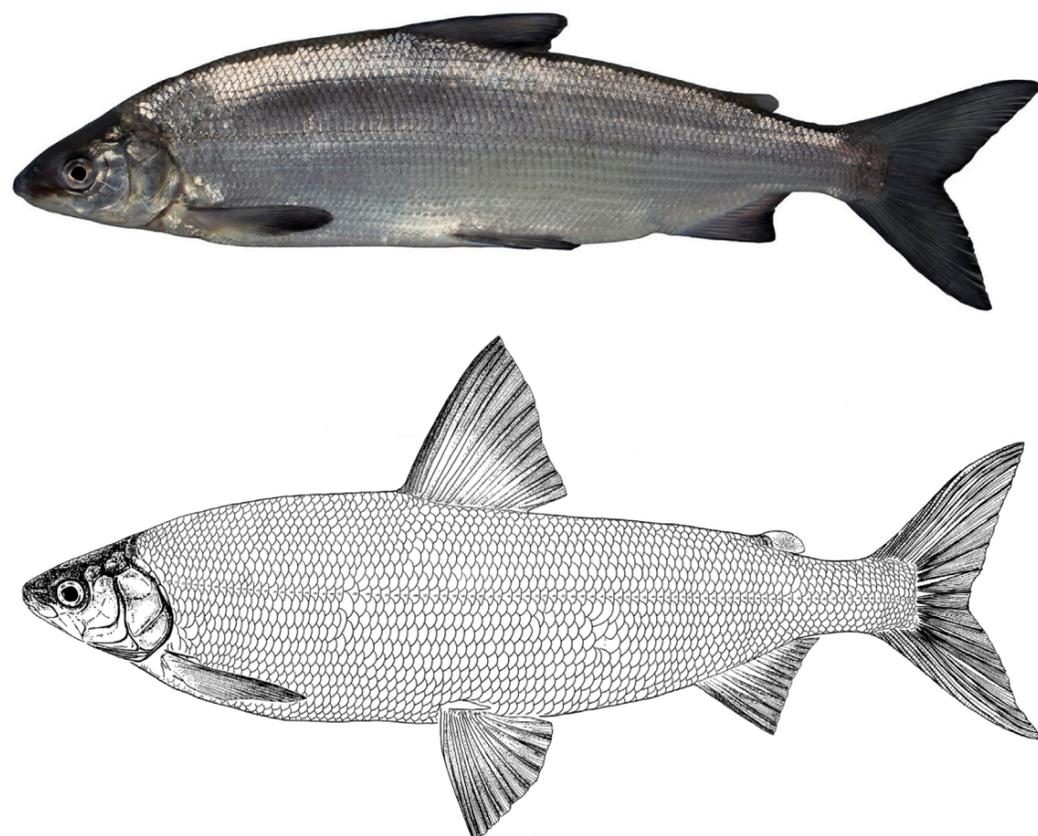


Abb. 7.8.3.2: Ein im Walensee gefangener Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*, oben) und eine wissenschaftliche Zeichnung eines Grunders/Sandfelchens aus dem Walensee (unten).

7.8.3.1.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.8.3.1.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmalen der Populationen des Grunders/Sandfelchens (*C. duplex*) aus dem Zürich- und Walensee (Fatio 1890; Steinmann 1950; Kottelat & Freyhof 2007; Vonlanthen 2009; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011).

	Zürichsee	Walensee
<i>Vorkommen</i>	Ja	Ja
<i>Einheimisch</i>	Ja	Ja
<i>Endemisch</i>	Ja	
<i>Nahrungsspektrum</i>	benthische Invertebraten	v.a. benthische Invertebraten
<i>Laichzeit</i>	November-Dezember	November-Dezember
<i>Laichhabitat</i>	ufernah 0-10 m ¹	ufernah, 0-10 m ¹
<i>Länge mit 3y</i>	326 mm (n = 3)	369±36 mm (n = 8)
<i>Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)</i>	28.8±2.2 ² (n = 20)	26.2±2 ² (n = 54)

¹Daten: Selz et al. unveröffentlicht

²Mittelwert

Vorkommen

Die Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*) kommen natürlicherweise im Zürich- und Walensee vor (Tabelle 7.8.3.1.1). Die Art ist somit in diesem Seensystem endemisch. Zudem handelt es sich bei den flusslaichenden Linth-Felchen um Grunder/Sandfelchen (vgl. «Fortpflanzung»).

Lebensraum

Über den Lebensraum der Grunder/Sandfelchen im Seensystem Zürich-Walensee sind keine verlässlichen Angaben bekannt. Standardisierte Befischungen zeigen, dass sich Felchen (die Arten wurden nicht unterschieden) im Herbst 2016 im Zürichsee hauptsächlich zwischen 10 und 40 m aufhielten (Alexander et al. 2017). Einzeltiere wurden bis in eine Tiefe von 80 m (Untersee) gefunden. Entsprechende standardisierte Befischungen im Walensee im Herbst 2014 konnten zeigen, dass Felchen über die gesamte Wassertiefe verteilt sind, jedoch gehäuft zwischen 10 bis 40 m vorkommen (Vonlanthen & Périat 2014).

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen von Felchen aus dem Walensee zeigen, dass sich die Grunder/Sandfelchen hauptsächlich von Zooplankton ernähren (Kanton St. Gallen, nicht veröffentlichte Daten). Je nach Verfügbarkeit und Jahreszeit werden aber auch benthische Invertebraten aufgenommen (Gammeter & Berger 2001).

Fortpflanzung

Die Grunder/Sandfelchen laichen im späten November und im Dezember in Ufernähe auf steinigem Grund (Kottelat & Freyhof 2007). Bei einer Tiefengradientenbefischung im Walensee und im Zürich-Untersee (Bodennetze (2 m Höhe) mit mehreren Maschenweiten in Tiefen von 2, 10, 30, 60 und 100 m und zusätzlich auf 146 m im Walensee) während der Laichzeit (2 Tage Ende November 2017 (Walensee) und Mitte Dezember 2017 (Zürich-Untersee)) konnten laichreife Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*) in Ufernähe (2 und 10 m) nachgewiesen werden (Selz et al. unveröffentlicht; Brabec et al. unveröffentlicht). Ansonsten ist in der Literatur wenig festgehalten. Steinmann beschrieb, wie sich die Grunder/Sandfelchen noch zu Beginn des 20. Jahrhunderts aus dem Zürich-Untersee kommend bei Rapperswil sammelten und, ohne sich im Obersee lange aufzuhalten, zum Laichen in den Linthkanal zogen. Neuere genetische Untersuchungen zeigen, dass es sich bei den Linthfelchen um *C. duplex* handelt (Alexander et al. 2017; Feulner & Seehausen 2019). Die meisten Grunder/Sandfelchen aus der Linth, die für die Studien beprobt wurden, stammten gemäss dem Isotopensignal aus dem Zürichsee. Auch genetisch gruppierten ein grosser Teil der Linthfelchen mit der Population des Zürichsees, wobei jedoch auch einzelne Fische der Walenseepopulation zugewiesen werden konnten. Dies bedeutet, dass alle in der Linth laichenden Grunder/Sandfelchen sich ausserhalb der Laichzeit im Zürichsee aufhalten und genetisch zu einem grossen Teil von der Zürichseepopulation und nur zu einem kleinen Teil von der Walenseepopulation abstammen.

Wachstum

Walensee-Grunder/Sandfelchen sind im Alter von drei Jahren durchschnittlich 369 mm lang (n = 8) (Vonlanthen 2009) und Zürichsee-Grunder/Sandfelchen 326 mm (n = 3) (Brabec et al. unveröffentlicht). Grundsätzlich wurden in den letzten Jahren viele Längenrückberechnungen von Felchen aus dem Zürichsee gemacht. Diese sind jedoch nicht durch genetische Artbestimmungen abgesichert.

Kiemenreusendornen

Nach Fatio (1890) liegt die Anzahl Kiemenreusendornen bei *C. duplex* zwischen 26 und 29. Bei Steinmann (1950) konnten keine Angaben zum Grunder/Sandfelchen entnommen werden. In neueren Arbeiten wird die Anzahl KRD für *C. duplex* mit 28.6±2.2 (n = 20; Zürichsee) bzw. 26.2±2 (n = 54; Walensee) angegeben (Vonlanthen 2009; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011). Diese Daten sind durch genetische Analysen abgesichert. Die KRD eignen sich im Walensee gut zur Unterscheidung der beiden vorkommenden Felchenarten.

7.8.3.1.2 Gefährdungsstatus

Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*) kommen im Zürich- und Walensee vor. Die fischereiliche Bedeutung der Grunder/Sandfelchen ist vor allem im Walensee als hoch einzustufen. Wie hoch der Befischungsdruck auf die Grunder/Sandfelchen tatsächlich ist, kann nicht beurteilt werden. Grunder/Sandfelchen und Blaalig/Albeli (*C. zuerichensis*) sind Ziel der meisten Besatzmassnahmen im Zürichsee, überlappen sich in der Laichtiefe und dürften daher anfällig für künstliche Hybridisierungen sein. Der Gefährdungsstatus des Grunder/Sandfelchen stützt sich auf die Populationen aus dem Zürich- und Walensee. Der Gefährdungsstatus des Grunder/Sandfelchen wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.8.3.2 Hägling (*Coregonus heglingus*, Schinz, in Cuvier 1822)



Abb. 7.8.3.2: Ein Hägling (*C. heglingus*) aus dem Zürichsee.

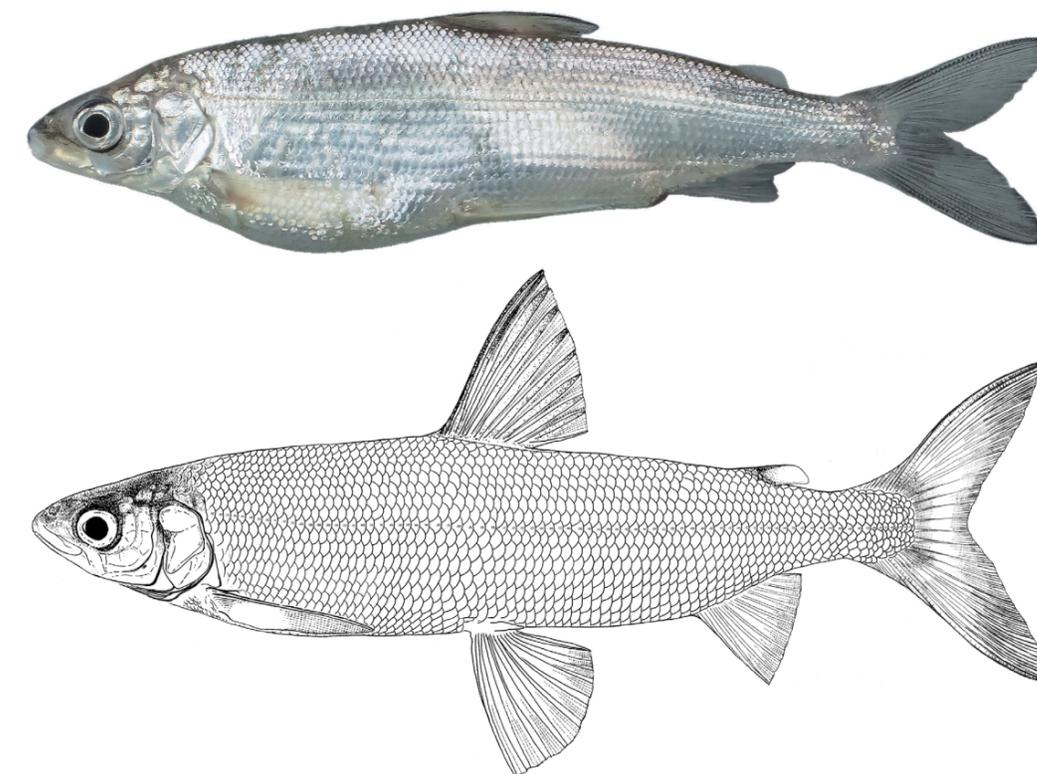


Abb. 7.8.3.3: Ein Hägling (*C. heglingus*) aus dem Walensee (oben) und eine wissenschaftliche Zeichnung eines Häglings aus dem Walensee (unten).

7.8.3.2.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.8.3.2.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Populationen des Häglings (*C. heglingus*) aus dem Zürich- und Walensee (Fatio 1890; Steinmann 1950; Kottelat & Freyhof 2007; Vonlanthen 2009; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011).

	Zürichsee	Walensee
Vorkommen	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	Ja	
Nahrungsspektrum	k.A.	v.a Zooplankton, z.T. benthische Invertebraten
Laichzeit	Juli-Dezember	August-November
Laichhabitat	Halde bis in mittlere Tiefen, ca. 20-60 m ²	Halde bis in grosse Tiefen, ca. 20-146 m ²
Länge mit 3y	k.A.	178±19 (n = 172)
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	38 ¹ ; 33-38 (n = 6) ²	35.4±1.6 ³ (n = 29)

¹Medianwert;

²Daten: Selz et al. unveröffentlicht

³Mittelwert

Vorkommen

Die Häglinge (*C. heglingus*) kommen natürlicherweise im Zürich- und Walensee vor (Tabelle 7.8.3.1.2). Die Art ist somit in diesem Seensystem endemisch. Im Zürichsee können die Häglinge mit den Blaalig/Albeli verwechselt werden. Die Häglinge galten im Zürichsee lange als verschollen, wurden aber in den letzten Jahren vermehrt von Berufsfischern und Berufsfischerinnen beobachtet und auch genetisch nachgewiesen (Feulner & Seehausen 2019).

Lebensraum

Über den Lebensraum der Häglinge im Zürich- und Walensee-System sind keine verlässlichen Angaben bekannt. Standardisierte Befischungen zeigen, dass sich Felchen (die Arten wurden nicht unterschieden) im Herbst 2016 im Zürichsee vorwiegend zwischen 10 und 40 m aufhielten (Alexander et al. 2017). Einzeltiere wurden bis in eine Tiefe von 80 m (Untersee) gefunden. Entsprechende standardisierte Befischungen im Walensee im Herbst 2014 konnten zeigen, dass sich Felchen über die gesamte Wassertiefe verteilen, sich aber zwischen 10 bis 40 m konzentrieren (Vonlanthen & Périat 2014).

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen von Hägling des Walensees zeigten, dass sie sich sowohl von Zooplankton und benthischen Invertebraten ernähren, abhängig nach Jahreszeit und Nahrungsverfügbarkeit (Kanton St. Gallen, nicht veröffentlichte Daten; Gammeter und Berger 2001).

Fortpflanzung

Die Häglinge laichen im Zürichsee von Juli bis Dezember (Kottelat & Freyhof 2007). Im Walensee laichen sie ebenfalls zwischen Juli und Dezember. Früher wurden im Walensee das Sommer- und Winteralbeli (teilweise wurde der Name «Albeli» als Synonym für «Häglinge» verwendet) unterschieden (Steinmann 1950). Verschiedene Untersuchungen haben jedoch gezeigt, dass es sich bei den Sommer- und Winteralbeli um dieselbe Art (*C. heglingus*) handelt (Ruhlé 1986; Vonlanthen et al. 2008). Sie laichen in beiden Seen in den tieferen Wasserzonen. Bei einer Tiefengradientenbefischung im Walensee und im Zürich-Untersee (Bodennetze mit mehreren Maschenweiten in Tiefen von 2, 10, 30, 60 und 100 m und zusätzlich auf 146 m im Walensee) wurden während der Laichzeit (2 Tage Ende November 2017 (Walensee) und Mitte Dezember 2017 (Zürich-Untersee)) laichreife Häglinge (*C. heglingus*) zwischen 30–60 m im Zürich-Untersee und 60–146 m im Walensee nachgewiesen (Selz et al. unveröffentlicht; Brabec et al. unveröffentlicht).

Wachstum

Die mittlere Länge der dreijährigen Häglinge im Walensee beträgt 178 ± 19 mm ($n = 172$) (Vonlanthen 2009). Aus dem Zürichsee liegen keine Daten vor. Grundsätzlich wurden in den letzten Jahren viele Längerrückberechnungen von Felchen aus dem Zürichsee gemacht. Diese sind jedoch nicht durch genetische Artbestimmungen abgesichert.

Kiemenreusendornen

Nach Fatio (1890) liegt die Anzahl Kiemenreusendornen von *C. heglingus* bei 35 bis 39. Steinmann (1950) gibt die Anzahl KRD beim Hägling zwischen 21 und 33 an. In der Arbeit von Vonlanthen (2009) wird die Anzahl KRD für *C. heglingus* des Walensees mit 35.4 ± 1.6 ($n = 27$) angegeben. Hudson, Vonlanthen, & Seehausen (2011) gibt für die Zürichsee-Population eine durchschnittliche Anzahl KRD von 37 an und Brabec et al. (unveröffentlicht) einen Wert zwischen 33 und 38 (Median = 38, $n = 6$). Diese Daten sind mit genetischen Analysen abgesichert. Die KRD eignen sich im Walensee gut, um die beiden vorkommenden Felchenarten zu unterscheiden.

7.8.3.2 Gefährdungsstatus

Die Häglinge (*C. heglingus*) kommen im Zürich- und Walensee vor. Im Zürichsee wurden die Häglinge lange Zeit kaum gefangen und sind erst in letzter Zeit wieder häufiger geworden. Die fischereiliche Bedeutung der Häglinge ist aufgrund ihrer Grösse in beiden Seen als gering einzustufen. Der Befischungsdruck auf diese Art dürfte in beiden Seen gering sein. Aufgrund ihres regional begrenzten Vorkommens, der ausgedehnten Laichzeit vom Spätsommer bis in den Winter und der Fortpflanzung in der Tiefe der Seen sind sie anfällig auf lokale Veränderungen der Umweltbedingungen. Der Gefährdungsstatus des Hägling stützt sich auf die Populationen aus dem Zürich- und Walensee. Der Gefährdungsstatus des Hägling wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.8.3.3 Blaalig/Albeli (*Coregonus zuerichensis*, Nüsslin 1882)

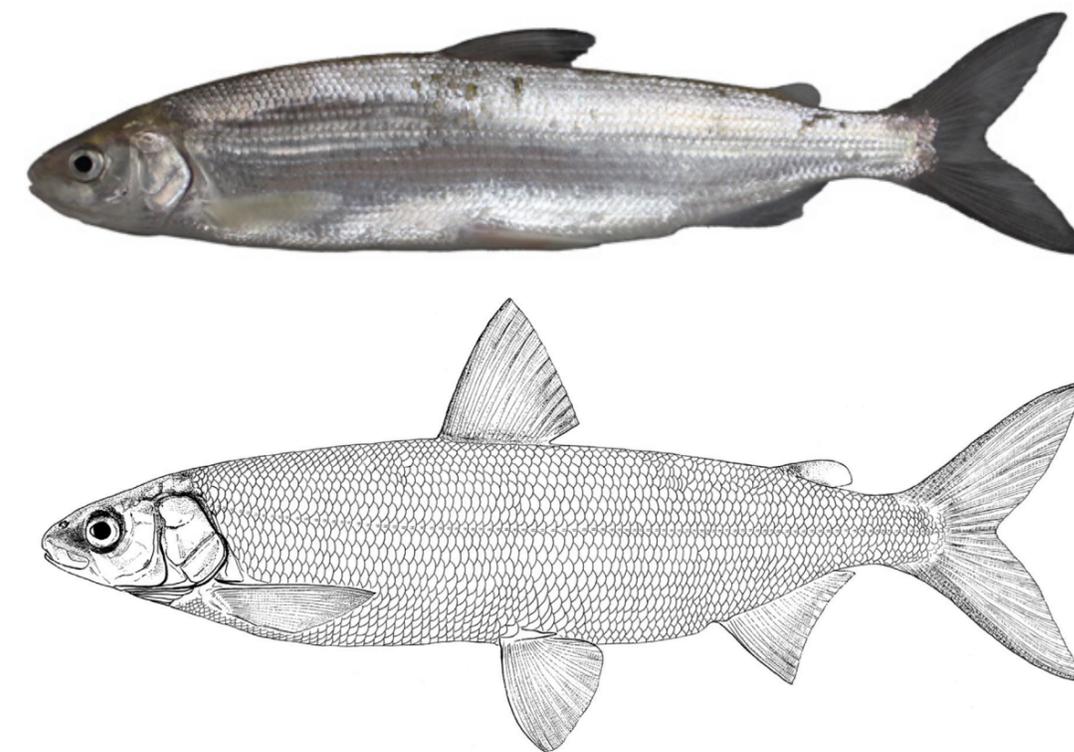


Abb. 7.8.3.3: Ein Blaalig/Albeli (*C. zuerichensis*) aus dem Zürichsee (oben) und eine wissenschaftliche Zeichnung eines Blaalig/Albeli aus dem Zürichsee (unten).

7.8.3.3.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.8.3.3.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmalen der Populationen des Blaalig/Albeli (*C. zuerichensis*) aus dem Zürichsee (Fatio 1890; Steinmann 1950; Kottelat & Freyhof 2007).

	Zürichsee	Walensee
<i>Vorkommen</i>	Ja	lokal ausgestorben
<i>Einheimisch</i>	Ja	Ja
<i>Endemisch</i>	Ja	Ja
<i>Nahrungsspektrum</i>	Zooplankton	k.A.
<i>Laichzeit</i>	November-Dezember	k.A.
<i>Laichhabitat</i>	Halde, in 10-60 m Tiefe	k.A.
<i>Länge mit 3y</i>	k.A.	k.A.
<i>Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)</i>	37 ¹ ; 33-40 (n = 18)	k.A.

¹Medianwert

Vorkommen

Blaalig/Albeli (*C. zuerichensis*) kommen natürlicherweise im Zürich- und Walensee vor (Tabelle 7.8.3.3.1). *C. zuerichensis* konnte bei den bisherigen Untersuchungen mit genetischen Methoden im Walensee nicht nachgewiesen werden. Die Art muss im Walensee als lokal ausgestorben betrachtet werden. Der Name «Albeli» wurde früher teilweise als Synonym für den «Hägling» (*C. heglingus*) verwendet. Heute wird der Name «Albeli» aber als Synonym für die Blaalig (*C. zuerichensis*) verwendet. Neuere genetische Analysen zeigen, dass es sich um zwei unterschiedliche Arten handelt (Douglas & Brunner 2002; Hudson, Vonlanthen, & Seehausen 2011; Feulner & Seehausen 2019).

Lebensraum

Über den Lebensraum der Blaalig/Albeli im Zürichsee sind keine verlässlichen Angaben bekannt. Berufsfischer und Berufsfischerinnen fangen sie in der Regel im Pelagial in Tiefen zwischen 10 und 30 m. Standardisierte Befischungen zeigen, dass sich Felchen (die Arten wurden nicht unterschieden) im Herbst 2016 im Zürichsee hauptsächlich zwischen 10 und 40 m aufhielten (Alexander et al. 2017). Einzelne Tiere wurden bis in eine Tiefe von 80 m nachgewiesen (Untersee).

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen von Felchen aus dem Zürichsee liegen nicht vor. Kottelat & Freyhof (2007) beschreiben das Nahrungsspektrum des Blaalig/Albeli mit Zooplankton.

Fortpflanzung

Blaalig/Albeli laichen im Zürichsee zwischen November und Dezember (Kottelat & Freyhof 2007). Der Laichfischfang erfolgt mit Schwebnetzen im Pelagial. Die genauen Laichplätze sind noch nicht abschliessend geklärt. Es wird vermutet, dass ein Grossteil der Blaalig/Albeli an der Halde in Tiefen von mehr als 10 m laichen. Bei einer Tiefengradientenfischung im Zürich-Untersee (Bodennetze mit mehreren Maschenweiten in Tiefen von 2, 10, 30, 60 und 100 m) während der Laichzeit (Mitte Dezember 2017) konnten laichreife Blaalig/Albeli (*C. zuerichensis*) in Tiefen von 10 bis 60 m nachgewiesen werden (Selz et al. unveröffentlicht).

Wachstum

Grundsätzlich wurden in den vergangenen Jahren viele Längenrückberechnungen von Felchen des Zürichsees gemacht. Diese sind allerdings nicht durch genetische Artbestimmungen abgesichert. Aus diesem Grund kann keine verlässliche Wachstumsangabe gemacht werden. Bekannt ist, dass der Blaalig/Albeli schneller wächst als der Hägling, aber langsamer als der Grunder/Sandfelchen.

Kiemenreusendornen

Nach Fatio (1890) liegt die Anzahl Kiemenreusendornen von *C. zuerichensis* bei 30 bis 32. Steinmann (1950) gibt die Anzahl KRD zwischen 27 und 39 an. Darauf stützen sich letztlich auch Kottelat & Freyhof (2007). Brabec et al. (unveröffentlicht) zählte zwischen 33 bis 40 (Median = 37, n = 18) Kiemenreusendornen für *C. zuerichensis*.

7.8.3.3.2 Gefährdungsstatus

Die fischereiliche Bedeutung des Blaalig/Albeli im Zürichsee ist hoch. Zusammen mit dem Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*) ist der Blaalig/Albeli für die Berufsfischerei am Zürichsee von grosser Bedeutung. Der Befischungsdruck ist vermutlich als hoch einzustufen. Grunder/Sandfelchen und Blaalig/Albeli sind auch Ziel von Besatzmassnahmen. Es ist davon auszugehen, dass künstliche Hybridisierungen durch den Laichfischfang und Besatz gefördert werden und sich negativ auf die Populationen auswirken können. Aufgrund ihres regional beschränkten Vorkommens im Zürichsee sind sie auch empfindlich gegenüber lokalen Veränderungen der Umweltbedingungen. Der Gefährdungsstatus des Blaalig/Albeli stützt sich auf die Population aus dem Zürichsee, da die Art im Walensee als lokal ausgestorben betrachtet werden muss. Der Gefährdungsstatus des Blaalig/Albeli wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.8.4 Bestimmungsschlüssel

7.8.4.1 Bestimmung im Feld

Für den Walen- und den Zürichsee ist es zurzeit nicht möglich, einen Bestimmungsschlüssel für das Feld zu erstellen. Dazu liegen zu wenig gesicherte Informationen über die äusseren Merkmale vor. Insbesondere für den Walensee, wo nur zwei Arten vorkommen, könnte ein solcher Schlüssel aber im Bereich des Möglichen liegen.

7.8.4.2 Bestimmung nach morphologisch und meristischen Merkmalen

Die Bestimmung im Labor nach morphologischen und meristischen Merkmalen ergibt für den Walensee einen Bestimmungsschlüssel, mit dem die Arten relativ einfach unterschieden werden können (Abbildung 7.8.4.2.1). *C. duplex* und *C. heglingus* unterscheiden sich deutlich im Wachstum und in der Anzahl KRD.

Dies gilt auch für die beiden Arten aus dem Zürichsee (Abbildung 7.8.4.2.2). Allerdings kommt hier mit dem Blaalig/Albeli (*C. zuerichensis*) eine zusätzliche Art vor, die die Artbestimmung erschweren dürfte. Sie steht mit in ihren Merkmalen wahrscheinlich zwischen dem Hägling (*C. heglingus*) und dem Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*). Darauf deutet zumindest die Anzahl KRD hin, die Fatio und Steinmann im Zusammenhang mit dem Blaalig/Albeli erwähnen (vgl. Kapitel 7.8.3.3). Insgesamt ist die Datenlage für den Zürichsee nicht ausreichend, um einen verlässlichen Bestimmungsschlüssel zu erstellen. Dazu fehlen vor allem genetisch abgesicherte Artbestimmungen in Kombination mit Längenrückberechnungen (Alter mit 3 Jahren) und der Bestimmung der Anzahl KRD und weiteren morphologischen und meristischen Merkmalen.

<i>C. duplex</i>	<i>C. heglingus</i>
Wachstum (Totallänge mit drei Jahren)	
schnell	langsam
369±36 mm	178±19 mm
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	
wenig	viel
26.2±2	35.4±1.6
<i>C. duplex</i>	<i>C. heglingus</i>

Abb. 7.8.4.2.1: Bestimmungsschlüssel für die Felchenarten des Walensees.

<i>C. duplex</i>	<i>C. zuerichensis</i>	<i>C. heglingus</i>
Wachstum (Totallänge mit drei Jahren)		
schnell		langsam
326 mm	k.A.	k.A.
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)		
wenig-mittel		viele
28.8±2.2	37 (33-40)	38 (33-38)
<i>C. duplex</i>	<i>C. zuerichensis</i>	<i>C. heglingus</i>

Abb. 7.8.4.2.2: Bestimmungsschlüssel für die Felchenarten des Zürichsees.

7.8.5 Fischereiliche Aspekte

7.8.5.1 Walensee

7.8.5.1.1 Fischfang

Im Walensee werden Hägling (*C. heglingus*) und Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*) fischereilich genutzt. Die Gerätschaften für den Fang sind klar geregelt und wurden früher durch ein periodisches Monitoring bestimmt (Ruhlé, Kugler & Riget 1997; Ruhlé & Kugler 1997). Dieses Monitoring wurde jedoch in den letzten Jahren eingestellt. Damit wird die Nachhaltigkeit der fischereilichen Nutzung und der eingesetzten Fanggeräte nicht mehr systematisch untersucht. Derzeit sind am Walensee nur noch drei Berufsfischerlizenzen im Umlauf, wobei zwei der Berufsfischer in den letzten Jahren nur noch eingeschränkt aktiv waren. Der Befischungsdruck durch die Berufsfischerei kann somit für die meisten Fischarten als gering eingestuft werden. Da sich die Berufsfischerei heute auf den Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*) konzentriert, könnte der Befischungsdruck auf die Grunder/Sandfelchen dennoch hoch sein (pers. Mitteilung M. Kugler, Kanton St. Gallen). Untersuchungen dazu fehlen.

Die Fänge der Fischer und Fischerinnen sind für die Angel- und Berufsfischerei zusammengefasst. Sie zeigen vor allem zwischen den Jahren 1960 und 1990 deutlich höhere Fänge als davor und danach (Abbildung 7.8.5.1.1). Nach 1980 sind die Fänge kontinuierlich zurückgegangen, insbesondere die Fänge der Hägling. Die Fänge der Grunder/Sandfelchen waren im Verlauf der Zeit deutlich stabiler und haben in den letzten Jahren sogar leicht zugenommen. Insbesondere die Berufsfischerei konzentriert sich auf den Fang von sogenannten Grossfelchen, also Grunder/Sandfelchen. Die Entwicklung der Fänge dürfte daher nicht repräsentativ sein für die Entwicklung der Fischbestände im See. Die Befischungen des «Projet Lac» (Vonlanthen & Périat 2014) zeigen, dass der Hägling heute sehr häufig im See vorkommt. Demgegenüber sind Grunder/Sandfelchen im See eher selten.

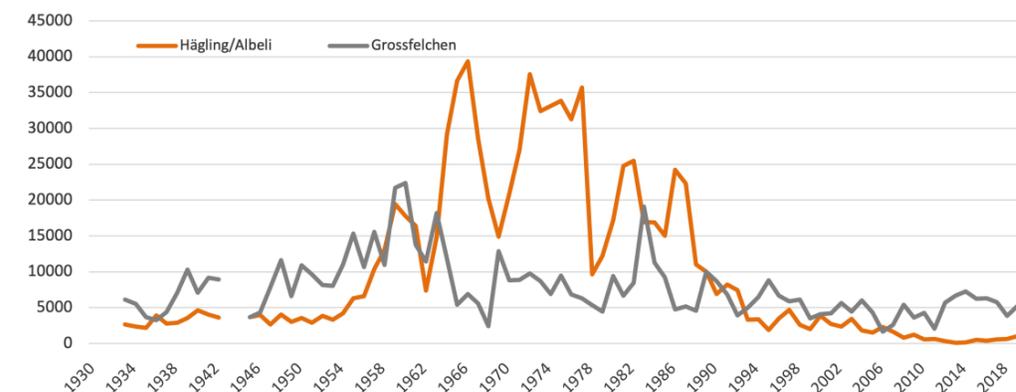


Abb. 7.8.5.1.1: Kantonale Fischfangstatistik der Felchenfänge im Walensee zwischen 1932 und 2021 in kg gefangener Hägling und Grunder/Sandfelchen. Quelle: Kantone St. Gallen und Glarus.

7.8.5.1.2 Fischbesatz

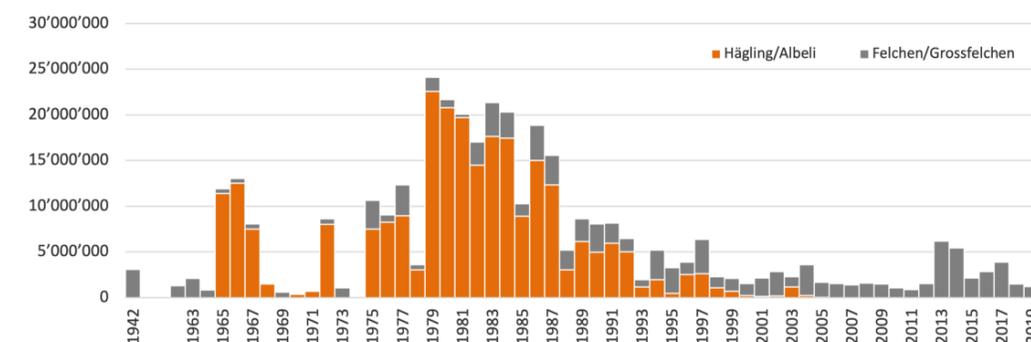


Abb. 7.8.5.1.2: Kantonale Besatzstatistik der Felchenfänge (Anzahl) im Walensee zwischen 1942 und 2019 für Hägling und Grunder/Sandfelchen. Quelle: Kantone St. Gallen und Glarus.

Die Besatzmassnahmen im Walensee sind seit 1942 dokumentiert (Abbildung 7.8.5.1.2) und werden seit 1962 jährlich erhoben. Die Besatzmenge hat seit den Höchstwerten Anfang der 1980er Jahre deutlich abgenommen. Hägling (*C. heglingus*) werden seit dem Jahr 2005 keine mehr besetzt. Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*) werden noch besetzt, aber auch hier sind die Besatzzahlen der letzten Jahre mit 1–6 Mio. besetzten Felchen im Vergleich zu anderen Seen sehr gering. Für den Laichfischfang werden heute Kiemennetze mit einer Maschenweite von 40 mm und mehr eingesetzt. Die bis vor kurzem nur noch im Walensee angewendete Methode zum Fang von Grunder/Sandfelchen wurde 2015 zum letzten Mal durchgeführt. Dabei werden Felchen, die in ufernahen Flachwasserzonen laichen, spätabends bei Dunkelheit mit starken Lampen angelockt und mit grossen Feumern gefangen. Der Walensee ist heute nährstoffarm und weist in der Tiefe gute Sauerstoffverhältnisse auf. Die natürliche Fortpflanzung dürfte deshalb gut funktionieren, was auch die Dichte der Häglingspopulation belegt (Vonlanthen & Périat 2014). Der Erfolg der natürlichen Fortpflanzung wurde von 1985 und 1986 anhand der Entwicklung von Felcheneiern untersucht. Dabei konnte ein hoher Anteil überlebender Eier festgestellt werden (vgl. Hauptbericht).

7.8.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.8.5.2 Zürichsee

7.8.5.2.1 Fischfang

Im Zürichsee werden Blaalig/Albeli (*C. zuerichensis*) und Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*) fischereilich genutzt und bewirtschaftet. Die Fanggeräte sind in einer Verordnung über die Ausübung der Berufsfischerei im Zürichsee (Unter- und Obersee) geregelt. Ein Monitoring der Felchenfänge wird im Zürichsee regelmässig durchgeführt und im Rahmen der Konkordatsberichte veröffentlicht (Fischereikommision 2023). Ein Monitoring mit Sonderfängen und eine regelmässige Überprüfung der Wachstumskurven der genutzten Felchenarten wird im Zürichsee nicht durchgeführt, ist aber angedacht. Eine erste Auswertung der Wachstumsdaten und ein Konzept für ein Monitoring sind derzeit in Arbeit (WFN 2018). Nach ersten Erkenntnissen werden Felchen überwiegend nicht vor der Geschlechtsreife gefangen. Demnach sind die aktuellen Schonbestimmungen und damit insbesondere die zulässigen Maschenweiten an das Wachstum der Felchenarten im Zürichsee angepasst.

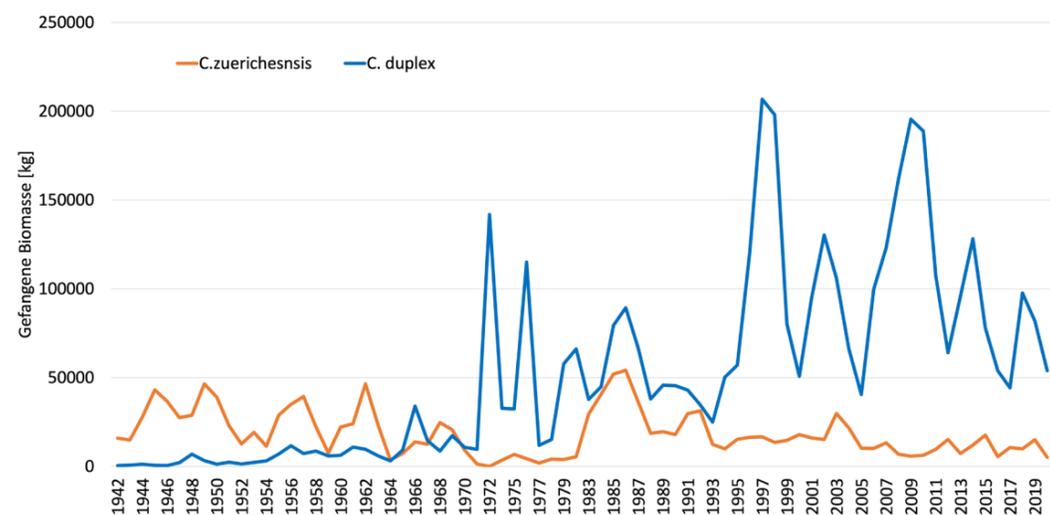


Abb. 7.8.5.2.1: Interkantonale Fischfangstatistik der Fischerfänge zwischen 1942 und 2020 in kg gefangener Grunder/Sandfelchen (*C. duplex*) und Blaalig/Albeli (*C. zuerichensis*). Quelle: Kantone Zürich, Schwyz und St. Gallen.

Die Fänge der Angel- und Berufsfischerei sowie für Grunder/Sandfelchen und Blaalig/Albeli liegen getrennt vor. Die kleinwüchsigen Hägling (*C. heglings*) werden nicht mit Netzen befischt und sind daher in der Fangstatistik auch nicht erhalten. Die Fangstatistik wird für die Berufsfischerei seit 1942 kontinuierlich geführt. Sie zeigt für Grunder/Sandfelchen bis etwa 2010 einen deutlichen Anstieg der gefangenen Fischmenge. Danach gingen die Fänge wieder zurück, sind aber im Vergleich der letzten 80 Jahre immer noch sehr hoch. Ein gegenläufigen Trend zeigen die Fänge der Blaalig/Albeli. Diese wurden früher deutlich häufiger gefangen als heute. Insgesamt ist die Fangsituation im Zürichsee im historischen Vergleich aber immer noch sehr gut.

7.8.5.2.2 Fischbesatz

Im Zürichsee werden Grunder/Sandfelchen und Blaalig/Albeli mit Besatzmassnahmen bewirtschaftet. Der Laichfischfang von Grunder/Sandfelchen erfolgt in Tiefen von 1–10 m in Ufernähe. Blaalig/Albeli werden sowohl im Schweb als auch an der Halde in Tiefen von 25–40 m gefangen. Der Laichfischfang wird eingestellt, sobald die Kapazität der Brutanstalt Stäfa ausgeschöpft ist. Die Artzuweisung erfolgt aufgrund des Fangortes. Der Besatz erfolgt ausschliesslich mit frisch geschlüpften Brütlingen, die mit dem Boot auf den See gebracht und im Pelagial ausgesetzt werden. Die Wirkung der Besatzmassnahmen wird derzeit in einem Markierungsexperiment untersucht. Ergebnisse werden Ende 2024 erwartet.

7.8.5.2.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.8.6 Literaturverzeichnis

- Alexander, T.J., & O. Seehausen. 2020. Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. «Projet Lac» synthesis report. Eawag: Das Wasserforschungsinstitut des ETH-Bereichs. <https://doi.org/10.55408/eawag:24051>.
- Alexander, T.J., P. Vonlanthen, G. Périat, O. Selz, P. G. D. Feulner, & O. Seehausen. 2017. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischgemeinschaft im Zürichsee. In *Projet Lac. Kastanienbaum*: Eawag.
- BAFU. 2016. Faktenblatt Zürichsee. Zustand bezüglich Wasserqualität. In Bundesamt für Umwelt BAFU, Abteilung Wasser, Ittingen.
- Cuvier, G. 1822. Das Thierreich eingetheilt nach dem Bau und der Thiere als Grundlage ihrer Naturgeschichte und der vergleichenden Anatomie. Mit vielen Zusätzen versehen von H.R. Schinz. Corra, Stuttgart & Tübingen, 2: xvi + 835 pp.
- Douglas, M.R., & P. C. Brunner. 2002. Biodiversity of Central Alpine Coregonus (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management. *Ecological Applications*, 12: 154–72.
- Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes. Genève et Bale.
- Feulner, P.G.D., & O. Seehausen. 2019. Genomic insights into the vulnerability of sympatric whitefish species flocks. *Molecular Ecology*, 28: 615–29.
- Fischereikommission. 2023. Konkordatsbericht 2023. In Fischereikommission für den Zürichsee, Linthkanal und Walensee. Zürich.
- Gammeter, S., & C. Berger. 2001. Mageninhalte von Albeli und Felchen aus dem Walensee 1996–1998. In *Wasserversorgung Zürich, Qualitätsüberwachung*. Zürich: WVS.
- Hudson, A.G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 58–66.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava, Section Zoology*, 52: 1–271.
- Kottelat, M., & J. Freyhof. 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. (Publications Kottelat).
- Nüsslin, O. 1882. Beiträge zur Kenntnis der Coregonusarten des Bodensees und einiger anderer nahgelegener nordalpiner Seen II. Eine wissenschaftlich neue Coregonusspecies. *Zool. Anz.* 5: 164–169, 182–189.
- Ruhlé, C., & M. Kugler, M. 1997. Bericht über die Felchenfischerei und über das Monitoring der Felchenbestände im Walensee. In *Fangjahre 1997 und 1998*. St. Gallen: Amt für Jagd und Fischerei des Kantons St. Gallen.
- Ruhlé, C., M. Kugler, & H. Riget. 1997. Fischereiliche Abklärungen an den Felchen des Walensees. In *Zusammenfassender Bericht der Untersuchungen 1981–1996*. St. Gallen: Jagd- und Fischereiverwaltung des Kantons St. Gallen.
- Ruhlé, C. 1986. Ergebnisse bisheriger Abklärungen über die systematische Beziehung zwischen Sommeralbeli und Winteralbeli (*Coregnus lavaretus* (L.)) im Walensee. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*.
- Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 12: 340–491.
- Steinmüller, J. R. 1821. *Neue Alpina: eine Schrift der Schweizerischen Naturgeschichte Alpen-und Landwirtschaft gewiedmet*. (Steiner).
- Vonlanthen, P. 2009. On speciation and its reversal in adaptive radiations. The central European whitefish system. Universität Bern.
- Vonlanthen, P., B. Lundsgaard-Hansen, A. G. Hudson, & O. Seehausen. 2008. Untersuchungen zur Verwandtschaft der Felchen aus dem Zürichsee, dem Walensee und dem Linthkanal. In *Kastanienbaum*: EAWAG.
- Vonlanthen, P., & G. Périat. 2014. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischgemeinschaft im Walensee. In *Projet Lac. Kastanienbaum*: Eawag.
- WFN. 2018. Felchenfänge der Berufsfischerei Zürichsee und Obersee – Vorstudie Monitoringkonzept. In *Kurzbericht Juni 2018*. Bern.

7.9 Vierwaldstättersee (inkl. Alpnacher- und Sarnensee)

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.9.1	Limnologie und Fischgemeinschaft	208
7.9.1.1	Sarnensee	208
7.9.1.2	Vierwaldstättersee	208
7.9.2	Übersicht zur Taxonomie	209
7.9.2.1	Sarnensee	209
7.9.2.2	Vierwaldstättersee	210
7.9.3	Beschreibung der einzelnen Felchenarten	212
7.9.3.1	Balchen (<i>Coregonus littoralis</i> , Selz & Seehausen 2023)	212
7.9.3.1.1	Ökologie und Morphologie	212
7.9.3.1.2	Gefährdungstatus	213
7.9.3.2	Benthischer Schwebbalchen (<i>Coregonus intermundia</i> , Selz & Seehausen 2023)	214
7.9.3.2.1	Ökologie und Morphologie	214
7.9.3.2.2	Gefährdungstatus	215
7.9.3.3	Pelagischer Schwebbalchen (<i>Coregonus suspensus</i> , Selz & Seehausen 2023)	216
7.9.3.3.1	Ökologie und Morphologie	216
7.9.3.3.2	Gefährdungstatus	217
7.9.3.4	Edelfisch (<i>Coregonus nobilis</i> , Haack 1882)	218
7.9.3.4.1	Ökologie und Morphologie	218
7.9.3.4.2	Gefährdungstatus	219
7.9.3.5	Albeli (<i>Coregonus muelleri</i> , Selz & Seehausen 2023)	220
7.9.3.5.1	Ökologie und Morphologie	220
7.9.3.5.2	Gefährdungstatus	221
7.9.3.6	Sarnerfelchen (<i>Coregonus sarnensis</i> , Selz & Seehausen 2023)	222
7.9.3.6.1	Ökologie und Morphologie	222
7.9.3.6.2	Gefährdungstatus	223
7.9.4	Bestimmungsschlüssel	224
7.9.4.1	Bestimmung im Feld	224
7.9.4.1.1	Sarnensee	224
7.9.4.1.2	Vierwaldstättersee	225
7.9.4.2	Bestimmung nach morphologisch und meristischen Merkmalen	226
7.9.4.2.1	Sarnensee	226
7.9.4.2.2	Vierwaldstättersee	226

7.9.5	Fischereiliche Aspekte	228
7.9.5.1	Sarnensee	228
7.9.5.1.1	Fischfang	228
7.9.5.1.2	Fischbesatz	229
7.9.5.1.3	Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	229
7.9.5.2	Vierwaldstättersee	229
7.9.5.2.1	Fischfang	229
7.9.5.2.2	Fischbesatz	232
7.9.5.2.3	Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	233
7.9.6	Literaturverzeichnis	234

7.9.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 7.9.1: Übersicht zur Limnologie und der lokalen Fischgemeinschaft des Sarner- und Vierwaldstättersees inkl. Alpnachersee (Liechti 1994; Vonlanthen & Périat 2018; Alexander & Seehausen 2020).

See	Höhenlage [m.ü.M]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m]	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁹ m ³]	Wassererneuerungszeit	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten	Felchenvielfalt
Sarnersee	469	7.5	51	31.9	0.244	254 d	oligotroph	22 (19) Arten; Felchensee	2 Arten
Vierwaldstättersee inkl. Alpnachersee	434	114	214	104	11.8	3.5 y	oligotroph	27 (24); Seesaibling- Felchensee	5 Arten

7.9.1.1 Sarnersee

Eigenschaften

Der Sarnersee liegt im Einzugsgebiet der Reuss auf einer Höhe von 469 m. ü. M. im Kanton Obwalden (Liechti 1994; Vonlanthen & Périat 2018). Die maximale Tiefe des Sarnersees beträgt 51 m. Bei einer Fläche von 7.5 km² und einer mittleren Tiefe von 31.9 m hat er ein Volumen von 0.244 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 254 Tage. Im Vergleich zu anderen grossen Voralpenseen ist dies kurz. Der Sarnersee gilt heute als oligotropher See (Gesamtphosphor (P_{tot}) unter 0.010 mg/l). Früher lag der Wert anthropogen bedingt im schwach mesotrophen Bereich (0.010 bis 0.030 mg/l). Die meisten Bereiche des Sees weisen heute keine Sauerstoffdefizite am Seegrund auf.

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft gilt der Sarnersee als Felchensee (Vonlanthen & Périat 2018; Alexander & Seehausen 2020). Felchen waren bei den standardisierten Befischungen im 2017 im Sarnersee die am häufigsten nachgewiesene Fischart. Ebenfalls häufig waren Egli. Von 22 Fischarten, die im Sarnersee vorkommen, gelten deren 19 als einheimisch. Das heisst, dass drei Fischarten in den See eingeführt wurden. Die Fischgemeinschaft des Sarnersees gilt heute als wenig beeinträchtigt.

7.9.1.2 Vierwaldstättersee

Eigenschaften

Der Vierwaldstättersee (inkl. Alpnachersee) liegt im Einzugsgebiet der Reuss auf einer Höhe von 434 m. ü. M. in den Kantonen Obwalden, Nidwalden, Luzern, Uri und Schwyz (BAFU 2016). Die maximale Tiefe des Sees liegt bei 214 m. Bei einer Fläche von 114 km² und einer mittleren Tiefe von 104 m besitzt er ein Volumen von 11.8 km³. Die Wassererneuerungszeit beträgt 3.5 Jahre. Der Vierwaldstättersee wird heute als oligotropher See eingestuft (Gesamtphosphor (P_{tot}) weniger als 0.010 mg/l). Einst lag der Wert anthropogen bedingt im mesotrophen Bereich (0.010 bis 0.030 mg/l). Die meisten Bereiche des Sees weisen heute kein Sauerstoffdefizit am Seegrund auf. Einzig in den schlecht durchmischten Vitznauer- und Gersauerbecken kommt es noch zu sehr niedrigen Sauerstoffkonzentrationen am Seegrund.

Fischgemeinschaft

Aufgrund seiner Fischgemeinschaft liegt der Vierwaldstättersee zwischen einem typischen Seesaibling- und einem Felchensee (Alexander et al. 2018; Alexander & Seehausen; 2020). Im Vergleich mit anderen Alpenrandseen ist die Dichte an Seesaiblingen sehr hoch. Einzig in Bergseen (z.B. Silsersee) wurden höhere Dichten an Seesaiblingen

beobachtet. Von 27 Fischarten, die im Vierwaldstättersee vorkommen, gelten deren 24 als einheimisch. Das heisst, dass drei Fischarten in den See eingeführt wurden. Durch die Eutrophierung des Sees hatte sich die Fischartengemeinschaft massgeblich verändert. Die Auswirkungen davon sind teilweise noch heute zu spüren. Früher häufige Arten, die während der Eutrophierung zurückgingen, wie zum Beispiel der Edelfisch, sind heute immer noch selten, obwohl der See wieder nährstoffarm ist. Dennoch, die Felchenvielfalt des Vierwaldstättersees ist sehr hoch und vergleichbar mit jener anderer Alpenrandseen wie Thuner-, Briener- oder Bodensee.

7.9.2 Übersicht zur Taxonomie

7.9.2.1 Sarnersee

Über den Sarnersee berichtet Fatio (1890), dass er erstmals im Jahr 1888 mit Felchen (Balchen, *C. helveticus* var. *Zugensis*) besetzt worden ist. Demnach ging Fatio Ende der 1880er Jahre davon aus, dass der Sarnersee keine autochthone Felchenpopulation beherbergte. Steinmann (1950) berichtet dann jedoch von Felchen, die Dr. Ettlín aus Sarnen in den 1890er Jahren an Fatio sandte. Offenbar erreichten sie diesen jedoch zu spät, um im Werk von Fatio berücksichtigt zu werden. Fatio kam aufgrund dieser Exemplare zum Schluss, dass der Sarnersee offenbar Balchen (*Coregonus schinzii helveticus* var. *Lucensis*) sowie Edelfische (*Coregonus wartmanni nobilis*) beherberge.

So berichtet Steinmann (1950), dass bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts ein Netzfischer im Sarnersee den Felchen nachstellte. Das Interesse an den Felchen ging jedoch verloren, so dass zu Zeiten Fatiós kein Netzfischer mehr tätig war. Die Artbestimmungen der Felchen, die Ettlín an Fatio schickte, wurden von Steinmann insofern anerkannt, als er dem Sarnersee einen autochthonen Boden- und Schwebfelchen zuordnete. Er beschreibt in seinem Werk das Sarnerseebalchli (*Coregonus lavaretus* L. nat. *riusensis* oekot. *pelagicus-nanus*, KR D 38–41) sowie den Sarnersee-felchen (*Coregonus lavaretus* L. nat. *riusensis* oekot. *primigenius*, KR D 30–36). Das Balchli wird von Steinmann als Schwebfelchen bezeichnet.

In der Revision der Felchentaxonomie von Kottelat (1997) bzw. Kottelat und Freyhof (2007) wird für den Sarnersee nur das Albeli (*C. zugensis*, KR D 35–42) erwähnt. Sie weisen jedoch darauf hin, dass diese Zuordnung erst durch eine taxonomische Revision bestätigt werden müsste.

Mit genetischen Studien konnten im Sarnersee insgesamt zwei Felchenarten nachgewiesen werden (Hudson et al. 2011; Selz & Seehausen 2023). Während Hudson et al. (2011) die Felchen des Sarnersees populationsgenetisch nicht von Albeli und Balchen des VWS unterscheiden konnte, zeigten Selz und Seehausen (2023) kürzlich, dass im Sarnersee eine autochthone Felchenart vorkommt. Mit dem Sarnerfelchen (*C. sarnesis*, KR D 33–40) wurde eine endemische Art nachgewiesen. Zudem zeigten Schuppen aus Sedimentkernen auf, dass der Sarnersee bereits um 1860 Felchen beherbergte. Diese Befunde stützen Steinmanns Beobachtung, dass bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts Netzfischer im Sarnersee nach Felchen fischten, die dort ohne diese möglicherweise natürlich vorkamen. Besatzmassnahmen werden erst für das späte 19. Jahrhundert erwähnt (Steinmann 1950). Sarnerfelchen wurden mit genetischen Methoden auch im Lago Maggiore nachgewiesen (Hudson et al. 2011). Sie müssen durch Besatzmassnahmen eingeführt worden sein, da in den südalpinen Seen der Schweiz natürlicherweise keine Felchen vorkommen. Im Lago Maggiore werden sie in Anlehnung an die Bondelle des Neuenburgersees «Bondella» genannt. Im Tessin wurde deshalb vermutet, dass die kleinen Felchen des Lago Maggiore aus dem Neuenburgersee stammen (pers. Mitteilung B. Polli), was durch die Arbeiten von Hudson et al. (2011) widerlegt wurde. Neben dem Sarnerfelchen konnten einige Felchen aus dem Sarnersee genetisch den Balchen (*C. litoralis*, KR D 24–32) aus dem Vierwaldstättersee zugeordnet werden. Interessanterweise erwähnt bereits Steinmann (1950), dass bestimmte Felchen aus dem Sarnersee (Oekotyp *primigenius*) dem Balchen des Vierwaldstättersees (Oekotyp *primigenius*) stark gleichen. Der Sarnersee war einst Teil des Vierwaldstättersees (bzw. durch den Alpnachersee verbunden) und wurde vor mehreren tausend Jahren durch die Ablagerung von Sedimenten aus den Flüssen Grosse Schliere, Kleine Schliere und Grosse Melchaa abgetrennt (Steinmann 1950). Der Balchen könnte also natürlicherweise im Sarnersee vorkommen. Allerdings sind mehrere historische Besatzmassnahmen mit allochthonen Felchen aus dem Vierwaldstätter-, Sempacher- und Zugersee in den Sarnersee dokumentiert (1888–1900: Heuscher 1900; 1913–1920: Steinmann 1950). Es ist daher unklar, ob die heutigen Balchen im Sarnersee natürlichen Ursprungs sind oder durch Besatzmassnahmen im See angesiedelt wurden.

Sarnensee

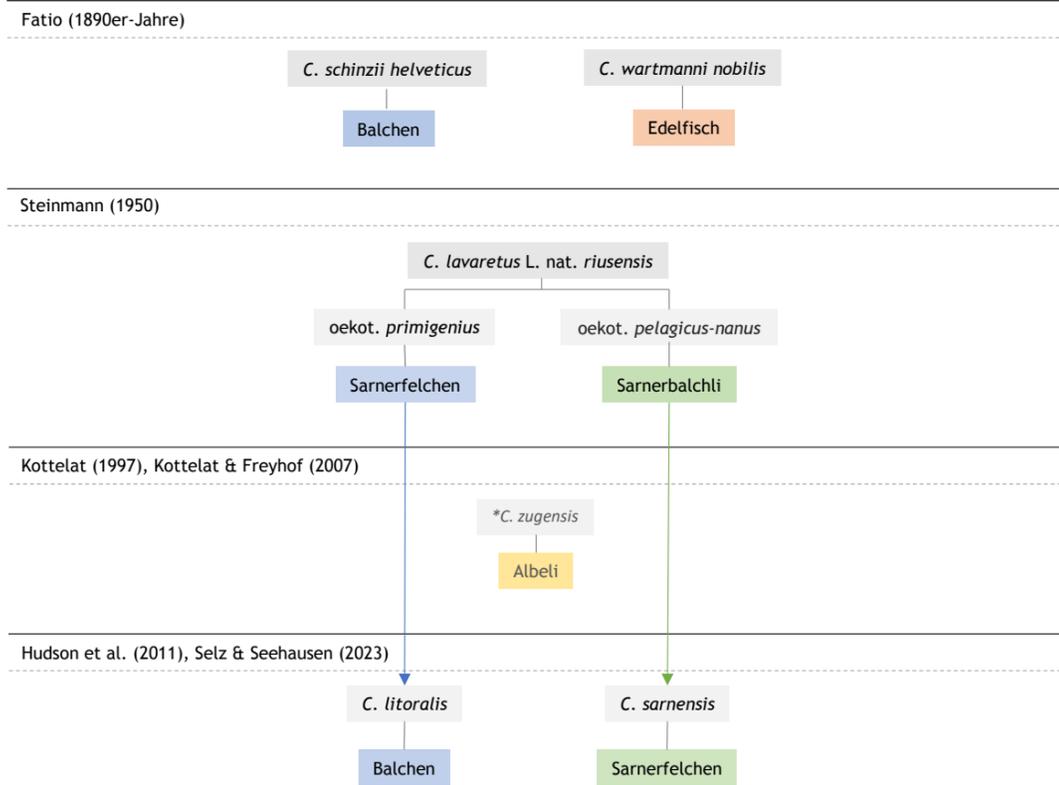


Abb. 7.9.2.1: Übersicht zur Taxonomie der Felchenarten des Sarnensees im Laufe der Zeit (* = Vorkommen durch Kottelat (1997) nur vermutet).

7.9.2.2 Vierwaldstättersee

Fatio (1890) beschreibt für den Vierwaldstättersee drei Felchenarten. Den Balchen (*Coregonus schinzii helveticus* var. *Lucernensis*, 23–28 KRd), den Edelfisch (*Coregonus wartmanni nobilis*, 34–39 KRd) und das Albeli (*Coregonus exiguus albellus*, 36–43 KRd). Fatio erwähnt, dass einige Fischer den Balchen in eine weitere Art unterteilen würden, die sehr selten sei und sich im Aussehen etwas unterscheidet (z.B. blauere Rückenfärbung). Da er jedoch keine Proben untersuchen konnte, ging er davon aus, dass es sich um die gleiche Art handelte. Das Albeli, wegen der traditionellen Fangmethoden auch Nachtfisch genannt, scheint zu Fatos Zeit hauptsächlich im Sommer gelaicht zu haben. Dass es auch bis in den Winter hinein laichen kann, glaubte Fatio damals nicht.

Auch Steinmann (1950) beschreibt für den Vierwaldstättersee drei Felchenarten: Den Balchen (*Coregonus lavaretus* L. nat. *riusensis* oekot. *primigenius*, KRd 20–31), den Edelfisch (*Coregonus lavaretus* L. nat. *riusensis* oekot. *pelagicus*, KRd 31–42) sowie das Albeli resp. Weissfischchen (*Coregonus lavaretus* L. nat. *riusensis* oekot. *nanus*, KRd 30–36). An der grundsätzlichen Diagnose von Fatio ändert sich durch Steinmann nichts. Steinmann ordnet die Balchen auch den sogenannten Blaufelchen zu, die in den 1940er Jahren den Weissfisch (Albeli) aus dem Alpnachersee verdrängt haben sollen. Steinmann schreibt nicht viel über die Blaufelchen, es scheint sich um eine umgangssprachliche Bezeichnung für Bodenfelchen zu handeln, welche die Fischer in der Umgebung von Alpnach, Stans oder auch Brunnen verwendeten. Steinmann berichtet mehrfach von massenhaften und mehrjährigen Besatzmassnahmen mit standortfremden Felchen verschiedener Herkunft (u.a. Sempacher- und Neuenburgersee).

Die Revision von Kottelat (1997) bzw. Kottelat und Freyhof (2007) hat zwei der drei Felchenarten, die von Fatio und Steinmann beschrieben wurden, neuen, aber nicht endemischen Arten zugeordnet. Beschrieben werden Balchen (*C. suidteri*, 20–34 KRd), Albeli (*C. zugensis*, 35–42 KRd) sowie Edelfisch (*C. nobilis*, 31–42 KRd).

Hudson et al. (2016) identifizieren für den Vierwaldstättersee (inkl. Alpnachersee) insgesamt sechs mögliche Felchenarten, von denen vier noch unbeschrieben waren. Selz und Seehausen (2023) konnten drei der vier möglichen Felchenarten taxonomisch beschreiben. Für den Alpnacherfelchen, der von Hudson et al. (2016) als mögliche vierte Art aufgeführt wurde, war die Datenlage zu wenig gut, als dass Selz und Seehausen (2023) den Artstatus abschliessend hätten bestimmen können. Unter Berücksichtigung ökologischer, morphologischer und genetischer Daten wurden drei Arten neu beschrieben, der Balchen (*C. litoralis*, 24–32 KRd), der benthische Schwebbalchen (*C. intermundia*, 30–37 KRd) und der pelagische Schwebbalchen (*C. suspensus*, 33–37 KRd). Selz und Seehausen (2023) erkannten, dass keine der Balchenarten des Vierwaldstättersees mit *C. suidteri* aus dem Sempachersee artgleich ist, so dass der Artname *C. suidteri* für keines der Balchen des Vierwaldstättersees verfügbar war. Zudem wurde erkannt, dass sich das Albeli des Vierwaldstättersees vom ausgestorbenen Albeli des Zugersees unterscheidet, so dass die Albeli der zwei Seen nicht gemeinsam unter dem bisherigen Artnamen *C. zugensis* geführt werden konnten. Der Name *C. zugensis* wurde für das Albeli des Zugersees beibehalten und das Albeli des Vierwaldstättersees wurde neu als *C. muelleri* (33–43 KRd) beschrieben (Selz & Seehausen 2023). Das Albeli wurde zu Ehren von Dr. Rudolf Müller, einem ehemaligen Fischerei- und Felchenforscher der Eawag, als *C. muelleri* benannt. Die fünfte Art im Vierwaldstättersee ist der Edelfisch (*C. nobilis*, 34–40 KRd).

Mit Blick auf den über viele Jahrzehnte betriebenen Besatz mit standortfremden Felchenarten aus mehreren Gewässern der Schweiz und weiteren Gewässern, ist die heute festgestellte Artenvielfalt insofern bemerkenswert, als offenbar nicht alle endemischen Arten von genetischer Vermischung betroffen waren, und genetische, ökologische und morphologische Unterschiede zwischen einigen Arten noch stark ausgeprägt sind. Im Vergleich mit der im 20. Jahrhundert betriebenen Besatzwirtschaft, kann die seit dem 1993er Bundesgesetz über die Fischerei betriebene Praxis als nachhaltig angesehen werden.

Vierwaldstättersee

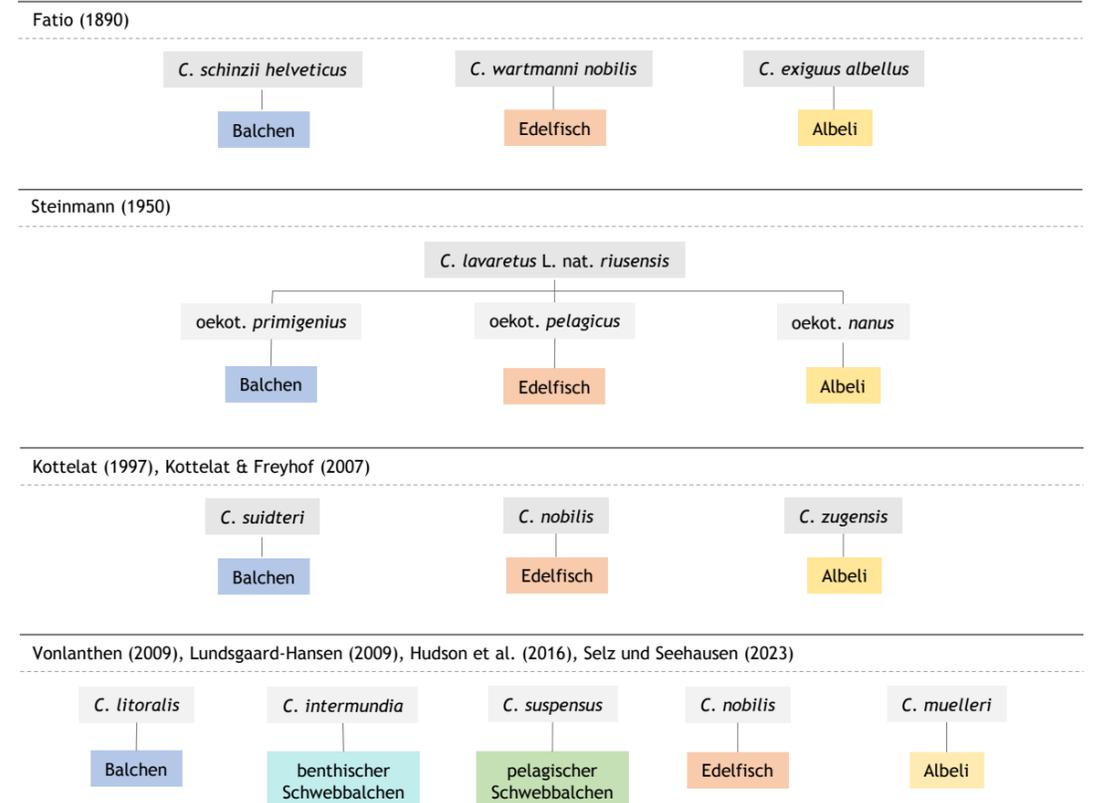


Abb. 7.9.2.2: Übersicht zur Taxonomie der Felchenarten des Vierwaldstättersees im Laufe der Zeit.

7.9.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.9.3.1 Balchen (*Coregonus litoralis*, Selz & Seehausen 2023)

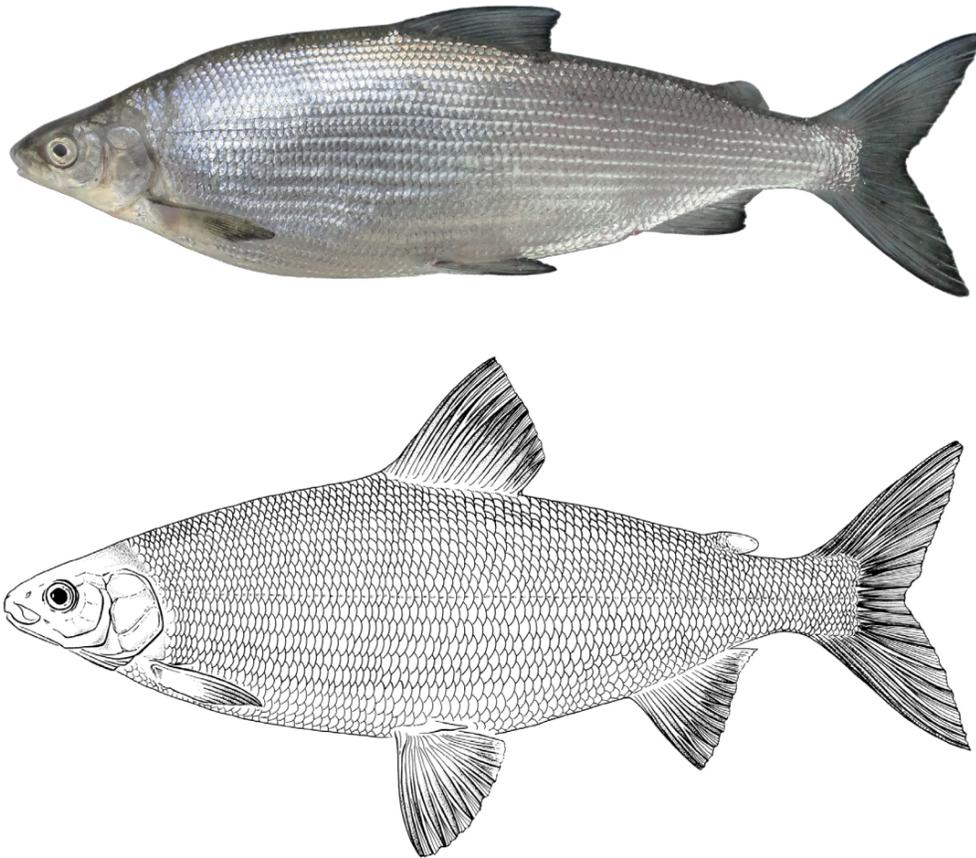


Abb. 7.9.3.1: Balchen aus dem Vierwaldstättersee.

7.9.3.1.1 Ökologie und Morphologie

Table 7.9.3.1.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Balchen (Birrer & Schweizer 1938a; Alexander et al. 2018; Selz & Seehausen 2023).

	Sarnersee	Vierwaldstättersee
Vorkommen	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	unklar	Ja
Nahrungsspektrum		v.a. benthisch
Laichzeit		November-Dezember
Laichhabitat		ufernah (1-5 m)
Länge mit 3y		353.4±17 mm (n = 38)
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)		30 ¹ ; 24-32 (n = 13)

¹Modalwert

Vorkommen

Balchen (*C. litoralis*) kommen im Vierwaldstättersee natürlicherweise vor. Damit gilt er für den Vierwaldstättersee als endemische Art. Darüber hinaus wurden Balchen auch im Sarnersee genetisch und morphologisch nachgewiesen (Selz & Seehausen 2023). Es ist jedoch derzeit unklar, ob die Art im Sarnersee natürlicherweise vorkommt oder durch den Menschen in den See mittels Besatz eingeführt wurde.

Gestalt

Das Erscheinungsbild des Balchen ist durch einen kurzen Kopf mit kleinem, unterständigem Maul sowie einer starken Pigmentierung aller Flossen und des Körpers gekennzeichnet (Selz & Seehausen 2023). Die Rückenfärbung des Balchen erscheint leicht (z.B. RGB (135, 236, 179)) bis stark grünlichblau (z. B. RGB (7, 168, 125)).

Lebensraum

Über den Lebensraum der Balchen des Vierwaldstättersees ist wenig bekannt. Er ist im Frühling an der Halde anzutreffen und wird dort mittels Netz- und Angelfischerei gefangen.

Nahrungsspektrum

Mageninhalts- und Isotopenanalysen zeigen, dass sich Balchen hauptsächlich von benthischer Beute wie Zuckmückenlarven oder Erbsenmuscheln ernähren (Birrer & Schweizer 1938a; Selz 2008; Ingram et al. 2012). Je nach Nahrungsverfügbarkeit bzw. Jahreszeit jagen sie aber auch Zooplankton (z.B. Wasserflöhe).

Fortpflanzung

Die Balchen laichen bevorzugt im Flachwasser zwischen 1 und 5 m Tiefe (Selz & Seehausen 2023). Einzelne Tiere werden während der Laichzeit aber auch in grösseren Tiefen gefangen. Die Fortpflanzungstiefe überlappt daher teilweise mit der des benthischen Schwebbalchen (*C. intermundia*). Die Balchen laichen je nach Jahr von Mitte November bis Ende Dezember ab einer Wassertemperatur unter 7 bis 8°C (Birrer & Schweizer 1938a).

Wachstum

Die mittlere Länge im Alter von 3 Jahren beträgt 353.4±17 (n = 38) (Selz & Seehausen 2023). Damit wachsen sie im Vergleich zu den anderen Felchenarten des Vierwaldstättersees schnell. Gelegentlich werden sehr alte Balchen von Berufs- oder Angelfischerei gefangen. Diese erreichen Längen von über 60 cm und können mehr als 13 Jahre alt werden (Vonlanthen 2009).

Kiemenreusendornen

Die Balchen haben durchschnittlich 24 bis 32 KRD (Modalwert 30; n = 13) (Selz & Seehausen 2023). Damit haben sie im Vergleich zu anderen Arten eine geringe Anzahl KRD.

7.9.3.1.2 Gefährdungsstatus

Der Balchen (*C. litoralis*) kommt im Vierwaldstätter- und im Sarnersee vor. Im Vierwaldstättersee ist der Balchen nicht sehr häufig und wird nur gelegentlich durch Berufsfischer und Berufsfischerinnen gefangen. Es ist schwierig abzuschätzen, wie hoch der Befischungsdruck auf die Balchen ist. Der Gefährdungsstatus des Balchen (*C. litoralis*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.9.3.2 Benthischer Schwebbalchen (*Coregonus intermundia*, Selz & Seehausen 2023)

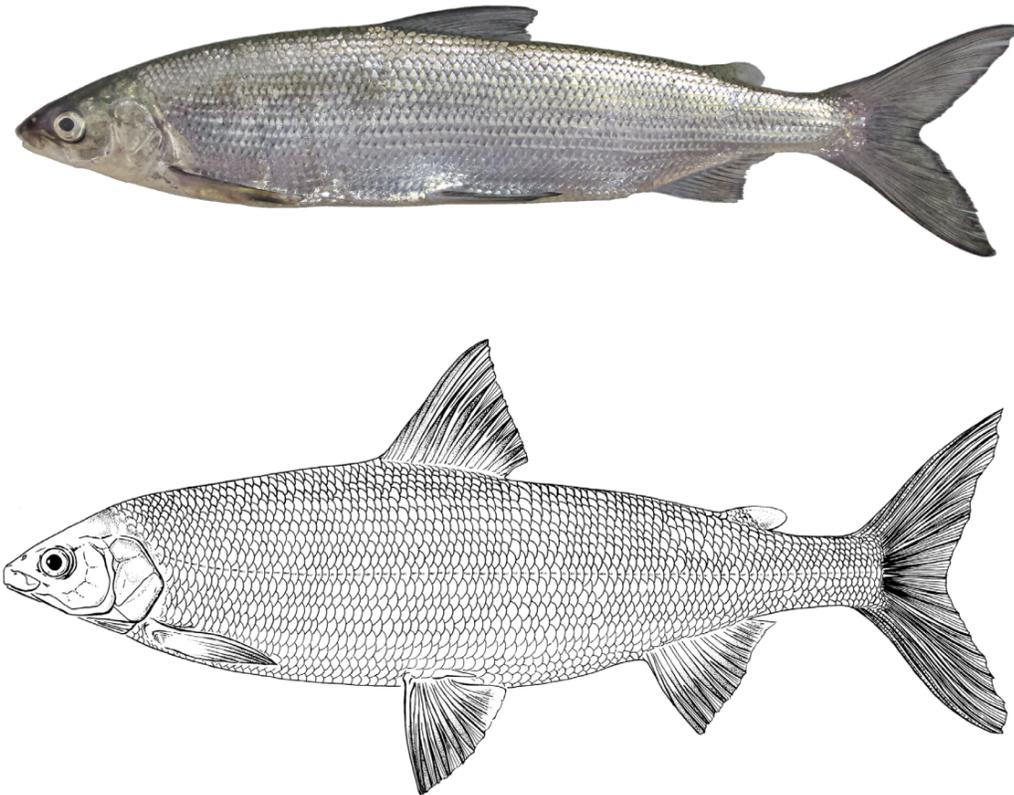


Abb. 7.9.3.2: Benthischer Schwebbalchen aus dem Vierwaldstättersee.

7.9.3.2.1 Ökologie und Morphologie

Table 7.9.3.2.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der benthischen Schwebbalchen (Hudson et al. 2016; Alexander et al. 2018; Selz & Seehausen 2023).

	Sarnersee	Vierwaldstättersee
Vorkommen	Nein	Ja
Einheimisch		Ja
Endemisch		Ja
Nahrungsspektrum		wahrscheinlich benthisch und pelagisch
Laichzeit		November-Dezember
Laichhabitat		10 bis 30 m
Länge mit 3y		273±17 mm (n = 34)
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)		30 ¹ ; 30-37 (n = 14)

¹Modalwert

Vorkommen

Der benthische Schwebbalchen (*C. intermundia*) kommt natürlicherweise im Vierwaldstättersee vor und ist nur von dort bekannt. Damit gilt er für den Vierwaldstättersee als endemische Art (Selz & Seehausen 2023).

Gestalt

Das Erscheinungsbild des benthischen Schwebbalchens ist durch einen relativ zur Körperlänge kleineren Kopf mit relativ langem, unterständigem Maul sowie eine moderate Pigmentierung aller Flossen und des Körpers gekennzeichnet (Selz & Seehausen 2023). Die Rückenfärbung des benthischen Schwebbalchens erscheint leicht (z.B. RGB (135, 236, 179)) bis stark grünlichblau (z.B. RGB (7, 168, 125)). Manchmal ist der Unterton der Rückenfärbung blass senfgelb (z.B. RGB (216, 200, 55)).

Lebensraum

Über den Lebensraum des benthischen Schwebbalchens ist nichts bekannt.

Nahrungsspektrum

Mageninhalts- oder Isotopenanalysen von benthischen Schwebbalchen liegen bisher nicht vor. Aufgrund der Nahrungsgewohnheiten, die bei Felchen der Schweizer Seen experimentell mit der Anzahl und der Länge der Kiemenreusendornen in Verbindung gebracht werden können, ernähren sich benthische Schwebbalchen vermutlich sowohl von benthischer als auch von pelagischer Nahrung (Lundsgaard-Hansen et al. 2013; Rösch et al. 2013). Der Anteil der pelagischen Nahrung dürfte jedoch höher sein als bei den Balchen. Dies müsste jedoch anhand konkreter Mageninhaltsanalysen untersucht werden.

Fortpflanzung

Die benthischen Schwebbalchen laichen bevorzugt in Tiefen zwischen 10 und 30 m (Hudson et al. 2016). Einzelne Tiere suchen aber auch tiefere Stellen auf (bis ca. 40 m). Die Laichtiefe überlappt teilweise mit der des uferlaichenden Balchens (*C. littoralis*). Sie laichen von Anfang November bis Mitte Dezember und scheinen damit etwas früher auf den Laichplätzen zu sein als die Balchen (*C. littoralis*).

Wachstum

Die mittlere Länge mit drei Jahren liegt bei den benthischen Schwebbalchen bei 273±17 mm (n = 34) (Selz & Seehausen, 2023). Sie wachsen damit langsamer als die Balchen (*C. littoralis*), aber schneller als die Albeli (*C. muelleri*) und etwa gleich schnell wie die pelagischen Schwebbalchen (*C. suspensus*) und der Edelfisch (*C. nobilis*).

Kiemenreusendornen

Die benthischen Schwebbalchen verfügen über 30 bis 37 KRD (Modalwert 30; n = 14) (Selz & Seehausen; 2023). Damit weisen sie im Vergleich zu den anderen Arten eine mittlere Anzahl an KRD auf.

7.9.3.2.2 Gefährdungsstatus

Der benthische Schwebbalchen (*C. intermundia*) kommt nur im Vierwaldstättersee vor. Wie häufig benthische Schwebbalchen sind, kann nicht abgeschätzt werden, da die Art erst kürzlich beschrieben wurde und keine Angaben zur Häufigkeit vorliegen. Es ist daher schwierig abzuschätzen, wie hoch der tatsächliche Befischungsdruck auf die benthischen Schwebbalchen ist. Der Gefährdungsstatus des benthischen Schwebbalchens (*C. intermundia*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.9.3.3 Pelagischer Schwebbalchen (*Coregonus suspensus*, Selz & Seehausen 2023)

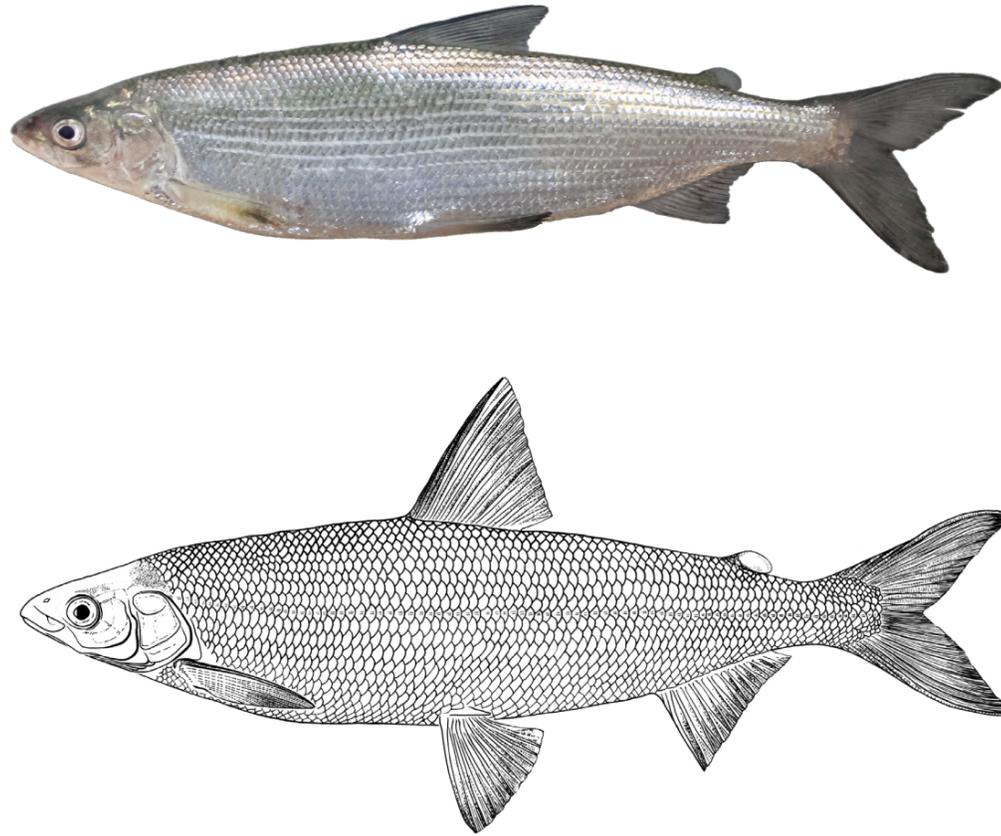


Abb. 7.9.3.3: Pelagischen Schwebbalchen aus dem Vierwaldstättersee.

7.9.3.3.1 Ökologie und Morphologie

Table 7.9.3.3.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der pelagischen Schwebbalchen.

	Sarnersee	Vierwaldstättersee
Vorkommen	Nein	Ja
Einheimisch		Ja
Endemisch		Ja
Nahrungsspektrum		wahrscheinlich Zooplankton
Laichzeit		Dezember
Laichhabitat		evtl. pelagial
Länge mit 3y		289±16 mm (n = 14)
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)		33-37 (n = 5)

Vorkommen

Der pelagische Schwebbalchen (*C. suspensus*) kommt ausschliesslich im Vierwaldstättersee vor. Damit gilt er für den Vierwaldstättersee als endemische Art (Selz & Seehausen 2023). Mit Hilfe genetischer Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass der pelagische Schwebbalchen Gene des Blaufelchen (*C. wartmanni*) aus dem Bodensee aufweist und somit mit diesem verwandt ist (Douglas & Brunner 2002; Hudson et al. 2011, 2016; Selz & Seehausen 2023).

Gestalt

Das Erscheinungsbild der pelagischen Schwebbalchen ist durch einen relativ zur Körperlänge kleineren Kopf mit relativ langem, leicht unterständigem Maul sowie eine mässige Pigmentierung aller Flossen und des Körpers gekennzeichnet (Selz & Seehausen 2023). Die Rückenfärbung des pelagischen Schwebbalchen erscheint schwach (z.B. RGB (135, 236, 179)) bis stark grünlichblau (z.B. RGB (7, 168, 125)).

Lebensraum

Über den Lebensraum der pelagischen Schwebbalchen ist nichts bekannt.

Nahrungsspektrum

Mageninhalts- oder Isotopenanalysen von pelagischen Schwebbalchen liegen bis zum heutigen Zeitpunkt nicht vor. Aufgrund der Nahrungsgewohnheiten, die bei Felchen der Schweizer Seen gemäss den Resultaten aus Fütterungsexperimenten mit der Anzahl und der Länge der Kiemenreusendornen in Verbindung gebracht werden können, ernähren sich pelagische Schwebbalchen vermutlich mehrheitlich von pelagischer Nahrung (Lundsgaard-Hansen et al. 2013; Rösch et al. 2013). Dies müsste jedoch anhand konkreter Mageninhaltsanalysen verifiziert werden.

Fortpflanzung

Möglicherweise laichen die pelagischen Schwebbalchen ausschliesslich im Pelagial ab, was bisher nur für die Blaufelchen im Bodensee beobachtet wurde (Hudson et al. 2016).

Wachstum

Die mittlere Länge mit drei Jahren liegt bei den pelagischen Schwebbalchen bei 289±16 mm (n = 14) (Selz & Seehausen 2023). Sie wachsen somit langsamer als die Balchen (*C. litoralis*), schneller als die Albeli (*C. muelleri*) und etwa gleich schnell wie die benthischen Schwebbalchen (*C. intermundia*) und der Edelfisch (*C. nobilis*).

Kiemenreusendornen

Die pelagischen Schwebbalchen verfügen durchschnittlich über 33 bis 37 KRD (n = 5) (Selz & Seehausen 2023). Damit verfügen sie über eine hohe Anzahl an KRD, die im Vergleich mit anderen Arten lang sind.

7.9.3.3.2 Gefährdungsstatus

Der pelagische Schwebbalchen (*C. suspensus*) kommt ausschliesslich im Vierwaldstättersee vor. Wie stark der Befischungsdruk auf die Fischart ist, kann nicht abgeschätzt werden. Der Gefährdungsstatus des pelagischen Schwebbalchen (*C. suspensus*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.9.3.4 Edelfisch (*Coregonus nobilis*, Haack 1882)

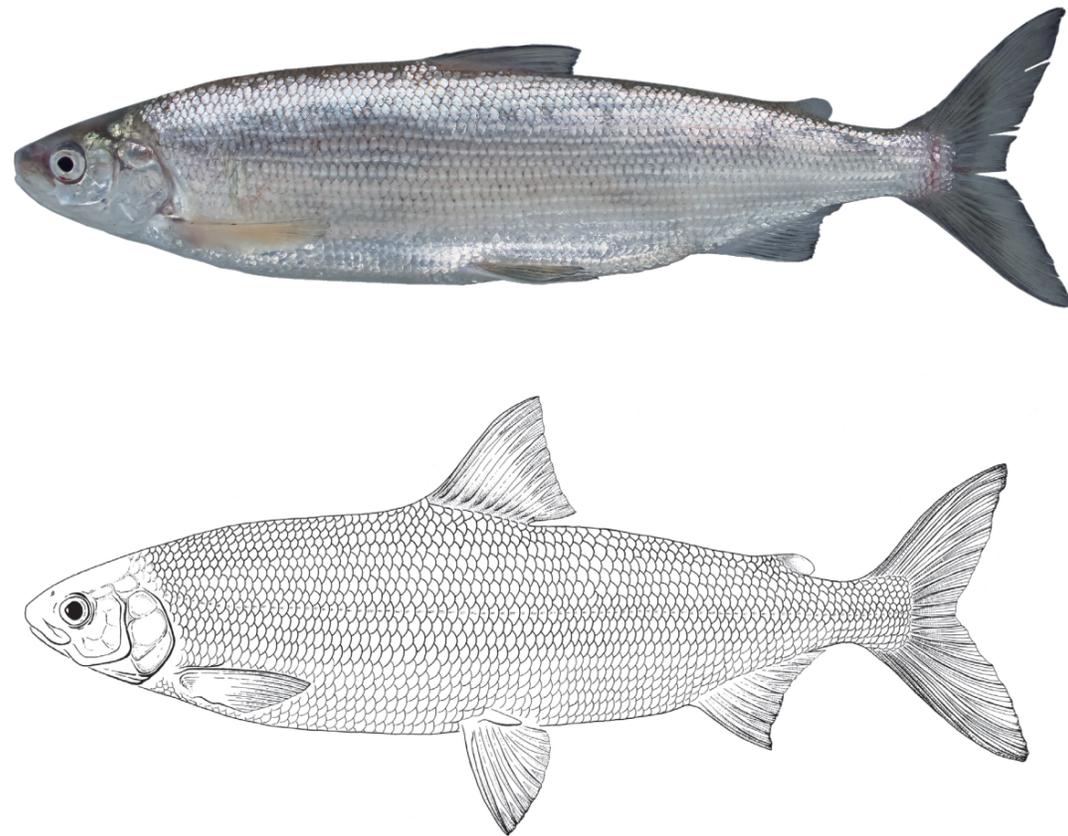


Abb. 7.9.3.4: Edelfisch aus dem Vierwaldstättersee.

7.9.3.4.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.9.3.4.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale des Edelfisches (Steinmann 1950; Hudson et al. 2011; Selz & Seehausen 2023).

	Sarnersee	Vierwaldstättersee
Vorkommen	Nein	Ja
Einheimisch		Ja
Endemisch		Ja
Nahrungsspektrum		Zooplankton
Laichzeit		Juli-September
Laichhabitat		80-124 m
Länge mit 3y		-
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)		38 ¹ ; 34-40 (n = 21)

¹Modalwert

Vorkommen

Der Edelfisch (*C. nobilis*) kommt natürlicherweise ausschliesslich im Vierwaldstättersee vor. Damit ist die Felchenart für den Vierwaldstättersee endemisch (Selz & Seehausen, 2023). Bis in die 1970er Jahre war diese Felchenart im See weit verbreitet und wurde häufig gefangen. Während der Eutrophierungsphase war der Vierwaldstättersee mesotroph und in der Tiefe sauerstoffarm. Die Edelfischfänge brachen in dieser Zeit massiv ein und es wurde vermutet, dass der Edelfisch sogar ausgestorben sei. Erst in den 2000er Jahren wurde der Edelfisch bei Probefängen an den ehemals bekannten Laichplätzen in grösserer Tiefe wiederentdeckt (Mueller 2005).

Gestalt

Das Erscheinungsbild des Edelfisches ist durch einen kleinen Kopf mit langem, end- bis leicht unterständigem Maul sowie eine schwache Pigmentierung aller Flossen und des Körpers gekennzeichnet (Selz & Seehausen 2023). Die Rückenfärbung des Edelfisches erscheint blass olivbraun (z.B. RGB (230, 202, 110)) bis hellgrün (z.B. RGB (135, 236, 179)).

Lebensraum

Über den Lebensraum des Edelfisch ist wenig bekannt. Klar ist nur, dass sie sich während der Nahrungssuche bevorzugt im Pelagial aufhalten und im Sommer sehr tief im See laichen.

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen zeigen, dass sich Edelfische hauptsächlich von pelagischer Beute wie Wasserflöhen oder Ruderfusskrebse ernähren (Birrer & Schweizer 1938b).

Fortpflanzung

Edelfische laichen von Ende Juli bis Mitte September (Birrer & Schweizer 1938b; Mueller 2005; Hudson et al. 2016). Während der Laichzeit werden Edelfische eher in den inneren Becken des Vierwaldstättersees (z.B. Gersauer- oder Vitznauerbecken) gefangen. Fänge während der Laichzeit sind aus Tiefen zwischen 80 und 124 m bekannt. Es ist aber davon auszugehen, dass sie noch tiefer laichen können.

Wachstum

Die jüngsten Edelfische aus den Laichfischfängen waren bei den Untersuchungen von Hudson et al. (2016) 5 Jahre alt. Ihre mittlere Länge lag bei 295±14 mm (n = 14).

Kiemenreusendornen

Die Edelfische besitzen zwischen 34 bis 40 KRD (Modalwert 38; n = 21) (Selz & Seehausen 2023). Damit verfügen sie im Vergleich zu anderen Arten des Vierwaldstättersees über viele und lange KRD.

7.9.3.4.2 Gefährdungsstatus

Der Edelfisch (*C. nobilis*) kommt ausschliesslich im Vierwaldstättersee vor. Im See einst weit verbreitet, verschwand die Fischart während der Eutrophierungsphase weitgehend aus den Fängen. Erst Anfang des 21. Jahrhunderts wurde der Fisch wiederentdeckt, davor war der Edelfisch nicht mehr dokumentiert worden. Noch heute ist der Edelfisch, verglichen mit früheren Zeiten, selten. Derzeit unterliegt er einem vollständigen Fangverbot und darf nicht fischereilich genutzt werden. Der Befischungsdruck ist schwierig abzuschätzen, jedoch werden sie wohl als Beifang im Pelagial gefangen. Das Laichhabitat scheint gemäss historischen Berichten kleinräumig zu sein. Der Gefährdungsstatus des Edelfisches (*C. nobilis*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt. Dieses Beispiel des Edelfisches verdeutlicht, dass die spezifischen Nutzungsregelungen gemäss den VBGF-Bestimmungen variieren und auch variieren sollten – selbst wenn Arten denselben IUCN-Gefährdungsstatus aufweisen (z.B. Edelfisch vs. Albeli). Im Falle des Edelfisches, der vermeintlich als ausgestorben galt, erst kürzlich wiederentdeckt wurde und dessen Populationgrösse vermutlich eher klein ist und dessen Laichgebiet sehr begrenzt erscheint, ist der Ausschluss von der fischereilichen Nutzung trotz eines vergleichbaren Gefährdungsstatus mit anderen Felchenarten des Vierwaldstättersees gerechtfertigt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus **gefährdet (VU)**

7.9.3.5 Albeli (*Coregonus muelleri*, Selz & Seehausen 2023)

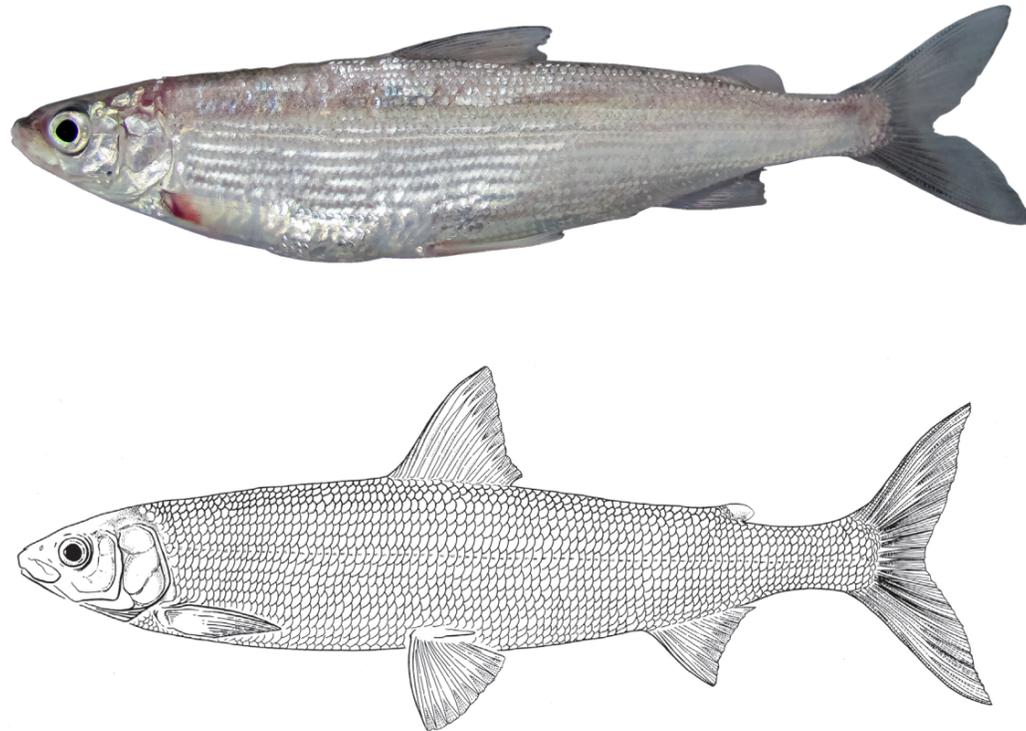


Abb. 7.9.3.5: Albeli aus dem Vierwaldstättersee.

7.9.3.5.1 Ökologie und Morphologie

Tabelle 7.9.3.5.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale des Albeli (Steinmann 1950; Hudson et al. 2011; Selz & Seehausen, 2023).

	Sarnersee	Vierwaldstättersee
Vorkommen	Nein	Ja
Einheimisch		Ja
Endemisch		Ja
Nahrungsspektrum		Zooplankton
Laichzeit		Oktober-Dezember
Laichhabitat		60-200 m
Länge mit 3y		194±12 mm (n = 137)
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)		38 ¹ ; 33-43 (n = 30)

¹Modalwert

Vorkommen

Das Albeli (*C. muelleri*) kommt natürlicherweise ausschliesslich im Vierwaldstättersee vor. Damit gilt es für den Vierwaldstättersee als endemische Art (Selz & Seehausen, 2023). Das Albeli ist die häufigste Felchenart des Vierwaldstättersees. Historisch und auch heute ist es der kommerziell wichtigste Fisch der Berufsfischerei.

Gestalt

Das Erscheinungsbild des Albeli ist geprägt durch einen langen Kopf mit langem, endständigem Maul sowie eine schwache Pigmentierung aller Flossen und des Körpers (Selz & Seehausen, 2023). Die Rückenfärbung des Albeli erscheint blass olivbraun (z.B. RGB (230, 202, 110)).

Lebensraum

Albeli kommen mit Ausnahme des Alpnachersees in allen Becken des Vierwaldstättersees vor (Selz & Seehausen 2023). Sie werden von der Berufsfischerei hauptsächlich im Pelagial gefangen, wo das Zooplanktonangebot am grössten ist. Standardisierte Befischungen im Projet Lac im Spätsommer zeigen, dass Albeli aus dem Vierwaldstättersee, die den Grossteil der dabei gefangenen Felchen ausmachen, während dieser Zeit in vielen benthischen und pelagischen Habitaten des Sees vorkommen (Alexander et al. 2018; Vonlanthen et al. 2019). Sie wurden im Pelagial zwischen 2 und 210 m und im Benthos zwischen 30 und 50 m Wassertiefe gefangen.

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen zeigen, dass Albeli sich hauptsächlich von pelagischer Beute wie Wasserflöhen oder Ruderfusskrebse ernähren (Birrer & Schweizer 1935). Die genaue Zusammensetzung der Nahrung hängt von der Nahrungsfürbarkeit im Jahresverlauf ab. Sie können sich auch von benthischen Organismen ernähren, wenn das Zooplankton knapp wird.

Fortpflanzung

Albeli laichen von Oktober bis Dezember (Fatio 1890; Steinmann 1950; Selz & Seehausen 2023). Früher laichten die Albeli eher im Sommer oder Frühherbst zwischen Juli und September (sog. Sommeralbeli) (Fatio 1890; Steinmann 1950). Einzelne sommerlaichende Albeli werden aber auch heute noch von den Berufsfischern und Berufsfischerinnen gefangen. Diese konnten auch genetisch den Albeli zugeordnet werden, es handelte sich also nicht um Edelfische. Es ist daher möglich, dass sich die Laichzeit der Albeli im reoligotrophierten Vierwaldstättersee in den nächsten Jahren wieder mehr in die Sommermonate verschieben könnte.

Wachstum

Die mittlere Länge mit drei Jahren liegt beim Albeli bei 194±12 mm (n = 137) (Selz & Seehausen, 2023). Sie wachsen im Vergleich zu allen anderen Felchenarten des Vierwaldstättersees somit langsam.

Kiemenreusendornen

Das Albeli hat zwischen 33 bis 43 KRD (Modalwert 38; n = 30) (Selz & Seehausen, 2023, verfügt also über viele und lange KRD).

7.9.3.5.2 Gefährdungsstatus

Das Albeli (*C. muelleri*) kommt im Vierwaldstättersee häufig vor. Beim Albeli handelt es sich um die kommerziell wichtigste Felchenart des Sees, die entsprechend durch die Berufsfischer und Berufsfischerinnen stark und gezielt befischt wird. Der Befischungsdruck auf die Albeli kann als hoch eingeschätzt werden. Der Gefährdungsstatus des Albeli (*C. muelleri*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.9.3.6 Sarnerfelchen (*Coregonus sarnensis*, Selz & Seehausen 2023)

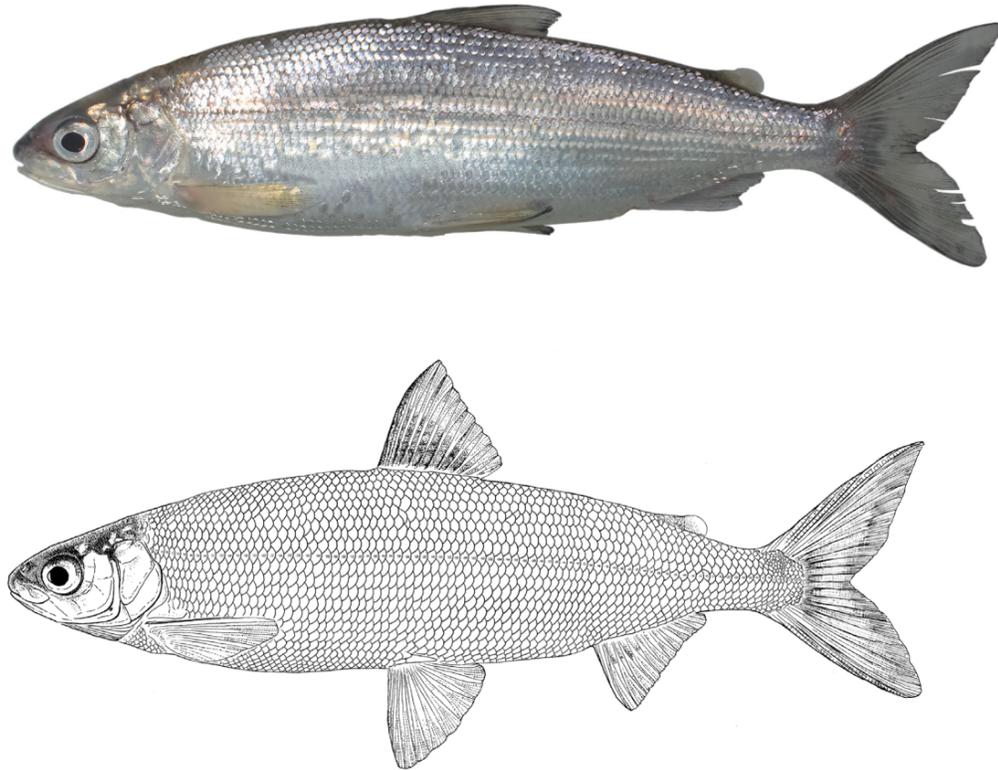


Abb. 7.9.3.6: Sarnerfelchen aus dem Sarnersee.

7.9.3.6.1 Ökologie und Morphologie

Table 7.9.3.6.1: Auflistung der wichtigsten ökologischen und morphologischen Merkmale der Sarnerfelchen des Sarnersees (Steinmann 1950; Hudson et al. 2011; Selz und Seehausen 2023).

	Sarnersee	Vierwaldstättersee	Alpnachersee
Vorkommen	Ja	Nein	Ja
Einheimisch	Ja		Ja
Endemisch	Ja		Ja
Nahrungsspektrum	wahrscheinlich Zooplankton		k.A.
Laichzeit	November		k.A.
Laichhabitat	20-50 m		k.A.
Länge mit 3y	211±15 mm (n = 4)		k.A.
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	36 ¹ ; 33-40 (n = 28)		k.A.

¹Modalwert

Vorkommen

Der Sarnerfelchen (*C. sarnensis*) kommt im Sarnersee natürlicherweise vor. Er gilt daher als endemische Art des Sarnersees. Einzelne Individuen wurden auch genetisch im Alpnachersee nachgewiesen, den die Fische vermutlich über die Sarner Aa natürlich besiedelt haben (Selz & Seehausen 2023). Zudem wurden Sarnerfelchen auch in den Lago Maggiore (sog. «Bondella») eingeführt, wo sie eine grosse Population stellen (Hudson et al. 2011).

Gestalt

Ein endständiges Maul, eine mässige Pigmentierung der Flossen sowie des Körpers und eine Rückenfärbung von hellgrün (z.B. RGB (136, 245, 205)) bis olivgrün (z.B. RGB (176, 192, 125)) kennzeichnen die Sarnerfelchen (Selz & Seehausen 2023).

Lebensraum

Zufallsbefischungen im Spätsommer zeigen, dass sich Sarnerfelchen während dieser Zeit im ganzen See zwischen 0 und 50 m aufhalten, bevorzugt aber zwischen 1 und 20 m (Vonlanthen und Périat 2018). Die Sarnerfelchen wurden hauptsächlich in pelagischen Habitaten gefangen, waren aber auch in benthischen Habitaten an der Halde häufig.

Nahrungsspektrum

Mageninhaltsanalysen von Sarnerfelchen liegen nicht vor. Aufgrund der Nahrungsgewohnheiten, die man bei Felchen der Schweizer Seen gemäss den Resultaten von Nahrungsexperimenten mit der Anzahl und der Länge der Kiemenreusendornen in Verbindung bringen kann, ernähren sich Sarnerfelchen vorwiegend von Zooplankton (Lundsgaard-Hansen et al. 2013; Rösch et al. 2013). Dieser Befund müsste jedoch mit konkreten Mageninhaltsanalysen verifiziert werden.

Fortpflanzung

Die Sarnerfelchen laichen in Tiefen zwischen 20 und 50 m (Selz & Seehausen, 2023). Die Fische wurden bisher wissenschaftlich nur im November befischt, die Dauer der tatsächlichen Laichzeit ist unklar.

Wachstum

Die mittlere Länge der Sarnerfelchen im Alter von drei Jahren beträgt 211±15 mm (n = 4) (Selz & Seehausen 2023). Dies weist darauf hin, dass sie langsamer als die Balchen (*C. littoralis*) wachsen.

Kiemenreusendornen

Die Sarnerfelchen haben zwischen 33 bis 40 KRD (Modalwert 36; n = 28) (Selz & Seehausen 2023). Ihre KRD sind somit zahlreich und im Vergleich mit anderen Felchenarten lang.

7.9.3.6.2 Gefährdungsstatus

Der Sarnerfelchen (*C. sarnensis*) kommt im Sarnersee heute häufig vor. Aktuell ist kein Netzfischer am Sarnersee aktiv. Damit ist der Befischungsdruck auf die Sarnerfelchen gering. Neben der Population im Sarnersee kommen die Sarnerfelchen auch im Alpnachersee und im Lago Maggiore vor. Die Bestimmung des Gefährdungsstatus beschränkt auf die Population im Sarner- und Alpnachersee. Der Gefährdungsstatus des Sarnerfelchen (*C. sarnensis*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.9.4 Bestimmungsschlüssel

Der Bestimmungsschlüssel ist in zwei Teile gegliedert. Im ersten Teil werden Bestimmungsmöglichkeiten im Feld am lebenden, adulten und laichreifen Fisch aufgezeigt (vgl. Feldschlüssel Kapitel 7.9.4.1). Im zweiten Teil folgt die Bestimmung anhand gemessener morphologischer und meristischer Merkmale. Für diese Untersuchung muss der adulte Fisch getötet und im Labor untersucht werden (vgl. Laborschlüssel Kapitel 7.9.4.2). Die Vorgehensweise in diesem Teil ist in zwei Bestimmungsschlüssel unterteilt. Der erste, einfachere Schlüssel, stellt die traditionelle und weit verbreitete Methode dar, die auf der Analyse «einfacherer» Merkmale beruht. Dieser Schlüssel ist mit den Bestimmungsmethoden anderer Seen vergleichbar. Der zweite, komplexere Schlüssel ermöglicht eine genauere Bestimmung der Fische. Dieses Verfahren ist jedoch sehr aufwendig.

Es ist wichtig anzumerken, dass die genaue und zuverlässige Zuordnung eines Individuums zu einer Art auch mit der Kombination all dieser Methoden nicht für jeden einzelnen Fisch möglich ist. Dazu überlappen die morphologischen und meristischen Merkmale oft zu sehr. Ein wesentlicher Grund, warum der Bestimmungsschlüssel nie alle Individuen eindeutig einer Art zuweisen kann, ist die heterogene Altersstruktur natürlicher Fischbestände. Wären alle gefangenen Fische gleich alt, liessen sich deutlich mehr Individuen sicher einer Art zuordnen. Es ist auch noch nicht bekannt, wie gross der Anteil der Individuen ist, die der richtigen Art zugeordnet werden können. Dies müsste im Rahmen einer spezifischen Untersuchung überprüft werden. Es wäre wünschenswert, wenn die Stichprobengrösse insgesamt und vor allem für gewisse Felchenarten erhöht werden könnte. Die Bestimmungsschlüssel könnten dadurch weiterentwickelt werden, um in der Praxis verlässlichere Artzuweisungen zu ermöglichen. Auch ökologische Merkmale wie Laichtiefe oder Laichzeit eignen sich nur bedingt als Bestimmungshilfe. Die Bestimmungsschlüssel sind daher mit der gebotenen Vorsicht anzuwenden und die Ergebnisse sind im Wissen ihrer Schwächen zu interpretieren.

7.9.4.1 Bestimmung im Feld

<i>C. litoralis</i>	<i>C. sarnensis</i>
Mundstellung	
unterständig	endständig
Rückenfärbung	
grünlich-blau	hell bis oliv-grün
Pigmentierung (Flossen & Körper)	
stark	moderat
Körper	
kleiner Kopf, hochrückig	langer Kopf, schlank
<i>C. litoralis</i>	<i>C. sarnensis</i>

Abb. 7.9.4.1.1: Bestimmungsschlüssel für Feldarbeiten zur Artzuordnung von Felchen aus dem Sarnersee (v.a. adulte Fische).

7.9.4.1.1 Sarnersee

Der Feldschlüssel für den Sarnersee ist im Feld anwendbar und kann mit etwas Erfahrung bei adulten Tieren zuverlässige Artzuweisungen liefern (Abbildung 7.9.4.1). Vorsicht ist bei der Rückenfärbung geboten, die nach Möglichkeit an lebenden Tieren erfasst werden sollte. Insbesondere bei juvenilen Fischen ist mit einigen Fehlbestimmungen zu rechnen. Bei diesen Fischen sind die Merkmale noch nicht stark ausgeprägt.

7.9.4.1.2 Vierwaldstättersee

Der Feldbestimmungsschlüssel für den Vierwaldstättersee ist komplexer, was vor allem auf die grosse Zahl der im See vorkommenden Felchenarten zurückzuführen ist, von denen sich manche morphologisch sehr ähnlich sind (Abbildung 7.9.4.2). Mit etwas Erfahrung können Balchen (*C. litoralis*) sowie Albeli (*C. muelleri*) anhand optischer Merkmale bestimmt werden. Auch die Identifikation des Edelfisches (*C. nobilis*) ist gut machbar. Schwierig hingegen ist die Abgrenzung zwischen pelagischen und benthischen Schwebbalchen (*C. suspensus* bzw. *C. intermundia*). Hier ist nur eine Zuordnung zur Gruppe der «Schwebbalchen» allenfalls möglich. Einige Fehlzuordnungen sind bei allen Arten zu erwarten. Idealerweise wird der Feldschlüssel mit dem Laborschlüssel kalibriert (Quantifizierung der Fehlzuordnungen). Der aktuell vorliegende Feldbestimmungsschlüssel ist im Feld nur eingeschränkt anwendbar, und die Artunterscheidung anhand der Merkmale gestaltet sich schwierig. Daher ist eine Weiterentwicklung des Bestimmungsschlüssel wünschenswert.

<i>C. litoralis</i>	<i>C. intermundia</i>	<i>C. suspensus</i>	<i>C. nobilis</i>	<i>C. muelleri</i>
Mundstellung				
unterständig			end-/unterständig	endständig
Rückenfärbung				
grünlich-blau			blass oliv-braun	
Laichzeit				
nur Winter			auch Sommer	
Pigmentierung (Flossen & Körper)				
stark	moderat		schwach	
Körper				
kleiner Kopf hochrückig	eher kleiner Kopf leicht hochrückig			langer Kopf schlank
<i>C. litoralis</i>	Gruppe Schwebbalchen		<i>C. nobilis</i>	<i>C. muelleri</i>

Abb. 7.9.4.2.1: Bestimmung der Felchenarten des Vierwaldstättersees im Feld (v.a. adulte Fische). Um die Rückenfärbung eines Felchens zu bestimmen, muss gleich nach dem Fang ein standardisiertes Foto gemacht werden.

7.9.4.2 Bestimmung nach morphologischen und meristischen Merkmalen

Für die zweite Ebene des Bestimmungsschlüssels müssen Schuppen und Kiemenreusen entnommen werden (Laborschlüssel). Aus diesen können messbare meristische und morphologische Werte gewonnen werden. Detaillierte Angaben zu einer Vielzahl von Parametern finden sich in Selz & Seehausen (2023). Der vollständige Bestimmungsschlüssel aus der Studie findet sich in Tabelle 7.9.4.2.2 (Selz & Seehausen 2023).

7.9.4.2.1 Sarnensee

Im Sarnensee ist eine zuverlässige Bestimmung mit dem vereinfachten Laborschlüssel möglich. Die spezifischen Merkmale wie Anzahl und Länge KR D sowie das Wachstum überlappen sich bei den beiden vorkommenden Felchenarten kaum. Deshalb sollte dieser Schlüssel grundsätzlich zur Unterscheidung von Balchen (*C. litoralis*) und Sarnfelchen (*C. sarnensis*) ausreichen.

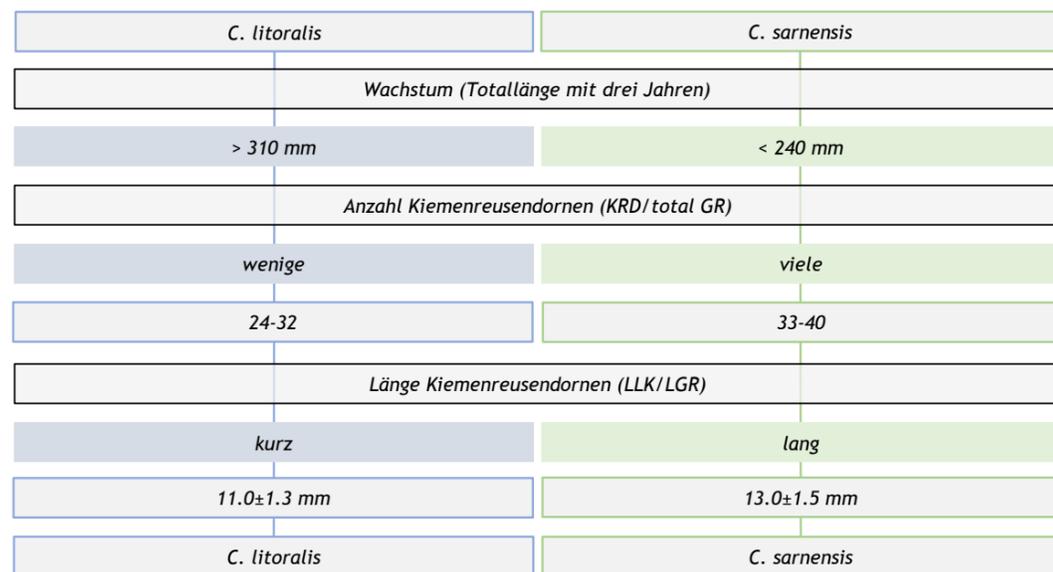


Abb. 7.9.4.2.1: Der Laborbestimmungsschlüssel, mit dem die beiden Felchenarten des Sarnensees mehrheitlich zuverlässig unterschieden werden können.

7.9.4.2.2 Vierwaldstättersee

Traditioneller Bestimmungsschlüssel

Im Vierwaldstättersee können mit dem vereinfachten Laborschlüssel vor allem Balchen (*C. litoralis*) und Albeli (*C. muelleri*) zuverlässig von den anderen Felchenarten unterschieden werden (Abbildung 7.9.4.2.2). Darüber hinaus kann teilweise der Edelfisch (*C. nobilis*) von den anderen Arten unterschieden werden. Dazu wäre es wichtig, dass ein standardisiertes Foto (kalibrierte Farben/Weissabgleich) der Fische gemacht wird. Dieses sollte möglichst kurz nach dem Fang aufgenommen werden, so dass die natürliche Rückenfärbung erkennbar ist. Die Unterscheidung der beiden Schwebfelchen bleibt auch mit dem vereinfachten Laborschlüssel mit grossen Unsicherheiten behaftet. Hier sollte sicher auf die Verwendung des komplexen Schlüssels, bzw. auf genetische Artzuweisungen zurückgegriffen werden, was grundsätzlich auch für die Bestimmung der Edelfische angebracht ist. Fehlzuordnungen sind bei allen Arten zu erwarten, sollten aber deutlich geringer sein als beim Feldschlüssel.

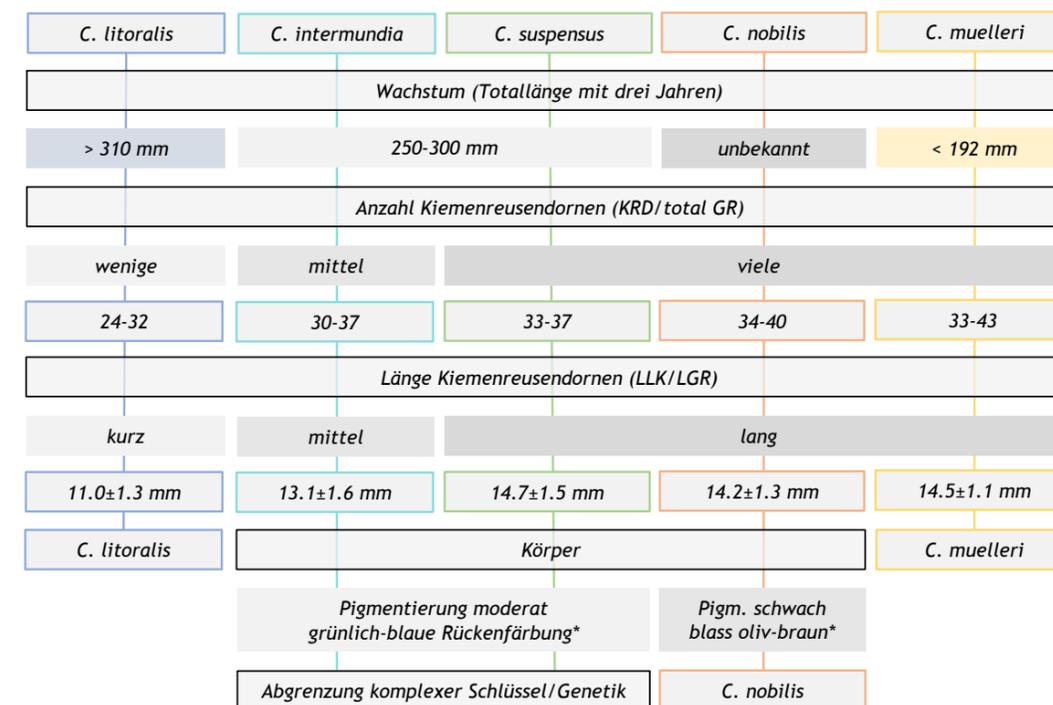


Abb. 7.9.4.2.2: Vereinfachter Labor-Bestimmungsschlüssel für die Vierwaldstätterseefelchen nach messbaren meristischen und morphologischen Kriterien.

*Um die Rückenfärbung eines Felchens zu bestimmen, muss gleich nach dem Fang ein standardisiertes Foto gemacht werden.

Komplexer Bestimmungsschlüssel

In Tabelle 7.9.4.2.2 ist der komplexe Bestimmungsschlüssel nach Selz & Seehausen (2023) dargestellt. Mit diesem Schlüssel ist es theoretisch möglich, einen Grossteil der Individuen der adulten Felchen einer Art zuzuordnen. Es ist jedoch zu beachten, dass ein solcher Bestimmungsschlüssel mit typischen Individuen einer Art erstellt wird, bei denen die Merkmale wie z. B. die Anzahl KR D artspezifisch ausgeprägt sind. Dies ist nach taxonomisch-wissenschaftlichen Methoden korrekt, kann aber in der Praxis dazu führen, dass Individuen, deren verschiedene Merkmale nicht eindeutig einer Art zuzuordnen sind, nicht eindeutig zugeordnet werden können. Dennoch ist bei vielen Felchen eine genauere Bestimmung als mit dem einfachen Schlüssel möglich. Um die Praxistauglichkeit des Bestimmungsschlüssels zu überprüfen, sollte er in der Praxis und in Kombination mit genetischen Untersuchungen getestet werden.

Tab. 7.9.4.2.2: Der komplexe Schlüssel zur Bestimmung aller Felchenarten des Vierwaldstättersees (Selz & Seehausen 2023).

In Klammern sind die Begriffe in Englisch wiedergegeben. Nähere Angaben, wie die verschiedenen Merkmale am Fisch gemessen werden können finden sich in (Selz & Seehausen 2023).

- «Predorsale Länge (predorsal length)/Augendurchmesser (eye diameter)»
Verhältnis zwischen 10.73–12.75 _____ **2**
«Predorsale Länge (predorsal length)/Augendurchmesser (eye diameter)»
Verhältnis zwischen 8.17–10.59 _____ **4**
- «Anzahl KR D zwischen 24–32» _____ ***C. litoralis***
«Anzahl KR D ist gleich oder grösser als 33» _____ **3**
- «Brustflossenbasis (Pectoral fin base)/Schwanzflossenbreite (caudal peduncle depth)»
Verhältnis liegt zwischen 0.41–0.43 _____ ***C. suspensus***
«Brustflossenbasis (Pectoral fin base)/Schwanzflossenbreite (caudal peduncle depth)»
Verhältnis liegt zwischen 0.45–0.52 _____ ***C. nobilis***

4. «Totallänge (Total length)/Augendurchmesser (eye diameter)»
Verhältnis liegt zwischen 21.37–24.45 _____ **C. muelleri**
«Totallänge (Total length)/Augendurchmesser (eye diameter)»
Verhältnis liegt zwischen 24.5–29.59 _____ **5**
5. «Schwanzflossenbreite (Caudal peduncle depth) / Kopfbreite (head width)»
Verhältnis liegt zwischen 0.77–0.87 und «ausgestreckte Rückenflosse (erected anterior part of the dorsal fin)» im Verhältnis zur Kopflänge (head length)
liegt zwischen 17.3–19.9 _____ **C. intermundia**
«Schwanzflossenbreite (Caudal peduncle depth) / Kopfbreite (head width)»
Verhältnis liegt zwischen 0.63–0.77 und «ausgestreckte Rückenflosse (erected anterior part of the dorsal fin)» im Verhältnis zur Kopflänge (head length)
liegt zwischen 15.3–17.2 _____ **C. nobilis**

7.9.5 Fischereiliche Aspekte

7.9.5.1 Sarnensee

7.9.5.1.1 Fischfang

Am Sarnensee wird die Felchenfischerei ausschliesslich von Angelfischern und Angelfischerinnen betrieben. Es gab auch einen Berufsfischer am Sarnensee. Dieser stellte seine Tätigkeit allerdings im Jahr 2007 ein. Dies widerspiegelt sich auch in den dokumentierten Fängen (Abbildung 7.9.5.1.1), die nach der Aufgabe der Netzfischerei eingebrochen sind. Schon vorher war eine rückläufige Tendenz im Felchenfang zu beobachten. Das Auftreten der Fischkrankheit Hechtbandwurm schränkte aber schon damals die Nutzung der Felchen ein, was mit ein Grund für die Aufgabe der Berufsfischerei am See war und sich vermutlich zuvor bereits auf die Fangstatistik ausgewirkt hat. Seit 2007 steigen die Anglerfänge leicht an. Die Untersuchung des Project Lac aus dem Jahr 2017 zeigt einen guten Felchenbestand im See (Vonlanthen und Périat 2018). Der Befischungsdruk auf die beiden im See lebenden Felchenarten ist heute sehr gering. Ein regelmässiges Monitoring der Felchen findet im Sarnensee nicht statt.

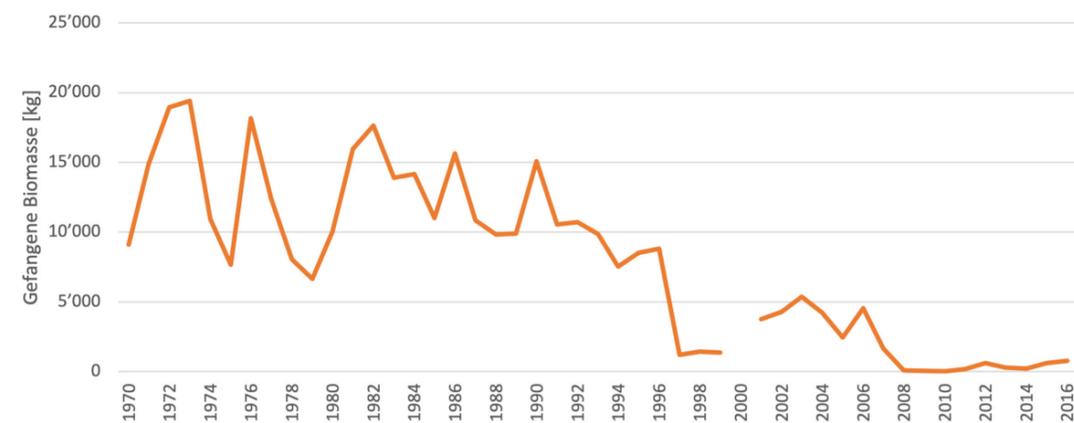


Abb. 7.9.5.1.1: Felchenertrag der Berufs- und Angelfischerei im Sarnensee. Für das Jahr 2000 liegen keine Fangstatistiken vor. Bis 2007 war am See ein Berufsfischer aktiv. Ab 2007 gab es nur noch die Angelfischerei. Daten: Kanton Obwalden

7.9.5.1.2 Fischbesatz

Bis ins Jahr 2007 wurde der See regelmässig mit Felchen besetzt (Abbildung 7.9.5.1.2). Nach der Aufgabe der Berufsfischerei am See, fand kein Felchenbesatz mehr statt. 1986 wurde ein Markierungsversuch zum Felchenbesatz durchgeführt. Dieser ergab eine Wiederfangquote von 7 % (Meng et al. 1986). Die Fänge des Projet Lac von 2017 zeigen zehn Jahre nach dem Besatzstopp einen guten Felchenbestand und eine gute Altersstruktur des Bestandes. Die natürliche Fortpflanzung reicht also aus, um den Felchenbestand beider Arten auch mit Befischungsdruk durch die Angelfischerei im See zu erhalten.

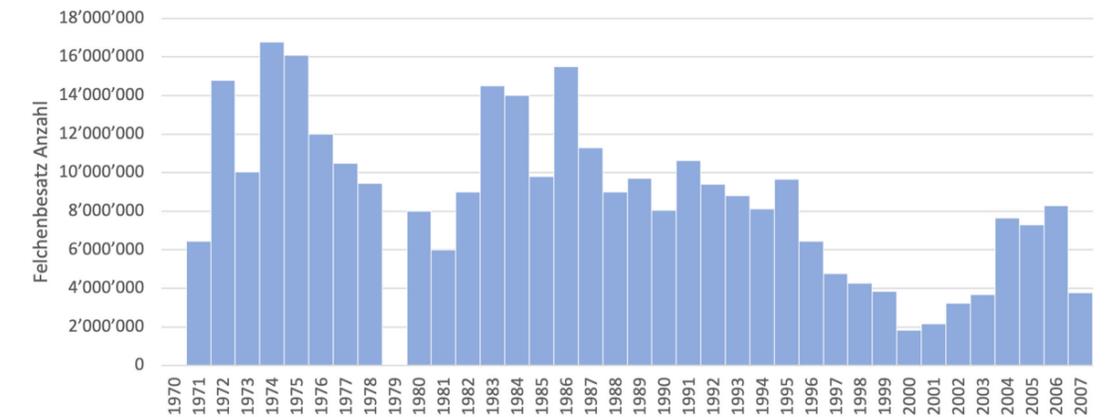


Abb. 7.9.5.1.2: Anzahl besetzte Felchen im Sarnensee von 1972 bis 2007. Nach 2007 wurde der Felchenbesatz eingestellt. Daten Kanton Obwalden.

7.9.5.1.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.9.5.2 Vierwaldstättersee

7.9.5.2.1 Fischfang

Im Vierwaldstättersee wird in der Fangstatistik zwischen Gross- und Kleinfelchen unterschieden. Eine präzisere Artzuordnung war bisher nicht möglich. Die beiden Kategorien, Gross- und Kleinfelchen, ergeben sich aus den für die Netzfischerei zugelassenen Maschenweiten, die unterschiedliche Fanggrössen ermöglichen. In der kleineren Maschenweite von 24 mm werden hauptsächlich Albeli (*C. muelleri*) gefangen. Unklar ist, wie häufig auch Jungfische der anderen vier Arten darin gefangen werden. Aus dem langjährigen Monitoring geht hervor, dass gelegentlich einzelne schnellwüchsige Fische einer anderen Felchenart dabei sind. In der grösseren Maschenweite von 38 mm, die nur als Schwebnetz verwendet werden darf, können alle vier anderen Felchenarten gefangen werden. Der Anteil der einzelnen Arten am Fang ist nicht bekannt.

Die Fangstatistik (Abbildung 7.9.5.2.1.1) zeigt, dass die Grossfelchenfänge im Laufe der Zeit zwar schwanken, insgesamt aber konstant geblieben sind. Die Kleinfelchenfänge waren in der Eutrophierungsphase deutlich höher und liegen heute nach der Reoligotrophierung wieder auf einem ähnlichen Niveau wie in den 1950er Jahren. Insgesamt werden heute gewichtsmässig etwa gleich viele Gross- und Kleinfelchen von den Netzfischern gefangen. Die Albeli sind im See in der Anzahl viel häufiger als die grösseren Felchenarten (Vonlanthen & Périat 2018). Der Befischungsdruk auf Grossfelchen ist daher vermutlich verhältnismässig höher als auf die Kleinfelchen.

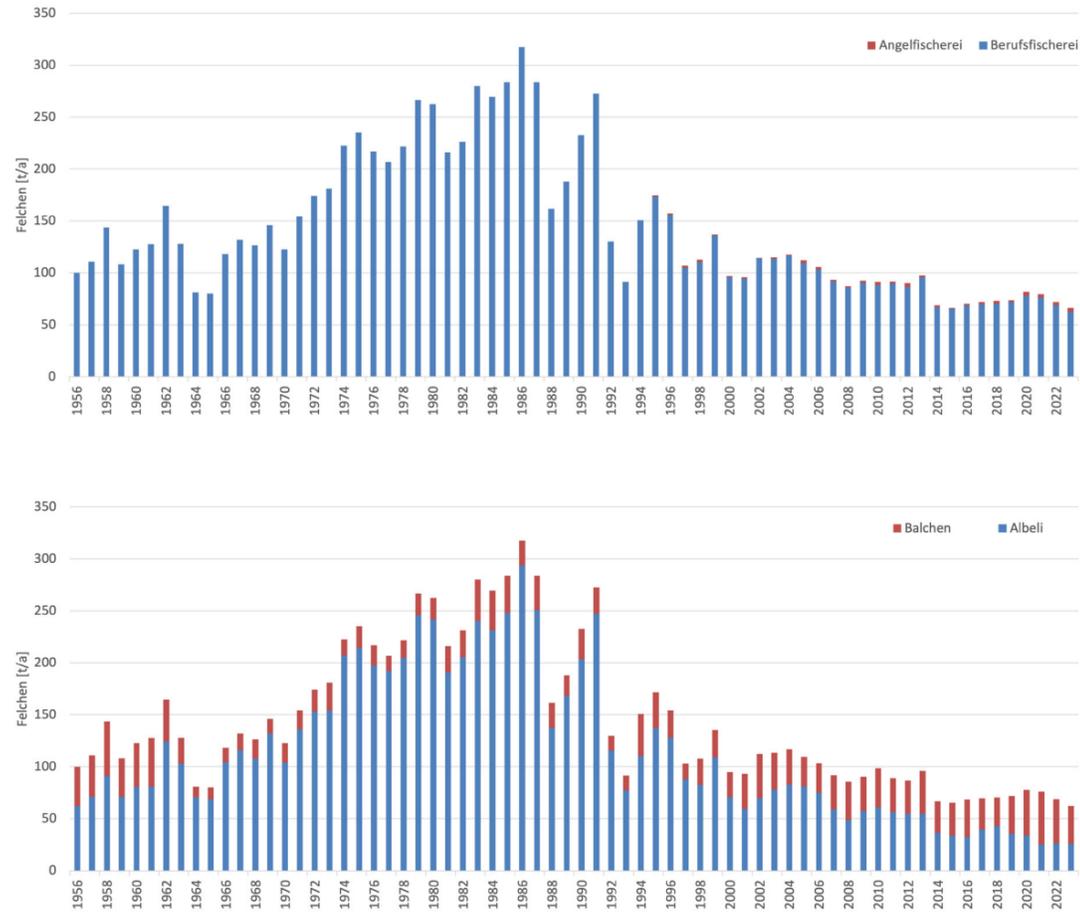


Abb. 7.9.5.2.1.1: Felchenertrag der Berufs- und Angelfischerei (oben) und der Berufsfischerei aufgetrennt nach Gross- und Kleinfelchen (unten) im Vierwaldstättersee. Daten: Fischereikommission Vierwaldstättersee

Die Fischerei wird seit Jahrzehnten durch ein regelmässiges Monitoring begleitet. Dabei werden während der Laichzeit artspezifische Fänge auf Balchen (*C. litoralis*), Albeli (*C. muelleri*) und Edelfische (*C. nobilis*) durchgeführt. Zusätzlich werden während der Befischungsperiode Probefänge im Pelagial durchgeführt. Von den gefangenen Felchen werden unter anderem das Alter und das Wachstum bestimmt und in einem regelmässig erscheinenden Bericht publiziert (Müller 2015; Muggli & Guthruf 2020). Anhand dieser Daten wird insbesondere das Wachstum der Felchen überwacht (Abbildungen 7.9.5.2.1 bis .4), um allenfalls die Bestimmungen zu den erlaubten Fischfanggeräten anzupassen.

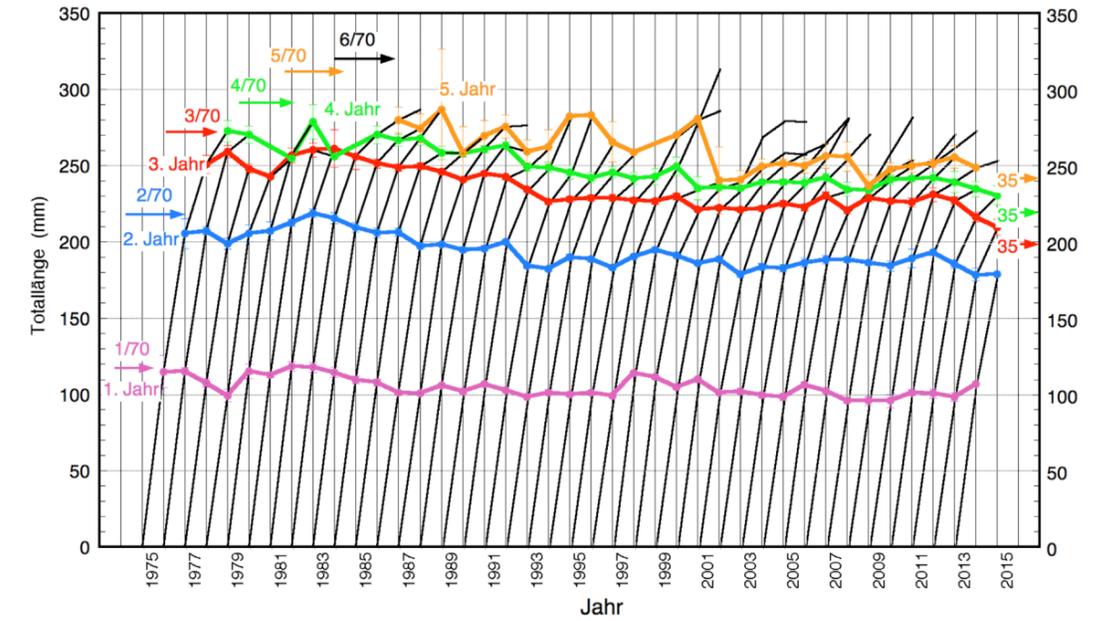


Abb. 7.9.5.2.1.2: Längenwachstum der Albeli (*C. muelleri*) im Vierwaldstättersee bis Ende 2016. Mittelwerte der Jahresendlängen nach Jahrgang und Altersklasse; Jahrgänge 1974 bis 2018 (Müller 2015).

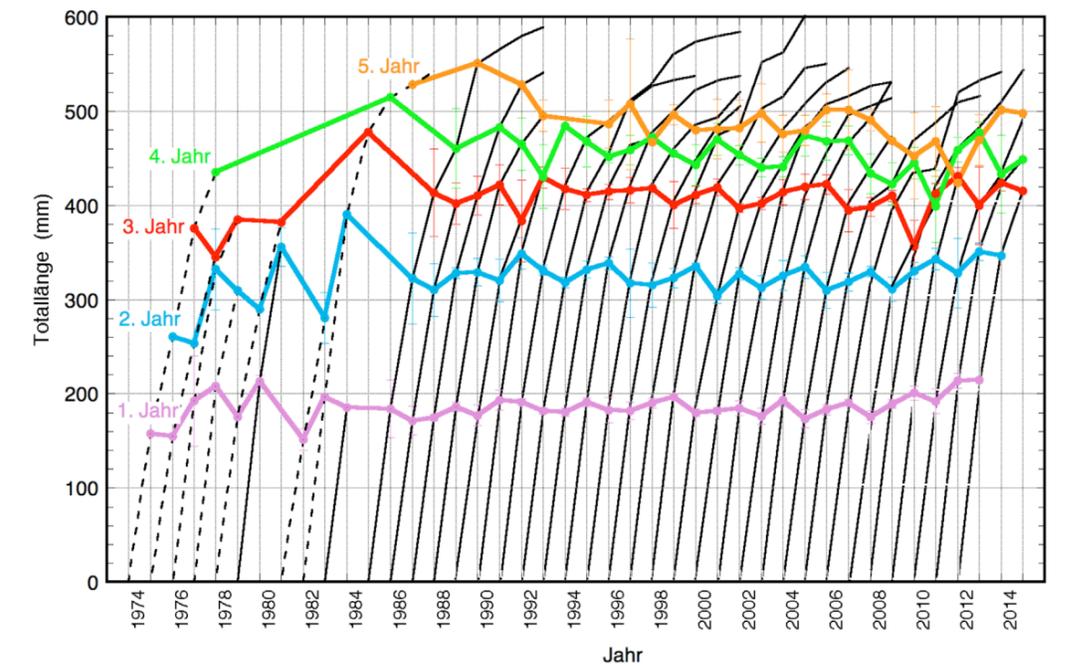


Abb. 7.9.5.2.1.3: Längenwachstum der Bodenbalchen (*C. litoralis*) im Vierwaldstättersee bis Ende 2016. Mittelwerte der Jahresendlängen nach Jahrgang und Altersklasse; Jahrgänge 1974 bis 2018 (Müller 2015).

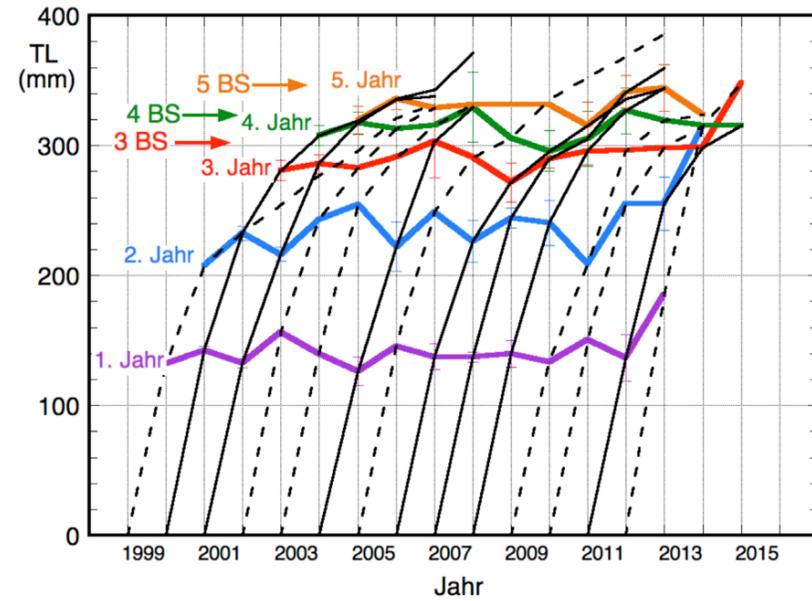


Abb. 7.9.5.2.1.4: Längenwachstum der Edelfische (*C. nobilis*) im Vierwaldstättersee bis Ende 2014. Mittelwerte der Jahresendlängen nach Jahrgang und Altersklasse; Jahrgänge 1999 bis 2018 (Müller 2015).

7.9.5.2.2 Fischbesatz

Der Laichfischfang wird von den Berufsfischern durchgeführt. Es werden Albeli (*C. muelleri*) und Balchen (*C. litoralis*) befischt. Die Albeli werden hauptsächlich im Dezember mit Grundnetzen in Tiefen von 80–120 m gefangen (pers. Mitteilung M. Näpflin). Balchen werden um Weihnachten in Ufernähe gefangen. Die anderen Felchenarten des Sees werden nicht aktiv befischt und nicht mit Besatz bewirtschaftet. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass neben den Albeli und Balchen auch weitere Felchenarten beim Laichfischfang gefangen werden. Die Erbrütung der Eier erfolgt je nach Kanton in kantonalen Fischzuchten (z.B. Schwyz oder Nidwalden) oder in einzelnen Fischereibetrieben. Die Besatzstatistik des Bundes zeigt, dass jährlich zwischen 5 und 70 Millionen Felchen im See ausgesetzt werden. Nach standardisierten Besatzwerten wurden in den letzten 10 Jahren im Mittel 4 Mio. Sömmerlingsäquivalente besetzt. Untersuchungen zur natürlichen Entwicklung der Felcheneier auf dem Seegrund zeigten schon Ende der 1980er Jahre, dass Felcheneier im Vierwaldstättersee recht gut überleben (Müller 1992). Seither haben sich die Sauerstoffverhältnisse auf dem Seegrund weiter verbessert. Eine Wirkungskontrolle über den Erfolg der Besatzmassnahmen wurde bisher nicht durchgeführt.



Abb. 7.9.5.2.7: Anzahl der im Laufe der letzten Jahre im Vierwaldstättersee ausgesetzten Felchen. Daten www.fischereistatistik.ch

7.9.5.2.3 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.9.6 Literaturverzeichnis

- Alexander, T., & O. Seehausen. 2020. Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. «Projet Lac» synthesis report. Eawag: Das Wasserforschungsinstitut des ETH-Bereichs. <https://doi.org/10.55408/eawag:24051>
- Alexander, T., P. Vonlanthen, G. Périat, & O. Seehausen. 2018. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischgemeinschaft im Vierwaldstättersee. In LACS, P. (ed.). Kastanienbaum: Eawag.
- BAFU 2016. Der Vierwaldstättersee. Zustand bezüglich Wasserqualität. Ittingen: Bundesamt für Umwelt, Abteilung Wasser.
- Birrer, A., & W. Schweizer. 1935. Der Weissfisch des Vierwaldstättersees. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern, XII.
- Birrer, A., & W. Schweizer. 1938a. Der Balchen des Vierwaldstättersees. Zeitschrift für Hydrologie, VIII.
- Birrer, A., & W. Schweizer. 1938b. Der Edelfisch des Vierwaldstättersees. Archiv für Hydrologie, XXIX.
- Douglas, M. R., & P. C. Brunner. 2002. Biodiversity of Central Alpine Coregonus (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management. Ecological Applications, 12, 154–172.
- Fatio, V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes. Genève et Bale.
- Hudson, A. G., B. Lundsgaard-Hansen, K. Lucek, P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2016. Managing cryptic biodiversity: Fine-scale intralacustrine speciation along a benthic gradient in Alpine whitefish (Coregonus spp.). Evolutionary Applications, 10, 251–266.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 278, 58–66.
- Ingram, T., A. G. Hudson, P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2012. Does water depth or diet divergence predict progress toward ecological speciation in whitefish radiations? Evolutionary ecology research, 487–502.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. Biologia, Bratislava, Section Zoology, 52, 1–271.
- Kottelat, M., & J. R. Freyhof. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat.
- Liechti, P. 1994. Der Zustand der Seen in der Schweiz. In S. U. N. (ed.). Bern: Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft BUWAL.
- Lundsgaard-Hansen, B. 2013. Ecological Drivers and Ecosystem Consequences of Adaptive Radiation.
- Lundsgaard-Hansen, B., B. Mathews, P. Vonlanthen, A. Taverna, & O. Seehausen. 2013. Adaptive plasticity and genetic divergence in feeding efficiency during parallel adaptive radiation of whitefish (Coregonus spp.). Journal of Evolutionary Biology, 26, 483–498.
- Meng, H. J., R. Müller, & W. GEIGER. 1986. Growth, mortality and yield of stocked coregonid fingerlings identified by microtags. Archiv für Hydrobiologie; Ergebnisse der Limnologie, 22, 319–325.
- Muggli, J., & J. Guthruf. 2020. Felchen Monitoring Vierwaldstättersee. Sursee: Fischereikommission Vierwaldstättersee.
- Müller, R. 2005. The re-discovery of the vanished «Edelfisch» coregonus nobilis haack, 1882, in Lake Lucerne, Switzerland. Advances in Limnology, 60, 419–430.
- Müller, R. 1992. Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. The Dynamics and Use of Lacustrine Ecosystems. Springer.
- Müller, R. 2015. Fischereibiologische Untersuchungen an den Felchen des Vierwaldstättersees. Sursee: Fischereikommission des Vierwaldstättersees.
- Rösch, C., B. Lundsgaard-Hansen, P. Vonlanthen, A. Taverna, & O. Seehausen. 2013. Experimental evidence for trait utility of gill raker number in adaptive radiation of a north temperate fish. Journal of Evolutionary Biology, 26, 1578–1587.
- Selz, O. 2008. Building a link between dN and dC stable isotopes signatures and the ecological phenotypic forms of Whitefish (Coregonus lavaretus (L.)) in 4 Swiss Lakes. B.Sc., University of Bern.
- Selz, O.M., & O. Seehausen. 2023. A taxonomic revision of ten whitefish species from the lakes Lucerne, Sarnen, Sempach and Zug, Switzerland, with descriptions of seven new species (Teleostei, Coregonidae) ZooKeys, 2023
- Steinmann, P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. Schweizerische Zeitung für Hydrologie, 12, 340–491.
- Vonlanthen, P. 2009. On speciation and its reversal in adaptive radiations. The central European whitefish system. Universität Bern.
- Vonlanthen, P., T. Kreienbühl, & G. Périat. 2019. Standardisierte Befischung des Alpnachersees. Resultate der Erhebungen vom September 2018. Kanton Obwalden, Amt für Landwirtschaft und Umwelt, Abteilung Umwelt.
- Vonlanthen, P., & G. Périat. 2018. Standardisierte Befischung des Sarnersees. Resultate der Erhebungen vom September 2017. Kanton Obwalden, Amt für Landwirtschaft und Umwelt, Abteilung Umwelt.

7.10 Thuner- und Brienzensee

Autoren: Kreienbühl, T., Vonlanthen, P., Selz, O.M., Seehausen, O.

7.10.1 Limnologie und Fischgemeinschaft	238
7.10.1.1 Thunersee	238
7.10.1.2 Brienzensee	239
7.10.2 Übersicht zur Felchenvielfalt	240
7.10.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten	243
7.10.3.1 Balchen (<i>Coregonus alpinus</i> , Fatio 1885)	243
7.10.3.1.1 Etymologie	243
7.10.3.1.2 Ökologie	244
7.10.3.1.3 Morphologische & meristische Merkmale	245
7.10.3.1.4 Gefährdungsstatus	246
7.10.3.2 Brienzlig (<i>Coregonus abellus</i> , Fatio 1890)	247
7.10.3.2.1 Etymologie	247
7.10.3.2.2 Ökologie	248
7.10.3.2.3 Morphologische & meristische Merkmale	249
7.10.3.2.4 Gefährdungsstatus	250
7.10.3.3 Kropfer (<i>Coregonus profundus</i> , Selz et. al 2020)	251
7.10.3.3.1 Etymologie	251
7.10.3.3.2 Ökologie	252
7.10.3.3.3 Morphologische & meristische Merkmale	253
7.10.3.3.4 Gefährdungsstatus	254
7.10.3.4 Steinmanns Balchen (<i>Coregonus steinmanni</i> , Selz et. al 2020)	255
7.10.3.4.1 Etymologie	255
7.10.3.4.2 Ökologie	256
7.10.3.4.3 Morphologische & meristische Merkmale	257
7.10.3.4.4 Gefährdungsstatus	258
7.10.3.5 Brienzler Kleinbalchen (<i>Coregonus brienzii</i> , Selz et. al 2020)	258
7.10.3.5.1 Etymologie	259
7.10.3.5.2 Ökologie	259
7.10.3.5.3 Morphologische & meristische Merkmale	260
7.10.3.5.4 Gefährdungsstatus	261
7.10.3.6 Albock (<i>Coregonus acrinus</i> , Selz et al. 2020)	261
7.10.3.6.1 Etymologie	262
7.10.3.6.2 Ökologie	262
7.10.3.6.3 Morphologische & meristische Merkmale	263
7.10.3.6.4 Gefährdungsstatus	264
7.10.3.7 Felchen, Tiefenalbock (<i>Coregonus fatioi</i> , Kottelat 1997)	264
7.10.3.7.1 Etymologie	265
7.10.3.7.2 Ökologie	265
7.10.3.7.3 Morphologische & meristische Merkmale	266
7.10.3.7.4 Gefährdungsstatus	267

7.10.4 Bestimmungsschlüssel	267
7.10.4.1 Bestimmungsschlüssel für Feldarbeiten	267
7.10.4.1.1 Thunersee	267
7.10.4.1.2 Brienzensee	268
7.10.4.2 Bestimmung nach morphologisch und meristischen Merkmalen	269
7.10.4.2.1 Thunersee	269
7.10.4.2.2 Brienzensee	270
7.10.5 Fischereiliche Aspekte	272
7.10.5.1 Netzfischerei	272
7.10.5.2 Angelfischerei	272
7.10.5.3 Kantonales Monitoring	273
7.10.5.4 Aktuelle Bewirtschaftung	274
7.10.5.5 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt	275
7.10.6 Literaturverzeichnis	276

7.10.1 Limnologie und Fischgemeinschaft

Tabelle 7.10.1: Übersicht zur Limnologie und der lokalen Fischgemeinschaft des Thuner- und Brienzsees (Vonlanthen & Periat 2013; Vonlanthen et al. 2015; Guthruf et al. 2019).

See	Höhenlage [m.ü.M.]	Fläche [km ²]	maximale Tiefe [m] ¹	mittlere Tiefe [m]	Volumen [10 ⁹ m ³]	Wassererneuerungszeit [y]	Nährstoffhaushalt	Fischgemeinschaft () = einheimische Arten	Felchenvielfalt
Thunersee	558	47.7	217	136	6.4	2.7	oligotroph	27 (24) Arten; Felchensee	6 Arten
Brienzensee	564	29.8	259	172	5.2	1.9	oligotroph	16 (16) Arten; Felchensee	4 Arten

7.10.1.1 Thunersee

Geografie

Der Thunersee liegt auf einer Höhe von 558 m ü. M. im Berner Oberland (Tabelle 7.10.1). Er wird hauptsächlich durch die Aare, die bei Interlaken aus dem Brienzensee fliesst, und durch die Kander gespeist. Am unteren Ende des Sees, in Thun, fliesst die Aare, reguliert durch zwei historische Schleusenbauwerke, aus dem See. Der See hat eine Fläche von 47.7 km² und eine maximale Tiefe von 217 m.

Zirkulation

Der Thunersee kühlt sich im Winterhalbjahr stark ab. Deshalb findet zwischen November und April eine Umwälzung des Sees statt. Der See zirkuliert vollständig und sauerstoffreiches Oberflächenwasser wird in die Tiefe transportiert. Der See ist in den meisten Jahren monomiktisch, er durchmischt sich begünstigt durch Winde und kühle Temperaturen zwischen Herbst und Frühjahr vollständig. Im Sommerhalbjahr tritt wie bei allen grösseren Schweizer Seen eine Sommerstagnation auf. Das bedeutet, dass der See thermisch geschichtet ist. Der Wasseraustausch zwischen den verschiedenen Schichten ist in diesem Zustand eingeschränkt. Dies betrifft vor allem den Sauerstofftransport von der Oberfläche in die Tiefe und den Nährstofftransport von der Tiefe an die Oberfläche.

Wassertemperatur

Der Thunersee gilt als eher kühler Alpenrandsee. Die Oberflächentemperatur des Sees liegt in den meisten Jahren nicht über 20°C (Vonlanthen et al. 2015). In einzelnen Jahren kann die Wassertemperatur jedoch höher liegen, wie beispielsweise in den Jahren 2003 und 2018. Insgesamt dürfte sich die Oberflächentemperatur des Thunersees in den letzten Jahrzehnten leicht erwärmt haben. Darauf deuten historische Messungen aus dem 19. Jahrhundert hin (Vonlanthen et al. 2015).

Sauerstoffgehalt

Fast die gesamte Wassersäule des Thunersees ist zu jeder Jahreszeit mit Sauerstoff versorgt. Einzig an den tiefsten Stellen des Sees, ab einer Tiefe von 208 m, kann es in einzelnen Jahren zu tieferen Sauerstoffkonzentrationen kommen (Vonlanthen et al. 2015). Beispielsweise sank in dieser Tiefe im November 2008 die Konzentration des im Wasser gelösten Sauerstoffs unter 4 mg/l. Sauerstoffmangel tritt in der Regel nur kurzzeitig auf. Durch die jährliche Zirkulation wird auch die tiefste Stelle des Thunersees regelmässig mit Sauerstoff versorgt. Die Felchen im Thunersee, von denen einige Arten auch in grösseren Tiefen laichen, finden deshalb in den meisten Jahren gute Bedingungen für die Fortpflanzung vor. Dennoch kann das Überleben befruchteter Eier in einzelnen Jahren beeinträchtigt sein.

Nährstoffhaushalt

Messungen zeigen, dass die Gesamtphosphorkonzentration (P_{tot}) in den 1980er Jahren auf maximal 0.018 mg/l anstieg (Guthruf et al. 2019). Der Thunersee befand sich damals also in einem mesotrophen Zustand (0.01 < P_{tot} < 0.03 mg/l). Seither ist der Gesamtphosphorgehalt auf weniger als 0.008 mg/l gesunken. Damit ist der Thunersee heute wieder ein natürlicherweise oligotropher, d.h. nährstoffarmer, See (P_{tot} < 0.01 mg/l). Damit liegt die Nährstoffverfügbarkeit auf einem ähnlichen Niveau wie im Brienzensee. In den oberen Schichten des Thunersees ist die Nährstoffverfügbarkeit jedoch etwas höher als im Brienzensee. Dies ist auf die höheren Wassertemperaturen zurückzuführen. Dies führt zu einer höheren Primärproduktion und in der Folge auch zu einer höheren Zooplanktondichte.

Fischgemeinschaft

Der Thunersee wird als typischer Felchensee eingestuft (Vonlanthen et al. 2015; Alexander & Seehausen 2020). Die Felchen als Gattung sind im See in Anzahl und Biomasse am weitesten verbreitet. Die dominierende Fischart ist denn auch mit dem Brienzlig (*C. albellus*) eine Felchenart. Gleich fünf weitere Felchenarten leben im Thunersee. Daneben kommen mindestens 21 weitere Fischarten vor. Von den insgesamt mindestens 27 Fischarten gelten drei Arten als standortfremd. Landesfremde Arten konnten keine festgestellt werden. Somit werden heute 24 einheimische Arten im Thunersee gezählt, von denen zehn als endemisch gelten. Es wird zudem davon ausgegangen, dass mehrere noch unbeschriebene endemische Saiblings- und Groppenarten im See vorkommen (Alexander & Seehausen 2020). Berechnet und vergleicht man die Einzigartigkeit der Fischgemeinschaften der Schweizer Seen, so erreicht der Thunersee den höchsten Wert («uniqueness»-Index; vgl. Alexander & Seehausen (2020)).

7.10.1.2 Brienzensee

Geografie

Der Brienzensee liegt auf einer Höhe von 564 m ü. M. im Berner Oberland (Tabelle 7.10.1). Er wird hauptsächlich durch die Hasliaare gespeist, die bei Brienz in den See mündet. Am unteren Ende des Sees bei Interlaken fliesst die Aare, reguliert durch Schleusenbauwerke, aus dem See. Der See hat eine Fläche von 29.8 km² und ist maximal 259 m tief.

Zirkulation

Der Brienzensee zirkuliert nicht jedes Jahr vollständig (GBL 2016). Dies ist auf seine Tiefe und Exposition zurückzuführen. Damit die gesamte Wassersäule durchmischt wird, muss sich das Oberflächenwasser so weit abkühlen, dass die Stabilität der Schichtung zusammenbricht. Erst dann setzt eine vollständige Zirkulation ein.

Wassertemperatur

Der Brienzensee gilt als eher kühler Alpenrandsee (Vonlanthen & Periat 2013; GBL 2016). Die Oberflächentemperatur des Sees übersteigt selten die 20°C Marke.

Sauerstoffgehalt

Obwohl der Brienzensee nicht jedes Jahr vollständig umgewälzt wird, ist die gesamte Wassersäule des Sees zu jeder Jahreszeit ausreichend mit Sauerstoff versorgt (Vonlanthen & Periat 2013; GBL 2016). Der Sauerstoffgehalt sinkt nie unter 4 mg/l. Substratlaicher wie die Felchen, von denen einige Arten auch in grösseren Tiefen laichen, finden im Brienzensee ausgezeichnete Bedingungen für die Fortpflanzung vor.

Nährstoffhaushalt

Messungen zeigen, dass die Gesamtphosphorkonzentration (P_{tot}) in den 1980er Jahren über 0.020 mg/l lag (Guthruf et al. 2019). Der Brienzensee befand sich damals also in einem mesotrophen Zustand (0.01 < P_{tot} < 0.03 mg/l). Seither ging der Gesamtphosphorgehalt kontinuierlich zurück und der See ist heute wieder oligotroph (P_{tot} < 0.01 mg/l). Der Nährstoffhaushalt des Sees ist heute als naturnah einzustufen.

Fischgemeinschaft

Der Brienzensee wird wie der Thunersee als typischer Felchensee eingestuft (Vonlanthen & Periat 2013; Alexander & Seehausen 2020). Die Felchen als Gattung sind im See in Anzahl und Biomasse am weitesten verbreitet. Die dominierende Fischart ist mit dem Brienzlig (*C. albellus*) ebenfalls eine Felchenart. Daneben leben drei weitere Felchenarten im Brienzensee. Darüber hinaus kommen mindestens zwölf weitere Fischarten vor. Von den insgesamt mindestens 16 Fischarten, die im Rahmen des «Projet Lacs» gefangen wurden, gelten alle als einheimisch. Berechnet und vergleicht man die Einzigartigkeit der Fischgemeinschaften der Schweizer Seen, so erreicht der Brienzensee verglichen mit dem Thunersee einen deutlich niedrigeren Wert («uniqueness»-Index; vgl. Alexander & Seehausen (2020)). Dies liegt daran, dass der See wenige endemische Arten beherbergt. Dies ändert aber nichts daran, dass die Fischgemeinschaft als natürlich und ursprünglich eingestuft werden kann.

7.10.2 Übersicht zur Felchenvielfalt

Fatio beschrieb 1885 für den Thuner- und Brienzensee ursprünglich zwei Arten, *C. balleus schinzii alpinus* (Balchen) und *C. dispersus crassirostris nobilis* (Fatio 1885). Die zweitgenannte Art teilte er jedoch schon damals in zwei Varietäten auf, den Albock und das Kropflein bzw. Brienzling. Fünf Jahre später ordnet er diese Varietäten einer eigenen Art zu, *C. wartmanni alpinus* und *C. exiguus albellus* (Fatio 1890). Der Name *alpinus* wechselt vom Balchen zum Albock. Der Balchen wird nun *C. schinzii helveticus* genannt. Es ist wichtig zu betonen, dass die von Fatio damals verwendeten Lokalnamen nicht immer mit den heute gebräuchlichen Lokalnamen übereinstimmen. Fatio erkannte schon damals, dass die verschiedenen Felchenarten zu unterschiedlichen Zeiten laichen und sich in Wachstum und Aussehen unterscheiden. Die taxonomische Einteilung von Fatio hatte danach über 50 Jahre Gültigkeit.

Steinmann (1950) baute auf der Taxonomie von Fatio auf, revidierte und verfeinerte diese. Er beschreibt zwar nur noch eine Felchenart (*C. lavaretus* L. nat. *arurensis*). Diese teilt er jedoch in verschiedene Ökotypen ein. Steinmann beschreibt fünf Ökotypen im Thunersee und zwei Ökotypen im Brienzensee. Der Wert von Steinmanns Arbeit liegt darin, dass er viele verschiedene Felchenformen erkannte, die sich durch Merkmale wie Farbgebung, Nahrungsspektrum oder Laichzeit unterscheiden. Dies, obwohl Steinmann das Konzept der sympatrischen Artbildung in seiner heutigen Form nicht kannte. Dennoch nahm Steinmann die heute im See beschriebene Felchenvielfalt teilweise vorweg. Allerdings erkannte Steinmann den von Fatio als Balchen beschriebenen Felchen nicht. Die Merkmale des Balchen gehen in den Ökotypen *litoralis*, *pelagicus* und *primigenius* auf. Bei der Beschreibung des Ökotyps *pelagicus* stellt Steinmann einige Merkmale des später mit genetischen Methoden entdeckten Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) fest.

Basierend auf dem biologischen Artkonzept überarbeitete (Kottelat 1997) die Felchentaxonomie erneut. Dabei beschrieb er für beide Seen je drei Arten. Für den Thunersee unterscheidet Kottelat zwischen Albock, Kropfer und Brienzling. Für den Brienzensee unterscheidet Kottelat zwischen Herbst- und Sommerbrienzling sowie dem Albock. Der Balchen wird von Kottelat nicht als eigenständige Art beschrieben. Die Bezeichnung *alpinus* verwendet Kottelat für den Kropfer, obwohl diese Bezeichnung ursprünglich durch Fatio für Balchen bzw. Albock verwendet wurde. Dies wurde bei der Revision der Taxonomie durch Selz et al. (2020) wieder korrigiert.

Anhand von genetischen Methoden und einer Vielzahl von beprobten Fischen wurde die Taxonomie der Felchen des Thuner- und Brienzensees zwischen 2011 und 2020 weiter aufgeschlüsselt (Hudson et al. 2011; Vonlanthen et al. 2012; Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020; De-Kayne et al. 2022). In diesen Studien konnten im Thunersee zuerst fünf Felchenarten differenziert werden. Im Gegensatz zu Kottelat und Steinmann wurde der von Fatio beschriebene Balchen gefunden. In weiteren Untersuchungen wurde der Balchen mittels genetischer, morphologischer und ökologischer Unterschiede in zwei Arten unterteilt (*C. alpinus* und *C. steinmanni*). Insgesamt beläuft sich die heute nachgewiesene Felchenartenvielfalt im Thunersee auf sechs Arten. Im Brienzensee werden heute vier Arten unterschieden. Auch hier wurde der Balchen in zwei Arten aufgespalten. Neuere hochauflösende genetische Untersuchungen haben gezeigt, dass sich *C. steinmanni* und *C. brienzii* genetisch unterscheiden (De-Kayne et al. 2022). Die Feststellung von Kottelat (1997), dass es sich bei Winter- und Herbstbrienzling um zwei Arten handelt, konnte bisher nicht bestätigt werden. Im System Thuner- und Brienzensee können heute insgesamt sieben Arten unterschieden werden. Die Name *alpinus* wurde nach den Regeln der Taxonomie wieder der ursprünglich beschriebenen Art mit den entsprechenden Merkmalen (Balchen) zugewiesen.

Thunersee

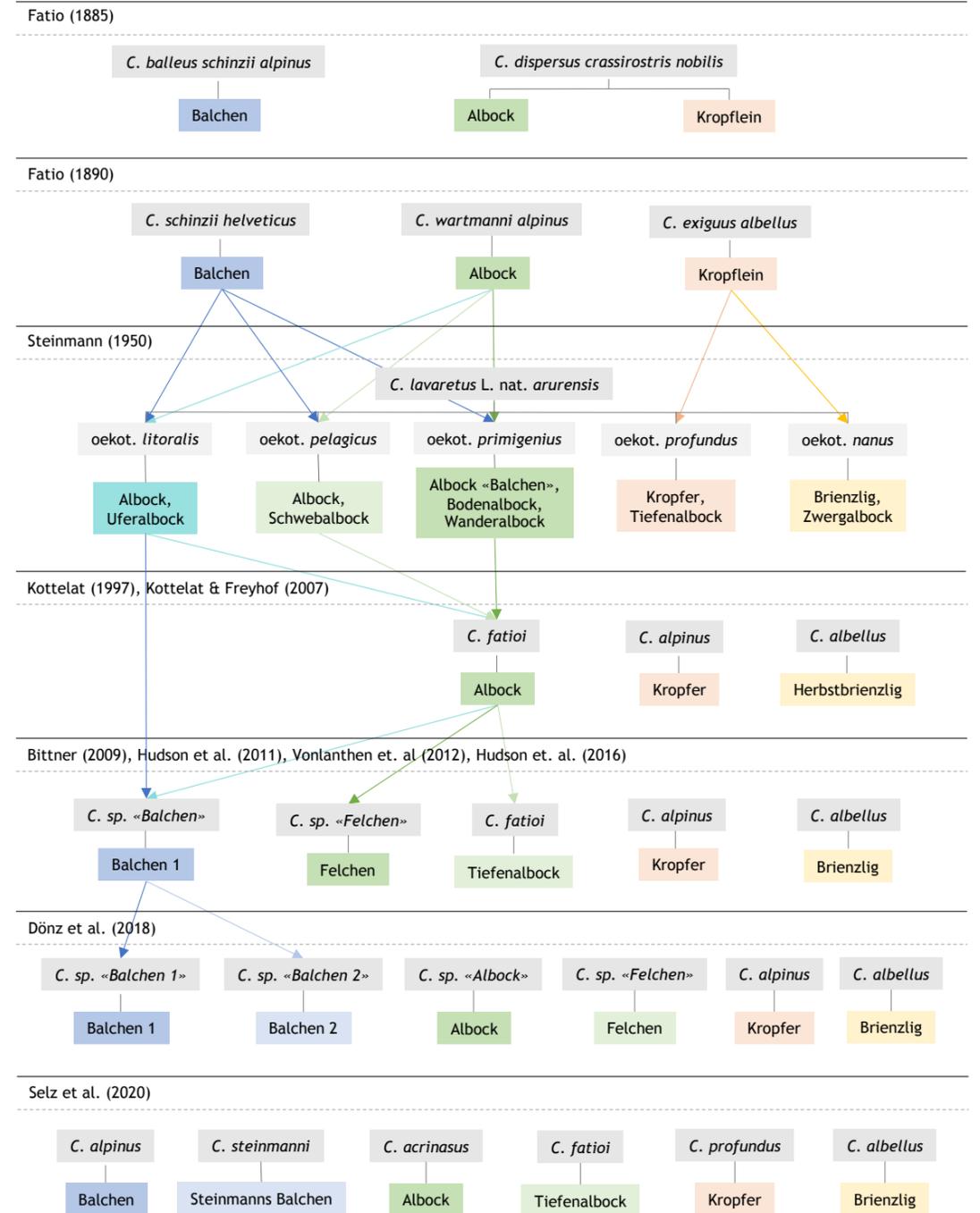


Abb. 7.10.2.1: Übersicht zur Taxonomie der Thunerseefelchen im Laufe der Zeit.

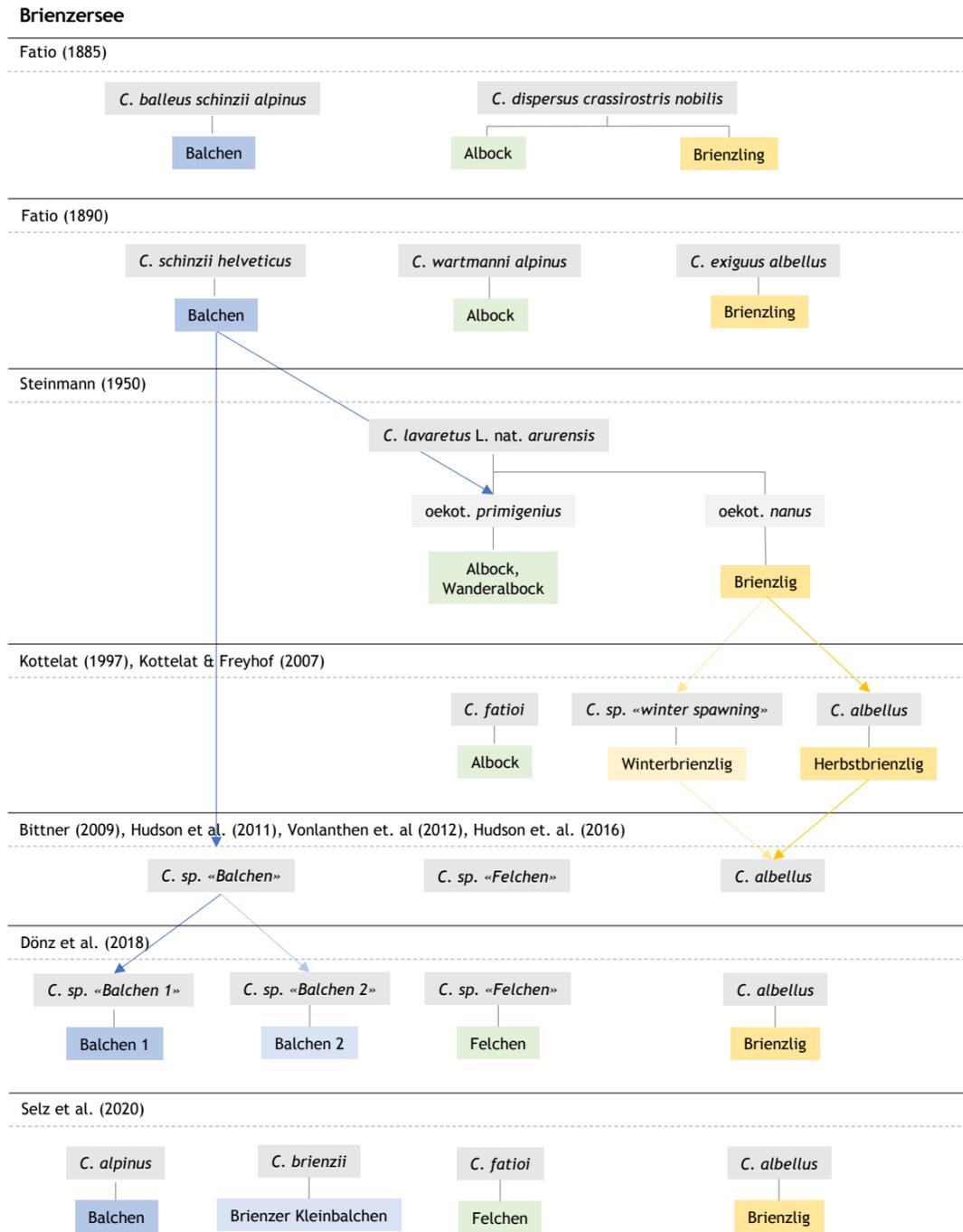


Abb. 7.10.2.2: Geschichte der Taxonomie über die Felchen vom Brienzersee.

7.10.3 Beschreibung der einzelnen Felchenarten

7.10.3.1 Balchen (*Coregonus alpinus*, Fatio 1885)

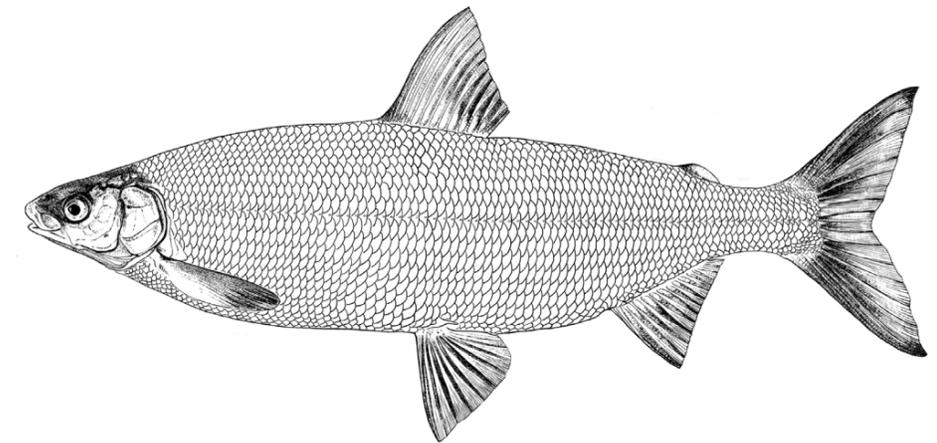


Abb. 7.10.3.1: Oben: Ein Balchen, der im Thunersee gefangen wurde. Unten: Wissenschaftliche Zeichnung eines Balchen aus dem Thunersee.

7.10.3.1.1 Etymologie

Der umgangssprachliche Name Balchen wird seit langer Zeit an verschiedenen Seen für grosse Felchenarten verwendet. Bereits im 19. Jahrhundert und auch heute noch wird der Balchen genaugenommen als «Balle» bezeichnet (Fatio 1885). Die Bezeichnung *alpinus* wurde erstmals von Fatio (1885) für die Balchen des Thuner- und Brienzersees verwendet (*C. balleus schinzii alpinus*, siehe Kapitel 7.10.2).

7.10.3.1.2 Ökologie

Tabelle 7.10.3.1.2: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale der Populationen des Balchen (*C. alpinus*) aus dem Thuner- und Brienzensee.

	Thunersee	Brienzensee
Vorkommen	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	Ja, im Seesystem	
Lebensraum (Herbst)	bevorzugt benthisch	
Nahrungsspektrum	v.a. benthische Invertebraten, teilweise Zooplankton	
Laichzeit	zweite Dezemberhälfte	
Laichhabitat	1 bis 10 m Tiefe, seltener auch tiefer	

Vorkommen

Der Balchen (*C. alpinus*) kommt natürlicherweise nur im Thuner- und im Brienzensee vor. Er ist somit endemisch in diesem Seensystem.

Lebensraum

Über den Lebensraum des Balchen liegen kaum verlässliche Daten vor. Standardisierte Befischungen im Herbst deuten darauf hin, dass der Balchen in dieser Jahreszeit bevorzugt in Tiefen bis 10 m vorkommt (Vonlanthen et al. 2015; Doenz et al. 2018). Die Art wurde mehrheitlich in Bodennähe in benthischen Habitaten gefangen. Je nach Nahrungsverfügbarkeit nutzt die Art auch die pelagischen Habitate eines Sees.

Nahrungsspektrum

Auch über die Ernährung des Balchen ist wenig bekannt, da in allen bisherigen Untersuchungen die Erkenntnis, dass drei Balchenarten (Balchen (*C. alpinus*), Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) und Brienzler Kleinbalchen (*C. brienzi*) im Thuner- und Brienzensee vorkommen, noch nicht vorhanden war und somit nicht zwischen diesen Arten unterschieden wurde. Bekannt ist, dass sich diese Fischarten von benthischen Wirbellosen und zumindest zeitweise, je nach Alter der Individuen und Verfügbarkeit im See, auch von Zooplankton ernähren (Maurer & Guthruf 2005; Müller et al. 2007; Selz 2008; Hudson et al. 2011; Ingram et al. 2012). Da *C. alpinus* gegenüber *C. steinmanni* und *C. brienzi* über weniger und zumindest im Brienzensee (im Vergleich zu *C. brienzi*) auch kürzere Kiemenreusendornen besitzt, ist grundsätzlich davon auszugehen, dass sich die Arten in ihren Nahrungsgewohnheiten unterscheiden (Lundsgaard-Hansen et al. 2013; Rösch et al. 2013). So wird vermutet, dass sich *C. alpinus* sich eher benthisch ernährt, während die beiden anderen Arten pelagische Nahrung bevorzugen. Diese Hypothese muss jedoch noch durch Mageninhaltsanalysen abgesichert werden.

Fortpflanzung

Der Balchen (*C. alpinus*) laicht ab der zweiten Dezemberhälfte, im Brienzensee etwas früher als im Thunersee (Fatio 1890; Bittner 2009; Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020). Die Fortpflanzung erfolgt hauptsächlich in 1 bis 2 m Tiefe. Einige Tiere laichen auch in Tiefen bis zu 10 m, sehr selten bis zu 30 m. Im Thunersee überlappen sich die Laichzeit und die Laichtiefe stark mit derjenigen von Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*), Felchen (*C. fatioi*) und Albock (*C. acrinus*). Im Brienzensee scheinen sich die Laichzeiten und -habitate von Balchen, Brienzler Kleinbalchen und Felchen stark zu überlappen.

7.10.3.1.3 Morphologische & meristische Merkmale

Tabelle 7.10.3.1.3: Auflistung der wichtigsten morphologischen und meristischen Merkmale der Populationen des Balchen (*C. alpinus*) aus dem Thuner- und Brienzensee.

	Thunersee	Brienzensee	Seensystem
Länge im Alter von 3 Jahren [mm]¹	321 (n=8)	273 (n=4)	
Maul	unterständig		
Körper	gross, hochrückig		
Kopf	klein		
Augen	klein		
Flossenpigmentierung	stark		
Farbgebung Körper	grünlich-blau		
Verwechslung	Steinmanns Balchen, Albock	Brienzler Kleinbalchen, Felchen	
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	25-34; 30 ² (n=21)	26-30; 28 ² (n=9)	25-34; 29 ¹ (n=30)
Länge der längsten KRD (LLK) [% der Kopfgröße]	12.3±1.1 (n=21)	10.8±0.7 (n=9)	11.9±1.2 (n=30)

¹Mittelwert

²Modalwert

Wachstum

Der Balchen weist ein sehr schnelles Wachstum auf (Müller et al. 2007; Bittner et al. unveröffentlicht). Der Balchen gilt als die grösste Felchenart der beiden Seen. Er kann eine maximale Länge von ca. 65 cm erreichen und über 10 Jahre alt werden. Der Balchen (*C. alpinus*) hat mit drei Jahren im Thunersee eine mittlere Länge (Totallänge) von 321 mm und im Brienzensee von 273 mm (Tabelle 7.10.3.1.3) (Selz et al. 2020). Die mittleren Längen der Balchen sind im Thunersee vergleichbar mit denen der Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*). Im Vergleich zu den anderen Arten, einschliesslich dem Albock (*C. acrinus*), ist er mit drei Jahren grösser. Somit ist klar, dass der Balchen zusammen mit dem Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) über das schnellste Wachstum der Felchen im Thunersee verfügt und über das schnellste Wachstum aller Felchenarten im Brienzensee. Der Stichprobenumfang, auf dem diese Feststellungen beruhen, ist jedoch begrenzt.

Gestalt

Der Balchen ist unter anderem an seinem grossen, hochrückigen Körper zu erkennen. Der Kopf ist im Verhältnis zur Körperlänge klein. Der Oberkiefer ist schmal, das Maul unterständig. Die Spitze der Schnauze ist oft stumpf. Die Augen des Balchen sind im Verhältnis zur Körperlänge oder Kopfgröße klein.

Färbung

Die Pigmentierung der Flossen und des Körpers ist beim Balchen stark ausgeprägt. Oberhalb der Seitenlinie ist die Färbung des Balchen blaugrün. Der Balchen hat ausserdem, wie alle Felchenarten, einen silbrigen Glanz.

Kiemenreusendornen

Wie aus Tabelle 13 ersichtlich, besitzt der Balchen (*C. alpinus*) zwischen 25 und 34 Kiemenreusendornen (KRD; Modalwert 29) (Selz et al. 2020). Die Länge der längsten Kiemenreusendornen (LLK) liegt im Mittel bei 11.9 % der gemessenen Kopfgröße (KL). Die Anzahl der KRD sowie der LLK sind für die Populationen beider Seen vergleichbar.

Artabgrenzung Thunersee

Der Balchen (*C. alpinus*) ist dem Steinmann Balchen (*C. steinmanni*) und dem Albock (*C. acrinasus*) sehr ähnlich. Bei diesen Arten ist für die Populationen des Thunersees eine Artabgrenzung anhand des Wachstums oder meristischer resp. morphologischer Merkmale schwierig, wenn auch theoretisch möglich. Der Bestimmungsschlüssel stösst hier jedoch an die Grenzen des Machbaren. Es wird daher empfohlen, die drei Arten mit genetischen Methoden voneinander abzugrenzen. Wobei auch die Genetik die Arten nicht in allen Fällen eindeutig unterscheiden kann, bzw. vermutlich Hybride zwischen den Arten existieren.

Artabgrenzung Brienzensee

Der Balchen (*C. alpinus*) gleicht dem Brienzler Kleinbalchen (*C. brienzii*) und dem Felchen (*C. fatioi*). Bei diesen Arten ist eine Unterscheidung allein aufgrund des Wachstums nicht möglich. Der Balchen kann allerdings durch die Anzahl KRD von den beiden anderen Arten unterschieden werden. Der Balchen hat weniger KRD (26–30, Modalwert 28) als der Felchen (32–40, Modalwert 35) und der Brienzler Kleinbalchen (32–39, Modalwert 37). Überschneidungen sind aber auch bei den Kiemenreusendornen nicht auszuschliessen.

7.10.3.1.4 Gefährdungsstatus

Der Balchen (*C. alpinus*) ist sowohl im Thuner- als auch im Brienzensee selten (Vonlanthen et al. 2012; Doenz et al. 2018). Auch in den Fängen der Berufsfischer ist der Balchen selten. Wie hoch der Befischungsdruck auf den Balchen ist, kann nicht beurteilt werden. Die fischereiliche Bedeutung des Balchen ist jedoch als gering einzustufen. Aufgrund der kleinen Populationsgrösse ist der Balchen anfällig auf lokale Veränderungen der Umweltbedingungen. Zudem können negative Auswirkungen durch die Fischerei und die Bewirtschaftung (Besatz) nicht ausgeschlossen werden. Der Gefährdungsstatus des Balchen (*C. alpinus*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

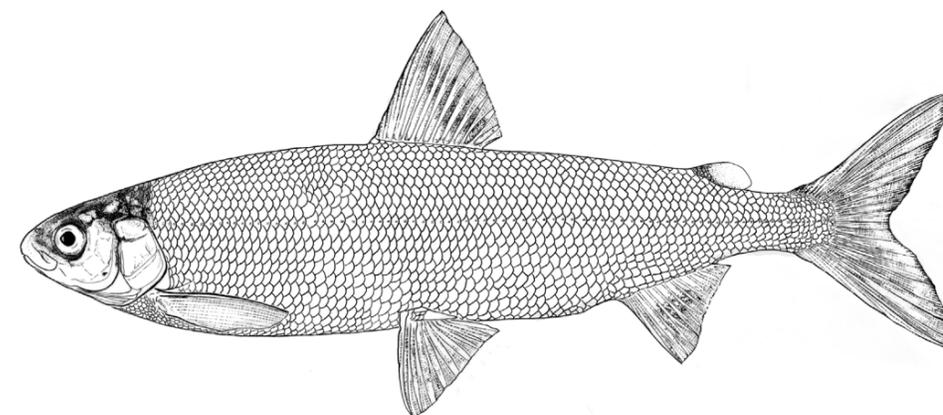
**Einschätzung Gefährdungsstatus
gefährdet (VU)****7.10.3.2 Brienzlig (*Coregonus albellus*, Fatio 1890)**

Abb. 7.10.3.2: Oben: Ein Brienzlig, wie er im Thunersee gefangen werden kann. Unten: Wissenschaftliche Zeichnung eines Brienzlig aus dem Thunersee.

7.10.3.2.1 Etymologie

Der umgangssprachliche Name Brienzlig ist schon seit vielen Jahren gebräuchlich und geht wahrscheinlich auf den Namen der Stadt Brienz und des Brienzersees zurück. Historisch gesehen wurde der Fisch auch Weissfelchen, Albele oder Albuli genannt. In Anlehnung an die sehr lange Laichzeit mit zwei Hauptlaichzeiten, einmal im Spätsommer und im Spätwinter, wird der Fisch heute als Sommer- oder Winterbrienzlig bezeichnet.

7.10.3.2.2 Ökologie

Tabelle 7.10.3.2.2: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale der Populationen des Brienzlig (*C. albellus*) aus dem Thuner- und Brienzensee.

	Thunersee	Brienzensee
Vorkommen	Ja	Ja
Einheimisch	Ja	Ja
Endemisch	Ja	Ja
Lebensraum (Herbst)	pelagisch; von 10 bis 70 m / benthisch; ab 5-10 m bis max. Seetiefe (n=198)	
Nahrungsspektrum	hauptsächlich Zooplankton, teilweise auch benthische Nahrung	
Laichzeit	sehr breit, von August bis März	
Laichhabitat	30-210 m (max. Seetiefe)	50-250 m (max. Seetiefe)

Vorkommen

Der Brienzlig kommt natürlicherweise im Thuner- und im Brienzensee vor (Doenz et al. 2018). Interessanterweise wurden jedoch seit 2005 einige Individuen, die genetisch dem Brienzlig zugeordnet werden konnten, im Bielersee gefangen (Bittner 2009; Selz et al. 2020). Diese Fische können auch morphologisch *C. albellus* zugeordnet werden (Selz et al. 2020). Wie beim Kropfer (*C. profundus*), der ebenfalls im Bielersee genetisch und morphologisch nachgewiesen wurde, wird vermutet, dass der Brienzlig natürlicherweise über die Aare in den Bielersee gelangt ist, die erst seit 1887 im Zuge der Juragewässerkorrektion in den Bielersee mündet.

Lebensraum

Über den Lebensraum des Brienzlig liegen kaum verlässliche Daten vor. Aus Befischungen im Herbst geht hervor, dass sich der Brienzlig in dieser Zeit über die gesamte Seetiefe bis in die obersten Meter vorkommt (Vonlanthen & Periat 2013; Vonlanthen et al. 2015; Doenz et al. 2018). Er kommt in beiden Seen in sehr grossen Tiefen vor.

Nahrungsspektrum

Rufli (1979) beschreibt das Nahrungsspektrum der Brienzlige aus dem Thunersee als überwiegend pelagisch, merkt allerdings an, dass – im Gegensatz zu den Untersuchungen von (Steinmann 1950) – die Brienzlige Ende der 1970er Jahre vermehrt auch benthische Nahrung aufnahmen. Eine neuere Untersuchung des Mageninhaltes aller Brienzseefelchen, bei der nicht zwischen den einzelnen Arten unterschieden wurde, stützt diese Hypothese (Maurer & Guthruf 2003). Bei dieser Untersuchung wurde die Anzahl KRD der untersuchten Fische erfasst. Felchen mit vielen KRD (> 38), bei denen es sich hauptsächlich um Brienzlige handelt, ernähren sich gemäss den Daten hauptsächlich von Zooplankton, verschmähen aber auch benthische Nahrung nicht.

Fortpflanzung

Der Brienzlig hat eine sehr ausgedehnte Laichzeit. Es können zwei Hauptlaichzeiten unterschieden werden (Bittner 2009; Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020). Der lokal bekannte Sommerbrienzlig laicht hauptsächlich zwischen August und Oktober. Der als Winterbrienzlig bezeichnete Felchen laicht zwischen Dezember und März. Eine Trennung in zwei Arten, wie von Kottelat (1997) vorgeschlagen, ist aufgrund der genetischen Untersuchungen nicht angezeigt. Das Laichhabitat variiert über die gesamte Laichzeit und reicht im Thuner- und Brienzensee von 30 m bzw. 50 m bis in die maximale Seetiefe.

7.10.3.2.3 Morphologische & meristische Merkmale

Tabelle 7.10.3.2.3: Auflistung der wichtigsten morphologischen und meristischen Merkmale der Populationen des Brienzlig (*C. albellus*) aus dem Thuner- und Brienzensee.

	Thunersee	Brienzensee	Seensystem
Länge im Alter von 3 Jahren [mm]	258±1 (n=9)	152±8 (n=14)	
Maul	endständig		
Körper	langgestreckt, schlank		
Kopf	gross		
Augen	gross		
Pigmentierung Flossen	wenig ausgeprägt		
Farbgebung Körper	blassrosa bis blassbraun	blassbraun bis blasshellgrün	
Verwechslung	Kropfer, Felchen	-	
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	32-44; 38 ¹ (n=34)	35-42; 40 ¹ (n=32)	32-44; 38 ¹ (n=66)
Länge der längsten KRD (LLK) [% KL]	17.2±1.5 (n=34)	18.2±1.5 (n=32)	17.7±1.6 (n=66)

¹Modalwert

Wachstum

Der Brienzlig (*C. albellus*) weist eine langsame Wachstumsrate auf, die im Brienzensee geringer ist als im Thunersee. Im Brienzensee ist das Wachstum zudem geringer als bei allen anderen Felchenarten (Tabelle 7.10.3.2.3) (Selz et al. 2020). Der Brienzlig aus dem Thunersee hat eine vergleichbare Wachstumsrate wie der Kropfer (*C. profundus*) und der Tiefenalbock (*C. fatioi*).

Gestalt

Der Körper des Brienzlig ist langgestreckt und schlank (Selz et al. 2020). Der Kopf ist im Verhältnis zur Körperlänge gross. Das Maul ist in der Regel endständig, selten etwas unterständig. Die Augen sind im Verhältnis zur Körper- bzw. Kopflänge gross, vor allem im Brienzensee.

Färbung

Die Pigmentierung der Flossen und des Körpers ist beim Brienzlig wenig ausgeprägt (Selz et al. 2020). So weisen die Schuppen am Rand oder an der Grenze zur nächsten Schuppe keine oder nur wenige pigmentierte Punkte auf. Auf dem Dorsum (Körperoberseite) finden sich beim Brienzlig des Brienzensee grössere pigmentierte Punkte. Diese sind bei den Brienzlig des Thunersees nicht vorhanden. Oberhalb der Seitenlinie ist die Färbung der Brienzlige vom Thunersee blassrosa bis blassbraun. Am Brienzensee reicht die Färbung von blassbraun bis blasshellgrün. Unterhalb der Seitenlinie ist der Brienzlig wie alle Felchenarten silbrig glänzend.

Kiemenreusendornen

Der Brienzlig hat in der Regel zwischen 32 und 44 KRD (Modalwert 38) (Selz et al. 2020). Die LLK beträgt im Mittel 17.7 % der gemessenen Kopflänge. Die Anzahl KRD und die LLK sind in den Populationen der beiden Seen vergleichbar.

Artabgrenzung Thunersee

Im Thunersee ist eine Unterscheidung aufgrund der Wachstumsdaten nicht möglich. Das Wachstum des Brienzlig ist mit demjenigen des Tiefenalbock (*C. fatioides*) und des Kropfer (*C. profundus*) vergleichbar. Zur Unterscheidung sind weitere Merkmale erforderlich. Der Brienzlig hat viele KRD (32–44, Modalwert 38), die im Vergleich zu den anderen Felchenarten lang sind ($17.7 \pm 1.6\%$ KL). Um den Brienzlig vom Kropfer zu unterscheiden, kann die Anzahl KRD (15–27; Modalwert 21) verwendet werden. Im Vergleich zum Tiefenalbock hat der Brienzlig eine andere Färbung (hell-/dunkelgrün-helloliv vs. blassrosa bis blassbraun) und die Pigmentierung der Schuppen und des Dorsums ist beim Felchen stärker ausgeprägt.

Artabgrenzung Brienzsee

Am Brienzsee kann der Brienzlig aufgrund seines Wachstums von allen anderen Felchenarten unterschieden werden.

7.10.3.2.4 Gefährdungsstatus

Der Brienzlig (*C. albellus*) kommt im Thuner- und im Brienzsee häufig vor. Neben den Populationen dieser beiden Seen kommt der Brienzlig auch im Bielersee vor. Die Bestimmung des Gefährdungsstatus beschränkt sich auf die Populationen im Thuner- und Brienzsee. Für die Fischerei spielt er aufgrund seines geringen Wachstums eine untergeordnete Rolle (Kirchhofer & Breitenstein 2004; Steinmann 1950), insbesondere im Brienzsee, wo der Brienzlig kaum befischt wird. Somit scheint der Brienzlig durch die Fischerei wenig gefährdet. Einschränkend muss jedoch angemerkt werden, dass der Brienzlig geographisch in einem begrenzten Gebiet vorkommt. Zudem bevorzugt er die tieferen Bereiche des Sees und pflanzt sich teilweise im Sommer fort. Die Art ist daher stark von den Umweltbedingungen in diesen Habitaten abhängig. Der Gefährdungsstatus des Brienzlig (*C. albellus*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

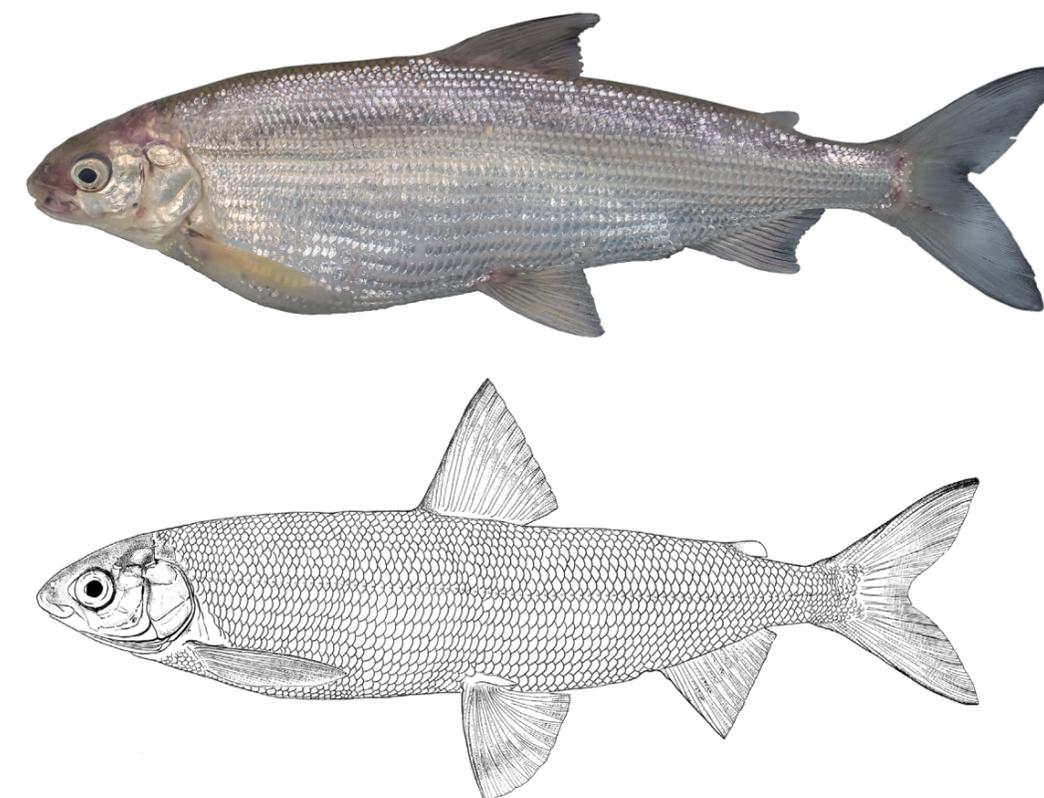
Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)**7.10.3.3 Kropfer (*Coregonus profundus*, Selz et. al 2020)**

Abb. 7.10.3.3: Oben: Ein Kropfer, wie er im Thunersee gefangen werden kann. Unten: Wissenschaftliche Darstellung eines Kropfers.

7.10.3.3.1 Etymologie

Der umgangssprachliche Name Kropfer, auch Kröpfli oder Kropflein, wird schon von Fatio (1885) verwendet und könnte möglicherweise mit der Krankheit Struma (Kropf), einer Vergrösserung der Schilddrüse, in Zusammenhang stehen. Dabei bildet sich bei Jodmangel ein Knoten am Hals, der «Kropf» genannt wird. Felchen, die in grösseren Tiefen gefangen werden, haben ebenfalls einen «Kropf». Dieser entsteht jedoch durch die Ausdehnung der Schwimmblase beim Hochziehen aus der Tiefe.

7.10.3.3.2 Ökologie

Tabelle 7.10.3.3.2: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale des Kropfer (*C. profundus*) aus dem Thunersee.

	Thunersee	Brienzersee
Vorkommen	Ja	Nein
Einheimisch	Ja	
Endemisch	Ja	
Lebensraum (Herbst)	pelagisch 15-45 m (n=3); benthisch 45-210 m (max. Seetiefe; n=15)	
Nahrungsspektrum	benthische Nahrung	
Laichzeit	lang, von August bis Dezember	
Laichhabitat	30-150 m	

Vorkommen

Der Kropfer kommt natürlicherweise im Thunersee vor (Doenz et al. 2018). Im Jahr 2016 wurde jedoch ein einzelner Kropfer im Bielersee vom Berufsfischer Stefan Dasen gefangen (Selz et al. 2020). Dieses geschlechtsreife Individuum konnte genetisch und morphologisch dem Kropfer zugeordnet werden. Wie beim Brienzlig (*C. albellus*) wird vermutet, dass der Kropfer auf natürlichem Weg über die Aare, die erst seit 1887 in den Bielersee mündet, dorthin kam. Jedoch könnte es auch sein, dass der Fisch durch den Menschen verschleppt wurde. Inwieweit die Art im Bielersee überleben und sich fortpflanzen kann, ist nicht bekannt.

Lebensraum

Über den Lebensraum des Kropfers liegen nur wenige verlässliche Daten vor. Standardisierte Befischungen im Herbst zeigen, dass der Kropfer in dieser Zeit in benthischen Habitaten zwischen 30 und 210 m (max. Seetiefe) vorkommt (Vonlanthen & Periat 2013; Vonlanthen et al. 2015). Einschränkung muss jedoch gesagt werden, dass sich der Kropfer in dieser Zeit auch fortpflanzt und es sich somit teilweise um sein Laichhabitat handelt. Bei den standardisierten Befischungen wurde nicht zwischen geschlechtsreifen adulten und nicht-geschlechtsreifen juvenilen Fischen unterschieden. Auch in den pelagischen Habitaten zwischen 15 und 45 m konnten einige Kropfer gefangen werden (Doenz et al. 2018). Grundsätzlich ist aufgrund des Nahrungsspektrums davon auszugehen, dass sich der Kropfer vor allem in der Nähe des Seebodens und in Tiefen unterhalb von 30 m aufhält.

Nahrungsspektrum

Der Kropfer ernährt sich ausschliesslich benthisch (Rufli 1979; Selz 2008; Hudson et al. 2011; Ingram et al. 2012). Neben verschiedenen benthischen Wirbellosen fressen Kropfer auch die Eier anderer Fischarten (Rufli 1979; Bittner 2009).

Fortpflanzung

Die Laichzeit des Kropfers dauert von August bis Dezember und ist damit vergleichsweise lang (Bittner 2009; Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020). Die Hauptlaichzeit liegt je nach Jahr zwischen Ende August und Anfang Oktober. Das Laichhabitat des Kropfers variiert während der Laichzeit und liegt zwischen 30 bis 150 m Tiefe.

7.10.3.3.3 Morphologische & meristische Merkmale

Tabelle 7.10.3.3.3: Auflistung der wichtigsten morphologischen und meristischen Merkmale der Population des Kropfers (*C. profundus*) aus dem Thunersee.

	Thunersee	Brienzersee	Seensystem
Länge im Alter von 3 Jahren [mm]	263±16 (n=11)		
Maul	stark unterständig		
Körper	langgestreckt, schlank		
Kopf	lang		
Augen	gross		
Pigmentierung Flossen	moderat		
Farbgebung Körper	blassorangebraun		
Verwechslung			
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	15-27; 21 ¹ (n=28)		
Länge der längsten KRD (LLK) [% KL]	10.1±1.2 (n=28)		

¹Modalwert

Wachstum

Der Kropfer (*C. profundus*) weist eine geringe Wachstumsrate auf und erreicht im Alter von drei Jahren eine mittlere Länge von 263 ± 16 mm (Tabelle 7.10.3.3.3) (Selz et al. 2020). Damit hat er eine vergleichbare Wachstumsrate wie der Brienzlig (*C. albellus*) und der Tiefenalbock (*C. fatioi*) aus dem Thunersee.

Gestalt

Der Körper des Kropfers ist langgestreckt und schlank (Selz et al. 2020). Der Kopf ist im Verhältnis zur Körperlänge lang. Das Maul ist meist stark unterständig und nur ganz selten endständig. Die Augen sind relativ gross.

Färbung

Die Pigmentierung der Flossen und des Körpers ist beim Kropfer mässig ausgeprägt (Selz et al. 2020). Oberhalb der Seitenlinie ist die Färbung blassorangebraun. Sehr selten kann das blass Orangebraun in ein helles Grün übergehen. Unterhalb der Seitenlinie hat der Kropfer wie alle Felchen einen silbrigen Glanz.

Kiemenreusendornen

Der Kropfer hat zwischen 15 und 27 KRD (Modalwert 21) (Selz et al. 2020). Die LLK beträgt im Mittel 10.1 % der gemessenen Kopflänge.

Artabgrenzung

Der Kropfer besitzt sehr wenige Kiemenreusendornen (15–27, Modalwert 21), die im Vergleich zu den anderen Felchenarten auch sehr kurz sind (10.1 ± 1.2% KL). Mit diesen Merkmalen kann der Kropfer im Thunersee von allen anderen Arten ausser dem Balchen (*C. alpinus*) unterschieden werden. Die geringe Wachstumsrate des Kropfers erlaubt es, ihn anhand der Körperlänge nach drei Jahren vom Balchen zu unterscheiden.

7.10.3.3.4 Gefährdungsstatus

Der Kropfer (*C. profundus*) kommt als eigenständige Population nur im Thunersee vor (bisher nur Einzelfunde im Bielersee) und seine Populationsdichte ist im Vergleich zu anderen Felchenarten im See eher gering (Kirchhofer & Breitenstein 2004; Doenz et al. 2018). Auch in den Fängen der Berufsfischer findet sich der Kropfer selten. Da der Kropfer ausschliesslich im Thunersee vorkommt, sommerlaichend ist und in der Tiefe des Sees lebt, ist er besonders anfällig auf lokale Veränderungen der Umweltbedingungen. Der Gefährdungsstatus des Kropfers (*C. profundus*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

**Einschätzung Gefährdungsstatus
gefährdet (VU)**

7.10.3.4 Steinmanns Balchen (*Coregonus steinmanni*, Selz et. al 2020)

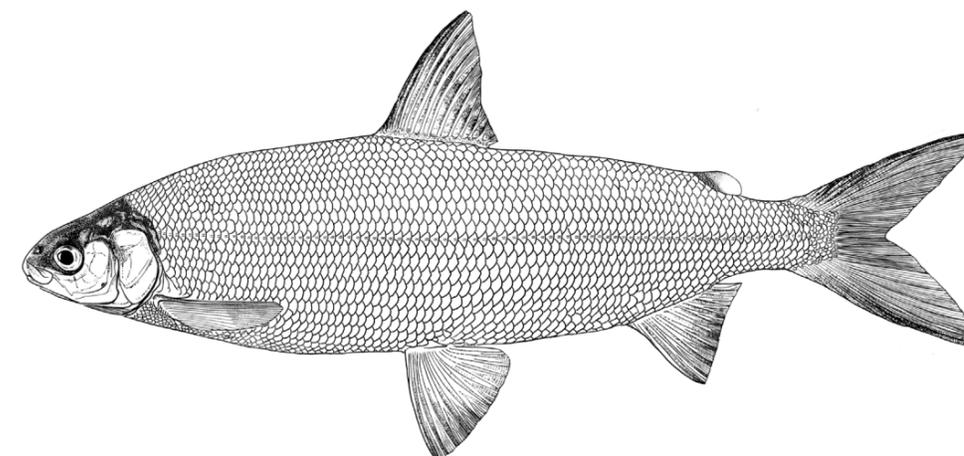


Abb. 7.10.3.4: Oben: Bild eines Steinmanns Balchen, der so im Thunersee gefangen werden kann. Unten: Wissenschaftliche Zeichnung eines Steinmann Balchen aus dem Thunersee.

7.10.3.4.1 Etymologie

Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) wurde nach dem Gymnasiallehrer und Forscher Paul Steinmann benannt, einem Schweizer Zoologen, der das bis heute umfassendste Kompendium über die Schweizer Felchen verfasst und im Laufe seines Lebens eine grosse Sammlung konservierter Exemplare von Schweizer, aber auch europäischen Fischen angelegt hat (Steinmann 1950). Diese Sammlung und seine Arbeit an der Revision der Schweizer Felchen waren zusammen mit den Arbeiten von Fatjo (1890) entscheidend für die Beschreibung der Felchenvielfalt in der Schweiz kurz vor oder zu Beginn der starken anthropogenen Eutrophierung vieler Schweizer Seen, die zu einem Zusammenbruch der Populationen, einer Umkehrung der Artbildung und zum Aussterben der Schweizer Felchen führte (Vonlanthen et al. 2012). So befinden sich die einzigen existierenden Exemplare einer heute ausgestorbenen Felchenart, *C. gutturosus* Gmelin 1818, nur in der Sammlung von Paul Steinmann.

7.10.3.4.2 Ökologie

Tabelle 7.10.3.4.2: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale des Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) aus dem Thunersee.

	Thunersee	Brienzersee
Vorkommen	Ja	Nein
Einheimisch	Ja	
Endemisch	Ja	
Lebensraum (Herbst)	benthisch; 76m (n=1); pelagisch 8 m (n=1)	
Nahrungsspektrum	benthisch und pelagisch	
Laichzeit	Ende Dezember	
Laichhabitat	10-120 m	

Vorkommen

Der Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) kommt natürlicherweise nur im Thunersee vor. Er ist somit eine endemische Art des Thunersees.

Lebensraum

Über den Lebensraum des Steinmanns Balchens liegen kaum verlässliche Daten vor. Ergebnisse von standardisierten Befischungen im Herbst zeigen, dass sich Steinmanns Balchen im Gegensatz zum Balchen (*C. alpinus*) auch in tieferen Schichten des Sees aufhält (Doenz et al. 2018; Vonlanthen et al. 2015). So hält sich der Steinmanns Balchen nicht nur in den oberen Schichten der benthischen (ufernähe respektive Halde) und pelagischen Habitate des Thunersees (bis 10 m) auf, sondern auch in Tiefen von 100 bis 150 m.

Nahrungsspektrum

Die Nahrung des Steinmanns Balchen wurde nicht spezifisch untersucht, da in allen bisherigen Studien nicht zwischen Balchen (*C. alpinus*) und Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) unterschieden wurde. Von Fischen dieser beiden Arten ist bekannt, dass sie sich hauptsächlich von benthischen Wirbellosen und je nach Alter der Individuen und Verfügbarkeit im See zumindest teilweise auch von Zooplankton ernähren (Maurer & Guthruf 2005; Müller et al. 2007; Selz 2008; Hudson et al. 2011; Ingram et al. 2012). Da *C. alpinus* im Vergleich zu *C. steinmanni* weniger Kiemenreusendornen besitzt, ist es grundsätzlich möglich, dass sich die beiden Arten in ihrer Nahrung unterscheiden (Lundsgaard-Hansen et al. 2013; Rösch et al. 2013). So könnte sich *C. alpinus* eher benthisch, *C. steinmanni* dagegen eher pelagisch ernähren.

Fortpflanzung

Der Steinmanns Balchen hat eine kurze Laichzeit, die gegen Ende Dezember stattfindet (Bittner 2009; Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020). Er laicht in Tiefen von etwa 10 von 120 m. Die Laichzeit des Steinmanns Balchen überlappt mit der des Balchens (*C. alpinus*), des Albocks (*C. acrinus*) und des Tiefenalbock (*C. fatioides*). Die Laichtiefe überlappt insbesondere mit der des Tiefenalbocks.

7.10.3.4.3 Morphologische & meristische Merkmale

Tabelle 7.10.3.4.3: Auflistung der wichtigsten morphologischen und meristischen Merkmale der Population des Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) aus dem Thunersee.

	Thunersee	Brienzersee	Seensystem
Länge im Alter von 3 Jahren [mm]	328±23 (n=11)		
Maul	unterständig		
Körper	gross, hochrückig		
Kopf	klein		
Augen	klein		
Pigmentierung Flossen	relativ stark		
Farbgebung Körper	grünlich-blau		
Verwechslung	Balchen, Albock		
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	30-35; 31 ¹ (n=12)		
Länge der längsten KRD (LLK) [% KL]	12.1±1.5 (n=12)		

¹Modalwert

Wachstum

Der Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) zeigt ein schnelles Wachstum (Selz et al. 2020). Zusammen mit dem Balchen (*C. alpinus*) ist er die grösste Felchenart im Thunersee. Der Steinmanns Balchen hat mit drei Jahren eine mittlere Länge (Totallänge) von 328 mm (Tabelle 7.10.3.4.3).

Gestalt

Der Steinmanns Balchen ist unter anderem an seinem grossen, hochrückigen Körper zu erkennen (Selz et al. 2020). Der Kopf ist im Verhältnis zur Körperlänge klein. Das Maul ist dünn, kurz und unterständig. Die Augen des Steinmanns Balchen sind im Verhältnis zur Körper- oder Kopflänge klein.

Färbung

Die Pigmentierung der Flossen und des Körpers ist beim Balchen relativ stark ausgeprägt (Selz et al. 2020). Oberhalb der Seitenlinie ist die Färbung des Steinmanns Balchen grünlich-blau. Diese Färbung variiert von hell bis dunkel.

Kiemenreusendornen

Der Steinmanns Balchen hat zwischen 30 und 35 Kiemenreusendornen (KRD; Modalwert 31) (Selz et al. 2020). Die Länge der längsten Kiemenreusendornen (LLK) beträgt im Mittel 12.1 % der gemessenen Kopflänge (KL) und ist damit eher kurz. Damit liegt der Steinmanns Balchen im Mittelfeld aller Felchenarten des Thunersees.

Artabgrenzung

Der Steinmann's Balchen (*C. steinmanni*) ist dem Balchen (*C. alpinus*) und dem Albock (*C. acrinus*) sehr ähnlich. Bei diesen Arten ist für die Populationen des Thunersees eine Abgrenzung anhand des Wachstums oder meristischer bzw. morphologischer Merkmale schwierig, wenn auch theoretisch möglich (vgl. Kapitel 3.4.3). Der Bestimmungsschlüssel stösst hier jedoch an seine Grenzen. Es wird empfohlen, die drei Arten mit genetischen Methoden voneinander abzugrenzen. Wobei auch die Genetik die Arten nicht immer unterscheiden kann, bzw. es vermutlich Hybride zwischen den Arten gibt.

7.10.3.4.4 Gefährdungsstatus

Der Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) kommt nur im Thunersee vor und seine Populationsdichte ist im Vergleich zu anderen Felchenarten im See gering (Doenz et al. 2018). Da der Steinmanns Balchen nur im Thunersee vorkommt, ist er sehr anfällig auf lokale Veränderungen der Umweltbedingungen. Darüber hinaus kann er durch die fischereiliche Bewirtschaftung (Laichfischfang und Aufzucht), insbesondere durch künstliche Hybridisierung aufgrund von Kreuzungen zwischen den Arten, negativ beeinflusst werden. Der Gefährdungsstatus des Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.10.3.5 Brienzer Kleinbalchen (*Coregonus brienzi*, Selz et. al 2020)

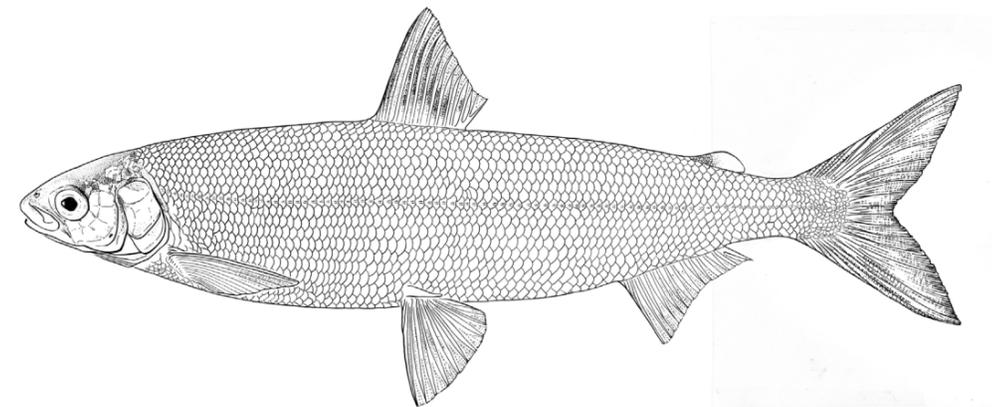


Abb. 7.10.3.5: Oben: Bild eines Brienzer Kleinbalchen, der so im Thunersee gefangen werden kann. Unten: Wissenschaftliche Zeichnung eines Brienzer Kleinbalchen aus dem Thunersee. Der Fisch gleicht dem Brienzer Kleinbalchen.

7.10.3.5.1 Etymologie

Genetische Analysen von De-Kayne et al. (2022) haben gezeigt, dass sowohl im Thuner- als auch im Brienzensee nicht nur eine benthivore Felchenart (Balchen, *C. alpinus*), sondern jeweils in jedem See auch eine zweite Art vorkommt. Im Thunersee ist dies der Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) und im Brienzensee der Brienzer Kleinbalchen (*C. brienzi*). Der Name wurde von Selz et al. (2020) vorgeschlagen, um zu verdeutlichen, dass es sich hier um eine benthivore Felchenart handelt, die aber im Vergleich zum Balchen eher kleinwüchsig ist.

7.10.3.5.2 Ökologie

Tabelle 7.10.3.5.2: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale des Brienzer Kleinbalchen (*C. brienzi*) aus dem Brienzensee.

	Thunersee	Brienzensee
Vorkommen	Nein	Ja
Einheimisch		Ja
Endemisch		Ja
Lebensraum (Herbst)		pelagisch, 30 m Seetiefe (n=1)
Nahrungsspektrum		benthisch und pelagisch
Laichzeit		Ende Dezember
Laichhabitat		10-60 m

Vorkommen

Der Brienzer Kleinbalchen (*C. brienzi*) kommt natürlicherweise nur im Brienzensee vor und unterscheidet sich genetisch von Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) aus dem Thunersee (De-Kayne et al. 2022), zudem er zuerst zugeordnet wurde (Doenz et al. 2018). Er ist somit eine endemische Art des Brienzensees.

Lebensraum

Über den Lebensraum des Brienzer Kleinbalchen liegen kaum verlässliche Daten vor. Ergebnisse von standardisierten Befischungen im Herbst zeigen, dass sich der Brienzer Kleinbalchen, im Gegensatz zum Balchen (*C. alpinus*), nur im pelagial aufhält (Vonlanthen & Periat 2013; Doenz et al. 2018). So wurde ein Individuum auf 30 m Tiefe im pelagial gefangen.

Nahrungsspektrum

Die Nahrungsgewohnheiten des Brienzer Kleinbalchen sind nicht untersucht, da in allen bisherigen Studien nicht zwischen *C. alpinus* und *C. brienzi* unterschieden wurde. Bekannt ist, dass sich diese benthivoren Fischarten hauptsächlich von benthischen Invertebraten und je nach Alter der Individuen und Verfügbarkeit im See zumindest zeitweise, auch von Zooplankton ernähren (Maurer & Guthruf 2005; Müller et al. 2007; Selz 2008; Hudson et al. 2011; Ingram et al. 2012). Da *C. alpinus* im Vergleich zu *C. brienzi* weniger und kürzere Kiemenreusendornen besitzt, ist es grundsätzlich möglich, dass sich die Arten in ihren Nahrungsgewohnheiten unterscheiden (Lundsgaard-Hansen et al. 2013; Rösch et al. 2013). So könnte es sein, dass sich *C. alpinus* eher benthisch ernährt, während *C. brienzi* pelagische Nahrung bevorzugt.

Fortpflanzung

Der Brienzer Kleinbalchen hat eine kurze Laichzeit, die gegen Ende Dezember stattfindet (Bittner 2009; Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020). Er laicht in Tiefen von etwa 10 m bis 60 m und selten bis 100 m. Die Laichzeit des Brienzer Kleinbalchen überlappt mit der des Felchen (*C. fatoi*).

7.10.3.5.3 Morphologische & meristische Merkmale

Tabelle 7.10.3.5.3: Auflistung der wichtigsten morphologischen und meristischen Merkmale des Brienzler Kleinbalchen (*C. brienzi*) aus dem Brienzensee.

	Thunersee	Brienzensee	Seensystem
Länge im Alter von 3 Jahren [mm]		254±14 (n=8)	
Maul		unterständig	
Körper		gross, hochrückig	
Kopf		klein	
Augen		klein	
Pigmentierung		relativ stark	
Farbgebung Körper		grünlich-blau	
Verwechslung		Balchen	
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)		32-39; 37 ¹ (n=13)	
Länge der längsten KRD (LLK) [% KL] ²		14.7±1.6 (n=13)	

¹Modalwert

²LLK: in Prozent der Kopflänge (KL).

Wachstum

Der Brienzler Kleinbalchen (*C. brienzi*) weist ein mittleres Wachstum auf (Selz et al. 2020). Mit drei Jahren hat der Brienzler Kleinbalchen eine mittlere Länge (Totallänge) von 254 mm (Tabelle 7.10.3.5.3) und ist damit etwas kleiner als der Balchen (*C. alpinus*) und gleich gross wie der Felchen (*C. fatioides*) im Brienzensee.

Gestalt

Der Brienzler Kleinbalchen ist unter anderem an seinem hochrückigen Körper zu erkennen (Selz et al. 2020). Der Kopf ist im Verhältnis zur Körperlänge klein. Das Maul ist kurz und unterständig. Die Augen des Brienzler Kleinbalchen sind im Verhältnis zur Körper- oder Kopflänge klein.

Färbung

Die Pigmentierung der Flossen und des Körpers ist beim Brienzler Kleinbalchen relativ stark ausgeprägt (Selz et al. 2020). Oberhalb der Seitenlinie ist die Färbung des Brienzler Kleinbalchen grünlich-blau. Diese Färbung variiert von hell bis dunkel. Der Fisch hat zudem einen silbrigen Glanz.

Kiemenreusendornen

Der Brienzler Kleinbalchen weist zwischen 32 und 39 Kiemenreusendornen (KRD; Modalwert 37) auf (Selz et al. 2020). Die Länge der längsten Kiemenreusendornen (LLK) beträgt im Mittel 14.7 % der gemessenen Kopflänge (KL). Damit liegt die Anzahl KRD im oberen Bereich aller Felchenarten des Brienzensees. Die LLK sind relativ lang.

Artabgrenzung

Der Brienzler Kleinbalchen (*C. brienzi*) ähnelt dem Balchen (*C. alpinus*) und dem Felchen (*C. fatioides*). Bei diesen Arten ist eine Unterscheidung allein aufgrund des Wachstums nicht möglich. Der Balchen kann jedoch vom Brienzler Kleinbalchen anhand der Anzahl KRD unterschieden werden. Der Brienzler Kleinbalchen hat mehr KRD (32–39, Modalwert 37) als der Balchen (26–30, Modalwert 28). Eine morphologische Abgrenzung zum Felchen ist nicht möglich.

7.10.3.5.4 Gefährdungsstatus

Der Brienzler Kleinbalchen (*C. brienzi*) kommt nur im Brienzensee vor und seine Populationsdichte ist im Vergleich zu anderen Felchenarten des Sees sehr gering (Doenz et al. 2018). Da der Brienzler Kleinbalchen ausschliesslich im Brienzensee vorkommt, ist er sehr anfällig auf lokale Veränderungen der Umweltbedingungen. Der Gefährdungsstatus des Brienzler Kleinbalchen (*C. brienzi*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.10.3.6 Albock (*Coregonus acrinus*, Selz et. al 2020)

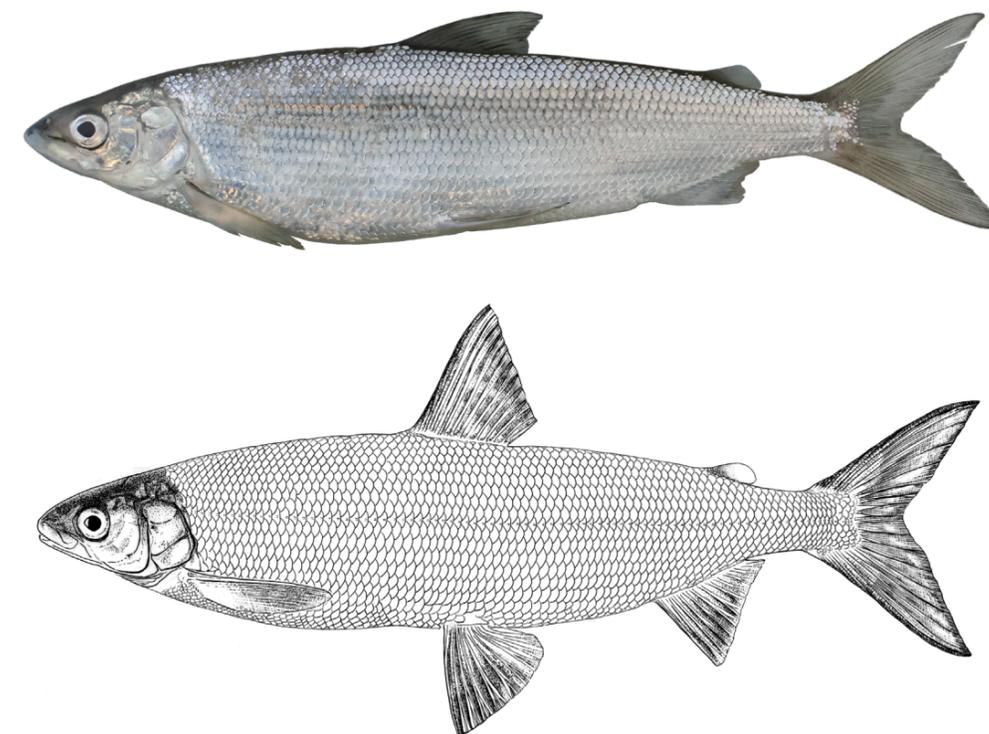


Abb. 7.10.3.6: Oben: Foto eines Albocks, wie er im Thunersee gefangen werden kann. Unten: Wissenschaftliche Zeichnung eines Albocks.

7.10.3.6.1 Etymologie

«Albock» ist seit langem der Name für einen Felchen mit mittlerem Wachstum aus dem Thunersee. Der Name wurde bereits von Fatio (1885) verwendet und ist seit langem umgangssprachlich gebräuchlich. Der lateinische Name *acrinus* setzt sich zusammen aus dem Adjektiv *acri*, das in etwa mit «spitz» übersetzt werden kann, und dem Substantiv *nasus* für Nase. Der Name soll darauf hinweisen, dass der Fisch eine spitze Nase hat, besonders wenn man ihn von der Seite betrachtet.

7.10.3.6.2 Ökologie

Tabelle 7.10.3.6.2: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale des Albocks (*C. acrinus*) aus dem Thunersee.

	Thunersee	Brienzersee
Vorkommen	Ja	Nein
Einheimisch	Ja	
Endemisch	noch nicht abschliessend geklärt	
Lebensraum (Herbst)	Benthisch; 15m (n=1); pelagisch: 10-35 m (n=9)	
Nahrungsspektrum	benthisch und pelagisch	
Laichzeit	Ende Dezember	
Laichhabitat	10-100 m	

Vorkommen

Der Albock (*C. acrinus*) kommt nur im Thunersee vor. Genetische Analysen zeigen, dass der Albock (*C. acrinus*) eine Art mit teilweise allochthonem Ursprung ist, die mit den Felchen des Bodensees und des Thunersees verwandt ist. Hinweise auf diese Situation wurden in mehreren genetischen Studien gefunden (Douglas und Brunner 2002; Douglas et al. 2003; Bittner 2009; Hudson et al. 2011; Hudson et al. 2016; Dönz et al. 2018) und in einer neueren genomischen Studie bestätigt (De-Kayne et al. 2022). Historische Aufzeichnungen erwähnen das Aussetzen von Jungfischen der Bodensee-Endemiten *C. wartmanni* und *C. macrophthalmus* im Thunersee. Morphologisch unterscheidet sich der Albock (*C. acrinus*) von allen Felchenarten des Bodensees (Selz et al. 2020). Ob es sich beim Albock um eine historisch endemische Art des Thunersees mit genetischen Anteilen von Felchen aus dem Bodensee oder um eine Hybridart handelt, die durch Hybridisierung von Felchen aus dem Bodensee und dem Thunersee entstanden ist, kann aufgrund der bisherigen genetischen Untersuchungen nicht abschliessend geklärt werden.

Lebensraum

Über den Lebensraum des Albocks liegen kaum verlässliche Daten vor. Ergebnisse von standardisierten Befischungen im Herbst zeigen, dass sich der Albock zu dieser Zeit vor allem in den oberen Schichten bis ca. 30 m Tiefe im Pelagial aufhält (Vonlanthen et al. 2015; Doenz et al. 2018). Der Albock besiedelt vor allem pelagische Habitate und kommt vereinzelt auch in flacheren benthischen Habitaten vor.

Nahrungsspektrum

Auch über das Nahrungsspektrum liegen keine verlässlichen Informationen vor. Vermutlich nutzt der Albock sowohl benthische als auch pelagische Nahrungsquellen (Selz 2008; Hudson et al. 2011; Ingram et al. 2012). Diese Annahme ist mit Unsicherheiten behaftet, da in den genannten Studien nicht zwischen dem Albock und anderen grossen Felchenarten unterschieden werden konnte. Da der Albock eine hohe Anzahl und lange KRD aufweist, ist grundsätzlich davon auszugehen, dass sich der Albock hauptsächlich von Zooplankton ernährt (Lundsgaard-Hansen et al. 2013; Rösch et al. 2013). Diese Vermutung muss jedoch durch Mageninhaltsuntersuchungen bestätigt werden.

Fortpflanzung

Die Laichzeit ist kurz und findet gegen Ende Dezember statt (Doenz et al. 2018). Er laicht in Tiefen von etwa 10 m bis 100 m. Die Laichzeit des Albocks überschneidet sich mit der Laichzeit des Balchens (*C. alpinus*), des Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) und des Tiefenalbocks (*C. fatioi*) (Selz et al. 2020).

7.10.3.6.3 Morphologische & meristische Merkmale

Tabelle 7.10.3.6.3: Auflistung der wichtigsten morphologischen und meristischen Merkmale der Population des Albocks (*C. acrinus*) aus dem Thunersee.

	Thunersee	Brienzersee	Seensystem
Länge im Alter von 3 Jahren [mm]	304±21 (n=9)		
Maul	unterständig		
Körper	leicht hochrückig		
Kopf	lang		
Augen	klein		
Pigmentierung Flossen	relativ stark		
Farbgebung Körper	grünlich-blau		
Verwechslung	Balchen, Steinmanns Balchen		
Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)	30-40; 36 ¹ (n=26)		
Länge der längsten KRD (LLK) [% KL]²	14.5±1.4 (n=26)		

¹Modalwert

²LLK: in Prozent der Kopflänge (KL).

Wachstum

Der Albock (*C. acrinus*) zeigt ein mittleres bis schnelles Wachstum auf (Selz et al. 2020). Im Alter von drei Jahren hat der Albock eine mittlere Länge (Totallänge) von 304 mm (Tabelle 7.10.3.6.3). Damit ist der Albock grösser als *C. profundus*, *C. fatioi* und *C. albellus*, jedoch kleiner als *C. alpinus* und *C. steinmanni*.

Gestalt

Der Albock ist unter anderem an seinem leicht hochrückigen Körperbau zu erkennen (Selz et al. 2020). Der Kopf ist im Verhältnis zur Körperlänge lang. Das Maul ist unterständig und die Schnauzspitze betont. Die Augen des Albock sind im Verhältnis zur Körper- oder Kopflänge klein.

Färbung

Die Pigmentierung der Flossen und des Körpers ist beim Albock relativ stark ausgeprägt (Selz et al. 2020). Oberhalb der Seitenlinie ist die Färbung des Albocks dunkel blaugrün.

Kiemenreusendornen

Der Albock besitzt zwischen 30 und 40 Kiemenreusendornen (KRD; Modalwert 36, Tabelle 113) (Selz et al. 2020). Die Länge der längsten Kiemenreusendornen (LLK) beträgt im Mittel 14.5 % der gemessenen Kopflänge (KL). Damit liegt die Anzahl KRD im oberen Bereich aller Felchenarten des Thunersees. Die LLK sind relativ lang.

Artabgrenzung

Der Albock (*C. acrinus*) ist dem Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) und dem Balchen (*C. alpinus*) sehr ähnlich. Bei diesen Arten ist für die Populationen vom Thunersee eine Abgrenzung anhand des Wachstums oder meristischer bzw. morphologischer Merkmale schwierig, wenn auch theoretisch möglich. Der Bestimmungsschlüssel stösst hier jedoch an die Grenzen des Machbaren. Es wird daher empfohlen, die drei Arten mit genetischen Methoden voneinander abzugrenzen. Wobei auch die Genetik die Arten nicht immer unterscheiden kann, bzw. Hybriden zwischen den Arten wahrscheinlich sind.

7.10.3.6.4 Gefährdungsstatus

Der Albock (*C. acrinasus*) kommt nur im Thunersee vor und seine Populationsdichte liegt im Vergleich zu anderen Felchenarten im mittleren Bereich (Kirchofer & Breitenstein 2004; Doenz et al. 2018). Der Albock ist weit verbreitet. Für die Berufsfischerei ist er von grosser Bedeutung. Zusammen mit dem Felchen (*C. fatioi*) dürfte der Albock wohl den grössten Teil der Fänge ausmachen, was jedoch nie systematisch untersucht wurde. Dennoch ist davon auszugehen, dass der Befischungsdruck auf diese Felchenart hoch ist. Der Gefährdungsstatus des Albock (*C. acrinasus*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus gefährdet (VU)

7.10.3.7 Felchen, Tiefenalbock (*Coregonus fatioi*, Kottelat 1997)

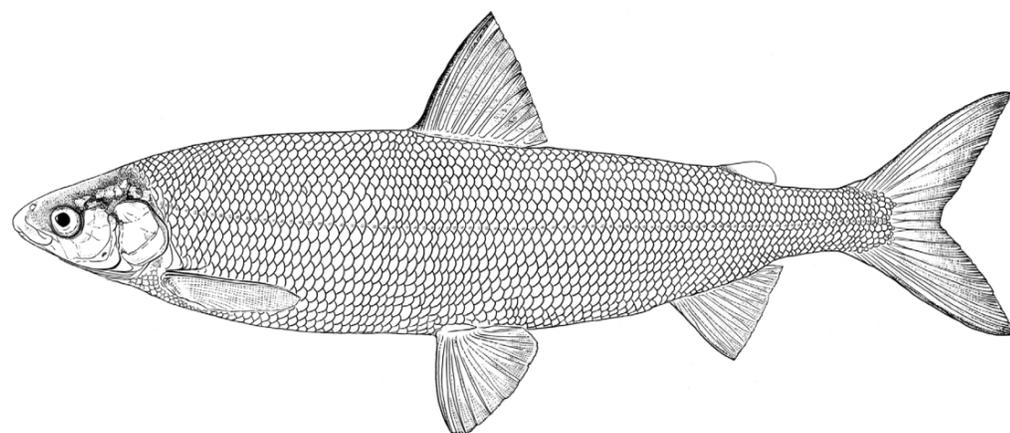


Abb. 7.10.3.7: Oben: Foto eines Felchen/Tiefenalbock, der im Thunersee gefangen wurde. Unten: Wissenschaftliche Zeichnung eines Felchens aus dem Thunersee.

7.10.3.7.1 Etymologie

Der lateinische Name *fatioi* wurde erstmals von (Kottelat 1997) verwendet. Damit wird der Zoologe Viktor Fatio geehrt, der gegen Ende des 19. Jahrhunderts ein Standardwerk über die Wirbeltiere der Schweiz veröffentlichte (Fatio 1890). Darin beschrieb er auch die Vielfalt der Felchen in der Schweiz. Der umgangssprachliche Name «Felchen» wird seit vielen Jahren lokal für den Fisch verwendet. Der umgangssprachliche Name «Tiefenalbock» ist heute weniger bekannt, wurde aber früher verwendet. Im Folgenden wird der Name Felchen verwendet.

7.10.3.7.2 Ökologie

Tabelle 7.10.3.7.2: Auflistung der wichtigsten morphologischen Merkmale des Felchen (*C. fatioi*).

	Thunersee	Brienzersee
<i>Vorkommen</i>	Ja	Ja
<i>Einheimisch</i>	Ja	Ja
<i>Endemisch</i>	Ja, im Seesystem	
<i>Lebensraum (Herbst)</i>	benthisch ca. 10-210 m (max. Seetiefe)	benthisch ca. 10-250 m (max. Seetiefe)
<i>Nahrungsspektrum</i>	v.a. Zooplankton	
<i>Laichzeit</i>	sehr lang, von August bis März	
<i>Laichhabitat</i>	40-210 m (max. Seetiefe)	40-250 m (max. Seetiefe)

Vorkommen

Der Felchen (*C. fatioi*) kommt natürlicherweise nur im Thuner- und im Brienzersee vor (Doenz et al. 2018). Der Felchen ist somit eine endemische Fischart des Seesystems.

Lebensraum

Über den Lebensraum des Felchens gibt es in der Literatur nur wenige verlässliche Angaben. Aus standardisierten Befischungen im Herbst geht hervor, dass die Felchen in diesem Zeitraum das gesamte Spektrum benthischer Habitate bis in die obersten Meter besiedeln (Vonlanthen & Périat 2013; Vonlanthen et al. 2015; Doenz et al. 2018) (Tabelle 7.10.3.7.2).

Nahrungsspektrum

Auch über das Nahrungsspektrum ist wenig bekannt. Isotopenuntersuchungen deuten darauf hin, dass sich der Felchen hauptsächlich von Zooplankton ernährt (Selz 2008; Hudson et al. 2011; Ingram et al. 2012).

Fortpflanzung

Die Laichzeit der Felchen ist sehr lang und weist zwei Hauptlaichzeiten auf (Bittner 2009; Doenz et al. 2018; Selz et al. 2020). Die erste Hauptlaichzeit liegt zwischen August und Oktober. Die zweite Hauptlaichzeit liegt im Winter zwischen Dezember und März. Die Laichzeit ist der des Brienzlügs (*C. albellus*) sehr ähnlich. Das Laichhabitat variiert während der Laichzeit und reicht in der Regel von ca. 40 m bis zur Maximaltiefe der beiden Seen.

7.10.3.7.3 Morphologische & meristische Merkmale

Tabelle 7.10.3.7.3: Auflistung der wichtigsten morphologischen und meristischen Merkmale der Populationen des Felchen (*C. fatioi*) aus dem Thuner- und Brienzensee.

	Thunersee	Brienzensee	Seensystem
<i>Länge im Alter von 3 Jahren [mm]</i>	266±15 (n=14)	244±14 (n=16)	
<i>Maul</i>	endständig		
<i>Körper</i>	langgestreckt, schlank		
<i>Kopf</i>	lang		
<i>Flossenpigmentierung</i>	schwach		
<i>Farbgebung Körper</i>	hell- bis olivgrün	hellgrün	
<i>Verwechslung</i>	Brienzig, Kropfer	Balchen, Brienz Kleinbalchen	
<i>Anzahl Kiemenreusendornen (KRD)</i>	32-43; 38 ¹ (n=30)	32-40; 35 ¹ (n=30)	32-43; 38 ¹ (n=60)
<i>Länge der längsten KRD (LLK) [% KL]²</i>	16.9±2 (n=30)	14.3±1.1 (n=30)	15.6±2.1 (n=60)

¹Modalwert

²LLK: in Prozent der Kopflänge (KL).

Wachstum

Der Felchen (*C. fatioi*) weist eine mittlere Wachstumsrate auf (Selz et al. 2020). Mit 244 mm (± 16 mm) wird der Felchen im Brienzensee etwas kleiner als im Thunersee (266 ± 15 mm).

Gestalt

Der Körper des Felchen ist langgestreckt und schlank (Selz et al. 2020). Der Kopf ist im Verhältnis zur Körperlänge lang. Das Maul ist in der Regel endständig, selten etwas unterständig.

Färbung

Die Pigmentierung der Flossen ist beim Felchen nur schwach ausgeprägt (Selz et al. 2020). Entlang des Dorsums ist die Pigmentierung beim Felchen jedoch eher stärker ausgeprägt. So finden sich auf den Schuppen viele kleine pigmentierte Punkte. Oberhalb der Seitenlinie ist die Färbung der Felchen im Thunersee hellgrün bis olivgrün. Im Brienzensee ist die Färbung der Felchen hellgrün.

Kiemenreusendornen

Der Felchen hat in der Regel zwischen 32 und 43 KRD (Modalwert 38) (Selz et al. 2020). Die LLK beträgt im Mittel 15.6 % der gemessenen Kopflänge. Die Anzahl KRD und die LLK sind bei den Populationen der beiden Seen vergleichbar, wobei die untersuchten Felchen aus dem Brienzensee etwas weniger und kürzere KRD aufweisen als die Felchen aus dem Thunersee.

Artabgrenzung

Das Wachstum des Felchens (*C. fatioi*) ist mit dem des Brienzligs (*C. albellus*) und Kropfers (*C. profundus*) vergleichbar. Zur Unterscheidung von Felchen und Kropfer kann die Anzahl KRD herangezogen werden (32–40, Modalwert 35 vs. 15–27; Modalwert 21). Im Vergleich zum Felchen hat der Brienzig eine andere Färbung (hell- bis olivgrün vs. blassrosa-blassbraun) und die Pigmentierung der Schuppen und des Dorsums ist beim Felchen stärker ausgeprägt. Dieses Kriterium ist jedoch nicht immer eindeutig. Daher wird eine genetische Differenzierung empfohlen. Auch genetisch lassen sich die Arten nicht immer unterscheiden (Hybriden).

7.10.3.7.4 Gefährdungsstatus

Der Felchen (*C. fatioi*) kommt im Thuner- und Brienzensee vor. Die Populationsdichte des Felchens ist hoch, er ist also in den beiden Seen weit verbreitet (Kirchhofer & Breitenstein 2004; Doenz et al. 2018). Für die Berufsfischerei ist der Fisch von grosser Bedeutung. Zusammen mit dem Albock (*C. acrinus*) dürfte der Felchen wohl den grössten Anteil am Fang ausmachen. Der Befischungsdruck auf die Felchenart dürfte daher hoch sein. Entsprechend intensiv wird er im Thunersee mit Besatzmassnahmen bewirtschaftet. Der Gefährdungsstatus des Felchen (*C. fatioi*) wird aufgrund des IUCN-Kriteriums D2 als «gefährdet» eingeschätzt.

D2: Die Population ist sehr klein oder auf ein kleines Gebiet beschränkt, gemäss einer der folgenden Bedingungen (1 oder 2): 2) Das effektiv besiedelte Gebiet ist sehr klein (typischerweise weniger als 20 km²) oder die Anzahl Fundorte sehr gering (typischerweise fünf oder weniger), so dass die Population in einer sehr kurzen Zeit in einer unsicheren Zukunft anfällig auf Auswirkungen menschlicher Aktivitäten oder stochastischer Ereignisse reagiert und deshalb in einer sehr kurzen Zeit vollständig verschwinden oder vom Aussterben bedroht sein kann.

Einschätzung Gefährdungsstatus

gefährdet (VU)

7.10.4 Bestimmungsschlüssel

Der Feld-Bestimmungsschlüssel gliedert sich in drei Teile. Im ersten Teil werden die Bestimmungsmöglichkeiten im Freiland am lebenden, adulten und laichreifen Fisch aufgezeigt (Kap. 7.10.4.1). Im zweiten Teil folgt die Bestimmung anhand gemessener morphologischer und meristischer Merkmale. Für diese Untersuchung muss der adulte Fisch getötet und im Labor untersucht werden (Kap. 7.10.4.2). Die Vorgehensweise in diesem Teil ist in zwei Bestimmungsschlüsseln unterteilt. Der erste, einfachere Schlüssel stellt die traditionelle und weit verbreitete Methode dar, die auf der Analyse der Kiemenreusendornen und anderer «einfacherer» Merkmale beruht. Dieser Schlüssel ist mit den Bestimmungsmethoden anderer Seen vergleichbar. Der zweite, komplexere Schlüssel ermöglicht eine genauere Bestimmung der Fische. Dieses Verfahren ist jedoch sehr aufwendig. Es ist zu beachten, dass auch durch die Kombination aller Methoden eine genaue und zuverlässige Zuordnung eines Individuums zu einer Art nicht für jeden Fisch möglich ist. Dazu überlappen sich morphologische, meristische und auch genetische Merkmale oft zu stark. Es ist bisher auch nicht bekannt, wie hoch der Anteil der Individuen ist, die der richtigen Art zugeordnet werden können. Dies müsste im Rahmen einer eigenen Studie untersucht werden. Auch ökologische Merkmale wie Laichtiefe oder Laichzeit eignen sich nicht um alle Arten auseinanderhalten zu können. Die Bestimmungsschlüssel sind daher mit der gebotenen Vorsicht anzuwenden und die Ergebnisse im Bewusstsein ihrer Schwächen zu interpretieren.

7.10.4.1 Bestimmungsschlüssel für Feldarbeiten

7.10.4.1.1 Thunersee

Der Bestimmungsschlüssel für den Thunersee ist grundsätzlich nicht zuverlässig anwendbar. Die Merkmale, die ausschliesslich auf einer ersten visuellen Einschätzung beruhen, überlappen sich zwischen den einzelnen Arten teilweise stark. Der Schlüssel eignet sich deshalb nur für eine erste Einschätzung von adulten, lebenden und laichreifen Fischen im Feld. Insbesondere die Farbe der Tiere ist ansonsten wenig aussagekräftig. Mit etwas Erfahrung können die Arten Balchen (*C. alpinus*) resp. Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) vom Brienzig (*C. albellus*) einigermaßen sicher unterschieden werden. Dennoch ist mit Fehlzuordnungen zu rechnen. Arten, deren Merkmale dazwischen liegen, können nicht identifiziert werden.

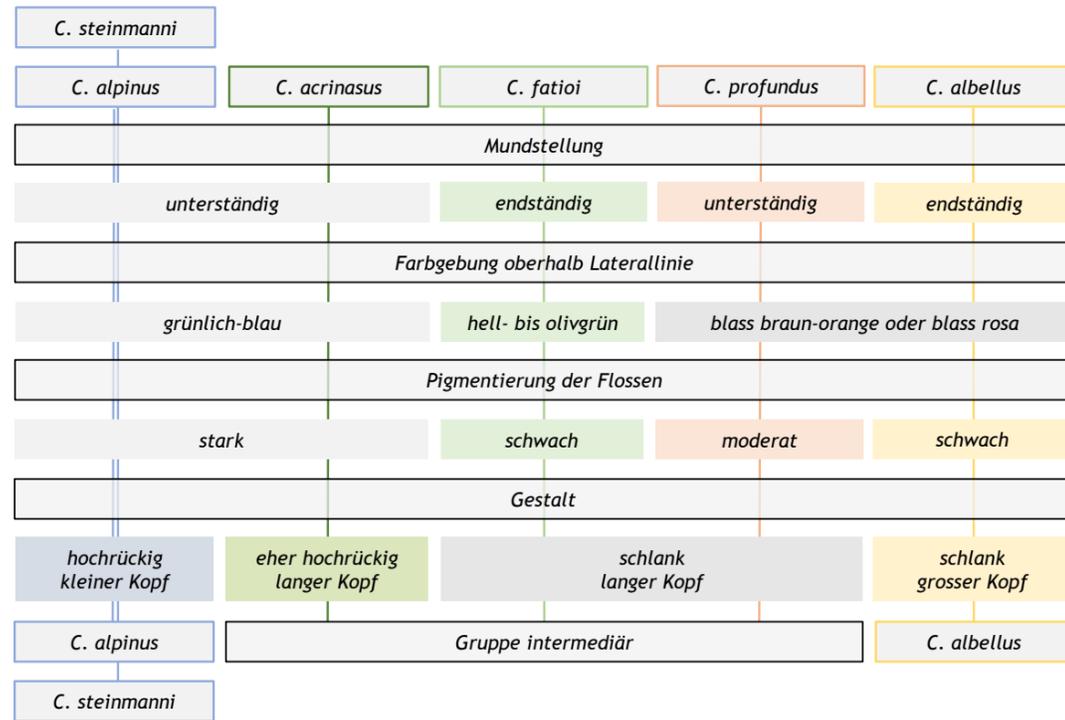


Abb. 7.10.4.1.1: Bestimmungsschlüssel für Feldarbeiten zur Abgrenzung der Felchenpopulationen des Thunersees für eine erste Einschätzung (v.a. adulte Fische). Der Schlüssel ist nicht geeignet, die Fische zuverlässig zu bestimmen.

7.10.4.1.2 Brienzensee

Der Bestimmungsschlüssel des Brienzensees ist etwas besser geeignet als derjenige des Thunersees. Er ordnet die Felchenarten aufgrund optischer Merkmale einer Art zu. Allerdings können auch im Brienzensee bei lebenden, adulten Fischen nur zwei Gruppen direkt im Feld zuverlässig unterschieden werden. Die erste Gruppe besteht aus dem Balchen (*C. alpinus*) und dem Brienzler Kleinbalchen (*C. brienzii*). Die zweite Gruppe umfasst den Felchen (*C. fatioi*) und den Brienzlig (*C. albellus*).

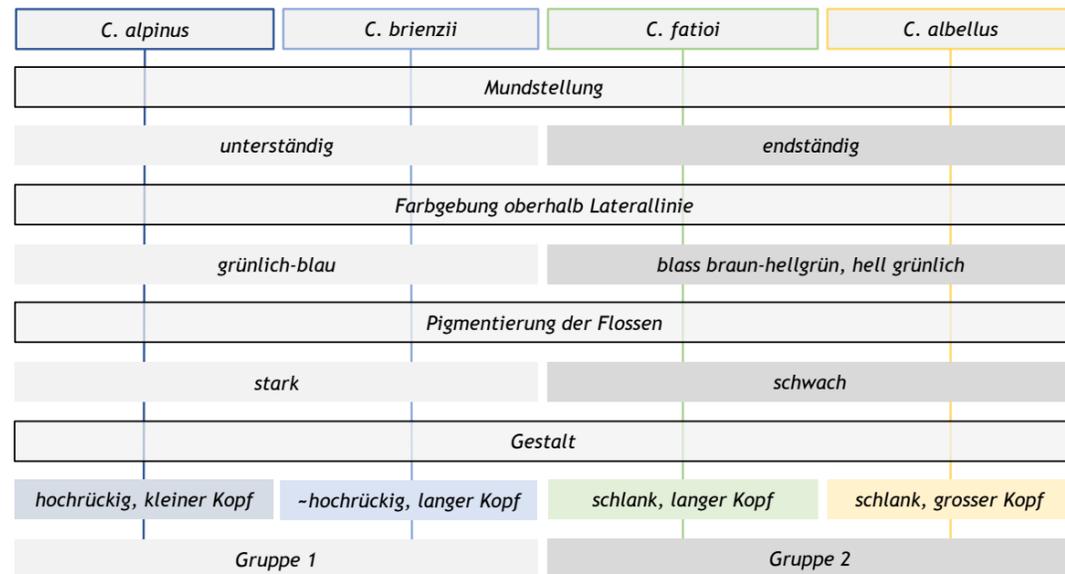


Abb. 7.10.4.1.2: Bestimmung der Felchen des Brienzensees im Feld (v.a. adulte Fische). Es können wahrscheinlich nur zwei Gruppen mit je zwei Arten unterschieden werden. Die Unterscheidung der Arten innerhalb der Gruppen ist schwierig.

7.10.4.2 Bestimmung nach morphologisch und meristischen Merkmalen

7.10.4.2.1 Thunersee

Für die zweite Stufe des Bestimmungsschlüssels sind Schuppen und Kiemenreusen zu entnehmen. Daraus können meristische und morphologische Werte gewonnen werden. Detaillierte Angaben zu einer Vielzahl von Parametern finden sich in (Selz et al. 2020). Trotz dieser Vielfalt an Parametern ist eine Bestimmung mit ihm jedoch äusserst schwierig, da mit Relationen zwischen verschiedenen Werten gearbeitet werden muss.

Einfacher Bestimmungsschlüssel: Im Thunersee kann mit dem vereinfachten Bestimmungsschlüssel vor allem der Kropfer (*C. profundus*) sicher von den anderen Felchenarten unterschieden werden (Abbildung 7.10.4.2.1). Auch der schnellwüchsige Balchen (*C. alpinus*), der Steinmanns Balchen (*C. steinmanni*) und der Albock (*C. acrinusus*) können mit einiger Sicherheit unterschieden werden. Eine weitere Gruppe bilden der Brienzlig (*C. albellus*) und der Felchen (*C. fatioi*). Hier könnte eine Abgrenzung auf Artniveau anhand der Pigmentierung der Flossen sowie der Maulstellung erfolgen. Diese Merkmale sind jedoch nicht immer eindeutig ausgeprägt und können nur am lebenden Fisch erkannt werden. Es wird daher empfohlen, grundsätzlich eine Auswahl der so bestimmten Fische zusätzlich mit genetischen Methoden zu untersuchen.

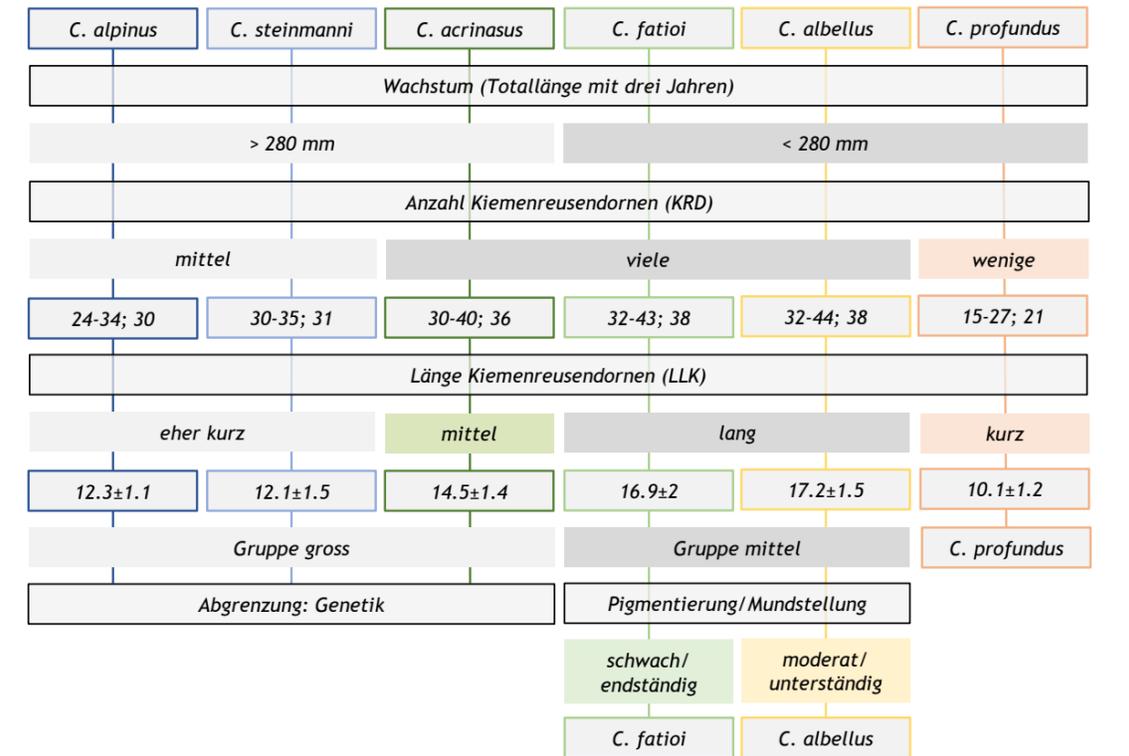


Abb. 7.10.4.2.1: Vereinfachter Bestimmungsschlüssel für die Thunerseefelchen nach messbar meristischen und morphologischen Daten (adaptiert aus (Selz et al. 2020)).

Komplexer Bestimmungsschlüssel: Auf Seite 151 in Selz et al. (2020) findet sich der komplexe Bestimmungsschlüssel. Mit diesem Schlüssel ist es theoretisch möglich, alle Individuen einer Felchenart zuzuordnen. Es ist jedoch zu beachten, dass ein solcher Bestimmungsschlüssel mit typischen Individuen einer Art erstellt wird, deren Merkmale gut abgegrenzt werden können. Dies ist nach taxonomisch-wissenschaftlichen Methoden korrekt, kann aber in der Praxis dazu führen, dass Individuen, deren Merkmale nicht eindeutig einer Art zuzuordnen sind, nicht eindeutig zugeordnet werden können. Dennoch ist eine genauere Bestimmung vieler Felchen als mit dem einfachen Schlüssel möglich. Um den Anteil unsicherer Felchen zu identifizieren, sollte der Bestimmungsschlüssel in der Praxis auf seine Tauglichkeit getestet werden.

Tab. 7.10.4.2.1: Bestimmungsschlüssel der Thunerseefelchen nach (Selz et al. 2020). Die Abkürzungen in Klammer beziehen sich auf die englischen Bezeichnungen der Studie, damit diese einwandfrei identifiziert werden können.

1. a. Tiefe Schwanzstiel (CD) gleich oder grösser als 1.36X Oberkieferlänge (UJ) **und** gleich oder grösser als 1.77X Maxilla (M)) _____ **2**
 b. Tiefe Schwanzstiel (CD) weniger als 1.36X Oberkieferlänge (UJ) _____ **3**
2. a. Totalanzahl Kiemenreusendornen gleich oder kleiner als 30 _____ **C. alpinus**
 b. Totalanzahl Kiemenreusendornen mehr als 30 _____ **C. steinmanni**
3. a. Totalanzahl Kiemenreusendornen gleich oder kleiner als 27 _____ **C. profundus**
 b. Totalanzahl Kiemenreusendornen mehr als 27 _____ **4**
4. a. Farbgebung oberhalb der Seitenlinie auf dem Dorsum von blassrosa bis blassbraun; keine oder wenige kleine pigmentierte Punkte am Rand der Schuppen oder angrenzend an die Ränder zweier Schuppen auf der Flanke; keine pigmentierten Punkte auf dem Dorsum _____ **C. albellus**
 b. Farbgebung oberhalb der Seitenlinie auf dem Dorsum hell- bis dunkelgrün, selten olivgrün; moderat bis viele kleine pigmentierte Punkte am Rand der Schuppen oder angrenzend an die Ränder zweier Schuppen auf der Flanke und/oder dem Dorsum _____ **5**
5. a. Winkel der dorsalen Flosse zur horizontalen Ausrichtung des Fischkörpers ungefähr 60–80° _____ **C. fatioi**
 b. Winkel der dorsalen Flosse zur horizontalen Ausrichtung des Fischkörpers ungefähr 40–60° _____ **C. acrinus**

7.10.4.2.2 Brienzensee

Für die zweite Stufe des Bestimmungsschlüssels sind Schuppen und Kiemenreusen zu entnehmen. Daraus können meristische und morphologische Werte gewonnen werden. Detaillierte Angaben zu einer Vielzahl von Parametern finden sich in (Selz et al. 2020).

Einfacher Bestimmungsschlüssel: Im Brienzensee können Balchen (*C. alpinus*) und Brienzlig (*C. albellus*) mit dem vereinfachten Bestimmungsschlüssel direkt bestimmt werden (Abbildung 7.10.4.2.2). Beim Brienzler Kleinbalchen (*C. brienzii*) und Felchen (*C. fatioi*) ist die Bestimmung sehr schwierig (Gruppe «intermediär»). Neben den Parametern Wachstum, Anzahl KRD und LLK sind Angaben zur Pigmentierung der Flossen und zur Maulstellung erforderlich. Da sich diese beiden Parameter bei einzelnen Fischen überlappen können und generell schwer zu klassifizieren sind, empfehlen wir grundsätzlich, eine Auswahl der so bestimmten Fische zusätzlich mit genetischen Methoden zu verifizieren.

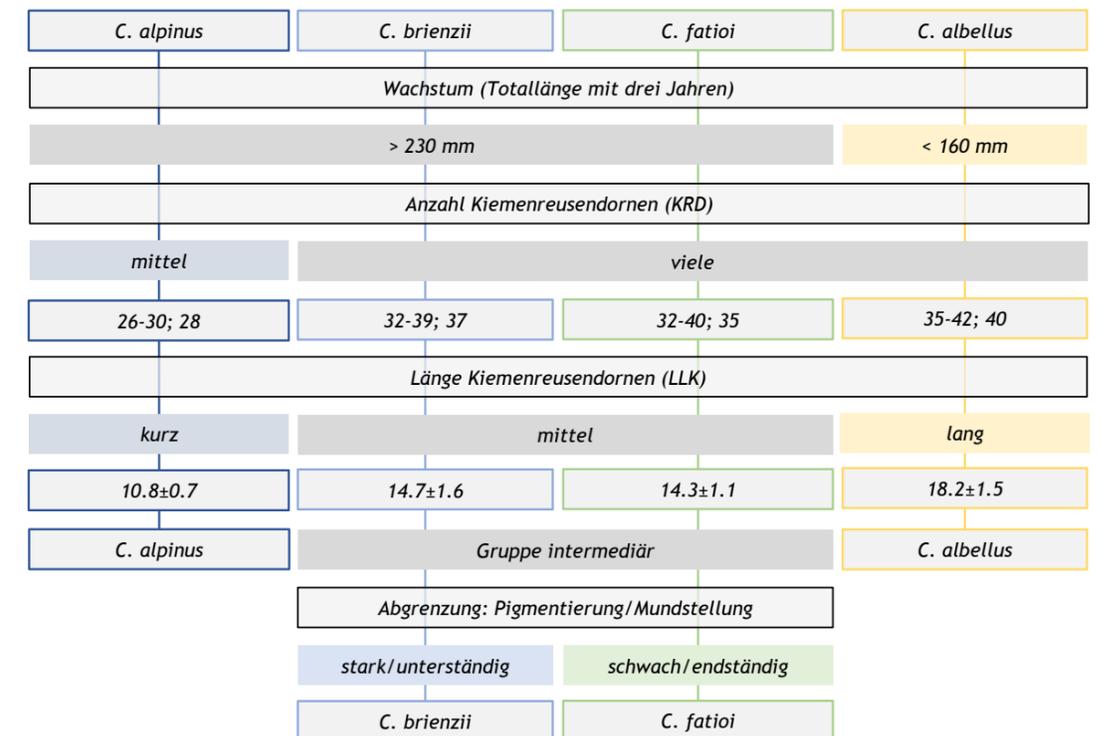


Abb. 7.10.4.2.2: Vereinfachter Bestimmungsschlüssel für die Felchen des Brienzensee nach meristischen und morphologischen Daten (adaptiert auf der Basis von (Selz et al. 2020)).

Komplexer Bestimmungsschlüssel: Auf Seite 151 in Selz et al. (2020) findet sich der komplexe Bestimmungsschlüssel. Mit diesem Schlüssel ist es theoretisch möglich, alle Individuen einer Felchenart zuzuordnen. Es ist jedoch zu beachten, dass ein solcher Bestimmungsschlüssel mit typischen Individuen einer Art erstellt wird, deren Merkmale gut abgegrenzt werden können. Dies ist nach taxonomisch-wissenschaftlichen Methoden korrekt, kann aber in der Praxis dazu führen, dass Individuen, deren Merkmale nicht eindeutig einer Art zuzuordnen sind, nicht eindeutig zugeordnet werden können. Dennoch ist eine genauere Bestimmung vieler Felchen als mit dem einfachen Schlüssel möglich. Um den Anteil unsicherer Felchen zu identifizieren, sollte der Bestimmungsschlüssel in der Praxis auf seine Tauglichkeit getestet werden.

Tab. 7.10.4.2.2: Bestimmungsschlüssel für die Felchen des Brienzensee nach (Selz et al. 2020). Die Abkürzungen in Klammer beziehen sich auf die englischen Bezeichnungen der Studie, damit diese einwandfrei identifiziert werden können.

1. a. Anzahl Kiemenreusendornen gleich oder kleiner als 30 **und** aufgestellte Rückenflosse (DFAe) gleich oder mehr als 3.25X Oberkieferlänge (UJ) _____ **C. alpinus**
 b. Anzahl Kiemenreusendornen mehr als 30 **und** aufgestellte Rückenflosse (DFAe) kleiner als 3.25X Oberkieferlänge (UJ) _____ **2**
2. a. Prädorsale Länge (PreD) gleich oder weniger als 7.58X Augenhöhe (EH) _____ **C. albellus**
 b. Prädorsale Länge (PreD) mehr als 7.58X Augenhöhe (EH) _____ **3**
3. a. Körperhöhe (BD) 19.6–25.1 % der Körperlänge (SL), Augenhöhe 23.1–28.3 % Kopflänge (HL) _____ **C. steinmanni**
 b. Körperhöhe (BD) 22.2–26.1 % der Körperlänge (SL), Augenhöhe 21.2–27.6 % Kopflänge (HL) _____ **C. fatioi**

7.10.5 Fischereiliche Aspekte

7.10.5.1 Netzfischerei

Fangstatistik

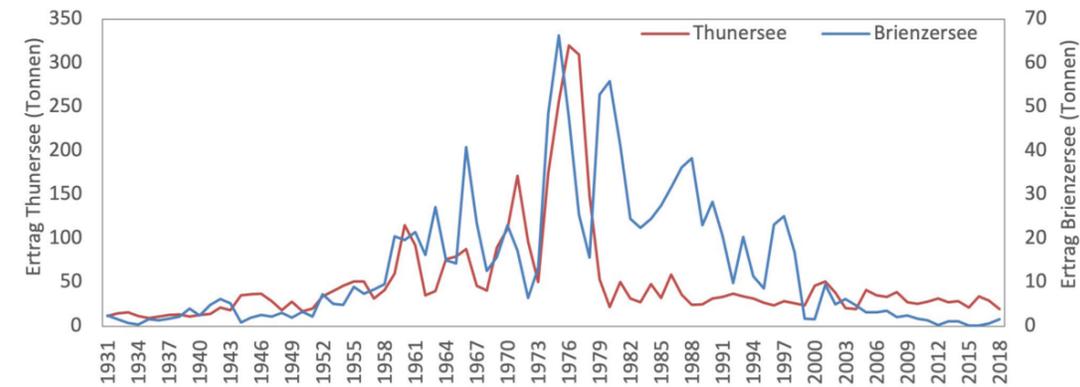


Abb. 7.10.5.1: Kantonale Fangstatistik der Berufsfischerei zwischen 1931 und 2018 in kg gefangener Felchen (*Coregonus sp.*). Die einzelnen Felchenarten werden in der Fangstatistik nicht separat geführt. Quelle: Kanton Bern

Die kantonale Fischfangstatistik erfasst die Fänge der Berufsfischer seit 1931 (Daten: Kanton Bern). Erhoben werden Anzahl und Biomasse (kg), wobei sich die Methodik zur Berechnung der Biomasse (Fanggewicht pro Art) im Laufe der Zeit geändert hat. Die Daten sind deshalb für den ganzen Zeitraum mit Vorsicht zu interpretieren. Die Fischfangstatistik unterscheidet nicht nach Felchenarten. Die Fischfangstatistik zeigt, dass die Felchenfänge im Thunersee zwischen den 1960er und 1980er Jahren zugenommen haben. Dieser Anstieg ist auf die kriegsbedingten Ertragssteigerungen in den 1940er Jahren (Intensivierung der Fischerei), den technischen Fortschritt in den 1950er Jahren (Motorboote statt Ruderboote, Kunststoffnetze statt Baumwollnetze) und die eutrophierungsbedingte Ertragssteigerungen in den 1960er und 1970er Jahren zurückzuführen (Kirchhofer et al. 2021). Nach den 1980er Jahren gingen die Fänge in beiden Seen wieder deutlich zurück (Abbildung 7.10.5.1). Heute liegen die Felchenfänge im Thunersee leicht über dem Niveau der 1930er und 1940er Jahre. Die Fänge der Berufsfischer sind in den letzten Jahren stabil geblieben. Auch am Brienzsee ist zwischen Ende der 1950er und 1990er Jahre ein Anstieg der Felchenfänge zu beobachten. Davor und danach sind die Felchenfänge geringer. In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, dass auch die Anzahl der Netzfischer im Brienzsee und damit der Befischungsdruck in den letzten Jahrzehnten deutlich abgenommen hat.

7.10.5.2 Angelfischerei

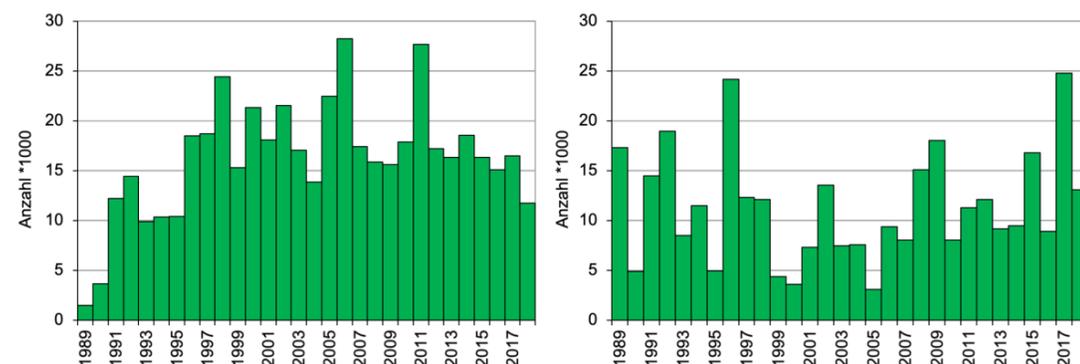


Abb. 7.10.5.2: Kantonale Fangstatistik der Angler zwischen 1989 und 2018 in Anzahl gefangener Felchen (*Coregonus sp.*). Quelle: Kanton Bern

Die Fänge der Angler im Brienz- und Thunersee werden seit 1989 zentral erfasst (Abbildung 7.10.5.3). Die Felchen werden als *Coregonus sp.* zusammengefasst. Dargestellt sind die Fangzahlen der Angler. Es zeigt sich, dass die Fänge am Thunersee nach einer deutlichen Zunahme in den 1990er Jahren leicht schwanken, insgesamt aber stabil sind. Am Brienzsee schwanken die Fänge deutlich stärker. Ein Trend ist jedoch nicht erkennbar.

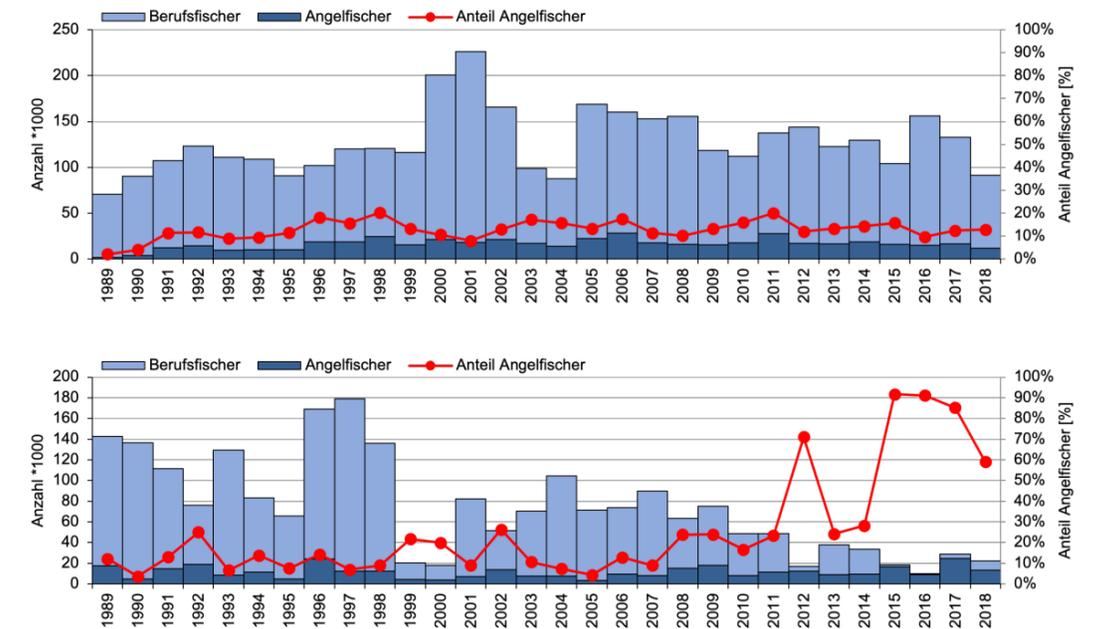


Abb. 7.10.5.3: Fang der Angel- und Berufsfischerei im Thunersee (oben) und Brienzsee (unten). Quelle: Kanton Bern

Gemessen an den Fängen der Berufsfischer machen die Felchenfänge der Angler am Thunersee je nach Jahr zwischen 10 und 15 % aus. Am Brienzsee lag der Anteil der Angler am Gesamtfang auf ähnlichem Niveau. Nach 2005 nahm der Anteil der Angler am Gesamtfang der Felchen deutlich zu, was auf einen deutlich geringeren Befischungsdruck durch die Berufsfischer zurückzuführen ist.

7.10.5.3 Kantonales Monitoring

Der Kanton untersucht im Rahmen eines Routineprogramms seit 1984 jedes Jahr monatlich Felchen aus Fängen der Berufsfischerei (Kirchhofer et al. 2021). Erfasst werden Datum, Maschenweite, Fangtiefe, Länge, Gewicht, Geschlecht, Alter, Anzahl KRD und allfällige Gonadenveränderungen. Es werden keine Fotos gemacht und keine genetischen Gewebeproben entnommen. Die Schuppen werden untersucht und konserviert.

Im Rahmen der Datenaufbereitung (Kirchhofer 1994; Kirchhofer & Breitenstein 2004; Kirchhofer et al. 2021) werden die gefangenen Felchen den einzelnen Arten (in den Berichten Formen genannt) zugeordnet. In der letzten Bearbeitung erfolgte diese Zuordnung ausschliesslich anhand der Kiemenreusendornen:

Brienzsee:

- Felchen (schnellwüchsig) KRD ≤ 36
- Brienzlig (langsamwüchsig) KRD > 36

Thunersee:

- Kropfer (langsamwüchsig) KRD ≤ 24 ,
- Albock/Balchen (schnellwüchsig) > 24 KRD ≤ 35
- Brienzlig (langsamwüchsig) KRD > 35

Am Thunersee wurden somit drei Gruppen von Felchen (Balchen/Albock, Brienzlig und Kropfer) und am Brienzsee zwei Gruppen von Felchen unterschieden (Felchen, Brienzlig) (Kirchhofer et al. 2021).

7.10.5.4 Aktuelle Bewirtschaftung

Im Thunersee wird Laichfischerei betrieben. Das bedeutet, dass Felchen während der Laichzeit gefangen werden. Der Fang erfolgt in der Regel im Dezember. In der Praxis wird beim Laichfischfang versucht, die Arten getrennt zu fangen und zu verpaaren (Positionierung der Netze entlang des Tiefengradienten/an bekannten Laichplätzen, Maschenweite, Trennung von offensichtlich anderen Arten vor dem Streifen). Die Wirksamkeit dieser Massnahmen ist nicht bekannt. Aufgrund der hohen Artenvielfalt und der Schwierigkeit der Artbestimmung ist davon auszugehen, dass es zu künstlichen Kreuzungen zwischen den Felchenarten kommen kann. Dies gilt insbesondere für die winter- und haldenlaichenden Felchenarten des Thunersees. Die Eier und Spermien der gefangenen laichreifen Felchen werden nach dem Zufallsprinzip gemischt. Die befruchteten Eier werden dann in der Fischzucht Faulensee aufgezogen. Nach dem Schlupf werden die meisten Felchen als Brut ausgesetzt. Teilweise werden aber auch Vor- und Sömmerlinge besetzt. Am Brienersee wurde grundsätzlich ähnlich vorgegangen. Allerdings wurde der Felchenbesatz nach 2011 eingestellt. In Abbildung 7.10.5.4 sind die Besatzzahlen von Briener- und Thunersee seit 1990 zusammengestellt, umgerechnet in Brütlingseinheiten.

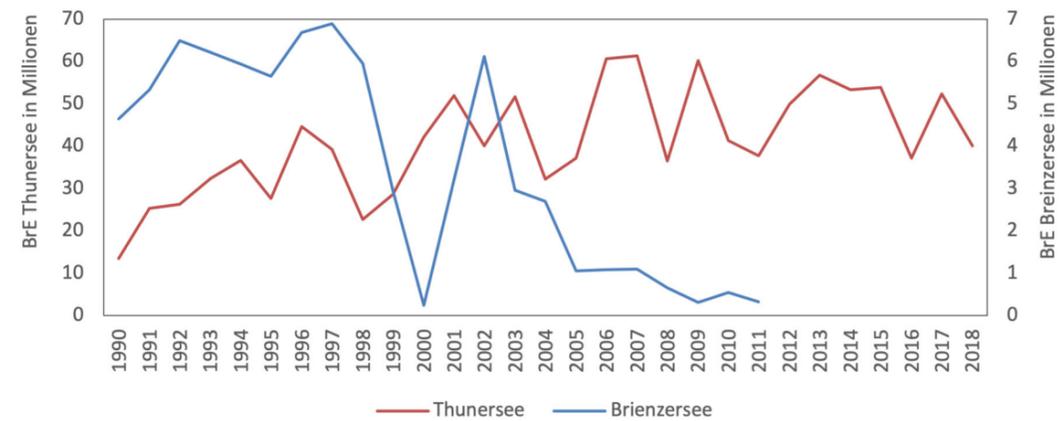


Abb. 7.10.5.4: Die Grafik zeigt in rot den Felchenbesatz im Thunersee (linke Skala) und in blau den Felchenbesatz im Brienersee (rechte Skala). Der Felchenbesatz im Brienersee wurde 2011 eingestellt. Die Daten wurden in Brütlingseinheiten umgerechnet, Quelle: Kanton Bern.

7.10.5.5 Empfehlungen Erhaltung Felchenartenvielfalt

Empfehlungen zum Artenschutz sowie zur nachhaltigen Bewirtschaftung der Felchenarten in den jeweiligen Gewässern wurden seitens der Wissenschaft erstellt und werden gemeinsam mit Bund und Kantonen konsolidiert. Diese Empfehlungen werden nachträglich in die seespezifischen Berichte integriert. Zusätzlich wird ein zusammenfassender Empfehlungsbericht veröffentlicht.

7.10.6 Literaturverzeichnis

- Alexander, T., & O. Seehausen. 2020. Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. «Projet Lac» synthesis report. Eawag: Das Wasserforschungsinstitut des ETH-Bereichs. <https://doi.org/10.55408/eawag:24051>
- Bittner, D. 2009. Gonad deformations in whitefish (*Coregonus* spp.) from Lake Thun, Switzerland – A population genetic and transcriptomic approach. University of Bern.
- Doenz, C., D. Bittner, P. Vonlanthen, C. E. Wagner, & O. Seehausen. 2018. Rapid buildup of sympatric species diversity in Alpine whitefish. *Ecology and Evolution*, 43.
- De-Kayne, R., Selz, O.M., Marques, D.A., Frei, D., O. Seehausen & P.G.D. Feulner. 2022. Genomic architecture of adaptive radiation and hybridization in Alpine whitefish. *Nature Communications* 13 (1), 4479.
- Fatio V. 1885. Les corégones de la Suisse (féras diverses) classification et conditions de frai. *Recueil Zoologie Suisse*, 1, 649–665.
- Fatio V. 1890. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume V. Histoire Naturelle des Poissons. 2er Partie: Physostomes (suite et fin), Anacanthiens, Chondrostéens, Cyclostomes., Genève et Bale.
- GBL 2016. Seen im Kanton Bern. Amt für Wasser und Abfall. Gewässer- und Bodenschutzlabor GBL.
- Guthruf, K., V. Maurer, & M. Zeh. 2019. Entwicklung des Phyto- und Crustaceenplanktons. Brienzensee, Thunersee, Bielersee, Neuenburgersee, Murtensee.: Kanton Bern. Amt für Wasser und Abfall, Bern, Gewässer- und Bodenschutzlabor GBL.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 58–66.
- Ingram, T., A. G. Hudson, P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2012. Does water depth or diet divergence predict progress toward ecological speciation in whitefish radiations? *Evolutionary ecology research*, 487–502.
- Kirchhofer, A. 1994. Die Felchenfänge der Berufsfischerei in Bieler-, Thuner- und Brienzensee 1984–93. Bericht i.A. Fischereiinspektorat des Kantons Bern: 33 S.
- Kirchhofer, A., & M. Breitenstein. 2004. Monitoring der Felchenfänge der Berufsfischer vom Brienzensee, Thunersee und Bielersee, 1984 bis 2003. Münsingen: Auftraggeber: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Kirchhofer, A., M. Breitenstein, & P. Vonlanthen. 2021. Monitoring der Felchenfänge der Berufsfischer von Brienzensee, Thunersee und Bielersee 1984–2018. In WFN (ed.). Münsingen: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava, Section Zoology*, 52, 1–271.
- Lundsgaard-Hansen, B., B. Matthews, P. Vonlanthen, A. Taverna, & O. Seehausen. 2013. Adaptive plasticity and genetic divergence in feeding efficiency during parallel adaptive radiation of whitefish (*Coregonus* spp.). *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 483–498.
- Maurer, V., & J. Guthruf. 2005. Brienzerseefelchen – Magenanalysen – Schlussbericht. Auftraggeber: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Maurer, V., & K. Guthruf. 2003. Mageninhaltsanalysen bei Brienzensee-Felchen. Auswertung 2. In HYDRA (ed.). Bern: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Müller, R., M. Breitenstein, M. M. BIA, C. Rellstab, & A. Kirchhofer. 2007. Bottom-up control of whitefish populations in ultra-oligotrophic Lake Brienz. *Aquatic Sciences*, 69, 271–288.
- Patton, J. C., B. J. Gallaway, R. G. Fechhelm, & M. A. Cronin. 1997. Genetic variation of microsatellite and mitochondrial DNA markers in broad whitefish (*Coregonus nasus*) in the Colville and Sagavanirktok rivers in northern Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1548–1556.
- Pritchard J. K., M. Stephens, & P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945–959.
- Rogers, S. M., M. H. Marchand, & L. Bernatchez. 2004. Isolation, characterization and cross-salmonid amplification of 31 microsatellite loci in the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*, Mitchill). *Molecular Ecology Notes*, 4, 89–92.
- Rösch, C., B. Lundsgaard-Hansen, P. Vonlanthen, A. Taverna, & O. Seehausen. 2013. Experimental evidence for trait utility of gill raker number in adaptive radiation of a north temperate fish. *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 1578–1587.
- Rufli, H. 1979. Ernährung und Wachstum der Felchenpopulationen (*Coregonus* spp.) des Thuner-und Bielersees. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 41, 64–93.
- Selz, O. 2008. Building a link between dN and dC stable isotopes signatures and the ecological phenotypic forms of Whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in 4 Swiss Lakes. B.Sc., University of Bern.
- Selz, O., C. J. Doenz, P. Vonlanthen, & O. Seehausen. 2020. A taxonomic revision of the whitefish radiation of lakes Brine and Thun, Switzerland, with description of three new species (Teleostei, Coregonidae). *ZooKeys*, 82.

Steinmann P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 12, 340–491.

Turgeon, J., A. Estoup, & L. Bernatchez. 1999. Species flock in the North American Great Lakes: molecular ecology of lake Nipigon ciscoes (Teleostei: coregonidae: coregonus). *Evolution*, 53, 1857–1871.

Vonlanthen, P., D. Bittner, A. G. Hudson, K. A. Young, R. Müller, B. Lundsgaard-Hansen, D. Roy, S. Di Piazza, C. R. Largardièr, & O. Seehausen. 2012. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature*, 482, 357–362.

Vonlanthen, P., & G. Périat. 2013. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Brienzensee. In LACS, P. (ed.). Kastanienbaum: EAWAG.

Vonlanthen, P., G. Périat, C. J. Doenz, J. Hellmann, T. Alexander, & O. Seehausen. 2015. Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Thunersee. Ein Bericht des «Projet Lacs». Kastanienbaum: EAWAG.

Eawag
Überlandstrasse 133
8600 Dübendorf
Schweiz
+41 58 765 55 11
info@eawag.ch
eawag.ch

Eawag, Abteilung
Fischökologie & Evolution
Seestrasse 79
6047 Kastanienbaum
Schweiz
+41 58 765 21 11