

KURZFASSUNG: GENETISCHE DIFFERENZIERUNG UND LOKALE ANPASSUNG DER NASENPOPULATIONEN IN DER SCHWEIZ

Pascal Vonlanthen, Alan Hudson, Ole Seehausen



Auftraggeber: Bundesamt für Umwelt (BAFU), 3003 Bern

Kastanienbaum, 20.05.2011

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

AUSGANGSLAGE

Die Nase (*Chondrostoma nasus*) war vor der Industrialisierung die häufigste Fischart in der Äschen- und Barbenregion der Schweizer Fließgewässer. Die Nasenbestände sind in den letzten hundert und insbesondere in den letzten 20-30 Jahren jedoch schweizweit dramatisch zusammengebrochen (Maier et al., 1995). Lokal sind viele Populationen vollständig ausgestorben. Eindeutige Ursachen für diesen Rückgang konnten bisher nicht ermittelt werden. Die Anforderung der Nase an Habitatvielfalt und Vernetzung der Fließgewässer, gekoppelt mit der massiven Verbauung und Fragmentierung sowie der Beeinflussung des Temperatur- und Abflussregimes durch Kraftwerke der Mittellandgewässer scheinen aber die Hauptursachen zu sein. Neben dem Bedürfnis nach gewässerbaulichen Massnahmen steigt der politische Druck, Nasen durch gezielten Besatz in den gefährdeten und zukünftig renaturierten Regionen zu stützen oder wieder einzuführen. Weil der Besatz einen nicht zu unterschätzenden Eingriff in natürliche Prozesse wie natürliche Selektion und Partnerwahl darstellt, welche die lokale Anpassung an Umweltbedingungen fördern, wurde die EAWAG vom BAFU beauftragt, eine populationsgenetische Studie der Nasenpopulationen in der Schweiz durchzuführen. Diese Studie soll klären, ob es in der Schweiz genetisch differenzierte Populationen gibt und ob sich diese spezifisch an ihre Umwelt angepasst haben.

RESULTATE

LÄNGENVERTEILUNG UND ALTERSBESTIMMUNGEN

Um ein vollständiges Bild aller Schweizer Nasenpopulationen zu generieren, wurde in dieser Studie versucht, möglichst viele der noch nachgewiesenen Populationen zu berücksichtigen. Insgesamt konnten Nasen von neun Schweizer Standorten für die Untersuchungen verwendet werden. (Abb 1). Zusätzlich wurden Referenzpopulationen aus der Donau und dem Doubs sowie eine nah verwandte Art *Parachondrostoma toxostoma* in die Analysen mit einbezogen. Die Grössen- (Abb. 2) und Altersverteilungen zeigen, dass die Nasen an vielen Standorten Anzeichen von Veralterung aufweisen (Sense, Alpenrhein Binnenkanäle, früher schon beobachtet in der Saane und in der Aare). Einige dieser Populationen sind heute vermutlich ausgestorben (Sense, Saane, Aare) oder sind akut vom Aussterben bedroht (Alpenrhein Binnenkanäle). In den anderen Populationen konnte noch eine relativ natürliche Alterstruktur nachgewiesen werden, wobei Jungfische meistens selten und die Populationsdichten sehr gering waren.

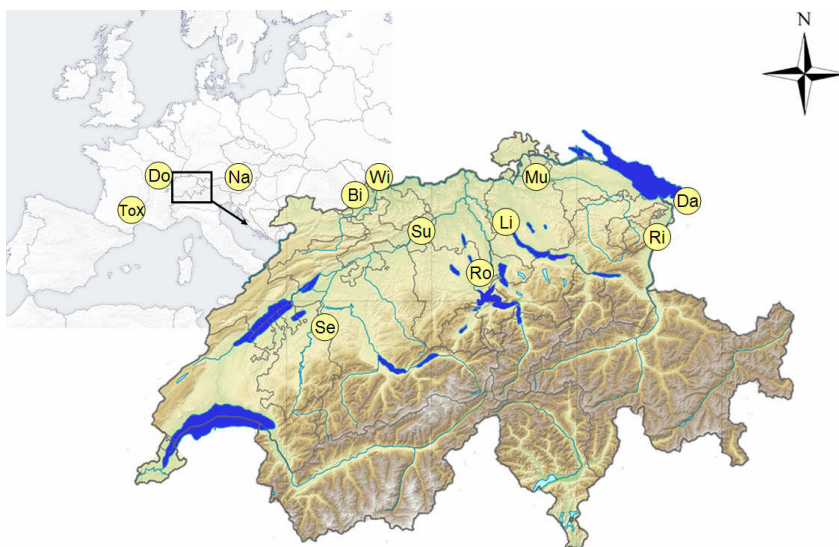


Abbildung 1. Beprobungsstandorte der Nasenpopulationen die in dieser Studie berücksichtigt wurden. Die Abkürzungen sind in der Tabelle 1 beschrieben. Karte © Swisstopo.

In der Wiese und in der Birs kommen von 4+ bis 11+ alle Altersklassen vor. 5+ und 6+ Fische sind dabei die häufigsten. Da Nasen ab ca. 4 Jahren Laichreif sein können (Kottelat & Freyhof, 2007) und es sich dabei um Laichgewässer handelt, scheint die Alterstruktur auf eine funktionierende natürliche Rekrutierung im Rhein bei Basel hinzuweisen. In der Murg kann eine Häufung von jungen Fischen (4+ und 5+) sowie eine Gruppe eher älterer Tiere (zwischen 7+ und 14+ mit einem Maximum bei 11+) beobachtet werden. Die natürliche Rekrutierung scheint demzufolge auch in der Murg zu funktionieren. Diese scheint aber in gewissen Jahren auszufallen. Solchen Schwankungen können sowohl natürliche als auch anthropogene Ursachen zu Grunde liegen, weshalb keine weiteren Schlussfolgerungen gezogen werden können. Im Schanzengraben konnten nur relativ junge Nasen gefangen werden (3+ bis 6+). Interessanterweise wurde dieser Laichplatz erst kürzlich wieder entdeckt. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine sehr kleine Laichpopulation, weshalb die Weiterentwicklung in Zukunft speziell überwacht werden sollte. Der Rotbach wurde ausserhalb der Laichzeit beprobt und es wurden verschiedene Altersklassen gefangen. Erfreulicherweise waren die meisten Nasen eher jung (zwischen 2+ und 7+) was auf eine zumindest zum Teil funktionierende natürliche Fortpflanzung schliessen lässt. Jedoch konnten auch hier nur wenige Tiere gefangen werden. 0+ sowie 1+ Fische fehlten allerdings. In den Seitenkanälen des Alpenrheins wurden nur sieben Nasen gefangen, sechs davon waren alt (zwischen 12+ und 15+) und wiesen starke morphologische Deformationen auf. Eine Nase aus dem Schluch war drei Jahre alt. Die Überalterung dieser Populationen und die dramatischen Rückgänge der letzten Jahre lassen ein baldiges Aussterben der Nase in diesen Regionen vermuten. In der Dornbirner Ach konnten ebenfalls Nasen aus allen Altersklassen gefangen werden. Somit funktioniert die Rekrutierung zum Teil noch. Allerdings konnten auch hier nur wenige Jungfische gefangen werden (0+ Fische sollten theoretisch sehr häufig sein).

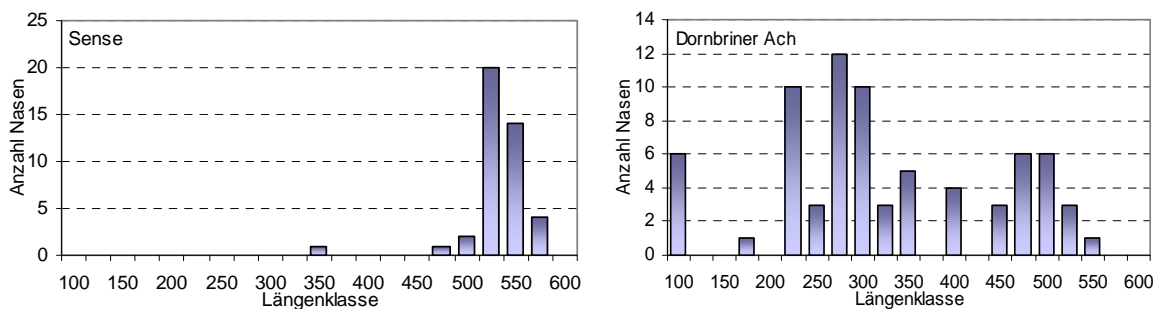


Abbildung 2. Längenhistogramme der in der Sense und in der Dornbirner Ach gefangenen Nasen. Die Fische aus der Dornbirner Ach wurden ausserhalb der Laichzeit gefangen. Die Überalterung der Sensepopulation ist im Vergleich zu der aus der Dornbirner Ach erkenntlich.

MORPHOLOGIE

Für die verschiedenen Nasenpopulationen fällt auf, dass sich die des Schanzengrabens morphologisch stark von den anderen Populationen unterscheidet (Abb. 3). Sie haben relativ zur Körperlänge einen kleineren Kopf und einen höheren Körper. Die anderen Populationen scheinen sich in dieser Hinsicht weniger voneinander zu unterscheiden (sie liegen in etwa an der gleichen Stelle der x-Achse in Abb. 3, oder überlappen zumindest recht stark). Sie unterscheiden sich allerdings in der Orientierung des Kopfes (y-Achse). Dabei haben Nasen aus dem Rotbach, der Suhre und den Alpenrheinkanälen (Oberes Einzugsgebiet und eher kleinere Gewässer) eine eher nach unten orientierte Kopfmorphologie, während die der Birs und der Wiese (unteres Einzugsgebiet des Rheins) weniger stark nach unten orientiert sind. Nasen aus der Murg sind diesbezüglich intermediär. Es sind demzufolge morphologische Unterschiede zwischen den verschiedenen Nasenpopulationen festzustellen. Es ist wahrscheinlich dass diesen morphologischen Unterschieden ökologische Anpassungen zu Grunde liegen.

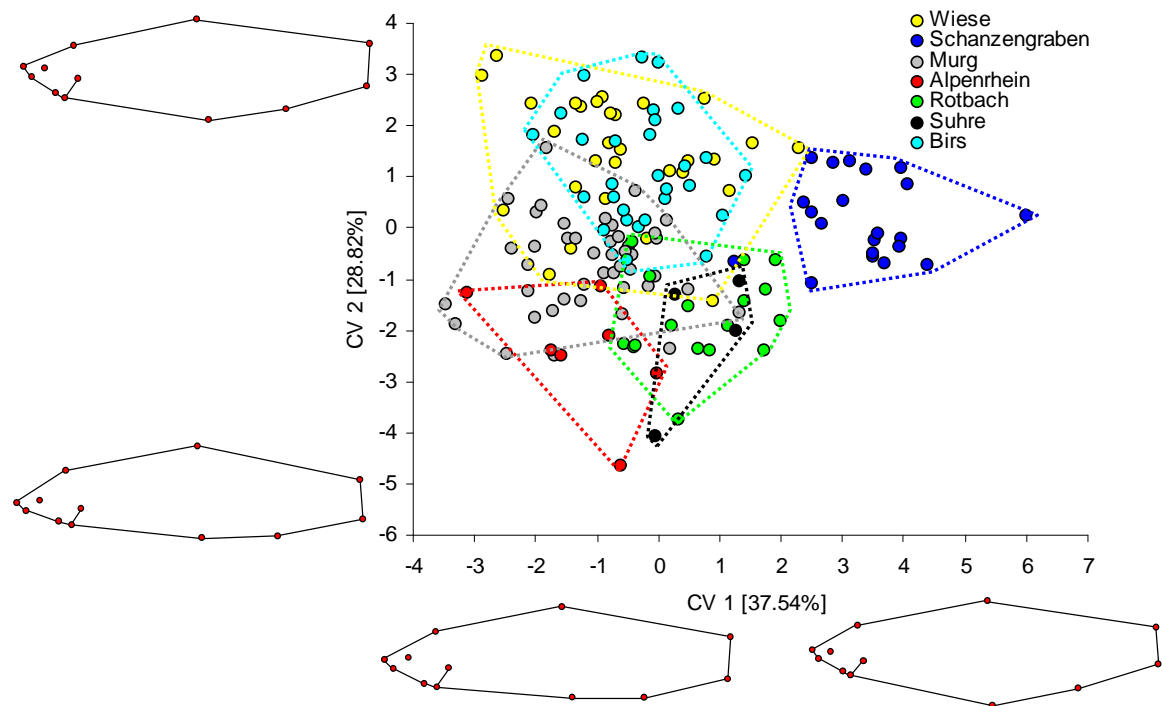


Abbildung 3. Morphologische Eigenschaften der verschiedenen Nasenpopulationen. Die Resultate entstammen einer kanonischen Varianzanalyse (CVA), in der die morphologischen Unterschiede (Varianz) zwischen den Populationen maximiert werden.

GENETISCHE DIFFERENZIERUNG DER NASEN

Das meistangewandte Mass zur genetischen Differenzierung zwischen Populationen ist der F_{ST} . Dieser beschreibt den Anteil der genetischen Varianz, der durch die Einteilung der Individuen in verschiedene Populationen erklärt wird (Weir & Cockerham, 1984). Die dabei berechneten Werte liegen zwischen 0 (die Populationen sind identisch) und 1 (die Populationen sind komplett verschieden). Auffallend an diesen Werten (Tab. 1) ist erstens, dass die Nasen aus dem Schanzengraben gegenüber allen anderen Populationen hohe F_{ST} -Werte aufweisen. Diese liegen zwischen 0.107 und 0.445. Zweitens sind in diesen neutralen Markern keine signifikanten genetischen Unterschiede zwischen den verbleibenden Nasenpopulationen aus dem Rhein unterhalb des Rheinfalls vorhanden (Populationen 2 bis 7). Dies bedeutet, dass der Genfluss innerhalb des Rheinsystems früher gross war. Die rezente künstliche Fragmentierung dieser Flüsse war demzufolge zu kurz um zu einer genetischen Differenzierung zu führen. Das gesamte schweizerische Rheinsystem unterhalb des Rheinfalls, mit der möglichen Ausnahme des Schanzengrabs, beherbergte also früher eine einzige Nasenpopulation. Das Homingverhalten der Nasen kann daher nicht sehr ausgeprägt gewesen sein. Dies bedeutet jedoch nicht unbedingt, dass keine lokalen Anpassungen vorhanden sind, sondern lediglich dass der Genfluss zwischen den Populationen ursprünglich gross war.

Die starke genetische Differenzierung und vergleichsweise geringe genetische Variabilität der Population aus dem Schanzengraben könnte durch einen genetischen Flaschenhals entstanden sein. Dabei muss die Populationsgrösse ursprünglich einmal extrem klein gewesen sein. Die im Schanzengraben beobachteten Tiere bestehen demzufolge sehr wahrscheinlich aus einer kleinen und isolierten Reliktpopulation. Inwiefern diese verringerte genetische Variabilität auf die zukünftige Entwicklung und Überlebensfähigkeit dieser Population einen Einfluss hat, kann anhand der vorliegenden Daten nicht beurteilt werden. Es ist jedoch bekannt, dass der Verlust an genetischer Vielfalt negative Effekte auf Populationen haben kann (Largiadèr & Hefti, 2002). Zusammen mit der vermutlich sehr kleinen Populationsgrösse und den damit verbundenen Gefahren des Aussterbens durch stochastische Effekte (Kirchhofer et al., 2004) muss die Population als besonders stark gefährdet betrachtet werden. Alle unsere Analysen, genetische sowie morphologische, ergaben, dass diese

Population nicht nur eine geringe genetische Variabilität aufweist, sondern auch eine starke natürliche Selektion erfahren hat und im Verhältnis zu den anderen Populationen morphologisch anders angepasst ist. Ein Erhalt dieser bedrohten Population sollte deshalb durch Verbesserung des Lebensraumes ohne Besatz von aussen erfolgen. Interessant ist auch die Beobachtung, dass sich die Nasen aus dem Doubs, die dieses Gewässer nach der Errichtung des Rhein-Rhône Kanals vom Hochrhein her besiedeln konnten, signifikant von allen anderen aus dem Rhein stammenden Nasenpopulationen unterscheiden. Diese Unterschiede sind jedoch vergleichsweise klein.

Des Weiteren sind die Nasen aus den Alpenrheinkanälen und der Dornbirner Ach von allen anderen Rheinpopulationen und von der Donaureferenzpopulation genetisch stark differenziert. Zwischen der Dornbirner Ach- und der Alpenrheinpopulation können jedoch keine Unterschiede festgestellt werden. Der Bodensee und sein Einzugsgebiet beherbergen demzufolge eine autochthone Nasenpopulation, die über lange Zeiträume unabhängig von Rhein- und Donaunasenpopulationen entstanden sein muss. Im Artenschutz und bei der Bewirtschaftung sollte diese klar als eigene Einheit betrachtet werden. Nasen aus dem unteren Rheineinzugsgebiet oder aus dem Donaueinzugsgebiet sollten also nicht als Besatzmaterial für Flusssysteme oberhalb des Rheinfalls verwendet werden und umgekehrt.

Tabelle 1. F_{ST} -Werte, die zwischen den verschiedenen Nasenpopulationen beobachtet wurden.

Code	Gewässer	Einzugsgebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Li	Schanzengraben	Rhein	-	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Wi	Wiese	Rhein	0.132	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	***	***	***	***	***
Mu	Murg	Rhein	0.128	-0.001	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	***	***	***	***	***
Bi	Birs	Rhein	0.127	0.000	0.004	-	n.s.	n.s.	n.s.	***	***	***	**	***
Su	Suhre	Rhein	0.119	0.016	0.020	0.004	-	n.s.	n.s.	***	***	***	*	***
Ro	Rotbach	Rhein	0.107	-0.007	-0.002	-0.004	0.003	-	n.s.	***	***	***	**	***
Se	Sense	Rhein	0.132	-0.002	0.006	0.004	0.000	0.003	-	***	***	***	***	***
Ri	Alpenrhein	Rhein	0.213	0.083	0.082	0.079	0.123	0.087	0.088	-	n.s.	***	***	***
Da	DornbirnerAach	Rhein	0.198	0.105	0.097	0.087	0.129	0.096	0.108	-0.011	-	***	***	***
Na	Danube	Donau	0.243	0.097	0.095	0.090	0.131	0.105	0.097	0.082	0.095	-	***	***
Do	Doubs	Rhône	0.175	0.024	0.028	0.021	0.047	0.032	0.031	0.085	0.108	0.118	-	***
Tox	Toxostoma	Rhône	0.445	0.351	0.349	0.353	0.426	0.371	0.369	0.395	0.343	0.366	0.393	-

URSPRUNG DER NASEN AUS DER BODENSEEREGION

Um zu überprüfen, ob die Nasen aus dem Bodensee näher zu den Donau- oder den unteren Rhein Nasen verwandt sind, wurde eine individuelle Zugehörigkeitsanalyse mit dem Programm STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) durchgeführt. Dieses Programm ermittelt anhand der individuellen Allelfrequenzdaten die Anzahl genetisch differenzierter Populationen und teilt die einzelnen Individuen anschliessend in diese Gruppen ein. Die Resultate sind in Abbildung 4 ersichtlich. Sie demonstrieren die Eigenständigkeit der Nasen aus dem unteren Rheineinzugsgebietes (blau). Sie teilen auch alle Toxostoma Referenzindividuen klar in eine eigenständige Population (violett) ein. Die Nasen aus dem Bodenseeeinzugsgebietes und die aus der Donau werden in eine gemeinsame Population eingeteilt (grün). Interessanterweise wurde ein Individuum aus der Dornbirner Ach zu denen aus dem unteren Rhein eingeteilt. Es könnte sich dabei um ein in früheren Jahren besetztes Tier aus dem unteren Rhein handeln.

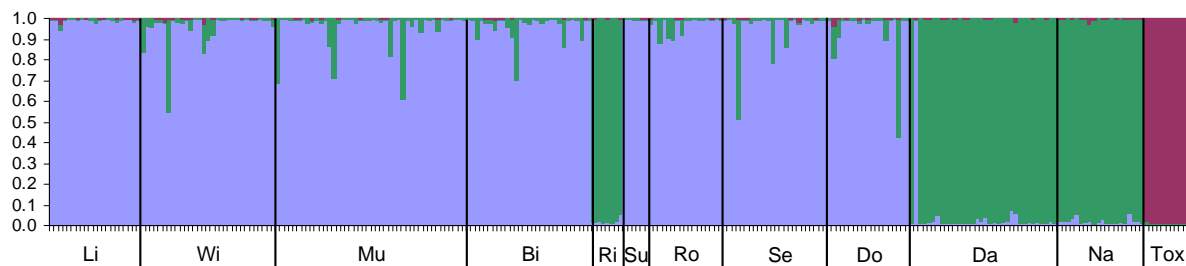


Abbildung 4. Individuelle Zugehörigkeit der Nasen bestimmt mit dem Programm STRUCTURE. Die Abkürzungen sind in Tabelle 1 beschrieben.

Zusätzlich zu den Mikrosatellitendaten wurden für insgesamt 50 Individuen aus der Bodenseeregion, aus der Donau und aus dem Rhein unterhalb des Rheinfalls die mitochondriale DNS untersucht. Diese DNS hat den Vorteil, die phylogenetische Geschichte besser aufzulösen. Der Nachteil ist, dass sie nur die maternale genetische Linie darstellt. Zu diesem Zweck wurde die Kontrollregion der mitochondrialen DNS sequenziert (Methoden in: (Hudson et al., 2011)).

Die Resultate zeigen, dass insgesamt nur fünf verschiedene Haplotypen gefunden wurden (Abb. 5). Ein Haplotyp ist eine Sequenz von Nukleotiden in einem DNS Abschnitt (z. Bsp. 3' ATGCATTTCGTA 5'). Verschiedene Haplotypen unterschieden sich durch Mutationen in dieser Sequenz (z. Bsp. Haplotyp 1: 3' ATGCATTCCGTA 5'; Haplotyp 2: 3' ATGCATTTCGTA 5'). Interessanterweise teilen die Nasen aus dem Bodenseeeinzugsgebiet keinen Haplotyp mit den Nasen aus der Donau, während sie Haplotypen mit denen aus dem unteren Rhein teilen (Abb. 4). Zusammen mit den Informationen aus den Mikrosatellitenanalysen muss also davon ausgegangen werden, dass die Nasen aus dem Bodensee sowohl Gene aus dem unteren Rhein als auch aus der Donau bei der Besiedlung des Bodensees erhalten haben.

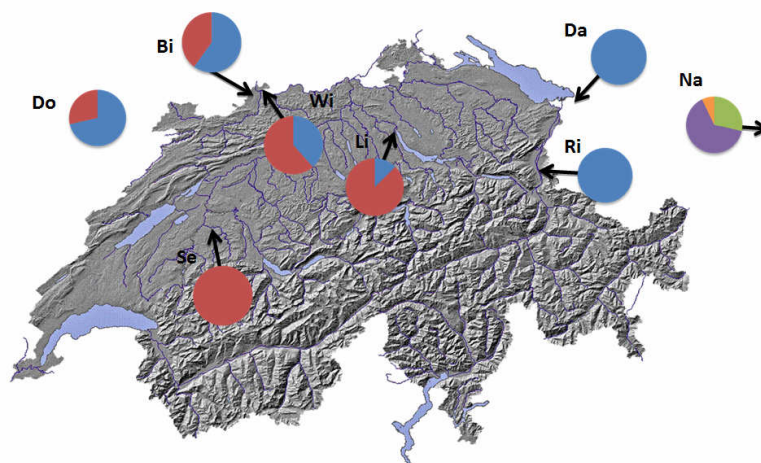


Abbildung 5. Verteilung der beobachteten mtDNS Haplotypen. Jede Farbe entspricht einem unterschiedlichen Haplotyp. Die Kreisdiagramme geben die Häufigkeit der verschiedenen Haplotypen in einer Population wieder. Karte © Swisstopo.

HINWEISE AUF NATÜRLICHE SELEKTION UND LOCALE ANPASSUNG

Anzeichen für lokale Anpassung durch natürliche divergente Selektion können anhand unserer genetischen und morphologischen Daten identifiziert werden. Aus diesem Grunde sollten Nasen für Wiederansiedlungsprojekte auch innerhalb des Rheineinzugsgebietes unterhalb des Rheinfalls wann immer möglich aus ökologisch ähnlichen Habitaten stammen. Die Resultate zeigen ebenfalls, dass insbesondere im Schanzengraben starke Unterschiede beobachtet werden können, weshalb diese Population ebenfalls als eigenständige Managementeinheit betrachtet werden sollte.

SCHLUSSFOLGERUNGEN UND EMPFEHLUNGEN

Das Bodenseeeinzugsgebiet beherbergt eine endemische Nasenpopulation, die sich genetisch von den Nasen aus der Donau und dem Rhein stark differenziert und als gesonderte Einheit im Artenmanagement betrachtet werden muss. Die verschiedenen Schweizer Nasenpopulationen, die unterhalb des Rheinfalls vorkommen (mit Ausnahme der Population vom Schanzengraben) unterscheiden sich genetisch an neutralen, also durch Selektion nicht beeinflussten Markern, nicht voneinander. Die morphologischen Untersuchungen zeigen aber, dass sich die Nasen aus Gewässern innerhalb des unteren Rheineinzugs zum Teil recht stark voneinander unterscheiden. Solche Unterschiede bestehen insbesondere zwischen den Nasen der alpenseitigen Zuflüsse und denen im Raum Basel. Gleichzeitig wurden Hinweise auf natürliche Selektion und lokale Anpassung in der

Population vom Schanzengraben gefunden. Aus diesen Gründen sollte man bei Besatzmassnahmen oder Wiederansiedlungsprojekten zunächst Nasen aus demselben Gewässer, und wo dies nicht möglich ist, aus ökologisch ähnlichen Gewässern verwenden. Schliesslich haben frühere Besatzversuche an der Saane, der Aare und der Ergolz gezeigt, dass diese nur erfolgreich sein können, wenn die Umweltbedingungen ein Überleben der Fische ermöglicht. Für Artenerhaltungsmassnahmen sollten deshalb folgende Punkte beachtet werden:

1. In erster Linie sollten noch bestehende Populationen ohne Besatz durch gezielte Massnahmen am Lebensraum gestützt werden.
2. Wo Besatzmassnahmen unumgänglich oder Wiederansiedlungsprojekte erwünscht sind, sollten Nasen nur innerhalb von folgenden vier Managementeinheiten verschoben werden:
 1. Populationen innerhalb des Rhein-Hauptstammes (Wiese, Birs, Ergolz),
 2. Populationen der oberen Rheinzufüsse (Thur, Rotbach, Suhre, Sense, Aare),
 3. Populationen innerhalb des Bodenseeeinzugs,
 4. Schanzengraben.

LITERATURVERZEICHNIS

- Hudson, A. G., Vonlanthen, P. & Seehausen, O. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proc. R. Soc. B.* **278**: 58-66.
- Kirchhofer, A., Breitenstein, M. & Büsser, P. (2004) "La Broye vivante" - étude conceptionnelle pour la réintroduction du nase (*Chondrostoma nasus*) dans la Broye VD/FR. pp. WFN, Gümmenen.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Largiadèr, C. R. & Hefti, D. (2002) Genetische Aspekte des Schutzes und der nachhaltigen Bewirtschaftung von Fischarten In: *Mitteilungen zur Fischerei*, (Bundesamt für Umwelt, W. u. L. B., ed.). pp., Bern.
- Maier, K. J., Zeh, M., Ortlepp, J. & Hefti, D. (1995) MITTEILUNGEN ZUR FISCHEREI NR. 53: Verbreitung und Fortpflanzung der in der Schweiz vorkommenden *Chondrostoma*-Arten. (Bundesamt für Umwelt, W. u. L. B., ed.). pp., Bern.
- Pritchard, J. K., Stephens, M. & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**: 945-959.
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**: 1358-1370.

DANKSAGUNG

Wir möchten uns an dieser Stelle insbesondere bei allen Kantonalen Ämtern und freiwilligen Helfern für die Unterstützung bei den Probenahmen danken: Herr Arthur Kirchhofer, Guy Périat, Franck Bonell, Dr. Wolfgang Mark und Frau Dr. Caroline Costedoat danken wir für die zur Verfügung Stellung von DNS Proben. Schliesslich bedanken wir uns beim BAFU, Sektion Fischerei, für das Vertrauen und die finanzielle Unterstützung für dieses Projekt, und bei der EAWAG Abteilung Fischökologie und Evolution für hilfreiche Diskussionen.