

UNERWARTETE ARTEN- VIELFALT IN SEEN DES ALPENRAUMS

PROJET LAC

Die grossen Seen des Alpenraums weisen eine einzigartige und bisher nur unvollständig bekannte Fischartenvielfalt auf. Mit dem Projet Lac wurden erstmals systematisch die Fischbestände in 35 Seen des Alpenraums aufgenommen. Die standardisierte Erfassung der Fischgemeinschaften, die Charakterisierung aller Arten und deren korrekte Bestimmung, das Wissen über ihre Ökologie sowie die rechtliche Verankerung ihres Schutzes bilden die Grundlage für deren langfristigen Erhalt.

Ole Seehausen, Eawag, Fish Ecology and Evolution, Kastanienbaum; Aquatische Ökologie & Evolution, Universität Bern
Timothy Alexander, Eawag, Fish Ecology and Evolution, Kastanienbaum
Nicole Egloff; Pascal Vonlanthen, Aquabios GmbH*

RÉSUMÉ

UNE DIVERSITÉ D'ESPÈCES INATTENDUE DANS LES LACS PRÉALPINS

Les grands lacs profonds du pourtour des Alpes sont des écosystèmes disposant d'une diversité exceptionnelle d'espèces de poissons. Cela est notamment dû à leur situation géographique, à cheval entre les bassins versants du Rhin, du Rhône, du Pô et du Danube. Les différentes voies de recolonisation à partir de ces bassins ont entraîné des différences de biocénoses entre le nord et le sud des Alpes ainsi qu'entre l'ouest et l'est du Plateau. De plus, le recul des glaciers a fait apparaître de nouveaux lacs profonds dans lesquels une multitude d'espèces endémiques différentes a pu se constituer. La Suisse assume une importante responsabilité tant à l'échelle nationale qu'internationale pour cette riche biodiversité. Jusqu'à présent, le cortège d'espèces de ces lacs n'avait jamais fait l'objet d'une étude scientifique approfondie. Le *Projet Lac* a permis de combler cette lacune à l'aide d'un inventaire complet des peuplements combiné à un diagnostic détaillé et à une détermination génétique et morphologique précise des espèces. Nous disposons donc désormais de données fiables concernant 35 lacs préalpins, et les résultats sont étonnants: au total, 106 espèces de poissons ont été recensées, dont près de la moitié sont considérées comme endémiques et ne sont présentes que localement. Et une telle diversité d'espèces a pu être observée alors que plusieurs espèces endémiques ont déjà disparu. Les lacs du bassin

EINLEITUNG

Die biologische Vielfalt hat in vielen Ökosystemen einen positiven Einfluss auf Produktivität und auf Stabilität von Ökosystemleistungen für den Menschen [1, 2]. Verschiedene Arten haben oftmals unterschiedliche ökologische Funktionen. Dies erhöht die Effizienz, mit der eine Artengemeinschaft die verfügbaren Ressourcen nutzt [3]. Auf der anderen Seite gibt es bei einer hohen Anzahl Arten auch Redundanzen bei den Funktionen, was zu mehr Stabilität von Ökosystemleistungen führt, z. B. in Form von stabileren Fischereierträgen [4, 5]. Die grossen, tiefen und nährstoffarmen Seen rund um den Alpenbogen stellen bezüglich Artenvielfalt einzigartige Ökosysteme dar, für deren Erhalt die Schweiz eine hohe Verantwortung trägt. Diese Seen gehören vier verschiedenen Einzugsgebieten (Rhein, Rhone, Po und Donau) an. Dadurch weisen sie trotz ihrer geografischen Nähe sehr unterschiedliche Fischartengemeinschaften auf. Insbesondere in Seen des Einzugsgebietes des Rheins und der Rhone existieren viele kälteangepasste, endemische Arten (s. *Box 1* und *2*). Unabhängig von ihrem kleinen Verbreitungsgebiet treten viele dieser endemischen Arten in ihren Seen besonders zahlreich auf. Sie spielen daher sowohl für den Artenschutz als auch für die Funktion

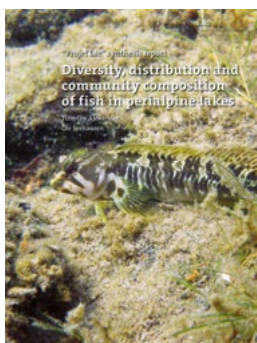
* Kontakt: Ole.Seehausen@eawag.ch

(Titelbild: ©M. Roggo)

des Seenökosystems und die Fischerei eine wichtige Rolle. Trotz jahrhundertelanger Beobachtungen durch Fischer und Forscher konnten bis heute nicht alle Fischarten der Voralpenseen erkannt und beschrieben werden. Dies liegt daran, dass diese Arten anhand des äusseren Erscheinungsbilds (Phänotyp) oft nur schwer auseinanderzuhalten sind. Dank neuerer genetischer Methoden ist es heute aber möglich, Arten zu diagnostizieren und Individuen den richtigen Arten zuzuordnen. Hinzu kommt, dass in grossen Seen bisher keine umfassenden und standardisierten Befischungen mit detaillierter Identifikation aller Fische durchgeführt worden sind. Ohne genaue Angaben zur Artenzusammensetzung und zu deren Verbreitung in Ökosystemen ist es schwierig, angemessene Bewirtschaftungsmassnahmen zu treffen.

Eine umfassendere Bestandaufnahme der Fischgemeinschaften der Alpenrandseen sowie der Vergleich der relativen Häufigkeiten von Arten und ihrer Verteilung über die Lebensräume in und zwischen den Seen drängte sich daher auf. Diese Lücke wurde mit dem *Projet Lac* geschlossen, in welchem erstmals die Fischartenvielfalt, die Häufigkeit und die Verbreitung in Seen mit standardisierten Methoden erhoben wurden [6].

Im vorliegenden Artikel werden einige Ergebnisse dieser Untersuchungen mit Schwerpunkt auf die Artenvielfalt vorgestellt. Im direkt anschliessenden Artikel (S. 72 ff.) wird der Schwerpunkt auf den Einfluss von Umweltbedingungen auf die Zusammensetzung der Fischartengemeinschaften und Artenhäufigkeiten gelegt. Alle Ergebnisse der Untersuchungen können dem wissenschaftlichen Expertenbericht entnommen werden:



Synthesebericht zum Download unter: www.eawag.ch/de/abteilung/fishec/projekte/projet-lac-synthesis-bericht/

Insgesamt wurden 35 Seen nördlich und südlich der Alpen untersucht. Die meisten gefangenen Fische wurden direkt im Feld anhand ihrer äusseren Merkmale auf Artniveau bestimmt, standardisiert fotografiert, zudem wurden Gewebeproben für weitere Untersuchungen entnommen. Falls die Artbestimmung aufgrund morphologischer Merkmale nicht eindeutig war, wurden morphologische und, wenn notwendig, genetische Untersuchungen im Labor vorgenommen.

URSPRÜNGLICHE VIELFALT DER FISCHARTEN

Das ursprüngliche und natürliche Fischartenspektrum der einzelnen Seen wird einerseits durch lokale Eigenschaften, wie Grösse und Tiefe des Gewässers bestimmt (s. S. 72 ff.), andererseits spielt die Wiederbesiedlungsgeschichte aus ehemaligen Eiszeitrefugien eine wichtige Rolle.

Der Alpenraum war im Zeitraum zwischen 2,5 Mio. und 11 700 Jahren vor unserer Zeitrechnung mehrfach grossräumig vergletschert [7] (Fig. 1). Die vorstossenden Gletscher zwangen Pflanzen und Tiere, ihr Verbreitungsgebiet in tiefere, eisfreie Refugien zu verschieben. Arten, die das nicht konnten, starben aus [8].

Die grossen und tiefen Voralpenseen entstanden nach dem Rückzug der Gletscher vor etwa 16 000 Jahren. Die südlich der Alpen liegenden Seen wurden schnell von einer Vielzahl von Fischarten aus dem adriatischen Refugium wiederbesiedelt [9, 10]. Die nördlichen Voralpenseen wurden von Arten aus Refugien der drei Flusseinzugsgebiete Rhein, Rhone und Donau besiedelt (Fig. 2) [11, 12]. Dabei war das Donaurefugium bei Weitem das artenreichste. Die Einwanderungsrouten waren teilweise komplex, da sich mit dem Rückzug der Gletscher auch die Einzugsgebiete einzelner Fliessgewässer veränderten. Dadurch entstanden über einen gewissen Zeitraum Vernetzungen zwischen Flusseinzugsgebieten, welche die Fische nutzten, um von einem ins andere Einzugsgebiet zu wandern [13].

Diese unterschiedlichen Wiederbesiedlungsrouten führten dazu, dass die Seen je nach Lage in den Alpen sehr unterschiedliche Fischgemeinschaften aufweisen. 21 einheimische Fischarten konnten im Rahmen des *Projet Lac* nur in den südlichen Seen festgestellt werden. Die einzigen Fischarten, die wahrscheinlich natürlicherweise auf beiden Seiten

DEFINITION «ENDEMISCHE ARTEN»

Endemische Arten sind Arten, die nur in einem begrenzten geografischen Gebiet vorkommen, wie z. B. in einem See oder mehreren benachbarten Seen gemeinsamen geologischen Ursprungs. Diese Arten sind für die Erhaltung der biologischen Vielfalt von grosser Bedeutung, da der lokale Verlust einer Population oft das weltweite Aussterben der Art bedeutet.

Box 1

ARTENTSTEHUNG

Viele Arten sind über einen sehr langen Zeitraum, oft über Millionen von Jahren, langsam entstanden. Unter gewissen Umständen kann die Artbildung aber auch sehr schnell gehen. Gewisse Artengruppen haben die Fähigkeit, innerhalb weniger Jahrtausende neue Arten zu bilden. Damit dies geschieht, braucht es folgende Voraussetzungen: Erstens müssen sie vielfältige Lebensräume antreffen, in denen sie sich auf unterschiedliche Nahrung oder Habitate spezialisieren können. Zweitens müssen sie eine grosse genetische Vielfalt aufweisen, die solche Anpassungen ermöglicht. Drittens müssen die Anpassungen an die Umwelt dazu führen, dass sich die Fische des entsprechenden Habitats vorwiegend untereinander fortpflanzen.

In den Alpenrandseen fanden rasche Artentstehungen besonders häufig in den beiden Artengruppen der Felchen [7] und Seesaiblinge [20] statt. Sie haben in den grossen und tiefen Seen (insbesondere im Thuner-, Brienzer- und Vierwaldstättersee) innerhalb von 16 000 Jahren eine Vielzahl endemischer Arten ausgebildet.

Box 2

der Alpen vorkamen, sind Aal, Schleie, Trüsche und Egli. Felchen und Saiblinge sind natürlicherweise nur in Seen des Rhein-, des Donau- und des oberen Rhone-Einzugsgebietes vertreten.

HEUTIGE FISCHARTENVIELFALT

Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Zusammensetzung der Artengemeinschaften der Seen die Wiederbesiedlung aus unterschiedlichen Glazialrefugien reflektiert, sie ähnelt sich am meisten bei Seen, die im selben Einzugsgebiet liegen. 106 Fischarten wurden in den 35 untersuchten Seen festgestellt, wovon 95 Arten einheimisch sind. Im Rahmen des *Projet*

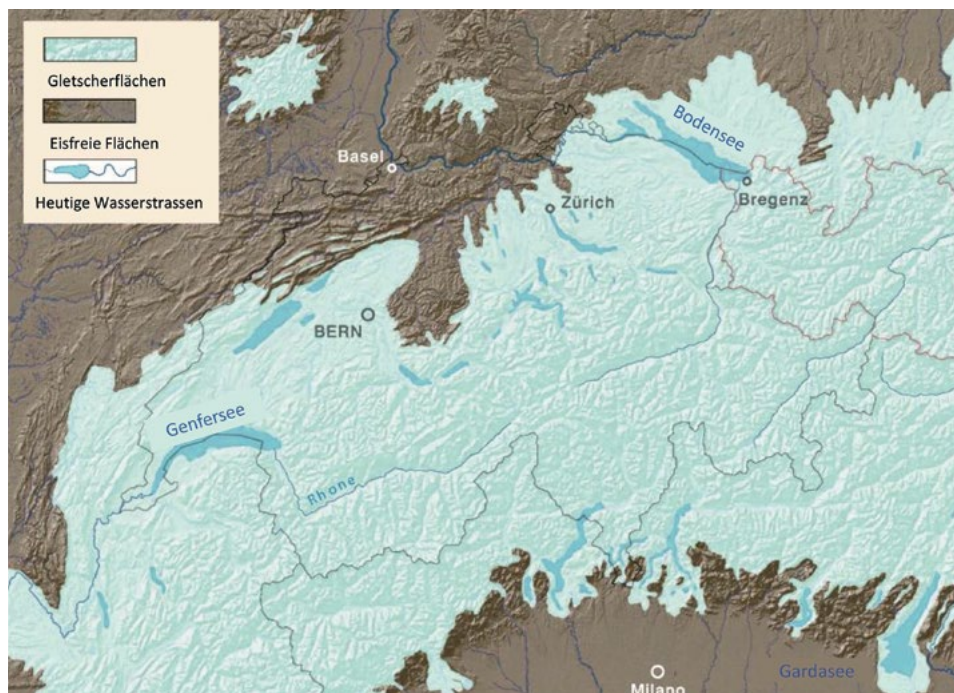


Fig. 1 Rekonstruktion der Eisflächenausdehnung während des Höhepunkts der letzten Eiszeit vor 26 000 bis 20 000 Jahren. Alle heutigen grossen Seen waren von Gletschern bedeckt.
(Grafik angepasst aus der Publikation: Geologische Bundesanstalt [Hrsg.] [2013]: Der Alpenraum zum Höhepunkt der letzten Eiszeit – Posterkarte. Geologische Bundesanstalt, Wien)

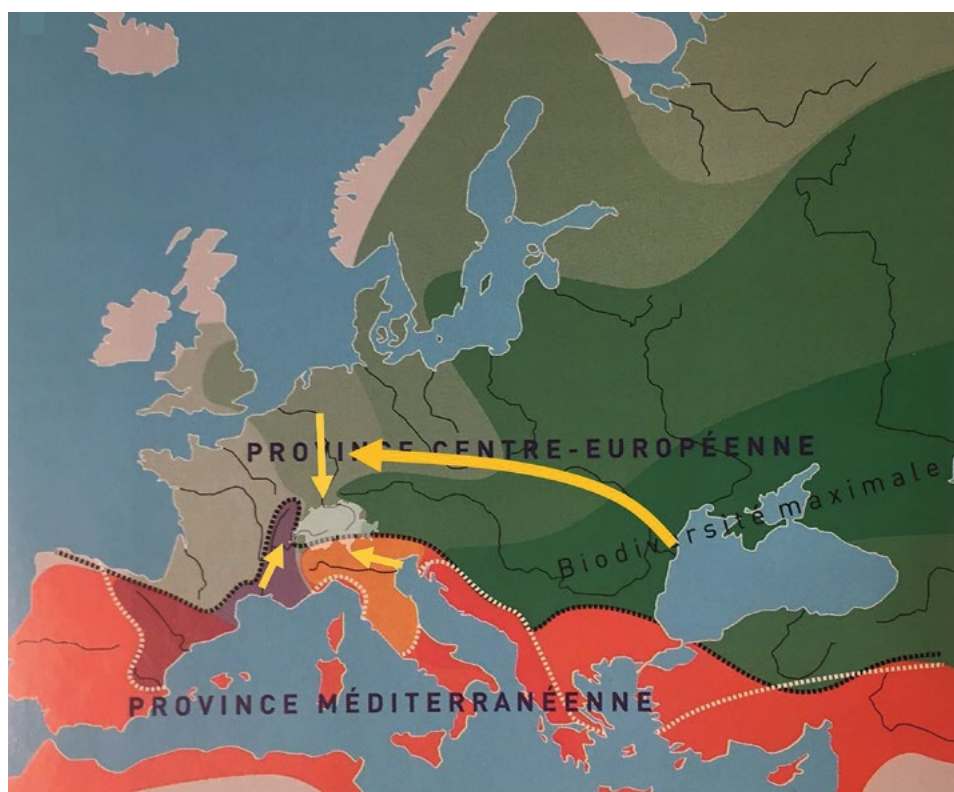


Fig. 2 Wiederbesiedlung aus den eiszeitlichen Refugien (verändert nach Keith et al. 2020).

Lac konnten 16 bekannte einheimische Arten nicht festgestellt werden. Neun davon gelten in der Schweiz als ausgestorben, so z. B. Lachs, Huchen oder Maifisch [14]. Die anderen sieben sind selten und einige davon kommen nicht

in Seen vor, z. B. Hundsbarbe und Rhonestreber.

Die grösste Anzahl einheimischer Arten findet sich in der Familie der Lachsartigen (44 Arten), gefolgt von der Familie der Karpfenartigen (27 Arten). Das Verhält-

nis des Artenreichtums zwischen den beiden Familien weicht damit von der Situation in Gesamteuropa ab, wo 236 karpfenartige und 98 lachsartige Fischarten bekannt sind [15].

EINZIGARTIGE ENDEMITEN

Insgesamt konnten 41 endemische Arten nachgewiesen werden, die nur in einem See oder in wenigen benachbarten Seen gemeinsamen geologischen Ursprungs vorkommen. Dies stellt für Mitteleuropa eine extrem hohe Konzentration endemischer Arten dar [16]. Insbesondere verschiedene Felchen- und Seesaiblingsarten haben sich seit dem Ende der Eiszeit in tiefen Seen lokal entwickelt. In den grossen Seen des Rheineinzugsgebiets wurden besonders viele endemische Arten festgestellt, in den Einzugsgebieten von Rhone und Po jedoch nur wenige.

Die hohe Anzahl endemischer Arten führt zu einer ausgeprägten Einzigartigkeit dieser Fischartengemeinschaften. Um das zu quantifizieren, wurde ein Einzigartigkeitsindex für jeden See berechnet (s. [17] für die Berechnungsmethoden). Je mehr endemische Arten ein See aufweist, desto höher ist dieser Index (Fig. 3), und desto einzigartiger und wichtiger für den Naturschutz ist die Fischartengemeinschaft dieses Sees. Der Thunersee weist den grössten Einzigartigkeitsindex aller Seen auf, gefolgt vom Vierwaldstättersee und vom Bodensee-Obersee. Die besonders hohen Anteile endemischer Felchen-, Seesaiblings- und/oder Groppenarten in diesen Seen erklären diese Beobachtung. Die höchste Anzahl Endemiten wurde mit zwölf Arten im Thunersee festgestellt. Dieser beherbergt nach heutigen Kenntnissen sechs Felchenarten, fünf Seesaiblingsarten und eine Tiefseegroppe (Fig. 4).

UNERWARTETE ARTENVIELFALT

MEHRERE ELRITZEN-ARTEN IN DER SCHWEIZ

Im *Projet Lac* wurden zum ersten Mal auch Arten nachgewiesen, deren Vorkommen in der Region zuvor nicht bekannt war. Bei den Elritzen z. B. ging man bis 2017 davon aus, dass im Schweizer Alpenraum zwei Arten vorkommen: im Norden die Gemeine Elritze (*P. phoxinus*) und im Süden die Italienische Elritze (*P. lumaireul*). Gemäss neuen genetischen Untersuchungen entsprach keine einzige Elritzenprobe aus der Schweiz oder den umliegenden

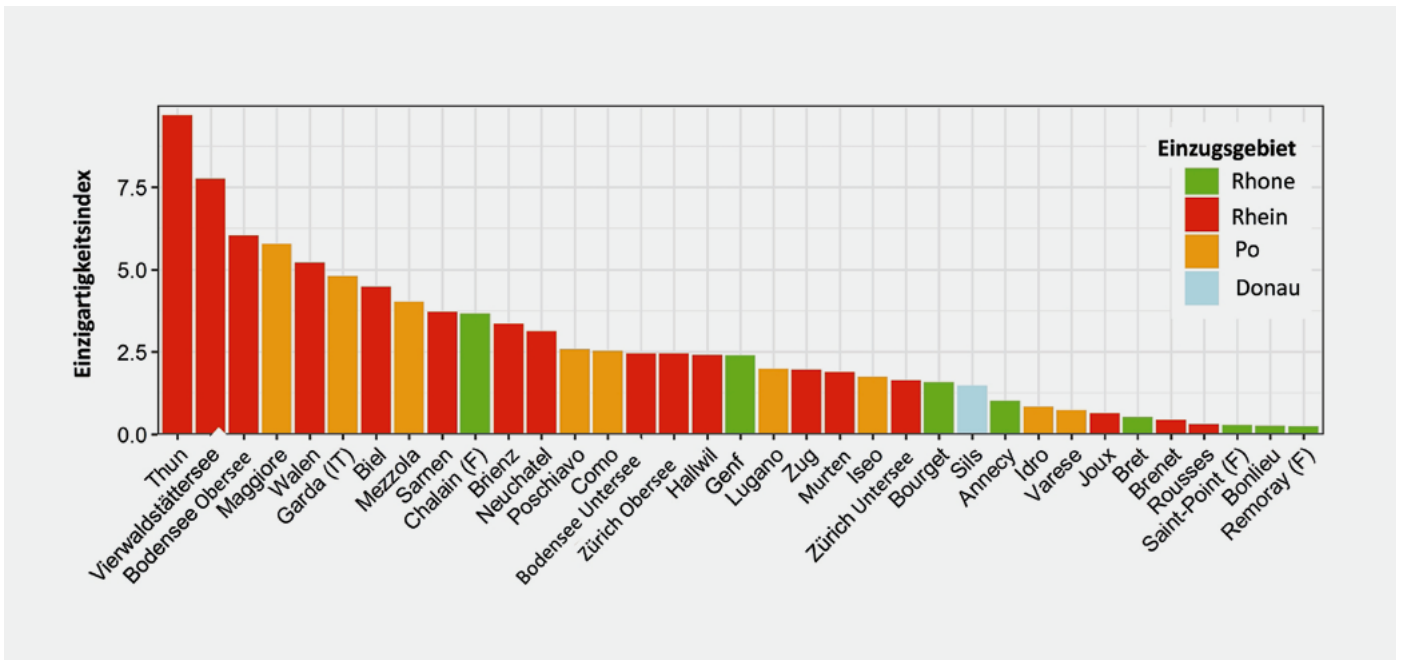


Fig. 3 Einzigartigkeit der Fischgemeinschaften in allen Seen und Einzugsgebieten. Je mehr endemische Arten in einem See beheimatet sind, desto höher ist der Einzigartigkeitsindex.

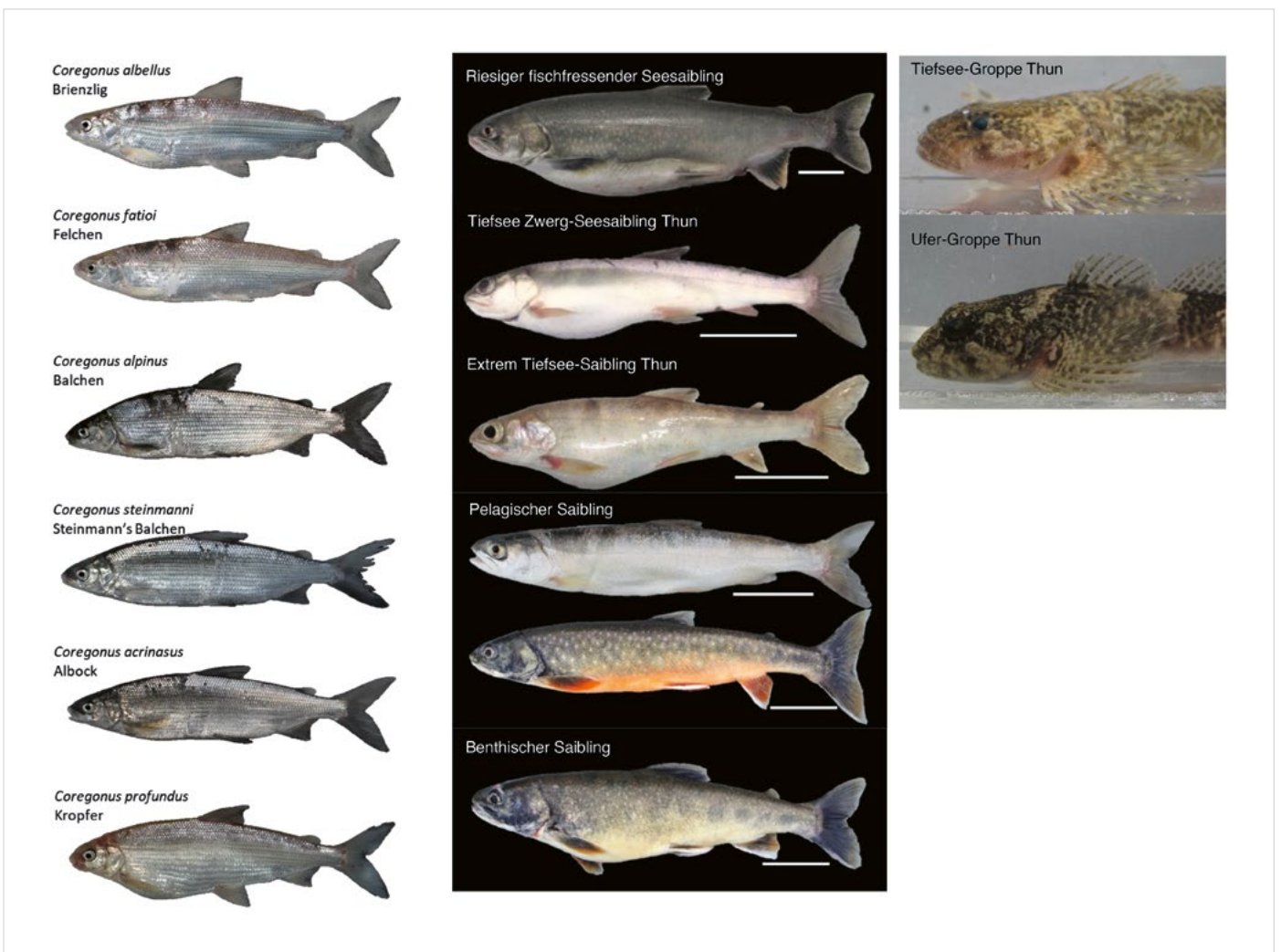


Fig. 4 Endemische Artenvielfalt des Thunersees mit sechs Felchenarten, fünf Seesaiblingsarten und einer Tiefseegroppe. Saiblingsarten zeigen nur in der Laichphase charakteristische Farbkleider. Wir illustrieren dies mit Abbildungen des pelagischen Saiblings in Ruhephase und Laichphase. Ob die beiden Tiefseesaiblingsarten ebenfalls eine Laichfärbung ausbilden, ist bis heute nicht bekannt. (©Felchen: O. Selz; Seesaiblinge: C. Doenz)

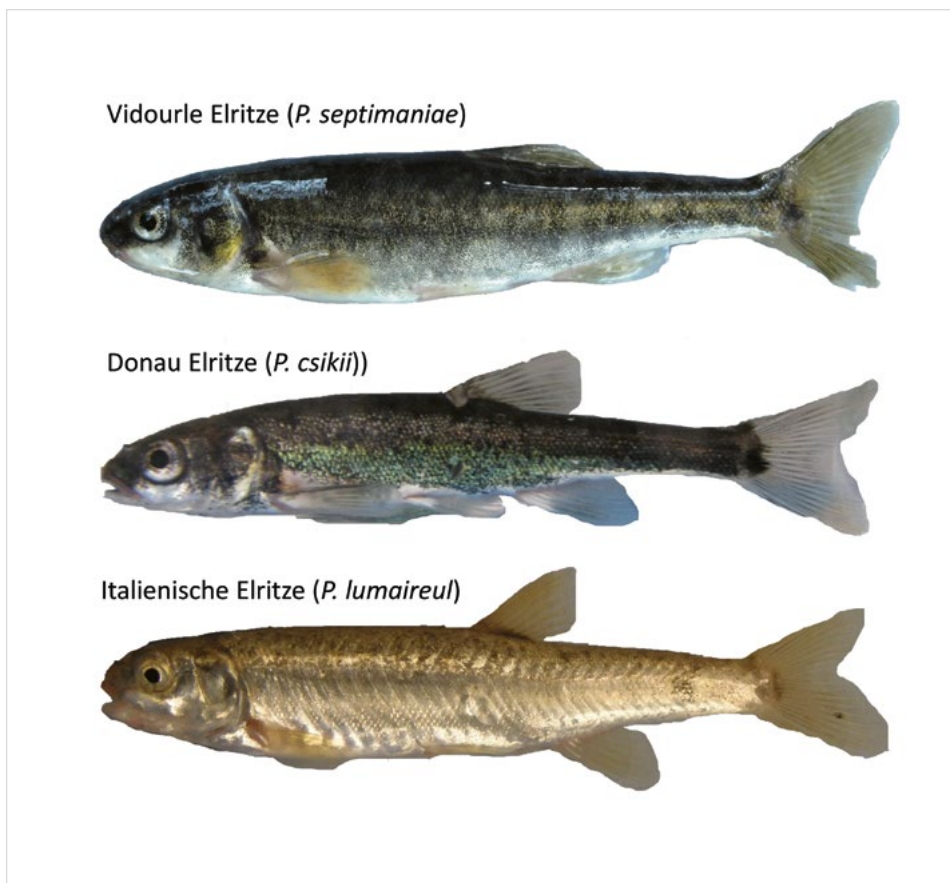


Fig. 5 Die Vorkommen von Vidourle-Elritze (oben), westlicher Variante der Donau-Elritze (Mitte), und italienische Elritze (unten) konnten durch genetische Untersuchungen im westlichen und zentralen Alpenraum dokumentiert werden.

Regionen der Gemeinen Elritze (*P. phoxinus*). Eine Probe aus dem Tessin wurde wie erwartet als Italienische Elritze (*C. lumaireul*) identifiziert, andere Tessiner Elritzenproben gehörten zu zwei nichtheimischen Arten. Wenige Genfersee- und alle Lac-Chalain-Proben entsprachen der zuvor nur aus dem unteren Rhone-Einzugsgebiet bekannten Vidourle-Elritze (*P. septimaniae*). In den Seen des Rheineinzugsgebiets sowie im Silsersee (Donaueinzugsgebiet) wurde hauptsächlich die Donau-Elritze (*P. csikii*) festgestellt, aber auch die Vidourle-Elritze kam vereinzelt vor und interessanterweise dominierte Letztere alle Fliessgewässer im Aareinzug unterhalb der Seen.

Bei der Donau-Elritze konnten zwei unterschiedliche genetisch Linien dokumentiert werden, wovon die eine Art die Seen von Aare-, Reuss- und Limmatsystem, die andere aber Silsersee, Poschiavo und die Flüsse der Ostschweiz bewohnt. Eine ähnlich bekannte Artenvielfalt wurde auch bei mehreren anderen Artengruppen aufgezeigt (s. *Synthesebericht*).

Das äusserliche Erscheinungsbild der verschiedenen Elritzenarten ist ähnlich, es gibt aber geringe Unterschiede in Morphologie und Färbung (Fig. 5). Eine



Fig. 6 Gelbflossiges und rotflossiges Egli [19].

Artzuweisung kann bisher jedoch nur durch genetische Analysen zuverlässig vorgenommen werden. Elritzen sind bei Anglern als Köderfische und bei Teich- und Aquarienbesitzern als Zierfische sehr beliebt und im Handel mit unterschiedlicher, aber fast immer unbekannter Herkunft erhältlich. Oftmals werden überzählige Fische oder nicht mehr erwünschte Fische ausgesetzt. Dadurch besteht die Gefahr, dass Elritzenarten unbemerkt ausserhalb ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete angesiedelt werden, was die weite Ausbreitung mancher Arten mitverursacht haben dürfte.

WIEDERENTDECKTE ARTEN

Die Untersuchungen ermöglichten es, zwei endemische Fischarten wiederzufinden, die zuvor als ausgestorben galten: der Tiefseesaibling (*Salvelinus profundus*) des Bodensees und der Tiefsee-Zwergsaibling (*Salvelinus sp.* «Profundal-dwarf VWS») des Vierwaldstättersees [18]. Weiter konnte vom Bodenseetiefseesaibling erstmals die Laichfärbung beobachtet werden. Für viele weitere, insbesondere endemische Arten wurde das Aussterben bestätigt.

UNTERSCHÄTZTE VIELFALT AUCH BEI GUT BEKANNTEN FISCHEN: BEISPIEL EGLI

Bei verschiedenen Artengruppen wurde zudem eine unerwartete Vielfalt festgestellt. Im grössten Teil Mitteleuropas hat z.B. das Egli typischerweise rote

Flossen und vier bis sechs V-förmige Vertikalstreifen auf der Flanke. Die in den untersuchten Gewässern festgestellten Egli wiesen aber ausgeprägte Unterschiede in der Flossenfarbe sowie der Anzahl und Form der Vertikalstreifen auf. Alle Seen enthielten rotflossige Egli. Während diese in den südlichen Voralpenseen und in kleinen Seen beidseitig der Alpen dominierten, waren sie in den grossen nördlichen Voralpenseen aber selten. Stattdessen dominierten hier gelbflossige Egli mit mehr und feineren Vertikalstreifen (Fig. 6).

Die beiden Farbtypen wurden in zahlreichen Seen morphologisch und ökologisch untersucht, wobei Unterschiede festgestellt werden konnten [17]. Genetische Analysen wurden bisher nur von Exemplaren des Bodensees vorgenommen. Diese belegten signifikante genetische Unterschiede zwischen gelbflossigen und rotflossigen Egli [20].

FEHLBESTIMMUNGEN UND UNERKANTE VERSCHLEPPUNGEN

In der Schweiz wurden bisher zwei Steinbeisserarten als heimisch angesehen: der Italienische Steinbeisser (*C. bilineata*) im Einzugsgebiet des Po und der nördliche Steinbeisser (*C. taenia*) nördlich der Alpen (Fig. 7). Entsprechend wurden bis anhin alle im Norden gefangenen Steinbeisser der nördlichen Art zugewiesen. Interessanterweise glichen alle im *Projet Lac* gefangenen Fische (nördlich und südlich der Alpen) morphologisch der italienischen Art, mit Ausnahme eines Fisches aus dem Bielersee, der keiner der beiden Arten zugeordnet werden konnte. Genetische Untersuchungen bestätigten, dass es sich ausnahmslos um Italienische Steinbeisser handelte. Somit konnte in den Schweizer Seen und Flüssen der nördliche Steinbeisser gar nicht nachgewiesen werden. Auch Museumspräparate vom Bielersee aus den 1930-Jahren ergaben eine Zuweisung zum Italienischen Steinbeisser, womit eine Fehlbestimmung in der Vergangenheit wahrscheinlich ist. Auch bei den Rot- und Schwarzfedern führten Fehlbestimmungen zum Unbemerktbleiben von Faunenverfälschungen. Im Adultstadium lassen sich Rotfedern (*S. erythrophthalmus*) und Schwarzfedern (*S. hesperidicus*) anhand der Flossenfarbe leicht unterscheiden, bei Jungfischen ist das schwieriger, weil auch Schwarzfedern als Jungfische eine

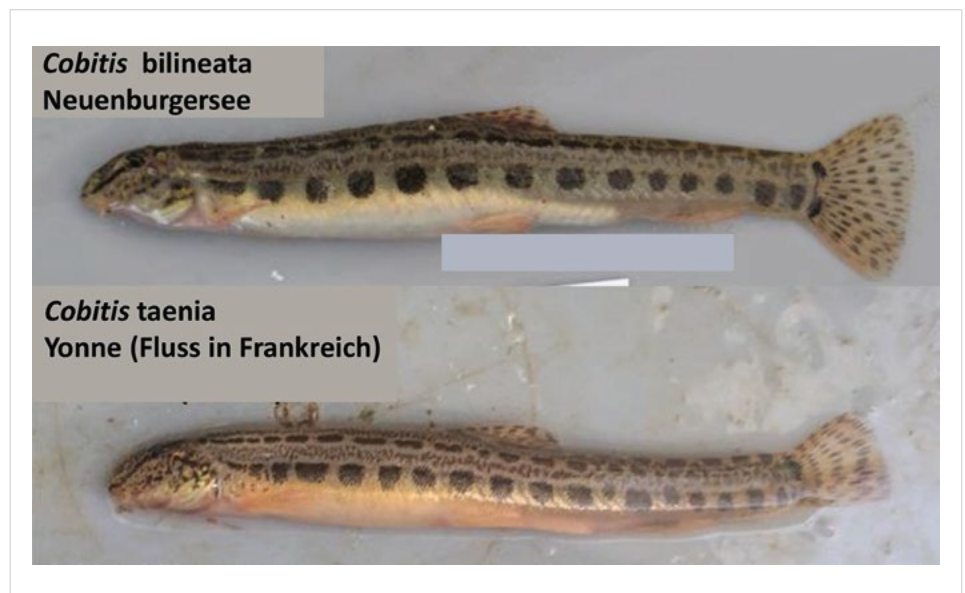


Fig. 7 Oben: Italienischer Steinbeisser (*C. bilineata*) aus dem Neuenburgersee, der in der Vergangenheit falsch als *C. taenia* identifiziert wurde.

Unten: *C. taenia* aus der Yonne in Frankreich, wo diese Art natürlicherweise vorkommt. (©Guy Périat)

orangerote Flossenfarbe aufweisen. Das ursprüngliche Verbreitungsgebiet der Schwarzfeder liegt im Po-Einzugsgebiet, einschliesslich des Tessins, während Rotfedern in Europa nördlich, östlich und

westlich der Alpen weit verbreitet vorkommen [16]. Im *Projet Lac* wurden wie erwartet Rotfedern in fast allen nördlichen Seen und Schwarzfedern in sämtlichen südlichen Seen nachgewiesen (Fig. 8).

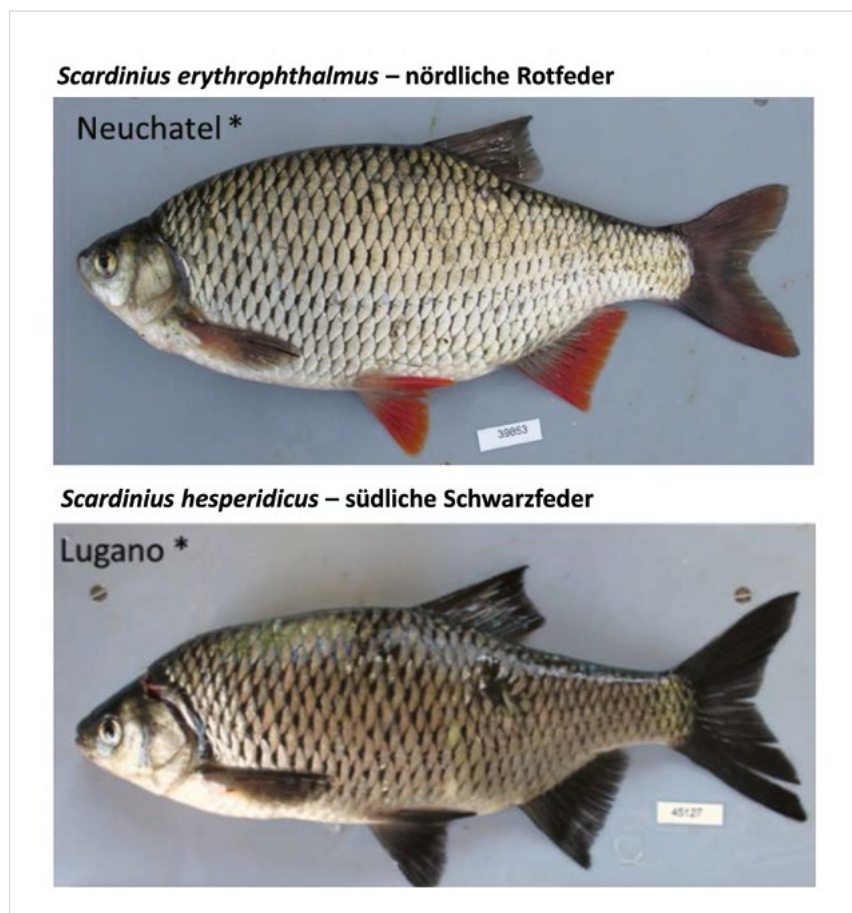


Fig. 8 Oben: Nördliche Rotfeder aus dem Neuenburgersee.

Unten: Südliche Schwarzfeder aus dem Lago di Lugano.

Erstaunlicherweise wurden aber auch in zwölf Seen nördlich der Alpen sowie im Silsersee Schwarzfedern gefangen. Meistens konnten die Arten anhand von Färbung und Körperbau unterschieden und die Identifikation genetisch bestätigt werden. In einigen Seen stimmten Phänotyp und genetische Artzuweisung aber nicht immer überein. Dies legt nahe, dass die beiden Arten in diesen Seen hybridisiert haben. Das Vorkommen der Schwarzfedern im Norden ist vermutlich auf eine Verschleppung durch den Menschen zurückzuführen, die bisher unbemerkt blieb.

NICHT STANDORTTYPISCHE UND EXOTISCHE ARTEN

Bereits heute machen die eingeführten, standortfremden oder exotischen Arten einen Anteil von über 20% der in der Schweiz vorkommenden Fischarten aus. Insbesondere im Lago Maggiore stellt die Verdrängung heimischer Arten – mit derzeit 14 standortfremden bei 22 heimischen Fischarten – eine Gefahr dar. Zur Verdrängung heimischer Arten kann es sowohl durch ökologische Interaktionen als auch durch Hybridisierung kommen. Die Konsequenzen von Hybridisierungen von heimischen und eingeführten Arten können anhand der Rotaugen in Tessiner Seen veranschaulicht werden. Drei Rotaugenarten sind in der Schweiz bekannt: das Rotauge (*R. rutilus*) im Einzugsgebiet von Rhein, Rhone und Donau, der

Triotto (*R. aula*) und der Pigo (*R. pigus*) im Einzugsgebiet des Po (Fig. 9). *Projet-Lac*-Daten belegen einen dramatischen Rückgang von Pigo und Triotto in den Tessiner Seen und ein massenhaftes Vorkommen des nördlichen Rotauges in denselben Seen. Heute sind Triotto und Pigo im Lago di Lugano und im Lago Maggiore sehr selten. Im Lago Maggiore wurden zudem morphologisch als Pigo identifizierte Fische festgestellt, die genetisch dem Triotto zugewiesen wurden, und im Lago di Lugano wurden nördliche Rotaugen mit Genen des Pigo gefunden.

Diese Ergebnisse belegen, dass die Invasion dieser Seen durch das nördliche Rotauge zu Hybridisierung und Rückkreuzung mit den beiden einheimischen Arten geführt hat. Aufgrund der Dominanz des eingeschleppten nördlichen Rotauges ist anzunehmen, dass die letzten Bestände der einheimischen Arten Pigo und Triotto genetisch in der nördlichen Art aufgehen werden. Eine sichere Bestimmung dieser Arten und von deren Hybriden ist in Gewässern mit nördlichen Rotaugen heute nur noch mittels genetischer Analysen möglich.

FAZIT

Die Seen des Alpenraums weisen für europäische Verhältnisse eine hohe Fischartenvielfalt mit einer einzigartigen Artenzusammensetzung auf. Insbesondere der Reichtum an kälteangepassten, endemischen Arten, die

meist die tiefen und pelagischen Zonen der Seen bewohnen, ist aussergewöhnlich. Die Koexistenz dieser kälteliebenden Arten und einer Vielzahl wärmeliebender Arten macht diese Seen einzigartig. Kälteliebende Arten überlebten die warme Zeit des Holozän in den grossen und tiefen Seen als Eiszeitrelikte und neue Arten konnten sich ausbilden. Die Seen liegen zudem nahe an den südlichen Eiszeitrefugien, sodass sie auch von einer Vielzahl wärmeliebender Arten besiedelt wurden, welche nun die sommerwarmen Flachwasserzonen bewohnen.

Die Kombination von standardisierten Befischungen aller Lebensräume und Wassertiefen mit detaillierten morphologischen und genetischen Untersuchungen ermöglichte es zum ersten Mal, die wirkliche Artenvielfalt der Seen zu erfassen und darzustellen. Im Rahmen der Untersuchungen wurden zahlreiche unerwartete Arten gefunden, von denen einige für die Wissenschaft neu sind. Andere galten lokal als ausgestorben oder waren in der Schweiz bisher gar nicht bekannt. Ebenso wurden Arten nördlich der Alpen entdeckt, deren Vorkommen zuvor nur südlich der Alpen belegt war. Unser Wissen über die in den Schweizer Seen vorhandene Artenvielfalt der Fische muss in Zukunft aber noch erweitert und regelmässig aktualisiert werden. Es bedarf einer Verbesserung des Verständnisses von Taxonomie, Verbreitung, Ökologie, evolutionärer Beziehungen sowie genetischer, phänotypischer und ökologischer Unterschiede zwischen den Arten. Nur so können sowohl eine nachhaltige Bewirtschaftung als auch der Erhalt der Artenvielfalt sichergestellt werden. Zu viele Arten sind im Verlauf der letzten 150 Jahre bereits ausgestorben [21].

EMPFEHLUNGEN FÜR DEN ERHALT DER BIODIVERSITÄT

Verschiedene allgemeine Empfehlungen lassen sich für den Schutz und die Bewirtschaftung der einzigartigen Fischartengesellschaften formulieren:

- Für die Identifikation von Fischarten sind vertiefte taxonomische Kenntnisse zu erhalten und zu fördern. Zudem sollten vermehrt genetische Methoden in Kombination mit morphologischen Vermessungen eingesetzt werden. Nur so wird es möglich sein, die Artenvielfalt richtig zu erfassen.
- Die fischereiliche Bewirtschaftung darf die einheimische Artenvielfalt nicht ge-

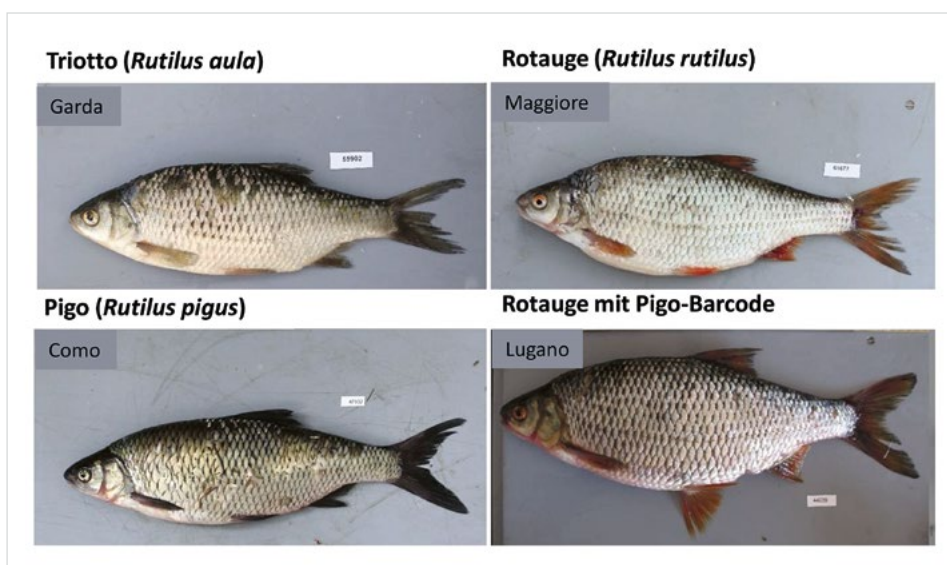


Fig. 9 Triotto (oben links) und Pigo (unten links) sind in den Seen südlich der Alpen heimisch. Das Rotaug (oben rechts) ist nördlich der Alpen heimisch und wurde in den Süden eingeschleppt, wo es zur invasiven Art wurde. Demzufolge kam es zu Hybridisierungen, wodurch phänotypische Rotaugen heute den Barcode von Pigo oder Triotto aufweisen können (unten rechts, Rotaug mit Pigo-Barcode).

fährden. Das Einschleppen von standortfremden Arten muss weiterhin vermieden werden. Die Vorschriften zu Fang und Besatz müssen den Schutz von endemischen, seltenen und gefährdeten Arten sicherstellen. Insbesondere die künstliche Vermehrung von und der Besatz mit schwer zu unterscheidenden Fischarten ist aus Artenschutzperspektive kritisch zu hinterfragen. In Ökosystemen, in denen eine natürliche Fortpflanzung möglich ist und eine Vielzahl von endemischen Arten vorkommt, sollte auf Besatz verzichtet werden.

- Der Handel mit Köderfischen, Teich- und Aquarienfischen, deren Ursprung und deren Verwendung müssen besser kontrolliert und die gesetzlichen Bestimmungen besser eingehalten werden. Fischer und Aquarianer sollten für mögliche Konsequenzen des Freilassens dieser Fische sensibilisiert werden.
- Der Schutz der einzigartigen Fischartenvielfalt in unseren Seen ist heute noch ungenügend. Nur eine der in der Schweiz endemisch vorkommenden Fischarten (Bodensee-Tiefseesaibling) genießt heute den Status einer national prioritären Art [22]. Andere endemische Arten sollten diesen Schutzstatus ebenfalls erhalten.
- Seen mit hohem Vorkommen endemischer Arten wird heute kein besonderer Schutzstatus gewährt. Damit wird dem Schutz dieser Ökosysteme als Lebensräume endemischer Arten zu wenig Gewicht beigemessen. Hotspots der Biodiversität bei Fischen müssen besser geschützt werden.
- Die ökologischen Ansprüche (Lebensraum, Laichgebiete, Nahrungsspektrum usw.) und die Verbreitung vieler – insbesondere fischereilich nicht genutzter und äusserlich nur schwer unterscheidbarer – Arten sind noch zu wenig bekannt. Für einen effektiven Schutz der gesamten Artenvielfalt müssen diese Lücken geschlossen werden.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Hooper, D. et al. (2005): Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35
- [2] Cardinale, B.J. et al. (2012): Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59–67
- [3] Alexander, T. J. et al. (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>
- [4] Schindler, D.E. et al. (2010): Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature* 465: 609–612
- [5] McCann, K.S. (2000): The diversity–stability debate. *Nature*: 228
- [6] Vonlanthen, P.; Périat, G. (2021): Methodik zur standardisierten Befischung von Stehgewässern der Schweiz. Cordast: Aquabios GmbH, Teleos Suisse sàrl
- [7] Holmlund, C.M.; Hammer, M. (1999): Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics*
- [8] Hudson, A. G. et al. (2007): Review: The geography of speciation and adaptive radiation in coregonines. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 60
- [9] Bernatchez, L. (2001): The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) Inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution*
- [10] Durand, J.D.; Persat, H.; Bouvet, J. (1999): Phylogeography and postglacial dispersion of the chub (*Leuciscus cephalus*) in Europe. *Molecular Ecology*
- [11] Palandacic, A. et al. (2017): Contrasting morphology with molecular data: an approach to revision of species complexes based on the example of European *Phoxinus* (Cyprinidae). *BMC Evolutionary Biology* 17: 84
- [12] Nesbø, C.L. et al. (20XX): Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization. *Molecular Ecology* 8: 1387–1404
- [13] Vonlanthen, P. et al. (2007): Genetic analysis of potential postglacial watershed crossings in central Europe by the bullhead (*Cottus gobio* L.). *Molecular Ecology in press*
- [14] Zaugg, B. (2021): Liste rouge Poissons et Cyclostomes. Espèces menacées en Suisse. L'environnement pratique. Bern, Neuchâtel: Office fédéral de l'environnement, Info fauna
- [15] Freyhof, J.; Brooks, E. (2011). *European Red List of Freshwater Fishes*. Luxembourg
- [16] Kottelat, M., J. Freyhof, J. (2007): *Handbook of European Freshwater Fishes*. Cornol, Switzerland: Publications Kottelat
- [17] Alexander, T.; Seehausen, O. (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
- [18] Doenz, C.; Seehausen, O. (2020): Rediscovery of a presumed extinct species, *Salvelinus profundus*, after re-oligotrophication. Kastanienbaum:

Departement of Fish Ecology & Evolution, Centre for Ecology, Evolution and Biogeochemistry, Eawag

- [19] Pulver, J. (2014): Density-dependent ecological and morphological differentiation in pre-alpine perch (*Perca fluviatilis*) populations. Bern: Institute of Ecology and Evolution, University of Bern
- [20] Roch, S. et al. (2015): Genetically distinct colour morphs of European perch *Perca fluviatilis* in Lake Constance differ in susceptibility to macroparasites. *Journal of Fish Biology*
- [21] Vonlanthen, P. et al. (2012): Anthropogenic eutrophication drives extinction by speciation reversal in adaptive radiations. *Nature* 482: 375–362
- [22] BAFU (2019): Liste der National Prioritären Arten und Lebensräume. In der Schweiz zu fördernde prioritäre Arten und Lebensräume. Bundesamt für Umwelt, Bern. Umwelt-Vollzug Nr. 1709: 99

> SUITE DU RÉSUMÉ

rhéna comptent le plus grand nombre d'espèces endémiques, ce qui est le fait de leur grande diversité d'espèces de corégones et d'ombles. Un élément surprenant a été la découverte de plusieurs espèces jusqu'alors inconnues. C'est souvent à une meilleure détermination des espèces rendue possible par des examens génétiques que l'on doit ces découvertes. L'identification correcte des espèces de poissons est en effet très difficile pour certains groupes d'espèces lorsque seuls des critères morphologiques sont utilisés car elles se distinguent souvent très peu par leur apparence.

Or, suite à des erreurs de détermination, certaines extinctions ou altérations indésirables de la faune peuvent se produire sans être remarquées: c'est le cas lorsque parmi deux espèces à l'apparence extérieure similaire, l'extinction de l'une d'entre elles passe inaperçue ou lorsque des espèces supposées «indigènes», mais en réalité étrangères, sont déplacées dans de nouvelles zones. Le recensement et la description fiables des communautés de poissons sur la base d'informations taxonomiques, écologiques et génétiques sont donc indispensables pour pouvoir profiter des écosystèmes lacustres avec leur biodiversité unique de poissons et être à même de les protéger.