

Schriften zu Genetischen Ressourcen

Schriftenreihe des Informationszentrums für Genetische Ressourcen (IGR)
Zentralstelle für Agrardokumentation und -information (ZADI)

Band 11

**Populationsgenetische Untersuchung von Blei *Abramis
brama*, Güster *Abramis bjoerkna*, Plötze *Rutilus rutilus*
und Rotfeder *Scardinius erythrophthalmus* aus
Gewässern des nordostdeutschen Tieflandes**

Dissertation
zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum agriculturalarum
vorgelegt der Humboldt-Universität zu Berlin
Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät

von Dipl.-Fisch.Ing.
Christian Wolter
aus Berlin

Berlin, im Februar 1998

Gutachter:

1. Prof. Dr. F. Kirschbaum (Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei Berlin)
2. Prof. Dr. W. Steffens (Humboldt-Universität Berlin)
3. Dr. Andreas Vilcinskas (Institut für Zoologie, Freie Universität Berlin)

Dissertationskolloquium: 15.09.98

Herausgeber: Zentralstelle für Agrardokumentation und -information (ZADI)
Informationszentrum für Genetische Ressourcen (IGR)
Villichgasse 17, D – 53177 Bonn
Postfach 20 14 15, D – 53144 Bonn
Tel.: (0228) 95 48 - 202
Fax: (0228) 95 48 - 220
Email: igr@zadi.de

Druck: Druckerei Roesberg
Geltorfstr. 52
53347 Alfter-Witterschlick

Schutzgebühr 15,- DM

ISSN 0948-8332

© ZADI Bonn, 1999

Inhalt

1	Einleitung	1
2	Fragestellung und Auswahl der Fischarten	3
3	Untersuchungsgebiet	11
3.1	Spree	12
3.2	Oder und Stöbber	15
3.3	Schorfheide-Seen	16
4	Material und Methoden	18
4.1	Probennahme und -aufbereitung	18
4.1.1	Befischung	18
4.1.2	Präparation und Lagerung der Proben	20
4.2	Elektrophorese	20
4.2.1	Elektrophorese-Durchführung	21
4.2.2	Gelfärbung	23
4.3	Auswertung	23
4.3.1	Interpretation der Zymogramme	23
4.3.2	Datenanalyse	25
5	Ergebnisse	32
5.1	Genetische Marker	32
5.1.1	Polymorphe Enzymsysteme	32
5.1.2	Monomorphe Enzymsysteme	42
5.1.3	Weitere getestete Enzymsysteme	46
5.2	Die genetische Variabilität der Bleibestände	47
5.2.1	Populationsgenetisches Inventar	47
5.2.2	Genetische Differenzierung der Bestände	51
5.3	Die genetische Variabilität der Güsterbestände	56
5.3.1	Populationsgenetisches Inventar	56
5.3.2	Genetische Differenzierung der Bestände	60
5.4	Die genetische Variabilität der Plötzenbestände	65
5.4.1	Populationsgenetisches Inventar	65
5.4.2	Genetische Differenzierung der Bestände	70
5.5	Die genetische Variabilität der Rotfederbestände	77
5.5.1	Populationsgenetisches Inventar	77
5.5.2	Genetische Differenzierung der Bestände	81

6	Diskussion	87
6.1	Vor- und Nachteile der Isozym-Elektrophorese	87
6.2	Die genetische Variabilität der Arten	89
6.3	Die genetische Differenzierung zwischen Arten	93
6.4	Die genetische Differenzierung der Bestände	94
6.5	Genetische Distanzen zwischen den Beständen	97
6.5.1	Blei	100
6.5.2	Güster	101
6.5.3	Plötze	102
6.5.4	Rotfeder	104
6.5.5	Genetische vs geographische Distanz	105
6.6	Genfluß zwischen Subpopulationen	106
6.7	Schlußfolgerungen für den Fisch- und Gewässerschutz	108
7	Literatur	110
	Anhang	123

Danksagung

Mein herzlicher Dank gilt Herrn Prof. Dr. Frank Kirschbaum, der mir dieses Thema überließ und mir bei der Bearbeitung desselben außerordentlich viel Freiraum gewährte.

Zu Dank verpflichtet bin ich Dr. Andreas Wagner, BASF Ludwigshafen, für wertvolle methodische Anregungen und Hinweise sowie Frau Petra Kersten für die tatkräftige und engagierte Unterstützung bei der Einrichtung des Labors und der Etablierung der Methode im IGB.

Herzlich bedanke ich mich bei Herrn Christian Baranyi, Universität Wien, für die anregenden Diskussionen und den gewinnbringenden Arbeitsaufenthalt in Wien. Er bot die Möglichkeit, die Zymogramme unserer Plätzenproben direkt miteinander zu vergleichen und die Nomenklatur der nachgewiesenen Allele abzustimmen.

Dank gebührt ebenfalls Herrn Dr. Peter Labatzki, der die Probenahmen im Stöbber und im Spreewald ermöglichte sowie Herrn Robert J. Radke für die Befischung der Schorfheideseen.

Für die bei der kritischen Durchsicht meines Manuskriptes geopfert Zeit sowie ihre wertvollen Hinweise und Anregungen bedanke ich mich bei den Herren Dr. Stefan Exner, Dr. Arne Ludwig und Dr. Thomas Mehner.

Ein ganz besonderer Dank gebührt meinem Freund Dr. Andreas Vilcinskas für schier endlose Diskussionen, die mich immer wieder motivierten und meine wissenschaftliche Arbeit maßgeblich beeinflussten.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit leistet einen Beitrag zum Verständnis der Subpopulationsstruktur von vier einheimischen Fischarten, Blei (*Abramis brama*), Güster (*Abramis bjoerkna*), Plötze (*Rutilus rutilus*) und Rotfeder (*Scardinius erythrophthalmus*), in den Einzugsgebieten von Oder und Spree. Erstmals wurden populationsgenetische Arbeitsmethoden für die Einschätzung von Fischwanderungen in ausgedehnten Gewässersystemen eingesetzt.

Die Untersuchungen erfolgten mittels Isozym-Elektrophorese an 13 Enzymsystemen mit insgesamt 25 Genloci. Dabei wurden 451 Bleie aus 16 Beständen, 397 Güstern aus 18 Beständen, 988 Plötzen aus 32 Beständen und 326 Rotfedern aus 13 Beständen analysiert.

Bei allen vier untersuchten Cyprinidenarten wurde eine hohe genetische Variabilität detektiert. Für die untersuchten Bleipopulationen betrug die Anzahl polymorpher Genloci $N = 11$, ihr mittlerer Anteil $P_{95} = 19,75\%$ ($s = 5,19\%$, Spannweite 12-36%) und die mittlere beobachtete Heterozygotie $H_{obs} = 0,092$ ($s = 0,026$, Spannweite 0,059-0,163). Folgende Werte wurden für die übrigen drei Arten ermittelt: Güster 9 polymorphe Loci, $P_{95} = 17,33\%$ ($s = 4,22\%$, Spannweite 12-28%), $H_{obs} = 0,083$ ($s = 0,018$, Spannweite 0,049-0,130), Plötze 10 polymorphe Loci, $P_{95} = 18\%$ ($s = 6,32\%$, Spannweite 8-32%), $H_{obs} = 0,072$ ($s = 0,028$, Spannweite 0,023-0,120) und Rotfeder 8 polymorphe Loci, $P_{95} = 16\%$ ($s = 4,44\%$, Spannweite 8-28%), $H_{obs} = 0,082$ ($s = 0,021$, Spannweite 0,047-0,121).

Die beobachtete genetische Gesamtvariabilität der untersuchten Arten war größtenteils auf die individuelle Variabilität in den Subpopulationen zurückzuführen, d.h. die genetische Variabilität innerhalb einer Subpopulation war deutlich höher als zwischen diesen. Zwischen den Subpopulationen wurden nur geringe Anteile der genetischen Varianz festgestellt: Beim Blei 11,2% (88,8% innerhalb der Subpopulationen), bei der Güster 13,2% (86,8%), der Plötze 15% (85%) und der Rotfeder 18,2% (81,8%).

Die stichprobenunabhängigen genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Subpopulationen betrugen bei Blei $x = 0,011$ ($s = 0,008$), Güster $x = 0,013$ ($s = 0,013$), Plötze $x = 0,014$ ($s = 0,010$) und Rotfeder $x = 0,019$ ($s = 0,013$). Die im Vergleich zu den anderen Arten höhere genetische Distanz zwischen den Subpopulationen der Rotfeder war hochsignifikant ($p < 0,01$).

Die festgestellten genetischen Distanzen korrelierten nicht mit den geographischen Entfernungen zwischen den Subpopulationen. Als Ursache werden Migrationshindernisse diskutiert, die den Individuenaustausch zwischen verschiedenen Gewässerabschnitten unterbinden bzw. einschränken und so zu einer Isolation von Subpopulationen und Verinselung des Bestandes führen.

Die festgestellten eingeschränkten Genflußraten belegten die Isolationswirkung von Querbauwerken und lieferten darüber hinaus Anhaltspunkte für die Wirkung monoton ausgebauter Kanäle als Migrationshindernisse.

Des Weiteren wurde am Beispiel von Güster und Rotfeder beobachtet, daß eine Urbanisierung von Gewässerökosystemen zur Verringerung der genetischen Variabilität führt, insbesondere durch die Reduktion der effektiven Populationsgrößen.

Sowohl die Isolationswirkung der Kanäle als auch die Abnahme der mittleren Heterozygotie infolge der Urbanisierung waren artspezifisch.

Summary

Title: Populationgenetic investigation of common bream *Abramis brama*, silver bream *Abramis bjoerkna*, roach *Rutilus rutilus* and rudd *Scardinius erythrophthalmus* from waters of northeast-german lowlands

This study elucidates the subpopulation structure of four native fish species, common bream (*Abramis brama*), silver bream (*Abramis bjoerkna*), roach (*Rutilus rutilus*) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) in the catchments of rivers Oder and Spree. This population genetic approach was also used for the first time to estimate fish migrations within a river system.

Thirteen enzyme systems coded by 25 loci were analysed using isozyme electrophoresis. Altogether 451 specimen of 16 common bream populations were analysed, 397 silver bream of 18 populations, 988 roach of 32 populations and 326 rudd of 13 populations.

The four examined cyprinid species showed a high genetic variability within the subpopulations in the rivers Oder and Spree. The following mean values of intraspecific genetic variability were calculated: common bream 11 polymorphic loci with a mean percentage $P_{95} = 19.75\%$ (standard deviation $SD = 5.19\%$, range 12-36%) and a mean observed heterozygosity $H_{obs} = 0.092$ ($SD = 0.026$, range 0.059-0.163); silver bream 9 polymorphic loci, $P_{95} = 17.33\%$ ($SD = 4.22\%$, range 12-28%), $H_{obs} = 0.083$ ($SD = 0.018$, range 0.049-0.130); roach 10 polymorphic loci, $P_{95} = 18\%$ ($SD = 6.32\%$, range 8-32%), $H_{obs} = 0.072$ ($SD = 0.028$, range 0.023-0.120) and rudd 8 polymorphic loci, $P_{95} = 16\%$ ($SD = 4.44\%$, range 8-28%), $H_{obs} = 0.082$ ($SD = 0.021$, range 0.047-0.121).

The observed total genetic variability was mainly due to individual variability within subpopulations, i.e. the genetic variability within subpopulations was significantly higher than between them. Only small amounts of the genetic variability were attributable to differences between sites: in common bream 11.2% (88.8% within subpopulations), in silver bream 13.2% (86.8%), in roach 15% (85%), and in rudd 18.2% (81.8%).

The mean unbiased genetic distances between subpopulations were in common bream $x = 0.011$ ($SD = 0.008$), in silver bream $x = 0.013$ ($SD = 0.013$), in roach $x = 0.014$ ($SD = 0.010$), and in rudd $x = 0.019$ ($SD = 0.013$). The genetic distance between rudd subpopulations was significantly higher ($p < 0.001$) compared to other cyprinid species. The determined genetic distance between subpopulations of examined cyprinids did not correlate with the geographic distance between sampling sites. A causal connection between migration barriers such as locks or weirs and the restricted individuals exchange resulting in habitat fragmentation and genetic isolation of subpopulations is discussed. The observed restricted gene flow underlines the isolation by weirs and suggests a barrier effect of canals itself.

In silver bream and rudd a decrease of genetic variability was observed which was probably caused by reduced effective population size as a result of urbanisation of water system.

Both, the detected barrier effect of canals and the decreasing mean heterozygosity by urbanisation were species-specific.

1 Einleitung

Von den gegenwärtig auf der Erde lebenden ca. 1,5 Mio. wissenschaftlich beschriebenen Tier- und Pflanzenarten sind rund 48.000 (3,2%) Wirbeltiere (BERRA 1997). NELSON (1994) stellt die 24.618 bekannten Fischarten 23.550 Tetrapodenarten gegenüber. Demnach bilden Fische die artenreichste und vielfältigste Wirbeltiergruppe (51,1%). Von den bekannten Fischarten leben 9.966 (40,5%) ständig im Süßwasser (NELSON 1994), einem Lebensraum, der lediglich ca. 1% der Erdoberfläche ausmacht.

Nach den Perciformes (9.293 Fischarten) ist die Ordnung Cypriniformes mit 2.649 Spezies die artenreichste (NELSON 1994). Allein die Familie Cyprinidae, zu der die vier im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten zählen, umfaßt etwa 2.010 Arten (NELSON 1994, S. 132), von denen 127 in Europa vorkommen (KOTTELAT 1997). Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß aktuell für Europa (ohne die Staaten der früheren Sowjetunion) 358 Süßwasserfischarten beschrieben wurden (KOTTELAT 1997), gegenüber 170 (MAITLAND 1976, zitiert in KOTTELAT 1997) bzw. 213 (BLANC et al. 1971, zitiert in KOTTELAT 1997) bei früheren Zählungen. Diese hohe Diversität, verbunden mit in der Regel fehlenden Möglichkeiten, Fische in ihrem Lebensraum direkt zu beobachten, führte dazu, daß das Wissen über die Gefährdung und den erforderlichen Schutzstatus der Fische von allen Wirbeltiergruppen am geringsten ist (BRUTON 1995). In der IUCN-Liste der gefährdeten Tierarten (BAILLIE & GROOMBRIDGE 1996) sind insgesamt 821 Fischarten (3,3% aller bekannten Arten) in einer der 5 Gefährdungskategorien ("extinct" - "vulnerable") aufgelistet. Weitere 358 Arten (1,4%) werden in einer der Kategorien mit geringem Gefährdungsrisiko (108) erwähnt bzw. sind aufgrund mangelnder Verbreitungsdaten keiner Kategorie zuzuordnen (250). Demgegenüber sind 2.400 aller Säugetier- und Vogelarten (10,2%) in Gefährdungskategorien eingruppiert und weitere 1.834 Arten (7,8%) in den übrigen Kategorien aufgeführt (BAILLIE & GROOMBRIDGE 1996). Diese Differenz entspricht nicht einer geringeren Gefährdung der Fische, sondern ist vielmehr Ausdruck einer ungenügenden Datenbasis zu Verbreitung, Bestandsgröße und Populationsdynamik der Fische.

Auf der im Juni 1992 in Rio de Janeiro durchgeführten "United Nations Conference on Environment and Development" (UNCED) unterzeichneten 159 Regierungen und die Europäische Union die "Convention on Biological Diversity" (CBD), besser bekannt als Agenda 21 zum Schutz der biologischen Diversität. Darin wird im allgemeinen die Art als Grundeinheit der Biodiversität betrachtet (HEYWOOD & BASTE 1995). Artendiversität ist aber nur ein Aspekt der biologischen Diversität. Letztere beinhaltet drei prinzipielle Komponenten: Ökosysteme, Arten und Gene, d.h. Biodiversität zwischen Lebensgemeinschaften, zwischen Arten und auf Populationsebene (HEYWOOD & BASTE 1995). Die genetische Individualität der einzelnen Organismen ist die Grundlage der Variabilität und Diversität innerhalb und zwischen Populationen, Arten und höheren taxonomischen Kategorien. Deshalb ist Biodiversität zu großen Teilen genetische Diversität. Diese genetische Diversität der Arten zu erforschen und zu erhalten ist das Hauptanliegen der Artenschutzgenetik (AVISE 1995, BARBAULT & SASTRAPRADJA 1995, BISBY 1995, GREGORIUS 1991, HEDRICK 1994, MEFFE 1987, 1990, MILLER et al. 1995, RIFFEL & SCHREIBER 1994, RYMAN et al. 1995, TEMPLETON 1991, UTTER 1994).

Phylogenetische Arbeiten in der Evolutionsbiologie befassen sich vorzugsweise mit der Makroevolution, d.h. Evolution ab der Artebene (z.B. COCKBURN 1995, FUTUYMA 1990, ROFF 1992). Im Mittelpunkt dieser Arbeiten steht die genetische Variabilität zwischen Arten und höheren taxonomischen Kategorien. Dagegen erfolgen die Untersuchungen von Genotyp-Umwelt-Interaktionen und Selektionsfaktoren zumeist auf Populationsebene (z.B. CARVALHO 1993, SPERLICH 1988) bzw. an bestimmten Proteinen (z.B. HOFFMANN & PARSONS 1991, KIRPICHNIKOV 1992).

Ein wichtiges Anwendungsfeld der Populationsgenetik in der Fischereibiologie ist das Management und die Identifikation von Fischpopulationen (z.B. ALLENDORF & WAPLES 1995, CARVALHO & HAUSER 1994, FERGUSON 1994, HÄNFLING 1996, NAISH et al. 1993, RIFFEL 1996, SMITH et al. 1990, UTTER 1991, WAGNER 1992).

Die Differenzierung von Fischpopulationen bildet auch die zentrale Fragestellung dieser Arbeit. Im Gegensatz zur traditionellen Anwendung in der Fischereiforschung sollten allerdings keine Zuchtlinien oder Nutzfischbestände charakterisiert werden, sondern das Vorkommen isolierter Subpopulationen einer Art innerhalb eines Gewässersystems.

Über die bloße Charakterisierung oder Beschreibung unterschiedlicher Subpopulationen hinaus ist die Genetik ein wichtiges Verfahren moderner, tiefgreifender Ökosystemforschung. Die Chance, anhand genetischer Marker Subpopulationen zu identifizieren, bis hin zur genetischen Variabilität einzelner Individuen, eröffnet qualitativ neue, bisher wenig genutzte Möglichkeiten, intraspezifische oder Individuen-Umwelt-Interaktionen zu untersuchen. Beispielsweise könnten in Ergänzung herkömmlicher Arbeiten zu Akklimatisierung und phänotypischer Anpassung (z.B. KÖHLER 1991, KÖHLER & LELEK 1992, PRZYBYLSKI 1996, TOLINE & BAKER 1993), zu Nahrungs- und Habitatpräferenzen bei Fischen (u.a. COPP et al. 1994, GARNER 1996, MANN 1996, MICHEL & OBERDORFF 1995, OLSON 1996, PERSSON et al. 1996) sowie der Fischbestandsentwicklung in Abhängigkeit von verschiedenen Umweltfaktoren (z.B. FAUSCH et al. 1990, FREYHOF 1997, MANN 1991, MILLS 1991, PERSSON 1991, THIEL 1990, WINFIELD & TOWNSEND 1991), Adaptationen untersucht und aufgeklärt werden. Geben die in den jeweiligen Studien beobachteten Variationen zwischen Populationen und Beständen die natürliche Variationsbreite bzw. phänotypische Varianz einer Art wieder, oder handelt es sich um lokal erworbene genetische Anpassungen an bestimmte Umweltverhältnisse? Letztere wären gemäß der o.g. Agenda 21 sogar besonders schützenswert. Ökotypen von spezifisch adaptierten Tieren zu unterscheiden, stellt beispielsweise eine neuartige Fragestellung bei der Untersuchung intra- und interspezifischer Interaktionen dar.

Ein weiteres Arbeitsfeld, die Untersuchung von Fischwanderungen mittels genetischer Marker, wurde im Rahmen dieser Arbeit erschlossen. Wenn sich Subpopulationen charakterisieren lassen, können in gleicher Weise genetische Distanzen zwischen ihnen ermittelt werden. Aus diesen läßt sich wiederum ein theoretischer Genfluß als Individuenaustauschrate schätzen.

Für die Herausbildung von Subpopulationen bei Fischen sind, in Abhängigkeit von der Länge des Generationsintervalls, relativ lange Isolationszeiten notwendig. Zwischen Subpopulationen können daher über diesen Zeitraum keine oder nur eingeschränkte Migrationen von Individuen erfolgt sein. Daraus wurde die Arbeitshypothese entwickelt, daß mittels der Erfassung genetischer Distanzen und Genflußraten zwischen Subpopulationen fehlende Individuenaustausche bzw. Fischwanderungen über einen sehr langen Zeitraum hinweg charakterisiert werden können. Umgekehrt lassen sich qualitativ auch zufällig erfolgte, azyklische Migrationen, beispielsweise

infolge von Hochwassern, nachweisen, da sie zu einer Verminderung der genetischen Distanz führen.

2 Fragestellung und Auswahl der Fischarten

Die Auswertung umfangreicher und flächendeckender Fischbestandserfassungen in 160 Berliner Gewässern (VILCINSKAS & WOLTER 1993, WOLTER & VILCINSKAS 1993, 1996) sowie einer repräsentativen Anzahl von Bundeswasserstraßen des nordostdeutschen Tieflandes (VILCINSKAS & WOLTER 1994, WOLTER & VILCINSKAS 1997a) führte zur Entwicklung und Herleitung der Fragestellung der vorliegenden Arbeit.

Im Rahmen der genannten Studien wurden vielfach sehr inhomogene Fischartenverteilungen innerhalb und zwischen morphologisch relativ gleichartigen Gewässertypen festgestellt. Insbesondere in den langgestreckten Fließgewässersystemen, einschließlich der durchflossenen Seen und angebundenen Nebengewässer, wurden bei den o.g. Untersuchungen abschnittsweise sehr unterschiedliche Fischartendiversitäten beobachtet. Diese Variabilität zwischen einzelnen Gewässerabschnitten ließ sich vielfach nicht auf konkrete Migrationshindernisse, wie Schleusen oder Wehre, zurückführen (WOLTER & VILCINSKAS 1998a). Aus diesem Grund wurden seinerzeit zusätzlich die Uferstrukturen entlang der Wasserstraßen aufgenommen und quantitativ ausgewertet (WOLTER & VILCINSKAS 1997b, 1998b). Als Ergebnis wurde u.a. festgestellt, daß an Einmündungen von Nebengewässern signifikant höhere Fischartenzahlen nachgewiesen wurden als in Gewässerabschnitten ohne Mündungsbereiche (Abb. 1).

Ein zweites Merkmal der typischen Fischartengemeinschaften der Region, insbesondere der Wasserstraßen, war die beobachtete Dominanz und hohe Frequenz weniger Fischarten (WOLTER & VILCINSKAS 1997a). Im Gegensatz zu diesen Charakterfischarten kam die Mehrzahl der Fischarten in geringen Frequenzen und Abundanzen vor. Ihre beobachtete Verteilung innerhalb der Gewässer war z.T. sehr kleinräumig und schien darüber hinaus zufällig zu sein (vgl. Abb. 2).

Die in Abb. 2 dargestellten Fischverteilungen ausgewählter Arten sind das Ergebnis wiederholter, umfangreicher und intensiver Befischungen (WOLTER & VILCINSKAS 1998a). Aus den qualitativen Fangdaten (präsent-absent) wurde der Verbreitungsraum der Arten innerhalb des Gewässersystems reproduziert (WOLTER & VILCINSKAS 1998a). Dabei wurden für alle dargestellten Arten größere Gewässerabschnitte festgestellt, in denen sie nicht nachgewiesen werden konnten (Abb. 2). Diesen Abschnitten war gemeinsam, daß sie auf langen Strecken von mehr als 6-8 km keinerlei morphologische Besonderheiten oder Strukturdiversität aufwiesen, wie z.B. Ausbuchtungen, Nebengewässer, Sandbänke o.ä..

Zusammen mit dem in Abb. 1 dargestellten signifikant höheren Fischarteninventar der Mündungsbereiche ergab sich folgendes Bild: Innerhalb der Gewässer dominieren wenige Fischarten, während die meisten sehr inhomogen verteilt sind, mit Schwerpunkten der Artendiversität an Einmündungen von Nebengewässern (WOLTER & VILCINSKAS 1997a, 1998a, b). Dieser Zustand der Ichthyozönose könnte durchaus einem stabilen Gleichgewicht entsprechen, da dominante Arten in der Lage sind, Häufigkeit und Vorkommen anderer Arten wirksam zu kontrollieren ("Dominanz-Konzept") (KREBS 1994, S. 557) und durch ihre Dominanz einen Stabilitätsfaktor darstellen (BEGON et al. 1997, S. 244).

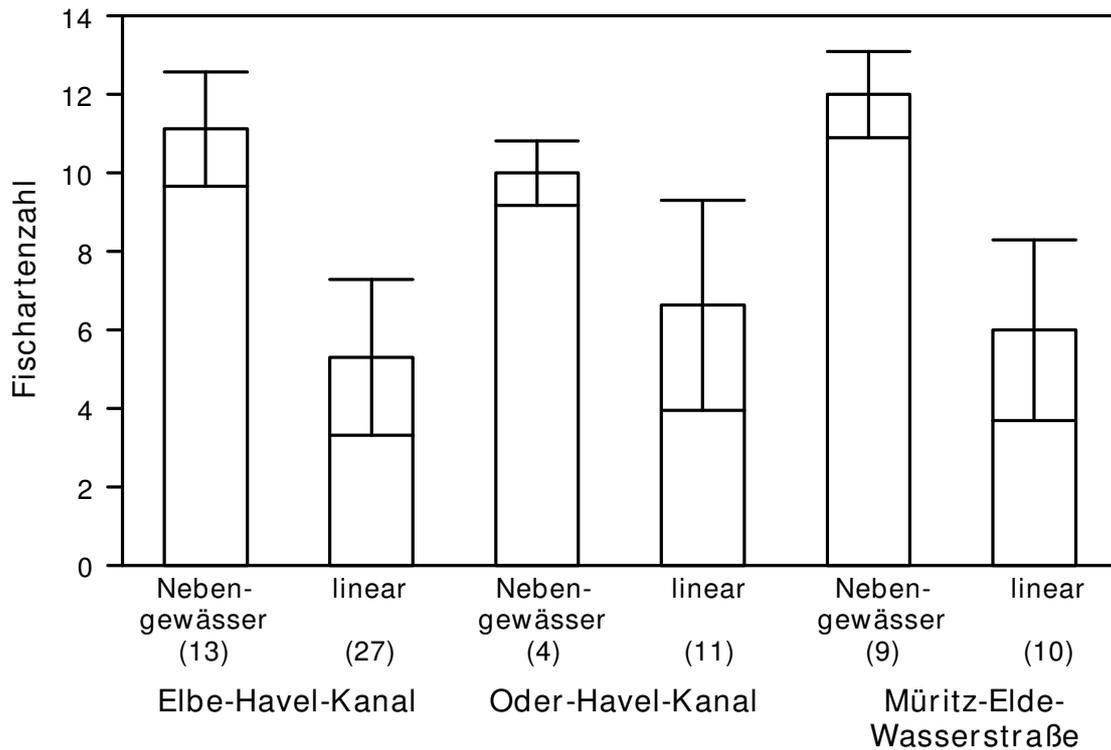


Abb. 1 Beobachtete signifikante Unterschiede der Fischartenzahlen zwischen Probenahmestellen (Anzahl in Klammern) an Einmündungen von Nebengewässern und in Gewässerabschnitten ohne Mündungsbereiche (linear) in drei ausgewählten Kanälen (Details in WOLTER & VILCINSKAS 1998b).

Fig. 1 Significant differences observed in fish species number between sampling sites (number in parentheses) at the mouth of tributaries and at linear reaches in three selected canals (details in WOLTER & VILCINSKAS 1998b).

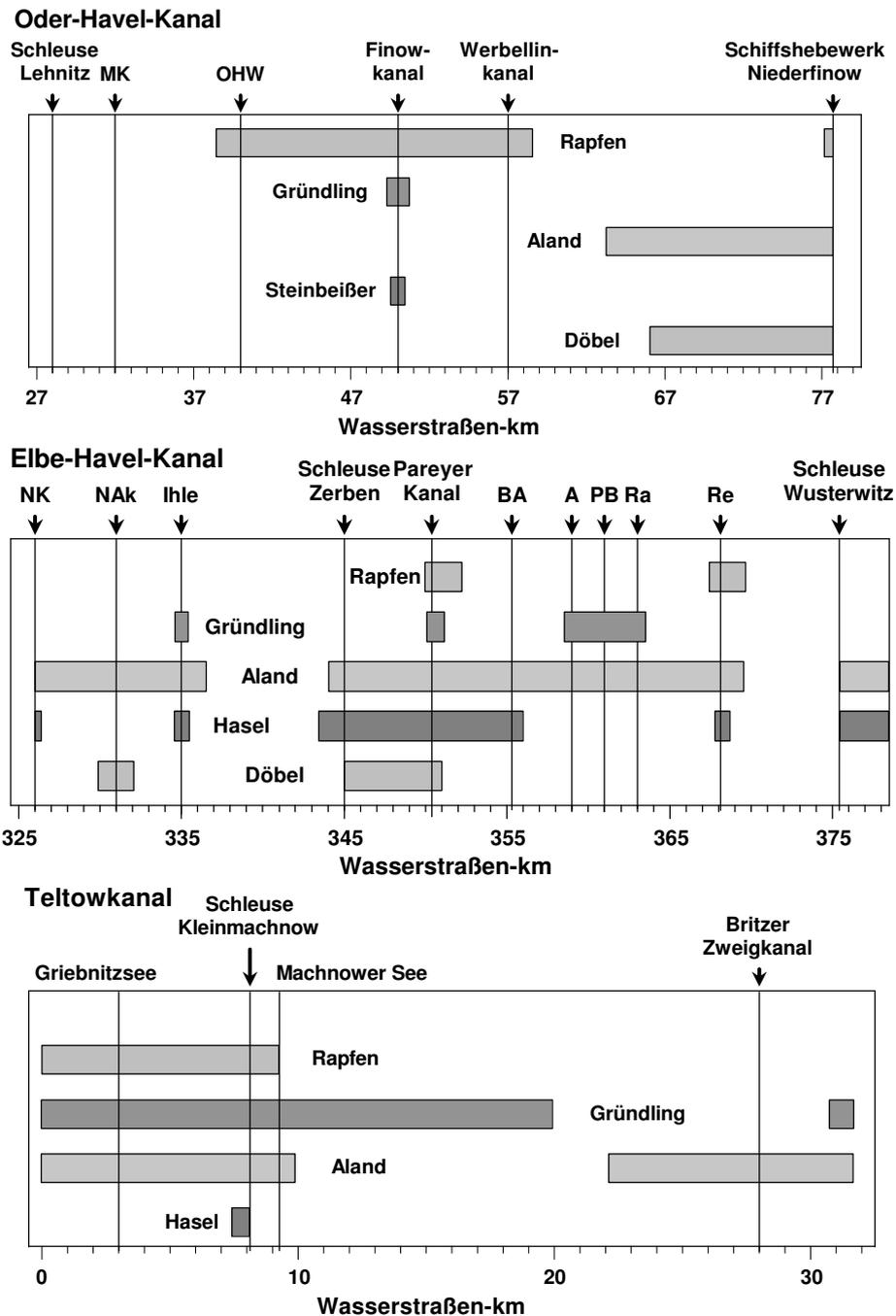


Abb. 2 Qualitative Nachweise der rheophilen Fischarten in drei ausgewählten Wasserstraßen. Die horizontalen Balken geben die festgestellte Verbreitung der Arten innerhalb des Gewässers wieder. Die senkrechten Linien und Pfeile markieren einmündende Nebengewässer bzw. Schleusen (Details in WOLTER & VILCINKAS 1998a).

Fig. 2 Records of rheophilic fish species in three selected waterways. Horizontal bars show the observed species distribution within the waters; vertical lines and arrows mark tributaries and locks (details in WOLTER & VILCINKAS 1998a).

Aus den genannten Beobachtungen ergab sich folgender Fragenkomplex für die weitere Untersuchung der typischen Fischartengemeinschaft: Wie stabil sind die festgestellten Fischverteilungen? Dominiert an den Mündungsbereichen die Ichthyozönose der Nebengewässer, die dort nur marginal in die Wasserstraße vordringt? Wie groß ist der Individuenaustausch zwischen den verschiedenen Nebengewässern? Stellen Wasserstraßen einen Biotopverbund her oder bleiben die Nebengewässer isoliert? Nutzen die präsenten Fischarten den gesamten Gewässerverlauf longitudinal aus?

Als ein Ergebnis der durchgeführten Bestandserfassung wurde die Hypothese aufgestellt, daß monoton ausgebaut, weitgehend normierte Kanäle ohne nennenswerte Strömung für einige Fischarten eine Migrationsbarriere darstellen (WOLTER & VILCINSKAS 1998a). Die experimentelle Überprüfung der Hypothese birgt methodische Schwierigkeiten, die im folgenden erörtert werden.

Eine ausschließlich auf Fangdaten beruhende Bearbeitung der o.g. Fragen ist nicht möglich. Bei Befischungen kann nie ausgeschlossen werden, daß man seltene Arten übersieht. Mangels direkter Beobachtungsmöglichkeiten können Befischungen immer nur eine Annäherung an die tatsächliche Fischverteilung sein, die um so besser ist, je höher die Zahl der Probenahmestellen und je vielfältiger die Fangmethoden sind. Der notwendige Befischungsaufwand, um eine zufällig im Jahresverlauf erfolgende Wanderung weniger Individuen zwischen zwei beliebigen Nebengewässern zu erfassen, ist nicht zu leisten.

Die Untersuchung der Fischwanderung mit Hilfe von Fang-Wiederfang-Experimenten ist in Wasserstraßen ebenfalls sehr ressourcen-intensiv, da aufgrund der Ausdehnung des Gewässersystems große Fischmengen markiert werden müßten. Gleichzeitig wäre nur eine geringe Wiederfangrate zu erwarten, weil die Wasserstraßen verhältnismäßig schwer zu befischen sind. Ursachen dafür sind Schiffsverkehr, steile Uferböschungen sowie ausgedehnte Freiwasserbereiche, die eine quantitative Bestandserfassung stark limitieren.

Aus den genannten Gründen wurde ein neuer methodischer Ansatz zur Überprüfung der Barrierewirkung von Wasserstraßen gewählt, die Populationsgenetik. Ausgenutzt wird dabei die Möglichkeit, mittels genetischer Marker isolierte Vorkommen einer Art zu unterscheiden. Daraus wurde die folgende Arbeitshypothese entwickelt: Wenn zwischen einzelnen Stichproben Subpopulationen unterschieden werden können, dann sind diese Vorkommen genetisch isoliert und es wäre ein Beleg dafür erbracht, daß Kanäle bzw. Wasserstraßen Fischwanderungen stark einschränken können.

Als genetische Marker wurden Isozyme gewählt. Seit den siebziger Jahren erfährt die Untersuchung von Isozymen wirtschaftlicher genutzter Fischarten breite Anwendung bei fischereilichen Fragen der Bestandsbewirtschaftung (UTTER 1991). Wenn man eine große Zahl von Individuen und unabhängigen genetischen Markern untersuchen möchte, dann ist die Isozym-Elektrophorese die Methode der Wahl, da sie etabliert, einfach zu handhaben und kosteneffektiv ist. Darüber hinaus liegen gegenwärtig für dieses Verfahren die umfangreichsten Vergleichsdatensammlungen der genetischen Variabilität von Arten und höheren Taxa vor (PARK & MORAN 1994).

Genetische Drift ist ein zufälliger Prozeß, der in Abhängigkeit von der effektiven Populationsgröße, innerhalb einer Population Schwankungen der Allelhäufigkeiten bewirkt. In unendlich großen Populationen bleiben die Allelfrequenzen konstant und die genetische Drift ist zu vernachlässigen. Sinkt die Populationsgröße unter einen kritischen Wert, hat die genetische Drift die

generelle Tendenz, auf die Fixierung der häufigsten Allele hinzuwirken (nähere Erläuterungen im Methodenteil). Mutation, Selektion sowie Migration von Individuen wirken der genetischen Drift entgegen. Das Wirken der genetischen Drift innerhalb disjunkter Bestände kann zur Herausbildung von detektierbaren Unterschieden zwischen diesen führen (z.B. unterschiedliche Allelfrequenzen oder Fixierung unterschiedlicher Allele).

Mit dem Nachweis verschiedener Subpopulationen könnte die Barrierewirkung der kanalisierten Gewässerabschnitte belegt werden. Wenn eine strikte Trennung verschiedener Bestände möglich ist, kann als gesichert angenommen werden, daß bereits über einen längeren Zeitraum kein oder nur ein eingeschränkter Genfluß (Individuenaustausch) zwischen diesen erfolgt ist.

Der Umkehrschluß hingegen ist nicht eindeutig. Das Fehlen detektierbarer genetischer Unterschiede besagt nicht zwangsläufig, daß ein Individuenaustausch erfolgt. Es wäre möglich, daß durch das Wirken von Selektion die Allelfrequenzen in zwei isolierten Populationen gleichermaßen beeinflusst werden, was die zufällige Wirkung der genetischen Drift überlagert.

Mit Hilfe der genetischen Distanz zwischen zwei Stichproben läßt sich die Zahl der effektiven Migranten abschätzen, d.h. die Zahl der Individuen, die zwischen beiden Beständen im Laufe einer Generation ausgetauscht werden und an der Fortpflanzung teilnehmen.

Die Anwendung populationsgenetischer Arbeitsmethoden - in diesem Fall der Isozym-Elektrophorese - auf den oben skizzierten Fragenkomplex bietet den Vorteil, daß sich mit vertretbarem Aufwand der Genfluß innerhalb eines Gewässersystems über einen sehr langen Zeitraum einschätzen läßt. Der notwendige Befischungsumfang beschränkt sich darauf, an jeder Probenahmestelle eine ausreichende Anzahl Fische (mindestens 25 Individuen [LEARY & BOOKE 1990]) der zu analysierenden Arten zu fangen.

Die Zahl der benötigten Individuen bestimmte maßgeblich die Auswahl der Fischarten für die Untersuchung, da letztere so abundant sein müssen, daß sie an allen Probenahmestellen in ausreichender Menge gefangen werden können, ohne dadurch in ihrem Bestand gefährdet zu werden.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden Blei, *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), Güster, *Abramis bjoerkna* (Linnaeus, 1758), Plötze, *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) und Rotfeder, *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), isozym-elektrophoretisch bearbeitet.

Alle vier Arten gehören zu den Hauptfischarten der Region (BRÜMMER 1994, DIERKING & WEHRMANN 1991, FREDRICH & WOLTER 1996a, b, GAUMERT & KÄMMEREIT 1993, IKSE 1996, SPIEB et al. 1994, TAUTENHAHN 1996, VILCINSKAS & WOLTER 1993, 1994, WINKLER 1991, WOLTER & VILCINSKAS 1993, 1996, 1997c) sowie zu den 9 Charakterfischarten der typischen Bundeswasserstraßen-Ichthyozönose des norddeutschen Tieflandes (VILCINSKAS & WOLTER 1994, WOLTER & VILCINSKAS 1997a, 1998b). Aufgrund ihrer hohen Abundanzen und Präsenz boten die gewählten Arten beste Voraussetzungen, den notwendigen Stichprobenumfang zu realisieren.

Ein zweites Entscheidungskriterium für die Auswahl der Arten war ihre Bestandsentwicklung. Im Rahmen dieser Untersuchung wurde auf die Bearbeitung von Rote-Liste-Arten verzichtet, da die Fische zur Entnahme der Gewebeproben getötet werden müssen. Deshalb war einerseits nicht auszuschließen, daß Restpopulationen bedrohter Fischarten durch den notwendigen Stichprobenumfang ernsthaft beeinträchtigt werden, andererseits boten die in der Regel seltenen Rote-Liste-Fischarten die schlechtesten Voraussetzungen, die benötigten Individuenzahlen zu fangen.

Darüber hinaus wurde angenommen, daß die isolierende Wirkung der Wasserstraßen auf die Populationen aller darin vorkommenden Fischarten vergleichbar ist. Es bestand daher keine Notwendigkeit, eine Untersuchung die an Massenfischarten vorgenommen werden kann, auf bestandsbedrohte Arten auszudehnen. Für die ausgewählten Fischarten sind weder lokal (DEHUS 1990, GAUMERT & KÄMMEREIT 1993, KNUTH 1992, KNUTH et al. 1998, WINKLER et al. 1991, WOLTER et al. 1994, WÜSTEMANN 1996), noch bundes- (BLESS et al. 1994) oder europaweit (EUR 12587/2 EN 1991) Gefährdungen absehbar.

Ein drittes Entscheidungskriterium für die Auswahl der Fischarten war die Artenzahl in den dazugehörigen Gattungen. Mit steigender Artenzahl und Größe ihres Verbreitungsgebietes nimmt die genetische Variabilität, d.h. die mittlere Heterozygotie zu (BUTH 1984). Eine der artenreichsten europäischen Gattungen ist *Rutilus* mit 17 Arten (KOTTELAT 1997). Nach STERBA (1987) sind *Blicca* (Güster) und *Scardinius* monotypische Gattungen, *Abramis* und *Rutilus* polytypische. Allerdings werden die taxonomischen Stellungen insbesondere von *Blicca*, aber auch von *Scardinius* kontrovers diskutiert (HOWES 1981, 1991, WHEELER 1992). Während HOWES (1981, 1991) die Güster zur Gattung *Abramis* und die Rotfeder zu *Rutilus* zählt, akzeptiert WHEELER (1992) diese Veränderung nicht und behält die alten Gattungsnamen bei. KOTTELAT (1997) hingegen rechnet die Güster zur Gattung *Abramis* (4 Arten), behält aber *Scardinius* mit 5 europäischen Arten bei.

Auf die außerhalb jeder taxonomischen Kritik stehende monotypische Gattung *Tinca* mußte für diese Untersuchung verzichtet werden, da sie als wichtige Wirtschaftsfischart ständigen Besatzmaßnahmen unterliegt. Alle vorhandenen Schleienpopulationen müssen deshalb a priori als genetisch beeinflusst betrachtet werden.

Die Gattung *Abramis* ist heute ausschließlich in Mittel- und z.T. Südeuropa verbreitet, *Scardinius* in Mittel- und Südeuropa bis nach Westasien und *Rutilus* in Eurasien (BANARESCU & COAD 1991).

Entsprechend der Artendiversität in den gewählten Gattungen wurde ein Gradient der mittleren Heterozygotie der ausgewählten Arten erwartet. Demnach sollten die Plötze die höchste genetische Variabilität aufweisen und die Rotfeder die geringste. Dahinter stand die Fragestellung, ob diverse Gattungen verstärkt zur Bildung von Subpopulationen innerhalb eines Gewässersystems neigen und demnach eher als Indikator für genetische Isolation nutzbar sind. Darüber hinaus bestand die Option, eine Barrierewirkung der Wasserstraßen auch untersuchen zu können, wenn eine der gewählten Arten - erwartungsgemäß die Rotfeder, gefolgt von der Güster - infolge ihrer theoretisch geringeren Heterozygotie keine Detektion von Subpopulationen ermöglicht.

Wie bereits oben erwähnt, waren Besatzmaßnahmen ein viertes Kriterium für die Auswahl der Fischarten. Um die natürliche genetische Variabilität einer Fischart innerhalb eines Gewässersystems untersuchen zu können, darf diese nicht von Besatzmaßnahmen beeinflusst werden. Fischbesatz birgt immer die Gefahr der genetischen Faunenverfälschung. Diese kann einerseits durch Besatzmaterial aus fremden Beständen verursacht werden, andererseits werden durch die künstliche Reproduktion mit Fischen aus dem gleichen Bestand oft sog. Flaschenhals-Effekte verursacht. Diese "Bottlenecks" sind eine künstliche Homogenisierung, d.h. Herabsetzung der genetischen Variabilität einer Population durch eine stark reduzierte effektive Populationsgröße. Meistens werden nur wenige Tiere im Verhältnis zum Gesamtbestand künstlich vermehrt, weshalb die Folgegeneration auf sehr wenige Elterntiere zurückgeht und die Inzuchtrate dementsprechend hoch ist.

Um diese Fehlerquelle auszuschließen, mußte im Rahmen der Arbeit auf die Untersuchung angelfischereilich interessanter oder wirtschaftlich bedeutender Fische verzichtet werden. Letztgenannte Arten, wie z.B. die oben erwähnte Schleie, aber auch Karpfen, Hecht, Zander, Wels u.a., unterliegen ständigen Besatzmaßnahmen mit Fischen unterschiedlicher Herkunft.

In den beprobten Gewässern konnte ein Besatz mit Fischen der vier ausgewählten Arten für die letzten 50-60 Jahre nicht nachgewiesen werden. Die Nutzung und wirtschaftliche Bedeutung von Blei, Güster, Plötze und Rotfeder waren seit jeher zu gering, um sie intensiv zu bewirtschaften und großflächig zu besetzen. Schriftlich überliefert sind lediglich einige Umsetzungen, insbesondere von Bleien und Plötzen, aber auch von Güstern und Rotfedern aus Fließgewässern in Seen (MAHNKOPF 1907), weil die Fische im Stillwasser besser wachsen sollten. Die begrenzte Entnahme von Fischen aus einer Population beeinflußt deren Genpool nur unwesentlich. Die vier bearbeiteten Arten wurden deshalb als unbeeinflußt von Fischbesatzmaßnahmen betrachtet.

Nachfolgend werden einige für die Auswahl relevante Aspekte der Biologie und Autökologie der Arten vorgestellt.

Blei, Güster, Plötze und Rotfeder sind autochthon und gehören zur glazialen Mischfauna, d.h. sie besiedelten Mitteleuropa bereits während der Eiszeit (THIENEMANN 1950, S. 402ff.). Die Plötze ist eine euro-sibirische Art, die drei übrigen sind exklusiv europäische Arten, die bereits zur präglazialen Fischfauna gehörten (BANARESCU 1992, S. 729).

Der Blei ist die Leitfischart des Potamals der Fließgewässer, der sog. Bleiregion. Er ist eurytop und sowohl in stehenden als auch fließenden Gewässern abundant. Der Blei hat keine ausgeprägte Laichsubstratpräferenz. Er ist ein phyto-lithophiler Offenlaicher, was bedeutet, daß er den Laich weder bewacht noch versteckt und ihn bevorzugt an Makrophyten anheftet, aber auch jedes andere Substrat annimmt (BALON 1975, 1981). Eine Prägung auf bestimmte Laichareale war deshalb nicht zu erwarten, was auch durch Beobachtungen von DIAMOND (1985) und Untersuchungen zum Territorialverhalten von PONCIN et al. (1996) bestätigt wurde. Von 52 auf einem Laichplatz beobachteten männlichen Bleien zeigten 31 kein Territorialverhalten, die weiblichen Tiere waren generell nicht territorial (PONCIN et al. 1996).

Die Güster ist wie der Blei eurytop und in allen Stand- und Fließgewässern verbreitet. Im Gegensatz zum Blei präferiert sie Makrophyten als Laichsubstrat. Die Güster ist ein phytophiler Offenlaicher (BALON 1975, 1981). Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Fließgewässer verfügten nur über relativ geringe Makrophytenbestände, die sich insbesondere in den Altarmen konzentrierten. Daraus ergab sich die zu prüfende Möglichkeit, daß die Güstern auf die wenigen vorhandenen Laichplätze festgelegt sind, die sie ausschließlich aufsuchen. Da diese geographisch relativ isoliert lagen, könnten Güstern verschiedener Gewässerabschnitte permanent unterschiedliche Laichplätze aufsuchen, was die Herausbildung von Subpopulationen forcieren würde. Hier ergäbe sich ein gegenüber dem Blei deutlich erhöhtes Potential für die genetische Isolation der Bestände.

Die Plötze ist in allen Seen und Fließgewässern des norddeutschen Tieflandes die Hauptfischart. Sie ist eine ubiquitär verbreitete, eurytope Fischart ohne ausgeprägte Laichsubstratpräferenzen (phyto-lithophil [BALON 1975, 1981]). Aufgrund der fehlenden ökologischen Präferenzen wurde bei der Plötze keine genetische Isolation durch das gezielte Aufsuchen spezifischer Habitate erwartet. Zoogeographische Entfernungen oder Migrationshindernisse sollten die einzigen

Isolationsbarrieren bilden. Diese Theorie wird durch Beobachtungen zum Territorialverhalten laichender Plötzen (DIAMOND 1985) sowie die Untersuchungen zur Präzision der Laichplatzwahl von L'ABÉE-LUND & VØLLESTAD (1985) gestützt. Letztgenannte Autoren markierten im Norwegischen Årungensee 19.959 Plötzen an zwei verschiedenen Laichplätzen und testeten das Rückfindevermögen der laichbereiten Fische zu diesen Arealen. Bei einer Wiederfangrate von insgesamt nur 10,4% suchten 83,5-92% dieser Plötzen den Laichplatz des Vorjahres auf. Damit war der Individuenaustausch zwischen beiden Laichgebieten so groß (- sche Verhältnisse herrschen und es nicht zur Herausbildung von Subpopulationen kommen kann. Als ein Ergebnis dieser Untersuchung kann eine Prägung der Plötzen auf bestimmte Laichplätze ausgeschlossen werden. Die Resultate der beiden folgenden Studien unterstreichen ebenfalls einen relativ hohen Individuenaustausch zwischen benachbarten Gewässerabschnitten. So ergab ein über drei Monate durchgeführtes Fang-Wiederfang-Experiment zur Bestimmung des Anteils mobiler Individuen innerhalb einer Plötzenpopulation, daß 20% weitere Wanderungen durchführten, wenngleich sich 80% des Bestandes (3.252 markierte Individuen) dauerhaft in einem Flußabschnitt von 200 m Länge aufhielten (STOTT 1961). BAADE (1996) ermittelte mit Hilfe radiotelemetrischer Untersuchungen an 43 Individuen für Plötzen einen homing-Bereich zwischen 130 m und 775 m Länge, wobei aber mindestens 12 der Tiere diesen Bereich verließen und bis zu 6 km stromauf-, bzw. 10 km stromabwärts wanderten.

Die Rotfeder ist eine limnophile Fischart, die Stillgewässer bevorzugt. Sie gehört wie die Güster zur ökoethologischen Gilde der obligaten Pflanzenlaicher (phytophil [BALON 1975, 1981]). Die Rotfeder erfährt, analog den Güstern, in den untersuchten Gewässern eine Einschränkung der theoretisch verfügbaren Laichhabitate, die die genetische Isolation einzelner Bestände fördern könnte.

Darüber hinaus könnte die Präferenz der Rotfeder für limnische Verhältnisse ebenfalls zu einer stärkeren Isolation einzelner Vorkommen führen, da die Stillwasserbereiche nur auf bestimmte Gewässerabschnitte beschränkt waren. Das Vorkommen der Rotfedern in den beprobten Fließgewässern konzentrierte sich auf Altarme und nicht durchströmte Nebengewässer. Im Untersuchungsgebiet zeigte die Rotfeder deutlich geringere Abundanzen als Blei, Güster und Plötze. Insgesamt bargen die ökologischen Präferenzen der Rotfeder von den genannten Arten das höchste Potential zur genetischen Isolation und Subpopulationsbildung.

Für Blei und Plötze liegen Vergleichsuntersuchungen zur intraspezifischen Variabilität morphometrischer Merkmale aus dem Rhein vor (KÖHLER 1991). Dabei wurden bei beiden Arten signifikante phänotypische Unterschiede zwischen Individuen aus verschiedenen hydrographischen Rheinabschnitten (Mittel- und Oberrhein) festgestellt.

Darüber hinaus wurden an Plötzen aus der Donau bei Wien (BARANYI et al. 1997) sowie aus Rhône und Saône (BOUVET et al. 1991, 1995) bereits isozym-elektrophoretische Studien durchgeführt. Die Ergebnisse dieser Arbeiten - in jedem Fall gelang die Differenzierung verschiedener Subpopulationen - ließen die geplante Untersuchung erfolgversprechend erscheinen.

Vergleichende morphometrische oder genetische Arbeiten an verschiedenen Güster- oder Rotfederbeständen wurden in der Literatur nicht gefunden.

Ziel dieser Arbeit war es, am Beispiel von vier Fischarten mit unterschiedlicher Prädisposition zur genetischen Isolation, die Herausbildung von Subpopulationen innerhalb eines Gewässersystems zu prüfen und vergleichend zu untersuchen. Insbesondere sollte die Wirkung der zoogeographi-

schen Entfernung als Isolationsmechanismus bewertet und mit anthropogenen Barrieren, Kanalisierung und Querverbauungen, verglichen werden.

3 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im nordostdeutschen Tiefland (Abb. 3). Es umfaßt das Gebiet der Märkischen Wasserstraßen und die in dieser Region befindlichen Standgewässer. Seine nördliche Begrenzung bildet die Linie Wittenberge (Elbe) - Fürstenberg (Havel) - Schwedt (Oder), die südliche Magdeburg (Elbe) - Eisenhüttenstadt (Oder) (UHLEMANN 1987). Die Gewässer wurden während der zweiten Vereisung des Weichsel-Glazials, dem sog. Brandenburger Stadium, vor 20.000 - 10.000 Jahren geformt (HOHL 1981). Während dieser Zeit stauten sich die von Süden zufließenden Gewässer (Wartha, Weichsel, Oder) am Inlandeis und flossen Richtung Westen durch das Thorn-Eberswalder Urstromtal ab. Dabei entwässerte die Oder über Havel und Elbe in die Nordsee (HANTKE 1993). Mit dem Rückgang des Eises wurde diese Verbindung unterbrochen, da die Oder seither direkt nach Norden entwässern konnte. Die untersuchten Gewässer gleichen sich demzufolge in Bezug auf Alter und Entstehungsgeschichte sowie Besiedelungswege und -zeit für die Fauna.

Der Zeitraum für populationsgenetische Veränderungen bei den untersuchten Arten Blei, Güster, Plötze und Rotfeder innerhalb der Gewässer ist somit relativ kurz (rund 10.000 Jahre). Vorteilhaft ist dagegen der in etwa zeitgleiche Beginn der Differenzierung bei den verschiedenen Fischarten. Dies ermöglicht den direkten Vergleich der untersuchten Arten bezüglich der Bildung von Subpopulationen, sowohl im Hinblick auf die Geschwindigkeit als auch auf die genetische Variabilität. Alle Fische wurden an den gleichen Probenahmestellen gefangen, so daß ein direkter Vergleich der genetischen Vielfalt der vier Fischarten innerhalb und zwischen denselben Gewässerabschnitten möglich ist. Es ist davon auszugehen, daß zoogeographische und anthropogene Isolationsmechanismen auf alle untersuchten Arten denselben Einfluß ausübten.

3.1 Spree

Dieser bei Spandau in die Havel einmündende Fluß hat seine Quelle in einer Höhe von ca. 499 m über NN im Lausitzer Bergland, südöstlich von Berlin. Seine Lauflänge beträgt 403 km, bei einem Gefälle von 468 m. Von diesem Gesamtgefälle entfallen bereits 347 m auf den 64 km langen Oberlauf, der den Charakter eines Mittelgebirgsbaches trägt. Der 162 km lange Mittellauf zwischen Nieder-Gurig und Leibsch weist noch ein Gefälle von 107 m auf, während auf den 177 km langen Verlauf bis zur Einmündung in die Havel nur noch 14 m Höhenunterschied entfallen. Deshalb neigte die Spree in ihrem Unterlauf stark zur Flußbettverlagerung, Mäandrierung und Bildung von Untiefen. Sie galt als schwieriges Fahrwasser und war deshalb bereits frühzeitig Gegenstand wasserbaulicher Beeinflussung (UHLEMANN 1987). Für die Spree läßt sich eine Stauhaltung bis in das 13. Jahrhundert zurückverfolgen (um 1285 Mühlendamm, 1298 erste Erwähnung eines Stauwehres bei Fürstenwalde, 1385 Mühlenstau in Beeskow). Um 1550 wurde die erste Schleuse im heutigen Spreekanal errichtet (SENBAUWOHN 1981), 1588 die erste Kammerschleuse in Fürstenwalde gebaut (UHLEMANN 1987).

Der weitere Spree-Ausbau erfolgte mit der Einführung der Müggelspree in den Dämeritzsee 1854, der Regulierung der Spreemündung in den Müggelsee 1877/78 und der Verlegung der

Spree von Rahnsdorf zum Kleinen Müggelsee, der Kanalisierung der Unterspree zwischen 1883 und 1887 sowie dem Bau des Oder-Spree-Kanals von 1886-1890. In diesem Zusammenhang wurden 1885 die Staustufe Charlottenburg und 1893 die Mühlendammschleuse fertiggestellt (VERWALTUNG DER MÄRKISCHEN WASSERSTRASSEN 1905).

In den Jahren 1906-1912 erfolgte der Ausbau der Oberen-Spree-Wasserstraße zwischen dem Oder-Spree-Kanal und dem Wehr Leibsch, der Grenze zum Unterspreewald. Dabei wurden sechs neue Staustufen errichtet (Beeskow existierte bereits seit dem 14. Jahrhundert, Kossenblatt seit 1752) und 40 Durchstiche geschaffen, die den Flußlauf um 19% verkürzten (UHLEMANN 1987). Neben ständigen lokalen Verbesserungen der Vorflut bzw. Um- und Erweiterungsbauten an den Wehranlagen kam es in den 50er und 60er Jahren unseres Jahrhunderts zu einem zweiten bedeutenden Ausbau der Spree. Er beinhaltete im wesentlichen umfangreiche Begradigungen der Unterspree, die Verlegung des Einmündungsbereiches in die Havel sowie eine Verbreiterung und Vertiefung des Oder-Spree-Kanals.

Diese ständige Folge von Ausbaumaßnahmen prägt heute das Erscheinungsbild der Spree. Im Berliner Stadtgebiet, vom Austritt aus dem Großen Müggelsee bis zur Einmündung in die Unterhavel, ist der Fluß kanalartig ausgebaut, ebenso die Fürstenwalder Spree im Bereich des Oder-Spree-Kanals. Die für ein Fließgewässerökosystem charakteristischen, vielfältigen Ufer- und Sedimentstrukturen mußten senkrechten Einfassungen aus Beton und Stahl weichen.

Die Müggelspree zwischen dem Wehr Große Tränke und dem Müggelsee ist seit der Fertigstellung des Oder-Spree-Kanals im Jahre 1890 als Wasserstraße bedeutungslos, die Obere Spree-Wasserstraße ist seit 1977 für die Schifffahrt gesperrt.

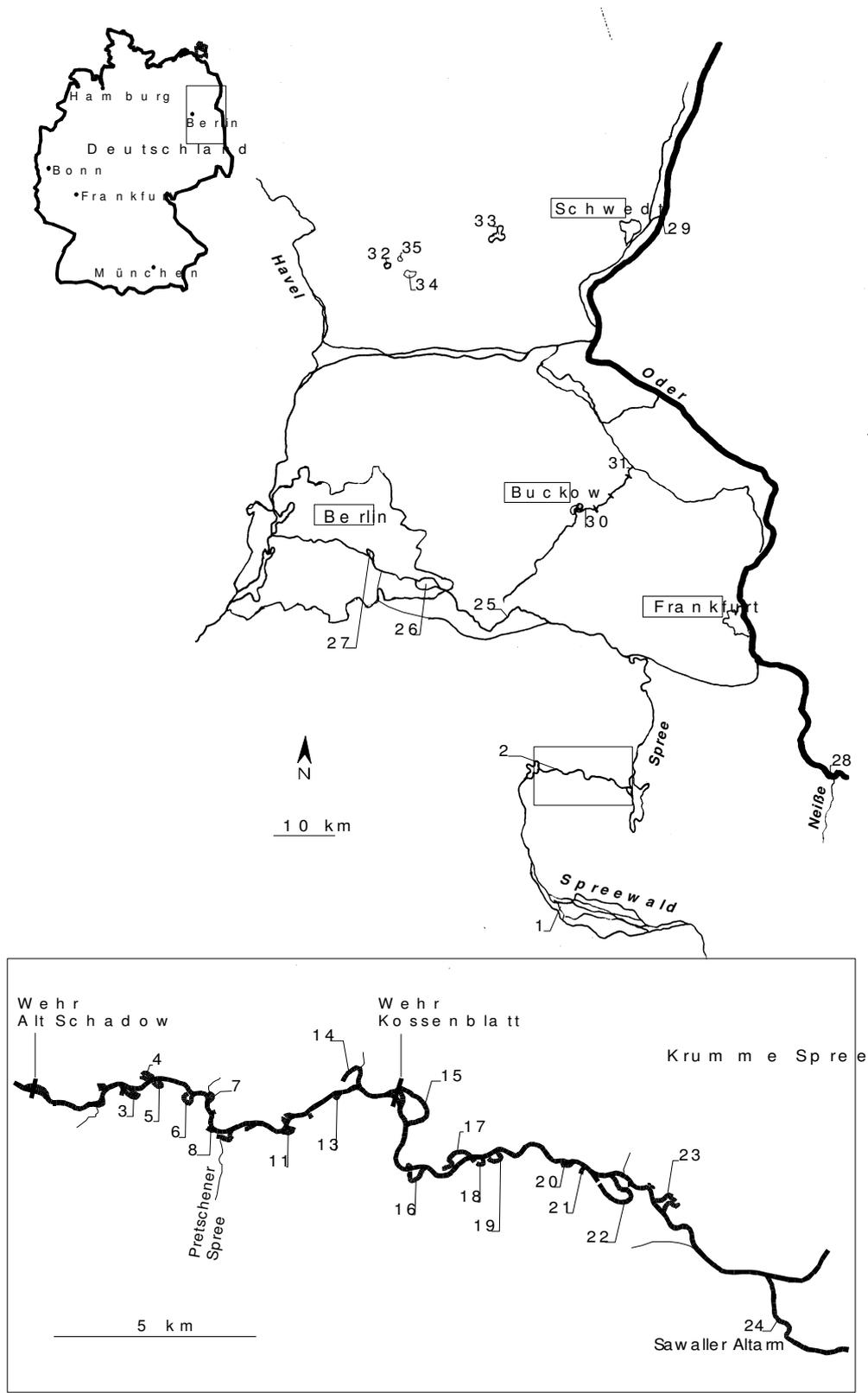


Abb. 3 Lage des Untersuchungsgebietes und der Probenahmestellen (Die gepunktete Linie markiert die Wasserscheide zwischen Elbe- und Oder-Einzugsgebiet)

Fig. 3 Investigation area and sampling sites (The dotted line marks the watershed between the catchments of the rivers Elbe and Oder).

Zwischen dem Unterspreewald und der Einmündung in die Havel stauen 10 Wehre und Schleusen den Flußlauf, von denen bis auf die Wehrgruppe Leibsch keine einzige über eine Fischaufstiegsanlage verfügt. Fischwanderungen sind nur möglich, wenn die Wehre bei Hochwasser geöffnet werden. Der Mittelwasserabfluß (MQ) der Spree betrug im Mittel der Jahre 1991-1995 bei Beeskow 21,2 m³/s und am Wehr Große Tränke 14,4 m³/s (GELBRECHT et al. 1996). Als mittlere Wasserführung der Jahre 1977-1989 geben BAUME & MARCINEK (1993) für den Bereich der Einmündung in die Havel 50 m³/s an. Die Gewässergüte entspricht der Klasse II ("mäßig belastet"). Das gesamte Einzugsgebiet der Spree umfaßt 10.105 km² (GELBRECHT et al. 1996).

Die so weitgehend und vielfältig ausgebaute Spree ist das Hauptuntersuchungsgebiet. Von den insgesamt 32 Probenahmestellen dieser Untersuchung liegen 24 (75%) an der Spree (Abb. 3). Dabei wurden zwei Gewässerabschnitte schwerpunktmäßig beprobt, die Krumme Spree zwischen Neuendorfer und Schwielochsee sowie die Stadtspre in Berlin. Im Bereich der Krumpfen Spree wurden insgesamt 30 Altarme befishet (FREDRICH & WOLTER 1994), von denen 19 für diese Untersuchung ausgewählt wurden. Dabei war es das Ziel, die Differenzierung von Subpopulationen entlang einer sehr kleinen zoogeographischen Skala zu untersuchen. Die Entfernungen zwischen den einzelnen Probenahmestellen sind im Anhang aufgeführt (Tab. 31). Sie betragen in diesem Spreeabschnitt 0,3-19 km (\bar{x} = 8,2 km). Die Krumme Spree wird durch das Wehr Kossenblatt unterteilt. Im Unterwasser des Wehres wurde eine Probe aus der Strommitte genommen und als "Nr. 2 - Krumme Spree" parallel zu den Altarmproben analysiert.

Oberhalb der Krumpfen Spree wurde noch eine einzige Probe gezogen. Sie stammt aus dem Spreewald und bildet die am weitesten stromauf liegende Begrenzung des Untersuchungsgebietes. Zwischen dieser Stichprobe und der Krumpfen Spree liegen die Wehre Leibsch und Alt Schadow sowie der Neuendorfer See.

Unterhalb wurde die nächste Stichprobe 70 Fluß-Kilometer stromab, in der Müggelspree gezogen. Zwischen beiden Probenahmestellen liegen neben dem Schwielochsee 5 Querverbauungen (Wehre und Schleusen) und der Oder-Spree-Kanal. Diese massiven wasserbaulichen Eingriffe und Gegebenheiten ließen eine vollständige, anthropogen verursachte Isolation annehmen und eine entsprechende genetische Diversifizierung der Bestände erwarten.

Im Bereich der Stadtspre, von der Müggelspree bis zum Rummelsburger See, sind die zoogeographischen Entfernungen zwischen den Stichproben größer als in der Krumpfen Spree (bis 26 km). Damit wurde die bereits erwähnte Distanz-Skala ausgedehnt, um die Wahrscheinlichkeit zu erhöhen, zoogeographische Entfernungen zu erfassen, die zur Herausbildung von Subpopulationen führen. Für die vier untersuchten Arten war vorher nicht bekannt, ab welchen geographischen Entfernungen eine Isolationswirkung einsetzt.

Darüber hinaus sollte am Beispiel der ausgebauten Spree zwischen Rummelsburger See und Müggelsee die Wirkung kanalisierter Flußabschnitte als Wanderhindernis geprüft werden. Ichthyofaunistische Erhebungen an Wasserstraßen des nordostdeutschen Tieflandes deuteten darauf hin, daß monoton ausgebaute, weitgehend normierte Kanäle ohne nennenswerte Strömung Fischwanderungen stark einschränken. Insbesondere strömungsliebende und Kleinfischarten scheinen Kanalabschnitte mit einer Länge >6-8 km kaum zu überwinden (VILCINSKAS & WOLTER 1996, WOLTER & VILCINSKAS 1997c). Der regulierte Spreeabschnitt zwischen den genannten Seen ist 13,5 km lang, tiefennivelliert und mit einem Rechteckprofil versehen. Das Wasser fließt mit einer mittleren Geschwindigkeit von weniger als 0,05 m/s.

3.2 Oder und Stöbber

Die Oder stellt mit einer Jahresmenge von 17 Mrd. m³ den sechstgrößten Süßwasserzufluß zur Ostsee dar (LANDESUMWELTAMT BRANDENBURG 1995). Sie ist der letzte große mitteleuropäische Fluß, der in seinem Unterlauf noch nicht durch Staustufen reguliert ist und damit noch eine naturnahe Morphologie aufweist. Infolge des relativ wenig beeinflussten Abflußregimes im Mittel- und Unterlauf unterliegen die ausgedehnten Auen entlang der deutsch-polnischen Grenze (z.B. an der Wartha-Mündung) einer weitgehend natürlichen Dynamik. Darüber hinaus verfügt die Oder gegenwärtig über vielfältige morphologische Strukturen, wie z.B. naturnahe Zuflüsse, permanente und temporäre Alt- und Nebengewässer sowie ein großräumiges, vielgestaltiges Mündungsgebiet (Oderhaff, Peenestrom, Swina, Dziwna, Pommersche Bucht). In Mitteleuropa ist der Lebensraum "Flußaue" in naturnaher Ausprägung nur noch in kleinen Resten in Naturschutzgebieten an der Österreichischen Donau, an der unteren Havel, am Oberrhein, im Biosphärenreservat Mittelelbe und im Nationalpark Unteres Odertal erhalten geblieben.

Die Oder entspringt in den Oderbergen, im Mährischen Gebirge der tschechischen Ostsudeten, in einer Höhe von 634 m über NN. Nach einer Lauflänge von 854 km mündet sie in das Stettiner Haff, nach weiteren 56 km in die Ostsee. Das Einzugsgebiet der Oder umfaßt 118.611 km², 4% davon in Deutschland gelegen. Der Mittelwasserabfluß (MQ) betrug im Mittel der Jahre 1951-1996 bei Eisenhüttenstadt 301 m³/s und weiter stromab bei Hohensaaten nach Einmündung der Wartha 520 m³/s (LANDESUMWELTAMT BRANDENBURG 1997). Die Fließgeschwindigkeit der Oder variiert bei Mittelwasser zwischen 0,6 m/s und 0,9 m/s (ALBRECHT 1964).

Stromregulierungsarbeiten im 19. Jahrhundert verkürzten den Lauf der Oder um insgesamt 154 km. Der größte Eingriff auf deutschem Gebiet erfolgte Anfang des 18. Jahrhunderts mit der Trockenlegung des Oderbruchs. Diese 60 km lange und 12-15 km breite Sumpfniederung wurde 1715-1735 im Südteil und 1747-1753 im Norden melioriert. Die Arbeiten zur Entwässerung des Niederoderbruchs begannen 1747 mit dem Bau des Oderkanals von Güstebiese bis Hohensaaten, dem heutigen Flußlauf. Unterhalb von Hohensaaten wurde die Oder 1790/91 mittels mehrerer Durchstiche begradigt, durch das Bett des Nebenflusses Meglitze geführt und diese in Oder umbenannt. Zwischen 1892 und 1897 wurde eine neue Oderstrecke, von Niedersaaten über Schwedt, zum neuen Hauptstrom ausgebaut. Gleichzeitig wurden die heute zum Nationalpark Unteres Odertal gehörenden Polder angelegt (KIESERITZKY 1938).

Die schiffbare Oder (insgesamt 733 km) wird auf Grund ihrer unterschiedlichen Ausbauzustände in drei Abschnitte geteilt, die kanalisierte, die freifließende und die Untere Oder. Die kanalisierte Oder liegt vollständig auf polnischem Territorium. Sie ist 183,5 km lang (Oder-km 98,1-281,6) und durch 23 Staustufen reguliert. Es schließt sich die freifließende Mitteloder an, die bis zur Warthamündung 336 km lang ist. Ab der Einmündung der Wartha beginnt die Untere Oder, die bis zur Ostsee ebenfalls nicht staureguliert ist. Der gesamte deutsche Oderabschnitt (161,7 km) ist damit unverbaut und für Fische durchwanderbar. Die Gewässergüte entspricht der Klasse II-III ("kritisch belastet") (LANDESUMWELTAMT BRANDENBURG 1997). Das Sohlgefälle beträgt 27,5 m.

Eine Probenahmestelle lag im Mündungsbereich der Lausitzer Neiße bei Ratzdorf, Strom-km 542,4. Die zweite Stichprobe wurde 155 km stromab gezogen, an der Schwedter Querfahrt (Strom-km 697,0). Damit wurde die in der Spree begonnene Untersuchung der zoogeographischen Entfernung als Isolationsmechanismus für die Herausbildung von Subpopulationen erweitert. Vergleichbar ausgedehnte unverbaute Strecken standen in der Spree nicht zur Verfü-

gung. Darüber hinaus sollten mit der Beprobung verschiedener Einzugsgebiete Bestände analysiert werden, die bereits sehr lange voneinander isoliert sind. Dies erschloß die Möglichkeit, Aussagen zur genetischen Variabilität der untersuchten Fischarten zu treffen, auch wenn sich innerhalb eines Flußsystems keine Subpopulationen nachweisen lassen sollten.

Der Stöbber liegt im Osten Berlins im Einzugsgebiet der Oder. Er entwässert das Rote Luch nach Norden, bildet das zentrale Gewässer der Märkischen Schweiz und mündet im Oderbruch bei Altfriedland in die Alte Oder. Diese wiederum mündet bei Hohensaaten in die Oder.

Auf nur 25 km Lauflänge überwindet der Stöbber einen Höhenunterschied von 43 m (KRÜGER et al. 1993a). Die aus dem potamalen Gewässercharakter resultierende Wasserkraft wurde bereits frühzeitig zum Betreiben von Mühlen genutzt. Allein im unteren Abschnitt bis Buckow zergliedern acht, teilweise seit dem 13. Jahrhundert existierende Mühlenstau den Flußlauf. Der Abfluß des Stöbbers bei Mittelwasser (MQ) betrug rund 0,95 m³/s im Mittel der Jahre 1976-1990. Die Gewässergüte entspricht der Klasse II ("mäßig belastet").

Beginnend an der Alten Oder, wurden die drei untersten Stauanlagen in den Jahren 1990 bis 1992 mit Fischauftiegsanlagen nachgerüstet (KRÜGER et al. 1993a). Um die Isolationswirkung der Querverbauungen auf die Fischpopulationen zu beurteilen, wurde eine Probe oberhalb der vierten Staustufe, der Pritzhagener Mühle, gezogen. Diese ist nicht mit einer Fischauftiegshilfe versehen. Die zweite Probenahmestelle lag im Unterwasser der am weitesten stromab gelegenen Wehranlage, der Dammühle.

3.3 Schorfheide-Seen

Rund 100 km nördlich von Berlin liegt das ca. 1.291 km² umfassende Biosphärenreservat Schorfheide-Chorin. Es repräsentiert in seiner diluvialen Formgebung die norddeutsche Jungmoränenlandschaft und stellt von der Grundmoräne mit ihren Flachseen über die Endmoräne mit ihren Kesselmooren bis zu den Sandern, Talsandterrassen und Niedermooren eine idealtypische Abfolge der glazialen Serie dar (STÄNDIGE ARBEITSGRUPPE DER BIOSPHÄRENRESERVATE 1995). Rund 7% der Fläche des Biosphärenreservates sind Gewässer (9.245 ha). Insgesamt gibt es etwa 240 Seen mit einer Fläche >1 ha und weitere 755 <1 ha (STÄNDIGE ARBEITSGRUPPE DER BIOSPHÄRENRESERVATE 1995).

Vier der Seen wurden im Rahmen dieser Untersuchung beprobt. Dabei war davon auszugehen, daß jeder der isolierten Seen seine eigene Fischpopulation beherbergt. Die Divergenzzeit der Bestände sowohl zwischen den Seen als auch zwischen diesen und den o.g. Fließgewässern ist vergleichbar.

Ausgewählt wurden der Große und der Kleine Vätersee, der Redernswalder See und der Kleine Döllnsee. Bis auf den letztgenannten sind alle zu- und abflußlos. Aus dem Kleinen Döllnsee entspringt das Döllnfließ. Der Auslauf ist für Fische allerdings permanent unpassierbar, so daß eine Zu- oder Abwanderung von Fischen ausgeschlossen werden kann. Die vier Seen sind mesotroph, mit einem Gesamt-Phosphatgehalt von 17 µg/l (Kleiner Vätersee) bis 36 µg/l (Redernswalder See). Submerse Makrophyten sind im Redernswalder und Kleinen Döllnsee häufig, im Kleinen Vätersee regelmäßig anzutreffen und fehlen im Großen Vätersee. Die vier Seen unterliegen einer extensiven fischereilichen Nutzung.

Der Kleine Döllnsee hat eine Fläche von A= 0,24 km², einen Umfang von U= 2,3 km und ist

maximal 8 m tief (T_{\max}). Die morphologischen Daten für die übrigen Seen betragen: Kleiner Vätersee $A= 0,09 \text{ km}^2$, $U= 1,4 \text{ km}$, $T_{\max}= 14 \text{ m}$, Großer Vätersee $A= 0,12 \text{ km}^2$, $U= 1,5 \text{ km}$, $T_{\max}= 13 \text{ m}$ und Redernswalder See $A= 0,53 \text{ km}^2$, $U= 6 \text{ km}$, $T_{\max}= 12 \text{ m}$ (ECKMANN 1995).

Jeder See wurde als eine einzige Stichprobe behandelt. Die Probenahme in den Seen erfolgte, um Vergleichsproben zu den Fließgewässern zu gewinnen. Damit wurden zwei Ziele verfolgt: Erstens galt es, die intraspezifische Variabilität der Bestände am Beispiel einer größeren Breite lokaler Herkünfte einzuschätzen, und zweitens sollten genetische Distanzen zwischen Subpopulationen auch dann analysiert werden können, wenn keine Bestandsdifferenzierung innerhalb der bearbeiteten Fließgewässer nachweisbar wäre.

Insgesamt umfassen die Probenahmestellen ein breites Spektrum von Gewässerabschnitten und -typen: Vernetzte Gewässerteile, die über unterschiedlich große, zoogeographisch wirksame Distanzen verbunden sind, und Gewässerabschnitte, die entweder anthropogen durch Wanderhindernisse (Wehre, Schleusen) oder auf natürliche Weise (Seen) isoliert sind.

4 Material und Methoden

4.1 Probennahme und -aufbereitung

4.1.1 Befischung

Mit Ausnahme der Proben aus der Oder und aus dem Spreewald wurden alle Stichproben mittels Elektrobefischungen gewonnen.

Bei der Elektrofischerei wird mit Hilfe eines Gleichstrom-Generators im Wasser ein elektrisches Feld erzeugt. In diesem befindliche Fische greifen, je nach ihrer Körperlänge und Stellung zu den Feldlinien, unterschiedlich starke Spannungen ab. In Abhängigkeit von ihrer Stärke reichen die Reaktionen der Fische von Flucht über positive Galvanotaxis (gerichtetes Schwimmen zur Anode) bis hin zur Galvanonarkose und - bei unsachgemäßer Anwendung - zum Tod. Die Effektivität der Elektrofischerei wird maßgeblich von Geräteleistung, Elektrodengröße, Wassertemperatur, Leitfähigkeit sowie der Art des Bodensediments und der Uferstrukturen beeinflusst. Die Elektrofischerei ist das schonendste Fischereiverfahren, da nur wenig Berührungen der Fische mit Netzmaterial u.ä. erfolgen, weshalb z.B. Schuppen- und Schleimhautverletzungen sehr gering sind. Voraussetzung ist allerdings die sachgemäße Anwendung, weshalb zu ihrer Ausführung, neben den üblichen Fischereiberechtigungen, ein spezieller Befähigungsnachweis und eine Genehmigung zur Sonderfischerei vorliegen müssen. Für diese Untersuchung war die Elektrofischerei das Verfahren der Wahl, da Blei, Güster, Plötze und Rotfeder selektiv entnommen werden konnten, ohne andere Arten zu beeinträchtigen.

Die Probenahme im Spreewald erfolgte mit der freundlichen Unterstützung von Dr. Peter Labatzki im Rahmen einer von ihm durchgeführten Funktionskontrolle der vorhandenen Fischaufstiegsanlagen (KRÜGER et al. 1993b, 1994, 1995). Die Fische wurden in diesem Fall mit Reusen während der Passage des Fischaufstiegs gefangen. Zwischen 1993 und 1996 wurden im Spreewald mehrere Wehranlagen rekonstruiert und mit Fischaufstiegshilfen versehen. Bei diesen Arbeiten wurde die Hauptspreewald wiederholt umgeleitet und durch verschiedene Fließgewässer geführt. Aus diesem Grund und weil der Fang beim Überwinden der Querverbauungen erfolgte, wurden die an nahe beieinander liegenden Schleusen gefangenen Fische zu einer einzigen Stichprobe zusammengefaßt.

Die Befischung der Probenahmestellen in der Oder erfolgte 1995 im Rahmen der Erprobung eines vom Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei konzipierten und beauftragten, eigens für die Schleppnetzfisherei auf großen Fließgewässern konstruierten Trimarans. Bauplanung und -ausführung besorgte die Firma Bootsbau und Fischereitechnik Plau. Die Probenahme erfolgte mit einem Grundschleppnetz in der Strommitte. Aus dem Gesamtfang wurden die Vertreter der o.g. untersuchten Fischarten entnommen.

In den Schorfheideseen wurden neben dem Elektrofanggerät auch Stellnetze verschiedener Maschenweiten eingesetzt. Die ichthyofaunistische Bearbeitung der Seen oblag Dipl.-Biol. Robert J. Radke im Rahmen des Projektes "Struktur und Dynamik von Fischartengemeinschaften in Seen des nordostdeutschen Tieflandes".

Tab. 1 Stichprobenumfang der Arten an den einzelnen Probenahmestellen.

Tab. 1 Number of specimen collected at the different sampling sites

Bestand		Stichprobenumfang [N]			
Nr.	Bezeichnung	Blei	Güster	Plötze	Rotfeder
1	Spreewald		23	32	
2	Krumme Spree	31	12	60	
3	Krumme Spree, Altarm 3	10	10	18	13
4	Krumme Spree, Altarm 4	12	11	24	11
5	Krumme Spree, Altarm 5	10	10	14	
6	Krumme Spree, Altarm 6	12	10	16	10
7	Krumme Spree, Altarm 7		14	11	
8	Krumme Spree, Altarm 8			18	
11	Krumme Spree, Altarm 11			12	
13	Krumme Spree, Altarm 13		10	10	
14	Krumme Spree, Altarm 14	10	10	10	16
15	Krumme Spree, Altarm 15	15	12	10	14
16	Krumme Spree, Altarm 16			10	
17	Krumme Spree, Altarm 17			10	
18	Krumme Spree, Altarm 18			10	
19	Krumme Spree, Altarm 19			10	
20	Krumme Spree, Altarm 20			11	
21	Krumme Spree, Altarm 21	16	9	11	14
22	Krumme Spree, Altarm 22			16	
23	Krumme Spree, Altarm 23			10	18
24	Krumme Spree, Sawaller Altarm			16	
25	Müggelspree	26	62	75	21
26	Müggelsee	52	21	90	32
27	Rummelsburger See	48	18	65	35
28	Oder (km 542,4 Neißemündung)	19	32	17	
29	Oder (km 697,0 bei Schwedt)	42	38	54	
30	Stöbber (Pritzhagener Mühle, OW)			50	
31	Stöbber (Dammühle, UW)			58	
32	Großer Vätersee	50	50	50	42
33	Redernswalder See	50	45	62	50
34	Kleiner Döllnsee	48		82	50
35	Kleiner Vätersee			46	
Summe der Individuen		451	397	988	326
Anzahl der Bestände		16	18	32	13

Parallel dazu konnten mit seiner freundlichen Unterstützung Proben für die populationsgenetische Untersuchung der Bestände genommen werden.

Der minimale Stichprobenumfang für populationsgenetische Arbeiten sollte bei 25 Individuen je Bestand liegen (LEARY & BOOKE 1990), was nicht in jedem Fall gewährleistet werden konnte. Nicht an allen Probenahmestellen wurden die gewünschten Fischarten in ausreichender Anzahl gefangen. Speziell bei den Sommerbefischungen mußten auch Proben verworfen werden, weil die kontinuierliche Kühlkette nicht in jedem Fall gewährleistet werden konnte. Darüber hinaus waren die Arten in den bearbeiteten Gewässern unterschiedlich präsent. Bleie und Güstern waren z.B. im Stöbber sehr selten, die Rotfeder in der Oder. In den Fängen aus dem Spreewald fehlten Bleie und Rotfedern weitgehend, was insbesondere auf den Reusenfang in den Fischaufstiegsanlagen zurückzuführen ist. Die Bezeichnungen der Probenahmestellen inklusive Fischarten und Individuenzahlen sind in Tab. 1 zusammengefaßt.

Je Individuum sollten mindestens 25 Loci (= Gene) untersucht werden (NEI 1978a). Wenn der o.g. Stichprobenumfang von 25 Tieren je Probe unterschritten wird, so ist der daraus resultierende Fehler geringer, als würde die Anzahl der Loci reduziert (LEARY & BOOKE 1990, NEI 1978a). Als untere Grenze des Probenumfanges kann die Überprüfung von 25 Genorten bei wenigstens 10 Tieren gelten (ARCHIE 1985, LEARY & BOOKE 1990, NEI 1978a, 1987).

4.1.2 Präparation und Lagerung der Proben

Für die Analysen wurden grundsätzlich nur adulte Fische ausgewählt, die klar und eindeutig zu bestimmen waren und äußerlich keine intermediären Artmerkmale bzw. Anzeichen für mögliche Hybridisierungen aufwiesen. Die Fische wurden entweder lebend zum Labor transportiert und dort nach kurzer Hälterung (maximal zwei Tage) aufgearbeitet oder sofort nach dem Fang präpariert und in flüssigen Stickstoff überführt.

Von Muskel- und Lebergewebe wurden jeweils 5-6 Aliquots pro Individuum hergestellt und einzeln bei -85°C oder in flüssigem Stickstoff tiefgefroren. Je Aliquot wurden 25 mg Gewebe mit dem doppelten Volumen an Probenpuffer (Tris-HCl-EDTA, pH 7,0) versetzt. Im Anschluß wurde das Gewebe mit einem Glasstab zermörsert. Die Lagerung der Proben erfolgte bei -85°C. Ein mehrfaches Auftauen und Einfrieren der Proben wurde möglichst vermieden. Vorversuche zeigten allerdings, daß die wiederholte Verwendung der gleichen Gewebeprobe innerhalb von 2-3 Tagen unbedenklich war und es zu keiner Herausbildung von Artefakten infolge des erneuten Einfrierens kam.

4.2 Elektrophorese

Die Analysen der Gewebeproben erfolgten mittels Enzymelektrophorese. Dabei werden die Enzyme im elektrischen Feld in Abhängigkeit von ihrer Nettoladung getrennt. Letztere wird von Anzahl und relativer Häufigkeit elektrisch positiv (Lysin, Arginin und Histidin) bzw. negativ (Asparaginsäure und Glutaminsäure) geladener Aminosäuren im Proteinmolekül bestimmt. Die übrigen 15 proteinogenen Aminosäuren sind elektrisch neutral. Weitere Einflußfaktoren auf die elektrophoretische Mobilität sind Molekülgröße und -struktur.

4.2.1 Elektrophorese-Durchführung

Die Auftrennung der Proteine erfolgte mittels horizontaler Gel-Elektrophorese nach AEBERSOLD et al. (1987). Als Trägermedium diente hydrolysierte Kartoffelstärke der Fa. Sigma Chemical Co., St. Louis, USA. Die Stärkekonzentration im Gel betrug 13%. Die Stärke wurde mit destilliertem Wasser und dem jeweiligen Gelpuffer versetzt (Rezepturen im Anhang) und unter ständigem Schütteln auf 86°C erhitzt, anschließend entgast und in die Gelform gegossen. Diese Form mit den Maßen 20 cm * 26 cm * 1,3 cm (Länge * Breite * Höhe) diente gleichzeitig als Gelträger für die Elektrophorese. Zur vollständigen, gleichmäßigen Vernetzung wurde das Gel über Nacht im Kühlschrank gelagert.

Zum Auftragen der Proben wurden mit einem Skalpell zwei Schnitte parallel zum oberen bzw. unteren Rand des Gelträgers ausgeführt. Die abgetrennten Gelstreifen waren jeweils 6 cm breit. Sie wurden vorsichtig nach außen geschoben, bis auf beiden Seiten ein etwa 3 cm breiter Spalt zwischen den einzelnen Gelstreifen zum Auftragen der Proben vorhanden war (Abb. 4). Letzteres erfolgte mit kleinen Filterpapierstreifen, die das Gewebehomogenat, ein ungereinigtes Gesamt-Proteingemisch, aufnahmen. Der mittlere Gelstreifen wurde mit Muskelproben beladen, der obere, anodisch gelegene mit den Leberproben der gleichen Fische (Abb. 4). Insgesamt konnte ein Gel mit 45 Proben (jeweils Muskel und Leber) bestückt werden.

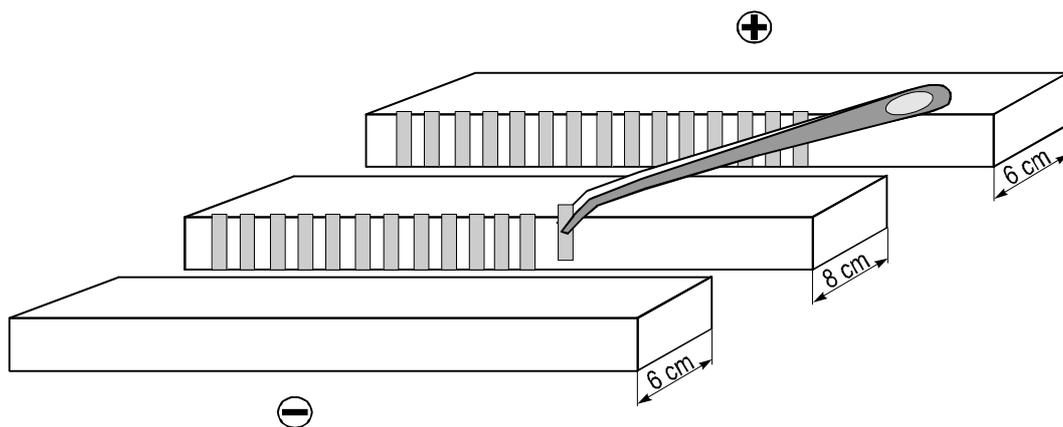


Abb. 4 Prinzipskizze der Beschickung eines Stärkegels

Fig. 4 Loading of a horizontal starch gel used for isozyme electrophoresis

Im Anschluß an das Auftragen der Proben wurden die Gelstreifen wieder vorsichtig zusammengeschoben und der Gelträger in die Elektrophoresekammer eingesetzt. Nach einer Laufzeit von 20 min wurde die Elektrophorese kurz unterbrochen, um die Filterpapierstreifen zu entfernen. Die verwendete Elektrophoresekammer ("DESAPHOR HF", DESAGA GmbH, Heidelberg) verfügte über eine Kühlplatte von der Größe des Gelträgers, die über einen Kryostaten vom Typ "LAUDA RM6" betrieben wurde. Die elektrophoretische Trennung erfolgte bei 4°C. Als Stromversorgung diente ein "DESATRONIC 3000/200" (DESAGA GmbH), als Pufferbrücken handelsübliche, gelbe Schwammtücher. Um das Gel während der Trennung vor dem Austrocknen zu schützen, wurde es mit einer Folie abgedeckt.

Tab. 2 Liste der routinemäßig untersuchten Enzymsysteme und Loci, mit den verwendeten Puffersystemen und Elektrophoresebedingungen (M= Muskelgewebe, L= Lebergewebe. Die Klammer bedeutet, daß das Enzym zwar vorhanden, aber die Interpretationsmöglichkeit schlechter war).

Tab. 2 Enzyme systems analysed, tissues (M= muscle, L= liver), buffer systems used and electrophoretic conditions. Tissue in parentheses means that the enzyme was detectable but more difficult to interpret.

Enzym		Zahl beob. Loci	Gewebe	Puffer- System	Elektrophoresebedingungen		
Name	E.C. -Nr.				I [mA]	U [V]	Zeit [h]
Alkohol-Dehydrogenase	1.1.1.1	1	L	III	90-70	240-120	6:00
Creatin-Kinase	2.7.3.2	2	M, L	II	90-70	240-120	6:00
Esterase	3.1.1.-	2	M, (L)	II	90-70	240-120	6:00
Glucose-6-phosphat-Iso- merase	5.3.1.9	3	M, (L)	II	90-70	240-120	6:00
Glycerol-3-phosphat-De- hydrogenase	1.1.1.8	2	M	III	80	170	4:30
Iditol-Dehydrogenase	1.1.1.14	1	L	II	90-70	240-120	6:00
Isocitrat-Dehydrogenase	1.1.1.42	3	L, M	I, III	80	200	4:30
Lactat-Dehydrogenase	1.1.1.27	3	M, L	I, II	90-70	240-120	6:00
Malat-Dehydrogenase	1.1.1.37	3	M, L	I	80	200	4:30
Malat-Enzym	1.1.1.40	2	M, (L)	I	80	200	4:30
Phosphogluconat- Dehydrogenase	1.1.1.44	1	L, (M)	I, III	80	200	4:30
Phosphoglucomutase	5.4.2.2	1	M, L	III	80	170	4:30
Superoxid-Dismutase	1.15.1.1	1	L	II, III	80	200	4:30

I Amino-Citrat-Puffer pH 6,5 (modifiziert nach CLAYTON & TRETIAK 1972, VUORINEN 1984)

II Tris-Citrat pH 8,5 (Gel) - Lithiumhydroxid-Borat pH 8,1 (Elektrode) - Puffersystem (modifiziert nach RIDGWAY et al. 1970)

III Tris-Citrat-Puffer pH 7,1 (modifiziert nach SHAW & PRASAD 1970)

Die Elektrophoresebedingungen lagen je nach Puffersystem bei 80-90 mA und 140-270 V (Tab. 2), was einer elektrischen Feldstärke von 7-12 V/cm entsprach. Spannungen n vermieden, indem bei steigenden Spannungen die Stromstärke manuell verringert wurde. Die Trennzeiten betragen 4,5 h (Puffer I & III) bis 6 h (Puffer II). Teilweise, z.B. bei der Trennung von Phosphoglucomutase (PGM), wurden geringere Stromstärken (40 mA) bei verlängerten

Laufzeiten (6 h) eingesetzt. Dies erlaubte eine bessere Trennung von Allelen mit geringen Unterschieden in ihrer Mobilität. Im allgemeinen wurde allerdings versucht, die Trennzeiten so gering wie möglich zu halten. Diese Mindestwerte unter den gewählten Elektrophoresebedingungen sind in Tab. 2 aufgeführt.

Die verwendeten Puffersysteme und Färbelösungen (Rezepturen im Anhang, Tab. 17 & 18) folgten weitgehend den methodischen Vorgaben von AEBERSOLD et al. (1987), BUTH (1984), CLAYTON & TRETIAK (1972), HARRIS & HOPKINSON (1976), MANCHENKO (1994), RIDGWAY et al. (1970), SHAW & PRASAD (1970), VUORINEN (1984) und WAGNER (1992). Einige Allozymnachweise wurden nach einer Reihe von Vorversuchen optimiert und in Anpassung an die spezifischen Laborbedingungen empirisch modifiziert.

Insgesamt wurden 25 Genloci routinemäßig überprüft. Diese Zahl gilt als ausreichend für eine sichere populationsgenetische Interpretation der elektrophoretischen Befunde (LEARY & BOOKE 1990).

4.2.2 Gelfärbung

Nach Ablauf der Elektrophorese wurde das Gel horizontal in 5 Scheiben geschnitten und diese einzeln in verschiedene Färbeschalen gebettet. Nach dem Überschichten der Gelscheiben mit den Färbelösungen wurden diese bis zum Sichtbarwerden der Bandenmuster (je nach Enzym 20-90 min) im Wärmeschrank bei 37°C inkubiert. Die Gelfärbung erfolgte mit einer enzyspezifischen Formazan-Färbung, was die Darstellung einzelner Enzyme aus dem aufgetragenen Gesamtprotein-Gemisch ermöglichte. Dabei wird die katalytische Reaktion des Enzyms, der Substratumsatz, mit einer Reduktionsreaktion gekoppelt, bei der unter Anwesenheit von Phenazin Methosulfat (PMS) gelbes MTT (Methylthiazol-Tetrazoliumbromid, s. Anhang Tab. 17) zu blauem Formazan reduziert wird (HARRIS & HOPKINSON 1976).

Die Expressionsprodukte der Genloci wurden als dunkelblaues Bandenmuster sichtbar. Dieses sog. Zymogramm wurde mit einem Video-Bildauswertungssystem vom Typ "BIO-PROFIL" (Fa. Vilber Lourmat, Marne la Vallée, France) aufgenommen und digital gespeichert (Programm BIO 1D, Version 6.02b). Parallel dazu erfolgte am Durchlichttisch die sofortige qualitative (Genotyp) und quantitative (Laufstrecke der Allele) Auswertung der sichtbaren Banden. Die Laufstrecke wurde mit einem Lineal von der Startline (base line) bis zur Mitte der Bande auf 0,5 mm genau gemessen.

4.3 Auswertung

4.3.1 Interpretation der Zymogramme

Enzyme, die die gleiche Reaktion katalysieren, aber strukturelle Unterschiede aufweisen, werden als Isozyme bezeichnet. Ihre Herausbildung kann verschiedene Ursachen haben. Isozyme können erstens auf Allelvarianten an einem Genort zurückzuführen sein, zweitens von verschiedenen Loci kodiert werden, drittens verschiedene ontogenetische Formen repräsentieren (z.B. LEE et al. 1989) oder viertens durch posttranslationale Modifikation entstanden sein.

Allelvarianten am gleichen Genort werden auch als Allozyme bezeichnet. Das Vorhandensein von Allozymen ist die Voraussetzung für genetische Variabilität und Polymorphismus. Sie sind

deshalb für die Bearbeitung populationsgenetischer Fragestellungen von entscheidender Bedeutung.

Für die Interpretation der Zymogramme ist weiterhin eine kodominante Vererbung Voraussetzung, was bei Enzymen in der Regel gewährleistet ist. Kodominant bedeutet, daß die Allozyme in gleicher Weise exprimiert werden und so eine Identifizierung homo- und heterozygoter Tiere möglich wird. Anderenfalls würde die Dominanz einer Allelvariante das Erkennen heterozygoter Individuen unmöglich machen, da sie die Expression des rezessiven Allels verdeckt.

Die Ausprägung des Bandenmusters der Expressionsprodukte auf dem Gel ist von der Quartärstruktur des jeweiligen Enzyms abhängig. Eine schematische Darstellung dieses Zusammenhanges findet sich in Abb. 5. Die Quartärstruktur der meisten bisher bei Fischen elektrophoretisch untersuchten Proteine ist bekannt (AEBERSOLD et al. 1987, BUTH et al. 1991). Eine Übereinstimmungs-Prüfung zwischen dem beobachteten Bandenmuster und dem entsprechend der Quartärstruktur des Enzyms zu erwartenden stellt den ersten Kontrollmechanismus für die Detektion von Allozymen dar und ist darüber hinaus wichtig für die Feststellung der Zahl der vorhandenen Loci. Die Bestätigung der Quartärstruktur ist das wichtigste Kriterium für die Interpretation der Zymogramme.

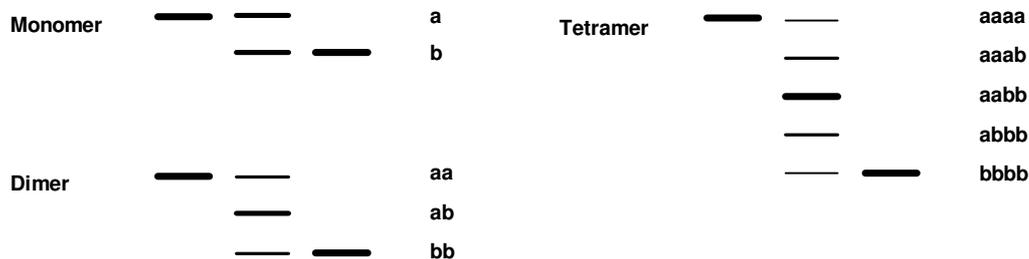


Abb. 5 Elektropherogramme in Abhängigkeit von der Quartärstruktur des Proteins. Die jeweiligen Untereinheiten sind am rechten Rand mit kleinen Buchstaben bezeichnet. Der heterozygote Genotyp steht in der Mitte, die beiden dazugehörigen homozygoten links und rechts davon.

Fig. 5 Diagram of isozyme patterns expected in homozygotes and heterozygotes (center) for enzymes of three different subunit structures.

Die Nomenklatur der Enzyme, Loci und Allele erfolgte weitgehend nach SHAKLEE et al. (1990). Danach wird jedes Enzym mit Großbuchstaben abgekürzt und durch die Enzyme-Commission-Number (E.C.) gekennzeichnet. Isozyme, die auf bestimmte Zellkompartimente beschränkt sind, werden durch ein vorangestelltes "m" für mitochondrial oder "s" (soluble) für cytoplasmatisch bezeichnet. Ein Genlocus erhält dasselbe Kürzel wie das kodierte Enzym sowie ein Sternchen als Zeichen dafür, daß es sich um einen Genort handelt. Wird ein Enzym im gleichen Gewebehomogenat durch mehrere Loci kodiert, so werden diese fortlaufend in Richtung Anode bzw. Kathode

numeriert. Ausnahmen bilden homologe Isozyme, die in verschiedenen Taxa gleichen phylogenetischen Ursprungs sind, sog. orthologe Isozyme. Sie werden mit Großbuchstaben bezeichnet. Beispielsweise sind LDH-A und LDH-B bei allen Wirbeltieren ortholog. Die Orthologie wurde bisher für 4 Multilocus-Enzymsysteme aufgeklärt (SHAKLEE et al. 1990): CK-A, CK-B (SCHOLL & EPPENBERGER 1972, FISHER & WHITT 1978), GPI-A, GPI-B (AVISE & KITTO 1973, DANDO 1974, 1980), LDH-A, LDH-B, LDH-C (SHAKLEE et al. 1973, MARKERT et al. 1975) und sMDH-A, sMDH-B (FISHER et al. 1980).

An jedem Locus wurde das häufigste Allel mit "a" bezeichnet und mit der elektrophoretischen Mobilität 100 ($\neq 100\%$) versehen. Weitere Allele am gleichen Genort wurden nach dem Alphabet mit Kleinbuchstaben bezeichnet. Ihre Mobilität wurde relativ zu der des häufigsten Allels berechnet. Damit erfolgt eine Standardisierung der Mobilitäten, die es erlaubt, verschiedene Gelläufe miteinander zu vergleichen. In den meisten Arbeiten werden die relativen Mobilitäten an Stelle der Buchstaben als Bezeichnung für die Allele verwandt. Zur allgemeinen Vergleichbarkeit der Daten wurden in der vorliegenden Arbeit beide Möglichkeiten parallel eingesetzt.

4.3.2 Datenanalyse

Die statistische Auswertung der Daten erfolgte mit verschiedenen Programmen. Testverfahren der Daten auf Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnov-Test), Varianzanalysen, Mittelwertvergleiche u.ä. wurden mit SPSS für Windows (SPSS Inc., 1995, Version 6.1.3) berechnet. Für die spezielle populationsgenetische Statistik wurden die Software-Pakete BIOSYS-1, Version 1.7 (SWOFFORD & SELANDER 1989) und PHYLIP, Version 3.57c (FELSENSTEIN 1995) genutzt. Aus den beobachteten Genotypen wurden für alle Arten und Bestände die Allelfrequenzen als prozentuale Anteile eines Allels an der Summe aller Allele an einem Locus berechnet nach:

$$p_a = \frac{2N_{aa} + N_{ab}}{2N} \cdot 100$$

$$p_a + p_b = 100 \%$$

Dabei sind p_a und p_b die Frequenz des jeweiligen Allels a bzw. b, N die Gesamtindividuenzahl (Stichprobenumfang), N_{aa} die Anzahl der für "a" homozygoten und N_{ab} die Zahl der heterozygoten Individuen.

Ein Locus galt als variabel, wenn an ihm mehr als ein Allel exprimiert wurde. Er galt als polymorph, wenn das häufigste Allel an diesem Genort in der Stichprobe eine Frequenz (HARTL & CLARK 1989, SPERLICH 1988, HILLIS et al. 1996).

Gelegentlich wird ein Genlocus bereits als polymorph betrachtet, wenn das häufigste Allel eine Frequenz (LEARY & BOOKE 1990, RIFFEL 1996). In dieser Arbeit sind beide Werte

angegeben, die statistische Auswertung erfolgte aber ausschließlich auf der Basis des 95%-Polymorphie-Kriteriums.

Bei einer Allelfrequenz von 1,000 (= 100%), spricht man von einer Fixierung des Allels in der Stichprobe (Population). Sind in verschiedenen Populationen am gleichen Genort unterschiedliche Allele fixiert, so bezeichnet man diesen Genort als diagnostischen Locus. Er ermöglicht die eindeutige Zuordnung gefangener Individuen zu bestimmten Populationen. Kommt ein Allel, unabhängig von seiner möglichen Fixierung, nur in einer einzigen Population vor, so wird dieses als Privatallel bezeichnet.

Eine wichtige Bedingung für die Nutzung von Allelfrequenz-Daten zur Untersuchung der genetischen Struktur von Populationen ist die Annahme, daß alle Allele eines Genortes selektionsneutral oder -quasineutral sind (KIMURA 1987, OHTA 1992).

Wie bereits bei der Erläuterung der Probenahme erwähnt, wurden alle am gleichen Ort gefangenen Fische als einer Subpopulation zugehörig betrachtet. Zur Überprüfung dieser Annahme wurden die ermittelten Allelfrequenzen mit den unter Hardy-Weinberg-Gleichgewichtsbedingungen in einer Population zu erwartenden verglichen. Bei populationsgenetischen Arbeiten ist dieser Vergleich das am häufigsten eingesetzte Testverfahren zur Kontrolle der Datenbasis (HILLIS et al. 1996).

Das Hardy-Weinberg-Gesetz beschreibt die Verteilung von Erbmerkmalen in Populationen. Es besagt, daß in einer idealen, sich sexuell fortpflanzenden Population diploider Organismen die Genotypenverteilung unverändert sowie die Allelfrequenzen konstant bleiben und einer Binomialverteilung folgen (p_a = Frequenz des Allels a, p_b = Frequenz von b):

$$p_a^2 \quad 2p_a p_b \quad p_b^2$$

Die ideale Population ist eine Modellpopulation, wie sie weder in der Natur noch in der Tierzucht vorkommt. Ihre Eigenschaften sind: 1) Zufallspaarung (Panmixie) zwischen den Angehörigen der Population, 2) effektiv unbegrenzte Populationsgröße sowie 3) kein Einfluß von Mutation, Selektion oder Migration.

Der Vergleich der beobachteten Allelfrequenzen mit den zu erwartenden erfolgte für jeden polymorphen Locus in allen Populationen. Es wurde ein - these durchgeführt, daß sich jede untersuchte Population an jedem polymorphen Locus im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befindet (z.B. HARTL & CLARK 1989, SWOFFORD & SELANDER 1989, WEIR 1996). Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 0,05$ wurde die Nullhypothese abgelehnt. LESSIOS (1992) weist allerdings darauf hin, daß ihre Annahme kein Beweis dafür ist, daß sich eine Population tatsächlich im Gleichgewicht befindet.

Bei geringen Stichprobenumfängen (<100 Individuen) führt die Schätzung der erwarteten

Genotypenfrequenzen nach Hardy-Weinberg zu einer Überrepräsentation der homozygoten Genotypen (LESSIOS 1992). Bei der vorliegenden Untersuchung hatten alle Stichproben einen Umfang <100 Fische. Deshalb wurden die Erwartungswerte einer allgemein als Levene-Korrektur bezeichneten Anpassung unterzogen und nach LESSIOS (1992) berechnet:

Heterozygoten-Erwartungswert

$$E_{ij} = \frac{4N^2 p_i p_j}{2N - 1}$$

Homozygoten-Erwartungswert

$$E_{ij} = \frac{N p_i (2N p_i - 1)}{2N - 1}$$

N= Individuenzahl, p_i ,
 p_j = geschätzte Frequenzen der Allele i, j mit (i<j)

Bei einem Stichprobenumfang <20 Individuen empfiehlt sich zusätzlich eine Korrektur nach Yates zur Anpassung der diskreten Werte an die stetige (LOZAN 1992). Bei dieser Korrektur werden die beobachteten Häufigkeiten jeweils um 0,5 vermindert bzw. erhöht, je nachdem ob sie über oder unter dem Erwartungswert liegen. Im Gegensatz zu LESSIOS (1992) hält LOZAN (1992) diese Korrektur nur dann für angebracht, wenn der exakte Test nach Fisher anstelle des

Am Beispiel der untersuchten Plötzenbestände aus der Spree und den Schorfheide-Seen wurden die Ergebnisse der r breiten Varianz des Stichprobenumfanges (zwischen 10 und 90 Individuen) stimmten Annahme oder Ablehnung der Nullhypothese in allen Fällen überein. Deshalb wurden in dieser Arbeit sämtliche

Der kann Ungenauigkeiten aufweisen, wenn einige Allelfrequenzen sehr klein und mehr als zwei Allele an einem Genort vorhanden sind. In diesem Fall könnte sich der Einfluß der Zufallsverteilung eines seltenen Allels negativ auf das Testergebnis auswirken. Deshalb wurden bei mehr als zwei Allelen ihre Frequenzen gepoolt und alle Allele mit Ausnahme des häufigsten als ein Allel betrachtet (HARTL & CLARK 1989, SWOFFORD & SELANDER 1989). Als Ergebnis erhält man 3 Genotypen: 1) homozygote für das häufigste Allel, 2) heterozygote für das häufigste Allel und ein weiteres aus dem Genpool der Stichprobe sowie 3) alle übrigen homozygoten. Im Rahmen dieser Arbeit wurden alle signifikanten Abweichungen der Allelfrequenzen von der Hardy-Weinberg-Verteilung durch einen erneuten Allelfrequenzen, verifiziert. Auf diese Art und Weise ließ sich der Einfluß seltener Allele charakterisieren und bewerten.

Damit wurden insgesamt 3 Testverfahren durchgeführt, um die Stichproben auf ihren Charakter als Subpopulationen zu überprüfen: die Übereinstimmungen der Zymogramme mit der Quartärstruktur der Enzyme sowie der Allel- und Genotypenfrequenzen mit der Hardy-Weinberg-Gleichgewichtsverteilung. Erst im Anschluß daran begann die Berechnung der genetischen Variabilitäten innerhalb und zwischen Subpopulationen.

Als Maße für die genetische Variabilität innerhalb einer Population wurden der Anteil polymorpher Loci (P) sowie die beobachtete (H_O) und erwartete (H_E) mittlere Heterozygotie berechnet (SPERLICH 1988). Der Anteil polymorpher Loci wurde sowohl für das 95% (P_{95}) als auch für das 99% (P_{99}) Polymorphiekriterium berechnet. Die Heterozygotierate gibt den Anteil der an einem Locus heterozygoten Individuen an, die mittlere Heterozygotierate beschreibt das arithmetische Mittel der Anteile heterozygoter Individuen über alle in einer Population untersuchten Loci. In die Berechnung der mittleren Heterozygotie gehen auch alle monomorphen Loci ein.

Für die beobachtete mittlere Heterozygotie (H_O) wurden die heterozygoten Individuen an jedem Locus direkt gezählt und der Mittelwert über alle Loci gebildet. Die erwartete mittlere Heterozygotie (H_E) wurde als Durchschnitt der Allelfrequenzen bestimmt, entsprechend ihrer Erwartungswerte nach dem Hardy-Weinberg-Gesetz. Dabei wurde die o.g. Levene-korrigierte Formel angewandt und so ein stichprobenunabhängiger H_E -Wert berechnet (NEI 1978a).

Dem Vergleich der Subpopulationen untereinander wurde noch ein Homogenitätstest der Allelfrequenzen an jedem Locus sowie über alle Loci gemittelt vorangestellt (CHAKRABORTY & LEIMAR 1987). Dieser Test diente der Prüfung, ob die Allelfrequenzen zweier Stichproben signifikant unterschiedlich sind oder in einem Variationsbereich liegen, der bei einer zweimaligen Beprobung derselben Stichprobe auftreten könnte. Als Testverfahren wurde der Pearson für AxB-Kontingenztafeln gewählt mit $(A-1)(B-1)$ Freiheitsgraden, wobei A die Anzahl der verglichenen Population und B die Zahl der Allele sind. Dieser Test besitzt die größte statistische Trennschärfe (WEIR 1996). Der Test wurde nach WORKMAN & NISWANDER (1970) durchgeführt, weil die so erhaltenen e Loci ermöglichen (CHAKRABORTY & LEIMAR 1987, SWOFFORD & SELANDER 1989):

$$^2 \frac{2Nk}{s_T}$$

s_T = Varianz der Allelfrequenz standardisiert durch den Mittelwert,
k = Anzahl der Stichproben

Nach Abschluß sämtlicher Überprüfungen der Datenbasis und Populationsstruktur wurden die genetischen Distanzen zwischen den Populationen berechnet. Zwei Distanzmaße wurden dafür ausgewählt, die genetische Standarddistanz D nach NEI (1972) und die stichprobenunabhängige ("unbiased") genetische Distanz \hat{D} nach NEI (1978a, b). Beiden ist gemeinsam, daß die genetischen Distanzen aus den Genotypen- oder Allelfrequenzen berechnet werden. Wenn x_i und y_i die Allelfrequenzen des i -ten Allels an einem bestimmten Genort der Populationen X und Y sind, dann beträgt die wahrscheinliche Übereinstimmung von zwei zufällig ausgewählten Allelen der

Population X $j_x = \sum_i p_i^2$ bzw. Y $j_y = \sum_i p_i^2$ sowie von zwei Allelen aus X und Y $j_{xy} = \sum_i p_i^2$. Aus den arithmetischen Mittelwerten von j_x , j_y und j_{xy} über alle Loci, J_x , J_y und J_{xy} , wird die genetische Standarddistanz (NEI 1972) berechnet nach:

$$D = \ln \frac{J_{xy}}{\sqrt{J_x J_y}}$$

Die genetische Standarddistanz ist das am häufigsten verwendete Distanzmaß (SWOFFORD et al. 1996). Aus diesem Grund wurde sie auch im Rahmen dieser Arbeit für die untersuchten Blei-, Güster-, Plötzen- und Rottfederpopulationen zu Vergleichszwecken mit Literaturdaten berechnet. Bei kleinen Stichproben ist die genetische Standarddistanz für die Populationsdifferenzierung allerdings weniger geeignet (NEI 1987), da sie von der Anzahl der Loci und Individuen in den zu vergleichenden Populationen abhängt. Aus diesem Grund wurde die robustere stichprobenunabhängige genetische Distanz nach NEI (1978a, b) berechnet und in der vorliegenden Untersuchung für die genetische Differenzierung der Populationen, als Ausgangsdaten für Clusteranalysen und F-Statistik benutzt.

Bei der Berechnung der stichprobenunabhängigen genetischen Distanz werden j_x und j_y ersetzt durch $(2n_x j_x - 1)/(2n_x - 1)$ und $(2n_y j_y - 1)/(2n_y - 1)$.

Die Distanzmatrizen wurden mit dem Modul "SIMDIS" des Programmpaketes BIOSYS-1 (SWOFFORD & SELANDER 1989) berechnet. Mit der Matrix der paarweisen stichprobenunabhängigen genetischen Distanzen NEI (1978a, b) wurde eine hierarchische Clusteranalyse durchgeführt und ein UPGMA-Dendrogramm berechnet. UPGMA (unweighted pair-group method with arithmetic means) wurde ausgewählt, weil es das am häufigsten angewandte Klassifizierungsverfahren bei Isozymanalysen ist und demzufolge die meisten Vergleichsdaten liefert.

Zur Verifizierung des UPGMA-Dendrogramms wurde eine Bootstrap-Analyse durchgeführt (Programm "SEQBOOT" aus dem Software-Paket "PHYLIP"). Das Bootstrapping simuliert die wiederholte Stichprobennahme aus einer Population, indem aus einem vorhandenen Datensatz eine bestimmte Anzahl (üblich sind 100 oder 1.000) gleich großer, nach dem Zufallsprinzip veränderter, neuer Datensätze gebildet werden (FELSENSTEIN 1985, NEMEC & BRINKHURST 1988). Als Ausgangsdatensatz diente für alle vier untersuchten Fischarten die Matrix der Genfrequenzen über alle Populationen. Während des Bootstrapping wurden bei jeder Wiederholung nach dem Zufallsprinzip aus dieser Matrix eine bestimmte Anzahl ($4n+1$, n = Anzahl der Populationen) von Genfrequenzen ausgetauscht und eine neue, gleich große Matrix kreiert. Festgelegt wurden 1.000 Bootstrap-Wiederholungen, d.h. am Ende lagen 1.000 verschiedene Datenmatrizen vor. Für alle 1.000 Datensätze wurden die stichprobenunabhängigen genetischen Distanzen NEI (1978a, b) berechnet, was mit dem Programmpaket BIOSYS-1 (SWOFFORD & SELANDER 1989) erfolgen mußte, da PHYLIP (FELSENSTEIN 1995) nur die stichprobenabhängige genetische Standarddistanz (NEI 1972) als Option anbietet. Anschließend wurden mit dem Programm "NEIGHBOR" (PHYLIP) die aus den 1.000 Distanzmatrizen resultierenden UPGMA-Dendrogramme berechnet. Mit dem Programm "CONSENSE" (PHYLIP) wurde aus den entstande-

nen 1.000 UPGMA-Dendrogrammen das Dendrogramm mit der höchsten Übereinstimmung, der sog. "Most-Consensus-Tree" ermittelt. Bei dem Consensus-Algorithmus bleiben Werte % unberücksichtigt, da ansonsten das Dendrogramm der höchsten Übereinstimmung nicht eindeutig wäre (FELSENSTEIN 1995). Die Bootstrap-Werte des Most-Consensus-Dendrogrammes geben an, in wieviel Prozent der 1.000 Dendrogramme eine Verzweigung auftrat. Ab einem Wert von 95% ist eine Verzweigung signifikant (FELSENSTEIN 1985, NEMEC & BRINKHURST 1988).

Die F-Statistik nach NEI (1977) dient der Ermittlung der Komponenten genetischer Variabilität innerhalb und zwischen Populationen. Sie kann als Funktion der beobachteten und der theoretisch, nach Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zu erwartenden Heterozygotie definiert werden. Innerhalb von Subpopulationen wird der Fixierungsindex (F_{IS}), d.h. die Frequenz der Homozygoten für den jeweiligen Genort, für alle Allele berechnet nach:

$$F_{IS} = \frac{H_S - H_O}{H_S}$$

H_S = erwartete Heterozygotie innerhalb der Subpopulation,

H_O = beobachtete Heterozygotie

Der Fixierungsindex innerhalb der Gesamtpopulation bzw. gepoolten Subpopulationen (F_{IT}) wird definiert als:

$$F_{IT} = \frac{H_T - H_O}{H_T}$$

H_T = erwartete Heterozygotie innerhalb der Gesamtpopulation,

H_O = beobachtete Heterozygotie

Daraus ergibt sich die Varianz der Allelfrequenzen zwischen den Subpopulationen (F_{ST}) nach:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

Das Verhältnis der verschiedenen Komponenten der F-Statistik ist definiert nach:

$$(1 - F_{IT}) (1 - F_{IS}) (1 - F_{ST})$$

Die hierarchische F-Statistik nach WRIGHT (1978) bietet die Möglichkeit, weitere Gruppenniveaus in die Analyse der genetischen Varianzanteile einzuführen, wie z.B. das Einzugsgebiet, um die geographische Verteilung der Gesamtvariabilität genauer zu analysieren.

Neben der Population wurden die Ebenen Flußsystem und Einzugsgebiet eingefügt. Der Varianzanteil wird im Ergebnisteil als prozentualer Anteil an der beobachteten Gesamtvariabilität angegeben.

Bei einem Untersuchungsumfang von bis zu 40 Subpopulationen liefern die Allelfrequenz von Privatallelen (SLATKIN 1985) oder die Varianz der Allelfrequenzen zwischen Subpopulationen (F_{ST}) die genauesten Schätzungen für den Genfluß (SLATKIN & BARTON 1989). Genfluß tritt in annähernd konstanter Rate in jeder Generation auf (FUTUYMA 1990). Er setzt sich zusammen aus der Genflußrate m und der effektiven Populationsgröße N_e , d.h. dem Teil der Population, der an der Reproduktion teilnimmt. Beide Komponenten lassen sich in natürlichen Fischpopulationen nicht trennen, so daß in der Regel das Produkt $N_e m$ geschätzt wird. Nach dem Ansatz der F-Statistik läßt sich der theoretische effektive Genaustausch in Individuen je Generation zwischen diesen Subpopulationen berechnen:

$$N_e m = \frac{1 - F_{ST}}{4 F_{ST}}$$

Dabei geht man davon aus, daß die Allozyme selektionsneutral sind (FUTUYMA 1990). Der Privatallelansatz nach SLATKIN (1985) wurde nicht weiter verfolgt, da die festgestellten Allelfrequenzen sehr unterschiedlich und meistens zu gering waren (P_{95} -Polymorphiekriterium).

Als Kriterium für statistisch signifikant getrennte, unabhängig voneinander evolvierende Bestände gelten $N_e m > 4$ (VARVIO et al. 1986) bzw. $N_e m < 1$ (HARTL & CLARK 1989, SLATKIN & BARTON 1989). Liegen die beobachteten $N_e m$ -Werte zwischen 1 und 4, so ist dies als Indiz für eingeschränkten Genfluß zwischen Subpopulationen zu werten, bei $N_e m > 4$ kann man von einer panmiktischen Einheit ausgehen (HARTL & CLARK 1989).

5 Ergebnisse

5.1 Genetische Marker

Aus Gründen der Übersichtlichkeit und besseren Lesbarkeit der Arbeit werden im folgenden Abschnitt die Ergebnisse bereits bei den Einzeldarstellungen der genetischen Marker diskutiert.

5.1.1 Polymorphe Enzysysteme

Creatin-Kinase (CK)

E.C. 2.7.3.2

Die Creatin-Kinase ist ein dimeres Enzym. Sie wird bei Fischen von zwei (primitive Formen) bis vier (bei hochentwickelten Teleostei) gewebespezifischen Genloci kodiert (SCHOLL & EPPENBERGER 1972, FISHER & WHITT 1978, KIRPICHNIKOV 1987, COPPES et al. 1987a, 1990).

Bei allen vier untersuchten Fischarten ließen sich ein Genlocus (CK-A*) im Skelettmuskel und ein zweiter (CK-B*) in der Leber darstellen. Das Produkt von CK-B* bildete eine anodisch wandernde Bande, die bei allen vier Fischarten monomorph war und auch keine Unterschiede zwischen den Arten aufwies. Bisher wurde CK-B* für Cypriniden nur aus dem Auge oder dem Gehirn beschrieben (FERRIS & WHITT 1977, FISHER & WHITT 1978, ANJUM 1995, COELHO et al. 1995).

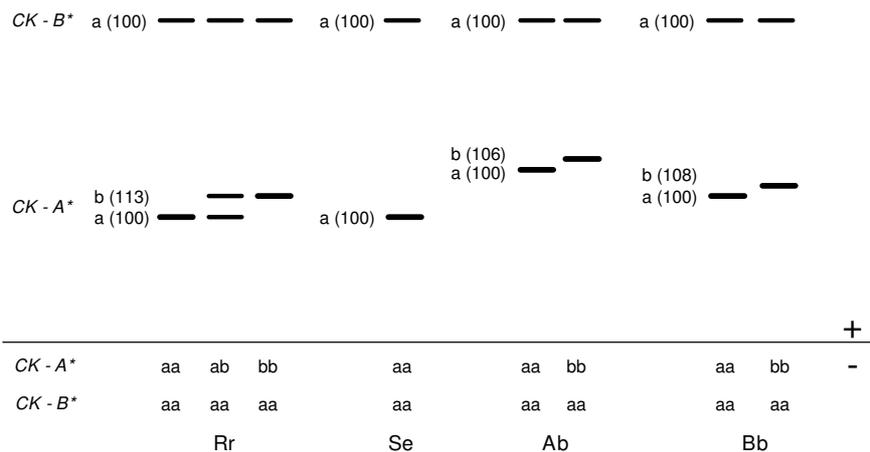


Abb. 6 Schemata der beobachteten Bandenmuster (Rr - Plötze, Se - Rotfeder, Ab - Blei, Bb - Güster; in Klammern relative Mobilität des Allels in %). CK-A* trat nur im Muskel auf, CK-B* nur in der Leber. Obwohl CK ein dimeres Enzym ist, wiesen die Heterozygoten an CK-A* nur zwei Banden auf. Die Hybridbanden werden bei CK vielfach nicht gebildet (FERRIS & WHITT 1977, FISHER & WHITT 1978, ANJUM 1995).

Fig. 6 Electrophoretic patterns observed for creatine kinase (Rr - roach, Se - rudd, Ab - common bream, Bb - silver bream, in parentheses relative mobility in %). CK-A* was observed only in muscle tissue, CK-B* only in liver tissue. Heterozygotes at the CK-A* locus normally exhibited a two banded pattern without a heterodimer (FERRIS & WHITT 1977, FISHER & WHITT 1978, ANJUM 1995).

Das Produkt von CK-A* wanderte ebenfalls anodisch. An diesem Genort konnten bei Blei, Güster und Plötze jeweils 2 Allele festgestellt werden, die sich darüber hinaus auch zwischen den

genannten Arten unterschieden. Polymorphismen innerhalb der einzelnen Bestände waren allerdings sehr selten. Nur in 4 der 16 untersuchten Bleibestände, 2 von 18 Güsterbeständen und 6 von 32 Plötzenbeständen wurde das zweite Allel nachgewiesen. Seine Frequenz war lediglich in 7 dieser Populationen (Blei 3, Güster 1, Plötze 3) groß genug () s polymorph an diesem Genort zu betrachten. Die Rotfeder erwies sich an CK-A* als monomorph.

Fehlende Variabilität verschiedener Cypriniden am Genort CK-A* dokumentierten COELHO et al. (1995) für *Leuciscus spec.* von der Iberischen Halbinsel, HÄNFLING (1996) für Döbel (*Leuciscus cephalus*) aus dem Rhein-, Elbe- und Donaeinzugsgebiet, SLECHTOVA et al. (1995) für die Schleie (*Tinca tinca*), BOUVET et al. (1991, 1995) für Plötzen aus Rhône und Saône sowie BARANYI et al. (1997) für Plötzen aus der Donau. Entgegen den Resultaten von THOMPSON & ILIADOU (1990) erwies sich dieses Enzym als ungeeignet, Hybriden zwischen Rotfeder und Plötze zu unterscheiden.

Von den in Europa präsenten Cyprinidenarten wurde ein CK-A*-Polymorphismus bisher einzig für den Karpfen (*Cyprinus carpio*) beschrieben (SCOPES & GOSSELIN-REY 1968, ANJUM 1995). Eine zweite CK-Bande im Muskel lief weit weniger anodisch als die mit CK-A* bezeichnete. Sie war relativ schwach, wurde nicht bei jedem Gellauf exprimiert und zeigte keine Unterschiede zwischen den Populationen oder Arten. Daher wurde diese Bande für die Routineuntersuchung und -auswertung nicht berücksichtigt. Es könnte sich dabei um den von BOUVET et al. (1991, 1995) als CK-2 bezeichneten Genort handeln.

Esterase (EST)

E.C. 3.1.1.-

Esterasen gehören zu den am schwierigsten zu interpretierenden Enzymsystemen, weil sie bezüglich der Anzahl der Loci, der Allele je Locus und des Polymorphismus-Umfangs die variabelsten Enzyme darstellen (KIRPICHNIKOV 1987). Sie werden gewöhnlich nach Substrat- und/oder Inhibitorspezifität in vier Hauptgruppen eingeteilt (VARMA & FRANKEL 1980, KIRPICHNIKOV 1987). In Abhängigkeit von den untersuchten Geweben werden bis zu 5 Genloci (BERREBI et al. 1990) mit 8 (MATTHIENSEN et al. 1993) bis 14 (HODGES JR & WHITMORE JR 1977) Aktivitätszonen oder elektrophoretischen Banden beschrieben.

Unter den gewählten Elektrophoresebedingungen konnten bei allen vier Fischarten 2 polymorphe Esterase-Loci interpretiert werden, deren Produkte in Leber und Muskelgewebe identisch anodisch wanderten, im Muskel aber besser lesbar waren. Im Gegensatz zu den Resultaten von BRASSINGTON & FERGUSON (1976) waren die Enzym-Muster nicht geeignet, Hybriden zwischen den untersuchten Arten festzustellen, da die Expressionsprodukte bei allen annähernd gleiche Mobilitäten aufwiesen (Abb. 7).

Am langsameren Genort EST-1* wurden für alle Arten 2 Allele nachgewiesen. Als polymorph erwiesen sich an diesem Genort 25% der Blei-, 16,7% der Güster-, 25% der Plötzen- und 69% der Rotfederbestände.

Der weiter anodisch gelegene Locus EST-2* war für die Mehrheit der beprobten Bestände aller vier Arten polymorph. Hier wurden für die Güster 2 und die übrigen Arten 3 verschiedene Allele festgestellt.

Von den untersuchten Bleibeständen waren die der Altarme 4 und 5 sowie der Oder an der Neiße-Mündung monomorph "a", das c-Allel wurde nur bei Bleien aus dem Redernswalder See nachgewiesen.

Die 4 detektierten monomorphen Güsterbestände fanden sich alle im Bereich der Krumpfen Spree, in den Altarmen 3, 4, 5 und 15.

Der einzige monomorphe (a) Plötzenbestand wurde in der Oder, im Bereich der Neißemündung, festgestellt. Das c-Allel war ebenfalls weit verbreitet und fehlte nur in 8 der untersuchten Bestände (Tab. 21 im Anhang). BOUVET et al. (1991) fanden für Rhône-Plötzen nur zwei Allele am Locus EST-2*, beschrieben aber einen dritten, monomorphen Genort EST-3 im Muskelgewebe, den auch BERREBI et al. (1990) für die Flunder (*Platichthys flesus*) nennen. In späteren Untersuchungen an Plötzen aus der Saône wiesen BOUVET et al. (1995) für den Locus EST-2* ebenfalls ein drittes Allel (*c) nach.

Die Rotfederbestände sind an EST-2* weniger variabel als die übrigen Arten. Das c-Allel wurde nur bei Rotfedern aus dem Redernswalder See nachgewiesen, die Bestände im Kleinen Döllensee, im Rummelsburger See und im Altarm 3 waren monomorph "a".

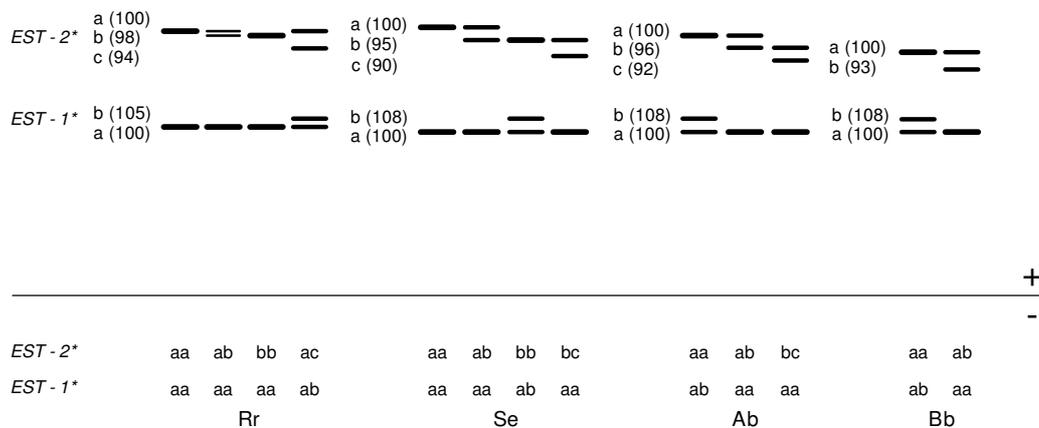


Abb. 7 Schema der Bandenmuster der beiden Esterase-Loci. Die zweibändigen Heterozygoten-Muster weisen auf eine monomere Proteinstruktur hin (Rr - Plötze, Se - Rotfeder, Ab - Blei, Bb - Güster; in Klammern relative Mobilität des Allels in %).

Fig. 7 Observed electrophoretic patterns of esterase. The two banded pattern of heterozygotes indicated a monomeric subunit structure (Rr - roach, Se - rudd, Ab - common bream, Bb - silver bream, in parentheses relative mobility in %).

Dieses dimere Enzym wird bei den meisten Fischarten durch zwei Genloci GPI-A* und GPI-B* kodiert (AVISE & KITTO 1973, DANDO 1974, 1980, BASAGLIA 1989, BASAGLIA et al. 1990, COPPES et al. 1990).

Mit den verwendeten Elektrophorese-Methoden wurde ein GPI-A*-Locus festgestellt, der bei allen vier Fischarten in Muskel und Leber identisch, aber im Muskelgewebe besser lesbar war. Die Produkte dieses Genortes wanderten sehr weit anodisch. GPI-A* war für die untersuchten Rotfederbestände monomorph, bei Plötze und Blei wurden jeweils 2, bei der Güster 3 Allele festgestellt. Insgesamt ist der Polymorphismus an diesem Genort als gering einzuschätzen.

Bei den Bleibeständen wurde das seltenere Allel zwar in 50% der Stichproben nachgewiesen, erreichte aber nur in 4 Beständen eine Frequenz -
kriterium (HARTL & CLARK 1989) erfüllte.

Ähnlich verhielt es sich bei den Güsterbeständen, von denen 6 Stichproben das seltene Allel mit einer Frequenz 3
Allele präsent.

Noch geringer war die Variabilität an diesem Genort bei den Plötzen. Lediglich in 5 der 32 beprobten Bestände wurde ein zweites Allel nachgewiesen. Dieser Befund stimmte mit französischen Untersuchungen überein, die bei Plötzen keinen Polymorphismus am GPI-A*-Locus fanden (BOUVET et al. 1991, 1995). Demgegenüber wurde bei Plötzen aus der österreichischen Donau ein drittes Allel an diesem Locus gefunden und starker Polymorphismus festgestellt (BARANYI et al. 1997).

Die Bandenmuster der GPI-B* ließen sich analog zu DANDO (1974), MAY et al. (1979), COPPES et al. (1987b) und SUMANTADINATA & TANIGUCHI (1990) nur unter der Annahme interpretieren, daß hier zwei Genloci GPI-B,1* und GPI-B,2* vorliegen. GPI-B,1* war bei den vier untersuchten Fischarten monomorph. Das Produkt dieses Genortes wanderte bei Blei und Güster wenig in Richtung Anode, bei Plötze und Rotfeder blieb es am Ursprung bzw. wanderte schwach kathodisch.

Mit Ausnahme eines Bleibestandes im Altarm 5 und der Güstern aus dem Großen Vätersee waren alle Bestände dieser beiden Arten polymorph. Bei den Plötzen waren 9 (Kleiner Vätersee, Spreewald und sieben Altarme der Krummen Spree) und bei den Rotfedern alle Bestände, mit Ausnahme des Redernswalder Sees, monomorph.

Der für die Plötze beobachtete Polymorphismus am Locus GPI-B,2* stimmt mit den Ergebnissen von BOUVET et al. (1991, 1995) und BARANYI et al. (1997) überein. Die festgestellten Enzymmuster decken sich mit den Beobachtungen von DANDO (1974) für die Rotfeder, SCHMIDTKE et al. (1975) für Blei und Plötze sowie CROSS (1978) für Blei, Plötze und Rotfeder.

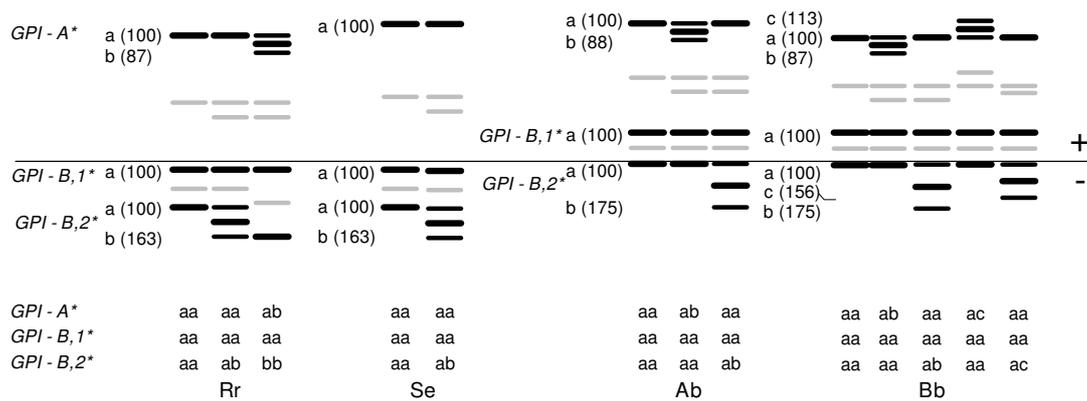


Abb. 8 Schematische Darstellung der beobachteten Bandenmuster der GPI. Hellgrau dargestellt sind die Interlocus-Heterodimere zwischen GPI-A* und GPI-B1,2* bzw. GPI-B,1* und GPI-B,2*. Sie werden bei multimeren Enzymen als Heteropolymere zwischen den Loci gebildet, aber in der Regel nicht interpretiert (Legende der Abkürzungen s. Abb. 6 & 7).

Fig. 8 Observed electrophoretic patterns of GPI. The interloci heterodimers (in grey) are heteropolymers normally exhibited in multimeric enzymes which were not interpreted (abbreviations are given in Figs. 6 & 7).

Glycerol-3-phosphat-Dehydrogenase (G3PDH)

E.C. 1.1.1.8

Die dimere Glycerol-3-phosphat-Dehydrogenase, häufig auch als -hydrogenase bezeichnet, wird bei diploiden Fischen durch 1 bis 2 Genloci kodiert (KIRPICHNIKOV 1987).

Die Produkte der G3PDH zeigten im Muskelgewebe der untersuchten Fischarten 2 bis 4 anodisch wandernde Banden. Diese ließen auf das Vorhandensein von 2 Loci schließen, womit die Interpretation der Zymogramme dem Vorschlag von MACARANAS et al. (1986) folgt.

Unterschiede zwischen den vier Arten konnten bei diesem Enzymsystem nicht festgestellt werden.

Der Genlocus G3PDH-1* erwies sich bei allen Arten und Beständen als monomorph.

Hingegen konnten am Locus G3PDH-2* 3 Allele nachgewiesen werden, wobei das am weitesten anodisch wandernde c-Allel am seltensten auftrat. Die 3 Allele wiesen keine anhand der Expressionsprodukte feststellbaren Unterschiede zwischen Blei, Güster, Plötze und Rotfeder auf.

An G3PDH-2* wurde bei allen Arten eine hohe Variabilität beobachtet (Tab. 19-22 im Anhang).

Von den beprobten Blei- und Güsterbeständen waren alle polymorph. Bei den untersuchten Plötzen wurden im Oberlauf der Spree insgesamt 10 monomorphe ("a") Bestände ermittelt: im Spreewald sowie in den Altarmen der Krumpfen Spree Nr. 3, 4, 5, 6, 11, 13, 14, 15 und im Sawaller Altarm. Bei den Rotfedern waren die Exemplare aus der Müggelspree monomorph "a".

Ein völliges Fehlen der genetischen Variabilität der G3PDH dokumentierten BOUVET et al. (1995) für Plötzen aus der Rhône und aus der Saône sowie SLECHTOVA et al. (1995) für Schleien unterschiedlicher tschechischer Herkünfte.

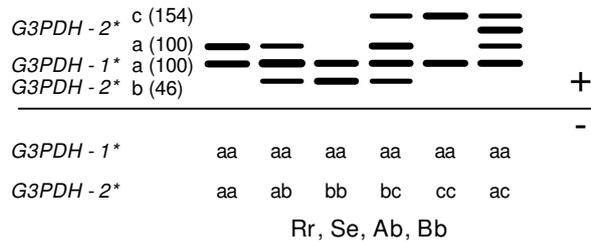


Abb. 9 Schematische Darstellung der beobachteten Expressionsprodukte beider G3PDH-Loci (Abkürzungen s. Abb. 6 & 7).

Fig. 9 Electrophoretic patterns observed for G3PDH (abbreviations are given in Figs. 6 & 7).

COELHO et al. (1995) fanden sowohl an G3PDH-1* als auch an G3PDH-2* unterschiedliche Allele zwischen *Leuciscus pyrenaicus* und *Leuciscus carolitertii*, die zur Differenzierung beider Arten beitragen. Döbel aus den bayerischen Einzugsgebieten von Elbe und Donau zeigten nur geringe Variabilität an einem nicht spezifizierten G3PDH-Locus (HÄNFLING 1996).

L-Lactat-Dehydrogenase (LDH)

E.C. 1.1.1.27

Die tetramere Lactat-Dehydrogenase wird bei diploiden Teleostei von 3 Genloci kodiert (VALEN- TA 1978, KIRPICHNIKOV 1987, BASAGLIA 1989, COPPES et al. 1990). Die Genloci A und B sind homolog den höheren Wirbeltieren, hingegen ist der Genort C für Teleostei charakteristisch (MARKERT et al. 1975). Die Produkte der Loci A und B sind in nahezu allen Geweben nachweisbar und dominieren im Muskel. Der Locus C wird bei einigen Gruppen, z.B. den Salmoniformes, vornehmlich im Auge exprimiert, bei anderen, zu denen auch die Cyprinidae gehören, besonders in der Leber (SHAKLEE et al. 1973). Die relative anodische Mobilität ist bei den Produkten der LDH-B* am höchsten, gefolgt von denen der LDH-A* (SHAKLEE et al. 1973). Die Expressionsprodukte der LDH-C* aus der Leber wandern in der Regel kathodisch (LADEWIG DE PANEPUCCI et al. 1984).

Die Loci LDH-A* und LDH-B* produzierten bei fast allen untersuchten Fischen 5 gleichstarke Banden im Muskelgewebe. Dies tritt auf, wenn beide Loci homozygot vorliegen, mit den dazugehörigen codominanten Heterotetrameren (LADEWIG DE PANEPUCCI et al. 1984). Diese Bandenmuster waren bei Blei, Güster und Rotfeder identisch. Das Produkt der LDH-A* wanderte bei der Plötze analog zu den übrigen Arten, hingegen war die anodische Mobilität am Locus LDH-B* deutlich geringer. Diese Unterschiede der Plötze zu den übrigen Arten beobachteten auch BRASSINGTON & FERGUSON (1976) an nordirischen Beständen sowie VALEN- TA et al. (1976) und VALEN- TA (1978) bei der Analyse der LDH von insgesamt 24 Fischarten aus 21 Gattungen der Cyprinidae.

An LDH-A* waren alle untersuchten Bestände monomorph. Lediglich bei den Plötzen aus dem Großen Vätersee konnte ein zweites Allel mit einer Frequenz von 2% nachgewiesen werden. Dies ist ein Novum und insofern von Bedeutung, als man LDH-A*-Polymorphismus i. allg. nur bei tetraploiden Fischen beobachtet (BASAGLIA 1989). In der Literatur fand sich nur ein einziger

Hinweis auf einen polymorphen A-Locus diploider Fische bei Güstern aus tschechischen Beständen (VALENTA 1978).

Am Locus LDH-B* wurde mit Ausnahme des Bleis bei allen untersuchten Arten ein zweites, sehr seltenes Allel festgestellt. Dieses konnte in 3 Güster-, 5 Plötzen- sowie einem Rotfederbestand nachgewiesen werden. Für die populationsgenetische Differenzierung ist es von untergeordneter Bedeutung, da die Frequenz des Allels nur in drei Fällen n LDH-B* bei einheimischen Cypriniden wurde bisher nur für den Bitterling (*Rhodeus sericeus*) (VALENTA 1978) und die Schleie (SLECHTOVA et al. 1995) beschrieben.

Die kathodisch wandernden Expressionsprodukte des Locus LDH-C* wurden nur in der Leber nachgewiesen. An diesem Genort waren die untersuchten Rotfederbestände monomorph. Bei Rotfedern aus tschechischen Karpfenteichen fand VALENTA (1978) 2 Allele an LDH-C*.

In je einer Plötzen- und Güsterpopulation wurde ein zweites Allel mit einer Frequenz von 3% bzw. 2% detektiert. Hingegen waren bei den Bleien 5 der 16 Bestände an diesem Genort polymorph, mit Frequenzen bis 31%. Einen ähnlich hohen Polymorphiegrad ermittelte VALENTA (1978) für Bleie aus tschechischen Gewässern. Weitere europäische Vertreter der Cyprinidae, bei denen Polymorphismen an LDH-C* beschrieben wurden, sind Barbe (*Barbus barbus*), Silberkarpfen (*Hypophthalmichthys molitrix*) (VALENTA 1978), Gründling (*Gobio gobio*) und Karpfen (VALENTA et al. 1986).

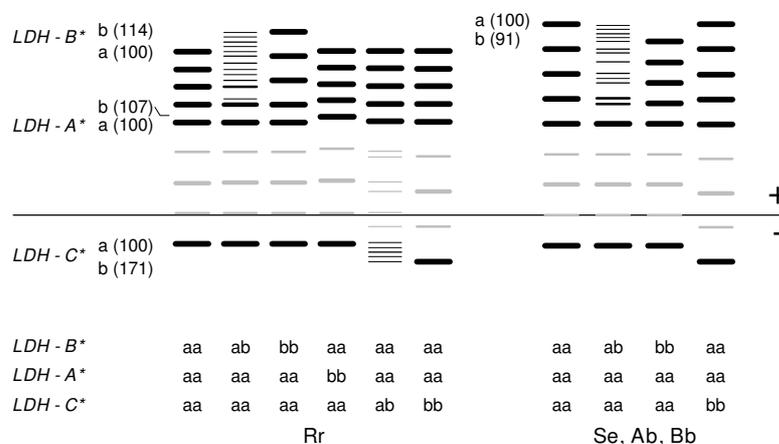


Abb. 10 Schematische Darstellung der beobachteten Expressionsprodukte der LDH-Loci (Abkürzungen s. Abb. 6 & 7). LDH-C* war nur in der Leber präsent. Grau dargestellt: Interlocus-Heterotetramere.

Fig. 10 Observed electrophoretic patterns of LDH (abbreviations are given in Figs. 6 & 7). LDH-C* was observed only in liver tissue. The grey bands mark the interloci heterodimers.

Malat-Dehydrogenase, NAD-abhängig (MDH)

E.C. 1.1.1.37

Malat-Dehydrogenase ist ein dimeres Enzym, das bei Fischen in zwei Formen auftritt, einer cytoplasmatischen (sMDH) und einer mitochondrialen (mMDH). Die Isozyme werden generell

durch 3 Genloci kodiert, 2 sMDH und 1 mMDH (BASAGLIA 1989, COPPES et al. 1990). Die MDH gehört zu den Enzymen, die durch eine Vielzahl von Isozymen und eine hohe genetische Variabilität gekennzeichnet sind (KIRPICHNIKOV 1987).

Unter den gewählten Elektrophoresebedingungen wanderten die Produkte der sMDH anodisch und der mMDH kathodisch. Der Locus sMDH-A* wird in Muskel- und Lebergewebe exprimiert, zeigt aber im Lebergewebe eine höhere Aktivität und ist dort besser interpretierbar. Der Locus sMDH-B* ist nur im Muskelgewebe nachweisbar. In beiden Geweben gut lesbar war mMDH*. Die mitochondriale Form der MDH war innerhalb aller Bestände monomorph. Unterschiede traten lediglich zwischen der Plötze und den übrigen Arten auf. Bei der Plötze wandert das Genprodukt weiter kathodisch als bei Blei, Güster und Rotfeder.

Die genetische Variabilität der cytoplasmatischen MDH war bei den vier Fischarten sehr unterschiedlich. Die Güsterbestände waren an beiden Loci monomorph "a". Bei den Bleien hatte die Population aus dem Großen Vätersee das Allel sMDH-A*b als Privatallel. Es wurde nur in diesem Bestand gefunden. Deutlich polymorpher hingegen war bei dieser Art der Locus sMDH-B*. Von den untersuchten Beständen wiesen 31% ein zweites, langsames Allel an diesem Genort auf. Die Plötzen hingegen waren an sMDH-A* variabler als an sMDH-B*. Während am ersten Genort 28% der Bestände polymorph waren und über ein zweites Allel mit geringerer anodischer Mobilität verfügten, waren es an sMDH-B* nur zwei Populationen.

BARANYI et al. (1997) fanden bei Plötzen aus der Donau bei Wien am Locus sMDH-A* ein drittes Allel, das eine höhere anodische Mobilität aufwies als "a" (vergleiche Abb. 11). Die Donau-Plötzen waren an sMDH-B* monomorph. Bei Plötzen aus Rhône und Saône stellten BOUVET et al. (1991, 1995) ebenfalls je 2 Allele für sMDH-A* und sMDH-B* fest. Analog zu dieser Untersuchung war der festgestellte Polymorphismus am Locus sMDH-A* deutlich größer. Das beschriebene Allel sMDH-A*b hatte eine geringere anodische Mobilität als das in dieser Arbeit als "b" bezeichnete Allel. Demzufolge sind zum gegenwärtigen Zeitpunkt mindestens 4 verschiedene Allele für den Locus sMDH-A* der Plötze nachgewiesen.

An sMDH-B* fanden BOUVET et al. (1995) bei Plötzen aus der Saône ein schnelleres Allel als "a" (Abb. 11), so daß für diesen Genort insgesamt 3 verschiedene Allele bekannt sind.

Bei den Rotfedern wiesen 4 der untersuchten Bestände an sMDH-A* ein zweites, langsames Allel auf und 2 an sMDH-B*. Von diesen waren jeweils 50% polymorph (Frequenz des seltenen Allels). Die Rotfederpopulation aus dem Kleinen Döllnsee war an beiden Loci polymorph.

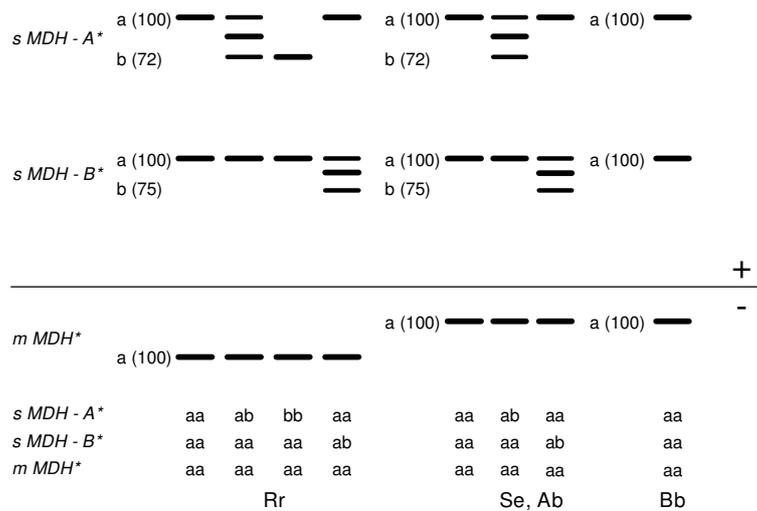


Abb. 11 Schematische Darstellung der beobachteten Bandenmuster der MDH. Für die Darstellung wurden *sMDH-A** und *sMDH-B** räumlich getrennt. Die Banden sind bei der Färbung der Muskelproben stark überlagert, da sich die anodische Mobilität der Genprodukte beider Loci nur geringfügig unterscheidet. Die Interpretation der *sMDH-A** erfolgte aus Leberproben, während *sMDH-B** auf Muskelgewebe beschränkt war (Rr - Plötze, Se - Rotfeder, Ab - Blei, Bb - Güster; in Klammern relative Mobilität des Allels in %).

Fig. 11 Observed electrophoretic patterns of MDH. In the diagram *sMDH-A** and *sMDH-B** were spatially separated, because they exhibited a similar electrophoretic mobility. *sMDH-A** was interpreted from liver tissue while *sMDH-B** was observed only in muscle tissue (Rr - roach, Se - rudd, Ab - common bream, Bb - silver bream, in parentheses relative mobility in %).

Phosphoglucomutase (PGM)

E.C. 5.4.2.2

Phosphoglucomutase ist ein monomeres Enzym. Die Auftrennung der Genprodukte während der Elektrophorese war bei Muskel- und Leberhomogenat identisch. Die Interpretation der Bandenmuster wies bei allen vier untersuchten Fischarten auf die Kodierung durch einen einzigen Genlocus hin. Dies stimmt mit den Befunden von BARANYI et al. (1997) und BOUVET et al. (1991, 1995) für die Plötze überein.

Zwischen den Arten bestanden geringfügige Unterschiede bezüglich der anodischen Mobilität der Genprodukte. Diese war bei der Plötze höher als bei Blei und Güster und bei der Rotfeder am geringsten. Am Locus PGM* waren alle untersuchten Arten polymorph. In 8 der 16 beprobten Bleibestände wurden die Allele "a" und "b" festgestellt, die Population aus der Oder im Bereich der Neiße-Mündung verfügt darüber hinaus über ein drittes, langsames c-Allel. Von den untersuchten Güsterpopulationen wiesen 5 ein zweites, langsames b-Allel auf. Dieses war bis auf eine Ausnahme selten (<5%) und nur bei den Güstern aus dem Großen Vätersee dominierend. Für die Plötze wurden insgesamt 3 Allele nachgewiesen. Das b-Allel war in 69% der Bestände vorhanden, "c" lediglich in 12%. Die Rotfederbestände verfügten, analog zu den Güstern, nur über 2 Allele an diesem Locus. Das langsamere Allel war seltener. Es wurde in 5 der 13 untersuchten Populationen festgestellt.

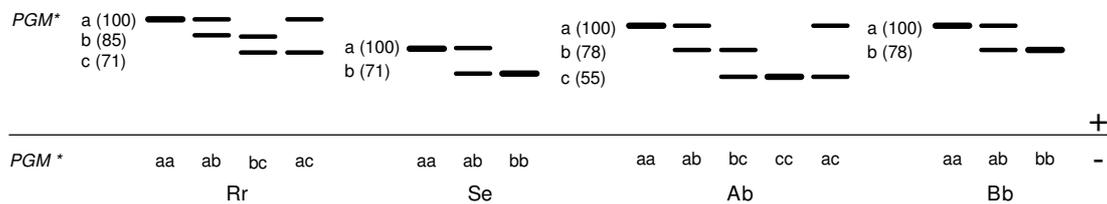


Abb. 12 Schematische Darstellung der beobachteten PGM-Bandenmuster (Abkürzungen s. Abb. 11).

Fig. 12 Observed electrophoretic patterns of PGM (abbreviations are given in Fig. 11).

Phosphogluconat-Dehydrogenase (PGDH)

E.C. 1.1.1.44

Dieses dimere Enzym wurde in Muskel- und Lebergewebe gleichermaßen exprimiert. Die Aktivität war allerdings in der Leber höher, weshalb hier auch die Interpretation der Bandenmuster erfolgte. Die PGDH gehört zu den Enzymen, deren Polymorphismus bei Fischen sehr hoch ist (KIRPICHNIKOV 1987).

Im Rahmen dieser Untersuchung war PGDH* der Genlocus mit dem höchsten Polymorphiegrad innerhalb der Arten. Zwischen diesen fanden sich deutliche Unterschiede. Die Genprodukte der Plötze wiesen die höchste anodische Mobilität auf. Die beobachteten Bandenmuster bei Blei und Rotfeder waren identisch. Hier war das seltenste Allel "c" ein schnelles Allel mit höherer anodischer Mobilität als das häufigste, "a". Bei Plötze und Güster war "c" das langsamste der festgestellten Allele.

Die untersuchten Bleibestände waren an PGDH* alle polymorph. Bis auf 4 Bestände (Altarm 18, Müggelsee, Rummelsburger See und Oder an der Neiße-Mündung), denen "c" fehlte, verfügten alle über 3 Allele. Die Güstern waren ebenfalls weitgehend polymorph mit überwiegend 3 Allelen. Lediglich die Population aus dem Rummelsburger See war monomorph "a".

Die Plötzen verfügten über ein zusätzliches viertes Allel, daß als "d" bezeichnet wurde und im Gel am weitesten anodisch lief. Dieses Allel war auf die Proben aus dem Oder-Einzugsgebiet, dem Redernswalder und dem Großen Vätersee beschränkt. Alle untersuchten Plötzenbestände waren an PGDH* polymorph, mit zumeist 3 Allelen. In den Proben aus der Krümmen Spree, Altarme 3-6 und 14, fehlte "c".

BOUVET et al. (1991) fanden bei Plötzen aus der Rhône die gleichen 4 Allele für PGDH*, 3 mit abnehmender anodischer Mobilität und 1 seltenes, schnelles. Vier Allele fanden auch BARANYI et al. (1997) bei Donau-Plötzen. Allerdings war das vierte, seltene Allel ein sehr langsames. Im direkten Vergleich der Gewebeproben von Plötzen aus der Oder mit den Donaufischen war festzustellen, daß die Plötzen an PGDH* über mindestens 5 Isozyme verfügen.

Die Rotfederbestände waren ebenfalls zu 100% polymorph am Genort PGDH*.

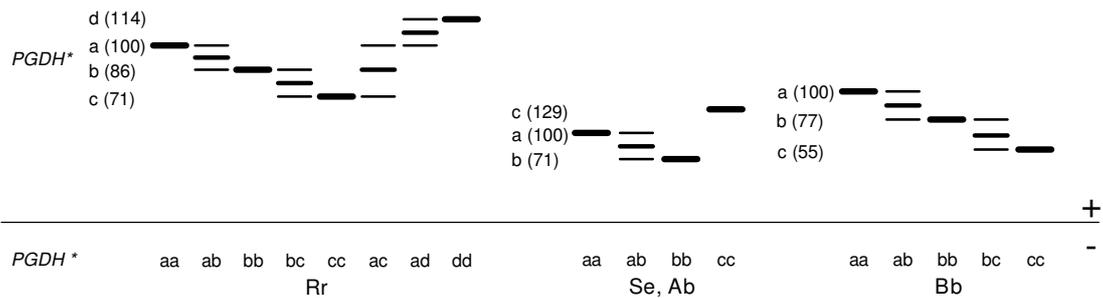


Abb. 13 Schematische Darstellung der beobachteten Expressionsprodukte des PGDH-Locus (Abkürzungen s. Abb. 11).

Fig. 13 Observed electrophoretic patterns of PGDH (abbreviations are given in Fig. 11).

5.1.2 Monomorphe Enzymsysteme

Alkohol-Dehydrogenase (ADH)

E.C. 1.1.1.1

Die dimere Alkohol-Dehydrogenase ist ein leberspezifisches Enzym, das bei Fischen von einem Locus kodiert wird (FERRIS & WHITT 1977, UTTER & FOLMAR 1978). Unter den gewählten Elektrophoresebedingungen wurde eine anodische Bande beobachtet. Dieser Befund stimmt mit den Beobachtungen von ANJUM (1995) bei Karpfen überein.

Innerhalb der Arten war der ADH-Locus monomorph, zwischen ihnen gab es geringfügige Unterschiede in der Lauflänge der Genprodukte. Diese Differenzen sind geeignet, Hybriden zu ermitteln, insbesondere zwischen Blei und Güster. Bei den genannten Arten ist der Mobilitätsunterschied der Expressionsprodukte am größten. Ein Hybride hätte an Stelle der einen Bande eine Doppelbande, die von je einem elterlichen Teil des Bleies und der Güster gebildet wird.

Nachweise für ADH-Polymorphismen bei Cypriniden erbrachten u.a. COELHO et al. (1995) für iberische Vertreter der Gattung *Leuciscus*, SLECHTOVA et al. (1995) für die Schleie und HÄNFLING (1996) für den einheimischen Döbel.

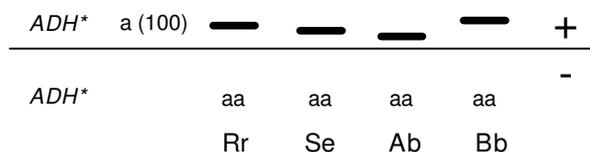


Abb. 14 Schematische Darstellung der beobachteten ADH-Banden (Abkürzungen s. Abb. 11).

Fig. 14 Observed electrophoretic patterns of ADH (abbreviations are given in Fig. 11).

L-Iditol-Dehydrogenase (IDDH)

E.C. 1.1.1.14

IDDH ist ein tetrameres Enzym. Bei der Elektrophorese von Leberhomogenat trat eine kathodische Aktivitätszone auf, die einem homozygoten Locus entsprach. An IDDH* waren alle untersuchten Bestände monomorph. Unterschiede zwischen den Arten fanden sich nur zwischen der Plötze und den übrigen drei Arten. Die Phänotypen bei Blei, Güster und Rotfeder waren identisch.

Einen IDDH-Polymorphismus beschreiben COELHO et al. (1995) und HÄNFLING (1996) für die Gattung *Leuciscus*. Bei verschiedenen Vertretern dieser Gattung fanden sie bis zu 3 Isozyme. Eine schematische Darstellung der im Rahmen dieser Untersuchung beobachteten IDDH-Banden findet sich in Abb. 16, zusammen mit dem Malatenzym.

Isocitrat-Dehydrogenase (IDHP)

E.C. 1.1.1.42

Dieses dimere Enzym kommt in zwei Formen vor, einer cytoplasmatischen (sIDHP) und einer mitochondrialen (mIDHP). Die cytoplasmatische Form wird besonders in der Leber exprimiert, die mitochondriale im Muskelgewebe.

Bei der Elektrophorese von Leberhomogenat bildeten sich 3 Banden im anodischen Bereich. Die äußeren Banden besaßen die gleiche Aktivität, die mittlere Bande war deutlich schwächer. Daraus wurde auf die Existenz von zwei homozygoten Loci geschlossen und die mittlere Bande als Interlocus-Heterodimer interpretiert. Dieser Befund stimmt mit denen anderer Autoren überein, die ebenfalls 2 sIDHP-Loci bei Cypriniden fanden (z.B. ENGEL et al. 1971).

Die Phänotypen von Plötze und Güster sowie Blei und Rotfeder waren jeweils identisch. Zwischen diesen Gruppen bestehen geringfügige Unterschiede in der anodischen Mobilität. Beide sIDHP-Loci waren bei den untersuchten Arten und Beständen monomorph, obwohl dieses Enzym zu den variabelsten bei Fischen zählt (KIRPICHNIKOV 1987). BOUVET et al. (1991) fanden bei den von ihnen untersuchten Rhône-Plötzen ebenfalls zwei monomorphe IDHP-Loci. ENGEL et al. (1971) befanden den Blei als monomorph und detektierten lediglich für 2 von 108 untersuchten Plötzen ein zweites Allel für sIDHP-1*. Einen Polymorphismus konnten sie nur bei Barben (*Barbus barbus*) feststellen. Ebenfalls polymorph an sIDHP* erwiesen sich die Döbel aus den Einzugsgebieten von Donau, Elbe und Rhein (HÄNFLING 1996).

Die mIDHP manifestierte sich als einzelne Bande mit geringer anodischer Mobilität. Sie wurde als Produkt eines homozygoten Locus interpretiert und zeigte in allen Proben keinerlei Variation. Dies stimmt mit den Befunden von ENGEL et al. (1971) überein, die lediglich zwischen diploiden und tetraploiden Fischarten Unterschiede fanden, nicht aber zwischen verschiedenen diploiden Arten.

Den einzigen Hinweis auf mIDHP-Polymorphismus bei Cypriniden lieferten SLECHTOVA et al. (1995), die bei der Schleie einen zweiten, polymorphen mIDHP-Locus beschreiben.

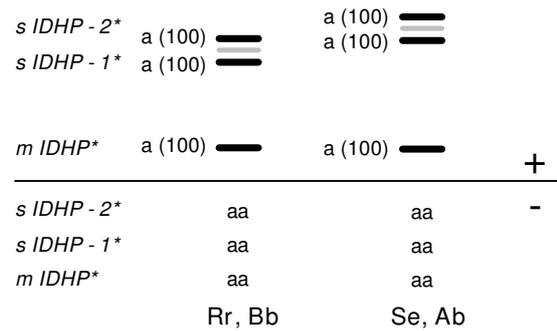


Abb. 15 Schematische Darstellung der beobachteten Expressionsprodukte der IDHP-Loci. sIDHP wurde in der Leber nachgewiesen, mIDHP im Muskel. Grau dargestellt: Interlocus-Heterodimere (Abkürzungen s. Abb. 11).

Fig. 15 Observed electrophoretic patterns of IDHP. sIDHP was observed only in liver tissue, mIDHP only in muscle tissue (grey bands: interloci heterodimers; abbreviations are given in Fig. 11).

Malat-Enzym, NADP-abhängig (MEP)

E.C. 1.1.1.40

Das tetramere Malat-Enzym kommt bei Fischen, analog zur Malat-Dehydrogenase und zur Isocitrat-Dehydrogenase, in einer cytoplasmatischen (sMEP) und einer mitochondrialen (mMEP) Form vor. Die Produkte der sMEP besitzen eine höhere anodische Mobilität als die der mMEP (HARRIS & HOPKINSON 1976).

Beide Formen waren sowohl in Muskel- als auch in Leberhomogenat nachweisbar, in der Leber allerdings mit viel geringerer Aktivität und schwer reproduzierbar. Bei der Elektrophorese wurden im Muskel zwei Aktivitätszonen aufgelöst und als Expressionsprodukte zweier homozygoter Loci interpretiert, sMEP* und mMEP*.

Beide Loci waren in allen untersuchten Beständen monomorph und wiesen auch keinerlei Variabilitäten zwischen den Arten auf.

Malatenzym-Polymorphismus wurde bei Fischen selten beschrieben und scheint auf wenige Arten, insbesondere Salmoniden der Gattungen *Salmo* und *Oncorhynchus*, beschränkt zu sein (KIRPICHNIKOV 1987).

HÄNFLING (1996) fand einen polymorphen Döbel-Bestand im Einzugsgebiet der Donau, der über 2 Allele an einem mit Me-1 bezeichneten Locus verfügte.

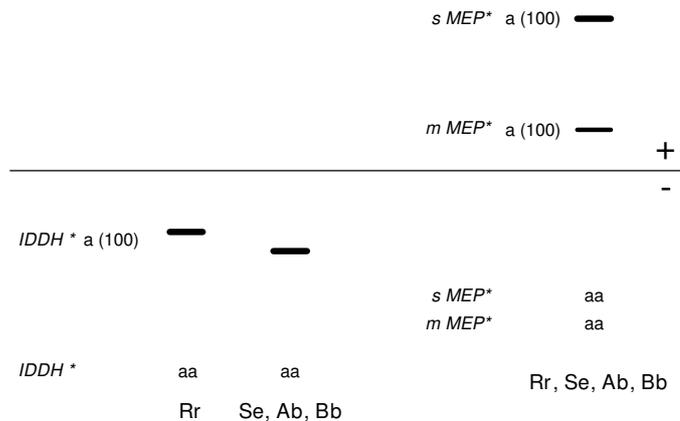


Abb. 16 Schematische Darstellung der bei IDDH (links) und MEP nachgewiesenen Bandenmuster (Abkürzungen s. Abb. 11).

Fig. 16 Observed electrophoretic patterns of IDDH (left) and MEP (abbreviations are given in Fig. 11).

Superoxid-Dismutase (SOD)

E.C. 1.15.1.1

Die dimere SOD zeigte im Leberhomogenat anodische Aktivität. Der beobachtete einbändige Phänotyp wurde als Produkt eines monomorphen Locus interpretiert. SOD wurde einerseits spezifisch angefärbt und andererseits durch Entfärbung bei der Analyse anderer Enzyme, insbesondere IDDH und MEP, sichtbar. Die aufgehellten Banden als sekundäre Färbereaktion waren besser lesbar als die spezifische Färbung, so daß in der Routine auf letztgenannte verzichtet wurde.

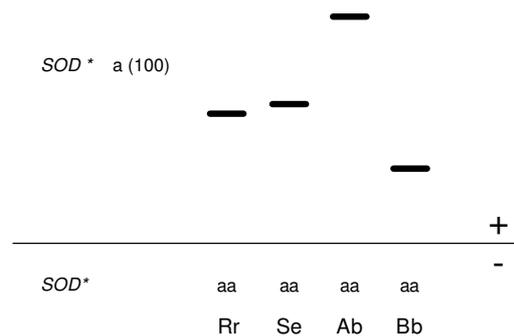


Abb. 17 Schematische Darstellung der beobachteten SOD-Banden (Abkürzungen s. Abb. 11).

Fig. 17 Observed electrophoretic patterns of SOD (abbreviations are given in Fig. 11).

SOD war bei den untersuchten Beständen monomorph, erlaubte aber eine klare Trennung der Arten. Wenn die Elektrophorese mit Amino-Citrat-Puffer pH 6,5 erfolgte, waren alle 4 Fischarten zweifelsfrei zu trennen. Bei höheren pH-Werten gelang die Unterscheidung von Plötze und

Rotfeder nicht mehr. Für die Aufdeckung von Hybriden zwischen den Fischarten Blei, Güster, Plötze oder Rotfeder erschien dieser Locus am geeignetsten.

Die Plötzen aus Rhône und Saône waren ebenfalls monomorph an einem einzelnen SOD-Locus (BOUVET et al. 1995). Polymorphismen der SOD dokumentierten ENGEL et al. (1971) für Plötze (2 Allele) und Schleie (3 Allele), COELHO et al. (1995) für 2 iberische Döbelarten (7 Allele), HÄNFLING (1996) für Döbel aus dem Donau-Einzugsgebiet (2 Allele) und MACHORDOM et al. (1995) für verschiedene Barbenarten (2 Loci, 10 Allele).

5.1.3 Weitere getestete Enzymsysteme

Aspartat-Aminotransferase (AAT)

E.C. 2.6.1.1

Aspartat-Aminotransferase ist ein dimeres Enzym, welches in Muskel und Leber präsent ist und von mindestens 2 verschiedenen Loci kodiert wird. In den Zellen der Fische kommt AAT in einer cytoplasmatischen und einer mitochondrialen Form vor (KIRPICHNIKOV 1987).

Die reproduzierbare Darstellung der AAT gelang nicht, weshalb dieses Enzym aus den Routineuntersuchungen ausgeschlossen wurde.

Vergleichende Elektrophoresen mit Plötzen aus der Donau bei Wien und der Oder bei Schwedt wurden zusammen mit Herrn Christian Baranyi an der Universität Wien durchgeführt. Sie dienten insbesondere zur Abstimmung der Nomenklatur der nachgewiesenen Allele.

Bei diesen Untersuchungen zeigte sich ein AAT-Polymorphismus bei den Oder-Plötzen. Ein darstellbarer AAT-Locus exprimierte 2 Isozyme mit anodischer Aktivität. Von 10 Oder-Plötzen wiesen 2 ein schnelleres Allel auf. Dieses schnelle Allel war bei den Donau-Plötzen das häufigste und wurde deshalb mit "a" bezeichnet (BARANYI, persönliche Mitteilung 1996).

BOUVET et al. (1991, 1995) beschreiben für Rhône- und Saône-Plötzen 2 AAT-Loci, von denen einer polymorph mit 3 Allelen ist.

Mannose-6-phosphat-Isomerase (MPI)

E.C. 5.3.1.8

Die monomere MPI wurde aus Leberhomogenat dargestellt. Muskelhomogenat erbrachte keine interpretierbaren Ergebnisse. Während der routinemäßigen Untersuchung kam es wiederholt zu unregelmäßigen, nicht nachvollziehbaren Ausfällen der spezifischen Enzymfärbung auf dem Gel, weshalb die MPI nicht in die Auswertung einging. Darüber hinaus waren die analysierten Fische an diesem Genort monomorph.

Im Gegensatz dazu zeigten die Plötzen aus der Donau einen hohen Polymorphismus mit 2 Allelen an MPI* (BARANYI et al. 1997). BOUVET et al. (1991, 1995) beschreiben 2 MPI-Loci aus der Leber von Plötzen, von denen einer monomorph und der andere polymorph mit 3 Allelen ist.

5.2 Die genetische Variabilität der Bleibestände

5.2.1 Populationsgenetisches Inventar

In die populationsgenetische Analyse gingen 451 Bleie aus 16 Beständen ein. Die Individuenzahlen an den einzelnen Probenahmestellen lagen zwischen 10 und 52 (vergleiche Tab. 3).

Die ermittelten Allelfrequenzen an allen 25 untersuchten Loci sind im Anhang, Tab. 19, zusammengestellt. Insgesamt wurden beim Blei 11 polymorphe Genloci festgestellt. Diese polymorphen Genorte wurden für alle Bestände mittels Levene-korrigierter Übereinstimmung der beobachteten mit den unter Hardy-Weinberg-Gleichgewichtsbedingungen zu erwartenden Genotypenfrequenzen zu testen. Dieser Test dient als Kontrolle, ob das festgestellte genetische Inventar der Stichprobe dem einer in sich geschlossenen Fortpflanzungsgemeinschaft, d.h. einer Population entspricht. Von 176 durchgeführten Tests (11 polymorphe Loci * 16 Bestände) zeigten 13 (7,39%) signifikante ($p < 0,05$) Abweichungen von der erwarteten Verteilung. Eine Verifizierung dieser Fälle mit dem

in 11 von ihnen, daß die geringeren Übereinstimmungen lediglich auf das zufällige Vorhandensein, bzw. Fehlen eines seltenen Allels am jeweiligen Locus zurückzuführen sind und demzufolge nicht überbewertet werden sollten. Am Genort PGDH* blieben die Unterschiede auch nach der Anwendung des zweiten

Großen Vätersee signifikant. In beiden Beständen herrschte an diesem Locus ein signifikanter Mangel an heterozygoten Individuen. Theoretisch könnte dieser Mangel durch eine geringere Fitness der heterozygoten Individuen begründet sein, was aber sehr unwahrscheinlich ist. Genetische Variabilität des Individuums fördert i.allg. sein Adaptationsvermögen und damit auch die Überlebensfähigkeit. Heterozygotenmangel ist ein Zeichen von Inzucht-Zunahme. Ursachen könnten sog. "Bottleneck"-Effekte sein, wenn die effektive Populationsgröße besonders gering ist, z.B. infolge von Isolation oder Habitatfragmentierung. Deshalb wurden trotz dieser beiden Fälle (1,14%) alle untersuchten Bestände für die weitere Auswertung als Subpopulationen betrachtet. Dieses Vorgehen wird auch durch den durchgeführten Homogenitätstest der Allelfrequenzen gerechtfertigt, der signifikante Unterschiede ($p < 0,01$) zwischen den einzelnen Beständen ergab.

Die Allel-Verteilungen der polymorphen Loci im Untersuchungsgebiet sind in Abb. 18 und 19 wiedergegeben.

Privatallele, d.h. Allele die nur in einem einzigen Bestand vorkamen, wurden in den Bleipopulationen des Redernswalder Sees und des Großen Vätersees sowie der Oder im Bereich der Neißemündung nachgewiesen. Die untersuchten Bleie aus dem Redernswalder See verfügten als einzige über ein drittes, langsames c-Allel am Locus EST-2*. Das Allel sMDH-A*72 ("b") kam nur in der Stichprobe aus dem Großen Vätersee vor. Für die an der Einmündung der Neiße gefangenen Bleie aus der Oder war am Locus PGM* ein drittes, langsames Allel ("c") charakteristisch, welches nur etwa die Hälfte der anodischen Mobilität des häufigsten Allels ("a") aufwies. Aufgrund der Exklusivität dieses Allels in der "Neiße"-Population könnte es als Marker für einen stromab gerichteten Genfluß dienen, z.B. nach Hochwasserereignissen.

Des weiteren waren die Allele CK-A*106 ("b"), EST-1*108 ("b"), LDH-C*171 ("b") und sMDH-B*75 ("b") in den untersuchten Beständen sehr selten. Im Bereich der Altarme der Krummen Spree fehlten CK-A*106 sowie PGM*78 ("b").

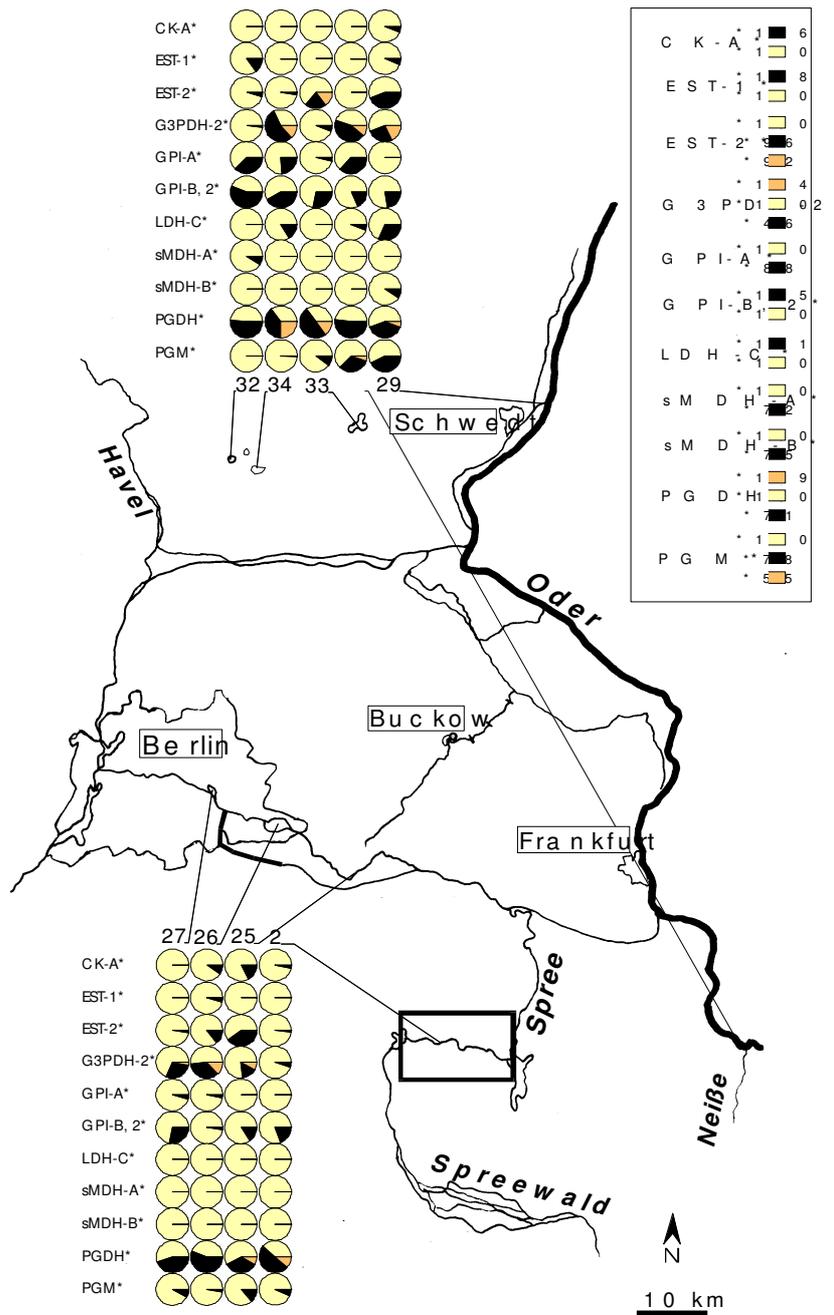


Abb. 18 Allelgradienten der polymorphen Loci des Bleis im Untersuchungsgebiet. Die Populationen sind durch ihre Nummern (Tab. 3) gekennzeichnet und in den Blöcken senkrecht angeordnet, die Allele waagrecht. Jeder einzelne Kreis steht für die Summe der Allelfrequenzen = 1,000 (100%). Die Allele wurden mit ihrer relativen Mobilität bezeichnet.

Fig. 18 Allele gradients within the study area of polymorphic loci in common bream. Populations are numbered (Tab. 3) and arranged vertically; alleles are named by their relative mobility and arranged horizontally. Each circle represents 100% (1.000) allelic frequency.

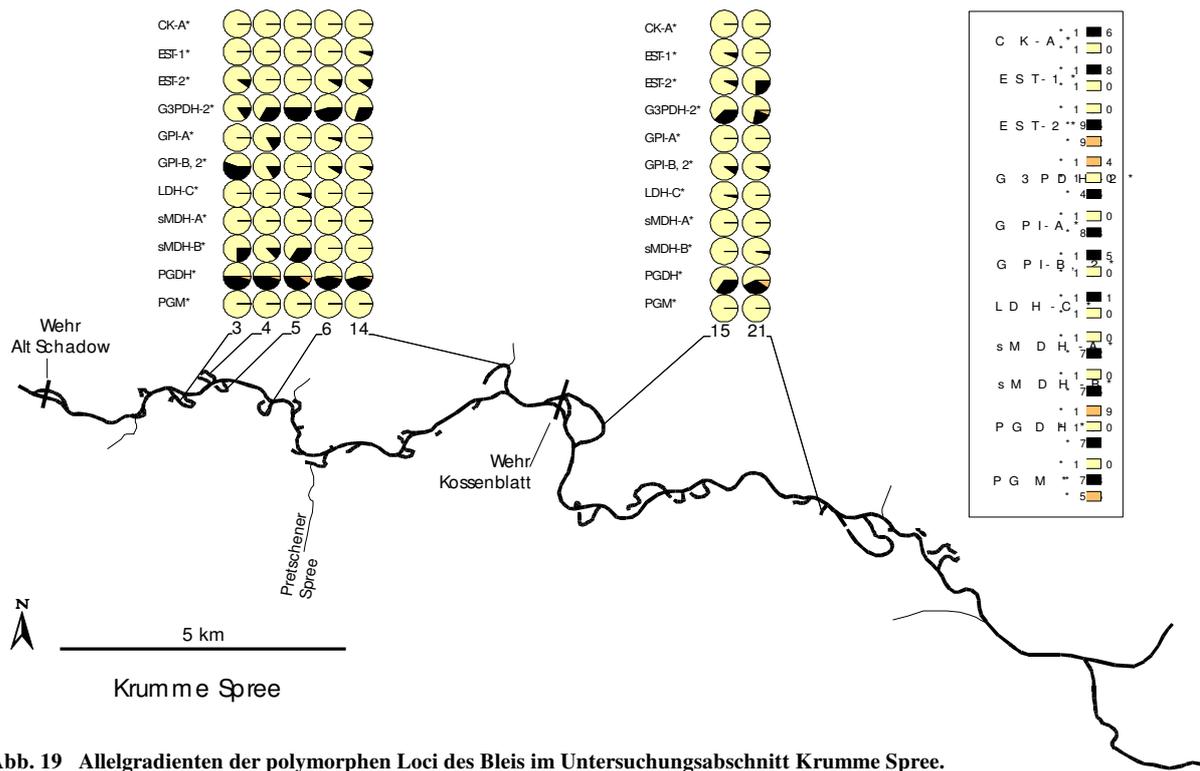


Abb. 19 Allelgradienten der polymorphen Loci des Bleis im Untersuchungsabschnitt Krumme Spree.
 Fig. 19 Allele gradients of polymorphic loci in common bream within the river stretch "Krumme Spree".

Diagnostische Loci für die verschiedenen Einzugsgebiete, an denen z.B. spezifische Allele fixiert waren, wurden nicht festgestellt.

Der höchste Polymorphismus wurde an den Genorten G3PDH-2*, GPI-B,2* und PGDH* festgestellt. Die durchschnittliche Anzahl der Allele pro Locus lag bei 1,28. Vier der polymorphen Loci, EST-2*, G3PDH-2*, PGM* und PGDH*, besaßen 3 Allele.

Fixierungen von populationsspezifischen Allelen konnten in keinem der untersuchten Bestände festgestellt werden, dagegen waren sie beim häufigsten Allel "a" relativ zahlreich. Zwangsläufig waren an den o.g. Loci mit geringem Polymorphismus die meisten Bestände fixiert für "a" (vgl. Tab. 19 im Anhang). An den stärker polymorphen Genorten wurden die folgenden Fixierungen für das a-Allel beobachtet: an EST-2* in den Populationen aus den Altarmen 4 und 5 und aus der Oder an der Neiße-Mündung, an GPI-A* in 8 Populationen, an GPI-B,2* im Altarm 5 sowie an PGM* in 8 Populationen. Von den genannten Fixierungen erwies sich keine als spezifisch für ein Einzugsgebiet.

Tab. 3 Genetische Variabilität der untersuchten Populationen von *Abramis brama*. Die erwartete Heterozygotie wurde nach NEI (1978b) geschätzt ("unbiased estimate"), N= Individuenzahl.

Tab. 3 Genetic variability in *Abramis brama* populations investigated. Expected heterozygosity is an unbiased estimate according to NEI (1978b), N= number of specimen.

Population		N	Anteil polymorpher Loci [%]		mittlere Heterozygotie	
			95%	99%	beobachtet	erwartet
Nr.	Name		Kriterium	Kriterium		
2	Krumme Spree	31	12,0	24,0	0,059	0,049
3	Altarm 3	10	20,0	20,0	0,104	0,078
4	Altarm 4	12	20,0	20,0	0,097	0,073
5	Altarm 5	10	16,0	16,0	0,096	0,069
6	Altarm 6	12	16,0	20,0	0,073	0,059
14	Altarm 14	10	20,0	20,0	0,064	0,056
15	Altarm 15	15	20,0	24,0	0,068	0,057
21	Altarm 21	16	16,0	20,0	0,075	0,064
25	Müggelspree	26	24,0	24,0	0,112	0,089
26	Müggelsee	52	16,0	32,0	0,080	0,070
27	Rummelsburger See	48	16,0	24,0	0,087	0,065
28	Oder (Neißemündung)	19	24,0	24,0	0,133	0,101
29	Oder (bei Schwedt)	42	36,0	36,0	0,163	0,133
32	Großer Vätersee	50	20,0	28,0	0,085	0,081
33	Redernswalder See	50	20,0	24,0	0,076	0,077
34	Kleiner Döllnsee	48	20,0	28,0	0,099	0,098

Der Anteil polymorpher Genloci (P_{95}) schwankte erheblich zwischen den einzelnen Beständen. Der Mittelwert (\bar{x}) betrug 19,75% ($s= 5,19\%$) mit einer Spannweite von 12% in der Krummen Spree bis 36% in der Oder bei Schwedt. Der Mittelwert für die beobachtete mittlere Heterozygo-

tie (H_{obs}) aller untersuchten Bleipopulationen betrug 0,092 ($s = 0,026$), die Spannweite reichte von 0,059 in der Krummen Spree bis 0,163 in der Oder bei Schwedt.

Zum Vergleich der Einzugsgebiete wurden für diese die Mittelwerte separat ermittelt. Dabei wurden die geschlossenen Gewässer unter der Kategorie "Landseen" zusammengefaßt. Folgende x -Werte wurden bestimmt: Spree ($N = 11$) $H_{\text{obs}} = 0,083$ ($s = 0,017$), $P_{95} = 17,82\%$ ($s = 3,28\%$), Oder ($N = 2$) $H_{\text{obs}} = 0,148$ ($s = 0,021$), $P_{95} = 30,0\%$ ($s = 8,48\%$), Landseen ($N = 3$) $H_{\text{obs}} = 0,087$ ($s = 0,012$), $P_{95} = 20,0\%$ ($s = 0,0\%$). Der Vergleich der Mittelwerte mit dem t-Test für unabhängige Stichproben ergab signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen den Proben aus dem Spree- und dem Oder-Einzugsgebiet. Die Bleipopulationen im Einzugsgebiet der Spree wiesen einen geringeren Anteil polymorpher Loci und eine geringere mittlere Heterozygotie auf.

Die Unterschiede zwischen den Landseen und den übrigen Stichproben waren nicht signifikant.

5.2.2 Genetische Differenzierung der Bestände

Genetische Distanzen

Mit dem Modul "SIMDIS" des Programmpaketes BIOSYS-1 (SWOFFORD & SELANDER 1989) wurden aus den ermittelten Allelfrequenzen die genetische Standarddistanz (NEI 1972) und die stichprobenunabhängige genetische Distanz (NEI 1978b) zwischen allen Beständen berechnet. Die Distanzmatrizen sind in Tab. 23, im Anhang, zusammengefaßt. Die genetische Standarddistanz zwischen den Bleibeständen betrug im Mittel 0,013 ($s = 0,008$) mit einer Spannweite von 0,001 bis 0,039, die stichprobenunabhängige genetische Distanz 0,011 ($s = 0,008$, Spannweite = 0,000-0,037). Den größten genetischen Abstand wiesen die Populationen aus der Oder bei Schwedt und dem Großen Vätersee auf.

Aus der Matrix der paarweisen stichprobenunabhängigen genetischen Distanzen wurde ein UPGMA-Dendrogramm berechnet. Die hierarchische Clusteranalyse ergab 4 Gruppen. Alle Proben aus dem Spree-Einzugsgebiet bilden einen Cluster, der nochmals in 2 Hauptgruppen mit sehr geringen Distanzunterschieden zerfällt. Die Bestände aus der Oder nahe der Neißemündung und aus dem Kleinen Döllnsee bilden eine zweite Gruppe und die Proben aus der Oder bei Schwedt und dem großen Vätersee stehen jeweils separat. Hinzu kommt, daß der dritte beprobte Landsee, der Redernswalder See, mitten unter die Spreeproben clustert. Damit ist eine klare Trennung der Bestände entsprechend der geographischen Gegebenheiten der Gewässer-Einzugsgebiete nicht gegeben, mit Einschränkungen kann sie lediglich für die Spree-Proben angenommen werden.

Die festgestellten genetischen Distanzen zwischen den Proben aus dem Einzugsgebiet der Spree und dem der Oder deuten darauf hin, daß kein bzw. nur ein sehr geringer Individuenaustausch über den beide Einzugsgebiete verbindenden Oder-Spree-Kanal erfolgt.

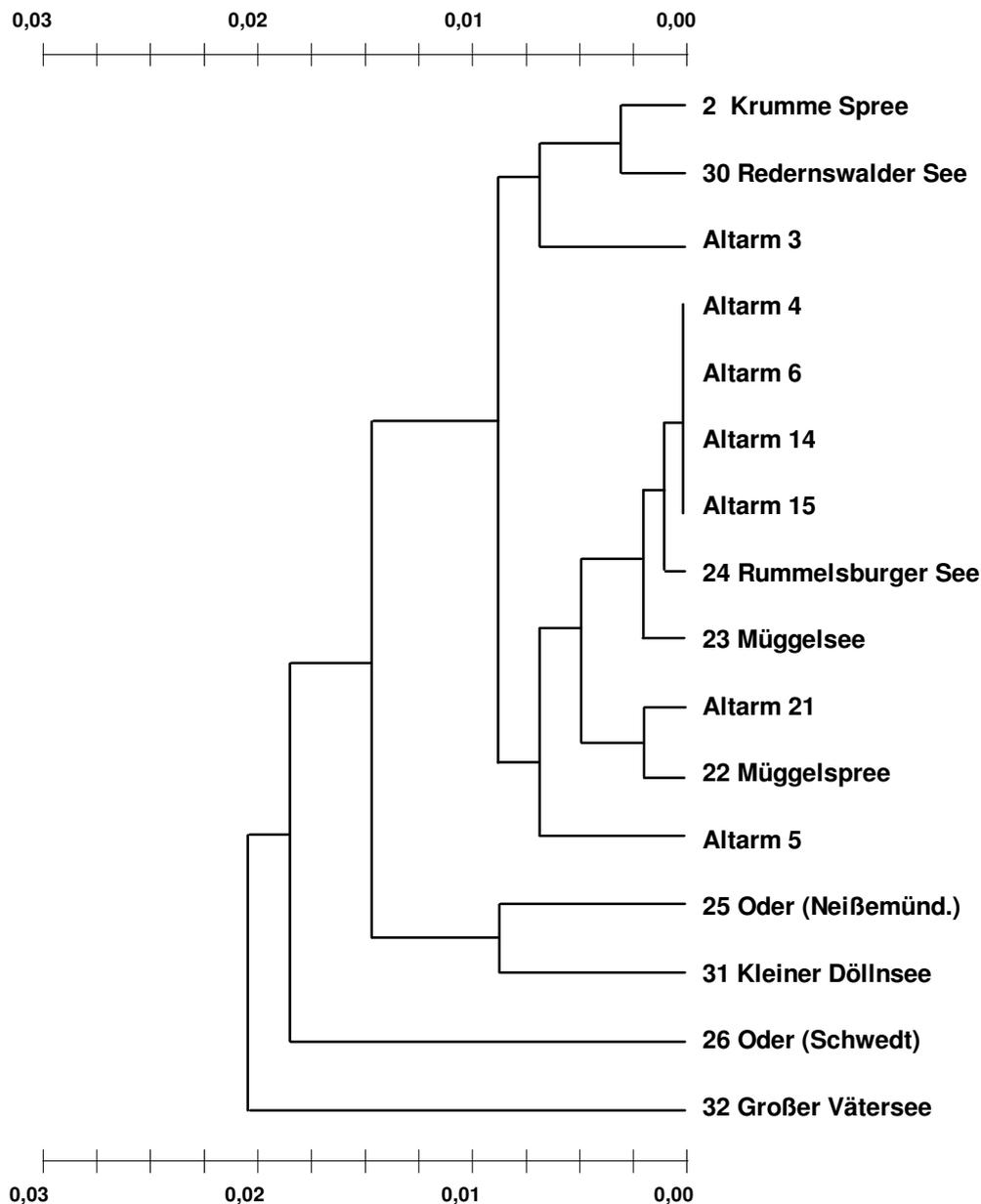


Abb. 20 UPGMA-Dendrogramm basierend auf den stichprobenunabhängigen genetischen Distanzen (NEI 1978b) zwischen den Bleibeständen (cophenetische Korrelation: $R^2=0,812$).

Fig. 20 UPGMA-dendrogram based on genetic distances according to NEI (1978b) between common bream populations (cophenetic correlation $R^2 = 0.812$).

Zur Verifizierung dieser Klassifizierung wurde eine Bootstrap-Analyse mit 1.000 Wiederholungen durchgeführt. Aus den 1.000 simulierten UPGMA-Dendrogrammen wurde das mit der höchsten Übereinstimmung bei allen Wiederholungen gebildet, der sog. Most-Consensus-Tree (Abb. 21). Die Bootstrap-Analyse bestätigt die Trennung des Spree-Einzugsgebietes von den übrigen beprobten Gewässern, mit Ausnahme des Redernswalder Sees. Bei 1.000 Simulationen wurden in 95% aller Fälle die Bleibestände des Kleinen Döllnsees, der Oder und des Großen Vätersees von denen der Spree getrennt. Eine Trennung der Oder-Proben von den Landseen ist nicht möglich. Der Redernswalder See wird nur in 65% der Wiederholungen von der Mehrheit der Spree-Proben getrennt. Für dessen intermediäre Stellung gibt es keine zoogeographische Er-

klärung, da der See ein 140 km Luftlinie entferntes, geschlossenes Gewässer ist (Anhang, Tab. 31). Der Datensatz weist demzufolge einen hohen Homoplasiegehalt auf, d.h. einen hohen Gehalt an zufälligen Ähnlichkeiten durch Rückmutationen und parallele Entwicklungen in getrennten Linien.

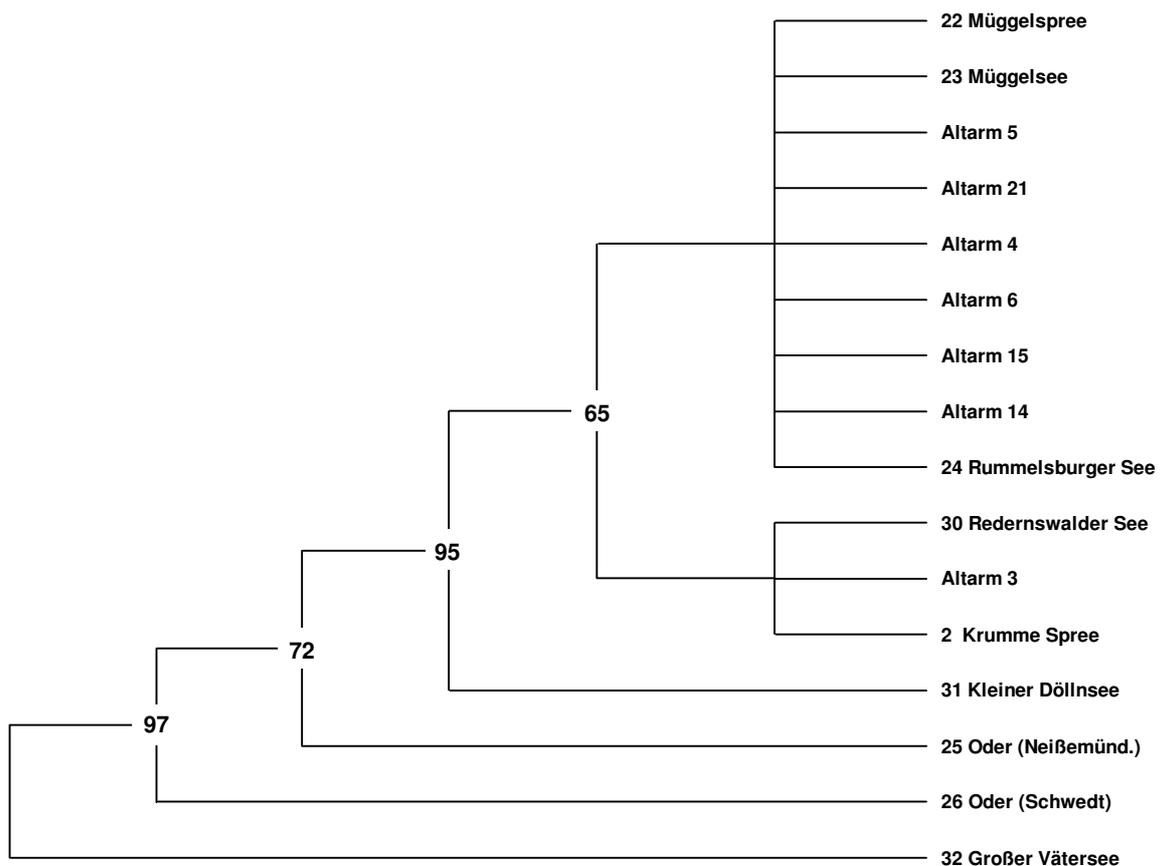


Abb. 21 UPGMA-"Most-Consensus-Tree" der stichprobenunabhängigen genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Bleibeständen. Die Zahlen an den Verzweigungen geben die prozentuale Häufigkeit ihres Auftretens bei 1.000 Bootstrap-Wiederholungen an (Bootstrap-Werte führt).

Fig. 21 UPGMA-most-consensus-tree of unbiased genetic distances between common bream populations. Bootstrap frequencies were computed over 1000 replications (values

Diversität der Bestände

Zur Analyse der genetischen Diversität der untersuchten Bestände wurde für alle variablen Loci die F-Statistik nach NEI (1977) (Tab. 27 im Anhang) und die hierarchische F-Statistik nach WRIGHT (1978) berechnet. Die ermittelten Inzuchtkoeffizienten bestätigten nochmals die gute Übereinstimmung der beobachteten Allelfrequenzen mit den unter Hardy-Weinberg-Gleichge-

wichtsverhältnissen zu erwartenden. Der F_{ST} -Wert ist ein Maß für die Variation der Allelfrequenzen zwischen verschiedenen Populationen. Er wurde als Ausgangsgröße für die anschließende Kalkulation der effektiven Migration von Individuen zwischen den untersuchten Beständen berechnet.

Die 3 nachgewiesenen Privatallele (EST-2*c, sMDH-A*b, PGM*c) in den Beständen aus dem Redernswalder See, dem Großen Vätersee und aus der Oder an der Neiße-Einmündung waren zu selten, um als genetische Marker für die jeweilige Population geeignet zu sein.

Die hierarchische F-Statistik zeigte, daß nur 11,2% der genetischen Variabilität auf Unterschiede zwischen den Populationen, 3,6% zwischen den verschiedenen Gewässerabschnitten und 1% zwischen Einzugsgebieten zurückzuführen sind (Tab. 4). Insgesamt liegen 88,8% der beobachteten genetischen Variabilität innerhalb der einzelnen Bestände.

Tab. 4 Ergebnisse der hierarchischen F-Statistik (WRIGHT 1978) der Bleibestände.

Tab. 4 Results of hierarchical F-statistics according to WRIGHT (1978) of common bream.

Vergleich		Varianz- anteil	F-Werte F_{XY}
X	Y		
Population	Flußsystem	0,1635	0,079
Population	Einzugsgebiet	0,2187	0,103
Population	Total	0,2395	0,112
Flußsystem	Einzugsgebiet	0,0552	0,026
Flußsystem	Total	0,0760	0,036
Einzugsgebiet	Total	0,0208	0,010

Um die Fragmentierung der Bestände zu ermitteln, wurden aus den F_{ST} -Werten die effektiven Migranten je Generation ($N_e m$) errechnet. Effektive Migranten sind die Fische, die im Verlauf eines Generationsintervalles (bei Bleien 4-5 Jahre) zwischen benachbarten Beständen wechseln und dort an der Reproduktion teilnehmen. In Tab. 5 wurden die F_{ST} -Werte für die untersuchten Einzugsgebiete und die daraus kalkulierten $N_e m$ -Werte zusammengestellt. In die Kategorie "gesamtes Untersuchungsgebiet" gingen zusätzlich die isolierten Landseen ein.

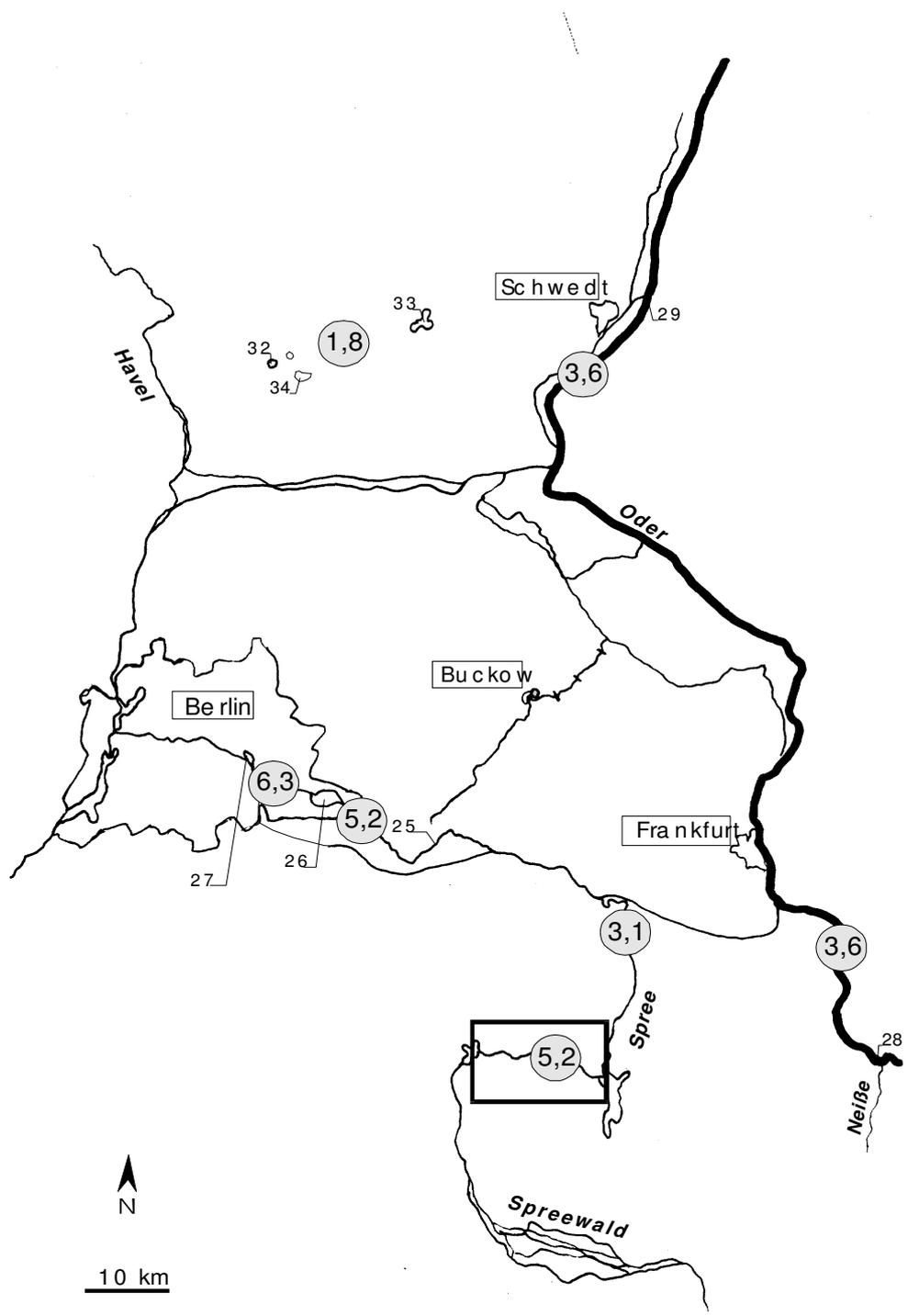


Abb. 22 Berechnete Zahl effektiver Migranten zwischen den einzelnen Bleipopulationen.
 Fig. 22 Calculated number of effective migrants between common bream populations.

Tab. 5 F-Statistik und Genfluß zwischen den einzelnen Bleibeständen innerhalb der Flußeinzugsgebiete und im gesamten Untersuchungsgebiet.

Tab. 5 F-statistics and geneflow between common bream populations within river systems and in the whole investigation area.

Einzugsgebiet	F_{ST}	N_em
Spree	0,092	2,5
Oder	0,074	3,1
gesamtes Untersuchungsgebiet	0,132	1,6

Daneben wurden die N_em-Werte für benachbarte Populationen des gesamten Untersuchungsgebietes berechnet. Sie sind in Abb. 22 dargestellt.

Teilweise liegen diese Werte über 4, d.h. diese Bestände verhalten sich zueinander wie eine panmiktische Einheit (HARTL & CLARK 1989). Zwischen den isolierten Seen besteht eine theoretische effektive Austauschrate von 1,8 Individuen je Generation. Als Kriterium für statistisch signifikant getrennte und demnach auch unabhängig voneinander evolvierende Bestände gelten N_em > 0,5 (VARVIO et al. 1986) bzw. N_em < 1 (HARTL & CLARK 1989, SLATKIN & BARTON 1989).

Ungeachtet dessen, welches Kriterium für N_em zugrunde gelegt wird, liegen die ermittelten N_em-Werte bei allen Vergleichen deutlich über 1. Demnach können sämtliche untersuchten Bleibestände nicht als unabhängig voneinander evolvierende Populationen betrachtet werden.

5.4 Die genetische Variabilität der Plötzenbestände

5.4.1 Populationsgenetisches Inventar

Die Plötze als Hauptfischart der Seen und Fließgewässer der Region stellte das Gros des Untersuchungsmateriales. Von dieser Fischart gingen 988 Tiere aus 32 Beständen in die populationsgenetische Analyse ein. Die Individuenzahlen der einzelnen Stichproben schwankte zwischen 10 und 90 (Tab. 9), wobei mehr als 40% der Proben aus >20 Fischen bestehen.

Die beobachteten Allelfrequenzen der 25 routinemäßig erfaßten Genloci sind in Tab. 21 im Anhang aufgeführt. Insgesamt erwiesen sich bei der Plötze 13 Loci als variabel, 10 von ihnen waren polymorph (P_{95}). Alle variablen Genorte sämtlicher Bestände wurden

Übereinstimmung der beobachteten mit den zu erwartenden Genotypenfrequenzen (bei Hardy-Weinberg-Gleichgewichtsbedingungen) zu prüfen. Die durchgeführten 416 paarweisen Tests (13 variable Loci * 32 Bestände) deckten insgesamt 26 signifikante Abweichungen (6,25%) von der erwarteten Genotypenfrequenz einer idealen Population auf. Diese Größenordnung entspricht den bei Blei (7,4%) und Güster (4,3%) beobachteten Abweichungen. Nach der Verifizierung dieser 26 Vergleiche mittels

schieden von einer Gleichgewichtsverteilung nach Hardy-Weinberg: EST-2* bei Plötzen aus dem Altarm 3 und der Oder bei Schwedt sowie PGDH* in den Beständen Rummelsburger See und Großer Vätersee. Die Differenzen sind im einzelnen auf einen Homozygoten-Überschuß an EST-2* im Bestand aus dem Altarm 3 sowie Heterozygoten-Überschüssen an EST-2* und PGDH* in den anderen 3 Beständen zurückzuführen.

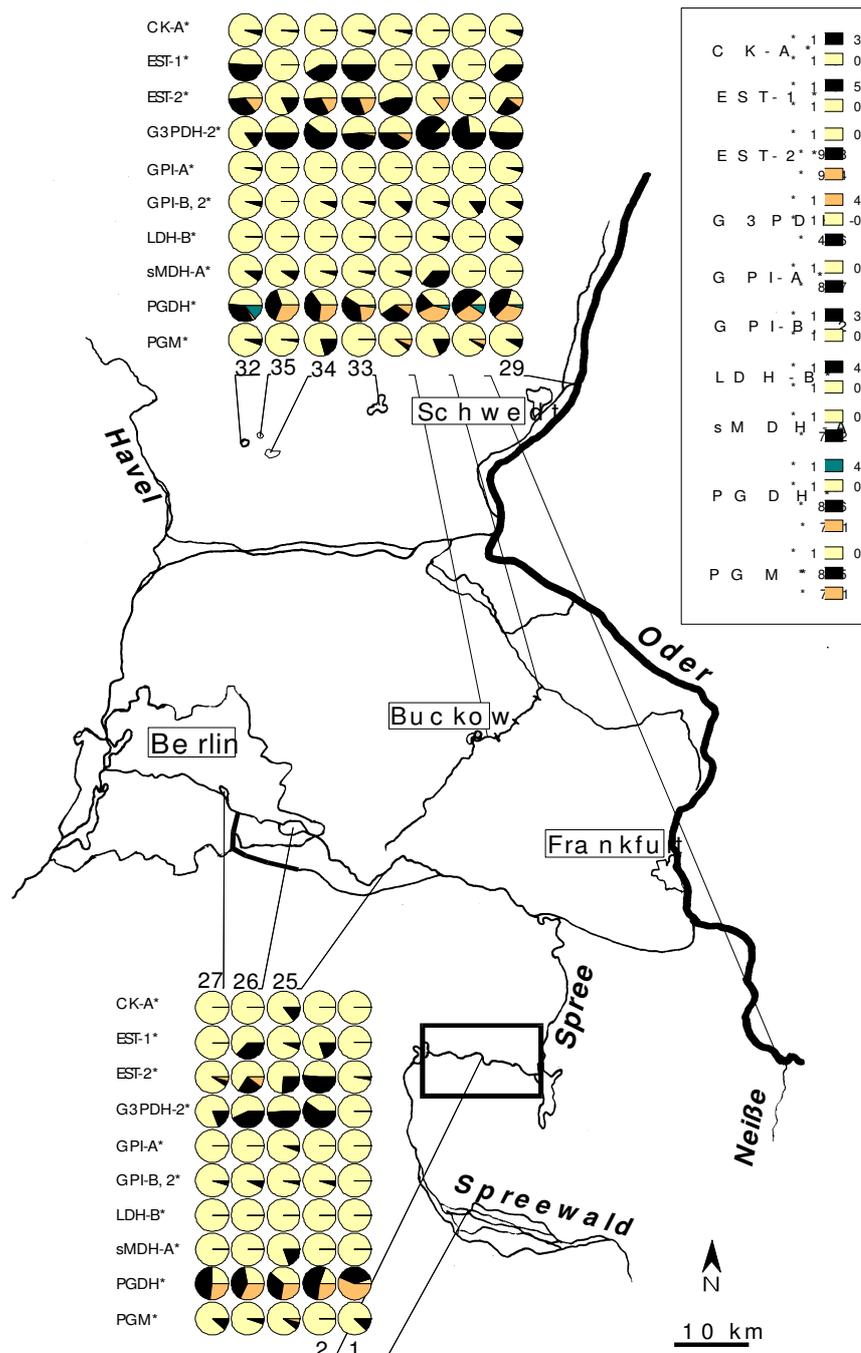


Abb. 28 Allelgradienten der polymorphen Loci der Plötze im Untersuchungsgebiet. Die Populationen sind durch ihre Nummern (Tab. 9) gekennzeichnet und in den Blöcken senkrecht angeordnet, die Allele waagrecht. Jeder einzelne Kreis steht für die Summe der Allelfrequenzen = 1,000 (100%). Die Allele wurden mit ihrer relativen Mobilität bezeichnet.

Fig. 28 Allele gradients within the study area of polymorphic loci in roach. Populations are numbered (Tab. 9) and arranged vertically; alleles are named by their relative mobility and arranged horizontally. Each circle represents 100% (1.000) allelic frequency.

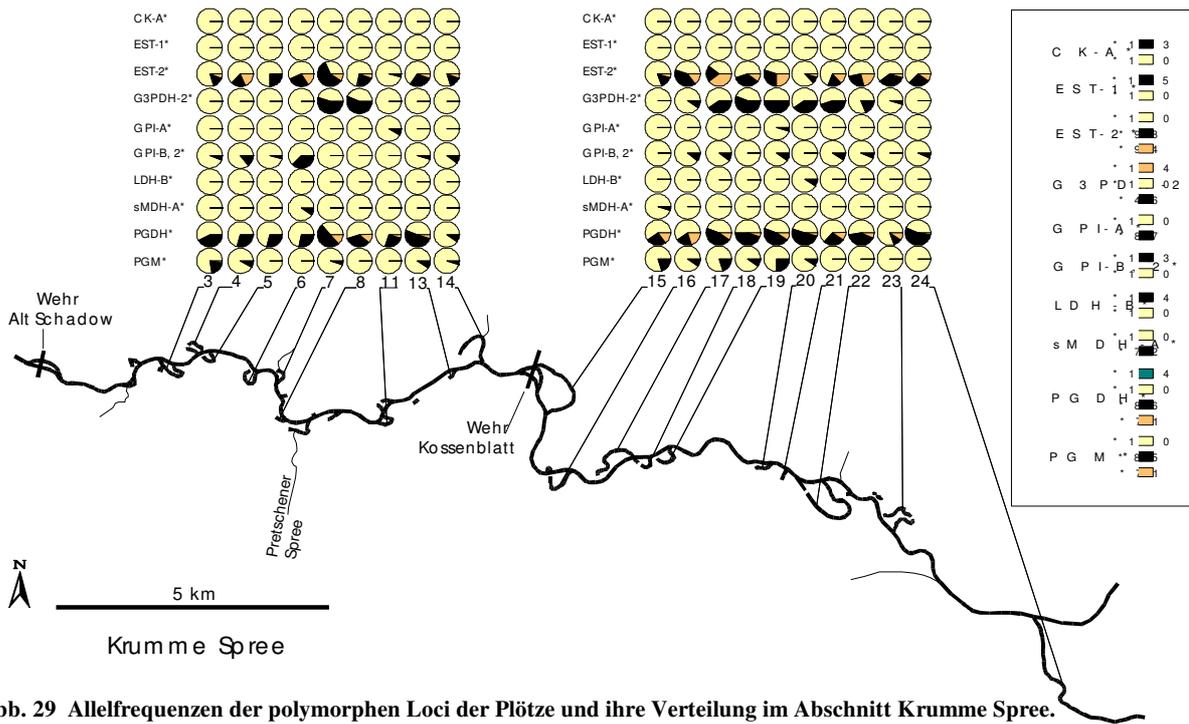


Abb. 29 Allelfrequenzen der polymorphen Loci der Plötze und ihre Verteilung im Abschnitt Krumme Spree.

Fig. 29 Allele gradients of polymorphic loci in roach within the river stretch "Krumme Spree".

Heterozygoten-Überschuß kann darauf hinweisen, daß die Stichprobe Tiere aus mehreren verschiedenen Subpopulationen beinhaltet. Da dies aber nur 2 Loci in 3 Beständen betrifft und die Summe der signifikanten Abweichungen 1% nicht übersteigt, kann auch eine zufällige Verteilung angenommen werden. Aus diesem Grund wurden sämtliche untersuchten Bestände für die weitere Auswertung als Subpopulationen betrachtet. Die anschließend durchgeführten Homogenitätstests der Allelfrequenzen bestätigten diese Entscheidung, da die Unterschiede zwischen den einzelnen Beständen signifikant ($p < 0,01$) waren.

Die Abb. 28 und 29 zeigen die Allel-Verteilungen der 10 polymorphen Loci der Plötzen im Untersuchungsgebiet. Zwei Privatallele wurden in den Plötzenbeständen des Großen Vätersees und des Stöbbers oberhalb der Pritzhagener Mühle nachgewiesen. Die getesteten Plötzen aus dem Großen Vätersee verfügten als einzige über ein schnelleres b-Allel am Locus LDH-A*. Das ebenfalls schnellere b-Allel am Locus LDH-C* war nur in der Stichprobe aus dem Stöbber präsent. Zwei weitere Allele kamen nur jeweils in zwei Beständen vor: G3PDH-2*c bei Plötzen aus dem Redernswalder See und dem Stöbber oberhalb der Pritzhagener Mühle, sMDH-B*b im Großen Väter- und im Kleinen Döllnsee. Weiterhin waren die Allele CK-A*b, EST-1*b, GPI-A*b, LDH-B*b, sMDH-A*b, PGM*c und PGDH*d in den untersuchten Beständen selten. Im Bereich der Altarme der Krummen Spree fehlten CK-A*b, G3PDH-2*c und sMDH-B*b. Das Vorkommen des d-Allels am Locus PGDH* beschränkte sich auf das Oder-Einzugsgebiet sowie den Redernswalder und den Großen Vätersee. Allerdings ist es mit Frequenzen von 1,5% bis 8,8% zu selten, um als Markerallel zu dienen.

Der höchste Polymorphismus wurde an den Genorten EST-2*, PGDH* und PGM* festgestellt. Die durchschnittliche Anzahl der Allele pro Locus lag bei 1,28. Sie war damit ebenso hoch wie beim Blei und geringfügig höher als bei der Güster. Drei der polymorphen Loci, EST-2*, G3PDH-2* und PGM* exprimierten 3 Allele, PGDH* 4.

Fixierungen von Allelen an den polymorphen Loci wurden, wie bei den bereits charakterisierten Arten Blei und Güster, nur für das häufigste Allel "a" beobachtet. Demzufolge ist es auch bei der Plötze nicht möglich, fixierte Markerallele für die Differenzierung von Einzugsgebieten zu nutzen. Erwartungsgemäß waren an den schwach polymorphen Genorten, CK-A*, EST-1*, GPI-A*, LDH-B*, sMDH-A* die meisten Populationen für "a" fixiert (vgl. Tab. 21 im Anhang).

Weitere Fixierungen des häufigsten Allels wurden beobachtet an G3PDH-2* in 10 Populationen (31,2%), PGM* in 10 (31,2%), GPI-B,2* in 9 (28,1%) und an EST-2* in dem Plötzenbestand aus der Oder im Bereich der Neiße-Einmündung.

Der Anteil polymorpher Loci (P_{95}) betrug im Mittel $x = 18\%$ ($s = 6,32\%$). Dieser Mittelwert rangiert zwischen den für Blei und Güster berechneten. Den geringsten Anteil polymorpher Loci (8%) wiesen die Bestände im Spreewald und im Altarm 11 auf, den höchsten (32%) die Fische aus dem Großen Vätersee und aus der Oder bei Schwedt (Tab. 9).

Der Mittelwert für die beobachtete mittlere Heterozygotie (H_{obs}) aller untersuchten Plötzenpopulationen betrug 0,072 ($s = 0,028$). Damit weist die Plötze von den vier untersuchten Fischarten die geringsten Werte für H_{obs} auf. Die Spannweite von H_{obs} reichte von 0,023 im Altarm 11 bis 0,120 im Redernswalder See.

Tab. 9 Genetische Variabilität der untersuchten *Rutilus rutilus*-Populationen. Erwartete Heterozygotie nach NEI (1978b, “unbiased estimate”), N= Individuenzahl.

Tab. 9 Genetic variability in *Rutilus rutilus* populations investigated. Expected heterozygosity is an unbiased estimate according to NEI (1978b), N= number of specimen.

Population		N	Anteil polymorpher Loci [%]		mittlere Heterozygotie	
Nr.	Name		95% Kriterium	99% Kriterium	beobachtet	erwartet
1	Spreewald	32	8,0	12,0	0,034	0,033
2	Krumme Spree	60	20,0	20,0	0,097	0,080
3	Altarm 3	18	16,0	16,0	0,053	0,053
4	Altarm 4	24	16,0	16,0	0,045	0,055
5	Altarm 5	14	8,0	12,0	0,029	0,035
6	Altarm 6	16	16,0	16,0	0,063	0,067
7	Altarm 7	11	12,0	16,0	0,073	0,072
8	Altarm 8	18	12,0	12,0	0,067	0,061
11	Altarm 11	12	8,0	12,0	0,023	0,028
13	Altarm 13	10	16,0	16,0	0,048	0,055
14	Altarm 14	10	16,0	16,0	0,032	0,033
15	Altarm 15	10	16,0	16,0	0,044	0,055
16	Altarm 16	10	20,0	20,0	0,064	0,072
17	Altarm 17	10	20,0	20,0	0,072	0,093
18	Altarm 18	10	16,0	16,0	0,072	0,075
19	Altarm 19	10	24,0	24,0	0,108	0,100
20	Altarm 20	11	20,0	20,0	0,084	0,067
21	Altarm 21	11	16,0	16,0	0,076	0,069
22	Altarm 22	16	16,0	16,0	0,070	0,065
23	Altarm 23	10	12,0	12,0	0,036	0,040
24	Sawaller Altarm	16	12,0	12,0	0,047	0,048
25	Müggelspree	75	32,0	36,0	0,111	0,106
26	Müggelsee	90	24,0	24,0	0,107	0,094
27	Rummelsburger See	65	16,0	20,0	0,057	0,057
28	Oder (Neißemündung)	17	16,0	16,0	0,061	0,060
29	Oder (bei Schwedt)	54	32,0	36,0	0,113	0,111
30	Stöbber (Oberwasser)	50	24,0	32,0	0,094	0,091
31	Stöbber (Unterwasser)	58	24,0	32,0	0,094	0,095
32	Großer Vätersee	50	32,0	48,0	0,117	0,105
33	Redernswalder See	62	16,0	32,0	0,120	0,103
34	Kleiner Döllnsee	82	24,0	32,0	0,117	0,115
35	Kleiner Vätersee	46	16,0	24,0	0,075	0,070

Die gegenüber Blei, Güster und Rotfeder geringen Mittelwerte für P_{95} und H_{obs} sind durch die relativ hohe Anzahl von Probenahmestellen in den Altarmen der Krumpen Spree (20) begründet. Die Bestände in den Altarmen wiesen signifikant ($p < 0,05$; t-Test unabhängiger Stichproben) geringere Anteile polymorpher Loci und eine signifikant geringere ($p < 0,01$) mittlere Heterozygotie auf. Die Mittelwerte in den Altarmen ($N = 20$) betragen $P_{95} = 15,6\%$ ($s = 4,08\%$), $H_{obs} = 0,060$ ($s = 0,023$) und $P_{95} = 22,0\%$ ($s = 7,72\%$), $H_{obs} = 0,092$ ($s = 0,028$) in den übrigen Beständen ($N = 12$). Unabhängig davon wurden zum Vergleich der Einzugsgebiete die Mittelwerte für Spree, Oder und Landseen separat berechnet.

Folgende x -Werte wurden für die 3 Einzugsgebiets-Kategorien berechnet: Spree ($N = 24$) $H_{obs} = 0,063$ ($s = 0,025$), $P_{95} = 16,33\%$ ($s = 5,52\%$), Oder ($N = 4$) $H_{obs} = 0,091$ ($s = 0,022$), $P_{95} = 24,0\%$ ($s = 6,53\%$), Landseen ($N = 4$) $H_{obs} = 0,107$ ($s = 0,022$), $P_{95} = 22,0\%$ ($s = 7,66\%$). Diese Mittelwerte wurden mit dem t-Test für unabhängige Stichproben verglichen. Erwartungsgemäß, nach dem o.g. Ausführungen zu den Altarmen, fanden sich signifikante Unterschiede zwischen den Proben aus der Spree und den Oder-Proben bzw. Landseen. Im Einzugsgebiet der Spree waren H_{obs} und P_{95} signifikant geringer ($p < 0,05$).

5.4.2 Genetische Differenzierung der Bestände

Genetische Distanzen

Aus den beobachteten Allelfrequenzen wurden zwischen allen untersuchten Beständen die genetische Standarddistanz (NEI 1972) und die stichprobenunabhängige genetische Distanz (NEI 1978b) berechnet. Die Distanzmatrizen für beide Abstandsmaße sind in Tab. 25, im Anhang, zusammengefaßt. Im Mittel betrug die genetische Standarddistanz zwischen allen Plötzenbeständen 0,016 ($s = 0,010$). Die Spannweite reichte von $D = 0,001$ bis $D = 0,056$. Die für kleine Stichproben empfohlene unabhängige genetische Distanz (NEI 1978a, 1987) war $x = 0,014$ ($s = 0,010$), mit einer Spannweite von 0,000-0,054. Die Mittelwerte beider Distanzmaße sind geringfügig höher, als die für Blei und Güster errechneten. Die Unterschiede zwischen Plötze und Blei sind statistisch signifikant ($p < 0,01$), die zwischen Plötze und Güster nicht.

Die größten genetischen Distanzen wiesen die Plötzenpopulationen aus dem Altarm 6 und aus dem Stöbber unterhalb der Dammühle auf.

Aus den stichprobenunabhängigen genetischen Distanzen wurde mittels Clusteranalyse ein UPGMA-Dendrogramm erstellt (Abb. 30).

Auf dem genetischen Distanzniveau von 0,01 ergab die hierarchische Clusteranalyse 6 Gruppen. Insgesamt betrachtet, erlaubt das Dendrogramm keine Differenzierung der Einzugsgebiete.

Die mittleren genetischen Distanzen zwischen den Einzugsgebieten sind geringer als die zwischen einzelnen Populationen innerhalb eines Einzugsgebietes. Spreewald und Rummelsburger See, die beiden am weitesten auseinanderliegenden Probenahmestellen der Spree, bilden eine Gruppe, die wiederum mit 12 Altarmen der Krumpen Spree zusammen clustert.

Sieben weitere Altarme bilden zusammen mit dem Stöbber oberhalb der Pritzhagener Mühle (Oder-Einzugsgebiet), der Müggelspree und dem Kleinen Vätersee eine Gruppe. Diese clustert mit einer vierten Gruppe zusammen, die aus den beiden verbliebenen Spreebeständen, der Oderprobe bei Schwedt und 2 Seen der Schorfheide gebildet wird.

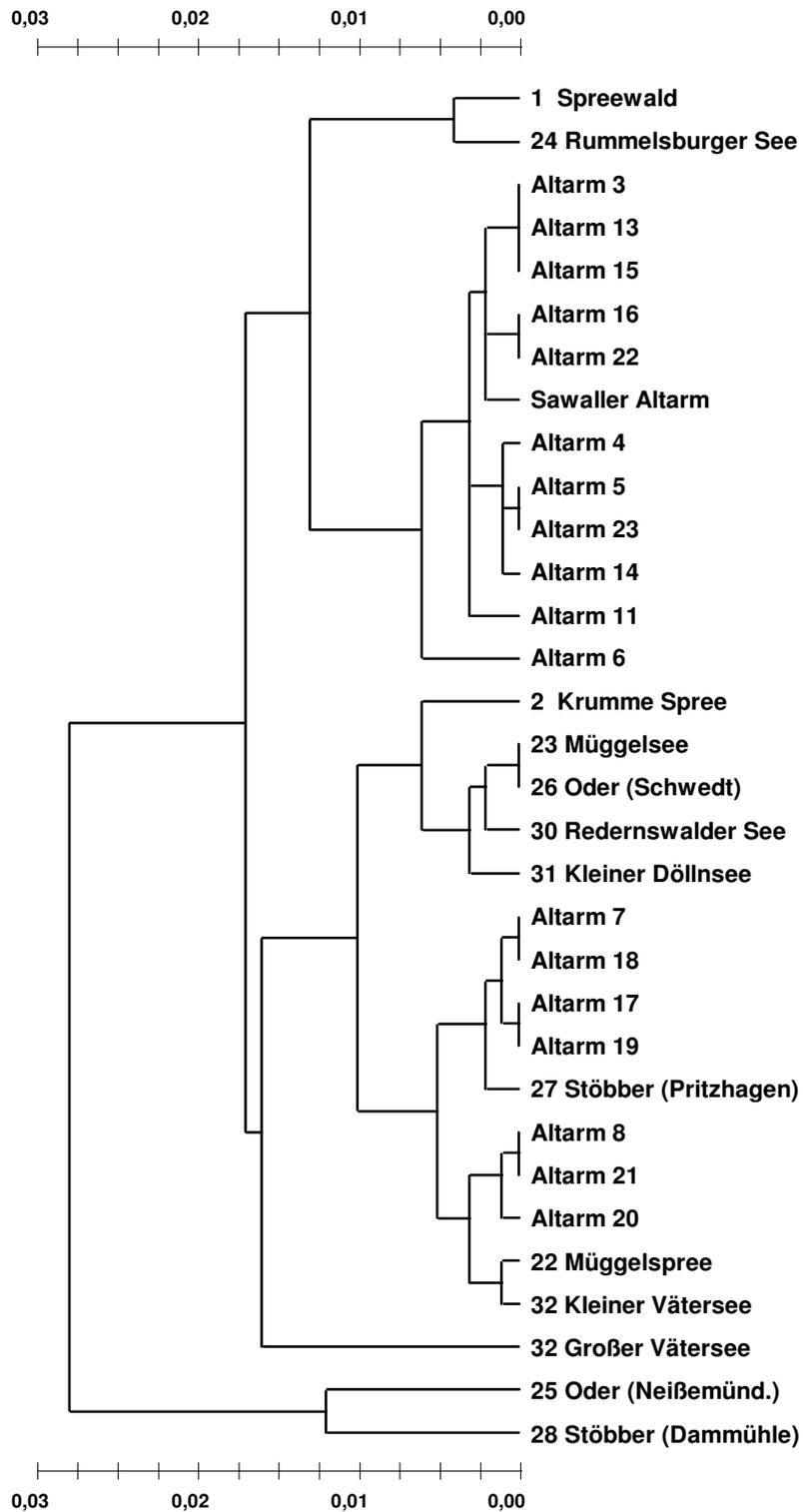


Abb. 30 UPGMA-Dendrogramm basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978b) zwischen den Plötzenbeständen (cophenetische Korrelation: $R^2= 0,725$).

Fig. 30 UPGMA-dendrogram based on genetic distances according to NEI (1978b) between roach populations (cophenetic correlation $R^2 = 0.725$).

Der große Vätersee steht etwas distanzierter zu diesem Hauptcluster. Eine Außengruppe zu den bisher genannten Beständen wird durch 2 Proben aus dem Einzugsgebiet der Oder gebildet, dem Stöbber unterhalb der Dammühle und der Oder an der Einmündung der Neiße. Die fehlende Differenzierung der Einzugsgebiete gründet sich darauf, daß 50% der Oderpopulationen und 75% der Landseen-Bestände innerhalb der genetischen Distanzen der Spreepopulationen liegen.

Wie bei den zuvor genannten Fischarten erfolgte die Verifizierung des Dendrogramms mit Hilfe der Bootstrap-Analyse mit 1.000 Replikationen. Das so gewonnene Dendrogramm bei 1.000 Wiederholungen ist in Abb. 31 wiedergegeben.

Im Ergebnis dieses Testes konnten die o.g. Befunde weitgehend bestätigt werden. Nicht gerechtfertigt erscheint die separate Stellung des Großen Vätersees gegenüber den übrigen Beständen dieser Gruppe, da diese nur in 58% der Wiederholungen auftrat. Dagegen ist eine Zweiteilung der Bestände aus den verschiedenen Altarmen in 74% aller Simulationen aufgetreten. Sie erscheint deshalb gesichert, allerdings bereitet die biologische Interpretation dieser Trennung Schwierigkeiten. Im Bereich der Krümmen Spree gibt es ein Wehr bei Kossenblatt, welches diesen Flußabschnitt in zwei Bereiche untergliedert. Dieses Wehr ist keine permanente Migrationsbarriere, da es im Winter, bei höheren Wasserständen geöffnet wird. Ungeachtet dessen würde an dieser Stelle eine Differenzierung der oberhalb und unterhalb gelegenen Altarme plausibel erscheinen, da das Wehr in der Regel zur Zeit der Laichwanderungen im Frühjahr bereits geschlossen ist. Im Gegensatz dazu folgt die Clusterung der Altarme nicht diesen gewässermorphologischen Gegebenheiten. Beide Hauptgruppen beinhalten ober- und unterhalb des Wehres Kossenblatt gelegene Altarme.

Die totale Länge der Altarme des Clusters 1 (oben, N= 12) ist größer ($x = 968,7$ m, $s = 799,5$ m, Spannweite 330-2.950 m) als im Cluster 2 (N= 7, $x = 447,1$ m, $s = 297,1$ m, Spannweite 150-1.040 m), allerdings ist dieser Unterschied nicht signifikant. Damit lassen sich aus den zoogeographischen Verhältnissen keine Erklärungsmodelle für die genetischen Distanzen der untersuchten Bestände ableiten, was auch bei der Plötze für einen hohen Homoplasiegehalt der Daten spricht. Die o.g. Außengruppe, bestehend aus 2 Populationen des Oder-Einzugsgebietes wurde in 89% der Wiederholungen gebildet. Mit der gleichen Häufigkeit clusterten die anderen beiden Bestände aus Oder und Stöbber sowie die der Landseen zwischen die Spreepollen.

Aus fischökologischer Sicht erscheint es bedeutsam, daß die durch die kanalisierte Oberspree getrennten Plötzenpopulationen aus dem Rummelsburger See und dem Müggelsee auf unterschiedlichen Hauptclustern liegen. Die Isolation der Bestände durch diesen wenige Kilometer langen Kanalabschnitt entspricht etwa der von zwei 155 km auseinanderliegenden Populationen in der Oder. Sie ist nur wenig geringer als die der durch Wehre getrennten Plötzenbestände aus dem Stöbber.

Wie zuvor bei den Güsterbeständen, läßt sich bei den Plötzenbeständen anhand der untersuchten genetischen Marker keine Differenzierung der Einzugsgebiete nachweisen.

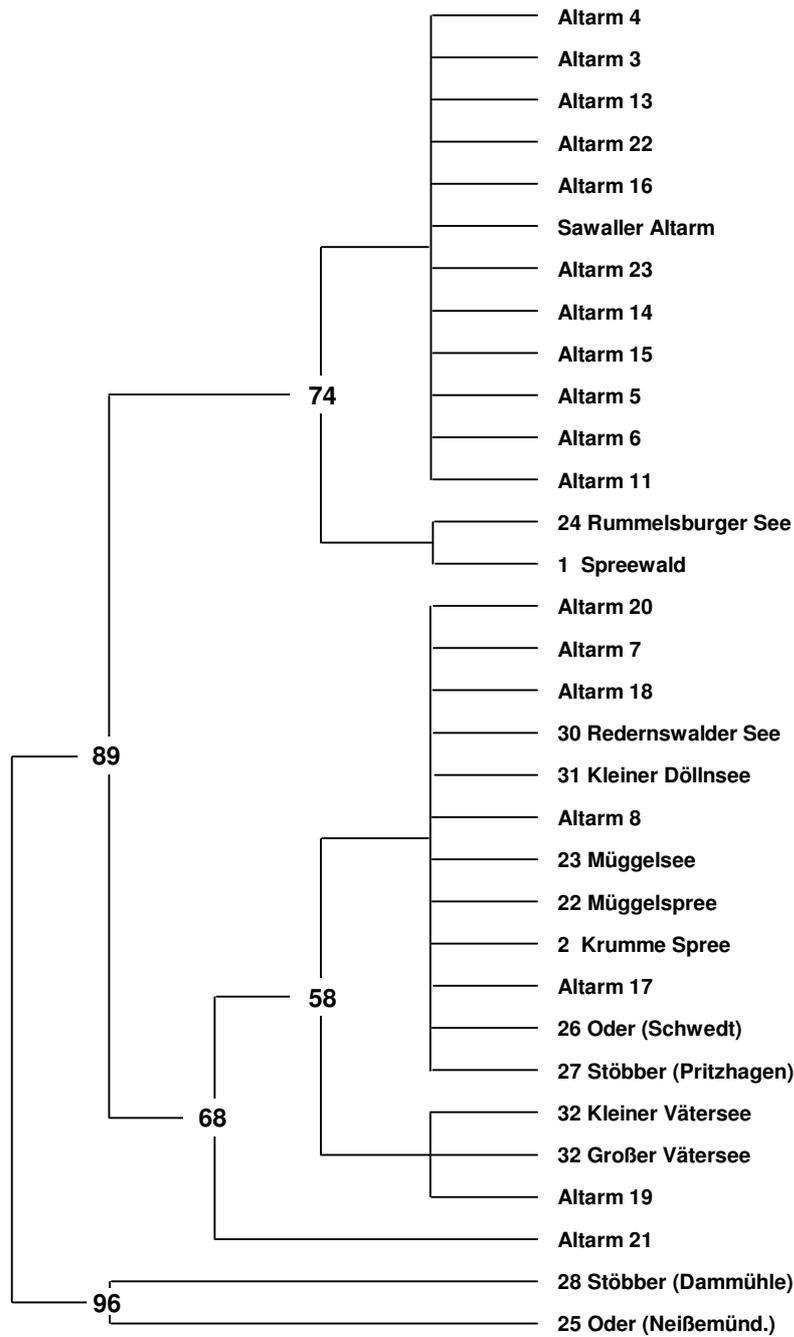


Abb. 31 UPGMA-"Most-Consensus-Tree" der genetischen Distanzen (NEI 1978b) zwischen den untersuchten Plötzenbeständen Die Zahlen geben die prozentuale Häufigkeit der Verzweigungen bei 1.000 Wiederholungen an (Werte % wurden nicht aufgeführt).

Fig. 31 UPGMA-most-consensus-tree of unbiased genetic distances between roach populations. Bootstrap frequencies were computed over 1000 replications (values considered).

Diversität der Bestände

Wie für die bereits besprochenen Arten Blei und Güster, wurden auch für die Plötzen die F-Statistik nach NEI (1977) (Anhang Tab. 29) und die hierarchische F-Statistik nach WRIGHT (1978) für alle variablen Loci berechnet.

Bei den Plötzen wurde mittels der einfachen F-Statistik ein signifikanter Homozygoten-Überschuß ($F_{IS} = 1,0$) am Locus LDH-A* in der Population aus dem Großen Vätersee detektiert. Dies resultiert daraus, daß das in diesem Bestand exklusiv vorhandene Allel "b" nur homozygot bei einem Individuum nachgewiesen wurde. Das Fehlen heterozygoter Individuen für LDH-A* scheint zufällig zu sein und ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf die Seltenheit des Allels zurückzuführen. Für die Auswertung ist der Genort LDH-A* belanglos, da das vereinbarte Polymorphie-Kriterium (95%) nicht erreicht wurde.

Die übrigen Inzuchtkoeffizienten der Loci sowie im Mittel über alle Loci waren nicht erhöht (vgl. Tab. 29 im Anhang). Sie bestätigen die weitgehende Übereinstimmung der beobachteten Allelfrequenzen mit den unter Hardy-Weinberg-Gleichgewichtsverhältnissen zu erwartenden.

Das zweite vorhandene Privatallel, LDH-C*b in der Probe aus dem Stöbber oberhalb der Pritzhagener Mühle, war ebenfalls zu selten, um als genetischer Marker dienen zu können. Analog zum o.g. Allel LDH-A*b war seine Frequenz mit 3% zu gering, um den Genort als polymorph zu betrachten.

Im Ergebnis der hierarchischen F-Statistik war festzustellen, daß nur 15% der genetischen Variabilität auf Unterschiede zwischen den Populationen zurückzuführen sind, 3,9% auf Unterschiede zwischen den verschiedenen Gewässerabschnitten und 2,1% zwischen Einzugsgebieten (Tab. 10).

Tab. 10 Ergebnisse der hierarchischen F-Statistik (WRIGHT 1978) der Plötzenbestände.

Tab. 10 Results of hierarchical F-statistics according to WRIGHT (1978) of roach.

Vergleich		Varianzanteil	F-Werte F_{XY}
X	Y		
Population	Flußsystem	0,2324	0,116
Population	Einzugsgebiet	0,2701	0,132
Population	Total	0,3128	0,150
Flußsystem	Einzugsgebiet	0,0377	0,018
Flußsystem	Total	0,0805	0,039
Einzugsgebiet	Total	0,0428	0,021

Dieses Ergebnis ist mit den Befunden für Blei und Güster konform, die eine ähnlich geringe Variabilität (11,2% bzw. 13,2%) zwischen den Populationen und hohe (88,8% bzw. 86,8%) innerhalb derselben aufwiesen. Bei den Plötzen betrug der Anteil der beobachteten genetischen Variabilität innerhalb der einzelnen Bestände 85%.

Tab. 11 F-Statistik und Genfluß zwischen den einzelnen Plötzenbeständen innerhalb der Flußeinzugsgebiete und im gesamten Untersuchungsgebiet.

Tab. 11 F-statistics and geneflow between roach populations within river systems and in the whole investigation area.

Einzugsgebiet	F_{ST}	N_em
Spree	0,156	1,3
Oder	0,120	1,8
gesamtes Untersuchungsgebiet	0,172	1,2

Aus den F_{ST} -Werten wurde die durchschnittliche Anzahl der effektiven Migranten je Generation ($N_e m$) errechnet. Bei der Plötze beträgt das zugrunde liegende Generationsintervall 2-3 Jahre. Die Männchen werden in der Regel schon nach 2 Jahren geschlechtsreif, die Weibchen nach 3.

Um die Fragmentierung zwischen den Beständen aufzuzeigen, wurden für das gesamte Untersuchungsgebiet die $N_e m$ -Werte zwischen benachbarten Populationen berechnet. Der Grad des auf diese Art geschätzten effektiven Individuenaustausches ist in Abb. 32 dargestellt. Die $N_e m$ -Werte liegen zwischen 1,0 und 6,9. Panmiktische Verhältnisse herrschten zwischen Rummelsburger See und Müggelsee, diesem und der Müggelspree sowie zwischen den Altarmen der Krummen Spree. Die hohe Zahl effektiver Migranten zwischen den verschiedenen Altarmen unterstreicht die Schlußfolgerung, daß die im UPGMA-Dendrogramm (Abb. 30) enthaltene Differenzierung der Spree-Bestände eine Zufallsverteilung widerspiegelt, die faunistisch nicht zu erklären, sondern auf Homoplasie zurückzuführen ist. Die theoretische effektive Austauschrate zwischen den isolierten Seen erscheint mit 2,8 Individuen je Generation sehr hoch. Sie unterstreicht die hohe Variabilität der Plötzen innerhalb der Populationen.

Der Bestand aus dem Spreewald ist beinahe vollständig von den Beständen der Krummen Spree getrennt. Eine relativ hohe Isolation besteht auch zwischen der Krummen Spree und der Müggelspree sowie den beiden Proben im Stöbber. Diesen Probenahmestellen ist gemeinsam, daß zwischen ihnen mehrere für Fische nicht überwindbare Wehre existieren.

Der $N_e m$ -Wert zwischen der Spreewald-Probe und den stromab gelegenen Beständen liegt genau an der oberen Grenze des Signifikanz-Kriteriums für unabhängig voneinander evolvierende Bestände nach HARTL & CLARK (1989) bzw. SLATKIN & BARTON (1989). Da die Datenbasis auf eine einmalige Untersuchung mit einem relativ geringen Stichprobenumfang zurückzuführen ist, wurde die konservativere Signifikanzgrenze $N_e m$ VARVIO et al. (1986) gewählt. Demnach wurden die untersuchten Plötzen-Bestände nicht als unabhängig voneinander evolvierende Populationen betrachtet.

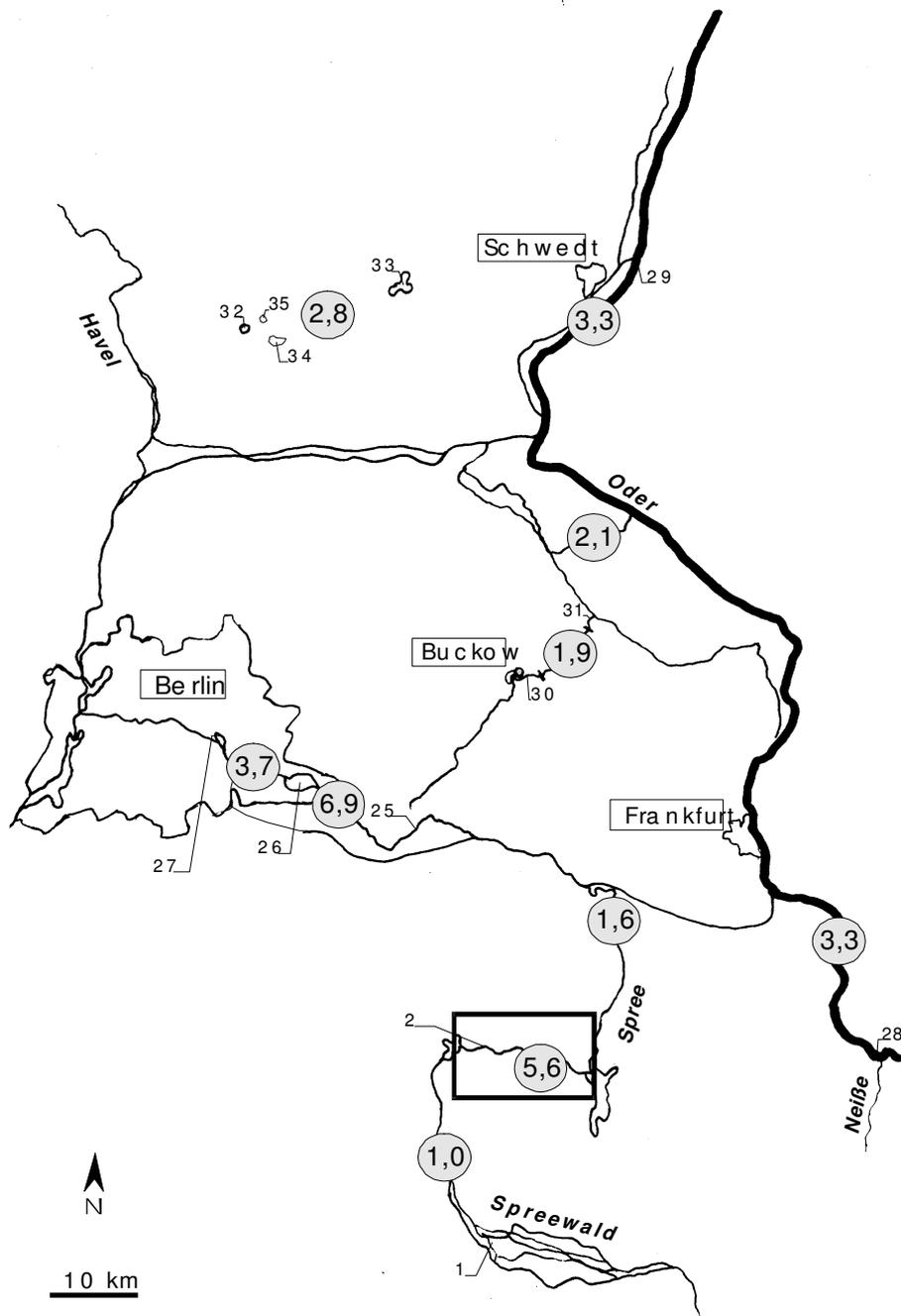


Abb. 32 Berechnete Zahl effektiver Migranten zwischen den einzelnen Plätzenpopulationen.
 Fig. 32 Calculated number of effective migrants between roach populations.

5.5 Die genetische Variabilität der Rotfederbestände

5.5.1 Populationsgenetisches Inventar

Für die populationsgenetische Analyse der Rotfeder wurden 326 Individuen aus 13 Beständen isozym-elektrophoretisch untersucht. Die Anzahl der Fische je Probenahmestelle betrug zwischen 10 Tieren im Altarm 6 und 50 Tieren im Redernswalder See und im Kleinen Döllnsee. In 7 von 13 Stichproben lag die Individuenzahl unter 20 (Tab. 12). Im Einzugsgebiet der Oder wurden keine bzw. nur sehr vereinzelt Rotfedern gefangen (weniger als 3 Tiere pro Station) und diese Probenahmestellen deshalb nicht weiter berücksichtigt.

Alle ermittelten Allelfrequenzen sind im Anhang Tab. 22 zusammengestellt. Von den routinemäßig untersuchten 25 Genloci waren 9 variabel und 8 polymorph. Damit hatte die Rotfeder von den vier untersuchten Cyprinidenarten die geringste Anzahl polymorpher Loci (Blei 11, Plötze 10, Güster 9) sowie variabler Genorte (Plötze 13, Blei 11, Güster 10).

Die Überprüfung der variablen Genloci auf Übereinstimmung mit den unter Hardy-Weinberg-Gleichgewichtsverhältnissen zu erwartenden Genotypenfrequenzen ergab insgesamt 7 signifikante ($p < 0,05$) Abweichungen bei 117 (9 Loci * 13 Bestände) paarweisen r Umfang der Abweichungen entspricht den bei den anderen 3 Cyprinidenarten beobachteten Werten, zwischen 4,3% bei der Güster und 7,4% beim Blei. Nach der Verifizierung dieser Fälle mit dem erwiesen sich alle 7 Abweichungen als zufällig und nicht signifikant. Aus diesem Grund wurden sämtliche Rotfeder-Bestände für die weitere Auswertung als Subpopulationen betrachtet.

Der durchgeführte Test auf Homogenität der Allelfrequenzen bestätigte statistisch signifikante ($p < 0,01$) Unterschiede zwischen den einzelnen Rotfeder-Beständen, was die weitere Betrachtung derselben als Subpopulationen ebenfalls rechtfertigte.

Die Verteilung der an den polymorphen Loci festgestellten Allele im Untersuchungsgebiet ist in den Abb. 33 und 34 wiedergegeben. Die Bestände des Redernswalder Sees und des Kleinen Döllnsees verfügten über jeweils ein Privatallel. Bei den Rotfedern des Redernswalder Sees war ein relativ häufiges (Allelfrequenz= 32%), langsames c-Allel an EST-2* präsent, bei denen des Kleinen Döllnsees ein seltenes (4%), langsames b-Allel an LDH-B*. Die Allele GPI-B,2*b und sMDH-B*b wurden nur in je 2 Beständen nachgewiesen (Müggelsee und Redernswalder See bzw. Müggelsee und Kleiner Döllnsee; vgl. Tab. 22 im Anhang). Sie fehlten in den Altarmen der Krummen Spree, zusammen mit sMDH-A*b und PGM*b, die ebenfalls nicht in diesem Teil des Untersuchungsgebietes detektiert wurden.

Den größten Polymorphiegrad wiesen die Loci EST-2*, G3PDH-2* und PGDH* auf. An diesen Genorten besaßen die Rotfedern jeweils 3 Allele. Die festgestellte mittlere Allelzahl je Locus betrug 1,24. Sie war geringer als bei Blei (1,28), Plötze (1,28) und Güster (1,25).

Auf Grund seiner Häufigkeit von 32% könnte das nur in der Rotfederpopulation aus dem Redernswalder See nachgewiesene Allel EST-2*c als genetischer Marker fungieren. Diese Bedeutung wird allerdings durch die vollständige Isolation des Sees gemindert. Ein Vermischen der Rotfedern mit anderen Beständen wäre nur über Besatzmaßnahmen möglich.

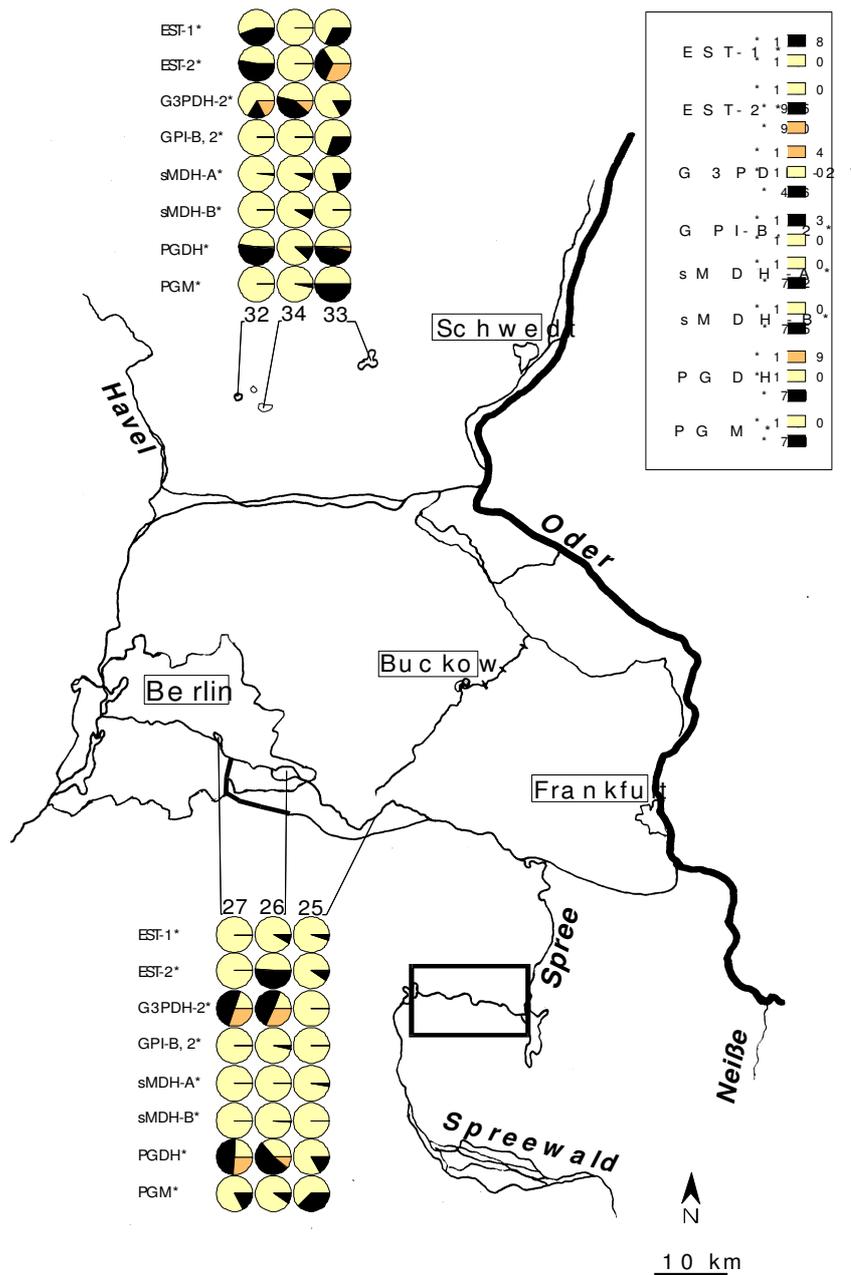


Abb. 33 Allelgradienten der polymorphen Loci der Rotfeder im Untersuchungsgebiet. Die Populationen sind durch ihre Nummern (Tab. 12) gekennzeichnet und in den Blöcken senkrecht angeordnet, die Allele waagrecht. Jeder einzelne Kreis steht für die Summe der Allelfrequenzen = 1,000 (100%). Die Allele wurden mit ihrer relativen Mobilität bezeichnet.

Fig. 33 Allele gradients within the study area of polymorphic loci in rudd. Populations are numbered (Tab. 12) and arranged vertically; alleles are named by their relative mobility and arranged horizontally. Each circle represents 100% (1.000) allelic frequency.

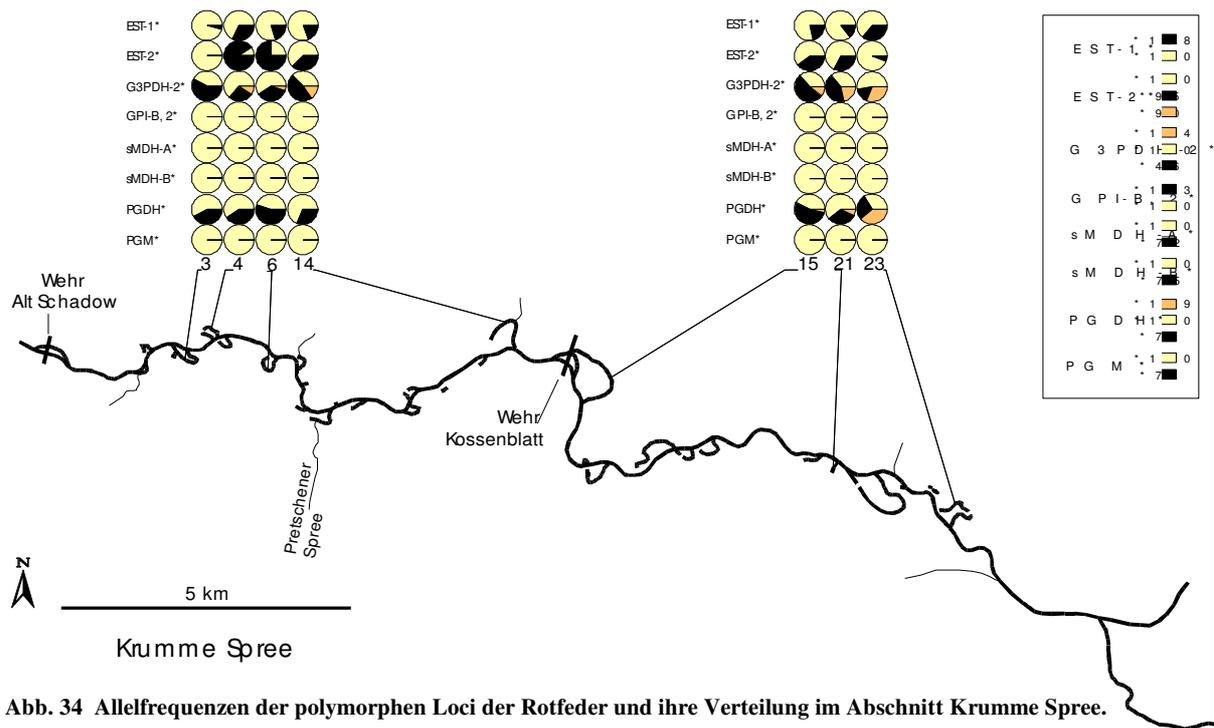


Abb. 34 Allelfrequenzen der polymorphen Loci der Rotfeder und ihre Verteilung im Abschnitt Krumme Spree.
 Fig. 34 Allele gradients of polymorphic loci in rudd within the river stretch "Krumme Spree".

Wie bereits bei Blei, Güster und Plötze, wurden auch bei den untersuchten Rotfederbeständen ausschließlich Fixierungen des häufigsten Allels festgestellt (vgl. Tab. 22 im Anhang). Analog zu den genannten Arten existierten deshalb auch für die Rotfeder keine einzugsgebietspezifischen Markerallele. Abgesehen von den o.g. Genloci, LDH-B*, GPI-B,2* und sMDH-B*, die jeweils in einem oder zwei Beständen variabel und ansonsten fixiert waren, wurden an folgenden Genloci Fixierungen des häufigsten Allels "a" beobachtet (vgl. Tab. 22 im Anhang): EST-1* in den Beständen Rummelsburger See und Kleiner Döllnsee, EST-2* Altarm 3, Rummelsburger See und Kleiner Döllnsee, G3PDH-2* Müggelspree, sMDH-A* in 9 Populationen (69,2%) und PGM* in 8 Populationen (61,5%).

Tab. 12 Genetische Variabilität der untersuchten Populationen von *Scardinius erythrophthalmus*. Die erwartete Heterozygotie wurde nach NEI (1978b) geschätzt ("unbiased estimate"), N= Individuenzahl.

Tab. 12 Genetic variability in *Scardinius erythrophthalmus* populations investigated. Expected heterozygosity is an unbiased estimate (NEI 1978b), N= number of specimen.

Population		N	Anteil polymorpher Loci [%]		mittlere Heterozygotie	
Nr.	Name		95% Kriterium	99% Kriterium	beobachtet	erwartet
3	Altarm 3	13	8,0	12,0	0,052	0,044
4	Altarm 4	11	16,0	16,0	0,080	0,067
6	Altarm 6	10	16,0	16,0	0,088	0,072
14	Altarm 14	16	16,0	16,0	0,093	0,075
15	Altarm 15	14	16,0	16,0	0,094	0,079
21	Altarm 21	14	16,0	16,0	0,086	0,077
23	Altarm 23	18	16,0	16,0	0,084	0,075
25	Müggelspree	21	12,0	20,0	0,050	0,043
26	Müggelsee	32	20,0	28,0	0,096	0,085
27	Rummelsburger See	35	12,0	12,0	0,067	0,062
32	Großer Vätersee	42	16,0	20,0	0,104	0,082
33	Redernswalder See	50	28,0	28,0	0,121	0,128
34	Kleiner Döllnsee	50	16,0	24,0	0,047	0,049

Wie zuvor bei Blei, Güster und Plötze, schwankte der Anteil polymorpher Genloci (P_{95}) erheblich zwischen den einzelnen Beständen. Der Mittelwert (\bar{x}) betrug 16,0% ($s= 4,44\%$) mit einer Spannweite von 8% im Altarm 3 bis 28% im Redernswalder See. Damit wiesen die Rotfederpopulationen die geringsten mittleren P_{95} -Werte der vier untersuchten Cyprinidenarten auf. Die Differenzen waren allerdings nicht signifikant.

Die beobachtete mittlere Heterozygotie (H_{obs}) der untersuchten Rotfederbestände betrug $\bar{x}= 0,082$ ($s= 0,021$) mit einer Spannweite von 0,047 im Kleinen Döllnsee bis 0,121 im Redernswalder See. Der Mittelwert für H_{obs} der Rotfederbestände waren höher als bei den Plötzen und niedriger als bei Blei und Güster. Dieser Unterschied war ebenfalls nicht signifikant.

Da Proben aus dem Oder-Einzugsgebiet fehlten, konnten nur für das Spreegebiet und die Landseen separate Mittelwerte berechnet werden. Sie betragen für die Spree (N= 10) $H_{\text{obs}} = 0,079$ ($s = 0,017$), $P_{95} = 14,80\%$ ($s = 3,29\%$) und für die Landseen (N= 3) $H_{\text{obs}} = 0,091$ ($s = 0,039$), $P_{95} = 20,0\%$ ($s = 6,93\%$). Die Differenzen zwischen beiden Einzugsgebieten waren nicht signifikant, was insbesondere auf die geringe beobachtete mittlere Heterozygotie der Rotfedern aus dem Kleinen Döllnsee zurückzuführen ist.

5.5.2 Genetische Differenzierung der Bestände

Genetische Distanzen

Analog zu den bereits charakterisierten Fischarten, wurden aus den Allelfrequenzen die genetische Standarddistanz (NEI 1972) und die stichprobenunabhängige genetische Distanz (NEI 1978b) zwischen allen untersuchten Beständen berechnet. Tabelle 26 im Anhang beinhaltet die ermittelten Distanzmatrizen.

Die genetische Standarddistanz zwischen den untersuchten Rotfederpopulationen betrug im Mittel 0,021 ($s = 0,013$) mit einer Spannweite von 0,001 bis 0,052, die stichprobenunabhängige genetische Distanz 0,019 ($s = 0,013$) mit einer Spannweite von 0,000 bis 0,050. Beide Distanzmaße waren deutlich höher als bei den anderen Arten aus dem gleichen Untersuchungsgebiet. Die festgestellten Differenzen zwischen den Rotfedern und den anderen Arten waren hochsignifikant ($p < 0,01$, einfaktorische ANOVA und paarweise t-Tests). Das bedeutet, daß die genetischen Unterschiede und demzufolge die genetischen Distanzen zwischen den Rotfederbeständen von den vier untersuchten Arten am höchsten waren.

Die größten genetischen Distanzen wurden zwischen den Rotfederpopulationen aus dem Altarm 4 und dem Rummelsburger See ermittelt (Anhang Tab. 26).

Aus den genetischen Distanzen nach NEI (1978b) wurde ein UPGMA-Dendrogramm berechnet. Im Ergebnis der hierarchischen Clusteranalyse bilden die Rotfederbestände 3 separate Gruppen (Abb. 35). Das Distanzniveau, auf dem diese zusammengefaßt wurden, ist deutlich höher als bei Blei, Güster und Plötze. Die ersten beiden Gruppen bilden bei einem mittleren Abstand von 0,02 einen gemeinsamen Cluster. Die aus Müggelspree und Redernswalder See gebildete Außen-Gruppe hat eine mittlere Distanz von 0,03. Die Gruppierung unterliegt insgesamt keiner erkennbaren zoogeographischen Ordnung, was durch einen hohen Homoplasiegehalt des Datensatzes begründet wird. Jede Gruppe beinhaltet einen Landseen-Bestand und mindestens einen aus dem Spree-Einzugsgebiet. Unabhängig von den Populationen aus den isolierten Seen, ist auch in der Anordnung der Proben aus der Spree keine Ordnung erkennbar, die mit der longitudinalen Gewässerstruktur korrelieren könnte.

Wie bereits bei den Plötzen liegen Rummelsburger See und Müggelsee auf verschiedenen Hauptclustern, was auf eine Isolationswirkung der diese Gewässer verbindenden, kanalisierten Ober-spree hinweist.

Eine Charakterisierung genetischer Marker für bestimmte Einzugsgebiete oder Gewässer ist anhand der erhobenen Daten nicht möglich.

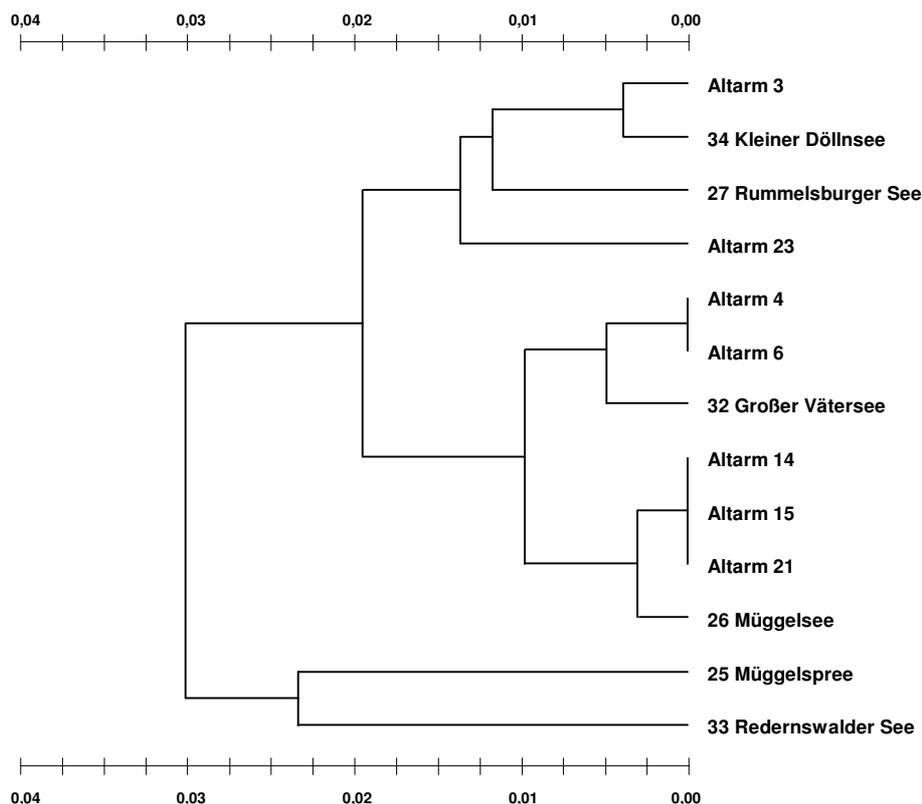


Abb. 35 UPGMA-Dendrogramm basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978b) zwischen den Rotfederbeständen (cophenetische Korrelation: $R^2= 0,736$).

Fig. 35 UPGMA-dendrogram based on genetic distances according to NEI (1978b) between rudd populations (cophenetic correlation $R^2 = 0.736$).

Die Verifizierung des abgebildeten UPGMA-Dendrogramms mittels einer Bootstrap-Analyse mit 1.000 Wiederholungen (Abb. 36) ergab eine sehr deutliche Separierung einzelner Proben. Einerseits wurden die Außenstellungen von Müggelspree und Redernswalder See bestätigt, andererseits wurden auch die Altarme 3 und 23, der Rummelsburger See und der Kleine Döllnsee in 92% aller Simulationen von den übrigen Proben getrennt.

Diese hohe Reproduzierbarkeit der Trennung zwischen den Rotfederbeständen im Rummelsburger See und im Müggelsee bestätigt die bereits oben erwähnte migrationshemmende Wirkung der Wasserstraße.

Die beiden Altarme sind die am weitesten auseinander liegenden Probenahmestellen der Rotfeder im Bereich der Krümmen Spree. Sie markieren die stromauf (Altarm 3) und stromab liegende Begrenzung dieses Spreeabschnitts. Es ist nicht auszuschließen, daß die Sonderstellungen auf den Einfluß des jeweils ober-, bzw. unterhalb liegenden Flußsees (Neuendorfer See und Schwielochsee) zurückzuführen sind, die den Bereich der Krümmen Spree begrenzen. Nimmt man den Einfluß der beiden Seen als gegeben an, so wurden mit diesen beiden Probenahmestellen, dem Kleinen Döllnsee, der Müggelspree und dem Redernswalder See, 5 besonders strukturreiche (bezüglich sub- bzw. emerser Makrophyten) Probenahmestellen separiert.

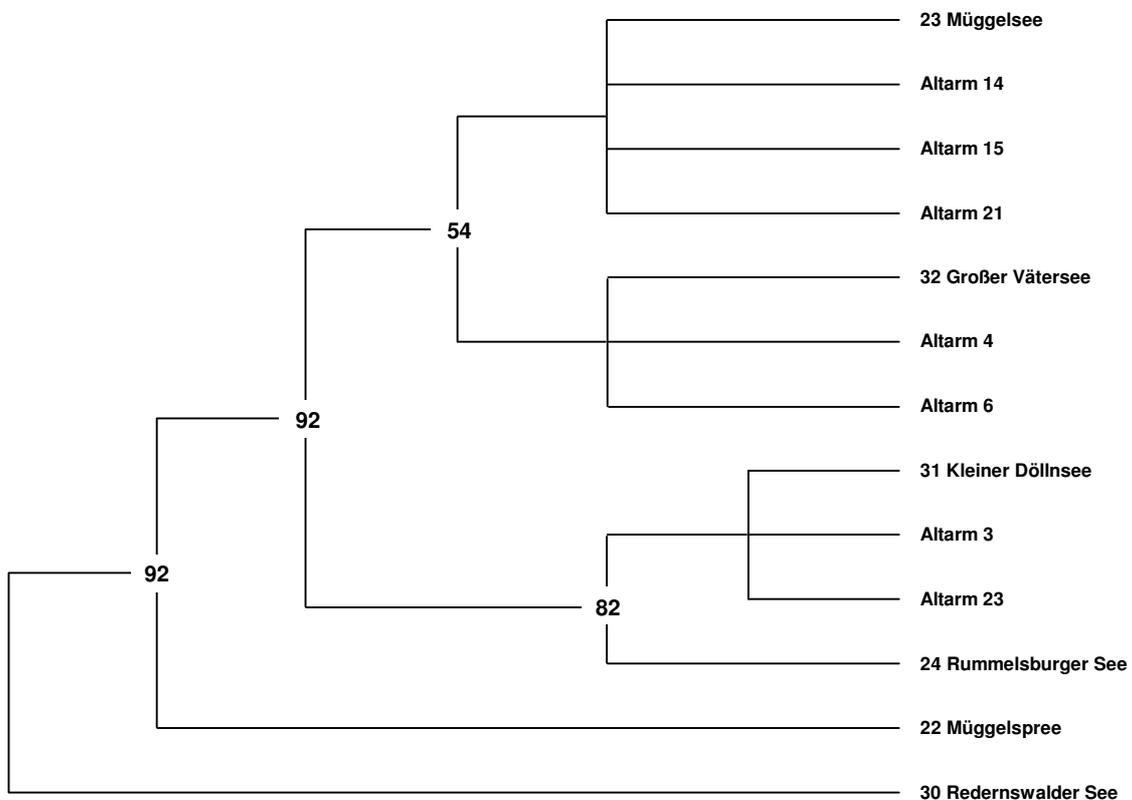


Abb. 36 UPGMA-"Most-Consensus-Tree" der stichprobenunabhängigen genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Rotfederbeständen. Die Zahlen an den Verzweigungen geben die prozentuale Häufigkeit ihres Auftretens bei 1.000 Bootstrap-Wiederholungen an (Bootstrap-Werte führt).

Fig. 36 UPGMA-most-consensus-tree of unbiased genetic distances between rudd populations. Bootstrap frequencies were computed over 1000 replications (values considered).

Insgesamt deutet die Bootstrap-Analyse darauf hin, daß die Gruppierung der Populationen - abgesehen vom Homoplasiegehalt - vorwiegend auf Habitatstrukturen zurückzuführen ist und nicht auf zoogeographische Entfernungen. Dieser Hinweis wird im folgenden Kapitel ausführlicher diskutiert. Wie auch bei Güster und Plötze sowie mit Einschränkungen beim Blei, erlauben die Dendrogramme keine Differenzierung des Spree-Einzugsgebietes von den Landseen.

Diversität der Bestände

Analog zu den anderen drei Arten erfolgte für alle polymorphen Loci die Gendiversitäts-Analyse der untersuchten Rotfederbestände mit Hilfe der F-Statistik nach NEI (1977) und der hierarchische F-Statistik nach WRIGHT (1978). Die Ergebnisse der nicht-hierarchischen F-Statistik sind im Anhang Tab. 30, zusammengefaßt. Wie bereits bei Blei, Güster und z. T. Plötze, wurde

auch bei den Rotfedern durch die errechneten Inzuchtkoeffizienten (F_{IS} und F_{IT}) die gute Übereinstimmung der beobachteten Allelfrequenzen mit den unter Hardy-Weinberg-Gleichgewichtsverhältnissen zu erwartenden bestätigt. Die berechneten F_{ST} -Werte dienen der Kalkulation der effektiven Migranten zwischen den verschiedenen Rotfeder-Populationen (vgl. Abb. 37).

Das Privatallel LDH-B*b der Rotfederpopulation aus dem Kleinen Döllnsee blieb als genetischer Marker unberücksichtigt, da es lediglich eine Frequenz von 4% hatte und der Locus LDH-B* damit nicht das P_{95} -Polymorphie-Kriterium erfüllte. Das zweite, bei den Rotfedern des Redernswalder Sees nachgewiesene Privatallel EST-2*c war mit einer Frequenz von 32% relativ häufig. Es könnte deshalb als genetischer Marker dienen und wäre besonders dann von Bedeutung, wenn Rotfedern aus dem Redernswalder See als Besatzmaterial in andere Gewässer gelangen würden.

Im Ergebnis der hierarchischen F-Statistik wurde deutlich, daß die Unterschiede zwischen den Populationen ähnlich gering sind wie bei den anderen untersuchten Cyprinidenarten. Nur 18,2% der genetischen Variabilität beruht auf Unterschieden zwischen den Populationen (Tab. 13). Dieser Wert ist der höchste innerhalb der 4 untersuchten Arten (Blei 11,2%, Güster 13,2% und Plötze 15,0%). Der Großteil der beobachteten genetischen Variabilität, rund 82%, ist innerhalb der Populationen begründet. Dieser hohe Anteil genetischer Variabilität innerhalb der Populationen war für alle vier untersuchten Cyprinidenarten charakteristisch.

Tab. 13 Ergebnisse der hierarchischen F-Statistik (WRIGHT 1978) der Rotfederbestände.

Tab. 13 Results of hierarchical F-statistics according to WRIGHT (1978) of rudd.

Vergleich		Varianzanteil	F-Werte F_{XY}
X	Y		
Population	Flußsystem	0,3184	0,175
Population	Einzugsgebiet	0,4708	0,207
Population	Total	0,3999	0,182
Flußsystem	Einzugsgebiet	0,0895	0,039
Flußsystem	Total	0,0186	0,008
Einzugsgebiet	Total	0,0709	0,032

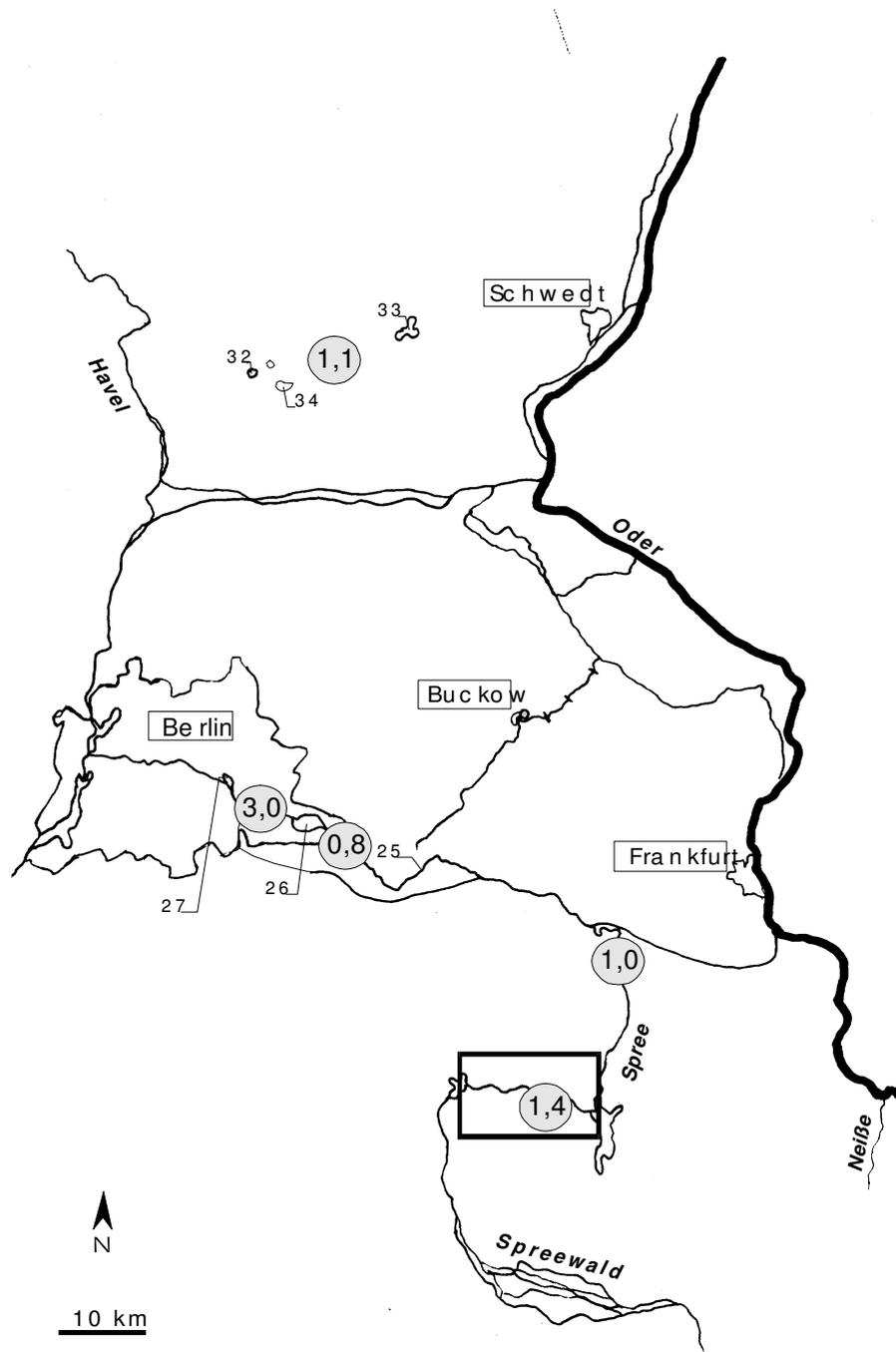


Abb. 37 Berechnete Zahl effektiver Migranten zwischen den einzelnen Rottfederpopulationen.
 Fig. 37 Calculated number of effective migrants between rudd populations.

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Flußsystemen (0,8%) bzw. Einzugsgebieten (3,2%) sind an der unteren Grenze der im Rahmen dieser Untersuchung beobachteten Werte und als Quelle genetischer Variabilität zu vernachlässigen.

Wie bereits bei den übrigen Fischarten, wurden zur Abschätzung der Fragmentierung der Subpopulationen die effektiven Migranten aus den F_{ST} -Werten der F-Statistik geschätzt. Das Generationsintervall der Rotfeder beträgt, wie bei der Güster, in der Regel 3-4 Jahre. Gewöhnlich werden die Männchen im 3. Jahr geschlechtsreif, die Weibchen im vierten.

Tab. 14 F-Statistik und Genfluß zwischen den einzelnen Rotfederbeständen innerhalb der Flußeinzugsgebiete und im gesamten Untersuchungsgebiet.

Tab. 14 F-statistics and geneflow between rudd populations within river systems and in the whole investigation area.

Einzugsgebiet	F_{ST}	$N_e m$
Spree	0,192	1,1
gesamtes Untersuchungsgebiet	0,202	1,0

Tab. 14 zeigt die F_{ST} -Werte für die untersuchten Einzugsgebiete und die daraus kalkulierten $N_e m$ -Werte. Die drei isolierten Landseen, Redernswalder-, Kleiner Dölln- und Großer Vätersee, befinden sich in der Kategorie "gesamtes Untersuchungsgebiet", Stichproben aus dem Odereinzugsgebiet fehlten.

Von allen vier untersuchten Arten wiesen die Rotfedern die geringsten $N_e m$ -Werte auf. Sie liegen im Grenzbereich zu unabhängig voneinander evolvierenden Populationen. Das unterstreicht die starke Isolation der einzelnen Bestände.

Zusätzlich wurden für das gesamte Untersuchungsgebiet die $N_e m$ -Werte benachbarter Populationen berechnet (Abb. 37). Sämtliche $N_e m$ -Werte benachbarter Populationen lagen im Bereich eingeschränkter genetischer Austauschraten ($N_e m < 4$), d.h. sie bildeten keine panmiktischen Einheiten. Der theoretische Genaustausch war zwischen den Rotfedern des Rummelsburger Sees und des Müggelsees am größten, zwischen letztgenanntem und der Müggelspree am geringsten. Legt man das Kriterium der genetischen Isolation von HARTL & CLARK (1989) bzw. SLATKIN & BARTON (1989) zugrunde ($N_e m < 1$), sind die Rotfedern aus dem Müggelsee und aus der Müggelspree signifikant getrennt und deshalb unabhängig voneinander evolvierende Bestände. Diese Annahme wird dadurch bestärkt, daß der theoretische Genaustausch zwischen den genannten Beständen geringer war, als zwischen den isolierten Seen der Schorfheide.

Nur wenig höher war $N_e m$ zwischen den verschiedenen Altarmen der Krumpen Spree. Beide Spree-Abschnitte, Krumpen und Müggelspree, waren ebenfalls beinahe vollständig voneinander isoliert ($N_e m = 1$).

6 Diskussion

6.1 Vor- und Nachteile der Isozym-Elektrophorese

Die Isozym-Elektrophorese ist eine indirekte Methode zum Nachweis der genetischen Variabilität, da nicht die Gensequenzen selbst, sondern ihre Expressionsprodukte, die Proteine, untersucht werden. Elektrophoretisch detektierbare Aminosäuresubstitutionen sind indirekte Reflexionen aktueller Basensubstitutionen im DNA-Strang. Für die Kodierung der 20 proteinogenen Aminosäuren stehen 64 Nukleotidbasen-Triplets zu Verfügung, wobei die dritte Base eines Codons die Synthese der Aminosäure weniger beeinflusst (Wobble-Mechanismus). Demzufolge führt nicht jede Basensubstitution zu einer Veränderung der Sekundärstruktur der Proteine. Hinzu kommt, daß sich nicht jede Aminosäuresubstitution auf die Nettoladung des Proteins auswirkt, da nur ein Viertel der 20 proteinogenen Aminosäuren eine elektrische Ladung besitzen (Lysin, Arginin, Histidin, Argininsäure und Glutaminsäure). Es wird davon ausgegangen, daß lediglich ein Drittel (UTTER et al. 1987) bis maximal 50% (SPERLICH 1988) der tatsächlich vorhandenen genetischen Variabilität mittels Isozym-Elektrophoresen nachgewiesen werden kann. Deshalb ist die Anwendung dieses Verfahrens für taxonomische und phylogenetische Fragestellungen heute umstritten. Hier sollte die DNA direkt analysiert werden, da aus den o.g. Gründen anderenfalls nur ein Bruchteil der möglichen genetischen Variabilität erkannt werden kann. Die darauf basierende Datenauswertung könnte infolge der relativ insensitiven Detektion genetischer Variabilität zu fehlerhaften Schlußfolgerungen führen.

Hingegen sind ökologische Fragestellungen oft einfacher anhand des Proteinpolymorphismus zu untersuchen, am Beispiel der Ausbildung von Ökotypen. Die Untersuchung dieser Phänotypen integriert die physiologische Wirkung vieler Gene, additive Genwirkungen und Interaktionen zwischen Genen, was auf der molekularen Ebene sehr komplex und schwer interpretierbar ist (HOFFMANN & PARSONS 1991). Darüber hinaus stehen mit unabhängigen Genloci und Allelen mehrere Eigenschaften und Merkmale zur Verfügung, während z.B. eine DNA-Sequenz in der Analyse effektiv einem Locus entspricht.

Nicht zu unterschätzen ist auch die Tatsache, daß gegenwärtig Isozym-Daten die umfangreichsten genetischen Datensammlungen für die genetische Variabilität von Organismen innerhalb und zwischen Arten und Taxa darstellen (PARK & MORAN 1994).

Insgesamt ist einzuschätzen, daß die Enzymelektrophorese eine etablierte, einfach zu handhabende, kosteneffektive Methode ist, die sich besonders für populationsgenetische Untersuchungen eignet. Wie die Ergebnisse zahlreicher Studien belegen (vgl. Tab. 15), liefert die Isozym-Elektrophorese bei Fischen eine relativ hohe genetische Variabilität und dementsprechend ausreichend genetische Marker. Deshalb sind Gelelektrophoresen für die Bearbeitung populationsgenetischer Fragestellungen bei Fischen prinzipiell gut geeignet.

Darüber hinaus ist das Verfahren sehr schnell, da bis zu 8 verschiedene Genloci (= unabhängige Eigenschaften) vieler Individuen gleichzeitig (in dieser Arbeit bis zu 45 Proben je Gel) dargestellt und analysiert werden können (PARK & MORAN 1994, WARD & GREWE 1994).

Der Einfluß von Rück- und Parallelmutationen auf die genetische Differenzierung ist geringer, da bei der Protein-Elektrophorese das gesamte, aus mehreren 1.000 Basen bestehende Gen dargestellt wird, während beim DNA-Sequenzvergleich in der Regel nur 400-600 Basen vorliegen.

Bei allen Fortschritten molekularbiologischer Arbeitstechniken in den letzten Jahren hat die Enzymelektrophorese durchaus ihre Berechtigung. Wie BISBY (1995, S. 69f.) zugespitzt formulierte, sind die DNA-Techniken nicht notwendigerweise besser, sondern genießen den Vorzug des Neuen. Als Begründung weist er u.a. darauf hin, daß Publikationen von Ergebnissen der Enzymelektrophorese diese Methode nicht im Titel führen, sondern problemorientiert sind. Im Gegensatz dazu sind die molekularbiologischen Veröffentlichungen methodenorientiert und zeigen dies dementsprechend im Titel an. Zum gleichen Sachverhalt stellte AVISE (1994) die Hypothese auf, daß bei umgekehrter

historischer Konstellation, d.h. seit 30 Jahren etablierte Molekularbiologie und Neueinführung der Enzymelektrophorese, sich heute alle auf die letztgenannte konzentrieren würden, da diese kosteneffizienter und technisch einfacher ist. Zudem reflektieren die mittels Enzymelektrophorese nachgewiesenen Allele und Enzymvarianten unabhängigen Mendel'schen Polymorphismus.

Problematisch ist allerdings die Vergleichbarkeit der Ergebnisse zwischen den Laboren und Arbeitsgruppen. Da die Allele nach ihrer relativen Mobilität gegenüber dem häufigsten Allel bezeichnet werden, müßte ein Austausch von Vergleichsproben für die festgestellten Allele erfolgen. Aus diesem Grund wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit Isozym-Elektrophoresen zum Abgleich der Allelnomenklatur mit Plötzen aus der Donau (BARANYI et al. 1997) und aus der Oder durchgeführt.

Ein wesentlicher Nachteil der Isozym-Elektrophorese besteht darin, daß die zu untersuchenden Tiere getötet werden müssen, um die für die Analyse notwendigen Gewebe (Muskel, Leber, z.T. Herz und Auge) zu entnehmen. Dies limitiert die Anwendung der Methode bei der Untersuchung bestandsbedrohter Tierarten und war auch ein Grund dafür, daß im Rahmen dieser Untersuchung keine seltenen, intoleranten oder Kleinfischarten bearbeitet wurden. Darüber hinaus ist die Probenahme im Feld relativ aufwendig, da eine ununterbrochene Kühlung der Gewebeprobe gewährleistet sein muß. Demgegenüber können die Versuchstiere bei der Probenahme für DNA-Analysen am Leben bleiben. Für die Isolation der notwendigen DNA-Menge reichen 25 µg Flossengewebe, Schuppen o.ä., bzw. 200 µl Blut aus. Aus diesem Grund sind diese Methoden für populationsgenetische Untersuchungen bestandsbedrohter Arten vorzuziehen. WARD & GREWE (1994) nehmen an, daß sich zukünftig molekulare Arbeitstechniken auch bei populationsgenetischen Studien durchsetzen werden.

Die Proben werden in Ethanol konserviert, was die Probenahme im Freiland vereinfacht. Ein weiterer Vorteil der DNA-Techniken besteht, wie bereits o.g., vor allem in der Möglichkeit, Aminosäuresubstitutionen und -veränderungen nachzuweisen, die durch Elektrophoresen nicht detektierbar sind. Molekulare Evolution widerspiegelt daher den Sachverhalt der adaptiven Evolution genauer (AVISE 1994).

Zusammenfassend ist festzustellen, daß Isozymanalysen eine Standardtechnik für genetische Untersuchungen sind, die aus drei Gründen (PARK & MORAN 1994) besonders häufig und erfolgreich eingesetzt wird: Sie ist 1. billig, 2. erlaubt sie große Stichprobenumfänge und 3. bilden Isozyme für die meisten Organismen die umfangreichsten genetischen Datensätze.

Ihre drei wesentlichsten Nachteile sind: 1. hoher Aufwand bei der Probenahme im Freiland durch die notwendige Kühlung des Gewebes, 2. Untersuchungsobjekte müssen getötet werden und 3. nur ein Teil der tatsächlich vorhandenen genetischen Variabilität ist detektierbar.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden vier Massenfischarten analysiert, für deren Bestände keinerlei Gefährdung absehbar ist und die deshalb im notwendigen Stichprobenumfang getötet werden konnten. Die Kühlkette wurde bei der Feldarbeit mittels flüssigem Stickstoff gewährleistet. Die routinemäßig durchgeführten Isozym-Elektrophoresen erlaubten die Detektion von 25 Loci, von denen 8-11 polymorph (P_{95}) waren. Damit standen ausreichend genetische Marker zur Verfügung, um die geplanten Fragestellungen nach der Existenz von Subpopulationen und dem Genfluß zwischen ihnen zu bearbeiten.

Daher wird die Isozym-Elektrophorese als geeignete Methode für die vorliegende Untersuchung betrachtet.

6.2 Die genetische Variabilität der Arten

Die Anwendung der Isozym-Elektrophorese führte im Rahmen der vorliegenden Arbeit zur Aufdeckung von 8 (Rotfeder) - 11 (Blei) polymorphen Loci mit jeweils 2-4 Allelen. Der Anteil polymorpher Genloci betrug im Mittel der Populationen zwischen 16% (Rotfeder) und 19,75% (Blei), die Zahl der Allele je Locus 1,24 (Rotfeder) - 1,28 (Blei, Plötze) und die beobachtete mittlere Heterozygotie 0,072 (Plötze) - 0,092 (Blei).

Für verschiedene Plötzenherkünfte wurden vergleichbare mittlere Heterozygotiewerte bestimmt, aus der Rhône zwischen 0,08 und 0,13 (BOUVET et al. 1991) sowie aus der Saône zwischen 0,07 und 0,10 (BOUVET et al. 1995). Deutlich höhere Werte ($H_{\text{obs}} = 0,200-0,202$) fanden WAGNER (1992) und BARANYI et al. (1997) bei Plötzen aus verschiedenen Eifelmaaren bzw. aus der Donau bei Wien. Diese Differenz zu anderen Studien ist insbesondere eine Folge der Datenaufbereitung. Die Autoren berücksichtigten für die statistische Auswertung ausschließlich die polymorphen Loci, was die mittlere genetische Variabilität über alle Loci höher erscheinen läßt.

Für Blei, Güster und Rotfeder sind entsprechende populationsgenetische Vergleichsdaten nicht bekannt. Angaben zu Proteinpolymorphismen tauchen lediglich in einigen Untersuchungen spezifischer Enzymsysteme auf (z.B. BRASSINGTON & FERGUSON 1976, CROSS 1978, DANDO 1974, SCHMIDTKE et al. 1975, THOMPSON & ILIADOU 1990, VALENTA 1978, VALENTA et al. 1976).

Die nachgewiesene intraspezifische genetische Variabilität der vier untersuchten Fischarten liegt im oberen Bereich der für Teleostei ermittelten Werte (Tab. 15).

**TAB. 15 DIE GENETISCHE VARIABILITÄT VON CYPRINIDEN IM VERGLEICH ZU SÜßWASSERFISCHARTEN AU:
²P_{ABSOLUT}).**

TAB. 15 THE GENETIC VARIABILITY OF CYPRINIDS COMPARED WITH OTHER FRESHWATER FISH FAMILIES (¹P₉₉, ²P

FISCHART	N	LOCI	P₉₅ [%]	H_{OBS}
	POPULATIONEN/INDIVIDUEN	GESAMT/POLYMORPH		
CYPRINIDAE				
<i>ABRAMIS BRAMA</i>	16/451	25/11	19,75	0,092
<i>ABRAMIS BJOERKNA</i>	18/397	25/9	17,33	0,083
<i>CHONDROSTOMA LUSITANICUM</i>	6/121	24/11	11,7	0,043
<i>CHONDROSTOMA NASUS</i>	7/139	29/15	26,9 ²	0,032-0,104
<i>CHONDROSTOMA POLYLEPIS</i>	2/22	25/9	16,0 ²	0,038
<i>CHONDROSTOMA WILLKOMMII</i>	2/27	25/9	12,0 ²	0,025
<i>CYPRINUS CARPIO</i>	9/624	23/5	15,4	0,050
<i>CYPRINUS CARPIO</i>	8/365	35/17	27,14	0,145
<i>LEUCISCUS CAROLITERTII</i>	11/228	27/16	5,04	0,014
<i>LEUCISCUS CEPHALUS</i>	10/184	24/11	21,3	0,087
<i>LEUCISCUS PYRENAICUS</i>	11/243	27/16	8,07	0,023
<i>RUTILUS RUTILUS</i>	11/1234	32/12	18,7-37,5	0,200
<i>RUTILUS RUTILUS</i>	12/250	28/10	21-31 ²	0,097-0,124
<i>RUTILUS RUTILUS</i>	7/234	14/6	49,0	0,202
<i>RUTILUS RUTILUS</i>	32/988	25/10	18,0	0,072
<i>SCARDINIUS ERYTHROPHthalmus</i>	13/326	25/8	16,0	0,082
<i>TINCA TINCA</i>	8/365	29/10	20,8 ²	0,076

TAB. 15 FORTSETZUNG - GENETISCHE VARIABILITÄT VON CYPRINIDEN IM VERGLEICH ZU FISCHARTEN AU
(¹P₉₉, ²P_{ABSOLUT}).

TAB. 15 CONTINUED - GENETIC VARIABILITY OF CYPRINIDS COMPARED WITH OTHER FRESHWATER FISH FAMILIES

FISCHART	N POPULATIONEN/INDIVIDUEN	LOCI GESAMT/POLYMORPH	P ₉₅ [%]	H _{Obs}
ESOCIDAE				
<i>ESOX LUCIUS</i>	8/313	65/2	1,0	0,001
PERCIDAE				
<i>PERCA FLUVIATILIS</i>	9/1503	34/4	8,5-11,4	0,010
<i>PERCA FLUVIATILIS</i>	4/136	27/3-7 ¹	0,92 (15,7 ¹)	0,010
<i>PERCA FLUVIATILIS</i>	4/233	52/2	KEINE ANGABE	0,003
COTTIDAE				
<i>COTTUS GOBIO</i>	16/296	31/20	11,7	0,043
<i>COTTUS GOBIO</i>	9/210	29/12	6,8 ¹	0,017
<i>COTTUS GOBIO</i>	25/261	29/12	6,9 ¹	0,017
SALMONIDAE				
<i>SALMO SALAR</i>	17/645-849	43/6	16,3 ¹	0,036
<i>SALMO TRUTTA</i>	4/311	38/10	24,3	0,068
<i>SALMO TRUTTA</i>	7/331	38/14	16,2	0,035
<i>SALMO TRUTTA F. FARIO</i>	11/233	35/10	15,6 ¹	0,038
<i>SALMO TRUTTA F. FARIO</i>	15/310	35/10	15,6 ¹	0,036
<i>THYMALLUS THYMALLUS</i>	9/184	34/9	8,42	0,021

GYLLENSTEN (1985) gibt für 10 skandinavische und nordamerikanische Süßwasserfischarten eine mittlere Heterozygotie von 0,043 an. Einen ähnlichen Wert ermittelte er für 4 anadrome Salmonidenarten ($H = 0,041$). Die mittlere Heterozygotie von 6 marinen Arten betrug 0,063. Die genetische Variabilität innerhalb der Populationen war bei den Wanderfischen nur wenig (91,5%) und bei den stationären Süßwasserarten deutlich (68,2%) geringer als bei den marinen (95,8%). Im Gegensatz dazu war die genetische Variabilität zwischen Subpopulationen bei den Süßwasserfischarten am höchsten (29,4%) und bei den marinen am geringsten (1,6%). Die Unterschiede der genetischen Variation innerhalb von Populationen zwischen marinen und Süßwasserfischarten war statistisch signifikant ($p < 0,001$) (GYLLENSTEN 1985).

NEVO (1984, zitiert in SPERLICH 1988) errechnete für 183 Fischarten (marine, diadrome und limnische Arten) eine mittlere Heterozygotie von $H = 0,051$. Geringfügig darüber lagen die von AVISE & AQUADRO (1982) für 77 Knochenfischarten und die von POWELL (1975, zitiert in AVISE & AQUADRO 1982) für 31 Arten ermittelten Werte von $H = 0,054$, bzw. $H = 0,058$.

Im Mittel über 131 Fischarten fand KIRPICHNIKOV (1987) einen Anteil von 19,6% polymorpher Genloci und bei 149 Arten eine durchschnittliche Heterozygotie von 0,053. Als besonders variabel unter den Fischen führt dieser Autor die Familien Anguillidae, Cyprinidae, Gasterosteidae, Osmeridae, Salmonidae sowie eine Reihe mariner Familien auf. Wirbeltiere allgemein verfügen über 15-30% polymorphe Loci und eine mittlere Heterozygotie von 3-8% (0,030-0,080) (KIRPICHNIKOV 1987).

Bei Vergleichen der genetischen Variabilität mariner ($N = 57$), anadromer ($N = 7$) und Süßwasserfischarten ($N = 49$) analysierten WARD et al. (1994) zwischen 5 und 16 Subpopulationen und 25-31 Loci pro Art. Die mittlere Heterozygotie über alle Arten und Loci betrug 0,062. Bei den bearbeiteten Süßwasserfischarten entsprach sie genau diesem Mittelwert, für die anadromen Arten wurde 0,057 errechnet, für die marinen 0,064. Analog zu GYLLENSTEN (1985) fanden die Autoren signifikante Unterschiede ($P < 0,001$) der genetischen Variabilität zwischen Subpopulationen bei Süßwasserfischen im Vergleich zu marinen Arten.

AVISE (1977) analysierte die Expressionsprodukte von 14-17 Loci bei jeweils 8 Individuen von 60 nordamerikanischen Cyprinidenarten. Die mittlere beobachtete Heterozygotie betrug $0,052 \pm 0,004$, mit einer Reichweite von 0,000-0,154. Eine detailliertere Untersuchung der relativ spezialisierten Cyprinidengattung *Notropis* ergab bei 47 Arten eine mittlere Heterozygotie von $0,059 \pm 0,006$ (AVISE 1997).

Insgesamt betrachtet, liegen sowohl die Anteile polymorpher Loci als auch die mittleren Heterozygotien der untersuchten Fischarten in einem für Cypriniden typischen Bereich (vgl. Tab. 15). Lediglich die von COELHO et al. (1995) beobachteten Werte für zwei auf der Iberischen Halbinsel endemische *Leuciscus*-Arten waren deutlich geringer.

Die festgestellten Unterschiede der genetischen Variabilität innerhalb der Arten entsprachen nur teilweise der Arbeitshypothese, nach der ihre Auswahl erfolgte. Erwartet wurde ein Gradient der mittleren Heterozygotie, welcher der Artendiversität in den gewählten Gattungen entspricht. Danach sollten die Plötzen die höchste und die Rotfedern die geringste genetische Variabilität bzw. mittlere Heterozygotie aufweisen. Erwartungsgemäß wiesen

die untersuchten Rotfedern die geringste Anzahl und den geringsten Anteil (P_{95}) polymorpher Loci auf. Entgegen den Ausgangsbetrachtungen wurden die jeweils höchsten Werte nicht bei den untersuchten Plötzen, sondern bei den Bleien festgestellt. Wider Erwarten nahm die beobachtete mittlere Heterozygotie bei den analysierten Plötzen sogar die geringsten Werte an.

Anders als nach der erwarteten hypothetischen Rangfolge genetischer Variabilität (H_{obs}) Plötze, Blei, Güster und Rotfeder, wurde als ein Ergebnis der durchgeführten Elektrophoresen der Blei ($H_{obs} = 0,092$) als die variabelste der untersuchten Fischarten identifiziert, gefolgt von Güster (0,083), Rotfeder (0,082) und Plötze (0,072). Die aufgeführten Unterschiede zwischen den einzelnen Arten waren nicht signifikant.

Der erwartete Gradient genetischer Variabilität konnte nicht nachgewiesen werden, was insgesamt zur Ablehnung der diesbezüglichen Arbeitshypothese führte. Innerhalb der Cyprinidae weisen alle Taxa eine hohe genetische Variabilität auf (vgl. Tab. 15). Diese Vielfalt könnte die Ursache dafür sein, daß die Unterschiede zwischen den Arten nicht signifikant waren. In diesem Fall würde das von BUTH (1984) formulierte allgemeine Prinzip des Anstiegs der genetischen Variabilität mit der Zunahme der Artendiversität und der Ausdehnung des Verbreitungsgebietes bei Cypriniden erst auf höheren taxonomischen Ebenen gelten.

6.3 Die genetische Differenzierung zwischen Arten

Das Ausgangsmaterial für die vorliegende Studie bildeten adulte Fische, die anhand ihrer morphologischen und morphometrischen Merkmale zweifelsfrei einer der vier untersuchten Fischarten zugeordnet werden konnten. Ihre Isozym-elektrophoretische Untersuchung ermöglichte es, Loci zu charakterisieren, an denen die verschiedenen Fischarten für unterschiedliche Expressionsprodukte (Allele) fixiert sind. Diese Genorte können als diagnostische Loci für den Nachweis von Hybridisierungen dienen.

THOMPSON & ILIADOU (1990) unterschieden Hybriden zwischen Plötze und Rotfeder zweifelsfrei an fünf Enzymen: LDH, PGDH, CK, PGM, GPI. Im Rahmen dieser Untersuchung wurde die Differenzierung zwischen beiden Arten am Locus LDH-B* bestätigt, der auch die Erkennung von Hybriden zwischen Plötze und Blei bzw. Plötze und Güster ermöglicht. Ebenfalls nachvollziehbar waren die Unterschiede zwischen Plötze und Rotfeder an den Loci PGM*, PGDH* und GPI-A*. Von den genannten Enzymen erscheint insbesondere die GPI für das Auffinden von Hybriden zwischen den beiden Arten geeignet, da dieser Locus bei den Rotfedern monomorph war und eine deutlich höhere anodische Mobilität aufwies als bei den Plötzen (vgl. Abb. 8, Abschnitt 5.1.1). Nicht bestätigt wurde hingegen die Eignung der Creatin-Kinase für die Identifikation der Hybriden. Das häufigste Allel am Locus CK-A* hatte bei Plötze und Rotfeder eine identische anodische Mobilität (vgl. Abb. 6, Abschnitt 5.1.1). Darüber hinaus wurde bei den Plötzen ein seltenes, schnelleres Allel festgestellt, wie es auch THOMPSON & ILIADOU (1990) beschrieben. Die von diesen Autoren untersuchten britischen Plötzenbestände müssen homozygot und für das schnellere Allel fixiert gewesen sein, um die zitierte Differenzierung zwischen beiden Arten zu ermöglichen. Geographisch unterschiedliche Allelfixierungen sind bei Plötzen auch für Aspartat-Aminotransferase belegt, die in Beständen aus der Donau für ein schnelles Allel fixiert war (BARANYI et al. 1997) und aus der Rhône für ein langsames (BOUVET et al. 1991, 1995).

Vor THOMPSON & ILIADOU (1990) publizierten BRASSINGTON & FERGUSON (1976) eine gelelektrophoretische Unterscheidung der Hybriden zwischen Blei, Plötze und Rotfeder mit Hilfe der Enzyme Lactat-Dehydrogenase und Esterase. Die Differenzierung am Genort LDH-B* entsprach - trotz unterschiedlicher Interpretation der Zymogramme - den im Rahmen dieser Studie gewonnenen Ergebnissen. Hybriden, bei denen ein Elternteil eine Plötze war, sind deutlich von den reinerbigen Individuen zu unterscheiden. Hybriden zwischen Blei, Rotfeder und Güster (nur in dieser Studie bearbeitet) lassen sich hingegen nicht trennen.

Nicht nachvollziehbar war die Differenzierung von Hybriden an einem der Esterase-Loci. Die im Rahmen dieser Arbeit gewählten Elektrophoresebedingungen ermöglichten die Darstellung von zwei Genorten nicht näher spezifizierter Esterase. Beide waren für eine Detektion von Hybriden völlig ungeeignet. Modernere Untersuchungen der Variabilität, Aktivität und Substratspezifität verschiedener Esterasen am Beispiel der Flunder (BERREBI et al. 1990) bestätigen diese Einschätzung.

Die Ergebnisse der Kreuzungsexperimente von PITTS et al. (1997) zur Identifikation von Hybriden zwischen Blei und Plötze wurden vernachlässigt, da sie nicht mit den o.g. Arbeiten vergleichbar sind. In ihrer Studie wurden 93 gefangene Fische zuerst mittels Isozym-Elektrophoresen identifiziert und in 34 Plötzen, 32 Bleie und 27 Hybriden differenziert. Anschließend wurden von diesen Fischen je 6 Bleie und Plötzen selektiert, künstlich vermehrt und ihre Nachkommen in erster (F1) und zweiter (F2) Generation analysiert. Dieser künstliche Flaschenhals führte zu einer so starken Homogenisierung des genetischen Materials beider Ausgangsgruppen (Blei und Plötze), daß die so erzeugten Unterschiede weit über den in natürlichen Populationen nachgewiesenen liegen und die genetische Variabilität der Arten nur unzureichend widerspiegeln.

Eine sichere und einfache Erkennung von Hybriden zwischen den vier untersuchten Fischarten ermöglichte die Superoxid Dismutase (SOD). Dieses dimere Enzym war innerhalb der Arten monomorph, seine Expressionsprodukte wiesen aber bei Verwendung des Amino-Citrat-Puffers (pH 6,5) zwischen den Arten deutliche Mobilitätsunterschiede auf. Hybriden sind auf dem Zymogramm am

Auftreten einer zweiten Bande (von der anderen Elternart) zu erkennen. Für eine Detektion von Hybriden war SOD von den getesteten Enzymsystemen der geeignetste genetische Marker.

6.4 Die genetische Differenzierung der Bestände

Bei den untersuchten Bleibeständen ergaben 7,39% der durchgeführten Abweichungen der beobachteten Genotypen-Verteilung von einer Verteilung, wie sie nach dem Hardy-Weinberg-Gesetz für in sich geschlossene Populationen zu erwarten ist. Dieser Anteil betrug bei den beprobten Beständen der Güster 4,3%, der Plötzen 6,25% und der Rotfedern 5,98%.

Alle signifikanten Abweichungen wurden mit einem zweiten χ^2 -Test bei Verwendung der gepoolten Allelfrequenzen. Letzteres mindert den Einfluß eines seltenen Allels oder geringer Stichprobenumfänge auf das Testergebnis.

Als Ergebnis dieser Prüfung verblieben bei den Bleibeständen noch zwei signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (1,14%). Sie betrafen die Stichproben aus der Oder bei Schwedt und aus dem Großen Vätersee. In beiden Beständen wies der Genort PGDH* einen signifikant geringeren Anteil heterozygoter Individuen auf.

Die Güster- und Rotfederbestände zeigten nach der Überprüfung keine signifikanten Abweichungen mehr. Bei den Plötzenbeständen verblieben nach erneuter Verifizierung 4 (1%) signifikante Abweichungen. Sie betrafen die Loci EST-2* bei Fischen aus dem Altarm 3 und der Oder bei Schwedt sowie PGDH* in den Beständen Rummelsburger See und Großer Vätersee. Die Plötzen aus dem Altarm 3 besaßen einen Homozygotenüberschuß, die Abweichungen in den übrigen 3 Beständen waren auf Heterozygotenüberschüsse zurückzuführen.

Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht sind Hinweise auf nicht zufällige Verteilungen von Allelen an einem Genort. Ein Überschuß homozygoter Individuen im Bestand ist auf Inzucht zurückzuführen und i.allg. ein Hinweis auf sog. "Bottlenecks", d.h. Zeiten, in denen die effektive Populationsgröße reduziert war. Wenn Inzucht vorliegt, wirkt diese auf alle Genorte gleichermaßen und ist nicht nur als Homozygotenüberschuß an einem einzelnen Locus nachzuweisen. Darüber hinaus könnte ein Überschuß homozygoter Individuen bei sehr geringen Stichprobenumfängen zufällig auftreten. In den vorliegenden Fällen konnte der Probenumfang als Fehlerquelle weitgehend ausgeschlossen werden. In den betroffenen Bleibeständen wurden 42, bzw. 50 Individuen analysiert, bei den Plötzen 18 Tiere.

Eine Ursache für Heterozygotenüberschuß könnte die höhere Überlebensfähigkeit heterozygoter Individuen sein, wie sie AVISE & SMITH (1974) bei Sonnenbarschen (*Lepomis gibbosus*) postulierten. Da ein signifikanter Heterozygotenüberschuß nur in drei Plötzenpopulationen beobachtet wurde, scheint keine positive Selektion heterozygoter Individuen vorzuliegen. Anderenfalls müßte diese Abweichung in allen bearbeiteten Beständen nachzuweisen sein, da sie gleichen klimatischen und entstehungsgeschichtlichen Einflüssen unterlagen und das Untersuchungsgebiet insgesamt relativ klein ist.

Darüber hinaus könnten Fehler bei der Stichprobenahme den Heterozygotenüberschuß verursacht haben. Dies kann genau dann auftreten, wenn man bei der Probenahme an einem Ort Individuen aus zwei verschiedenen Populationen erfaßt und diese anschließend als einem Bestand zugehörig betrachtet.

Wie bereits im Ergebnisteil dargestellt, lagen angesichts der geringen festgestellten Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht keine formalen Gründe vor, die Existenz von Subpopulationen abzulehnen. Unabhängig davon sollen nachfolgend zwei Probenahmestellen diskutiert werden, in denen die meisten signifikanten Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht auftraten, der Große Vätersee und die Oder bei Schwedt. Je zweimal wurde die vorgegebene Irrtumswahrscheinlichkeit ($p < 0,05$) des χ^2 -tests auch nach der erneuten Verifizierung mit gepoolten Allelfrequenzen überschritten (Blei und Plötze in beiden Gewässern). Zusätzlich wurden an beiden Probenahmestellen nach dem ersten χ^2 -Test weitere Abweichungen an folgenden Genorten beobachtet: In der Oder bei Schwedt Bleie EST-2*, PGM* und Plötzen CK-A* sowie im Großen Vätersee Güstern LDH-C*, Plötzen CK-A*, EST-1*, GPI-B,2*, LDH-A* und Rotfedern EST-1*, EST-2*.

Daneben wiesen die Bestände aller vier untersuchten Arten an beiden Probenahmestellen eine

überdurchschnittlich hohe genetische Variabilität (H_{obs}) auf. Lediglich die Bleie aus dem Großen Vätersee bildeten eine Ausnahme.

Die 42 analysierten Bleie aus der Oder bei Schwedt wiesen insgesamt relativ viele Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht auf (3 Loci, davon 1 signifikant). Es kann deshalb nicht restlos ausgeschlossen werden, daß es sich bei dieser Fischart um einen gemischten Bestand handelt. Für diese Hypothese spricht, daß der theoretische Genfluß zwischen den beiden 155 km voneinander entfernten Probenahmestellen in der Oder nur geringfügig (3,6 Individuen) unter dem Grenzwert für panmiktische Verhältnisse (Austausch = 4 Individuen je Generation) liegt. Demnach könnten auch Bleie aus dem 23 km entfernten Papenwasser (Beginn des Oderhaffs) und der Hohensaaten-Friedrichsthaler-Wasserstraße regelmäßig einwandern und zur Vermischung der Bestände führen. Zur Klärung dieser Frage sind Folgeuntersuchungen geplant, um den Genfluß zwischen Oderhaff und Stromoder sowie den angrenzenden Wasserstraßen einzuschätzen.

Besatzmaßnahmen scheiden in der Oder als Ursachen der festgestellten Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht aus. Fischbesatz ließ sich bisher nur in temporär bzw. nicht angebundenen Poldergewässern nachweisen und erfolgte ausschließlich mit wirtschaftlich bedeutsamen Arten, die nicht Gegenstand der vorliegenden Untersuchung waren.

Anders verhält es sich im Großen Vätersee. Bei allen vier untersuchten Fischarten wurden an dieser Probenahmestelle Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht festgestellt. Wenn auch nur 2 davon signifikant waren, so betrafen die Abweichungen in ihrer Summe 1 (Blei, Güster) bis 5 Loci (Plötze) je Fischart. Da der See zu- und abflußlos ist, ist eine Einwanderung von Individuen aus anderen Gewässern, wie etwa in der Oder, nicht möglich. Mehrere reproduktiv isolierte Populationen, insbesondere der Plötze, müßten demzufolge sympatrisch existieren. Aufgrund der geringen Fläche des Sees (12 ha) und seiner relativ gleichförmigen Gewässermorphologie erscheint das Vorhandensein von 2 sympatrischen Plötzenpopulationen allerdings sehr unwahrscheinlich. Dies widerspräche den allgemeinen Erkenntnissen über die ökologischen Anforderungen und Präferenzen der untersuchten Fischarten. Es muß deshalb angenommen werden, daß die hohe genetische Variabilität durch Fischbesatz hervorgerufen wurde, durch das Einbringen von Fischen aus anderen Beständen.

Auch wenn für die letzten 50 Jahre kein Besatz mit Bleien, Güstern, Plötzen oder Rotfedern nachzuweisen war, wird diese Erklärung der festgestellten Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht favorisiert. Einerseits erfolgen nicht genehmigte Besatzmaßnahmen relativ häufig, andererseits beinhaltet Besatzmaterial der Wirtschaftsfischarten, wie z.B. Karpfen, vielfach zu geringen Anteilen Fische der verschiedensten Arten, die als sog. "Nebenfische" in den Teichanlagen präsent sind und auf diesem Weg mit verfrachtet werden. Letztendlich muß man sich auch der Tatsache stellen, daß durchgeführte Besatzmaßnahmen oft nicht bzw. nur unzureichend dokumentiert werden. In diesem Fall könnte eine populationsgenetische Analyse, wie am Großen Vätersee erfolgt, Indizien für den Nachweis von Fischbesatz liefern.

Insgesamt erfüllten alle bearbeiteten Stichproben die Kriterien der s Subpopulationen in die Auswertung ein. Aus den Ergebnissen der F-Statistik wurde der Genfluß zwischen diesen Subpopulationen berechnet. Dabei ergaben sich z.B. für die Blei- und Plötzenbestände in der Krummen Spree, die Güsterbestände in der Oder sowie eine Reihe anderer Probenahmestellen panmiktische Verhältnisse. Mit anderen Worten, der theoretische Genfluß zwischen den benachbarten Beständen war so groß, daß praktisch Zufallspaarungen vorliegen. Es kann an dieser Stelle nicht abschließend geklärt werden, ob a) die effektiven Populationsgrößen so hoch sind, daß die genetische Drift innerhalb der Subpopulationen, wie nachfolgend erläutert, nur unwesentlich zu einer Differenzierung zwischen diesen führt, oder b) keine Subpopulationen vorliegen, obwohl das - Kriterium formal erfüllt wurde.

Die notwendige Anzahl der aufeinanderfolgenden Generationen, um ein selektionsneutrales Allel zu

fixieren, beträgt $4 N_e$ (FERGUSON 1994). Damit beispielweise in einem Plötzenbestand mit 1.000 Laichfischen (= effektive Populationsgröße) ein neutrales Allel fixiert wird, sind 4.000 Generationen, d.h. mindestens 8.000-12.000 Jahre erforderlich.

Ausgehend von den Ergebnissen der Fischbestandserfassungen in den verschiedensten Gewässern der Region (FREDRICH & WOLTER 1996a, b, VILCINSKAS & WOLTER 1993, 1994, WOLTER & VILCINSKAS 1993, 1996, 1997a, 1998a, b) haben beide Varianten ihre Berechtigung.

Einerseits gehören alle vier Fischarten zu den Hauptfischarten der Region. Vor allem die Plötze ist in den meisten Tieflandgewässern massenhaft vertreten. Darüber hinaus sind die vier Arten bezüglich ihrer Laichrefugien relativ anspruchslos, so daß hohe effektive Populationsgrößen gewährleistet sein sollten. Andererseits lassen es die festgestellten saisonalen Bestandsschwankungen und Fischwanderungen als sehr unwahrscheinlich erscheinen, daß in zwei benachbarten, nur wenige 100 m bis Kilometer voneinander entfernten Altarmen (z.B. an der Krümmen Spree) reproduktiv isolierte Bestände der genannten Massenfischarten existieren.

Unsere zukünftigen Untersuchungen werden sich auf die Suche nach molekularen Markern konzentrieren, um diese Frage abschließend zu beantworten.

6.5 Genetische Distanzen zwischen den Beständen

Die stichprobenunabhängigen genetischen Distanzen (NEI 1978b) zwischen den untersuchten Subpopulationen betragen bei Blei $x = 0,011$ ($s = 0,008$), Güster $x = 0,013$ ($s = 0,013$), Plötze $x = 0,014$ ($s = 0,010$) und Rotfeder $x = 0,019$ ($s = 0,013$).

Die im Vergleich zu Blei, Güster und Plötze im Mittel höhere genetische Distanz der Rotfederpopulationen war hochsignifikant ($p < 0,01$; t-Test unabhängiger Stichproben). Sie entsprach damit den Ausgangsbetrachtungen für die Auswahl der Arten (vgl. Einführung), wonach aufgrund der diskreteren Verteilung der Rotfedernachweise im Untersuchungsgebiet eine stärkere Isolation der Bestände und damit eine höhere genetische Distanz zwischen ihnen erwartet wurden.

Die höhere genetische Distanz der Plötzenbestände gegenüber den Bleien war ebenfalls hochsignifikant ($p < 0,01$).

Im einzelnen lagen die errechneten genetischen Distanzen zwischen den Subpopulationen der im Rahmen dieser Studie bearbeiteten Fischarten im Bereich von 0,000-0,054 (Tab. 16), was der intraspezifischen, d.h. zwischen Subpopulationen zu erwartenden genetischen Distanz entspricht. Beispielsweise ermittelte BUTH (1984) an nordamerikanischen Cypriniden typische Wertebereiche der genetischen Identität innerhalb bestimmter taxonomischer Gruppen. Dieser Autor gab eine graphische Übersicht der genetischen Identität "I" nach NEI (1972) von Individuen auf verschiedenen taxonomischen Ebenen. Daraus ließen sich nach der Formel $D = 1 - I$ folgende genetischen Distanzen für die verschiedenen taxonomischen Niveaus errechnen:

Populationen e
jeweils höchsten Werte seltene Extreme darstellen.

KIRPICHNIKOV (1987) gibt eine Zusammenstellung von Literaturdaten zur genetischen Identität verschiedener Fischarten, -gattungen und -familien, aus denen die genetischen Distanzen für verschiedene taxonomische Gruppen berechnet werden konnten: Populationen 0,000-0,030, Unterarten 0,110-0,320, Arten 0,110-0,540 und Gattungen 0,430-0,830. Ausgeklammert wurden zwei Extreme der genetischen Distanzen auf Artniveau: 0,060 für Cichliden aus dem Malawisee und $>0,800$ für eierlegende Zahnkarpfen der Gattung *Aphanius*.

In einer vergleichenden Studie der genetischen Standarddistanzen nach NEI (1972) bei Wirbeltieren ermittelten AVISE & AQUADRO (1982) für Knochenfische eine durchschnittliche Distanz von 0,360 innerhalb der Gattungen (= zwischen Arten) und von 1,130 zwischen Gattungen. Nach diesen Autoren entspricht die genetische Standarddistanz $D = 1$ (NEI 1972) bei Fischen einer Divergenzzeit zwischen 800.000 (*Hesperoleucus*) und 18 Mio. (*Bathygobius*) Jahren.

NEI (1987) gibt für amerikanische Elritzenarten mit $D = 0,053$ eine Divergenzzeit von $2,7 * 10^5$ Jahren an (Schwankungsbreite: $1-20 * 10^5$ Jahre). In einer früheren Arbeit des Autors (NEI 1972) entspricht $D = 0,016$ einer Divergenzzeit von 10^4-10^5 Jahren.

Die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung bestimmten genetischen Distanzen zwischen den Subpopulationen entsprechen weitgehend den für andere Cypriniden ermittelten Werten, liegen aber deutlich unter den für Äsche und Groppe berechneten Maximalwerten.

Die hohen genetischen Distanzen zwischen den Karpfenherkünften (ANJUM 1995, SUMANTADINATA & TANIGUCHI 1990) resultieren daraus, daß in beiden Arbeiten lange Zeit isolierte, künstlich selektierte, unterschiedliche Zuchtstämme miteinander verglichen wurden.

Vergleicht man die beobachtete Heterozygotie und den Anteil polymorpher Loci (Tab. 15,

Abschnitt 6.2) mit den genetischen Distanzen zwischen Populationen, zeichnet sich als Trend ab, daß Arten mit einer hohen genetischen Variabilität über eine hohe genetische Varianz innerhalb der Populationen verfügen und eine geringe zwischen ihnen.

Tab. 16 Intraspezifische genetische Distanzen (NEI 1978b) zwischen Fischpopulationen nach Literaturangaben (¹Genetische Standarddistanz [NEI 1972], ²aus Graphik entnommen).

Tab. 16 Published intraspecific genetic distances (NEI 1978b) between fish populations (¹genetic standard distance [NEI 1972], ²recalculated from graphs).

Fischart	Genetische Distanz	Quelle
<i>Abramis brama</i>	0,000-0,037	vorliegende Untersuchung
<i>Abramis bjoerkna</i>	0,000-0,054	vorliegende Untersuchung
<i>Chondrostoma nasus</i>	0,002-0,016	LUSKOVA et al. 1995
<i>Cottus gobio</i>	0,004-0,241	RIFFEL & SCHREIBER 1995
<i>Cottus gobio</i>	0,003-0,358	HÄNFLING 1996
<i>Cyprinus carpio</i>	0,015-0,113	ANJUM 1995
<i>Cyprinus carpio</i>	0,001-0,112 ¹	SUMANTADINATA & TANIGUCHI 1990
<i>Leuciscus cephalus</i>	0,005-0,050	HÄNFLING 1996
<i>Perca fluviatilis</i>	0,000-0,003	HELDSTAB & KATOH 1995
<i>Perca fluviatilis</i>	0,001-0,063 ¹	WAGNER 1992
<i>Rutilus rutilus</i>	0,000-0,055 ²	BARANYI et al. 1997
<i>Rutilus rutilus</i>	0,021-0,048 ¹	BOUVET et al. 1991
<i>Rutilus rutilus</i>	0,000-0,054	vorliegende Untersuchung
<i>Rutilus rutilus</i>	0,009-0,285 ¹	WAGNER 1992
<i>Salmo trutta f. fario</i>	0,001-0,029	RIFFEL et al. 1995
<i>Salmo trutta f. fario</i>	0,000-0,055 ²	MORAN et al. 1995
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	0,000-0,050	vorliegende Untersuchung
<i>Thymallus thymallus</i>	0,001-0,130 ^{1,2}	BOUVET et al. 1990

Insbesondere für die Vertreter der Cyprinidae scheint diese populationsgenetische Charakteristik

typisch zu sein (BARANYI et al. 1997, BOUVET et al. 1991, 1995, COELHO 1992, HÄNFLING 1996, LUSKOVA et al. 1995, SLECHTOVA et al. 1995, WAGNER 1992, WOLTER 1996), aber auch für die Gattung *Salmo* (u.a. BERNATCHEZ & OSINOV 1995, MCELLIGOTT & CROSS 1991, MORAN et al. 1995, RIFFEL et al. 1995, RIFFEL 1996).

Cyprinidae und Salmonidae gehören zu den genetisch variabelsten Fischfamilien (KIRPICHNIKOV 1987). Kennzeichnend für eine hohe genetische Variabilität sind nach BUTH (1984) Artenreichtum und Größe des Verbreitungsgebietes. Die Cyprinidae gehören zu den artenreichsten Fischfamilien (NELSON 1994), während speziell bei *Salmo trutta* der Artaufspaltungsprozeß noch unvollständig scheint, was gegenwärtig zu großen taxonomischen Schwierigkeiten führt (KOTTELAT 1997). MITTON & LEWIS (1989) fanden beim Vergleich von Literaturdaten für 71 Fischarten (12 marine, 10 anadrome und 49 limnische) signifikante Korrelationen zwischen mittlerer Heterozygotie und Körpergröße, Eidurchmesser sowie Fruchtbarkeit der Fische, nach denen sog. r-Strategen (mit hoher maximaler Nettowachstumsrate und hoher Verbreitungsfähigkeit) über eine größere genetische Variabilität verfügen sollten. Da r-Strategen in instabilen Ökosystemen Konkurrenzvorteile haben, folgerten die Autoren, daß temporäre Variationen der Habitatbedingungen die primäre Ursache für den Erhalt genetischer Variabilität sind. Folglich verfügen Fischarten mit hoher Umwelttoleranz über eine große genetische Variabilität.

Dies würde auch für die vier untersuchten Arten zutreffen, die alle als euryök gelten (z.B. MANN 1996) und von denen Plötze, Blei und Güster in den artenarmen Ichthyozönosen der Gewässer des norddeutschen Tieflandes zu Massenentwicklungen neigen (z.B. VILCINSKAS & WOLTER 1993, 1994, WOLTER & VILCINSKAS 1993, 1996, 1998b).

Zwar wurde die Allgemeingültigkeit dieser Hypothese stark kritisiert und als nicht zutreffend angesehen (WAPLES 1991), doch gründet sich die Argumentation vor allem darauf, daß drei Viertel der Ausgangsdaten von MITTON & LEWIS (1989) Süßwasserfische (Catostomidae, Centrarchidae und Cyprinidae) waren und die marinen Arten völlig unterrepräsentiert. Dies bedeutet, daß der Zusammenhang - wenn auch nicht allgemeingültig - für Süßwasserfische, und demzufolge für die im Rahmen dieser Untersuchung bearbeiteten Fischarten, durchaus zutreffen kann. Dieses wird durch die dargestellten Ergebnisse belegt.

6.5.1 Blei

An dieser Stelle sollen nur die Ergebnisse der Bootstrap-Analysen diskutiert werden. Wie im Methodenteil erläutert, wurden für alle Bestände 1.000 neue Probenahmen, d.h. 1.000 analoge Allelfrequenzdatensätze simuliert, jeweils die genetischen Distanzen berechnet und daraus die UPGMA-Dendrogramme konstruiert. Aus den 1.000 Wiederholungen wurde das Dendrogramm der höchsten Übereinstimmung gebildet.

Bei 1.000 Simulationen wurden in 95% aller Fälle die Bleibestände des Spree-Einzugsgebietes und des Redernswalder Sees von denen des Oder-Einzugsgebietes und der übrigen Landseen getrennt. Der Große Vätersee wurde in 97% der Simulationen als Außengruppe separiert. Eine mögliche Ursache dafür - Fischbesatz - wurde bereits vorab diskutiert. Darüber hinaus ist an dieser Stelle noch einmal darauf hinzuweisen, daß die genetische Drift innerhalb der Populationen zufällig wirkt. Die ermittelten Daten verfügten über einen hohen Homoplasiegehalt, d.h. sie wiesen viele zufällige Ähnlichkeiten auf, wie sie durch konvergente oder parallele Entwicklungen in getrennten Zuchtlinien bzw. Rückmutationen entstehen. Daher gibt es bei den nachweislich seit rund 10.000 Jahren voneinander isolierten Landseen keine biologisch sinnvoll erscheinende Interpretation ihrer Stellung im Dendrogramm, wenn man auf Spekulationen über nicht nachgewiesene Besatzmaßnahmen aus anderen Gewässereinzugsgebieten verzichtet.

Ohne Berücksichtigung der isolierten Seen sind die Bleibestände in Oder- und Spree-

Einzugsgebiet mit 95%iger Wahrscheinlichkeit voneinander isoliert. Dies wird als Hinweis darauf gewertet, daß über den Oder-Spree-Kanal, der beide Einzugsgebiete miteinander verbindet, kein nennenswerter Individuenaustausch erfolgt. Dieses Ergebnis bestätigt die fischfaunistischen Befunde (WOLTER & VILCINSKAS 1998a), nach denen strukturarme Kanäle Migrationshindernisse für die meisten Fischarten darstellen.

Im Brandenburger Stadium der Weichsel-Kaltzeit (Höhepunkt vor ca. 20.000 Jahren) bildete sich das Glogau-Baruther Urstromtal. In seinem Verlauf flossen die Schmelzwässer von der Warthe über Oder, Neiße, Spree und Untere Havel zur Elbe ab (HANTKE 1993). Die Verbindung der Einzugsgebiete brach zum Ende der Weichsel-Kaltzeit vor ca. 10.300 Jahren ab und die genannten Flußsysteme entwässerten fortan nach Norden. Die Dauer der Isolation der Bleibestände kann demzufolge relativ gut datiert werden. Ungeachtet dessen werden am Beispiel der Isozym-Daten keine "Molekularen Uhren" gerechnet, wie es z.B. HÄNFLING (1996) für Gropfen aus den Elbe-, Donau- und Rhein-Einzugsgebieten demonstrierte. Die fehlende Eignung der Isozym-Elektrophorese für phylogenetische Studien wurde bereits ausführlich diskutiert.

Molekularbiologische Untersuchungen der Gengradienten zwischen den verschiedenen Gewässereinzugsgebieten wurden von uns bereits begonnen.

6.5.2 Güster

Im Gegensatz zu den untersuchten Bleibeständen ist bei der Güster eine Trennung zwischen den verschiedenen Flußeinzugsgebieten nicht einmal im Ansatz zu erkennen. Die Proben aus der Oder wurden lediglich mit einer Wahrscheinlichkeit von 47% von den Proben aus den Spreealtarmen getrennt. Dabei clusterte die Probe aus dem Hauptstrom der Krummen Spree enger mit den Oderbeständen zusammen. Die Güstern aus dem Spreewald wurden in 57% der Simulationen von den genannten Beständen separiert. Analog zu den Bleien wurde der Große Vätersee signifikant (98%) als Außengruppe identifiziert.

Bedeutsam erscheint die deutliche Abgrenzung von Müggelsee und Rummelsburger See (93% der Simulationen), die einen gemeinsamen Cluster bilden. Beide Seen liegen im Berliner Stadtgebiet und sind durch rund 12 km Spreelauf voneinander getrennt. Die hohe theoretische Individuen-Austauschrate zwischen beiden Proben deutet auf panmiktische Verhältnisse hin.

Die in etwa gleicher Entfernung stromauf liegende Probenahmestelle in der Müggelspree ist dagegen sehr stark von beiden isoliert.

Wanderhindernisse in Form von Querverbauungen existieren im betreffenden Spreeabschnitt nicht. Die Probenahmestellen weisen allerdings starke strukturelle Unterschiede auf. Die Müggelspree ist der Flußabschnitt mit der größten Strömungsdiversität. Sie verfügt zudem über relativ diverse Uferstrukturen, die seit mehr als 80 Jahren der natürlichen Sukzession unterliegen. In den beiden Flußseen ist die Strömung vernachlässigbar gering. Während der Rummelsburger See fast vollständig von Stahl- oder Betonwänden eingefast ist, verfügt der Müggelsee noch über relativ ausgedehnte Röhrichtbestände.

Da die Güster zu den phytophilien Fischarten gehört, d.h. ihren Laich an Pflanzenteile anheftet, erscheint es wahrscheinlich, daß sich der Güsterbestand des Rummelsburger Sees zu großen Teilen aus dem Müggelsee rekrutiert. Diese Vermutung basiert auf den o.g. hohen Individuenaustauschraten zwischen beiden Populationen. Dabei bleibt die Frage offen, warum sich die Güstern anscheinend nur in eine Richtung ausbreiten und nicht auch die Müggelspree besiedeln.

Eine Hypothese wäre die Adaptation der Müggelspreepopulation an die höhere Strömungsdiversität. In diesem Fall würden die unterschiedlichen Strömungspräferenzen der

Bestände ihre genetische Isolation bewirken. Gegen diese Hypothese spricht, daß sich die Güstern aus der Müggelspree genetisch nicht von denen aus den Altarmen unterscheiden, sondern mit ihnen zusammenclustern. Das Ergebnis der Bootstrap-Analyse deutet nicht auf eine spezifische Charakteristik der Müggelspreeprobe hin, sondern auf eine beiden Seen gemeinsame.

Möglicherweise rührt die Besonderheit von Rummelsburger See und Müggelsee daher, daß es sich um urbane Ökosysteme handelt. Diese sind aufgrund ihrer Lage in dicht besiedelten Landschaften einer Vielzahl anthropogener Einflüsse ausgesetzt, wie z.B. starke Freizeitnutzung, dichte Uferbebauung u.a.m.. Die Ergebnisse sind ein Hinweis darauf, daß in urbanen Ökosystemen die genetische Variabilität der Art beeinflußt wird, dem in weiteren Untersuchungen detailliert nachgegangen werden sollte. Die Güstern aus dem Rummelsburger See wiesen die geringste beobachtete mittlere Heterozygotie aller beprobten Bestände auf. Dies deutet auf einen Bottleneck-Effekt hin und ist ein weiteres Indiz dafür, daß die Güstern im Rummelsburger See nur eingeschränkte Reproduktionsmöglichkeiten finden.

Zusätzlich ist in urbanen Gewässern verstärkt mit Fischbesatz zu rechnen, der sich auch in der genetischen Variabilität der Bestände manifestieren kann. Wie eine landesweite Fischbestandserfassung in 160 repräsentativen Berliner Gewässern zeigte, sind die Ichthyozönosen sehr stark anthropogen überformt (VILCINSKAS & WOLTER 1993, WOLTER & VILCINSKAS 1993). Dies äußerte sich insbesondere durch unnatürlich hohe Artenzahlen in Kleingewässern sowie einer Vielzahl von Nachweisen exotischer Fische, die offensichtlich aus Aquarienhaltungen stammten.

6.5.3 Plötze

Eine Interpretation des Most-Consensus-Trees entsprechend gewässermorphologischer oder einzugsgebietsspezifischer Gegebenheiten war nicht möglich. Die Stellung der Plötzenpopulationen im Dendrogramm erscheint zufällig, was ein Ausdruck des geringen genetischen Differenzierungspotentials zwischen den Subpopulationen und der hohen Variabilität innerhalb derselben ist.

In 74% der 1.000 durchgeführten Simulationen wurden die Bestände aus den Altarmen der Krummen Spree in 2 Gruppen differenziert. In einen der beiden Hauptcluster fallen zusätzlich alle Proben aus den Landseen sowie zwei aus dem Odereinzugsgebiet.

Die Bestände aus dem Stöbber unterhalb der Dammühle und aus der Oder an der Neißemündung bildeten in 89% aller Simulationen ein separates Cluster. Als Ursache dafür wurde die relativ hohe Frequenz des Allels PGDH*d in diesen Populationen (8,8% bzw. 4,3%) angenommen. Der Nachweis dieses Allels war auf das Einzugsgebiet der Oder beschränkt. Neben den genannten Populationen wurde es bei Plötzen aus dem Stöbber oberhalb der Pritzhagener Mühle mit einer Frequenz von 2,8% festgestellt.

Größere Schwierigkeiten bereitete der Versuch einer biologischen Interpretation der Gruppierung der Plötzenbestände aus den verschiedenen Altarmen. Insgesamt wiesen die Altarm-Populationen eine signifikant geringere ($p < 0,01$) mittlere Heterozygotie und signifikant geringere ($p < 0,05$) Anteile polymorpher Loci auf. Dies führte dazu, daß sich bei einem Mittelwertvergleich (t-Test) die Proben aus der Spree bezüglich beider Parameter von denen aus der Oder bzw. den Landseen signifikant ($p < 0,05$) unterschieden. Im Einzugsgebiet der Spree waren H_{obs} und P_{95} geringer.

Diese Unterschiede erklären allerdings nicht die Trennung der Altarm-Bestände in zwei Hauptcluster. Die in verschiedenen Clustern zusammengefaßten Plötzenbestände der Altarme unterschieden sich wiederum hochsignifikant ($p < 0,01$) voneinander im Hinblick auf ihre mittlere

Heterozygotie. In den im Cluster 1 zusammengefaßten 12 Proben war $H_{\text{obs}} = 0,046$ ($s = 0,014$). Der Mittelwert der mit den Landseen und den Oderproben zusammenclusterten Altarme betrug hingegen $H_{\text{obs}} = 0,079$ ($s = 0,013$, $N = 7$).

Zur Klärung der Ursachen für die unterschiedliche genetische Variabilität der Populationen wurden zwei Hypothesen geprüft: 1. Beide Gruppen sind durch ein Wanderhindernis getrennt bzw. 2. beide Gruppen weisen morphologische Unterschiede auf, die zu der Differenzierung der Bestände beitragen könnten.

Die erste Hypothese drängte sich auf, da der Abschnitt der Kruppen Spree durch das Wehr Kossenblatt in zwei Bereiche untergliedert wird. Die Clusterung der Altarme folgte allerdings nicht diesen gewässermorphologischen Gegebenheiten. Beide Hauptcluster beinhalteten ober- und unterhalb des Wehres Kossenblatt gelegene Altarme.

Nachdem die vorhandene Querverbauung nicht als Isolationsbarriere identifiziert werden konnte, wurde nach unterschiedlichen Charakteristika der in den Hauptgruppen zusammengefaßten Altarme gesucht. Dabei wurde insbesondere die Habitatausdehnung betrachtet, da einerseits Populationen einen bestimmten Raumbedarf haben (MÜHLENBERG et al. 1991, RYMAN et al. 1995), und sich andererseits die untersuchten Altarme hauptsächlich im Hinblick auf ihre Länge unterschieden (FREDRICH & WOLTER 1994, 1996a).

Die zwischen beiden Gruppen festgestellten Unterschiede der mittleren Altarmlänge und -fläche waren zwar relativ hoch, aber nicht signifikant. Sie betragen $\bar{x}_{\text{Länge}} = 968,7$ m, $s = 799,5$ m und $\bar{x}_{\text{Fläche}} = 18.500$ m², $s = 17.900$ m² im Cluster 1 ($N = 12$) sowie $\bar{x}_{\text{Länge}} = 447,1$ m, $s = 297,1$ m und $\bar{x}_{\text{Fläche}} = 760$ m², $s = 310$ m² im Cluster 2 ($N = 7$).

Beide Hypothesen lieferten keine befriedigende Erklärung der festgestellten genetischen Differenzierung zwischen den Altarmen.

Zusammenfassend muß festgestellt werden, daß die Populationen mit der signifikant höheren genetischen Variabilität aus den kürzeren und flächenmäßig kleineren Altarmen stammen. Deshalb liegt die Vermutung nahe, daß die als einzelne Populationen betrachteten Stichproben in ihrem Vorkommen nicht auf die jeweiligen Altarme beschränkt sind und gemischte Bestände bilden. Damit wäre die höhere genetische Variabilität erklärt. Zusätzlich gestützt wird diese Annahme durch die hohe theoretische Genflußrate zwischen allen Altarmbeständen. Der aus der F-Statistik geschätzte Wert für die effektive Migrationsrate entsprach panmiktischen Verhältnissen. Er betrug im Mittel 5,6 Individuen je Generation.

Abschließend soll an dieser Stelle noch einmal auf die durchgeführten Testverfahren zur Beurteilung der Ausgangsdaten (Allelfrequenzen) hingewiesen werden. Der Test auf Hardy-Weinberg-Verteilung ist ein Standardverfahren (ANJUM 1995, BARANYI et al. 1997, BUTH 1984, BUTH et al. 1991, CHAKRABORTY & LEIMAR 1987, HÄNFLING 1996, HARTL & CLARK 1989, HILLIS et al. 1996, LESSIOS 1992, NEI 1987, RIFFEL 1996, WEIR 1996), nach dem alle untersuchten Bestände die Kriterien einer Population formal erfüllten. Wie bereits im Abschnitt 6.4 erwähnt, muß man davon ausgehen, daß trotz des positiven Testergebnisses möglicherweise keine Subpopulationen vorliegen. Verglichen mit den bisher an Cypriniden durchgeführten Untersuchungen von BARANYI et al. (1997), BOUVET et al. (1990, 1991, 1995), HÄNFLING (1996) und WAGNER (1992) wird die Hypothese aufgestellt, daß dieser Fehler insbesondere bei Fischarten auftreten kann, die über eine hohe genetische Variabilität innerhalb und eine geringe zwischen den Beständen verfügen.

6.5.4 Rotfeder

Wie bereits bei Güster und Plötze unterlag die Gliederung des Dendrogramms keiner erkennbaren zoogeographischen Gliederung entsprechend der Einzugsgebiete. In jeweils 92%

der 1.000 Bootstrap-Simulationen wurden die Populationen Müggelspree und Redernswalder See separiert. Der Bestand des Redernswalder Sees verfügte über die mit Abstand höchste genetische Variabilität aller Rotfeder-Bestände. Diese Beobachtung steht im Einklang mit den Ergebnissen von BOUVET et al. (1995), die bei Plötzen beobachteten, daß die genetische Diversität positiv mit der Habitatdiversität korreliert war. Eine Abhängigkeit der genetischen Diversität von der Vielfalt der Habitatstrukturen belegen auch die Arbeiten von COELHO & ZALEWSKI (1995), KIRPICHNIKOV (1992) und HEDRICK (1986). Letztgenannter ermittelte bei der Auswertung von Literaturdaten für verschiedene Taxa die Allgemeingültigkeit dieser Beziehung. Der Redernswalder See bietet den Rotfedern vielfältige, von ihnen präferierte Habitatbedingungen (MANN 1996), wie z.B. ausgedehnte Flachwasserbereiche, Röhrichtgürtel und Schwimmblattpflanzen-Bestände.

Im Gegensatz dazu verfügte die Population aus der Müggelspree, neben dem Döllnsee-Bestand, über die geringste genetische Variabilität. Die in diesem Flußabschnitt relativ hohe Strömungsgeschwindigkeit und das weitgehende Fehlen von Stillwasserbereichen bieten den Rotfedern offenbar nur suboptimale Lebensbedingungen.

Die übrigen Populationen bilden wie bei der Plötze zwei Hauptcluster, die mit der relativ geringen Wahrscheinlichkeit von 54% voneinander getrennt sind. Beide Gruppen enthalten Rotfederbestände aus Altarmen der Krummen Spree ober- und unterhalb des Kossenblatter Wehres. Die Schwierigkeiten der Interpretation dieser Beobachtung wurden bei den Plötzen ausgiebig diskutiert.

Bemerkenswert ist, daß - in Übereinstimmung mit den untersuchten Plötzenbeständen - weder eine Außengruppenstellung der Fische aus dem Großen Vätersee noch ein gemeinsames Cluster von Rummelsburger See und Müggelsee beobachtet wurden.

Gemessen an den genetischen Distanzen zwischen Subpopulationen innerhalb derselben geographischen Region, weisen Plötze und Rotfeder gegenüber Blei und Güster folgenden interessanten Unterschied bezüglich ihrer genetischen Variabilität auf: Die urbanen Gewässer clusterten nur bei den letztgenannten Arten zusammen, obwohl alle vier zu den Hauptfischarten der Gewässer gehören, von deren Urbanisierung profitieren und Massenentwicklungen zeigen (WOLTER & VILCINSKAS 1996). Diese Beobachtung wird als Hinweis auf artspezifische Unterschiede bezüglich der ökologischen Valenz gegenüber anthropogenen Einflüssen innerhalb der Gruppe der eurytopen Fischarten interpretiert.

Bisher ist das Interesse an einer differenzierteren Betrachtung der Massenfischarten gering, da die Bestandsrückgänge der intoleranten Arten bessere Indikatoren für die Wirkung der Urbanisierung auf Gewässerökosysteme sind. Für eine fischereiliche Nutzung oder die Gewässergütebewirtschaftung urbaner Systeme hingegen ist es essentiell, die typischen Arten zu charakterisieren, die das Gros der Fischbiomasse bilden.

6.5.5 Genetische vs geographische Distanz

Ein Ziel der vorliegenden Arbeit war es, den Einfluß der zoogeographischen Entfernung auf die genetische Isolation der Bestände zu untersuchen. Zu diesem Zweck deckten die ausgewählten Probenahmestellen ein breites Entfernungsspektrum zwischen ihnen ab.

Den Ausgangspunkt der Überlegungen bildete das "Isolation durch Entfernung"-Modell, bei dem Genfluß zwischen lokalen Nachbarschaften in einer kontinuierlich verteilten Population stattfindet (Übersicht in FUTUYMA 1990).

Wie bereits die ausführliche Diskussion der UPGMA-Dendrogramme der genetischen Distanzen zeigte, war eine Differenzierung der Einzugsgebiete bei den untersuchten Arten nicht möglich.

Lediglich die untersuchten Bleibestände lieferten eine geringe Differenzierung zwischen Elbe- und Oder-Einzugsgebiet. Danach war ein Nachweis der Isolation der Bestände durch die zoogeographische Entfernung zwischen ihnen nicht mehr zu erwarten. Folgerichtig waren die Korrelationen zwischen genetischer und geographischer Distanz bei allen vier untersuchten Fischarten nicht signifikant. Die Scatterplots dieser Beziehungen sind in Abb. 38 dargestellt.

Nach dem Ergebnis der Regressionsanalyse ist das "Isolation durch Entfernung"-Modell für die bearbeiteten Bestände abzulehnen. Die Beziehungen zwischen geographischer und genetischer Distanz sind zufällig.

Wenn Wanderungen zwischen einer Gruppe von Populationen zufällig erfolgen, folgt die Populationsstruktur dem "Insel"-Modell (Übersicht in FUTUYMA 1990). Diesem Modell würde auch die z.T. willkürlich anmutende Clusterung der Bestände innerhalb der Dendrogramme entsprechen.

Die Verinselung der Bestände muß als anthropogene Beeinträchtigung bewertet werden. Querverbauungen und strukturarme, kanalisierte Gewässerabschnitte wirken als Migrationshindernisse und führen zur genetischen Isolation von Populationen.

Abb. 38 Beobachtetes Verhältnis der genetischen zu den geographischen Distanzen bei den vier untersuchten Fischarten.

Fig. 38 Observed correlation between genetic and geographic distances in the four investigated fish species.

In unverbauten Abschnitten der Rhône und Saône wurde bei der populationsgenetischen Analyse verschiedener Döbelbestände keine Fragmentierung festgestellt, dagegen korrelierten die

genetischen Distanzen hochsignifikant mit den geographischen (GUINAND et al. 1996).

6.6 Genfluß zwischen Subpopulationen

Unter der Annahme, daß die Mehrheit der Allelvarianten selektionsneutral sind (KIMURA 1987, FUTUYMA 1990), wird die genetische Variabilität innerhalb und zwischen Populationen durch die effektive Populationsgröße und die Migrationsrate determiniert. Ein höherer Anteil genetischer Variabilität innerhalb der Populationen reflektiert größere effektive Populationen und eine höhere Migrationsrate (GYLLENSTEN 1985). Deshalb ist z.B. der geschätzte Individuenaustausch je Generation zwischen Subpopulationen mariner Fischarten 10-100mal höher als zwischen Süßwasserfischpopulationen (WARD et al. 1994).

Unter Freilandbedingungen lassen sich beide Komponenten in der Regel nicht separat quantifizieren. Deshalb wurde bei der vorliegenden Studie der Genfluß zwischen Subpopulationen als Produkt aus effektiver Populationsgröße und Migrationsrate ($N_e m$) erfaßt. Berechnungsgrundlage war die mit der hierarchischen F-Statistik nach WRIGHT (1978) ermittelte genetische Varianz der Allelfrequenzen zwischen den Subpopulationen (F_{ST}).

Zur Bewertung des theoretischen Genflusses zwischen Subpopulationen wurden die Kriterien von HARTL & CLARK (1989) bzw. SLATKIN & BARTON (1989) zugrunde gelegt: Bei $N_e m < 1$ sind zwei Bestände isoliert und evolvieren unabhängig voneinander, wenn $1 > N_e m$ zwischen zwei Beständen nur ein eingeschränkter Genaustausch, und ist $N_e m > 4$, herrscht Zufallspaarung zwischen zwei Beständen.

Mit Ausnahme der Rotfeder herrschten bei allen Arten zwischen den Beständen aus den Altarmen der Krummen Spree panmiktische Verhältnisse bzw. ein leicht eingeschränkter Genfluß (Güter). Daraus wurde gefolgert, daß für diese Arten die geographische Auflösung zu hoch war und die Probenahmestellen für populationsgenetische Studien zu eng beieinander lagen. Soll ein enges Probenraster isozym-elektrophoretisch bearbeitet werden, bietet sich nach diesen Erfahrungen die Rotfeder an. Damit erwies sich die aufgrund der beobachteten Ausbreitungsmuster der Rotfeder entwickelte Ausgangshypothese (vgl. Abschnitt 2) als richtig. Rotfedern verfügen aufgrund ihrer ökologischen Präferenzen von den genannten Arten über das höchste Potential zur genetischen Isolation und Subpopulationsbildung.

Insgesamt ist einzuschätzen, daß die genetische Isolation der verschiedenen Populationen bei der Rotfeder stärker ausgeprägt ist, als bei Blei, Güter und Plötze. Sie ist die einzige der untersuchten Arten, bei der die $N_e m$ -Werte auf eine signifikante Trennung benachbarter Populationen innerhalb eines Gewässers hinweisen. Es besteht deshalb Grund zu der Annahme, daß im Spree-Einzugsgebiet mindestens zwei unabhängig voneinander evolvierende Rotfederbestände präsent sind. Die anhand der hierarchischen F-Statistik geschätzte Isolation der verschiedenen Populationen ist deutlich höher, als sie nach dem Fehlen spezifisch fixierter Markerallele erwartet wurde.

Der von vielen Querverbauungen unterbrochene Spreeabschnitt zwischen der Krummen und der Müggelspree schränkte bei allen vier untersuchten Arten den Genfluß stark ein. Dieselbe Wirkung hatten die Wehre zwischen der Krummen Spree und dem Spreewald. Betrachtet man darüber hinaus die Höhe des theoretischen Genflusses zwischen den Populationen der isolierten Landseen als "Grundrauschen", so finden Fischwanderungen zwischen den o.g. Spreeabschnitten infolge der Querverbauungen praktisch nicht statt. Als Grundrauschen wurde hier die rein rechnerische, ausschließlich theoretisch vorhandene Genflußrate bezeichnet, die sich aufgrund der großen genetischen Ähnlichkeit der untersuchten Bestände auch zwischen völlig isolierten Populationen ergab.

Die genannten Einschränkungen des Genflusses sind unbedingt eine Folge der Querbauwerke

und damit anthropogener Beeinträchtigungen. Zu dieser Auffassung gelangt man beim Vergleich der Spree- mit den Oderproben. Zwischen Müggel- und Krummer Spree liegt ein rund 70 km langer, von fünf Wehren unterbrochener Flußlauf, während sich zwischen den beiden Probenahmestellen in der Oder 155 km freie Fließstrecke befinden. Trotz der doppelt so hohen zoogeographischen Entfernung zwischen den Oderproben ist der Genfluß höher als in der Spree, bei der Güster entspricht er sogar panmiktischen Verhältnissen.

Die Isolationswirkung der Querbauwerke wird auch durch den geringen theoretischen Genfluß zwischen den beiden, durch Wehre getrennten Plötzenpopulationen des Stöbbers bestätigt.

Darüber hinaus lieferte die populationsgenetische Analyse weitere Indizien für eine Barrierewirkung der Kanäle, wie sie bereits aus der Untersuchung der Ichthyozöosen verschiedener Wasserstraßen gefolgert wurde (WOLTER & VILCINSKAS 1998a). Neben dem, im Zusammenhang mit der Einzugsgebietsdifferenzierung der Bleibestände genannten, fehlenden Individuenaustausch über die Scheitelhaltung des Oder-Spree-Kanals waren dies insbesondere die Genflußraten zwischen Rummelsburger See und Müggelsee.

Beide Seen sind durch einen rund 13 km langen, kanalisierten Abschnitt der Oberspree miteinander verbunden. Migrationshindernisse in Form von Querverbauungen existieren nicht. Während der Genfluß zwischen beiden Beständen bei Blei und Güster panmiktischen Verhältnissen entsprach, war er bei Plötze und Rotfeder eingeschränkt. Für die Plötze war er z.B. auf diesen 13 km Spree nur unwesentlich höher als auf den 155 km zwischen den Probenahmestellen in der Oder. Der Kanal schränkt die Wanderungen von Plötzen und Rotfedern offenbar ein, im Gegensatz zu Blei und Güster. Diese auf verschiedene Fischarten unterschiedliche Hinderniswirkung ist auf deren Wanderverhalten zurückzuführen. Während Plötze und Rotfeder boden- bzw. ufernah wandern, nutzen Bleie und Güstern das Freiwasser (PAVLOV 1989). Von der in Kanälen üblichen monotonen Gestaltung der Uferstrukturen sind demzufolge besonders die Fischarten betroffen, die sich bei ihren Wanderungen an Gewässerstrukturen orientieren.

Kanäle wirken folglich artspezifisch als Isolationsmechanismus zwischen Subpopulationen. Diese Beobachtung ist insbesondere in Bezug auf die Wirkung der Urbanisierung von Gewässern auf die Zusammensetzung der Fischartengemeinschaft von Bedeutung. Aus diesem Grund ist die Verifizierung der Ergebnisse sowohl an weiteren Wasserstraßen als auch an intoleranten Fischarten (mit molekularbiologischen Methoden) geplant.

6.7 Schlußfolgerungen für den Fisch- und Gewässerschutz

Die breite Anwendung der Elektrophorese zur Ermittlung alleler und nichtalleler Proteinvarianten, ergänzt durch modernere molekularbiologische Methoden, führte bei allen Taxa zur Aufdeckung einer Vielzahl von Polymorphismen (AVISE 1994, BUTH 1984, BUTH et al. 1991, HARRIS & HOPKINSON 1976, KIRPICHNIKOV 1987, LEARY & BOOKE 1990, WARD et al. 1994). Die genetische Individualität der einzelnen Organismen bildet die Grundlage der Variabilität bzw. Diversität innerhalb und zwischen Populationen, Arten und höheren Taxa.

Die Erfassung und der Erhalt genetischer Diversität sind deshalb zentrale Fragen der Biodiversitätsforschung, für den Erhalt der Biodiversität und daraus abgeleitete Artenschutzbemühungen. Mit Beginn der schrittweisen Umsetzung der Agenda 21 in den Unterzeichner-Ländern sind Biodiversität und Artenschutzgenetik Gegenstand vielfältiger Diskussionen und Studien (z.B. ALLENDORF & WAPLES 1995, AVISE 1995, BARBAULT & SASTRAPADJA 1995, BISBY 1995, GREGORIUS 1991, HEDRICK 1994, MEFFE 1987, 1990, MILLER et al. 1995, RIFFEL 1996, RIFFEL & SCHREIBER 1994, RYMAN et al. 1995, TEMPLETON 1991, UTTER 1994).

Vorstellungen zur praktischen Umsetzung des Erhalts der genetischen Diversität finden sich insbesondere bei BRUTON (1995), HÄNFLING (1996), MEFFE (1987, 1990), RIFFEL (1996), RYMAN (1991), TEMPLETON (1991) und UTTER (1994). Ungeachtet der Kontroverse, auf welchem taxonomischen Level der Erhalt genetischer Variabilität einsetzen soll, stimmten die Arbeiten in zwei grundlegenden Ansichten überein: 1. Die populationsgenetische Forschung ist weiterzuführen und zu intensivieren. 2. Festgestellte Diversität ist um ihrer selbst willen zu erhalten, auch ohne das ein Nutzen der Adaptation sofort offenbar wird.

Für die Bewirtschaftung natürlicher Gewässer ergibt sich daraus der Grundsatz, auf Fischbesatz möglichst zu verzichten bzw. das Besatzmaterial aus dem gleichen Gewässersystem zu gewinnen. Die Verminderung der genetischen Variabilität natürlicher Fischpopulationen durch das Einbringen von Satzfishen aus Zuchtanlagen ist hinreichend belegt (z.B. FERGUSON 1990, HINDAR et al. 1991).

Unter dem Zwang einer rentablen Betriebsführung wird ein Besatzverzicht jedoch nicht in jedem Fall durchführbar sein. Darüber hinaus ist es zweifelhaft, ob es bei den wirtschaftlich genutzten Fischarten noch autochthone Bestände gibt, die nicht durch Besatz verfälscht wurden.

Demgegenüber besteht in der Regel keine Notwendigkeit, wirtschaftlich nicht nutzbare Fischarten um- oder einzusetzen.

Der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit lag auf der Untersuchung von Fischwanderungen mittels genetischer Marker. Die Ergebnisse belegen eine Habitatfragmentierung und Verinselung von Subpopulationen, die insbesondere auf Migrationshindernisse zurückzuführen sind. Als Barrieren für Fischwanderungen können dabei neben Querverbauungen auch strukturarmer, kanalisierte Flußabschnitte wirken. Für den Artenschutz ist deshalb die allgemeine Forderung nach einer longitudinalen und lateralen Durchwanderbarkeit der Gewässerökosysteme für alle aquatischen Organismen (CLAY 1995, JEDICKE 1994, PAVLOV 1989, WOLTER 1996, WOLTER & VILCINSKAS 1996) zu ergänzen und auf die Förderung der strukturellen Vielfalt auszuweiten. Bei Ausbaumaßnahmen sollten künftig verstärkt sog. "ingenieurbioologische Bauweisen" Anwendung finden. Darüber hinaus sollten die Ufer mosaikartig strukturiert werden, d.h. einen ständigen Wechsel von Spundwänden (wo unbedingt erforderlich), Blocksteinwurf, Kiesschüttungen und unverbauten Abschnitten aufweisen (WOLTER & VILCINSKAS 1997c, 1998a, b).

Derartige Uferstrukturen fördern nicht nur die Wanderungen der strukturorientierten Fischarten, sie bieten den Fischen auch Laich- und Brutaufwuchsrefugien und stellen so einen wertvollen Beitrag zum Fischartenschutz in Wasserstraßen dar.

7 Literatur

- AEBERSOLD, P. B., WINANS, G. A., TEEL, D. J., MILNER, G. B. & UTTER, F. M. (1987): Manual for starch gel electrophoresis: A method for the detection of genetic variation. NOAA Technical Report NMFS 61, 19 S.
- ALBRECHT, M.-L. (1964): Die Oder als Fischgewässer. Z. Fischerei NF 12, 479-506.
- ALLENDORF, F. W. & WAPLES, R. S. (1995): Conservation and genetics of salmonid fishes. In: AVISE, J. C. & HAMRICK, J. L. (Hrsg.): Conservation genetics. Case histories from nature. Chapman & Hall, New York, 238-280.
- ALVES, M. J. & COELHO, M. M. (1994): Genetic variation and population subdivision of the endangered Iberian cyprinid *Chondrostoma lusitanicum*. J. Fish Biol. 44, 627-636.
- ANJUM, R. (1995): Biochemical and chromosomal genetic characteristics of several breeding populations of common carp, *Cyprinus carpio* (L.). University of Agriculture and Technology, Fac. Water Protection and Freshwater Fisheries, Olsztyn, Dissertation, 98 S.
- ARCHIE, J. W. (1985): Statistical analysis of heterozygosity data: Independent sample comparisons. Evolution 39, 623-637.
- AVISE, J. C. (1977): Genic heterozygosity and rate of speciation. Paleobiol. 3, 422-432.
- AVISE, J. C. (1994): Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall, New York, Oxford, 511 S.
- AVISE, J. C. (1995): Introduction: The scope of conservation genetics. In: AVISE, J. C. & HAMRICK, J. L. (Hrsg.): Conservation genetics. Case histories from nature. Chapman & Hall, New York, 1-9.
- AVISE, J. C. & AQUADRO, C. F. (1982): A comparative summary of genetic distances in the vertebrates: patterns and correlations. Evol. Biol. 15, 151-185.
- AVISE, J. C. & KITTO, G. B. (1973): Phosphoglucose isomerase gene duplication in the bony fishes: an evolutionary history. Biochem. Genet. 8, 113-132.
- AVISE, J. C. & SMITH, H. M. (1974): Biochemical genetics of sunfish. I. Geographic variation and subspecific intergradation in the bluegill, *Lepomis macrochirus*. Evolution 28, 42-56.
- BAADEJ. (1996): Gewässerstruktur- und Mikrohabitatnutzung der Plötze (*Rutilus rutilus* L.) in der Müggelspree. Humboldt-Universität Berlin, Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Diplomarbeit, 83 S.
- BAILLIE, J. & GROOMBRIDGE, B. (Hrsg.) (1996): 1996 IUCN red list of threatened animals. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Washington, 448 S.
- BALON, E. K. (1975): Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition. J. Fish. Res. Board Can. 32, 821-864.
- BALON, E. K. (1981): Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. Environ. Biol. Fish. 6, 377-389.
- BANARESCUP. (1992): Zoogeography of fresh waters. Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. AULA-Verlag, Wiesbaden, Bd. 2, 519-1091.
- BANARESCUP. & COAD, B. W. (1991): Cyprinids of Eurasia. In: WINFIELD, I. J. & NELSON, J. S. (Hrsg.): Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation. Chapman & Hall, London, New York, 127-155.
- BARANYI, C., GOLLMANN, G. & BOBIN, M. (1997): Genetic and morphological variability in roach, *Rutilus rutilus*, from Austria. Hydrobiologia 350, 13-23.

- BARBAULT R. & SASTRAPRADJA, S. (1995): Generation, maintenance and loss of biodiversity. In: HEYWOOD, V. H. & WATSON, R. T. (Hrsg.): Global Biodiversity Assessment. Cambridge University Press, Cambridge, 192-274.
- BASAGLIA, F. (1989): Some aspects of isozymes of lactate dehydrogenase, malate dehydrogenase and glucosephosphate isomerase in fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 92 B, 213-226.
- BASAGLIA, F., MARCHETTI, M. G. & SALVATORELLI, G. (1990): Genetic, developmental and comparative analysis of LDH, MDH and GPI isozymes in the sheepshead bream (*Diplodus puntazzo* Gm.). *Comp. Biochem. Physiol.* 96 B, 257-266.
- BAUME, O. & MARCINEK, J. (1993): Das Berliner Gewässernetz und seine Nährstoffbelastung. *wwt*, 6/93, 40-45.
- BEGON M., MORTIMER, M. & THOMPSON, D. J. (1997): Populationsökologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 380 S.
- BERNATCHEZ, L. & OSINOV, A. (1995): Genetic diversity of trout (genus *Salmo*) from its most eastern native range based on mitochondrial DNA and nuclear gene variation. *Mol. Ecol.* 4, 285-297.
- BERRA, T. M. (1997): Some 20th century fish discoveries. *Env. Biol. Fish.* 50, 1-12.
- BERREBI, P., LANDAUD, P., BORSA, P. & RENNO, J. F. (1990): Esterases of the flounder (*Platichthys flesus*, Pleuronectidae, Teleostei): Development of an identification protocol using starch gel electrophoresis and characterisation of loci. *Experientia* 46, 863-867.
- BISBY, F. A. (1995): Characterization of biodiversity. In: HEYWOOD, V. H. & WATSON, R. T. (Hrsg.): Global Biodiversity Assessment. Cambridge University Press, Cambridge, 20-106.
- BLESS, R., LELEK, A. & WATERSTRAAT, A. (1994): Rote Liste und Artenverzeichnis der in Deutschland in Binnengewässern vorkommenden Rundmäuler und Fische (Cyclostomata & Pisces). In: NOWAK, E., BLAB, J. & BLESS, R. (Hrsg.): Rote Liste der gefährdeten Wirbeltiere in Deutschland. Kilda-Verlag, Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, 42, 137-156.
- BODALY, R. A., WARD, R. D. & MILLS, C. A. (1989): A genetic stock study of perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere. *J. Fish Biol.* 34, 965-967.
- BOUVET, Y., SOEWARDI, K. & PATTEE, E. (1990): Genetic divergence within natural populations of grayling (*Thymallus thymallus*) from two French river systems. *Arch. Hydrobiol.* 119, 89-101.
- BOUVET, Y., SOEWARDI, K. & PATTEE, E. (1991): The discrimination of roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) populations in different parts of a river system. An investigation using biochemical markers. *Hydrobiologia* 209, 161-167.
- BOUVET, Y., BOBIN, M., MASLIN, J. L. & PATTEE, E. (1995): The genetic structure of roach populations in two contrasted large rivers. *Hydrobiologia* 303, 229-234.
- BRASSINGTON, R. A. & FERGUSON, A. (1976): Electrophoretic identification of roach (*Rutilus rutilus* L.), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.), bream (*Abramis brama* L.) and their natural hybrids. *J. Fish Biol.* 9, 471-477.
- BRÜMMER J. (1994): Untersuchungen über Fischartengemeinschaften der Elbtal-Aue bei Wittenberge, Brandenburg/Sachsen-Anhalt. Technische Universität Braunschweig, Zool. Institut, Diplomarbeit, 119 S.
- BRUTON M. N. (1995): Have fishes had their chips? The dilemma of threatened fishes. *Env. Biol. Fish.* 43, 1-27.
- BUTH D. G. (1984): Allozymes of the cyprinid fishes: variation and application. In: TURNER, B. J. (Hrsg.): Evolutionary Genetics of Fishes. Plenum Press, New York, 561-590.

- BUTH D. G., DOWLING, T. E. & GOLD, J. R. (1991): Molecular and cytological investigations. In: WINFIELD, I. J. & NELSON, J. S. (Hrsg.): Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation. Chapman & Hall, London, New York, 83-126.
- CARVALHO, G. R. (1993): Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. J. Fish Biol. 43 (Suppl. A), 53-73.
- CARVALHO, G. R. & HAUSER, L. (1994): Molecular genetics and the stock concept in fisheries. Rev. Fish Biol. Fish. 4, 326-350.
- CHAKRABORTY, R. & LEIMAR, O. (1987): Genetic variation within a subdivided population. In: RYMAN, N. & UTTER, F. (Hrsg.): Population Genetics & Fishery Management. Seattle und London, University of Washington Press, 89-120.
- CLAY, C. H. (1995): Design of fishways and other fish facilities. Lewis Publishers, Boca Raton, London, Tokyo, 2. Aufl., 248 S.
- CLAYTON, J. W. & TRETIAK, D. N. (1972): Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. J. Fish. Res. Bd. Canada 29, 1169-1172.
- COCKBURN A. (1995): Evolutionsökologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 357 S.
- COELHO M. M. (1992): Genetic differentiation of the Iberian cyprinids *Chondrostoma polylepis* STEIND., 1865 and *Ch. willkommii* STEIND., 1866. Arch. Hydrobiol. 125, 487-498.
- COELHO, M. M., BRITO, R. M., PACHECO, T. R., FIGUEIREDO, D. & PIRES, A. M. (1995): Genetic variation and divergence of *Leuciscus pyrenaicus* and *L. carolitertii* (Pisces, Cyprinidae). J. Fish Biol. 47 (Suppl. A), 243-258.
- COELHO, M. M. & ZALEWSKI, M. (1995): Evolutionary adaptations by fish to ecotonal complexity in spatially variable landscapes - a perspective. Hydrobiologia 303, 223-228.
- COPP G. H., GUTI, G., ROVNY, B. & ERNY, J. (1994): Hierarchical analysis of habitat use by 0+ juvenile fish in Hungarian/Slovak flood plain of the Danube River. Env. Biol. Fish. 40, 329-348.
- COPPES, Z. L., SCHWANTES, M. L. B. & SCHWANTES, A. R. (1987a): Adaptive features of enzymes from family Sciaenidae (Perciformes) - I. Studies on soluble malate dehydrogenase (s-MDH) and creatine kinase (CK) of fishes from the south coast of Uruguay. Comp. Biochem. Physiol. 88 B, 203-209.
- COPPES, Z. L., SCHWANTES, M. L. B. & SCHWANTES, A. R. (1987b): Adaptive features of enzymes from family Sciaenidae - II. Studies of phosphoglucose isomerase (PGI) of fishes from the south coast of Uruguay. Comp. Biochem. Physiol. 88 B, 211-218.
- COPPES, Z. L., DE VECCHI, S., FERREIRA, E. & HIRSCHHORN, M. (1990): Multilocus isozyme systems in fishes. Comp. Biochem. Physiol. 96 B, 1-13.
- CROSS, T. F. (1978): Isozymes of interspecific hybrids of the fish family Cyprinidae. Proc. R. I. A. 78 B, 323-334.
- DANDO, P. R. (1974): Distribution of multiple glucosephosphate isomerases in teleostean fishes. Comp. Biochem. Physiol. 47 B. 663-679.
- DANDOP, R. (1980): Duplication of the glucosephosphate isomerase locus in vertebrates. Comp. Biochem. Physiol. 66 B, 373-378.
- DEHUS, P. (1990): Rote Liste der in Schleswig-Holstein gefährdeten Süßwasserfische und Neunaugen. Landesamt f. Naturschutz u. Landschaftspflege Schleswig-Holstein (Hrsg.), Kiel, 20 S.
- DIAMOND, M. (1985): Some observations of the spawning by roach, *Rutilus rutilus* L., and bream, *Abramis brama* L., and their implications for management. Aquacult. Fish. Mgmt.

16, 359-367.

- DIERKING, R. & WEHRMANN, H. (1991): Artenschutzprogramm Fische & Rundmäuler in Hamburg. Umweltbehörde Hamburg, Umweltamt (Hrsg.), Schriftenreihe der Umweltbehörde, 38, 126 S.
- ECKMANN, R. (1995): Fish species richness in lakes of the northeastern lowlands in Germany. *Ecol. Freshw. Fish* 4, 62-69.
- ENGEL, W., FAUST, J. & WOLF, U. (1971): Isoenzyme polymorphism of the sorbitol dehydrogenase and the NADP-dependent isocitrate dehydrogenases in the fish family Cyprinidae. *Anim. Blood Grps biochem. Genet.* 2, 127-133.
- EUR 12587/2 EN (1991) CORINE biotopes manual: Check-list of treated fishes, I 3, Brüssel.
- FAUSCH, K. D., LYONS, J., KARR, J. R. & ANGERMEIER, P. L. (1990): Fish communities as indicators of environmental degradation. *Am. Fish. Soc. Symp.* 8, 123-144.
- FELSENSTEIN, J. (1985): Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783-791.
- FELSENSTEIN, J. (1995): PHYLIP (Phylogeny Inference Package) Version 3.57c. University of Washington, Dept. of Genetics, Seattle, 198 S.
- FERGUSON, A. (1994): Molecular genetics in fisheries: current and future perspectives. *Rev. Fish Biol. Fish.* 4, 379-383.
- FERGUSON, M. M. (1990): The genetic impact of introduced fishes on native species. *Can. J. Zool.* 68, 1053-1057.
- FERGUSON, M. M. (1994): The role of molecular genetic markers in the management of cultured fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 4, 351-373.
- FERRIS, S. D. & WHITT, G. S. (1977): Duplicate gene expression in diploid and tetraploid loaches (Cypriniformes, Cobitidae). *Biochem. Genet.* 15, 1097-1112.
- FISHER, S. E., SHAKLEE, J. B., FERRIS, S. D. & WHITT, G. S. (1980): Evolution of five multilocus isozyme systems in the chordates. *Genetica* 52/53, 73-85.
- FISHER, S. E. & WHITT, G. S. (1978): Evolution of isozyme loci and their differential tissue expression: Creatine kinase as a model system. *J. Mol. Evol.* 12, 25-55.
- FREDRICH, F. & WOLTER, C. (1994): Fischfauna. In: WALZ, N., SCHÖNFELDER, J., FREDRICH, F., GELBRECHT, J., KOZERSKI, H.-P. & WOLTER, C.: Ökologische Untersuchung an Altgewässern der "Krummen Spree" zwischen Neuendorfer See und Schwielochsee. Landesanstalt für Großschutzgebiete des Landes Brandenburg, Abschlußbericht, 60-90.
- FREDRICH, F. & WOLTER, C. (1996a): Ichthyoökologie. In: GELBRECHT, J. et al.: Stoffeinträge in Oberflächengewässer und Stoffumsetzungsprozesse in Fließgewässern im Einzugsgebiet der Unteren Spree als Grundlage für Sanierungskonzepte. *Berichte des IGB* 2, 84-85.
- FREDRICH, F. & WOLTER, C. (1996b): Die Ichthyofauna der Löcknitz. *Beiträge zur angewandten Gewässerökologie Norddeutschlands* 3, 76-88.
- FREYHOF, J. (1997): Strukturierende Faktoren in der Fischgemeinschaft der Sieg. Universität Bonn, Mathematisch-naturwissenschaftliche Fakultät, Dissertation, 161 S.
- FUTUYMA, D. J. (1990): *Evolutionsbiologie*. Birkhäuser Verlag, Basel, 679 S.
- GARNER, P. (1996): Microhabitat use and diet of 0+ cyprinid fishes in a lentic, regulated reach of the River Great Ouse, England. *J. Fish Biol.* 48, 367-382.
- GAUMERT, D. & KÄMMEREIT, M. (1993): Süßwasserfische in Niedersachsen. Niedersächsisches Landesamt für Ökologie (Hrsg.), Hildesheim, 123 S.
- GELBRECHT, J., BEHRENDT, H., BÖHME, M., DRIESCHER, E., EXNER, H.-J., FISCHER, H., FREDRICH, F., GIESE, F., GINZEL, G., HANDKE, H., HUBER, P., KÖHLER, J., KOZERSKI, H.-P.,

- KRÜGER, A., LADEMANN, H., NÜTZMANN, G., PÖTHIG, R., PUDENZ, S., PUSCH, M., SCHÖNFELDER, J., SIEFERT, J., WOLTER, C. & ZWIRNMANN, E. (1996): Stoffeinträge in Oberflächengewässer und Stoffumsetzungsprozesse in Fließgewässern im Einzugsgebiet der Unteren Spree als Grundlage für Sanierungskonzepte. Berichte des IGB 2, 148 S.
- GREGORIUS H.-R. (1991): Gene conservation and the preservation of adaptability. In: SEITZ, A. & LOESCHCKE, V. (Hrsg.): Species conservation: A population biological approach. Birkhäuser Verlag, Basel, 31-47.
- GUINAND B., BOUVET, Y. & BROHON, B. (1996): Spatial aspects of genetic differentiation of the European chub in the Rhone River basin. J. Fish Biol. 49, 714-726.
- GYLLENSTEN J. (1985): The genetic structure of fish: differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous, and freshwater species. J. Fish Biol. 26, 691-699.
- HÄNFLING, B. (1996): Geographische Differenzierung von Fischpopulationen in den nordostbayerischen Einzugsgebieten von Rhein, Donau und Elbe. Universität Bayreuth, Fachbereich Biologie/Chemie/Geowissenschaften, Dissertation, 101 S.
- HANTKE, R. (1993): Flußgeschichte Mitteleuropas. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 459 S.
- HARRIS, H. & HOPKINSON, D. A. (1976): Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford, 264 S.
- HARTL, D. L. & CLARK, A. G. (1989): Principles of population genetics. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 2. Aufl., 682 S.
- HEDRICK, P. W. (1986): Genetic polymorphism in heterogeneous environments: a decade later. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17, 535-566.
- HEDRICK, P. W. (1994): Conservation biology of endangered Pacific salmonids. Cons. Biol. 8, 863-894.
- HELDSTAB, H. & KATOH, M. (1995): Low genetic variation in perch (*Perca fluviatilis* L.) from three major European drainage systems in Switzerland. Aquat. Sci. 57, 14-19.
- HEYWOOD, V. H. & BASTE, I. (1995): Introduction. In: HEYWOOD, V. H. & WATSON, R. T. (Hrsg.): Global Biodiversity Assessment. Cambridge University Press, Cambridge, 4-19.
- HILLIS, D. M., MORITZ, C. & MABLE, B. K. (Hrsg.) (1996): Molecular Systematics. Sinauer Associates, Sunderland, 2. Aufl., 655 S.
- HINDAR, K., RYMAN, N. & UTTER, F. (1991): Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48, 945-957.
- HODGES JR, D. H. & WHITMORE JR, D. H. (1977): Muscle esterases of the mosquitofish, *Gambusia affinis*. Comp. Biochem. Physiol. 58 B, 401-407.
- HOFFMANN, A. A. & PARSONS, P. A. (1991): Evolutionary genetics and environmental stress. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, 284 S.
- HOHL, R. (Hrsg.) (1981): Die Entwicklungsgeschichte der Erde. F. A. Brockhaus Verlag, Leipzig, 7. Aufl., 703 S.
- HOWES, G. (1981): Anatomy and phylogeny of the Chinese major carps *Ctenopharyngodon* Steind., 1866 and *Hypophthalmichthys* Blkr., 1860. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 41, 1-52.
- HOWES, G. (1991): Systematics and biogeography: an overview. In: WINFIELD, I. J. & NELSON, J. S. (Hrsg.): Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation. Chapman & Hall, London, New York, 1-33.
- IKSE - INTERNATIONALE KOMMISSION ZUM SCHUTZ DER ELBE (Hrsg.) (1996): Die Fischfauna der Elbe. Internationale Kommission zum Schutz der Elbe, Magdeburg, 66 S.

- JEDICKE, E. (1994): Biotopverbund. Grundlagen und Maßnahmen einer neuen Naturschutzstrategie. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 2. Aufl., 287 S.
- KIESERITZKY, R. (1938): Die Verbesserung der Vorflut in der unteren Oder. I. Notwendigkeit und Planung der Vorflutverbesserung, ihre Durchführung und ihre Erfolge. Die Bautechnik 16, 285-292.
- KIMURA, M. (1987): Die Neutralitätstheorie der molekularen Evolution. Verlag Paul Parey, Hamburg, 303 S.
- KIRPICHNIKOV, V. S. (1987): Genetische Grundlagen der Fischzucht. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 432 S.
- KIRPICHNIKOV, V. S. (1992): Adaptive nature of intrapopulational biochemical polymorphism in fish. J. Fish Biol. 40, 1-16.
- KNUTH, D. (1992): Rote Liste. Rundmäuler (Cyclostomata) und Fische (Pisces). In: Ministerium für Umwelt, Naturschutz und Raumordnung des Landes Brandenburg (Hrsg.): Gefährdete Tiere im Land Brandenburg. Rote Liste, 35-38.
- KNUTH, D., ROTHE, U., TAUTANHAHN, M., WOLTER, C. & ZERNING, M. (1998): Rote Liste und Artenverzeichnis (Checkliste) der im Land Brandenburg vorkommenden Rundmäuler und Fische (Cyclostomata & Pisces). Ministerium für Umwelt, Naturschutz und Raumordnung des Landes Brandenburg (Hrsg.), im Druck.
- KÖHLER, C. (1991): Untersuchungen zur Fischartengemeinschaft des Rheins mit besonderer Berücksichtigung der intraspezifischen Variabilität morphometrischer Parameter von ausgewählten ubiquitären Arten. Universität Frankfurt am Main, Fachbereich Biologie, Dissertation, 209 S.
- KÖHLER, C. & LELEK, A. (1992): Die Fischfauna des Rheins: Analyse der Artengemeinschaften sowie Daten zur Morphometrie und Meristik der vorkommenden Arten. Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 148, 53-153.
- KOTTELAT, M. (1997): European freshwater fishes. Biologia, Bratislava 52 (Suppl. 5), 1-271.
- KREBS, C. J. (1994): Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper-Collins College Publishers, New York, 4. Aufl., 801 S.
- KRÜGER, F., LABATZKI, P. & STEIDL, J. (1993a): Naturnahe Gestaltung von Fischaufstiegsanlagen. Beispiele in Brandenburg. wwt 1/93, 27-33.
- KRÜGER, F., GÖRLACH, J., LABATZKI, P. & STEIDL, J. (1993b): Grundlagenermittlung zur Überprüfung, Umgestaltung und zum Neubau von Fischaufstiegsanlagen in Fließgewässern 1. Ordnung im Land Brandenburg. Jahresbericht für das LUA Brandenburg, 154 S.
- KRÜGER, F., GÖRLACH, J., LABATZKI, P. & STEIDL, J. (1994): Grundlagenermittlung zur Überprüfung, Umgestaltung und zum Neubau von Fischaufstiegsanlagen in Fließgewässern 1. Ordnung im Land Brandenburg. Jahresbericht für das LUA Brandenburg, 102 S.
- KRÜGER, F., GÖRLACH, J., LABATZKI, P. & STEIDL, J. (1995): Grundlagenermittlung zur Überprüfung, Umgestaltung und zum Neubau von Fischaufstiegsanlagen in Fließgewässern 1. Ordnung im Land Brandenburg. Jahresbericht für das LUA Brandenburg, 186 S.
- L'ABÉE-LUND, J. H. & VØLLESTAD, L. A. (1985): Homing precision of roach *Rutilus rutilus* in Lake Årungen, Norway. Env. Biol. Fish. 13, 235-239.
- LADEWIG DE PANEPUCCI, L. L., SCHWANTES, M. L. B. & SCHWANTES, A. R. (1984): Loci that encode the lactate dehydrogenase in 23 species of fish belonging to the orders Cypriniformes, Siluriformes and Perciformes: adaptive features. Comp. Biochem. Physiol. 77 B, 867-876.
- LANDESUMWELTAMT BRANDENBURG (Hrsg.) (1995): Das Landesumweltamt Brandenburg im

- Zahlenspiegel 1994. Potsdam, 85 S.
- LANDESUMWELTAMT BRANDENBURG (Hrsg.) (1997): Das Landesumweltamt Brandenburg im Zahlenspiegel 1996. Potsdam, 80 S.
- LEARY, R. F. & BOOKE, H. E. (1990): Starch gel electrophoresis and species distinctions. In: SCHRECK, C. B. & MOYLE, P. B. (Hrsg.): Methods for fish biology. American Fisheries Society, Bethesda, 141-170.
- LEEG, Y., JANG, S. I., PARK, H. W., RYU, H. & SO, J. N. (1989): Isozyme patterns in the ontogenic stages and adult tissues of the dace *Tribolodon hakonensis* by electrophoresis. Korean J. Genet. 11, 73-86.
- LESSIOSH, A. (1992): Testing electrophoretic data for agreement with Hardy-Weinberg expectations. Marine Biol. 112, 517-523.
- LOZANJ, L. (1992): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg, 237 S.
- LUSKOVA, V., SLECHTOVA, V., SLECHTA, V. & LUSK, S. (1995): The population genetic diversity of *Chondrostoma nasus* from Moravian and Slovak rivers. Folia Zool. 44 (Suppl. 1), 91-98.
- MACARANAS, J. M., SATO, J. & FUJIO, Y. (1986): Genetic characterization of cultured populations of Japanese common carp. Tohoku J. Agric. Res. 37, 21-29.
- MACHORDOM, A., DOADRIO, I. & BERREBI, P. (1995): Phylogeny and evolution of the genus *Barbus* in the Iberian peninsula as revealed by allozyme electrophoresis. J. Fish Biol. 47, 211-236.
- MAHNKOPFE. (1907): Erfahrungen in der Seenbewirtschaftung. Fischerei-Zeitung Neudamm 10, 131-138.
- MANCHENKO, G. P. (1994): Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. C.R.C. Press, Ann Arbor, 273 S.
- MANN, R. H. K. (1991): Growth and production. In: WINFIELD, I. J. & NELSON, J. S. (Hrsg.): Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation. Chapman & Hall, London, New York, 456-482.
- MANN, R. H. K. (1996): Environmental requirements of European non-salmonid fish in rivers. Hydrobiologia 323, 223-235.
- MARKERT, C. L., SHAKLEE, J. B. & WHITT, G. S. (1975): Evolution of a gene. Science 189, 102-114.
- MATTHIENSEN, A., TELLECHEA, E. & LEVY, J. A. (1993): Biochemical characterization for the genetic interpretation of esterase isozymes in *Micropogonias furnieri* (Pisces, Sciaenidae) in south Brazil. Comp. Biochem. Physiol. 104 B, 349-352.
- MAY, B., WRIGHT, J. E. & STONEKING, M. (1979): Joint segregation of biochemical loci in Salmonidae: Results from experiments with *Salvelinus* and review of the literature on other species. J. Fish. Res. Board Can. 36, 1114-1128.
- MCELLIGOTT, E. A. & CROSS, T. F. (1991): Protein variation in wild Atlantic salmon, with particular reference to southern Ireland. J. Fish Biol. 39 (Suppl. A), 35-42.
- MEFFE, G. K. (1987): Conserving fish genomes: philosophies and practices. Env. Biol. Fish. 18, 3-9.
- MEFFE, G. K. (1990): Genetic approaches to conservation of rare fishes: examples from North American desert species. J. Fish Biol. 37 (Suppl. A), 105-112.
- MICHEL, P. & OBERDORFF, T. (1995): Feeding habits of fourteen European freshwater fish species. Cybium 19, 5-46.
- MILLER, K., ALLEGRETTI, M. H., JOHNSON, N. & JONSSON, B. (1995): Measures for conservation

- of biodiversity and sustainable use of its components. In: HEYWOOD, V. H. & WATSON, R. T. (Hrsg.): Global Biodiversity Assessment. Cambridge University Press, Cambridge, 915-1061.
- MILLS, C. A. (1991): Reproduction and life history. In: WINFIELD, I. J. & NELSON, J. S. (Hrsg.): Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation. Chapman & Hall, London, New York, 483-508.
- MITTON, J. B. & LEWIS JR., W. M. (1989): Relationships between genetic variability and life-history features of bony fishes. *Evolution* 43, 1712-1723.
- MORAN P., PENDAS, A. M., GARCIA-VAZQUEZ, E., IZQUIERDO, J. I. & LOBON-CERVIA, J. (1995): Estimates of gene flow among neighbouring populations of brown trout. *J. Fish Biol.* 46, 593-602.
- MÜHLENBERG, M., HOVESTADT, T. & RÖSER, J. (1991): Are there minimal areas for animal populations? In: SEITZ, A. & LOESCHCKE, V. (Hrsg.): Species conservation: A population biological approach. Birkhäuser Verlag, Basel, 227-264.
- NAISH, K.-A., CARVALHO, G. R. & PITCHER, T. J. (1993): The genetic structure and microdistribution of shoals of *Phoxinus phoxinus*, the European minnow. *J. Fish Biol.* 43 (Suppl. A), 75-89.
- NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106, 283-292.
- NEI, M. (1977): F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Human Genet.* 41, 225-233.
- NEI, M. (1978a): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89, 583-590.
- NEI, M. (1978b): The theory of genetic distance and the evolution of human races. *Jap. J. Human Genet.* 23, 341-369.
- NEI, M. (1987): Genetic distance and molecular phylogeny. In: RYMAN, N. & UTTER, F. (Hrsg.): Population Genetics & Fishery Management. Seattle und London, University of Washington Press, 193-223.
- NELSON, J. S. (1994): Fishes of the world. John Wiley & Sons, New York, 3. Aufl., 600 S.
- NEMEÇA, F. L. & BRINKHURST, R. O. (1988): Using the bootstrap to assess statistical significance in the cluster analysis of species abundance data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 965-970.
- OHTA, T. (1992): The nearly neutral theory of molecular evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23, 263-286.
- OLSON, M. H. (1996): Ontogenetic niche shifts in largemouth bass: variability and consequences for first-year growth. *Ecology* 77, 179-190.
- PARK, L. K. & MORAN, P. (1994): Developments in molecular genetic techniques in fisheries. *Rev. Fish Biol. Fish.* 4, 272-299.
- PAVLOV, D. S. (1989): Structures assisting the migrations of non-salmonid fish: USSR. *FAO Fish. Tech. Pap.* 308, 97 S.
- PERSSON, L. (1991): Interspecific interactions. In: WINFIELD, I. J. & NELSON, J. S. (Hrsg.): Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation. Chapman & Hall, London, New York, 530-551.
- PERSSON, L., ANDERSSON, J., WAHLSTRÖM, E. & EKLÖV, P. (1996): Size-specific interactions in lake systems: predator gape limitation and prey growth rate and mortality. *Ecology* 77, 900-911.
- PITTS, C. S., JORDAN, D. R., COWX, I. G. & JONES, N. V. (1997): Controlled breeding studies to verify the identity of roach and common bream hybrids from a natural population. *J. Fish*

- Biol. 51, 686-696.
- PONCIN, P., PHILIPPART, J. C. & RUWET, J. C. (1996): Territorial and non-territorial spawning behavior in the bream. *J. Fish Biol.* 49, 622-626.
- PRZYBYLSKI, M. (1996): Variation in fish growth characteristics along a river course. *Hydrobiologia* 325, 39-46.
- RIDGWAY, G. J., SHERBURNE, S. W. & LEWIS, R. D. (1970): Polymorphism in the esterases of Atlantic herring. *Trans. Am. Fish. Soc.* 99, 147-151.
- RIFFEL M. (1996): Wasserscheiden als Evolutionsfaktor. Populationsdifferenzierung von Bachforelle und Groppe im Kampfgebiet von Rhein und Donau. Universität Heidelberg, Naturwissenschaftlich-mathematische Gesamtfakultät, Dissertation, 299 S.
- RIFFEL M. & SCHREIBER, A. (1994): Genetische Inventarisierung fragmentierter Fischpopulationen als Basis für ihr Erhaltungsmanagement in Baden-Württemberg: Risikobewertung von Gewässerversauerung, Habitatisolation und Besatzmaßnahmen. *Veröff. PAÖ* 8, 443-457.
- RIFFEL, M. & SCHREIBER, A. (1995): Coarse-grained population structure in Central European sculpin (*Cottus gobio* L.): secondary contact or ongoing genetic drift? *J. Zoo. Syst. Evol. Research* 33, 173-184.
- RIFFEL, M., STORCH, V. & SCHREIBER, A. (1995): Allozyme variability of brown trout (*Salmo trutta* L.) populations across the Rhenanian-Danubian watershed in southwest Germany. *Heredity* 74, 241-249.
- ROFF, D. A. (1992): The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman & Hall, New York, London, 535 S.
- RYMAN N. (1991): Conservation genetics considerations in fishery management. *J. Fish Biol.* 39 (Suppl. A), 211-224.
- RYMAN N., UTTER, F. & LAIKRE, L. (1995): Protection of intraspecific biodiversity of exploited fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 5, 417-446.
- SCHMIDTKE, J., DUNKHASE, G. & ENGEL, W. (1975): Genetic variation of phosphoglucose isomerase isoenzymes in fish of the orders Ostariophysi and Isospondyli. *Comp. Biochem. Physiol.* 50 B, 395-398.
- SCHOLL, A. & EPPENBERGER, H. M. (1972): Patterns of the isozymes of creatine kinase in teleostean fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 42 B, 221-226.
- SCOPES, R. K. & GOSSELIN-REY, C. (1968): Polymorphism in carp muscle creatine kinase. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 25, 2715-2716.
- SEEBJ. E., SEEB, L. W., OATES, D. W. & UTTER, F. M. (1987): Genetic variation and postglacial dispersal of populations of northern pike (*Esox lucius*) in North America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44, 556-561.
- SENATOR FÜR BAU- UND WOHNUNGSWESEN, DER (Hrsg.) (1981): Die Verkehrswasserwirtschaft in Berlin. Berlin, 48 S.
- SHAKLEE J. B., ALLENDORF, F. W., MORIZOT, D. C. & WHITT, G. S. (1990): Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119, 2-15.
- SHAKLEE, J. B., KEPES, K. L. & WHITT, G. S. (1973): Specialized lactate dehydrogenase isozymes: The molecular and genetic basis for the unique eye and liver LDHs of teleost fishes. *J. Exp. Zool.* 185, 217-240.
- SHAW, C. R. & PRASAD, R. (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes - a compilation of recipes. *Biochem. Genet.* 4, 297-320.
- SLATKIN, M. (1985): Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* 39, 53-65.
- SLATKIN, M. & BARTON, N. H. (1989): A comparison of three indirect methods for estimating

- average levels of gene flow. *Evolution* 43, 1349-1368.
- SLECHTOVA, V., SLECHTA, V. & VALENTA, M. (1995): Genetic protein variability in tench (*Tinca tinca* L.) stocks in Czech Republic. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 42, 133-140.
- SMITH P. J., JAMIESON, A. & BIRLEY, A. J. (1990): Electrophoretic studies and the stock concept in marine teleosts. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 47, 231-245.
- SPERLICH, D. (1988): Populationsgenetik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 2. Aufl., 240 S.
- SPIEB, H.-J., JÄHRLING, K.-H. & RASCHEWSKI, U. (1994): Fauna der Rundmäuler und Fische in der Elbe. Ministerium für Umwelt, Naturschutz und Raumordnung des Landes Sachsen-Anhalt (Hrsg.), 65 S.
- STÄNDIGE ARBEITSGRUPPE DER BIOSPHÄRENRESERVATE IN DEUTSCHLAND (Hrsg.) (1995): Biosphärenreservate in Deutschland. Leitlinien für Schutz, Pflege und Entwicklung. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 158-185.
- STERBA, G. (1987): Süßwasserfische der Welt. Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin, 1. Aufl., 915 S.
- STOTT, B. (1961): Movement of coarse fish in rivers. *Nature* 190, 737-738.
- SUMANTADINATA K. & TANIGUCHI, N. (1990): Comparison of electrophoretic allele frequencies and genetic variability of common carp stocks from Indonesia and Japan. *Aquacult.* 88, 263-271.
- SWOFFORD D. L., OLSEN, G. J., WADDELL, P. J. & HILLIS, D. M. (1996): Phylogenetic inference. In: HILLIS, D. M., MORITZ, C. & MABLE, B. K. (Hrsg.): *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, 2. Aufl., 407-514.
- SWOFFORD D. L. & R. B. SELANDER (1989): BIOSYS-1, Release 1.7: A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Illinois Natural History Survey, 43 S.
- TAUTENHAHN M. (1996): Ichthyofauna im Nationalpark "Unteres Odertal". Umweltbundesamt (Hrsg.), TEXTE 74, 64-66.
- TEMPLETON, A. R. (1991): Genetics and conservation biology. In: SEITZ, A. & LOESCHCKE, V. (Hrsg.): *Species conservation: A population biological approach*. Birkhäuser Verlag, Basel, 15-29.
- THIEL, R. (1990): Untersuchungen zur Ökologie der Jung- und Kleinfischgemeinschaften in einem Boddengewässer der südlichen Ostsee. Universität Rostock, Mathematisch-naturwissenschaftliche Fakultät, Dissertation, 269 S.
- THIENEMANN, A. (1950): Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. In: THIENEMANN, A. (Hrsg.): *Die Binnengewässer*, Bd. 18, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 809 S.
- THOMPSON, D. & ILIADOU, K. (1990): A search for introgressive hybridization in the rudd, *Scardinius erythrophthalmus* (L.), and the roach, *Rutilus rutilus* (L.). *J. Fish Biol.* 37, 367-373.
- TOLINE C. A. & BAKER, A. J. (1993): Foraging tactic as a potential selection pressure influencing geographic differences in body shape among populations of dace (*Phoxinus eos*). *Can. J. Zool.* 71, 2178-2184.
- UHLEMANN, H.-J. (1987): Berlin und die Märkischen Wasserstraßen. Transpress Verlag für Verkehrswesen, Berlin, 190 S.
- UTTER F. M. (1991): Biochemical genetics and fishery management: an historical perspective. *J. Fish Biol.* 39 (Suppl. A), 1-20.
- UTTER F. M. (1994): Perspectives of molecular genetics and fisheries into the 21st century. *Rev.*

- Fish Biol. Fish. 4, 374-378.
- UTTER, F. M., AEBERSOLD, P. & WINANS, G. (1987): Interpreting genetic variation detected by electrophoresis. In: RYMAN, N. & UTTER, F. (Hrsg.): Population Genetics & Fishery Management. Seattle und London, University of Washington Press, 21-45.
- UTTER, F. M. & FOLMAR, L. (1978): Protein systems of grass carp: allelic variants and their application to management of introduced populations. Trans. Am. Fish. Soc. 107, 129-134.
- VALENTA, M. (1978): Polymorphism of A, B and C loci of lactate dehydrogenase in European fish species of the Cyprinidae family. Anim. Blood Grps biochem. Genet. 9, 139-149.
- VALENTA, M., SLECHTOVA, V., KALAL, L., SLECHTA, V. & STRATIL, A. (1986): The polymorphism and kinetic properties of liver form of lactate dehydrogenase (LDH-C; E.C.1.1.1.27) in common carp (*Cyprinus carpio*) and gudgeon (*Gobio gobio*). J. Hereditas, 865-876 (in tschechisch).
- VALENTA, M., SLECHTOVA, V., SLECHTA, V. & KALAL, L. (1976): Lactate dehydrogenase isozymes in tissues of some fish of the family Cyprinidae. J. Hereditas, 865-876 (tschechisch).
- VARMA, A. K. & FRANKEL, J. S. (1980): A comparison of tissue esterases in the genus *Barbus* by vertical gel electrophoresis. Comp. Biochem. Physiol. 65 B, 267-273.
- VARVIOS-L., CHAKRABORTY, R. & NEI, M. (1986): Genetic variation in subdivided populations and conservation genetics. Heredity 57, 189-198.
- VERWALTUNG DER MÄRKISCHEN WASSERSTRASSEN IN POTSDAM (1905): Beiträge zur Gewässerkunde der Märkischen Wasserstrassen (Gebiet der Havel und Spree). Verlag Wilhelm Ernst & Sohn, Berlin, 163 S.
- VILCINSKAS, A. & WOLTER, C. (1993): Fische in Berlin. Verbreitung, Gefährdung, Rote Liste. Senatsverwaltung für Stadtentwicklung und Umweltschutz (Hrsg.), 110 S.
- VILCINSKAS, A. & WOLTER, C. (1994): Fischfauna der Bundeswasserstraßen in Berlin, Brandenburg, Sachsen-Anhalt. Bundesanstalt für Gewässerkunde (Hrsg.), 85 S.
- VILCINSKAS, A. & WOLTER, C. (1996): Changes in fish communities by hydraulic engineering in regulated rivers and canals. Umweltbundesamt (Hrsg.), TEXTE 74, 213-220.
- VUORINEN, J. (1984): Electrophoretic expression of genetic variation and duplicate gene activity in vendace, *Coregonus albula* (Salmonidae). Hereditas 101, 85-96.
- WAGNER, A. R. (1992): Untersuchungen zur Verteilungsdynamik pelagischer Fische in fünf Seen unterschiedlicher trophischer Struktur, unter besonderer Berücksichtigung der Populationsbiologie von Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L., Pisces, Percidae) und Rotauge (*Rutilus rutilus* L., Pisces, Cyprinidae). Universität Mainz, Fachbereich Biologie, Dissertation, 134 S.
- WAPLES, R. S. (1991): Heterozygosity and life-history variation in bony fishes: an alternative view. Evolution 45, 1275-1280.
- WARD, R. D. & GREWE, P. M. (1994): Appraisal of molecular genetic techniques in fisheries. Rev. Fish Biol. Fish. 4, 300-325.
- WARD, R. D., WOODWARK, M. & SKIBINSKI, D. O. F. (1994): A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. J. Fish Biol. 44, 213-232.
- WEIR, B. S. (1996): Intraspecific differentiation. In: HILLIS, D. M., MORITZ, C. & MABLE, B. K. (Hrsg.): Molecular Systematics. Sinauer Associates, Sunderland, 2. Aufl., 385-405.
- WHEELER, A. (1992): A list of the common and scientific names of fishes of the British Isles. J. Fish Biol. 41 (Suppl. A), 1-37.
- WINFIELD, I. J. & TOWNSEND, C. R. (1991): The role of cyprinids in ecosystems. In: WINFIELD, I. J. & NELSON, J. S. (Hrsg.): Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation.

- Chapman & Hall, London, New York, 552-571.
- WINKLER H. M. (1991): Changes of structure and stock in exploited fish communities in estuaries of southern Baltic coast (Mecklenburg-Vorpommern, Germany). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76, 413-422.
- WINKLER H. M., HAMANN, N. & WATERSTRAAT, A. (1991): Rote Liste der gefährdeten Rundmäuler, Süßwasser- und Wanderfischarten Mecklenburg-Vorpommerns. Umweltministerium des Landes Mecklenburg-Vorpommern (Hrsg.), Schwerin, 28 S.
- WOLTER C. (1996): Biochemisch-genetische Differenzierung natürlicher Populationen von Blei, Güster und Plötze. *Fischökologie* 10, 17-27.
- WOLTER, C. & VILCINSKAS, A. (1993): Karte: Fischfauna. In: Senatsverwaltung für Stadtentwicklung und Umweltschutz (Hrsg.): *Umweltatlas Berlin*. Erste Gesamtberliner Ausgabe, Bd. 1, Wasser.
- WOLTER, C. & VILCINSKAS, A. (1996): Fishfauna of the Berlinian waters - their vulnerability and protection. *Limnologica* 26, 207-213.
- WOLTER C. & VILCINSKAS, A. (1997a): Characterization of the typical fish community of inland waterways of the north-eastern lowlands in Germany. *Regul. Riv.* 13, 335-343.
- WOLTER, C. & VILCINSKAS, A. (1997b): Perch (*Perca fluviatilis*) as an indicator species for structural degradation in regulated rivers and canals in the lowlands of Germany. *Ecol. Freshw. Fish* 6, 174-181.
- WOLTER, C. & VILCINSKAS, A. (1998a): Effects of canalization on fish migrations in canals and regulated rivers. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 45, 91-101.
- WOLTER, C. & VILCINSKAS, A. (1998b): Fish community structure in lowland waterways: fundamental and applied aspects. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 45, 137-149.
- WOLTER, C., VILCINSKAS, A. & GEIßLER, T. (1994): Kommentierte Rote Liste der gefährdeten Rundmäuler (Cyclostomata) und Fische (Pisces) Berlins. *Brennpunkte des lokalen Naturschutzes in Berlin & Brandenburg* 9, 15 S.
- WORKMAN P. L. & NISWANDER, J. D. (1970): Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *Am J. Human Genet.* 22, 24-49.
- WRIGHT, S. (1978): *Evolution and the genetics of populations*. Bd. 4: Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago, 511 S.
- WÜSTEMANN, O. (1996): Rote Liste der Fischarten Sachsen-Anhalts - Erkenntniszuwachs, Entwicklungstendenzen und Vorschläge zum Schutzstatus sowie zu Maßnahmen des Fischartenschutzes. *Berichte des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen-Anhalt* 21, 46-51.

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen für Färbechemikalien

ADP	Adenosin-5-diphosphat
EDTA	Ethylen-diamin-tetraacetat
G6PDH	Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase
MTT	(3-[4,5-Dimethylthiazol-2-yl]-2,5-diphenyltetrazoliumbromid
NAD	Nicotinamid adenin dinucleotid freie Säure
NADP	β-Nicotinamid adenin dinucleotid phosphat
PMS	Phenazin Methosulfat
Tris	Tris-Hydroxymethyl-Aminomethan

Tab. 17 Rezepturen der Pufferlösungen, je 1 l (Mengenangaben in den jeweiligen Spalten, die Einheiten hinter dem Namen der Substanz in der linken Spalte)

Table 17 Buffer solutions (1 l). Their composition is given in the columns, the units behind the names of the components on the left.

Substrat	Probenpuffer pH 7,0	Färbepuffer			Puffer „I“ pH 6,5		Puffer „II“ pH 8,1		Puffer „III“ pH 7,1	
		pH 8,0 (für AAT)	pH 8,0	pH 8,5	Elektrode	Gel	Elektrode	Gel (pH 8,5)	Elektrode	Gel
L-Aspartat (g)		5,3								
Borat (g)							18,55			
Citrat (g)					8,41	1,68		3,2	9,03	2,41
0,05 M Citrat (ml)							4			
EDTA (mg)	0,37									
1 N HCl (ml)	pH	25	25	16						
a-Ketoglutarat (mg)		2,6								
LiOH (g)							1,44			
Morpholin (ml)					9,5	1,92				
NaOH (ml)		pH								
Tris (g)	1,21	6,05	6,05	6,05				14,54	16,35	4,36
Puffer „II“ (ml)							40			

Tab. 18 Rezepturen der Färbelösungen (Mengenangaben in den jeweiligen Spalten, die Einheiten hinter dem Namen der Substanz in der linken Spalte)

Table 18 Staining solutions. Their composition is given in the columns, the units behind the names of the components on the left.

Substrat	AAT	ADH	CK	Est	GPI	G3PDH	IDDH	IDHP	LDH	MDH	MEP	MPI	PGDH	PGM	SOD
ADP (mg)			56												
Aspartat (mg)	40														
Creatinphosphat (mg)			78												
EDTA (mg)						100	40								
Ethanol (ml)		1													
Fast Blue BB-Salz (mg)	20			70											
Fructose 6-phosphat (mg)					80										
Glucose (mg)			90												
Glucose-1-phosphat (mg)														100	
DL-a-Glycerophosphat (mg)						800									
G6PDH (µl)			240		480							2		360	
Hexokinase (mg)			2												
Hypoxanthin (mg)															25
DL-Isocitrat (mg)								70							
a-Ketoglutarat (mg)	40														
DL-Lactat (ml)									2						
DL-Malat (ml)										3	3	1			
Mannose-6-phosphat (mg)												10			
MgCl ₂ (ml)			2		2			2		1	2	2	2	2	
MTT (mg)	24	24	25	24	25	24	24	25	24	24	25	25	25	25	24
NAD (mg)	25	25		25		25	25		25	25					25
NADP (mg)			1		1			1			1	1	1	1	
a-Naphtyl Acetat (ml)				2											
6-Phosphogluconat (mg)													40		
PMS (mg)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Pyrazol (mg)							25								
Pyridoxal-5-Phosphat (mg)	5														
Pyruvat (mg)							25								
D-Sorbitol (mg)							600								
90 ml Färbepuffer pH	8,0	8,0	8,5	6,5	8,0	8,5	7,1	8,0	8,5	8,5	8,5	8,0	8,0	8,0	8,5

Tab. 19 Allelfrequenzen aller 25 untersuchten Genloci in den 16 beprobten Bleipopulationen

Table 19 Allele frequencies at all analysed loci in the 16 investigated common bream populations

Locus (N)	Population															
	2 31	3 10	4 12	5 10	6 12	14 10	15 16	21 16	25 26	26 52	27 48	28 19	29 42	32 50	33 50	34 48
ADH*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
CK-A*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	0,9681,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0000,8270,9041,0001,0000,9401,0001,0001,000															
B	0,0320,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,1730,0960,0000,0000,0600,0000,0000,000															
CK-B*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
EST-1*	1,0001,0001,0001,0001,0000,9500,9381,0001,0000,9621,0001,0000,9400,8501,0001,000															
B	0,0000,0000,0000,0000,0000,0500,0620,0000,0000,0380,0000,0000,0600,1500,0000,000															
EST-2*	0,9840,9001,0001,0000,9170,9000,9380,7500,5960,8560,9791,0000,5600,9600,6400,979															
A	0,9840,9001,0001,0000,9170,9000,9380,7500,5960,8560,9791,0000,5600,9600,6400,979															
B	0,0160,1000,0000,0000,0830,1000,0620,2500,4040,1440,0210,0000,4400,0400,2100,021															
C	0,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0150,000															
G3PDH-1*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
G3PDH-2*	0,9520,8500,6670,5000,5420,7000,6250,7190,7690,5190,6880,4470,5600,9800,9400,323															
A	0,9520,8500,6670,5000,5420,7000,6250,7190,7690,5190,6880,4470,5600,9800,9400,323															
B	0,0480,1500,3330,5000,4580,3000,3750,2190,1540,3460,2810,4470,2620,0200,0600,542															
C	0,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0630,0770,1350,0310,1050,1790,0000,0000,135															
GPI-A*	1,0001,0000,8331,0000,9581,0001,0001,0001,0001,0000,9710,9580,6321,0000,6300,9600,760															
A	1,0001,0000,8331,0000,9581,0001,0001,0001,0001,0000,9710,9580,6321,0000,6300,9600,760															
B	0,0000,0000,1670,0000,0420,0000,0000,0000,0000,0000,0290,0420,3680,0000,3700,0400,240															
GPI-B, 1*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
GPI-B, 2*	0,8060,4500,8331,0000,9170,9500,9060,9380,8460,9810,7190,8160,7740,4400,7200,583															
A	0,8060,4500,8331,0000,9170,9500,9060,9380,8460,9810,7190,8160,7740,4400,7200,583															
B	0,1940,5500,1670,0000,0830,0500,0940,0630,1540,0190,2810,1840,2260,5600,2800,417															
IDDH*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
s IDHP-1*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
s IDHP-2*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
m IDHP*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
LDH-A*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
LDH-B*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,000															
LDH-C*	1,0001,0001,0000,9501,0001,0000,9691,0001,0001,0001,0000,9470,6901,0001,0000,833															
A	1,0001,0001,0000,9501,0001,0000,9691,0001,0001,0001,0000,9470,6901,0001,0000,833															
B	0,0000,0000,0000,0500,0000,0000,0310,0000,0000,0000,0000,0530,3100,0000,0000,167															
s MDH-A*	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0000,9101,0001,000															
A	1,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0001,0000,9101,0001,000															
B	0,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0000,0900,0000,000															
s MDH-B*	1,0000,7500,8750,6501,0001,0001,0000,9691,0001,0001,0001,0000,9051,0001,0001,000															
A	1,0000,7500,8750,6501,0001,0001,0000,9691,0001,0001,0001,0000,9051,0001,0001,000															
B	0,0000,2500,1250,3500,0000,0000,0000,0310,0000,0000,0000,0000,0000,0950,0000,0000,000															

Tab. 27: Ergebnisse der Gendiversitäts-Analyse aller Bleipopulationen mittels F-Statistik nach NEI (1977)

Tab. 27: Results of gene diversity analysis of common bream populations. Summary of F-statistics according to NEI (1977) at all loci.

Locus	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}
CK-A*	-0,017	0,086	0,101
Est-1*	0,019	0,090	0,073
Est-2*	-0,272	-0,039	0,183
G3PDH-2*	-0,256	-0,086	0,135
GPI-A*	-0,050	0,178	0,217
GPI-B, 2*	-0,122	0,071	0,173
LDH-C*	0,101	0,256	0,182
SMDH-1*	-0,099	-0,006	0,085
SMDH-2*	-0,329	-0,056	0,205
PGDH*	-0,381	-0,344	0,027
PGM*	-0,223	0,054	0,227
\bar{x}	-0,239	-0,075	0,132

Tab. 28: Ergebnisse der Gendiversitäts-Analyse aller Güsterpopulationen mittels F-Statistik nach NEI (1977)

Table 28: Results of gene diversity analysis of silver bream populations. Summary of F-statistics according to NEI (1977) at all loci.

Locus	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}
CK-A*	-0,048	-0,005	0,041
Est-1*	-0,167	0,186	0,303
Est-2*	-0,219	-0,005	0,176
G3PDH-2*	-0,196	-0,042	0,129
GPI-A*	0,037	0,198	0,167
GPI-B, 2*	-0,164	-0,069	0,082
LDH-B*	-0,051	-0,008	0,041
LDH-C*	-0,020	-0,001	0,019
PGDH*	-0,240	-0,079	0,130
PGM*	-0,051	0,608	0,627
\bar{x}	-0,186	0,003	0,159

Tab. 29: Ergebnisse der Gendiversitäts-Analyse aller Plötzenpopulationen mittels F-Statistik nach NEI (1977)

Table 29: Results of gene diversity analysis of roach populations. Summary of F-statistics according to NEI (1977) at all loci.

Locus	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}
CK-A*	0,197	0,259	0,007
Est-1*	-0,280	0,160	0,343
Est-2*	0,050	0,162	0,118
G3PDH-2*	-0,086	0,266	0,324
GPI-A*	-0,062	-0,008	0,051
GPI-B, 2*	-0,027	0,060	0,084
LDH-A*	1,000	1,000	0,019
LDH-B*	-0,082	-0,008	0,068
LDH-C*	-0,031	-0,001	0,029
SMDH-1*	0,031	0,197	0,172
SMDH-2*	-0,038	-0,002	0,035
PGDH*	-0,089	0,038	0,117
PGM*	0,023	0,098	0,077
\bar{x}	-0,044	0,135	0,172

Tab. 30: Ergebnisse der Gendiversitäts-Analyse aller Rotfederpopulationen mittels F-Statistik nach NEI (1977)

Table 30: Results of gene diversity analysis of rudd populations. Summary of F-statistics according to NEI (1977) at all loci.

Locus	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}
Est-1*	-0,120	0,029	0,133
Est-2*	-0,105	0,306	0,372
G3PDH-2*	-0,123	0,052	0,156
GPI-B, 2*	0,038	0,284	0,256
LDH-B*	-0,042	-0,003	0,037
SMDH-1*	-0,033	0,110	0,138
SMDH-2*	-0,075	-0,007	0,063
PGDH*	-0,306	-0,153	0,117
PGM*	-0,095	0,241	0,306
\bar{x}	-0,162	0,072	0,202