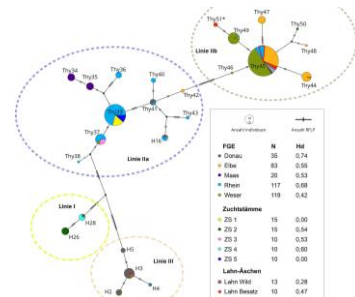


Genetische Charakterisierung von Äschen-Wildpopulationen (*Thymallus thymallus*) in Südhessen als Grundlage für die Entwicklung geeigneter Managementstrategien zur nachhaltigen Bestandsentwicklung - Folgeauftrag

Abschlussbericht

erstellt im Auftrag des Regierungspräsidiums Darmstadt



Laufzeit: 09.09.2022 – 31.05.2024

Projektsteuerung:

GWT-TUD GmbH, Freiburger Str. 33
01067 Dresden, Deutschland

Projektbearbeitung

Prof. Dr. Thomas Berendonk

Technische Universität Dresden
01062 Dresden, Deutschland

Weitere Projektbearbeiter:

M.Sc. Christoph Köbsch

TA Christiane Zschornack

Zitiervorschlag: Köbsch, C., Zschornack, C. & Berendonk, T.U. (2024): Genetische Charakterisierung von Äschen-Wildpopulationen (*Thymallus thymallus*) in Südhessen als Grundlage für die Entwicklung geeigneter Managementstrategien zur nachhaltigen Bestandsentwicklung (Folgeauftrag). Abschlussbericht erstellt im Auftrag des Regierungspräsidiums Darmstadt, Institut für Hydrobiologie, Technische Universität Dresden, Dresden, Deutschland, 34 S.

Danksagung: Der Dank der Autoren gilt dem Regierungspräsidium Darmstadt für die Finanzierung und Unterstützung des Projektes. Weiterhin danken wir dem Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft und der Bezirksregierung Düsseldorf für die Erlaubnis zur Nutzung von in früheren Studien zur Äsche generierten genetischen Daten. Darüber hinaus möchten wir Dipl.-Biologe Thomas Bobbe für die Informationen zu den untersuchten Gewässern und die Bereitstellung der Abstrichproben danken.

INHALTSVERZEICHNIS

Inhaltsverzeichnis.....	IV
1 Ziele und Aufgabenstellung des Projekts	5
2 Planung und Ablauf des Projekts	7
2.1 AP1 – Molekulargenetische Analysen	7
2.2 AP2 – Datenauswertung und Berichtslegung.....	7
3 Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde	8
3.1 Phylogeographie und Populationsgenetik der Äsche.....	8
3.2 Methoden zur molekulargenetischen Charakterisierung der Äsche	10
4 Material und Methoden	12
4.1 Untersuchte Herkünfte / Probenahme.....	12
4.2 Kurzüberblick Molekulare Analysen.....	12
5 Ausführliche Darstellung der Ergebnisse.....	15
5.1 Genetische Diversität der Äsche in den erfassten Herkünften.....	15
5.1.1 Forensische Abstriche zur DNA-Gewinnung.....	15
5.1.2 Mitochondriale RFLP-Analyse	15
5.1.3 Mikrosatellitenanalyse.....	17
6 Voraussichtliche Nutzung und Verwertbarkeit der Ergebnisse.....	23
6.1 Bewertung der untersuchten Wildpopulationen	23
6.2 Ableitung von Managementmaßnahmen	27
7 Literaturverzeichnis	30
8 Tabellen- & Abbildungsverzeichnis	34
8.1 Tabellenverzeichnis	34
8.2 Abbildungsverzeichnis	34
Appendix	35

1 ZIELE UND AUFGABENSTELLUNG DES PROJEKTS

Die Bundesrepublik Deutschland hat im Jahr 2007 die Nationale Strategie zur biologischen Vielfalt (BMU 2007) beschlossen und bekennt sich damit zu ihrer Verantwortung zum Schutz und Erhalt der Biodiversität. Nach der 1993 in Kraft getretenen Internationalen Biodiversitäts-Konvention (Convention on Biological Diversity, CBD) umfasst der Begriff der Biodiversität die Vielfalt der Ökosysteme, die Vielfalt zwischen und innerhalb von Arten sowie deren genetische Vielfalt (UN 1992). Genetische Variationen sind die Grundlage bei der Entstehung und Weiterentwicklung von Arten im Verlauf der Evolution. Die genetische Diversität kann dabei über das Aussterben oder Überleben von Populationen oder Arten bei sich ändernden Umweltbedingungen entscheiden.

Die Äsche (*Thymallus thymallus*) wird auf europäischer Ebene aktuell nach der Roten Liste der IUCN als nicht gefährdet eingestuft („least concern“, Freyhof & Brooks, 2011). In Deutschland werden trotz Bestandserholungen bis in die 1990er Jahre, initiiert durch eine massive Verringerung der stofflichen Belastung vieler Fließgewässer, dagegen in jüngerer Zeit erneut Rückgänge vieler Äschenpopulationen beobachtet (u.a. Mueller, Pander & Geist, 2018). Die Äsche gilt daher in Deutschland als stark gefährdet (BfN, 2009). Auch in Hessen gingen die Äschenbestände seit den 1990er Jahren zurück, sodass die Art auch hier in den „Roten Listen der gefährdeten Arten“ als gefährdet eingestuft wird (Dümpelmann & Korte, 2014).

Als Ursachen des Bestandsrückganges kieslaichender, strömungsliebender Fischarten gilt die Gewässerdegradation und dabei insbesondere das Zusammenspiel von Stauregulierung (Potamalisierung von Gewässerabschnitten), der Intensivierung der Landwirtschaft (Sediment- und Nährstoffeintrag) und des Klimawandels (Radinger *et al.*, 2017; Mueller *et al.*, 2018). Aber auch die stoffliche Belastung der potentiellen Laich- und Habitatgewässer (Hübner, 2003) ist oft immer noch problematisch. Weitere Gefährdungsursachen stellen der eingeschränkte Populationsaustausch durch Wanderhindernisse (Kolbinger, 2002; Junge *et al.*, 2014) sowie der Fraßdruck durch Kormorane (*Phalacrocorax carbo sinensis*) oder Gänsesäger (*Mergus merganser*) dar (Schröder, Kohl & Hanfland, 2007; LANUV, 2013; Jepsen, Ravn & Pedersen, 2018).

Die Äsche stellt in der Angelfischerei eine beliebte Fischart dar. Aus diesem Grund spielt auch der Besatz mit Äschen eine Rolle, besonders vor dem Hintergrund der stark zurückgegangenen Bestände. Der Besatz bzw. bestandsstützende Maßnahmen beinhalten jedoch auch die Gefahr der Beeinflussung bzw. Extinktion autochthoner,

regional adaptierter Populationen, wenn auch der Erfolg von Fischbesatz für die Angelfischerei art-, größen- und gewässerspezifisch ist (Arlinghaus *et al.*, 2015). Viele Populationen genutzter bzw. bewirtschafteter Fischarten sind in der Vergangenheit durch Besatzmaßnahmen genetisch überprägt und zum großen Teil durch drastische Umweltveränderungen wie Gewässerverschmutzung und Gewässerverbau in ihrer Zusammensetzung und Funktion verändert worden. Natürliche Fischpopulationen wurden dabei z.T. durch Besatz überformt, die genetische Integrität und Diversität entspricht potenziell nicht mehr ihrem ursprünglichen Zustand. Der genetische Effekt von Fischbesatz im Sinne einer mittel- bis langfristigen Etablierung von Besatz-Genmaterial in der betreffenden Population gilt bei der Äsche als schwer vorhersagbar. So konnten in Äschenpopulationen vom Ausbleiben eines Effekts bis hin zum vollständigen Verlust des ursprünglichen Genpools bereits alle denkbaren Szenarien nachgewiesen werden (Gum, Gross & Kuehn, 2006; Meraner, Cornetti & Gandolfi, 2014; Persat *et al.*, 2016).

Ziel der vorliegenden Studie war es, Äschenpopulationen im Regierungsbezirk Darmstadt genetisch zu charakterisieren. Hierzu sollten zusätzlich zu den von (Köbsch, Starke & Berendonk, 2021) 120 analysierten Individuen weitere 100 Individuen aus verschiedenen Populationen molekulargenetisch analysiert und die genetische Variabilität sowie die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den untersuchten Populationen erfasst und bewertet werden. Dabei dienen die im Rahmen anderer Studien zur Äsche erhobenen Daten (Köbsch *et al.*, 2019b a) als Referenzrahmen für die Bewertung der Ergebnisse.

Auf der Basis dieser Ergebnisse und unter Berücksichtigung der Ergebnisse aus (Köbsch *et al.*, 2019b a) sollen geeignete Maßnahmen zur langfristigen Arterhaltung und nachhaltigen Bestandsentwicklung sowie für den Erhalt der genetischen Variabilität der Äschen-Wildpopulationen im Regierungsbezirk Darmstadt abgeleitet werden.

2 PLANUNG UND ABLAUF DES PROJEKTS

Die inhaltlichen Aufgaben des Projekts wurden in zwei Arbeitspakete (AP1 & AP2) unterteilt.

2.1 AP1 – Molekulargenetische Analysen

Aus den durch den Auftraggeber gewonnenen epidermalen Abstrichen wurde die DNA isoliert und die entsprechenden Loci mittels der Polymerase-Kettenreaktion (PCR) jeweils für die Analyse von Mikrosatelliten und mtDNA-Markern vervielfältigt. Die PCR-Produkte wurden anschließend mittels analytischer Gelelektrophorese aufgetrennt und bei erfolgreicher Amplifikation für die Sequenzierung sowie Fragmentlängenanalyse vorbereitet.

Die genetische Charakterisierung der Verwandtschaftsverhältnisse erfolgte durch die Analyse von DNA-Fingerprints mittels etablierter Mikrosatellitensysteme. Zur Absicherung der statistischen Analyse wurde eine zu untersuchende Anzahl von 30-40 Individuen und die Analyse von 12 Mikrosatelliten-Loci pro Probe angestrebt. Es wurden folgende 12 Mikrosatelliten-Loci verwendet, welche bereits zur Charakterisierung von Äschenpopulationen in Deutschland genutzt wurden: BFRO004, BFRO005, BFRO006, BRFO007, BFRO009, BFRO010, BFRO011, F43, Ocl8, Ogo2, One9, SSOSL311 (Köbsch *et al.*, 2019a b).

Zur Erfassung der mitochondrialen Variabilität erfolgte die Sequenzierung der zwei Loci NADH Dehydrogenase Untereinheit 1 (ND1) und Untereinheit 5/6 (ND5/6) mittels Sanger-Sequenzierung.

2.2 AP2 – Datenauswertung und Berichtslegung

Um die Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten, wurden die in AP 1 generierten molekulargenetischen Daten analog zum Vorgehen in (Köbsch *et al.*, 2019b a) ausgewertet.

In einem Projektbericht wurden die gewonnenen Ergebnisse zur genetischen Variabilität und zur Zugehörigkeit der Individuen und Populationen zu den bekannten genetischen Clustern der Äsche ausgewertet und diskutiert. Auf dieser Basis wurden Empfehlungen für geeignete Maßnahmen zum Schutz und zur Aufrechterhaltung der genetischen Ressourcen in den untersuchten Wildpopulationen entwickelt.

3 WISSENSCHAFTLICHER UND TECHNISCHER STAND, AN DEN ANGEKNÜPFT WURDE

3.1 Phylogeographie und Populationsgenetik der Äsche

Die Äsche ist europaweit in stark strömenden, sommerkühlen Fließgewässern verbreitet. Ihre geographische Verbreitung reicht dabei von Nordwestrussland und der Ukraine im Osten bis nach Westfrankreich und England im Westen, sowie von Skandinavien im Norden bis zum Balkan im Süden (Kottelat & Freyhof, 2007). Im subkontinentalen Gebiet Deutschlands findet sich die Äsche vor allem in Flüssen der Mittelgebirgslagen und der Voralpenregion. Im (westlichen) atlantisch geprägten Lebensraum stellen Flüsse in mittelgebirgsnahen Lagen, wie dem nördlichen Harzvorland, der Lüneburger Heide oder der westfälischen Tieflandbucht, geeignete Gewässer dar (BfN, 2013).

Wichtige Erkenntnisse zur populationsgenetischen Struktur und zur Phylogeographie der Äsche in Europa auf Basis mitochondrialer Marker finden sich in den Arbeiten von Koskinen *et al.* (2000), Gross *et al.* (2001), Weiss *et al.* (2002), Gum, Gross & Kuehn (2005), Gum *et al.* (2006), Marić *et al.* (2011, 2012, 2014) und Meraner & Gandolfi (2012). Eine Synthese wichtiger Studien findet sich im Review von Gum, Gross & Geist (2009). Eine deutschlandweite Studie im Auftrag des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft umfasst 34 Wildpopulationen der Äsche (Köbsch *et al.*, 2019b). In einer weiteren Studie im Auftrag der Bezirksregierung Düsseldorf konnten auch fünf Zuchtstämme der Äsche genetisch charakterisiert werden, die für Nordrhein-Westfalen und angrenzende Bundesländer von Bedeutung sind (Köbsch *et al.*, 2019a).

Erste Informationen zur postglazialen Ausbreitung anhand mitochondrialer Markergene von *Thymallus thymallus* lieferte die Studie von Koskinen *et al.* (2000). Die Studie umfasste 561 Individuen aus 28 Populationen, wobei der größte Anteil aus Nordeuropa (v.a. Finnland und Schweden) stammte. Zwei der untersuchten Populationen stammten aus Flussgebietseinheiten (FGE) innerhalb Deutschlands (Elbe und Donau). Anhand von RFLP-Analysen und Sequenzvariationen von ND5/6 und Cytochrom b/D-loop Daten wurden 27 Composite-Haplotypen erkannt. Es konnten drei unterschiedliche mitochondriale Hauptlinien im europäischen Verbreitungsgebiet beschrieben werden. Diese erstrecken sich über Nordeuropa (Linie I), Mittel-/Osteuropa (Linie II) und südlichere Regionen, speziell das Donaueinzugsgebiet (Linie III) (Koskinen *et al.*, 2000).

Eine weitere Untersuchung zur genetischen Differenzierung der Äsche innerhalb Deutschlands wurde von Gross *et al.* (2001) anhand von vier bayerischen Populationen

durchgeführt. Durch RFLP-Analysen der mitochondrialen ND1- und ND3/4-Region sowie des nukleären GH-1 Gens, wurden sechs Composite-Haplotypen im bayrischen Gebiet erkannt, welche sich in drei Gruppen einteilen. Gruppe I umfasste Haplotypen, welche sich in allen bayrischen FGE wiederfinden. Gruppe II enthielt mit einer Ausnahme ausschließlich Individuen aus der FGE Donau und Gruppe III (Außengruppe) umfasste Individuen aus Estland. Diese Studie fand ebenfalls Hinweise auf einen Genfluss zwischen den Flussgebietseinheiten Rhein/Main, Elbe und Donau, der durch Sekundärkontakte nach der (post-)glazialen Differenzierung der genetischen Linien ermöglicht wurde (Gross *et al.*, 2001).

Gum *et al.* (2005) legten den Fokus ihrer Untersuchungen auf Mittel- und Nordeuropa und die Kontaktzonen der bis dahin bekannten mitochondrialen Linien. Anhand von RFLP- und Mikrosatelliten-Analysen von 780 Individuen aus 29 Standorten konnten 30 Composite-Haplotypen erfasst werden. Dabei ergaben sich vier mitochondriale Hauptlinien, welche anhand der ND1- und ND5/6-Region erhoben wurden. Linie I und III waren identisch mit den von Koskinen *et al.* (2000) beschriebenen Regionen. Gum *et al.* (2005) konnten die von Koskinen *et al.* (2000) beschriebene Linie II (Mittel-/Osteuropa) in Südwest-/Westeuropa (IIa) und Zentral-/Osteuropa (IIb) unterteilen. Linie IIa enthält Populationen der FGE Rhein/Main und aus Gewässern Englands. Die Populationen von Linie IIb finden sich ausgehend von den FGE Elbe und Weser in östlicher Richtung bis in Gewässer Litauens und nördlicher Richtung bis in Gewässer Südschwedens wieder. Außerdem konnte nachgewiesen werden, dass es einen Sekundärkontakt zwischen den Linien sowohl in bestimmten Gebieten Deutschlands als auch in anderen europäischen Regionen gegeben hat (Gum *et al.*, 2005). Diese Erkenntnisse konnten im Rahmen der bundesweiten Studie von Köbsch *et al.* (2019c) bestätigt werden. Unter Hinzunahme einer weiteren Studie (Sušnik, Snoj & Dovč, 2001), welche die phylogeographische Verbreitung der Äsche in nördlich gelegenen Flusssystemen der Adria untersucht, definieren Gum *et al.* (2009) insgesamt fünf genetische Hauptlinien der Äsche im europäischen Verbreitungsgebiet. Die komplexe genetische Struktur ist ein Hinweis auf das Vorhandensein mehrerer disjunkter Refugien im süd- und mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet (Weiss *et al.*, 2002).

Mikrosatellitenbasierte Studien zur Populationsgenetik der Äsche zeigten eine im Vergleich zu anderen Fischarten geringe genetische Diversität innerhalb der Populationen. Gleichzeitig wurde ein hohes Maß an genetischer Strukturierung zwischen Populationen gefunden (mittlerer F_{ST} -Wert für Äschenpopulationen in Deutschland = 0,326; (Köbsch *et al.*, 2019b), wobei in den meisten Fällen selbst benachbarte

Populationen innerhalb derselben Einzugsgebiete signifikant voneinander differenziert sind (Gum *et al.*, 2003, 2005, 2009; Vonlanthen & Schlunke, 2015; Vonlanthen & Hefti, 2016; Köbsch *et al.*, 2019b). Die auf Basis der mitochondrialen Marker definierten genetischen Linien konnten auch auf Basis von Mikrosatellitenanalysen klar voneinander abgegrenzt werden (Gum *et al.*, 2009; Köbsch *et al.*, 2019b).

Aufgrund ihrer Beliebtheit in der Angelfischerei und vor dem Hintergrund zurückgehender Bestände wurden und werden Besatzmaßnahmen mit Äschen in vielen Gewässern vorgenommen (Kottelat & Freyhof, 2007). Die mittel- bis langfristigen Folgen dieser oft intensiven Besatzmaßnahmen sind aus genetischer Sicht allerdings höchst unterschiedlich. So konnten in Äschenpopulationen im Einzugsgebiet der Vienne (Loire) trotz jahrzehntelanger Besatzmaßnahmen mit Äschen aus dem Rhein/Rhone-Einzugsgebiet und trotz fragmentierter Populationen in degradierten Gewässerabschnitten keine Einkreuzung gebietsfremder Haplo- oder Genotypen detektiert werden (Persat *et al.*, 2016). Ähnliches wurde für die Äschenpopulation der Drau in Österreich und einige Populationen im adriatischen Raum festgestellt (Meraner, Unfer & Gandolfi, 2013; Meraner *et al.*, 2014). Auf der anderen Seite konnte besonders im adriatischen Raum aber auch ein kompletter Verlust des ursprünglichen Genpools als Folge intensiver Besatzmaßnahmen mit allochthonem Besatzmaterial nachgewiesen werden (Meraner & Gandolfi, 2012; Meraner *et al.*, 2014). In Deutschland wurden in einigen bayerische Populationen der Äsche eine substantielle Einkreuzung gebietsfremder Genotypen detektiert (Gum *et al.*, 2006). (Köbsch *et al.*, 2019b) fanden Hinweise auf die Einkreuzung von gebietsfremden Genotypen in den Äschenpopulationen der Ilm, der Gera (beide FGE Weser) und der Isar (FGE Donau).

Im Rahmen der genetischen Charakterisierung von Zuchtstämmen der Äsche konnten (Köbsch *et al.*, 2019a) nachweisen, dass einige Zuchtstämme zum Großteil aus Äschen mit gebietsfremden Haplotypen der Linie I bestanden und teils auch mutmaßlich besetzte Individuen mit Haplotypen der Linie I in Wildpopulationen gefunden werden konnten. Des Weiteren zeigten einige Zuchtstämme eine extrem niedrige genetische Diversität, vermutlich resultierend aus einer geringen Anzahl von Elterntieren und/oder ungünstigen züchterischen Methoden.

3.2 Methoden zur molekulargenetischen Charakterisierung der Äsche

Ähnlich dem Vorgehen in vorangegangenen Studien zur genetischen Diversität von Barbe, Äsche und Schleie wurde DNA aus forensischen Schleimhautabstrichen extrahiert (Berendonk *et al.*, 2015; Köbsch *et al.*, 2019b, a c).

Die Analyse mitochondrialer Marker eignet sich aufgrund geringerer Mutationsraten gegenüber Mikrosatelliten-Markern zur Erkennung großräumiger, phylogeographischer Muster und zur Beschreibung historischer Genflüsse. Um eine Einordnung der gewonnenen Erkenntnisse in den Kontext der Ergebnisse von (Köbsch *et al.*, 2019b a) zu ermöglichen, wurde eine RFLP-Analyse der mitochondrialen ND1 & ND5/6-Region durchgeführt.

Im Gegensatz zu den mitochondrialen Markern dienen nukleäre Mikrosatelliten-Marker zur Analyse der genetischen Diversität auf Populationsebene bzw. zwischen Populationen auf kleinerer geografischer Skala und zur Beurteilung rezenten Genflusses. Um auch hier eine Einordnung der Ergebnisse gegenüber (Köbsch *et al.*, 2019b a) zu ermöglichen wurden folgende zwölf Mikrosatelliten-Marker in der vorliegenden Studie verwendet: BFR0004, BFR0005, BFR0006, BFR0007, BFR0009, BFR0010, BFR0011, F-43, Ocl-8, Ogo-2, One-9, SSOSL311.

4 MATERIAL UND METHODEN

4.1 Untersuchte Herkünfte / Probenahme

Zwischen 18.08.2021 und 02.09.2022 wurden vom Institut für Gewässer- und Auenökologie GbR (INGA) Elektrobefischungen in Äschengewässern auf dem Gebiet des Regierungspräsidiums Darmstadt durchgeführt. Die Beprobung der dabei gefangenen Äschen erfolgte durch Dipl.-Biol. Thomas Bobbe. Die Population im Schwarzbach (Taunus) wurde am 13.10.2023 durch MitarbeiterInnen des Regierungspräsidiums Darmstadt beprobt.

Die Individuen wurden jeweils schonend vermessen. Während der Vermessung wurden mit einem sterilen Abstrichtupfer (forensic swab, Sarstedt AG) insgesamt zwei Abstriche im Kopfbereich und an den Körperflanken entnommen. Dabei wird der Tupfer auf der Haut (im Kopfbereich bzw. seitliche Körperoberfläche) mit sanftem Druck gerieben und dabei leicht gedreht, so dass der komplette Wattekopf als Trägerfläche genutzt wird. Beim Abstrich werden so Epithelzellen zur Isolierung von DNA gewonnen. Insgesamt standen Proben von 100 Individuen für die Analyse zur Verfügung.

Eine Übersicht über die beprobten Populationen findet sich in Tabelle 1. Aufgrund der jeweils geringen Zahl an gefangenen Äschen wurden für die Population ‚Kinzig_ohTS‘ die Proben von drei verschiedenen Befischungsjahren (2020-2022) zusammengefasst.

4.2 Kurzüberblick Molekulare Analysen

Zur Erfassung der mitochondrialen Variabilität erfolgte im Rahmen der Studie die Sequenzierung der zwei Loci NADH Dehydrogenase Untereinheit 1 (ND1) und Untereinheit 5/6 (ND5/6). Die mittels Sanger-Sequenzierung gewonnenen Sequenzdaten wurden anschließend bioinformatisch ausgewertet. Für beide Loci erfolgte eine populationsgenetische Datenanalyse und die Erstellung distanzbasierter Haplotypennetzwerke. Dabei wurden die Konsensus-Sequenzen der ND1- und ND5/6-Region zunächst einer *in-silico* RFLP-Analyse unterzogen. Anschließend wurde aus den erhaltenen RFLP-Profilen eine Binärmatrix erstellt, welche schließlich für die Datenanalyse und die Erstellung des Haplotypennetzwerkes verwendet wurde. Dies ermöglichte eine Zuordnung der gefundenen Individuen zu den genetischen Hauptlinien nach Gum *et al.* (2005).

Die genetische Charakterisierung der Verwandtschaftsverhältnisse erfolgte durch die Analyse etablierter Mikrosatellitensysteme. Es wurden folgende zwölf Mikrosatelliten-Loci

verwendet. Details zu den verwendeten molekularbiologischen Methoden und der bioinformatischen Auswertung können (Köbsch *et al.*, 2019b) entnommen werden.

Zur Einbettung der Ergebnisse in einen bundesweiten Kontext wurden die im Rahmen dieser Studie generierten genetischen Daten gemeinsam mit den Daten der Äschen-Wildpopulationen aus (Köbsch *et al.*, 2019b) sowie fünf Zuchtstämmen der Äsche aus (Köbsch *et al.*, 2019a) analysiert.

Tabelle 1: Herkunftsgewässer der Äsche im Regierungsbezirk Darmstadt, in denen Individuen für die Analyse der genetischen Variabilität gewonnen wurden. Aufgeführt sind die Populationen, der Zeitpunkt der Beprobung, die GPS-Koordinaten der Probestellen sowie die Anzahl der gefangenen Individuen. Die von (Köbsch *et al.*, 2021) sind kursiv, die im Rahmen dieser Studie neu analysierten Populationen sind fett markiert.

Population	Beschreibung	Zeitpunkt der Beprobung	Koordinaten der Befischungsstrecken		Anzahl der gefangenen Äschen
			R-Wert	H-Wert	
<i>Schmale Sinn</i>	<i>Unterhalb Weichersbach</i>	<i>2019</i>	<i>3547430</i>	<i>5574964</i>	<i>20</i>
			<i>3519179</i>	<i>5564547</i>	<i>10</i>
<i>Bieber</i>	<i>Biebergemünd</i>	<i>2019</i>	<i>3519536</i>	<i>5564645</i>	<i>1</i>
			<i>3519542</i>	<i>5564647</i>	<i>9</i>
<i>Kinzig</i>	<i>Kinzigpopulation zw. Haitz und Talsperre</i>	<i>18.05.2020</i>	<i>3517858</i>	<i>5565341</i>	<i>1</i>
		<i>28.08.2020</i>	<i>3520558</i>	<i>5566739</i>	<i>11</i>
		<i>18.05.2020</i>	<i>3520136</i>	<i>5566510</i>	<i>5</i>
	<i>S1 unterhalb</i>				
<i>Sinn_Hessen</i>	<i>Eisenbahnbrücke Altengronau</i>	<i>24.08.2020</i>	<i>3544310</i>	<i>5568124</i>	<i>30</i>
<i>Mümling 2020</i>	<i>Mümlingpopulation zw. Michelstadt und Bad König</i>	<i>25.08.2020</i>	<i>3499769</i>	<i>5510942</i>	<i>10</i>
		<i>20.08.2020</i>	<i>3499916</i>	<i>5506967</i>	<i>16</i>
		<i>25.08.2020</i>	<i>3499667</i>	<i>5511922</i>	<i>11</i>
	<i>Schlüchtern</i>	<i>02.07.2020</i>	<i>3520136</i>	<i>5566510</i>	<i>6</i>
Kinzig_ohTS	Niederzell	18.08.2021	-	-	6
	Schlüchtern	02.08.2022	-	-	14
Mümling 2022	Michelstadt	10.08.2022	-	-	23
	Mümling-Grumbach	12.08.2022	-	-	5
	Dusenbach	02.09.2022	-	-	2
	Etzen-Gesäss	-	-	-	2
Salz	Eckardroth & Romsthal	13.10.2021	-	-	21
Schwarzbach	Taunus	13.10.2023	-	-	26
Bracht	Schlierbach	13.10.2021	-	-	1

5 AUSFÜHRLICHE DARSTELLUNG DER ERGEBNISSE

5.1 Genetische Diversität der Äsche in den erfassten Herkünften

5.1.1 Forensische Abstriche zur DNA-Gewinnung

Die mit dem „QIAAMP®“ DNA MINI KIT (QIAGEN) extrahierte DNA aus Abstrichen wies eine vergleichbar gute Qualität mit der aus klassischer Phenol-Chloroform-Extraktion gewonnenen DNA aus Muskelgewebe auf. Die ermittelten DNA-Mengen lagen größtenteils bei 1-10µg Gesamt-DNA, was für die durchzuführenden PCR-Reaktionen innerhalb der vorliegenden Studie ausreichend war.

5.1.2 Mitochondriale RFLP-Analyse

Insgesamt konnten in den insgesamt zehn untersuchten Populationen vier Composite-Haplotypen gefunden werden. Dabei konnte der Composite-Haplotyp ‚Thy52‘ gegenüber vorhergehenden Studien (Gum *et al.*, 2005; Köbsch *et al.*, 2019b a) als neu beschrieben werden. Die gefundenen Composite-Haplotypen können der mitochondrialen Hauptlinie IIa (Rhein/Maas → ‚Thy37‘ & ‚Thy38‘), Hauptlinie IIb (Elbe/Weser → ‚Thy45‘) und Hauptlinie III (Donau → ‚Thy52‘) zugeordnet werden. Das Haplotypennetzwerk (vgl. Abbildung 1) beinhaltet insgesamt 204 Individuen. Zusätzlich zu den zehn untersuchten Wildpopulationen wurden drei weitere Populationen aus dem Maingebiet (Sinn_Bayern, Fränkische Saale, Erf) sowie der für Besatzmaßnahmen in der Region oft verwendete Zuchtstamm Keidel mit in die Analyse einbezogen. Sowohl das Haplotypennetzwerk als auch die Darstellung der anteiligen Zugehörigkeit zu den mitochondrialen Hauptlinien (Abbildung 2) zeigen, dass es entlang der Wasserscheide Weser und Rhein/Main zur Vermischung der beiden Hauptlinien IIa und IIb kommt.

Die Haplotypendiversität der Wildpopulationen ‚Kinzig_ohTS‘, ‚Schwarzbach‘, ‚Salz‘, ‚Mümling_2020‘, ‚Mümling_2022‘ und ‚Schmale Sinn‘ liegt im Vergleich zu den in Köbsch *et al.* (2019b) untersuchten Wildpopulationen in Deutschland unter dem Mittelwert aller Populationen ($\emptyset H_d = 0,25$), während die Haplotypendiversität der Populationen ‚Kinzig‘, ‚Bieber‘ und ‚Sinn_Hessen‘ darüber liegt. Eine Übersicht über die Anzahl der untersuchten Individuen, die Haplotypendiversität und die Anzahl der privater Haplotypen zeigt Tabelle 2. Für die Population ‚Bracht‘ konnten aufgrund der Probenanzahl von N=1 keine Diversitätsindices berechnet werden.

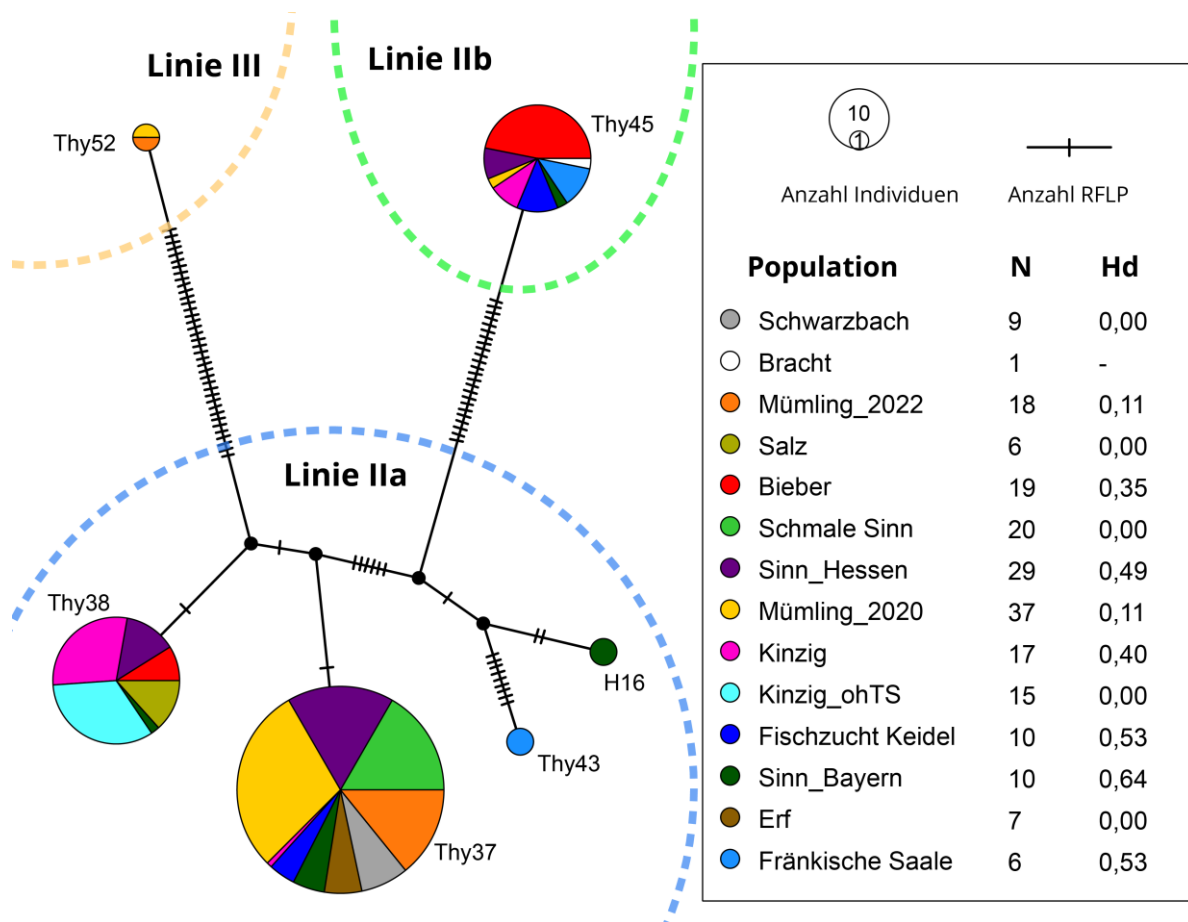


Abbildung 1: Median-Joining Haplotypen Netzwerk bestehend aus 6 Composite-Haplotypen der mitochondrialen ND1- & ND5/6-Region, welche in den untersuchten Wildpopulationen, drei weiteren benachbarten Wildpopulationen (Köbsch *et al.*, 2019b) und einem Zuchtstamm der Äsche (Köbsch *et al.*, 2019a) detektiert wurden. Diese gruppieren sich in vier genetische Hauptlinien aus Gum *et al.* (2005) ein. Jeder Kreis repräsentiert einen individuellen Composite-Haplotyp, wobei die Größe des Kreises proportional zur Haplotyp-Frequenz ist. Die Haplotypen sind entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu einer Population bzw. einem Zuchtstamm eingefärbt. Die Anzahl an Querlinien auf den Verbindungslinien zeigt die schrittweisen Unterschiede im RFLP-Muster zwischen den einzelnen Composite-Haplotypen an. In der Legende sind neben den Populationen bzw. des Zuchtstamms die Anzahl der jeweils analysierten Individuen (N) und die jeweilige Haplotypendiversität (H_d) angegeben. Der Composite-Haplotyp ,Thy52' wurde neu beschrieben.

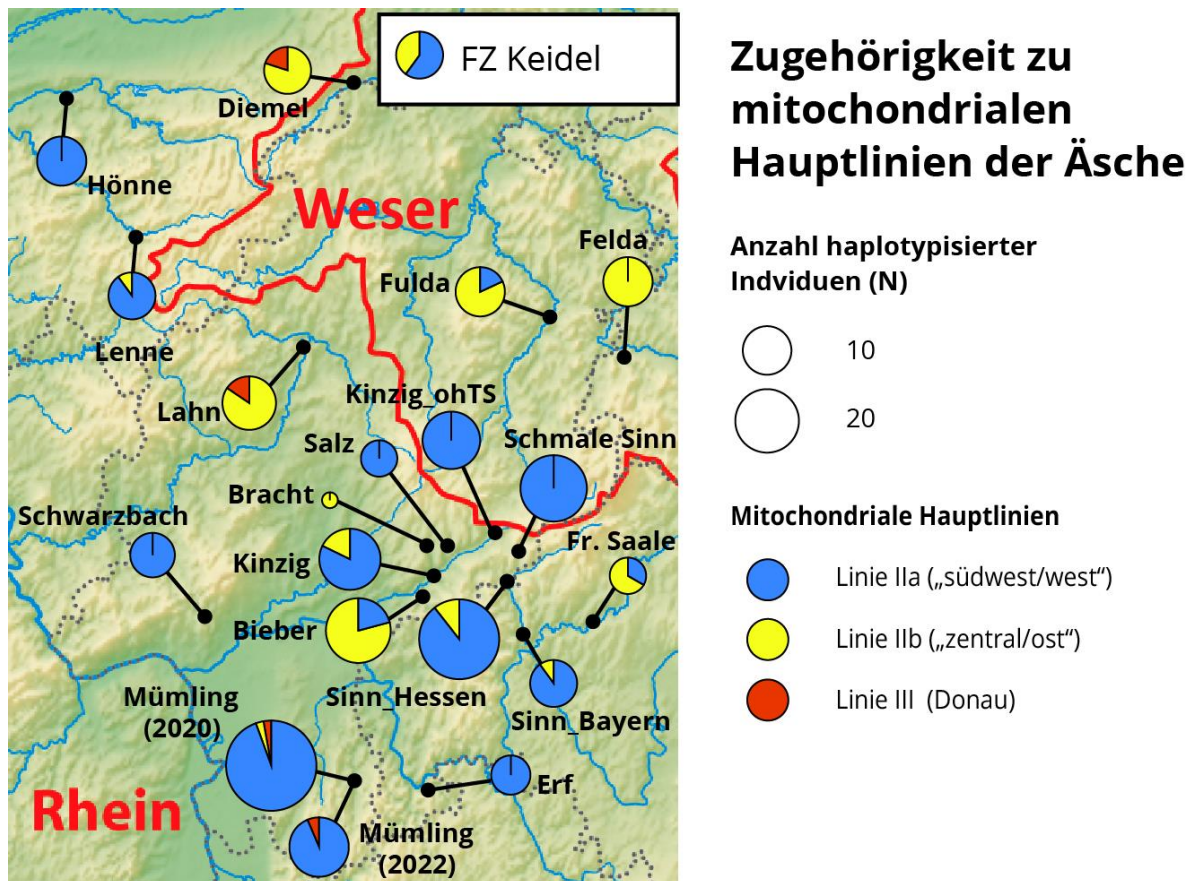


Abbildung 2: Mitochondriale Hauptlinien auf Basis der RFLP-Analyse der ND1- & ND5/6-Region in den untersuchten sechs Wildpopulationen der Äsche sowie benachbarten Wildpopulationen und dem Zuchtstamm Keidel. Dargestellt sind die prozentualen Zugehörigkeiten der haplotypisierten Individuen zu den Hauptlinien nach Gum et al. (2005). (Karte verändert nach: [//commons.wikimedia.org/wiki/File: Deutschland_Flussgebietseinheiten.png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Deutschland_Flussgebietseinheiten.png))

5.1.3 Mikrosatellitenanalyse

Für 228 Individuen aus den untersuchten Wildpopulationen konnte ein komplettes Marker-Set von zwölf Mikrosatelliten-Loci erstellt werden. Die Ergebnisse der Diversitätsanalyse auf Basis der Mikrosatelliten-Daten finden sich in Tabelle 2.

Die ermittelte genetische Diversität der Populationen ‚Bieber‘, ‚Mümling_2020‘, ‚Mümling_2022‘, ‚Sinn_Hessen‘, ‚Kinzig‘ ist im Vergleich zu anderen Wildpopulationen der Äsche in Deutschland ($\theta_A = 3,43$ / $\theta_{HEC} = 0,40$, Daten aus (Köbsch et al., 2019b)) als leicht bis deutlich überdurchschnittlich zu bewerten. Die Populationen ‚Schmale Sinn‘ und ‚Kinzig_ohTS‘ weisen eine geringe genetische Diversität auf. Aufgrund der Probenanzahl von $N=1$ in der Population ‚Bracht‘ konnten keine Diversitätsindizes berechnet werden und diese Population wurde nicht in die weiteren Analysen einbezogen werden.

Tabelle 2: Ergebnisse der genetischen Analysen auf Basis der mitochondrialen DNA und der Mikrosatelliten. Dargestellt ist die Anzahl der haplotypisierten Individuen (DNA_{mt} N), die Haplotyp-Diversität (H_d), die mittlere Heterozygotie pro RFLP-Site (π_{RFLP}), die Anzahl der Privaten Haplotypen (PH N), die Anzahl der Individuen mit erfolgreicher Mikrosatellitenanalyse (MS N), die maximale Allelzahl pro Mikrosatellit (A_{max} pro MS), die durchschnittliche Allelzahl ($\bar{\alpha}$ A), die Anzahl Privater Allele (PA N), der mittlere Allelreichtum pro Population (AR), der beobachtete (H_o) und erwartete Heterozygotiegrad (H_{EC}). In die Berechnung der Index-Mittelwerte gehen neben den untersuchten Populationen auch die 34 Wildpopulationen aus (Köbsch *et al.*, 2019b) ein. Für die Population ‚Kinzig_ohTS‘ wurden aufgrund der geringen Probenanzahl die erfassten Individuen aus 2020- 2022 gepoolt. Für die Population ‚Bracht‘ konnte aufgrund der Probenanzahl von N=1 keine Diversitätsindices berechnet werden.

Population	DNA_{mt} N	H_d	π_{RFLP}	PH N	MS N	A_{max} pro MS	$\bar{\alpha}$ A	PA N	AR	H_o	H_{EC}
Bieber	19	0,351	0,054	0	20	8	3,67	0	3,02	0,43	0,47
Mümling_2020	37	0,107	0,018	1	36	8	4,33	0	3,06	0,48	0,47
Schmale Sinn	20	0,000	0,000	0	20	6	2,67	0	2,30	0,37	0,33
Sinn Hessen	29	0,488	0,033	0	30	8	3,75	0	3,10	0,50	0,48
Kinzig	17	0,404	0,049	0	17	8	3,58	0	3,05	0,50	0,50
Kinzig ohTS	15	0,000	0,000	0	26	5	2,83	0	2,37	0,36	0,36
Bracht	1	-	-	-	1	-	-	0	-	-	-
Schwarzbach	9	0,000	0,000	0	26	7	3,33	0	2,75	0,41	0,43
Mümling_2022	18	0,111	0,021	1	32	11	4,50	0	3,61	0,48	0,53
Salz	6	0,000	0,000	0	21	7	3,42	1	2,95	0,47	0,48
Summe (N)	170			1	228			1			
<i>Mittelwert</i>											
(Köbsch <i>et al.</i> , 2019b)		0,25	0,023			7,44	3,43	0,56	2,59	0,38	0,40

Die Hauptkoordinatenanalyse zur räumlichen Darstellung der genetischen Ähnlichkeiten und Beziehungen der Populationen (Abbildung 3) und Individuen (Abbildung 4) zueinander zeigen eine relativ klare Abgrenzung zwischen der FGE Donau, einem gemeinsamen Cluster der FGEs Rhein/Maas und einem gemeinsamen Cluster der FGEs Elbe/Weser. Die neun untersuchten Äschen-Wildpopulationen aus dem Regierungsbezirk Darmstadt und die Fischzucht Keidel ordnen sich in beiden Fällen zwischen den Clustern Rhein/Maas und Elbe/Weser ein. Ausnahme ist dabei die Population ‚Schmale Sinn‘, die in beiden Analysen inmitten der Rhein/Maas-Gruppe clustert. Analog den Ergebnissen zur Zugehörigkeit zu den mitochondrialen Hauptlinien lässt sich in der individuenbasierten Hauptkoordinatenanalyse zwar eine klare Tendenz zur Abgrenzung zwischen den FGEs Rhein und Weser/Elbe erkennen, eine klare Trennung entlang der Grenzen der FGEs ist aber nicht möglich. Insgesamt ist zu beachten, dass der Erklärungsanteil der dargestellten

ersten drei Achsen relativ gering ist. Das hohe Maß an Differenzierung der Populationen innerhalb der FGE, wie es durch die signifikante Differenzierung auf Basis der F_{ST} -Werte gezeigt wird, kann von der Hauptkoordinatenanalyse basierend auf den ersten drei Achsen daher nur unzureichend dargestellt werden. Die Differenzierung erfolgt also auf den anderen Achsen bzw. Eigenvektoren.

Die ‚Structure‘-Analyse zur Abschätzung der Populationsstruktur und Ermittlung der Anzahl der sich genetisch unterscheidenden Gruppen (K) ergab, basierend auf der Evanno-Methode (Evanno, Regnaut & Goudet, 2005), eine Anzahl von vier Clustern, welche die genetischen Muster der Äschenpopulationen im untersuchten Gesamtdatensatz (diese Studie und Populationen aus (Köbsch *et al.*, 2019b a, 2021) am besten erklären. Wie in Abbildung 5 ersichtlich, existiert basierend auf der ‚Structure‘-Analyse unter Verwendung des ‚Admixture Modells‘, keine Herkunft, die nur einer einzelnen Gruppe zugeordnet werden kann. Insgesamt lassen sich jedoch relativ klare Muster im Sinne einer Abgrenzung der FGEs voneinander erkennen. Abweichend davon zeigen v.a. Populationen im Grenzbereich der FGEs Rhein/Main und Weser und damit auch alle in dieser Studie untersuchten Populationen sowie der Zuchtstamm Keidel eine unterschiedlich starke Durchmischung der Genotypcluster 3 (blau) und 4 (grün). Das gilt ebenso für die weiteren im Datensatz enthaltenen Population des Main-EZGs (‚Sinn_Bayern‘, ‚Erf‘, ‚Fränkische Saale‘). Einzig die Population ‚Schmale Sinn‘ zeigt im Gegensatz zu den anderen Populationen des Main-EZGs eine höhere Dominanz des Genotypclusters 3 (blau), ähnlich der meisten Populationen der FGEs Rhein und Maas. Dies bestätigt auch die Position der Population ‚Schmale Sinn‘ im Rhein/Maas-Cluster im Rahmen der Hauptkoordinatenanalysen (Abbildung 3 & Abbildung 4).

Die meisten der untersuchten neun Wildpopulation aus dem Regierungsbezirk Darmstadt weisen jeweils eine signifikante Differenzierung untereinander als auch gegenüber den anderen deutschen Wild- und Zuchtpopulationen auf (vgl. Appendix 1, Datensatz aus (Köbsch *et al.*, 2019b a, 2021). Eine signifikante Differenziertheit wurde für die Äsche in den meisten Populationen Deutschlands und in Großbritannien gefunden (Dawnay *et al.*, 2011; Köbsch *et al.*, 2019b a). Die paarweisen F_{ST} -Werte als Maß der genetischen Differenzierung spiegeln jedoch trotzdem die im Rahmen der Hauptkoordinatenanalysen und der Structure-Analyse festgestellte genetische Ähnlichkeit der hier untersuchten Populationen wider. Eine nicht-signifikante Differenzierung konnte zwischen den beiden Abschnitten der Sinn (‚Sinn_Bayern‘ und ‚Sinn_Hessen‘, $F_{ST} = 0,0032$) sowie den Populationen ‚Kinzig‘ und ‚Bieber‘ ($F_{ST} = 0,027$) nachgewiesen werden. Dies deutet jeweils auf einen Genfluss zwischen den Populationen hin.

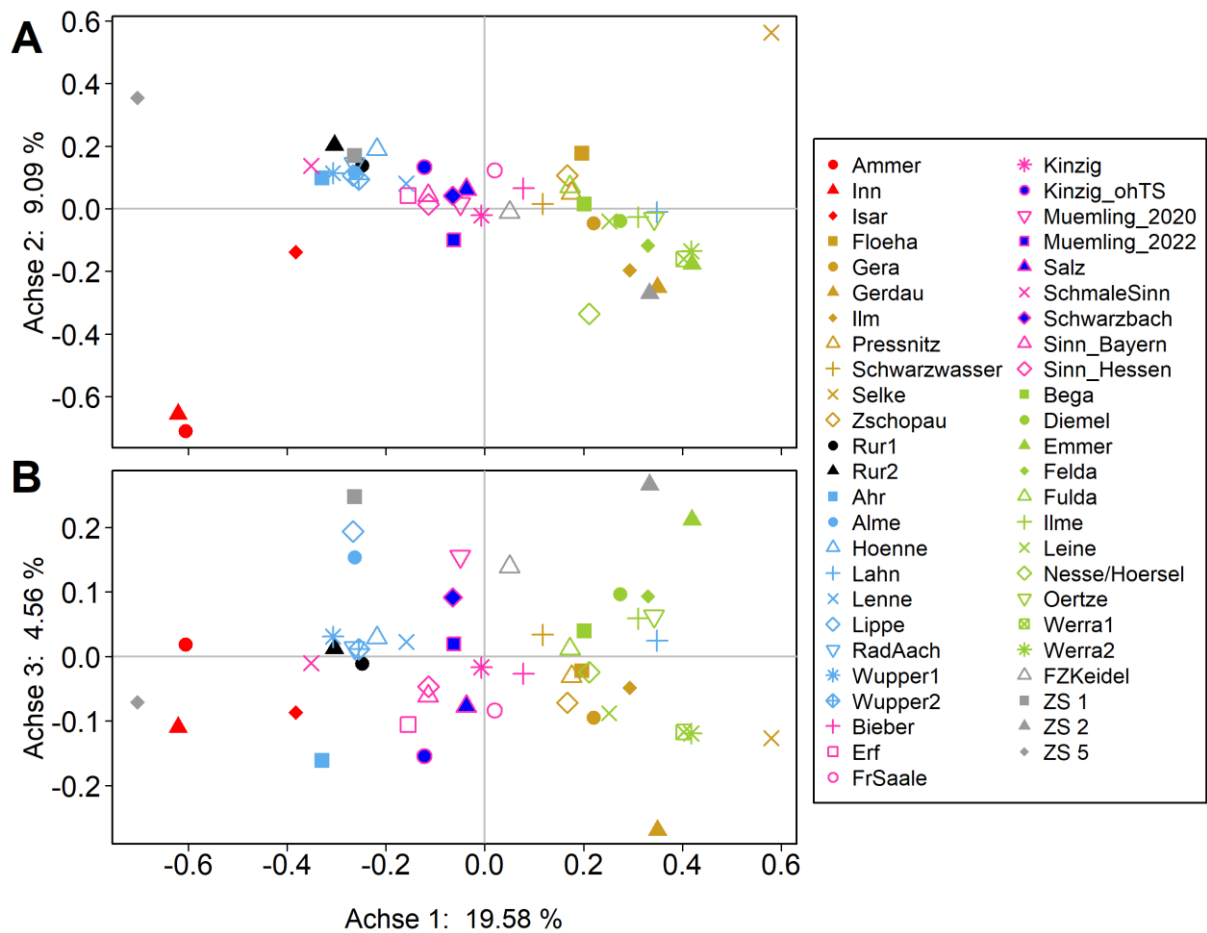


Abbildung 3: Hauptkoordinatenanalyse der 2024 analysierten untersuchten Wildpopulationen (pink, blaue Füllung) sowie weiteren 36 Wildpopulationen aus den Flussgebietseinheiten bzw. Einzugsgebieten Donau (rot), Elbe (orange), Maas (schwarz), Rhein (blau), Main (pink), Weser (grün) und fünf Zuchtstämmen (grau) auf Basis ihrer Nei-Distanzen unter Verwendung der Mikrosatellitendaten (Datensätze aus (Köbsch *et al.*, 2019b a, 2021). (A) Hauptkoordinate 1 gegen Hauptkoordinate 2, (B) Hauptkoordinate 1 gegen Hauptkoordinate 3. Diese drei Achsen erklären zusammen 33,2% der Gesamtvariation im Datensatz.

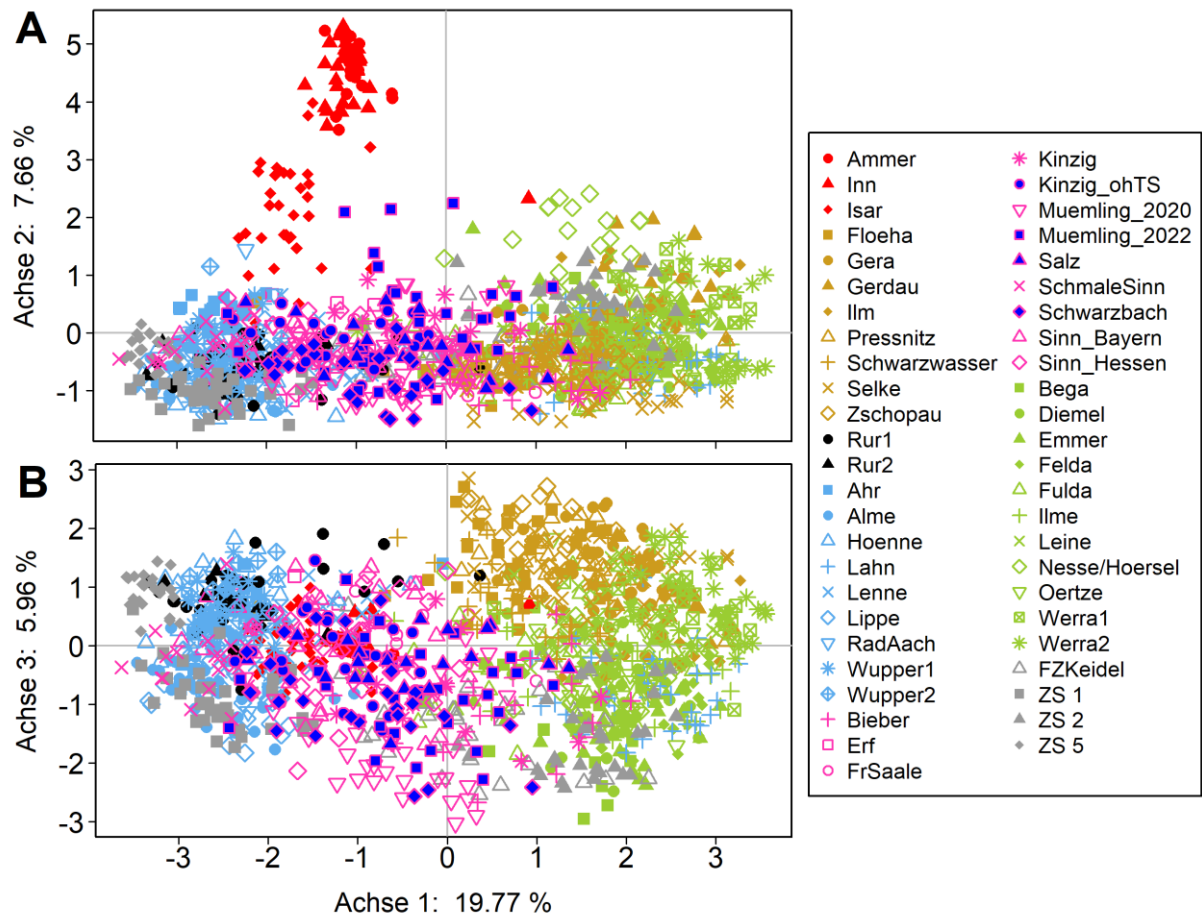


Abbildung 4: Individuenbasierte Hauptkoordinatenanalyse der 2024 analysierten untersuchten Wildpopulationen (pink, blaue Füllung) sowie weiteren 36 Wildpopulationen aus den Flussgebietseinheiten bzw. Einzugsgebieten Donau (rot), Elbe (orange), Maas (schwarz), Rhein (blau), Main (pink), Weser (grün) und fünf Zuchtstämmen (grau) auf Basis ihrer binären Distanzen (Datensätze aus (Köbsch *et al.*, 2019b a, 2021)). (A) Hauptkoordinate 1 gegen Hauptkoordinate 2, (B) Hauptkoordinate 1 gegen Hauptkoordinate 3. Diese drei Achsen erklären zusammen 33,4 % der Gesamtvariation im Datensatz.

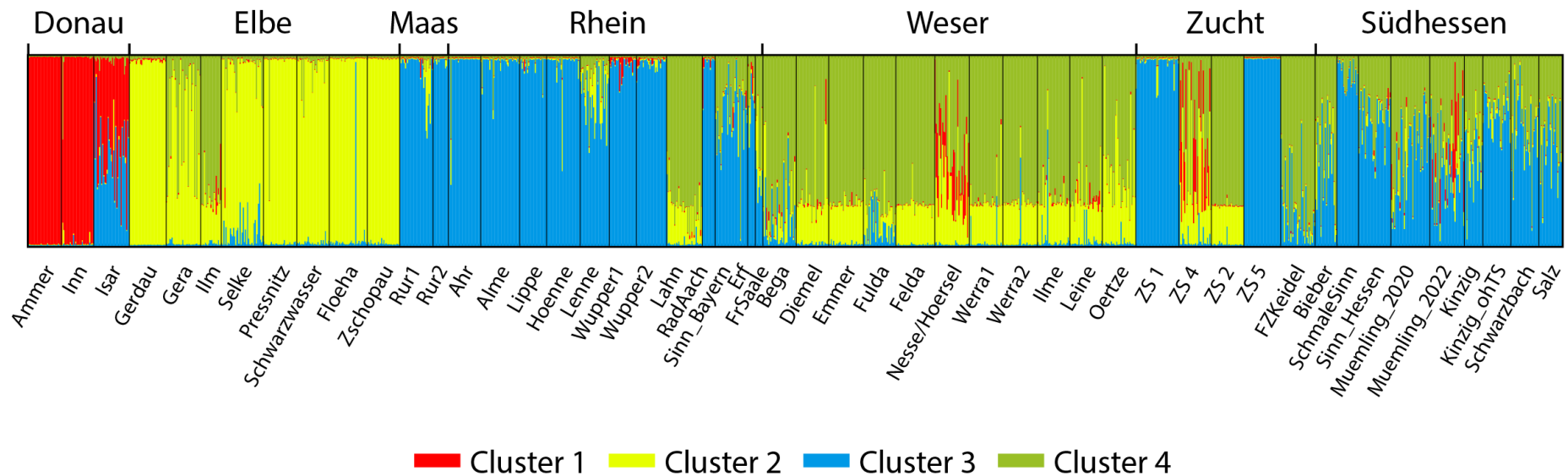


Abbildung 5: Graphische Darstellung der STRUCTURE-Analyse unter Annahme eines Admixture Models und unabhängiger Allelfrequenzen (mit Daten aus (Köbsch *et al.*, 2019b a). Die Zuordnung der insgesamt 1418 untersuchten Individuen der Äsche aus 50 Herkünften erfolgte zu vier hypothetischen Clustern (K) bzw. genetischen Linien (siehe Farbcodes). Jedes Individuum ist mit der entsprechenden Zuordnungswahrscheinlichkeit zu einer Gruppe als senkrechter Balken dargestellt. Die Individuen sind nach Herkunftspopulation (unterhalb der Abbildung) und Flussgebietseinheiten bzw. Zuchtstamm (oberhalb der Abbildung) geordnet. Die neun im Rahmen dieser Studie sowie in (Köbsch *et al.*, 2021) untersuchten Populationen finden sich ganz rechts als separate Gruppe „Südhessen“.

6 VORAUSSICHTLICHE NUTZUNG UND VERWERTBARKEIT DER ERGEBNISSE

6.1 Bewertung der untersuchten Wildpopulationen

Die geringe mitochondriale Diversität in den Populationen ‚Schmale Sinn‘, ‚Kinzig_ohTS‘, Salz und Schwarzbach weisen auf Flaschenhals- oder Gründereffekte (Besiedlung/Initialbesatz durch/mit wenigen weiblichen Individuen) hin. Im Fall der Populationen ‚Schmale Sinn‘ und ‚Kinzig_ohTS‘ konnte auch auf Basis der nukleären Marker geringe Werte für mittlere Allelzahl, mittleren Allelreichtum und erwarteter Heterozygotie gefunden werden. Beide Populationen sind daher als moderat genetisch verarmt anzusehen. Grundsätzlich besteht in genetisch verarmten Populationen ein erhöhtes Aussterbepotential durch stochastische demographische, ökologische und genetische Ereignisse. Im Gegensatz dazu weisen die Populationen ‚Bieber‘, ‚Kinzig‘, ‚Sinn_Hessen‘, ‚Mümling_2020‘ und ‚Mümling_2022‘ größtenteils überdurchschnittliche Werte für die Diversitätsindices beider Markersysteme auf (Vergleich zu Köbsch *et al.*, 2019c).

Bezüglich des untersuchten mitochondrialen Markersystems (ND1 & ND5/6) existiert eine deutliche genetische Differenzierung der Äschenpopulationen zwischen den untersuchten Flussgebietseinheiten (FGE) in Deutschland. In den hier untersuchten Wildpopulationen sowie bei anderen Populationen aus dem Grenzbereich zwischen den FGEs Rhein und Weser finden sich jedoch häufig sowohl Composite-Haplotypen der Hauptlinie IIa und IIb. Inwieweit dies die Folge von Besatzmaßnahmen ist oder einen natürlichen, sekundären Kontakt nach Auftrennung der genetischen Linien darstellt, kann auf der Basis der vorliegenden Informationen nicht unterschieden werden. Es ist aber davon auszugehen, dass besonders in solchen Grenzbereichen das natürliche Auftreten von klar getrennten genetischen Linien zwischen Populationen und Einzugsgebieten „eher die Ausnahme als die Regel“ ist (Gum *et al.*, 2009).

Die signifikante genetische Differenzierung aller Populationen untereinander verdeutlicht die für die Äsche typische genetische Eigenständigkeit einzelner Populationen zwischen und auch innerhalb derselben Abflusssysteme (Dawnay *et al.*, 2011; Köbsch *et al.*, 2019b). Trotzdem ist ersichtlich, dass die untersuchten Populationen im Kontext des gesamten Datensatz aus (Köbsch *et al.*, 2019b) gemeinsam mit der Population ‚Sinn_Bayern‘ und weiteren Main-Zuflüssen eine eigene Gruppe bilden, welche sich genetisch zwischen den Populationen aus den FGEs Rhein und Elbe/Weser einordnet. Dabei sind sich

Populationen im selben Abflusssystem tendenziell genetisch ähnlich bzw. existieren Hinweise auf Genfluss zwischen Populationen (u.a. ‚Bieber‘ und ‚Kinzig‘).

Auffällig ist die genetische Ähnlichkeit eines Teils der untersuchten Populationen zu dem von (Köbsch *et al.*, 2019a) genetisch charakterisierten Zuchtstamm Keidel (Abbildung 3, Abbildung 4Abbildung 5). Passend dazu ist der Zuchtstamm Keidel zumindest gegenüber den Populationen ‚Mümling_2020‘ und ‚Mümling_2022‘ auch nur relativ gering genetisch differenziert. Demgegenüber weisen die Populationen ‚Sinn_Hessen‘, ‚Kinzig‘, ‚Schwarzbach‘ und ‚Bieber‘ eine moderate Differenzierung und die Populationen ‚Schmale Sinn‘, ‚Kinzig_ohTS‘ und ‚Salz‘ eine im Vergleich etwas höhere Differenzierung besteht (Appendix 1).

Dies deckt sich teilweise mit den bekannten Informationen zur Besatzintensität in den untersuchten Populationen. So fanden in der Mümling von 2014 bis mindestens 2017 sehr intensive Besatzmaßnahmen mit Fischen der Fischzucht Keidel statt, nachdem ein Fischsterben im Jahr 2012 die dortige Äschenpopulation stark dezimierte bzw. auslöschte (Bobbe & Korte, 2018, 2022). Auch in den Populationen ‚Sinn_Hessen‘ (2002 bis mindestens 2014), ‚Kinzig‘ (2005 bis mindestens 2013) und ‚Schwarzbach‘ wurde mit Äschen der Fischzucht Keidel besetzt (Bobbe & Korte, 2018, 2022, P. Heinz, pers. Mitt). Besonders im Fall der Mümling liegt es daher nahe, dass die dortige Population nach dem Fischsterben 2012 wesentlich vom Besatzmaterial der Fischzucht Keidel geprägt wurde, auch wenn vereinzelt die Einwanderung adulter Äschen aus nicht betroffenen Gewässerabschnitten beobachtet wurde (Bobbe & Korte, 2018). Mit Blick auf die Populationen ‚Sinn_Hessen‘ und ‚Kinzig‘ ist eine genetische Prägung der Populationen durch die Besatzmaßnahmen auf Basis der hier erhobenen Daten nicht eindeutig zu belegen. So könnte die genetische Ähnlichkeit umgekehrt auch durch den regionalen Ursprung des Zuchtstamms im Spessart zu Stande kommen.

Demgegenüber sind in den isolierten Populationen ‚Schmale Sinn‘ und ‚Kinzig_ohTS‘ sowie in ‚Salz‘ und ‚Bracht‘ keine offiziellen Besatzmaßnahmen mit Äschen in der jüngeren Vergangenheit bekannt (T. Bobbe, pers. Mitteilung). Inwieweit allerdings z.B. die Population ‚Schmale Sinn‘ eine autochthone, nicht überprägte Populationen für das Einzugsgebiet der Sinn darstellt, bleibt unsicher. Die Ähnlichkeit zu anderen Rheinpopulationen in den Hauptkoordinatenanalysen und die Dominanz des in der FGE Rhein dominanten Custers 3 (blau) im Rahmen der Structure-Analyse könnten ein Indiz dafür sein, könnte aber auch auf länger zurückliegenden Besatz aus anderen Einzugsgebieten der FGE Rhein zurückzuführen sein oder eine Folge von Flaschenhalseffekten und genetischer Drift sein. Aufgrund der unsicheren Besatzhistorie

in der Population ‚Schmale Sinn‘ und fehlender autochthoner Referenzpopulationen aus der Region ist dazu keine abschließende Aussage möglich.

Im Folgenden sollen die Ergebnisse für die untersuchten Wildpopulationen jeweils kurz diskutiert werden.

Die Befischungsstrecke der Population **‚Schmale Sinn‘** liegt in der unteren Forellenregion und in einem naturnahen Gewässerabschnitt oberhalb von Mottgers. Über mehrere Jahre konnten dort sowohl der Nachweis von vergleichsweise umfangreicher Reproduktion der Äsche als auch ein guter Populationsaufbau nachgewiesen werden (Bobbe & Korte, 2018). Die geringe genetische Diversität in dieser Population deutet hier auf einen zurückliegenden Flaschenhals- oder Gründereffekt hin, der durch die Isolation (fehlende Durchgängigkeit und Vernetzung mit anderen Populationen) verstärkt wird. In Kombination des dadurch erhöhten Aussterberisikos und der potentiellen Autochthonie ergibt sich eine hohe Schutzwürdigkeit dieser Population.

In der Population **‚Sinn_Hessen‘** konnte die im Rahmen dieser Untersuchung eine hohe genetische Diversität sowohl in Hinblick auf mitochondriale als auch auf Mikrosatelliten-Marker festgestellt werden. Inwieweit der 2020 für die genetischen Untersuchungen beprobte Bestand wesentlich von den Nachkommen der Besatztiere (Besatz bis 2014) geprägt ist, kann auf Basis der hier vorgestellten Daten nicht abschließend geklärt werden. Im Rahmen des Monitorings konnte dort auch eigene Reproduktion von nicht besetzten adulten Tieren festgestellt werden (Bobbe & Korte, 2018). Die hohe genetische Ähnlichkeit und die nicht-signifikante Differenzierung gegenüber der Sinn-Population auf bayerischem Gebiet (Schaippach) deutet auf einen Genfluss zwischen diesen Populationen trotz der vorhandenen Querbauwerke hin. Die Population der ‚Sinn_Hessen‘ könnte nach Wiederherstellung der Durchgängigkeit eine zentrale Rolle bei der Vernetzung der Äschenpopulationen in den Zuflüssen Schmale Sinn und Jossa bilden.

Die niedrige bzw. teils nicht-signifikante genetische Differenzierung zwischen den Populationen **‚Kinzig‘**, **‚Salz‘** und **‚Bieber‘** weist auf einen Genfluss zwischen den Populationen dieser Gewässer hin. Die Dominanzverhältnisse der vorkommenden mitochondrialen Composite-Haplotypen zeigen jedoch zwischen den Populationen auch Unterschiede, was für eine gewisse Eigenständigkeit der Populationen spricht. Im Zuge der Befischungen und der Probenahme für die genetischen Untersuchungen in allen drei Populationen viele 0+-Äschen nachgewiesen, was auf natürliche Reproduktion in den untersuchten Gewässerstrecken schließen lässt (Bobbe & Korte, 2018, 2022). Der Einfluss der Besatzmaßnahmen in der Kinzig auf die genetische Zusammensetzung der heutigen

Populationen kann auf Basis der vorliegenden Daten nicht abschließend beurteilt werden. In Hinblick auf das vorhandene Reproduktionspotential in der Kinzig und ihren Nebengewässern sollte statt Besatz eher die Aufwertung der Habitate und die Vernetzung der Teilpopulationen (Durchgängigkeit) unbedingt vorangetrieben werden.

Die Habitatqualität im untersuchten Abschnitt der Population **„Kinzig_ohTS“** ist als eher schlecht einzuschätzen und die Populationsgröße in der Folge klein (pers. Mitteilung T. Bobbe). In der Kombination mit der lang bestehenden Isolation durch den Bau der Kinzig-Talsperre in den 1960er Jahren liegt hier vermutlich die Ursache für die in dieser Population beobachtete geringe genetische Diversität in Bezug auf beide verwendeten Markersysteme. Der genetischen Flaschenhalseffekt durch einen starken Rückgang der Populationsgröße im isolierten Abschnitt oder eine schon zum Zeitpunkt des Talsperrenbaus sehr kleine Population (Gründereffekt) führt zu der heute geringen genetischen Diversität. Durch die Isolation können auch keine neuen Haplo- oder Genotypen aus unterhalb liegenden Gewässerabschnitten einwandern, sodass mit einem weiteren Rückgang der genetischen Diversität zu rechnen ist.

Die 2020 und 2022 befischten Gewässerstrecken der **„Mümling“** überschneiden sich räumlich. Im Vergleich der beiden Zeiträume finden sich ähnliche Muster sowohl hinsichtlich der genetischen Diversität als auch hinsichtlich der Zugehörigkeit zu mitochondrialen Composite-Haplotypen und nukleären Genotypclustern. So konnte jeweils eine niedrige Diversität auf mitochondrialer Ebene und eine hohe Diversität auf Basis der Mikrosatelliten festgestellt werden. Dies könnte ein Effekt der intensiven Besatzmaßnahmen nach dem Fischsterben 2012 sein, indem das verwendete Besatzmaterial möglicherweise mit einer geringen Anzahl weiblicher Tiere erzeugt wurde. Jeweils ein Individuum lässt sich genetisch den Donau-Linien zuordnen und könnte daher auf gebietsfremden Besatz hindeuten. Allerdings zeigen die Studien von Gum *et al.* (2005) und (Köbsch *et al.*, 2019b) eine weiterräumliche Verteilung von Composite-Haplotypen der Linie III (Donau) in geringen Prozentzahlen über das Donausystem hinaus. Möglicherweise ist der hier neu beschriebene Haplotyp **„Thy52“** also auch in anderen FGEs außer der Donau autochthon. Insgesamt muss aufgrund der Besatzhistorie und der geringen Differenzierung gegenüber dem Zuchtstamm **„Fischzucht Keidel“** von einem erheblichen Einfluss der Besatzmaßnahmen auf die genetische Zusammensetzung der Population in den untersuchten Strecken ausgegangen werden.

Die Population **„Schwarzbach“** wies ein niedriges Maß an genetischer Diversität bezüglich der mitochondrialen Marker und eine durchschnittliche Diversität auf Basis der Mikrosatelliten-Marker auf. Insgesamt zeigt sie eine gemeinsame Clusterung mit den

anderen Populationen des Main-EZGs im Rahmen der Hauptkoordinatenanalysen und ein ähnliches Maß an Durchmischung der Genotypcluster 3 und 4 im Rahmen der STRUCTURE-Analyse. Eine geringe Differenzierung konnte gegenüber den Populationen der Mümling nachgewiesen werden. Passend dazu ist auch der in der Population ‚Schwarzbach‘ alleinig nachgewiesene Composite-Haplotyp ‚Thy37‘ der bei weitem häufigste Haplotyp unter den haplotypisierten Mümling-Äschen. Ursächlich für dieses hohe Maß an genetischer Ähnlichkeit ist mutmaßlich der Besatz beider Gewässer mit Äschen aus der Fischzucht Keidel. Ähnlich der Mümling-Populationen kam es auch im Schwarzbach möglicherweise zu einer starken genetischen Prägung durch die Besatztiere.

6.2 Ableitung von Managementmaßnahmen

Basierend auf Erkenntnissen zur Populationsgenetik und Phylogeographie der Äsche, sowie zu den potentiell negativen Folgen von allochthonem Besatzmaterial, wurden von verschiedenen Autoren Managementempfehlungen abgeleitet. So empfehlen Weiss, Kopun & Sušnik Bajec (2013) für Äschenpopulationen in Österreich und Dawnay *et al.* (2011) für Äschenpopulationen im Vereinigten Königreich eine Fluss-spezifische Bewirtschaftung (jede Population als eigene Bewirtschaftungseinheit).

Gemäß der „Guten fachlichen Praxis fischereilicher Besatzmaßnahmen“ (Baer *et al.*, 2007) und des dort angewandten Konzepts der ‚Genetischen Managementeinheiten‘ (GME), wurde die Äsche von den Autoren als „Evolutionäre Großraumgruppe“ eingestuft. (Köbsch *et al.*, 2019b) kommen aufgrund der hohen Differenzierung zwischen Populationen auch innerhalb der Einzugsgebiete zu dem Schluss, dass die Äsche im Gegensatz zur Einstufung von Baer *et al.* (2007) als „Evolutionäre Kleinraumgruppe“ zu bewirtschaften ist.

Auf der Basis dieser Einstufung und der hier vorgestellten Ergebnisse können folgende Managementempfehlungen für die untersuchten Äschenbestände im Regierungsbezirk Darmstadt abgeleitet werden (absteigende Priorisierung):

- 1) **Habitat verbessernde Maßnahmen** und die **Wiederherstellung der Durchgängigkeit** in Kombination mit **intensiven Vergrämnungsmaßnahmen gegen den Kormoran** (oder andere Prädatoren) sind prinzipiell gegenüber Besatzmaßnahmen vorzuziehen (Köbsch *et al.*, 2019b a). Das fischereibiologische Monitoring der Populationen sollte weitergeführt werden, um auf kritische Entwicklungen der Bestandsgrößen reagieren zu können.
- 2) Sollte ein **Besatzprogramm** nötig sein, dann sollte dieses mit **Nachkommen möglichst vieler Elternindividuen aus dem jeweiligen Gewässer selbst**

durchgeführt werden. Prinzipiell ist davon auszugehen, dass die Individuen einer Wildpopulation sich an die spezifischen Bedingungen ihres Gewässers auf verschiedenste Weise angepasst haben (sog. ‚Lokaladaptation‘ u.a. in Bezug auf chemisch-physikalische Bedingungen, Hydrologie, Prädatoren, klimatische Bedingungen). Auch für die Äsche wurden solche Lokaladaptation bereits nachgewiesen (Heinrich, 2000 [zitiert in Kühn & Gum, 2007]; Haugen & Vollestad, 2000; Thomassen *et al.*, 2011).

- 3) Sollte die Größe der Wildpopulation für eine erfolgreiche Umsetzung nach 1) und 2) nicht mehr ausreichen, **kann für Besatzmaßnahmen auf genetisch ähnliche Wildpopulationen** aus dem Untersuchungsgebiet oder auf den Zuchtstamm der Fischzucht Keidel zurückgegriffen werden.

Grundsätzlich sollte im Fall von 2) und 3), selbst bei passender Herkunft und adäquatem genetischem Hintergrund der Elterntiere, die Bewirtschaftung in Form einer geschlossenen Laichtierhaltung (Etablierung eines „domestizierten“ Zuchtstamms) nach Möglichkeit vermieden werden, da diese meist nur unzureichend an die Bedingungen in natürlichen Gewässern angepasst sind. Aber auch die Nutzung von Wildfischen als Elterntiere und die anschließende Aufzucht der juvenilen Tiere in der Zucht kann nachteilige Effekte haben, da die Anpassung an die Bedingungen der Zucht und die daraus resultierende geringere Fitness der Nachkommen über sehr kurze Zeiträume bzw. sogar innerhalb einer Generation wirksam werden (u.a. Araki, Cooper & Blouin, 2007; Christie *et al.*, 2012). Daher sollten nach Möglichkeit alternative Methoden angewendet werden. Einen dahingehend guten Überblick in deutscher Sprache bieten Holzer, Unfer & Hinterhofer (2004). Ein aufwändiges, aber vielversprechendes Verfahren stellt dabei das sogenannte ‚Cocooning‘ (Entwicklung der befruchteten Eier in speziellen Substratkörben in Kiesbänken des Zielgewässers) dar. Dabei gewährleistet man sowohl eine bestmögliche Anpassung an die chemisch-physikalischen Gegebenheiten des entsprechenden Zielgewässers als auch die Prägung des Homing-Verhaltens der Äsche (Holzer, Unfer & Hinterhofer, 2006). In jedem Fall sollte beim Abstreifen der Äschen die natürliche Polygynandrie der Äsche (Haddeland *et al.*, 2015) in Form sogenannter ‚split-batch‘-Verfahren berücksichtigt werden, um eine möglichst hohe effektive Populationsgröße zu erhalten. Dabei werden die Eier jedes Weibchens in mehrere Portionen aufgeteilt und mit dem Sperma jeweils verschiedener Männchen befruchtet (Weiss, Mattersdorfer & Börger, 2015).

Soweit eine ausreichende Anzahl an Elterntieren zur Verfügung steht, besteht eine weitere Möglichkeit in der Verbringung laichreifer Tiere in entsprechend gestaltete und

abgesperrte „Bypass“-Gewässer des Zielgewässers (z.B. Mühlgräben). So kann sowohl die Anpassung an die chemisch-physikalischen Gegebenheiten des Zielgewässers als auch die natürliche Partnerwahl beim Ablichten gewährleistet werden. In diesen „Bypass“-Gewässern können die juvenilen Äschen dann im ersten Winter sehr effektiv gegen Prädation geschützt werden und anschließend in das eigentliche Zielgewässer ausgebracht werden.

Aus ökologischer und wissenschaftlicher Sicht ist die dauerhafte Erhaltung der genetischen Diversität der Äschenbestände wünschenswert. Dafür sind auch lokale Analysen der genetischen Variabilität und Bewertung der Wild- und potenzieller Besatzpopulationen unumgänglich. Dieses Ziel konnte mit den vorliegenden Daten erreicht und zudem Empfehlungen für das Bestandsmanagement der Äsche in Südhessen formuliert werden.

7 LITERATURVERZEICHNIS

- Araki H., Cooper B. & Blouin M.S. (2007). Genetic Effects of Captive Breeding Cause a Rapid, Cumulative Fitness Decline in the Wild. *Science* **318**, 100–103. <https://doi.org/10.1126/science.1145621>
- Arlinghaus R., Cyrus E.-M., Eschbach E., Fujitani M., Hühn D., Johnston F., *et al.* (2015). *Hand in Hand für eine nachhaltige Angelfischerei - Ergebnisse und Empfehlungen aus fünf Jahren praxisorientierter Forschung zu Fischbesatz und seinen Alternativen*.
- Baer J., George V., Hanfland S., Lemcke R., Meyer L. & Zahn S. (2007). Gute fachliche Praxis fischereilicher Besatzmaßnahmen. *Schriftenreihe des Verbandes Deutscher Fischereiverwaltungsbeamter und Fischereiwissenschaftler e.V.* **14**, 1–151
- Berendonk T.U., Krenek S., Schiller T., Mogck U., Wehnert D. & Köbsch C. (2015). *Erfassung und Dokumentation der genetischen Variabilität von Wildpopulationen der Barbe (Barbus barbus) aus verschiedenen Flussgebietseinheiten in Deutschland. Abschlussbericht an die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung*. Institut für Hydrobiologie: TU Dresden, Dresden, Deutschland.
- BfN (2013). Maßnahmenkonzepte zur Verbesserung des Erhaltungszustands von Natura 2000-Schutzgütern - Äsche (*Thymallus thymallus*)
- BfN (2009). *Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands*. (Ed. Bundesamt für Naturschutz), Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg.
- Bobbe T. & Korte E. (2018). *Wissenschaftliche Begleitung von Artenhilfsmaßnahmen für die Äsche (Thymallus thymallus) in Südhessen im Jahr 2017*. INGA - Institut für Gewässer- und Auenökologie im Auftrag des Landes Hessen - Regierungspräsidium Darmstadt, Darmstadt.
- Bobbe T. & Korte E. (2022). *Wissenschaftliche Begleitung von Artenhilfsmaßnahmen für die Äsche (Thymallus thymallus) in Südhessen im Jahr 2021*. INGA - Institut für Gewässer- und Auenökologie im Auftrag des Landes Hessen - Regierungspräsidium Darmstadt, Darmstadt.
- Christie M.R., Marine M.L., French R.A. & Blouin M.S. (2012). Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**, 238–242. <https://doi.org/10.1073/pnas.1111073109>
- Dawnay N., Dawnay L., Hughes R.N., Cove R. & Taylor M.I. (2011). Substantial genetic structure among stocked and native populations of the European grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in the United Kingdom. *Conservation Genetics* **12**, 731–744. <https://doi.org/10.1007/s10592-010-0179-4>
- Dümpelmann C. & Korte E. (2014). *Rote Liste der Fische und Rundmäuler Hessens (Pisces & Cyclostomata)*. (Ed. Hessisches Ministerium für Umwelt, Klimaschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz), HMUKLV, Wiesbaden.
- Evanno G., Regnaut S. & Goudet J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* **14**, 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Freyhof J. & Brooks E. (2011). *European red list of freshwater fishes*. Publications Office of the European Union ; IUCN, Luxembourg : [Gland, Switzerland].
- Gross R., Kuhn R., Baars M., Schroder W., Stein H. & Rottmann O. (2001). Genetic differentiation of European grayling populations across the Main, Danube and Elbe

- drainages in Bavaria. *Journal of Fish Biology* **58**, 264–280. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00513.x>
- Gum B., Gross R. & Geist J. (2009). Conservation genetics and management implications for European grayling, *Thymallus thymallus*: synthesis of phylogeography and population genetics. *Fisheries Management and Ecology* **16**, 37–51. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2008.00641.x>
- Gum B., Gross R. & Kuehn R. (2006). Discriminating the impact of recent human mediated stock transfer from historical gene flow on genetic structure of European grayling *Thymallus thymallus* L. *Journal of Fish Biology* **69**, 115–135. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01264.x>
- Gum B., Gross R. & Kuehn R. (2005). Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of European grayling (*Thymallus thymallus*): evidence for secondary contact zones in central Europe. *Molecular Ecology* **14**, 1707–1725. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02520.x>
- Gum B., Gross R., Rottmann O., Schröder W. & Kühn R. (2003). Microsatellite variation in Bavarian populations of European grayling (*Thymallus thymallus*): Implications for conservation. *Conservation Genetics* **4**, 659–672. <https://doi.org/10.1023/B:COGE.0000006106.64243.e6>
- Haddeland P.J., Junge C., Serbezov D. & Vøllestad L.A. (2015). Genetic Parentage Analysis Confirms a Polygynandrous Breeding System in the European Grayling (*Thymallus thymallus*). *PLOS ONE* **10**, e0122032. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122032>
- Haugen T.O. & Vollestad L.A. (2000). Population differences in early life-history traits in grayling. *Journal of Evolutionary Biology* **13**, 897–905. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00242.x>
- Heinrich R. (2000). *Untersuchungen zum Reproduktionserfolg der Äsche (Thymallus thymallus L.) und ihren Aufzuchtbedingungen im Rahmen des Artenhilfsprogramm Äsche*. LMU München, München.
- Holzer G., Unfer G. & Hinterhofer M. (2004). Gedanken und Vorschläge zu einer Neuorientierung der fischereilichen Bewirtschaftung österreichischer Salmonidengewässer. *Österreichs Fischerei* **57**, 232–248. <https://doi.org/10.13140/rg.2.1.3640.2723>
- Holzer G., Unfer G. & Hinterhofer M. (2006). *Projekt Möll/Äschen-Cocooning im Revier Gradnitzer 2005 & 2006*. Wien.
- Hübner D. (2003). *Die Ablaich- und Interstitialphase der Äsche (Thymallus thymallus L.)- Grundlagen und Auswirkungen anthropogener Belastungen*. Universitätsbibliothek Marburg.
- Jepsen N., Ravn H.D. & Pedersen S. (2018). Change of foraging behavior of cormorants and the effect on river fish. *Hydrobiologia* **820**, 189–199. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3656-2>
- Junge C., Museth J., Hindar K., Kraabøl M. & Vøllestad L.A. (2014). Assessing the consequences of habitat fragmentation for two migratory salmonid fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **24**, 297–311. <https://doi.org/10.1002/aqc.2391>
- Köbsch C., Krenek S., Schiller T. & Berendonk T.U. (2019a). *Erfassung der genetischen Variabilität von Äschen-Wildpopulationen (Thymallus thymallus) in Nordrhein-Westfalen (NRW) als Grundlage für die Entwicklung geeigneter Managementstrategien*

- zur nachhaltigen Bestandsentwicklung in NRW. Abschlussbericht erstellt im Auftrag der Bezirksregierung Düsseldorf. Institut für Hydrobiologie: TU Dresden.
- Köbsch C., Krensek S., Schiller T. & Berendonk T.U. (2019b). *Erfassung und Dokumentation der genetischen Vielfalt der Äsche (Thymallus thymallus) in Deutschland. Abschlussbericht erstellt im Auftrag der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung*. Institut für Hydrobiologie: TU Dresden.
- Köbsch C., Krensek S., Schiller T. & Berendonk T.U. (2019c). *Erfassung und Dokumentation der genetischen Vielfalt der Schleie (Tinca tinca) in Deutschland. Abschlussbericht erstellt im Auftrag der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung*. Institut für Hydrobiologie: TU Dresden.
- Köbsch C., Starke R. & Berendonk T. (2021). *Genetische Charakterisierung von Äschen-Wildpopulationen (Thymallus thymallus) in Südhessen als Grundlage für die Entwicklung geeigneter Managementstrategien zur nachhaltigen Bestandsentwicklung - Abschlussbericht erstellt im Auftrag des Regierungspräsidiums Darmstadt*. Institut für Hydrobiologie, Technische Universität Dresden, Dresden.
- Kolbinger A. (2002). *Fischbiologische Kartierung der Durchgängigkeit niederbayerischer Fließgewässer*. TU München.
- Koskinen M.T., Ranta E., Piironen J., Veselov A., Titov S. & Haugen T.O. (2000). Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses. *Molecular Ecology* **9**, 1609–1624
- Kottelat M. & Freyhof J. (2007). *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Kühn R. & Gum B. (2007). *Entwicklung von Erhaltungsstrategien für die Äsche im Auftrag des Landesfischereiverbanes Bayern e.V.* TU München.
- LANUV (2013). *Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen - Bericht für AK Kormoran*. Kirchhundem-Albaum.
- Marić S., Askeyev I.V., Askeyev O.V., Monakhov S.P., Bravničar J. & Snoj A. (2014). Phylogenetic and population genetic analysis of *Thymallus thymallus* (Actinopterygii, Salmonidae) from the middle Volga and upper Ural drainages. *Hydrobiologia* **740**, 167–176. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1951-0>
- Marić S., Kalamujić B., Snoj A., Razpet A., Lukić-Bilela L., Pojskić N., et al. (2012). Genetic variation of European grayling (*Thymallus thymallus*) populations in the Western Balkans. *Hydrobiologia* **691**, 225–237. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1076-2>
- Marić S., Razpet A., Nikolić V. & Simonović P. (2011). Genetic differentiation of European grayling (*Thymallus thymallus*) populations in Serbia, based on mitochondrial and nuclear DNA analyses. *Genetics Selection Evolution* **43**, 1–11. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-43-2>
- Meraner A., Cornetti L. & Gandolfi A. (2014). Defining conservation units in a stocking-induced genetic melting pot: unraveling native and multiple exotic genetic imprints of recent and historical secondary contact in Adriatic grayling. *Ecology and Evolution* **4**, 1313–1327. <https://doi.org/10.1002/ece3.931>
- Meraner A. & Gandolfi A. (2012). Phylogeography of European grayling, *Thymallus thymallus* (Actinopterygii, Salmonidae), within the Northern Adriatic basin: evidence for native and exotic mitochondrial DNA lineages. *Hydrobiologia* **693**, 205–221. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1109-x>

- Meraner A., Unfer G. & Gandolfi A. (2013). Good news for conservation: mitochondrial and microsatellite DNA data detect limited genetic signatures of inter-basin fish transfer in *Thymallus thymallus* (Salmonidae) from the Upper Drava River. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 1–17. <https://doi.org/10.1051/kmae/2013046>
- Mueller M., Pander J. & Geist J. (2018). Comprehensive analysis of >30 years of data on stream fish population trends and conservation status in Bavaria, Germany. *Biological Conservation* **226**, 311–320. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.08.006>
- Persat H., Mattersdorfer K., Charlat S., Schenekar T. & Weiss S. (2016). Genetic integrity of European grayling (*Thymallus thymallus* L. 1758) within the Vienne River drainage basin after five decades of stockings. *Cybio* **40**, 7–20. <https://doi.org/10.3389/conf.FMARS.2015.03.00149>
- Radinger J., Essl F., Hölker F., Horký P., Slavík O. & Wolter C. (2017). The future distribution of river fish: The complex interplay of climate and land use changes, species dispersal and movement barriers. *Global Change Biology* **23**, 4970–4986. <https://doi.org/10.1111/gcb.13760>
- Schröder W., Kohl F. & Hanfland S. (2007). Kormoran- und Fischbestand - Kritische Analyse und Forderungen des Landesfischereiverbandes Bayern e.V.
- Sušnik S., Snoj A. & Dovč P. (2001). Evolutionary distinctness of grayling (*Thymallus thymallus*) inhabiting the Adriatic river system, as based on mtDNA variation. *Biological Journal of the Linnean Society* **74**, 375–385. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01399.x>
- Thomassen G., Barson N.J., Haugen T.O. & Vøllestad L.A. (2011). Contemporary divergence in early life history in grayling (*Thymallus thymallus*). *BMC Evolutionary Biology* **11**, 360. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-360>
- Vonlanthen P. & Hefti D. (2016). Genetik und Fischerei - Zusammenfassung der genetischen Studien und Empfehlungen für die Bewirtschaftung. *Umwelt-Wissen* **1637**, 90
- Vonlanthen P. & Schlunke D. (2015). *Erfolgskontrolle Besatzmaßnahmen und populationsgenetische Untersuchung der Äschen im Kanton Aargau*. Departement Bau, Verkehr und Umwelt, Sektion Jagd und Fischerei, Kanton Aargau.
- Weiss S., Mattersdorfer K. & Börger C. (2015). *Genotypisierung, nachhaltige Sicherung und Bewirtschaftung regionaler Äschenbestände in anthropogen veränderten Gewässersystemen (AlpÄsch)*. Genetische Charakterisierung. Karl-Franzens Universität Graz, Graz.
- Weiss S., Persat H., Eppe R., Schlötterer C. & Uiblein F. (2002). Complex patterns of colonization and refugia revealed for European grayling *Thymallus thymallus*, based on complete sequencing of the mitochondrial DNA control region. *Molecular Ecology* **11**, 1393–1407
- Weiss S.J., Kopun T. & Sušnik Bajec S. (2013). Assessing natural and disturbed population structure in European grayling *Thymallus thymallus*: melding phylogeographic, population genetic and jurisdictional perspectives for conservation planning. *Journal of Fish Biology* **82**, 505–521. <https://doi.org/10.1111/jfb.12007>

8 TABELLEN- & ABBILDUNGSVERZEICHNIS

8.1 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Herkunftsgewässer der Äsche, in denen Individuen für die Analyse der genetischen Variabilität gewonnen wurden. 14

Tabelle 2: Ergebnisse der genetischen Analysen auf Basis der mitochondrialen DNA und der Mikrosatelliten. 18

8.2 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Median-Joining Haplotypen Netzwerk bestehend aus 6 Composite-Haplotypen der mitochondrialen ND1- & ND5/6-Region, welche in den untersuchten Wildpopulationen, drei weiteren benachbarten Wildpopulationen (Köbsch *et al.*, 2019c) und einem Zuchtstamm der Äsche (Köbsch *et al.*, 2019b) detektiert wurden. 16

Abbildung 2: Mitochondriale Hauptlinien auf Basis der RFLP-Analyse der ND1- & ND5/6-Region in den untersuchten neun Wildpopulationen der Äsche sowie benachbarten Wildpopulationen und dem Zuchtstamm Keidel. 17

Abbildung 3: Hauptkoordinatenanalyse der untersuchten Wildpopulationen (pink) sowie weiteren 34 Wildpopulationen aus den Flussgebietseinheiten Donau (rot), Elbe (orange), Maas (lila), Rhein (blau), Weser (grün) und sechs Zuchtstämmen (grau) auf Basis ihrer Nei-Distanzen unter Verwendung der Mikrosatellitendaten (Datensätze aus Köbsch *et al.* (2019c, b a)). 20

Abbildung 4: Individuenbasierte Hauptkoordinatenanalyse der untersuchten Wildpopulationen (pink) sowie weiteren 34 Wildpopulationen aus den Flussgebietseinheiten Donau (rot), Elbe (orange), Maas (lila), Rhein (blau), Weser (grün) und sechs Zuchtstämmen (grau) auf Basis ihrer binären Distanzen (Datensätze aus Köbsch *et al.* (2019c, b a)). 21

Abbildung 5: Graphische Darstellung der STRUCTURE-Analyse unter Annahme eines Admixture Models und unabhängiger Allelfrequenzen (mit Daten aus Köbsch *et al.* (2019b a)). 22

APPENDIX

Appendix 1: Auflistung der paarweisen F_{ST} -Werte zwischen den Äschenpopulationen basierend auf Mikrosatelliten-Daten. Die minimalen F_{ST} -Werte sind rot markiert, die maximalen blau.

Nicht-signifikante Werte ($\alpha=0,05$, Korrektur nach Bonferroni-Holm) sind fett dargestellt, wobei eine nicht-signifikante Differenzierung zwischen Alme & Lippe, Sinn_Hessen & Sinn_Bayern und Kinzig & Bieber gefunden

	Ammer	Inn	Isar	Flöha	Gera	Gerdau	Ilm	Pressnitz	Schwarzwasser	Selke	Zschopau	Rur1	Rur2	Ahr	Alme	Hönn	Lahn	Lenne	Lippe	RadAach	Sinn_Bayern	Wupper1	Wupper2	Bieber
Ammer		0,0313	0,2206	0,5580	0,5098	0,6279	0,4611	0,5234	0,5002	0,5812	0,5258	0,4886	0,5247	0,5463	0,5327	0,5265	0,5164	0,4735	0,5215	0,4952	0,4394	0,4818	0,4728	0,4740
Inn	0,0313		0,1883	0,5288	0,4806	0,5933	0,4371	0,4924	0,4701	0,5613	0,4940	0,4581	0,4874	0,5050	0,5019	0,4988	0,4866	0,4424	0,4888	0,4581	0,4053	0,4587	0,4444	0,4373
Isar	0,2206	0,1883		0,4025	0,3595	0,4860	0,3398	0,3649	0,3388	0,4256	0,3615	0,2455	0,2755	0,2099	0,2676	0,2754	0,3667	0,2420	0,2503	0,1512	0,1923	0,2313	0,2095	0,2392
Flöha	0,5580	0,5288	0,4025		0,3744	0,4758	0,3676	0,2839	0,3145	0,4001	0,2769	0,3981	0,4417	0,5147	0,4624	0,3987	0,3463	0,3916	0,4520	0,4448	0,3529	0,4199	0,3918	0,3450
Gera	0,5098	0,4806	0,3595	0,3744		0,3853	0,1149	0,1348	0,1475	0,2777	0,1492	0,3902	0,4479	0,5026	0,4601	0,4177	0,1880	0,3209	0,4563	0,4266	0,2927	0,4453	0,4004	0,2347
Gerdau	0,6279	0,5933	0,4860	0,4758	0,3853		0,3860	0,3957	0,4289	0,5139	0,4010	0,5741	0,6499	0,6536	0,6352	0,6179	0,3690	0,5528	0,6415	0,6248	0,4822	0,6345	0,6004	0,3983
Ilm	0,4611	0,4371	0,3398	0,3676	0,1149	0,3860		0,2455	0,2337	0,3033	0,2603	0,4046	0,4464	0,5180	0,4608	0,4251	0,1538	0,3548	0,4491	0,4093	0,2861	0,4338	0,4076	0,1920
Pressnitz	0,5234	0,4924	0,3649	0,2839	0,1348	0,3957	0,2455		0,0881	0,3265	0,0289	0,3522	0,4234	0,4988	0,4203	0,4001	0,2552	0,3298	0,4214	0,4334	0,2935	0,4200	0,3822	0,2676
Schwarzwasser	0,5002	0,4701	0,3388	0,3145	0,1475	0,4289	0,2337	0,0881		0,3451	0,1385	0,3091	0,3759	0,4673	0,3833	0,3556	0,2434	0,2894	0,3785	0,3973	0,2605	0,3666	0,3270	0,2528
Selke	0,5812	0,5613	0,4256	0,4001	0,2777	0,5139	0,3033	0,3265	0,3451		0,2978	0,4666	0,4987	0,5352	0,5191	0,4660	0,3212	0,4300	0,5132	0,4491	0,3710	0,4765	0,4525	0,2910
Zschopau	0,5258	0,4940	0,3615	0,2769	0,1492	0,4010	0,2603	0,0289	0,1385	0,2978		0,3361	0,4002	0,4908	0,4219	0,3765	0,2681	0,3015	0,4237	0,4253	0,2843	0,4122	0,3679	0,2490
Rur1	0,4886	0,4581	0,2455	0,3981	0,3902	0,5741	0,4046	0,3522	0,3091	0,4666	0,3361		0,0360	0,3159	0,2301	0,1323	0,4111	0,1476	0,2480	0,2398	0,1895	0,1634	0,1480	0,3061
Rur2	0,5247	0,4874	0,2755	0,4417	0,4479	0,6499	0,4464	0,4234	0,3759	0,4987	0,4002	0,0360		0,4001	0,2915	0,1669	0,4468	0,1497	0,3076	0,2974	0,2481	0,1952	0,1825	0,3383
Ahr	0,5463	0,5050	0,2099	0,5147	0,5026	0,6536	0,5180	0,4988	0,4673	0,5352	0,4908	0,3159	0,4001		0,3523	0,3462	0,5035	0,3561	0,3605	0,2265	0,2186	0,3321	0,3473	
Alme	0,5327	0,5019	0,2676	0,4624	0,4601	0,6352	0,4608	0,4203	0,3833	0,5191	0,4219	0,2301	0,2915	0,3523		0,1654	0,4457	0,4515	0,0019	0,2236	0,2061	0,2173	0,3171	
Hönn	0,5265	0,4988	0,2754	0,3987	0,4177	0,6179	0,4251	0,4001	0,3556	0,4660	0,3765	0,1323	0,1669	0,3462	0,1654		0,4457	0,1649	0,1770	0,2079	0,1763	0,0969	0,0410	0,3141
Lahn	0,5164	0,4866	0,3667	0,3463	0,1880	0,3690	0,1538	0,2552	0,2434	0,3212	0,2681	0,4111	0,4468	0,5035	0,4515	0,4457		0,3579	0,4403	0,4227	0,2900	0,4515	0,4275	0,1422
Lenne	0,4735	0,4424	0,2420	0,3916	0,3209	0,5528	0,3548	0,3298	0,2894	0,4300	0,3015	0,1476	0,1497	0,3561	0,2136	0,1649	0,3579		0,2177	0,2425	0,1824	0,2387	0,1853	0,2462
Lippe	0,5215	0,4888	0,2503	0,4520	0,4563	0,6415	0,4491	0,4214	0,3785	0,5132	0,4237	0,2480	0,3076	0,3605	0,0019	0,1770	0,4403	0,2177		0,2162	0,2122	0,2185	0,1771	0,3038
RadAach	0,4952	0,4581	0,1512	0,4448	0,4266	0,6248	0,4093	0,4334	0,3973	0,4491	0,4253	0,2398	0,2974	0,2265	0,2236	0,2079	0,4227	0,2425	0,2162		0,1910	0,2296	0,1805	0,2447
Sinn_Bayern	0,4394	0,4053	0,1923	0,3529	0,2927	0,4822	0,2861	0,2935	0,2605	0,3710	0,2843	0,1895	0,2481	0,2186	0,2061	0,1763	0,2900	0,1824	0,2122	0,1910		0,2306	0,1375	0,1251
Wupper1	0,4818	0,4587	0,2313	0,4199	0,4453	0,6345	0,4338	0,4200	0,3666	0,4765	0,4122	0,1634	0,1952	0,3321	0,2173	0,0969	0,4515	0,2387	0,2185	0,2296	0,2306		0,0547	0,3399
Wupper2	0,4728	0,4444	0,2095	0,3918	0,4004	0,6004	0,4076	0,3822	0,3270	0,4525	0,3679	0,1480	0,1825	0,2667	0,1752	0,0410	0,4275	0,1853	0,1771	0,1805	0,1375	0,0547		0,2849
Bieber	0,4740	0,4373	0,2392	0,3450	0,2347	0,3983	0,1920	0,2676	0,2528	0,2910	0,2490	0,3061	0,3383	0,3473	0,3171	0,3141	0,1422	0,2462	0,3038	0,2447	0,1251	0,3399	0,2849	
SchmaleSinn	0,4999	0,4608	0,2197	0,4735	0,4462	0,6423	0,4460	0,4394	0,4061	0,5006	0,4309	0,2537	0,3032	0,2794	0,2081	0,2214	0,4563	0,2177	0,2188	0,2150	0,0862	0,2902	0,1800	0,2783
Sinn_Hessen	0,4175	0,3802	0,1811	0,3513	0,2683	0,4657	0,2660	0,2683	0,2272	0,3688	0,2683	0,1934	0,2420	0,2365	0,1981	0,1911	0,2674	0,1657	0,1996	0,1931	0,0032	0,2345	0,1529	0,1185
Mümling_2020	0,4381	0,4135	0,2407	0,3654	0,2986	0,4792	0,2604	0,2737	0,2294	0,3961	0,2873	0,2303	0,2626	0,3420	0,1962	0,2509	0,2326	0,1771	0,1911	0,2506	0,1246	0,2770	0,2313	0,1247
Mümling_2022	0,3548	0,3308	0,1620	0,3265	0,2200	0,3956	0,1889	0,2180	0,1873	0,3377	0,2198	0,2149	0,2536	0,2799	0,1897	0,2284	0,1847	0,1627	0,1802	0,1984	0,0738	0,2488	0,1947	0,0804
Salz	0,4517	0,4111	0,2005	0,3591	0,2937	0,4721	0,2509	0,3296	0,3100	0,3259	0,3132	0,2648	0,2886	0,2775	0,2985	0,2739	0,2308	0,2527	0,2900	0,2107	0,1293	0,2819	0,2350	0,0884
Schwarzbach	0,4592	0,4296	0,2333	0,3626	0,3045	0,5038	0,2701	0,2706	0,2288	0,3973	0,2729	0,2096	0,2594	0,3366	0,1554	0,1886	0,2681	0,1730	0,1540	0,2215	0,0819	0,2432	0,1775	0,1292
Kinzig	0,4260	0,3896	0,1678	0,3199	0,2358	0,4233	0,2130	0,2630	0,2352	0,3143	0,2540	0,2776	0,3125	0,2827	0,2547	0,2744	0,1736	0,2032	0,2325	0,1796	0,0949	0,2815	0,2194	0,0271
Kinzig_ohTS	0,5148	0,4698	0,2287	0,4460	0,4020	0,5453	0,3759	0,4307	0,4125	0,3983	0,4103	0,3557	0,4008	0,2676	0,3688	0,3468	0,3537	0,3309	0,3669	0,2187	0,1419	0,3694	0,2983	0,1383
Bega	0,4895	0,4611	0,3142	0,3858	0,2267	0,4294	0,1960	0,2875	0,2346	0,3103	0,2770	0,3616	0,3918	0,4451	0,4080	0,3930	0,1186	0,2986	0,3922	0,3576	0,2574	0,3931	0,3603	0,1167
Diemel	0,4854	0,4630	0,3441	0,3613	0,1458	0,4125	0,1137	0,2369	0,2013	0,2914	0,2449	0,3840	0,4231	0,4964	0,4141	0,3974	0,0882	0,3152	0,3992	0,3867	0,2743	0,4084	0,3876	0,1763
Emmer	0,4880	0,4696	0,3689	0,3604	0,2790	0,3997	0,2102	0,3229	0,2702	0,3848	0,3270	0,4345	0,4638	0,5272	0,4585	0,4470	0,2001	0,3884	0,4330	0,4177	0,3396	0,4582	0,4244	0,2276
Felda	0,5003	0,4778	0,3735	0,3748	0,1766	0,4179	0,1355	0,2308	0,2382	0,3714	0,2590	0,4144	0,4536	0,5307	0,4582	0,4447	0,1457	0,3529	0,4514	0,4352	0,3343	0,4480	0,4284	0,2288
Fulda	0,4818	0,4532	0,3054	0,2696	0,1965	0,3511	0,1484	0,2222	0,1780	0,3109	0,2290	0,3149	0,3554	0,4117	0,3631	0,3415	0,0931	0,2714	0,3540	0,3295	0,1635	0,3653	0,3188	0,0880
Ilme	0,4972	0,4708	0,3486	0,2600	0,2278	0,3696	0,1784	0,2409	0,2186	0,3361	0,2672	0,3933	0,4304	0,4924	0,4318	0,4178	0,1026	0,3574	0,4167	0,3913	0,2903	0,4198	0,3943	0,1611
Leine	0,4903	0,4601	0,3353	0,2816	0,1474	0,3692	0,1067	0,2383	0,2548	0,3040	0,2430	0,3804	0,4180	0,4704	0,4451	0,3985	0,1241	0,3291	0,4338	0,3843	0,2719	0,4113	0,3826	0,1652
Nesse/Hörsel	0,3912	0,3676	0,2995	0,3441	0,1987	0,3427	0,1611	0,1908	0,2119	0,3559	0,2243	0,3752	0,4130	0,4791	0,4226	0,4179	0,1829	0,3263	0,4139	0,3910	0,2968	0,4147	0,3921	0,2141
Örtze	0,4817	0,4605	0,3438	0,3298	0,1873	0,3808	0,1339	0,2212	0,1702	0,2454	0,2363	0,3909	0,4211	0,4914	0,4305	0,4004	0,1315	0,3362	0,4142	0,3804	0,2805	0,4069	0,3793	0,1734
Werra1	0,5141	0,4897	0,3963	0,3726	0,1513	0,4003	0,0585	0,2795	0,2828	0,3375	0,2924	0,4503	0,4919	0,5501	0,5127	0,4738	0,1876	0,4041	0,5045	0,4692	0,3410	0,4844	0,4566	0,2414
Werra2	0,5380	0,5137	0,4158	0,3876	0,1575	0,4049	0,0726	0,2907	0,2847	0,3447	0,2992	0,4693	0,5173	0,5654	0,5319	0,4867	0,2285	0,4294	0,5254	0,4885	0,3551	0,5048	0,4694	0,2713
FZKeidel	0,4500	0,4229	0,2725	0,3528	0,2383	0,4595	0,2063	0,2460	0,2067	0,3799	0,2634</													

Fortsetzung Appendix 1

	SchmaleSinn	Sinn_Hessen	Mümling_2020	Mümling_2022	Salz	Schwarzbach	Kinzig	Kinzig_ohTS	Bega	Diemel	Emmer	Felda	Fulda	Ilme	Leine	Nesse/Hörsel	Örtze	Werra1	Werra2	FZKeidel
Ammer	0,4999	0,4175	0,4381	0,3548	0,4517	0,4592	0,4260	0,5148	0,4895	0,4854	0,4880	0,5003	0,4818	0,4972	0,4903	0,3912	0,4817	0,5141	0,5380	0,4500
Inn	0,4608	0,3802	0,4135	0,3308	0,4111	0,4296	0,3896	0,4698	0,4611	0,4630	0,4696	0,4778	0,4532	0,4708	0,4601	0,3676	0,4605	0,4897	0,5137	0,4229
Isar	0,2197	0,1811	0,2407	0,1620	0,2005	0,2333	0,1678	0,2287	0,3142	0,3441	0,3689	0,3735	0,3054	0,3486	0,3353	0,2995	0,3438	0,3963	0,4158	0,2725
Flöha	0,4735	0,3513	0,3654	0,3265	0,3591	0,3626	0,3199	0,4460	0,3858	0,3613	0,3604	0,3748	0,2696	0,2600	0,2816	0,3441	0,3298	0,3726	0,3876	0,3528
Gera	0,4462	0,2683	0,2986	0,2200	0,2937	0,3045	0,2358	0,4020	0,2267	0,1458	0,2790	0,1766	0,1965	0,2278	0,1474	0,1987	0,1873	0,1513	0,1575	0,2383
Gerdau	0,6423	0,4657	0,4792	0,3956	0,4721	0,5038	0,4233	0,5453	0,4294	0,4125	0,3997	0,4179	0,3511	0,3696	0,3692	0,3427	0,3808	0,4003	0,4049	0,4595
Ilm	0,4460	0,2660	0,2604	0,1889	0,2509	0,2701	0,2130	0,3759	0,1960	0,1137	0,2102	0,1355	0,1484	0,1784	0,1067	0,1611	0,1339	0,0585	0,0726	0,2063
Pressnitz	0,4394	0,2683	0,2737	0,2180	0,3296	0,2706	0,2630	0,4307	0,2875	0,2369	0,3229	0,2308	0,2222	0,2409	0,2383	0,1908	0,2212	0,2795	0,2907	0,2460
Schwarzwasser	0,4061	0,2272	0,2294	0,1873	0,3100	0,2288	0,2352	0,4125	0,2346	0,2013	0,2702	0,2382	0,1780	0,2186	0,2548	0,2119	0,1702	0,2828	0,2847	0,2067
Selke	0,5006	0,3688	0,3961	0,3377	0,3259	0,3973	0,3143	0,3983	0,3103	0,2914	0,3848	0,3714	0,3109	0,3361	0,3040	0,3559	0,2454	0,3375	0,3447	0,3799
Zschopau	0,4309	0,2683	0,2873	0,2198	0,3132	0,2729	0,2540	0,4103	0,2770	0,2449	0,3270	0,2590	0,2290	0,2672	0,2430	0,2243	0,2363	0,2924	0,2992	0,2634
Rur1	0,2537	0,1934	0,2303	0,2149	0,2648	0,2096	0,2776	0,3557	0,3616	0,3840	0,4345	0,4144	0,3149	0,3933	0,3804	0,3752	0,3909	0,4503	0,4693	0,2925
Rur2	0,3032	0,2420	0,2626	0,2536	0,2886	0,2594	0,3125	0,4008	0,3918	0,4231	0,4638	0,4536	0,3554	0,4304	0,4180	0,4130	0,4211	0,4919	0,5173	0,3314
Ahr	0,2794	0,2365	0,3420	0,2799	0,2775	0,3366	0,2827	0,2676	0,4451	0,4964	0,5272	0,5307	0,4117	0,4924	0,4704	0,4791	0,4914	0,5501	0,5654	0,4004
Alme	0,2081	0,1981	0,1962	0,1897	0,2985	0,1554	0,2547	0,3688	0,4080	0,4141	0,4585	0,4582	0,3631	0,4318	0,4451	0,4226	0,4305	0,5127	0,5319	0,2869
Hönnne	0,2214	0,1911	0,2509	0,2284	0,2739	0,1886	0,2744	0,3468	0,3930	0,3974	0,4470	0,4447	0,3415	0,4178	0,3985	0,4179	0,4004	0,4738	0,4867	0,3071
Lahn	0,4563	0,2674	0,2326	0,1847	0,2308	0,2681	0,1736	0,3537	0,1186	0,0882	0,2001	0,1457	0,0931	0,1026	0,1241	0,1829	0,1315	0,1876	0,2285	0,1881
Lenne	0,2177	0,1657	0,1771	0,1627	0,2527	0,1730	0,2032	0,3309	0,2986	0,3152	0,3884	0,3529	0,2714	0,3574	0,3291	0,3263	0,3362	0,4041	0,4294	0,2206
Lippe	0,2188	0,1996	0,1911	0,1802	0,2900	0,1540	0,2325	0,3669	0,3922	0,3992	0,4330	0,4514	0,3540	0,4167	0,4338	0,4139	0,4142	0,5045	0,5254	0,2775
RadAach	0,2150	0,1931	0,2506	0,1984	0,2107	0,2215	0,1796	0,2187	0,3576	0,3867	0,4177	0,4352	0,3295	0,3913	0,3843	0,3910	0,3804	0,4692	0,4885	0,2982
Sinn_Bayern	0,0862	0,0032	0,1246	0,0738	0,1293	0,0819	0,0949	0,1419	0,2574	0,2743	0,3396	0,3343	0,1635	0,2903	0,2719	0,2968	0,2805	0,3410	0,3551	0,1908
Wupper1	0,2902	0,2345	0,2770	0,2488	0,2819	0,2432	0,2815	0,3694	0,3931	0,4084	0,4582	0,4480	0,3653	0,4198	0,4113	0,4147	0,4069	0,4844	0,5048	0,3255
Wupper2	0,1800	0,1529	0,2313	0,1947	0,2350	0,1775	0,2194	0,2983	0,3603	0,3876	0,4244	0,4284	0,3188	0,3943	0,3826	0,3921	0,3793	0,4566	0,4694	0,2794
Bieber	0,2783	0,1185	0,1247	0,0804	0,0884	0,1292	0,0271	0,1383	0,1167	0,1763	0,2276	0,2288	0,0880	0,1611	0,1652	0,2141	0,1734	0,2414	0,2713	0,1541
SchmaleSinn		0,0779	0,1950	0,1709	0,2464	0,1812	0,2143	0,2496	0,4060	0,4293	0,4599	0,4643	0,3333	0,4356	0,4206	0,4228	0,4292	0,4820	0,5013	0,2925
Sinn_Hessen	0,0779		0,0998	0,0563	0,1340	0,0706	0,0853	0,1591	0,2394	0,2469	0,3178	0,3008	0,1485	0,2720	0,2551	0,2749	0,2544	0,3142	0,3354	0,1658
Mümling_2020	0,1950	0,0998		0,0474	0,1856	0,0434	0,1096	0,2699	0,1882	0,2202	0,2591	0,2330	0,1521	0,2393	0,2615	0,2218	0,2323	0,3224	0,3521	0,0724
Mümling_2022	0,1709	0,0563	0,0474		0,1407	0,0427	0,0545	0,2076	0,1512	0,1682	0,2197	0,2203	0,1048	0,2037	0,2159	0,1902	0,1788	0,2524	0,2713	0,1085
Salz	0,2464	0,1340	0,1856	0,1407		0,1713	0,0897	0,1298	0,2083	0,2515	0,3086	0,2962	0,1752	0,2235	0,2122	0,2892	0,2616	0,2942	0,3231	0,2111
Schwarzbach	0,1812	0,0706	0,0434	0,0427	0,1713		0,1104	0,2571	0,2349	0,2262	0,2936	0,2753	0,1657	0,2585	0,2758	0,2721	0,2196	0,3427	0,3637	0,1284
Kinzig	0,2143	0,0853	0,1096	0,0545	0,0897	0,1104		0,1416	0,1319	0,1862	0,2282	0,2334	0,1069	0,1704	0,1825	0,2120	0,1855	0,2625	0,2901	0,1249
Kinzig_ohTS	0,2496	0,1591	0,2699	0,2076	0,1298	0,2571	0,1416		0,3104	0,3695	0,4069	0,4217	0,2709	0,3564	0,3476	0,3850	0,3680	0,4251	0,4457	0,3109
Bega	0,4060	0,2394	0,1882	0,1512	0,2083	0,2349	0,1319	0,3104	0,1744	0,1608	0,2153	0,1920	0,1125	0,1744	0,2023	0,1931	0,1499	0,2643	0,2860	0,1434
Diemel	0,4293	0,2469	0,2202	0,1682	0,2515	0,2262	0,1862	0,3695	0,1199		0,1838	0,1124	0,2260	0,1153	0,1608	0,1427	0,1909	0,0825	0,1969	0,2231
Emmer	0,4599	0,3178	0,2591	0,2197	0,3086	0,2936	0,2282	0,4069	0,2153	0,1838		0,1124	0,2260	0,1767	0,1599	0,2341	0,2383	0,1922	0,2579	0,2563
Felda	0,4643	0,3008	0,2330	0,2203	0,2962	0,2753	0,2334	0,4217	0,1920	0,1124	0,2260	0,1839	0,1839	0,1583	0,1563	0,1383	0,1643	0,1455	0,2008	0,1242
Fulda	0,3333	0,1485	0,1521	0,1048	0,1752	0,1657	0,1069	0,2709	0,1125	0,1153	0,1767	0,1839	0,1839	0,1583	0,1563	0,1306	0,1875	0,1877	0,2065	0,1497
Ilme	0,4356	0,2720	0,2393	0,2037	0,2235	0,2585	0,1704	0,3564	0,1744	0,1608	0,1599	0,1583	0,1018	0,1245		0,1886	0,1527	0,1672	0,1994	0,1972
Leine	0,4206	0,2551	0,2615	0,2159	0,2122	0,2758	0,1825	0,3476	0,2023	0,1427	0,2341	0,1563	0,1306	0,1245		0,2069	0,1731	0,1076	0,1355	0,2138
Nesse/Hörsel	0,4228	0,2749	0,2218	0,1902	0,2892	0,2721	0,2120	0,3850	0,1931	0,1909	0,2383	0,1383	0,1875	0,1886	0,2069		0,1811	0,2206	0,2562	0,1566
Örtze	0,4292	0,2544	0,2323	0,1788	0,2616	0,2196	0,1855	0,3680	0,1499	0,0825	0,1922	0,1643	0,1334	0,1527	0,1731	0,1811	0,2051	0,2221		0,1878
Werra1	0,4820	0,3142	0,3224	0,2524	0,2942	0,3427	0,2625	0,4251	0,2643	0,1969	0,2579	0,1455	0,1877	0,1672	0,1076	0,2206	0,2051	0,0176	0,2695	
Werra2	0,5013	0,3354	0,3521	0,2713	0,3231	0,3637	0,2901	0,4457	0,2860	0,2231	0,2563	0,2008	0,2065	0,1994	0,1355	0,2562	0,2221	0,0176		0,3027
FZKeidel	0,2925	0,1658	0,0724	0,1085	0,2111	0,1284	0,1249	0,3109	0,1434	0,1582	0,2140	0,1242	0,1497	0,2192	0,2138	0,1566	0,1878	0,2695	0,3027	
ZS 1	0,2737	0,2586	0,2378	0,2385	0,3566	0,1884	0,3178	0,4257	0,4553	0,4461	0,4817	0,4957	0,4076	0,4648	0,4833	0,4698	0,4682	0,5483	0,5639	0,3331
ZS 2	0,4327	0,3063	0,2452	0,2068	0,2955	0,2808	0,2254	0,4010	0,2138	0,2128	0,0783	0,2358	0,1923	0,1824	0,2621	0,2270	0,2174	0,2782	0,2886	0,2137
ZS 4	0,3146	0,1699	0,1811	0,1188	0,2069	0,1587	0,1487	0,3146	0,1798	0,1135	0,1648	0,1660	0,1327	0,1621	0,1396	0,1518	0,1300	0,1923	0,2039	0,1568
ZS 5	0,3676	0,3320	0,4139	0,4012	0,4483	0,4220	0,4846	0,4968	0,5562	0,5819	0,6084	0,5948	0,5240	0,5896	0,5794	0,5615	0,5825	0,6259	0,6478	0,4794

Fortsetzung Appendix 1

	ZS 1	ZS 2	ZS 4	ZS 5
Ammer	0,5766	0,4479	0,3488	0,6116
Inn	0,5490	0,4319	0,3318	0,5705
Isar	0,3323	0,3382	0,2300	0,4071
Flöha	0,5024	0,3681	0,2770	0,6023
Gera	0,4991	0,2959	0,1344	0,5864
Gerdau	0,6742	0,4255	0,3444	0,7497
Ilm	0,5003	0,2248	0,1269	0,6086
Pressnitz	0,4699	0,3338	0,1572	0,5602
Schwarzwe	0,4360	0,2812	0,1282	0,5369
Selke	0,5527	0,4029	0,3097	0,6280
Zschopau	0,4701	0,3456	0,1548	0,5415
Rur1	0,3001	0,4085	0,2553	0,3351
Rur2	0,3720	0,4313	0,2930	0,3700
Ahr	0,4458	0,5019	0,3810	0,5495
Alme	0,0303	0,4334	0,3202	0,4261
Hönne	0,2157	0,4276	0,2729	0,3641
Lahn	0,4916	0,2105	0,1809	0,5998
Lenne	0,2596	0,3702	0,2109	0,3766
Lippe	0,0333	0,4098	0,3039	0,4543
RadAach	0,2969	0,3912	0,2824	0,5305
Sinn_Bayer	0,2633	0,3260	0,1897	0,3601
Wupper1	0,2977	0,4318	0,2924	0,4030
Wupper2	0,2475	0,3989	0,2545	0,3453
Bieber	0,3692	0,2404	0,1640	0,5096
SchmaleSi	0,2737	0,4327	0,3146	0,3676
Sinn_Hesse	0,2586	0,3063	0,1699	0,3320
Mümling_2	0,2378	0,2452	0,1811	0,4139
Mümling_2	0,2385	0,2068	0,1188	0,4012
Salz	0,3566	0,2955	0,2069	0,4483
Schwarzba	0,1884	0,2808	0,1587	0,4220
Kinzig	0,3178	0,2254	0,1487	0,4846
Kinzig_ohT	0,4257	0,4010	0,3146	0,4968
Bega	0,4553	0,2138	0,1798	0,5562
Diemel	0,4461	0,2128	0,1135	0,5819
Emmer	0,4817	0,0783	0,1648	0,6084
Felda	0,4957	0,2358	0,1660	0,5948
Fulda	0,4076	0,1923	0,1327	0,5240
Ilme	0,4648	0,1824	0,1621	0,5896
Leine	0,4833	0,2621	0,1396	0,5794
Nesse/Hör	0,4698	0,2270	0,1518	0,5615
Örtze	0,4682	0,2174	0,1300	0,5825
Werra1	0,5483	0,2782	0,1923	0,6259
Werra2	0,5639	0,2886	0,2039	0,6478
FZKeidel	0,3331	0,2137	0,1568	0,4794
ZS 1		0,4625	0,3546	0,4905
ZS 2	0,4625		0,1695	0,5851
ZS 4	0,3546	0,1695		0,4621
ZS 5	0,4905	0,5851	0,4621	