

Phylogeographie und Populationsstruktur der Bachforellen (*Salmo trutta*) und Europäischen Äschen (*Thymallus thymallus*) in der Region Basel

Barbara I. Berli & Walter Salzburger

Zusammenfassung

Die beiden Leitfischarten, die Bachforelle (*Salmo trutta*) und die Äsche (*Thymallus thymallus*), wurden in der Region Basel hinsichtlich ihrer Populationsstruktur sowie ihrer phylogeographischen Herkunft untersucht. Dazu wurden sogenannte Mikrosatelliten-Marker in jeweils mehr als 200 Proben und DNS-Sequenzen eines Abschnitts der mitochondrialen Kontrollregion verwendet. Es zeigte sich, dass die Bachforellen und Äschen in der Region Basel teilweise genetisch durchmischt sind und dass hier auch nicht autochthone Genotypen zu finden sind. Dies ist wohl eine Folge von Besatzmassnahmen mit ortsfremden Tieren.

1 Einleitung

Die Bachforelle (*Salmo trutta*) und die Europäische Äsche (*Thymallus thymallus*) sind zwei einheimische Vertreter der Familie der Lachsfische (Salmoniden). Beide Arten gelten als Leitfische für Fischregionen in Fliessgewässern (Abb. 1). Die Forellenregion befindet sich meist im Oberlauf eines Flusses und zeichnet sich durch eine hohe Fliessgeschwindigkeit, hohen Sauerstoffgehalt, kühles Wasser (durchschnittlich 10° C) und grobkiesigen Untergrund aus. Die Äschenregion schliesst flussabwärts an die Forellenregion an. Auch sie ist gekennzeichnet durch einen hohen Sauerstoffgehalt, jedoch ist die Strömung etwas schwächer, der Untergrund weniger grobkiesig und die Temperaturen mit durchschnittlich 15° C etwas höher (Huet 1954).

Einhergehend mit dem technischen Fortschritt in den letzten Jahrzehnten entwickelten sich genetische Methoden zur Untersuchung natürlicher Populationen rasant. So können beispielsweise mittels populationsgenetischer Analysen auf Basis variabler Regionen ("Markern") im Genom Aussagen zur Struktur natürlicher Populationen, deren Beziehung zueinander sowie zu deren Durchmischung gemacht werden. Auch die Wanderung von Individuen von einer Population zur nächsten kann auf diese Weise gemessen werden (Chapuis & Estoup 2007). Die Phylogeographie

Adresse der Autoren: Barbara I. Berli, Prof. Dr. Walter Salzburger, Zoologisches Institut, Department Umweltwissenschaften, Universität Basel, Vesalgarasse 1, CH-4051 Basel; E-Mail: b.berli@unibas.ch



Abb. 1 Bachforellen (*Salmo trutta*) im Unterschlupf.

Foto: Zoo Basel

auf der anderen Seite kombiniert die genetische Information mit geographischer, so dass u. a. Aussagen zur geographischen Herkunft von Individuen oder Population gemacht werden können. Oftmals werden hierzu bestimmte Abschnitte der mitochondrialen DNS untersucht (Gum et al. 2005). Da Mitochondrien bei den meisten Arten nur mütterlicherseits vererbt werden (und es daher zu keiner Rekombination und somit zu keiner Durchmischung mütterlichen und väterlichen genetischen Materials kommt), kann mit Hilfe charakteristischer Sequenz-Abschnitte der mitochondrialen DNS (sogenannte “Haplotypen”) eine genaue Zuordnung zu mütterlichen Abstammungslinien erfolgen.

In dieser Arbeit haben wir auf beide Methoden zurückgegriffen und die Bachforellen und Äschen in der Region Basel auf Populationsmerkmale und ihre jeweilige geographische Herkunft untersucht. Da viele Gewässer in den letzten Jahrzehnten fischereitechnisch bewirtschaftet wurden, bestand ein Ziel der Studie darin, herauszufinden, ob Auswirkungen von Besatzmassnahmen nachgewiesen werden können.

2 Material und Methoden

Während der Jahre 2014 bis 2018 wurden entlang der Birs und ihrer Zuflüsse an 17 Probestellen 405 Bachforellen (*Salmo trutta*) und an 16 Probestellen 376 Europäische Äschen (*Thymallus thymallus*) beprobt (Abb. 2). Für die Untersuchungen an Bachforellen schlossen wir Gewebeproben von Tieren der Fischzucht Orishof (Liestal BL) und der Fischzucht der Nutzungsberechtigten der Grün 80 (Giebenach BL) mit ein, von welchen die kantonalen Behörden seit den 1990er Jahren Tiere für den Besatz in der Birs (Nutzungsberechtigte der Grün 80) sowie der Birs und Ergolz

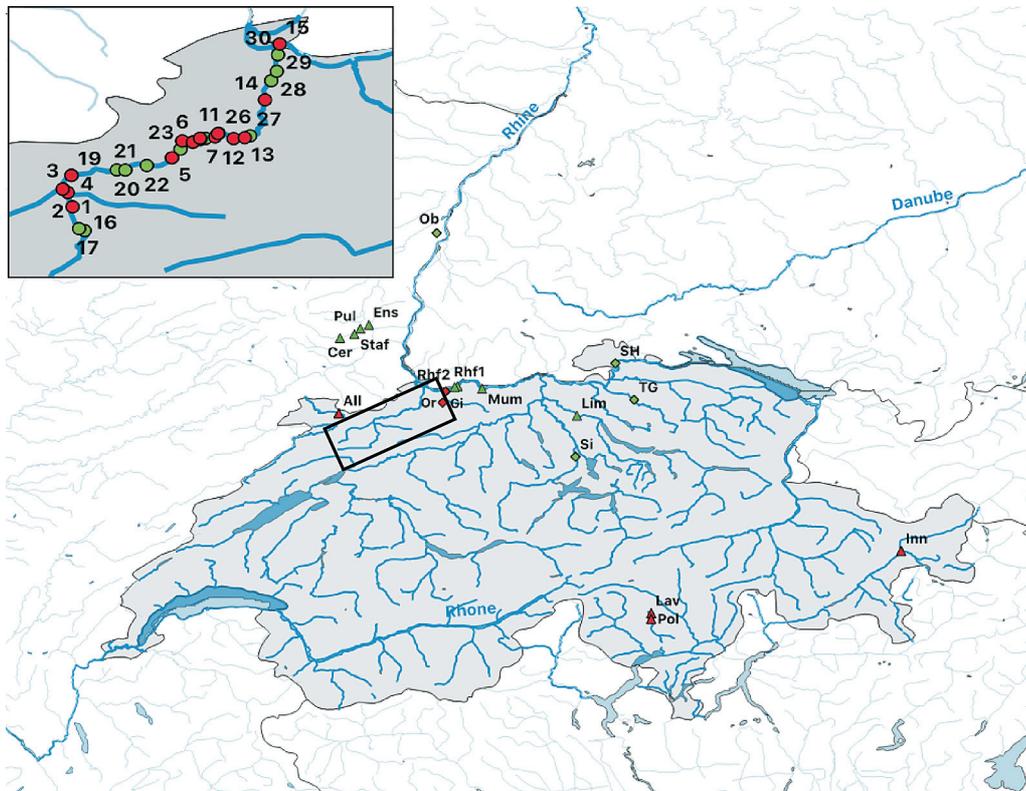


Abb. 2 Übersicht des beprobten Gebietes. Die Stationen 1–15 (rote Punkte) bezeichnen die Stellen, an welchen Bachforellen, die Stationen 16–30 (grüne Punkte) diejenigen, an welchen die Äschen beprobt wurden. Die externen Referenzen für die Bachforellen kamen aus der Allaine (All), dem Ticino (Lav, Pol) und dem Inn (rote Dreiecke); externe Referenzen der Äschen kamen aus dem Rhein bei Mumpf (Mum) und bei Rheinfelden (Rhfl, Rhf2), aus der Limmat (Lim) sowie aus der Thur bei Cernay, Staffel, Pulversheim und Ensisheim (grüne Dreiecke). Fischzuchtproben stammten aus den Zuchten Orishof (Or) und Giebenach (Gi) für die Bachforellen (rote Rhomben) sowie aus Obenheim (Ob), Schaffhausen (SH), Rhein-Zuflüssen des Kantons Thurgau (TG) und der Edelkrebs AG in Sins (SI) für die Äschen (grüne Rhomben).

(Orishof) bezogen hatten. Die externen Referenzen für die Bachforellenstudien stammten aus dem Ticino bei Lavorgo (TI) und bei Pollegio (TI), aus dem Inn bei Sur En (GR), bei Zerneß (GR) und aus der Allaine bei Delémont (JU). Das Probenet der Äschen ergänzten wir mit Proben aus der Thur (Cernay, Staffel, Ensisheim und Pulversheim), Proben aus einem Rheinzufuß im Elsass, aus dem Rhein (Mumpf [AG], Stein am Rhein [AG] und Rheinfelden [AG]), aus der Limmat (ZH) und aus den Zuflüssen zum Rhein im Kanton Thurgau (TG). Als Zuchtreferenzen dienten Proben aus der Fischzucht in Obenheim (Pisciculture Saumon-Rhin) im Elsass (FR), aus der kantonalen Fischzucht in Schaffhausen (SH) und der Edelkrebs AG in Sins (AG).

Der Grossteil der Proben aus der Birs und ihren Zuflüssen wurde mittels Elektrofischen durch die entsprechenden Fischereibehörden der Kantone Basellandschaft, Basel-Stadt und Thurgau, von anderen Wissenschaftlern (Dr. P. Vonlanthen: Aargau; D. Dagani: Tessin) oder durch Fischer entnommen. Proben aus Fischzuchten wurden jeweils während des Abstreifens genommen, so dass die Fische keinem zusätzlichen Stress ausgesetzt waren und nicht zusätzlich behändigt werden mussten. Die Fische wurden nicht nach Alter oder Grösse selektioniert, sondern auf zufälliger

Basis und zu allen Jahreszeiten – ausser natürlich während der Schonzeiten – beprobt. Es kam kein Fisch durch unsere Forschung zu Schaden und jede Interaktion mit den Tieren folgte dem tierethischen wie auch dem wissenschaftsethischen Codex.

2.1 DNS-Isolierung und Mikrosatelliten-Analyse

Die DNS wurde durch ein Salzpräzipitations-Protokoll aus den Schuppen und dem Flossengewebe isoliert (Laird et al. 1991) und mittels eines NanodropTM Spectrophotometers (Thermo Scientific, US) qualitativ bestimmt und quantifiziert. Für die Analyse der Populationsstruktur wendeten wir den Multiplex-Ansatz von Lerceteau-Köhler & Weiss (2006) an, indem wir hochvariable Regionen im Genom der Fische, sogenannte Mikrosatelliten, analysierten. Mikrosatelliten sind kurze DNS-Abschnitte, die nicht für Gene kodieren und Abfolgen von identischen Basenpaaren aufweisen (z.B. 5'-TATATATATA...TA-3'). Die Anzahl der Wiederholungen dieser Basenpaare – und damit die Länge der Mikrosatelliten in Basenpaaren (bp) – ist individuell unterschiedlich, so dass sich auf Basis der Analyse mehrerer solcher Abschnitte ein genetischer Fingerabdruck erstellen lässt. Insgesamt haben wir von 239 Bachforellen acht solche Mikrosatelliten und von 238 Äschen neun Mikrosatelliten analysiert. Dazu verwendeten wir spezielle Computerprogramme: TANDEM (Matschiner & Salzburger 2009), Arlequin v.35 (Excoffier & Lischer 2010), GENEPOP (Raymond & Rousset 1995) und STRUCTURE (Pritchard et al. 2000). Die detaillierten Laborprotokolle, wie auch die anschliessenden biostatistischen Analysen sind in Berli et al. (2015, 2016) und Berli & Salzburger (2018) einsehbar.

2.2 Analyse der mitochondrialen DNS

Um die geographische Herkunft der Salmoniden in der Region Basel aufschlüsseln zu können, analysierten wir den nicht-kodierenden Bereich der mitochondrialen DNS, die sogenannte Kontrollregion, von 234 Bachforellen und von 144 Europäischen Äschen. Dieser Abschnitt umfasst etwa 1'000 Basenpaare (bp) der mitochondrialen DNS (Ostellari et al. 1996). Die DNS-Sequenzen wurden anschliessend mittels CODONCODE ALIGNER v.3.7.1.2 (CodonCode Corp., Dedham, US) analysiert und mit Geneious Prime 2019.0.4 (🌐) kontrolliert. Die Laborprotokolle wie auch die anschliessenden biostatistischen Analysen sind in Berli et al. (2015, 2016) und Berli & Salzburger (2018) einsehbar. Das Haplotypen-Netzwerk wurde mittels PopArt (Bandelt et al. 1999) erstellt.

3 Resultate

3.1 Populationsstruktur der Bachforellen

Wir analysierten 239 Proben aus der Birs, so dass wir im Durchschnitt 16 Individuen pro Probenort zur Verfügung hatten. Dem Probenset fügten wir noch je 16 Proben der beiden Fischzuchten (Orishof und Giebenach) sowie 21 Proben der Allaine, 20 des Inn und 23 des Ticino als Referenzen hinzu. Die STRUCTURE-Analyse der Proben der Birs und ihrer Zuflüsse ohne externe Referenzen und ohne Fischzuchten ist in Abb. 3A dargestellt; Abb. 3B zeigt die Ergebnisse mit dem gesamten Datensatz.

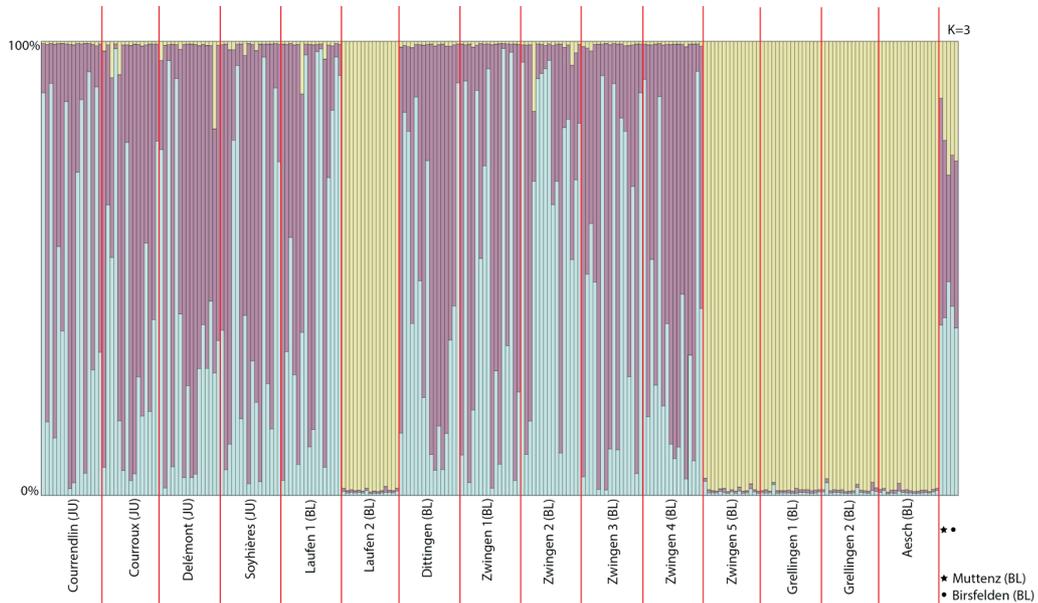


Abb. 3A Populationsstruktur der Bachforellen in der Birs. Zuordnung der Individuen aus der Birs (als Balken dargestellt) zu einem von drei wahrscheinlichen Genotyp-Clustern ($K = 3$). Das Gemisch aus Genotyp I (blau) und Genotyp II (violett) erstreckt sich von den Probestellen im Kanton Jura bis nach Zwingen 4 mit Ausnahme der Fische aus Laufen 2, die dem Genotyp III (grün), der von Zwingen 5 bis Aesch zu finden ist, zugeordnet wurden. Die Proben aus Muttenz und Birsfelden zeigen ein Gemisch, das nicht eindeutig zugeordnet werden kann.

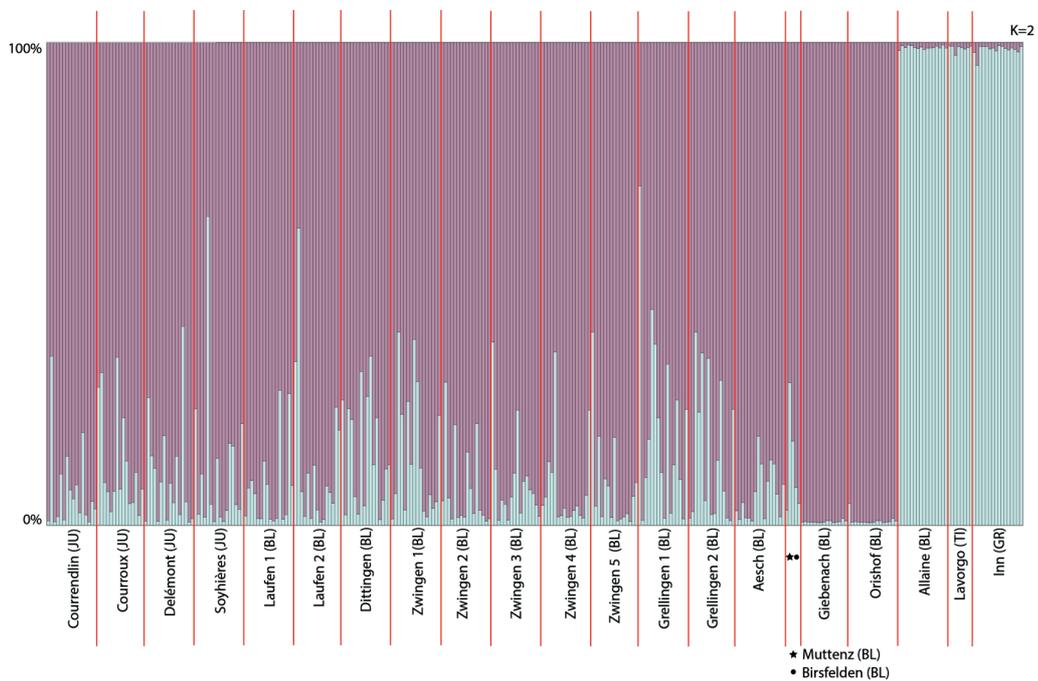


Abb. 3B Populationsstruktur des gesamten Datensatzes der Bachforellen. Zuordnung aller Individuen (als Balken dargestellt) zu einem von zwei wahrscheinlichen Genotyp-Clustern ($K = 2$). Genotyp I (violett) schliesst sämtliche Proben der Birs, inklusive der Zuchten (Orishof und Giebenach) mit ein. Genotyp II (blau) bezeichnet die Proben der externen Referenzen (Allaine, Lavorgo und Inn).

Für die Birs-Proben berechnete die Software STRUCTURE HARVESTER (Earl & von Holdt 2012) drei genetische Cluster ($K = 3$, $\Delta K = 141.15$) als wahrscheinlichste Situation. Genotyp I (blau) und II (violett) finden sich in den Probestellen im Kanton Jura bis nach Zwingen 4, mit Ausnahme der Fische aus Laufen 2. Diese wurden dem Genotyp III (grün) zugeordnet, der von Zwingen 5 bis Aesch zu finden ist. Die Proben aus Muttenz und Birsfelden erscheinen als Gemisch aus allen drei Genotypen. Die F_{ST} -Werte, die Aufschluss über hohe genetische Durchmischung (0) oder Differenzierung (1) zwischen den verschiedenen Genotypen geben, zeigten mit einem Wert von 0.16 zwischen Genotypen I/II und III eine Differenzierung. Die Analyse des ganzen Datensatzes (Abb. 3B) ergab zwei genetische Cluster als wahrscheinlichstes Szenario: Genotyp I herrschte in der gesamten Birs vor und schloss die Fischzuchtproben mit ein und Genotyp II wurde in allen externen Referenzen definiert ($K = 2$, $\Delta K = 704.30$) mit einem F_{ST} -Wert von 0.19.

3.2 Phylogeographie der Bachforellen

Für die mitochondrielle Analyse bestimmten wir von 234 Bachforellen die Haplotypen der mitochondrialen DNS. 204 Tiere entsprachen dem Atlantischen Haplotypen AT1 (AF321990, Weiss et al. 2001) und wurden alle in der Birs beprobt. Eine Probe aus der Lützel, einem Zufluss der Birs, zeigte einen mediterranen Haplotypen aus einer italienischen Zucht (MED13, KY661218.1, Zuffi et al. 2017). Zum selben Haplotypen gehörten vier Proben der Allaine (JU) und eine Probe aus dem Inn. Weitere fünf der Proben der Allaine entsprachen dem zweiten, in einer italienischen Zucht definierten mediterranen Haplotypen (MED23, KY661228.1, Zuffi et al. 2017). Die restlichen vier Proben der Allaine entsprachen dem Haplotyp der mediterranen Flussforellen (MED50, KY661254.1, Zuffi et al. 2017), der vorwiegend in Forellenzuchten Europas gefunden wird (Zuffi mündl. Mitt.). Die Proben aus dem Ticino waren genetisch mit dem Haplotypen der Marmorforelle verwandt. Eine Probe aus der Zucht in Lavorgo war durch eine Mutation eigenständig und weitere vier Individuen zeigten eine weitere Mutation und bildeten somit einen neuen, noch nicht definierten Haplotypen. Genetisch am weitesten entfernt von den Proben der Birs waren die Individuen, die aus der Südostschweiz stammten. Sieben Individuen aus dem Inn clusterten mit einem Haplotypen, der *Salmo trutta persica* zugeordnet wurde (LC137015, Rezaei et al. 2016). Drei weitere waren durch eine Mutation von diesem Haplotypen entfernt und bildeten so einen eigenen, bisher nicht beschriebenen Haplotypen (Abb. 4).

3.3 Populationsstruktur der Äsche

Bei den Äschen testeten wir ebenfalls zuerst nur die Proben aus der Birs und anschliessend das gesamte Probenmaterial. Für die Birs-Proben berechnete STRUCTURE HARVESTER fünf genetische Cluster ($K = 5$, $\Delta K = 143.39$, Abb. 5A) als wahrscheinlichste Situation. Hier unterschieden sich die Proben von Sorvillier und LaRoche (Genotyp I, blau) von den Proben Delémont, Liesberg 2 und 3 sowie in Laufen (Genotyp II, violett). Genotyp III (rosa) kam vor allem in Liesberg 1, Zwingen 1 und 2 sowie bei vier Individuen in Birsfelden vor, während Genotyp IV (grün) in Grelingen und Münchenstein 2 und Genotyp V (gelb) in Münchenstein 1 und Birsfelden vorherrschte. Ausser zwischen Cluster I und II, der mit 0.09 keine klare Differenzierung aufwies, betrug die jeweiligen F_{ST} -Werte der Cluster zwischen 0.19 (Genotyp I und II) und 0.45 (Genotyp I und IV) und bestätigten so die abgrenzende Struktur zwischen den verschiedenen Clustern.

Für den gesamten Äschen-Datensatz berechnete STRUCTURE HARVESTER $K = 2$ ($\Delta K = 4503.38$). Genotyp I reichte vom Kanton Jura bis nach Zwingen 2 und Genotyp II von Münchenstein 1 abwärts, sämtliche Referenzen miteinschliessend ($F_{ST}=0.36$).

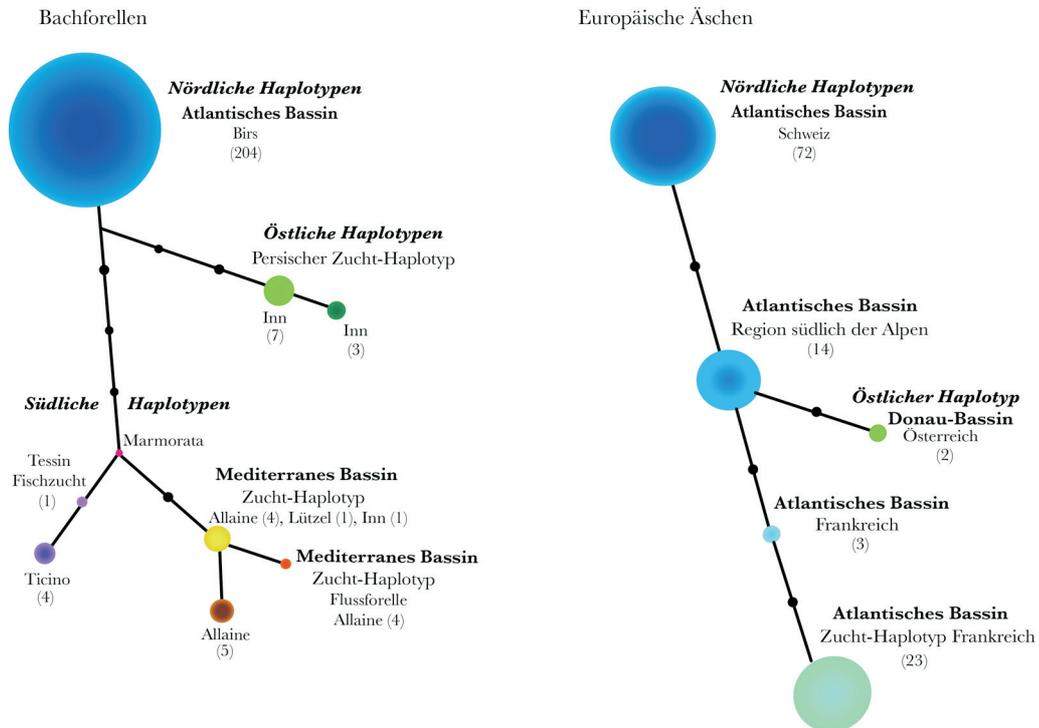


Abb. 4 Haplotypen-Netzwerke der Bachforellen (links) und der Europäischen Äschen (rechts). Jeder Kreis illustriert einen bestimmten mitochondrialen Haplotypen, die Grösse der Kreise entspricht der Anzahl der Individuen, die diesen Haplotyp zeigten; die schwarzen Kreise zeigen hypothetische Haplotypen, die nicht in unserem Datensatz vorhanden waren. Die Verbindungen zwischen den Haplotypen entsprechen jeweils einer Mutation in der mitochondrialen Kontrollregion.

Bachforellen: Nördliche Haplotypen: Atlantisches Bassin, Gewässer aus Zentral-Europa (204 Proben aus der Birs und ihren Zuflüssen), Östliche Haplotypen eines persischen Zucht-Haplotyps (10 Proben – alle aus dem Inn) und Südliche Haplotypen mit einem Ast aus Proben aus dem Tessin (5), die nahe Verwandtschaft mit dem Haplotypen der Marmorata-Forellen aufwiesen. Der zweite Ast besteht aus Haplotypen des Mittelerranen Bassins. Fünf Tiere der Allaine entsprachen dem Zucht-Haplotypen, weitere fünf davon wiesen eine Mutation auf und bildeten einen eigenen und weitere vier Tiere der Allaine entsprachen dem Zucht-Haplotypen der Flussforelle.

Äschen: Ausser zwei Tieren, die in Münchenstein bei der Heiligholz-Brücke typisiert wurden und einen Haplotypen der Donau zeigten, stammten alle Tiere aus dem Atlantischen Bassin und zeigten vier verschiedene Atlantische Haplotypen. 72 Tiere zeigten den in der Schweiz definiert Haplotypen, 14 denjenigen, der in verschiedenen Gewässern Zentraleuropas vorkommt, drei zeigten einen für Frankreich typischen Haplotypen und 23 denjenigen, der aus der Zucht in Obenheim (F) bekannt ist.

3.4 Phylogeographie der Äschen

Von den 144 analysierten Äschen gehörten 72 zum atlantischen Haplotypen *Central Europe*, der in der Schweiz im Rahmen einer Studie von Weiss et al. (2002, Rh06, AF522451) definiert worden war und 24 Individuen zum atlantischen Haplotypen *Southern Alpine Region* (At28, JN796437, Meraner & Gandolfi 2012). Zwei Individuen aus Münchenstein 2 stammten aus dem Einzugsgebiet der Donau (Da01, AF522396, Weiss et al. 2002). Drei Proben entsprachen dem Atlantischen Haplotypen, der in der Mosel bestimmt worden war (At21, AF522445, Weiss et al. 2002) und 23 Tiere zeigten den Obenheim-Zucht-Haplotypen (At28, JN796437) (Meraner & Gandolfi 2012).

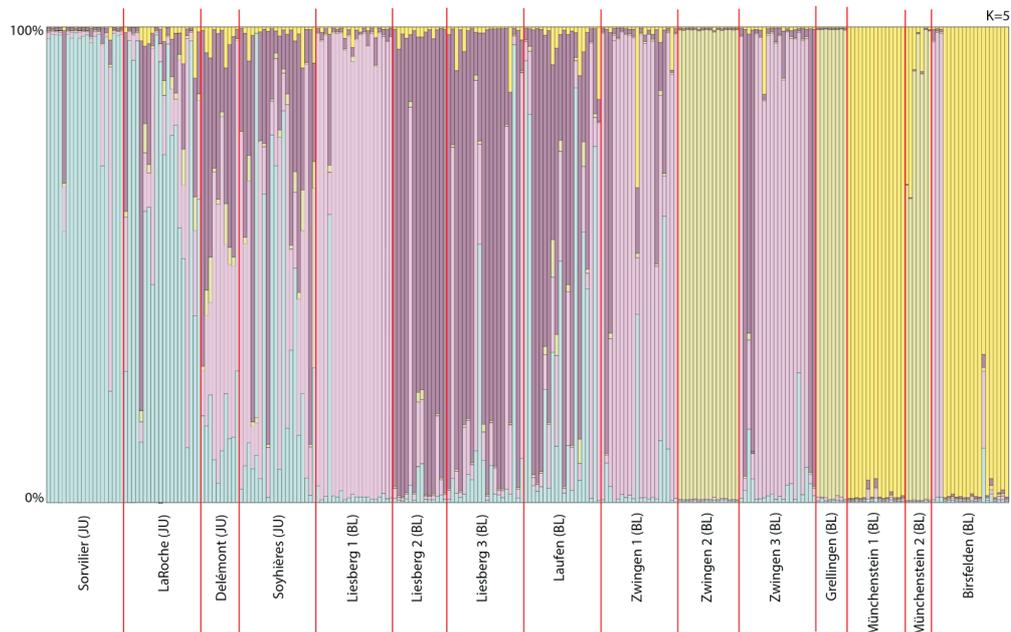


Abb. 5A Populationsstruktur der Europäischen Äschen in der Birs. Zuordnung der Individuen aus der Birs (als Balken dargestellt) zu einem von fünf wahrscheinlichen Genotyp-Clustern ($K = 5$); Genotyp I (blau) herrscht in Sorvillier (JU) vor, Genotyp II (violett) an den Probeorten in Sorvillier und LaRoche, Delémont, Soyhières, Liesberg 2 und 3 sowie in Laufen. Genotyp III (rosa) kam vor allem in Liesberg 1, Zwingen 1 und 3 sowie bei vier Individuen in Birsfelden vor, während Genotyp IV (grün) in Zwingen 2, Grellingen und Münchenstein 2 und Genotyp V (gelb) in Münchenstein 1 und Birsfelden vorherrschend war.

Projiziert man die identifizierten Haplotypen auf die Probestellen, so herrscht im oberen und mittleren Abschnitt der Birs der "schweizerische" Haplotyp RH06 vor, während im unteren Teil der Birs (Münchenstein bis Birsfelden) auch andere, wahrscheinlich ortsfremde Haplotypen aus der Donau (Da01) und der Mose (At21) identifiziert wurden.

4 Diskussion

4.1 Populationsstruktur

Die Bachforellenpopulationen der Birs scheinen – trotz Migrationsbarrieren, wie z. B. dem Wasserfall in Laufen – vor allem im mittleren Teil (Laufen 1 bis Grellingen 2) durchmischt (Abb. 3A). Diese genetische Durchmischung könnte auf die langjährige Zucht- und Besitzpraxis, sei es im Jura oder auch im Kanton Basel-Landschaft, zurückzuführen sein. Auf Rückfrage bei den Züchtern erfuhren wir, dass laichreife Elterntiere zwar in den Zuflüssen der Birs abgefischt worden waren, danach jedoch weder die Eier separat gehältert noch die Elterntiere an ihren Ursprungsort zurückgesetzt wurden, was zu genetischer Durchmischung führen kann. Weiter wurde uns mitgeteilt, dass bei "Eiknappheit" Eier aus einer Zucht im Kanton Jura dazugekauft wurden, was die Durchmischung mit dem genetischen Material aus dem Kanton Jura erklären könnte. Bei den Szenarien mit allen Birsproben, inklusive der externen Referenzen und Zuchten, fällt bei beiden



Abb. 5B Populationsstruktur des gesamten Datensatzes der Äschen. Zuordnung aller Individuen (als Balken dargestellt) zu einem von zwei wahrscheinlichen Genotyp-Clustern ($K = 2$). Genotyp I (blau) schliesst – ausser den Proben von Münchenstein 1 sowie einem Teil der Proben von Birsfelden – sämtliche Proben der Birs mit ein. Genotyp II (violett) bezeichnet die Proben von Münchenstein 1, Birsfelden sowie sämtlicher Referenzen.

Fischarten zudem eine genetische Differenzierung zwischen den Tieren im oberen Teil der Birs und dem unteren Teil zwischen Münchenstein und Birsfelden auf. Dies könnte darauf zurückzuführen sein, dass der untere Teil der Birs bewirtschaftet, d. h. mit Fischen besetzt wird, ein anthropogener Einfluss auf die Genetik der Fische also stattfindet.

4.2 Phylogeographie

Die Zuordnung der Proben auf Basis ihrer Haplotypen der mitochondrialen DNS zeigt, dass die Proben aus der Birs grösstenteils zu den für diese Region typischen atlantisch/zentral-europäischen Typen gehören. Allerdings konnten auch einige Haplotypen gefunden werden, z. B. in Fischen aus dem unteren Verlauf der Birs oder in der Wiese (Berli & Salzburger 2018), die eindeutig nicht lokal sind und deren Vorkommen in der Region Basel wohl auf Besatzmassnahmen mit ortsfremden Fischen zurückgeht.

5 Fazit

Die Studie zeigt, dass genetische Methoden hilfreich sind, um die Populationsstruktur von einheimischen Fischen aufzuklären und deren phylogeographische Herkunft zu bestimmen. Damit kann das fischereiliche Management von Flüssen unterstützt werden. Die Untersuchungen zeigen weiter, dass die Populationen von Bachforelle und Äsche in der Region Basel unter menschlichem Einfluss stehen und dass es teilweise zu genetischer Durchmischung von Populationen gekommen ist.

Dank

Wir danken den Fischereibehörden von Basel-Stadt, Basel-Land, Jura, Aargau, Sankt Gallen, Thurgau, wie auch der Region Alsace für die Entnahme der Proben; ebenso wie den Wissenschaftlern Dr. Pascal Vonlanthen und Dr. Diego Dagani sowie den Fischern des KfvBS und den Fischzüchtern.

Wir danken auch der Freiwilligen Akademischen Gesellschaft (FAG) Basel und der Christoph Merian-Stiftung (CMS), die das Projekt finanziell unterstützt haben.

Literatur

- Bandelt H. J., Forster P. & Rohlf A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16: 37–48.
- Berli B.I. & Salzburger W. 2018. *Zusatzanalyse zur Studie Analyse der genetischen Populationsstruktur der Europäischen Äschen (Thymallus thymallus) in der Wiese und mit ihr verbundener Gewässer bei Basel*. Basel, 1–26.
- Berli B.I., Kläfiger Y. & Salzburger W. 2016. *Analyse der genetischen Populationsstruktur der Äschen (Thymallus thymallus) in der Wiese und mit ihr verbundener Gewässer bei Basel*. Basel, 1–24. Online verfügbar: <https://www.aue.bs.ch/wasser/fischen-basler-rheinknie.html> [Eingesehen am 30.5.2019]
- Berli B.I., Kläfiger Y. & Salzburger W. 2015. *Genetische Populationsstruktur der Bachforellen (Salmo trutta) im oberen Teil der Birs zwischen Aesch (BL) und Delsberger Becken (JU) analysiert anhand mitochondrieller DNS*. Basel, 1–25. Online verfügbar: https://www.baselland.ch/politik-und-behorden/direktionen/volkswirtschafts-und-gesundheitsdirektion/jagd-und-fischerei/copy_of_fischereiwesen/fischfauna-untersuchungsberichte [Eingesehen am 30.5.2019]
- Berli B.I., Kläfiger Y. & Salzburger W. 2014. *Genetische Populationsstruktur der Bachforelle (Salmo trutta) im oberen Teil der Birs*. Basel, 1–20. Online verfügbar: https://www.baselland.ch/politik-und-behorden/direktionen/volkswirtschafts-und-gesundheitsdirektion/jagd-und-fischerei/copy_of_fischereiwesen/fischfauna-untersuchungsberichte [Eingesehen am 30.5.2019]
- Chapuis M.-P. & Estoup A. 2007. Microsatellite Null Alleles and Estimation of Population Differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24(3): 621–631.
- Earl D. A. & vonHoldt B. M. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4: 359–361.
- Excoffier L. & Lischer H. E. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10: 564–567.
- Huet M. 1954. Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bulletin Français de Pisciculture* 175: 41–53.

- 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.
- Laird P.W., Zijderveld A., Linders K., Rudnicki M.A., Jaenisch R. & Berns A. 1991. Simplified mammalian DNA isolation procedure. *Nucleic Acids Research* 19(15): 4293.
- Lerceteau-Köhler E. & Weiss S. 2006. Development of a multiplex PCR microsatellite assay in brown trout *Salmo trutta*, and its potential application for the genus. *Aquaculture* 258: 641–645.
- Matschiner M. & Salzburger W. 2009. TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows. *Bioinformatics* 25: 1982–1983.
- 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.
- Ostellari L., Bargelloni L., Penzo E., Patarnello P. & Patarnello T. 1996. Optimization of single-strand conformation polymorphism and sequence analysis of the mitochondrial control region in *Pagellus bogaraveo* (Sparidae, Teleostei): rationalized tools in fish population biology. *Animal genetics* 27(6): 423–427.
- Pritchard J. K., Stephens M. & Donnelly P. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155: 945–959.
- Raymond M. & Rousset F. 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49: 1280–1283.
- Rezaei A., Akhshabi S.H. & Jamalzadeh H.R. 2016. Complete sequence of mitochondrial in *Salmo trutta fario persicus*. Unveröffentlicht. GenBank: LC137015.1
- 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., Schlötterer C., Waidbacher H. & Jungwirth M. 2001. Haplotype (mtDNA) diversity of brown trout *Salmo trutta* in tributaries of the Austrian Danube: massive introgression of Atlantic basin fish – by man or nature? *Molecular Ecology* 10: 1241–1246.
- Zuffi G., Papa G. & Plazzi F. 2017. Morphological and genetic characterization of *Salmo trutta* species complex specimens from the Panigale fish farm (Lizzano in Belvedere, BO). Unveröffentlicht. GenBank: KY661218.1, KY661228.1, KY661254.1

Internetquelle

 www.geneious.com

