

Besatzwirtschaft in Österreich und mögliche Effekte auf die innerartliche Vielfalt der Bachforellen

KURT PINTER | GÜNTHER UNFER | Institut für Hydrobiologie und Gewässermanagement, Department Wasser – Atmosphäre – Umwelt, Universität für Bodenkultur, Max-Emanuel-Straße 17, 1180 Wien

BÄNZ LUNDGAARD-HANSEN | Eawag, Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology, Centre of Ecology, Evolution and Biogeochemistry, Departement of Fish Ecology and Evolution, Seestraße 79, 6047 Kastanienbaum

STEVEN WEISS | Institut für Zoologie, Karl-Franzens-Universität Graz, Universitätsplatz 2, 8010 Graz

Abstract

Over the last 50 years stocking of fish has achieved great importance in the management of fisheries. A major concern of this development is that stocking may disrupt the genetic and ecological integrity of wild populations, which can lead to further declines of natural stocks. We present a study on the artificial propagation of brown trout (*Salmo sp.*) in Austria, unfolding a series of potential impacts on trout diversity deriving from stocking trout. The practice of releasing non-local and allochthonous brown trout without regard to the locally adapted populations is discussed in the context of the latest findings on the extent and role of biodiversity, mostly at the intraspecific level. Furthermore, we focus on the high degree of domestication of the respective hatchery populations and discuss evolutionary processes that are responsible for the fitness decline of hatchery reared fish and of wild fish interbreeding with domesticated hatchery fish.

Einleitung

Energieproduktion, Hochwasserschutz und Flächenbedarf von Landwirtschaft, Infrastruktur und Siedlungen: Der Druck auf unsere Gewässer ist enorm und reicht weit zurück in die Vergangenheit. Schon im vorletzten Jahrhundert wurden Bäche und Flüsse für die Schifffahrt begradigt, für die Energieproduktion gestaut und aus Angst vor Hochwasser hart verbaut oder gar komplett umgeleitet oder verrohrt. An den Fischen ging die Zerstörung von Lebensraum freilich nicht spurlos vorbei: Die Bestände schrumpften, insbesondere auch die der fischereilich wichtigen Forellen.

Seit Forellen künstlich vermehrt werden, werden sie auch besetzt. Mit dem Zurückgehen der Bestände wurde Fischbesatz weiter intensiviert, einerseits um Fischentnahmen zu kompensieren – dem landwirtschaftlichen Prinzip folgend: »Wer ernten will, muss säen« – andererseits glaubte man auch, dass von Menschen gemachte Lebensraumveränderungen mittels verstärktem Besatz einfach auszugleichen seien. Man hoffte alles haben zu können: Energieproduktion, gefahrlose Schifffahrt, Sicherheit vor Hochwasser UND üppige Fischbestände als Grundlage einer ergiebigen Fischerei. Aber: es kam anders und die

Bestände schrumpften trotz Besatz weiter. Als Reaktion wurden die Besatzanstrengungen weiter und weiter intensiviert. Und so wurde Fischbesatz mit der Zeit zu einem selbstverständlichen und fast nicht wegzudenkenden Bestandteil des Fischerei-Managements in industrialisierten Ländern.

Auch heute ist Fischbesatz nach wie vor an der Tagesordnung und zum Teil sogar in einzelnen Landesgesetzen als Pflicht verankert. Doch stehen wir vielleicht am Beginn eines Umdenkens, das weite Kreise der Fischerei erfassen kann? Einzelne Protagonisten in der Fischerei haben die Besatzwirtschaft schon vor mehreren Jahrzehnten in Frage gestellt, doch war das Besatzrezept derart einfach und nachvollziehbar, dass die Stimmen einzelner Skeptiker nicht entsprechend wahrgenommen wurden. Außerdem waren die (fisch- und molekular-)biologischen Methoden, über die wir heute verfügen, noch nicht entwickelt. Aktuell wird Besatz von Wissenschaftlern und Praktikern jedenfalls kritischer hinterfragt als je zuvor. Es besteht mittlerweile zumindest darüber ein Konsens, dass Fischbesatz nicht in allen Situationen nützlich und sinnvoll ist. Die Gründe weshalb der Besatz von Fischen oftmals nicht wie gewünscht funktioniert (siehe Holzer et al. 2004 für das Beispiel der Bachforelle), sondern vielmehr Probleme verursachen kann, sind vielfältig. Einige dieser Probleme haben mit genetischer Vielfalt (Biodiversität) und evolutionären Prozessen zu tun. In diesem Artikel möchten wir Aspekte der gängigen Besatzfischproduktion und Besatzpraxis Österreichs beleuchten und diese einigen jüngeren Erkenntnissen der Biodiversitätsforschung aus dem Bereich des Fischereimanagements gegenüberstellen.

Vielfältige Forellen

Gemäss neuerer genetischer Untersuchungen kommen im österreichischen Donaubecken natürlicherweise Forellen der atlantischen und der danubischen »Linie« vor (Lercetau-Köhler et al. 2013; Schenekar et al. 2014). Bei diesen Linien handelt es sich um sehr alte evolutionäre Aufspaltungen – Schätzungen bewegen sich im Bereich von 500.000 bis 2 Millionen Jahren (Bernatchez, 2001). Während dieser langen Zeit haben sich zwischen den Linien so viele (genetische) Unterschiede angesammelt, dass Fischtaxonomen sogar von unterschiedlichen Arten sprechen (Kottelat & Freyhof, 2007), wenngleich die wissenschaftliche Namensgebung für die Fischerei(wirtschaft), im Gegensatz zur Genetik, von untergeordneter Relevanz ist. Seit der Aufspaltung der Arten hat sich auch die Hydrogeografie Europas mehrmals und zum Teil dramatisch verändert und so war es den ursprünglich isolierten Forellen der atlantischen Linie möglich, zum Donaueinzugsgebiet gehörende Flusssysteme nördlich der Alpen auf natürliche Weise zu kolonisieren. Heute werden in Österreich Forellen beider Linien als heimisch angesehen.

Auch innerhalb dieser Linien, sogar entlang eines einzelnen Flusses, unterscheiden sich Forellenpopulationen in ihrem Aussehen und in ihren genetischen Eigenschaften (Erbgut). Die genetischen Unterschiede werden zwischen Forellenpopulationen grundsätzlich stärker, je weiter voneinander entfernt zwei Populationen leben (Isolation by Distance, vgl. Griffiths et al., 2009; Keller et al., 2011; Meier et al., 2011). Für Fische ist dabei die Distanz entlang der Wasserläufe entscheidend. So können Fischpopulationen genetisch sehr unterschiedlich sein, wenn sie in Bächen leben, die zwar am selben Berg entspringen, jedoch in andere Hauptgewässer fließen (Abb. 1). Man findet genetische Unterschiede aber häufig auch innerhalb eines Flusssystems auf engstem Raum: Viele Forellenpopulationen sind genetisch unterschiedlich, obwohl sie nur durch wenige Kilometer Wasserlauf voneinander getrennt sind (z. B. Stelkens et al., 2012). Das Vorhandensein solcher genetischer Unterschiede an neutralen genetischen Markern zeigt, dass nur

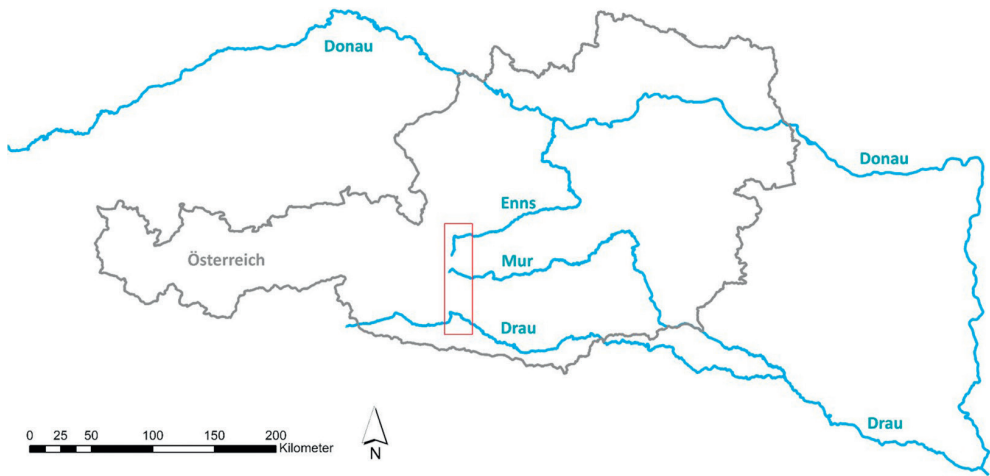


Abb. 1: Isolation durch Distanz: Die Flussläufe von Enns, Mur und Drau sind nur durch wenige Kilometer Luftlinie getrennt (bspw. im Bereich des Rechtecks gut 10 km zwischen Enns und Mur). Die Distanz entlang der Wasserläufe ist jedoch weitaus größer und beträgt im Fall der Oberläufe von Enns und Mur über 1.500 km. Entsprechend hoch können die genetischen Unterschiede zwischen den Bachforellenpopulationen der drei Einzugsgebiete sein.

wenige Fische zwischen Populationen hin- und herwandern und sich miteinander fortpflanzen. Wenn Tiere zweier Populationen in verschiedenen Lebensräumen leben und sich nur selten miteinander fortpflanzen, wird ihr Erbgut nicht mehr frei vermischt und die genetischen Eigenschaften der Populationen verändern sich mit der Zeit durch evolutive Prozesse.

Ein solcher evolutiver Prozess ist die natürliche Auslese. Die natürliche Auslese bevorzugt in jeder Generation diejenigen genetischen Eigenschaften, welche einem Individuum eine erhöhte Überlebens- und Fortpflanzungsfähigkeit ermöglichen (Darwin, 1859). Das Erbgut spielt also bei der Anpassung an den eigenen Lebensraum eine zentrale Rolle. Populationen passen sich durch Evolution an ihren lokalen Lebensraum an, weil unterschiedliche Lebensräume oft unterschiedliche Anforderungen an Körperbau, Verhalten, Immunabwehr, Ernährung etc. stellen. Tatsächlich konnten Schweizer Forscher dank genetischer Analysen zeigen, dass sich die Forellen mehrerer großer Flusssysteme als Reaktion auf die natürliche Auslese an ihren eigenen Lebensraum spezifisch angepasst haben und sich diese lokale Anpassung im Erbgut widerspiegelt (Keller et al., 2012). Einen maßgeblichen Einfluss hatte dabei die Meereshöhe, die unter anderem die Wassertemperatur oder das Nahrungsangebot eines Flussabschnitts beeinflusst. Lokal angepasste Forellen können in ihrem eigenen Lebensraum besser überleben, wachsen und sich fortpflanzen als Forellen, die einem anderen Lebensraum entstammen (Fraser et al., 2011).

Die Unterschiede zwischen Forellen aus verschiedenen Gewässern lassen sich nicht nur an ihrem Erbgut messen. Man findet Unterschiede zwischen den Populationen in phänotypischen Merkmalen wie Färbung und Musterung (Dermond 2014, Abb. 2), Alter bei Eintritt in die Geschlechtsreife und Körperform (Stelkens et al., 2012; Dermond 2014; Nobs 2015, Abb. 3). Oft stehen diese phänotypischen Unterschiede mit Eigenschaften des Lebensraumes im Zusammenhang. Untersuchungen an mehreren Bächen aus der Schweiz zeigen zum Beispiel, dass es einen Zusammenhang zwischen der Körperform

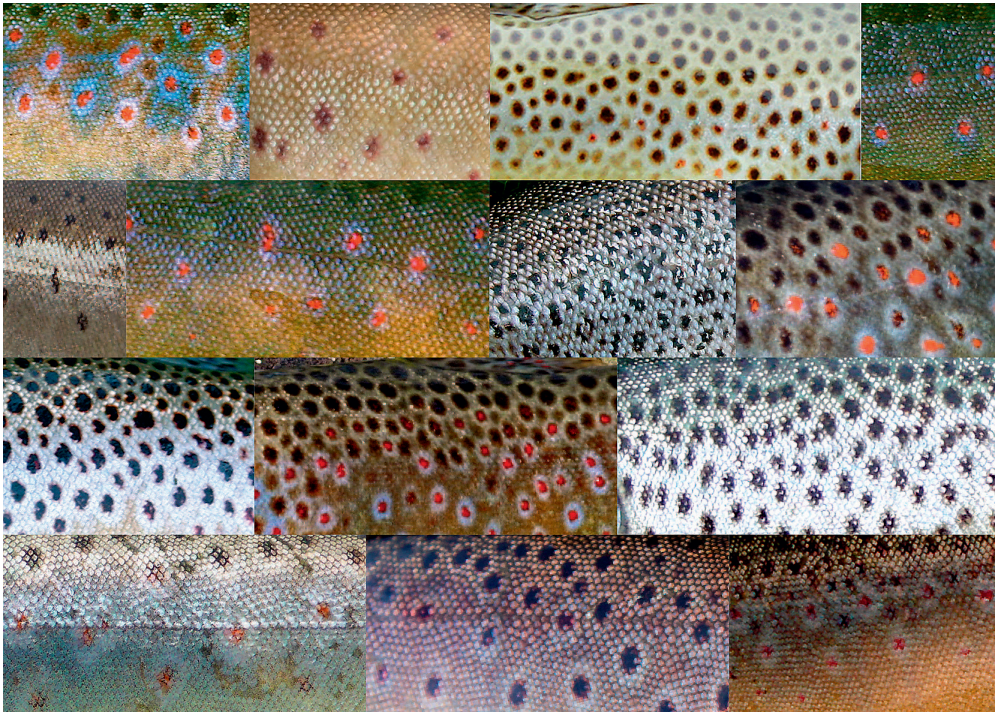


Abb. 2: Dargestellt sind atlantische Forellen (*S. trutta*) aus dem Schweizer Rheineinzugsgebiet: Punktierung, Färbung und Musterung der Fische sind äußerst vielfältig. Unterschiede werden durch flexible Anpassungen an die Lichtverhältnisse im Wasser, durch die Jahreszeit (Laichzeit) und durch die genetischen Eigenschaften eines Fisches hervorgerufen. Die verschiedenen Formen und Farben unserer Forellen lässt das Herz eines jeden Fischers höher schlagen – biologische Vielfalt macht Freude. Dadurch hilft sie mit, die Öffentlichkeit für die Dringlichkeit, den Nutzen und die Erfolge des Gewässerschutzes zu begeistern. Z.V.g. von Fischereiberatungsstelle FIBER mit Fotos von L. Bammatter, J. Brodersen und P. Dermond.

von Forellen und dem Gefälle des Baches gibt (Stelkens et al., 2012). Forellen, die in Bächen mit höherem Gefälle leben, weisen unabhängig von ihrer Größe einen länger gestreckten, stromlinienförmigen Körper und kleinere Köpfe auf (Abb. 3). In Bächen mit geringerem Gefälle sind Forellen höherrückig gebaut und besitzen größere Köpfe (Abb. 3 b & c). Ob diese Formunterschiede eine genetische Basis haben, also im Erbgut gespeichert sind und durch Vererbung an die nächste Generation weitergegeben werden, oder ob sie das Resultat einer gewissen Flexibilität in der Entwicklung eines einzelnen Individuums sind und nicht vererbt werden (im Fachjargon phänotypische Plastizität genannt), konnte in dieser Studie nicht getestet werden. Die Beobachtungen zeigen aber, dass in verschiedenen Gewässern unterschiedliche Körperformen von Vorteil sind.

Anpassungen an das Leben in der Fischzucht

So wie sich Forellen an die Bedingungen in ihrem natürlichen Lebensraum anpassen (siehe oben), passen sie sich auch genetisch und phänotypisch (Körperbau, Verhalten, Physiologie) an die in der Fischzucht herrschenden Bedingungen an. Im Vergleich zum natürlichen Lebensraum sind die Umweltbedingungen in Zuchtbetrieben jedoch äußerst homogen. Es fehlt das heterogene Gefüge aus Abfluss, Gefälle, Tiefen-, Breiten- und

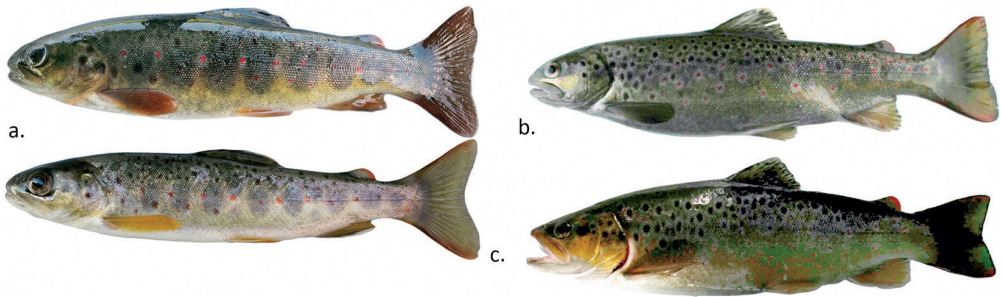


Abb. 3: Morphologische Vielfalt: Man findet innerhalb und zwischen Forellenpopulationen eine große Vielfalt an Körper-, Kopf- und Flossenformen. a) Hier dargestellt zwei Jungfische aus dem Einzugsgebiet des Vierwaldstättersees. Der obere Fisch hat einen kurzen Kopf, einen hohen Rücken, einen breiten Schwanzstiel und rundliche Brustflossen, während der untere einen langen Kopf hat, stromlinienförmig gebaut ist, mit einem schlanken Schwanzstiel und länger gestreckten Brustflossen. b) Stromlinienförmige Forelle mit kleinem Kopf und nach unten gerichtetem Mund aus einem steil abfließenden Bach. c) Hochrückige Forelle mit großem Kopf und Mund aus einem flach abfließenden Bach. Zahlreiche Studien im Bereich der funktionellen Morphologie von Fischen zeigen, dass schon geringfügige Merkmalsunterschiede einen maßgeblichen Einfluss auf die Funktion eines Merkmals haben können (z. B. Blake 2004). Z.V.g. von Fischereiberatungsstelle FIBER mit Fotos von P. Dermond und R. Stelkens.

Strömungsvariabilität, das komplexe und den Lebensraum auszeichnende Strukturangebot, die von Tages-, Jahreszeiten und Standort geprägte Verfügbarkeit von Nahrung und schließlich die durch eine Vielzahl unterschiedlicher Prädatoren geprägte Gefahrensituation.

Schon vor über 30 Jahren konnte Robert A. Bachman (Bachman, 1984) in seiner klassischen Verhaltensstudie dokumentieren, wie maßgeblich sich das Verhalten von Zuchtfischen von jenem der Wildfische unterscheidet. Bachman beobachtete während dreier Jahre das Fressverhalten von Bachforellen in einem kleinen Bach in Pennsylvania. Er stellte fest, dass die besetzten Forellen wesentlich öfter in agonistische Auseinandersetzungen verwickelt waren, viel mehr in Bewegung waren und öfter an Standorten geringer Energieeffizienz verweilten, als es die Wildfische taten. Zusätzlich stellte er fest, dass die besetzten Tiere deutlich weniger Nahrung zu sich nahmen als die Wildfische und als es ihr hoher Energieaufwand erfordert hätte. Bachman's Ergebnisse werden in jüngeren Arbeiten mehrfach bestätigt: die Wahl ungeeigneter Habitate bei der Nahrungsaufnahme, Fressen von der Wasseroberfläche, die wiederholte Aufnahme unverdaulicher Partikel und die geringere Effizienz bei der Jagd auf natürliche Nahrung, gepaart mit einem höheren energetischen Grundumsatz zählen zu den am häufigsten diskutierten Verhaltensdefiziten von Besatzfischen (Järvi, 2002; Weber & Fausch, 2003). Aber auch morphologische Veränderungen sind bei Besatzfischen häufig zu beobachten: Hochrückige Körper, kurze Köpfe und kleine Flossen sind typisch für Fische mit Zuchtvergangenheit (Einum & Fleming 2001). Brown et al. (2013) attestieren Zuchtfischen auch deutlich reduzierte sensorische Fähigkeiten aufgrund der zu den Wildfischen unterschiedlich ausgeprägten Seitenlinienorgane und Gehörsteinen und aufgrund deutlich kleinerer Gehirne.

Lange Zeit wurden Unterschiede in Verhalten, Wachstum, Morphologie oder Überlebensfähigkeit von Besatz- und Wildfischen auf phänotypisch plastische Anpassungen der Besatzfische an die Bedingungen in der Zucht zurückgeführt. Auch aufgrund molekularbiologisch-technischer Einschränkungen konnten ältere Studien, die sich mit Unterschieden in Körperbau, Verhalten oder Überlebensfähigkeit zwischen Besatz- und

Wildfischen beschäftigen, oftmals nicht zwischen phänotypisch plastischen und genetischen (im Erbgut gespeicherten und vererbten) Anpassungen unterscheiden. Zudem wurden evolutive Prozesse bis vor wenigen Jahren als viel zu langsam angesehen, als dass genetische Unterschiede bei der Entstehung von schnell erworbenen Eigenschaften eine Rolle spielen könnten. Heute weiß man dank der Fortschritte der molekularbiologischen Methoden, dass Evolution ein sehr schneller Prozess sein kann (z. B. Hendry & Kinnison 1999; Carroll et al., 2007, siehe auch Box »Wie kann Evolution so schnell sein?«). Und dank molekularbiologischer Methoden konnten mittlerweile mehrere Studien nachweisen, dass bereits ein Kurzaufenthalt in der Fischzucht zu durch Evolution entstandenen, genetischen Veränderungen bei Besatzfischen führen kann (z. B. Christie et al. 2016).

In einer bahnbrechenden Studie zeigten Araki und Kollegen an Steelhead-Forellen (meerwandernde Form der Regenbogenforelle, *Oncorhynchus mykiss*), dass der Reproduktionserfolg auch bei lokalen, aus dem untersuchten Fluss stammenden Besatzfischen schon nach nur einer Generation in der Fischzucht deutlich herabgesetzt ist und dass dies auf im Erbgut gespeicherte Veränderungen zurück zu führen ist (Araki et al. 2007 a, b). Nach einer einzigen Generation in Gefangenschaft reduziert sich der Reproduktionserfolg der Besatzfische im Vergleich zu Wildfischen auf 70 – 88 %. Nach zwei Generationen in der Zucht sinkt er auf unter 50 % und mit jeder weiteren Generation in Gefangenschaft reduziert sich der Reproduktionserfolg weiter. Ähnliche Beobachtungen wurden in der Folge bei Regenbogenforellen eines anderen Gewässers und bei drei anderen Arten der Pazifischen Lachse sowie dem Atlantischen Lachs (*Salmo salar*) gemacht. Nicht alle Studien konnten aufzeigen, ob die Abnahme im Reproduktionserfolg bei Besatzfischen genetische Ursachen hat, aber die Resultate deuten darauf hin, dass es sich beim sofortigen Rückgang des Reproduktionserfolges von Besatzfischen mit großer Wahrscheinlichkeit um ein allgemein gültiges Phänomen handelt, das von der Fischart und dem Gewässer unabhängig ist (zusammengefasst in Christie et al., 2014).

Wie kann Evolution so schnell sein?

Die gesamte Vielfalt des Lebens auf der Erde ist das Produkt von Evolution. Lange galt Evolution als ein äußerst langsamer Prozess. Als Grund dafür wurde die Seltenheit von nützlichen Mutationen, die Evolution erst möglich machen würden, angegeben. Heute kommt die Wissenschaft zu einem anderen Schluss. Unter Forschern ist spätestens seit der rasanten Entwicklung genetischer Analysen bekannt, wie schnell Evolution tatsächlich sein kann. Sie passiert auch unabhängig von Mutationen, das Zauberwort, das schnelle Veränderungen möglich macht, lautet »bestehende genetische Vielfalt« (z. B. Barrett & Schluter, 2007). Darunter versteht man die riesige Vielfalt an unterschiedlichen genetischen Variationen, die in Populationen von lebenden Organismen vorhanden sind. Generation für Generation bevorzugt die natürliche Auslese diejenigen Individuen, deren genetische Varianten die zur Zeit optimale Anpassung ermöglichen. Andere biologische Prozesse (z. B. sexuelle Fortpflanzung und Rekombination oder Vorteile von seltenen Merkmalen) sorgen wiederum dafür, dass trotz der natürlichen Auslese eine große Vielfalt an Variationen erhalten bleibt.

Trägt Österreichs Besatzwirtschaft der innerartlichen Vielfalt der Forelle genügend Rechnung?

Dieser Frage kann anhand der Ergebnisse einer im Jahr 2008 durchgeführten Befragung von Besatzfischproduzenten nachgegangen werden, die im Rahmen der Projektinitiative Troutcheck durchgeführt wurde und Einblicke in die Produktion und die Vermarktung von Bachforellen in Österreich liefert (Pinter 2008).

Material und Methoden

Die Befragung konzentrierte sich auf die Bundesländer Niederösterreich und Steiermark. Insgesamt konnten im Rahmen einer im Vorfeld durchgeführten Recherche 28 Betriebe ausfindig gemacht werden, die Bachforellen zum Zweck der Besatzfischproduktion züchteten. Von diesen Betrieben erklärten sich letztlich 22 Betriebsleiter bereit, an der Befragung teilzunehmen. Zusätzlich zu den Betrieben Niederösterreichs und der Steiermark wurden auch vier oberösterreichische Fischzuchtbetriebe in die Befragung miteinbezogen, die sich im Rahmen der Studie als bedeutend für die Bachforellenproduktion in Österreich herausstellten. Um einen möglichst umfassenden Eindruck von der Bachforellenproduktion in Österreich zu gewinnen, wurden ganz bewusst kleine Hobbybetriebe wie auch Großbetriebe in die Studie aufgenommen.

Die unter Zuhilfenahme eines zuvor erstellten Fragenkatalogs geführten Interviews mit den Betriebsleitern und Betriebsleiterinnen wurden aufgezeichnet und anschließend transkribiert bzw. anonymisiert. Um den Befragten möglichst großen Spielraum bei der Beantwortung zu geben, wurden sogenannte offene Fragen formuliert, die sich mit den Themenblöcken Aufzucht, Handel und dem Verkauf von Besatzfischen beschäftigten. Betriebe mit Mutterfischstämmen wurden auch zu Alter, Größe, Herkunft und Auffrischung der Stämme befragt. Angaben zu Produktionsmengen erfolgten als Jahresdurchschnittswerte. Zur Darstellung von Handelsbeziehungen wurden die Züchter auch noch gebeten, anhand einer Liste österreichischer Zuchtbetriebe bekannt zu geben, mit welchen Betrieben bereits geschäftliche Beziehungen bestanden.

Ergebnisse – Allgemeines

Die Produktion jener Betriebe, die im Besitz eines Mutterfischstammes waren und diesen jährlich abstreiften, lag zwischen 4.000 und 4 Millionen Bachforelleneiern jährlich. Die jährliche Gesamtproduktion durch diese Zuchten belief sich auf rund 9,3 Millionen Bachforelleneier pro Jahr. Die meisten der Betriebe (n= 23) produzieren Bachforellen sowohl für den Besatz als auch für Speisezwecke. Die Aufzuchtbedingungen sind für Speise- wie auch Besatzfische in den meisten Fällen identisch. Ein Betriebsleiter betonte, dass Fische für Besatzzwecke unter fließgewässerähnlichen Bedingungen aufgezogen werden.

Fünf der 26 Züchter gaben an, keine eigene Nachzucht zu betreiben, also auf den Ankauf von Bachforellen angewiesen zu sein. Die generelle Bedeutung des Handels mit Bachforellen wird dadurch ersichtlich, dass rund drei Viertel der produzierten Forellen für den Handel vorgesehen sind (siehe unten). Das Material wird von anderen Zuchtbetrieben sowohl für die Besatzfisch- als auch für die Speisefischproduktion angekauft. Die in den Betrieben verbleibenden Fische werden weiter gezüchtet und als Besatzmaterial direkt vermarktet. Der Produktionsumfang direkt vermarkteter Fische deckt von 1.400 bis zu 400.000 Besatzfischen die Spanne vom Hobby- zum Vollerwerbsbetrieb ab.

Mehrheitlich allochthone Abstammung der Stämme

Die Erhebungen zu den Mutterfischstämmen ergaben, dass sechs der 21 Stämme ausschließlich aus Bachforellen heimischer Fließgewässer gegründet wurden und seither mit den eigenen Fischen oder Wildfischen ergänzt wurden (Abb. 4). Die verbleibenden

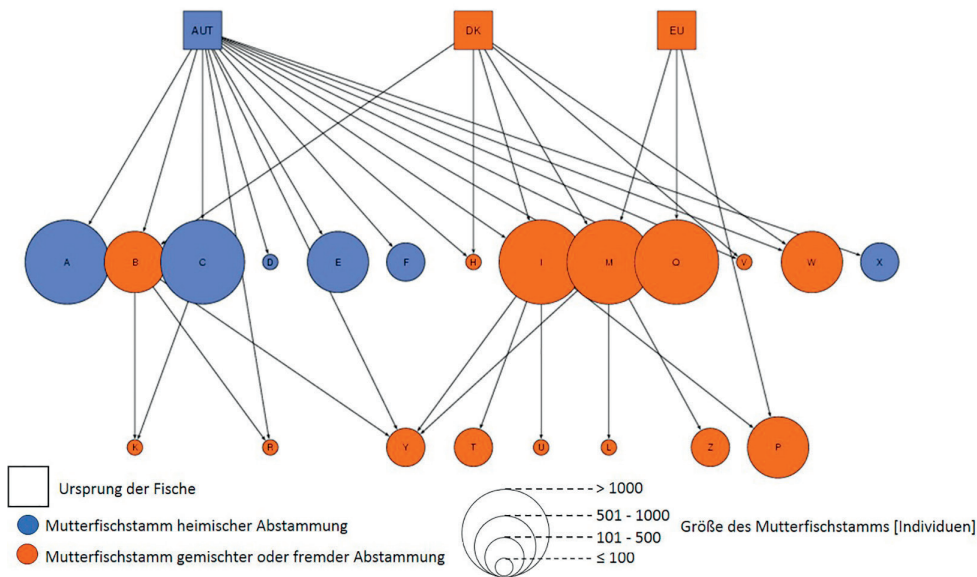


Abb. 4: Zusammensetzung und Größe der Mutterfischstämme (AUT = Österreich, DK= Dänemark, EU= restliches Europa). In der Grafik wird ersichtlich, dass die Mehrheit der Stämme von allochthonem Fischmaterial beeinflusst ist. Des weiteren wird erkennbar, dass zahlreiche Mutterfischstämme (bspw. I, T und U) gleicher oder ähnlicher Zusammensetzung sind.

15 Zuchtstämme, und damit der Großteil des produzierten Eimaterials (knapp 70 %), setzen sich aus Fischen heimischer Gewässer sowie aus Forellen fremder, vorwiegend dänischer Abstammung zusammen. Zwei der Stämme wurden aus rein dänischem Material gegründet und erst später mit Forellen heimischer Gewässer ergänzt.

Mehrere der befragten Züchter arbeiten mit den gleichen Stämmen bzw. mit Mutterfischen, die aus der Kombination mehrerer anderer Mutterfischstämme zusammengesetzt wurden. Dies ist darauf zurückzuführen, dass vor allem die großen Zuchtbetriebe an der Gründung neuer Mutterfischstämme kleinerer Betriebe beteiligt waren. Umgelegt auf die Produktionszahlen bedeutet dies, dass gut 60 % (knapp 4,8 Mio.) der produzierten Eier in sehr engem Zusammenhang mit nur 2 Mutterfischstämmen stehen.

Homogenisierung durch Handel und durch Direktvermarktung

Wie schon oben erwähnt, werden viele der gezüchteten Fische an andere Betriebe weitervermarktet. Dies spiegelt sich nicht nur in den gehandelten Stückzahlen wider, sondern auch darin, dass die Mehrheit der befragten Betriebe Handel mit Forelleneiern oder Forellen betreibt. Für manche dieser Betriebe stellt der Verkauf an andere Zuchtbetriebe den zentralen Betriebssektor dar. Die Handelswege erstrecken sich in einzelnen Fällen über zahlreiche Bundesländer und damit weit über die Grenzen des Untersuchungsgebiets hinaus. Vor allem Betriebsleiter größerer Betriebe gaben an, ihre Fische in weiten Teilen Österreichs zu verkaufen.

Bei genauerer Betrachtung konnten verschiedene Strategien der Betriebsführung erkannt werden. Beispielsweise Betrieb »I« in Abb. 5 stellt einen bedeutenden Erstproduzenten und Händler von Bachforellen dar: ein großer Teil der erzeugten Forellen wird an andere Betriebe abgegeben. Im Vergleich: Der steirische Betrieb »M« produziert ebenfalls

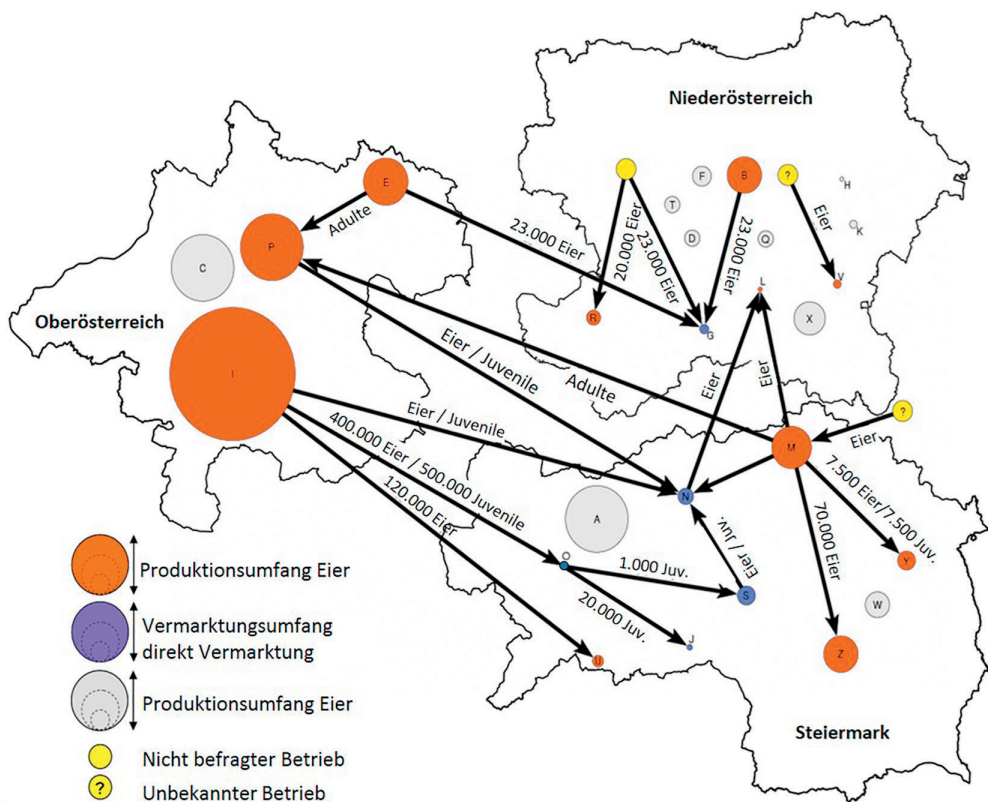


Abb. 5: Handelsbeziehungen befragter Zuchtbetriebe innerhalb des Untersuchungsgebietes. Die Illustration orientiert sich an der Fragestellung, bei wem die Züchter Bachforelleneier oder Bachforellen in der Vergangenheit erstanden haben. Wenn detailliertere Angaben gemacht wurden, so wurden diese in die Illustration aufgenommen (Stückzahl/Altersstadium). Für die Darstellung der Betriebe wurde in erster Linie das Ausmaß der produzierten Eier herangezogen (orange). Wenn keine Eier produziert werden, dann wurde das Ausmaß der direkt vermarkteten Besatzfische herangezogen (blau). Zehn Betriebsleiter gaben an gar keine oder keine Handelsbeziehungen zu anderen Betrieben innerhalb des Untersuchungsgebietes zu halten (grau). Die Platzierung der Betriebe innerhalb der Bundesländer ist zufällig gewählt. Handelsbeziehungen zu Betrieben außerhalb des Untersuchungsgebietes sind nicht dargestellt.

selbstständig, kauft aber auch Eier aus dem Ausland zu und stellt einen wichtigen Zwischenhändler dar. Verdeutlicht wird dies auch dadurch, dass bereits an zahlreiche österreichische Zuchten – wovon auch einige im Untersuchungsgebiet zu finden sind – verkauft wurde. Betrieb „O“ hat sich als Zwischenhändler etabliert, der selbst keine Bachforellen produziert, sondern große Mengen Eier und juvenile Bachforellen zukauf, vorstreckt und dann weiterverkauft. Die Aufzucht von Besatzfischen für die Direktvermarktung fällt bei diesem Betrieb nur sehr gering aus.

Ähnlich weitläufig wie die Handelsbeziehungen zu anderen Zuchtbetrieben, können auch die Wege der Direktvermarktung von Besatzmaterial sein. Grundsätzlich nimmt mit den Produktionsmengen auch das Gebiet der Direktvermarktung zu, was nicht zuletzt auch aus einer Zunahme der Handelsbeziehungen zu anderen Betrieben resultiert. Alle befragten Betriebe haben gemein, dass Fische ihrer Zucht in umliegende Gewässer

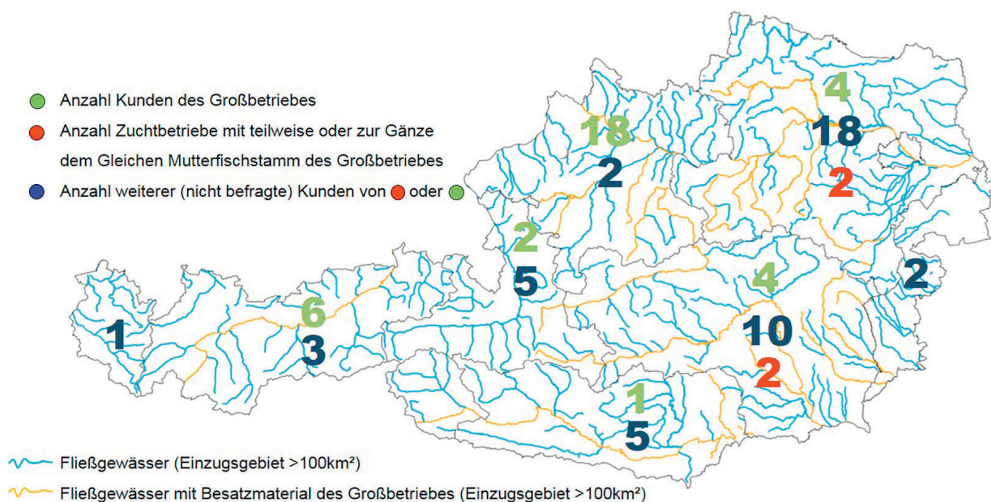


Abb. 6: Verbreitung der Bachforellen eines großen österreichischen Forellenzuchtbetriebes. In der Karte wird für jedes Bundesland die Anzahl weiterer Betriebe dargestellt, von denen bekannt ist, dass sie Bachforellen des Großbetriebes bezogen haben. Ebenso in der Karte enthalten ist ein Überblick über die Gewässer mit einem Einzugsgebiet größer als 100 km², von denen bekannt ist, dass sie mit Forellen dieses Großbetriebes besetzt wurden. Dabei handelt es sich um jene Gewässer, die vom Betriebsleiter genannt wurden. Kleinere Gewässer, die ebenfalls genannt wurden, sind in der Karte aufgrund der Lesbarkeit nicht dargestellt.

besetzt werden. Der Großteil der Züchter gab auch an, bereits weiter entfernte Gewässer mit Bachforellen beliefert zu haben. Dies trifft besonders für die größten Betriebe zu, von denen mitunter bereits österreichweit beliefert wurde. In Abb. 6 wird ersichtlich, wie weitläufig sich die Bachforellen eines großen Betriebes verteilen. Der Züchter konnte über 30 weitere Betriebe nennen, zu denen bereits Handelsbeziehungen bestanden. Davon halten vier Betriebe den gleichen oder den teilweise gleichen Mutterfischstamm. Es ist davon auszugehen, dass die Mehrheit dieser Betriebe im Nahbereich ihrer Zuchten aber eventuell auch im größeren Umkreis Bachforellen besetzten. Dadurch ergibt sich ein weitläufiges Netz aus Fließgewässern bzw. Bewirtschaftungseinheiten, in das die Bachforellen dieses Großbetriebes besetzt wurden und werden. Der Verbreitungsgrad des Zuchtmaterials verdeutlicht sich auch, berücksichtigt man nur die größeren Fließgewässer, die nach Aussage des Züchters bereits mit Fischen seiner Zucht besetzt wurden (Abb. 6). Insgesamt wurde, so der Züchter, bereits eine Vielzahl österreichischer Gewässer mit den Forellen seiner Zucht besetzt.

Alter der Stämme und Alter von Besatzfische zum Zeitpunkt des Besatzes

Auf die Mehrheit der Betriebe trifft zu, dass der Mutterfischstamm seit mehreren Jahren bzw. Jahrzehnten in den Zuchten gehalten wird (Abb. 7). Vier Betriebe sind in Abb. 7 nicht dargestellt, weil sie auf wild lebende und natürlich reproduzierende Fische zurückgreifen, bzw. arbeitete ein Betrieb mit einem neu gegründeten Mutterfischstamm. Die Dauer, die die für den Besatz gezüchteten Tiere in der Zucht verbringen, ist für einen Großteil (62 %) mit zumindest zwei Jahren bemessen, weil sie als fangfertige Forellen besetzt werden; die verbleibenden 38 % werden im Jungfischstadium besetzt. Die Haltung der Tiere erfolgt ab dem Juvenilstadium überwiegend in Naturteichen oder Fließrinnen.

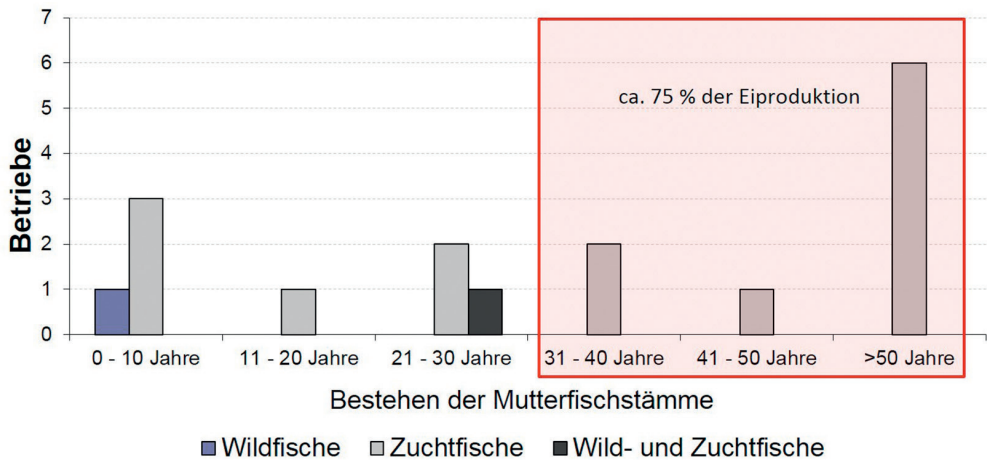


Abb. 7: Die Grafik beantwortet die Frage wie lange die Mutterfischstämme bereits bestehen und mit welchem Material sie seit ihrem Bestehen ergänzt bzw. aufgefrischt wurden (n= 17). Die Betriebe, die ihren Mutterfischstamm seit mehr als 30 Jahren mit den eigenen Nachkommen ergänzen, produzieren rund 75 % der Bachforelleneier im Untersuchungsgebiet.

Eine Ausnahme bilden zwei Betriebe, bei denen die Bachforellen zum Teil in Fließgewässern heranwachsen. In Zahlen gefasst leben ca. 80 % der Besatzfische in Teichen und Fließrinnen.

Auffrischung der Stämme und künstliche Selektion

Für die Auffrischung der Mutterfischstämme wird vorwiegend auf Zuchtfische zurückgegriffen (Abb. 7). Elf Betriebe verwenden ausschließlich das eigene Material, während vier Zuchten entweder Forellen anderer Betriebe zukaufen oder beide Möglichkeiten (Zukauf und eigenes Material) wählen. Auf die Möglichkeit der Verwendung von Wildfischen greifen zwei Betriebe zurück. Jene Betriebsleiter, die angaben, ihren Mutterfischstamm schon länger als 30 Jahre zu besitzen, ergänzen seither ausschließlich mit eigenem oder fremdem Zuchtmaterial. Das Produktionsausmaß dieser Betriebe entspricht rund 75 % der gesamten Eiproduktion. Ein Betriebsleiter eines großen Betriebes machte keine Angaben zum Alter des Mutterfischstammes und ist somit nicht in Abb. 7 vertreten. Geht man davon aus, dass dieser Mutterfischstamm ebenfalls seit vielen Jahren besteht, so stammen ca. 90 % der Bachforelleneier von Mutterfischen ab, die zum überwiegenden Anteil (70 %) fremdstämmiges Material enthalten und primär mit den eigenen Bachforellen aus der Nachzucht ergänzt wurden.

Welche Kriterien sind für die Weiterzucht, also für die Auffrischung des Mutterfischstammes, entscheidend? Dieser Frage wurde in einem Themenblock rund um die qualitativen Ansprüche der Züchter und der Kunden nachgegangen. Die eindeutig am häufigsten gewählten Selektionskriterien sind Wachstum und Färbung. Demnach werden besonders große und schön gefärbte Forellen für die Verjüngung des Mutterfischstammes aus der Nachzucht oder beim Zukauf gewählt. Vereinzelt sind für die Nachzucht auch noch andere Kriterien entscheidend, wie beispielsweise die Konstitution, der Zustand der Flossen, oder der Gesamteindruck der Fische. Drei Betriebsleiter verzichteten bewusst auf Selektionskriterien, um den künstlichen Selektionsdruck gering zu halten.

Diskussion

Hier möchten wir die Hauptresultate der Züchterbefragung im Lichte neuerer Erkenntnisse aus der Biodiversitätsforschung mit Relevanz fürs Fischereimanagement diskutieren. Wir beschreiben potentielle Risiken der gängigen Praxis und nennen einige der Gründe, warum wir der Meinung sind, dass auf den Erhalt und die Förderung der (innerartlichen) Vielfalt der Forellen mehr Gewicht gelegt werden sollte. Auf den Versuch, eine allgemein gültige Anleitung für fischereiliche Bewirtschaftung zu formulieren, verzichten wir bewusst, da jedes Gewässer als Einzelfall betrachtet werden muss. Zudem hängt die optimale Bewirtschaftung natürlich maßgeblich von den Bewirtschaftungszielen ab. Trotzdem geben wir an ausgewählten Stellen Empfehlungen ab, wie die aktuelle Bewirtschaftungspraxis mit dem aus mehreren Gründen erstrebenswerten Erhalt der (innerartlichen) Vielfalt der Forellen und dem Erhalt von natürlich ablaufenden evolutionären Prozessen besser in Einklang zu bringen wäre.

Einheit statt wertvolle Vielfalt

Die Befragung zeigte deutlich, dass in der Besatzwirtschaft des Untersuchungsgebietes nur wenig Wert auf eine lokale Herkunft der Besatzfische gelegt wird. Die meisten Fischstämme stammen ursprünglich aus dem Ausland, nur eine Minderheit entstammt österreichischen Gewässern. Durch Handel zwischen Züchtern und Direktvermarktung werden große Zahlen von Forellen und Eiern unabhängig von Einzugsgebietsgrenzen hin und her geschoben, respektive ausgesetzt. So werden auch die ursprünglich einheimischen Stämme ungeachtet ihrer Herkunftsgewässer im ganzen Land vermarktet.

Von einer fischereilichen Bewirtschaftung, die ungeachtet der Herkunft von Besatzfischen praktiziert wird, geht demnach eine erhebliche Bedrohung für die genetische Integrität und möglicherweise auch für die Fitness der lokalen Bestände aus, können natürliche Populationen doch genetisch kleinräumig äußerst strukturiert (z. B. Griffith et al., 2009; Stelkens et al., 2012) und lokal angepasst sein (z. B. Jensen et al., 2008; Meier et al., 2011; zusammengefasst in Fraser et al., 2011). In der Schweiz kamen zum Beispiel historisch Forellen von fünf verschiedenen evolutionären Linien vor (Largiadèr & Scholl 1995 und 1996; Bernatchez 2001; Keller et al., 2011 und 2012), die von Fischtaxonomen als unterschiedliche Arten bezeichnet werden (Kottelat & Freyhof, 2007): Im Einzugsgebiet des Doubs ist die Rhoneforelle *S. rhodanensis* heimisch, im Einzugsgebiet des Ticino und einigen südlichen Tälern findet man natürlicherweise *S. marmoratus* und *S. cenerinus*, im Einzugsgebiet des Inns im Osten des Landes kommen *S. labrax* und *S. trutta* vor und im Einzugsgebiet des Rheins ist *S. trutta* heimisch (Abb. 8). Heute ist *S. trutta* wegen des Fischtransfers über Einzugsgebietsgrenzen hinweg in allen Landesteilen die häufigste Vertreterin ihrer Gattung. Alle anderen Arten sind durch Hybridisierung und Konkurrenz mit der standortfremden Forelle gefährdet oder akut vom Aussterben bedroht (Kirchhofer et al., 2007). Um die Restbestände der anderen Arten zu erhalten, ist in der Schweiz der Besatz über die Grenzen der großen Einzugsgebiete seit 1991 verboten (Bundesgesetz über die Fischerei, 1991). Mehr noch, heute legt man auch innerhalb der Haupteinzugsgebiete größeren Wert auf eine geographisch möglichst kleinräumige/lokale Bewirtschaftung, damit auch die noch vorhandene innerartliche Vielfalt der Forellen erhalten werden kann (Spalinger et al., in prep.).

Es gibt gute Gründe, die biologische Vielfalt sowohl auf Artniveau als auch innerhalb von Arten zu erhalten. Innerartliche, genetische Vielfalt erhöht die Überlebenswahrscheinlichkeit und die Anpassungsfähigkeit einer Art, wenn Umweltveränderungen eintreten (Reusch et al., 2005; Barrett & Schluter, 2007). Ein fiktives Beispiel: Krankheiten

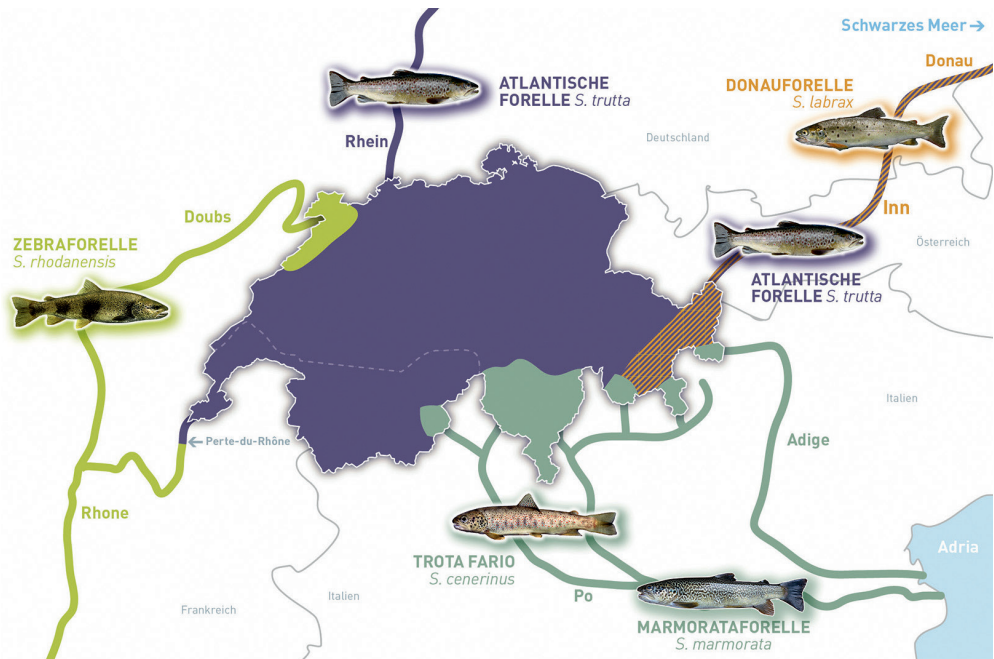


Abb. 8: Die verschiedenen Einzugsgebiete der Schweiz beherbergen ursprünglich unterschiedliche Forellenarten: Im Rhein- und im Rhoneeinzugsgebiet rund um das Genferseebecken ist die atlantische Forelle heimisch. Im Po- und Adigeeinzugsgebiet sind die Marmorataforelle und die adriatische Forelle heimisch. Im Rhoneeinzugsgebiet des Jura ist die Zebraforelle heimisch. Im oberen Donaueinzugsgebiet sind jüngsten Erkenntnissen zufolge die atlantische Forelle und die Donaforelle heimisch. Wegen Besatzmassnahmen über Einzugsgebietsgrenzen hinweg ist die atlantische Forelle heute in allen Landesteilen die häufigste Art. Z.V.g. von Fischereiberatungsstelle FIBER mit Fotos von M. Roggo, O. Seehausen, I. Keller, B. Dellling und J. Schöffmann

können für Forellen eine ernstzunehmende Bedrohung sein. Sind nun alle Forellenpopulationen genetisch identisch, ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass es ihnen bei Auftreten einer neuen Krankheit allen gleich schlecht ergeht. Population um Population verschwindet, bis die Art schließlich ausstirbt. Wenn aber nun einzelne Individuen einer Population Genvarianten besitzen, die es ihnen ermöglichen, mit dieser Krankheit zurechtzukommen, pflanzen sich diese Individuen häufiger erfolgreich fort und ihre an die veränderten Bedingungen angepassten Eigenschaften verbreiten sich: Die Art passt sich durch Evolution an die neuen Umweltbedingungen an.

Einige neuere Studien zeigen auch, dass lokale angepasste Populationen nicht nur für einen langfristigen Populationserhalt, sondern wohl auch für eine möglichst ertragsreiche Fischerei wichtig sein können. So zeigten zum Beispiel Untersuchungen aus Deutschland, dass lokale Besatzhechte sich häufiger am Laichgeschäft beteiligen als Hechte nicht lokaler Abstammung (Arlinghaus et al., 2015). Ein anderes Beispiel zeigt, dass der Besatz von Coregonen in deutschen Seen fischereilich erfolgreicher ist, je näher die Population der Besatzfische mit der Zielpopulation verwandt ist (Mehner et al., 2009). Eine Studie über kanadische Rotlachse (*Oncorhynchus nerka*) der Bristol Bay in Alaska veranschaulicht, wie (innerartliche) Vielfalt die Widerstandsfähigkeit gegen Störungen (bspw. Parasiten, Klimawandel, etc.) erhöht und so Ökosystemdienstleistungen stabilisiert (Schindler et al., 2010). In der Arbeit wird gezeigt, dass die Gesamtpopulation der Region als Folge

evolutiver Prozesse aus hunderten eigenständigen Subpopulationen besteht, die sich in ihren Lebenszyklen (Laichperiode, Maturitätsalter, etc.) unterscheiden. Dank dieser Vielfalt an Strategien haben unvorhersehbare und potentiell negative Umwelteinflüsse nicht auf alle Populationen denselben Einfluss. Die Vielfalt an Populationen wirkt wie eine Versicherung gegen schwankende Umweltbedingungen. Auch die Vielfalt innerhalb einer Population hält diese Funktion inne: So wird beispielsweise aufgrund der unterschiedlichen Dauer, die es bis zur Maturität der Geschwister einer Kohorte benötigt, das Risiko gemindert, dass im Falle von ungünstigen Reproduktionsbedingungen in einem spezifischen Jahr alle Individuen betroffen sind. Der sich daraus ergebende Effekt ist eine gestärkte Gesamtpopulation. Aufgrund der Parallelen zu den Vorzügen eines vielfältigen Portfolios an der Börse wird dieser Absicherungs-Effekt von biologischer Vielfalt auch Portfolio-Effekt genannt. In der Bristol Bay profitiert vom Portfolio-Effekt insbesondere die kommerzielle Fischerei, der wichtigste Wirtschaftsfaktor der Region. Modellrechnungen zeigen, dass die Fischerei zehnmal häufiger geschlossen werden müsste und dass die Schwankungen in den jährlichen Erträgen mehr als doppelt so groß wären, wenn die Rotlachse der Bristol Bay aus nur einer homogenen Population ohne lokale Eigenheiten bestehen würden. Wenn man bedenkt, wie groß die wirtschaftliche Bedeutung der Fischerei für diese Region ist, wäre dies nicht nur eine ökonomische, sondern auch eine soziale Katastrophe, ginge die natürliche Vielfalt lokal angepasster Rotlachspopulationen verloren!

Da europäische Forellen gleich wie Rotlachse in unzählige lokale Populationen strukturiert sind, die sich auch in funktionalen Merkmalen unterscheiden, scheinen die Beobachtungen an diesem großen Gewässerkomplex Alaskas auch auf österreichische Gewässer übertragbar zu sein. Das Portfolio, bestehend aus kleinräumig angepassten Subpopulationen, stärkt die Gesamtpopulation eines größeren Einzugsgebietes – eine Homogenisierung der Populationen im Zuge langjähriger und gewässerübergreifender Fischbesatzmaßnahmen mit Fischen selben Ursprungs gefährdet diesen Komplex (Olden et al., 2004). Wenn man mit der fischereilichen Bewirtschaftung also nicht nur eine kurzfristige Attraktivitätssteigerung, sondern auch eine langfristige und nachhaltige Stützung der Bestände erreichen will, müssten geographische Bewirtschaftungseinheiten definiert werden und es sollten, wenn überhaupt, nur Besatzfische mit lokaler Herkunft in natürliche Gewässer gesetzt werden.

Alter der Mutterfischstämme und der Besatzfische und Anpassungen an die Brutanstalt

In der Züchterbefragung wurde deutlich, dass ca. 75 % der produzierten Eier von über 30-jährigen Mutterfischstämmen (länger als 30 Jahre in der Zucht) hervorgebracht werden. Dies ist insbesondere aufgrund von ungewollten Domestizierungseffekten und anderen, mit dem Aufenthalt in der Zucht in Zusammenhang stehenden evolutiven/genetischen Veränderungen, problematisch. Wie einleitend bereits angesprochen wurde, konnte gezeigt werden, dass der genetisch bedingte und somit vererbte Fitnessverlust von Besatzfischen sich schon nach kürzester Zeit in der Zucht manifestiert und mit der Anzahl der Generationen in Gefangenschaft wächst (siehe auch Araki et al., 2008).

Um die genetisch bedingten Unterschiede im Reproduktionserfolg von Besatz- und Wildfischen zu erklären, werden mehrere und möglicherweise interagierende Erklärungen hinzugezogen (siehe z. B. Christie et al., 2012). Die wichtigsten haben mit den evolutionären Prozessen der natürlichen oder sexuellen Auslese zu tun, es sind »relaxed selection«, »domestication selection« und das Fehlen der natürlichen Partnerwahl.

- Unter »relaxed selection« versteht man die Abschwächung oder das Unterbinden von natürlichen Selektionskräften. In der Fischzucht ist die Mortalität grundsätzlich viel geringer als in der Natur. Dadurch können in einer Population Merkmale oder Merkmalskombinationen häufiger werden, die in der Natur nachteilig sind und durch die natürliche Auslese ausgemerzt worden wären.

- Unter »domestication selection« versteht man die Förderung von Merkmalen, die in der Fischzucht (aber nicht zwangsläufig in der Natur) einen Vorteil versprechen. Ein Beispiel: Wenn das Futter in der Fischzucht auf die Oberfläche gegeben wird, haben diejenigen Fische einen Vorteil, die sich aufgrund ihrer Erbinformation etwas näher an der Wasseroberfläche aufhalten. Sie können (aufgrund ihrer genetischen Eigenschaften) etwas mehr Nahrung zu sich nehmen und schließlich überleben sie deshalb häufiger als Fische, die sich erblich bedingt gerne in Bodennähe aufhalten. So wird das Merkmal »Oberflächen-affin« von der natürlichen Auslese gefördert und wird in der Zuchtpopulation häufiger. Experimente bestätigen diese theoretischen Ausführungen: Die aus den Eiern einer Fischzucht geschlüpften Larven von Bachsaiblingen fraßen von Beginn an von der Wasseroberfläche, während die Abkömmlinge von Wildfischen bodenorientiert waren und Hybriden der beiden Stämme ein gemischtes Fressverhalten zeigten (Mason et al., 1967). »Domestication selection« ist nicht zu verwechseln mit erlerntem Verhalten, das u. a. auch zu vermehrtem Aufhalten an der Wasseroberfläche führen kann, aber nicht von der natürlichen Auslese gefördert und nicht vererbt wird, sondern phänotypisch plastisch ist.

Christie et al. (2012) schlussfolgern, dass die von Araki et al. (2007 a, b) erstmals beschriebene Abnahme des Reproduktionserfolges der Besatz-Steelheads zumindest teilweise auf Domestikationseffekte zurückzuführen sind. Sie konnten zeigen, dass Merkmale, die unter hohen Fischdichten einen Vorteil versprechen, wohl besonders stark unter Selektion sind und dass in Wild- und Besatzfischen schon nach einer Generation hunderte von Genen unterschiedlich exprimiert werden und diese Veränderungen in der Genexpression vererbt sein müssen (Christie et al., 2016). Demnach scheint es, als wären Gene, die das Ein- und Ausschalten anderer Gene steuern, bei schnellen evolutionären Veränderungen besonders häufig involviert.

- Wie zahlreiche anderer Tiergruppen wählen auch viele Vertreter der Familie der Lachsfische ihren Partner für die Fortpflanzung nicht zufällig aus. Bei Forellen kämpfen Männchen um Zugang zu Weibchen, aber Weibchen paaren sich nicht zwangsläufig mit dem größten oder stärksten Männchen. Gemäß einem Experiment von Forsberg et al. (2007) wählen Forellenweibchen ihren Partner basierend auf den Eigenschaften des Immunsystems. Eigenschaften des eigenen Immunsystems sollen optimal mit Eigenschaften des Immunsystems des Männchens kombiniert werden, damit der Nachwuchs gegen eine möglichst breite Palette an Krankheitserregern gewappnet ist. Studien mit Lachsen zeigten dann auch, dass das Ausmaß von Parasitenbefall davon abhängt, ob die Weibchen die Möglichkeit hatten, Partnerwahl zu betreiben oder nicht (Consuegra & Garcia de Leaniz, 2008). Die Partnerwahl beeinflusst also ganz direkt die Überlebensfähigkeit des Nachwuchses, das Fehlen der natürlichen Partnerwahl in der Fischzucht wirkt sich deshalb möglicherweise negativ auf die Fitness von Zuchtfischen aus.

Gemäß Züchterbefragung leben die Besatzforellen zumindest ein Jahr, großteils sogar mehrere Jahre in den Zuchten. Wie in der Einleitung beschrieben, kommt es dabei neben den genetischen Veränderungen unweigerlich auch zu phänotypisch plastischen Anpassungen an die Zuchtbedingungen, welche die Überlebenschancen in freier Wildbahn

weiter negativ beeinflussen können (Christie et al., 2014). Diese phänotypisch plastischen Anpassungen sind insofern weniger problematisch als Veränderungen der genetischen Eigenschaften, weil sie nicht vererbt werden und deshalb von Besatzfischen nicht in Wildfischpopulationen getragen werden können.

Werden Anpassungen der Wildfische auch bei lokaler Bewirtschaftung verdünnt?

Aufgrund der großen Anzahl an ausgesetzten Fischen besteht trotz reduzierter Überlebenschancen von Besatzfischen immer die Möglichkeit, dass einige von ihnen überleben und sich mit Wildfischen paaren. Tun sie das, vererben sie ihren Nachkommen die Anpassungen an die Fischzucht, obwohl diese in der Natur von Nachteil sind. Auch wenn sie lokaler Herkunft sind, verdünnen sie die Anpassung der Wildfische an die natürlichen Bedingungen, die Population als Ganzes kommt mit ihrer natürlichen Umgebung weniger gut zurecht, als wenn nie Fischbesatz eingebracht worden wäre. Wenn Fischbesatz jährlich wiederholt wird, bringt man immer wieder an die Brutanstalt angepasste Fische in die Wildnis und lässt der Population keine Chancen, sich ebenso schnell wieder an die natürlichen Bedingungen anzupassen, wie sich Besatzfische an die Brutanstalt anpassen. Bevor besetzt wird, sollte deshalb immer geprüft werden, ob die Naturverlaichung funktioniert. Wenn sie funktioniert, sollte auf Besatz verzichtet werden, um das oben beschriebene Risiko des Verdünnens der Anpassungen der Wildfische zu vermeiden. Wenn die Naturverlaichung nicht funktioniert, sollte die Ursache für die nicht funktionierende Reproduktion identifiziert und die ökologischen Defizite nach Möglichkeit behoben werden.

Ist Besatz notwendig, könnte zur Gewinnung von Besatzfischen ein jährlicher Laichfischfang von lokalen Elterntieren durchgeführt werden, um Mutterfischstämme nicht über Generationen in der Fischzucht halten zu müssen. Dabei stellt z. B. die Arbeit mit Brutboxen eine Möglichkeit dar, die ungewollten evolutionären Veränderungen in der Zucht zu minimieren: Wenn die Eier oder Jungfische früh in ihre natürliche Umgebung gebracht werden, kann die Abnahme des Reproduktionserfolges der Besatzfische zumindest teilweise verhindert werden (Holzer et al., 2004; Thériault et al., 2010; Milot et al., 2013).

Auffrischung der Stämme

Die Züchterbefragung ergab, dass Besatzfischstämme regelmäßig mit zusätzlichen Fischen ergänzt und aufgefrischt werden. Dadurch soll Inzucht vermieden werden. Die Züchterbefragung zeigte weiter, dass die wichtigsten Auswahlkriterien zur Nachzucht und Auffrischung der Stämme Färbung und Wachstum sind. Nur drei Züchter gaben an, ganz auf eine künstliche Auswahl zu verzichten. Inwiefern auf den oben beschriebenen Rückgang des Reproduktionserfolges durch das Auffrischen der Stämme Einfluss genommen werden kann, ist zurzeit unklar. Aufgrund der Beobachtungen, wonach sich die Fitnessreduktion schon nach einer Generation in der Brutanstalt manifestiert, erscheint es allerdings unwahrscheinlich, dass der Reproduktionserfolg eines alten Mutterfischstammes durch gelegentliche Auffrischung mit Wildfischen wieder ein ähnliches Niveau erreicht, wie jener der Wildfische. Zudem sollte bei der Nachzucht unbedingt auf eine künstliche Auswahl von Fischen verzichtet werden. Erfolgt die Auswahl der Tiere für die Auffrischung nämlich nicht zufällig, werden vom Menschen Merkmale selektioniert, welche in der Natur nicht zwangsläufig von Nutzen sind – und andere, unter Umständen nützliche Merkmale, werden künstlich unterdrückt.

Der globalen Biodiversitätskrise durch lokales Handeln entgegenwirken

Zur Zeit geht auf der Erde die Anzahl der Tier- und Pflanzenarten schneller zurück als je zuvor, Wissenschaftler sprechen von dem sechsten großen Artensterben der Erdgeschichte (Rockström et al., 2009, Barnosky et al., 2011). Dabei geht innerartliche Vielfalt noch schneller verloren als Artenvielfalt. Schätzungen ergeben, dass das Verschwinden von Populationen dreimal schneller vor sich geht als das Artensterben selbst (Hughes, 1997). Dieser Verlust an biologischer Vielfalt ist in höchstem Maße besorgniserweckend, wenn man bedenkt, wie ökologisch, ökonomisch und auch emotional wertvoll diese ist. Im Süßwasser geht das Artensterben sogar noch deutlich schneller vor sich als in terrestrischen Ökosystemen, Süßwasserlebensräume gehören weltweit zu den gefährdetsten Ökosystemen überhaupt (z. B. Dudgeon et al., 2006).

In diesem Artikel wurde diskutiert, wie die fischereiliche Bewirtschaftung in Österreich, zusätzlich zu anderen anthropogenen Eingriffen, zu einer weiteren Schwächung der Wildfischbestände geführt haben könnte. Die mit Besatz einhergehenden Risiken für Wildfischbestände zeigen, dass es aus naturschutzorientierter und auch aus Sicht einer nachhaltigen Bewirtschaftung von Wildfischpopulationen paradoxerweise wünschenswert ist, dass Besatzfische nicht an der natürlichen Reproduktion teilnehmen. Sollte das Ziel von Fischbesatz sein, Wildfischbestände bestmöglich zu unterstützen, so wird dieses Ziel mit der gängigen Besatzpraxis jedenfalls verfehlt. Deshalb ist es aus unserer Sicht Zeit für ein Umdenken. Wir wünschen uns ein Fischereimanagement, das den evolutiven Prozessen und der innerartlichen Vielfalt der Forellen mehr Beachtung schenkt.

DANKSAGUNG

Unser Dank geht an Manuel Hinterhofer und Jakob Brodersen für die sorgfältige Durchsicht und das Feedback zum Manuskript. Georg Holzer sei für die vielen anregenden Diskussionen in der Schweiz gedankt. Für ihre Teilnahme an der Befragung geht besonderer Dank an die Betreiberinnen und Betreiber der Fischzuchtbetriebe.

REFERENZEN

- Araki, H., W. R. Ardren, E. Olsen, B. Cooper and M. S. Blouin, 2007a. Reproductive success of captive bred steelhead trout in the wild: evaluation of three hatchery programs in the hood river. *Conservation Biology* 21: 181–190.
- Araki, H., B. Cooper and M. S. Blouin, 2007b. Genetic Effects of Captive Breeding Cause a Rapid, Cumulative Fitness Decline in the Wild. *Science* (New York, N.Y.) 318 (2007): 100–103.
- Araki, H., B. A. Berejikian, M.J. Ford and M. S. Blouin, 2008. SYNTHESIS: Fitness of Hatchery-Reared Salmonids in the Wild. *Evolutionary Applications* 1(2): 342–55.
- Arlinghaus, R., Cyrus, E.-M., Eschbach, E., Fujitani, M., Hühn, D., Johnston, F., Pagel, T. and Riepe, C. 2015. Hand in Hand für eine nachhaltige Angelfischerei. *Berichte des IGB*, Heft 28/2015.
- Bachman, R. A., 1984. Foraging Behavior of Free Ranging Wild and Hatchery Brown Trout in a Stream. *American Fisheries Society* 113: 1–32.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B. and Ferrer, E. A. 2011. Has Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51–57.
- Barrett, R. D. H. and D. Schluter, 2007. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 38–44.
- Bernatchez, L. 2001. The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution* 55: 351–379.
- Blake, R. W. 2004. Fish functional design and swimming performance. *Journal of Fish Biology* 65: 1193–1222.
- Brown, A. D., J. A. Sisneros, T. Jurasin, C. Nguyen and A. B. Coffin, 2013. Differences in Lateral Line Morphology between Hatchery- and Wild-Origin Steelhead. *PLoS ONE* 8(3): e59162.
- Bundesgesetz über die Fischerei. 1991, Stand 2014. Gesetz 923.0. der Schweizerischen Eidgenossenschaft.
- Carroll, S.P., Hendry, A.P., Reznick, D.N. and Fox, C.W. 2007. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology* 21: 387–393.
- Christie, M. R., Marine, M. L., French, R. A. and Blouin, M. S. 2012. Genetic adaptation to captivity can happen in a single generation. *PNAS* 109: 238–242.
- Christie, M. R., M. J. Ford and M. S. Blouin, 2014. On the Reproductive Success of Early-Generation Hatchery Fish in the Wild. *Evolutionary Applications* 7(8): 883–96.

- Christie, M. R., Marine, M. L., Fox, S. E., French, R. A. and Blouin, M. S. 2016. A single generation of captivity heritably alters the expression of hundreds of genes. *Nature Communications* 7: 10676.
- Consuegra, S., and García de Leaniz, C. 2008. MHC-mediated mate choice increases parasite resistance in salmon. *Proc. R. Soc. B* 275: 1397–1403.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Dermond, P. 2014. Phenotypic and ecological diversification in relation with habitat stability. Masterarbeit Universität Zürich.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., and Sullivan, C. A. 2006. Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163–182.
- Einum, S. and I. A. Fleming, 2001. Implications of Stocking: Ecological Interactions Between Wild and Released Salmonids. *Nordic. J. Fresh. Res.* 75: 56–70.
- Forsberg, L. A., Dannewitz, J., Petterson, E. and Grahn, M. 2007. Influence of genetic dissimilarity in the reproductive success and mate choice of brown trout – females fishing for optimal MHC dissimilarity. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1859–1869.
- Fraser, D. J., Weir, L. K., Bernatchez, L., Hansen, M. M. and Taylor E. B. 2011. Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity* 106: 404–420.
- Griffiths, A. M., Koizumi, I., Bright and D., Stevens J. R. 2009. A case of isolation by distance and short-term temporal stability of population structure in brown trout (*Salmo trutta*) within the River Dart, southwest England. *Evolutionary Applications* 2: 537–554.
- Hendry, A. P. and Kinnison, M. T. 1999. The pace of modern life: Measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution* 53: 1637–1653.
- Holzer, G., Unfer, G. and Hinterhofer M. 2004. Gedanken und Vorschläge zu einer Neuorientierung der fischereilichen Bewirtschaftung österreichischer Salmonidengewässer. *Österr. Fisch*, 57(10), 232–248.
- Hughes, J. B., 1997. Population Diversity: Its Extent and Extinction. *Science* 278(5338): 689–92.
- Järvi, T. (coord.), 2002. Performance and ecological impacts of introduced and escaped fish: physiological and behavioural mechanisms – AQUAWILD. Final report to: European Commission EC Contract No. FAIR CT 97–1957. National Board of Fisheries, Institute of Freshwater Research, Drottningholm, Sweden.
- Jensen, L. F., Hansen, M. M., Pertoldi, C., Holdensgaard, G., Mensberg, K.-L. D. and Loeschke V. 2008. Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 2859–2868.
- Keller, I., Taverna, A. and Seehausen O. 2011. Evidence of neutral and adaptive genetic divergence between European trout populations sampled along altitudinal gradients. *Molecular Ecology* 20: 1888–1904.
- Keller, I., Schuler, J., Bezault, E. and Seehausen, O. 2012. Parallel divergent adaptation along replicated altitudinal gradients in Alpine trout. *BMC Evolutionary Biology* 12: 210.
- Kirchhofer et al 2007: Rote Liste Fische und Rundmäuler. Publiziert vom Bundesamt für Umwelt, Schweiz.
- Kottelat, M. and J. Freyhof, 2007. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Switzerland: Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany. 646 pp.
- Largiadèr, C. R. and Scholl, A. 1995. Effects of stocking on the genetic diversity of brown trout populations of the Adriatic and Danubian drainages of Switzerland. *Journal of Fish Biology* 47: 209–225.
- Largiadèr, C. R. and Scholl, A. 1996. Genetic introgression between native and introduced brown trout *Salmo trutta* L. populations in the Rhône River basin. *Molecular Ecology* 5: 417–426.
- Lerceteau-Köhler, E., Schliewen, U., Kopun, T. and Weiss, S. 2013. Genetic variation in brown trout *Salmo trutta* across the Danube, Rhine, and Elbe headwaters: a failure of the phylogeographic paradigm?. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 1.
- Mason, J. W., O. M. Brynildson and P. E. Degurse, 1967. Comparative Survival of Wild and Domestic Strains of Brook Trout in Streams. *Trans. Am. Fish. Soc.* 96(3): 313–319.
- Mehner, P., Pohlmann, K., Elkin, C., Monaghan, M. T. and J. Freyhof. 2009. Genetic mixing from enhancement stocking in commercially exploited vendace populations. *Journal of Applied Ecology*, 46: 1340–1349.
- Meier, K., Hansen, M. M., Bekkevold, D., Skaala, Ö. and Mensberg, K.-L. D. 2011. An assessment of the spatial scale of local adaptation in brown trout (*Salmo trutta* L.): footprints of selection at microsatellite DNA loci. *Heredity* 106: 488–499.
- Milot, E., Perrier, C., Papillon, L., Dodson, J. J. and Bernatchez, L. 2013. Reduced fitness of Atlantic salmon released in the wild after one generation of captive breeding. *Evolutionary Applications* 6: 472–485.
- Nobs, P. 2015. Ecological adaptations to altitude in brown trout (*Salmo trutta*): a case study from the upper Rhine drainage system. Research practical report, University of Amsterdam.
- Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 18–23.
- Pinter, K. 2008. Rearing and Stocking of Brown Trout, *Salmo trutta* L.: Literature Review and Survey of Austrian Fish Farmers within the Frame of the Project-Initiative Troutcheck. Diploma thesis, Universität für Bodenkultur, Wien.
- Reusch, T. B. H., Ehlers, A., Hämmerli, A. and Worm, B. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *PNAS* 102: 2826–2831.

- Rockström, J., W. Steffen, K. Noone, Å. Persson, F. S. Chapin, E. F. Lambin, T. M. Lenton, M. Scheffer, C. Folke, H. J. Schellnhuber, B. Nykvist, C. A. de Wit, T. Hughes, S. van der Leeuw, H. Rodhe, S. Sörlin, P. K. Snyder, R. Costanza, U. Svedin, M. Falkenmark, L. Karlberg, R. W. Corell, V. J. Fabry, J. Hansen, B. Walker, D. Liverman, K. Richardson, P. Crutzen and Foley, J. A. 2009. A Safe Operating Space for Humanity. *Nature* 461(7263): 472–75.
- Schenekar, T., E. Lerceteanu-Köhler and S. Weiss, 2014. Fine-Scale Phylogeographic Contact Zone in Austrian Brown Trout *Salmo trutta* Reveals Multiple Waves of Post-Glacial Colonization and a Pre-Dominance of Natural versus Anthropogenic Admixture. *Conservation Genetics* 15(3): 561–72.
- Schindler, D. E., R. Hilborn, B. Chasco, C. P. Boatright, T. P. Quinn, L. A. Rogers and M. S. Webster, 2010. Population Diversity and the Portfolio Effect in an Exploited Species. *Nature* 465(7298): 609–12.
- Spalinger, L., Dönni, W. and Vonlanthen, P. In preparation. Nachhaltiger Fischbesatz in Fließgewässern. Publikation im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt, BAFU.
- Stelkens, R., Jaffuel, G., Escher, M. and Wedekind, C. 2012. Genetic and phenotypic population divergence on a microgeographic scale in brown trout. *Molecular Ecology* 21: 2896–2915.
- Theriault, V., Moyer, G. R. and Banks, M. A. 2010: Survival and life history characteristics among wild and hatchery coho salmon returns: How do unfed fry differ from smolt release? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67: 486–497.
- Weber, E. D. and K. D. Fausch, 2003. Interactions between Hatchery and Wild Salmonids in Streams: Differences in Biology and Evidence for Competition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60(8): 1018–36.