

Auswirkungen der Flußgeschichte von Rhein, Neckar, Doubs und Donau auf die Populationsgenetik von Groppen (*Cottus gobio*) und Bachneunaugen (*Lampetra planeri*) in Südwestdeutschland

Effects of river history on the population evolution of bullheads (*Cottus gobio*) and brook lamprey (*Lampetra planeri*) in southwest Germany

Arnd Schreiber, Ralf Engelhorn und Michael Riffel

Zoologisches Institut I, Universität Heidelberg

Im Neuenheimer Feld 230, D-69120 Heidelberg, eMail: r05@ix.urz.uni-heidelberg.de

Zusammenfassung: Die biochemisch-genetische Differenzierung der Groppe (*Cottus gobio*) in Südwestdeutschland wird erst durch die Entstehungsgeschichte des regionalen Flußnetzes verständlich. *Cottus gobio* ist ein Taxonkomplex, der in Südwestdeutschland die Architektur einer Ringart aufweist. Neckar, Donau und Doubs werden von Populationen bewohnt, die durch mehrere fixierte Privatallele gekennzeichnet sind. Entlang einer Zone sekundären Populationskontaktes in der Schwäbischen Alb wird eine genetische Distanz erreicht, wie sie andernorts valide *Cottus*-Arten trennt. Das Ober- und Hochrheingebiet wird als ein verdrifteter Hybridgürtel zwischen „Donau“- und „Neckargroppen“ aufgefaßt, der die historischen Verbindungen von Rhein- und Donau-System belegt. Bei Flußanzapfungen entlang der Wasserscheide im Gebiet der Schwäbischen Alb wurden Genotypen aus der Donau in den Neckarraum importiert. Das Bachneunauge (*Lampetra planeri*) weist im oberen Donauraum genetisch stärker fragmentierte Bestände auf als im ausgedehnteren atlantischen Untersuchungsgebiet (Rhein, Neckar, Main und Elbe). Neben der Hypothese des artübergreifenden Genflusses durch die Hybridisierung von Bach- und Flußneunauge in atlantischen Flußsystemen, nicht aber in der Donau, welche vom Flußneunauge nicht bewohnt wird, wird die zweimalige Besiedlung des oberen Donautales über die atlantisch/pontische Wasserscheide diskutiert. Eine frühere Besiedlungswelle hat nach dieser Hypothese den Ulm-Sigmaringer Raum und Bayerisch-Schwaben erreicht, eine spätere Einwanderung wäre im Zuge der Wutach-Ablenkung der ehemaligen „Feldberg-Donau“ zum Hochrhein erfolgt. Letztere blieb auf die unmittelbare Umgebung der heutigen Quellflüsse der Donau beschränkt.

Schlüsselwörter: Zoogeographie, Mikrotaxonomie, Evolution von Populationen, genetischer Polymorphismus

Abstract: The allozyme polymorphism of bullheads or sculpins (*Cottus gobio*) from southwest Germany and adjacent France clearly distinguishes population entities in the Neckar, Danube and Doubs (Rhône) rivers. The genetic distances observed approach the biochemical-genetic species distance of *Cottus* spp. from Asia and America. Sculpins from the Ober- and Hochrhein represent a hybrid belt with, however, a mosaic-like local pattern of private alleles from either Danubian and Neckarian origins. A sharp genetic discontinuity along the Neckar/Danube watershed in Schwäbische Alb hints at the secondary population contact of immigrating stocks. Two brooks in the Schwäbische Alb which had been diverted from the Danube to the Neckar in Pleistocene times are inhabited by sculpins having the distinctive private alleles of the Danubian population. The genetic heterogeneity between sculpins from various tributaries of the Rhine can be understood from the complex river history connected

with the gradual extension of the Rhenish drainage system into previously Danubian areas. The major population groups revealed by allozyme analysis can be verified by morphometric characters too. In the study area, bullheads show the architecture of a „ring species“. Brook lampreys (*Lampetra planeri*) exhibit considerable genetic cohesion among all investigated populations from rivers draining into the Atlantic (Rhine, Neckar, Main, and Elbe). By contrast, brook lampreys from the upper Danube valley display, over relatively short geographic distances, much clearer degrees of genetic population subdivision. Transspecific gene flow by the occasional hybridization between the stationary brook lamprey and the anadromous, migrating river lamprey is inferred for the Atlantic zone of sympatric occurrence, but not for the Danubian sites where the river lamprey is absent. Moreover, the Danubian brook lamprey population could have originated from a twofold immigration across the Rhine/Danube watershed. An earlier immigration wave may have colonized the Danubian tributaries from about Sigmaringen to Ulm and adjacent parts of Bavaria, while a second stock would have arrived later in the course of the capture, and divergence to the Hochrhein, of the former „Feldberg-Donau“ by the Wutach river. Both species illustrate the probable, or possible, influence of watershed dynamics and river capture for the population evolution of fish and cyclostomes. They call for the empirical verification of population concepts for taxonomy, fisheries and conservation management.

Key words: zoogeography, microtaxonomy, evolution of populations, genetic polymorphism

1. Einleitung

Ein geschätzter Anteil von 41,2% aller Fischarten bewohnt Süßgewässer, obwohl diese nur 0,0093% des weltweiten Wasserkörpers ausmachen (Bone und Marshall 1985). Die Teillebensräume der Ozeane sind allerdings weniger effektiv voneinander isoliert als die durch Wasserscheiden getrennten Fließgewässer und Seen des Binnenlandes. Populationsgenetische Isolation durch Wasserscheiden fördert die Populationsdivergenz und Artbildung, und bietet wohl die plausibelste Erklärung für die relative Artenvielfalt der Süßwasserfische. In neuerer Zeit durchbrechen Schifffahrtskanäle und, bei fischereilich relevanten Arten, der Besatz mit Fischen fremder Herkunftsstandorte die natürliche Isolation der Einzugsgebiete. Gleichzeitig erhöhen der Gewässerverbau durch Dämme, Staufufen, Kleinkraftwerke und die Verdohlung von Fließstrecken die Fragmentierung. Die streckenweise Verödung eines Gewässerverlaufs durch Wasserverschmutzung oder seine jahreszeitliche Belastung durch sauren Regen tragen ebenfalls zur Zerschneidung von Bestän-

den bei. Kenntnisse zur Isolationswirkung von Wasserscheiden auf autochthone Populationen von Süßwasserfischen sind daher nicht nur für populationsgenetische und taxonomische Fragestellungen von Interesse. Sie sind vielmehr auch nützlich, um die anthropogene Fragmentierung der Fischhabitats abschätzen zu können, und um Hegemaßnahmen und die Herkunftswahl für Besatzfische zu verbessern (Schreiber 1997).

Die Einzugsgebiete auch der mitteleuropäischen Flüsse verändern sich in erdgeschichtlichen Zeiträumen, welche für die Mikroevolution von Unterarten oder Arten relevant sind (Berg 1932; Mader 1978, 1995; Banarescu 1991; Hantke 1993). Flüsse mit tieferliegender Erosionsbasis dehnen rückschreitend erodierend ihr Einzugsgebiet allmählich auf Kosten benachbarter Stromsysteme, die in größerer Meereshöhe verlaufen, aus. Die Ablagerung starker Sedimentfrachten kann einen Strom weiterhin so nachhaltig aufstauen, daß der entstehende Stausee in ein benachbartes Einzugsgebiet überläuft. Periglaziale Eisstauseen veränderten das Gewässernetz auf eine ähnliche Weise. Daher ist