

BEACHTLICHE VIELFALT DER SCHWEIZER FELCHEN



ERGEBNISSE AUS 150 JAHREN FORSCHUNG

Die Artenvielfalt der Felchen in den Schweizer Seen ist einzigartig und spielt eine zentrale Rolle in diesen Ökosystemen. Die hier aufgeführten wissenschaftlichen Erkenntnisse verdeutlichen, dass für den Erhalt dieser Artenvielfalt und eine langfristig nachhaltige fischereiliche Nutzung die Mechanismen und Umweltbedingungen berücksichtigt werden müssen, die zur Entstehung dieser Arten beigetragen haben. Der Schutz dieser Artenvielfalt in den verschiedenen Seen trägt dazu bei, das natürliche Ertragspotenzial der Seen als Nahrungsquelle für den Menschen zu bewahren.

*Ole Seehausen, Eawag, Fish Ecology and Evolution und Universität Bern, Aquatische Ökologie & Evolution
Pascal Vonlanthen, Aquabios GmbH
Oliver M. Selz, Bundesamt für Umwelt*

RÉSUMÉ

UNE REMARQUABLE DIVERSITÉ DE CORÉGONES SUISSES – RÉSULTATS DE 150 ANS DE RECHERCHE

La biodiversité des corégones dans les lacs suisses est unique. Elle s'est développée au cours des quelque 15 000 dernières années et joue un rôle central dans ces écosystèmes, car les espèces de corégones constituent de loin la plus grande biomasse de poissons es lacs, à l'exception des zones riveraines peu profondes. Cette biomasse importante et diversifiée constitue depuis toujours une ressource alimentaire locale et durable pour l'homme. Les études de la diversité des espèces de corégones au cours des deux dernières décennies ont amélioré notre compréhension de la manière dont cette diversité s'est formée et pourquoi de nombreuses espèces se sont éteintes au cours des 80 dernières années. Ces nouvelles connaissances montrent que pour préserver cette biodiversité et afin d'assurer une exploitation halieutique durable à long terme, il faut tenir compte des mécanismes et des conditions environnementales qui ont conduit à l'apparition de ces espèces. Seule la protection de cette diversité permettra de préserver le potentiel de rendement naturel des lacs en tant que ressource alimentaire pour l'homme.

EINLEITUNG

Die Schweizer Seen beherbergen eine europaweit einzigartige Vielfalt von insgesamt 24 (ursprünglich mind. 34) genetisch, morphologisch und ökologisch unterscheidbaren Felchenarten (Fig. 1). Alle diese Arten kommen weltweit ausschliesslich in Seen der Schweiz und den internationalen Gewässern von Bodensee und Genfersee vor. Die Schweiz trägt deshalb eine grosse internationale Verantwortung für die Erhaltung dieser einmaligen Artenvielfalt [1]. Die Felchen sind aber nicht nur aus der Sicht des Artenschutzes wichtig. Aus fischereilicher Sicht sind sie sowohl für die Berufs- als auch für die Angelfischerei seit Jahrhunderten von grosser Bedeutung. Ihr Anteil am Gesamtfang der Angel- und Berufsfischerei betrug gemäss Fischereistatistik des Bundesamts für Umwelt (www.fischereistatistik.ch) in den letzten zwei Jahrzehnten durchschnittlich 25 bzw. 60 Prozent. Zudem nehmen sie eine zentrale Rolle in den Ökosystemen der Seen ein, stellen sie doch mit Abstand die grösste Biomasse im offenen Wasser (Pelagial) und in den tieferen Seezonen (Profundal) [2].

Die Anzahl Felchenarten, die pro See historisch vorkamen, variiert je nach Gewässer stark. In den Mittellandseen gab es oft nur

Kontakt: O. Seehausen, ole.seehausen@eawag.ch

(Bild: © AdobeStock)

eine, wahrscheinlich nie mehr als drei Felchenarten. In den tieferen Alpenrandseen, wie z.B. dem Thunersee, leben heute noch bis zu sechs bekannte Felchenarten [3]. Trotz der grossen morphologischen Vielfalt weisen einige Felchenarten grosse Ähnlichkeiten auf, sodass sie schwer voneinander zu unterscheiden sind. Dies hat dazu geführt, dass sich in den letzten zwei Jahrhunderten mehrmals Forscher daran versucht hatten, die Artenvielfalt der Felchen zu durchleuchten und diese taxonomisch zu beschreiben. Die daraus resultierenden Publikationen kamen oft zu unterschiedlichen Einteilungen, u.a. auch weil Forschungen bis vor 25 Jahren ohne molekulargenetische Methoden auskommen mussten. Die komplexe Artenstruktur der Felchen erschwerte die Bewirtschaftung und den Schutz dieser Vielfalt, auch war die taxonomische Komplexität nicht einfach zu erfassen – ein Problem, das von artenreichen Artgruppen generell, einschliesslich anderer Fische, bekannt ist.

Diese Situation führte auch dazu, dass in der Schweizer Gesetzgebung bisher die Vielfalt der Felchenarten nur summarisch berücksichtigt wurde. Im Anhang 1 der Verordnung zum Bundesgesetz über die Fischerei (VBGF) sind Felchen als Artengruppe (*Coregonus spp.*) aufgeführt. Ein Gefährdungsstatus für die einzelnen Felchenarten ist nicht definiert. Obwohl diese Problematik typisch für besonders artenreiche Tierartengruppen ist, stellt sie immer dann, wenn Artengruppen intensiv bewirtschaftet werden, eine Belastungsprobe für den Schutz der Biodiversität dar. In den letzten Jahrzehnten wurde in der Schweiz intensiv über die Artenvielfalt der Felchen geforscht. Dabei wurden neben morphologischen neu auch genetische Methoden eingesetzt. Diese ermöglichten ein besseres Verständnis der Artenstruktur innerhalb von Seen und der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den verschiedenen Arten, und damit auch zu den ökologischen und evolutionären

Prozessen, die zu ihrer Entstehung und Erhaltung notwendig waren und sind. Diese Arbeiten haben auch dazu geführt, dass im aktuellen *Schweizer Fischatlas* (2018) und in der *Roten Liste der Fische und Rundmäuler der Schweiz* (2022) erstmals die in der internationalen Fachliteratur beschriebene Artenvielfalt der Schweizer Felchen (s. *Felchntaxonomie – früher und heute*) im Anhang aufgelistet wurde [4, 5]. In der neuesten europäischen Roten Liste der Süsswasserfische sind Schweizer Felchenarten nicht nur im Anhang, sondern offiziell als gefährdete Arten aufgeführt (www.iucn.org). Die meisten Arten werden als gefährdet eingestuft, einige sogar als stark gefährdet. Die Berücksichtigung und der Schutz dieser Artenvielfalt sind eine Voraussetzung, um die Bestände der verschiedenen Felchenarten fischereilich nachhaltig nutzen zu können. Felchen sind ein lokales Paradebeispiel dafür, wie die Biodiversität sowohl Schlüsselfunktionen im Ökosystem als auch ein geschätztes Nahrungsmittel

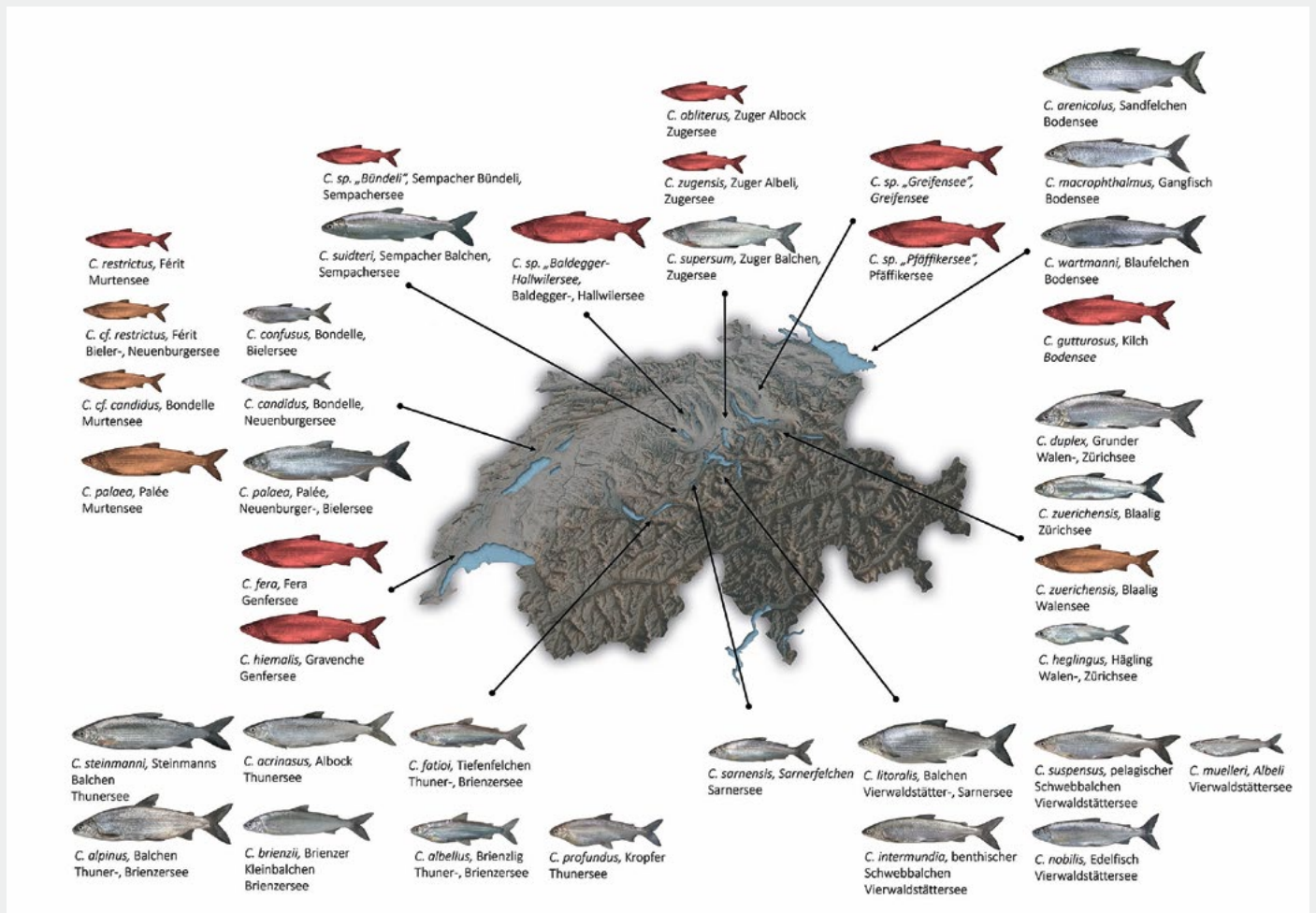
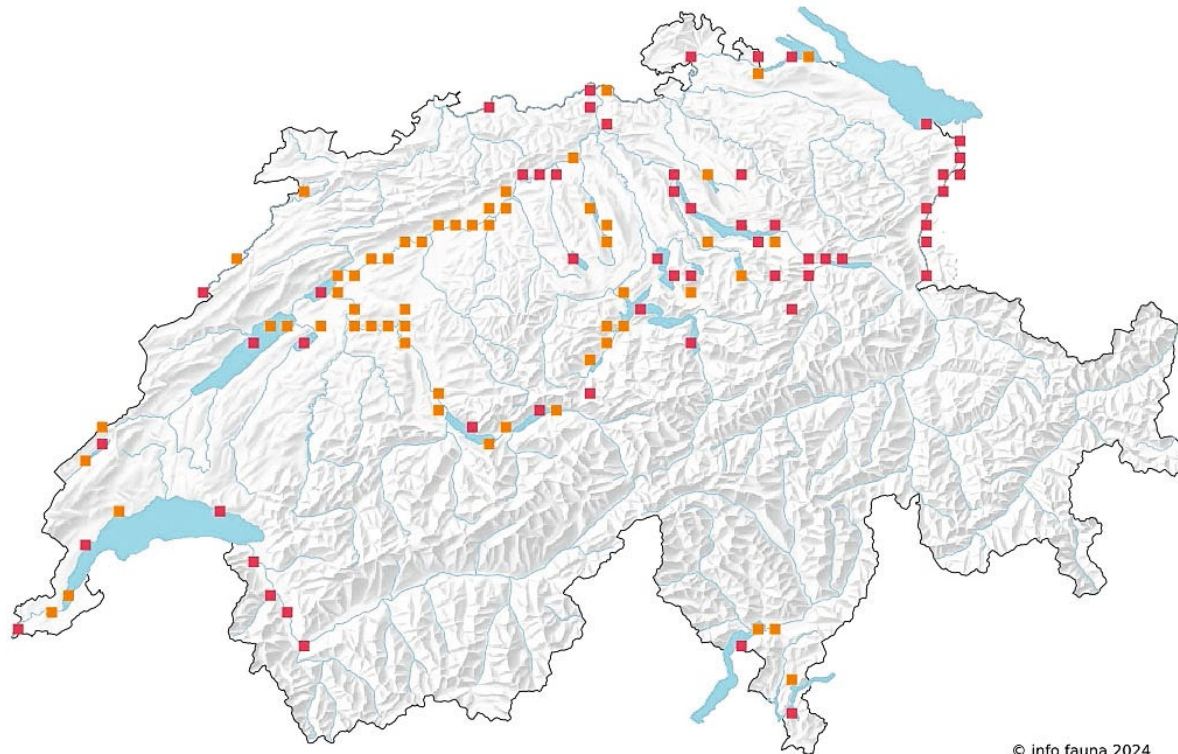


Fig. 1 Felchenvielfalt, die aus Schweizer Seen bis heute beschrieben wurde. Es wird nur die natürliche Verbreitung jeder Art gezeigt. Rote Fische: ausgestorbene Arten; orange Fische: ausgestorbene Populationen einer andernorts noch existierenden Felchenart. Die Grösse der Fische symbolisiert die Grössenunterschiede zwischen den Arten.



© info fauna 2024

Fig. 2 Verbreitung der Felchen in der Schweiz gemäss Fischatlas der Schweiz [4]. Rote Punkte zeigen Beobachtungen, die nach dem Jahr 2000 gemacht wurden; orangen Punkte diejenigen vor dem Jahr 2000. Das natürliche Verbreitungsgebiet der Felchen erstreckt sich ausschliesslich nördlich der Alpen. Die Felchen im Tessin stammen aus früheren Besatzmassnahmen und gelten daher als standortfremd. Dennoch sind sie in dieser Karte verzeichnet.

(© info fauna – CSCF, swisstopo)

für den Menschen zur Verfügung stellt. Eine Reduktion oder ein Verlust dieser Artenvielfalt kann verschiedene wichtige Ökosystemleistungen beeinträchtigen, z.B. durch einen Verlust der natürlichen fischereilichen Produktivität der Seen [6]. Die Eawag hat mit finanzieller Unterstützung des BAFU den aktuellen Wissensstand zur Taxonomie und Ökologie der Felchen zusammengetragen. Die Ergebnisse sind im Fachbericht «Die aussergewöhnliche Vielfalt der Schweizer Felchen – Ergebnisse aus 150 Jahren Forschung» [7] zusammengefasst und in den dazugehörigen seespezifischen Kapiteln vertieft analysiert. Die seespezifischen Kapitel enthalten auch erste Empfehlungen zum Schutz der einzelnen Felchenarten. Diese sollten nun von Bund und Kantonen vertieft analysiert und, wo möglich, umgesetzt werden.

In diesem Artikel werden ausgewählte Ergebnisse aus dem Fachbericht und allgemeine Empfehlungen für das Fischereimanagement aus den seespezifischen Kapiteln vorgestellt.

WIE ENTSTAND DER ARTENREICHTUM DER FELCHEN?

VERBREITUNG DER FELCHEN

Die Gattung *Coregonus*, zu der auch die Felchenarten der Schweiz gehören, besiedelt Gewässer nördlich des 40. Breitengrades. Der nördliche Alpenraum entspricht in Europa der natürlichen südlichen Verbreitungsgrenze und ist von dem weiter nördlich gelegenen Hauptverbreitungsgebiet isoliert. Felchen besiedeln sowohl stehende als auch fließende Gewässer. Einige Arten, z.B. Nordseeschnäpel,

verbringen ein Grossteil ihres Lebens im salzigen Wattenmeer und wandern wie Lachse für die Fortpflanzung in Flüsse [8]. In der Schweiz kommen Felchen natürlicherweise in allen grösseren Seen auf der Alpennordseite vor (Fig. 2). Bis vor wenigen Jahrzehnten wurden sie auch in grösseren Fliessgewässern und in Seezuflüssen regelmässig beobachtet, sind dort aber in jüngster Zeit seltener geworden.

ENTSTEHUNG NEUER ARTEN DURCH ÖKOLOGISCHE ARTBILDUNG

Die Schweiz wurde nach der letzten Eiszeit vor ca. 15 000 bis 20 000 Jahren durch Fische wie die Felchen wieder besiedelt. Zuvor war die Schweiz viele tausend Jahre lang fast komplett von Eis bedeckt [9, 10]. Die uns heute bekannten Seen existierten in dieser Form vor dem Ende der letzten Eiszeit noch nicht und entstanden erst nach dem Rückzug der Gletscher. Genetische Untersuchungen legen nahe, dass sich die heutige Artenvielfalt der Felchen in der Schweiz erst nach der Besiedlung der nach-eiszeitlichen Gewässer entwickelt hat. Die Mechanismen, die zu dieser raschen Artbildung führten, sind komplex. Der gesamte Prozess lässt sich unter den Begriffen ökologische Artbildung und adaptive Radiation zusammenfassen.

Bei der ökologischen Artbildung wird der genetische Austausch zwischen zwei Populationen durch gegensätzlichen Anpassungsdruck der Populationen an unterschiedliche ökologische Bedingungen stark oder gänzlich reduziert. Durch die ökologische Differenzierung und den reduzierten Genaustausch spaltet sich eine Ursprungsart in neue Arten auf [11-13]. Damit ökologische Artbildung stattfinden kann, müssen

bestimmte Voraussetzungen erfüllt sein [13]:

- Ausreichende genetische Variation in der Ursprungsart ist erforderlich.
- Es braucht Anpassungen an unterschiedliche ökologische Nischen durch divergierende natürliche Selektion. Dies ist z.B. der Fall, wenn sich zwei Populationen derselben Ursprungsart in der Natur an zwei unterschiedliche Nahrungsquellen anpassen.
- Eine Form der reproduktiven Isolation zwischen zwei Populationen muss sich im Laufe der Zeit entwickeln (z.B. getrennte Laichgebiete und/oder Partnerwahl)
- Es braucht einen genetisch vererbaren Mechanismus, der die unterschiedlichen ökologischen Anpassungen mit einer Form von reproduktiver Isolation verbindet.

Die nacheiszeitlich von Felchen wiederbesiedelten Seen wiesen eine grosse Vielfalt an ökologischen Nischen auf. Einige der vorhandenen Nischen wurden von anderen Fischarten besetzt, die nach der Eiszeit ebenfalls wieder einwanderten. Nischen im tiefen und offenen Wasser blieben mehrheitlich unbesiedelt. Felchen brachten die Fähigkeit mit, diese freien Nischen zu nutzen und sich an diese anzupassen. So konnten sie weite Teile der grossen und tiefen Seen der Schweiz besiedeln. Damit begann der Prozess der Anpassung an unterschiedliche ökologische Nischen und die damit einhergehende mutiple Artbildung.

Beispiel Felchen des Walensees

Am Beispiel der Felchenarten des Walensees lässt sich dieser Prozess sehr gut darstellen. Im Walensee kommen heute mindestens zwei Felchenarten vor (Fig. 3), der Hägling (*Coregonus heglingus*) und der Grunder (*C. duplex*). Der Zürichsee und der Walensee bildeten früher zusammen einen grossen See, in dem drei Felchenarten entstanden. Als sich dieser grosse See dann in den heutigen Zürich- und Walensee teilte, kamen die drei Arten in beiden Seen vor. Eine der drei Arten, der Bratfisch (*C. zuerichensis*), ist heute allerdings nur noch im Zürichsee häufig. Im Walensee konnte die Art seit fast einem Jahrhundert nicht mehr nachgewiesen werden und gilt daher lokal als ausgestorben [14]. Der Einfachheit halber werden hier nur die beiden erstgenannten Arten aus dem Walensee betrachtet.

Hägling und Grunder unterscheiden sich morphologisch [13] und genetisch [14–17] deutlich voneinander. Am einfachsten ist dies am Wachstum und an der Anzahl Kiemenreusendornen (dornartige Fortsätze auf der Innenseite der Kiemenbögen) zu erkennen. Die beiden Arten wachsen auch unterschiedlich schnell. Der Grunder ist mit fünf Jahren zwischen 30–40 cm gross. Der Hägling nur 15–20 cm (Fig. 4, rechts). Fünfjährige Fische mit Grössen dazwischen gibt es keine. Die Anzahl Kiemenreusendornen liegt beim Grunder bei 21–30 und beim Hägling bei 33–39 (Fig. 4, links). Mit diesen beiden Merkmalen können die beiden Arten also eindeutig unterschieden werden. Wie konnten diese Unterschiede entstehen? Eine Erklärung findet sich, wenn man die Funktion der Kiemenreusendornen bei der Nahrungsaufnahme näher

betrachtet. Dies wurde für Balchen (*C. alpinus*) und Brienzlig (*C. albellus*) des Thunersees untersucht, die dem Grunder resp. dem Hägling des Walensees morphologisch und ökologisch ähnlich sind. In Fütterungsexperimenten konnte gezeigt werden, dass Brienzlige mit vielen langen Kiemenreusendornen kleines Zooplankton effizienter fressen als Balchen mit wenigen, kurzen Kiemenreusendornen [18] (Fig. 5). Es konnte auch gezeigt werden, dass Balchen beim Fressen von benthischer Nahrung (in diesem Fall Würmer) effizienter sind als Brienzlige [19].

Der Hägling und der Grunder sind also analog zum Balchen und Brienzlig an unterschiedliche Nahrungsnischen angepasst. Dies wurde auch anhand von Mageninhaltsanalysen bestätigt (*M. Kugler*, pers. Mitteilung). Sie unterscheiden sich



Fig. 3 Oben: adulter, geschlechtsreifer Grunder (*C. duplex*); unten: adulter, geschlechtsreifer Hägling (*C. heglingus*) vom Walensee.

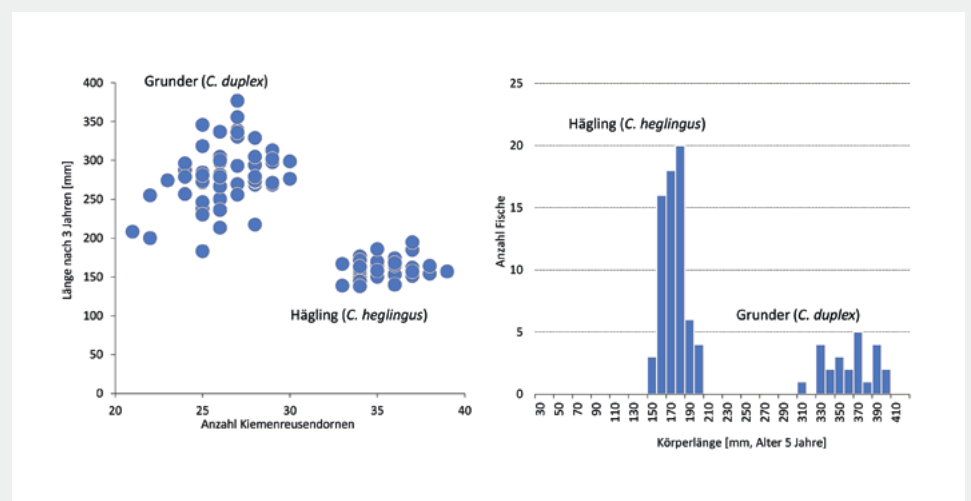


Fig. 4 Links: Anzahl Kiemenreusendornen und Körperlänge von Grunder und Hägling im Alter von drei Jahren; rechts: Längenhistogramm von fünf Jahre alten Häglingen und Grundern des Walensees [13].

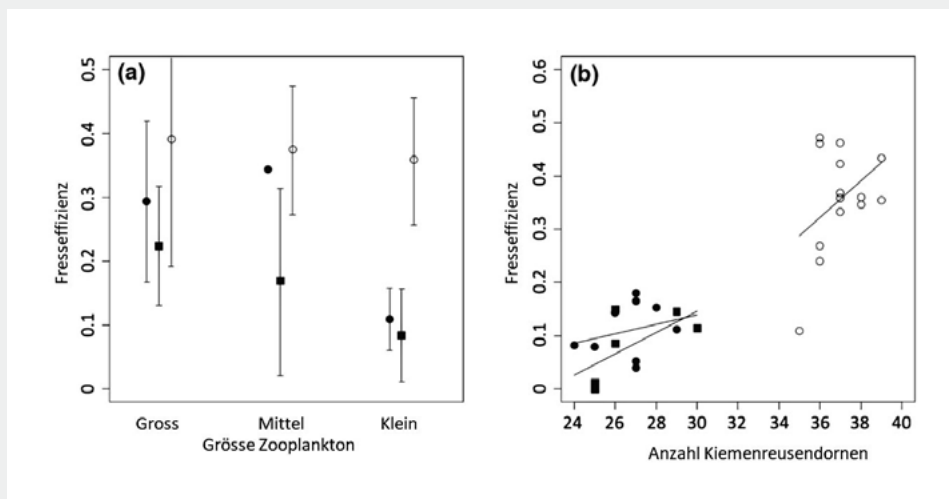


Fig. 5 Fressseffizienz der Brienzlige (*C. albellus*, weiss) und der Balchen (*C. alpinus*, schwarz) in Abhängigkeit von der Grösse des Zooplanktons (a, links) und von der Anzahl Kiemenreusendornen (b, rechts) [18, 19].

auch in ihrem Fortpflanzungsverhalten. Der Hägling laicht im tiefen Wasser (meist deutlich tiefer als 20 m) und hat eine sehr ausgedehnte Laichzeit. Die ersten Fische können sich bereits im Spätsommer fortpflanzen, die letzten sind noch im Winter mit der Fortpflanzung beschäftigt. Der Grunder laicht ausschliesslich in sehr seichtem Wasser am Ufer (0,5–10 m, selten tiefer) und erst gegen Ende Dezember, wenn die Wassertemperatur unter 10 °C fällt. Daher kommen natürliche Kreuzungen (Hybridisierungen) zwischen den beiden Arten in der Natur selten vor [9, 13]. Der genetische Unterschied zwischen den beiden Arten ist deshalb gross [14, 17]. Grunder und Hägling sind aufgrund dieser vielen Unterschiede als Arten zu betrachten. Sie sind das Ergebnis einer ökologischen Artbildung im Seesystems Walensee/Zürichsee.

Grosse Artenvielfalt im Thunersee

Das Seensystem des Thuner- und Brienzsees im Berner Oberland weist eine sehr hohe Felchenartenvielfalt auf. Kein Schweizer See oder Seensystem beherbergt mehr Felchenarten. Im Thunersee wurden bis heute insgesamt sechs Felchenarten nachgewiesen. Zusammen mit dem Brienzsee sind es sogar sieben Arten. Diese Vielfalt zeugt davon, dass die ursprüngliche Biodiversität der Felchen hier gut erhalten ist. Im weltweiten Vergleich ist dies einzigartig. Nirgendwo sonst auf der Welt gibt es diese Konzentration von Felchenartenvielfalt auf relativ kleinem Raum. Im russischen Ladogasee [24] sind zwar mindestens sieben sympatrische Felchenarten bekannt, im Onegasee vermutlich sogar neun [25], aber diese Seen sind

mit einer Oberfläche von 9900 respektive 17700 km² zweihundertmal grösser als der Thunersee mit seinen 48 km².

Die Arten im Thuner- und Brienzsee unterscheiden sich in Merkmalen wie z. B. Grösse, Anzahl und Länge der Kiemenreusendornen, Laichtiefe und Laichzeit, zudem sind sie genetisch voneinander differenziert [3, 26]. Dabei korreliert die Grösse des genetischen Unterschieds zwischen den Arten mit der Ausprägtheit der Unterschiede in der Anzahl der Kiemenreusendornen und der Laichtiefe [26]. Der Fangort und die Fangtiefe ausserhalb der Laichzeit spielen bei der Differenzierung zwischen den Arten hingegen nur eine geringe Rolle [26].

PARALLELE EVOLUTION VON ÄHNLICHEN ARTEN

Die ökologische Artbildung hat in jedem grösseren See oder Seensystem der Schweiz mehrere Felchenarten hervorgebracht, die an unterschiedliche ökologische Nischen angepasst sind. Dabei entstanden in verschiedenen Seen Arten, die sehr ähnlich aussehen und auch ähnliche ökologische Nischen besetzen. So sehen z. B. die Balchen des Walen-/Zürichsees (*C. duplex*) den Palées des Neuenburger-/Bielersees (*C. palaea*) oder den Balchen des Thuner-/Brienzsees (*C. alpinus*) sehr ähnlich. Das Albeli des Vierwaldstättersees (*C. muelleri*) wiederum ähnelt dem Hägling aus dem Walensee (*C. heglinus*) oder dem Brienzlig des Brienzsees (*C. albellus*).

Diese Ähnlichkeiten sind auch der Grund dafür, wieso in der älteren Literatur ähnlich aussehende Arten aus verschiedenen Seen oftmals als die gleiche Art behan-

delt wurden [27]. Heute zeigen genetische Untersuchungen klar, dass diese ähnlich aussehenden Arten unabhängig voneinander durch parallel stattfindende Artbildungsprozesse in den jeweiligen Seesystemen entstanden sind [15].

MASSIVES ARTENSTERBEN NACH UMWELTVERÄNDERUNGEN

In den letzten 150 Jahren ist ein beträchtlicher Teil der ehemals in der Schweiz vorkommenden Felchenarten ausgestorben [28]. Ein Drittel der ursprünglichen Felchenartenvielfalt (Fig. 1) ging dabei verloren [28]. Der Artenverlust pro Seesystem korreliert mit dem Grad der Nährstoffübersorgung (Eutrophierung) der Seen. Eine starke Eutrophierung, wie sie insbesondere in der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts auftrat, führte zu einer signifikanten Abnahme des Sauerstoffgehalts in den Tiefen der Seen und an den Sedimentoberflächen. Dieser Sauerstoffmangel war und ist in manchen Seen auch heute noch in den Sommer- und Herbstmonaten besonders ausgeprägt. Als Folge davon sind in mehreren Seen Felchenarten, die in den Sommermonaten in der Tiefe laichten, ausgestorben. Völlig verschwunden sind beispielsweise der Kilch (*C. gutturosus*) aus dem Bodensee und der Zuger Albock (*C. obliterus*), die im Spätsommer bis Herbst in der Tiefe laichten, oder das Zuger Albeli (*C. zugensis*), das vom Herbst bis Anfang Winter in der Tiefe laichte [9, 27, 29]. Den sommerlaichenden Edelfisch (*C. nobilis*) aus dem Vierwaldstättersee schien das gleiche Schicksal zu ereilen: Er galt jahrzehntelang als verschollen, wurde jedoch in den frühen 2000er-Jahren wiederentdeckt [30]. In Seen mit durchgehend geringerer Nährstoffbelastung wie dem Vierwaldstätter-, Brienz- und Thunersee kommen heute noch alle historisch beschriebenen Felchenarten vor [3, 31]. In einigen Seen haben aber weitere Ursachen zum Artensterben beigetragen. Im Genfersee z. B. verschwanden die ursprünglich im See vorkommenden Felchenarten Gravenche (*C. hiemalis*) und Féra (*C. fera*), bevor die Eutrophierungswelle ihr Maximum erreichte. Die Ursachen sind nicht genau bekannt. Die heutigen Felchen im Genfersee stammen von Besatzmassnahmen mit Palée (*C. palaea*) aus dem Neuenburgersee [15, 32]. Im Walensee verschwand der Bratfisch (*C. zuerichensis*), obwohl der See nie eutroph war. Auch hier sind die genauen Ursachen

WAS IST EINE ART?

Artbildung ist in der Regel ein gradueller Prozess. Neue Arten entwickeln sich meist allmählich durch eine zunehmende Differenzierung einzelner Populationen aus einer Ursprungsart. Dies geht mit einer abnehmenden Häufigkeit von Verpaarungen zwischen Individuen der einzelnen Populationen einher, bis sich genetisch differenzierte Arten bilden, die reproduktiv isoliert sind (Fig. 6). Letztere entsprechen der Definition des biologischen Artbegriffs (s. unten).

BIOLOGISCHES ARTKONZEPT

Die Art ist die Grundeinheit der biologischen Systematik. Jede biologische Art ist ein Resultat von Artbildung. Aufgrund der graduellen Natur des Artbildungsprozesses ist eine auf alle Situationen zutreffende Definition der «Art» nicht möglich, welche die theoretischen und praktischen Anforderungen aller biologischen Teildisziplinen gleichermaßen erfüllen würde [20]. Daher werden in der Praxis je nach wissenschaftlicher Disziplin leicht unterschiedliche Artkonzepte verwendet, die manchmal auch zu unterschiedlichen Klassifizierungen führen können. Die meisten Wissenschaftler wenden das biologische Artkonzept an [21]. Demnach wird eine Art wie folgt definiert [22]: «Eine Art ist eine Gruppe von Individuen und natürlichen Populationen, unter denen freier Genaustausch stattfindet oder stattfinden würde, wenn sie im selben Gebiet vorkommen würden. Individuen oder Populationen gehören zu unterschiedlichen Arten, wenn zwischen ihnen in der Natur normalerweise kein freier Genaustausch stattfindet, obwohl sie im gleichen Gebiet vorkommen und also keine geografischen Barrieren den Genaustausch verhindern (es besteht also eine reproduktive Isolation die unabhängig von der Geografie ist).»

Die Mechanismen, die zu dieser reproduktiven Isolation führen, sind vielfältig. Sie führen aber alle zu einer Reduktion des freien Genflusses zwischen Populationen, welche die Voraussetzung ist für das Entstehen von genetischen Unterschieden zwischen den Arten. Dies ermöglicht es den einzelnen Arten, sich an unterschiedliche Umweltbedingungen anzupassen. Genetische Unterschiede können aber auch innerhalb einer Art entstehen, wenn zwei Populationen räumlich voneinander isoliert sind. Im Laufe der Zeit können sich auch solche geographischen Populationen zu eigenständigen Arten entwickeln.

Im Falle der Felchen ist die Situation deshalb oft eindeutig, da mehrere Arten gemeinsam im selben See vorkommen. Wenn Populationen im selben See leben, aber genetische Unterschiede an vielen Genstandorten aufweisen, also weitgehend reproduktiv voneinander isoliert sind, handelt es sich um unterschiedliche biologische Arten. Genetische Unterschiede zwischen Arten gehen oft mit Unterschieden im Erscheinungsbild einher. Es kann aber auch vorkommen, dass Arten genetisch unterscheidbar sind, ohne dass dem Betrachter äusserliche Unterschiede auffallen (sog. kryptische Arten). Genetische Analysen schärfen demzufolge den Blick. Bei anschliessenden genaueren Untersuchungen lassen sich oft doch noch morphologische oder ökologische Unterschiede zwischen solchen Arten feststellen.

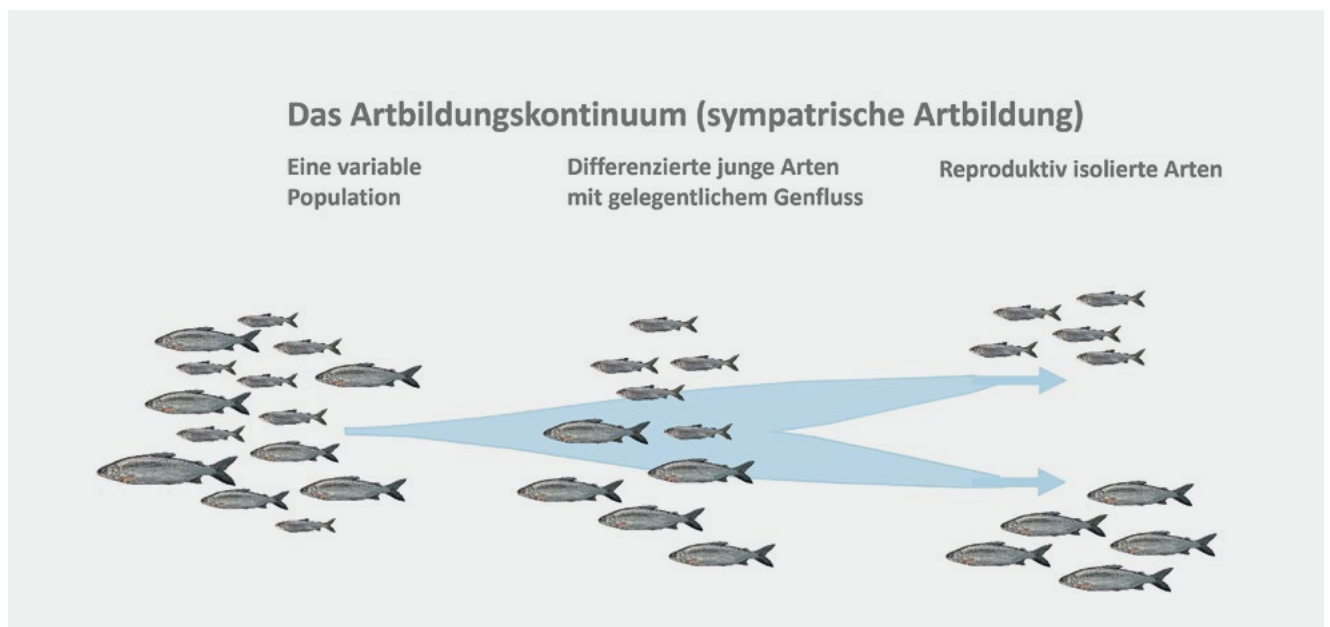


Fig. 6 Schematische Darstellung des Artbildungskontinuums der sympatrischen Artbildung (eine Art teilt sich in zwei oder mehr Arten auf, obwohl diese den gleichen geografischen Bereich bewohnen, z. B. einen See). (Angepasst von [23])

nicht bekannt. Eine Hypothese ist, dass die Linthkorrektur, welche die Limnologie und damit auch die Fischgemeinschaft des Walensees beeinflusste, eine

Rolle gespielt haben dürfte [9]. Die Linth führt nun das trübe Gletscherwasser direkt in den Walensee und nicht mehr über die Linthebene in den Zürichsee, wie dies

vor der Korrektur der Fall war. Dadurch hat der Walensee an Klarheit des Wassers verloren, was Einfluss auf Planktonproduktion und Fische hat.

In anderen Seen wiederum überlebte zumindest ein Teil der ursprünglichen Felchenarten trotz ungünstiger Umweltbedingungen. Besatzmassnahmen überbrückten in diesen Seen die, sogar in Ufernähe, nicht mehr funktionierende natürliche Fortpflanzung, wie z.B. im Zugersee, in dem der Zuger Balchen (*C. supersum*), der im flachen Wasser laicht, als einzige von ursprünglich drei Felchenarten überlebt hat.

Wichtig ist es, den Mechanismus, der zum Artensterben geführt hat, zu verstehen. Der allgemein bekannte Mechanismus des Aussterbens einer Art ist die demographische Abnahme der Individuenzahl und der sequenzielle Verlust von Populationen bis zum kompletten Aussterben der Art. Die Felchen sind aber auch von einem weiteren, bis vor kurzem wenig bekannten Mechanismus betroffen, der immer dann eine Rolle spielen kann, wenn mehrere Arten aus der gleichen Gattung zusammen vorkommen: Es handelt sich dabei um die Umkehrung des Prozesses der Artbildung [33]. Dabei verschwindet eine Art nicht nur, weil es immer weniger Tiere gibt, sondern auch, weil sich als Folge von Änderungen der Umweltbedingungen die evolutionären Kräfte ändern, die ursprünglich zur Entstehung der Arten geführt haben. Werden die evolutionären Kräfte abgeschwächt oder umgekehrt, die zur ökologischen Artbildung beitragen, führt dies zu einem verstärkten Genaustausch zwischen den Arten und schliesslich zum Verlust der zwischenartlichen Differenzierung. Wenn z.B. natürliche Selektion auf Anpassungen an die Nische des Tiefwassers (ganzjährig kalt, kaum Licht, vorwiegend benthische Nahrung) und des Oberflächenwassers (sommerwarm, gute Sicht, grosse Planktonmengen) zur ökologischen Artbildung geführt hat, es dann aber durch Eutrophierung im tiefen Wasser zu Sauerstoffmangel und Nahrungsknappheit kommt, dann werden diejenigen Individuen der Tiefwasserart einen natürlichen Vorteil haben, die ins Flachwasser kommen und sich mit Individuen der Flachwasserart vermehren. So kommt es, dass manche Genvarianten von ausgestorbenen Arten sich anschliessend in den verbleibenden Arten finden können, wie dies bei Felchen vom Bodensee nachgewiesen werden konnte [34, 35]. So ist der Kilch (*C. gutturosus*) im See zwar ausgestorben, ein Teil der Gene des Kilchs können heute aber noch in den

verbleibenden Felchenarten des Sees genomisch nachgewiesen werden.

FELCHENTAXONOMIE – FRÜHER UND HEUTE

Die grosse Artenvielfalt bei den Felchen, die nicht immer einfach zu erkennen und zu beschreiben ist, hat dazu geführt, dass die Systematik (die biologische Klassifizierung von Lebewesen) der Felchen sich im Laufe der Zeit mehrmals grundlegend geändert hat.

Die überlieferten taxonomischen Arbeiten an Felchen beginnen im Jahr 1554 mit *Belonius* [36], der in der Schweiz nur eine Felchenart, den *Lavaretus*, beschreibt. *Konrad Gessner* wiederum unterscheidet 1563 sechs Felchenarten [37]. Trotz der Uneinigkeit über die Anerkennung der Felchenarten gab es schon zu jener Zeit lokale Namen für die unterschiedlich aussehenden Felchenarten. Einen guten Überblick über die Entwicklung der Felchensystematik liefern die Arbeiten von *Fatio* (1855; 1890) und *Steinmann* (1950) [9, 27, 29]. *Fatio* (1890) hat die Systematik der Felchen erstmals grundlegend überarbeitet. *Steinmann* (1950) hat sich auf die Systematik von *Fatio* (1890) berufen, diese allerdings in einer Art und Weise verwendet, die nicht dem heutigen (und auch nicht dem damaligen) Stand der wissenschaftlichen Systematik entspricht. Er erkannte nur eine taxonomische Art an (*C. lavaretus*) und ordnete die Felchenvielfalt unterschiedlichen Ökotypen innerhalb von geographisch bedingten Kategorien zu. Die meisten Ökotypen hat *Steinmann* aus mehreren Seen beschrieben, dabei aber festgehalten, dass diese sich zwar äusserlich ähneln, aber unabhängig voneinander entstanden sind. Mit der ersten modernen Revision der Felchentaxonomie von *Kottelat* 1997 [38] wurden die meisten dieser Ökotypen als Arten anerkannt. Diese taxonomische Revision basierte auf dem biologischen Artkonzept, jedoch ohne vertiefte morphologische Untersuchungen. Die neuste Revision der Taxonomie für die Schweizer Felchen sind die Arbeiten von *Selz et al.* (2020) und *Selz und Seehausen* (2023), welche die Felchen des Thuner-, Briener-, Vierwaldstätter-, Alpacher-, Sarner-, Zuger- und Sempachersees behandelten und dabei auch neue, zuvor wissenschaftlich nicht bekannte Arten beschrieben. Neuere genetische Analysen zeigen [28, 39], dass *Kottelat* (1997) mit seiner Arteneinteilung

grundsätzlich richtig lag. Allerdings fehlten einige Arten, die durch intensive Besammlung der Seen und genetische und morphologische Untersuchungen an heutigen Populationen identifiziert oder in alten Sammlungen als ausgestorben dokumentiert wurden [3, 26, 31]. All diese neuen Erkenntnisse werden in den seespezifischen Kapiteln des Fachberichtes zu den Schweizer Felchen erläutert [7]. Auch wenn damit noch nicht alle Fragen in der Systematik der Felchen ausgeräumt sind, wurden die wissenschaftlichen Grundlagen der Arterkennung stark verbessert. Darauf aufbauend können allgemeine Empfehlungen und konkrete Massnahmen für den Artenschutz und die nachhaltige Bewirtschaftung der Felchen gemacht werden.

ARTENSCHUTZ UND BEWIRTSCHAFTUNG

Die verschiedenen Felchenarten spielen sowohl für die Berufs- als auch die Angelfischerei in allen grösseren Seen der Schweiz eine wichtige Rolle. Artenschutz und Bewirtschaftung von Fischen und Krebsen sind im Bundesgesetz über die Fischerei (BGF) und der Verordnung zum BGF geregelt. Das BGF bezweckt die natürliche Artenvielfalt und Fischbestände sowie deren Lebensräume zu erhalten, zu verbessern und wiederherzustellen, bedrohte Arten und lokale Populationen zu schützen und eine nachhaltige Nutzung der Fischbestände zu gewährleisten (Art. 1 BGF, SR 923.0). Nachhaltigkeit bedeutet, die Bedürfnisse der Gegenwart bestmöglich zu erfüllen, ohne die Fähigkeit künftiger Generationen zu gefährden, ihre eigenen Bedürfnisse zu decken. Dabei gilt es, wirtschaftliche, gesellschaftliche und ökologische Interessen gleichermassen zu berücksichtigen und sorgfältig abzuwägen [40]. Das bedeutet, dass die fischereiliche Nutzung der verschiedenen Felchenarten eines Sees möglich ist, solange ihre Bestände trotz der Nutzung langfristig erhalten bleiben und der Schutz bedrohter Arten sowie lokaler Populationen gewährleistet ist.

Im Rahmen des Fachberichtes zu den Schweizer Felchen [7] wurden der aktuelle Wissenstand zu Vorkommen und Ökologie aller Felchenarten der Schweiz zusammengetragen und verbleibende Wissenslücken identifiziert. Darüber hinaus wurden in den seespezifischen Kapiteln Massnahmen und Untersuchun-

gen für eine nachhaltige Bewirtschaftung der einzigartigen Artenvielfalt aus Artenschutzperspektive empfohlen.

Hier werden die wichtigsten Aspekte in Form allgemeiner Empfehlungen zusammengefasst. Dabei ist zu beachten, dass einige der Empfehlungen im Konflikt mit kurzfristigen fischereilichen Nutzungsinteressen stehen können. Deshalb wird an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass bei den nachfolgend formulierten Massnahmen die Erhaltung der Felchenartenvielfalt und der ökologischen und evolutionären Mechanismen, die für diese Vielfalt notwendig sind, im Fokus stehen. Es obliegt nun den Kantonen und dem Bund, die Vereinbarkeit von fischereilicher Nutzung und Artenschutz see- und artspezifisch zu prüfen. Die Umsetzung der entsprechenden Empfehlungen ermöglicht langfristig eine nachhaltige Fischerei.

MONITORING

Für einen Teil der Schweizer Seen wird bereits heute ein regelmässiges Monitoring der befischten Felchenbestände durchgeführt. Das Monitoring bildet die Grundlage für die Fischereiregulierungen. Beispielsweise wird bei diesen Monitorings das Wachstum und Alter der Felchen untersucht, um zu prüfen, ob allenfalls Anpassungen z.B. der Schonmasse oder der zugelassenen Maschenweiten notwendig sind. Um langfristig die Felchenvielfalt in den Seen zu erhalten und zu nutzen, und damit stabilere Erträge zu gewährleisten, müssten die unterschiedlichen Felchenarten separat erfasst werden, damit die Fischereiregulierungen der Artenvielfalt Rechnung tragen können. Die Überwachung der Artenvielfalt war bisher nicht Ziel dieser Monitorings, was sich darin zeigt, dass meist nur die regulären Fänge der Berufsfischerei respektive die fischereilich genutzten Felchenarten beprobt werden, ohne alle Arten zu unterscheiden. In vielen Seen ergibt sich deshalb aus den neuen Erkenntnissen zur Felchenvielfalt Entwicklungsbedarf für das Monitoring der Felchen. Wie diese aussehen, ist seespezifisch zu betrachten.

BESATZ

In den meisten Schweizer Seen – mit wenigen Ausnahmen – Besatzmassnahmen bei einer oder mehreren Felchenarten durchgeführt. Dabei werden laichreife Felchen während der Laichzeit gefangen, ihre Eier und Sperma künst-

lich vermischt und die befruchteten Eier anschliessend in Brutanstalten erbrütet. Die Fischlarven werden schliesslich in den See eingesetzt.

Besatzmassnahmen sollten aus der Perspektive des Artenschutzes evaluiert werden. In Seen mit ausreichender Sauerstoffversorgung des Laichsubstrats funktioniert die natürliche Fortpflanzung aller Felchenarten in der Regel gut [41] (Fig. 7). Eine künstliche Vermehrung und anschliessender Besatz der Felchenarten ist in diesen Seen aus Artenschutzgründen zu hinterfragen. Es sollte sorgfältig abgewogen werden, ob Besatz durchgeführt werden soll, zumal Besatzmassnahmen mögliche negative Auswirkungen auf die Artenvielfalt haben können [3, 42, 43]. Ein Problem bei Besatzmassnahmen ist, dass beim Laichfischfang die einzelnen Felchenarten nicht immer eindeutig unterschieden werden können, was zu einer Vermischung der Arten bei der künstlichen Befruchtung führen kann. Zudem verhindert die künstliche Befruchtung die natürliche Partnerwahl und kann zu einer künstlichen Selektion und zu Domestikationseffekten (d. h. Veränderungen genetischer und verhaltensbiologischer Eigenschaften, die durch menschliche Zuchtpraktiken entstehen) in der Zucht führen – alles Faktoren, die die natürlichen Populationen der Felchenarten schwächen und die Artenvielfalt gefährden können [43–45].

Aus fischereilicher Sicht ist zudem zu beachten, dass eine zu hohe Besatzmen-

ge Nachteile für die Nutzung mit sich bringen kann, insbesondere in Seen, in denen Felchen hauptsächlich aus Besatz stammen. Studien [43, 46, 47] bei Felchen zeigen, dass zu hoher Besatz das Wachstum durch innerartliche Konkurrenz um knappe Nahrungsressourcen beeinträchtigt und damit die nachhaltige Nutzung erschweren kann. Die Besatzmengen in solchen Seen sollten daher an die Ertragsfähigkeit des Sees angepasst sein.

Wenn Besatzmassnahmen weiterhin durchgeführt werden, ist es entscheidend, sicherzustellen, dass ihre möglichen negativen Auswirkungen so weit wie möglich reduziert werden. Gleichzeitig sollte die Wirksamkeit dieser Massnahmen evaluiert werden.

ÖKOLOGIE DER VERSCHIEDENEN FELCHENARTEN

Das Wissen über die Ökologie der verschiedenen Felchenarten ist bis heute für viele Arten lückenhaft. Dies betrifft insbesondere artenreiche Seen, in denen für die meisten Felchenarten nur ältere Literaturangaben vorliegen. Diese können oft nicht ohne Weiteres übernommen werden, da frühere Artzuweisungen unsicher oder gar nicht vorhanden sind. Um die einzigartige Artenvielfalt der Felchen auch zukünftig schützen und nachhaltig nutzen zu können, sind solide Wissensgrundlagen unverzichtbar. Die ökologischen Eigenschaften der einzelnen Felchenarten (z. B. Laichhabitat, Laichzeit, Nutzung verschiedener Nahrungsres-



Fig. 7 Ein Felchenpaar (*C. lavaretus*) laicht in Ufernähe im französischen See Aiguebelette.

ourcen, Wachstum) sowie deren Veränderung (z.B. Verschiebung der Laichzeit, Veränderung des Wachstums) durch Faktoren wie Klimawandel, Wassertrübung, Fischereimanagement oder invasive Arten (z.B. Quagga-Muschel) sollten deshalb gezielt erforscht werden.

LIMNOLOGISCHER ZUSTAND DER SEEN

Die Eutrophierung der Schweizer Seen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts hat dazu geführt, dass endemische Felchenarten in vielen Seen ganz oder teilweise ausgestorben sind [28]. Heute weisen die meisten grösseren und artenreicheren Seen aufgrund getroffener Gewässerschutzmassnahmen wieder naturnahe, nährstoffarme Verhältnisse auf, die das Überleben aller Felchenarten im See ermöglichen. Gewisse Mittellandseen weisen trotz geringerer Nährstoffkonzentrationen im Vergleich zur Zeit der Haupteutrophierung immer noch Werte auf, die zu hoch sind. Diese führen in der Tiefe und an den Laichplätzen weiterhin zu Sauerstoffmangel [48]. In diesen Seen sollten weitere Anstrengungen im Gewässerschutz ergriffen werden, um eine funktionierende natürliche Fortpflanzung der Felchen zu ermöglichen.

Es zeigt sich zudem, dass in vielen Schweizer Seen Phosphoreinträge stärker zurückgingen als Stickstoffeinträge. Ein aktueller Bericht, der den heutigen Wissensstand zusammenfasst, zeigt, dass diese veränderten Stickstoff-Phosphor-Verhältnisse, bedingt durch unterschiedliche Nährstoffeinträge, möglicherweise Auswirkungen auf die Struktur der Nahrungsnetze in Schweizer Seen haben könnten [49]. Allerdings sind die genauen Folgen für die verschiedenen Ebenen des Nahrungsnetzes noch nicht vollständig erforscht.

Zudem tragen der Klimawandel und weitere Stoffeinträge, wie Mikroverunreinigungen, zu zusätzlichen limnologischen Veränderungen bei, die das Überleben von Felchenarten gefährden könnten. Die neuen Risiken und ihre potenziellen Auswirkungen sollten intensiver untersucht werden.

EINFLUSS VON EVOLUTIONÄREN MECHANISMEN AUF DAS WACHSTUM DER FELCHEN

In den letzten Jahren wurde in verschiedenen Seen ein Wachstumsrückgang bei einigen Felchenarten beobachtet [47, 50, 51]. Während ein Zusammenhang zwischen der Reoligotrophierung eines Sees

und den damit verbundenen Veränderungen der Nahrungsverfügbarkeit, der Populationsgrösse der verschiedenen Arten und des Wachstums festgestellt werden konnte [52], ist bisher wenig berücksichtigt worden, dass auch evolutionäre Prozesse zu einem Wachstumsrückgang beitragen können. Da das Wachstum sowohl durch Umweltbedingungen als auch durch genetische Faktoren beeinflusst wird, kann die systematische Entnahme schnellwüchsiger Fische aus dem Bestand mittel- und langfristig zu einer genetisch bedingten Verringerung des Wachstums führen.

Diese durch die Fischerei induzierte Evolution, die in der Meeresfischerei gut dokumentiert ist, wurde bei Felchenarten bisher nur begrenzt untersucht [53]. Für Schweizer Seen konnten Korrelationsanalysen für den Bodensee [54] und den Lac de Joux [55] aufzeigen, dass solche fischereilich induzierte evolutionären Effekte eine Rolle spielen könnten. Diese potenzielle Gefahr betrifft grundsätzlich alle Seen und Felchenarten mit hohem Befischungsdruck. Um den Einfluss dieses Faktors besser zu verstehen, sollten exemplarische Studien an Seen mit guter Datenbasis durchgeführt werden.

SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die Artenvielfalt der Felchen in den grossen Schweizer Seen ist einzigartig. Sie hat sich in den letzten rund 15 000 Jahren entwickelt und spielt eine zentrale Rolle in diesen Ökosystemen, da Felchenarten die bei weitem grösste Fischbiomasse in allen Lebensräumen der grösseren Seen – mit Ausnahme der flachen Uferzonen – darstellen. Diese grosse und diversifizierte Biomasse stellt seit jeher eine lokale und nachhaltige Nahrungsressource für den Menschen dar. Die Erforschung der Felchenartenvielfalt in den letzten zwei Jahrzehnten hat unser Verständnis darüber verbessert, wie diese Vielfalt entstanden ist, wie sie ökologisch und genetisch strukturiert ist, und warum viele Arten in den vergangenen 80 Jahren ausgestorben sind. Die neuen Erkenntnisse zeigen, dass für den Erhalt der verbleibenden Artenvielfalt und einer langfristig nachhaltigen fischereilichen Nutzung der Felchen die Mechanismen und Umweltbedingungen berücksichtigt werden müssen, die zur Entstehung der Artenvielfalt geführt haben. Der Schutz der Artenvielfalt und der damit verbun-

denen ökologischen Vielfalt der Felchen innerhalb eines Sees trägt dazu bei, das natürliche Ertragspotenzial des Sees als Nahrungsquelle für den Menschen zu erhalten [6].

Die Untersuchungen haben auch aufgezeigt, dass es notwendig ist, das bestehende Fischereimanagement teilweise zu überdenken und neue Ansätze zu entwickeln. Zudem müssen Wissenslücken, beispielsweise im Bereich der Ökologie vieler Felchenarten, geschlossen werden, um auch zukünftig in veränderten Seeökosystemen (z.B. mit Klimawandel und invasiven Neozoen) wissenschaftsbasiert handeln zu können. Nur so kann die Artenvielfalt langfristig erhalten und genutzt werden.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Tschudin, P. et al. (2017): *Endemiten der Schweiz – Methode und Liste 2017, in Schlussbericht im Auftrag des Bundesamts für Umwelt (BAFU)*. p. 37
- [2] Alexander, T.; Seehausen, O. (2021): *Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes, in «Projet Lac» synthesis report. Eawag: Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology*. p. 282
- [3] Selz, O.M. et al. (2020): *A taxonomic revision of the whitefish of lakes Brienz and Thun, Switzerland, with descriptions of four new species (Teleostei, Coregonidae)*. *Zookeys* (989): p. 79–162
- [4] Zaugg, B. (2018): *Fauna Helvetica – Pisces – Atlas: CSCF*. 239
- [5] BAFU, i.f. (2022): *Rote Liste der Fische und Rundmäuler. Gefährdete Arten der Schweiz. Bundesamt für Umwelt (BAFU); info fauna (CSCF) Aktualisierte Ausgabe 2022. Umwelt-Vollzug Nr. 2217: Bern*
- [6] Alexander, T.J.; Vonlanthen, P.; Seehausen, O. (2017): *Does eutrophication-driven evolution change aquatic ecosystems? Phil. Trans. R. Soc. B*. 372: p. 1–10
- [7] Selz, O.M. et al.: *Die aussergewöhnliche Vielfalt der Schweizer Felchen – Ergebnisse aus 150 Jahren Forschung. Im Druck (erscheint Ende März 2025). Eawag/Aquabios Auftraggeber: Bundesamt für Umwelt, Ittigen*
- [8] Hansen, M.M. et al. (2008): *Reproductive isolation, evolutionary distinctiveness and setting conservation priorities: The case of European lake whitefish and the endangered North Sea houting (Coregonus spp.)*. *BMC Evolutionary Biology*. 8(137): p. 1–17
- [9] Steinmann, P. (1950): *Monographie der schweizer Koregonen*. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*. 12+13
- [10] Taylor, E.B. (1999): *Species pairs of north temperate freshwater fishes: evolution, taxonomy, and conservation. Reviews in Fish Biology and Fisheries*, (9): p. 299–324

- [11] Schluter, D. (2001): Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution*. 16: p. 372–380
- [12] Rundle, H.D.; Nosil, P. (2005): Ecological speciation. *Ecology Letters*. 8: p. 336–352
- [13] Vonlanthen, P. (2009): On speciation and its reversal in adaptive radiations – The central European whitefish system. Universität Bern: Bern
- [14] Feulner, P.G.D.; Seehausen, O. (2019): Genomic insights into the vulnerability of sympatric whitefish species flocks. *Molecular Ecology*: p. 1–15
- [15] Hudson, A.G.; Vonlanthen, P.; Seehausen, O. (2011): Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proc. R. Soc. B*. 278: p. 58–66
- [16] Douglas, M.R., Brunner, P.C.; Bernatchez, L. (1999): Do assemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks? *Molecular Ecology*. 8: p. 589–603
- [17] Vonlanthen, P. et al. (2008): Untersuchungen zur Verwandtschaft der Felchen aus dem Zürichsee, dem Walensee und dem Linthkanal. EAWAG: Kastanienbaum
- [18] Roesch, C. et al. (2013): Experimental evidence for trait utility of gill raker number in adaptive radiation of a north temperate fish. *Journal of Evolutionary Biology*, Online early
- [19] Lundsgaard-Hansen, B., Vonlanthen, P.; Seehausen, O. (2013): Adaptive plasticity and genetic divergence in feeding efficiency during parallel adaptive radiation of whitefish (*Coregonus* spp.). *Journal of Evolutionary Biology*. 26: p. 483–498
- [20] Groves, C.P. et al. (2017): Species definitions and conservation: a review and case studies from African mammals. *Conservation Genetics*. 18: p. 1247–1256
- [21] Mayr, E. (1999): *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*: Harvard University Press.
- [22] Mayr, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press
- [23] Tobler, M. (2023): *A Primer of Evolution – An Introduction to Evolutionary Thought: Theory, Evidence, and Practice*
- [24] Hudson, A.G. et al. (2007): Review: The geography of speciation and adaptive radiation in coregonines. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.*, 60
- [25] Kottelat, M.; Freyhof, J. (2007): *Handbook of European Freshwater Fishes*. Cornol, Switzerland: Publications Kottelat
- [26] Doenz, C. et al. (2018): Rapid buildup of sympatric species diversity in Alpine whitefish. *Ecology and Evolution*. 8: p. 9398–9412
- [27] Fatio, V. (1890): *Histoire naturelle des poissons, in Faune des vertébrés de la Suisse*, H. Georg, Editor. Genève et Bale
- [28] Vonlanthen, P. et al. (2012): Anthropogenic eutrophication drives extinction by speciation reversal in adaptive radiations. *Nature*. 482: p. 375–362
- [29] Fatio, V. (1855): *Les corégones de la Suisse (féras diversés) – classification et conditions de frai*. *Recueil Zoologique Suisse*. 2: p. 649–665
- [30] Müller, R. (2005): The re-discovery of the vanished «Edelfisch» *Coregonus nobilis* Haack, 1882, in Lake Lucerne, Switzerland. *Advances in Limnology – Biology and Management of Coregonid Fishes*. 60: p. 419–430
- [31] Selz, O.M.; Seehausen, O. (2023): A taxonomic revision of ten whitefish species from the lakes Lucerne, Sarnen, Sempach and Zug, Switzerland, with descriptions of seven new species (Teleostei, Coregonidae). *Zookeys* (1144): p. 95–169
- [32] Bardel, M. (1956): *La pêche professionnelle des coregones dans les eaux françaises du Lac Léman*. *Bull. Fr. Piscic.* (182): p. 26–36
- [33] Seehausen, O. (2006): Conservation: Losing Biodiversity by Reverse Speciation. *Current Biology*. 16(9)
- [34] Frei, D. et al. (2022): Genomic variation from an extinct species is retained in the extant radiation following speciation reversal. *Nature Ecology & Evolution*. 6: p. 461–468
- [35] Frei, D. et al. (2022): Introgression from extinct species facilitates adaptation to its vacated niche. *Molecular Ecology*, 32(4): p. 841–853
- [36] Belonius, P. (1554): *La nature et diversité des Poissons*. Paris: De aquatilibus libri duo
- [37] Gessner, K. (1563): *Fischbuoch - Das ist ein kurtze, doch vollkom[m]ne beschreibung aller Fischen so in dem Meer vnnd süssen wasseren, Seen, Flüssen, oder anderen Bächen jr wonung habend*
- [38] Kottelat, M. (1997): *European freshwater fishes*. *Biologia*. 52: p. 1–271
- [39] De-Kayne, R. et al. (2022): Genomic architecture of adaptive radiation and hybridization in Alpine whitefish. *Nature comm*
- [40] Bundesrat (2022): *Die Umsetzung der Agenda 2030 für nachhaltige Entwicklung – Länderbericht der Schweiz*. p. 53
- [41] Müller, R. (1992): Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. *Hydrobiologia*. 243/244: p. 261–268
- [42] BAFU (2023): *Fischbesatz in der Schweiz: Synthese der Erfolgskontrollen*. Bundesamt für Umwelt, Bern. *Umwelt-Wissen* Nr. 2328. p. 36
- [43] Bunnell, D.B. et al. (2024): How diverse is the toolbox? A review of management actions to conserve or restore coregonines. *Int. J. Lim.* 60: p. 5
- [44] Honsey, A.E. et al. (2024): Impacts of artificial rearing on cisco *Coregonus artedii* morphology, including pugheadedness. *Canadian Journal of Zoology*. 102(7): p. 586–599
- [45] Anneville, O. et al. (2015): Impact of Fishing and Stocking Practices on Coregonid Diversity. *Food and Nutrition Sciences*. 6: p. 1045–1055
- [46] Guttry, C. et al. (2022): Persistent high hatchery recruitment despite advanced reoligotrophication and significant natural spawning in a whitefish
- [47] Vonlanthen, P.; Polli, T. (2022): *Fischereibiologische Untersuchungen Hallwilersee – Felchenmonitoring bis 2021*, Auftraggeber: Kt. Aargau, Depart. Bau, Verkehr und Umwelt, Abteilung Landschaft und Gewässer und Abteilung Gewässer und Wald, Sektion Jagd und Fischerei; Aquabios GmbH
- [48] BAFU (2022): *Gewässer in der Schweiz – Zustand und Massnahmen*. Bundesamt für Umwelt, Bern. *Umwelt-Zustand* Nr. 2207. p. 90
- [49] Knapp, D.; Posch, T. (2022): Veränderung der Stickstoff- zu Phosphor-Verhältnisse in Seen – Mögliche Konsequenzen für die Struktur von Nahrungsnetzen in Schweizer Seen, in Projekt im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt BAFU, Bern. *Limnologische Station, Institut für Pflanzen- und Mikrobiologie, Unive rsität Zürich: Kilchberg*
- [50] Müller, R.; Bernet, D. (2011): *Die Entwicklung des Brienzersees seit 1999: Zustandsanalyse 2010*. *Limnos*, Fischereinspektorat Kanton Bern: Horw
- [51] Kirchhofer, A.; Breitenstein, M.; Vonlanthen, P. (2021): *Monitoring der Felchenfänge der Berufsfischer von Brienzersee, Thunersee und Bielersee 1984-2018*, in Auftraggeber: Fischereinspektorat des Kantons Bern. *WFN*. p. 50
- [52] Müller, R. et al. (2007): Bottom-up control of whitefish populations in ultra-oligotrophic Lake Brienz. *Aquatic Sciences*. 69: p. 271–288
- [53] Dunlop, E.S.; Feiner, Z.S.; Höök, T.O. (2018): Potential for fisheries-induced evolution in the Laurentian Great Lakes. *Journal of Great Lakes Research*. 44(4): p. 735–747
- [54] Thomas, G.; Eckmann, R. (2007): The influence of eutrophication and population biomass on common white fish (*Coregonus lavaretus*) growth – the Lake Constance example revisited. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 64: p. 402–410
- [55] Nusslé, S.; Bormand, C.N.; Wedekind, C. (2009): Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate. *Evolutionary Applications*. p. 200–208