

Untersuchungen über Ausbreitung und Artstatus des Neozoons
***Corbicula* sp. (O.F. Müller, 1774) in Mitteleuropa**

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biologie
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
in Frankfurt am Main

von

Frank Reinhardt

aus Frankfurt

Frankfurt am Main 2002

vom Fachbereich Biologie

der Johann Wolfgang Goethe-Universität als Dissertation angenommen

Dekan: Prof. Dr. Streit

Gutachter: Prof. Dr. Streit, Prof. Dr. Oehlmann

Datum der Disputation: 17.05.2002

Inhaltsverzeichnis

1	Allgemeine Einleitung	1
2	Material und Methode allgemein	4
2.1	Untersuchter Organismus	4
	<i>Taxonomie und Systematik</i>	4
	<i>Verbreitung</i>	5
	<i>Biologie und Ökologie</i>	6
2.2	Probenahmen und bearbeitete Individuen	7
	<i>Probenahmen</i>	7
2.3	Genetische Analysen	12
	<i>DNA Isolation</i>	12
	<i>PCR- Bedingungen un Sequenzierung</i>	13
	<i>Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismus (RFLP)</i>	14
	<i>DAF-Fingerprinting</i>	15
	<i>Statistische Auswertung der DAF-Fingerprints</i>	16
2.4	Morphometrie	17
	<i>Aufnahme der Daten</i>	17
	<i>Statistische Methoden</i>	18
3	Rhein: Hybridisierung genetischer Linien	19
3.1	Einleitung	19
3.2	Material und Methode	20
	<i>Phylogenetische und statistische Methoden</i>	20
	<i>Zytonukleäres Ungleichgewicht</i>	22
	<i>Karyogramme</i>	23
3.3	Ergebnisse	24
	<i>Sequenzdaten</i>	24
	<i>DAF-Fingerprinting</i>	26
	<i>Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismus (RFLP)</i>	28
	<i>Zytonukleäres Ungleichgewicht</i>	29
	<i>Karyogramme</i>	30
	<i>Morphometrie</i>	30
	<i>Vergleich der bisherigen Ergebnisse</i>	32
3.4	Diskussion	34

4	Europa: Ausbreitung von <i>Corbicula</i>	40
4.1	Einleitung	40
4.2	Material und Methode	41
	<i>Erfassung des Makrozoobenthos</i>	41
4.3	Ergebnisse	43
	<i>Sequenzdaten</i>	43
	<i>DAF-Fingerprinting</i>	44
	<i>Morphologie</i>	45
	<i>Makrozoobenthos</i>	47
4.4	Diskussion	50
5	Molekularsystematische Zuordnung der genetischen Linien	56
5.1	Einleitung	56
5.2	Material und Methoden	57
	<i>Auswertung der Sequenzdaten</i>	57
	<i>Statistical Power-Analysis</i>	58
5.3	Ergebnisse	59
	<i>Sequenzdaten</i>	59
	<i>Statistical Power-Analysis</i>	62
	<i>DAF-Fingerprinting</i>	62
	<i>Morphometrie</i>	63
5.4	Diskussion	64
6	Gesamtdiskussion	70
7	Zusammenfassung	76
8	Literatur	77
	Danksagungen	93
	Lebenslauf	94
	Anhang	

Abkürzungsverzeichnis

<i>AMOVA</i>	<i>Analysis of Molecular Variance</i>
COI	erste Untereinheit der Cytochromoxidase
D	Wert für das zytonukleäre Ungleichgewicht
DAF	<i>DNA Amplification Fragments</i>
DNA	<i>Desoxyribonucleic Acid</i>
F1	erste F ilialgeneration
I	I ntermediärer Morph
ITS	<i>Internodial Transcribed Spacers</i>
<i>MANCOVA</i>	<i>Multiple Analysis of Variance</i>
<i>ML</i>	<i>Maximum Likelihood</i>
<i>MP</i>	<i>Maximum Parsimony</i>
<i>MST</i>	<i>Minimum Spanning Tree</i>
mtDNA	mitochondriale DNA
N	Anzahl
<i>PAUP</i>	<i>Phylogenetic Analysis Using Parsimony</i>
<i>PCA</i>	<i>Principal Component Analysis</i>
<i>PCR</i>	<i>Polymerase Chain Reaction</i>
R	R under Morph
<i>RAPD</i>	<i>Random Amplified Polymorphic DNA</i>
RFLP	R estriktions F ragment L ängen P olymorphismus
S	(Fahrrad-) S attelförmiger Morph

1 Allgemeine Einleitung

Im Zuge der Globalisierung der Weltwirtschaft und der zunehmenden Biodiversitätsforschung der letzten Dekaden sind nichtheimische Arten immer mehr in das Zentrum wissenschaftlichen und öffentlichen Interesses geraten. Insbesondere seit Beginn der großen Entdeckungen und der Kolonisation von Gebieten in Übersee durch die europäischen Seemächte der beginnenden Neuzeit wurden unter anderem Pflanzen und Tiere aus anderen Regionen der Erde nach Europa importiert (Übersicht z.B. in Kegel 2001). Inzwischen wurden alleine in der Bundesrepublik Deutschland 1322 eingeschleppte oder eingewanderte Tierarten gezählt; die tatsächliche Anzahl wird auf rund 2000 Arten geschätzt (Kinzelbach *et al.* 2001). Da die Auswirkungen dieses „globalen Freiland-experiments“ (Carlton 1996) nicht absehbar sind, wird die Debatte über Bereicherung oder Gefährdung der heimischen Biozönose durch neu eingewanderte Organismen oft sehr emotionell geführt. Die Schöpfung neuer Schlagwörter, wie *pest species*, *alien species*, „Gehölzrassismus“ oder „Macdonaldisierung“ belegen dies deutlich.

Die Einbringung gebietsfremder Arten geschah jedoch teilweise beabsichtigt, wie etwa die des Waschbären, der 1936 in Hessen ausgesetzt wurde (Poglayen-Neuwall 1988). Andere Tiere gelangten aber offenbar unbeabsichtigt nach Europa, wie etwa zu Beginn des 20. Jahrhunderts die chinesische Wollhandkrabbe *Eriocheir sinensis* (Tittizer 1996). Aufgrund der fortschreitenden Zunahme gebietsfremder Organismen wurde 1995 der Begriff des Neozoons als „Tierart, die nach dem Jahr 1492 unter direkter oder indirekter Mitwirkung des Menschen in ein bestimmtes Gebiet gelangte und dort wild lebt“ definiert (Anonymus 1996). Während Waschbär und Wollhandkrabbe noch Aufmerksamkeit erregten, finden sich in aquatischen Systemen, von der Öffentlichkeit meist unbemerkt, eine Vielzahl an gebietsfremden Taxa (Kinzelbach 1995, siehe hierzu auch Kapitel 4.2). Hierzu gehören Organismen aus fast allen Teilen der Welt, wie beispielsweise *Corophium curvispinum* aus dem ponto-kaspischen Raum, *Potamopyrgus antipodarum* aus Neuseeland oder *Corbicula*-Arten aus Asien (Nehring & Leuchs 1999). Wie Carlton & Geller (1993) zeigen konnte, wurden viele aquatische Organismen durch das Ballastwasser von Schiffen transportiert, aber auch eine Freisetzung durch Aquarianer ist vermutet worden (z.B. Geiger & Waitzmann 1996). Nachdem die Problematik eingeschleppter, verfrachteter oder eingewanderter Tiere lange Zeit eher in fernen Gebieten (Neuseeland, ozeanische Inseln, usw.) politisch

und wissenschaftlich diskutiert wurde, war Streit (1991) einer der ersten, der auf die bei erfolgreichen Invasoren zugrunde liegenden Eigenschaften hinwies und zugleich speziell den Forschungsbedarf für Deutschland betonte.

Einmal etabliert, zeigen Neozoen oftmals eine starke Vermehrung, die unter Umständen „dramatische ökologische Effekte“ (Johnson & Carlton 1996) durch eine „Überformung“ der heimische Biozönose haben (Schäfer 1997). Neben der Störung autochthoner Nahrungsnetze (Schäfer 1997) können Neozoen einheimische Arten durch Konkurrenz oder Predation verdrängen (Strayer 1999) oder mit diesen hybridisieren, wobei unter Umständen die heimische Art vollständig durch den Hybrid ersetzt wird (Allendorf *et al.* 2001, Scribner *et al.* 2001). Zudem können auch neue Krankheiten und Parasiten eingeschleppt werden, die die heimische Fauna gefährden (beispielsweise Sures & Streit 2001). Ein besonders dramatisches Beispiel ist das Aussterben der gesamten Vogelpopulation Guams durch Predation (braune Nachtbaumnatter, *Boiga irregularis*, Savidge 1987).

Das Auftreten einer gebietsfremden Art in einem neuen Lebensraum stellt für Taxonomen zunächst ein Problem dar, weil die Herkunft des Neozoons und damit dessen Zuordnung vielfach unklar sind (Carlton 1996). Zudem finden sich oft mehr als eine Art einer Gattung, wie beispielsweise *Corophium curvispinum* und *Corophium sextonae* an der Nordseeküste (Nehring & Leuchs 1999), *Dikerogammarus haemobaphes* und *Dikerogammarus villosus* in mitteleuropäischen Flüssen (Tittizer 1997) oder *Dreissena polymorpha* und *Dreissena bugensis* in den nordamerikanischen Seen (Claxton *et al.* 1998). Besonders erschwert wird die Zuordnung eines Neozoons, wenn im ursprünglichen Verbreitungsgebiet die taxonomische und systematische Einteilung umstritten oder wenig erforscht ist, wie beispielsweise bei der Gattung *Corbicula*.

Die Körbchenmuschel *Corbicula* (O.F. Müller 1774) wurde in verschiedenen Regionen der Erde von vielen Autoren studiert. Hierzu gehörten sowohl conchologische Untersuchungen der Schalenmorphologie (Prashad 1924, 1928, 1929, Britton & Morton 1986, Araujo *et al.* 1993, Bogatov & Starobogatov 1994, u.v.a.), genetische Analysen (Hillis & Patton 1982, McLeod 1986, Okamoto & Arimoto 1986, Renard *et al.* 2000, Siripattrawan *et al.* 2000) sowie Untersuchungen zur Biologie und Ökologie (Kraemer *et al.* 1986, Bäche 1996, Komaru *et al.* 1997, Baba *et al.* 1999, Byrne *et al.* 2000, u.v.a.). Ein Großteil dieser

Studien beschränkte sich auf wenige geographische Regionen und die taxonomische Zuordnung innerhalb der Gattung war unterschiedlich. Dadurch wurde ein direkter Vergleich dieser Ergebnisse erheblich erschwert. Zusätzlich konnten Britton & Morton (1986) zeigen, dass ein einziger Lösungsansatz (conchologische oder ökologische Untersuchungen) nicht ausreichte, um die taxonomische Einteilung abschließend klären zu können.

Um die Zuordnung der im Rhein auftretenden *Corbicula* zu einem oder mehreren Taxa zu klären, wurden in der vorliegenden Untersuchung morphologische und genetische Analysen durchgeführt. Hierbei wurden sowohl „klassische“ morphometrische Methoden als auch eine größenunabhängige Analyse der Schalenform (Fourier-Analyse, siehe Kapitel 2.4) benutzt. Zur Identifikation von genetischen Linien bei Mollusken haben sich mitochondriale genetische Marker bewährt (z.B. Baldwin *et al.* 1996, Stepien *et al.* 1999). Zusätzlich wurden nukleäre Marker benutzt (DAF-Fingerprinting, Caetano-Anollés 1991, PCR-RFLP des ITS1-Fragments, Lansman *et al.* 1981, siehe Kapitel 2.3), da diese nicht maternal vererbt werden und sich somit zur Identifikation von Hybridisierung oder Introgression eignen. Die im Rhein ermittelten Befunde sollten dann mit Populationen aus anderen Regionen verglichen werden.

Der erste Teil der Untersuchungen (Kapitel 3) beschäftigt sich mit zwei nah aneinander liegenden Populationen der Körbchenmuschel im Rhein und soll die Zusammenhänge innerhalb und zwischen diesen Populationen darstellen. Im einzelnen soll geklärt werden, ob im Rhein unterschiedliche genetische Linien der Gattung identifiziert werden können. Wenn sich unterschiedliche Linien finden, gibt es Hinweise für Hybridisierung oder Introgression? Finden sich im Rhein unterschiedliche Morphen? Sind diese kongruent mit den genetischen Linien? Im zweiten Teil (Kapitel 4) werden diese Zusammenhänge mit anderen europäischen Flusssystemen verglichen. Hierbei sollen folgende Fragen beantwortet werden: Sind die im übrigen Europa beschriebenen Taxa mit denen im Rhein morphologisch und/oder genetisch identisch? Wie erfolgte die Verbreitung innerhalb Europas? Welche Rolle spielten hierbei anthropogene Einflüsse, insbesondere Stauwehre? Im letzten Teil schließlich (Kapitel 5) sollen Herkunft und molekularsystematische Zuordnung der europäischen Populationen ermittelt werden.

2 Material und Methode allgemein

2.1 Untersuchter Organismus

Taxonomie und Systematik

Die Gattung *Corbicula* wurde erstmals von Müller (1774) mit drei Arten beschrieben: *Tellina fluminalis* („in fluvio Asiae Euphrat“), *T. fluminea* („in arena fluviali Chinae“) und *T. fluviatilis* („in flumine emporium Canton, Chinae, praeterlabente“). Die taxonomische Einordnung wird leicht unterschiedlich dargestellt (Moore & Teichert 1969 in: Park & O’Foighil 2000, Gruner 1982, Cunningham Vaught 1989, beide in: Meister 1997):

	Gruner (1982)	Moore & Teichert (1969)
	Cunningham Vaught (1989)	
Stamm	Mollusca	
Klasse	Bivalvia	
Unterklasse		Heterodonta
Ordnung	Eulamellibranchiata	Veneroidea
Unterordnung	Heterodonta	
Überfamilie	Corbiculoidea	
Familie	Corbiculidae	
Gattung	<i>Corbicula</i>	

Innerhalb der Gattung wurde eine grosse Anzahl an Arten beschrieben. In einer ersten Revision reduzierte Prashad (Prashad 1924, Prashad 1928 a, Prashad 1928 b, Prashad 1929, Prashad 1930) über 200 nominelle Arten in Asien auf 69. In ökologischen sowie conchologischen Untersuchungen beschrieben Morton (1986) und Britton & Morton (1986) nur noch zwei Arten mit einer hohen geographischen Variabilität der Schalenmorphologie, *C. fluminea* und *C. fluminalis*. Diese Ansicht wurde jedoch von etlichen Autoren nicht geteilt (vergleiche Clench 1970, Fuller & Powell 1978, Byrne *et al.* 2000). Bis heute gibt es keine einheitliche Meinung, wie viele Arten dieser Gattung angehören.

Verbreitung

Die natürliche Verbreitung der Gattung *Corbicula* reicht von Australien über Südostasien, dem asiatischen Teil von Russlands, Indiens, des Nahen Ostens bis nach Afrika. Im Pleistozän waren auch weite Teile Mitteleuropas besiedelt (Thienemann 1950, Krolopp 1987, in: Kinzelbach 1991). Diese Populationen verschwanden aber im Verlauf des letzten Glazials bis auf ein Reliktvorkommen im Kaukasus (Illies 1978).

In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts begann eine weltweite Ausbreitung der Gattung. In den USA wurde die „Asian clam“ bereits 1924 in British Columbia nachgewiesen (Counts 1981). Weitere Funde im Westen der USA folgten 1938 im Columbia River (Burch 1944), 1945 trat die Muschel in Kalifornien auf (Hanna 1966). Die Ausbreitung in die Vereinigten Staaten zeigte sich zeitgleich zu einer Auswanderungswelle aus China aufgrund politischen Unruhen (Counts 1981). Da in Südostasien *Corbicula* gegessen wurde und als Leberheilmittel galt, wurde die Muschel vermutlich von den chinesischen Einwanderern in die USA eingeführt. In den 1950er Jahren folgte eine rasche Ausbreitung nach Osten: 1956 Arizona (Dundee & Dundee 1958), 1957 Kentucky (Sinclair & Isom 1961), 1959 Idaho und Oregon (Ingram 1959), 1959 Tennessee (Sinclair & Isom 1961). Etwa 1975 wurde die Ostküste erreicht (Maryland, Stotts *et al.* 1977). Schon zu dieser Zeit galt *Corbicula* aufgrund der massenhaften Vermehrung in den USA als *serious pest species* (Sinclair & Isom 1963). Um 1970 wurde *Corbicula* in Argentinien beschrieben (Estuar des Rio del la Plata, Ituarte 1981).

Erste Funde von *Corbicula* in Europa wurden in Frankreich (Dordogne: Mouthon 1981, Canal du Midi, sowie Tarn und Garonne: Girardi 1990) und Portugal (Ästuar des Tajo: Mouthon 1981, Duerdo: Nagel 1989) dokumentiert. 1989 wurden Populationen von *C. fluminea* in Spanien (Miñho) entdeckt (Araujo *et al.* 1993). In Deutschland trat *C. fluminalis* erstmals 1983 in der damals versalzten Weser auf (Kinzelbach 1991). Da diese Erstbeschreibungen sich in etwa mit dem Erreichen der Körbchenmuschel an der Ostküste der USA deckten, vermutete man, dass die Verbreitung in Europa und Südamerika von dieser Region ausging (Kinzelbach 1991, Counts 1981). Im Gewässersystem Rhein trat die Körbchenmuschel erstmals 1988 in den Niederlanden auf (bij de Vaate & Greijdenus-Klaas 1990). Da es sich hierbei um eine sich reproduzierende Population handelte, wurde auf eine Erstbesiedelung spätestens zwischen 1985 und 1986 geschlossen. Das Auftreten

einzelner Individuen könnte aber durchaus auch früher einzuordnen sein, da eine Verwechslung mit der Gattung *Sphaerium* möglich war (pers. Mitteilung Dr. Tittizer). Nach der Erstbeschreibung folgte eine schnelle Ausbreitung: So konnte *Corbicula* bereits 1991 den Rhein bis Karlsruhe besiedeln. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit betrug 85 bis 110 km pro Jahr im nicht staugeregelten Bereich des Rheins (bij de Vaate 1991). 1994 wurde eine Besiedelung bis Basel nachgewiesen (Schöll *et al.* 1995). 1991 wurde der Main besiedelt, (Kinzelbach 1991) und um 1995 die Mosel (Bachmann & Usseglio-Polatera 1999). Über den 1992 eröffneten Rhein-Main-Donau-Kanal wanderte *Corbicula* 1997 in die deutsche Donau ein (Tittizer *et al.* 1994, Tittizer 1997) und erreichte 1999 Rumänien (bei Vadu Oii: Bij de Vaate & Hulea 2000).

Vermutlich war *Corbicula* mit dem Ballastwasser von Frachtschiffen aus Asien oder Nordamerika nach Europa gelangt, wie dies für viele invasive Arten der letzten Dekaden postuliert wurde (Ricciardi & MacIsaac 2000, Carlton & Geller 1993), z.B. die Vorderkiemenschnecke *Potamopyrgus antipodarum* oder die Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis*). Unklar ist jedoch, welche Taxa hierbei beteiligt waren. Während bij de Vaate (1991) und Araujo (1993) von Ökomorphen von *C. fluminea* berichteten, differenzierte Kinzelbach (1991) drei Arten: *C. fluminea*, *C. fluviatilis* und *C. fluminalis*. In einer ersten morphologischen Untersuchung von (Zajonz 1995) wurden schließlich zwei Arten postuliert: *C. fluminea* und *C. fluminalis*. Renard *et al.* (2000) beschrieb in französischen Flüssen ebenfalls diese Arten und ein drittes, morphologisch kryptisches Taxon, das nur mit genetischen Methoden entdeckt werden konnte.

Aufgrund der unterschiedlichen, taxonomischen Beschreibungen werden im folgenden Ergebnisse anderer Autoren mit dem dort benutzten Artnamen oder als *Form* bezeichnet. Aus den Ergebnisse eigener morphologischer Untersuchungen resultierende Typen sind hingegen als *Morph* benannt.

Biologie und Ökologie

Untersuchungen zur Biologie und Ökologie der Gattung konzentrierten sich bisher auf *C. fluminea* und *C. fluminalis* (Morton 1986, Morton 1987, Meister 1997, Tan Tiu & Preznant 1992, Rajagopal *et al.* 2000 und viele andere). Nach diesen Autoren ist *C. fluminalis* eine für Ästuare typische, salztolerante Art. Sie kann bis zu 10 Jahren alt werden und erreicht

im Rhein nach dem zweiten Lebensjahr eine durchschnittliche Länge von 7 mm (Maximum 54 mm). Die mittlere Biomasse im Rhein betrug 1996 280 g/m² (Maximum 7100 g/m², Meister 1997). Nach Rajagopal *et al.* (2000) ist diese Muschel überwiegend getrenntgeschlechtlich. Das Auftreten von Spermien und Eizellen erfolgt ab dem 2. Lebensjahr. Die Reproduktion erfolgt in zwei Perioden der Vermehrung zwischen Mai und Oktober sowie Dezember bis Februar. Bis zu tausend Embryonen werden nach der Befruchtung in den Kiemen inkubiert. Nach der Freisetzung der bereits beschalteten Jungmuscheln wachsen diese durchschnittlich 0.95 mm pro Jahr (Rhein, Meister 1997).

C. fluminea zeigt eine geringe Salztoleranz und wird nur 4-5 Jahre alt. Die durchschnittliche Länge im zweiten Lebensjahr ist 17-20 mm (Maximum 35 mm) und die mittlere Biomasse im Rhein betrug 1996 1020 g/m² (Maximum 16800 g/m², Meister 1997) bei einem durchschnittlichen Wachstum von 2.35 mm pro Jahr. Nach Morton (1987) zeigt *C. fluminea* unterschiedliche Fortpflanzungsstrategien. So kann der Anteil an Hermaphroditen bei verschiedenen Ökomorphen bis 92.6 % betragen, während in anderen Populationen 38.6 % Hermaphroditen und 61.4 % Weibchen beschrieben wurden. Andere Autoren beschreiben *Corbicula* als oviparen Hermaphroditen, der auch Parthenogenese zeigt (Park *et al.* 2000). Nach dem ersten Auftreten von Spermien und Eizellen bereits im ersten Lebensjahr erfolgt die Reproduktion im Rhein in zwei Perioden von April bis Juni und August bis September (Meister 1997). Hierbei werden bis zu 3000 Embryonen in den Kiemen inkubiert. Kraemer *et al.* (1986) und Kraemer & Galloway (1986) konnten zeigen, dass sexuelle Vermehrung bei *C. fluminea* vorherrscht und sowohl Veliger- als auch Pediveligerlarven auftreten, die keine pelagische Phase aufweisen.

2.2 Probenahme und bearbeitete Individuen

Probenahmen

Die Probenahmen von *Corbicula* im Rhein erfolgten mit Hilfe eines Baggerschiffes des Wasser- und Schifffahrtsamtes Bingen am Eingang des Altarmes Ginsheim (Rhein km 493, Population A) in einem stark überströmten Kiesbett in Ufernähe sowie im Altarm selbst, etwa einen Kilometer flussaufwärts, in schlammigen Substrat mit geringer Strömung (Höhe Rhein km 492, Population B). Zusätzlich wurde von Herrn Dr. Tittizer (Bundesanstalt für Gewässerkunde) und von Frau Dr. Meister Individuen aus St. Goar (Rhein km 560) und Wiesbaden (Rhein km 506) zur Verfügung gestellt. Vom Wasser- und

Schifffahrtsamt Unterweser wurden ebenfalls Tiere gesammelt (am Bremer Weserwehr, km 360).

Die Probenahmen in der Mosel erfolgten durch Handaufsammlung, Beprobung von Fischtreppe mit einem Pfahlkratzer sowie unter Zuhilfenahme eines Drahtkorbes, der über das Flussbett gezogen wurde. Die Probestellen befanden sich bei Koblenz (km 2), bei Lehmen (km 21), bei Müden (km 37), bei Detzem (km 166) und bei Wintrich (km 141). Mit Hilfe des Drahtkorbes wurden ebenfalls die französischen Flüsse beprobt (Rhône bei Lyon, Saône bei Maçon sowie Seine bei Fontainebleau). Hinzu kamen drei Tiere aus Spanien (Miño-Fluss).

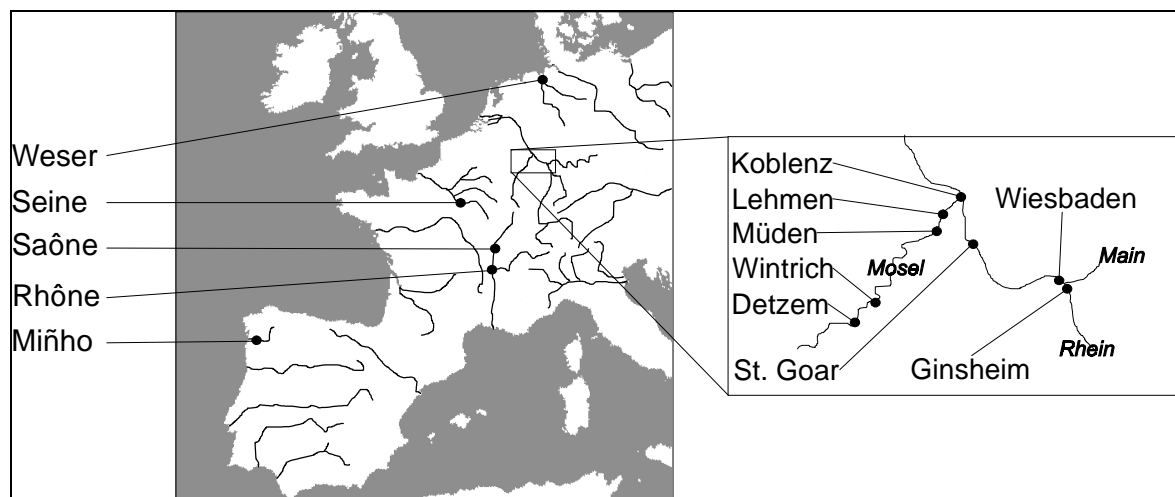


Abbildung 1: Lage der Probestellen in Europa. Die Populationen A und B im Rhein sind aufgrund des Maßstabes nicht getrennt dargestellt.

Um die Herkunft der in Europa auftretenden Populationen zu identifizieren, wurden zum Vergleich Proben aus dem nahen Osten (Israel, See Genezareth), Fernost (Hong Kong), aus den USA (Maryland, Virginia, Illinois, Kalifornien und Tennessee) sowie aus Japan untersucht. Zusätzlich wurden Schalen aus der Sammlung des Museum Senckenberg aus dem Nahen und Fernen Osten bearbeitet.

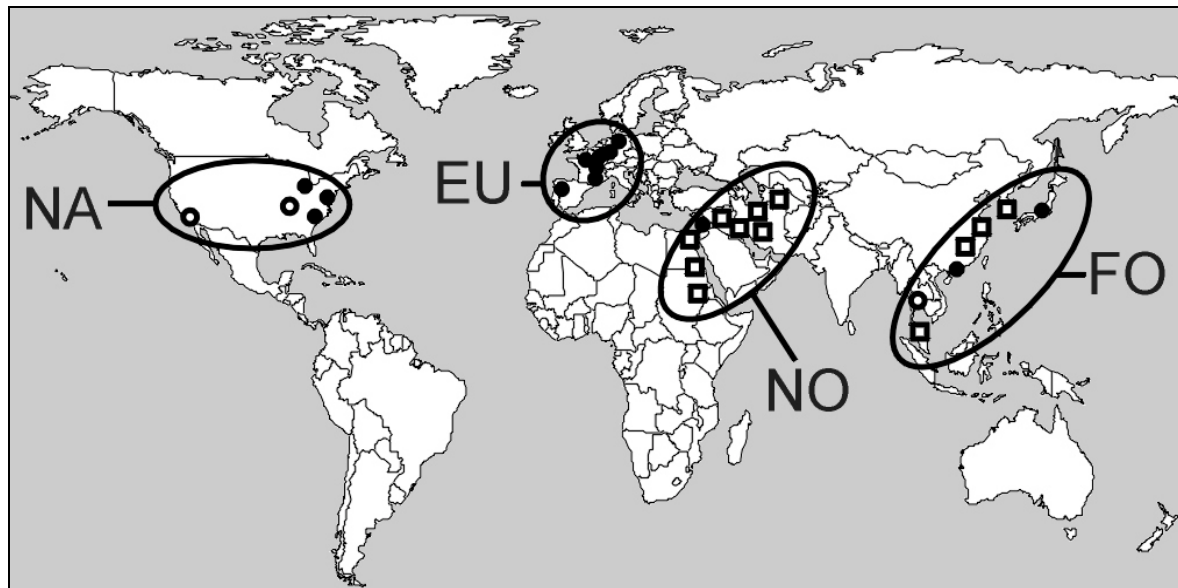


Abbildung 2: Lage der Probestellen in Nordamerika (NA), Fernost (FO) und Nahost (NO). Die Punkte stellen Populationen dar, von denen sowohl Schalen als auch Gewebe zur genetischen Analyse verfügbar war. Von den Probestellen, die durch Kreise gekennzeichnet sind, lagen nur Schalen vor. Individuen, die aus der Sammlung des Senckenberginstitutes bereitgestellt wurden, sind mit Quadraten verdeutlicht.

Alle Individuen wurden morphologisch untersucht. Die genetische Charakterisierung wurde mit den Sequenzen der mitochondrialen Fragmenten 16S und COI sowie mittels DAF-Fingerprints (Caetano-Anollés *et al.* 1991, siehe unten) und Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismus (RFLP) durchgeführt. Zusätzlich wurden alle Sequenzen von 16S und COI, die in der Genbank verfügbar waren, in die Analyse mit einbezogen. Hierzu gehörten neben Sequenzen von *Corbicula fluminea* und *C. fluminalis* aus den USA, Thailand, Korea (Siripattrawan *et al.* 2000) und Frankreich (Renard *et al.* 2000, AF 269090 - 269098) auch Sequenzen von *C. africana*, *C. australis*, *C. sandai*, *C. japonica* und *C. leana* (Siripattrawan *et al.* 2000, AF 19268 - 19281).

Tabelle 1: Übersicht über die bearbeiteten Individuen. Die Anzahl morphologisch bearbeiteter Individuen ist mit „N Morph.“ abgekürzt, die Anzahl sequenzierter COI- bzw. 16S-Fragmente mit „N COI/16S seq.“

Ort	Region	Bezeichnung	Position	N Morph.	NCOI seq.	N COI (RFLP)	N16S seq.	N DAF	Kapitel
Rhein km 492	Ginsheim (Mainz)	B	49,967°N 8,350°O	105	9	21	6	29	3
Rhein km 493	Ginsheim (Mainz)	A	49,955°N 8,352°O	109	12	21	7	27	3
Rhein km 506	Wiesbaden	C	50,040°N 8,230°O		2		4	4	4
Rhein km 560	St. Goar	D	50,157°N 7,691°O		2		4	13	4
Mosel km 166	Detzem	DE	49,804°N 6,854°O	17	2		4	14	4
Mosel km 2	Koblenz	KO	50,374°N 7,583°O	7	1			7	4
Mosel km 21	Lehmen	LE	50,320°N 7,469°O	8	2			8	4
Mosel km 141	Wintrich	WI	49,859°N 6,932°O	12	3		3	9	4
Mosel km 37	Müden	MU	50,151°N 7,213°O	17				12	4
Weser km 360	Bremen	W	53,047°N 8,879°O	17	3		3		4
Saône	Maçon	SAO	46,315°N 4,823°O	34	4				4
Seine	Fontainebleau	SEI	48,413°N 2,705°O	4	4				4
Rhône	Lyon	RHO	45,739°N 4,834°O	19	2				4
Virginia	Shennandoah River Basin	VIR	39,138°N 77,888°W	6	3		3	6	5
Maryland	Potomac River Basin	MAR	39,399°N 76,887°W	6			3	6	5
Illinois	Chicago	ILL	41,904°N 87,641°W	20			3		5
Californien	Santa Clara-Fluss	CAL	34,430°N 118,347°W	11					5
Tennessee	Chikamanga See	TEN	36,630°N 88,032°W	6					5
Israel	See Genezareth	IL	32,812°N 35,604°O	14	5		6	12	5
Hong Kong		HK	22,253°N 113,917°O	9	3		6	3	5
Spanien	Minho-Fluss	ESP	42,080°N 8,467°O	6			2		5
Japan	See bei Tokio	JPN	35,777°N 139,418°O	13	4				5

Tabelle 2: Übersicht über die morphometrisch bearbeiteten Individuen der Sammlung Senckenberg.

Ort	Position	Region	Anzahl	Sammelungsnummer
Naaman Fluss, Akko	32,931°N 35,086°O	Israel (Naher Osten)	1	182128
Kouch Fluss, Aleppo	36,218°N 37,157°O	Syrien (Naher Osten)	2	4158c
Nil Kanal Mahmudieh, Alexandria	31,053°N 29,900°O	Ägypten (Naher Osten)	2	83078
Ruinen von Kisch, Bagdad	33,336°N 44,418°O	Irak (Naher Osten)	3	
Weisser Nil bei Aradeba, Bahr-el Abiad	9,752°N 31,900°O	Sudan (Naher Osten)	3	
Salzsee bei Kuntschi-Kull, Buchar	39,770°N 64,421°O	Usbekistan (Naher Osten)	2	
Euphrat	33,403°N 43,497°O	Irak (Naher Osten)	4	
See Genezareth	32,812°N 35,604°O	Israel (Naher Osten)	2	
Zandal Fluss, Isfahan	32,712°N 51,658°O	Iran (Naher Osten)	2	214548
bei Jaffa	32,061°N 34,760°O	Israel (Naher Osten)	3	83075c
Kaspische See	37,137°N 50,272°O	Iran (Naher Osten)	1	
Nil bei Kairo	30,063°N 31,246°O	Ägypten (Naher Osten)	2	214557
Nil zwischen Elephantine und Schella	25,612°N 32,555°O	Ägypten (Naher Osten)	3	82075
Samarkand, Turkestan	38,583°N 68,046°O	Usbekistan (Naher Osten)	2	219397
Süßwasserkanal bei Suez	30,895°N 32,264°O	Ägypten (Naher Osten)	1	83085/1703
See Tiberias	32,812°N 35,604°O	Syrien (Naher Osten)	3	6022b 168195
See Tai-ho bei Shanghai	31,113°N 120,955°O	China (Ferner Osten)	3	
Foochow, Fujian Provinz	26,071°N 119,294°O	China (Ferner Osten)	3	83098
?	?	China (Ferner Osten)	2	219452
Jentschoufou (Zhu - Fluss)	23,108°N 113,248°O	China (Ferner Osten)	3	214559
Foochon, Fujian Provinz	25,985°N 119,449°O	China (Ferner Osten)	2	
Mun Fluss, Ratchathani Provinz	15,153°N 104,586°O	Thailand (Ferner Osten)	4	
Maenam Chao Praya, Chainat	14,742°N 100,420°O	Thailand (Ferner Osten)	3	281518
Ban Khao	15,004°N 100,515°O	Thailand (Ferner Osten)	4	
Maenam Ping Gampang Phat	17,456°N 98,846°O	Thailand (Ferner Osten)	5	197389

Tabelle 3: Sequenzen der Genbank.

	Art/Form	Herkunft	N COI	N 16S	Accession Nr. Autoren
North Carolina	US FormA	Nordamerika	1		AF 196281 Siripatrawan <i>et al.</i> 2000
Utah New Mexico	US FormB	Nordamerika	2		AF 196279; AF 196278 Siripatrawan <i>et al.</i> 2000 AF 196275; AF152022
	<i>C. africana</i>	Afrika	1	1	Siripatrawan <i>et al.</i> 2000; Cooley & O'Foighil AF 196274; AF 152023
	<i>C. australis</i>	Australien	1	1	Siripatrawan <i>et al.</i> 2000 ; Cooley & O'Foighil AF 196273 ; AF 196272
	<i>C. sandai</i>	Japan	2		Siripatrawan <i>et al.</i> 2000 AF 196271
	<i>C. japonica</i>	Japan	1		Siripatrawan <i>et al.</i> 2000 AF 196270
Thailand		Thailand	1		Siripatrawan <i>et al.</i> 2000 AF 196269
Korea		Korea	1		Siripatrawan <i>et al.</i> 2000 AF 196268
	<i>C. leana</i>	Japan	1		Siripatrawan <i>et al.</i> 200 AF 269095
	<i>C. sp.</i>	Frankreich	1		Siripatrawan <i>et al.</i> 2000 AF 269098
	<i>C. fluminalis</i>	Frankreich	1		Renard <i>et al.</i> 2000 AF 269097
	<i>C. fluminalis</i>	Frankreich	1		Renard <i>et al.</i> 2000 AF 269096
	<i>C. fluminalis</i>	Frankreich	1		Renard <i>et al.</i> 2000 AF 269090
	<i>C. fluminea</i>	Frankreich	1		Renard <i>et al.</i> 2000 AF 269091
	<i>C. fluminea</i>	Frankreich	1		Renard <i>et al.</i> 2000 AF 269092
	<i>C. fluminea</i>	Frankreich	1		Renard <i>et al.</i> 2000 AF 269093
Argentinien	<i>Neocorbicula limosa</i>	Südamerika	1	1	AF 196277; AF152025 Siripatrawan <i>et al.</i> 2000; Cooley & O'Foighil

2.3 Genetische Analysen

DNA Isolation

Gewebe von Fuß und Mantel wurden mit einem veränderten Protokoll nach Bahl & Pfenninger (1996) je nach Größe des Tiers in 1.5 bis 3 ml einer 3%-igen Megaperls[®] Lösung (Gewichtsvolumen) mechanisch zerkleinert und über Nacht bei 37°C inkubiert. Nach einer Extraktion mit Phenol/Chloroform/Isoamylalkohol (25 : 24 : 1) nach Sambrook *et al.* (1989) und einer einstündigen Inkubation mit RNase A (Endkonzentra-

tion 0.5 mg/ μ L) wurde die DNA durch Zugabe von einem Volumen 98 %-igem Ethanol und einem zehntel Volumen 3 M Natriumacetats bei -20° C über Nacht präzipitiert. Nach einer 30-minütigen Zentrifugation bei 14000 g wurde das enthaltene DNA-Pellet zweimal mit 70 %-igem Ethanol gewaschen, im Vakuum getrocknet und in zweifach destillierten und autoklavierten Wasser resuspendiert. Nach einer Mengenabschätzung auf einem 1.4 %-igen Agarosegel mit Hilfe des Mengenstandards λ -Hind III (MBI Fermentas[®]) wurden Verdünnungen mit DNA-Konzentrationen von 1 und 5 ng/ μ L hergestellt.

PCR- Bedingungen und Sequenzierung

Die Amplifikation von DNA-Fragmenten durch die Polymerase-Kettenreaktion (*Polymerase Chain Reaction*, PCR, Saiki *et al.* 1988) wurde in 25 μ L-Ansätzen mit 10 ng DNA durchgeführt. Ein Reaktionsansatz enthielt 4 bis 10 pmol beider Primer, 25 μ mol dNTP, 5 mmol MgCl₂, 2.5 μ l Buffer, 0.5 u Gibco Taq (Lifetech[®]) sowie 1.25 μ L DMSO (5 %). Das PCR-Programm beinhaltete 2 min 30 Denaturierung bei 90° C, 10 Zyklen je 92° C 50 s, 44° C 1 min, 72° C 1 min (ramp 1° C/3 s), 36 Zyklen je 92° C 50 s, 48° C 1 min, 72° C 1 min (ramp 1° C/3 s) und einer abschließender Hybridisierung von 72° C für 3 min. Es wurden zwei mitochondriale Fragmente ausgewählt, die für Mollusken, insbesondere Veneroidea (siehe oben), bereits beschrieben wurden: 16S rDNA (Stepien *et al.* 1999) und die erste Untereinheit der Cytochromoxidase, COI (Baldwin *et al.* 1996). Beide Fragmente wurden mit universellen Primern amplifiziert:

16S forward 3'-CGG CCG CCT GTT TAT CAA AAA CAT-5'

16S reverse 3'-GGA GCT CCG GTT TGA ACT CAG ATC-5'

COI forward 3'-GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG-5'

COI reverse 3'-TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA-5'

Zusätzlich wurde ein Fragment aus dem Zellkern, der *internodial transcribed spacer* ITS1, mit den Primern von Hillis *et al.* (1993) und Moorsel *et al.* (2000) amplifiziert. Dieses Fragment wurden ebenfalls schon bei Untersuchungen an anderen Mollusken eingesetzt (beispielsweise Schilthuizen 1995). Hier wurde im Vergleich zur Amplifikation der 16S und COI ein vereinfachtes PCR-Programm benutzt: 2 min 30 s Denaturierung bei 90° C, 40 Zyklen je 92° C 50 s, 48° C 1 min, 72° C 1 min (ramp 1° C/3 s).

ITS1 forward 3'-TAA CAA GGT TTC CGT AGG TGA A-5'

ITS1 reverse 3'-GCT GCG TTC TTC ATC GAT GC-5'

Nach erfolgter Amplifikation wurden die Produkte über Säulen gereinigt (*Wizard™ PCR Purification Kit*, Promega), um verbleibende Primer und Verunreinigungen zu entfernen und danach beide Leserichtungen direkt sequenziert. Dies erfolgte durch die Kettenabbruchmethode nach Sanger *et al.* (1977), wobei farbmarkierte Nukleotide der Reaktion zugegeben werden, denen die 3'-Hydroxyl-Gruppe fehlen. Dadurch erfolgte der Kettenabbruch, der bei geeigneten Reaktionsbedingungen an allen Positionen mit gleicher Wahrscheinlichkeit auftrat. Die resultierenden Fragmente wurden auf einem Acrylamidgel eines Sequenziergerätes (ABI Prism 377™, Perkin Elmer) aufgetrennt und die markierten Nukleotide mit einem Laser detektiert. Die Sequenzierung erfolgte mit 30 - 50 ng PCR-Produkt, 4 pmol Primer und 4 µL Perkin Elmer Taq DyeDeoxy™ Terminator Cycle Sequencing Kit nach Herstellerangaben. Die erhaltenen Sequenzen wurden mit dem Programm Clustal X (Thompson *et al.* 1994) aliniert und editiert.

Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismus (RFLP)

Weitere, nicht sequenzierte COI-Fragmente wurden anhand der ermittelten Sequenzdaten mit den Restriktionsenzymen *Hpa I* und *Sac I* auf die An- oder Abwesenheit von Schnittstellen untersucht (Lansman *et al.* 1981). Die ITS1-Fragmente wurden mit *BstE II* geschnitten. Die Reaktionsansätze setzten sich wie folgt zusammen: 0.54 µL Wasser, 0.96 µL Buffer, 0.1 µL Enzym (für die Restriktionsenzyme *Sac I* und *BstE II*, je 8 u/µL) und 0.56 µL Wasser, 0.96 µL Buffer, 0.08 µL *Hpa I* (10 u/µL, entspricht für alle Enzyme 0.8 u pro Reaktion). Jeweils 8 µL PCR Produkt wurden eingesetzt und zwei Stunden bei 37° C inkubiert. Nach Ende des Verdauens wurden die Produkte auf einem 1.4 %-igem Agarosegel aufgetragen und bei 100 V 2 bis 2.5 Stunden aufgetrennt. Sowohl ungeschnittene Fragmente als auch Fragmente bekannter Sequenz (im Falle von COI) dienten als Kontrolle. Die verwendeten Restriktionsenzyme wiesen folgende Schnittstellen auf:

Sac I 3'-GAGCT/C-5'

Hpa I 3'-GTT/AAC-5'

BstE II 3'-GG/TNACC-5'

DAF-Fingerprinting

DNA Amplification Fragments (DAF, Caetano-Anollés *et al.* 1991) ist eine dem RAPD-Fingerprinting (**R**andom **A**mplified **P**olymorphic **D**N A (Welsh & McClelland 1990, Williams *et al.* 1990) ähnliche Technik, die Primer mit einer Länge von 8 bis 10 Basenpaaren nutzt, die mehrfach zufällig im Genom hybridisieren können und nach einer Amplifikation ein typisches Bandenmuster (Fingerprint) ergeben. Im Gegensatz zum RAPD-Fingerprinting werden allerdings Primer benutzt, die keine Dimere bilden können. Dadurch ist es möglich, eine sehr hohe Primerkonzentration zu benutzen, um die Reproduzierbarkeit der Reaktion zu erhöhen. Ein 12.5 µL Ansatz bestand aus 1 und 5 ng Templat, zwischen 16.6 und 22.8 pmol Primer, 25 µmol dNTPs, 2.5 mmol MgCl₂, 1.25 µL Buffer und 0.5 u Taq (Quiagen). Das PCR-Programm bestand aus 2 min 30 s Denaturierung bei 95° C und 40 Zyklen mit 92° C 20 s, 40° C 30 s, 72° C 30 s (ramp: 1° C/3 s). Sieben Primer der Firma Roth© wurden benutzt:

270 03: 5'-GTG TAG GGC G-3'
460 03: 5'-CTG CGA TAC C-3'
460 08: 5'-CGA TGA GCC C-3'
470 03: 5'-CTG TCG GCT C-3'
470 07: 5'-CTA TCG CCG C3'
470 10: 5'-CGC AGA CCT C-3'
C19: 5'-GTT GCC AGC C-3'.

Die PCR-Produkte wurden auf einem 1.4- %igem Agarosegel aufgetragen und bei 100 V 1.5 bis 2 Stunden aufgetrennt. Ein Gellauf beinhaltete nach (Schierwater & Ender 1993) immer zwei Ansätze derselben Probe mit unterschiedlichen Konzentrationen (1 und 5 ng) sowie eine Negativkontrolle (Reaktionsansatz ohne DNA) und mindestens eine Positivkontrolle (ein vorhergehender Reaktionsansatz). Als Längenstandard wurde der 100 bp Ladder *plus* von Gibco-Brl benutzt, der eine Längenabschätzung der Fragmente bis 3000 Basenpaaren ermöglichte. Das resultierende Bandenmuster wurde mit Hilfe des Programmes RFLP-Scan Plus, Version 3.1 (Scanalytics, Csp Inc.) und gleichzeitig mit einem optischen Vergleich in eine 0/1-Matrix überführt, wobei 0 für die Abwesenheit und 1 für die Anwesenheit einer Bande steht. Hierfür wurden nur gut sichtbare Banden benutzt, die in beiden Ansätzen (1 und 5 ng Templat) einer Probe auftraten.

Statistische Auswertung der DAF-Fingerprints

Eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) ist frei von Annahmen über die Entstehung von Datensätzen und kann so auch auf DAF- und RAPD-Daten angewendet werden (Nesbitt *et al.* 1995). Durch die Zusammenfassung miteinander korrelierter Variablen (hier An- und Abwesenheit von einzelnen Banden in der 0/1-Matrix) zeigen die ersten Hauptkomponenten die wichtigsten Trends im Datensatz (dementsprechend Banden, die in vielen Proben vorkommen). Die individuelle Variabilität (seltene Banden) erscheint erst in nachfolgenden Hauptkomponenten, so dass durch die Ordination der ersten Faktoren diese Variabilität nicht dargestellt wird.

Zusätzlich wurde eine molekulare Varianzanalyse (*Analysis of Molecular Variance AMOVA*, Excoffier & Smouse 1992) durchgeführt. Vergleichbar zu anderen Varianzanalysen (siehe oben) wurde die Gesamtvarianz des Datensatzes in unterschiedliche Varianzkomponenten zerlegt, denen verschiedenen Einflussgrößen zugeordnet wurden. Der Eingangsdatensatz bestand aus den quadrierten euklidischen Distanzen der 0/1-Matrix aller Banden und somit auf den Unterschied der Bandenmuster zwischen Individuen. Durch die benutzte Methodik des DAF-Fingerprintings wurde allerdings die tatsächlich vorhandene Varianz unterschätzt, weil die Abwesenheit einer Bande nur dann im Datensatz auftrat, wenn diese homozygot nicht vorhanden war. Sobald ein Locus das Merkmal „Bande vorhanden“ trug, wurde die Bande amplifiziert; eine mögliche Heterozygotie an diesem Locus zeigte denselben Phänotyp im Gelbild (Welsh & McClelland 1990). In einer AMOVA wurden sowohl Varianzanteile zwischen als innerhalb einer vorgegebenen Zuordnung (Klassen) für eine Substrukturierung (Φ -Statistik, Excoffier *et al.* 1992) in verschiedenen hierarchischen Ebenen ermittelt. Die Korrelationsmaße der Φ -Statistik stellten ein dimensionsloses Maß für die Strukturierung des Datensatzes dar und können als ein Äquivalent der F-Statistik (Wright 1965) verstanden werden. Die Signifikanz der beobachteten Varianzanteile (Φ -Werte) einzelner Ebenen wurden über ein Randomisierungsverfahren getestet (1000 Permutationen).

Um die Ergebnisse des DAF-Fingerprintings graphisch darstellen zu können, wurde aus diesem Grunde zusätzlich ein *minimum-spanning-tree* (MST, Kruskal 1956, Prim 1957) im Programm Arlequin 2.0 (Excoffier 2000) konstruiert. Hierbei wurden die Fingerprints zu Haplotypen zusammengefasst und die paarweisen Distanzen zwischen diesen Haplotypen

mit einem Algorithmus nach Rohlf (1973) berechnet. Der Baum ist „minimal“, wenn die gesamten Astlängen dem Minimum entsprechen, das nötig ist, um alle Haplotypen zu verbinden (Posada & Crandall 2001).

2.4 Morphometrie

Aufnahme der Daten

Von allen Individuen wurde die linke Schalenseite in Aufsicht (sinister) und die Vorderseite (anterior) mit Hilfe einer Digitalkamera (Software: CoolSnap[®], Version 1.2, Roper Scientific Inc.) auf einem Längenmaßstab (Millimeterpapier) fotografiert. Die maximale Höhe, Länge und Breite (siehe Abbildung 3) wurden mit Hilfe von Pixel-Koordinaten der Hilfslinien des Computerprogramms CorelDraw[®] bestimmt, deren Werte sich auf die Bildränder beziehen. Die Eichung erfolgte durch den Vergleich der erhaltenen Werte mit den Pixelkoordinaten des Längenmaßstabes (1 mm). Zur Erfassung der Skulpturierung wurde, ausgehend von der Hilfslinie der maximalen Länge, jeweils 0.5 cm ober- und unterhalb die Anzahl der Zuwachslinien (Skulpturen) aufgenommen und deren Abstand zueinander gemessen. Abschließend wurden die Schalenhälften gewogen. Neben diesen Daten wurden folgende, nicht größenabhängige Parameter in die Analyse einbezogen: die Verhältnisse von Länge zu Breite sowie Höhe zu Gewicht, der gemittelte Abstand der Zuwachslinien und deren Regelmäßigkeit. Die Regelmäßigkeit (Koeffizient der Variation) berechnete sich als Quotient des Mittelwertes von Anzahl und Standardabweichung des Abstand der Skulpturen.

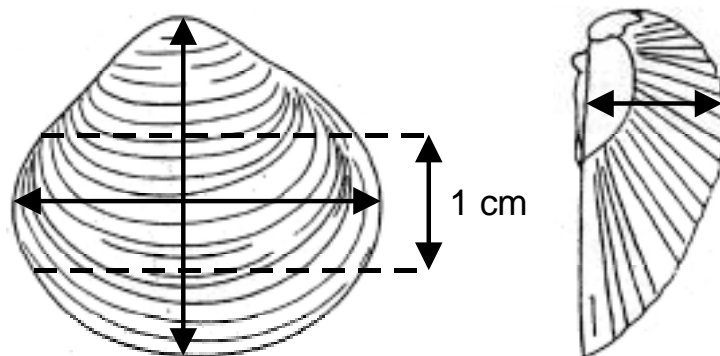


Abbildung 3: Erfassung von maximaler Höhe, Länge (linkes Bild) und Breite (rechtes Bild). Die Anzahl der Skulpturierungen wurden auf einem Zentimeter im Bereich der maximalen Breite erfasst (linkes Bild).

Bereits bei der Aufnahme der Bilder wurde eine einheitliche Ausrichtung festgelegt. Danach wurden 60 Marken an den Umrissen der Muschelschalen positioniert und diese unter Zuhilfenahme des Computerprogrammes tpsDIG (Rohlf 1999) in x/y-Koordinaten

umgewandelt, um eine elliptische Fourieranalyse (Kuhl & Giardana 1982) mit dem Computerprogramm Efawin (Isaev & Denisova 1995) durchzuführen. Hierbei wurde eine geschlossene Kurve an die Landmarken angepasst. Die Kurve wurde dann in mehrere Ellipsen zerlegt. In schrittweisen Annäherungen (Harmonien) wurden diese Ellipsen immer weiter an die vorgegebene Form angepasst, bis kein Unterschied zur Schalenform mehr erkennbar war. Diese Ellipsen konnten dann mit trigonometrischen Funktionen (Sinus und Cosinus) und deren entsprechenden Koeffizienten dargestellt werden. Die Ergebnisse einer Fourieranalyse waren abhängig von der Größe und der Lage der Objekte. Um diese Faktoren zu eliminieren, wurde der graphische Mittelpunkt der Umrisse bestimmt, anhand dessen die Muscheln ausgerichtet sowie die Umrisse in der Größenskalierung normiert wurden (Optionen des Programms Efawin). Eine Fourieranalyse kann nicht alle beliebigen Formen beschreiben, vielmehr muss diese annähernd elliptisch sein. Dies ist jedoch bei Schalen von Muscheln gegeben (Ferson *et al.* 1985). Sieben Harmonien (Annäherungen) zeigten sich als ausreichend, um die Form zu beschreiben.

Statistische Methoden

Die Daten der klassischen Morphometrie als auch die der Fourieranalyse wurden benutzt, um eine Hauptkomponentenanalyse (*Principal Component Analysis*, PCA, Pearson 1901) durchzuführen. Hierbei wurden untereinander korrelierte Variablen zu dimensionslosen Hauptkomponenten zusammengefasst. Somit wurde ein Großteil der in dem Datensatz enthaltenen Variabilität auf wenige, nicht miteinander korrelierte Faktoren reduziert, die dann zweidimensional dargestellt werden konnten (vgl. Manly 1994). In einer *MANOVA* (*Multiple Analysis of Variance*, Fisher 1954) wurde der Datensatz in Klassen eingeteilt, denen eine Einflussgröße (beispielsweise der Morphotyp) zugrunde lag. Die Varianzen der eingeteilten Klassen wurden benutzt, um Unterschiede zwischen den Mittelwerten oder linearen Kombinationen von Mittelwerten der Klassen zu testen (Sokal & Rohlf 1995). Der Datensatz musste hierbei normal verteilt und die enthaltenen Varianzen gleich sein (nach Sachs 1978). Zusätzlich wurde außer dem Signifikanzniveau (p) der *MANOVA* auch die Ähnlichkeit der Häufigkeitsverteilung des gruppierten Datensatzes mit einer Normalverteilung berechnet (Computerprogramm Statistica StatSoft 1995). Diese Ähnlichkeit wird durch den W-Test von Wilk & Shapiro (1968) berechnet (in: Sachs 1978). Der resultierende Wert, Wilks λ , kann zwischen 0 und 1 liegen, wobei 0 eine perfekte und 1 keine Normalverteilung aufzeigt (Statistica Electronic Manual StatSoft 1995).

3 Rhein: Hybridisierung genetischer Linien

3.1 Einleitung

„Hybrid“ ist (im engeren Sinne) eine allgemeine Bezeichnung für Individuen interspezifischen oder intergenerischen Ursprungs (Sauermost 1991). Außer in der Tierzucht tritt natürliche Hybridisierung in fast allen Tiergruppen auf (Fische: Scribner *et al.* 2001, Mollusken: Streit *et al.* 1994, Amphibien: Günther 1990, Vögel: Scherer & Hilsberg 1982, etc.). Hybridisierung kann unterschiedliche Folgen haben: Taxa (Arten, Unterarten oder Rassen) können verschmelzen, die Hybride selbst können ein neues Taxon bilden, durch Introgression kann eines der Elterntaxa verschwinden (Arnold & Asmussen 1988, Arnold 1993). Zudem können auch unterschiedliche Isolationsmechanismen wirksam werden, sofern verminderter oder unterbrochener Genfluss auftritt. Diese Mechanismen können entweder auf den Vermehrungsvorgang (präzygotische Isolationsmechanismen, wie beispielsweise geographische Isolation, Unterschiede in der Morphologie des Geschlechtsapparates, Änderung des Chromosomensatzes oder Reproduktionsverhalten, Maynard Smith 1992, Avise 1994, Orr 2001) oder auf den Hybriden selbst wirken (postzygotische Isolationsmechanismen, Maynard Smith 1992). Hierzu gehören beispielsweise die Sterilität und verringerte Fitness von F₁-Hybriden oder der „Hybridzusammenbruch“, d.h. die verminderte Fertilität oder Lebensunfähigkeit der F₂-Hybride (Avise 1994).

Verschiedene Autoren postulieren die Präsenz mehrerer Arten der Gattung *Corbicula* im Rhein mit unterschiedlicher Herkunft (Kinzelbach 1991, Zajonz 1995, Meister 1997). Eine umfassende Betrachtung der genetischen Unterschiede der Populationen im Rhein wurde bisher aber noch nicht durchgeführt. Mit Hilfe der in den Kapiteln 1 und 2 genannten mitochondrialen Marker soll geklärt werden, ob unterschiedliche, monophyletische Gruppen (genetische Linien oder unter Umständen sogar Arten) im Rhein auftreten. Sollten unterschiedliche genetische Linien festgestellt werden, wäre es denkbar, dass diese vor der Verschleppung einem verminderten Genfluss unterlagen. In diesem Falle wäre in Mitteleuropa eine sekundäre Kontaktzone, in der populationsgenetische Prozesse, wie Hybridisierung, Introgression oder die Verstärkung reproduktiver Barrieren auftreten könnten. Ein Vergleich von mitochondrialen und nukleären Markern soll im folgendem diese Fragen beantworten. Insbesondere die Berechnung des zytonukleären Ungleichgewichts (Arnold

& Asmussen 1988, Arnold 1993) soll weitergehende Aussagen über derartige Prozesse liefern.

Eine Veränderung des Chromosomensatzes ist ein weiterer Mechanismus, der Genfluss effektiv unterbinden kann (Avice 1994). Da für koreanische *Corbicula* die Existenz von triploiden Individuen nachgewiesen wurde (Park *et al.* 2000), könnte das Auftreten zweier Formen oder genetischer Linien in Mitteleuropa auf eine vorangegangene Polyploidisierung im ursprünglichen Verbreitungsgebiet zurückzuführen sein. Aus diesem Grunde soll zusätzlich die Chromosomenzahl der *Corbicula*-Populationen im Rhein überprüft werden.

Eine fortdauernde genetische Differenzierung ist oft gekoppelt an morphologische Veränderungen (Maynard Smith 1992). Da im Rhein die Existenz mehrerer Formen beschrieben wurde (Kinzelbach 1991, Zajonz 1995, Meister 1997), soll untersucht werden, ob diese Formen distinkte Morphe darstellen und in welchen Zusammenhang diese Morphe mit den genetischen Linien gestellt werden können.

3.2 Material und Methode

Die Methodik für DNA-Isolation, PCR-Bedingungen und Sequenzierung, RFLP, DAF-Fingerprinting, sowie morphometrische Methoden und deren statistische Auswertung wurden bereits in Kapitel 2 beschrieben.

Phylogenetische und statistische Methoden

Parsimonische Methoden wurden mit dem Prinzip der „logischen Sparsamkeit“ beschrieben, das heißt, dass der Weg mit der geringsten Anzahl an Veränderungen gesucht wurde, um die gefundenen Unterschiede phylogenetisch zu erklären. Hierbei wurden nicht alle Unterschiede berücksichtigt: parsimonisch-informativ waren nur Merkmale, die mit zwei oder mehr Zuständen bei zwei oder mehr Individuen auftraten, wobei ein Merkmal eine Veränderung einer Position in der Sequenz darstellte. Es wurden die Sequenzdivergenzen (der proportionale Anteil unterschiedlicher Nukleotidpositionen, nach Nei & Li 1979) und die paarweisen genetischen Distanzen der 16S- und COI-Fragmente zwischen allen Individuen mit dem Computerprogramm *PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony)*, Version 4.03 b, Swofford 1998) und Dnasp 3.51 (Rozas and Rozas

1999) berechnet. Da mitochondriale DNA keine Rekombination zeigt und überwiegend maternal weitergegeben wird (siehe Kapitel 3.4), konnte das mtDNA-Molekül aus phylogenetischer Sicht wie ein Gen angesehen werden (Avice 1994). Dadurch wurde es möglich, zusätzlich beide Sequenzen aneinander zu reihen und die Analysen zu wiederholen.

Zusätzlich wurde ein parsimonisches Netzwerk der Haplotypen mit Hilfe des Programms TCS, Version 1.13 (Clement *et al.* 2000) erstellt. Diese Netzwerk wurde nach den Regeln von Templeton *et al.* (1992), Templeton *et al.* (1988) sowie Crandall (1996) manuell in *nested clades* eingeteilt. Hierbei wurden ausgehend von den terminalen Haplotypen (die in einem Netzwerk die phylogenetisch „jüngeren“ darstellen, da keine von ihnen abstammenden Haplotypen auftreten) diejenigen verbunden, die nur durch einen Schritt getrennt waren (*one-step-clades*). Die so entstanden Kladen wurden in der selben Weise wieder zusammengefasst (es resultierten *two-step-clades*) und diese Prozedur wiederholt, bis eine Klade das gesamte Netzwerk umfasste. Besonders bei Untersuchungen, die intra-spezifische Vergleiche beinhalteten, waren Netzwerke nach Posada & Crandall (2001) meistens einem Dendrogramm überlegen. Dies resultierte aus der unterschiedlichen Natur der Analysen: interspezifische Untersuchungen waren überwiegend hierarchisch und bearbeiteten meist nicht überlappende Genpools, da die bearbeiteten Taxa schon über längere Zeiträume voneinander isoliert waren (eine Ausnahme waren hier beispielsweise hybridisierende Taxa). In natürlichen Populationen fanden sich häufig Individuen, die einen gemeinsamen Haplotypen besaßen. Trat eine Mutation auf, fand sich der neue Haplotyp parallel zu seinen Vorfahren. Bei mehrfach auftreten Mutationen folgerten in vielen Analysen polytome Dendrogramme. Aufgrund länger andauernder Genflussbarrieren fand sich meist eine höhere Divergenz zwischen Arten als bei intraspezifischen Vergleichen, in denen unter anderen evolutionäre Prozesse wie beispielsweise Hybridisierung auftreten konnten (nach Posada & Crandall 2001).

Um die Ergebnisse aller Analysen gegenüberzustellen, wurden diese in Frequenztabelle zusammengefasst. So sollte sowohl gezeigt werden, wie sich die Morphotypen zu den Ergebnissen der genetischen Analysen verhält als auch ein Vergleich der genetischen Analysen untereinander erstellt werden. Folgende Vergleiche wurden durchgeführt:

- a) Morphotypen gegen Haplokladen (resultierend aus den Sequenzdaten und RFLP-Mustern des COI-Fragmentes),
- b) Morphotypen gegen Genotypen (resultierend aus dem DAF-Fingerprinting),
- c) Haplokladen gegen Genotypen,
- d) Genotypen des DAF-Fingerprintings gegen Genotyp der RFLP-Muster des ITS1-Fragmentes.

Die Zusammenhänge innerhalb der Frequenztabellen wurden mit einem χ^2 -Test darauf geprüft, ob gleiche Frequenzen auftraten. Eine signifikante Abweichung wäre ein Beleg für eine nicht zufällige Verteilung.

Zytonukleäres Ungleichgewicht

Um weitere Information über die Zusammenhänge innerhalb der Populationen zu gewinnen, wurde das zytonukleäre Ungleichgewicht berechnet. Dieses Ungleichgewicht ist definiert als die nicht zufällige Verteilung von Genen oder Genotypen (Arnold & Asmussen 1988, Arnold 1993). Zur Berechnung werden die Frequenzen von mitochondrialen Sequenzen und kerngenomischen Loci (in diesem Falle die DAF-Fingerprints) benutzt.

Nach einer länger andauernden Isolation nah verwandter Arten konnten diese fixierte Unterschiede in Allelen des Kerngenoms (A und a) und auf einem zytoplasmatischen (bei Tieren mitochondrialen) Locus (M und m) zeigen. Eine Population war durch A und M charakterisiert, die andere durch a und m. Vorausgesetzt, es gab keine Migration, Mutation, Selektion sowie reproduktive Barrieren und die Populationsgröße war unbegrenzt, waren sechs mögliche Kombinationen der ursprünglichen Allele möglich: AAM, Aam, AaM, aaM, AAm und aam, die in gleichem Verhältnis auftraten.

Das *allelische* Ungleichgewicht (D) misst die Abweichung von diesem Gleichgewichtszustand, indem die Kombination A/M als Produkt von nukleären und zytoplasmatischen Allelfrequenzen dargestellt werden:

$$D = \text{Frequenz (A/M)} - [\text{Frequenz (A)} \times \text{Frequenz (M)}],$$

$$\text{wobei Frequenz (A)} = \text{Frequenz (AA)} + \frac{1}{2} \text{Frequenz (Aa)}.$$

Zudem konnten aber auch Ungleichgewichte zwischen mitochondrialen und einem bestimmten nukleären Genotyp dargestellt werden. Dieses *genotypische* Ungleichgewicht besitzt drei Zustände (AAM, AaM und aaM) berechnet sich wie folgt:

$$D_1 = \text{Frequenz (AA/M)} - [\text{Frequenz (AA)} \times \text{Frequenz (M)}]$$

$$D_2 = \text{Frequenz (Aa/M)} - [\text{Frequenz (Aa)} \times \text{Frequenz (M)}]$$

$$D_3 = \text{Frequenz (aa/M)} - [\text{Frequenz (aa)} \times \text{Frequenz (M)}]$$

Da die Frequenz (A) = Frequenz (AA) + $\frac{1}{2}$ Frequenz (Aa), folgte $D = D_1 + \frac{1}{2} D_2$. Nach Berechnung der Ungleichgewichte konnte man mit letztgenannter Formel die Richtigkeit der Rechnung überprüfen (nach Asmussen *et al.* 1987).

Hybridisierung konnte verschiedene Folgen auf die beteiligten Arten haben:

- die Arten verschmolzen
- reproduktive Barrieren wurden wirksam
- neue Genkomplexe entstanden (Speziation von Hybriden)
- durch Introgression verschwand ein Taxon oder es veränderte sich die Fitness der Hybride.

Im ersten Fall herrschte zufällige Reproduktion vor, wobei alle Allelkombinationen im gleichen Verhältnis auftraten. Die Werte für das Ungleichgewicht ergaben $D = D_1 = D_2 = D_3 = 0$. Waren reproduktive Barrieren wirksam, oder besaßen Hybride eine verringerte Fitness, folgte $D_2 = 0$, $D = D_1 = D_3 \neq 0$. Introgression und die Folgen von genetischer Drift, Selektion oder Migration zeigten sich in $D_1 = 0$, $D = \frac{1}{2}D_2 = -\frac{1}{2}D_2 \neq 0$ (Scribner *et al.* 2001). Bei nicht zufälliger Vermehrung folgte: $D_1 > D$ (beide nahmen positive Werte an) und $D_3 < D_2$. D_2 nahm leicht negative oder positive Werte an und stand für die Richtung der Vermehrung. Galt $D \neq D_1 \neq D_2 \neq D_3 \neq 0$, war eine Speziation des Hybriden möglich (Arnold 1993).

Karyogramme

Es wurden Karyogramme von 15 Individuen beider Morphe nach einem angepassten Protokoll von Kligerman & Bloom (1977) angefertigt. Hierzu wurde Colchicin, das Gift der Herbstzeitlosen benutzt, um den Aufbau des Spindelapparates aus seinen Monomeren bei der Zellteilung zu stören. Die kondensierten Chromosomen konnten in der Zelle nicht getrennt werden und verblieben in ihrem Zustand. Da die Chromosomen im Zellkern meist

übereinander zu liegen kamen, musste neben dem Gewebeverband mit den Zellmembranen auch die Kernmembran zerstört werden, um einzelne Chromosomen sichtbar zu machen.

Die lebenden Muscheln wurden in einer 0.05 %-igen Colchicin-Lösung 24 Stunden aufbewahrt. Danach wurde Gewebe von Genitalien und Mantel entnommen und 35 Minuten in destilliertem Wasser gespült. Das Gewebe wurde dreimal jeweils 30 min in Carnoy's Fixative (3 Teile Ethanol und ein Teil Eisessig) gegeben, in einer 50 %-igen Eisessiglösung mechanisch zerkleinert und für 10 bis 20 Minuten geschüttelt. Dieses Präparat wurde aus etwa 70 cm Höhe auf SDS-beschichtete Objektträger pipettiert, um die Zellkerne zum Platzen zu bringen. Die Objektträger wurden luftgetrocknet und 20 Minuten in 2 %-iger Giemsa[®]-Lösung gefärbt und anschließend mit destilliertem Wasser gespült. Die gefärbten Präparate wurden wieder luftgetrocknet, in Entelan[®] eingebettet und mit Immersionsöl unter dem Mikroskop bei 1000 -facher Vergrößerung mit einer Digitalkamera fotografiert.

3.3 Ergebnisse

Sequenzdaten

Die Sequenzen des 16S-Fragmentes ergab ein Alignment von 444 Basen Länge. Die Sequenzdivergenz nach Nei & Li (1979) zwischen allen Proben der beiden Rheinpopulationen betrug $p = 0.0072$. Es konnten 9 Unterschiede gefunden werden (2.03 %). Die COI-Fragmente waren 660 Basenpaare lang und zeigten eine Divergenz von $p = 0.0089$ bei 19 Unterschieden (2.88 %). Die paarweisen Sequenz-Divergenzen sind in Abbildung 4 als Häufigkeitsverteilungen abgebildet. Die Ergebnisse für das 16S- und COI-Fragment zeigten eine bimodale Verteilung. Aufgrund der zunehmenden Unterschiede war die zweiseitige Verteilung am deutlichsten zu erkennen, wenn beide Fragmente zusammen benutzt wurden.

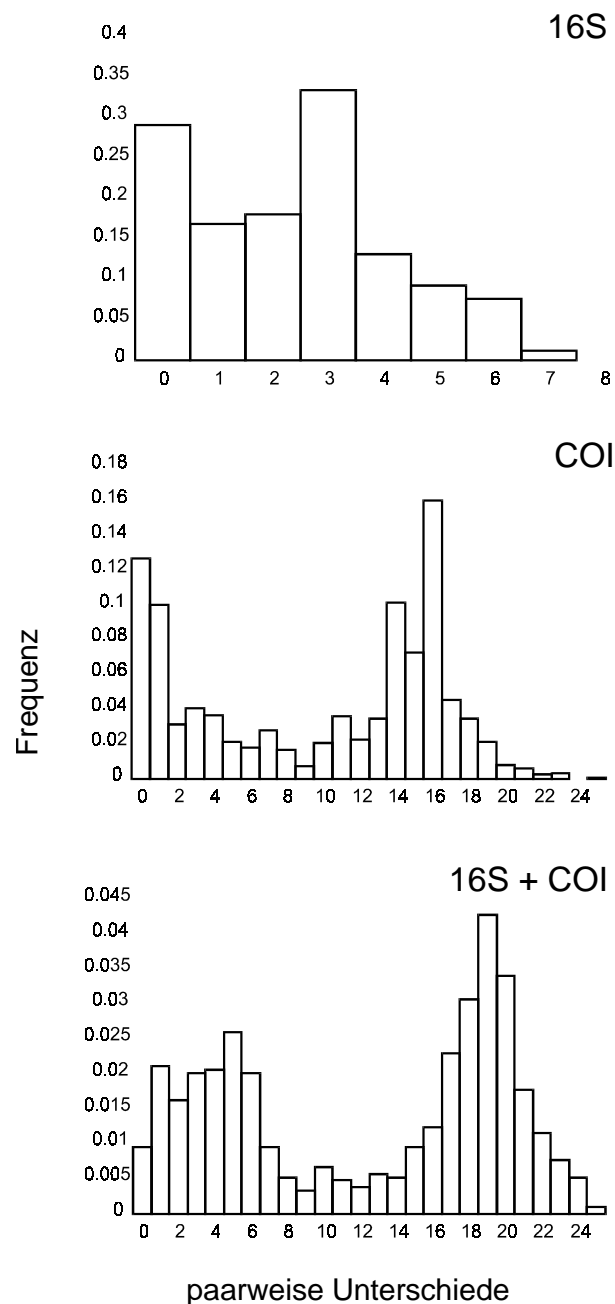


Abbildung 4: Frequenzverteilung der paarweisen Unterschiede der Sequenzdaten. In der obersten Graphik wurden die 16S-Sequenzen, in der zweiten die COI-Sequenzen und in der dritten beide Fragmente zusammen analysiert (nach Pfenninger, Reinhardt & Streit 2002, verändert).

Die *nested clade*-Analyse der COI-Sequenzen (Abbildung 5) ergab eine Trennung von zwei Haplotypkladen, die durch mindestens 11 Mutationsschritte getrennt waren und als Klade 1 und Klade 2 bezeichnet wurden. Klade 1 beinhaltete zwölf und Klade 2 neun Sequenzen. Die Nukleotiddivergenzen zwischen diesen Kladen betrug 11.56 und innerhalb der Kladen 0.5 bzw. 1.15 (Klade 2).

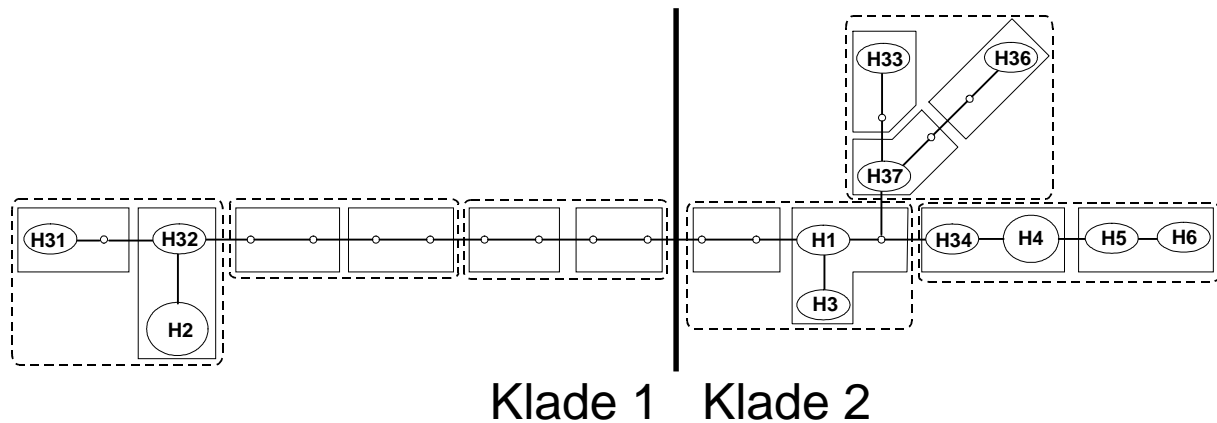


Abbildung 5: Nest-clade-Analyse der COI-Haplotypen (nach Pfenninger, Reinhardt & Streit 2002, verändert). *One-step-clades* sind mit durchgehenden, *two-step-clades* mit gestrichelten Linien gekennzeichnet.

Sowohl das parsimonische Netzwerk als auch die bimodale Verteilung der paarweisen Sequenzdivergenzen zeigten, dass im Rhein zwei genetisch distinkte Linien sympatrisch koexistierten.

DAF-Fingerprinting

Sieben der getesteten DAF-Primer ergaben ein auswertbares Bandenmuster. Insgesamt konnten 107 Banden detektiert werden, wovon 95 Unterschiede zwischen Individuen zeigten. Die Hauptkomponentenanalyse der 0/1-Matrix, die aus den DAF-Fingerprints resultierte, ergab drei distinkte Genotypen (siehe Abbildung 6). Diese Genotypen sind im folgenden als Genotyp A, B und C benannt. Faktor 1 beinhaltete 18.42 % der gesamten Variabilität und trennte Genotyp A von Genotyp B und C, Faktor 2 beinhaltete 12.56 % der Gesamtvariabilität und war für die Trennung von B und C verantwortlich. Die gestrichelten Ovale in Abbildung 6 stellen die 95 %-igen Konfidenzintervalle der Genotypen dar, die in etwa gleichen Verhältnis in der Probe auftraten (A: 39 %, B: 32 %, C: 29 %, N = 56). Ein χ^2 -Test ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen der Anzahl der drei Genotypen ($\chi^2 = 0,45$, $df = 2$).

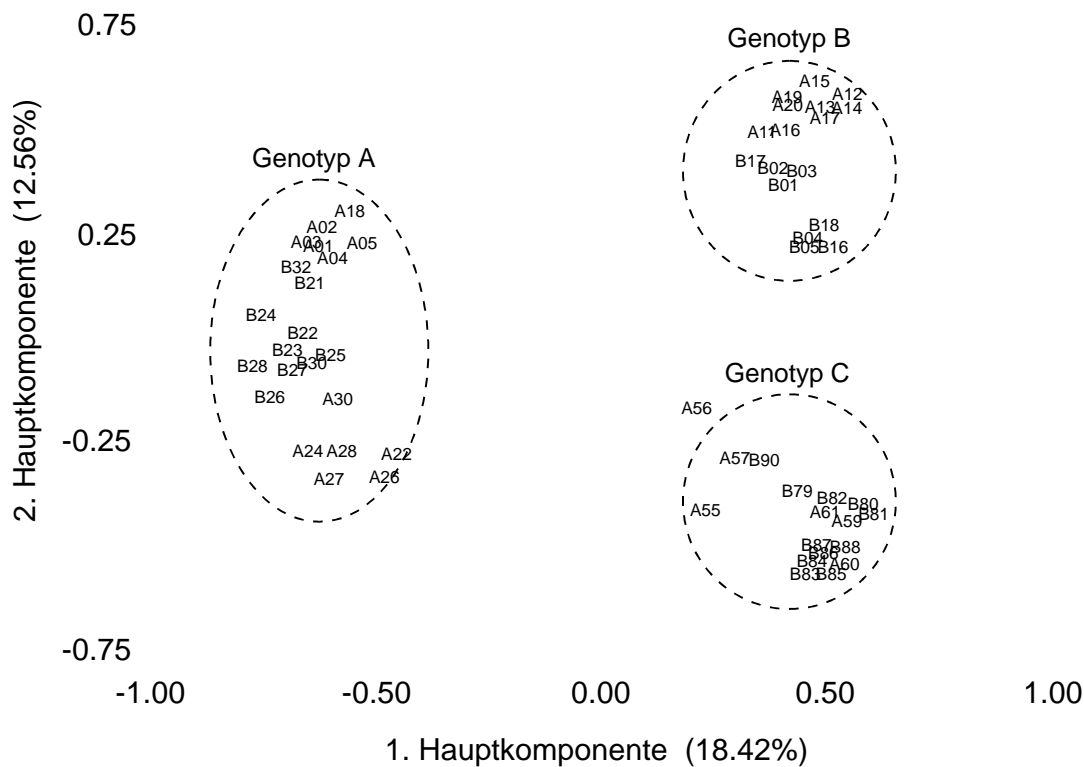


Abbildung 6: Hauptkomponentenanalyse der DAF-Fingerprints. Die gestrichelten Linien stellen die 95%igen Konfidenzintervalle der drei Cluster dar (nach Pfenninger, Reinhardt & Streit 2002, verändert).

Die AMOVA der DAF-Daten mit den drei Genotypen als Einflussgrößen ergab signifikante Unterschiede ($p < 0.001$). Die Anzahl der Banden war bei Genotyp B und C vergleichbar (Mittelwert B = 63.76 ± 3.32 , Mittelwert C = 67.59 ± 1.66), während A weniger Banden zeigte (Mittelwert = 54.86 ± 3.31). Die Unterschiede in der Anzahl der Banden wurde mit einem t-Test geprüft (A gegen B: $p < 0.01$, $df = 37$; A gegen C: $p = 0.01$, $df = 38$; B gegen C: n.s., $df = 31$). In Abbildung 7 sind die Bandenfrequenzen der drei Genotypen aufgetragen. Banden mit einer Frequenz unter 10 % im Gesamtdatensatz wurden nicht berücksichtigt, um individuelle Variation auszuschließen; ebenso Banden, die in mehr als 90 % der Proben auftraten. Dementsprechend sind die Frequenzen von 70 Banden dargestellt. Es zeigte sich, dass sowohl A als auch C exklusive Banden besaßen, die in dem jeweils anderen Genotyp nie auftraten. Genotyp B hingegen besaß *keine* exklusiven Banden, sondern nur solche, die auch in A oder C zu finden waren. Dieses additive Muster ist ein Hinweis, dass Genotyp B ein Hybrid zwischen A und C darstellt. Da in der Hauptkomponentenanalyse die drei Genotypen als distinkte Cluster auftraten, war eine Rückkreuzung der Eltern mit der F_1 -Generation unwahrscheinlich. In diesem Falle wären prinzipiell alle Kombinationen zwischen den Bandenmustern der drei Cluster möglich.

Eine AMOVA mit den beiden Standorten (Rhein km 493 und 492) als Einflussgrößen ergab keine signifikanten Unterschiede.

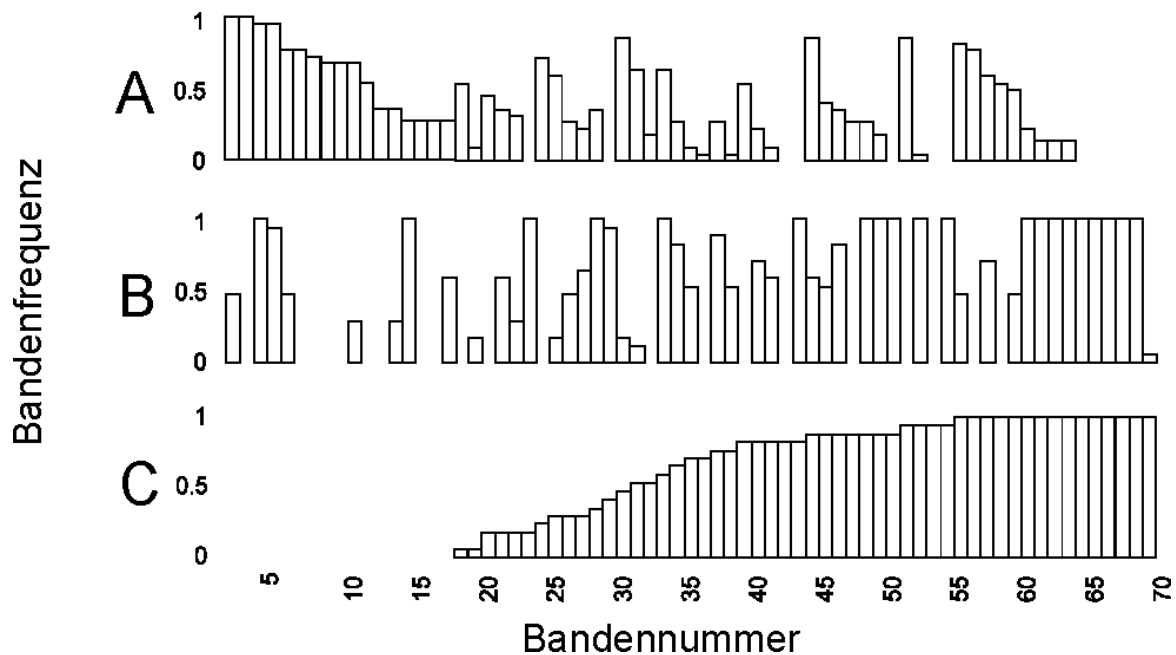


Abbildung 7: Frequenzverteilung der Banden des DAF-Fingerprintings, sortiert und getrennt nach Genotypen (nach Pfenninger, Reinhardt & Streit 2002, verändert).

Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismus (RFLP)

Durch die Untersuchung des ITS1-Fragmentes auf Schnittstellen des *BstE II*- Restriktionsenzym konnte gezeigt werden, dass B tatsächlich ein Hybrid zwischen A und C war. Nach dem Restriktionsverdau zeigten Individuen des Genotyps B (RFLP-Typ β) ausschließlich Banden, die in α (Genotyp A) und χ (Genotyp C) vorkamen (ein additives Bandenmuster). Es zeigte sich, dass χ und β nach der Amplifikation des ITS1-Fragment eine Doppelbande, also mindestens zwei Kopien dieses Genabschnitts, besaß. Diese Banden wurden auf einem Agarosegel getrennt und jeweils die untere Bande ausgeschnitten und separat sequenziert. Die Sequenz war jedoch auch bei wiederholter Sequenzierung nicht lesbar. In einer unveröffentlichten Studie von Bahl *et al.* (1997) waren ITS1-Fragmente kloniert und dann sequenziert worden. In dieser Untersuchung konnte gezeigt werden, dass bis zu drei unterschiedlich lange Sequenzen pro Individuum vorlagen. Dies war auch von anderen Taxa bekannt (Jobst *et al.* 1998). Durch diese Unterschiede war eine direkte Sequenzierung unmöglich.

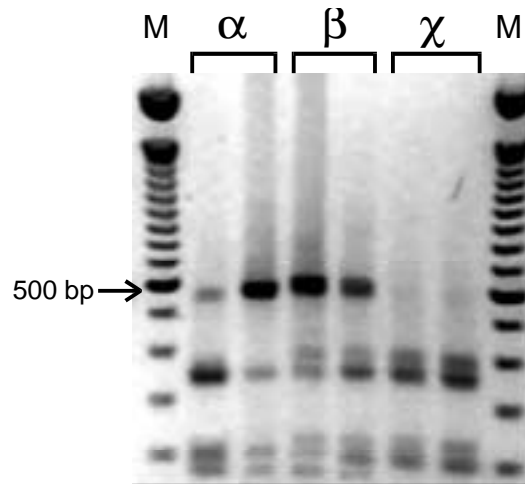


Abbildung 8: Gelbild des ITS1-Fragmentes nach dem Restriktionsverdau mit *BstE II*. (nach Pfenninger, Reinhardt & Streit 2002, verändert). Der RFLP-Typ β (entspricht dem Genotyp B des DAF-Fingerprintings) zeigte nur Banden, die auch bei α und χ auftreten. Das RFLP-Muster ist strikt additiv. Hier sind besonders die kleinen Fragmente zu berücksichtigen.

Zytonukleäres Ungleichgewicht

Zur Berechnung des zytonukleären Ungleichgewichtes wurden die Frequenzen der Haplo-
typ-Kladen und der Genotypen des DAF-Fingerprints benutzt. Hierbei ist zu beachten, dass
die DAF-Fingerprints ein dominantes Markersystem sind (es lagen keine Allele vor). Da
aber gezeigt werden konnte, dass die Genotypen A und C die Elternarten und B F₁-Ge-
neration Hybride sind sowie keine Rückkreuzungen vorlagen (siehe oben), war es möglich,
diese Berechnungen durchzuführen. Folgende Werte wurden berechnet:

$$D = 0.164 \pm 0.099; \quad D_1 = 0.197 \pm 0.013; \quad D_2 = -0.066 \pm 0.170; \quad D_3 = -0.131 \pm 0.209.$$

(check: $D = D_1 + \frac{1}{2} D_2 = 0.164$)

Nur die Werte für D und D₁ zeigten positive Werte, waren aber nicht voneinander abzu-
grenzen. Sowohl D₂ als auch D₃ konnten aufgrund der hohen Standardabweichung nicht
eindeutig von Null unterschieden werden. Da die Werte für die Ungleichgewichte D und
D₁ ungleich Null waren, war eine freie Kreuzbarkeit der Linien (siehe oben) nicht gegeben.
Der Wert für D₃ war dadurch begründet, dass der (theoretische) zytonukleäre Typ aaM
(also Genotyp C / Haplokladentyp 1) nicht gefunden wurde (vergleiche Tabelle 4 c).
Dadurch ergab sich eine hohe Standardabweichung. Sollte *Corbicula* mitochondriale DNA
nur maternal weitergeben, bedeutete dies, dass die Tiere des Genotyps A nie mtDNA an
Genotyp C weitergaben. Ähnliches galt für D₂. Der zytonukleäre Typ AaM (entsprach

Genotyp B / Haplokladentyp 1) wurde nur in einer Frequenz von 0.074 gefunden. Genotyp A gab dementsprechend nur selten mtDNA an die Hybride weiter.

Karyogramme

Es wurden Karyogramme von 19 Individuen unterschiedlicher Morphologie (siehe unten) angefertigt. Eine Frequenzverteilung der Karyogramme ist in Abbildung 9 dargestellt. Es ergab sich eine zweigipfelige Verteilung. Der linke Cluster zeigte den einfachen Chromosomensatz aus Gonadengewebe. Es wurden 13 Karyogramme mit einem einfachen Chromosomensatz von 18 detektiert (Mittelwert 17.9, Standardabweichung: 0.81). Der zweite Cluster war somatisches Gewebe mit einem doppelten Chromosomensatz (2n). Der Mittelwert war 34.97 bei einer Standardabweichung von 2.95. Typ „R“ (siehe unten) zeigte einen Mittelwert von 17.68 (+/- 0.75), bzw. 34.86 (+/- 3.21) und Typ „S“ (siehe unten) von 18.44 (+/- 0.73), bzw. 35.17 (+/- 2.52). Ein t-Test ergab keine signifikanten Unterschiede der Chromosomenzahl zwischen den Morphotypen.

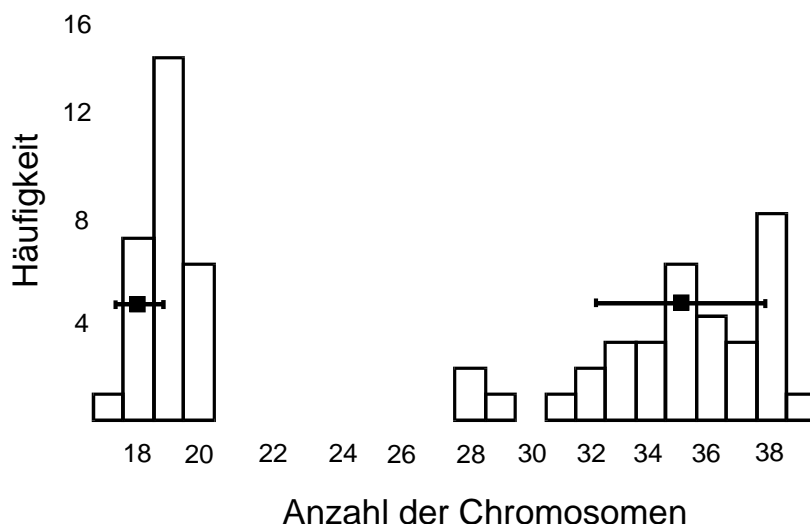


Abbildung 9: Frequenzverteilung der ermittelten Karyogramme. Die Rechtecke stellen die Mittelwerte, die Linien die Standardabweichung dar. Die starke Streuung ist darauf zurückzuführen, dass Chromosomen beim Färben abgeschwemmt wurden oder übereinander zu liegen kamen (vergleiche Kapitel 3.4).

Morphometrie

Die morphometrischen Daten inklusive der Ergebnisse der Fourieranalyse wurden gemeinsam einer Hauptkomponentenanalyse unterzogen. Die erste Hauptkomponente wurde in erster Linie durch die Daten der Fourieranalyse und der Anzahl der Skulpturen bestimmt, die zweite Hauptkomponente durch die Höhe, die Fourierdaten sowie durch das

Verhältnis von Breite zu Höhe. Die ersten beiden Faktoren beinhalteten 48.09 % der im gesamten Datensatz vorhandenen Variabilität (Faktor 1: 39.34 %, Faktor 2: 8.75 %). Die erste Hauptkomponente ergab eine Trennung in zwei distinkte Morphe, die in Anlehnung an deren Form weiterhin als (Fahrrad-) „Sattel“ (S) und „Rund“ (R) bezeichnet werden.

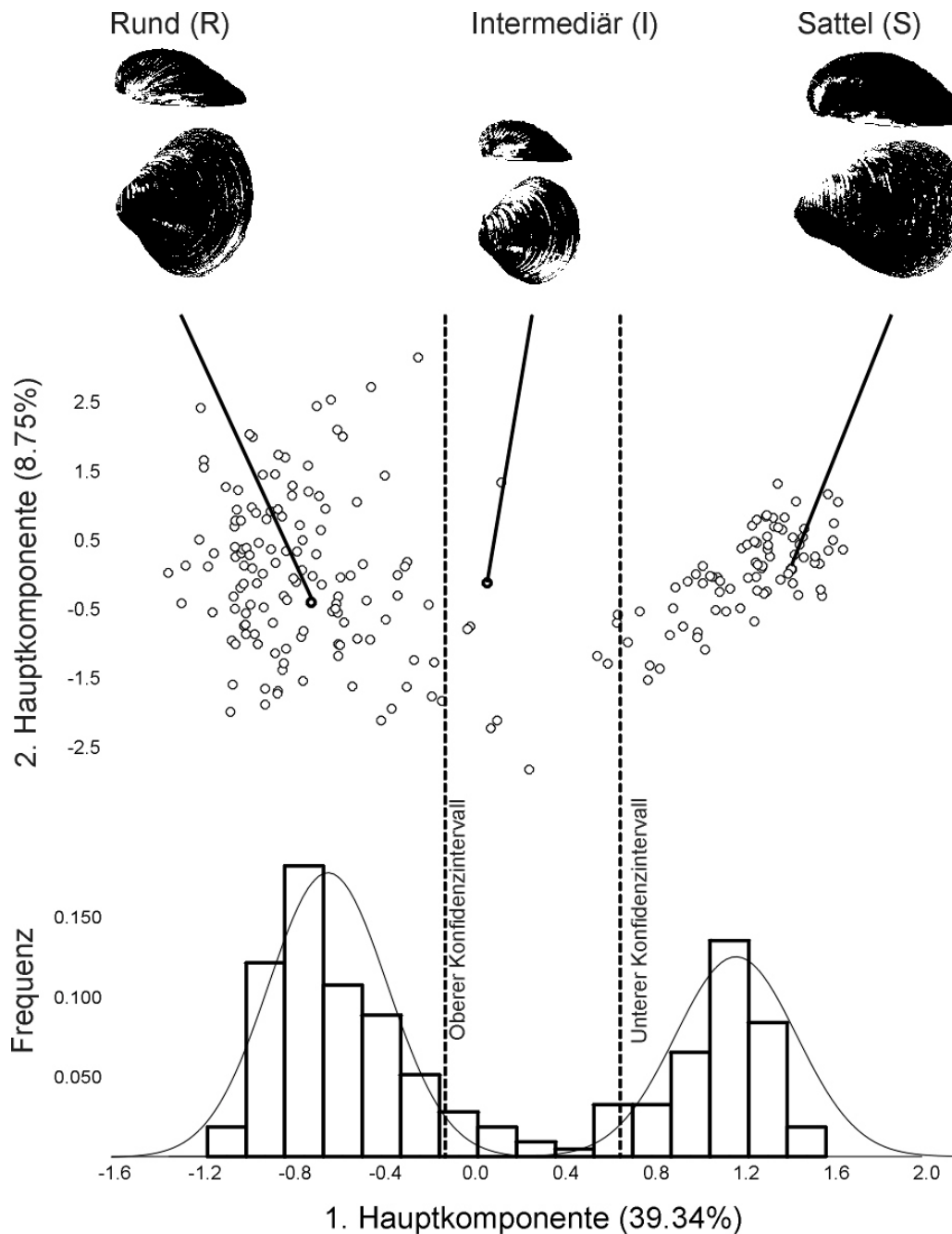


Abbildung 10: Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Daten. Die Zahlen in Klammern geben den Anteil der jeweiligen Hauptkomponente an der Variabilität im Datensatz wieder. Im unteren Bereich ist eine Frequenzverteilung der Werte der ersten Hauptkomponente und deren Normalverteilung gezeigt. Im oberen Bereich ist jeweils eine repräsentative Schale der verschiedenen Morphen zu sehen (nach Pfenninger, Reinhardt & Streit 2002, verändert).

Weitere Individuen finden sich im Graph zwischen den beiden Clustern. Es bestand die Vermutung, dass es sich hierbei um intermediäre Morphe handelt. Um diese Tiere abgrenzen zu können, wurde für die beiden Morphen mit einem Kolmogoroff-Smirnoff-Test getrennt auf Normalverteilung geprüft (beide $p < 0.01$) und mit dem Computerprogramm Statistica (StatSoft 1995) die 95 %-igen Konfidenzintervalle ermittelt (Abbildung 10, unterer Abschnitt). Individuen, die sich im Bereich oberhalb des 95 %-Intervalls von „Rund“ und unterhalb desselben Intervalls von „Sattel“ befanden, wurden als Intermediär (I) bezeichnet. Insgesamt wurden so 55 % der Individuen dem Typ „Rund“, 38 % dem Typ „Sattel“ und nur 7 % dem intermediären Morph zugeordnet. Abbildung 10 zeigt im oberen Abschnitt zusätzlich für jeden so bestimmten Morph ein typisches Exemplar.

Eine Varianzanalyse (*MANOVA*) mit den oben beschriebenen Morphen „R“, „S“ und „I“ als wirksame Komponenten zeigte signifikante Unterschiede ($p < 0.001$, Wilks $\lambda = 0.011$).

Vergleich der bisherigen Ergebnisse

Im Vergleich der genetischen und morphologischen Untersuchungen zeigte sich, dass die festgestellten Haplokladen *nicht* mit den Morphotypen identisch waren. Obwohl ein Großteil der Klade 1 mit dem Morphotyp „R“ übereinstimmt, finden sich hier auch drei „S“-Typen sowie zwei Intermediäre (siehe Tabelle 4a). Ähnliches gilt für Klade 2: 28 „S“-Typen stehen 2 „I“- und 6 „R“-Morphen gegenüber. Abbildung 11 zeigt eine Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Daten, zu der die Ergebnisse der Sequenzdaten und DAF-Fingerprints hinzugefügt wurden. Die großen, farbigen Ovale umschließen die Genotypen des DAF-Fingerprints. Hier ist deutlich zu sehen, dass Genotyp C (grün gefärbt) ausschließlich Morphotyp „S“ umfasste. Genotyp A (blau) fand sich hauptsächlich bei Morphotyp „R“, zwei Individuen waren aber auch bei Morphotyp „S“ zu finden. Genotyp B (rot) fand sich in allen Morphotypen. Eckig umrandete Individuen gehörten zum Haplotyp-Klade 1, oval umrandete zu Haplotyp-Klade 2. Die Zuordnung zu den Morphotypen war nicht eindeutig. Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 in Frequenztabellen zusammengefasst.

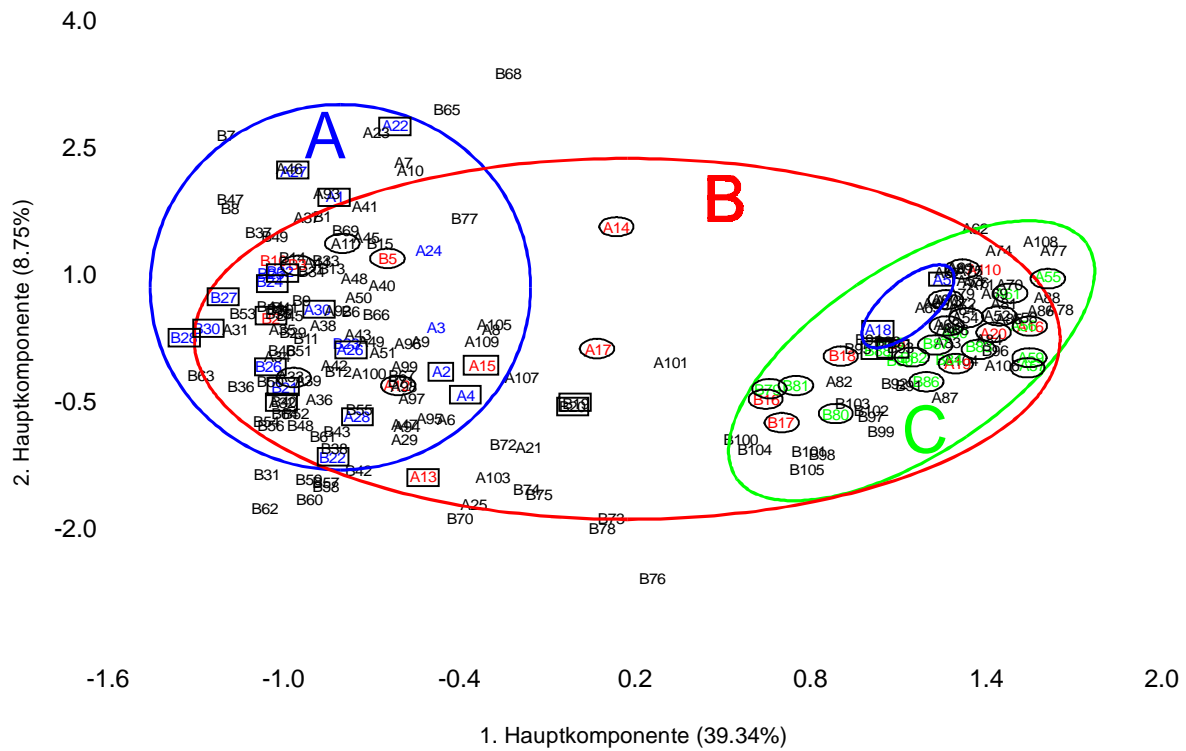


Abbildung 11: Zusammenfassung der bisherigen Daten. Der alphanumerische Code steht für die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Daten. Farbige Ovale und Zahlen umranden die Genotyp des DAF-Fingerprintings, schwarze Ovale und Rechtecke bezeichnen den Haplotypen-Typ.

Tabelle 4: Zusammenfassung der bisherigen Ergebnisse in Frequenztabellen. Die letzte Zeile beinhaltet die Ergebnisse eines χ^2 -Testes.

- a) Haplotyp-Kladen gegen Morphotyp;
- b) Genotyp des DAF-Fingerprints gegen Morphotyp;
- c) Genotyp gegen Haplotyp-Klade;
- d) Genotyp des DAF-Fingerprints gegen Genotyp des Restriktionsverdaus.

a)

	Morph R	Morph I	Morph S	Summe
Klade 1	22	2	3	27
Klade 2	6	2	28	36
Summe	28	4	31	Gesamt: 63

$\chi^2 = 31.69$ d.f. = 2 $p < 0.000$

b)

	Morph R	Morph I	Morph S	Summe
Genotyp A	20	0	2	22
Genotyp B	8	2	8	18
Genotyp C	0	0	16	16
Summe	28	2	26	Gesamt: 56

$\chi^2 = 43.90$ d.f. = 4 $p < 0.000$

c)

	Klade 1	Klade 2	Summe
Genotyp A	22	0	22
Genotyp B	4	14	18
Genotyp C	0	16	16
Summe	24	30	Gesamt: 54

$$\chi^2 = 55.12 \quad \text{d.f.} = 2 \quad p < 0.000$$

d)

	α	β	χ	Summe
Genotyp A	12	0	0	12
Genotyp B	0	11	0	11
Genotyp C	0	0	12	12
Summe	12	11	12	Gesamt: 35

$$\chi^2 = 76.85 \quad \text{d.f.} = 4 \quad p < 0.000$$

Der Vergleich von Genotypen zu Haplokladen zeigte, dass Genotyp A nur in der Klade 1 und Genotyp C nur in Klade 2 zu finden war. Genotyp B hingegen war in beiden Kladen zu finden, wobei der überwiegende Teil (14 von 18 Individuen) Klade 2 zuzuordnen war. Da die Genotypen α , β und χ der RFLP-Analyse den drei Genotypen des DAF-Fingerprintings entsprach (Tabelle 4 d), wurden diese nicht mit Morphotyp und Haplokladen verglichen.

3.4 Diskussion

Die paarweisen Sequenzunterschiede der untersuchten mtDNA-Fragmente zeigen eine bimodale Verteilung und weisen auf die Anwesenheit zweier genetischer Linien hin. Dies bestätigt sich durch eine *nested-clade*-Analyse des COI-Fragmentes, bei der zwei Kladen auftreten, die durch mindestens 11 Mutationsschritte getrennt sind. Die Nukleotiddivergenzen zwischen den Kladen sind hierbei bis zu 10 mal höher als innerhalb der Kladen. Es kommen also zwei genetisch distinkte Linien sympatrisch im Rhein vor. Diese Ergebnisse decken sich mit Untersuchungen aus Nordamerika, wo ebenfalls zwei Linien beschrieben werden (Hillis & Patton 1982, McLeod 1986, Siripattawan *et al.* 2000).

Ein Vergleich der Alignments der 16S- und COI-Fragmente ergibt 2.03 % bzw. 2.88 % polymorphe Positionen zwischen den Kladen. Obwohl diese Werte gering sind, findet man bei anderen Muscheln vergleichbare Niveaus. So beschreibt Lydeard *et al.* (1996) in einem Vergleich von 16S-Sequenzen bei Unioniden 2.4 bis 21.6 % Divergenzen. Innerhalb der gleichen Familie finden sich für das COI-Fragment bei intraspezifischen Vergleichen der

Gattung *Potamilus* 0 bis 2.6%, und interspezifisch 1.2 bis 14.5 % Unterschiede (Roe & Lydeard 1998). Im Vergleich von *C. fluminea* mit *Dreissena polymorpha* und *D. bugensis* ergeben sich hingegen 30.94 - 33.55 % unterschiedliche Sequenzpositionen des COI-Fragmentes (Baldwin *et al.* 1996). Die hier detektierten Werte liegen dementsprechend im Grenzbereich zwischen den genannten intra- und interspezifischen Untersuchungen und tendieren eher zu innerartlichen Vergleichen.

Die Besiedelung neuer Lebensräume erfolgt in erster Linie durch wenige Individuen. Aufgrund dessen ist es wahrscheinlich, dass nur wenige Haplotypen zu finden sind und die genetische Variation gering ist (Chakraborty & Nei 1977, Frankel & Soule 1981). Dieser Argumentation folgend spricht das Auftreten verschiedener Haplotypen innerhalb der Kladen für mehrere Besiedelungswellen oder auf die gleichzeitige Verschleppung vieler Individuen von *Corbicula* im Rhein. Zusätzlich fanden sich in Klade 2 mehr Haplotypen als in Klade 1. Diese größere Variabilität könnte auf eine Mehrfachbesiedelung über einen längeren Zeitraum und damit auf ein früheres Auftreten dieser Klade im Rhein zurückzuführen sein. Williamson (1996) konnte zeigen, dass die Chancen einer invasiven Spezies, sich in einem neuen Lebensraum zu etablieren, mit der Anzahl eingebrachter Individuen steigt. Mit steigender Individuenzahl erhöht sich gleichzeitig die Wahrscheinlichkeit, dass mehrere Haplotypen verschleppt werden. Insofern wäre die gefundene Variabilität bei einem erfolgreichen Neozoon zu erwarten gewesen.

Die Ergebnisse des DAF-Fingerprintings zeigen drei distinkte Genotypen, die in einem etwa gleichen Verhältnis auftreten. Es kann gezeigt werden, dass nur Genotyp A und C exklusive Banden besitzt, wohingegen bei B nur Banden auftreten, die auch in A oder C vorhanden sind. Da aber zwei Haplokladen auftraten, folgert daraus die Vermutung, dass es sich bei Genotyp B um einen Hybriden handelt. Dies kann anhand des Restriktionsverdau des ITS1-Fragmentes bestätigt werden, da RFLP-Typ β (entspricht Genotyp B des DAF-Fingerprintings) sowohl die Schnittstellen des Genotyps α (Genotyp A) als auch die des Typs χ (Genotyp C) aufweist (ein „additives“ Bandenmuster).

Da in der Hauptkomponentenanalyse die drei Genotypen als distinkte Cluster auftreten, ist eine Rückkreuzung mit den Eltern mit der F₁-Generation unwahrscheinlich. In diesem Falle wären prinzipiell alle Kombinationen zwischen den Bandenmustern der drei Cluster

möglich. Dies würde sich in der PCA als eine homogene Punktwolke zeigen. Eine Kreuzbarkeit der F₁-Hybride untereinander hingegen kann nicht beurteilt werden. Somit ist nicht zu unterscheiden, ob ein „Hybridzusammenbruch“ (Maynard Smith 1992, Avise 1994), d.h. eine reduzierte Lebensfähigkeit von Rückkreuzungen oder F₂-Hybriden, eine Sterilität der F₁-Hybriden oder unter Umständen sogar eine Hybridspeziation vorliegt.

Ein Vergleich der Ergebnisse von DAF-Fingerprints mit den Haplotypkladen unterstützt die Feststellung, dass die genetischen Linien im Rhein Hybride bilden. So tritt beispielsweise Genotyp A nur in Klade 1 auf, Genotyp C nur in Klade 2. Genotyp B hingegen wird in beiden Kladen gefunden, wobei der größte Teil in Klade 2 zu finden ist. Dies verdeutlicht zusätzlich die Hypothese, dass B ein Hybrid zwischen A und C ist. Gleichzeitig lässt dies vermuten, dass A und C sich nicht frei kreuzen, sondern eine Richtung vorliegt (siehe unten). *Corbicula* ist im Rhein ein Neozoon und dort erst seit 1988 nachgewiesen. Da sich in diesem Zeitraum keine reproduktiven Barrieren entwickeln konnten, ist es wahrscheinlich, dass die genetischen Linien vor der Verschleppung einem vermindertem Genfluss unterlagen und Mitteleuropa als sekundäre Kontaktzone anzusehen ist.

Durch die Berechnung des zytonukleären Ungleichgewichtes kann eine Speziation der Hybride ausgeschlossen werden ($D \sim D_1$, $D_2 \sim D_3$) wohingegen sich die Vermutung bestätigt, dass keine freie Kreuzbarkeit der beiden genetischen Linien vorliegt. Alle Ungleichgewichte sind unterschiedlich und mindestens D und D₁ ungleich null. Aufgrund der hohen Standardabweichung lassen sich aus dem Ungleichgewicht zwei Interpretationen ableiten. Wenn $D = D_1$, $D_2 = 0$ und $D_3 \neq 0$, tritt eine Verstärkung der Isolationsmechanismen auf, beispielsweise durch Reproduktionsverhalten, Selektion oder geringe Fitness der Hybriden. Bei $D_1 > D$ und $D_3 < D_2$ (vergleiche Kapitel 3.2) liegt nicht zufällige Vermehrung vor (Arnold 1993, Scribner *et al.* 2001). Wie der Vergleich der Daten des DAF-Fingerprintings und den Haplokladen zeigt, gibt Genotyp C in fast allen Fällen die mitochondriale DNA an die Hybride weiter und stellt dementsprechend die „mütterliche“ Linie dar. Genotyp A gibt nie mtDNA an Hybride weiter. Zudem findet sich der Hybrid (Genotyp B) genauso häufig wie die Eltern (Genotypen A und C). Sollte also ein präzygotischer Isolationsmechanismus vorliegen, beträfe dieser nur Genotyp A, wohingegen Genotyp B sich mit Gameten beider Typen fortpflanzt. Gleichzeitig finden sich keine Hinweise auf eine Rückkreuzung mit den Eltern (siehe oben). Die nicht

eindeutigen Werte des zytonukleären Ungleichgewichts können dementsprechend darauf zurückzuführen sein, dass beide Prozesse (Hybridsterilität oder Hybridzusammenbruch bei nicht zufälliger Vermehrung) gleichzeitig stattfinden. Für Genotyp C würde dies bedeuten, dass ein großer Teil ihrer Nachkommen nicht mehr zur weiteren Vermehrung zur Verfügung steht. Bei einem sympatrischen Vorkommen würde dies einen Rückgang der Abundanz und unter Umständen Extinktion bedeuten.

Diese Berechnungen gehen allerdings von der Vermutung aus, dass bei *Corbicula* mtDNA nur mütterlicherseits weitergegeben wird. Am Beispiel von *Mytilus* sp. konnte aber gezeigt werden, dass innerhalb dieser Ordnung mtDNA auch paternal weitergegeben wird (Hoeh *et al.* 1991, Zouros *et al.* 1992, Zouros *et al.* 1994, Hoeh *et al.* 1996). In diesem Falle könnten anhand des zytonukleären Ungleichgewichtes keine vergleichbaren Aussagen getroffen werden. Da aber die Zuordnung der Genotypen des DAF-Fingerprintings und der RFLP-Analysen zu den mitochondrialen Haplokladen durch Hybridisierung gut zu erklären ist, erscheint eine paternale Weitergabe von mtDNA unwahrscheinlich. Zwei Individuen des Genotyps A konnten aber auch Morphotyp „S“ zugeordnet werden. Hier ist unklar, ob in seltenen Fällen Introgression auftritt oder unter Umständen doch paternale Vererbung vorliegt. Da aber nur diese zwei Individuen auftraten, können hier keine abschließenden Aussagen getroffen werden. Hierzu wären weitere Untersuchungen mit kodominanten genetischen Markern, wie beispielsweise Mikrosatelliten (Tautz 1989, Schlötterer *et al.* 1991) notwendig.

Verschiedene Autoren berichten von triploiden Individuen der Körbchenmuschel *C. leana* (Okamoto & Arimoto 1986) in Japan, sowie *C. fluminea* und *C. papyracea* (Park *et al.* 2000) in Korea, die sich sexuell vermehren, indem die Spermazellen keine Reduktionsteilung durchlaufen und somit somatischen DNA-Gehalt besitzen (Komaru *et al.* 1997). Andere Arten besitzen einen diploiden Chromosomensatz von 36 (*C. sandai*, Okamoto & Arimoto 1986) und 38 (*C. colorata*, Park *et al.* 2000 und *C. japonica*, Okamoto & Arimoto 1986). In der vorliegenden Untersuchung kann *Corbicula* im Rhein nicht mit Bestimmtheit ein Chromosomensatz zugeordnet werden. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass alle Tiere einen diploiden Chromosomensatz von 36 oder 38 n besitzen. Hinweise auf einen triploiden Satz von 54 n (Park *et al.* 2000) bestehen nicht.

Von den Präparaten der 15 aufgeführten Individuen und 12 weiteren waren nur 62 Karyogramme auswertbar. Dies ist in erster Linie darauf zurückzuführen, dass die Kernmembranen in den meisten Fällen intakt blieben oder die Chromosomen vieler Zellen in dichten Wolken übereinander zu liegen kamen. In manchen Fällen wurden Chromosomen einzeln gefunden, vermutlich waren sie beim Spülen mit destilliertem Wasser abgeschwemmt worden. Dies erklärt auch die stark unterschiedliche Anzahl an Chromosomen. Um die eigentliche Basiszahl der Chromosomen feststellen zu können, müssen in der Regel möglichst viele Arten einer Gattung analysiert werden, da sonst nur ermittelt werden kann, ob eine Art ein Vielfaches an Chromosomen einer anderen besitzt (vergleiche hierzu www.uni-hamburg.de/botanik-online/).

In der vorliegenden Untersuchung wird gezeigt, dass im Rhein mindestens zwei distinkte Morphe der Gattung *Corbicula* auftreten. Beide Morphen sind im Rhein sympatrisch und konnten während der Probenahme in einer Baggerschaufel gefunden werden. Die Ergebnisse der PCA sind in erster Linie durch die größenunabhängige Fourieranalyse und Anzahl der Zuwachslinien zu erklären. Die Morphen unterscheiden sich also zum großen Teil durch die Form der Schale und deren Skulpturierung. Dieses Ergebnis ist vergleichbar zu anderen morphologischen Untersuchungen: So konnte Zajonz (1995) für Populationen im Rhein zwei Formen nachweisen, die als *C. fluminea* (entspricht vermutlich „R“ in der vorliegenden Untersuchung) und *C. fluminalis* (entspricht vermutlich „S“) bezeichnet wurden.

Zusätzlich ist es sehr wahrscheinlich, dass im Rhein ein intermediärer Morph auftritt, der in der Literatur nicht belegt ist. Kinzelbach (1991) beschreibt zwar drei Arten im Rhein, führte aber keine conchologischen Untersuchungen durch. Die relativ geringe Häufigkeit deutet auf einen selektiven Nachteil der intermediären Form im Rhein hin. Morton (1987) berichtet ebenfalls von zwei Formen von *C. fluminea* mit Intermediären in Hong Kong, führt die morphologischen Unterschiede allerdings auf Umweltparameter zurück (insbesondere pH und Wasserhärte). Da die Tiere im Rhein sympatrisch vorkommen, sind solche Mechanismen in der vorliegenden Untersuchung unwahrscheinlich. Trotz sympatrischen Vorkommens können auch andere Faktoren die Formbildung bei *Corbicula* bestimmen und gleichzeitig intermediäre Formen unterdrücken, wie beispielsweise unterschiedliche Vermehrungsstrategien (vergleiche hierzu Meister 1997).

Bei einem Vergleich der bisher gewonnenen Erkenntnisse zeigt sich, dass die Ergebnisse der morphometrischen Analysen und der Sequenzdaten nicht deckungsgleich sind: so werden Individuen der COI-Haploklade 1 in allen Morphotypen gefunden, wenngleich auch 81.5% dem Morphotyp „R“ zugeordnet werden können. Haplotypen der Klade 2 finden sich ebenfalls in allen Morphotypen, wobei 77.8% dem Morphotyp „S“ angehören. Eine Unterscheidung dieser genetischen Linien im Freiland ist dementsprechend nicht möglich.

Die Hybride können ebenfalls morphologisch nicht differenziert werden, dies kann als kryptische Hybridisierung bezeichnet werden. Ein solcher Vorgang ist bei Mollusken nicht unbekannt und ist beispielsweise für die Gattungen *Nassarius* (Sanjuan *et al.* 1997) und *Mytilus* (McDonald *et al.* 1991, Seed 1992, Sanjuan *et al.* 1996) beschrieben.

4 Europa: Ausbreitung von *Corbicula*

4.1 Einleitung

Europäische Flüsse wurden in den vergangenen Jahrzehnten von vielen Tier- und Pflanzenarten aus unterschiedlichsten Regionen besiedelt (z.B. Nehring & Leuchs 1999), wobei sowohl Ausbreitungsrichtung als auch Ausbreitungsvektoren variieren (Carlton & Geller 1993). So kann eine Ausbreitung von Mitgliedern der mediterranen Fauna über Rhône und Rhône-Mosel-Kanal Richtung Norden beobachtet werden (Kinzelbach 1995), wie beispielsweise von der Schwebgarnele *Atyaephyra desmarestii*. Gleichzeitig tritt eine Ausbreitung pontokaspischer Arten Richtung Westen auf (z.B. die Gattung *Dikerogammarus*, Tittizer 1997, Reinhold & Tittizer 1997). Eine dritte Gruppe bilden Tiergruppen aus Übersee, die von internationalen Häfen in Binnenwasserstrassen eindringen, wie beispielsweise *Corbicula* (Kinzelbach 1991). Überwiegend sind menschliche Aktivitäten für die Ausbreitung ausschlaggebend. So werden durch den Kanalbau Verbindungen bisher getrennter Flusssysteme geschaffen, die einen Faunenaustausch fördern, wie etwa der Rhein-Main-Donau-Kanal (Tittizer 1997). Gleichzeitig fördert die Schifffahrt den Transport von Individuen über bisherige Verbreitungsgebiete hinaus (Reinhold & Tittizer 1997). Durch den überwiegend identischen Ausbau der Wasserstrassen mit Blocksteinschüttungen wird zusätzlich eine Habitatvereinheitlichung geschaffen, die Neozoen eine Besiedelung erleichtert (eigene Beobachtung). Stauwehre hingegen wurden bisher als Wanderungshindernisse interpretiert (Ward & Stanford 1983), Untersuchungen hierzu wurden aber bisher nur in kleinen Gewässern (Quast *et al.* 1997, Thiele *et al.* 1998, Schmidt *et al.* 1999) oder für Vertebraten durchgeführt (Schewers *et al.* 1998, Schewers & Adam 1993).

Stauwehre stellen eine nicht nur eine physikalische Barriere dar, vielmehr verändern sie auch die Strömungsverhältnisse in deren Umfeld. So sinkt die Fließgeschwindigkeit im Oberwasser, wohingegen im Unterwasser meist eine erhöhte Strömung anzutreffen ist. Gleichzeitig ändern sich auch ökologische Faktoren, wie beispielsweise Substratgrößen (Banning 1998). Da benthale Organismen stark von physikalischen Faktoren abhängig sind (Rui & Cortes 1992, Armitage 1984), haben diese Bauwerke einen starken Einfluss auf Makroinvertebraten. Dies gilt insbesondere für wenig mobile Organismen, wie beispielsweise Muscheln. Hierbei ist aber unklar, ob Neozoa von diesen Effekten ebenso betroffen sind wie autochthone Arten und ob dementsprechend Auswirkungen auf Verbreitung und

Migrationsrouten dieser Tiere bestehen. Da die Überwindbarkeit von Stauwehren in großen Wasserstrassen bisher wenig untersucht wurde, soll anhand von drei unterschiedlichen Flüssen (Rhein, Mosel und Lahn) überprüft werden, ob eine Isolationswirkung besteht und welche Organismengruppen besonders hiervon betroffen sind. Da Daten eines Taxons (im vorliegenden Fall *Corbicula*) keine ausreichende statistische Grundlage darstellen, wurde das gesamte Makrozoobenthos bearbeitet. Zusätzlich sollten die Daten weiterer Neozoa Hinweise für die Verbreitungsmechanismen liefern.

Zusätzlich sollten Populationen von *Corbicula* aus anderen Flusssystemen mit den bisherigen Ergebnissen mit den genetischen und morphologischen Methoden aus Kapitel 2 und 3 verglichen werden, da das Auftreten weiterer genetischer Linien ein starker Hinweis auf weitere unabhängige Besiedelungsereignisse wäre.

4.2 Material und Methode

Die Methodik für DNA-Isolation, PCR-Bedingungen und Sequenzierung, RFLP, DAF-Fingerprinting, sowie morphometrische Methoden und deren statistische Auswertung wurden bereits in Kapitel 2 beschrieben.

Erfassung des Makrozoobenthos

Um das gesamte Makrozoobenthos von Rhein, Mosel und Lahn zu erfassen, wurden jeweils zwei bis drei Steine aus dem Uferbereich gewählt. Die Steine wurden aus einer Tiefe von 20 - 40 cm entnommen, da dort nach Gore (1987) die höchste Diversität der Besiedelung zu erwarten war. Es wurden möglichst raue und bewachsene Steine ausgewählt (Quast *et al.* 1997) und abgebürstet. Die Besiedelung der Fischtreppen in Mosel und Lahn wurde mit Hilfe eines Pfahlkratzers untersucht, wobei sowohl Wände als auch der Boden abgesammelt wurde. Ebenso wurde die Fauna der Schleusen dieser Flüsse mit einer Dredge erfasst, die von Hand 5 bis 10 m am Boden und während des Hochziehens an der Wand entlanggezogen wurde. Alle erfassten Organismen wurden in Alkohol konserviert und später im Labor determiniert. Hierbei wurden alle Individuen außer den Chironomiden und Oligochaeten bis zur Art bestimmt. Die Determination dieser Taxa erfolgt durch eine aufwendiger Präparation. Dies war durch deren häufiges Auftreten im Rahmen dieser Untersuchung nicht möglich. Juvenile Exemplare weiterer Arten können ebenfalls häufig nicht determiniert werden und wurden daher nur bis zur Gattung bestimmt. Beispielsweise

konnten die congenerischen Taxa *Dikerogammarus haemobaphes* und *Dikerogammarus villosus* nur bei hinreichend großen Exemplaren eindeutig abgegrenzt werden, nicht eindeutige Funde wurden folglich als *Dikerogammarus* sp. bezeichnet.

Die Erfassungen wurden in der Lahn zwischen Cramberg (km 91) bis zur Mündung unterhalb der Schleuse Niederlahnstein (km 135) sowie in der Mosel zwischen Trier (km 196) und der Mündung hinter der Schleuse Koblenz (km 2) mit jeweils vier Probestellen (Ober- und Unterwasser, Schleusen und Fischtreppen) im Jahr 1999 durchgeführt. Um die Auswirkungen der Stauwehre zu ermitteln, wurden zusätzliche Probestellen notwendig. Aus diesem Grunde wurde im Jahr 2000 das Benthos in der Lahn in den Stauhaltungen Cramberg, Scheidt und Kalkofen auf 14 Flusskilometern und in der Mosel in den Stauhaltungen Wintrich, Zeltingen und Enkirch auf 39 km erfasst. Es wurden sechs Stellen beprobt, jeweils 50, 500 und 1000 m vom Wehr entfernt. Im Rhein wurde die Probenahme im nicht stauregulierten Bereich der Mariannenaue (Rhein km 512 bis 517) durchgeführt.

Die erhaltenen Rohdaten (Abundanzen) wurden auf einen Quadratmeter umgerechnet und standardisiert. Da die meisten Auswertungsmethoden eine große Anzahl von Nullen in der Datenbasis nicht akzeptieren (starke Abweichungen von einer Normalverteilung bzw. unterschiedliche Varianzen bei einer *MANOVA*), wurden selten auftretende Taxa zu höheren taxonomischen Einheiten zusammengefasst (Warwick 1988).

Die physikalischen Unterschiede zwischen Ober- und Unterwasser sowie die unterschiedlichen Jahreszeiten haben einen starken Einfluss auf die Zusammensetzung des Makrozoobenthos (Armitage 1984, Rui & Cortes 1992, Banning 1998). Aus diesem Grunde wurden die zwei nahe dem Wehr gelegenen Probestellen für die Analyse zu „Wehr“ zusammengefasst und zusammen mit der Jahreszeit als Covariate in einer *MANCOVA* (*Multiple Analysis of Covariance*) benutzt und den restlichen Probestellen (zu Stauhaltungen zusammengefasst und als „Pools“ bezeichnet) gegenübergestellt. Die *MANCOVA* ist eine Varianzanalyse (vergleiche Kapitel 2), in der zusätzliche Einflussgrößen (unabhängige Variablen) benutzt werden, um festgestellte Effekte auf die Analyse zu berücksichtigen. Diese zusätzliche Einflussgröße wird als Covariate bezeichnet. In einem ersten Schritt werden in einer *MANCOVA* die unabhängigen Variablen und die Covariate mit einer linearen Regression auf Zusammenhänge untersucht. Die Variablen

werden dann dieser Regression „angepasst“ und dann die verbliebene, nicht erklärte Variabilität um diese Regressionsgerade mit der *MANCOVA* verglichen (nach Sokal & Rohlf 1981). Als unabhängigen Variablen wurden in dieser Untersuchung die standardisierten Abundanzen verwendet.

4.3 Ergebnisse

Sequenzdaten

Die Ergebnisse der *nested-clade*-Analyse der COI-Sequenzen (Abbildung 12) ergab, dass die Individuen von Mosel, Weser, Seine und Saône sich der Klade 2 zuordnen lassen. Während bei den französischen Individuen zum Teil neue Haplotypen auftraten, wurden in Weser und Mosel auch Tiere gefunden, deren Sequenz mit denen aus dem Rhein identisch waren. Zwei Tiere aus dem Rhein (St. Goar und Wiesbaden km 506 und 560) in Klade 1 stellten ebenso neue Haplotypen dar. Die Sequenzdivergenzen, die in den beiden bisher untersuchten Populationen (Kapitel 3) auftrat, scheint dementsprechend nur einen Teil der Gesamtvariabilität in Europa darzustellen. Überraschende Ergebnisse erbrachten hingegen die Sequenzen von Individuen aus der Rhône. Diese Tiere ließen sich zwar Klade 1 zuordnen, waren aber mindestens 12 Mutationsschritte (durchschnittliche Nukleotiddivergenz zwischen den Populationen 14.33) und von Klade 2 sogar mindestens 18 Schritte entfernt (durchschnittliche Nukleotiddivergenz 15.05). Dies ließ vermuten, dass hier eine weitere genetische Linie vorlag.



Abbildung 12: *Nested-clade*-Analyse der COI-Sequenzen. Klade 1 ist rechts, Klade 2 links abgebildet. *One-step*- und *three-step-clades* sind mit durchgehenden, *two-step-clades* mit gestrichelten Rechtecken gekennzeichnet. Die Tiere aus der Rhône konnten Klade 1 zugeordnet werden, bilden aber eine eigene genetische Linie (siehe Text).

DAF-Fingerprinting

Mit Hilfe einer Hauptkomponentenanalyse der DAF-Fingerprints konnten Individuen von St. Goar und Wiesbaden den Genotypen A und B zugeordnet werden (vergleiche Kapitel 3). Genotyp C wurde in diesen Populationen nicht gefunden. In den Clustern von A und C liegen diese Tiere aber etwas separiert und sind sich untereinander etwas ähnlicher als die Populationen bei Rhein km 492 und 493.

In Abbildung 13 ist eine PCA der Rhein- und Moselpopulationen gezeigt. Hier fiel auf, dass die Trennung der Genotypen B und C zusammenbrach, während alle Individuen der Mosel ein einheitliches Cluster bildeten. Eine Einwanderung von *Corbicula* von zwei Seiten in die Mosel war aufgrund der geringen Unterschiede dieser Populationen untereinander unwahrscheinlich. Vielmehr könnte die Mosel komplett von Frankreich aus besiedelt worden sein, da sich die Fingerprints von denen aus dem Rhein deutlich unterschieden. Dieser Unterschied war auch dafür verantwortlich, dass die Cluster von B und C weitgehend überlappen, da diese Unterschiede nun nicht mehr in den ersten beiden Hauptkomponenten enthalten waren (vergleiche Kapitel 3). Der Unterschied zwischen den Genotypen A und B/C lag dementsprechend in der selben Größenordnung wie Mosel zu A. Ein Vergleich der Fingerprints von A, B, C und denen der Mosel mittels einer AMOVA (vergleiche Kapitel 3) ergab signifikante Unterschiede zwischen diesen Gruppen. Es wurden sowohl die Genotypen aus dem Rhein zusammen ($p < 0.01$) als auch getrennt nach Genotypen ($p < 0.01$) getestet.

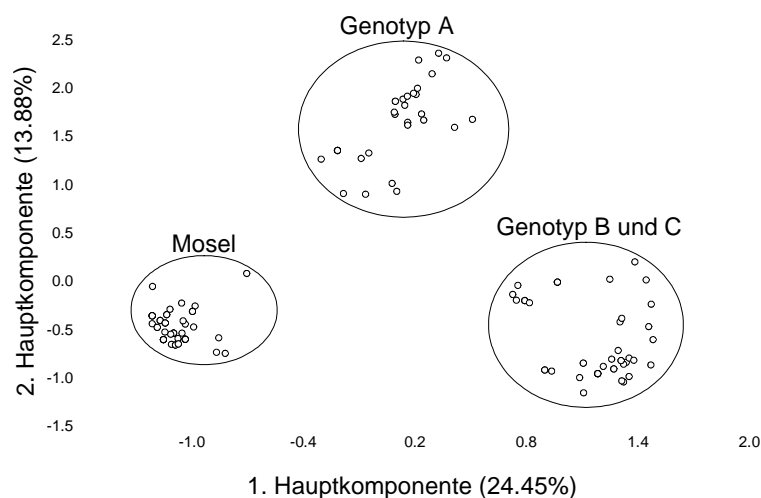


Abbildung 13: Hauptkomponentenanalyse der DAF-Fingerprints. Die Ovale umranden die jeweiligen Genotypen.

Ein *minimum-spanning-tree* (siehe Kapitel 2) derselben Individuen ergab leicht unterschiedliche Ergebnisse (vergleiche Abbildung 14). Die Trennung der Genotypen A, B und C war hier deutlich zu erkennen. Die Tiere der Mosel fielen in dieser Analyse zwischen denen des Rhein Genotyps A km 492/493 und Genotyp A Rhein km 560. Der Abstand zwischen Mosel- und Rheinpopulationen entsprach hierbei etwa dem zwischen Genotyp A und B. Wie in der Hauptkomponentenanalyse waren die Individuen aus St. Goar und Wiesbaden einander ähnlicher.

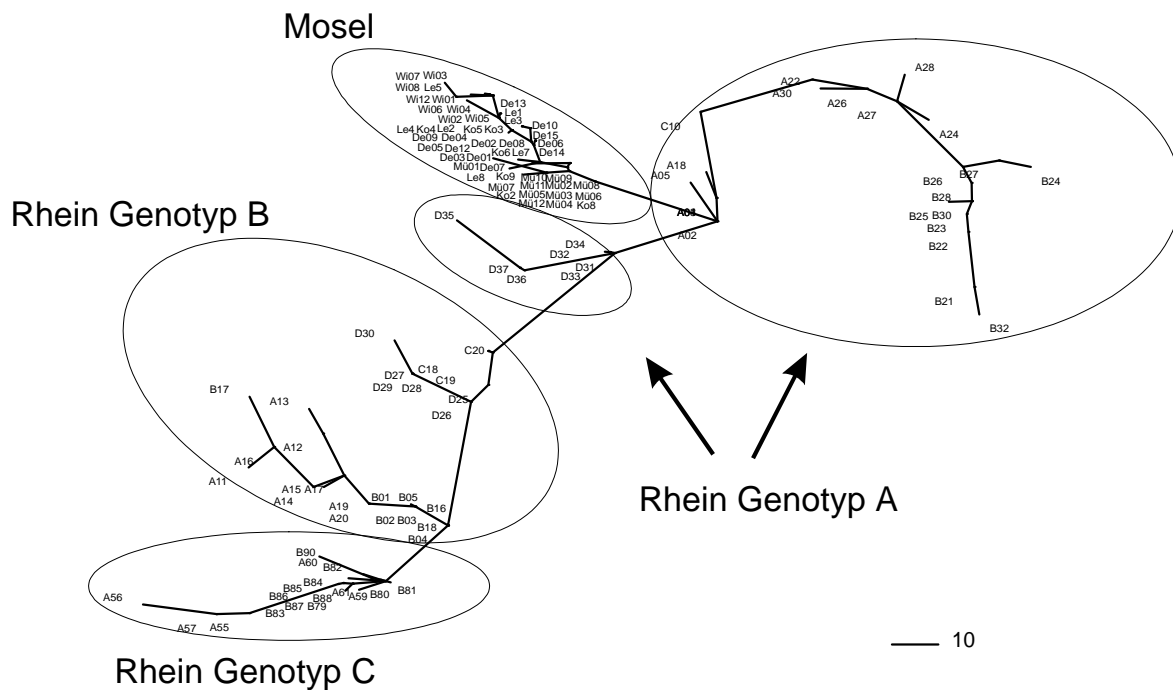


Abbildung 14: *Minimum-spanning-tree* der DAF-Fingerprints. Kreise umranden die Genotypen aus Kapitel 3 und Individuen aus der Mosel. Deren Populationen ordnen sich hier innerhalb des Genotyps A aus dem Rhein an. Der Referenzbalken entspricht 10 Unterschieden.

Morphologie

Alle Individuen außerhalb des Rheins wurden im Freiland nach Glöer & Meier-Brook (1998) als *C. fluminea* determiniert und zeigten oberflächlich betrachtet große Ähnlichkeit mit Morph „R“ (siehe Kapitel 3). Es wurden keine Individuen entdeckt, die dem Morph „S“ entsprachen, folglich auch keine sympatrischen Vorkommen. In einer Hauptkomponentenanalyse (Abbildung 15) zeigte sich, dass alle Individuen von Mosel, Weser, Rhône, Saône und Seine nicht den Morph „S“ und „R“ zugeordnet werden konnten und nur teilweise eine Überschneidung mit Morph „I“ aufzeigten. Vielmehr tendierten die Ergebnisse der PCA dieser Muscheln zu hohen Werten in der ersten (wie Morph „S“) und nega-

tiven Werten der zweiten Hauptkomponente. Die Ergebnisse ließen vermuten, dass diese Tiere zusammen mit Morph „I“ (vergleiche Kapitel 3) eine eigene Gruppe darstellten.

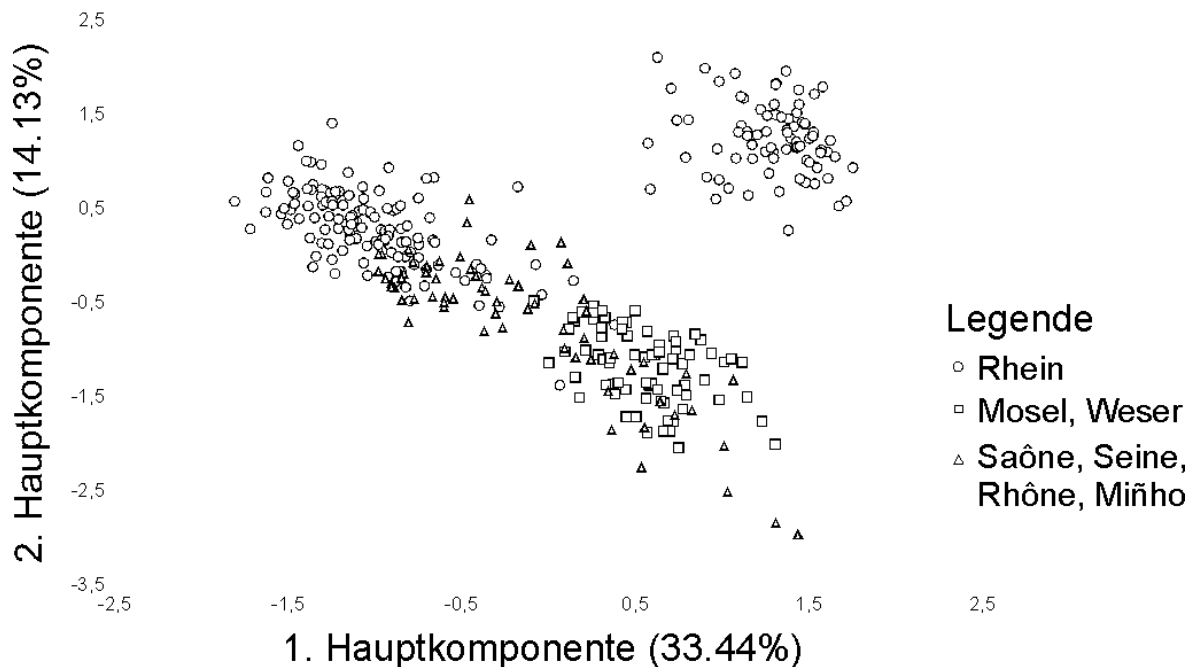


Abbildung 15: Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Daten (inklusive der Fourieranalyse). Individuen aus dem Rhein sind mit Kreisen, Mosel- und Weserpopulationen mit Rechtecken markiert. Individuen aus Frankreich und Spanien sind durch Dreiecke gekennzeichnet. Die Zahlen in Klammern geben den Anteil der jeweiligen Hauptkomponenten an der gesamten Variabilität wieder.

Die Morphe „R“ und „S“ aus dem Rhein zeigten in der zweiten Hauptkomponente einen Trend zu höheren Werten als die Populationen aus den anderen Flüssen und erschienen nunmehr als „Extreme“ der Grundgesamtheit an morphologischen Variabilität. Da Morph „S“ bei beiden Komponenten einen hohen, positiven Wert zeigte, war er noch deutlich abgrenzbar, wohingegen „R“ mit französischen Tieren Überschneidungen zeigte. Morph „I“ konnte aufgrund der Hauptkomponentenanalyse nicht von Individuen aus anderen europäischen Flüssen unterschieden werden. Individuen aus der Mosel, der Weser sowie Frankreich zeigten untereinander keine Unterschiede. Die für die Trennung verantwortlichen Faktoren waren aber mit denen aus der Analyse der Rheinpopulationen identisch. Die erste Hauptkomponente wurde in erster Linie durch die Daten der Fourieranalyse und der Anzahl der Skulpturen bestimmt; die zweite Hauptkomponente durch die Höhe, den Fourierdaten sowie durch das Verhältnis von Breite zu Höhe.

Die *MANOVA* der morphologischen Daten wurde aufgrund der Determination (siehe oben) mit den Tieren aus Frankreich, Morph „R“, sowie Weser und Mosel gegenüber Morph „S“ als Einflussgrößen durchgeführt und ergab signifikante Unterschiede ($p < 0.01$, Wilks $\lambda = 0.1489$). Der deutlich höhere Wert für Wilks λ deutete aber auf eine schlechtere Diskriminierung hin (vergleiche Kapitel 3). Da die PCA auch die Interpretation zuließ, dass die Individuen aus Frankreich, Spanien und Mosel eine eigene Form darstellten, wurden diese in einer weiteren *MANOVA* den Morphen „R“ sowie „S“ gegenübergestellt. Diese Analyse ergab ebenfalls signifikante Unterschiede ($p < 0.01$; Wilks $\lambda = 0.021$). Keine signifikanten Unterschiede hingegen zeigte ein Vergleich von Moseltieren gegenüber Individuen aus Frankreich.

Makrozoobenthos

Die Ergebnisse der Freilanduntersuchungen zeigten eine dichte Besiedelung von Mosel und Rhein mit unterschiedlichen Neozoen (bis zu 96 % aller erfassten Organismen einer Probestelle, siehe Anhang). Hierzu gehörten auch Taxa, von deren großflächigen Ausbreitung bisher wenig bekannt war, wie beispielsweise die Schwebgarnele *Hemimysis anomala*. Diese Neozoe wurde in der Lahn bisher nicht beschrieben, konnte aber in dieser Untersuchung in Mosel und Lahn häufig gefunden werden. Das Fehlen dieser Art in Wintrich, St. Aldegrund, Fankel und Lehmen waren aufgrund der pelagischen Lebensweise vermutlich artefiziell. Im Vergleich zu anderen Mollusken, wie beispielsweise *Dreissena polymorpha* oder *Potamopyrgus antipodarum*, die im untersuchten Teil der Mosel durchgehend auftraten, fand sich *Corbicula* nicht zwischen Enkirch und Fankel. Für zwei Taxa konnte gezeigt werden, dass sie die Mosel noch nicht durchgehend besiedelt hatten: das Fehlen von *Hypania invalida* und *Jaera istri* im oberen Untersuchungsgebiet stellte vermutlich die Einwanderungsfront im Jahre 1999 in der Mosel dar.

In der Lahn konnte *Corbicula* nur in der Schleuse Lahnstein nachgewiesen werden (siehe Tabelle 5). *Dreissena polymorpha* zeigte eine unterbrochene Verteilung aus Einzelfunden. Zudem wurden im Gegensatz zur Mosel immer nur einzelne, teilweise sehr große Exemplare gefunden, viele davon in Schleusen. *Potamopyrgus antipodarum* konnte nur bei Scheidt nachgewiesen werden, aber nicht in den 39 Kilometern bis zur Mündung in den Rhein, wo diese Neozoe häufig war. Ähnliches galt für den Keulenpolyp (*Cordylophora caspia*) und den Schlammröhrenwurm *Corophium curvispinum*. Die aus dem ponto-

kaspischen Raum stammende Gattung *Dikerogammarus* hingegen schien mittlerweile durchgehend alle drei Flüsse besiedelt zu haben und trat in Abundanzen bis 270 Individuen pro m² auf.

Tabelle 5: Verbreitung ausgewählter Neozoa in Mosel und Lahn.

	Fluss Km	<i>Corophium curvispinum</i>	<i>Dikerogammarus</i> ssp.	<i>Hemimysis anomala</i>	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	<i>Dreissena polymorpha</i>	<i>Cordylophora caspia</i>	<i>Corbicula fluminea</i>	<i>Hypania invalida</i>	<i>Jaera istri</i>	
Trier	195	x	x	x	x	x	x				Mosel Fließrichtung →
Detzem	166	x	x	x	x	x	x	x	x		
Wintrich	141	x	x		x	x	x	x	x		
Zeltingen	123	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Enkirch	102	x	x	x	x	x	x		x	x	
Aldegrund	78	x	x		x	x	x		x	x	
Fankel	59	x	x		x	x	x		x	x	
Müden	37	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Lehmen	20	x	x		x	x	x	x	x	x	
Koblenz	2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Cramberg	91		x			x	x				Lahn Fließrichtung →
Scheidt	96	x	x	x	x	x	x				
Kalkofen	105	x	x	x		x					
Hollerich	113			x							
Nassau	117		x	x		x					
Dausenau	122		x	x		x					
Bad Ems	126	x	x	x		x				x	
Nievern	128		x					x			
Ahl	132	x	x	x				x		x	
Lahnstein	135	x		x		x		x			

Die Abundanzverteilung der Makroinvertebraten schien im Verlauf der beiden Flüsse diskontinuierlich zu sein. Mit Hilfe der PCA sollte der Einfluss der Stauwehre auf diese Verteilung aufgezeigt werden. Um den Einfluss jahreszeitlicher Unterschiede nicht in die Analyse einzubeziehen, wurden die Mittelwerte der drei Erfassungen benutzt. Die ersten resultierenden Hauptkomponenten erklärten 65.9 % der gesamten Variabilität (Faktor 1: 50.07 %; Faktor 2: 15.83 %). Dabei wurden von der Analyse bis auf zwei alle Taxa auf die beiden ersten Hauptkomponenten verteilt, sodass diese Faktoren die Zusammenhänge zwischen der Besiedelung der Standorte sehr gut wiedergaben (die Taxa stellten in diesem Fall die Variablen dar). Die erste Hauptkomponente trennte die zusammengefassten Probestellen in der Lahn von denen in Mosel und Rhein. Die zweite Hauptkomponente trennte wiederum Mosel- von Rheinprobenahmen. Auffällig war zudem die große Ähnlichkeit der Probenahmen im Rhein untereinander. Die „Pools“ der jeweiligen Flüsse zeigten sich in der Ordination aber nicht in Reihenfolge der Probestellen, sodass auch hier wieder eine Diskontinuität zu beobachten war.

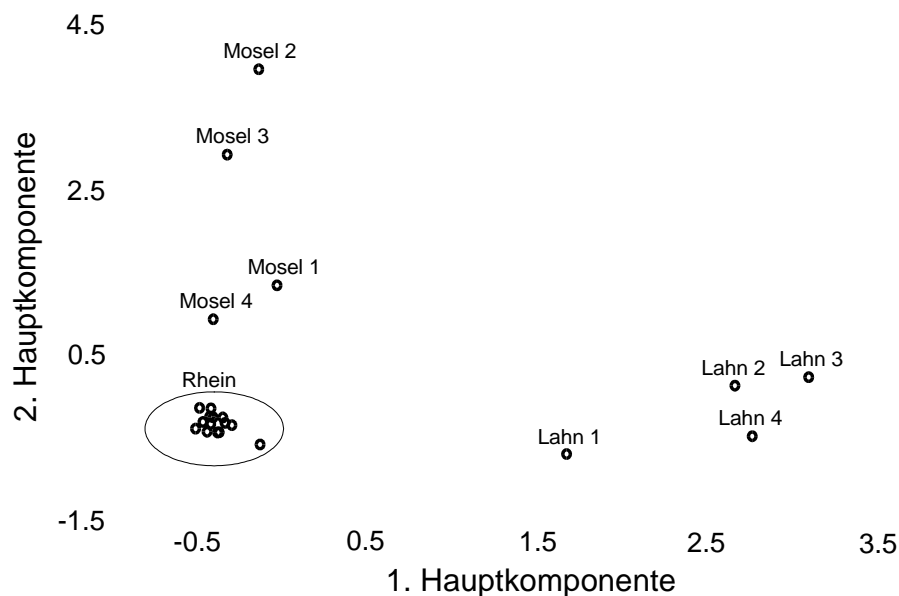


Abbildung 16: Hauptkomponentenanalyse der Abundanzdaten, die zuvor in Pools eingeteilt wurden (siehe Kapitel 4.2).

Die erste Fragestellung der *MANCOVA* war, wie groß der Unterschied zwischen Ober- und Unterwasser im Vergleich zu den Unterschieden der „Pools“ war. Hierzu wurden die Faktoren Oberwasser, Unterwasser und Pool als abhängige Variablen benutzt. Um dem Einfluss von jahreszeitlichen Schwankungen sowie dem Abstand der Probestellen Rechnung zu tragen, wurde diese als Covariate in einer *MANCOVA* benutzt. Obwohl beide

Variablen sich als signifikant darstellten ($p < 0.001$), waren der Wert für Wilk's λ der „Pools“ deutlich näher an der vollständigen Diskriminierung ($\lambda = 0.003$) als der der „Wehre“ ($\lambda = 0.05$) und hatten somit einen größeren Einfluss. In den folgenden Analysen wurde dementsprechend Ober- und Unterwasser als Covariaten benutzt. Zusätzlich wurden authochthone und allochthone Organismen getrennt analysiert.

Tabelle 6: Ergebnisse der MANCOVA, aufgeteilt in Neozoa und authochthone Taxa.

Fluß		Wilk's λ	P
Lahn	Gesamt	0.2090	0.0132
	Neozoa	0.6246	n.s.
	Authochthone	0.1548	0.0035
Mosel	Gesamt	0.2059	0.0324
	Neozoa	0.2325	0.0369
	Authochthone	0.2131	0.0320

Nur die Analyse der Neozoa in der Lahn ergab keine signifikanten Ergebnisse. Dies ist darauf zurückzuführen, dass alle Neozoa im untersuchten Bereich (Cramberg bis Kalkofen, vergleiche Tabelle 6) in geringen Abundanzen auftraten. Den geringsten Wert für Wilk's λ und somit die größten Unterschiede in der Besiedelung der „Pools“ fand sich bei authochthonen Taxa der Lahn.

4.4 Diskussion

Die Analyse der Sequenzdaten zeigte, dass in der Rhône eine dritte genetische Linie auftritt, die in anderen Flüssen nicht nachgewiesen werden kann. Diese Muscheln können zwar in der *nested-clade*-Analyse Klade 1 zugeordnet werden, bilden aber aufgrund der Sequenzdivergenzen eine eigene genetische Linie. Hier scheint sich zu bestätigen, dass in Europa ein drittes, morphologisch kryptisches Taxon auftritt (Renard *et al.* 2000), da sich die Tiere phänotypisch nicht von anderen Individuen aus Mosel und Saône unterscheiden lassen (siehe unten). Gleichzeitig ist das Auftreten einer weiteren genetischen Linie ein starker Hinweis auf ein unabhängiges Besiedelungsereignis in der Rhône.

Mit steigender Individuenzahl finden sich in der Analyse der Sequenzdaten insbesondere bei Individuen aus Frankreich weitere Haplotypen. Da *Corbicula* in Europa erstmals in

französischen Gewässern nachgewiesen wurde, lässt dies die Vermutung zu, dass diese Tiere anderen „Einwanderungswellen“ angehören. Andere Proben der Klade 1, wie etwa aus Weser, Mosel oder Spanien sind oftmals mit den im Rhein auftretenden Tieren identisch. Sollte *Corbicula* aus Nordamerika nach Europa gelangt sein, wäre dieser Befund für alle Individuen zu erwarten gewesen. In der vorliegenden Untersuchung kann dies aber nur für Klade 1 nachgewiesen werden (siehe hierzu Kapitel 5 und 6). Somit ist es möglich, dass zumindest drei unterschiedliche Besiedelungsereignisse in Europa stattgefunden haben.

In zwei weiteren Populationen aus dem Rhein können mit Hilfe einer Hauptkomponentenanalyse des DAF-Fingerprintings die Genotypen A und B nachgewiesen werden, Genotyp C tritt jedoch nicht auf. Hierbei ist unklar, ob dies auf eine geringere Probengröße zurückzuführen ist, oder ob ein möglicher Rückgang der Abundanzen (vergleiche Kapitel 3) dafür verantwortlich ist. Ein *minimum-spanning-tree* des DAF-Fingerprintings zeigt aber auch, dass die Individuen von St. Goar und Wiesbaden im Verhältnis zu den Probestellen bei km 492/493 einander ähnlicher sind. Dies ist ein erster Hinweis auf eine genetische Strukturierung der Populationen im Rhein.

Mehrere Populationen aus der Mosel zeigen ein sehr einheitliches Muster des DAF-Fingerprintings, wie es bei einer Erstbesiedelung zu erwarten wäre (Chakraborty & Nei 1977, Frankel & Soule 1981). Gleichzeitig unterscheiden sich diese Individuen deutlich von denen aus dem Rhein. Diese Befunde sprechen für eine einmalige Besiedelung der Mosel von Frankreich aus. Der *minimum-spanning-tree* lässt trotz der Unterschiede zu den Rheinpopulationen die Interpretation zu, dass diese Tiere trotz der gefundenen Unterschiede dem Genotyp A zuzuordnen sind. Dies würde sich mit der Beobachtung decken, dass diese Populationen durchgehend der Haploklade 1 der COI-Sequenzen angehören.

Die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen ergeben, dass die Rheinpopulationen mit dem überwiegenden Teil der Individuen aus Frankreich, Spanien und der Mosel nicht identisch sind. Während diese zwar Überschneidungen mit den Morphen „R“ und „I“ aufweisen, kann Morph „S“ dort nicht detektiert werden. Dementsprechend können keine sympatrischen Vorkommen entdeckt werden. Da die Muscheln aus Saône, Rhône, Miño, Weser und Mosel mit Hilfe genetischer Methoden den bisher beschriebenen zwei

Haplokladen zugeordnet werden können, kann ausgeschlossen werden, dass hier andere Taxa auftreten. Gleichzeitig scheinen die Ergebnisse der MANOVA aber auf drei Morphen hinzuweisen. Diese Auftrennung kann eine Folge disruptiver Evolution sein, wie beispielsweise bei *Hydrobia ulvae* und *H. ventrosa* in den Küstengewässern Dänemarks: Die Lebensräume dieser Arten überlappen trotz unterschiedlicher Salztoleranz. Ist nur eine Art vorhanden, sind Gehäusegrößen gleich groß und zeigen wenig morphologische Unterschiede. Kommen beide sympatrisch vor, ist *H. ulvae* größer, bedingt durch Aufnahme unterschiedlicher Partikelgrößen bei der Ernährung (Fenchel & Christiansen 1977). Dieses Beispiel einer disruptiven Evolution kann auch auf die hier untersuchten Populationen zutreffen. Die auftretenden genetischen Linien, die jeweils eine breite Spanne an morphologischer Variation zeigen (Morton 1986), können nach vorangehender geographischer Isolation in einer sekundären Kontaktzone im Rhein aufeinander getroffen sein. Dort, wo sie aufeinandertreffen, könnte eine Merkmalsverschiebung hin zu morphologischen „Extremen“ aufgetreten sein, während allopatrische Populationen in Saône, Rhône, Miño, Weser und Mosel hiervon nicht betroffen sind. Die Ursachen dieser Merkmalsverschiebung können beispielsweise Konkurrenz oder Selektion auf Paarungsisolation sein (Maynard Smith 1992). Im Falle von *Corbicula* könnten unterschiedlichen Reproduktionsstrategien und/oder ökologischen Präferenzen, die Meister (1997) für Populationen aus dem Rhein nachwies, eine Rolle spielen.

Varianzanalysen mit den Abundanzen des Makrozoobenthos als unabhängigen Variablen zeigen, dass Stauhaltungen einen statistisch nachweisbaren Effekt auf die Verteilung der benthalen Fauna in Mosel und Lahn haben und dass der von Ward & Stanford (1983) geprägte Ausdruck der „serial discontinuity“ die Verhältnisse gut beschreibt. Hierbei scheinen allochthone Taxa empfindlicher auf Stauhaltungen zu reagieren. Dieser Effekt ist jedoch in der Mosel schwächer ausgeprägt. Dies könnte darauf zurückzuführen sein, dass die Stauwehre der Mosel erst seit etwa 50 Jahren bestehen (die Wehre der Lahn sind teilweise über 150 Jahre alt) und dieser Fluss einen höheren Anteil an Neozoa aufweist.

Die zweigeteilte Besiedelung der Mosel deutet anfangs darauf hin, dass die Körbchenmuschel die Mosel von zwei Seiten aus besiedelt hatte. Da *Corbicula* in Südwestfrankreich bereits mehrere Jahre vor dem Auftreten im deutschen Rhein nachgewiesen war (Mouthon 1981, Girardi 1990), erschien dies durchaus denkbar. Den Ergebnissen der DAF-

Fingerprints nach ist es aber wahrscheinlich, dass *Corbicula* die Mosel nur von Frankreich aus besiedelte. Diese Vermutung wird durch die Besiedelungsgeschichte untermauert. Nach der Erstbeschreibung 1988 in den Niederlanden (bij de Vaate 1990) breitete sich die Körbchenmuschel mit einer Geschwindigkeit von 85 bis 110 Flusskilometer pro Jahr im nicht staugeregelten Bereich des Rheins aus (bij de Vaate 1991). Allerdings brauchte sie etwa ein Jahr, um die Staustufe Iffezheim zu überwinden (Bäthe, pers. Mitt.) und erreichte 1994 Basel. Erst 1995 wurde *Corbicula* in der Mosel beschrieben (Bachmann 1999), also mindestens vier Jahre, nachdem sie den Rhein bis zur Moselmündung besiedelt hatte. Da sich in der Mosel kurz vor ihrer Mündung in den Rhein ein Stauwehr befindet (Koblenz, km 2), ist zu vermuten, dass *Corbicula* diese Barriere nicht überspringen konnte. Dies galt bis 1999 auch für die Lahn. Dort wurde in der vorliegenden Untersuchung *Corbicula* nur als Einzelfund in der Schleuse Niederlahnstein, kurz vor der Mündung in den Rhein gefunden. Eine Besiedelung in Fließrichtung ist für Mollusken sicherlich viel schneller möglich. Für eine Ausbreitung in der Mosel von Frankreich aus spricht ebenfalls, dass *Corbicula* in den meisten Fischtreppe dieser Bundeswasserstrasse zu finden war. Aufgrund der hohen Fließgeschwindigkeiten in diesen Anlagen (in der Mosel bestehen nur betonierte Beckenpässe) kann die Muscheln nur vom Oberwasser her in diese Anlagen gelangt sein. Die „Lücke“ in der Besiedelung der Lahn ist wiederum vermutlich die Folge von anthropogener Verschleppung durch die Schifffahrt.

Die Verbreitungsstruktur anderer Neozoa in den untersuchten Flüssen unterstützt die These, dass Stauwehre ein Ausbreitungshindernis darstellen. Während die Probestellen im Rhein sich sehr stark in Artzusammensetzung und Abundanzverteilung ähneln, findet sich in der Mosel zwar eine durchgehende Verbreitung der untersuchten Taxa, die aber sehr starken Abundanzschwankungen unterliegen. Die Verbreitungsstruktur von einwandernden Arten und verschleppten Neozoa sollten sich unterscheiden: unregelmäßige, punktuelle Vorkommen sprechen für eine Verschleppung, während Wanderungsaktivitäten eine graduelle Verbreitung verursachen. Das Auftreten einer „Einwanderungsfront“ wäre hierfür ein starker Hinweis. Eine graduelle Verbreitung mit Einwanderungsfront zeigen beispielsweise *Jaera istri* und *Hypania invalida* in der Mosel. In der Lahn, in der heimische Taxa dominieren, sind *Dikerogammarus* ssp. und *Hemimysis anomala* durchgehend in geringen Abundanzen anzutreffen. *Jaera istri* und *Hypania invalida* zeigen, wie in der Mosel, eine Einwanderungsfront und hatten bis 1999 drei Stauwehre übersprungen.

Potamopyrgus antipodarum und *Cordylophora caspia* hingegen sind nur 39 km oberhalb der Mündung in den Rhein zu finden. Hier ist eine anthropogene Verschleppung sehr wahrscheinlich. Die Wandermuschel *Dreissena polymorpha* zeigt besonders deutliche Hinweise auf anthropogene Einflüsse. Während in Mosel und Rhein diese Neozoe in großen Abundanzen auftritt und meistens junge Exemplare zu finden sind, finden sich in der Lahn nur vereinzelt sehr große Individuen, die zumeist in Schleusen gefunden werden. Vermutlich werden immer nur einzelne Exemplare verschleppt, können sich aber nicht fortpflanzen.

Die Ergebnisse für *P. antipodarum* und *D. polymorpha* lassen vermuten, dass die Ausbreitung nicht heimischer Mollusken eher anthropogen geprägt ist. Dies sollte auch für *Corbicula* zutreffen, insbesondere da die Verschleppung von aquatischen Organismen durch die Binnenschifffahrt auch über viele hundert Kilometer möglich ist (Keevin & Miller 1992). Gleichzeitig wurde aber von *Corbicula* auch graduelle Verbreitung im Rhein (bij de Vaate 1991) und Main über den Rhein-Main-Donau-Kanal bis nach Rumänien (Tittizer *et al.* 1994, Tittizer 1997, Bij de Vaate & Hulea 2000) beschrieben. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit im Rhein betrug hierbei 85-110 km pro Jahr (bij de Vaate 1991), ein Wert, der für Muscheln ohne parasitische Larvalphase auf anthropogene Einflüsse hinweist. *Corbicula* scheint dementsprechend bei der Migration gegen die Fließrichtung auf die Schifffahrt angewiesen zu sein.

Die unterschiedlichen Befunde für Lahn und Mosel sind vermutlich dadurch zu erklären, dass diese Gewässer sehr unterschiedlich genutzt werden. Während die Mosel eine der am stärksten befahrenen Bundeswasserstrassen ist (Tittizer 1995), wird die Lahn nur durch kleine Fahrgastschiffe und Sportboote befahren. Die Motoren von großen Binnenschiffen werden durch zuvor gefiltertes Flusswasser gekühlt. Ein Großteil der von Schiffen transportierten Arten sammeln sich in diesem Filter, der dann im Fluss gereinigt wird (Reinhold & Tittizer 1999).

Der überwiegende Teil der Erfassungen geschah durch Handaufsammlung von Steinen aus dem Uferbereich. Dadurch ist es möglich, dass insbesondere Muscheln nicht ausreichend berücksichtigt wurden, da diese oftmals in der Stromsohle auftreten. Dieser Effekt wurde dadurch minimiert, dass die Erfassungen im Unterwasser der Stauhaltungen bei

Niedrigwasserständen durchgeführt (im Oberwasser schwanken die Wasserstände im Jahresverlauf nur geringfügig) und die Probenahmen durch die Untersuchung von Schleusen und Fischtreppen ergänzt wurden. Zusätzlich wurde in dem näheren Umfeld der Probe-
stelle nach Schalen gesucht. In der Mosel wurde zusätzlich darauf geachtet, dass an den Steinen *Dreissena polymorpha* zu finden war. Deren Vorkommen war ein Hinweis darauf, dass diese Steine den größten Teil des Jahres unter Wasser und die Probestellen somit repräsentativ sind.



Abbildung 16 b: Fischtreppe (Larson 1992).

5 Molekularsystematische Zuordnung der genetischen Linien

5.1 Einleitung

Es existieren drei Kategorien phylogenetischer Verwandtschaftsverhältnisse: Polyphylye, Paraphylie und Monophylie. Diese Kategorien charakterisieren gleichzeitig zwei Schwesterpopulationen in ihrer historischen Entwicklung von einer Population bis zu distinkten genetischen Linien (Avice 2000). Abbildung 17 verdeutlicht den von Neigel & Avice (1986) unter Zuhilfenahme von Computersimulationen entwickelten maternalen Status der phylogenetischen Entwicklung unter Berücksichtigung von Gründereffekten, Separationsdauer und Populationsgrößen. Der zugrundeliegende „gut durchmischte“ Genpool wird durch eine Barriere des Genflusses in zwei Schwesterpopulationen aufgetrennt, die dadurch zunächst polyphyletisch sind. Bedingt durch das Aussterben maternalen Linien folgt erst eine Phase der Paraphylie der Population A gegenüber B, die sich später zu einer Monophylie entwickeln kann. Diese Vorgänge werden in der angelsächsischen Literatur als *lineage sorting* bezeichnet und sind die Grundlage vieler Betrachtungen zur Artbildung.

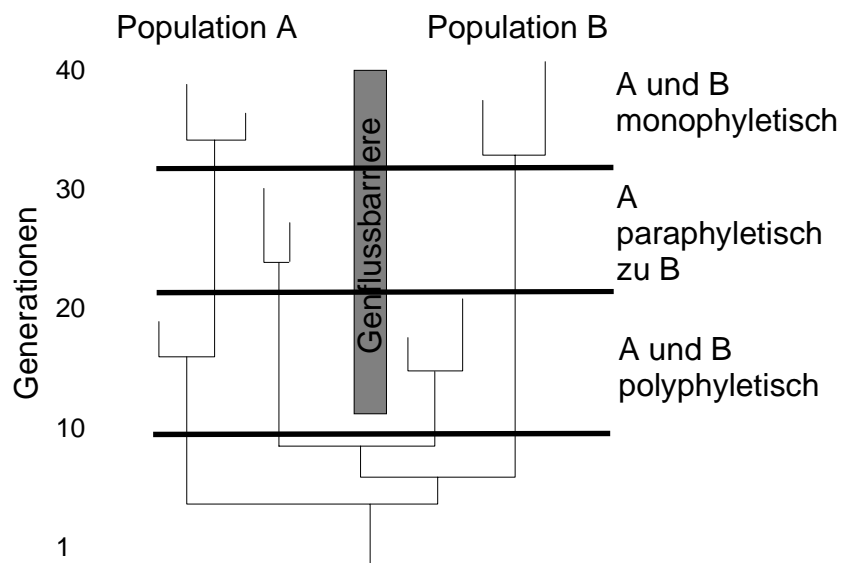


Abbildung 17: Schematische Darstellung eines maternalen *lineage sorting*-Prozesses zweier Populationen, die durch eine andauernde Fortpflanzungsbarriere voneinander getrennt sind. Nach Einwirkung der Barrieren erscheinen die Populationen A und B vorerst polyphyletisch, Population A dann paraphyletisch zu Population B und später monophyletisch. Nach Avice (2000), verändert.

Die Entstehung genetischer Linien oder Arten benötigt dementsprechend reproduktive Barrieren, denen sehr unterschiedliche Ursachen zugrunde liegen können. Hierzu gehören beispielsweise geographische Isolation über einen langen Zeitraum, die im Extremfall auch

einem Gründereffekt unterliegen können, wo sich, bedingt durch kleine Populationsgrößen, Mutationen schnell anreichern und zu „genetischen Revolutionen“ führen können (Mayr 1954). Andere Speziationsprozesse können aber auch sehr schnell wirksam werden, wie beispielsweise eine Änderung der zeitlichen und räumlichen Vermehrungsstrategien oder Polyploidie, die oft bei Hybridisierung auftritt und sofort die Rückkreuzung mit den Elternarten verhindern kann. Eine weitere Möglichkeit sind chromosomale Umstrukturierungen, die eine Paarung der Chromosomen mit denen der ursprünglichen Art verhindert oder bei parasitischen Taxa die Wahl eines neuen Wirts (für eine Übersicht siehe beispielsweise Avise 1994).

Im Kapitel 4 konnte gezeigt werden, dass in Europa mindestens drei genetische Linien innerhalb der Gattung *Corbicula* auftreten. Da über deren Herkunft und taxonomischen Status wenig bekannt ist, werden Ergebnisse der genetischen und morphologischen Untersuchungen mit Individuen aus dem gesamten Verbreitungsgebiet verglichen. Insbesondere in Hinblick auf deren Hybridisierung und morphologische Variabilität im Rhein (Kapitel 3) soll geklärt werden, wie weit Artbildungsprozesse und *lineage sorting* fortgeschritten sind und welche Mechanismen diese Prozesse bei *Corbicula* erklären können.

5.2 Material und Methoden

Die Methodik für DNA-Isolation, PCR-Bedingungen und Sequenzierung, RFLP, DAF-Fingerprinting sowie morphometrische Methoden und deren statistische Auswertung wurden bereits in Kapitel 2 beschrieben.

Auswertung der Sequenzdaten

Zur Durchführung von *maximum-likelihood*-Analysen (*ML*) wurde ein Wahrscheinlichkeitsmodell der Sequenzevolution benötigt (Felsenstein 1981). Hierbei konnten folgende Parameter relevant sein: die Übergangswahrscheinlichkeit einer Substitution (welches Nukleotid durch ein anderes am wahrscheinlichsten ersetzt wird, z.B. Jukes & Cantor-Modell, Jukes & Cantor 1969) und die Substitutionswahrscheinlichkeit in Bezug auf die Position (unterschiedliche Substitutionsraten in variablen und invariablen Abschnitten der Sequenz, z.B. TrN-Modell, Tamura & Nei 1993). Mit Hilfe eines *likelihood ratio tests* (Goldmann 1993, Computerprogramm Modeltest 3.0 Posada & Crandall 1998) wurde überprüft, ob die Wahl zusätzlicher Modellparameter eine signifikante Verbesserung der

Wahrscheinlichkeit für eine Topologie bewirkte (Wägele 2000). Die Analyse ergab, dass der Datensatz am Besten mit Hilfe des Jukes-Cantor-Modell (eine konstante Substitutionsrate bei gleicher Basenfrequenz) beschrieben wurde. Unter dieser Annahme wurde eine ML-Analyse durchgeführt (*PAUP*, Version 4.03 b, Swofford 1998). Hierbei wurde von jeder Sequenzposition ein *log-likelihood* berechnet, indem alle Szenarien betrachtet wurden, die zu einem Endmerkmal (einer Base) in einer konstruierten Topologie führten. Daraus resultierten Wahrscheinlichkeiten, die für jede Position zu einer Gesamtwahrscheinlichkeit addiert wurden, um im Baum Kantenlängen darzustellen. Beginnend mit zwei Sequenzen, wurden die *likelihoods* weitere Sequenzen addiert. Dieser Vorgang wurde mit anderen Anfangspaaren wiederholt, bis der Baum mit der größten Wahrscheinlichkeit ermittelt war.

Neben dem *ML*-Verfahren wurden parsimonische Analysen (*MP*, siehe Kapitel 3) mit Hilfe des Programms *PAUP*, Version 4.03 b (Swofford 1998) durchgeführt, um zu überprüfen, ob die Anwendung unterschiedlicher Methoden vergleichbare Topologien ergaben. Hierzu wurden die Sequenzen des COI-Fragmentes einzeln sowie aneinandergereihte Sequenzen von 16S und COI mit dem Programm Collapse 1.0 (Posada & Crandall 2001) auf die vorkommenden Haplotypen reduziert und dann einer heuristischen Suche (*PAUP*) unterworfen. Sequenzen beider Fragmente von *Neocorbicula limosa* (AF 152025 und AF 196277) dienten als Außengruppe. Die Verzweigungen des resultierenden Dendrogramms wurden mit der *Bootstrap*-Methode mit 1000 Replikationen (Felsenstein 1985) auf ihre Konsistenz überprüft. Diese Methode basierte darauf, dass zufällig aus dem gesamten Datensatz Merkmale (Sequenzpositionen) entnommen und ein neuer Datensatz gleicher Größe hergestellt wurde. Wiederholt man dieses Verfahren genügend oft, konnte ein Wert (in Prozent) angegeben werden, wie häufig ein Monophylum vorkam (nach Wägele 2000). Im Allgemeinen stellten Werte der *Bootstrap*-Methode über 85 % eine hohe Wahrscheinlichkeit der Monophylie dar (Hillis 1995). Zusätzlich wurde anhand der Nukleotidsubstitutionen und einer Substitutionsrate von 2×10^{-8} Substitutionen/Position/Jahr (nach Brown *et al.* 1982) der Zeitpunkt berechnet, in der die Linien sich auftrennten.

Statistical Power-Analysis

Die resultierenden Phylogenien des COI-Fragmentes sowie beider mitochondrialen Sequenzen zusammen ergaben eine Polytomie. Um überprüfen zu können, ob diese durch

einen zu kleinen Datensatz (zu wenig informative Basenpaare) oder durch die Aufspaltung in mehrere Linien in relativ kurzem Zeitraum entstanden war, wurde eine *statistical-power-Analysis* (Cohen 1977, in: Walsh *et al.* 1999; Walsh & Friesen 2001 und Braun & Kimball 2001) durchgeführt. Bei dieser Analyse ging man davon aus, dass eine Polytomie die Nullhypothese einer phylogenetischen Untersuchung darstellte, da in diesem Falle alle Taxa gleich zueinander standen und die relative Astlänge des Phylogramms null war. Der minimalste zu beobachtende Effekt war eine einzige phylogenetisch informative Substitution. Nukleotidsubstitutionen konnten laut Braun & Kimbell (2001) als ein Prozess dargestellt werden, der einer Poisson-Verteilung unterlag und in dem die Wahrscheinlichkeit einer Substitution in einem gegebenen Zeitraum berechnet werden konnte. Die Wahrscheinlichkeit, dass mindestens eine Substitution bei der Sequenzlänge L in einen gewählten Zeitraum auftrat, konnte wie folgt dargestellt werden:

$$L = -\log \text{normal} (0.20)/\lambda t,$$

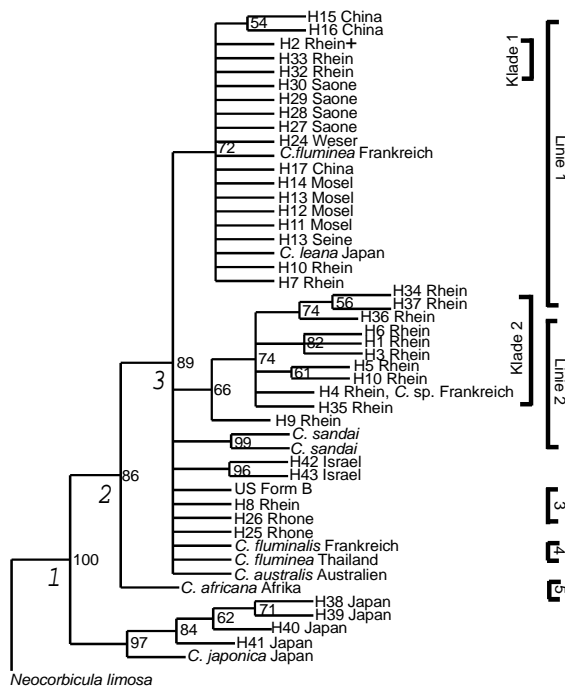
wobei λ die mittlere Substitutionsrate pro Jahr und Position und t die Zeitperiode darstellte. Da in diesem Fall die Nullhypothese nicht wiederlegt und die Alternativhypothese (eine positive Astlänge) abgelehnt wurde, lag hier ein Fehler der Klasse II vor, dessen Konfidenzintervall 80 % betrug. Der Wert für den natürlichen Logarithmus musste dementsprechend 0.20 betragen. Durch eine Umstellung der Formel nach t konnte die zeitliche „Auflösung“ des Datensatzes beschrieben werden.

5.3 Ergebnisse

Sequenzdaten

Die parsimonischen und *maximum-likelihood*-Analysen ergaben identische Dendrogramme. Im gesamten Datensatz (inklusive der Sequenzen aus Europa) konnten 43 Haplotypen gefunden werden. Insgesamt gingen 54 COI-Sequenzen mit einer Länge von 660 Basenpaaren in die Analyse ein. 181 Positionen (27.4 %) waren variabel, 90 davon (13.6 %) waren parsimonisch informativ. Durch die Addition der 16S Sequenzen (444 bp) wurde ein Alignment mit der Länge von 1103 Basenpaaren erhalten, das in 39 Haplotypen resultierte. Davon waren 264 Positionen (23.9 %) variabel und 113 (10.2 %) parsimonisch informativ.

COI



COI+16S

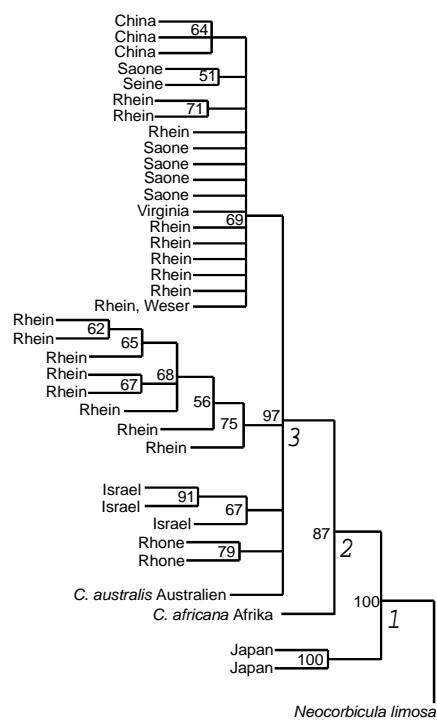
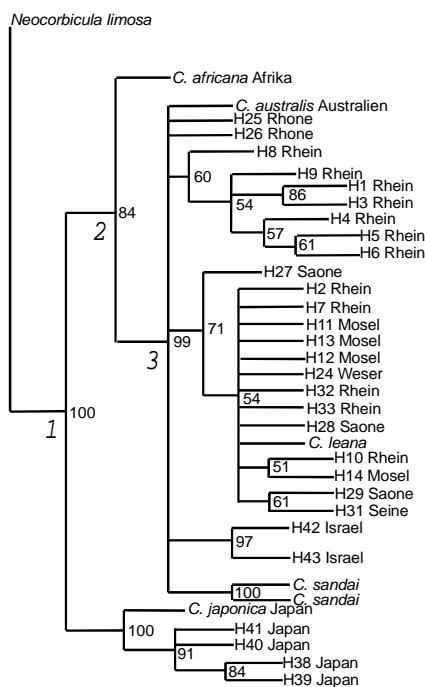


Abbildung 18: *Maximum-likelihood*-Dendrogramme der COI-Haplotypen (linkes Dendrogramm) sowie der Haplotypen der 16S- und COI-Fragmente zusammen (rechtes Dendrogramm). Links sind zusätzlich die Kladen 1 und 2 aus Kapitel 3 aufgetragen, rechts wurden die Haplotypen zu genetischen Linien zusammengefasst. Die kursiven Zahlen bezeichnen Gabelungen im Dendrogramm, Zahlen unterhalb der Knoten geben die Werte der *Bootstrap*-Analyse wieder. + Haplotyp 2 beinhaltet Individuen aus Rhein, Mosel, Weser, Nordamerika sowie Sequenzen von *C. fluminea* (AF 269091-93) und der nordamerikanischen Form A (AF 196281).

COI



COI+16S

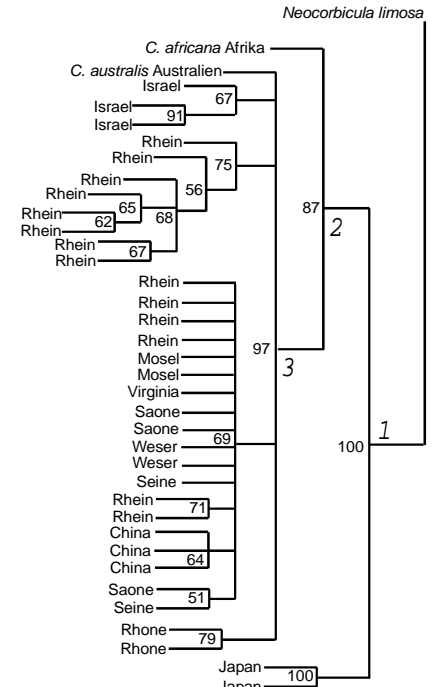


Abbildung 19: *Maximum-Parsimony*-Dendrogramme der COI-Haplotypen (linkes Dendrogramm) sowie der Haplotypen der 16S- und COI-Fragmente zusammen (rechtes Dendrogramm). Erklärungen siehe Abb. 18.

Abbildung 18 und 19 zeigen die strikten Konsensusbäume der parsimonischen und *maximum-likelihood*-Analyse. Über den Knoten sind die *bootstrap*-Werte angegeben. Die Analysen von COI alleine als auch beider Fragmente zusammen ergab vergleichbare Dendrogramme. Da aber nicht für alle Individuen sowohl Daten der 16S als auch COI verfügbar waren, sind in den Abbildungen 18 und 19 beide Bäume gegenübergestellt.

Aufgrund der Anzahl der durchschnittlichen Substitutionen pro Position von 16S und COI von 6.47 (+/- 1.41) innerhalb und 13.18 (+/- 2.44) zwischen den Populationen konnten vier verschiedene genetische Linien identifiziert werden: Rhein Linien 1 und 2, Rhône und Israel. Hierbei zeigten die Vergleiche zwischen Rhône und Israel die geringsten und zwischen Rhein Linie 2, Rhône und Israel die größten Unterschiede.

Tabelle 9: Mittlere Anzahl der Substitutionen zwischen den genetischen Linien.

	Rhein Linie 1	Rhein Linie 2	Rhône
Rhein Linie 2	0.0133		
Rhône	0.0137	0.0152	
Israel	0.0122	0.0173	0.0093

An Knoten 3 (siehe Abbildungen 18 und 19) zeigte sich in den Analysen der COI als auch beider Fragmente eine Polytomie. Individuen aus Japan konnten aufgrund einer Sequenz aus der Genbank *Corbicula japonica* (AF 196271) zugeordnet werden und stellten vermutlich wie *Corbicula africana* (AF 196275) eine eigene Linie dar. Linie 1 beinhaltete Individuen aus dem Rhein (Klade 1), aus Nordamerika, Frankreich und China, sowie Sequenzen von *C. fluminea* (AF 269091 - 93), der nordamerikanischen Form A (AF 196281) und *C. leana* (AF 196268). Aufgrund der Sequenzen von Individuen aus Hong Kong sowie der Genbank war diese Linie mit großer Wahrscheinlichkeit *C. fluminea* zuzuordnen. *C. leana* wurde bereits von anderen Autoren als Synonym von *C. fluminea* diskutiert (Morton 1987, Siripatrawan *et al.* 2000). Linie 2 beinhaltete neben Tieren aus dem Rhein (Klade 2) nur das kryptische Taxon *Corbicula* sp. nach Renard *et al.* (2000). Die Individuen aus Israel und aus der Rhône stellten eigenständige Linien dar. Zusätzliche Sequenzen der Genbank der nordamerikanischen Form B (AF 196278 - 79), *C. fluminea* aus Thailand (AF 196270), *C. fluminalis* aus Frankreich (AF 269096 - 98) sowie *C. sandai*

(AF 196272 - 73) und *C. australis* (AF 196274) konnten nicht den beschriebenen Linien zugeordnet werden. Bis auf *C. australis* lagen hier aber nur die COI-Fragmente vor.

Um den Zeitpunkt der Aufspaltung in eine Polytomie zu ermitteln wurde die Anzahl der durchschnittlichen Substitutionen pro Position (siehe oben) und eine Mutationsrate von 2×10^{-8} Substitutionen/Position/Jahr benutzt. Die Trennung erfolgte unter dieser Voraussetzung vor 624000 Jahren (± 109000), also vermutlich im Pleistozän im Verlauf der Eiszeiten (Thienemann 1950).

Statistical Power-Analysis

Mit dem vorliegenden Datensatz konnte laut dieser Analyse bei einer Substitutionsrate von 2×10^{-8} Substitutionen/Position/Jahr eine Zeitspanne von 73000 Jahren aufgelöst werden. Dies ist der Zeitraum, in dem mit 1103 Basenpaaren eine 80 %-ige Wahrscheinlichkeit *einer* informativen Mutation auftreten konnte. Im bearbeiteten Datensatz konnten hingegen zwischen den Linien im Durchschnitt 13.18 Unterschiede detektiert werden. Zusätzlich betrug der errechnete Wert im Vergleich zum Zeitpunkt der Aufspaltung vor etwa 600000 Jahren 11.69 % und liegt hiermit noch unterhalb der Standardabweichung derselben Rechnung (17.45 %). Eine Polytomie aufgrund eines zu kleinen Datensatzes war somit unwahrscheinlich.

DAF-Fingerprinting

Abbildung 20 zeigt einen *minimum-spanning-tree* der DAF-Fingerprints. Die Proben aus den USA, Hong Kong, Mosel und des Genotyps A im Rhein ordneten sich im rechten Teil des Baums an, wobei die größte Ähnlichkeit zwischen Tieren aus Nordamerika und Hong Kong bestand. Die Individuen aus der Mosel waren in diesem Baum zentral angeordnet und etwa gleichweit von den nordamerikanischen und Individuen des Genotyps C entfernt. Auf der linken Seite des Baumes fanden sich die Genotypen B und C dicht beieinander. Weiter links fanden sich die israelischen Tiere, die neben denen des Genotyps A die größte Variabilität aufwiesen.

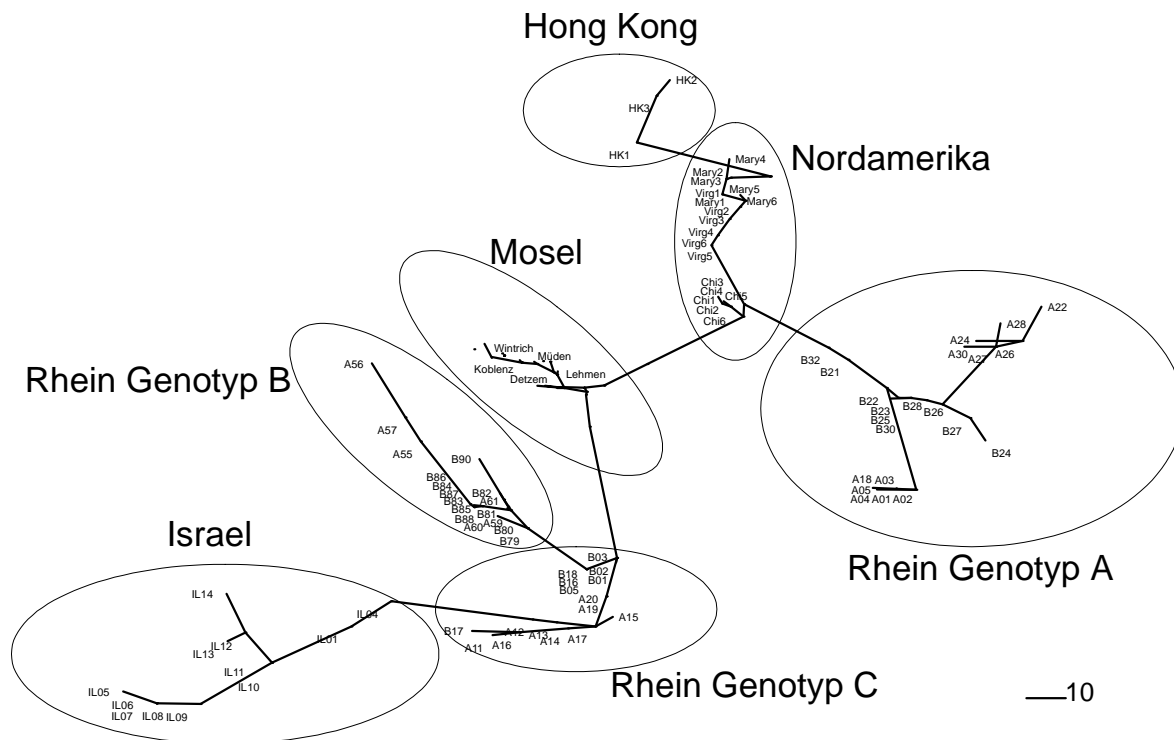


Abbildung 20: Minimum-spanning-tree der DAF-Fingerprints. Die Populationen der Mosel sind zu Standorten zusammengefasst. Der Referenzbalken entspricht 10 Unterschieden.

Morphometrie

Die Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Daten aller Proben zeigte keine deutliche Trennung der Morph, es fanden sich Überschneidungen sowohl von Morph „S“ als auch Morph „R“ mit Individuen aus anderen Regionen. Vergleichbar zu Kapitel 4 tendierten die Individuen aus dem Rhein im Vergleich zu anderen Proben zu extremen Werten der ersten Hauptkomponente und höheren Werten der zweiten Komponente. Die größte Ähnlichkeit mit den sattelförmigen Tieren aus dem Rhein zeigten einzelne Muscheln aus Aleppo, dem Euphrat und dem See Genezareth. Ein Zusammenhang zwischen den Individuen aus Tennessee und Morph „S“ im Rhein konnte nicht hergestellt werden. Die in der Sammlung Senckenberg als *C. fluminalis* bezeichneten Individuen stammten durchgehend aus dem Nahen Osten und waren in einem ersten visuellen Vergleich größtenteils nicht von denen zu unterscheiden, die aus dem Fernen Osten stammten und als *C. fluminea* determiniert waren. Dementsprechend zeigten diese Tiere in der Hauptkomponentenanalyse keine Auftrennung. Eine *MANOVA* der morphologischen Daten mit *C. fluminea*/Morph „R“ und *C. fluminalis*/Morph „S“ als Einflussgrößen ergab signifikante Unterschiede ($p < 0.01$), allerdings stieg der Wert für Wilks λ weiter an ($\lambda = 0.1798$) und war somit weiter von einer perfekten Diskriminierung entfernt als die

Analysen der europäischen Probestellen. Eine weitere Analyse mit den Morphen „S“, „R“ sowie allen weiteren Individuen als Einflussgrößen ergab ebenfalls signifikante Unterschiede ($p < 0.01$, $\lambda = 0.137$). Keine Unterschiede konnten zwischen den Individuen aus dem Nahen und Fernen Osten festgestellt werden.

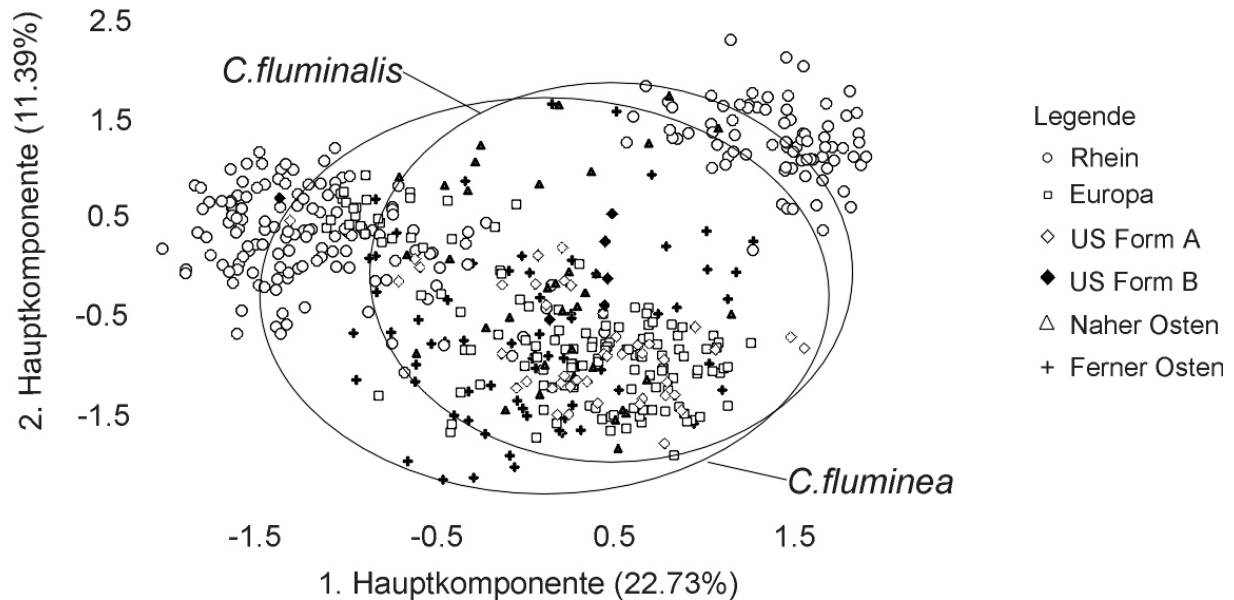


Abbildung 21: Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Daten. Die Kreise umranden die Individuen aus der Sammlung Senckenberg, die als *C. fluminea* und *C. fluminalis* determiniert waren. Die Zahlen in Klammern geben den Anteil der Komponente an der Gesamtvariabilität wieder.

5.4 Diskussion

Die Ergebnisse der parsimonischen und *maximum-likelihood*-Analysen ergaben fünf unterschiedliche genetische Linien. Neben diesen Linien spalteten sich an Knoten 1 und 2 der Abbildungen 18 und 19 Individuen aus Japan und Sequenzen von *C. africana* ab. Die Individuen aus Japan können mit Hilfe der Sequenz aus der Genbank *C. japonica* zugeordnet werden. Aufgrund der *MP* und *ML*-Analysen und ihrer distinkten Verbreitung auf den japanischen Inseln (Morton 1987) besitzt dieses Taxon mit großer Wahrscheinlichkeit Artstatus. Ähnliches gilt aufgrund der Sequenzunterschiede und geographischer Verbreitung vermutlich auch für *C. africana*, wenn auch die *bootstrap*-Replikationen diesen Knoten nicht so gut unterstützen.

An Knoten 3 erfolgt eine Auftrennung in verschiedene Linien. Linie 1 beinhaltet Individuen aus Hong Kong, Illinois, Maryland, Virginia sowie der nordamerikanischen Form A und französischen *C. fluminea* (AF 196281 und AF 269091 - 93, nur COI-

Sequenzdaten). Im Vergleich zu Publikationen aus Nordamerika (Hillis & Patton 1982, McLeod 1986, Siripattrawan *et al.* 2000) und Asien (Morton 1986, Woodruff *et al.* 1993) kann diese Linie *C. fluminea* zugeordnet werden. Das Auftreten dieser Haplotypen lässt gleichzeitig Rückschlüsse auf die Verbreitung dieses Taxons zu (siehe Kapitel 6).

Linie 2, die hauptsächlich Haploklade 2 aus Kapitel 3 beinhaltet, wurde bisher nur bei Renard *et al.* (2000) als kryptisches Taxon in der Rhône beschrieben. Über ihre Herkunft kann nur spekuliert werden, insbesondere da Sequenzdaten von *Corbicula* aus dem Nahen Osten, Indien und Afrika in internationalen Publikationen nur selten gefunden werden.

Die hier bearbeiteten Individuen aus Israel sind nicht identisch mit der Linie 2 und wurden einer eigenen Linie zugeordnet (Linie 3). Die im Verhältnis größere Ähnlichkeit der Individuen aus der Rhône (Linie 4) mit den israelischen Individuen zeigen aber, dass weitergehende Untersuchungen Individuen aus dem Nahen Osten und Nordafrika miteinbeziehen sollten. *C. australis* (AF 196274, AF 152023) findet sich als eine fünfte Linie innerhalb der Polytomie und zeigt keine deutliche Trennung von den oben beschriebenen Linien, obwohl dies aufgrund der geographischen Lage zu erwarten gewesen wäre.

Vergleichbare Sequenzen von *C. fluminalis* (AF 269096 - 98) werden im Gegensatz zu *C. sp.* (AF 26095) nicht bei Individuen aus dem Rhein gefunden. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung können dementsprechend nicht direkt mit denen von Renard *et al.* (2000) verglichen werden. Mit Sicherheit kann aber davon ausgegangen werden, dass drei distinkte Linien in Europa auftreten, deren Morphologie eine Unterscheidung im Freiland nicht zulässt (siehe unten).

Von weiteren Individuen aus der Genbank liegen nur die COI-Sequenzdaten vor. Da diese Sequenzen keiner der oben beschriebenen Linie zugeordnet werden können, ist eine Interpretation dieser Daten nur hypothetisch möglich. *C. sandai* (Reinhardt 1878) wird als endemische Art des japanischen Biwa-Sees beschrieben (Okamoto & Arimoto 1986, Komaru *et al.* 1997) und könnte auch in der vorliegenden Arbeit eine eigenständige Linie darstellen. Diese Hypothese wird von Siripattrawan *et al.* (2000) unterstützt. Eine Sequenz von *C. fluminea* aus Thailand (AF 196270) kann nicht Linie 1 zugeordnet werden und deutet darauf hin, dass es sich hier nicht um ein einheitliches Taxon handelt. Weitere

Untersuchungen sind notwendig, um den taxonomischen Status der thailändischen Populationen abschließend zu klären. Die nordamerikanische Form B (AF 196278 - 79) kann keiner genetischen Linie zugeordnet werden. Ihre Herkunft und taxonomischer Status ist unklar. Siripattrawan *et al.* (2000) berichtet, dass die nordamerikanische Form B triploid ($n = 54$) ist und identische Haplotypen mit Individuen von koreanischen *C. fluminea* aufweist. Dieser Umstand ist ein wichtiger Beleg dafür, dass die europäischen *Corbicula* nicht durchgehend aus den USA stammen, vielmehr deuten die Analysen auf verschiedene Einwanderungen aus unterschiedlichen Regionen hin.

Diese Ergebnisse belegen, dass ein Zwei-Arten-Modell (*C. fluminea* und *C. fluminalis*) wie es von Britton & Morton (1986) vorgeschlagen wurde, nicht zutreffen kann, da in der vorliegenden Untersuchung zumindest *C. japonica*, *C. africana* und die Linien innerhalb der Polytomie an Knoten 3 der Abbildungen 18 und 19, darunter *C. fluminea*, unterschieden werden können. Die von Britton & Morton (1986) und Morton (1987) beschriebene Art *C. fluminalis* scheint kein einheitliches Taxon zu sein. Ebenso unklar ist die Sequenz einer *C. fluminea* aus Thailand (siehe oben).

An Knoten 3 spaltet sich das Dendrogramm in eine Polytomie auf. In einer Untersuchung von Siripattrawan *et al.* (2000) tritt ebenfalls dieses Phänomen auf, wird aber dahingehend interpretiert, dass das COI-Fragment kein ausreichendes phylogenetisches Signal liefern würde. Obwohl in der vorliegenden Untersuchung zwei mitochondriale Fragmente benutzt werden, kann diese Polytomie aber nicht aufgelöst werden. Um auszuschließen, dass es sich trotzdem um eine Polytomie aufgrund eines zu kleinen Datensatzes handelt, wurde mit Hilfe einer *statistical power-analysis* das Zeitfenster berechnet, das der vorliegende Datensatz auflösen kann. Zum Vergleich wurde der hypothetische Zeitpunkt der Aufspaltung berechnet. Da der Datensatz mit einer 80 %-igen Wahrscheinlichkeit das Auftreten *einer* informativen Substitution in einem Intervall von rund 73000 Jahren beschreiben kann und dieser Wert zudem unter der Standardabweichung des Trennungszeitpunktes liegt, ist die vorliegende Polytomie mit großer Sicherheit auf ein historisches Ereignis im Pleistozän zurückzuführen. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass diese Zeitangabe nicht anhand von fossilen Funden oder geographischen Ereignissen geeicht werden kann. Die hier benutzte Substitutionsrate von 2 % pro Millionen Jahre nach Brown (1982) stellt eine konservative Annahme dar, da diese Rate für die gesamte mtDNA unterschiedlicher Taxa bestätigt

wurde (Wilson *et al.* 1985, in: Avise 1994). Es existieren aber auch Abweichungen von dieser Rate, die beispielsweise mit Populationsgröße, Generationsdauer oder Veränderung der Mutationsrate durch erhöhte Stoffwechselaktivität erklärt werden können (Martin & Palumbi 1993 b, Avise *et al.* 1992 a, Avise 1994, Page & Holmes 1998). So berichtet Canapa *et al.* (1999) für Veneridae eine Substitutionsrate von 0.14 - 0.36 % der 16S mtDNA, Pfenninger *et al.* (1995) hingegen für dasselbe Fragment eine Rate von 5 % bei Gastropoden.

Die vorliegenden Daten sprechen für eine rasche Radiation verschiedener genetischer Linien im Pleistozän. Dieses Erdzeitalter mit seinen weltweiten Klimaveränderungen spielte eine wichtige Rolle bei der phylogeographischen Differenzierung und Artbildung (Avise 2000). Hiermit stellt sich die Frage, ob im Fall von *Corbicula* die periodischen Vereisungen dieses Erdzeitalters zu einer Differenzierung in verschiedene Rassen oder Unterarten eines Taxons oder in diskrete Arten geführt haben und ob dies auf ein einziges Ereignis zurückzuführen ist. Zumindest einmal kann bei *Corbicula* eine plötzliche Speziation durch Vermehrung des Chromosomensatzes aufgetreten sein (koreanische *C. fluminea*, Siripattrawan *et al.* 2000). Da im Rhein aber keine polyploiden Individuen detektiert wurden, müssen die Unterschiede zwischen den beschriebenen Linien auf mindestens ein weiteres Ereignis zurückzuführen sein. Da Linie 1 als die ostasiatische *C. fluminea* identifiziert wurde und in vielen Publikationen eine zweite Form als *C. fluminalis* aus dem Nahen Osten beschrieben wird (Zajonz 1995, Meister 1997, Renard *et al.* 2000), ist es sehr wahrscheinlich, dass die Entwicklung dieser beiden Linien aus allopatrischen Populationen in diesen Regionen hervorgegangen ist. Innerhalb der als *C. fluminalis* beschriebenen Form wurden aber mehrere genetische Linien entdeckt (Linien 2, 3 und 4). Da, bis auf die israelischen Individuen, die ursprüngliche Verbreitung dieser Linien nicht bekannt ist, kann über deren Entstehung nur spekuliert werden.

Genetische Untersuchungen können nur dann eine Monophylie nachweisen, wenn das *lineage sorting* abgeschlossen ist, da vor diesem Zeitpunkt oft poly- und parapyletische Topologien resultieren (siehe oben). Avise (1994) beschreibt die Dauer der Artbildung und ermittelt für Vögel und Säugetiere eine Zeitspanne von rund 2 Millionen Jahren, bei Fischen aber auch unter 0.5 Millionen Jahren. Der hier ermittelte Wert von rund 600000 Jahren könnte also durchaus auch dafür stehen, dass das *lineage sorting* nicht abge-

geschlossen ist und deswegen die genetischen Linien polyphyletisch sind. Diese Hypothese wird durch die Nukleotiddivergenzen der Kladen (Linien) 1 und 2 unterstützt. Wie in Kapitel 3 gezeigt werden konnte, lagen diese im Grenzbereich zwischen intra- und interspezifischen Untersuchungen. Die Artbildungsprozesse könnten bei *Corbicula* dementsprechend noch nicht abgeschlossen sein, wobei aufgrund verschiedener Ereignisse (siehe oben) auch sehr unterschiedliche Befunde auftreten könnten. So erscheint es durchaus denkbar, dass die Linien 1, 2 und 3 im Zuge des Pleistozäns einer Radiation und somit allopatrischer Speziation unterlagen, während das darauf folgende *lineage sorting* der Linien 3 und 4 nicht abgeschlossen sein könnte. Gegen diese Hypothese spricht jedoch, dass diese Gruppen in den *ML*- und *MP*-Analysen der addierten 16S- und COI-Fragmente monophyletisch sind. Zudem werden bei Mollusken auch geringe interspezifische Nukleotiddivergenzen gefunden (Lydeard *et al.* 1996, Roe & Lydeard 1998).

Ein *minimum-spanning-tree* des DAF-Fingerprintings zeigt Ähnlichkeiten zwischen den chinesischen und nordamerikanischen Individuen sowie Genotyp A der Rheinpopulationen, wobei die Muscheln aus den USA zwischen den anderen beiden Gruppen platziert sind. Dieser Befund deckt sich mit den Ergebnissen der Sequenzanalysen und verdeutlicht, dass diese Linie vermutlich über Nordamerika nach Europa gelangt ist. Die Individuen der Mosel finden sich zentral in dieser Darstellung und zeigen etwa gleiche Abstände zu Rhein Genotyp B und C als auch zu nordamerikanischen Probestellen, sie scheinen im Gegensatz zu Kapitel 4 eher eine intermediäre Stellung einzunehmen. Diese uneinheitlich erscheinenden Ergebnisse deuten darauf hin, dass keine eindeutige Zuordnung dieser Tiere zu den anderen Probestellen möglich ist. Unter Umständen stellen diese Individuen Populationen anderen Ursprungs dar, die aus Frankreich eingewandert sind (vergleiche Kapitel 4). Die Individuen aus Israel zeigen eine große Ähnlichkeit mit Rhein Genotyp C und sind etwa gleichweit voneinander entfernt wie beispielsweise Rhein-Genotyp A und die nordamerikanischen Individuen. Dies lässt, im Gegensatz zu den Sequenzanalysen, eine nahe Verwandtschaft dieser Genotypen vermuten und unterstützt die Hypothese, dass der Ursprung dieses Genotyps im Nahen Osten zu suchen ist.

Die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen zeigen, dass die in der Sammlung Senckenberg als *C. fluminea* und *C. fluminalis* bestimmten Tiere aus dem Nahen und Fernen Osten schalenmorphologisch nicht zu unterscheiden sind. Die Zuordnung zu einem

dieser Taxa erfolgte unter Umständen aufgrund ihrer geographischen Verbreitung. Einige der bearbeiteten Individuen können Morph „S“ zugeordnet werden. Dies zeigt, dass „S“ keine Besonderheit des Rheins darstellt, sondern (wie in Kapitel 4 vermutet) ein Extrem der weltweit auftretenden Gesamtvariabilität der Schalenform aufweist. Die sechs nordamerikanischen Tiere, die nach (Hillis 1982) vermutlich der dunklen Form B entsprechen und aus Tennessee stammten, können nicht Morph „S“ zugeordnet werden. Hier könnte sich zu bestätigen, dass die in Europa auftretenden Morphen nicht durchgehend aus Nordamerika stammen. Die signifikanten Unterschiede, die durch eine *MANOVA* entdeckt wurden, sind auf die Unterschiede zwischen den Morphen aus dem Rhein zurückzuführen, da die Analyse der Individuen aus dem Nahen und Fernen Osten keine Unterschiede zeigt. Somit kann gezeigt werden, dass eine taxonomische Einordnung der Körbchenmuscheln nur mit conchologischen Merkmalen, wie dies beispielsweise durch Araujo *et al.* (1993), Mouthon (1981) und Girardi (1990) erfolgt, nicht möglich ist. Nach Britton & Morton (1986) fehlen *Corbicula* im Allgemeinen „gute taxonomische (Schalen-) Merkmale“ zur Artdiskriminierung.

Renard *et al.* (2000) berichtet von zwei sympatrischen Formen in europäischen Flüssen, die als *C. fluminea* und *C. fluminalis* benannt wurden und zusätzlich fünf Individuen einer kryptischen Form in der Rhône. Eine Hybridisierung dieser Linien wurde nicht nachgewiesen. Die Sequenzen von *C. fluminea* nach Renard *et al.* (2000) waren mit den hier detektierten Sequenzen der Linie 1 identisch. Die kryptische Form hingegen kann Linie 2 zugeordnet werden, die in der vorliegenden Arbeit zwar überwiegend Morph „S“ entsprechen, aber auch innerhalb von Morph „R“ auftreten. Die Sequenzdaten von *C. fluminalis* (AF 269096 - 98) können aber keiner hier beschriebenen genetische Linie zugeordnet werden. Da aber von diesen Individuen nur die COI-Sequenzen vorliegen, ist nicht auszuschließen, dass diese mit den hier erfassten Rhône-Tieren identisch sind. Diese Konfusion verdeutlicht die Schwierigkeiten eines Vergleichs mit anderen Publikationen durch die schalenmorphologische Variabilität der Körbchenmuschel. Zusätzlich führen die Polytomie der genetischen Linien und deren Hybridisierung schnell zu sich scheinbar widersprechenden Ergebnissen. Dies verdeutlicht die Notwendigkeit, die europäischen Linien weiter mit Populationen aus dem gesamten Nahen Osten und Afrika zu vergleichen, um die phylogenetischen Zusammenhänge abschließend klären zu können.

6 Gesamtdiskussion

In der vorliegenden Untersuchung können im Rhein zwei distinkte genetische Linien der Gattung *Corbicula* unterschieden werden, die Hybridisierung mit sterilen F_1 -Nachkommen oder stark verringerte Vitalität der F_2 -Generation (Hybridzusammenbruch) zeigen und sich nicht mit den Eltern rückkreuzen. Schalenmorphologisch können diese Linien nicht durchgehend zwei Morphen zugeordnet werden. Die Individuen aus dem Rhein scheinen zugleich die Extreme einer weltweiten Variabilität der Schalenform darzustellen. In der Rhône konnte eine weitere, kryptische Linie entdeckt werden. Eine der genetischen Linien kann als *C. fluminea* aus Fernost identifiziert werden. Die Herkunft der anderen Linien bleibt ungeklärt. Eine Polytomie, (die Aufspaltung in mehrere Äste gleichzeitig an einem Punkt eines Dendrogramms) der *MP*- und *ML*-Analysen ist nicht auf einem zu geringen Datensatz zurückzuführen, vielmehr kann gezeigt werden, dass *Corbicula* im Pleistozän eine Radiation durchlief.

Diese sehr uneinheitlichen Befunde erschweren eine taxonomische Bewertung der genetischen Linien innerhalb der Polytomie am Knoten 3 der Abbildungen 18 und 19. Aus diesem Grunde kann hier aufgrund der genetischen Untersuchungen keine Einteilung in systematische Einheiten erfolgen, da die Einteilung in Kategorien sehr schnell subjektiven Einflüssen des jeweiligen Bearbeiters unterliegen (Hey 2001). Vielmehr sollten diese Linien als Produkt einer rezent andauernden Artbildung aufgefasst werden und stellen somit ein interessantes Feld für weitere Studien dar. Die von Meister (1997) durchgeführten Untersuchungen zu Lebenszyklus, Autökologie, und Populationsbiologie der Körbchenmuschel zeigen deutliche Unterschiede zwischen den im Rhein auftretenden Formen. Dies spricht, wie die in Kapitel 3 festgestellte geringere Fertilität oder Vitalität der Hybride, für einen fortgeschrittenen Artbildungsprozess zwischen diesen Linien. Sehr ähnliche Befunde findet beispielsweise Hewitt (1996) für den Grashüpfer *Chorthippus parallelus*. Diese Art erfuhr durch pleistozäne Vereisung eine allopatrische Isolation in drei Regionen Europas (Spanien, Italien und Balkan), die zur einer Auftrennung führte. Sekundäre Kontaktzonen nach der Vereisung führte zu Hybridzonen, wobei F_1 -Hybriden steril waren. Die Sequenzdivergenz von 1 % ließ auf eine Auftrennung vor etwa 0.5 Millionen Jahren schließen. Hewitt (1996) ordnet diese auch morphologisch unterscheidbaren Linien als Unterarten ein, insbesondere da die Hybridzonen als ein

„Schutz“ der allopatrischen Populationen vor Introgression interpretiert werden. Dieses Szenario von Hewitt (1996) zeigt, abgesehen vom teilweise unbekanntem Ursprung der hier bearbeiteten genetischen Linien, große Ähnlichkeiten mit den Befunden für *Corbicula*. Somit wäre eine Einteilung der Linien in Unterarten durchaus berechtigt. Ohne genaue Kenntnisse über die Zusammenhänge im ursprünglichen Verbreitungsgebiet wäre eine solche Einteilung aber spekulativ.

Eine Eichung des Zeitpunktes der Radiation von *Corbicula* mit Hilfe von fossilen Funden ist hier nicht möglich. Um dieses Ergebnis abzusichern, sollte überprüft werden, inwieweit diese Zeitangabe mit historischen Prozessen zu vereinbaren und mit den Verbreitungswegen von *Corbicula* in Europa in Einklang zu bringen sind. Eine Kongruenz wäre ein wichtiges Indiz für die Richtigkeit dieser Angaben.

Fossile Funde von *Corbicula* in Asien aus dem Jura belegen, dass der Ursprung dieser Gattung im Fernen Osten zu suchen ist (Probst 1999). Bis zum unteren Miozän vor 20 Millionen Jahren hatten die Korbchenmuscheln bereits ganz Asien bis Mitteleuropa und Afrika besiedelt (Rothausen & Sonne 1984). Da diese Verbreitung nicht auf anthropogene Einflüsse zurückzuführen ist, kann dies nur durch Wanderungsaktivitäten und/oder Verschleppung durch andere Tiere, wie z.B. Wasservögel zurückzuführen sein. Die Klimaveränderungen des Pleistozäns bewirkten beispielsweise eine zeitweilige Absenkung des Meeresspiegels. Die auf diesem Wege entstandenen Landverbindungen zwischen Japan und Asien sowie zwischen Australien und Neuguinea (Probst 1999) könnten die Besiedelung dieser heute separierten Gebiete erklären. Die periodischen Vereisungen dieses Erdzeitalters sowie die fortschreitende Hebung des Himalaja (Probst 1999) haben vermutlich zu einer geographischen Isolation der Populationen des Fernen Ostens, Indiens und Nahen Ostens geführt. Gleichzeitig könnten sich auch die Flugrouten von Zugvögeln geändert haben und somit Verschleppungen reduziert wurden. Dieses Szenario hat vermutlich ein *lineage sorting* eingeleitet. Diese Ereignisse würden erklären, warum *C. australis* (Australien) und *C. sandai* (Japan) sich parallel zu den detektierten, genetischen Linien abgespalten. Die basale Position von *C. japonica* hingegen deutet auf ein früheres Ereignis hin.

Hingegen gibt es für eine Isolation der Populationen innerhalb des Nahen Ostens während der Vereisungen keine Hinweise. Die Aufspaltung in die Linien 2, 3 und 4 können dementsprechend nicht auf diese Vorgänge zurückgeführt werden. Vielmehr könnte die Separation auf eine Herkunft der Linien 2 und 4 aus Afrika hinweisen. In diesem Falle wäre Afrika mindestens zweimal besiedelt worden. Dies würde sich mit der Beobachtung von Mandahl-Barth (1954) decken, der in Afrika *C. africana* und *C. fluminalis* beschrieb.

In den pleistozänen *Corbicula*-Schichten von Mainz-Weisenau (!) konnte Zajonz (1995) in einer conchologischen Untersuchung einen statistisch nicht signifikanten Trend zu zwei Formen nachweisen. Da in den warmen Perioden zwischen den Eiszeiten *Corbicula* mehrfach Europa besiedelte, kann dies nur durch Muscheln aus dem Nahen Osten erfolgt sein, deren Populationen vom Fernen Osten bereits isoliert waren. Die heute auftretende schalenmorphologische Variabilität, die eine Zuordnung der Individuen zu einem Taxon oder einer Linie im Freiland unmöglich macht, ist dementsprechend eine Eigenschaft von *Corbicula*, die seit geraumer Zeit besteht.

Das rezente Vorkommen der Gattung *Corbicula* in Europa kann also zum Teil durch nach-eiszeitliche Wiederbesiedelung (mit anthropogener Unterstützung) durch genetische Linien unklarer taxonomischer Zuordnung des vorderen Orients oder Afrikas erklärt werden, wohingegen die *C. fluminea*-Linie ein Neubürger ist, dessen Auftreten nur durch menschliche Aktivitäten zurückzuführen ist.

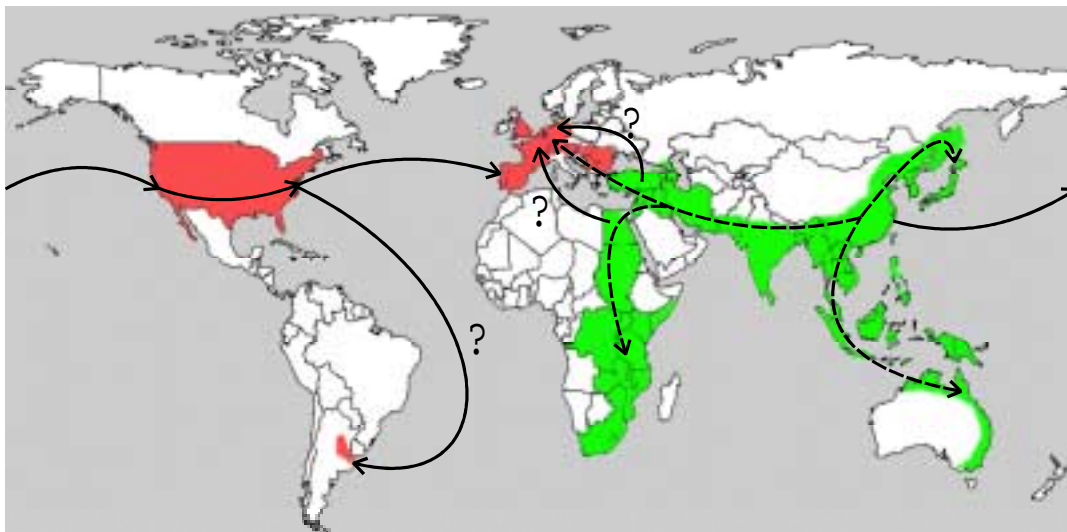


Abbildung 22: Rekonstruierte, weltweite Verbreitungswege der Gattung. Rezente Ausbreitungen sind mit durchgehenden Pfeilen, die historischen Routen mit gestrichelten Pfeilen dargestellt. Rote Flächen kennzeichnen Staaten, in denen *Corbicula* als Neozoon auftritt, grüne Flächen Staaten des ursprünglichen Verbreitungsgebietes. Erklärungen im Text.

So wurde die *C. fluminea*-Linie als erstes Mitglied dieser Gattung von Nordamerika aus in Südwesteuropa eingeführt. Die Erstbeschreibungen in Spanien sowie dem Südwesten Frankreichs könnten darauf zurückzuführen sein, dass sich *Corbicula* dort bedingt durch geringere temperaturbedingte Wintermortalitätsraten (McMahon & Williams 1986, Baba *et al.* 1999) schneller etablieren konnte. Mitte der 1980er Jahre wurde davon unabhängig der Rhein besiedelt, aber nicht Elbe, Seine oder Loire, obwohl an diesen Flüssen große, internationale Häfen liegen, die teilweise geringen Salzgehalt aufweisen. In der vorliegenden Untersuchung konnte bis zum Jahr 2001 keine Population in der Elbe bei Hamburg und in der Loire zwischen Roanne und Orléans nachgewiesen werden. Renard *et al.* (2000) berichtet allerdings von *C. fluminea* in der Loire bei Nantes (nahe der Mündung). Die Besiedelung der Seine könnte ebenfalls ein separates Ereignis darstellen, da Le Havre ein großer, internationaler Hafen ist. Eine Verschleppung aus süd- und südwestfranzösischen Flüssen kann aber nicht ausgeschlossen werden.

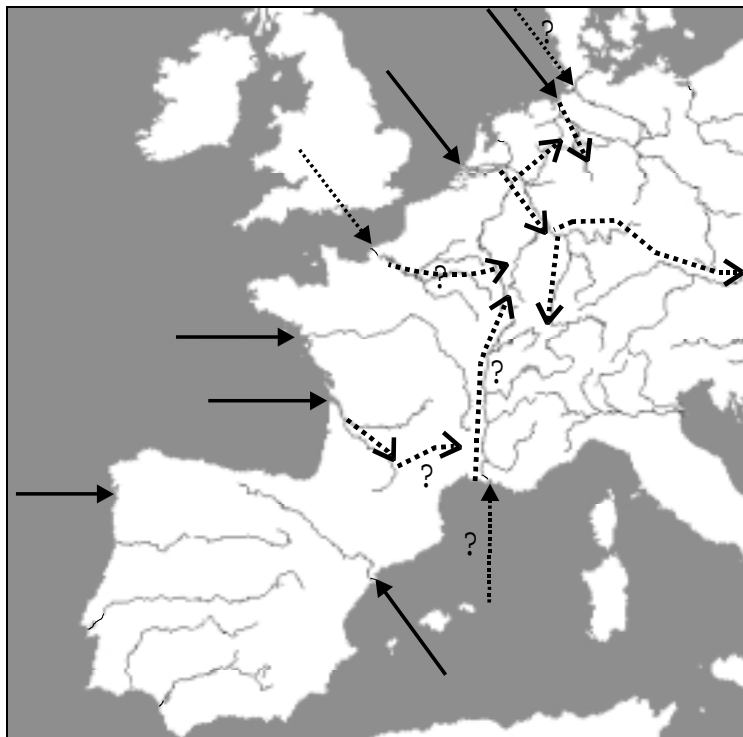


Abbildung 23: Migrationswege der Gattung *Corbicula* in Europa. Durchgehende Pfeile stellen bekannte Verschleppungen in Flusssysteme dar. Kleingepunktete Pfeile geben vermutete Verschleppungen von außerhalb, großepunktete Migrationsbewegungen innerhalb von Europa dar. Erklärungen im Text.

C. fluminalis bzw. die genetische Linie 2 gelangte ebenfalls Mitte der 1980er Jahre in die Weser und den Rhein. Die gleichzeitige Ankunft wurde oft damit begründet, dass beide Taxa aus Nordamerika stammen würden (Kinzelbach 1991), was in der vorliegenden

Untersuchung aber widerlegt werden kann. Vielmehr muss hier von separaten Ereignissen ausgegangen werden. Eine weitere, unabhängige Verschleppung muss in die Rhône erfolgt sein, da hier eine eigene genetische Linie entdeckt wurde. Diese Vermutung wird durch die Tatsachen bekräftigt, dass die Herkunft dieser Linie im Nahen Osten oder Afrika zu suchen und Marseille der größte Mittelmeerhafen Frankreichs ist. Ungeklärt blieben jedoch die Fragen, warum diese genetischen Linien zum gleichen Zeitpunkt wie Linie 1 (*C. fluminea*) in Europa auftraten und warum zwei sehr gegensätzliche Regionen (nördliches Mitteleuropa und Südeuropa) getrennt besiedelt wurden.

Auch die Verbreitung der Gattung innerhalb Europas ist weitgehend unklar. So sind die Wasserstrassen in Frankreich zum Teil in der Größe mit der Lahn vergleichbar. Dies betrifft in erster Linie den Canal du Midi, der keine wirtschaftliche Bedeutung mehr hat, sowie die Kanäle zwischen Marne, Saône und Meuse. Gleichzeitig sind diese Kanäle streckenweise stark verschlammt und weisen viele Schleusen auf (eigene Beobachtungen). Diese Faktoren behindern eine Ausbreitung über diese Routen. Im Gegensatz hierzu sind Rhône, Saône, Mosel und der Kanal zwischen Rhône und Mosel stark frequentiert und ausgebaut (Tittizer 1995). Sollte die Mosel von Frankreich aus besiedelt worden sein, erfolgte dies vermutlich über diese Route. Das Auftreten von Linie 2 in der Rhône könnte aber auch auf eine Migration in der umgekehrten Richtung aus dem Rhein über den Rhein-Rhône-Kanal zurückzuführen sein.

Das Auftreten von Linie 2 bzw. *C. fluminalis* erfolgt in den meisten Fällen in Flüssen, die einen erhöhten Salzgehalt aufweisen. So beträgt die Salzfracht des Rheins bis zu 320 kg/s (Rheingütebericht 1990). Dies würde auch das erste Auftreten in der damals versalzten Weser erklären. Seit Abnahme des Salzgehaltes gehen aber die Bestände immer weiter zurück, es dominiert inzwischen Linie 1 bzw. *C. fluminea* (Bäthe 1994, 1996). Somit erklärt sich auch das Fehlen von *C. fluminalis* im Main (Haas, pers. Mitt.) und Donau (Tittizer *et al.* 1994, Tittizer 1997). Über die Salzfracht der französischen Flüsse konnten keine Daten ermittelt werden. Während Bachmann & Usseglio-Polatera (1999) und Bachmann *et al.* (2001) nur *C. fluminalis* und Renard *et al.* (2000) sowohl *C. fluminea* als auch *C. fluminalis* in der Mosel beschrieben, konnte in dieser Untersuchung nur Linie 1, die *C. fluminea* entspricht, in der Mosel nachgewiesen werden. Da Salzfracht der Mosel im Vergleich zum Rhein geringer ist (Bachmann *et al.* 2001), entspricht dies der Erwartung.

Somit zeigen die von Renard *et al.* (2000) als *C. fluminalis* determinierten Individuen auch andere ökologische Präferenzen.

7 Zusammenfassung

In der vorliegenden Untersuchung wurden Populationen der Gattung *Corbicula* im Rhein mit Individuen aus der Mosel, der Weser sowie aus Frankreich, Spanien, Nordamerika und dem Nahen und Fernen Osten sowohl mit genetischen als auch morphologischen Methoden untersucht. Aus diesen Daten sollte ermittelt werden, wie viele Taxa bei der rezenten Besiedelung Europas auftraten und welche Migrationsrouten hierbei nachgewiesen werden konnten.

Es konnte gezeigt werden, dass im Rhein zwei hybridisierende genetische Linien auftraten, wobei keine Rückkreuzung mit den Eltern nachgewiesen werden konnte. Die Hybride waren morphologisch nicht zu unterscheiden. Hinweise auf einen unterschiedlichen Chromosomensatz dieser Linien bzw. eine Polyploidie konnte nicht gefunden werden. In der Rhône wurde eine weitere Linie entdeckt. Eine der genetischen Linien im Rhein konnte im Vergleich zu Individuen aus Fernost als *C. fluminea* identifiziert werden. Die Herkunft der beiden Linien aus Rhein und Rhône blieb unklar, da sie nicht Individuen aus Israel oder Nordamerika zugeordnet werden konnten. Eine Polytomie der *MP*- und *ML*-Analysen war nicht auf einen zu geringen Datensatz zurückzuführen, vielmehr konnte gezeigt werden, dass *Corbicula* im Pleistozän eine Radiation durchlief.

Schalenmorphologisch konnten die genetischen Linien aus dem Rhein nicht durchgehend den zwei auftretenden Morphen zugeordnet werden. Gleichzeitig schienen diese Individuen die Extreme einer weltweiten Variabilität der Schalenform darzustellen. Ein morphologischer Vergleich von Schalen aus der Sammlung Senckenberg zeigte keine Unterschiede zwischen Individuen, die als *C. fluminalis* und *C. fluminea* bezeichnet waren. Vielmehr scheint die Schalenform nicht genügend conchologischen Merkmale zu besitzen, um die genetischen Linien zu unterscheiden.

Die Besiedelung Europas durch die Körbchenmuschel erfolgte mehrfach unabhängig in verschiedenen Flusssystemen Südwest- und Mitteleuropas Anfang der 1980er Jahre. Aufgrund der hier nachgewiesenen Isolationswirkung von Stauwehren der Bundeswasserstrassen auf Makroinvertebraten und der Ergebnisse der DAF-Fingerprints von *Corbicula*-Populationen wurde die Mosel vermutlich von Frankreich aus besiedelt.

8 Literatur

- Anonymus (1996). „Stuttgarter Thesen“ zur Neozoen-Problematik. In: Gebhardt, H., R. Kinzelbach & S. Schmidt [Hrsg]: Gebietsfremde Tierarten. Fischer, Stuttgart, New York.
- Allendorf, F. W., R. F. Leary, P. Spruell & J. K. Wenburg (2001). The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* **16(11)**: 613-622.
- Araujo, R., D. Moreno & M. A. Ramos (1993). The Asiatic Clam *Corbicula fluminea* (Müller 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe. *American Malacological Bulletin* **10(1)**: 39-49.
- Armitage, P. D. (1984). Environmental changes induced by stream regulation and their effects on lotic macroinvertebrate communities. In: Lillehammer & Saltveit [Hrsg]: *Regulated Rivers*. Universitaetsforlaget AS, Oslo, Bergen, Stavanger, 139-162.
- Arnold, J. (1993). Cytonuclear disequilibria in hybrid zones. *Annual Review Ecology and Systematics* **24**: 521-554.
- Arnold, J. & M. A. Asmussen (1988). An epistatic mating system model can produce permanent cytonuclear disequilibria in a hybrid zone. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **85**: 1893-1896.
- Asmussen, M. A., J. Arnold & J. C. Avise (1987). Definition and properties of disequilibrium statistics for associations between nuclear and cytoplasmic genotypes. *Genetics* **115**: 755-768.
- Avise, J. C. (2000). *Phylogeography. The History and Formation of Species*. Havard University Press, Cambridge, London, 447 S.
- Avise, J. C., J. M. Quattro & R.C. Vrijenhoek (1992). Molecular clones within organismal clones: mitochondrial DNA phylogenies and the evolutionary histories of unisexual vertebrates. *Evolutionary Biology* **26**: 225-246.
- Avise, J. C. (1994). *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman & Hall, New York, USA, 511 S.
- Baba, K., M. Tada, T. Kawajiri & Y. Kuwahara (1999). Effects of temperature and salinity on spawning of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Abashiri, Hokkaido, Japan. *Marine Ecology Progress Series* **180**: 213-221.

- Bachmann, V., J. N. Beisel, P. Usseglio-Polatera & J. C. Moreteau (2001). Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. *Archiv für Hydrobiologie* **151**(2): 263-281.
- Bachmann, M. & P. Usseglio-Polatera (1999). Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river: the Mosel. *Hydrobiologia* **410**: 39-46.
- Bäthe, J. (1994). Die Verbreitung von *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller) (Bivalvia, Corbiculidae) in der Weser. *Lauterbornia* **15**: 17-21.
- Bäthe, J. (1996). Versalzung von Werra und Weser und ihre Auswirkungen auf das Phytoplankton und Makrozoobenthos. In: Lozan, J. L. & H. Kausch [Hrsg.]: Warnsignale aus Flüssen und Ästuaren. Parey, Berlin, 244-249.
- Bahl, A. & M. Pfenninger (1996). A rapid method of DNA isolation using laundry detergent. *Nucleic Acids Research* **24**(8): 1587-1588.
- Bahl, A., F. Reinhardt & B. Streit (1997). Untersuchungen zur Systematik von *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluminalis* in Deutschland mittels genetischer Marker. Abschlussbericht des gleichnamigen BfG-Projektes (unveröffentlicht): 54 S.
- Baldwin, B. S., M. Black, O. Sanjur, R. Gustavson, R. A. Lutz & R. C. Vrijenhoek (1996). A diagnostic molecular marker for zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and potential co-occurring bivalves: mitochondrial COI. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **5**(1): 9-14.
- Banning, M. (1998). Auswirkungen des Aufstaus größerer Flüsse auf das Makrozoobenthos, dargestellt am Beispiel der Donau. *Essener ökologische Schriften Band 9*, 285 S.
- bij de Vaate, A. (1991). Colonization of the German part of the River Rhine by the Asiatic Clam *Corbicula fluminea* (Pelecypoda, Corbiculidae). *Bulletin zoölogisch Museum Universiteit van Amsterdam* **13**: 13-16.
- bij de Vaate, A. & M. Greijdanus-Klaas (1990). The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands. *Bulletin zoölogisch Museum Universiteit van Amsterdam* **12**: 173-178.
- Bij de Vaate, A. & O. Hulea (2000). Range Extension of the Asiatic Clam *Corbicula fluminea* (Müller 1774) in the River Danube: first record from Romania. *Lauterbornia* **38**: 23-26.

- Bogatov, V. V. & Y. I. Starobogatov (1994). Genus *Corbicula* in the Amur River (Bivalvia, Corbiculidae). *Ruthenica* **4**(2): 147-150.
- Braun, E. L. & R. T. Kimball (2001). Polytomies, the power of phylogenetic inference, and the stochastic nature of molecular evolution: A comment on Walsh *et al.* (1999). *Evolution* **55**(6): 1261-1263.
- Britton, J. C. & B. Morton (1986). Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from North America. *Malacological Review* **19**: 1-43.
- Brown, W. M., E. M. Prager, A. Wang & A. C. Wilson (1982). Mitochondrial DNA Sequences of Primates: Tempo and Mode of Evolution. *Journal of Molecular Evolution* **18**: 225-239.
- Burch, J. Q. (1944). Checklist of west American Mollusks. *Minutes Conchological Club Southern California* **38**: 18.
- Byrne, M., H. Phelps, H., Church, T. Adair, V. Selvakumaraswamy & J. Potts (2000). Reproduction and development of the freshwater clam *Corbicula australis* in southeast Australia. *Hydrobiologia* **418**: 185-197.
- Caetano-Anollés, G., B. J. Bassam & P. Gresshoff (1991). DNA Amplification Fingerprinting: A strategy for genome analysis. *Plant Molecular Biology Reporter* **9**: 294-307.
- Canapa, A., I. Marota, F. Rollo & E. Olmo (1999). The small-subunit rRNA gene sequences of venerids and the phylogeny of Bivalvia. *Journal of Molecular Evolution* **48**(4): 463-468.
- Carlton, T. C. (1996). Biological Invasions and cryptogenic species. *Ecology* **77**(6): 1653-1655.
- Carlton, T. C. & J. B. Geller (1993). Ecological Roulette: The Global Transport of Nonindigenous Marine Organisms. *Science* **261**: 78-82.
- Chakraborty, R. & M. Nei (1977). Bottleneck effects on average heterozygosity and genetic distance with the stepwise mutations model. *Evolution* **31**: 34-356.
- Claxton, W. T., A. B. Wilson, G. L. Mackie & E. G. Boulding (1998). A genetic and morphological comparison of shallow- and deep-water populations of the introduced bivalve *Dreissena bugensis*. *Canadian Journal of Zoology* **76**: 1269-1276.
- Clement, M., D. Posada & K. A. Crandall (2000). TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* **9**(10): 1657-1659.

- Clench, W. J. (1970). *Corbicula manilensis* (Philippi) in lower Florida. *Nautilus* **84**(1): 36.
- Cunningham Vaught, K. (1989). A classification of the living Mollusca. In: Tucker Abbott, R. & K.J. Boss [Hrsg]: American Malacologists. Melbourne, Florida.
- Counts, C. L. III. (1981). *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in British Colombia. *Nautilus* **95**(1): 12-13.
- Crandall, K. A. (1996). Multiple interspecies transmissions of human and simian T-cell leukemia/lymphoma virus type I sequences. *Molecular Biology and Evolution* **13**(1): 115-131.
- Cunningham Vaught, K. (1989). A Classification o the living mollusca. Melourne, Florida.
- Dundee, D. S. & H. A. Dundee (1958). Extension of known ranges of four Mollusca. *Nautilus* **72**: 51-53.
- Excoffier, L. & J. M. Q. P. E. Smouse (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction sites. *Genetics* **131**: 479-491.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* **39**: 783-791.
- Felsenstein, J. (1981). Evolutionary Trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* **17**: 368-376.
- Fenchel, T. & F. Christiansen (1977). *Measuring Selection in Natural Populations*. Springer, Berlin, 477-498.
- Ferson, S., F. J. Rohlf & R. K. Koehn. (1985). Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Systematic Zoology* **34**: 59-68.
- Fisher, R. A. (1954). *Statistical Methods for Research Workers*. 12th Edition. Oliver & Boyd, Edinbrough, 356 S.
- Frankel, O. H. & M. E. Soule (1981). *Population regulation in northern spotted owls: theoretical implications for management*. Elsevier Appl. Science, London.
- Fuller, S. L. H. & C. E. Powell (1978). Range extension of *Corbicula manilensis* (Philippi) in the Atlantic Drainage of the United States. *Nautilus* **87**(2): 59.
- Geiger, A. & M. Waitzmann (1996). Überlebensfähigkeit allochthoner Amphibien und Reptilien in Deutschland. In: Gebhardt, H., R. Kinzelbach & S. Schmidt [Hrsg]: *Gebietsfremde Tierarten*. Fischer, Stuttgart, New York.
- Girardi, H. (1990). Deux bivalves d eau douce recents pour la faune francaise (Mollusca, Bivalvia). *Bulletin Societe et Sciences naturelles Vaucluse*: 87-93.

- Glöer, P. & C. Meier-Brook (1998). Süßwassermollusken. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung (DJN), Hamburg.
- Goldmann, N. (1993). Simple diagnostic statistical test of models for DNA substitution. *Journal of Molecular Evolution* **37**: 650-661.
- Gore, J. A. (1987). A technique for predicting instream flow requirements of benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology* **8**: 141-151.
- Gruner, H. E. [Hrsg.] (1982). Lehrbuch der speziellen Zoologie, begründet von A. Kästner. Band 1 (3. Teil). Jena, 608 S.
- Günther, R. (1990). Die Wasserfrösche Europas. Wittenberg-Lutherstadt, 288 S.
- Hanna, G. D. (1966). Introduced Mollusks of Western North America. *California Academy of Sciences Occasional Papers* **48**: 1-108.
- Hentschel, E. J. & G. H. Wagner (1996). Zoologisches Wörterbuch. Gustav Fischer, Jena.
- Hewitt, G. M. (1996). Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* **58**: 247-276.
- Hey, J. (2001). The mind of the species problem. *Trends in Ecology and Evolution* **16**(7): 326-329.
- Hillis, D. M. (1995). Approaches for Assessing Phylogenetic Accuracy. *Systematic Biology* **44**(1): 3-16.
- Hillis, D. M., M. W. Allard & M. M. Miyamoto (1993). Analysis of DNA sequence data: phylogenetic inference. In: E.A. Zimmer & T.J. White (R.L. Cann & A.C. Wilson [Hrsg], *Molecular Evolution*): Producing the Biochemical Data, Academic Press Inc, *Methods in Enzymology* **224**: 456-487.
- Hillis, D. M. & J. C. Patton (1982). Morphological and Electrophoretic Evidence for Two Species of *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in North America. *The American Midland Naturalist* **108**: 74-80.
- Hoeh, W. R., K. H. Blakley & W. M. Brown (1991). Heteroplasmy suggests limited biparental inheritance of *Mytilus* mitochondrial DNA. *Science* **251**: 1488-1491.
- Hoeh, W. R., D. T. Stewart, B. W. Sutherland & E. Zouros (1996). Multiple origins of gender-associated mitochondrial DNA lineages in bivalves (Mollusca: Bivalvia). *Evolution* **50**: 2276-2286.
- Illies, J. (1978). *Limnofauna Europaea*. Fischer, Stuttgart, New York. 2. Auflage.
- Ingram, W. H. (1959). Asiatic Clams as a potential pest in California Water supplies. *Journal of the American Water Works Association* **51**: 363-370.

- Isaev, M. A. & L. N. Denisova (1995). The computer programs for shape analysis of plant leaves. Proceedings of the Mathematics Computer Education International Conference, Pushchino.
- Ituarte, C. F. (1981). Primera noticia acerca de la introduccion de pelecipods asiaticos en al area Rioplatense. *Neotropica* **27**: 79-82.
- Jobst, J., K. King & V. Hemleben (1998). Molecular Evolution of the Internal Transcribed Spacers (ITS1 And ITS2) and the Phylogenetic Relationships among Species of the Family Cucurbitaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**(2): 204-219.
- Johnson, L. E. & J. T. Carlton (1996). Post-establishmentspread in large-scale invasions: dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Ecology* **77**(6): 1686-1690.
- Jukes, T. H. & C. R. Cantor (1969). Evolution of protein molecules. In: Munro [Hrsg]: *Mammalian Protein Metabolism*, Academic Press, New York, 21-132.
- Keevin, T. M. & A. C. Miller (1992). Long-istance dispersal of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) attached to hulls of commercial vessels. *Journal of Freshwater Ecology* **7**: 437.
- Kegel, B. (2001). *Die Ameise als Tramp*. Wilhelm Heyne, München, 447 S.
- Kinzelbach, R. (1991). Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminalis*, *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia: Corbiculidae). *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv* **29**: 215-228.
- Kinzelbach, R. (1995). Neozoans in european Waters. Exemplifying the worldwide process of invasion and species mixing. *Experienta* **51**(5): 526-538.
- Kinzelbach, R., O. Geiter & S. Homma (2001). Untersuchung der Wirkung von Biologie und Genetik ausgewählter Neozoen auf Ökosysteme und Vergleich mit den potentiellen Effekten gentechnisch veränderter Organismen. Bericht des gleichnamigen F+E-Projektes UFOPLAN 296 89 901/01 des Umweltbundesamtes.
- Kligerman, A. D. & S. E. Bloom (1977). Rapid chromosome preparation from solid tissue of fishes. *Journal of Fisheries Research Board Canada* **34**: 266-269.
- Komaru, A., K. Konishi, I. Nakayama, T. Kobayashi, H. Sakai & K. Kawamura (1997). Hermaphroditic freshwater clams in the genus *Corbicula* produce non-reductional spermatozoa with somatic DNA content. *Biological Bulletin* **193**(3): 320-323.
- Kraemer, L. R. & M. Galloway (1986). Larval development of *Corbicula fluminea* (Müller) (Bivalvia: Sphaeriacea). *American Malacological Bulletin* **4**(1): 61-79.

- Kraemer, L. R., C. Swanson, M. Galloway & R. Kraemer (1986). Biological basis of behavior in *Corbicula fluminea*. II. Functional morphology of reproduction and development and review of evidence for self-fertilization. *American Malacological Bulletin*, Special Edition **2**: 193-201.
- Krolopp, E. (1987). Das Vorkommen von *Corbicula fluminalis* (O. F. Müller 1774) in den pleistozänen Sedimenten in Ungarn. *Soosiana* **6**: 3-8. Budapest.
- Kruskal, J. B. (1956). On the shortest spanning subtree of a graph and the travelling salesman problem. *Proceedings of the American Mathematical Society* **7**: 48-50.
- Kuhl, F. P. & G. R. Giardana (1982). Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer graphics and image processing* **18**: 236-258.
- Lansman, R. A., R. O. Shade, J. F. Shapira & J. C. Avise (1981). The use of Restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations III. Techniques and potential applications. *Journal of Molecular Evolution* **17**: 214-226.
- Lydeard, C., M. Mulvey & G. M. Davies (1996). Molecular systematics and evolution of reproductive traits of North American Freshwater unionacean mussels (Mollusca: Bivalvia) as inferred from 16S rDNA Sequences. *Transactions of the Royal Society, London (B)* **351**: 1593-1603.
- Lydeard, C., W. E. Holznagel, M. N. Schnare & R. R. Gutell (2000). Phylogenetic analysis of molluscan mitochondrial LSU rDNA sequences and secondary structures. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **15**(1): 83-102.
- Mandahl-Barth, G. (1954). The Freshwater Mollusca of Uganda and adjacent territories. *Annales du musee Royal du Congo Belge, Tervuren, Belgique, Series 8, Science Zoologiques* **32**: 121-192.
- Manly, B. F. J. (1994). *Multivariate Statistical Methods: A Primer*. Chapman & Hall, London, Glasgow. 210 S.
- Martin, A. P. & S. R. Palumbi (1993). Body size, metabolic rate, generation time and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **90**: 4087-4091.
- Maynard Smith, J. (1992). *Evolutionsgenetik*. Georg Thieme Stuttgart, New York, 288 S.
- Mayr, E. (1954). Change of genetic environment and evolution. In: Hardy & Ford [Hrsg]: *Evolution as a Progress*, Huxley, Allen & Unwin, London, 157-180.

- McDonald, J. H., R. Seed & R. K. Koehn (1991). Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the northern and southern hemispheres. *Marine Biology* **111**: 323-333.
- McLeod, M. J. (1986). Electrophoretic Variation in North American *Corbicula*. *American Malacological Bulletin Special Edition No. 2*: 125-132.
- McMahon, R. F. & C. J. Williams (1986). A Reassessment of growth rate, life span, life cycles and population dynamics in a natural population and field caged individuals of *Corbicula fluminea* (Müller) (Bivalvia: Corbiculacea). *American Malacological Bulletin, Special Edition 2*: 151-166.
- Megerle von Mühlfeld, J. K. (1811). Entwurf eines neuen Systems der Schalentiergehäuse. *Naturforschende Freunde zu Berlin* **5**: 38-72.
- Meister, A. (1997). Lebenszyklus, Autökologie und Populationsökologie der Körbchenmuscheln *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluminalis* (Bivalvia, Corbiculidae) im Inselrhein. Schriftenreihe des HLFU Heft 238 1997.
- Mitteilungen des Landesamtes für Wasser und Abfall Nordrhein-Westfalen (1991): Rheingütebericht 1990, Düsseldorf.
- Morton, B. (1986). *Corbicula* in Asia - an updated synthesis. *American Malacological Bulletin Special Edition No. 2*: 113-124.
- Morton, B. (1987). Comparative Life History Tactics and Sexual Strategies of the Fresh and Brackish Water Bivalve Fauna of Hong Kong and Southern China. *American Malacological Bulletin* **5**(1): 91-99.
- Morton, B. (1987). Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from Hong Kong. *Malacological Review* **20**: 105-127.
- Mouthon, J. (1981). Sur la presence in France et en Portugal de *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) originaire de Asie. *Basteria* **45**: 109-116.
- Moorsel, C. H. M., W. J. Van Nes & H.-J. Megens (2000). *Malacologia* (in press).
- Müller, O. F. (1774). *Vermium Terrestrium et Fluviatilium, seu animalium, infusorium, helminthocorum, et testaceorum, non marinorum, succincta historia.*
- Nagel, K. O. (1989). Ein weiterer Fundort von *Corbicula fluminalis* (Müller 1774) (Mollusca: Bivalvia) in Portugal. *Mitteilungen der Deutschen malakologischen Gesellschaft* **17**: 44-45.

- Nehring, S. & H. Leuchs (1999). Neozoa (Makrozoobenthos) an der deutschen Nordseeküste. Eine Übersicht. Bundesanstalt für Gewässerkunde, Koblenz, Bericht BfG 1200, 131 S.
- Nei, M. & W. Li (1979). Mathematical models for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **76**: 5269-5273.
- Neigel, J. E. & J. C. Avise (1986). Phylogenetic relationships of mitochondrial DNA under various demographic models of speciation. In: Nevo & Karlin [Hrsg]: *Evolutionary Processes and Theory*, Academic Press, New York, 515-534.
- Nesbitt, K. A., K. A. Potts, R. E. Vaillancourt, A. K. West & J. B. Reid (1995). Partitioning and distribution of RAPD variation in a forest tree species, *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae). *Heredity* **74**: 628-637.
- Okamoto, A. & B. Arimoto (1986). Chromosome of *Corbicula japonica*, *C. sandai* and *C. leana* (Bivalvia: Corbiculidae). *Venus* **45**: 194-202.
- Page, R. D. M. & E. C. Holmes (1998). *Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach*. Blackwell Science, London, Edinburgh, 346 S.
- Park, G. B., T. S. Yong, K. I. Im & E. Y. Chung (2000). Karyotypes of three species of *Corbicula* (Bivalvia: Veneroida) in Korea. *Journal of Shellfish Research* **19**(2): 979-982.
- Park, J. K. & D. O'Foighil (2000). Sphaeriid and Corbiculid Clams Represent Separate Heterodont Bivalve Radiations into Freshwater Environments. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **14**(1): 75-88.
- Park, G. M., T. S. Yong, K. I. Im & E. Y. Chung (2000). Karyotypes of three species of *Corbicula* (Bivalvia : Veneroida) in Korea. *Journal of Shellfish Research* **19**(2): 979-982.
- Pearson, R. (1901). On Lines and Planes of closest Fit to a System of Points in Space. *Philosophical Magazine* **2**: 557-572.
- Pfenninger, M., F. Reinhardt & B. Streit (2002). Evidence for cryptic hybridisation between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroida, Bivalvia). *Journal of Molecular Biology*, eingereicht.
- Pfenninger, M., M. Frye, A. Bahl & B. Streit (1995). Discrimination of three Conchologically Similar Helicellinae (Helicella, Gastropoda) Species Using Rapid-Fingerprinting. *Molecular Ecology* **4**(4): 521-522.

- Poglayen-Neuwall, I. (1988). Kleinbären. In: Grzimeks Enzyklopädie, Säugetiere. Kindler, München.
- Posada, D. & K. A. Crandall (1998). MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* **14**(9): 817-818.
- Posada, D. & K. A. Crandall (2001). Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(1): 37-45.
- Posada, D. & K. A. Crandall (2001). Selecting models of nucleotide substitution: An application to human immunodeficiency virus 1 (HIV-1). *Molecular Biology & Evolution* **18**(6): 897-906.
- Prashad, B. (1924). Zoological results of a tour in the Far East. Revision of the Japanese species of the genus *Corbicula*. *Memories of the Asiatic Society Bengal* **4**: 522-529.
- Prashad, B. (1928a). Revision of the Asiatic species of the genus *Corbicula* II. The Indo-Chinese species of the genus *Corbicula*. *Memories of the Indian Museum* **9**: 29-48.
- Prashad, B. (1928b). Revision of the Asiatic species of the genus *Corbicula* I. The Indian species of *Corbicula*. *Memories of the Indian Museum* **9**: 13-27.
- Prashad, B. (1929). Revision of the Asiatic species of the genus *Corbicula* III. The species of the genus *Corbicula* from China, south-eastern Russia, Tibet, Formosa, and the Phillipine Islands. *Memories of the Indian museum* **9**: 29-48.
- Prashad, B. (1930). Revision of the Asiatic species of the genus *Corbicula* IV. The species of the genus *Corbicula* from the Sunda Islands, the Celebes and New Guinea. *Memories of the Indian Museum* **9**: 193-203.
- Prim, R. C. (1957). Shortest connection networks and some generalizations. *Bell Syst. Tech. J.* **36**: 1389-1401.
- Probst, E. (1999). *Deutschland in der Urzeit*. Orbis, München, 479 S.
- Quast, J., A. Ritzmann, V. Thiele & K. Träbing (1997). Ökologische Durchgängigkeit kleinerer Fließgewässer. *Handbuch angewandte Limnologie* 4. ergänzende Lieferung 11/97.
- Rajagopal, S., G. van der Velde, & A. bij de Vaate (2000). Reproductive biology of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the river Rhine. *Archiv für Hydrobiologie* **149**(3): 403-420.

- Reinhold, M. & T. Tittizer (1997). Zur Rolle von Schiffen als Vektoren beim Faunenaustausch Rhein/Main/Main-Donau-Kanal/Donau. Gewässerkundliche Mitteilungen **41**(5): 199-205.
- Reinhold, M. & T. Tittizer (1999). Verschleppung von Makrozoen durch Kühlwasserfilter eines Schiffes. Wasser und Boden **51**(1+2): 61-66.
- Renard, E., V. Bachmann, M. L. Cariou & J. C. Moreteau (2000). Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidea) suggest the presence of three taxa in French rivers. Molecular Ecology **9**(12): 2009-2016.
- Ricciardi, A. & H. J. MacIsaac (2000). Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. Trends in Ecology and Evolution **15**(2): 62-65.
- Roe, K. J. & Lydeard, C. (1998). Molecular Systematics of the Freshwater Mussel Genus *Potamilus* (Bivalvia: Unionidae). Malacologia **39**(1-2): 195-205.
- Rohlf, F. J. (1973). Algorithm 76. Hierarchical clustering using the minimum spanning tree. The Computer Journal **16**: 93-95.
- Rohlf, F. J. (1999). tpsDIG. Computerprogramm.
- Rothausen, K. & V. Sonne (1984). Mainzer Becken. Sammlung geologischer Führer Band 79, Berlin, Stuttgart.
- Rozas, J. & R. Rozas (1999). DnaSP version 3: an integrated program for molecular population genetics and molecular evolution analysis. Bioinformatics **15**(2): 174-175.
- Rui, M. & V. Cortes (1992). Seasonal patterns of benthic communities along the longitudinal axis of river systems and the influence of abiotic factors on the spatial structure of those communities. Archiv für Hydrobiologie **126**: 85-103.
- Saiki, R. K., D. H. Gelfand, S. Stoffel, S. J. Scharf, R. Higuchi, G. T. Horn, K. B. Mullis & H. A. Erlich (1988). Primer-directed enzymatic Amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. Science **239**: 487-491.
- Sachs, L. (1978). Angewandte Statistik. 5. Auflage, Springer, Berlin, New York, 551 S.
- Sambrook, J., E. F. Fritsch & T. Maniatis (1989). Molecular Cloning: A Laboratory Manual. Cold Spring Harbour, Cold Spring Harbour Laboratory.
- Sanger, X., S. Nicklen & A. R. Coulson (1977). DNA Sequencing with chainterminating inhibitors. Proceedings of the National Acadademy of Science USA **74**: 5463-5467.

- Sanjuan, A., A. S. Comesana & A. De Carlos (1996). Macrogeographic differentiation by mtDNA restriction site analysis in the S.W. European *Mytilus galloprovincialis* Lmk. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **198**: 89-100.
- Sanjuan, A., M. Perez-Losada & E. Rolan (1997). Allozyme evidence for cryptic speciation in sympatric populations of *Nassarius* spp. (Mollusca: Gastropoda). *Journal Marine Biological Association U.K.* **77**: 773-784.
- Sauermost, R. [Ltg.] (1991). *Lexikon der Biochemie und Molekularbiologie*, Band 2. Herder Freiburg, Basel, Wien, 476 S.
- Savidge, J. A (1987). Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology* **68**: 660-668.
- Schäfer, A. (1997). *Biogeographie der Binnengewässer*. Teubner Studienbücher der Geographie. Teubner, Stuttgart.
- Scherer, S. & T. Hilsberg (1982). Hybridisierung und die Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae-eine systematische und evolutionsbiologische Betrachtung. *Journal Ornithologie* **123**: 357-380.
- Schewers, U. & B. Adam (1993). *Fische in der Lahn. Fischbesiedelung, Verbreitung und Schutz*. Hessisches Ministerium für Landesentwicklung, Wohnen, Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz.
- Schewers, U., C. Gumpinger & B. Adam (1998). Zum Fischeaufstieg durch Schiffschleusen. *Wasser und Boden* **50**(5): 26-30.
- Schierwater, B. & A. Ender (1993). Different thermostable DNA polymerases may amplify different RAPD products. *Nucleic Acids Research* **21**: 4647-4648.
- Schilthuizen, M. (1995). A comparative study of hybrid zones in the polytypic land snail *Albinaria hippolyti* (Gastropoda Pulmonata: Clausiliidae). *Netherland Journal of Zoology* **45**: 261-290.
- Schlötterer, C., B. Amos & D. Tautz (1991). Conservation of polymorphic simple sequences loci in cetacean species. *Nature* **354**: 63-65.
- Schmidt, W. D., I. Kaiser & K. Schmitt (1999). Zur ökologischen Funktion von Aufstiegshilfen: Untersuchungen mit einer Aufstiegsfall für Makrozoobenthos. *Wasserwirtschaft* **89**(3): 130-135.
- Schöll, F., C. Becker & T. Titizer (1995). Das Makrozoobenthos des schiffbaren Rheins von Basel bis Emmerich 1986-1995. *Lauterbornia* **21**: 115-137.

- Scribner, K. T., K. S. Page, & M. L. Bartron (2001). Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **10**: 293-323.
- Seed, R. (1992). Systematics, Evolution and distribution of mussels belonging to the genus *Mytilus*: an overview. *American Malacological Bulletin* **9**: 123-137.
- Sickel, J. B. (1986). *Corbicula* population mortalities: Factors influencing population control. *American Malacological Bulletin, Special Edition* **2**: 89-94.
- Sinclair, R. M. & B. G. Isom (1963). Further studies on the introduced Asiatic clam (*Corbicula*) in Tennessee. Tennessee Stream Pollution Control Board, Tennessee Department of Public Health. 79 S.
- Sinclair, R. M. & B. G. Isom (1961). A preliminary report on the introduced Asiatic Clam *Corbicula* in Tennessee. Tennessee Stream Pollution Control Board, Tennessee Department of the Public Health: 31 S.
- Siripatrawan, S., J. K. Park & D. O'Foighil (2000). Two lineages of the introduced Asian freshwater clam *Corbicula* occur in North America. *Journal of Molluscan Studies* **66**: 423-429.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf (1981). *Biometry*, Freeman.
- StatSoft, I. (1995). *STATISTICA for Windows*. Tulsa, StatSoft, Inc.
- Stepien, C. A., A. N. Hubers & J. L. Skidmore (1999). Diagnostic genetic markers and evolutionary relationships among invasive dreissenoid and corbiculoid bivalves in North America: Phylogenetic signal from mitochondrial 16S rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**(1): 31-49.
- Stotts, V. D., K. D'Loughy & D. B. Stotts (1977). Waterfowl habitat. Maryland Department of Natural Resources Wildlife Administration Report 77-2. 6 S.
- Strayer, D. L. (1999). Effects of alien species on freshwater molluscs in North America *Journal of the National American Benthologic Society*, **18**(1): 74-98.
- Streit, B. (1991). Verschleppung, Verfrachtung und Einwanderung von Tierarten aus der Sicht des wissenschaftlichen Naturschutzes. In: K. Henle & G. Kaule [Hrsg.] *Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland*. Forschungszentrum Jülich, 208-224.
- Streit, B., T. Städler, K. Schwenk, A. Ender, K. Kuhn & B. Schierwater (1994). Natural hybridisation in freshwater animals. *Naturwissenschaften* **81**: 65-73.

- Sures, B. & B. Streit (2001). Eel parasite diversity and intermediate host abundance in the River Rhine, Germany. *Parasitology* **123**: 185-191.
- Swofford, D. L. (1998). PAUP: phylogenetic analysis using parsimony, version 4.0, Sinauer, Sunderland, MA.
- Tamura, K. & M. Nei (1993). Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* **10**: 512-526.
- Tan Tiu, A. & R. S. Preznant (1992). The Role of Environment in shell growth dynamics of the Asian Clam *Corbicula fluminea* (Mollusca: Bivalvia). *Malacological Review* **25**: 109-117.
- Tautz, D. (1989). Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nuclear Acids Research* **17**: 6463-6471.
- Templeton, A. R., K. A. Crandall & C. F. Sing. (1992). A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data .3. Cladogram estimation. *Genetics* **132**: 619-633.
- Templeton, A. R., C. F. Sing, A. Kessling & S. Humphries (1988). A cladistic analysis of phenotype associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. II. The analysis of natural populations. *Genetics* **120**: 1145-1154.
- Thiele, V., D. Mehl, A. Berlin & L. Huijsson (1998). Untersuchungen zum Gegenstromwanderungsverhalten aquatischer und zum Gegenstromflug merolimnischer Evertebraten im Bereich von Fischaufstiegsanlagen in Mecklenburg-Vorpommern. *Limnologica* **28**(2): 167-182.
- Thienemann, A. (1950). Die Binnengewässer. Band XVIII: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Stuttgart, 809 S.
- Thompson, J. D., D. G. Higgins & T. J. Gibson (1994). Clustal X: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment though sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucl. Acids Res.* **22**: 4673-4680.
- Tittizer, T. (1995). Gewässerökosystem Mosel. Beiträge zum Kolloquium am 8. Juni 1995 in Koblenz. Schriftenreihe der Bundesanstalt für Gewässerkunde Nr. 12, Koblenz, Berlin.

- Tittizer, T. (1997). Ausbreitung aquatischer Neozoen (Makrozoobenthos) in den europäischen Wasserstrassen, erläutert am Beispiel des Main-Donau-Kanals. Schriftenreihe des Bundesamtes für Wasserwirtschaft **4**: 113-134.
- Tittizer, T. (1997). Vorkommen und Ausbreitung aquatischer Neozoen (Makrozoobenthos) in den Bundeswasserstrassen. In: Gebhardt, H., R. Kinzelbach & S. Schmidt: Gebietsfremde Tierarten. Fischer Stuttgart, New York.
- Tittizer, T., F. Schöll & M. Schleuter (1994). Beitrag zur Struktur und Entwicklungsdynamik der Benthalfauna des Rheins von Basel bis Düsseldorf in den Jahren 1986 und 1987. In: Kinzelbach, R. & G. Friedrich [Hrsg]: Biologie des Rheins. Limnologie aktuell, Band **1**: 293-323, Stuttgart, New York.
- Von Denffer, D., H. Ziegler, F. Friedrichsdorfer & A. Bresinsky (1983). Lehrbuch der Botanik, begründet von E. Strasburger. 32. Auflage, Gustav Fischer, Stuttgart, New York, 1161 S.
- Wägele, J. W. (2000). Grundlagen der phylogenetischen Systematik. Dr. Friedrich Pfeil, München, 315 S.
- Walsh, H. E. & V. L. Friesen (2001). Power and stochasticity in the resolution of soft polytomies: A reply to Braun *et al.* Evolution **55**(6): 1264-1266.
- Walsh, H. E., M. G. Kidd, T. Moum & V. L. Friesen (1999). Polytomies and the power of phylogenetic inference. Evolution **53**(3): 932-937.
- Ward, J.V. & J. A. Stanford (1983). The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: Fontaine & Bartell [Hrsg]: Dynamics of lotic ecosystems Annual Arbor. Science: 29-42.
- Warwick, R. M. (1988). Analysis of community attributes of the macrobenthos of Frierfjord/Langesundfjord at taxonomic levels higher than species. Marine Ecology, Progress Series **46**: 167-170.
- Welsh, J. & M. McClelland (1990). Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. Nucleic Acids Research **18**: 7213-7218.
- Williams, J. G. K., A. R. Kubelik, K. J. Livak, J. A. Rafalski & S. V. Tingey (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucleic Acids Research **18**: 6531-6535.
- Williamson, M. (1996). Biological Invasions. Chapman & Hall, London.
- Wilson, A. C., R. L. Cann, S. M. Carr, M. George, U. B. Gyllensten, K. M. Helm-Bychowski, R. G. Higuchi, S. R. Palumbi, E. M. Prager, R. D. Sage & M.

- Stoneking (1985). Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **71**: 2843-2847.
- Woodruff, D. S., V. Kijviriyaya & E. S. Upatham (1993). Genetic Relationships among Asian *Corbicula*: Thai Clams are referable to topotypic Chinese *Corbicula fluminea*. *American Malacological Bulletin* **10**(1): 51-53.
- Wright, S. (1965). The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* **19**: 393-420.
- Zajonz, U. (1995). Untersuchung zur Systematik der Gattung *Corbicula* (Corbiculidae, Bivalvia) in der Westpaläarktis. Diplomarbeit an der Technischen Hochschule Darmstadt: 110 S.
- Zouros, E., A. O. Ball, C. Saavedra & K. R. Freeman (1994). Mitochondrial DNA inheritance - reply. *Nature* **368**: 818.
- Zouros, E., G. H. Pogson, D. I. Cook & M. J. Dadswell (1992). Apparent selective neutrality of mitochondrial DNA size variation - a test in the deep-sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Evolution* **46**: 1466-1476.

Danksagung

Die oberste Position in einer Danksagung gebührt natürlich dem Doktorvater, in diesem Falle Prof. Dr. Bruno Streit, der sich diese Ehre durch beständige Unterstützung in jeglicher Hinsicht auch redlich verdient hat. Besonderen Dank gebührt auch meinem Betreuer, Dr. Markus Pfenninger, der auch meine unüberlegten Äußerungen zu interpretieren wusste – ich habe ihn hoffentlich nicht zu viele graue Haare gekostet.

Besondere Unterstützung erfuhr diese Arbeit aber auch durch Dr. Thomas Tittizer (Bundesanstalt für Gewässerkunde), der bei der Durchführung der Freilandarbeiten vieles ermöglichte und finanzierte. Besonderen Dank auch den vielen Biologen in aller Welt, die bereitwillig Material für diese Arbeit sammelten, wie Dr. Avital Gazith, Dr. Cort Anderson und Dr. Anja Meister – leider sind viele Namen durch einen Computerabsturz verloren gegangen.

Ohne ein genaues Korrekturlesen, das einen hohen Aufwand erfordert, könnte wohl kaum eine Dissertation entstehen, deswegen allergrößten Dank an Dr. Cort Anderson, Dr. Klaus Schwenk, Dr. Kerschuh Kuhn, Dirk Steinke und meiner Frau Andrea – letztere insbesondere, weil sie mich während der Entstehung der Arbeit stoisch ertrug.

Tatkräftige Unterstützung erfolgte auch durch die gesamte Arbeitsgruppe Ökologie und Evolution, wenn nicht durch direkte Hilfe, dann zumindest durch aufmunternde Sprüche, danke Bernd, Finn, Outi, Raquel, Christian, Sid, Holger, Christel, Marion und nicht zuletzt den „Ehemaligen“ Werner, Andy, Andreas und Carolin.

Nicht zu vergessen an dieser Stelle die leider verstorbenen Freunde und Mentoren Dr. Ralf Barckhausen und Dr. Martin Brauer. Schade, dass Ihr nicht dabei seid!

Zuletzt mein allergrößter Dank an meine gesamte Familie, ohne die weder ein Studium noch dieser Abschluss jemals möglich gewesen wäre!!

Lebenslauf

Frank Reinhardt

Pfarrer Hufnagel Strasse 23

63454 Hanau

Geboren: 19.09.1966

Familienstand: verheiratet

1986	Erlangung der allgemeinen Hochschulreife an der Taunusschule Königstein
1987 bis 1989	Zivildienst als Rettungshelfer beim DRK Hochtaunus
1989	Beginn des Biologiestudiums mit dem Hauptfach Zoologie. Teilnahme am Großpraktikum Freilandökologie bei Prof. Dr. Streit und Dr. Brauer, GP Biologische Uhren bei Prof. Dr. Fleißner und GP Amphibienentwicklung bei Prof. Dr. Brändle. Nebenfächer Botanik (Prof. Dr. Schaub) und Umweltrecht (Prof. Dr. Rehbinder).
1995	Abschluss einer Diplomarbeit mit dem Titel: „Wiederbesiedelung des Liederbachs durch die Bachforelle (<i>Salmo trutta</i> forma <i>fario</i> L.) nach Austrocknung in den Jahren 1992 und 1993.“ Betreuer: Dr. Lelek, AK Ichthyologie II des Senckenberg Instituts.
1995 bis 1997	Mitarbeit am E+E-Projekt „Bieber-Kinzig“ in der Außenstelle Lochmühle des Senckenberg Institutes Frankfurt am Main.
1997	Erster Studienaufenthalt am Imperial College at Silwood Park, Ascot (GB) bei Dr. Cort Anderson in der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Canning.
1997 bis 1998	Mitarbeit in der Abteilung Ökologie und Evolution der Universität Frankfurt an den Projekten „Untersuchungen zur Systematik von <i>Corbicula fluminea</i> und <i>C. fluminalis</i> mittels genetischer Marker“ sowie „Dynamik der Verbreitung von <i>Trochoidea geyeri</i> und <i>Candidula unifasciata</i> “.
1998	Zweiter Studienaufenthalt am Imperial college at Silwood Park in Ascot (GB). Beginn des Promotionsstudiums in der Abteilung Ökologie und Evolution der Universität Frankfurt/Main, finanziert durch die Bundesanstalt für gewässerkunde, Koblenz. Thema der Untersuchung: „Isolationswirkung von Stauwehren auf das Makrozoobenthos von Lahn und Mosel“.

Tabelle 1: Erfassungen des Makrozoobenthos 1999 in der Mosel. Die Abundanzen sind auf einen Quadratmeter berechnet und auf ganze Zahlen gerundet. FT=Fischtreppe, OW/UW=Ober- und Unter wasser, S=Schleuse.

	TrierFT	DetzemFT	WintrichFT	ZeitlingenFT	EnkirchFT	AldegrundFT	FankelFT	MüdenFT	LehmenFT	KoblenzFT	TrierOW	DetzemOW	WintrichOW	ZeitlingenOW	EnkirchOW	AldegrundOW	FankelOW	MüdenOW
<i>D. lacteum</i>											3		2					
<i>Dugesia sp.</i>											1							
<i>Polycelis nigra</i>																		
<i>Acrolox lacustris</i>	1							2			1	3	2	22	5	8		
<i>Ancylus fluviatilis</i>	14			5		2				34	239	29	195	190	169	84	125	23
<i>Bithynia tentaculata</i>	72	2	7	2	1	1			1	6	20	7	20	6	6	7	2	1
<i>Bythinella sp.</i>																		
<i>Ferrissia wauteri</i>			2						1									
<i>Gyraulus sp.</i>	1											1						
<i>Physella acuta</i>			3															
<i>P. antipodarum</i>	76	48	32	1	6		2	17	7	2	2	19		37	8	1	164	6
<i>Radix auricularia</i>				1							6							
<i>Rad ov</i>																	1	
<i>Radix peregra</i>			1								1		2					1
<i>Radix sp.</i>												3		2		3		
<i>Valvata sp.</i>																4		
<i>V. viviparus</i>	2									1	3	12		3			6	
<i>Anodonta anatina</i>												3						
<i>A. cygnea</i>													1					
<i>C. fluminea</i>		12	3	1				66	4	20		4						
<i>D. polymorpha</i>	482	2338	415	157	173	142	955	2119	841	438	17	60	158	215	17	123	356	14
<i>Musculium lacustre</i>																	2	
<i>Pisidium nitium</i>	7																	
<i>Pisidium sp.</i>				1												1		
<i>P. subtruncatum</i>	5																	
<i>Sphaerium corneum</i>	125	5	2						2	0	5	2		2		1	6	
<i>Sphaerium rivicola</i>																		
<i>Unio pictorum</i>												1						
<i>Hypania invalida</i>	4							1				923			2	26	46	
<i>E. tetraedra</i>																		
<i>Stylaria lacustris</i>							2							2				
<i>Sonstige Oligocharta</i>	188	22	28	437	66	30	36	1	54	1	292	159	112	329	47	127	112	30
<i>E. octoculata</i>	2										7	1					1	
<i>E. testacea</i>	6																2	
<i>G. complanata</i>												1						
<i>Helobdella europaea</i>											1							
<i>H. stagnalis</i>																		
<i>Hemiclepsis sp.</i>	1																	
<i>P. geometra</i>												3	1					
<i>Argulus foliaceus</i>																		
<i>Asellidae</i>											3							
<i>A. aquaticus</i>				1							11	5			2			
<i>A. desmarestii</i>																		
<i>C. ischnus</i>							7				1			2				4
<i>C. curvispinum</i>	216	147	745	1350	73	225	66	526	188	96	200	150	736	396	352	127	1369	475
<i>D. haemobaphes</i>								1										
<i>D. sp.</i>	22	94	7	33	7	13	2	55	7	11	47	46	16	114	170	98	143	146
<i>D. villosus</i>	75	272	38	42	19	24	43	173	25	46	20	23	44	83	55	16	12	55
<i>Gammaridae</i>	93	314	925	247	14	57	290	228	88	88	7	332	1421	570	69	363	540	1268
<i>G. pulex</i>			1								1							
<i>G. roeseli</i>																4		

Tabelle 1: Fortsetzung.

	TrierFT	DetzemFT	WintrichFT	ZeltingenFT	EnkirchFT	AldegrundFT	FankelFT	MüdenFT	LehmenFT	KoblenzFT	TrierOW	DetzemOW	WintrichOW	ZeltingenOW	EnkirchOW	AldegrundOW	FankelOW	MüdenOW
<i>G. tigrinus</i>	146	27	84	9	18	28	229	199	61	112	6	282	12	3	32	8	52	4
<i>Hemimys anomala</i>																		
<i>Jaera istri</i>										2						1	23	8
Mysidaceae																		
<i>Niphargus</i> sp.																		
<i>Orchestia cavimana</i>	1									2								
<i>Orconectes villosus</i>					1								2					
<i>Proasellus</i> sp.												1	2					
<i>Baetis rhodani</i>				1														
<i>Baetis</i> sp.	0				1													
<i>C. horaria</i>																		
<i>C. luctuosa</i>	1											2	1	1				
<i>C. rivicola</i>								3										
<i>Caenis</i> sp.	2		0			1			1	1				6	2	1		
<i>Ephemerella ignita</i>					0													2
<i>A. cineraeus</i>																		
<i>Athrpdodes</i> sp.	1																	
<i>C. annulicornis</i>		1								1								
<i>Cyrnus trimaculata</i>												2		2	1	1	1	
<i>Ecnomus tenellus</i>			1		1	1	1				6	9	2	16	17	1	8	
<i>Hydropsyche</i> sp.															1			
<i>Hydroptila occulta</i>																3	2	1
<i>Hydroptila</i> sp.												1	2					2
Leptoceridae											1							
<i>Mystazides azurea</i>																		
Polycentropidae																		
<i>Psychomyia pusilla</i>													13			4		3
<i>Tinodes waeneri</i>											51	3	17	15	2	35	3	54
Trichoptera											1	4	1	3	2			4
<i>Calopteryx splendens</i>															1			
<i>Platycnemis pennipes</i>																		
<i>A. aestivalis</i>																		
<i>Elmis</i> sp.	0								1		13	5	1	8	5	2	1	6
<i>Haliplus</i> sp.																		
<i>Hydrobius</i> sp.																		1
<i>Limnius</i> sp.		1									1	35		3				1
<i>Riolus</i> sp.												4						
<i>Sysira</i> sp.																1	1	
<i>Atherix</i> sp.																		
Chironomidae	52	143	44	122	66	34	55	54	12	127	685	295	524	114	917	446	37	1135
<i>Limmophora</i> sp.		1							1	1								5
<i>Serromyia</i> sp.													1			2		
<i>Simulium</i> sp.	5	13	6	2	2	8	1	4	2	1								
Tabanididae																		
<i>Tabanus</i> sp.																		
<i>Tipula</i> sp.												1						
<i>Hydra</i> sp.	1				11		23	1	0		1	6	4		2		2	1
<i>Cordylophora caspia</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0						0		
Spongillidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0		1		1

Tabelle 1: Fortsetzung.

	LehmenOW	KoblentzOW	TrierS	DetzemS	WintrichS	ZeltingenS	EnkirchS	AldegrundS	FankelS	MüdenS	LehmenS	KoblentzS	TrierUW	DetzemUW	WintrichUW	ZeltingenUW	EnkirchUW	AldegrundUW	FankelUW	MüdenUW	LehmenUW	
<i>D. lacteum</i>				1																		
<i>Dugesia sp.</i>													0									
<i>Polycelis nigra</i>															1							
<i>Acrolux lacustris</i>	1													1	3					1		
<i>Ancyclus fluviatilis</i>	150	77	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	138	129	96	265	192	88	39	28	158	
<i>Bithynia tentaculata</i>	1	3						0					17	12	80		11		1			
<i>Bythinella sp.</i>												1										
<i>Ferrissia wauteri</i>																						
<i>Gyraulus sp.</i>												1									1	
<i>Physella acuta</i>																						
<i>P. antipodarum</i>	2	2		1						0		0	43	387	74	18	18	32	44	36	4	
<i>Radix auricularia</i>																						
<i>Rad ov</i>	1												0								1	
<i>Radix peregra</i>																						
<i>Radix sp.</i>				1																	3	
<i>Valvata sp.</i>																						
<i>V. viviparus</i>		2															2					
<i>Anodonta anatina</i>																						
<i>A. cygnea</i>																						
<i>C. fluminea</i>	1											10								3	1	
<i>D. polymorpha</i>	144	175	3		25	8	59	42	6	8	1	40	7	230	138	286	363	352	73	32	167	
<i>Musculium lacustre</i>	2																					
<i>Pisidium nitium</i>																						
<i>Pisidium sp.</i>																						
<i>P. subtruncatum</i>																						
<i>S. corneum</i>		1			0	1							5	4			2	2		2	3	
<i>Sphaerium rivicola</i>																				1		
<i>Unio pictorum</i>																						
<i>Hypania invalida</i>		8			0		0	2	2	1	0	62	2		7	3	1	3		2	1	
<i>E. tetraedra</i>																				1		
<i>Stylaria lacustris</i>					0															3		
<i>Sonst. Oligochaeta</i>	148	542	1	1	0	0	1	1		1		0	284	53	57	20	14	32	64	276	282	
<i>E. octoculata</i>	1												5	1		0		1	17	6		
<i>E. testacea</i>																						
<i>G. complanata</i>													5									
<i>H. europaea</i>																						
<i>H. stagnalis</i>													1									
<i>Hemiclepsis sp.</i>													0									
<i>P. geometra</i>								1														
<i>Argulus foliaceus</i>							1															
<i>Asellidae</i>													0	1								
<i>A. aquaticus</i>	1		1										2									
<i>A. desmarestii</i>												1										
<i>C. ischnus</i>												1	1							2		
<i>C. curvispinum</i>	438	587	0	1	3	2	14	1	0	1	0	14	434	493	1396	55	500	31	1	18	597	
<i>D. haemobaphes</i>			1																			
<i>D. sp.</i>	10	189	1		0	0	0	1			0	0	166	82	43	12	19	84	38	185	193	

Tabelle 1: Fortsetzung.

	LehmenOW	KoblenzOW	TrierS	DetzemS	WintrichS	ZeltingenS	EnkirchS	AldegrundS	FankelS	MüdenS	LehmenS	KoblenzS	TrierUW	DetzemUW	WintrichUW	ZeltingenUW	EnkirchUW	AldegrundUW	FankelUW	MüdenUW	LehmenUW
<i>D. villosus</i>	7	8		1	1	1	6	11	1			2	69	77	298	148	188	62	46	2	54
<i>Gammaridae</i>	835	683	0	0	2	0	1	1	1	0	0	1	17	53	494	465	1143	524	195	87	899
<i>G. pulex</i>							1			0											
<i>G. roeseli</i>							1														
<i>G. tigrinus</i>	1	6	1	2			1	0	1	1	0	13	2	68	71	2	12	9	2		2
<i>Hemimys anomala</i>			1	1		0	1			0	0										3
<i>Jaera istri</i>		3					1	1			1	1				1		9	1	15	98
<i>Mysidaceae</i>						1															
<i>Niphargus sp.</i>						1															
<i>O. cavimana</i>																					
<i>Orconectes villosus</i>												1									
<i>Proasellus sp.</i>																					
<i>Baetis rhodani</i>																					
<i>Baetis sp.</i>		1												1							
<i>C. horaria</i>													3								
<i>C. luctuosa</i>		1	1										3								
<i>C. rivicola</i>																					
<i>Caenis. sp.</i>		4										0	2		1	0			3	3	1
<i>Ephemerella ignita</i>																					
<i>A. cineraeus</i>																			2		
<i>Athripdodes sp.</i>																					
<i>Cyrnus trimaculata</i>		1																			
<i>Ecnomus tenellus</i>		2											1				2				
<i>Hydroptila occulta</i>		3											3	2		3				2	3
<i>Hydroptila sp.</i>	2														4	0				2	
<i>Mystazides azurea</i>														2							15
<i>Psychomyia pusilla</i>	3					1					0		2	1	4	28	4		2	3	55
<i>Tinodes waeneri</i>	3	14											22	1	3	14	2	19	1	20	24
<i>Trichoptera</i>	5						0						10	1	2	5	9				1
<i>C. splendens</i>																					
<i>P. pennipes</i>	1																				
<i>A. aestivalis</i>			1																		
<i>Elmis sp.</i>			1										6	1	2	1	2	1		2	
<i>Haliplus sp.</i>																				2	
<i>Limnius sp.</i>													11								1
<i>Riolus sp.</i>													1				1				
<i>Sysira sp.</i>																					
<i>Atherix sp.</i>													1		1						
<i>Chironomidae</i>	819	640	1	0	1	0	2	2	1	0	2	80	632	543	459	792	438	363	1317	443	
<i>Limmophora sp.</i>		4											1								
<i>Serromyia sp.</i>													1				1				
<i>Simulium sp.</i>				0												3					
<i>Tabanus sp.</i>			1										1								
<i>Tipula sp.</i>							0														
<i>Cordylophora caspia</i>	0					0	0	0			0					0		0			0
<i>Spongillidae</i>	0	1				0	0	0			0	0	0	0	0	0	0	0			0

Tabelle 2: Fortsetzung.

	Ahl FT	Ahl OW	Ahl S	Ahl UW	Bad Ems FT	Bad Ems OW	Bad Ems S	Bad Ems UW	Cramberg FT	Cramberg OW	Cramberg S	Cramberg UW	Dausenau OW	Dausenau S	Dausenau UW
<i>Caenis</i> sp.	1				11	17	1	19	5	3	0	44	4		63
<i>E. venosus</i>															2
<i>Electrogena</i> sp.					1										
<i>E. ignita</i>	1								1						
Ephemerellidae					1										
Ephemeroptera						2									8
<i>H. flava</i>				1											
<i>H. sulphurea</i>								3							2
Heptageniidae					7										
<i>A. furcata</i>															1
<i>A. cineræus</i>					1								1		
<i>Athripsodes</i> sp.						1									5
<i>C. annulicornis</i>	1			5	2										
<i>C. dissimilis</i>															
<i>C. nigronervosa</i>															
<i>C. lepida</i>	0				14			3							
<i>Cymus flavidus</i>															
<i>C. trimaculatus</i>		138		28	15	11				32		18	64	0	28
<i>E. tenellus</i>		84		13	8	25		3		2		3	28	0	4
<i>H. contubernalis</i>	21			3	92	6		9	49						4
<i>H. exocellata</i>	39			3	13			16							
<i>H. instabilis</i>	4							3	1						1
<i>H. siltalai</i>								1							
<i>Hydropsyche</i> sp.	24				145	23			1						
<i>H. occulta</i>					2										
<i>Hydroptila</i> sp.	7			4	17	10			1			1			
Hydroptilidae						4		3							
Leptoceridae					1			3	1		1				
<i>M. azurea</i>				18									4		5
<i>N. bimaculata</i>					30	5						10			
<i>Oecetis furva</i>				3											
<i>Orthotrichia</i> sp.															
Polycentropidae															3
<i>P. flavomaculatus</i>												1			
<i>P. pusilla</i>			0	19	126	7		8				2	3		
<i>R. dorsalis</i>	0			1	1										
<i>R. fasciata</i>									1						
<i>R. nubia</i>					4				1						
<i>Rhyacophila</i> sp.	2							1							
<i>Tinodes waeneri</i>		33			1	1				5		5			
Trichoptera sp.		4		2	30	37				9		1	15		3
<i>C. splendens</i>												1			
<i>G. vulgatissimus</i>						2									
<i>P. pennipes</i>				1									5		8
<i>A. aestivalis</i>															
<i>Gerris lacustris</i>															
<i>Microvelia</i> sp.									1						
<i>Notonecta</i> sp.															
<i>Dryops</i> sp.															
Dytiscidae					2										
<i>Elmis maugetii</i>	1			1	17	1		2				13			
<i>Elmis</i> sp.	1				1	2		3	1	1		1		0	5

Tabelle 2: Fortsetzung.

	Ahl FT	Ahl OW	Ahl S	Ahl UW	Bad Ems FT	Bad Ems OW	Bad Ems S	Bad Ems UW	Cramberg FT	Cramberg OW	Cramberg S	Cramberg UW	Dausenau OW	Dausenau S	Dausenau UW
<i>Gyrinius sp.</i>					3										
<i>Haliplus sp.</i>				1								5			
<i>Limnius sp.</i>	7			3					3	2		41			4
<i>O. villosus</i>	0									1					
<i>Oulimnius sp.</i>															
<i>Hydracarina sp.</i>			0						2						2
<i>Hygrobates sp.</i>												1			
<i>Sysira sp.</i>										2					1
<i>Atherix ibis</i>	2				4										
<i>Atherix sp.</i>									1						
Chironomidae	243	842	14	1437	977	688	8	833	465	898	3	1434	700	22	1347
<i>L. riparia</i>									17						
<i>Limnophora sp.</i>	37														
<i>Seromyia sp.</i>	2								1	6			5		
<i>Simulium sp.</i>			0		754		2	57	26					0	
<i>Tabanus sp.</i>															
<i>Tipula sp.</i>					4										
<i>Hydra sp.</i>	9	1	1		23	17	0		12	7		676			
<i>C. caspia</i>															

Tabelle 2: Fortsetzung.

	Hollerich OW	Hollerich S	Kalkofen FT	Kalkofen OW	Kalkofen S	Kalkofen UW	Lahnstein OW	Lahnstein S	Lahnstein UW	Nassau OW	Nassau S	Nassau UW	Nievern OW	Nievern S	Nievern UW	Scheidt OW	Scheidt S	Scheidt UW
<i>D. lacteum</i>						9	4											
<i>Dugesia sp.</i>	16		6	5	0	9	1	0		4		5	7	0	15	9	0	23
<i>Planaria torva</i>				2		49				25								
<i>Polycelis nigra</i>																		
<i>A. lacustris</i>	8			2		2	3			3			3			20		12
<i>A. fluviatilis</i>	5		1	140		49						12	1		16			5
<i>B. tentaculata</i>	114	1	5	33	1	46	15	1		178	1	11	79	0	20	22	0	38
<i>Gyraulus albus</i>								0								6		
<i>Gyraulus sp.</i>				2										0			1	
<i>P. antipodarum</i>																1		
<i>R. auricularia</i>							1						8			2		2
<i>Radix ovata</i>																		
<i>Radix peregra</i>			3							1					9			
<i>Radix sp.</i>				3														
<i>V. viviparus</i>	1			5				1								16	1	7
<i>D. polymorpha</i>					0			0			0						0	2
<i>Pisidium nitium</i>	1	0					27	4	3					0	3	4		
<i>Pisidium sp.</i>													3	0				
<i>P. subtruncatum</i>			1				10				0			0				
<i>P. supinum</i>								6										
<i>S. corneum</i>		0	7	1		8	6	4		1		3				7	0	
<i>S. rivicola</i>																1		
<i>E. tetraedra</i>																		0
<i>S. lacustris</i>	7		3	7	0	38				7		2	23		6	26	0	2
Sonstige	3	0	15	19	1	18	49	15	83	9	3	6	2	3	29	312	16	53
<i>E. octoculata</i>	7					3	1	1		5		6			4	3		8

Tabelle 3: Erfassungen des Makrozoobenthos des Jahres 2000. Die Angaben sind Mittelwerte von drei Erfassungen in Individuen pro m². C=Cramberg, S=Scheidt, K=Kalkofen, W=Wintrich, Z=Zeltingen, E=Enkirch, O=Oberwasser, U=Unterwasser.

	COI	COII	COIII	CUI	CUII	CUIII
<i>Dendrocoelum lacteum</i>	3,02		0,98	3,72	3,84	
<i>Dugesia sp.</i>	12,11	0,85	12,28	13,50	11,47	1,27
<i>Acroloxus lacustris</i>	5,56	3,81	10,40	9,11	18,86	10,85
<i>Ancylus fluviatilis</i>			3,57	26,20	64,79	
<i>Bithynia tentaculata</i>	27,72	20,92	36,90	31,52	22,53	50,14
<i>Radix auricularia</i>				7,34	0,83	
<i>Radix ovata</i>			0,42		1,60	
<i>Radix sp.</i>			2,68	4,39	32,88	
<i>Viviparus viviparus</i>	47,43	53,95	20,17	34,81	24,07	77,05
<i>Sphaerium corneum</i>	20,96	5,86	0,42	5,31	1,60	
Sonstige	64,20	120,27	65,82	219,44	160,98	314,91
<i>Erpobdella octoculata</i>			0,95	7,92		1,27
<i>Helobdella europaea</i>					5,79	
<i>Helobdella stagnalis</i>	1,61			2,09		
<i>Piscicola geometra</i>		2,72				
Asellidae	1,61		19,13	10,48		12,53
<i>Asellus aquaticus</i>	60,40	9,26	32,58	32,18	32,75	19,31
<i>Corophium curvispinum</i>				0,38		1,27
<i>Dikerogammarus sp.</i>			0,58	0,00		
Gammaridae	42,85	15,55	15,32	29,40	22,22	9,84
<i>Gammarus pulex</i>	6,97		2,08	1,77	0,83	
<i>Gammarus roeseli</i>	26,70	19,07	18,49	26,32	10,64	6,25
<i>Proasellus sp.</i>	1,32			1,34		
<i>Baetis sp.</i>		0,85		0,88	1,60	2,51
<i>Caenis beskidensis</i>	1,61	4,11		0,38		
<i>Caenis horaria</i>	8,19	3,51	0,36	1,93	1,60	2,45
<i>Caenis luctuosa</i>	2,63	4,11	1,78	5,65		
<i>Caenis macrura</i>		6,29		0,38		
<i>Caenis sp.</i>		0,85	1,95	28,09		1,18
<i>Ecdyonorus-venosus-Gruppe</i>						
<i>Ephemerella ignita</i>	1,61	4,36	1,99	0,35	3,19	
<i>Potamanthus luteus</i>				0,47		
<i>Ceraclea albimacula/alboguttata</i>		1,70			1,60	
<i>Ceraclea annulicornis</i>			0,50		1,00	
<i>Cymus trimaculatus</i>	33,54	13,79	21,16	11,82	1,66	4,72
<i>Ecnomus tenellus</i>	4,55	4,24	0,98	2,27	3,19	12,35
<i>Hagenella clathrata</i>						5,01
<i>Hydroptila sp.</i>			0,42	1,24		
Hydroptilidae	1,61	0,85				
Leptoceridae					0,83	
<i>Mystacides azurea</i>	3,23			3,98	3,43	14,74
<i>Neuroclepsis bimaculata</i>				6,08		
Polycentropidae		2,05				
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>				0,61		
<i>Psychomyia pusilla</i>				0,95		
<i>Tinodes waeneri</i>			3,29	3,05		
Trichoptera sp.			5,74	0,87		
<i>Platycnemis pennipes</i>	4,63	2,05	0,36		1,60	3,69

Tabelle 3: Fortsetzung.

<i>Dytiscidae</i>		0,85			1,60	
<i>Elmis maugetii</i>	6,16	1,70		9,49	10,58	5,07
<i>Elmis sp.</i>	1,32	0,85	1,25	2,31	11,48	4,89
<i>Halplus sp.</i>				2,96		
<i>Hydroporus parallelogrammus</i>						5,90
<i>Hydrobius sp.</i>			0,36			
<i>Limnius sp.</i>	30,53	21,83	3,62	32,72	9,71	12,41
<i>Orectochilus villosus</i>			1,58	1,76	2,60	
<i>Hydracarina sp.</i>			0,36			3,63
<i>Hygrobates sp.</i>				0,61		
<i>Chironomidae</i>	536,45	426,60	713,11	1010,36	459,47	651,19
<i>Dipterenpuppe</i>			3,02	2,36		
<i>Seromyia sp.</i>	6,04	3,39	4,14	0,38	2,49	10,03
<i>Hydra sp.</i>			4,07	422,78		
<i>Spongillidae</i>	X	X	X	X	X	X

Tabelle 3: Fortsetzung.

	EOI	EOII	EOIII	EUI	EUII	EUIII
<i>Acroloxus lacustris</i>			3,11			
<i>Ancylus fluviatilis</i>	124,66	43,85	119,46	336,95	376,97	39,83
<i>Bithynia tentaculata</i>	0,76	14,85	1,75	7,16		
<i>Ferrissia wauteri</i>		1,19				
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>		1,83	17,32	11,84	14,65	1,23
<i>Radix auricularia</i>			0,74			
<i>Radix ovata</i>	0,76		1,74			
<i>Radix sp.</i>	4,70	16,31	17,52			
<i>Stagnicola palustris</i>				0,88		
<i>Viviparus viviparus</i>		9,12	5,40	0,95		
<i>Dreissena polymorpha</i>	93,27	2,77	7,99	261,25	44,66	64,48
<i>Sphaerium corneum</i>				0,94		
<i>Hypania invalida</i>		1,19	0,95	0,33		9,26
<i>Sonstige</i>	151,60	213,47	17,50	72,38	25,16	22,65
<i>Asellus aquaticus</i>		2,38	3,59			
<i>Corophium curvispinum</i>	83,77	25,58	219,82	374,53	85,43	155,36
<i>Dikerogammarus sp.</i>	144,18	4,79	119,96	135,83	232,12	48,45
<i>Dikerogammarus villosus</i>	51,46	28,27	36,54	124,24	5,13	48,82
<i>Gammaridae</i>	486,26	391,87	611,95	823,88	492,68	38,16
<i>Gammarus tigrinus</i>	14,73	2,77	2,69	12,24	5,54	1,29
<i>Jaera istri</i>				1,13	8,43	
<i>Proasellus sp.</i>		1,29	0,58			
<i>Caenis horaria</i>				0,63	1,85	
<i>Caenis sp.</i>			1,22			
<i>Ephemerella ignita</i>				2,63	3,69	1,29
<i>Ceraclea fulva</i>				0,33		
<i>Cyrnus trimaculatus</i>			0,62			
<i>Ecnomus tenellus</i>			11,91	0,94		
<i>Hagenella clathrata</i>			1,45			
<i>Hydropsyche contubernalis</i>				0,63		
<i>Hydropsyche sp.</i>			0,62			
<i>Hydroptila sp.</i>					3,47	
<i>Hydroptilidae</i>	2,83			1,32	1,85	1,29

Tabelle 3: Fortsetzung.

<i>Mystacides azurea</i>			0,58			
<i>Psychomia pusilla</i>			1,17	2,36		1,44
<i>Rhyacophila sp.</i>						1,44
<i>Tinodes waeneri</i>	0,76		1,19	6,29		5,14
<i>Trichoptera sp.</i>			0,96	5,49		
<i>Calopteryx splendens</i>			0,60			
<i>Elmis maugetii</i>			1,33			
<i>Elmis sp.</i>	1,64	14,26	13,25	1,42		1,23
<i>Limnius sp.</i>	3,60					1,23
Chironomidae	45,52	234,65	946,83	777,82	57,57	224,25
Dipterenpuppe			1,59	2,36		
<i>Serromyia sp.</i>				0,47		
Tabanidae				2,11		
<i>Hydra sp.</i>			1,68	4,74		
Spongillidae	X		X	X		

Tabelle 3: Fortsetzung.

	KOI	KOII	KOIII	KUI	KUII	KUIII
<i>Dendrocoelum lacteum</i>	1,62		1,00	4,96	3,75	1,88
<i>Dugesia sp.</i>	17,35	1,42	7,52	17,96	24,45	36,27
<i>Planaria torva</i>			0,89	28,77		
<i>Acroloxus lacustris</i>	4,36	4,83	4,38	1,88	4,99	
<i>Ancyclus fluviatilis</i>	6,67	1,26	79,77	35,54	5,36	14,48
<i>Bithynia tentaculata</i>	42,47	9,40	193,99	255,86	62,97	13,45
<i>Gyraulus sp.</i>			0,61			
<i>Radix sp.</i>			1,59		1,66	
<i>Viviparus viviparus</i>	3,61	31,52	11,47			
<i>Pisidium sp.</i>				0,60	1,66	
<i>Sphaerium corneum</i>	14,73	5,76	7,67	18,81	79,47	81,81
<i>Stylaria lacustris</i>			4,28	21,62		
Sonstige	21,80	8,46	18,94	97,99	74,64	97,57
<i>Erpobdella octoculata</i>			0,45	1,86		3,64
<i>Erpobdella testacea</i>			1,79	5,62		
<i>Glossiphonia complanata</i>					1,77	
<i>Helobdella stagnalis</i>			1,84	1,12		1,77
<i>Piscicola geometra</i>				1,12		
Asellidae	1,45	3,11	2,86	14,89	6,64	7,88
<i>Asellus aquaticus</i>	6,18	3,23	23,83	17,84	92,18	136,40
<i>Corophium curvispinum</i>		1,26				
<i>Dikerogammarus sp.</i>	1,65				1,66	
<i>Dikerogammarus villosus</i>	1,62					
Gammaridae	32,22	7,64	5,77	7,84	24,98	24,60
<i>Gammarus fossarum</i>			0,61			
<i>Gammarus pulex</i>		4,37	0,54	0,80	3,33	4,73
<i>Gammarus roeseli</i>	3,24	4,83	9,93	2,97	1,66	15,38
<i>Baetis rhodani</i>	1,65		0,54	1,80		
<i>Baetis sp.</i>	1,65			4,14		
<i>Caenis horaria</i>	6,54	9,66	0,96	4,98	23,37	17,16
<i>Caenis luctuosa</i>				3,27		1,77
<i>Ephemerella ignita</i>	3,27	4,83	2,43	6,61	8,52	3,54
<i>Potamanthus luteus</i>	1,65					

Tabelle 3: Fortsetzung.

<i>Ceraclea albimacula/alboguttata</i>					1,66	
<i>Ceraclea annulicornis</i>	1,65	4,53		1,15	8,96	18,55
<i>Ceraclea sp.</i>				1,80	5,32	
<i>Cymus flavidus</i>			0,88			
<i>Cymus trimaculatus</i>	12,80	7,54	37,68	1,85	14,16	28,76
<i>Ecnomus tenellus</i>	32,66	9,17	21,81	37,39	58,33	127,72
<i>Hagenella clathrata</i>				0,73		
<i>Hydropsyche contubernalis</i>				13,93	8,73	2,16
<i>Hydropsyche exocellata</i>					1,77	
<i>Hydropsyche sp.</i>				0,47		
<i>Hydroptila occulta</i>				2,78	3,55	1,88
<i>Hydroptila sp.</i>				2,65	7,92	1,88
<i>Hydroptilidae</i>	1,62		0,88	9,74	12,83	5,14
<i>Leptoceridae</i>				0,60	8,87	
<i>Mystacides azurea</i>					1,88	
<i>Neuroclepsis bimaculata</i>			1,14		1,88	
<i>Oecetis sp.</i>			0,45	7,20	5,64	
<i>Polycentropidae</i>				0,60		
<i>Psychomia pusilla</i>			0,89	4,80	1,88	1,77
<i>Tinodes waeneri</i>			0,89	5,38	3,55	
<i>Trichoptera sp.</i>			14,92			
<i>Anisoptera</i>		1,42				
<i>Platycnemis pennipes</i>		5,51	1,00	0,73	5,53	
<i>Microvelia sp.</i>			0,45			
<i>Elmis maugetii</i>	1,62	2,68	2,86	0,80	3,75	1,77
<i>Elmis sp.</i>	6,58		0,89		5,20	5,13
<i>Hydroporus parallelogrammus</i>		1,69				
<i>Limnius sp.</i>	3,24	5,46	3,29	2,95	1,66	2,56
<i>Hydracarina sp.</i>	1,62		67,21	2,40	3,55	
<i>Sysira sp.</i>				3,93	3,75	
<i>Chironomidae</i>	276,34	833,59	612,83	114,93	65,43	947,82
<i>Dipterenpuppe</i>			1,14	7,92		
<i>Serromyia sp.</i>		1,26				
<i>Tipula sp.</i>				8,39		
<i>Hydra sp.</i>			1,14			
<i>Spongillidae</i>	X	X		X	X	X

Tabelle 3: Fortsetzung.

	SOI	SOII	SOIII	SUI	SUII	SUIII
<i>Dendrocoelum lacteum</i>	9,70	1,35			1,83	3,84
<i>Dugesia sp.</i>	45,58	5,79	8,92	20,17	34,00	41,86
<i>Anisus vortex</i>	1,46				2,05	
<i>Acroloxus lacustris</i>	7,92		14,13	9,40	41,03	2,94
<i>Ancylus fluviatilis</i>	5,44		0,00	31,30	82,30	1,88
<i>Bithynia tentaculata</i>	13,21	38,11	34,24	30,45	47,04	26,29
<i>Gyraulus albus</i>			3,75	0,43	3,66	
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>			0,60			
<i>Radix auricularia</i>	1,06		1,55	1,01		2,13
<i>Radix ovata</i>		1,92		0,85		
<i>Radix sp.</i>	14,31	7,40	0,64	2,10		
<i>Viviparus viviparus</i>	89,04	33,95	35,88	21,42	90,36	3,76

Tabelle 3: Fortsetzung.

<i>Dreissena polymorpha</i>				2,75	5,72	2,94
<i>Pisidium sp.</i>			2,81		1,83	
<i>Pisidium subtruncatum</i>		3,22			2,05	
<i>Sphaerium corneum</i>	15,69	10,21	11,46	2,05	5,72	0,98
<i>Stylaria lacustris</i>			16,12	6,07		
Sonstige	73,40	12,87	228,11	30,11	27,97	0,98
<i>Erpobdella octoculata</i>	20,96	4,04	2,82	7,72		3,11
<i>Glossiphonia heteroclita</i>				0,43		
<i>Helobdella europaea</i>	4,26			0,65		
<i>Helobdella stagnalis</i>	2,48		3,47	1,77	4,25	0,98
<i>Piscicola geometra</i>	1,46	1,61		0,85		
<i>Argulus foliaceus</i>				0,49		
Asellidae	4,26	20,58	8,54	1,30	7,99	8,50
<i>Asellus aquaticus</i>	64,33	17,70	15,40	21,08	24,33	36,16
<i>Corophium curvispinum</i>			0,48	336,57	371,00	50,73
<i>Dikerogammarus sp.</i>				50,85	139,77	11,10
<i>Dikerogammarus villosus</i>				6,75	16,99	4,61
Gammaridae	5,04	5,79	3,93	189,89	369,75	24,03
<i>Gammarus pulex</i>				0,85		1,88
<i>Gammarus roeseli</i>		4,18	1,79	1,28	1,83	9,85
<i>Orconectes limosus</i>						1,15
<i>Proasellus sp.</i>			0,61			
<i>Baetis sp.</i>		0,96	2,39	0,49	2,12	
<i>Caenis beskidensis</i>	2,13	2,88				
<i>Caenis horaria</i>	17,07	8,04	2,61	52,03	16,49	6,80
<i>Caenis luctuosa</i>	1,46	2,88	1,19	11,81	2,05	1,88
<i>Caenis macrura</i>	1,06		0,52	5,71	1,83	
<i>Caenis sp.</i>	4,26		16,61	29,02	7,55	2,30
<i>Potamanthus luteus</i>				0,63		
<i>Ceraclea sp.</i>				1,28	1,83	1,88
<i>Cyrnus flavidus</i>			1,87			
<i>Cyrnus trimaculatus</i>	1,06	3,22	10,64	28,00	11,43	3,91
<i>Ecnomus tenellus</i>	1,46	14,22	9,07	59,92	25,57	15,07
Hydroptilidae	1,42			1,66		1,88
<i>Mystacides azurea</i>	1,42	4,56	6,49	3,04	9,67	8,73
<i>Neuroclepsia bimaculata</i>			3,05			
<i>Orthotrichia sp.</i>				0,63		
<i>Psychomyia pusilla</i>						0,98
<i>Tinodes waeneri</i>			1,55	3,04	1,83	
Trichoptera sp.						1,96
<i>Ophiogomphus serpentinus</i>				0,43		
<i>Platycnemis pennipes</i>		12,90	1,58	4,39	3,95	3,84
<i>Gerris lacustris</i>			0,60			
<i>Microvelia sp.</i>				1,01		
Dytiscidae			1,64			
<i>Elmis maugetii</i>		1,61		4,50		1,88
<i>Elmis sp.</i>	5,72		0,82	3,32	11,79	1,88
<i>Haliplus sp.</i>				0,63		
<i>Hydroporus parallelogrammus</i>		1,61	0,82			
<i>Limnius sp.</i>	4,26	8,04	4,20	6,06	2,05	19,86
<i>Orectochilus villosus</i>			3,58		2,05	1,15

Tabelle 3: Fortsetzung.

<i>Oulimnius sp.</i>			1,24			
<i>Hydracarina sp.</i>		3,22	2,81	3,97		
<i>Hygrobates sp.</i>			0,60			
<i>Sysira sp.</i>			0,61	0,49		
<i>Chironomidae</i>	279,74	377,88	1624,15	1512,29	1221,32	938,57
<i>Dipterenpuppe</i>			1,22	4,56		
<i>Serromyia sp.</i>					2,12	0,98
<i>Tipula sp.</i>		1,61		0,43		
<i>Hydra sp.</i>	289,61		59,71	4,82		
<i>Spongillidae</i>	X	X	X	X	X	X

Tabelle 3: Fortsetzung.

	WOI	WOII	WOIII	WUI	WUII	WUIII
<i>Dendrocoelum lacteum</i>		0,66				
<i>Polycelis nigra</i>				0,64		
<i>Acroloxus lacustris</i>		1,14	2,91	2,39		3,18
<i>Ancylus fluviatilis</i>	2,74	124,32	46,76	69,38	154,39	52,12
<i>Bithynia tentaculata</i>	7,19	15,64	3,86	53,32	6,61	15,83
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>			23,31	47,99	9,13	
<i>Radix ovata</i>		2,65	11,69	0,31		
<i>Radix peregra</i>		1,32				
<i>Radix sp.</i>		38,27	11,66		4,44	
<i>Stagnicola palustris</i>					1,26	
<i>Viviparus viviparus</i>		3,19	2,91			
<i>Anodonta cygnea juv.</i>		0,86				
<i>Dreissena polymorpha</i>	54,18	99,32	14,28	751,80	326,43	341,76
<i>Pisidium supinum</i>			2,91			
<i>Sphaerium corneum</i>	1,71		17,48		1,32	
<i>Hypania invalida</i>	6,86			4,67	2,22	1,55
<i>Sonstige</i>	125,15	91,24	157,76	38,80	68,99	277,76
<i>Erpobdella octoculata</i>			2,91			
<i>Piscicola geometra</i>		1,92				
<i>Asellus aquaticus</i>	22,30		15,51			
<i>Corophium curvispinum</i>	183,98	492,54	94,65	181,17	993,28	419,31
<i>Dikerogammarus sp.</i>	16,14	168,93	237,20	818,54	265,53	161,58
<i>Dikerogammarus villosus</i>	3,84	39,67	46,66	221,82	158,56	84,29
<i>Gammaridae</i>	758,29	14,32	46,47	597,14	669,28	69,29
<i>Gammarus tigrinus</i>	2,42	9,88	6,56	53,38	5,28	2,17
<i>Jaera istri</i>					28,68	
<i>Proasellus sp.</i>		1,95	0,94			
<i>Proasellus coxalis</i>	2,74					
<i>Caenis horaria</i>	1,71					
<i>Caenis luctuosa</i>		0,81				
<i>Caenis sp.</i>				0,64		
<i>Ephemerella ignita</i>	1,38					
<i>Ecnomus tenellus</i>		2,53	5,83	0,54	1,26	
<i>Hagenella clathrata</i>		1,63				
<i>Hydroptila occulta</i>					1,32	
<i>Hydroptila sp.</i>		6,78	2,34	2,25		2,17
<i>Hydroptilidae</i>			2,91	3,16		1,55
<i>Psychomyia pusilla</i>		8,22		2,26		2,44
<i>Rhyacophila sp.</i>						14,13

Tabelle 3: Fortsetzung.

<i>Tinodes waeneri</i>	3,76	1,48		2,77	5,77	7,45
<i>Trichoptera sp.</i>		0,86		1,39		
<i>Elmis sp.</i>	8,57	17,25	22,53	1,34	2,65	
<i>Limnius sp.</i>	1,71		2,91		3,78	2,17
<i>Hydracarina sp.</i>	1,21				1,32	
<i>Sysira sp.</i>						2,44
<i>Atherix sp.</i>				0,64		
<i>Chironomidae</i>	325,88	471,39	294,47	416,69	255,55	465,39
<i>Dipterenpuppe</i>		3,54		5,79		
<i>Microchysa polita</i>		0,43				
<i>Serromyia sp.</i>		0,36				
<i>Tipula sp.</i>		0,43				1,87
<i>Hydra sp.</i>	3,43	2,58	2,91			
<i>Spongillidae</i>		X		X	X	X

Tabelle 3: Fortsetzung.

	ZOI	ZOII	ZOIII	ZUI	ZUII	ZUIII
Anisus vortex	1,29					
Acroloxus lacustris	2,57	1,17	13,45		2,39	0,82
Ancylus fluviatilis	127,95	48,62	154,23	188,59	21,97	292,96
Bithynia tentaculata	7,77	7,80	4,58			
Potamopyrgus antipodarum		4,59	27,23	12,82	21,69	1,43
Radix auricularia		1,44				
Radix sp.		15,93	4,43	0,50		
Viviparus viviparus		9,13	6,43			
Corbicula fluminea		2,32	0,55			
Dreissena polymorpha	9,39	52,11	143,27	214,40	328,33	225,97
Sphaerium corneum	2,57	3,48	2,66	1,39	4,22	0,82
Hypania invalida	2,57	9,29	3,93	2,32	5,22	
Stylaria lacustris			0,68			
Sonstige	27,39	125,54	312,45	37,74	65,53	
Erpobdella octoculata	1,29			0,27		3,58
Haemopsis sanguisuga					1,19	
Piscicola geometra	1,29					
Asellus aquaticus					1,19	
Chaetogammarus ischnus			0,95			
Corophium curvispinum	118,36	77,62	249,32	121,94	35,95	253,79
Dikerogammarus sp.	15,69	7,38	111,23	94,69	16,66	117,84
Dikerogammarus villosus	26,82	3,79	71,99	98,62	38,97	26,55
Gammaridae	481,18	273,34	478,35	557,86	488,35	524,59
Gammarus tigrinus		2,32	17,95	1,88		1,43
Jaera istri	2,57			14,27	5,99	12,65
Caenis luctuosa			7,47			
Caenis sp.			3,98	0,27		
Ceraclea fulva				0,53		
Cynus trimaculatus		1,17	1,36			
Ecnomus tenellus		2,32	9,94	0,37		
Hydroptila occulta		2,88		3,22		
Hydroptila sp.	2,39		0,70	1,89		
Hydroptilidae	2,53			0,50	2,68	
Mystacides azurea		1,17				
Plectocnemia sp.				11,46		

Tabelle 3: Fortsetzung.

Psychomia pusilla	2,57	2,88		23,33	9,42	4,92
Rhyacophila dorsalis						
Rhyacophila sp.	1,19				2,39	
Tinodes waeneri	18,71	2,88	9,47	8,52		
Trichoptera sp.			1,99	3,13		
Elmis sp.	3,96	7,72	13,84	0,84	1,59	
Limnius sp.			2,60			1,64
Sysira sp.	1,29					
Chironomidae	257,74	251,74	838,11	366,11	456,85	321,72
Simulium sp.				1,85		
Hydra sp.		1,44	2,22			
Cordylophora caspia				0,13		
Spongillidae	X	X	X	X		X

Tabelle 4: 0/1-Matrix des DAF-Fingerprintings.

506-10	011110110101001101010110010010011011110001010011100000010111111011111001011101110010110111010100
506-18	011110100011101100001001101010111010000100011111011001011011111010110100100011010110111011110000
506-19	011110100011101100001001101010111010000100011111011001011011111010110100100011010110111011110000
506-20	011110100011001100001001101010111010000100011111011001011011111010110100100011010110111011110000
560-25	011110110011001100001001101010111010000100011111011001011111111010110100100011010100011101111100
560-26	011110110011001100001001101010111010000100011111011001011110001010000100100011010100011011111100
560-27	0001101100110011000010011010101110100001000111110110010111100010101001011100110111101100010110000
560-28	0001101100110011000010011010101110100001000111110110010111100010101001011100110111101100010110000
560-29	0001101100110011000010011010101110100001000111110110010111100010101001011100110111101100010110000
560-30	000110110011001100001001101010111010000100011111011001011110001010100101110111111101101011110000
560-31	000110110011001100010100100110110110101100010100111010000101001110111101001011011101001011000000000
560-32	000110110011001100010100100110110110101100010100111010000101001110111101001011011101001011000000000
560-33	0001101100110011000101001001101101101011000101001110100001010011101111010010111011101001011000000000
560-34	000110110011001100010100100110110110101100010101110100001010011101111010010111011101001011000000000
560-35	0111101101011110001010010011011011010110001010111001100001001110111101001011111000101011100111000
560-36	01111011110111100010100100110110110101100010100111000001011111110111101001011111100001010100000000
560-37	01111011110111100010100100110110110101100010100111001001101111110111101001011111100001010100000000
A01	0111101101010001010101011001101101101111001101001111000100001011101011101110101111110100101011010100
A02	0111101101010001010101011001101101101111001101001111000100001001101011100110101111110100101011010100
A03	0111101101010001010101011001101101101111001101001111000100001011101011101110101111110100101011010100
A04	0111101101010001010101011001101101101111001101001111000100001011101011101110110101111110100101011010100
A05	01110010010100010101010110011011011011110011010011110001000010000110001001111011111101001010111010100
A11	101010000101110001010110011101000110100011000011111011001011011010001010010110001000100001000111010000
A12	11110010010111100101011001110100011010001100001111101100101101101000101001111001110100111001111001000
A13	11110010010111100101011001110100011010001100001111101100101101101000101001111001110110101101110000100
A14	011100100101111001010110011101000110100011000011111011001011011000010100111110011100000101001111010
A15	111100100101111001010110011101000110100011000011111011001011110100010100111100111000001000000110000
A16	10101000010111000101011001110100011010001100001111101100101111101000101001011000100000000101001111010
A17	111100100101111001010110011101000110100011000011111011001011011010001010011110011100000010100110100
A18	0111101101010001010110011010010111110011010011100001000000111010111011101011111100001010111100100
A19	111100100101111001010110011101000110100011000011111011001011110100010100110101111100100101101110100
A20	1111001001011110010101100111010001101000110000111110110010111110100010100110101111100100101101110100
A22	0000101001010001010110000101100101111110001100011101100101011011101110110110000011100100111100010100
A24	00001010011100110101100001011001011111100011000111001100000100111101110100010011011100100111100010100
A26	000010100111001101011000010110010111111000110001110100011001111110111011011000001110100011111010100
A27	0000101001110011010110000101100101111110001100011100110000010011101110110110000011101000111111010100
A28	000010100111001001000001001100001111110001100011100110000010011101110110110000011101000111111010100
A30	00011011000100010101100001010010011111100011000111010001100111111001100110011001100111111010100100
A55	000110110111111010000100111110111010000111001101101100101011000110111110011001010101000111111010100
A56	0001101101111110100001001111100010100001110011011101000110011100110111110010001110000001101111010111
A57	0001101101111110100001001111101110100001110011011101100101011000110111110010001110101001011011110000
A59	1100001011011101011000100111110111011001000011011101100101111001101111101110011011110110110110111100
A60	110000101101110101100010011111011100110001000000001100101111100110111110111001110110101101111100
A61	110000101101110101100010011111011110110010000110111011001011110011011111011000100010110101101111100
B01	111100100101111101010110111110001101010111000111110110010111101010111101101011111101101011011111100
B02	11110010010111110101011011111000110101011100011111011001011111010101110011010111111101101011011111100
B03	11110010010111110101011011111000110101011100011111011001011111010101110011010111111101101011011111100
B04	11100010010111010101011011111000110101011100011111011001011111010101110010111001110101101011011111100
B05	1110001001011101010101101111100011010101110001111101100101111101010111001011100111010110101101111100
B16	1110001001011101010101101111100011010101110001111101100101111101010111001011100111010110101101111100

Tabelle 4: Fortsetzung.

Le8	1111110110100100000110110011011001010000011111011101111000010001110111001001111110111111111111011100
Mary1	0011101001010000110011111001101111111110011100111011001100111111110110010010101001000000111111010011
Mary2	00111010010100001100111110011011111101110011100111011001100111111110110011010001001000001011111010011
Mary3	00111010010100001100111110011011111101110011100111011001100111111110110010010001001000001011111010011
Mary4	00111010010100001100111110011011111101110011100111011001100111111110110000011001000000001011111010011
Mary5	0011101001010000110011111001101111110111001110011101000001101111110110011011001011000001011111010011
Mary6	00111010010100001100111110011011111101110011100111010000011011111110110011011001011000001011111010011
Mü01	11111101101001101001101100110110010111100111110111011100001010111001010000011111001100001000111011111
Mü02	1111110110100110100110110011011001010110011111011101110000101001110111001001111100111111111111011100
Mü03	111111011010011010011011001101100101111001111101110111000010100111011100110101111111111111111011100
Mü04	1111110110100110100110110011011001010110011111011101110000101001110111001001011100111111111111011100
Mü05	1111110110100110100110110011011001010110011111011101110000101011100101000001010100111111111111011100
Mü06	1111110110100110100110110011011001010110011111011101110000101011100100100101110111111111111011100
Mü07	1111110110100110100110110011011001010110011111011101110000101011100101000001010100111111111111011100
Mü08	11111101101001101001101100110110010101100111110111011001111110111011100100111111011111111111011100
Mü09	111111011010011010011011001101100101011001111101110111000010100111011100100111111011111111111011100
Mü10	111111011010011010011011001101100101011001111101110111000010100111011100100111111011111111111011100
Mü11	111111011010011010011011001101100101011001111101110111000010100111011100100111111011111111111011100
Mü12	111111011010011010011011001101100101011001111101110111000010100111011100100111111011111111111011100
Virg1	001110100101000011001111100110111111111100111000111011001100111111110110010110111001000001110110010011
Virg2	00111010010100001100111110011011111111110011100111011001100111111110110010100111001000001110110010011
Virg3	001110100101000011001111100110111111011100011100111011001100111111110110010100111001000001110110010011
Virg4	00111010010100001100111110011011111101110001110011101100110011111111011001000000001000001110110010011
Virg5	001110100101000011001111100110111111011100011100111011001010110111110110010010111001000001110110010011
Virg6	00111010010100001100111110011011111101110001110011101100101011011111011001000001001000001110110010011
Wi01	111111011010010000111111001001100101011001111101110001100000110110010100100111110111111111111011100
Wi02	111111011010010000111111001001100101011001111101110001100000110110010100100111110111111111111011100
Wi03	111111011010010000111111001001110101011001111101110001100000110110010100100111110111111111111011100
Wi04	111111011010010000111111001001100101011001111101110001100000110110010100100111110111111111111011100
Wi05	111111011010010000111111001001100101011001111101110001100000110110010100100111110111111111111011100
Wi06	111111011010010000111111001001100101011001111101110001100000110110010100100111110111111111111011100
Wi07	11111101101001000011111100100110010101100111110111011001111110110010100100111110111111111111011100
Wi08	1111110110100100001111110010011001010110011111011100011000001101100101000001000100111111111111011100
Wi12	111111011010010000111111001001100101011001111101110110010101100110010100100111110111111111111011100

Tabelle 5: Morphometrische Daten der bearbeiteten Muschelschalen. Die Individuen aus der Sammlung Senckenberg sind mit einem S gekennzeichnet.

	Breite	Höhe	Tiefe	Breite/Höhe	Mittelwert	regularity	Sculptures	Gewicht/Höhe
A1	29,31	28,18	9,55	1,04	1,14	0,25	9,00	0,09
A10	27,56	26,00	8,78	1,06	0,92	0,26	10,00	0,10
A100	32,45	29,00	6,96	1,12	1,20	0,27	10,00	0,09
A101	21,45	19,08	4,80	1,12	1,10	0,16	12,00	0,06
A103	27,28	24,36	5,64	1,12	1,46	0,18	9,00	0,08
A104	18,00	19,51	5,22	0,92	0,74	0,20	17,00	0,06
A105	24,47	22,53	5,60	1,09	1,02	0,17	13,00	0,07
A106	16,25	17,14	4,80	0,95	0,67	0,20	19,00	0,05
A107	24,58	22,96	5,50	1,07	1,09	0,24	12,00	0,07
A108	22,70	24,36	6,77	0,93	0,75	0,21	18,00	0,11
A109	24,15	22,21	5,45	1,09	1,20	0,20	11,00	0,07
A11	31,81	29,18	10,00	1,09	1,15	0,33	8,00	0,11
A110	19,21	20,16	5,41	0,95	0,89	0,22	15,00	0,07
A12	29,12	26,87	9,11	1,08	1,00	0,27	9,00	0,10
A13	26,87	24,87	8,22	1,08	0,91	0,18	10,00	0,08
A14	27,00	25,06	8,44	1,08	1,03	0,17	9,00	0,10
A15	26,37	24,18	8,11	1,09	0,90	0,27	10,00	0,09
A16	16,37	20,56	8,00	0,80	0,67	0,20	14,00	0,08
A17	18,75	17,62	6,22	1,06	1,08	0,15	9,00	0,06
A18	20,50	22,37	8,78	0,92	0,71	0,25	12,00	0,12
A19	17,56	20,43	8,33	0,86	0,69	0,16	14,00	0,09
A2	25,93	23,75	8,33	1,09	1,12	0,22	9,00	0,09
A20	15,56	18,37	7,11	0,85	0,57	0,27	17,00	0,07
A21	33,58	30,32	7,48	1,11	1,54	0,15	8,00	0,12
A22	30,46	28,91	7,62	1,05	1,48	0,20	9,00	0,11
A23	30,75	28,76	7,29	1,07	1,34	0,17	10,00	0,11
A24	31,17	28,91	7,29	1,08	1,43	0,26	9,00	0,11
A25	31,46	28,20	7,57	1,12	1,99	0,31	6,00	0,09
A26	30,18	28,06	7,48	1,08	1,42	0,23	9,00	0,10
A27	31,46	28,91	7,34	1,09	1,54	0,33	8,00	0,11
A28	30,89	27,77	7,34	1,11	1,48	0,30	8,00	0,11
A29	32,17	28,48	7,10	1,13	1,53	0,28	9,00	0,10
A3	24,50	22,81	7,89	1,07	1,01	0,20	10,00	0,08
A30	31,46	28,34	7,52	1,11	1,31	0,16	10,00	0,10
A31	29,47	28,34	7,19	1,04	1,69	0,28	7,00	0,08
A32	31,46	28,91	7,38	1,09	1,49	0,26	9,00	0,09
A33	30,61	27,77	7,01	1,10	1,41	0,16	9,00	0,10
A34	28,91	28,25	6,82	1,02	1,55	0,19	9,00	0,09
A35	32,23	30,08	6,86	1,07	1,20	0,17	11,00	0,11
A36	32,13	29,32	6,96	1,10	1,59	0,22	8,00	0,09
A37	31,26	28,35	7,24	1,10	1,47	0,22	9,00	0,10
A38	29,22	26,84	6,63	1,09	1,32	0,20	10,00	0,09
A39	30,62	27,71	7,05	1,11	1,41	0,21	9,00	0,09
A4	24,56	22,50	7,67	1,09	1,06	0,17	10,00	0,08
A40	28,03	26,20	6,21	1,07	1,31	0,34	10,00	0,08
A41	27,38	26,20	6,49	1,05	1,24	0,14	11,00	0,08
A42	31,16	28,57	6,91	1,09	1,51	0,17	9,00	0,09
A43	30,19	28,03	6,58	1,08	1,64	0,24	8,00	0,09

Tabelle 5: Fortsetzung.

A44	30,72	30,51	6,96	1,01	1,40	0,16	9,00	0,08
A45	30,62	27,81	6,82	1,10	1,26	0,21	10,00	0,10
A46	30,08	28,57	6,91	1,05	1,44	0,20	9,00	0,08
A47	27,71	25,55	6,39	1,08	1,31	0,21	10,00	0,09
A48	29,22	28,03	7,01	1,04	1,20	0,18	11,00	0,08
A49	29,72	26,95	6,77	1,10	1,54	0,21	9,00	0,10
A5	19,75	23,00	8,67	0,86	0,75	0,18	14,00	0,12
A50	29,43	27,06	6,25	1,09	1,16	0,15	11,00	0,09
A51	25,23	23,93	5,83	1,05	1,38	0,16	9,00	0,08
A52	21,78	23,93	6,68	0,91	0,90	0,15	14,00	0,10
A53	21,35	23,83	6,49	0,90	0,87	0,19	14,00	0,09
A54	20,38	22,32	6,16	0,91	0,96	0,23	14,00	0,09
A55	18,76	20,70	5,69	0,91	0,85	0,14	15,00	0,08
A56	19,62	20,91	5,92	0,94	0,83	0,18	15,00	0,07
A57	19,73	21,67	6,16	0,91	0,91	0,33	14,00	0,09
A58	16,39	19,19	5,41	0,85	0,83	0,25	15,00	0,06
A59	18,65	20,27	5,55	0,92	0,88	0,29	15,00	0,07
A6	30,43	28,56	9,78	1,07	1,17	0,33	8,00	0,10
A60	20,91	22,21	6,07	0,94	0,80	0,32	16,00	0,09
A61	19,41	21,56	6,21	0,90	1,09	0,41	12,00	0,09
A62	21,13	22,53	6,58	0,94	0,95	0,15	13,00	0,09
A63	21,13	24,15	6,68	0,88	0,95	0,26	14,00	0,10
A64	22,75	24,58	7,29	0,93	0,82	0,19	15,00	0,11
A65	19,94	21,99	6,16	0,91	0,78	0,18	16,00	0,08
A66	21,31	22,64	6,49	0,94	0,82	0,21	16,00	0,09
A67	21,63	23,29	6,21	0,93	0,98	0,30	13,00	0,08
A68	19,08	20,16	6,16	0,95	0,83	0,25	15,00	0,07
A69	20,96	22,32	6,16	0,94	0,90	0,22	14,00	0,08
A7	29,06	27,37	9,33	1,06	1,08	0,27	10,00	0,09
A70	21,49	22,96	6,63	0,94	0,90	0,34	14,00	0,10
A71	20,02	21,24	5,97	0,94	0,88	0,21	15,00	0,08
A72	19,88	21,02	6,07	0,95	0,91	0,20	14,00	0,08
A73	19,88	21,02	5,88	0,95	0,77	0,16	17,00	0,08
A74	23,64	25,12	7,29	0,94	0,93	0,20	14,00	0,12
A75	20,02	21,02	5,92	0,95	0,85	0,22	15,00	0,08
A76	19,75	20,91	5,69	0,94	0,83	0,19	15,00	0,08
A77	22,17	23,50	6,77	0,94	0,81	0,21	16,00	0,10
A78	18,27	19,73	5,22	0,93	0,79	0,29	16,00	0,07
A79	21,36	22,96	6,21	0,93	0,84	0,20	15,00	0,09
A8	27,43	24,87	8,67	1,10	1,01	0,28	10,00	0,09
A80	22,57	24,04	6,82	0,94	0,90	0,19	14,00	0,10
A81	19,21	20,48	5,92	0,94	0,91	0,27	14,00	0,07
A82	20,96	22,42	6,16	0,93	1,02	0,24	13,00	0,07
A83	17,19	18,54	5,13	0,93	0,95	0,30	13,00	0,06
A84	21,09	22,42	5,53	0,94	1,00	0,24	13,00	0,08
A85	20,28	21,56	5,83	0,94	1,01	0,16	13,00	0,08
A86	20,82	22,32	6,77	0,93	0,88	0,22	15,00	0,09
A87	17,87	18,43	5,22	0,97	0,80	0,28	16,00	0,07
A88	19,88	21,24	5,97	0,94	0,84	0,22	16,00	0,08
A89	22,57	24,15	6,68	0,93	0,91	0,17	14,00	0,10
A9	28,75	26,93	9,00	1,07	1,01	0,32	10,00	0,10

Tabelle 5: Fortsetzung.

A90	22,43	23,50	6,44	0,95	0,91	0,38	14,00	0,09
A91	23,11	24,36	6,82	0,95	0,97	0,21	13,00	0,10
A92	32,77	30,94	7,19	1,06	1,68	0,28	8,00	0,09
A93	28,68	27,17	6,54	1,06	1,42	0,32	9,00	0,08
A94	29,22	27,49	6,96	1,06	1,35	0,28	9,00	0,08
A95	28,14	26,41	6,44	1,07	1,46	0,21	9,00	0,08
A96	28,03	26,09	6,68	1,07	1,15	0,25	11,00	0,08
A97	28,57	25,66	6,16	1,11	1,38	0,36	9,00	0,08
A98	30,26	27,38	6,58	1,11	1,37	0,25	10,00	0,09
A99	26,30	23,72	5,45	1,11	1,40	0,16	9,00	0,07
B1	30,31	28,31	9,78	1,07	0,99	0,15	10,00	0,10
B10	32,86	30,28	9,78	1,08	0,93	0,14	9,00	0,09
B100	14,14	14,49	4,24	0,98	0,56	0,23	17,00	0,05
B101	14,42	14,76	4,34	0,98	0,53	0,21	18,00	0,05
B102	14,28	14,97	4,49	0,95	0,47	0,26	20,00	0,05
B103	14,90	15,31	4,19	0,97	0,52	0,31	18,00	0,05
B104	14,49	15,11	4,44	0,96	0,57	0,20	17,00	0,05
B105	13,87	14,14	4,10	0,98	0,55	0,17	17,00	0,05
B11	31,00	28,72	9,11	1,08	0,99	0,16	9,00	0,08
B12	30,50	28,14	9,11	1,08	0,92	0,10	9,00	0,09
B13	30,28	28,14	9,22	1,08	0,96	0,15	9,00	0,09
B14	28,78	27,36	8,22	1,05	0,97	0,22	9,00	0,07
B15	26,64	25,14	8,11	1,06	1,05	0,24	8,00	0,08
B16	21,71	21,82	8,44	1,00	0,07	0,13	17,00	0,08
B17	17,57	18,93	6,78	0,93	0,57	0,19	15,00	0,07
B18	18,93	20,71	8,00	0,91	0,66	0,45	17,00	0,08
B19	19,86	18,36	6,22	1,08	1,00	0,25	9,00	0,05
B2	34,34	31,84	10,00	1,08	0,70	0,15	11,00	0,09
B20	20,43	18,86	6,78	1,08	0,97	0,19	10,00	0,05
B21	30,42	30,90	7,85	0,98	1,00	0,35	9,00	0,08
B22	32,14	27,88	7,36	1,15	0,94	0,10	10,00	0,10
B23	31,86	29,12	7,22	1,09	0,98	0,26	10,00	0,11
B24	32,27	29,25	7,70	1,10	0,96	0,09	8,00	0,10
B25	30,83	28,84	7,17	1,07	1,07	0,08	8,00	0,10
B26	33,37	29,73	7,80	1,12	0,97	0,17	10,00	0,11
B27	31,24	28,91	6,78	1,08	0,94	0,17	10,00	0,10
B28	31,65	28,63	7,56	1,11	0,99	0,20	9,00	0,09
B29	31,86	29,25	7,51	1,09	1,01	0,16	10,00	0,10
B3	28,50	26,63	9,00	1,07	0,97	0,25	9,00	0,08
B30	31,38	28,63	7,46	1,10	1,04	0,16	9,00	0,09
B31	29,87	27,19	6,44	1,10	0,98	0,12	8,00	0,09
B32	28,29	30,66	6,78	0,92	1,11	0,13	8,00	0,07
B33	30,21	28,08	7,12	1,08	1,01	0,11	9,00	0,10
B34	29,11	27,12	7,07	1,07	0,99	0,23	10,00	0,09
B35	31,31	28,15	7,22	1,11	0,99	0,10	9,00	0,09
B36	30,21	27,60	6,97	1,09	0,98	0,20	11,00	0,09
B37	28,01	26,71	6,78	1,05	0,93	0,15	9,00	0,09
B38	26,98	25,34	6,63	1,07	0,97	0,19	9,00	0,08
B39	26,85	25,54	6,63	1,05	1,03	0,19	9,00	0,09
B4	21,94	23,63	9,33	0,93	0,68	0,22	14,00	0,12
B40	26,98	25,47	6,48	1,06	0,97	0,11	10,00	0,07

Tabelle 5: Fortsetzung.

B41	26,64	24,86	6,63	1,07	1,01	0,17	9,00	0,09
B42	26,43	25,06	6,34	1,05	0,99	0,27	10,00	0,07
B43	26,98	25,27	6,53	1,07	1,23	0,27	8,00	0,09
B44	27,40	25,68	6,44	1,07	0,97	0,14	9,00	0,07
B45	26,43	24,79	6,63	1,07	1,09	0,19	8,00	0,09
B46	25,06	23,55	6,39	1,06	1,03	0,23	9,00	0,08
B47	26,71	25,54	6,58	1,05	1,26	0,25	8,00	0,09
B48	25,34	23,41	6,39	1,08	1,11	0,14	9,00	0,08
B49	24,51	23,28	6,19	1,05	1,37	0,15	7,00	0,08
B5	26,13	24,75	8,33	1,06	1,01	0,19	9,00	0,09
B50	24,86	23,21	6,00	1,07	0,95	0,16	10,00	0,07
B51	26,37	24,72	6,24	1,07	1,02	0,28	10,00	0,08
B52	23,69	22,18	5,85	1,07	1,12	0,14	9,00	0,07
B53	25,34	23,89	6,24	1,06	0,99	0,21	10,00	0,07
B54	23,69	22,45	5,85	1,06	1,04	0,29	9,00	0,07
B55	23,96	23,07	5,75	1,04	1,22	0,08	8,00	0,07
B56	23,83	22,11	5,75	1,08	1,05	0,21	9,00	0,07
B57	23,62	21,63	5,80	1,09	1,01	0,23	10,00	0,07
B58	22,66	21,08	5,27	1,07	0,96	0,27	10,00	0,07
B59	23,76	22,11	5,95	1,07	1,05	0,24	9,00	0,07
B6	34,93	32,00	10,11	1,09	0,87	0,19	10,00	0,10
B60	23,83	22,45	5,61	1,06	1,14	0,38	8,00	0,08
B61	22,52	21,08	5,61	1,07	0,93	0,27	10,00	0,07
B62	24,37	22,66	6,00	1,08	0,93	0,17	10,00	0,06
B63	23,69	22,73	5,95	1,04	1,14	0,15	8,00	0,07
B64	23,76	22,93	5,85	1,04	1,08	0,18	9,00	0,07
B65	21,01	21,29	5,70	0,99	0,91	0,15	10,00	0,06
B66	23,55	22,04	5,61	1,07	1,04	0,24	9,00	0,07
B67	24,58	23,14	5,75	1,06	1,22	0,12	8,00	0,07
B68	21,70	21,63	5,22	1,00	1,08	0,22	9,00	0,07
B69	21,97	21,29	5,27	1,03	1,20	0,22	8,00	0,07
B7	33,14	27,44	9,89	1,21	0,99	0,20	9,00	0,11
B70	22,25	20,53	5,36	1,08	0,98	0,37	10,00	0,07
B71	20,94	19,64	4,92	1,07	1,13	0,16	9,00	0,07
B72	20,39	18,88	4,97	1,08	0,97	0,19	9,00	0,06
B73	20,05	18,26	4,88	1,10	1,07	0,24	9,00	0,06
B74	18,40	17,03	4,53	1,08	1,04	0,11	9,00	0,05
B75	17,23	16,62	4,05	1,04	0,94	0,18	10,00	0,05
B76	18,20	16,75	4,78	1,09	0,84	0,27	11,00	0,05
B77	16,20	15,72	4,29	1,03	0,87	0,22	11,00	0,04
B78	15,38	13,39	3,66	1,15	1,05	0,17	9,00	0,03
B79	20,60	21,29	6,58	0,97	0,64	0,23	15,00	0,11
B8	34,07	31,07	10,44	1,10	0,89	0,25	10,00	0,10
B80	20,80	21,90	6,29	0,95	0,60	0,27	15,00	0,11
B81	19,23	20,32	5,95	0,95	0,56	0,18	17,00	0,09
B82	18,68	19,71	5,61	0,95	0,63	0,23	15,00	0,08
B83	17,37	18,54	5,51	0,94	0,57	0,27	17,00	0,08
B84	20,19	20,39	6,14	0,99	0,62	0,17	15,00	0,10
B85	19,43	20,60	6,29	0,94	0,64	0,21	15,00	0,09
B86	18,95	19,98	5,80	0,95	0,60	0,26	16,00	0,09
B87	17,44	18,40	5,36	0,95	0,55	0,25	18,00	0,07

Tabelle 5: Fortsetzung.

B88	17,51	18,74	5,61	0,93	0,62	0,23	16,00	0,08
B89	17,71	18,68	5,41	0,95	0,59	0,21	16,00	0,08
B9	31,86	29,64	10,00	1,07	0,89	0,15	9,00	0,08
B90	18,33	19,57	5,80	0,94	0,51	0,28	18,00	0,09
B91	15,17	16,55	4,73	0,92	0,54	0,20	17,00	0,06
B92	15,38	16,55	4,53	0,93	0,52	0,18	18,00	0,06
B93	17,30	18,68	5,46	0,93	0,53	0,19	18,00	0,07
B94	16,14	16,89	4,92	0,96	0,54	0,18	16,00	0,06
B95	17,37	18,40	5,31	0,94	0,52	0,25	18,00	0,07
B96	16,00	16,48	5,07	0,97	0,60	0,24	16,00	0,06
B97	15,11	15,45	4,49	0,98	0,56	0,29	16,00	0,06
B98	15,24	15,86	4,39	0,96	0,60	0,19	16,00	0,05
B99	14,97	15,93	4,63	0,94	0,59	0,23	16,00	0,05
Ca1	28,07	25,45	8,61	1,10	1,02	0,13	11,00	0,08
Ca10	10,17	8,41	3,36	1,21	0,64	0,28	12,00	0,01
Ca11	9,83	8,41	3,16	1,17	0,73	0,46	10,00	0,01
Ca2	27,56	25,97	9,63	1,06	0,99	0,26	11,00	0,09
Ca3	26,99	24,60	8,52	1,10	0,99	0,14	11,00	0,07
Ca4	28,30	26,14	8,61	1,08	1,01	0,19	11,00	0,08
Ca5	29,83	27,96	9,02	1,07	1,18	0,12	9,00	0,09
Ca6	29,26	26,70	8,77	1,10	1,12	0,21	10,00	0,09
Ca7	26,25	23,64	8,11	1,11	1,01	0,10	11,00	0,07
Ca8	16,70	15,28	5,82	1,09	0,94	0,25	11,00	0,04
Ca9	13,24	12,22	4,39	1,08	0,70	0,32	15,00	0,03
Chi1	17,44	17,18	4,30	1,02	0,89	0,18	10,00	0,05
Chi10	12,00	10,62	2,80	1,13	0,84	0,15	10,00	0,02
Chi11	11,14	10,36	2,60	1,07	0,79	0,26	10,00	0,02
Chi12	11,65	10,19	2,90	1,14	0,75	0,25	10,00	0,02
Chi13	12,26	11,48	3,00	1,07	0,84	0,24	10,00	0,09
Chi14	12,17	11,14	2,90	1,09	0,83	0,21	10,00	0,02
Chi15	12,43	11,65	2,90	1,07	0,69	0,17	12,00	0,02
Chi16	10,88	9,93	2,50	1,10	0,70	0,24	11,00	0,02
Chi17	12,00	10,70	2,70	1,12	0,86	0,24	9,00	0,02
Chi18	11,74	10,96	2,90	1,07	0,79	0,23	10,00	0,03
Chi19	11,31	10,44	2,80	1,08	0,78	0,20	9,00	0,02
Chi2	20,29	20,03	4,90	1,01	1,07	0,14	8,00	0,06
Chi20	10,96	10,36	2,60	1,06	0,87	0,15	8,00	0,02
Chi3	20,03	19,08	4,70	1,05	1,03	0,23	9,00	0,06
Chi4	18,99	18,47	4,60	1,03	0,92	0,23	9,00	0,05
Chi5	20,29	19,51	4,90	1,04	1,08	0,24	8,00	0,06
Chi6	16,40	16,06	4,00	1,02	0,97	0,21	9,00	0,04
Chi7	13,03	11,74	3,10	1,11	0,86	0,13	10,00	0,03
Chi8	13,73	12,60	3,40	1,09	0,95	0,13	9,00	0,03
Chi9	12,78	11,65	3,10	1,10	0,79	0,13	10,00	0,03
China1	9,83	9,03	3,28	1,09	0,76	0,28	10,00	0,01
China2	8,64	7,84	2,62	1,10	0,75	0,15	8,00	0,01
De1	16,80	14,48	5,87	1,16	1,97	0,20	10,00	0,03
De11	17,11	15,74	5,75	1,09	1,93	0,11	10,00	0,04
De12	21,11	19,80	7,59	1,07	2,02	0,16	11,00	0,06
De13	19,11	18,27	6,80	1,05	2,01	0,12	11,00	0,05
De14	18,11	15,90	6,53	1,14	1,86	0,23	11,00	0,05

Tabelle 5: Fortsetzung.

De15	15,80	14,01	5,78	1,13	1,72	0,12	12,00	0,04
De16	14,16	12,32	5,00	1,15	1,85	0,39	11,00	0,03
De17	18,80	16,85	7,13	1,12	2,01	0,28	10,00	0,05
De2	14,85	13,16	5,48	1,13	1,97	0,16	11,00	0,03
De3	16,22	14,22	5,18	1,14	2,06	0,14	10,00	0,04
De4	16,53	14,80	6,02	1,12	1,92	0,16	11,00	0,04
De5	16,95	15,32	5,69	1,11	2,16	0,20	10,00	0,03
De6	18,22	15,95	6,26	1,14	2,07	0,22	10,00	0,04
De7	18,22	16,80	6,71	1,08	2,25	0,28	9,00	0,05
De8	18,01	16,32	6,17	1,10	1,86	0,30	11,00	0,01
De9	17,38	15,37	5,84	1,13	1,95	0,17	11,00	0,04
Esp1	17,46	14,37	5,85	1,21	0,76	0,30	13,00	0,04
Esp2	19,15	16,33	6,38	1,17	0,85	0,21	12,00	0,05
Esp3	16,63	14,09	5,65	1,18	0,66	0,23	15,00	0,03
Esp4	17,48	14,71	5,99	1,19	0,73	0,13	14,00	0,04
Esp5	15,21	12,32	5,04	1,23	0,78	0,21	13,00	0,03
Esp6	12,83	11,33	4,49	1,13	0,69	0,27	14,00	0,02
HK1	13,21	11,14	2,60	1,19	0,46	0,19	15,00	0,02
HK2	14,42	11,83	3,20	1,22	0,50	0,20	14,00	0,02
HK3	13,73	11,65	3,20	1,18	0,51	0,23	14,00	0,02
HK4	11,65	9,58	2,60	1,22	0,56	0,19	13,00	0,02
HK5	11,74	10,01	2,80	1,17	0,56	0,19	12,00	0,02
HK6	11,65	9,58	2,60	1,22	0,54	0,22	13,00	0,02
HK7	10,79	8,98	2,70	1,20	0,53	0,13	12,00	0,01
HK8	9,75	8,20	2,30	1,19	0,43	0,26	14,00	0,01
HK9	8,81	7,60	2,10	1,16	0,43	0,27	12,00	0,01
IL1	14,76	13,29	4,40	1,11	0,39	0,14	18,00	0,05
IL10	15,11	15,02	4,90	1,01	0,43	0,24	17,00	0,06
IL11	17,78	15,97	5,00	1,11	0,41	0,16	18,00	0,07
IL12	18,21	15,88	4,70	1,15	0,46	0,17	16,00	0,07
IL13	18,65	19,08	5,70	0,98	0,43	0,17	17,00	0,10
IL14	19,60	19,60	5,70	1,00	0,48	0,18	15,00	0,11
IL2	14,42	14,50	4,30	0,99	0,40	0,25	19,00	0,06
IL3	14,67	14,42	4,40	1,02	0,39	0,16	18,00	0,06
IL4	15,02	13,38	4,70	1,12	0,39	0,26	17,00	0,06
IL5	19,34	20,11	6,10	0,96	0,46	0,24	15,00	0,11
IL6	14,93	14,67	4,70	1,02	0,42	0,23	18,00	0,06
IL7	15,11	14,50	4,70	1,04	0,43	0,16	17,00	0,06
IL8	15,11	14,67	4,80	1,03	0,39	0,19	19,00	0,07
IL9	13,47	13,47	4,50	1,00	0,39	0,13	18,00	0,05
Jpn1	30,50	28,18	10,10	1,08	0,91	0,27	12,00	0,12
Jpn10	25,11	23,22	8,11	1,08	0,80	0,40	13,00	0,08
Jpn11	22,78	23,11	7,33	0,99	0,98	0,30	11,00	0,07
Jpn12	22,64	21,65	7,28	1,05	0,82	0,24	13,00	0,06
Jpn13	23,89	23,56	7,07	1,01	0,97	0,25	11,00	0,07
Jpn2	32,01	29,16	9,57	1,10	1,09	0,40	10,00	0,14
Jpn3	28,79	25,38	9,46	1,13	0,83	0,27	12,00	0,12
Jpn4	28,13	24,84	8,51	1,13	0,85	0,21	12,00	0,11
Jpn5	26,48	24,73	7,55	1,07	0,90	0,25	12,00	0,08
Jpn6	26,04	24,51	8,37	1,06	0,83	0,38	13,00	0,09
Jpn7	26,09	25,87	8,46	1,01	0,74	0,25	14,00	0,10

Tabelle 5: Fortsetzung.

Jpn8	28,11	25,22	8,89	1,11	1,01	0,22	11,00	0,11
Jpn9	24,03	23,98	8,54	1,00	0,85	0,20	13,00	0,10
Ko1	17,95	16,59	6,80	1,08	2,07	0,12	10,00	0,05
Ko10	18,01	16,32	6,53	1,10	2,25	0,27	12,00	0,04
Ko3	13,32	11,79	4,91	1,13	1,51	0,16	13,00	0,03
Ko4	18,06	16,74	6,59	1,08	1,67	0,25	12,00	0,04
Ko5	12,32	10,85	4,09	1,14	1,42	0,20	12,00	0,02
Ko7	14,80	13,11	5,21	1,13	1,60	0,27	12,00	0,03
Ko8	15,11	13,53	5,27	1,12	1,67	0,28	12,00	0,03
Le1	11,06	9,42	3,82	1,17	1,43	0,23	11,00	0,01
Le2	19,96	17,95	6,74	1,11	1,41	0,29	14,00	0,05
Le3	13,01	11,11	4,34	1,17	1,32	0,23	14,00	0,02
Le4	9,69	8,42	3,37	1,15	1,17	0,34	12,00	0,01
Le5	16,53	14,48	5,78	1,14	1,23	0,24	16,00	0,04
Le6	17,06	14,58	5,96	1,17	2,01	0,45	10,00	0,04
Le7	11,95	10,64	4,49	1,12	1,57	0,11	11,00	0,04
Le8	18,48	16,53	6,32	1,12	1,92	0,19	11,00	0,04
Mary1	23,74	20,63	6,10	1,15	0,81	0,20	9,00	0,10
Mary2	20,20	17,35	5,30	1,16	0,74	0,29	10,00	0,06
Mary3	18,13	15,71	4,90	1,15	0,73	0,20	10,00	0,07
Mary4	16,14	14,07	4,40	1,15	0,79	0,25	9,00	0,05
Mary5	18,39	16,40	5,10	1,12	0,75	0,26	10,00	0,08
Mary6	18,73	16,75	5,40	1,12	0,74	0,24	10,00	0,08
Mü1	18,80	16,38	6,92	1,15	1,74	0,17	12,00	0,04
Mü10	13,06	11,16	4,55	1,17	1,51	0,31	13,00	0,02
Mü11	10,58	9,42	3,88	1,12	1,32	0,12	11,00	0,01
Mü12	13,74	11,69	4,64	1,18	1,68	0,19	12,00	0,02
Mü13	14,74	12,64	5,15	1,17	1,57	0,21	13,00	0,03
Mü14	13,37	11,48	4,40	1,17	1,82	0,26	10,00	0,02
Mü15	12,95	10,79	4,43	1,20	1,67	0,27	11,00	0,02
Mü16	13,22	11,27	4,61	1,17	1,36	0,32	14,00	0,02
Mü17	14,16	12,00	4,49	1,18	1,58	0,21	12,00	0,02
Mü2	14,90	13,11	5,03	1,14	1,62	0,20	12,00	0,03
Mü3	18,74	16,22	6,98	1,16	1,78	0,25	12,00	0,04
Mü4	15,22	13,69	5,45	1,11	1,62	0,28	13,00	0,03
Mü5	19,74	18,01	7,59	1,10	1,82	0,24	12,00	0,05
Mü6	17,74	15,64	6,56	1,13	1,78	0,38	11,00	0,04
Mü7	19,43	17,16	7,38	1,13	1,67	0,19	13,00	0,05
Mü8	17,80	16,01	7,01	1,11	2,01	0,09	11,00	0,04
Mü9	14,11	12,32	5,06	1,15	1,81	0,24	11,00	0,02
Rho1	27,27	25,23	8,93	1,08	1,05	0,25	10,00	0,07
Rho10	27,33	24,43	8,61	1,12	1,28	0,14	9,00	0,08
Rho11	27,61	24,38	8,28	1,13	1,22	0,20	9,00	0,06
Rho12	27,50	24,20	8,57	1,14	1,36	0,20	8,00	0,08
Rho13	25,74	22,78	7,83	1,13	1,24	0,16	9,00	0,07
Rho14	22,27	19,15	6,56	1,16	1,10	0,54	10,00	0,06
Rho15	27,05	24,60	8,61	1,10	1,33	0,21	8,00	0,09
Rho16	25,80	22,39	8,36	1,15	1,19	0,29	9,00	0,08
Rho17	19,32	17,78	6,31	1,09	0,97	0,11	11,00	0,06
Rho18	17,78	15,28	4,92	1,16	0,97	0,19	11,00	0,03
Rho19	24,38	21,53	7,13	1,13	1,07	0,15	12,00	0,07

Tabelle 5: Fortsetzung.

Rho2	26,70	24,94	8,36	1,07	1,25	0,18	9,00	0,09
Rho20	15,11	13,01	4,71	1,16	0,82	0,26	13,00	0,03
Rho21	19,94	18,75	7,17	1,06	1,07	0,24	10,00	0,07
Rho22	25,45	22,33	7,70	1,14	1,14	0,25	10,00	0,06
Rho3	9,03	7,10	2,50	1,27	0,31	0,21	16,00	0,01
Rho4	7,84	6,36	2,13	1,23	0,27	0,16	17,00	0,00
Rho5	9,32	7,56	2,62	1,23	0,29	0,20	20,00	0,01
Rho6	9,20	7,78	2,95	1,18	0,27	0,19	17,00	0,01
Rho7	21,42	19,03	6,48	1,13	0,97	0,30	11,00	0,06
Rho8	28,47	25,68	9,34	1,11	1,26	0,09	9,00	0,10
Rho9	26,08	23,41	8,03	1,11	1,09	0,23	10,00	0,07
SAkko	19,63	16,54	7,00	1,19	0,57	0,18	18,00	0,07
SAleppo1	24,02	22,06	9,72	1,09	0,63	0,18	17,00	0,05
SAleppo2	17,29	17,76	6,47	0,97	0,66	0,29	16,00	0,06
SAlexandria1	23,08	22,15	7,67	1,04	0,71	0,24	15,00	0,08
SAlexandria2	19,53	17,10	7,20	1,14	0,59	0,16	18,00	0,03
Sao1	24,38	22,22	7,54	1,10	1,21	0,30	9,00	0,07
Sao10	20,40	19,15	6,89	1,07	1,23	0,27	9,00	0,06
Sao11	23,64	21,82	7,70	1,08	0,85	0,25	12,00	0,07
Sao12	22,33	20,45	6,89	1,09	0,98	0,13	11,00	0,06
Sao13	20,80	19,15	6,80	1,09	1,09	0,30	10,00	0,06
Sao14	21,08	19,38	6,72	1,09	0,97	0,24	11,00	0,06
Sao15	21,93	20,23	7,05	1,08	0,85	0,22	13,00	0,06
Sao16	19,89	18,18	6,48	1,09	0,97	0,27	11,00	0,06
Sao17	22,73	21,08	7,38	1,08	0,97	0,18	11,00	0,07
Sao18	22,96	21,59	7,46	1,06	0,87	0,32	12,00	0,07
Sao19	25,23	23,18	8,52	1,09	0,82	0,31	13,00	0,07
Sao2	24,32	22,67	7,13	1,07	0,77	0,22	13,00	0,07
Sao20	23,69	21,88	7,30	1,08	0,85	0,25	12,00	0,06
Sao21	19,60	17,84	6,48	1,10	0,97	0,31	11,00	0,05
Sao22	25,97	23,58	8,11	1,10	1,10	0,30	10,00	0,07
Sao23	22,84	21,59	7,46	1,06	0,98	0,19	11,00	0,06
Sao24	23,07	20,80	7,54	1,11	1,07	0,13	10,00	0,07
Sao25	16,59	14,72	5,16	1,13	0,80	0,13	13,00	0,04
Sao26	16,76	15,68	5,90	1,07	1,11	0,17	10,00	0,04
Sao27	14,83	13,75	4,51	1,08	0,74	0,24	13,00	0,03
Sao28	14,26	12,39	4,84	1,15	0,74	0,24	13,00	0,03
Sao29	16,08	14,43	5,25	1,11	0,77	0,22	13,00	0,04
Sao3	23,07	22,33	8,03	1,03	0,85	0,15	13,00	0,07
Sao30	14,38	12,95	4,67	1,11	0,93	0,14	11,00	0,03
Sao31	13,30	11,76	4,67	1,13	1,00	0,19	10,00	0,03
Sao32	13,41	12,44	4,84	1,08	0,90	0,30	11,00	0,03
Sao33	9,66	8,69	3,20	1,11	0,75	0,10	10,00	0,01
Sao34	8,86	7,84	2,70	1,13	0,64	0,23	10,00	0,01
Sao4	22,67	21,42	6,89	1,06	0,94	0,10	11,00	0,06
Sao5	25,46	24,09	7,87	1,06	0,90	0,20	11,00	0,09
Sao6	24,15	21,76	7,30	1,11	0,92	0,13	12,00	0,07
Sao7	23,13	21,31	7,38	1,09	1,02	0,08	11,00	0,06
Sao8	25,51	23,13	7,87	1,10	0,92	0,22	12,00	0,07
Sao9	20,51	18,41	6,56	1,11	0,99	0,31	11,00	0,06
SBagdad1	20,84	21,50	10,00	0,97	0,50	0,24	21,00	0,08

Tabelle 5: Fortsetzung.

SBagdad2	26,92	26,36	10,67	1,02	0,81	0,26	13,00	0,10
SBagdad3	25,33	25,61	8,59	0,99	0,64	0,24	17,00	0,10
SBahr-el1	20,65	21,12	9,64	0,98	0,63	0,26	17,00	0,10
SBahr-el2	25,14	22,15	8,59	1,14	0,62	0,16	16,00	0,05
SBahr-el3	17,38	15,70	6,93	1,11	0,70	0,17	15,00	0,03
SBuchara1	31,12	28,04	8,80	1,11	0,75	0,24	14,00	0,18
SBuchara2	29,07	26,45	10,20	1,10	0,59	0,21	18,00	0,07
SChina1	27,20	24,39	10,22	1,11	1,04	0,17	10,00	0,08
SChina10	28,79	25,79	9,30	1,12	0,90	0,22	11,00	0,07
SChina11	27,38	24,39	9,10	1,12	1,13	0,30	10,00	0,07
SChina2	26,64	22,15	9,00	1,20	0,85	0,42	12,00	0,05
SChina3	21,40	19,07	7,10	1,12	0,93	0,25	11,00	0,04
SChina4	22,90	20,56	7,70	1,11	1,33	0,25	8,00	0,05
SChina5	16,73	14,58	6,21	1,15	0,96	0,20	11,00	0,03
SChina6	16,26	14,58	6,46	1,12	0,95	0,21	11,00	0,03
SChina7	23,55	20,75	9,41	1,14	1,00	0,16	11,00	0,06
SChina8	26,36	25,14	8,28	1,05	1,25	0,16	9,00	0,08
SChina9	30,56	24,30	9,10	1,26	0,75	0,36	14,00	0,07
Sei1	18,41	17,22	5,98	1,07	1,24	0,21	9,00	0,05
Sei2	15,97	15,11	5,16	1,06	1,16	0,25	9,00	0,04
Sei3	13,35	11,93	4,06	1,12	0,92	0,23	11,00	0,02
Sei4	15,34	13,81	5,33	1,11	1,08	0,23	10,00	0,04
Sei5	13,98	12,39	4,75	1,13	1,08	0,24	10,00	0,03
Sei6	12,39	10,80	4,10	1,15	0,89	0,23	10,00	0,02
Sei7	10,34	8,30	3,24	1,25	0,32	0,55	19,00	0,11
Sei8	8,98	8,01	2,70	1,12	0,29	0,26	21,00	0,01
SEuphrat1	20,47	19,44	8,79	1,05	0,66	0,17	16,00	0,08
SEuphrat2	18,88	20,00	8,44	0,94	0,61	0,13	17,00	0,07
SEuphrat3	29,25	30,56	12,93	0,96	0,64	0,36	17,00	0,17
SEuphrat4	28,50	29,07	10,40	0,98	0,63	0,23	17,00	0,12
SGenezareth1	25,14	21,78	8,66	1,15	0,74	0,12	14,00	0,07
SGenezareth2	21,50	20,65	8,45	1,04	0,70	0,31	15,00	0,08
SIsfahan1	23,55	20,65	7,45	1,14	0,66	0,18	15,00	0,05
SIsfahan2	16,64	13,83	5,79	1,20	0,52	0,23	20,00	0,03
SJaffa1	24,30	24,86	6,82	0,98	0,69	0,23	15,00	0,03
SJaffa2	22,99	18,32	7,00	1,26	0,62	0,24	16,00	0,04
SJaffa3	21,12	17,76	7,36	1,19	0,66	0,15	15,00	0,04
SJapan1	19,16	15,33	5,60	1,25	0,85	0,26	13,00	0,03
SJapan2	35,79	29,91	12,00	1,20	0,95	0,15	12,00	0,10
SJapan3	37,01	31,03	11,00	1,19	1,42	0,17	8,00	0,10
Skaspi	29,44	30,19	11,90	0,98	0,88	0,19	12,00	0,14
SNil1	21,59	18,69	10,22	1,16	0,73	0,25	14,00	0,12
SNil2	20,56	17,57	9,00	1,17	0,67	0,21	16,00	0,09
SNil3	23,18	20,47	8,52	1,13	0,60	0,28	17,00	0,07
SNil4	23,93	21,12	8,46	1,13	0,63	0,16	17,00	0,06
SNil5	24,58	22,43	6,26	1,10	0,61	0,23	17,00	0,03
SSamarkand1	43,83	39,16	15,32	1,12	0,89	0,27	12,00	0,15
SSamarkand2	24,49	22,24	8,90	1,10	0,78	0,19	14,00	0,07
SSuez	27,48	25,05	6,62	1,10	0,74	0,24	14,00	0,03
SSyrien1	26,17	27,85	10,16	0,94	0,74	0,23	15,00	0,13
SSyrien2	24,86	25,23	10,55	0,99	0,72	0,39	14,00	0,11

Tabelle 5: Fortsetzung.

SSyrien3	25,05	25,51	11,30	0,98	0,72	0,23	15,00	0,10
SThai1	23,83	20,75	8,90	1,15	1,09	0,21	10,00	0,04
SThai10	28,32	25,23	9,20	1,12	0,88	0,20	12,00	0,08
SThai2	26,36	23,27	9,00	1,13	1,30	0,15	8,00	0,06
SThai3	25,42	22,99	7,70	1,11	1,09	0,08	10,00	0,06
SThai4	26,82	22,24	8,30	1,21	1,07	0,09	10,00	0,06
SThai5	28,88	23,55	9,75	1,23	1,00	0,15	11,00	0,06
SThai6	26,73	21,78	8,40	1,23	1,03	0,17	10,00	0,05
SThai7	27,20	23,64	8,32	1,15	0,88	0,25	12,00	0,08
SThai8	26,36	23,74	9,50	1,11	1,03	0,20	10,00	0,08
SThai9	26,54	24,49	8,80	1,08	0,84	0,14	13,00	0,08
Tai1	10,91	9,32	2,70	1,17	0,38	0,25	14,00	0,01
Tai2	9,89	8,24	2,46	1,20	0,48	0,14	12,00	0,01
Tai3	11,88	10,40	3,32	1,14	0,63	0,33	11,00	0,01
Tai4	8,81	7,56	2,09	1,17	0,40	0,31	12,00	0,01
Te1	32,96	35,00	13,44	0,94	1,15	0,26	10,00	0,23
Te2	35,40	32,96	11,97	1,07	1,27	0,20	9,00	0,16
Te3	37,05	38,86	15,74	0,95	1,23	0,24	9,00	0,27
Te4	34,15	37,67	14,02	0,91	1,09	0,34	10,00	0,26
Te5	37,84	40,34	15,57	0,94	1,41	0,18	8,00	0,33
Te6	37,73	38,64	15,82	0,98	1,32	0,27	9,00	0,29
Virg1	15,02	13,81	4,20	1,09	0,77	0,26	10,00	0,05
Virg2	16,83	15,80	4,90	1,07	0,78	0,27	9,00	0,07
Virg3	15,37	13,55	4,40	1,13	0,71	0,26	10,00	0,05
Virg4	14,24	12,86	3,90	1,11	0,75	0,18	10,00	0,05
Virg5	13,64	12,60	3,90	1,08	0,76	0,19	10,00	0,05
Virg6	14,24	12,86	4,20	1,11	0,71	0,17	10,00	0,05
W1	19,11	17,07	6,42	1,12	1,12	0,23	11,00	0,05
W2	18,29	16,61	6,59	1,10	1,11	0,13	10,00	0,05
W25	19,82	17,68	6,49	1,12	1,05	0,18	10,00	0,05
W26	20,79	18,49	6,99	1,12	1,10	0,20	10,00	0,06
W27	17,96	15,95	5,89	1,13	1,40	0,19	8,00	0,04
W28	20,64	18,71	6,74	1,10	1,38	0,17	8,00	0,06
W29	16,13	14,95	5,48	1,08	1,02	0,25	10,00	0,03
W3	18,75	17,21	6,25	1,09	0,99	0,28	11,00	0,05
W30	15,76	13,74	4,64	1,15	1,14	0,18	10,00	0,03
W31	16,96	15,00	5,25	1,13	0,93	0,23	12,00	0,04
W32	13,54	11,79	4,71	1,15	0,90	0,29	11,00	0,03
W4	15,86	14,50	5,32	1,09	0,87	0,20	12,00	0,04
W5	19,00	17,35	6,56	1,10	1,07	0,11	10,00	0,05
W6	17,18	15,79	5,68	1,09	0,89	0,15	12,00	0,04
W7	16,86	15,04	5,63	1,12	1,00	0,19	11,00	0,04
W8	13,41	11,94	4,53	1,12	0,82	0,29	13,00	0,02
W9	12,29	11,11	4,01	1,11	0,79	0,29	13,00	0,02
Wi1	15,85	14,43	5,24	1,10	1,80	0,27	12,00	0,03
Wi10	15,85	13,64	5,36	1,16	1,54	0,20	13,00	0,03
Wi11	15,64	14,27	5,33	1,10	1,82	0,24	12,00	0,03
Wi12	14,11	12,48	4,76	1,13	1,62	0,28	12,00	0,02
Wi2	15,11	13,64	5,18	1,11	1,72	0,16	12,00	0,03
Wi3	16,01	14,27	5,33	1,12	1,61	0,20	13,00	0,03
Wi4	16,80	15,27	5,90	1,10	1,70	0,26	12,00	0,04

Tabelle 5: Fortsetzung.

Wi5	16,74	14,37	5,63	1,16	1,61	0,32	13,00	0,04
Wi6	17,53	14,80	5,27	1,19	1,94	0,22	11,00	0,04
Wi7	17,32	15,16	6,08	1,14	1,76	0,18	12,00	0,04
Wi8	17,32	15,64	6,26	1,11	1,77	0,20	12,00	0,04
Wi9	17,48	14,53	5,81	1,20	1,71	0,14	12,00	0,04