

Zeitschrift: Wasser Energie Luft = Eau énergie air = Acqua energia aria
Herausgeber: Schweizerischer Wasserwirtschaftsverband
Band: 103 (2011)
Heft: 3

Artikel: Lebensraumverbund Fliessgewässer : die Bedeutung der Vernetzung
Autor: Werth, Silke / Weibel, Denise / Alp, Maria
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-941815>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 23.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Lebensraumverbund Fließgewässer: Die Bedeutung der Vernetzung

Silke Werth, Denise Weibel, Maria Alp, Julian Junker, Theresa Karpati, Armin Peter, Christoph Scheidegger

Zusammenfassung

Die funktionelle Vernetzung von Flussgebieten spielt eine wichtige Rolle für aquatische und terrestrische Lebensgemeinschaften. Sie erlaubt eine Besiedlung der Habitate, den genetischen Austausch zwischen Populationen und führt zu einer zeitlichen Verknüpfung der Lebensräume zu unterschiedlichen Jahreszeiten, Tageszeiten oder Lebensphasen. Die strukturelle Vernetzung von Lebensräumen kann mit Erhebungen zur Ökomorphologie des Fließgewässers und einer Analyse des Vorhandenseins von künstlichen Barrieren erhoben werden. Der Grad der funktionellen Vernetzung kann mit drei Methoden quantifiziert werden – Fang markierter Individuen, Radiotelemetrie, oder mit Daten von genetischen Markern. Verschiedene Populationsmodelle beschreiben die Populationsstruktur und den genetischen Austausch zwischen Populationen am Fließgewässer. Insbesondere bei Metapopulationen und räumlich strukturierten Populationen muss darauf geachtet werden, dass die einzelnen Flussabschnitte gut vernetzt sind, denn das Ausbleiben von Ausbreitungsereignissen würde räumlich fragmentierte Populationen voneinander isolieren und bei Metapopulationen langfristig zum lokalen Aussterben führen. Bei Arten, die in isolierten Einzelpopulationen vorkommen, ist vornehmlich darauf zu achten, diese Populationen lokal durch lebensraumverbessernde Massnahmen zu halten und zu fördern. Unsere Flusslandschaften sind weitgehend durch Barrieren unterbrochen. Es kommt ganz auf die Organismengruppe an, welche Strukturen effektiv als Barrieren fungieren. Künstliche Abstürze wirken als Barrieren für schwimm- und springschwache Fischarten und für kleine Größenklassen von Fischen, jedoch nicht notwendigerweise für aquatische Invertebraten. Künstliche Abstürze können durch den Bau von Blockrampen für die Fischfauna durchgängig gemacht werden. Auch eine Entfernung von Eindolungen führt zur erhöhten Durchgängigkeit für Fische und andere aquatische Organismen. Bei Revitalisierungsprojekten ist insbesondere auf die Anbindung der Seiteneinmündungen zu achten, denn diese kann für den Erfolg von Revitalisierungsmassnahmen für verschiedene Organismengruppen ausschlaggebend sein. Für die Arten der Kiesbänke und der Auenstandorte ist es entscheidend, dass ihr Raumbedarf bei Revitalisierungsprojekten abgedeckt wird, und dass die revitalisierten Standorte vernetzt werden. Bei Revitalisierungsprojekten werden gute Erfolge erzielt, wenn die Vernetzung der zu revitalisierenden Standorte untereinander berücksichtigt wird, sowie deren Vernetzung mit naturnahen Standorten.

1. Was ist Vernetzung?

Flusssysteme bilden Netzwerke, in denen sich die Flussabschnitte gegenseitig beeinflussen (Poole, 2010). Kenntnis über die Vernetzung der Flusssysteme ist eine der Voraussetzungen, um lokale und regionale

Prozesse verstehen und voraussagen zu können.

Der Begriff Vernetzung beschreibt die Austauschprozesse und Interaktionen zwischen Habitaten; dazu zählen der Transport von Wasser, Geschiebe,

Energie, Nährstoffen, sowie der aktive oder passive Transport von Organismen (Woolsey et al., 2005; Kondolf et al., 2006). Wir verwenden diesen Begriff in Bezug auf Fließgewässer hier enger gefasst als Mass für den Transport bzw. die Wanderungsbewegungen aquatischer und terrestrischer, flussbegleitender Organismen.

Die vertikale Vernetzung beschreibt die Interaktionen zwischen dem Fluss und dem hyporheischen Interstitial, der kiesführenden Schicht unterhalb der Flusssohle (Malmqvist, 2002; Woolsey et al., 2005; Kondolf et al., 2006; Cote et al., 2009).

Unter lateraler Vernetzung bzw. Seitenvernetzung versteht man die Anbindung eines Fließgewässers via Ökoton, der Übergangszone zwischen Ökosystemen, an seine Auenhabitante und andere terrestrische Lebensräume (Bild 1). Die laterale Vernetzung von Flüssen mit dem Uferbereich und mit terrestrischen Habitaten spielt eine wichtige Rolle für den Austausch zwischen diesen Systemen (Baxter et al., 2005) sowie für einzelne Lebensphasen bestimmter Organismengruppen (z.B. Amphibien, aquatische Insekten). Eine Un-

Bild 1. Schematische Darstellung der Vernetzung in einer Flusslandschaft. 1. Längsdimensionale Vernetzung zwischen Abschnitten am Hauptfluss und zwischen Hauptfluss und Zuflüssen. 2. Laterale Vernetzung zwischen terrestrischen und aquatischen Ökosystemen. 3. Vertikale Vernetzung des Flusses mit dem Interstitial, dem Hohlraumsystem in den vom Fluss abgelagerten Sedimenten dicht unterhalb des Oberflächenwassers. Nach Malmqvist (2002).

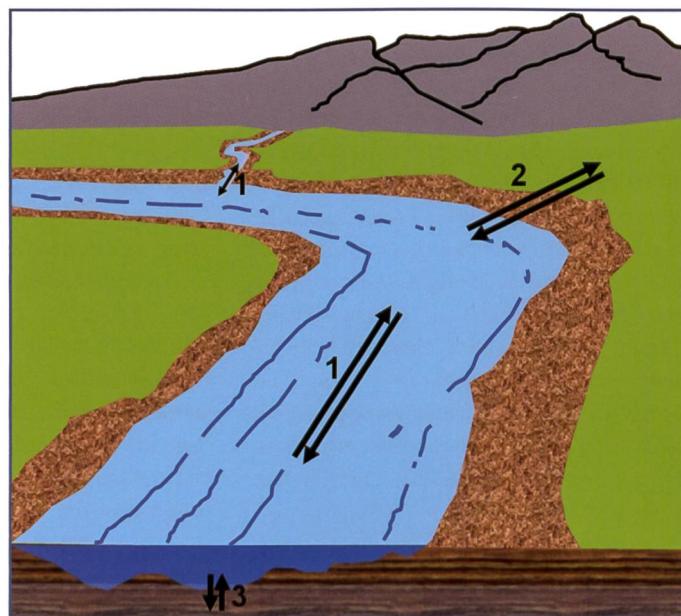




Bild 2. Beispiele für Habitatbeeinträchtigung in Flussökosystemen. A. Die stark verbaute Mündung des Lochrütibachs (Nidwalden) vor der Revitalisierung: der Bach fliesst über eine steil abfallende, betonierte Sohle in die Engelberger Aa – ein Beispiel für schlechte Vernetzung. B. Die gut vernetzte Brennoaue bei Loderio (Tessin). Gefangene Fischarten im April 2010: Bachforelle, Groppe, Alet, Südströmer, Elritze. C. Ein an die Brennoaue angrenzender, kanalisierte Flussabschnitt oberhalb mit den nachgewiesenen Fischarten Bachforelle und Groppe. Einher mit der Habitatdegradierung durch die Kanalisierung geht ein Verlust von Fischarten. Fotos: A: Armin Peter, B-C: Denise Weibel.

terbrechung der lateralen Vernetzung hat insbesondere negative Auswirkungen auf den Bestand von Fischen und Wirbellosen, deren Entwicklung vom seichten Flachufer (Fischlarven) mit grösseren Steinen (Eiablage von vielen aquatischen Insekten) abhängig ist (Woolsey et al., 2005; Bright et al., 2010).

Die longitudinale Vernetzung oder Längsvernetzung bezeichnet den Austausch mit den Lebensräumen flussaufwärts und flussabwärts innerhalb desselben Einzugsgebiets und zwischen Hauptfluss und Zuflüssen (Woolsey et al., 2005). Längsvernetzte Flusssysteme sind durchgängig für verschiedene Organismengruppen, ermöglichen die Wanderungsbewegungen von Tieren wie etwa der Bachforelle und die Samenausbreitung von Pflanzen. Die Längsvernetzung von Flusshabitaten ermöglicht eine Neugründung von Populationen und genetischen Austausch entlang von Flüssen, und ist somit entscheidend für die Populationsentwicklung vieler Organismen.

In Bezug auf die Vernetzung ist es wichtig, zwischen struktureller und funktioneller Vernetzung zu differenzieren. Habitate können rein strukturell miteinander vernetzt sein, etwa durch Korridore – Landschaftsstrukturen, die in der Theorie die Bewegung von Organismen von einem Habitat zum nächsten ermöglichen sollen. Die Habitate sind aber erst dann funktionell vernetzt, wenn diese Korridore tatsächlich von den Zielorganismen als Migrationsrouten angenommen werden. Für aquatische Organismen dient der Fluss selber mit seinen Haupt-, Neben- und Altarmen als Korridor, für terrestrische Arten hingegen die Alluvialzone – die Schwemmebene, in der Sediment abgelagert wird – sowie die Auenbereiche. Der Grad der funktionellen Vernetzung kann dabei in Abhängigkeit

von saisonalen Abflussschwankungen während des Jahres variieren.

2. Weshalb ist die funktionelle Vernetzung wichtig?

Die funktionelle Vernetzung von Flussökosystemen ist für die aquatischen und terrestrischen Lebewesen und Lebensgemeinschaften aus mehreren Gründen entscheidend. Die funktionelle Vernetzung ist einerseits die Voraussetzung für die Ausbreitung von Organismen in Flussgebieten. Besonders wichtig ist die funktionelle Vernetzung für Organismen mit schlechtem Ausbreitungspotenzial, wie aquatische Makroinvertebraten, die keine geflügelten Imaginalstadien bilden, oder für den kiesbankbewohnenden, kurzflügeligen Kiesbankgrashüpfer (*Chorthippus pullus*). So ist der Bachflohkrebs (*Gamma-rus fossarum*) auf kleine Seitenzuflüsse mit viel Laubstreu angewiesen, die jedoch nur dann besiedelt werden können, wenn sie mit dem Hauptfluss vernetzt sind. Zum anderen spielt die funktionelle Vernetzung eine wichtige Rolle für die Verknüpfung von Habitaten, die zu unterschiedlichen Lebensphasen oder Jahreszeiten (bzw. Tageszeiten) von Organismen gebraucht werden (siehe Alp et al., diese Ausgabe).

So ist die Durchgängigkeit der aquatischen Lebensräume für Fische wichtig, die einen durchgängigen Wanderkorridor benötigen, weil sich ihre Lebensraumansprüche im Laufe ihres Lebenszyklus verändern (Northcote, 1998). Je nach Altersstadium suchen Fische unterschiedliche Habitate auf, um geeignete Nahrungsangebote oder Laichplätze zu finden. Zudem sind Fische auf kurzfristige Standortveränderungen angewiesen, um Schutz vor Fressfeinden und Konkurrenz zu suchen oder um ungünstigen Umweltbedingungen wie hohen Temperaturen

ausweichen zu können. Insbesondere an der Einmündung von Seitenzuflüssen ist eine intakte Vernetzung von Bedeutung. Nicht für Fische durchgängige Mündungen beeinträchtigen die saisonalen Fischwanderungen zu den flussaufwärts gelegenen Laichgebieten und verhindern die Besiedlung der Seitengewässer aus dem Hauptfluss (Bild 2a).

Die funktionelle Vernetzung liegt auch dem Konzept der Strahlwirkung zugrunde. Dieses besagt, dass naturnahe, ökologisch intakte Flussabschnitte positive Auswirkungen auf den ökologischen Zustand angrenzender, strukturell degraderter Flussabschnitte haben, denn die ökologisch weniger intakten Abschnitte können durch Migration von Pflanzen und Tieren aus dem naturnahen Gewässerabschnitt (»Strahlursprung«) besiedelt werden (Deutscher Rat für Landespflege, 2008). Ohne funktionelle Vernetzung sind solche positive Beeinflussungen zwischen Flussabschnitten nicht möglich.

Viele Arten der Aue haben einen hohen Raumbedarf, und für die vollständige Durchführung ihres Lebenszyklus benötigen sie verschiedene Habitate oft in räumlicher Nähe, die miteinander vernetzt sein müssen. Amphibien benötigen etwa nicht nur Standorte wie Altarme zur Eiablage und Juvenilentwicklung, sondern auch solche, wo sie sich ausserhalb der Reproduktionssaison aufhalten, wie etwa Hecken und Gebüsche beim Laubfrosch (Angelone et al., 2010).

Innerhalb von Auen bildet der Hauptfluss mit zahlreichen Neben- und Altarmen je nach Abflusssituation ein Netzwerk mit zeitlicher Dynamik. Eine Variabilität der Habitatstrukturen kann zur wiederkehrenden Besiedlung durch ein breites Artenspektrum führen. Umso wichtiger ist es, dass Auen als soge-

nannte Diversitäts-Hotspots gut mit den flussauf- und flussabwärtsgelegenen Gewässerabschnitten vernetzt sind und als Quellpopulationen funktionieren können. Kanalisierte Flussabschnitte können eine partiell durchlässige Barriere («soft barrier») für aquatische Arten darstellen. Sind Flussabschnitte durch kanalisierte Abschnitte isoliert, kann es in den direkt angrenzenden Abschnitten zu einer abrupten Verringerung der Artenzahl kommen. So wurden zum Beispiel in der untersten Aue des Brenno (Tessin) im April 2010 insgesamt fünf Fischarten gefangen (Bachforelle, Groppe, Alet, Südströmer, Elritze). Im monoton verbauten Abschnitt oberhalb der Aue wurden nur noch gerade zwei Arten nachgewiesen, nämlich Bachforelle und Groppe (Bild 2b,c).

3. Laterale Vernetzung: die trophische Verbindung zwischen Wasser und Land

Es ist aus vielen Studien bekannt, dass die Seitenvernetzung von aquatischen Habitaten mit dem Uferbereich eine wichtige Rolle für aquatische sowie terrestrische Organismen spielt und unter anderem trophische (d.h. Nahrungs-) Zusammenhänge zwischen verschiedenen Habitaten ermöglicht (Baxter et al., 2005). Viele Makroinvertebraten sind für ihre Nahrung auf Laubenträger durch die terrestrische Vegetation angewiesen. So sind etwa ins Wasser gefallene, terrestrische Insekten ein wichtiger Bestandteil der Nahrung der Bachforelle. Andererseits werden die geschlüpften Imagines der aquatischen Insekten von Vögeln, Eidechsen, Fledermäusen sowie anderen Prädatoren verzehrt. In ihrer Diplomarbeit an der Bünz hat Christina Baumgartner (2008) solche trophische Zusammenhänge untersucht und festgestellt, dass die Dichte der prädatorischen Uferarthropoden (Spinnen, Kurzflügler- und Laufkäfer) mit der Dichte der geschlüpften Imagines der aquatischen Insekten korreliert. Diese Zusammenhänge wurden ausserdem durch die Beschaffenheit des Uferbereichs beeinflusst. So konnte diese Arbeit auch zeigen, dass die Dichte bestimmter Prädatoren unter anderem durch die Vielfalt der Vegetation und die Länge der Uferlinie beeinflusst wird. Somit kann eine vom Menschen verursachte Unterbrechung der Seitenvernetzung negative Auswirkungen sowohl auf aquatische als auch terrestrische Lebensgemeinschaften haben und potenziell diejenigen Arten beeinträchtigen, die von der Vernetzung der Lebensräume abhängen; diese Ergebnisse bestätigen die Resultate einer früheren Studie (Iwata et al., 2003).

4. Migration, Genfluss und Populationsmodelle

Die Vernetzung zwischen Populationen der aquatischen und flussbegleitenden, terrestrischen Lebewesen beeinflusst auch den genetischen Austausch (den sogenannten Genfluss) zwischen Populationen. Genfluss findet statt, wenn Individuen sich in einer Population fortpflanzen, in welche sie eingewandert sind, und so zum Genpool beitragen, also zur Gesamtheit der Allele und Genotypen in einer Population. Andererseits hinterlassen viele Migrationsereignisse keine Spuren im Genpool, beispielsweise wenn die Migranten abwandern oder sterben, bevor sie sich fortgepflanzt haben. Da Arten unterschiedliche Ausbreitungskapazitäten haben und mehr oder weniger spezifisch in ihrer Habitatwahl sind, wurden mehrere theoretische Mo-

delle formuliert, um die Vernetzung einer Landschaft für Populationen zu beschreiben (Tab. 1) (Tero et al., 2003; Pollux et al., 2009). Abhängig von den lokalen Verhältnissen können verschiedene Populationsmodelle an unterschiedlichen Standorten für dieselbe Art gelten. So können manche Arten in einem Teil ihres Verbreitungsgebiets kontinuierliche Populationen bilden, in einem anderen Teil jedoch kleine, isolierte Bestände oder Metapopulationen aufweisen.

4.1 Isolierte Populationen

Entlang eines Flussabschnitts können die Populationen einer Art genetisch völlig isoliert sein; genetischer Austausch findet nicht statt. Dieses Populationsmodell gilt für extrem seltene Arten, die an Flussläufen in kleinen Beständen anzutreffen sind.

Modell	Schema	Beispiele	Priorisierung von Massnahmen
Isolierte Populationen	● ● ● ● ●	▪ Tamariske im Schweizer Mittelland ▪ Kiesbankgrashüpfer am Inn in der Schweiz	▪ Förderung der Arten, dort wo sie noch vorkommen. ▪ Bei Pflanzen evtl. Erhaltungskulturen und Wiederansiedlungen, aber nur falls geeignetes Habitat vorhanden ist.
Räumlich strukturierte Population	● ● ● ● ●	▪ Bachflohkrebs an der Sense ▪ Groppe an der Sense ▪ Schwarzpappel im Schweizer Mittelland	▪ Bestände müssen entlang der gesamten Länge des Flusses erhalten bleiben, damit keine Fragmentierung in isolierte Einzelbestände erfolgt. ▪ Longitudinale Vernetzung beachten
Metapopulation	● ● ● ● ●	▪ Deutsche Tamariske am Vorder- und Alpenrhein (Graubünden, Sankt Gallen) ▪ Alpen-Knorpelsalat (<i>Chondrilla chondrioides</i>) ▪ Kleiner Rohrkolben im Rheindelta (Österreich) ▪ Kiesbankgrashüpfer	▪ Soviele grosse Bestände einer Art wie möglich im Einzugsgebiet erhalten. ▪ Wenn immer möglich, Revitalisierungsmassnahmen nah bei existierenden Beständen durchführen, so dass neu zu besiedelnde Flächen geschaffen werden. ▪ Longitudinale Vernetzung beachten, evtl. Massnahmen zur Verbesserung ▪ Dynamik beachten
Metapopulation mit Source-Sink Dynamik	● ● ● ● ●	▪ Tamariske am Ticino: Grosse Quellpopulationen im Oberlauf speisen kleine, flussabwärts gelegene Populationen.	▪ Bei Arten mit gerichteter Ausbreitung Quellpopulationen im Oberlauf erhalten und fördern ▪ Ansonsten dieselben Massnahmen wie bei Metapopulationen ohne Source-Sink Dynamik.
Kontinuierliche Population	● ● ● ● ●	▪ Purpurweide ▪ Silberweide ▪ Eintagsfliege <i>Baetis rhodani</i> an der Sense (Bern, Fribourg) ▪ Schwarzpappel <i>Populus nigra</i> an der Rhone (Wallis) ▪ Tamariske im Einzugsgebiet des Schweizer Inn (Graubünden)	▪ Solange die Lebensräume weitgehend intakt sind, sind keine Massnahmen nötig. ▪ Ansonsten Massnahmen, die eine allgemeine Verbesserung der Lebensräume nach sich ziehen.

Tabelle 1. Populationsmodelle für terrestrische und aquatische Organismen der Flusslandschaften. Die Abbildungen folgen Tero et al. (2003) und Pollux et al. (2009).

4.2 Räumlich strukturierte Populationen

Wenn Gene und Individuen sich vornehmlich zwischen räumlich benachbarten Beständen bewegen, so spricht man von einem Austausch über Trittsteine (bzw. sogenannte «Stepping stones»). Diese Arten sind also keine guten Ausbreiter. Weil nur geringe Distanzen überwunden werden, haben die Arten, die diesem Muster folgen, meist räumlich strukturierte Populationen. Das heisst, an verschiedenen Flussabschnitten weisen diese Arten genetisch unterschiedliche Bestände auf.

4.3 Metapopulationsmodell

Wenn die Bestandsentwicklung einer Art von häufigem Erlöschen von lokalen Beständen und von Populationsneugründungen gekennzeichnet ist, spricht man von einer Metapopulation (Hanski, Zhang, 1993; Hanski, 1998; Hanski, Gaggiotti, 2004). Mehrere Arten der terrestrischen, flussbegleitenden Pflanzen bilden Metapopulationen (Tero et al., 2003; Jacquemyn et al., 2006; Honnay

et al., 2009). Bei Metapopulationen muss für das langfristige Überleben einer Art in einem Einzugsgebiet die Zahl der Neugründungen von Beständen das lokale Erlöschen von Beständen übersteigen. Dazu muss die longitudinale Vernetzung zwischen Habitaten gewährleistet sein. Altbestände und Flächen, auf denen sich neue Vorkommen etablieren können, sollten nicht zu weit voneinander entfernt liegen (innerhalb der mittleren Ausbreitungsdistanz der Art).

4.4 Metapopulation mit Source-Sink-Dynamik

Am Fluss ist es bei wasserverbreiteten Arten auch möglich, dass die Ausbreitung vermehrt flussab erfolgt. In diesem Fall stellen die Populationen flussaufwärts die einzige Quelle für die Gründung neuer Populationen dar. Wenn bestimmte Populationen vermehrt Migranten aussenden, und andere Migranten empfangen aber keine aussenden, so spricht man von einem «Source-Sink-Metapopulationsmodell» (Pulliam, 1988; Pulliam, Danielson, 1991).

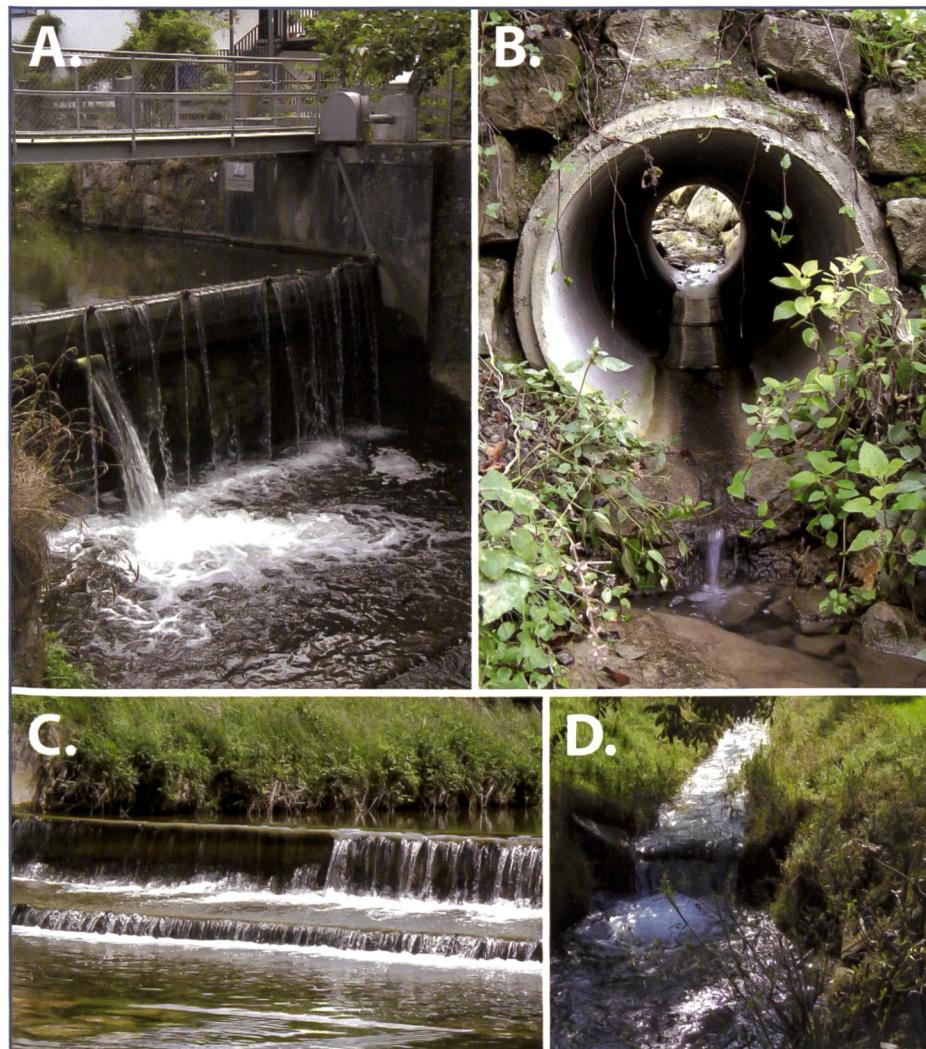


Bild 3. Die Durchgängigkeit in Fließgewässern wird durch künstliche Barrieren beeinträchtigt. A. Wehr. B. Eindolung. C. Absturz bei Sohlschwelle. D. Eine für Gruppen unüberwindbare Sohlstufe im Mülibach (Nidwalden). Fotos: Denise Weibel.

Das Source-Sink-Modell stellt einen Spezialfall eines Metapopulationsmodells dar, mit Quellpopulationen, die Individuen aussenden und für die Besiedlung neuer Standorte verantwortlich sind, sowie Empfängerpopulationen, die Individuen empfangen, aber selbst nicht zur Gründung neuer Vorkommen beitragen. Dieses Populationsmodell ist für die Praxis höchst relevant, denn die Zerstörung der Quellpopulationen führt langfristig zum lokalen Aussterben von Arten innerhalb eines Einzugsgebiets. Andererseits kann man in diesem Fall Arten fördern, indem man sehr gezielt Ressourcen einsetzt, um das Bestehen der Quellpopulationen zu sichern und gleichzeitig die Vernetzung mit flussabwärts gelegenen Standorten sicher zu stellen.

4.5 Kontinuierliche Population

Wenn Bestände kontinuierliche Populationen mit räumlich ausgedehntem genetischem Austausch bilden, besteht für die Praxis kein Handlungsbedarf in Bezug auf Artenförderungsmassnahmen. Die Arten, die diesem Populationsmodell folgen, sind gute Ausbreiter, die neue Standorte über grosse Distanzen hinweg kolonisieren können. Viele dieser häufigen Arten können in der Regel auch dann von Revitalisierungsmassnahmen profitieren, wenn diese weit entfernt von anderen Beständen durchgeführt werden.

5. Welche Faktoren beeinflussen die Durchgängigkeit von Fließgewässern?

Die Vernetzung von Flusshabitaten aus Sicht der im und am Fluss lebenden Organismen wird durch natürliche und menschgemachte Barrieren beeinträchtigt. Ein Wasserfall stellt beispielsweise eine abrupte, ein klimatischer Gradient eine graduelle natürliche Barriere dar (Banarescu, 1990). Menschgemachte Barrieren sind vielfältig. Künstliche Abstürze und Schwelten zur Sohlenstabilisierung, Wehre, Staumäme oder Eindolungen fragmentieren den Gewässerverlauf und können Wanderhindernisse darstellen (Bild 3). Insbesondere eine Abschneidung der Seitenbäche durch künstliche Barrieren kann gravierende Auswirkungen auf die Artenzahl bei Fischen haben, denn die schwimm- und sprungschwachen Fischarten und kleine Individuen sind in nicht der Lage, Abstürze zu überqueren. An durch Barrieren abgetrennten Zuflüssen der Suhre wurde nur die Bachforelle nachgewiesen, an Bächen mit gut vernetzten Seiteneinmündungen hingegen drei oder mehr Fischarten (Am-

mann, 2006). Bei Fischen stellt somit die Mündung den wichtigsten Bereich für die Artenvielfalt im Gewässer dar.

Monoton verbaute, sehr schnell fliessende Flussabschnitte, sogenannte Schussrinnen, können ebenso als Barrieren («soft barriers») wirken wie punktuelle physikalische oder chemische Veränderung des Wassers aufgrund von Zuleitungen (z.B. Temperaturveränderung). Als Konsequenz einer Barriere wird die Wanderung von Fischen und aquatischen Invertebraten flussaufwärts behindert und ihre natürliche Ausbreitung begrenzt. Dabei kommt es auf die Organismengruppe an, welche Struktur eine Barriere darstellt. Ein mehrere Meter hohes Querbauwerk mag von Makroinvertebraten mit geflügelten Imagines problemlos überwunden werden, während sie die flussaufwärts gerichtete Migration der Fische sowie der flugellosen aquatischen Makroinvertebraten verunmöglicht. Am Mülibach (Nidwalden) zeigte sich, dass sich eine kleine Sohlstufe von <1 m negativ auf den Gruppenbestand auswirken kann. Die Groppe als Fisch mit kleiner Springleistung fehlt im Streckenabschnitt oberhalb dieser Sohlstufe vollständig, während sie im gesamten übrigen Bach abundant war (Bild 3d).

6. Wie kann man die Durchgängigkeit messen und bewerten?

Es gibt eine Reihe Methoden, die es erlauben, die Durchgängigkeit von Flüssen für verschiedene Organismengruppen zu quantifizieren und Ausbreitungsdistanzen zu bestimmen. Fang- und Wiederfang markierter Individuen, Feldbeobachtungen der Organismenbewegung sowie populationsgenetische Analysen sind unter den wichtigsten Ansätzen für solche Untersuchungen.

Anhand von Versetzungsexperimenten lässt sich die Durchgängigkeit von potenziellen Wanderbarrieren für verschiedene Fischarten und Individuengrößen bestimmen. Hierfür werden oberhalb des Hindernisses lebende, markierte Fische unter das Hindernis versetzt, um anschliessend ihr Aufstiegsverhalten zu beobachten. Dafür eignen sich sowohl Reusen, die Fang-Wiederfang-Methode mit Markierung (z.B. Farbe) oder die Beobachtung mit individuellen, aktiven (Radiotelemetrie) oder passiven Sendern (PIT-tag). Auch bei grösseren Invertebraten wie Libellen können frisch geschlüpfte Imagines farblich markiert werden, um zu untersuchen, wie weit sie sich ausbreiten. Bei einer Studie der Zierlichen Moosjung-

Gruppe	Art	Distanz	Referenz
Insekten	Zierliche Moosjungfer (<i>Leucorrhinia caudalis</i>)	5 km	Keller et al. (2010)
Insekten	Kiesbankgrashüpfer (<i>Chorthippus pullus</i>)	1 km	Ingrisch, Köhler (1998)
Mollusken	Schnecken	0.9-3 km	Kappes, Haase (2011)
Mollusken	Muscheln	10 km	Kappes, Haase (2011)
Amphibien	Kreuzkröte (<i>Bufo calamita</i>)	4 km	Mermod et al. (2010a)
Amphibien	Gelbbauchunkrebs (<i>Bombina variegata</i>)	2 km	Mermod et al. (2011)
Amphibien	Laubfrosch (<i>Hyla arborea</i>)	0.75-1 km	Angelone, Holderegger (2009)
		1.5 km	Vos et al. (2000)
Amphibien	Geburtshelferkröte (<i>Alytes obstetricans</i>)	1.5 km	Mermod et al. (2010b)
Amphibien	Springfrosch (<i>Rana dalmatina</i>)	1 km	Lippuner et al. (2010)
Amphibien	Teichmolch (<i>Triturus vulgaris</i>)	1 km	Mermod et al. (2010c)
Amphibien	Kammolch (<i>Triturus cristatus</i> , <i>Triturus carnifex</i>)	1 km	Mermod et al. (2010c)
Amphibien	Fadenmolch (<i>Lissotriton helveticus</i>)	0.5 km	Meier (2003)
Fische	Nase (<i>Chondrostoma nasus</i>)	‡140-446 km	Steinmann et al. (1937)
Fische	Barbe (<i>Barbus barbus</i>)	318 km	Steinmann et al. (1937)
		22 km	Ovidio et al. (2007)
		20 km	Lucas, Frear (1997)
		9-10 km	Baras (1992)
Fische	Alet (<i>Leuciscus cephalus</i>)	*139-148 km	Steinmann et al. (1937)
Fische	Schleie (<i>Tinca tinca</i>)	‡126 km	Steinmann et al. (1937)
Fische	Seeforelle (<i>Salmo trutta lacustris</i>)	126 km	Caviezel und Peter (2006)
Fische	Trüsche (<i>Lota lota</i>)	68-84 km	Breeser et al. (1988)
Fische	Rotauge (<i>Rutilus rutilus</i>)	‡72 km	Steinmann et al. (1937)
Fische	Rotfeder (<i>Scardinius erythrophthalmus</i>)	*66 km	Steinmann et al. (1937)
Fische	Brachse (<i>Abramis brama</i>)	‡58 km	Steinmann et al. (1937)
Fische	Hecht (<i>Esox lucius</i>)	*> 5 km	Steinmann et al. (1937)
Fische	Groppe (<i>Cottus gobio</i>)	12-48 m	Stahlberg-Meinhardt (1994), Downhower et al. (1990)
		318 m	Fischer (1999)
Pflanzen	Wasserverbreitung an grossen Fließgewässern	5-10 km	Müller (1955)
Pflanzen	Tamariske (<i>Myricaria germanica</i>)	‡8-15 km	Werth, Scheidegger, unpubl. Daten
Pflanzen	Kleiner Rohrkolben (<i>Typha minima</i>)	50 km	Till-Botraud et al. (2010)

Tabelle 2. Ausbreitungsdistanzen verschiedener Arten und Artengruppen; *flussabwärts, ‡flussaufwärts.

fer (*Leucorrhinia caudalis*), einer Libellenart, wurde festgestellt, dass sich nur wenige Tiere über grössere Distanzen von mehreren Kilometern ausbreiten, die meisten Tiere jedoch in dem Bereich verweilen, wo sie bereits geschlüpft sind (Keller et al., 2010). Eine auf Fang- und Wiederfang markierter Tiere beruhende Studie zeigte Ausbreitungsdistanzen von bis zu 1.5 km für den Laubfrosch (Vos et al., 2000), und eine auf molekulargenetischen Untersuchungen beruhende Studie dokumentierte Wiederfänge in Distanzen von 0.75 km und 1 km (Angelone, Holderegger, 2009). Andere Amphibienarten haben eine ähnliche Reichweite. Fische hingegen können sich über sehr weite Distanzen bewegen, dokumentiert durch Fang- und Wiederfang und Radiotelemetrie. Im Einzugsgebiet des Alpenrheins wandert die Bodenseeforelle bis 126 km flussaufwärts, um sich im Vorderhein fortzupflanzen (Caviezel, Peter, 2006). Auch andere Fischarten legen grosse Distanzen zurück, wie beispielsweise die Barbe und die Nase, doch es gibt auch standorttreue Arten wie die Groppe (Tabelle 2).

Auch mit populationsgenetischen Methoden ist es möglich, Aussagen über die Migration von Individuen und somit die Vernetzung zwischen Populationen zu machen. Wenn Populationen in einem Gebiet sich stark genetisch unterscheiden und wenn keine räumlich intermediären Popu-

lationen bei der Beprobung ausgelassen wurden, können einzelne Migranten detektiert und verschiedenen Populationen zugeordnet werden (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003). Wasserverbreitete Pflanzenarten können oft grosse Distanzen überbrücken. Für die Tamariske wiesen wir mit molekulargenetischen Methoden eine klonale Ausbreitung über 15 km nach, und eine Ausbreitung derselben Art durch Samen über 8 km (Tabelle 2).

7. Vernetzung und Genfluss

Barrieren beeinflussen sowohl die Artenzahl im Fließgewässer als auch die Abundanz und den Genfluss einer Art; sie können sich stark auf die Genflussmuster der aquatischen und der terrestrischen, flussbegleitenden Arten auswirken. Wird der Genfluss für mehrere Generationen unterbunden, kann es vor allem bei in kleinen Populationen auftretenden Arten zu einer genetischen Differenzierung zwischen Teilpopulationen kommen. Bei grossen Populationen dauert es hingegen viele Generationen, bis eine genetische Differenzierung nachzuweisen ist (Hartl, Clark, 1997). Die Genflussmuster können mit verschiedenen genetischen Markern untersucht werden. Für solche Untersuchungen sind Mikrosatelliten besonders gut geeignet aufgrund ihrer hohen Mutationsrate, so dass oft gegenwärtiger Genfluss untersucht werden kann (Box 1). Im

Rahmen des Projekts «Integrales Flussgebietsmanagement» wurde die genetische Struktur von drei aquatischen und zwei terrestrischen Arten untersucht.

7.1 Populationsgenetische Struktur benthischer Makroinvertebraten an der Sense

An der Sense haben wir zwei benthische Makroinvertebraten mit unterschiedlichen Ausbreitungsstrategien untersucht. Eine dieser Arten war der Bachflohkrebs (*Gammarus fossarum*), der kleine Distanzen durch kriechen (flussabwärts und flussaufwärts) oder driften (nur flussabwärts) zurücklegt; diese Art wurde mit neun Mikrosatellitenmarkern untersucht (Alp et al., eingereicht). Die zweite untersuchte Art war die Eintagsfliege (*Baetis rhodani*), die sich als Larve wie der Bachflohkrebs ausbreitet, aber auch eine imaginalen fliegenden Phase hat und somit Barrieren im Fluss überwinden kann; für diese Art wurden fünf Mikrosatelliten untersucht (Alp et al., eingereicht). Der ausschliesslich aquatische Bachflohkrebs (Bild 4) zeigte viel weniger genetischen Austausch zwischen Populationen als die Eintagsfliege (Tabelle 3) und ist möglicherweise nicht nur in seiner Ausbreitung limitiert, sondern könnte auch an lokale Bedingungen angepasst sein. Das würde bedeuten, dass lokale Populationen des Bachflohkrebses einen zusätzlichen Wert für die Erhaltung der Biodiversität haben.

Dagegen scheint die Eintagsfliege in ihrer Ausbreitung im Sensegebiet nicht limitiert zu sein, sie bildet dort eine einzige, kontinuierliche Population. Die Barrieren im Fluss manifestieren sich bei beiden Arten nicht in der genetischen Struktur (Bild 5a, c).

7.2 Populationsgenetische Struktur der Groppe an der Sense

Die Groppe (*Cottus gobio*) hat eine durchschnittliche Grösse von 15 cm und lebt bodenorientiert. Sie hat eine reduzierte Schwimmblase und gilt als standorttreue oder eben residente Fischart. Je residenter eine Art ist, umso weniger Migration gibt es zwischen den einzelnen Populationen, was eine genetische Differenzierung zwischen diesen Populationen begünstigt. Als schwimmschwache Fischart kann die Groppe selbst kleinere Barrieren im Fluss nicht überwinden, so dass die Wanderung der Tiere flussaufwärts durch Barrieren verunmöglich wird.

Wir haben die populationsgenetische Struktur dieser Art in der Sense in den Kantonen Bern und Fribourg basierend auf zehn Mikrosatellitenmarkern

Mikrosatelliten, Allele, Loci, genetische Differenzierung

Mikrosatelliten sind kurze mehrfach wiederholte Motive auf der DNA, die sich in der Zahl der Wiederholungen und somit in ihrer Länge unterscheiden (Goldstein, Pollock, 1997). So kann beispielsweise ein Individuum eine genetische Variante (Allel) mit drei Wiederholungen der Basenpaare «CATG» tragen, (*CATG*)₃, und ein anderes Individuum kann auf derselben Stelle der DNA (Locus) ein anderes Allel besitzen, das fünf Wiederholungen besitzt, also (*CATG*)₅. Diese Längenunterschiede können entstehen, wenn bei der Replikation der DNA z.B. während der Zellteilung Wiederholungseinheiten übersprungen bzw. angehängt werden. Bei den meisten Mutationen ist eine einzige Wiederholungseinheit betroffen; sehr selten kann es passieren, dass gleich mehrere Wiederholungseinheiten angehängt oder entfernt werden (Weber, Wong, 1993; Goldstein, Pollock, 1997).

Für aussagekräftige genetische Studien werden meist mehrere Loci (sogenannte «Marker») untersucht. Wenn genügend Mikrosatellitenmarker untersucht werden, können genetisch unterschiedliche Individuen voneinander unterschieden werden, und beispielsweise die räumliche Ausdehnung von Klonen bei Pflanzen kann bestimmt werden. Selbst wenn man nicht vollständig zwischen Individuen unterscheiden kann, ist es vielfach möglich, einzelne Individuen anhand ihrer Kombination von Mikrosatellitenallelen einer bestimmten Population zuordnen. So können Migranten identifiziert werden. Die genetische Differenzierung zwischen Populationen wird mit dem Fixierungsindex F_{ST} angegeben. Ein Wert von 0 besagt, dass Populationen nicht differenziert sind, ein Wert von 1 gibt eine völlige genetische Isolation an (Hartl, Clark, 1997).

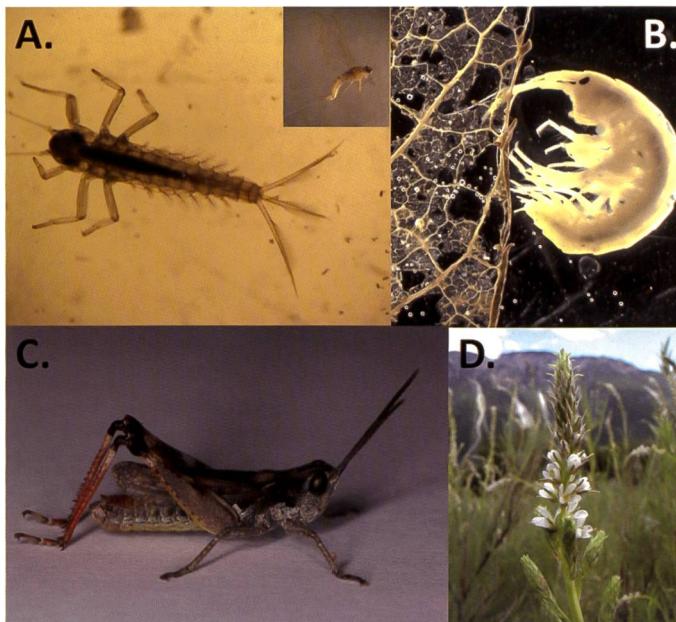


Bild 4. In den genetischen Studien untersuchte Arten. A. Eintagsfliege (*Baetis rhodani*), Larve und geflügeltes adultes Tier (Fotos: Maria Alp). B. Bachflohkrebs (*Gammarus fossarum*) (Foto: Maria Alp). C. Kiesbankgrashüpfer (*Chorthippus parallelus*) (Foto: Theresa Karpati). D. Tamariske (*Myricaria germanica*) (Foto: Silke Werth).

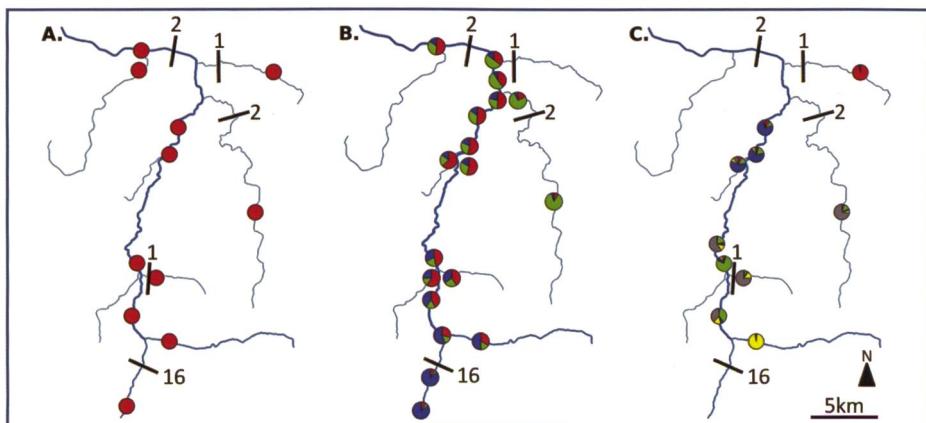


Bild 5. Populationsstruktur aquatischer Arten der Sense relativ zur Lage und Anzahl von Barrieren (schwarze Balken). Farben: die Zugehörigkeit von Individuen zu Populationen. A. Eintagsfliege. B. Groppe. C. Bachflohkrebs. Daten: A, C: Maria Alp; B: Julian Junker. Abbildung: Sonia Angelone.

Art	Fluss	Populationsstruktur	F_{ST}
Eintagsfliege	Sense	Kontinuierliche Population	-0.0006 ns
Bachflohkrebs	Sense	Räumlich strukturierte Population	0.2451 *
Groppe	Sense	Räumlich strukturierte Population	0.0614 *
Tamariske	Isar	Metapopulation	0.1226 *
Kiesbankgrashüpfer	Isar	Metapopulation	0.0309 *

Tabelle 3. Genetische Differenzierung (Box 1) zwischen Stichprobestellen an der Sense und an der Isar. Angegeben sind die Art, der untersuchte Fluss, die Populationsstruktur der Art, und der globale F_{ST} -Wert aus einer Analyse der Molekularen Varianz (F_{ST}); ns, statistisch nicht signifikant; *, statistisch signifikant.

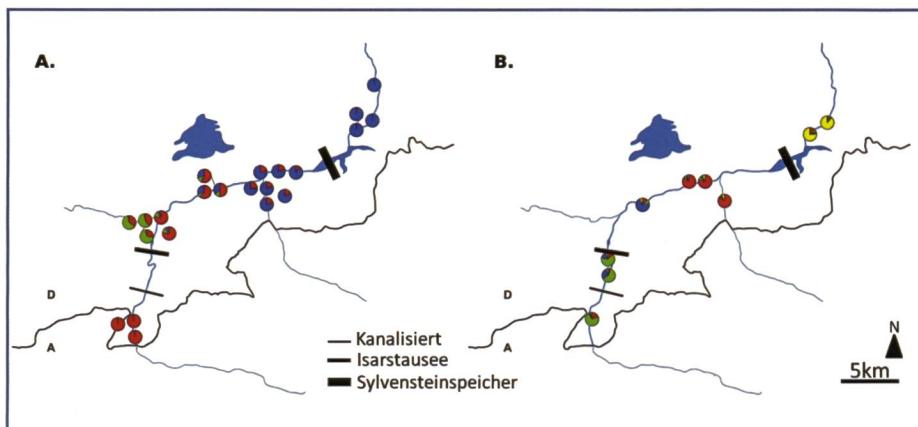


Bild 6. Populationsstruktur terrestrischer Arten der Isar im Grenzgebiet zwischen Deutschland (D) und Österreich (A), relativ zur Lage von Barrieren (schwarze Balken). Farben: Zugehörigkeit von Individuen zu Populationen. A: Kiesbankgrashüpfer. B: Tamariske. Daten: A: Theresa Karpati. B: Silke Werth. Abbildung: Sonia Angelone.

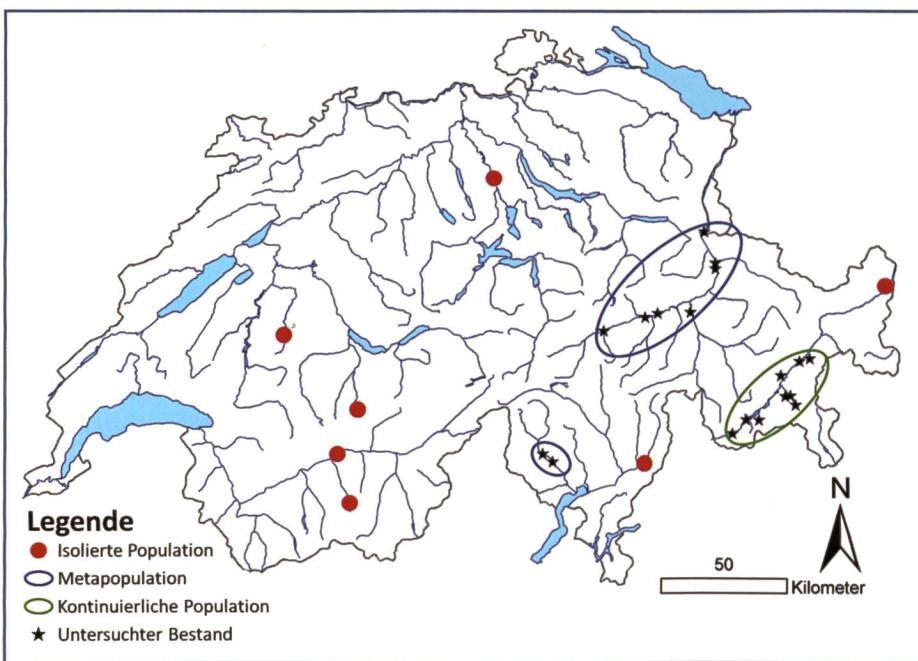


Bild 7. Populationsdynamik der Tamariske (Myricaria germanica) in der Schweiz, Quelle: Silke Werth.

untersucht (Junker et al., eingereicht). Weil die Art schwimmenschwach ist, überraschte es nicht, dass zwischen den einzelnen Beprobungsstellen in der Sense eine deutliche genetische Differenzierung festgestellt wurde. Die genetischen Unterschiede zwischen Individuen von unterschiedlichen Standorten werden mit

zunehmender geographischer Distanz grösser. Allerdings fanden wir in einer weiteren Analyse, bei welcher wir den Einfluss der geographischen Distanz eliminiert hatten, ebenfalls eine positive Korrelation zwischen der Anzahl Barrieren und der genetischen Differenzierung zwischen den Standorten (Bild 5b). Die Populations-

struktur der Gruppe in der Sense scheint insofern durch die Verbauungen beeinflusst zu werden (Junker, 2010; Junker et al., eingereicht). Die Gruppe wies an der Sense eine relativ hohe genetische Differenzierung auf (Tabelle 3) und ebenfalls eine hohe genetische Diversität.

7.3 Populationsgenetische Struktur des Kiesbankgrashüpfers an der Isar

Der Kiesbankgrashüpfer (*Chorthippus parallelus*) ist eine in der Schweiz vom Aussterben bedrohte Heuschreckenart. Dieser Grashüpfer besiedelt Kiesbänke mit geringer Vegetationsdichte und hat als Kurzflügler nur ein geringes Ausbreitungspotenzial. Für diese Art stellten Stauseen Barrieren für den Genfluss zwischen Populationen entlang der Isar dar (Bild 6a). Wir haben die populationsgenetische Struktur dieser Art mit fünf Mikrosatellitenmarkern an der Oberen Isar in Deutschland untersucht (Karpati et al., in Vorbereitung). Der Flussabschnitt zwischen beiden Stauseen fiel zwischen 1949 und 1990 jeden Sommer aufgrund von Ausleitungen trocken. Beim Kiesbankgrashüpfer wurde in diesem Flussabschnitt eine unerwartet grossräumige genetische Durchmischung nachgewiesen (Tabelle 3) und eine hohe genetische Diversität. Die geringen Abflussmengen förderten eine Vernetzung der Kiesbänke und somit auch die Durchmischung der Populationen dieser Art. Die seit 1990 vorgeschriebene Restwassermenge in der Isar führte hingegen zu einer zunehmenden Verbuschung der Kiesbänke, was für den Kiesbankgrashüpfer problematisch ist, da sein Lebensraum schrumpft.

7.4 Populationsgenetische Struktur der Tamariske

Die Tamariske (*Myricaria germanica*) ist ein den Vegetationstyp «Tamariken-Weidengebüsche» (Moor, 1958) definierender Strauch, der in der Alluvialzone am Oberlauf von Fließgewässern vorkommt. Die Art ist heute aufgrund von Habitatverlust und mangelnder Dynamik im Zusammenhang mit der Begradigung und Verbauung von Flüssen in Mitteleuropa selten geworden. Die Tamariske pflanzt sich mit kleinen, flugfähigen Samen fort, die über Wind oder Wasser ausgetragen werden können; insofern hätten wir für diese Art hohen Genfluss erwartet und somit keine ausgeprägte Differenzierung zwischen Populationen innerhalb von Einzugsgebieten.

Wir haben diese Art mit 20 nuklearen Mikrosatelliten untersucht (Werth,

Scheidegger, 2011). An der Oberen Isar in Süddeutschland fanden wir unerwartet eine deutliche genetische Differenzierung oberhalb und unterhalb von Stauteilen, das heißt deutliche Unterschiede in der genetischen Zusammensetzung von Populationen (Bild 6b) (Werth et al., in Vorbereitung). Dies bedeutet, dass Stauteile für diese Pflanzenart schwer überwindbare Barrieren darstellen, obwohl die Tamariske dank ihrer durch Wind und Wasser verbreiteten Samen ein hohes Ausbreitungspotenzial hat. Die Art hatte eine relativ niedrige genetische Diversität, aber wies einen hohen Grad der genetischen Differenzierung auf, was typisch ist für Arten, die Metapopulationen bilden (Tabelle 3).

In der Schweiz zeigt die Tamariske am Oberlauf der Maggia und am Rhein Metapopulationen, während sie vor allem im Mittelland und im Wallis isolierte Populationen aufweist, und am Inn eine kontinuierliche Population bildet (Bild 7). Die Metapopulation an der Maggia haben einen Source-Sink-Charakter, wo die im obersten Bereich des Einzugsgebiets gelegenen Populationen die Quelle für Neubesiedlungen von Kiesbänken flussabwärts darstellen.

Am Schweizer Inn wiesen wir eine kontinuierliche Population für die Tamariske nach. Die genetische Diversität der Tamariskenbestände am Inn war sehr niedrig und liess darauf schliessen, dass die Art das Gebiet entweder durch einige wenige Individuen besiedelt haben muss, oder dass die Bestände durch einen so genannten «genetischen Flaschenhals» gegangen sein müssen bevor sie sich räumlich ausgedehnt haben (Box 2). In beiden Fällen gehen wir davon aus, dass die Tamarisken historisch vernetzt gewesen sein müssen, etwa dadurch, dass we-

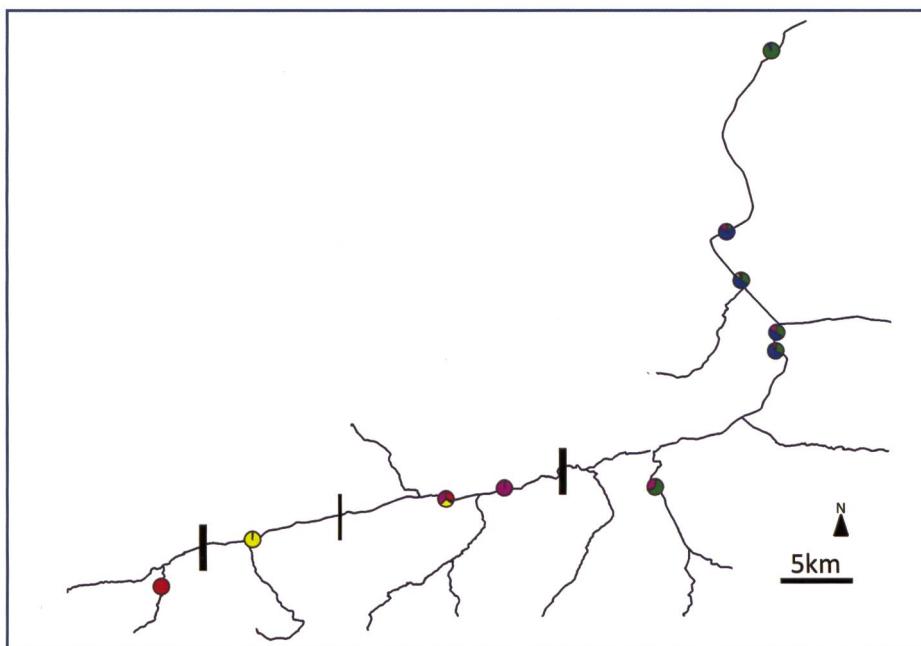


Bild 8. Populationsstruktur der Tamariske am Rhein in der Schweiz, relativ zur geografischen Lage natürlicher und anthropogener Barrieren (schwarze Balken, breit: Schluchten, schmal: kanalisierte Abschnitte mit wenigen Kiesinseln). Quelle: Silke Werth.

nige, eng verwandte Individuen das Gebiet besiedelten. Aufgrund dieser historischen Effekte ist die Diversität am Inn zu niedrig, um genetisch verschiedene Populationen nachzuweisen.

Unsere Ergebnisse für die Deutsche Tamariske vom Rhein in der Schweiz zeigen deutlich, dass auch natürliche Barrieren wie etwa Schluchten (dicke Balken, Bild 8) einen Effekt auf die genetische Struktur haben können – die lokalen Populationen der Tamariske wiesen deutliche genetische Unterschiede oberhalb und unterhalb dieser Barrieren auf, während der unterhalb gelegene Flussabschnitt, der keine Barrieren aufwies, die genetisch ähnlicheren Bestände hatte. Ein kanalisierte Flussabschnitt zeigte keine deutliche Barrierewirkung (schmaler Balken, Bild 8). Eine weitere Beobachtung war, dass die Tamariskenpopulationen im Unterlauf meist eine Mischung verschiedener genetischer Gruppen aufwiesen, während am Oberlauf häufig reine Vorkommen gefunden wurden. Dieses Ergebnis deutete an, dass eine Ausbreitung der Samen mit dem Wasser für diese Art eine wichtige Rolle spielen könnte.

Genetischer Flaschenhals und genetische Drift

Bei einem genetischen Flaschenhals sind Populationen über mehrere Generationen hinweg klein und verlieren viel ihrer ursprünglichen genetischen Vielfalt durch genetische Drift. Die genetische Drift ist eine durch Zufall bedingte Verschiebung der Allelfrequenz, bei der meist seltene Allele verschwinden, aber auch ursprünglich selten vorkommende Allele an Häufigkeit zunehmen können. Falls Populationen über viele Generationen hinweg klein sind, kann die genetische Drift zur Fixierung einzelner Allele in bestimmten Populationen führen.

8. Massnahmen zur Verbesserung der Vernetzung

8.1 Verbesserung der longitudinalen Vernetzung für die Fischfauna durch Blockrampen

Zur Wiederherstellung der Wanderkorridore für Fische bei Wehren und Dämmen

werden technische Fischtreppen oder naturnahe Umgehungsgerinne gebaut. Eine weitere Massnahme ist die Entfernung von Wanderhindernissen, zum Beispiel Wehre oder künstliche Abstürze. Im Kanton Aargau wurden die Kosten für die Beseitigung solcher Hindernisse je nach Gewässer auf 40 000 bis 100 000 Franken pro Meter Absturzhöhe geschätzt (Berner, 2006). Die Sanierung von Überfällen sollte nicht nach dem Zufallsprinzip erfolgen, sondern eine Priorisierungsanalyse über die zu entfernenden Hindernisse ist vorrangig durchzuführen (Zitek et al., 2007; Fahrni, 2011). Als Ersatz zur Sohlenstabilisierung werden bei der Entfernung von Überfällen Blockrampen gebaut. Eine Blockrampe ist eine mit Steinblöcken befestigte Fließgewässerstrecke mit erhöhtem Gefälle, welche die Fischgängigkeit ermöglichen soll. Verschiedene Faktoren sind entscheidend beim Bau von unterschiedlichen Blockrampentypen. Die Stabilität, insbesondere des Rampenfusses, muss bei einem Hochwasserereignis gewährleistet sein. Die Blockrampe, beziehungsweise ihr Gefälle, muss so dimensioniert sein, dass für Fische geeignete Fließgeschwindigkeiten und Wassertiefen entstehen. Als Richtwert wird in der Literatur eine maximale Fließgeschwindigkeit von 1.6 bis 2.0 m/s definiert (DVWK, 1996). Dabei muss allerdings beachtet werden, dass die Schwimm- und Springleistungen der einzelnen Fischarten voneinander verschieden sind. Es gilt, sowohl die im Gewässer vorkommende als auch die potentielle Fischfauna zu berück-

Blockkramptyp und Gefälle	Foto	Fischart	Aufstiegserfolg der markierten Fische	Bemerkungen
Dorfbach Oftringen <ul style="list-style-type: none"> • klassisch • 9.4 % 		Bachforelle	<ul style="list-style-type: none"> ▪ grosse Bachforellen: sehr gut ▪ kleine Bachforellen: eingeschränkt 	Die Unterstände auf der Rampe werden von vielen Individuen als Habitat benutzt.
Wyna <ul style="list-style-type: none"> • klassisch-betoniert • 13.4 % 		Bachforelle, Groppe	<ul style="list-style-type: none"> ▪ grosse Bachforellen: sehr gut ▪ kleine Bachforellen: eingeschränkt ▪ Groppe: kein Aufstieg festgestellt 	
Staffeleggbach <ul style="list-style-type: none"> • Becken- und Querriegelstruktur • 6.1 % 		Groppe	<ul style="list-style-type: none"> ▪ kein Aufstieg festgestellt 	Geringe Fliessgeschwindigkeiten und Ruhebecken. Vertikale Abstürze von 15 cm werden von Groppen nicht überquert.
Sissle <ul style="list-style-type: none"> • strukturiert mit Querriegel • 3.6 % 		Elritze	<ul style="list-style-type: none"> ▪ kein Aufstieg festgestellt 	Geringe Fliessgeschwindigkeiten. Weitere Experimente zum Verhalten der Elritzen nötig.
Glatt <ul style="list-style-type: none"> • klassisch • 8.9 % 		Bachforelle; Cypriniden (Karpfenartige): Alet, Barbe, Gründling, Rotauge	<ul style="list-style-type: none"> ▪ grosse Bachforelle: sehr gut ▪ kleine Bachforellen, grosse Alet, Barbe, Gründling: eingeschränkt ▪ kleine Alet, Rotauge: kein Aufstieg festgestellt 	Sehr hohe Fliessgeschwindigkeiten.

Tabelle 4. Ausgewählte Resultate zur Erfolgskontrolle für den Fischaufstieg an Blockrampen (kleine Individuen: <200 mm; grosse Individuen: ≥200 mm. Bewertung Aufstiegsrate: >75% sehr gut; 1–35% eingeschränkt).

sichtigen, welche sich nach Fischregion unterscheidet (Illies, 1961). An verschiedenen Blockrampen wurden Erfolgskontrollen zum Fischaufstieg durchgeführt.

Fische wurden oberhalb der Rampe gefangen, markiert und unter die Rampe versetzt. Die Rückwanderung der markierten Fische über die Rampe bestimmte die Durchgängigkeit der Rampen für verschiedene Fischarten und deren Größenklassen (Weibel, Peter, eingereicht; Weibel et al., in Vorbereitung). Es zeigte sich, dass die Aufwärtswanderung je nach Fischart, Größenklasse der Individuen und Blockrampe unterschiedlich effizient ist (Tab. 4). Während die schwimmstarke Bachforelle auch über steile Rampen mit Gefälle >6% wanderte, hatten die Kleinfischart Groppe und die Cypriniden (Karpfenartige) Schwierigkeiten, solchen Rampen zu durchschwimmen. Auch für kleine Bachforellen war die Durchgängigkeit eingeschränkt. Gerade in der Aeschenregion, wo mehrere Fischarten vorkommen, soll das Gefälle der Rampen den leistungsschwächeren Cypriniden (z.B. Strömer, Nase, Gründling) angepasst werden. Es

zeigte sich, dass der Bau von Blockrampen zur Wiederherstellung der Durchwanderbarkeit sinnvoll ist. Allerdings muss die Blockrampe an die jeweilige Fischzone angepasst sein. Unsere Ergebnisse zeigten, dass eine Blockrampe nur dann relativ steil gebaut sein darf, wenn die Bachforelle die einzige vorkommende Fischart ist. Um das ökologische Potential von Blockrampen auszuschöpfen, sind Erfolgskontrollen über den Fischaufstieg empfehlenswert.

8.2 Vernetzung aquatischer und terrestrischer Ökosysteme bei Revitalisierungen

Bei Flussrevitalisierungen ist generell zu berücksichtigen, dass die revitalisierten Strecken mit möglichst naturnahen Flussabschnitten vernetzt werden. Besonders wichtig für die Vernetzung der Fliessgewässer ist eine Anbindung der Seitenzuflüsse (Ammann, 2006). Hier können oftmals mit geringem flussbaulichem Aufwand erstaunliche Ergebnisse erzielt werden, indem Eimündungen aufgeweitet werden, was die Durchgängigkeit für verschiedene Organismen verbessern

kann (Ribeiro et al., 2011). Eine Anbindung der Seitengewässer an artenreiche Hauptgewässer kann zu raschen Erfolgen führen, wie zu einer Erhöhung der Artenzahlen der aquatischen Fauna innerhalb kurzer Zeit. So wurde etwa die Anzahl der Fischarten des Liechtensteiner Binnenkanals durch die Vernetzung mit dem Hauptgewässer Alpenrhein im Zuge einer Revitalisierung von sechs Arten auf 16 erhöht (Bohl et al., 2004). Auch die Auenstandorte sollten durch Revitalisierungen miteinander vernetzt werden. Dabei ist auf den Raumbedarf vieler Auenarten zu achten.

Die Vernetzung von Fliessgewässern ist von massgeblicher Bedeutung, nicht nur für die Erhaltung und Wiederherstellung der typischen Artenvielfalt der Flusslandschaften, sondern auch für den Ablauf der natürlichen ökologischen Prozesse sowie für den Geschiebehaushalt. Die Wiederherstellung der Vernetzung der Fliessgewässer wird in den nächsten Jahren und Jahrzehnten im Fokus des Revitalisierungsgeschehens in der Schweiz stehen.

Danksagung

Grosser Dank geht an die vielen Helfer, welche bei den zahlreichen elektrischen Abfischungen mitgewirkt haben. Hiermit bedanken wir uns bei Michael Schödl, Barbara Krummenacher, Nino Maag und Anna Rist für Hilfe bei der Feldarbeit für den Kiesbankgrashüpfer und die Tamariske. Christopher T. Robinson, Irene Keller und Anja Westram haben viel zur Planung, Durchführung und Auswertung der Arbeit zum Bachflohkrebs und zur Eintagsfliege beigetragen. Wir danken Christina Baumgartner für ihren Beitrag zur lateralen Vernetzung an der Bünz. Saran Cheenacharoen, Tabea Lanz, Nino Maag, Lara Pfister und Yuppaya Kophimai haben Proben präpariert und einen Teil der DNA-Extraktionen durchgeführt. Die Proben der Tamariske, des Kiesbankgrashüpfers, des Bachflohkrebses und der Eintagsfliege wurden teilweise am Genetic Diversity Center (GDC) der ETH Zürich analysiert; wir danken Aria Minder und Tania Torossi für ihre freundliche Unterstützung. Herzlichen Dank an Sonia Angelone für Mithilfe bei den Abbildungen. Wir danken der EAWAG für einen Action Field Grant zur Finanzierung der genetischen Analysen von Eintagsfliege und Bachflohkrebs. Die in diesem Artikel vorgestellten Untersuchungen wurden im Rahmen einer Forschungszusammenarbeit mit dem BAFU als Teil des Projektes «Integrales Flussgebietsmanagement» (07.0071.PJ / G473-0382) durchgeführt.

Literatur

- Alp M., Keller I., Westram AM., Robinson CT., (eingereicht) How river structure and biological traits influence gene flow: a population genetic study on two stream invertebrates with differing dispersal ability.
- Ammann T., (2006) Der Einfluss von Barrieren auf die Verteilung von Fischen in kleinen Bächen: Fallstudien im Suhretal, EAWAG.
- Angelone S., Flory C., Cigler H., et al. (2010) Erfolgreiche Habitatvernetzung für Laubfrösche. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 155, 43–50.
- Angelone S., Holderegger R., (2009) Population genetics suggests effectiveness of habitat connectivity measures for the European tree frog in Switzerland. Journal of Applied Ecology 46, 879–887.
- Banarescu P., (1990) Zoogeography of Fresh Waters. AULA-Verlag GmbH, Wiesbaden.
- Baras E., (1992) Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). Cahiers d'Ethologie Appliquée 12, 125–442.
- Baumgartner C., (2008) Relationship between morphology and terrestrial and aquatic invertebrate assemblages: A case study at the Bünz (CH). Master thesis, ETH Zürich.
- Baxter CV., Fausch KD., Saunders CW., (2005) Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. Freshwater Biology 50, 201–220.
- Berner P., (2006) Vernetzung von Fließgewässern. Umwelt Aargau Sondernummer 22, 41–47.
- Bohl E., Kindle T., Peter A., (2004) Fischfaunistische Untersuchungen zur Umgestaltung der Mündung des Liechtensteiner Binnenkanals in den Alpenrhein Amt für Umweltschutz des Fürstentums Liechtenstein.
- Breeser SW., Stearns FD., Smith MW., West RL., Reynolds JB., (1988) Observations of movements and habitat preferences of burbot in an Alaskan glacial river system. Transactions of the American Fisheries Society 117, 506–509.
- Bright EG., Batzer DP., Garnett JA., (2010) Variation in invertebrate and fish communities across floodplain ecotones of the Altamaha and Savannah rivers. Wetlands 30, 1117–1128.
- Caviezel R., Peter A., (2006) Die Seeforellen laichen wieder im Vorderrhein. EAWAG Jahresbericht 2006, 35.
- Cote D., Kehler DG., Bourne C., Wiersma YF., (2009) A new measure of longitudinal connectivity for stream networks. Landscape Ecology 24, 101–113.
- Deutscher Rat für Landespflege (2008) Kompensation von Strukturdefiziten in Fließgewässern durch Strahlwirkung. Schriftenreihe des deutschen Rates für Landespflege 81.
- Downhower JF., Lejeune P., Gaudin P., Brown L., (1990) Movements of the chabot (*Cottus gobio*) in a small stream. Polskie Archiwum Hydrobiologii 37, 119–126.
- DVWK (Deutscher Verband für Wasserwirtschaft und Kulturbau e.V.) (1996) Fischaufstiegsanlagen – Bemessung, Gestaltung, Funktionskontrolle. Wirtschafts- und Verlagsgesellschaft Gas und Wasser mbH, Bonn. Merkblätter zur Wasserwirtschaft 232.
- Fahrni A., (2011) Priorisierung von Fließgewässer-Revitalisierungen. Diplomarbeit, ETHZ.
- Falush D., Stephens M., Pritchard J., (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. Genetics 164, 1567–1587.
- Fischer S., (1999) Verteilung und Wanderverhalten der Mühlkoppe (*Cottus gobio* L.) in einem astatischen Bachabschnitt. Jahresberichte der Biologischen Station Lunz 16, 75–81.
- Goldstein DB., Pollock DD., (1997) Launching microsatellites: A review of mutation processes and methods of phylogenetic inference. Journal of Heredity 88, 335–342.
- Hanski I., (1998) Metapopulation dynamics. Nature 396, 41–49.
- Hanski I., Gaggiotti O., (2004) Ecology, genetics, and evolution of metapopulations Elsevier, London.
- Hanski I., Zhang DY., (1993) Migration, metapopulation dynamics and fugitive coexistence. Journal of Theoretical Biology 163, 491–504.
- Hartl DL., Clark AG., (1997) Principles of population genetics Sinauer, Sunderland.
- Honnay O., Jacquemyn H., Van Looy K., Vandenputte K., Breyne P., (2009) Temporal and spatial genetic variation in a metapopulation of the annual *Erysimum cheiranthoides* on stony river banks. Journal of Ecology 97, 131–141.
- Illies J., (1961) Versuch einer allgemeinen biogeographischen Gliederung der Fließgewässer. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie 46, 205–213.
- Ingrisch S., Köhler G., (1998) Die Heuschrecken Mitteleuropas. Westarp Wissenschaften.
- Iwata T., Nakano S., Murakami M., (2003) Stream meanders increase insectivorous bird abundance in riparian deciduous forests. Ecography 26, 325–337.
- Jacquemyn H., Honnay O., Van Looy K., Breyne P., (2006) Spatiotemporal structure of genetic variation of a spreading plant metapopulation on dynamic riverbanks along the Meuse River. Heredity 96, 471–478.
- Junker J., (2010) Analysis of the situation of bullhead (*Cottus gobio*) population in the Sense River and tributaries Master the University of Berne.
- Junker J., Peter A., Wagner CE., et al. (eingereicht) River fragmentation increases localized population genetic structure and enhances asymmetry of dispersal in bullhead (*Cottus gobio*).
- Kappes H., Haase P., (2011) Slow, but steady: dispersal of freshwater molluscs. Aquatic Science, online first.
- Karpati T., Bollmann K., Keller L., (in Vorbereitung) Impact of river engineering on the gene flow of the critically endangered Gravel Grasshopper (*Chorthippus parallelus*) in a semi-natural riparian ecosystem.
- Keller D., Brodbeck S., Flöss I., Vonwil G., Holderegger R., (2010) Ecological and genetic measurements of dispersal in a threatened dragonfly. Biological Conservation 143, 2658–2663.
- Kondolf G., Boulton A., O'Daniel S., et al. (2006) Process-based ecological river restoration: visualizing three-dimensional connectivity and dynamic vectors to recover lost linkages. Ecology and Society 11.
- Lippuner M., Mermod M., Zumbach S., (2010) Praxismerkblatt Artenschutz. Springfrosch (*Rana dalmatina*) (ed. Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz), pp. 1–21, Neuenburg.
- Lucas MC., Frear PA., (1997) Effects of a flow gauging weir on the migratory behaviour of adult barbel, a riverine cyprinid. Journal of Fish Biology 50, 382–396.
- Malmqvist B., (2002) Aquatic invertebrates in riverine landscapes. Freshwater Biology 47, 679–694.
- Meier C., (2003) Der Fadenmolch. In: <http://>

- www.karch.ch/karch/d/amp/th/thfs2.html (ed. Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz), p. 1, Bern.
- Mermod M., Zumbach S., Aeischer A., et al. (2010a) Praxismerkblatt Artenschutz. Kreuzkröte (*Bufo calamita*) (ed. Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz), pp. 1–24, Neuenburg.
- Mermod M., Zumbach S., Borgula A., et al. (2011) Praxismerkblatt Artenschutz. Gelbbau-chunke (*Bombina variegata*) (ed. Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz), pp. 1–27, Neuenburg.
- Mermod M., Zumbach S., Borgula A., et al. (2010b) Praxismerkblatt Artenschutz. Geburts-helferkröte (*Alytes obstetricans*) (ed. Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz), pp. 1–25, Neuenburg.
- Mermod M., Zumbach S., Pellet J., Schmidt B., (2010c) Praxismerkblatt Artenschutz. Kamm-molch (*Triturus cristatus* & *Triturus carnifex*). Teichmolch (*Lissotriton vulgaris*) (ed. Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz), pp. 1–24, Neuenburg.
- Moor M., (1958) Pflanzengesellschaften schwei-zerischer Flussauen. Mitteilungen / Eidgenössi-sche Anstalt für das Forstliche Versuchswesen 34, 221–360.
- Müller P., (1955) Verbreitungsbiologie der Blü-tenpflanzen. In: Veröffentlichungen des geo-botanischen Institutes Rübel in Zürich. Verlag Hans Huber, Bern.
- Northcote TG., (1998) Migratory behaviour of fish and its significance to movement through riverine fish passage facilities. In: Fish migration and fish bypasses (eds. Jungwirth M., Schmutz S., Weiss S.), pp. 3–18. Fishing News Books, Oxford.
- Ovidio M., Parkinson D., Philippart J-C., Baras E., (2007) Multiyear homing and fidelity to residence areas by individual barbel (*Barbus barbus*). Bel-gian Journal of Zoology 137, 183–190.
- Pollux BJA., Luteijn A., Van Groenendaal JM., Ouborg NJ., (2009) Gene flow and genetic struc-ture of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in a linear unidirectional river. Fresh-water Biology 54, 64–76.
- Poole GC., (2010) Stream hydrogeomorphology as a physical science basis for advances in stream ecology. Journal of the North American Benthological Society 29, 12–25.
- Pritchard J., Stephens M., Donnelly P., (2000) In-ference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155, 945–959.
- Pulliam HR., (1988) Sources, sinks, and po-pulation regulation. American Naturalist 132, 652–661.
- Pulliam HR., Danielson BJ., (1991) Sources, sinks, and habitat selection: a landscape per-spective on population dynamics. American Naturalist 137, 50–66.
- Ribeiro ML., Blanckaert K., Boillat J-L., Schleiss AJ., (2011) Lokale Aufweitung von Seitenein-mündungen im Rahmen von Flussrevitalisie-rungsprojekten. BAFU Merkblätter 5.
- Stahlberg-Meinhardt S., (1994) Verteilung, Habi-tatansprüche und Bewegungen von Mühlkoppe (*Cottus gobio* Linnaeus, 1758) und Bachforelle (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) in zwei unter-schiedlich anthropogen beeinflussten Fliess-gewässern im Vorharz, Technische Universität Carolo-Wilhelmina.
- Steinmann P., Koch W., Scheuring L., (1937) Die Wanderungen unserer Süßwasserfische. Dar-gestellt aufgrund von Markierungsversuchen. Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissen-schaften 35, 369–467.
- Tero N., Aspi J., Siikamaki P., Jakalaniemi A., Tuomi J., (2003) Genetic structure and gene flow in a metapopulation of an endangered plant species, *Silene tatarica*. Molecular Ecology 12, 2073–2085.
- Till-Botraud I., Poncelet BN., Rioux D., Girel J., (2010) Spatial structure and clonal distribution of genotypes in the rare *Typha minima* Hoppe (Typhaceae) along a river system. Botanica Hel-vetica 120, 53–62.
- Vos CC., Ter Braak CJF., Nieuwenhuizen W., (2000) Incidence function modelling and con-servation of the tree frog *Hyla arborea* in the Ne-therlands. Ecological Bulletins 48, 165–180.
- Weber JL., Wong C., (1993) Mutation of human short tandem repeats. Human Molecular Genetics 2, 1123–1128.
- Weibel D., Peter A., (eingereicht) Effecti-ness of different types of block ramps for fish upstream movement.
- Weibel D., Schleiss A., Peter A., (in Vorbereitung) Merkblatt Blockrampen. BAFU Merkblätter.
- Werth S., Scheidegger C., (2011) Isolation and characterization of 22 nuclear and 5 chloroplast microsatellite loci in the threatened riparian plant *Myricaria germanica* (Tamaricaceae, Ca-ryophyllales). Conservation Genetics Resour-ces 3, 445–448.
- Werth S., Schödl M., Karpati T., Scheidegger C., (in Vorbereitung) Dams lead to population fragmentation in the threatened riparian shrub *Myricaria germanica*.
- Woolsey S., Weber C., Gonser T., et al. (2005) Handbuch für die Erfolgskontrolle bei Fliess-gewässerrevitalisierungen. Publikation des Rhone-Thur-Projektes Eawag, WSL, LCH-EPFL, VAW-ETHZ.
- Zitek A., Haidvogl G., Jungwirth M.P.P., Schmutz S., (2007) Ein ökologisch-strategischer Leitfa-den zur Wiederherstellung der Durchgängigkeit von Fliessgewässern für die Fischfauna in Ös-terreich. AP5 des MIRR-Projektes, Endbericht. Studie im Auftrag von Lebensministerium und Land Niederösterreich, 138.
- Schlüsselwörter
- Laterale Vernetzung, longitudinale Vernetzung,
- vertikale Vernetzung, Populationsgenetik, ge-netische Differenzierung, Bachflohkrebs (*Garn-marus fossarum*), Eintagsfliege (*Baetis rhodani*), Groppe (*Cottus gobio*), Kiesbankgrashüpfer (*Chorthippus pullus*), Tamariske (*Myricaria ger-manica*), Sense, Isar, Flussrevitalisierungen.
- Anschrift der Verfasser
- Silke Werth ^{1,5}, Denise Weibel ²,
Maria Alp ^{3,4}, Julian Junker ², Theresa Karpati ¹,
Armin Peter ², Christoph Scheidegger ¹
- ¹ FE Biodiversität und Naturschutzbiologie, WSL, CH-8903 Birmensdorf, Schweiz
- ² Dept. Fischökologie und Evolution, Eawag, CH-6047 Kastanienbaum, Schweiz
- ³ Dept. Aquatische Ökologie, Eawag CH-8600 Dübendorf, Schweiz
- ⁴ Institut für Integrative Biologie, ETH Zürich, CH-8092 Zürich, Schweiz
- ⁵ E-mail der korrespondierenden Autorin: silke.werth@wsl.ch