

## Auenvegetation vernetzt durch Trittsteine

### Welche ökologischen Anforderungen muss die Auenvegetation in “Trittstein-Modellen” erfüllen?

S. Fink, O. Nadyeina, C. Scheidegger; WSL, Birmensdorf

#### Einführung

In Auenlandschaften ist die Artenvielfalt bei Pflanzen wegen den unterschiedlichen Lebensräumen höher als in den umliegenden Habitaten (Sabo *et al.* 2005). Das Überleben von Pflanzenarten hängt von der Struktur der *Populationen*\* ab: Entweder existieren Populationen in isolierten Lebensräumen oder sie tauschen Individuen und Gene aus resp. breiten sich aus (siehe Pollux *et al.* 2009). Dieser Austausch kann sowohl einseitig als auch wechselseitig stattfinden, wobei räumlich getrennte Habitate sogenannte “Trittsteine” bilden (siehe Abbildung 1 und Pollux *et al.* 2009, Werth *et al.* 2011). Bei einem “*Metapopulations*”-Modell werden Individuen und Gene auch zwischen nicht-benachbarten Populationen ausgetauscht (siehe Abbildung 1 und Pollux *et al.* 2009). Die Anforderungen an die Anzahl, die Dichte und die Grösse der Trittsteine ändert sich je nach Vernetzungsgrad der Populationen stark (Vgl. Abbildung 2 und Alp *et al.* 2011, Werth *et al.* 2011).

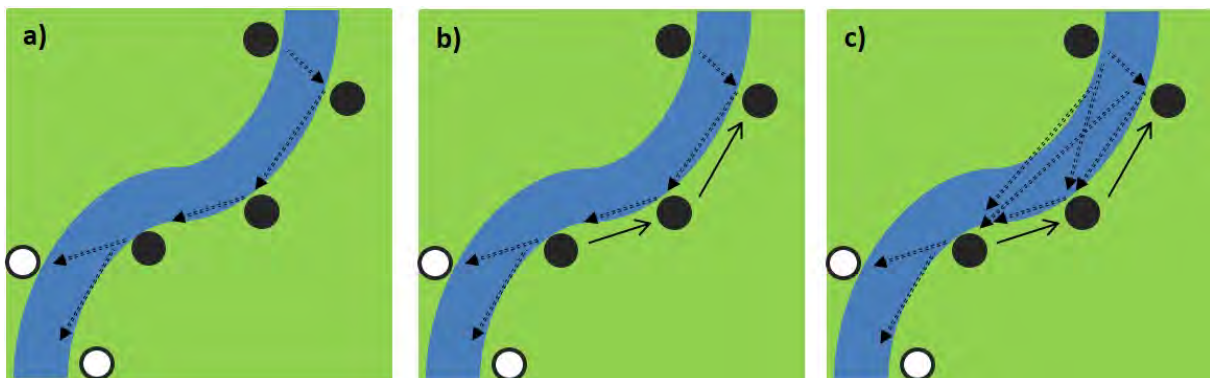


Abbildung 1: Schematische Darstellung von Pflanzenpopulationen und deren Ausbreitung entlang eines Flusses: Bewohnte und unbewohnte Lebensräume sind als schwarze resp. weisse Punkte dargestellt. Pfeile zeigen die Ausbreitungsrichtung und –distanz an, wobei ausgezogene Pfeile die Verbreitung durch Wind und die unterbrochenen Pfeile Verbreitung durch Wasser anzeigen.

- Populationen mit einseitiger Ausbreitung durch Wasser flussabwärts.
- Wechselseitiger Genaustausch durch Wasserverbreitung flussabwärts und Windverbreitung flussaufwärts.
- Modell einer Metapopulation mit Genaustausch zwischen nicht-benachbarten Populationen.

#### Anzahl, Dichte und Vernetzung von Trittsteinen: Schlüsselfaktor Ausbreitung

Bei Pflanzen ist die maximale Ausbreitungsdistanz der Schlüsselfaktor für die Anforderungen an die Anzahl, die Dichte und die Vernetzung von Trittsteinen (siehe in Werth *et al.* 2011). Die Fähigkeit zur Ausbreitung variiert zwischen Pflanzenarten und hängt von Vektoren wie Wasser, Wind, Vögeln und Insekten ab (für eine Übersicht siehe Werth *et al.* 2011).

Die Verbreitung durch Wasser (Hydrochorie) hängt von der Fließgeschwindigkeit des Flusses ab, da mäandrierende und langsam fließende Flüsse für eine kürzere Ausbreitung verantwortlich sind als enge, schnell und mit starkem Gefälle fließende Flüsse (besprochen in Nilsson *et al.* 2010). Die Hydrochorie wird meist als wichtigste Ausbreitungsart zur Erhaltung der Artenvielfalt diskutiert (Nilsson *et al.* 2010), und sie soll Pflanzen ermöglichen, bei der Samenausbreitung

Flussdämme und Abstürze überwinden zu können (Jansson *et al.* 2005). Im Gegensatz dazu hat jedoch eine Studie zu einer seltenen Auenpflanze gezeigt, dass sowohl Dämme wie auch natürliche Schluchten entlang eines Flusses grosse Hindernisse für den Genfluss darstellen (Deutsche Tamariske, *Myricaria germanica*, siehe in Werth *et al.* 2014).

Ein grosser Nachteil von Wasser als Vektor ist die einseitige Ausbreitung in Flussrichtung, wie für einige Auenpflanzenarten gezeigt wurde (Cushman *et al.* 2014, Van Puyvelde and Triest 2007). Sowohl Indikatorarten für Weichholz- als auch für Hartholzaauenwälder zeigen einen unterbrochenen Genaustausch entlang von Flüssen (isolation by distance), wobei auch mangelnder Genfluss entlang von Höhenstufen und zwischen verschiedenen Einzugsgebieten gefunden wurde (Koenemann *et al.* 2011, Van Puyvelde and Triest 2007). Beim Einfachen Igelkolben, *Sparganium emersum*, findet eine unterschiedlich starke, aber dennoch zweiseitige Ausbreitung statt, wobei die Langstreckenausbreitung flussabwärts über 60 km beträgt (Pollux *et al.* 2009). Für die amerikanische Pappelart *Populus fremonti* wurde ein ausserordentlich hoher Genfluss entlang von grossen und mittelgrossen Flüssen gefunden, was darauf hindeutet, dass bei der Planung von Naturschutzmassnahmen auch die Grösse des Flusses mit einbezogen werden sollte (Cushman *et al.* 2014).

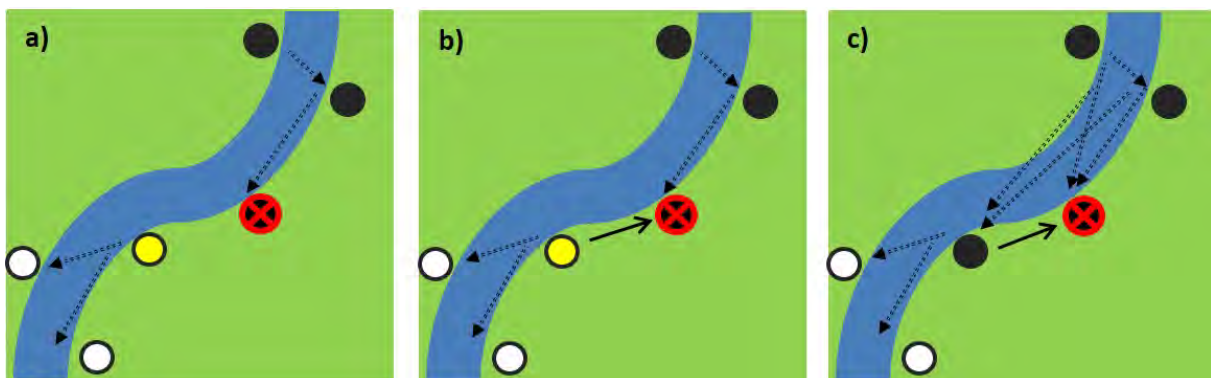


Abbildung 2: Vernetzung nach Verlust einer Pflanzenpopulation entlang eines Flusses (im Vergleich zu Abbildung 1). Die fehlende Population ist als Punkt mit einem roten Kreuz dargestellt.

- Der Genaustausch findet nur noch zwischen zwei Populationen statt und eine Population ist aufgrund der einseitigen Verbreitung isoliert (gelber Punkt). Dennoch besteht die Möglichkeit, dass eine Population flussaufwärts den Lebensraum der fehlenden Population neu besiedelt.
- Eingeschränkter Genaustausch trotz wechselseitiger Verbreitung und wiederum ist eine Population isoliert. Für die Neubesiedlung des Lebensraumes der fehlenden Population gibt es mehrere Möglichkeiten (flussaufwärts und abwärts).
- Die fehlende Population hat einen kleineren Einfluss auf den Genaustausch in einem Metapopulation, da nicht-benachbarte Populationen erreicht werden können. Der Genfluss zwischen mehr als zwei Populationen bleibt erhalten. Eine Metapopulation bilden somit die stabilsten Vorkommen aller drei Ausbreitungstypen (a-c, siehe auch Abbildung 1).

Im Gegensatz zu Hydrochorie ist bei Pflanzen die Langstreckenverbreitung durch Insekten oder Vögel nicht auf eine Richtung oder ein Flusssystem limitiert, und Zugvögel als Vektoren verbreiten Pflanzensamen über Distanzen von über 100 km (Viana *et al.* 2013). Typische windverbreitete Pflanzenarten überbrücken nur kurze Distanzen, bspw. weniger als 30 m Entfernung vom Mutterbaum bei der Flatterulme, *Ulmus laevis* (Venturas *et al.* 2013) oder kurze Strecken mit 97% der Samenfunde direkt unterhalb der Mutterpflanze bei der Deutschen Tamariske, *Myricaria germanica* (Lanz and Stecher 2009). Häufig findet die Langstreckenverbreitung bei windverbreiteten Pflanzen auch mit Hilfe von Wasser statt (Leyer 2006, Venturas *et al.* 2013, Venturas *et al.* 2014). Wind, Insekten und Vögel ermöglichen als Vektoren die Ausbreitung in alle Richtungen, wobei jedoch für eine erfolgreiche Etablierung die neuen Habitate genügend nahe an bestehenden Populationen liegen müssen, um den Genfluss zu erhalten.

## Grösse der Trittsteine

Die Grösse von Lebensräumen für Auenpflanzen *per se* ermöglicht keine verlässlichen Voraussagen zu Überlebenschancen von Arten und der Aufrechterhaltung der genetischen Vielfalt in fragmentierten Lebensräumen, da viele Populationen schon eine extreme Verkleinerung und genetische Verarmung durchliefen (bottlenecks, wie gezeigt in der Flatterulme *Ulmus laevis*, siehe in Venturas *et al.* 2013). Kleine Flächen ermöglichen normalerweise nur das Überleben von kleinen Populationen, welche unter diesen Umständen eher vom Aussterben bedroht sind (Hanski 1994). In fragmentierten Lebensräumen können Pflanzenarten mit einer Metapopulationsstruktur auf kleinen Trittsteinen überleben, da die lokal isolierten Populationen gut vernetzt sind und die genetische Vielfalt durch den Austausch mit entfernten Populationen erhalten wird (Vgl. Abbildung 2 und Hanski 1997). So ermöglicht der hohe Genfluss zwischen Populationen der gefährdeten Reifweide (*Salix daphnoides*) dem Habitatsverlust entgegenzuwirken (Sochor *et al.* 2013).

Der minimale Flächenbedarf für Auenpflanzen hängt stark von der Art des Lebensraumes ab (für eine Übersicht siehe in Scheidegger *et al.* 2012). Dabei ist jedoch die Lebensraumqualität wichtiger als eine bestimmten Grösse, denn es können bspw. Pflanzen wegen Trockenstress trotz ausreichender Fläche aussterben (Chabudzinski *et al.* 2014). Die Vielfalt der Auenvegetation hängt von der Wasserverfügbarkeit und der Häufigkeit der Überflutung sowie der Sediment- und Bodenzusammensetzung ab (Delarze and Gonseth 2008, Ellenberg 2010). Eine Vernetzung mit dem Flussbett (bspw. durch Neben- und Altarme) und eine Anbindung an die Gewässerdynamik sind dabei entscheidende Faktoren. So kann der von Flüssen zur Mäandrierung benötigte Raum zur Ermittlung der benötigten Auenfläche eingesetzt werden, wobei dieser jedoch stark vom jeweiligen Fluss abhängt (Paccaud and Roulier 2010, Paccaud and Roulier 2013).

Weitere Organismen als Messgrössen für ungestörte Auenhabitate zeigen höchst unterschiedliche Raumansprüche: bspw. braucht der Schilfrohrsänger (*Acrocephalus arundinaceus*) zum Brüten 40-2000 m<sup>2</sup> Fläche, der Pirol (*Oriolus oriolus*) jedoch 4-5 ha Lebensraum und der Biber (*Castor fiber*) benötigt ein Habitat mit Weichholzaue mit 10-20 ha Grösse (Rust-Dubié *et al.* 2006). Da diese Arten alle an einzelne Habitate innerhalb von einer komplex verknüpften Auenlandschaft gebunden sind, können keine Rückschlüsse auf die benötigte generelle Gesamtfläche für eine vielfältige Auenvegetation gemacht werden. Die Flächenanforderungen müssen sich nach den Zielarten richten.

## Schlussfolgerung

Informationen zur Biologie und zur Populationsstruktur von Zielarten sind nötig, um funktionale Netzwerke mit Trittsteinen für die Auenvegetation zu ermöglichen:

- Wenn Populationen Individuen oder Gene einseitig austauschen, bspw. flussabwärts, dann müssen sich die Trittsteine innerhalb der Ausbreitungsdistanz flussabwärts von einer benachbarten Population befinden.
- Wenn Populationen Individuen oder Gene zweiseitig austauschen oder wie in einem Metapopulations-Modell, dann müssen sich die Trittsteine innerhalb der Ausbreitungsdistanz von einem bewohnten Habitat befinden.
- Die Trittsteingrösse hängt von biotischen und abiotischen Faktoren ab und muss für jede Zielart individuell bestimmt werden. Um das Überleben einer Art zu sichern ist häufig nicht die Grösse von Lebensräumen wichtig sondern vielmehr die Vernetzung und Aufrechterhaltung des Genflusses. Metapopulationen sind auf kleinen Trittsteinen weniger vom Aussterben bedroht, wenn der Genfluss möglich ist, und bilden die stabilsten Vorkommen innerhalb dynamischer Auen.

- Genfluss zwischen Arten entlang verschiedener Flusssysteme sollte durch die Einbindung von Seitenarmen und Altarmen gefördert werden. Zudem muss zur Erfassung der Ökologie der Auenvegetation das ganze Einzugsgebiet berücksichtigt werden und nicht nur ein kleiner Abschnitt des Flusses.

## **Glossar** (Angelone *et al.* 2012)

### *Population*

Population ist eine Gruppe von Lebewesen der gleichen Art, die sich untereinander paaren und die sich gleichzeitig in einem einheitlichen Areal aufhalten.

### *Metapopulation*

Metapopulation beschreibt eine Gruppe von Teilpopulationen, zwischen denen ein Genfluss stattfindet. Der Genfluss erfolgt nicht gleichmässig zwischen allen Teilpopulationen, weil er von der Wanderung resp. Verteilung und vom Fortpflanzungserfolg einzelner Individuen abhängig ist. Individuen wandern ein oder ab, abhängig von der Qualität und vom Zustand der Lebensräume und von deren Vernetzung. Dies führt zu sogenannten Source-Sink- bzw. lokalen Aussterbens-Wiederbesiedlungs-Dynamiken.

## **Literaturverzeichnis**

- Alp, M., Karpati, T., Werth, S., Gostner, W., Scheidegger, C., Peter, A., 2011: Erhaltung und Förderung von Biodiversität von Fließgewässern. *Integrales Flussgebietsmanagement/ Gestion intégrale de l'espace fluvial*, Sonderdruck Wasser Energie Luft 3 and 4: 2-9.
- Angelone, S., Fäh, R., Peter, A., Scheidegger, C., Schleiss, A., 2012: Flussrevitalisierungen: eine Übersicht.
- Chabudzinski, L., Czarnecka, B., Chabudziński, Ł., 2014: Assessment of flora diversity in a minor river valley using ecological indicator values, *Geographical Information Systems and Digital Elevation Models*. *Central European Journal of Biology* 9: 220-31.
- Cushman, S., Max, T., Meneses, N., Evans, L., Ferrier, S., Honchak, B., Whitham, T., Allan, G., 2014: Landscape genetic connectivity in a riparian foundation tree is jointly driven by climatic gradients and river networks. *Ecological applications* 24: 1000-14.
- Delarze, R., Gonseth, Y., 2008: *Lebensräume der Schweiz : Ökologie, Gefährdung, Kennarten*. Ott, Thun.
- Ellenberg, H., 2010: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Ulmer, Stuttgart.
- Hanski, I., 1994: Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 131-35.
- Hanski, I., 1997: *Metapopulation biology : ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego, California.
- Jansson, R., Zinko, U., Merritt, D., Nilsson, C., 2005: Hydrochory increases riparian plant species richness: a comparison between a free-flowing and a regulated river. *Journal of Ecology* 93: 1094-103.
- Koenemann, D., Maisonpierre, J., Barrington, D., 2011: Broad-Scale Integrity and Local Divergence in the Fiddlehead Fern *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro (Onocleaceae). *American Fern Journal* 101: 213-30.
- Lanz, T., Stecher, R., 2009: Untersuchungen zur Samenproduktion und -ausbreitung einer Kleinpopulation von *Myricaria germanica* an der Sense. Teilprojekt im Rahmen des Forschungsprogramms „Integrales Flussgebietsmanagement“.
- Leyer, I., 2006: Dispersal, diversity and distribution patterns in pioneer vegetation: The role of river-floodplain connectivity. *Journal of Vegetation Science* 17: 407-16.
- Nilsson, C., Brown, R., Jansson, R., Merritt, D., 2010: The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological reviews* 85: 837-58.

- Paccaud, G., Roulier, C., 2010: Espace nécessaire aux cours d'eau en méandres. Rapport final. Service conseil Zones alluviales. Office fédéral de l'Environnement, Division Prévention des dangers.
- Paccaud, G., Roulier, C., 2013: Espace nécessaire aux grands cours d'eau de Suisse. Service conseil Zones alluviales. Travail réalisé sur mandat de l'Office fédéral de l'Environnement, Division Eaux et Division Prévention des dangers.
- Pollux, B.J.A., Luteijn, A., Van-Groenendael, J.M., Ouborg, N.J., Ouborg, N.J., 2009: Gene flow and genetic structure of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in a linear unidirectional river. *Freshwater Biology* 54: 64-76.
- Rust-Dubié, C., Schneider, K., Walter, T., 2006: Fauna der Schweizer Auen : Eine Datenbank für Praxis und Wissenschaft. Haupt, Berne.
- Sabo, J., Sponseller, R., Dixon, M., Gade, K., Harms, T., Heffernan, J., Jani, A., Katz, G., Soykan, C., Watts, J., Welter, J., 2005: Riparian Zones increase regional species richness by harbouring different, not more, species. *Ecology* 86: 56-62.
- Scheidegger, C., Werth, S., Gostner, W., Schleiss, A., Peter, A., 2012: Förderung der Dynamik bei Revitalisierungen Merkblatt-Sammlung Wasserbau und Ökologie Merkblatt 1.
- Sochor, M., Vasut, R., Bartova, E., Majesky, L., Mracek, J., Vašut, R., Bártová, E., Majeský, L., Mráček, J., 2013: Can gene flow among populations counteract the habitat loss of extremely fragile biotopes? An example from the population genetic structure in *Salix daphnoides*. *Tree genetics & genomes* 9: 1193-205.
- Van Puyvelde, K., Triest, L., 2007: ISSRs indicate isolation by distance and spatial structuring in *Salix alba* populations along Alpine upstream rivers (Alto Adige and Upper Rhine). *Belgian Journal of Botany* 140: 100-08.
- Venturas, M., Fuentes Utrilla, P., Ennos, R., Collada, C., Gil, L., 2013: Human-induced changes on fine-scale genetic structure in *Ulmus laevis* Pallas wetland forests at its SW distribution limit. *Plant Ecology* 214: 317-27.
- Venturas, M., Nanos, N., Gil, L., 2014: The reproductive ecology of *Ulmus laevis* Pallas in a transformed habitat. *Forest Ecology and Management* 312: 170-78.
- Viana, D., Santamaria, L., Michot, T., Figuerola, J., 2013: Allometric Scaling of Long-Distance Seed Dispersal by Migratory Birds. *American Naturalist*, The 181: 649-62.
- Werth, S., Scheidegger, C., Vendramin, G., 2014: Gene Flow within and between Catchments in the Threatened Riparian Plant *Myricaria germanica*. *PLoS ONE* 9: e99400.
- Werth, S., Weibel, D., Alp, M., Junker, J., Karpati, T., Peter, A., Scheidegger, C., 2011: Lebensraumverbund Fließgewässer: Die Bedeutung der Vernetzung. *Integrales Flussgebietsmanagement/Gestion intégrale de l'espace fluvial*, Sonderdruck Wasser Energie Luft 103: 10-20.