

EINFLUSS VON UMWELT-FAKTOREN AUF FISCH-ARTENGEMEINSCHAFTEN

PROJET LAC

Mit dem «Projet Lac» wurden erstmals systematisch die Fischbestände in 35 Seen des Alpenraums aufgenommen. Die Ergebnisse zeigen: Die vorherrschenden Umweltbedingungen beeinflussen die Artenzusammensetzung und die Häufigkeiten der Fischgemeinschaften massgeblich. Menschliche Einflüsse verändern diese Umweltbedingungen, mit einschneidenden Konsequenzen für die Fischgemeinschaften. Der Schutz und die Wiederherstellung von wichtigen Lebensräumen von einheimischen Arten, insbesondere in der Tiefe, bei Flussmündungen und am Ufer der Seen muss deshalb vorangetrieben werden.

Ole Seehausen, Eawag, Fish Ecology and Evolution, Kastanienbaum; Aquatische Ökologie & Evolution, Universität Bern
Timothy Alexander, Eawag, Fish Ecology and Evolution, Kastanienbaum
Pascal Vonlanthen; Nicole Egloff, Aquabios GmbH*

RÉSUMÉ

INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LES COMMUNAUTÉS D'ESPÈCES DE POISSONS

Les lacs du pourtour des Alpes possèdent un large éventail d'espèces de poissons. Outre la recolonisation à partir des refuges glaciaires des quatre bassins versants et l'apparition locale de nouvelles espèces (p. 64), les conditions environnementales locales ainsi que les changements anthropogéniques influent sur la composition des communautés de poissons et sur l'abondance des espèces. Les résultats du *Projet Lac* montrent une influence positive de la surface lacustre sur le nombre d'espèces de poissons. Au nord des Alpes, la profondeur des lacs est en corrélation positive avec le nombre d'espèces endémiques trouvées, qui se sont spécialisées dans différentes zones de profondeur. Les grands lacs profonds offrent des habitats diversifiés qui sont peuplés par des populations suffisamment importantes d'espèces individuelles de poissons, ce qui augmente la probabilité de survie des différentes espèces dans les lacs et permet la formation et le maintien d'une biodiversité plus riche. Par ailleurs, la température de l'eau influe sur la répartition verticale des espèces de poissons. Les cyprinidés (gardons, rotengles, ablettes, etc.) vivent de préférence dans les couches d'eau proches de la surface. Celles

EINLEITUNG

Die heutige Verbreitung der Fischarten in den Alpenrandseen wird massgeblich durch die Wiederbesiedlungsgeschichte nach dem Rückzug der Gletscher und die Evolution von neuen Arten vor Ort bestimmt [1] (s. Seehausen, O. et al. S. 64 ff.). Diese Faktoren reichen aber nicht aus, um die Variation in der Zusammensetzung von Fischartengemeinschaften zwischen den Seen zu erklären. Lokale Umweltbedingungen spielen ebenfalls eine wichtige Rolle.

Dazu gehören natürliche Faktoren wie die Gewässergrösse und -tiefe. Grössere Seen bieten eine grössere Vielfalt an ökologischen Nischen, welche die Koexistenz von vielen Arten ermöglichen. Ebenso bieten grosse Seen mehr Möglichkeiten zur lokalen Artbildung [2] (s. S. 64 ff.). Grössere Seen erhöhen zudem die Überlebenswahrscheinlichkeit von Populationen und Arten über längere Zeiträume, da Umweltschwankungen gedämpft werden und weniger oft ein komplettes lokales Aussterben bedingen [3]. Auch die Gewässertiefe ist mitentscheidend. Tiefe Seen sind im Sommer temperaturschichtig, sodass das Wasser an der Oberfläche warm und in der Tiefe ganzjährig kalt

* Kontakt: Ole.Seehausen@eawag.ch

(Titelbild: ©M. Roggo)

ist. Damit können in geschichteten Seen sowohl kälte- als auch wärmeliebende Arten leben, was einer hohen Artenvielfalt das Überleben in diesen Seen ermöglicht.

Neben der vertikalen Lebensraumvielfalt spielt für zahlreiche Arten auch das Ufer eine Schlüsselrolle [4]. Ufer sind in vielen Seen durch vielfältige Lebensräume charakterisiert. Steilufer wechseln sich mit Flachufern ab, wind- und wellengeschützte Bereiche weisen üppige Schilfgürtel auf, während ausgesetzte Ufer steinig sind und an manchen Orten Kies- oder Sandstrände aufweisen. Diverse Fischarten bewohnen diese Lebensräume ganzjährig, von anderen werden sie als Laich- oder Jungfischsowie als Nahrungshabitat zu bestimmten Zeiten des Jahres genutzt.

Schliesslich hat auch die Produktivität der Seen, die insbesondere durch die Nährstoffverfügbarkeit gesteuert wird, einen Einfluss auf die Fischartengemeinschaft. Phosphor ist in den Seen des Alpenraums der für die Phytoplanktonproduktion limitierende Nährstoff, wobei unter bestimmten Bedingungen auch Stickstoff und Spurennährstoffe eine Rolle spielen [5]. Nährstoffreiche Seen haben eine höhere Produktion von planktonischen Algen (Phytoplankton). Diese Algen dienen verschiedenen Kleinstlebewesen (Zooplankton) als Nahrung, weshalb in solchen Seen eine höhere Zooplanktonbiomasse festgestellt wird [6]. Das Zooplankton wird wiederum von Fischen gefressen. Nährstoffreiche Seen weisen deshalb natürlicherweise oftmals eine grössere Dichte von planktonfressenden Fischarten in oberflächennahen Schichten auf als nährstoffarme Seen.

All diese Eigenschaften werden heute vom Menschen beeinflusst. Dass die Aktivitäten des Menschen sich auch auf die Zusammensetzung der Fischgemeinschaften auswirken, ist bekannt [7]. Allerdings weiss man bisher für die grossen Seen rund um die Alpen nur wenig darüber, auf welche Art und Weise sie die Fischbestände beeinflussen. Die umfangreichen Daten, die im Rahmen des *Projet Lac* bei den standardisierten Untersuchungen der Alpenrandseen gesammelt wurden, liefern dazu wertvolle Informationen, um umweltbedingte Einflussfaktoren auf die Fischgemeinschaften zu identifizieren [1].

AUSGEWÄHLTE ERGEBNISSE

Einfluss von Gewässerfläche und -tiefe

Die Anzahl in einem See vorkommender Fischarten korreliert wie erwartet mit der Seeoberfläche (Fig. 1). Eine positive Korrelation mit der Seeoberfläche konnte auch für die Anzahl heimischer Arten, für die Anzahl eingeführter Arten und für die Anzahl ausgestorbener heimischer Arten beobachtet werden. Ein entsprechendes Muster konnte in den Seen des Rheineinzugsgebiets zudem bei der Anzahl der endemisch (s. Box 1 S. 65) vorkommenden Fischarten beobachtet werden [1]. Diese Ergebnisse decken sich mit dem ökologischen Grundsatz, dass grössere Ökosysteme mehr Arten beherbergen können, weil sie ein breiteres Spektrum an Lebensräumen aufweisen und ein geringeres Aussterberisiko bedingen [1, 3, 8]. Dass dieser Zusammenhang auch bei den endemischen Arten beobachtet wurde, bestätigt den Grundsatz aus der Evolutionstheorie, dass mehr verfügbarer Lebensraum die Rate der Neubildung von Arten positiv beeinflusst [2]. Allerdings vermögen diese Grundsätze nicht zu erklären, wieso die Anzahl ausgestorbener Arten auch mit der

Seefläche zunimmt, denn schliesslich sollten grössere Seen grössere stabilere Populationen aufweisen. Für diesen Trend muss die Ursache daher bei menschenbedingten Umweltveränderungen gesucht werden, die den positiven Einfluss der Seegrösse auf die Populationsgrösse überlagern.

Die Seetiefe hat einen besonders starken Einfluss auf die Anzahl der im See lebenden endemischen Fischarten. Die Ursache dafür ist ein grösseres Spektrum an sehr unterschiedlichen Lebensräumen in tiefen Seen, wodurch im Zuge der Besiedlung dieser Lebensräume neue Arten entstehen konnten (s. Box 2 S. 65). Insbesondere Felchen, Seesaiblinge und Groppen bildeten in grossen und tiefen Seen durch Spezialisierung auf verschiedene Tiefenbereiche oft neue Arten aus [9-11]. Andererseits konnte kein Einfluss der Tiefe auf den Artenreichtum von karpfenartigen und barschartigen Fischen nachgewiesen werden, deren Lebensraum im Wesentlichen auf die sommerwarmen Bereiche der Seen beschränkt ist.

Nicht nur die Artenvielfalt, sondern auch die Bestandesdichte der vorkommenden Fischarten wird durch Fläche und Tiefe der Seen beeinflusst. Die grossen Voralpenseen weisen proportional mehr Offenwasserhabitat (Pelagial) auf als kleine Seen. Deshalb sind in grossen Seen Fischarten, die den pelagialen Lebensraum besiedeln, besonders häufig. Dies sind in den Seen nördlich der Alpen hauptsächlich verschiedene, oft endemische Felchen- und Seesaiblingsarten, aber auch Lauben und teilweise Egli und Rotaugen (Fig. 2). Südlich der

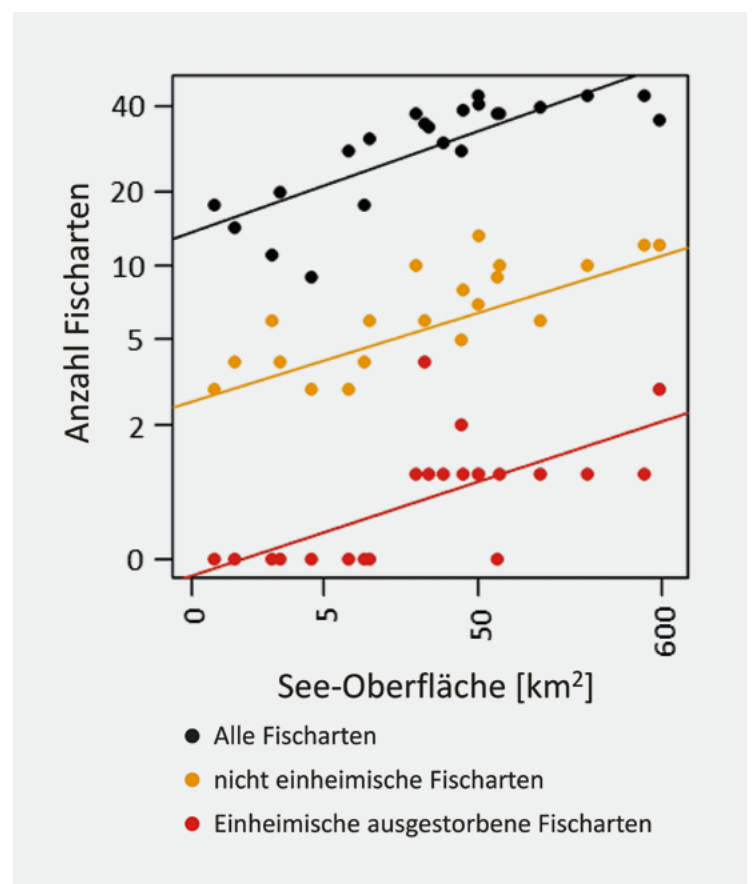


Fig. 1 Korrelation zwischen Artenreichtum und Grösse der Seen im Rheineinzugsgebiet. Berücksichtigt wurden alle im Rahmen des «Projet Lac» gefangenen Fischarten und die zuvor im See nachgewiesenen Arten, die im Rahmen des «Projet Lac» nicht gefangen wurden. Beide Achsen sind in logarithmischen Skalen dargestellt.

Alpen sind im naturnahen Zustand der Agone (ein Süßwasserhering) und die Alborella (eine Laube) im Offenwasser besonders häufig. Diese sind in den

Schweizer Seen Lago Maggiore und Lago di Lugano nur noch selten anzutreffen, im italienischen Gardasee jedoch noch häufig (Fig. 2).

EINFLUSS DER TEMPERATUR

Die Wassertemperatur hat in den Seen ebenfalls einen starken Einfluss darauf, welche Fischarten und -familien vorkommen. In alpinen Seen, in denen die Oberflächentemperatur auch im Sommer kühl bleibt, kommen fast ausschliesslich an kalte Bedingungen angepasste Fischarten vor. Die einzigen natürlicherweise in diesen Seen vorkommenden Arten sind Forellen, Groppen und Elritzen (Silsersee und Poschiavosee in Fig. 2). Demgegenüber sind kälteangepasste Arten in kleinen und wenig tiefen Flachlandseen selten oder kommen gar nicht vor. Die grossen und tiefen Alpenrandseen weisen eine besonders hohe Artenvielfalt auf, die man andernorts in Europa in Seen ähnlicher Grösse kaum findet. Das liegt daran, dass sie sowohl für kälte- als auch für wärmeliebende Fischarten gute Bedingungen bieten und von beiden Artengruppen natürlicherweise besiedelt werden konnten (s. S. 64 ff.). Je nach Nährstoffgehalt und Wiederbesiedlungsgeschichte dominieren in diesen Seen verschiedene Felchen- und Seesaiblingsarten, die eher kaltes Wasser bevorzugen, oder Egli bzw. Rotaugen, die in wärmeren und nährstoffreicheren Seen besonders häufig vorkommen (Fig. 2).

Figur 3 zeigt anhand von ausgewählten Seen, wie sich die Artenzusammensetzung der Fische mit zunehmender Wassertiefe und den damit einher-

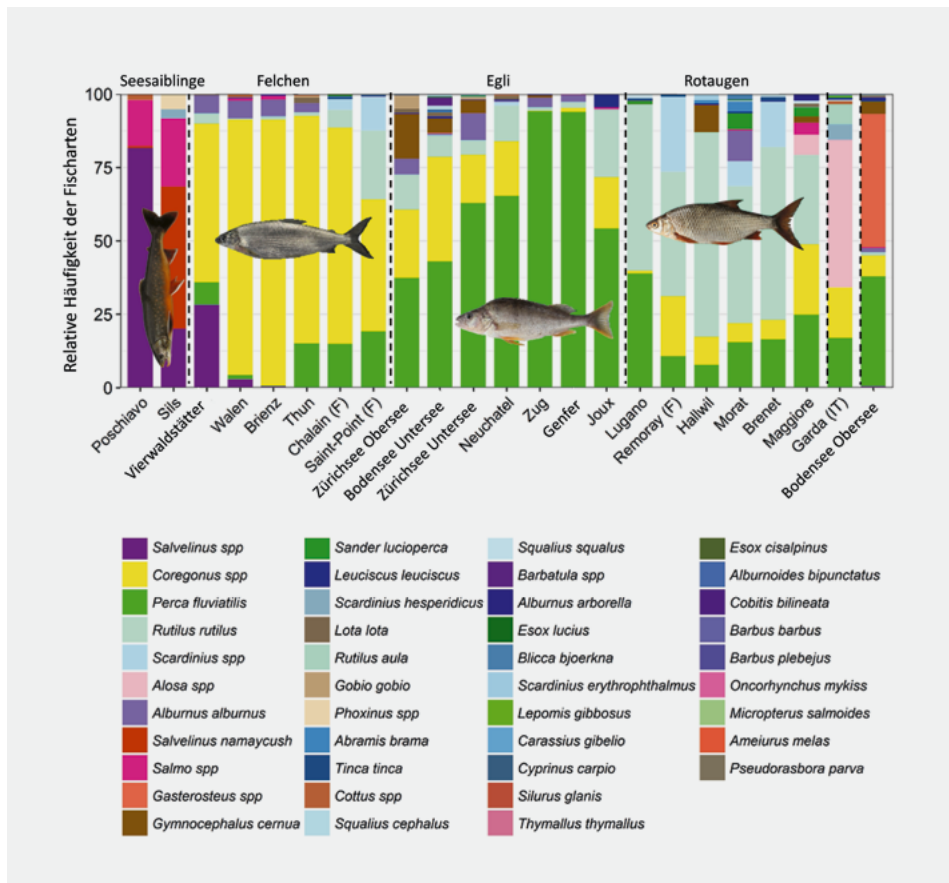


Fig. 2 Relative Häufigkeit der in den Seen im Rahmen des «Projet Lac» in Vertikalnetzen gefangenen Fischarten. Dargestellt sind die volumenkorierte [12] CPUE-Daten.

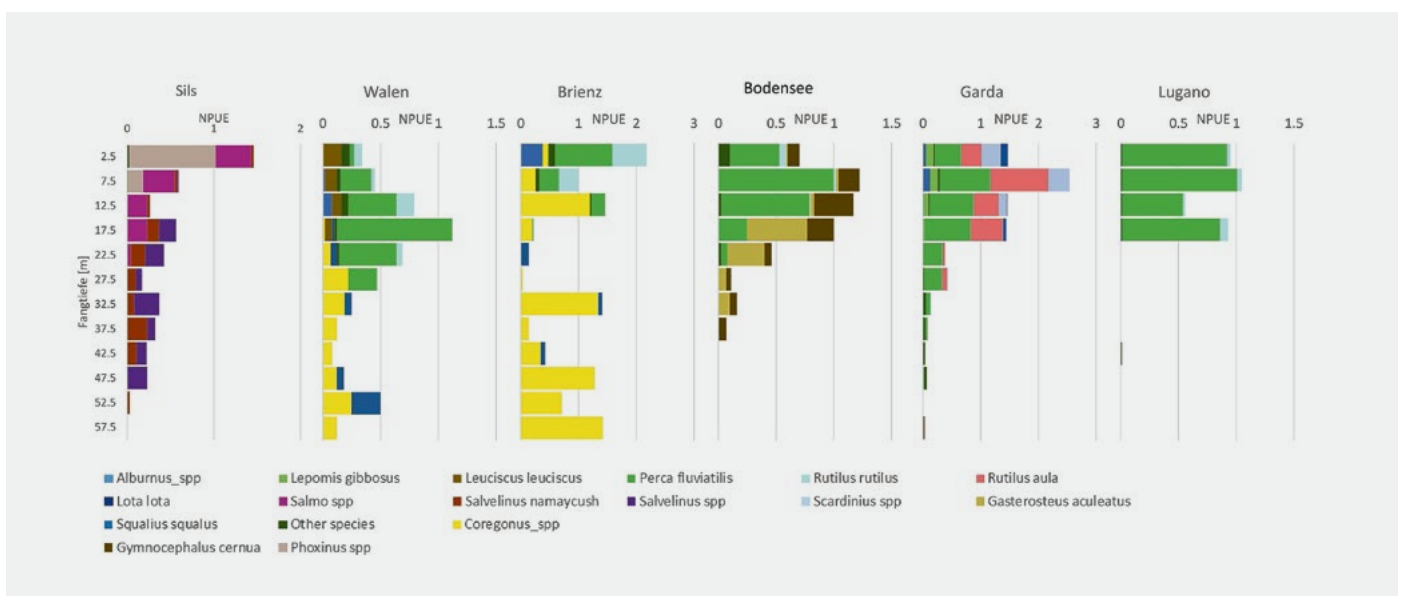


Fig. 3 Darstellung der Anzahl in Bodennetzen gefangener Individuen pro Fischart und Wassertiefenzone in jedem See. Angegeben sind für den Befischungsaufwand (Netzfläche) korrigierte Dichte für Fänge bis in 60 m Gewässertiefe (NPUE). Der Silsersee ist ein nährstoffarmer alpiner See; Walensee und Brienzsee sind nährstoffarme prealpine Seen, die nie von Sauerstoffdefiziten betroffen waren; der Bodensee-Obersee ist ebenfalls ein nährstoffarmer prealpiner See, der jedoch in der Tiefe von Sauerstoffdefiziten betroffen war; der Lago di Garda ist ein nährstoffarmer See südlich der Alpen, der nie von Sauerstoffdefiziten betroffen war im Gegensatz zum Lago di Lugano, der in der Tiefe heute noch ein starkes Sauerstoffdefizit aufweist.

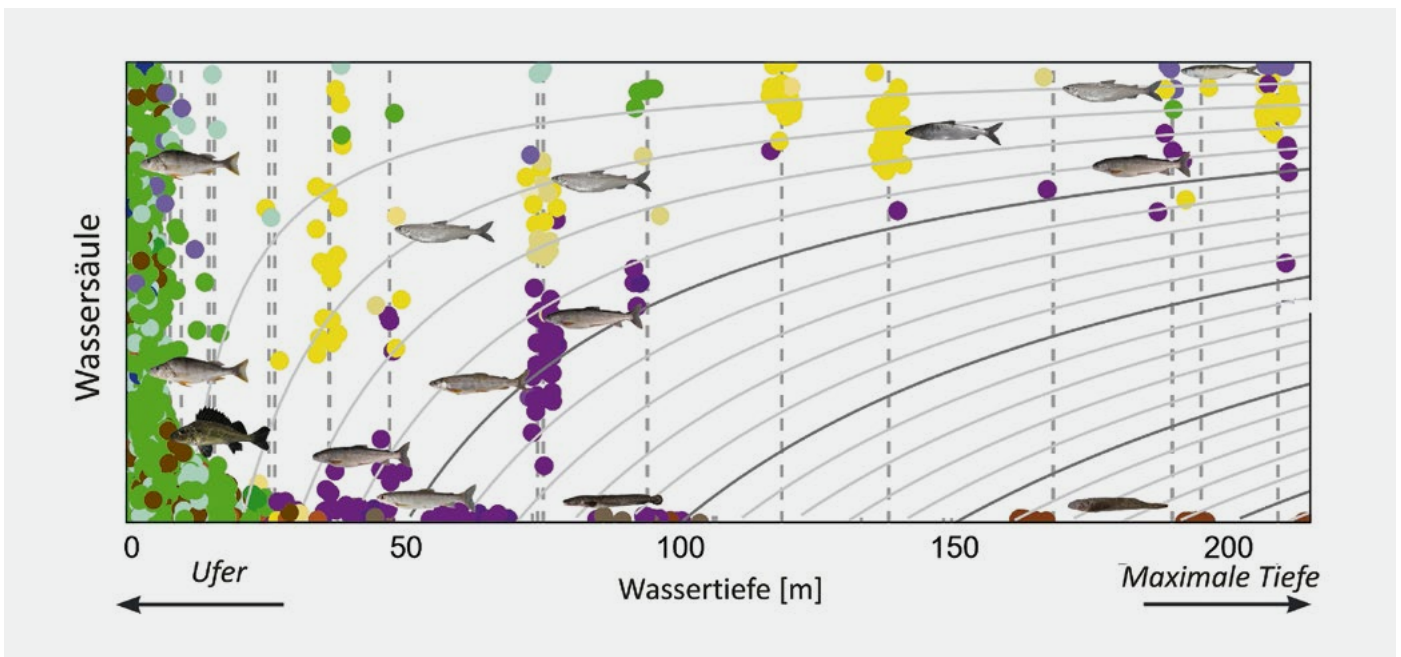


Fig. 4 Die räumliche Verteilung der Fischarten in einem tiefen See am Beispiel des Vierwaldstättersees. Auf der x-Achse ist die Wassertiefe dargestellt, in der die Netze ausgelegt wurden. Vertikal gestrichelte Linien entsprechen je einem befischten Standort mit einem Vertikalnetz. Auf der y-Achse ist die relative Standorttiefe (von der Oberfläche zum Seegrund) jedes einzelnen gefangenen Fisches dargestellt. Die Isolinien zeigen die effektiven Fangtiefen im See an. Die Farben entsprechen den verschiedenen Fischarten, die gefangen wurden – gelb und hellbraun: verschiedene Felchenarten; dunkle Violettöne: verschiedene Seesaiblingsarten; dunkelbraun: Groppen; hellblau: Rotaugen; hellviolett: Lauben; grün: Barsche.

gehenden thermischen Nischen verändert. In Seen des Alpenraums wird die wärmste, oberflächennahe Schicht von Karpfenartigen dominiert, hauptsächlich von Rotaugen, Rotfedern, Lauben und ihren Verwandten; bei Egli waren die höchsten Dichten etwas tiefer als bei den Karpfenartigen (Fig. 3). Unmittelbar unterhalb der Egli und unterhalb der Sprungschicht wurden die höchsten Dichten von Felchen festgestellt, wobei es sich hier bereits um eine typisch kälteliebende Gattung handelt. In sauerstoffreichen Seen konnten bis zur maximalen Tiefe hohe Felchendichten, aber auch Groppen und bis zu einer gewissen Tiefe auch Saiblings beobachtet werden [13, 14]. Im Vierwaldstättersee war zudem auffällig, dass die höchsten Seesaiblingsdichten noch tiefer lag als die der Felchen (Fig. 4).

UFERBEREICH (LITORAL)

Der Uferbereich weist eine grosse Artenvielfalt sowie hohe Fischdichten und -biomassen auf (Fig. 4). Egli waren neben Rotaugen und Rotfedern in vielen Seen die am Ufer häufigste gefangene Fischart. Interessanterweise findet sich am Ufer aber die geringste Anzahl von endemischen Arten.

Um die Wichtigkeit der verschiedenen Uferhabitate für Fische zu beurteilen,

wurden Assoziationswerte für jede Fischart und jedes Uferhabitat berechnet. Dieser Wert ist positiv, wenn eine Fischart in einem Uferhabitat häufiger auftritt, als dies per Zufall erwartet worden wäre. Über alle Seen betrachtet, finden sich dabei für Mündungsgebiete von Zuflüssen besonders viele positive Assoziationen (Fig. 5). Auch wurde bei Flussmündungen eine höhere Zahl gefährdeter und bedrohter Arten festgestellt als in anderen

Uferhabitaten. Dies zeigt eindrücklich, wie wichtig naturnahe Deltas von Fließgewässern für viele Flachwasserfischarten der Seen sind. Aber auch alle anderen Uferhabitate weisen mehr oder weniger hohe Anteile von positiven Assoziationswerten auf. Insbesondere Habitate, die Fischen Unterschlupf bieten, wie Blöcke, Steine, Wasserpflanzen und Holzstrukturen, sind für viele Arten wichtige Lebensräume (Fig. 5).

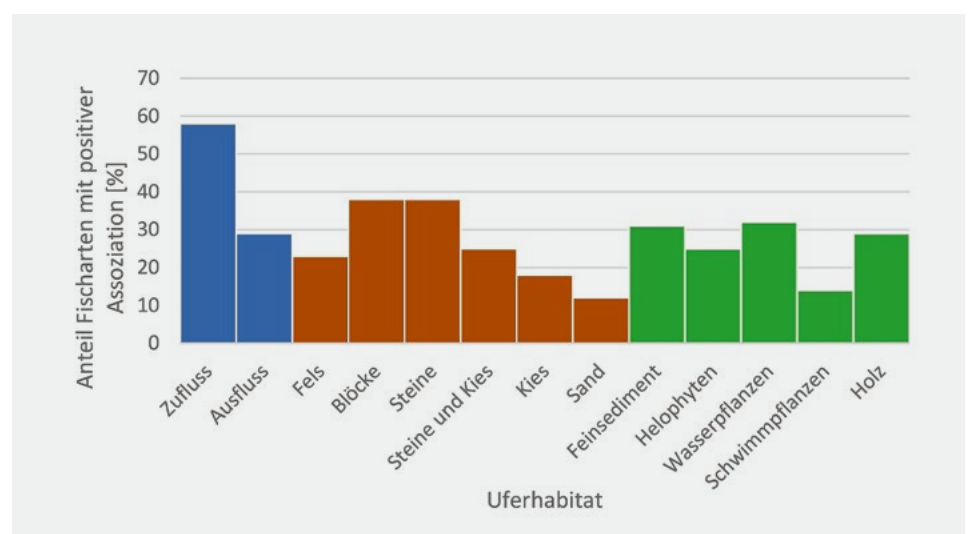


Fig. 5 Darstellung des Anteils der Fischarten, die im Durchschnitt aller Seen eine positive Assoziation zu den einzelnen Uferhabitaten aufweisen. Ein hoher Wert zeigt an, dass besonders viele Arten eine positive Assoziation zu diesem Habitat aufweisen. Ein niedriger Wert zeigt an, dass weniger Fischarten diesen Lebensraum bevorzugen (Grafik erstellt anhand der Daten der Tabelle 10 aus [1]).

Eindrücklich ist die artspezifische Betrachtung dieser Assoziationswerte (Fig. 6). So werden karpfenartige Fische

häufiger bei Wasserpflanzen oder Helophyten (z.B. Schilf) gefangen. Kleine benthische Fische wie z.B. Groppen-

Schmerlen- und Elritzenarten bevorzugen Steine. Bei Blöcken, die gute Versteckmöglichkeiten bieten, werden Prädatoren wie z.B. Forelle, Trüsche und Wels häufig gefangen. Insgesamt passen die beobachteten Assoziationen gut zur Biologie der einzelnen Arten. Sie zeigen damit auf, wie wichtig naturnahe und vielfältige Uferhabitate für eine artenreiche Fischgemeinschaft der Seen sind.

EINFLUSS VON NÄHRSTOFFEN UND SAUERSTOFF

Häufigkeiten und Biomasse

Die Auswertung der Daten ergab, dass in den grossen Seen die festgestellte Biomasse der Felchen in nährstoffarmen Seen höher ist als in nährstoffreichen Seen (Fig. 7). Dieses Muster ist bemerkenswert, da es den Erträgen der Berufsfischerei widerspricht. Die Fangstatistiken zeigen, dass die fischereilichen Felchenerträge in mässig nährstoffreichen Seen höher sind als in nährstoffarmen Seen. Der Widerspruch lässt sich vermutlich damit erklären, dass beim *Projet Lac* in nährstoffarmen Seen eine hohe Anzahl Fische kleinwüchsiger Felchenarten gefangen wurde. Dies gilt insbesondere für den Brienzer- und den Walensee. Diese kleinen Felchen werden von der Berufsfischerei weniger stark befishet, machen in diesen Seen aber eine sehr grosse Biomasse aus. Ein Grund für die hohe Dichte dieser kleinen Felchenarten könnte der geringe Befischungsdruk darstellen. Ebenso ist wahrscheinlich, dass die kleinwüchsigen Felchenarten in nährstoffarmen Seen ideale Lebensbedingungen vorfinden (z.B. Sauerstoffverfügbarkeit bis in grosse Tiefen) und daher verteilt über die gesamte Seetiefe leben.

Werden nur grössere Felchen betrachtet, kann wiederum eine positive Korrelation zwischen den *Projet-Lac*-Fängen und den Berufsfischereierträgen beobachtet werden [1], was wiederum gut mit den Berufsfischereierträgen übereinstimmt. In nährstoffarmen Seen hat es damit über das gesamte Seevolumen zwar eine grössere Biomasse und eine viel grössere Abundanz von Felchen (Fachbegriff: *standing crop*). Diese sind aber oft kleinwüchsig und daher für die Fischerei weniger attraktiv und werden nur wenig befishet.

Bei den Egli stimmt das beobachtete Bild mit den Erfahrungen der Berufsfischer überein (Fig. 7). In nährstoffreichen

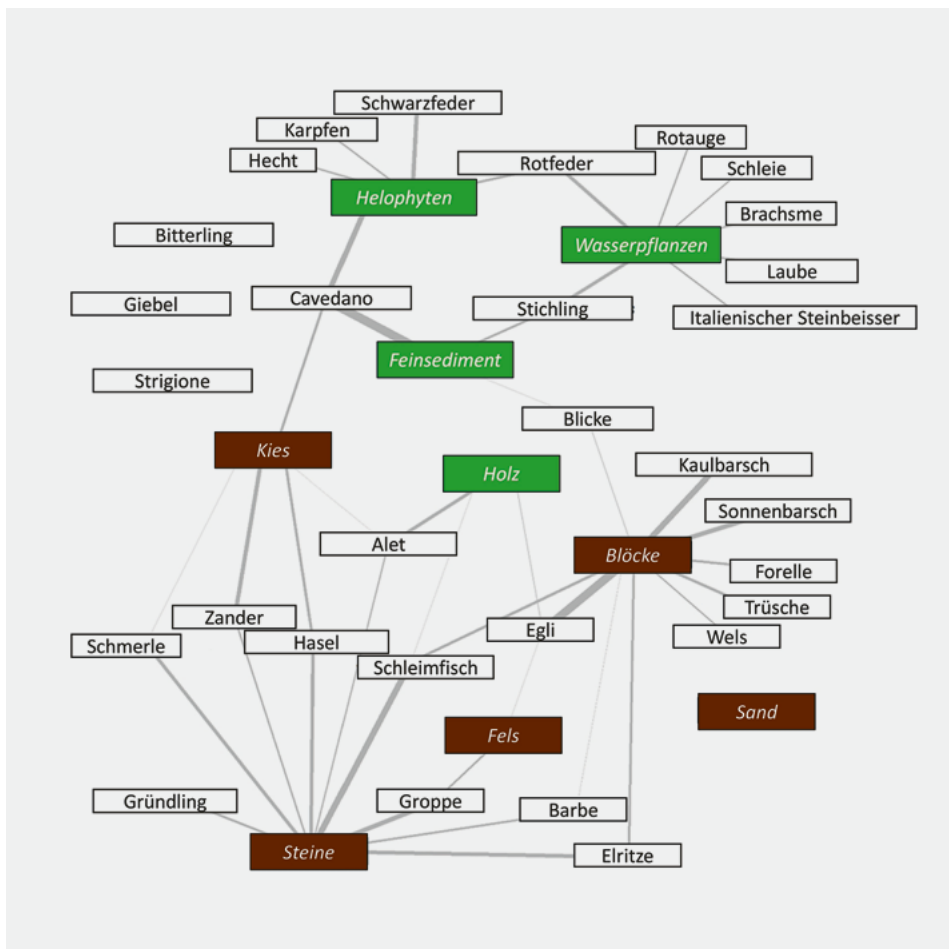


Fig. 6 Assoziationen zwischen Fischarten und Uferhabitaten im Spätsommer/Herbst (beruhend auf Daten aus 28 Seen). Die grauen Linien zeigen an, wenn eine Art oder Artengruppe in einem Uferhabitat signifikant häufiger erfasst wurde, als bei einer zufälligen Verteilung zu erwarten wäre. Je dicker die graue Linie, desto ausgeprägter ist die Habitatassoziation. Arten, die keine signifikante Habitatassoziation aufweisen, sind als freistehende Kästchen aufgeführt (z. B. Strigione).

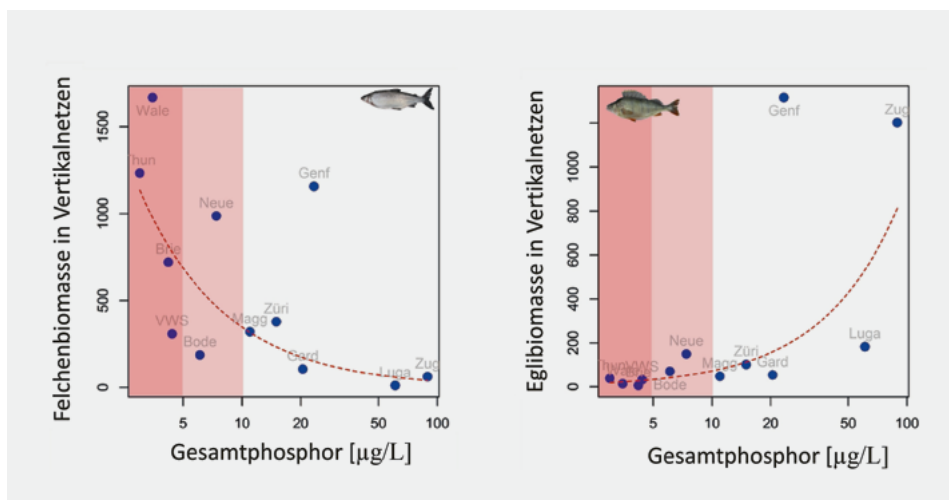


Fig. 7 Gegensätzliche Beziehung zum Gesamtphosphor für die Biomasse der beiden häufigsten Fischarten in den grossen und tiefen Seen (Seen durchschnittlicher Tiefe > 50 m). Die Daten zeigen die durchschnittlich gefangene Biomasse (in Gramm) von Fischen in vertikalen Pelagialnetzen für den gesamten See. Die x-Achse ist in logarithmischer Skala dargestellt.

Seen war die gefangene Biomasse deutlich höher als in nährstoffarmen Seen und dies unabhängig von der Grösse der Egli.

Tiefenverteilung der Fische

Die Schlussfolgerung, dass hohe Nährstoffkonzentrationen zu mehr und grösseren Fischen für den Fischfang führen, ist daher nicht falsch. Sie gilt allerdings nicht für alle Fischarten. Gewisse Arten profitieren von höheren Nährstoffkonzentrationen, während andere verlieren. Welche Arten profitieren, hängt unter anderem davon ab, wie stark die Nährstoffbelastung eines Sees bereits ist und in welchen Habitaten die jeweiligen Fischarten leben bzw. wo sich ihre Laichgründe befinden. Von höheren Nährstoffkonzentrationen profitieren insbesondere Fischarten, welche ganzjährig die oberen Wasserschichten in Ufernähe besiedeln und sich auch dort fortpflanzen (Fig. 8). Ganz anders sieht das Bild in den Tiefen der Seen aus. Dort wird zwar weniger gefischt, jedoch leben in diesen Bereichen viele endemische Fischarten. Diese sind schlussendlich auch die grössten Verlierer von höheren Nährstoffbelastungen und den damit einhergehenden Veränderungen im Nahrungsangebot und dem verursachten Sauerstoffmangel in der Tiefe, denn ihre Biomasse nimmt mit zunehmendem Nährstoffgehalt rapide ab

(Fig. 8). Dies hat zur Konsequenz, dass die Abundanz und die Biomasse von Fischen in nährstoffärmeren Seen gleichmässiger über alle Tiefenzonen verteilt ist, während sie in nährstoffreicheren Seen auf die oberflächennahe Zone beschränkt ist (s. auch Fig. 3).

Interessanterweise zeigen die standardisierten Befischungen, dass auch in Seen, die durch die Reoligotrophierung wieder zu nährstoffarmen Bedingungen zurückgekehrt sind, die tiefen Bereiche bis heute nicht wieder von Felchen, Saiblingen oder Groppen genutzt werden. Insbesondere in der Vergangenheit stark mit Nährstoffen belastete Seen haben die an das Tiefenwasser angepassten Fischarten grösstenteils verloren [15]. Die noch vorhandenen Arten breiten sich trotz Verbesserung des Sauerstoffgehalts nicht wieder in diese Tiefenbereiche aus. In Seen, die nie stark durch Eutrophierung und Sauerstoffmangel beeinträchtigt waren, kommen Saiblinge bis über 100 m Tiefe, Felchen und Groppen über das gesamte Tiefenspektrum bis hin zu den tiefsten Stellen vor (Fig. 9).

Die einzige Fischart, die in vielen, auch ehemals eutrophen Seen regelmässig in der Tiefenzone gefangen wurde, ist die Trüsche. Interessanterweise ist die Trüsche für die Fortpflanzung nicht auf das tiefe Habitat angewiesen, da sie pelagische Eier und Larven produziert

und auch im Flachwasser und in Zuflüssen laicht. Das Vorhandensein der Trüsche in der Tiefe spricht jedoch für die derzeitige Bewohnbarkeit der Tiefenwasserzone für adulte Fische. Das Ausbleiben einer Wiederbesiedlung der Profundalzone durch andere Fischarten nach der Rückkehr zu ausreichenden Sauerstoffkonzentrationen deutet darauf hin, dass die ausgestorbene Tiefenwasserfauna Anpassungen an das Leben in diesem Lebensraum hatte, die den noch vorhandenen Arten der geringeren Wassertiefen fehlt. In Zukunft sollte beobachtet werden, ob und unter welchen Umständen sich Teilpopulationen solcher Arten erneut an das Leben in den grossen Tiefen anpassen können.

WICHTIGE ERKENNTNISSE DES SYNTHESBERICHTS

Dank des Zusammenkommens von zwei Faktoren ist die Schweiz für Süsswasserfische ein Zentrum der Artenvielfalt in Europa: Erstens verfügt sie über eine grosse Anzahl grosser, tiefer und ursprünglich durchgehend bis in maximale Tiefen mit Sauerstoff versorgter Seen, die durch ihre Temperaturschichtung sowohl kälteliebenden als auch wärmeliebenden Arten geeignete Lebensräume bieten. Zweitens konnten die Seen aus vier wichtigen Eiszeitrefugien von Fischen

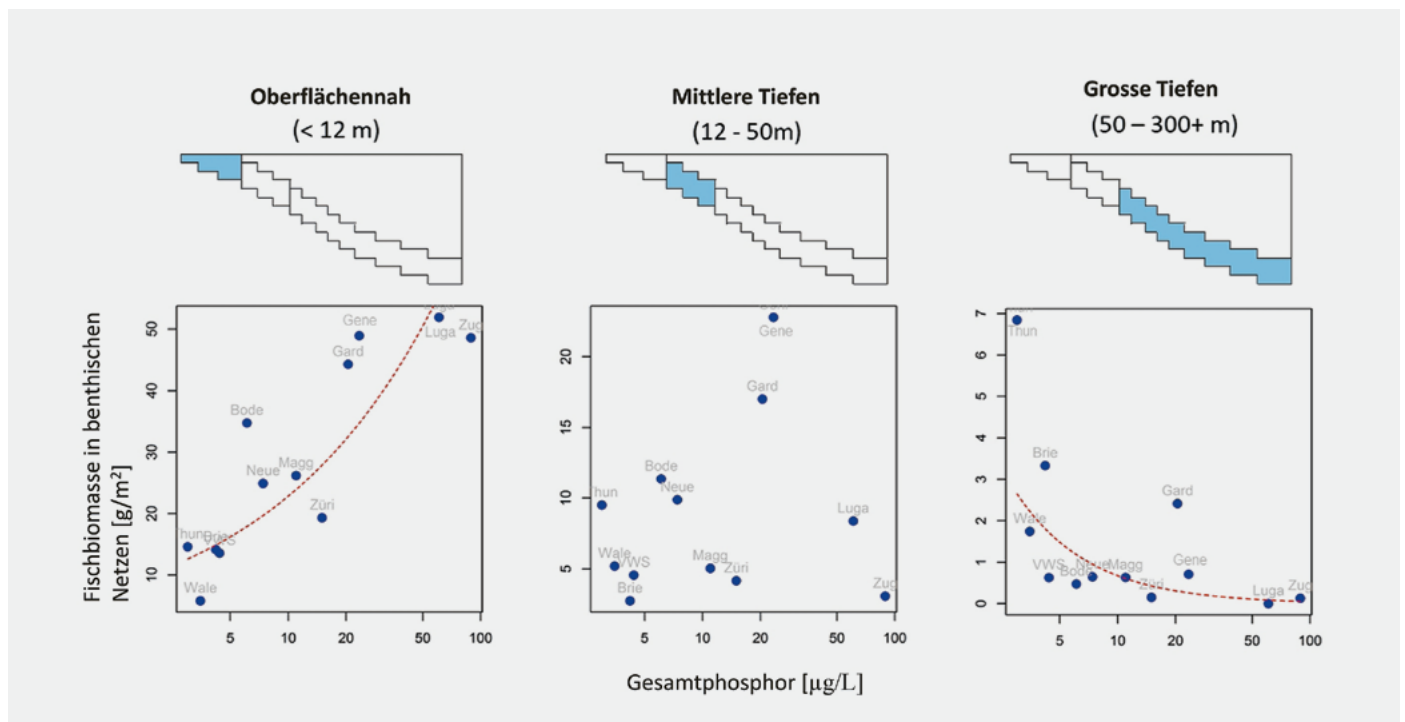


Fig. 8 Zusammenhang zwischen in benthischen Kiemennetzen gefangener Fischbiomasse und dem Nährstoffgehalt der Seen. Der Zusammenhang ist dargestellt für drei Tiefenbereiche der untersuchten Gewässer. Die Zusammenhänge, die eine rote gestrichelte Regressionslinie aufweisen, sind signifikant ($p < 0,05$).

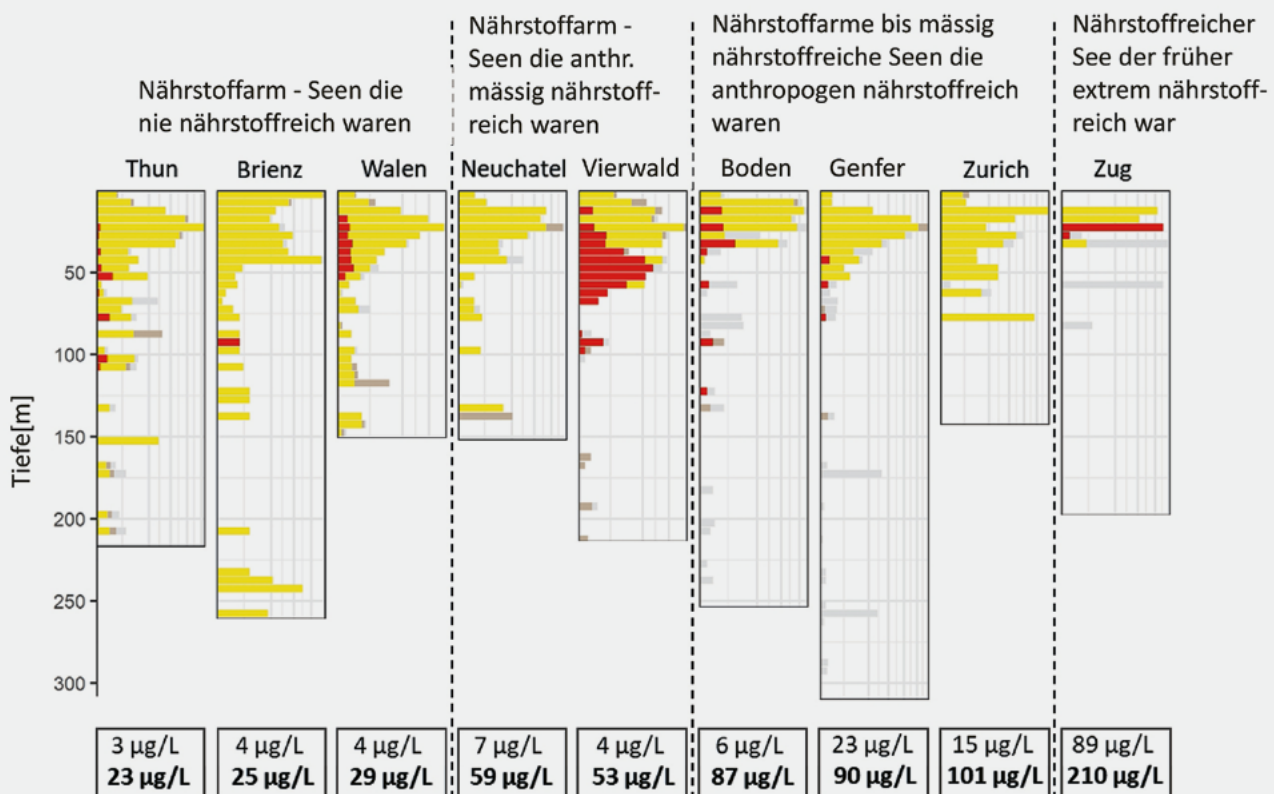


Fig. 9 Tiefenverteilung der Fische in verschiedenen Seen mit unterschiedlicher Nährstoffgehaltsgeschichte. Die Seen sind eingeteilt nach heutigem (obere Zeile) und früherem (zum Zeitpunkt maximaler organischer Verschmutzung, untere Zeile) Nährstoffgehalt.

Folgende Fischgruppen sind dargestellt – gelb: Felchen; rot: Seesaiblinge; hellbraun: Groppen; grau: Trüschchen.

wiederbesiedelt werden. Derzeit kommen deshalb in Schweizer Seen mindestens 106 verschiedene Fischarten natürlicherweise vor [1].

Zusätzlich zur Wiederbesiedlungsgeschichte und zu den durch die grossen Wassertiefen begünstigten lokalen Artenstehungsprozessen beeinflussen insbesondere die Tiefe, die Maximaltemperatur des Oberflächenwassers, die Produktivität und der relative Anteil Litoral- bzw. Pelagial- und Profundalhabitat die natürliche Fischartenzusammensetzung und insbesondere die relative Häufigkeit der einzelnen Arten. Das grosse Spektrum an unterschiedlichen Seetypen (ganzjährig kalte alpine Seen, grosse Alpenrandseen, Mittellandseen) jeder Grösse und Tiefe ist daher auch für die Vielfalt an Fischgemeinschaften mit verschiedenen Dominanzverhältnissen verantwortlich.

Die grossen Seen rund um die Alpen werden aber intensiv vom Menschen genutzt, was zu Veränderungen der Umweltbedingungen führt und die Fisch-

artenzusammensetzung der Seen beeinflusst. Die Klimaerwärmung wirkt sich z. B. direkt auf die Wassertemperatur der Seen und somit auch auf die Fischgemeinschaften aus. Es wird vermutet, dass der Klimawandel in den kommenden Jahrzehnten eine der grössten Bedrohungen für die Fischgemeinschaften in Seen darstellen wird [1]. Dies, weil viele kälteliebende Arten nicht in andere, kühlere Gewässer ausweichen können und weil die verzögerte Abkühlung im Herbst und im Winter die vertikale Zirkulation des Wassers erschwert. Letzteres verschlechtert unter anderem die Sauerstoffversorgung im Tiefwasserlebensraum.

Auch die Beeinflussung der Hydrologie der Seen spielt eine wichtige Rolle. Dazu kommt der Verlust des natürlichen Geschiebeeintrags durch die Zuflüsse, die Verbauung der Seeufer und die fehlende Vernetzung zwischen Seen und Flüssen. Schliesslich ist auch die Wasserqualität inkl. Mikroverunreinigungen zu erwähnen. Für die Fischartenzusammensetzung ist seit Jahrzehnten die Belastung

vieler Seen durch Nährstoffe von grosser Bedeutung. Mit der Einführung der Phosphatelimination in den Kläranlagen hat sich seit den 80er-Jahren die Wasserqualität vieler Seen langsam wieder verbessert, sodass sich die Produktivität mancher Seen heute wieder ihrem ursprünglichen Zustand nähert. Dies hat zur Folge, dass sich auch die Fischartenzusammensetzung wieder in Richtung des natürlichen Zustands verschiebt bzw. bereits verschoben hat. Allerdings sind in verschiedenen Seen endemische Arten, die an grosse Tiefen angepasst waren, ausgestorben und damit für immer verloren. Auch in Zukunft werden in Seen Nutzungsinteressen mit Natur- und Artenschutzinteressen aufeinanderstossen. Wichtig ist, dass die gesellschaftlichen Nutzungsinteressen im Rahmen einer gesetzeskonformen Interessenabwägung den Interessen am Arten- und Lebensraumschutz gegenübergestellt werden. Dabei sind auch die internationalen Verpflichtungen der Schweiz zum Erhalt der Biodiversität zu berücksichtigen.

EMPFEHLUNGEN

Anhand der Ergebnisse aus dem *Projet-Lac*-Synthesebericht können folgende Empfehlungen formuliert werden, die bei diesen Interessenabwägungen berücksichtigt werden sollten:

- Die von endemischen Arten genutzten profundalen Seehabitate sind heute immer noch bedroht. Diese Lebensräume und ihre Arten müssten weiter erforscht werden. Nur so lassen sich Veränderungen bei den letzten endemischen Arten der Seen rechtzeitig erkennen, um gegebenenfalls Massnahmen zu deren Schutz zu ergreifen.
- Noch naturnahe Ufer müssen erhalten und verbaute Ufer renaturiert werden. Besonders wichtig sind dabei Flachufer und Flussdeltas. Letztere werden heute noch oft zur Kiesgewinnung genutzt und damit ihrer wichtigen ökologischen Funktion als Fischlebensraum beraubt.
- Die Vernetzung der Seen mit Zu- und Abflüssen ist vielerorts noch durch künstliche Hindernisse unterbrochen und sollte weiter saniert werden.
- Natürliche Wasserstandsschwankungen, die für die Regeneration und den Erhalt der Uferhabitate wichtig sind, fehlen in vielen Seen bzw. werden durch die See-regulierung stark gemindert. Lösungen sollten gefunden werden, um möglichst naturnahe Pegelschwankungen zu ermöglichen.
- Die Wasserqualität muss in vielen Seen weiter verbessert werden. Viele Seen leiden nach wie vor unter zu hohen Nährstoffeinträgen. Verschmutzungen mit Mikroverunreinigungen, Mikroplastik sowie Pestiziden stellen für Fische und aquatische Invertebraten ebenfalls eine Bedrohung dar. Die möglichen Konsequenzen dieser z. T. neuen Bedrohungen sind noch weitgehend unbekannt und sollten dringend erforscht werden.
- Der Nutzungsdruck durch Freizeitaktivitäten auf den Seen nimmt kontinuierlich zu. Rückzugsgebiete für Fische gibt es aber kaum. Ähnlich wie bei Vogelschutzgebieten sollten neu auch Fischschutzgebiete in verschiedenen Habitaten geschaffen werden.

BIBLIOGRAPHIE

[1] Alexander, T.; Seehausen, O. (2021): Diversity, distribution and community composition of fish in

- perialpine lakes – «Projet Lac» synthesis report, Eawag: Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology, Kastanienbaum
- [2] Seehausen, O. et al. (2014): Cichlid species area relationships are shaped by adaptive radiations that scale with area. *Ecology letters* 17 (5), 583-592
- [3] Diethart, M. et al. (2004): Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants, *OIKOS*, Bd. 105, S. 481-488
- [4] Winfield, I. J. (2004): Fish in the littoral zone: ecology, threats and management, *Limnologica*, Bd. 34, S. 124-131
- [5] BAFU (2021): Konzentrationsverhältnis von Stickstoff (N) zu Phosphor (P) in Schweizer Seen im Kontext des Po. 15.3795 der UREK-N «Standortbestimmung zur Fischerei in Schweizer Seen und Fließgewässern» – Bericht zuhanden der UREK-N, Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern
- [6] Korhonen, J. J.; Wang, J.; Soininen, J. (2011): Productivity-Diversity Relationships in Lake Plankton Communities, *PLOS One*, Bd. 6, Nr. 8, S. 1-11
- [7] Degerman, E. et al. (2001): Human Impact on the Fish Diversity in the Four Largest Lakes of Sweden, *Ambio*, Bd. 30, Nr. 8
- [8] MacArthur, R. H.; Wilson, E. O. (1967): *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press
- [9] Vonlanthen, P. et al. (2009): Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.), *Journal of Evolutionary Biology*, Bd. 22, S. 498-514, März
- [10] Doenz, C. (2014): Diversity and diversification in two fish radiations in the same pre-alpine lake, *Lake Thun, Universität Bern, Bern*
- [11] Lucek, K. et al. (2018): Distinct colonization waves underlie the diversification of the freshwater sculpin (*Cottus gobio*) in the Central European Alpine region, *Journal of Evolutionary Biology*, Bd. 31, S. 1254-1267
- [12] Alexander, T. J. et al. (2015): Estimating whole-lake fish catch per unit effort, *Fisheries Research*, Bd. 172, S. 287-302
- [13] Vonlanthen, P.; Périat, G. (2013): Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Brienzersee, Eawag, Kastanienbaum
- [14] Eawag (2014): Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Walensee, Kastanienbaum
- [15] Vonlanthen, P. et al. (2012): Anthropogenic eutrophication drives extinction by speciation reversal in adaptive radiations, *Nature*, Bd. 482, S. 375-362

> SUITE DU RÉSUMÉ

un peu plus profondes accueillent les perches, tandis que les couches encore plus profondes sont le refuge des corégonos et ombles chevaliers. Le littoral présente une grande biodiversité avec une densité et une biomasse élevées. À cet égard, les embouchures de fleuves proches de l'état naturel remplissent une fonction importante car de nombreuses espèces de poissons menacées y ont été identifiées. Bien que les eaux éloignées des rives et du fond (zone pélagique) accueillent relativement peu d'espèces, elles présentent la plus grande part d'espèces endémiques, en particulier de corégonos et d'ombles chevaliers. La teneur en oxygène joue actuellement un rôle décisif dans les eaux profondes (zone benthique). Des ombles chevaliers, corégonos et chabots ont pu être identifiés au plus profond des lacs n'ayant pas connu de déficit en oxygène par le passé. Ces espèces n'ont en revanche pas été détectées dans les eaux profondes des lacs ayant manqué d'oxygène durant la phase d'eutrophisation lacustre, et ce, malgré le fait que l'approvisionnement actuel en oxygène soit de nouveau suffisant dans différents lacs. La zone profonde des lacs qui souffrent encore actuellement de déficits en oxygène s'avère impropre à accueillir des poissons. Si l'on considère leur volume total, les grands lacs pauvres en nutriments et riches en oxygène présentent une plus grande biomasse et une plus forte abondance de petites espèces de corégonos que les grands lacs riches en nutriments. Les espèces de poissons qui profitent des concentrations plus importantes en nutriments sont en particulier celles qui peuplent les couches d'eau supérieures et qui y trouvent leurs frayères, comme le brochet, le gardon, la tanche, la perche, le rotengle et l'ablette. L'abondance de nutriments entraîne cependant aussi une croissance rapide de certaines espèces de corégonos, ce qui peut provoquer une augmentation des rendements de la pêche. D'un autre côté, les concentrations élevées en nutriments engendrent une désoxygénation du fond des lacs, ce qui provoque la disparition des espèces de poissons adaptées à ces profondeurs, en particulier chez les corégonos et les ombles chevaliers. La conservation et la protection de la diversité des poissons de ces écosystèmes lacustres uniques nécessitent des efforts pour revitaliser les bords des lacs et les deltas des rivières, renoncer à l'extraction de graviers dans les embouchures des fleuves, reconnecter les affluents et émissaires avec les lacs, rétablir les fluctuations naturelles du niveau de l'eau, améliorer davantage la qualité de l'eau et, ainsi, protéger les habitats benthiques.