

Die Bedeutung der Schotterbänke und -ufer des Alpenrheins als Ausbreitungsweg für Pflanzen- und Tierpopulationen

KARL-GEORG BERNHARDT

Zum Autor

Dr. Karl-Georg Bernhardt, geboren 1957, studierte in Münster Landschaftsökologie und Biologie, promovierte in Osnabrück im Fach Botanik (1986) und erlangte mit seiner Habilitation (1993) die Lehrbefugnis für das Fach Spezielle Botanik. O. Prof. an der Universität für Bodenkultur, Institut für Botanik, Wien. Forschungsgebiete sind Vegetationskunde, Populations- und Renaturierungsökologie. Seit 1988 Forschungstätigkeit in Liechtenstein.



Zusammenfassung

Im Fürstentum Liechtenstein wurde die Dynamik des verbauten Rheins untersucht. Dabei stand die Prozessdynamik der Umlagerungsstrecke mit der Ausbildung von Sedimentinseln und die Besiedlung durch spezialisierte Pflanzen und Insekten im Vordergrund. Vergleichend wurden einige Strecken am nicht ausgebauten Vorderrhein untersucht.

Es hat sich gezeigt, dass die Hochwasserdynamik des Alpenrheins für Sedimentumlagerungen ausreicht und es zur Bildung geeigneter Habitate kommt, auf denen sich spezialisierte Organismen ansiedeln können.

Einleitung

Alpine Wildflusslandschaften sind sehr dynamische Lebensräume, und unter naturnahen Bedingungen ist das Entstehen und Verschwinden der Pionierstandorte die Regel. Pflanzenarten, die auf den von Umlagerungen betroffenen Kiesbänken dauerhaft überleben, müssen an Stressfaktoren wie Trockenheit, Überflutung oder Übersättigung angepasst sein und müssen die Fähigkeit besitzen, die neu entstehenden Standorte in ausreichender Zahl und Geschwindigkeit zu besiedeln (MÜLLER 1991, 1995a, b; BERNHARDT 1993, 1996; BILL et al. 1997). Unter natürlichen Bedingungen existiert ein Gleichgewicht zwischen Verlust und Wiederansiedlung der Arten (vgl. VENABLE & BROWN 1988). Viele der Siedlungsstandorte werden bei Hochwasser oder aber bei wenigen Hochwässern zerstört, was zur weiteren Ausbreitung der Pflanzen führt. Diese Pionierarten der Kiesbänke werden häufig als «Alpenschwemmlinge» bezeichnet und kommen auf Steinschutt- und Geröllhalden der alpinen und subalpinen Stufe sowie auf Gletschervorfeldern vor, wo ähnliche Standortbedingungen herrschen (ELLENBERG 1996). Diese Arten werden als Samen bzw. Früchte oder auch als ganze Pflanzen (= Diasporen) aus diesen Regionen mit dem Fluss hinuntergeschwemmt. Für die vorliegende Untersuchung spielt dabei die Frage eine Rolle, inwieweit sich der Ausbau und die Begradigung von alpinen Flüssen auf die oben geschilderten Vorgänge auswirkt (vgl. BERNHARDT 1995, 1996). Nach verschiedenen Autoren (MARTINEZ & DUBOST 1992, PLACHTER 1993, BILL et al. 1997) besiedeln bestimmte Pflanzen wie *Myricaria germanica* und andere Pionierbesiedler nur bei natürlicher Dynamik. Sie benötigen also unverbaute Oberläufe von Alpenflüssen. Entsprechend können sie sich etablieren, da hier Hochwasser auftreten und dies zu regelmässigen Veränderungen von Kiesbänken führt. Das gilt auch für tierische Leitorganismen wie *Bryodema tuberculata* (STELTER et al. 1997), Uferspringwanzen (Saldidae) und Laufkäfer (HERING 1995, HERING & PLACHTER 1997). Es handelt sich dabei zumeist um räuberisch lebende Artengruppen, die an ufernahen Bereichen hohe Abundanzen erreichen können, aber auch die Wechselwasserbereiche höhergelegener Schotterbänke besiedeln.

Im Untersuchungsgebiet (Talraum Liechtenstein) soll nachgeprüft werden, ob es im ausgebauten Rhein zur Bildung von besiedlungstauglichen Schotter- und Kiesinseln kommt, welche Organismen sie besiedeln und inwieweit dieses Inventar sich von naturnahen Wildflussstrecken unterscheidet. Dazu wurden als Vergleich im Vorderrhein Flächen untersucht.

Ein Kriterium ist bei den Pflanzenarten auch die Diasporenbank im Boden. Im allgemeinen ist sie bei Pionierarten an Fliessgewässern in sehr geringer Dichte ausgebildet, wird aber bedeutsamer je stärker die Fliessstrecke ausgebaut und je weniger Eigendynamik vorhanden ist (MÜLLER et al. 1992; BERNHARDT 1993, 1996). In Bezug auf Keimfähigkeit (Keimrate und Keimgeschwindigkeit) ergeben sich grosse Unterschiede zwischen den einzelnen Arten. Bei fast allen Arten fehlt eine Samenruhe (Dormanz). Bei der Fähigkeit zur Wasserausbreitung gibt es ebenfalls erhebliche Unterschiede in der Schwimmfähigkeitsdauer (vgl. BILL et al. 1999).

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet ist der Verlauf der Rheins im Talraum Liechtensteins, sowie die angrenzenden Strecken in Österreich und der Schweiz. Hier wurde als naturnahe Vergleichsstrecke auch der Vorderrhein untersucht. *Tabelle 1* gibt eine Übersicht über die Probestellen im Untersuchungsgebiet. Der Rhein im Talraum Liechtenstein ist verbaut mit einem festen Wuhr versehen (vgl. BROGGI 1988). Eine Bildung von Schotterbänken etc. ist nur innerhalb des ausgebauten Bettes möglich. Es werden drei Typen von Umlagerungsflächen unterschieden (*Abb. 1*):

- Uferschotterbank mit geringem Feinmaterialanteil
- Schotterinsel ohne Kontakt zum Ufer
- Schotterinsel mit Kontakt zum Ufer und teilweise Feinmaterialauflage

Tab. 1: Übersicht über die Probestellen im Untersuchungsgebiet

Flächen-Nr. 1:	b. Sevelen/Vaduz, FL - Schotterinsel, Ausbaustrecke
Flächen-Nr. 2:	nach Sevelen (ehemals 4), FL - Schotterinsel, Ausbaustrecke
Flächen-Nr. 3:	Bonaduz, CH, Feinsand-Schotterinsel
Flächen-Nr. 4:	Bonaduz, CH, Feinsand-Schotterinsel
Flächen-Nr. 5:	b. Trübbach, CH - Schotterinsel, Ausbaustrecke
Flächen-Nr. 6:	b. Domat, CH - Schotterinsel
Flächen-Nr. 7:	Lienz, CH - Schotter-Feinsandinsel, Ausbaustrecke, Vegetationsbedeckung insgesamt 80 %
Flächen-Nr. 8:	Vorderrhein b. Versam/Sagogn, CH - Insel, Feinmaterial zwischen Grobblöcken
Flächen-Nr. 9:	b. Landquart, CH - Grobschotterinsel, z.T. mit Uferkontakt
Flächen-Nr. 10:	b. Sargans, CH - Schotterinsel mit Uferkontakt
Flächen-Nr. 11:	b. Neugrütt, FL - Schotterinsel mit Uferkontakt
Flächen-Nr. 12:	b. Balzers/Mäls, FL - Schotterinsel mit Uferkontakt, Ausbaustrecke
Flächen-Nr. 13:	b. Mäls/Brücke, FL - Schotterinsel mit Uferkontakt, Ausbaustrecke
Flächen-Nr. 14:	b. Vaduz, FL - Ebenholz mit Uferkontakt, Ausbaustrecke
Flächen-Nr. 15:	b. BERN, FL - mit Uferkontakt

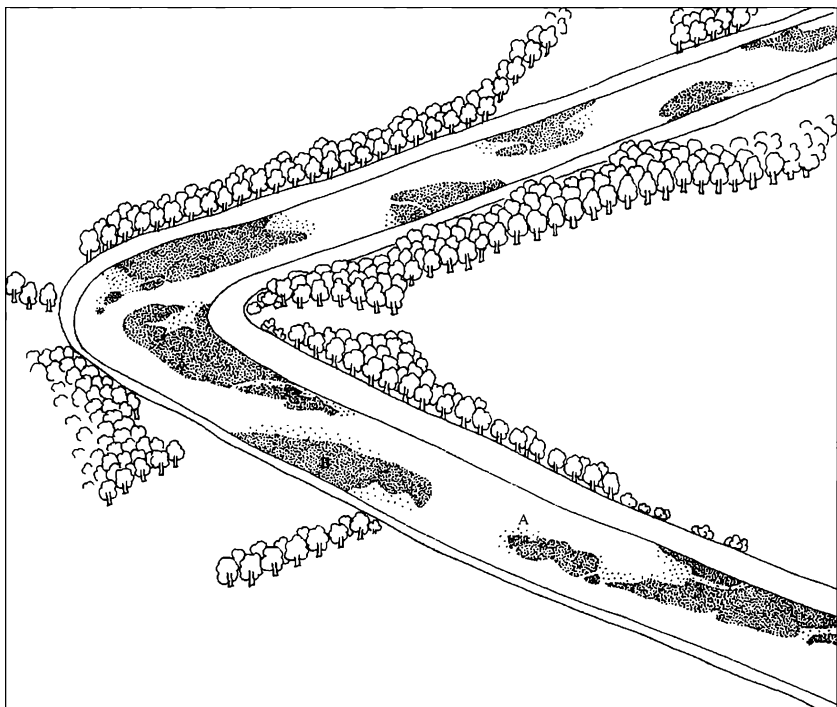


Abb. 1: Schematische Darstellung der Schotterbanktypen im Fürstentum Liechtenstein. A = isolierte Inseln, B = Schotterbänke mit Uferkontakt.

Methoden

In den Vegetationsperioden 1995 bis 1998 wurden Schotterflächen und Schotterufer mehrmals vegetationskundlich untersucht.

Zur Untersuchung des Diasporeneintrags wurde die Bodenoberfläche, insbesondere im Feinsandbereich, nach Hochwasserereignissen abgefeigt, die Diasporen nach dem Spülverfahren (BERNHARDT & HURKA 1989) extrahiert, bestimmt und ausgezählt. Das gleiche Verfahren wurde nach der Samenreife der vorhandenen Pflanzenarten durchgeführt.

Die Erfassung der Uferwanzen (Saldidae) erfolgte mit einem Exhauster, zweimal pro Jahr für ca. 30 Minuten. Durch Handfänge, die nur einen momentanen Zustand widerspiegeln, wurden die Laufkäferarten der Schotterbänke ermittelt. Für die Bestimmung bedanke ich mich bei den Herren Dr. M. Baehr, Staatssammlung München, Dr. K. Handke, Ganderkesee und für die Überlassung aktueller Daten Herrn Kurt Arnold, Geyer (s. auch ARNOLD 1998).

Vegetationsverhältnisse

In *Tabelle 2* sind die auf den Untersuchungsflächen nachgewiesenen Pflanzenarten aufgeführt. Es zeigt sich, dass die Vorkommen der Pflanzenarten unterschieden werden können - einmal in Arten, die nur auf Schotterinseln mit höher gelegenen Feinmaterialbereichen vorkommen und zum anderen in Arten, die sowohl am Ufer als auch auf Schotterinseln mit und ohne Uferkontakt auftreten. Bei der ersten Gruppe handelt es sich im Wesentlichen um Pionierarten der subalpinen und alpinen Zone. Diese Pflanzen werden im Allgemeinen auch als «Alpenschwemmlinge» bezeichnet, was darauf beruht, dass diese Pflanzen flussabwärts aus höheren Lagen (Gletscherregionen) durch Wassertransport in tiefere Lagen transportiert werden, in denen sie in der Regel nicht vorkommen (vgl. VOLK & BRAUN-BLANQUET 1939, MOOR 1938, BRESINSKY 1965, STÖCKLIN 1990, MÜLLER 1995, BILL et al. 1999). Zu den typischen und häufigen Alpenschwemmlingen zählen *Myricaria germanica*, *Gypsophila repens*, *Linaria alpina*, *Saxifraga aizoides*, *Saxifraga aizoon*, *Arabis alpina*, *Campanula scheuchzeri* sowie *Calamagrostis pseudophragmites* (s. *Tab. 2*).

Diese Ergebnisse überraschen für den Untersuchungsraum, da diese Arten (vgl. PLACHTER 1998) als typisch für unverbaute Wildflüsse bezeichnet werden (MÜLLER 1995b). Die meisten der Probeflächen (1, 2, 5, 7), auf denen diese Arten gemeinsam vorkommen, liegen im Flussbett des ausgebauten Rheins in Liechtenstein. Hier ist das Ufer als Damm verbaut und eine Beeinflussung der Aue durch Hochwasser erfolgt nicht. Das bedeutet, dass diese Arten isoliert auf den Habitatinseln «Schotterflächen» im Rhein existieren, die innerhalb des ausgebauten Bettes nach Hochwasser entstehen und umgelagert werden können.

Andere Arten wie *Salix alba*, *Salix elaeagnos*, *Calamagrostis varia*, *Salix purpurea* sowie *Agrostis stolonifera* besiedeln ebenso Schotterufer und teilweise auch den Rheindamm. Einige Pflanzenarten wie *Erucastrum nasturtiifolium*, *Melilotus albus*, *Populus tremula*, *Alnus incana* besiedeln vom Rheindamm aus die Schotterflächen; sie konnten nur in den Ausbaustrecken nachgewiesen werden.

Tab. 2: Pflanzenarten der Schotterinseln und Schotterufer

v = 1 Ex., s = < 10 Ex., st = 10-20 Ex., h = 20-50 Ex., sh = über 50 Ex.

Flächennummer:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Feinsandinseln:															
<i>Myricaria germanica</i>	sh	s	h	sh	h	sh	sh	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gypsophila repens</i>	sh	sh	sh	sh	sh	s	sh	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Linaria alpina</i>	st	st	st	st	-	st	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga aizoides</i>	st	s	h	-	s	s	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Campanula scheuchzeri</i>	st	s	s	v	-	s	V	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erucastrum nasturtiifolium</i>	s	st	st	s	s	st	st	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Reseda lutea</i>	st	st	s	s	s	s	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Poa laxa</i>	s	s	s	-	s	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	s	s	h	h	-	s	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calamagrostis epigeios</i>	s	s	s	t	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Melilotus albus</i>	s	s	s	s	v	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga aizoon</i>	s	s	-	-	s	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arabis alpina</i>	s	s	s	-	s	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thymus pulegioides</i>	-	s	v	-	-	v	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tussilago farfara</i>	st	st	st	st	st	st	st	s	-	-	-	-	v	v	-
<i>Populus tremula</i>	st	st	st	st	st	h	h	-	s	-	-	-	-	-	-
<i>Silene vulgaris ssp. glareosa</i>	s	-	s	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Schotterinseln und -ufer

<i>Salix alba</i>	sh	sh	sh	h	sh	h	sh	st	h	h	st	-	s	st	st
<i>Salix elaeagnos</i>	h	-	st	s	h	-	h	s	st	st	st	-	st	st	st
<i>Calamagrostis varia</i>	s	-	h	-	s	s	s	st	s	s	st	v	st	st	v
<i>Agrostis stolonifera</i>	st	st	st	st	st	st	st	s	st	s	st	-	-	-	-
<i>Salix purpurea</i>	st	st	s	-	s	-	-	-	s	-	-	s	-	-	-

ohne konkrete Zuordnung

<i>Crepis alpestris</i>	v	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agrostis gigantea</i>	-	-	s	-	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carduus nutans</i>	-	v	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agrostis tenuis</i>	-	s	-	-	-	-	h	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phragmites australis</i>	-	s	-	-	-	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eupatorium cannabinum</i>	s	-	-	-	v	-	v	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calamagrostis villosa</i>	st	-	-	-	-	-	s	s	-	s	-	-	-	v	-
<i>Agropyron caninum</i>	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plantago major</i>	s	-	-	-	-	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plantago lanceolata</i>	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salix nigricans</i>	s	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alnus incana</i>	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	s	s	-
<i>Galium anisophyllum</i>	-	-	-	-	-	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leontodon hispidus</i>	-	-	-	-	-	-	s	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Solidago serotina</i>	-	-	-	-	-	-	st	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conyza canadensis</i>	-	-	-	-	-	-	h	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deschampsia caespitosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	s	-	-	s	-	-	-	-

Diasporenbank und Ausbreitung

Eine Übersicht über die nachgewiesenen Diasporen auf den Untersuchungsflächen gibt *Tabelle 3*. Auffällig ist eine Gruppe von Pflanzenarten, die in der aktuellen Vegetation nicht in der Diasporenbank des Bodens, insbesondere der Inseln mit Feinsandauflage vorhanden sind. Neben *Betula pendula*, die aus den Uferbereichen eintragen wird, treten einige Arten auf, die in Seitenbächen vorkommen, wie *Cardamine amara* und *Veronica beccabunga* (vgl. BERNHARDT 1997), aber auch alpine Arten wie *Hutchinsia alpina*, *Dryas octopetala*, *Petasites paradoxus* und *Saxifraga caesia* (vgl. ELKINGTON 1971). Davon können nach GRIME et al. (1988) *Agrostis gigantea* und *Saxifraga caesia* eine dauerhafte Diasporenbank bilden. Einige der in der Diasporenbank vorkommenden Arten sind am Ufer in der aktuellen Vegetation zu finden, nicht aber auf den Inseln. Der Grossteil der Pflanzenarten wurde sowohl in der Pflanzendecke als auch in der Diasporenbank vorgefunden, wovon *Arabis alpina*, *Campanula cochleariifolia*, *Erucastrum nasturtiifolium* und *Silene vulgaris* eine dauerhafte Diasporenbank bilden (GRIME et al. 1988).

Tab. 3: Nachgewiesene Diasporen auf den Probeflächen (absolute Zahlen als Summe von je 2 Proben Ende Mai und Ende August der Jahre 1997 und 1998)

Probeflächennummer: generat. Diasporenbank	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Nur Diasporenbank															
<i>Betula pendula</i>	12	6	88	70	10	1	91	16	7	-	8	34	60	13	1
<i>Poa alpina</i>	18	3	1	5	4	-	11	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Cardamine amara</i>	15	10	-	-	1	3	12	-	-	-	-	3	-	-	-
<i>Veronica beccabunga</i>	5	8	-	1	14	6	1	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Hutchinsia alpina</i>	7	-	11	5	3	-	-	-	-	-	-	3	8	-	-
<i>Dryas octopetala</i>	-	12	-	1	-	-	-	-	-	-	-	7	1	-	-
<i>Petasites paradoxus</i>	-	1	5	12	-	-	-	4	-	-	-	13	-	-	-
<i>Saxifraga caesia</i>	-	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
auf Inseln in der aktuellen Vegetation fehlend															
<i>Alnus incana</i>	1	3	50	96	10	8	34	4	1	-	1	81	45	12	6
<i>Agrostis gigantea</i>	1	1	16	26	-	1	-	-	2	-	1	3	7	-	-
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	5	16	11	10	1	2	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elymus caninus</i>	7	1	-	2	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deschampsia caespitosa</i>	1	-	2	-	-	-	-	5	-	-	1	-	-	3	-
in Diasporenbank und aktueller Vegetation															
<i>Gypsophila repens</i>	698	310	81	16	20	89	193	5	6	1	1	13	42	6	7
<i>Campanula cochleariifolia</i>	11	2	2	31	14	6	5	15	27	12	2	6	1	1	8
<i>Salix eleagnos</i>	3	1	4	-	2	-	1	6	1	1	1	-	-	2	5
<i>Salix purpurea</i>	1	3	4	6	-	7	7	1	1	1	2	3	-	-	-
<i>Myricaria germanica</i>	5	2	2	1	-	-	-	3	2	-	-	4	1	1	1
<i>Hieracium staticifolia</i>	-	5	1	-	6	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arabis alpina</i>	32	6	3	-	-	1	1	-	-	-	-	5	7	-	1

Probeflächennummer:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Silene vulgaris</i> agg.	3	93	12	1	8	9	40	12	-	-	-	3	6	1	-
<i>Erucastrum nasturtiifolium</i>	88	16	3	23	17	12	3	-	12	6	1	14	2	-	-
<i>Agrostis stolonifera</i>	25	16	30	98	17	2	3	5	6	1	12	-	-	17	1
<i>Reseda lutea</i>	1	4	2	3	-	-	1	-	2	-	5	6	-	1	-
<i>Calamagrostis spec.</i>	4	4	8	-	8	-	1	6	-	-	1	-	-	-	-

nur innerhalb Ausbaustrecke

<i>Carduus nutans</i>	2	16	-	-	-	-	-	-	-	-	4	6	1	3	1
<i>Crepis pyrenaica</i>	1	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conyza canadensis</i>	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>Plantago lanceolata</i>	7	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	3	-
<i>Eupatorium cannabinum</i>	2	2	-	-	1	3	-	-	-	-	1	-	-	-	3
<i>Inula salicifolia</i>	19	3	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Medicago sativa</i>	1	2	-	-	2	-	-	-	-	-	3	-	2	1	3
<i>Calluna vulgaris</i>	34	78	-	-	3	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bromus erectus</i>	7	12	-	-	11	28	-	-	-	-	1	9	23	-	6
<i>Brachypodium pinnatum</i>	-	5	-	-	5	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Daucus carota</i>	1	8	-	-3	12	-	-	-	-	-	1	2	5	3	-
<i>Solidago serotina</i>	2	6	-	-	1	-	8	-	-	-	-	-	2	-	-

generat. Diasporenbank

vegetative Diasporenbank

<i>Agrostis stolonifera</i>	1	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Phragmites australis</i>	-	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Solidago serotina</i>	2	3	1	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agropyron repens</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga aizoon</i>	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-

Interessant ist auch das Vorkommen einiger Grünland- und Ruderalpflanzen in der Diasporenbank. Es sind Pflanzenarten, die nur innerhalb der Ausbaustrecke des Rheins, entlang des Rheindammes, festgestellt wurden (WALDBURGER 1983). Hier ist von einer Ausbreitung von den Rheindämmen her auszugehen.

In *Tabelle 4* sind die vorgefundenen Diasporen der Pflanzenarten nach ihrer Herkunft unterschieden. Von besonderem Interesse sind die Arten, die nicht am Ufer bzw. Rheindamm auftreten. Es handelt sich hierbei um Pionierarten alpiner Lebensräume, die auf dem Wasserwege in das Rheintal gelangt sind. Die Überlebensstrategien dieser Arten unterscheiden sich. Zum einen können sie wie *Myricaria germanica* neu besiedelte Flächen lange besetzen, oder wie *Hutchinsia alpina*, deren Diasporen kurzlebig sind, aber in grosser Anzahl produziert werden und deshalb wieder schnell neu Pionierhabitate besetzen (vgl. BERNHARDT 1996). Überhaupt handelt es sich zumeist um Pflanzenarten, deren Diasporen kaum eine Dormanz besitzen und schnell auflaufen (BERNHARDT 1996) und so typischerweise offene Flussinseln besiedeln können.

Von verschiedenen Autoren wird postuliert, dass die Ausbreitung über das Medium Wasser ein wichtiger Faktor für die Verbreitung und Häufigkeit von Pflanzen in der Flussaue ist (JOHANNSON et al. 1986; BRUGBAUER & BERNHARDT 1990; NILSSON et al. 1994; BERNHARDT 1995). Für die alpinen Flüsse wie den Alpenrhein gilt dabei, dass überhaupt besiedelbare

Flussinseln vorhanden sein müssen, d.h. sie müssen relativ stabil, gut durchfeuchtet sein und einen genügend hohen Anteil feiner Sedimente aufweisen (REICH & LEBER 1998; BILL et al. 1999) (Abb. 3, 4). Dann ist auch die Bildung einer Diasporenbank möglich (BERNHARDT 1993). Bei den untersuchten Inseln im Talraum Liechtensteins und angrenzenden Regionen hat sich gezeigt, dass auf der Bodenoberfläche und bis 1 cm Bodentiefe Diasporen vorhanden sind. Auffällig ist die hohe Dichte der Diasporenbank von *Gypsophila repens*, *Hieracium staticifolia* und *Campanula chochleariifolia* sowie *Arabis alpina* (Tab. 4). Es handelt sich um Arten, die auf die Untersuchungsflächen gelangt sind, sich etabliert, reproduziert und dann eine grosse Anzahl von Nachkommen gebildet haben (Abb. 5, 6). Diese Kohorten entstehen bei günstigen Wasserverhältnissen, können überdauern und sich weiter ausbreiten. Das gilt auf den Untersuchungsflächen, insbesondere für *Gypsophila repens*. Dabei ist interessant, dass die Diasporen dieser Art nach Schwimmexperimenten im Labor von BILL et al. (1999) als nicht schwimmend bezeichnet werden.

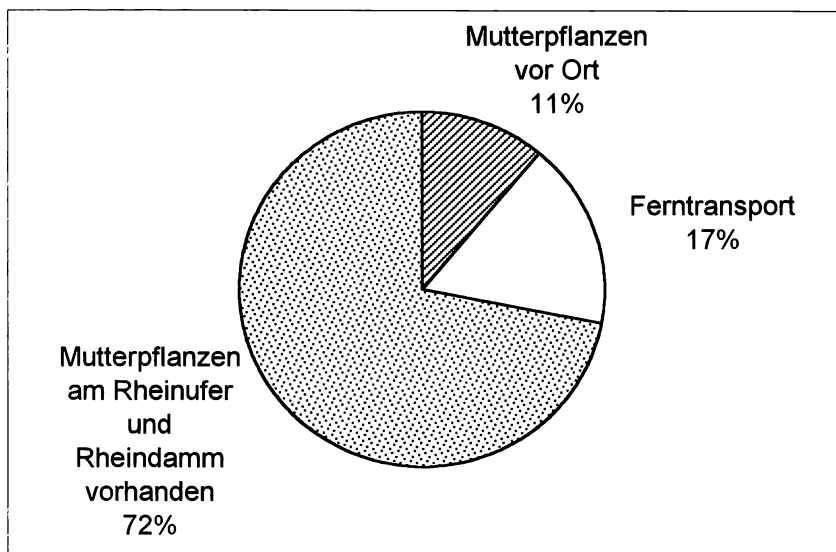


Abb. 2: Anteilmässige Verteilung zur Herkunft der Pflanzenarten.



Abb. 3: Schotterbank mit hohem Feinmaterialanteil im ausgebauten Alpenrhein.



Abb. 4: Feinmaterialreiche, stabile Insel bei Lienz (CH) im Rhein.



Abb. 5: Angeschwemmte Mutterpflanze von *Gypsophila repens* mit Kohorten von Keimlingen.



Abb. 6: Pionierbesiedlung auf feinmaterialreichen Schotterbänken im Rhein.

Im Untersuchungsgebiet wurden insgesamt 17 % Arten gefunden (Abb. 2), die nicht in der aktuellen Vegetation vorkommen, weder am Ufer noch auf den Inseln. Hier kann ein Ferntransport vermutet werden (BERNHARDT 1989). Interessant sind für alpine Flüsse untypische Pflanzenarten wie *Cardamine amara* und *Veronica beccabunga* (vgl. BILL et al. 1999), die im Untersuchungsgebiet aus Nebenbächen des Rheintals eingetragen werden. Die weiteren Arten dieser Gruppe *Dryas octopetala*, *Saxifraga caesia* und *Myricaria germanica*, gelten nach den Schwimmexperimenten von BILL et al. (1999) als schlecht schwimmend, *Hutchinsia alpina* und *Arabis alpina* als gut schwimmend.

Sicher werden nicht alle Diasporen auf dem Wasserwege ausgebreitet (z.B. *Salix* spp., *Betula pendula* etc.), diese Arten spielen als «Alpenschwemmlinge» keine Rolle und sind als Elemente einer intensiv genutzten Kulturlandschaft zu betrachten.

Tab. 4: Vermutete Herkunft der nachgewiesenen Diasporen

Ferntransport (Vorkommen UG nicht nachgewiesen)	Mutterpflanzen vor Ort	Mutterpflanzen am Ufer/Damm
<i>Cardamine amara</i>	<i>Gypsophila repens</i>	<i>Betula pendula</i>
<i>Veronica beccabunga</i>	<i>Tolpis staticifolium</i>	<i>Poa alpina</i>
<i>Hutchinsia alpina</i>	<i>Campanula cochlearifolia</i>	<i>Petasites paradoxa</i>
<i>Dryas octopetala</i>	<i>Arabis alpina</i>	<i>Alnus incana</i>
<i>Saxifraga caesia</i>		<i>Agrostis gigantea</i>
<i>Myricaria germanica</i>		<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>
		<i>Elymus caninus</i>
		<i>Deschampsia caespitosa</i>
		<i>Salix eleagnos</i>
		<i>Salix purpurea</i>
		<i>Salix alba</i>
		<i>Erucastrum nasturtifolium</i>
		<i>Agrostis stolonifera</i>
		<i>Reseda lutea</i>
		<i>Carduus nutans</i>
		<i>Crepis pyrenaicus</i>
		<i>Plantago lanceolata</i>
		<i>Eupatorium cannabinum</i>
		<i>Inula salicifolia</i>
		<i>Melilotus sativus</i>
		<i>Calluna vulgaris</i>
		<i>Bromus erectus</i>
		<i>Brachypodium pinnatum</i>
		<i>Daucus carota</i>
		<i>Solidago serotina</i>
		<i>Phragmites australis</i>

Arthropodengruppen

Eine Übersicht über die auf den Schotterflächen vorgefundenen Saldidae und Carabidae ist *Tabelle 5* zu entnehmen. Während *Macrosalda scotica* im Untersuchungsgebiet nur Grobschotter- und Grobkies besiedelt, lebt *Macrosalda variabilis* auf den Feinmaterialauflagen der Schotterinseln im Rhein (vgl. PERICART 1990). Der Unterschied in der Habitatpräferenz liegt im Substrat. Beide Arten leben an schnellfließenden Flüssen und kommen im Untersuchungsgebiet räumlich gemeinsam vor (BERNHARDT & ULLRICH 1993). Beide Arten sind im Untersuchungsgebiet hauptsächlich im Talraum verbreitet. Dagegen lebt *Saldula melanoscela* hauptsächlich im alpinen Raum des Untersuchungsgebietes (BERNHARDT & ARNOLD 1994) und wird nur in geringer Dichte im Alpenrhein gefunden. Wahrscheinlich sind die Tiere in den Talraum verdriftet worden, ähnliches ist von *Saldula c-album* anzunehmen. Bei den Laufkäfern fällt insbesondere *Bembidion fasciculatum* auf, die im Untersuchungsgebiet nur auf den Inseln mit Feinmaterialauflagen gefunden werden. Wahrscheinlich liegt es daran, dass diese höher gelegenen Flächen Rückzugsräume bilden, die am Ufer mit einer künstlichen Steilböschung im Untersuchungsraum nicht zu finden sind. HERING & PLACHER (1997) weisen die Art für Ufer nach, nicht nur für Schotterinseln. Dagegen konnte *Nebria picicornis* an allen Ufern und Sandinseln nachgewiesen werden; es war die steteste Laufkäferart im Untersuchungsgebiet. Die meisten anderen Laufkäferarten wurden am Ufer und am Rheindamm aufgesammelt (vgl. ARNOLD 1998).

Tab. 5: Liste der häufigsten Laufkäfer (Carabiden) und Ufersprungwanzen (Saldidae) im Untersuchungsgebiet (Summe aller Handfänge).

s = Schotterinsel (isoliert), u = Ufer, d = Rheindamm, v = vorhanden

Probeflächennummer:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Prä f.
Saldidae																
<i>Macrosaldula scotica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	60	13	6	25	9	32	6	u
<i>Macrosaldula variabilis</i>	2	16	3	19	6	-	32	-	-	-	-	-	-	-	-	s
<i>Saldula c-album</i>	1	-	3	-	1	-	-	-	1	-	2	3	-	-	-	s,u
<i>Saldula melanoscela</i>	1	4	8	3	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	s
Carabidae																
<i>Bembidion fasciolatum</i>	88	17	53	31	10	18	32	3	-	-	-	-	-	-	-	s
<i>Cinidela campestris</i>	V	V	V	V	-	-	V	-	-	-	-	-	-	-	-	s
<i>Bembidion deletum</i>	-	-	8	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	u,s
<i>Notiophilus palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	8	6	7	15	4	12	1	u,d
<i>Tachys micros</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	2	-	1	u,d
<i>Amara aenea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	3	3	8	11	9	u,d
<i>Nebria picicornis</i>	15	26	13	58	17	6	3	47	33	11	3	9	29	18	4	s,u

Viele der Arten zeigen eine Überflutungsresistenz, wie z.B. Laufkäfer (Carabidae) des Uferbereichs, die ohne weiteres mehrere Tage im kalten Wasser überleben können (SIEPE 1989). Wohl alle sind passiv auf der Wasseroberfläche schwimmfähig (Oberflächendrift), Individuen der Gattung *Bembidion* können aktiv auf der Wasseroberfläche laufen (PLACHTER 1998). Dagegen ist *Nebria picicornis* als Imago gut flugfähig und sehr mobil. Die Larven entwickeln sich im Winter in uferferneren Bereichen (MANDERBACH & PLACHTER 1997). Die genannten Autoren konnten auch nachweisen, dass *Nebria picicornis* entlang der Uferlinie der oberen Isar in 25 Tagen mindestens 885 m zurücklegte.

Diskussion

Ausbreitung der Pflanzen

Die Bedeutung des Transports von Samen und Früchten durch das Wasser und die Auswirkungen auf die Vegetation wurden schon früh untersucht (z.B. GUPPY 1882, VOGLER 1901, VOLK & BRAUN-BLANQUET 1939). Schwierig ist dabei insgesamt die Definition wie und wie lange die Diasporen transportiert werden. Sind Diasporen auf der Wasseroberfläche wirklich schwimmfähig? Werden sie bei hoher Fliessgeschwindigkeit im Wasserstrom oder am Grund wie Sedimente vorwärtsgetrieben? Oder werden sie immer wieder ans Ufer etc. getrieben und in Etappen transportiert? Wie lange dauert das und wie lange bleiben dabei die Diasporen lebensfähig (vgl. RYRIN & BOREGARD 1991, BILL et al. 1999)? Tatsache ist, dass die Diasporen der im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Arten aus alpinen Lagen in den Talraum gelangen und regelmässig nach Hochwasser im Anspüllicht zu finden sind, und dass sich bei geeigneten Bedingungen die Arten ansiedeln. So ist *Gypsophila repens* einer der erfolgreichsten Kolonisten von offenen Schotterflächen und Sandbänken im Untersuchungsgebiet (Abb. 5). Da in der unmittelbaren Umgebung keine Ausbreitungszentren vorhanden sind, müssen die Diasporen über längere Distanzen in das Gebiet gelangt sein. Dies ist jedoch nicht notwendigerweise über eine längere Strecke im Rhein erfolgt. Die vorliegende Untersuchung belegt zwar, dass die im Liechtensteiner Talraum nachgewiesenen Arten auch bei Landquart oder Bonaduz rheinaufwärts festgestellt wurden, aber der direkte Transport von dort ist nicht erwiesen. Es ist anzunehmen, dass ein grosser Teil der Diasporen aus den Seitentälern (z.B. Bäche, Rüfen) in den Rhein gelangten, so ist auch das Vorhandensein untypischer Arten wie *Cardamine amara* und *Veronica beccabunga* zu erklären. Die Diasporen müssen nicht auf direktem Wege in einem Stück in den Talraum gelangen. Wenn angespülte Diasporen günstige Keimungs- und Etablierungsmöglichkeiten finden, reproduzieren sie sich und die neuen Diasporen werden weiter flussabwärts ausgebreitet, so dass es zu einem zeitlich verzögerten Transport kommen kann wie es die Beispiele *Gypsophila repens* und *Myricaria germanica* (Abb. 7) zeigen.



Abb. 7: *Myricaria germanica* kann sich auf Schotterinseln langfristig etablieren.



Abb. 8: *Linaria alpina* ist ein typischer und häufiger Alpenschwemmling.

Bedeutung des Alpenrheins als Transportweg (Ökologische Synopse)

Eine grosse Zahl spezialisierter Pflanzenarten mit Verbreitungsschwerpunkt in den Gebirgen kommt auch im Mittel- und Unterlauf alpiner Flüsse vor. Diese Verbreitungsbilder werden mit dem Begriff «Alpenschwemmlinge» abgedeckt (vg. BRESINSY 1965). Nach den experimentellen Untersuchungen von BILL et al. (1999) ist diese Schwimmfähigkeit bei den meisten Pflanzenarten aber stark reduziert. Die vorliegende Untersuchung hat aber gezeigt, dass in Driftfängen grössere Diasporenmengen nachgewiesen wurden.

Es steht zwar der direkte Nachweis im Freiland noch aus, doch aufgrund der Verteilung der Arten und Individuen sowie der relativ hohen Konstanz der Vegetationszusammensetzung kann davon ausgegangen werden, dass insbesondere grosse Hochwässer für eine erfolgreiche Ausbreitung und Etablierung der Arten notwendig ist (PLACHTER 1998). Nach BILL et al. (1997) keimen *Myricaria*-Samen nur auf feuchtem Feinsubstrat und sind nur wenige Stunden keimfähig. So muss das Hochwasserereignis gleichzeitig in der Lage sein, Habitate neu zu schaffen, in denen sich die Pflanzenarten erfolgreich etablieren können. Umfang und Zusammensetzung der Sedimentführung spielen neben der Höhe der Wasserführung eine entscheidende Rolle (PLACHTER 1998). *Myricaria germanica* gehört mittlerweile zu den besonders stark rückläufigen Pflanzenarten Mitteleuropas. Fast alle ausseralpinen Vorkommen sind stark reduziert. In Liechtenstein und im angrenzenden Gebiet konnte die Art nur auf feuchten Sedimentbänken auch als Naturverjüngung nachgewiesen werden. Dieses ist aber korreliert mit einer hohen Dynamik der Umlagerungsstrecke des Rheins innerhalb des ausgebauten Bettes.

PLACHTER (1998) belegt, dass die Populationen und Ökosysteme der Umlagerungsstrecken alpiner Flüsse nicht nur vom Hochwasser selbst, sondern von ihrer Art, Umfang und Wirkung entscheidend geprägt werden. Als zweiter wichtiger Faktor ist die Art, Menge und der Zeitpunkt des durch den Fluss bereitgestellten Sediments anzusehen. Nötig zum Systemerhalt sind nach PLACHTER (1998) besonders heftige Hochwässer, obwohl sie selten auftreten, er korreliert das mit dem Natürlichkeitsgrad und der Naturbelassenheit der Flussstrecke.

Das untersuchte Beispiel Alpenrhein zeigt, dass auch hier bei natürlichen Hochwasserereignissen ein grosser Geschiebetransport erfolgen kann.

Wird Geschiebe, z.B. durch Sperrwerke zurückgehalten, oder haben die Hochwässer keine Kraft mehr zur Umlagerung, so erfolgt nicht nur eine Eintiefung, sondern auch eine Verkleinerung der Sedimentflächen. Damit verschlechtern sich die Bedingungen für Etablierung und Populations-Neugründungen. Durch das Entstehen «stabiler» Habitate werden die Besiedler der ständig veränderten Sedimentinseln verdrängt. *Myrica germanica* kann als alte Pflanze noch längere Zeit überdauern wie es auf einer grossen Sandbank bei Lienz (SG) zu beobachten ist, wird aber von *Salix*-Arten überwuchert. Eine Naturverjüngung erfolgt nicht mehr.

Spitzenhochwässer wirken nicht nur zerstörend, sondern vor allem systemerhaltend (PLACHTER 1998). Hierzu gehört auch das Phänomen der populären Plastizität (BERNHARDT 1996), die nur durch eine hohe Prozessdynamik erhalten werden kann. Dabei sind regelmässige, zu immer gleichem Zeit-

punkt und in gleicher Form durchgeführte Eingriffe schädlich. Das Aussterberisiko für atypisch reagierende Individuen und Populationen, damit häufig auch für Spezialisten, erhöht sich, «normal» reagierende Arten werden gefördert.

Die vorliegende Untersuchung hat gezeigt, dass im ausgebauten Rheinbett eine relativ hohe Prozessdynamik herrscht. Es kommt zu Umlagerungen und Neubildungen von Sedimentinseln bei Hochwässern. Dazu ist aber weiterhin der bisherige Abfluss notwendig. Die Etablierung von Individuen und Populationen spezialisierter Arten steht im Zusammenhang mit den unregelmässigen Hochwasserereignissen. Selbstverständlich ist die Dynamik der Umlagerungsstrecke reduziert, aber gerade das Vorkommen von Leitarten wie *Myricaria germanica* zeigt, dass sie grösser ist als angenommen.

Literatur

- ARNOLD, K. (1998): Die Laufkäfer des Fürstentums Liechtenstein. Ber. Bot.-Zool. Ges. Liechtenstein-Sargans-Werdenberg 25. 177-191.
- BERNHARDT, K.-G. (1989): Pflanzliche Strategien der Pionierbesiedlung terrestrischer und limnischer Standorte in Nordwestdeutschland. *Drosera* 1/2: 113-124.
- BERNHARDT, K.-G. (1992): Die Wanzen (Heteroptera) des Fürstentums Liechtenstein. I. Teil: Die Wanzenfauna des ausseralpinen Raumes. Ber. Bot.-Zool. Ges. Liechtenstein-Sargans-Werdenberg 19: 295-325.
- BERNHARDT, K.-G. (1993): Untersuchungen zur Besiedlung und Dynamik der Vegetation von Sand- und Schlickpionierstandorten. Diss. Bot. 202: 223 Seiten.
- BERNHARDT, K.-G. (1995): Gewässer in der genutzten Kulturlandschaft - Entwicklungsmöglichkeiten und zukünftige Funktionen der Fliessgewässersauen. Mitt. NNA 1: 94-105.
- BERNHARDT, K.-G. (1996): Differenzierungen der Ausbreitung und Lebenszyklen von Pflanzenpopulationen an naturnahen und ausgebauten Fliessgewässersauen. Schriftenr. Inst. Landschaftsökol., Münster 2: 46-78 (Festschrift für Prof. Dr. K.-F. Schreiber).
- BERNHARDT, K.-G. (1997): Die Pflanzengesellschaften des Fürstentums Liechtenstein. IV. Nasse Wiesen und Hochstaudenfluren, Niedermoore, Grossseggenrieder, Röhrichte, Wasserscheiber- und Wasserpflanzengesellschaften. Ber. Bot.-Zool. Ges. Liechtenstein-Sargans-Werdenberg 24. 7-84.
- BERNHARDT, K.-G. & HURKA, H. (1989): Dynamik des Samenspeichers in einigen mediterranen Kulturböden. *Weed Research* 29: 247-254.
- BERNHARDT, K.-G. & ULLRICH, W. (1993): Die Wanzen des Fürstentums Liechtenstein. Ergänzung zum I. Teil: Die Wanzen des ausseralpinen Raumes. Ber. Bot.-Zool. Ges. Liechtenstein-Sargans-Werdenberg 21. 175-183.
- BERNHARDT, K.-G. & ARNOLD, K. (1994): Die Wanzen (Heteroptera) des Fürstentums Liechtenstein. II. Teil: Die Wanzenfauna des alpinen Raumes. Ber. Bot. Zool. Ges. Liechtenstein-Sargans-Werdenberg 21: 161-174.
- BILL, H.C., SPAHN, P., REICH, M. & PLACHTER, H. (1997): Bestandsveränderungen und Besiedlungsdynamik der Deutschen Tamariske, *Myricaria germanica* (L.) Desv. an der oberen Isar. *Z. Ökologie u. Naturschutz* 6: 137-150.

- BILL, H.C., POSCHLOD, P., REICH, M. & PLACHTER, H. (1999): In-stream dispersal of pioneer plants from alluvial floodplains in the Alps.
- BRESINSKY, A. (1965): Zur Kenntnis des circumalpinen Florenelements im Vorland nördlich der Alpen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 38: 5-67.
- BROGGI, M. (1988): Landschaftswandel im Talraum Liechtensteins. Vaduz, 325 Seiten.
- BRUGBAUER, R. & BERNHARDT, K.-G. (1989): Auswirkungen der Hochwasser- und Windausbreitung von Samen auf die Zusammensetzung des Samenspeichers und der Pflanzendecke an Pionierstandorten des Emsufers. Verh. Ges. Ökologie 19: 404-408.
- EKLINGTON, T.T. (1971): *Dryas octopetala* L. J. Ecol. 59: 887-905.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart.
- GRIME, J.P., HODGSON, A.G. & HUNT, R (eds) (1988): Comparative plant ecology, a functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.
- GUPPY, H.B. (1892): The River Thames as an agent in plant dispersal. J. Linnean Soc. London Bot. 29: 333-346.
- HERING, D. (1995): Nahrung und Nahrungskonkurrenz von Laufkäfern und Ameisen in einer nordalpinen Wildflussaue. Arch. Hydrobiol. Suppl. 10.1: Large Rivers 9: 439-453.
- HERING, D. & PLACHTER, H. (1997): Riparian ground beetles (Coleoptera, Carabidae) preying on aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. Oecologia 111: 261-270.
- JOHANNSON, M.E. & NILSSON, C.H. (1993): Hydrochdry, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. J. Ecol. 81: 81-91.
- MANDERBACH, R. & PLACHTER, H. (1997): Lebensstrategie des Laufkäfers *Nebria picicornis* (F. 1801) (Coleoptera, Carabidae) an Fließgewässern. Beitr. zur Ökologie 3: 17-27.
- MARTINEZ, E.S. & DUBOST, M. (1992): Die letzten naturnahen Alpenflüsse. CIPRA Kleine Schriften 11/92: 6-60.
- MOOR, N. (1958): Pflanzengesellschaften der Schweizer Flussauen. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 34: 221-360.
- MÜLLER, N. (1991): Veränderungen alpiner Wildflusslandschaften in Mitteleuropa unter dem Einfluss des Menschen. Augsb. Ökol. Schr. 2: 9-30.
- MÜLLER, N. (1995a): Wandel von Flora und Vegetation nordalpiner Wildflusslandschaften unter dem Einfluss des Menschen. Ber. ANL 19: 125-187.
- MÜLLER, N. (1995b): River dynamics and floodplain vegetation and their alternations due to human impact. Arch. Hydrobiol. Suppl. 101, large rivers 9: 477-512.
- MÜLLER, N., DAHLHOFF, J., HÄCKER, B. & VETTER, G. (1992): Auswirkungen von Flussbaumassnahmen auf Flussdynamik und Auenvegetation am Lech. Bericht der ANL 16: 18-124.
- NILSSON, C.H., EKBLAD, A., DYNESIUS, M., BACKE, S., GARDFJEU, C.B., HELLONIST, S. & JANSSON, R. (1994): A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. J. Ecol. 82: 281-295.

- PERICART, J. (1990): Faune de France 77: Hemipteres Saldidae et Leptopodidae d'Europe occidentale et du Maghret. 238 Seiten, Paris.
- PLACHTER, H. (1993): Alpine Wildflüsse. Garten und Landschaft 4/93: 47-52.
- PLACHTER, H. (1996): Bedeutung und Schutz ökologischer Prozesse. Verh. Ges. Ökol. 26: 287-303.
- PLACHTER, H. (1998): Die Auen alpiner Wildflüsse als Modelle störungsgeprägter ökologischer Systeme. Schr.-R. f. Landschaftspfl. U. Natursch. 56: 21-66.
- REICH, M. & ERBER, K. (1998): The significance of floods and residual flow regimes for vegetation processes and patch dynamics in a by-passed section of the Upper Isar (Bavaria, Germany). Regulated Rivers (in Druck).
- RYDIN, H. & BORGEGERD, S.-O. (1991): Plant characteristics over a century of primary succession on islands, lake Hjälmaren. Ecology 72: 1089-1101.
- SIEPE, A. (1989): Untersuchungen zur Besiedlung einer Auen-Catena am südlichen Oberrhein durch Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) unter besonderer Berücksichtigung der Einflüsse des Flutgeschehens. - Diss. Univ. Freiburg.
- STELTER, C., REICH, M., GRIMM, V. & WISSEL, C. (1997): Modelling persistence in dynamic landscapes: lessons from a metapopulation of the grasshopper *Bryodemus tuberculata*. J. of Animal Ecology 66: 508-518.
- STÖCKLIN, J. (1990): Populationsstruktur des Rohbodenpioniers *Epilobium fleischeri* (Hochst.) auf dem Morteratsch-Gletschervorfeld. Verh. Ges. Ökologie 19: 30-43.
- VENABLE, R.L. & BROWN, J.S. (1988): The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. Am. Nat. 131: 360-384.
- VOGLER, P. (1901): Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Flora od. Allgem. Bot. Zeitung 89 (Erg.-band): 1-137 + Tabellen.
- VOLK, O.A. & BRAUN-BLANQUET, J. (1939): Soziologische und ökologische Untersuchungen an der Auenvegetation im Churer Rheintal und Domleschg. Jahresber. d. Naturforsch. Ges. Graubünden 76: 29-79.
- WALDBURGER, E. (1983): Die botanische Bedeutung des Rheindammes Schweiz-Liechtenstein. Ber. Bot.-Zool. Ges. Liechtenstein-Sargans-Werdenberg 12: 25-33.

Adresse des Autors:

*O. Univ. Prof. Dr. K.-G. Bernhardt
Universität für Bodenkultur
Botanisches Institut
Gregor-Mendel-Strasse 33
A-1180 Wien*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Botanisch-Zoologischen Gesellschaft Liechtenstein-Sargans-Werdenberg](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Bernhardt Karl-Georg

Artikel/Article: [Die Bedeutung der Schotterbänke und -ufer des Alpenrheins als Ausbreitungsweg für Pflanzen- und Tierpopulationen 33-52](#)