

# Zur Ökologie der Vegetation von Flußauen

NORBERT MÜLLER & STEFAN SCHARM

## Abstract

The vegetation of floodplains is generally divided into aquatic, amphibious and terrestrial plant communities. The amphibious vegetation is most strongly influenced by the change of inundation and desiccation. The following implementations focus on this vegetation.

For the floodplain vegetation the most important abiotic factors are water regime, bedload regime and nutritionload regime. In the amphibious zone plant succession and soil development are set back into an earlier stage or interrupted by natural hydro- and morphodynamic processes. The alluvions of alpine rivers (with catchment area in the Alps) show an extremely low amount of nutrition elements in contrast to the lowland rivers (with catchment area in the Low Mountains).

Today at the alpine rivers still exist some natural stretches in contrast to the lowland rivers. That is the reason why in this context structure of floodplain vegetation, biology of plants and alterations of floodplain vegetation are mainly shown by example of alpine rivers.

Natural alpine floodplains set an impressive example for the dynamics balance in ecosystems. Under natural conditions they show - by reference to a larger area - a high constancy in flora and vegetation. In the amphibious zone we can differ between the pioneer vegetation of immature soils and the flooding vegetation. Pioneer vegetation depends on strong morphodynamic processes (erosion and accumulation of debris load) and is typical for natural alpine riversides. If morphodynamics diminishes, the changes of water regime are the main abiotic factors and lead to the flooding vegetation. That is typical for lowland floodplains and for alpine floodplains which are strongly influenced by civil engineering measures.

In the pioneer vegetation plants dominate originating from other extreme habitats as well as a lot of river specialists which do not accept substitute habitats outside of floodplains.

Regarding the types of strategists (according to GRIME 1979) the plants are mostly stress and stress-ruderal strategists. They are adapted to stress induced by lack of nutrition, by temporal water shortage and by disturbances like covering with debris and mechanical damage. Species of this area develop in general no persistent seed bank. Instead they produce a great number of plumed seeds which are capable of bridging great distances. Sites without vegetation may be colonized in this way.

The flooding vegetation is dominated by common species of wetlands and ruderal sites which mainly belong to the ruderal and competition strategists. Due to the flooding the supply of nutrients rises in general in the alluvions. Ruderal strategists can be found in the area of frequent floodings, competitors mainly outside of this area. The colonization of immature soils occurs mainly by a persistent seed bank and less by the seed rain.

In Central Europe the human impact on river ecosystems is very old. That means especially changes of landscape in the catchment areas and nutrient input into the river system. The original floodplain vegetation and their alterations can be hardly reconstructed. In contrast recent alterations of floodplain vegetation due to civil engineering measures and due to the loss of biogeographic barriers can be shown by alpine rivers.

In consequence of river regulations the river dynamics are reduced to the regulated river bed and because of the construction of barrage dams it was totally stopped. Soil development and succession of vegetation can develop undisturbedly in most locations of the floodplains. Researches at alpine rivers demonstrate that pioneer vegetation is reduced by flooding vegetation. Highly adapted species of the floodplains (stress strategists) are substituted by common species of ruderal sites and wetlands. Due to these human impacts many foreign plants (agriophytes for example *Conyza canadensis*, *Impatiens glandulifera*, *Solidago gigantea* etc.) can invade into the floodplain vegetation.

## 1. Einleitung

Flußauen sind Lebensräume, die ihre Entstehung fluviatilen Prozessen verdanken und die unter Hochwassereinfluß stehen (rezente Aue) oder in früherer Zeit überschwemmt wurden (fossile Aue).

Die Lebensgemeinschaften in Flußauen werden generell in aquatische, amphibische und terrestrische Biozönosen unterteilt. Unter den aquatischen Lebensgemeinschaften faßt man die Organismen des freien Wasserkörpers zusammen - z. B. Wasserpflanzengesellschaften im Fließgewässer und in Altwässern. Die amphibische (semiaquatische) Zone umfaßt die

Lebensräume, die am stärksten vom Wechsel zwischen Überschwemmung und Trockenfallen geprägt sind - gehölzfreie Auenstandorte und Weichholzaunen. Sie ist der Bereich, der im Mittelpunkt der folgenden Ausführungen steht. Die terrestrischen Biozönosen verdanken ihre Existenz episodischen oder früheren Hochwasserereignissen (Hartholzaunen und fossile Auen).

Die Struktur der Auenvegetation ist das Ergebnis von Wechselwirkungen zwischen abiotischen Faktoren, der Präsenz der Arten im Raum, sowie deren Interaktionen und Lebenszyklen und dem historischen Geschehen. Will man sich mit der Ökologie der Auenvegetation beschäftigen, so muß man diese Parameter näher betrachten.

## **2. Abiotische Faktoren in Flußauen**

Im Vergleich zu anderen Ökosystemen unterliegen die Lebensgemeinschaften in natürlichen Flußauen einer besonders hohen Dynamik. Das erklärt sich durch die spezifischen abiotischen Faktoren, die hier wirken. Sie lassen sich untergliedern in das Abflußregime (Hydrodynamik), den Feststoffhaushalt (Morphodynamik) und den Nährstoffhaushalt. Das Wirkungsgefüge dieser Faktoren wird als Flußdynamik bezeichnet (MÜLLER 1995a).

### **2.1. Hydrodynamik**

Durch Klima und Relief bedingt weisen die Flüsse in Europa zwei verschiedene Abflußregime auf. Flüsse mit Hauptquellgebiet in den Mittelgebirgen (Tieflandflüsse wie z. B. Main oder Weser) haben ihr Abflußmaximum im Winter und Frühjahr. Demgegenüber findet der Hauptabfluß der Alpenflüsse im Frühsommer statt, wenn Schneeschmelze in den Alpen und die gegen Sommer zunehmenden Niederschläge sich zu einem Maximum addieren.

Die Dauer von Überflutungen sowie die Höhe des Grundwasserstandes sind wesentliche Kennwerte, die die Standorte in der Aue charakterisieren. Abfluß- und Grundwasserdynamik stehen in enger Korrespondenz. Bei erhöhtem Abfluß steigt auch der Grundwasserstand. Auenbewohner müssen an den Wechsel von Überschwemmungen und längeren Trockenperioden angepaßt sein.

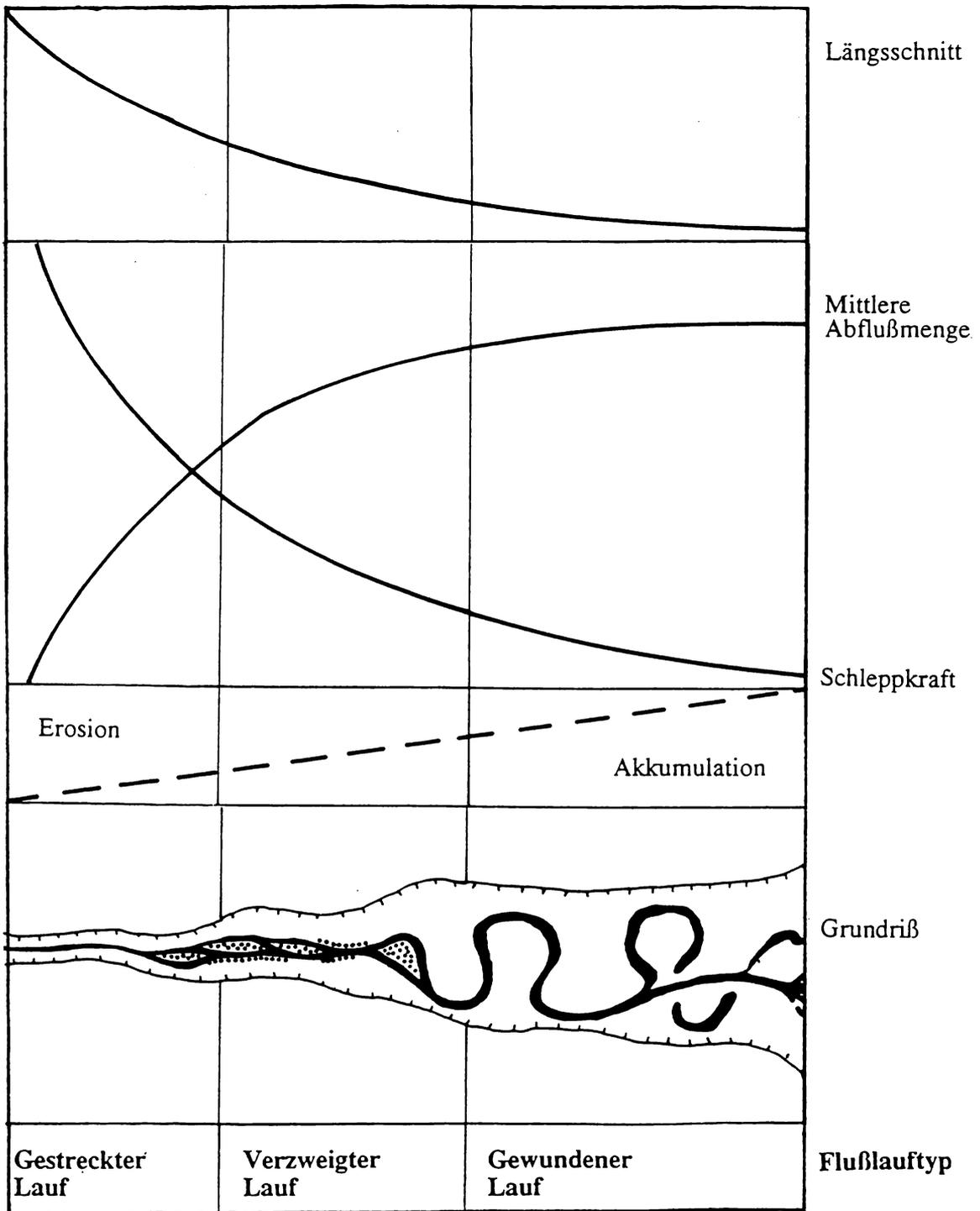


Abb. 1: Idealisierte Darstellung von natürlichen Flußlaufotypen in Mitteleuropa und verschiedener Ökofaktoren (aus MÜLLER 1995b nach BINDER 1979 und NIEMEYER--LÜLLWITZ & ZUCCHI 1985).

## 2.2. Morphodynamik

Die Zu- bzw. Abnahme der kinetischen Energie des abfließenden Wassers durch stark schwankende Abflußmengen ermöglicht die Aufnahme (Erosion), den Transport und die Ablagerung (Akkumulation) von anorganischem und organischem Material (Feststoffe). Dieser flußbettgestaltende Prozeß in Auen der gemäßigten Zone ist wesentlicher Teil der fluvialen Morphodynamik.

Während der Hochwasser finden der Haupttransport der Feststoffe und die wesentlichen Bettgestaltungsvorgänge statt. Die Spitzenhochwasser setzen große Teile der Aue vollständig unter Wasser und überdecken sie zum Teil mit Feststoffen. Schotter- und Sandbänke früherer Hochwasserereignisse, die bereits von Pflanzen besiedelt wurden, werden wieder weggerissen und an anderer Stelle abgelagert. Nach Abklingen des Hochwassers bleibt eine veränderte Landschaft zurück. Der Fluß hat sein Bett verlagert, viele Kies- und Sandbänke im engeren Auenbereich haben eine andere Form und Lage angenommen.

Die von der Flußmorphodynamik verursachten Bettgestaltungsvorgänge verlaufen besonders stark an den Ober- und Mittelläufen. Aus diesem Grund sind hier große vegetationsfreie oder nur lückig besiedelte Kiesbänke charakteristisch. Zum Unterlauf nehmen diese Bettgestaltungsvorgänge an Intensität ab. Während im Einzugs- und Oberlaufgebiet Erosionsvorgänge vorherrschen, besteht im Mittel- und Unterlauf ein Fließgleichgewicht zwischen Erosion und Akkumulation. Im Mündungsgebiet überwiegt die Sedimentation (vgl. Abb. 1).

Entsprechend der Wirkung der Morphodynamik lassen sich in Europa flußmorphologisch drei Flußtypen unterscheiden (MANGELSDORF & SCHEURMANN 1980):

a) Gestreckte Flußläufe

Sie entstehen bei großem Gefälle und einer geomorphologischen Laufeinengung. Hier dominieren Erosionsprozesse. Gestreckte Flußläufe treten auf relativ kurzen Abschnitten auf.

b) Verzweigte Flußläufe

Sie bilden sich bei mittlerem bis größerem, aber ausgeglichenem Gefälle in Talaufweitungen aus. Erosion und Akkumulation von Feststoffen stehen längerfristig im Gleichgewicht. Ihre Ufer unterliegen starken Veränderungen. Sie werden allgemein als Wildflußlandschaften oder flußmorphologisch als Umlagerungsstrecken bezeichnet. Verzweigte Flußläufe sind in den Alpen und deren Vorland vorherrschend.

c) Gewundene Flußläufe

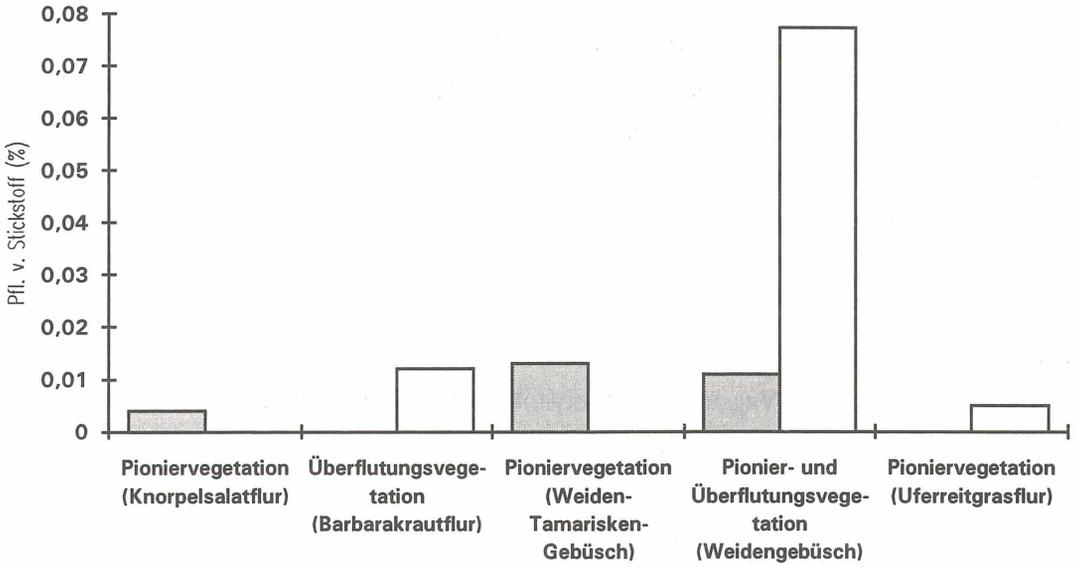
Sie sind eine typische Erscheinungsform von Flüssen mit geringem Gefälle. Der Materialtransport vollzieht sich innerhalb des weitgehend homogen durchflossenen Flußbettes. Die Akkumulation von vorwiegend feineren Sedimenten überwiegt. Gewundene Flußläufe dominieren im Tiefland.

### 2.3. Nährstoffhaushalt

In Abhängigkeit vom Einzugsgebiet, Flußverlauf und dem Alter der Auenstandorte sind die für Pflanzen verfügbaren Nährstoffe in den Auenböden unterschiedlich hoch. Für die Böden im engeren Bereich naturnaher Auen ist bezeichnend, daß es durch die Abfluß- und Morphodynamik zu einer Überlagerung und Begrabung von Humushorizonten kommen kann. Das bedeutet, die Bodenentwicklung wird unterbrochen und in ein jüngeres Stadium zurückversetzt. Bemerkenswert ist die sehr geringe Nitrat- und Phosphatanlieferung in frisch abgelagerten Sedimenten der Alpenflüsse. Da es sich um Kiese und mehr oder minder groben Flußsand handelt, ist der Humusanteil verschwindend gering. Die bei Hochwasser abgelagerten Sedimente stellen in den montanen und alpennahen Flußauen keine Bereicherung des Nährstoffhaushaltes dar, wie dies bei den Schlickablagerungen der Tieflandflüsse der Fall ist (FRÖHLICH 1994, HADLER 1994, HELLER 1969). Generell nehmen zum Unterlauf die pflanzenverfügbaren Nährstoffe in den Flußanlandungen und Auenstandorten zu, da der Humusgehalt der Sedimente erhöht ist.

Gegenüber den jungen Böden im flußnahen Bereich ist flußferner die Bodenentwicklung bereits weiter vorangeschritten. Hier ist die Rendzina der bezeichnende Typ von nicht mehr überschwemmten Bereichen. Auch hier gilt für die Alpenflüsse im Gegensatz zu den Tieflandaunen, daß das pflanzenverfügbare Nährstoffangebot relativ gering ist. Anhand von Nährstoffuntersuchungen im Boden und in Pflanzen konnten KREUTZER & SEIBERT (1984) nachweisen, daß die Versorgung des Eschen-Ulmenwaldes mit Phosphor und Stickstoff am Unterlauf des alpinen Lech signifikant geringer ist als an der Donau, die bereits Tieflandcharakter hat.

## Stickstoff



## Phosphor

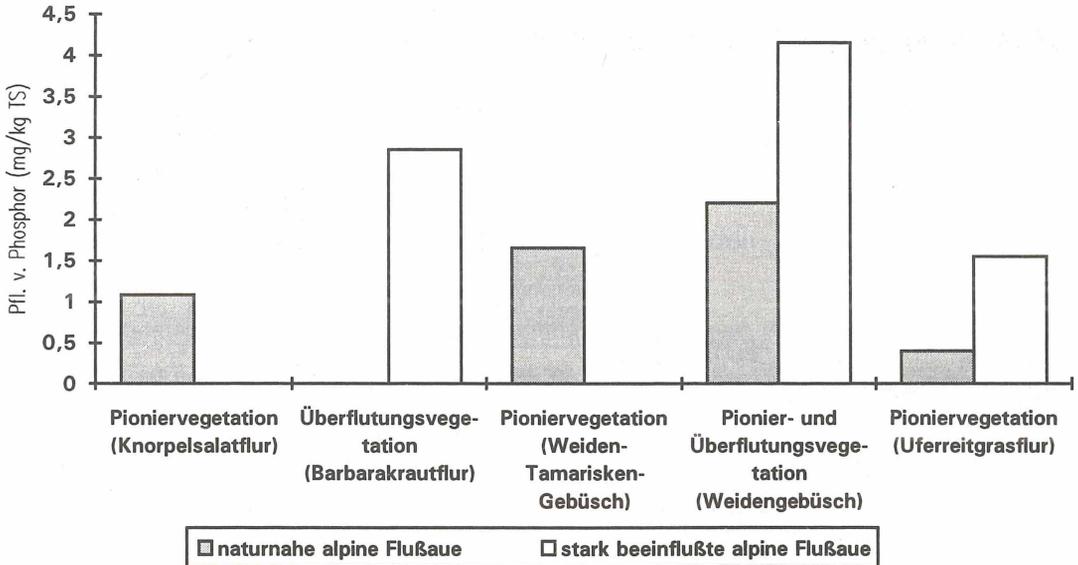


Abb. 2: Nährstoffe (pflanzenverfügbarer Stickstoff und Phosphor) im Boden typischer Pflanzengesellschaften naturnaher alpiner Flußauen (untersucht am Oberlauf des Lech) und stark beeinflusster alpiner Flußauen (untersucht am Unterlauf des Lech); nach FRÖHLICH (1994).

### 3. Struktur und Dynamik der Auenvegetation

#### 3.1. Gliederung der Auenvegetation

In der Regel erfolgt die Gliederung der Auenvegetation anhand der Überschwemmungshäufigkeit bzw. der Höhe der Wasserstände (z. B. ELLENBERG 1978): Bei Niederwasser fallen im Flußbett nackte Kies- und Sandinseln trocken. Bei Mittelwasser sind weite Teile des Flußbettes überschwemmt. Bei Hochwasser werden auch die höher liegenden, bewaldeten Auenflächen überflutet. Der Wirkungsbereich der Spitzenhochwässer begrenzt die rezente Aue (MOOR 1958).

Diese Gliederung vernachlässigt die Morphodynamik, die vor allem im engeren Auenbereich für die Organisation der Vegetation verantwortlich ist. Sowohl eine ökologische als auch biologische Gliederung der Auenvegetation muß differenzierter vorgehen. Bei einer Einbeziehung der Morphodynamik kann man folgende Typen der Auenvegetation unterscheiden (nach MÜLLER 1995b, vgl. Abb. 3):

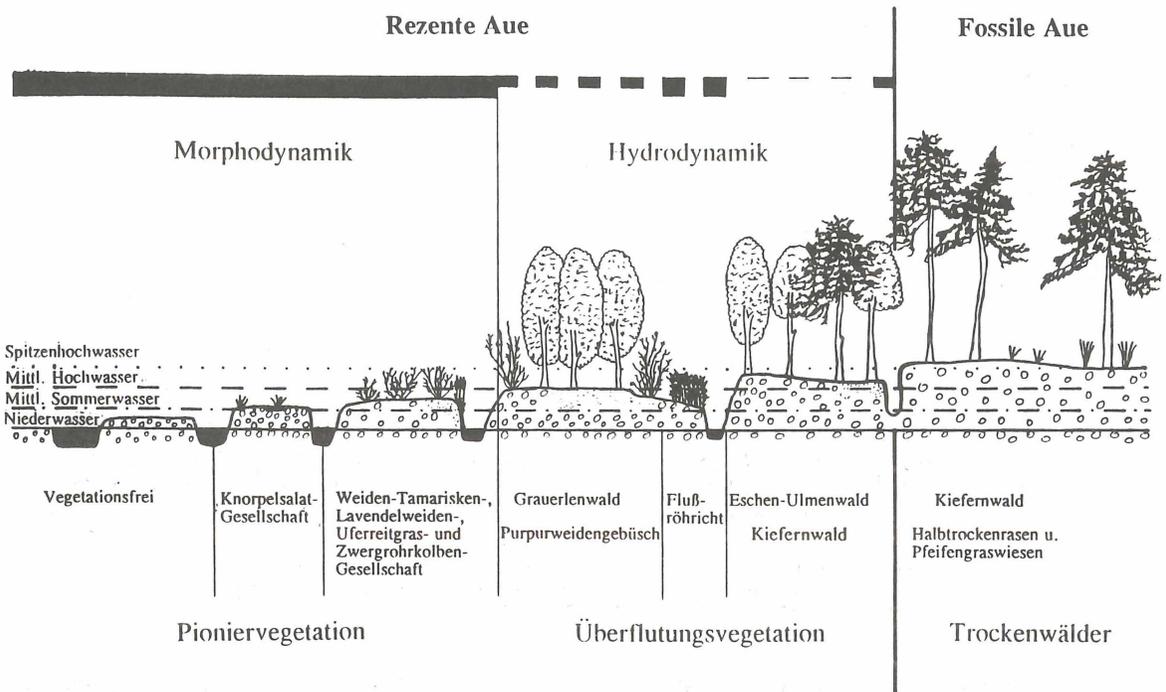


Abb. 3: Flußdynamik und Auenvegetation eines verzweigten Flußlaufes im nördlichen Alpenvorland vor dem Flußausbau (aus MÜLLER 1995b).

Im engeren Auenbereich (amphibische Zone):

- die Pioniervegetation der Rohbodenstandorte, die durch periodische morphodynamische Prozesse und Nährstoffarmut geprägt und vor allem an Umlagerungstrecken der alpinen Flüsse für den engeren Auenbereich typisch ist,
- die gehölzfreie Überflutungsvegetation, die durch den starken Wechsel von Trockenfallen und Überschwemmung (Hydrodynamik) organisiert wird. Die Morphodynamik tritt nur in Form von Sedimentation auf. Die gehölzfreie Überflutungsvegetation war ursprünglich für Flüsse mit geringem Gefälle (gewundener Flußlauf) typisch und darum an den großen Tieflandauen verbreitet. In alpinen Auen wurde durch Flußbaumaßnahmen und dem damit verbundenen Rückgang der Morphodynamik erst in den letzten 100 Jahren die Ausbreitung der Überflutungsvegetation stark begünstigt (vgl. MÜLLER & al. 1992).

Im weiteren Auenbereich:

- die Verlandungsvegetation der Altwasser in ehemaligen Flußrinnen, die von der Grundwasserdynamik geprägt sind,
- die periodisch und episodisch überfluteten Auwälder, die auf höheren Flußterrassen liegen, und schließlich
- die Vegetation, die ihre Entstehung einem früheren Hochwasserereignis verdankt, aber derzeit außerhalb der rezenten Auendynamik liegt (fossile Auwälder).

### **3.2. Räumliche und zeitliche Dimension der Auenvegetation**

Zum Verständnis der Struktur der Auenvegetation muß auch die räumliche und zeitliche Dimension berücksichtigt werden (FOECKLER & BOHLE 1991).

Räumlich betrachtet sind natürliche Auen durch ein Mosaik von Habitaten aufgebaut, die durch unterschiedlich häufige und intensive physische Störungen organisiert sind.

Die zeitliche Dimension drückt sich im unterschiedlichen Entwicklungsstadium der einzelnen Mosaikbausteine aus. Dabei treten primäre und sekundäre Sukzessionen auf (BERNHARDT 1993, MÜLLER 1995b). Durch extreme Hochwasserereignisse und damit verbundene Erosions- und Akkumulationsprozesse wird eine Primärsukzession eingeleitet. Die neu entstandenen Kies- und Sandbänke müssen über den Diasporeneintrag aus benachbarten Flächen

besiedelt werden. Durch partielle Überschüttung mit Feststoffen wird in bestehenden Pflanzengemeinschaften eine Sekundärsukzession hervorgerufen.

Deutlich tritt das standortbedingte Mosaik von verschiedenen strukturierten Pflanzengesellschaften in der amphibischen Zone von naturnahen Wildflußlandschaften in Erscheinung, die von mehr oder weniger dicht bewachsenen Kiesbänken und einem hohen Anteil vegetationsfreier Flächen gebildet werden. Punktuell betrachtet weisen die einzelnen Kiesbänke (Mosaikbausteine) eine hohe Vegetationsdynamik auf, bezogen auf eine größere Fläche ist jedoch eine hohe Konstanz bezeichnend.

#### **4. Zur Biologie der Pflanzen amphibischer Lebensräume in Flußauen**

##### **4.1. Allgemeine Grundlagen**

Im Lebensraum Flußaue sind die Standorte in besonderem Maße von der Flußdynamik geprägt. Die dort herrschenden Wuchsbedingungen erfordern spezielle Lebensstrategien, die nachfolgend anhand des C-S-R-Modells von GRIME (1979) genauer dargestellt werden sollen. In ihrer Wirkung auf die Zusammensetzung der Vegetation sind die Wuchsbedingungen je nach Standort in der Aue unterschiedlich zu bewerten.

Nach dem C-S-R-Modell sind Streß (S), Störung (R) und Konkurrenz (C) die wesentlichen Faktoren, die zur Definition von Lebensstrategien höherer Pflanzen verwendet werden. Anhand der Ausprägung der drei Faktoren lassen sich Konkurrenz-Strategen (C), Streß-Strategen (S) und Ruderal-Strategen (R) unterscheiden, wobei neben der reinen Ausprägung eines Strategietyps auch alle Mischformen auftreten können.

Streß-Strategen sind in Lebensräumen anzutreffen, in denen Mangelzustände zu Streßsituationen führen. Arten dieses Strategietyps sind überwiegend ausdauernd, weisen eine langsame und geringe Phytomassenproduktion auf und besitzen besondere Strategien zur Nutzung begrenzter Ressourcen (z. B. Wasser oder Nährstoffe). Eine dauerhafte Diasporenbank wird nur selten gebildet.

Ruderal-Strategen sind an regelmäßig gestörte Habitate angepaßt. Sie sind kurzlebig (häufig Einjährige), haben die Fähigkeit zur raschen Phytomassenentwicklung und weisen eine hohe generative Vermehrungsrate auf. Für diese rasche Entwicklung sind Habitate mit guter Nährstoffversorgung nötig. Oft wird eine dauerhafte Diasporenbank ausgebildet, um ungünstige Perioden überbrücken zu können und um aus ihr heraus bei wieder günstigeren Bedingungen einen Lebensraum rasch besiedeln zu können.

Konkurrenz-Strategen dominieren in produktiven Habitaten, die Streß und Störungen nur in geringem Maße unterworfen sind. Diese Strategen sind ausdauernd, weisen eine hohe Wachstumsrate auf, bilden ein dichtes Blatt- und Wurzelsystem und zeichnen sich durch langsame generative und vegetative Vermehrung aus.

#### 4.2. Arten der Pioniervegetation der Rohbodenstandorte

Seit dem letzten Jahrhundert wurden an den meisten mitteleuropäischen Flüssen über weite Strecken hinweg Flußbaumaßnahmen durchgeführt, wodurch die Pioniervegetation fast überall verschwunden ist (siehe 5.). Lediglich an den Oberläufen mehrerer Nordalpenflüsse sowie am norditalienischen Tagliamento (dort nahezu die gesamte Flußstrecke) blieben ursprüngliche Zustände erhalten (LIPPERT et al. 1995). Untersuchungen an der Pioniervegetation sind daher nur noch in den alpinen Flußauen der genannten Flußabschnitte möglich.

In der Pioniervegetation der Rohbodenstandorte finden sich zahlreiche Vertreter der Streß- sowie Streß-Ruderal-Strategen. Vertreter dieser Strategietypen sind durch ihren sparsamen Umgang mit den Ressourcen an Streß in Form von Überflutung, zeitweiligem Wassermangel und ständigem Nährstoffmangel angepaßt. Außerdem treten Störungen in Form von Überschüttung, Erosion des Substrates und mechanischer Beschädigung des Pflanzenkörpers auf, denen sie durch hohe Regenerationsfähigkeit des Pflanzenkörpers und durch mechanische Schutzeinrichtungen begegnen. Nach der Herkunft der Arten kann man in den alpinen Flußauen zwischen drei Gruppen unterscheiden:

- a) Arten aus anderen streß- und störungsbeeinflussten Lebensräumen wie z. B. alpinen Rasengesellschaften und Halbtrockenrasen, in denen Nährstoffe und/oder Wasser limitierend wirken (z.B. *Dryas octopetala*, *Saxifraga caesia*) oder Schuttgesellschaften, in denen die ständige Bewegung des Substrats besondere Anpassung erfordert (z.B. *Arabis alpina*, *Hutchinsia alpina*, *Linaria alpina*).
- b) Arten mit Hauptverbreitung auf Auenstandorten sowie weiteren Vorkommen auf Standorten mit ähnlichen ökologischen Verhältnissen wie z. B. Rutschhängen (diverse Weiden-Arten).
- c) Arten, die ausschließlich in alpinen Auen vorkommen und außerhalb der Auen in der Regel keine Ersatzstandorte annehmen (z. B. *Calamagrostis pseudophragmites*, *Chondrilla chondrilloides*, *Myricaria germanica*, *Typha minima*). Aus der letzten Gruppe soll am Beispiel der Deutschen Tamariske (*Myricaria germanica*) auf die Biologie einer typischen alpinen Auenart näher eingegangen werden.

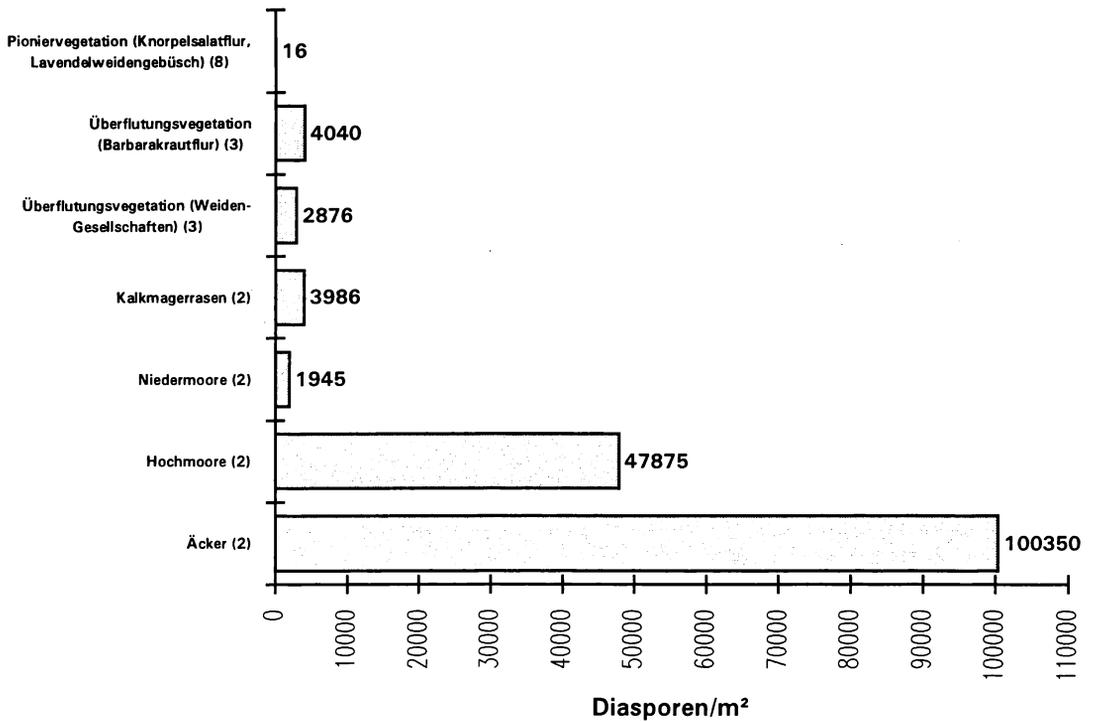


Abb. 4: Diasporenbank in alpinen Flußauen am Lech und anderen Lebensräumen (Zahlen in Klammern: Anzahl der Einzelwerte, aus MÜLLER & SCHARM 1996).

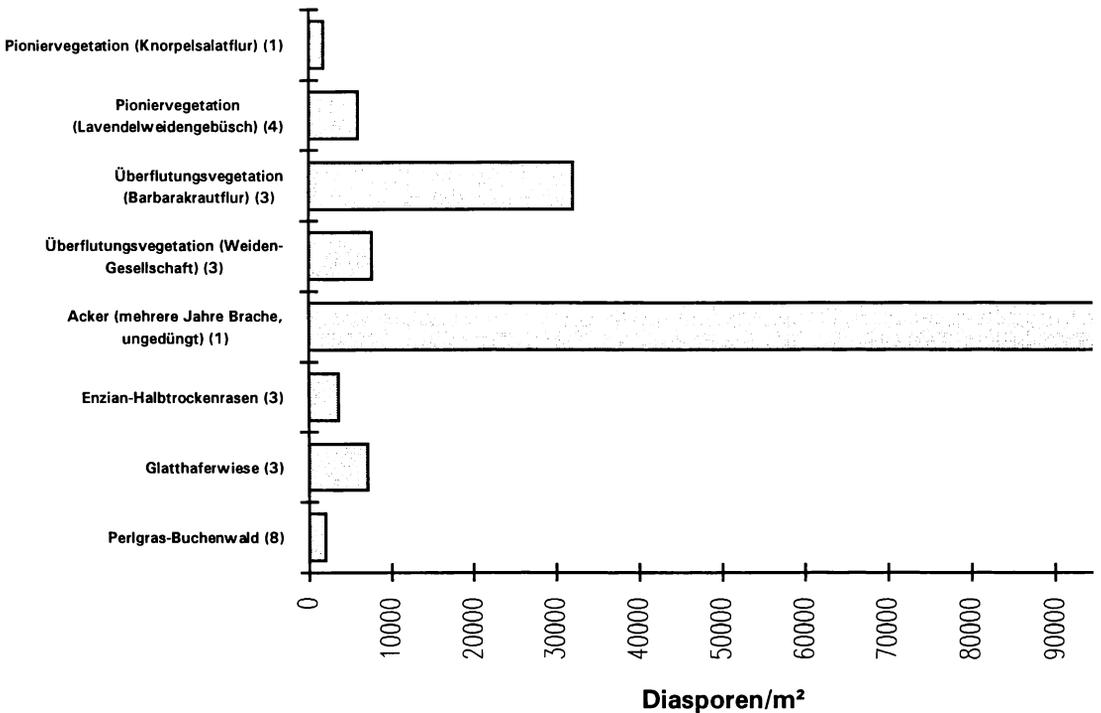


Abb. 5: Diasporeneintrag durch die Luft in alpinen Flußauen am Lech und anderen Lebensräumen (Zahlen in Klammern: Anzahl der Einzeluntersuchungen, aus MÜLLER & SCHARM 1996).

*Myricaria germanica* kommt nur in alpinen naturnahen Umlagerungsstrecken mit geringem Nährstoffangebot im Boden vor. An Wassermangel ist die Deutsche Tamariske durch eine geringe Blattoberfläche (Verdunstungsschutz) angepaßt. Alte Exemplare haben ein langes Wurzelsystem entwickelt, mit dem sie auch bei Niedrigwasserstand das Grund- bzw. das Druckwasser erreichen. Bei Störungen durch Übersättigung mit Feststoffen kann die Art Absenker bilden (OPITZ 1993) und sich vegetativ ausbreiten. Durch ihr tiefreichendes Wurzelwerk sowie die biegsamen Zweige kann sie auch einem starken Staudruck durch Hochwasser widerstehen.

An räumliche Isolation ist die Deutsche Tamariske durch ihre anemochoren Diasporen mit Fernausbreitungsfähigkeit gut angepaßt und kann über den Diasporeneintrag frisch angelegte Rohbodenstandorte im Flußbett besiedeln. An zeitliche Isolation ist sie durch ihre hohe Lebensdauer (bis zu 70 Jahre) angepaßt (MÜLLER 1995b), eine dauerhafte Diasporenbank wird dagegen nicht angelegt (OPITZ 1993).

Neben diesen Anpassungen an die Standortverhältnisse in Auen hat die Art auch spezielle Habitatsprüche, die nur bei intakter Flußdynamik erfüllt werden. Für die Etablierung ihrer Diasporen ist sie auf die Periode des abfließenden Hochwassers angewiesen. Die Keimung der Samen ist nur im feuchten Milieu möglich und verläuft hier außerordentlich rasch. Keimungsversuche ergaben, daß die ersten Samen nach 4 Stunden zu keimen beginnen und nach 20 Stunden bereits zu 94 % gekeimt sind (OPITZ 1993). Bezüglich des Faktors Licht werden keine besonderen Ansprüche gestellt, das heißt die Samen können im Hellen wie im Dunkeln keimen.

Eine ähnliche Strategie weisen die verschiedenen Pionierweiden (*Salix eleagnos*, *S. daphnoides*, *S. myrsinifolia*) in alpinen Umlagerungsstrecken auf (nur vorübergehende Diasporenbank, flugfähige Samen und rasche Keimung). Als Folge des geringen Nährstoffangebotes in naturnahen Flußabschnitten weisen sie ein nur sehr geringes Dickenwachstum auf und erreichen nur geringe oberirdische Zuwächse. Im Gegensatz dazu können Individuen auf besser mit Nährstoffen versorgten Standorten (z. B. in gestörten Flußabschnitten) deutlich höhere Jahreszuwächse erreichen. Sie äußern sich in einem stärkeren Dickenwachstum und einem deutlichen Höhenzuwachs (MÜLLER 1994 n. p.). An Störung durch Übersättigung oder die Schürftätigkeit der Gerölle bei Hochwasser sind die Weiden durch eine hohe generative Regenerationsfähigkeit der Basalsprosse oder der gesamten oberirdischen Phytomasse angepaßt (Stockausschläge).

Ruderal- und Konkurrenz-Strategen (z. B. Ackerunkräuter und Ruderalpflanzen) findet man in der Pioniervegetation der Rohbodenstandorte nur in geringem Anteil (vgl. MÜLLER 1995b). Streß durch Nährstoff- und Wassermangel und die auftretenden Störungen sind viel

zu stark, um auf gute Nährstoffversorgung angewiesenen Ruderal- und Konkurrenzstrategen eine Etablierungschance zu geben.

Störungen in Form von Erosion treten in flußbaulich unbeeinflussten Abschnitten mit einer äußerst hohen Intensität auf, wodurch das Substrat vollständig abgetragen werden kann. Dabei wird eine eventuell vorhandene dauerhafte Diasporenbank ebenfalls zerstört. Eine dauerhafte Diasporenbank, wie sie von Arten der Ruderalstrategen häufig gebildet wird, steht daher für eine Neubesiedlung vegetationsfrei gewordener Wuchsorte nicht zur Verfügung. Untersuchungen am flußbaulich nicht bis schwach beeinflussten Oberlauf des Lech in Bereichen mit Pioniervegetation zeigten, daß nahezu keine dauerhafte Diasporenbank vorhanden ist (vgl. Abb. 4) (SCHARM 1995, MÜLLER & SCHARM 1996).

Stattdessen findet ein intensiver Diasporeneintrag statt, der von anemochoren Diasporen (anemochor: Ausbreitung durch Luft und Wind) wie z.B. *Myricaria germanica* und *Salix spec.* dominiert wird, barochore Diasporen (barochor: Ausbreitung durch Schwerkraft, Diasporen fallen am Produktionsort der Schwerkraft folgend zu Boden) haben einen äußerst geringen Anteil am Diasporeneintrag. Der Eintrag durch anemochore Diasporen wird seinerseits dominiert durch trichometeorochore Diasporen (anemochore Diasporen mit Haarbildungen, wodurch die Flugfähigkeit deutlich erhöht wird), die besonders weite Distanzen überbrücken können (mehrere hundert Meter bis Kilometer), wodurch eine rasche Wiederbesiedlung vegetationsfrei gewordener Räume einsetzen kann. Bei Untersuchungen am Oberen Lech konnte gezeigt werden, daß die trichometeorochoren Arten *Myricaria germanica* und *Salix spec.* alleine bereits 7/8 des Diasporeneintrages durch die Luft bestreiten. Bei 99,0 % aller eingetragenen Diasporen handelte es sich um anemochore Diasporen, 99,7 % davon waren trichometeorochore Diasporen. Entsprechend stammen durchschnittlich 33 % aller eingetragenen Diasporen aus einer Entfernung von mindestens 10 m, davon wiederum 60 % aus mindestens 100 m Entfernung (vgl. Abb. 5). Somit können diese Bereiche von intakten Beständen aus erreicht werden, die nicht durch ein Hochwasser mit seinen Erosions- und Übersättigungserscheinungen zerstört worden sind (vgl. auch MÜLLER & SCHARM 1996).

### 4.3. Arten der Überflutungsvegetation

Die Überflutungsvegetation dominiert im Gegensatz zur Pioniervegetation Bereiche, in denen die Morphodynamik nur noch durch Sedimentation feinerer Substratanteile eine Rolle spielt. Die Hydrodynamik beeinflusst die Standortfaktoren durch weniger dynamische Überflutungen. Übersättigungen durch grobes Substrat oder Erosion des Substrates bleiben weitgehend aus. Die Bodenentwicklung kann daher häufiger ungehindert ablaufen, wodurch sich Nähr-

stoff- und Wasserversorgung verbessern. Im wesentlichen werden die Standorte von Wasserstandsschwankungen geprägt (MÜLLER 1995b).

In diesen Bereichen dominieren sowohl in den alpinen Auen als auch in den Tieflandauen Konkurrenz- und Ruderal-Strategen, Streß-Strategen treten in den Hintergrund. Durch die verbesserten Wuchsbedingungen sowie wegen fehlender Störungen können sich beide Strategietypen vermehrt ansiedeln, aufgrund ihrer raschen Phytomassenproduktion ersetzen sie hier die langsamer wachsenden und häufig lichtliebenden Streß-Strategen der Pioniervegetation.

Konkurrenz-Strategen nach GRIME (1979), wie z. B. *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Typha div. spec.*, *Carex div. spec.*, *Rorippa amphibia* u.a., siedeln auf nur noch selten überfluteten Wuchsorten. Sie können sich, einmal durch Diasporen eingetragen, in starkem Maße klonal ausbreiten. Nach einer Störung erfolgt die Regeneration einer zerstörten Population meist auf vegetativem Weg. Viele Vertreter bilden nur eine vorübergehende Diasporenbank, eine dauerhafte Diasporenbank wird nur teilweise gebildet. Arten mit Fernausbreitungsmechanismen treten zwar auf, jedoch dominieren sie den Diasporeneintrag durch die Luft nicht in dem Maße, wie dies bei der Pioniervegetation zu beobachten ist (BERNHARDT & POSCHLOD 1993).

Ruderal-Strategen nach GRIME (1979) wie *Chenopodium album* und *Barbarea vulgaris* siedeln in Bereichen, die häufig überflutet werden. Sie bilden oftmals eine dauerhafte Diasporenbank als Anpassung an den zeitlichen Isolationseffekt, den die Überflutungen auf die Populationen dieser Standorte haben (BERNHARDT & POSCHLOD 1993). Die Bildung einer umfangreichen dauerhaften Diasporenbank wird erst dadurch möglich, daß Hochwasserereignisse nur noch in wenigen Fällen eine Erosion des Bodens und die Zerstörung einer darin vorhandenen Diasporenbank zur Folge haben. Arten mit anemochoren Diasporen haben noch deutlicher als bei den Konkurrenz-Strategen nur einen geringen Anteil am Diasporeneintrag.

JAUMANN (1995) konnte am Mittel- und Unterlauf des wasserbaulich veränderten alpinen Lech auf Kiesbänken mit Überflutungsvegetation zeigen, daß es sich lediglich bei 22 % der eingetragenen Diasporen um Trichometeorochore handelte, den Rest bilden sonstige Anemochore und Barochore (vgl. Abb. 5). Entsprechend stammten nur 18 % der Diasporen aus einer Entfernung von mindestens 10 m. Stattdessen ließ sich eine umfangreiche dauerhafte Diasporenbank nachweisen (vgl. Abb. 4), deren Artenzusammensetzung jedoch stark variiert. Arten wie *Barbarea vulgaris* und *Poa palustris* waren dort in den meisten untersuchten Flächen in mehr oder weniger großem Umfang anzutreffen, örtlich kamen Arten wie

*Arenaria serpyllifolia*, *Stellaria media*, *Urtica dioica*, *Myosoton aquaticum* und *Myosotis palustris* als die Diasporenbank dominierende Arten hinzu.

Zusammenfassend lassen sich zwischen der Pioniervegetation und der Überflutungsvegetation zwei grundlegende Unterschiede hinsichtlich Wiederbesiedlungsstrategien darstellen: Für die Überflutungsvegetation und die dort herrschenden Standortbedingungen ist eine dauerhafte Diasporenbank typisch, aus der heraus die Besiedlung vegetationsfreier Wuchsorte stattfindet. In der Pioniervegetation fehlt eine dauerhafte Diasporenbank weitgehend. Stattdessen findet eine Besiedlung vegetationsfreier Räume durch einen intensiven Diasporeneintrag durch weitfliegende Diasporen statt, wogegen in der Überflutungsvegetation freie Räume neben der Diasporenbank durch Diasporen besiedelt werden, die in unmittelbarer Nähe von wenigen Metern produziert worden sind (vgl. MÜLLER & SCHARM 1996).

Im Vergleich mit anderen Lebensräumen ist der Umfang der Diasporenbank in der Pioniervegetation als äußerst gering einzustufen. Die Diasporenbank der Überflutungsvegetation kann in ihrem Umfang dagegen mit der in Kalkmagerrasen oder Niedermooren verglichen werden (vgl. Abb. 4). Der Diasporeneintrag durch die Luft in der Pioniervegetation ist vom Umfang her mit dem in Glatthaferwiesen vergleichbar, ebenso auch in der Überflutungsvegetation. Eine Ausnahme bildet bei der Überflutungsvegetation die Barbarakrautflur, in der deutlich höhere Werte erreicht werden, die schon nahezu an die Werte von Äckern heranreichen (vgl. Abb. 5).

## **5. Veränderungen der Auenvegetation unter dem Einfluß des Menschen**

Bei den Einflüssen des Menschen auf Auenökosysteme kann man unterscheiden zwischen:

- Landschaftsveränderungen im Einzugsgebiet und Stoffeinträge ins Flußsystem,
- Flußbaumaßnahmen,
- Verlust biogeographischer Barrieren.

### **5.1. Landschaftsveränderungen im Einzugsgebiet und Stoffeinträge ins Flußsystem**

Der indirekte Einfluß des Menschen auf die Flora und Vegetation der großen Tieflandauen reicht schon lange zurück. So wurde bereits seit der Jungsteinzeit das Abflußverhalten und die Feststofffracht der großen Tieflandflüsse durch Waldrodungen im Einzugsgebiet verändert (BECKER 1982, LITT 1992). Für das Wesertal ist nachgewiesen, daß bereits seit der Römerzeit mit der Ausdehnung des Ackerbaus im Einzugsgebiet die Sedimentation von Auenlehm verbunden war. Vorher herrschten in der Weseraue Kiesböden und gaben ihr

einen völlig anderen Charakter (STRAUTZ 1962). Für den Oberlauf der Donau wird angenommen, daß die Auen bereits vor 1000 Jahren im flußnahen Bereich gerodet und genutzt wurden (KONOLD 1993). Da Flußtäler seit alters her bevorzugte Siedlungsstandorte waren, setzte der Eintrag von Nährstoffen (durch Fäkalien) und später durch sonstige Fremdstoffe (z. B. Chemikalien) schon lange vor den größeren technischen Wasserbauten des 18. Jahrhunderts ein. Da es heute keinen größeren natürlich erhaltenen Tieflandfluß in Mitteleuropa gibt, fällt eine Rekonstruktion ihrer ursprünglichen Flora und Vegetation schwer.

Demgegenüber erfolgten größere Eingriffe im Einzugsgebiet der Alpenflüsse erst seit dem Mittelalter. Die verstärkt einsetzende Besiedelung der Alpentäler und die Rodungen des Bergwaldes führten zeitweise zu einer Erhöhung der Feststofffracht, die beispielsweise am Unterlauf der Isar zur Anlage von Flußterrassen führte (SCHELLMANN 1991). Über die Auswirkungen der mittelalterlichen Rodungen im Gebirge und der zunehmenden Besiedlung des Alpenraumes auf Flora und Vegetation der Alpenflüsse liegen keine Daten vor. Jedoch kann nicht bezweifelt werden, daß vor allem in den Unterläufen durch Gewässerverschmutzung und verstärkter Ablagerung von feineren Sedimenten auch Veränderungen in der Flora und Vegetation verbunden waren. Im Überschwemmungsbereich breiteten sich dadurch Überflutungsgesellschaften wie die Barbarakraut-Gesellschaft und das Flußröhricht aus. Im flußferneren Bereich wurden mit der Ausbildung von Auenlehmdecken Grauerlen-, Silberweiden- und Eschen-Ulmenwälder begünstigt. Vermutlich fand auch seit dem Mittelalter verstärkt die Einwanderung von Acker- und Ruderalarten im Unterlauf der alpinen Auen statt.

Die zunehmende Gewässerbelastung durch Stoffeinträge aus Siedlungen, Landwirtschaft und Industrie wird von der Wasserwirtschaft seit der Mitte dieses Jahrhunderts regelmäßig dokumentiert. So gibt es inzwischen auch an den Alpenflüssen nur noch wenige Flußabschnitte, die als unbelastet gelten. Neben Veränderungen in der submersen Vegetation sind damit auch starke Veränderungen in der amphibischen Vegetation verbunden, da Streßstrategen von Ruderal- und Konkurrenzstrategen verdrängt werden. Auen werden darum häufig als sehr produktive natürliche Standorte angesehen, die als die ursprünglichen Wuchsorte für zahlreiche Acker- und Ruderalarten gelten. Zumindest für die alpinen Auen konnte nachgewiesen werden, daß der Nährstoffreichtum und die Präsenz von Acker- und Ruderalarten erst auf den menschlichen Einfluß zurückzuführen ist (MÜLLER 1995b).

## 5.2. Flußbaumaßnahmen

Die Auswirkungen von Flußregulierungen auf die Auenvegetation sind an verschiedenen Alpenflüssen ausführlich dokumentiert worden (z. B. BRAVARD et al. 1986, MÜLLER et al. 1992, PAUTOU et al. 1991, ROUX et al. 1989, SCHAUER 1984, SEIBERT 1962).

Die Flußbettstreckung hat eine drastische Verringerung der Bereiche zur Folge, die von Umlagerungsprozessen geprägt sind und die periodisch überschwemmt oder vom Druckwasser versorgt werden (vgl. Abb. 6). Die Pioniervegetation nimmt dadurch stark ab. Sie tritt nur noch in Restbeständen auf den Kiesbänken innerhalb des regulierten Gerinnes auf. Außerhalb des eingedeichten Flusses läuft die Bodenentwicklung und Auensukzession über verschiedene Weidengebüsche zum Grauerlenauwald (auf Sand) bzw. zum Kiefernwald (auf Kies) ungehindert weiter. Charakteristische Vertreter der lückigen Pioniervegetation wie z. B. *Myrica germanica* gehen zurück, da (a) ihre Etablierungs- und Habitatansprüche (offene, längere Zeit nach dem Hochwasser durchfeuchtete Sand- und Kiesbänke) nicht mehr gegeben sind und (b) sie von konkurrenzkräftigeren Weiden und Erlen verdrängt werden.

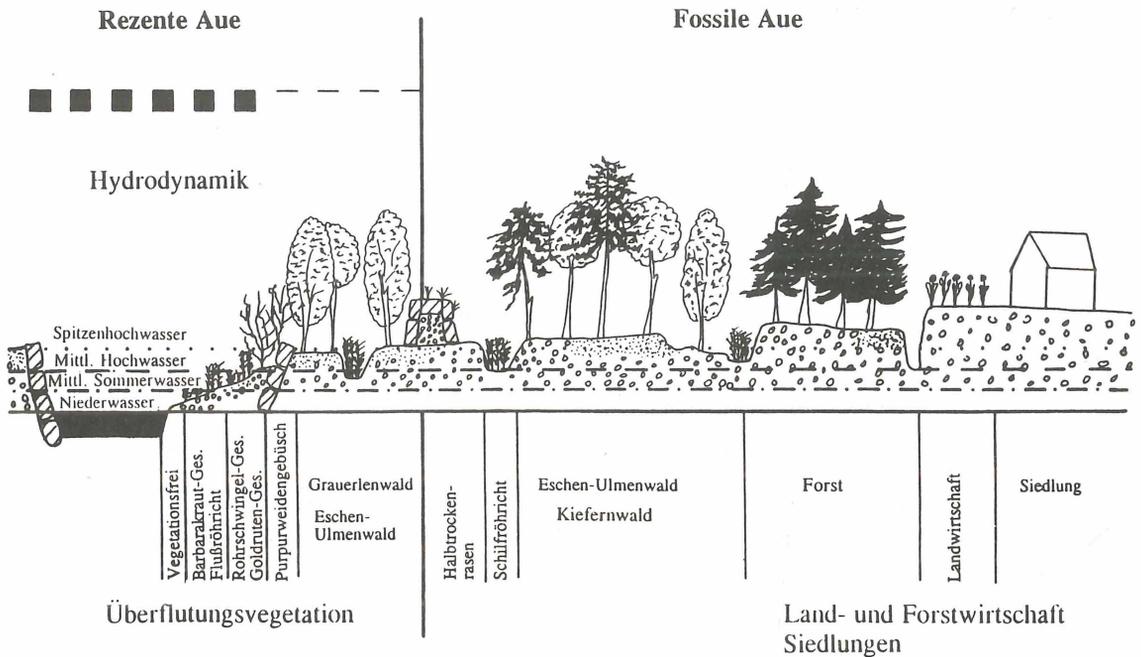


Abb. 6: Flußdynamik und Auenvegetation eines verzweigten Flußlaufes im nördlichen Alpenvorland nach dem Flußausbau (aus MÜLLER 1995b).

Zusammenfassend betrachtet führen Regulierungsmaßnahmen vor allem zu quantitativen Veränderungen bei flußtypischen Pflanzengesellschaften. Dabei sind im besonderen die Pioniervegetation und die Vegetation der Altwasser vom Rückgang betroffen. Demgegenüber nehmen Gesellschaften der fossilen Aue zu.

Die Anlage von größeren Flußstauanlagen setzte vor allem mit zunehmendem Energiebedarf ab der Mitte dieses Jahrhunderts ein. Die Anlage von Staustufen führt zu starken Veränderungen der Auenvegetation in nachfolgenden Fließstrecken. Das wurde unter anderem an den Nordalpenflüssen Lech und Isar umfassend dokumentiert (JERZ et al. 1986, MÜLLER et al. 1992). Da in Staustufen alle Gerölle zurückgehalten werden, ist der Fluß gezwungen, sein Transportvermögen durch Tiefenerosion zu sättigen. Damit ist eine Flußbettstreckung verbunden, das heißt der Fluß begradigt sich selbst und Umlagerungsprozesse finden nicht mehr statt. Bei Hochwasser finden nur noch Überflutungen statt, so daß ehemals vegetationsfreie und schütter mit Pioniervegetation bewachsene Kiesbänke mit feineren Sedimenten überdeckt werden. Damit ist eine Verbesserung des Nährstoffangebotes verbunden und es wird eine rasche Boden- und Vegetationsentwicklung eingeleitet.

Vegetationsfreie Kiesbänke und die Pioniervegetation werden zum Großteil von Weiden- und Erlengebüschen überwachsen. Im flußnahen Bereich etablieren sich Überflutungsgesellschaften wie das Phalaridetum und die Barbarakraut-Gesellschaft, die typisch für Tieflandauen sind (MÜLLER 1995b), da zunehmend Konkurrenz die Habitate bestimmt. Streßstrategen wie z. B. *Chondrilla chondrilloides* und *Myricaria germanica* werden von Konkurrenzstrategen wie *Phalaris arundinacea*, *Festuca arundinacea* u. a. verdrängt. Für den Rückgang der charakteristischen Pionierarten sind neben den verbesserten Nährstoffbedingungen auch die Veränderungen in der Bodenstruktur und im Wasserhaushalt verantwortlich. Am Beispiel von *Myricaria germanica* (Deutsche Tamariske) konnte gezeigt werden, wie durch den Flußausbau die Schutzstellen ("safe sites" im Sinne von HARPER 1977) für spezialisierte Arten vernichtet werden (MÜLLER 1995 a).

Zusammenfassend betrachtet wird deutlich, daß Veränderungen der Feststofffracht und der Abflußverhältnisse neben quantitativen Verschiebungen der Auenvegetation vor allem auch zu qualitativen Veränderungen führen. Die an die spezifischen Verhältnisse von alpinen Flußökosystemen angepaßten Arten und Biozönosen sterben aus. Häufige Gesellschaften der mitteleuropäischen Fließgewässer und vom Menschen geprägte Gesellschaften (Ruderalgesellschaften) mit euryöken Arten nehmen zu.

Da die meisten Flußstrecken der Alpenflüsse (vor allem im Mittel- und Unterlauf) unter dem Einfluß von vorgelagerten Staustufen stehen und zusätzlich reguliert sind, überlagern bzw. verstärken sich die Wirkungen dieser beiden Flußbaumaßnahmen. Die Gesellschaften der

Pioniervegetation sind dadurch gänzlich verschwunden. Statt dessen treten nun im flußnahen Bereich nur noch Gesellschaften der Überflutungsvegetation auf (Abb. 6).

### 5.3. Verlust biogeographischer Barrieren

Der Mensch hat seit frühgeschichtlicher Zeit die natürliche Florendynamik (Ausbreitung und Rückgang von Pflanzen) beeinflußt. Für Mitteleuropa wird angenommen, daß vom Menschen mindestens 12.000 Farn- und Blütenpflanzen absichtlich eingeführt oder unabsichtlich verschleppt wurden. Damit übertrifft die Anzahl der eingeführten und verschleppten Arten (Hemerochoren) die der einheimischen und wildwachsenden Farn- und Blütenpflanzen (Idiochorophyten) um das Fünffache. Von den Hemerochoren konnten sich allerdings nur zwei Prozent in der natürlichen Vegetation einbürgern (LOHMEYER & SUKOPP 1992). Diese Arten werden als Agriophyten bezeichnet. Die Phänomene von Hemerochie und Agriophytie sind die Folgen des Verlusts biogeographischer Barrieren, die seit dem 16. Jahrhundert weltweit und in zunehmender Intensität wirken.

Der Überschwemmungsbereich der Tieflandgewässer zeichnet sich durch einen besonders hohen Anteil an Agriophyten aus (LOHMEYER & SUKOPP 1993). Nachdem hier der Mensch die Flußdynamik bereits sehr früh verändert hat, ist nicht mehr rekonstruierbar, ob damit auch die Einbürgerung neuer Sippen begünstigt wurde. Demgegenüber können an Hand der letzten naturnahen Alpenflüsse sowie der wasserbaulich veränderten Abschnitte eher die Zusammenhänge zwischen dem menschlichen Einfluß und der Ausbreitung neuer Arten rekonstruiert werden.

Betrachtet man hier die Veränderungen in der Pflanzenwelt der Auen, so fällt auf, daß infolge der Flußbaumaßnahmen zwei Prozesse ablaufen. Zum einen ein starker Rückgang von stenöken Arten der Pioniervegetation (überwiegend Streß-Strategen) und zum anderen eine Ausbreitung von häufigen Arten der Feucht- und Ruderalstandorte (überwiegend Konkurrenz- und Ruderal-Strategen). Insbesondere bei den Pflanzen der Ruderalstandorte treten neben heimischen Arten (Idiochorophyten) eine Reihe von Arten auf, die erst infolge des Verlusts biogeographischer Barrieren in unser Gebiet gelangt sind. Folgende Arten gelten inzwischen als fest eingebürgert (Agriophyten) und kommen häufig in alpinen Auen vor (MÜLLER 1995b): *Acorus calamus*, *Arrhenatherum elatius*, *Capsella bursa-pastoris*, *Conyza canadensis*, *Dactylis glomerata*, *Elodea canadensis*, *Impatiens glandulifera*, *Impatiens parviflora*, *Melilotus alba*, *Solidago canadensis*, *Solidago gigantea*.

Nach den standörtlichen Typen der Auenv egetation haben die Agriophyten einen deutlichen Schwerpunkt in der Überflutungsvegetation, also der Vegetation, die sich infolge der Flußbaumaßnahmen stark ausgebreitet hat.

Besonders häufig treten hemerochore Sippen in den Unterläufen der alpinen Flüsse auf. Das ist für die ausgebauten nordalpinen Flüsse ebenso belegt (HELLER 1962, MOOR 1958, MÜLLER 1995b) wie für den unregulierten Tagliamento in den Südalpen (LIPPERT & al. 1995). Zum Oberlauf nimmt die Zahl an Adventiven kontinuierlich ab. Die letzten ungestörten bzw. schwach gestörten Wildflußlandschaften in den Alpen sind in den Oberläufen bislang frei von Agriophyten (MÜLLER 1988, MÜLLER & BÜRGER 1990, LIPPERT & al. 1995).

Als Gründe für die Zunahme der Agriophyten vom Ober- zum Unterlauf der Alpenflüsse sind zu nennen:

- Klimatische Gründe: Eine Reihe von Adventiven stammen aus wärmeren Regionen. Generell bevorzugen darum Agriophyten in Europa die tieferen Lagen, während sie hingegen im Hügel- und Bergland seltener sind (z. B. LOHMEYER & SUKOPP 1992, MÜLLER 1995b).
- Flußbaumaßnahmen: Die wasserbaulichen Eingriffe nehmen vom Ober- zum Unterlauf an Intensität zu. Die damit verbundene Störung der Flußdynamik führte zu einer Veränderung der Auengesellschaften und ermöglicht das Eindringen von neuen Arten (MÜLLER 1995b).
- Gewässereutrophierung: Zum Unterlauf nimmt auf Grund der Stoffeinträge aus der Landwirtschaft und von Siedlungen die Gewässerverschmutzung zu. Die Salzach, deren Wasser unter den Nordalpenflüssen am stärksten verschmutzt ist, fällt durch einen besonders hohen Anteil an Agriophyten auf (MÜLLER 1995b).
- Ausbreitungszentren: Im Unterlauf der Alpenflüsse konzentrieren sich die größeren Siedlungen, die generell als Ausbreitungszentren für Adventive gelten. Untersuchungen am mittleren und unteren Tagliamento in Norditalien verdeutlichen, daß auch naturnahe Fließstrecken von adventiven Arten besiedelt werden, sofern größere Populationen im weiteren Talraum vorkommen (z. B. in Siedlungen oder landwirtschaftlichen Flächen) (LIPPERT & al. 1995). Da viele Agriophyten über gute Fernausbreitungsstrategien (Windverbreiter) und über eine hohe Plastizität der Populationen (CORNELIUS 1987) verfügen,

können sie neu entstandene Habitate in Auen rasch besiedeln. So werden auch in Flußauen mit intakter Flußdynamik die Schutzstellen von Wildflußspezialisten durch die Invasion florenfremder Elemente zerstört.

Grundsätzlich kann darum anhand den Veränderungen der Auenvegetation bestätigt werden, daß der menschliche Einfluß am Anteil der Agriophyten in der natürlichen Vegetation gemessen werden kann (SUKOPP 1962).

## 6. Zusammenfassung

Die Vegetation in Flußauen kann generell in aquatische, amphibische und terrestrische Pflanzengemeinschaften unterteilt werden. Die amphibische Vegetation wird am stärksten vom Wechsel zwischen Überschwemmung und Trockenfallen beeinflusst. Diese Auenvegetation im engeren Sinne steht im Mittelpunkt der Ausführungen.

Wesentliche abiotische Faktoren der Auenvegetation sind die Hydro-, Morpho- und Nährstoffdynamik. Durch die natürliche Hydro- und Morphodynamik wird im amphibischen Bereich die pflanzliche Sukzession immer wieder unterbrochen und in ein jüngeres Stadium zurückversetzt. Gegenüber den Tieflandflüssen (mit Haupteinzugsgebiet in den Mittelgebirgen) ist für naturnahe alpine Flüsse (mit Einzugsgebiet in den Alpen) die Nährstoffarmut der Alluvionen bezeichnend.

Da an den Alpenflüssen im Gegensatz zu den Tieflandflüssen noch naturnahe Strecken bis heute erhalten geblieben sind, werden Struktur der Auenvegetation, Biologie der Pflanzen und Veränderungen der Auenvegetation unter dem Einfluß des Menschen vor allem anhand von alpinen Flüssen aufgezeigt.

Naturnahe alpine Auen sind ein eindrucksvolles Beispiel für das dynamische Gleichgewicht in Ökosystemen. Bezogen auf einen größeren Raum weisen sie eine hohe Konstanz von Flora und Vegetation auf. Im amphibischen Bereich kann man zwischen der Pioniervegetation der Rohbodenstandorte und der Überflutungsvegetation unterscheiden. Erstere wird vor allem durch starke morphodynamische Prozesse (Erosion und Akkumulation von Feststoffen) organisiert und ist für naturnahe alpine Auen typisch. Beim Nachlassen der Morphodynamik wirken nur noch die Wasserstandsschwankungen und führen zur Überflutungsvegetation, die für wasserbaulich veränderte alpine Auen und die Tieflandauen bezeichnend ist.

In der Pioniervegetation der Rohbodenstandorte treten neben Pflanzen aus anderen Extremlebensräumen eine Reihe von Spezialisten auf, die außerhalb von Auen keine Ersatzstandorte

annehmen. Gemäß den Strategietypen nach GRIME (1979) handelt es sich vorwiegend um Streß- und StreßRuderal-Strategen, die an Streß in Form von Nährstoffarmut und zeitweiligen Wassermangel sowie Störungen in Form von Übersättigung und mechanischer Beschädigung des Pflanzenkörpers angepaßt sind. Häufig finden sich in diesen Bereichen Arten, die nur eine geringe dauerhafte Diasporenbank bilden. Stattdessen erzeugen sie eine große Anzahl weitfliegender Diasporen und vermögen so vegetationsfrei gewordene Wuchsorte wieder zu besiedeln.

In der Überflutungsvegetation sind häufige Arten der Ruderal- und Feuchtvegetation vorherrschend, die vor allem zu den Ruderal- und Konkurrenzstrategen zählen. Durch die Überflutungen herrscht häufig eine gute Nährstoffversorgung. Ruderalstrategen sind im Bereich starker Wasserschwankungen zu finden, Konkurrenzstrategen dagegen dort, wo Überflutungen nur noch selten auftreten. Die Besiedlung vegetationsfrei gewordener Wuchsorte erfolgt hier zu einem weitaus geringeren Anteil durch weitfliegende Diasporen, statt dessen wird eine umfangreiche dauerhafte Diasporenbank gebildet, aus der heraus eine Neubesiedlung stattfindet.

Der menschliche Einfluß in Auenökosystemen durch Landschaftsveränderungen im Einzugsgebiet der Flüsse und Stoffeinträgen ins Flußsystem reicht in Mitteleuropa schon sehr lange zurück. Die damit verbundenen Veränderungen der ursprünglichen Auenvegetation sind nur mehr grob rekonstruierbar. Demgegenüber können die Veränderungen der Auenvegetation durch Flußbaumaßnahmen und durch den Verlust biogeographischer Barrieren an den alpinen Flüssen nachgewiesen werden.

Durch Flußregulierungen wird die Flußdynamik auf das regulierte Gerinne reduziert, durch den Bau von Staustufen wird sie völlig unterbunden. Dadurch können Bodenentwicklung und Sukzession auf vielen Auenstandorten ungehindert voranschreiten. An den alpinen Flüssen konnte gezeigt werden, daß im flußnahen Bereich die Pioniervegetation durch die Überflutungsvegetation ersetzt wird und damit hoch spezialisierte Auenarten (Streß-Strategen) durch häufige Arten der Feucht- und Ruderalvegetation (Konkurrenz- und Ruderal-Strategen) verdrängt werden. Mit dem Verlust biogeographischer Barrieren ist dadurch auch die Einbürgerung einer Vielzahl neuer Arten (z. B. *Conyza canadensis*, *Impatiens glandulifera*, *Solidago gigantea* etc.) aus anderen Kontinenten in die Auenvegetation verbunden.

## 7. Literatur

- BECKER, B. (1982): Dendrochronologie und Paläoökologie subfossiler Baumstämme aus Flußablagerungen - ein Beitrag zur nacheiszeitlichen Auenentwicklung im südlichen Mitteleuropa. - Mitt. Kommission Quartärforschung Österr. Akad. Wissenschaften, Bd. 5: 120 S.
- BERNHARDT, K.-G. & P. POSCHLOD (1993): Zur Biologie semiaquatischer Lebensräume aus botanischer Sicht - eine Einführung. - In: BERNHARDT, K.-G. & P. POSCHLOD (Hrsg.): "Biologie semiaquatischer Lebensräume - Aspekte der Populationsbiologie". Symposiumsband 5-19. Solingen.
- BERNHARDT, K.-G. (1993): Untersuchungen zur Besiedlung und Dynamik der Vegetation von Sand- und Schlickpionierstandorten. - Diss. Bot, 202: 223 S.
- BINDER, W. (1979): Grundzüge der Gewässerpflege. - Schriftenreihe Bayer. Landesamt für Wasserwirtschaft, 10. München. 56 S.
- BRAVARD, J. P., C. AMOROS & G. PAUTOU (1986): Impact of engineering works on the successions of communities in a fluvial system. - *Oikos*, 47: 92-111.
- CORNELIUS, R. (1987): Zur Belastbarkeit städtischer Ruderalarten. - *Verh. Ges. f. Ökologie*, 16: 191-196.
- EHRENDORFER, F. (Hrsg.) (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. - Stuttgart. 318 S.
- ELLENBERG, H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 2. Aufl. - Stuttgart. 982 S.
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. - *Diss. Bot.*, 110: 233 S.
- FOECKLER, F. & W. BOHLE (1991): Fließgewässer und ihre Auen - prädestinierte Standorte ökologischer und naturschutzfachlicher Grundlagenforschung. - *Berichte aus der Ökologischen Forschung*, 4: 236-266.
- FRÖHLICH, R. (1994): Zur Nährstoffökologie der Kiesbankvegetation alpiner Flüsse am Beispiel des Lech. - Unveröff. Diplomarbeit TU München. 78 S.

- GRIME, J. P. (1979): *Plant Strategies and Vegetation Processes*. 1. Aufl. - New York. 221 S.
- HADLER, E. (1994): Nährstoffverhältnisse der Kiesbankvegetation alpiner Flüsse am Beispiel der Isar. - Unveröff. Diplomarbeit TU München. 58 S.
- HARPER, J. L. (1977): *Plant Population Biology*. - London. 892 S.
- HELLER, H. (1969): Lebensbedingungen und Abfolge der Flußauenvegetation in der Schweiz. - Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen, 45: 1-124.
- JAUMANN, A. (1995): Diasporeneintrag und Diasporenbank auf Kiesbänken an wasserbaulich veränderten Fließstrecken des Lech. - Unveröff. Diplomarbeit TU München. 94 S.
- JERZ, H., T. SCHAUER & K. SCHEURMANN (1986): Zur Geologie, Morphologie und Vegetation der Isar im Gebiet der Ascholdingen und Pupplinger Au. - Jb. Ver. Schutz Bergwelt, 51: 87-152.
- KONOLD, W. (1993): Der Wandel von Landschaft und Vegetation an der Donau in Württemberg. - Ber. Inst. Landschafts- und Pflanzenökologie Univ. Hohenheim, Heft 2: 205-220.
- KOPECKÝ, K. (1967b): Die flussbegleitende Neophytengesellschaft *Impatiens-Solidaginetum* in Mittelmähren. - Preslia, 39: 151-166.
- KREUTZER, K. & P. SEIBERT (1984): Unterschiede im Angebot von Phosphor und anderen Nährelementen in der Eschen-Ulmen-Au südbayerischer Flußgebiete. - Forstwissenschaftliches Centralblatt, 103: 139-149.
- LIPPERT, W., N. MÜLLER, S. ROSSEL, T. SCHAUER & G. VETTER (1995): Der Tagliamento - Flußmorphologie und Auenvegetation der größten Wildflußlandschaft in den Alpen - Jb. Ver. Schutz Bergwelt, 60: 11-70.
- LITT, TH. (1992): Fresh investigations into the natural and anthropogenically influenced vegetation of the earlier Holocene in the Elbe-Saale Region, Central Germany. - *Vegetation History & Archaeobotany*, 1: 69-74.
- LOHMEYER, W. & H. SUKOPP (1992): Agriophthen in der Vegetation Mitteleuropas. - *Schriftenr. Vegetationskunde*, 19: 185 S.

- MAAS, D. (1987): Keimungsansprüche von Streuwiesenpflanzen und deren Auswirkung auf das Samenpotential. - Dissertation TU München. 172 S.
- MANGELSDORF, J. & K. SCHEURMANN (1980): Flußmorphologie - Ein Leitfaden für Naturwissenschaftler und Ingenieure. München. 246 S.
- MOOR, M. (1958): Pflanzengesellschaften schweizerischer Flußauen. - Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen, 34: 221-360.
- MÜLLER, N. (1988): Zur Flora und Vegetation des Lech bei Forchach (Reutte-Tirol) - letzte Reste nordalpiner Wildflußlandschaften. - Natur und Landschaft, 63: 263-269.
- MÜLLER, N. (1994 n.p.): Untersuchungen zum Alter und zur Morphologie von *Salix eleagnos* in alpinen Fließstrecken [Mskr.].
- MÜLLER, N. (1995a): River dynamics and floodplain vegetation and their alterations due to human impact. - Arch. Hydrobiol., Suppl. 101: Large Rivers 9: 477-512.
- MÜLLER, N. (1995b): Wandel von Flora und Vegetation nordalpiner Wildflußlandschaften unter dem Einfluß des Menschen. - Ber. ANL, 19: 96 S. im Druck.
- MÜLLER, N. & A. BÜRGER (1990): Flußbettmorphologie und Auenvegetation des Lech im Bereich der Forchacher Wildflußlandschaft (Oberes Lechtal, Tirol). - Jb. Ver. Schutz Bergwelt, 55: 123-154.
- MÜLLER, N., I. DALHOF, B. HÄCKER & G. VETTER (1992): Auswirkungen von Flußbaumaßnahmen auf Flußdynamik und Auenvegetation am Lech - eine Bilanz nach 100 Jahren Wasserbau an einer nordalpinen Wildflußlandschaft. - Ber. ANL, 16: 181-214. Laufen.
- MÜLLER, N. & S. SCHARM (1996): Diasporenbank und -eintrag in naturnahen und wasserbaulich veränderten Flußauen [in Druckvorbereitung].
- NIEMEYER-LÜLLWITZ, A. & H. ZUCCHI (1985): Fließgewässerkunde. - Studienbücher Biologie. Frankfurt/M. 224 S.
- OPITZ, M. (1993): Untersuchung zur generativen und vegetativen Vermehrung von *Myrica germanica*. - Unveröff. Diplomarbeit LMU München. 78 S.

PAUTOU, G., J. GIREL, J. L. BOREL, O. MANNEVILLE & J. CHALEMONT (1991): Changes in flood-plain vegetation caused by damming: basis for a predictive diagnosis. - In: RAVERA (Edit.): Terrestrial and aquatic ecosystems: Perturbation and recovery: 126-134. Ellis Horwood.

ROUX, A.L., J.P. BRAVARD, C. AMOROS & G. PATOU (1989): Ecological changes of the French Upper Rhone River since 1750. - In: PETTS, G.E. (Edit.): Historical Change of Large Alluvial Rivers: Western Europe, 18: 323-350. Chichester.

SCHARM, S. (1995): Diasporeneintrag und Diasporenbank auf Kiesbänken naturnaher Fließstrecken am Oberlauf des Lech. - Unveröff. Diplomarbeit LMU München. 135 S.

SCHAUER, T. (1984): Die Vegetationsentwicklung auf Umlagerungsstrecken alpiner Flüsse und deren Veränderungen durch wasserbauliche Maßnahmen. - Interprevent Tagungspubl., Bd. 1: 9-20.

SCHELLMANN, G. (1991): Jungquartäre fluviale Geomorphodynamik im unteren Isar- und angrenzenden Donautal. - Freiburger Geographische Hefte, 33: 91-105.

SEIBERT, P. (1962): Die Auenv egetation an der Isar nördlich von München und ihre Beeinflussung durch den Menschen. - Landschaftspflege und Vegetationskunde, 3: 173 S. u. Beil.

STRAUTZ, W. (1962): Auelehmbildung und -gliederung im Weser- und Leinetal mit vergleichenden Zeitbestimmungen aus dem Flußgebiet der Elbe. - Beitr. Landschaftspflege, 1: 273-314.

SUKOPP, H. (1962): Neophyten in natürlichen Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. - Ber. Dt. Bot. Ges., 75: 193-205.

TISCHEW, S. & A. SCHMIEDEKNECHT (1993): Vegetationsentwicklung und Dynamik der Diasporenbank und des Diasporenfalls einer Ackerbrache unter den Bedingungen des Mitteldeutschen Trockengebietes - Verh. Ges. für Ökologie, 22: 162 - 173.

Priv.-Doz. Dr. Norbert Müller  
TU Berlin, Institut für Ökologie  
Ökosystemforschung und Vegetationskunde  
Postanschrift: Am Sonnenhang 13  
D-86199 Augsburg

Dipl. Biol. Stefan Scharm  
Goldammerweg 18  
D-86420 Diedorf

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Braunschweiger Geobotanische Arbeiten](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Norbert, Scharm Stefan

Artikel/Article: [Zur Ökologie der Vegetation von Flußauen 269-295](#)