©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Seminarbeitr. 3/01, S. 35-45 • Bayer. Akad. f. Naturschutz u. Landschaftspflege – Laufen/Salzach 2001

Die Obere Isar - letzte Reste einer bayerischen Wildflusslandschaft

Hans-Christoph BILL

Gliederung

1. Einleitung

2. Forschungsergebnisse zur Pflanzenwelt

2.1 Vegetationsveränderungen

2.2 *Myricaria germanica.* (L.) Desv. an der Oberen Isar

2.3 Ausbreitungs- und Etablierungsbiologie von Pionierpflanzenarten

3. Forschungsergebnisse zur Tierwelt

3.1 Die Laufkäferfauna

3.2 Nahrungskonkurrenz der Laufkäfer mit Ameisen

3.3 Lebensstrategien der Laufkäfer

3.4 Spinnen

3.5 Heuschrecken

4. Die Überlebensstrategien der Tier- und Pflanzenarten

5. Forschungsergebnisse zur Wasserführung

5.1 Die Bedeutung (un-)regelmäßiger Hochwasser

5.2 Restwassermenge

5.3 Das „Jahrhunderthochwasser" 1999

6. Zusammenfassung

7. Danksagung

8. Literatur

1. Einleitung

Wildflusslandschaften mit breitem Flußbett, sich verzweigenden Rinnensystemen und dazwischenliegenden Kiesbänken, die von vielfältiger Pionier- und Auenvegetation besiedelt werden, gehörten noch zu Beginn dieses Jahrhunderts zum gewohnten Bild der Alpen- und Voralpenflüsse (MÜLLER 1991, 1995). Heute finden sich nur noch an den Oberläufen der Alpenflüsse und an kleineren Gebirgs- und Wildbächen Reste solcher Umlagerungsstrecken (MARTINET & DUBOST 1992, MÜLLER 1991, PLACHTER 1993). Sie zählen zu den letzten großflächigen Lebensräumen Mitteleuropas, in denen naturnahe Dynamik noch wirksam ist und sind deshalb naturschutzfachlich von herausragender Bedeutung (PLACHTER 1996): Unter naturnahen Bedingungen können jederzeit Hochwasser auftreten, so daß das ständige Entstehen und Verschwinden sowie die dauernde Veränderung der Kiesbänke die Regel sind. Zudem sind diese Pionierstandorte nährstoffarm (MÜLLER 1995) und bei Normalwasserständen durch eine große Trockenheit gekennzeichnet. Wegen dieser speziellen Bedingungen beherbergen alpine Wildflusslandschaften einen hohen Anteil an Habitatspezialisten (PLACHTER 1986).

Die Isar zeigte noch im vorigen Jahrhundert dieses Bild eines verzweigten Flusslaufes fast auf ihrer gesamten bayerischen Fließstrecke. Heute findet sich nur noch an der Oberen Isar zwischen Landesgrenze und Sylvensteinspeicher eine aktive Wildflussaue (KARL et al. 1998). Von 1992 bis 1997 wurde dort und vergleichend an anderen Wildflüssen im Alpenraum das Forschungsprojekt „Ökologie und Schutz alpiner Wildflüsse" (ab 1994: BMBF-Förderkennzeichen 0339530) der Philipps-Universität Marburg (Fachbereich Biologie, Fachgebiet Naturschutz, AG Prof. H. Plachter) durchgeführt. Forschungsschwerpunkte waren die Lebensstrategien terrestrischer Tier- und Pflanzenarten auf den Pionierstandorten sowie die funktionalen Beziehungen der Auenkompartimente untereinander. Darauf aufbauend sollten die Wirkungen verschiedener wasserbaulicher Maßnahmen erforscht und bewertet werden. Die Obere Isar bietet hierfür besonders günstige Bedingungen (PLACHTER 1998; Abb. 1):

- Im Abschnitt 1 von der Landesgrenze bis Krün sind keine Querbauwerke vorhanden, und die natürliche Hochwasserdynamik ist fast uneingeschränkt wirksam.

- Im Abschnitt 2 von Krün bis zum Sylvensteinspeicher wird die Isar seit 1923 bis zu einer Wassermenge von 25 m³/s in den Walchensee abgeleitet. Bettbildende Spitzenhochwasser samt Geschiebe passieren das Wehr aber ungehindert und mit der gesamten Wassermenge. Allerdings werden sie in ihrer Dauer verkürzt (zur Abflusscharakteristik am Krüner Wehr vgl. ERBER et al. 1997). Zusätzlich erfolgt aus Hochwasserschutzgründen eine Kiesentnahme unterhalb des Wehres. Bis 1990 lag das Isarbett bis ca. 5 km unterhalb Krüns bei Normalwasser trocken (KARL et al. 1998), erst weiter flussab kam es durch Quellaustritte bzw. Hang- und Grundwasser zu einem oberflächlichen Abfluss. Seit Mai 1990 wird am Krüner Wehr ganzjährig ein Mindestabfluss von 4,8 m³/s (Sommerhalbjahr) bzw. 3 m³/s (Winter) gewährleistet.

  Von einem Abschnitt 2a, auf den sich nur die Ausleitung am Krüner Wehr auswirkt, läßt sich der Abschnitt 2b unterhalb von Vorderriß abtrennen: Bei Vorderriß mündet der geschiebereiche Rißbach in die Isar. Er wird seit 1949 ebenfalls bis zu einem Abfluss von 12 bis 14 m³/s in den Walchen-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

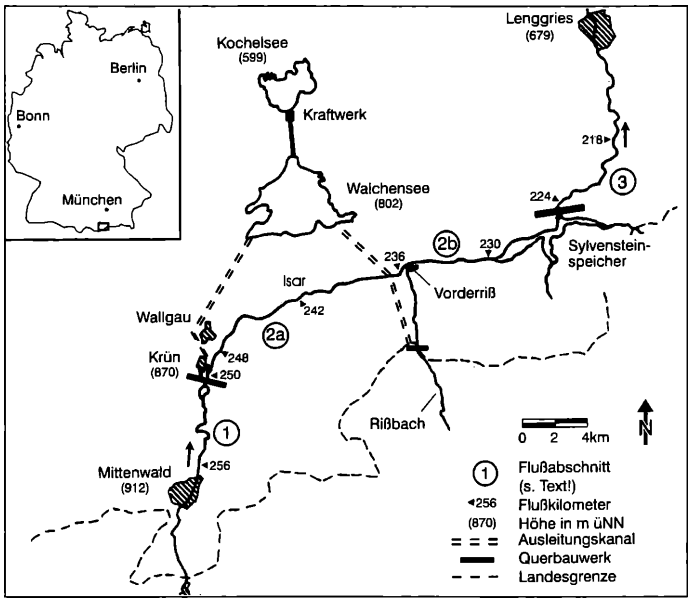

Abbildung 1

Die Isar zwischen Mittenwald und Lenggries mit den wichtigsten wasserbaulichen Eingriffen. Kleine Karte: Lage der Oberen Isar (Rechteck) in Deutschland.

see abgeleitet. Wegen der geringeren Dimensionierung des Ableitungskanals und der hohen Schwankungen der Abflussmengen kommt es aber wesentlich häufiger als bei der Isar zu Hochwassern mit Geschiebeüberleitungen in das alte Bett. Der Isarabschnitt ab Vorderriß ist deshalb trotz der zweifachen Ausleitung durch eine deutlich naturnähere Hochwasser- und Geschiebedynamik geprägt als der Abschnitt 2a. Die gegenüber den anderen Abschnitten stärkere Dynamik macht sich u. a. am sichtlich höheren Anteil an offenen Kiesflächen und Pioniervegetation bemerkbar.

- Im Abschnitt 3 unterhalb des Sylvensteinspeichers (Fertigstellung 1959) herrschen durch den vollständigen Geschieberückhalt und den an Hochwasserschutz, Niedrigwasseraufbesserung im Winterhalbjahr und Stromerzeugung orientierten Abfluss weitgehend veränderte Bedingungen: Zwar kommt es noch zu großen Abflussereignissen, doch ohne Geschiebe und mit einer eingetieften Hauptrinne kann die Isar auch bei Spitzenhochwassern kaum gestaltende Kräfte entfalten, so dass weite Teile der Aue von der hydrologischen Dynamik abgekoppelt sind.

Vergleichsuntersuchungen zu einzelnen Aspekten fanden an der oberen Rhône und dem Ain (Frankreich), dem Tagliamento (Italien) und kleinen Fließgewässern des Nordalpenraums und der deutschen Mittelgebirge statt (HERING 1995b,c, HEIDT et al. 1998, HÖPPNER & HERING 1997, SMIT et al. 1997).
Im Folgenden sollen die wesentlichen Ergebnisse des Forschungsprojekts kurz skizziert und zusammenfassend betrachtet werden (vgl. PLACHTER 1998, PLACHTER & REICH 1998).

2. Forschungsergebnisse zur Pflanzenwelt

2.1 Vegetationsveränderungen

Ein Vergleich der Luftbilder aus den Jahren 1921 bis 1990 sowie eine Kartierung in den Jahren 1992 und 1996 zeigten, dass vor dem Bau des Krüner Wehrs an der gesamten Oberen Isar Vegetationsverhältnisse herrschten, wie sie heute nur noch zwischen Vorderriß und Sylvensteinspeicher (Abschnitt 2b) angetroffen werden (ERBER et al. 1997). Im Abschnitt 2a nahmen dagegen die Prozentanteile vegetationsarmer Kiesbänke ab und die Anteile der Gebüsche und waldähnlichen Strukturen zu. Diese Entwicklung verlangsamte sich stark in den 1980er Jahren. Die Restwassereinleitung seit 1990 beschleunigte das Zuwachsen der Kiesbänke aber wieder merklich und verschärfte den Unterschied zwischen den Abschnitten 2a und 2b. Diese Entwicklung setzt sich bis heute fort.

Im Abschnitt 3 sind die Vegetationsveränderungen seit dem Bau des Sylvensteinspeichers 1959 in Form einer stetigen Zunahme älterer Sukzessionsstadien am deutlichsten.

2.2. *Myricaria germanica.* (L.) Desv. an der Oberen Isar

Die Deutsche Tamariske, *Myricaria germanica* (Foto 1), ist eng an die Pionierstandorte der Auen alpiner bzw. dealpiner Flüsse gebunden und in Deutschland vom Aussterben bedroht (KORNECK et al. 1996). In den Nordalpen finden sich die letzten großen Bestände dieser Art am Tiroler Lech bei Forchach (MÜLLER 1991) und an der Oberen Isar. 1992 und 1996 wurden die *Myricaria*-Bestände an der Oberen Isar zwischen der Landesgrenze und Lenggries kartiert und nach ihrer Vitalität und dem Ausmaß der Naturverjüngung differenziert (BILL et al. 1997). Die vitalsten Bestände mit dem höchsten Anteil an Naturverjüngung fanden sich 1992 im gesamten Abschnitt 2, 1996 nur noch im Abschnitt 2b. Diese Veränderung lässt sich auf die Restwassereinleitung zurückführen. Trotz bis 1990 fehlender Restwassermenge reichte die reduzierte Hochwasserdynamik offensichtlich aus, um eine ausgewogene Altersstruktur und genügend Jungwuchs zu erhalten. Durch den seither ganzjährigen oberflächlichen Abfluss wer-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

den aber jetzt alle Pflanzen besser mit Wasser versorgt, so dass die Sukzession beschleunigt wird. Ein Zuwachsen der Standorte führt aber nicht nur zu einem Vitalitätsverlust adulter Tamarisken, sondern auch zu einer Verschlechterung der Keimungsbedingungen, da sich *Myricaria*-Keimlinge im geschlossenen Bestand nicht etablieren können.

Im Abschnitt 3 fanden sich 1992 und 1996 überwiegend alte Bestände ohne oder solche mit wenig Naturverjüngung. Es ist abzusehen, dass die Art dort auf Dauer nicht überleben kann. Die grundlegende Veränderung der hydrologischen Bedingungen wird sich durch die Langlebigkeit der Deutschen Tamariske und die relative Trockenheit des Standorts aber erst mit großer zeitlicher Verzögerung auswirken.

Die fehlende Hochwasserdynamik hat aber nicht nur das Fehlen geeigneter Standorte für die Tamariske zur Folge. Entscheidend für den Konkurrenzvorteil von *Myricaria germanica* auf den Kiesbänken der Wildflüsse und wesentlich wichtiger für die regelmäßige Verjüngung der Bestände ist ihre äußerst hohe Regenerationskraft, welche die der Weiden bei weitem übertrifft: Jungpflanzen und Sträucher widerstehen dank ihrer biegsamen Zweige und tief verankerten Wurzeln nicht nur Hochwasser und Überschüttung. Verletzte und überschüttete Pflanzen können darüber hinaus innerhalb weniger Wochen wieder austreiben und auch eine über 20 cm dicke Kies- und Sandauflage durchwachsen. Im Gegensatz hierzu steht die geringe Etablierungsrate durch die mit dem Wind weit ausgebreiteten Diasporen (BILL et al. 1997).

Myricaria germanica reagiert durch diese Etablierungs- und Verjüngungsstrategie sehr empfindlich auf Beeinträchtigungen der natürlichen Hochwasser- und Geschiebedynamik. Sie eignet sich demnach hervorragend als Indikatorart für die Zustandsanalyse alpiner Fließgewässerauen. Nach den vorliegenden Untersuchungen findet sie für die Verjüngung dort die günstigsten Bedingungen, wo der individuelle Stress durch hohe Dynamik relativ groß ist. Wie das Beispiel des Abschnitts 2b deutlich zeigt, sind diese Bedingungen auch unter wasserbaulich veränderten Bedingungen möglich, wenn eine ausreichende Hochwasser- und Geschiebedynamik wirksam ist.

2.3 Ausbreitungs- und Etablierungsbiologie von Pionierpflanzenarten

Stellvertretend für 21 näher untersuchte Pionierarten (BILL 2000) seien hier neben *Myricaria germanica* die Alpen-Gemskresse, *Hutchinsia alpina* (Foto 2), und das Aufgeblasene Leimkraut, *Silene vulgaris* subsp. *glareosa*, in ihren ausbreitungsbiologischen Eigenschaften kurz vorgestellt. Generell konnte auf den Kiesbänken keine Diasporenbank nachgewiesen werden, aus der heraus eine Neubesiedlung frisch entstandener Kiesbänke in größerem Umfang stattfinden könnte. Die Diasporen müssen also über die Luft oder das Wasser an die neuen Standorte transportiert werden.

Neben Untersuchungen und Experimenten zur Phänologie, zu Keimeigenschaften und der Luft- und Wasserausbreitung (BILL et al. 1999) wurden auch Untersuchungen zur Besiedlungs- und Etablierungsfähigkeit der Pionierpflanzenarten durchgeführt (Tab. 1). Zusammenfassend lassen sich bei *Myricaria germanica* ‚Stärken' in der Reproduktions- und Keimfähigkeit feststellen, denen aber deutliche ‚Schwächen' bei der Besiedlungs- und Etablierungsfähigkeit gegenüber stehen. Die Deutsche Tamariske gehört damit zu einer ganzen Reihe von untersuchten Pionierarten mit geringer Besiedlungsfähigkeit, die aber von Art zu Art unterschiedliche Gründe hat. *Silene vulgaris* subsp. *glareosa* dagegen besitzt zwar nur mäßige Ausbreitungs-, Keim- und Besiedlungseigenschaften, kann sich aber dank einer hohen Überlebensrate der Keimlinge sehr gut etablieren. Als in allen für das Überleben in einer dynamischen Wildflusslandschaft erforderlichen Eigenschaften gut angepasst erweist sich *Hutchinsia alpina*, die zu den häufigsten Arten an der Oberen Isar zählt. Insbesondere verfügt die Alpen-Gemskresse über einen sehr plastischen Lebenszyklus, so dass unter günstigen Bedingungen bis zu drei Generationen pro Jahr möglich sind.

Bei allen Pionierarten fällt auf, dass es sich nicht wie im Mittel- oder Unterlauf von Flüssen um kurzlebige Ruderalpflanzen, sondern ausschließlich um langlebige, stress-tolerante Arten handelt, die mit der Nährstoffarmut und der Trockenheit des Standortes zurecht kommen müssen. Im Gegensatz zum klassischen Bild einer stress-toleranten Pflanze (z. B. GRIME 1979) steht jedoch die gute Ausbreitungsfähigkeit der meisten Arten, die v. a. durch die Möglichkeit zum Wassertransport bedingt ist (BILL 2000).

Die Dynamik des Standortes wird von diesen stress-toleranten Arten also eher 'ertragen', als dass sie 'aktiv' daran angepasst wären. Als einzige direkte Anpassung an Hochwasser kann die Förderung der vegetativen Ausbreitung und Verjüngung von *Myricaria germanica* betrachtet werden. Dennoch sind alle Pionierarten auf die Hochwasser angewiesen, weil nur diese die konkurrenzarmen Standorte schaffen und erhalten.

Als Anpassungen nicht an das Hochwasser selbst, sondern an die Stochastizität der Störungsereignisse, können eine lange Fruchtstandsdauer, eine lange Keimfähigkeitsdauer zusammen mit einer schnellen Keimfähigkeit bei günstigen Bedingungen und generell eine hohe Plastizität des Lebenszyklus betrachtet werden.

Aus der Tatsache, dass die untersuchten Pionierarten sehr unterschiedliche Strategien haben, um in einer Wildflusslandschaft zu überleben, folgt als wichtigste Konsequenz für den Naturschutz, dass eine Vielzahl unterschiedlicher Standortbedingungen vorhanden sein muss, um allen Arten ein Überleben zu sichern. Eine solche Diversität der Standortbedingungen ist die Folge einer zeitlich und räumlich veränderlichen Dynamik: Jedes konkrete, in seinem Eintreten und seinen Folgen unvorhersehbare' Ereignis fördert bestimmte Arten und benachteiligt andere (BILL 2000)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Tabelle 1

Bewertung der untersuchten Eigenschaften dreier Pionierpflanzen der Kiesbänke der Oberen Isar. Verkürzte Darstellung, für weitere Erläuterungen siehe BILL (2000).

	Phänologie			Keimung			Luftausbreitung			Wasserausbr.			Besiedlung/Etablierung				
	Beginn der Fruchtzeit	Fruchtstandsdauer	Diasporen-produktion	Keimrate	Keimgeschwin-digkeit	Keimfähig-keitsdauer	Luftausbreitung	Distanzausbrei-tung (Luft)	Gewicht	Freiland	Labor	Ausbreitungs-fähigkeit gesamt	Gesamthäufigkeit	Neubesiedlung	Überlebensrate	Etablierungs-geschwindigkeit	Räumliche Dynamik
Hutchinsia alpina	sehr früh	++	o	+	o	+	+	+	o	+	++	+	++	+	+	++	++
Myricaria germanica	spät	o	++	++	++	-	o		++	o	o	o/+	o		-*	-	-
Silene vulgaris subsp. *glareosa*	spät	+	++	o	o	++	+	-	-	o	-	o	o	-	++	+	o

Beginn der Fruchtzeit: sehr früh = ab Mai, spät = ab Juli; **Fruchtstandsdauer:** ++ = mehr als 4 Monate, + = 2 - 4 Monate, o = 1 - 2 Monate; **Diasporenproduktion:** ++ = mehr als 3.000 Diasporen/Individuum, o = 300 - 1.000 Diasporen/Individuum; **Keimrate** (in den ersten drei Wochen): ++ = mehr als 80%, + = 60 - 80%, o = 30 - 60%; **Keimgeschwindigkeit** (bei frischen / eine Woche gelagerten Diasporen): ++ = sehr hoch, o = niedrig (siehe Bill 2000); **Keimfähigkeitsdauer:** ++ = im Vergleich mit nur kurze Zeit gelagerten Diasporen nach 1 $^1/_2$ Jahren mit mindestens gleicher Keimrate, + = nach 1 $^1/_2$ Jahren mit leicht erniedrigter Keimrate, - = Keimrate nach 24 Wochen ≤ 5%; **Luftausbreitung:** + = in hoher Zahl in den Trichterfallen registriert (30-80 Diasporen), o = in niedriger Zahl registriert (1-30 Diasporen); **Distanzausbreitung durch die Luft:** + = ein hoher Anteil der Diasporen wurde weiter als 1 m ausgebreitet (≥ 25 %) und einige 5 - 25 m weit, - = fast keine Diasporen wurden weiter als 1 m ausgebreitet (< 5%); **Gewicht der Diasporen:** ++ = weniger als 0,1 mg, o = 0,31 - 0,6 mg, - = mehr als 0,61 mg; **Wasserausbreitung – Freiland:** + = durch Driftfang (mit Netzen oder Körben) nachgewiesen, o = durch Driftfang (mit Netzen oder Körben) nicht nachgewiesen, **Wasserausbreitung – Labor:** ++ = Typ 4 (sehr gut schwimmfähig, siehe BILL et al. 1999), o = Typ 2, - = Typ 1; **Ausbreitungsfähigkeit gesamt:** integrierte Bewertung aus 'Luftausbreitung', 'Fernausbreitung durch die Luft', 'Wasserausbreitung - Freiland' und 'Wasserausbreitung - Labor'; **Gesamthäufigkeit:** ++= > 100 Exemplare (in 50 Dauerquadraten), o = 6-50 Exemplare; **Neubesiedlung (nach Hochwassern):** + = durch 10-20 Exemplare (in 20 Dauerquadraten), - = durch 0 Exemplare; **Überlebensrate** (nach 1 Jahr): ++ = > 70% der Individuen haben überlebt, + = 50-70% der Individuen haben überlebt, - = < 20% der Individuen haben überlebt, * = > 50% durch Hochwasser gestorben; **Etablierungsgeschwindigkeit** (als Anteil der Adultpflanzen nach 1 Jahr an den überlebenden Individuen): ++ = > 60% der Individuen wurden adult, + = 30-60% der Individuen wurden adult, - = kein Individuum wurde adult; **Räumliche Dynamik** (als Anzahl neu besiedelter Dauerquadrate in zwei Jahren): ++ = mehr als 5 (von insg. 62) neu besiedelte Quadrate, o = 2-3 neu besiedelte Quadrate, - = 0-1 neu besiedelte Quadrate.

3. Forschungsergebnisse zur Tierwelt

3.1 Die Laufkäferfauna

Die Uferfauna der Kiesbänke an der Oberen Isar setzt sich wie an vergleichbaren Wildflussabschnitten auch v. a. aus Laufkäfern (50% der Individuen), Ameisen (15%), Wolfsspinnen (10%) und Kurzflügelkäfern (10%) zusammen (MANDERBACH & REICH 1995).

Im Laufe der Untersuchungen konnten mehr als 60 Laufkäferarten nachgewiesen werden (MANDERBACH 1998), etwa ein Drittel davon gilt als z. T. stark gefährdet oder vom Aussterben bedroht (LORENZ 1996, TRAUTNER et al. 1998). Bei diesen Rote-Liste-Arten handelt es sich zumeist um ausgesprochene Habitatspezialisten (ripicole Arten). Die typischen Uferkäfer der Oberen Isar sind neben *Nebria picicornis* als größter Art (MANDERBACH & PLACHTER 1997, Foto 3) Vertreter der Gattung *Bembidion*. Relativ häufig sind z. B. *B. conforme*, *B. ascendens* und *B. andreae* (MANDERBACH & REICH 1995, MANDERBACH 1998). Regelmäßig sind aber auch vom Aussterben bedrohte Arten wie *Elaphrus ulrichii* (RL 1, Foto 4), eine typische Art feinsedimentreicher Ufer mit spärlicher Vegetation, zu finden.

Die höchsten Arten- und Individuenzahlen existieren in direkter Ufernähe (bis zu 200 Ind./m²). Die Flussabschnitte oberhalb des Sylvensteinspeichers ähneln sich in Bezug auf die Gesamtartenzahlen und die Anzahl gefährdeter Arten sehr. Unterhalb des Sylvensteinspeichers nimmt die Anzahl der insgesamt nachgewiesenen Arten um ca. 40%, die der Rote-Liste-Arten sogar um fast 90% ab. Die Abundanzen liegen hier bei maximal 30 Ind./m². Hierfür gibt es eine Reihe von Gründen: z. B. das Fehlen bestimmter Habitattypen, Veränderungen in Intensität und zeitlichem Verlauf der Hochwasser oder die veränderte Sedimentzusammensetzung.

Über diese Gründe für eine deutliche Reduktion der Arten- und Individuenzahlen in wasserbaulich stark veränderten Flußabschnitten hinaus wurden auch andere Ursachen für diesen Rückgang untersucht: HERING (1995a, b) konnte u. a. durch Darminhaltsanalysen nachweisen, dass die räuberisch lebenden Laufkäfer den Großteil ihrer Nahrung nicht von den Kiesbänken, sondern aus dem limnischen Kompartiment beziehen. Dieses Nahrungsangebot durch driftende Organismen und Exuvien existiert im Frühjahr und Herbst sehr reichlich, von Juli bis September deutlich niedriger. Im gesamten Isarquerschnitt driften oberflächennah täglich ca. 2,2 – 8,6 Mio. Organismen und zusätzlich ca. 5 – 10 Mio. Exuvien (HERING & PLACHTER 1997). Das Angebot an Nahrung für die terrestrisch lebenden Laufkäfer ist in Ufernähe dadurch üppiger als uferfern und außerdem in lockeren Sedimenten besser als in ‚verbackenen' Daher bedeutet eine Verlängerung der Uferlänge durch einen verzweigten Lauf auch ein erhöhtes Nahrungsangebot auf den Kiesbänken. In wasserbaulich veränderten, gestreckten Flußläufen steht allein schon aus diesem Grund ein geringeres Nahrungsangebot für Laufkäfer zur Verfügung.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

3.2. Nahrungskonkurrenz der Laufkäfer mit Ameisen

In den ufernahen Bereichen der Oberen Isar dominieren unter den Ameisen verschiedene Arten der Gattung *Formica*, insbesondere die Art *F. selysi* (LUDE et al. 1996, 1999). Laufkäfer und Ameisen separieren sich im Wechselwasserbereich der Oberen Isar z. T. deutlich. HERING (1995a, b) machte hierfür die Nahrungskonkurrenz zwischen diesen beiden Gruppen wahrscheinlich. Ameisen transportieren die auf den Kiesbänken angeschwemmten Nahrungspartikel wesentlich schneller ab als Laufkäfer, die in der gleichen Zeit nur einen geringen Teil der Nahrung fressen, den Rest aber auf der Kiesbank belassen. In Flussabschnitten, in denen Ameisen vorkommen, herrscht für Laufkäfer demnach eine starke Nahrungskonkurrenz.

Ameisen besiedeln überwiegend Kiesbänke mit direktem Uferanschluß. Kleine, neu entstandene Kiesbänke sind dagegen den ripicolen Laufkäfern vorbehalten. Bei der Untersuchung verschiedener Flussabschnitte auf ihre Eignung als Lebensraum für Laufkäfer stellte sich heraus, dass in den nicht oder wenig verbauten Umlagerungsstrecken nicht nur die Uferlänge pro Auenabschnitt erhöht ist, sondern dass zudem die für Laufkäfer geeigneten Ufertypen weniger häufig von Ameisen besiedelt sind. In den wasserbaulich beeinträchtigten Flussabschnitten hingegen sind die Laufkäferhabitate überwiegend von Ameisen ‚blockiert': Die wenigen Kiesufer sind zum größten Teil für Ameisen erreichbar, so dass dort eine starke Nahrungskonkurrenz zu erwarten ist.

Neben der generellen Eignung der Habitate für Laufkäfer aufgrund der Substratzusammensetzung und Überflutungshäufigkeit ist demnach auch das Nahrungsangebot für die Verteilung von Laufkäferarten an dealpinen Flüssen wichtig. Die überlegene Nahrungserwerbsstrategie der Ameisen kann sich insbesondere dann auf die Laufkäferdichte auswirken, wenn die Etablierung von Ameisennestern in Ufernähe durch wiederkehrende Hochwasserereignisse nicht verhindert wird.

3.3. Lebensstrategien der Laufkäfer

Morphologische und physiologische Anpassungen ermöglichen den Laufkäferarten der Uferregion die Besiedlung eines Lebensraums, der aufgrund seiner hohen Überschwemmungshäufigkeit für andere terrestrische Arten nur schwer zu besiedeln ist (HEIDT et al. 1998, MANDERBACH 1998): Z. B. können die adulten Tiere fliegen (fast 100% der Arten sind langflügelig (makropter)), zumindest passiv schwimmen, von der Wasseroberfläche starten, auch unter Wasser überleben (z. B. durch Mitnehmen von Luftblasen unter ihren Flügeldecken) und Zeiten mangelnden Nahrungsangebots überdauern. Zudem sind sie sehr mobil. In Bezug auf ihren Lebenszyklus unterscheiden sich die großen (z. B. *Nebria*) von den kleinen (z. B. *Bembidion*) Laufkäferarten: Die Larven von *Nebria picicornis* erscheinen im Herbst und überwintern in dieser relativ hochwassersicheren Periode auch uferfern. Die Imagines, die aufgrund ihrer hohen Mobilität den Hochwassern sehr viel besser ausweichen können, schlüpfen deutlich synchronisiert unmittelbar vor den frühsommerlichen Hochwassern (MANDERBACH & PLACHTER 1997). Die *Bembidion*-Arten dagegen überwintern als Adulte, und die im Frühjahr schlüpfenden Larven haben dafür mit wenigen Wochen eine relativ kurze Entwicklungszeit. Der Gesamtreproduktionszeitraum ist aber auf zwei bis drei Monate ausgedehnt, so dass in dieser Zeit der Frühsommerhochwasser meist Weibchen mit reifen Eiern existieren, die für eine schnelle Neubesiedlung frisch entstandener Lebensräume sorgen können.

Allerdings finden sich auch immer einige nicht synchronisierte Individuen. Solche „phänologischen Ausreißer" (PLACHTER 1998) dienen als „Rückversicherung", falls z. B. ein Spitzenhochwasser zu einer ungewöhnlichen Zeit eintritt.
Durch ihre Plastizität, ihre Ausbreitungsfähigkeit und ihre „Risikostreuung" erschließen sich die Laufkäferarten einen Lebensraum, der unter naturnahen Bedingungen durch ein z. T. sehr hohes Nahrungsangebot bei nur geringer Konkurrenz gekennzeichnet ist.

3.4 Spinnen

Auch die auf den Kiesbänken häufigen, ebenfalls räuberisch lebenden Wolfsspinnenarten der Gattungen *Pardosa* (z. B. *P. wagleri*) und *Pirata* (z. B. *P. knorri*) zeigen ähnliche Anpassungen wie die Laufkäferarten. Insbesondere können sie mit hoher Geschwindigkeit auf der Wasseroberfläche laufen und überleben auch längeren Transport mit dem (Hoch-) Wasser (FRAMENAU et al. 1996a). Die an der Oberen Isar noch anzutreffende Art *Arctosa cinerea* (Foto 5) gehört zu den größten Spinnen Mitteleuropas. Diese Wolfsspinne besiedelt im Sommer überwiegend ufernahe, nahrungsreiche Bereiche. Im Herbst zieht sie sich in uferferne Habitate zurück und überwintert so relativ hochwassergeschützt. Neben dieser räumlichen besitzt *A. cinerea* auch eine zeitliche Risikostreuung: Trotz eines zweijährigen Lebenszyklus, der wegen der Überwinterung synchronisiert sein sollte, treten während des Sommers alle Altersstadien nebeneinander auf. Der Grund ist, dass zwei um ein Jahr versetzte Generationen nebeneinander existieren (FRAMENAU et al. 1996b). Nach einem Hochwasserereignis stehen so auf jeden Fall geschlechtsreife Tiere zur Neubesiedlung der Kiesbänke bereit.

3.5 Heuschrecken

Wildflusslandschaften bieten Raum für einige, in Bayern z. T. stark gefährdete oder vom Aussterben bedrohte Heuschreckenarten (KRIEGBAUM 1992), so z. B. für *Chorthippus pullus* (Rote Liste 1), *Tetrix tuerki* (RL1), *Psophus stridulus* (RL2) und *Bryodema tuberculata*, die Gefleckte Schnarrschrecke (RL1, Foto 6). Letztere ist eigentlich eine Steppenart und besiedelt in der Wildflussaue relativ offene, z. B. von *Dryas*-Flur bewachsene Böden und fehlt auf unbewachsenen Flächen ebenso wie in geschlossener Vegetation (REICH 1991). Die Ausbreitungsfähigkeit von *B. tuberculata* (v. a. der Weibchen) ist sehr gering, und schon schmale Wasserarme bilden deshalb eine wirksame Ausbreitungsbarriere. Der Bestand an der Oberen Isar exi-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

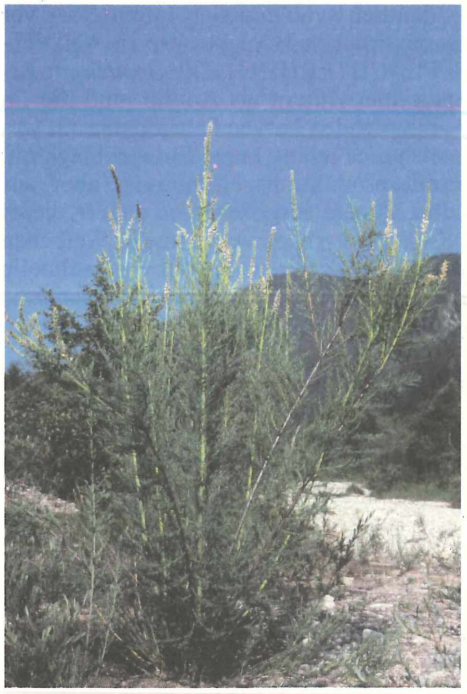

Foto 1 (links): Die Deutsche Tamariske, *Myricaria germanica*, vom Aussterben bedrohte Indikatorart für naturnahe nordalpine Wildflusslandschaften. Dank ihrer hohen Regenerationskraft übersteht sie Hochwasser und Überschüttungen am Standort. (Foto: Bill)

Foto 2: (oben): Die Alpen-Gemskresse, *Hutchinsia alpina*, ist eine der häufigsten Pflanzen auf den Kiesbänken der Oberen Isar. Sie ist u. a. durch ihren plastischen Lebenszyklus sehr gut an die dynamischen Bedingungen einer Wildflusslandschaft angepaßt. (Foto: Bill)

Foto 3: *Nebria picicornis*, die größte Laufkäferart der Kiesuferzönosen, ist sehr mobil. Die Art überwintert als Larve, und die Imagines schlüpfen vor den frühsommerlichen Hochwassern. (Foto: Manderbach)

Foto 4: Der vom Aussterben bedrohte Laufkäfer *Elaphrus ulrichii* ist eine typische Art der feinsedimentreichen Uferabschnitte mit spärlicher Vegetation. (Foto: Manderbach)

Foto 5: *Arctosa cinerea* gehört zu den größten Spinnen Mitteleuropas. Die Imagines überwintern relativ hochwassergeschützt uferfern. (Foto: Manderbach)

Foto 6: Die Gefleckte Schnarrschrecke, *Bryodema tuberculata*, besiedelt in Wildflussauen relativ offene *Dryas*-Fluren und (über-)lebt als Metapopulation. (Foto: Bill)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Foto 7: Die Obere Isar bei Flußkilometer 243,8 im Juni 1994. (Foto: Bill)

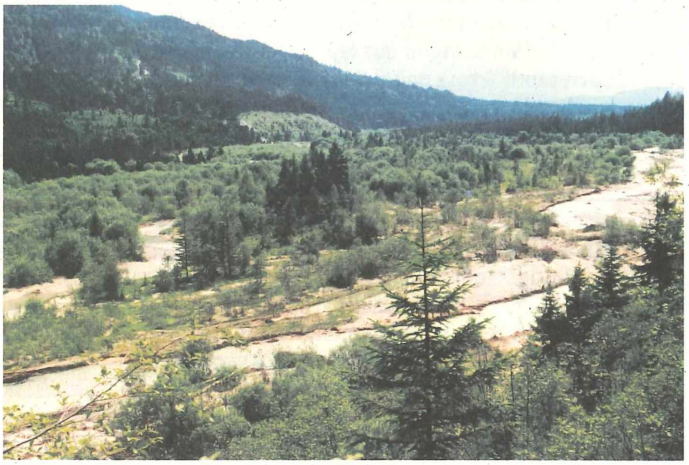

Foto 8: Derselbe Abschnitt nach dem Hochwasser im Juli 1999. Deutlich sind die frisch entstandenen Kiesbänke zu sehen. In den uferfernen Bereichen und in der grundsätzlichen Struktur des Auenabschnitts sind dagegen trotz des „Jahrhunderthochwassers" kaum Änderungen festzustellen. (Foto: Bill)

stiert dementsprechend als Metapopulation (REICH & GRIMM 1996): Benachbarte Subpopulationen sind partiell voneinander getrennt, und es kommt immer wieder sowohl zu lokalem Aussterben, als auch zu Wieder- bzw. Neubesiedlungen. Sedimentumlagernde Hochwasser sind von herausragender Bedeutung für das Überleben der Gefleckten Schnarrschrecke: Sie schaffen bzw. erhalten die offenen Lebensräume, die die Art benötigt. Sie vernichten aber gleichzeitig einen Teil des jeweiligen Bestandes. Solange aber Restbestände in unmittelbarer Nähe übrig bleiben, können diese den Verlust kompensieren. Wenn zu wenig Subpopulationen existieren (z. B. durch ein zu geringes Habitatangebot), so trifft ein Hochwasser den gesamten Bestand eines größeren Bereichs, mit der Folge, dass eine Wiederbesiedlung kaum möglich ist. Den gleichen Effekt hat eine Längsverbauung, die eine häufige Überschwemmung *aller* verbliebenen Kiesbänke bewirkt. Durch Modellierung lässt sich zeigen, daß neben der Anzahl an besiedelbaren Habitaten sowohl Höhe als auch Frequenz größerer Hochwasser die Überlebenswahrscheinlichkeit von *B. tuberculata* entscheidend bestimmen (GRIMM et al. 1994, STELTER et al. 1997).

4. Die Überlebensstrategien der Tier- und Pflanzenarten

Die Tier- und Pflanzenarten der Pionierstandorte in Wildflussauen besitzen eine Reihe von Anpassungen auf individueller oder popularer Ebene, die ihnen ein Überleben in einer dynamischen Wildflusslandschaft ermöglichen (HERING 1995, MANDERBACH 1998, PLACHTER 1998). Diese sind z. B. eine hohe Plastizität (DIETERICH 1995), eine gute Ausbreitungsfähigkeit, eine Risikostreuung und verschiedene Reaktionsalternativen innerhalb der Population (HERING 1995b, MANDERBACH 1998, PLACHTER 1998, BILL 2000). Dabei existieren für jede Art unterschiedliche Strategien nebeneinander: Einige Arten kommen z. B. mit der Dynamik des Lebensraums v. a. wegen ihrer Ausbreitungsfähigkeit gut zurecht und 'kompensieren' dadurch ihre mangelnde Plastizität, andere überleben in der Wildflussaue durch ihre direkten Anpassungen an die Hochwasser (Schwimmen, Tauchen, Regeneration nach Überschüttung) oder die räumliche Streuung der Subpopulationen und sind für ihre Ausbreitung auf seltene, stochastische Ereignisse angewiesen (z. B. mittleres Hochwasser während der Fruchtzeit). Für das Überleben in einer Wildflusslandschaft scheint es geradezu notwendig zu sein, keine 'optimale' Reaktionsweise oder Strategie zu besitzen. Erst die Fähigkeit, mehrere Überlebensstrategien parallel nutzen zu können sowie die Existenz einiger 'atypischer' Individuen in der Population sichern das Überleben der Populationen typischer Wildflussarten (PLACHTER 1998).

Alle Pflanzenarten sind darüber hinaus an die Nährstoffarmut und Trockenheit des Lebensraums angepaßt, bis auf *Myricaria germanica* aber kaum direkt an die Hochwasserereignisse (BILL et al. 1997, BILL 2000). Für viele Tierarten stellt unter naturnahen Bedingungen die Nahrung wegen der Zufuhr

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

aus dem limnischen Kompartiment nicht das größte Problem dar, so dass für sie die direkte Hochwasserdynamik entscheidender ist.

5. Forschungsergebnisse zur Wasserführung

5.1 Die Bedeutung (un-)regelmäßiger Hochwasser

Für den Zustand und den Erhalt alpiner Wildflußlandschaften mit ihrer Flora und Fauna spielen Hochwasser bezüglich der Schaffung neuer Standorte, der Ausbreitung von Individuen oder der Reduktion der Konkurrenz eine zentrale Rolle. Wichtige Parameter eines Hochwasserereignisses sind Zeitpunkt, Zeitdauer, Häufigkeit bzw. Regelmäßigkeit sowie Intensität. Die unterschiedlichen Querbauwerke an der Oberen Isar haben verschiedene Auswirkungen auf das Hochwasser- und Geschieberegime: Die Wirkungen des Sylvensteinspeichers sind gravierend, irreversibel und führen zu einem wenn auch durch die Trockenheit der Kiesbänke verlangsamten Verlust der Pionierstandorte: Die Aue wächst immer weiter zu, neue Pionierstandorte können nicht mehr entstehen, und die Diversität der Standortbedingungen nimmt ab (ERBER et al. 1997, PLACHTER 1998). Das Krüner Wehr und das Ausleitungswehr am Rißbach dagegen lassen Spitzenhochwasser (wenn auch eingeschränkt) zu. Im Auenabschnitt 2b konnten sich deshalb naturnahe Verhältnisse bis heute erhalten. Im Abschnitt 2a sind durch das Krüner Wehr vor allem die Zeitdauer und die Häufigkeit 'mittlerer' Hochwasser eingeschränkt. Trotz der Relevanz großer, gestaltender Hochwasser sind mittlere Abflußmengen, die kaum Veränderungen in der Aue hervorrufen, für die Pionierarten von mindestens genauso großer Bedeutung: Sie dienen z. B. der Wasserausbreitung der Diasporen, durchfeuchten die Kiesbänke und schaffen so günstige Besiedlungsbedingungen für die Pionierpflanzen (BILL 2000). Auch KUHN (1993) und MANDERBACH (1998) unterstreichen den starken Einfluß mittlerer Hochwasser für die Kiesbankfauna. Diese tragen z. B. auch zur Verlagerung und Auswaschung des Feinsediments bei. Dadurch entstehen instabilere Kiesbänke, die bei einem größeren Hochwasser leichter abgetragen werden können (OPLATKA 1996). Zudem könnte durch den geringeren Feinsedimentgehalt eine Besiedlung und Etablierung nur noch für Spezialisten, eben die typischen Pionierpflanzen der Kiesbänke, möglich sein. Auch für die typische Uferfauna ist die Korngrößensortierung entscheidend (MANDERBACH 1998). Fehlen mittlere Hochwasser, so schafft der höhere Feinsedimentgehalt zwar vielen Arten günstige Standortbedingungen, führt aber auch zu einer stark verfestigten Kiesbank, die den folgenden Hochwassern mehr Widerstand entgegensetzt (OPLATKA 1996).

Ein Störungsregime, das diese Faktoren in unterschiedlicher Ausprägung nicht nur für eine, sondern für alle untersuchten Arten berücksichtigt, bedarf eines hohen Grades an Variabilität und Zufälligkeit (NILSSON 1992). Da diese Dynamik der Störungsereignisse noch überlagert wird von der Vegetationsdynamik auf den Kiesbänken (unterschiedliches Überleben der Individuen, Plastizität der Lebenszyklen usw.), ist eine Steuerbarkeit, 'Optimierung' oder Planbarkeit der ablaufenden Prozesse illusorisch. Die Bemühungen des Naturschutzes müssen sich demzufolge in Wildflusslandschaften darauf konzentrieren, eine möglichst naturnahe Hochwasser- und Geschiebedynamik zu erhalten bzw. wiederherzustellen (MÜLLER 1995, 1998, PLACHTER 1996, 1998, PLACHTER & REICH 1998, REICH & ERBER 1999).

5.2 Restwassermenge

Die Einleitung der Restwassermenge seit 1990 verursachte nach den vorliegenden Untersuchungen negativere Effekte als erwartet: Durch die deutlich bessere, ganzjährig gesicherte und gleichmäßige Wasserversorgung breitet sich die dichtere Vegetation relativ rasch aus (ERBER et al. 1997, SCHAUER 1998), die Bestandssituation der Deutschen Tamariske verschlechtert sich (BILL et al. 1997) und auch *Bryodema tuberculata* findet in immer geringerem Umfang geeignete Standorte (PLACHTER & REICH 1998), um nur einige der Auswirkungen zu nennen. Nur für die limnische Fauna ergaben sich durchweg positive Folgen (LENHARDT et al. 1997). Offenbar wurde die Situation der Wildflußlandschaft vor der Restwassereinleitung durch die extreme Trockenheit quasi „eingefroren" (PLACHTER 1998): Der Stressfaktor Trockenheit verhinderte sowohl das rasche Zuwachsen durch etablierte Pflanzenindividuen (z. B. Weiden) als auch die Etablierung trockenheitsempfindlicher Arten späterer Sukzessionsstufen. Von dieser ‚Offenhaltung' profitierte auch die typische Fauna der Kiesbänke. Die Restwassereinleitung verminderte den Streßfaktor Trockenheit, ohne gleichzeitig die Hochwasser- und Geschiebedynamik wieder naturnäher zu gestalten. Als alleinige Maßnahme war sie deshalb nicht nur wirkungslos für den Erhalt der Wildflussaue, sondern sogar kontraproduktiv. Das Beispiel des Abschnitts 2b zeigt, daß eine alpine Wildflussaue nur durch naturnahe Hochwasser- und Geschiebedynamik erhalten werden kann, die auch unter wasserbaulich veränderten Rahmenbedingungen existieren kann. Hierbei spielen mittlere und Spitzenhochwasser eine gleichermaßen bedeutende Rolle.

5.3 Das „Jahrhunderthochwasser" 1999

Die Ergebnisse der Untersuchungen belegen in allen Bereichen die unabdingbare, weil systemerhaltende Wirkung von in ihrem Zeitpunkt, ihrer Zeitdauer, Häufigkeit sowie Intensität stochastischen Hochwasserereignissen. Angesichts des raschen Zuwachsens der Aue durch die Restwassereinleitung wurde immer wieder argumentiert, man müsse nur auf ein großes Spitzenhochwasser warten, um diese negative Entwicklung zu stoppen bzw. die Vegetationsentwicklung wieder auf einen früheren Zeitpunkt zurückzusetzen (vgl. KARL et al. 1998, SCHAUER 1998).

Das „Jahrhunderthochwasser" im Mai 1999 bot nun die Gelegenheit, die unterschiedlichen Hypothesen zu prüfen und die Interpretation der Untersuchungsergebnisse neu zu überdenken.

Bei dem Hochwasser vom 21.-23. Mai 1999 wurde am Krüner Wehr der zweithöchste, unterhalb der

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Rißbachmündung der höchste bislang gemessene Abfluss registriert. In der Tat brachte dieser Spitzenabfluss große Veränderungen in der Aue mit sich: In den Abschnitten 1 und 2b wurden Kiesbänke samt ihrer Vegetation weggerissen, die Isar verlagerte ihren (verzweigten) Lauf, und viele Totholzansammlungen bestimmen nun das Bild. Auch im Abschnitt 2a fanden Umlagerungen statt. Doch diese beschränkten sich weitgehend auf die unmittelbare Nähe des Hauptgerinnes, führten dort aber zu einer beträchtlichen Zunahme der offenen Kiesbänke. Allerdings wurde nur in geringerem Umfang bestehende dichte Vegetation weggerissen und dadurch offenere Standorte für die Pionierarten geschaffen (vgl. Foto 7 und 8). Vor allem die Weiden boten mit ihren langen Wurzeln ausreichend Widerstand, um eine Umlagerung der Kiesbänke zu verhindern (vgl. OPLATKA 1996). Durch die Verlangsamung der Strömung in der dichten Vegetation wurden hier sogar große Mengen Feinsediment abgelagert, die wegen ihrer günstigen Auswirkungen auf die Nährstoff- und Wasserversorgung des Standorts in der folgenden Zeit das schnelle Zuwachsen des Standorts eher noch begünstigen werden. Die Dynamik künftiger Hochwasser wird sich demzufolge im Abschnitt 2a weitgehend auf den unmittelbaren Bereich des Hauptgerinnes konzentrieren, während die anderen Teile der Aue immer mehr vom Hochwassergeschehen abgekoppelt werden und demzufolge langsam, aber sicher zuwachsen werden – mit allen negativen Konsequenzen für die Tier- und Pflanzenarten der Pionierstandorte. Diese Situation herrschte schon vor dem 1999er Hochwasser im Abschnitt 3, in dem es auf die gesamte Auenbreite gesehen dementsprechend nur zu geringeren Veränderungen kam.

Insgesamt bedeutet dies, daß selbst ein Spitzenhochwasser nicht mehr die Kraft aufbringt, um im Abschnitt 2a große Veränderungen im Sinne eines Erhalts der alpinen Wildflußaue bewirken zu können. Erst ein (unwahrscheinliches) größeres Folgehochwasser innerhalb der nächsten ein bis zwei Jahre könnte in diesem Abschnitt entscheidende Umlagerungen zur Folge haben, weil viele Kiesbänke ‚angegriffen' sind (z. B. weil die erste Reihe hoher Weiden fehlt), d. h. einem weiterem Hochwasser weniger Widerstand entgegensetzen könnten. Die Auenentwicklung scheint insgesamt aber schon über den kritischen Punkt hinaus zu sein, um sie großflächig noch auf ein frühes Stadium zurückversetzen zu können (vgl. WARD et al. 1999). Durch die wegen der speziellen Konstruktion des Krüner Wehrs immer noch vorhandene Hochwasser- und Geschiebedynamik werden sich in diesem Abschnitt aber dennoch deutlich mehr Reste einer intakten Wildflußaue erhalten können als im Abschnitt 3 unterhalb des Sylvensteinspeichers.

Die weitere Entwicklung gerade dieses Isarabschnitts und die (Wieder-)Besiedlung der bei dem Mai-Hochwasser neu geschaffenen Standorte könnten allerdings nur bei Folge-Untersuchungen ausreichend dokumentiert und ausgewertet werden.

6. Zusammenfassung

Anhand von Tier- und Pflanzenarten der Pionierstandorte alpiner Wildflussauen konnte durch Forschungen v. a. an der Oberen Isar die überragende Bedeutung dynamischer Veränderungen und zufälliger Ereignisse für den Erhalt des Lebensraums nachgewiesen werden. Vorteilhafte Anpassungen der Pionierarten für das Überleben in diesem dynamischen System sind eine gute Besiedlungs- und Ausbreitungsfähigkeit (auch durch das Wasser), ein plastischer Lebenszyklus, die Möglichkeit mehrerer Reaktionsalternativen auf Störungsereignisse und Anpassungen an die Trockenheit und (v. a. für Pionierpflanzenarten) an die Nährstoffarmut der Standorte.

Gut gemeinte, aber isolierte Maßnahmen wie die Einleitung einer Restwassermenge können in wasserbaulich veränderten Flussabschnitten kontraproduktiv wirken, wenn die Einschränkungen der Hochwasser- und Geschiebedynamik weiter bestehen bleiben. Hierbei kommt sowohl den mittleren als auch den Spitzenhochwassern eine sehr hohe Bedeutung zu. Das Beispiel des Isarabschnitts zwischen dem Krüner Wehr und dem Rißbachzufluß zeigt, daß ab einem bestimmten Stadium der Vegetationsentwicklung ein Zurücksetzen auf frühere, wesentlich offenere Sukzessionsstadien selbst durch große Hochwasserereignisse nicht mehr möglich ist.

7. Danksagung

Große Teile der Untersuchungen entstanden im Rahmen des BMBF-Forschungsvorhabens „Ökologie und Schutz alpiner Wildflüsse" unter der Projektleitung von H. Plachter und M. Reich. Der Dank geht auch an die Kollegen D. Hering und R. Manderbach sowie an I. Weber für zahlreiche konstruktive Gespräche und die kritische Durchsicht des Manuskripts.

8. Literatur

BILL, H.-C. (2000):
Besiedlungsdynamik und Populationsbiologie charakteristische Pionierpflanzen nordalpiner Wildflüsse. Diss. Univ. Marburg. Verlag Görich & Weiershäuser, Marburg

BILL, H.-C.; P. SPAHN, M. REICH & H. PLACHTER (1997):
Bestandsveränderungen und Besiedlungsdynamik der Deutschen Tamariske, *Myricaria germanica* (L.) Desv., an der Oberen Isar (Bayern). - Z. Ökologie u. Naturschutz 6: 137-150.

BILL, H.-C.; P. POSCHLOD, M. REICH & H. PLACHTER (1999):
Experiments and observations on seed dispersal by running water in an Alpine floodplain. - Bull. Geobot. Inst. ETH Zürich 65: 13-28.

DIETERICH, M. (1995):
Variabilität von Lebenszyklen und Metapopulationsstruktur. Überlebensstrategien von Arten in einer dynamischen Umwelt. - Lauf. Seminarbeitr. 3/95: 9-15.

ERBER, K.; P. KAMBERGS, V. LAMPE & M. REICH (1997):
Die Bedeutung der Abflußdynamik für die Vegetationsentwicklung in Umlagerungsstrecken der Oberen Isar. Lauf. Seminarbeitr. 4/97: 63-72.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

FRAMENAU, V.; M. DIETERICH, M. REICH & H. PLACHTER, (1996a):
Life cycle, habitat selection and home ranges of *Arctosa cinerea* (Fabricius 1777) (Araneae: Lycosidae) in a braided section of the Upper Isar (Germany, Bavaria). - Rev. Suisse Zool., vol. hors ser.: 223-234.

FRAMENAU, V.; M. REICH & H. PLACHTER (1996b):
Zum Wanderverhalten und zur Nahrungsökologie von *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1977) (Araneae: Lycosidae) in einer alpinen Wildflußlandschaft. – Verh. Ges. Ökol. 26: 369-376.

GRIME, J.P. (1979):
Plant strategies and vegetation processes. J. Wiley & Sons, Chichester.

GRIMM, V; C. STELTER, M. REICH & C. WISSEL (1994): Ein Modell zur Populationsdynamik von *Bryodema tuberculata* (Saltatoria, Acrididae). – Z. Ökol. u. Naturschutz 3: 189-195.

HEIDT, E.; V. FRAMENAU , D. HERING & R. MANDERBACH (1998):
Die Spinnen- und Laufkäferfauna auf ufernahen Schotterbänken von Rhône, Ain (Frankreich) und Tagliamento (Italien) (Arachnida: Araneae, Coleoptera: Carabidae). Entomol. Z. 108: 142-153.

HERING, D. (1995a):
Nahrung und Nahrungskonkurrenz von Laufkäfern und Ameisen in einer nordalpinen Wildflußaue. – Arch. Hydrobiol. Suppl. 101, Large Rivers 9: 439-453.

HERING, D. (1995b):
Nahrungsökologische Beziehungen zwischen limnischen und terrestrischen Zoozönosen im Uferbereich nordalpiner Fließgewässer. Diss. Univ. Marburg.

HERING; D: (1995c):
Die Wasserinsektenfauna einiger nordalpiner Fließgewässer. – Lauterbornia 21: 31-49

HERING, D. & H. PLACHTER (1997):
Riparian Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) preying on aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. - Oecologia 111: 261-270.

HÖPPNER, J. & D. HERING (1997):
Uferbewohnende Laufkäfer auf Schotterbänken von Fließgewässern des östlichen Rheinischen Schiefergebirges (Coleoptera: Carabidae). – Entomol. Z. 107: 465-481.

KARL, K.; J. MANGELSDORF, K. SCHEURMANN, B. LENHARDT, G. SEITZ, P. JÜRGING, T. SCHAUER, T. MISCHLER, F. HUBER, F. HEBAUER, A. HAUSMANN, W. BINDER & W. GÖRMAIER (1998):
Die Isar - ein Gebirgsfluß im Wandel der Zeiten. - Jahrb. Ver. z. Schutz d. Bergwelt 63: 1-130.

KORNECK, D.; M. SCHNITTLER & I. VOLLMER(1996):
Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. - Schr.-R. f. Vegetationskde. 28: 21-187.

KRIEGBAUM, H. (1992):
Rote Liste gefährdeter Springschrecken (Saltatoria) und Schaben (Blattodea) Bayerns. - Schriftenr. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz 111: 83-86

KUHN, J. (1993):
Naturschutzprobleme einer Wildflußlandschaft: Anmerkungen zur Teilrückleitung der oberen Isar (Oberbayern). - Natur u. Landschaft 68: 449-454.

LENHARDT, B.; M. HANNWEBER , U. SCHMEDTJE & I. SCHLÖSSER (1997):
Erfahrungen des Wasserwirtschaftsamtes Weilheim mit der Isarrückleitung. - Lauf. Seminarbeitr. 4/97: 99-109.

LORENZ, W. (1996):
Laufkäfer (Carabidae). – in: Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere in Bayern. 3. Aufl, Selbstverlag, München, S. 47-51.

LUDE, A.; M. REICH & H. PLACHTER (1996):
Ameisen (Hymenoptera, Formicidae) in störungsgeprägten Lebensräumen einer nordalpinen Wildflußlandschaft. - Verh. Ges. Ökol. 26: 551-558.

LUDE, A.; M. REICH & H. PLACHTER (1999):
Life strategies of ants in unpredictable floodplain habitats of alpine rivers (Hymenoptera: Formicidae). Entomol. Gener. 24: 75-91

MANDERBACH, R. & M. REICH (1995):
Auswirkungen großer Querbauwerke auf Laufkäferzönosen (Coleoptera, Carabidae) von Umlagerungsstrecken der Oberen Isar. – Arch. Hydrobiol. Suppl. 101, Large Rivers 9: 573-588.

MANDERBACH, R. (1998):
Lebensstrategien und Verbreitung terrestrischer Arthropoden in schotterreichen Flußauen der Nordalpen. Diss. Univ. Marburg. Verlag Görich & Weiershäuser, Marburg.

MANDERBACH, R. & H. PLACHTER (1997):
Lebensstrategie des Laufkäfers *Nebria picicornis* (Fabr. 1801) (Coleoptera, Carabidae) an Fließgewässerufern. Beitr. Ökol. 3: 17-27.

MARTINET, F; M. DUBOST (1992):
Die letzten naturnahen Alpenflüsse. – CIPRA Kleine Schriften 11/92: 6-60.

MÜLLER, N. (1991):
Veränderungen alpiner Wildflußlandschaften in Mitteleuropa unter dem Einfluß des Menschen. - Augsb. Ökol. Schr. 2: 9-30.

MÜLLER, N. (1995):
Wandel von Flora und Vegetation nordalpiner Wildflußlandschaften unter dem Einfluß des Menschen. Ber. ANL 19: 125-187.

MÜLLER, N. (1998):
Effects of natural and human disturbances on floodplain vegetation. – in: Müller, N., Okuda, S., Tama, N. (eds.): Proc. Intern. Symp. River Restoration, Tokyo, pp. 15-28.

NILSSON, C. (1992):
Conservation management of riparian communities. - in: Hansson, L. (ed.): Ecological principles of nature conservation. Elsevier Appl. Sci., London, pp. 352-372.

OPLATKA, M. (1996):
Widerstand von Weiden gegenüber Strömungskräften. Ausreissversuche an Weiden. - Interpraevent 1996, Bd. 5: 155-164.

PLACHTER, H. (1986):
Composition of the carabid beetle fauna of natural riverbanks and of man-made secondary habitats. - in: Boer, P.J. den, Luff, M.L., Mossakowski, D., Weber, F. (eds.): Carabid beetles, their adaptions and dynamics. Fischer, Stuttgart, pp. 509-538.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

PLACHTER, H. (1993):
Alpine Wildflüsse. Garten und Landsch. 4/93 (1993): 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. Landschaftspflege u. Naturschutz 56: 21-66.

PLACHTER, H. & M. REICH (1998):
The significance of disturbance for populations and ecosystems in natural floodplains. – in: Müller, N., Okuda, S., Tama, N. (eds.): Proc. Intern. Symp. River Restoration, Tokyo, pp. 29-38.

REICH, M. (1991):
Struktur und Dynamik einer Population von *Bryodema tuberculata* (Fabricius, 1775) (Saltatoria, Acrididae). Diss. Univ. Ulm.

REICH, M. & K. ERBER (1999):
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). – Regul. Rivers: Res. Mgmt.: in press.

REICH, M. & V. GRIMM (1996):
Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme. - Z. Ökologie u. Naturschutz 5: 123-139.

SCHAUER, T. (1998):
Die Vegetationsverhältnisse an der oberen Isar vor und nach der Teilrückleitung. - Jahrb. Ver. z. Schutz d. Bergwelt 63 131-184.

SMIT, J.; J. HÖPPNER, D. HERING & H. PLACHTER (1997):
Struktur, Spinnen- und Laufkäferfauna (Araneae, Carabidae) von Kiesbänken an Mittelgebirgsbächen Nordhessens. – Verh. Ges. Ökol. 27: 357-364

STELTER, C.; M. REICH, V. GRIMM & C. WISSEL (1997):
Modelling persistence in dynamic landscapes: lessons from a metapopulation of the grasshopper *Bryodema tuberculata*. - J. Animal Ecology 66: 508-518.

TRAUTNER, J.; G. MÜLLER-MOTZFELD & M. BRÄUNICKE (1998):
Rote Liste der Sandlaufkäfer (Coleoptera: Cicindelidae). – in: Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschland. Landwirtschaftsverlag, Münster-Hiltrup.

WARD, J.V.; K. TOCKNER , P.J. EDWARDS, J. KOLLMANN, G. BRETSCHKO, A.M. GURNELL, G.E. PETTS & B. ROSSARO (1999):
A reference river system for the Alps: The ‚Fiume Tagliamento' – Regul. Rivers: Res. Mgmt. 15: 63-75.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans-Christoph Bill
Bahrenfelder Kirchenweg 67
FB Biologie, Fachgebiet Naturschutz
D-22761 Hamburg
e-mail: HaChri.Bill@t-online.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge (LSB)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: 3_2001

Autor(en)/Author(s): Bill Hans-Christoph

Artikel/Article: Die Obere Isar - letzte Reste einer bayerischen Wildflusslandschaft 35-45