Erhaltung und Wiederansiedlung des Kleinen Rohrkolbens (*Typha minima*) – Vegetationsaufnahmen, Monitoring und genetische Herkunftsanalysen

David John Galeuchet^{1,2} und Rolf Holderegger^{2,3}

¹ Institut für Umweltwissenschaften, Universität Zürich, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich; e-mail: davidg@uwinst.unizh.ch

² Institut für Systematische Botanik, Universität Zürich, Zollikerstrasse 107, CH-8008 Zürich

³ Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf

Manuskript angenommen am 2. Februar 2005

Abstract

Galeuchet D. J. and Holderegger R. 2005. Conservation and re-introduction of Dwarf Bulrush (*Typha minima*) – vegetation surveys, monitoring and genetic analysis of origin. Bot. Helv. 115: 15–32.

Typha minima was formerly widespread along fast flowing alpine rivers but is now red-listed as critically endangered. To assess its conservation perspectives, we surveyed the few remaining natural populations along the alpine part of the River Rhine from 1997 to 2002 and determined their genetic diversity using isozyme electrophoresis. Six of the populations became extinct or extremely small, probably due to shading by taller plants and trampling, while six other populations remained stable or increased, partly due to habitat restoration measures. The largest populations, with areas of more than 10'000 m², are found in secondary habitats which are regularly disturbed due to water regime management. Of the 19 investigated isozyme loci, only six were polymorphic. Allelic diversity (1.4–1.8) was low in all populations, and the number of multilocus genotypes (1–18) was low for 11 of 13 investigated populations. Genetic diversity was also studied for *ex-situ* cultivations of *T. minima* in Swiss botanical gardens and re-introduced stands. These artificial populations (each with 1–3 multilocus genotypes) were genetically similar to natural populations (average genetic distance 0.094). For two *ex-situ* cultivations with unknown origin, the likely origin could genetically be defined. Hybridisation between two *ex-situ* cultivations of different origin (i.e. a potential risk of genetic introgression) was detected in one botanical garden. It is concluded that the long-term conservation of *T. minima* requires both the restoration of regularly disturbed, sparsely vegetated river margins and the re-introduction of plants from *ex-situ* cultivations with appropriate origin.

Key words: Ex-situ cultivation, introgression, isozymes, monitoring, re-introduction, riverine systems, *Typha minima*, vegetation survey.

Einleitung

Die wichtigsten Ursachen für das Aussterben von Arten sind der Verlust ihrer Habitate und die Veränderung der Habitatqualität (Davies et al. 2001). Deshalb muss die Erhaltung der natürlichen Habitate sowie ihrer Qualität das wichtigste Ziel im Artenschutz sein. Ist eine Art vom Aussterben bedroht und sind geeignete Habitate weitgehend verschwunden, kann diese in ex-situ Kulturen erhalten werden, bis neue passende Habitate gefunden oder geschaffen sind. Eine Gefahr bei der Erhaltung von Pflanzen in ex-situ Kulturen ist, dass die genetische Vielfalt und die evolutive Anpassung an die ursprünglichen Habitate während längeren Kulturzeiten verloren gehen können (Falk und Holsinger 1991). Die genetische Vielfalt ist ein wichtiger Faktor für das längerfristige Überleben von Populationen, da sie Grundvoraussetzung dafür ist, dass sich Arten oder Populationen an veränderte Umweltbedingungen anpassen (Lande 1988; Frankham 1996).

In den letzten hundert Jahren ist das Verbreitungsgebiet des Kleinen Rohrkolbens, *Typha minima*, aufgrund der vom Menschen veränderten Dynamik der Alpenflüsse stark zurückgegangen (Galeuchet et al. 2002). Durch hohe Flussdynamik und Geschiebeumlagerungen entstanden früher immer wieder günstige Besiedlungsorte für *T. minima*. Bleibt indessen die Dynamik im Flussbereich aus, so schreitet die Sukzession fort und konkurrenzschwache Pionierarten der Auen werden verdrängt (Edwards et al. 1999). Daneben sind auch in jüngerer Zeit Populationen von *T. minima* dem Flussverbau und dem Strassenbau zum Opfer gefallen (Gallandat et al. 1993).

Typha minima gilt in ganz Europa als vom Aussterben bedroht (critically endangered; Walter und Gillet 1998). Die grössten Populationen nördlich der Alpen sind an der Rheinmündung in den Bodensee zu finden (Wildi und Klötzli 1973; Bohle 1987). In der Schweiz gibt es nur noch drei Fundstellen mit natürlichen Populationen der Art. Diese befinden sich entlang des Rheins im Kanton Graubünden und besiedeln gesamthaft ein Areal von nur etwa 300 m² (Camenisch 1996; Käsermann und Moser 1999). Im Gegensatz dazu konnte Endress (1975) für den Kanton Graubünden noch ein Gesamtareal von rund 10'000 m² nachweisen.

Aufgrund der akuten Bedrohung von *T. minima* wurde, initiiert durch die Schweizerische Kommission zur Erhaltung der Wildpflanzen (SKEW), mit Wiederansiedlungsprojekten im Kanton Graubünden (Camenisch 1996, 1997, 2000) und im Wallis (Werner 1998) begonnen. In den Botanischen Gärten Fribourg, Genf, Lausanne und Zürich wird *T. minima* zu Zeit in Kultur gehalten. Die Kulturen wurden ursprünglich aber nicht als ex-situ Kulturen angelegt, weshalb die Herkunft der Pflanzen nicht in allen Fällen bekannt ist und bei deren Sammeln nicht darauf geachtet wurde, eine möglichst hohe genetische Vielfalt zu gewährleisten.

Ohne Kenntnisse über die zumindest regionale Herkunft der Pflanzen ist nicht gewährleistet, dass bei der Wiederansiedlung angepasste und naturraumtypische Genotypen an die vorgesehenen Orte ausgepflanzt werden. Sollen etwa kleine natürliche Bestände durch Hinzupflanzung von genetisch sehr verschiedenen Pflanzen vergrößert werden, kann dies aufgrund von Auszuchtdepression ("outbreeding depression") sogar nachteilige Konsequenzen haben: optimal angepasste Genotypen können durch Genintrogression aufgebrochen werden (Fenster und Dudash 1994).

In dieser Arbeit wurde der Zustand der heute noch erhaltenen natürlichen Populationen am Rhein während fünf Jahren beobachtet und deren Habitat mittels Vegetationsaufnahmen untersucht. Die Genotypen der Pflanzen in den Kulturen der Schweizerischen Botanischen Gärten wurden mittels Isoenzym-Elektrophorese genetisch analysiert und mit entsprechenden Resultaten aus den natürlichen Populationen verglichen (Galeuchet et al. 2002). Folgende Fragen wurden gestellt: (1) Wie gross sind die aktuellen Bestände von *T. minima* entlang des Alpenrheins? (2) In welchem Zustand (zunehmend / abnehmend; fertil / steril) sind die Bestände? (3) Kann die Herkunft der ex-situ Kulturen in Schweizerischen Botanischen Gärten mittels Isoenzym-Elektrophorese bestimmt werden? (4) Wie hoch ist die genetische Diversität dieser ex-situ Kulturen im Vergleich zu den natürlichen Vorkommen?

Methoden

Artbeschreibung

Typha minima Hoppe ist ein 0.5–1 m hoher sympodialer Rhizomhemikryptophyt (Müller 1991). Die 5–8 mm dicken Rhizome wachsen bis zu 20 cm tief im Boden und steigen bogig auf. Die Blattspreiten werden bis zu 4 mm breit und sind für gewöhnlich nur an vegetativen Trieben zu finden. Blühende Triebe sind durch spreitenlose Blattscheiden charakterisiert, wobei spätblühende Pflanzen auch normale Blättern ausbilden können (Loew 1906; Müller-Doblies und Müller-Doblies 1977). Die Infloreszenz der windbestäubten Art ist in einen unteren weiblichen und einen oberen männlichen Abschnitt gegliedert. Der Kolbenabschnitt mit den weiblichen Blüten ist im Gegensatz zu den anderen europäischen *Typha*-Arten kugelig bis eiförmig und meist 2–4 cm lang, kann aber in Ausnahmefällen bis zu 20 cm lang werden (Müller-Doblies und Müller-Doblies 1977). Der männliche Kolbenabschnitt wird ein bis zweimal so lang wie der weibliche Abschnitt.

Die Haupt-Blühperiode der Art dauert von Mitte April bis in den Juni. Im August kann es zu einer weiteren Blüte kommen (Loew 1906; Müller-Doblies und Müller-Doblies 1977). Im Gegensatz zu den anderen Arten der Gattung, bei welchen die Samen die Fruchthülle bei längerem Kontakt mit dem Wasser verlassen, absinken und unter Wasser auskeimen (Krattinger 1978; Müller-Schneider 1983), verbleiben sie bei *T. minima* immer in der Fruchthülle. Sowohl Früchte wie auch junge Keimlinge sinken nicht ab und werden vom Wasser an die Flussufer verfrachtet, wo sie auf Schlick und Feinsand keimen und ihre Primärwurzeln im Substrat verankern (Camenisch 1996). *Typha minima* gedeiht am besten auf vegetationslosen, basenreichen, meist kalkhaltigen Sandbänken, welche feucht und schlecht durchlüftet sind, entlang schnell fliessender Alpenflüsse. Diese Bedingungen werden meist an Mäandern des Hauptflussbettes gefunden.

Vegetationsaufnahmen und Zustand der natürlichen Populationen

An den drei noch vorhandenen natürlichen Schweizer Fundorten von *T. minima* und in der österreichischen Populationen Fussach 27 an der neuen Rheinmündung in den Bodensee wurden im Juli 1997 Vegetationsaufnahmen erhoben (Abb. 1, 2, Tab. 1). Camenisch (1996) unterteilte die Bestände in Castrisch in neun Populationen. Die Nummerierung der Vorkommen in Castrisch folgt Camenisch (1996; Population 2 war zum Zeitpunkt der Untersuchungen im Jahr 1997 erloschen) und in Fussach Bohle (1987; Abb. 2). In Untervaz und Mastrils befinden sich die beiden weiteren Schweizer

Abb. 1. Fundorte der natürlichen Populationen und ursprüngliche Herkunft der ex-situ Kulturen von *Typha minima*. • Lokalität mit natürlichem Vorkommen von *T. minima*, ○ Herkunftsort von ex-situ Kulturen (am Fundort erloschen), BdR = Boucle du Rhône.

Populationen. Die Vegetationsaufnahmen wurden nach der Methode von Braun-Blanquet (1964) durchgeführt. Die Nomenklatur der Arten richtet sich nach Aeschimann und Heitz (1996). In der Population Fussach 27 wurden 25 m² aufgenommen. An allen anderen Fundorten wurde die ganze Populationsfläche von *T. minima* berücksichtigt (Tab. 2).

Die Fläche welche mit *T. minima* an den verschiedenen Fundorten bewachsen war, wurde im Jahr 1997 bestimmt. Die Anzahl der Blütenstände pro Population wurde als Mass der Fekundität in den Jahren 1997, 1998, 2000 und 2002 gezählt (Tab. 1). Erste Naturschutz-Eingriffe um die Populationen zu stärken wurden erst nach den Aufnahmen im Jahr 1998 durchgeführt. Dabei handelte es sich um selektives Auflichten der von *T. minima* bewachsenen Flächen sowie um das Zurückhalten von Schwemmmaterial im Bereich der Seitenarme. In Untervaz wurde die Population zudem eingezäunt (M. Camenisch, Chur, pers. Mitt.).

Probennahme für die genetischen Untersuchungen

Für die genetische Untersuchung der Populationen am Rhein wurde aus den Populationen Castrisch 4, Castrisch 7, Untervaz, Mastrils und Fussach 24 von 30 Individuen jeweils ein Blatt gesammelt (Tab. 1). Zwanzig Proben wurden in regelmässigen, jedoch mindestens in Abständen von 1m entlang des Perimeters der Population sowie von zehn Stellen aus dem Innern der Populationen entnommen. In Fussach 27 wurden Proben von 75 Pflanzen aus dem Innern und vom Perimeter der Population gesammelt.

Abb. 2. Populationen von *Typha minima* an der Alpenrheinmündung in den Bodensee bei Fussach. Angegeben ist die Nummerierung der Population nach Bohle (1987) und die Fläche (m²) im Jahre 1997.

Durch diese Sammelmethode wurde versucht, eine möglichst grosse genetische Variation innerhalb der Populationen zu erfassen.

Aus den ex-situ Kulturen der Botanischen Gärten wurden in Zürich 15, in Lausanne aus den beiden dort vorhandenen Kulturen je 15, in Freiburg 12 und aus den beiden Genfer Kulturen jeweils sieben und acht Blätter (potentielle Individuen) entnommen. Nur von zwei dieser ex-situ Kulturen ist die Herkunft bekannt. Die Kultur Lausanne 2 stammt vom Boucle du Rhône im Kanton Genf, die Kultur aus dem Botanischen Garten Zürich stammt ursprünglich aus Rueun im Kanton Graubünden oberhalb der heute noch erhaltenen natürlichen Populationen am Rhein. Von den wie-

Abb. 3. Genetische Distanzen zwischen den natürlichen Populationen, den ex-situ Kulturen der schweizerischen Botanischen Gärten und wiederangesiedelten Populationen im Wallis von *Typha minima* im UPGMA-Cluster-Diagramm. In Klammer ist die Herkunft der ex-situ Kulturen und wiederangesiedelten Populationen angegeben.

derangesiedelten Pflanzen entlang der Rhône (Werner 1998) wurden von zehn Flächen je drei Blätter gesammelt. Die Pflanzen, welche für diese Wiederansiedlungen verwendet wurden, stammen ursprünglich von der Gamsa nahe Brig; diese Population wurde allerdings durch einen Erdbeben später ausgelöscht (Desfayes 1996). Entlang der Aare bei Meiringen konnten von einer 1999 gemeldeten Fundstelle von *T. minima* (Moser et al. 2000) ebenfalls Blätter von 30 Individuen gesammelt werden.

Isoenzym-Elektrophorese

Die Isoenzym-Elektrophorese wurde mit 12.2% Stärkegelen nach Wendel und Weeden (1989) durchgeführt. Das Blattmaterial (3 cm²) wurde in 70 ml 'grinding buffer' (Tris-HCL-4%-PVP Puffer; Soltis et al. 1983) gemörsert. Zwei Filterstreifen pro Individuum wurden im Homogenisat getränkt und auf zwei Stärkegele überführt. Zwölf Enzymsysteme wurden untersucht. Die Enzyme Glutamat-Dehydrogenase (GDH; E.C. 1.4.1.2), Isozitat-Dehydrogenase (IDH; E.C. 1.1.1.42), Malat-Dehydrogenase (MDH; E.C. 1.1.1.37), Phosphogluconat-Dehydrogenase (PGD; E.C. 1.1.1.44), Phosphoglucomutase (PGM; E.C. 2.7.5.1) und Shikimat-Dehydrogenase (SKD; E.C. 1.1.1.25) wurden mittels Puffersystem Nr. 5 getrennt, während Aspartat-Aminotransferase (AAT; E.C. 2.6.1.1), Alkohol-Dehydrogenase (ADH; E.C. 1.1.1.1) Aconitat-Hydratase (ACO; E.C. 4.2.1.3), Fructosebiphosphat-Aldolase (FBA; E.C.4.1.2.13), Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI; E.C. 5.3.1.9) und Triose-Phosphat-Isomerase (TPI; E.C.5.3.1.1) mit dem Puffersystem Nr. 7 nach Soltis et al. (1983) aufgetrennt wurden (Enzymabkürzungen nach Wendel und Weeden 1989). Die Nachweislösungen wurden mit geringen Änderungen für ADH und AAT nach Wendel und Weeden (1989) und diejenigen der anderen Enzyme nach Soltis et al. (1983) hergestellt.

Tab. 1. Natürliche Populationen von *Typha minima* am Alpenrhein. Koordinaten und Höhenlage (in Meter über Meer) gemäss Schweizerischer Landestopographie, Fläche der Populationen im Jahr 1997 (in m²) und Anzahl Blütenstände in den Jahren 1997, 1998, 2000 und 2002. † = Population während der Beobachtungszeit ausgestorben; – = nicht aufgenommen.

Population	Koordinaten	Meter über Meer	Fläche 1997 (m ²)	Anzahl Blütenstände 1997	Anzahl Blütenstände 1998	Anzahl Blütenstände 2000	Anzahl Blütenstände 2002
Castrisch 1	738.680/182.830	670	20	0	0	†	†
Castrisch 3	738.640/182.800	670	2	0	11	5	†
Castrisch 4	738.500/182.780	670	40	11	350	>2500	>2500
Castrisch 5	738.560/182.820	670	50	20	0	†	†
Castrisch 6	738.530/182.815	670	2,5	3	5	1	0
Castrisch 7	738.440/182.820	670	100	1400	1200	1200	2500
Castrisch 8	738.340/182.850	670	25	0	50	1000	1200
Castrisch 9	738.430/182.790	670	15	0	5	22	0
Untervaz	760.150/201.200	525	15	7	1	0	–
Mastrils	760.300/203.500	520	25	30	75	211	–
Fussach 24	767.802/263.810	394	500	2000	2500	–	–
Fussach 27	768.200/262.500	397	10000	>10000	>10000	–	–

Tab. 2. Vegetationsaufnahmen der untersuchten natürlichen *Typha minima*-Populationen am Alpenrhein. C1, 3–9 = Castrisch 1, 3–9; UV = Untervaz; MA = Mastrils; FU27 = Fussach 27 (Tab. 1, Abb. 1–2). In der Population Fussach wurden 25 m² nach Braun-Blanquet (1964) aufgenommen, in allen anderen Populationen die gesamte Fläche, auf welcher *T. minima* wuchs. Die Tabelle ist nach abnehmender (1) Stetigkeit und (2) Artmächtigkeit geordnet.

Art	Population										
	C1	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	UV	MA	FU27
Strauchschicht											
<i>Salix triandra</i>	1	+	1	1	+	.	1	2	2	.	3
<i>Alnus incana</i>	5	.	1	r	4	r	2	1	3	.	.
<i>Salix purpurea</i>	.	.	+	.	.	1	1	2	r	+	+
<i>Salix alba</i>	3	.	+	.	.	.	.	+	2	r	+
<i>Salix pentandra</i>	.	.	1	.	1	2	1	r	r	.	.
<i>Myricaria germanica</i>	.	.	.	.	+	r	.	.	.	2	.
<i>Betula pendula</i>	.	.	.	1	r	.	.	.	.	.	.
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.
Krautschicht											
<i>Typha minima</i>	+	1	1	+	2	3	2	2	2	1	2
<i>Tussilago farfara</i>	+	r	1	r	2	+	1	2	+	r	.
<i>Agrostis stolonifera</i>	r	+	+	+	.	+	+	1	.	3	.
<i>Juncus articulatus</i>	.	2	2	.	1	+	2	2	+	.	.
<i>Taraxacum officinale</i>	+	r	+	r	.	.	r	+	+	.	.
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	.	.	.	4	.	+	+	1	.	1	1
<i>Rubus</i> sp.	+	.	.	.	r	.	r	1	1	1	.
<i>Equisetum arvense</i>	+	.	r	.	+	+	.	1	+	.	.
<i>Cirsium arvense</i>	r	.	.	r	.	+	.	.	+	r	.
<i>Phragmites australis</i>	2	1	.	.	.	3	.	.	.	.	3
<i>Calamagrostis epigejos</i>	.	.	2	.	1	.	.	.	+	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	.	.	.	.	.	r	.	r	1	.	.
<i>Geranium robertianum</i> s.str.	+	.	.	.	.	r	.	.	+	.	.
<i>Trifolium repens</i>	.	.	+	r	.	.	.	.	+	.	.
<i>Juncus inflexus</i>	.	.	r	.	.	.	r	+	.	.	.
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Equisetum palustre</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1
<i>Fraxinus excelsior</i> (Keimlinge)	+	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Melilotus albus</i>	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Deschampsia cespitosa</i>	.	.	.	.	.	r	.	1	.	.	.
<i>Carex nigra</i>	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Equisetum variegatum</i>	.	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lycopus europaeus</i> s.str.	+	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.
<i>Scrophularia nodosa</i>	.	.	.	.	.	r	.	.	.	+	.
<i>Daucus carota</i>	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.
Total Arten	18	7	19	16	11	23	14	17	32	14	7

Die Bandenmuster wurden nach Gottlieb (1981), Crawford (1990) und May (1992) interpretiert. Es wurde die Anzahl der Multilocus-Genotypen M und die mittlere allelische Vielfalt pro Locus bestimmt. Mit dem Computerprogramm BIOSYS-1 von Swofford und Selander (1989) wurde die genetische Distanz D zwischen den Populationen (Nei 1978) berechnet und anschliessend ein UPGMA-Cluster-Diagramm hergestellt. Die genetischen Daten für die natürlichen Populationen konnten aus Galeuchet et al. (2002) übernommen werden.

Ergebnisse

Habitat und Zustand der Populationen

Die grössten Bestände von *T. minima* in der Schweiz befinden sich in Castrisch. Das gesamte Areal der *T. minima*-Populationen beläuft sich hier auf zirka auf 250 m² (Tab. 1). Die Populationen liegen im Auengebiet Cauma, im Kästrischer Sand (Zahner und Lutz 1988). Der Vorderrhein teilt sich hier in bis zu drei Arme auf. Der *T. minima*-Bestand setzte sich 1997 aus acht Populationen zusammen, welche sich im Bereich der langsam fliessenden, teilweise trocken fallenden Seitenarme befinden. Neben der typischen Pflanzengesellschaft von *T. minima*, dem Equiseto-Typhetum minimae (Volk und Braun-Blanquet 1939), einer artenarmen, von *T. minima* dominierten Pflanzengesellschaft auf frischem, schlecht durchlüftetem Schlick (Castrisch 3, 4, 8 und 9), wurden Bestände von *T. minima* auch in weiter fortgeschrittenen Sukzessionsstadien der Auenvegetation vom Phragmitetum (Castrisch 7) bis hin zum Alnetum incanae (Castrisch 1 und 6) gefunden, wo sie wohl wegen zu starker Beschattung degenerieren und nur noch selten zum Blühen kommen (Castrisch 1). Die Population Castrisch 5 liegt leicht erhöht, in einem Bereich mit Dominanz von *Calamagrostis pseudophragmites*, welcher während der Beobachtungszeit von fünf Jahren nie überschwemmt wurde. Hier konnten ab dem Jahr 2000 keine Sprosse von *T. minima* mehr beobachtet werden. Die Population Castrisch 2, welche von Camenisch (1996) mit einer Fläche von 0.25 m² angegeben wurde, konnte seit 1997 nicht mehr beobachtet werden. Die im Herbst 1998 vorgenommenen Naturschutz-Eingriffe in Castrisch führten zur Stabilisierung der Population Castrisch 7 und zu einem Wachstum der Populationen Castrisch 4 und 8.

Die Population in Untervaz liegt südlich von Friewies am linken Rheinufer an der Böschung zur Alluvialebene im Erlenwald. Nebst starker Beschattung leidet die Population auch unter Trampelpfaden, welche mitten hindurch führen und von Erholungssuchenden stark frequentiert werden. Das Areal der Population betrug nur 15 m², mit einer geringen Deckung von *T. minima* (Tab. 2). Die Pflanzen gelangten in den Jahren 1997 und 1998 kaum noch zum Blühen (Tab. 1). Selbst die Möglichkeit der vegetativen Ausbreitung scheint hier eingeschränkt zu sein (Camenisch 1996).

Zusatz zu Tabelle 2:

Nur je einmal mit einer Artmächtigkeit kleiner als 2: – C1: *Anemone nemorosa* +, *Angelica sylvestris* +, *Poa* sp. +. – C4: *Typha shuttleworthii* +. – C5: *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpestris* +, *Picea abies* (Keimlinge) r. – C7: *Galium odoratum* +, *Impatiens noli-tangere* +, *Urtica dioica* +, *Cardamine impatiens* r, *Plantago media* r, *Thalictrum aquilegifolium* r. – C9: *Ranunculus repens* +. – UV: *Alchemilla alpina* aggr. 1, *Dactylis glomerata* 1, *Festuca arundinacea* 1, *Poa annua* 1, *Poa trivialis* 1, *Agropyron caninum* +, *Cornus sanguinea* +, *Epilobium parviflorum* +, *Geum urbanum* +, *Holcus lanatus* +, *Impatiens parviflora* +, *Lolium perenne* +, *Populus nigra* +. – MA: *Carex flacca* +, *Erucastrum nasturtiifolium* r, *Filipendula ulmaria*.

In den Auen südlich von Mastrils bei Luemen am linken Rheinufer befindet sich die letzte *T. minima*-Population rheinabwärts in der Schweiz. Sie liegt am Rande der Alluvialebene und wird nur noch bei sehr hohen Wasserständen überflutet. Die Vegetation entspricht einem Sanddorn-Weidengebüsch (*Salicetum eleagno-daphnoides*). Die Pflanzen sind kräftig und der Bestand blühte von 1997 bis 2000 in zunehmender Zahl (Tab. 2).

An der neuen Rheinmündung beim österreichischen Fussach sind die verschiedenen *T. minima*-Populationen erst infolge des Fussacher Durchstichs von 1900 entstanden (Bohle 1987). Der Rhein trägt Jahr für Jahr neues Geschiebe in diesen Bereich, welches er auf beiden Seiten des Dammes ablagert. Dies sind optimale Bedingungen für *T. minima*. Durch einen flussbautechnisch bedingten jährlichen Schnitt und die Abschlickung nach Bedarf alle drei bis vier Jahre zur Sicherung des Abflussregimes (W. Niederer, Hard, pers. Mitt.) wird *T. minima* durch Senkung des Konkurrenzdrucks und Schaffung neuer vegetationsfreier Habitate mit verdichtetem Substrat, in welchem die Rhizome der Art gut überleben können, weiter begünstigt. Nach Wildi und Klötzli (1973) und Bohle (1987) befinden sich bei Fussach die grössten mitteleuropäischen Populationen von *T. minima*. Die gesamte Ausdehnung der Art im Mündungsbereich des Rheines wird auf rund 25'000 m² geschätzt.

Bohle (1987) teilt das Mündungsgebiet in 18 Populationen ein (Abb. 2). Die Populationen im Bereich des Dammes sind alle erhalten und im wachsenden Mündungsbereich des Dammes sind auch neue zusätzlich entstanden. Einige Populationen ausserhalb des Dammbereichs sind hingegen erloschen (Population 18 und 19; Abb. 2). Das Areal der Population 15 auf der Halbinsel des FKK-Geländes wurde von Bohle (1987) noch auf 25'000 m² geschätzt, doch 1997 konnten hier nur noch wenige Triebe von *T. minima* ausgemacht werden. Nach Bohle (1987) soll der Bestand früher beweidet worden sein.

Die Population Fussach 27, in welcher eine Vegetationsaufnahme durchgeführt wurde, liegt am rechten Rheinufer auf der Höhe, wo der innere Damm endet und bedeckt rund 10'000 m². *Typha minima* erreicht in der Uferzone eine hohe Deckung, welche gegen den äusseren Damm hin abnimmt. Die Art wird in diesem Bereich ungewohnt kräftig und weist mehr als 10'000 Blütenstände auf (Tab. 1). Die Vegetation entspricht dem Equiseto-Typhetum minimae (Volk und Braun-Blanquet 1939). In dieser Population konnte auch eine zweite Blühperiode im August beobachtet werden.

Insgesamt wurden 65 Gefässpflanzen-Arten in den elf Vegetationsaufnahmen gefunden (Tab. 2). Bei den häufigen Arten handelte es sich um typische Pflanzen verschiedener Pionierstandorte. Arten von Sukzessionsstadien zum Weidengebüsch und lockeren Grauerlenwald waren häufig vorhanden (*Salix* spp., *Myricaria germanica*, *Lycopus europaeus*), die typischen Arten des Equiseto-Typhetum minimae waren hingegen selten. Am Fundort Castrisch 4 wurde neben *T. minima* auch die seltene *T. shuttleworthii* angetroffen.

Die artenreichsten Fundorte waren diejenigen in Untervaz (32 Arten) und Castrisch 7 (23 Arten). Sie wiesen keinen eigentlichen Pioniercharakter auf, sondern gehörten bereits weiter fortgeschrittenen Sukzessionsstadien an. Die mittlere Artenzahl lag bei 16. Sowohl in Fussach 27 (wo die grössten Populationen von *T. minima* am Alpenrhein liegen) wie auch in Castrisch 3 wurden hingegen nur 7 Arten gefunden.

Genetische Untersuchung

Die gute Bandenauflösung ermöglichte eine Interpretation auf Allelniveau für 19 verschiedene Loci (AAT2, AAT3, ACO1, ACO2, ADH1, ADH2, ADH 3, GPI1, GP2, IDH, MDH1, MDH2, MDH3, PGD, PGM1, PGM2, SKD, TPI1, TPI2), deren Datensät-

Tab. 3. Vorkommen der Multilocus-Genotypen von *Typha minima* in den natürlichen Populationen, *ex-situ* Kulturen der schweizerischen Botanischen Gärten und wiederangesiedelten Populationen im Wallis (n = mittlere Stichprobengrösse; A = mittlere Anzahl Allele über 19 Loci; M = Anzahl Multilocus-Genotypen pro Population). Bei den *ex-situ* Kulturen und den wiederangesiedelten Flächen ist die Herkunft in Klammer angegeben. Es werden nur Multilocus-Genotypen gezeigt, welche in mehreren Populationen vorkommen.

Population / Kultur (Herkunft)	n	A	M	Multilocus-Genotyp										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Castrisch 4	29	1.7	4	x	x									
Castrisch 7	30	1.6	6			x	x	x	x					
Untervaz	30	1.4	1			x								
Mastrils	30	1.4	1											
Fussach 24	30	1.8	17			x	x		x	x	x	x	x	
Fussach 27	7	1.8	18		x	x	x	x		x	x	x	x	
Zürich (Rueun)	15	1.5	3			x	x							
Fribourg (unbekannt)	12	1.4	1											
Lausanne 1 (Boucle du Rhône)	14	1.4	1											x
Lausanne 2 (unbekannt)	15	1.6	3											x
Genf 1 (unbekannt)	7	1.4	2											
Genf 2 (unbekannt)	8	1.6	1									x		
Wallis (Gamsa)	30	1.4	1	x										

ze für alle untersuchten natürlichen und angesalbten Populationen sowie für alle Kulturen aus den botanischen Gärten in die Auswertung miteinbezogen werden konnten.

Von den 19 Loci waren nur sieben Loci polymorph (ADH2, ADH3, GPI2, MDH2, MDH3, PGM1, SKD). Mit sechs Allelen zeigte der Locus GPI2 die höchste Variabilität (Galeuchet et al. 2002). Die genetischen Distanzen D zwischen den natürlichen Populationen, *ex-situ* Kulturen und wiederangesiedelten Populationen war klein und betrug zwischen 0 und 0.293. Der Durchschnitt lag bei 0.094. Die natürlichen Populationen und *ex-situ* Kulturen waren alle genetisch nahe verwandt.

Mit 18 und 17 Multilocus-Genotypen wurde die grösste genetische Vielfalt in den Populationen Fussach 27 und 24 gefunden (Tab. 3). Die Populationen vom Alpenrhein bilden im UPGMA-Cluster-Diagramm eine Gruppe, wobei die Population aus Mastrils, welche nur einen Multilocus-Genotypen besitzt, mit 0.066 die grösste genetische Distanz innerhalb des Rheinsystems aufweist (Abb. 3). Auch die Population Untervaz wies nur einen einzigen Multilocus-Genotypen auf, während die beiden Castrischer Populationen deren vier bzw. sechs zeigten (Tab. 3). Die Anzahl Multilocus-Genotypen liegt in den *ex-situ* Kulturen der schweizerischen Botanischen Gärten

und den angesiedelten Beständen im Wallis bei $M=1-3$ (Tab. 3). Die allelische Vielfalt war allgemein tief ($A=1.4-1.8$).

Neben den natürlichen Populationen vom Alpenrhein gliedern sich in der oben erwähnten Rhein-Gruppe auch die ex-situ Kulturen der Botanischen Gärten Zürich und Genf 2, wie auch die wiederangesiedelten Walliser Pflanzen ein. Von den beiden Multilocus-Genotypen, welche in der Kultur Genf 2 auftreten, findet sich einer auch in beiden Fussacher Populationen (Tab. 3). Die Walliser Pflanzen zeigen alle denselben Multilocus-Genotypen, welcher auch in der Population Castrisch 4 auftritt. Die beiden ex-situ Kulturen des Botanischen Gartens Lausanne unterscheiden sich deutlich von allen anderen untersuchten Proben ($D=0.123$), sind sich selbst jedoch ähnlich ($D=0.011$). Der Bestand Lausanne 2 zeigte allerdings mit drei Multilocus-Genotypen eine höhere genetische Vielfalt als Lausanne 1 mit nur einem Multilocus-Genotypen (Tab. 3). Die Pflanzen der ex-situ Kulturen der Botanischen Gärten Fribourg und Genf 1 lagen mit einer genetischen Distanz von 0.099 hingegen zwischen den Populationen vom Rhein und den ex-situ Kulturen aus dem Botanischen Garten Lausanne, von welchen eine von der Rhône unterhalb des Genfersees stammt.

Das Enzymsystem SKD war für alle Populationen mit Ausnahme von Genf 2, wo ein privates Allel auftrat, monomorph. Die Pflanze Nr. 11 der ex-situ Kultur Genf 2 zeigte als einzige Pflanze aller untersuchten Individuen einen heterozygoten SKD-Genotyp (Abb. 4). Dieser kann als Kombination der beiden homozygoten Muster der Bestände Genf 1 und 2 interpretiert werden.

Bei den Proben aus Meiringen konnten nur die Enzyme AAT, GPI, IDH, PGD und SKD interpretiert werden, weshalb diese Proben aus der Analyse ausgeschlossen wurden. Die Bandenmuster unterschieden sich aber so deutlich von allen untersuchten *T. minima*-Individuen, dass eine Artverwechslung wahrscheinlich war. Durch die Bestimmung einer reproduktiven Pflanze konnte denn auch festgestellt werden, dass es sich bei der Meiringer Population nicht um *T. minima*, sondern um die nah verwandte Art *T. domingensis* handelt. Dies ist eine nicht einheimische Art, welche vermutlich durch die Deponierung von Gartenabraum adventiv in Meiringen vorkommt.

Diskussion

Zustand und Habitat der natürlichen Populationen am Alpenrhein

Die durch menschliche Eingriffe stark veränderte Dynamik der Alpenflüsse führte zu einem weitgehenden Verlust des Lebensraumes von *T. minima* und der entsprechenden typischen Pflanzengesellschaft, des artenarmen Equiseto-Typhetum minimae (Volk und Braun-Blanquet 1939). So findet man heute natürliche Vorkommen von *T. minima* meist in Pflanzengesellschaften späterer Sukzessionsstadien, in welchen sie oft stark beschattet sind und der Boden eher trocken liegt. Ähnliche Beobachtungen machte Müller (1991) am Lech. Die fortgeschrittene Sukzession erhöht den Konkurrenzdruck auf *T. minima*, welche in der typischen Ausprägung des Equiseto-Typhetum minimae auf ständig durchfeuchteten Schlickböden fast konkurrenzlos wächst. Die Beschattung durch aufkommende Konkurrenten insbesondere der Straucharten der Weidengebüsche und des Grauerlenwaldes scheint für *T. minima* auf etwas trockeneren Böden die negativere Einflussgrösse zu sein als die Substrateigenschaften an sich (Galeuchet 1998).

Obwohl in Castrisch einzelne natürliche Populationen verschwunden sind, führten die Naturschutz-Eingriffe im Gebiet insgesamt zu einem Wachstum des Bestandes

Abb. 4. Bandenmuster des monomeren Isoenzyms SKD der ex-situ Kulturen Genf 1, Genf 2, Lausanne 1 (L1) und Lausanne 2 (L2) von *Typha minima*. Die Pflanzen 7–10 und 12–14 sind homozygot „aa“, die Pflanzen 1–6 und 15–16 sind homozygot „bb“, die Pflanze 11 ist heterozygot „ab“.

(Tab. 1). Die Population in Untervaz ist die gefährdetste der Schweiz und wurde in Zusammenarbeit mit dem örtlichen Forstamt eingezäunt und ausgelichtet (M. Camenisch, Chur, pers. Mitt.). Bisher zeigten hier die Massnahmen aber keinen Erfolg. Da die Population Untervaz weitab der Überschwemmungsbereiche liegt, sind die Habitatbedingungen für *T. minima* so ungünstig, dass kaum mit einem zukünftigen Wachstum der Population gerechnet werden kann. Die Population in Mastrils hat dagegen von den forstlichen Eingriffen profitiert und zeigte im Jahr 2000 einen deutlich grösseren Anzahl von blühenden Pflanzen als im Jahr 1997 (Tab. 1). Die verschiedenen Bestände entlang des Rheindammes in Fussach sind in ihrer Gesamtgrösse über die letzten 30 Jahre konstant geblieben. *Typha minima* wird durch die vorgenommenen Eingriffe zur Sicherung des Abflussregimes begünstigt.

Genetische Vielfalt von *Typha minima*

Die Isoenzym-Elektrophorese ist eine Standardmethode für populationsgenetische Untersuchungen. Im Falle geringer genetischer Variabilität sind molekulargenetische Methoden für Verwandtschaftsanalysen allerdings besser geeignet (Schneller et al. 1998). Diese DNA-basierten Techniken sind jedoch mit einem grösseren zeitlichen wie auch finanziellen Aufwand verbunden. Total wurden für *T. minima* in der vorliegenden Arbeit 327 Pflanzen an 19 Loci untersucht, was gut abgestützte Aussagen ermöglicht. Die genetische Variabilität gemessen mit Isoenzymen war innerhalb und zwischen den Populationen von *T. minima* allgemein klein und mit anderen seltenen Arten vergleichbar (Hamrick 1983; Hamrick et al. 1991; Hamrick und Godt 1996). Bei einer Art wie *T. minima*, welche sich in einmal etablierten Populationen vermutlich hauptsächlich vegetativ, durch Verzweigung und Fragmentierung der Rhizome, vermehrt, ist eher eine geringe genetische Diversität innerhalb von Populationen zu erwarten (Eriksson 1989). Dennoch wurde in den beiden Populationen in Fussach mit 17 bzw. 18 Multilocus-Genotypen eine recht hohe genetische Diversität beobachtet (Tab. 3). Diese Diversität kann einerseits durch die Grösse der Populationen erklärt werden (Raijmann et al. 1994; Fischer und Matthies 1998; Paschke et al. 2002), andererseits entstehen durch die flusstechnischen Eingriffe am Rheindamm immer wieder neue geeignete Flächen, welche durch Keimlinge besiedelt werden können. Da *T. minima* hohe Auszuchtstraten

aufweist (Galeuchet et al. 2002) trägt diese sexuelle Rekrutierung zur hohen Diversität in Fussach bei. Andererseits kann der Zufluss von Diasporen in Form von Samen und Rhizomen entlang des Rheins eine weitere Rolle für die hohe genetische Diversität in Fussach spielen. Von den elf verschiedenen beobachteten Multilocus-Genotypen der Bestände im Kanton Graubünden konnten fünf in Fussach nachgewiesen werden. Hingegen sind die Bündner Vorkommen von *T. minima* genetisch weniger variabel oder uniform (Tab. 3).

Die genetische Vielfalt in den ex-situ Kulturen der Botanischen Gärten ist mit einem bis drei beobachteten Multilocus-Genotypen pro Kultur (Tab. 3) im Vergleich zu den natürlichen Populationen am Alpenrhein mit 7.8 Multilocus-Genotypen pro Population eher gering. Werden aber nur die Bestände aus dem Kanton Graubünden berücksichtigt, mit einem Durchschnitt von drei Multilocus-Genotypen pro Population, so wird diese geringe genetische Vielfalt der Kulturen relativiert. Wie der seit 1978 im Botanischen Garten Zürich kultivierte Bestand von *T. minima* zeigt, kann die genetische Diversität der klonalen Art in Kultur lange erhalten bleiben.

Genetische Herkunftsanalyse der ex-situ Kulturen von Typha minima

Für zwei von vier Kulturen konnte die Herkunft mittels Isoenzym-Elektrophorese nachgewiesen werden (Genf 2, Lausanne 2). Für die Kulturen Fribourg und Genf 1 konnte im UPGMA-Cluster-Diagramm eine grössere genetische Distanz zu allen anderen untersuchten Beständen und Kulturen von *T. minima*, wie auch eine recht grosse Differenzierung zwischen diesen beiden Kulturen gezeigt werden. Da kein Vergleichsmaterial von natürlichen Populationen anderer Flusssysteme als des Rheins und der Rhône zu Verfügung stand, kann keine Aussage zur Herkunft dieser beiden Bestände aufgrund der Isoenzym-Analyse gemacht werden. Möglicherweise stammen die beiden Kulturbestände Genf 1 und Fribourg aus erloschenen Populationen anderer Schweizerischer Flusssysteme. Mittels molekulargenetischer Methoden könnte die Herkunft der Proben mit DNA, gewonnen aus Herbarbelegen, bestimmt werden (Hillis et al. 1996).

Die natürlichen Populationen des Rheines bilden eine einheitliche Gruppe. Nur die Population Mastrils, welche lediglich einen privaten Multilocus-Genotypen aufweist, zeigt eine grössere Genetische Distanz zu den anderen Populationen am Rhein. Die Pflanzen aus der ex-situ Kultur in Zürich, welche von einem ausgestorbenen Bestand aus Rueun, flussaufwärts der letzten heute noch vorhandenen natürlichen Populationen am Alpenrhein stammt, gruppiert sich in der Gruppe der Bündner-Rhein Populationen ein. Auch die wiederangesiedelten Populationen aus dem Wallis finden wir im Clade der Graubündner-Rhein Populationen. Einerseits kann ein Austausch von genetischem Material zwischen den beiden Flusssystemen über den Oberalppass nicht ausgeschlossen werden, andererseits könnte es sich bei dem beobachteten Multilocus-Genotypen auch um einen einst weit verbreiteten Typ handeln. Eine höhere genetische Diversität der Walliser Pflanzen könnte zu einer Abgrenzung von den Populationen im Kanton Graubünden führen. Die Kultur Genf 2 mit nur einem einzigen Multilocus-Genotypen, der in beiden Fussacher Populationen auftritt, legt den Schluss nahe, dass diese Pflanzen am Bodensee entnommen wurden.

Die beiden Lausanner Kulturen stehen isoliert von allen anderen untersuchten Populationen von *T. minima*. Ihre genetische Distanz untereinander entspricht etwa jener zwischen den Populationen in Castrisch (Abb. 3), welche nahe beieinander liegen. Allerdings zeigt der Kultur-Bestand Lausanne 1, im Gegensatz zu Lausanne 2, keine genetische Variabilität. Beide Kulturen sind wohl an der Rhône unterhalb des

Genfersees entnommen worden. Es bleibt anzufügen, dass eine phylogeographische Untersuchung von *T. minima* mittels biparental (nDNA) und maternal (cDNA) vererbter DNA-Marker im gesamten Alpenraum anzustreben wäre. Eine solche Studie würde wertvolles biogeographisches Basiswissen erarbeiten, wie es für den Schutz von *T. minima* wichtig ist.

Introgression in ex-situ Kulturen

Die Pflanze Nr. 26 aus Genf 1 dürfte aus einer Kreuzung von Individuen der beiden in diesem Garten gehaltenen Kulturen hervorgegangen sein (Abb. 4). Kreuzungen zwischen Populationen verschiedener Herkunft sollten in ex-situ Kulturen vermieden werden, da dies zu Auszuchtdepression führen kann (Tempelton 1986). Der Effekt der Auszuchtdepression ist am grössten bei Arten, welche durch bedeutende Adaptation an die lokalen Umweltbedingungen charakterisiert sind und deren Ausbreitung räumlich limitiert ist (Waser 1993; Dudash und Fenster 2000). Das Risiko von Auszuchtdepression ist in vielen Fällen unklar und kann im Vergleich zu den potentiellen Fitnessvorteilen bei Kreuzungen, etwa durch Heterosis, gering sein (Frankham et al. 2002). Trotzdem sollten Kreuzungen zwischen Populationen verschiedener Herkunft ohne weitere Kenntnisse zur Adaptation bei Wildpflanzen vermieden werden. Kreuzungen zwischen ex-situ Kulturen verschiedenen Ursprungs können in Botanischen Gärten am besten durch deren möglichst grosse räumliche Trennung unterbunden werden.

Empfehlungen für Erhaltung und Wiederansiedlung

Für die Erhaltung und Förderung von *T. minima* und weiterer Arten flusstypischer Lebensräume genügt es nicht, die verbliebenen Reste natürlicher Flusslandschaften zu erhalten, sondern es müssen Massnahmen zur Regeneration und Vernetzung angestrebt werden (Müller 1991). Kurzfristig können Eingriffe wie die Aufflichtung der Bestände und das Zurückhalten von Sand und Schlick, wie sie in den Castrischer Beständen durchgeführt wurden, dazu führen, dass sich die Populationen erholen können. Langfristig kann *T. minima* wohl nur erhalten werden, wenn bei künftigen Renaturierungsprojekten, wie zum Beispiel dem Rhône-Thur-Projekt (www.rhone-thur.eawag.ch) günstige Wuchsorte geschaffen werden, an welchen Wiederansiedlungen mit herkunftsgesichertem Pflanzgut aus den ex-situ Beständen der Botanischen Gärten ausgeführt werden. Zusätzlich kann möglicherweise mit Kieswerken, welche entsprechende Störungen künstlich beim Abbau erzeugen, zusammengearbeitet werden. Für die Wiederansiedlung an Flüssen, von welchen keine natürlichen Populationen vorhandenen oder ex-situ Kulturen bekannt sind, scheint es sinnvoll aufgrund des heutigen Kenntnisstandes, Neuentnahmen für die Vermehrung am Rheindamm bei Fussach zu machen und bei der Sammelstrategie auf hohe genetische Diversität zu achten. Um entlang des Alpenrheines neue Populationen zu gründen, können sowohl Pflanzen aus der Kultur im Botanischen Garten Zürich wie auch aus den genetisch diversen Populationen am Fussacher Rheindamm verwendet werden.

Bei den bisherigen Wiederansiedlungen am Vorderrhein und Glenner (Camenisch 1996, 1997, 2000) wurden nur Pflanzen aus der ex-situ Kultur des Botanischen Gartens Zürich verwendet. Die Pflanzungen wurden durch Hochwasser an mehreren Orten fortgeschwemmt, waren aber in Rueun stabil (Camenisch 2000). Die Pflegemassnahmen in den natürlichen Populationen am Schweizer Alpenrhein waren erfolgversprechend, sollten aber, wie das Monitoring zeigt, alle zwei bis drei Jahre wiederholt werden.

Die Wiederansiedlungen entlang der Rhône im Wallis waren bisher erfolgreich. Von 14 Pflanzungen, welche in den Jahren 1995 und 1996 durchgeführt wurden, wuchs *T. minima* 1998 in 13 vegetativ und in sieben reproduktiv (Werner 1998). Diese Wiederansiedlungen basieren jedoch auf einem einzigen Multilokus-Genotypen, was nur eine beschränkte Reaktion auf sich ändernde Umweltbedingungen zulässt und die neu geschaffenen Bestände längerfristig gefährden könnte (Fischer und Schmid 1998).

Für die Vermehrung und Wiederansiedlung an der Rhône unterhalb des Genfersees eignen sich beide Lausanner Populationen, wobei die genetisch variabelere Kultur Lausanne 2 bevorzugt werden sollte. Am Boucle du Rhône wurden im Jahre 2000 Pflanzen aus den ex-situ Kulturen des Botanischen Gartens Lausanne ausgepflanzt (www.cjb.unige.ch).

Die Kulturen in Fribourg und Genf 1 sollten vorläufig nicht für Wiederansiedlungen benutzt werden, da ihre Herkunft nicht geklärt werden konnte. Das Material sollte aber weiter kultiviert werden, um die genetische Diversität von *T. minima* als ganze zu erhalten.

Wir danken Martin Camenisch, Philippe Werner und Monique Derron für ihre vielfältige Unterstützung, Cornelia Cavellti für ihre Mithilfe bei der Feldarbeit wie auch Christoph Scheidegger, Otto Wildi und einem anonymen Reviewer für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Das Material wurde durch den Splinter Fonds finanziert.

Literatur

- Aeschimann D. und Heitz C. 1996. Synonomie-Index der Schweizer Flora und der angrenzenden Gebiete. CRSF, Genève.
- Bohle K. 1987. Verbreitung und Häufigkeit seltener Pflanzengesellschaften in Vorarlberg, Zwergrohrkolbenröhrichte und Myrtengebüsche. Diplomarbeit, Leopold-Frenzens-Universität, Innsbruck.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Springer, Wien.
- Camenisch M. 1996. *Typha minima* Hoppe (Kleiner Rohrkolben) – Stirbt ein Spezialist unserer Flussauen aus? Jahresber. Nat.forsch. Ges. Graubünden 108: 199–208.
- Camenisch M. 1997. Erhaltung und Wiederansiedlung des kleinen Rohrkolbens (*Typha minima* Hoppe) in Graubünden. Ber. Amt Landsch.pfl. Nat.schutz Kanton Graubünden, Chur.
- Camenisch M. 2000. Bericht zum Stand der Arbeiten rund um die Erhaltung des Kleinen Rohrkolbens (*Typha minima*). Ber. Amt Landsch.pfl. Nat.schutz Kanton Graubünden, Chur.
- Crawford D. J. 1990. Plant Molecular Systematics. John Wiley, New York.
- Davies K. F., Gascon C. and Margules C. R. 2001. Habitat fragmentation – consequences, management, and future research priorities. In: Soulé M. E. and Orians G. H. (eds.). Conservation Biology – Research Priorities for the Next Decade. Island Press, Washington, pp. 81–97.
- Desfayes M. 1996. Flore aquatique et palustre du Valais et du Chablais Vaudois. Cahier de sciences naturelles 1. Musée Cantonal d'Histoire Naturelle et La Murithienne, Sion.
- Dudash M. R. and Fenster C. B. 2000. Inbreeding and outbreeding depression in fragmented populations. In: Young A. G. and Clark G. M. (eds.). Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 35–53.
- Edwards P. J., Kollmann J., Gurnell A. M., Petts G. E., Tockner K. and Ward J. V. 1999. A conceptual model of vegetation dynamics on gravel bars of large alpine river. Wetlands Ecol. Managem. 7: 141–153.
- Endress P. K. 1975. Verbreitungsrückgang von *Myricaria germanica* Desv. und *Typha minima* Hoppe auf der Alpennordseite Graubündens. Vierteljahrsschr. Nat.forsch. Ges. Zür. 120: 1–14.
- Eriksson O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. Oikos 55: 231–238.

- Falk D. A. and Holsinger K. E. 1991. Genetics and Conservation of Rare Plants. Oxford University Press, New York.
- Fenster C. B. and Dudash M. R. 1994. Genetic considerations for plant population restoration and conservation. In: Bowles M. L. and Whelan C. J. (eds.). Restoration of Endangered Species. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 34–62.
- Fischer M. and Matthies D. 1998. RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). Am. J. Bot. 85: 811–819.
- Fischer M. und Schmid B. 1998. Die Bedeutung der genetischen Vielfalt für das Überleben von Populationen. Laufener Seminarbeiträge 2: 23–30.
- Frankham R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. Conserv. Biol. 10: 1500–1508.
- Frankham R., Ballou J. D. and Briscoe D. A. 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Galeuchet D. J. 1998. Stirbt der kleine Rohrkolben (*Typha minima*) in Europa aus? Diplomarbeit, Universität Zürich, Zürich.
- Galeuchet D. J., Holderegger R., Rutishauser R. and Schneller J. J. 2002. Isozyme diversity and reproduction of *Typha minima* populations on the upper River Rhine. Aquat. Bot. 74: 19–32.
- Gallandat J. D., Gobat J. M. und Roulier C. 1993. Kartierung der Auengebiete von nationaler Bedeutung – Bericht und Beilagen. Schr.reihe Umwelt Nr. 199, BUWAL, Bern.
- Gottlieb L. D. 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. Progr. Phytochem. 7: 1–46.
- Hamrick J. L. 1983. The distribution of genetic variation in plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10: 173–200.
- Hamrick J. L., Godt M. J. W., Murawski D. A. and Loveless M. D. 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. In: Falk D. A. and Holsinger K. E. (eds.). Genetics and Conservation of Rare Plants. Oxford University Press, New York, pp. 75–86.
- Hamrick J. L. and Godt M. J. W. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B 351: 1291–1298.
- Hillis D. M., Moritz C. and Mable B. K. (eds.). 1996. Molecular Systematics. Sinauer, Sunderland.
- Käsermann C. und Moser D. M. 1999. Merkblätter Artenschutz. BUWAL, Bern.
- Krattinger K. 1978. Biosystematische Untersuchungen innerhalb der Gattung *Typha* L. Dissertation, Universität Zürich, Zürich.
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science 241: 1455–1460.
- Loew E. 1906. Der Saisondimorphismus von *Typha minima* Funk. Ber. Dtsch. bot. Ges. 24: 204–206.
- May B. 1992. Starch gel electrophoresis of allozymes. In: Hoelzel A. R. (ed.). Molecular Genetic Analysis of Populations. A Practical Approach. Oxford University Press, Oxford, pp. 1–26.
- Moser D. M., Palese R., Bäumler B., Gygax A. und Wyler N. 2000. Fortschritte in der Floristik der Schweizer Flora, 59. Folge. Bot. Helv. 110: 79–98.
- Müller N. 1991. Verbreitung und Rückgang des Zwergrohrkolbens (*Typha minima* Hoppe). Hoppea 50: 323–341.
- Müller-Doblies D. und Müller-Doblies U. 1977. Ordnung *Typhales*. In: Schultze-Motel W. (ed.). Gustav Hegi's Illustrierte Flora von Europa II(1). Parey, Berlin, pp. 274–317.
- Müller-Schneider P. 1983. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich 61: 1–226.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583–590.
- Paschke M., Abs C. und Schmid B. 2002. Relationship between population size, allozyme variation, and plant performance in the narrow endemic *Cochlearia bavarica*. Conserv. Genet. 3: 131–144.
- Raijmann L. L., van Leeuwen N. C., Kersten R., Oostermeijer J. G. B., den Nijs H. C. M. and Menken S. B. J. 1994. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. Conserv. Biol. 8: 1014–1026.
- Schneller J., Holderegger R., Gugerli F., Eichenberger K. and Lutz E. 1998. Patterns of genetic variation detected by RAPDs suggest a single origin with subsequent mutations and long-dis-

- tance dispersal in the apomictic fern *Dryopteris remota* (Dryopteridaceae). *Am. J. Bot.* 85: 1038–1042.
- Soltis D., Haufler C. H., Darrow D. C. and Gastony G. J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers and staining schedules. *Am. Fern J.* 73: 9–27.
- Swofford D. L. and Selander R. B. 1989. BIOSYS-1, Computer Program for the Analysis of Allelic Variation in Population Genetics and Biochemical Systematics, release 1.7. Illinois Natural History Survey, Illinois.
- Tempelton A. R. 1986. Coadaption and outbreeding depression. In: Soulé M. E. (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland, pp. 105–116.
- Volk O. und Braun-Blanquet J. 1939. Soziologische und ökologische Untersuchungen an der Auenvegetation im Churer Rheintal und Domleschg. *Jahresber. Nat.forsch. Ges. Graubünden* 76: 29–79.
- Walter K. S. and Gillet H. (eds.). 1998. 1997 Red List of Threatened Plants – compiled by the World Conservation Monitoring Centre. IUCN, Gland.
- Waser N. M. 1993. Population structure, optimal outbreeding, and assortative mating in angiosperms. In: Thornhill N. W. (ed.). *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding: Theoretical and Empirical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 173–199.
- Wendel J. F. and Weeden N. F. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. In: Soltis D. E. and Soltis P. S. (eds.). *Isozymes in Plant Biology*. Dioscorides, Portland, pp. 5–44.
- Werner P. 1998. Essais de réintroduction de la petite massette *Typha minima* sur le Rhône de Finges, VS. *Bull. Murithienne* 116: 57–67.
- Wildi O. und Klötzli F. 1973. Vegetationskarte des Vorarlberger Rheindeltas 1:25000. *Ber. Geobot. Inst. ETH Zürich*.
- Zahner M. und Lutz M. 1988. Untersuchungen zur Vegetation und Avifauna der Auen an Vorderrhein und Glenner. *Jahresber. Nat.forsch. Ges. Graubünden* 105: 31–77.

To access this journal online:
<http://www.birkhauser.ch>