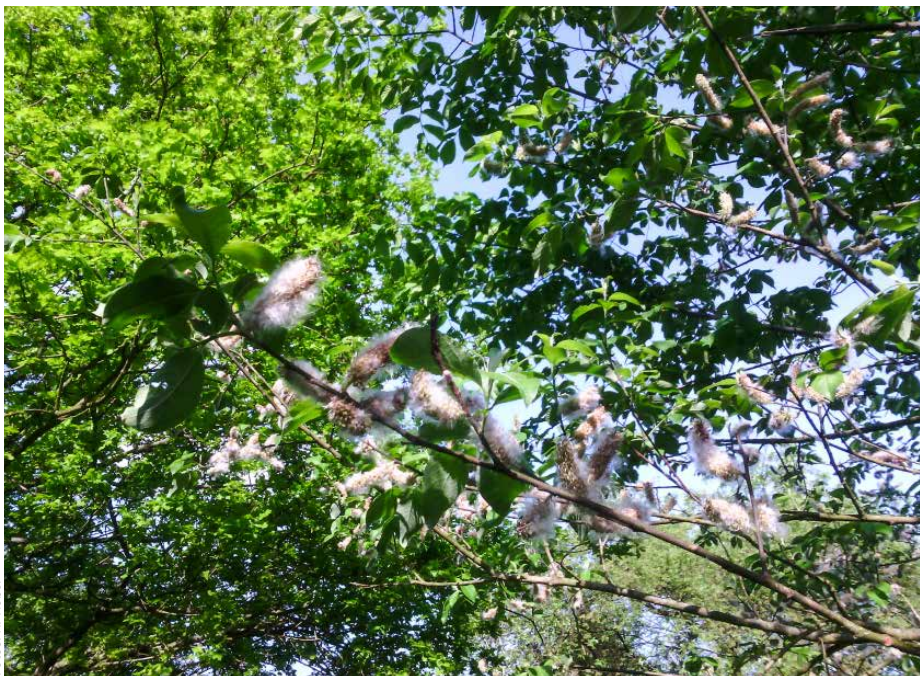
Verjüngung auf Störungsflächen 2: Wie weit fliegen Salweidensamen?

Die Salweide ist eine wichtige Pionier- und Vorwaldbaumart. Häufig wird auf das enorme Ausbreitungspotenzial ihrer Samen verwiesen. Doch was ist Mythos, was ist tatsächlich wahr? Bisher fehlten konkrete Informationen zu Ausbreitungsdistanzen auf Grundlage von Samenfängen und Auszählungen. Neue Aufnahmen schließen diese Wissenslücke.

TEXT: KATHARINA TIEBEL, LUDGER LEINEMANN, BERNHARD HOSIUS, NICO FRISCHBIER, SVEN WAGNER



Fotos: K. Tiebel

Abb. 1: Geöffnete Kapseln mit Samen an Salweide.

Abb. 2: Am Versuchsort aufgestellte Klebfalle mit einer Klebefolien-Fangfläche von 0,04 m² für die Weidensamen.

Schneller ÜBERBLICK

- **Salweidenverjüngung** ist als Vorwald- und Mischbaumart auf Störungsflächen willkommen
- **Salweidensamen** erreichen über 800 m Distanz zum nächsten Samenbaum in waldbaulich relevanten Dichten
- **Die ankommende** Samendichte hängt nicht vom Geländerelief und von der Himmelsrichtung ab
- **Auch ohne** bekannte Elternbäume in unmittelbarer Nähe kann sich die Salweide auf Störungsflächen verjüngen

Die Salweide (*Salix caprea L.*) erfährt wegen zunehmender Schadereignisse und Störungsflächen ein neues Interesse als geeignete Vorwald- und Mischbaumart (Abb. 1). Sie ist jedoch nicht nur von forstökonomischem, sondern auch von ökologischem Interesse. Weidenarten sind für ihre langfristig stabilisierende Wirkung auf das Ökosystem bekannt, weil sie zur Verbesserung der Nährstoffausstattung der Standorte und der Dekontamination von Böden durch Phytoextraktion (Sanierung durch Aufnahme von Schadstoffen) beitragen sowie Lebensräume und Nahrung für viele Organismen bereitstellen [1]. Erste Erkenntnisse zur Fruktifikation, Samenbildung, -reife und -mengenproduktion von Salweide sowie zu möglichen Einflussfaktoren liegen bereits vor [4, 6, 13, 15]. Die konkreten Informationen zum Samenflug sind bisher allerdings unzureichend, obgleich in zahlreichen Publikationen auf das enorme Ausbreitungspotenzial von Weidenarten verwiesen wird [4, 9]. Häufig besteht die Ansicht, dass mit Salweidensamen und -verjüngung „reichlich und nahezu überall“ gerechnet werden kann. Daher wurde die Samenausbreitung von Salweide in den Hoch- und Kammlagen des Thüringer Waldes (750 bis 900 m ü. NN) in den Jahren 2015 und 2016 untersucht. Auf fünf ehemaligen Kyrill-Fichtensturmwurfflächen wurden kreuzförmig

„Salweidensamen sind aufgrund ihrer großen Verjüngungsdistanzen omnipräsent, bedürfen aber geeigneter Mikrostandorte.“

KATHARINA TIEBEL

angeordnete Linientransekte angelegt (Tab. 1) und darauf in 20-m-Abständen insgesamt 166 Samenfallen aufgestellt (Abb. 2). In einem 500 m breiten Streifen um diese Sturmwurfflächen wurden alle potenziellen Elternbäume der Salweide erfasst und ihr Geschlecht bestimmt. Wie fast alle Weidenarten ist auch die Salweide getrenntgeschlechtig (zweihäusig) [1]. Zusätzlich wurden 2016 zur Beprobung des freien Samenflugs in unmittelbarer Samenbaumnähe weitere 45 Klebfallen um drei Einzelbäume platziert. Während des Samenflugs von April bis Juni wurden an den Klebefallen regelmäßig anhaftende Salweidensamen ausgezählt.

Auf der Untersuchungsfläche FBII wurden genetische Elternschaftsanalysen an 100 Verjüngungspflanzen sowie den neun Vater- und elf Mutterbäumen im 500 m breiten Streifen um die Fläche durchgeführt. Die Lagekoordinaten aller beprobten Bäume waren bekannt.

Samenflug und Samendichte

Im Vergleich beider Aufnahmejahre unterscheiden sich die erfassten Samenmengen auf den Sturmwurfflächen signifikant (2015 0,6 bis 1,8 Samen je Falle und 2016 1,1 bis 2,1 Samen je Falle; U-Test: $p = 0{,}003$), jedoch nicht zwischen den Untersuchungsflächen (U-Test: $p > 0{,}05$). Im Jahr 2015 erstreckte sich der Samenflugzeitraum über drei Monate, beginnend Mitte April mit den Salweiden in den Tallagen und ab Mitte Mai fortsetzend in den Hoch- und Kammlagen. Im ersten Fangmonat wurden je nach Untersuchungsfläche 65 bis 97 % aller erfassten Salweidensamen gefangen. Im Jahr 2016 fruktifizierten die Salweiden zeitgleich in den Tallagen und in den Hoch- und Kammlagen, insgesamt für die Dauer von nur sechs Wochen.

Die höchsten Samenmengen (23, 106 und 156 Samen je Falle) wurden im Jahr 2016 direkt unter den Kronen der beprobten Einzelsamenbäume erfasst. Mit zunehmender Distanz zum Mutterbaum nahmen die Samenmengen schnell ab, sodass im Durchschnitt noch 2,3 Samen je Falle in 40 bis 50 m Entfernung erfasst wurden. Auf der Fläche ZW wurden noch durchschnittlich 1,1 Samen je Falle in 700 bis 870 m Entfernung zur nächsten Samenquelle nachgewiesen, womit die Samenausbreitungsfunktion bei Salweide einer negativen Exponentialfunktion mit hohen Nahwerten und einem schwachen, aber besonders weit streichenden Samenschatten entspricht (Abb. 3 und 4). Klumpungen von Mutterbäumen an einem Standort führten zu summarischen Samenmengen auf der Fläche, bestehend aus allen Einzelsamenbaumbeiträgen. In Bezug zur Anzahl der Samenquellen und zum Geländerelief (hangab- und hangaufwärtsgerichteter Samenflug) traten ab einer Entfernung von 350 m von der jeweiligen Samen-

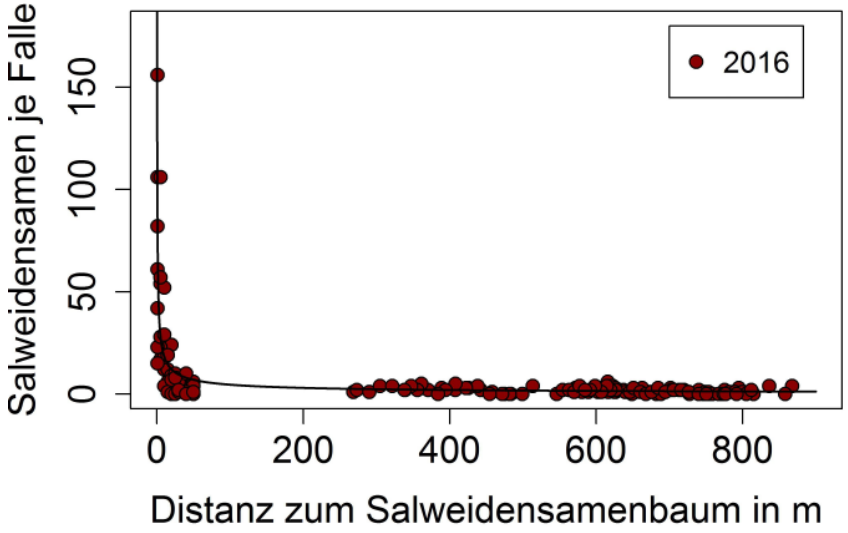


Abb. 3: Erfasste Samendichten von Salweide in Abhängigkeit von der Distanz zum nächsten Samenbaum.

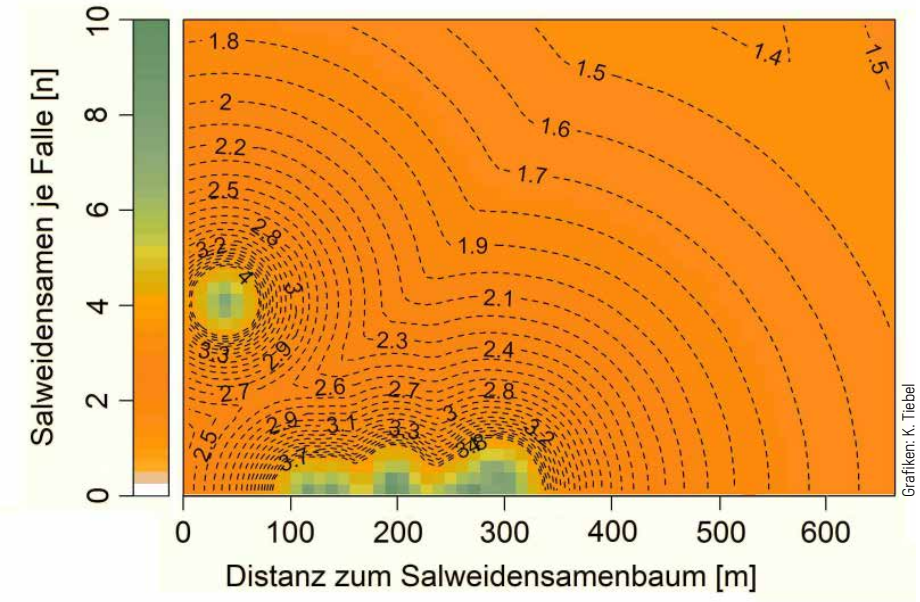


Abb. 4: Interpolierte räumliche Verteilungsmuster von Salweidensamen der Aufnahme 2016. Am Beispiel der Untersuchungsfläche SK/GR wird deutlich, dass sich mehrere Einzelbaum-Samenverbreitungsfelder überlagern – die Samenmengen sich also aufsummieren.

quelle keine Unterschiede zwischen den erfassten Samenmengen mehr auf. Samenzählungen bei unterschiedlicher Himmelsrichtung zum Mutterbaum ergaben zudem keinen wichtigen Einfluss der Himmels- bzw. Windrichtung auf die abgelagerten Samenmengen [14].

Distanzeffekte aus der Elternschaftsanalyse

Nur 29 von 100 beprobten Salweiden-Verjüngungspflanzen auf der Störungsfläche FBII konnten einem Vater- oder Mutterbaum im Umkreis zugeordnet werden, wobei nur vier Verjüngungspflanzen eindeutig von einem kompletten Elternpaar (Samen- und Polleneltern), zehn Individuen von einem Mutterbaum und 15 Individuen von einem Vaterbaum abstammten. Da viele Elternschaften nicht im 500-m-Umkreis (plus der eigentlichen Schadflächenausbreitung) geklärt werden konnten, liegt ein hoher Anteil externen Genflusses vor (86 % bei den Sameneltern und 81 % bei den Polleneltern). Die überwiegende Menge der Salweidenverjüngung stammt also aus deutlich mehr als 500 m Distanz. Die Ausbreitungsentfernung des erfolgreichsten belegten Mutterbaums (acht identifizierte Nachkommen) lag zwischen 550 und 800 m. Alle zugeordneten Verjüngungspflanzen waren gleichmäßig auf der Untersuchungsfläche verteilt, ohne nachweisbare räumlich-genetische Variationen.

Auch die Analysemerkmale zur genetischen Vielfalt innerhalb der Untersuchung belegen, dass die Salweidenverjüngung auf der Störungsfläche zu überwiegenden Teilen nicht von den umstehenden Elternbäumen abstammte, sondern aus vielfältigen Neukombinationen mit weiter entfernten Elternbäumen hervorgegangen ist. Beispielsweise hatten 63 % der untersuchten Verjüngungspflanzen private Allele, die nur bei den Nachkommen nicht jedoch bei den umstehenden Altbäumen nachweisbar waren.

Diskussion

Die Salweide zeigte in dieser Untersuchung deutliche Schwankungen in der jährlichen und höhenlagenabhängigen Samenproduktion. Baumindividuelle Eigenschaften und variierende Wetterbedingungen bestimmen das Fruktifikationspotenzial [2, 4, 13].

Die Ausbreitungsdistanzen der windverbreiteten Salweidensamen (mit Flughaaren) scheinen im Vergleich zu anderen anfliegenden Baumarten (z. B. mit geflügelten Samen) oder durch Tiere verbrachte Samen deutlich größer auszufallen [5]. In der Literatur finden sich für Salweide teilweise extreme Samenausbreitungsdistanzen von 2 bis 200 km [8, 10], was in dieser Studie den sehr frühen Fang von Samen in den Hochlagen im Jahr 2015 erklärt. Vermutlich stammten die erfassten Samen von den zeitiger fruchtenden Salweiden aus den Tieflagen. Auch der belegte externe Genfluss durch die Elternschaftsanalyse weist sowohl auf weite Flugdistanzen der Pollen als auch der Samen hin. Neben der Samenmorphologie (klein und leicht) kann eine weitere Ursache für die enorme Fernausbreitung in der hohen Rate an sekundärer Verfrachtung nach der ersten Ablagerung auf dem Waldboden liegen. Solche Wiederflüge können in Abhängigkeit von der Bodenbeschaffenheit bis zu 50 % betragen [4, 11]. Eine weitere mögliche Erklärung bieten Aufwinde und Windturbulenzen. Die Samen von Salweide werden vermehrt bei Windturbulenzen anstatt bei hohen Windgeschwindigkeiten ohne Turbulenzen aus den Kapseln entlassen [12]. Aufgrund der geringen Sinkgeschwindigkeit von 7,2 s/m^{-1} können die kleinen, sehr leichten Samen durch konvektive Luftströmungen dann leicht in höhere Lagen verfrachtet werden und damit sehr weite Distanzen zurücklegen [6, 7, 14]. Dadurch sind im Nachgang kaum zeitliche und räumliche Ablagerungsmuster oder Himmelsrichtungseffekte und Reliefeinflüsse mess- oder nachweisbar [7]. Des Weiteren kommt es durch die weiten Ausbreitungsdistanzen zu vielfältigen Überlagerungsmustern der Samenschatten einzelner beteiligter Samenbäume. Der Eindruck, dass Salweidensamen und -verjüngung omnipräsent sind und man sich auf beides in gewissem Umfang auf Störungsflächen verlassen kann, wird durch die vorliegenden Analysen unterstützt.

Der Nachweis maximaler Samendichten unter den Baumkronen der Samenbäume ist dagegen auf die Ablagerung von Samenklumpen und das Herabfallen ganzer Fruchtstände einschließlich gefüllter Kapseln zurückzuführen [9]. Oftmals verflechten sich die feinen Haare

Die Untersuchungsflächen

Tab. 1: Übersicht zu den Untersuchungsflächen und dem Versuchsaufbau

Flächenbezeichnung	GL	ZW	FBI	FBII	SK/GR
Revier*	Goldlauter	Zwei Wiesen	Finsterberg	Finsterberg	Schneekopf u. Gräfenroda
Abteilung*	243	694	803	906	946 u. 105
Höhe ü. NN	845–900	735–765	840–880	865–895	715–775
Geländeform	Kuppe mit Hanglage	Kuppe mit Hanglagen	Ebene	Kuppe mit Hanglage	Hanglagen
Schadflächengröße [ha]	6	4	7,5	5,6	12,7
Vorbestockung*	Fichte	Fichte	Fichte	Fichte	Fichte
Weibliche;männliche Elternbäume	2;4	15;7	–	11;9	126;130
Elternbaumposition	Hang	Tal	–	Plateau	Bergkuppe
Beprobung der Flugrichtung	hangaufwärts	hangaufwärts	–	eben	hangabwärts
Klebfallen [n]	27	26	38	34	41

* Daten aus der Forsteinrichtung von ThüringenForst-AöR (Stand 2014)

der Salweidensamen bereits in den Kapseln und werden dann als Samenklumpen entlassen. In der Luft können diese Klumpen dennoch in kleinere Einheiten zerfallen oder sie bleiben aufgrund der höheren Sinkgeschwindigkeit zuvor in der Vegetation oder am Boden hängen [6, 7, 9].

Folgerungen für die Praxis

Die Untersuchungen zur Samenausbreitung von Salweide zeigen, dass (i) Richtungseffekte keine Rolle bei der Samenausbreitung dieser Baumart spielen, (ii) die Position des Samenbaums im Gelände keinen Einfluss hat (= Reliefunabhängigkeit) und (iii) die Samenbaumanzahl auf die abgelagerte Samendichte ab einer Entfernung von über 50 m vernachlässigbar ist. Im Zuge der enormen Fernausbreitung von mehr als 800 m lösen sich zeitliche und räumliche Ablagerungsmuster auf. Die Ergebnisse lassen den Schluss zu, dass von einer samenquellenunabhängigen Ablagerung von 10 bis 20 Samen pro Quadratmeter während jedes Samenjahres ausgegangen werden kann [4]. Mit Blick auf die natürliche Wiederbewaldung von Störungsflächen durch Salweide und ihre Beimischung zur Natur- oder Kunstverjüngung auf diesen Flächen sind die erfassten Samendichten ausreichend. Limitierende Faktoren sind nach dem Samenanflug fehlende oder unzureichend vorhandene Mikrostandorte und klimatisch-standörtlich ungünstige Bedingungen während der Keimung sowie Wildverbiss an gekeimter Verjüngung. Salweidensamen verlieren bereits nach wenigen Tagen bis Wochen unter natürlichen Bedingungen ihre Keimfähigkeit [3, 11]. Daher benötigen sie geeignete Mikrostandortsbedingungen auf den Störungsflächen (Mulden, Stockachseln, kleinflächige Bodenverwundungen) sowie eine günstige Witterung und vorteilhafte Bodengare und -feuchte.

Durch die weiten Ausbreitungsdistanzen und die Omnipräsenz der Samen bestehen im Gegensatz zu anderen Baumarten keine dringenden Notwendigkeiten einer Anhäufung und räumlichen Optimierung der Elternbäume von Salweide. Allerdings müssen waldbauliche Maßnahmen zur Erhaltung, Vitalisierung und Förderung neuer weiblicher und männlicher Elternbäume in die Behandlungskonzepte der Bestände integriert werden. Hierzu eignen sich aufgrund der enormen Distanzvorteile wenige, aber besonders verlässliche Orte für die Erhaltung und Kronenpflege der Salweide, wie z. B. Bachläufe, Lücken, Blößen, Ruderalflächen, Waldränder oder Wegkreuzungen.

Teil 1 der Verjüngung auf Störungsflächen mit dem Inhalt „Wie weit fliegen Birkensamen?“ erschien in AFZ-DerWald 19/2020 am 7.10.2020

M. Sc. Katharina Tiebel
Katharina.Tiebel@gmx.de,
ist Doktorandin mit DBU- und GA-Förderung an der Professur für Waldbau der TU Dresden, wo **Prof. Sven Wagner** Lehrstuhlinhaber ist. **Dr. Ludger Leinemann** und **Dr. Bernhard Hosius** sind Geschäftsführer der ISOGEN GmbH in Göttingen. **Dr. Nico Frischbier** arbeitet am FFK Gotha für ThüringenForst-AöR.

Literaturhinweise:

[1] ARGUS, G. W. (2006): Guide to Salix (willow) in the Canadian Maritime Provinces (New Brunswick, Nova Scotia, and Prince Edward Island). E-Publishing, Ontario. [2] BASTIDE, J. P.; VAN VREDENBURCH, C. L. H. (1970): The influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in the Netherlands. Acta Bot. Neerlandica 45:461–490. [3] DENSMORE, R.; ZASADA, J. (1983): Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows: ecological and evolutionary significance. Can. J. Bot. 61:3207–3216. [4] GAGE, E. A.; COOPER, D. J. (2005): Patterns of willow seed dispersal, seed entrapment, and seedling establishment in a heavily browsed montane riparian ecosystem. Can. J. Bot. 83:678–687. [5] HUTH, F. (2009): Untersuchungen zur Verjüngungsökologie der Sand-Birke (Betula pendula Roth). Doktorarbeit, TU Dresden. [6] KARRENBERG, S.; SUTER, M. (2003): Phenotypic trade-offs in the sexual reproduction of Salicaceae from flood plains. Am. J. Bot. 90:749–754. [7] KOHLER-MANN, L. (1950): Untersuchungen über die Windverbreitung der Früchte und Samen mitteleuropäischer Waldbäume. Forstwiss. Cent. 69:606–624. [8] PERDEREAU, A. C,; KELLEHER, C. T.; DOUGLAS, G. C.; HODKINSON, T. R. (2014): High levels of gene flow and genetic diversity in Irish populations of Salix caprea L. inferred from chloroplast and nuclear SSR markers. Plant Biol. 14, 1–12. [9] RYVARDEN, L. (1971): Studies in seed dispersal I. Trapping of diaspores in the alpine zone at Finse, Norway. Nor. J. Bot. 18:215–226. [10] SCHIRMER, R. (2006): Salix alba Linné. In: Schütt P, Weisberger H, Schuck HJ, Lang U, Stimm B (eds) Enzyklopädie Der Laubbäume. Nikol Verlagsgesellschaft, Hamburg. [11] SEIWA, K., TOZAWA, M., UENO, N., KIMURA, M., YAMASAKI, M.; MARUYAMA, K. (2008): Roles of cottony hairs in directed seed dispersal in riparian willows. Plant Ecol. 198:27–35. [12] SKARPAAS, O.; AUHL, R.; SHEA, K. (2006): Environmental variability and the initiation of dispersal: turbulence strongly increases seed release. Proc. Biol. Sci. 273:751–756. [13] TIEBEL, K.; WEHNERT, A.; HUTHG, F.; EREFUR, C.; BERGSTENS, U.; WAGNER, S. (2019a): Fruktifikation der Salweide am Beispiel Nordschwedens. AFZ-Der Wald 12:251–27. [14] TIEBEL, K.; LEINEMANN, L.; HOSIUS, B., SCHLICHT, R.; FRISCHBIER, N.; WAGNER, S. (2019b): Seed dispersal capacity of Salix caprea L. assessed by seed trapping and parentage analysis. Eur J Forest Res: 138: 495–511. [15] YOUNG, J. A.; CLEMENTS, C. D. (2003): Seed germination of willow species from a desert riparian ecosystem. J. Range Manag.