Tuexenia 28: 85–101. Göttingen 2008.

Einfluss der Phänologie der Samenausbreitung und des Wasserstandes auf die Etablierung von Keimlingen verschiedener *Salix*-Arten an renaturierten Auenstandorten

– Alexandra Kehl, Andreas Reuter, Gregor Aas –

Zusammenfassung

Weiden (*Salix* spp., Salicaceae) gehören zu den typischen Gehölzarten der Flussauen in Mitteleuropa. Viele Arten dieser Gattung haben ähnliche Eigenschaften (life history traits) und Strategien bei der Besiedelung frisch entstandener Rohböden. In Auenhabitaten kommen deshalb häufig mehrere Weidenarten gemeinsam vor und treten deshalb miteinander in Konkurrenz. In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, ob interspezifische phänologische Unterschiede in der Zeit der Samenausbreitung in Verbindung mit wechselnden Pegelständen des Flusses dazu führen, dass sich koexistierende Weidenarten räumlich differenziert ansiedeln und so die interspezifische Konkurrenz zwischen den Weiden reduziert wird. Auf frisch sedimentierten Auenböden an der Rodach und am Oberlauf des Mains (Oberfranken, Nordostbayern) wurde der Einfluss der Zeit des Samenfluges und der Schwankung der Pegelstände auf die räumliche Verteilung der Keimlinge von *Salix fragilis* s.l., *S. purpurea*, *S. triandra* und *S. viminalis* auf zwei Aufnahmeflächen untersucht. Ergänzt wurden diese Freilandstudien durch Untersuchungen zur Keimfähigkeit von Samen dieser Arten unter verschiedenen Bedingungen im Labor. Die Keimfähigkeit der Samen betrug unmittelbar nach ihrer Reife mindestens 80–100%. Bei trockener Lagerung (20 °C) erlosch die Keimfähigkeit von *S. fragilis* und *S. triandra* nach 4 Wochen, bei *S. purpurea* und *S. viminalis* nach spätestens 6 Wochen. Die Samen aller Arten können auch im Wasser keimen.
Anhand des Zeitraumes der Samenausbreitung lassen sich die im Freiland untersuchten Weiden in eine früh (*S. purpurea* und *S. viminalis*) und in eine spät fruktifizierende Gruppe (*S. fragilis* s.l. und *S. triandra*) unterscheiden. Die Keimlinge aller Arten traten jeweils nur in einem schmalen Saum entlang des Ufers auf. Die Pegel von Main und Rodach an den Untersuchungsflächen waren während des Samenfluges der früh fruktifizierenden Gruppe höher als während des Samenfluges der spät fruktifizierenden Gruppe. Keimlinge beider Gruppen etablierten sich deshalb in unterschiedlichen Reliefbereichen und in unterschiedlicher Entfernung zum Ufer: bezogen auf einen sommerlichen Tiefstand des Wassers waren die Keimlinge der früh fruktifizierenden Arten (*S. purpurea* und *S. viminalis*) höher auf der Kiesbank und weiter vom Ufer entfernt als die der spät fruktifizierenden Arten (*S. fragilis* s.l. und *S. triandra*). Phänologische Unterschiede ermöglichen somit in Kombination mit sinkenden Wasserständen eine räumlich differenzierte Verteilung von Keimlingen verschiedener Weidenarten auf engstem Raum. Dies trägt zur Verringerung interspezifischer Konkurrenz und zu einer hohen Diversität von *Salix*-Arten in alluvialen Habitaten bei.

Abstract: Relevance of phenology of seed dispersal and water level on the establishment of seedlings of different *Salix*-species on restored river sites

Willows (*Salix* spp.) belong to the typical woody vegetation in alluvial habitats in Central Europe. Many species exhibit similar life history traits and strategies to colonize bare soil. Therefore, several willow species occur in alluvial habitats, and interspecific competition may become important. In this study, we investigated the relevance of the interspecific variation of seed distribution phenology in combination with water level fluctuations for a spatial differentiation of the coexisting species which may lead to a reduction of interspecific competition. We investigated the spatial distribution of willow seedlings of the species *Salix fragilis* s.l., *S. purpurea*, *S. triandra* and *S. viminalis* and its dependence of seed dispersal time and fluctuations of water level in the years 2000 and 2001 on two sample plots at the rivers Rodach and Main (Germany, Bavaria, Upper Franconia). Additional investigations on germination characteristics of different species revealed that germination rates were at least 80% immediately after seed ripening, but seed viability decreased very rapidly under warm, dry storage conditions. *Salix fragilis* s.l. and *S. triandra* lost their germination ability completely after 4 weeks, *S. purpurea* and *S. viminalis* after 6 weeks. Germination was also possible while seeds were floating in water.

According to seed dispersal time, the species can be divided into early dispersers (*S. viminalis, S. purpurea*) and late dispersers (*S. fragilis* s.l., *S. triandra*). All seedlings occurred only in a narrow zone parallel to and near the water shore. The water levels of Main and Rodach were significantly higher during the time of early seed dispersal than during late seed dispersal which caused significant differences in spatial distribution of seedlings of early and late dispersers along the relief gradient. Early dispersers occurred in higher altitudes and farther from the water shore than late dispersers. Thereby, time of seed dispersal and distribution by wind and water in combination with water level fluctuations result in different spatial distribution patterns of the two dispersal groups. This could reduce interspecific competition, ensuring establishment of seedlings on a preferably large area and thus, explain the maintenance of diversity of *Salix* species in alluvial habitats.

Keywords: Colonization, seedling establishment, flood plain, ecological segregation, spatial pattern, willow.

1. Einleitung

Die Gehölzvegetation in Flussauen ist geprägt von der Dynamik des Hochwassers. Durch Erosion und Sedimentation entstehen im Überflutungsbereich zeitlich und räumlich stark variierend immer wieder neue vegetationsfreie Rohböden als Initialstandorte für den Beginn einer Sukzession (ELLENBERG 1996). Typisch für diese Standorte ist die hohe Intensität von Störungen, insbesondere der periodische Wechsel von Überflutung und Austrocknung und die häufige Verlagerung von Substrat. In vielen Flusssystemen sind diese Störungen zeitlich kaum oder nicht vorhersagbar, vor allem dann, wenn Hochwasser mehr oder weniger unregelmäßig verteilt über das Jahr auftreten (EDWARDS et al. 1999, JOHNSON 2000). Einen solchen Lebensraum zu besiedeln, erfordert von Pflanzen spezielle Anpassungen.

Salicaceae und insbesondere Vertreter der Gattung *Salix* (Weide) sind gut an diese störungsintensiven Habitate angepasst und auf der Nordhemisphäre die dominierenden Gehölze der flussnahen Vegetation. Weiden zeichnen sich durch eine hohe taxonomische und ökologische Diversität aus (HOLDENRIEDER et al. 1999, SKVORTSOV 1999). Die Angaben über die Anzahl ihrer Arten schwanken zwischen ca. 300 (SKVORTSOV 1999) und bis zu 500 (RECHINGER 1992). In Mitteleuropa sind mehr als 35 Weidenarten einheimisch (LAUTENSCHLAGER-FLEURY 1994), viele davon besiedeln bevorzugt Auenstandorte.

Der „Erfolg" von Weiden bei der Besiedlung von Auenstandorten beruht auf verschiedenen Eigenschaften („life history traits") (HOLDENRIEDER et al. 1999, KARRENBERG et al. 2002). Hierzu zählt, dass viele Arten sehr früh im Jahr fruktifizieren, große Mengen kleiner, anemochor ausgebreiteter Samen bilden, die reifen Samen sofort keimfähig sind und Keimlinge rasch wachsen. Viele Weiden verfügen über eine starke Regenerationsfähigkeit und über die Möglichkeit, sich auch vegetativ zu reproduzieren (BEISMANN et al. 2000). Limitierend für die sexuelle Fortpflanzung von *Salix* ist, dass die endospermlosen Samen nur kurze Zeit lebensfähig bleiben (LAUTENSCHLAGER 1984, KARRENBERG & SUTER 2003), eine Samenbank deshalb nicht gebildet wird (mit Ausnahme arktisch-alpiner Arten; DENSMORE & ZASADA 1983) und die kleinen Keimlinge gegen Austrocknung und gegen Beschattung empfindlich sind (KARRENBERG et al. 2002). Die erfolgreiche Regeneration von Weiden auf Auenstandorten hängt deshalb zum einen davon ab, dass geeignete Rohböden und zeitgleich ausreichend Diasporen vorhanden sind, zum anderen davon, dass die Samen sofort nach ihrem Eintrag auf der Fläche geeignete Bedingungen für die Keimung vorfinden und sich so Keimlinge etablieren, bevor dies Konkurrenten können (SCOTT et al. 1997). Aus populationsbiologischer Sicht ist deshalb die Frage interessant, welche Strategien Weiden entwickelt haben, um sich trotz dieses engen „Zeit-Fensters" ihrer „regeneration niche" (sensu GRUBB 1977) auf alluvialen Standorten als dominierende Gehölzgruppe zu behaupten.

Für viele Weiden- und Pappelarten ist ein Zusammenhang zwischen der Besiedlung alluvialer Roböden und dem Wasserstand des Fließgewässers nachgewiesen (DENSMORE & ZASADA 1983, MCBRIDE & STRAHAN 1984, BRADLEY & SMITH 1986, WALKER et al. 1986, KRASNY et al. 1988, NIIYAMA 1990, SACCHI & PRICE 1992, SCOTT et al. 1996, SCOTT et al. 1997, SCOTT et al. 1999). Entscheidend ist, dass die Samen frisch sedimentierte Flächen gleich nach ihrer Reife erreichen (SPLUNDER et al. 1995). Zeitlich unterschiedliche Samen-

reife sympatrischer Weidenarten kann dazu führen, dass diese sich auf Rohböden zonenartig nach- und nebeneinander ansiedeln (NIIYAMA 1990, SPLUNDER et al. 1995). Da die Keimlinge aller Weidenarten sehr lichtbedürftig sind (KARRENBERG et al. 2002), vermindert eine solch räumlich differenzierte Ansiedlung verschiedener Weidenarten in einem Habitat zugleich den interspezifischen Konkurrenzdruck, der z. B. für weniger wüchsige Arten im Vergleich zu schnell wüchsigen besonders hoch ist.

In Mitteleuropa sind die Möglichkeiten, den Prozess der Besiedlung frisch sedimentierter Alluvionen zu untersuchen, stark eingeschränkt, weil es natürliche Auen kaum noch gibt (WALTER & BRECKLE 1986). Durch wasserwirtschaftliche Maßnahmen weisen praktisch alle Flüsse eine gegenüber dem Naturzustand veränderte Hochwasserdynamik auf. In der Regel hat das dazu geführt, dass Störungen durch Erosion und Sedimentation seltener geworden sind oder ganz fehlen und als Folge davon die Auenvegetation sich gravierend verändert hat (ELLENBERG 1996). In den letzten Jahren treten vermehrt nachteilige Folgen der Flussverbauungen auf. Deshalb gibt es Bestrebungen, Fließgewässer und ihre begleitende Vegetation wieder in einen naturnäheren Zustand zu bringen (SPÄTH & REIF 2000). Ein solches Projekt zur Renaturierung führte das Wasserwirtschaftsamt Bamberg im nördlichen Bayern (Oberfranken) am Oberlauf des Mains durch. Im Zuge dieser Maßnahmen wurden seit 1995 abschnittsweise neben anderen Maßnahmen alte Flussverbauungen entfernt und das Flussbett ausgeweitet (REBHAN 1998). Durch eine veränderte Hochwasserdynamik kommt es entlang des Mains auf größeren Flächen wieder verstärkt zu Erosion und Sedimentation und damit zur Bildung von Rohböden, die für eine Besiedlung mit Weiden prädestiniert erscheinen.

Im Rahmen eines BMBF-Projektes („Fließgewässerdynamik und Offenlandschaften" FKZ: 01LN0004, VÖLKL et al. 2002) bot sich in diesen Renaturierungsgebieten die günstige Gelegenheit, den Prozess der Ansiedlung von *Salix* spp. auf frisch entstandenen alluvialen Böden zu untersuchen. Dabei stand die Frage im Mittelpunkt, ob eine phänologische Differenzierung der Samenausbreitung dazu führt, dass die im Gebiet vorkommenden Weidenarten sich zeitlich und räumlich differenziert ansiedeln. Zur Klärung dieser Frage wurden phänologischen Unterschiede in der Zeit der Samenausbreitung der Weiden erhoben und die Verteilung der Keimlinge sowie deren Mortalität auf frisch sedimentierten Auenböden quantifiziert. Zur Interpretation des zeitlichen und räumlichen Musters der Ansiedlung der Keimlinge wurde im Labor die Keimfähigkeit frischer Samen auf feuchtem Substrat und in

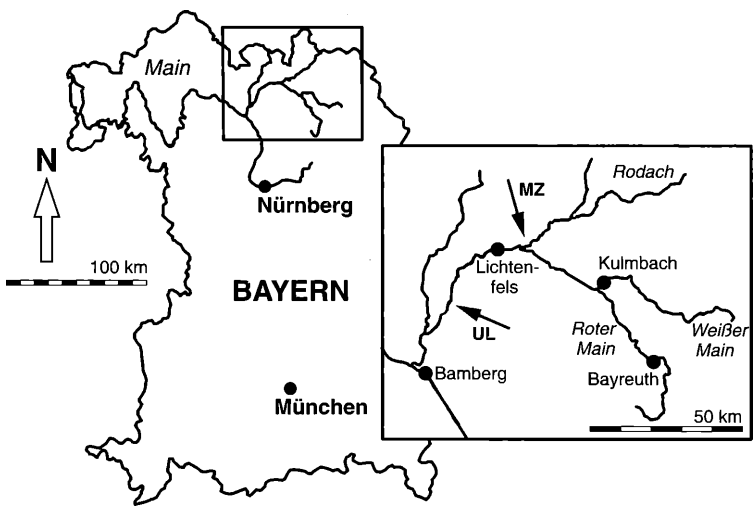


Abb. 1: Lage der Untersuchungsgebiete an Main und Rodach im nordöstlichen Bayern; Marktzeuln (MZ) an der Mündung der Rodach in den Main und Unterleiterbach (UL) am Main.

Fig. 1: Location of the study sites in Upper Franconia, Bavaria, Germany; study site Marktzeuln (MZ) at the confluence of river Main and river Rodach and Unterleiterbach (UL) at the river Main.

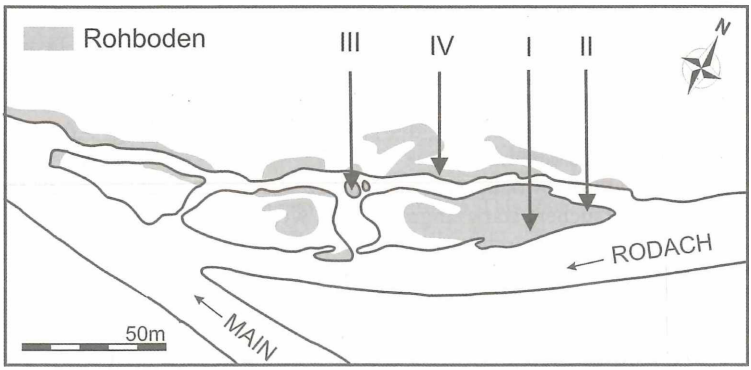


Abb. 2: Renaturierte Untersuchungsfläche Marktzeuln an der Mündung von Rodach und Main. Die Lage der Untersuchungsflächen I-IV ist mit Pfeilen markiert.

Fig. 2: Renatured study site Marktzeuln at the confluence of river Rodach and river Main. Location of the four sample areas I-IV are marked with arrows.

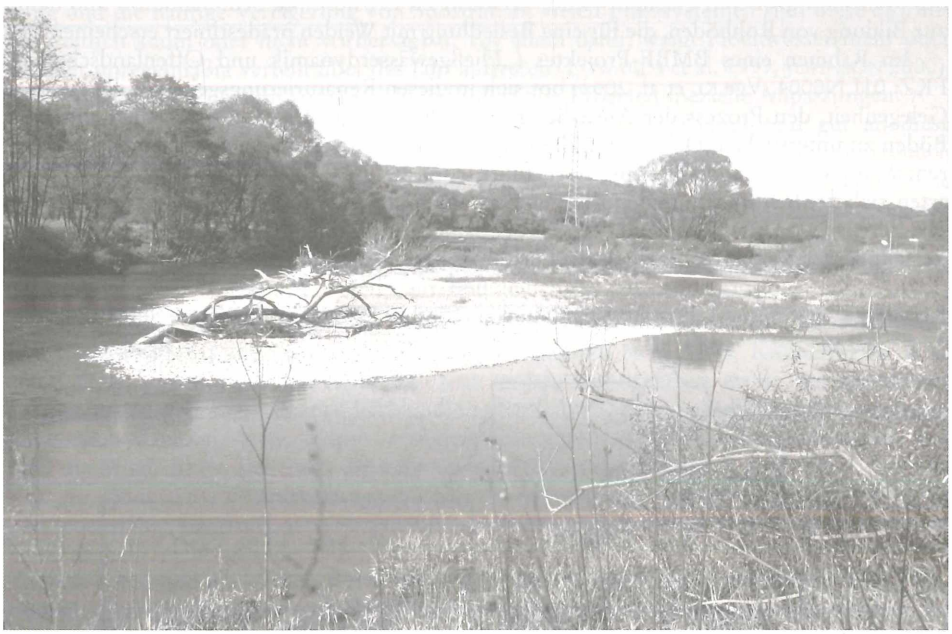


Abb. 3: Untersuchungsfläche Marktzeuln: Blick auf die Kiesbank (Mai 2000), auf der die Untersuchungsflächen I und II lagen (vgl. Abb. 2).

Fig. 3: Study site Marktzeuln: view on the gravel bank (May 2000), on which study areas I and II were located (see also Fig. 2).

Wasser sowie die Dauer der der Keimfähigkeit bei trockener Lagerung der Samen getestet. Die Wuchshöhe der Keimlinge aller untersuchten Weidenarten nach der ersten Vegetationsperiode wurde als Maß für die Konkurrenzkraft ermittelt, um die Rolle der interspezifischen Konkurrenz bei nicht räumlich differenzierter Ansiedlung diskutieren zu können.

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsgebiet

Die Freilanduntersuchungen wurden am Oberlauf des Mains nahe Lichtenfels in Nordostbayern durchgeführt (Abb. 1). Vorherrschend finden sich hier holozäne Talsedimente, daneben lokal Terrassenschotter, Löss und Lösslehme (MÜLLER-HOHENSTEIN 1971). Das Tal ist größtenteils waldfrei und durch Landwirtschaft und Schotterabbau gekennzeichnet. Die Schotter im Untersuchungsgebiet sind meist kristallinen Ursprungs (HOFFMANN 1970).

Der Abfluss des Mains ist im Winterhalbjahr am höchsten. Hochwasser entstehen vor allem durch anhaltende Niederschläge im Winter sowie durch die Schneeschmelze im Frankenwald und im Fichtelgebirge. Die jährliche Durchschnittstemperatur liegt zwischen 8 und 9 °C, die mittlere Niederschlagssumme zwischen 550 und 650 mm pro Jahr (ENDERS 1996).

Die Freiland-Untersuchungen fanden an der renaturierten Mündung der Rodach in den Main statt (= Untersuchungsfläche Marktzeuln, ca. 5 km östlich von Lichtenfels (N 50° 09' 26",O 11° 09' 16"), Abb. 1–3). Der renaturierte Bereich umfasst hier einen etwa 250 m langen Flussabschnitt in Fließrichtung auf der rechten Uferseite der Rodach vor der Einmündung in den Main. Die Renaturierungsmaßnahmen wurden 1997 durchgeführt. In den darauffolgenden Jahren entstanden durch Hochwasser auf Inseln und im Uferbereich frische Rohböden hauptsächlich aus Kies und Sand. In direkter Ufernähe wurden daneben häufig auch kleinere Mengen Schluff sedimentiert. Auf diesen Rohböden fanden in den Jahren 2000 und 2001 die Untersuchungen zur Etablierung der Keimlinge statt.
Untersuchungen zum Zeitraum des Samenfluges fanden an zwei Orten statt. Neben Marktzeuln war dies eine renaturierte Fläche bei Unterleiterbach (Abb. 1). An beiden Standorten kommen fruktifizierende Individuen der Bruch-Weide (*Salix fragilis* L.), der Silber-Weide (*S. alba* L.), der Mandel-Weide (*S. triandra* L.), der Purpur-Weide (*S. purpurea* L.) und der Korb-Weide (*S. viminalis* L.) vor.

2.2. Methoden

2.2.1. Phänologische Untersuchungen

An den Flächen Marktzeuln und Unterleiterbach wurde der Samenflug von jeweils zehn Individuen von *Salix fragilis* s.l. (beinhaltet auch evtl. vorhandene *S.* × *rubens*), *S. triandra*, *S. purpurea* und *S. viminalis* im Frühjahr 2000 und 2001 ermittelt. Durch tägliche Kontrollen auf den Flächen wurde der jeweils erste und letzte Tag ermittelt, an dem mindestens ein Individuum einer Art mit aktuellem Samenflug, also sich gerade öffnenden Kapseln, beobachtet werden konnte. Dieser Zeitraum wurde als Zeit des Samenfluges bezeichnet. Die Arten wurden bestimmt nach LAUTENSCHLAGER-FLEURY (1994) und HÖRANDL et al. (2002).

2.2.2. Keimfähigkeit der Samen

Die Ernte der Samen erfolgte auf den Flächen Marktzeuln und Unterleiterbach an jeweils fünf zufällig ausgewählten Individuen von *Salix fragilis, S. purpurea, S. triandra* und *S. viminalis*. Von jeder Pflanze wurden kurz vor Beginn der Samenreife mehrere Zweige abgeschnitten und in abgeschlossenen Räumen bis zur Öffnung der Kapseln aufbewahrt. Die Samen wurden sofort nach ihrer Entlassung aus den Kapseln für die Keimtests verwendet oder in Papiertüten trocken bei 20 °C gelagert. Zur Ermittlung der Keimfähigkeit der Samen eines Baumes wurden 20 Samen in vier Wiederholungen (4 x 20 = 80 Samen; vgl. DENSMORE & ZASADA 1983, KRASNY et al. 1988) getestet. Die Samen wurden in Petrischalen (Durchmesser 9 cm) auf mit 3 ml Leitungswasser angefeuchtetes Filterpapier (S&S Filter Paper Circles, 5893 Blue ribbon) gelegt und täglich mit 3 ml Wasser befeuchtet. Für den Test auf Keimfähigkeit im Wasser wurden die Samen in mit Wasser gefüllte Petrischalen gelegt. Die geschlossenen Petrischalen wurden bei 20 °C in einer Klimakammer mit einem regelmäßigen Tag-Nacht-Rhythmus (12 h Licht) aufbewahrt.

Die Ermittlung der Keimfähigkeit erfolgte durch Auszählen der Keimlinge vier Tage nach Versuchsbeginn. Als gekeimt galt ein Same dann, wenn der Keimling folgende Bedingungen erfüllte: Kotyledonen ausgebreitet, Hypokotyl gestreckt und Keimwurzel erkennbar (vgl. SIMAK 1980, vgl. DENSMORE & ZASADA 1983, LAUTENSCHLAGER 1984, KRASNY et al. 1988, SPLUNDER et al. 1995, siehe auch Abb. 5).

2.2.3. Wachstum der Keimlinge

Zur Ermittlung des Wachstums wurden Keimlinge von *Salix fragilis* s.l., *S. viminalis*, *S. purpurea* und *S. triandra* im Mai 2000 unter kontrollierten Bedingungen im Gewächshaus angezogen (Substrat: 1/3 Quarzsand, 2/3 Einheitserde, regelmäßige Bewässerung, Lufttemperatur ca. 22 °C, Tageslicht) und ihre Sprosslänge in der Zeit vom 2. Juni bis 15. September wöchentlich gemessen. Zum Zeitpunkt der ersten Messung waren die Keimling von *S. purpurea* und *S. viminalis* 4 Wochen alt, die von *S. fragilis* s.l. und *S. triandra* 2 Wochen.

2.2.4. Kartierung der Keimlinge im Freiland

Auf der Fläche Marktzeuln (Abb. 2 u. 3) wurden insgesamt vier Aufnahmeflächen zur Kartierung der Weidenkeimlinge angelegt (Tab. 1). Dazu wurden Rohbodenflächen ausgewählt, die jeweils durch das Hochwasser des vorausgegangenen Winters neu entstanden waren. Fläche I und II wurden im Jahr 2000 auf einer der Inseln angelegt, Fläche I am Ufer zum Hauptarm der Rodach, Fläche II am gegenüber liegenden Ufer zu einer Seitenrinne hin (Abb. 2). An der Fläche II war der Pegel der Rodach über die gesamte Vegetationsperiode im Mittel etwa 10 bis 15 cm höher und die Strömung weniger stark als an der Fläche I. Im Jahr 2001 wurden zwei neue Aufnahmeflächen an Kiesbänken nahe der Rinne angelegt (Flächen III und IV, Tab. 1, Abb. 2).

Jede der vier Aufnahmeflächen bestand aus vier parallelen, 30 cm breiten Transekten, die jeweils senkrecht von der Uferlinie auf den Rücken der Insel verliefen (Abb. 4). Immer zwei der vier Transekte lagen direkt nebeneinander, dazwischen befand sich ein 50 cm breiter Mittelgang. Jedes Transekt setzte sich aus einzelnen Plots von 15 cm × 30 cm zusammen. Pro Aufnahmefläche hatten somit immer vier Plots die gleiche Entfernung zur Wasserlinie. Von jeder Aufnahmefläche wurde mit einem Nivelliergerät (Wild NAK 2) ein Höhenprofil erstellt, das es ermöglichte, für jeden Plot die absolute Höhe (m ü. NN) anzugeben. Der Wasserstand der Rodach am Fuße der Aufnahmeflächen wurde bei deren Einrichtung sowie danach bei jeder Aufnahme gemessen.

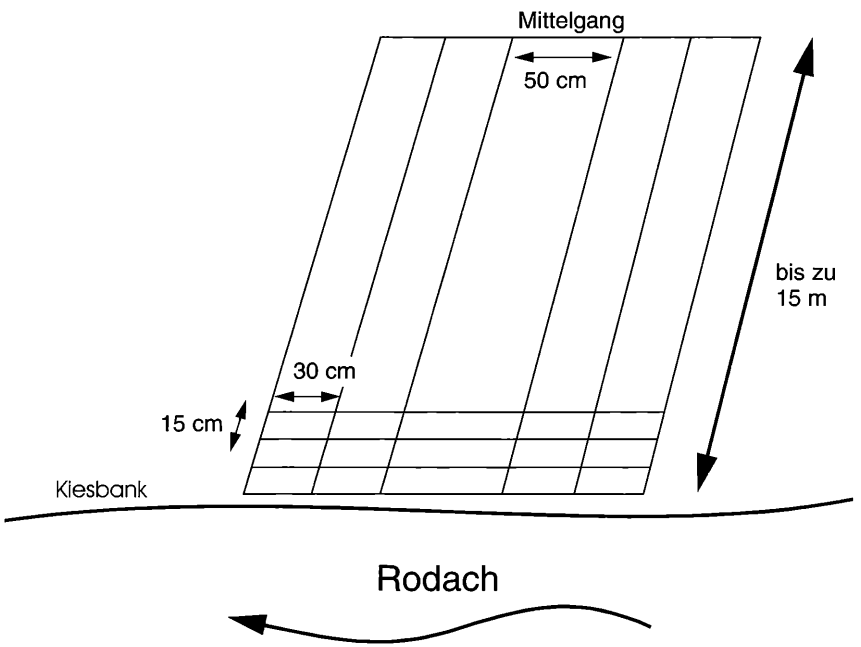


Abb. 4: Untergliederung der vier Untersuchungsflächen (I–IV). Schematische Darstellung (nicht maßstabsgetreu) von Lage und Anordnung der vier Linientransekte und der einzelnen Plots (15 cm x 30 cm), sowie des Mittelganges zum Begehen der Fläche.

Fig. 4: Design of the sample plots (I–IV) at the study site Marktzeuln. Location and arrangement of the four line-transects and single plots (15 cm x 30 cm) as well as the central corridor to enter the area. Illustration not scaled.

Tab. 1: Größe der vier Untersuchungsflächen und Aufnahmetermine auf der Fläche (vgl. auch Abb. 2)
Tab. 1: Design of the four sample plots and recording dates at the study site Marktzeuln (see also Fig. 2)

Untersuchungs-fläche	Jahr der Einrichtung	Länge	Anzahl der Plots	Aufnahmetermine 2000	Aufnahmetermine 2001
I	2000	15 m	400	27.6., 18.7., 9.8., 31.8., 20.9.	7.5., 29.8.
II	2000	7 m	188	27.6., 18.7., 9.8., 31.8., 20.9.	7.5., 29.8.
III	2001	6 m	160	–	13.6., 4.7., 6.8., 29.8.
IV	2001	4 m	108	–	13.6., 4.7., 6.8., 29.8.

Bei jeder der insgesamt fünf Erhebungen von Ende Juni bis Ende September 2000 (Tab. 1) wurden in jedem Plot alle Keimlinge nach Arten getrennt gezählt und deren Sprosslänge gemessen. Keimlinge von *Salix fragilis*, *S. alba*, *S.* × *rubens* und *S. triandra* mussten dabei zu einer Gruppe zusammengefasst werden (im Folgenden: *S. fragilis*-Gruppe), da sie sich nicht eindeutig differenzieren ließen. *S. caprea* und *S. cinerea* kamen auf den Aufnahmeflächen nur sporadisch vor und wurden in der Auswertung nicht berücksichtigt. Mutmaßliche Hybride wurden der Elternart, der sie morphologisch näher standen, zugeordnet.

2.2.5. Statistische Auswertungen

Zur Analyse der Daten wurden nicht-parametrische Verfahren gewählt, wenn die Rohdaten nicht normalverteilt waren und auch keine Varianzhomogenität erreicht wurde. Unterschiede der Keimfähigkeit wurden varianzanalytisch mit dem nicht-parametrischen Verfahren der Friedman-ANOVA für abhängige Stichproben untersucht. Die Lokalisierung der signifikanten Unterschiede zwischen den unterschiedlichen Lagerungszeiträumen der einzelnen Arten wurde mittels Wilcoxon-Wilcox-Test ermittelt (SACHS 2002). Die Sprosslängen der Weiden wurden mittels Kruskal-Wallis-ANOVA (Software STATISTICA, Version 7, 2004; StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) untersucht, die Unterschiede zwischen den Arten dabei mit dem integrierten Modul zum multiplen Rangsummenvergleich getestet. Das Vorkommen der Keimlinge beider Artengruppen entlang eines Höhengradienten des Reliefs wurde für alle Aufnahmetermine und für beide Versuchsflächen mit dem Mann-Whitney-U-Test analysiert.

Die Verteilung der Keimlinge auf den Aufnahmeflächen im Freiland wurde mit der SADIE (Spatial Analysis by Distance IndicEs) – Methode ermittelt (PERRY 1998, PERRY et al. 1999). Die Analysen wurden mit der Software von J. N. Perry (Dept. of Entomology and Nematology, Rothamsted Experimental Station, U.K.) durchgeführt. Eingangsdaten waren die Anzahl der Individuen (*counts*) in jedem Plot (15 cm x 30 cm). Die räumliche Lage der Keimlinge war durch die jeweiligen x, y-Koordinaten (in cm) des Plot-Mittelpunktes bestimmt. Berechnet wurde daraus ein Aggregationsindex (I_a) als Maß für die Aggregation der Keimlinge auf der Fläche. Aggregationsindizes > 1,5 zeigen eine mehr oder weniger geklumpte Verteilung. Die statistische Signifikanz von I_a wird über eine möglichst große Anzahl Zufallsläufe ermittelt. Dabei wird der ermittelte Wert für I_a verglichen mit Ergebnissen aus (hier: 3900) zufälligen Verteilungen der Zählwerte auf der Versuchsfläche. Im weiteren Verlauf der Analyse wird für jeden Plot ein Clusterindex n berechnet (PERRY et al. 1999). Dieser misst das Ausmaß, mit dem ein Plot als Teil einer Gruppe von benachbarten Plots eine Aggregation, also ein Cluster oder im Gegenteil, eine Lücke bildet. Werte > 1,5 zeigen Zugehörigkeit zu einem Cluster an, Werte < –1,5 zeigen Zugehörigkeit zu einer Lücke an. Ein Signifikanzniveau wird berechnet, indem die Mittelwerte der Clusterindizes für Lücken und Cluster mit denen aus den Zufallsläufen verglichen werden (PERRY et al. 1999).

3. Ergebnisse

3.1. Keimung unter kontrollierten Bedingungen

Da die Keimung bei Weiden in dieser Untersuchung erstmals detailliert dokumentiert wurde, werden im Folgenden die verschiedenen Keimungsstadien kurz beschrieben. Die kleinen Weidensamen sind von spindel- bis flaschenförmiger Gestalt, haben eine dünne, durchsichtige Testa, so dass die bereits in diesem Zustand grünen Kotyledonen sichtbar sind (Abb. 5). Bei ausreichend Feuchtigkeit quellen sie sofort, nach etwa sechs Stunden beginnt sich das Hypokotyl zu strecken, die Keimblätter streifen die Testa ab und breiten sich aus.

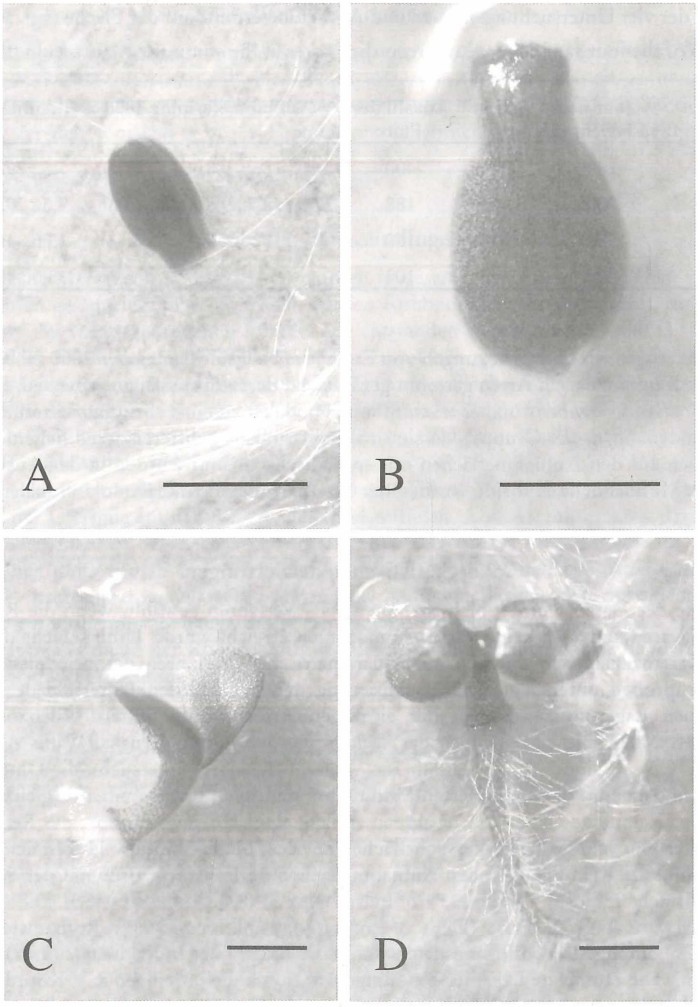


Abb. 5: Stadien der Keimung bei *Salix fragilis* (Maßstab = 1 mm). A: reifer Same, B: angeschwollener Same nach ca. 5 Stunden auf feuchtem Filterpapier, C: keimender Same (1 Tag), Testa abgestreift, Härchen an der Basis des Hypokotyls sichtbar, D: voll entwickelter Keimling (3 Tage), Keimwurzel mit Wurzelhärchen, Keimblätter flach ausgebreitet.

Fig. 5: Germination of *Salix fragilis* (scale = 1 mm). A: seed, B: mature seed after approx. 5 hours on moist filter paper, C: germinating seed (1 day), testa stripped off, hairs at the base of hypocotyl visible, D: full developed seedling (3 days), radicle with hairs, horizontal arrangement of cotyledons.

Drei bis vier Tage nach Beginn der Keimung erreicht die Keimwurzel etwa die doppelte Länge des Hypokotyls und bildet erste Wurzelhaare. Der Keimung kann damit als abgeschlossen betrachtet werden. Der Keimling ist in diesem Stadium nur wenige Millimeter groß.

Zum Zeitpunkt der Samenreife hatten die Samen aller vier Arten auf feuchtem Filterpapier eine Keimfähigkeit von 80-100% (Tab. 2). Die Samen verloren mit zunehmendem Alter rasch an Keimfähigkeit. Das Keimprozent aller Arten lag bereits 2 Wochen nach der Samenreife signifikant unter dem frischer Samen. Bei *S. fragilis* s.l. und *S. triandra* war die Keimfähigkeit bereits nach 4 Wochen vollständig erloschen, bei *S. purpurea* und *S. viminalis* nach 6 Wochen.

Tab 2: Samenkeimung der 4 Weidenarten (%) auf feuchtem Filterpapier und bei 20 °C zum Zeitpunkt der Samenreife (nach 0 Wochen Lagerung) und nach unterschiedlich langer Lagerung (trocken, 20 °C)

Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen. Markiert (*) ist für jede Art die kürzeste Lagerdauer, nach der ein signifikanter Unterschied zur Keimfähigkeit frischer Samen besteht (Friedmann-ANOVA, Wilcoxon-Wilcox-Test, $p < 0,05$).

Tab 2: Seed germination (%) of 4 willow species on wet filter paper and 20 °C in light for mature, fresh seeds and after a certain period of storage (dry, 20 °C)

Shown are means and standard deviations. Asterisks (*) markes the shortest storage duration with significant differences to the germination rate of fresh seeds (Friedmann-ANOVA, Wilcoxon-Wilcox-Test, $p < 0,05$).

		Samenkeimung (%) nach Lagerung (Wochen)						
		0	**1**	**2**	**3**	**4**	**6**	**8**
Salix purpurea	mw	79,0	47,9	29,7*	1,3	0,3	0	0
	SD	21,3	35,4	25,4	2,8	1,1		
Salix viminalis	mw	82,3	60,0	40,0*	2,8	1,0	0	0
	SD	17,9	35,7	34,6	6,8	2,1		
Salix fragilis s.l.	mw	93,0	35,3	17,3*	4,3	0	0	0
	SD	19,5	28,2	18,0	5,8			
Salix triandra	mw	99,5	69,0	12,3*	2,8	0	0	0
	SD	1,5	30,2	8,4	4,4			

Die Keimfähigkeit der reifen Samen im Wasser war nur bei *S. fragilis* mit durchschnittlich 70% signifikant niedriger als auf feuchtem Filterpapier mit 95% (Mann-Whitney-U-Test: $Z = 5,45$, $P < 0,01$). Bei *S. triandra*, *S. purpurea* und *S. viminalis* keimten die Samen im Wasser gleich gut wie auf Filterpapier.

3.2. Untersuchungen im Freiland

3.2.1. Samenausbreitung und Verteilung der Keimlinge

Die Samenausbreitung der Weiden fand im Jahr 2000 in der Zeit vom 3. bis 25. Mai statt, im Jahr 2001 zwischen dem 13. und 31. Mai (Tab. 3). In beiden Jahren erfolgte der Samenflug von *Salix purpurea* und *S. viminalis* etwa gleichzeitig („früh fruktifizierende Arten") und jeweils rund zehn Tage früher als bei *S. fragilis* s.l. und *S. triandra* („spät fruktifizierende Arten").

Die Flächen I und II waren zu Beginn der Vegetationsperiode 2000 vegetationsfrei. Bei der ersten Aufnahme (27. Juni) waren auf der Fläche I 786 Weidenkeimlinge und auf der Fläche II 695 Keimlinge vorhanden. Auf beiden Flächen dominierten Keimlinge der *S. fragilis*-Gruppe, bei der ersten Aufnahme waren sieben- (Untersuchungsfläche I) bzw. 27 mal

Tab. 3: Zeiträume des Samenfluges in den Jahren 2000 und 2001

Tab. 3: Periods of seed dispersal in 2000 and 2001

		Zeitraum des Samenfluges	
		2000	**2001**
Früh fruktifizierend	*Salix purpurea*	3. 05.-13. 05.	11. 05.-20. 05.
	Salix viminalis	3. 05.-15. 05.	11. 05.-20. 05.
Spät fruktifizierend	*Salix triandra*	13. 05.-17. 05.	20. 05.-27. 05.
	Salix fragilis s.l.	13. 05.-25. 05.	22. 05.-31. 05.

Tab. 4: Keimlingsdichte und Aggregationsindex für beide Untersuchungsflächen (I, II), früh und spät fruktifizierende Arten und fünf Aufnahmetermine

Ein Aggregationsindex I_a > 1,5 zeigt eine nicht zufällige, geklumpte Verteilung der Keimlinge an (PERRY 1998, PERRY et al. 1999); das entsprechende Signifikanzniveau p_a ist wie folgt angegeben: *: < 0,05, **: <0,01, ***: < 0,001.

Tab. 4: Seedling density and Aggregation index for both sample areas (I, II), both species groups (early and late seed dispersal) and five recording dates

An aggregation index I_a > 1.5 indicates non-randomness for spatial distribution of the seedlings (PERRY 1998, PERRY et al. 1999); significance niveau p_a: *: < 0,05, **: <0,01, ***: < 0,001.

Datum	Keimlingsdichte (pro m²)				Aggregationsindex I_a			
	Früh fruktifizierend: *S. viminalis* und *S. purpurea*		Spät fruktifizierend: *S. fragilis*-Gruppe und *S. triandra*		Früh fruktifizierend: *S. viminalis* und *S. purpurea*		Spät fruktifizierend: *S. fragilis*-Gruppe und *S. triandra*	
	I	II	I	II	I	II	I	II
27.6.00	5,3	2,9	38,3	79,9	7,36***	2,96***	8,31***	6,67***
18.7.00	6,1	1,9	38,5	45,7	7,31***	2,63**	9,27***	6,05***
9.8.00	6,3	2,4	29,9	32,7	7,14***	2,53**	8,96***	5,92***
31.8.00	5,8	2,4	27,6	21,9	7,74***	2,17**	9,13***	5,81***
20.9.00	6,4	1,5	25,3	22,1	7,40***	1,68*	8,75***	3,73***

(Untersuchungsfläche II) mehr Individuen dieser Gruppe vorhanden als Keimlinge von *S. viminalis* und *S. purpurea* (Tab. 4). Dieser Unterschied blieb bei stetiger Abnahme der Individuenzahlen bis zum Ende der Vegetationsperiode erhalten. Im Jahr 2001 konnten auf den Flächen I und II keine neuen Keimlinge festgestellt werden. Auf den Flächen III und IV wurden insgesamt nur wenige Keimlinge festgestellt (III: 34, IV: 5 im Juli 2001), so dass eine statistische Auswertung ihrer räumlichen Verteilung nicht möglich war.

Im Jahr 2000 waren die Keimlinge auf beiden Flächen nicht zufällig verteilt, sondern deutlich aggregiert (I_a > 1,5, Tab. 4) in einem schmalen Saum parallel zum Ufer (Abb. 6). Keimlinge von *S. viminalis* und *S. purpurea* waren weiter vom Ufer entfernt als Keimlinge der *S. fragilis*-Gruppe (spät fruktifizierende Arten). Auf der Fläche II betrug der Abstand zwischen den Mittelwerten der räumlichen Verteilung beider Gruppen ca. 1 m, auf der Fläche I ca. 0,5 m. Das Zentrum der Verteilung der später fruktifizierenden Gruppe lag dabei näher an der Wasserlinie (Abb. 6), während Keimlinge der früher fruktifizierenden Gruppe hier fehlten.

Die unterschiedliche Verteilung der Keimlinge in Abhängigkeit von der Entfernung zur Uferlinie entsprach einer gleichartigen Verteilung entlang des Reliefs. Weiden traten auf beiden Flächen nur in einem Ausschnitt des Höhenprofils von etwa 20 cm auf, wobei *S. viminalis* und *S. purpurea* im höheren Bereich häufiger waren als Keimlinge der *S. fragilis*-Gruppe (Abb. 7). Die Höhenverteilung der Keimlinge der früh und spät fruktifizierenden Gruppe wurde für alle Aufnahmetermine und beide Untersuchungsflächen verglichen um eine Änderung der Verhältnisse während der Vegetationsperiode abschätzen zu können. Keimlinge der früh fruktifizierende Gruppe kamen auf der Fläche I an den ersten vier Terminen in signifikant höheren Uferbereichen vor (Mann-Whitney-U-Test: 27.6.00: $Z = 5,14$, $p < 0,001$; 18.7.00: $Z=2,77$, $p = 0,005$; 9.8.00: $Z=3,36$, $p < 0,001$; 31.8.00: $Z = 2,80$, $p = 0,005$); am letzten Aufnahmetermin zeigte sich dieser Unterschied als Trend ($Z = 1,61$, $p = 0,09$). Auf der Fläche II war das Vorkommen der Keimlinge in höheren Bereichen der Kiesbank am ersten, dritten und vierten Termin signifikant (Mann-Whitney-U-Test: 27.6.00: $Z = 2,82$, $p = 0,004$; 9.8.00: $Z = 2,75$, $p = 0,007$; 31.8.00: $Z = 2,27$, $p = 0,023$), zu den beiden anderen Terminen als Trend erkennbar(18.7.00: $Z = 1,67$, $p = 0,09$; 20.9.00: $Z = 1,73$, $p = 0,08$).

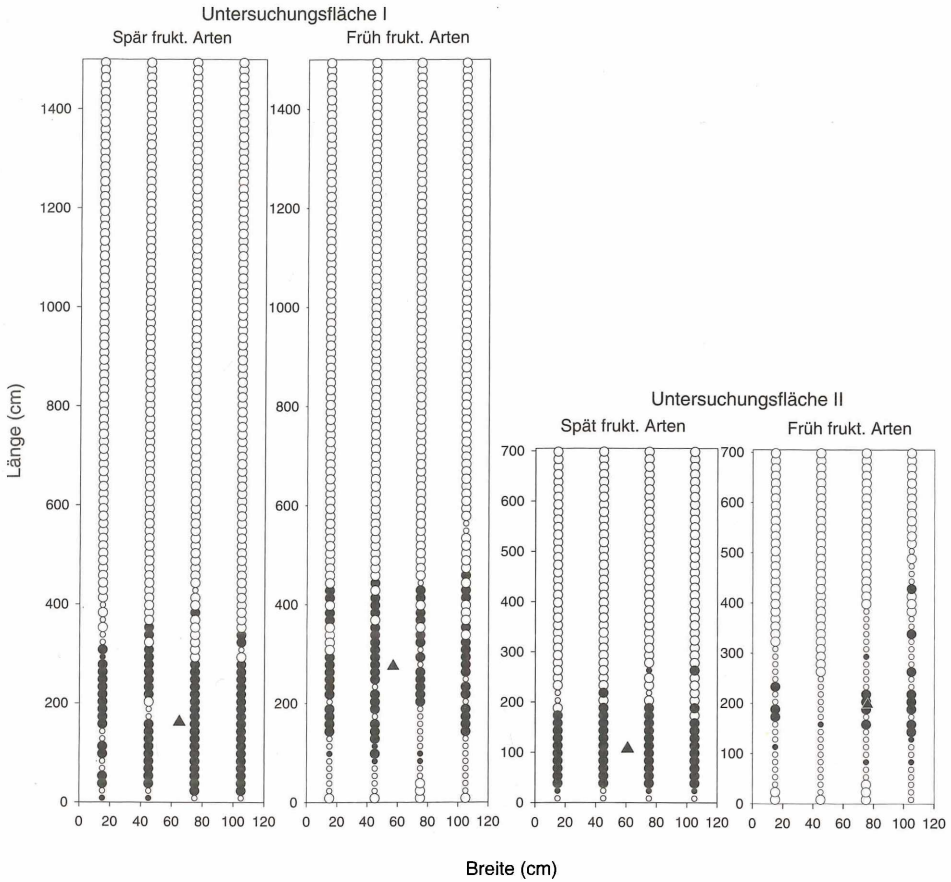


Abb. 6: Räumliche Verteilung der Keimlinge früh und spät fruktifizierender Arten auf den Untersuchungsflächen I und II zum ersten Aufnahmetermin (27.6.2000). Die x-Achse entspricht bei y = 0 dem mittleren Sommerwasserstand. Dargestellt sind Cluster-Indizes (nach SADIE) für jeden Plot der Untersuchungsflächen. Leere Kreise: Clusterindex < 0, gefüllte Kreise: Clusterindex > 0. Große offene Kreise stellen eine Lücke (*gap*) dar (Clusterindex < −1,5), große gefüllte Kreise gehören zu einem *patch* (Clusterindex > 1,5). Dreiecke markieren das räumliche Zentrum der Keimlingsverteilung.

Fig. 6: Spatial distribution of seedlings on the sample areas I and II at the first recording date (27.6.00) for early and late seed dispersers. X-axis at y=0 complies to the waterline at mean summer water level. Pictured are Cluster indices (according to SADIE) for each Plot of the sample areas. Open circles: cluster index < 0, filled circles: cluster index > 0. Large open circles belong to a gap (cluster index < −1.5), large filled circles belong to a patch (cluster index > 1.5). The triangle markes the spatial mean of seedling distribution.

Die Unterschiede der Pegelstände der Rodach zur Zeit des Samenfluges der *S. fragilis*-Gruppe (später fruktifizierend) und von *S. viminalis* und *S. purpurea* (früher fruktifizierend) entsprachen den Unterschieden der Verteilung der Weidenkeimlinge entlang des Höhenprofils (Abb. 7). Wasserstand und Vorkommen der Keimlinge waren dabei an der Fläche II um 10 bis 15 cm höher als an der Fläche I. Die Pegel waren zur Zeit des Samenfluges der früher fruktifizierenden Gruppe signifikant höher als zur Zeit des Samenfluges der später fruktifizierenden Gruppe (Mann-Whitney-U-Test: $p < 0{,}001$). Keimlinge etablierten sich nur im Bereich der jeweiligen Pegelstände während des Samenfluges und knapp darüber.

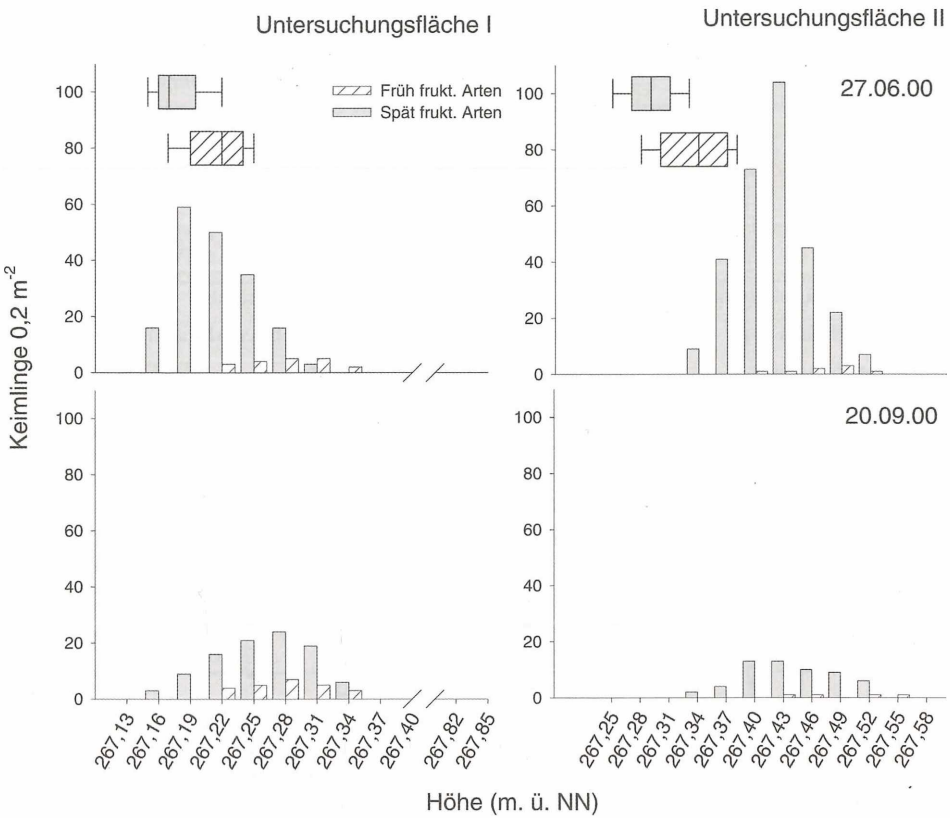
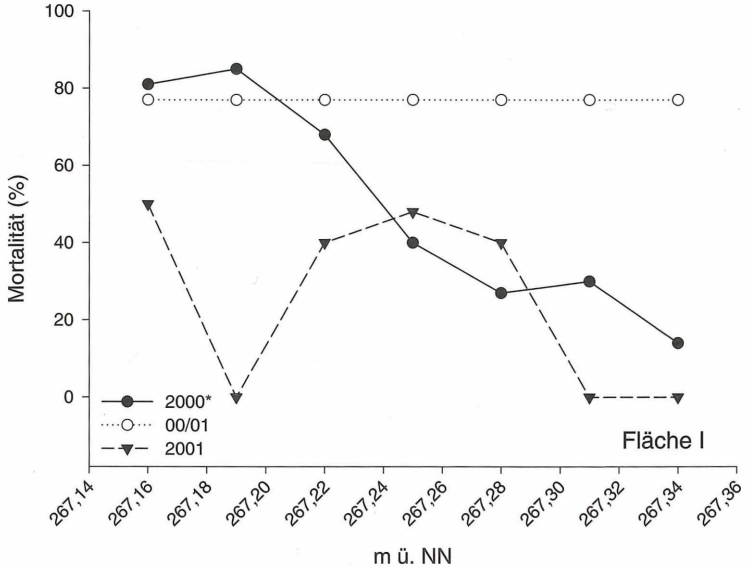


Abb. 7: Verteilungen der Keimlinge beider Artengruppen (früh und spät fruktifizierend) entlang eines Höhengradienten der beiden Untersuchungsflächen, unterschieden nach dem jeweils ersten und letzten Aufnahmetermin (I und II). Die Zahl der Individuen wurde in 3 cm-Höhenstufen zusammengefasst. Wasserstände während der Zeit des Samenfluges beider Artengruppen (Quelle: Landesamt für Wasserwirtschaft) sind als Balkendiagramme dargestellt (Median, 10-, 25-, 75- und 90-Perzentilen sind als Box bzw. Fehlerbalken dargestellt).

Fig. 7: Distribution of seedlings of both species groups (differentiated into first and last recording date 2000 and sample areas I and II) along an altitudinal gradient. Number of individuals are combined to relief categories of 3 cm. Water levels during the time of seed dispersal (source: Landesamt für Wasserwirtschaft) for both species groups are shown as box plots (box plots with 10^{th}, 25^{th}, 75^{th} and 90^{th} percentiles shown as boxes with error bars).

3.2.2. Mortalität

Im Verlauf der Vegetationsperiode 2000 verringerte sich die Zahl der Weidenkeimlinge auf beiden Untersuchungsflächen. Die Mortalität (prozentuale Abnahme der Individuenzahl zwischen der ersten und letzten Aufnahme 2000) war bei der später fruktifizierenden Gruppe in den tieferen und ufernahen Bereichen beider Aufnahmeflächen am höchsten und nahm mit zunehmender Höhe ab (Abb. 8). Aufgrund der geringen Individuenzahl war für die früher fruktifizierende Gruppe eine Berechnung der Mortalität nicht sinnvoll. Aufnahmen an den Flächen I und II im Jahr 2001 ergaben eine starke Reduktion der Individuenzahl, vor allem der *S. fragilis*-Gruppe (Abb. 8), seit dem Herbst 2000. Im Jahr 2001 überlebte auf der Fläche IV kein Keimling die erste Vegetationsperiode. Auf der Fläche III verringerte sich die Anzahl der Keimlinge der früher fruktifizierenden Gruppe von insgesamt 34 auf 21.



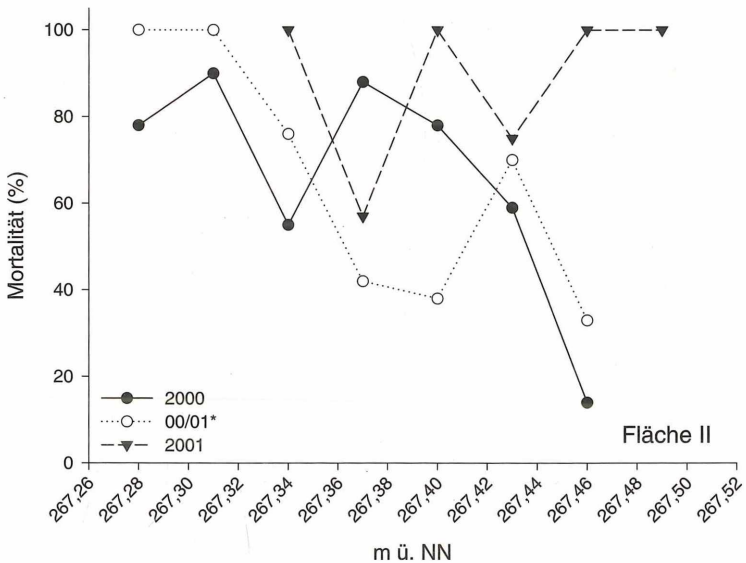


Abb. 8: Mortalität der Keimlinge der spät fruktifizierenden *Salix*-Arten während der Vegetationsperiode 2000, von September 2000 bis Mai 2001 (00/01) und während der Vegetationsperiode 2001 auf den Untersuchungsflächen I und II. Markierte (*) Datenreihen: signifikante Korrelationen zwischen Mortalität und Relief (Spearman Rangkorrelation, $p < 0,05$).

Fig. 8: Mortality (%) of seedlings of the later dispersal *Salix*-group during the vegetation period 2000, from September 00 to May 01 and during the vegetation period 2001 on sample areas I and II. Marked (*) columns indicate correlation (Spearman rank correlation, $p < 0,05$) between mortality and the relief.

3.2.3. Wachstum der Keimlinge

Die Keimlinge zeigten in der ersten Vegetationsperiode auf den Untersuchungsflächen artabhängig unterschiedliches Höhenwachstum (Abb. 9). Individuen von *S. viminalis* und von *S. purpurea* waren am Ende der ersten Vegetationsperiode signifikant höher als *S. fragilis* s.l., im Mittel zeigte *S. viminalis* mehr als die doppelte Sprosslänge als *S. fragilis* s.l. (Abb. 9).

Die Untersuchungen zum Höhenwachstum von Keimlingen im Gewächshaus zeigten dieselben Artunterschiede: *S. viminalis* und *S. purpurea* erwiesen sich als signifikant höher als *S. fragilis* s.l. (Kruskal-Wallis-ANOVA, $H_{N=102}$= 37,33, $p < 0{,}001$). Keimlinge von *S. viminalis* erreichten in nur einer Vegetationsperiode im Gewächshaus Sprosslängen von fast 120 cm. Auch im Freiland erreichten einzelne Keimlinge von *S. viminalis* mehr als 95 cm Höhe. Alle Keimlinge von *S. triandra* starben bei den Untersuchungen im Gewächshaus bereits vor Erreichen eines Alters von 4 Wochen.

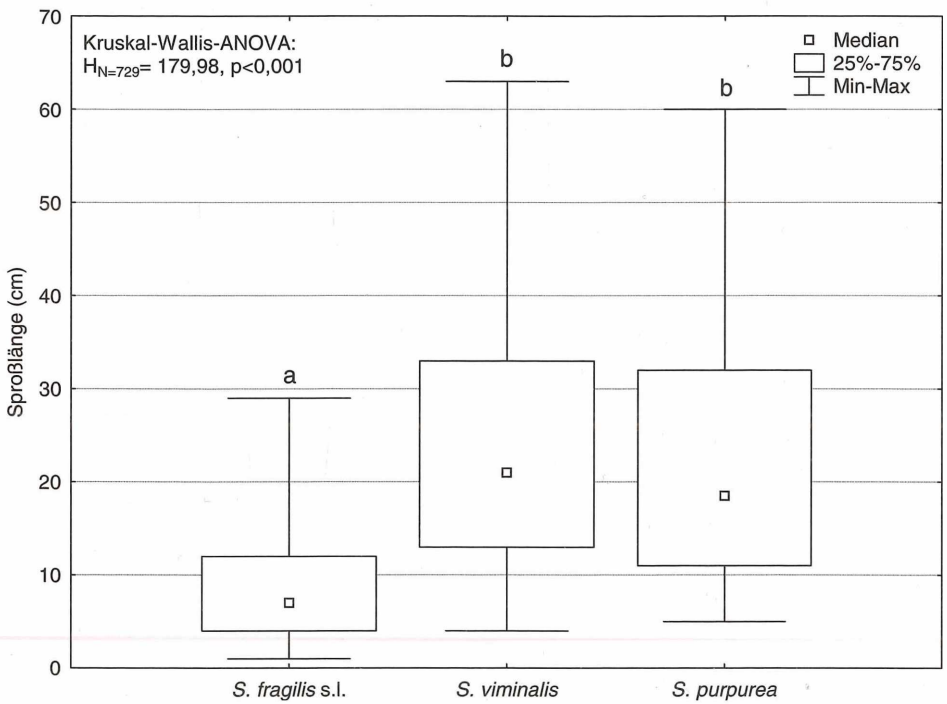


Abb. 9: Höhe der Keimlinge auf den Untersuchungsflächen I und II am Ende der Vegetationsperiode 2000.

Fig. 9: Shoot length of seedlings grown at sample areas I and II (combined) at the end of the vegetation period 2000.

4. Diskussion

Weiden besiedeln frisch sedimentierte Rohböden am Ufer eines Fließgewässers nicht gleichmäßig, sondern extrem aggregiert. Auf allen Aufnahmeflächen wurden Keimlinge nur in einem schmalen Band parallel zum Ufer gefunden. Ähnliche Besiedlungsmuster werden auch bei McBride & Strahan (1984), Niiyama (1990) und Splunder et al. (1995) beschrieben. Die festgestellte räumliche Verteilung der Keimlinge kann durch folgende Ursachen bedingt sein:

1) Die Samen werden vom Wind gleichmäßig auf die gesamte Fläche eingetragen, doch nur in den feuchten, ufernahen Bereichen ist die Keimung möglich.

2) Die Samen gelangen nicht gleichmäßig auf die Fläche, sondern bevorzugt in unmittelbarer Nähe des Ufers.
Wahrscheinlich spielen beide Phänomene eine Rolle beim Zustandekommen der räumlichen Verteilung der Keimlinge. Die mit einem Haarkranz als Flugapparat ausgestatteten Weidensamen werden vom Wind bevorzugt bei trockener Witterung ausgebreitet. Dazu dient ein doppelter Haarkranz, dessen einer Teil das Flugorgan bildet, der andere eine Art Klammerapparat, der den Samen fixiert (LAUTENSCHLAGER-FLEURY 1994). Die Klammerhaare geben den Samen nur nach Aufnahme von Wasser frei, d. h. nur nach der Landung auf ausreichend feuchtem Substrat gelangen die Samen auf den Boden. Nach einer Landung auf trockenem Boden bleiben die Samen im Flugorgan fixiert und können so vom Wind weiter verfrachtet werden. Weidensamen erreichen deshalb über anemochore Ausbreitung bevorzugt jene Rohböden, die auch bei trockener Witterung ausreichend feucht sind, und dies sind in erster Linie die Böden in unmittelbarer Nähe des Ufers. Genau dahin gelangen aber möglicherweise Samen und Keimlinge auch hydrochor, d. h. direkt über das Wasser (JOHNSON 2000). Es konnte gezeigt werden, dass die Samen aller untersuchten Weiden im Wasser keimen. Es ist deshalb anzunehmen, dass auch Samen, die durch den Wind ins Wasser verfrachtet werden, keimen und danach als Keimlinge ans Ufer geschwemmt werden.

Das stark geklumpte Auftreten der Keimlinge entlang des Reliefs deutet aber darauf hin, dass die räumliche Verteilung der Keimlinge nicht nur die Folge eines ungleichmäßigen Eintrages der Samen war. Entlang des Höhengradienten vom Flussufer bis auf den Rücken der Insel traten Keimlinge annähernd normalverteilt nur nahe des Ufers in einem extrem engen Ausschnitt des Reliefs von etwa 20 cm Höhe auf. Offensichtlich sind die Bedingungen für eine erfolgreiche Etablierung der Keimlinge nur in einem bestimmten Höhenbereich optimal, darüber und darunter aber ungünstig. Höher gelegene Bereiche sind möglicherweise aufgrund des durchlässigen Substrates (Sand, Kies) zu trocken (MCBRIDE & STRAHAN 1984, SACCHI & PRICE 1992). Dass nur wenige Keimlinge direkt an der Wasserlinie vorkommen, lässt sich dadurch erklären, dass diese Bereiche häufigen Überflutungen ausgesetzt sind und die empfindlichen Keimlinge stärker unter der mechanischen Belastung durch Wellenschlag leiden. Tatsächlich konnte gezeigt werden, dass gerade in den unteren Bereichen des Reliefs die Mortalität der Keimlinge am höchsten war.

Ein wichtiges Ergebnis der vorliegenden Untersuchung ist der Nachweis, dass sich die verschiedenen Weidenarten teilweise zeitlich und räumlich differenziert ansiedelten. Arten mit früher Samenreife besiedelten höhere und uferfernere Bereiche der Kiesbank als die später fruktifizierenden Arten. Voraussetzung für diese Differenzierung ist, dass Weidensamen bei geeigneten Bedingungen extrem schnell keimen, ihre Keimfähigkeit aber auch rasch verlieren. Bereits ein bis zwei Wochen nach der Samenreife liegt die Keimfähigkeit aller Arten deutlich unter 50%. Treffen die Samen nicht rasch nach der Samenreife auf geeignetes feuchtes Substrat, können sie nicht keimen. Keimlinge beider phänologischer Gruppen siedeln sich deshalb nur in einem schmalen Saum entlang des Ufers an, in dem zur Zeit des Samenfluges der Boden ausreichend feucht ist. Bei fallendem Pegel im Frühjahr bedeutet das, dass sich nacheinander fruktifizierende Weiden auch zeitlich nacheinander und räumlich nebeneinander streifenförmig entlang des Ufers ansiedeln. Die phänologische Differenzierung in der Samenausbreitung ist also ein Grund dafür, dass sich verschiedene Weidenarten in einem Lebensraum nicht zufällig und gleichmäßig verteilt ansiedeln, sondern kleinräumig differenziert. Sie ermöglicht somit, dass Weiden einen insgesamt größeren Teil des Lebensraumes besiedeln können als das bei vollständig synchroner Phänologie der Fall wäre. Besiedelt wird von jeder Art immer nur ein mehr oder weniger großer Bereich parallel zur aktuellen Wasserlinie. Die Größe dieses Bereiches ist abhängig vom Relief, der Beschaffenheit des Substrates und den Schwankungen des Wasserstandes.

Die untersuchten Weiden unterscheiden sich deutlich in ihrem Wachstum während der ersten Vegetationsperiode. *Salix viminalis* und *S. purpurea* werden etwa doppelt so hoch wie *S. fragilis* s.l. Würden alle Arten auf der Fläche gleichmäßig verteilt auftreten, so bestünde die Gefahr, dass *S. fragilis* s.l. der Konkurrenz von *S. viminalis* und *S. purpurea* unterliegt (DOUGLAS 1995). Die phänologische Differenzierung und die dadurch bedingte räumliche

Verteilung der Keimlinge könnten dazu beitragen dass sich auch schwächer wüchsige Arten erfolgreich etablieren können.

Das Ausmaß der räumlichen Differenzierung der Arten richtet sich nach dem Ausmaß ihrer phänologischen Differenzierung sowie nach der Stärke der Wasserstandsfluktuationen. Die gefundenen Besiedlungsmuster belegen zwar den Zusammenhang zwischen dem Etablieren der Keimlinge und der Höhe des Wasserstands, doch können die Muster selbst von Jahr zu Jahr unterschiedlich ausfallen. In jedem Fall aber ist die interspezifische phänologische Differenzierung von Weiden ein Mechanismus, der die Diversität dieser Gattung in alluvialen Habitaten fördert.

Danksagung

Diese Untersuchung wurde unterstützt durch das BMBF-Projekt „Fließgewässerdynamik und Offenlandschaften" (FKZ: 01LN0004). Wir danken Dr. Andreas v. Hessberg für die Unterstützung bei den Freilandarbeiten.

Literatur

BEISMANN, H., WILHELMI, H., BAILLERES, H., SPATZ, H.-C., BOGENRIEDER, A. & SPECK, T. (2000): Brittleness of twig bases in the genus *Salix*: fracture mechanics and ecological relevance. – Journ. Exper. Bot. 51 (344):617–633.

BRADLEY, C. E. & SMITH, D. G. (1986): Plains cottonwood recruitment and survival on a prairie meandering river floodplain, Milk River, southern Alberta and northern Montana. – Canadian Journ. Bot. 64:1433–1442.

DENSMORE, R. & ZASADA, J. (1983): Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows: ecological and evolutionary significance. – Canadian Journ. Bot. 61:3207–3216.

DOUGLAS, D. A. (1995): Seed germination, seedling demography, and growth of *Salix setchelliana* on glacial river gravel bars in Alaska. – Canadian Journ. Bot., 73:673–679.

EDWARDS, P. J., KOLLMANN, J., GURNELL, A. M., PETTS, G. E., TOCKNER, K. & WARD, J. V. (1999): A conceptual model of vegetation dynamics on gravel bars of a large Allpine river. – Wetland Ecol. Management 7:141–153.

ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – Ulmer Verlag, Stuttgart: 1059 S.

ENDERS, G. (1996): Klimaatlas von Bayern. – München.

GRUBB, P. J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. – Biol. Rev. 52:107–145.

HOFFMANN, K. H. (1970): Erläuterungen zur geologischen Karte von Bayern 1:25000., Blatt Nr. 5831, Seßlach. – Bayer. Geologisches Landesamt München.

HOLDENRIEDER, O., RUDOW, A. & AAS, G. (1999): Die Gattung *Salix*. Eine Einführung in die Vielfalt, Biologie und Ökologie der Weiden. – Schweizer. Zeitschr. Forstwes. 150 (11):405–411.

HÖRANDL, E., FLORINETH, F. & HADACEK, F. (2002): Weiden in Österreich und angrenzenden Gebieten. – Eigenverlag des Arbeitsbereiches Ingenieurbiologie und Landschaftsbau, Universität Wien, Wien: 164 S.

JOHNSON, W. C. (2000): Tree recruitment and survival in rivers: influence of hydrological process. – Hydrol. Process 14:3051–3074.

KARRENBERG, S., EDWARDS, P. J. & KOLLMANN, J. (2002): The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. – Freshwater Biol. 47:733–748.

KARRENBERG, S. & SUTER, M. (2003): Phenotypic trade-offs in the sexual reproduction of Salicaceae from flood plains. – Amer. Journ. Bot. 90 (5):749–754.

KRASNY, M. E., VOGT, K. A. & ZASADA, J. C. (1988): Establishment of four Salicaceae species on river bars in interior Alaska. – Holarctic Ecol. 11:210–219.

LAUTENSCHLAGER, E. (1984): Keimungsbeobachtungen bei einigen Weidenspecies. – Bauhinia 8 (1):31–35.

LAUTENSCHLAGER-FLEURY, D. (1994): Die Weiden von Mittel- und Nordeuropa. – Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin: 171 S.

MCBRIDE, J. R. & STRAHAN, J. (1984): Establishment and survival of woody riparian species on Gravel Bars of an intermittent stream. – Amer. Midland Naturalist 112:235–245.

MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (1971): Die natürlichen Grundlagen der Landschaften Nordostbayerns. In: HELLER, H. (Hrsg.): Exkursionen in Franken und Oberpfalz: 1–20.

NIIYAMA, K. (1990): The role of seed dispersal and seedling traits in colonisation and coexistence of *Salix* Species in a seasonally flooded habitat. – Ecol. Research 5:317–331.
PERRY, J. N. (1998): Measures of spatial patterns for counts. – 79 (3):1008–1017.
–, WINDER, L., HOLLAND, J. M. & ALSTON, R. D. (1999): Red-blue plots for detecting clusters in cout data. – Ecol. Letters 2:106–113.
REBHAN, H. (1998): Chancen und Möglichkeiten der Redynamisierung am Obermain. – Schriftenr. Landschaftspfl. Natursch. 56:173–186.
RECHINGER, K. H. (1992): *Salix* taxonomy in Europe – problems, interpretations, observations. – Proc. Royal Soc. Edinburgh 98B:1–12.
SACCHI, C. F. & PRICE, P. W. (1992): The relative of abiotic and biotic factors in seedling demography of arroyo willow (*Salix lasiolepis*). – Amer. Journ. Bot. 79 (4):395–405.
SACHS, L. (2002): Angewandte Statistik. – Springer Verlag, Berlin: 889 S.
SCOTT, M. L., AUBLE, G. T. & FRIEDMANN, J. M. (1997): Flood dependency of cottonwood establishment along the Missouri River, Montana, USA. – Ecol. Applic. 7 (2):677–690.
–, FRIEDMANN, J. M. & AUBLE, G. T. (1996): Fluvial process and the establishment of bottomland trees. – Geomorphology 14:327–339.
–, SHAFROTH, P. B. & AUBLE, G. T. (1999): Responses of riparian cottonwoods to alluvial water table declines. – Envir. Management 23 (3):347–358.
SIMAK, M. 1980. Germination and storage of *Salix caprea* L. and *Populus tremula* L. seeds. In: WANG, B. S. P. & PITEL, J. A., (Eds.). Proceed. internat. sympos. forest tree seed storage Ottawa, Canada.
SKVORTSOV, A. K. (1999): Willows of Russia and adjacent countries. – University of Joensuu: 307 S.
SPÄTH, V. & REIF, A. (2000): Auenwälder am Oberrhein. In: WEHLING, H.-G. (Hrsg.): Der Rhein: 99–105. Landeszentrale für politische Bildung Baden-Württemberg.
SPLUNDER, I. v., COOPS, H., VOESENEK, L. A. C. J. & BLOM, C. W. P. M. (1995): Establishment of alluvial forest species in floodplains: the role of dispersal timing, germination charakteristics and water level fluctuations. – Acta Bot. Neerl. 44 (3):269–278.
VÖLKL, W., VON HEßBERG, A., MADER, D., METZNER, J., GERSTBERGER, P., HOFFMANN, K. H., REBHAN, H. & KREC, R. (2002): Natural succession in a dynamic riverine landscape and the protection of open areas. In: REDECKER, B., FINK, P., HÄRDTLE, W., RIECKEN, U. & SCHRÖDER, E. (Eds.): Pasture landscapes and nature conservation: 413–421. – Springer Verlag, Heidelberg.
WALKER, L. R., ZASADA, J. C. & CHAPIN III, F. S. (1986): The role of life history processes in primary succession on an alaskan floodplain. – Ecology 67 (5):1243–1253.
WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1986): Ökologie der Erde Band 3. – UTB: 587 S.

Dr. Alexandra Kehl
Lehrstuhl für Pflanzensystematik, Abt. Mykologie
Universität Bayreuth
Universitätsstrasse 30
95440 Bayreuth
alexandra.kehl@uni-bayreuth.de

Dr. Andreas Reuter
Dr. Gregor Aas
Ökologisch-Botanischer Garten
Universität Bayreuth
Universitätsstrasse 30
95440 Bayreuth
andreas.reuter@uni-bayreuth.de
gregor.aas@uni-bayreuth.de

Eingang des Manuskriptes am 27.09.2007, endgültig angenommen am 07.12.2007.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: NS_28

Autor(en)/Author(s): Kehl Alexandra, Reuter Andreas, Aas Gregor

Artikel/Article: Einfluss der Phänologie der Samenausbreitung und des Wasserstandes auf die Etablierung von Keimlingen verschiedener Mix-Arten an renaturierten Auenstandorten 85-101