

Praxisleitfaden

Waldbauliche Empfehlungen zur Erhaltung einer sukzessionsgestützten Wiederbewaldung von Störungsflächen mit Pionierbaumarten



Katharina Tiebel



**TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
DRESDEN**

Impressum

Autor

Dr. Katharina Tiebel
Technische Universität Dresden
Pienner Straße 8
01737 Tharandt
Katharina.Tiebel@tu-dresden.de
www.tu-dresden.de/bu/umwelt/forst/wb/waldbau

Mitarbeit

Antje Karge, Technische Universität Dresden, Tharandt

Grafiken und Fotos

Katharina Tiebel

Veröffentlichung im Juli 2024



Gefördert durch:



Bundesministerium
für Ernährung
und Landwirtschaft

Bundesministerium
für Umwelt, Naturschutz
und nukleare Sicherheit

aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages

Inhaltsverzeichnis

Impressum	1
I. Einführung	3
II. Ziel und Aufbau des Leitfadens	9
III. Verjüngungsökologische Eigenschaften von Pionierbaumarten.....	10
1. <i>Betula pendula</i> Roth (Sandbirke)	12
1.1. Vorkommen und Ansprüche	12
1.1. Verjüngung	12
2. <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn. (Schwarzerle)	17
2.1. Vorkommen und Ansprüche	17
2.2. Verjüngung	18
3. <i>Salix caprea</i> L. (Salweide)	22
3.1. Vorkommen und Ansprüche	22
3.2. Verjüngung	22
4. <i>Populus tremula</i> L. (Zitterpappel)	27
4.1. Vorkommen und Ansprüche	27
4.2. Verjüngung	27
5. <i>Pinus sylvestris</i> L. (Waldkiefer)	31
5.1. Vorkommen und Ansprüche	31
5.2. Verjüngung	32
6. <i>Larix decidua</i> Mill. (Europäische Lärche)	36
6.1. Vorkommen und Ansprüche	36
6.2. Verjüngung	36
IV. Voraussetzungen für eine erfolgreiche Wiederbewaldung.....	40
V. Entscheidungspfade zur individuellen Beurteilung der Wiederbewaldung	48
<i>Betula pendula</i> Roth (Sandbirke)	48
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn. (Schwarzerle)	49
<i>Salix caprea</i> L. (Salweide)	50
<i>Populus tremula</i> L. (Zitterpappel)	51
<i>Pinus sylvestris</i> L. (Waldkiefer)	52
<i>Larix decidua</i> Mill. (Europäische Lärche)	53
VI. Literaturverzeichnis	54

I. Einführung

Störungen sind natürliche Ereignisse, die es zur Schaffung, Prägung und Erhaltung von heterogenen Ökosystemen und den damit verbundenen Leistungen und der Biodiversität braucht. Anders als allgemein hin eingeschätzt, können Störungen somit auch einen positiven Einfluss auf die Ökosysteme und die Diversitätserhaltung haben (Jentsch et al. 2019, Wohlgemuth et al. 2019).

Eine Störung kennzeichnet sich durch eine abrupte räumliche und zeitliche Veränderung von Zustandsgrößen in einem Ökosystem aus, welche den Verlust von Ressourcen und lebender Biomasse zur Folge hat. Die Art der Veränderung kann sowohl periodisch als auch episodisch auftreten (Bartsch & Röhrig 2016, Jentsch et al. 2019). In den mitteleuropäischen Wäldern werden Störungen ausgelöst durch

- abiotische Ereignisse (Waldbrand, Windwurf, Überflutung, Lawinen in Gebirgen, Starkregen, Schneebruch, Früh- und Spätfrost, Dürre, Hitzewellen),
- biotische Ereignisse (Insektenmassenvermehrungen) und
- anthropogene Ereignisse (Mahd, Beweidung, Holzeinschlag, Trockenlegung, Wiedervernässung etc.) (Bartsch & Röhrig 2016, Jentsch et al. 2019).

Welche Bestände sind besonders von Störungen betroffen?

Obwohl sich die Nadelholzreinbestände als rentable Variante für die schnelle und günstige Bauholzproduktion in der Vergangenheit erwiesen haben, zeichnen sich

diese besonders durch eine hohe Instabilität gegenüber biotischen und abiotischen Schadereignissen aus (Löf et al. 2010, Hansen & Spiecker 2016, Zerbe 2023) (Abb. 1 & 2). Der Anbau von Gemeiner Fichte (*Picea abies*) und Gemeiner Kiefer (*Pinus sylvestris*) wurde zu diesen Zwecken über das natürliche Verbreitungsgebiet ausgeweitet (Zerbe & Wiegleb 2009, Löf et al. 2010, Zerbe 2023).

In Deutschland waren 2012 noch ca. 25% der Waldfläche mit Gemeiner Fichte, 22% mit Gemeiner Kiefer und nur 15% mit Rotbuche (*Fagus sylvatica*) und 10% mit Eiche (*Quercus spec.*) bewaldet (Bartsch et al. 2020, Thünen-Institut & BMEL 2023). Vor allem Sturmereignisse, Waldbrände, Insektenkatastrophen und Trockenheit sowie deren kombiniertes Auftreten haben in der Vergangenheit zu großflächigen Störungen geführt (Löf et al. 2010, Hansen & Spiecker 2016, Zerbe 2023).



Abb. 1: Abgestorbene Fichten infolge von Borkenkäfern



Abb. 2: Abgestorbene Kiefern infolge von Trockenheit

Was sind die Auswirkungen von Störungen?

Das Ausmaß einer Störung hängt von der Art der Störung, das Vorhandensein von Wechselwirkungen verschiedener Störereignissen (z.B. Trockenheit und Borkenkäfer), der räumlichen Ausdehnung (betroffene Fläche, Form und räumliche Verteilung von Störungen), der zeitlichen Ausdehnung (Dauer, Häufigkeit, Saisonalität

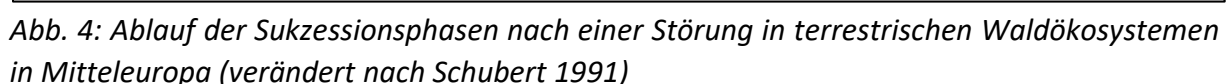
und Intervall), der Stärke und der Störungsintensität ab (Jentsch et al. 2019) (Abb. 3). Je mehr Fläche von einem Störungsereignis betroffen ist, desto schwerwiegender sind die lokalen Veränderungen. Insbesondere der Wechsel von einer bestockten Waldfläche zu einer entwaldeten Freifläche hat erhebliche Veränderungen der ökologischen Bedingungen zur Folge. So werden Ab- und Umbauprozess auf und im Boden von organischem Material durch die Erwärmung des Oberbodens und Aktivierung der Bodenorgansimsen beschleunigt, was eine vermehrte Freisetzung von Stickstoff, Kohlendioxid und Nährstoffen zur Folge hat. Infolge des Verlustes von Bestockung und Schaffung konkurrenzfreier Bodenoberflächen ist eine vollständige Aufnahme aller freigesetzten Nährstoffe nicht mehr gegeben. Bedingt durch Auswaschung und Bodenerosionen sind Nährstoffaustrag und mitunter partielle Gewässereutrophierungen die Folge. Auch kann die direkte Strahlung und Trockenheit zur Reduktion von Bodenwasser führen (Seidl et al. 2019, Bartsch et al. 2020).



Abb. 3: Ehemals mit gemeiner Kiefer bestockte Waldbrandfläche in Brandenburg

Störungen als abruptes Ereignis lösen als eine von vielen Reaktionen des Ökosystems Sukzessionsprozesse aus (Zerbe & Meiwes 2000, Wohlgemuth et al. 2019). Infolge einer Sukzession kommt es zu einer kontinuierlichen und gerichteten Veränderung der Struktur, Artenzusammensetzung (Ablösung von Artgemeinschaften durch Einwanderung und konkurrenzbedingte Ausscheidungsprozesse) und Funktionen als Prozess aufeinanderfolgender Phasen auf den gestörten Flächen (Bartsch & Röhrig 2016). Störungen können in allen Sukzessionsphasen auftreten und damit diese auf eine frühere Phase zurücksetzen (Seidl et al. 2019). Am Beispiel großflächig gestörter Wälder in Mitteleuropa verläuft der Phasenwechsel von den frühen Sukzessionsstadien Kräuter/Gräser und Pionierwaldstadium über das Übergangsstadium (Pionier-, Intermediär- und Schlusswald-

Der räumliche und zeitliche Fortgang einer Sukzession auf Störungsflächen hängt von den standörtlichen Bedingungen, der Störungsflächengröße, der Baumartenausstattung, der Samenbaumverfügbarkeit und den Witterungsbedingungen im Verjüngungszeitraum ab (Jentsch et al. 2019, Tiebel 2024a) (Tab. 1). Aufgrund der vielen Einflussgrößen und Wechselbeziehungen zueinander kann es für keine Störungsfläche und keine Baumart ein universelles Wiederbewaldungsmuster geben. Bereits geringfügig abweichende Ausprägungen einzelner Einflussgrößen können zu einem unterschiedlichen Sukzessionsfortschritt benachbarter Störungsflächen führen.



Die Landeswaldgesetze sehen einer Wiederbewaldung von Waldflächen in einem Zeitraum von 3 bis 10 Jahren - vorrangig mit standortsgerechter Naturverjüngung - vor (Tiebel 2024b). Fehlt es an einer geeigneten Baumartenausstattung, aufgrund arten- und strukturarmer Vorbestände, ist eine Wiederbewaldung mithilfe der Sukzession nur durch Pionierbaumarten leistbar. Es ergibt sich die Notwendigkeit nach der Frage, in welchen Fällen eine Wiederbewaldung mit Pionierbaumarten erfolgreich sein kann?

Wann ist eine Wiederbewaldung erfolgreich?

Das Ankommen von Naturverjüngung von Pionierbaumarten setzt, wie bei allen Baumarten, die Anwesenheit von Samenbäumen voraus. Bei Ausbreitungslimitierung der Baumsamen ist zusätzlich eine regelmäßige räumliche Verteilung der Samenbäume eine wichtige Voraussetzung.

Fehlt es an Samenbäumen in den angrenzenden, intakten Waldbereichen oder in Teilbereichen sind die Konsequenzen Fehlstellen auf den Störungsflächen. In arten- und strukturarmen Waldgebieten ist die häufigste Ursache ausbleibender Naturverjüngung der Mangel an Samenbäumen – auch für Pionierbaumarten. In Waldflächen mit viel Fichte werden die Fehlstellen auf den Störungsflächen oft durch Fichtennaturverjüngung ausgefüllt (Abb. 5). Ist die Voraussetzung nach Samenbäumen erfüllt, braucht es ausreichend feuchte, vegetationsfreie Oberböden und Niederschläge in Frühjahr und Sommer, um die Keimung und Etablierung der Naturverjüngung zu ermöglichen. Fehlende Niederschläge in der Vegetationsperiode sind die zweithäufigste Ursache ausbleibender Naturverjüngung und einer langsam voranschreitenden Sukzession mit Pionierbaumarten (Tiebel et al. 2023b, Tiebel et al. 2023a).

Tab. 1: Einflussgrößen, die den Ablauf und Fortschritt einer Sukzession beeinflussen (Jentsch et al. 2019, Tiebel 2024a)

abiotische Standortsfaktoren	biotische Standortsfaktoren	Samenbäume	Witterungsbedingungen
Relief (Reliefposition, Hangneigung und Hangrichtung)	intra- und interspezifische Konkurrenz (Begleitwuchs)	Baumarten	Niederschlagsmengen, Temperaturen und Strahlung
edaphische Faktoren (Bodentyp, Verfügbarkeit von Nährstoffen und Wasser)	Verbiss und Herbivorie	Anzahl und räumliche Verteilung	Mikroklima
Größe und Form der Störungsfläche	Mykorrhizierung	Ausbreitungsdistanz und Ausbreitungsvektor	Hitze und Trockenperioden



Abb. 5: Wiederbewaldete Störungsfläche mit einem hohen Anteil an Fichtennaturverjüngung

Hat die Arbeit mit Pionierbaumarten Vorteile?

Für die Einwanderung oder Einbringung von Halbschatt- und Schattbaumarten, bspw. zur Schaffung zukünftig potentiell klimaresilienter Mischwälder, braucht es den schützenden Schirm von Pionierbaumarten als sogenannten Vorwald (Franko 2015, Beck et al. 2016, Bartsch et al. 2020) (Abb. 6). Anders als Halbschatt- und Schattbaumarten (z.B. Rotbuche, Weißtanne), vermögen sich die bodenvagen und anspruchslosen Pionierbaumarten, trotz der klimatisch extremen Bedingungen (Spät-

und Frühfröste, Trockenheit, Hitze, Wind und direkte Sonneneinstrahlung), auf einer Freifläche zu etablieren (Atkinson 1992, Renaud et al. 2011, Bartsch et al. 2020). Ihre regelmäßige Fruktifikation und hohe Ausbreitungsfähigkeit trägt dazu bei, Störungsflächen bereits im Jahr des Schaderignisses wieder zu besiedeln und dank ihres vergleichsweise rascheren Jugendwachstums die Wasser-, Kohlenstoff- und Nährstoffkreisläufe zeitnah wiederherzustellen (Burschel & Huss 2003, Bartsch et al. 2020) (Abb. 7).



Abb. 7: Wiederbewaldete Störungsfläche mit Sandbirke, Eberesche, Zitterpappel und Salweide

Jedoch ermöglicht die Arbeit mit Pionierbaumarten nicht nur eine kostenlose Wiederbewaldung von Störungsflächen und die Grundlage für nachfolgende Sukzessionsstadien. Pionierbaumarten haben darüber hinaus eine hohe ökologische Relevanz. Die nährstoffreiche Streu besitzt bodenverbessernde Eigenschaften und die

Wurzeln die Fähigkeit eines verbesserten Oberbodenaufschlusses (Leibundgut 1982, Leder 1992, Prien 1995, Stark et al. 2011, Bartsch et al. 2020). Langfristig lassen sich mit Pionierbaumarten dadurch auf degradierten Standorten die Nährstoffausstattung der Böden erhöhen, die Stoffkreisläufe steigern, die Humus- und Bodenformen sowie das Boden- und Bestandesklima positiv beeinflussen (Leder 1992, Prien 1995, Zerbe & Wiegler 2009). Auch der Artenverarmung in den Nadelholzreinbeständen können Pionierbaumarten entgegenwirken, da sie vielfältige Habitatstrukturen für Tierarten aufweisen, mit deren Hilfe sich langfristig die Dichte und Artvielfalt von Schädling antagonistischen erhöhen lässt (Turcek 1961, Zerbe & Wiegler 2009).



Abb. 6: Die am häufigsten in Deutschland Freiflächen besiedelnde Pionierbaumarten sind Betula pendula (Sandbirke), Alnus glutinosa (Schwarzerle), Populus tremula (Zitterpappel), Salix caprea (Salweide), Pinus sylvestris (Gemeine Kiefer) und Larix decidua (Europäische Lärche)

II. Ziel und Aufbau des Leitfadens

Der Praxisleitfaden richtet sich an alle Waldbesitzende und Waldbewirtschaftende, die Störungsflächen mithilfe von Naturverjüngung der Pionierbaumarten wiederbewalden möchten. Die Wiederbewaldung über den Weg der Sukzession mit Pionierbaumarten kann gewünscht sein, weil es an potentiell klimaresilienten (Misch)Baumarten fehlt, weil das Ausmaß der Störungsfläche für die Wiederbewaldung mit Baumarten mit weniger weiten Ausbreitungsdistanzen zu groß ist oder bewusst Risikovorsorge für die Zukunft durch eine dauerhafte Integration von Pionierbaumarten betrieben werden soll.

Der Leitfaden soll Hilfestellung darüber geben, einzuschätzen in welchen Fällen das Ankommen von Naturverjüngung zu erwarten ist und unter welchen Ausgangssituationen dies nur eingeschränkt oder gar nicht

zu erwarten ist. Für die Einschätzung sind verjüngungsökologische Informationen zur Samenproduktion, Samenausbreitungsdistanzen und Keimvoraussetzungen von entscheidender Bedeutung, weshalb in Kapitel **III. Verjüngungsökologie** umfangreich auf diese Aspekte für jede Pionierbaumart eingegangen wird. In **Kapitel IV. Voraussetzungen für eine erfolgreiche Wiederbewaldung** werden überblickartig für alle Pionierbaumarten waldbauliche Empfehlung zur Vorhaltung und Pflege der Samenbäume gegeben und wichtige Entscheidungskriterien zur individuellen Beurteilung der Wiederbewaldung einer Störungsfläche benannt. Dabei wird auf sukzessionsunterstützende Maßnahmen, wie der Bodenvorbereitung unter veränderten klimatischen Bedingungen eingegangen.

III. Verjüngungsökologische Eigenschaften von Pionierbaumarten

Pionierbaumarten sind lichtbedürftige und konkurrenzschwache Baumarten mit einer vergleichsweise geringen Lebensspanne (Roloff & Pietzarka 2014, Schütt & Stimm 2014b, Schütt & Stimm 2014a, Tamm 2014, FVA 2021). Aufgrund ihrer hohen Lichtansprüche und Konkurrenzschwäche können Pionierbaumarten meist nur auf Extremstandorten mit limitierten Wasser- und/oder Nährstoffressourcen dominant werden und Rein- bzw. Mischbestände ausbilden. Daher sind sie am häufigsten in frühen Sukzessionsstadien, auf Sonderstandorten, in gestörten Wäldern oder an den Waldgrenzen Europas anzutreffen (Beck et al. 2016, Da Ronch et al. 2016, Enescu et al. 2016, Houston et al. 2016b).

Häufig wird von einer alljährlich hohen Samenproduktion durch Pionierbaumarten ausgegangen (Burschel & Huss 2003). Doch wie die Halbschatt- und Schattbaumarten weisen auch Pionierbaumarten eine unregelmäßige Samenproduktion, sogenannte Mastjahre und Nichtmastjahre auf, die von Boden- und Klimabedingungen sowie der individuellen Vitalität, Dimension, Kronengröße und Alter des Samenbaums beeinflusst wird (Sarvas 1952, Worrell 1995,

Shearer 2008, Pietzarka & Roloff 2014, Tiebel et al. 2019b, Tiebel et al. 2020a). Zudem treten jährliche Schwankungen im Keimprozent auf, wobei in Mastjahren in der Regel die höchsten Keimprozente erzielt werden (Carlisle & Brown 1968, Hall & Nyong'o 1973, Atkinson 1992, Young & Clements 2003, Myking et al. 2011, Kaliniewicz et al. 2013).

Die Samen der Pionierbaumarten werden häufig durch Wind, aber auch Wasser und Tiere über weite Entfernungen verbracht. Es gilt jedoch anzumerken, dass auch bei Pionierbaumarten, anders als allgemein angenommen, die Ausbreitungsdistanzen begrenzt sind (Kohlermann 1950, McVean 1953, Carlisle & Brown 1968, Tiebel et al. 2019a, Tiebel et al. 2020a).

Generell gibt es zwischen den Pionierbaumarten artspezifische Unterschiede in der Samenproduktion, den Samenausbreitungsdistanzen und der Toleranz gegenüber Trockenheit in den ersten Jahren, weshalb es für die Einschätzung des Wiederbewaldungserfolges von Störungsflächen notwendig ist die Verjüngungsökologie jeder Pionierbaumart im Einzelnen zu betrachten.

Betula pendula Roth (Sandbirke)

Standort

Nährstoffansprüche: gering

Wasseransprüche: gering

Lichtbedarf: >15% der Freilandstrahlung

ph-Wert: 3 bis 8

Blütenbildung

Freiland: 5 bis 10 Jahre

Bestand: 20 bis 25 Jahre

Mastjahre

Intervalle: 2 bis 3 Jahre

Samenproduktion

Mastjahr: 3,7 bis 10 Mio.

Nichtmastjahr: 30.000 bis 1,5 Mio.

Samenausbreitung

Distanzen: 40 bis 360 m

Einflussfaktoren: Windgeschwindigkeit, Windrichtung, Relief, Baumposition

Samenlebensdauer

auf dem Boden: 6 bis >13 Wochen

Bodensamenbank: 1 bis >13 Jahre

Sämlingsbank

Ausbildung: keine

Keimung

Keimfähigkeit: 10 bis 90%

Standort: feuchte Mineralböden, Dunkelheit bis voller Lichtgenuss

Ausdauer bei Trockenheit: bis 3 Wochen

1. *Betula pendula* Roth (Sandbirke)

Die Sandbirke kann zwischen 100 und 120 Jahre alt, 10-30m hoch und bis 60 cm im BHD werden (Roloff & Pietzarka 2014, FVA 2021).

1.1. Vorkommen und Ansprüche

Verbreitungsareal und klimatische Einstufung

Aufgrund der Toleranz der Sandbirke gegenüber Hitze und Kälte ist die Art in ganz Europa, einschließlich der Britischen Inseln, dem hohen Norden und Zentralsibirien, verbreitet (Atkinson 1992, Roloff & Pietzarka 2014, Beck et al. 2016). Die Sandbirke besiedelt Höhen bis 2.000 m ü. NN und verträgt Kältespitzen von -35 bis -45°C (Roloff & Pietzarka 2014, FVA 2021), wobei die Kältengrenze ihrer Ausbreitung in Bereichen mit mittleren Januartemperaturen von -20°C liegt (Roloff & Pietzarka 2014). Im Verbreitungsareal ist die Sandbirke an jährliche Niederschlagsmengen von 400 mm bis 1.800 mm gebunden (Peinado & Moreno 1989), im Süden an durchschnittliche Regenmengen von nicht weniger als 10 mm bis 20 mm im Sommer (Atkinson 1992, Beck et al. 2016).

Standörtliche Ansprüche

Die bodenvage Sandbirke stellt wenig Ansprüche an die Nährstoffversorgung und Wasserverfügbarkeit (Atkinson 1992, Roloff & Pietzarka 2014, Beck et al. 2016), wenn sie auf bereits trockenen Standorten erwachsen ist (Roloff & Pietzarka 2014). Ebenfalls besiedelt sie frische Standorte, besitzt jedoch nur eine geringe Staunässe- und Grundwassertoleranz (FVA 2021). Eine

plötzliche Veränderung des Wasserhaushaltes verträgt die Sandbirke sehr schlecht und kann mit Absterbeerscheinungen darauf reagieren (Roloff & Pietzarka 2014). Aufgrund ihrer Konkurrenzschwäche besiedelt sie erfolgreich trockenere, nährstoffarme Standorte, sandige Böden und Felsen (Atkinson 1992, Roloff & Pietzarka 2014), gedeiht jedoch auf nährstoffreichen, lockeren, tiefgründigen und gut durchlässigen Lehmböden am besten (Beck et al. 2016, FVA 2021). Die Sandbirke zeigt sich tolerant gegenüber pH-Werten von 3 bis 8 (Perala & Alm 1990, Atkinson 1992). Ein langfristiges Erwärmen bei Strahlungsbedingungen unter 9-15% ist der Sandbirke nicht möglich (Perala & Alm 1990, Kobe et al. 1995, Roloff & Pietzarka 2014).

1.1. Verjüngung

Blüte und Bestäubung

Die Sandbirke ist eine einhäusige Baumart (Perala & Alm 1990, Beck et al. 2016), welche im Freiland mit 5-10 Jahren und im Bestand verzögert mit 20-25 Jahren das erste Mal fruktifiziert (Atkinson 1992, Beck et al. 2016, FVA 2021). Der Pollenflug findet witterungsbedingt im April bis Juni statt (Atkinson 1992, Roloff & Pietzarka 2014). Die Samenreifung erfolgt zwischen Juli und Oktober. Das Keimprozent der Samen hängt maßgeblich von warmen Frühjahrsstemperaturen und reichlicher Blüte ab (Perala & Alm 1990, Atkinson 1992). Ein kaltes Frühjahr kann zu einer Reduktion von männlichen Blüten führen (Atkinson 1992). Länger anhaltende kalte oder feuchte Bedingungen beeinträchtigen zudem den Pollenflug und die Bestäubung (Sarvas 1952), was

zu einer deutlichen Reduktion der Samenmengen führt (Atkinson 1992).

Samenproduktion

Die windverbreiteten Samen der Sandbirke sind beflügelte Nüsschen, welche meist 1,5-2,0 mm groß werden (Brouwer & Stählin 1975, Perala & Alm 1990) und ein Tausendkorngewicht von 0,12-0,15 g aufweisen (MacCarthaigh & Spethmann 2000, Roloff & Pietzarka 2014) (Abb. 7).



Abb. 7: Samen einer Sandbirke

In der Regel weist Sandbirke aller 2-3 Jahre gute Samenjahre auf (Sarvas 1948, Zerbe 2001, Beck et al. 2016), wovon die Produktion der Samenmenge, neben dem Baumalter abhängig ist. In Mastjahren kann ein einzelner Baum zwischen 3,7-10,0 Millionen Samen produzieren (Perala & Alm 1990, Popadyuk et al. 1995, Wagner et al. 2004, Huth 2009, Tiebel et al. 2020a). Zudem ist die Keimfähigkeit der Samen in einem Mastjahr deutlich gesteigert (Sarvas 1948, Marquis 1969, Holm 1994). In Nicht-Mastjahren kann die Samenproduktion auf 0,03-1,5 Millionen Samen je Baum sinken (Huth 2009, Tiebel et al. 2020a), was etwa

5-10% eines guten Saatgutjahres ausmacht (Sarvas 1948).

Samenausbreitung

Der Samenflug der Sandbirke findet von Juni bis November statt (Perala & Alm 1990, Atkinson 1992, Huth 2009). Die mittleren Ausbreitungsdistanzen variieren zwischen 40 m und 360 m (Karlsson 2001, Huth 2009, Tiebel et al. 2020a), wobei maximale Ausbreitungsdistanzen vereinzelter Samen bis 800 m nachgewiesen wurden (McEuen & Curran 2004, Huth 2009). In der Regel werden nur bis zu 10% der Samen über eine Distanz von 100 m verbreitet (Perala & Alm 1990). Die höchsten Samendichten finden sich in Entfernungen von 25-50 m zum Samenbaum (Sarvas 1948, Bjorkbom 1971, Perala & Alm 1990) und können bis zu 50.000 Samen je m² betragen (Roloff & Pietzarka 2014). Durch Verwehung der Samen über eine Schneedecke (sekundäre Ausbreitung) können im Vergleich zur primären Ausbreitung durch Wind bis zu dreifach längere Ausbreitungsdistanzen erreicht werden (Matlack 1989).

Grund für die variierenden Samenflugdistanzen und Ablagerungsdichten sind der Einfluss von Windgeschwindigkeit, Windrichtung und Samenbaumposition sowie Relief (Perala & Alm 1990, Tiebel et al. 2020a). Mit der Windrichtung und hangabwärts werden die Birkensamen über größere Distanzen verbracht, als entgegen der Windrichtung und hangaufwärts (Huth 2009, Tiebel et al. 2020a).

Samenlebensdauer, Bodensamenbank und Sämlingsbank

Unter den Bedingungen des Klimawandels wird sich die Lebensdauer der Samen und damit die Fähigkeit, Trockenperioden im Frühjahr zu überstehen, von mehr als drei Monaten auf sechs Wochen reduzieren (Tiebel et al. 2023a).

Die Sandbirke ist befähigt eine kurzfristig persistente Bodensamenbank aufzubauen (Granström 1987, Skoglund & Verwijst 1989, Tiebel et al. 2021). Die Samen sind in Abhängigkeit der Bodenfeuchte, jedoch nicht der Bodentiefe, in der Lage fünf bis mehr als 13 Jahre keimfähig zu bleiben (Skoglund & Verwijst 1989, Tiebel et al. 2021). In vernässten Böden sind die Samen bereits nach einem Jahr zersetzt (Granström 1987). Birken können sich somit aus Bodensamenbanken verjüngen, auch wenn bspw. Samenbäume in einem Gebiet nicht mehr vorhanden sind oder der Samenregen eine Fläche aufgrund der begrenzten Ausbreitungsdistanzen nicht erreichen kann (Fenner 1985, Tiebel et al. 2020a).

Eine Sämlingsbank kann die Sandbirke nicht ausbilden, da sie einen Lichtbedarf von mehr als 15% Freilandeinstrahlung besitzt (Perala & Alm 1990).

Keimung

Die Keimfähigkeit von Birkensamen kann zwischen 10% und 97% betragen (Sarvas 1952, Atkinson 1992, Holm 1994, Huth 2009). Im Durchschnitt beträgt das Keimprozent jedoch häufig nur 10-30% (Roloff & Pietzarka 2014, FVA 2021). Die Keimung erfolgt witterungsbedingt nach der Schneeschmelze bei ansteigenden Temperaturen

im Frühjahr - zwischen April und Juni (Perala & Alm 1990, Atkinson 1992).

Mineralböden, feuchte Senken, feuchte Sphagnum-Moose oder verrottendes Holz sind geeignete Keimstandorte, wohingegen andere Moosarten, Streu und hohe Humusaufgaben weniger gut geeignet sind (Rohmeder 1951, Kinnaird 1974, Atkinson 1992, FVA 2021). Freilandstandorte mit trockenen Böden, fehlenden Niederschlägen und konkurrierende Begleitvegetation verhindern eine erfolgreiche Etablierung (Perala & Alm 1990). Wurzelkonkurrenz mit Altbäumen, insbesondere auch von Sandbirken, um Nährstoffe und Wasser sind ebenfalls problematisch für eine langfristige Etablierung (Perala & Alm 1990).

Birkenkeimlinge sind im ersten Jahr empfindlich gegenüber Trockenheit (Perala & Alm 1990, Tiebel et al. 2023b), Überschwemmungen und Schwankungen des Wasserspiegels von +/- 10 cm (Perala & Alm 1990). Auf Moos und Streu können die Keimlinge Trockenperioden besser überstehen (Perala & Alm 1990, Tiebel et al. 2023b).

Beschattung, Hangneigung und Verbiss haben dagegen keinen Einfluss auf die Etablierung von Sandbirkenkeimlingen im ersten Jahr (Perala & Alm 1990). Birkenkeimlinge entwickeln sich besser, wenn sie etwas beschattet und nicht der vollen Freilandstrahlung ausgesetzt sind (Perala & Alm 1990, FVA 2021).

Zuwächse

Im ersten Jahr sind Höhen von 0,3 m möglich. Schnelles Sprosswachstum ist an eine gute Wasserversorgung gekoppelt (Roloff

& Pietzarka 2014, FVA 2021). Die Sandbirke kann jährliche Sprosszuwächse von 0,75-2m erzielen bevor dieser standortsabhängig im Alter von 7-10 Jahren kulminiert (Roloﬀ & Pietzarka 2014, FVA 2021). Der durchschnittliche Radialzuwachs beträgt 2,1 mm (Atkinson 1992). Mit 60 Jahren endete das Höhenwachstum, ab 80 Jahren zeigt die Sandbirke nur noch einen geringen Zuwachs (Roloﬀ & Pietzarka 2014, FVA 2021).

Beschattung durch Nachbarbäume führt zu einem reduzierten Höhen- und Durchmesserwachstum und bei den beschatteten Trieben zu einer reduzierten Knospenausbildung und letztendlich zum Absterben dieser Triebe (Atkinson 1992, Roloﬀ & Pietzarka 2014).

Bis zu einer Höhe von 0,5 m bilden Birkensämlinge eine Pfahlwurzel aus, die im weiteren Verlauf von Seitenwurzeln überholt wird und ein Herzwurzelsystem ausbildet (Atkinson 1992, Roloﬀ & Pietzarka 2014). Auf vernässten Böden bildet Sandbirke jedoch flache Horizontalwurzeln aus (Atkinson 1992, Roloﬀ & Pietzarka 2014). Die Feinwurzeln konzentrieren sich vornehmlich auf den Oberboden und humose Schichten. Dies kann zu Wurzelkonkurrenz mit anderen Bäumen führen (Roloﬀ & Pietzarka 2014). Das Absterben von vertikalen Wurzeln beginnt im Alter von 80-100 Jahren, was zur Stammfäule und Windwurfgefahr führen kann (Roloﬀ & Pietzarka 2014).

Alnus glutinosa (L.) Gaertn. (Schwarzerle)

Standort

Nährstoffansprüche: mittel

Wasseransprüche: hoch

Lichtbedarf: >20% der Freilandstrahlung

ph-Wert: 4 bis 8

Blütenbildung

Freistand: 5 bis 10 Jahre

Bestand: 30 bis 40 Jahre

Mastjahre

Intervalle: 3 bis 4 Jahre

Samenproduktion

Mastjahr/Nichtmastjahr: >900.000

Samenausbreitung

Distanzen: 9 bis 60 m

Einflussfaktoren: Windgeschwindigkeit und -richtung, Wassergeschwindigkeit und -richtung, Relief, Baumposition

Samenlebensdauer

auf dem Boden: 6 bis >13 Wochen

Bodensamenbank: bis 3 Jahre

Sämlingsbank

Ausbildung: keine

Keimung

Keimfähigkeit: 0 bis 90%

Standort: feuchte Mineralböden bis vegetationsreiche Plätze, Dunkelheit bis voller Lichtgenuss

Ausdauer bei Trockenheit: bis 3 Wochen

2. *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (Schwarzerle)

Die Schwarzerle kann zwischen 100 und 120 Jahre alt, 10-40m hoch und bis 100 cm im BHD werden (Claessens et al. 2010, Pietzarka & Roloff 2014, Houston et al. 2016a).

2.1. Vorkommen und Ansprüche

Verbreitungsareal und klimatische Einstufung

Die Schwarzerle ist eine Pionierbaumart der planaren bis submontanen Lagen, welche in fast ganz Europa, von Skandinavien bis in den mediterranen Raum einschließlich Nordafrika, vorkommt (McVean 1953, Pietzarka & Roloff 2014, Houston et al. 2016a). Ausnahmen bilden die höheren und nördlichen Lagen von mehr als 1.200-1.800 m in Skandinavien und Russland, wo die Schwarzerle aufgrund ihrer Empfindlichkeit gegenüber Temperaturen unter 0°C für mehr als sechs Monate nicht wächst (McVean 1953, Pietzarka & Roloff 2014, Houston et al. 2016a). Im Süden und Osten wird die Ausbreitung durch niedrige Niederschläge und ein zunehmend arides Klima begrenzt (Claessens et al. 2010, Houston et al. 2016a). Im Verbreitungsareal ist die Schwarzerle an jährliche Niederschlagsmengen von 500 mm bis 2400 mm gebunden (Houston et al. 2016a), wobei mehr als 1.500 mm Niederschlag bei nicht vorhandenem Grundwasseranschluss benötigt werden (Claessens et al. 2010).

Standörtliche Ansprüche

Schwarzerle kommt vorrangig auf frischen bis feuchten Lehmböden, auf lehmigen Sanden mit mindestens mittlerer Nährkraftstufe, auf mineralischen Standorten

bachbegleitender Auenwälder, organischen Substraten mit hoch anstehendem Grundwasser und pH-Werten von 4,2-7,5 vor (McVean 1953, Claessens et al. 2010, Pietzarka & Roloff 2014, Houston et al. 2016a). Grund- und stauwasserbeeinflusste Böden, Rohböden und drainierte Moore besiedelt sie ebenfalls erfolgreich und vermag selbst schwere Tonböden bis hin zu Gleyen erfolgreich zu durchdringen (Pietzarka & Roloff 2014, Houston et al. 2016a). Kalkhaltige, sehr saure, trockene und dauerhaft überschwemmte Böden werden von Schwarzerle gemieden (Burschel & Huss 2003, Bartsch et al. 2020). Schwarzerle besitzt hohe Ansprüche an eine Wasserverfügbarkeit da es keinen Kontrollmechanismus in den Blättern für die hohen Transpirationsraten bei Trockenheit gibt, infolge ihrer Anpassung an feuchte und vernässte Standorte (Götz 2003, Claessens et al. 2010, Pietzarka & Roloff 2014).

Wie alle Pionierbaumarten ist Schwarzerle schattenintolerant und benötigt lichte bis sonnige Bereiche für eine Etablierung (McVean 1953, Götz 2003, Houston et al. 2016a). Lichtbedingungen von mehr als 20% der Freilandstrahlung werden ab dem zweiten Lebensjahr benötigt (Pietzarka & Roloff 2014). Aufgrund ihrer Konkurrenzschwäche wird sie auf Auen- und Bruchwälder verdrängt, auf denen sie reinbestandsbildend auftreten kann (Götz 2003, Pietzarka & Roloff 2014, Houston et al. 2016a).

2.2. Verjüngung

Blüte und Bestäubung

Die Schwarzerle ist eine einhäusige Baumart (Houston et al. 2016a), welche im Freiland mit 5-10 Jahren und im Bestand unter Konkurrenzdruck deutlich verzögert ab 30-40 Jahren das erste Mal fruktifiziert (Hall & Nyong'o 1973, Pietzarka & Roloff 2014, Aniszewska et al. 2019). Die Blüten werden Mitte März vor Laubaustrieb windbestäubt, die Befruchtung findet jedoch erst nach einer Pause im Juni statt (Götz 2003, Pietzarka & Roloff 2014). Die Samenreife endet im Zeitraum von August bis November (Hall & Nyong'o 1973, Götz 2003, Pietzarka & Roloff 2014). Das Keimprozent der Samen hängt maßgeblich von den Witterungsbedingungen während der Ruhepause und dem Reifungsprozess ab. Es braucht vornehmlich sonnig Bedingungen zwischen April und September (McVean 1955a, Pietzarka & Roloff 2014). Temperaturen unter -6° und starker Wind kann die Kätzchen schädigen und damit die Keimfähigkeit der Samen herabsetzen (McVean 1953). Trockenperioden im Mai und Juni können den Hohlkornanteil auf 100% ansteigen lassen (Hall & Nyong'o 1973).

Samenproduktion

Die Schwarzerle bildet 1-2,5 cm große, gestielte Fruchtzäpfchen aus, welche 1-2,5 mm kleine beflügelte, endospermlose Samen mit flügelartigen Luftpolstern enthalten (McVean 1955b, Brouwer & Stählin 1975, Pietzarka & Roloff 2014, Aniszewska et al. 2019) (Abb. 8). Das Tausendkorngewicht beträgt 1,2-1,4 g (Pietzarka & Roloff 2014, Tiebel et al. 2023a) (Abb. 8).



Abb. 8: Samen einer Schwarzerle

In der Regel weist Schwarzerle in Abhängigkeit der vorangegangenen Witterungsbedingungen aller 3-4 Jahre gute Samenjahre auf (McVean 1955a, Claessens et al. 2010, Aniszewska et al. 2019), weshalb das Keimprozent zwischen 0 und 90% schwanken kann (McVean 1953, Hall & Nyong'o 1973, Claessens et al. 2010). In Mastjahren beträgt das Keimprozent mehr als 35-41% (McVean 1953, MacCarthaigh & Spethmann 2000). In Nichtmastjahren ist der Anteil von Hohlkörnern bei Schwarzerle deutlich erhöht und das Keimprozent folglich herabgesetzt (McVean 1955a, McVean 1955b, Gosling et al. 2009). Bereits 6-8-jährige Erlen mit einem BHD von 4-14 cm und einer Höhe von 4-9 m können im Durchschnitt zwischen 122.000-892.000 Samen je Baum produzieren (Hall & Nyong'o 1973).

Samenausbreitung

Die Samenausbreitung findet von Oktober bis März durch Wind (Anemochorie) und Wasser (Hydrochorie) statt (McVean

1955b, Gosling et al. 2009, Pietzarka & Roloff 2014). Die Samen der Schwarzerle können aufgrund der öligen Außenschicht im Wasser bis 12 Monate lebensfähig bleiben und dadurch im Vergleich zur Windverbreitung weitere Distanzen auf dem Wasser zurücklegen, um optimale Keimstandorte zu erreichen (McVean 1953, McVean 1955b, Pietzarka & Roloff 2014). Die anemochore Samenausbreitung ist in Abhängigkeit der Windrichtung auf 9-30 m oder 30-60 m beschränkt (Kohlermann 1950, McVean 1953, McVean 1955b, Karlsson 2001). Die höchste Verjüngungsdichte findet sich bei ausschließlicher Windverbreitung in Entfernungen von 20-30 m zum Samenbaum (McVean 1955b).

Samenlebensdauer, Bodensamenbank und Sämlingsbank

Unter den Bedingungen des Klimawandels wird sich die Lebensdauer der Samen und damit die Fähigkeit, Trockenperioden im Frühjahr zu überstehen, von mehr als drei Monaten auf sechs Wochen reduzieren (Tiebel et al. 2023a). Im Boden vermögen die Samen von Schwarzerle bis drei Jahre zu überdauern (McVean 1955b, Granström 1987, Pietzarka & Roloff 2014), womit sie theoretisch befähigt ist eine kurzfristig persistente Bodensamenbank aufzubauen (Thompson et al. 1997, Tiebel et al. 2018). Die Samen sind jedoch häufig in der Auflage oder Oberboden zu finden und stammen damit oftmals aus dem vorangegangenen Samenregen (Kjellsson 1992, Tiebel et al. 2018).

Eine Sämlingsbank kann die Schwarzerle nicht ausbilden, da sie einen Lichtbedarf von mehr als 20% der Freilandeinstrahlung besitzt (Pietzarka & Roloff 2014).

Keimung

Die Keimung der Schwarzerlensamen beginnt mit steigenden Temperaturen ab 10-15°C im späten Februar oder Anfang März (McVean 1953, Gosling et al. 2009, Pietzarka & Roloff 2014, Aniszewska et al. 2019). Optimale Keimbedingungen finden die nicht keimgehemmten Schwarzerlensamen auf Mineralboden bei ausreichender Bodenfeuchte in den ersten 20–30 Tagen (Grundwasser oder Niederschlag) und hohem Lichtgenuss (McVean 1953, McVean 1955b). Die Samen vermögen jedoch auch im Dunkeln, auf vegetationsreichen Plätzen und auf organischer Auflage zu keimen, reagieren allerdings sensitiv auf Sauerstoffmangel, Bodentrockenheit und geringe Luftfeuchtigkeit (McVean 1953, Schalin 1967, Pietzarka & Roloff 2014). Die Luftfeuchtigkeit muss während des Keimungs- und Etablierungszeitraums, mindestens jedoch den ersten Monat, über 50% bleiben (McVean 1953, Schalin 1967, Claessens et al. 2010, Houston et al. 2016a). Ebenfalls stellt die Bedeckung der Samen von mehr als 1 cm Bodentiefe ein Problem dar. Die Kotyledonen schaffen es nicht aus dieser Bodentiefe die Oberfläche zu erreichen (McVean 1953). Mitunter können bis zu 100% der aufgelaufenen Sämlinge infolge von Lichtmangel und Wurzelkonkurrenz durch Gräser wieder absterben (Pietzarka & Roloff 2014). Auch fehlendes Bodenwasser führt bei den trockenheitsanfälligen Schwarzerlenkeimlingen zu großen Ausfällen (McVean 1953, McVean 1955b, Aniszewska et al. 2019). Weiterhin sind die Sämlinge gegenüber Spät- und Winterfrösten anfällig (McVean 1953).

Zuwächse

Bis zum Alter von 5-10 Jahren zeigt Schwarzerle ein rasches Jugendwachstum von durchschnittlich einem 1 m pro Jahr, erreicht den Wachstumskulminationspunkt und wächst mit 60-75 cm pro Jahr langsamer weiter (McVean 1953, Claessens et al. 2010, Pietzarka & Roloff 2014). Ab 30 Jahren lässt die Gesamtwuchsleistung und ab 40 Jahren der Volumenzuwachs merklich nach, wobei auf optimalen Standorten durchaus Dimensionen von 50 cm im Brusthöhendurchmesser im Alter von 80 Jahren (Lockow 2003, Utschig 2004), 100 cm im Alter von 100 Jahren (McVean 1953) und Höhen von 30 m (40 m) erwartet werden können (Pietzarka & Roloff 2014). Beschattung durch Nachbarbäume führt zu einem reduzierten Wachstum, bei den beschatteten Trieben zum Absterben dieser und zur Abnahme des Kronenvolumens (Houston et al. 2016a).

Die Schwarzerle besitzt ein rasches Wurzelwachstum in der Jugend, sodass nach zwei Jahren Tiefen von 30-50 cm und nach zehn Jahren 120-150 cm erschlossen werden können (Pietzarka & Roloff 2014). Mit der Kombination aus Herzwurzel- und Senkerwurzelssystem und der zur Sauerstoffversorgung lenticellenreichen Stammbasis vermag die Schwarzerle selbst schwere Tonböden erfolgreich zu durchdringen und dauerhaft unter der Wasserlinie zu wurzeln (McVean 1956, Götz 2003, Pietzarka & Roloff 2014). Damit besitzt sie eine geringe Anfälligkeit gegenüber Windwurf (McVean 1956, Claessens et al. 2010, Pietzarka & Roloff 2014). Zwischen den Vertikalwurzeln, welche 70-90% des Anteils ausmachen, wird der Boden von Erle nur schwach durchwurzelt (Pietzarka & Roloff 2014).

Eine Regeneration über Wurzelbrut ist bei Schwarzerle nur unzureichend ausgebildet. Dafür zeigt sie ein hohes Stockausschlagvermögen bis ins Alter von 60 Jahren (Götz 2003, Pietzarka & Roloff 2014).

Salix caprea L. (Salweide)

Standort

Nährstoffansprüche: gering

Wasseransprüche: mittel

Lichtbedarf: >20-40% der Freilandstrahlung

ph-Wert: sauer bis basisch

Blütenbildung

Freiland: ab 4 Jahre

Bestand: ab 10 Jahre

Mastjahre

Intervalle: unbekannt

Samenproduktion

Nichtmastjahr/Mastjahr: 22 bis 80 Mio.

Samenausbreitung

Distanzen: bis 3000 m

Einflussfaktoren: keine

Samenlebensdauer

auf dem Boden: 1 bis 4 Wochen

Bodensamenbank: keine

Sämlingsbank

Ausbildung: keine

Keimung

Keimfähigkeit: 85 bis 100%

Standort: feuchte Mineralböden, Dunkelheit bis voller Lichtgenuss

Ausdauer bei Trockenheit: bis 3 Wochen

3. *Salix caprea* L. (Salweide)

Die Salweide kann bis 60 Jahre alt, 10-15m hoch und bis 40 cm im BHD werden (Schütt & Stimm 2014b, Enescu et al. 2016).

3.1. Vorkommen und Ansprüche

Verbreitungsareal und klimatische Einstufung

Die frostharte Salweide ist in ganz Europa, einschließlich Island, und Asien in der borealen und gemäßigten Zone verbreitet (Dickmann & Kuzovkina 2014, Schütt & Stimm 2014b, Enescu et al. 2016). Sie besiedelt in Mitteleuropa vom Flachland bis zur Waldgrenze in den Gebirgen eine Vielzahl von Lebensräumen (Dickmann & Kuzovkina 2014, Schütt & Stimm 2014b). Die Kältengrenze ihrer Ausbreitung liegt bei durchschnittlichen Kältetemperaturen von -15 bis -17°C (Enescu et al. 2016). Im Süden ist ihre Ausbreitung an durchschnittliche Regenmengen von (10 mm) 20 mm im Sommer gebunden. Im Verbreitungsareal ist die Salweide an jährliche Niederschlagsmengen von mindestens 400 mm bis 2.500 mm gebunden (Enescu et al. 2016).

Standörtliche Ansprüche

Die Salweide besiedelt vorrangig frische bis feuchte Standorte, meidet jedoch wasser-gesättigte Böden von Feuchtgebieten (Dickmann & Kuzovkina 2014, Schütt & Stimm 2014b, Enescu et al. 2016). Auch Überflutungen kann sie nur kurze Zeit ertragen (Schütt & Stimm 2014b). Am besten gedeiht sie auf lichten, gut durchlässigen, nährstoffreichen, humosen und dauerhaft feuchten Böden (Dickmann & Kuzovkina 2014, Schütt & Stimm 2014b, Enescu et al.

2016). Auf sehr trockenen Standorten vermag sie sich nicht erfolgreich zu etablieren (Schütt & Stimm 2014b, Tiebel et al. 2023b). Nichts desto trotz kann sie verschiedene Standorts- und Klimabedingungen tolerieren und sich an trockene bis feuchte Standorte anpassen (Ahmed et al. 2011, Enescu et al. 2016). Die standortsvage Salweide besiedelt saure bis kalkhaltige Böden (Schütt & Stimm 2014b, Enescu et al. 2016), bevorzugt jedoch kalkhaltige Standorte (Enescu et al. 2016).

Salweide ist wie alle Pionierbaumarten schattenintolerant, weshalb sie lichte bis sonnige Bereiche mit mehr als 20% Freilandstrahlung für eine Etablierung benötigt (Mihok et al. 2005, Schütt & Stimm 2014b, Enescu et al. 2016). Aufgrund dieser Konkurrenzschwäche besiedelt sie häufig Wald- und Straßenränder, Bachläufe, See- und Flusssufer Kiesgruben und Steinbrüche (Argus 2006, Dickmann & Kuzovkina 2014, Schütt & Stimm 2014b). Sie kann jedoch erfolgreich im Dunkeln keimen und unter schattigen Bedingungen in den ersten Jahren erwachsen (Enescu et al. 2016, Tiebel et al. 2023b).

3.2. Verjüngung

Blüte und Bestäubung

Die Salweide ist eine zweihäusige Baumart, sodass es für eine erfolgreiche Verjüngung männliche und weibliche Individuen braucht (Lautenschlager-Fleur & Lautenschlager 1994). Die Salweide kann ab 4 Jahren im Freiland das erste Mal fruktifizieren (Leder 1992). Im Bestand unter Konkurrenzdruck erfolgt die erste Samenproduktion frühestens mit 10 Jahren (Schütt &

Stimm 2014b). Die männlichen und weiblichen Blüten, angeordnet in Kätzchen, erscheinen für gewöhnlich vor dem Blattaustrieb im März oder April (Schütt & Stimm 2014b, Enescu et al. 2016). Bestäubt werden die Blüten durch Insekten und Wind (Vroege & Stelleman 1990, Füssel 2007, Dötterl et al. 2014).

Die Samenreifung erfolgt zwischen April und Mai (Chmelar & Meusel 1986). Das Keimprozent der Samen hängt maßgeblich von den Frühjahrstemperaturen ab. Frostereignisse im Frühjahr vermindern eine erfolgreiche Samenausreifung und auch die Keimfähigkeit (Young & Clements 2003, Gage & Cooper 2005).

Samenproduktion

Die windverbreiteten Samen der Salweide sind 0,8-1,5 mm groß (Brouwer & Stählin 1975, Chmelar & Meusel 1986) und weisen ein Tausendkorngewicht von <0,1 g auf (Schütt & Stimm 2014b, Tiebel et al. 2023a). Die Samen besitzen als Flugorgan einen Haarkranz und werden aus zweispaltigen Kapsel Früchten zwischen Mai und Juni entlassen (Brouwer & Stählin 1975, Chmelar & Meusel 1986, Skvortsov 1999) (Abb. 9).

Auch Salweide weist in Abhängigkeit von Witterungsbedingungen gute und nicht so gute Samenjahre auf (Bastide & Vredenburg 1970, Gage & Cooper 2005, Tiebel et al. 2019b). Das Zeitintervall der zyklischen Samenproduktionsschwankung ist jedoch nicht bekannt. In schlechten Samenjahren beträgt die Samenproduktion weniger als 50% zu einem guten Samenjahr und das Keimprozent ist herabgesetzt (Bastide & Vredenburg 1970, Young & Clements

2003, Gage & Cooper 2005). Salweiden mit geringer Vitalität, geringer Kronenausdehnung und einer Baumhöhe von 7-10 m produzierten in einem schlechten Samenjahr zwischen 1-22 Millionen Samen (Tiebel et al. 2019b). Es ist anzunehmen, dass gut vitalisierte, großkronige Salweiden in einem Mastjahr bis zu 80% mehr an Samen produzieren können (Tiebel et al. 2019b). Bereits 3 m hohe Weiden können zwischen 22.000 und 740.000 Samen produzieren (Karrenberg et al. 2002, Karrenberg & Suter 2003).



Abb. 9: Samen einer Salweide

Samenausbreitung

Die Samen der Salweide werden zwischen Mai und Juni entlassen (Brouwer & Stählin 1975, Chmelar & Meusel 1986, Skvortsov 1999). Die Ausbreitungsdistanzen betragen mehr als 800 m (Tiebel et al. 2019a) und werden mit maximal 3.000 m angegeben

(Schirmer 2014). Jedoch werden 90% der Samen innerhalb von 5 m um einen Samenbaum abgelagert (Ryvarden 1971). Die höchsten Samendichten finden sich in Entfernungen von 5-50 m zum Samenbaum und können zwischen 1.600-10.000 Samen je m² betragen (Ryvarden 1971, Gage & Cooper 2005, Tiebel et al. 2019a).

Anders als üblich bei windverbreiteten Baumarten, haben Windrichtungseffekte, die Position der Samenbäume im Gelände (Tal, Hang, Kuppe) und die Anzahl von Samenbäumen an einem Standort ab 50 m Distanz zum Samenbaum bereits keinen Einfluss mehr auf die Ausbreitungsdistanzen und ankommende Samendichten (Tiebel et al. 2019a). Infolge der enormen Ausbreitungsdistanzen der kleinen und leichten Samen lösen sich zeitliche und räumliche Einflussfaktoren auf. Das Fehlen einer Richtungsabhängigkeit in der Ausbreitung wird durch Windturbulenzen, Aufwinde, untergelagerte Seitenwinde und sekundäre Ausbreitung verursacht (Kohlermann 1950, Tiebel et al. 2019a).

Die sekundäre Ausbreitung durch Wasser und Wind spielt bei der Salweide eine große Rolle (Gage & Cooper 2005, Seiwa et al. 2008, Boland 2014). Aufgrund der am Samen anhaftenden Haare könne die Weidensamen mehrere Tage auf dem Wasser schwimmen (Argus 2006). Mehr als 50% der auf trockenem Boden landenden Weidensamen können ein zweites Mal durch Wind verweht werden (Gage & Cooper 2005). Daher kann davon ausgegangen werden, dass samenbaumunabhängig zwischen 10-30 Samen je m² im Samenflugzeitraum abgelagert werden (Gage & Cooper 2005, Tiebel et al. 2019a).

Samenlebensdauer, Bodensamenbank und Sämlingsbank

Die Samen von Salweide sind sehr kurzlebig (Junttila 1976, Niiyama 1990, Young & Clements 2003) und überdauern oftmals nur sieben Tage, wenige bis 28 Tage nach der Samenreife und Ausbreitung, da sie keine Reservestoffe im Samen besitzen (Junttila 1976, Tiebel et al. 2023a). Im Boden vermögen auch anfänglich 100% keimfähige Samen kein halbes Jahr zu überdauern (Tiebel 2020). Daher ist die Salweide nicht in der Lage eine persistente Bodensamenbank auszubilden (Tiebel et al. 2018, Tiebel 2020).

Die wenig schattentolerante Salweide ist nicht fähig eine Sämlingsbank aufzubauen. Ihr Lichtbedarf beträgt mehr als 40% der Freilandstrahlung (Junttila 1976, Mihok et al. 2005, Richardson et al. 2014).

Keimung

Die Keimfähigkeit von Weidensamen schwankt zwischen 85% und 100% (Junttila 1976, Simak 1980, Tiebel et al. 2023a), in Abhängigkeit von Witterungsbedingungen (Bastide & Vredenburg 1970, Gage & Cooper 2005). Frostereignisse zur Samenreife hemmen die Samenausbreitung und reduzieren das Keimprozent (Young & Clements 2003, Gage & Cooper 2005, Tiebel et al. 2019b).

Aufgrund der fehlenden Reservestoffe müssen die Samen direkt nach dem Samenflug im Mai und Juni keimen (Junttila 1976, Chmelar & Meusel 1986, Skvortsov 1999). Geeignete Keimstandorte sind für die Salweide ausreichend und im ersten Jahr immerwährend feucht bleibende Mineralbodenstandorte ohne Konkurrenzbegleitung

(Argus 2006, Tiebel et al. 2023b), wie man sie auf Störungsflächen in Mulden, Stockachseln, umgestürzten Bäumen und kleinflächigen Bodenverwundungen findet (Argus 2006, Tiebel et al. 2019b). Auflagen durch Streu oder Moos, Begleitwuchs oder trockenfallende Standorte führen zur Verschlechterung der Keimbedingungen (Densmore & Zasada 1983, Sacchi & Price 1992, Seiwa et al. 2008, Tiebel et al. 2023b). Allein durch Trockenheit kann die Mortalitätsrate bei Keimlingen bis 100% betragen (McBride & Strahan 1984, Karrenberg et al. 2002, Tiebel et al. 2023b).

Zuwächse

Das jährliche Sprosswachstum ist ungebunden und endet im Herbst. Im Alter von 10 Jahren erreicht die Salweide auf gut nährstoffversorgten Böden Höhen von 7-7,5 m. Mit 25 Jahren endet das Höhenwachstum, wobei der Volumenzuwachs schon mit 5-6 Jahren kulminiert (Schütt & Stimm 2014b).

Die Salweide besitzt ein weitreichendes Wurzelsystem (Schütt & Stimm 2014b, Enescu et al. 2016), welches jedoch flachstreichend ist und damit vor allem den Oberboden erschließt. Im Alter können sich Senkerwurzeln entwickeln, welche auf gut durchlüfteten Böden die Ausbildung eines tiefergehenden Wurzelsystems erlauben (Schütt & Stimm 2014b). Die Wurzeln von Salweide sind insgesamt sehr faserreich (Enescu et al. 2016) und damit relativ reißfest (Schütt & Stimm 2014b).

Populus tremula L. (Zitterpappel)

Standort

Nährstoffansprüche: gering

Wasseransprüche: mittel

Lichtbedarf: hoch

ph-Wert: 5 bis 6

Blütenbildung

Freiland: 5 bis 15 Jahre

Bestand: 20 bis 30 Jahre

Mastjahre

Intervalle: 3 bis 5 Jahre

Samenproduktion

Nichtmastjahr/Mastjahr: 40 bis 80 Mio.

Samenausbreitung

Distanzen: bis 3000 m

Einflussfaktoren: keine

Samenlebensdauer

auf dem Boden: 1 bis 13 Wochen

Bodensamenbank: keine

Sämlingsbank

Ausbildung: keine

Keimung

Keimfähigkeit: 73 bis 100%

Standort: feuchte Mineralböden, Dunkelheit bis voller Lichtgenuss

Ausdauer bei Trockenheit: bis 3 Wochen

4. *Populus tremula* L. (Zitterpappel)

Die Aspe kann zwischen 50-100, maximal 200 Jahre alt, 25-42m hoch und bis 60-100 cm im BHD werden (Dickmann & Kuzovkina 2014, Tamm 2014, Houston et al. 2016a).

4.1. Vorkommen und Ansprüche

Verbreitungsareal und klimatische Einstufung

Das Verbreitungsgebiet der lichtbedürftigen Aspe erstreckt sich über fast ganz Europa, von den südlichen Steppen und Halbwüsten bis zur nördlichen Baumgrenze im Flachland bis Gebirge. Die Baumart kommt auch in Nordafrika, Kleinasien, Asien und Japan vor (Dickmann & Kuzovkina 2014, Tamm 2014, Houston et al. 2016a). Die Kältengrenze ihrer Ausbreitung liegt bei durchschnittlichen Kältetemperaturen von -15 bis -17°C. Im Süden ist ihre Ausbreitung an durchschnittliche Regenmengen von 20 mm im Sommer gebunden (Houston et al. 2016a). Im Verbreitungsareal ist die Aspe an durchschnittliche jährliche Niederschlagsmengen von 400 bis 2.000 mm und durchschnittliche jährliche Temperaturen von -3 bis 15°C gebunden (Houston et al. 2016a, FVA 2021).

Standörtliche Ansprüche

Die Aspe weist ein breites Spektrum an Standorten auf, weshalb die Art auf trockenen bis feuchten, nährstoffarmen bis nährstoffreichen, gut durchlässigen, sandigen bis dichten oder steinigen Standorten vorkommt (Wittich 1951, Worrell 1995, Dickmann & Kuzovkina 2014, Tamm 2014, Houston et al. 2016a). Auch Moore, Sümpfe und Überschwemmungsgebiete

werden von ihr besiedelt, da die Aspe sowohl Staunässe, als auch Überschwemmung von bis zu vier Monaten erträgt (FVA 2021). Auf sehr trockenen Standorten vermag sie sich nicht erfolgreich zu etablieren (Tamm 2014, Tiebel et al. 2023b). Die Aspe bevorzugt jedoch gut durchlässige, frische, lehmige, nährstoffreiche Böden mit pH-Werten zwischen 5,0 und 6,0 und einem hohen organischen und mineralischen Gehalt (Wittich 1951, Dickmann & Kuzovkina 2014, Tamm 2014, Houston et al. 2016a, Unseld 2017).

Die Aspe ist schattenintolerant, weshalb sie lichte bis sonnige Bereiche für eine Etablierung benötigt (Houston et al. 2016a, FVA 2021). Sie kann jedoch erfolgreich im Dunkeln keimen und im ersten Jahr unter schattigen Bedingungen erwachsen (Karrenberg et al. 2002, Tiebel et al. 2023b).

4.2. Verjüngung

Blüte und Bestäubung

Die Aspe ist eine zweihäusige Baumart, weshalb es männliche und weibliche Individuen braucht (Myking et al. 2011, Tamm 2014, Houston et al. 2016a). Im Freiland kann die Aspe frühestens mit 5 Jahren, in der Regel aber erst mit 10 bis 15 Jahren zum ersten Mal blühen. In dichten Beständen fruktifiziert die Aspe unter Konkurrenzdruck das erste Mal im Alter von 20-30 Jahren (Myking et al. 2011, Tamm 2014, FVA 2021). Mastjahre treten alle 2-5 Jahre auf (Worrell 1995, Tamm 2014). Die männlichen und weiblichen Blüten, angeordnet in Kätzchen, erscheinen wetterabhängig für gewöhnlich im April und sind windbe-

stäubst (Worrell 1995, Tamm 2014). Die Samenreife erstreckt sich i.d.R. über 4-5 Wochen nach der Bestäubung (Myking et al. 2011, Tamm 2014).

Samenproduktion

Die windverbreiteten Samen der Aspe sind 1,0-1,2 mm lang (Brouwer & Stählin 1975) und weisen ein Tausendkorngewicht von 0,06-0,17 g auf (Myking et al. 2011, Tiebel et al. 2023a). Die Samen besitzen als Flugorgan einen Haarschopf und werden aus zweispaltigen Kapselfrüchten zwischen Mai und Juni entlassen (Brouwer & Stählin 1975, Worrell et al. 1999, Tamm 2014) (Abb. 10).



Abb. 10: Samen einer Zitterpappel

Ein großkroniger, gut vitalisierter Samenbaum kann in Abhängigkeit von Mastjahren, welche aller drei bis fünf Jahre auftreten, zwischen 40 und 80 Millionen Samen produzieren (Myking et al. 2011, Tamm 2014).

Samenausbreitung

Die kleinen und leichten Samen der Aspe werden von Mitte Mai bis Juni aus den Kapseln entlassen und über weite Strecken von bis zu 2,5 km durch den Wind verbreitet (Müller 1951, Worrell 1995, Heydel et al. 2015). Wie bei der Salweide lösen sich infolge der enormen Ausbreitungsdistancen der Samen zeitlich und räumlich Einflussfaktoren auf, sodass Windrichtungseffekte und Ablagerungsdichten in Abhängigkeit von der Distanz zum Samenbaum eine untergeordnete Rolle spielen. Das Fehlen einer Richtungsabhängigkeit in der Ausbreitung wird durch Windturbulenzen, Aufwinde, untergelagerte Seitenwinde und sekundäre Ausbreitung verursacht (Kohlermann 1950).

Die sekundäre Ausbreitung durch Wasser und Wind spielt bei der Aspe, ebenso wie bei der Salweide, eine große Rolle (Imbert & Lefèvre 2003, Seiwa et al. 2008). Aufgrund der am Samen anhaftenden wasserabweisenden Haare können die Aspensamen auf dem Wasser schwimmen und ausgebreitet werden (Imbert & Lefèvre 2003).

Samenlebensdauer, Bodensamenbank und Sämlingsbank

Die Aspe ist aufgrund ihrer kurzlebigen Samen infolge fehlender Reservestoffe im Samen nicht in der Lage eine Bodensamenbank zu bilden (Thompson et al. 1997, Karrenberg et al. 2002, Myking et al. 2011). Dennoch überstehen die Samen je nach Temperatur und Luftfeuchtigkeit Trockenperioden von sechs bis mehr als 13 Wochen auf dem Boden. Im Zuge des Klimawandels kann sich dieser Zeitraum jedoch auf eine Woche verkürzen (Tiebel et al. 2023a). Die wenig schattentolerante Aspe ist ebenfalls

nicht fähig eine Sämlingsbank aufzubauen (Myking et al. 2011, Tamm 2014).

Keimung

Die Keimfähigkeit frischer Aspensamen schwankt zwischen 75% und 100% (Müller 1951, Worrell et al. 1999, Myking et al. 2011, Tiebel et al. 2023b). Die Samen sind befähigt sofort nach dem Samenflug innerhalb von 24 h zu keimen (Worrell 1995, Karrenberg et al. 2002, Myking et al. 2011).

Geeignete Keimstandorte sind für Aspe ausreichende und im ersten Jahr dauerhaft feuchte Mineralbodenstandorte (Müller 1951, Karrenberg et al. 2002, Myking et al. 2011, Dickmann & Kuzovkina 2014), wie man sie auf Störungsflächen in Mulden, Stockachseln, umgestürzten Bäumen und kleinflächigen Bodenverwundungen findet (Tiebel et al. 2019b). Streu und Moos oder konkurrierende Bodenvegetation erschweren die erfolgreiche Etablierung von Keimlingen (Müller 1951, Tamm 2014, Tiebel et al. 2023b). Längere Trockenperioden verhindern eine erfolgreiche Keimung und Etablierung und können zum Absterben von Keimlingen führen (Worrell 1995, FVA 2021, Tiebel et al. 2023b). Dies ist besonders für die Wiederbewaldung von Freiflächen im Klimawandel problematisch (Tiebel et al. 2023b).

Zuwächse

Die Aspe ist in ihrer Jugend eine schnell wachsende Baumart (Tamm 2014, Houston et al. 2016a). Eine starke Konkurrenz durch die Bodenvegetation kann das Wachstum behindern (FVA 2021). Im ersten Jahr können unter optimalen Wuchsbedingungen Höhen von 20-100 cm erreicht werden

(Müller 1951, Tamm 2014). Das schnelle Wachstum von durchschnittlich 75 cm pro Jahr hält bis zum Alter von 10-20 Jahren an, kulminiert und verlangsamt sich bis zum Alter von 30 Jahren (Tamm 2014, Houston et al. 2016a, Unseld 2017, FVA 2021). Das Durchmesserwachstum erreicht seinen Höhepunkt mit 10-15 Jahren (Unseld 2017) und die Biomasseproduktion zwischen 18-32 Jahren (Myking et al. 2011).

Aspen entwickelt ein flaches und weitstreichendes Wurzelsystem, weswegen sie durchaus von Windwurf betroffen sein können (Myking et al. 2011, Tamm 2014). Aus den Wurzeln vermögen Aspen Störungsflächen mittels intensiver Wurzelbrut im Bereich von 20-25 m, in einigen Fällen im Bereich bis 55 m um einen Samenbaum wiederzubewalden, was einer Mindestfläche von 1200 m² entspricht (Tamm 2014).

Pinus sylvestris L. (Waldkiefer)

Standort

Nährstoffansprüche: gering

Wasseransprüche: gering

Lichtbedarf: >10% der Freilandstrahlung

pH-Wert: sauer bis basisch

Blütenbildung

Freiland: 15 bis 20 Jahre

Bestand: 30 bis 40 Jahre

Mastjahre

Intervalle: 3 bis 6 Jahre

Samenproduktion

Mastjahr: bis 80.000

Nichtmastjahr: 55 bis 1000

Samenausbreitung

Distanzen: 50 bis 60 m

Einflussfaktoren: Windgeschwindigkeit, Windrichtung, Relief, Baumposition

Samenlebensdauer

auf dem Boden: bis >13 Wochen

Bodensamenbank: bis 4 Jahre

Sämlingsbank

Ausbildung: keine

Keimung

Keimfähigkeit: 59 bis 99%

Standort: feuchte Mineralböden, Dunkelheit bis voller Lichtgenuss

Ausdauer bei Trockenheit: bis 3 Wochen

5. *Pinus sylvestris* L. (Waldkiefer)

Die Waldkiefer kann 200-300, maximal bis 600 Jahre alt, 23-27 m, maximal bis 45 m hoch und 50-80 cm, maximal bis 150 cm im BHD werden (Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b).

5.1. Vorkommen und Ansprüche

Verbreitungsareal und klimatische Einstufung

Das Verbreitungsgebiet der Waldkiefer erstreckt sich über Eurasien, vom Atlantik bis zum östlichen Verkhoyansk-Gebirge in Russland und vom südlichen Spanien bis Skandinavien und zum Teil sogar den Polarkreis (Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b). Zugleich besiedelt sie im Verbreitungsgebiet vom Flachland bis 2.600 m hohe Gebirge eine Vielzahl von Lebensräumen (Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b). Das große Areal und die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen, welche von feucht-atlantisch über kühl-mediterran bis (boreal) trocken-kontinental reichen, haben zur Entwicklung verschiedener Herkunftsführer geführt (Carlisle & Brown 1968, Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b). Die Kältengrenze ihrer Ausbreitung liegt bei durchschnittlichen Temperaturen von -17°C (Houston et al. 2016b), wobei die Waldkiefer auch Temperaturspitzen von -27°C ertragen kann (Carlisle & Brown 1968). Im Süden ist ihre Ausbreitung an durchschnittliche Regenmengen von (5 mm) 10 mm im Sommer und an durchschnittliche Julitemperaturen >17°C gebunden (Carlisle & Brown 1968, Houston et al. 2016b). Im Verbreitungsareal ist die Waldkiefer an jährliche Niederschlagsmengen von mindestens 200-400 mm bis 2.000-

2.900 mm gebunden (Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b).

Standörtliche Ansprüche

Die Waldkiefer stellt wenig Ansprüche an die Nährstoffversorgung und Wasserverfügbarkeit (Schütt & Stimm 2014a), sodass sie auf trockenen bis nassen und sauren bis basischen Böden wächst (Walentowski et al. 2007, Spathelf & Ammer 2015, Houston et al. 2016b). Lediglich Gleyböden, Überschwemmungsgebiete und stark vernässte Moore werden von ihr gemieden (Walentowski et al. 2007) und junge Kiefern können empfindlich gegenüber Trockenheit reagieren (Schütt & Stimm 2014a).

Die Waldkiefer ist wie alle Pionierbaumarten schattenintolerant, weshalb sie lichte bis sonnige Bereiche mit >10% der Freilandstrahlung, z.B. Störflächen, für eine Etablierung benötigt (Modrzynski 2007, Houston et al. 2016b). Aufgrund ihrer Konkurrenzschwäche wird sie auf nährstoffarme, sandige und trockene Standorte sowie auf vernässte oder saure Moorstandorte verdrängt (Spathelf & Ammer 2015, Houston et al. 2016b), bevorzugt jedoch leichte, gut entwässerte und durchlüftete, nicht kalkhaltige und ausreichend nährstoffversorgten Böden (Carlisle & Brown 1968, Walentowski et al. 2007). Gegenüber Spät- und Frühfrösten ist sie resistent (Carlisle & Brown 1968, Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b).

5.2. Verjüngung

Blüte und Bestäubung

Die Waldkiefer ist eine einhäusige Baumart (Carlisle & Brown 1968, Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b), welche im Freiland mit 15-20 Jahren und im Bestand unter Konkurrenzdruck deutlich verzögert ab 30-40 Jahren das erste Mal fruktifiziert (Ovington 1957, Carlisle & Brown 1968, Schütt & Stimm 2014a). Die Blüten werden zwischen Mai und Juni windbestäubt (Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b). Die Samenreifung ist am Ende des folgenden Winters abgeschlossen (Schütt & Stimm 2014a). Das Keimprozent der Samen hängt maßgeblich von der Herkunft, dem Baumalter, dem Entlassungszeitpunkt des Samens, der Zapfengröße, -farbe und Position in der Krone und den Witterungsbedingungen, insbesondere den sommerlichen Temperaturen ($>5^{\circ}\text{C}$) ab (Ovington 1957, Carlisle & Brown 1968, Matías & Jump 2012).

Samenproduktion

Die Waldkiefer bildet bis Oktober-November 2,5 bis 8 cm große, eiförmige Zapfen aus, welche 3,5-5,5 mm kleine beflügelte, Samen enthalten (Carlisle & Brown 1968, Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b). Die Farbe der Samen variiert von weiß, gelb, hellbraun, braun, graubraun, dunkelgrau bis schwarz, wobei die dunkleren Samen schneller und besser keimen sollen als die hellen (Carlisle & Brown 1968, Schütt & Stimm 2014a) (Abb. 11). Das Tausendkorngewicht schwankt in Abhängigkeit der Samengröße und Herkunft zwischen 2,5-7 g (Carlisle & Brown 1968, Schütt & Stimm 2014a, Tiebel et al. 2023a).

In der Regel weist die Waldkiefer in Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen aller 3-6 Jahre gute Samenjahre auf (Ovington 1957, Carlisle & Brown 1968, Øyen et al. 2006, Schütt & Stimm 2014a). Zur Produktion von keimfähigen Samen braucht es durchschnittliche Temperaturen von $>10,5^{\circ}\text{C}$ im Juli und August (Øyen et al. 2006). Das Keimprozent schwankt zwischen 59 und 99% (Carlisle & Brown 1968, Schütt & Stimm 2014a), wobei es bei größeren Samen bzw. Zapfen höher ausfällt. Beide nehmen im Verbreitungsgebiet von Norden nach Süden zu (Schütt & Stimm 2014a). Ältere Waldkiefern können zwischen 55 bis 80.000 Samen je Baum ausbilden (Rohmeder 1947, Carlisle & Brown 1968). In Nichtmastjahren kann die Produktion auf 55 bis 1000 Samen fallen (Carlisle & Brown 1968) und in guten Mastjahren zwischen 40.000-80.000 Samen je Baum betragen (Rohmeder 1947, Carlisle & Brown 1968).



Abb. 11: Samen von Waldkiefer

Samenausbreitung

Die Samen der Waldkiefer werden zwischen März und April aus dem Zapfen entlassen und windverbreitet (Schütt & Stimm 2014a). Die Zapfen öffnen sich bei warmen und trocknen Witterungen und schließen sich bei kalten, feuchten Wetterlagen (Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b). Die Zapfen verbleiben nach dem Samenfall bis zum darauffolgenden Herbst am Baum (Schütt & Stimm 2014a).

Die Ablagerungsdichten in einem Kiefernbestand können zwischen 164 und 500 Samen je m², maximal 700 Samen je m² in einem Mastjahr, betragen (Øyen et al. 2006, Schütt & Stimm 2014a). Die mittleren Ausbreitungsdistanzen schwanken i.d.R. zwischen 5-60 m, maximal bis 187 m, um einen Samenbaum. Grund für die variierenden Samenflugdistanzen sind der Einfluss von Windrichtung und Windgeschwindigkeit (Carlisle & Brown 1968, Huth et al. 2017). Mit der Windrichtung und höheren Windgeschwindigkeiten werden die Samen über größere Distanzen verbracht. Bei einer Ausbreitung über Schnee- und Eisflächen können Distanzen von mehr als 810 m erreicht werden (Carlisle & Brown 1968). Eine Verbreitung der Samen durch Vogelarten oder Wasser (1-4 Wochen schwimmfähig) ist ebenfalls möglich (Carlisle & Brown 1968, Schütt & Stimm 2014a).

Samenlebensdauer, Bodensamenbank und Sämlingsbank

Unter den wärmeren Bedingungen des Klimawandels wird die Lebensdauer der Samen nach der Ausbreitung und Ablagerung im Frühjahr auf dem Boden unwesentlich eingeschränkt (Tiebel et al. 2023a). Auch

sollen die Samen der Waldkiefer am natürlichen Standort über vier bis fünf Jahre keimfähig bleiben (Baumann 2007, Schütt & Stimm 2014a), wobei sie lediglich eine kurzfristige Bodensamenbank mit weniger als einem Jahr auf und im Boden aufbauen soll (Thompson et al. 1997). Ursachen für den raschen Verlust der Keimfähigkeit von Kiefern Samen auf und im Boden können mit Blick auf die Europäische Lärche ebenfalls bei der Waldkiefer die Keimung selbst, Prädation, Pathogenbefall und Zersetzung sein (Huacheng & Yong 1996, Young & Huacheng 1996, Liu et al. 2007). Eine Sämlingsbank kann die Waldkiefer nicht ausbilden, da sie einen hohen Lichtbedarf besitzt (Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b).

Keimung

Die Keimung erfolgt witterungsbedingt im Frühjahr ab Mai nach einer Winterruhe und benötigt insgesamt 4-5 Monate (Schütt & Stimm 2014a, Houston et al. 2016b). Auf geeigneten Standorten kann die Keimung schon nach 10 Tagen erfolgen (Carlisle & Brown 1968). Bei unzureichender Bodenfeuchte oder fehlendem Niederschlag laufen die Samen nicht auf (Oleskog & Sahlén 2000). Obgleich die Waldkiefer eine lichtbedürftige Baumart ist, vermögen die Samen auch im Dunkeln zu keimen (Tiebel unveröffentlicht). Die Lichtbedürftigkeit der Waldkiefer steigt mit zunehmendem Alter (Spathelf & Ammer 2015).

Die reservestoffarmen Samen der Waldkiefer benötigen für einen hohen Keimerfolg offenen Mineralboden und ausreichend Licht (Øyen et al. 2006, Schütt & Stimm 2014a, Huth et al. 2017), weshalb sie sich auf Plätzen mit hoher Vegetationsdichte,

wie z.B. Moos, Drahtschmiele, Landreitgras aber auch Humusaufgabe, Streu sowie hoher Strahlungskonkurrenz nur schwer etablieren kann (Oleskog & Sahlén 2000, Schütt & Stimm 2014a, Spathelf & Ammer 2015, Tiebel 2024b). Kiefernkeimlinge sind im ersten Wuchsjahr empfindlich gegenüber Trockenheit oder Hitzespitzen von mehr als 60°C und können dadurch komplett ausfallen (Carlisle & Brown 1968).

Zuwächse

Bis zum Alter von 10-15 Jahren zeigt die Waldkiefer ein rasches Höhenwachstum. Den Volumenzuwachskulminationspunkt erreicht sie noch vor dem Alter von 30 Jahren. Nach 2 Jahren erreichen Kiefern Höhen von 2,9-5,1 cm Höhe. Beschattung und Bedrängung durch Konkurrenzvegetation wirkt sich vermindern auf die Trockenmasseproduktion der Waldkiefer aus (Schütt & Stimm 2014a).

Die Waldkiefer besitzt ein Pfahlwurzelsystem (Schütt & Stimm 2014a, Spathelf & Ammer 2015), welches nach 30 Jahren ca. 1,5 m Tiefe erschließen kann. Von der Pfahlwurzel gehen in den ersten 30 cm Bodentiefe gehäuft horizontale Lateralwurzeln ab (Schütt & Stimm 2014a). Auf trockenen Standorten zeigt sie im Vergleich zu frischen bis feuchten Standorten ein intensiveres Wurzelwachstum (Schütt & Stimm 2014a, Spathelf & Ammer 2015). Bis 9 m Tiefe erreicht sie auf gut durchlüfteten, lockeren und gut erwärmten Böden (Schütt & Stimm 2014a), womit sie gut verankert und an trockene Standorte angepasst ist (Spathelf & Ammer 2015). Auf lehmig-tonigen Standorten entwickelt sie oft Herzwurzeln (Schütt & Stimm 2014a).

Larix decidua Mill. (Europäische Lärche)

Standort

Nährstoffansprüche: gering

Wasseransprüche: mittel

Lichtbedarf: >14% der Freilandstrahlung

ph-Wert: neutral bis sauer

Blütenbildung

Freiland: 12 bis 15 Jahre

Bestand: 20 bis 30 Jahre

Mastjahre

Intervalle: 2 bis 10 Jahre

Samenproduktion

Mastjahr: bis 360.000

Nichtmastjahr: 4.000 bis 180.000

Samenausbreitung

Distanzen: 30 bis 70 m

Einflussfaktoren: Windgeschwindigkeit, Windrichtung, Relief, Baumposition

Samenlebensdauer

auf dem Boden: 7 bis >13 Wochen

Bodensamenbank: bis 4 Jahre

Sämlingsbank

Ausbildung: keine

Keimung

Keimfähigkeit: 31 bis 50%

Standort: feuchte Mineralböden, Dunkelheit bis voller Lichtgenuss

Ausdauer bei Trockenheit: bis 3 Wochen

6. *Larix decidua* Mill. (Europäische Lärche)

Die Europäische Lärche kann bis 800 Jahre alt, 20-50m hoch und bis 100 cm im BHD werden (Geburek & Stimm 2002, Da Ronch et al. 2016).

6.1. Vorkommen und Ansprüche

Verbreitungsareal und klimatische Einstufung

Durch die Eiszeit bedingt, erstreckt sich das natürliche Verbreitungsgebiet der eurasischen Gebirgsbaumart Europäische Lärche auf nur noch wenige Gebiete in den Alpen, den Karpaten, den Sudeten und Teilen von Polen zwischen 180–2500 m ü. NN (Geburek & Stimm 2002, Dörken 2013, Da Ronch et al. 2016). In Folge der räumlichen Isolationen und den klimatischen Unterschieden variieren die vier Herkünfte physiologisch und morphologisch (Geburek & Stimm 2002). Außerhalb des natürlichen Verbreitungsareals wird die Europäische Lärche jedoch in ganz Mitteleuropa, Skandinavien, im Baltikum, Neuseeland und den USA angebaut (Geburek & Stimm 2002). Im Verbreitungsareal ist die Europäische Lärche an jährliche Niederschlagsmengen von 450 mm bis 2500 mm gebunden, wobei im trockensten Monat nicht weniger als 20-40 mm Regen fallen darf (Geburek & Stimm 2002, Da Ronch et al. 2016). Winterfröste mit Temperaturspitzen von -30°C sowie große Temperaturschwankungen sind kein Problem für die Baumart (Kaliniewicz et al. 2013, Da Ronch et al. 2016).

Standörtliche Ansprüche

Hinsichtlich des Standortes benötigt die Europäische Lärche (sub)kontinentales Klima und immerwährend frische, tiefgründige

Böden (Geburek & Stimm 2002, Kaliniewicz et al. 2013, Da Ronch et al. 2016). Als bodenvag eingestuft, zeigt sie keine Ansprüche an das Ausgangsgestein, die Nährstoffversorgung und den pH-Wert des Bodens von neutral bis sauer (Geburek & Stimm 2002, Da Ronch et al. 2016). Folglich kann sie von Podsol bis Rohbodentypen alle Böden besiedeln (Geburek & Stimm 2002), wobei für sie undurchlässige, schwere Tonböden weniger geeignet und locker-steinige, tiefgründige, schwach saure bis alkalische Lehmböden gut geeignet sind (Dörken 2013). Nährstoffarme Sande, flachgründige Hanglagen, trockene Standorte, hoch anstehendes Grund- oder Stauwasser meidet die Europäische Lärche (Geburek & Stimm 2002, Da Ronch et al. 2016). Auf Hitze, Luft- und Bodenverschmutzung reagiert sie empfindlich (Dörken 2013).

Als Lichtbaumart hat die Europäische Lärche hohe Lichtansprüche von >10-14%, die die der Gemeinen Kiefer und der Sandbirke übersteigen sollen (Geburek & Stimm 2002, Modrzynski 2007, Da Ronch et al. 2016). Daher besiedelt sie vorrangig Freiflächen nach Waldbränden, Lawinen- und Murenabgänge, Weideflächen oder verlichtete Bestände, Moränenschutt und Bachalluvionen (Dörken 2013, Schütt & Stimm 2014a, Da Ronch et al. 2016).

6.2. Verjüngung

Blüte und Bestäubung

Die Europäische Lärche ist eine monoziöse Baumart, die im Alter von 20–30 (40) Jahren im Bestand und im Freiland ab 12–15 Jahren das erste Mal fruktifiziert (Geburek

& Stimm 2002, Shearer 2008, Kaliniewicz et al. 2013). Die männlichen und weiblichen Blüten werden im August bis September gebildet und im Jahr darauf zwischen März und Mai windbestäubt (Geburek & Stimm 2002, Shearer 2008). Die Samenreife erfolgt ab September bis Dezember (Shearer 2008, Dörken 2013). Das Keimprozent der Samen hängt maßgeblich von den Witterungsbedingungen während der Samenreife und dem Saatgutjahr ab, sowie vom Standort und der geografischen Lage des Samenbaums (Kaliniewicz et al. 2013).

Samenproduktion

September-Dezember entwickeln sich rundliche, längliche Zapfen von 2–4 cm Länge mit einseitig beflügelten, dreieckig-eiförmigen, 1,9–4,5 mm großen Samen (Geburek & Stimm 2002, Shearer 2008, Kaliniewicz et al. 2013). Das Tausendkorngewicht beträgt 2,2–12,3 g (Geburek & Stimm 2002, Kaliniewicz et al. 2013, Tiebel et al. 2023a).



Abb. 12: Samen von Europäischer Lärche

Beeinflusst durch Temperatur, Frost, Niederschlag und Prädationsdruck treten aller

2–10 Jahre Mast- und Nichtmastjahreereignisse auf (Geburek & Stimm 2002, Shearer 2008, Poncet et al. 2009, Kaliniewicz et al. 2013), wovon u.a. die Samenproduktion abhängig ist. Europäische Lärchen können zwischen 4.000 bis 180.000 Samen, maximal 360.000 Samen, ausbilden (Rohmeder 1947, Geburek & Stimm 2002, Poncet et al. 2009). Europäische Lärche zeigt oftmals einen hohen Anteil an nicht vitalen und hohlen Samen (Slobodnik 2002), was auf viele Ursachen zurückzuführen ist, wie auf unzureichende Pollenproduktion, unzureichende Bestäubung, schlechte Synchronisation weiblicher und männlicher Blütezeit und ungünstige Witterungsbedingungen, z.B. Trockenheit und hohe Frühjahrs-temperaturen, während der Saatgutreife (Slobodnik 2002, Poncet et al. 2009).

Samenausbreitung

Der anemochore Samenflug der Europäischen Lärche erstreckt sich von September bis ins nächste Frühjahr (Geburek & Stimm 2002, Shearer 2008). Unter besonders warmen (Föhn)Wetterlagen können sich die Zapfen bereits im Herbst öffnen, i.d.R. öffnen sich die Zapfen jedoch erst bei warmen und trocknen Witterungen im nächsten Frühjahr und schließen sich wieder bei kalten, feuchten Wetterlagen (Geburek & Stimm 2002). Oftmals verbleiben jedoch 10–40% der Samen im Zapfen, die durch Vögel und Nagetiere aus dem Zapfen befreit und verbreitet werden. Die Zapfen verbleiben nach dem Samenfall noch 2–3 Jahre am Baum (Geburek & Stimm 2002, Da Ronch et al. 2016).

Die mittleren Ausbreitungsdistanzen betragen 29–35, maximal bis 70 m um einen Sa-

menbaum (Kohlermann 1950) und die Ablagerungsdichten in einem Lärchenbestand 2000 Samen je m² (Geburek & Stimm 2002). Grund für die variierenden Samenflugdistanzen sind der Einfluss von Windrichtung, Hangneigung und Höhe (Kondo & Tsuyuzaki 1999). Mit der Windrichtung und hangabwärts werden die Samen über größere Distanzen verbracht, als entgegen der Windrichtung und hangaufwärts.

Samenlebensdauer, Bodensamenbank und Sämlingsbank

Unter den wärmeren Bedingungen des Klimawandels wird sich die Lebensdauer der Samen nach der Ablagerung im Frühjahr auf dem Boden und damit die Fähigkeit, Trockenperioden im Frühjahr zu überstehen, von mehr als drei Monaten auf sieben Wochen reduzieren (Tiebel et al. 2023a).

Die Europäische Lärche kann nur eine kurzfristige Bodensamenbank aufbauen, womit die Samen weniger als ein Jahr auf und im Boden lebensfähig bleiben (Thompson et al. 1997), obgleich die Lebensdauer bzw. die Zeitspanne der Keimfähigkeit der Samen von Europäischer Lärche je nach Autor mit vier bis fünf Jahren (Hecker 1998), zehn bis zwölf Jahren (Geburek & Stimm 2002) oder mehr als 16 Jahren angegeben wird (David 2002, Konnert et al. 2012). Ursachen für den raschen Verlust der Keimfähigkeit von Lärchensamen auf und im Boden sind die Keimung selbst, hohe Umgebungstemperaturen und Bodenfeuchtigkeit, Prädation, Pathogenbefall und Zersetzung (Huacheng & Yong 1996, Young & Huacheng 1996, Liu et al. 2007).

Eine Sämlingsbank kann die Europäische Lärche nicht ausbilden, da sie einen sehr

hohen Lichtbedarf besitzt (Geburek & Stimm 2002, Da Ronch et al. 2016).

Keimung

Das mittlere Keimprozent der Europäischen Lärche schwankt zwischen 31 und 50% (MacCarthaigh & Spethmann 2000, David 2002, Geburek & Stimm 2002, Kaliniewicz et al. 2013). Die Keimung erfolgt Witterungsbedingt im Frühjahr ab Mai bis Juni und benötigt 3-8 Wochen (Geburek & Stimm 2002, Bärtels 2008). Eine Keimhemmung besteht nicht (Geburek & Stimm 2002). Obgleich die Europäische Lärche eine lichtbedürftige Baumart ist, vermögen die Samen ohne Keimverluste auch im Dunkeln zu keimen (Albert et al. 2008).

Die Europäische Lärche ist ein Rohbodenkeimer (Geburek & Stimm 2002), weshalb sie sich auf Plätzen mit hoher Vegetationsdichte und hoher Strahlungskonkurrenz, Moos, Streu sowie aus dem Boden heraus (Bedeckung) nur schwer etablieren kann (Hiller et al. 2002, Konnert et al. 2012, Tiebel 2024b). Während der Keimungsphase im Frühjahr, die etwa 1-3 Wochen umfasst, sind Trockenperioden besonders kritisch für das Überleben der Keimlinge (Geburek & Stimm 2002, Konnert et al. 2012). Auch Trockenperioden im ersten Wuchsjahr können zu einem kompletten Ausfall führen (Tiebel unveröffentlicht). Die wenigen Reservestoffe, die der Samen besitzt, sind bereits nach 15 Tagen aufgebraucht (Geburek & Stimm 2002). Die Keimlinge sind vor dem Verholzen zudem besonders anfällig gegenüber Spätfrost und Sonnenbrand.

Zuwächse

Die Europäische Lärche zeigt ein rasches Jugendwachstum und kann im ersten Wuchsjahr eine Höhe von 20 cm erreichen (Geburek & Stimm 2002). Der Höhenzuwachs kulminiert im Alter von 15-25 Jahren, wo sie Höhen von 8-9 m erreicht hat (Geburek & Stimm 2002, Burschel & Huss 2003). Danach investiert die Europäische Lärche in das Dickenwachstum, welches bis ins hohe Alter anhalten kann (Geburek & Stimm 2002). Gegenüber Seitendruck und leichter Überschirmung zeigt sich die Baumart empfindlich.

In den ersten Wuchsjahren bilden Lärchensämlinge eine Pfahlwurzel aus (Geburek & Stimm 2002). Im weiteren Verlauf bildet sich ein mehr oder weniger tief in den Boden reichendes, intensives Herzwurzelsystem aus (Geburek & Stimm 2002, Bartsch

et al. 2020), was die Europäische Lärche wenig anfällig für Windwurf macht (Da Ronch et al. 2016). In den oberen Bodenhorizonten bildet sie einen hohen Anteil an Faserwurzeln aus (Dörken 2013). Das Wurzelwachstum der Europäischen Lärche ist vom Sauerstoffgehalt, der Bodentemperatur und von der Bodenfeuchte abhängig. Ist der Boden zu stark beschattet und damit die Temperatur zu niedrig, werden nur geringe Tiefen von den Wurzeln erreicht. In schlecht durchlüfteten und vernässten Böden bildet die Europäische Lärche flach streichende Horizontalwurzeln aus (Geburek & Stimm 2002). Auf stauwasserfreien Böden und in sonnigen Lagen können bereits junge Lärchen von 1 m Höhe Wurzeltiefen von 2 m erreichen (Geburek & Stimm 2002).

IV. Voraussetzungen für eine erfolgreiche Wiederbewaldung

Das grundsätzlich die Option auf eine Wiederbewaldung von Störungsflächen mit Pionierbaumarten besteht, setzt die Anwesenheit von Samenbäumen voraus. Die baumartenspezifischen Ausbreitungsdistanzen der Samen, die variierenden Einflussfaktoren (Windrichtung, Windstärke, Hangneigung, Störungsflächenlage, Samenbaumstandort etc.) und die generelle konkurrenzschwäche der Pionierbaumarten, infolge ihres hohen Lichtbedarfs, lässt die Frage nach einer notwendigen Anzahl von Samenbäumen auf dem Hektar und geeignete Pflegekonzepte zum Erhalt und Förderung der kurzlebigen Baumarten aufkommen.

Wieviele Samenbäume braucht es?

Bei der Frage nach der Mindestanzahl vorzuhaltender Samenbäume müssen die Ausbreitungsdistanzen, das Relief der Waldfläche und der Samenbaumstandort berücksichtigt werden. Für Sandbirke, Schwarzerle, Gemeine Kiefer und Europäischer Lärche ergibt sich bei einem Samenbaumstandort auf den Bergkuppen eine Mindestanzahl von 4 Samenbäumen auf dem Hektar, bei einem Samenbaumstandort in der Ebene oder im Tal bis 16 Samenbäume auf dem Hektar, mit einer empfohlenen Distanz von 30 bis 60 m zwischen den Individuen (Sarvas 1948, Safford & Jacobs 1983, Tiebel 2020) (Abb. 13).

Aufgrund der enormen Flugdistanzen der Salweiden- und Zitterpappelsamen spielt die räumliche Verteilung eine untergeordnete Rolle. Dennoch sollte zur Risikovorsorge mehr als ein weibliches und männliches Individuum auf dem Hektar vorgehalten werden. Die Risikovorsorge bezieht sich

einerseits auf die Gefahr, dass der Samenbaum noch keine Samen produziert, aufgrund von Konkurrenzdruck unzureichend Samen produziert oder bald abstirbt (Tiebel 2020, Tiebel 2024a) und andererseits auf die genetische Diversität der Verjüngung, weshalb es wünschenswert ist, dass mindestens 10 bis 20 Individuen an der Verjüngung beteiligt sind (Tiebel & Axer 2021).

Die Pionierbaumartenausstattung wird durch die Region und die Höhenlage geprägt. Es gilt daher sich auf die vorkommenden Pionierbaumarten zu konzentrieren, deren Vielfalt zu erhalten und diese im Waldgebiet räumlich zu fördern. Die Bedienung der kompletten Pionierbaumartenpalette (Abb. 6) kann oft nicht realisiert werden und sollte auch nicht unter allen Umständen angestrebt werden.

Erhalt und Förderung von Samenbäumen

Aufgrund der begrenzten Lebensspanne der Pionierbaumarten (Atkinson 1992, Pietzarka & Roloff 2014, Schütt & Stimm 2014b, Tamm 2014) sollten die Individuen durch gezielte Pflegeeingriffe erhalten und nachkommende junge Individuen gefördert werden. Bereits mit 40 bis 60 Jahren bzw. 30 bis 50 Jahren gehen Birke und Salweide in die Alterungsphase über und produzieren weniger Samen (Atkinson 1992, Huth 2009, Hynynen et al. 2010, Schirmer 2014).

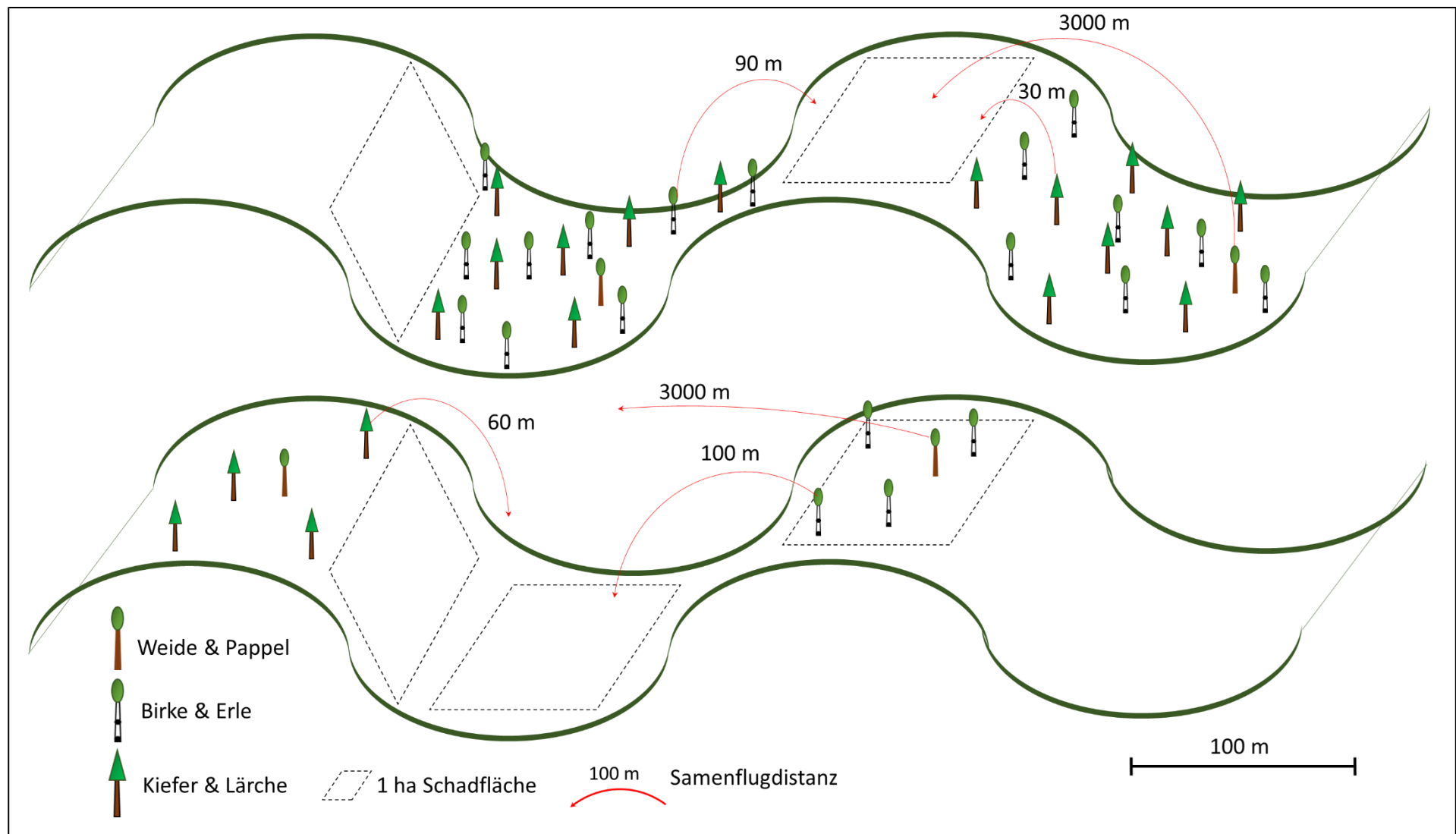


Abb. 13: Vorzuhaltende Mindestanzahl von Samenbäumen auf der Kuppe und im Tal in Abhängigkeit der Störungsflächenlage, Baumart und deren Samenflugdistanzen

Freigestellte und vitalisierte Samenbäume treten deutlich früher in den Reproduktionsprozess ein, sind großkroniger und produzieren deutlich mehr Samen als bedrängte und beschattete Samenbäume (Hynynen et al. 2010, Gockel 2016, Tiebel et al. 2019b). Zudem ist die Samenproduktion dimensionsabhängig, welche durch gezielte Pflegeeingriffe gefördert werden kann (Wagner et al. 2004, Huth 2009, Gockel 2016).

Die ersten Pflegeeingriffe zur Dimensions- und Vitalitätsförderung sollten im Dickungsstadium der Pionierbaumarten beginnen (Prien 1964, Cameron 1996, Wagner & Röker 2000, Petersen et al. 2009, Gockel 2016). Es empfiehlt sich die Samenbäume 2- bis 3-mal im Jahrzehnt von interspezifischer Konkurrenz freizustellen und zu stabilisieren (Prien 1964, Cameron 1996, Gockel 2016, Tiebel 2020). Die Eingriffsintensität hängt dabei von der inter- und intraspezifischen Konkurrenzdynamik ab (Tiebel 2020).

Um generell den Pflegeaufwand zu minimieren, sollten Pionierbaumarten an Wegesrändern, Straßenrändern, Waldrändern und Blößen erhalten werden, wo einseitiger Kronenausbau ohne Pflegeaufwand möglich ist. In Beständen sollten mindestens Trupps vorgehalten werden, da sich die interspezifische Konkurrenz reduzieren lässt und im Vergleich zu Einzelbäumen in Beständen Abgänge von einzelnen Samenbäumen kompensiert werden können (Tiebel 2020, Tiebel et al. 2020b).

Grenzen einer zeitnahen Wiederbewaldung

Eine Wiederbewaldung durch Pionierbaumarten ist nur schwer oder gar nicht möglich, wenn bereits eine der nachfolgenden Bedingungen erfüllt ist.

Es sind keine Samenbäume auf den Störungsflächen oder den angrenzenden intakten Waldflächen vorhanden. Damit kommen keine oder nur Samen von Salweide und Zitterpappel auf den Störungsflächen an, wodurch sich keine oder nur unzureichende Naturverjüngung einstellt.

Es sind nur unzureichend und/oder räumlich ungleichmäßig verteilt Samenbäume im Umkreis der Störungsfläche vorhanden. Die Naturverjüngung läuft dadurch ungleichmäßig auf den Störungsflächen und in sehr unterschiedlichen Dichten auf. Es wird Teilbereiche mit keiner, mit sehr geringer und sehr hohen Dichten von Naturverjüngung geben.

Die potentiellen Samenbäume sind zu jung oder zu alt. Aufgrund des jungen Alters produzieren die Samenbäume noch keine Samen oder im hohen Alter nur noch sehr geringe Mengen, sodass keine oder nur geringe Naturverjüngungsdichten auf den Störungsflächen zu erwarten sind.

Die Samenbäume sind zu gering dimensioniert, kleinkronig und schlecht vitalisiert. Die Samenbäume produzieren aufgrund der schlechten Vitalität und Dimension deutlich weniger Samen, als es von der Pionierbaumart in dem Alter und einem Mastjahr bzw. Nichtmastjahr zu erwarten wäre. Folglich werden sich nur geringe Naturverjüngungsdichten auf den Störungsflächen einstellen.

Die Störungsflächen wurden komplett beraumt, eine vollflächige Bodenbearbeitung durchgeführt und es folgen heiße und niederschlagsarme Vegetationsperioden. Aufgrund der Homogenisierung der Flächen durch einen kompletten Abzug des Oberbodens oder Mulchen und Eliminierung aller Totholzelemente (z.B. Hochstubben und Wurzelteller) trocknen die Oberböden für eine erfolgreiche Etablierung, der im ersten Jahr feuchtigkeitsbedürftigen Pionierbaumartenkeimlinge, zu schnell aus (siehe Kapitel III; Abb. 15). Kleinräumige Standortunterschiede, wie sie verbliebenes Totholz erzeugt, verbessern die Etablierungschancen für Pionierbaumarten, indem die Strukturen Beschattung und damit länger feucht bleibenden Mineralbodenstandorte schaffen (Abb. 14).

Die Störungsflächen sind von Beginn an aufgrund eines lichten Vorbestandes komplett oder in Teilen vergrast. Infolge der Vergrasung fehlt es an geeigneten Mineralbodenstandorten, die Pionierbaumarten für eine erfolgreiche Keimung benötigen. Die Reservestoffe der Samen von Pionierbaumarten reichen nicht aus, um durch den dichten Grasfilz zu wurzeln und den Mineralboden zur Nährstoffaufnahme zu erreichen (Müller 1951, Sacchi & Price 1992, Oleskog & Sahlén 2000, Pietzarka & Roloff 2014, Tiebel 2024b).

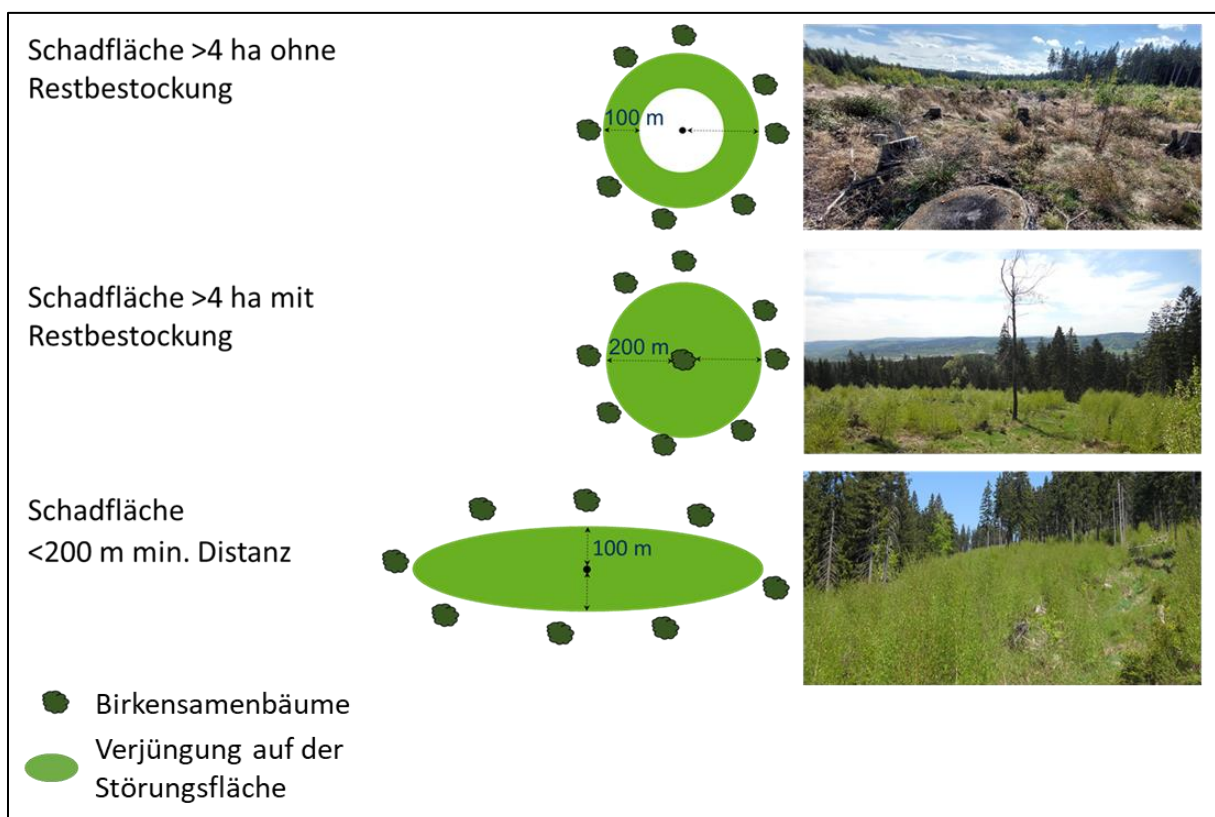


Abb. 14: Wiederbewaldung von Störungsflächen innerhalb der Wiederbewaldungsfrist von 3-10 Jahren in Deutschland in Abhängigkeit der Samenbaumstandorte, Flächengröße und -form (verändert nach Tiebel 2024a)

Die Störungsflächen weisen Flächenausdehnungen von mehr als 200 m auf und sind mehr als 4 Hektar groß. Infolge der Ausbreitungslimitierung der Pionierbaumarten, mit Ausnahme von Salweide und Zitterpappel, vermögen die Samen auch bei Samenbaumstandorten am Störungsflächenrand nicht die Zentren der Schadfläche zu erreichen. Die Etablierung der Naturverjüngung bleibt im Rahmen der gesetzlichen Wiederbewaldungsfristen von 3-10 Jahren in Deutschland auf die Randbereiche der Störungsfläche zum intakten Wald beschränkt (Tiebel & Axer 2021). Die etablierte Verjüngung auf der Schadfläche vermag unter günstigsten Umständen erst nach 4-15 Jahren vereinzelt Samen zu produzieren und damit den Beginn der Wiederbewaldung der zentral gelegeneren Schadflächenbereiche einzuläuten (McVean 1953, Atkinson 1992, Leder 1992, Geburek & Stimm 2002, Myking et al. 2011, Schütt & Stimm 2014a) (Abb. 14). Die zentralen Schadflächenbereiche vergrasen oftmals über den Wartezeitraum (Wohlgemuth et al. 2002), sodass sich im Vergleich zum Schadflächenrand die Wiederbewaldung über einen längeren Zeitraum hinzieht.

Unterstützende Schadflächenbehandlung

Zum Erhalt von Keimstandorten, für die Ansiedelung von Naturverjüngung der Pionierbaumarten, sollten Totholzelemente niemals vollflächig beraumt werden. Es gilt diese, natürlich unter Berücksichtigung von Verkehrssicherung, unbedingt verteilt auf den Störungsflächen zu erhalten. Insbesondere Wurzelteller bieten freien Mineralboden als geeigneten Keimstandort und zu-

gleich Schutz vor ganztägiger Sonneneinstrahlung und Bodenaustrocknung. Auch die Stockachseln von Hochstubben bieten Beschattung und Schutz vor Austrocknung. Zudem begünstigt der Stammabfluss feuchtere Bodenbedingungen in den Stockachseln, was den Keimerfolg erhöht (Tiebel 2024a) (Abb. 15).



Abb. 15: Geeignete Keimstandorte Hochstubbe und umgeklappter Wurzelteller

Der Erhalt von Totholzstrukturen fördert zeitgleich als Sitzgelegenheit den zoochoren Sameneintrag durch Singvögel (Eberesche). Bei den Totholzelementen ist auf die Höhe von mindestens einem Meter und horizontale Strukturen zu achten (Tiebel et al. 2017).

Ist die Fläche vergrast oder eine hohe Streu- und Humusdecke vorhanden, reichen die durch die Totholzstrukturen bereitgestellten Keimstandorte oft nicht aus. Ein gängiges Instrument zur Unterstützung der Wiederbewaldung ist die Flächen- und Bodenvorbereitung. Das Unterlassen von Vorbereitungsmaßnahmen reduziert oftmals den Etablierungserfolg von Pionierbaumarten (Lässig et al. 1995, Karlsson 1996, Küßner 1997, Karlsson et al. 2002, Brang et al. 2013, Tiebel 2024b). In Zeiten

des Klimawandels sind vollflächige Bodenbearbeitungen auf nicht vernässten Standorten unbedingt zu unterlassen (Abb. 16). Diese fördern die Erhitzung und Austrocknung des Oberbodens, wodurch die Etablierung aller Baumarten unmöglich wird. Es sollte daher der Mineralboden nur streifen- oder plätzeweise freigelegt werden (Abb. 17). Am besten eignen sich schmale Pflugstreifen oder Rillen in Ost-West-Ausrichtung (Tiebel 2024b). Aufgrund der beschattenden Ränder stellen sich über die Vegetationsperiode auf Mikrostandortsniveau höhere Bodenfeuchtwerte im Oberboden und geringere Bodenoberflächentemperaturen ein. Eine Durchmischung von Humus und Mineralboden ist als Methode nicht empfehlenswert (Lidman et al. 2024, Tiebel 2024b). Die Vermischung und Auflockerung des Oberbodens führt zu einer beschleunigten Austrocknung und hohen Oberflächentemperaturen, was sich in deutlich geringeren Keimlingszahlen widerspiegelt.



Abb. 16: Vollflächige Beräumungen und Bearbeitungen von Störungsflächen sollten im Klimawandel unterbleiben



Abb. 17: Streifenweise freigelegter Mineralboden in einer Bestandeslücke mit dem Pflug

Vor- und Nachteile der Bodenvorbereitung

Mit der Gegenüberstellung der Vor- und Nachteile einer Bodenvorbereitung für den Standort und Naturverjüngungserfolg soll aufgezeigt werden, dass es sehr wohl gilt, die Durchführung, das Ausmaß und die Intensität von Bodenvorbereitungsmaßnahmen abzuwägen (Tab. 2). Hierbei besteht kein Anspruch auf die Vollständigkeit der nachfolgenden Informationen.

Bodenvorbereitungen wirken sich positiv auf die Etablierung von Keimlingen aus (Lowery & Gjerstad 1991, Küßner 1997, Löf et al. 2012). Beispielsweise können kleinstandörtliche Unterschiede in der stofflichen Zusammensetzung mittels Durchmischung des Oberbodens homogenisiert werden, Bodenverdichtungen und Wurzelhindernisse beseitigt werden, die Erschließung der Rhizosphäre durch die Wurzeln nach Befahrung verbessert werden, Begleitwuchs verdrängt werden, Böden entwässert werden, das Porengefüge und damit die Bodenfeuchtigkeit positiv beeinflusst werden, das Niederschlagswasser ohne Verluste (oberflächlicher Abfluss) ungehindert in den Mineralboden gelangen und die Nährstoffversorgung durch beschleunigte Mineralisation von Streu und Humus verbessert werden (Lowery & Gjerstad 1991, Hildebrand 1996, Simard et al. 2003, Cortini et al. 2011, Löf et al. 2012).

Bodenvorbereitenden Maßnahmen im Sinne von Eingriffen in den Ober- oder/und Unterboden **wirken sich unter Umständen nachteilig** auf die Stoff- und Energieflüsse, das Fließgleichgewicht, den Lagerungszustand und die Struktur natürlich gewachsener Waldböden, sowie auf die Bodenorgan-

simen aus (Hildebrand 1996). Es muss jedoch zwischen oberflächlich wirkenden und tiefgreifenden Bodenbearbeitungen unterschieden werden (Burschel & Huss 2003).

Oberflächlich wirkende mechanische Maßnahmen, wie die Freilegung des Mineralbodens ohne Auflockerung dessen, haben nur sehr geringen Einfluss auf die Rhizosphäre, Wurzelverletzungen und Bodenorganismen, da diese zu keinen Änderungen der physikalischen Bodenstruktur im Mineralboden selbst führen. Der Bodenwasserhaushalt kann auf terrestrischen und trockenen Standorten durch ein ungehindertes Versickern von Niederschlagswasser verbessert werden (Löf et al. 2012).

Tiefgreifende Bodenbearbeitungen, wie das Durchmischen von Humus- und Mineralbodenhorizonten, durch Pflügen, Eggen, Grubbern oder das Mulchen haben Einfluss auf den Wasser- und Wärmehaushalt, Bodenstruktur, Rhizosphäre und Bodenorganismen (Hildebrand 1996, Burschel & Huss 2003). Durch das Aufbrechen der Aggregate wird die natürliche Lagerungsstruktur der Böden verändert und die Partikel durchmischt, sodass sich physikalisch und chemisch Änderungen der Bodeneigenschaften ergeben (Lowery & Gjerstad 1991). Dies verändert bspw. das Porenvolumen, beschleunigt den Wasserabtransport in tiefere Bodenschichten, erhöht den Wärmehaushalt und verändert die strukturabhängige Mikrokompartimentierung chemischer Eigenschaften in der Rhizosphäre (Hildebrand 1996, Simard et al. 2003). Aber auch Wurzeln können verletzt werden und sich eine Verringerung der Ektomykorrhizavielfalt einstellen (Simard et al. 2003).

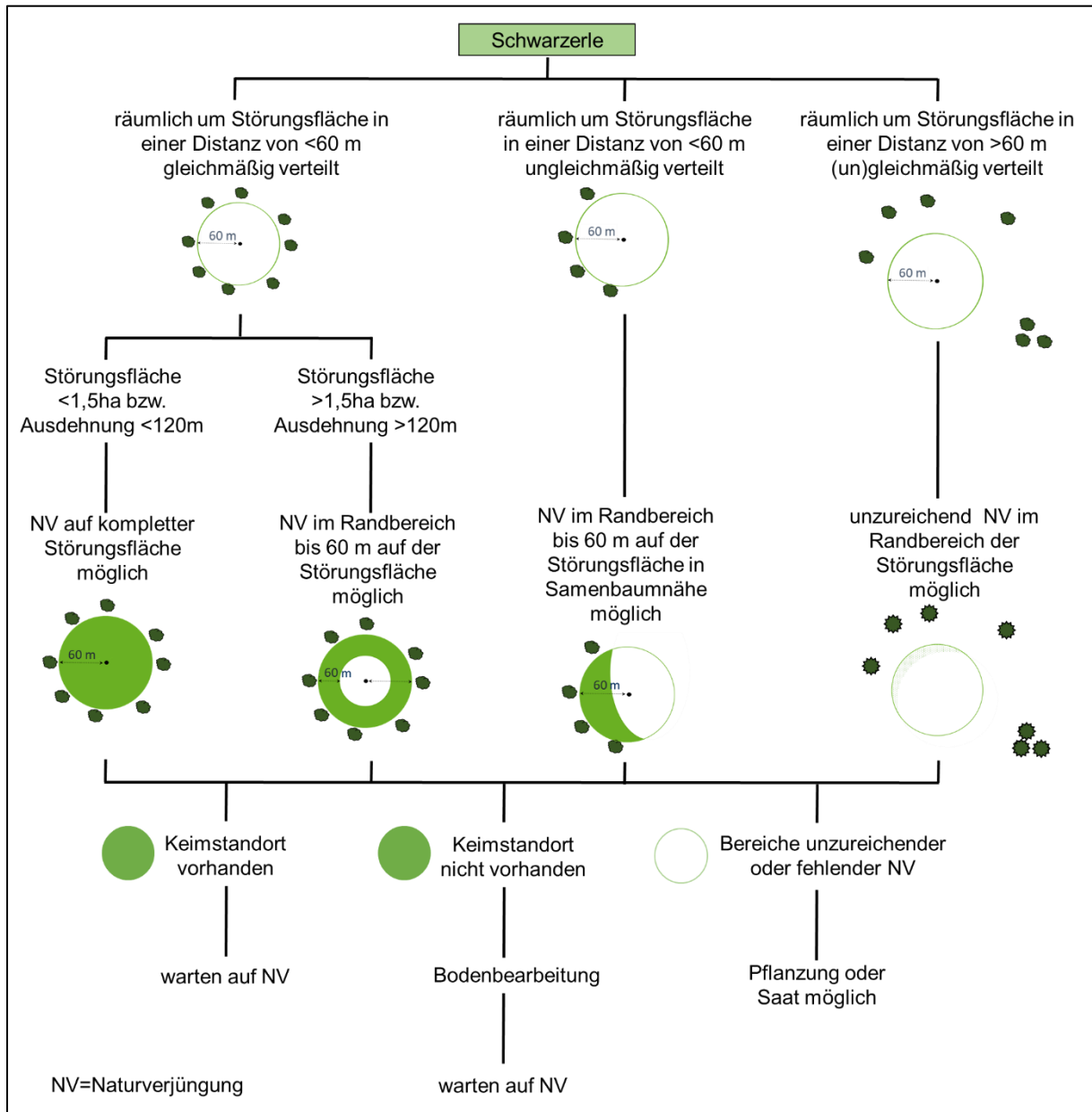
Tab. 2: Vor- und Nachteile einer Bodenverwundung auf Störungsfläche

Vorteile	Nachteile
Homogenisierung kleinstandörtlicher Unterschiede in der stofflichen Zusammensetzung mittels Durchmischung des Oberbodens	Veränderung der natürlichen Lagerungsstruktur und Mikrokompartimentierung der Böden
Beseitigung von Bodenverdichtungen	Förderung von Erosion der locker auf den Flächen liegenden Bodenpartikeln durch Wind und Wasser = Nährstoffaustrag
Beseitigung von Wurzelhindernissen	Wurzelverletzungen
Erschließung der Rhizosphäre durch die Wurzeln nach Befahrung verbessert werden	Verringerung der Ektomykorrhizavielfalt
Verdämmung von Begleitwuchs	ungehinderten Strahlungszutritt und damit Anstieg der Bodentemperaturen
positive Beeinflussung von Porengefüge und Bodenfeuchtigkeit	verändertes Porenvolumen
ungehindertes Versickern von Niederschlagswasser in den Mineralboden	beschleunigter Wasserabtransport in tiefere Bodenschichten
verbesserte Nährstoffversorgung durch beschleunigte Mineralisation von Streu und Humus	Beschleunigte Aktivität der Bodenorganismen führt zu einem erhöhten Stoffumsatz, der nicht komplett von den Pflanzen aufgenommen werden kann

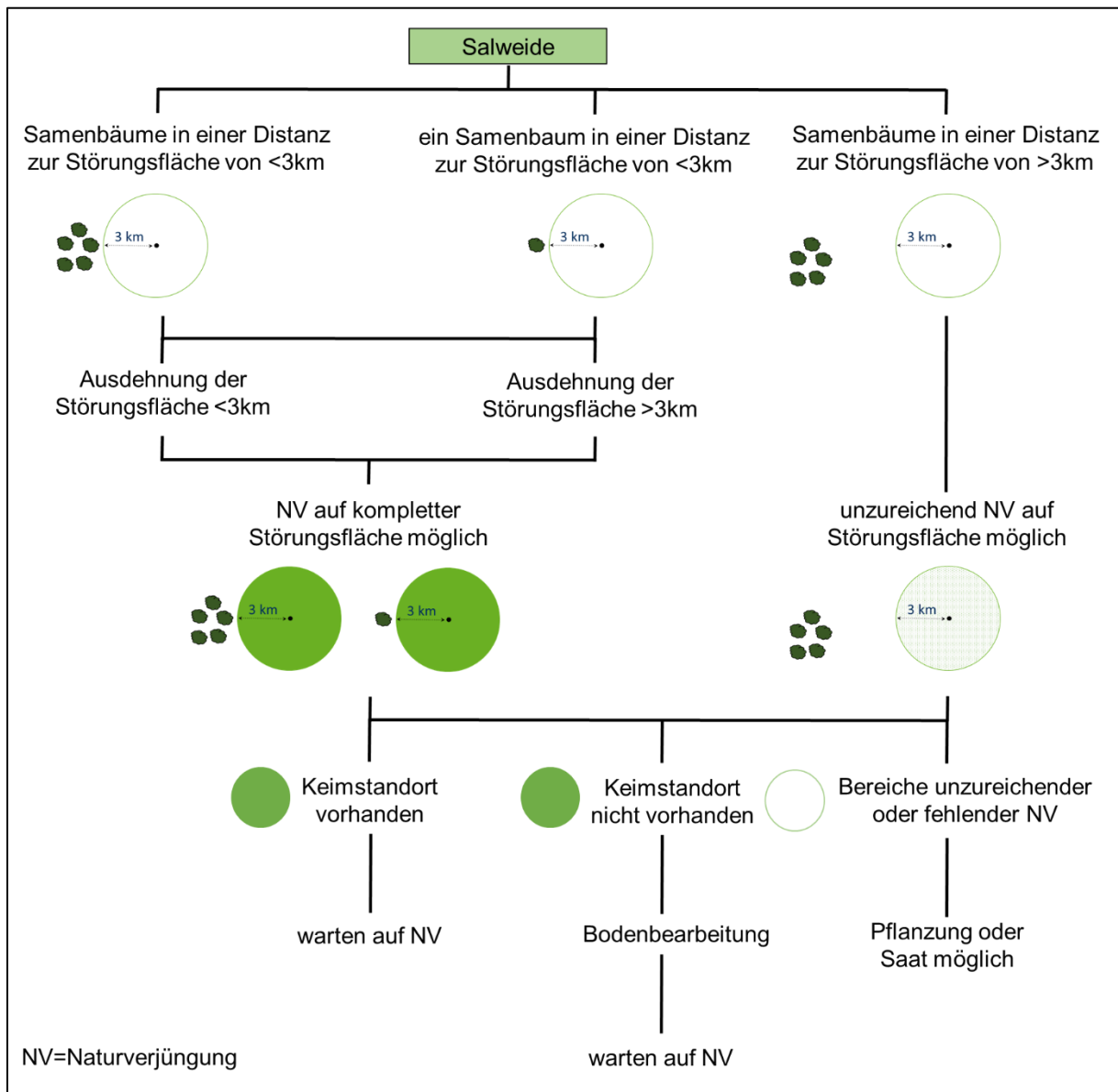
Generell kann es bei oberflächlichen und tiefgreifenden Bodenvorbereitungsmaßnahmen zur Erosion von locker auf den Flächen liegenden Bodenpartikeln (Humus und Mineralboden) durch Wind und Wasser und damit dem Austrag bzw. Verdriftung von Nährstoffen kommen. Jede Bodenbearbeitung ermöglicht einen ungehinderten Strahlungszutritt auf den Mineralboden und damit einen Anstieg der Bodentemperaturen, da der Begleitwuchs oder die schützende Humusschicht entfernt

wurde (Simard et al. 2003, Löf et al. 2012). Dies führt zu einer höheren Aktivität der Bodenorganismen und in der Folge zu einem erhöhten Stoffumsatz, der nicht komplett von den sich neu etablierten Pflanzen aufgenommen werden kann (Hildebrand 1996, Burschel & Huss 2003, Simard et al. 2003). Mulchen befördert den Prozess zusätzlich, da auch Schlagabraum zerkleinert und in den Mineralboden eingemischt wird.

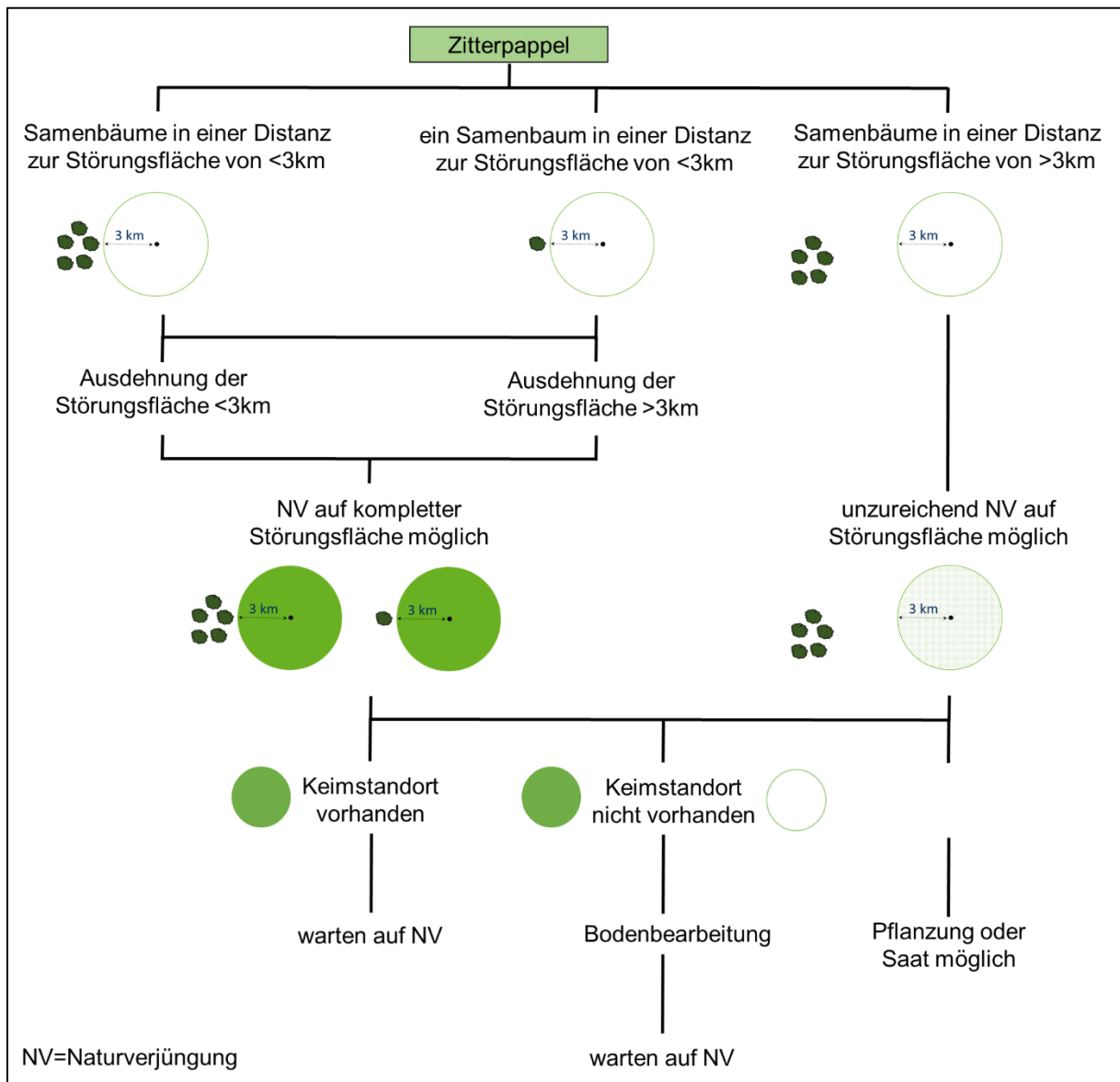
Alnus glutinosa (L.) Gaertn. (Schwarzerle)



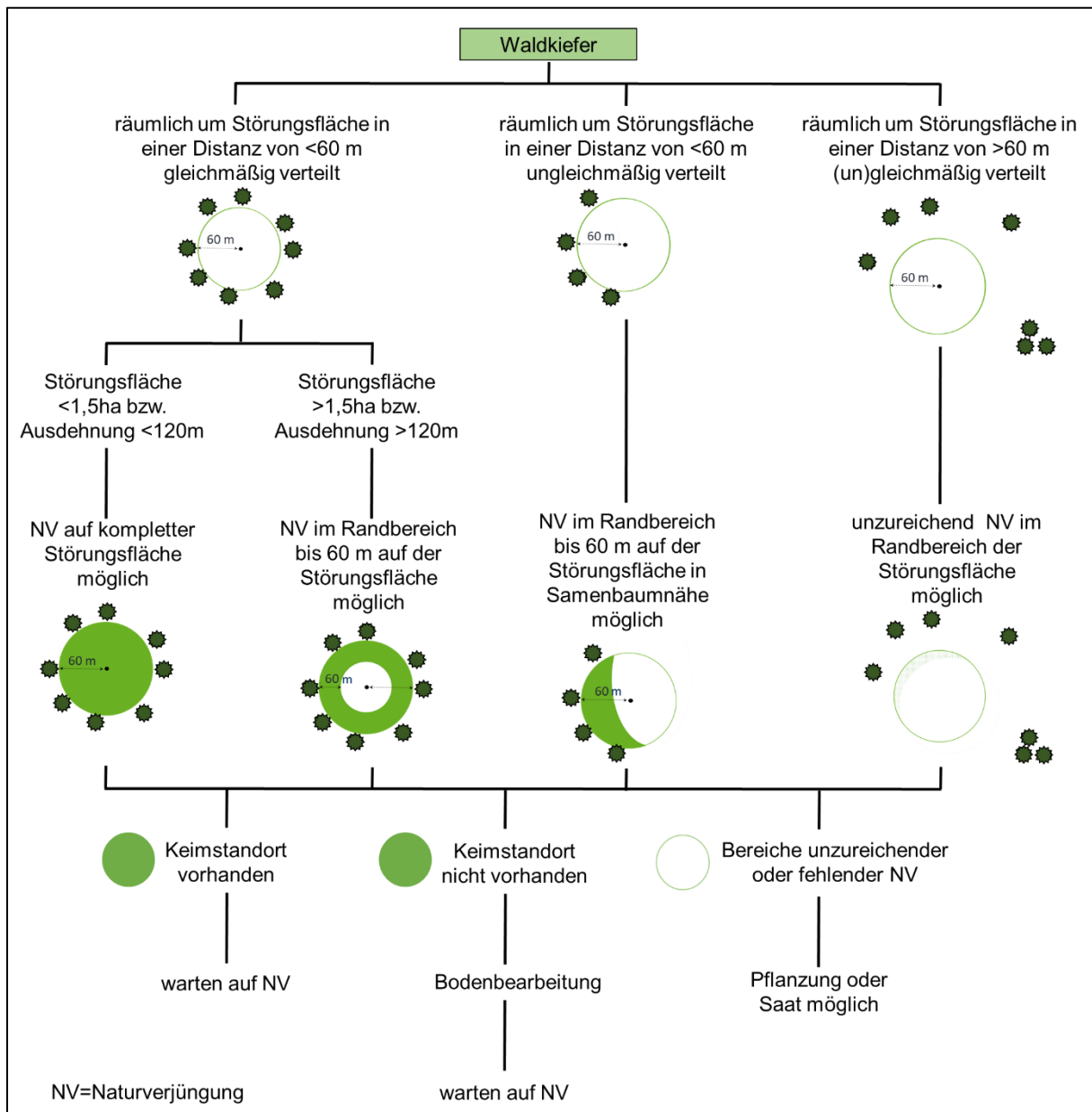
Salix caprea L. (Salweide)



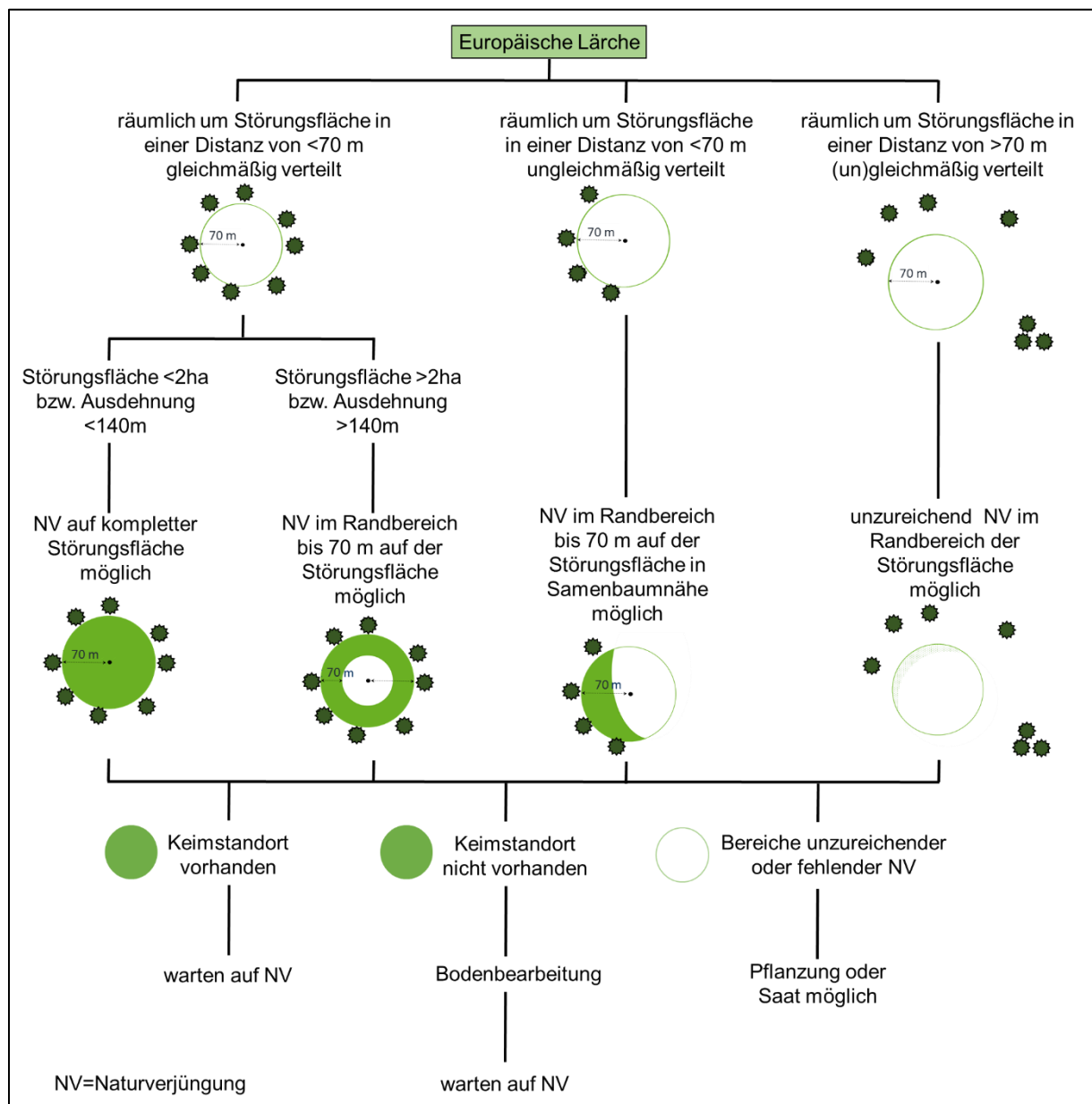
Populus tremula L. (Zitterpappel)



Pinus sylvestris L. (Waldkiefer)



Larix decidua Mill. (Europäische Lärche)



VI. Literaturverzeichnis

- Ahmed A, Shah W, Akbar S, Younis M, Kumar D (2011). A short chemical review on *Salix caprea* commonly Known as Goat willow. International Journal of Research in Phytochemistry & Pharmacology 1: 17–20.
- Albert CH, Thuiller W, Lavorel S, Davies ID, Garbolino E (2008). Land-use change and subalpine tree dynamics: colonization of *Larix decidua* in French subalpine grasslands. Journal of Applied Ecology 45: 659–669. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01416.x>
- Aniszewska M, Tulska E, Żurawska K (2019). Variability of cone parameters and scale morphology in the black alder (*Alnus glutinosa* L.) in the context of seed extraction. European Journal of Forest Research 138: 981–989. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01218-x>
- Argus G (2006). Guide to *Salix* (willow) in the Canadian Maritime Provinces (New Brunswick, Nova Scotia, and Prince Edward Island). E-Publishing, Ontario, pp. 49. Retrieved from [http://accs.uaa.alaska.edu/files/botany/publications/2006/Guide Salix CanadianAtlanticMaritime.pdf](http://accs.uaa.alaska.edu/files/botany/publications/2006/Guide%20Salix%20CanadianAtlanticMaritime.pdf)
- Atkinson M (1992). *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. Journal of Ecology 80: 837–870. <https://doi.org/10.2307/2260870>
- Bärtels A (2008). Gehölzvermehrung - Aussaat, Veredlung, Steckholz, Stecklinge. Ulmer KG, Stuttgart, 215 S.
- Bartsch N, Lüpke B von, Röhrig E (2020). Waldbau auf ökologischer Grundlage. Eugen Ulmer KG, Stuttgart, 676 S.
- Bartsch N, Röhrig E (2016). Waldökologie-Einführung für Mitteleuropa. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 417 S.
- Bastide J, Vredenburg C van (1970). The influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in the Netherlands. Acta Botanica Neerlandica 45: 461–490.
- Baumann K (2007). Die Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) – Baum des Jahres 2007. Retrieved from <http://www.baum-des-jahres-de/kiefer>
- Beck P, Caudullo D, Rigo D de, Tinner W (2016). *Betula pendula*, *Betula pubescens* and other birches in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: European Atlas of Forest Tree Species (J San-Miguel-Ayanz, D de Rigo, G Caudullo, T Houston Durrant, A Maurieds). Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- Bjorkbom J (1971). Production and germination of paper birch seed and its dispersal into a forest opening. Forest Service Research Paper NE-209: 1-14.
- Boland JM (2014). Secondary Dispersal Of Willow Seeds: Sailing On Water Into Safe Sites. Madroño 61: 388–398. <https://doi.org/10.3120/0024-9637-61.4.388>
- Brang P, Wohlgemuth T, Bachofen H, Kramer K, Wasem U, Schwyzer A (2013). Schlussbericht des Projektes Wiederbewaldung Windwurfflächen 2008-2012. Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf.
- Brouwer W, Stählin A (1975). Handbuch der Samenkunde für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwirtschaft. DLG-Verlags-GmbH, Frankfurt am Main.

- Burschel P, Huss J (2003). Grundriss des Waldbaus. Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart, 487 S.
- Cameron A (1996). Managing birch woodlands for the production of quality timber. *Forestry* 69: 357–371. <https://doi.org/10.1093/forestry/69.4.357>
- Carlisle A, Brown A (1968). *Pinus sylvestris* L. *Journal of Ecology* 56: 269–307. <https://doi.org/10.2307/2258078>
- Chmelar J, Meusel W (1986). Die Weiden Europas. Ziemsen Verlag, Wittenberg, 144 S.
- Claessens H, Oosterbaan A, Savill P, Rondeux J (2010). A review of the characteristics of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) and their implications for silvicultural practices. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 83: 163–175. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp038>
- Cortini F, Comeau P, Boateng J, Bedford L, McClarnon J, Powelson A (2011). Effects of climate on growth of lodgepole pine and white spruce following site preparation and its implications in a changing climate. *Canadian Journal of Forest Research* 41: 180–194. <https://doi.org/10.1139/X10-194>
- Da Ronch F, Caudullo G, Tinner W, Rigo D de (2016). *Larix decidua* and other larches in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: European Atlas of Forest Tree Species (J San-Miguel-Ayanz, D de Rigo, G Caudullo, T Houston Durrant, A Mauri eds). Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- David A (2002). Germination percentage and germination speed of European Larch (*Larix decidua* Mill.) seed after prolonged storage. *Northern Journal of Applied Forestry* 190: 168–170. <https://doi.org/10.1093/njaf/19.4.168>
- Densmore R, Zasada J (1983). Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows: ecological and evolutionary significance. *Canadian Journal of Botany* 61: 3207–3216. <https://doi.org/10.1139/b83-358>
- Dickmann D, Kuzovkina J (2014). Poplars and willows of the world, with emphasis on silviculturally important species. In: Poplars and willows trees for society and the environment (J Isebrands, J Richardson eds). FAO and CABI, Rome, Italy.
- Dörken M (2013). *Larix decidua* – Europäische Lärche (*Pinaceae*), Baum des Jahres 2012. Jahrbuch des Bochumer Botanischen Vereins: 201–209.
- Dötterl S, Glück U, Jürgens A, Woodring J, Aas G (2014). Floral reward, advertisement and attractiveness to honey bees in dioecious *Salix caprea*. *PLoS ONE* 9: e93421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093421>
- Enescu C, Houston Durrant T, de Rigo D, Caudullo G (2016). *Salix caprea* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: European Atlas of Forest Tree Species. (J San-Miguel-Ayanz, D de Rigo, T Houston Durrant, A Mauri eds). Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- Fenner M (1985). Seed ecology. Chapman and Hall Ltd, London, New York, pp. 151.
- Franko D (2015). Vorwald – eine waldbauliche Alternative? *Waldpost*: 17–18.
- Füssel U (2007). Floral scent in *Salix* L. and the role of olfactory and visual cues for pollinator attraction of *Salix caprea* L. University of Bayreuth, Bayreuth.

- FVA (Ed.) (2021). Alternative Baumarten im Klimawandel - Eine Stoffsammlung. Artensteckbriefe 2.0. FVA, Freiburg, 246 S. Retrieved from <http://www.fva-bw.de>
- Gage E, Cooper D (2005). Patterns of willow seed dispersal, seed entrapment, and seedling establishment in a heavily browsed montane riparian ecosystem. *Canadian Journal of Botany* 83: 678–687. <https://doi.org/10.1139/B05-042>
- Geburek T, Stimm B (2002). *Larix decidua* Miller, 1768. In: Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie (A Roloff, H Weisberger, U Lang, B Stimm eds). Wiley-VCH Verlag, Weinheim. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/9783527678518.ehg2002016>
- Gockel S (2016). Wachstumsreaktionen einzeln eingemischter Vogelbeeren (*Sorbus aucuparia* L.) in Fichtenjungbeständen nach Freistellung. Technische Universität Dresden, Dresden.
- Gosling PG, McCartan SA, Peace AJ (2009). Seed dormancy and germination characteristics of common alder (*Alnus glutinosa* L.) indicate some potential to adapt to climate change in Britain. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 82: 573–582. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp024>
- Götz B (2003). Zur Biologie der Schwarz-Erle. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe 17: 9–18.
- Granström A (1987). Seed viability of fourteen species during five years of storage in a forest soil. *Journal of Ecology* 75: 321–331. <https://doi.org/10.2307/2260421>
- Hall R, Nyong'o R (1973). Proceedings of the 19th southern forest tree improvement conference June 16-18 1987 College Station, Texas. In: Proceedings of the 19th southern forest tree improvement conference. Louisiana State University, Division of Continuing Education, Vol. 19.
- Hansen J, Spiecker H (2016). Conservation of Norway Spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) Forest in Europe. In: Restoration of Boreal and Temperate Forests (J Stanturf ed). Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Hecker U (Ed.) (1998). Bäume und Sträucher. BLV Verlagsgesellschaft mbH, München, 478 S.
- Heydel F, Cunze S, Bernhardt-Römermann M, Tackenberg O (2015). Seasonal synchronization of seed release phenology promotes long-distance seed dispersal by wind for tree species with medium wind dispersal potential. *Journal of Vegetation Science* 26: 1090–1101. <https://doi.org/10.1111/jvs.12305>
- Hildebrand E (1996). Forstliche Bodenbewirtschaftung. In: Handbuch der Bodenkunde. Ecomed-Verlag.
- Hiller B, Mütterthies A, Holtmeier F, Broll G (2002). Investigations on spatial heterogeneity of humus forms and natural regeneration of Larch (*Larix decidua* Mill.) and Swiss Stone Pine (*Pinus cembra* L.) in an alpine timberline ecotone (Upper Engadine, Central Alps, Switzerland). *Geographica Helvetica* 57: 81–89. <https://doi.org/10.5194/gh-57-81-2002>
- Holm S (1994). Reproductive variability and pollen limitation in three *Betula* taxa in northern Sweden. *Ecography* 17: 73–81. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1994.tb00078.x>
- Houston T, Rigo D de, Caudullo G (2016a). *Alnus glutinosa* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: European Atlas of Forest Tree Species (J San-Miguel-Ayanz, D de

- Rigo, G Caudullo, T Houston Durrant, A Mauri eds). Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- Houston T, Rigo D de, Caudullo G (2016b). *Pinus sylvestris* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: European Atlas of Forest Tree Species (J San-Miguel-Ayanz, D de Rigo, G Caudullo, T Houston Durrant, A Mauri eds). Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- Huacheng X, Yong B (1996). The distribution of seeds in the soil and the sustainability of the seed band of *Larix gmelini* in Northern Daxinganling Mountains. *Acta Phytocological Sinica* 20: 28–34.
- Huth F (2009). Untersuchungen zur Verjüngungsökologie der Sand-Birke (*Betula pendula* Roth). Technische Universität Dresden, Tharandt.
- Huth F, Wehnert A, Vogt J, Ulrich J (2017). Räumliche Inventurverfahren zur Bestimmung des Naturverjüngungserfolgs – Modellstudie zum Kiefern Samenbaumverfahren DBU-Abschlussbericht No. 32370/01–33/0. TU Dresden, Tharandt.
- Hynynen J, Niemistö P, Viherä-Aarnio A, Brunner A, Hein S, Velling P (2010). Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe. *Forestry* 83: 103–119. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp035>
- Imbert E, Lefèvre F (2003). Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river system. *Journal of Ecology* 91: 447–456. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00772.x>
- Jentsch A, Seidl R, Wohlgemuth T (2019). Definitionen und Quantifizierungen. In: Störungsökologie (T Wohlgemuth, A Jentsch, R Seidl eds). Haupt Verlag, Bern.
- Junttila O (1976). Seed germination and viability in five *Salix* species. *Astarte* 9: 19–24.
- Kaliniewicz Z, Tylek P, Markowski P, Anders A, Rawa T, Józwiak K, Fura S (2013). Correlations between the Germination Capacity and Selected Physical Properties of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Seeds. *Baltic Forestry* 19: 201–211.
- Karlsson A (1996). Site preparation of abandoned fields and early establishment of naturally and direct-seeded birch in Sweden. *Studia Forestalia Suecica* 199: 1–25.
- Karlsson M (2001). Natural regeneration of broadleaved tree species in southern Sweden - Effects of silvicultural treatments and seed dispersal from surrounding stands. Swedish University of Agricultural Sciences, Southern Swedish Forest Research Centre, Alnarp.
- Karlsson M, Nilsson U, Örlander G (2002). Natural Regeneration in Clear-cuts: Effects of Scarification, Slash Removal and Clear-cut Age. *Scandinavian Journal of Forest Research* 17: 131–138. <http://dx.doi.org/10.1080/028275802753626773>
- Karrenberg S, Edwards P, Kollmann J (2002). The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47: 733–748. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00894.x>
- Karrenberg S, Suter M (2003). Phenotypic trade-offs in the sexual reproduction of Salicaceae from flood plains. *American Journal of Botany* 90: 749–754. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.5.749>
- Kinnaird J (1974). Effect of Site Conditions on the Regeneration of Birch (*Betula Pendula* Roth and *B. Pubescens* Ehrh.). *Journal of Ecology* 62: 467–472.

- Kjellsson G (1992). Seed Banks in Danish Deciduous Forests: Species Composition, Seed Influx and Distribution Pattern in Soil. *Ecography* 15: 86–100.
- Kobe R, Pacala S, Silander JAJr, Canham C (1995). Juvenile Tree Survivorship as a Component of Shade Tolerance. *Ecological Applications* 5: 517–532.
- Kohlermann L (1950). Untersuchungen über die Windverbreitung der Früchte und Samen mitteleuropäischer Waldbäume. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 69: 606–624. <https://doi.org/10.1007/BF01815738>
- Kondo T, Tsuyuzaki S (1999). Natural regeneration patterns of the introduced larch, *Larix kaempferi* (Pinaceae), on the volcano Mount Koma, northern Japan. *BIODIVERSITY RESEARCH. Diversity and Distributions* 5: 223–233. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.1999.00056.x>
- Konnert M, Jenner R, Nickl A (2012). Forstliches Vermehrungsgut und Genetik der Europäischen Lärche. *LWF Wissen* 69: 28–33.
- Küßner R (1997). Sukzessionale Prozesse in Fichtenbeständen (*Picea abies*) des Osterzgebirges: Möglichkeiten ihrer waldbaulichen Beeinflussung und ihrer Bedeutung für einen ökologisch begründeten Waldumbau. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 116: 359–369. <https://doi.org/10.1007/BF02766911>
- Lässig R, Egli S, Odermatt O, Schönenberger W, Stöckli B, Wohlgemuth T (1995). Beginn der Wiederbewaldung auf Windwurfflächen. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 146: 893–911.
- Lautenschlager-Fleur D, Lautenschlager E (1994). Die Weiden von Mittel- und Nordeuropa: Bestimmungsschlüssel und Artbeschreibung für die Gattung *Salix* L. Birkhäuser Verlag, Basel, 172 S.
- Leder B (1992). Weichlaubhölzer- Verjüngungsökologie, Jugendwachstum und Bedeutung in Jungbeständen der Hauptbaumarten Buchen und Eiche. Schriftenreihe der Landesanstalt für Forstwissenschaft Nordrhein-Westfalen, Sonderband, Vol. Sonderband, 416 S.
- Leibundgut H (1982). Die Aufforstung. Haupt Verlag, Bern, Stuttgart, 88 S.
- Lidman F, Karlsson M, Lundmark T, Sängstuvall L, Holmström E (2024). Birch establishes anywhere! So, what is there to know about natural regeneration and direct seeding of birch? *New Forests* 55: 157–171. <https://doi.org/10.1007/s11056-023-09971-z>
- Liu Z-G, Jiaojun Z, Yuan X-L, Wang H-X, Tan H (2007). On seed rain and soil seed bank of *Larix olgensis* in montane regions of Eastern Liaoning province, China. *Shengtai Xuebao/Acta Ecologica Sinica* 27: 579–587.
- Lockow K-W (2003). Wachstum und Entwicklung, Bestandesbehandlung und Ertragsleistung der Schwarz-Erle (*Alnus glutinosa* [L.]) im nordostdeutschen Tiefland. *Eberswalder Forstliche Schriftenreihe* 17: 76–100.
- Löf M, Bergquist J, Brunet J, Karlsson M, Torkel W (2010). Conversion of Norway spruce stands to broadleaved woodland-regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecological Bulletins* 53: 165–174.
- Löf M, Dey D, Navarro R, Jacobs R (2012). Mechanical site preparation for forest restoration. *New Forests* 43: 825–848. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9332-x>

- Lowery R, Gjerstad D (1991). Chemical and Mechanical Site Preparation. In: Forest Regeneration Manual (M Duryea, P Drougherty eds). Springer Dordrecht.
- MacCarthaigh D, Spethmann W (Eds.) (2000). Krüssmanns Gehölzvermehrung. Parey Verlag, Berlin, 435 S.
- Marquis D (1969). Silvical requirements for natural birch regeneration. Northeastern Forest Experiment Station. Forest Service, Upper Darby: 40–49.
- Matías L, Jump AS (2012). Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*. Forest Ecology and Management 282: 10–22. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.053>
- Matlack GR (1989). Secondary Dispersal of Seed Across Snow in *Betula Lenta*, a Gap-Colonizing Tree Species. Journal of Ecology 77: 853–869.
- McBride J, Strahan J (1984). Establishment and Survival of Woody Riparian Species on Gravel Bars of an Intermittent Stream. The American Midland Naturalist 112: 235–245.
- McEuen A, Curran L (2004). Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments. Ecology 85: 507–518. <https://doi.org/10.1890/03-4006>
- McVean D (1953). *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Journal of Ecology 41: 447–466.
- McVean D (1955a). Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.: I. Fruit Formation. Journal of Ecology 43: 46–60.
- McVean D (1955b). Ecology of *Alnus Glutinosa* (L.) Gaertn.: II. Seed Distribution and Germination. Journal of Ecology 43: 66–71.
- McVean D (1956). Ecology of *Alnus Glutinosa* (L.) Gaertn: IV. Root System. Journal of Ecology 44: 219–225.
- Mihok B, Galhidy L, Kelemen K, Standovar T (2005). Study of Gap-phase Regeneration in a Managed Beech Forest: Relations between Tree Regeneration and Light, Substrate Features and Cover of Ground Vegetation. Acta Silvatica et Lignaria Hungarica 1: 25–38.
- Modrzyński J (2007). Ecology. In: Biology and ecology of Norway Spruce (M Tjoelker, A Boratyński, W Bugała eds). Springer, Dordrecht.
- Müller R (1951). Die Pappelvermehrung. In: Das Pappelbuch (H Hesmer ed). Verlag des Deutschen Pappelvereins, Bonn.
- Myking T, Bohler F, Austrheim G, Solberg E (2011). Life history strategies of aspen (*Populus tremula* L.) and browsing effects: a literature review. Forestry 84: 61–71. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpq044>
- Niiyama K (1990). The Role of Seed Dispersal and Seedling Traits in Colonization and Coexistence of *Salix* Species in a Seasonally Flooded Habitat. Ecological Restoration 5: 317–331.
- Oleskog G, Sahlén K (2000). Effects of Seedbed Substrate on Moisture Conditions and Germination of *Pinus sylvestris* Seeds in a Clearcut. Scandinavian Journal of Forest Research 15: 225–236. <https://doi.org/10.1080/028275800750015046>
- Ovington JD (1957). Dry-matter Production by *Pinus sylvestris* L. Annals of Botany 21: 287–314.

- Øyen B-H, Blom HH, Gjerde I, Myking T, Sætersdal M, Thunes KH (2006). Ecology, history and silviculture of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Norway – a literature review. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 79: 319–329. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpl019>
- Peinado M, Moreno G (1989). The Genus *Betula* (*Betulaceae*) in the Sistema Central (Spain). *Willdenowia* 18: 343–359.
- Perala D, Alm A (1990). Reproductive Ecology of Birch: A Review. *Forest Ecology and Management* 32: 1–38. [http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90104-J](http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127(90)90104-J)
- Petersen R, Schüller S, Ammer C (2009). Early growth of planted pedunculate oak (*Quercus petraea*) in response to varying competition by birch (*Betula pendula*) over 8 years. *Forstarchiv* 80: 208–214. <https://doi.org/10.237603004112-80-208>
- Pietzarka U, Roloff A (2014). *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., 1790. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie* (A Roloff, H Weisberger, U Lang, B Stimm eds). Wiley-VCH Verlag, Weinheim. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/9783527678518.ehg2000005>
- Poncet B, Garat P, Manel S, Bru N, Sachet J-M, Roques A, Despres L (2009). The effect of climate on masting in the European larch and on its specific seed predators. *Oecologia* 159: 527–537. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1233-5>
- Popadyuk R, Smirnova O, Evstigneev O, Yanitskaya T, Chumatchenko S, Zaugolnova L, Korotkov V, Chistyakova A, Khanina L, Komarov A (1995). Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodiversity, structure and dynamic. Preprint, PRC RAS, Pushchino, pp. 73.
- Prien S (1964). Untersuchungen über waldbauliche und holzkundliche Eigenschaften der Eberesche (*Sorbus aucuparia* L.). Technische Universität Dresden, Tharandt.
- Prien S (1995). Struktur, waldbauliche Eigenschaften und waldbauliche Behandlung von Ebereschenvorwäldern. In: *Weichlaubhölzer und Sukzessionsdynamik in der naturnahen Waldwirtschaft* (LÖBF ed).
- Renaud V, Innes J, Dobbertin M, Rebetez M (2011). Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theoretical and Applied Climatology* 105: 119–127. <https://doi.org/10.1007/s00704-010-0361-0>
- Richardson J, Isebrands J, Ball J (2014). Ecology and Physiologie of Poplar and Willows. In: *Poplars and Willows Trees for Society and the Environment* (J Isebrands, J Richardson eds). FAO and CABI, Rome, Italy.
- Rohmeder E (1947). *Kahlflächen-Aufforstung*. Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München, 127 S.
- Rohmeder E (1951). *Beiträge zur Keimphysiologie der Forstpflanzen*. Bayrischer Landwirtschaftsverlag, München, 148 S.
- Roloff A, Pietzarka U (2014). *Betula pendula* ROTH, 1788. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie* (A Roloff, H Weisberger, U Lang, B Stimm eds). Wiley-VCH Verlag, Weinheim. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/9783527678518.ehg2000031>

- Ryvarden L (1971). Studies in seed dispersal I. Trapping of diaspores in the alpine zone at Finse, Norway. *Norwegian Journal of Botany* 18: 215–226.
- Sacchi C, Price P (1992). The relative roles of abiotic and biotic factors in seedling demography of arroyo willow (*Salix lasiolepis*: *Salicaceae*). *American Journal of Botany* 79: 395–405. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb14566.x>
- Safford L, Jacobs R (1983). Paper birch. In: *Silvicultural systems for the major forest types of the United States* (R Burns ed). U.S. Department of Agriculture Washington, D. C., Washington, D. C. Vol. 445.
- Sarvas R (1948). A research on the regeneration of birch in South Finland. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 35: 82–91.
- Sarvas R (1952). On the flowering of birch and the quality of seed crop. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 40: 1–35.
- Schalin I (1967). Germination Analysis of *Alnus incana* (L.) Moench and *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Seeds. Oikos*. 18: 253–260.
- Schirmer R (2014). *Salix alba* LINNÉ, 1753. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie* (A Roloff, H Weisberger, U Lang, B Stimm eds). Wiley-VCH Verlag, Weinheim. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/9783527678518.ehg1999030>
- Schubert R (1991). *Lehrbuch der Ökologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 657 S.
- Schütt P, Stimm B (2014a). *Pinus sylvestris* L., 1753. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie* (A Roloff, H Weisberger, U Lang, B Stimm eds). Wiley-VCH Verlag, Weinheim. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/9783527678518.ehg2006008>
- Schütt P, Stimm B (2014b). *Salix caprea* LINNÉ, 1753. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie* (A Roloff, H Weisberger, U Lang, B Stimm eds). Wiley-VCH Verlag, Weinheim. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/9783527678518.ehg2001054>
- Seidl R, Müller J, Wohlgemuth T (2019). Konzepte - Störungen und Biodiversität. In: *Störungsökologie* (T Wohlgemuth, A Jentsch, R Seidl eds). Haupt Verlag, Bern.
- 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 Ecology* 198: 27–35. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9382-x>
- Shearer R (2008). *Larix decidua*. In: *The Woody Plant Seed Manual* (F Bonner, R Karrfalt eds). Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC.
- Simak M (1980). Germination and storage of *Salix caprea* L. and *Populus tremula* L. seeds. *IUFRO*: 142–160.
- Simard SW, Jones MD, Durall DM, Hope GD, Stathers RJ, Sorensen NS, Zimonick BJ (2003). Chemical and mechanical site preparation: effects on *Pinus contorta* growth, physiology, and microsite quality on grassy, steep forest sites in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1495–1515. <https://doi.org/10.1139/x03-072>
- Skoglund J, Verwijst T (1989). Age structure of woody species populations in relation to seed rain, germination and establishment along the river Dalälven, Sweden. *Vegetation* 82: 25–34. <https://doi.org/10.1007/BF00217979>

- Skvortsov A (1999). Willows of Russia and adjacent countries - Taxonomical and geographical revision. *Sciences Report* 39: 307.
- Slobodnik B (2002). Pollination success and full seed percentage in European larch (*Larix decidua* MILL.). *Journal of Forest Science* 48: 271–280. <https://doi.org/10.17221/11884-JFS>
- Spathelf P, Ammer C (2015). Forest management of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in northern Germany – A brief review of the history and current trends. *Forstarchiv* 86: 59–66. <https://doi.org/10.4432/0300-4112-86-59>
- Stark H, Nothdurft A, Bauhus J (2011). Effekte von Vorwäldern auf den Nährstoff- und Kohlenstoffhaushalt des Waldbodens. *AFZ-Der Wald* 14: 4–6.
- Tamm Ü (2014). *Populus tremula* L., 1753. In: Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie (A Roloff, H Weisberger, U Lang, B Stimm eds). Wiley-VCH Verlag, Weinheim. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/9783527678518.ehg2001009>
- Thompson K, Bakker J, Bekker R (1997). The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 276. Retrieved from <http://books.google.com/books?id=zGDcH8f5n-wC>
- Thünen-Institut, BMEL (Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft) (2023). Dritte Bundeswaldinventur (2012). Retrieved from [https://bwi.info/inhalt1.3.aspx?Text=1.04%20Baumartengruppe%20\(rechnerischer%20Reinbestand\)&prRolle=public&prInv=BWI2012&prKapitel=1.04](https://bwi.info/inhalt1.3.aspx?Text=1.04%20Baumartengruppe%20(rechnerischer%20Reinbestand)&prRolle=public&prInv=BWI2012&prKapitel=1.04)
- Tiebel K (2020). The ability of pioneer tree species to mitigate the effects of site disturbance by fast and effective natural regeneration. Technische Universität Dresden, Tharandt. Retrieved from <https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:bsz:14-qucosa2-724321>
- Tiebel K (2024a). Potentiale und Grenzen der Naturverjüngung von Pionierbaumarten auf Freiflächen: Praxisrelevante Erkenntnisse zur Wiederbewaldung größerer Schadflächen. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe 75: 7–17.
- Tiebel K (2024b). Untersuchungen zum natürlichen Wiederbewaldungspotenzial von Sturmwurfflächen mittels Pionierbaumarten im Hinblick auf sich verändernde Standortbedingungen im Klimawandel (WISTUIO) Schlussbericht No. 2218WK45X4. TU Dresden, Professur für Waldbau, Tharandt.
- Tiebel K, Axer M (2021). Synopse zu den Anpassungen der großen Landesbetriebe an den Klimawandel (LanAnKli) Schlussbericht No. 2219WK24X4. TU Dresden, Professur für Waldbau, Tharandt.
- Tiebel K, Dahlmann J, Karge A (2023a). Global warming could shorten the seed lifespan of pioneer tree species and thus natural regeneration window of damaged areas. *European Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1007/s10342-023-01633-1>
- Tiebel K, Huth F, Frischbier N, Wagner S (2020a). Restrictions on natural regeneration of stormfelled spruce sites by silver birch (*Betula pendula* Roth) through limitations in fructification and seed dispersal. *European Journal of Forest Research* 139: 731–745. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01281-9>
- Tiebel K, Huth F, Wagner S (2018). Soil seed banks of pioneer tree species in European temperate forests: a review. *iForest* 11: 48–57. <https://doi.org/10.3832/ifor2400-011>

- Tiebel K, Huth F, Wagner S (2020b). Samenbäume und Naturverjüngungspotenziale von Pionierbaumarten zur Stärkung der Resilienz von Fichtenwäldern. In: Beiträge aus der angewandten Forschung in Thüringer Wäldern und deren Bewirtschaftung (Thüringen-Forst – AöR ed). Erfurt.
- Tiebel K, Huth F, Wagner S (2021). Is there an effect of storage depth on the persistence of silver birch (*Betula pendula* Roth) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.) seeds? A seed burial experiment. *iForest* 14: 224–230. <https://doi.org/10.3832/ifor3685-014>
- Tiebel K, Karge A, Huth F, Wehnert A, Wagner S (2017). Strukturelemente fördern die Samenausbreitung durch Vögel. *AFZ-Der Wald* 20: 24–27.
- Tiebel K, Karge A, Wagner S (2023b). Does shading and ground cover of moss and litter improve germination and establishment of *Betula pendula* Roth, *Salix caprea* L. and *Populus tremula* L. seedlings during drought stress in climate change? – A greenhouse study. *Forest Ecology and Management* 544: 121212. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121212>
- Tiebel K, Leinemann L, Hosius B, Schlicht R, Frischbier N, Wagner S (2019a). Seed dispersal capacity of *Salix caprea* L. assessed by seed trapping and parentage analysis. *European Journal of Forest Research* 138: 495–511. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01186-2>
- Tiebel K, Wehnert A, Huth F, Erefur C, Bergstens U, Wagner S (2019b). Fruktifikation der Salweide am Beispiel Nordschwedens. *AFZ-Der Wald* 12: 25–27.
- Turcek F (1961). Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze. Verlag der slowakischen Akademie der Wissenschaften, Bratislava, pp. 329.
- Unsel R (2017). Wachstum in gepflanzten Pappelvorwäldern Südwestdeutschlands Report. Universität Freiburg, Professur für Waldbau, Freiburg im Breisgau.
- Utschig H (2004). Waldwachstumskundliche Charakterisierung der Schwarzerle (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertner) am Beispiel der Wuchsreihe Wasserburg 642. *LWF Wissen* 42: 23–26.
- Vroege P, Stelleman P (1990). Insect and wind pollination in *Salix repens* L. and *Salix caprea* L. *Israel Journal of Botany* 39: 125–132. <https://doi.org/10.1080/0021213X.1990.10677137>
- Wagner S, Röker B (2000). Birkenanflug in Eichenkulturen: Untersuchungen zur Dynamik der Konkurrenz über 5 Vegetationsperioden. *Forst Und Holz* 55: 18–22.
- Wagner S, Wälder K, Ribbens E, Zeibig A (2004). Directionality in fruit dispersal models for anemochorous forest trees. *Ecological Modelling* 179: 487–498. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.02.020>
- Walentowski H, Kölling C, Ewald J (2007). Die Waldkiefer-bereit für den Klimawandel? *LWF-Wissen* 57: 37–46.
- Wittich W (1951). Die Standorte der Pappel. In: Das Pappelbuch (H Hesmer ed). Verlag des Deutschen Pappelvereins, Bonn.
- Wohlgemuth T, Jentsch A, Seidl R (2019). Störungsökologie: Ein Leitfaden. In: Störungsökologie (T Wohlgemuth, A Jentsch, R Seidl eds). Haupt Verlag, Bern.

- Wohlgemuth T, Kull P, Wüthrich H (2002). Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *Forest Snow and Landscape Research* 77: 17–47.
- Worrell R (1995). European aspen (*Populus tremula* L): a review with particular reference to Scotland I. Distribution, ecology and genetic variation. *Forestry* 68: 93–105.
- Worrell R, Gordon A, Lee R, McInroy A (1999). Flowering and seed production of aspen in Scotland during a heavy seed year. *Forestry* 72: 27–34. <https://doi.org/10.1093/forestry/72.1.27>
- Young B, Huacheng X (1996). Experimental studies on fate of *Larix gmelini* seeds in the soil in old-growth larch stands. *Acta Ecologica Sinica* 16: 541–547.
- Young JA, Clements CD (2003). Seed germination of willow species from a desert riparian ecosystem 56: 496–500. <https://doi.org/10.2307/4003842>
- Zerbe S (2001). On the ecology of *Sorbus aucuparia* (*Rosaceae*) with special regard to germination, establishment and growth. *Polish Botanical Journal* 46: 229–239.
- Zerbe S (2023). *Restoration of Ecosystems – Bridging Nature and Humans A Transdisciplinary Approach*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 723.
- Zerbe S, Meiwes K (2000). Zum Einfluss von Weichlaubhölzern auf Vegetation und Auflagehumus von Fichtenforsten – Untersuchungen in einem zwei Jahrzehnte alten Birken-Ebereschen-Vorwald im Hoch-Solling. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 119: 1–19.
- Zerbe S, Wiegleb G (Eds.) (2009). *Renaturierung von Ökosystemen in Mitteleuropa*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 498 S.