

Weiden (*Salix*): Diversität, Ökologie und Funktion einer unterschätzten Gehölzgruppe



G. Aas: Diversität von *Salix*, ETH

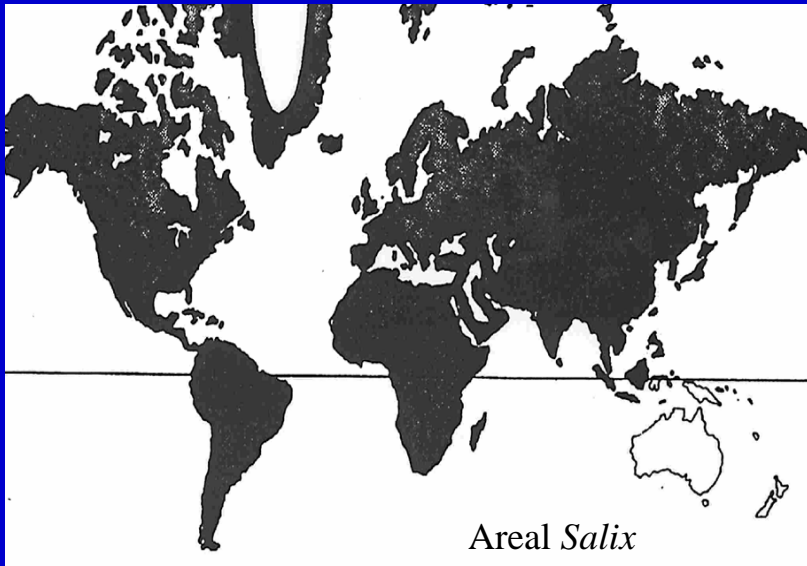
1. Die Gattung
2. Ökologie
3. Reproduktionsbiologie
 - Blüten, Frucht, Samen
 - Besiedelung neuer Habitats
 - Blütenbiologie



07.
Mai
2016

Salix, Salicaceae (Weidengewächse)

- Rund 400-500 Arten, v. a. gemäßigte & kühlere Zonen der N-Hemisphäre, einige Arten in den Tropen.
- Artenreichste Gehölzgattung Mitteleuropas (ca. 35 Arten), vielleicht auch die mit der höchsten Diversität!



Beachte: Bis vor kurzem bildeten nur *Salix*, *Populus* und *Chosenia* die Familie der Salicaceae. Nach neuerer Auffassung gehören hierzu zahlreiche ehemals in die Familie Flacourtiaceae eingeordnete Gattungen. Die Salicaceae umfassen damit etwa 55 Gattungen und 1000 Arten.

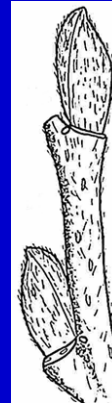


Salix humboldtiana, Rio Manu, S-Peru
(© M. Lauerer)

Salicaceae, Weidengewächse

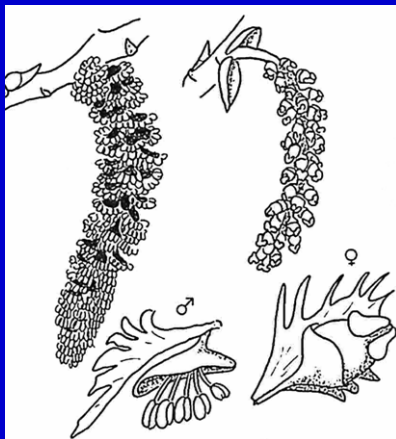
Populus, Pappeln

- Hängende Kätzchen, Tragblätter der Blüten gezähnt oder zerschlitzt; anemogam;
- Winterknospen mit mehreren Schuppen;
- 30-40 Baumarten in der temperaten Zone der N-Hemisphäre.



Salix, Weiden

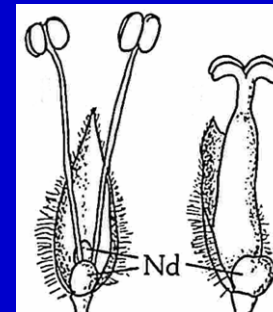
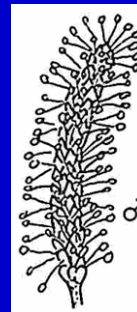
- ± aufrechte Kätzchen, Tragblätter der Blüten ganzrandig, Blüten mit Nektardrüsen; v.a. entomogam;
- Winterknospen mit 1 Schuppe;
- Rund 400 Arten, vom Zwergstrauch bis zum großen Baum; überwiegend in den temperaten und kühleren Regionen der N-Hemisphäre.



Blütenstand (oben)
und Einzelblüten



Populus tremula



Blütenstand (li) und
Einzelblüten (re)



Baum: Silber-Weide,
Salix alba

Lebensform: Baum
bis Zwergstrauch



Spalierstrauch: Stumpfblättrige
Weide (*Salix retusa*)

Strauch: Tauern-Weide,
Salix mielichhoferi



Vegetative Merkmale



1 (!) Knospenschuppe

Laubblätter

- ✓ spiralig
- ✓ einfach
- ✓ oft mit Nebenblättern
- ✓ Form, Größe & Behaarung sehr variabel

Weiden sind Pioniere

Vorkommen in fast allen terrestrischen Lebensräumen, viele Arten mit enger Habitatbindung!

Wichtige Eigenschaften (life history traits):

- Rohboden-Besiedler
- große Frostresistenz,
- Toleranz gegen Überflutung, stagnierende Nässe & zeitweilige Trockenheit,
- früh fortpflanzungsfähig,
- hohe Produktion anemochorer Samen,
- vegetative Regenerationsfähigkeit,
- geringe Schattentoleranz,
- geringes Lebensalter.

Einen Schwerpunkt bilden nasse und / oder zeitweilig überflutete Standorte: hier sind Weiden die „Ökosystem-Ingenieure“!



Dominierende Baumarten in der Weichholzaue der Tieflagen



***Salix fragilis*,**
Bruch-Weide



***Salix alba*,**
Silber-Weide



... auf stagnierend nassen Standorten (z.B. Verlandungen, Moore)



***Salix cinerea*,**
Grau-Weide



***Salix aurita*,**
Ohr-Weide

... auf Alluvionen der Gebirge



Salix eleagnos,
Lavendel-Weide



Salix daphnoides,
Reif-Weide



Weiden der (sub)alpinen Stufe



***Salix retusa*, Stumpfblättrige Weide (links) &
Salix serpyllifolia, Quendelblättrige Weide (rechts):
Alpine Rasen**



männl. Blütenstand

***Salix reticulata*, Netz-Weide:
Schneetälchen, alpine Rasen**



Salix herbacea, Kraut-Weide:
Schneetälchen und Schneebodenrasen



© O. Holdenrieder



„Weidenparadies“ Gletschboden*

Gletschboden,
Oberwallis (Goms);
Gletschervorfeld des
Rhonegletschers:

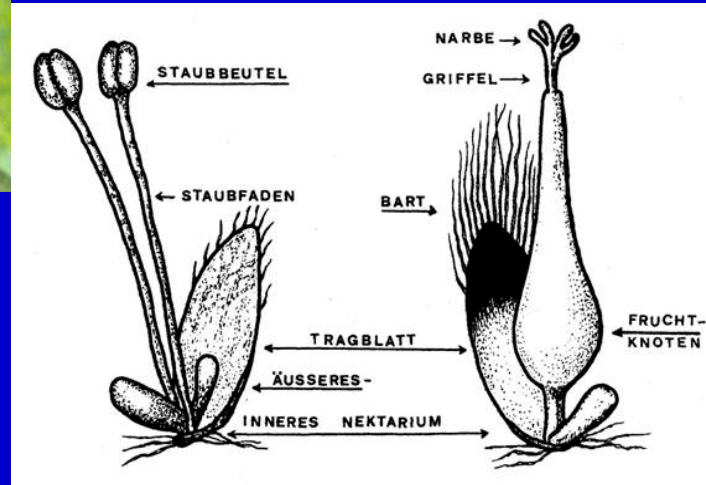
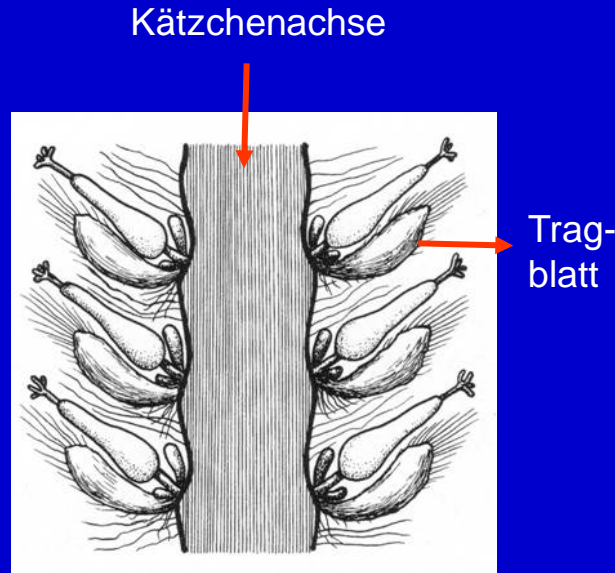
18 Weidenarten auf
kleiner Fläche!!

* Lautenschlager 1985

Reproduktionsbiologie: Weiden sind zweihäusige Kätzchenblüher



männlich



Einzelblüten



weiblich

Salix caesia (männl.)



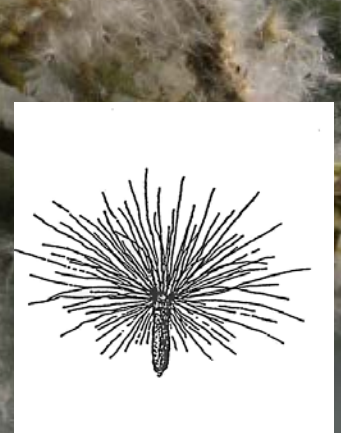
Salix aurita (männl.)

Frucht und Samen

Fruchtstand



Frucht (Kapsel)



Samen



Reproduktion und Besiedelung neuer Habitats

- Viele, winzige, flugfähige, anemochore Samen;
- Samen ohne Endosperm, nur kurze Zeit lebensfähig;
- Keimlingsetablierung nur auf Freiflächen.





**Fruchtstand kurz
vor Samenreife,
*S. myrsinifolia***



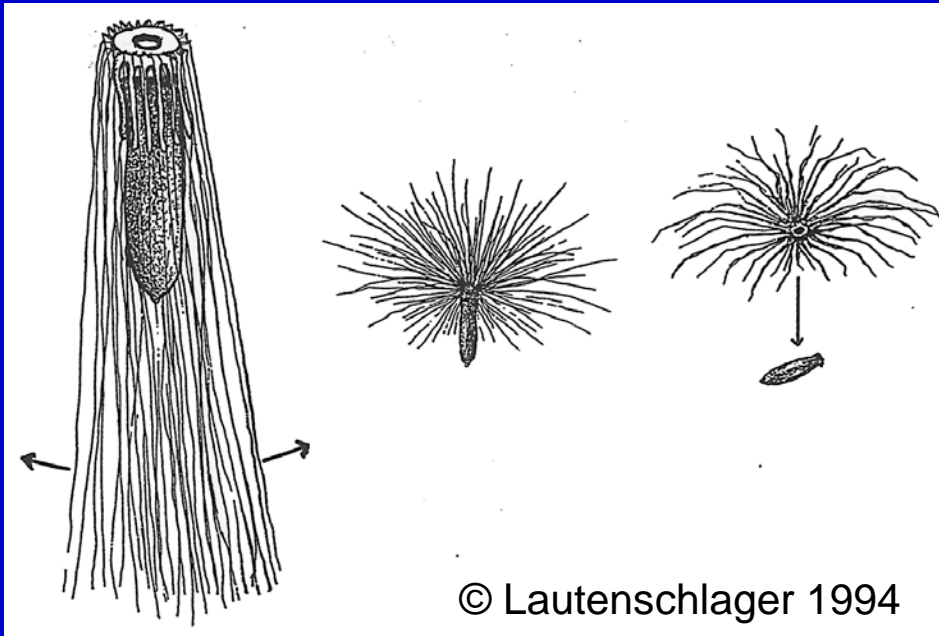
**Fruchtstand bei
Samenreife,
*S. caprea***

**Samenflug,
*S. viminalis***

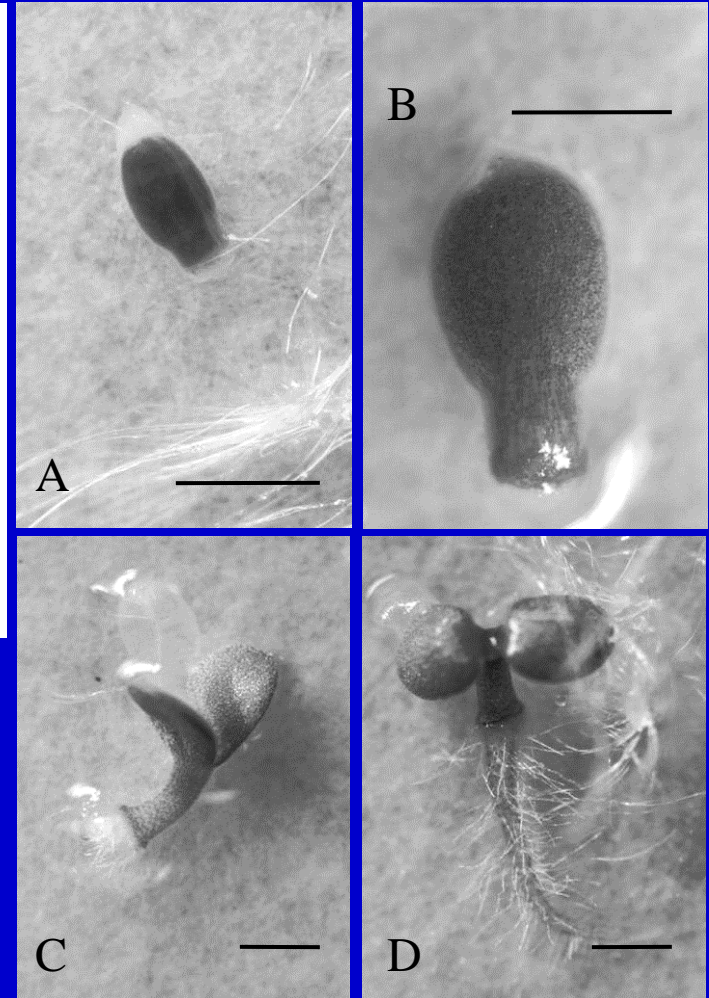


Samen und Keimung: rascher geht's nicht!

Keimung eines Weidensamens:
A = reifer Samen; B = nach 5 h,
C = nach 1 Tag, D = nach 3 Tagen



Samen mit Flughaaren



— = 1 mm



Samenwolle



Keimlinge

Keimung erfordert

- ✓ Rohböden ohne Konkurrenz,
- ✓ ausreichend Feuchtigkeit,
- ✓ Licht!

Salix: Phänologische Variation und Besiedelung von Uferflächen

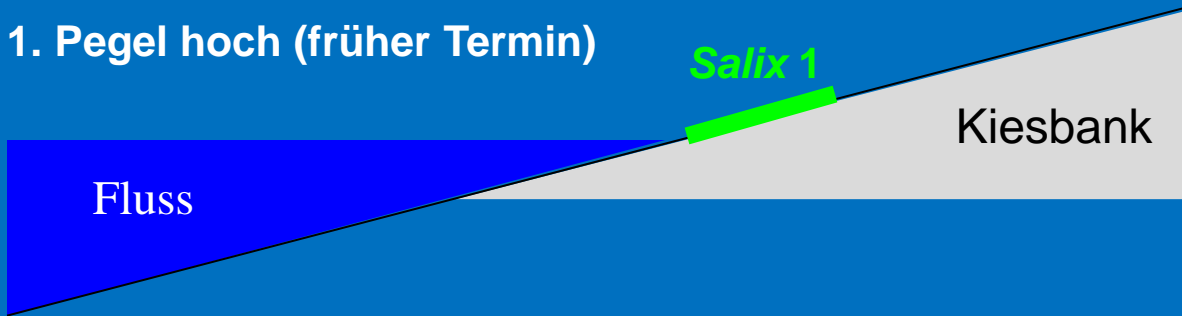
Räumliche Differenzierung von Weidenbeständen mehrerer Arten ergeben sich u. a. aus der zeitlich unterschiedlichen Samenreife und Keimung an Ufern von Gewässern

- 1. Die Besiedelung am Ufer hängt vom jeweiligen Wasserstand ab.**
- 2. Phänologische Unterschiede (Zeit des Samenfluges) ermöglichen räumliche Differenzierung (Koexistenz) der Weidenarten**

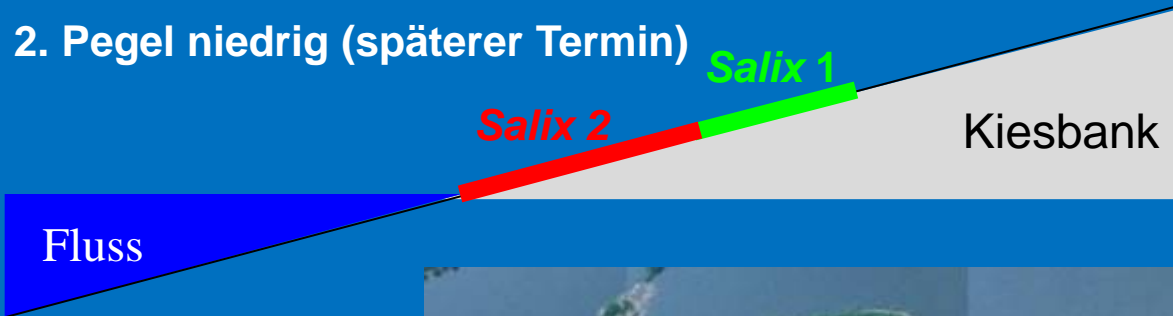


Räumlichen Differenzierung (Koexistenz) von Weiden durch phänologische Variation (Kehl et al. 2008)

1. Pegel hoch (früher Termin)



2. Pegel niedrig (späterer Termin)



Salix 1: früh blühend
Salix 2: spät blühend





Verjüngung von *Salix fragilis* oder *S. x rubens*
am Rhein (Herbst 2013; © Nicole Seitz)

Weiden-Auwald 8 Jahre nach Entstehung: wie geht Entwicklung weiter?

Von **Pionierbaumarten** dominierte Wälder angewiesen auf **Störungen** („*by disturbance driven ecosystems*“)



Einfluss des Bibers

Vegetative Vermehrung / Ausbreitung durch „Stecklings“-Bewurzelung



G. Aas: Diversität von *Salix*, ETH



... führt zu klonalen
Populationen

07.
Mai
2016

Verjüngungsökologie von Weidengebüschen & -wäldern

- via Samen nur auf freien Rohböden;
- aber: intensive vegetative Regeneration durch Stockausschläge;
- vegetative Verjüngung durch Stecklinge (Ast- und Zweigbruchstücke);
- Bildung klonaler Populationen durch sprossbürtige Wurzeln bei kriechenden Weiden an/über der Waldgrenze.

Von **Pionierbaumarten** dominierte Waldtypen sind auf „**Störungen**“ / „**Dynamik**“ angewiesen, die die **Sukzession** immer wieder neu in Gang bringen („*by disturbance driven ecosystems*“)

Blütenbiologie von *Salix*

Bestäubungssyndrom:

- diözisch,
- Blüten in Kätzchen, ohne Blütenhülle,
- jahreszeitlich frühe Blüte,
- Blüten duften;
- beide Geschlechter mit Nektar.

**Windbe-
stäubung**

**Insekten-
bestäubung**

Bestäubung v.a. entomogam,
z.T. anemogam,

Probleme:

- Bestäubung bei ungünstiger Witterung?
- Werden weibliche Blüten ausreichend besucht?
- Erfolgt Bestäubung gezielt innerhalb einer Art?



Interspezifische Hybridisierung (Genintregression) bei *Salix*

Fragen:

- Welche Bedeutung hat Bastardierung in der Natur?
- Wie ist der interspezifische Genfluss limitiert?



Blütenbiologie und reproduktive Isolation der Arten

Experimentelle Kreuzungen zwischen Weidenarten



Viele Weidenarten lassen sich durch kontrollierte Bestäubungen \pm gut kreuzen, die Nachkommen sind fertil!



Salix caprea

X

Salix cinerea



Reproduktionsbarrieren??

Salix caprea x cinerea
= *S. x reichardtii*

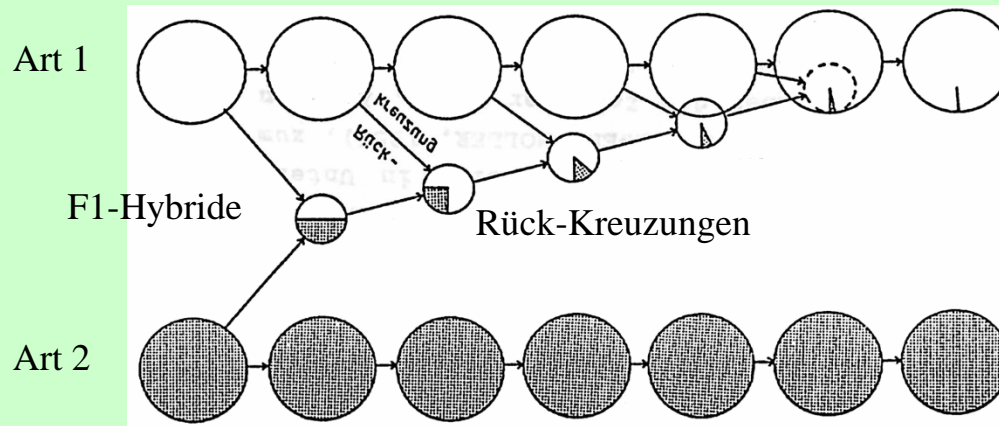
- beide Weiden (aber auch viele andere) sind potenziell kreuzbar (kompatibel);
- aber interspezifische Kompatibilität deutlich geringer als intraspezifische;
- in der Natur kommen Arthyriden vor, aber i.d.R. nur vereinzelt;
- ausgeprägte Reziprokenunterschiede!



Worin liegt der biologische Vorteil der Hybridisierung von Arten??

Modell der introgressiven Bastardierung

Anderson
1949



Effekt: Gen-Introgression von Art 2 in den Genpool der Art 1

Introgression (Bastardierung) erhöht die Variabilität und das Anpassungspotenzial einer Art, führt aber oft zu taxonomischen Problemen ...

Mögliche Reproduktionsbarrieren: Blütenbesucher!

Honigbiene,
Apis mellifera



Wildbiene (*Andrena haemorrhoa*) auf
Salix hastata



Tag- und Nachtfalter als Blütenbesucher an *Salix*!



Blütenbesucher an *Salix*!



Ameise



Pappelkäfer



Blütenbesucher an *Salix*!



G. Aas: Diversität von *Salix*, ETH

07.
Mai
2016



© Sveriges Natur 2012

Mönchs-Grasmücke

Honigbiene,
Apis mellifera



Sandbiene,
Andrena sp.



Hummel,
Bombus sp.



Welche Blütenbesucher
sind Bestäuber???

Tagfalter



Ameise



Pappelkäfer



> 280 Insekten-Taxa (Tag & Nacht) als Blütenbesucher an
6 *Salix*-Arten im Botanischen Garten Bayreuth!

Dötterl et al. in prep.



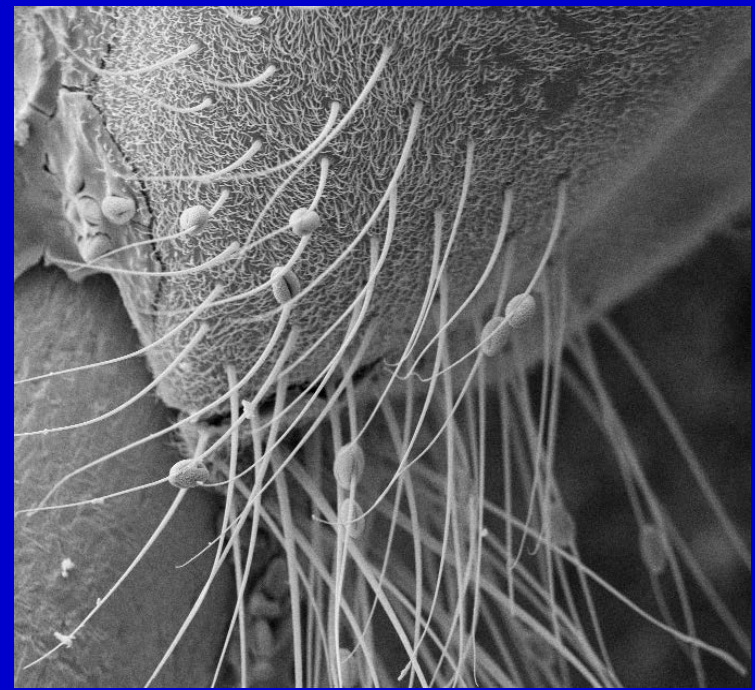
Vielzahl verschiedener Insekten als Besucher, darunter viele Generalisten (z.B. Honigbiene), aber auch Spezialisten wie ...



***Andrena vaga* (Sandbiene, Apidae):**

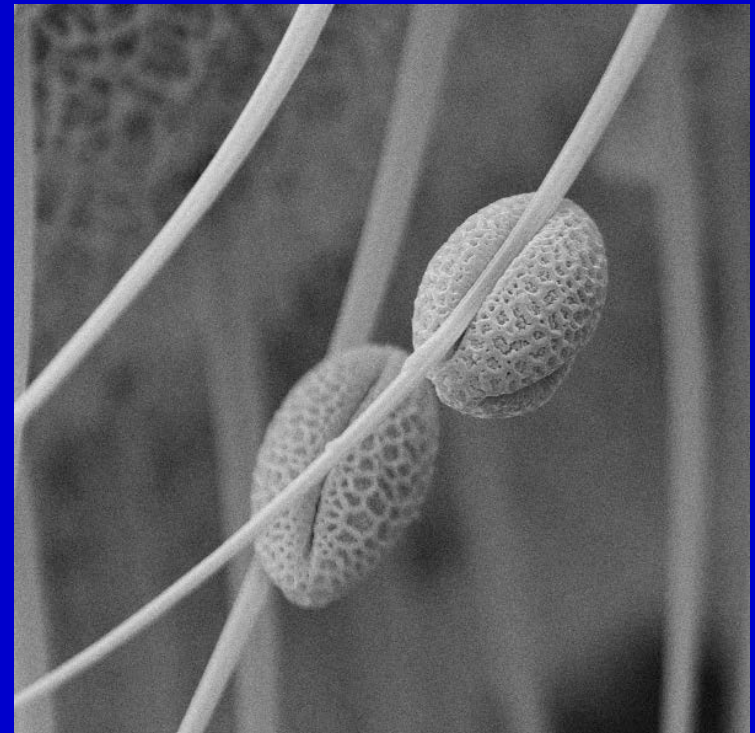
sammeln Pollen für Larven
oligolektisch an *Salix*

***Egle ciliata* (Blumenfliege, Diptera):**



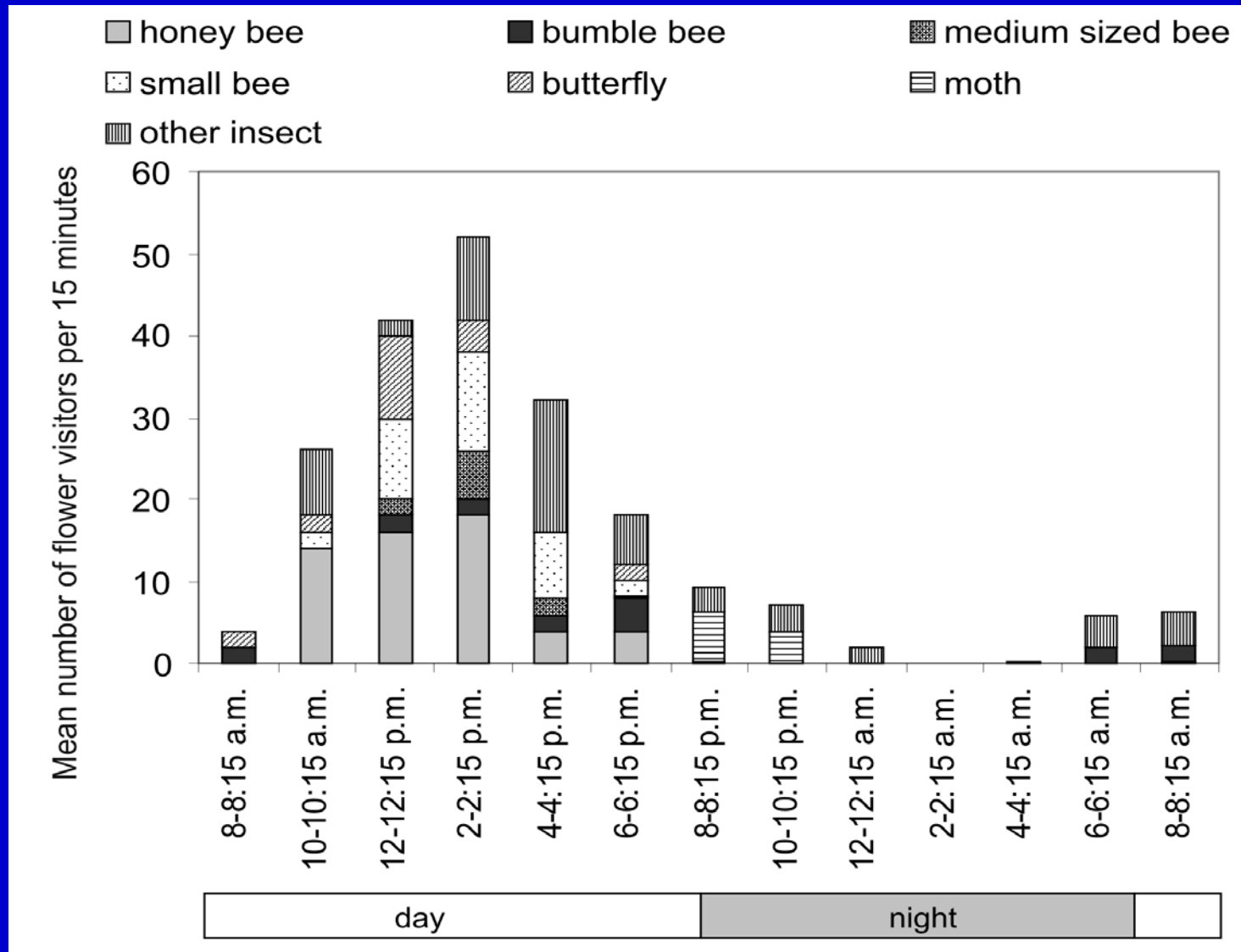
Egle ciliata und *E. parva*:

- Adulte ernähren sich von Pollen & Nektar von *Salix*;
- Eiablage nur an weibl. Blüten von *Salix*;
- Larven ernähren sich von den *Salix*-Samen



**Weidenpollen am
Körper von *Egle***

Blütenbesuche (Insekten) an der Sal-Weide im Verlauf eines Tages



Mean number of flower visits (type and number of observed flower visitor individuals per type) of *Salix caprea* ($n=7$) per 15 min in the course of a day ($n=6$).

Jürgens et al. in prep.



Olfaktorische und visuelle Signale von Weidenblüten

Wichtigste Signale für Bestäuber-Anlockung sind visuelle und olfaktorische Blütenmerkmale!

Vorgehen / Methoden

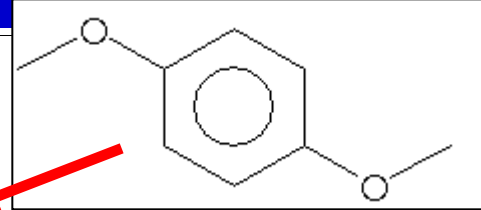
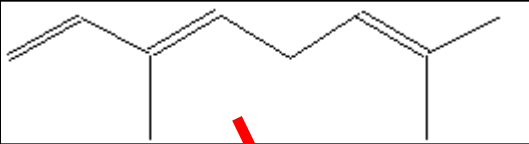
- (1) Duftstoffe sammeln („*Dynamic headspace*“) und identifizieren (*GC-MS*).
- (2) Jene Duftstoffe bestimmen, die Blütenbesucher riechen können (*GC-EAD*) und anlockend wirken (*Biotests*).
- (3) Bedeutung der Blütenfarbe in Relation zum Blütenduft (*Biotests*).



Blütenduft von Weidenarten (GC-MS)

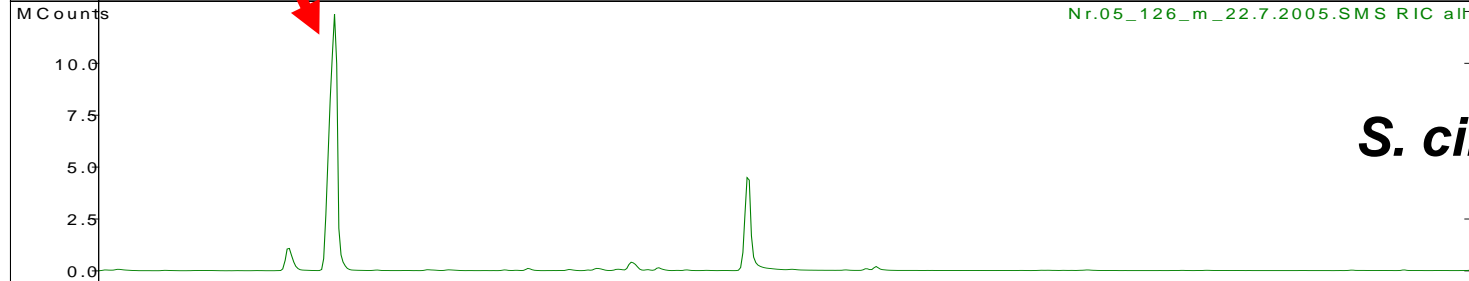
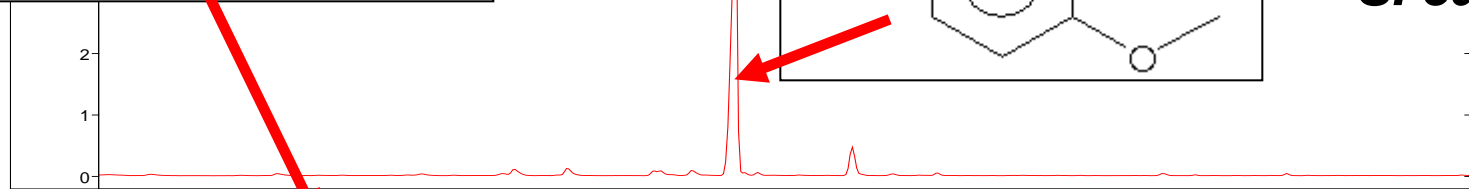
(E)-Ocimen

1,4-Dimethoxybenzen

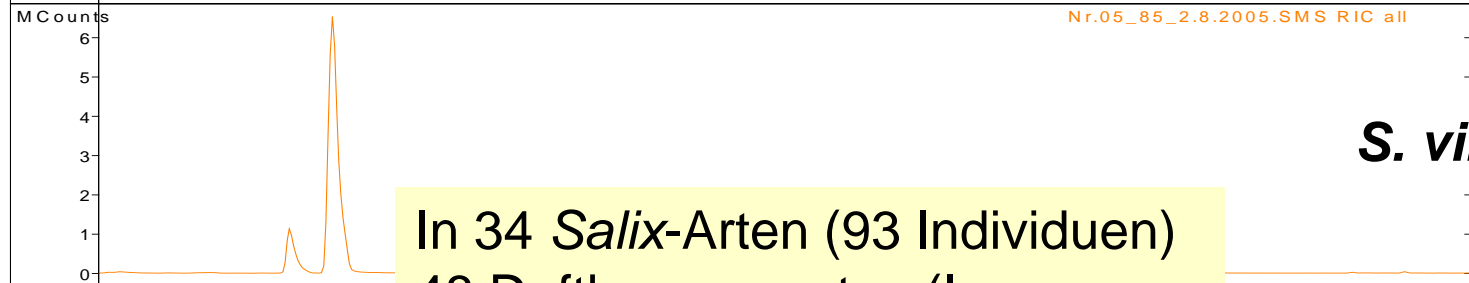


14U_23.5.2006.SMS RIC all

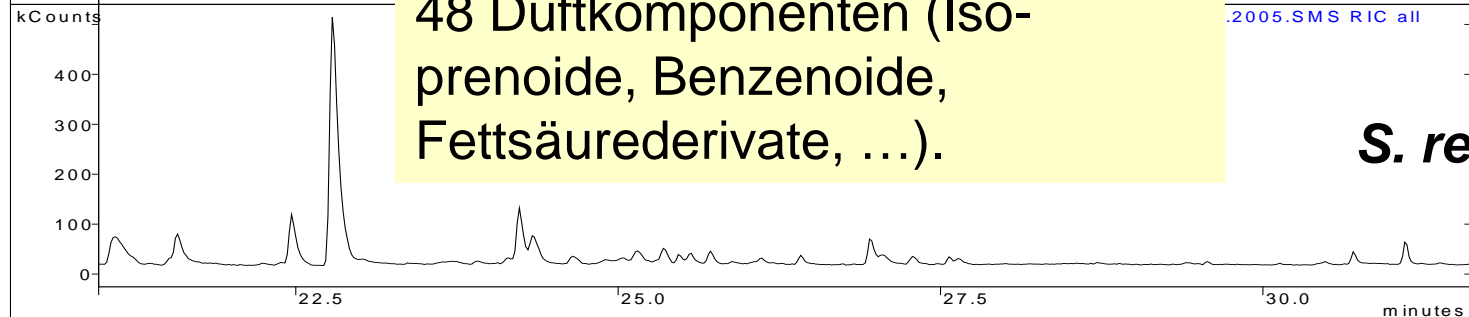
S. caprea



S. cinerea



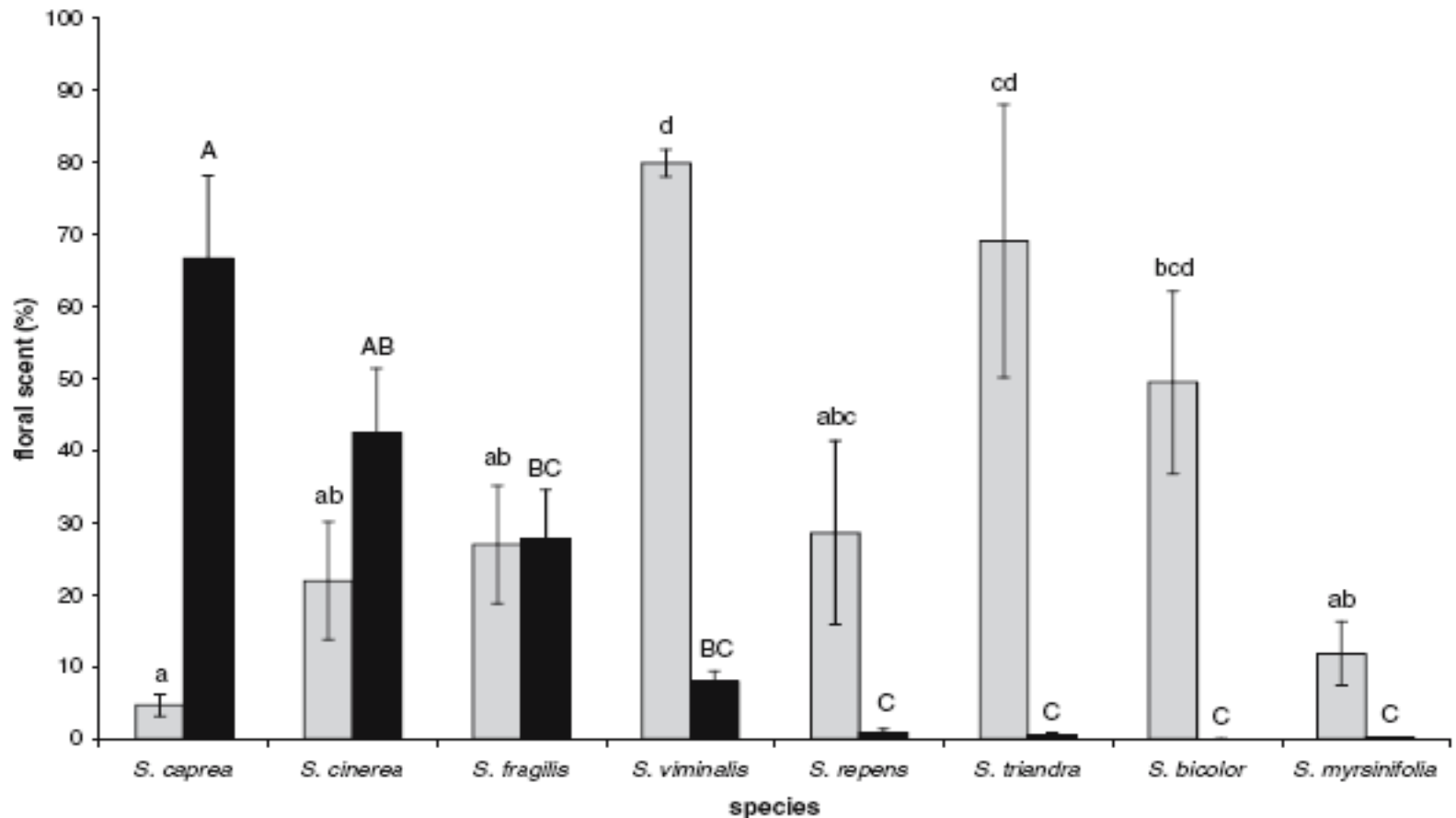
S. viminalis



S. repens

In 34 *Salix*-Arten (93 Individuen)
48 Duftkomponenten (Iso-
prenoide, Benzenoide,
Fettsäurederivate, ...).





Relative Anteile von 1-4-Dimethoxybenzen (schwarz) und Ocimen (grau) verschiedener Weidenarten (Füssel et al. 2007).

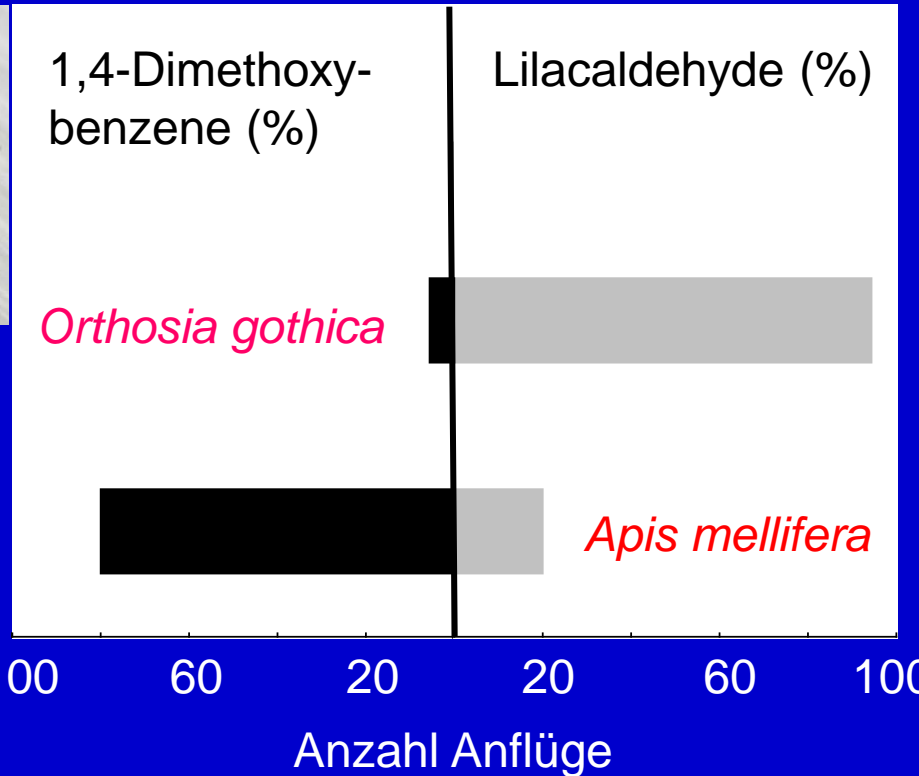
Fazit: Weiden haben ± artspezifischen Blütenduft.

... und Duftstoffe, die spezifische Gruppen von Bestäubern anlocken!

Verhaltensexperiment (two-choice bioassays im Windkanal) mit einem Nachtfalter und der tagaktiven Honigbiene sowie 2 Duftkomponenten



Orthosia sp.,
Kätzcheneule



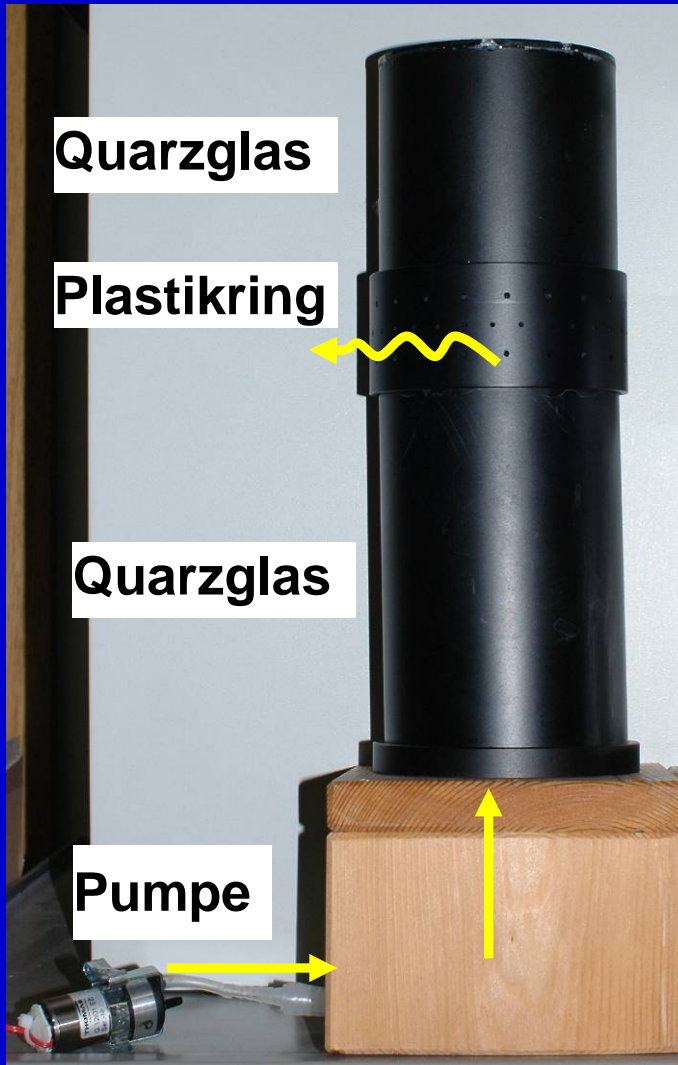
Attraktivität von 1,4-dimethoxybenzene (schwarz) and lilac aldehyde (grau) auf *Apis mellifera* (N = 101) und *Orthosia gothica* (N = 18).

Fazit: Olfaktorische Anpassung der Weiden an zwei tageszeitlich unterschiedlich aktive funktionelle Bestäuber-Gruppen (Nachtfalter und tagaktive Bienen).



Locken Weiden ihre Blütenbesucher olfaktorisch und/oder visuell an (Dötterl et al. 2014)?

Biotests im Flugkäfig mit Quarzglaszylindern



Duft (D)



Optik (O)

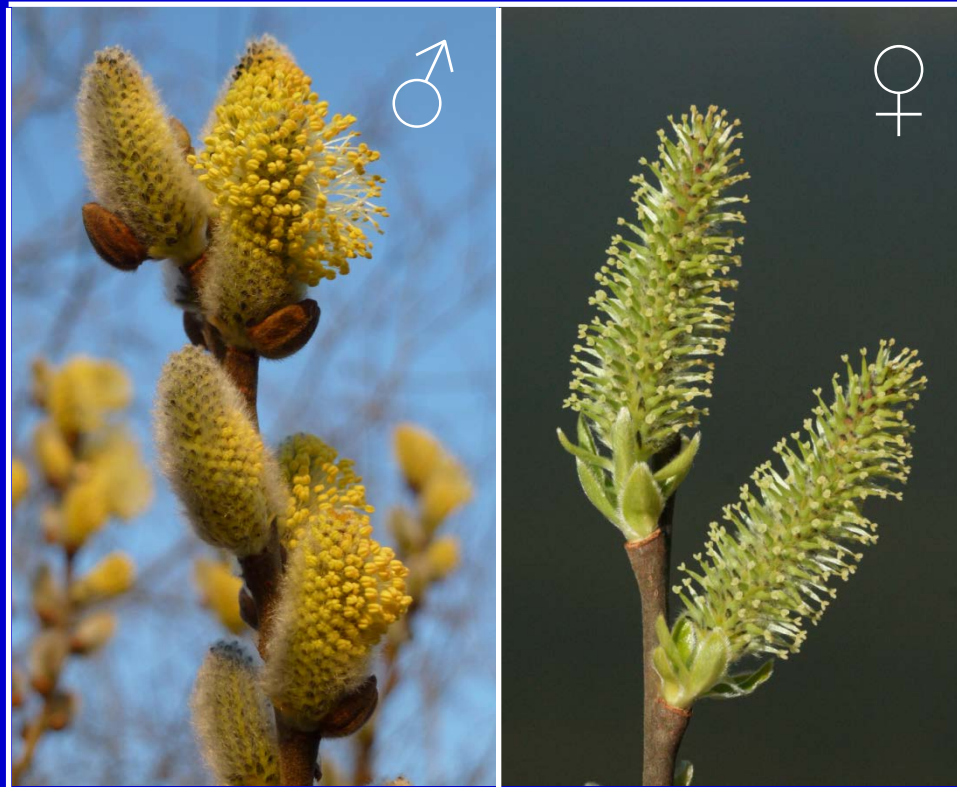


**Leere Zylinder:
Negativkontrolle**

Kontr. (K)

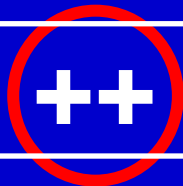


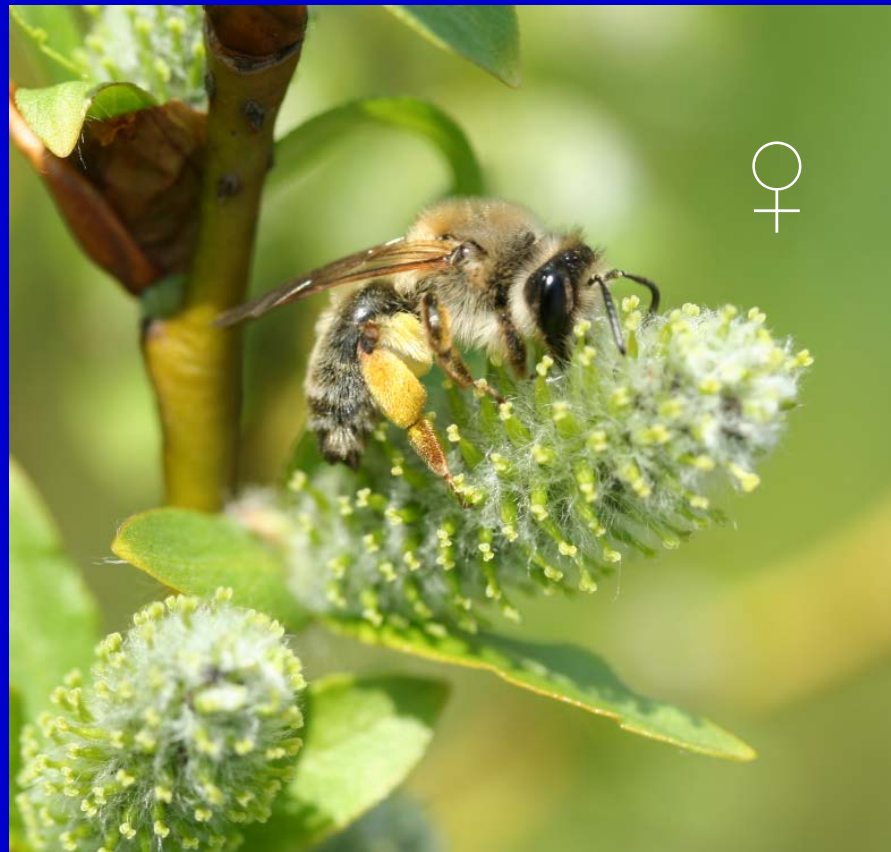
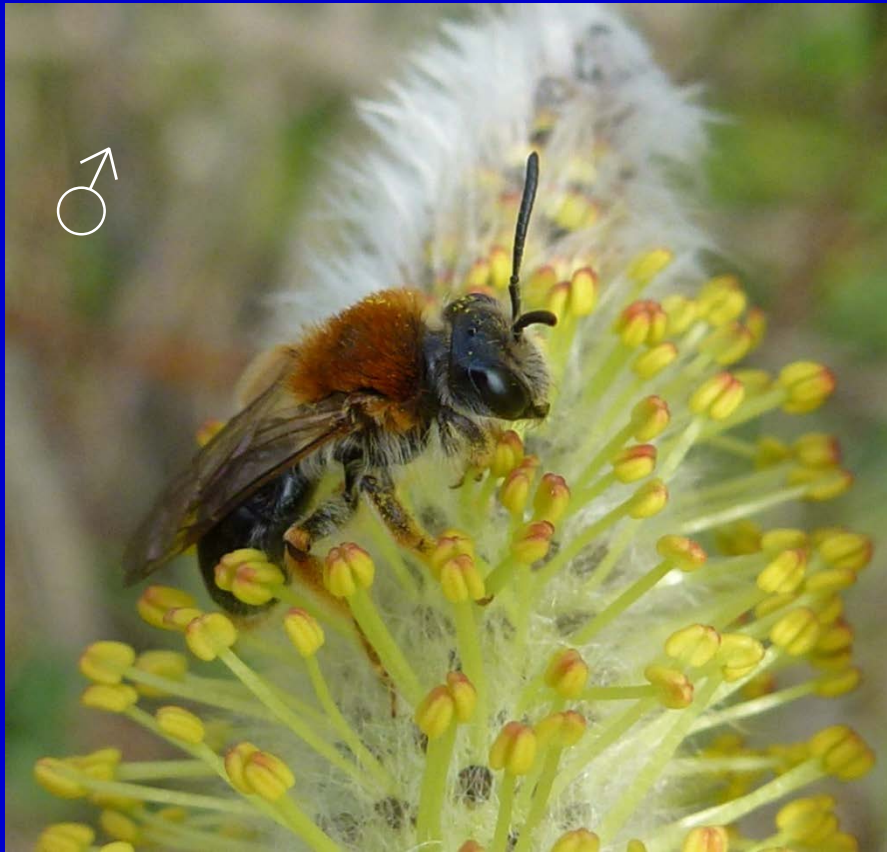
Anlockende Wirkung von Blütenduft & -farbe auf Bienen



Salix cinerea,
Grau-Weide

Duft alleine	+	+
Farbe alleine	+	-
Duft und Farbe	++	+





Fazit:

- Weiden sind die artenreichste Gehölzgattung Mitteleuropas und in fast allen Landlebensräumen als Pioniere wichtige Ökosystemkomponenten.



- Bestäubungssystem generalistisch, Blüten Ressource für Vielfalt an Insekten;
- Anlockung v.a. durch Blütenduft, weniger durch -farbe; Anpassung an unterschiedliche funktionelle Bestäubergruppen (Bienen & Nachtfalter);
- männl. Blüte attraktiver als weibl. → Bestäuber besuchen bevorzugt männl. und dann weibl. Blüten;
- zu klären: reguliert das Bestäubungssystem interspezifischen Genfluss?

Dank an viele KollegInnen und Studierende!



G. Aas: Diversität von *Salix*, ETH

07.
Mai
2016

