

Muster und treibende Kräfte der Samenproduktion bei Waldbäumen

Thomas Wohlgemuth	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)*
Anita Nussbaumer	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Anton Burkart	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Martin Moritzi	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Ulrich Wasem	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Barbara Moser	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Muster und treibende Kräfte der Samenproduktion bei Waldbäumen

Weshalb tragen Waldbäume nicht jedes Jahr gleich viele Früchte, und mit welchen Gesetzmässigkeiten findet massenhafte Fruchtproduktion statt? Darüber machte man sich bereits vor über 100 Jahren sehr genaue Gedanken, als die Nachzucht von Bäumen ökonomisch bedeutend war. Die Fragen sind keineswegs vollständig geklärt worden. Vielmehr stellen sich heute durch den Klimawandel und die Ungewissheit über das Weiterbestehen von Wäldern an ihrem Standort dieselben Fragen von Neuem. Eine 25 Jahre dauernde Beobachtungsreihe zur Variation des Fruchtbehangs bei mehreren Hauptbaumarten in der Schweiz zeigt für Buche (*Fagus sylvatica*), Eiche (*Quercus petraea*, *Q. robur*) und Tanne (*Abies alba*) im Mittelland unterhalb von 800 m ü. M. eine mittlere Frequenz von drei Jahren für eine massenhafte Samenproduktion (Halb- und Vollmast). Die Fichte (*Picea abies*) bildet dagegen nur alle sechs Jahre massenhaft Zapfen. In den Jahren 1992 und 2011 trugen alle vier Baumarten massenhaft Früchte. Wir diskutieren diese Befunde vor dem Hintergrund verschiedener Theorien und aktueller Forschungsergebnisse. Vom aktuellen Stand des Wissens leiten wir einen Bedarf an verfeinerten Grundlagendaten ab und stellen hierzu das neue Melde- und Informationsnetzwerk «mastweb.ch» vor. Dieses ermöglicht es Freiwilligen in Zukunft, mittels einfacher Beobachtungskriterien Angaben zur Situation des Fruchtbehangs von Bäumen zu melden (Bürgerwissenschaftsansatz). Mit den so zusammengetragenen Daten können Übersichtskarten zur Mastsituation zeitnah verfügbar gemacht werden, und längerfristig entsteht auf diese Weise eine solide Grundlage für die räumlich-zeitliche Untersuchung von Mastphänomenen.

Keywords: mast seeding, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Quercus* ssp., climate, citizen science, online tool

doi: 10.3188/szf.2016.0316

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail thomas.wohlgemuth@wsl.ch

Die massenhafte Produktion von Früchten und Samen bei Bäumen zieht Tier und Mensch seit je in ihren Bann. Bergfinken schwärmen den Bucheckern über halb Europa nach (Jenni 1987), Wildschweine werden nach Eichenmast zahlreicher (Wohlgemuth et al 2016a), und der Mensch optimiert den Anbau jeglicher Nutzpflanzen, um alljährlich maximale Erträge zu erzielen. Während Obst- oder Zitrusbaumarten natürlicherweise oft alternierend, also im Rhythmus von zwei Jahren, grössere Mengen von Früchten produzieren (Davis 1957, Monselise & Goldschmidt 1982), dauert es zwischen massenhafter Fruchtproduktion bei Waldbaumarten oft mehrere Jahre, und die Fruchtproduktion ist weniger zyklisch. Jahre mit besonders grosser Samenproduktion werden hier in Anlehnung an die früher übliche Schweinemast unter Ei-

chen Mastjahre genannt. Weniger auffallend, dafür ebenso charakteristisch bei Waldbäumen sind jene Jahre, in denen wenig oder keine Früchte bzw. Samen produziert werden. Mastjahre von Baumarten können gleichzeitig und über grosse Distanzen auftreten (z.B. Nussbaumer et al 2016). Die Gleichzeitigkeit oder Synchronität kann, muss aber nicht mehrere Arten betreffen. Im Jahr 2011, das landesweit durch geringe oder fehlende Niederschläge von Winter bis Mitte Mai geprägt war, zeigten gleich mehrere Baumarten eine ausgeprägte Mast.

Wieso lesen wir über diese Phänomene nur wenig? Seit ihrer Gründung sind in der Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen kaum ein Dutzend Artikel über Samenhäufigkeit erschienen, davon nur zwei nach dem Zweiten Weltkrieg. Das Wissen um das «Saatgut in der Forstwirtschaft», den bisher



Abb 1 Samenstände von Traubeneiche (*Quercus petraea*), Fichte (*Picea abies*) und Tanne (*Abies alba*). Fotos: Ulrich Wasem, WSL

wichtigsten Anwendungsbereich (Rohmeder 1972), erreichte seinen Zenit bereits um 1900. Grössere Aufmerksamkeit erfährt das Thema heute wieder durch die Ungewissheit der Zukunft unserer Waldbestände angesichts des Klimawandels. Langjährige und grossräumige Informationen zur Samenproduktion liegen vorwiegend für ökonomisch wichtige Baumarten vor, oft dank systematischen Beobachtungen im Rahmen der Saatgutbeschaffung. Da Samenmast unregelmässig auftritt, ist die Datenqualität einer längeren Messreihe oft nicht konsistent. Auch sind verschiedene Messreihen nicht einfach zu vergleichen, da die Methoden zur Quantifizierung variieren. Schliesslich hat die Nachzucht von Waldpflanzen in der Schweiz seit den 1980er-Jahren stark an Bedeutung verloren, weil heute grösstenteils auf Naturverjüngung gesetzt wird (BAFU 2015).

In dieser Übersicht stellen wir verschiedene Informationen über die Häufigkeit und die räumliche Ausdehnung von Mastjahren für mehrere Hauptbaumarten in der Schweiz (Abbildung 1) zusammen und diskutieren die Befunde vor dem Hintergrund verschiedener Theorien und aktueller Forschungsergebnisse.

Messung von Samenhäufigkeit

Die Quantifizierung der Samen- oder Fruchthäufigkeit durch Zählen von Früchten an Ästen

Bezeichnung	Code	Bäume im Bestand	Früchte/Zapfen am Einzelbaum
Fehlmast	0	<10% aller Bäume	keine oder wenige
Sprengmast	1	10–50% aller Bäume	wenige bis reichlich
Halbmast	2	50–80% aller Bäume	reichlich bis üppig
Vollmast	3	>80% aller Bäume	üppig bis ausladend

Tab 1 Klassierung der Samenmengen bei Waldbäumen, nach Angaben in Rohmeder (1972).

(Braun & Flückiger 2013) oder retrospektiv durch Zählen von Zapfennarben an Ästen (z.B. Redmond et al 2016) ist zeitaufwendig. Seit Langem werden daher die Samenmengen geschätzt und hierfür Häufigkeitsklassen verwendet, was je nach Anzahl Klassen zu Ungenauigkeiten führen kann. Langjährige Aufzeichnungen sind meistens an Einzelpersonen gebunden, dauern deshalb kaum länger als 30 Jahre und beschränken sich in der Regel auf kleine Regionen. Es wird damit deutlich, dass trotz der Augenfälligkeit von Samenmast bei Waldbäumen bisher kaum grossräumige Muster abgeleitet wurden. Uns ist nur eine einzige Studie mit konsistent erhobenen Abundanzdaten bekannt, nämlich diejenige von Surber (1963) über den schweizweiten Zapfenbehang bei der Fichte (*Picea abies* [L.] H. Karst.) im Jahr 1963. Eine spannende Analyse zur Buchenmast (*Fagus sylvatica* L.) in Europa realisierte Jenni (1987) anhand des massenhaften Auftretens von Bergfinken (*Fringilla montifringilla* L.) während der Wintermonate, welches über den Zeitraum von mehreren Jahrzehnten festgehalten worden war. Vergleiche von mit unterschiedlichen Methoden erhobenen Langzeitreihen wurden in Europa nur selten angestellt, so etwa von Hilton & Packham (2003) für Buche in Nordeuropa oder von Szabo (2012) für Eichenarten in Ungarn und der Tschechischen Republik. Erst kürzlich ist im Rahmen von ICP Forests¹, eines internationalen Programms zur langfristigen Beobachtung der Wirkung von Luftschadstoffen auf die Wälder in Europa, ein erstmaliger Überblick über die Samenproduktion mehrerer Baumarten in Mittel- und Nordeuropa erschienen (Nussbaumer et al 2016).

Samenabundanzen werden typischerweise in drei bis fünf Klassen geschätzt, wobei die niedrigste Klasse jeweils fehlende Samen oder Fehlmast und

¹ www.icp-forests.net (2.9.2016)

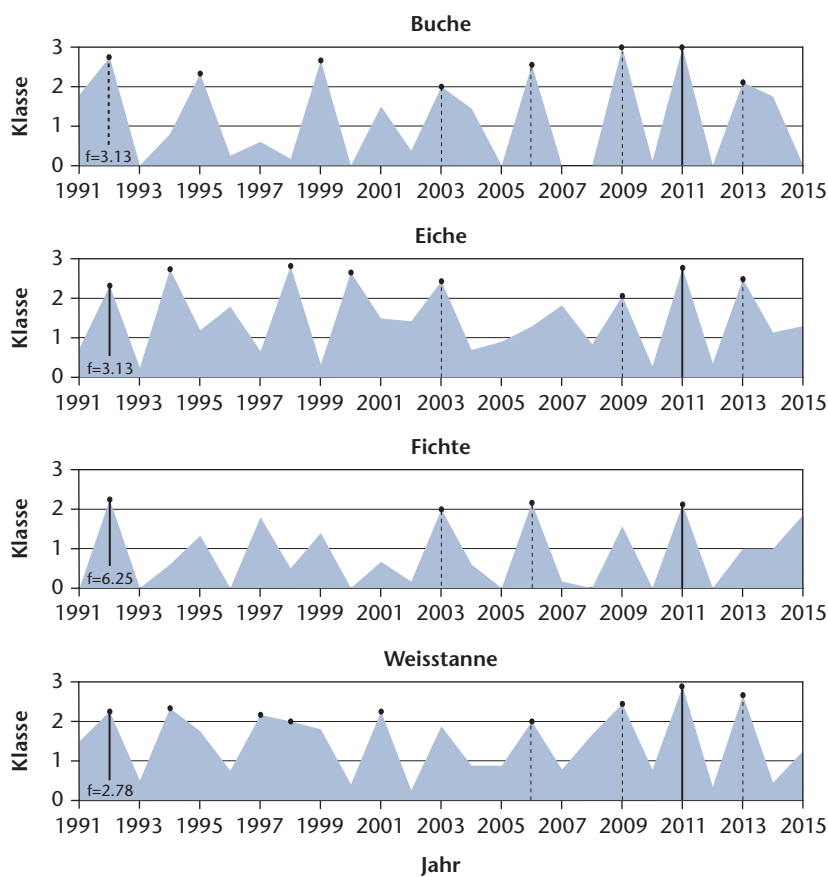


Abb 2 Zeitreihen der Samenproduktion bei Buche (*Fagus sylvatica*), Eiche (*Quercus petraea*, *Q. robur*), Fichte (*Picea abies*) und Weisstanne (*Abies alba*) im schweizerischen Mittelland unterhalb von 800 m ü. M., gemittelt aus Beobachtungen von A. Burkart (WSL). Für jede Zeitreihe sind Frequenzen (f) für Mastjahre (Punkt: mittleres Niveau ≥ 2) angegeben. Jahre mit synchroner Mast sind mit vertikalen Linien hervorgehoben: durchgezogen für alle vier Arten, gestrichelt für drei Arten. Klasse: 0: Fehlmast, 1: Sprengmast, 2: Halbmast, 3: Vollmast.

die höchste Klasse Samenmast bzw. Vollmast definieren. Sowohl ICP Forests als auch die schweizweit einzige Zeitreihe für Samenhäufigkeit mehrerer Baumarten (erstellt von A. Burkart von der Eidgenössischen Forschungsanstalt WSL, im Folgenden als WSL-Zeitreihe bezeichnet) verwenden eine vierstufige Skala (Tabelle 1).

Häufigkeit von Mastjahren

Es ist schon lange bekannt, dass die meisten Waldbäume Mastverhalten zeigen (Lauprecht 1875, Beling 1877, Schwappach 1895). Dabei weisen die verschiedenen Arten innerartlich eine gewisse Synchronität auf, die regional bis überregional beobachtet wird (Kelly 1994, Kon et al 2005). Mastjahre treten nicht streng regelmässig auf, jedoch in einer gewissen artspezifischen Periodizität (Rohmeder 1972). Unter anderem ist der Entwicklungszyklus der einzelnen Arten ausschlaggebend. So brauchen Eichen je nach Art zwei oder drei Jahre für die Samenentwicklung.

In Langzeitreihen von Buchen aus Südschweden bzw. Deutschland konnte gezeigt werden, dass

die Mastfrequenz über längere Zeiträume unterschiedlich hoch ist (Drobyshev et al 2010, Paar et al 2011). Ein zweijährliches Mastauftreten bei der Buche wurde in verschiedenen Ländern in unterschiedlichen Zeiträumen festgestellt, so zum Beispiel in Grossbritannien von 1921 bis 1950 (Matthews (1955), in den USA für *Fagus grandiflora* Ehrh. von 1959 bis 1968 (Gysel 1971) sowie in Deutschland und in der Schweiz von 2000 bis heute (Nussbaumer et al 2016; J. Eichorn, mündliche Mitteilung). Anhand der WSL-Zeitreihen konnte festgestellt werden, dass bei der Buche im östlichen Mittelland etwa alle drei Jahre eine erhöhte Samenproduktion stattfindet (Halb- oder Vollmast, Mittelwert ≥ 2.0 ; Abbildung 2).

Für die Eichen (*Quercus* spp.) gibt es sehr unterschiedliche Erkenntnisse, die von der Art, aber ebenso vom Untersuchungsgebiet und vom Zeitraum abhängen. So schlägt Shaw (1974) für Traubeneiche (*Q. petraea* Liebl.) eine Mastfrequenz von acht Jahren vor, und Aldhous (1972) für Stieleiche (*Q. robur* L.) eine solche von zwei bis vier Jahren. Im östlichen Mittelland der Schweiz tritt die Mast sowohl bei Stiel- als auch bei Traubeneiche synchron und häufiger auf, nämlich alle zwei bis drei Jahre (Abbildung 2), während Nussbaumer et al (2016) für verschiedene Regionen in Europa Häufigkeiten zwischen zwei und sechs Jahren angeben. In einer kürzlich durchgeführten Analyse stellten Wohlgemuth et al (2016a) fest, dass im Kanton Zürich jeweils im Jahr nach einer Eichenmast doppelt so viele Wildschweine geschossen wurden wie in den Jahren ohne Voll- oder Halbmast. Der Befund ist insofern überraschend, als die Eichen im Zürcher Wald nur 5% der Fläche ausmachen. Bei der häufiger vertretenen Buche (25% der Waldfläche) korrelieren Mast und Abschusszahlen weniger stark.

Unter allen Hauptbaumarten in Mitteleuropa ist die Fichte wohl jene Baumart, über die am meisten Informationen vorhanden sind. In Polen wurde eine Mastfrequenz von vier bis fünf Jahren gemessen (Kantorowicz 2000), in England hingegen eine solche von sechs bis sieben Jahren (Broome et al 2007). In Skandinavien schwankt die Frequenz zwischen zwei und sieben Jahren (Hagner 1965), was durch Nussbaumer et al (2016) bestätigt wurde. Im östlichen Mittelland können wir alle sechs Jahre mit einer Samenmast rechnen (Abbildung 2).

Im Gegensatz zu anderen Baumarten legt die Weisstanne (*Abies alba* Mill.) ihre Früchte (Zapfen) nur in den obersten Ästen des Wipfels an, weshalb die jährlich variierende Samenproduktion deutlich erkennbar ist. Für diese Baumart liegen jedoch nur wenige Studien zur Quantifizierung der Masthäufigkeit vor. Als mittlere Frequenz wurden in Deutschland und in Polen drei Jahre angegeben (Rohmeder 1972, Kantorowicz 2000), was auch auf die Tieflagen des Mittellandes zutrifft (Abbildung 2).

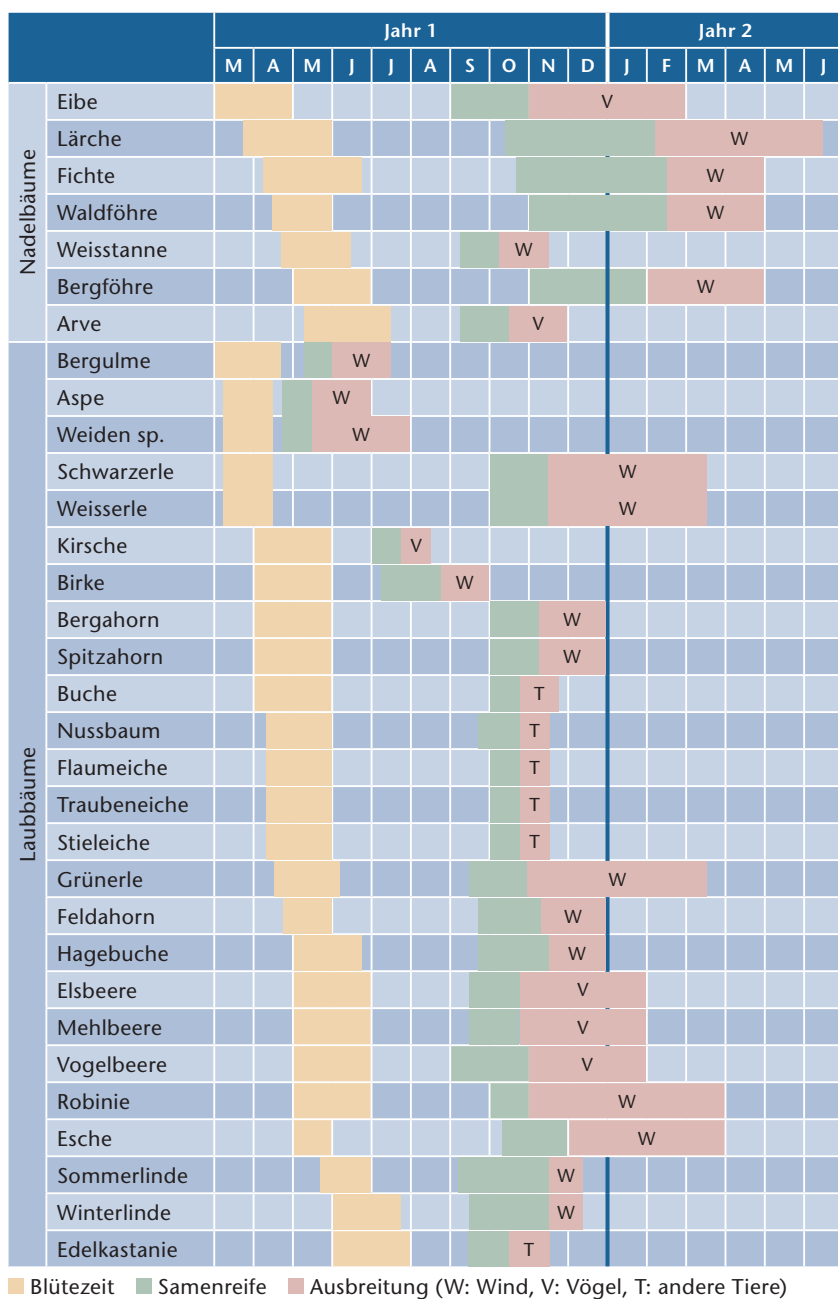
Das Erkennen von Mastjahren bei Waldföhren (*Pinus sylvestris* L.) ist schwierig und erfordert Erfahrung, da diese Art typischerweise jedes Jahr eine gewisse Menge an Früchten produziert und die leeren Zapfen noch Jahre am den Ästen hängen bleiben. So ermittelte zum Beispiel Mayer (1977) innerhalb von zehn Jahren fünf Spreng- und zwei Halbmasten sowie eine Vollmast. In Schweden wurde mit steigendem Breitengrad eine deutliche Abnahme von Mastereignissen festgestellt, mit jährlichen Ereignissen im Süden und durchschnittlich alle fünf Jahre stattfindenden Ereignissen im Norden (Hagner 1965). In der Studie von Nussbaumer et al (2016) werden Mastfrequenzen zwischen 1.6 Jahren in Estland und zehn Jahren in Bayern genannt.

In den WSL-Zeitreihen für Fichte, Weisstanne, Buche und Eiche können mehrere synchrone Mastjahre festgestellt werden (Abbildung 2). In den Jahren 1992 und 2011 wurde für alle diese Arten Halb- bis Vollmast geschätzt, und in den Jahren 2003 (Buche, Eiche, Fichte), 2006 (Buche, Weisstanne, Fichte) sowie 2009 und 2013 (Weisstanne, Buche, Eiche) wurden je für drei der vier Arten Mastjahre verzeichnet.

Ausdehnung von Samenmast

Grossräumig können Regionen abgegrenzt werden, in denen eine innerartliche Synchronisierung der Samenmast festgestellt werden kann. So wurde im 20. Jahrhundert mindestens zehnmal eine ausgeprägte Buchenmast von der Nordschweiz bis nach Norddeutschland festgestellt (Jenni 1987), was durch neuere Untersuchungen bestätigt wird (Nussbaumer et al 2016; Nussbaumer, in Vorbereitung²). Dass Buchenmastjahre, die in der Schweiz und in Deutschland auftraten, weiter nördlich in Dänemark teilweise ausblieben, ist vermutlich auf fehlende Grosswetterereignisse wie Hitze- und Trockenheitswellen zurückzuführen, die zum Beispiel 2003 und 2011 in weiten Teilen Mitteleuropas zu verzeichnen waren (Nussbaumer et al 2016). Dies deckt sich mit der Tatsache, dass die Frequenz von Mastjahren bei der Fichte in Nordeuropa geringer ist als in Mitteleuropa (Selås 1997, Burri et al 2016), und der altbekannten Beobachtung, dass nordische Fichtenherkünfte, die nach Süden verpflanzt werden, dort häufiger und mehr Samen produzieren als an ihrem Ursprungsort (Skrøppa & Tutturen 1985, Melchior 1987). Für andere Baumarten mangelt es häufig an Studien über Samenmast, die grössere Gebiete und gleichzeitig längere Zeiträume abdecken (siehe jedoch Hilton & Packham 2003, Szabo 2012, Nussbaumer et al 2016), und flächendeckende Daten sind selten verfügbar. Erst in den letzten drei Jahrzehnten wurde beispielsweise in Europa im Rahmen von ICP Forests ein engmaschiges Messnetz (16 x 16 km²) aufgebaut (Eichhorn et al 2010).

Im Jahr 2015 haben wir im Sommer und Herbst, jeweils zum Zeitpunkt der Samenreife der einzelnen Waldbaumarten (Tabelle 2), eine schweizweite Beobachtung des Samenbehangs von Waldbäumen durchgeführt, um die Schätzmethode in vier Klassen (Tabelle 1) auf ihre Eignung für eine mögliche breite Anwendung durch Freiwillige (Fachleute und Laien) zu prüfen (Burri et al 2016). Baumbestände von Fichte und Weisstanne wurden aus der Distanz beurteilt, während bei Buche und Eiche eine Schätzung aus nächster Nähe nötig war. Eine illustrierte Anleitung



Tab 2 Zeitpunkt von Blüte, Samenreife und Samenausbreitung der wichtigsten einheimischen Baumarten in Wäldern der Schweiz (Burkart 2000, Landolt et al 2010), sortiert nach dem Blühbeginn.

2 NUSSBAUMER A (in Vorbereitung) Weather cues for mast fruiting in common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Europe.

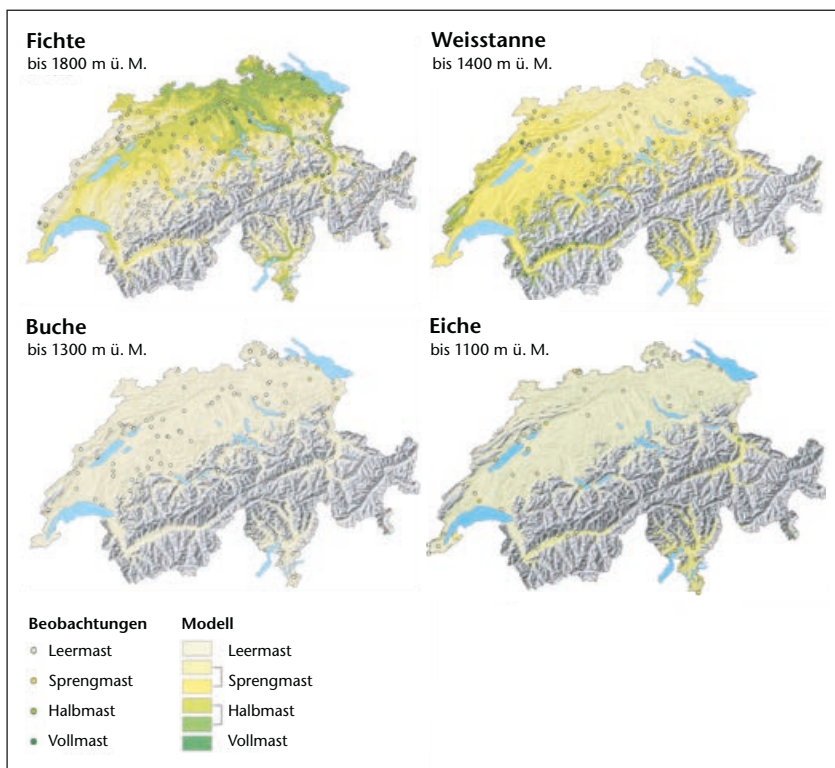


Abb 3 Geografische Verbreitung der Samenmast von Fichte (*Picea abies*), Weisstanne (*Abies alba*), Buche (*Fagus sylvatica*) und Eiche (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*) im Jahr 2015. Der Samenbehang wurde in vier Klassen erhoben: Leermast, Sprengmast, Halbmast und Vollmast. Aufgrund der Beobachtungen (Kreise) wurde die Samenhäufigkeit für die ganze Schweiz bis zur höchstgelegenen Beobachtung modelliert (Raster 200 m × 200 m; ordinale logistische Regression mit der Funktion *polr*, R Package MASS und den erklärenden Variablen X-/Y-Koordinaten und Höhe ü. M.).

für die baumspezifischen Schätzmethode ist auf der Website www.mastweb.ch aufgeschaltet. Mit den Resultaten wurden Karten über die Intensität des Samenbehangs in Abhängigkeit von Region und Höhenlage produziert (Abbildung 3). Die Fichte trug 2015 in den Tieflagen des östlichen Mittellandes so viele Zapfen, dass oft eine Halb- oder Vollmast geschätzt wurde. In höheren Lagen, ab circa 800 m ü. M., hingen fast keine frischen Zapfen, dagegen noch sehr viele alte Zapfen vom Jahr 2014, das als Mastjahr in höheren Lagen bezeichnet werden dürfte. Die Weisstanne trug besonders in den Hochlagen der Westschweiz viele Zapfen, was als Halb- oder Vollmast taxiert wurde. Dagegen verzeichneten wir für die Buche landesweit Leermast, also praktisch keinen Fruchtbehang. Bei der Eiche stellten wir in wärmsten Lagen vereinzelt Sprengmast, sonst Leermast fest. Für eine konsistente Modellierung der potenziellen Samenhäufigkeit ist die Datengrundlage aber dünn.

Warum und wie kommt es zu Samenmast?

Evolutionäre Theorien gehen davon aus, dass sich eine synchrone Samenproduktion positiv auf die Fitness (d.h. den Reproduktionserfolg) eines Individu-

ums auswirkt, wobei in der Literatur hauptsächlich drei Mechanismen vertieft beschrieben werden (Crone & Rapp 2014): 1) Räubersättigung, bei der umso mehr Samen dem Feinddruck entkommen, je grösser die gesamte Samenproduktion einer Baumpopulation ausfällt; 2) Bestäubungseffizienz, bei der die Bestäubungswahrscheinlichkeit einzelner Blüten steigt, wenn viele Baumindividuen gleichzeitig blühen und Pollenüberfluss herrscht; 3) verbesserte Samenausbreitung bei hoher Samenverfügbarkeit. Solche Mechanismen werden auch als «economies of scale» bezeichnet, weil bei gleichzeitiger Samenproduktion vieler Individuen innerhalb einer Population weniger Ressourcen verbraucht werden. Während Synchronität bei vielen Pflanzenarten nachweislich mit erhöhter Produktion und geringerer Mortalität von Samen einhergeht und damit erhöhte Fitness zur Folge hat (Kelly & Sork 2002), fehlt bis heute eine umfassende Theorie dazu, weshalb Samenproduktion einzelner Baumindividuen synchron stattfindet. Crone & Rapp (2014) verfassten dazu kürzlich einen ausführlichen Reviewartikel und kommen zum Schluss, dass das Zusammenspiel zwischen Pollenlimitierung in Jahren mit wenigen Blüten, gespeicherten Ressourcen («resource budget») und deren Auszehrung durch ein Mastereignis («resource depletion») sowie Umweltfaktoren, die eine Samenproduktion auslösen (z.B. minimal nötige Temperatursummen zur Blütenanlage) oder verhindern (z.B. Frost während der Blütenentwicklung), zu synchronisierter Samenproduktion führen, wobei die Bedeutung der einzelnen Mechanismen von Art zu Art sehr verschieden sein kann. Während der Einfluss von Pollenlimitierung bisher nur bei wenigen windbestäubten Arten, zu denen auch Buche, Eiche, Fichte und Weisstanne gehören, überhaupt untersucht wurde (Friedman & Barrett 2009), wird der Ressourceneffekt intensiv und kontrovers diskutiert. Auch wenn nach Mastereignissen bei Bäumen geringere Stickstoff- und Phosphorvorräte, teilweise auch reduzierte Kohlenhydratkonzentrationen und oft nur ein schwaches Wachstum festgestellt wurde, ist nicht klar, ob dies die Synchronisation mehrerer Baumindividuen bewirken kann (siehe Diskussion in Crone & Rapp 2014). Letztendlich hängen die Verfügbarkeit von Ressourcen und deren Akquisition zu einem grossen Teil von Klima und Witterung ab, weshalb die synchronisierende Wirkung eher diesen zwei Faktoren und weniger dem aktuellen Ressourcendbudget eines Individuums zugeschrieben wird.

Einfluss von Witterung und Klima

Eine der am besten untersuchten europäischen Baumarten im Zusammenhang mit Samenmast ist die Buche. Für diese Art gibt es verschiedene Angaben zu Wetterbedingungen, die zu einem

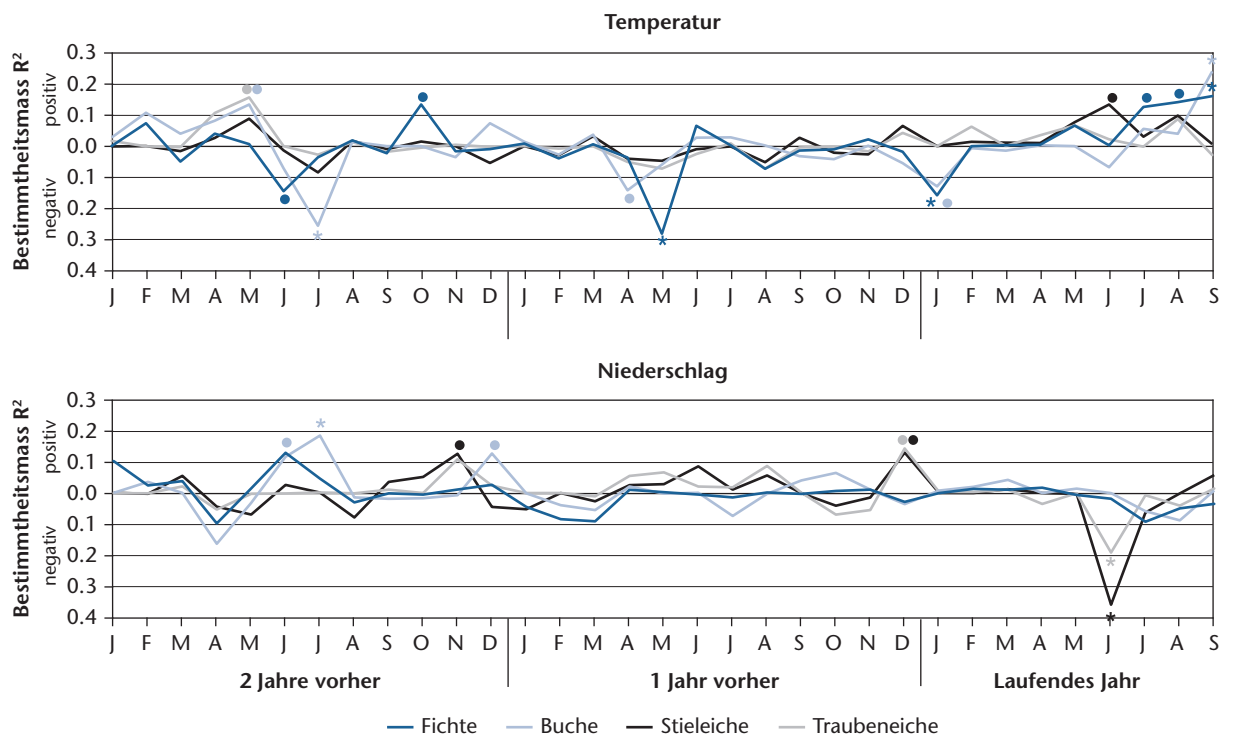


Abb 4 Bestimmtheitsmasse (R^2) für die Zusammenhänge zwischen dem mittleren Mastniveau der vier Baumarten Fichte (*Picea abies*), Buche (*Fagus sylvatica*), Stieleiche (*Quercus robur*) und Traubeneiche (*Q. petraea*) und der mittleren Monatstemperatur (oben) sowie der monatlichen Niederschlagssumme (unten) an der Klimastation Zürich Affoltern, dargestellt für die 33 Monate (Anfangsbuchstaben) vor der Mast. Signifikante Werte ($p < 0.05$) sind mit *, schwach signifikante Werte mit • dargestellt.

Mastjahr führen. Das allgemeine Muster in Mitteleuropa besteht aus einem kühlen Frühsommer im ersten Jahr, gefolgt von einem warmen Frühsommer im zweiten Jahr, was im dritten Jahr zu einem Mastjahr führt. Dabei kann dieses Muster unterbrochen werden, wenn zum Beispiel ein später Frost oder anhaltender Regen während der Blüte die Bestäubung einschränkt (Drobyshev et al 2014). Dies deckt sich mit der Beobachtung von Braun & Flückiger (2013), wonach die mittlere Temperatur im Frühsommer (Mitte Juni bis Anfang Juli) im Jahr vor einer Samenmast höher ist als in Jahren ohne Mast. In ihrer Studie über den Zusammenhang von Wetterbedingungen im Vorjahr und Fruchtproduktion konnten Piovesan & Adams (2001) zeigen, dass dieselben Wetterbedingungen nicht nur für Buchen in Europa, sondern auch für Buchen in Nordamerika und teilweise in Japan typisch sind. Der Zusammenhang zwischen hohen Temperaturen im Frühsommer und Mast im darauffolgenden Jahr konnte anhand der WSL-Zeitreihen allerdings nicht bestätigt werden, wohl aber eine Korrelation mit tiefen Julitemperaturen zwei Jahre vor der Mast (Abbildung 4). Die Zeiträume, in denen die Witterung die Samenproduktion beeinflusst, sind regional unterschiedlich. Im Norden Deutschlands zum Beispiel liegt das sensible Zeitfenster im Juni (Hans-Werner Schroeck, persönliche Mitteilung). In Ost- und Südeuropa weichen die Wetterbedingungen hingegen von diesem Muster ab, was vermutlich an der Ver-

schiebung von limitierenden Faktoren an den Grenzen des Buchenverbreitungsgebietes liegt (Nussbaumer, in Vorbereitung).

Bezüglich der Fichte wurde bereits zu Beginn des letzten Jahrhunderts systematisch untersucht, welche Faktoren die Reproduktion beeinflussen (Miyake 1903). Entsprechend ist die Literatur umfangreich, aber teilweise schwer zugänglich. Das Ausmass einer Fichtenmast wird primär durch die Anzahl Blüten bestimmt, deren Anlage durch milde Temperaturen und wenig Niederschlag im vorangehenden Sommer initiiert wird (Tjoelker et al 2007). Auch die produzierte Pollenmenge, die in pollenreichen Jahren bis 160 kg/ha betragen kann, hat einen grossen Einfluss (Sarvas 1968). Die Zahl der befruchteten Blüten wird durch Niederschlag und Frost während des Pollenflugs empfindlich geschmälert, während die späteren klimatischen Bedingungen nur noch eine untergeordnete Rolle spielen (Tjoelker et al 2007). Zwei neuere Studien bestätigen die Wichtigkeit eines warmen Sommers für eine Mast im darauffolgenden Jahr (Selås 1997; Nussbaumer, in Vorbereitung).

Zusammenhänge zwischen klimatischen Faktoren und Mast bei Stiel- und Traubeneiche sind wenig dokumentiert, regional verschieden (Wohlgemuth et al 2016a) und zuweilen nicht nachweisbar (Gurnell 1993). Im Gegensatz zu Buche und Fichte scheint die Pollenmenge kein Indikator für die Samenproduktion zu sein (Kasprzyk et al 2014), womit

die Witterung im Jahr der Mast in den Vordergrund rückt. Während in Polen genügend Niederschlag eine entscheidende Rolle für das Auftreten von Mastjahren bei der Stieleiche spielt (Kasprzyk et al 2014) und in Spanien ein Wassermangel im Frühling zum Ausfall von Mastjahren bei Stein- und Flaumeiche führt (*Q. ilex L.* und *Q. pubescens* Willd.; Fernández-Martínez et al 2012), ist Eichenmast im östlichen Mittelland mit geringen Niederschlägen im Juni signifikant korreliert (Abbildung 4).

Die Waldföhre zeigt ein wenig ausgeprägtes Mastverhalten und trägt im Wallis praktisch jedes Jahr Früchte, alle zwei Jahre in grösseren Mengen (Beobachtungen von A. Burkart, WSL). Es ist bis jetzt unklar, welche Faktoren die Samenproduktion dieser Art steuern (Broome et al 2007, Martínez-Alonso et al 2007, Vilà-Cabrera et al 2014, Nussbaumer et al 2016). Auch in Bezug auf die Weisstanne ist wenig darüber bekannt, wie Mastphänomene zustande kommen. Es gibt jedoch Hinweise darauf, dass sie alle zwei Jahre eine grosse Zahl an Blüten produziert und die Pollenmengen nach trockenen Sommern besonders gross sind (Pidek et al 2015). Ob sich daraus zahlreiche Früchte entwickeln, dürfte wie bei der Fichte von Frostereignissen und Niederschlag während der Blütezeit abhängen.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Mastereignisse auf dem Zusammenspiel einer Vielzahl von Faktoren beruhen, die je nach Baumart und Klimacharakter (z.B. Süd- vs. Nordeuropa) unterschiedliches Gewicht haben. Letzteres, also die unterschiedlichen Klimaeinflüsse auf das Mastverhalten bei weit verbreiteten Arten, ist nur wenig dokumentiert. Da die bestehenden Messreihen oft nur die kurze Zeit von 10 bis 25 Jahren umfassen und regional auf unterschiedlichen Methoden basieren, sind Aussagen über die Auswirkungen von sich ändernden klimatischen Bedingungen auf das Mastverhalten einzelner Baumarten heikel, selbst wenn im konkreten Fall die Witterung bei der Auslösung oder Verhinderung von Mastereignissen eine deutliche Rolle spielt. Da die Verjüngung unserer Wälder zu einem grossen Teil von der Verfügbarkeit von Samen und damit auch von der Samenproduktion abhängt, ist es mehr als wünschenswert, klimatische und witterungsbedingte Zusammenhänge genauer zu kennen. Für eine bessere Abschätzung der zukünftigen Entwicklung von Mastereignissen in der Schweiz mit Berücksichtigung der Höhenlage sind aber grossräumig konsistent erfasste Daten über einen längeren Zeitraum nötig.

Beobachtungen zum Samenbehang: www.mastweb.ch

Mit einem Bürgerwissenschaftsprojekt möchten wir den Fruchtbehang der wichtigsten Baum-

arten in der Schweiz räumlich fein aufgelöst und alljährlich erfassen. Bürgerwissenschaft («citizen science»; z.B. Conrad & Hilchey 2011) ist ein Prinzip, bei dem interessierte Fachleute und Laien ihre Beobachtungen melden und damit eine Informationsfülle ermöglichen, die die Arbeit von einem oder wenigen Forschenden deutlich übersteigt. Es hat sich zum Beispiel gezeigt, dass viele wichtige Inventare im Umweltbereich über derartige Projekte zustande kommen (Dickinson et al 2010). Das Internet und Applikationen für Mobilgeräte bieten heute praktische Möglichkeiten, um Beobachtungen der Samenhäufigkeit zu melden und aktuelle Resultate rasch verfügbar zu machen. Hierzu werden einfache Anweisungen bzw. eine illustrierte Beschreibung der Schätzmethode angeboten. In einem ersten Schritt können per Aufruf der Website www.mastweb.ch Beobachtungen von Fehl-, Spreng-, Halb- oder Vollmast gemeldet werden. Sobald genügend Meldungen vorliegen, werden provisorische Verbreitungskarten auf dieselbe Website gestellt, um so eine Onlineübersicht über die aktuelle Situation der Samenhäufigkeit der wichtigsten Hauptbaumarten zu geben. Wir hoffen, dass die Meldungen so zahlreich sein werden, dass sie unser Wissen über das räumliche und zeitliche Auftreten von Samenhäufigkeit in kurzer Zeit multiplizieren werden und dass dies längerfristig zu einem besseren Verständnis von Mastereignissen und vom Einfluss des Klimas bzw. des Klimawandels auf deren Häufigkeit beitragen wird. Denkbar ist in einem weiteren Schritt die Erweiterung der Website um die Meldung über die Blühintensität (Eike 1992, Konnert et al 2014) der Bäume im Juli und August. Informationen darüber, ob Bäume in voller Blüte stehen oder praktisch keine Blüten bilden, werden zum Beispiel in Bayern als «Blühprognose» zur Abschätzung allfälliger Erntemöglichkeiten verwendet.

Schlussfolgerung

Die Samenproduktion von Waldbäumen ist ein wichtiges Element der Erhaltung oder Ausdehnung von Artenarealen im Rahmen des Klimawandels (Wohlgemuth et al 2016b). Obwohl wichtige Faktoren, die zu Samenmast führen, bekannt sind, bleibt die Vorhersage von solchen Ereignissen vage. Noch schwieriger ist es, diese Phänomene unter der Annahme von stark veränderten Klimata abzuschätzen. Ein konsistentes räumlich-zeitliches Monitoring der Samenproduktion mittels Bürgerwissenschaft hat das Potenzial, wichtige Informationen für ein besseres Verständnis der Limitierung der Hauptbaumarten zusammenzutragen. Auf der Basis von solchen Daten können auch verwandte Fragen wie der Einfluss von Mastjahren auf das Baumwachstum oder die Wirkung von Störungen (z.B. Käferbefall) und

Stress (z.B. Dürre) auf die Samenproduktion untersucht werden. ■

Eingereicht: 12. Juni 2016, akzeptiert (mit Review): 2. September 2016

Literatur

- ALDHOUS JR (1972)** Nursery practice. London: H.M. Stationery Off. 184 p.
- BAFU (2015)** Jahrbuch Wald und Holz 2015. Bern: Bundesamt Umwelt, Umwelt Zustand 1520. 162 p.
- BELING KWT (1877)** Über die Samenjahre der Eiche, Buche und Fichte. Mon.schr Forst- Jagdwes 21: 49–81.
- BRAUN S, FLÜCKIGER W (2013)** Wie geht es unserem Wald? 29 Jahre Walddauerbeobachtung. Schönenbuch: Institut Angewandte Pflanzenbiologie. 65 p.
- BROOME A, HENDRY S, PEACE A (2007)** Annual and spatial variation in coning shown by the Forest Condition Monitoring programme data for Norway spruce, Sitka spruce and Scots pine in Britain. *Forestry* 80: 17–28.
- BURKART A (2000)** Kulturblätter: Angaben zur Samenernte, Klengung, Samenlagerung, Samenausbeute und Anzucht von Baum- und Straucharten. Birmensdorf: Eidgenöss. Forsch.anst WSL. 28 p.
- BURRI A, BURKART A, MORITZI M, MOSER B, WASEM U ET AL (2016)** Samenproduktion bei Waldbäumen: eine neue Webseite. *Zür Wald* 48 (1): 23–27.
- CONRAD CC, HILCHEY KG (2011)** A review of citizen science and community-based environmental monitoring: issues and opportunities. *Environ Monit Assess* 176: 273–291.
- CRONE EE, RAPP JM (2014)** Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding. In: Ostfeld RS, Power AG, editors. *The year in ecology and conservation biology*. Hoboken: New York Academy of Sciences, vol 1322. pp. 21–34.
- DAVIS LD (1957)** Flowering and alternate bearing. *Proc Am Soc Hortic Sci* 70: 545–556.
- DICKINSON JL, ZUCKERBERG B, BONTER DN (2010)** Citizen Science as an ecological research tool: Challenges and benefits. *Annu Rev Ecol Syst* 41: 149–172.
- DROBYSHEV I, OVERGAARD R, SAYGIN I, NIKLASSON M, HICKLER T ET AL (2010)** Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *For Ecol Manage* 259: 2160–2171.
- DROBYSHEV I, NIKLASSON M, MAZEROLLE MJ, BERGERON Y (2014)** Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies. *Agric For Meteorol* 192: 9–17.
- EICHHORN J, ROSKAMS P, FERRETTI M, MUES V, SZEPESI A ET AL (2010)** Visual assessment of crown condition and damaging agents. Hamburg: United Nations Economic Commission for Europe, ICP Forests, Part IV. 49 p. www.icp-forests.org/pdf/FINAL_Crown.pdf (2.9.2016).
- EICKE G (1992)** Das Blühen der Waldbäume 1992. *AFZ/Der Wald* 47: 886–887.
- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ M, BELMONTE J, ESPELTA JM (2012)** Masting in oaks: Disentangling the effect of flowering phenology, airborne pollen load and drought. *Acta Oecol* 43: 51–59.
- FRIEDMAN J, BARRETT SCH (2009)** Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Ann Bot* 103: 1515–1527.
- GURNELL J (1993)** Tree seed production and food conditions for rodents in an oak wood in southern England. *Forestry* 66: 291–315.
- GYSEL LW (1971)** 10-year analysis of beechnut production and use in Michigan. *J Wildl Manage* 35: 516–519.
- HAGNER S (1965)** Cone crop fluctuations in Scots pine and Norway spruce. Stockholm: Skogshögskolan, *Studia Forestalia Suecica* 33. 21 p.
- HILTON GM, PACKHAM JR (2003)** Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800–2001). *Forestry* 76: 319–328.
- JENNI L (1987)** Mass concentrations of bramblings *Fringilla montifringilla* in Europe 1900–1983: Their dependence upon beech mast and the effect of snow-cover. *Ornis Scand* 18: 84–94.
- KANTOROWICZ W (2000)** Half a century of seed years in major tree species of Poland. *Silvae Genet* 49: 245–249.
- KASPRZYK I, ORTYL B, DULSKA-JEŻ A (2014)** Relationships among weather parameters, airborne pollen and seed crops of *Fagus* and *Quercus* in Poland. *Agric For Meteorol* 197: 111–122.
- KELLY D (1994)** The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecol Evol* 9: 465–470.
- KELLY D, SORK VL (2002)** Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annu Rev Ecol Syst* 33: 427–447.
- KON H, NODA T, TERAZAWA K, KOYARNA H, YASAKA M (2005)** Proximate factors causing mast seeding in *Fagus crenata*: the effects of resource level and weather cues. *Can J Bot* 83: 1402–1409.
- KONNERT M, SCHNECK D, ZOLLNER H (2014)** Blühen und Fruktifizieren unserer Waldbäume in den letzten 60 Jahren. *Freising: Bayer Landesanst Wald Forstwirtschaft, LWF Wissen* 74: 37–45.
- LANDOLT E, BÄUMLER B, ERHARDT A, HEGG O, KLÖTZLI F ET AL (2010)** Flora indicativa: Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern: Haupt, 2 ed. 376 p.
- LAUPRECHT G (1875)** Buchen- und Eichen-Samenjahre im Vergleich mit der Witterung. *Z Forst- Jagdwes* 7: 246–266.
- MARTÍNEZ-ALONSO C, VALLADARES F, CAMARERO JJ, ARIAS ML, SERRANO M (2007)** The uncoupling of secondary growth, cone and litter production by intradecadal climatic variability in a mediterranean Scots pine forest. *For Ecol Manage* 253: 19–29.
- MATTHEWS JD (1955)** The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. *Forestry* 28: 107–116.
- MAYER H (1977)** Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. Stuttgart: Fischer. 483 p.
- MELCHIOR GH (1987)** Increase of flowering in Norway spruce (*Picea abies*) by known rootstocks and planting grafts in southern sites. *For Ecol Manage* 19: 23–33.
- MIYAKE K (1903)** On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa*. *Ann Bot* 17: 351–372.
- MONSELISE SP, GOLDSCHMIDT EE (1982)** Alternate bearing in fruit trees: A review. *Hortic Rev* 4: 128–173.
- NUSSBAUMER A, WALDNER P, ETZOLD S, GESSLER A, BENHAM S ET AL (2016)** Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe. *For Ecol Manage* 363: 237–251.
- PAAR U, GUCKLAND A, DAMMANN I, ALBRECHT M, EICHHORN J (2011)** Häufigkeit und Intensität der Fruktifikation der Buche. *Allg Forst- Jagdztg* 182: 26–29.
- PIDEK IA, POSKA A, KASZEWSKI BM (2015)** Taxon-specific pollen deposition dynamics in a temperate forest zone, SE Poland: the impact of physiological rhythmicity and weather controls. *Aerobiologia* 31: 219–238.
- PIOVESAN G, ADAMS JM (2001)** Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Can J Bot* 79: 1039–1047.
- REDMOND MD, WEISBERG PJ, COBB NS, GEHRING CA, WHIPPLE AV ET AL (2016)** A robust method to determine historical annual cone production among slow-growing conifers. *For Ecol Manage* 368: 1–6.
- ROHMEDER E (1972)** Das Saatgut in der Forstwirtschaft. Hamburg: Paul Parey. 273 p.

- SARVAS R (1968)** Investigations on the flowering and seed crop of *Picea abies*. Helsinki: Metsäntutkimuslaitos, Comm Inst For Fenn 67.5. 84 p.
- SCHWAPPACH A (1895)** Die Samenproduktion der wichtigsten Waldholzarten in Preussen. Z Forst- Jagdwes 27: 147–174.
- SELÅS V (1997)** Cyclic population fluctuations of herbivores as an effect of cyclic seed cropping of plants: the mast depression hypothesis. Oikos 80: 257–268.
- SHAW MW (1974)** The reproductive characteristics of oak. In: Morris MG, Perring FH, editors. The British oak. Faringdon: Classey. pp. 162–181.
- SKRØPPA T, TUTTUREN R (1985)** Flowering in Norway spruce seed orchards. Silvae Genet 34: 90–95.
- SURBER E (1963)** Übersicht über den Fichten-Zapfenbehang 1963. Birmensdorf: Eidgenöss Anst forstl Vers.wes, Kurzmitteilung 23: 1–6.
- SZABO P (2012)** Sources and methods to reconstruct past mast-ing patterns in European oak species. Arboricult J 34: 203–214.
- TJOELKER MG, BORATYŃSKI A, BUGALA W (2007)** Biology and ecology of Norway spruce. Dordrecht: Springer.
- VILÀ-CABRERA A, MARTÍNEZ-VILALTA J, RETANA J (2014)** Variation in reproduction and growth in declining Scots pine populations. Perspect Plant Ecol Evol Syst 16: 111–120.
- WOHLGEMUTH T, GALLIEN L, ZIMMERMANN NE (2016A)** Verjüngung von Buche und Fichte im Klimawandel. In: Pluess AR, Augustin S, Brang P, editors. Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bern: Haupt. pp. 115–135.
- WOHLGEMUTH T, NUSSBAUMER A, BURKART A, BOLLMANN K (2016B)** Eichenmast und Wildschweine. Zür Wald 48 (3): 28–30.

Modèles et forces motrices de la fructification chez les arbres forestiers

Pourquoi la production annuelle de fruits des arbres forestiers n'est-elle pas constante et quels sont les facteurs à l'origine d'une grande fructification? On réfléchissait déjà à ces questions dans les détails il y a plus d'un siècle lorsque la reproduction d'arbres était rentable économiquement. Aucune réponse exhaustive n'a encore été apportée à ce jour. Bien au contraire, ces mêmes questions font à nouveau l'objet d'études aujourd'hui sur le fond des changements climatiques et de l'insécurité par rapport à la pérennité des forêts sur leurs sites actuels. Une série d'observations sur 25 ans concernant la variation de la fructification chez les essences principales en Suisse indique chez le hêtre (*Fagus sylvatica*), le chêne (*Quercus petraea*, *Q. robur*) et le sapin (*Abies alba*) sur le Plateau, à moins de 800 mètres d'altitude, une fréquence moyenne de trois ans pour une production massive de graines (fructification partielle et grande). L'épicéa (*Picea abies*) ne forme au contraire que tous les six ans des quantités massives de cônes. En 1992 et en 2011, les quatre essences ont produit de grandes fructifications. Les résultats sont débattus à la lumière de différentes théories et des résultats de recherche actuels. Vu l'état présent des connaissances, nous en déduisons le besoin d'une base de données affinée et présentons à cet effet le nouveau réseau d'annonces et d'informations «mastweb.ch». A l'avenir, des bénévoles pourront y inscrire leurs observations sur la fructification des essences principales en respectant quelques critères d'observation (approche de la science citoyenne). Les données ainsi collectées permettront de mettre rapidement à disposition des cartes de distribution sur les niveaux de fructification, et de fournir de ce fait sur le long terme une base solide aux études spatio-temporelles sur ces phénomènes.

Patterns and driving forces for seed production in forest tree species

Why is the annual fruit production in forest tree species not constant, and which factors cause massive fruit production (seed mast year)? These and other related questions were already posed more than 100 years ago when tree breeding was economically beneficial. The questions have not been fully answered, yet. Rather, the same questions are studied again today as the climate is changing and the uncertainty about the continuation of forests at their current locations is growing. A 25 year long observation series on the variation of fruit production in Switzerland revealed a mean frequency of three years for mast seeding (full and medium mast) at low elevation on the Central Plateau in European beech (*Fagus sylvatica*), oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) and silver fir (*Abies alba*). In contrast, mast seed years of Norway spruce (*Picea abies*) occurred, on average, every sixth year. In 1992 and 2011, all four species synchronously showed mast seeding. The results are discussed in the light of different theories and new research findings. From the state of the current knowledge, we derive the need for long-term and fine-scale baseline data and present the new reporting and information webpage «mastweb.ch». Here, volunteers can report observations on the fruit production of main tree species following a few simple criteria (citizen science approach). With this data, distribution maps on mass fructification levels will be made available and will serve for spatio-temporal fine-scale studies on mast seeding phenomena.