

# Zum räumlichen Muster des Schadfraßes durch Mäuse in verbuschenden Kalkmagerrasen

- Johannes Kollmann, Zürich, und Lucy A. Muir, Cambridge -

## Abstract

Seed predation was investigated in a scrub sere with three successional phases on chalk grassland in southern England. We used experimental removal of *Prunus avium* seeds as an indicator for seed predation. Seed predation was highest in mature scrub, and negligible in pioneer scrub and open chalk grassland; this result is consistent with earlier studies in SW-Germany in similar vegetation. Rodents (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*) were the main predators, no seed removal by birds or insects was observed. In a choice experiment with sound and parasitised seeds of *Prunus avium*, intact seeds were taken preferentially. Additional tests showed that the rate of seed predation was not affected by the design of the seed dishes.

## 1. Einleitung

Vegetationskundliche Untersuchungen zur Verbuschung von Kalkmagerrasen sind zahlreich und zeichnen ein differenziertes Bild der regionalen Sukzessionslinien (WILMANN & SENDTKO 1995). Ausgelöst unter anderem durch die Pflege und die mögliche Wiederherstellung dieser Magerrasen sind in jüngerer Zeit populationsbiologische Aspekte der Verbuschung und Verwaldung in den Vordergrund getreten (z.B. POSCHLOD & JORDAN 1992, DUTOIT & ALARD 1995, KOLLMANN & STAUB 1995, BAKKER et al. 1996). Der Schwerpunkt dieser Untersuchungen lag auf der Ausbreitung und der Diasporenbank von Arten der Kalkmagerrasen, da eine spontane Ansiedlung der Zielarten nach Entbuschung angestrebt wird, um ein Ansäen zu vermeiden.

Die Ausbreitung von Diasporen und ihre Akkumulation in einer Diasporenbank sind aber nur Teilaspekte der Verjüngung von Pflanzen, die um weitere Aspekte zu erweitern sind, will man zu einem vollen Verständnis der Populationsbiologie der betreffenden Arten kommen (SCHUPP & FUENTES 1995) und damit die Grundlage für gesicherte, praxisrelevante Vorhersagen schaffen. So gibt es zwar einige Arbeiten, die sich mit der Keimung und Etablierung von Arten der Kalkmagerrasen beschäftigen (z.B. VAN TOOREN 1990, RYSER 1993, BONIS et al. 1997), der Schadfraß an Samen vor und nach ihrer Ausbreitung hat dagegen bisher kaum Aufmerksamkeit gefunden, und die verschiedenen Einzelprozesse sind in der Regel nicht im Zusammenhang untersucht worden. Das Fehlen von Untersuchungen zum Schadfraß in Kalkmagerrasen ist umso verwunderlicher, als bei den meisten Pflanzenarten ein großer Anteil der Samen durch die Aktivität von Insekten, Vögeln oder Kleinsäugetern verschleppt und meistens zerstört wird (JANZEN 1971). Dies hat Konsequenzen für die sekundäre Ausbreitung der Samen (JENSEN & NIELSEN 1986), die Keimung (READER 1993), die räumliche Verteilung der Keimlinge (SCHUPP 1988), die resultierende Verjüngung (GREIG-SMITH & SAGAR 1981) und schließlich für die Struktur der Pflanzengesellschaften (BROWN & HESKE 1990). Schadfraß ist neben Bestäubung, Herbivorie und Samenausbreitung eine der wesentlichen Tier-Pflanze-Interaktionen und fällt somit in das Forschungsgebiet der Biozönologie (WILMANN 1987, KRATOCHWIL 1991).

Die Vegetationsstruktur hat einen starken Einfluß auf die Intensität des Schadfraßes, wobei in der temperaten Zone häufig zunehmender Schadfraß durch Mäuse mit steigender Deckung der (Gehölz-)Vegetation beobachtet wird (HULME 1993). Die Auswirkungen einer bestimmten Struktur sind aber vermutlich regional verschieden und hängen ab vom untersuchten Vegetationstyp sowie den Tierarten, die den Schadfraß verursachen. Untersuchungen in verbuschenden Mesobrometen und Molinieten in Südwestdeutschland haben ergeben, daß der Schadfraß an Gehölzdiasporen in Brachen mit dem Alter und der Deckung von *Prunetalia*-Gebüschern stark zunimmt (KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995); mit entsprechenden Folgen für die Verjüngung der Gehölze und der Arten der Magerrasen ist zu rechnen (KOLLMANN & POSCHLOD 1997). Vor einer generalisierenden Bewertung dieser Befunde ist es aber notwendig, sie in ähnlichen Vegetationstypen aus anderen Regionen zu überprüfen. In der vorliegenden Arbeit wird untersucht, ob sich die südwestdeutschen Ergebnisse auf analoge Pflanzengesellschaften in Südengland übertragen lassen.

Die folgenden Fragen liegen der Untersuchung zugrunde:

1. Folgt in Südengland der Schadfraß ebenfalls einem Gradienten zunehmender Verbuschung der Magerrasen?
2. Sind auch in diesem Gebiet Mäuse die Hauptverursacher des Schadfraßes?
3. Für eine Bewertung der Samenverluste ist zu prüfen, ob die Mäuse zwischen intakten und parasitierten Diasporen unterscheiden.

## 2. Material und Methode

### 2.1 Untersuchungsfläche

Die Untersuchung wurde in Südengland im Naturschutzgebiet „Box Hill“ bei Dorking (Surrey) durchgeführt (Koordinaten TQ178528, 100 m ü.d.M., 750 mm jährlicher Niederschlag); der geologische Untergrund war Mittlere Kreide. Auf einem nordexponierten Hang (10-20°) hat sich dort über 3-4 ha ein Mosaik von Kalkmagerrasen mit eingestreuten Gebüschern verschiedenen Alters und verschiedener Ausdehnung entwickelt, an das sich weitere Magerrasen, Gebüschern und Wald anschließen. Die Vegetationsstruktur war sehr ähnlich derjenigen der Vergleichsstudie in Südwestdeutschland (KOLLMANN 1994).

Drei Sukzessionsphasen konnten unterschieden werden, die mosaikartig miteinander verzahnt waren (Abb. 1). Die Vegetation dieser Flächen wurde Ende Juni 1995 mit jeweils vier Vegetationsaufnahmen erfaßt; die zugehörigen Tabellen werden hier jedoch nicht wiedergegeben.

1. Ein kurzrasiger, orchideenreicher Kalkmagerrasen, in dem *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Carex flacca*, *Cirsium acaule*, *Festuca ovina* agg., *Festuca rubra*, *Leontodon hispidus*, *Sanguisorba minor* und *Thymus praecox* dominierten (Arten mit 100 % Stetigkeit und Deckung  $\geq 2a$ ); die Nomenklatur der Pflanzenarten folgt CLAPHAM et al. (1981), die der Tiere FLOWERDEW (1993). Die Gesellschaft war mit 40-51 Arten auf 25 m<sup>2</sup> sehr artenreich (inklusive Moose); sie entspricht dem Vegetationstyp CG2a (*Festuca ovina*-*Avenula pratensis* grassland, *Cirsium acaule*-*Asperula cynanchica* sub-community) nach RODWELL (1992). Der Rasen wird durch Kaninchen beweidet; in unregelmäßigen Abständen findet eine Entbuschung durch den Naturschutz statt.

2. In dem Magerrasen hat sich stellenweise eine lockere Pionierverbuschung entwickelt, vor allem *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Ligustrum vulgare* und *Viburnum lantana*. Die Gehölze waren 0,5-1,0 m hoch und erreichten eine Gesamtdeckung von 50-70 %. Diese Flächen wiesen besonders hohe Artenzahlen auf, weil die Kalkmagerrasenarten zu



Abb. 1: Das untersuchte Vegetationsmosaik verbuschender Kalkmagerrasen im Naturschutzgebiet „Box Hill“ (Südengland). Reifegebüsch mit einzelnen Bäumen im Hintergrund (3-5 m hoch), offene Rasenflächen im Vordergrund, dazwischen Pionierverbuchung von *Ligustrum vulgare* (0,5-1 m; weitere Beschreibung im Text).

einem großen Teil noch vorhanden waren (44-52 Arten auf 25 m<sup>2</sup>). Verglichen mit dem offenen Rasen war die Abundanz von *Asperula cynanchica*, *Cirsium acaule*, *Hieracium pilosella* und *Thymus praecox* jedoch bereits deutlich geringer, während *Agrimonia eupatoria*, *Galium album*, *Origanum vulgare* und *Teucrium scorodonia* stärker hervortraten.

3. In engem Kontakt mit den Magerrasen kamen flächig entwickelte *Prunetalia*-Gebüsche der Reifephase (sensu KOLLMANN 1994) vor mit einer Höhe der Baum- und Strauchschicht von 3-5 m und einer Deckung von 70-80 %. Diese Gebüsche waren ebenfalls arten- und struktureich (28-32 Arten auf 50 m<sup>2</sup>); die häufigsten Gehölze waren *Crataegus monogyna*, *Ligustrum vulgare*, *Sorbus aria* und *Viburnum lantana*, die Krautschicht war jedoch nur spärlich entwickelt (Gesamtdeckung 10-20 %: *Brachypodium pinnatum*, *Carex flacca*, *Origanum vulgare* und *Fragaria vesca*). Diese Gebüschgesellschaft entspricht dem Vegetationstyp W21 (*Crataegus monogyna-Hedera helix* scrub, *Viburnum lantana* sub-community) nach RODWELL (1991).

## 2.2 Anfütterungsschalen

Der Schadfraz wurde mit einer indirekten Methode untersucht, und zwar wurde das Verschwinden von Samen aus offenen Anfütterungsschalen als Maß für die Intensität des Schadfrazes gewertet. Wir verwendeten dieselben Schalen wie in KOLLMANN (1994): 12 cm Durchmesser und 1,8 cm tief, abgedeckt mit einem durchsichtigen PVC-Dach (15 cm x 15 cm), das getragen wurde von einem 20 cm langen Metallstab, der zugleich die Schale am Boden fixierte. Eine ähnliche Methode wurde auch von HAY & FULLER (1981), ABRAMSKY (1983) und HULME (1997) verwendet; methodische Probleme werden in KELRICK et al. (1996) ausführlich diskutiert.

In jeder der drei Sukzessionsphasen wurden nach einer Zufallsanordnung 50 Anfütterungsschalen ausgebracht, wobei die Schalen der drei Phasen 10-30 m voneinander entfernt lagen. Die Schalen wurden am 18. Juni 1995 aufgebaut und erst am folgenden Tag mit je fünf Kirschkernen bestückt. Kerne von *Prunus avium* wurden verwendet, weil diese Art bei Kleinsäufern besonders beliebt ist (KOLLMANN et al. 1998) und zudem die Kerne wegen ihrer Größe gut zu handhaben sind. Es wurde dasselbe (im Kühlschrank gelagerte) Samenmaterial verwendet wie in KOLLMANN (1994). Die Verluste an Samen in den Schalen wurden bis zum 10. Tag täglich protokolliert, danach am 20., 30. und 50. Tag nach Beginn des Versuches. Die Schalen wurden als „geleert“ betrachtet, wenn drei oder mehr Kerne verschwunden waren. Die Schalen mußten als Beobachtungseinheit gewählt werden, weil der Schadfraß der Kerne innerhalb einer Schale nicht unabhängig voneinander ist. Außerdem wurde durch dieses Vorgehen das zufällige Verschwinden einzelner Kerne sowie das Verbleiben tauber Kerne ausgeschlossen. Die statistische Auswertung der Daten erfolgte nach ZAR (1996).

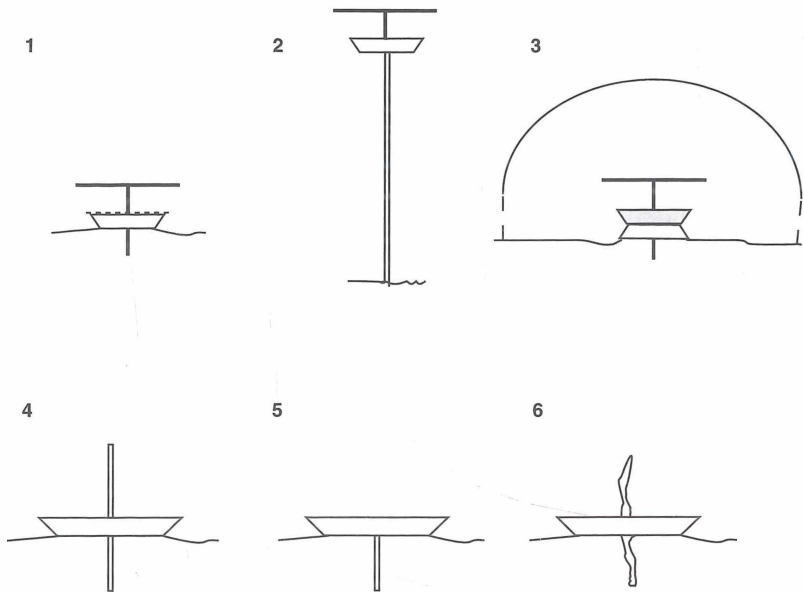


Abb. 2: Schematische Darstellung der sechs verwendeten Varianten der Anfütterungsschalen (a) zum Ermitteln der Verursacher des Schadfraßes (Typ 1 zugänglich für Insekten, Typ 2 ... für Vögel, Typ 3 ... für Kleinsäuger) und (b) zum Testen des Einflusses des Schalenmaterials (Typ 4-6; weitere Beschreibung in Tab. 1).

### 2.3 Test auf Verursacher und Selektivität des Schadfraßes

Zusätzlich wurden in den Gebüschern der Reifephase zum einen selektiv zugängliche Schalen eingesetzt, um die Verursacher des Schadfraßes einzuzugrenzen, und zum anderen verschiedene Modifikationen der Schalen, um zu prüfen, ob das Schalenmaterial und der Schalen Aufbau einen Einfluß auf die Intensität der Samenverluste haben könnten (vgl. Abb. 2, Tab. 1). In einem zweiten Versuch wurde untersucht, ob die Kleinsäuger zwischen intakten und parasitierten Kirschkernen unterscheiden können; alle tauben Kerne mit einem Insekten schlupfloch (1 mm) wurden als parasitiert eingestuft. Die drei Zusatzversuche wurden in der Reifephase unternommen, weil hier der hohe Schadfraß besonders deutliche Effekte erwarten ließ.

Für den ersten Versuch konstruierten wir die Anfütterungsschalen so, daß nur bestimmte Tiergruppen Zugang hatten (Insekten, Vögel oder Kleinsäuger). Typ 1 bestand aus einer konventionellen Schale mit Dach, die durch ein Drahtgitter (1,3 cm Maschenweite) Vögel und Kleinsäuger ausschloß. Typ 2 erlaubte nur Zutritt für Vögel und fliegende Insekten, weil hier die Schale auf einem Bambusstab (1 m) aufgepflanzt war; dieser Typ stand so in den Gebüsch, daß Kleinsäuger nicht über benachbarte Zweige aufspringen konnten. Typ 3 schloß alle potentiellen Verursacher außer den Kleinsägern aus: Vögel und fliegende Insekten wurden hier mit einem Käfig aus grobem Maschendraht abgehalten, der bis in Bodennähe mit einer Plastikfolie abgedeckt war, während der Zugang für nicht-fliegende Insekten mit einem Klebestreifen am Schalenrand verhindert war. Die Schalentypen 4, 5 und 6 wurden eingesetzt, um zu prüfen, ob der Schadfraß durch das PVC-Dach oder den Metallstab beeinflußt wurde.

Die sechs modifizierten Schalen wurden in fünf Gruppen in den Gebüsch der Reifephase aufgebaut, am 25. Juni 1995 mit je fünf Kirschkernen bestückt und an den folgenden vier Tagen kontrolliert. Zeitgleich begann der Versuch zum Wahlvermögen der Nager mit 15 Paaren von jeweils einer Schale mit fünf intakten und einer mit fünf parasitierten Kernen; die Vergleichsschalen waren unmittelbar benachbart, die Paare wurden mit 3-5 m Abstand zufällig im Gebüsch verteilt. Am 27. Juni wurden diese Schalenpaare um 1-3 m versetzt, um einen Lerneffekt der Nager zu vermeiden, und erneut mit tauben bzw. intakten Kernen bestückt. In allen Versuchen standen die Schalen mindestens 3 m voneinander entfernt, um eine Wechselwirkung zu vermeiden.

## **2.4 Fang von Kleinsägern**

Die Häufigkeit und Identität von Kleinsägern im Untersuchungsgebiet wurde mit 15 Lebendfallen ermittelt (Longworth traps, Penlon, Abingdon, UK). Am 22. Juni wurden fünf Fallen in jeder der drei Sukzessionsphasen nahe den Anfütterungsschalen zufällig aufgebaut. Die Fallen waren mit einem Heubett sowie Kirschkernen als Köder versehen und blieben zunächst zwei Tage offen. Am Abend des 25. Juni wurden das Heu sowie die Kerne ersetzt und die Fallen fängisch gestellt; die Fallen wurden in den folgenden vier Tagen jeweils morgens kontrolliert, blieben über Tag offen und wurden jeden Abend neu bestückt und fängisch gestellt. Gefangene Kleinsäuger wurden vermessen, bestimmt und durch Abschneiden von etwas Fell markiert (TWIGG 1975). Das Heu wurde ersetzt, weil bekannt ist, daß der Geruch von zuvor gefangenen Individuen die Fängigkeit einer Falle beeinflußt (STODDART & SMITH 1986, GURNELL & LITTLE 1992).

## **3. Ergebnisse**

### **3.1 Räumliche Muster des Schadfraßes**

In den ersten fünf Nächten verschwanden bereits die meisten Kirschkerne aus den Schalen, und nach zehn Tagen waren enorme Unterschiede im Schadfraß für die drei Sukzessionsphasen deutlich (Chi-Quadrat-Vierfeldertest:  $\chi^2 = 141$ ,  $P < 0,001$ ), die auch nach 50 Tagen erhalten blieben ( $\chi^2 = 137$ ,  $P < 0,01$ ). In der Reifephase waren 96 % der Schalen bereits nach sieben Tagen geleert, während in den beiden anderen Flächentypen kaum Schadfraß auftrat (Abb. 3). Beim paarweisen Vergleich der Phasen ergab sich, wie zu erwarten, kein signifikanter Unterschied zwischen dem Kalkmagerrasen und der Pionierverbuschung ( $P > 0,05$ ).

### **3.2 Verursacher und Selektivität des Schadfraßes**

Das Ergebnis zum Schadfraß in den unterschiedlich ausgerüsteten Schalen war ebenfalls klar und einfach: Nach vier Tagen waren sämtliche Schalen geplündert, die für Kleinsäuger

zugänglich waren (20), während die Kirschkerne in den übrigen Schalentypen (10) nicht angerührt wurden (Tab. 1; Fisher-Exakt-Test:  $\chi^2 = 25,7$ ,  $P < 0,001$ ). Wir schließen daraus, daß Mäuse die Verursacher des Schadfraßes waren, während Kleinvögel und Insekten ganz offensichtlich keine Rolle spielten. Dieser Schluß wird dadurch gestützt, daß nach dem Verschwinden von Kirschkernen häufig Fraßreste und Faeces von Mäusen in den Schalen gefunden wurden.

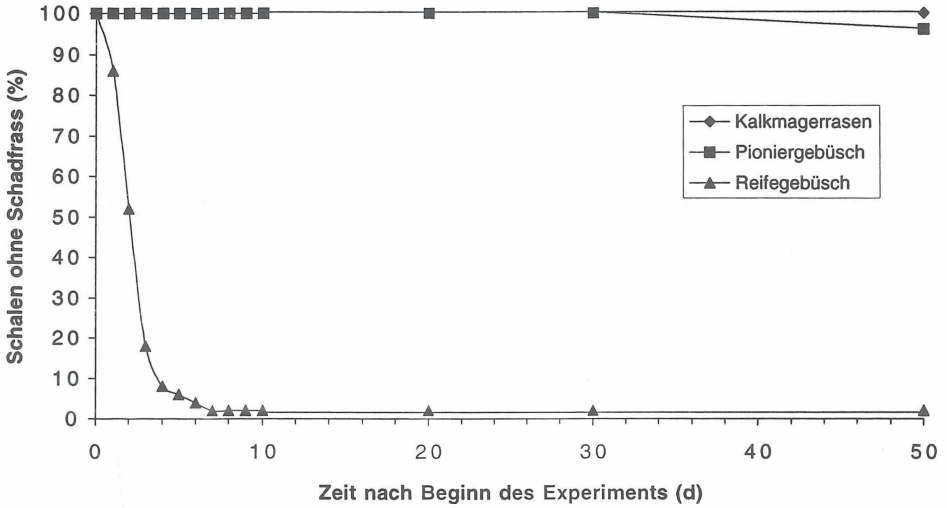


Abb. 3: Zeitlicher Verlauf des Schadfraßes an Kirschkernen in drei Sukzessionsphasen eines Kalkmagerrasens in Südengland (jeweils 50 Schalen).

Tab. 1: Schadfraß in selektiv zugänglichen Schalentypen (1-3) sowie in drei Varianten des Schalengrundtyps (4-6), durch letztere wurde der Einfluß des Schalenmaterials getestet; die Expositionszeit betrug vier Tage in Gebüsch der Reifephase (vgl. Abb. 2).

Schalentyp	N	Schalen mit Schadfraß
1. Zugänglich für Insekten	5	0
2. ... Vögel	5	0
3. ... Kleinsäuger	5	5
4. Ohne Dach, mit Metallstab am Boden befestigt	5	5
5. Ohne Dach, mit Nagel befestigt	5	5
6. Ohne Dach, mit Holzstab befestigt	5	5

Auf der Wiese und unter der lockeren Pionierverbuschung wurden keine Kleinsäuger in den Fallen gefangen, was mit dem Fehlen von Schadfraß in diesen beiden Vegetationstypen übereinstimmt. Verglichen mit der hohen Intensität des Schadfraßes in den Gebüsch der Reifephase wurden allerdings auch hier überraschend wenige Nager gefangen: eine Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) dreimal, eine weitere Waldmaus zweimal und eine Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) einmal.

Die Schalentypen 4, 5 und 6 (ohne Dächer!) hatten einen signifikant höheren Schadfraß als die konventionellen Schalen nach ein und zwei Tagen (Fisher-Exakt-Test:  $\chi^2 = 15,7$  und  $7,3$ ,  $P < 0,05$ ); dieser Unterschied verschwand aber nach drei Tagen bei fortgesetzter Mäuseaktivität ( $P > 0,05$ ).

In zwei Wahlversuchen nahmen die Mäuse signifikant mehr intakte als parasitierte Kerne (Chi-Quadrat-Vierfeldertest:  $\chi^2 = 4,3$  und  $16,2$ ,  $P < 0,05$ ; Tab. 2). In beiden Versuchsserien wurden ähnliche Ergebnisse erzielt ( $P > 0,05$ ).

Tab. 2: Wahlversuche in Gebüschern der Reifephase mit intakten vs. parasitierten Kirschkernen; Expositionszeit von zwei Tagen in beiden Versuchen.

	N	Schalen mit Schadfraß	
		Intakte Kerne	Parasitierte Kerne
Erster Versuch	15/15	14	8
Zweiter Versuch	15/15	14	2

## 4. Diskussion

### 4.1 Beeinflussung des Schadfraßes durch die Vegetationsstruktur

Der höhere Schadfraß im Reifegebüsch verglichen mit der lockeren Pionierverbuschung und dem offenen Kalkmagerrasen stimmt in hohem Maße überein mit den Untersuchungen in Südwestdeutschland (KOLLMANN 1994), wobei dort unter Pionierverbuschung zu allen Jahreszeiten ein etwas stärkerer Schadfraß als in Südengland gefunden wurde. Dies mag damit zusammenhängen, daß in der englischen Untersuchungsfläche die Pioniergebüsche wesentlich niedriger und offener gewesen sind. Höheren Schadfraß durch Nager unter höherer und stärker deckender Vegetation wird vielfach in der Literatur berichtet, so zum Beispiel für Halbwüsten (HAY & FULLER 1981), Gebüsch der mediterranen Gebirge (HULME 1997), temperate Brachen (GILL & MARKS 1991) und Waldlichtungen (KOLLMANN 1997). Dieses Verhalten der Kleinsäuger ist ganz offensichtlich eine Anpassung an den höheren Räuberdruck auf deckungsarmen Freiflächen (SIMONETTI 1989); im englischen Untersuchungsgebiet spielten mit Sicherheit Turmfalken eine Rolle.

### 4.2 Verursacher des Schadfraßes

In unserer Studie waren, wie in den vorangegangenen Arbeiten in Südwestdeutschland, Mäuse die Hauptverursacher des Schadfraßes, während Insekten und Kleinvögel keinen merklichen Einfluß hatten. Dies stimmt überein mit den Ergebnissen von HULME (1994) für etwas frischeres Grasland in Südengland. Nach einer Literaturübersicht von HULME (1998) sind in der temperaten Zone Nager die wichtigsten Verursacher von Schadfraß nach der Ausbreitung von Diasporen, während in wärmeren Klimaten das Verschleppen und der Schadfraß durch Insekten (v.a. Ameisen) eine zunehmend wichtige Rolle spielt; dies wurde exemplarisch deutlich bei einer Untersuchung von HULME (1997) in Südspanien.

Die positive Korrelation in der vorliegenden Studie zwischen der Intensität des Schadfraßes und der Populationsdichte von Nagern deckt sich mit der bisherigen Erfahrung (KOLLMANN 1994) und auch mit Angaben in der Literatur (z.B. LONGLAND & PRICE 1991). SCHLUND & SCHARFE (1995) untersuchten im Heckengäu bei Calw die Kleinsäuger in Halbtrockenrasen unterschiedlicher Sukzessionsstadien und fanden ebenfalls eine Zunahme der Nagerdichte mit zunehmender Verbuschung.

### 4.3 Konsequenzen des Schadfraßes

Die vorliegende Untersuchung wurde mit Samen nur einer, und zwar einer besonders beliebten Gehölzart angestellt. Daher stellt sich die Frage nach der Relevanz der Ergebnisse

für andere Gehölze und für die Arten der Kalkmagerrasen. Der Schadfraz durch Mäuse weist nämlich große, zeitlich und räumlich konsistente Unterschiede zwischen verschiedenen Samenarten auf, was unter anderem für das südenglische Untersuchungsgebiet belegt werden konnte (KOLLMANN et al. 1998). Vergleichende Untersuchungen in Südwestdeutschland mit zum Teil weniger beliebten endozoochoren Arten (*Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Rosa canina*) ergaben allerdings eine ganz ähnliche Abstufung des Schadfrazes in den verschiedenen Verbuschungsphasen wie die der Kirschkerne (KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995). Es dürfte daher eine für die temperate Zone weithin gültige Gesetzmäßigkeit sein, daß der Schadfraz in Brachen mit dem Verbuschungsalter ansteigt, also parallel dem zunehmenden Diasporeneintrag durch Kleinvögel. Der Schadfraz wirkt dadurch mit an der Eingrenzung des „Regenerationsfensters“ der Endozoochoren in der Gebüschsukzession (KOLLMANN 1994). Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Gesetzmäßigkeit auch für die meist kleineren Samen der Kalkmagerrasenarten zutrifft, auch wenn hier die Konsequenzen für die Vegetationsentwicklung anders liegen. Über artspezifische Unterschiede in den Samenverlusten dieser Arten liegen allerdings bisher keine Untersuchungen vor.

Die Grundannahme der vorliegenden Untersuchung ist, daß ein Verschwinden der Kerne von den Fraßschalen in der Regel zu einer Zerstörung der Samen führt (vgl. WEBB & WILLSON 1985, KELRICK et al. 1986). Diese Annahme wird durch das häufige Auftreten von Fraßresten in den Schalen nach Mäuseaktivität gestützt. Sicherlich wurde aber ein Teil der Samen zunächst nur verschleppt und als Vorrat versteckt. Werden solche Verstecke später nicht genutzt, so liegt ein Fall von sekundärer Ausbreitung vor (PRICE & JENKINS 1986). Diese kleinräumige Ausbreitung durch Mäuse kann ein wichtiger Faktor bei der Gehölzansiedlung in Grünlandbrachen sein, wie Geländebeobachtungen bei *Rosa canina* nahelegen (unveröff. Resultate) sowie Untersuchungen von JENSEN & NIELSEN (1986). Diese interessante Balance zwischen Schadfraz und sekundärer Ausbreitung durch Mäuse im Grünland erfordert weitere Untersuchungen. Diese Problematik schließt an die Studie von LEUTERT (1983) zur Beeinflussung von Grünlandvegetation durch Gänge, Baue, Fraß und Verstecktätigkeit von Mäusen an.

## Zusammenfassung

In drei Phasen der Verbuschung eines Kalkmagerrasens in Südengland wurde der Schadfraz an Gehölzdiaporen untersucht. Wir bewerteten die Verluste von *Prunus avium*-Kernen in experimentellen Anfütterungsschalen als Maß für die Intensität des Schadfrazes. Die Samenverluste waren am höchsten in Gebüsch der Reifephase und vernachlässigbar unter Pionierverbuschung und in den offenen Rasenflächen. Dieses Ergebnis stimmt überein mit einer Vergleichsuntersuchung in SW-Deutschland in ähnlichen Vegetationstypen. Die Hauptverursacher des Schadfrazes waren Mäuse (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*); Insekten und Kleinvögel spielten keine Rolle. Ein Wahlversuch mit intakten vs. parasitierten Kirschkernen ergab, daß intakte Kerne bevorzugt genommen wurden. Zusatzversuche belegten, daß der experimentelle Schadfraz nicht durch den Aufbau der Anfütterungsschalen beeinflußt war.

## Danksagung

Die Reinhold-und-Johanna-Tüxen-Gesellschaft unterstützte großzügig den Postdoc-Aufenthalt von J. Kollmann in Cambridge. Wir danken Stu M. White für seine Hilfe bei der Feldarbeit.



## Literatur

- ABRAMSKY, Z. (1983): Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert. – *Oecologia* **57**: 328-332.
- BAKKER, J.P., BAKKER, E.S., ROSÉN, E., VERWEIJ, G.L. & R.M. BEKKER (1996): Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to *Juniperus* shrubland. – *J. Veg. Sci.* **7**: 165-176.
- BONIS, A., GRUBB, P.J. & D.A. COOMES (1997): Requirements of gap-demanding species in chalk grassland: reduction of root competition versus nutrient-enrichment by animals. – *J. Ecol.* **85**: 625-633.
- BROWN, J.H. & E.J. HESKE (1990): Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. – *Science* **250**: 1705-1707.
- CLAPHAM, A.R., TUTIN, T.G. & E.F. WARBURG (1993): Excursion Flora of the British Isles. – 3. Aufl., 499 S., Cambridge University Press, Cambridge.
- DUTOIT, T. & D. ALARD (1995): Permanent seed banks in chalk grassland under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. – *Biodiv. Conserv.* **4**: 939-950.
- FLOWERDEW, J. (1993): Mice & Voles. – 243 S., Whittet Books, London.
- GILL, D.S. & P.L. MARKS (1991): Tree and shrub seedling colonisation of old fields in central New York. – *Ecol. Monogr.* **61**: 183-205.
- GREIG-SMITH, J. & G.R. SAGAR (1981): Biological causes of local rarity in *Carlina vulgaris*. – In: SYNGE, H. (Ed.): *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. – John Wiley, Chichester, pp. 389-400.
- GURNELL, J. & J. LITTLE (1992): The influence of trap residual odour on catching woodland rodents. – *Animal Behav.* **43**: 623-632.
- HAY, M.E. & P.J. FULLER (1981): Seed escape from heteromyid rodents: the importance of microhabitat and seed preference. – *Ecology* **62**: 1395-1399.
- HULME, P.E. (1993): Post-dispersal seed predation by small mammals. – *Symp. Zool. Soc. Lond.* **65**: 269-287.
- HULME, P.E. (1994): Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. – *J. Ecol.* **82**: 645-652.
- HULME, P.E. (1997): Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. – *Oecologia* **111**: 91-98.
- HULME, P.E. (1998): Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. – *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **1**: 32-46.
- JANZEN, D.H. (1971): Seed predation by animals. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **2**: 465-492.
- JENSEN, T.S. & O.F. NIELSEN (1986): Rodents as seed dispersers in a heath-oak wood succession. – *Oecologia* **70**: 214-221.
- KELRICK, M.I., MACMAHON, J.A., PARMENTER, R.R. & D.V. SISSON (1986): Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. – *Oecologia* **68**: 327-337.
- KOLLMANN, J. (1994): Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten. – *Veröff. PAÖ* **9**: 1-212.
- KOLLMANN, J. (1997): Schadfraz an Gehölzsamen auf Waldlichtungen und im Wald. – *Forstw. Cbl.* **116**: 113-123.
- KOLLMANN, J., COOMES, D.A. & S.M. WHITE (1998): Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites. – *Functional Ecology* **12** (im Druck).
- KOLLMANN, J. & M. PIRL (1995): Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland-grassland transition. – *Acta Oecol.* **16**: 313-329.
- KOLLMANN, J. & P. POSCHLOD (1997): Population processes at the grassland-scrub interface. – *Phytocoenologia* **27**: 235-256.
- KOLLMANN, J. & F. STAUB (1995): Entwicklung von Magerrasen im Kaiserstuhl nach Entbuschung. – *Z. Ökologie u. Naturschutz* **4**: 87-103.
- KRATOCHWIL, A. (1991): Die Stellung der Biozönologie in der Biologie, ihre Teildisziplinen und ihre methodischen Ansätze. – *Ges. Ökol., Beih.* **2**: 9-44.

- LEUTERT, A. (1983): Einfluss der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Oekosystemen. – Veröff. Geobot. Inst., Stift. Rübel, Zürich **79**: 1-126.
- LONGLAND, W.S. & M.V. PRICE (1991): Direct observations of owls and heteromyid rodents: can predation risk explain microhabitat use? – Ecology **72**: 2261-2273.
- POSCHLOD, P. & S. JORDAN (1992): Wiederbesiedlung eines aufgeforsteten Kalkmagerrasenstandortes nach Rodung. – Z. Ökologie u. Naturschutz **1**: 119-139.
- PRICE, M.V. & S.H. JENKINS (1986): Rodents as seed consumers and dispersers. – In: MURRAY, D.R. (Ed.) Seed Dispersal. – Academic Press, Orlando, pp. 191-235.
- READER, R.J. (1993): Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. – J. Ecol. **81**: 169-175.
- RODWELL, J.S. (ed.) (1991): British Plant Communities. Vol. 1. Woodlands and Scrub. – 395 S., Cambridge University Press, Cambridge.
- RODWELL, J.S. (ed.) (1992): British Plant Communities. Vol. 3. Grasslands and Montane Communities. – 540 S., Cambridge University Press, Cambridge.
- RYSER, P. (1993): Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. – J. Veg. Sci. **4**: 195-202.
- SCHLUND, W. & F. SCHARFE (1995): Kleinsäuger in Halbtrockenrasen unterschiedlicher Sukzessionsstadien. – Z. Ökologie u. Naturschutz **4**: 117-124.
- SCHUPP, E.W. (1988): Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. – Oecologia **76**: 525-530.
- SCHUPP, E.W. & M. FUENTES (1995): Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. – Écoscience **2**: 267-275.
- SIMONETTI, J.A. (1989): Microhabitat use by small mammals in central Chile. – Oikos **56**: 309-318.
- STODDART, D.M. & P.A. SMITH (1986): Recognition of odor-induced bias in the live-trapping of *Apodemus sylvaticus*. – Oikos **46**: 194-199.
- TWIGG, G.I. (1975): Marking mammals. – Mammal Rev. **5**: 101-116.
- VAN TOOREN, B.F. (1990): Effect of a bryophyte layer on the emergence of seedlings of chalk grassland species. – Acta Oecol. **11**: 155-163.
- WEBB, S.L. & M.F. WILLSON (1985): Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. – Oecologia **67**: 150-153.
- WILMANN, O. (1987): Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozönologie. – Tuxenia **7**: 3-12.
- WILMANN, O. & A. SENDTKO (1995): Sukzessionslinien in Kalkmagerrasen unter besonderer Berücksichtigung der Schwäbischen Alb. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **83**: 257-282.
- ZAR, J.H. (1996): Biostatistical Analysis. – 3. Aufl., 662 S., Prentice-Hall, Upper Saddle River.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Johannes Kollmann, Geobotanisches Institut ETH, Zürichbergstraße 38, 8044 Zürich, Switzerland; kollmann@geobot.umnw.ethz.ch.

Lucy A. Muir, Girton College, Cambridge CB3 0JG, Great Britain.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Kollmann Johannes, Muir Lucy A.

Artikel/Article: [Zum räumlichen Muster des Schadfraßes durch Mäuse in verbuschenden Kalkmagerrasen 139-148](#)