

Ausbreitungsökologie endozochorer Gehölzarten – Wechselwirkungen zwischen Gebüschvegetation und frugivoren Kleinvögeln

- Johannes Kollmann und Kristine Kjærup Rasmussen, Kopenhagen -

Abstract

Dispersal of fleshy-fruited woody species – Interactions between scrub vegetation and frugivorous passerine birds. The interaction between scrub vegetation and frugivores under dispersal of endozoochoric plants has been intensively studied during the past two decades. The present contribution gives a brief and personal overview over the current state of research based on some key findings. The case studies presented show that a number of vegetation-specific processes, e.g. seed predation by rodents, seed bank dynamics, germination and seedling establishment, interfere with the interaction between birds and the population dynamics of fleshy-fruited plant species. These processes are affected by the vegetation structure at different spatial scales, including regional differences in community context, landscape effects on population size, habitat-specific vegetation and small-scale differences in microhabitats. The resulting variability of the processes associated with seed dispersal and plant recruitment may be an important explanation why the plant–animal interaction during endozoic seed dispersal could not become more specific. It has developed into an ecologically effective but evolutionary diffuse mutualism, and rather seldom has led to real coevolution.

1. Zusammenspiel struktureller und funktionaler Ansätze in der Biozönologie

Die Biozönologie ist derjenige Teilbereich der Ökologie, der sich mit den biotischen Wechselwirkungen von Organismen (der „Biozönose“) innerhalb eines Ökosystems beschäftigt (KRATOCHWIL & SCHWABE 2001). Tier-Pflanze-Interaktionen zählen innerhalb der vielfältigen Wechselwirkungen sicher zu den faszinierendsten Untersuchungsgegenständen, und die Erforschung von Herbivorie, Bestäubung und Samenausbreitung durch Tiere hat in den vergangenen 50 Jahren eine entsprechend hohe Aufmerksamkeit erfahren (GOTTSBERGER et al. 1991).

Man kann am Beispiel der Endozoochorie drei Phasen der Untersuchung von Tier-Pflanze-Interaktionen unterscheiden: Bis in die 60er Jahre basierten Publikationen zu diesem Thema überwiegend auf morphologischen Befunden und Einzelbeobachtungen mit zum Teil anekdotischem Charakter (RIDLEY 1930, MÜLLER-SCHNEIDER 1955, TURCEK 1961). Ende der 60er und Anfang der 70er Jahre erschien dann eine Reihe konzeptioneller Arbeiten, die eine wesentliche Grundlage für weitere Untersuchungen legten, weil sie eine Vielzahl stimulierender und testbarer Hypothesen vorschlugen (VAN DER PIJL 1969, SNOW 1971, MCKEY 1975). Diese Autoren gingen davon aus, dass die Endozoochorie eine starke koevolutionäre Komponente habe und auch zur Speziation von Tier- und Pflanzenarten beitragen könne. Eine auf diese Arbeiten folgende Welle von Untersuchungen in den 80er Jahren hat die Annahmen einer engen Koevolution bis auf wenige Ausnahmen widerlegt und zu einer realistischeren ökologischen und evolutionären Bewertung der Zoochorie geführt. Herausragend in diesem Zusammenhang sind die Arbeiten von Carlos Herrera in Spanien (z.B. HERRERA 1985, 1986),

die eine ganze Generation junger Ökologen geprägt haben. Diese neue Forschergeneration zeigt heute, dass das Gebiet der Endozoochorie immer noch attraktiv und wissenschaftlich produktiv ist (LEVEY & BENKMAN 1999). Das Verständnis dieser ökologischen Zusammenhänge vertieft sich weiterhin substantiell, und ökologische wie evolutionäre Wechselwirkungen scheinen untrennbar miteinander verwoben zu sein.

Eine kurze Einführung in diese Pflanzengruppe: Endozoochore haben fleischige Früchte, deren Samen zumindest teilweise den Verdauungstrakt von Tieren intakt passieren, und in Mitteleuropa überwiegend von Singvögeln ausgebreitet werden (SNOW & SNOW 1988). Diese Interaktion ist insofern spannend, als sie (a) das Potential einer koevolutionären Entwicklung birgt, (b) die vogelvermittelte Gehölzausbreitung ein wesentlicher Teil der Vegetationsdynamik ist, und (c) sich enge Beziehungen zu Fragen des Naturschutzes und der Landschaftspflege ergeben. Eine sprachliche Bemerkung: Wir sprechen im gesamten Beitrag von der Ausbreitung von „Samen“, obwohl die morphologisch sehr unterschiedlichen Ausbreitungseinheiten wissenschaftlich korrekt als „Diasporen“ bezeichnet werden müssen.

Als wesentliche Leitlinie der Erforschung endozoochorer Tier-Pflanze-Interaktionen hat sich eine konsequente Analyse der strukturellen und funktionalen Rahmenbedingungen erwiesen. Erst bei klarer Beschreibung und Abgrenzung der Vegetationsstruktur ist ein volles Verständnis des funktionalen Zusammenhanges möglich. Otti Wilmanns, die immer ein großes Interesse an bioökologischen Fragestellungen gehabt und diese nach Kräften gefördert hat, fasst die Struktur-Funktion-Problematik bei der Untersuchung von Tier-Pflanze-Interaktionen wie folgt zusammen (WILMANN 1987): „Unabhängig von der bioökologischen Fragestellung sind ... eine Erhebung und saubere Definition der Pflanzengesellschaften oder des Gesellschaftsmosaiks unverzichtbare Schritte.“ – „So wird im Zentrum ... (synökologischer) Forschungen die Funktionalität stehen. Es gilt ... die Bedeutung des einen für den anderen Partner herauszuschälen und dies im gesellschaftlichen Rahmen, also im Gefüge, im System der Lebensgemeinschaft.“

Kommen wir auf der Grundlage dieser Zitate zum konkreten Vorgehen bei der Erforschung struktureller und funktionaler Zusammenhänge in der Ausbreitungsökologie endozoochorer Pflanzenarten. Die Ausbreitung im engsten Sinne, also der Samentransport durch Vögel, darf dabei nicht isoliert betrachtet werden – vielmehr müssen im Sinne eines funktionalen Ansatzes alle wesentlichen Prozesse und Faktoren untersucht werden, die bei der Ausbreitung und Regeneration einer Pflanzenart von Bedeutung sind. Die zu untersuchenden funktionalen Größen sind vor allem Bestäubung, Fruchternte, Samentransport, Samenfraß, Samenbank, Keimung und Sämlingsetablierung (KOLLMANN 2000). Unverzichtbar ist außerdem, dass diese Untersuchungen auf einer genauen Beschreibung der Vegetation beruhen. Die strukturellen Rahmenbedingungen betreffen das Areal der untersuchten Art, die regionale Verbreitung und Häufigkeit, Populationsgröße und -fragmentierung auf der Landschaftsebene, Vegetationsmosaik, Pflanzengesellschaft sowie Synusien an Kleinstandorten. Wir folgen in diesem Zusammenhang bewusst einer relativ weiten Definition der Vegetationsstruktur, der „morphological texture and structure“ nach BARKMAN (1979), also nicht nur unter Berücksichtigung der räumlichen Verteilung und Deckung der Individuen, sondern unter Einbezug der (relativen) Artenhäufigkeit, der Diversität. Die Effekte der Vegetationsstruktur auf die Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten äußern sich auf ganz verschiedenen Skalen, die in Tab. 1 erläutert sind.

Die gegenwärtige Forschung zu Tier-Pflanze-Interaktionen in der Endozoochorie fokussiert auf vier zentralen Fragen zur Ausbreitung und Regeneration entsprechender Gehölzarten:

1. Welches sind die wesentlichen Prozesse während der Ausbreitung endozoochorer Gehölze?

2. Inwieweit und auf welcher räumlichen Skala werden diese Prozesse durch die Vegetationsstruktur gesteuert?
3. Welchen Einfluss haben sie auf die Vegetationsdynamik?
4. Was tragen sie zur Abgrenzung der ökologischen Nische der Gehölzarten bei?

Die vorliegende Übersicht zur „Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten – Wechselwirkungen zwischen Gebüschvegetation und frugivoren Kleinvögeln“ bringt eine kleine Auswahl eigener Ergebnisse mit jeweils einem Beispiel zu den verschiedenen räumlichen Skalen, auf denen sich diese Interaktion realisiert.

Tab. 1: Vorschlag einer Skalierung des kausalen Zusammenhangs zwischen Vegetationsstruktur und den wesentlichen Prozessen, die im weitesten Sinne mit der Ausbreitung endozoochorer Arten verknüpft sind (vgl. KOLLMANN 2000).

Skala	Areal	Vegetationsstruktur	Ausbreitungsprozesse s.l.
Biom	$>10^4 \text{ km}^2$	Floristische Provinz	Konkurrenzfähigkeit, Änderung der ökologischen Nische, Artendifferenzierung, Verbreitungsgrenzen
Region	$>10^3 \text{ km}^2$	Regionale Vegetation	Populationsdifferenzierung, phänologische Entwicklung
Landschaft	0.01–1000 km^2	Gesellschaftsmosaik	Habitatselektion der Vögel, Ausbreitung s.s.
Habitat	10–10'000 m^2	Pflanzengesellschaft	Sameneintrag, Samenfrass, Sukzession
Mikrohabitat	0.01–10 (100) m^2	Pflanzenindividuum	Samenbank, Keimung, Sämlingsetablierung

2. Effekte der Vegetationsstruktur auf überregionaler Ebene

Frugivore Kleinvögel orientieren sich bei der Habitatselektion an der Vegetationsstruktur (BAIRLEIN 1981, LEVEY 1988, JORDANO & SCHUPP 2000), und die Artenzusammensetzung und damit Struktur der Pflanzengesellschaften dürften daher ganz wesentlich den Ausbreitungserfolg und die Konkurrenz zwischen koexistierenden Endozoochoren beeinflussen. Da die meisten endozoochoren Arten, z.B. in Europa, über ein weites Gebiet verbreitet sind, in dem sich die klimatischen Verhältnisse und der Artenpool ändern, dürfte es für viele Arten zu Änderungen der Vegetationsanbindung kommen. Arten waldfreier Extremstandorte an Felsnasen und Schutthalden, wie zum Beispiel *Prunus mahaleb* in Mitteleuropa, kommen in Südeuropa auch in lichten Wäldern mit stark abweichender Artenzusammensetzung vor (SCHOLZ & SCHOLZ 1995). Was diese Änderungen der Vegetationsanbindung in ökologischer und evolutionärer Hinsicht bedeuten, ist bisher unzureichend untersucht, da dazu erst wenige überregionale Arbeiten vorliegen; für ein herausragendes Beispiel siehe FUENTES (1992). Die meisten Forschungsprojekte haben sich verständlicherweise auf eine oder wenige Populationen in einem fest umschriebenen Gebiet konzentriert.

Wir studieren zur Zeit die Gesellschaftsanbindung von *Sorbus torminalis* entlang eines überregionalen Gradienten in Mitteleuropa anhand von etwa 900 publizierten und eigenen Vegetationsaufnahmen. Bei dieser Untersuchung zeigt sich, dass die Bandbreite der genutzten Vegetationstypen (gemessen als Länge des DCA-Gradienten) in Mitteldeutschland am größten ist (Abb. 1). Folgt man der Art an ihre regionalen Arealgrenzen in Norddeutschland und Dänemark, so nimmt die Anzahl der Vegetationstypen markant ab. Eine ähnliche Ver-

gung des soziologischen Spektrums haben wir in der Schweiz am Nordalpenrand gefunden, der ebenfalls eine regionale Verbreitungsgrenze der Art darstellt. Interessanterweise ist das Optimum der soziologischen Breite in Mitteldeutschland mit höchsten Jahreszuwächsen der Art in Wäldern dieser Region verknüpft (K.K. Rasmussen, unveröff. Daten).

Man kann davon ausgehen, dass auf einer überregionalen Skala Änderungen der soziologischen Anbindung und des Zuwachses die Interaktion zwischen frugivoren Kleinvögeln und endozoochoren Gehölzarten beeinflussen, was kurzfristig zu ökologischen und langfristig zu evolutionären Effekten führen dürfte.

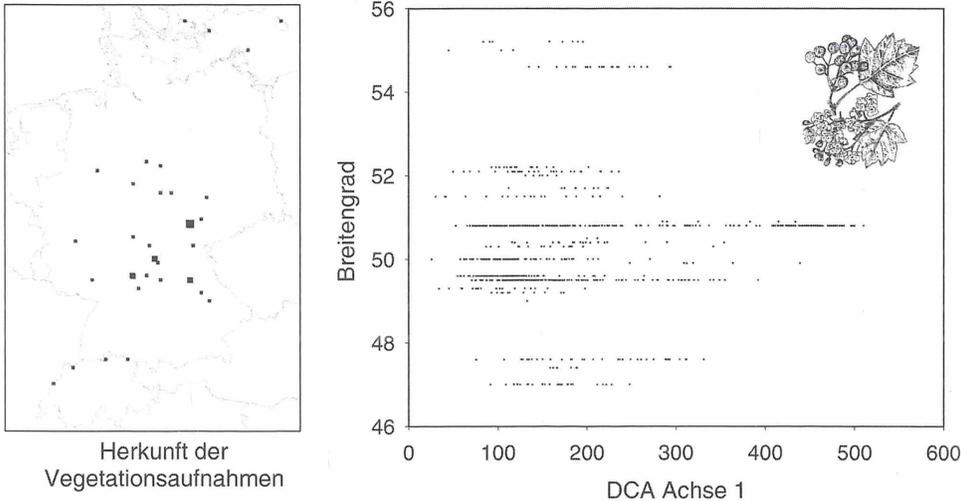


Abb. 1: Gesellschaftsanbindung von *Sorbus torminalis* entlang eines überregionalen Gradienten entsprechend den Ergebnissen einer Detrended Correspondence Analysis (K.K. Rasmussen, unpubl. Daten). Die Größe der Symbole in der linken Teilabbildung entspricht der Anzahl verwendeter Vegetationsaufnahmen.

3. Effekte der Vegetationsstruktur auf regionaler Ebene

Ein deutlicher Einfluss der Vegetationsstruktur findet sich auch auf der regionalen Ebene. So bedingt die regionale Verteilung der Vegetationstypen oft das Vorkommen seltener endozoochorer Gehölze in kleinen und separierten Populationen, die reliktsicher oder invasiver Natur sein können. Ein Beispiel ist *Prunus mahaleb* in der Nordschweiz, wo die Art während der postglazialen Wärmezeit vermutlich recht weit verbreitet war (BURGA & PERRET 1998), nach klimatischer Abkühlung aber in Restpopulationen aufgespalten wurde, die auch heute noch an waldfreien Felsstandorten im Schweizer Jura überdauern.

In solchen Kleinpopulationen haben wir die Blüten- und Fruchtmorphologie, die Bestäubungsverhältnisse sowie die Altersstruktur der Art untersucht (z.B. KOLLMANN & PFLUGSHAUPT 2001). Wir fanden keine Effekte der Populationsgröße oder des Separationsgrades auf die Blütengröße, Fruchtfleisch- oder Kernmasse, wohl aber einen deutlichen Höhengradienten der untersuchten Populationen (Abb. 2). Änderungen des Blütendurchmessers dürften die Interaktion mit Insekten und damit den Bestäubungserfolg beeinflussen. Die Fruchtgröße ist dagegen häufig mit der Attraktivität für frugivore Kleinvögel korreliert, während die Samengröße besonders an den von der Art besiedelten Grenzstandorten eine wesentliche Bedeutung für die Etablierungschancen der Sämlinge haben dürfte. Bei Bestäubungsexperimenten in die-

sen Kleinpopulationen fanden wir außerdem Inzuchteffekte sowie Anzeichen einer Bestäubungslimitierung (PFLUGSHAUPT et al. 2002), die langfristig negative Fitnesskonsequenzen haben könnten und damit die Möglichkeiten einer koevolutionären Tier-Pflanze-Interaktion begrenzen.

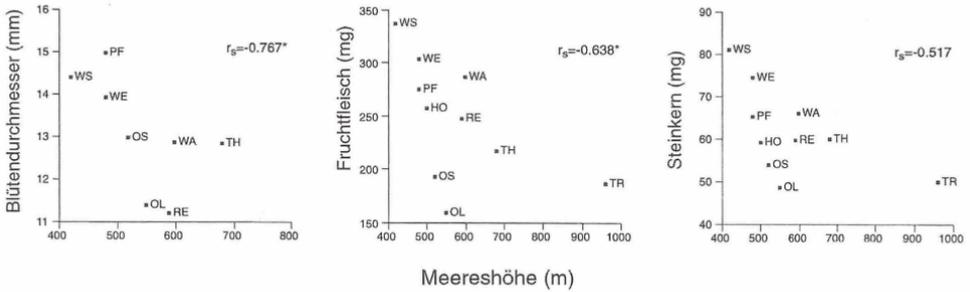


Abb. 2: Größe der Blüten, Früchte und Samen in 8–10 Kleinpopulationen von *Prunus mahaleb* in der Schweiz als Funktion der Meereshöhe (Spearman Korrelation; Abkürzungen der Populationen nach KOLLMANN & PFLUGSHAUPT 2001).

4. Effekte der Landschaftsstruktur

Die Landschaftsstruktur wird in der Regel durch die Häufigkeit und Verteilung der Vegetationstypen sowie abiotischer Strukturelemente bestimmt (FORMAN 1995). Die Habitatpräferenzen frugivorer Kleinvögel orientieren sich an der Landschaftsstruktur (z.B. LENTNER & LANDMANN 1994), und diese dürfte sich in dem von den Vögeln vermittelten Diasporenniederschlag äußern. Folglich sollte über die Samenausbreitung die Diversität endozochorer Arten in bestimmten Pflanzengesellschaften beeinflusst werden. Deshalb kann postuliert werden, dass die Artendiversität der Endozochoren dort besonders hoch ist, wo sich die Vögel bevorzugt aufhalten. Wenn nicht zu viele interferierende Prozesse dazwischentreten, sollte die Diversität endozochorer Gehölzarten, zum Beispiel an Waldrändern, von der umliegenden Landschaftsstruktur abhängen, wie RICHERT (1996) für junge Waldränder auf der Fränkischen und Schwäbischen Alb zeigen konnte.

Wir sind den umgekehrten Weg gegangen und haben in einer schrittweisen, multiplen Regression diejenigen Landschaftsvariablen herausgefiltert, die mit der Diversität endozochorer Gehölzarten an Waldrändern zusammenhängen (KOLLMANN & SCHNEIDER 1999). Dabei wurde die Dichte endozochorer Arten an jeweils 15 Waldrändern in drei geologisch recht unterschiedlichen Schweizer Gemeinden untersucht und mit der Landschaftsstruktur verglichen, die anhand von Luftbildern und mit Hilfe eines GIS analysiert wurde.

Als eine der wichtigsten Variablen stellte sich die Körnigkeit des Landschaftsmosaiks heraus, die besonders durch die Anzahl der Einzelbäume in dem entsprechenden Landschaftsausschnitt bedingt war. Je feiner die Landschaftsstruktur ausgeprägt war, das heißt je mehr Einzelbäume im an den Waldrand angrenzenden Offenland vorkamen, desto mehr endozochore Arten hatten sich entlang der Waldränder angesiedelt (Abb. 3). Für die nicht-endozochoren Gehölzarten, die gewissermaßen als Kontrollgruppe dienten, wurde ein solcher Zusammenhang nicht gefunden.

Frühere Beobachtungen und Angaben aus der Literatur deuten darauf hin, dass feingliedrige Landschaftsausschnitte für frugivore Kleinvögel besonders attraktiv sind. Die Ergebnisse dieser Studie legen daher eine kausale Verbindung zwischen der Habitatselektion der Vögel

und der Waldrandentwicklung nahe, beweisen sie allerdings nicht. In einem zweiten Schritt wurde daher der zugrundeliegende Prozess, nämlich der Sameneintrag durch Vögel an neun Waldrändern in Abhängigkeit von der Landschaftsstruktur untersucht (KOLLMANN & SCHNEIDER 1997). Dabei wurde ein positiver Zusammenhang zwischen Sameneintrag und der gesamten Waldrandlänge in einem Umkreis von 60–100 m gefunden, was in etwa der Entfernung zum nächsten, gegenüberliegenden Waldrand entspricht, der somit den lokalen Sameneintrag stark zu beeinflussen scheint. Wir sind damit dem Mechanismus des Zusammenhangs zwischen Landschaftsstruktur und Diversität endozoochorer Arten ein Stück näher gekommen, auch wenn die Ergebnisse vorerst nur auf einem korrelativen Ansatz beruhen.

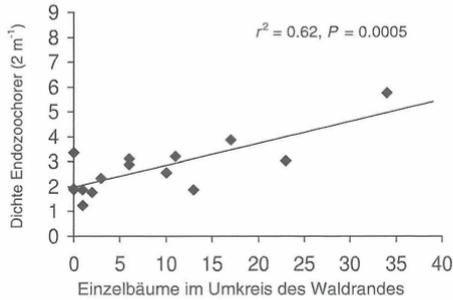


Abb. 3: Lineare Regression zwischen der Diversität endozoochorer Gehölzarten an 15 Waldrändern und den Einzelbäumen in dem entsprechenden Landschaftsausschnitt (Kreise mit 100 m Radius zentriert auf dem untersuchten Waldrand, Gemeinde Häggingen, Nordschweiz; nach KOLLMANN & SCHNEIDER 1999).

Vogelvermittelte Ausbreitungsschritte in Abhängigkeit von der Landschaftsstruktur lassen sich streng kausal nur bei Verwendung molekularer Marker verfolgen. Entsprechende Mikrosatelliten oder AFLP-Marker werden zur Zeit entwickelt und sind im Falle von *Prunus mahaleb* auch schon erfolgreich von GODOY & JORDANO (2001) eingesetzt worden. Gefordert ist dabei eine ausreichende Differenzierung der Arten und Individuen sowie eine analytische Trennung von maternalem und embryonalem Gewebe der Diasporen. Die Autoren setzten DNA-Mikrosatelliten des Endokarp zur Analyse von Ausbreitungs-Ereignissen im Umkreis von bestimmten Individuen ein und ermittelten dabei eine durchschnittliche Ausbreitung von 0–360 m innerhalb der untersuchten Populationen in Südspanien, wobei bis zu 62 % der Diasporen innerhalb von 15 m um den Mutterbaum niedergehen. Etwa 18 % des Diasporenniederschlags dürfte aus benachbarten Populationen stammen.

5. Effekte der Habitatstruktur

Eine Reihe antagonistischer Prozesse ist in der Ausbreitungsökologie der meisten Pflanzenarten wirksam. Viele dieser Prozesse werden ganz wesentlich von der Habitatstruktur und damit der lokalen Pflanzengesellschaft beeinflusst. Der Zusammenhang zwischen Habitatstruktur und Prozessen der Ausbreitungsökologie endozoochorer Pflanzen ist in einer Vielzahl von Studien untersucht worden, selten jedoch in ein und demselben Untersuchungsgebiet (eine Ausnahme bildet HERRERA et al. 1994).

Als Modellsystem für eine derartige Studie wurde die Gehölzsukzession brachgefallener Halbtrockenrasen in Südwestdeutschland ausgewählt. Die Gehölzentwicklung lässt sich hier strukturell und floristisch in vier Phasen gliedern: (1) eine „Brachephase“ mit beginnender Hochstaudendominanz; (2) eine „Pionierphase“ mit Gebüsch, unter denen viele Grünland-

arten noch vorhanden sind; (3) eine „Aufbauphase“, in der die Krautigen durch die Gehölze ausgedunkelt werden, während sich weitere endozoochore Gehölze ansiedeln; und schließlich (4) eine „Reifephase“, in der Baumarten dominieren und die Straucharten an den Rand abdrängen (Abb. 4). Entlang dieser Sequenz kommt es zu einem starken Anstieg des vogelvermittelten Sameneintrags, gleichzeitig nehmen die Überlebenschancen der Samen aufgrund von Mäusefraß ab. Dennoch ist die Samenbank der Endozoochoren immer noch am stärksten in der Reifephase ausgeprägt. Die meisten Sämlinge finden sich allerdings in der Aufbauphase, weil hier die Entwicklungsbedingungen für die Jungpflanzen am günstigsten sind – wie Kleinklimamessungen, Gaswechseluntersuchungen und Auspflanzversuche belegten (KOLLMANN 1994). Diese Phase kann daher als das „Regenerationsfenster“ endozoochorer Arten bei der Gebüchssukzession angesehen werden. Die wichtigste Schlussfolgerung ist, dass sich durchaus nicht dort am meisten Jungpflanzen ansiedeln, wo der Sameneintrag durch Vögel am größten ist, weil nachfolgende Prozesse der Populationsökologie dieses Muster modifizieren.

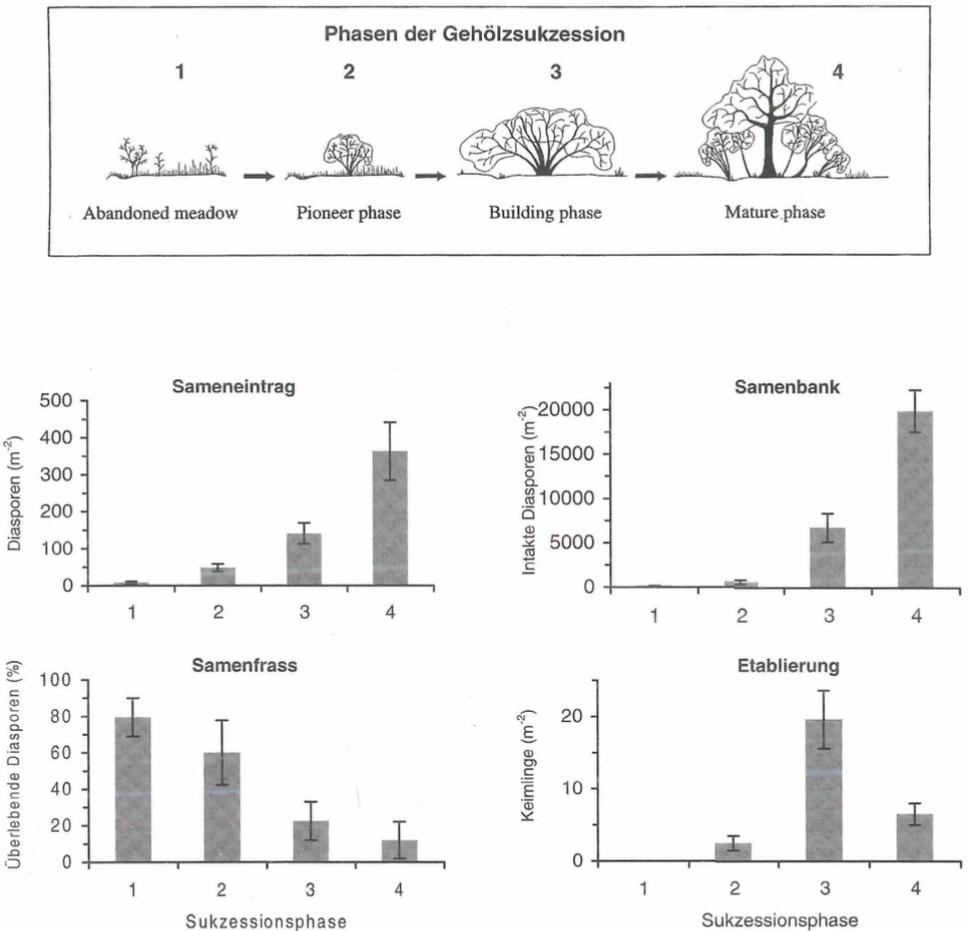


Abb. 4: „Regenerationsfenster“ endozoochorer Gehölze in Brometalia-Brachwiesen im Kaiserstuhl: (a) vier Phasen der Gebüchsentwicklung in den Brachen sowie (b) Sameneintrag, (c) Samenfraß, (d) Samenbank und (e) Sämlingsetablierung in diesen Habitattypen (Mittelwerte ± SE; nach KOLLMANN 1995).

Hier wird die Stärke eines kombiniert strukturell-funktionalen Ansatzes in der Geobotanik deutlich: Basierend auf einer sorgfältigen Vegetationsanalyse wurden alle relevanten Prozesse während der Ausbreitung studiert, bevor Schlüsse zum Einfluss der Vögel auf die Vegetationsdynamik gezogen werden konnten. Ein ausschließlich floristisch typisierender Ansatz kann den eigentlichen Zusammenhang nicht erfassen und erlaubt damit keine tragfähige Prognose für die Vegetationsentwicklung als Grundlage möglicher landschaftspflegerischer Eingriffe.

6. Effekte der Mikrohabitatstruktur

Es gibt wohl kaum einen Habitattyp, der einheitlich homogen wäre. Fast immer führen Ungleichmäßigkeiten im Relief oder den Bodenbeschaffenheiten, der Abstand zu den Bestands-Individuen sowie zum Bestandsrand zur Ausbildung von bestimmten Mikrohabitaten. Damit ist man bei einem weiteren Charakteristikum der Vegetationsstruktur angelangt, das einen Einfluss auf die Prozesse der Ausbreitungsökologie der Endozoochoren hat. Die Zahl entsprechender Untersuchungen in diesem Bereich ist allerdings noch relativ gering (siehe aber WHELAN et al. 1991).

Ein wesentlicher, aber immer noch zu wenig untersuchter Prozess, der der Ausbreitung vieler Pflanzenarten massiv entgegenwirkt, ist das Verschleppen und Zerstören von Samen durch Kleinsäugetiere, vor allem durch Mäuse, in Mitteleuropa vor allem *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus* und *Clethrionomys glareolus* (KOLLMANN 1994). In diesem Zusammenhang haben wir den „Edge-Effekt“ des Samenfraßes durch Mäuse in Abhängigkeit von der Strauchdeckung an Waldrändern untersucht. Die Bedeutung eines erhöhten Sameneintrages an bestimmten Waldrändern hängt stark davon ab, wie viele Samen überleben und damit zur Etablierung von Jungpflanzen beitragen. Mäuse agieren kleinräumiger als Vögel, und deshalb haben wir zunächst untersucht, ob der Samenfraß an Waldrändern einem Edge-Effekt unterliegt, das heißt ob er in Randnähe intensiviert oder abgeschächt ist. Wir wollten auch wissen, welche Eigenschaften der Vegetationsstruktur für einen solchen Effekt ausschlaggebend sein könnten. Dazu wurden Anfütterungsversuche mit Kernen zweier endozoochorer Gehölzarten,

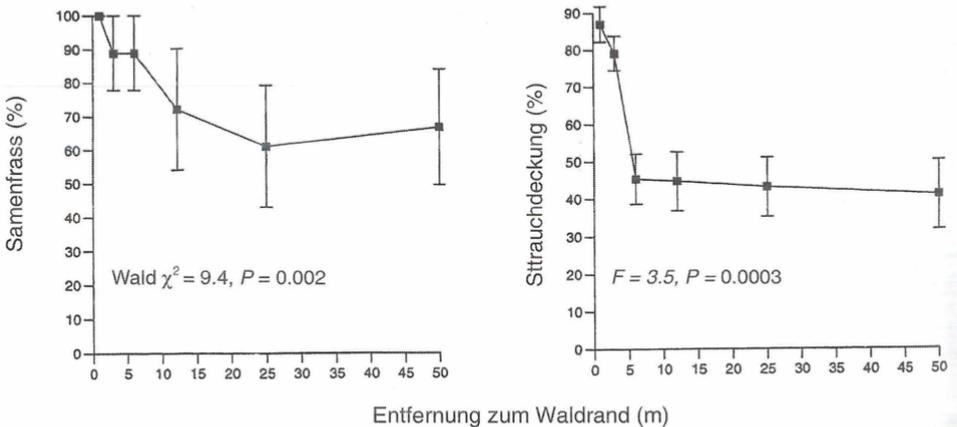


Abb. 5: Änderung von Strauchdeckung und experimentellem Samenfraß (*Prunus avium*) durch Mäuse mit zunehmendem Abstand zum Waldrand (Mittelwerte \pm SE von sechs Waldrändern in der Gemeinde Hemmental, Nordschweiz; logistische Regression; nach KOLLMANN & BUSCHOR 2002).

Lebendfänge und Strukturanalysen an zwölf Waldrändern in der Nordschweiz durchgeführt, wobei bei der Hälfte der Waldränder die Strauchschicht experimentell entfernt worden war (KOLLMANN & BUSCHOR 2002).

Samenfraß und Strauchdeckung waren signifikant erhöht in den ersten fünf Metern am Waldrand, während keine derartigen Effekte an den Vergleichswaldrändern gefunden wurden (Abb. 5). Außerdem waren an den strukturreichen Waldrändern die Mäusedichten der Arten *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus* und *Clethrionomys glareolus* besonders hoch. Dies stützt die Hypothese eines positiven Edge-Effektes des Samenfraßes an Waldrändern, der vor allem durch dichtere Strauchvegetation in Randnähe verursacht wird.

Noch feinere Effekte der Vegetationsstruktur auf die Ausbreitungsprozesse der Gebüsche und damit auf die Ansiedlung von Gehölzsämlingen hängen mit der Artenidentität der adulten Gehölze zusammen. Gebüsche sind ganz offensichtlich ein bevorzugter Ort für die Ansiedlung endozoochorer Arten. Möchte man noch etwas präziser sein in Bezug auf die Regeneration der Endozoochoren unter Gebüsch, so muss man die Komplexität der Freilandsituation reduzieren. Wir haben deshalb ein Strauchbeet mit zufälliger Anordnung von elf endozoochoren Arten benutzt, das zum Untersuchungszeitpunkt 2.5–3.8 m hoch und zu einem dichten Gebüsch verwachsen war (KOLLMANN & GRUBB 1999). In Dauerquadraten wurde hier die Keimlingsdynamik über eine Vegetationsperiode studiert.

Die Keimlingsdichte endozoochorer Arten in diesem Strauchbeet war positiv korreliert mit der Bodenfeuchte, die wiederum abhing von der Kronendichte und vermutlich dem Wasserverbrauch der überschirmenden Gehölze. Ein weiteres Hauptergebnis war die Bestätigung der sogenannten Janzen-Connell-Hypothese, nach der die meisten Pflanzenarten eine reduzierte Verjüngung unter adulten Individuen der gleichen Art zeigen, obwohl gerade hier die meisten Samen niedergehen. Ursachen für diesen Effekt sind artspezifische Nährstoffansprüche und Autotoxizität, wie Folgeuntersuchungen zeigten (P.J. Grubb, unpubl. Daten). Damit konnten sowohl abiotische als auch biotische Effekte bestimmter Mikrohabitate innerhalb geschlossener Gebüsche nachgewiesen werden.

7. Schlussfolgerungen

Aus den hier skizzierten Untersuchungen kann man die folgenden Schlussfolgerungen zur Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölze ableiten: (1) Die Ausbreitung im engsten Sinne, also der Samentransport durch Vögel, darf nicht isoliert betrachtet werden, vielmehr müssen im Sinne einer funktionalen Analyse alle wesentlichen Prozesse und Faktoren untersucht werden, die mit der Ausbreitung und Regeneration der Pflanzenart assoziiert sind. (2) Unverzichtbar ist, dass diese Untersuchungen auf einer genauen Beschreibung der Vegetationsstruktur beruhen, denn diese beeinflusst die Prozesse zwischen Samenausbreitung durch Vögel und Ansiedlung. (3) Das Zusammenwirken dieser Prozesse führt zur Ansiedlung endozoochorer Gehölze in bestimmten (Mikro)habitaten. (4) Diese Prozesse tragen zur Abgrenzung der ökologischen Nische der Arten bei und begrenzen die koevolutionäre Entwicklung zwischen Vögeln und Gehölzen. Diese Ergebnisse stützen einmal mehr die Ansicht, dass die funktionale Verknüpfung endozoochorer Pflanzen und frugivorer Tiere durch eine Vielzahl interagierender Arten geprägt ist, deren Interaktion einer hohen räumlich-zeitlichen Variabilität unterliegt und deshalb als diffuser Mutualismus und nicht als strikte Koevolution bezeichnet werden kann.

Zusammenfassung

Die endozoochore Interaktion zwischen Gebüschvegetation und frugivoren Kleinvögeln ist in den vergangenen beiden Dekaden gründlich untersucht worden. Der vorliegende Beitrag

gibt einen kurzen und persönlich gehaltenen Einblick in den derzeitigen Stand dieses Forschungsgebietes. Die präsentierten Fallstudien zeigen, dass eine Reihe vegetationspezifischer Prozesse, z.B. Samenfraß durch Kleinsäuger, Dynamik der Samenbank, Keimung und Sämlingsetablierung, störend auf die Interaktion zwischen den Ausbreitern und der Populationsdynamik der endozoochoren Gehölze einwirken. Diese Prozesse werden durch die Vegetationsstruktur im weitesten Sinne und auf verschiedenen räumlichen Skalen beeinflusst, unter anderem durch regionale Unterschiede der Gesellschaftsanbindung der Gehölzarten, durch Landschaftseffekte auf die Populationsgröße sowie durch die Struktur der jeweiligen Pflanzengesellschaften und Kleinstandorte. Die resultierende Variabilität der Ausbreitungsprozesse erklärt zumindest teilweise, warum die Tier-Pflanze-Interaktion der Endozoochorie relativ unspezifisch ist. Es handelt sich um einen ökologisch höchst effektiven, aber evolutionär diffusen Mutualismus und nur in den seltensten Fällen um echte Koevolution.

Danksagung

Die Untersuchungen, auf denen die vorliegende Arbeit fußt, wäre nicht zustande gekommen ohne das Interesse und die Unterstützung einer Reihe von Kollegen (Prof. Otti Wilmanns, Prof. Peter J. Grubb, Prof. Peter J. Edwards) und die Hilfe vieler Mitarbeiter (Kaspar Pflughaupt, Barbara Schneider, Bert Piest, Thomas Stüdeli, Marko Buschor, Seraina Bassin, Katharina Child, Mikkel Høst). Finanzielle Unterstützung wurde gewährt durch die Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, die Reinhold-Tüxen-Stiftung Hannover, ETH-Forschungsfonds Zürich und die Royal Veterinary and Agricultural University Kopenhagen.

Literatur

- BAIRLEIN, F. (1981): Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln: Beschreibung und Deutung der Verteilungsmuster von ziehenden Kleinvögeln in verschiedenen Biotopen der Stationen des „Mettneu-Reit-III-mitz-Programmes“. – *Ökologie der Vögel* 3: 7–137.
- BARKMAN, J.J. (1979): The investigation of vegetation texture and structure. – In: M.J.A. WERGER (ed.): *The study of vegetation*. 123–160. – Junk, The Hague.
- BURGA, C.A. & R. PERRET (1998): *Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter*. – Ott, Thun.
- FORMAN, R.T.T. (1995): *Land mosaics. The ecology of landscapes and regions*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- FUENTES, M. (1992): Latitudinal and elevational variation in fruiting phenology among western European bird-dispersed plants. – *Ecography* 15: 177–183.
- GODAY, J.A. & P. JORDANO (2001): Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. – *Molecular Ecology* 10: 2275–2283.
- GOTTSBERGER, G., HARTMANN, U. & M. PIRL (1991): Bestäubungsökologie und Reproduktionsbiologie von Ökosystemen – eine synoptische Forschungsperspektive für Naturschutz, Landschaftspflege und die Dynamik der Waldregeneration. – *Phytocoenologia* 20: 95–110.
- HERRERA, C.M. (1985): Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. – *Oikos* 44: 132–141.
- HERRERA, C.M. (1986): Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. – In: A. ESTRADA & T.H. FLEMING (eds.): *Frugivores and seed dispersal*. 5–18. – Junk, Dordrecht.
- HERRERA, C.M., JORDANO, P., LÓPEZ-SORIA, L. & J.A. AMAT (1994): Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. – *Ecological Monographs* 64: 315–344.
- JORDANO, P. & E.W. SCHUPP (2000) Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. – *Ecological Monographs* 70: 591–615.
- KOLLMANN, J. (1994): Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten. – Veröffentlichungen Projekt „Angewandte Ökologie“ 9: 1–212.
- KOLLMANN, J. (1995): Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned

- grassland. – *Écoscience* **2**: 213–222.
- KOLLMANN, J. (2000): Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**: 29–51.
- KOLLMANN, J. & M. BUSCHOR (2002): Edge effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. – *Plant Ecology* **164**: 249–261.
- KOLLMANN, J. & P.J. GRUBB (1999): Recruitment of fleshy-fruited species under different shrub species: Control by under-canopy environment. – *Ecological Research* **14**: 9–21.
- KOLLMANN, J. & K. PFLUGSHAUPT (2001): Flower and fruit characteristics in small and isolated populations of a fleshy-fruited shrub. – *Plant Biology* **3**: 62–71.
- KOLLMANN, J. & B. SCHNEIDER (1997): Effects of landscape structure on seed dispersal of fleshy-fruited species along forest edges. – *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* **63**: 77–86.
- KOLLMANN, J. & B. SCHNEIDER (1999): Landscape structure and diversity of fleshy-fruited species at forest edges. – *Plant Ecology* **144**: 37–48.
- KRATOCHWIL, A. & A. SCHWABE (2001): *Ökologie der Lebensgemeinschaften*. – Ulmer Verlag, Stuttgart.
- LENTNER, R. & A. LANDMANN (1994): Relations between birds and landscape structure: spatial and seasonal patterns in the Lower Inn Valley, North Tyrol. – *Berichte Naturwissenschaftlich-Medizinischer Verein Innsbruck, Suppl.* **12**: 1–130.
- LEVEY, D.J. (1988): Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. – *Ecological Monographs* **58**: 251–269.
- LEVEY, D.J. & C.W. BENKMAN (1999): Fruit–seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. – *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 41–43.
- MCKEY, D. (1975): The ecology of coevolved seed dispersal systems. – In: L.E. GILBERT & P.H. RAVEN (eds.): *Coevolution of plant and animals*. 159–191. – University of Texas Press, Austin.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1955): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. – *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH* **30**: 1–216.
- PFLUGSHAUPT, K., KOLLMANN, J., FISCHER, M. & B. ROY (2002): Pollen quantity and quality affect fruit abortion in small populations of a rare fleshy-fruited shrub. – *Basic and Applied Ecology* **3**: 319–327.
- RIDLEY, H.N. (1930): The dispersal of plants throughout the world. – Reeve, Ashford.
- RICHERT, E. (1996): Waldränder in Süddeutschland. Struktur, Dynamik und Bedeutung für den Naturschutz. – Institut Terrestrische Ökosystemforschung, Bayreuth.
- SCHOLZ, H. & I. SCHOLZ (1995): *Prunus mahaleb*. – In: H.J. CONERT et al. (eds.): *Gustav Hegi. Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 3. Ed., Vol. 4.2b, 472–475. – Blackwell Science, Berlin.
- SNOW, B. & SNOW, D. (1988): *Birds and berries*. – Poyser, Calton.
- SNOW, D.W. (1971): Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. – *Ibis* **113**: 194–202.
- TURCEK, F.J. (1961): Oekologische Beziehungen der Vögel und Gehölze. – *Slovakische Akademie der Wissenschaften*, Bratislava.
- VAN DER PIJL, L. (1969): *Principles of dispersal in higher plants*. – Springer Verlag, Berlin.
- WHELAN, C.J., WILLSON, M.F., TUMA, C.A. & I. SOUZA-PINTO (1991): Spatial and temporal patterns of post-dispersal seed predation. – *Canadian Journal of Botany* **69**: 428–436.
- WILMANN, O. (1987): Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozöologie. – *Tuexenia* **7**: 3–12.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Johannes Kollmann & Kristine K. Rasmussen, Department of Ecology, Royal Veterinary and Agricultural University, Rolighedsvej 21, 1958 Frederiksberg (Copenhagen), Denmark;
Email: jok@kvl.dk

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Kollmann Johannes, Rasmussen Kristine K.

Artikel/Article: [Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten - Wechselwirkungen zwischen Gebüschvegetation und frugivoren Kleinvögeln 203-213](#)