

Samenfraß und Samenverbreitung durch Kleinsäuger im Urwald Rothwald

Christa Hausleithner, Iris Kempfer, Ursula Nopp-Mayr & Georg Gratzner

Zusammenfassung

In mitteleuropäischen Waldökosystemen sind für viele Kleinsäugerarten Samen der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) eine wichtige Nahrungsquelle, so dass in Folge von starker Samenproduktion (sog. Buchenvollmasten) Kleinsäugermassenvermehrungen beobachtet werden können. In der hier vorgestellten Studie wurden Prädation und Verbreitung von Buchensamen durch Kleinsäuger an unterschiedlichen Standorten im Urwald Rothwald in Niederösterreich untersucht. Dazu wurden an Buchensamen Funksender bzw. weiße Fähnchen mit einem Draht befestigt und anschließend das weitere Schicksal der Samen verfolgt. Als samenfressende Kleinsäuger kommen im Untersuchungsgebiet v.a. die Rötelmaus, *Myodes glareolus* und die Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis* vor. Die verwendeten Markierungsmethoden hatten keinen Einfluss auf das Annahmeverhalten der Kleinsäuger, aber auf die Transportdistanz: mit Sendern markierte, schwerere Samen wurden über weitere Distanzen transportiert als mit Fähnchen markierte Samen. Neben dem Gewicht hatte auch der Mikrostandort, an dem die Samen angeboten wurden, einen Einfluss auf das Verschleppen: Samen in der Mitte und am Rand einer Bestandeslücke wurden schneller verschleppt, als Samen innerhalb eines Waldbestandes. Letztendlich konnten aber bei keinem der gehorteten Samen Anzeichen von Keimung festgestellt werden, weshalb zumin-

dest in dieser Studie kein positiver Effekt der Samenverbreitung durch Kleinsäuger auf die Keimung von Buchensamen nachgewiesen werden konnte.

Abstract

Seeds of European beech (*Fagus sylvatica*) are favoured food sources for many small mammals in central European forest ecosystems. In these ecosystems, population dynamics of seed predators strongly respond to masting of forest trees. In this study we investigated seed fate (i.e. predation and dispersal) of beech nuts using two different seed tagging methods (radio-transmitters and flag tags) on different study plots in the virgin forest Rothwald, Lower Austria. Main seed predators were the two most abundant rodent species at this forest site: the bank vole, *Myodes glareolus* and the yellow-necked mouse, *Apodemus flavicollis*. The tagging method did not affect the acceptance behaviour of seeds by predators but transport distances: seeds marked with radio-transmitters and hence heavier were transported over larger distances than seeds marked with flag tags. Apart from weight, seed fate was also affected by the microsite structures on the study plots where the seeds were offered: seeds from the middle and the edge of a gap were removed faster than seeds offered in more closed forest stands. Finally, none of the cached seeds germinated. Consequently, no facilitating effects of small rodents' seed dispersal on forest tree germination were observed in this study.

1. Einleitung

Bereits in der Vergangenheit wurde in zahlreichen Studien der Einfluss von Kleinsäufern auf die Naturverjüngung von Wäldern untersucht (z.B. Jensen 1985; Schnurr et al. 2004; Beckage & Clark

2005; Cousens et al. 2008; Beck & Vander Wall 2010; Nopp-Mayr et al. 2012). Dabei zeigte sich, dass Kleinsäuger zwar einerseits einen hohen Anteil an Samen fressen können, aber andererseits auch Vorratslager (Caches) anlegen, die nicht immer vollständig genutzt werden. Gehortete Samen können daher, wenn der Standort geeignet ist, an einem Ort keimen, den sie ohne tierischen Transport (Zoochorie) unter Umständen nicht erreicht hätten.

In Mitteleuropa ist die Populationsdynamik von Kleinsäufern stark an die Samenproduktion mancher Baumarten gekoppelt. Bei vielen Bäumen, so auch bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica*), treten in regelmäßigen Abständen von ca. 4-6 Jahren (Schütt et al. 2006) Mastjahre auf, in denen ein synchrones starkes Fruchten stattfindet. Es gibt verschiedene Theorien zu diesem Phänomen. Vielfach akzeptiert ist die „seed-predator-satiation“-Hypothese, die besagt, dass ein hohes Samenangebot in Mastjahren eine Strategie der Bäume ist, um die Fraßkapazitäten der Samenräuber zu überschreiten und infolgedessen zumindest einigen Samen das Überleben und Keimen zu ermöglichen (Janzen 1971; Silvertown 1980; Kelly & Sork 2002; Kon et al. 2005).

Im Zuge des seit 2002 im Wildnisgebiet stattfindenden Kleinsäuger-Langzeitmonitorings konnten in der Folge von Mastjahren Massenvermehrungen von Kleinsäufern ebenso beobachtet werden wie der anschließende Zusammenbruch der Populationen (Kempfer & Nopp-Mayr 2013).

Bei Cafeteria-Experimenten, bei denen Samen der im Gebiet vorkommenden Hauptbaumarten auf Schälchen ausgelegt wurden, konnten Nopp-Mayr et al. (2012) feststellen, dass beinahe alle angebotenen Samen innerhalb weniger Tage verschleppt bzw. direkt vor Ort gefressen wurden.

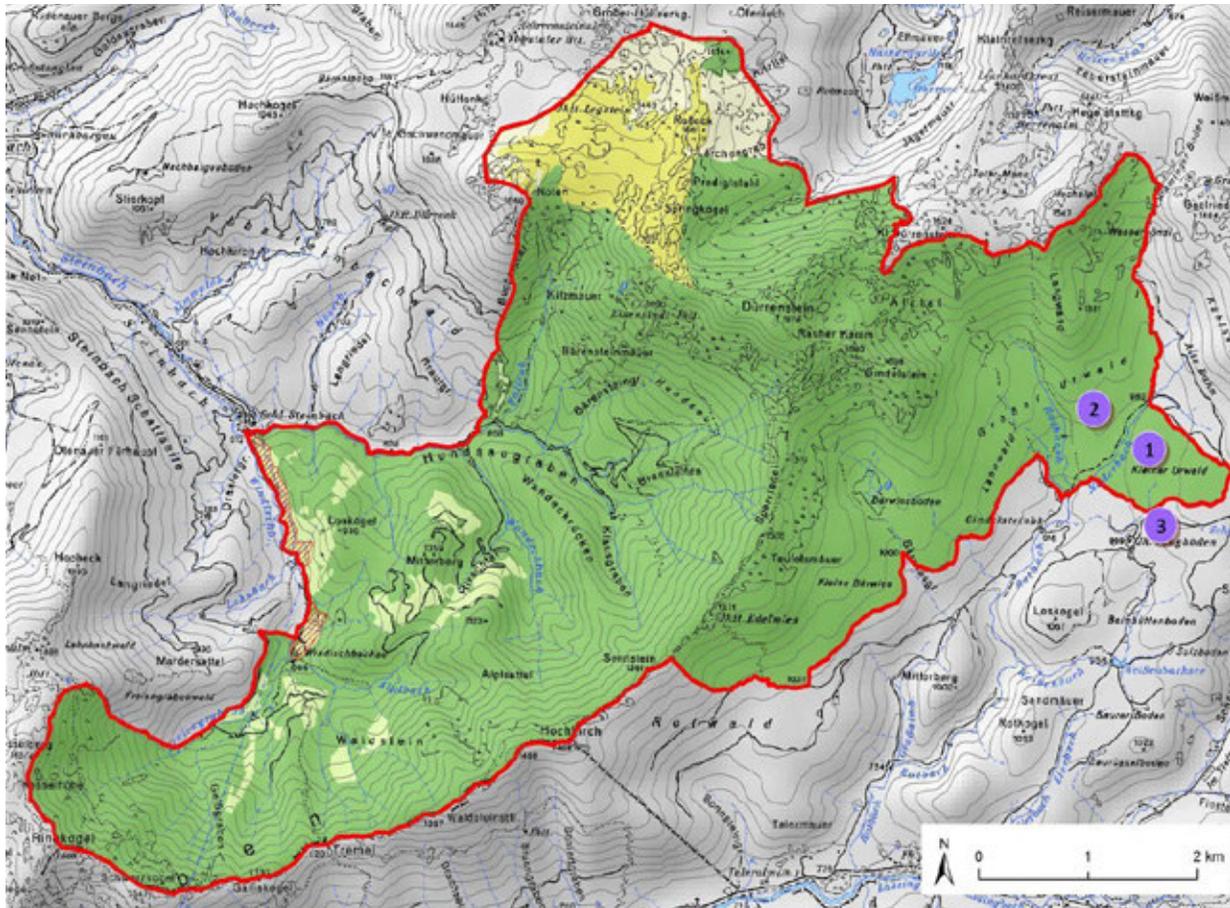


Abb. 1: Lage der Untersuchungsflächen im Rothwald: 1 = Kleiner Urwald, 2 = Großer Urwald, 3 = Wirtschaftswald (Karte: Pennerstorfer 2013)

In dieser Studie wurde nun das weitere Samenschicksal untersucht, um folgende Fragen zu beantworten: Wie hoch ist jeweils der Anteil gefressener und gehorteter Samen? Gibt es Kleinstandorte, von denen Samen bevorzugt entfernt werden? Wieviele gehortete Samen werden von den Kleinsäufern „vergessen“ und haben dadurch die Möglichkeit, in

ihrem Versteck zu keimen? Tragen somit Kleinsäußer im Urwald Rothwald nachweislich positiv zur Waldverjüngung bei? Welche Methoden sind geeignet, das Samenschicksal im Urwald nachzuverfolgen? Hat die Markierung Einfluss auf das Verhalten der Kleinsäußer bzw. in Folge auf das Samenschicksal?

2. Methodik

2.1. Untersuchungsgebiete und Versuchsflächen

Die Untersuchungen fanden in drei verschiedenen Waldbereichen im Urwald Rothwald statt: im Großen Urwald, im Kleinen Urwald und im daran angrenzenden Wirtschaftswald (Abb.1).

Um Effekte natürlicher Walddynamik auf das Verhalten von Kleinsäußern zu analysieren, wurden im Großen und Kleinen Urwald jeweils zwei Bestandeslücken im Wald ausgewählt. Jeweils im Zentrum und am Rand einer Lücke sowie im Bestandesinneren wurden in der Folge unterschiedlich markierte Samen ausgelegt. Diese drei verschiedenen Kleinstandorte im Bereich der Bestandeslücken wurden gewählt, da sie typischerweise auch unterschiedliche Bedingungen in Bezug auf Beschirmung, Bodenbewuchs, Totholzanteil etc. aufweisen. Im Wirtschaftswald lag hingegen ein mehr oder weniger geschlossenes Kronendach vor.

2.2. Untersuchungsschema

In der Literatur sind unterschiedliche Methoden zur Markierung von Samen beschrieben (siehe z.B. Review von Forget & Wenny 2005), die jeweils Vor- und Nachteile haben. Weit verbreitet ist dabei einerseits die Markierung mit farbigen Fähnchen und andererseits die mit Funksendern. In unserer Studie wurden daher Kleinsäußern Samen der Rotbuche (*F. sylvatica*) in sog. Cafeteria-Experimenten in Plastikschälchen angeboten (Abb. 2) und die Samen folgendermaßen markiert: Auf einen Teil der Buchensamen wurden Sender (Biotrack, Typ PicoPip, Durchmesser 1 cm, Gewicht 1,00 g) mit geruchlosem, lösungsmittelfreiem Klebstoff befestigt. Auf einen zweiten Teil von Buchensamen wurden weiße Fähnchen (1,5 x 3 cm) an einem ca.



Abb. 2: Mittels Sender bzw. Fähnchen markierte und unmarkierte Samen in einem „Cafeteria“-Schälchen

25 cm langen Drahtstück befestigt und mit Hilfe einer Beilagscheibe am Samen angeklebt (Gewicht der Markierung insges. 0,45 g; Abb. 3). Sowohl die Samenhüllen der Bucheckern als auch die angeklebten Sender und Fähnchen erhielten eine individuelle Nummerierung bzw. Codierung, unmarkierte Samen wurden als Kontrollgruppe verwendet (Abb. 2 und 3).

In der Mitte und am Rand der gewählten Bestandeslücken sowie im Bestandesinneren wurden auf den Flächen im Urwald Rothwald (Kleiner und Großer Urwald) jeweils 2 Schälchen mit je 10 Samen ausgebracht (2 Sender, 3 Fähnchen, 5 unmarkierte



Abb. 3: Bucheckern mit Sender (links) und angeklebtem Draht (rechts)

Samen pro Schälchen; Abb.3). Im Wirtschaftswald wurden 4 Schälchen mit insgesamt 28 Samen aufgestellt (2 Sender, 12 Fähnchen, 14 unmarkierte Samen). In Summe wurden 268 Samen ausgebracht (50 Sender, 84 Fähnchen, 134 unmarkierte Samen).

Die Suche der mit Sendern markierten Samen erfolgte mit einem Biotrack SIKA Receiver mit Antenne und Kopfhörer. Die mit Fähnchen markierten Samen wurden ausgehend vom Aufstellungsort in einem Umkreis von ca. 30 m optisch gesucht.

Die markierten und unmarkierten Buchensamen wurden am 11. und 12.10.2012 auf den Untersuchungsflächen ausgebracht und über einen Zeitraum von insgesamt 27 Tagen jeweils 7-mal kontrolliert. Versuchsende und Abbau der Schälchen erfolgte am 07.11.2012, in der darauf folgenden Vegetationsperiode wurde erhoben, ob die verbliebenen gehorteten Samen keimten (Kontrolle am 07.07.2013).

3. Ergebnisse

Von den ausgebrachten 134 markierten Samen wurden nachweislich 124 in irgendeiner Weise durch Samenräuber manipuliert (Abb. 4): 44% der Samen wurden unmittelbar gefressen, entweder direkt im Schälchen oder nach einem kurzen Transport. Einige der mit Sendern markierten Samen (8%) konnten innerhalb eines Bereiches von 1 m² geortet werden, 24% aller markierten Samen waren nicht genau nachzuverfolgen. 17% der verschleppten Samen wurden zumindest einmal gehortet, die meisten davon wurden jedoch zu einem späteren Zeitpunkt gefressen oder ihre Spur ging verloren. Am letzten Versuchstag (07.11.2012) waren nur noch 3% der verschleppten Samen gehortet. Bei der abschließenden Kontrolle im folgenden Frühjahr (07.07.2013) konnte bei keinem dieser 4 Samen ein Anzeichen von Keimung festgestellt werden (Abb. 4).

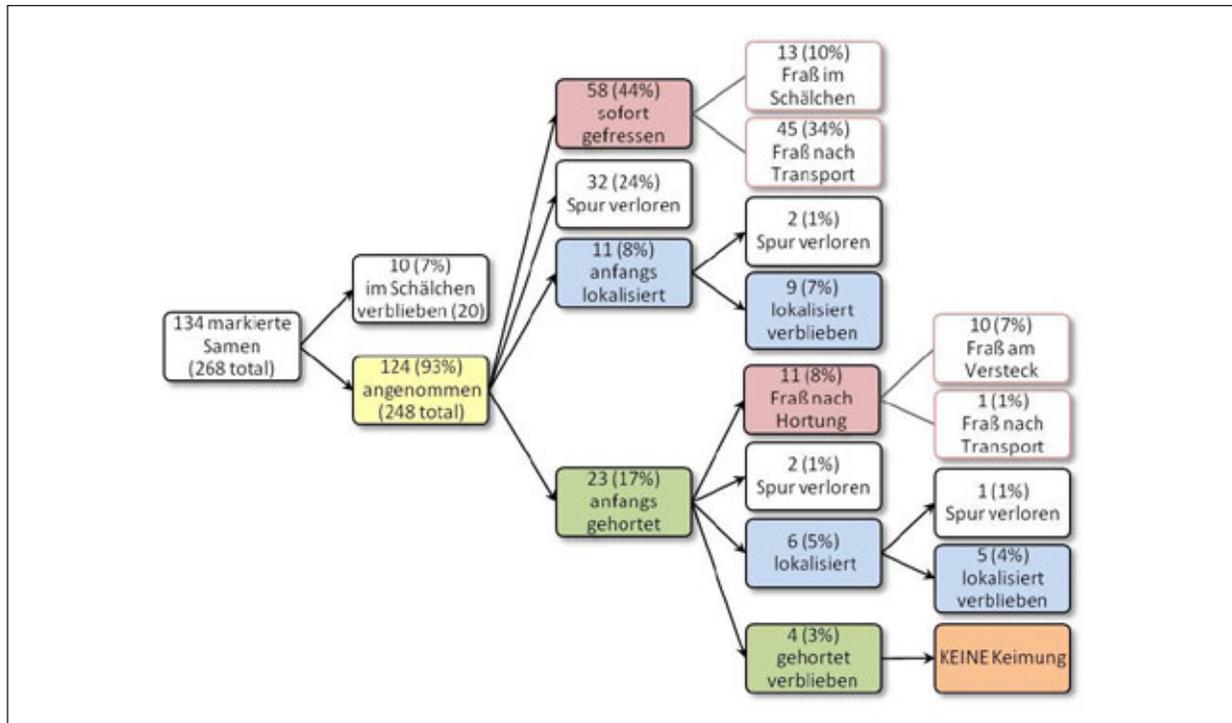


Abb. 4: Schicksal markierter Samen im Rothwald

Die unterschiedliche Markierung der Samen (Sender, Fähnchen oder unmarkiert) hatte keinen signifikanten Einfluss auf das Annahmeverhalten der Samenräuber. Demgegenüber war der Standort der Schälchen sehr wohl von Bedeutung (Abb. 5): Samen in der Mitte und am Rand der Bestandeslücke wurden rascher verschleppt als jene im Bestandesinneren ($\chi^2=66,136$, $df=2$, $p<0,001$, $n=268$).

Bei 73 Samen konnte ein konkretes Schicksal bestimmt werden. Während 13 Samen direkt im Schälchen gefressen wurden, wurden 60 verschleppt und 23 davon zumindest einmal gehortet. Mit Sendern markierte Samen wurden bis zu 59,4 m weit ver-

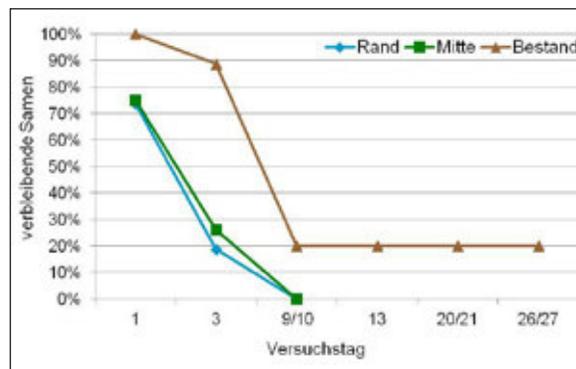


Abb. 5: Anteil verbliebener Samen an den verschiedenen Standorten an einzelnen Versuchstagen

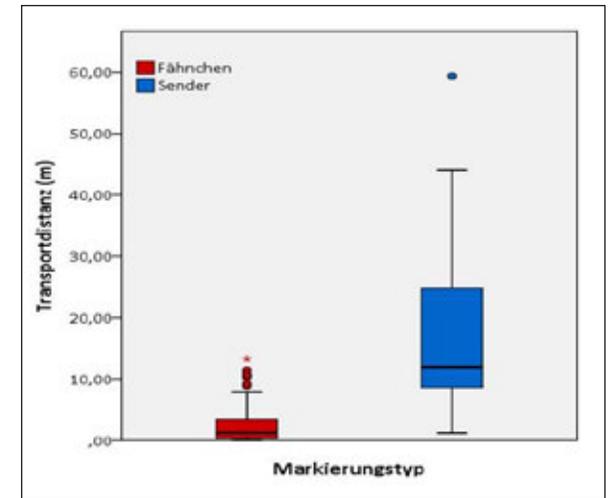


Abb. 6: Effekt der Markierung auf die Dispersionsdistanz

schleppt, mit Fähnchen markierte Samen dagegen nur bis zu 13,3 m. Während mit Sendern markierte Samen signifikant weiter verschleppt wurden als mit Fähnchen markierte Samen (Mann-Whitney U-Test: $Z=-6,018$, $p<0,001$, $n=79$; Abb. 6), hatte die Markierungsmethode keinen signifikanten Einfluss darauf, ob Samen eher gefressen oder eher gehortet wurden (Exakter Test nach Fischer: $\chi^2=0,457$, $df=1$, $p>0,05$, $n=73$). Es gab auch keinen signifikanten Zusammenhang zwischen der Transportdistanz und dem endgültigen Samenschicksal (gefressen oder gehortet; Mann-Whitney U-Test: $Z=-0,786$, $p>0,05$, $n=60$).

75% der mit Fähnchen markierten Samen wurden maximal 3 m weit transportiert, während jedoch mit Sendern markierte Samen zu einem Großteil (93%) weiter als 3 m verlagert wurden. Dabei spielte der Ort, an dem die Samen den Kleinsäugetieren angeboten wurden (Lückenmitte, Lückenrand oder Be-

standesinneres) keine signifikante Rolle für die Verbreitungsdistanz (Kruskal-Wallis Test: $\chi^2=2,983$, $df=2$, $p>0,05$, $n=79$) und es konnte auch kein signifikanter Unterschied in den Vegetationsparametern zwischen Ausbringungsort und Endlager transportierter Samen festgestellt werden.

4. Diskussion

Unsere Untersuchungen zeigen, dass ausgelegte Buchensamen am Waldboden in vielfältiger Weise durch Kleinsäuger manipuliert werden. Dabei konnten wir sowohl sofortigen Fraß als auch Transport über längere Distanzen und ein- sowie mehrmalige Hortung der Samen beobachten. Die Studie erbrachte den Nachweis, dass nur 3% der untersuchten Samen einen Standort erreichten, der eine Keimung potenziell ermöglicht hätte, keiner dieser Samen konnte jedoch im folgenden Jahr auch wirklich erfolgreich keimen. Diese Ergebnisse schließen an frühere Studien im Wildnisgebiet Dürrenstein (Nopp-Mayr et al. 2012) an, wo selbst in Jahren mit geringen Kleinsäugerdichten beachtliche Mengen an vorgelegten Samen (v.a. Buche und Fichte) durch Kleinsäuger zumindest verschleppt wurden. Die unterschiedlichen Verschleppungsraten, die wir zwischen Bestandeslücken, Bestandesrändern und Bestandesinnerem beobachten konnten, entsprechen grundsätzlich den Habitatpräferenzen der am häufigsten vorkommenden Mausart im Rothwald, der Rötelmaus (*M. glareolus*), die sich bevorzugt in Bereichen mit dichtem Unterwuchs aufhält (Mitchell-Jones et al. 1999; Spitzenberger 2001; Leditznig & Pekny 2009). Da diese Strukturen in Bestandeslücken und an Bestandesrändern reichlich vorhanden waren, wurden die ausgelegten Samen hier schneller entdeckt und stärker genutzt. Die von uns beobachteten Transportdistanzen erreichten bemerkenswerte Größenordnungen (ca. 60 m), die im Wesentlichen mit Ergebnissen

anderer Studien übereinstimmen (z.B. den Ouden et al. 2005 für Eicheltransport durch die Gattung *Apodemus*). Demgegenüber schätzte Kutter (2007) anhand von mechanistischen Modellen die maximalen Ausbreitungsdistanzen von Buchensamen auf 165 m. Mittlere Ausbreitungsdistanzen in empirischen Modellen lagen deutlich niedriger (ca. 6 m; Kutter 2007). Im Vergleich dazu erreichten die Samen-Verschleppungsdistanzen durch Kleinsäuger in unserer Studie Mediane zwischen 1,7 m (Fähnchenmarkierung) und 10,3 m (mit Sendern markierte Samen). Die in dieser Studie beobachteten Distanzen stammen aus einer viel kleineren Grundgesamtheit als die modellierten Werte, die Schätzungen aufgrund der räumlichen Verteilung von Samen und Mutterbäumen darstellen.

Während andere Zoochorie-Studien gezeigt haben, dass tierische Samenvektoren Samen an Kleinstandorte mit besserem Verjüngungspotenzial verbringen können (siehe z.B. Review von den Ouden et al. 2005), ergaben sich bei unserer Untersuchung keine kleinstandörtlichen Unterschiede zwischen Ausbringungs- und Endlagerungsorten hinsichtlich Vegetationsbedeckung, Felsanteil und liegendem Totholz.

Ähnlich wie bei Hirsch et al. (2012) und Wróbel & Zwolak (2013), die unterschiedliche Methoden zur Samenmarkierung testeten, hatten die von uns gewählten Markierungsmethoden keinen Einfluss auf das Annahmeverhalten der Kleinsäuger. Unsere ursprüngliche Vermutung, dass mit Sendern markierte Samen bevorzugt angenommen werden, da sie durch den Sender schwerer sind und dadurch „wertvoller“ wirken, konnte bei dieser Untersuchung nicht bestätigt werden.

Wie angenommen, konnte nachgewiesen werden, dass die Markierung das weitere Samenschicksal

beeinflusst. Mit Sendern markierte Samen wurden weiter verschleppt als mit Fähnchen markierte Samen. Dies entspricht auch anderen Studien (z.B. Seiwa et al. 2002; Jansen et al. 2004; Gómez et al. 2008; Perea et al. 2012), die belegen, dass schwerere Samen im Sinne des Nährstoffgehalts als wertvoller erachtet und daher eher für später aufgehoben werden als leichte Samen. Diese potenziell wertvolleren Samen werden außerdem auch weiter verschleppt, um sie besser vor „Diebstahl“ zu schützen. Dieses Verhalten wird als „pilferage avoidance behaviour“ bezeichnet und wurde unter anderem von Vander Wall (2000), Vander Wall & Jenkins (2003), Moore et al. (2007) und Munoz & Bonal (2011) beobachtet. Eine weitere Transportdistanz führt zu einer geringeren Dichte von Verstecken und die Wahrscheinlichkeit für ein zufälliges Finden des Verstecks durch ein fremdes Individuum wird verringert. Ein zusätzlicher Einflussfaktor, der in dieser Studie nicht untersucht wurde, kann auch die Bodenfeuchtigkeit sein. Bei feuchter Witterung bzw. feuchten Bodenbedingungen können Baumsamen olfaktorisch besser wahrgenommen werden als bei trockenen Bedingungen (Vander Wall & Jenkins 2003). Im Urwald Rothwald könnten daher aufgrund der generell hohen Bodenfeuchtigkeit Samenverstecke öfter durch andere Kleinsäuger entdeckt und geleert worden sein.

Durch die hier vorgestellte Studie konnte ein erster Eindruck davon gewonnen werden, welche Rolle Kleinsäuger bei der Samenausbreitung in mitteleuropäischen Urwäldern spielen.

Weitere Studien, die detaillierter und über einen längeren Zeitraum hinweg das Samenschicksal verfolgen, könnten die in dieser Studie gewonnenen ersten Ergebnisse erhärten – besonders was die Mortalität umgelagerter Samen betrifft.

Danksagung

Wir danken Dr. Christoph Leditznig (Schutzgebietsverwaltung Wildnisgebiet Dürrenstein) für die Erlaubnis, die Versuche im Wildnisgebiet durchführen zu dürfen und Univ.-Prof. Dr. Klaus Hackländer (Institut für Wildbiologie und Jagdwirtschaft) von der BOKU Wien für finanzielle Unterstützung. Außerdem möchten wir den Kolleginnen Sabine Zirgoi, Kathrin Heissenberger und Hannah Carstensen für die Mithilfe bei der Feldarbeit danken.

DI Christa Hausleithner, MSc
Hochstraße 8
A-3730 Eggenburg
christa_hausleithner@hotmail.com

Mag. Iris Kempter &
Ass. Prof. DI Dr. Ursula Nopp-Mayr
Institut für Wildbiologie und Jagdwirtschaft
Department für Integrative Biologie und
Biodiversitätsforschung
BOKU – Universität für Bodenkultur Wien
Gregor Mendel-Straße 33
A-1180 Wien
iris.kempter@boku.ac.at
ursula.nopp-mayr@boku.ac.at

Ao. Univ. Prof. DI Dr. Georg Gratzer
Institut für Waldökologie
Department für Wald- und Bodenwissenschaften
BOKU – Universität für Bodenkultur Wien
Peter Jordan-Straße 82
A-1190 Wien
georg.gratzer@boku.ac.at

Literatur

- Beck M.J. & S.B. Vander Wall (2010): Seed dispersal by scatter-hoarding rodents in arid environments. *J. Ecol.* 98: 1300-1309.
- Beckage B. & J.S. Clark (2005): Does predation contribute to tree diversity? *Oecologia* 143: 458-469.
- Cousens R., C. Dytham & R. Law (2008): Dispersal in Plants. A Population Perspective. Oxford University Press Inc., New York.
- Den Ouden J., P.A. Jansen & R. Smit (2005): Jays, Mice and Oaks: Predation and Dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. In: Forget P.-M., J.E. Lambert, P.E. Hulme, S.B. Vander Wall (eds.) Seed Fate. Predation, Dispersal and Seedling Establishment. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK, pp 223-239.
- Forget P.-M. & D. Wenny, (2005): How to Elucidate Seed Fate? A Review of Methods Used to Study Seed Removal and Secondary Seed Dispersal. In: Forget P.-M., J.E. Lambert, P.E. Hulme, S.B. Vander Wall (eds.) Seed Fate. Predation, Dispersal and Seedling Establishment. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK, pp 379-393.
- Gómez J.M., C. Puerta-Pinero & E.W. Schupp (2008): Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* 155: 529-537.
- Hirsch B.T., R. Kays & P.A. Jansen (2012): A telemetric thread tag for tracking seed dispersal by scatter-hoarding rodents. *Plant Ecol.* 213: 933-943.
- Jansen P.A., F. Bongers & L. Hemerik (2004): Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecol. Monogr.* 74: 569-589.
- Janzen D.H. (1971): Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Jensen T.S. (1985): Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos* 44: 149-156.
- Kelly D. & V.L. Sork (2002): Mast seeding in perennial plants: Why, How, Where? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 427-447.
- Kempter I. & U. Nopp-Mayr (2013): Langzeit-Monitoring von Kleinsäugetern im Wildnisgebiet Dürrenstein. In: *Silva Fera* 2: 94-99.
- Kon H., T. Noda, K. Terazawa, H. Koyama & M. Yasaka (2005): Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*. *J. Ecol.* 93: 1148-1155.
- Kutter M. (2007): Verbreitungsökologie der Hauptbaumarten (*Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Abies alba*) im Urwald Rothwald. Dissertation, Universität für Bodenkultur Wien.
- Leditznig C. & R. Pekny (2009): Die Säugetiere des Wildnisgebietes Dürrenstein. 1. Aufl., Schutzgebietsverwaltung Wildnisgebiet Dürrenstein, Scheibbs.
- Mitchell-Jones A. J., G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Krystufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralik & J. Zima (1999): The atlas of European mammals. Academic Press, London.
- Moore J.E., A.B. McEuen, R.K. Swihart, T.A. Contreras & M.A. Steele (2007): Determinants of seed removal distance by scatter-hoarding rodents in deciduous forests. *Ecology* 88: 2529-2540.
- Munoz A. & R. Bonal, (2011): Linking seed dispersal to cache protection strategies. *J. Ecol.* 99: 1016-1025.
- Nopp-Mayr U., I. Kempter, G. Muralt & G. Gratzer (2012): Seed survival on experimental dishes in a central European old-growth mixed-species forest – effects of predator guilds, tree masting and small mammal population dynamics. *Oikos* 121: 337-346.

- Pennerstorfer J. (2013): Zonierung Wildnisgebiet Dürrenstein. Schutzgebietsverwaltung Wildnisgebiet Dürrenstein <http://www.wildnisgebiet.at/de/portrait/zonierung.html>. Accessed 15. June 2014.
- Perea R., A. San Miguel, M. Martinez-Jauregui, M. Valbuena-Carabana & L. Gil (2012): Effects of seed quality and seed location on the removal of acorns and beechnuts. *Eur. J. For. Res.* 131: 623-631.
- Schnurr J.L., R.S. Ostfeld & C.D. Canham (2002): Direct and indirect effects of masting on rodent populations and tree seed survival. *Oikos* 96: 402-410.
- Schütt, Weisgerber, Schuck, Lang, Stimm, Roloff (2006): Enzyklopädie der Laubbäume. Nikol Verlagsgesellschaft mbH & Co.KG, Hamburg.
- Seiwa K., A. Watanabe, K. Irie, H. Kanno, T. Saitoh & S. Akasaka (2002): Impact of site-induced mouse caching and transport behaviour on regeneration in *Castanea crenata*. *J. Veg. Sci.* 13: 517-526.
- Silvertown J.W. (1980): The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol. J. Linn. Soc.* 14: 235-250.
- Spitzenberger F. (2001): Die Säugetierfauna Österreichs. Grüne Reihe, Band 13. BMLFUW, Graz.
- Vander Wall S.B. (2000): The influence of environmental conditions on cache recovery and cache pilferage by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Behav. Ecol.* 11: 544-549.
- Vander Wall S.B. & S.H. Jenkins (2003): Reciprocal pilferage and the evolution of food-hoarding behavior. *Behav. Ecol.* 14: 656-667.
- Wróbel A. & R. Zwolak (2013): The choice of seed tracking method influenced fate of beech seeds dispersed by rodents. *Plant Ecol.* 214: 471-475.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Silva Fera](#)

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [4_2015](#)

Autor(en)/Author(s): Hausleithner Christa, Kempter Iris, Nopp-Mayr Ursula, Gratzner Georg

Artikel/Article: [Samenfraß und Samenverbreitung durch Kleinsäuger im Urwald Rothwald 70-76](#)