

Welche Rolle spielt die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch wildlebende Säugetiere?

Untersuchungen in zwei brandenburgischen Waldgebieten

Thilo HEINKEN; Heike HANSPACH; Friederike SCHAUMANN

4 Abbildungen und 3 Tabellen

ABSTRACT

HEINKEN, T.; HANSPACH, H.; SCHAUMANN, F.: How important is endozoochorous seed dispersal by wild mammals in central European forests? – *Hercynia* N.F. 34 (2001): 237-259.

In two forest areas in Brandenburg (NE Germany) endozoochorous dispersal of plants by wild herbivorous and omnivorous mammals with a large home range was investigated. Feces of roe deer (*Capreolus capreolus*), fallow deer (*Cervus dama*), hare (*Lepus europaeus*) and wild boar (*Sus scrofa*) were collected throughout a vegetation period. Seeds from the feces collected each month were germinated in a greenhouse. The results were compared with the forest vegetation of both investigated areas.

The mean contents of germinable seeds within the feces of herbivorous mammals were 20 to 40 times higher than those of wild boar, which apparently ingest only small amounts of seeds in their diet. Taking the population densities and defecation rates into consideration, it is evident that roe and fallow deer disperse high numbers of seeds, whereas wild boar and hare only carry small amounts. Altogether, 65 plant species were detected endozoochorously, 13 of these (among others *Milium effusum*, *Moehringia trinervia* and *Ranunculus ficaria*) for the first time. Due to their choice of diet, the spectrum of species dispersed by roe deer was smaller than the spectra of the other animals investigated.

Though the investigated feces were collected within the forest areas, feces of roe deer contained no characteristic forest species, and only small amounts were detected in those of the other wild mammals. In the mesic forest habitat of the Brieselang, the herbivores dispersed almost exclusively annual species from ruderal vegetation, arable land and trampled areas. In the acidic forest habitat of the Krämer, they dispersed in particular species which occur both in oligotrophic grasslands and forests. In general, almost all diaspores dispersed by the herbivorous mammals were small (<1mg), as they are less likely to be damaged during the chewing procedure. Wild boar also defecate live seeds of larger diaspores, among them several cultivated plants.

Several of the species dominating the acidic, and most dominating the mesic, forest stand are obviously dispersed endozoochorously either only very seldom or not at all by the investigated mammals. This is probably because their diaspores are not able to survive the passage through the gut, due to their large size as well as the fact that they are only produced in small numbers. The results confirm the assumption of low dispersal potentials of forest floor species and may be generally applied to central European forest habitats. Thus, at least by endozoochory, roe and fallow deer, hare and wild boar play only a small role in long-distance dispersal of forest species. Their importance may be greater in the dispersal of plant species of the open landscape.

Keywords: dispersal, endozoochory, forest, large mammals, NE Germany, phanerogams

1 EINLEITUNG

In den vergangenen Jahren haben Feldstudien zur Ausbreitungsbiologie von Pflanzen in Mitteleuropa eine verstärkte Aufmerksamkeit erfahren (z.B. FISCHER et al. 1996, FREY et al. 1999, HEINKEN 2000, KOLLMANN 1994, MROZTEK et al. 1999, STRYKSTRA et al. 1997), da die Ausbreitung von Diasporen eine wichtige Rolle für die Vegetationszusammensetzung eines Habitats bzw. die Erhaltung und Dynamik von Pflanzenpopulationen spielt (z.B. BONN et POSCHLOD 1998, HARPER 1977). So wird vermutet, daß

die Aufrechterhaltung von Ausbreitungsvorgängen zwischen isolierten Habitaten notwendig für das dauerhafte Überleben vieler Arten ist (z.B. OPDAM 1990, POSCHLOD 1996). Außerdem ist Ausbreitung über größere Distanzen („Fernausbreitung“) zur Kolonisation neuer potentieller Habitats erforderlich, die heutzutage als Resultat des raschen Wandels in der Landnutzung entstehen (z.B. POSCHLOD et al. 1996).

In den meisten Regionen Mitteleuropas sind isolierte Waldflächen in eine „Matrix“ intensiv genutzter landwirtschaftlicher Flächen, Verkehrswege und Siedlungen eingebettet. Das Fehlen effektiver Fernausbreitungsmechanismen bei vielen Waldbodenpflanzen wird als wichtigste Ursache dafür angesehen, daß Aufforstungen auf ehemaligem Offenland selbst nach langen Zeiträumen meist noch zahlreiche charakteristische Arten der Bodenvegetation fehlen (u.a. WULF 1997). Die Frage der Besiedlung neu entstehender Wälder wird sich zukünftig vermehrt stellen, da die Waldfläche durch Erstaufforstungen von landwirtschaftlichen Grenzertragsstandorten zur Zeit stark ansteigt (vgl. REIF 2001). Außerdem sind in den letzten Jahrzehnten in den bestehenden Waldflächen starke Veränderungen der Standortqualität durch atmosphärische Depositionen, Düngung und veränderte Nutzung aufgetreten, die eine deutliche Veränderung der Vegetation zur Folge hatten (u.a. SCHMIDT 1999). Zukünftig sind diese nicht nur durch den geplanten Waldumbau, sondern auch durch Klimaänderungen zu erwarten (u.a. HOFMANN 1995). Diese Tatsachen verdeutlichen die wichtige Rolle der potentiellen Ausbreitungsfähigkeit von Waldbodenpflanzen für die bestehende und zukünftige Zusammensetzung der Waldvegetation.

Da nur die wenigsten Waldbodenpflanzen über Flugeinrichtungen zur Ausbreitung über größere Distanzen verfügen (z.B. MÜLLER-SCHNEIDER 1986), kommen – mit Ausnahme von Flußlandschaften – nur der Transport durch größere Wirbeltiere sowie menschliche Aktivitäten für die Neubesiedlung entfernt gelegener Habitats infrage (vgl. BONN et POSCHLOD 1998). Nachdem die Waldweide in Mitteleuropa seit langem abgeschafft ist, dürften dabei aufgrund ihrer hohen Mobilität wildlebende Großsäuger die wichtigste Rolle spielen. Epizoochorie wurde dort bisher bei Wildschweinen und Rehen näher untersucht (HEINKEN et al. 2001, MRÖTZEK et al. 1999). Dagegen fehlen Studien zur Endozoochorie in mitteleuropäischen Wäldern bislang fast völlig, obwohl über die Nahrungszusammensetzung von jagdbarem Wild häufig gearbeitet wurde. Untersuchungen an Haustieren (Schafen und Rindern) von FISCHER et al. (1995) und STENDER et al. (1997) zeigen, daß Endozoochorie auf Extensivgrünland-Standorten in Mitteleuropa eine wichtige Rolle spielt und z.T. große Ausbreitungsdistanzen möglich sind.

In der vorliegenden Untersuchung wird die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch Wildschweine, Rehe, Damhirsche und Feldhasen, d.h. häufige herbi- bzw. omnivore Wildtiere mit großem Aktionsradius, in zwei brandenburgischen Waldgebieten untersucht. Vom Wildschwein liegen bisher nur unvollständige Daten aus Südfrankreich (GENARD et LESCOURET 1985) und Spanien (HERRERA 1984) vor. Rehe wurden bislang lediglich in Schweden (HEINTZE 1915) und im Schweizerischen Nationalpark (MÜLLER-SCHNEIDER 1948), Hasen in der Slowakei (TURCEK 1964) stichprobenhaft untersucht; für Damhirsche liegt lediglich eine Studie aus Spanien vor (MALO et SUAREZ 1995).

Folgende Fragen sollten geklärt werden:

- 1) Werden durch häufige wildlebende herbi- und omnivore Säugetierarten mit großem Aktionsradius nennenswerte Mengen keimfähiger Diasporen endozoochor transportiert?
- 2) Wie groß ist das Artenspektrum und welche Arten werden vorwiegend ausgebreitet?
- 3) In welcher Größenordnung liegen die Ausbreitungsdistanzen?
- 4) Welche Bedeutung hat die Endozoochorie durch die untersuchten Tierarten für die aktuelle Waldvegetation?
- 5) Bestehen in diesem Kontext grundsätzliche Unterschiede zwischen bodensauren und mesophilen Wäldern?

2 MATERIAL UND METHODEN

2.1 Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen wurden in zwei brandenburgischen Waldgebieten (Forst Krämer und Forst Brieselang) durchgeführt, die sich durch unterschiedliche Standortbedingungen und Vegetation auszeichnen. Beide Gebiete liegen im Berliner Urstromtal westlich bzw. nordwestlich von Berlin und zählen zum Naturraum Luchland (s. SCHOLZ 1962). 1961–1990 betrug die mittlere jährliche Lufttemperatur 8,8 °C, die Januartemperatur -0,8 °C, die Julitemperatur 17,9 °C und die Niederschlagssumme 501 mm (DEUTSCHER WETTERDIENST 1997/98).

Der **Forst Krämer** liegt im südwestlichen Teil des Ländchen Glien, einer von den Niederungen des Rhin- und Havelländischen Luchs umgebenen Geschiebelehminsel, und ist ein großes, historisch altes Waldgebiet. Die Untersuchungen beschränkten sich auf den ca. 3.200 ha großen Teil östlich des Berliner Rings (A10). Fast das gesamte Waldgebiet wird von feinem Flugsand eingenommen, der stellenweise zu markanten Binnendünen aufgeweht ist. Grundwasserferne Standorte mit podsolierten Braunerden herrschen vor; nur kleinere Bereiche weisen eine günstigere Nährstoffversorgung auf. Bis zum Beginn menschlicher Nutzung wurde der Bereich von kiefernreichen Eichen-Mischwäldern eingenommen (SCAMONI 1964). Diese sind z.T. erhalten geblieben, großenteils jedoch in reine Kiefernforsten umgewandelt worden. In der heutigen Bestockung machen Kiefer ca. 76%, Eiche ca. 12% und Birke ca. 7% aus.

Die Kiefernforsten des Krämer sind z.T. reich an Birken und zeichnen sich stellenweise durch eine Strauchschicht aus *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* und *Prunus serotina* aus. In der gut entwickelten Krautschicht dominieren die Säurezeiger *Deschampsia flexuosa* und *Vaccinium myrtillus*; weitere häufige Arten sind *Pteridium aquilinum*, *Agrostis capillaris*, *Carex pilulifera*, *Rumex acetosella* s.l., *Calamagrostis epigejos* und *Dryopteris carthusiana* agg. (vgl. Tab. 3). Pflanzensoziologisch zählen die Kiefernbestände überwiegend zur *Deschampsia flexuosa*-*Pinus sylvestris*-Gesellschaft, dem vorherrschenden Vegetationstyp norddeutscher Kiefernforsten (s. HEINKEN et al. 1999). Auch den von Eichen (meist *Quercus petraea*) dominierten Beständen ist meist *Pinus sylvestris*, seltener auch *Carpinus betulus* oder *Fagus sylvatica* beigemischt. Ihre Krautschicht ist den Kiefernforsten recht ähnlich; doch treten hier auch etwas anspruchsvollere Arten wie *Oxalis acetosella*, *Holcus mollis*, *Maianthemum bifolium*, *Moehringia trinervia* und *Luzula pilosa* stärker hervor. Pflanzensoziologisch sind die Bestände vorwiegend zum Betulo-Quercetum zu rechnen (vgl. HÄRDITL et al. 1997). Die nähere Umgebung des Forstes Krämer (meist Grundmoränenflächen) ist schwach besiedelt und wird vorwiegend ackerbaulich genutzt. Innerhalb des Waldgebietes befinden sich einige kleinere Freiflächen, u.a. Wildäcker.

Der ca. 5 km südlich des Krämer gelegene **Forst Brieselang** liegt naturräumlich im Südosten des Havelländischen Luchs und ist ein ca. 650 ha großes, ebenfalls historisch altes Waldgebiet. Grundwassernahe und daher z.T. kalkreiche, ehemals meist stark anmoorige Talsande herrschen vor; lokal gibt es einige Flugsandauflagerungen, die meist außerhalb des Grundwassereinflusses liegen. Die ursprünglich vorherrschenden Gleye haben sich infolge von Grundwasserabsenkungen seit dem 18. Jahrhundert und durch die Anlage des Havelkanals 1951/52 vielfach zu Braunerde-Gleyen entwickelt; die Niedermoor- torfe sind weitgehend geschwunden. Die Vegetation bestand vor der menschlichen Nutzung überwiegend aus Stieleichen-Hainbuchenwäldern; in den trockeneren und ärmeren Bereichen kamen bodensaurer Eichen-Mischwälder, in den feuchteren Erlenwälder vor (SCHOLZ 1962). Die heutige Bestockung ist daher mit 34% Eiche, 13% Birke, 10% Edellaubholz, 8% Pappel, 6% Erle und 19% Kiefer in weiten Teilen als naturnah anzusehen.

Die Eichen-Hainbuchenwälder des Brieselang mit wechselnden Anteilen von *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus minor* und *Betula pendula* weisen meist eine dichte Strauchschicht aus *Corylus avellana* und Baumjungwuchs auf. Die gut entwickelte, artenreiche Krautschicht mit *Anemone nemorosa*, *Stellaria holostea*, *Milium effusum*, *Maianthemum bifolium*, *Ranunculus ficaria*, *Lamium galeobdolon*, *Viola reichenbachiana*, *Ranunculus auricomus* agg., *Brachypodium sylvaticum* und *Hepatica nobilis* ist durch zahlreiche Frühjahrsgeophyten und andere anspruchsvolle Arten ausgezeichnet (vgl. Tab. 3). Pflanzensoziologisch gehören die Bestände zum Stellario-Carpine-

tum (vgl. DIERSCHKE 1986). Teilweise sind die Eichen-Hainbuchenwälder durch Pappel- oder Erlenforsten mit ähnlicher Bodenvegetation ersetzt. Den bodensauren Eichen-Mischwäldern (Betulo-Quercetum) auf den trockeneren, nährstoffärmeren Standorten fehlen die meisten anspruchsvollen Arten; hier treten *Pinus sylvestris*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Convallaria majalis* und teilweise auch *Fagus sylvatica* stärker hervor. Insbesondere auf diesen Standorten finden sich auch mehrere bis über 30jährige, dichte Kiefern Schonungen mit nur wenig Unterwuchs. Auch der Forst Brieselang ist vorwiegend von landwirtschaftlichen Nutzflächen (Grünland und Ackerland) umgeben; südlich grenzt die Ortschaft Brieselang an. Innerhalb des Waldgebietes gibt es einige kleinere Wildäcker.

2.2 Untersuchte Tierarten

Gegenstand der Untersuchungen waren wildlebende, herbi- bzw. omnivore Säugetiere mit größerem Aktionsradius, die in weiten Teilen Mitteleuropas in z.T. hohen Bestandesdichten vorkommen. Während der Feldhase (*Lepus europaeus*) 1998 bzw. 1999 und das Wildschwein (*Sus scrofa*) 1999 in beiden Waldgebieten untersucht wurden, wurde das Reh (*Capreolus capreolus*) nur 1998 im Forst Brieselang und der Damhirsch (*Cervus dama*) 1999 im Forst Krämer untersucht.

Im Forst Krämer kann von Bestandesdichten von ca. 8 Rehen, 7 Damhirschen, einem Feldhasen und 4 Wildschweinen pro 100 ha Waldfläche ausgegangen werden (ERDMANN, FUNK, pers. Mitt.), im Forst Brieselang von ca. 8-10 Rehen, 1-2 Damhirschen, einem Feldhasen und 3-8 Wildschweinen pro 100 ha Waldfläche (SCHWIDETZKY, pers. Mitt.). Dabei ist natürlich zu beachten, daß im Jahresverlauf und zwischen einzelnen Jahren starke Schwankungen der Bestandesdichten auftreten (insbesondere beim Wildschwein, HERRE 1986). Rothirsche (*Cervus elaphus*) kommen in beiden Gebieten nicht vor.

2.3 Losungssammlung und -lagerung

Für die Erfassung der endozoochoren Pflanzenarten wurde frische Losung der untersuchten Tierarten in weiten Teilen der beiden Waldgebiete gesammelt. Die Sammlung erfolgte wöchentlich über die gesamte Vegetationsperiode (Mai bis Oktober); dabei wurde pro Tierart eine vergleichbare Kotmenge pro Monat angestrebt. Um Verwechslungen bei Reh- und Damhirsch auszuschließen (vgl. STUBBE et al. 1996), wurden nur solche Losungen verwertet, von denen mindestens 10 Losungsbeeren eines Haufens gefunden wurden. Jede Losungsbeere wurde auf außen anhaftende Diasporen untersucht und von diesen befreit; bei frischem (klebrigem) Wildschweinkot wurde der Teil des Kotes verworfen, der Kontakt mit Erdboden hatte. Die gesammelte Losung wurde (je nach Jahreszeit und Witterungsbedingungen) bis zur weiteren Verwertung (max. 20 Tage) entweder im Kühlschrank bei 5 °C verwahrt oder bei Außentemperatur getrocknet, um eine vorzeitige Keimung von Samen zu verhindern.

2.4 Kultivierung der Losungsproben

Am Ende eines jeden Monats wurde der Kot der jeweiligen Tierart, getrennt nach den beiden Untersuchungsgebieten, für 24 h in Wasser aufgeweicht und dann von Hand homogenisiert. Dabei auffällige, größere Diasporen wurden u.a. anhand einer Vergleichssammlung bestimmt und im Keimschrank auf ihre Keimfähigkeit getestet (jeweilige Keimungsbedingungen s. BASKIN et BASKIN 1998, GRIME et al. 1988).

Zur Bestimmung der Gehalte der übrigen lebensfähigen Samen wurde der Kot im Gewächshaus unter kontrollierten Bedingungen ausgesät (Auflaufverfahren). Dazu wurden Keimschalen (50 x 32 x 5 cm) mit Vermiculit 2 cm hoch gefüllt. Aus dem Forst Brieselang entnommener, 24 h bei 105 °C im Trockenschrank sterilisierter, \pm humus- und nährstoffreicher Oberboden (pH (H₂O) 4,3-4,6) diente als Substrat für die Aussaat. Über die Vermiculitlage wurde eine 2 cm dicke, kotfreie Erdlage, und erst darüber eine max. 1 cm dicke Schicht aus mit Losung vermischter Erde geschichtet, sodaß alle Diasporen eine für ihre Keimung günstige Position einnahmen (vgl. FISCHER 1987). Zur Bestimmung des Trockengewichts der angesetzten Kotproben waren vor der Aussaat je zwei kleinere Mengen pro Ansatz abgenommen und für 3 Tage bei 105 °C in den Trockenschrank gegeben worden.

Pro Monat wurden je Tierart zwei Ansätze mit gleicher Losungsmenge durchgeführt, ein Sofortansatz sowie ein Ansatz nach sechswöchiger Kaltstratifikation des Kotes, um die Keimruhe dormanter Samen zu brechen (s. BASKIN et BASKIN 1998). Zur Stratifikation wurde die feuchte Losung kurzfristig (ca. 7 Tage) in einer Kühlkammer tieferen Temperaturen (bis $-9\text{ }^{\circ}\text{C}$) ausgesetzt und für den übrigen Zeitraum bei $8/2\text{ }^{\circ}\text{C}$ verwahrt. Im Gewächshaus herrschte eine Temperatur von $20/16\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Tag/Nacht). Vom 25.10.-25.03. wurden durch künstliche Beleuchtung von 6-19 h Langtagbedingungen simuliert.

Die meisten Samen keimten innerhalb weniger Wochen. Auflaufende Keimpflanzen wurden wöchentlich notiert und entfernt, sobald sie eindeutig bestimmt werden konnten. Um auch Samen, die eine mehr als 6 Wochen dauernde Kaltstratifikation (insbesondere solche mit Fruchtfleisch, s. BASKIN et BASKIN 1998, GRIME et al. 1988) bzw. niedrige Temperaturen für die Keimung benötigen (insbesondere Frühjahrsgeophyten, s. BASKIN et BASKIN 1998, GRIME et al. 1981), wurden die Kulturschalen, mit Gärtnerfließ zum Schutz vor Diasporeneinflug abgedeckt, anschließend über Winter nach draußen gestellt.

2.5 Vegetationsaufnahmen

Um einen Vergleich zwischen den endozoochor ausgebreiteten Pflanzenarten und der Vegetation der Untersuchungsgebiete zu ermöglichen, wurden in beiden Waldgebieten Vegetationsaufnahmen nach der Methode von Braun-Blanquet (s. DIERSCHKE 1994) angefertigt. Die Flächengröße der gleichmäßig in den Waldbeständen verteilten Probeflächen (43 im Forst Krämer, 76 im Forst Brieselang) betrug 400 m^2 . Die Häufigkeit der Arten in den Probeflächen wurde anhand der bei FREY et LÖSCH (1998) angegebenen Artmächtigkeitsskala geschätzt. Die Nomenklatur der Taxa richtet sich nach WISSKIRCHEN et HAEUPLER (1998).

2.6 Auswertung der Daten

Die Gesamtgehalte keimfähiger Diasporen in den Losungen der einzelnen Tierarten wurden jeweils auf 100 g Trockengewicht bezogen. Dafür wurden – getrennt nach den beiden Waldgebieten – stratifizierte und nicht stratifizierte Proben aller 6 Untersuchungsmonate als Gesamtprobe betrachtet. Die prozentualen Anteile der einzelnen Pflanzenarten beziehen sich ebenfalls auf die gesamte Vegetationsperiode.

Für alle endozoochor ausgebreiteten sowie alle in der Krautschicht der Probeflächen fruchtenden Gefäßpflanzenarten wurde ferner ermittelt:

- Diasporenmorphologie (nach eigener Eingruppierung, s. Abb. 2),
- Diasporengewicht (nach MÜLLER-SCHNEIDER 1986, GRIME et al. 1988 sowie eigenen Messungen, s. Abb. 3)
- regionale Biotopbindung im nordostdeutschen Tiefland (nach ROTHMALER 1994 sowie eigener Einschätzung, s. Abb. 4).

Für die von den jeweiligen Tierarten endozoochor ausgebreiteten Pflanzenarten wurden – jeweils für beide Waldgebiete – anhand der obigen Angaben Gruppenspektren der Diasporenmorphologie, des Diasporengewichts und der regionalen Biotopbindung erstellt.

Da eine direkte Bestimmung der Diasporen-Abundanzen (Anzahl pro Fläche) unverhältnismäßig aufwendig gewesen wäre, dient der auf der Grundlage der Vegetationsaufnahmen errechnete mittlere Gruppennengenanteil (s. FREY et LÖSCH 1998) der in der Krautschicht fruchtenden Gefäßpflanzenarten als Maß des Diasporenangebots in den beiden untersuchten Waldgebieten:

$$GM = \frac{\sum \text{mittlere Deckungsprozente der Vertreter einer Gruppe im Aufnahmenkollektiv}}{\sum \text{mittlere Deckungsprozente aller fruchtenden Arten im Aufnahmenkollektiv}} \times 100\%$$

3 ERGEBNISSE

Die mittleren Gehalte keimfähiger Samen in der Losung über die gesamte Vegetationsperiode (Mai bis Oktober) lagen bei den herbivoren Säugern sowohl im Forst Krämer als auch im Forst Brieselang in einer Größenordnung von ca. 50-90 pro 100 g Trockengewicht (s. Abb. 1). Im Wildschweinkot wurden dagegen nur ca. 2-3 keimfähige Samen pro 100 g, d.h. nur etwa 2,5-4,5% der in der Herbivorenlosung vorhandenen Gehalte, festgestellt.

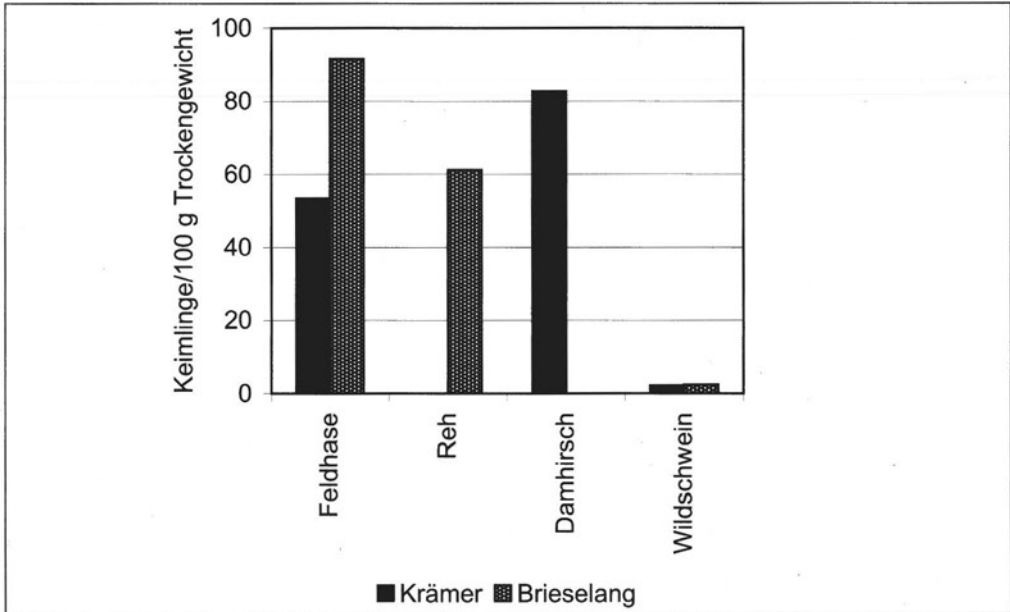


Abb. 1: Mittlere Gehalte keimfähiger Samen in der Losung der untersuchten Wildarten in den Forsten Krämer und Brieselang (Mai-Oktober)

Insgesamt konnten 65 Pflanzenarten endozoochor nachgewiesen werden, 59 im Forst Krämer und 32 im Forst Brieselang (s. Tab. 1). Während durch das Reh offenbar nur wenige (7) Pflanzenarten endozoochor ausgebreitet werden, ist das Artenspektrum bei Feldhase (27 bzw. 15 Arten) und Wildschwein (29 bzw. 21 Arten) relativ breit und beim Damhirsch mit 41 Arten am höchsten. Da unterschiedliche Lösungsmengen analysiert wurden (s. Tab. 1), ist allerdings keine absolute Vergleichbarkeit der Artenzahlen gegeben.

Nur wenige Pflanzenarten spielten mengenmäßig eine Rolle (vgl. Tab. 1): Bei den herbivoren Säugern waren dies mit Anteilen über 10% im Krämer *Agrostis capillaris*, *Poa annua* und *Rumex acetosella* s.l., im Brieselang *Arabidopsis thaliana*, *Capsella bursa-pastoris*, *Cerastium semidecandrum*, *Rumex acetosella* s.l. und *Stellaria media*. Weitere wichtige, d.h. mehrfach in größeren Mengen ausgebreitete endozoochore Arten sind *Chenopodium album*, *Deschampsia flexuosa*, *Plantago major*, *Spergularia rubra*, *Urtica dioica* und *Veronica arvensis*. Zwischen den einzelnen Tierarten gab es zwar klare Unterschiede; die meisten häufigen Arten wurden aber in den Untersuchungsgebieten jeweils von beiden untersuchten Tierarten ausgebreitet. Gehölze waren mit Ausnahme von *Sambucus nigra* nicht vertreten. Im Kot des omnivoren Wildschweins fanden sich – allerdings in weit geringerer Menge – größtenteils die gleichen Arten, doch spielten hier auch Äpfel (*Malus domestica*), Pflaumen (*Prunus domestica*) und Kartoffeln

Tab. 1: Anteile [%] der einzelnen Pflanzenarten an der Gesamtsamenmenge in der Losung der untersuchten Wildarten

Art	Feldhase		Damhirsch	Reh	Wildschwein	
	Krämer	Brieselang	Krämer	Brieselang	Krämer	Brieselang
Untersuchte Kotmenge [g]	745	129	3.728	152	3.942	2.448
Anzahl Keimlinge	398	118	3.083	93	85	55
<i>Achillea millefolium</i> agg.	O		<0,1			
<i>Agrostis capillaris</i>	WO		11,2		3,8	14,6
<i>Agrostis stolonifera</i> agg.	O		0,3		1,3	1,8
<i>Agrostis cf. viminalis</i>	O				1,3	
<i>Alopecurus geniculatus</i>	O					
<i>Amaranthus retroflexus</i>	O		1,3			
<i>Apera spica-venti</i> ²⁾	O	0,9				
<i>Arabidopsis thaliana</i>	O	23,7				
<i>Calamagrostis epigejos</i> ²⁾	WO		<0,1	6,4	1,3	
<i>Callitriche palustris</i> agg.	O				2,5	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	O					
<i>Carex arenaria</i>	WO		<0,1	6,4		
<i>Carex pilulifera</i>	WO				1,3	
<i>Cerastium holosteoides</i>	O	0,9	0,1			
<i>Cerastium semidecandrum</i>	O	20,3		31,2		
<i>Chenopodium album</i>	O	0,9	1,8	5,4	18,8	3,6
<i>Corynephorus canescens</i> ²⁾	O	1,0				
<i>Deschampsia cespitosa</i>	WO	0,3				
<i>Deschampsia flexuosa</i>	WO	5,8	0,4		2,5	
<i>Descurainia sophia</i> ²⁾	O	0,3	<0,1			
<i>Digitaria ischaemum</i>	O		<0,1			
<i>Echinochloa crus-galli</i>	O		<0,1		3,8	1,8
<i>Herniaria glabra</i> ²⁾	O		0,7			
<i>Holcus lanatus</i>	O	0,3	0,4			
<i>Juncus bufonius</i>	O		0,7		1,3	
<i>Juncus effusus</i>	WO	0,3	0,9	2,5	2,5	1,8
<i>Lycopersicon esculentum</i>	K					1,8
<i>Malus domestica</i> ¹⁾	K				6,3	9,1
<i>Medicago lupulina</i>	O		<0,1			
<i>Milium effusum</i> ²⁾	W					3,6
<i>Moehringia trinervia</i> ²⁾	W	0,3	0,3		1,3	
<i>Papaver dubium</i> s.l. ²⁾	O		<0,1			
<i>Persicaria maculosa</i>	O		0,1			
<i>Phleum pratense</i>	O		0,1			
<i>Plantago major</i> s.l.	O	0,8	1,8		1,3	
<i>Poa annua</i>	O	20,6	11,9	0,3	3,8	5,5
<i>Poa pratensis</i> agg.	WO	0,5	0,2			7,3
<i>Poa trivialis</i>	WO	0,5	0,2		2,5	16,4
<i>Polygonum aviculare</i> agg.	O		0,1		1,3	
<i>Polygonum spec.</i>	O				1,3	
<i>Prunus domestica</i> s.l. ¹⁾	K				6,3	7,3
<i>Ranunculus ficaria</i> ^{2), 3)}	W					3,6
<i>Ranunculus sceleratus</i>	O				3,8	
<i>Rubus caesius</i> ¹⁾	WO					1,8
<i>Rubus idaeus</i> ¹⁾	WO	0,5	0,1			
<i>Rumex acetosella</i> s.l.	WO	23,9	6,8	63,0	6,3	
<i>Rumex crispus</i>	O		0,2		2,5	
<i>Rumex obtusifolius</i>	O		0,2			
<i>Sagina procumbens</i>	O	0,3	0,2			1,8
<i>Sambucus nigra</i> ¹⁾	WO		0,2			
<i>Secale cereale</i>	K				1,3	
<i>Setaria italica</i> ¹⁾	K				1,3	1,8
<i>Silene pratensis</i>	O					1,8
<i>Solanum tuberosum</i> ²⁾	K		1,2		12,5	5,5
<i>Spergula arvensis</i> ²⁾	O		4,5			
<i>Spergularia rubra</i> ²⁾	O	9,6	6,8	0,4		
<i>Stellaria media</i> agg.	O	2,3	0,9	0,5	46,2	1,3
<i>Trifolium arvense</i> ²⁾	O		0,3			1,8
<i>Trifolium repens</i>	O		<0,1		1,3	
<i>Tripleurospermum perforatum</i>	O		0,2			
<i>Urtica dioica</i>	WO	0,5	6,4	2,2	5,0	3,6
<i>Vaccinium myrtillus</i>	W				1,3	
<i>Veronica arvensis</i>	O	1,5	4,2			3,6
<i>Veronica chamaedrys</i> s.l.	WO		<0,1	2,2		
<i>Veronica scutellata</i>	O		0,9			
Artenzahl	27	15	41	7	29	21

¹⁾: nicht bzw. nicht alle Samen im Untersuchungszeitraum gekeimt²⁾: Erstnachweis für Endozoochorie³⁾: Wurzelbulbillen (vegetative Diasporen!)

Regionale Biotopbindung:

W: Waldarten i.e.S.

WO: Waldarten i.w.S.

O: Offenland

K: Kulturpflanze

(*Solanum tuberosum*) eine wichtige Rolle. Unter den Dicotylen überwogen Brassicaceae, Caryophyllaceae und Polygonaceae. Während Poaceae beim Damhirsch, Feldhasen und Wildschwein jeweils ca. 10-50% der ausgebreiteten Diasporen ausmachten (v.a. im Forst Krämer, wo die Vegetation stärker von Gräsern dominiert wird), fehlten sie in der Losung des Rehs.

Erstmals endozoochor nachgewiesen wurden 13 Phanerogamen-Arten. Waldpflanzen sind davon allerdings nur die bisher ausschließlich als myrmekochor geltenden *Moehringia trinervia* (Feldhase, Damhirsch und Wildschwein) und *Ranunculus ficaria* (Wildschwein), sowie *Milium effusum* (Wildschwein), für das bisher keine Ausbreitungsagenzien bekannt waren. Bei *Ranunculus ficaria*, die in Mitteleuropa nur selten Samen bildet (ROTHMALER 1994), wurden bemerkenswerterweise die keulenförmig angeschwollenen Wurzelbulbillen und damit vegetative Propagulen vom Wildschwein in lebensfähigem Zustand ausgeschieden; dabei handelt es sich um den erstmaligen Nachweis von Endozoochorie vegetativer Diasporen.

Bei den durch herbivore Säuger ausgebreiteten Diasporen überwogen in beiden Waldgebieten solche ohne besondere Merkmale (v.a. *Capsella bursa-pastoris*, Caryophyllaceae, *Rumex acetosella* s.l.) (s. Abb. 2). Vor allem im Forst Krämer machten außerdem Diasporen mit Borsten, Grannen oder Klebhaaren (meist Gräser) größere Anteile aus. Demgegenüber fehlten Diasporen mit Ölkörper (Elaiosom), mit Fruchtfleisch sowie staubartig kleine (v.a. Farne) vollständig, obwohl Pflanzenarten mit derartigen Ausbreitungseinheiten bedeutende Anteile an der Vegetation beider Waldgebiete haben. Auch mit Haken versehene Klettfrüchte wurden nicht in der Losung nachgewiesen. Feldhase, Reh und Damhirsch breiteten offenbar fast ausschließlich sehr kleine, d.h. weniger als 1 mg wiegende Diasporen endozoochor aus (s. Abb. 3); beim Feldhasen und Reh war im Brieselang sogar fast die Hälfte der Diasporen leichter als 0,1 mg. Dieses Spektrum weicht stark von der Vegetation der Untersuchungsgebiete ab, wo Arten mit über 1 mg schweren Diasporen in der Krautschicht vorherrschen (mesophiler Waldstandort des Brieselang) oder zumindest mit über 30% Deckungsgradanteil vertreten sind (bodensaurer Waldstandort des Krämer). In der Losung des Wildschweins fanden sich dagegen auch häufiger intakte Samen von Pflanzenarten, deren Diasporen Fruchtfleisch besitzen bzw. über 1 mg schwer sind.

Im bodensauren Waldstandort des Forstes Krämer dominierten beim Feldhasen und Damhirsch Arten, die sowohl in Magerrasen oder ausdauernden Ruderalfluren als auch in Wäldern vorkommen (s. Abb. 4), v.a. *Agrostis capillaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Rumex acetosella* s.l. und *Urtica dioica*. Auch Arten einjähriger Ruderal- und Segetalfluren, Trittrasen und sonstiger Pioniervegetation spielten eine wichtige Rolle. Eigentliche Waldpflanzen, die in der Bodenvegetation des Krämer ca. 40% ausmachen, waren bei den Herbivoren mit Ausnahme von *Moehringia trinervia* nicht vertreten. Im mesophilen Waldstandort des Forstes Brieselang wurden sowohl vom Feldhasen als auch vom Reh fast ausschließlich Arten einjähriger Ruderalfluren, Trittrasen etc. endozoochor ausgebreitet, v.a. *Arabidopsis thaliana*, *Capsella bursa-pastoris* und *Cerastium semidecandrum*. Dazu kamen nur beim Feldhasen noch nennenswerte Anteile von Diasporen, die sowohl aus Magerrasen als auch aus dem Wald stammen konnten. Eigentliche Waldpflanzen, die in der Bodenvegetation des Brieselang mit ca. 80% Deckungsgradanteil bei weitem vorherrschen, fehlten dagegen völlig. Vom Wildschwein wurden in beiden Untersuchungsgebieten häufig Kulturpflanzen, aber auch einige typische Waldarten ausgebreitet (s.o. und Tab. 1).

Unter Einbeziehung der durchschnittlichen täglichen Defäkationsmengen eines Individuums sowie der geschätzten Populationsdichten der untersuchten Tierarten (s.o.) ergibt sich, daß während einer Vegetationsperiode in den untersuchten Waldgebieten durch Damhirsche und Rehe ca. 3.000 bzw. 1.400, durch Feldhasen und Wildschweine jedoch nur maximal 100 keimfähige Samen pro Hektar ausgebreitet wurden (s. Tab. 2). Große Anzahlen von Samen in Wäldern vorkommender Arten (Waldarten i.w.S.) wurden nur durch den Damhirsch transportiert (über 2.500 pro Hektar); bei den übrigen untersuchten Wildarten lag dieser Wert durchweg unter 50. Samen von weitgehend an Wälder gebundenen Pflanzenarten (Waldarten i.e.S.) wurden nur durch den Damhirsch und das Wildschwein überhaupt in nennenswerter Anzahl ausgebreitet.

Somit waren nur im bodensauren Waldstandort des Forstes Krämer größere Mengen in Wäldern vorkommender Pflanzenarten durch die untersuchten Wildtiere endozoochor; die Zahl der Samen für Wälder habitatspezifischer Arten ist mit 7-11 pro Vegetationsperiode und Hektar in beiden Waldstandorten äußerst gering. Von allen untersuchten Wildarten wurden dagegen in beiden Waldgebieten nennenswer-

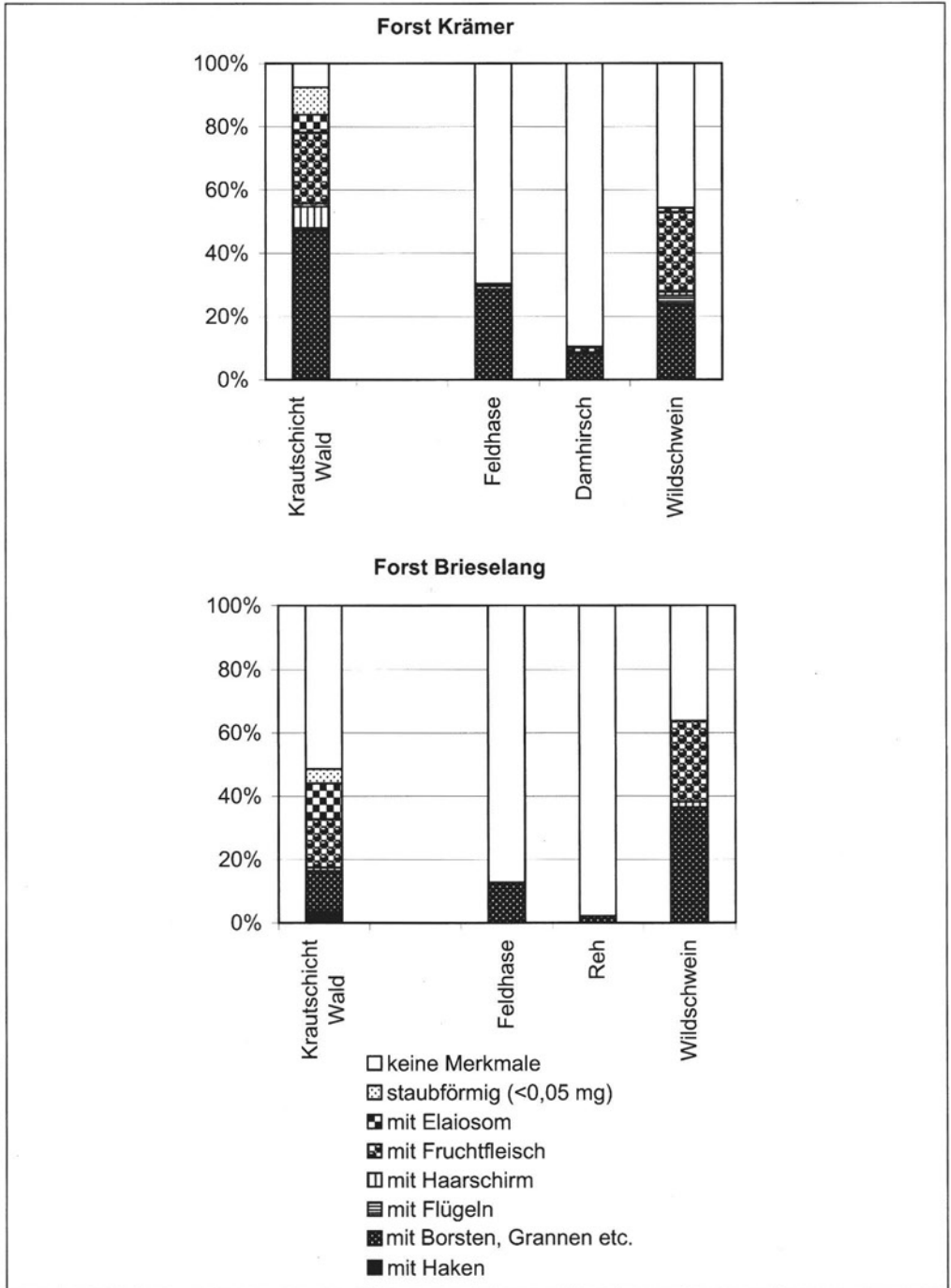


Abb. 2: Vergleich der Diasporenmorphologie der in der Krautschicht fruchtenden Pflanzenarten (mittlere Gruppenmengenanteile) mit den endozoochor ausgebreiteten Samen (relative Anteile an der Samenzahl) in den Forsten Krämer und Brieselang

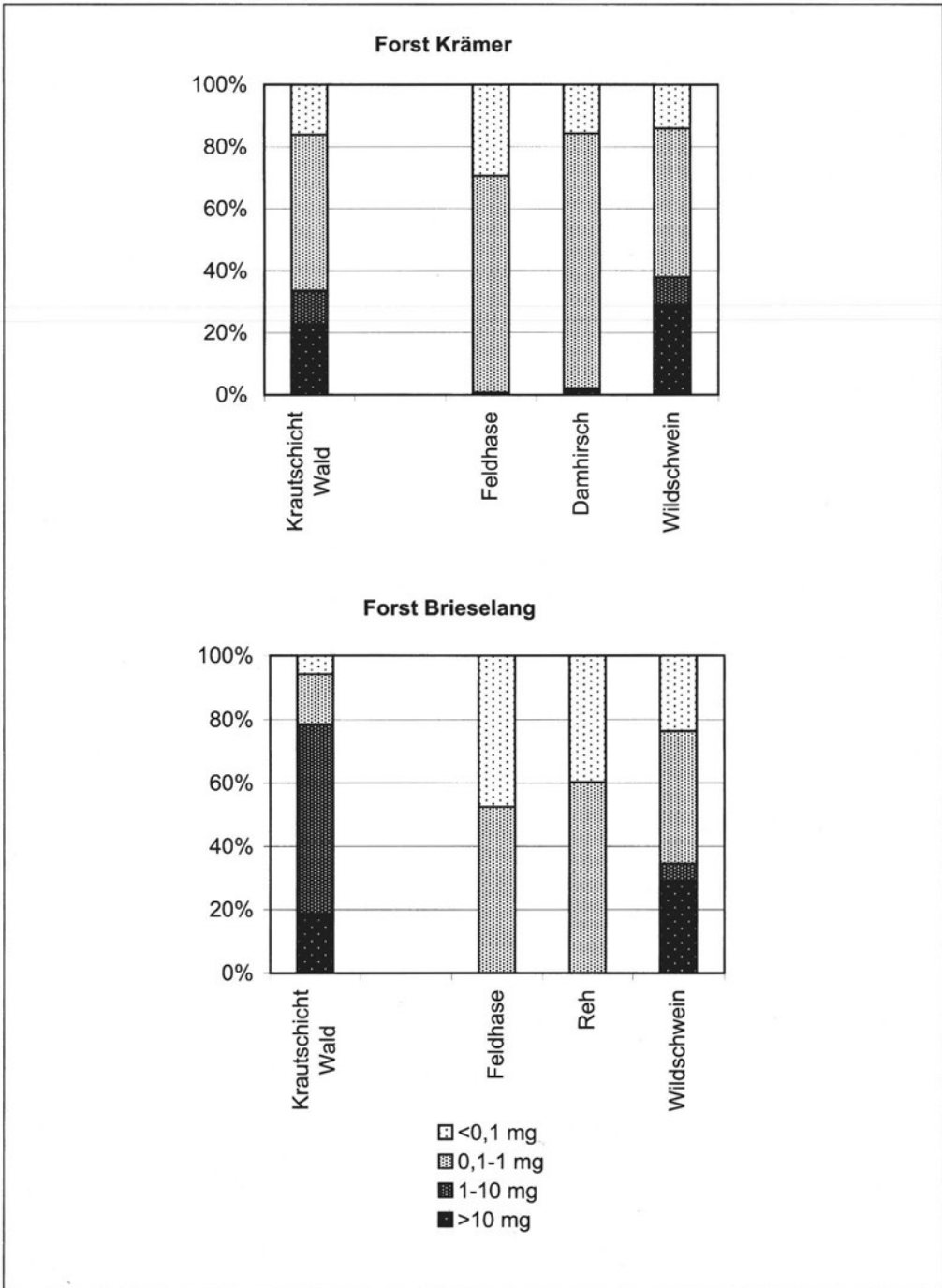


Abb. 3: Vergleich der Diasporengewichte der in der Krautschicht fruchtenden Pflanzenarten (mittlere Gruppenmen- genanteile) mit den endozoochor ausgebreiteten Samen (relative Anteile an der Samenzahl) in den Forsten Krämer und Brieselang

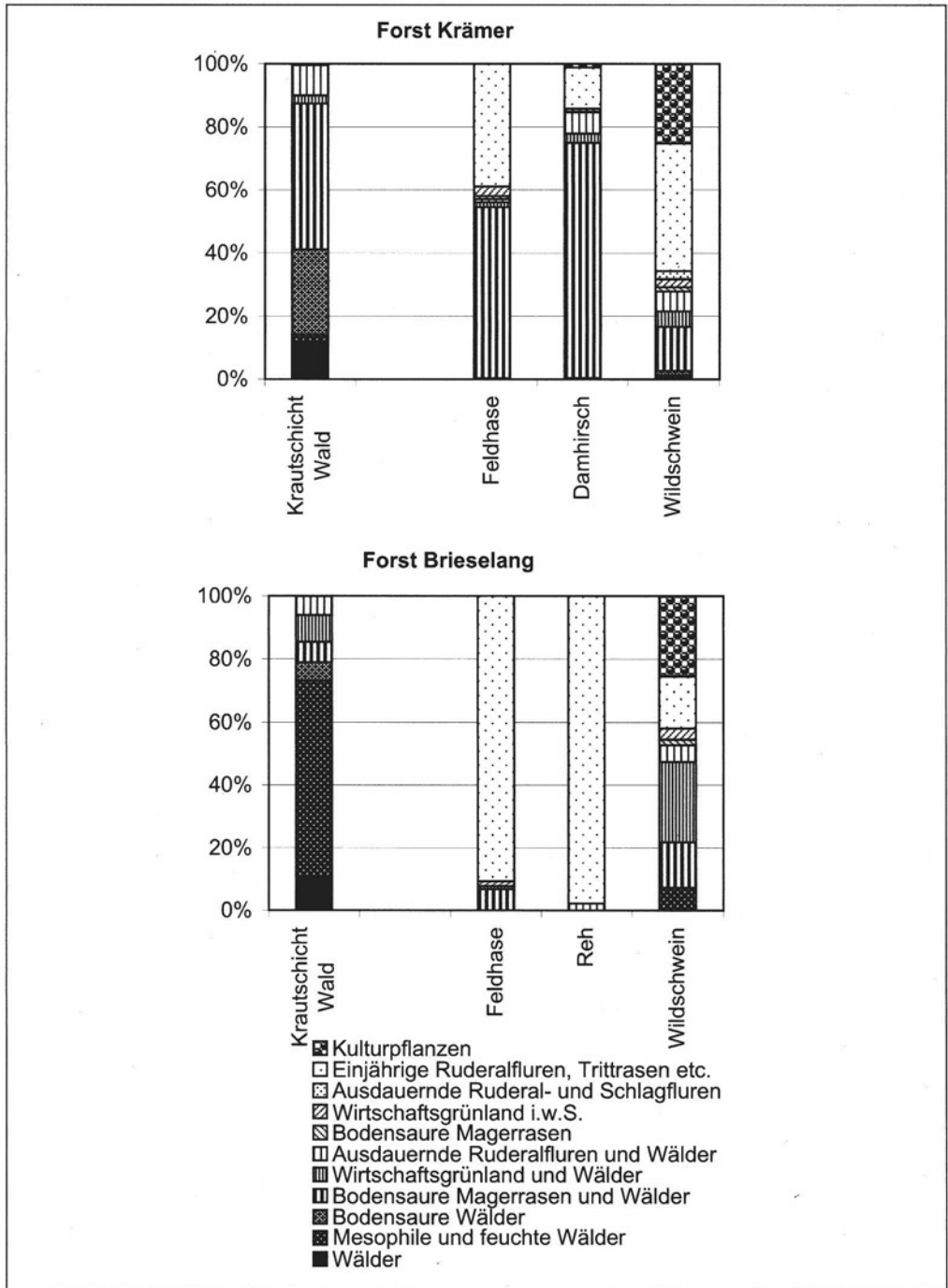


Abb. 4: Vergleich der regionalen Biotopbindung der in der Krautschicht fruchtenden Pflanzenarten (mittlere Gruppenmengenanteile) mit den endozoochor ausgebreiteten Samen (relative Anteile an der Samenzahl) in den Forsten Krämer und Brieselang

Tab. 2: Abschätzung der im Verlauf einer Vegetationsperiode durch die untersuchten Wildarten ausgebreiteten Samenmengen

Art	Feldhase		Damhirsch	Reh	Wildschwein	
	50		300	140	430	
Untersuchungsgebiet	Krämer	Brieselang	Krämer	Brieselang	Krämer	Brieselang
Mittlere Kotmenge [g d ⁻¹] ¹⁾						
Samengehalt ²⁾ im Kot [100 g Trockengewicht ⁻¹]	53,4	91,6	82,7	61,2	2,2	2,4
Ausgebreitete Samen [Individuum ⁻¹ d ⁻¹]	27	47	248	86	9	10
Mittlere Populationsdichte [100 ha ⁻¹]	1	1	7	9	4	5
Anteil Offenlandarten i.e.S. [%] ³⁾	42,9	92,3	15,4	97,9	72,2	47,3
Anteil Waldarten i.w.S. [%]	57,1	7,7	84,6	2,1	27,8	52,7
Anteil Waldarten i.e.S. [%]	0,3	0	0,3	0	2,6	7,2
Ausgebreitete Samen [Vegetationsperiode ⁻¹ ha ⁻¹] ⁴⁾						
Gesamt	48	82	3126	1388	68	93
Offenlandarten i.e.S.	21	76	482	1358	49	44
Waldarten i.w.S.	27	6	2644	30	19	49
Waldarten i.e.S.	0,1	--	9	--	2	7

¹⁾ geschätzt unter Einbeziehung des täglichen Nahrungsbedarfs (HAHN et KECH 1995, STUBBE 1997, UECKERMANN et HANSEN 1994, ZORNER 1989) und des Verhältnisses Nahrungsaufnahme / Ausscheidung (TOTTEWITZ et MELCHER 1998)

²⁾ incl. vegetativer Propagulen (bei *Ranunculus ficaria*)

³⁾ Arten einjähriger Ruderal- und Segetalfluren, Trittrassen und sonstiger Pioniervegetation, ausdauernder Ruderal- und Schlagfluren, Wirtschaftsgrünland i.w.S., bodensaure Magerrasen, sowie Kulturpflanzen

⁴⁾ 6 Untersuchungsmonate = 180 Tage

te Mengen nicht in Wäldern vorkommender Pflanzenarten (Offenlandarten i.e.S.) ausgebreitet. Den bei weitem wichtigsten Anteil daran haben – entsprechend der Gesamtzahl endozoochorer Diasporen – Rehe und Damhirsche (s. Tab. 2).

Der folgende Vergleich der ausgebreiteten Arten mit der Waldvegetation der Untersuchungsgebiete (s. Tab. 3) bezieht sich nur auf die Krautschicht, da Gehölze aus den beiden Waldgebieten (insgesamt 25 Arten in den Vegetationsaufnahmen) von den untersuchten Tierarten nicht endozoochor ausgebreitet wurden: Von den 33 mit über 10% Stetigkeit vorkommenden Arten der Krautschicht im Forst Krämer wurden nur 11 (33,3%), von den 46 Arten im Forst Brieselang nur 6 (13,0%) endozoochor nachgewiesen (s. Tab. 3). Von diesen Arten spielten nur *Agrostis capillaris*, *Rumex acetosella* s.l. und *Urtica dioica* eine mengenmäßig herausragende Rolle. Auch bei Betrachtung der gesamten Krautschicht-Flora ergibt sich ein vergleichbares Bild: Von den 69 insgesamt in den Vegetationsaufnahmen des Forstes Krämer vorkommenden Arten waren nur 17 (24,6 %), von den 80 insgesamt in denen des Forstes Brieselang nur 15 (18,8 %) in der vorliegenden Untersuchung endozoochor. Nur 15 der insgesamt 65 endozoochor ausgebreiteten Arten (23,1%) kommen in den geschlossenen Beständen zumindest eines Waldgebietes häufiger, nur 20 (30,7%) überhaupt vor. Von diesen wiederum sind in Norddeutschland nur 4 Arten (*Milium effusum*, *Moehringia trinervia*, *Ranunculus ficaria* und *Vaccinium myrtillus*) weitgehend an Waldhabitats gebunden (s. Tab. 3).

Stet: Stetigkeit [%] in den Vegetationsaufnahmen der Forsten Krämer (n=43) und Brieselang (n=76). Aufgeführt sind nur Arten mit einer Stetigkeit >10%.

Endo: Endozoochorie durch Wildschwein, Reh, Damhirsch bzw. Feldhase in den Forsten Krämer und Brieselang: ●: in großer Zahl ausgebreitet; ○ wiederholt ausgebreitet, + Einzelnachweis.

■: Weitgehende Bindung an Wälder bzw. Gehölzstrukturen im nordostdeutschen Tiefland (alle übrigen: Waldarten i.w.S.).

✦: Bindung an historisch alte Wälder im norddeutschen Tiefland (nach WULF 1997 und unveröff., HEINKEN 1998).

⬆: Ausbreitungstendenz in norddeutschen Wäldern und angrenzenden Regionen (nach SCHMIDT 1999, AMARELL 2000, ZERBE et al. 2000).

Diasporenmorphologie: borst: mit Borsten, Stacheln, Grannen oder Klebhaaren, elaiο: mit Ölkörper (Elaiοsom), fleisch: mit Fruchtfleisch, flügel: mit Flügeln, haar: mit Haarschopf oder -schirm, haken: mit Widerhaken, klein: <0,01 mg, schleim: mit schleimig-klebriger Oberfläche, --: keine Merkmale.

Ausbreitungstyp (bisher bekannt; nach MÜLLER-SCHNEIDER 1986, BONN et POSCHLOD 1998, MROTZEK et al. 1999):

ane: anemochor (Windausbreitung), auto: autochor (Selbstaussbreitung), endo: endozoochor (durch Darmpassage), epi: epizoochor (durch Anheftung an Tiere), myrm: myrmecochor (durch Ameisen) sema: semachor (Ausstreue aus Kapseln etc.). *Kursiv:* Mechanismus ermöglicht Fernausbreitung.

Tab. 3: In der Krautschicht der untersuchten Waldgebiete fruchtende Arten, ihre endozoochore Ausbreitung in der vorliegenden Untersuchung, Biotopbindung, Ausbreitungstendenz, (Diasporenmorphologie) und Ausbreitungstypen

	Krämer		Brieselang	Biotop-	Hist.	Aus-	Mor- pho- logie	Ge- wicht [mg]	Ausbrei- fungstyp
	Stet.		Endo	Stet.	Wald Endo	breit.			
Arten bodensaurer Wälder									
<i>Deschampsia flexuosa</i>	97	○	28			↑	borst	0,6	endo,epi
<i>Vaccinium myrtilus</i>	93	+	18	■			fleisch	470	endo
<i>Carex pilulifera</i>	79	○	25				--	1,2	endo,myrm
<i>Agrostis capillaris</i>	79	●	14	+		↑	--	0,05	ane,endo
<i>Calamagrostis epigejos</i>	76	+	17			↑	haar	0,04	ane,endo,epi
<i>Pteridium aquilinum</i>	55		14	■	+		klein	<0,01	ane
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	48		9				haar	0,2	endo,epi
<i>Holcus mollis</i>	44		14	■			borst	0,3	epi
<i>Melampyrum pratense</i>	41		14	■	+		elaio	4,0	myrm
<i>Rumex acetosella</i> s.l.	39	●	1	○		↑	--	0,3	endo
<i>Festuca ovina</i> agg.	37		2				borst	0,3	endo,epi
<i>Viola riviniana</i>	37					↑	elaio	1,4	myrm
<i>Carex arenaria</i>	32	+					flügel	1,1	sema
<i>Senecio sylvaticus</i>	16					↑	haar	0,2	ane
<i>Hieracium lachenalii</i>	13						haar	0,3	ane
<i>Hieracium laevigatum</i>	11						haar	0,3	ane
Arten mesophiler Wälder									
<i>Anemone nemorosa</i>			100	■	+		--	2,4	myrm
<i>Stellaria holostea</i>			92	■		↑	--	3,7	sema
<i>Milium effusum</i>	2		81	○			--	1,2	sema
<i>Convallaria majalis</i>	2		76	■	+		fleisch	800	endo
<i>Viola reichenbachiana</i>			64	■	+		elaio	1,4	myrm
<i>Deschampsia cespitosa</i>		+	61				borst	0,2	endo,epi
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.			60	■	+		--	>1,0	myrm
<i>Polygonatum multiflorum</i>	4		56	■	+		fleisch	510	endo
<i>Dactylis glomerata</i> agg.	9		52				borst	0,9	endo,epi
<i>Ranunculus ficaria</i>			51	○			--	>50	myrm
<i>Lamium galeobdolon</i>			44	■	+		elaio	1,7	myrm
<i>Hepatica nobilis</i>			43	■	+		elaio	6,3	myrm
<i>Paris quadrifolia</i>			42	■	+		fleisch	500	endo
<i>Melica nutans</i>	9		46	■			elaio	2,8	myrm
<i>Rubus caesius</i>			39	+			fleisch	500	endo
<i>Geum urbanum</i>			38	■			haken	1,9	epi
<i>Impatiens parviflora</i>			38	■			--	7,0	auto
<i>Lysimachia vulgaris</i>			38				--	0,3	sema
<i>Geranium robertianum</i>	9		32	■			--	1,4	auto
<i>Galium odoratum</i>			25	■	+		haken	8,2	epi
<i>Pulmonaria obscura</i>			22	■	+		elaio	7,2	myrm
<i>Stachys sylvatica</i>			19	■	+		--	1,4	sema
<i>Poa nemoralis</i>			13	■		↑	borst	0,2	epi
Übrige Arten									
<i>Dryopteris carthusiana</i> agg.	81		63	■		↑	klein	<0,01	ane
<i>Moehringia trinervia</i>	67	○	76	■		↑	elaio	0,2	myrm
<i>Maianthemum bifolium</i>	51		86	■	+		fleisch	150	endo
<i>Luzula pilosa</i>	69		43	■	+		elaio	1,5	myrm
<i>Oxalis acetosella</i>	60		32	■	+		schleim	1,1	auto
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	18		57	■	+	↑	borst	5,0	epi
<i>Urtica dioica</i>	20	●	46	○		↑	borst	0,2	epi,endo
<i>Rubus idaeus</i>	23	○	17			↑	fleisch	500	endo
<i>Festuca gigantea</i>	20		18	■	+		borst	1,4	epi
<i>Galium aparine</i>	16		34			↑	haken	5,7	epi
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	18		16			↑	fleisch	500	endo
<i>Galeopsis tetrahit et bifida</i>	20		12			↑	--	3,7	endo
<i>Poa pratensis</i> agg.	18	+	10	○			borst	0,3	epi,endo
<i>Mycelis muralis</i>	23		6			↑	haar	0,3	ane
<i>Alliaria petiolata</i>	11		14	■			--	2,5	sema
<i>Dryopteris filix-mas</i>	18		7	■		↑	klein	<0,01	ane
<i>Molinia caerulea</i>	2		13				--	0,6	endo
<i>Festuca rubra</i> agg.	11		2				borst	0,8	endo,epi

Fast alle charakteristischen Arten mesophiler und feuchter Wälder, die in der Waldvegetation des Brieselang vorherrschen, fehlten dagegen vollständig (*Anemone nemorosa*, *Convallaria majalis*, *Galium odoratum*, *Hepatica nobilis*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Melica nutans*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus auricomus* agg., *Stellaria holostea*, *Stachys sylvatica*, *Viola reichenbachiana* etc., s. Tab. 3). Auch die meisten allgemein verbreiteten Waldpflanzen (z.B. *Brachypodium sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella*) und charakteristischen Arten bodensaurer Wälder (z.B. *Holcus mollis*, *Melampyrum pratense*, *Viola riviniana*) wurden offenbar nicht endozoochor ausgebreitet.

4 DISKUSSION

4.1 Samengehalte und Artenspektren

Die unterschiedlichen Gehalte und Artenspektren endozoochor ausgebreiteter Samen lassen sich gut durch die Nahrungspräferenzen und die Charakteristika der Kau- und Verdauungsapparate der untersuchten Tierarten erklären.

Diasporenmorphologie und -gewicht der ausgebreiteten Samen zeigen, daß im Fall der drei untersuchten wildlebenden Herbivoren fast ausschließlich "unangepaßte" Endozoochorie („accidental endozoochory“, VAN DER PIJL 1982 bzw. „passive internal zoochory“, JANZEN 1984) vorliegt: Diasporen ohne besondere Attraktionsmittel werden zufällig zusammen mit vegetativen Pflanzenteilen aufgenommen, und vor allem sehr kleine Diasporen überleben die Passage, weil sie beim Kauvorgang leichter der Zerstörung entgehen als große (vgl. RUSSI et al. 1992).

Die im Vergleich zum Damhirsch und Feldhasen geringe Zahl ausgebreiteter Arten und das Fehlen von Gräsern beim Reh sind auf dessen abweichende Nahrungswahl zurückzuführen. Nach der Typisierung herbivorer Großsäuger in Konzentratselektierer (browser), Intermediärtyp (browser/grazer) und Grobfaserfresser (grazer) (BODMER 1990, HOFMANN 1989) gehört das Reh zum Typ des Konzentratselektierers (DRESCHER-KADEN 1976, HOFMANN 1989). Es kann Zellulose im Vormagensystem schlecht aufschließen und selektiert daher nährstoff- und eiweißreiche Nahrung wie Kräuter, Knospen und frische Laubtriebe; Gräser werden dagegen weitgehend gemieden bzw. allenfalls als junge Triebe aufgenommen (u.a. HOFMANN 1989, LEHMANN et SÄGESSER 1986, KREIE et VAUK 1991, DUNCAN et al. 1998). Der Damhirsch ist dagegen dem Intermediärtyp – mit Tendenz zum Grobfaserfresser – zuzuordnen und damit auf die Verdauung rohfaserreicher Kost eingestellt (s. DRESCHER-KADEN 1976, HOFMANN 1989). Gräser bilden meist den Hauptteil der Nahrung; außerdem werden Kräuter, Pilze, Früchte sowie verholzte und unverholzte Gehölztriebe einschließlich Blättern aufgenommen (u.a. HEIDEMANN 1986, JACKSON 1977). Der Feldhase ernährt sich in den Grundzügen ähnlich (u.a. ENGELHARDT et al. 1985, TURCEK 1964). Während von den bevorzugten Äsungspflanzen des Rehs fast nur die Kräuter Diasporen enthalten, sind in den Artenspektren von Damhirsch und Feldhase offenbar Fruchtstände vieler Kräuter und Gräser vorhanden.

Die Tatsache, daß von den Herbivoren in den Waldgebieten vor allem Offenlandarten ausgebreitet wurden, erklärt sich zum einen ebenfalls durch deren Nahrungswahl. Damhirsche beziehen ihre Nahrung in waldarmen Regionen Norddeutschlands zu einem hohen Anteil aus dem Kulturland (HEIDEMANN 1973, PETRAK 1987). Auch vorwiegend im Wald lebende Feldhasen nutzen zur Nahrungssuche häufig die angrenzenden Felder bzw. gegebenenfalls Wildäcker innerhalb der Waldgebiete (z.B. ENGELHARDT et al. 1985, ZÖRNER 1989). Zwar beziehen Rehe in Mitteleuropa den Großteil ihrer Nahrung aus den von ihnen bewohnten Waldgebieten, doch wird sie mit Vorliebe an Wald- und Wegrändern, entlang der Wechsel und offenbar auch auf Wildäckern aufgenommen, wo z.T. wiederum Arten des Offenlandes vorherrschen.

Zum anderen fehlen den meisten Waldbodenpflanzen aufgrund ihrer Diasporeneigenschaften die Voraussetzungen zur endozoochoren Ausbreitung, selbst wenn sie von Herbivoren gefressen werden: Viele besitzen über 1 mg schwere, häufig an Ameisenausbreitung angepaßte Diasporen (vgl. Tab. 3), die offenbar kaum eine Chance haben, die Passage durch den Verdauungstrakt zu überleben. So zählt z.B. *Anemone nemorosa* nach KLÖTZLI (1965), VOSER-HUBER et NIEVERGELT (1975) und SCHMIDT (1988) zu

den Pflanzenarten, die vom Rehwild im Frühjahr bevorzugt aufgenommen werden; ein Nachweis für Endozoochorie konnte jedoch nicht erbracht werden, obwohl die Art in der Bodenvegetation des Forstes Brieselang vorherrscht. Arten, deren Diasporen durch Fruchtfleisch speziell an Endozoochorie angepaßt sind („adaptive endozoochory“, VAN DER PIJL 1982) – sie sind durchweg über 10 mg schwer (vgl. Tab. 3) – werden zwar ebenfalls von allen drei untersuchten Herbivoren gefressen, ihre Samen bzw. Steinkerne jedoch zumindest vom Reh nach der Aufnahme „ausgewöllt“ und damit nicht endozoochor ausgebreitet (MÖHRING 1963).

Hinsichtlich der häufigen Arten weist das Spektrum der in der Losung gekeimten Samen nicht nur zwischen den drei untersuchten wildlebenden Herbivoren große Gemeinsamkeiten auf (s.a. WELCH 1985, MALO et SUAREZ 1995), sondern ähnelt auch auffallend dem Artenspektrum im Dung von Rindern auf nordwestdeutschem Extensivgrünland (STENDER et al. 1997) und schottischen Heidegebieten (WELCH et al. 1985). Dagegen weichen sowohl Samengehalte als auch Artenspektren stark von denen bisheriger Untersuchungen bei Rehen (HEINTZE 1915, MÜLLER-SCHNEIDER 1948) und Damhirschen (MALO et SUAREZ 1995) aus anderen Regionen Europas ab. So ermittelten MALO et SUAREZ (1995) in einem mediterranen Offenwald etwa zehnfach höhere Samengehalte. Dies bestätigt die enorme Variabilität der endozoochoren Ausbreitung in Abhängigkeit vom jeweiligen Nahrungsangebot (vgl. BONN et POSCHLOD 1998), die trotz zahlreicher Gemeinsamkeiten auch in den beiden untersuchten Waldgebieten deutlich wird.

Die extrem geringe Menge endozoochorer Diasporen beim omnivoren Wildschwein ist offenbar nicht auf weitgehende Zerstörung beim Kauvorgang bzw. während der Darmpassage zurückzuführen. Dafür sprechen nicht nur die wenig verdauten Nahrungsreste in der Losung, sondern auch die Ausscheidung zahlreicher Arten in keimfähigem Zustand, unter ihnen selbst solcher mit großen Samen sowie Wurzelbulbillen von *Ranunculus ficaria*. Auch Fütterungsversuche beim Hausschwein ergaben hohe Überlebensraten von Diasporen (HARMON et KEIM 1934, KERNER VON MARILAUN 1898). Vielmehr werden bei der vorwiegend grabend-wühlenden Nahrungssuche des Wildschweins vermutlich nur sehr wenige Diasporen aufgenommen. Obwohl Wildscheine sich auch von Insekten, kleinen Wirbeltieren und Aas ernähren, dominiert stets die pflanzliche Komponente (HAHN et KECH 1995, HERRE 1986). In Wäldern werden nicht nur oberirdische Teile von Gräsern und Kräutern, Früchte, Blätter und Pilze gefressen (u.a. GENOV 1981, LIESER et al. 1998), sondern unterirdische Organe (Rhizome, Stolone und Wurzeln) machen oft einen Großteil der pflanzlichen Nahrung aus (u.a. GENOV 1981, LABUDZKI et WLAZELKO 1998). Dies dürfte insbesondere in mesophilen Wäldern wie dem Forst Brieselang eine wichtige Rolle spielen, deren Waldbodenvegetation sich durch große Mengen nährstoffspeichernder Rhizome auszeichnet. So werden bei der Nahrungssuche vermutlich große Mengen Wurzelbulbillen von *Ranunculus ficaria* aufgenommen, von denen nur wenige in lebendem Zustand wieder ausgeschieden werden. Diese Ausbreitungsmöglichkeit muß auch für die Rhizome anderer Arten in Betracht gezogen werden. So wird die Ausbreitung von Rhizomfragmenten durch Wildtiere, v.a. Wildschweine, von FALINSKI et CANULLO (1985) als Ursache für die rasche Besiedlung von Brachäckern durch *Anemone nemorosa* im Bialowieza-Gebiet diskutiert. Während die Nahrung des Wildschweins in großen Waldgebieten fast ausschließlich im Wald aufgenommen wird, stammt in weiten Regionen Europas der Hauptanteil aus der Agrarlandschaft, v.a. Mais, Kartoffeln, Getreide und Rüben (HAHN et KECH 1995, LABUDZKI et WLAZELKO 1998, LIESER et al. 1998). Dies scheint auch in den Untersuchungsgebieten der Fall zu sein, wie der hohe Anteil von Pflanzenarten des Offenlandes und besonders von Kulturpflanzen in der Losung zeigt.

Eichen- und Buchenmast, die im Herbst einen wichtigen Teil der Nahrung von Reh (TIXIER et DUNCAN 1996), Damhirsch (u.a. HEIDEMANN 1986, JACKSON 1977) und Wildschwein (LABUDZKI et WLAZELKO 1998) ausmachen kann, wird offenbar von allen untersuchten Tieren aufgrund der Diasporengroße grundsätzlich zermahlen und verdaut (vgl. für das Wildschwein GENARD et LESCOURRET 1985).

4.2 Ausbreitungsdistanzen

Die Ausbreitungsdistanzen der endozoochoren Diasporen sind eine Funktion ihrer Retentions- bzw. Passagezeiten (Zeitraum zwischen Aufnahme und Ausscheidung) und der währenddessen von den Tieren

zurückgelegten Wegstrecken. Bei den Retentionszeiten ist zu beachten, daß sie in Abhängigkeit von der gefressenen Nahrung sehr variabel sein können (WARNER 1981); die Reviergrößen (Home ranges) schließlich ändern sich im Jahresverlauf, sind geschlechtsspezifisch und vom Lebensalter der Tiere abhängig.

Bei Feldhasen dürften die Retentionszeiten meist deutlich unter 10 h liegen (vgl. STANISFORTH et CAVERS 1977). Die Größe der Home ranges beträgt 16-200 ha; bevorzugte Äsungsflächen werden regelmäßig über Entfernungen von mehr als 1 km vom Tageseinzustand aufgesucht (s. HEWSON et TAYLOR 1968, NÜSSLEIN 1977, SCHNEIDER 1977). Für Rehwild wurden mittlere Retentionszeiten von 20-24 h festgestellt (BEHREND 1999); auch beim Damhirsch betragen sie mindestens 20 h (WARNER 1981). Die Aktionsräume von Rehen sind nach DANILKIN (1996) mit etwa (1-)7-60 ha sehr viel geringer als bei Damhirschen, für die in Schleswig-Holstein über das gesamte Jahr 730 ha ermittelt wurden (HEIDEMANN 1973). Wildschweine haben mit $43,3 \pm SD 6,2$ h noch deutlich längere Retentionszeiten (WARNER 1981); ihre Home ranges variieren von 100-700 ha (ÜBERSICHT IN HAHN et KECH 1995). Pro Nacht werden von Wildschweinen im Mittel 4, maximal 17 km zurückgelegt (Übersicht in SPITZ et JANEAU 1990).

Für von Rehen endozoochor ausgebreitete Pflanzenarten ergeben sich damit relativ geringe Ausbreitungsdistanzen, d.h. wenige 100 m dürften nur ausnahmsweise überschritten werden. Bei Feldhase, Damhirsch und Wildschwein ist dagegen auch häufiger mit Distanzen über 1 km – unter Umständen auch in benachbarte Waldgebiete – zu rechnen. Noch größere Distanzen im Bereich vieler Kilometer sind möglich, aber extrem unwahrscheinlich. Sie können nur bei außergewöhnlichen Wanderungsbewegungen vorkommen, die vor allem von Jungtieren unternommen werden. So entfernen sich nach MÜRI (1999) nur etwa 40% der Rehe im Verlauf ihres Lebens mehr als 1,5 km von ihrem Geburtsort; mit der Zunahme von Barrieren wie Autobahnen und Siedlungen ist zudem in den letzten Jahrzehnten ein signifikanter Rückgang der Wanderungsdistanzen zu verzeichnen. Einzelne Wildschweine können zwar Wanderungen bis zu 200 km durchführen (BRIEDERMANN 1990); da dies jedoch kaum innerhalb der zweitägigen Retentionszeiten geschieht, werden derartige Ausbreitungsdistanzen durch Endozoochorie nicht erreicht.

Die mittleren Ausbreitungsdistanzen aller untersuchten Tierarten liegen damit – ähnlich wie bei Eichelhähern (s. BOSSEMA 1979) – weit über denen der anderen Tiergruppen, die eine wichtige Rolle in der endo- bzw. dyszoochoren Ausbreitung von Waldpflanzen spielen. Die Distanzen betragen bei Kleinsäugetern, insbes. Nagetieren (vgl. JENSEN et NIELSEN 1986), und frugivoren Kleinvögeln (vgl. DEBUSSCHE et ISENMANN 1994, KOLLMANN 1994), meist deutlich unter 100 m, d.h. diese Gruppen sind ausbreitungsbiologisch fast nur im Nahbereich wirksam.

4.3 Bedeutung der Endozoochorie durch größere Säugetiere für die aktuelle Waldvegetation

Entscheidend für die Bedeutung der Endozoochorie für die Vegetation sind nicht die Samengehalte in der Losung der untersuchten Tierarten, sondern die im Verlauf einer Vegetationsperiode ausgebreiteten Samenmengen, in die auch die Bestandesdichten und der Nahrungsbedarf der Tiere eingehen. In den untersuchten Waldgebieten breiten demnach nur Rehe und Damhirsche große Mengen an Diasporen endozoochor aus; zur Ausbreitung eigentlicher Waldarten schließlich tragen offenbar nur Damhirsch und Wildschwein überhaupt in nennenswerter Weise bei.

Die Ergebnisse lassen sich mit Vorbehalten allgemein auf bodensaure und mesophile Waldstandorte zumindest im norddeutschen Tiefland übertragen. Demnach werden nur wenige Pflanzenarten der Wälder von Feldhasen, Rehen, Damhirschen und Wildschweinen endozoochor und damit potentiell auch über größere Distanzen ausgebreitet. Dies gilt für artenreiche, mesophile Wälder wie den Forst Briese-lang noch in weit stärkerem Maße als für bodensaure Wälder wie den Forst Krämer. Neben der Nahrungsaufnahme außerhalb der Waldbestände (s.o.) liegt die Ursache vor allem darin, daß die meisten Waldpflanzen keine für Endozoochorie durch die untersuchten Tierarten geeigneten Diasporen produzieren. Die fast ausschließlich ausgebreiteten kleinen Diasporen sind insbesondere in mesophilen Waldhabitaten nur schwach vertreten (vgl. BIERZYCHUDEK 1982). Die in der Krautschicht mesophiler Wälder vorherrschenden und auch in bodensauren Wäldern relativ stark vertretenen Arten mit über 1 mg schweren Diasporen sind dagegen auf andere Ausbreitungsvektoren angewiesen. Wichtig sind vor allem Ameisen

(z.B. *Anemone nemorosa*, *Hepatica nobilis*, *Lamiaeum galeobdolon*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Melica nutans*, *Viola* spp.), außerdem frugivore Tierarten (z.B. *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum* und *Vaccinium myrtillus*) sowie Epizoochorie (z.B. *Brachypodium sylvaticum* und *Galium odoratum*). Schließlich wirkt sich die im Vergleich zu anderen Pflanzenarten geringe Diasporenproduktion der meisten Waldbodenpflanzen (z.B. BIERZYCHUDEK 1982, SALISBURY 1942) negativ auf ihre Ausbreitungswahrscheinlichkeit aus. Hierbei ist allerdings zu beachten, daß Arten mit wenigen, großen Diasporen gegenüber solchen mit kleinen einen Vorteil bei der Etablierung haben (EZOE 1998); die Ausbreitung weniger Diasporen kann daher vergleichsweise effektiv sein.

Viele charakteristische Waldbodenpflanzen sind im norddeutschen Tiefland weitgehend an historisch alte, d.h. seit mindestens 200 Jahren kontinuierlich bestockte Wälder gebunden (u.a. HEINKEN 1998, WULF 1994, 1997, ZACHARIAS 1994); jüngere Aufforstungen besiedeln sie meist nur dann, wenn diese in der Nähe alter Waldstandorte liegen oder an diese direkt angrenzen (s. BOSSUYT et al. 1999, BOSSUYT et HERMY 2000, BRUNET et OHEIMB 1998, DZWONKO 1993, GRAAE 2001). Fehlende Fernausbreitungsmechanismen werden im Wesentlichen für die Bindung an historisch alte Wälder verantwortlich gemacht (u.a. DZWONKO et LOSTER 1989, HERMY et STIPERAERE 1981, PETERKEN 1993, PETERKEN et GAME 1984, WULF 1997, s.a. Tab. 3); sie scheinen in den über lange Zeiträume stabilen temperaten Wäldern mit flächenhaft ausgeprägten potentiell geeigneten Habitaten nicht erforderlich zu sein (vgl. BERG 1983, WILLSON 1993).

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung unterstützen weitgehend diese These, da für keine Zeigerart historisch alter Wälder Endozoochorie und damit Fernausbreitung nachgewiesen werden konnte (vgl. Tab. 3). Außerdem wurde gezeigt, daß die Bedeutung der Fernausbreitung von Diasporen durch wildlebende Säugetiere in bodensauren Wäldern größer ist als in mesophilen, weil dort ein größerer Anteil von Pflanzenarten vorkommt, deren Diasporen für eine endozoochore Ausbreitung geeignet sind. Dies könnte ein wichtiger Grund dafür sein, daß bodensaure Wälder – die generell einen niedrigeren Anteil waldspezifischer Arten besitzen – weniger Zeigerpflanzen historisch alter Wälder aufweisen als mesophile (s.a. Tab. 3), bzw. die Regeneration der Bodenvegetation in Sekundärwäldern auf nährstoffarmen, bodensauren Standorten schneller fortschreitet als auf basen- und nährstoffreichen (vgl. HEINKEN 1998).

Weiterhin können erstmals Erklärungsmöglichkeiten für das vergleichsweise hohe Ausbreitungspotential einiger Pflanzenarten gegeben werden: So könnte die relativ häufige Besiedlung neuer Waldstandorte durch *Milium effusum* (z.B. WULF 1997) und *Ranunculus ficaria* (z.B. BOSSUYT et al. 1999, BOSSUYT et HERMY 2000) wesentlich auf endozoochore Ausbreitung von Samen bzw. Wurzelbulbillen durch Wildschweine zurückzuführen sein. Bei *Moehringia trinervia* beruht die erfolgreiche Kolonisation von Sekundärwäldern (vgl. HEINKEN 1998, ZACHARIAS 1994) und die durch Eutrophierung der Standorte ermöglichte allgemein starke Ausbreitung im norddeutschen Tiefland (vgl. HEINKEN et ZIPPEL 1999, ZERBE et al. 2000) offenbar ebenfalls auf Endozoochorie.

Bedingt durch atmosphärische Nährstoffdepositionen, Bestandesdüngungen und veränderte, z.B. zu Humusanreicherung führende Bewirtschaftung haben sich im Verlauf der letzten Jahrzehnte zahlreiche weitere Pflanzenarten in norddeutschen Wäldern stark ausbreiten können (s. AMARELL 2000, ZERBE et al. 2000, Übersicht in SCHMIDT 1999, Tab. 3). Die meisten dieser Arten besitzen erwartungsgemäß ein hohes Ausbreitungspotential; bei *Agrostis capillaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Rumex acetosella* s.l. und *Urtica dioica* dürfte Endozoochorie durch wildlebende Herbivoren zumindest einen wichtigen Beitrag zur Besetzung der neuen Habitate geleistet haben.

Im Vergleich zu Schafen und Rindern, die auf Extensivgrünland zahlreiche vegetationsprägende Arten mit z. T. sehr großen Diasporenmengen endozoochor ausbreiten (s. FISCHER et al. 1995, STENDER et al. 1997, WELCH et al. 1985), ist die Rolle wildlebender Großsäuger für den endozoochoren Diasporentransport innerhalb größerer Waldgebiete oder zwischen isoliert gelegenen Waldflächen insbesondere in mesophilen Wäldern sehr gering. Neben den oben diskutierten Ursachen (Nahrungswahl, Diasporeneignung und –menge) rührt dies daher, daß die Wilddichten in den Wäldern sehr viel geringer als die von Haustieren auf beweideten Flächen sind. Da bei der früher üblichen intensiven Waldweide der Haustierbesatz in den Wäldern mindestens zehnfach höher als die heutige Populationsdichte der Großwildarten

war (s. BONN et POSCHLOD 1998), wurde in den Waldgebieten der historischen Kulturlandschaft ein Vielfaches der heutigen Diasporenmenge endozoochor ausgebreitet.

Insbesondere durch Rehe und Damhirsche werden jedoch offenbar zahlreiche Diasporen aus dem Offenland in die Waldgebiete eingetragen. Dort finden die meisten allerdings keine geeigneten Bedingungen zur Etablierung vor, sofern sie nicht in der Diasporenbank bis zu Kahlschlägen etc. überdauern können. Daher dürfte die Bedeutung der Endozoochorie durch wildlebende Großsäuger in weiten Teilen Mitteleuropas vor allem im Diasporentransport innerhalb der offenen Kulturlandschaft (Acker- und Grünlandflächen, Ruderalfluren, Wegränder und Magerrasenreste) sowie zwischen kleinflächigen Offenstandorten innerhalb der Waldgebiete (Kahlschläge, Wildäcker, Wegränder) liegen. Angesichts des Rückgangs ausbreitungsrelevanter Prozesse und der zunehmenden Fragmentierung der Habitate in der heutigen Kulturlandschaft (s. BONN et POSCHLOD 1998, POSCHLOD et BONN 1998) dürften sie hier eine wichtige landschaftsökologische Funktion übernehmen.

Soll generell die Bedeutung von größeren Säugetieren für die mitteleuropäische Waldvegetation abgeschätzt werden, so muß zum einen Endozoochorie durch Carnivore wie Füchse, Dachse und Marder, zum anderen Epizoochorie berücksichtigt werden. Von Stein- und Baumardern (*Martes foina*, *M. martes*), die sich im Spätsommer überwiegend von Früchten ernährten, wurden in den Forsten Krämer und Brieselang 1999 große Mengen von Diasporen mit Fruchtfleisch, insbesondere *Vaccinium myrtillus*- und *Rubus* spp.-Samen ausgebreitet (s. SCHAUMANN et HEINKEN 2001). Die durchschnittlichen Samengehalte in der Losung lagen ca. 400 bzw. 50mal höher als bei den Herbivoren. Trotz der geringen Populationsdichten und Defäkationsmengen wird damit von Mardern eine vielfache Menge von Waldpflanzen-Samen als von den hier untersuchten Tierarten ausgebreitet (Krämer ca. 4800, Brieselang ca. 300 pro Hektar). Ähnliches dürfte für Füchse und Dachse gelten. Epizoochorie hat aufgrund von Fellstruktur und Verhaltensweise vor allem durch das Wildschwein eine große Bedeutung (HEINKEN et al. 2001, MROTZEK et al. 1999). Offenbar wird jedoch auch die Masse der epizoochoren Diasporen von wenigen Arten mit kleinen Diasporen und sehr hoher Samenproduktion gestellt, die ihren Verbreitungsschwerpunkt außerhalb des Waldes haben.

Die Untersuchungsergebnisse ermöglichen zwar eine grobe Abschätzung, welche Pflanzenarten in welcher Anzahl durch die untersuchten Tierarten in mitteleuropäischen Waldhabitaten ausgebreitet werden. Gelegentliche ("zufällige") endozoochore Ausbreitungsereignisse unangepaßter Diasporen bleiben jedoch ebenso weitgehend unerfaßt wie andere zur Fernausbreitung führende Zufallsprozesse, z.B. Orkane. Ein solches "chance dispersal" (BERG 1983) ist jedoch für alle Waldbodenpflanzen temperater Wälder ohne offensichtliche Fernausbreitungs-Strategien notwendig, um deren Wiederbesiedlung Mitteleuropas und teilweise auch Süd-Skandinaviens nach der letzten Eiszeit innerhalb weniger Jahrtausende (BRUNET et OHEIMB 1998, CAIN et al. 1998) bzw. ihre z.T. erfolgreiche aktuelle Ausbreitung zu erklären (s.a. BONN et POSCHLOD 1998, WULF 1994). Hier besteht weiterer Forschungsbedarf. Für die heute relevante Besiedlung von standörtlich veränderten Waldstandorten sowie isolierten Sekundärwäldern (insbes. Aufforstungen) durch Waldbodenpflanzen dürften zudem "moderne", auf die Tätigkeit des Menschen zurückgehende Ausbreitungsagenzien wie Forstmaschinen u.a. Fahrzeuge eine wichtige Rolle spielen (s. BONN et POSCHLOD 1998). Auch deren Rolle sollte in Zukunft untersucht werden.

5 ZUSAMMENFASSUNG

HEINKEN, T.; HANSPACH, H.; SCHAUMANN, F.: Welche Rolle spielt die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch wildlebende Säugetiere? Untersuchungen in zwei brandenburgischen Waldgebieten. – *Hercynia* **34** (2001): 237-259.

In zwei brandenburgischen Waldgebieten (Forsten Krämer und Brieselang westlich Berlin) wurde die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen an verbreiteten, wildlebenden herbi- bzw. omnivoren Säugetiere mit größerem Aktionsradius untersucht. Dazu wurde Losung von Rehen, Damhirschen, Feldhasen und Wildschweinen über eine gesamte Vegetationsperiode gesammelt. Die in den Proben eines jeden

Monats enthaltenen Samen wurden im Gewächshaus zur Keimung gebracht. Die Ergebnisse wurden mit der Waldvegetation der beiden Untersuchungsgebiete in Beziehung gesetzt.

Die mittleren Gehalte keimfähiger Samen in der Losung lagen bei den herbivoren Säugern etwa 20 bis 40mal höher als beim omnivoren Wildschwein, das offenbar nur wenige Samen mit der Nahrung aufnimmt. Unter Berücksichtigung der Populationsdichten und Defäkationsmengen breiteten Rehe und Damhirsche in den untersuchten Wäldern eine große Zahl, Wildschweine und Feldhasen dagegen nur eine geringe Zahl von Diasporen aus. Insgesamt wurden 65 Pflanzenarten endozoochor nachgewiesen, davon 13 (u.a. *Milium effusum*, *Moehringia trinervia* und *Ranunculus ficaria*) erstmals. Das Artenspektrum war beim Reh – begründet durch die Nahrungswahl – enger als bei den übrigen untersuchten Tierarten.

Obwohl die untersuchte Losung aus den Waldgebieten stammte, enthielt sie beim Reh keine und bei den anderen Wildarten nur sehr geringe Anteile von Waldpflanzen im engeren Sinne. Die Herbivoren breiteten im mesophilen Waldstandort des Forstes Brieselang fast ausschließlich einjährige Arten der Trittrassen, Ruderal- und Segetalvegetation aus, im bodensauren Waldstandort des Forstes Krämer vor allem Arten, die sowohl in Magerrasen als auch im Wald vorkommen. Grundsätzlich wurden von den Herbivoren fast ausschließlich kleine Diasporen (<1 mg) endozoochor ausgebreitet, weil sie am ehesten beim Kauvorgang der Zerstörung entgehen. Beim Wildschwein, von dem auch größere Diasporen lebensfähig ausgeschieden wurden, fällt der hohe Anteil an Kulturpflanzen auf.

Viele der im bodensauren und die meisten der im mesophilen Waldstandort vorherrschenden Waldbodenpflanzen werden durch die untersuchten Wildtiere offenbar nicht oder nur extrem selten endozoochor ausgebreitet, weil ihre Diasporen die Darmpassage aufgrund ihrer Größe nicht überleben und nur in geringer Zahl produziert werden. Dieser Befund bestätigt das postulierte geringe Ausbreitungspotential der meisten Waldbodenpflanzen und läßt sich vermutlich allgemein auf mitteleuropäische Waldstandorte übertragen. Somit leisten Rehe, Damhirsche, Feldhasen und Wildschweine zumindest durch Endozoochorie nur einen geringen Beitrag zur Fernausbreitung von Waldpflanzen; ihre Bedeutung liegt eher in der Ausbreitung von Arten des Offenlandes.

6 DANKSAGUNG

Forstrat SCHWIDETZKY (Oberförsterei Finkenkrug) und die Revierförster FUNK und ERDMANN (Forstreviere Krämerpfuhl und Oberkrämer) ermöglichten die Durchführung der Felduntersuchungen und gaben wertvolle Auskünfte über die Waldgebiete und ihre Wildbestände. Herr RICHTER und seine Mitarbeiter von der Pflanzenphysiologie des Instituts für Biologie der FU Berlin betreuten in dankenswerter Weise die Auflaufversuche im Gewächshaus. Für Hinweise zum Manuskript danken wir Prof. Dr. W. FREY (FU Berlin), Dr. H. ELLENBERG und Dr. M. SCHMIDT (Institut für Weltforstwirtschaft, Hamburg) sowie Dr. F. TOTTEWITZ (Institut für Forstökologie und Walderfassung, Eberswalde).

7 LITERATUR

- AMARELL, U. (2000): Kiefernforste der Dübener Heide. Ursachen und Verlauf der Entstehung und Veränderung von Forstgesellschaften. – Diss. Bot. 325: 1-246.
- BASKIN, C.C.; BASKIN, J.M. (1998): Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. – San Diego.
- BEHREND, A. (1999): Kinetik des Ingestaflusses bei Rehen (*Capreolus capreolus*) und Mufflons (*Ovis ammon musimon*) im saisonalen Verlauf. – Diss. Humboldt-Universität Berlin.
- BERG, R.Y. (1983): Plant distribution as seen from plant dispersal: General principles and basic modes of plant dispersal. – Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg 7: 13-36.
- BIERZYCHUDEK, P. (1982): Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. – New Phytol. 90: 757-776.

- BODMER, R.E. (1990): Ungulate frugivores and the browser-grazer continuum. – *Oikos* **57**: 319-325.
- BONN, S.; POSCHLOD, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. – Wiesbaden.
- BOSSEMA, J. (1979): Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. – *Behaviour* **70**: 1-118.
- BOSSUYT, B.; HERMY, M. (2000): Restoration of the understorey layer of recent forest bordering ancient forest. – *Appl. Veg. Sci.* **3**: 43-50.
- BOSSUYT, B.; HERMY, M.; DECKERS, J. (1999): Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. – *J. Ecol.* **87**: 628-638.
- BRIEDERMANN, L. (1990): Schwarzwild. – 2. Aufl. Berlin.
- BRUNET, J.; OHEIMB, G. VON (1998): Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. – *J. Ecol.* **86**: 429-438.
- CAIN, M.; DAMMAN, H.; MUIR, A. (1998): Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. – *Ecol. Monogr.* **68**: 325-347.
- DANILKIN, A. (1996): Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. – London.
- DEBUSSCHE, M.; ISENMANN, P. (1994): Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy mediterranean vegetation. – *Oikos* **69**: 414-426.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (1997/1998): Monatlicher Witterungsbericht. 45. Jahrgang. – Offenbach.
- DIERSCHE, H. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. III. Syntaxonomische Gliederung der Eichen-Hainbuchenwälder, zugleich eine Übersicht der Carpinion-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. *Tuexenia* **6**: 299-323.
- DIERSCHE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Stuttgart.
- DRESCHER-KADEN, U. (1976): Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon – Mitteilung 1: Gewichtserhebung und Kapazitätmessungen am Verdauungstrakt, insbesondere am Pansen-Haubenraum von Reh, Damhirsch und Mufflon. – *Z. Jagdwiss.* **22**: 184-190.
- DUNCAN, P.; TIXIER, H.; HOFMANN, R.R.; LECHNER-DOLL, M. (1998): Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. – In: ANDERSEN, R., DUNCAN, P., LINNELL, J.D.C. (Eds.): *The European roe deer: the biology of success*: 43-69. Oslo.
- DZWONKO, Z. (1993): Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. – *J. Veg. Sci.* **4**: 693-698.
- DZWONKO, Z.; LOSTER, S. (1988): Species richness of small woodlands of the western Carpathian foothills. – *Vegetatio* **76**: 15-27.
- DZWONKO, Z.; LOSTER, S. (1989): Distribution of vascular plant species in small woodlands of the western Carpathian foothills. – *Oikos* **56**: 77-86.
- ENGELHARDT, W.; OBERGRUBER, R.; REICHOLF, J. (1985): Lebensbedingungen des europäischen Feldhasen (*Lepus europaeus*) in der Kulturlandschaft und ihre Wirkungen auf Physiologie und Verhalten. – *Ber. Bayer. Akad. Natursch. Landschaftspf. Beih.* **5**: 1-90.
- EZOE, H. (1998): Optimal dispersal range and seed size in a stable environment. – *J. Theor. Biol.* **190**: 287-293.
- FALINSKI, J.; CANULLO, R. (1985): La recolonisation des champs abandonnés par l'espèce forestière *Anemone nemorosa* L.: I. Distribution et dynamique. – *Giorn. Bot. Ital.* **119**: 1-26.
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Primärsukzessionen. – *Diss. Bot.* **110**: 1-234.
- FISCHER, S.F.; POSCHLOD, P.; BEINLICH, B. (1995): Die Bedeutung der Wanderschäfererei für den Artenaustausch zwischen isolierten Schaftriften. – *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* **83**: 229-256.
- FISCHER, S.F.; POSCHLOD, P.; BEINLICH, B. (1996): Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. – *J. Appl. Ecol.* **33**: 1206-1222.
- FREY, W.; LÖSCH, R. (1998): Lehrbuch der Geobotanik. – Stuttgart.
- Frey, W.; Heinz, S.; Pfeiffer, T. (1999): Nahausbreitung bei Pflanzen – Ermittlung der Ausbreitungsweiten von Diasporen mittels Klebeplatten. – *Bot. Jahrb. Syst.* **121**: 75-84.
- GENARD, M.; LESOURRET, F. (1985): Le sanglier (*Sus scrofa scrofa* L.) et les diaspores dans le sud de la France. – *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **40**: 343-353.
- GENOV, P. (1981): Food composition of wild boar in north-eastern and western Poland. – *Acta Theriol.* **26**: 185-205.
- GRAAE, B.J. (2001): The effect of landscape fragmentation and forest continuity on forest floor species in two regions of Denmark. – *J. Veg. Sci.* **11**: 881-892.
- GRIME, J.P.; HODGSON, J.G.; HUNT, R. (1988): Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. – London.
- GRIME, J.P.; MASON, G.; CURTIS, A.V.; RODMAN, J.; BAND, R.; MOWFORTH, M.A.G.; NEAL, A.M.; SHAW, S. (1981): A comparative study of germination characteristics in a local flora. – *J. Ecol.* **69**: 1017-1059.
- HAHN, N.; KECH, G. (1995): Literaturübersicht zur Schwarzwildforschung. – *Wildforsch. Baden-Württ.* **4**: 1-92.

- HÄRDTL, W.; HEINKEN, T.; PALLAS, J.; WELß, W. (1997): Quercion roboris, Bodensaure Eichenmischwälder. – In: DIERSCHKE, H. (Ed.): Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Heft 2: 1-51. Göttingen.
- HARMON, G.W.; KEIM, F.D. (1934): The percentage and viability of weed seeds recovered in the feces of farm animals and their longevity when buried in manure. – J. Amer. Soc. Agronom. **26**: 762-767.
- HARPER, J.L. (1977): Population biology of plants. – London.
- HEIDEMANN, G. (1973): Zur Biologie des Damhirsches (*Cervus dama* LINNAEUS, 1758). Zeitschr. Säugetierkd. Beih. **9**: 1-95.
- HEIDEMANN, G. (1986): *Cervus dama* (LINNAEUS, 1758) – Damhirsch. – In: NIETHAMMER, J.; KRAPP, F. (Eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/2: 140-158. Wiesbaden.
- HEINKEN, T. (1998): Zum Einfluß des Alters von Waldstandorten auf die Vegetation in bodensauren Laubwäldern des niedersächsischen Tieflandes. – Arch. Natursh. Landschaftsforsch. **37**: 201-232.
- HEINKEN, T. (2000): Dispersal of plants by a dog in a deciduous forest. – Bot. Jahrb. Syst. **122**: 449-467.
- HEINKEN, T.; LEES, R.; RAUDNITSCHKA, D.; RUNGE, S. (2001): Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). – J. Bryol. **23** (in press).
- HEINKEN, T.; ZIPPEL, E. (1999): Die Sand-Kiefernwälder (Dicrano-Pinion) im norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtliche und geographische Gliederung. – Tuexenia **19**: 55-106.
- HEINTZE, A. (1915): Om Synzoisk fröspridning genom fåglar. – Svensk Botanisk Tidskrift **9**: 13-22.
- HERMY, M.; STIEPERAERE, H. (1981): An indirect gradient analysis of the ecological relationship between ancient and recent riverine woodlands to the south of Breges (Flanders, Belgium). – Vegetatio **44**: 43-49.
- HERRE, W. (1986): *Sus scrofa* LINNAEUS, 1758 – Wildschwein. – In: NIETHAMMER, J.; KRAPP, F. (Eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/2: 36-67. Wiesbaden.
- HERRERA, C.M. (1984): Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: Combined effects of hawthorn, birds, mice and browsing ungulates. – Oecologia **63**: 386-393.
- HEWSON, R.; TAYLER, M. (1968): Movements of European hares in an upland area of Scotland. – Acta Theriol. **13**: 31-34.
- HOFMANN, G. (1995): Wald, Klima, Fremdstoffeintrag - ökologischer Wandel mit Konsequenzen für Waldbau und Naturschutz dargestellt am Gebiet der neuen Bundesländer Deutschlands. – Angew. Landschaftsökol. **4**: 165-189.
- HOFMANN, R.R. (1989): Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system – Oecologia **78**: 443-457.
- JACKSON, J. (1977): The annual diet of the fallow deer (*Dama dama*) in the New Forest, Hampshire, as determined by rumen content analysis. – J. Zool. **181**: 465-473.
- JANZEN, D.H. (1984): Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. – Am. Nat. **123**: 338-353.
- JENSEN, T.S.; NIELSEN, O.F. (1986): Rodents as seed dispersers in a heath - oak wood succession. – Oecologia **70**: 214-221.
- KERNER VON MARILAUN, A. (1898): Pflanzenleben 2: Geschichte der Pflanzen. 1. Aufl. – Leipzig, Wien.
- KLÖTZLI, F. (1965): Qualität und Quantität der Rehäsung. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich **38**: 1-128.
- KOLLMANN, J. (1994): Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten. – Veröff. Projekt „Angew. Ökologie“ **9**: 1-212.
- KREIE, B.; VAUK, G. (1991): Untersuchungen zur Nahrungsökologie des Rehwildes (*Capreolus capreolus*) in der Lüneburger Heide. – Säugetierkd. Inform. **3/15**: 215-225.
- LABUDZKI, L.; WLAZELKO, M. (1998): Nahrungskomponenten und tropische Stellung des Schwarzwildes im Forschungsgebiet Zielonka. – Schriften Arbeitskr. Wildbiol. Jagdwiss. Justus-Liebig-Universität Gießen **23**: 83-90.
- LEHMANN, E. VON, SÄGESSER, H. (1986): *Capreolus capreolus* – Reh. – In: NIETHAMMER, J.; KRAPP, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/2: 233-269. Wiesbaden.
- LIESER, M.; HAHN, N.; RÜTTIGER, M. (1998): Erste Ergebnisse der Nahrungswahl des Wildschweins (*Sus scrofa*) in Baden-Württemberg. – Schriften Arbeitskr. Wildbiol. Jagdwiss. Justus-Liebig-Universität Gießen **23**: 75-82.
- MALO, J.E.; SUÁREZ, F. (1995): Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. – Oecologia **104**: 246-255.
- MÖHRING, G. (1963): Zur Beerennahrung des Rehes (*Capreolus capreolus* L.). – Waldhygiene **5**: 68-69.
- MROTZEK, R.; HALDER, M.; SCHMIDT, W. (1999): Die Bedeutung von Wildschweinen für die Diasporenausbreitung von Phanerogamen. – Verh. Ges. Ökologie **29**: 437-443.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1948): Untersuchungen über endozoochore Samenverbreitung durch Weidetiere im Schweizerischen Nationalpark. – Ergebnisse wiss. Untersuch. Schweizer. Nationalpark **2**: 1-13.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich **85**: 1-263.
- MÜRI, H. (1999): Veränderungen im Dispersal von Rehen in einer stark fragmentierten Landschaft. – Z. Ökol. Natursh. **8**: 41-51.
- NUSSLEIN, F. (1977): Jagdkunde. – München.

- OPDAM, P. (1990): Dispersal in fragmented populations: the key to survival. – In: BUNCE, R.G.H.; HOWARD, D.C. (Eds.): Species dispersal in agricultural habitats: 3-17. London.
- PETERKEN, G.F. (1993): Long-term floristic development of woodland on former agricultural land in Lincolnshire, England. – In: WATKINS, C. (Ed.): Ecological effects of afforestation. Studies in the history and ecology of afforestation in western Europe: 31-43. Bristol.
- PETERKEN, G.F.; GAME, M. (1984): Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. – J. Ecol. **72**: 155-182.
- PETRAK, M. (1987): Zur Ökologie einer Damhirschpopulation (*Cervus dama* LINNÉ, 1758) in der nordwestdeutschen Altmoränenlandschaft des Niedersächsischen Tieflandes. – Schr. Arbeitskr. Wildbiol. Jagdwiss. Justus-Liebig- Univ. Gießen **17**: 1-345.
- POSCHLOD, P. (1996): Das Metapopulationskonzept – eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. – Z. Ökol. Natursch. **5**: 161-185.
- POSCHLOD, P.; BAKKER, J.P.; BONN, S.; FISCHER, S. (1996): Dispersal of plants in fragmented landscapes. – In: SETTELE, J.; MARGULES, C.R.; POSCHLOD, P.; HENLE, K. (Eds.): Species survival in fragmented landscapes: 123-127. Dordrecht.
- POSCHLOD, P.; BONN, S. (1998): Changing dispersal processes in the central European landscape since the last ice age: an explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats? – Acta Bot. Neerl. **47**: 27-44.
- REIF, A. (2001): Erstaufforstungen. Folgen für Natur und Landschaft. – AFZ/Der Wald **56**: 212-215.
- ROTHMALER, W. (1994): Exkursionsflora. Gefäßpflanzen: Kritischer Band. – Stuttgart, Jena.
- RUSSI, L.; COCKS, P.; ROBERTS, E.H. (1992): The fate of legume seeds eaten by sheep from a Mediterranean grassland. – J. Appl. Ecol. **29**: 772-778.
- SALISBURY, E.J. (1942): The reproductive capacity of plants. – London.
- SCAMONI, A. (1964): Vegetationskarte der Deutschen Demokratischen Republik (1 : 500.000) mit Erläuterungen. – Feddes Repert. Beih. **141**: 1-114.
- SCHAUMANN, F.; HEINKEN, T. (2001): Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, *M. martes*) in two contrasting woodland habitats. – Ecography (submitted).
- SCHMIDT, W. (1988): Langjährige Veränderungen der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes (Dauerflächenuntersuchungen). – Tuexenia **8**: 327-338.
- SCHMIDT, W. (1999): Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften – Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt an Beispielen aus Wäldern. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. **11**: 133-155.
- SCHNEIDER, E. (1977): Verhaltensstudien am Feldhasen (*Lepus europaeus* PALLAS). – Beitr. Jagd- Wildforsch. **10**: 277-288.
- SCHOLZ, E. (1962): Die naturräumliche Gliederung Brandenburgs. – Potsdam.
- SPITZ, F.; JANEAU, G. (1990): Spatial strategies: an attempt to classify daily movements of wild boar. – Acta Theriol. **35**: 129-149.
- STANISFORTH, R.J.; CAVERS, P.B. (1977): The importance of cottontail rabbits in dispersal of *Polygonum* ssp. – J. Appl. Ecol. **14**: 261-267.
- STENDER, S.; POSCHLOD, P.; VAUK-HENTZELT, E.; DERNEDDE, T. (1997): Die Ausbreitung durch Galloway-Rinder. – Verh. Ges. Ökol. **27**: 173-180.
- STRYKSTRA, R.J.; VERWEIJ, G.L.; BAKKER, J.P. (1997): Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system. – Acta Bot. Neerl. **46**: 387-401.
- STUBBE, C. (1997): Rehwild – Biologie, Ökologie, Bewirtschaftung. 4. Aufl. – Berlin.
- STUBBE, C.; WOSNIZEK, U.; TOTTEWITZ, F.; GORETZKI, J.; SPARING, H. (1996): Lösungsunterschiede zwischen Rot-, Dam-, Muffel- und Rehwild – Grundlage zur Wilddichtermittlung mittels des Lösungszählverfahrens. – Beitr. Jagd- Wildforsch. **21**: 127-145.
- TIXIER, H.; DUNCAN, P. (1996): Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. – Rev. Ecol. (Terre Vie) **51**: 893-921.
- TOTTEWITZ, F.; MELCHER, E. (1998): Zum Einfluß der Rotwilddefäkation auf die Verteilung von Kupfer-, Zink- und Chromiumionen. – Beitr. Jagd- Wildtierforsch. **23**: 89-94.
- TURCEK, F.J.; (1964): Endozooische Verbreitung von Gehölzsamen durch den mitteleuropäischen Feldhasen (*Lepus europaeus* E. Pall.). – Biologia (Bratislava) **19**: 541-549.
- UECKERMANN, E.; HANSEN, P. (1994): Das Damwild. 3. Aufl. – Hamburg.
- VAN DER PIJL, L. (1982): Principles of dispersal in higher plants. 3. Aufl. – Berlin, Heidelberg, New York.
- VOSER-HUBER, M.I.; NIEVERGELT, B. (1975): Feeding behaviour of roe deer. – Zeitschr. Jagdwissenschaft. **21**: 197-215.
- WARNER, A.C.I. (1981): Rate of passage of digesta through the gut of mammals and birds. – Nutr. Abstr. Rev. Ser. B **51**: 789-820.
- WELCH, D. (1985): Studies in the grazing of heather moorland in north-east Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung. – J. Appl. Ecol. **22**: 46-72.

- WILLSON, M.F. (1993): Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. – *Vegetatio* **107/108**: 261-280.
- WISSKIRCHEN, R.; HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Stuttgart.
- WULF, M. (1994): Überblick zur Bedeutung des Alters von Lebensgemeinschaften, dargestellt am Beispiel „historisch alter Wälder“. – *NNA-Berichte* **7**: 3-14.
- WULF, M. (1997): Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. – *J. Veg. Sci.* **8**: 635-642.
- ZACHARIAS, D. (1994): Bindung von Gefäßpflanzen an Wälder alter Waldstandorte im nördlichen Harzvorland Niedersachsens - ein Beispiel für die Bedeutung des Alters von Biotoptypen für den Pflanzenartenschutz. – *NNA-Berichte* **7**: 76-88.
- ZERBE, S.; BRANDE, A.; GLADITZ, F. (2000): Kiefer, Eiche und Buche in der Menzer Heide (N-Brandenburg). – *Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg* **133**: 45-86.
- ZÖRNER, H. (1989): Feldhase *Lepus europaeus* (PALLAS). – In: STUBBE, H. (Hrsg.): *Buch der Hege 1 – Haarwild*. 4. Aufl.: 285-321. Frankfurt/M.

Anschrift der Autoren:

Dr. Thilo Heinken, Heike Hanspach, Friederike Schaumann

Institut für Biologie

- Systematische Botanik und Pflanzengeographie -

Freie Universität Berlin

Altensteinstr. 6

D-14195 Berlin

E-mail: heinken@zedat.fu-berlin.de

WEGENER, U. (Hrsg.): Naturschutz in der Kulturlandschaft. Schutz und Pflege von Lebensräumen. - Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm, Gustav-Fischer-Verlag 1998. 456 S., 168 Abb., 33 Tab. - ISBN 3-437-35250-4. Preis: 55,- DM.

Vorangeschickt sei, daß dieses Buch zwar im Titel und im äußeren Erscheinungsbild deutlich verändert ist, aber im Kern dem Vorläufer (1991, 313 S., ebenfalls Fischer-Verlag) „Schutz und Pflege von Lebensräumen - Naturschutzmanagement“ entspricht. Während allerdings der Vorgänger sehr stark das Management - das Machen - betont, steht dieser Aspekt beim Nachfolger gleichberechtigt neben dem in der aktuellen Naturschutzdiskussion in den Vordergrund gerückten Prozeßschutz, welcher auf dem Zulassen natürlicher, unbeeinflusster Prozesse beruht.

An dem Buch beteiligt sind neben dem Herausgeber 18 Fachwissenschaftler, überwiegend aus dem ostdeutschen Raum.

Im einleitenden Kapitel „Naturschutz in unserer Zeit“ von L. REICHHOFF wird das Phänomen des Naturschutzes in einen Rahmen gestellt, es werden Begriffe erläutert und voneinander abgegrenzt. U. WEGENER bringt im zweiten Kapitel einen knappen Überblick über die anthropogen beeinflusste Landschaftsgeschichte Mitteleuropas sowie über die Geschichte des Naturschutzes und schließt mit einer aktuellen Standortbestimmung. Das dritte Kapitel ist den ökologischen Grundlagen des Naturschutzes gewidmet. E. NIEMANN versucht hier, die Anwendung ökologischer Gesetzmäßigkeiten im Naturschutz zu systematisieren.

Der Hauptteil des Buches ist nach Lebensräumen gegliedert, angefangen bei Wäldern und Gehölzen über das Wattenmeer, Moore, Quellstandorte, Stand- und Fließgewässer bis hin zu Wiesen und Weiden, Äckern, Streuobstbeständen und den Lebensräumen der Siedlungen. Jedes Kapitel beginnt mit einer oft ausgedehnten ökologischen Charakterisierung des entsprechenden Lebensraumes und seiner Ausprägungen. Darauf aufbauend wird die lebensraumspezifische Problematik aus Naturschutzsicht dargestellt. Wo möglich, geben schematische Darstellungen von Pflegezyklen konkrete Anhaltspunkte für praktische Maßnahmen.