

forstarchiv 80, 215-221
(2009)

DOI 10.237603004112-
80-215

© M. & H. Schaper
GmbH

ISSN 0300-4112

Korrespondenzadresse:
vonheimb@uni.
leuphana.de

Eingegangen:
19.06.2009

Angenommen:
04.09.2009

Warum werden so wenige Waldpflanzenarten vom Schalenwild ausgebreitet?

Why are only a few forest plant species dispersed by large wild ungulates?

GODDERT VON OHEIMB¹, WOLF-ULRICH KRIEBITZSCH², MARCUS SCHMIDT³, THILO HEINKEN⁴ und
HERMANN ELLENBERG⁵

¹Institut für Ökologie und Umweltchemie, Leuphana Universität Lüneburg, Scharnhorststr. 1, D-21335 Lüneburg

²Institut für Weltforstwirtschaft (WFW), Johann Heinrich von Thünen-Institut, Bundesforschungsinstitut für Ländliche
Räume, Wald und Fischerei, Leuschnerstr. 91, D-21031 Hamburg

³Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Abteilung Waldwachstum, Sachgebiet Waldnaturschutz/Naturwaldforschung,
Grätzelstr. 2, D-37079 Göttingen

⁴Biodiversitätsforschung/Spezielle Botanik, Institut für Biochemie und Biologie, Maulbeerallee 1, D-14469 Potsdam

⁵Ansverusweg 10, D-23909 Ratzeburg

Kurzfassung

Studien zur epi- und endozoochoren Ausbreitung von Gefäßpflanzen durch Rehe, Dam- und Rothirsche sowie Wildschweine in Mitteleuropa zeigen, dass vor allem Arten des Offenlandes sowie im Wald und im Offenland vorkommende Pflanzen transportiert werden, während stenotope Waldarten nur in geringem Maße ausgebreitet werden. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, Erklärungsansätze für diesen Befund zu ermitteln. Dazu wurde analysiert, welche Spektren die von wildlebenden Großherbivoren ausgebreiteten Pflanzenarten bezüglich Lebensform, Strategietyp, Diasporengewicht und Überdauerungsvermögen der Diasporen im Boden aufweisen. Diese Spektren wurden mit denen stenotoper Waldpflanzenarten verglichen.

Die 4 Tierarten transportierten Diasporen von 208 Pflanzenarten. Bei Wildschweinen wurden allein 168 Pflanzenarten gefunden. Dabei zeigt das Artenspektrum deutliche Überschneidungen: Etwa 2 Fünftel aller ausgebreiteten Arten traten bei mindestens 2 der 4 Schalenwildarten auf. Hinsichtlich der Biotopbindung der ausgebreiteten Pflanzenarten bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Tierarten.

Bei einem Vergleich des Lebensformspektrums zwischen den vom Wild ausgebreiteten Arten und den stenotopen Waldpflanzenarten wurden die größten Unterschiede bei den Geophyten und Therophyten gefunden. Die Geophyten waren nur gering vertreten, die Therophyten waren dagegen bei den ausgebreiteten Arten im Vergleich zu den eng an geschlossene Wälder gebundenen Arten überrepräsentiert. Die ausgebreiteten Arten wiesen im Vergleich zu den stenotopen Waldarten deutlich geringere Diasporengewichte und ein höheres Überdauerungsvermögen in der Diasporenbank des Bodens auf. Zoochorie durch Schalenwild bietet somit in vielen Fällen Erklärungsansätze für das Ausbreitungspotenzial von Waldpflanzenarten.

Schlüsselwörter: Ausbreitungsvektoren, Gefäßpflanzen, Endozoochorie, Epizoochorie, Damhirsch, Rothirsch, Reh, Wildschwein

Abstract

Studies on epi- and endozoochorous dispersal of vascular plants by roe deer, fallow deer, red deer and wild boar in Central Europe showed that mainly non-forest species and species that occur in forests as well as in open landscapes are transported, while stenotopic forest species are dispersed only in low numbers. In this study we analysed the spectra of plant species that are dispersed by large wild ungulates regarding life form, strategy type, diaspore weight and persistence in the diaspores bank of the soil, and compared these spectra with those of typical forest plant species.

The 4 ungulate species transported diaspores (seeds or fruits) of in total 208 plant species; wild boar alone transported 168 plant species. The spectrum of the dispersed plant species shows a considerable overlap. About two-fifth of all dispersed species were found with at least 2 of the 4 wild ungulates. There were no significant differences in the habitat preference of the dispersed plant species between the 4 ungulate species.

A comparison of the life form spectrum of the plant species dispersed by the animals and the stenotopic forest species shows the largest differences for geophytes and therophytes. Only few geophyte species were dispersed, while therophytes were over-represented among the dispersed plant species when compared to the plant species growing mainly in closed forests. The dispersed plant species have lower diaspores weight and higher persistence in the diaspores bank of the soil than the stenotopic forest species. Thus, zoochory by large wild ungulates can afford in many cases a basic approach for explanations in connection with the dispersal potential of forest plant species.

Key words: dispersal vectors, endozoochory, epizoochory, fallow deer, red deer, roe deer, wild boar, vascular plants, species traits

Einleitung

Ausbreitung ist ein Schlüsselprozess in der räumlichen Dynamik von Organismen (Bullock et al. 2002) und in Waldökosystemen eine wesentliche Voraussetzung für eine weitgehend vollständige und typische Pflanzenartenzusammensetzung. In der Regel werden Samen

und Früchte (Diasporen) höherer Pflanzen lediglich über wenige Meter ausgebreitet, während Fernausbreitungsereignisse über Entfernungen von mehreren hundert Metern selten auftreten (Willson 1993). Fernausbreitung ist jedoch wesentlich für die Dynamik fragmentierter Populationen, z. B. bei der Besiedlung neuer Standorte und der Wiederbesiedlung gestörter Flächen sowie bei der Reaktion

von Pflanzenarten auf den Wandel von Umweltbedingungen (Bonn und Poschod 1998). Sie ist vonnöten, um den Transport von Diasporen stenotoper Waldpflanzenarten zwischen fragmentierten Waldhabitaten über Offenlandbereiche hinweg zu gewährleisten. Fernausbreitungsereignisse sind entscheidend bei der Besiedlung von Erstaufforstungs- oder Sukzessionsbeständen auf vormals landwirtschaftlich genutzten Flächen oder für die Veränderung im Arteninventar nach einem Waldumbau in Richtung Laubholz.

Grundsätzlich gehören Wind, Wasser, große Säugetiere und Vögel zu den wichtigsten Vektoren für die Fernausbreitung von Diasporen (z. B. Nathan et al. 2008). Für einen effektiven Transport innerhalb und zwischen den einzelnen Waldflächen kommen bei den meisten Waldgefäßpflanzenarten neben forstlichen Aktivitäten in besonderer Weise große wildlebende Säugetiere in Frage. Aufgrund ihrer hohen Populationsdichten sowie der Menge und Zusammensetzung der aufgenommenen Nahrung sind dies in Mitteleuropa insbesondere Reh (*Capreolus capreolus*), Damhirsch (*Cervus dama*), Rothirsch (*Cervus elaphus*) und Wildschwein (*Sus scrofa*) (Heinken et al. 2005). Untersuchungen zur epi- und endozoochoren Ausbreitung in verschiedenen Landschaften Norddeutschlands haben jedoch gezeigt, dass durch die 4 Schalenwildarten bevorzugt Arten des Offenlands sowie im Wald und im Offenland vorkommende Pflanzenarten ausgebreitet werden, während Arten mit enger Waldbindung nur in einem geringen Maße transportiert werden (Heinken et al. 2005, 2006). Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, Erklärungsansätze für diesen Befund zu ermitteln, indem einige biologische Eigenschaften der nachweislich vom Schalenwild in Mitteleuropa ausgebreiteten Gefäßpflanzenarten analysiert und mit denjenigen der stenotopen Waldpflanzenarten verglichen werden. Als komplexe Eigenschaften wurden die Lebensform nach Raunkjær (Ellenberg et al. 2001) und der Strategietyp (Grime et al. 1988) ausgewählt, da diese bei den stenotopen Waldpflanzenarten sehr charakteristische Spektren aufweisen (hohe Anteile an Geophyten und stress-toleranten Arten, geringe Anteile an Therophyten und ruderalen Arten). In verschiedenen Studien konnte gezeigt werden, dass das Diasporengewicht eng mit dem Ausbreitungspotenzial korreliert ist (Pakeman et al. 2002, Römermann et al. 2005). Nach Pakeman et al. (2002) besteht zudem ein positiver Zusammenhang zwischen dem Überdauerungsvermögen in der Diasporenbank des Bodens und der Keimfähigkeit nach endozoochorer Ausbreitung durch Säugetiere.

In der vorliegenden Arbeit wird den folgenden Fragen nachgegangen:

1. Werden von den verschiedenen Tierarten unterschiedliche Artenspektren ausgebreitet?
2. Wie unterscheiden sich die untersuchten Merkmale der von wildlebenden Großherbivoren in Wäldern ausgebreiteten Pflanzenarten von denen stenotoper Waldpflanzenarten?
3. Ergeben sich Unterschiede in den Artenspektren zwischen epi- und endozoochorer Ausbreitung?

Material und Methoden

In die Analysen wurden alle zur endo- und epizoochoren Ausbreitung von Gefäßpflanzenarten durch Schalenwild in Mitteleuropa publizierten Daten einbezogen, soweit sie nach vergleichbarer Methodik entstanden sind (Tabelle 1). Für die Untersuchungen zur Endozoochorie wurde frische Losung der Schalenwildarten in den Wäldern der jeweiligen Untersuchungsgebiete in der Zeit von April bis November gesammelt. Die Losungsproben wurden dann im Gewächshaus in Keimchalen auf hitzesterilisiertem Waldboden ausgebracht. Die unter diesen Bedingungen gekeimten Pflanzen wurden bis zur Bestimmbarkeit beobachtet und ausgezählt. Für die Erfassung der Epizoochorie wurde das Fell von Tieren, die in den Wäldern der Untersuchungsgebiete erlegt worden waren, ausgekämmt und ihre Hufe wurden ausgebürstet. Teilweise wurden die Diasporen direkt bestimmt und ausgezählt, teilweise wurden sie wie diejenigen aus den Losungsproben behandelt. Weitere Details zu den methodischen Ansätzen sowie Auflistungen der gekeimten Pflanzenarten sind den in Tabelle 1 zusammengestellten Arbeiten zu entnehmen.

Die Auswertungen beziehen sich auf die Biotopbindung der Arten nach Schmidt et al. (2003), den Spektren der Lebensformen nach Raunkjær (Ellenberg et al. 2001), dem Diasporengewicht und den Strategietypen nach Grime et al. (1988) und dem Überdauerungsvermögen in der Diasporenbank des Bodens nach Thompson et al. (1997).

Schmidt et al. (2003) klassifizieren die Waldgefäßpflanzenarten zunächst nach den Vegetationsschichten: Arten der Baumschicht (B), der Strauchschicht (S) und der Krautschicht (K). Die Krautschicht-Arten werden dann nach dem Grad der Bindung an den Wald aufgeteilt: K1 „weitgehend an Wald gebunden“ (im Folgenden auch „stenotope Waldarten“ genannt), K2 „im Wald und im Offenland“. Alle nicht bei Schmidt et al. (2003) aufgeführten Arten werden im Folgenden der Gruppe „O“ (Offenland) zugeordnet.

Grime et al. (1988) vergeben für jede Art einen Strategietyp, der entweder die 3 primären Strategien Konkurrenz (C), ruderale Strategie (R) bzw. Stress-Toleranz (S) oder die 4 sekundären Strategien CR, SC, SR und CSR umfasst. Berücksichtigt werden zudem intermediäre Strategietypen, z. B. CR/CSR. In Anlehnung an Pakeman et al. (2002) werden die Strategien in Zahlen zwischen 0 und 1 umgewandelt, abhängig davon, welchen Anteil einer der 3 primären Strategietypen bei einer Pflanze einnimmt. So erhält beispielsweise der Strategietyp „C“ den Wert 1 für Konkurrenz und jeweils 0 für die beiden anderen Strategietypen. Bei „CR“ werden je 0,5 an C und R verteilt und bei „CSR“ jeweils 0,33 an die 3 Strategietypen. Intermediäre Typen wie „CR/CSR“ ergeben Werte von 0,416 für C und R (Mittelwert aus 0,5 und 0,33) sowie 0,167 für S (0,33/2). Mit dieser Umwandlung lassen sich für einen Artenvergleich Mittelwerte für die 3 primären Strategietypen berechnen.

Tab. 1. Datengrundlage der Untersuchungen.
Base data of the study.

Autoren	Untersuchungsgebiet	Tierart	Ausbreitungstyp
Mrotzek et al. (1999)	Niedersachsen, Forstamt Bramwald	Schwarzwild	Epizoochorie
Heinken et al. (2001)	Brandenburg, Naturraum Luchland	Dam-, Reh- und Schwarzwild	Endozoochorie
Heinken und Raudnitschka (2002)	Brandenburg, Forstort Brieselang	Reh- und Schwarzwild	Epizoochorie
Schmidt et al. (2004)	Schleswig-Holstein, Kreis Herzogtum Lauenburg sowie Niedersachsen, Kreis Lüchow-Dannenberg	Rehwild und Schwarzwild	Epi- und Endozoochorie
von Oheimb et al. (2005)	Schleswig-Holstein, Kreis Herzogtum Lauenburg sowie Niedersachsen, Kreis Lüchow-Dannenberg	Rotwild	Endozoochorie

Tab. 2. Zahl der gekeimten Pflanzenarten aus Diasporen, die von Fellen und Hufen (epizoochor) bzw. aus der Losung (endozoochor) von 4 Schalenwildarten stammen.

* ausschließlich epi- bzw. endozoochor ausgebreitet

** bei mindestens 2 der 4 Wildarten nachgewiesen

Number of plant species germinating from diaspores collected from fur and hooves (epizoochor) and from faecal pellets (endozoochor) of 4 wild ungulate species. Schwarzwild = wild boar, Rehwild = roe deer, Rotwild = red deer, Damwild = fallow deer.

* dispersed exclusively via epizoochory and via endozoochory, respectively

** found with at least 2 out of 4 ungulate species

	Schwarzwild	Rehwild	Rotwild	Damwild	total
Epizoochor	136 (98)*	45 (27)*	-	-	149 (88)*
Endozoochor	70 (32)*	38 (20)*	59	39	120 (59)*
total	168	65	59	39	208 (79)**

Thompson et al. (1997) führen pro Pflanzenart die Anzahl der Nachweise aus empirischen Diasporenbankuntersuchungen auf. Dabei wird eine vorübergehende („transient“) oder dauerhafte („persistent“) Lagerung von keimfähigen Diasporen im Boden unterschieden. „Vorübergehend“ bedeutet, dass die Diasporen weniger als 1 Jahr im Boden überdauern und „dauerhaft“, dass sie länger als 1 Jahr im Boden zu finden sind. Um die einzelnen Pflanzenarten miteinander vergleichen zu können, wird der *Longevity Index* (LI) nach Thompson et al. (1998) berechnet. Dabei gilt:

LI = (Anzahl der Nachweise über eine dauerhafte Diasporenbank) / (Anzahl der Nachweise über eine vorübergehende Diasporenbank + Anzahl der Nachweise über eine dauerhafte Diasporenbank).

Der Index kann Werte zwischen 0 und 1 einnehmen (0 bedeutet, dass keine Nachweise über eine dauerhafte Diasporenbank vorhanden sind; 1 bedeutet, dass alle Nachweise eine dauerhafte Diasporenbank anzeigen). In die Auswertungen für die vorliegende Arbeit wurden nur Arten mit mindestens 4 Nachweisen bei Thompson et al. (1997) einbezogen.

Die statistische Absicherung der Ergebnisse wurde mit VassarStats (Lowry 1999-2009) durchgeführt. Der Vergleich der Unterschiede zwischen den Merkmalen der Pflanzenarten, die von den verschiedenen Wildtierarten ausgebreitet wurden und den stenotopen Waldarten bzw. der vom Schwarzwild endo- bzw. epizoochor ausgebreiteten Arten erfolgte durch Prüfung des Gesamteffektes mit dem Chi-Quadrat-Test. Der Vergleich zwischen den Merkmalen der ausgebreiteten Pflanzenarten und der stenotopen Waldarten bezieht sich lediglich auf krautige Arten.

Ergebnisse

Insgesamt wurden von den 4 untersuchten Schalenwildarten 208 Gefäßpflanzenarten epi- und endozoochor ausgebreitet, davon allein 168 vom Schwarzwild (Tabelle 2). Etwa zwei Fünftel aller epi- und endozoochor ausgebreiteten Arten fanden sich bei mindestens 2 der 4 Schalenwildarten. Ein Transport in den Fellen und Hufen der Tiere konnte für 149 Pflanzenarten nachgewiesen werden. Von diesen wurden 88 Arten ausschließlich epizoochor ausgebreitet. In der Losung der Tiere wurden 120 Pflanzenarten nachgewiesen; annähernd die Hälfte (59) unterlag ausschließlich der endozoochoren Ausbreitung. Die gemeinsame Auswertung aller Daten zeigt, dass der Anteil der eng an Wald gebundenen Arten (Gruppe K1) im Spektrum der ausgebreiteten Arten bei allen Wildtierarten gering war (Abbildung 1). Hingegen beträgt der Anteil der im Wald und Offenland verbreiteten Arten (Gruppe K2) etwa 40 %. Mit Anteilen zwischen 40 und 50 % traten die Freilandarten (Gruppe O) besonders häufig auf. Zwischen den Tierarten ergaben sich keine signifikanten Unterschiede ($\chi^2 = 6,39$, FG = 9; $p = 0,70$).

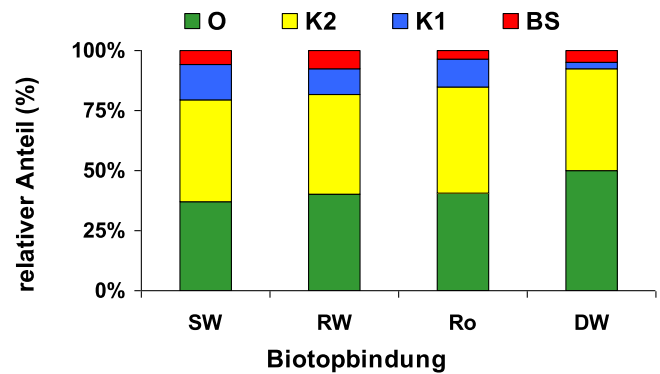


Abb. 1. Prozentuale Anteile der Wald- und Offenlandarten an der Gesamtzahl der von 4 Schalenwildarten ausgebreiteten Pflanzenarten (Gesamtzahl der Pflanzenarten je Wildart: s. Tabelle 2; Einteilung der Gruppen nach Schmidt et al. 2003 (vereinfacht): BS: Arten der Baum- und Strauchschicht; K1: stenotopie Waldarten; K2 im Wald wie im Offenland vorkommende Arten; O: Offenlandarten). Schalenwildarten: SW: Wildschwein; RW: Reh; Ro: Rothirsch; DW: Damhirsch.

Percentages of the number of plant species dispersed by 4 ungulate species according to their habitat preferences (total number of plant species per ungulate species: see Table 1; species groups according to Schmidt et al. 2003 (simplified): BS: species of the tree and shrub layer; K1: stenotopic forest plant species; K2: species occurring in forests as well as in open vegetation; O: species occurring in open vegetation). Ungulate species: SW: wild boar; RW: roe deer; Ro: red deer; DW: fallow deer.

Epi- und endozoochor ausgebreitete krautige Pflanzenarten

Die Lebensformspektren der vom Wild ausgebreiteten krautigen Arten und der stenotopen Waldpflanzenarten unterschieden sich signifikant (Tabelle 3), besonders bei den Geophyten und Therophyten (Abbildung 2a). Bei den Werten der nachgewiesenen Pflanzenarten stellten die Therophyten bei allen Schalenwildarten die zweitgrößte Gruppe und die Geophyten spielten eine zu vernachlässigende Rolle. Dies war bei den stenotopen Waldpflanzenarten genau umgekehrt (Abbildung 2a). Auch eine Auswertung der Strategietypen ergab deutliche Unterschiede (Tabelle 3): Durch Schalenwild wurden in großem Umfang ruderales Arten ausgebreitet, während sich die stenotopen Waldpflanzenarten durch hohe Anteile an Stresstoleranz auszeichneten (Abbildung 2b).

Signifikante Unterschiede traten auch bei den Diasporengewichten und beim Überdauerungsvermögen der Diasporen im Boden auf (Tabelle 3). Bei den Keimungsversuchen liefen insbesondere beim Dam- und Rotwild ein besonders hoher Anteil von Pflanzenarten mit sehr leichten Diasporen auf ($\leq 0,5$ mg, Abbildung 3a). Dagegen lagen die Diasporengewichte von mehr als zwei Dritteln der stenotopen Waldpflanzenarten über 0,5 mg, bei mehr als einem Drittel der Arten betrug sie über 2 mg.

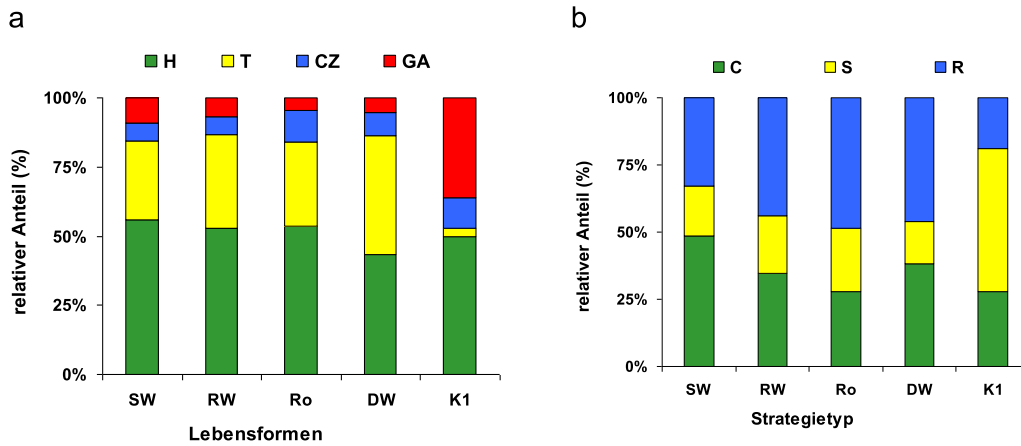


Abb. 2a und b. Prozentuale Anteile an der Anzahl der vom Wild ausgebreiteten krautigen Arten und der stenotopen Waldpflanzenarten (Gruppe K1 nach Schmidt et al. 2003) getrennt nach der Lebensform (a) und dem Strategietyp (b). Lebensformen: H: Hemikryptophyt; T: Therophyt; CZ: holzige und krautige Chamaephyten, zusammengefasst; GA: Geophyten und Hydrophyten, zusammengefasst; Strategietyp: C: Konkurrenz; S: Stress-Toleranz; R: ruderaler Strategie. Schalenwildarten: siehe Abbildung 1. Percentages of the number of herbaceous plants dispersed by 4 ungulate species and of the stenotopic forest plant species (group K1 according to Schmidt et al. 2003) according to (a) life form (Ellenberg et al. 2001) and (b) strategy type (Grime et al 1988). Life form: H: hemikryptophytes; T: therophytes; CZ: woody and herbaceous chamaephytes, pooled; GA: geophytes and hydrophytes, pooled; Strategy type: C: competition; S: stress-tolerance; R: ruderal. Ungulate species: see Figure 1.

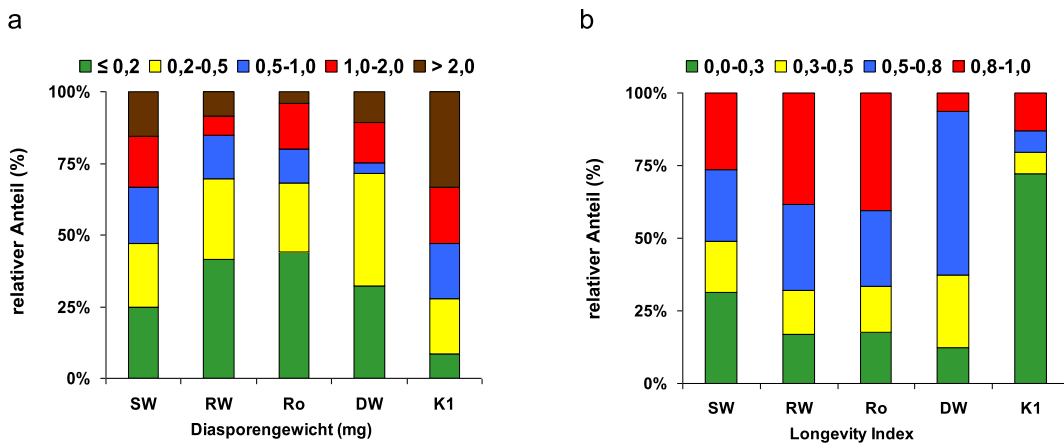


Abb. 3a und b. Spektren des Diasporengewichts (a) und der Überdauerung in der Diasporenbank (*Longevity Index*, b) der ausgebreiteten krautigen Arten und der stenotopen Waldpflanzenarten. Schalenwildarten: siehe Abbildung 1. Spectra of diaspore weight (a) and persistence in the diaspore bank of the soil (*Longevity Index*, b) of the wild ungulate-dispersed and the stenotopic herbaceous forest plant species. Ungulate species: see Figure 1.

Tab. 3. Vergleich von Merkmalen der stenotopen Waldarten und der krautigen Pflanzenarten, die von den 4 untersuchten Wildtierarten ausgebreitet wurden. Prüfung der Signifikanz von Unterschieden der untersuchten Merkmale mithilfe des Chi-Quadrat-Testes.

Comparison of traits of stenotopic forests plant species and of herbaceous plants dispersed by large wild ungulates. Tests of differences in the traits by the chi-square test.

	Chi-Quadrat	FG	p
Lebensformen	113,48	12	< 0,001
Strategietypen	58,78	8	< 0,001
Diasporengewicht	88,73	16	< 0,001
<i>Longevity Index</i>	168,75	12	< 0,001

Insgesamt 72 % der stenotopen Waldpflanzenarten besitzen Diasporen, die in Diasporenbankuntersuchungen als nur vorübergehend im Boden befindlich charakterisiert werden ($LI \leq 0,3$, Abbildung 3b), die Hälfte von ihnen mit einem *Longevity Index* von 0. Nur etwa ein Fünftel der Waldpflanzenarten zeichnet sich durch LI-Werte > 0,5 und damit durch ein längerfristiges Verweilen in der Diasporenbank aus. Dagegen produzieren die Hälfte (Schwarzwild) bzw. zwei Drittel (übrige Wildarten) der ausgebreiteten Arten Diasporen, die langfristig im Boden keimfähig bleiben.

Vergleich zwischen epi- und endozoochorer Ausbreitung beim Schwarzwild

Weil das Schwarzwild die meisten Pflanzenarten ausbreitet, wird am Beispiel dieser Tierart untersucht, inwiefern sich die epi- und die endozoochor ausgebreiteten Pflanzenarten hinsichtlich der untersuchten Merkmale unterscheiden. Schwach signifikante Abweichungen bestehen bei der Biotopbindung (Tabelle 4), signifikante Unterschiede bei den Lebensformen. Während die epizoochore Ausbreitung

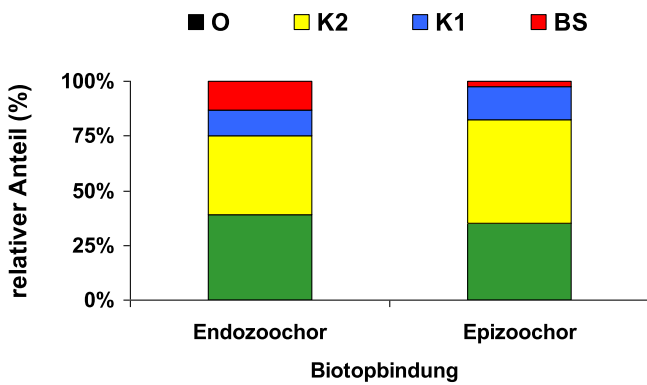


Abb. 4. Prozentuale Anteile der vom Schwarzwild epi- und endozoochor ausgebreiteten Arten getrennt nach der Biotopbindung. Gruppen siehe Abbildung 1. Percentages of the plant species dispersed epi- and endozoochorously by wild boar according to their habitat preferences. For groups see Figure 1.

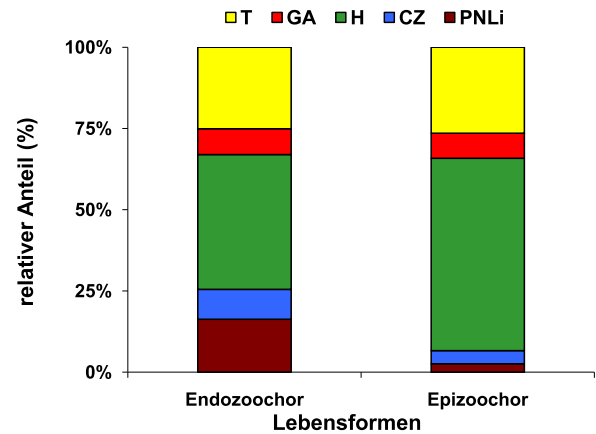


Abb. 5. Prozentuale Anteile der vom Schwarzwild epi- und endozoochor ausgebreiteten Arten getrennt nach der Lebensform. PNLI: Phanerophyten, Nanophanerophyten und Lianen, zusammengefasst; CZ: holzige und krautige Chamaephyten, zusammengefasst; H: Hemikryptophyten; GA: Geophyten und Hydrophyten, zusammengefasst; T: Therophyten.

Tab. 4. Vergleich von Merkmalen der Pflanzenarten, die vom Schwarzwild endo- bzw. epizoochor ausgebreitet wurden. Prüfung der Signifikanz von Unterschieden der untersuchten Merkmale mithilfe des Chi-Quadrat-Testes. Comparison of traits of the plants dispersed endo- respectively epizoochoric by wild boar. Tests of differences in the traits by the chi-square test.

	Chi-Quadrat	FG	p
Biotopbindung	11,08	3	0,011
Lebensformen	14,65	4	0,006
Strategietypen	3,81	2	0,149
Diasporengewicht	5,62	4	0,229
Longevity Index	4,61	3	0,203

von Gehölzen kaum eine Rolle spielt, beträgt der Anteil gekeimter holziger Arten aus den Losungsproben etwa 20 % (Abbildungen 4 und 5). Anhand der ausgebreiteten krautigen Pflanzenarten sind zwischen den beiden Ausbreitungstypen keine wesentlichen Differenzen erkennbar (Gruppen K und O, Abbildung 4). Keine gesicherten Unterschiede bestehen zwischen den beiden Ausbreitungstypen im Spektrum der Strategietypen, der Diasporengewichte und der Verweildauer der Diasporen im Boden (Tabelle 4).

Diskussion

Die Charakteristika der von den betrachteten Tierarten ausgebreiteten Pflanzenarten weisen keine gravierenden Unterschiede auf und auch das Artenspektrum ist relativ ähnlich. Die Tatsache, dass durch Schalenwild in erster Linie Arten des Offenlandes sowie im Wald und im Offenland vorkommende Arten ausgebreitet werden, zeigt, dass das Wild hauptsächlich Diasporen von außerhalb des Waldes gelegenen Äsungsflächen (Waldwiesen und -wegränder oder landwirtschaftliche Flächen) in die Wälder einträgt (vgl. Heinken et al. 2005). Dort schaffen aber erst natürliche Störungen oder forstliche Maßnahmen die Möglichkeiten für die zeitweilige Etablierung dieser Arten (von Oheimb et al. 2007, von Oheimb und Härdtle 2009). Baum- und Straucharten haben lediglich geringen Anteil an den ausgebreiteten Arten. Große Diasporen wie Eicheln und Bucheckern bleiben sehr selten im Fell haften (Römermann et al. 2005) und

Percentages of the plant species dispersed epi- and endozoochorously by wild boar with regard to life form. PNLI: Phanerophyten, nanophanerophytes and liane, pooled; CZ: woody and herbaceous chamaephytes, pooled; H: hemicryptophytes; GA: geophytes and hydrophytes, pooled; T: therophytes.

werden offenbar in aller Regel vom Wild direkt zerkaut (Heinken et al. 2002). Birkensamen mit einem Gewicht unter 0,2 mg als Beispiel für kleine Diasporen von Bäumen liefen in Proben von 3 der 4 Tierarten auf. Da Birkensamen häufig auf Blättern und anderen Pflanzenteilen aufliegen, erfolgt offenbar eine zufällige Aufnahme der Samen durch Schalenwild. Beim Schwarzwild ist dies auch im Rahmen der grabend-wühlenden Nahrungssuche möglich. Neben Birken keimten als weitere Vertreter von holzigen Gewächsen Arten mit großen fleischigen Früchten wie z. B. Himbeere (*Rubus idaeus*, alle 4 Wildarten), Brom- und Kratzbeere (*Rubus fruticosus* bzw. *R. caesius*, Wildschwein), und Blaubeere (*Vaccinium myrtillus*, Rot- und Schwarzwild) aus den Losungsproben. Die kleinen Samen bzw. Steinkerne dieser Arten durchlaufen den Darmtrakt offenbar häufig unbeschadet. Dementsprechend bestehen signifikante Unterschiede zwischen der epi- und der endozoochoren Diasporenausbreitung, die sich durch eine größere Bedeutung der endozoochoren Ausbreitung bei holzigen Arten bemerkbar macht. Auch in der Losung von Mardern (*Martes foina*, *M. martes*, Schaumann und Heinken 2002) und Hasen (*Lepus europaeus*, Heinken et al. 2001) wurden *Rubus*-Arten nachgewiesen.

Ein Vergleich der Verteilung der Lebensformen der stenotopen Waldarten (Gruppe K1) mit den Lebensformen der ausgebreiteten krautigen Arten ergibt große Unterschiede für die Geophyten und die Therophyten. Geophyten in Wäldern sind zumeist durch eine sehr geringe Anzahl von Diasporen mit hohem Gewicht gekennzeichnet (Bierzchudek 1982, Heinken et al. 2002). Zudem erreichen viele Geophyten nur eine geringe Wuchshöhe und sind damit für das äsende Wild weniger attraktiv als z. B. kniehoch wachsende Pflanzen (Ellenberg et al. 2009). Darüber hinaus vergilben sie häufig mit der Samenreife, so dass keimfähige Samen nicht parallel zur Blatt-äsung aufgenommen werden. Insgesamt besteht somit eine geringe Wahrscheinlichkeit, keimfähige Diasporen dieser Gruppe von Arten im Fell oder in der Losung zu finden. Die Therophyten sind dagegen bei den ausgebreiteten Arten im Vergleich zu den typischen Waldarten überrepräsentiert. Sie besitzen einen eindeutigen Verbreitungsschwerpunkt an häufig gestörten Plätzen des Offenlandes (84 % sind Offenlandarten und der relative Anteil der ruderalen Strategie nach

Grime et al. (1988) beträgt 90 %) und sind auf eine effektive Ausbreitung durch oft kleine (≤ 1 mg) und in großer Zahl produzierte Samen angewiesen.

Bei den Untersuchungen wurden Arten mit morphologischen Anpassungen der Diasporen (z. B. Haare, Flügel, Haken) an vielfältige Ausbreitungstypen gefunden (Heinken et al. 2002, Pakeman et al. 2002, Couvreur et al. 2008). Auffällig ist jedoch, dass von allen 4 Tierarten Pflanzenarten mit kleinen Samen gehäuft ausgebreitet werden (Samengewichte meist bis 1 mg). Dabei haben diese Arten häufig keine besonderen Anpassungen an einen bestimmten Ausbreitungsvektor. Aufgrund ihres geringen Gewichts können diese Diasporen auch ohne morphologische Anpassungen, die das Anhaften gewährleisten, im Fell und an den Hufen transportiert werden, insbesondere bei feuchter Witterung. In Kaninchen- und Schaflosung britischer Grünland- und Heideflächen besaßen Samen mit der Merkmalskombination „klein, rund und harte Schale“ hohe Keimungsraten, während große oder längliche Samen nicht oder nur in einem geringen Ausmaß vorhanden waren (Pakeman et al. 2002). Diese Ergebnisse unterstützen die „*foliage is the fruit*“-Hypothese von Janzen (1984), wonach große Herbivore mit Blättern und Sprossachsen unbeabsichtigt auch Fruchtstände aufnehmen und die Samen endozoochor ausbreiten, sofern sie klein und hart genug sind, um den Kauvorgang und die Verdauung unbeschadet zu überstehen.

Diese Eigenschaften von Samen, die sie die Passage durch den Verdauungsapparat überstehen lassen, sind gleichzeitig entscheidend für die Fähigkeit, eine dauerhafte Diasporenbank im Boden aufzubauen (Bakker et al. 2000). Damit scheinen ähnliche Anpassungen der Diasporen erforderlich zu sein, um eine Darmpassage zu überleben wie im Boden überdauern zu können (Pakeman et al. 2002). Viele stenotope Waldpflanzenarten produzieren hingegen relativ große Samen, da dadurch die negativen Einflüsse von Lichtmangel und Streuauflage auf die Etablierung aus Samen verringert werden können (Eriksson 1995). Entsprechend sind Waldgesellschaften überwiegend durch Arten charakterisiert, die keine oder lediglich eine kurzfristige Diasporenbank im Boden aufweisen (Bekker et al. 1998, Thompson et al. 1998).

Unter den 54 stenotopen Waldpflanzenarten, für die in der Datenbank von Thompson et al. (1997) mindestens 4 Einträge gegeben sind, erreichen lediglich ein Fünftel der Arten einen Longevity Index $> 0,5$. Bei den ausgewerteten Endozoochorie-Untersuchungen wurden 9 krautige typische Waldarten (Gruppe K1) gefunden. Von ihnen gehören 7 Arten zu den stenotopen Waldpflanzenarten, die eine langfristige Diasporenbank aufbauen (*Carex remota*, *Carex sylvatica*, *Epilobium montanum*, *Moehringia trinervia*, *Rumex sanguineus*, *Scrophularia nodosa* und *Veronica montana*). Eine Ausnahme bildet *Milium effusum*, und für *Cardamine amara* ist keine Auswertung möglich, da bei Thompson et al. (1997) lediglich ein Nachweis aufgeführt ist. Größe und Form der Diasporen scheinen damit neben den Äsungspräferenzen und dem Diasporenangebot wesentliche Faktoren zu sein, die die geringen Keimungsraten von stenotopen Waldpflanzenarten in der Losung bestimmen (vgl. Heinken et al. 2001).

Abschließende Bemerkungen

Die Ergebnisse der hier ausgewerteten Untersuchungen legen es nahe, die Rolle des Schalenwildes für Artenzusammensetzung und Gefäßpflanzen-Diversität im Wald neu zu bewerten. Das Wild wurde bisher vor allem unter dem Aspekt der Herbivorie (Verbißschäden) gesehen (z. B. Prien 1997, Kriebitzsch et al. 2000), die Tiere sind jedoch für Gefäßpflanzen Prädatoren und Ausbreitungsvektoren zugleich (Ozinga et al. 2009). Das hohe Potenzial der Diasporenausbreitung durch Huftiere in Wäldern wurde jüngst durch Untersu-

chungen zur Endozoochorie durch Wisente (*Bison bonasus*) in Polen bestätigt (Jaroszewicz et al. 2008, 2009). Bei Wildschweinen kommt der hier nicht behandelte Aspekt der Ausbreitung von Pflanzenarten nasser Standorte zwischen entfernt gelegenen und als Suhlen genutzten Feuchthabitaten hinzu (Heinken et al. 2006).

Die Ergebnisse verdeutlichen allerdings, dass weitgehend auf Wälder beschränkte Arten der Bodenvegetation (Gruppe K1) nur sehr geringe Anteile an der Gesamtzahl der epi- und endozoochor durch das Wild ausgebreiteten Diasporen haben, auch wenn für einige Arten aus dieser Gruppe die Ausbreitung nachgewiesen werden konnte. Sie unterstreichen damit die in der Diskussion um „historisch alte Waldstandorte“ hervorgehobene Bedeutung der Habitatkontinuität für eng an Wald gebundene Gefäßpflanzenarten (z. B. Wulf 1997), denen Anpassungen an Fernausbreitung weitgehend fehlen. Wie diese stenotopen Waldpflanzenarten sich über größere Entfernungen ausbreiten, bleibt weiterhin ein wichtiges Forschungsthema.

Literatur

- Bakker J.P., Bekker R.M., Thompson K. 2000. From a seed bank database towards a seed database. *Z. Ökol. Nat.schutz* 9, 61-72
- Bekker R.M., Schaminee J.H., Bakker J.P., Thompson K. 1998. Seed bank characteristics of Dutch plant communities. *Acta Bot. Neerl.* 47, 15-26
- Bierzchudek P. 1982. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest-herbs: a review. *New Phytol.* 90, 757-776
- Bonn S., Poschod P. 1998. Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Wiesbaden
- Bullock J.M., Kenward R.E., Hails R.S. (eds.) 2002. *Dispersal ecology*. Oxford
- Couvreur M., Verheyen K., Vellend M., Lamoot I., Cosyns E., Hoffmann M., Hermy M. 2008. Epizoochory by large herbivores: merging data with models. *Basic Appl. Ecol.* 9, 204-212
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. 2001. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. *Scripta Geobot.* 18, 1-262
- Ellenberg H., Fichtner A., Wagner J. 2009. Waldverjüngung und Verbiss in einem besonders naturnah bewirtschafteten Forstbetrieb Schleswig-Holsteins. *Forstarchiv*, in Vorbereitung
- Eriksson O. 1995. Seedling recruitment in deciduous forest herbs: the effect of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* 190, 65-70
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. 1988. *Comparative Plant Ecology: A functional approach to common British plants*. London
- Heinken T., Hanspach H., Schaumann F. 2001. Welche Rolle spielt die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch wildlebende Säugetiere? Untersuchungen in zwei brandenburgischen Waldgebieten. *Hercynia N. F.* 34, 237-259
- Heinken T., Hanspach H., Raudnitschka, D., Schaumann F. 2002. Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. *Phytocoenologia* 32, 627-643
- Heinken T., Raudnitschka D. 2002. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstw. Cbl.* 121, 179-194
- Heinken T., von Oheimb G., Schmidt M., Kriebitzsch W. U., Ellenberg H. 2005. Schalenwild breitet Gefäßpflanzen in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft aus – ein erster Überblick. *Natur u. Landschaft* 80, 141-147
- Heinken T., Schmidt M., von Oheimb G., Kriebitzsch W. U., Ellenberg H. 2006. Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. *Basic Appl. Ecol.* 7, 31-44.
- Janzen D.H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *Am. Nat.* 123, 338-353
- Jaroszewicz B., Piroznikow E., Sagehorn R. 2008. The European bison as seed dispersers: the effect on the species composition of a disturbed pine forest community. *Botany-Botanique* 86, 475-484
- Jaroszewicz B., Piroznikow E., Sagehorn R. 2009. Endozoochory by European bison (*Bison bonasus*) in Bialowieza Primeval Forest across a management gradient. *Forest Ecol. Manage.* 258, 11-17
- Kriebitzsch W.U., von Oheimb G., Ellenberg H., Engelschall B., Heuveldop J. 2000. Entwicklung der Gehölzvegetation auf gezäunten und ungezäunten Vergleichsflächen in Laubwäldern auf Jungmoränenböden in Osthol-

- stein. Allg. Forst. u. Jagdztg. 171, 1-10
- Lowry R. 1999-2009: Inferential Statistics. <http://faculty.vassar.edu/lowry/webtext.html> vom 29.7.2009
- Mrotzek R., Halder M., Schmidt W. 1999. Die Bedeutung von Wildschweinen für die Diasporenausbreitung von Phanerogamen. Verh. Gesell. Ökol. 29, 437-443
- Nathan R., Schurr F.M., Spiegel O., Steinitz O., Trakhtenbrot A., Tsoar A. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. Trends Ecol. Evol. 23, 638-647
- von Oheimb G., Schmidt M., Kriebitzsch W.U., Ellenberg H. 2005. Dispersal of vascular plants by game in Northern Germany. Part II: Red deer (*Cervus elaphus*). Eur. J. For. Res. 124, 55-65
- von Oheimb G., Friedel A., Bertsch A., Härdtle W. 2007. The effects of windthrow on plant species richness in a Central European beech forest. Plant Ecol. 191, 47-65
- von Oheimb G., Härdtle W. 2009. Selection harvest in temperate deciduous forests: impact on herb layer richness and composition. Biodivers Conserv 18, 271-287
- Ozinga W.A., Römermann C., Bekker R.M., Prinzing A., Tamis W.L.M., Schaminee J.H.J., Hennekens S.M., Thompson K., Poschlod P., Kleyer M., Bakker J.P., van Groenendael J.M. 2009. Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. Ecol. Lett. 12, 66-74
- Pakeman R.J., Digneffe G., Small, J.L. 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. Funct. Ecol. 16, 296-304
- Prien S. 1997. Wildschäden im Wald. Ökologische Grundlagen und integrierte Schutzmaßnahmen. Berlin
- Römermann Ch., Tackenberg O., Poschlod P. 2005. How to predict attachment potential of seeds to sheep and cattle coat from simple morphological seed traits. Oikos 110, 219-230
- Schaumann F., Heinken T. 2002. Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, *M. martes*) in two woodland habitats. Flora 197, 370-378
- Schmidt M., Ewald J., Fischer A., von Oheimb G., Kriebitzsch W.U., Schmidt W., Ellenberg H. 2003. Liste der in Deutschland typischen Waldgefäßpflanzen. Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- und Holzwirtschaft 212, 1-32
- Schmidt M., Sommer K., Kriebitzsch W.U., Ellenberg H., von Oheimb G. 2004. Dispersal of vascular plants by game in Northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and Wild boar (*Sus scrofa*). Eur. J. For. Res. 123, 167-176
- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M. 1997. The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge
- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M., Hodgson J.G. 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the NW European flora. J. Ecol. 86, 163-170
- Willson M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. Vegetatio 107/108, 261-280
- Wulf M. 1997. Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. J. Veg. Sci. 8, 635-642