

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 79 (1983)

Artikel: Einfluss der Feldmaus, "Microtus arvalis" (Pall.), auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Oekosystemen = Influence of the common vole, microtus arvalis (Pall.), on the floristic composition of meadow-ecosystems

Autor: Leutert, Alfred

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308700>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 31.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Einfluss der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), auf die
floristische Zusammensetzung von Wiesen-Oekosystemen

*Influence of the Common Vole, Microtus arvalis (Pall.),
on the floristic composition of meadow-ecosystems*

von Alfred LEUTERT

1983

EIDG. TECHNISCHE HOCHSCHULE

Vorwort

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1979-1983 am Geobotanischen Institut ETH, Stiftung Rübel, in Zürich.

Ich danke allen herzlich, die mir bei der Durchführung der Arbeit geholfen haben. In erster Linie danke ich Herrn PD Dr. A. GIGON und Herrn Prof. Dr. E. LANDOLT, unter deren Leitung die Arbeit entstand, für ihre Unterstützung. Herrn PD Dr. A. GIGON danke ich besonders für die vielen anregenden Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Praktische und theoretische Fragen zum tierökologischen Teil der Arbeit konnte ich jederzeit mit Herrn Dr. A. MEYLAN vom Service Vertébrés der Station Fédérale de Recherches Agronomiques in Changins, Nyon, besprechen; ihm danke ich auch für die konstruktive Kritik zu diesem Teil des Manuskriptes. Für wertvolle Diskussionen über zoologische Probleme und die stete Hilfsbereitschaft danke ich Herrn Dr. C. CLAUDE vom Zoologischen Museum der Universität Zürich. Von Herrn Prof. Dr. F. KLÖTZLI erhielt ich wichtige Anregungen zu pflanzensoziologischen Problemen.

Allen Kollegen, insbesondere Herrn Dr. B. KRÜSI, danke ich für die Einführung in die für mich neuen Methoden der Geobotanik und für die Hilfe im Feld und bei der Auswertung.

Den Mitarbeitern des Institutes, namentlich Herrn R. GRAF und Herrn E. SCHÄFFER danke ich für die tatkräftige Unterstützung, Frau A. HEGI und Frau E. WOHLMANN für die Zeichnungen, sowie Frau A. HONEGGER für das Tippen des Manuskriptes.

Zu grossem Dank bin ich der Eidgenössischen Technischen Hochschule verpflichtet, die diese Arbeit finanziell unterstützte.

Vor allem danke ich Susanne für ihre Hilfe im Feld und beim Schreiben und für ihre Aufmunterungen bei Fehlschlägen.

Inhalt

Vorwort

1. Einleitung und Problemstellung	7
2. Beschreibung des Untersuchungsgebietes	10
3. Methoden	15
3.1. Tierökologische Methoden	15
3.1.1. Gehegeanlage	15
3.1.2. Dichteschätzungen und Populationsentwicklung in den Gehegen	16
3.1.3. Kartierung der Wühlmausaktivitäten	21
3.1.4. Untersuchungen über die Nahrung der Feldmaus	22
3.2. Pflanzenökologische Methoden	23
3.2.1. Vegetationsaufnahmen in den Gehegen	23
3.2.2. Vegetationsaufnahmen auf Feldmauskolonien und Vergleichsflächen ohne Mäuse auf verschiedenen Wiesen des Randen	24
3.2.3. Kartierung der räumlichen Verteilungsmuster von Pflanzenarten	25
3.2.4. Erhebungen über die Struktur der Vegetation	25
3.2.5. Ertragserhebungen	26
3.3. Mathematische Auswertung der pflanzensoziologischen Daten	26
3.3.1. Gehegeversuche	26
3.3.2. Aufnahmepaare auf verschiedenen Wiesen	27
4. Ergebnisse	28
4.1. Grösse, Lage und Stabilität der Feldmauskolonien	28
4.2. Einwirkung der Feldmäuse auf die Vegetation	31
4.2.1. Einwirkung auf edaphische Faktoren	31
4.2.2. Selektiver Frass	35
4.2.3. Verbreiten von Pflanzen	41
4.3. Auswirkung der Feldmausaktivität auf Deckungsgrad, Höhe und Biomasse der Vegetation	43
4.4. Auswirkung der Feldmausaktivität auf die Artenzusammen- setzung der Vegetation	45
4.4.1. Auswirkung der Feldmausaktivität auf die Arten- zusammensetzung in Wiesenbeständen des Randen	45
4.4.2. Auswirkung der Feldmausaktivität auf die Arten- zusammensetzung in den Gehegen	60
4.5. Auswirkung der Feldmausaktivität auf das raum-zeitliche Verteilungsmuster von Pflanzenarten	72
4.5.1. Räumliche Verteilungsmuster	72
4.5.2. Veränderungen räumlicher Verteilungsmuster im Bereich von Feldmauskolonien	85
4.6. Zusammenfassung der Ergebnisse aus vergleichenden Vege- tationsaufnahmen in verschiedenen Wiesen, aus Gehegever- suchen und Kartierungen	90

4.7. Charakterisierung der Vegetation auf Feldmauskolonien	91
4.7.1. Charakterisierung der Vegetation auf Feldmauskolonien durch die mittleren ökologischen Zeigerwerte	92
4.7.2. Charakterisierung der einzelnen Arten	95
5. Diskussion	108
5.1. Auswirkungen der Feldmausaktivität auf die Koexistenz der Pflanzenarten	108
5.2. Ursachen für die Vegetationsänderungen durch die Feldmäuse	112
5.3. Bedeutung der Feldmausaktivität für die Landwirtschaft und den Naturschutz	114
Zusammenfassung - Summary - Résumé	117
Literatur	122

1. Einleitung und Problemstellung

Kleine pflanzenfressende Säugetiere kommen in beinahe allen terrestrischen Ökosystemen der Welt vor. Verglichen mit anderen Tiergruppen haben Kleinsäuger sehr grosse Energiekosten pro produzierte Biomasseeinheit. Ihr Einfluss auf den Energie- und Nährstoffhaushalt der Ökosysteme ist beträchtlich. Viele Arten, so auch die Feldmaus (*Microtus arvalis*[Pall.]) sind als Kulturfolger des Menschen sehr erfolgreich: Feldmäuse besiedeln beinahe alle Grünlandökosysteme Mitteleuropas bis ca. 2000 m Höhe ü.M. Im grössten Teil ihres Verbreitungsgebietes spielen sie eine bedeutende Rolle als Ernteschädlinge. Ihre Populationsdichten schwanken zyklisch und erreichen häufig das Ausmass eigentlicher Mausepidemien. In der Schweiz scheinen die Zyklen wenig ausgeprägt zu sein. Von gelegentlichen Plagen berichten aber verschiedene Autoren z.B. BIERI (1964) und WEITENAUER (1948). Die Biologie der Feldmaus wird seit Jahrzehnten intensiv erforscht. Monographien finden sich bei KRATOCHVIL (1959), NIETHAMMER (1982) und STEIN (1958), Zusammenfassungen über Populationsdynamik, Schäden und Bekämpfung z.B. bei ELTON (1942), GOLLEY et al. (1975), HANSSON et al. (1975), KREBS und MYERS (1974), MYLLYMÄKI (1975) und SPITZ (1977). Im Zentrum der bisherigen Untersuchungen über die Feldmaus/Grünland-Interaktion stand der Einfluss der Tiere auf Pflanzenproduktion und -ertrag bei hohen Populationsdichten. Aufgrund einzelner Untersuchungen an *Microtus*-Arten und an anderen kleinen Nagern war anzunehmen, dass die Aktivität der Feldmaus auch bei niedrigen oder mittleren Dichten wichtige ökologische Konsequenzen nicht nur für den Ertrag, sondern auch für die Artenzusammensetzung und die Struktur der Vegetation hat. Bei der vorliegenden, pflanzenökologisch orientierten Arbeit wurde versucht, folgende Fragen zu beantworten:

- Haben Feldmäuse einen Einfluss auf die Koexistenz der Pflanzenarten?
Bei welchen Pflanzenarten ist der Effekt der Tiere auf Vorkommen, Deckung und Verteilungsmuster am grössten?
Ermöglichen die Tiere einer grösseren Zahl von Arten die Koexistenz z.B. durch das Schaffen ökologischer Nischen?

- Wie rasch ändert sich Struktur und Artenzusammensetzung der Vegetation und welches Ausmass erreichen die Aenderungen?
- Welches Gewicht und welche Auswirkungen haben die einzelnen Einwirkungsfaktoren (Graben, Düngen, Frass etc.) auf die Vegetation?
- Welche Bedeutung hat die Feldmaus/Grünland-Interaktion für Landwirtschaft und Naturschutz?

Ausserdem wird ein Beitrag zur Oekologie eines der häufigsten Säugetiere Europas und zweier weitverbreiteter Vegetationstypen geliefert. In die Untersuchungen wurden gemähte Magerwiesen (Mesobrometen) und Fettwiesen (meist Arrhenathereten) einbezogen.

Die Arbeit steht in engem Zusammenhang mit den übrigen Untersuchungen des Geobotanischen Institutes der ETH über bedrohte, artenreiche Lebensgemeinschaften auf Trockenstandorten im Schaffhauser Randen (s. KEEL in. Vorb. und KRÜSI 1981), sowie über Koexistenz und Stabilität von Grünlandökosystemen (s. GIGON 1981a,b, KUHN 1982 und in Vorb., LEUTERT 1982).

Das methodische Vorgehen, die Gliederung des Problems und des vorliegenden Textes sind Abb. 1 zu entnehmen. Als Schlüsselgrösse für die Einwirkung der Feldmäuse auf die Vegetation erwiesen sich die sogenannten Kolonien*, die räumlichen Aktivitätszentren der Tiere. Der Ausdehnung der räumlichen Aktivität und weniger der Populationsdichte, ausgedrückt z.B. in Individuen pro Hektare wurde deshalb bei den experimentellen und vergleichenden Untersuchungen grosse Beachtung geschenkt. Leider wurden räumliche Aspekte bei Untersuchungen über Populationsdynamik von Feldmäusen nur von wenigen Autoren (z.B. DUB 1969, MACKIN-ROGALSKA 1979 und 1981) berücksichtigt. Im Untersuchungsgebiet gab die Diplomarbeit von SALVIONI (1981) einigen Aufschluss über diese Fragen. Seine und für die Vegetation relevante Befunde anderer Autoren über die Populationsdynamik und die Einwirkungsmöglichkeiten der Feldmäuse auf die Vegetation werden in den "tierökologischen" Kapiteln 4.1. und 4.2. zusammengefasst und neben die eigenen, punktuellen Ergebnisse gestellt. Die Ergebnisse über die Aktivi-

* Als Kolonien werden die bewohnten oder verlassenen Erdbaue der Feldmäuse bezeichnet. Sie bestehen aus einem System von eng beieinanderliegenden Tunnels, Kammern und Baueingängen.

tät der Tiere dienen zur Interpretation der beobachteten Auswirkungen auf die Vegetation (Kap. 4.3. bis 4.5.). Diese stützen sich auf drei methodische Ansätze:

- dreijährige experimentelle, ökologische Untersuchungen: Sukzession der Pflanzengemeinschaften in Freilandgehegen mit unterschiedlichen Dichten von Feldmäusen

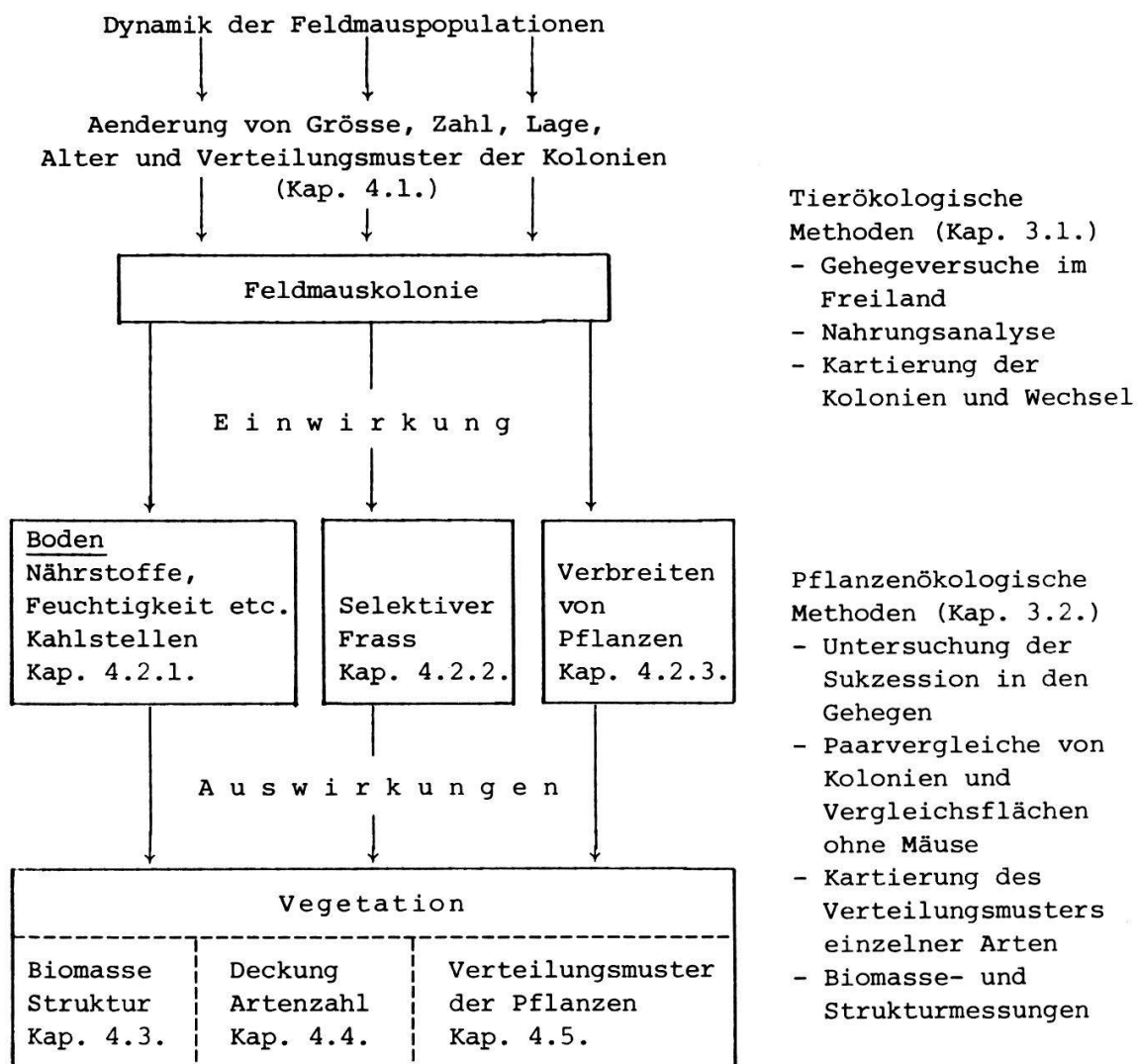


Abb. 1. Problemstellung und Methoden

Structure of problem and methods applied

- pflanzensoziologische Paarvergleiche der Vegetation auf Feldmauskolonien und auf Vergleichsflächen ohne Mäuse in verschiedenen Wiesen im Randen
- Kartierung der räumlichen Verteilung einzelner Arten.

Mit den Sukzessionsuntersuchungen konnte eindeutig entschieden werden, ob die beobachteten botanischen Änderungen eine Folge der Mausaktivität waren, oder ob die Tiere ihre Gänge und Wechsel dort anlegten, wo bestimmte Pflanzenarten häufig waren.

2. Beschreibung des Untersuchungsgebietes

Das Untersuchungsgebiet umfasst den Schaffhauser Randen, einen Ausläufer des Juras in der Nordschweiz. Die den Untergrund bildenden Kalkschichten tragen flachgründige Rendzinen. Die klimatischen Bedingungen sind in Abb. 2 zusammengefasst.

Den grössten Teil des Grünlandes bilden Naturdauersperrwiesen, die zu den Gesellschaften des *Mesobromion* (Trespen-Halbtrockenrasen) und des *Arrhenatherion* (Glatthaferwiesen) gerechnet werden. Die Halbtrockenrasen werden normalerweise einmal im Jahr, Mitte Juni, geschnitten und selten oder gar nie gedüngt, während die Glatthaferwiesen zwei- oder dreimal jährlich gemäht und einmal im Jahr gedüngt werden. Die wenigen von Rindvieh beweideten Wiesen wurden nicht in die Untersuchung einbezogen. Zwischen nährstoffarmen Halbtrockenrasen und fetten Glatthaferwiesen gibt es alle Uebergangsstadien. Mit der Intensivierung der Landwirtschaft in den letzten Jahrzehnten nimmt der Anteil der Düngewiesen ständig zu. Typische Halbtrockenrasen findet man je länger je mehr nur noch in Naturschutzgebieten. In der Gemeinde Merishausen, dem Hauptuntersuchungsgebiet, wurden als Folge der Melioration von 1979 5% des Grünlandes als Schutzgebiet ausgedehnt. Eine genaue Beschreibung und pflanzensoziologische Klassifizierung der Vegetation des Randens findet sich bei KEHLHOFER (1915), KRÜSI (1977 und 1981) und ZOLLER (1954).

Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Wiesen sind in der Landkarte von Abb. 3 eingetragen und in der Tab. 1 aufgelistet. Auf den Wiesen Nr. 1-35 wurde die Vegetation von natürlich entstandenen Feldmauskolonien mit derjenigen der unbeeinflussten Umgebung verglichen. Auf den vom Geobotanischen Institut gepachteten Flächen Nr. 1 und 21 auf dem Emmerberg wurden die Gehegeexperimente angelegt. Beide Wiesen liegen in 670 m ü.M., in ebener Lage, unmittelbar nebeneinander. Den Untergrund bilden wohlgeschichtete B-Kalke (SCHALCH 1916), im Fall der Fettwiese von einer ca. 40 cm, im Fall der Magerwiese von einer ca. 20 cm starken Humusschicht bedeckt. Wiese Nr. 1 kann nach ZOLLER (1954) als *Dauco-Salvio-Mesobrometum* bezeichnet werden (s. Vegetationsaufnahmen in Tab. 14). Sie wurde vom früheren Bewirtschafter und später von uns jeweils im Juni geschnitten und früher gelegentlich, von uns nie gedüngt. Die von Nr. 1 durch eine scharfe Bewirtschaftungsgrenze getrennte Wiese Nr. 21 kann als *Salvio-Arrhenatheretum* klassifiziert werden (s. Vegetationsaufnahmen in Tab. 13). Sie wurde

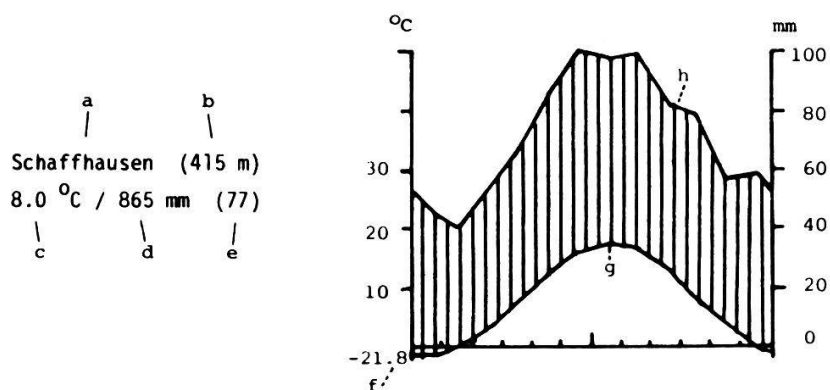


Abb. 2. Klimadiagramm von Schaffhausen (nach WALTER und LIETH 1960-67)

Climatic diagram of Schaffhausen (from WALTER and LIETH 1960-67)

- a. Station
 - b. Höhe über Meer
 - c. mittlere jährliche Temperatur
 - d. mittlere jährliche Niederschläge
 - e. Dauer der Beobachtung (Jahre)
 - f. niedrigste gemessene Temperatur
 - g. Kurve der mittleren monatlichen Temperaturen
 - h. Kurve der mittleren monatlichen Niederschläge
- Ordinate: eine Einheit = 10°C oder 20 mm Regen
Abszisse: Monate Januar-Dezember

wie in den Jahren zuvor zweimal jährlich gemäht. Der frühere Bewirtschafter hatte sie durch mehrjährige Düngung (ca. 100 kg NPK/ha/Jahr) von einer mageren in eine nährstoffreiche Glatthaferwiese umgewandelt. Dieselbe Düngergabe wurde auch von uns weiterhin ausgebracht. Die Artenzusammensetzung

Tab. 1a. Liste der Versuchsflächen auf Magerwiesen.

List of areas investigated in unfertilized meadows.

Nr.	Koordinaten	Flurname, Gemeinde	Art der Untersuchungen
1	689.500/290.400	Emmerberg, Merishausen	Gehegeversuch 1 Paarvergleich Kartierung von <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Festuca pratensis</i>
2	688.950/290.900	id.	2 Paarvergleiche
3	688.550/290.900	Grätental, Merishausen	2 Paarvergleiche
4	688.200/290.200	Gräte	10 Paarvergleiche Kartierung von <i>Primula veris</i> und Leguminosen
5	687.550/291.900	Ladel, Merishausen	3 Paarvergleiche
6	687.700/292.700	Steinenbergli, Merishausen	2 Paarvergleiche
7	687.650/292.300	Osterberg, Merishausen	1 Paarvergleich
8	688.120/292.400	Rechholder, Merishausen	2 Paarvergleiche
9	687.250/291.400	Thüele, Merishausen	2 Paarvergleiche
10	686.300/289.900	Dostental, Merishausen	2 Paarvergleiche
11	687.100/291.150	Schlothalde, Merishausen	3 Paarvergleiche
12	686.700/291.650	id.	2 Paarvergleiche
13	684.600/292.150	Hagen, Merishausen	1 Paarvergleich
14	684.650/291.950	id.	1 Paarvergleich
15	684.600/291.900	id.	1 Paarvergleich
16	687.000/288.500	Götzenhalde, Merishausen	2 Paarvergleiche
17	683.600/288.400	Mösli, Hemmental	11 Paarvergleiche Kartierung von <i>Myosotis arvensis</i>
18	688.300/294.600	Schenenbüel, Bargaen	4 Paarvergleiche
19	688.400/294.500	id.	3 Paarvergleiche Kartierung von <i>Hypericum perforatum</i> , <i>Centaurea scabiosa</i>
20	687.650/295.250	Pöschen, Bargaen	4 Paarvergleiche

Tab. 1b. Liste der Untersuchungsflächen in Fettwiesen.

List of areas investigated in fertilized meadows.

Nr.	Koordinaten	Flurname, Gemeinde	Art der Untersuchungen
21	689.500/290.410	Emmerberg, Merishausen	Gehegeversuche 4 Paarvergleiche Kartierung von <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Festuca pratensis</i>
22	689.550/290.500	id.	3 Paarvergleiche
23	689.300/289.800	id.	4 Paarvergleiche
24	689.050/289.350	id.	2 Paarvergleiche
25	688.350/290.400	Grätental, Merishausen	2 Paarvergleiche
26	688.350/289.800	Merishausenertal, Merishausen	3 Paarvergleiche
27	688.250/291.550	Barmen, Merishausen	2 Paarvergleiche
28	686.700/291.650	Schlothalde, Merishausen	2 Paarvergleiche
29	685.300/289.000	Bräunlingsbuck, Merishausen	3 Paarvergleiche
30	684.900/291.750	Aetzlisloh, Merishausen	1 Paarvergleich Kartierung von Leguminosen
31	684.700/291.450	id.	1 Paarvergleich
32	684.800/291.400	Hagen, Merishausen	2 Paarvergleiche
33	686.700/288.200	Chlosterfeld, Hemmental	3 Paarvergleiche Kartierung von <i>Geranium pyrenaicum</i>
34	688.600/297.700	Schönebühl, Wiechs (D)	1 Paarvergleich
35	687.750/292.700	Steinenbergli, Merishausen	1 Paarvergleich
36	692.100/289.600	Schenenbüel, Lohn	1 Paarvergleich

dieser Wiese war bei Beginn der Gehegeexperimente noch nicht konstant:
einige magerkeitsanzeigende Pflanzenarten sind auch während des Versuchs
noch verdrängt worden.



Abb. 3. Lage der Untersuchungsflächen. Massstab 1:50000.

1-20 Magerwiesen, 21-35 Fettwiesen, 1 und 21 Gehegeflächen
(Reproduziert mit der Bewilligung des Bundesamtes für Landes-
topographie vom 3.8.1982).

Location of the areas investigated

1-20 unfertilized meadows, 21-35 fertilized meadows, 1 and 21
indicate study areas with enclosures.

3. Methoden

3.1. Zoologische Methoden

3.1.1. Gehegeanlage

Beim Bau der Gehege wurde die Erfahrung von FITCH und BENTLEY (1949), FRANK (1954) und SPITZ (1968) mit solchen Anlagen berücksichtigt. Abb. 4a zeigt die Anordnung der Gehege auf dem Emmerberg. Auf Fett- und Magerwiese wurden je drei Kontrollfelder von 6x10 m ohne Mäuse und zwei, später mit unterschiedlich vielen Tieren besetzte Felder von ca. 10x20 m ausgesteckt. Mit einem Bagger wurde entlang der Feldergrenzen ein 40 cm tiefer und 30 cm breiter Graben ausgehoben und der Aushub auf einer Plastikbahn deponiert. In dieser Tiefe stand bereits der Kalkfels an. Anschliessend wurden verschweisste und verzinkte Drahtgitter von 1 mm Stärke, 8 mm Maschenweite und 1 m Höhe hineingestellt und an Holzpfeilen fixiert. Danach wurde der Graben wieder zugeschüttet und festgestampft. An der oberen Kante des 60 cm herausragenden Zaunes wurde ein Draht gespannt und ein 20 cm breiter Plastikstreifen befestigt, um zu verhindern, dass Tiere über die Zäune klettern konnten (Abb. 4 und 20c). Um sie von der Besiedlung der Randzone entlang der Zäune abzuhalten, wurde dort die Vegetation auf einem 30 cm breiten Streifen regelmässig geschnitten. In den Gehegen ohne Mäuse standen ständig einige Fallen für allfällige Eindringlinge. Die Gehege erwiesen sich in den folgenden zweieinhalb Versuchsjahren als genügend, wenn auch nicht absolut "mausdicht". Insgesamt wurden in dieser Zeitspanne je ein- bis dreimal Tiere in den Gehegen am Rand der Anlage, siebenmal im mittleren Gehege der Fettwiese und 15 Mal in mittleren Gehegen der Magerwiese gefangen. Auch ausserhalb des Zaunes wurden regelmässig Fallen gestellt. Hier wurde zweimal ein markiertes Tier erwischt. Die unterirdischen Gänge und die beim Mähen in den Zäunen entstandenen Risse, durch die Tiere entweichen konnten wurden meist entdeckt und wieder verstopft, bzw. geflickt.

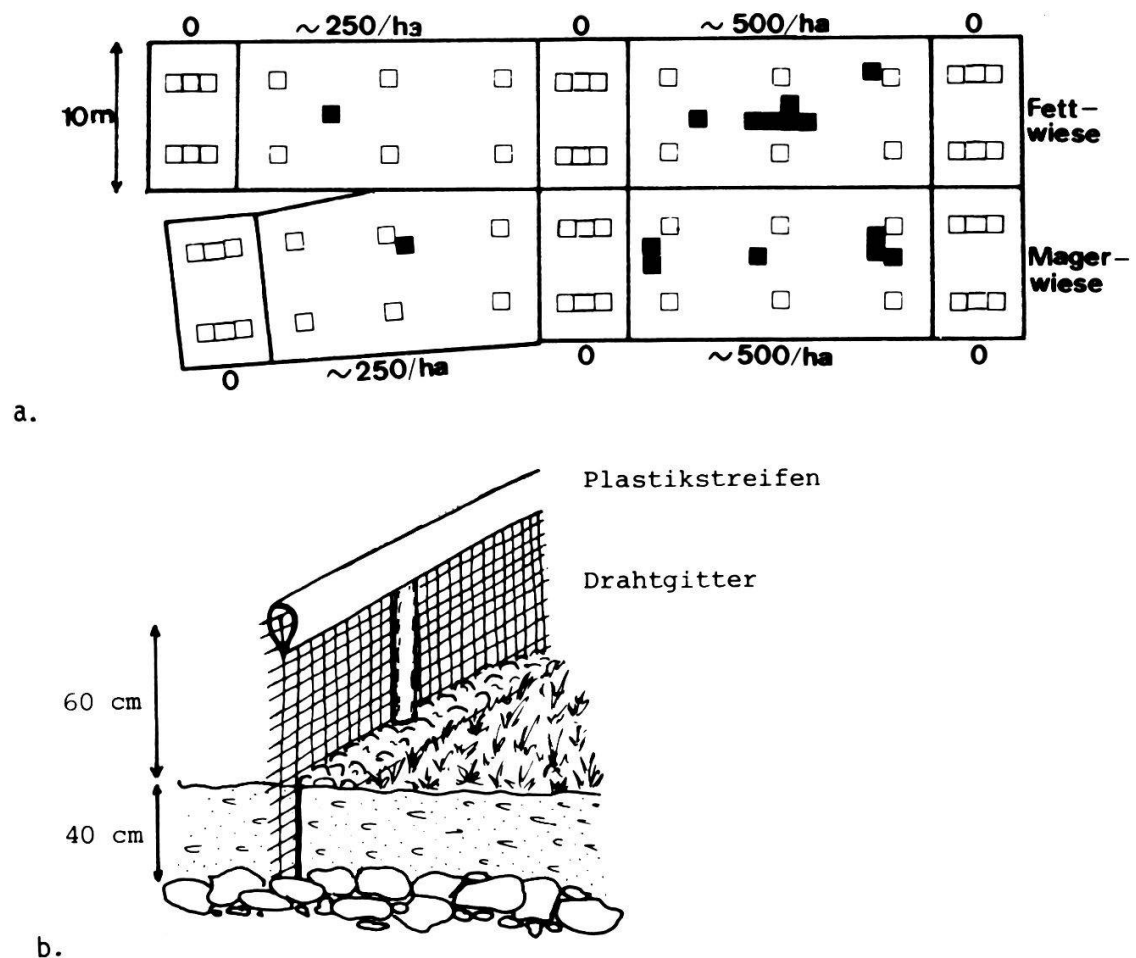


Abb. 4. a. Gehegeanlage, angestrebte Populationsdichten der eingesetzten Feldmäuse, Lage der 1 m²-Dauerquadrate seit 1979 (□) und 1980 (■) (s. auch Abb. 20c).

b. Der Zaun.

a. Design of enclosures and exclosures; planned population densities of voles; position of 1 m² permanent plots since 1979 and 1980 (see also fig. 20c).

b. The fence.

3.1.2. Dichteschätzungen und Populationsentwicklung in den Gehegen

Es musste sichergestellt werden, dass die Populationen in den Gehegen einigermaßen natürliche Strukturen aufwiesen und im Bereich der angestrebten Niveaux lagen. Im folgenden wird die zu diesem Zweck verwendete Methodik und die damit festgestellten Populationsdichten beschrieben und interpretiert. Differenzierte Aussagen über die Populationsdynamik in den Gehegen können keine gemacht werden, dazu sind die gewählten Methoden zu grob. Das Hauptgewicht der tierökologischen Beobachtungen liegt auf der

Kartierung der für die Vegetation wichtigen räumlichen Aktivitätszentren (Kolonien, Wechsel).

Für je eines der grossen Gehege von Fett- und Magerwiese wurde während der Vegetationsperiode eine mittlere Dichte von ca. 250 Feldmäusen/ha, für die beiden anderen Gehege eine Dichte von ca. 500 Feldmäusen/ha angestrebt. Das entspricht für die 2 Aren grossen Gehege einer Anzahl von ca. 5 resp. 10 Tieren. Nach SPITZ (1963) sowie STEIN (1958) müsste man diese Dichten im ersten Fall eher als niedrig, im zweiten Fall als mittelhoch klassifizieren. Als sehr hoch werden von diesen Autoren Dichten von mehreren tausend Tieren pro ha angegeben. Im Untersuchungsgebiet wurden in den letzten Jahrzehnten nie auch nur annähernd solche Spitzen beobachtet. SALVIONI (1981) untersuchte verschiedene Populationen im Untersuchungsgebiet. Die grösste von ihm festgestellte Dichte betrug 408/ha. Die angestrebten Populationsdichten können deshalb für den Schaffhauser Randen als mittelgross (250/ha) und eher hoch (500/ha) bezeichnet werden.

Im Frühling 1980 wurden die ersten Tiere in der näheren Umgebung gefangen und eingesetzt. Um den sozialen Stress der künstlichen Umsiedlung möglichst klein zu halten, wurden die Mäuse aus derselben oder aus nebeneinanderliegenden Kolonien in dasselbe Gehege gebracht. Von ihnen kann angenommen werden, dass sie sich individuell kennen (FRANK 1954, MACKIN-ROGALSKA 1979). An mehreren Stellen wurden mit Pfosten Löcher schräg in den Untergrund getrieben, um den umgesiedelten Tieren einen anfänglichen Schutz zu bieten. Alle Tiere wurden durch Zehenamputation individuell markiert.

Im Frühling und im Spätsommer wurden die Populationsdichten durch Fang-Wiederfang geschätzt und nötigenfalls erneut Tiere zugesetzt. Für den Fang wurden hölzerne Lebensfallen nach CHMELA (1967) sowie I.N.R.A.-Fallen nach AUBRY (1950) verwendet, die mit Käse und Karotten beködert wurden. In jedem Gehege wurden etwa 20 Fallen in einem annähernd regelmässigen Muster, bevorzugt an Laufwechseln, während zwei bis drei Tagen aufgestellt und zweimal täglich kontrolliert. Bei den gefangenen Tieren wurden die Altersklasse und das Geschlecht notiert und bei den Weibchen ausserdem noch nach dem Fortpflanzungszustand (brünstig, trächtig, säugend) unterschieden. Anschliessend wurden die Tiere markiert und wieder freigelassen. Die Dichte wurde schliesslich nach der von HAYNE (1949) beschriebenen "trap-

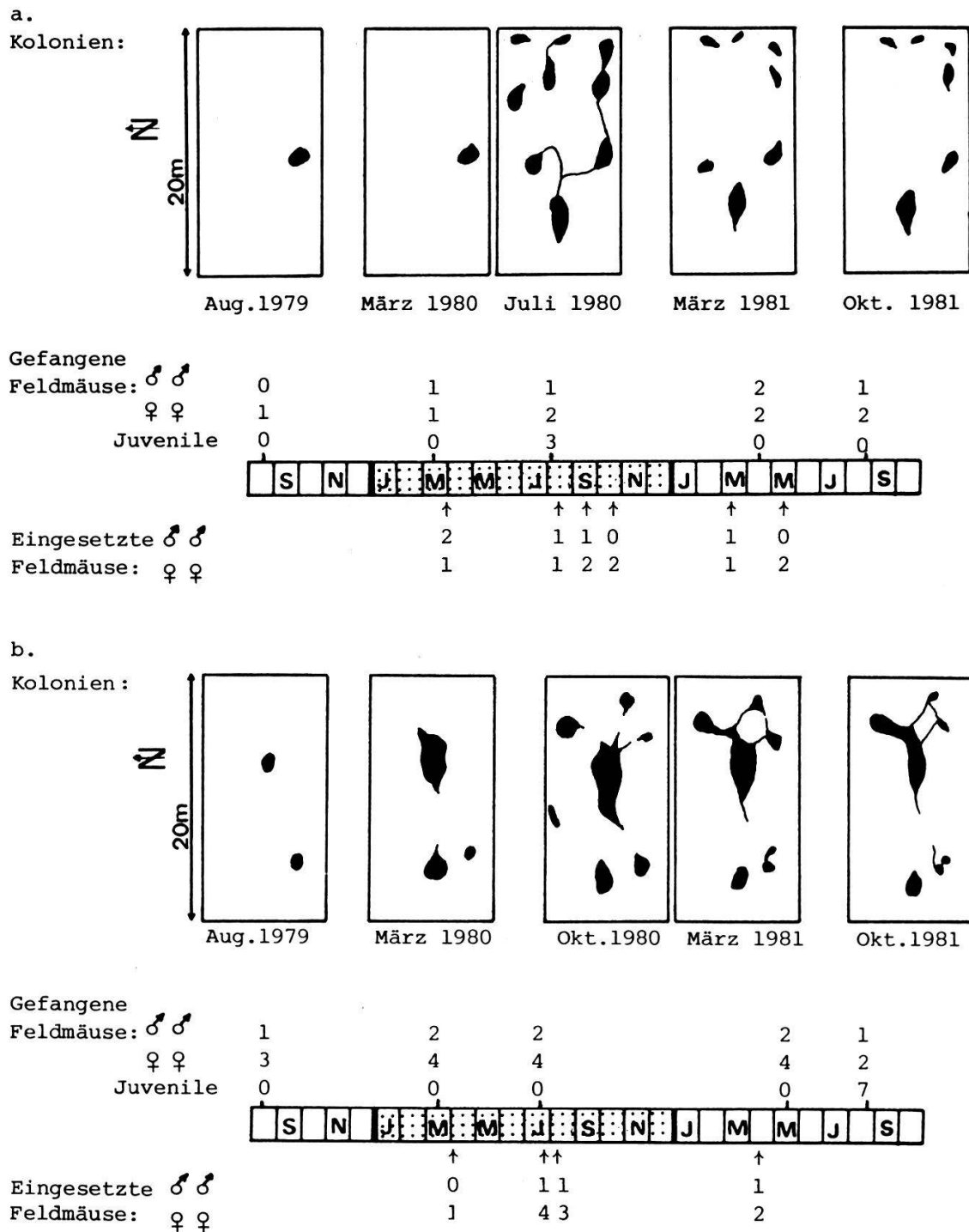
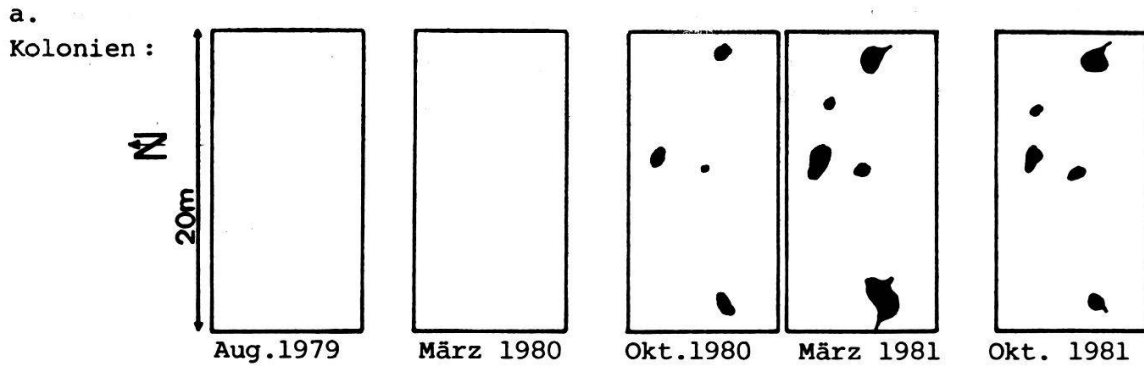
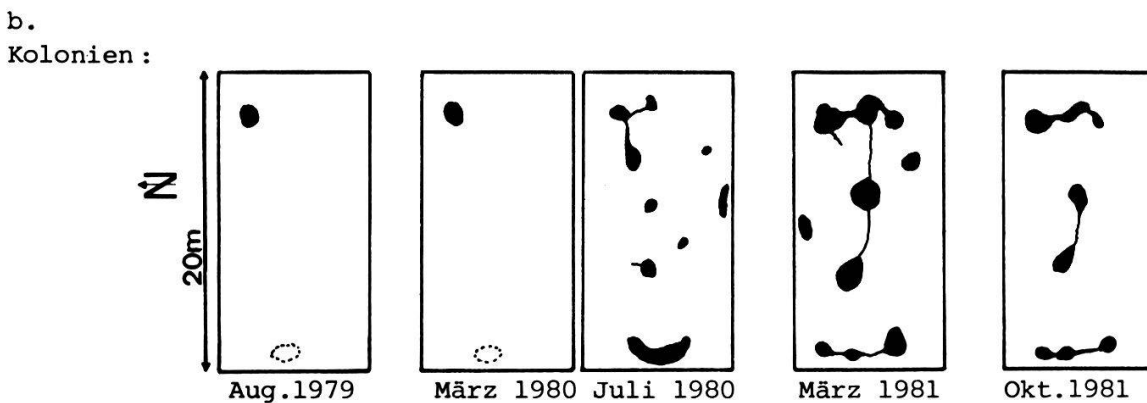


Abb. 5. Verteilung der Feldmauskolonien in den Fettwiesengehegen.
Anzahl gefangene und Anzahl eingesetzte Tiere.
a. Gehege mit ca. 250 Tieren/ha, b. mit ca. 500 Tieren/ha.

Distribution of vole colonies in the enclosures in the fertilized meadows. Number of captured and introduced voles. a. Enclosure with ca. 250 voles/ha, b. enclosure with ca. 500 voles/ha.



Gefangene											
Feldmäuse:	♂ ♂	0		0		1		2		1	
	♀ ♀	0		0		1		3		3	
	Juvenile	0		0		3		0		8	
		<div> <div>S</div> <div>N</div> <div>J</div> <div>M</div> <div>M</div> <div>J</div> <div>S</div> <div>N</div> <div>J</div> <div>M</div> <div>M</div> <div>J</div> <div>S</div> </div>									
Eingesetzte											
Feldmäuse:	♂ ♂			↑	↑	↑		↑	↑	↑	
	♀ ♀			2	1	1		3	1	2	



Gefangene											
Feldmäuse:	♂ ♂	0		0		1		3		3	
	♀ ♀	0		1		4		5		6	
	Juvenile	0		0		5				3	
		<div> <div>S</div> <div>N</div> <div>J</div> <div>M</div> <div>M</div> <div>J</div> <div>S</div> <div>N</div> <div>J</div> <div>M</div> <div>M</div> <div>J</div> <div>S</div> </div>									
Eingesetzte											
Feldmäuse:	♂ ♂			↑	↑	↑		↑	↑		
	♀ ♀			10	2	1		11	11		
				11	2	1		31	31		

Abb. 6. Verteilung der Feldmauskolonien in den Magerwiesengehegen.
Anzahl gefangene und Anzahl eingesetzte Tiere.
a. Gehege mit ca. 250 Tieren/ha, b. mit ca. 500 Tieren/ha.

Distribution of vole colonies in the enclosures in the unfertilized meadows. Number of captured and introduced voles.
a. Enclosure with ca. 250 voles/ha, b. enclosure with ca. 500 voles/ha.

out" Methode ermittelt. Die Randbedingungen für den Fang waren insofern günstig, als die Immigration und Emigration ausgeschlossen werden konnten und Dank der kleinen Flächen ein günstiges Fallen/Flächen Verhältnis erzielt wurde.

Die ermittelten Populationsdichten, die Verteilung der Feldmauskolonien (= Erdbauten) in den Gehegen und die Zahl der eingesetzten und gefangenen Tiere können den Abb. 5 und 6 entnommen werden. Präzise Kartierungen von Kolonien und Wechseln der Gehege sind in Kap. 4.5. abgebildet. Auf die Beziehung zwischen Populationsdichte und Anzahl, Verteilungsmuster und Grösse der Kolonien wird in Kap. 4.1. eingegangen. Vor der Errichtung der Zäune wurde im August 1979 der Anfangszustand der Feldmauspopulation auf der Untersuchungsfläche festgehalten: die Dichte war niedrig, es gab nur wenige zerstreut liegende Kolonien. Davon lagen einige auf der Grenze zwischen Mager- und Fettwiese. Sie wurden später durch die Grabarbeiten für die Zäune zerstört. Im Frühling 1980 wurden die Initialpopulationen eingesetzt. Dieser Schritt erwies sich in den meisten Gehegen als schwierig. In vielen Fällen konnten von den eingesetzten Mäusen schon nach wenigen Tagen keine frischen Frass-, Wühl- und Kotpuren mehr gefunden werden. Wahrscheinlich sind Feldmäuse in dieser Phase der Neuanlegung von Kolonien im flachgründigen, steinigen Boden, in noch unbekanntem Gebiet, besonders anfällig für Krankheiten, exponiert für Räuber und, falls bereits andere Artsgenossen vorhanden sind, geschwächt durch sozialen Stress. Einige Tiere vermehrten sich und im Herbst 1980 wurden in allen Gehegen mit Ausnahme des Geheges mit ca. 500 Mäusen/ha in der Fettwiese, wo auch keine Fortpflanzung festgestellt wurde, die angestrebten Dichten erreicht. Auch im folgenden Jahr mussten periodisch Tiere eingeführt werden, um das Niveau zu halten. Beinahe alle eingesetzten und im Gehege geborenen Tiere wurden nur während einer Fangperiode gefangen. Es scheint also selten ein Tier älter als einige Monate geworden zu sein. Da die Fangperioden immer mindestens drei Monate auseinander lagen, die Generationen sich aber in ca. drei Wochen Abstand folgen, können über Ueberlebensrate, Fortpflanzungsleistung etc. keine präzisen Angaben gemacht werden.

Noch zu erörtern bleibt die Reaktion und der Einfluss natürlicher Räuber auf die künstlich erzeugten, lokal erhöhten Dichten. Hierzu stehen nur einige Beobachtungen zur Verfügung. In der näheren Umgebung der Gehege

fand ich im Winter Trittspuren von Fuchs, Hermelin und Mauswiesel im Schnee, im Sommer waren dort Dutzende von Nestern in Feldmauskolonien von Füchsen ausgegraben worden. Innerhalb der Gehege sah ich allerdings nie solche Spuren. Es scheint, dass die Zäune und andere Einrichtungen terrestrische Räuber von der Jagd abgehalten haben. Tagraubvögel wie Mäusebussard, roter und schwarzer Milan haben wegen der häufigen Anwesenheit von Mitarbeitern des Institutes während der Vegetationsperiode wohl wenig Gelegenheit zur Jagd in den Gehegen gehabt. Zudem lag während den relativ harten Wintern 1979/80 und 1980/81 Schnee (max. 40 cm) bis in den März. Kaum abschätzbar ist der Einfluss der Eulen auf die Gehegepopulationen; auf ihr Konto mögen die meisten Verluste gegangen sein.

Es kann eingewendet werden, dass die Gehegepopulationen durch das künstliche Zusetzen von Tieren und durch die fehlenden Emigrationsmöglichkeiten gestört wurden. Das trifft sicher teilweise zu. Allerdings sind auch natürliche Populationen einer starken räumlichen und zeitlichen Dynamik unterworfen: die Lebenserwartung der Individuen ist gering, ein beträchtlicher Teil wird durch Räuber eliminiert und die Dichte kann sich in wenigen Jahren um das Hundert- bis Tausenfache verändern. Bei Ueberschwemmungen oder beim Mähen wandern Tiere in grossen Mengen in andere, oft bereits besiedelte Gebiete aus (SALVIONI 1981). Feldmäuse sind durch ihre enorme Fortpflanzungsleistung und durch flexibles Verhalten an solche und andere Störungen angepasst. FRANK (1954) stellte bei seinen Gehegeexperimenten "völlige Uebereinstimmung mit gleichzeitig untersuchten Verhältnissen in 'freier Wildbahn' " fest, "die z.T. derart frappierend waren, wie wir es und vorher gar nicht zu erhoffen gewagt hatten".

3.1.3. Kartierung der Wühlaktivitäten

Da sich bald nach dem Beginn der Untersuchungen herausstellte, dass die von Feldmäusen induzierten Vegetationsveränderungen an oberirdische Wechsel, Baueingänge und Erhaufen gebunden sind, wurden diese in den Gehegen und auf ausgewählten Flächen der Umgebung kartiert. Dazu wurde mit Hilfe von Messbändern ein 1 m^2 -Raster ausgelegt. In den Gehegen dienten Markierungen, die entlang der Zäune befestigt wurden, als Fixpunkte. Beispiele von Kartierungen werden in Kap. 4.5. (Abb. 21-23) angegeben.

3.1.4. Untersuchungen über die Nahrung der Feldmäuse

Feldmäuse können Einfluss auf die Artenzusammensetzung von Wiesen nehmen, indem sie selektiv bestimmte Pflanzenarten fressen. Um diese Hypothese zu prüfen, müssen die von Mäusen entfernten Mengen der einzelnen Pflanzenarten mit der Menge dieser Arten auf der Wiese, d.h. mit dem Angebot verglichen werden. Mögliche Methoden der Nahrungsbestimmung sind Mageninhaltsanalyse, Kotanalyse, Futterwahlexperimente im Labor oder - wie in unserem Fall - die Auswertung von Frassspuren.

Feldmäuse suchen ihre Nahrungspflanzen fast ausschliesslich auf schmalen Vegetationsstreifen entlang ihrer oberirdischen Wechsel. Sie nagen einzelne Pflanzen knapp über der Oberfläche ab, ziehen sie oft in den Schutz eines Baueinganges, unter einen Grashorst oder in spezielle Frasskammern, wo sie dann sofort oder Stunden danach gefressen werden. Im Frühling 1980 und 1981 sowie im Spätsommer 1981 wurde in den Gehegen mit ca. 500 Mäusen/ha beider Wiesentypen systematisch nach solchen Nahrungshäufchen gesucht und die Artenzusammensetzung des dort liegenden Materials bestimmt. Für jede Pflanzenart wurde die relative Frequenz in den Proben berechnet. Zur Schätzung des Pflanzenangebots wurden die Deckungsschätzungen der Vegetationsaufnahmen von Juni und September herangezogen. Die Rangfolge der Arten aufgrund der relativen Deckung konnte nun mit der Rangfolge der Arten aufgrund ihrer relativen Häufigkeit an Frassplätzen verglichen werden. Daraus ergaben sich Rückschlüsse auf den selektiven Frass der Feldmäuse.

Die Methode ist im Gegensatz zu Mageninhaltsuntersuchungen nicht destruktiv, es braucht keine aufwendige Laborarbeit und es werden in Übereinstimmung mit unserer Fragestellung alle gesammelten, d.h. geschädigten Pflanzen und nicht nur die schlussendlich gefressenen berücksichtigt. Andererseits werden Pflanzen, die in situ gefressen wurden, gar nicht, und Arten, die schlecht transportierbar sind, wie Keimlinge oder kleine Individuen, schlecht erfasst.

3.2. Vegetationskundliche Methoden

3.2.1. Vegetationsaufnahmen in den Gehegen

Im September 1979 wurde die Vegetation der Untersuchungsflächen zum ersten Mal, in ihrem noch unmanipulierten Zustand aufgenommen. Im folgenden Monat wurde das Gehege eingerichtet. Die Feldmäuse wurden im Frühling 1980 eingesetzt und die Vegetation jeweils im Juni und anfangs September der Jahre 1980 und 1981 pflanzensoziologisch aufgenommen. Im Frühling 1982 wurde die Anlage wieder entfernt.

Bei Beginn des Versuches wurden pro Gehege je sechs, insgesamt also 60 1 m^2 -Flächen in regelmässiger Anordnung eingemessen und markiert (Abb. 4a). Ein Jahr nach Beginn des Versuches wurden auf den neu entstandenen Feldmauskolonien weitere 15 1 m^2 -Dauerquadrate ausgesteckt. Das ganze Gehege wurde ausserdem in 18 50 m^2 -Felder von $5 \times 10\text{ m}$ aufgeteilt. Für die Kontrollgehege ergab dies je eine, für die besiedelten Gehege je drei Aufnah-

Tab. 2. Die LONDO-Skala und ihre Umwandlung in numerische Werte für die mathematische Auswertung.

Code for mathematical analysis of phytosociological data.

LONDO's Skala	Deckungs- bereich %	Numerische Transformationen		
		Präsenz- Absenz	ordinale Skala	Mittlere Deckung
(leer)	0	0	0	0
01	0< und < 1	1	1	1
02	1< und < 3	1	2	2
04	3< und < 5	1	3	4
1	5< und <10	1	4	7.5
2	10< und <20	1	5	15
3	20< und <30	1	6	25
4	30< und <40	1	7	35
5	40< und <50	1	8	45
6	50< und <60	1	9	55

meflächen, die zu denselben Zeitpunkten wie die 1 m^2 -Plots untersucht wurden. Alle Dauerflächen wurden nach der von BRAUN-BLANQUET (1964) und MÜLLER-DOMBOIS und ELLENBERG (1974) beschriebenen Methode pflanzensoziologisch aufgenommen und fotografiert. Die Deckungsgrade der Pflanzenarten wurden allerdings mit der feineren Skala von LONDO (1975) geschätzt (Tab. 2). Die Pflanzennomenklatur folgt HESS et al. (1967-1972). Die Moose wurden nicht bestimmt, nur die Gesamtdeckung geschätzt.

3.2.2. *Vegetationsaufnahmen auf Feldmauskolonien und Vergleichsflächen ohne Mäuse auf verschiedenen Wiesen des Randen*

Auf 35 verschiedenen Wiesen unterschiedlicher Standorte des Schaffhauser Randen (Tab. 1, Abb. 3) wurde die Vegetation von 94 Feldmauskolonien aufgenommen und mit der von Feldmäusen unbeeinflussten Vegetation in unmittelbarer Nähe der Kolonie verglichen. Die Vegetationsaufnahmen waren also paarweise angelegt: eine erste 1 m^2 -Aufnahme im Zentrum der Kolonie, eine Vergleichsaufnahme gleicher Fläche zwei bis vier Meter daneben.

Um zu gewährleisten, dass sich die Flächen eines Paares möglichst nur durch die Besiedlung von Feldmäusen unterscheiden, wurden für die Kontrollflächen folgende Auswahlkriterien formuliert:

- keine Spuren von Mausaktivitäten wie Wechsel, Kot und Frassspuren
- gleiche Neigung, Exposition, Bodenverhältnisse und Bewirtschaftung wie die Vegetation der Kolonie
- maximal 4 m Abstand von der ersten Aufnahme.

Viele Kolonien konnten für die Untersuchung nicht berücksichtigt werden, weil keine Vergleichsflächen vorhanden waren, die diesen Bedingungen genügten. Der Grund dafür lag oft bei der Vorliebe der Feldmäuse für topographisch erhöhte Stellen und ökologische Grenzbereiche wie Geländebuckel, Böschungskanten und Bewirtschaftungsgrenzen. Untersucht wurden schlussendlich 35 Kolonien auf Fettwiesen und 59 Kolonien auf Magerwiesen.

Die Aufnahmen wurden auf einen Quadratmeter beschränkt, da die meisten Kolonien in diesem Grössenbereich liegen. Das Minimumareal von ca. 50 m^2 auf Halbtrockenrasen und ca. 20 m^2 auf Glatthaferwiesen ist damit unterschritten worden. Als Folge der kleinen Aufnahmeflächen können deshalb

über Pflanzenarten, die sowohl auf Vergleichsflächen als auch auf Kolonien selten auftraten, nur begrenzte Aussagen gemacht werden.

Die pflanzensoziologischen Aufnahmen erfolgten nach derselben Methode wie diejenigen der Gehege (Kap. 3.2.1.). Gleichzeitig mit den Aufnahmen wurden jeweils Gesamtdeckung, Vegetationshöhe, Koloniengrösse, Besetzung und wahrscheinliches Alter der Kolonie geschätzt.

3.2.3. *Kartierung der räumlichen Verteilungsmuster von Pflanzenarten*

Schon bald nach Beginn der Untersuchungen zeigte es sich, dass die durch Feldmäuse verursachten Vegetationsänderungen eng an ihre räumlichen Aktivitätszentren (Wechsel, Baueingänge) gebunden sind, deshalb kann innerhalb eines einzigen Quadratmeters ein Mosaik von ursprünglicher und "feldmausinduzierter" Vegetation nebeneinander bestehen. Schätzungen der mittleren Deckungsgrade auf 1 m^2 oder grösseren Flächen sind dadurch, vor allem für seltenere Pflanzenarten, oft eine zu grobe, wenig aussagekräftige Methode. Statt dessen mass ich auf einigen Untersuchungsflächen zuerst ein Raster von 1 m^2 -Flächen ein, kartierte dann das ganze Kolonien- und Laufgangmuster auf Millimeterpapier und trug danach alle Individuen der zu untersuchenden Pflanzenart(en) in den Raster ein. So konnte das Verteilungsmuster einer Pflanzenart auf die Korrelation mit dem räumlichen Aktivitätsmuster der Tiere hin überprüft werden. Mit dieser Methode wurden alle Pflanzenarten auf den Kolonien der Gehege sowie, ausgewählte Pflanzenarten ganzer Gehegeflächen und nichtmanipulierter Randwiesen kartiert. Für Flächen von $20 \times 20\text{ m}$ ergab sich ein Arbeitsaufwand von ein bis drei Tagen pro Pflanzenart.

Auf je einer Kolonie der Magerwiese Nr. 4 und der Fettwiese Nr. 30 wurde ein Raster von ca. $100 \cdot 0.25\text{ m}^2$ ausgelegt und auf jedem Feld die Deckung der Leguminosen geschätzt. Die Ergebnisse geben Aufschluss über die Ausdehnung des Einflussbereiches der Mäuse in der Umgebung ihrer Kolonie.

3.2.4. *Erhebung über die Struktur der Vegetation*

Um einen Eindruck von den von Feldmäusen bewirkten Strukturänderungen zu gewinnen, wurden folgende Daten auf Feldmauskolonien und Kontrollflächen erhoben:

- mittlere und maximale Vegetationshöhen
- fotografische Profilaufnahmen nach KRÜSI (1981). Auf Wiesenstreifen von 1 m x 10 cm Fläche wurde die Vegetation abgeschnitten, auf einer weissen Platte in einer Linie von einem Meter Länge in der ursprünglichen Reihenfolge hingelegt und fotografiert
- räumliche Verteilungsmuster der Pflanzenarten (Kap. 3.2.3)
- Gesamtdeckung und Ausdehnung der Kahlstellen.

3.2.5. Ertragserhebungen

Beim Mähen in den Gehegen wurde jeweils das Mähgut ausgemessener Vegetationsstreifen gewogen. Im Labor wurde der Wassergehalt bestimmt und der Ertrag schliesslich als Trockengewicht (bei 60°C) pro Hektare ausgedrückt.

Auf 11 Feldmauskolonien in Halbtrockenrasen wurde die Biomasse von 0.25 m²-Flächen bestimmt und mit denjenigen von gleichgrossen Kontrollflächen einige Meter neben der Kolonie, in unbeeinflusster Vegetation, verglichen.

3.3. Mathematische Auswertung der pflanzensoziologischen Daten

3.3.1. Gehegeversuche

Für die mathematische Auswertung wurden die 50 m²- und 1 m²-Vegetationsaufnahmen vom Herbst 1979, 1980 und 1981 verwendet. Die Juni-Aufnahmen wurden nicht benutzt, da nur Datensätze der Jahre 1980 und 1981 zur Verfügung standen, die zudem geringe Abweichungen von den Herbstaufnahmen zeigten.

Mit Hilfe des von WILDI und ORLOCI (1980) beschriebenen Fortran-IV-Pakets wurden die Daten analysiert. Alle im folgenden erwähnten Programmnamen beziehen sich auf diejenigen dieser Autoren. Zunächst mussten die Rohdaten, bestehend aus Deckungsschätzungen nach LONDO (1975) in numerische Werte transformiert werden. In einem ersten Durchlauf wurde dazu jeweils die von VAN DER MAAREL (1979) vorgeschlagene, ordinale Skala verwendet, die klei-

nen Deckungsgraden relativ grosses Gewicht gibt. In einem zweiten Durchlauf wurden numerische Werte benutzt, die die ursprünglichen Deckungswerte relativ genau widerspiegeln (Tab. 2). Das Programm RESE lieferte mit dem Crossproduct als Aehnlichkeitsmass, für jede Aufnahmeserie eine Aehnlichkeitsmatrix. Daraus berechnete das Programm PCA (Hauptkomponentenanalyse) Ordinationskoordinaten, die vom Programm ORD zum Ausdrucken der Streudiagramme der Aufnahmen und der Arten benutzt werden. Die Positionen der Aufnahmen aufeinanderfolgender Jahre wurden mit Pfeilen verbunden. Mit dieser, von VAN DER MAAREL (1969) vorgeschlagenen Methode können Entwicklungstrends in komplexen Datensätzen sichtbar gemacht werden. 50 m²- und 1 m²-Aufnahmen der Fett- und der Magerwiese wurden je separat solchen Hauptkomponentenanalysen unterzogen.

3.3.2. *Aufnahmepaare auf verschiedenen Wiesen*

Die paarweise angelegten Aufnahmen auf Kolonien und in der von Mäusen unbeeinflussten Vegetation (Kap. 3.2.2.) wurden auf dieselbe Weise, wie in Kap. 3.3.1 beschrieben, einer Hauptkomponentenanalyse unterzogen. Um qualitative Unterschiede in der Artenzusammensetzung sichtbar zu machen, wurden die quantitativen Rohdaten zusätzlich noch in Präsenz-Absenz Daten transformiert.

Da bei beiden Aufnahmen eines Paares alle Variablen ausser dem "Feldmausfaktor" möglichst konstant gehalten worden sind, ist innerhalb eines Paares aus dem räumlichen Nebeneinander der Aufnahmen ein vorsichtiger Schluss auf ein zeitliches Nacheinander möglich: die Vegetation der Vergleichsflächen würde sich bei Beeinflussung durch Feldmäuse zur Vegetation der Kolonieaufnahme entwickeln. Diese Schlussfolgerung wird dadurch eingeschränkt, dass die Geschichte der Aufnahmeflächen unbekannt ist und kaum alle Standortsfaktoren umfassend berücksichtigt werden können. Die Ordinationspunkte der Aufnahmepaare wurden unter sich mit einem Pfeil verbunden, um die Entwicklungsrichtungen aller Paare miteinander zu vergleichen.

Mit den ökologischen Zeigerwerten nach LANDOLT (1977) wurde die Vegetation auf Feldmauskolonien und auf Vergleichsflächen ohne Mäuse standörtlich charakterisiert. Die mittleren Zeigerwerte wurden mit einem am Geobotanischen Institut deponierten FORTRAN IV-Program von A. KEEL berechnet.

Aufgrund ihrer mittleren Zeigerwerte wurden alle Aufnahmen auf Fett- und Magerwiesen durch eine Korrespondenzanalyse ordiniert. Das Programm wird unter dem Namen ACOBI von LEBHART et al. (1977) beschrieben.

Diese Charakterisierung ist mit Vorsicht zu beurteilen, da die Zeigerwerte auf Schätzungen beruhen und das mittlere Artverhalten kennzeichnen. Zusätzliche Streuungen sind deshalb zu erwarten, weil auf den Feldmauskolonien z.T. konkurrenzfreie Kahlstellen besiedelt werden. Eine weitere Einschränkung ergibt sich dadurch, dass der selektive Verbiss durch Feldmäuse nicht in die Berechnungen einbezogen wurde. Andererseits wird die Aussagekraft durch die paarweise Anordnung der Vegetationsaufnahmen erhöht. Nach LANDOLT (1977, S. 28) können bereits kleine Unterschiede der mittleren Zeigerwerte reelle Standortsunterschiede anzeigen. Durch die Mittelwertbildung fallen Zeigerwerte, die nicht mit dem üblichen Artverhalten übereinstimmen, nicht so stark ins Gewicht.

4. Ergebnisse

4.1. *Grösse, Lage und Stabilität der Feldmauskolonien*

Die Wohnbauten der Feldmäuse bestehen aus unterirdischen Nest-, Frass- und Vorratskammern, Tunnels und oberirdischen Wechsell, die die Baueingänge miteinander verbinden. Weitere Wechsel strahlen von diesen als Kolonien bezeichneten Wohnbauten in die Vegetation der Umgebung aus. Die Kolonien werden meist von einem bis mehreren Weibchen mit ihren Jungen bewohnt und während der Reproduktionszeit verteidigt (FRANK 1953, REICHENSTEIN 1960). Die Männchen sind weniger eng an bestimmte Kolonien gebunden und streifen vor allem während der Paarungszeit weit umher (FRANK 1953). MACKIN-ROGALSKA (1981) gibt durchschnittliche home range-Grössen von 100-350 m² an. In Monokulturen, z.B. Luzerne, und bei niedrigen Dichten waren die Werte kleiner, in Wiesen und bei hohen Dichten grösser. Zwischen benachbarten Kolonien gibt es einen Austausch an Individuen (MACKIN-ROGALSKA 1979).

Die Kolonien der Gehege waren meist $0.5-2 \text{ m}^2$ gross, nur im dichtbesiedelten Fettwiesengehege erreichte eine Kolonie die Fläche von 7 m^2 und im dichtbesiedelten Magerwiesengehege eine die Fläche von 4 m^2 (Minikarten in Abb. 5 und 6). Die Kolonien nahmen einen Flächenanteil von 3-7% der einzelnen Gehege ein (Tab. 3, Kap. 4.2.1). Zu einem übereinstimmenden Ergebnis kam SALVIONI (1981) auf verschiedenen Wiesen der Umgebung: Die Kolonien bedeckten bei kleineren Populationsdichten nur einige Prozent, bei 400 Feldmäusen/ha bis zu 6% der Wiesenfläche. Klima, Nahrungsangebot, Räuber, Bewirtschaftung, dichteabhängiges Sozialverhalten, saisonale Vermehrung etc. haben grossräumige und lokale, mehrjährige und saisonale Populationsschwankungen und unterschiedliche Ein- und Auswanderungsraten zur Folge. Die ausgeprägte räumliche und zeitliche Dynamik der Kolonien widerspiegelt diese Populationsprozesse. In den Randewiesen mit weniger als 100 Feldmauskolonien/ha lagen diese unregelmässig verteilt, bevorzugt an sonnigen, trockenen, topographisch erhöhten Stellen, an Geländeabsätzen und Bewirtschaftungsgrenzen (Abb. 7). Auf den vorgesehenen Gehegeflächen (insgesamt 15 Aren) hatte es 1979 nur vier $0.5-1 \text{ m}^2$ grosse Kolonien, drei weitere Kolonien auf der Bewirtschaftungsgrenze zwischen Fett- und Magerwiese wurden beim Bau des Zaunes zerstört. Nach dem Einsetzen der Feldmäuse nahm die Zahl der Kolonien zu und ihre Verteilung in den Gehegen wurde regelmässiger (Minikarten in Abb. 5 und 6). Die dichtbesiedelteren Gehege unterschieden sich von den dünner besiedelten weniger durch die Zahl, sondern vor allem durch die grössere Fläche der Kolonien (Tab. 3). Von den 1979 bis 1981 in den Gehegen entstandenen Kolonien wurden 30% wieder aufgegeben, zerfielen und waren im Herbst 1981 kaum mehr zu finden. Alle aufgegebenen Kolonien waren höchstens 1 m^2 gross. Die anderen Kolonien wurden von mehreren Feldmausgenerationen bewohnt. Sie nahmen im Laufe der Zeit an Fläche zu oder ab, waren 1981 aber immer noch an den Entstehungsorten vorhanden.

Die Entwicklung der Verteilungsmuster stimmt mit den grossräumigeren Beobachtungen von MACKIN-ROGALSKA (1979) überein: Beim Anwachsen von Feldmauspopulationen werden zwischen den schon bestehenden, unregelmässig verteilten Kolonien vorwiegend von adulten Tieren neue Kolonien gegründet, bis dann bei mittleren bis hohen Dichten (> 400 Individuen/ha) ein etwa regelmässiges Muster von zwei bis vier Kolonien/Are entsteht. Bei weiterer

Vermehrung werden weniger neue Kolonien gegründet; stattdessen nehmen die bereits vorhandenen an Fläche und Bewohnerzahl zu. SALVIONI stellte 1981 in Uebereinstimmung mit meinen Gehegeexperimenten fest, dass vor allem kleine Kolonien einer ausgeprägten saisonalen Dynamik unterworfen sind, während grössere Kolonien über Jahre hinweg am gleichen Ort bestehen bleiben. Verlassene Kolonien können nach einiger Zeit wieder besetzt werden (RUZIK 1967). Nach SALVIONI (1981) ist die räumliche und zeitliche Dynamik auf tiefgründigen, produktiven Fettwiesen ausgeprägter als in Magerwiesen. Hier ist einerseits das Anlegen neuer Erdbäue aufwendiger, andererseits verschwinden verlassene Kolonien weniger schnell, weil Gänge und Kammern durch Steine gestützt werden, weniger schnell zuwachsen und weniger oft mit schweren Maschinen befahren werden. Wahrscheinlich aus denselben Gründen sind Kolonien auf Magerwiesen im Durchschnitt grösser als solche auf Fettwiesen; möglicherweise spielt auch das spärliche Nahrungsangebot auf Magerwiesen eine Rolle. Bei Feldmausgradationen mit Dichte über 1500 Tieren/ha verschmelzen die Kolonien zu einem zusammenhängenden Netz von Tun-

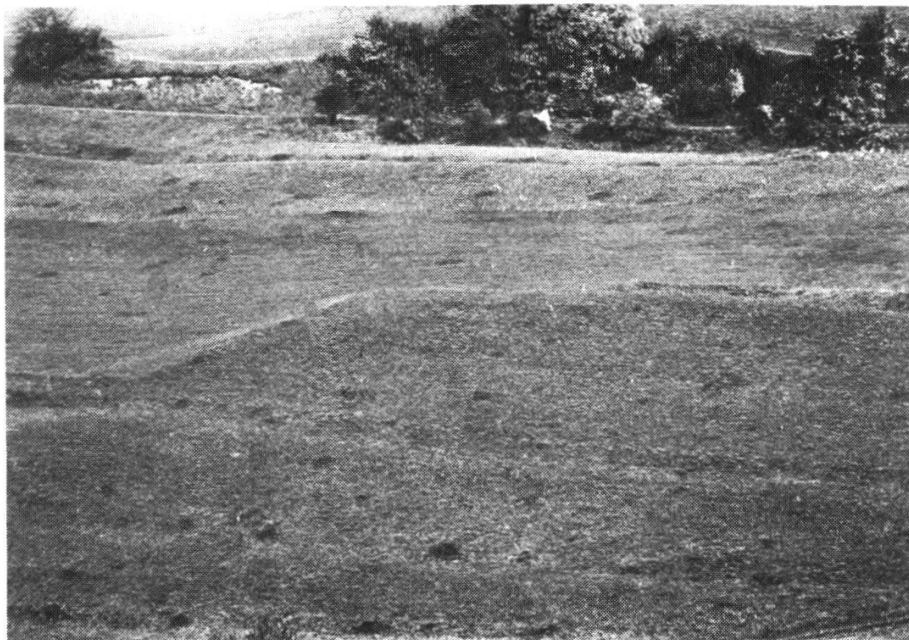


Abb. 7. Lage und Verteilungsmuster der Feldmauskolonien auf der Wiese Nr. 19 (Oktober 1981)

Site and distribution pattern of common vole colonies in meadow Nr. 19

nels und Wechseln. Solche Spitzendichten, die in weiten Teilen Europas alle zwei bis vier Jahre auftreten, wurden im Untersuchungsgebiet seit Jahrzehnten nicht beobachtet. Verglichen mit den Verhältnissen in solchen Landschaften sind die Feldmauskolonien unseres Untersuchungsgebietes für die Pflanzen in Raum und Zeit stabilere Mikrohabitate.

4.2. *Einwirkung der Feldmäuse auf die Vegetation*

4.2.1. *Einwirkung auf edaphische Faktoren*

Feldmäuse nutzen den zur Verfügung stehenden Raum ungleich. In ihrem Aktionsraum lässt sich eine periphere Zone der Ausbeutung und eine etwa 5-20mal kleinere Zone der Akkumulation im Bereich des Wohnbaus (Kolonie) unterscheiden (Abb. 8 und 9). Die Vegetation der Ausbeutungszone wird durch oberirdische Laufwechsel erschlossen und beidseits dieser Wechsel abgefressen. Nahrungspflanzen und Nistmaterial werden zu den Wohnbauten transportiert. Hier und auf häufig belauften Wechseln akkumulieren sich die Nährstoffe des in Form von Nahrungsüberresten, Vorräten, periodisch ausgewechseltem Nistmaterial, Kot, Harn und Kadavern angehäuften organischen Materials (Abb. 8c). Die Tiere unterbrechen und verkürzen durch die Konsumation und Zerstörung der Pflanzen den vorherrschenden, langsamen Abbau der Vegetation. Kotpillen enthalten reiche Nahrung für Mikroorganismen und sind so Kristallisationskerne, von denen aus der Abbau der schwer zersetzbaren Streu schneller abläuft (HERLITZIUS R.u.H. 1977). Analog der Wirkung des Feuers wird durch die Feldmausaktivität die Phytomasse relativ rasch mineralisiert und den Pflanzen wieder verfügbar gemacht (GOLLEY et al. 1975). Die unterschiedlich weit abgebauten organischen Stoffe vermischen sich auf den Kolonien mit ausgestossener Erde und erhöhen die Humusaufgabe älterer Kolonien sichtbar. Nach GOLLEY et al. (1975) können Feldmäuse bei einer Dichte von 300-400 Individuen/ha in einem Jahr bis zu 10 m^3 Erde/ha aus einer Tiefe von 10-40 cm an die Oberfläche transportieren. Auf Steppenböden in Russland mit tiefliegendem Grundwasserspiegel ist die Grabtätigkeit des Ziesels (*Citellus pygmaeus*) die wichtigste Quelle für die Erneuerung der Mineralien im Oberboden (ABATUROV 1972). Durch die

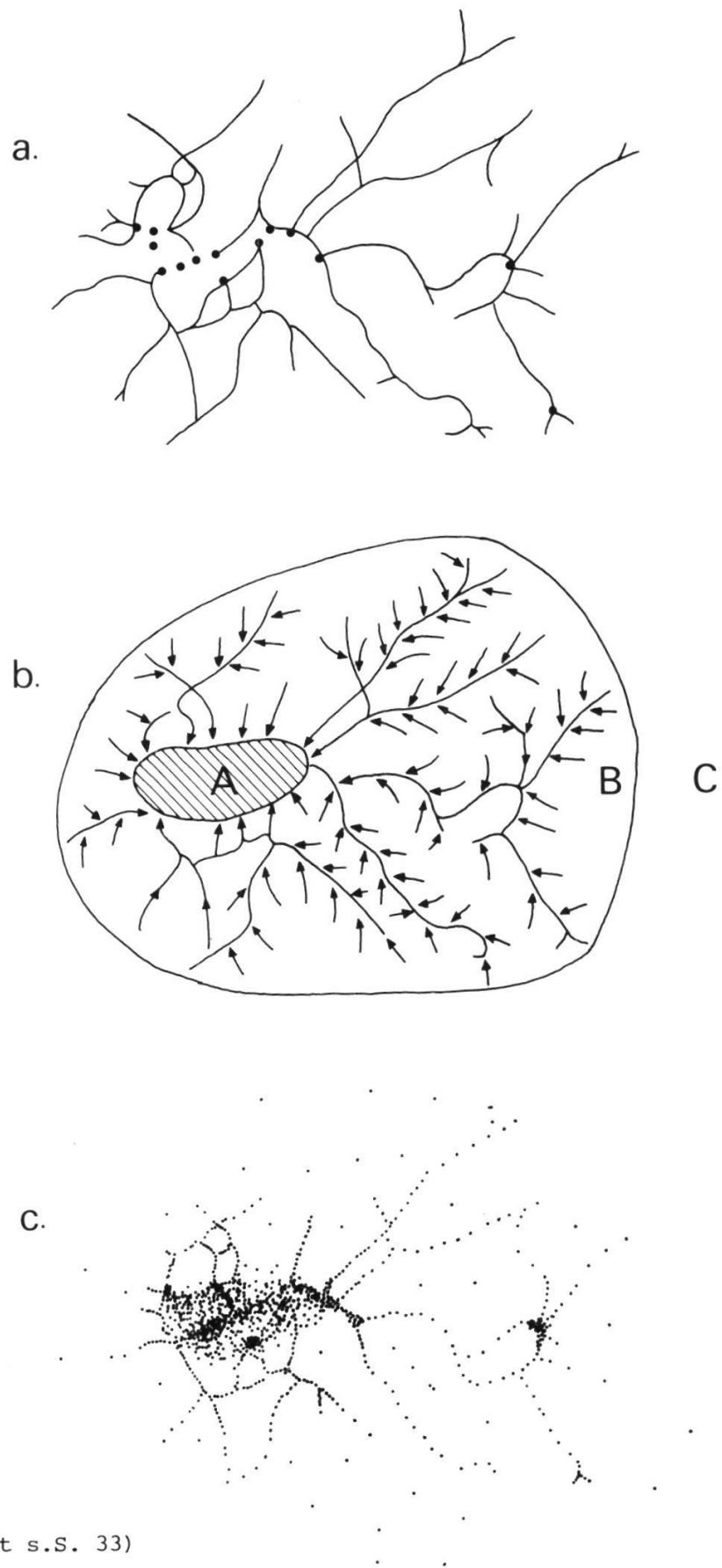


Abb. 8. (Text s.S. 33)

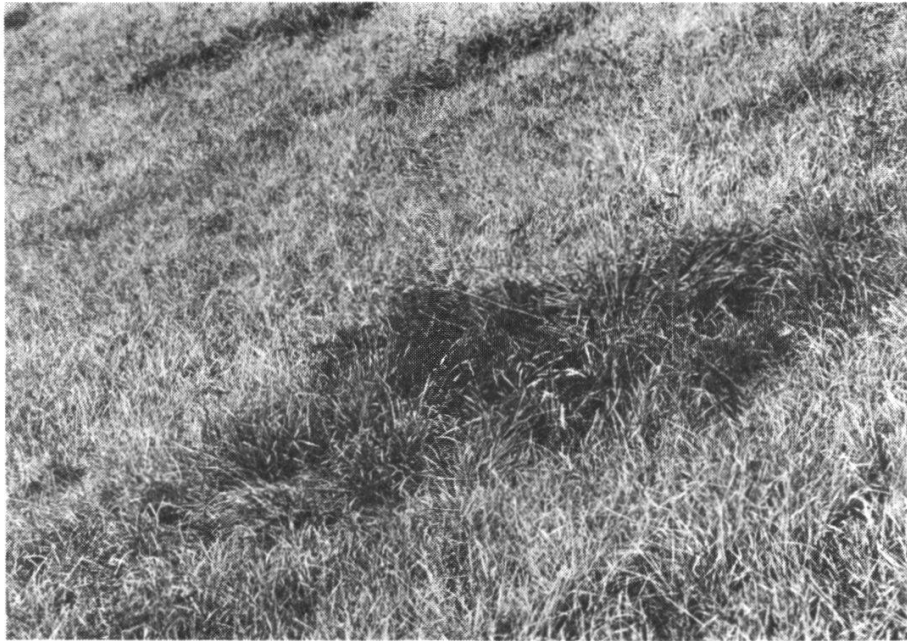


Abb. 9. Feldmauskolonien auf der Wiese Nr. 19 (Oktober 1981)

Common vole colonies in meadow Nr. 19 (October 1981)

Abb. 8. Feldmauskolonie auf der Fettwiese Nr. 30, Vegetationsaufnahme
Nr. 125 in Tab. 9, aufgenommen am 8.9.1981.

- a. Oberirdische Wechsel und Baueingänge
- b. Nutzung der Vegetation durch Koloniewohner (nach einem Modell von GRULICH 1980). A = Kolonie mit Nestbau, B = Zone der Vegetationsausbeutung, → = Transportrichtung der Pflanzenteile und der Nährstoffe, C = nicht beeinflusste Vegetation der Umgebung
- c. Akkumulation der Nährstoffe (Schema)

Common vole colony in fertilized meadow Nr. 30, relevé Nr. 125 in table 8.

- a. Runways and holes
- b. Mode of exploitation of vegetation by common vole. A = colony, B = area of exploitation, direction of transport of food, litter and metabolic products, C = unaffected area.
- c. Accumulation of nutrients

Veränderung der Mikrotopographie und das Anlegen unterirdischer Tunnels im Bereich der Kolonien werden der Wasserabfluss und die Evaporation verändert. Nach GOSZCZYNSKA und GOSZCZYNSKI (1977) ist der Boden der Feldmauskolonien bis 20 Tage nach Regenfällen feuchter als derjenige der Umgebung. Den grössten Feuchtigkeitsunterschied zur Umgebung stellten sie in 10 cm Tiefe fest.

Ein wichtiger Effekt der Wühltätigkeit der Feldmäuse sind die ständig neu-geschaffenen Kahlstellen. In den mit Feldmäusen besiedelten Gehegen waren während der Vegetationsperiode etwa 30% (10-40%) der Kolonienfläche mit Erdhaufen und Wechselln bedeckt. Weitere Kahlstellen gibt es auf den Wechselln ausserhalb der Kolonien. Insgesamt hielten die Mäuse 3-7% der Gehegeflächen vegetationsfrei (Tab. 3). Die Wechsel der Magerwiesengehege wurden ein halbes Jahr nach den Fettwiesengehegen kartiert, weil die angestrebten Dichten später erreicht wurden. Da Teile des Gangsystems aufgegeben werden

Tab. 3. Von Kolonien und von Wechselln ausserhalb der Kolonien bedeckte Fläche und der prozentuale Anteil an der Gehegefläche.
Kartierung im Oktober 1980 (Fettwiesen) und im März 1981 (Magerwiesen).

Area covered by common vole colonies and runways outside the colonies in the enclosures.

	Kolonien			Benutzte Wechsel		Nicht benutzte Wechsel	
	Zahl	Fläche m ²	%	Länge m	Fläche %	Länge m	Fläche %
Fettwiesen							
Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha	7	12	6.1.	38	0.8	47	1.0
Gehege mit ca. 250 Mäusen/ha.	8	8	4.2	72	1.5	17	0.4
Magerwiesen							
Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha	6	11	6.5	50	1.1	78	1.7
Gehege mit ca. 250 Mäusen	5	5	2.7	81	1.8	181	3.9

und andere Wechsel neu entstehen, wird ständig neuer Besiedlungsraum für Pflanzenarten geschaffen. So ist das Netz der Laufwechsel in der Umgebung einer Kolonie im Winter unter dem Schutz der Schneedecke viel ausgedehnter und dichter als im Sommer; wahrscheinlich eine Anpassung an das spärliche Nahrungsangebot. Die meisten Winterwechsel der Gehege wachsen in der darauffolgenden Vegetationsperiode wieder zu (Abb. 23, Kap. 4.5.). Zu der hier beschriebenen ständigen Umlagerung der Kahlstellen im Bereich einzelner Kolonien kommen die in Kap. 4.1. beschriebenen Änderungen der Zahl, Lage und Grösse der Kolonien ganzer Wiesen und ganzer Regionen.

4.2.2. *Selektiver Frass*

Hier werden zunächst einige für die Interpretation von Vegetationsänderungen wichtige, von mir bestätigte Beobachtungen verschiedener Autoren wiedergegeben. Danach werden die Ergebnisse der Nahrungsanalyse präsentiert und diskutiert.

Feldmäuse treiben von ihrem Bau aus Laufwechsel in die Vegetation der Umgebung (Abb. 8, Kap. 4.2.1.). Dabei werden alle im Weg stehenden Pflanzen an der Wurzelbasis durchnagt und auf die Seite oder zum Bau weggeschafft. Auf 10–30 cm breiten Streifen beidseits der Wechsel suchen sich die Tiere ihre Nahrungspflanzen. Nach FRANK (1954) fressen Subadulte in Baunähe, Adulte entfernen sich weiter. Je nach Alter des Tieres und Nahrungsangebot werden 15–30 Magenfüllungen innerhalb von 24 Stunden zum Ueberleben benötigt (HANSSON 1971). Wenn die Vegetation nicht höher ist als 10 cm, werden die Blätter einzeln abgebissen. Ueberschreitet sie diese Höhe, so sind die jungen grünen Blätter an der Spitze nicht mehr erreichbar, und die Mäuse kappen die Schösslinge knapp über dem Boden. Sie ziehen die Pflanzen dann meistens in den Schutz eines Baueinganges, wo die zartesten Pflanzenteile verzehrt werden (STEIN 1958). Es wird also nur ein Teil der zerstörten Biomasse konsumiert, der Rest verrottet auf dem Bau. Dieser Anteil wird in zunehmender Vegetationshöhe grösser. Nach YU (1980) beträgt er bei *Dactylis glomerata* ein Viertel, nach SPITZ (1968) bei *Medicago sativa* das Ein- bis Zweifache und nach RYSZKOWSKI et al. (1973) das 1.8-fache der konsumierten Biomasse. Die von den Wechselrändern her nachwachsenden Pflanzen werden ständig verbissen. Dadurch werden einerseits die

Wechsel freigehalten, andererseits bleiben die Pflanzen im für die Ernährung der Mäuse günstigen Entwicklungszustand des Ausspriessens (RUZIC 1967). Der dauernde Verbiss schädigt die Pflanzen je nach Regenerationsfähigkeit, Wuchsform, Grösse, Alter etc. unterschiedlich stark. Horstbildende Gräser und Arten mit Rhizomen und Ausläufern sind gegenüber Arten mit nur einer Sprossachse wohl im Vorteil. Kleine Individuen werden wahrscheinlich durch den dauernden Kraftverschleiss stärker geschädigt als grosse, die ausserdem dem Einwirkungsbereich der Tiere entwachsen können.

Die Verbisshäufigkeiten und die Deckungsanteile der verschiedenen Pflanzenarten in den beiden dichtbesiedelten Gehegen sind in Tab. 4 aufgelistet und werden in Tabelle 5 miteinander verglichen (Methode s. Kap. 3.1.4.). Alle Arten mit Deckungsanteilen >1% auf den Gehegeflächen wurden verbissen, insgesamt über 80% aller vorkommenden Arten. Bei einigen Arten zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen Verbisshäufigkeit und Deckungsanteilen im Wiesenbestand. So wurden in der Fettwiese die selteneren Grasarten (*Trisetum flavescens*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Helictotrichon pubescens*, *Poa pratensis*) und *Rumex acetosa* bevorzugt abgefressen, während das dominante Gras *Arrhenatherum elatius* eher gemieden wurde. In der Magerwiese wurden *Bromus erectus*, *Plantago media* und ebenfalls *Arrhenatherum elatius* relativ selten, *Taraxacum officinale*, *Lotus corniculatus* und einige seltenere Gräser, wie auf der Fettwiese, hingegen relativ häufig verbissen. Der so ermittelte selektive Frass ist einerseits ein Ergebnis unterschiedlicher Nahrungspräferenzen, andererseits auch eine Folge der Deckungszunahme resp. -abnahme einiger Arten entlang der Mauswechsel, wo die Tiere hauptsächlich fressen. Vor allem *Dactylis glomerata* und *Festuca pratensis* wurden wohl nicht nur auf Grund ausgeprägter Präferenzen so häufig verbissen, sondern auch weil beide Arten trotz des Verbisses entlang der Wechsel häufiger wurden, und zwar bereits nach einem Versuchsjahr. Das Gegenteil trifft für *Taraxacum officinale* zu, das entlang der Wechsel seltener war als im ganzen Bestand.

Die Verbisshäufigkeiten sind saisonalen Schwankungen unterworfen, so wurde z.B. *Plantago lanceolata* im Spätsommer auf der Magerwiese häufiger verbissen als im Frühjahr. Graduelle Unterschiede in der Nahrungswahl zeigen sich auch zwischen Fett- und Magerwiesen.

Es gibt nur wenige Untersuchungen über die Nahrungspräferenzen der Feldmaus. Nach YU (1980) und VERGNE (1976) wurden in einer von *Cynosurus cristatus*, *Poa pratensis*, *Holcus lanatus*, *Taraxacum officinale* und verschiedenen Leguminosen dominierten Wiese *Taraxacum officinale* und die Leguminosen am stärksten bevorzugt und zwei- bis sechsmal mehr davon konsumiert, als es dem Anteil in der Wiese entsprach. Einzelne Grasarten (*Anthoxanthum odoratum* und *Arrhenatherum elatius*) wurden im Winter bevorzugt gefressen. Eher gemieden wurden *Bromus erectus*, *B. mollis*, *Poa pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Cynosurus cristatus* und v.a. *Holcus lanatus*. Den massivsten Frassdruck übten die Feldmäuse im Spätsommer auf *Taraxacum officinale*, auf die Leguminosen und auf die in ihrem Untersuchungsgebiet seltenen Arten *Plantago lanceolata* und *Daucus carota* aus. Nach MYLLYMÄKI (1977) stehen *Trifolium pratense* und *Taraxacum officinale* an der Spitze der Präferenzliste. *Poa pratensis*, *Festuca pratensis* und *Dactylis glomerata* werden im Spätsommer relativ häufig gefressen. Löwenzahn und Klee wurden auch bei FRANK's (1954) Gehegeexperimenten bevorzugt. Bei hoher Dichte und knappem Nahrungsangebot wurden aber auch die sonst verschmähten Disteln und Brennesseln gefressen. Bei den Futterwahlversuchen im Labor von JANEAU (1976) ergab sich folgende, unvollständig zitierte Präferenzliste (I = höchster, VI = niedrigster Beliebtheitsgrad): *Ranunculus pyrenaicus* (I), *Lotus corniculatus* und *Trifolium montanum* (II), *Rumex* ssp. (III), *Potentilla verna* und *Geum montanum* (IV), *Euphorbia cyparissias* und *Festuca rubra* (V), *Rhinanthus minor* (VI). HOLISOVA (1959) berichtet, dass Arten folgender, in unserem Untersuchungsgebiet vorkommender Gattungen nicht gefressen werden: *Cirsium arvense*, *Convolvulus arvensis*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Euphorbia* ssp., *Glechoma hederaceum*, *Hypericum humifusum*, *Linaria vulgaris*, *Malva neglecta*, *Stellaria media*, *Thlaspi arvense*. Die Präferenzen der Feldmaus in Luzerne- und Getreidefeldern untersuchte TRUSZKOWSKI (1982).

Weitere Angaben über selektiven Frass können aus Untersuchungen an der nahverwandten Erdmaus (*Microtus agrestis*) entnommen werden, so von FERNS (1976 und 1979), HANSSON (1971), SCHLEGL (1980) und STENSETH (1977a). Die Erdmaus unterscheidet sich nach MYLLYMÄKI (1977) in ihrer Nahrungspräferenz nur unwesentlich von der Feldmaus. STENSETH (1977a) zeigte, dass Erdmäuse bei der Nahrungssuche nicht nach bestimmten Nährstoffen selektionieren, sondern den Nettoenergiegewinn maximieren, d.h. in möglichst kurzer Zeit möglichst viele leichtverdauliche, faserarme, energiereiche Pflanzen fressen.

Eine positive Selektion der zarteren Kräuter und Gräser wie *Taraxacum officinale*, *Lotus corniculatus*, *Rumex acetosa*, *Poa pratensis*, und eine negative Selektion der zähen, faserreichen Arten wie *Salvia pratensis*, *Plantago media*, *Bromus erectus* und wahrscheinlich *Arrhenatherum elatius* zeigte sich im Magerwiesengehege deutlich. Im Fettwiesengehege wurde das dominante, eher grobe, faserreiche Obergras *Arrhenatherum elatius* ebenfalls relativ selten, das dominante Kraut *Taraxacum officinale* - im Gegensatz zur Hypothese von STENSETH (1977a) - nur etwa entsprechend seiner Häufigkeit in der Wiese verbissen. Einige seltenere, zähere Arten wie *Bromus erectus* wurden eher häufiger gefressen. Es leuchtet aber ein,

Tab. 4. Relative Frequenz der Arten in den Nahrungshäufchen und Deckungsanteil dieser Arten in den Gehegen mit ca. 500 Feldmäusen/ha.

Relative frequency of species in the plant-cuttings (bitten off by voles) investigated and relative cover of these species within the enclosures.

a. Fettwiesen - fertilized meadows

Datum	Deckungsanteil			Relative Frequenz in den Nahrungshäufchen		
	Juni 1980	Sept. 1980	Juni 1981	15.4.-11.7. 1980	14.8.-3.9. 1980	4.5.-27.6. 1981
Untersuchte Nahrungshäufchen	%	%	%	46 %	45 %	43 %
Gräser						
<i>Arrhenatherum elatius</i>	55	35	45	14	9	14
<i>Dactylis glomerata</i>	3	4	10	13	16	13
<i>Trisetum flavescens</i>	3	4	8	11	15	13
<i>Festuca pratensis</i>	<1	1	5	2	6	11
<i>Bromus erectus</i>	2	1	<1	2	6	2
<i>Poa pratensis</i>	2	1	1	3	4	8
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1	1	<1	2	0	0
<i>Helictotrichon pubesc.</i>	1	1	<1	2	4	3
<i>Brachypodium pinnatum</i>	<1	0	0	<1	0	0
Unbestimmte				6	0	0
Kräuter						
<i>Taraxacum officinale</i>	20	25	13	25	19	15
<i>Salvia pratensis</i>	3	6	6	3	5	2
<i>Plantago lanceolata</i>	<1	4	2	3	5	6
<i>Plantago media</i>	2	1	1	2	1	1
<i>Rumex acetosa</i>	<1	1	2	5	4	5
<i>Ranunculus bulbosus</i>	2	1	1	4	<1	0
<i>Bellis perennis</i>	<1	1	<1	2	0	2
<i>Chrysanthemum leucanth.</i>	<1	1	1	<1	0	0
<i>Knautia arvensis</i>	0	0	<1	0	0	<1
<i>Centaurea jacea</i>	<1	1	<1	<1	1	1
<i>Achillea millefolium</i>	<1	1	1	0	0	0
<i>Galium album</i>	<1	1	<1	2	1	0
<i>Cerastium caespitosum</i>	<1	1	<1	<1	<1	<1
<i>Myosotis arvensis</i>	<1	<1	<1	<1	0	3
<i>Campanula rotundifolia</i>	<1	0	<1	0	0	<1
<i>Veronica chamaedrys</i>	<1	<1	<1	<1	<1	0
Leguminosen						
<i>Trifolium pratense</i>	1	1	1	0	<1	0
<i>Trifolium repens</i>	1	1	1	<1	0	<1
<i>Lotus corniculatus</i>	<1	1	<1	0	3	<1
<i>Vicia sepium</i>	<1	1	<1	0	<1	1

Tab. 5. (Forts. - continued) b. Magerwiesen - unfertilized meadows

Datum Untersuchte Nahrungshäufchen	Deckungsanteil			Relative Frequenz in den Nahrungshäufchen		
	Juni	Sept.	Juni	3.5.-11.7.	14.8.-30.9.	4.5.-27.7.
	1980	1980	1980	1980	1980	1981
	%	%	%	%	%	%
Gräser						
<i>Bromus erectus</i>	15	10	11	4	9	7
<i>Arrhenatherum elatius</i>	8	5	7	1	1	1
<i>Festuca pratensis</i>	2	2	7	4	4	4
<i>Dactylis glomerata</i>	1	1	4	5	4	5
<i>Festuca ovina</i>	2	2	1	1	1	<1
<i>Trisetum flavescens</i>	1	1	1	2	3	1
<i>Helictotrichon pubesc.</i>	1	1	1	1	7	5
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<1	<1	1	1	<1	1
<i>Lolium perenne</i>	<1	<1	<1	1	<1	0
<i>Holcus lanatus</i>	<1	<1	0	<1	<1	0
<i>Poa pratensis</i>	<1	<1	<1	<1	3	5
Kräuter						
<i>Plantago media</i>	15	17	11	2	7	5
<i>Salvia pratensis</i>	8	9	14	7	4	10
<i>Plantago lanceolata</i>	8	9	7	7	17	10
<i>Centaurea jacea</i>	8	9	8	5	9	7
<i>Taraxacum officinale</i>	5	5	5	15	8	13
<i>Achillea millefolium</i>	4	4	2	5	3	2
<i>Rhinanthus minor</i>	2	<1	2	4	0	4
<i>Rumex acetosa</i>	1	1	1	1	4	3
<i>Knautia arvensis</i>	1	1	1	0	0	0
<i>Veronica chamaedrys</i>	1	1	<1	<1	0	1
<i>Ranunculus bulbosus</i>	1	1	1	4	0	0
<i>Daucus carota</i>	1	1	1	1	0	1
<i>Bellis perennis</i>	1	1	1	1	2	1
<i>Chrysanthemum leucanth.</i>	1	1	1	<1	0	1
<i>Galium album</i>	<1	1	1	0	1	<1
<i>Cerastium caespitosum</i>	<1	<1	<1	5	3	2
<i>Sanguisorba minor</i>	1	1	1	0	<1	<1
<i>Pimpinella saxifraga</i>	<1	<1	<1	<1	3	1
<i>Linum catharticum</i>	<1	<1	<1	<1	0	0
<i>Myosotis arvensis</i>	<1	<1	<1	<1	0	0
<i>Picris hieracioides</i>	1	1	1	<1	0	0
<i>Campanula rotundifolia</i>	<1	<1	<1	0	<1	<1
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	<1	<1	<1	0	<1	1
Leguminosen						
<i>Trifolium pratense</i>	4	2	2	6	0	1
<i>Trifolium repens</i>	2	1	2	3	0	0
<i>Lotus corniculatus</i>	2	1	3	6	4	5
<i>Vicia sepium</i>	2	1	1	3	<1	<1
<i>Medicago lupulina</i>	<1	<1	1	<1	0	1
<i>Medicago falcata</i>	<1	<1	<1	0	0	<1
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	1	1	<1	1	2

dass die Feldmäuse ihre Nahrung nicht einseitig auf eine dominierende Art (*Taraxacum officinale*) abstellen.

Die von den zitierten Autoren erwähnte Bevorzugung der Leguminosen konnte zumindest für *Lotus corniculatus* bestätigt werden. Die von mir festgestellte Präferenz für *D. glomerata* steht im Gegensatz zu dem Befund von VERGNE (1976). Alle Autoren betonen die grossen, von Quantität und Qualität des Nahrungsangebotes und von Alter, Geschlecht etc. der Tiere abhängige Schwankungen in der Nahrungswahl.

Tab. 5. Selektiver Frass in den Gehegen.

Vergleich der relativen Frequenz der Arten in den Nahrungshäufchen mit dem Deckungsanteil dieser Arten in den Gehegen mit ca. 500 Mäusen/ha. Es sind nur Arten mit Frequenzen oder Deckungsanteil >2% aus Tab. 4 berücksichtigt.

Selective grazing in the enclosures.

Comparison of relative frequency of species in the plant cuttings with the relative cover found in the enclosures.

	Fettwiesen	Magerwiesen
Relative Frequenz >> Deckungsanteil	<i>Trisetum flavescens</i> <i>Dactylis glomerata</i> <i>Poa pratensis</i> <i>Festuca pratensis</i> <i>Helictotrichon pubescens</i> <i>Rumex acetosa</i>	<i>Taraxacum officinale</i>
Relative Frequenz > Deckungsanteil	<i>Bromus erectus</i> <i>Plantago lanceolata</i>	<i>Helictotrichon pubescens</i> <i>Poa pratensis</i> <i>Dactylis glomerata</i> <i>Cerastium caespitosum</i> <i>Rhinanthus minor</i> <i>Rumex acetosa</i> <i>Lotus corniculatus</i> <i>Plantago lanceolata</i>
Relative Frequenz ≈ Deckungsanteil	<i>Taraxacum officinale</i> <i>Salvia pratensis</i>	<i>Festuca pratensis</i> <i>Achillea millefolium</i>
Relative Frequenz < Deckungsanteil		<i>Bromus erectus</i> <i>Centaurea jacea</i> <i>Salvia pratensis</i>
Relative Frequenz << Deckungsanteil	<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Plantago media</i>

Die Auswirkungen des selektiven Frasses auf die botanische Zusammensetzung der Wiesen wird in der Diskussion (Kap. 5) besprochen.

4.2.3. Verbreiten von Pflanzen

Feldmäuse sammeln beachtliche Mengen von Pflanzenwurzeln in der Umgebung der Kolonien und transportieren sie zum Bau. In Tab. 6 sind die in sechs Vorratskammern in den Gehegen gefundenen Pflanzenarten aufgelistet. Nur von sechs Arten wurden grössere Mengen von Wurzeln eingetragen (*Taraxacum officinale*, *Plantago media*, *P. lanceolata*, *Ranunculus bulbosus*, *Trifolium pratense* und *Trifolium repens*). Arten mit geringer Deckung können durch Wurzelfrass stark geschädigt werden: Die 1980 gefundenen 50 *Ranunculus bulbosus*-Knollen beispielsweise, entsprechen einem Rückgang der Individuenzahl dieser Art von ca. 10% im dichtbesiedelten Fettwiesengehege. Die effektive Schädigung wird noch grösser sein, da dies kaum die einzige Vorratskammer auf der Fläche war und da zudem wahrscheinlich bereits ein Teil der Knollen aufgefressen worden war. Die eingesammelten Wurzeln sind, wie eigene Versuche ergaben, noch voll ausschlagfähig. Die Mäuse sammeln grössere Mengen, als sie während des Winters verbrauchen. Wenn die Besiedler einer Kolonie aussterben, wie das vor allem während des Winters oft geschieht, können die eingesammelten Pflanzen den neuen Verbreitungsort mit seinen kahlen, konkurrenzfreien Stellen rasch besiedeln.

Neben den von mir gefundenen Vorratsarten werden nach HOLISOVA (1959) von folgenden Arten die unterirdischen Teile gefressen und somit wohl auch als Reserve gehortet: *Daucus carota*, *Ranunculus ficaria*, *Melandrium album*, *M. pratense*, *Cirsium arvense*, *C. oleraceum*, *Geum urbanum*, *Silene* sp., *Stachys palustris*, *Tussilago farfara*, *Sonchus arvensis*, *Equisetum arvense*, *Phleum pratense*, *Medicago sativa*, *M. falcata*, *Melilotus officinalis*, *Vicia tenuifolia*. RICHTER (1958) untersuchte den Pflanzenbestand an der Wesermarsch nach Mausplagen. Folgende Arten, deren unterirdische Teile von den Mäusen verbreitet wurden, traten häufig auf: *Agropyron repens* und *Cirsium arvense* (beide sehr häufig), *Ranunculus ficaria*, *Urtica dioeca*, *Epilobium angustifolium*, *Symphytum officinale*, *Stachys palustris*, *Taraxacum officinale*.

Die quantitative Bedeutung des Verbreitens von unterirdischen Pflanzenteilen wurde von uns nicht untersucht.

Es ist wahrscheinlich, dass die Tiere durch ihre Grabtätigkeit Samen aus der Samenbank an die Oberfläche befördern und ihnen so die Keimung ermög-

Tab. 6. Inhalt (Stückzahlen) von sechs Feldmausvorratskammern in den Gehegen mit ca. 500 Feldmäusen/ha.

Content (number of pieces) of six food catches within enclosures with ca. 500 voles/ha.

Funddatum	Fettwiese 16.3.80	Magerwiese 19.2.82				
Vorratskammer Nr.	1	1	2	3	4	5
Frischgewicht	315g	75g	70g	64g	20g	25g
Wurzeln						
<i>Taraxacum officinale</i>	200	3	5	9		2
<i>Plantago lanceolata</i>	195	83	68	12	44	41
<i>Plantago media</i>			15	40	22	4
<i>Ranunculus bulbosus</i>	50	15	14	15	11	11
Wurzeln und Ausläuferstücke						
<i>Trifolium pratense</i>	110	120	70	90	45	33
<i>Trifolium repens</i>						
Stengelbasen						
<i>Dactylis glomerata</i>	40		2	3	3	
<i>Lolium perenne</i>	25					
<i>Helictotrichon pubescens</i>			5			
<i>Festuca ovina</i>			2	1		
<i>Festuca pratensis</i>				1		
<i>Bromus erectus</i>			2			
<i>Anthoxanthum odoratum</i>			1			
Ganze Pflanzen oder Stengelbasen						
<i>Salvia pratensis</i>		1		2	1	
<i>Bellis perennis</i>		1	2	1		1
<i>Hieracium pilosella</i>			1		1	
<i>Arabis hirsuta</i>					1	
<i>Sedum sexangulare</i>			1			
<i>Achillea millefolium</i>	1					
<i>Picris hieracioides</i>	1					
<i>Potentilla heptaphylla</i>	1					

lichen. Untersuchungen über eine solche indirekte oder eine direkte Verbreitung von Samen durch Feldmäuse sind mir nicht bekannt.

4.3. Auswirkungen der Feldmausaktivität auf Deckungsgrad, Höhe und Biomasse der Vegetation

Die Feldmäuse wandelten Pflanzenbestände mit anfänglich homogener Vegetationsstruktur im Bereich der Kolonien innerhalb einer Vegetationsperiode in ein Mosaik von kleinen Flächen ($0.01-0.25 \text{ m}^2$) mit stark unterschiedlichen Vegetationshöhen und Biomasse um (Abb. 10). Etwa 30% der Fläche einer Kolonie war während der Vegetationsperiode jeweils kahl. Ein weiterer, unterschiedlich grosser Teil der Vegetation war kurz abgefressen oder bestand aus niedrigen, auf Kahlstellen nachwachsenden Pflanzen. Auf der restlichen bewachsenen Fläche war die Vegetation oft mehr als doppelt so hoch wie in der unbeeinflussten Umgebung und überdeckte die Kahlstellen zum grössten Teil: der Deckungsgrad der Vegetation auf Kolonien war in den Magerwiesen insgesamt nur wesentlich, in den Fettwiesen um ca. 10% geringer als auf den Vegetationsflächen ohne Mäuse (Tab. 7). Die Biomasse im Bereich der Kolonien war insgesamt signifikant höher als diejenige auf

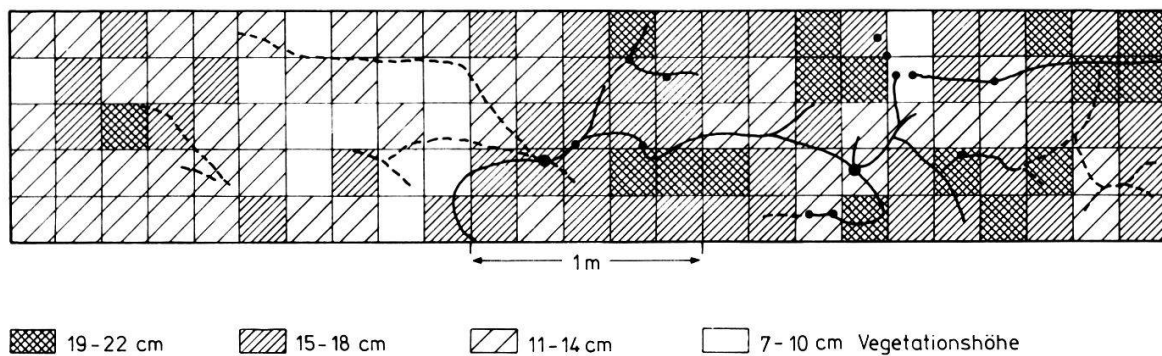


Abb. 10. Maximale Vegetationshöhen auf 20x20cm Rasterflächen am Rande der zentralen Kolonie im Fettwiesengehege mit ca. 500 Feldmäusen/ha. Aufgenommen am 10.4.1981.

—— Wechsel und Baueingänge
 ----- nicht mehr benutzte Wechsel

Maximum vegetation heights in plots at the border of the central colony in the enclosure with high vole density in the fertilized meadow.

—— runways and holes ----- abandoned runways

Tab. 7. Deckungsgrad, Höhe und Biomasse der Vegetation auf Feldmauskolonien und Vergleichsflächen ohne Mäuse auf analogem Standort. Biomassedaten vom Juni 1981, Deckungsgrad und Höhen über die ganze Vegetationsperiode 1981. Aufnahmegrösse je 1 m². Mittelwerte, Anzahl Paarvergleiche und die Ergebnisse des Vorzeichen-tests für $p = < 0.01$ (**).

Cover, height and biomass of vegetation in vole colonies and control areas. Means and numbers of tested relevé-pairs.

	Fettwiesen			Magerwiesen		
	Mittel	Paare		Mittel	Paare	
Deckungsgrad						
Vergleichsflächen	96%			92%		
Kolonien	87%	27	**	91%	42	**
Mittlere Vegetationshöhe						
Kolonien/Vergleichsflächen	1.8	25	**	1.5	32	**
Maximale Vegetationshöhe						
Kolonien/Vergleichsflächen	1.6	23	**	1.4	33	**
Biomasse						
Kolonien/Vergleichsflächen	1.3-1.7 ¹⁾			1.6	11	**

1) berechnet aus Höhe und Kahlstellenanteil der Vegetation

gleich grossen Flächen der Umgebung. Dieses Muster von Flächen stark unterschiedlicher Biomasse im Bereich von Feldmauskolonien kann mit der von den Tieren erzeugten Nährstoffumverteilung (Schema Abb. 8, Kap. 4.2.1.) und der Vegetationszerstörung durch Frass und Wühlen erklärt werden. Beim Vergleich des Heuertrages ganzer Gehegeflächen konnten erwartungsgemäss keine Einbussen durch Konsum und Zerstörung der Feldmäuse nachgewiesen werden. Die Verluste wurden durch die Produktivitätsunterschiede zwischen den verschiedenen Gehegen und den aufeinanderfolgenden Jahren überlagert.

4.4. Auswirkung der Feldmausaktivität auf die Artenzusammensetzung der Vegetation

4.4.1. Auswirkung der Feldmausaktivität auf die Artenzusammensetzung in Wiesenbeständen des Randen

In diesem Kapitel werden die Ergebnisse von 59 pflanzensoziologischen Paarvergleichen auf verschiedenen Magerwiesen und von 35 Paarvergleichen auf verschiedenen Fettwiesen des Randen präsentiert. Ein Aufnahmepaar besteht, wie in Kap. 3.2.2. beschrieben wurde, aus einer 1 m^2 -Aufnahme auf einer Feldmauskolonie und einer 1 m^2 -Aufnahme einige Meter daneben, auf von Feldmäusen nicht beeinflusstem, analogem Standort.

Ein frappanter Unterschied zwischen der Vegetation auf Kolonien und Vergleichsflächen ohne Mäuse zeigt sich beim Vergleich der Deckungsanteile von Gräsern, Leguminosen und übrigen Kräutern (Abb. 11): Die Leguminosen wurden auf den Kolonien verdrängt. In den Fettwiesen profitieren die Gräser von ihrem Rückgang, auf den Magerwiesen die Kräuter und Gräser. Jungpflanzen von Bäumen und Sträuchern wurden nur auf Magerwiesenkolonien gefunden.

Die Abb. 12, 13 und 15 zeigen die Ordinationen der Aufnahmen aufgrund der Artenzusammensetzung durch die Hauptkomponentenanalyse. Neben jeder Ordination der Aufnahmen ist die entsprechende Ordination der Arten abgebildet, um die Beiträge der einzelnen Arten zu den Hauptkomponenten sichtbar zu machen.

Fettwiesen. - Die 70 Aufnahmen auf den Fettwiesen werden durch die erste und zweite Hauptkomponente, die zusammen 33% der Datenvarianz erklären, deutlich nach An- und Abwesenheit von Feldmäusen getrennt (Abb. 12a). Die Verbindungspfeile innerhalb der Paare verlaufen in der Ordination durchwegs nach rechts und meist etwas nach unten. Vor allem die erste Hauptkomponente und in geringerem Mass die zweite Hauptkomponente repräsentieren damit die Kombination von ökologischen Faktoren, durch die sich die Vegetation von Feldmauskolonien von derjenigen der nicht besiedelten Umgebung unterscheidet. Die Ordinationen der weiteren Hauptkomponenten

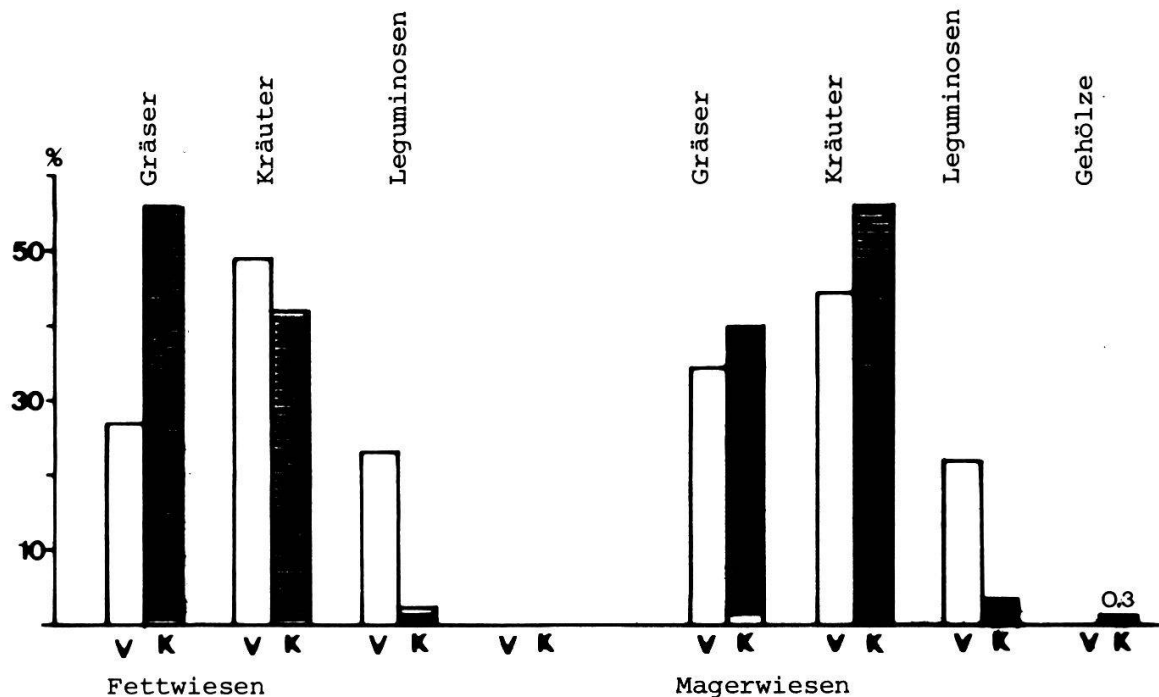


Abb. 11. Deckungsanteile von Gräsern, Kräutern, Leguminosen und Gehölzen auf Kolonien (K) und auf Vergleichsflächen (V) ohne Mäuse. (Mittel aus 59 1 m²-Aufnahmepaaren auf Magerwiesen und 35 1 m²-Aufnahmepaaren auf Fettwiesen).

Relative cover of grasses, forbs, leguminosae and woody plants in vole colony areas and control areas.

werden nicht abgebildet, da sie keinen wesentlichen Beitrag zur Interpretation leisten. Die entsprechende Ordination der Arten in Abb. 12b macht sichtbar, welche Arten die grössten Beiträge an die erste und zweite Hauptkomponente und an den Entwicklungstrend der Aufnahmen liefern. Auf der Seite der Vergleichsflächen ohne Mäuse stehen *Trifolium repens*, *T. pratense*, *Taraxacum officinale* u.a. mehr. Ihre Gegenspieler auf der Seite der Kolonien sind *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*, *Galium album*, *Festuca pratensis* u.a. mehr.

Bei einer stärkeren Gewichtung der hohen Deckungsgrade werden die Aufnahmen durch die erste Hauptkomponente (Eigenwert 33%) in Vergleichsflächen und Kolonien aufgeteilt (Abb. 13). Die erste Achse reflektiert hauptsächlich Deckungsabnahmen von *Trifolium repens* und *Taraxacum officinale* und Deckungszunahmen von *Dactylis glomerata*. Auf der zweiten Achse sind zwei

Tab. 8. Beispiele von Vegetationsaufnahmen auf Vergleichsflächen ohne Mäuse (V) und auf Feldmauskolonien (K) der Fettwiesen. Aufnahmegrösse je 1 m². Erklärung der Deckungswerte s. Tab. 2.

Examples of relevés of control areas without voles (V) and vole colony areas (K) in fertilized meadows. See table 2 for code.

Wiese Nr.	24		26		30		33	
Aufnahme Nr.	110		117		125		128	
Datum	1.6.81		7.9.81		8.9.81		25.9.81	
	V	K	V	K	V	K	V	K
<i>Arrhenatherum elatius</i>	4	3	1	3				04
<i>Helictotrichon pubescens</i>			01			01		
<i>Trisetum flavescens</i>	04	02			2	2	02	01
<i>Dactylis glomerata</i>	02	4	01	04	01	4		4
<i>Poa pratensis</i>	02	01				02		
<i>Poa angustifolia</i>			01	01				01
<i>Festuca pratensis</i>					02	02	01	02
<i>Bromus erectus</i>	3	1	01	01	02			
<i>Lolium perenne</i>						02	1	
<i>Rumex acetosa</i>					01	01	01	01
<i>Ranunculus friesianus</i>					02	02	2	
<i>Ranunculus bulbosus</i>			01					
<i>Sanguisorba minor</i>	01	02			04	1		
<i>Trifolium repens</i>			04		2	01	2	
<i>Trifolium pratense</i>			2		2		2	
<i>Medicago lupulina</i>					02			
<i>Medicago falcata</i>					01	02		
<i>Vicia cracca</i>	01					01		
<i>Vicia sepium</i>	01			01				
<i>Lathyrus pratensis</i>		01						
<i>Geranium pyrenaicum</i>			01	1				2
<i>Euphorbia cyparissias</i>		02						
<i>Viola hirta</i>				01				
<i>Heracleum sphondylium</i>								01
<i>Pimpinella saxifraga</i>						01		
<i>Myosotis arvensis</i>				02		01		01
<i>Salvia pratensis</i>	04				1			
<i>Veronica chamaedrys</i>		01				01	01	
<i>Plantago media</i>			04	02	01	01	2	
<i>Plantago lanceolata</i>			02		1	2	02	01
<i>Galium album</i>			1	2			02	2
<i>Centaurea jacea</i>			1	01				
<i>Bellis perennis</i>			02					
<i>Achillea millefolium</i>	04	1		1				
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>			02			01	01	
<i>Tragopogon orientalis</i>							02	01
<i>Picris hieracioides</i>					02			
<i>Taraxacum officinale</i>	2	04	2	02	3	1	2	04

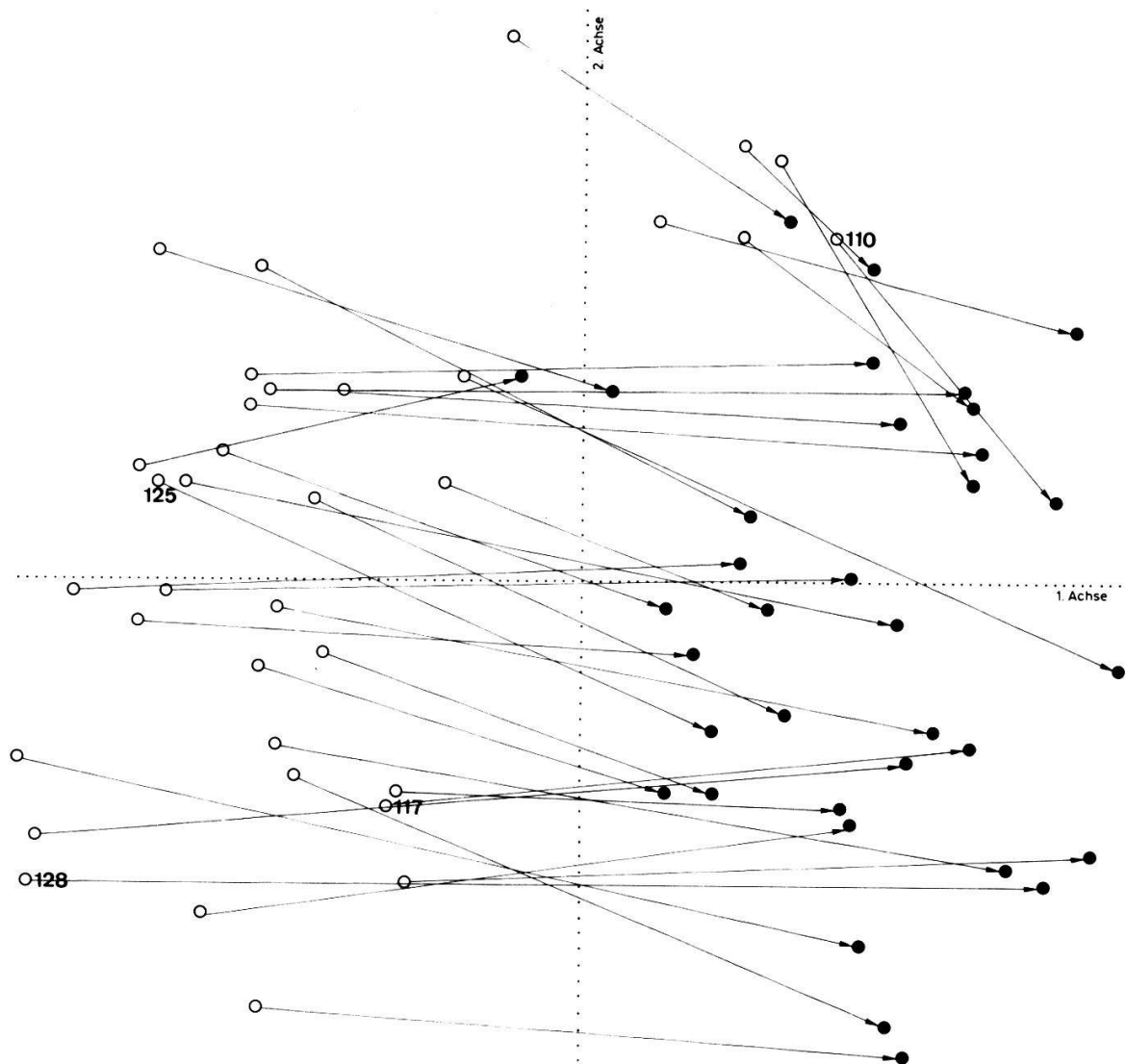
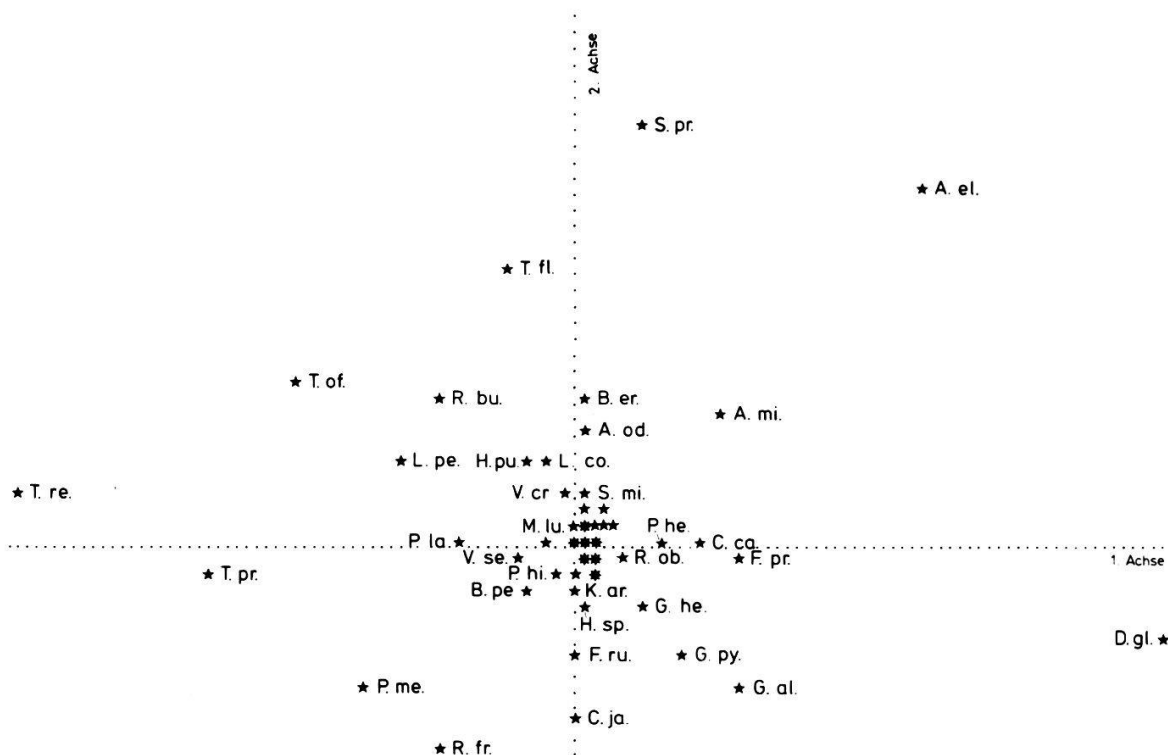


Abb. 12. a. Ordination der Vegetationsaufnahmen (1 m^2) auf Vergleichsflächen ohne Mäuse (o) und auf Feldmauskolonien (●) der Fettwiesen durch die Hauptkomponentenanalyse. Aufnahmepaare sind durch Pfeile verbunden. Gewichtung der Deckungsgrade entsprechend der ordinalen Skala in Tab. 2. Die Nummern beziehen sich auf die Aufnahmen in Tab. 8. Die erste Achse trägt 22%, die zweite 12% zur Summe aller Eigenwerte bei.

Ordination of 1 m^2 -relevés of colonies (●) and controls (o) in fertilized meadows by principal component analysis. Relevés of one pair are connected with arrows. Cover values according to the ordinals scale in Table 2, numbers refer to the relevés in Table 8.

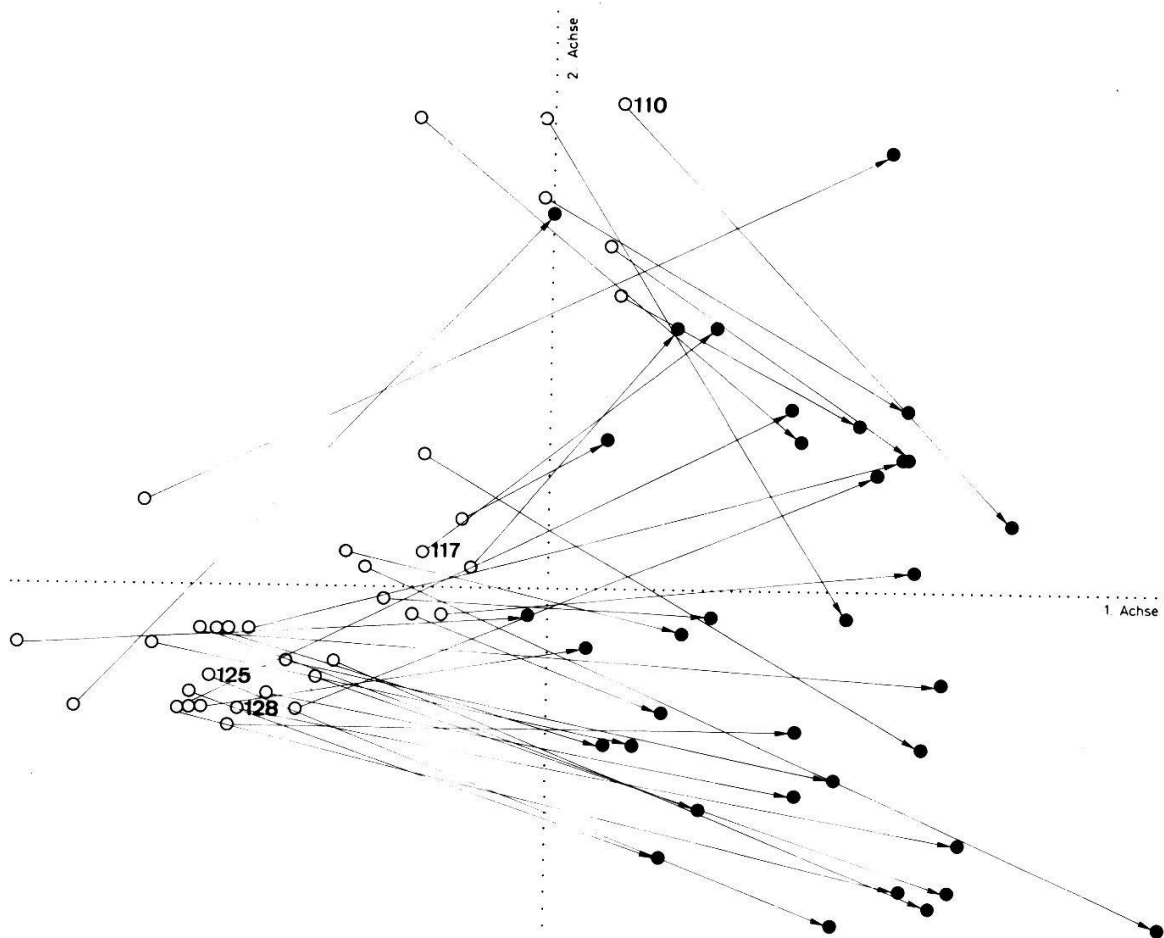


12b. Beiträge der Arten zu den Hauptkomponenten in Abb. 12a.

* = zusammenfallende Ordinationspunkte.

Contribution of species to the first and second axis.

A.mi. = *Achillea millefolium*, A.od. = *Anthoxanthum odoratum*, A.el. = *Arrhenatherum elatius*, B.pe. = *Bellis perennis*, B.er. = *Bromus erectus*, C.ca. = *Cerastium caespitosum*, C.ja. = *Centaurea jacea*, D.gl. = *Dactylis glomerata*, F.pr. = *Festuca pratensis*, F.ru. = *Festuca rubra*, G.al. = *Galium album*, G.he. = *Glechoma hederaceum*, G.py. = *Geranium pyrenaicum*, H.pu. = *Helictotrichon pubescens*, H.sp. = *Heracleum sphondylium*, K.ar. = *Knautia arvensis*, L.pe. = *Lolium perenne*, L.co. = *Lotus corniculatus*, M.lu. = *Medicago lupulina*, P.hi. = *Picris hieracioides*, P.la. = *Plantago lanceolata*, P.me. = *Plantago media*, P.he. = *Potentilla heptaphylla*, R.bu. = *Ranunculus bulbosus*, R.fr. = *R. friesianus*, R.ob. = *Rumex obtusifolium*, S.mi. = *Sanguisorba minor*, S.pr. = *Salvia pratensis*, T.fl. = *Trisetum flavescens*, T.of. = *Taraxacum officinale*, T.pr. = *Trifolium pratense*, T.re. = *Trifolium repens*, V.cr. = *Vicia cracca*, V.se. = *Vicia sepium*



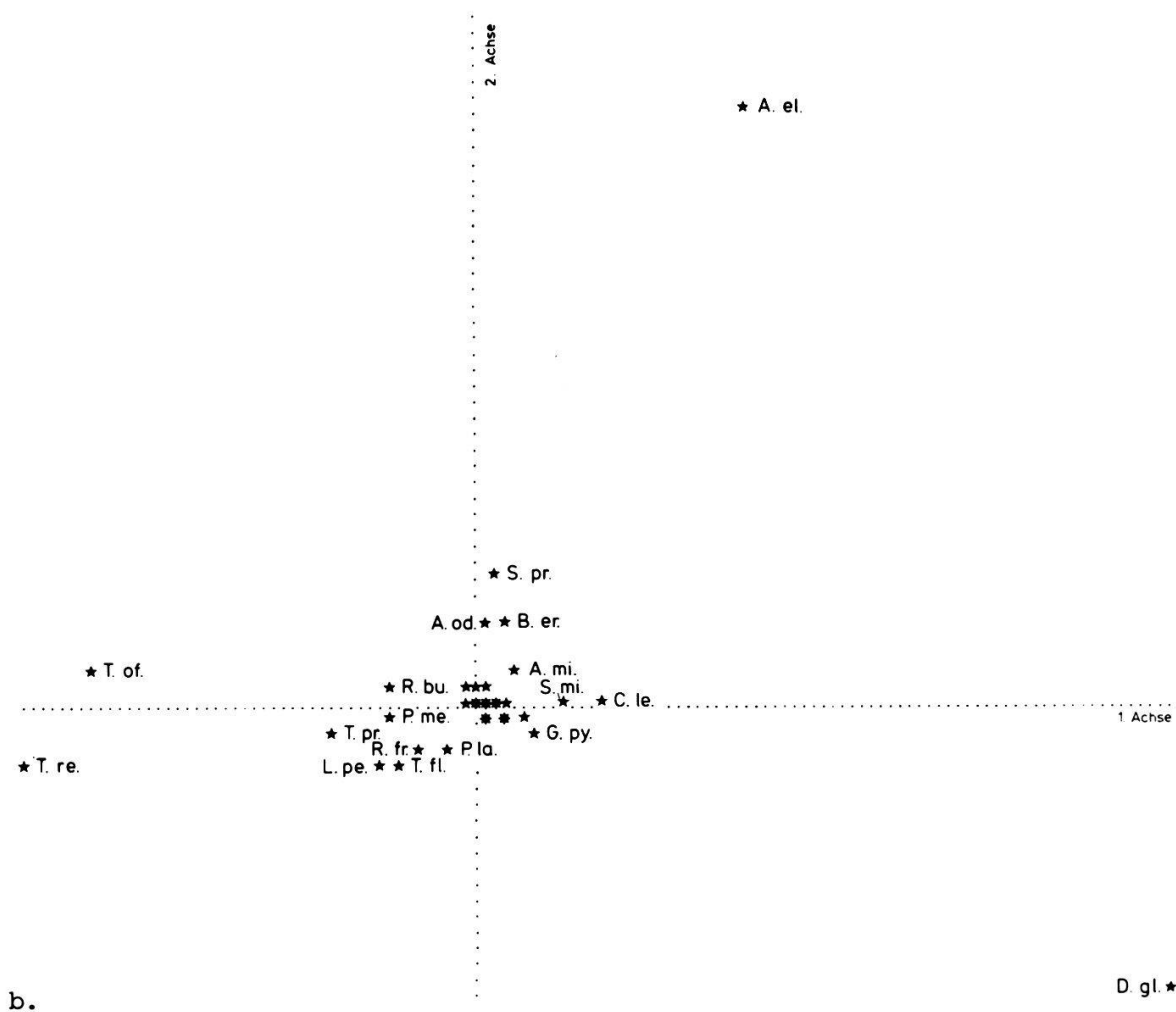
a.

Abb. 13a. Ordination der Vegetationsaufnahmen (1 m^2) auf Vergleichsflächen ohne Mäuse (o) und auf Feldmauskolonien (●) der Fettwiesen durch die Hauptkomponentenanalyse. Aufnahmepaare sind durch Pfeile verbunden. Gewichtung der hohen Deckungsgrade stärker als in Abb. 12, entsprechend der Skala in Tab. 2. Die Nummern beziehen sich auf die Aufnahmen in Tab. 8. Die erste Achse trägt 33%, die zweite 16% zur Summe aller Eigenwerte bei.

Ordination of 1 m^2 -relevés of colonies (●) and controls (o) in fertilized meadows by principal component analysis. Relevés of one pair are connected with arrows. Cover values higher than in Fig. 12 according to the "Deckungs"-scale in Table 2. Numbers refer to the relevés in Table 8.

13b. Beiträge der Arten zu den Hauptkomponenten in Abb. 13a.
Legende s. Abb. 12b. zusätzlich C.le. = *Chrysanthemum leucanthemum*.

Contribution of species to the first and second axis.
(For species abbreviations see Table 12b, additionally C.le. = *Chrysanthemum leucanthemum*).



gegenläufige Trends zu beobachten: Ein starker Trend nach unten bei den Vergleichsaufnahmen im oberen Teil der Ordination und kein eindeutiger Trend bei den Vergleichsflächen im unteren Teil der Ordination. Die Erklärung liegt im variablen Verhalten von *Arrhenatherum elatius*: Die zweite Achse reflektiert die Deckung von *A. elatius* (Abb 14a). Dort wo *A. elatius* dominiert, wird das Gras durch die Feldmausaktivität verdrängt, dort wo es selten ist, kann es durch die Aktivität der Tiere noch an Deckung zunehmen (Abb. 14b). In Kap. 4.7. wird dieser Befund noch auf andere Grasarten ausgedehnt und interpretiert.

Einzelheiten zu den von Feldmäusen in den Fettwiesen verursachten Vegetationsänderungen sind Tab. 8 zu entnehmen.

Insgesamt konnte bei 19 der 65 gefundenen Pflanzenarten der Fettwiesen

ein signifikanter positiver oder negativer Einfluss der Feldmausaktivität auf die Deckung nachgewiesen werden (Tab. 8). 23 Arten mit Stetigkeiten <10% kamen in den Aufnahmen für eine statistische Auswertung zu selten vor, und 23 häufigere Arten zeigten keine signifikanten Zu- oder Abnahmen der Deckung innerhalb der Paare.

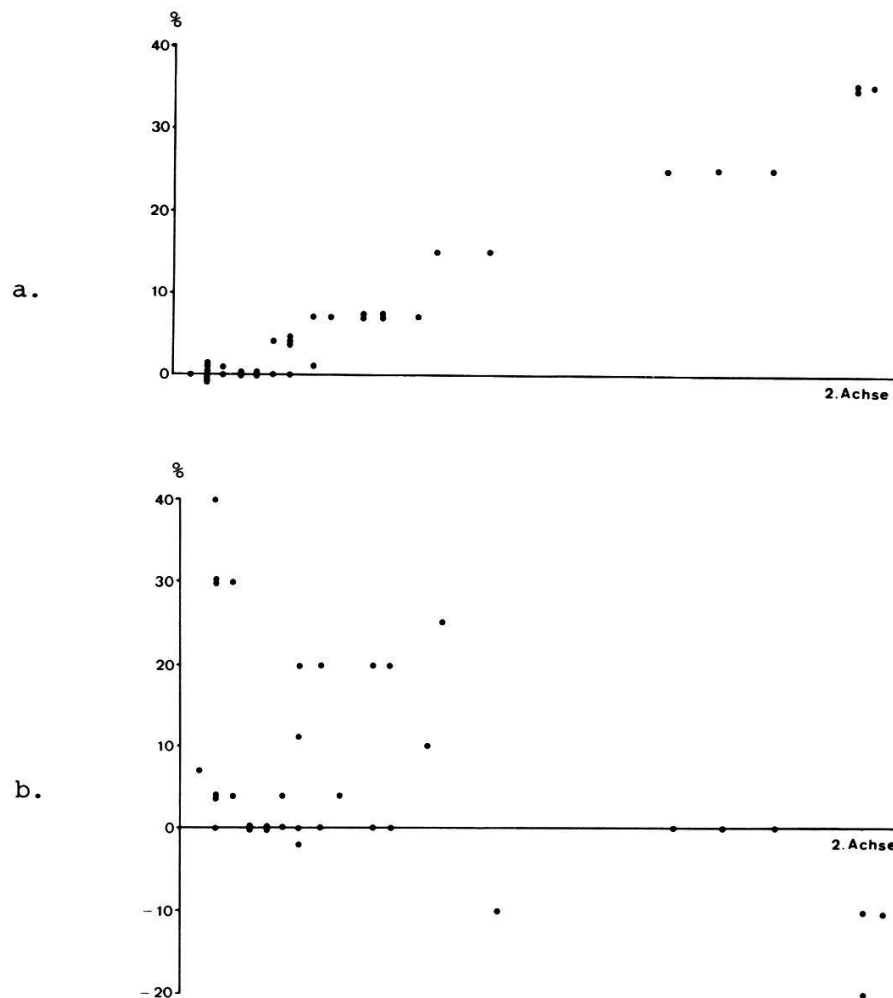


Abb. 14. Deckung und Deckungsdifferenzen von *Arrhenatherum elatius* in den Paarvergleichen, aufgetragen gegen die zweite Achse der Hauptkomponentenanalyse von Abb. 13a).

- a. Deckung (%) in allen Aufnahmen auf Vergleichsflächen ohne Mäuse
- b. Deckungsdifferenzen (%) innerhalb der Aufnahmepaare (Deckung auf Kolonien minus Deckung auf Vergleichsflächen).

Cover and cover differences of Arrhenatherum elatius within relevé-pairs (colony/control)

- a. cover percentage of control relevés
- b. cover percentage of colony relevés minus cover percentage of control relevés.

Tab. 9. Arten auf den Fettwiesen, deren Deckungsgrad auf Feldmauskolonien signifikant grösser oder kleiner war als auf Vergleichsflächen ohne Mäuse.

Vorzeichentest an 35 Aufnahmepaaren für $p \leq 0.05$ (*) und $p \leq 0.01$ (**).

Species of fertilized meadows with significantly larger or smaller ground cover in the vole colonies than in the control areas.

Deckung auf Kolonien >> Deckung auf Vergleichsflächen		Deckung auf Kolonien << Deckung auf Vergleichsflächen	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	*	<i>Helictotrichon pubescens</i>	**
<i>Dactylis glomerata</i>	**	<i>Trisetum flavescens</i>	**
<i>Poa pratensis</i>	**	<i>Bromus erectus</i>	**
<i>Festuca pratensis</i>	*	<i>Ranunculus bulbosus</i>	**
<i>Geranium pyrenaicum</i>	**	<i>Ranunculus friesianus</i>	**
<i>Myosotis arvensis</i>	*	<i>Trifolium repens</i>	**
<i>Veronica arvensis</i>	*	<i>Trifolium pratense</i>	**
<i>Galium album</i>	**	<i>Lotus corniculatus</i>	**
<i>Achillea millefolium</i>	*	<i>Plantago media</i>	**
		<i>Taraxacum officinale</i>	**

Magerwiesen. – Die 138 Arten auf den Magerwiesen werden durch die erste und zweite Hauptkomponente, die zusammen 26% der Datenvarianz erklären, deutlich nach An- und Abwesenheit von Feldmäusen getrennt (Abb. 15a, Analyse mit stärkerer Gewichtung der niedrigen Deckungsgrade). Die Wolke der Vergleichsaufnahmen ist kleiner als diejenige der Kolonieaufnahmen, d.h. die Vegetation der einzelnen Feldmauskolonien unterscheidet sich offenbar je nach Alter der Kolonie, Populationsdichte und anderen Einflüssen stärker voneinander als die von Mäusen unbeeinflusste Vegetation. Die Entwicklungstrends der einzelnen Paare verlaufen in der Ordination übereinstimmend nach rechts. Der Trend wird bei 49 der 59 Paare in meist geringem, bei einigen Aufnahmepaaren in beträchtlichem Masse zudem von der zweiten Achse mitbestimmt. Die Ordinationen der weiteren Hauptkomponenten tragen nichts Wesentliches mehr zur Interpretation bei und werden nicht abgebildet. Die erste Hauptkomponente repräsentiert die ökologischen Faktoren

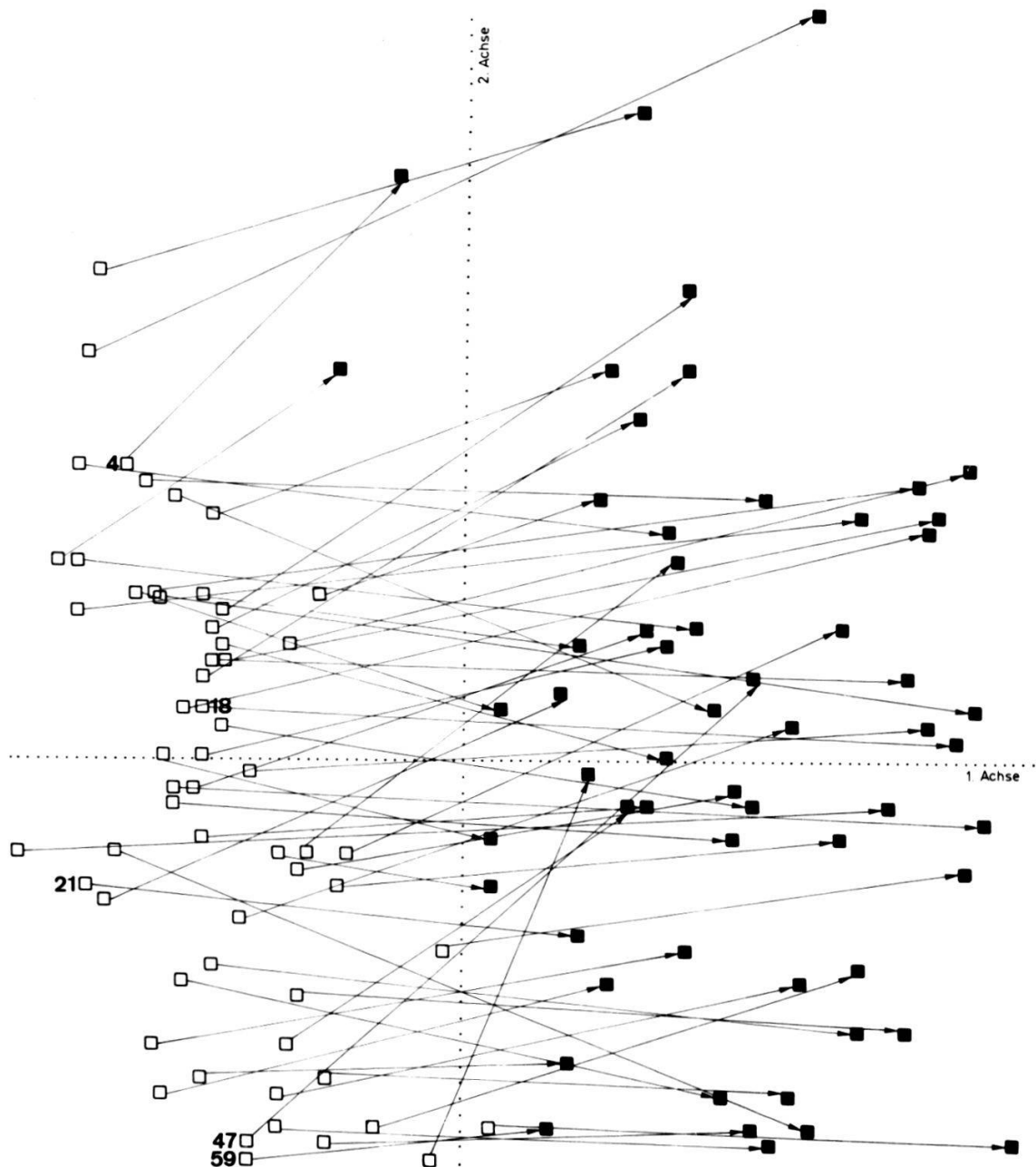
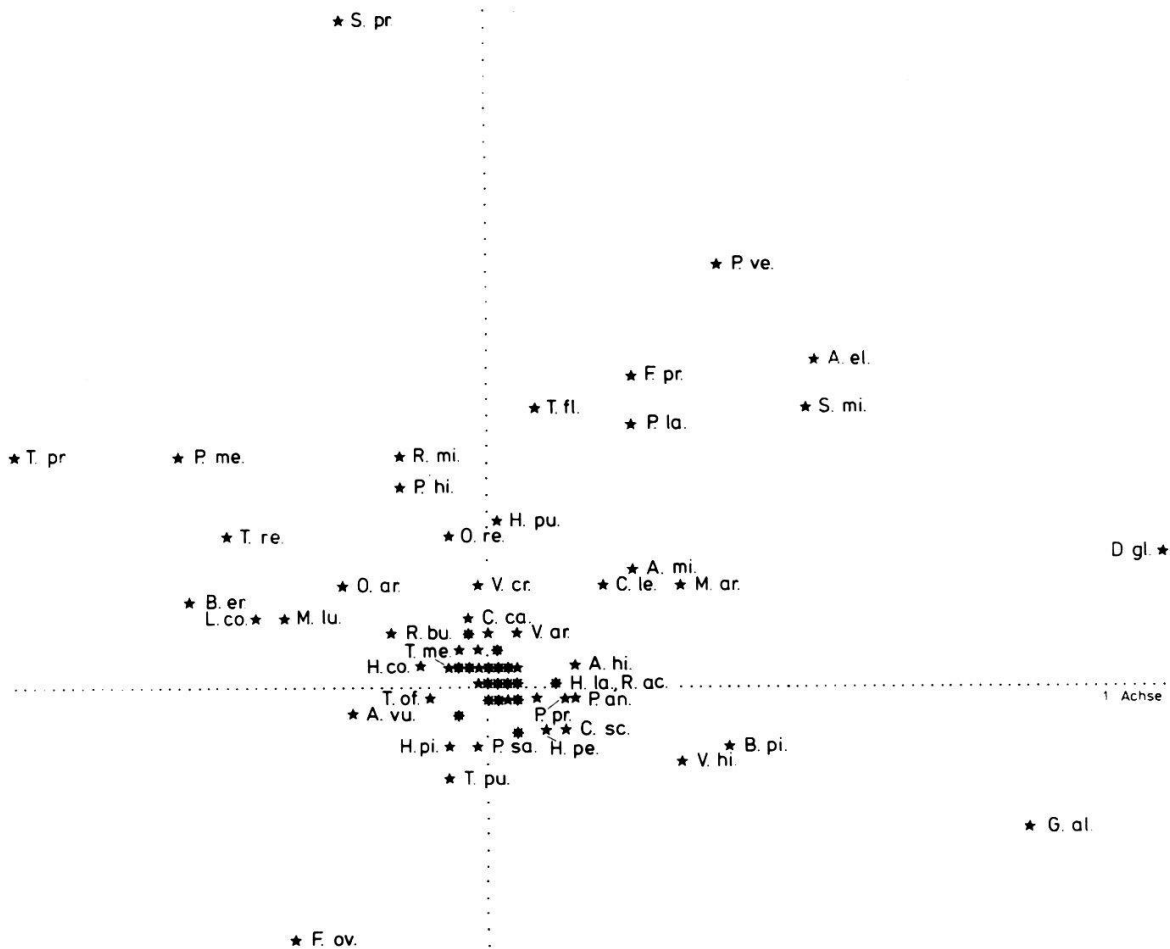


Abb. 15. a. Ordination der Vegetationsaufnahmen (1 m^2) auf Vergleichsflächen ohne Mäuse (□) und auf Feldmauskolonien (■) der Magerwiesen durch die Hauptkomponentenanalyse. Aufnahmepaare sind durch Pfeile verbunden. Gewichtung der Deckungsgrade entsprechend der ordinalen Skala in Tab. 2. Die Nummern beziehen sich auf die Aufnahmen in Tab. 10. Die erste Achse trägt 15%, die zweite Achse 11% zur Summe aller Eigenwerte bei.

Ordination of 1 m^2 -relevés of colonies (■) and controls (□) in unfertilized meadows by principal component analysis. Relevés of one pair are connected with arrows. Cover replacement refers to the ordinals scale in Table 2, numbers refer to the relevés in Table 10.



b. Beiträge der Arten zu den Hauptkomponenten in Abb. 15a.

* = zusammenfallende Ordinationspunkte.

Contribution of species to the first and second axis.

A.vu. = *Anthyllis vulneraria*, A.hi. = *Arabis hirsuta*, A.mi. = *Achillea millefolium*, A.el. = *Arrhenatherum elatius*, B.pi. = *Brachypodium pinnatum*, B.er. = *Bromus erectus*, C.sc. = *Centaurea scabiosa*, C.ca. = *Cerastium caespitosum*, C.le. = *Chrysanthemum leucanthemum*, D.gl. = *Dactylis glomerata*, F.ov. = *Festuca ovina*, F.pr. = *Festuca pratensis*, G.al. = *Galium album*, H.pu. = *Helictotrichon pubescens*, H.pi. = *Hieracium pilosella*, H.co. = *Hippocrepis comosa*, H.la. = *Holcus lanatus*, H.pe. = *Hypericum perforatum*, L.pr. = *Lathyrus pratensis*, L.co. = *Lotus corniculatus*, M.lu. = *Medicago lupulina*, M.ar. = *Myosotis arvensis*, O.ar. = *Onobrychis arenaria*, O.re. = *Ononis repens*, P.sa. = *Pimpinella saxifraga*, P.hi. = *Picris hieracioides*, P.la. = *Plantago lanceolata*, P.me. = *Plantago media*, P.an. = *Poa angustifolia*, P.pr. = *Poa pratensis*, P.ve. = *Primula veris*, R.bu. = *Ranunculus bulbosus*, R.mi. = *Rhinanthus minor*, R.ac. = *Rumex acetosa*, S.mi. = *Sanguisorba minor*, S.pr. = *Salvia pratensis*, T.of. = *Taraxacum officinale*, T.pu. = *Thymus pulegioides*, T.me. = *Trifolium medium*, T.pr. = *Trifolium pratense*, T.re. = *Trifolium repens*, T.fl. = *Trisetum flavescens*, V.ar. = *Vicia cracca*, V.hi. = *Viola hirta*.

Tab. 10. Beispiele von Vegetationsaufnahmen auf Vergleichsflächen ohne Mäuse (V) und auf Feldmauskolonien (K) der Magerwiesen. Aufnahmegrösse je 1 m². Erklärung der Deckungswerte s. Tab. 2.

Examples of relevés of control areas without voles (V) and vole colonies (K) in unfertilized meadows. See table 2 for code.

Wiese Nr.	4		17		3		20		16	
Aufnahme Nr.	4		18		21		47		59	
Datum	6.6.81		24.9.81		4.6.81		6.10.81		19.11.81	
	V	K	V	K	V	K	V	K	V	K
<i>Anthoxanthum odoratum</i>		01								
<i>Holcus lanatus</i>			01	01					01	
<i>Arrhenatherum elatius</i>		04		02		02		04	01	
<i>Helictotrichon pubescens</i>	1	2	01	01	01				01	02
<i>Trisetum flavescens</i>	01		01	02						
<i>Dactylis glomerata</i>		02	01	2	01	02	01	1		04
<i>Briza media</i>	01	01								04
<i>Poa angustifolia</i>			01	01		01		02		02
<i>Festuca pratensis</i>		04		1						
<i>Festuca arundinacea</i>									01	01
<i>Festuca ovina</i>			04	01	3	04	1	02	2	1
<i>Bromus erectus</i>	3	2	2	04	04	4	2	2	3	04
<i>Brachypodium pinnatum</i>						02	01	01		
<i>Carex flacca, verna, montana</i>				01					01	01
<i>Luzula campestris</i>				01						
<i>Thesium bavarum</i>			01							
<i>Rumex acetosa</i>			01	04						
<i>Cerastium caespitosum</i>	01	01			01					
<i>Ranunculus bulbosus</i>		01	01				01	01		
<i>Thlaspi perfoliatum</i>						01				
<i>Arabis hirsuta</i>				01				01		
<i>Sedum sexangulare</i>						01				
<i>Sanguisorba minor</i>	01	1	04	02				02	01	01
<i>Rosa canina</i>							01		02	01
<i>Prunus spinosa</i>								04		
<i>Ononis repens</i>	2	1								
<i>Trifolium repens</i>			02							
<i>Trifolium medium</i>							02			
<i>Trifolium pratense</i>	3	04	2	01	1	01	01			
<i>Medicago lupulina</i>	02	01	01		04	01			01	01
<i>Lotus corniculatus</i>		02	01		1	01	01			
<i>Anthyllis vulneraria</i>	01	01					02	01		
<i>Hippocrepis comosa</i>	02						1			
<i>Onobrychis arenaria</i>	1									
<i>Vicia sepium</i>									01	
<i>Lathyrus pratensis</i>							01			
<i>Lathyrus heterophyllus</i>									1	01
<i>Linum catharticum</i>								01		
<i>Euphorbia verrucosa</i>		1								

Tab. 10. Forts. (continued)

Wiese Nr.	4		17		3		20		16	
Aufnahme Nr.	4		18		21		47		59	
Datum	6.6.81		24.9.81		4.6.81		6.10.81		19.11.81	
	V	K	V	K	V	K	V	K	V	K
<i>Malva moschata</i>										04
<i>Hypericum perforatum</i>									01	01
<i>Viola hirta</i>	02		01	04		01				01
<i>Daucus carota</i>	01		01	01	01	01				01
<i>Seseli libanotis</i>	02				02	01				
<i>Heracleum sphondylium</i>				01						
<i>Peucedanum cervaria</i>		01								
<i>Pimpinella saxifraga</i>					01	02	01		01	01
<i>Primula veris</i>	02	2	01	1		04		2		
<i>Ligustrum vulgare</i>								01		
<i>Myosotis arvensis</i>	01	01		01				01		04
<i>Ajuga reptans</i>										01
<i>Salvia pratensis</i>	3	2	1	01	2	1	01	1	01	01
<i>Prunella grandiflora</i>			02	01						
<i>Thymus pulegioides</i>					01	01	01	01	01	01
<i>Veronica chamaedrys</i>			04	1						
<i>Rhinanthus minor</i>	1	2								
<i>Plantago media</i>		2	01	01	04	01	02	02	1	01
<i>Plantago lanceolata</i>	1	1	04	04	02	02	01	1		
<i>Galium album</i>				3	01	3		04	01	01
<i>Knautia arvensis</i>		01	01	01	01	04	01	01	01	01
<i>Scabiosa columbaria</i>						02	02			
<i>Campanula rotundifolia</i>			01	01					01	
<i>Centaurea jacea</i>			02	01			01	02		
<i>Bellis perennis</i>		01		01						
<i>Achillea millefolium</i>		02						04	01	
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	01		01	02	02	01	01		01	
<i>Tragopogon orientalis</i>						01				
<i>Leontodon hispidus</i>						02	01			
<i>Picris hieracioides</i>		01	1	04	04					
<i>Taraxacum officinale</i>	01			01	1	02		01		01
<i>Hieracium pilosella</i>					02	02	01			

durch die sich Vergleichsflächen von Feldmauskolonien unterscheiden: Deckungsabnahmen der Leguminosen sowie von *Bromus erectus*, *Plantago media* u.a. zugunsten der Deckungszunahmen bei *Dactylis glomerata*, *Galium album*, *Arrhenatherum elatius*, *Primula veris* u.a. auf Kolonien (Abb. 15b). Die zweite Hauptkomponente ist wahrscheinlich mit "Magerkeitsfaktoren" korreliert. Sie widerspiegelt die Heterogenität der untersuchten Wiesen und

trennt Aufnahmen auf mageren, trockenen Standorten z.B. mit *Festuca ovina* und *Thymus pulegioides* von solchen auf frischen, nährstoffreichen Standorten mit *Salvia pratensis*, *Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens* u.a..

Tab. 11. Arten auf den Magerwiesen, deren Deckungsgrad auf Feldmauskolonien signifikant grösser oder kleiner war als auf Vergleichsflächen ohne Mäuse.
Vorzeichentest an 59 Aufnahmepaaren für $p \leq 0.05$ (*) und $p \leq 0.01$ (**).

Species of unfertilized meadows with significantly larger or smaller ground cover in the vole colonies than in the control areas.

Deckung auf Kolonien >> Deckung auf Vergleichsflächen		Deckung auf Kolonien << Deckung auf Vergleichsflächen	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	**	<i>Festuca ovina</i>	**
<i>Dactylis glomerata</i>	**	<i>Bromus erectus</i>	**
<i>Poa pratensis</i>	**	<i>Ranunculus bulbosus</i>	**
<i>Poa angustifolia</i>	**	<i>Trifolium repens</i>	**
<i>Festuca pratensis</i>	**	<i>Trifolium medium</i>	**
<i>Brachypodium pinnatum</i>	**	<i>Trifolium pratense</i>	**
<i>Arabis hirsuta</i>	**	<i>Medicago lupulina</i>	**
<i>Sanguisorba minor</i>	**	<i>Lotus corniculatus</i>	**
<i>Hypericum perforatum</i>	*	<i>Anthyllis vulneraria</i>	**
<i>Viola hirta</i>	**	<i>Hippocrepis comosa</i>	**
<i>Primula veris</i>	**	<i>Onobrychis arenaria</i>	**
<i>Myosotis arvensis</i>	**	<i>Pimpinella saxifraga</i>	*
<i>Plantago lanceolata</i>	**	<i>Prunella grandiflora</i>	**
<i>Galium album</i>	**	<i>Thymus pulegioides</i>	**
<i>Achillea millefolium</i>	*	<i>Plantago media</i>	**
		<i>Picris hieracioides</i>	*
		<i>Hieracium pilosella</i>	**

Bei der Hauptkomponentenanalyse mit stärkerer Gewichtung der hohen Deckungsgrade zeigt sich, dass *Dactylis glomerata* und *Sanguisorba minor* den

grössten Beitrag an die Deckungszunahmen auf Kolonien leisten und *Bromus erectus*, *Festuca ovina* und *Plantago media* am meisten an die Deckungsabnahmen auf Vergleichsflächen ohne Mäuse beitragen (Ordination nicht abgebildet).

Einzelheiten zu den von Feldmäusen in den Magerwiesen verursachten Vegetationsänderungen sind aus Tab. 10 zu entnehmen. Hier sind exemplarisch fünf in den Ordinationen bezeichnete Aufnahmepaare aufgelistet.

Insgesamt konnte bei 32 der 105 Arten auf Magerwiesen ein signifikant positiver oder negativer Einfluss der Feldmäuse auf die Deckung nachgewiesen werden (Tab. 11).

Bei 33 häufigeren Arten liessen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen Vergleichsflächen und Kolonien nachweisen und weitere 40 Arten kamen in den Paaren mit Stetigkeiten <10% vor. Alle Arten werden in der Schlusstabelle 17 aufgelistet und charakterisiert.

Artenzahlen. – Die Artenzahl pro 1 m²-Fläche war in den Fettwiesen auf den Vergleichsflächen wenig aber signifikant höher als auf den Kolonien (Tab. 12). Die Summe aller auf Kolonien gefundenen Arten war in den Fettwiesen geringfügig höher als auf den Vergleichsflächen. Die Summe aller

Tab. 12. Mittlere Artenzahl pro 1 m²-Fläche (± Standardabweichung) und Artenzahl aller Aufnahmen.
Berechnet für 59 1 m²-Aufnahmepaare auf Magerwiesen und 35 1 m²-Aufnahmepaare auf Fettwiesen.

Mean number of species per m² (± standard deviation) and number of species in all relevés of colonies and controls.

	Fettwiesen	Magerwiesen
Artenzahl pro 1 m ² -Aufnahme		
Vergleichsflächen ohne Mäuse	18.4 ± 4.0	25.4 ± 4.3
Feldmauskolonien	17.2 ± 4.2	23.6 ± 4.7
Artenzahl aller Aufnahmen		
Vergleichsflächen ohne Mäuse	60	85
Feldmauskolonien	63	101

auf den Kolonien der Magerwiesen gefundenen Arten war um 16% grösser als jene auf den Vergleichsflächen. Die Aktivität der Feldmäuse ermöglicht also vor allem auf den Magerwiesen die Koexistenz einer grösseren Zahl von Pflanzenarten. – Die einzige häufige unter den nur auf Kolonien gefundenen Arten war *Poa pratensis* (auf 25% aller Kolonien).

4.4.2. Auswirkung der Feldmausaktivität auf die Artenzusammensetzung in den Gehegen

Fettwiesen. – In Abb. 16a wird die Ordination der 1 m²-Aufnahmen des Fettwiesengeheges durch die Hauptkomponentenanalyse wiedergegeben. Die erste Hauptkomponente (20% der Datenvarianz) scheint vor allem den Düngungsfaktor zu interpretieren. Die grössten negativen Beiträge liefern *Salvia pratensis*, *Lolium perenne* und *Bromus erectus*, die grössten positiven Beiträge kommen von *Arrhenatherum elatius* und *Taraxacum officinale* (Abb. 16b). Bei fast allen Dauerquadraten ist im ersten Jahr eine Entwicklung in Richtung höherer positiver Werte der ersten Achse zu beobachten. Diese Veränderung ist zweifellos eine Folge der Bewirtschaftung: Die Wiese war erst drei Jahre vor Versuchsbeginn durch starke Düngung von einer mageren in eine fette Glatthaferwiese umgewandelt worden und war in ihrer floristischen Zusammensetzung noch keineswegs konstant. Biomasse und Vegetationshöhe nahmen von 1979 bis 1981 ebenfalls zu. Die zweite Hauptkomponente (18% der Varianz) mit hohen positiven Beiträgen von *Salvia pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* und hohen negativen Beiträgen von *Plantago media*, *Trifolium pratense*, *Bromus erectus* u.a. trennt Aufnahmen mit massiver Feldmausauswirkung deutlich von Aufnahmen auf Vergleichsflächen ohne Mäuse oder Flächen mit geringer Feldmauseinwirkung. Am klarsten abgesetzt sind Aufnahmen auf Kolonien. Der durch die zweite Achse bestimmte Trend kann sich bei Kolonienflächen, die von den Mäusen aufgegeben worden sind, wieder umkehren. Von den übrigen Aufnahmeserien in den mit Mäusen besiedelten Gehegen erreichen in der Ordination nur wenige die Position der Kolonien. Durch Feldmäuse verursachte Vegetationsänderungen sind offenbar lokal sehr begrenzt. Bei den Vergleichsflächen ist in der Ordination ebenfalls ein mehr oder weniger schwacher Trend der Dreijahresserien nach oben festzustellen. Folgende Interpretation scheint wahrscheinlich:

Tab. 13. Vegetationsaufnahmen auf drei 1 m²-Dauerquadraten des Fettwiesengeheges.

Nr. 74 in einem Gehege ohne Mäuse, Nr. 44 im Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha, Nr. 49 auf einer Kolonie im Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha. Aufgenommen jeweils im September.

Erklärung der Deckungswerte s. Tab. 2.

Relevés in three 1 m²-plots in the fertilized meadow enclosure. Nr. 74 within an enclosure without vole, Nr. 44 within the enclosure with ca. 500 voles/ha, Nr. 49 in a colony within the enclosure with ca. 500 vole/ha. Relevés always from September.

Aufnahme Nr. Jahr	74 1979/80/81			44 1979/80/81			49 1980/81	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2	5	6	1	4	2	3	3
<i>Helictotrichon pubescens</i>	01							
<i>Trisetum flavescens</i>	04	1	1	04	1	1	04	1
<i>Dactylis glomerata</i>	04	02	02	02	02	04	1	2
<i>Poa pratensis</i>	02	01		1	04	01	04	01
<i>Festuca pratensis</i>				01	1	1	04	1
<i>Bromus erectus</i>	01			02	01			
<i>Rumex acetosa</i>	01	04	02	01	01	01	02	04
<i>Cerastium caespitosum</i>	01			01				
<i>Ranunculus bulbosus</i>			01		01	01		
<i>Sanguisorba minor</i>				04	04			
<i>Trifolium repens</i>				02				
<i>Trifolium pratense</i>	02	01		04	01			
<i>Lotus corniculatus</i>				01				
<i>Vicia sepium</i>	01			01	1	1		
<i>Lathyrus pratensis</i>				01	04	04		
<i>Heracleum sphondylium</i>							01	
<i>Pimpinella saxifraga</i>	01	01						
<i>Primula veris</i>							01	
<i>Salvia pratensis</i>		01				02	3	3
<i>Prunella grandiflora</i>				02	01	01		
<i>Veronica arvensis</i>				02	01	01	01	02
<i>Plantago media</i>	02	02	01	02	02	02	04	04
<i>Plantago lanceolata</i>	02	01	01	04	1	01	02	01
<i>Galium album</i>	02	01	01				04	1
<i>Centaurea jacea</i>	01							
<i>Bellis perennis</i>	02	02			01			
<i>Achillea millefolium</i>	01	01	01	01	01		01	01
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	01						01	
<i>Taraxacum officinale</i>	1	2	2	1	3	3	04	1

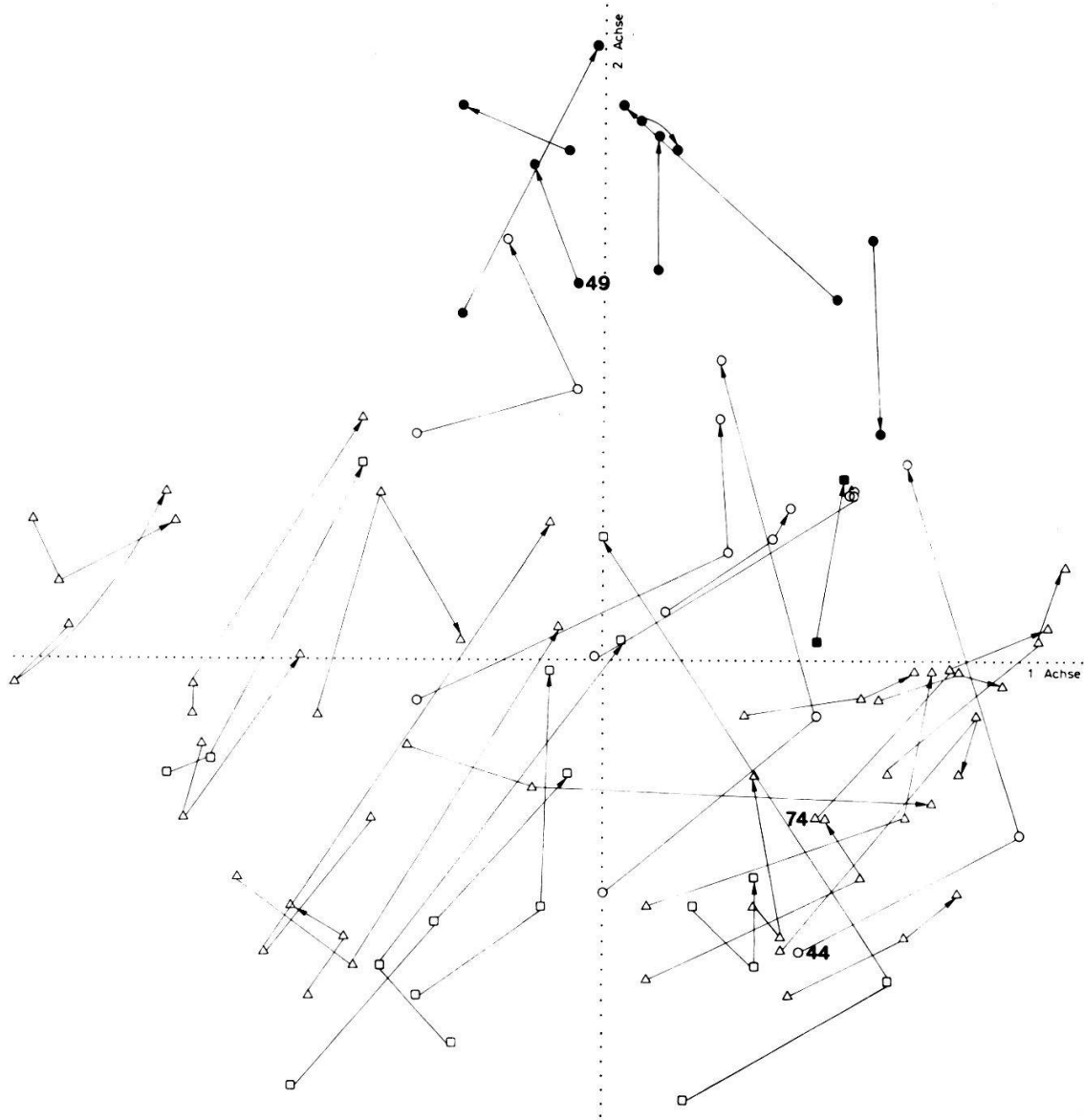
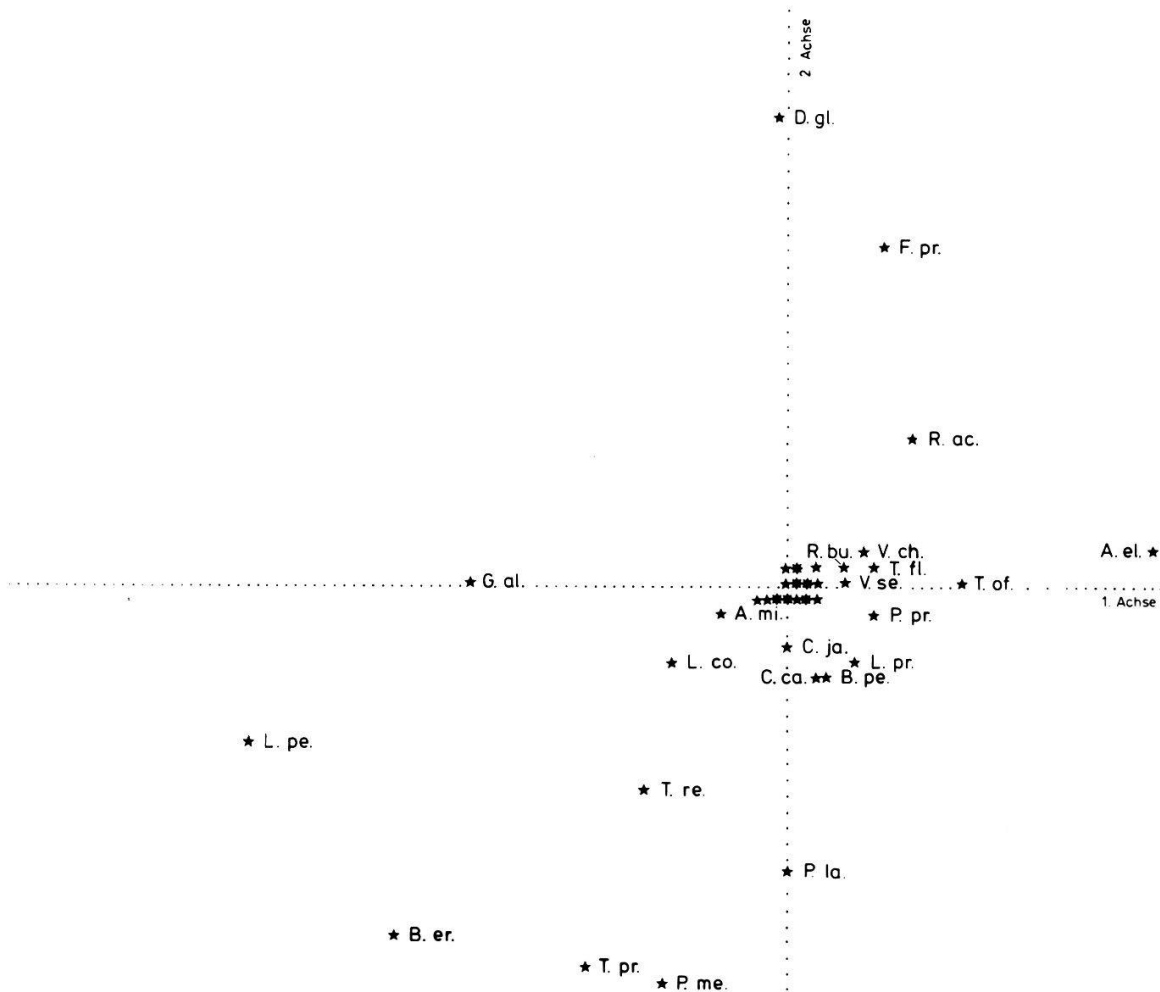


Abb. 16. a. Ordination der Vegetationsaufnahmen (1 m^2 , September) in den Fettwiesengehegen. Die Aufnahmen eines Dauerquadrates in den verschiedenen Versuchsjahren sind durch Pfeile verbunden. Gewichtung der Deckungsgrade entsprechend der ordinalen Skala in Tab. 2. Die Nummern beziehen sich auf die Aufnahmen in Tab. 13. Die erste Achse trägt 20%, die zweite Achse 18% zur Summe aller Eigenwerte bei.

- Δ Gehege ohne Mäuse, 18 Dauerquadrate, 1979–1981
- Gehege mit ca. 250 Mäusen/ha, 6 Dauerquadrate, 1979–1981
- Kolonie im Gehege mit ca. 250 Mäusen/ha, 1 Dauerquadrat, 1981
- Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha, 6 Dauerquadrate, 1979–1981
- Kolonien in den Gehegen mit ca. 500 Mäusen/ha, 6 Dauerquadrate, 1980–1981

Ordination of 1 m^2 -relevés in enclosures in fertilized meadows. Relevés of succeeding years of a permanent plot are connected by arrows. Numbers refer to relevés in Table 13.

- △ enclosures without voles, 18 permanent plots
- enclosures with ca. 250 voles/ha, 6 permanent plots
- colony within the enclosure with ca. 250 voles/ha, 1 permanent plot
- enclosures with ca. 500 voles/ha, 6 permanent plots
- colonies within the enclosures with ca. 500 voles/ha, 6 permanent plots



b. Beiträge der Arten zu den Hauptkomponenten in Abb. 16a.
 Legende s. Abb. 12b, zusätzlich *P.pr.* = *Poa pratensis*,
V.ch. = *Veronica chamaedrys*.

b. Contributions of species to the first and second axis.

Die zweite Hauptkomponente reflektiert die "Feldmausfaktoren"; diese lassen sich aber nicht ganz von den Folgen der durch die Düngung in Gang gesetzten Sukzession trennen: die lokale Düngung mit Kot ist ja ein Teilfaktor der Feldmauseinwirkung, Feldmäuse wie auch Handelsdünger führen zur Verdrängung von Magerkeits- und Lichtzeiger.

Bei der stärkeren Gewichtung hoher Deckungsgrade werden die Kolonieaufnahmen in der Ordination der ersten und zweiten Hauptkomponente noch deutlicher getrennt. Die erste Achse, die "Düngeachse" reflektiert hauptsächlich Deckungszunahmen von *A. elatius*, *Taraxacum officinale* und Deckungsabnahmen von *Salvia pratensis*. Zur zweiten Achse, der "Maus- und Düngeachse" trägt die Deckungszunahme von *Dactylis glomerata* und die Deckungsabnahme von *Arrhenatherum elatius* am meisten bei (Ordination nicht abgebildet).

Einzelheiten zur Entwicklung der Vegetation in den Fettwiesengehegen sind Tab. 13 zu entnehmen. Hier sind exemplarisch acht in den Ordinationen bezeichnete Aufnahmen auf drei Dauerquadraten aufgelistet.

Magerwiesen. - Abb. 17a zeigt die Ordination der 1 m²-Aufnahmen auf dem Magerwiesengehege durch die Hauptkomponentenanalyse. *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea* wurden bei der Analyse nicht berücksichtigt. Beide Arten waren auf dem Untersuchungsgebiet sehr inhomogen und annähernd komplementär verteilt. Eindeutige Deckungszunahmen oder -abnahmen in Abhängigkeit von der Maudichte konnte bei beiden Arten nicht festgestellt werden. - Die erste und zweite Hauptkomponente (32% der Datenvarianz) trennen die Kolonieaufnahmen deutlich von den Aufnahmen auf Vergleichsflächen. Auf den Dauerquadraten der Vergleichsflächen sind die Vegetationsunterschiede zwischen den drei Versuchsjahren gering. Der Entwicklungstrend verlief meist gegenläufig zu demjenigen der Mäuseflächen. Von den Dauerquadraten in den mit Mäusen besiedelten Gehegen verhielt sich ein Teil wie die Vergleichsflächen. Ein anderer Teil dieser Dauerquadrate zeigt in der Ordination eine starke Entwicklungstendenz nach rechts unten zu den Kolonien hin. Zwei Dauerquadrate, beide liegen weniger als 2 m neben Feldmauskolonien, stossen im ersten und zweiten Jahr nach Versuchsbeginn zu den Kolonieaufnahmen vor. Wie auf der Fettwiese hatten die Mäuse auch in der Magerwiese nur im Bereich der Kolonien einen feststellbaren Effekt auf die

Tab. 14. Vegetationsaufnahmen auf drei 1 m²-Dauerquadraten des Magerwiesen-geheges.

Nr. 2 in einem Gehege ohne Mäuse, Nr. 43 im Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha, Nr. 48 auf einer Kolonie im Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha. Aufgenommen jeweils im September.

Erklärung der Deckungswerte s. Tab. 2.

Relevés in three 1 m²-plots in the unfertilized meadow enclosure.

Aufnahme Nr. Jahr	2 1979/80/81	43 1979/80/81	48 1980/81
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	01		
<i>Arrhenatherum elatius</i>	04 04 04	04 1 04	02 04
<i>Helictotrichon pubescens</i>	01 02 01	01 02 02	04
<i>Trisetum flavescens</i>	01 02	02 01 01	02 01
<i>Dactylis glomerata</i>	02 01	02 01 02	04 3
<i>Poa pratensis</i>			02
<i>Poa angustifolia</i>	01 01 01	01 01 01	01
<i>Festuca pratensis</i>	01 01 01	02 04 04	1 2
<i>Festuca ovina</i>	02 01 01		
<i>Bromus erectus</i>	1 2 2	04 04 2	04 02
<i>Lolium perenne</i>	01	01 01	
<i>Rumex acetosa</i>	01 01 01	01 01 01	02 04
<i>Cerastium caespitosum</i>	01 01	01 01 01	
<i>Ranunculus bulbosus</i>		04 01 02	01 01
<i>Sanguisorba minor</i>	01 01 01	01 01 01	
<i>Potentilla heptaphylla</i>	01 01		
<i>Trifolium repens</i>	01 01	1 01 01	01 01
<i>Trifolium pratense</i>	02 02 04	1 01 02	01 01
<i>Medicago lupulina</i>	01 01 02	01	01 01
<i>Lotus corniculatus</i>	02 02 02	04 01 02	01 02
<i>Vicia sepium</i>	01 01 02	1 02 02	01 01
<i>Lathyrus pratensis</i>	04 04 04	01 01 02	01
<i>Geranium pyrenaicum</i>			01
<i>Viola hirta</i>		01	01
<i>Daucus carota</i>	01 01		
<i>Myosotis arvensis</i>			01
<i>Salvia pratensis</i>	2 2 2	1 1 1	3 3
<i>Veronica chamaedrys</i>		01 01	01 02
<i>Rhinanthus minor</i>		01	
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	01		
<i>Plantago media</i>	1 2 2	2 1 1	04 02
<i>Plantago lanceolata</i>	1 1 2	1 04 1	1 2
<i>Galium album</i>	01 01 01		
<i>Knautia arvensis</i>		01	01 1
<i>Centaurea jacea</i>		1 1 04	
<i>Bellis perennis</i>	02 01	02 01	01
<i>Achillea millefolium</i>		04 04 1	02 02
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>		04 01 01	01
<i>Tragopogon orientalis</i>	01		
<i>Picris hieracioides</i>	01 01 01		
<i>Taraxacum officinale</i>	04 04 1	2 1 04	1 02

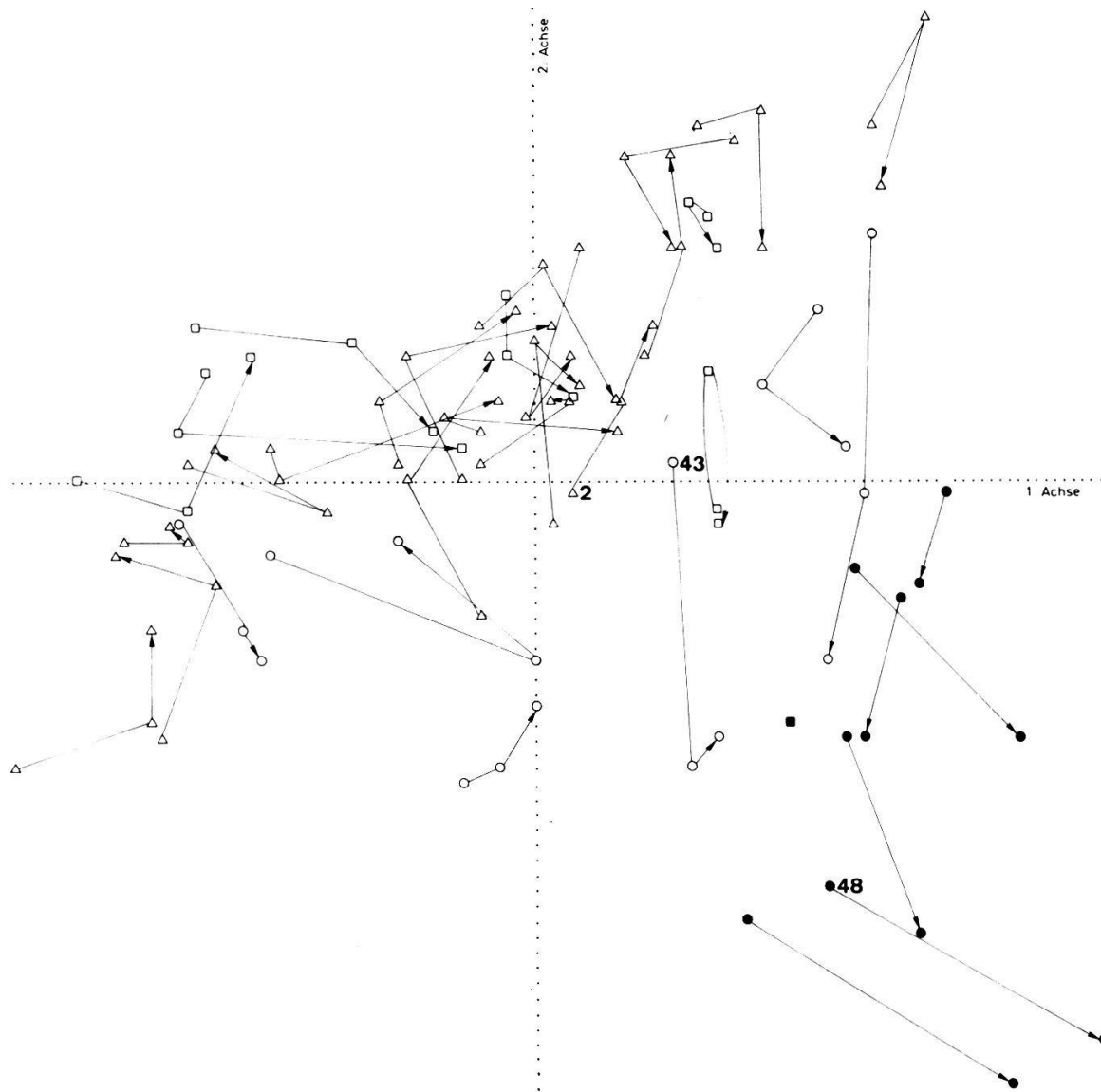
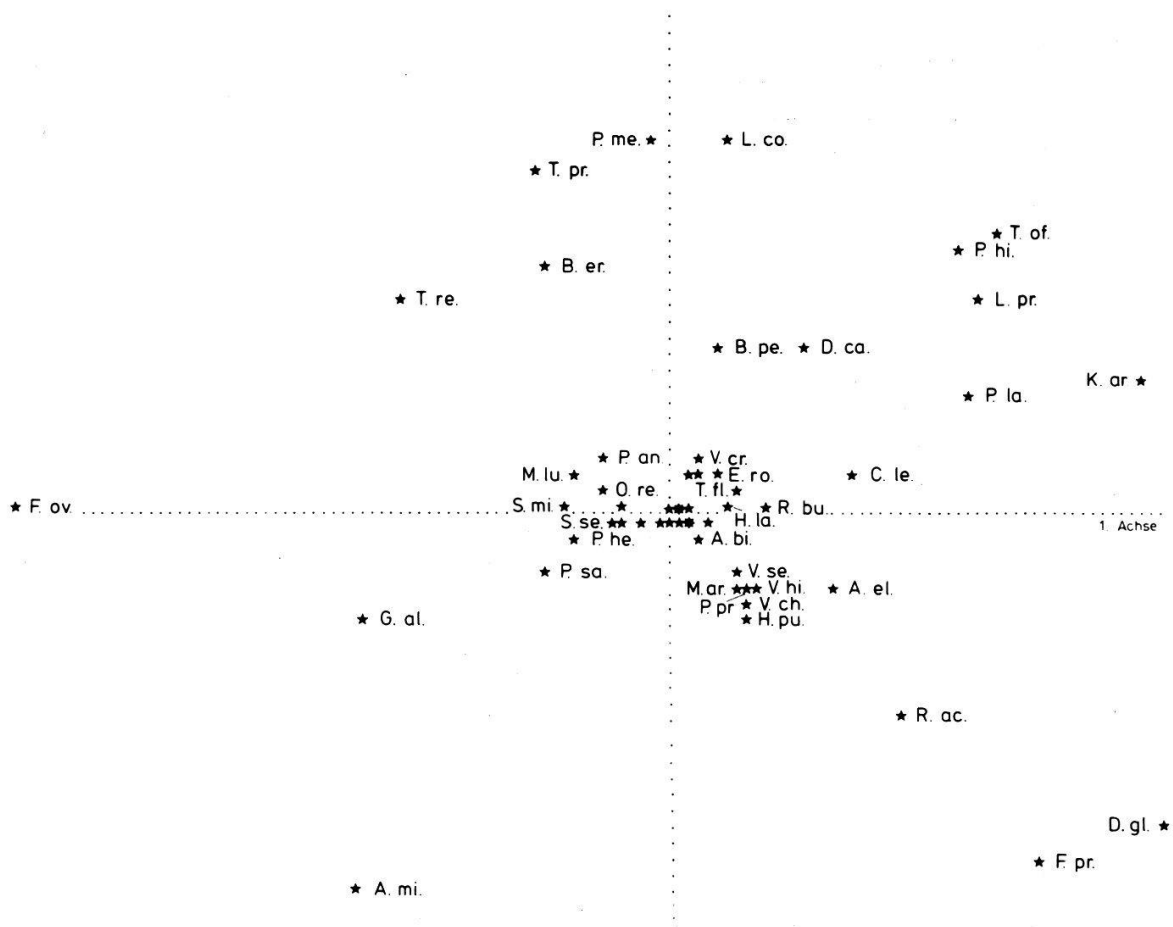


Abb. 17. a. Ordination der Vegetationsaufnahmen (1 m^2 , September) in den Magerwiesengehegen. Die Aufnahme eines Dauerquadrates in den verschiedenen Versuchsjahren sind durch Pfeile verbunden. Gewichtung der Deckungsgrade entsprechend der ordinalen Skala in Tab. 2. Die Nummern beziehen sich auf die Aufnahmen in Tab. 14. Die erste Achse trägt 19%, die zweite Achse 13% zur Summe aller Eigenwerte bei.

- Δ Gehege ohne Mäuse, 18 Dauerquadrate, 1979-1981
- \square Gehege mit ca. 250 Mäusen/ha, 6 Dauerquadrate, 1979-1981
- \blacksquare Kolonie im Gehege mit ca. 250 Mäusen/ha, 1 Dauerquadrat, 1981
- \circ Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha, 6 Dauerquadrate, 1979-1981
- \bullet Kolonien in den Gehegen mit ca. 500 Mäusen/ha, 6 Dauerquadrate, 1980-1981

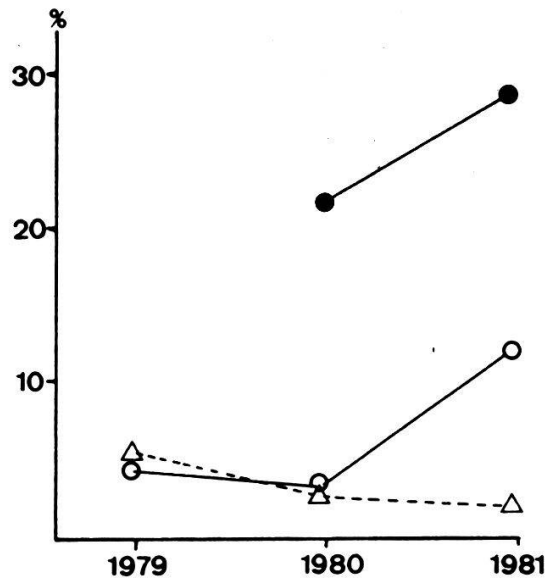
Ordination of 1 m^2 -relevés in enclosures in unfertilized meadows. Relevés of succeeding years of a permanent plot are connected by arrows. Numbers refer to relevés in Table 14.

- △ enclosures without voles, 18 permanent plots
- enclosures mit ca. 250 voles/ha, 6 permanent plots
- colony within enclosure with ca. 250 voles/ha, 1 permanent plot
- enclosures with ca. 500 voles/ha, 6 permanent plots
- colonies within enclosures with ca. 500 voles/ha, 6 permanent plots

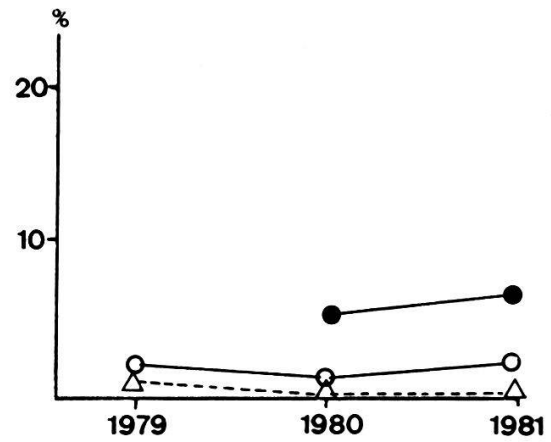


- b. Beiträge der Arten zu den Hauptkomponenten in Abb. 17a.
 Legende s. Abb. 15b. zusätzlich: B.pe. = *Bellis perennis*,
 D.ca. = *Daucus carota*, E.ro. = *Euphrasia rostkowiana*, K.ar. =
Knautia arvensis, P.he. = *Potentilla heptaphylla*, S.se. =
Sedum sexangulare, V.ch. = *Veronica chamaedrys*.

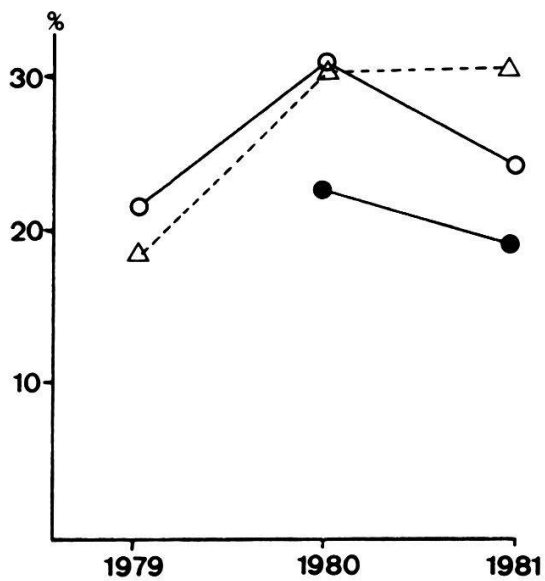
Contributions of species to the first and second axis.



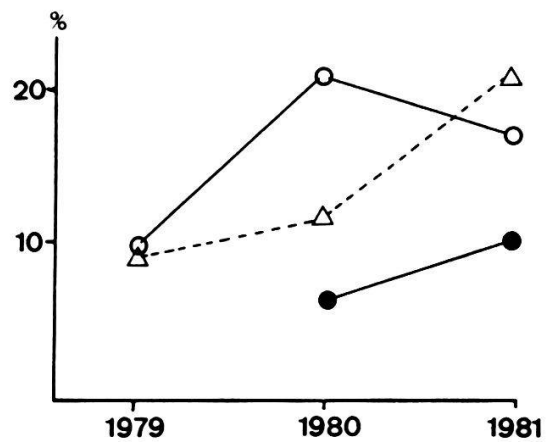
Dactylis glomerata



Festuca pratensis



Arrhenatherum elatius



Taraxacum officinale

Abb. 18. a. Arten mit deutlichen Deckungsänderungen in den Fettwiesengehegen (September, 1979–1981)

- 5*1m²-Aufnahmen auf der grössten Feldmauskolonie des Geheges mit ca. 500 Mäusen/ha (nur 1980 und 1981)
- 3 60m²-Aufnahmen im Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha
- Δ 3 60m²-Aufnahmen in den drei Gehegen ohne Mäuse

Species with distinct cover changes in enclosures in fertilized meadows.

* 3 1m²- Aufnahmen in Abb. 18b.

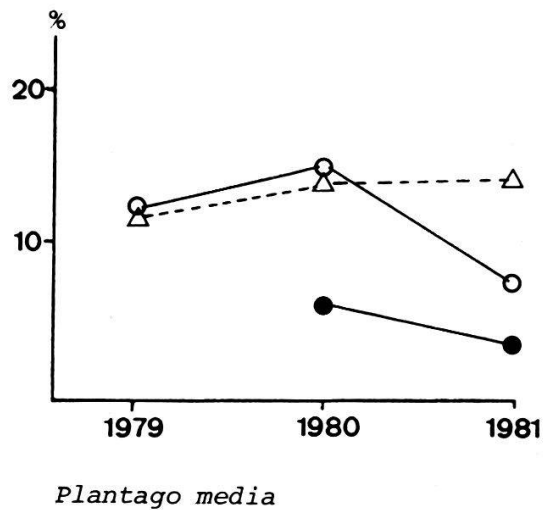
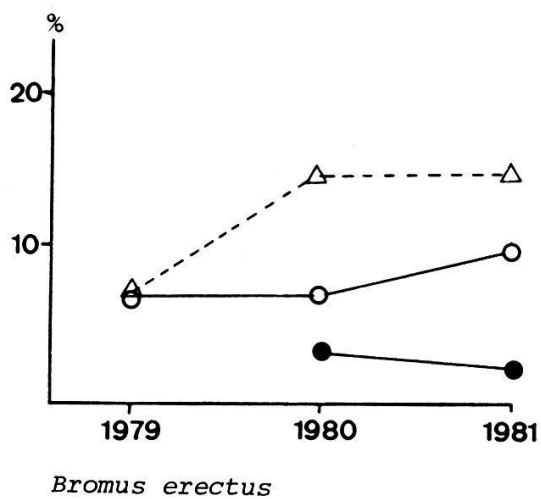
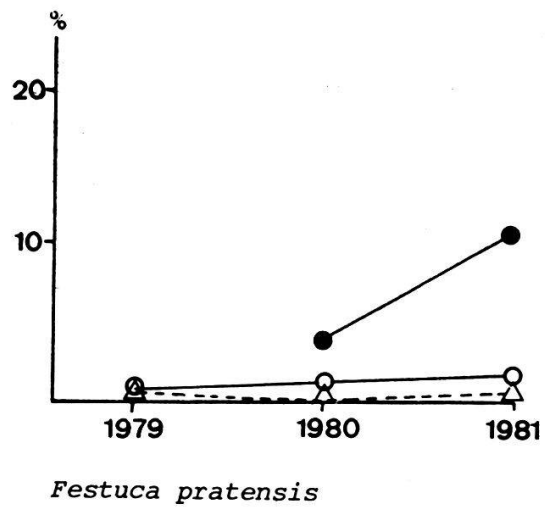
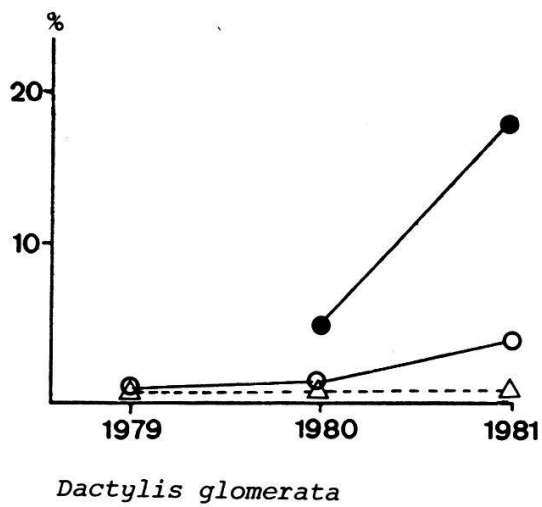


Abb. 18. b. Arten mit deutlichen Deckungsänderungen in den Magerwiesen-gehegen (September, 1979-1981)

Species with distinct cover changes in enclosures in unfertilized meadows (September, 1979-1981)

- 3* 1m²-relevés within the greatest vole colony of the enclosure with ca. 500 voles/ha (only 1980 and 1981)
- 3 60m²-relevés in the enclosure with ca. 500 voles/ha
- △ 3 60m²-relevés in the three enclosures without voles
- * 5 1m²-relevés in Fig. 18a.

Deckung der Pflanzen. Die erste Achse scheint mit "Düngefaktoren" korreliert zu sein. Sie interpretiert die inhomogene Nährstoffverteilung der Wiese schon bei Versuchsbeginn und den Düngungseffekt der Tiere. Den grössten negativen Beitrag an die erste Achse liefert *Festuca ovina*, die grössten positiven Beiträge kommen von *Dactylis glomerata*, *Knautia arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Festuca pratensis* u.a. (s. Abb. 17b). Die zweite Hauptkomponente reflektiert den von Mäusen ausgeübten Einfluss am besten.

Tab. 15. Artenzahlen in den Gehegen der Fett- und Magerwiesen.

Mittlere Artenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (Sx) der 1 m²-Aufnahmen und gesamte Artenzahl von 6 1 m²-Aufnahmen pro Gehege. Für die Artenzahl pro 1 m² wurden in den Vergleichsflächen 18, in den übrigen Gehegen 6 1 m²-Aufnahmen benutzt.

Number of species in enclosures in fertilized and unfertilized meadows.

Mean number of species per 1 m² (\bar{x}) and standard-deviation (Sx); total number of species in six 1 m² plots.

a. Fettwiesen	1979			1980			1981		
	1 m ² \bar{x}	6 m ² Sx		1 m ² \bar{x}	6 m ² Sx		1 m ² \bar{x}	6 m ² Sx	
3 Gehege ohne Mäuse	17	2.5	26 29 26	15	2.3	22 28 22	14	3.0	24 28 20
1 Gehege mit ca. 250 Mäusen/ha	17	1.6	29	17	2.4	27	14	1.1	22
1 Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha	19	1.9	31	16	3.4	30	14	2.4	23
Kolonien im Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha	-	-	-	14	1.8	21	12	2.3	20
<hr/>									
b. Magerwiesen									
3 Gehege ohne Mäuse	24	2.1	38 34 34	21	2.4	37 35 35	22	1.6	38 37 37
1 Gehege mit ca. 250 Mäusen/ha	25	2.6	42	21	3.3	38	21	3.6	36
1 Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha	24	3.6	36	22	2.0	36	24	2.5	39
Kolonien im Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha	-	-	-	21	2.6	37	28	1.5	43

Die Deckung von *Plantago media*, verschiedenen Leguminosen, *Taraxacum officinale*, *Bromus erectus* u.a. nimmt im Bereich der Kolonien ab, zugunsten von *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Achillea millefolium*, *Rumex acetosa*, *Helictotrichon pubescens*, *Galium album* u.a.

Bei der stärkeren Gewichtung der hohen Deckungsgrade zeigte die Hauptkomponentenanalyse, dass auf Feldmauskolonien v.a. *D. glomerata* und *Festuca pratensis* auf Kosten von *P. media* und *B. erectus* zunahmen. (Ordination nicht abgebildet).

Einzelheiten zur Entwicklung der Vegetation in den Magerwiesen gehegen sind der Tab. 14 zu entnehmen.

Deckungsverschiebungen häufiger Arten. – Die Deckungsverschiebungen einiger häufiger Arten während der Versuchsdauer in den Gehegen der Fett- und Magerwiesen sind Abb. 18 zu entnehmen. Verglichen werden Deckungsänderungen auf der jeweils grössten Kolonie, auf dem Gehege mit ca. 500 Mäusen/ha und auf den Vergleichsflächen ohne Mäuse. Relativ grosse Deckungsgrade auf Kolonien hatten *Dactylis glomerata* und *Festuca pratensis*, relativ kleine Deckungsgrade auf Kolonien wurden bei *Arrhenatherum elatius* und *Taraxacum officinale* in Fettwiesen und bei *Plantago media* und *Bromus erectus* in Magerwiesen beobachtet. Während sich die Vegetation auf den Feldmauskolonien schon innerhalb von Monaten nach Versuchsbeginn sichtbar von der Umgebung unterschied, waren die Deckungsverschiebungen in den ganzen Beständen zwar gleichgerichtet, aber gering. Die Vergleichsflächen der Fettwiesen zeigten die anfangs besprochene, durch die Bewirtschaftung verursachte Sukzession. Auf Vergleichsflächen der Magerwiesen waren Artengarnitur und Deckungsverhältnisse meist recht konstant, z.T. konnte sogar ein zu den durch Mäuse verursachten Vegetationsänderungen entgegengesetzter Trend festgestellt werden, z.B. bei *Bromus erectus*, *Plantago media*, *Dactylis glomerata*. Möglicherweise "erholen" sich diese Flächen von einer früheren Beeinflussung durch Feldmäuse.

Artenzahlen. – Die Artenzahlen in den 1 m^2 -Aufnahmen und die Zahl aller in sechs 1 m^2 -Aufnahmen gefundenen Arten nahm auf den Fettwiesengehegen infolge der Düngung im Laufe der drei Versuchsjahre ab. Die Artenzahlen auf den Kolonien waren noch etwas kleiner als auf den Vergleichsflächen

ohne Mäuse und den übrigen Dauerquadraten der besiedelten Gehege (Tab. 15). Immerhin traten vier Arten nur im Bereich von Kolonien vereinzelt neu auf: *Primula veris*, eigentlich eine Magerwiesenart, *Heracleum sphondylium*, *Geranium pyrenaicum* und *Holcus lanatus*.

In den Magerwiesen hatten die Mäuse einen positiven Effekt auf die Artenzahl: Auf den Kolonien des Geheges mit ca. 500 Mäusen/ha war die mittlere Artenzahl/m² und die Gesamtzahl der auf sechs 1 m²-Flächen gefundenen Arten 1981 die grösste aller Aufnahmen. Einige Arten traten nur im Bereich von Kolonien vereinzelt neu auf (*Geranium pyrenaicum*, *Myosotis arvensis*, *Arabis hirsuta*), andere in den Gehegen seltene Arten (*Viola hirta*, *Campanula rotundifolia*, *Poa pratensis*, *Holcus lanatus*) waren hier häufiger zu finden.

Auf Vergleichsflächen und übrigen Aufnahmen des Geheges mit ca. 500 Mäusen/ha waren die Unterschiede gering. Auf dem Gehege mit ca. 250 Tieren/ha sanken die Artenzahlen aus nicht ersichtlichen Gründen.

In Kap. 5.7. werden die an Deckung zunehmenden resp. abnehmenden Arten charakterisiert.

4.5. Auswirkung der Feldmausaktivität auf die raum-zeitlichen Verteilungsmuster von Pflanzenarten

4.5.1. Räumliche Verteilungsmuster

Indem Feldmäuse den Raum ungleich nutzen (vgl. Kap. 4.2.1.), nehmen sie Einfluss auf die räumlichen Verteilungsmuster von Pflanzenarten. Im folgenden werden einige kartierte Muster wiedergegeben und interpretiert.

Pflanzenarten, die gefressen werden oder sonstwie benachteiligt sind, nehmen im Umkreis der Kolonien an Deckung ab. So bedeckten die Leguminosen auf der unbeeinflussten, mit *Trifolium repens* und *T. pratensis* dichtbewachsenen Wiesenfläche in der Umgebung einer Kolonie um 50% des Bodens, auf dem ca. 1 m² grossen Bau waren es nur noch 3.5% (Abb. 19). In einer ca. 20 m² grossen, durch Wechsel erschlossenen Zone der "Ausbeutung" mit ca. dreifachem Kolonienradius, vermochten die Tiere die Deckung der

Leguminosen vor allem durch Frass zu reduzieren. Der Deckungseinbruch erscheint als Krater oder Trichter mit annähernd linear ansteigenden Seitenwänden. Ein ähnliches Verteilungsmuster wurde beim ebenfalls häufig gefressenen *Taraxacum officinale* gefunden. Im April lag um die Kolonie herum ein Hof von zwei- bis dreifachem Koloniedurchmesser mit deutlich weniger *T. officinale* Infloreszenzen. Ihre Zahl stieg von $16/\text{m}^2$ im Zentrum auf über $60/\text{m}^2$ ausserhalb der Reichweite der Wechsel (Abb. 20). Ein völliges Verschwinden von *T. officinale*, Leguminosen oder anderen Futterpflanzen aus dem ganzen Bestand dürfte nur bei sehr hohen Feldmauspopulationsdichten oder bei Pflanzenarten mit sehr kleinen Abundanzen eintreten.

Bei den Pflanzenarten, die von der Aktivität der Tiere profitieren, lassen sich zwei verschiedene Ausbreitungsstrategien unterscheiden:

- Arten, die bereits vor den Feldmäusen im Bestand anwesend waren und deren Individuen sich unter den von Feldmäusen erzeugten Standortbedingungen massiv vergrössern
- Arten, die neu einwandern bzw. deren Samen im Boden ruhen und die neu geschaffenen Kahlstellen besiedeln.

Klar zur ersten Gruppe gehören einige regenerationsfähige, nitrophile Gräser wie *Dactylis glomerata* und *Festuca pratensis*. Besonders *D. glomerata* ist eine in Fett- und Magerwiesen hochstete Art, die in den Gehegen und selbst auch auf sehr trockenen und nährstoffarmen Standorten beinahe auf jedem Quadratmeter, in Deckungsgraden $\leq 1\%$ vorhanden ist (KRÜSI 1981). Einzelpflänzchen, an denen ein Mauswechsel vorüberführt, können beinahe explosionsartig zu grossen Horsten von über 40 cm Durchmesser anwachsen. Abb. 21-23 zeigen das typische Verteilungsmuster von *D. glomerata* und *F. pratensis* in den Gehegen; Horste sind am grössten und entstehen am schnellsten an den Baueingängen, dann an den Rändern häufig belauener, zentraler Wechsel, an Wechselverzweigungen und in geringem Ausmass bis an die Peripherie wenig belauener Wechsel. Während *Taraxacum officinale* und die Leguminosen auf mehr als 20 cm breiten Streifen entlang der Wechsel reduziert wurden, werden Individuen von *Dactylis glomerata* nur gefördert, wenn sie unmittelbar Kontakt zu den Wechseln haben; nur dort ist das Angebot an Nährstoffen (Kot etc.) und Raum wesentlich grösser. Je dichter und weitläufiger das System der Wechsel ist, desto dichter und

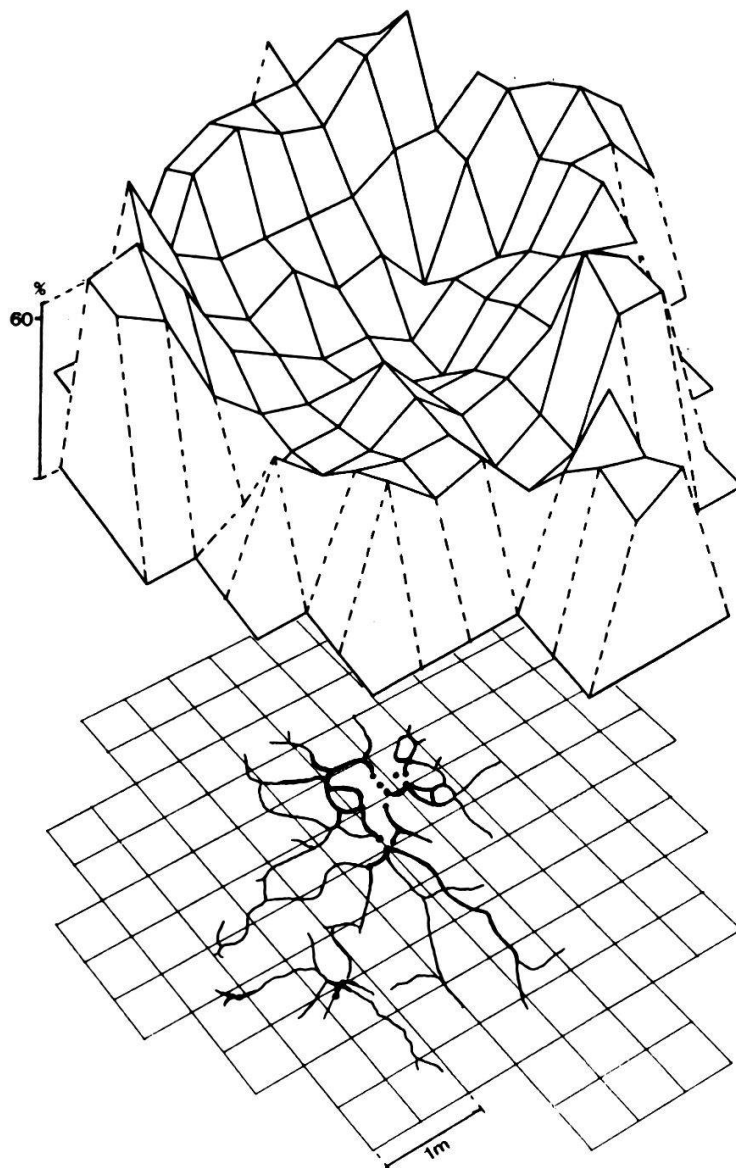


Abb. 19. Deckung (%) aller Leguminosen (v.a. *Trifolium repens* und *T. pratense*) auf 0.25 m²-Rasterflächen im Bereich einer Feldmauskolonie auf der Fettwiese Nr. 30, aufgenommen am 8.9.1981. Vergleiche Vegetationsaufnahme Nr. 125 in Tab. 8.

Total cover (%) of leguminosae (especially *Trifolium repens* and *T. pratense*) on 0.25 m²-plots in the surroundings of a vole colony in the fertilized meadow Nr. 30.
Compare relevé Nr. 125 in Table 8.

ausgedehnter ist das Verteilungsmuster der Horste beider Pflanzenarten. Interessanterweise siedeln sich *D. glomerata* und *F. pratensis* entlang der Wechsel an, obwohl beide Arten bevorzugt verbissen wurden (Diskussion in Kap. 5). Ähnliche Muster wie bei diesen beiden Arten wurden manchmal auch bei *Holcus lanatus* und auf sehr mageren Wiesen bei *Helictotrichon pubescens* festgestellt. Vermutlich haben auch einige der durch Feldmausaktivität an Deckung zunehmenden Kräuter wie *Galium album*, *Sanguisorba minor* und *Plantago lanceolata* ähnliche Verteilungsmuster und Ausbreitungsstrategien.

Die neueinwandernden Arten besiedeln vorwiegend die Koloniezentren, wo das Angebot an freiem Raum am grössten ist. *Hypericum perforatum*, *Myosotis arvensis* und *Geranium pyrenaicum* kamen in den untersuchten Wiesen nur sehr selten vor (Abb. 24-26). Offensichtlich konnten sie nur durch die Verbreitung als Samen und besonders auf den von Feldmäusen geschaffenen Mikrohabitaten in diesen Pflanzengemeinschaften bleiben. In anderen Pflanzengemeinschaften oder auf anderen Mikrostandorten können aber alle drei Arten auch ausserhalb von Feldmauskolonien häufig vorkommen: *Myosotis arvensis* und *Geranium pyrenaicum* besiedeln als Unkräuter z.B. Viehlägerplätze und viele andere offene Stellen, *Hypericum perforatum* ist auf ungeschnittenen Mesobrometen und in Saumgesellschaften recht häufig. Eine Art, die ausschliesslich auf Feldmauskolonien und nirgendwo sonst vorkommt, wurde nicht gefunden.

Das Verteilungsmuster von *Centaurea scabiosa* (Abb. 27) weist auf eine Kombination oder eine Mittelstellung der beiden erwähnten Strategien hin. Die Art kam auf der ganzen untersuchten, wahrscheinlich nicht regelmässig geschnittenen Wiese vor, war auf den Kolonien aber häufiger: Ein Drittel aller Individuen kam dort vor, obwohl die Kolonien knapp 10% der gesamten Wiesenfläche einnahmen. Die Pflanzen auf den Kolonien waren oft grösser und üppiger und blühten häufiger als diejenigen in der Umgebung.

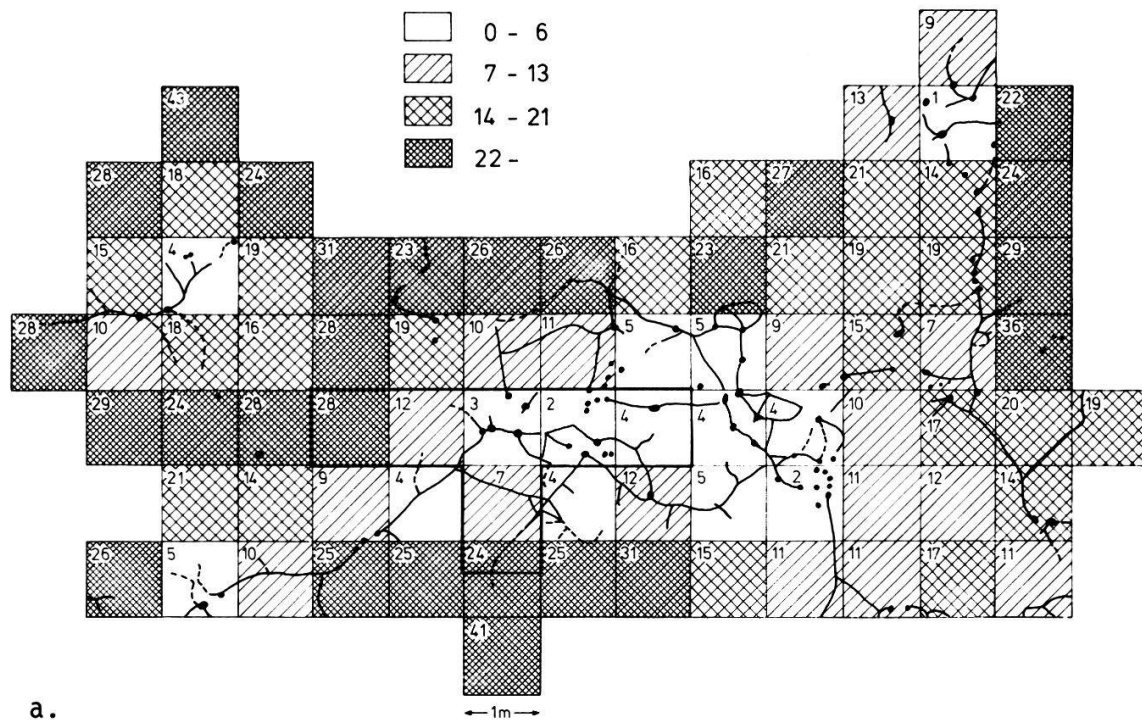


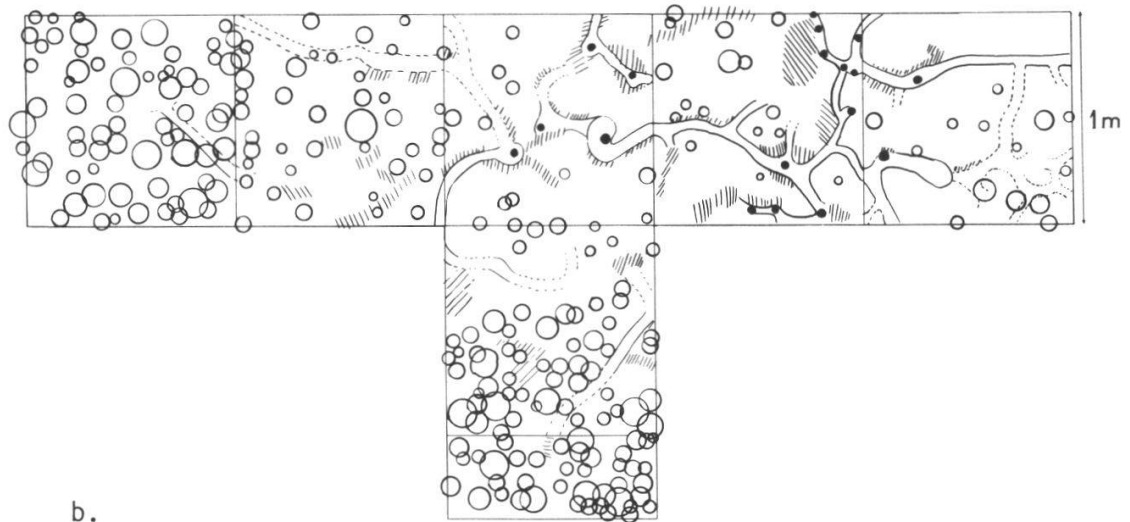
Abb. 20. a. Anzahl Infloreszenzen von *Taraxacum officinale* auf 1 m^2 -Rasterflächen im Fettwiesengehege mit ca. 500 Mäusen/ha am 23.4.1981.
Muster der Wechsel und Baueingänge (25.3.1981).

Number of Taraxacum officinale inflorescences on 1 m^2 -plots in the enclosure on a fertilized meadow with ca. 500 voles/ha, on April 23, 1981.
Pattern of runways and holes.

- b. Verteilungsmuster der Individuen von *T. officinale* (o) mit Rosettendurchmesser > 3 cm am Rande der zentralen Kolonie. Muster der Wechsel, Kahlstellen (////) und Baueingänge (●). Aufgenommen am 7. und 8.4.1981, kartierte Fläche in Abb. 20a herausgehoben.

Distribution pattern of T. officinale rosettes with diameter > 3 cm in a selected area of an enclosure.
Pattern of the runways, bare surfaces (////) and holes (●).
Relevé of April 7 and 8, 1981, surface mapped in Fig. 20a.

- c. Gehegeanlage auf der Fettwiese Nr. 21. Abnahme der *T. officinale*-Blüten im Zentrum des Geheges mit ca. 500 Mäusen/ha (im Vordergrund).
Enclosures on the fertilized meadow Nr. 21.
Decrease of T. officinale-blossoms in the centre of the enclosure with 500 voles/ha (in the foreground).



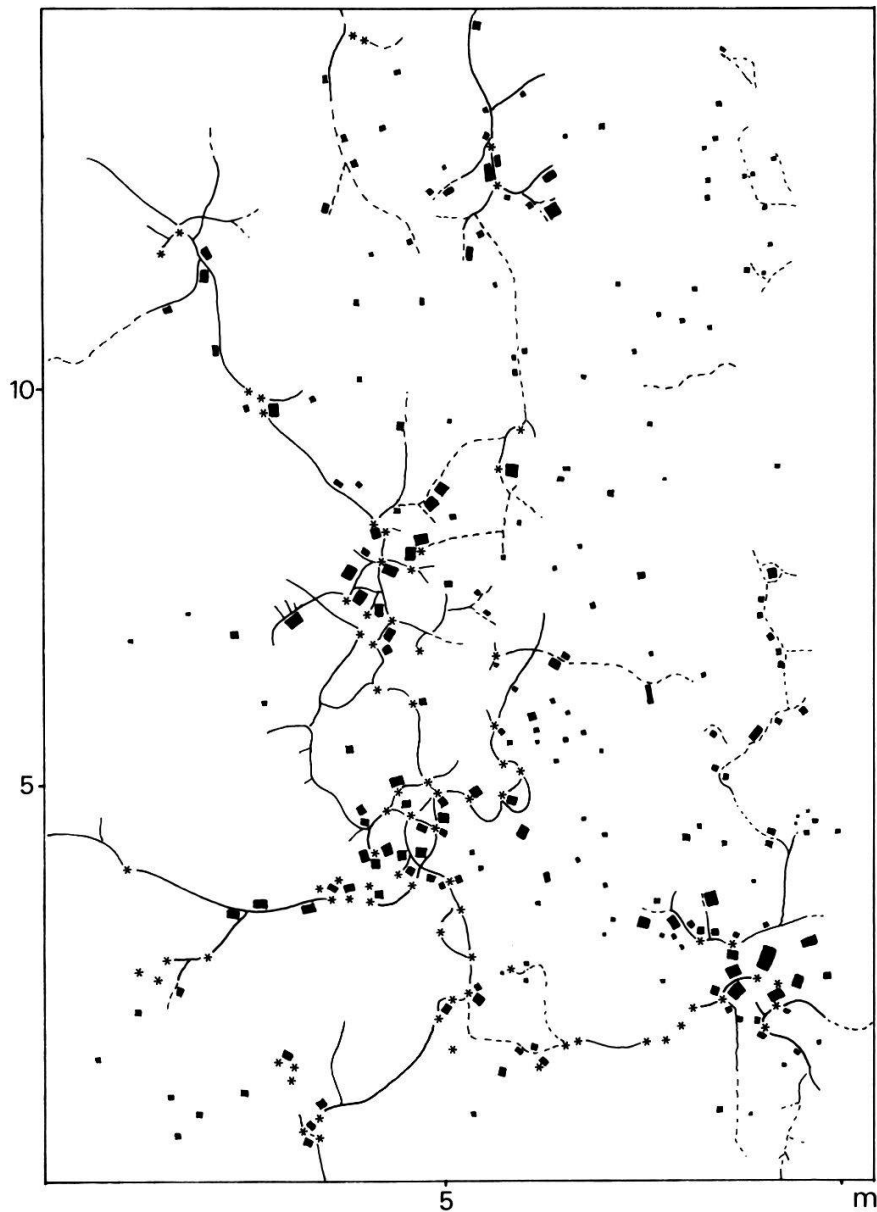


Abb. 21. Verteilungsmuster der Horste von *Dactylis glomerata* (■) auf dem Fettwiesengehege mit ca. 500 Mäusen/ha. Aufgenommen am 25.9.80. Einzeltriebe und Horste < 3 cm Basisdurchmesser wurden nicht berücksichtigt.

* Baueingang - hole
 — benutzter Wechsel - runway
 ----- nicht mehr benutzter Wechsel - abandoned runway

Distribution pattern of D. glomerata tussocks in an enclosure with ca. 500 voles/ha.

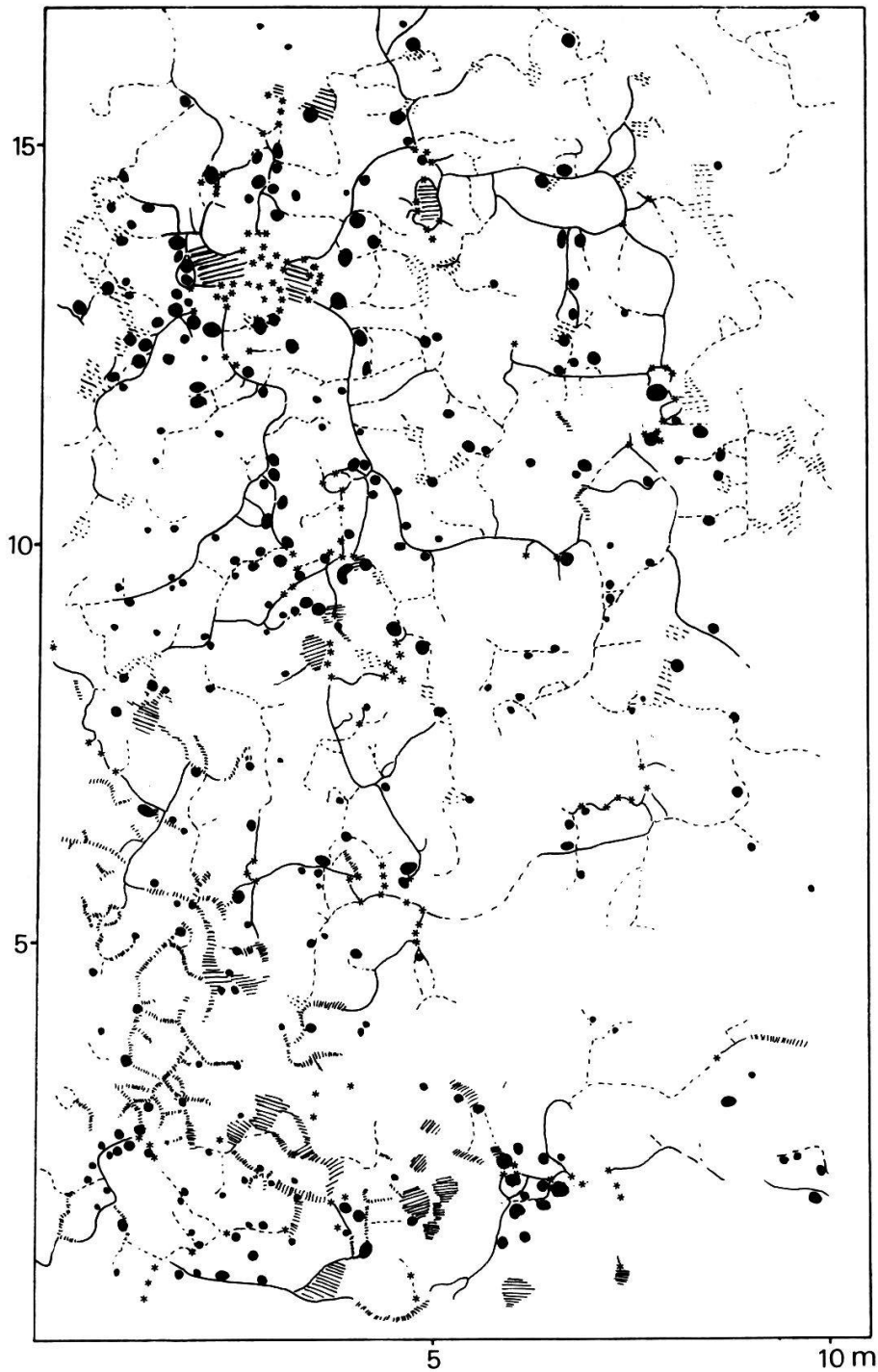


Abb. 22. Verteilungsmuster der Horste von *Festuca pratensis* (●) auf dem Magerwiesengehege mit ca. 500 Mäusen/ha. Aufgenommen am 23.3.81. Einzeltriebe und Horste < 3 cm wurden nicht berücksichtigt.

..... während des Winters 1980/81 angelegte, später nicht mehr benutzte Wechsel
 — benutzte Wechsel
 // Vegetation kahlgefrissen * Baueingang
 // Erdhaufen

Distribution pattern of Festuca pratensis tussocks (●) within an enclosure of unfertilized meadow with ca. 500 voles/ha.

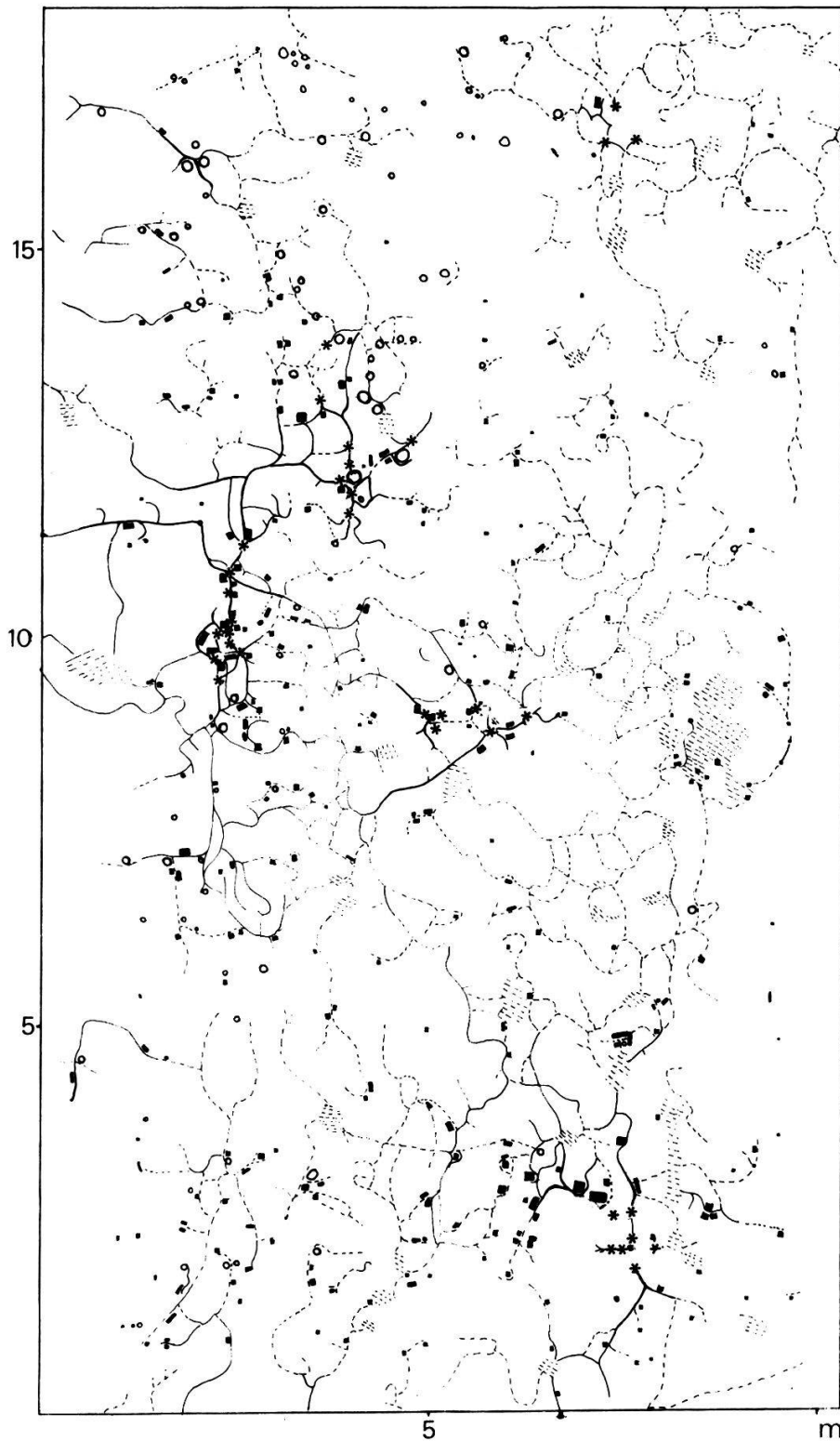


Abb. 23. Verteilungsmuster der Horste von *Dactylis glomerata* (■) und *Festuca pratensis* (○) auf dem Magerwiesengehege mit ca. 250 Mäusen/ha. Aufgenommen am 27.3.81. Einzeltriebe und Horste < 3 cm Basisdurchmesser wurden nicht berücksichtigt. Legende s. Abb. 22.

Distribution pattern of Dactylis glomerata (■) and Festuca pratensis (○) tussocks within an enclosure of unfertilized meadow with ca. 250 voles/ha.

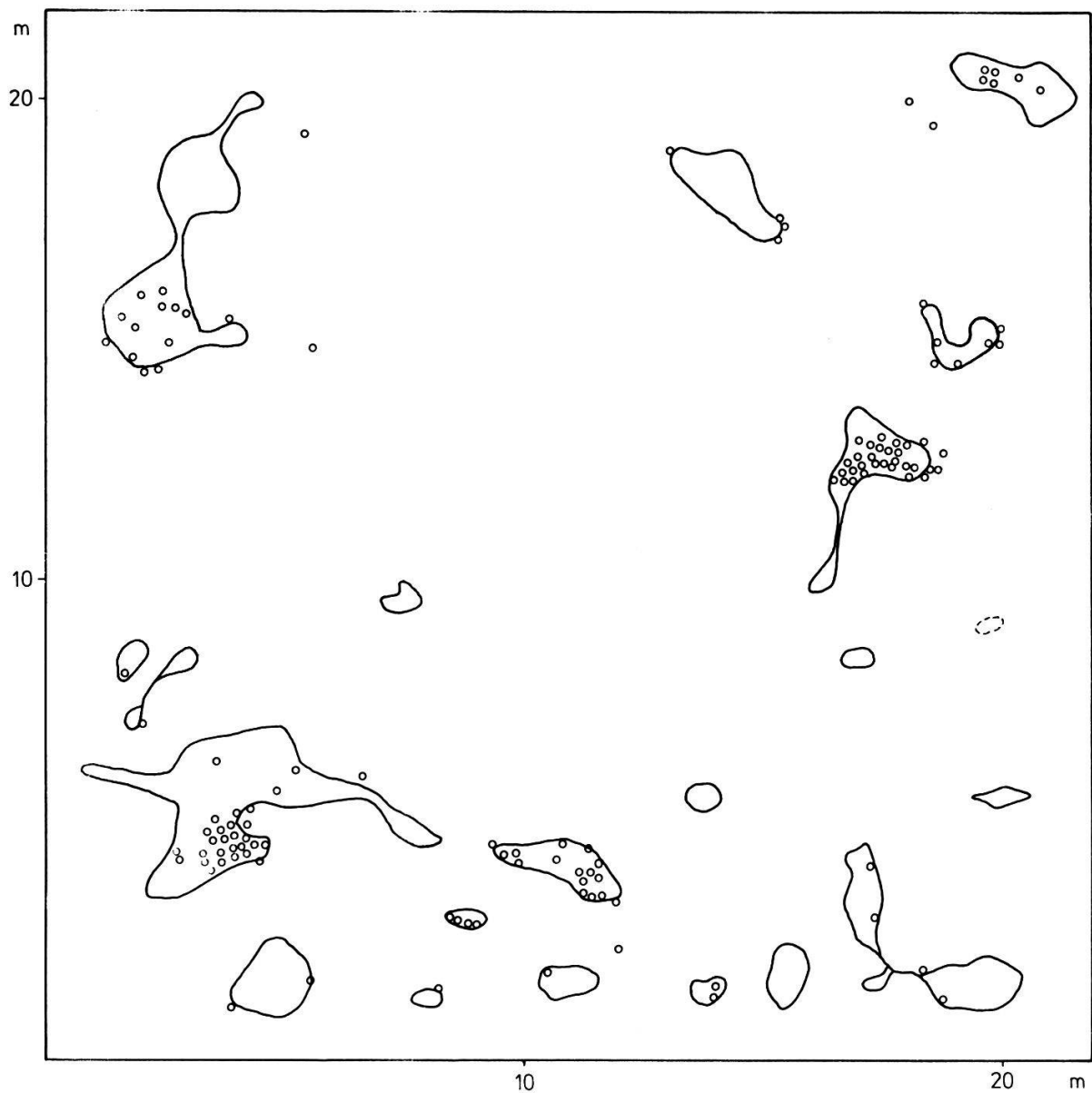


Abb. 24. Verteilungsmuster der Individuen von *Hypericum perforatum* (o) und der Feldmauskolonien auf der Magerwiese Nr. 19 am 17.10.81.

Distribution pattern of Hypericum perforatum (o) and vole colonies in unfertilized meadow Nr. 19 on October 17, 1981.

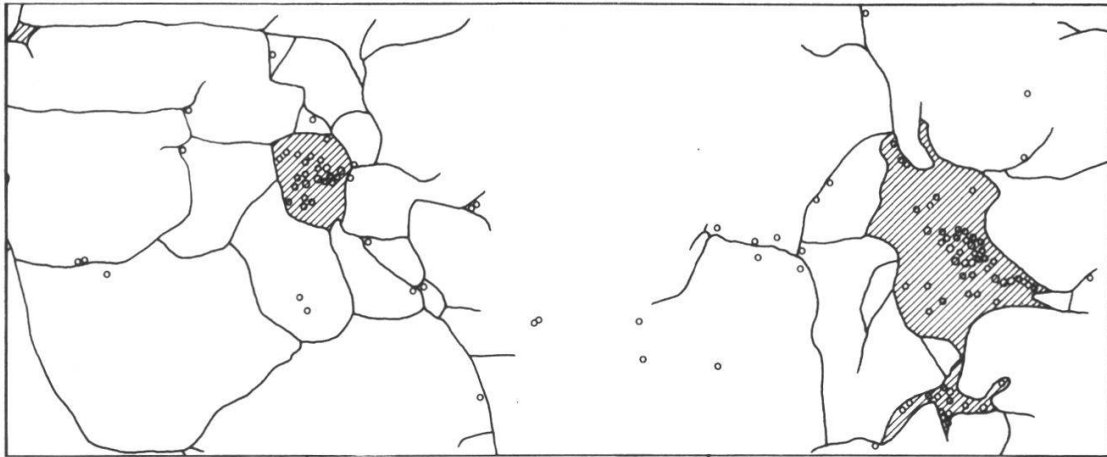


Abb. 25. a. Verteilungsmuster der Individuen von *Myosotis arvensis* (o) und der Feldmauskolonien auf der Magerwiese Nr. 17 am 21.11. 1981. Vergleiche Vegetationsaufnahme Nr. 18 in Tab. 10. Individuen mit Rosettendurchmesser < 3 cm wurden nicht berücksichtigt.

Distribution pattern of Myosotis arvensis (o) and vole colonies in unfertilized meadow Nr. 17 on November 21, 1981. Compare relevé Nr. 18 in Table 10.



Abb. 25. b. *Myosotis arvensis* auf einer Kahlstelle einer Feldmauskolonie in Magerwiese Nr. 17.

Myosotis arvensis in an area devoid of vegetation above a vole colony in unfertilized meadow Nr. 17.

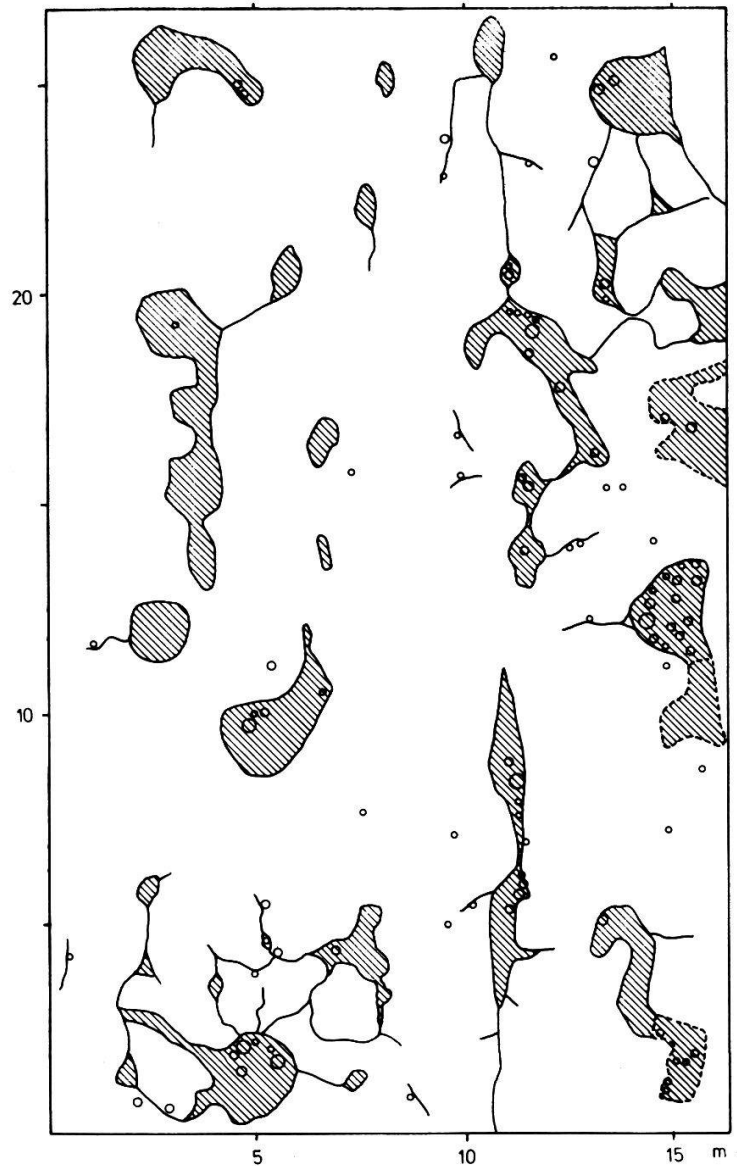


Abb. 26. Verteilungsmuster der Individuen von *Geranium pyrenaicum* (o) und der Feldmauskolonien auf der Fettwiese Nr. 33 am 19.11.1981. Vergleiche Vegetationsaufnahme Nr. 128 in Tab. 8.

Distribution pattern of Geranium pyrenaicum individuals (o) and common vole colonies in fertilized meadow Nr. 33 on November 19, 1981. Compare relevé Nr. 128 in Table 8.

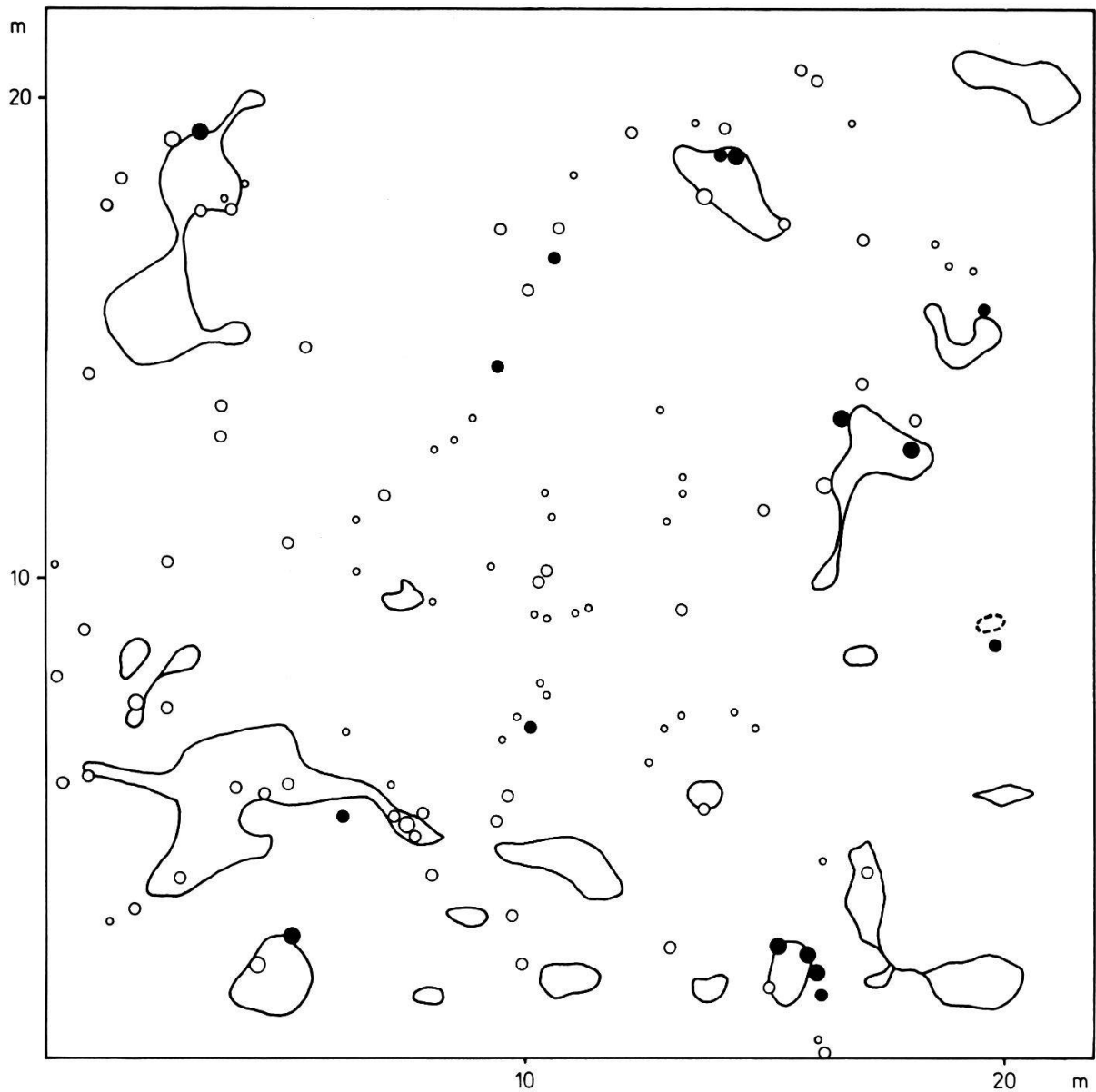


Abb. 27. Verteilungsmuster der blühenden (●) und nicht blühenden (○) Individuen von *Centaurea scabiosa* und der Feldmauskolonien auf der Magerwiese Nr. 19 am 17.10.1981.

*Distribution pattern of flowering (●) and non flowering (○) individuals of *Centaurea scabiosa* and distribution of common vole colonies in unfertilized meadow Nr. 19 on October 17, 1981.*

4.5.2. Veränderungen räumlicher Verteilungsmuster im Bereich von Feldmauskolonien

Am Beispiel eines Dauerquadrates im dichtbesiedelten Gehege der Magerwiese werden im folgenden die Änderungen der räumlichen Verteilung der Vegetation unter dem Einfluss der Mäuse beschrieben. - Das Dauerquadrat (Abb. 28) liegt am Rande einer 1980 ca. 0.5 m^2 grossen Kolonie, die sich bis zum Herbst 1981 auf ca. 5 m^2 vergrösserte. Die Veränderungen können in drei Phasen gegliedert werden:





In einer ersten Phase erstarkten in der Nähe der Baueingänge und am Rande der neuangelegten Wechsel schon innerhalb von Wochen Individuen, die u.a. durch den selektiven Frass, den neuen Raum und die Zusatzdüngung begünstigt wurden. Es sind v.a. Einzelpflanzen von *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Helictotrichon pubescens* und *Arrhenatherum elatius*. Wie schnell diese Arten auf die neuen Standortsbedingungen reagieren, zeigen auch die Verteilungsmuster von *D. glomerata* (Abb. 23, 24, Kap. 4.5.1) in den Gehegen: Wechsel, die während des Winters 1980/81 angelegt worden waren und die nach der Schneeschmelze nicht mehr benutzt wurden, waren im Sommer 1981 bereits mit Horsten gesäumt. Individuen befressener oder sonstwie benachteiligter Arten stehen unter starkem Stress und verlieren an Dekung.

In einer zweiten Phase entwickeln Einzelpflanzen mit besonders günstigen Startbedingungen hypertrophe Wuchsformen, breiten sich lateral aus und besetzen die den Mäusen am meisten ausgesetzten Stellen. Im Dauerquadrat waren es Horste von *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* und *Helictotrichon pubescens*, sowie einzelne Individuen von *Salvia pratensis* und *Knautia arvensis*. Diese Individuen bildeten mehr Blütenstände und blühten auch früher als Pflanzen der gleichen Art in der Umgebung. Sie werden zusätzlich dadurch begünstigt, dass neue Mauswechsel auf dem Weg des geringsten Widerstandes um sie herumführen und ihre Konkurrenten so entfernt werden. Kleine Individuen schlecht angepasster Arten verschwinden. Die auf kleinem Raum eine grosse Zahl von Individuen enthaltende, ursprüngliche Vegetation macht so einer neuen, durch die Wechsel inselartig aufgeteilten, aus wenigen Individuen bestehenden Vegetation Platz. Innerhalb grösserer Inseln kann sich die ursprüngliche Vegetation noch halten.

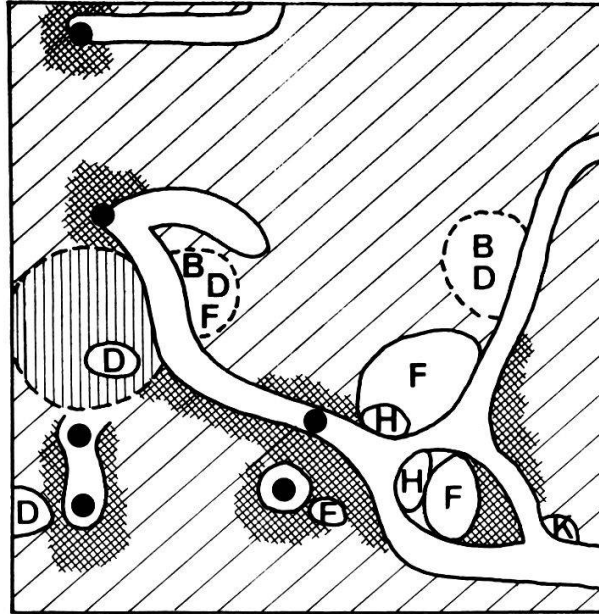
In einer dritten, mit den ersten zwei überlappenden Phase besiedeln bestimmte angepasste Arten oft noch in derselben Vegetationsperiode Erdhaufen, aufgegebene Wechsel, Wechselränder und andere Kahlstellen. Auf unserem Dauerquadrat waren es *Viola hirta*, *Geranium pyrenaicum*, *Veronica chamaedrys* und *Myosotis arvensis*. Im September unterschied sich das Dauerquadrat in der Artenzusammensetzung deutlich vom Vorjahr.

Die nach Feldmausaktivität neu angesiedelten Pflanzenarten und neu entstandenen Verteilungsmuster können auch nach dem Auszug oder dem Tod der Baubewohner noch einige Zeit bestehenbleiben. Die Horste von *Dactylis glomerata* und *Festuca pratensis* schrumpfen bald nachdem ein Wechsel nicht mehr belaufen wird und erreichen nach ein bis drei Vegetationsperioden wieder ihre ursprüngliche Grösse (Abb. 21-23, nur kleine Horste an aufgegebenen Wechseln). Die durch die Tiere im Bereich der Kolonien geschädigten Individuen erholen sich wieder und verdrängte Arten wandern wieder ein. Das ursprüngliche, durch die Feldmäuse induzierte Muster ist aber auch ein Jahr nach dem Beginn des Verfalls des Baues noch klar erkennbar (Leguminosen in Abb. 29). Auf den Aktivitätszentren eines mindestens ein Jahr alten Feldmausbaues waren die Individuen von *Primula veris* noch

Abb. 28. Veränderung der Vegetation auf einem 1 m²-Dauerquadrat am Rande einer Kolonie des Magerwiesengeheges mit ca. 500 Mäusen/ha. Vergleiche Vegetationsaufnahme Nr. 48 in Tab. 14.

- ||||| unveränderte Magerwiesenvegetation
-  Deckungsabnahme von *Bromus erectus*, *Festuca ovina*, *Taraxacum officinale*, Leguminosen und Deckungszunahme von *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Arrhenatherum elatius*, *Rumex acetosa*
-  grosse Einzelpflanzen
-  neue Arten
-  Baueingänge und oberirdische Wechsel
- !!!!/ Erdhaufen

Vegetation change on a 1 m² permanent plot at the border of a colony in the enclosure with ca. 500 voles/ha in the fertilized meadow.



September 1980

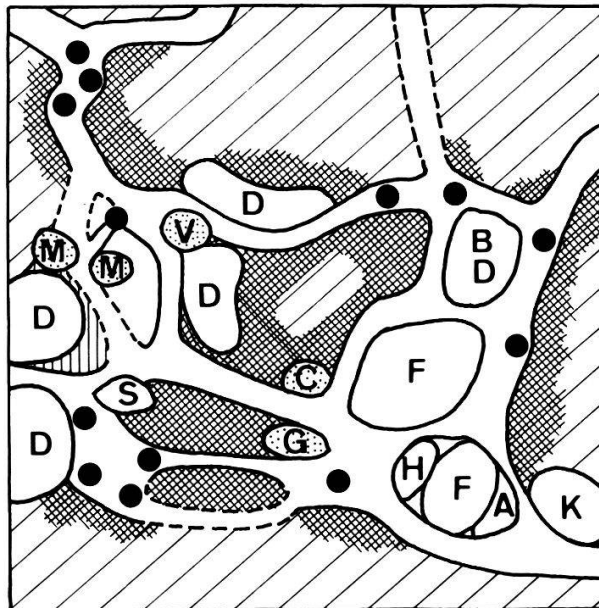
B = *Bromus erectus*

D = *Dactylis glomerata*

F = *Festuca pratensis*

H = *Helictotrichon pubescens*

K = *Knautia arvensis*



September 1981

A = *Arrhenatherum elatius*

S = *Salvia pratensis*

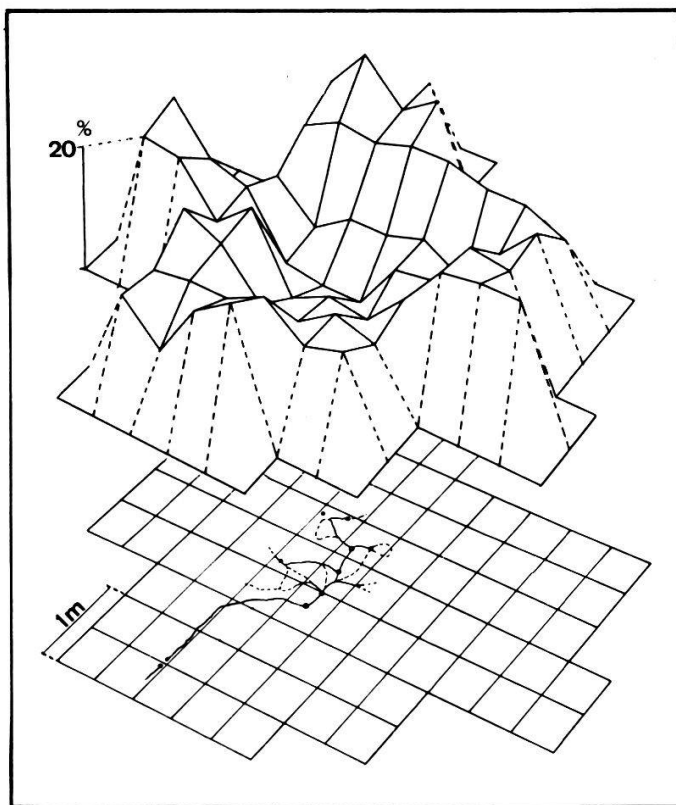
Neue Arten:

C = *Chrysanthemum leucanthemum*

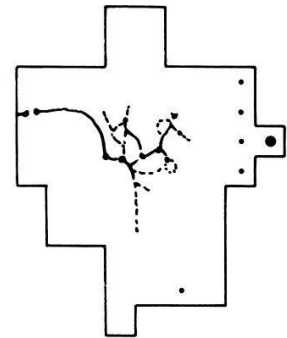
G = *Geranium pyrenaicum*

M = *Myosotis arvensis*

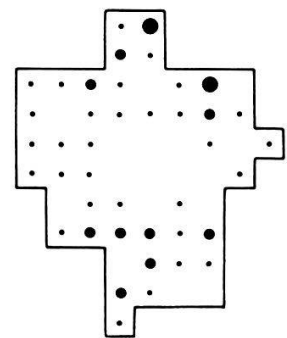
V = *Viola hirta*



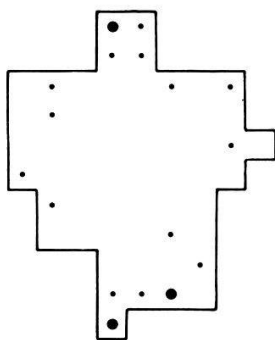
Lage der Kolonie



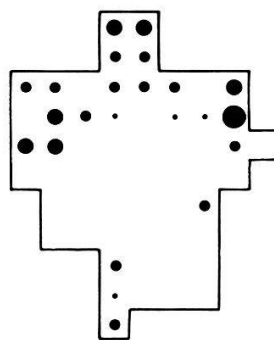
Trifolium repens



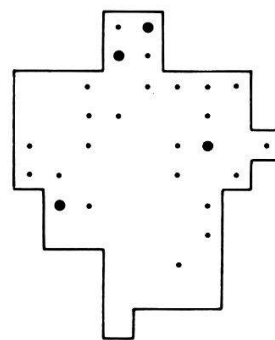
Trifolium pratense



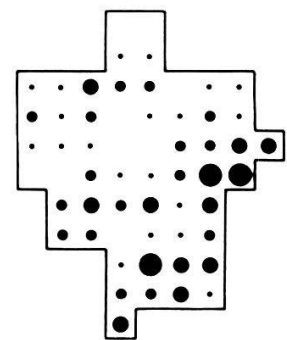
Onobrychis arenaria



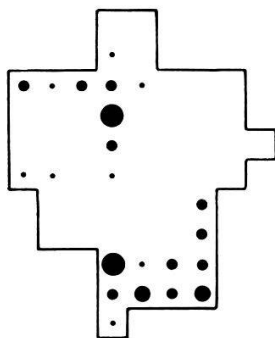
Anthyllis vulneraria



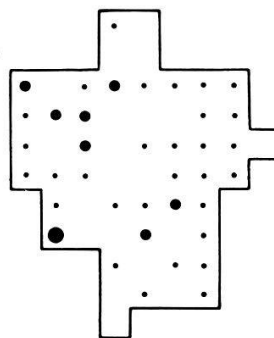
Lotus corniculatus



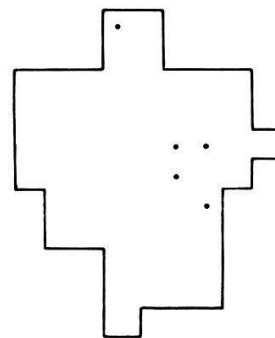
Trifolium medium



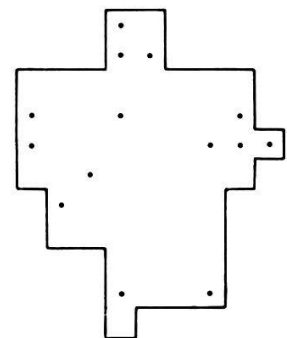
Ononis repens



Hippocrepis comosa



Medicago falcata



Medicago lupulina

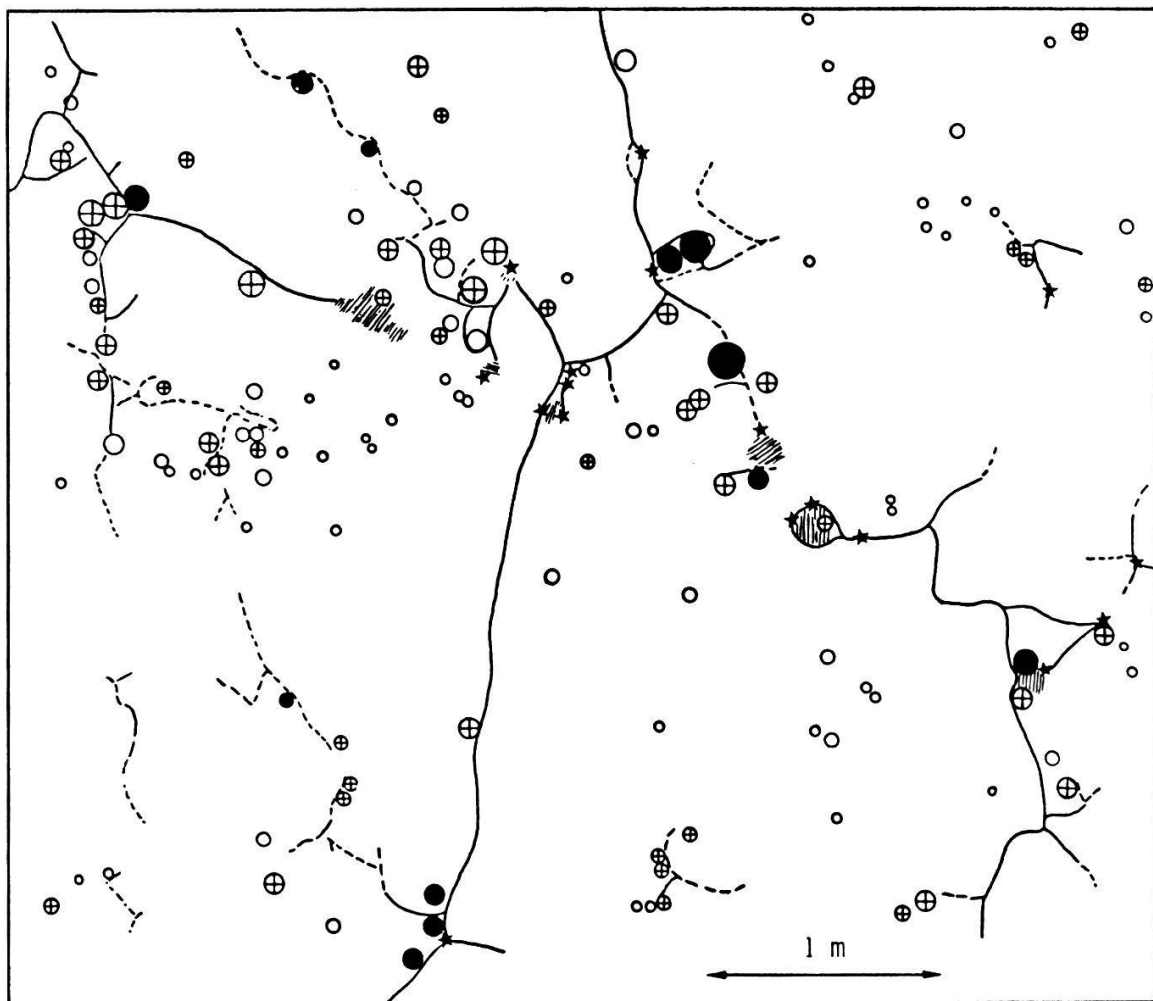


Abb. 30. Verteilungsmuster der Individuen von *Primula veris* im Bereich einer seit mindestens einem Jahr nicht mehr bewohnten Feldmauskolonie auf der Magerwiese Nr. 4 am 23.4.1981. Vergleiche Vegetationsaufnahme Nr. 4 in Tab. 10.

- | | |
|-----------------|-------------------------------|
| ○ nicht blühend | ⊕ ein Blütenstand |
| * Baueingang | ● zwei oder mehr Blütenstände |

Distribution pattern of Primula veris individuals on an old common vole colony in unfertilized meadow Nr. 4, at least one year after abandonment by the voles. Compare relevé Nr. 4 in Table 10.

Abb. 29. Deckung (%) aller Leguminosen und der einzelnen Arten auf 0.25 m² Rasterflächen im Bereich einer seit mindestens einem Jahr nicht mehr bewohnten Feldmauskolonie auf der Magerwiese Nr. 4 am 7.7.1981.

- 1-2 • 3-6 • 7-10 ● 11-14% Deckung

Total cover (%) of all leguminosae and distribution of individuals on a vole colony in an unfertilized meadow at least one year after abandonment by the voles.

immer häufiger und grösser und blühten intensiver als in der Umgebung (Abb. 30). Es ist anzunehmen, dass langlebige, durch Mäuse begünstigte Pflanzenarten wie *Primula veris* die Feldmäuse um Jahre (Jahrzehnte?) überdauern bis der Grund der Ansiedlungen und des typischen Verteilungsmusters nicht mehr erkennbar ist.

4.6. Zusammenfassung der Ergebnisse aus vergleichenden Vegetationsaufnahmen in verschiedenen Wiesen, aus Gehegeversuchen und Kartierungen

Die einzelnen Ergebnisse der drei verschiedenen Untersuchungsmethoden wurden in den Kap. 4.4.1., 4.4.2. und 4.5. wiedergegeben. In Tab. 17 sind die Arten, die durch die Aktivität der Feldmäuse an Deckung zunehmen, abnehmen oder nicht beeinflusst werden, aufgelistet. Beim Vergleich der ersten drei Kolonnen können Übereinstimmungen und Abweichungen zwischen den drei Datenserien festgestellt werden. Mit den Paarvergleichen konnten am meisten Pflanzenarten (112) bezüglich der Einwirkung der Tiere erfasst werden. Bei 15 Arten wurden die Ergebnisse durch die Kartierung der räumlichen Verteilungen gestützt. Von den 60, in den Gehegen gefundenen Arten, zeigte ein Viertel Deckungsänderungen in Abhängigkeit von der Mausaktivität. Es sind fast ausschliesslich Arten, die übereinstimmend auch in den Paarvergleichen an Deckung zu- resp. abnahmen. Eine Ausnahme bildete *Arrhenatherum elatius*. Das Gras nahm bei den Paarvergleichen auf verschiedenen Fettwiesen insgesamt an Deckung zu, in den Fettwiesen der Gehege jedoch ab. Eine Erklärung dafür wird in Kap. 4.7.2. gegeben. *Rumex acetosa* nahm auf den Gehegen deutlich, in den Paarvergleichen oft aber nicht signifikant zu. Neun Arten, bei denen die Paarvergleiche deutliche Deckungsunterschiede ergaben und die auf den Gehegeflächen ebenfalls vorkamen (z.B. *Galium album*, *Achillea millefolium*), zeigten hier keine eindeutigen Deckungsänderungen.

Auch in bezug auf die Entwicklung der Artenzahlen führten die Gehegeversuche zu ähnlichen Ergebnissen wie die Paarvergleiche in verschiedenen Wiesen (Tab. 15 resp. 12). In den Magerwiesen wurden in den Gehegeflächen, wie auch bei den Paarvergleichen, auf Kolonien 15-20% mehr Arten als auf Flächen ohne Mäuse gefunden. Auf den Fettwiesen wichen die Artenzahlen

von Kolonien und Vergleichsflächen nur geringfügig voneinander ab. Bei den Paarvergleichen war die Artenzahl auf Kolonien etwas grösser, während sie bei den Kolonien der Gehege etwas kleiner war.

4.7. Charakterisierung der Vegetation auf Feldmauskolonien

4.7.1. Charakterisierung der Vegetation auf Feldmauskolonien durch die mittleren ökologischen Zeigerwerte

Mit Hilfe der Zeigerwerte nach LANDOLT (1977) ist eine standörtliche Charakterisierung der Vegetation möglich.

Alle 94 Aufnahmepaare (Feldmauskolonien/Vergleichsflächen ohne Mäuse) wurden durch die Korrespondenzanalyse aufgrund ihrer mittleren Zeigerwerte geordnet (Abb. 31). Die erste und die zweite Achse erklären zusammen 91% der Varianz. Die Vergleichsaufnahmen auf Fett- und Magerwiesen wurden erwartungsgemäss deutlich voneinander getrennt. Die Kolonieaufnahmen der Magerwiesen liegen in der Ordination mit einem breiten Ueberlappungsbereich rechts von ihren Vergleichsflächen. Die Kolonieaufnahmen der Fettwiesen befinden sich ebenfalls überlappend, rechts oberhalb ihrer Vergleichsflächen. Die Verschiebung der mittleren Zeigerwerte wird durch das Einzeichnen der Verbindungslinien innerhalb der einzelnen Paare noch deutlicher: Die Pfeile weisen auf den Magerwiesen fast ausnahmslos nach rechts und bei den Fettwiesenpaaren nach rechts oben. Auf den Magerwiesen wird der Trend von Vergleichsflächen zu Kolonien hauptsächlich von der zunehmenden Nährstoffzahl und in geringem Masse von der mit ihr ökologisch eng verknüpften Feuchtezahl bestimmt. Auf den tiefgründigeren, gedüngten Fettwiesen spielen Nährstoffe erwartungsgemäss eine kleinere Rolle. Der Trend wird hier zusätzlich durch die zunehmenden mittleren Temperaturzahlen und abnehmenden Lichtzahlen beeinflusst. Die mittleren Zeigerwerte aller Kolonieaufnahmen auf Fett- und Magerwiesen unterscheiden sich nur wenig, aber signifikant von denjenigen der Vergleichsaufnahmen ohne Mäuse (Tab. 16). Die Pflanzen auf Feldmauskolonien in Fett- und Magerwiesen zeigen im Durchschnitt signifikant nährstoffreichere, humusreichere, leicht saurere Böden und schlechtere Lichtverhältnisse an als die Vegetation der Ver-

gleichsflächen. Auf den Magerwiesenkolonien werden ausserdem noch feuchtere, schlechtdurchlüftete Böden angezeigt, während auf den Fettwiesen die mittleren Temperaturzahlen höher sind und besser durchlüftete Böden angezeigt werden.

Die Zeigerwerte charakterisieren zunächst einmal nur die Vegetation. Wie weit sie unterschiedliche, durch Feldmäuse verursachte Standortsverhältnisse reflektieren, lässt sich nicht genau sagen, da keine bodenkundlichen und mikroklimatischen Untersuchungen gemacht wurden. Auf die beschränkte

Abb. 31. Aehnlichkeitsmodell der Vegetationsaufnahmen aufgrund ihrer mittleren Zeigerwerte nach LANDOLT (1977), berechnet mit der Korrespondenzanalyse. Die mit Ziffern bezeichneten Aufnahmen sind in Tab. 8, 10 (Kap. 4.1.1.) aufgelistet. Zeigerwerte sind mit ihren Anfangsbuchstaben bezeichnet. Aufnahmepaare wurden durch Pfeile verbunden.

Auf die erste Achse entfallen 84.5%, auf die zweite 6.4% der Summe aller Eigenwerte. Aufnahmen mit ähnlichen Zeigerwerten liegen nahe beisammen, unähnliche Aufnahmen sind weit voneinander entfernt.

- Aufnahmen auf Vergleichsflächen ohne Mäuse der Magerwiesen
- Aufnahmen auf Feldmauskolonien der Magerwiesen
- Aufnahmen auf Vergleichsflächen ohne Mäuse auf Fettwiesen
- Aufnahmen der Feldmauskolonien der Fettwiesen

Zeigerwerte:

D = Dispersitätszahl, F = Feuchtezahl, H = Humuszahl,
K = Kontinentalitätszahl, L = Lichtzahl, R = Reaktionszahl,
T = Temperaturzahl

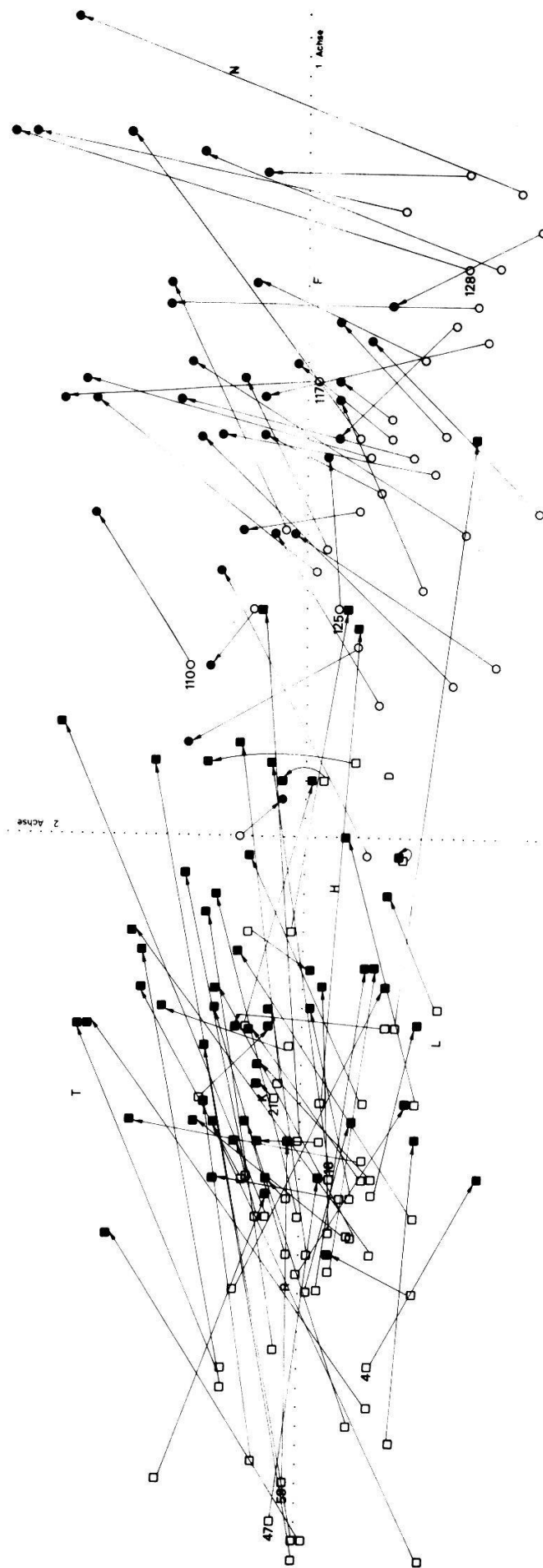
Similarity model of relevés based on mean indicator values, computed by correspondence analysis. The numbers refer to relevés listed in Tables 8, 10 (Chapter 4.1.1.). Indicator values after LANDOLT (1977) are represented by a letter. Relevés pairs are connected by an arrow.

The first axis represents 84.5%, the second 6.4% of the sum of all eigenvalues. Relevés with similar indicator values are narrower than those with very different indicator values.

- *relevés in control areas without voles in unfertilized meadows*
- *relevés in vole colonies in unfertilized meadows*
- *relevés in control areas without voles in fertilized meadows*
- *relevés in vole colonies in fertilized meadows*

indicator values:

*D = dispersion value, F = humidity value, H = humus value,
K = continentality value, L = light value, R = reaction value
T = temperature value*



Tab. 16. Mittlere Zeigerwerte nach LANDOLT (1977) und Standardabweichung (Sx) von 59 Aufnahmepaaren auf Magerwiesen und 35 Aufnahmepaaren auf Fettwiesen.
 Vorzeichentest für $p \leq 0.05$ (*) und $p \leq 0.01$ (**), $p > 0.05$ (ns).
Mean indicator values after LANDOLT (1977) and standard deviations (Sx) of 59 1 m²-relevés in fertilized meadows and 35 1 m²-relevés in fertilized meadows.

Mittlere Zeigerwerte	Fettwiesen			Magerwiesen		
	Vergleichs- flächen	Kolonien		Vergleichs- flächen	Kolonien	
Feuchtezahl	2.67	2.71	ns	2.24	2.37	**
Sx	.10	.10		.12	.10	
Reaktionszahl	3.18	3.10	**	3.47	3.38	**
Sx	.10	.11		.08	.14	
Nährstoffzahl	3.29	3.42	**	2.61	2.85	**
Sx	.15	.17		.18	.15	
Humuszahl	3.06	3.09	*	3.03	3.08	**
Sx	.05	.08		.06	.08	
Dispersitätszahl	4.12	4.03	**	3.89	3.97	**
Sx	.08	.07		.14	.08	
Lichtzahl	3.71	3.57	**	3.77	3.65	**
Sx	.07	.11		.06	.09	
Temperaturzahl	3.18	3.35	**	3.42	3.44	ns
Sx	.14	.11		.07	.11	
Kontinentalitätszahl	3.03	3.05	ns	3.18	3.10	**
Sx	.08	.06		.08	.07	

Aussagekraft wurde bereits im Methodenkapitel (Kap. 3.3.2.) hingewiesen. Immerhin liegen einige in Kap. 4.2. bereits wiedergegebene, mit den Ergebnissen der Zeigerwertanalyse übereinstimmende eigene Beobachtungen und Angaben aus der Literatur vor. - Zweifellos ist das Nährstoffangebot durch die Anreicherung von Kot etc. auf Kolonien erhöht. Eine Erhöhung der Humusschicht durch eingetragenes Pflanzenmaterial wurde bei vielen Kolonien beobachtet. Im Humus und in den Tunnels wird das Wasser länger zurückgehalten. Von der höheren, üppigeren Kolonievegetation und sich somit verschlechternden Lichtverhältnissen wurde in Kap. 4.3. berichtet. Die auf Fettwiesenkolonien angezeigte Erhöhung der Temperaturen kann eventuell auf eine grössere Sonneneinstrahlung auf den oft etwas erhöhten Kolonien und auf die bessere Durchlüftung des Bodens zurückgeführt werden.

4.7.2. Charakterisierung der einzelnen Arten

Alle Arten wurden aufgrund ihres Verhaltens in den Paarvergleichen, getrennt in Mager- und Fettwiesen, in vier Gruppen eingeteilt und in Tab. 17 (S. 104-107) aufgelistet:

- Arten, die auf Kolonien signifikant grössere Deckungsgrade als auf Vergleichsflächen ohne Mäuse hatten
- Arten mit signifikant kleinerem Deckungsgrad auf Kolonien
- häufige Arten (Stetigkeit $\geq 10\%$), für die sich kein signifikanter Unterschied nachweisen liess
- seltene Arten (Stetigkeit $< 10\%$)

Zur Charakterisierung der einzelnen Arten werden die Verbisshäufigkeit, Wuchsform, ökologische Zeigerwerte und ökologische Verbreitungsschwerpunkte nach der Literatur angegeben. Alle durch die Feldmausaktivität an Deckung zunehmende Arten tragen mindestens eines, meist aber mehrere der folgenden physiologischen und ökologischen Merkmale, die für die Besiedlung und das Leben an den von Feldmäusen beeinflussten Standorten offenbar günstig sind:

1. Schutz gegen Verbiss

- giftige Inhaltsstoffe enthaltend oder aus anderen Gründen (Konsistenz, Behaarung, Geschmack etc.) vor Verbiss geschützt
- geringe Schädigung durch Verbiss aufgrund der Wuchsform oder infolge grosser Regenerationsfähigkeit (unterirdische Ausläufer; Bildung vieler Seitentriebe; Horst; dichte Grundrosette; keine freistehende, oben beblätterte Sprossachse; interkalares, nicht terminales Wachstum)

2. Strategie zur Besiedlung der ständig neu entstehenden Feldmaus-Mikrohabitate

a. Von Kolonie zu Kolonie "hüpfen"

- Produktion vieler langlebiger Samen
- schnelle, weitreichende Verbreitung (z.B. durch den Wind)
- Verbreitung der Rhizome, Samen etc. durch die Feldmäuse

b. Auf die Kolonie "warten"

- grosse Abundanz in den Pflanzengemeinschaften, als einzelne Pflanzen oder als Samen

3. Fähigkeit zur vegetativen Ausbreitung auf Kahlstellen

- Fähigkeit zur massiven lateralen Ausbreitung (Bildung von ober- und unterirdischen Ausläufern, grossen, dichten Horsten, Tochterrosetten etc.)

4. Anpassung an Boden- und Mikroklima der Kolonien

- Erhöhung der Konkurrenzkraft bei der Zusatzdüngung mit Kot, Harn etc.
- gelegentlich Halbschatten ertragend oder früher Blattaustrieb (nur wichtig für Bodenpflanzen, die durch die üppige Kolonievegetation beschattet werden)

Einige Merkmalskombinationen treten, wie es bei den einander z.T. ausschliessenden Eigenschaften zu erwarten war, häufiger auf als andere. Man kann solche Merkmalskombinationen auch als Strategien bezeichnen. Im folgenden wird versucht, Arten mit ähnlichen Charakteristika in Gruppen zusammenzufassen (M = auf Magerwiesen, F = auf Fettwiesen).

Arten mit grösserer Deckung auf Feldmauskolonien als auf Vergleichsflächen.

Dactylis glomerata (M, F), *Arrhenatherum elatius* (M, F), *Festuca pratensis* (M, F).

Diese Arten besitzen die Fähigkeit zur lateralen Ausbreitung durch Horstbildung. Besonders *D. glomerata* kann sich durch die Bildung horizontaler Triebe rasch und aggressiv ausbreiten. Als ausgeprägte Nährstoffzeiger können alle drei Obergräser zusätzliche Nährstoffe auf Feldmauskolonien effizient auswerten. *D. glomerata* ist in vielen Wiesen sehr abundant. Verluste durch Verbiss - alle drei Arten werden gefressen - scheinen nicht ins Gewicht zu fallen, interkalares Wachstum und Horstbildung schützen bis zu einem gewissen Ausmass davor.

Poa pratensis (M, F), *Poa angustifolia* (M), *Brachypodium pinnatum* (M)

Alle drei Arten können sich durch Wurzel- und Ausläufer massiv lateral ausbreiten. Unterirdische Ausläufer schützen noch besser als Horste vor Verbiss. *P. pratensis* und *B. pinnatum* zeigen mittlere, *P. angustifolia* magere Nährstoffverhältnisse an. Die harten zähen Blätter der beiden letzten Arten werden, wenn ausgewachsen, wohl wenig verbissen.

Arabis hirsuta (M), *Myosotis arvensis* (F), *Veronica arvensis* (F)

Alle drei Arten sind kurzlebige Unkräuter, die viele, durch Wind und Tiere weit und schnell verbreitete Samen produzieren und Kahlstellen schnell besiedeln können.

Primula veris (M), *Viola hirta* (M), *Hypericum perforatum* (M), *Geranium pyrenaicum* (F, M)

Diese Arten werden kaum gefressen, verbissene Exemplare wurden nie gefunden. Sie enthalten für die Mäuse wahrscheinlich giftige oder unangenehme Stoffe. Die Stoffe von *H. perforatum* z.B. führen bei Labormäusen zu Lichtkrankheit und schliesslich zum Tod. *V. hirta* besitzt als weitere günstige Eigenschaft die Fähigkeit zur Bildung von Sprosskolonien, *H. perforatum* macht unterirdische Ausläufer, *V. hirta* erträgt Beschattung durch die üppige Kolonievegetation, *P. veris*, ebenfalls die unteren Vegetationsschichten besiedelnd, treibt ihre Blätter schon früh aus. Ebenfalls zur Kategorie der durch die Mäuse begünstigten "giftigen" Kräuter muss wahrscheinlich *Glechoma hederaceum* auf Fett- und Magerwiesen und *Convolvulus arvensis* auf Magerwiesen gerechnet werden. Beide Arten kamen recht häufig auf Feldmauskolonien vor.

Rosa canina (M), *Prunus avium* (M), *P. spinosa* (M), *Ligustrum vulgare* (M), *Crataegus monogyna* (M)

Jungpflanzen dieser Bäume und Sträucher kamen ausschliesslich auf Magerwiesen vor. Sie sind bei der Keimung auf offene, hier vorhandene Stellen angewiesen. Möglicherweise werden sie selten verbissen. Offen bleibt auch, ob die Mäuse die fleischigen Früchte dieser Art eintragen. Alle gefundenen Arten kommen an Waldrändern und in Gebüschgruppen häufig vor. Auf Fettwiesen werden sie durch den mehrmaligen Schnitt stark geschädigt.

Achillea millefolium (M, F), *Galium album* (M, F)

Beides sind dank unterirdischer Ausläufer wuchernde Arten, besiedeln Standorte mit mittlerem resp. gutem Nährstoffangebot und werden ausserdem nur mässig verbissen.

Nicht ganz plausibel ist der Erfolg von *Sanguisorba minor* und *Plantago*

lanceolata auf Feldmaus-Mikrostandorten. Beide Arten werden gern gefressen. *S. minor* ist zudem ein Magerkeitszeiger. Ein günstiges Merkmal ist bei *S. minor* der ästige, vielköpfige Wurzelstock mit der Fähigkeit zur lateralen Ausbreitung. *P. lanceolata* besiedelt auch fetttere Standorte und kann ebenfalls dichte Rosetten bilden. Den Ausschlag für zunehmende Deckung auf Kolonien mag bei beiden Arten die hohe Stetigkeit in den untersuchten Pflanzengemeinschaften und der damit verbundene Startvorteil gegeben haben.

Die Arten, die unter dem Einfluss der Feldmäuse an Deckung abnehmen, vereinigen oft mehrere ungünstige Eigenschaften auf sich.

Festuca ovina (M), *Bromus erectus* (M, F), *Helictotrichon pubescens* (F).

Alle drei Arten werden auf den Feldmauskolonien durch nitrophile Gräser verdrängt.

Trifolium repens (F, M), *T. medium* (M), *T. pratense* (F, M), *Medicago lupulina* (M), *Lotus corniculatus* (F, M), *Anthyllis vulneraria* (M), *Hippocrepis comosa* (M), *Onobrychis arenaria* (M).

Die Leguminosen sind eine grosse, durch Feldmausaktivität bedrohte Gruppe, die gleich in bezug auf mehrere Eigenschaften schlecht an die Einwirkung der Feldmäuse angepasst ist: Sie werden gern bis sehr gern gefressen, haben mit Ausnahme von *Trifolium repens*, das besonders selektiv verbissen wird, keine Einrichtungen zur massiven lateralen Ausbreitung und werden durch zusätzliche Düngung (Kot etc.) zurückgedrängt. Einige Arten (*Trifolium* spp., *Lotus corniculatus*, *Onobrychis arenaria*, *Medicago* spp.) können zudem durch das Durchnagen der leichtzugänglichen Sprossachse stark geschädigt werden.

Taraxacum officinale (F, M), *Pimpinella saxifraga* (M), *Ranunculus bulbosus* (F, M).

Alle drei Arten werden durch Frass geschädigt. Von *R. bulbosus* werden auch die Knollen gefressen.

Potentilla heptaphylla (M), *Prunella grandiflora* (M), *Thymus pulegioides* (M), *Plantago media* (F, M), *Hieracium pilosella* s.l. (M).

Diese fünf Arten sind relativ niedrig wüchsige Licht- und Magerkeitszeiger, die von der üppigen, "nitrophilen" Kolonievegetation wohl überwuchert werden.

Nicht verständlich ist der Deckungsrückgang von *Picris hieracioides* auf Mager- und *Ranunculus friesianus* und *Trisetum flavescens* auf Fettwiesenkolonien. Von den Standortsansprüchen an Boden und Mikroklima her scheinen alle drei Arten an Feldmaus-Mikrostandorte angepasst zu sein. *T. flavescens* wurde aber selektiv verbissen, bei den anderen Arten ist über Frass wenig bekannt.

Häufige Arten mit variabler Reaktion auf Mausaktivität tragen meist ein Mosaik von ungünstigen und günstigen Eigenschaften. *Salvia pratensis*, *Knautia arvensis* und *Centaurea jacea* beispielsweise werden gefressen und können als Jungpflanzen schnell verschwinden. Aeltere Individuen dieser Arten können vom Nährstoff- und Raumangebot profitieren und auf Kolonien mächtige Rosetten mit zähen Blättern bilden, die selten verbissen werden. Zu dieser Gruppe der grossen Rosettenpflanzen gehört auch *Centaurea scabiosa*, die auf Kolonien immer grössere Deckungsgrade erreichte als auf Vergleichsflächen (vgl. auch Kartierung Abb. 27), für eine statistische Auswertung aber zu selten vorkam. Ebenfalls in der Gruppe der häufigeren Arten mit nicht eindeutiger Reaktion sind einige Leguminosen mit Ausläufern (*Ononis repens*, *Vicia* spp., *Lathyrus* spp.).

Bei den Arten, die selten und nur auf Kolonien gefunden wurden, sind auf den Magerwiesen verschiedene Gehölzarten und Arten mit folgenden günstigen Merkmalen häufig vertreten: Nährstoffanzeiger (*Festuca rubra*, *Malva moschata*, *Geranium pyrenaicum*, *Ajuga reptans*, *A. genevensis*, *Verbascum thapsus*, *Convolvulus arvensis*, *Campanula rapunculoides*), Arten mit Ausläufern (*Ajuga reptans*, *Festuca rubra*, *Convolvulus arvensis*) und wahrscheinlich wenig verbissene Arten (*Verbascum thapsus*, *Geranium pyrenaicum*, *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia verrucosa*).




Die nur auf Vergleichsflächen der Magerwiesen gefundenen Arten sind Magerkeits- und Lichtzeiger (*Thesium bavarum*, *Thymus froehlichianus*) oder werden gern gefressen (*Medicago sativa*).

Selten und nur auf Fettwiesenkolonien gefunden wurden einige wuchernde Weide- resp. Ackerunkräuter (*Cirsium arvense*, *Rumex obtusifolius*, resp. *Stellaria media*), ein nährstoffzeigendes, ausläuferbildendes Gras, (*Festuca arundinacea*), eine nicht gefressene Art (*Euphorbia cyparissias*), sowie die wuchernden *Silene vulgaris* und *Campanula rapunculoides*. Nur

auf Vergleichsflächen kamen einige Magerkeits- und Lichtzeiger vor (*Prunella grandiflora*, *Euphrasia rostkoviana*, *Rhinanthus minor*) und die gern gefressene Art *Medicago sativa*.




Noch einer Erklärung bedarf das Verhalten einiger Arten, die in den Fettwiesen anders auf die Feldmausaktivität reagierten als in den Magerwiesen. Zu diesen Arten gehört *Plantago lanceolata* (auf Magerwiesenkolonien signifikant häufiger, auf Fettwiesenkolonien eher abnehmend), *Taraxacum officinale* (verschwindet auf Fettwiesenkolonien, kann sich auf Magerwiesenkolonien oft noch halten) und einige Grasarten. Bei den Gräsern lassen sich selbst innerhalb der Fettwiesen resp. Magerwiesen unterschiedliche Tendenzen erkennen. So nimmt z.B. *Arrhenatherum elatius* auf den Gehege-

Abb. 32. Deckungszunahmen/-abnahmen der Grasarten auf Feldmauskolonien. Berechnet an 59 Vegetationsaufnahmepaaren in Magerwiesen (a) und 35 Paaren in Fettwiesen (b). Arten mit Stetigkeiten <14 von 59 resp. 11 von 35 Paaren (*Holcus lanatus*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra*) wurden nicht berücksichtigt. N = Nährstoffzeigerwert nach LANDOLT (1977)

-  = Anzahl Aufnahmepaare mit Deckung Kolonie < Deckung Vergleichsfläche ohne Mäuse
-  = Anzahl Aufnahmepaare mit Deckung Kolonie > Deckung Vergleichsfläche ohne Mäuse
-  = Anzahl aufnahmepaare mit Deckung Kolonie = Deckung Vergleichsfläche ohne Mäuse

Pfeile geben an, welche Arten bei der Deckungsabnahme einer Art innerhalb eines Aufnahmepaares an Deckung zunehmen.

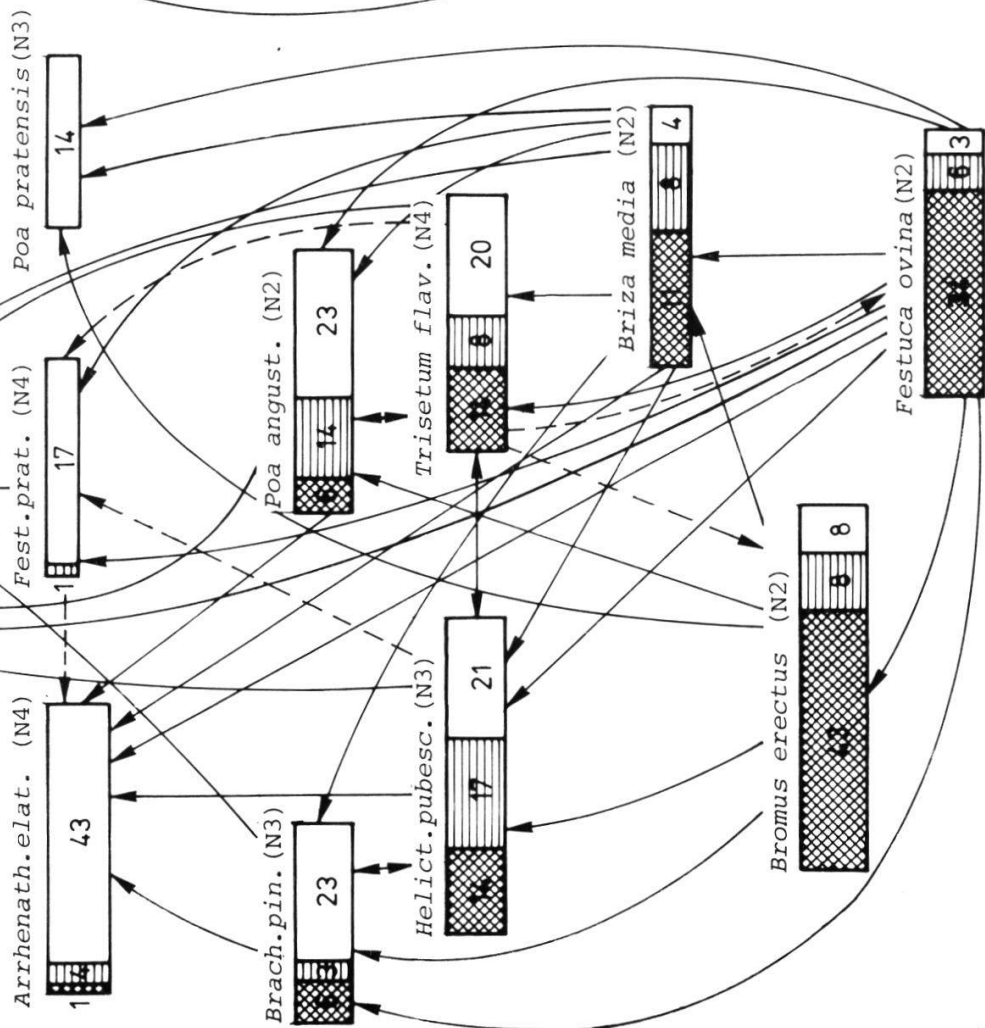
Cover increase/decrease of grass species in common vole colonies. Calculated for 59 relevé-pairs in unfertilized meadows (a) and 35 relevé-pairs in fertilized meadows (b).
N = nutrient value after LANDOLT (1977)

-  = number of relevé-pairs with colony cover smaller than cover in control areas without voles
-  = number of relevé-pairs with colony cover larger than cover in control areas without voles
-  = number of relevé-pairs with colony cover equal to cover in control areas without voles

Arrows show which species increase in cover in colony areas when other species decrease.

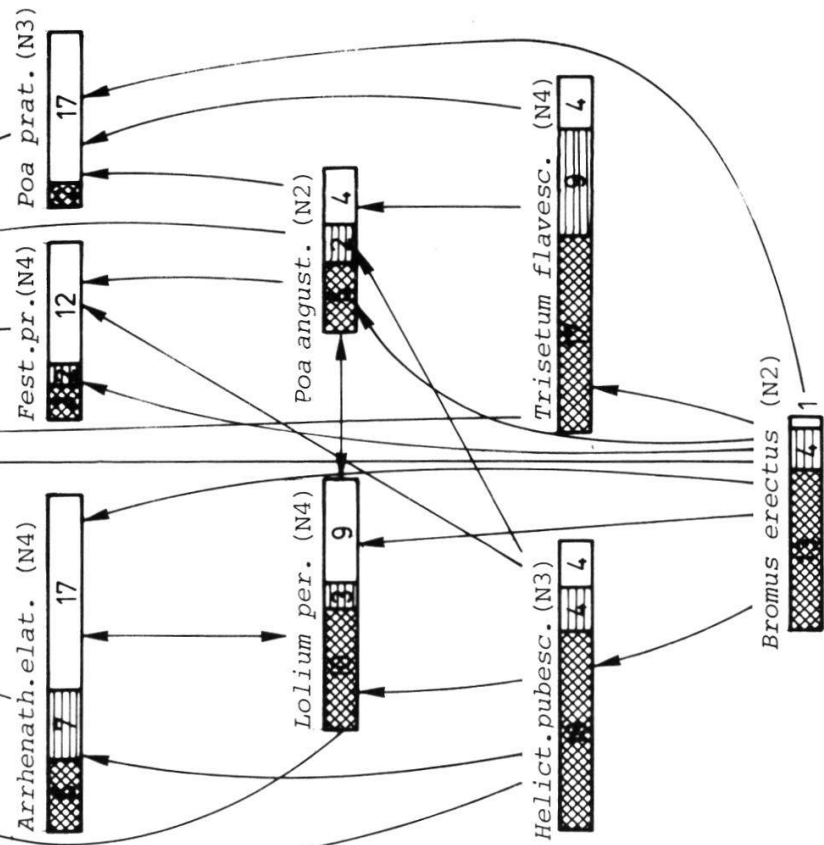
Dactylis glomerata (N4)

a.



Dactylis glomerata (N4)

b.



flächen an Deckung ab, auf den anderen Wiesen der Umgebung jedoch meist zu.

Die Unterschiede scheinen hauptsächlich auf unterschiedlichen Nährstoffverhältnissen zu beruhen. *P. lanceolata* und *T. officinale*, die beide gern gefressen werden, haben als Nährstoffanzeiger auf den mit Kot etc. gedüngten Magerwiesenkolonien einen Vorteil, den sie auf den Fettwiesenkolonien verlieren. Einen weiteren Einfluss mögen die sich in den Fettwiesen verschlechternden Lichtverhältnisse haben. Beide Arten bilden ausserdem Rasen mit verschiedenen ökologischen Ansprüchen. Bei den Gräsern spielt der Verbiss für das Vorkommen auf Mauskolonien u.a. wegen des interkalaren Wachstums eine untergeordnete Rolle. Da viele Gräser mit hoher Stetigkeit sowohl in Mager- als auch in Fettwiesen vorkommen, lassen sich diese Arten aufgrund der Deckungsverluste/-gewinne auf Mauskolonien in ein hierarchisches System einordnen (Abb. 32). Auf den Magerwiesen nahmen *Bromus erectus* und *Festuca ovina* unter dem Einfluss der Feldmäuse zugunsten der anderen Arten ab; *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* und *Poa pratensis* nahmen in sehr vielen Paaren an Deckung zu. *Helictotrichon pubescens*, *Trisetum flavescens*, *Brachypodium pinnatum*, *Poa angustifolia* und *Briza media* zeigen variables Verhalten: Auf Standorten, wo *B. erectus* und *F. ovina* dominieren, nahmen sie unter dem Einfluss der Mäuse zu, dort wo sie selbst häufig sind und *B. erectus* und *F. ovina* selten, verschwinden sie zugunsten der in Abb. 32 höherstehenden Arten. Eine Hauptursache für die unterschiedliche Konkurrenzkraft scheint die Reaktion auf zusätzliche Düngung zu sein: Magerkeitszeiger stehen an der Basis, Düngezeiger an der Spitze der Hierarchie der auf Feldmauskolonien begünstigten Arten. Ein weiteres günstiges Merkmal ist die Fähigkeit zur lateralen Ausbreitung: *B. pinnatum*, *P. pratensis* und v.a. *P. angustifolia* stehen weiter oben, als aufgrund ihrer Nährstoffzeigerzahl erwartet werden könnte. Alle drei Arten bilden unterirdische Ausläufer.

Aehnlich lassen sich die Verhältnisse in den Fettwiesen erklären. Alle Arten haben dieselbe Stellung in der Hierarchie wie in den Magerwiesen. Hier nehmen *B. erectus* aber auch *H. pubescens* und *P. flavescens* auf Kolonien ab. *A. elatius* nahm auf trockenen Fettwiesen, wo das Gras seltener ist, an Deckung zu, wurde aber in den frischen Arrhenathereten, wo es dominiert, zugunsten von *D. glomerata* reduziert (vgl. Abb. 13). Das letztere

ist auch auf den massiv gedüngten Gehegeflächen der Fall; in den meist mageren Fettwiesen der Umgebung nahm *A. elatius* insgesamt an Deckung zu.

Infolge der Hierarchie der Gräser haben die Feldmäuse im typischen *Mesobrometum*, wo *B. erectum* dominiert, den stärksten Effekt auf Deckung und Stetigkeit der verschiedenen Grasarten. Hier wurde *B. erectus* zugunsten einer Vielzahl von Grasarten reduziert, meist ohne dass er selbst ganz verschwand. Im *Arrhenatheretum*, wo *A. elatius* dominiert, wie z.B. in den Gehegen, musste diese Art ebenfalls starke Deckungseinbussen in Kauf nehmen. Allerdings profitierte hier fast nur eine Art, *D. glomerata*, die hier auf ihre höchsten Deckungswerte (40%) kam.

Eine zusätzliche *pflanzensoziologische Charakterisierung* der durch die Feldmäuse begünstigten resp. verdrängten Arten ergibt sich bei der Berücksichtigung der weiteren ökologischen Verbreitung. Alle Arten wurden durch das Vorkommen in fünf Vegetationstypen aus der Literatur (zit. in der Legende von Tab. 17) charakterisiert. Verwendet wurde eine Artenliste "trockener Magerrasen", "Fettwiese", "Saum und Brache", "Unkrautflur" und "Ruderalpflanzen".

In den Magerwiesen nehmen durch die Aktivität der Mäuse viele typische Magerwiesenarten an Deckung ab. Die begünstigten Arten haben ihren Verbreitungsschwerpunkt auffällig häufig in den Säumen oder Brachen und oft in den Fettwiesen.

In den Fettwiesen verschwinden durch die Mausaktivität ebenfalls viele Arten, die auch in Magerwiesen vorkommen. Begünstigt werden Arten, die auch in Säumen, in Unkraut- und Ruderalgesellschaften vorkommen. Mögliche Ursachen für diese Befunde werden in Kap. 5 diskutiert.

Tab. 17. Auswirkung der Feldmausaktivität auf die Deckung der Pflanzenarten, geordnet nach Deckungszunahme/-abnahme in den Paarvergleichen. Charakteristische Merkmale der Arten.

Auswirkung der Feldmausaktivität auf die Deckung:

+ Deckungszunahme ± variables Verhalten
- Deckungsabnahme • selten, keine Aussage möglich

"Nicht-Verbiss" bzw. Schädigung durch Verbiss:

-- häufig verbissen ++ nicht verbissen
- ziemlich häufig verbissen + wenig verbissen

1 eigene Ergebnisse

2 s.Kap. 4.2.2. nach Literaturangaben für *Microtus arvalis*

3 s.Kap. 5.2.2. nach Literaturangaben für *Microtus agrestis*

4 nach STÄHLIN (1957) für das Vieh

Wuchseigenschaften:

WF Wuchsform

LA laterale Ausbreitung Hro Halbrosetten

++ starke Ausbreitung u unterirdische Ausläufer

+ schwache Ausbreitung n oberirdische Ausläufer

- keine Ausbreitung I freistehende Sprossachse, zur Blütezeit ohne grundständige Blätter und

Ho Horste

Ro Rosetten ohne Ausläufer

Oekologische Zeigerwerte LANDOLT (1977):

N Nährstoffzahl L Lichtzahl

F Feuchtezahl T Temperaturzahl

Oekologische Verbreitung nach OBERDORFER (1978):

M Magerwiesen, magere Weiden (*Brometalia erecti* Br.-Bl. 1936)

F Fettwiesen (*Arrhenatheretalia* Pawl. 1928)

S Säume und Brachen (*Origanetalia vulgaris* Th. MÜLLER 1961)

U Unkrautflur (*Secalinetea* und *Chenopodietea* Br.-Bl. 1951)

() Nebenverbreitung

Fig. 17. Effects of vole activity on cover of plant species listed after cover increase/decrease in the relevé-pairs. Characteristics of species.

Effects of vole activity on cover:

+ cover increase ± variable behaviour
- cover decrease • rare, no statement possible

Damage by grazing:

-- frequently bitten off ++ not bitten off
- rather frequently bitten off + hardly bitten off

1 own results

2 see chap. 4.2.2. literature for *Microtus arvalis*

3 see chap. 5.2.2. literature for *Microtus agrestis*

4 after STÄHLIN (1957) for the cattle

Growth characteristics :

WF growth form Ro rosettes

LA lateral spreading Hro half-rosettes

++ strong spreading n stolons over ground

+ weak spreading u stolons under ground

- no spreading I stems without groundleaves at

Ho tussocks flowering time and without stolons

Tab. 17a. Fettwiesen - fertilized meadows

	Auswirkung der Feldmausaktivitäten auf die Deckung			Physiologische und ökologische Merkmale											
	Paar- vergleich	Gehege- versuche	Kartie- rungen	"Nicht- verbiss"	Wuchs- eigenschaften		ökologische Zeigerwerte				Verbreitungs- schwerpunkt				
					WF	LA	N	F	L	T	M	F	S	R	U
Arten mit signifikant grösserer Deckung auf Feldmauskolonien															
<i>Arrhenatherum elatius</i>	+	-		+(1)	Ho	+	4	3	3	4		F	(S)		
<i>Dactylis glomerata</i>	++	++	++	-(1)	Ho	++	4	3	3	4	(M)	F	(S)	(R)	
<i>Poa pratensis</i>	+	+		-(1)	u	++	3	3	4	3		F			
<i>Festuca pratensis</i>		+	+	-(1)	Ho	+	4	3	4	3		F			
<i>Geranium pyrenaicum</i>	+		+	++(1)	Hro	-	4	3	3	4		F			U
<i>Myosotis arvensis</i>	+	+		+(1)	Ro	-	3	2	4	3		(F)			U
<i>Veronica arvensis</i>	+			+(4)	I	-	4	3	3	4	(M)				U
<i>Galium album</i>	+	+		+(3)	u	++	4	3	3	3	(M)	F	(S)		
<i>Achillea millefolium</i>	+	.		+(2)	u	++	3	2	4	3	(M)	F	(S)	(R)	
Arten mit Stetigkeiten ≥10% und ohne signifikante Deckungsunterschiede auf Kolonien und Vergleichsflächen															
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	-	.		-(2)	Ho	+	3	3	4	3	M	F			
<i>Poa angustifolia</i>	±			+(1)	u	++	2	1	4	3	M				
<i>Festuca rubra</i>	±	.		-(4)	u	++	3	3	4	x	M	(F)			
<i>Lolium perenne</i>	±	.		-(2)	Ho		4	3	4	3		F			
<i>Rumex acetosa</i>	+	+		-(1)	Hro	+	3	3	4	3		F			
<i>Cerastium caespitosum</i>	±	.		-(1)		-	3	3	3	3		F			
<i>Sanguisorba minor</i>	±	.		-(4)	Ro	+	2	2	4	3	M			(R)	
<i>Medicago lupulina</i>	-			--(2)	I	-	2	2	3	4	M	(F)			
<i>Vicia cracca</i>	±			-(4)	u	++	3	3	4	3		(F)	S		
<i>Vicia sepium</i>	-	-		-(4)	u	++	3	3	3	3		F	S	(R)	
<i>Lathyrus pratensis</i>	±	.		--(2)	u	++	3	3	3	4		F	S		
<i>Daucus carota</i>	±	.		-(2)	Hro	-	2	2	4	4	(M)	(F)	S	R	
<i>Heracleum sphondylium</i>	±	+		-(4)	Hro	-	2	2	3	4		F			
<i>Salvia pratensis</i>	-	±		+(1)	Ro	+	2	2	4	4	M				
<i>Glechoma hederaceum</i>	+			++(2)	n	++	3	3	3	4		F	S		
<i>Veronica chamaedrys</i>	±	.		+(4)	u	+	4	3	3	3		F	S		
<i>Plantago lanceolata</i>	±	-		-(1)	Ro	+	3	2	3	3	M	F		(R)	
<i>Knautia arvensis</i>	±			+(1)	Ro	+	3	2	4	4	(M)	F	(S)		
<i>Centaurea jacea</i>	-	.		+(1)	Ro	+	3	3	4	3	M	F	S		
<i>Bellis perennis</i>	±	.		-(4)	Ro		4	3	4	3		F			
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	±	.		+(2)	u	+	3	3	4	4	M	F			
<i>Tragopogon orientalis</i>	±			-(4)	I	-	3	2	4	4		F			
<i>Picris hieracioides</i>	±	.		+(4)	Ro	-	4	2	4	4		F		R	
Arten mit signifikant kleinerer Deckung auf Feldmauskolonien															
<i>Helictotrichon pubescens</i>	-	.		-(1)	Ho	+	3	3	4	3	M	F			
<i>Trisetum flavescens</i>	-	-		-(1)	Ho	+	4	3	4	3		F			
<i>Bromus erectus</i>	-	-		-(1)	Ho	+	2	2	4	4	M				
<i>Ranunculus bulbosus</i>	-	-		-(1)	Hro	-	2	2	4	3	M				
<i>Ranunculus friesianus</i>	-			+(4)	Hro	+	4	3	3	3		F			
<i>Trifolium repens</i>	--	-	--	--(2)	n	++	4	3	4	3	(M)	F			
<i>Trifolium pratense</i>	--	-	--	--(2)	Hro	-	3	3	3	3	(M)	(F)			
<i>Lotus corniculatus</i>	-	.		--(1)	u	+	3	2	4	3	M	(F)	(S)		
<i>Plantago media</i>	-	.		+(1)	Ro	-	2	2	4	3	M				
<i>Taraxacum officinale</i>	--	-	--	-(1)	Ro	-	4	3	4	3		F			U

Ecological indicator values (LANDOLT 1977):

N nutrient value

L light value

F humidity value

T temperature value

Ecological occurrence (after OBERDORFER 1978):

M unfertilized meadows (*Brometalia erecti* Br.-Bl. 1936)

F fertilized meadows (*Arrhenatheretalia* Pawl. 1928)

S forest edges and breckland (*Origanetalia vulgaris* Th. MÜLLER 1961)

U weed plants (*Secalinetea* and *Chenopodietea* Br.-Bl. 1951)

() secondary occurrence

	Auswirkung der Feldmausaktivitäten auf die Deckung			Physiologische und ökologische Merkmale											
	Paar- vergleich	Gehege- versuche	Kartie- rungen	"Nicht- verbiss"	Wuchs- eigenschaften		ökologische Zeigerwerte				Verbreitungs- schwerpunkt				
					WF	LA	N	F	L	T	M	F	S	R	U
Arten mit signifikant grösserer Deckung auf Feldmauskolonien															
<i>Arrhenatherum elatius</i>	++	±		+(1)	Ho	+	4	3	3	4		F	(S)		
<i>Dactylis glomerata</i>	++	++	++	-(1)	Ho	++	4	3	3	4	(M)	F	(S)	(R)	
<i>Poa pratensis</i>	+	+		-(1)	u	++	3	3	4	3		F			
<i>Poa angustifolia</i>	+	·		+(1)	u	++	2	1	4	3	M		(S)		
<i>Festuca pratensis</i>	+	+	+	-(1)	Ho	+	4	3	4	3		F			
<i>Brachypodium pinnatum</i>	+	·		+(4)	u	++	3	2	3	3	M		S		
<i>Arabis hirsuta</i>	+	+		+(4)	Ro	-	2	2	4	4	M				
<i>Sanguisorba minor</i>	+	·		-(1)	Ro	+	2	2	4	3	M		(S)		
<i>Hypericum perforatum</i>	+		++	++(1)	u	+	3	2	3	4			S		
<i>Viola hirta</i>	+	+		++(1)	Ro	++	2	2	3	4			S		
<i>Primula veris</i>	+	·	+	++(1)	Ro	-	2	2	4	3	M		(S)		
<i>Myosotis arvensis</i>	+	+	++	+(1)	I	-	3	2	4	3		(F)			U
<i>Plantago lanceolata</i>	+	+		-(1)	Ro	+	3	2	3	3	M	F		(R)	
<i>Galium album</i>	++	±		+(3)	u	++	4	3	3	3	(M)	F	(S)		
<i>Achillea millefolium</i>	+	±		+(2)	u	++	3	2	4	3	(M)	F	(S)	(R)	
Arten mit Stetigkeiten ≥10% und ohne signifikante Deckungsunterschiede auf Kolonien und Vergleichsflächen															
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	±			-(2)	Ho	+	3	3	4	3	M	F			
<i>Holcus lanatus</i>	+	·		+(4)	Ho	+	3	3	4	3		F			
<i>Helictotrichon pubescens</i>	+	±		-(1)	Ho	+	3	3	4	3	M	F			
<i>Trisetum flavescens</i>	+	·		-(1)	Ho	+	4	3	4	3		F			
<i>Briza media</i>	-			-(4)	Ho	+	2	2	4	3	M				
<i>Orchis spp.</i>	-			+(4)	Ro	-					M				
<i>Carex verna, flacca, montana</i>	±	·		+(4)			2			3	M				
<i>Rumex acetosa</i>	+	+		-(1)	Hro	+	3	3	4	3		F			
<i>Cerastium caespitosum</i>	±	·		-(1)	u	+	3	3	3	3		F			
<i>Thlaspi perfoliatum</i>	±			-(2)	I	-	3	2	4	4	M				
<i>Potentilla heptaphylla</i>	-			-(4)	Hro	-	2	2	3	5	M				
<i>Ononis repens</i>	-	·		-(4)	u	++	2	2	4	3	M				
<i>Medicago falcata</i>	-	·		--(2)	u	+	2	2	4	4	M		S		
<i>Vicia cracca</i>	±	±		-(4)	u	++	3	3	4	3		(F)	S		
<i>Vicia sepium</i>	-	±		-(4)	u	++	3	3	3	3		F	S	(R)	
<i>Lathyrus pratensis</i>	-	±		--(2)	u	+	3	3	3	4		F	S		
<i>Lathyrus heterophyllus</i>	-			-(4)	u	++	2	2	4	3			S		
<i>Linum catharticum</i>	-	+		+(1)	I	-	1	3	3	3	M				
<i>Polygala comosa</i>	-			-(4)	Ro	+	2	1	4	4	M				
<i>Daucus carota</i>	-	±		--(2)	Hro	-	2	2	4	4	(M)	(F)	S	R	
<i>Seseli libanotis</i>	±			-(4)	Ro	-	2	1	4	3	(M)		S		
<i>Salvia pratensis</i>	±	±		+(1)	Ro	-	2	2	4	4	M				
<i>Veronica chamaedrys</i>	±	+		+(4)	u	+	4	3	3	3		F	S		
<i>Veronica arvensis</i>	±	·		+(4)	I	-	4	3	3	4	(M)				U
<i>Rhinanthus minor</i>	±			+(2)	I	-	2	3	4	3	(M)	(F)			
<i>Knautia arvensis</i>	±	+		+(1)	Ro	+	3	2	4	4	(M)	F	(S)		
<i>Scabiosa columbaria</i>	±			-(4)	Ro	+	2	2	4	4	M				
<i>Campanula rotundifolia</i>	±			+(4)	Hro	+	2	2	4	4	M				
<i>Centaurea jacea</i>	±	±		+(1)	Ro	+	3	3	4	3	M	F	S		
<i>Bellis perennis</i>	-	·		-(4)	Ro	+	4	3	4	3		F			
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	±	·		+(2)	u	++	3	3	4	4	M	F			
<i>Tragopogon orientalis</i>	±	·		-(4)	I	-	3	2	4	4		F			
<i>Taraxacum officinale</i>	-	-		--(1)	Ro	-	4	3	4	3		F			U
Arten mit signifikant kleinerer Deckung auf Feldmauskolonien															
<i>Festuca ovina</i>	--	-		+(1)	Ho	+	2	2	4	3	M				
<i>Bromus erectus</i>	-	-		+(1)	Ho	+	2	2	4	4	M				
<i>Ranunculus bulbosus</i>	--	±		-(1)	Hro	-	2	2	4	3	M				
<i>Trifolium repens</i>	--	-	-	--(2)	n	++	4	3	4	3	(M)	F			
<i>Trifolium medium</i>	-		-	--(4)	Hro	-	3	2	3	4			S		
<i>Trifolium pratense</i>	--	-	--	--(2)	Hro	-	3	3	3	3	(M)	F			
<i>Medicago lupulina</i>	--	±	-	--(2)	I	-	2	2	3	4	M	(F)			
<i>Lotus corniculatus</i>	--	-	-	--(1)	u	+	3	2	4	3	M	(F)	(S)		
<i>Anthyllis vulneraria</i>	-		-	-(4)	I	-	2	1	4	4	M				
<i>Hippocrepis comosa</i>	-		-	--(4)	Hro	-	2	2	4	3	M				
<i>Onobrychis arenaria</i>	-		--	--(2)	Hro	-	2	1	4	4	M				
<i>Pimpinella saxifraga</i>	-	·		-(4)	I	-	2	2	4	3	M				
<i>Prunella grandiflora</i>	-	·		+(4)	Hro	+	2	2	4	3	M				
<i>Thymus pulegioides</i>	-			+(4)	I	+	2	2	4	3	M				
<i>Plantago media</i>	-	-		+(1)	Ro	-	2	2	4	3	M				
<i>Picris hieracioides</i>	-	·		+(4)	Ro	+	4	2	4	4		F		R	
<i>Hieracium pilosella</i>	-			+(4)	n	+	2	2	4	3	M				

Tab. 17a. (Forts. - continued)

Arten mit Stetigkeiten <10% in den Aufnahmepaaren der Fettwiesen

Species with constancies lower than 10% in the relevé-pairs of fertilized meadows

Auf Kolonien und Vergleichsflächen:	
<i>Lolium multiflorum</i>	<i>Anthriscus sylvestris</i>
<i>Holcus lanatus</i>	<i>Pimpinella saxifraga</i>
<i>Arabis hirsuta</i>	<i>Primula veris</i>
<i>Potentilla heptaphylla</i>	<i>Ajuga reptans</i>
<i>Trifolium campestre</i>	<i>Galium verum</i>
<i>Medicago falcata</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>
<i>Viola hirta</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>

Nur auf Vergleichsflächen:	
<i>Medicago sativa</i>	<i>Rhinanthus minor</i>
<i>Prunella grandiflora</i>	<i>Euphrasia rostkoviana</i>

Nur auf Kolonien:	
<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Euphorbia cyparissias</i>
<i>Rumex obtusifolius</i>	<i>Campanula rapunculoides</i>
<i>Silene vulgaris</i>	<i>Cirsium arvense</i>
<i>Stellaria media</i>	

Tab. 17b. (Forts. - continued)

Arten mit Stetigkeiten <10% in den Aufnahmepaaren der Magerwiesen

Species with constancies lower than 10% in the relevé-pairs of unfertilized meadows

Auf Kolonien und Vergleichsflächen:	
<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Glechoma hederaceum</i>
<i>Lolium perenne</i>	<i>Veronica teucrium</i>
<i>Silene vulgaris</i>	<i>Euphrasia rostkoviana</i>
<i>Ranunculus friesianus</i>	<i>Asperula cynanchica</i>
<i>Sedum sexangulare</i>	<i>Galium pumilum</i>
<i>Fragaria vesca</i>	<i>Galium verum</i>
<i>Polygala amarella</i>	<i>Buphtalmum salicifolium</i>
<i>Euphorbia cyparissias</i>	<i>Solidago graminifolia</i>
<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Leontodon hispidus</i>
<i>Peucedanum cervaria</i>	<i>Geum urbanum</i>

Nur auf Vergleichsflächen:	
<i>Thesium bavarum</i>	<i>Thymus froehlichianus</i>
<i>Medicago sativa</i>	

Nur auf Feldmauskolonien:	
<i>Festuca rubra</i>	<i>Malva moschata</i>
<i>Luzula campestris</i>	<i>Verbascum thapsus</i>
<i>Rosa canina</i>	<i>Convolvulus arvensis</i>
<i>Prunus spinosa</i>	<i>Ajuga reptans</i>
<i>Prunus avium</i>	<i>Ajuga genevensis</i>
<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Satureja vulgaris</i>
<i>Ligustrum vulgare</i>	<i>Campanula rapunculoides</i>
<i>Geranium pyrenaicum</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>
<i>Euphorbia verrucosa</i>	

5. Diskussion

5.1. Auswirkungen der Feldmausaktivität auf die Koexistenz der Pflanzenarten

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass die Feldmäuse in den untersuchten Grünlandökosystemen die Koexistenz der Pflanzenarten entscheidend mitprägen. Die Tiere beeinflussen die Vegetationsstruktur und die Deckungsanteile vieler Arten im Bereich der Kolonien, die Artenzahlen und die räumliche Verteilung der Arten ganzer Wiesen grundlegend. Eine Besonderheit der vorliegenden Arbeit ist die Untersuchung der Auswirkungen von niedrigen Feldmausdichten und die Erfassung kleinräumiger Vegetationsmuster. Es gibt eine Reihe von Publikationen über den Effekt von kleinen pflanzenfressenden Säugern auf die floristische Zusammensetzung der Vegetation. Uns ist allerdings keine über die Interaktion von Feldmäusen mit Mesobrometen und Arrhenathereten bekannt, so dass ein direkter Vergleich der Reaktion einzelner Pflanzenarten nicht möglich ist. Von Deckungsverschiebungen ohne Berücksichtigung der räumlichen Verteilung von Pflanzen und Tieren berichten verschiedene Autoren. RICHTER (1958) fand, übereinstimmend mit unseren Untersuchungen, auf Feldmausplageflächen der Wesermarsch nur noch ein bis zwei Deckungsprozente der Leguminosen (= *Trifolium repens* und *T. pratense*) statt 10-20% wie vorher. MYLLIMÄKI (1977) berichtet ebenfalls von einem durch Erdmäuse (*Microtus agrestis*) verursachten Rückgang von *T. pratense*. Auf ungeschnittenen Wiesen in England nahmen, wie auf unseren Flächen, die Dominanten (*Holcus*, *Molinia*, *Deschampsia*) durch die Einwirkung der selben Mausart ab (SUMMERHAYES 1941). In LINCOLN's (1952) Gehegeexperimenten mit Taschenratten (*Thomomys talpoides*) nahm *Taraxacum officinale* wie in unserer Fettwiese stark an Deckung ab, während Gräser, Seggen und Rhizompflanzen zunahmen. In der amerikanischen Prärie mit ihrem hohen Deckungsanteil an Annuellen wurden massive Deckungsverschiebungen v.a. auch durch Samenfrass beobachtet. So nahm *Bromus diandrus*, von dem *Microtus californicus* bei Dichten um 300 Individuen/ha 37% der Samen frass, auf Kosten von *Avena fatua*, von der 75% aller

Samen gefressen wurden, stark zu (BORCHERT und JAIN 1978). Nach BATZLI und PITELKA (1970) reduzierte *M. californicus* bei Dichten um 400 Individuen/ha seine wichtigsten Futterpflanzen um 85%. MARSH (1962) stellte bei der gleichen Art einen positiven Effekt auf die Deckung der Kräuter fest.

Die vorliegende Arbeit bestätigt die wichtige Rolle der Tiere für die Koexistenz der Pflanzenarten. Feldmauskolonien sind in Raum und Zeit dynamische Mikrohabitate mit spezifischen Standortsbedingungen. Sie werden einerseits von bestimmten Pflanzenarten besiedelt, die bereits vor den Mäusen als einzelne Individuen anwesend waren und sich gewaltig ausbreiten konnten, andererseits gibt es Arten, die neu auftreten. Das Ergebnis der Feldmausaktivität ist also eine zeitlich beschränkte räumliche Differenzierung zwischen den Pflanzenarten, nach HARPER (1961) "Spurious cohabitation" oder "Non coexistence equilibrium". Diese Differenzierung ist eine Ursache für den Artenreichtum des Graslandes. Die Bedeutung räumlicher und zeitlicher Heterogenität für die Koexistenz vieler Pflanzenarten wurde von verschiedenen Autoren nachgewiesen (z.B. GRUBB 1977, GIGON 1981a). Während die Artenzahl in den Magerwiesen durch die Feldmausaktivität um über 15% zunahm, war sie in den Fettwiesen kaum höher. Hier setzten sich meist bereits anwesende Arten v.a. *Dactylis glomerata* durch, während nur wenige neue Arten aufkamen. Folgende Gründe mögen für diese Unterschiede zwischen Fett- und Magerwiesen verantwortlich sein:

- Die durch die Mäuse veränderten edaphischen Standortsbedingungen (zusätzliche Düngung, evtl. mehr Feuchtigkeit und Humus) wirken sich auf den mageren, trockeneren Wiesen stärker aus
- Magerwiesenkolonien sind konstanter und werden durchschnittlich älter (SALVIONI 1981). Die Vegetation wird dadurch über längere Zeit am selben Ort beeinflusst, und die mögliche Einwanderungszeit für neue Arten ist länger.

Eine Reihe von Pflanzenarten war mehr oder weniger eng mit Feldmauskolonien assoziiert (Kap. 4.4. und 4.5.). *Dactylis glomerata* z.B. hatte auf beinahe 100% aller untersuchten Kolonien grössere Deckungsgrade als in der Umgebung und ist damit eine Charakterart dieser Standorte. Eine stonöke Art, die fast ausschliesslich Feldmausmikrohabitate besiedelt, wurde nicht gefunden. Ueber Beziehungen zwischen Pflanzenarten und den von kleinen pflanzenfressenden Nagern geschaffenen Mikrohabitaten im Grasland und der

damit verbundenen erhöhten Diversität der Vegetation berichten verschiedene Autoren. Nach RICHTER (1958) waren v.a. *Cirsium arvense* und *Glechoma hederaceum*, weiter *Achillea millefolium*, *Agropyron repens* und *Urtica dioeca* typisch für Feldmauskolonien im *Lolio-Cynosuretum* der Wesermarsch (nur 20 Aufnahmen ohne Vergleichsflächen). Die ersten drei Arten waren auch auf den Kolonien des Randens gut vertreten. Nach Feldmausplagen waren die Marschweiden stark "verunkrautet" und enthielten ca. 30% mehr Arten (v.a. Ackerunkräuter) als vorher ohne Mäuse. KOKES (1976), BABINSKA (1979) und RUZIC (1957) berichten, dass Feld- und Erdmäuse die "Degeneration" von Luzerne-Monokulturen und Kunstwiesen zugunsten einer grossen Zahl von sich auf den Kolonien ansiedelnden "Unkräutern" stark beschleunigen. In Luzernefeldern nahmen *Stellaria media* und *Galium aparine* zu (KOKES 1976). RUZIC's (1967) Ergebnisse stimmen mit unseren sehr gut überein: In mit *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*, *Lolium perenne* und Leguminosenarten angesäten Wiesen wurden von Feldmäusen *Lotus corniculatus*, *Trifolium pratense*, *Vicia hirsuta* sehr stark, *A. elatius* stark und *D. glomerata* weniger reduziert. Folgende, auch in unserem Untersuchungsgebiet an Deckung zunehmende Arten oder Gattungen wanderten neu auf Kolonien ein: *Poa pratensis*, *Achillea* sp., *Myosotis* spp., *Veronica* sp., *Convolvulus arvensis* und *Rosa* spp. Nach SUMMERHAYES (1941) und BATZLI und PITELKA (1970) halten *Microtus agrestis* resp. *M. californicus* die Vegetation offener und erlauben einer grösseren Zahl von Arten die Koexistenz. Eine bedeutende Rolle spielen Nagermikrohabitate in der eurasiatischen Steppe. Nach LAVRENKO (1952) und FORMOSOV (1961) ist ihre Aktivität eine Hauptursache für die Mikrokomplexität der Vegetation. Murmeltierbaue sind von charakteristischen Pflanzenarten wie *Stipa lessingiana*, *Pyrethrum millefolium* und *Kochia prostrata* besetzt (LAVRENKO 1952 und ZIMINA 1970). *Camphora monospecliacum* ist eine Zeigerpflanze der Baue des Zwergziesels (*Citellus pygmaeus*) (FORMOSA 1928), *Crossilaria acicularis* für diejenigen der Gebirgsmaus (*Alticola strelozow*), *Carduus uncinatus* ist für die Baue der Steppenlemminge (*Lagurus* spp.) charakteristisch (KUCHERUK 1963). Nach BERNAM et al. (1966) fehlen *Carex* spp. und *Dianthus versicolor* auf Kolonien des daurischen Pfeifenhasen (*Ochotona daurica*), während *Artemisia* und *Stipa* hier sehr häufig aufkommen. Nach ROTSIL'D (1957) nahmen ebenfalls *Carex* spp. und *Carex physodes* auf Kolonien der Rennmaus (*Rhombomys opimus*) stark zu. In England ist die Art *Iberis amara* typisch für Kahlstellen bei Kaninchenbauen (HARPER 1977,

S. 450). *Helenium aromaticum* ist in Chile sehr eng mit den Bauen des Degu (*Octodon degus*) assoziiert (FUENTES et al. 1977). Kolonien des Präriehundes, ein Nagetier, tragen nach KOFORD (1958) ebenfalls typische Pflanzenarten wie z.B. *Amaranthus* spp. und erhöhen die Diversität des Graslandes.

Nach unseren Ergebnissen können Pflanzenmuster ihre Verursacher um Jahre (Jahrzehnte?) überdauern. Auf verlassenen Zieselkolonien dauert es um die 20 Jahre, bis die Artenzusammensetzung nicht mehr von der Umgebung zu unterscheiden ist (FORMOSOV et al. 1954), auf verlassenen Kolonien der Ostblindmaus (*Spalox microphthalmus*) vier bis sechs Jahre (SKVORCOVA und ULENIN 1969). ULEHLA et al. (1973) berichtet, dass in einem Luzernefeld das Muster alter Feldmausbaue bei einer Dürreperiode sichtbar wurde, weil die Pflanzen dort einen grösseren Wasservorrat hatten und höher waren.

Ein Effekt der Feldmausaktivität auf den Ertrag konnte bei Dichten < ca. 500 Individuen/ha nicht nachgewiesen werden. Nach SPITZ (1968) verbrauchte eine Feldmauspopulation bei Anwachsen von 25 auf 400 Individuen/ha nur 10% der Grünlandproduktion und hatte keinen Effekt auf die Biomasse. Grösser ist die Auswirkung auf die Vegetationsstruktur und die Umverteilung der Biomasse. Es wurden zahlreiche Hinweise dafür gefunden, dass die Feldmäuse die Vitalität der einzelnen Individuen in ihrem Einflussbereich begünstigten oder reduzierten, noch bevor Deckungsänderungen feststellbar waren. Arten wie *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* oder *Primula veris* waren auf Kolonien üppiger und grösser. Verschiedene, bereits zitierte Autoren berichten von solchen Beobachtungen an Nagerkolonien, z.B. bei Murmeltierkolonien (LATTMANN 1973; FORMOSOV 1928 spricht von "Murmelthiergärten"). Einige Arten wie *Myosotis arvensis* wurden nur auf Feldmauskolonien blühend gesehen, andere wie *D. glomerata*, *P. veris*, *Centaurea scabiosa* blühten dort öfters und intensiver und erlangten durch die Mäuse offenbar einen generativen Vorteil. Nach SPITZ (1968) entwickelten die Luzernepflanzen im Bereich von Feldmauskolonien in Luzernemonokulturen als Anpassung an den Befrass ein grösseres Stengel/Blatt Verhältnis. Wahrscheinlich gibt es noch andere, genetische oder modifikatorische Anpassungen an die Feldmauseinwirkungen wie z.B. mehr giftige Inhaltsstoffe.

5.2. Ursachen für die Vegetationsänderungen durch Feldmäuse

Es wurde versucht, die beobachteten floristischen Änderungen mit einzelnen Einwirkungsfaktoren oder Komplexen von Einwirkungsfaktoren zu korrelieren – ein schwieriges Unterfangen, da sich Feldmauskolonien gerade dadurch auszeichnen, dass sich alle Aktivitäten auf denselben Ort konzentrieren. Die verschiedenen auf Feldmauskolonien zu- resp. abnehmenden Arten zeigen Anpassungen an den Verbiss, sowie an edaphische und mikroklimatische Veränderungen. Kein Einwirkungsfaktor wirkt sich beherrschend auf die ganze Vegetation im Bereich der Kolonien aus, es gibt Gruppen von Arten, die an bestimmte Einwirkungsfaktoren besser angepasst sind (Kap. 4.7.). Unter den Veränderungen des Bodens haben die Düngung und das Schaffen von Kahlstellen die grössten Folgen. Wenn der selektive Frass die Hauptursache für die "Feldmausvegetation" wäre, müsste man erwarten, dass die Mäuse wie das Vieh auf Dauerweiden das Aufkommen ungeniessbarer "Weidenunkräuter" massiv fördern und ihre Umgebung selbst unbewohnbar machen. Das war nicht der Fall. Auf den Kolonien nahmen viele Futterpflanzen wie *Festuca pratensis* und *Dactylis glomerata* an Deckung zu. In diesen Fällen züchten sich die Tiere ihre eigenen Futterpflanzen! Daneben wurden aber viele schlecht angepasste, gute Futterpflanzen im Bereich der Kolonien verdrängt (z.B. Leguminosen, *Taraxacum officinale*). Nur ein geringer Anteil der begünstigten Arten waren "giftige Weideunkräuter" (*Viola hirta*, *Primula veris*, *Hypericum perforatum*). Uebereinstimmend mit unseren Ergebnissen erwähnt KOFORD (1958), dass auf Kolonien des vegetarisch lebenden Präriehundes sowohl nicht verbissene "Weideunkräuter" (z.B. *Euphorbia* spp.) wie auch Futterpflanzen an Deckung zunehmen und je etwa die Hälfte aller Arten stellen. – GRULICH (1980) erwähnt summarisch, dass schattenliebende Arten, Kriechpflanzen und Rosetten v.a. von *Rumex* spp. auf Feldmauskolonien häufig vorkommen. Nach KLÖTZLI (mündl. Mitteilung) sind Erdaufwürfe von Muriden in Äthiopien, wie bei uns, häufig mit giftigen Pflanzen, ausläuferbildenden Pflanzen und Rosetten besetzt. In der eurasischen Steppe hat von allen anderen Einwirkungsfaktoren der Kleinsäuger die Einwirkung auf den Boden die grösste Bedeutung. Durch die Grabtätigkeit werden Mineralstoffe in den ausgewaschenen Oberboden heraufbefördert. Eine neuentstehende saline Flora auf Kolonien macht mit zunehmender Aus-

waschung allmählich Kalkzeigern Platz. Auf Kahlstellen gibt es viele Kräuter und in der Nähe von Baueingängen Ruderalpflanzen (LAVRENKO 1952, FORMOSOV 1961). - Ungeklärt bleibt, wie die Pflanzen die Kahlstellen auf Feldmauskolonien neu besiedeln. Wandern sie als Samen neu ein? Werden die Wurzeln oder Samen in die Vorratskammern eingetragen? Oder warten sie als langlebige Samen in der Samenbank des Bodens (viele Wiesen in unserem Untersuchungsgebiet waren im Zweiten Weltkrieg Aecker) auf günstige Keimungsbedingungen, z.B. wenn sie durch die Wühltätigkeit nach oben befördert werden? Nach RICHTER (1958) war die "Verunkrautung" nach Feldmausplagen hauptsächlich auf das Verschleppen von Rhizomteilen zurückzuführen. Es ist anzunehmen, dass diese Art der Förderung nur dann eine Rolle spielt, wenn die Dichteschwankungen der Feldmauspopulationen markanter sind als in unserem Untersuchungsgebiet. Dann wird bei jedem Populationszusammenbruch eine riesige Zahl von Kahlstellen zur Besiedlung frei. Nach GALIL (1967) werden in Israel v.a. die Knollen von *Oxalis cernua* von Blindmäusen (*Spalax ehrenbergi*) so verbreitet; viele andere eingesammelte Arten wurden hingegen eher geschädigt. Möglich wäre, dass die nur auf Magerwiesenkolonien gefundenen Gehölze als Früchte von den Mäusen eingetragen wurden. FORMOSOV (1961) erwähnt allerdings, dass Murmeltierkolonien deshalb schnell mit *Crataegus frutex*, *Cerasus fruticosa* etc. verbuschen, weil Vögel hier ihren Kot häufig absetzen. Hierzu passt meine Beobachtung, dass Füchse und Marder ihren Kot oft auf erhöhten Stellen, z.B. auch auf die Feldmauserdhäufen absetzen. Darin waren oft beträchtliche Mengen von Fruchtsteinen z.B. von *Prunus* spp. sichtbar.

Die Zusammensetzung der Vegetation auf Kolonien hängt neben den vorhin diskutierten, zoologischen, edaphischen und mikroklimatischen Standortsfaktoren auch von der Anwesenheit einwanderungsfähiger Arten ab. Die Arten, die durch die Aktivität der Feldmäuse an Deckung zunahmten, haben ihren Verbreitungsschwerpunkt auffällig oft in Saumgesellschaften, in Fettwiesen und z.T. in Unkraut- und Ruderalgesellschaften. Die an Deckung abnehmenden Arten sind meist Halbtrockenrasenarten. Die sich ausbreitenden Fettwiesenarten profitieren zweifellos vom erhöhten Nährstoffangebot auf den Kolonien, Unkräuter und Ruderalpflanzen sind an die Besiedlung von Kahlstellen präadaptiert. Warum aber die vielen Saumarten?

- Saumarten sind in den heterogenen, kleinflächigen Wiesen des Untersu-

chungsgebietes allgegenwärtig und kommen, weil meist nicht geschnitten, häufig zum Versamen.

- Sie haben einige für die Besiedlung von Kolonien günstige physiologische Merkmale: Viele Arten bilden nach OBERDORFER (1978) und DIERSCHKE (1974) Sprosskolonien. Sie können den Halbschatten der Kolonien ertragen und sind bei leicht erhöhtem Nährstoffangebot konkurrenzfähig. Der Wasserhaushalt der Säume (DIERSCHKE 1974) ist wie derjenige der Kolonien weniger angespannt als in den Halbtrockenrasen.

Unkräuter kamen auf den Kolonien weniger häufig vor als erwartet. Der Hauptgrund dafür ist wohl das Fehlen ausgedehnter Ackerflächen auf dem Randen während der Untersuchungszeit.

5.3. Bedeutung der Feldmausaktivität für die Landwirtschaft und den Naturschutz

Beurteilt man die durch Feldmäuse bewirkten botanischen Änderungen mit den Futterwertangaben von STÄHLIN (1957) für das Vieh, so müssen die Änderungen in Fettwiesen für die Landwirtschaft als eher negativ bewertet werden. Gute Futterkräuter wie die Leguminosen und *Taraxacum officinale* verschwinden im Bereich der Feldmauskolonien zugunsten von Kräutern minderen Wertes (z.B. *Galium album*, *Achillea millefolium*, *Geranium pyrenaicum*, *Myosotis arvensis*). Bei den Grasarten ergab sich keine Wertverminderung: die dominanten, guten Gräser (*Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens*) werden durch ein ebenfalls wertvolles Gras (*Dactylis glomerata*) ersetzt. Auch auf den Magerwiesen nahmen einige für das Vieh in Mengenanteilen > 5% giftige Kräuter wie *Viola hirta* und *Primula veris* zu. Daneben kamen aber auch hochwertige Futtergräser wie *Festuca pratensis* und *Dactylis glomerata* häufiger vor. Hier kann kaum von einem Schaden gesprochen werden. Auf die Initiierung der Verbrachung durch die Aktivität der Feldmäuse wird weiter unten eingegangen. Am negativsten auf den Ertrag und den Futterwert nach STÄHLIN (1957) wirkt sich die Feldmausaktivität in den hier nicht untersuchten Monokulturen und angesäten Wiesen aus: Unkräuter verdrängen die Futterpflanzen (RUZIC 1967, BABINSKA 1979, KOKES 1976). Bei der Diskussion über die Futterqualität des Grünlandes darf nicht vergessen werden, dass

die durch Mäuse oder andere Faktoren geförderte botanische Diversität wichtige positive Konsequenzen für die Landwirtschaft hat: in artenreichen Wiesen werden die Ressourcen (Raum, Nährstoffe, Wasser etc.) besser erschlossen als in artenarmen. Die Wiesen überstehen durch die Verteilung des Risikos auf viele Arten Dürren, Ueberweidung, Schädlingsepidemien u. a.m. besser; einzelne Arten, z.B. bestimmte Unkräuter, nehmen nicht plötzlich überhand. In artenreichen Wiesen sind Räuber und Parasiten vieler Agrarschädlinge ständig vorhanden. Bei Schädlingsvermehrungen in benachbarten Ackerkulturen können sie regulierend wirken (ZWÖLFER 1983). Es ist nachgewiesen worden, dass das Vieh artenreiche Nahrung bevorzugt und dass die grosse Vielfalt an Mineralstoffen, Vitaminen und anderen organischen Stoffen die Gesundheit und Fruchtbarkeit des Viehs fördert (siehe Zusammenfassung bei PORRET 1978). - Das Ausmass des Ertragsausfalles durch Konsumation und Zerstörung hängt von der Populationsdichte der Feldmäuse ab. Bei Dichten ≤ 500 Individuen/ha war ein Ausfall kaum spürbar. Bei zyklischen Schwankungen mit Dichten bis zu 2000 Individuen/ha, wie sie in vielen offenen Landschaften Europas regelmässig beobachtet werden, sind die Schäden allerdings verheerend. Es scheint aber, dass solche Populationszyklen auch eine Folge der von der Landwirtschaft seit langer Zeit angestrebten Uniformität und Ausräumung der Landschaft sind: Nach STENSETH (1977b) sind Mausplagen in heterogenen Landschaften (z.B. Schaffhau- ser Randen) weniger wahrscheinlich. Die Populationen sind hier durch Waldstreifen etc. isoliert.

Der N a t u r s c h u t z möchte artenreiche Pflanzengemeinschaften und seltene Pflanzenarten erhalten. Eine artenreiche Flora ist eine zwin- gende Voraussetzung für artenreiche Tiergemeinschaften und das Vorkommen seltener Tierarten. Die Aktivität der Feldmäuse in den Magerwiesen ist deshalb vorwiegend positiv zu beurteilen. Die charakteristischen, steten Arten der Magerwiesenkolonien können zwar nicht eindeutig als natur- schützerisch wertvoller oder weniger wertvoll als die ursprüngliche Mager- wiesenvegetation beurteilt werden, obwohl es einige interessante, hier häufige Arten gibt (*Primula veris*, *Viola hirta*). Seltene, stenöke Arten, die ausschliesslich auf die von Feldmäusen geschaffenen ökologischen Ni- schen angewiesen sind, wurden nicht gefunden. Insgesamt werden die Wiesen durch die Feldmausmikrohabitate aber diverser und bieten Raum für Arten

aus den Säumen, Ruderalgesellschaften und den nach LANDOLT et al. (1982) und SCHUMACHER (1980) besonders bedrohten Ackerunkrautgesellschaften, für Arten also, die sonst kaum in die Wiesen eindringen können. In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, dass die Artenzahl in den 59 1 m²-Aufnahmen und den Gehegeflächen durch die Anwesenheit der Kolonien um 15-20% erhöht wurde. Es wurden zu wenig Kolonien untersucht, um eine möglichst vollständige Liste aller potentiellen Einwanderer geben zu können. Dank ihrer grossen Zahl (ca. 200 Kolonien/ha bei 400 Individuen/ha) und der weiten Verbreitung in den meisten, nicht zu feuchten Grünlandökosystemen, dem Angebot an konkurrenzfreiem Raum und spezifischen Standortbedingungen, sind Kolonien als Refugien für seltene Pflanzenarten geeignet. Angesichts ihres kleinen Flächenanteils (ca. 6% bei 400 Individuen/ha) ist nicht zu befürchten, dass sie die von ihnen verdrängten Arten (z.B. Leguminosen, evtl. Orchideen) gefährden.

Die Rolle der Kleinsäuger bei der Sukzession vom Grasland zum Wald ist kontrovers. Nach FORMOSOV (1961) werden Murmeltierkolonien in der Steppe zuerst von Gebüsch besiedelt und sind eigentliche Vorposten des Waldes. Den gegenteiligen Effekt haben z.B. Präriehunde in der amerikanischen Kurzgrasprairie (KOFORD 1958) und Kaninchen in England (WATT 1957): Durch den Befrass verhindern sie das Aufkommen von Büschen.

Die Feldmauskolonien des Randes tragen viele für die ersten Verbrachungsstadien typische Arten wie z.B. *Brachypodium pinnatum* und vor allem Jungpflanzen von Sträuchern und Bäumen. Diese sind bei der Keimung auf offene Stellen angewiesen (ELLENBERG 1978, S. 644) und werden eventuell durch die spezifische Verbreitung ihrer Früchte (vgl. S. 115, Kap. 5.2.) gefördert. Wahrscheinlich sind Kolonien auf nicht mehr geschnittenen Wiesen Initialstellen für die Verbuschung. Diese kann sich, sofern sie nicht vom Rande her erfolgt, über Jahrzehnte hinziehen. Ob Verbrachung, Verbuschung und dann natürliche Wiederbewaldung vom Naturschutz aus gesehen erwünscht sind oder nicht, hängt vom Ziel der Naturschutzbemühungen ab.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Einfluss der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), bei niedrigen bis mittleren Dichten auf die Koexistenz der Pflanzenarten in Wiesen-Oekosystemen. Untersucht wurden Magerwiesen (Meosbrometen) und Fettwiesen (Arrhenathereten) in der Nordschweiz auf dem Schaffhauser Randen.

1. Auf ihren voneinander räumlich getrennten Wohnbauten (den sogenannten Kolonien) akkumulieren Feldmäuse Nährstoffe (Kot, Pflanzenreste etc.) und schaffen Kahlstellen (ca. 6% der Wiesenfläche bei ≤ 500 Individuen/ha). Die Kolonien sind für die Pflanzen in Raum und Zeit dynamische Mikrohabitate mit spezifischen Standortbedingungen (Tab. 3, Abb. 7-9).
2. Die Analyse von Nahrungsresten und vom Inhalt der Vorratskammern zeigte, dass die Feldmäuse selektiv bestimmte Pflanzenarten fressen (Tab. 4-6).
3. Infolge der ungleichen Nutzung des Raumes durch die Feldmäuse werden anfänglich homogene Wiesenbestände in ein Mosaik von Flächen unterschiedlicher Vegetationshöhe und Biomasse umgewandelt (Abb. 10). Die Vegetationshöhen und die Biomasse waren auf den Kolonienflächen ca. anderthalbmal grösser als auf Flächen ohne Mäuse (Tab. 7). Auf Kolonien hatte es weniger aber grössere und häufiger blühende Pflanzenindividuen als in der Umgebung (Abb. 28).
4. Aenderungen des Deckungsgrades von Pflanzenarten durch die Einwirkung der Feldmäuse traten in den während drei Jahren untersuchten Freilandgehegen (zehn Flächen à 0.5-2 Aren mit Null, ca. 250 Mäusen/ha resp. ca. 500 Mäusen/ha) schon innerhalb einer Vegetationsperiode auf (Abb. 16, 17, 18). Die Verschiebungen waren auf einen Bereich von zwei- bis dreifachem Durchmesser der Kolonien beschränkt (Abb. 19, 20, 29).
5. Bei 38 von 112 untersuchten Pflanzenarten konnten signifikante Deckungsunterschiede zwischen 1 m²-Flächen auf Kolonien und 1 m²-Flächen ohne Mausaktivität nachgewiesen werden (94 Paarvergleiche), weitere 40 Arten zeigten variables oder indifferentes Verhalten gegenüber den Feldmäusen und die restlichen Arten waren zu selten, um Unterschiede nachweisen zu können (Tab. 9, 11, 17).
Am häufigsten und massivsten nahm auf Kolonien in Fett- und Magerwiesen *Dactylis glomerata* zu. Unter den Kräutern stieg auf den Fettwiesenkolonien die Deckung von *Galium album* und *Achillea millefolium*, auf den Magerwiesenkolonien die Deckung von *G. album*, *Sanguisorba minor* und *Primula veris* am stärksten an. Die grössten Deckungsabnahmen auf Kolonien wurden in Fett- und Magerwiesen bei Leguminosen, auf Fettwiesen ausserdem bei *Taraxacum officinale* und auf Magerwiesen bei *Plantago media*, *Bromus erectus* und *Festuca ovina* beobachtet (Abb. 12, 13, 15).
6. Kartierungen der räumlichen Verteilung von Pflanzenarten zeigten in den untersuchten Wiesen, dass einige Arten (z.B. *Geranium pyrenaicum*, *Myosotis arvensis*, *Hypericum perforatum* und Holzgewächse) beinahe nur auf Kolonien und den oberirdischen Wechsellagen der Tiere vorkamen.
7. Die durch die Mausaktivität geförderten Pflanzenarten haben ihre Haupt-

verbreitung oft in Saumgesellschaften und z.T. in Unkrautfluren. Auf den Magerwiesenkolonien nahmen zudem Fettwiesenarten an Deckung zu. Viele Magerwiesenpflanzen verschwanden (Tab. 17).

8. Die Artenzahlen waren auf den Kolonien der Fettwiesen wenig, auf denjenigen der Magerwiesen um 16% höher als auf Vergleichsflächen ohne Mäuse (Tab. 12, 15).
9. Den verschiedenen Einwirkungsfaktoren der Feldmäuse auf die Vegetation (selektiver Frass, Veränderung edaphischer Faktoren) entsprechen unterschiedliche Strategien der Pflanzenarten für das Besiedeln von und Ueberleben auf Kolonien. Häufig auftretende Merkmale sind der Schutz vor Verbiss durch giftige Inhaltsstoffe, grosse Regenerationsfähigkeit, die Fähigkeit zur lateralen Ausbreitung auf Kahlstellen und die Erhöhung der Konkurrenzkraft bei zusätzlicher Düngung. Einige beliebte Futterpflanzen (z.B. *D. glomerata*, *Festuca pratensis*) nahmen trotz des Verbisses an Deckung zu.
10. Für die Landwirtschaft kann der Effekt der Feldmaus auf die Vegetation bei niedrigen bis mittleren Dichten kaum als negativ bewertet werden.
11. Vom Naturschutz aus spielen Feldmäuse eine positive Rolle, da durch ihre Aktivität die untersuchten Wiesen, vor allem aber die Magerwiesen heterogener und botanisch vielfältiger werden und einer grösseren Zahl von Pflanzenarten und somit wohl auch mehr Tierarten die Koexistenz erlauben.

Summary

The present paper deals with the effect of the common vole, *Microtus arvalis* (Pall.), on the coexistence of plant species in meadow ecosystems. The investigations were carried out in fertilized meadows (*Arrhenatheretum*) and unfertilized meadows (*Mesobrometum*), with low to moderate vole densities, in northern Switzerland.

1. For plants, the burrows of voles (= colonies) are distinct microhabitats whose existence varies in time and space. The soil in the area of the colonies is partly bare, covered with faeces and food remnants, and is thus nutrient-rich. At densities of about 500 voles/ha, the bare area of the meadows is approximately 6% (Table 3, Figs 7-9).
2. Analyses of plants grazed by voles and the content of the food catches showed that voles feed selectively on certain plant species (Tables 4-6).
3. The irregular use of space by the voles caused originally homogenous meadows to change into a vegetation pattern strongly differentiated in height and biomass (Fig. 10). Vegetation height and standing crops were 1.5 times larger in colony areas than in control areas (Table 4). Plant individuals were less numerous in colony areas but were larger and flowered more frequently than those in the control areas.
4. In outdoor cages (six exclosures of 60 m² and four enclosures of 200 m² with 250 or 500 voles/ha respectively studied over a three-

year period) the plant species cover changed within the vegetation period (Figs 16-18). These changes were confined to areas with diameters that were two to three times larger than the diameter of the colonies (Figs 19, 20, 29).

5. Of the species investigated, 38 of 112 showed significant differences in cover between 1 m²-plots with colonies and 1 m²-plots of adjacent areas (94 relevé-pairs). Forty species showed no distinct pattern and the remainder occurred to rarely for statistical analysis (Tables 9, 11, 17). The most frequent and largest increase of cover in colony areas in fertilized meadows was observed for *Dactylis glomerata*, *Galium album* and *Achillea millefolium* and in colony areas in unfertilized meadows for *D. glomerata*, *G. album*, *Sanguisorba minor* and *Primula veris*. The leguminosae showed a very strong decrease in cover in colony areas in both types of meadows. *Taraxacum officinale* decreased strongly in fertilized meadows whereas *Plantago media*, *Bromus erectus* and *Festuca ovina* decreased in unfertilized ones (Figs 12, 13, 15).
6. In the meadows investigated, some species (e.g. *Myosotis arvensis*, *Hypericum perforatum*, *Geranium pyrenaicum* and woody plants) occurred almost exclusively around the colonies and runways of the voles (see mapped distribution pattern in Figs 21-26, 30).
7. The species that increased in cover due to the vole activity usually occur ecologically at wood edges or in weed communities. In colony areas in unfertilized meadows, some plant species typical of fertilized meadows increased in cover. Many species typical of unfertilized meadows decreased in abundance (Table 17).
8. In colonies located in fertilized meadows, the number of plant species was only slightly larger than in plots without voles; in unfertilized meadows, the colonies had 16% more species than those found in control areas (Tables 12, 15).
9. Plant species responded to the different effects of the voles on vegetation (selective grazing, change of soil factors) with different strategies for colonizing and surviving in colony areas. Frequently occurring characteristics of plants are protection by production of toxic compounds, strong regeneration, lateral spreading, and an increase in competition when fertilized. Some plants (e.g. *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*) increased in cover even when voles fed on them.
10. In agriculture, the effects of common voles at low to moderate densities can hardly be regarded as negative.
11. From the view of nature conservation, voles play a positive role: they increase in heterogeneity and floristic (and therefore probably also faunistic) diversity, particularly in unfertilized meadows.

Résumé

L'influence du Campagnol des champs, *Microtus arvalis* (Pall.), sur la composition botanique d'écosystèmes-prairies.

Le présent travail porte sur l'influence du Campagnol des champs, *Microtus arvalis* (Pall.), sur la composition botanique d'écosystèmes-prairies. Les recherches ont été conduites au nord de la Suisse (canton de Schaffhouse) dans des prairies maigres (*Mesobrometum*) et grasses (*Arrhenatheretum*) occupées par des populations de faible et de moyenne densités de rongeurs.

1. Au niveau de leurs terriers (colonies), isolés les uns des autres, les Campagnols des champs accumulent des éléments nutritifs (excréments, fragments de plantes, etc.) et créent des zones dénudées de végétation (qui représentent environ 6% de la surface des prairies pour une densité de quelque 500 individus/ha). Pour les plantes, les colonies constituent des micro-habitats, variables tant dans le temps qu'en surface, et caractérisés par des conditions locales spécifiques (Tab. 3, Fig. 7-9).
2. L'analyse des restes de nourriture et du contenu des chambres de réserves a montré que les Campagnols des champs consomment de façon sélective des espèces végétales bien précises (Tab. 4-6).
3. En raison de l'utilisation inégale de l'espace par les campagnols, des prairies primitivement homogènes se sont transformées en une mosaïque de petites surfaces distinctes par la hauteur de la végétation et par la biomasse (Fig. 10). Au niveau des colonies de rongeurs, la hauteur de la végétation et la biomasse étaient environ 50% plus élevées que dans les zones libres de campagnols (Tab. 7). Les plantes y étaient moins nombreuses mais plus grosses et fleurissaient plus souvent (Fig. 28).
4. Sous l'influence des campagnols, des changements dans le degré de couverture végétale sont apparus déjà au cours d'une saison de végétation sur les trois ans qu'a duré cette étude (faite dans dix enclos de 0.5 à 2 ares répartis en trois catégories, sans campagnol et avec des populations respectives de 250 et 500 individus/ha) (Fig. 16, 17 et 18). Les modifications étaient alors limitées à deux ou trois fois le diamètre des colonies (Fig. 19, 20 et 29).
5. Chez 38 de 112 espèces étudiées, une différence de couverture significative a pu être démontrée entre les parcelles-échantillons de 1 m² situées respectivement au niveau et à l'extérieur des colonies (94 comparaisons). 40 espèces montraient un comportement variable ou indifférent en rapport avec les campagnols et les autres espèces étaient trop rares pour que des conclusions valables puissent être tirées (Tab. 9, 11 et 17).

Tant dans les prairies grasses que dans les maigres, *Dactylis glomerata* est l'espèce qui a augmenté le plus dans les colonies. Parmi les dicotylédones, *Galium album* et *Achillea millefolium* ont connu l'accroissement le plus visible au niveau des colonies des prairies grasses, et *Galium album*, *Sanguisorba minor* et *Primula veris*, au niveau de celles des prairies maigres. La plus forte diminution du degré de couverture

a été observée pour les légumineuses dans les colonies des deux types de prairies, pour *Taraxacum officinale* dans celles des prairies grasses et pour *Plantago media*, *Bromus erectus* et *Festuca ovina* dans celles des prairies maigres (Fig. 12, 13 et 15).

6. La cartographie de la distribution des espèces végétales dans les prairies étudiées a montré que quelques espèces (par ex. *Geranium pyrenaicum*, *Myosotis arvensis*, *Hypericum perforatum* ainsi que les plantes ligneuses) apparaissent presque uniquement sur les colonies et sur les coulées aménagées par les animaux (Fig. 21-26, 30).
7. Les plantes favorisées par l'activité des Campagnols des champs ont souvent leur distribution principale dans les associations de bordures et, en partie, dans les champs envahis de mauvaises herbes. Dans les colonies des prairies maigres, se sont des espèces caractéristiques des prairies grasses qui ont enrichi la couverture. Plusieurs plantes des prairies maigres ont disparu (Tab. 17).
8. Le nombre d'espèces était à peine supérieur dans les colonies des prairies grasses et de quelque 16% plus élevé dans celles des prairies maigres, comparé aux surfaces-échantillons des zones sans campagnols (Tab. 12 et 15).
9. Au niveau des colonies, les plantes réagissent par des stratégies de colonisation et de survie différentes en réponse aux facteurs issus de la présence des campagnols (consommation sélective, modification des facteurs édaphiques). Les caractères les plus fréquents sont la toxicité protégeant des attaques, le grand pouvoir de régénération, la faculté d'expansion latérale sur les surfaces dénudées et l'augmentation du potentiel de concurrence dû à la fertilisation supplémentaire. Quelques plantes préférentiellement consommées (par ex. *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*) se sont développées malgré les attaques.
10. A faible et moyenne densités de population, le Campagnol des champs n'a guère d'effet négatif pour l'agriculture.
11. Du point de vue protection de la nature, le Campagnol des champs joue un rôle positif. Dans les prairies étudiées, ce sont avant tout les prairies maigres qui sont devenues plus hétérogènes et botaniquement plus riches, permettant la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces végétales et par conséquent, vraisemblablement aussi d'espèces animales.

Literatur

- ABATUROV B.D., 1972: The role of burrowing animals in the transport of mineral substances in the soil. *Pedobiologia* 12, 261-266.
- AUBRY J., 1950: Deux pièges pour la capture de petits rongeurs vivants. *Mammalia* 14(4), 174-177.
- BABINSKA J., 1979: Estimation of rodent consumption in a meadow ecosystem belonging to the community of *Molinetalia* order. *Ekol.Pol.* 20, (46), 747-761.

- BATZLI G.O. and PITELKA F.A., 1970: Influence of meadow mouse population on Californian annual grassland. *Ecology* 51, 1027-1039.
- BERMAN D.I., KUZ'MIN I.F. und TICHOMIROVA G.L., 1966: Burrowing activity of animals in the SE Tuva plain pastures. (In Russisch). *Organizmy i prirodnaja sreda*, 60-75.
- BIERI W., 1964: Die Mäuseplagen in Oberaargau 1942/43. *Jahrb. des Oberaargaus*, 1-9.
- BORCHERT M.J. und JAIN S.K., 1978: The effect of rodent seed predation on four species of Californian annual grasses. *Oecologia* 33, 101-113.
- BRAUN-BLANQUET J., 1964: *Pflanzensoziologie*. 3. Aufl. Springer, Wien. 865 S.
- CHMELA J., 1967: Ein neuer Typ der Fangfalle für kleine Säugetiere. (In Russisch). *Vertebratologické Zprávy* 2, 25-28.
- DIERSCHKE H., 1974: Saumgesellschaften im Vegetationsgefälle an Waldrändern. *Scripta Geobot.* 6, 246 S.
- DUB M., 1969: Movements of *Microtus arvalis* Pall. and a method of estimating its numbers. *Zool.listy* 20, 1-15.
- ELLENBERG H., 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: WALTER H. (Hrsg.), *Einführung in die Phytologie IV/1*. 136 S.
- 1978: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 2. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 982 S.
- ELTON C., 1942: *Voles, mice and lemmings*. Clarendon Press, Oxford.
- FERNS P.N., 1976: Diet of a *Microtus agrestis* population in south west Britain. *Oikos* 27, 506-511.
- 1979: Food consumption and energing experiments of the field vole in the laboratory and in a small outdoor enclosure. *Acta Theriologica* 24(4), 47-59.
- FITCH H.S. und BENTLEY J.R., 1949: Use of Californian annual-plant forage by rodents. *Ecology* 30(3), 306-321.
- FORMOSOV A.N., 1928: Mammalia in the steppe biocenose. *Ecology* 9, 449-460.
- HODASHOVA K.S. und GOLOV B.A., 1954: Vlianie gryzunov na rastitelnost pastbishch i senosokov glinistyx popustyn mezhdurchya Volga, Ural. *Izvestiya Akad.Nauk* 331-340.
- und KODACHOVA K.S., 1961: Les rongeurs vivant dans la steppe eurasiennne et leur influence sur les sols et la végétation. *La Terre et la Vie* 1, 116-286.
- FRANK F., 1953: Zur Entstehung übernormaler Populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). *Zool.Jahrb. Syst.* 81, 610-624.
- 1954: Beiträge zur Biologie der Feldmaus. I. Gehegeversuche. *Zool.Jahrb. Syst.* 82, 354-404.
- FUENTES E.R. und LE BOULANGER A., 1977: Prédation et compétition dans la dynamique d'une communauté herbage secondaire du Chili central. *La Terre et la Vie* 31,
- GALIL J., 1967: On the dispersal of the bulbs of *Oxalis cernua* Tunb. by mole rats (*Spalax ehrenbergi* Nehring). *J.Ecol.* 55, 787-792.
- GIGON A., 1981a: Koexistenz von Pflanzenarten, dargelegt am Beispiel alpiner Rasen. *Verh.Ges.f.Oekologie* 9, 165-172.
- 1981b: Oekologische Stabilität, Typologie und Realisierung. *Fachbeitr.Schweiz.MAB-Information* 7, 42 S.
- GOLLEY F.B., RYSZKOWSKI L. und SOKUR J.T., 1975: The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated fields. In:

- GOLLEY F.B., PETRUSEWICS K. und RYSZKOWSKI L. (Hrsg.), Small mammals, their productivity and population dynamics. Cambridge Univ.Press, London. IBP Synth.Ser.5 , 223-241.
- GOSZCYNKA W. und GOSZCYNKI J., 1977: Effect of the burrowing activity of the common vole and the mole on the soil and vegetation of the biocenoses in cultivated fields. Acta Theriol. 22(10), 181-190.
- GRODZINSKI W., MAKOMASKA M., TERTIL R. und WEINER J., 1977: Bioenergetics and total impact of vole populations. Oikos 29, 494-510.
- GRUBB J.P., 1977: The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol.Rev. 52, 107-145.
- GRULICH I., 1980: Säugetiere und Erdbauten in Kulturzönosen. (In tschech.). Quaestiones Geobot.Problémy BiolKrajiny 24/25, 203 S.
- HANSSON L., 1971: Habitat, food and population dynamics of the field vole *Microtus agrestis* (L.) in South Sweden. Viltrevy 19, 267-378.
- und NILSSON B., 1975: Biocontrol of rodents. Ecological Research Committee, NRF 15, 306 S.
- HARPER J.L., 1961: Approaches to the study of plant competition. In: MILTHORPE F.L. (Hrsg.), Mechanisms in biological competition. Symp.Soc.Exp.Biol. 58, 1-39.
- 1977: Population biology of plants. Acad.Press, London. 892 S.
- HAYNE D.W., 1949: Two methods for estimating populations from trapping records. J.Mamm. 30, 399-411.
- HEGI G., 1908-1980: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Lehmann, München.
- HERLITZIUS R. und HERLITZIUS H., 1977: Streuabbau in Laubwäldern. Oecologia 30, 147-173.
- HESS H.E., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1967-1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser Verlag, Basel. 3 Bde. 858, 956, 876 S.
- HOLISOVA V., 1959: Die Nahrung der Feldmaus. In: KRATOCHVIL J. (Hrsg.), Hrabos polni, *Microtus arvalis*. (In Tschech.). Nak.CSAV Praha 100-129.
- JANEAU G., 1976: Contribution à l'étude du peuplement micromammalien de l'étage alpin dans la région de Briançon. Thèse de doctorat, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI. 168 S.
- KEEL A. (in Vorb.): Erhaltung von artenreichen Halbtrockenrasen im Randen (SH). Dissertation am Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich.
- KEHLHOFER E., 1915: Beiträge zur Pflanzengeographie des Kantons Schaffhausen. 204 S.
- KOFORD C.B., 1958: Prairie dogs, whitefaces and blue grama. Wildlife Monographs 3, 78 S.
- KOKES J., 1976: Influence of the common vole (*Microtus arvalis*) on the plant succession in a lucerne stand. Zool.Listy 25, 239-250.
- KRATOCHVIL J., 1959: Hrabos polni *Microtus arvalis*. (In Tschech.). Cesk.Akad.Ved. 359 S.
- KREBS C.J., and MYERS J.H., 1974: Population cycles in small mammals. Advances in Ecological Research 8, 268-389.
- KRÜSI B., 1977: Schnittzeitpunkt und Artenreichtum. Diplomarbeit. Geobot. Inst.ETH, Stiftung Rübel. 184 S. (Manuskript).
- 1981: Phenological methods in permanent plot research. Veröff. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel 75, 115 S.

- KUCHERUK V.V., 1963: Influence of herbivore mammals on the productivity of steppe grassland and their importance for the formation of organic matter in the soil. (In Russ.). Trudy Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody 10, 157-193.
- KUHN U., 1982: Koexistenz durch verschiedene Strategien des Wasserhaushaltes. Eine Untersuchung an sechs Halbtrockenrasenarten. Verh. Ges. Oekologie 10 (im Druck).
- (in Vorb.): Koexistenz verschiedener Wiesenpflanzenarten, bearbeitet anhand des Wasserfaktors.
- LANDOLT E., 1977: Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, 64, 208 S.
- FUCHS H.P., HEITZ Ch. und SUTTER R., 1982: Bericht über die gefährdeten und seltenen Gefäßpflanzenarten der Schweiz ("rote Liste"). Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, 49, 195-218.
- LATTMANN P., 1973: Beiträge zur Oekologie und zum Verhalten des Alpenmurmeltieres (*Marmota m. marmota* L.). Ergebn.wiss.Unters.Schweiz. Nat.park 66, 78 S.
- LAVRENKO E.M., 1952: Microcomplexity and mosaicity of the vegetal cover of steppes as a result of life activity of animals and plants. (In Russ.). Trudy Bot.Inst.Akad.Nauk SSSR 8, 40-70.
- LEBART L., MORINEAU A. und TABARD N., 1977: Technique de la description statistique. Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux. Dunod, Paris. 352 S.
- LEUTERT A., 1982: Einfluss der Feldmaus (*Microtus arvensis* Pall.) auf die Artenzusammensetzung von Glatthaferwiesen und Halbtrockenrasen. Verh.Ges.Oekologie 10 (im Druck).
- LINCOLN E. und ALDOUS C.M., 1952: Influence of pocket gophers on vegetation of subalpine grassland in central Utah. Ecology 33(2), 177-186.
- LONDO G., 1975: Dezimalskala für die vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. In: SCHMIDT W. (Hrsg.), Sukzessionsforschung. Ber.Int.Symp.Rinteln 1973, 613-317.
- VAN DER MAAREL E., 1969: On the use of ordination models in phytosociology. Vegetatio 19, 21-46.
- 1979: Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. Vegetation 39(2), 97-114.
- MACKIN-ROGALSKA R., 1979: Elements of the spatial organization of a common vole population. Acta Theriol. 24(14), 171-199.
- 1981: Spatial structure of rodent populations co-occurring in different crop fields. Pol.ecol.Stud. 7(2), 213-227.
- MARSH M.P., 1962: Food as a factor regulating the numbers of the California vole, *Microtus californicus*. Ph.D.Thesis Univ.California, Berkeley. 201 S.
- MARSHALL D.R. und JAIN S.K., 1970: Seed predation and dormancy in the population dynamics of *Avena fatua* and *A. barbata*. Ecology 51, 886-891.
- MÜLLER-DOMBOIS D. und ELLENBERG H., 1974: Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York. 547 S.
- MYLLYMÄKI A., 1977: Interactions between the field vole *Microtus agrestis* and its microtine competitors in Central-Scandinavian populations. Oikos 29, 570-580.
- 1979: Importance of small mammals as pests in agriculture and stored products. In: STODDART D.M. (Hrsg.), Ecology of small mammals. Chapman and Hall, London. 386 S.

- NIETHAMMER J. und KRAPP F. (Hrsg.), 1982: Handbuch der Säugetiere Europas. Akad.Verlagsges., Wiesbaden. Bd. 2, Teil I. 649 S.
- OBERDORFER E. (Hrsg.), 1978: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. 2. Aufl. Teil II. Fischer, Jena. 355 S.
- 1979: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Ulmer, Hamburg. 997 S.
- PORRET M., 1978: Comparaison d'écosystèmes de prairies permanentes exploitées de manière conventionnelle et biodynamique. Veröff.Geobot. Inst.ETH, Stiftung Rübel, 65, 152 S.
- REICHSTEIN H., 1960: Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus, *Microtus arvalis*. Z.f. Säugetierk. 25, 150-169.
- RICHTER W., 1958: Ueber die Wirkung starken Feldmausbefalls (*Microtus arvalis*) auf den Pflanzenbestand des Dauergrünlandes und der Aecker. Abh.natw.Ver.Bremen 35, 322-334.
- ROTSIL'D E.V., 1957: Vegetation groups as the index of relative population increase of *Rhombomys opimus*. (In Russ.). Nauk.konf.prirod.ocag. i epid. 346-350.
- RUZIC A., 1967: Study of the effect of rodents (*Rodentia*) upon perennial artificial meadows. Archiv.Biol.Nauka 19, 147-164.
- RYSZKOWSKI L., GOSZCZYNSKI J. und TRUSZKOWSKI J., 1973: Trophic relationships of the common vole in cultivated fields. Acta Theriol. 18, 125-165.
- SALVIONI M., 1981: Bestandesdichte der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pall.) in verschiedenen Oekosystemen bei Merishausen (SH). Diplomarbeit am Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel. 81 S. (Manuskript).
- SCHALCH F., 1916: Geologische Spezialkarte des Grossherzogtums Baden. Erläuterungen zu Blatt Wiechs-Schaffhausen (Nr. 145). Heidelberg. 160 S.
- SCHLEGL-BECHTOLD A., 1980: Zur Nahrungswahl und Nagetätigkeit der Erdmaus *Microtus agrestis* L. Anz.Schädlingskde.,Pflanzenschutz,Umweltschutz 53, 161-166.
- SCHUMACHER W., 1980: Schutz und Erhaltung gefährdeter Ackerwildkräuter durch Integration von landwirtschaftlicher Nutzung und Naturschutz. Natur und Landschaft 55(12), 447-453.
- SKVORCOVA V.K. und ULENIN V.D.V., 1969: Vliyanie voyushchei deyatelnosti slepusha (*Spalax microphthalmus*) na vidovoy sostav i produktivnost travoyanistyykh fitocenzov tesostepi. Biogeografia 3, 7-10.
- SPITZ F., 1963: Etudes des densités de population de *Microtus arvalis* à St. Michel-en-l'Herm (Vendée). Mammalia 27, 497-531.
- 1968: Interaction entre la végétation épigée d'une luzernière et des populations encloses ou non encloses de *Microtus arvalis* P. La Terre et la Vie 22, 274-306.
- 1977: Le campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pall.) en Europe. Bull.OEPP 7(2), 165-175.
- STÄHLIN A., 1957: Die Beurteilung der Futtermittel. II. Spezielle Beurteilung. In: HERRMANN R. (Hrsg.), Handbuch der landwirtschaftlichen Versuchs- und Untersuchungsmethodik (Methodenbuch). Bd. 12. Radebeul, Berlin (Neumann). 807 S.
- STEIN H.W., 1958: Die Feldmaus. Neue Brehm Bücherei Nr. 225.
- STENSETH N.C., 1977a: Food selection of the field vole *Microtus agrestis*. Oikos 29, 511-524.
- 1977b: On the importance of spatio-temporal heterogeneity for the population dynamics of rodents: towards a theoretical foundation of rodent control. Oikos 29, 545-552.

- SUMMERHAYES V.S., 1941: Effect of voles (*Microtus agrestis*) on vegetation. J.Ecol. 29, 14-48.
- TRUSZKOWSKI J., 1982: The impact of the common vole on the vegetation of agroecosystems. Acta Theriol. 27(23). 305-345.
- ULEHLA J., PELIKAN J. und JICHOVA L., 1974: Rodent activity and heterogeneity of a lucerne stand. Zool.list. 23, 113-121.
- VERGNE Y., 1976: Etude du régime alimentaire du campagnol des champs. Mém.D.E.S.Univ.Strasbourg. 61 S.
- WALTER H. und LIETH H., 1960-1967: Klimadiagramm-Weltatlas. Fischer, Jena.
- WATTS A.S., 1957: The effect of excluding rabbits from grassland (*Mesobrometum*) in Breckland. J.Ecol. 45, 861-878.
- WEITNAUER E., 1948: Mäuseplagen und ihre Bekämpfung in den letzten zehn Jahren. Schw.Naturschutz 14(4), 113-116.
- WILDI O. und ORLOCI L., 1980: Management and multivariate analysis of vegetation data. Eidg.Anst.forstl.Vers.wesen. Ber. 215, 68 S.
- YU O., VERGNE Y. und GOUNOT M., 1980: Modèle d'interaction entre campagnols *Microtus arvalis* et prairie permanente. Rev.Ecol.(Terre Vie) 31, 373-426.
- ZIMINA R.P., 1970: Royushchaya deyatel'nost' melkikh mlekoptyayushchikh i ikh landshaftoobrazuyushchaya rol. In: ISAKOV J.A. (Hrsg.), Sredobrazuyushchaya deyatel'nost' zhivotnykh. Moskovskogo Univ., Moscow, 74-75.
- ZOLLER H., 1954: Typen der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. Beitr.Geobot.Landesaufn.Schweiz 33, 309 S.
- ZWÖLFER H., 1983: Pflanzenschutz und Artenvielfalt. Tagung Umweltforschung am 21.1.83, Univ. Hohenheim/Stuttgart: Naturschutz und Agrarlandschaft. (unveröffentlicht).