

SIGMUND GÄRTNER, FH Erfurt

Wechselbeziehungen zwischen pflanzenfressenden Wildtieren und der Vegetation

Schlagworte/key words: Pflanzen, Pflanzenfresser, Wechselbeziehungen

Einleitung

Die Nutzung von Pflanzen bzw. Pflanzenteilen als Nahrung durch herbivor lebende Tiere ist Existenzgrundlage aller Tierarten in Ökosystemen. Auch die carnivor lebenden Wirbellosen und fleischfressende Wirbeltiere, selbst Spitzenprädatoren sind zur Gewinnung von Energie innerhalb der Nahrungskette auf die pflanzenfressenden Erstkonsumenten angewiesen. Während die Beeinflussung der Vegetation durch Pflanzenfresser qualitativ allgemein bekannt ist, sind sichere Daten zum quantitativen Einfluss schon seltener zu finden. Im Laufe der Jahrmillionen dauernden Koevolution zwischen Pflanzen und Pflanzenfressern haben sich zwischen diesen Organismengruppen Wechselbeziehungen herausgebildet, zu denen die Kenntnisse bisher sehr gering sind. In vorliegendem Beitrag soll an alltäglich zu beobachtenden Beispielen besonders auf die Einflussnahme von nahrungsattraktiven Pflanzen auf ihre Nutzer, die pflanzenfressenden Säugetiere, hingewiesen werden.

Beeinflussung der Vegetation durch pflanzenfressende Wildtierarten

Als Wildtierarten werden hier die größeren Säugetierarten verstanden, unabhängig davon,

ob sie vom Gesetzgeber als jagdbares Wild definiert sind. Gerade diese Arten stehen aber aus bekannten Gründen im Mittelpunkt der Betrachtungen. In unserer Kulturlandschaft ist der teils gravierende Einfluss von Wildtieren auf die vom Menschen genutzte Vegetation unter dem Begriff Wildschäden allgegenwärtig. Fehlende Prädatoren und Hege der Pflanzenfresser aus jagdlichem Interesse werden in der Regel dafür verantwortlich gemacht. Aus Naturlandschaften und wenig vom Menschen beeinflussten Ökosystemen hat Gossow (1999) Untersuchungsdaten zusammengestellt, die den Einfluss von Herbivoren auf Landschaften quantitativ dokumentieren (Tab. 1). In natürlichen und naturnahen Ökosystemen ist die Beeinflussung der Lebensräume durch Pflanzenfresser sehr differenziert. Während die Produktion und vor allem die Akkumulation pflanzlicher Biomasse von Offenlandschaften (Tundren, Steppen, Savannen) hin zu geschlossenen Wäldern sehr stark ansteigen, nimmt die Biomasse der dort lebenden Pflanzenfresser bzw. die Nutzung der Pflanzenmasse durch Herbivoren vom Offenland zum Wald stark ab. In Wäldern wird der größte Anteil der erzeugten pflanzlichen Biomasse als Holz akkumuliert, dass durch pflanzenfressende Säugetiere ernährungsphysiologisch nicht aufgeschlossen werden kann. Selbst in den Tundren bei sehr geringer pflanzlicher Primärproduktion wird

Tabelle 1: Biomassevergleich von Huftierpopulationen und deren Nutzung der pflanzlichen Primärproduktion in verschiedenen Ökosystemen (n. Gossow 1999)

Ökosystem	Netto-primärproduktion (kg/m²/a)	Biomasse Huftiere (kg/ha)	Nutzung der pflanzlichen Primärproduktion durch Huftiere (%)
Laubmischwald (USA)	1,20	4	0.02
Bergwald (Alpen)	1,00	7	0,02
Savanne (Ostafrika)	0,90	150	8
Tundra (Kanada)	0,14	1	2

durch Huftiere ein Vielfaches der pflanzlichen Biomasse gegenüber Wäldern der gemäßigten Breiten umgesetzt. Die Evolution der pflanzenfressenden Huftiere ist eng an das klimatisch bedingte Entstehen von Graslandschaften seit Ende des Tertiärs vor ca. 5 Mio. Jahren ge-

bunden. Infolge der hohen Nahrungskapazität von Offen- und Halboffenlandschaften erreichen Pflanzenfresser (bes. Wiederkäuer) hier eine hohe Dichte (Abb. 1) und können dann ihrerseits die Vegetation sehr stark beeinflussen (Abb. 2). In geschlossenen Waldlandschaften ist die Nahrungskapazität für herbivore Säugetiere dagegen sehr gering, dementsprechend auch deren Einfluss auf die Vegetation. In lichten Waldstrukturen, auf vielen Waldgrenzstandorten (Abb. 3) und in den durch Rodungen zergliederten Kulturlandschaften findet sich wieder eine hohe Nahrungskapazität für Pflanzenfresser. In der Tabelle 2 sind beispielhaft für wiederkäuendes Schalenwild nutzbare Biomassevorräte der Bodenvegetation von Waldgesellschaften des nordostdeutschen Tieflandes aus HOFMANN et al. (2008) zusammengestellt. Innerhalb der verschiedenen Waldgesellschaften ist die Streuung der Biomasseproduktion der Bodenvegetation zwar enorm hoch, entscheidend bestimmt allerdings das Lichtangebot der Waldgesellschaft die Biomasse am Boden. Hohe Herbivorendichte und damit auch starker Druck auf die Vegetation sind die unmittelbare Folge.



Abb. 1: Die natürliche Dichte von pflanzenfressenden Huftieren ist infolge der Nahrungskapazität in Offenlandschaften sehr hoch (hier Kaffernbüffel, Syncerus caffer im NP Norongoro, Tansania 2016).

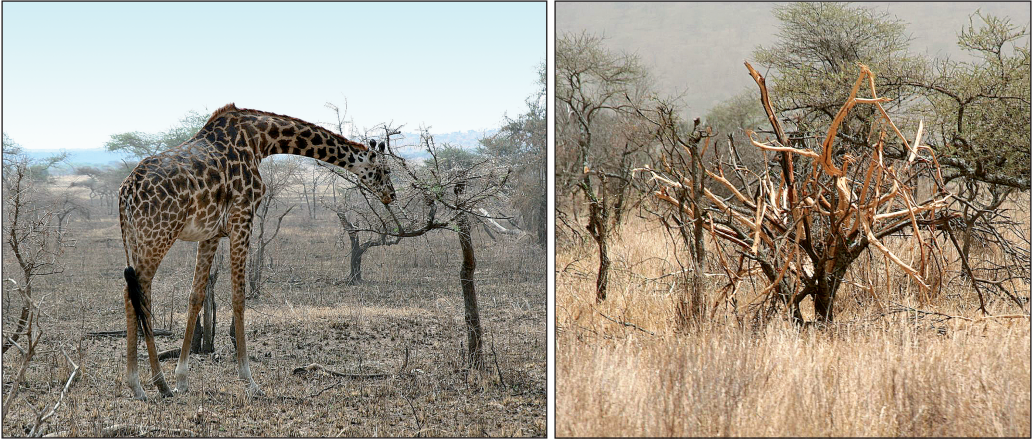


Abb. 2: Durch große Pflanzenfresser wird die Gehölzvegetation in den arid geprägten Baumsavannen Ostafrikas extrem beeinflusst (NP Serengeti, Tansania 2016).

In geschlossenen Urwäldern wird auf Blößen, die z.B. durch Kalamitäten oder ähnliches entstanden sind, durch starken Herbivorenfraß die

Regeneration der Gehölze über Jahrzehnte verzögert oder sogar gänzlich verhindert (NIGGE & SCHULZE-HAGEN 2004). Trotz der durchschnitt-



Abb. 3: Vegetationsbeeinflussung im Bereich der Waldgrenze im Schweizerischen Nationalpark durch Murmeltiere und Rotwild (Val Minger, Unterengadin 2003).

Tabelle 2: Für wiederkäuendes Schalenwild nutzbare Biomasse der Bodenvegetation in Waldgesellschaften des norddeutschen Tieflandes (veränd. n. HOFMANN et al. 2008)

Waldhabitate	Waldgesellschaften (Anzahl)	nutzbare Biomasse der Bodenvegetation (kg TS/ha)	Variationsbreite (kg TS/ha)
Lichtwälder	Eichen-, Kiefern-, Birkenwälder (32)	80	6–390
Halbschattwälder	Erlen-, Eschen-, Ahorn-, Roteichen-, Hainbuchenwälder (22)	51	5–89
Schattwälder	Rotbuchen-, Fichtenwälder (15)	29	1–72

lich geringen Dichte der Pflanzenfresser in diesen Wäldern konzentrieren sich die Tiere dann auf den für sie nahrungsattractiven Flächen (Abb. 4).

Beeinflussung der Pflanzenfresserpopulationen durch die Vegetation

Seit den ersten sicheren Erkenntnissen zu ökologischen Grundprinzipien bei Lebewesen (z.B. zwischen Beutetieren und Räubern nach LOTKA – VOLTERRA, Mitte des vorigen Jahr-

hunderts!) wird diskutiert, inwieweit Pflanzen einen quantitativen Einfluss auf ihre Nutzer, pflanzenfressende Tiere, nehmen können (REMMERT 1986 u. v. a.). Sichtbare Beispiele sind nahezu täglich zu beobachten, der quantitative Einfluss auf die Herbivorenpopulationen ist bis zur Gegenwart mehr oder weniger unbekannt! Im Laufe der Evolution haben Pflanzen verschiedenste Strategien entwickelt, um ihre Nahrungsattraktivität bzw. Nahrungsverfügbarkeit gegenüber Pflanzenfressern zu verringern. Ohne Anspruch auf Vollständigkeit werden folgend einige Beispiele



Abb. 4: Offenlandflächen im Bergregenwald sind durch den Einfluss von großen Pflanzenfressern entstanden und werden durch diese langfristig offen gehalten (NP Arusha, Tansania 2016).

aufgezeigt und diskutiert, mit welchen Strategien Pflanzen einer übermäßigen Inanspruchnahme durch Herbivoren widerstehen.

Stachel- und Dornenbildung

Viele, besonders infolge ihres Kohlehydrat- und Proteingehaltes nahrungsattraktive Pflanzen haben gegenüber Säugetierfraß passive Abwehrmechanismen entwickelt. Sproßdornen sind beispielsweise beim Schlehdorn (*Prunus spinosa*), Weißdorn (*Crataegus monogyna*), Kreuzdorn (*Rhamnus cathartica*), Sanddorn (*Hippophae rhamnoides*), Feuerdorn (*Pyracantha spec.*) und bei der Stachelbeere (*Ribes uva-crispa*) zu finden. Epidermisbürtige Stacheln schützen Sproß (und z. T. Blätter) von Rosaceen (*Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus*, *Rosa canina*) vor übermäßiger Inanspruchnahme durch Herbivoren (Abb. 5). Noch wirksameren Schutz bieten die Stacheln von Kakteen und die kräftigen Nebenblattdornen bei Robinie (*Robinia pseudoacacia*), Christusdorn (*Paliurus spina-christi*) und bei tropischen Akazien. Interessanterweise haben besonders die Straucharten derartige Abwehrmechanismen ausgebildet, sie unterliegen allerdings auch während ihrer gesamten Lebensphase vor allem dem Nahrungsdruck der Konzentratsselektierer („Browser“), vergl. DASMANN 1964.

In den gemäßigten Breiten ist der Fraßdruck der Herbivoren auf immergrüne Pflanzen bzw. Pflanzenteile im Winter besonders hoch. Neben der Toxinbildung bei Eibe (*Taxus baccata*) weist vor allem die heimische Stechpalme (*Ilex aquifolium*) eine optisch beeindruckende Form des Widerstandes gegen Pflanzenfresser auf (Abb. 6). Bis in eine Höhe von ca. 1,5 m („Äserhöhe“) ist die Pflanze mit Blattstacheln ausgerüstet, oberhalb dieser Grenze werden normalerweise, stachellose Blätter gebildet.

Toxinbildung

Zur Abwehr lebensbedrohlichen Fraßes durch herbivore Tiere ist die Toxinbildung bei vielen Pflanzen allgegenwärtig. Das ist nicht nur bei der schon erwähnten Eibe (*Taxus baccata*), dem Fingerhut (*Digitalis purpurea*) oder der Tollkirsche (*Atropa belladonna*) zu beobachten, sondern trifft in besonderem Maße



Abb. 5: Nagestellen durch Hasen an Heckenrose (Colmnitz/Sa. 2005).

auf die meisten heimischen Frühjahrsblüher zu. Nach der „vegetationsfreien“ und damit für Pflanzenfresser nahrungsarmen Zeit im Winter ist der Druck auf die frisch austreibende Vegetation im Frühjahr besonders hoch. Eine Vielzahl früh austreibender krautiger Pflanzen, beispielsweise Hahnenfuß (Corydalis cava), Buschwindröschen (Anemone nemorosa), Scharbockskraut (Ficaria verna) und Maiglöckchen (Convallaria majalis), aber auch die aus dem Mittelmeerraum stammenden Neophyten, z. B. Schneeglöckchen (Galanthus nivalis), Winterlinde (Eranthis hyemalis) und Wilde Narzisse (Narcissus pseudonarcissus) bilden unterschiedlichste Toxine aus, um dem außergewöhnlich hohen Fraßdruck von Pflanzenfressern im zeitigen Frühjahr zu widerstehen.



Abb. 6: Die Stechpalme (*Ilex aquifolium*) bildet nur im Äserbereich bis ca. 1,5 m Pflanzenhöhe Blattstacheln aus (Park der FH Erfurt 2017).

Ausschlagvermögen von Gehölzen

Das Ausschlag- bzw. Regenerationsvermögen der heimischen Gehölze korreliert eng mit der Nahrungsattraktivität für Pflanzenfresser, vergleiche Tabelle 3. Die Attraktivität der Baumarten für Wiederkäuer wird in erster Linie durch den Wassergehalt und die Energiekonzentration der nutzbaren Pflanzenteile verursacht (KIRCHGESSNER 1992, MISSBACH 1993 u. v. a.). Auch für andere Pflanzenfresser ist eine vergleichbare Nahrungsbevorzugung nachzuweisen (GÄRTNER 1991). Von den heimischen Laubbaumarten sind die Weichlaubhölzer am stärksten durch Herbivorenfraß gefährdet und haben deshalb auch das stärkste Regenerationsvermögen, bei der Rotbuche ist demgegenüber die Nahrungsattraktivität und das Regenerationsvermögen sehr gering.

Tabelle 3: Nahrungsattraktivität der Blätter, Knospen und Triebe heimischer Baumarten und ihr Ausschlag- bzw. Regenerationsvermögen

Baumarten, Baumarten-gruppen	Nahrungs-attraktivität für Pflanzenfresser (Stärke-, Protein-, Wasser-, Mineralstoff-gehalt)	Ausschlag- bzw. Regenerations-vermögen
Weich- laubhölzer, Eiche, Hainbuche	hoch	hoch
Linde, Esche, Bergahorn	mittel	mittel
Rotbuche, Nadelhölzer	gering	gering

Repellentien nahrungsattraktiver Pflanzen

Neben Toxin- oder Stachelbildung haben besonders die eiweißreichen Pflanzen Abwehrstrategien gegen Pflanzenfresser entwickelt, die ihnen das Überleben trotz höchster Fraßgefährdung sichern. Beispielsweise sind hier die Nesselbildungen bei Brennnesseln (*Urtica spez.*) und die Einlagerung repellenter Bitterstoffe bei Leguminosen, z. B. Weißklee (*Trifolium repens*) oder Blauer Lupine (*Lupinus angustifolius*) zu nennen. Nach der Vegetationsperiode, meist mit dem ersten Frost, verlieren die Assimilationsorgane ihren wirksamen Schutz. Die Pflanzen werden erst danach intensiv von Herbivoren genutzt, die Reproduktion kann aber zu diesem Zeitpunkt durch den starken Fraß nicht mehr beeinflusst werden.

Mastzyklen der großsamigen Baumarten

Die periodischen Masten der Laubbaumarten sind ebenfalls eine Folge der Koevolution zwischen Pflanzen und Pflanzenfressern. Für alle Herbivoren bieten die Früchte der großsamigen Baumarten die energiereichste Nahrung überhaupt. In den mitteleuropäischen Lebensräumen dominieren Bucheckern und die Früchte der Eichenarten in der Waldmast, anderenorts können auch Zirbelnüsse, Esskastanien oder Walnüsse von Bedeutung sein. Die Samen haben außerordentlich hohe Nährwerte, die denen des Körnergetreides entsprechen (Tab. 4). Für viele Kleinsäugerarten und auch für Schwarzwild gibt es genügend belastbare Untersuchungen, die nachweisen, dass die Populationsentwicklung der Arten ganz entscheidend vom Angebot der Baumfrüchte abhängt (u. a. GROOT BRUIN-

DERINK et al. 1995). Schwarzwild hat zwar eine omnivore Ernährungsweise, der Anteil pflanzlicher Nahrung beträgt aber nach verlässlichen Mageninhaltsuntersuchungen 95 % (BRIEDERMANN 1967, LEBEDEWA 1957). Die Gegenüberstellung der Waldmasten zur Streckenentwicklung des Schwarzwildes verdeutlicht selbst unter den Bedingungen maximaler Nahrungsverfügbarkeit an bester landwirtschaftlicher Nahrung die Wirkung der Baumfrüchte (Abb. 7). In den Folgejahren auf Vollmasten ist in der Regel ein beträchtlicher Streckenanstieg zu verzeichnen, vom unmittelbaren Populationszuwachs wurde über die Jagdausübung bei vergleichbarem Einsatz einfach mehr abgeschöpft. Das Tief der Jagdstrecken in den Mastjahren ist vor allem darin begründet, dass Schwarzwild bei der Einzeljagd bevorzugt an Kirrungen erlegt wird. Diese werden bei Vollmasten von den Rotten kaum noch frequentiert sondern eher gemieden. Nahrung ist ja im Überfluss an gefahrfreien Stellen überall im Revier vorhanden. Unklar bleibt jedoch die Frage nach den Ursachen der überwiegend zweijährigen Mastzyklen bei Eiche und Buche seit etwa 1990. Sie sind im Gegensatz zum früher üblichen Mastzyklus von 4 bis 6 Jahren fast überall in Deutschland zu beobachten. Inwieweit klimatische Veränderungen oder auch Stoffeinträge in die Waldökosysteme hier eine Rolle spielen, kann gegenwärtig nur spekuliert werden. Jahre ohne Fruchtertrag zwischen den Masten führen unter natürlichen Verhältnissen zum Zusammenbruch der Schwarzwildbestände (BROMLEY 1964), so dass eine Übernutzung durch Konsumentenpopulationen, besonders durch Nahrungsgeneralisten, ausgeschlossen ist und bei periodischen Vollmasten die Regeneration der Baumarten garantiert wird.

Tabelle 4: Nährstoffgehalte von Baumfrüchten im Vergleich zu hochwertigem Getreide (gerundete Werte)

Nahrung	Trockensubstanz- gehalt TS (%)	Energie- konzentration (EFs~SE/kg TS)	verdauliches Rohprotein (g/kg TS)	Phosphor (g/kg TS)	Calcium (g/kg TS)
Bucheckern	90	1.000	100	3	5
(Stiel)- Eicheln	60	750	40	2	2
Mais	90	800	80	3	0,5
Weizen	90	800	100	4	0,5

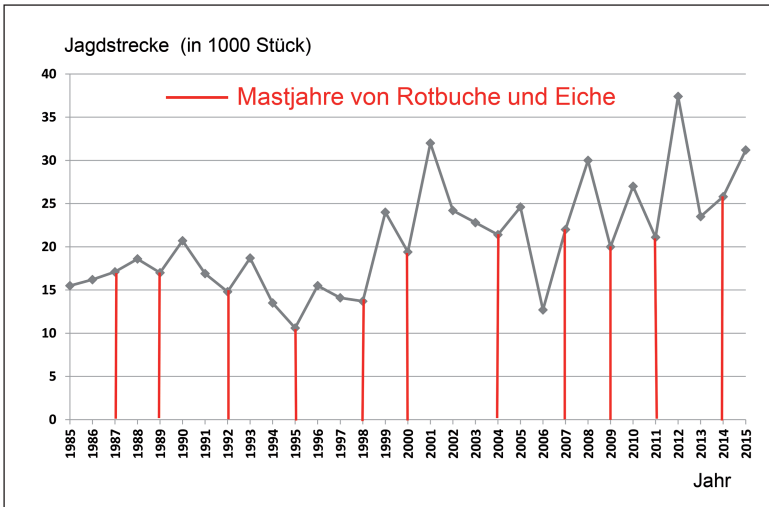


Abb. 7: Zusammenhang zwischen den Mastjahren von Rotbuche und Eiche und der Schwarzwildstrecke in Thüringen.

Symbiosen mit aggressiven Insekten

In Lebensräumen mit überdurchschnittlicher Beanspruchung der Pflanzen durch große Pflanzenfresser haben sich im Laufe der evolutionären Entwicklung sogar Symbiosen zwischen Pflanzenarten und Insekten entwickelt, um dem Fraßdruck zu widerstehen (Abb. 8). Eine der bekanntesten ist die Symbiose zwischen der

ostafrikanischen Pfeifendornakazie (*Acacia drepanolobium*) und verschiedenen Ameisenarten der Gattung *Crematogaster* (Unterfamilie Knotenameisen). An der Dornenbasis werden gallenähnliche Hohlräume gebildet, die Ameisenvölkern als Wohnraum dienen. Die Insekten attackieren bei der geringsten Bewegung jeden Angreifer, u. a. auch jeden Äser eines verbeißennden Pflanzenfressers. Aus dem weltweiten Tro-

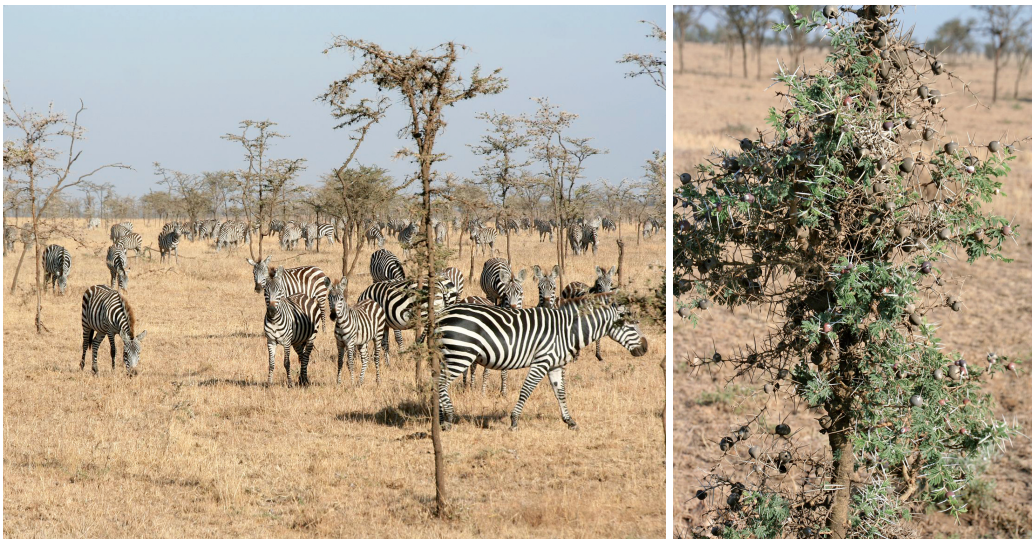


Abb. 8: Neben Dornenbildung widerstehen einige Pflanzenarten der Baumsavannen in den Tropen nur durch Symbiose mit aggressiven Ameisen dem enormen Nahrungsdruck der Herbivoren zum Ende der Trockenzeit (hier Pfeifendornakazie, *Acacia drepanolobium* im NP Serengeti, Tansania 2016)

pen- und Subtropengürtel der Erde sind mehr als 400 derartige Symbiosen bekannt.

Zusammenfassung

Pflanzenfressende Tiere haben für die Existenz von Ökosystemen eine herausragende Bedeutung. Sie tragen nicht nur zum unmittelbaren Stoff- und Energieumsatz bei, sondern beeinflussen die Evolution der Pflanzen sehr stark. Durch den Fraß werden verschiedene Abwehrmechanismen induziert, die das langfristige Überleben der Pflanzenart sichern. An alltäglich zu beobachtenden Beispielen werden Abwehrstrategien aufgezeigt und beschrieben. Die gegenwärtigen Kenntnisse zum quantitativen Einfluss dieser Mechanismen auf die Populationsentwicklung der Pflanzenfresser sind sehr gering.

Summary

Herbivorous animals are of paramount importance to the existence of ecosystems. They not only contribute to the direct metabolism of matter and energy, but also strongly influence the evolution of plants. The feeding induces various defense mechanisms that ensure the long-term survival of the plant species. Defensive strategies are demonstrated and described in everyday examples. Currently knowledge on the quantitative influence of these mechanisms on the population development of herbivores is very small.

Literatur

- BRIEDERMANN, L. (1967): Untersuchungen zur Ernährung des Schwarzwildes im Flachland der DDR. – Akademie Landwirtschaftswissenschaften Berlin, Diss.
- BROMLEJ, G. (1964): Ussuriskij kaban (russ.). – Izdatelstvo Nauk, Moskva.
- DASMANN, R. F. (1964): Wildlife Biology. – New York.
- GÄRTNER, S.: (1991): Baumartengefährdung durch Schäden von Erdmäusen (*Microtus agrestis* L.) und Rötelmäusen (*Chlethrionomys glareolus* Schr.). – Beitr. Forstwirtschaft., Berlin **25**: 79–82.
- GROOT BRUINDERINK, W. T. A.; HAZEBROEK, E.; VAN DER VOET, H. (1996): Wild boar and beech forest, a mutual control. – Symposium Ökologie Schwarzwild. Mainz, Schriften Arbeitskreis Wildbiologie, Justus-Liebig-Universität Gießen.
- GOSSOW, H. (1999): Wildökologie. Verlag Dr. Kessel, Remagen-Oberwinter.
- HOFMANN, G., POMMER, U., JENSSEN, M. (2008): Wildökologische Lebensraumbewertung für die Bewirtschaftung des wiedererkauenden Schalenwildes im nordostdeutschen Tiefland. – Eberswalder Forstliche Schriftenreihe. Band XXXIX.
- KIRCHGEßNER, M. (1992): Tierernährung. – DLG Verlag, Frankfurt/Main.
- LEBEDEWA, L. S. (1956): Ökologische Besonderheiten des Schwarzwildes im Urwald von Belowesh (russ.). – Mosk. gor. ped. in-ta im. N. P. Potemkina, t. **61**, zool., vyp. 4–5: 105 – 271.
- MISSBACH K. (1993): Ernährung und Fütterung der jagdbaren Wildarten. – Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- NIGGE, K., SCHULZE-HAGEN, K. (2004): Die Rückkehr des Königs. Wisente im polnischen Urwald. – Tecklenborg Verlag, Steinfurt.
- REMMERT, H. (1986): Pflanzen und Pflanzenfresser – Der Wettlauf zum Überleben. – In: Beobachtung, Experiment und Theorie in Naturwissenschaft und Medizin. Verhandl. d. Gesell. Deutsch. Naturforscher u. Ärzte, 13. bis 14. Sept. 1986, München.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. SIGMUND GÄRTNER
Obere Hauptstraße 113
D-01774 Klingenberg
E-Mail: sigmund.gaertner@fh-erfurt.de