

# Der Einfluss der Tiere in der Landschaft

- Friedrich-Karl Holtmeier, Münster -

Öffentlicher Abendvortrag anlässlich der Verleihung des Reinhold-Tüxen-Preises an Frau Prof. Dr. Otti Wilmanns

## Summary

Apart from the effects of animals on nutrient and energy fluxes within ecosystems and from one ecosystem to the other (e. g., sea birds, grizzly bears, riverine otters, and wild geese), the influence of seed dispersal by the thick-billed nutcracker on forest succession and natural re-forestation of abandoned alpine pastures is considered. Moreover, the effects of bioturbation by burrowing small mammals are described with special regard to the influence of pocket gophers on the spatial structure, and dynamics of „ribbon-forests“ in the Rocky Mountains. The paper also deals with the effects of grazing and trampling by large herbivores (e.g., bison, reindeer) on landscape and biocoenoses. The impact of introduced wild ungulates (red deer, Himalayan thar), and of the Australian opossum on mountain forests, alpine vegetation, soils and native animals in New Zealand and of the mountain goat on alpine vegetation in the Olympic Mountains (Washington) is standing for the many problems resulting from introduction of foreign species. Problems caused by re-introduction of animals to their former habitats are demonstrated by the comeback of the beaver in North America and Europe and of ibex to the central Alps. The influence of man-caused landscape change on native animals is illustrated by the mass invasions of the red-billed weaver bird in African savannas and the elephant problem in African National Parks. Conflicts resulting from interference of wildlife with human use of the landscape must be managed in respect of the present limited carrying capacity of the landscape. Often, the emotional attitude of the public and conservationists prevent the effective reduction of critical animal populations.

## 1. Einleitung

Das Thema des diesjährigen Symposiums heißt „Pflanzengesellschaften als Lebensraum der Tiere – Interaktionen von Flora und Fauna“. In meinem Vortrag habe ich an die Stelle der Pflanzengesellschaften die Landschaft gesetzt. Unter „Landschaft“ wollen wir den von Tieren (und Menschen) besiedelten Raum verstehen. Dessen Struktur ist geprägt durch die Oberflächengestalt, durch Vegetation und Gewässer, aber auch durch die Nutzung.

Die Landschaft ist ein mehr oder weniger abwechslungsreiches Mosaik von Ökosystemen. Viele, aber durchaus nicht alle, stehen auch in einer funktionalen Beziehung zueinander, beispielsweise durch Stofftransporte, u. a. auch durch Tiere, die verschiedene Ökosysteme als „Teillebensräume“ nutzen, zum Beispiel im saisonalen Wechsel (Sommer/Winter oder Trockenzeit/Regenzeit) oder auch als Nahrungserwerbs- bzw. Brutbiotope. Zumeist wirken die Tiere unauffällig, und ihre Bedeutung für die Struktur, die Funktion und die Entwicklung der Ökosysteme ist oft sehr schwer zu erfassen. Nur in den wenigsten Fällen treten sie als „Gestalter der Landschaft“ in Erscheinung, wie es etwa bei vielen Termitenarten oder den Bibern der Fall ist. Gleichwohl bietet eine eingehendere Beschäftigung mit den Tieren manch überraschende Einblicke in Funktion und die Dynamik der Ökosysteme.

## 2. Funktionen und Wirkungen der Tiere

### 2.1 Stoffumsatz in und Stoffflüsse zwischen Ökosystemen

Am Stoffumsatz in den Ökosystemen sind die Tiere primär durch den Verbrauch organischer Substanz und ihre Ausscheidungen beteiligt. So überrascht es auch nicht, dass in den üblichen Ökosystemmodellen die Funktion der Tiere gewöhnlich auf ihre Rolle als Konsumenten und Destruenten reduziert dargestellt wird. Allenfalls tauchen sie noch als Samenverbreiter oder Bestäuber auf. Die relative Bedeutung der Tiere gegenüber den übrigen Ökosystemkomponenten erscheint darin sehr gering. Der Einfluss der Tiere auf ihren Lebensraum beschränkt sich aber nun nicht allein auf den Verzehr grüner Substanz. Rehe und Hirsche zum Beispiel verbrauchen in unseren Wäldern nur einen sehr geringen Teil Grünmasse, können aber durch Verbiss und Vertritt die Regeneration der Bestände erheblich beeinträchtigen und sogar deren Existenz gefährden. Auch phyllophage Käfer und viele andere Insekten beeinflussen den Wald weniger über die Menge der von ihnen gefressenen Blätter als vielmehr über die „Auslichtung“ des Kronendaches sowie durch ihre mineralreichen Ausscheidungen und Leichen. Die nunmehr günstigeren Lichtverhältnisse am Waldboden und die bessere Nährstoffversorgung (erhöhte Mineralisierung) fördern unter Umständen die Verjüngung und das Wachstum der jungen Waldbäume im Unterwuchs. Das üppigere Wachstum am Waldboden kann den Produktionsverlust im Kronenraum durchaus wettmachen.

Die durch Tiere verursachten Stoffflüsse zwischen Ökosystemen erreichen in manchen Fällen ein kaum vermutetes Ausmaß. Besonders deutlich wird dies in den großen Kolonien von Meeresvögeln, zum Beispiel der Pinguine, an den Küsten der Antarktis. Die gesamte Nahrungskette und der Stoffumsatz auf dem Lande basieren auf diesem Eintrag mariner organischer Substanz. Extrem hohe Nährstoffeinträge beobachten wir auch in und am Fuß von Vogelfelsen in anderen Regionen. Ein gutes Beispiel dafür bietet die aus 22 000 Brutpaaren bestehende Kolonie von Dreizehnmöwen (*Rissa tridactyla*) auf Ekkerøy (Varangerfjord, Nordnorwegen). Unmittelbar am Fuß des Kliffs liegen kleine Kartoffeläcker, die auf natürliche Weise mit den aus dem Kliff stammenden Nährstoffen gedüngt werden (Abb. 1). Auch Säugetiere können zu nicht unbeträchtlichen Stofftransporten von einem Ökosystem ins andere beitragen. Grizzlybären (*Ursus arctos horribilis*) zum Beispiel setzen an den Flussufern und den ufernah gelegenen Waldbeständen mit ihrem Urin und Kot beträchtliche Mengen von Nährstoffen ab, die sie mit den erbeuteten Lachsen aufgenommen haben (HILDEBRAND et al. 1999). Im Bereich der uferbegleitenden Latrinen von Fischottern (*Lutra canadensis*) sind ebenfalls signifikante Nährstoffanreicherungen zu beobachten (BEN-DAVID et al. 1998) In umgekehrter Richtung, vom Land zum Wasser, erfolgt zum Beispiel der Nährstofftransport durch Flusspferde. Sie grasen während der Nacht in der Savanne und setzen ihren Kot und Urin in den Gewässern ab (LAWS 1968). Auch die Wildgänse, die zu Zehntausenden auf den die Oostvaardersplassen (Niederlande) umgebenden landwirtschaftlichen Nutzflächen äsen, aber im zentralen Bereich dieser Flachgewässer übernachten und ihren Kot absetzen, haben zu einer beträchtlichen Eutrophierung der Gewässer geführt (KRÜGER 1999).

### 2.2 Samenverbreitung

Während die Bestäubung im wesentlichen durch Insekten sowie durch Vögel und bei manchen Pflanzen auch durch Fledermäuse erfolgt, sind an der Samenverbreitung viele Tiergruppen beteiligt: Insekten, Amphibien, Reptilien, Säugetiere – von der Maus bis zum Elefanten – und vor allem Vögel. Die zoochore Samenverbreitung kann die Zusammensetzung, die Sukzession und Struktur von Pflanzenbeständen maßgeblich beeinflussen.

Besonders eindrucksvoll ist die Samenverbreitung durch Häher, zum Beispiel Tannenhäher. Sie horten die schweren ungeflügelten Samen von *Pinus cembra* und einer Reihe ande-

Tab. 1: Durch Häher verbreitete subalpine Kiefernarten (nach verschiedenen Quellen, aus HOLTMEIER 1993).

Kiefernart	Häherart	Region
<i>Pinus cembra</i>	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	Alpen, Karpaten, Sibirien, nördl. Mongolei
<i>Pinus sibirica</i>	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	Sibirien, nördl. Mongolei
<i>Pinus pumila</i>	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	Nordost-Sibirien, Korea, Japan
<i>Pinus koraiensis</i>	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	Südost-Sibirien, östliche Mandschurei, Korea, Japan
<i>Pinus albicaulis</i>	<i>Nucifraga columbiana</i>	Nordamerika
<i>Pinus flexilis</i>	<i>Nucifraga columbiana</i>	Nordamerika

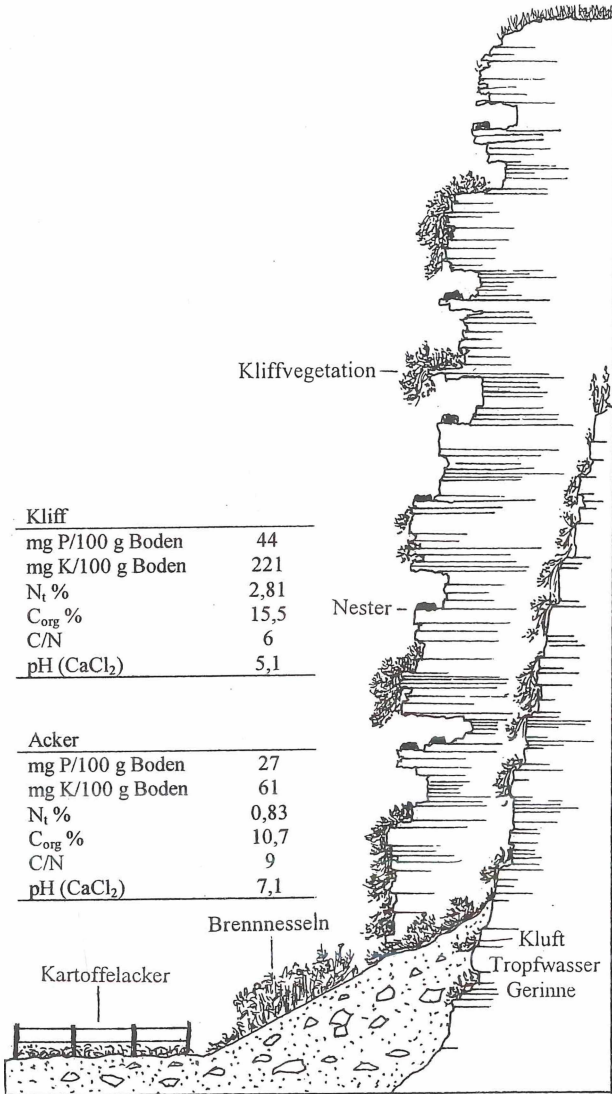


Abb. 1: Schematisches Profil durch ein ca. 12-15 m hohes Kliff mit einer Brutkolonie von Dreizehenmöwen auf Ekkeröy. Die Ergebnisse der bodenchemischen Analysen beziehen sich auf 0 - 5 cm Tiefe (aus HOLTMEIER 2002, ergänzt).

rer Steinkiefern (Tab. 1). Werden die Vorratslager später nicht genutzt, so können die Samen keimen. Viele dieser Sämlinge wachsen zu Bäumen heran. Ohne die Samenverbreitung durch Häher wäre in der Nacheiszeit die Ausbreitung zahlreicher Baum- und Straucharten mit schweren, ungeflügelten Samen erheblich langsamer verlaufen. In Europa war der Eichelhäher entscheidend an der nacheiszeitlichen Ausbreitung von Eiche, Buche und Hasel beteiligt. Der Dickschnäbelige Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes*) ermöglichte nach dem Rückzug der Alpengletscher die rasche Wiedereinwanderung der Arve in die Zentralalpen und verschaffte ihr auf diese Weise in den Hochlagen einen Konkurrenzvorteil gegenüber der später eingewanderten Fichte (MATTES 1978). Insbesondere nach dem Rückgang der Waldweide und vom Menschen gelegter Waldbrände prägt er in starkem Maße die Entwicklung und die Strukturen der seit mehreren tausend Jahren anthropogen überprägten Arven-Lärchenwälder und „sorgt“ heute für eine relativ rasche natürliche Wiederbewaldung aufgelassener Alpweiden und anderer in der Vergangenheit durch den Menschen entwaldeter Hochlagen durch die Arve (HOLTMEIER 1966; MÜTERTHIES 2002). Auch die Besiedlung der in jüngerer Zeit eisfrei gewordenen Gletschervorfelder und Seitenmoränen durch die Arve ist sein Werk. Die Verbreitung der Samen durch den Häher ist wesentlich effektiver als die anemochore Samenverbreitung (Tab. 2). In Nordamerika verbreitet der Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*) die Samen von *Pinus flexilis* und *Pinus albicaulis* über die obere Waldgrenze hinaus und trägt entscheidend zur Wiederbewaldung von Brandflächen bei (Literatur dazu in HOLTMEIER 2002).

Tab. 2: Samenverbreitung durch Tannenhäher und Wind (aus HOLTMEIER 2000).

Tannenhäher	Anemochore Verbreitung
<ul style="list-style-type: none"> <li>• große energiereiche Samen</li> <li>• durchgehend gute Samenqualität (gezielte Auswahl)</li> <li>• Transportdistanz abhängig vom Aktionsradius der Häher und von der Attraktivität der Gelände- und Vegetationsstrukturen für den Tannenhäher bei der Anlage von Vorratslagern</li> <li>• Anlage der Vorratsverstecke gezielt</li> <li>• "unterirdische" Samenverstecke für Samenprädatoren nicht sichtbar</li> <li>• Standorte der Vorratsverstecke relativ günstig für Keimung und Sämlingswachstum</li> <li>• vergleichsweise günstige Feuchtebedingungen für die Keimung der in der Streu oder im Oberboden versteckten Samen</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• kleine Samen, geringer Energiegehalt</li> <li>• Samenqualität sehr unterschiedlich</li> <li>• Transportdistanz abhängig von <ul style="list-style-type: none"> <li>- Höhe des Samenbaumes</li> <li>- Samengewicht</li> <li>- Größe der Beflügelung der Samen</li> <li>- Windgeschwindigkeit</li> <li>- Witterung (trocken, feucht)</li> <li>- Geländegestalt</li> <li>- Vegetationsbedeckung</li> </ul> </li> <li>• Anflugstelle der Samen "zufällig"</li> <li>• der Oberfläche aufliegende Samen sichtbar</li> <li>• da Samenanflug "zufällig", keine generelle Aussage hinsichtlich der Bedingungen für Keimung und Sämlingswachstum möglich</li> <li>• Samen auf der Bodenoberfläche stark wechselnden Feuchtebedingungen ausgesetzt, Vertrocknungsfahr groß</li> </ul>

Auch viele Kleinsäuger horten und verbreiten Pflanzensamen (Mäuse, Chipmunks, Hamster, Bilche, Eichhörnchen, Kängururatten u.a.m.). Den Großteil dieser Samen aber verbrauchen sie selbst. Vielfach reicht der Rest nicht mehr für eine effektive Verjüngung.

### 2.3 Bioturbation

An der Bioturbation sind zahlreiche Tiergruppen beteiligt: vor allem Regenwürmer, Ameisen, Termiten und andere Arthropoden sowie dauernd bodenbewohnende Kleinsäuger und grabende Tiere, die im Boden Baue anlegen. Die zum Teil mehrere Meter hohen, landschaftsprägenden Termitenhügel in manchen tropischen Grasländern machen unmittelbar sichtbar, welche gewaltigen Mengen Boden diese Tiere zu bewegen imstande sind. Auch Maulwürfe, Taschenratten, Präriehunde, Ziesel und andere bodenbewohnende Kleinsäuger bringen

große Mengen an Lockermaterial an die Erdoberfläche und transportieren organisches Material (Nahrung, Heu, Ausscheidungen) in tiefere Bodenhorizonte. Vertritt durch Huftiere führt ebenfalls zur Durchmischung des Bodens. Eine überaus intensive Bioturbation beobachten wir zudem in den Brutkolonien vieler Meeresvögel (Pinguine, Sturmvögel u. a.), die unterirdische Bruthöhlen anlegen.

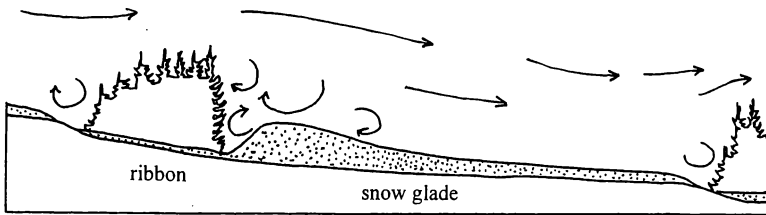
Die Bioturbation führt zu Veränderungen der bodenphysikalischen und bodenchemischen Verhältnisse sowie häufig auch zu Bodenerosion. Diese Einflüsse haben wiederum Veränderungen der Pflanzendecke zur Folge. Wombats (*Lasiorhinus latifrons*) zum Beispiel können große Flächen in nahezu vegetationslose „Mondlandschaften“ verwandeln. „Pocket gopher“ (*Thomomys talpoides*) und Ameisen, die den Ausbruch des Mount St. Helens (1980) im Boden überlebt hatten, brachten „alten“ Boden samt den darin enthaltenen Mykorrhizapilzen an die Oberfläche. Schon bald kam an diesen Stellen eine im Vergleich zu den nicht überdeckten Ascheflächen deutlich artenreichere Vegetation auf. Die Erdhügel weisen einen höheren Gehalt an organischer Substanz und einen höheren Feinbodenanteil auf als die Tephra. Sie besitzen daher eine höhere Feldkapazität als die reinen Ascheböden. Auch der Nährstoffgehalt und die Kationenaustauschkapazität der Ascheböden sind wesentlich geringer als in den „mounds“ (ANDERSEN & MACMAHON 1985).

Wir haben die Auswirkungen der „pocket gopher“ in „ribbon-forests“ der südlichen Rocky Mountains untersucht (HOLTMEIER 1982, 1987, 2002; SCHÜTZ 1998). Die Struktur der „ribbon-forests“ ist gekennzeichnet durch einen sich mehrfach wiederholenden Wechsel von quer zur vorherrschenden Windrichtung verlaufenden 10 m bis 30 m breiten Baumbeständen („ribbons“, *Abies lasiocarpa* und *Picea engelmannii*) und bis zu 100 m breiten, von üppigen subalpinen Wiesen bedeckten Lichtungen („snow glades“). Die „ribbon-forests“ liegen auf Leehängen unterhalb eines großen alpinen Schneeeinzugsgebietes. Von dort wird der Schnee durch die starken westlichen Winde leewärts verfrachtet und in den „ribbon-forests“ abgelagert. Die „ribbons“ wirken dabei wie Schneezäune und verstärken die Schneeeakkumulation (Abb. 2). Die großen Schneemengen verkürzen die Vegetationszeit, begünstigen die Ausbreitung von Schneepilzen (*Herpotrichia juniperi*) und verhindern auf diese Weise weitgehend das Aufkommen von Koniferenjungwuchs in den „snow glades“. Andererseits haben sie eine bis weit in den Sommer anhaltende relativ hohe Bodenfeuchte zur Folge, die wiederum die Entstehung geradezu luxuriös anmutender subalpiner, krautreicher Wiesen ermöglicht. Diese bieten den „pocket gophern“ eine optimale Nahrungsgrundlage. Die hohe Schneedecke schützt die Tiere zudem vor tiefen Wintertemperaturen und zahlreichen Fressfeinden. In der Schneedecke angelegte Tunnel ermöglichen ihnen im Winter eine höhere Mobilität. Während der schneefreien Zeit beschränkt sich die Aktivität der „pocket gopher“ auf die unmittelbare Umgebung ihrer Baue.

Jeder „pocket gopher“ verfügt über einen eigenen Bau mit einem vielfach verzweigten und größtenteils etwa 10 cm bis 30 cm unter der Bodenoberfläche verlaufenden Tunnelsystem, dessen Gesamtlänge mehrere Zehner von Metern erreicht. Ständig sind diese Bodenwühler damit beschäftigt, ihre Tunnelsysteme zu verändern. Den „Aushub“ häufen sie oberirdisch zu Maulwurfshügeln vergleichbaren „mounds“ auf. Außerdem „verfüllen“ sie die von ihnen in der Schneedecke angelegten winterlichen Tunnel mit organisch-mineralischem Lockermaterial. Nach der Schneeschmelze ist die Bodenoberfläche mit zahllosen dieser mehrere Zentimeter dicken Tunnelfüllungen bedeckt. In unseren Untersuchungsgebieten kann das Gewicht des Lockermaterials bis zu 30 t/ha betragen. Die daraus resultierenden bodenphysikalischen und -chemischen Veränderungen behandelt SCHÜTZ (1998).

Bei ihrer Grabtätigkeit drücken die „pocket gopher“ oftmals Koniferensämlinge und -jungpflanzen, die mitunter trotz der langen Schneedeckendauer in den „snow glades“ aufkommen konnten, aus dem Boden heraus. Andere werden mit dem Aushub oder auch den Füllungen der Schneetunnel überdeckt und sterben ab. Unter der Schneedecke „ringeln“ die „pocket

gopher“ zudem die Stämmchen junger Bäume, die dies nicht überstehen. Zudem fällt eventueller Koniferenjungwuchs oftmals dem Verbiss und Vertritt durch Wapitis (*Cervus canadensis*) und Maultierhirsche (*Odocoileus hemionus*) zum Opfer. Den Hirschen bieten die üppigen Wiesen der snow glades ebenfalls eine ergiebige Nahrungsgrundlage. Indem „pocket gopher“ und Hirsche die Ausbreitung von Koniferenjungwuchs in die „snow glades“ hinein hemmen, dürften sie dazu beigetragen haben, dass sich die „ribbon-forest“-Strukturen über lange Zeiten hinweg nicht wesentlich verändert haben.



in den ribbons	in den snow glades
<ul style="list-style-type: none"> <li>• relativ geringe Schneeakkumulation</li> <li>• relativ niedrige Bodentemperaturen</li> <li>• fast keine Feldschicht</li> <li>• hohe Schneeauflage</li> <li>• langsame Mineralisierung</li> <li>• keine pocket gopher</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• starke Schneeakkumulation verstärkt durch "Schneezaueneffekt" der ribbons</li> <li>• Schneedeckendauer bis Ende Juli, Anfang August (kurze Vegetationszeit)</li> <li>• langanhaltende Bodenfeuchte</li> <li>• nach Schneeschmelze und Abtrocknung relativ hohe Bodentemperaturen</li> <li>• rasche Mineralisierung</li> <li>• üppige Kraut – Grasvegetation</li> <li>• pocket gopher                         <ul style="list-style-type: none"> <li>- Anhäufung von Lockermaterial an der Oberfläche</li> <li>- Verbiss, Ringeln unter der Schneedecke</li> <li>- Herausdrücken von Koniferensämlingen</li> </ul> </li> <li>• Hirsche (Verbiss, Vertritt)</li> </ul>

Abb. 2: Schematisches Profil durch einen „ribbon forest“ (in Anlehnung an HOLTMEIER 1987, 2002).

## 2.4 Verbiss und Vertritt durch große Pflanzenfresser

Einen oft direkt erkennbaren und nachhaltigen Einfluss auf die Landschaft üben insbesondere große Huftierherden aus. Als grobe Regel kann gelten: je höher die Populationsdichte und je größer lokale Konzentrationen desto stärker die Auswirkungen der Tiere. Nicht nur domestizierte Weidetiere, sondern auch wildlebende Huftiere erreichen vielfach eine Dichte, welche die natürliche Tragfähigkeit der Landschaft überschreitet. Zumeist hat der Mensch aus wirtschaftlichem oder jagdlichem Interesse die Entwicklung hoher Wildbestände gefördert.

In Wäldern kann starker Verbiss, beispielsweise durch Hirsche oder Rehe, zu Krüppelwuchs führen und die Verjüngung der Wälder hemmen oder sogar völlig ausschließen. Wie stark die Auswirkung zu hoher Schalenwildbestände auf die Regeneration ist, zeigt sich besonders dort, wo Waldflächen wildsicher eingezäunt wurden. Innerhalb solcher Einzäunungen im Rocky Mountain National Park (Colorado) konnten sich in anderthalb Jahrzehnten durch Wurzelbrut nahezu undurchdringliche Espenbestände (*Populus tremuloides*) entwickeln, während außerhalb weder Wurzelschösslinge noch Sämlinge aufzukommen vermochten. Entsprechende Beobachtungen machte man im Elk Island National Park (Alberta). Dort hatten sich nach Regulierungsabschüssen in den dreißiger und fünfziger Jahren des vorigen Jahrhunderts in der Prärie an vielen Stellen Espenbestände ausbreiten können. Die Wie-

deransiedlung der Bisons (*Bison bison*) und die gleichzeitige Zunahme der Wapitis (*Cervus canadensis*) begünstigten dann wieder die Ausbreitung des Graslandes (BLYTH & HUDSON 1987). Im Rocky Mountain National Park und anderen Teilen der südlichen Rocky Mountains zerstören die derzeitigen großen Wapiti-Herden oberhalb der Waldgrenze die ausgedehnten Weidengebüsche (*Salix brachycarpa*, *Salix planifolia*). Dies beeinträchtigt nicht nur den oberhalb der Waldbestände stellenweise aufkommenden Koniferenjüngwuchs, dem die Weidenflecken Wind- und Schneeschutz bieten, sondern gefährdet auch in zunehmendem Maße die Existenz der Schneehühner (*Lagopus leucurus*). Für sie bilden die Weidenknospen eine wichtige Nahrungsgrundlage. In den Wintereständen der Wapitis im Yellowstone National Park hat die Übernutzung der Weiden- und Pappelbestände zu einem deutlichen Rückgang der Weißwedelhirsche (*Odocoileus virginia*) und der Biber geführt.

Auf vor rund 35 Jahren eingezäunten Flächen im nördlichen Finnisch-Lappland konnte sich die für die Region typische Flechtenvegetation ungestört von der vorausgegangenen Beweidung erholen und vermittelt einen guten Eindruck vom ursprünglichen Vegetationsaspekt. Außerhalb der Zäune sind dagegen die Flechten infolge intensiver Beweidung durch Rentiere fast völlig verschwunden und haben Zwergsträuchern Platz gemacht. Rentiere gehören zu dieser Landschaft wie Lemminge und Schneehühner. Jahrhunderte lang war die Rentierhaltung die Existenzgrundlage der Lappen, ohne dass es zu einer Übernutzung gekommen wäre. Mit der Schließung der Staatsgrenzen zwischen Norwegen und Finnland (1853) aber wurden die Wanderungen der Herden in ihre traditionellen Sommerweidegebiete außerhalb der finnischen Staatsgrenze unterbunden, so dass der Beweidungsdruck drastisch zunahm. Während der siebziger bis Anfang der neunziger Jahre des 20. Jahrhunderts führte die moderne „Rentierindustrie“ zu einer Verdoppelung der Rentierbestände. Insbesondere im Waldgrenzbereich und in der alpinen Stufe haben die Herden inzwischen weithin die Pflanzendecke zerstört, vor allem in windausgesetztem Gelände, das die Rentiere im Sommer aufsuchen, um der Mückenplage zu entgehen. Seit rund dreißig Jahren müssen die Herden während des Winters wegen Nahrungsmangel sogar mit Heu und auch importierten Flechten gefüttert werden. Am meisten hat die Moos- und Flechtenvegetation unter Überbeweidung und Vertritt gelitten. Eine weithin erhebliche Bodenerosion ist die unmittelbare Folge, insbesondere auf erosionsanfälligem sandigen Substrat. Ursache ist aber nicht allein die rein mechanische Zerstörung der Vegetation, sondern auch die danach ausbleibende Streuzufuhr. Wird keine frische Streu mehr zugeführt, so hat dies den Abbau der alten organischen Auflage und Freilegung des Mineralbodens zur Folge. Wegen seiner hohen Durchlässigkeit und des geringen Humusgehaltes des Bodens sind diese Standorte trocken und nährstoffarm (BROLL 2000; HOLTMEIER et al. 2003).

Die Situation ist aber noch komplexer. Den zahlreichen, teils schon stark verrotteten Wurzelstöcken und anderen Holzresten nach zu urteilen waren große, heute waldlose Areale unterhalb der aktuellen Baumgrenze früher von offenem Birkenwald bedeckt. Dieser ist mit großer Wahrscheinlichkeit dem Kahlfraß während zyklischer Massenvermehrungen des Grünen Spanners (*Epirrita autumnata*) zum Opfer gefallen (HOLTMEIER 2002; HOLTMEIER et al. 2003). Erst danach konnte der Wind auch den Boden angreifen. Derzeit schließen die extremen Standortbedingungen (Trockenheit, Nährstoffmangel, Temperaturextreme) eine Wiederbesiedlung dieser Standorte durch die Fjellbirke (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) nahezu aus (HOLTMEIER et al. 2003)

Rentiere und Grüner Spanner haben dazu beigetragen, dass die Fjellbirkenwälder in den höheren Lagen wohl schon immer relativ offen waren (s. auch OKSANEN et al. 1995). Nachhaltig „gestört“ wurde dieses Ökosystem aber erst durch die mit der Schließung der Staatsgrenzen „erzwungene“ ganzjährige Nutzung der Weidegebiete und die moderne „Rentierindustrie“ (u. a. KÄYHKÖ & PELLIKKA 1994; HELLE 2001).

### 3. Auswirkungen von Ansiedlungen

#### 3.1 Säugetiere in Neuseeland

Zufällige und beabsichtigte Ansiedlungen von Tieren in fremden Lebensräumen haben oftmals zu unerwarteten und zum Teil auch für den Menschen problematischen Konsequenzen geführt (zur weiteren Information HOLTMEIER 2002). Geradezu dramatisch und in ihrem Ausmaß wohl nicht vorhersehbar waren unter anderem die Folgen der Ansiedlung von Rotwild (*Cervus elaphus*) in Neuseeland. Dank günstiger Lebensbedingungen konnte es sich sehr rasch ausbreiten. Die intensive Bejagung drängte es aber mehr und mehr in die oberen Grenzbereiche der dichten, als Rotwildbiotop wenig geeigneten Gebirgswälder und das Höhengrasland zurück. Verbiss und Vertritt hatten Vegetationszerstörung und verstärkte Bodenabtragung zur Folge. Im Tussock-Höhengrasland war und ist vor allem das snow tussock (*Chionochloa pallascens*) betroffen, das eine wichtige Sommernahrung für den flugunfähigen Takahé (*Notornis hochstetteri (mantelli)*) bildet. Nur wenn es gelingt, das Rotwild auf einem so niedrigen Niveau zu halten, das die allmähliche Erholung des snow tussock zulässt, wird dieser Vogel überleben können (LEE et al. 2000).

Das Rotwild allein wäre im Gebirgswald vielleicht nicht zu einem derart gravierenden Problem geworden, wenn nicht seit Mitte des neunzehnten und bis weit ins zwanzigste Jahrhundert hinein der Fuchskusu (*Trichosurus vulpecula*, in Neuseeland fälschlich auch Opossum oder kurz „Possum“ genannt) eingeführt worden wäre. In den Bergwäldern des „Westland“ (Südinselfrisst es vor allem die Baumkronen kahl, vornehmlich auf den ihm besonders zuzugenden strahlungsexponierten, warmen Nordhängen. Mit der Auslichtung des dichten Kronendaches verbessern sich die Lichtbedingungen für die Krautvegetation am Waldboden, und das Rotwild drängt „von oben“ in diese Bestände hinein. Starker Verbiss schließt eine natürliche Verjüngung weitgehend aus. Die Auflichtung der Wälder schreitet zunehmend rascher voran, und die sehr hohen Niederschläge tragen den nunmehr ungeschützten Waldboden ab (SCHWEINFURTH 1966). Kaum weniger schwer wiegen die durch die ebenfalls angesiedelten Gämsen (*Rupicapra rupicapra*) und Tahrs (*Hemitragus jemlahicus*) verursachte Zerstörung der Pflanzendecke im Tussock-Höhengrasland und die nachfolgenden Erosionsschäden (HOLTMEIER 2002, dort weitere Literaturhinweise).

Auch die Ansiedlung des Europäischen Wildkaninchens hatte in Neuseeland schwerwiegende Schäden an der Vegetation und Bodenerosion in den tieferen Lagen der trockenen Berg- und Hügelländer auf der Südinselfolge. Die schon durch intensive Schafbeweidung und häufige, zumeist vom Menschen entfachte Brände degradierte Vegetation sowie die graubraunen Steppenböden boten den Kaninchen optimale Existenzbedingungen. Sie wurden zu einer Plage, derer man trotz konzentrierter Bekämpfungsmaßnahmen bislang nicht Herr werden können.

#### 3.2 Schneeziegen in den Olympic Mountains (USA)

Während der zwanziger Jahre des vorigen Jahrhunderts wurde in den Olympic Mountains (Washington) rund ein Dutzend Schneeziegen (*Oreamnos americanus*) ausgesetzt. Mitte der achtziger Jahre hatte der Bestand eine Höhe von über 1000 Tieren erreicht. Schon in den sechziger Jahren waren Zerstörungen der alpinen Vegetation vor allem durch Vertritt, Staubsuhlen und nachfolgende Winderosion unübersehbar. Sie wurden vor allem den Schneeziegen zugeschrieben. Durch Einfangen konnte der Bestand um etwa ein Drittel reduziert werden, bei weitem zu wenig, wie vor allem diejenigen meinen, die in den Schneeziegen „Exoten“ sehen, die nicht zur ursprünglichen Fauna der Olympic Mountains gehören und beseitigt werden sollten. Der Streit um Eliminierung oder Duldung ist längst nicht beendet. Befürworter der Schneeziegen führen ins Feld, dass unter anderem das Parkpersonal an dem Schneeziegen-



problem nicht ganz unschuldig ist, hatte es doch Salzlecken angelegt, um die Tiere besser beobachten und leichter einfangen zu können. Dies hat zeitweilig hohe lokale Ziegenkonzentrationen zur Folge, wie übrigens auch die zahllosen von den Parkbesuchern hinterlassenen, ebenfalls salzigen Urinflcken. Ebenso ist es kaum möglich, zweifelsfrei nachzuweisen, dass allein die Schneezeigen diese Schäden verursachen. Daran beteiligt sind nämlich auch die zahlreichen Maultierhirsche sowie Schneerutsche, Kammeisbildung und Winderosion auf ohnehin vegetationslosen Flächen.

## 4. Auswirkungen von Wiederansiedlungen

Auch mit der Wiederansiedlung von Tierarten in ihren ehemaligen Lebensräumen sind oftmals Wirkungen auf die Landschaft verbunden, die zu ständigen Konflikten u. a. mit den ebenfalls auf diese Räume gerichteten Nutzungsansprüchen des Menschen führen. Eines der bekanntesten Beispiele ist die Wiederansiedlung des Bibers in Nordamerika, Russland, Nord-europa und Mitteleuropa, u. a. auch in Deutschland. Der Biber ist eine sogenannte „Schlüsselart“ und der Inbegriff eines landschaftsgestaltenden Tieres.

### 4.1 Biber

Fast überall, wo man den Biber wieder ansiedelte, waren diese Aussetzungen im biologischen Sinne „erfolgreich“, d. h. es sind überlebensfähige Populationen entstanden. An den Ober- und zum Teil auch den Mittelläufen der Fließgewässer in den Rocky Mountains zum Beispiel haben Tausende von Biberbachsystemen zu einer aus Sicht des Menschen positiven Entwicklung der hydrologischen Verhältnisse in den Einzugsgebieten der Gebirgsflüsse geführt. Abflussspitzen nach Starkregen und Schneeschmelze wurden merklich gedämpft, Überschwemmungen und Erosion gingen zurück. Manche vorher im Sommer trockenfallende Bäche führten wieder dauernd Wasser, und die Biberbachsysteme zogen Wild und Wasservögel in großer Zahl an. Auch als Angelgewässer gewannen sie zunehmend an Bedeutung.

Es hat sich aber bald gezeigt, dass nur eine regelmäßige Populationskontrolle ein Abwandern überzähliger Biber in andere Gewässerabschnitte verhindern kann, in denen sie unter den heutigen Verhältnissen „unerwünscht“ sind, weil sie beispielsweise einem künstlichen Bewässerungssystem den „Hahn zudrehen“, auf Privatland Bäume fällen oder auch Kulturland und Verkehrswege unter Wasser setzen. Im Süden der USA, so unter anderem in der Golfebene, sind Biber inzwischen zu einer Plage geworden. Das im Gegensatz zu den Gebirgstälern nahezu unbegrenzte Raum- und Nahrungsangebot hat ihre Populationen stark anwachsen lassen. Längst verursachen die durch Biber verursachten Schäden Millionenhöhe. So müht man sich heute durch umfangreiche Bekämpfungsmaßnahmen die Biberpopulationen auf ein „verträgliches“ Maß zu reduzieren. Berichte über nicht mehr tolerierbare Biberschäden kommen auch aus Schweden, Finnland, Lettland und Estland.

Auch in Deutschland und Nachbarländern (Niederlande, Schweiz) zeigt sich inzwischen, dass eine konfliktlose Wiedereingliederung des Bibers in die heutige, vielfältigen Nutzungsansprüchen unterliegende Landschaft nicht in allen seinen ursprünglichen Verbreitungsgebieten möglich ist (u. a. HOLTMEIER 2002, dort zahlreiche Literaturhinweise). Auf Dauer wird man um ein gezieltes und keineswegs kostenloses Biber-Management vielfach nicht umhinkommen.

### 4.2 Steinwild

Das Steinwild (*Capra ibex*) war in den Alpen infolge übermäßiger Nachstellung bis auf einige Reliktpopulation ausgestorben. In vielen Gebieten sind dank umfangreicher Aussetzungen, vor allem seit Beginn des 20. Jahrhunderts, wieder überlebensfähige Kolonien ent-

standen. Die Steinwildkolonie bei Pontresina im Oberengadin ist heute die größte in den Alpen. Schon während der fünfziger Jahre des vorigen Jahrhunderts waren allenthalben Verbiss-, Schlag- und „Fegeschäden“ im Bergwald und in den Hochlagenaufforstungen auf den über dem Höhenkurort steil aufragenden Hängen des Schafberges zu beobachten. Die Aufforstungen dienen der Lawinenvorbeugung. Zwanzig Jahre später hatten diese Schäden ein im Hinblick auf die Sicherheit Pontresinas nicht mehr vertretbares Ausmaß erreicht. Noch problematischer war und ist aber die durch Vertritt intensivierte Hangerosion oberhalb der Waldbestände. Die Vegetationsdecke war schon durch die riesigen Schafherden aus den Bergamasker Alpen sehr stark in Mitleidenschaft gezogen worden, die bis Ende des 19. Jahrhunderts regelmäßig die Hänge des Schafberges beweidet hatten (daher auch der Name „Schafberg“). Das Steinwild setzte die Zerstörung der Vegetationsdecke fort, insbesondere auf den süd- bis südwestexponierten Steilhängen, wo es sich den größten Teil des Jahres aufhält. Auf den vegetationslosen oder nur spärlich bewachsenen Flächen bildet sich besonders während der Übergangsjahreszeiten häufig Kammeis, das die Bodenabtragung beschleunigt und zu Rutschungen führt (Abb. 3; HOLTMEIER 1969, 2002). Bereits während der sechziger Jahre des vorigen Jahrhunderts versuchte man, die Population zu reduzieren, gegen starken Widerstand der Hotelbesitzer und anderer am Tourismus Interessierter. Gleichwohl stieg der Bestand weiter an und lag zwischen 1983 und 1995 durchgehend bei weit über 1000 Tieren. Mit fast 1700 Steinböcken wurde 1990 die höchste Dichte erreicht. Zweifelsohne hätten irgendwann – spätestens, wenn die ökologische Tragfähigkeit des Biotops überschritten worden wäre – natürliche Regulierungsmechanismen dem weiteren Wachstum der Kolonie eine Grenze gesetzt, so wie es in der vom Menschen ungestörten Natur immer der Fall war. Angesichts der wachsenden Gefährdung von Pontresina hätte man darauf aber nicht warten können. Dank der Umsetzung eines wildbiologische Erkenntnisse in besonderem Maße berücksichtigenden Abschussplanes ist es gelungen, den Bestand seit 1996 konstant unter 1000 Individuen zu halten und damit das Problem etwas zu entschärfen, ganz abgesehen davon, dass sich mit den Regulierungsabschüssen auch noch ein Ertrag erwirtschaften lässt. Das Wildpret wird jedenfalls sehr geschätzt. Bislang hat sich die Pflanzendecke aber nicht erholen und die offenen Flächen wiederbesiedeln können.

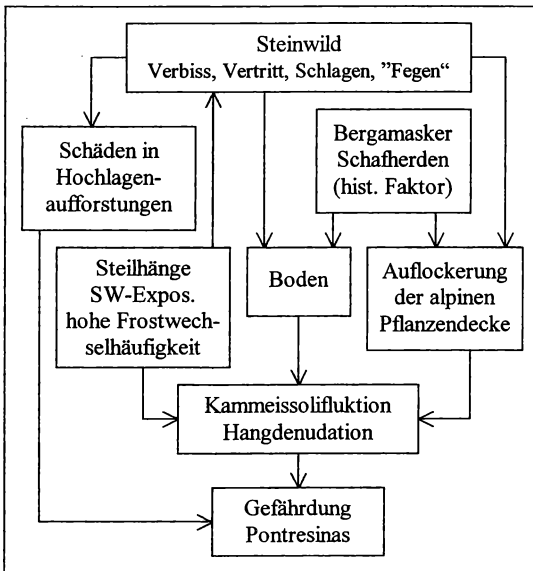


Abb. 3: Das Steinwild als „Sicherheitsrisiko“ für die Gemeinde Pontresina (Entwurf Holtmeier).

## 5. Veränderungen des Lebensraumes und ihre Folgen

### 5.1 Afrikanische Blutschnabelweber

Veränderungen der ursprünglichen Lebensräume durch den „Störfaktor Mensch“ können dazu führen, dass „unauffällige“ Tiere plötzlich zu regelrechten „Katastrophen“ werden. Dies gilt zum Beispiel für die Masseninvasionen Afrikanischer Blutschnabelweber ( *Quelela quelea* ). Auf der Suche nach Grassamen ziehen sie in den Savannen umher und fallen dort zu Hunderttausenden ein, wo nach Beginn der Regenzeit die frischen annuellen Gräser schon Samen angesetzt haben. Ursprünglich lebten diese Vögel von den Samen der wilden Gräser. Mit dem Getreideanbau bot sich eine zusätzliche Nahrungsgrundlage, und bald schon wurden diese Vögel zu einer „Landplage“. Allein fehlende Wasserstellen begrenzten ihren Aktionsradius. Infolge der rapide anwachsenden Bevölkerung aber sind die Getreideanbauflächen erheblich ausgeweitet und gleichzeitig immer neue Bewässerungseinrichtungen angelegt worden. Nunmehr ist nicht nur Nahrung im Überfluss vorhanden, sondern stets auch Wasser in erreichbarer Nähe, selbst während der Trockenzeit. Praktisch jedes Getreidefeld ist heute für die Webervogelschwärme erreichbar. Wahrscheinlich hat auch die Überbeweidung der Savanne, die eine Zunahme der von den Webervögeln bevorzugten annuellen süßen Gräser zur Folge hatte, die Situation verschärft. Die Masseninvasionen der Webervögel stellen heute eine oftmals noch größere Katastrophe dar als die Heuschreckenschwärme. Weder chemische Bekämpfungsmittel noch Flammenwerfer und Brandbomben haben bislang Abhilfe schaffen können (GTZ 1987; PEVELING 1990; DREISER 1993).

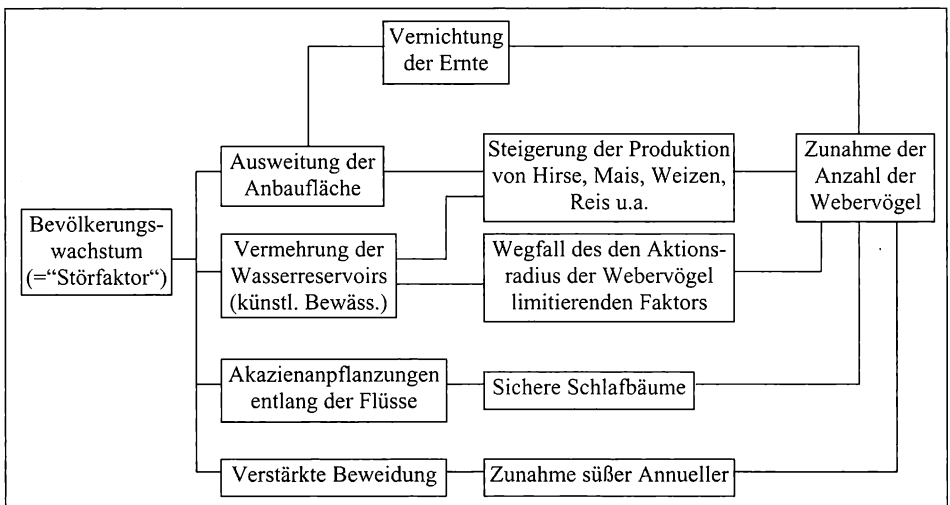


Abb. 4: Bevölkerungswachstum und seine Wirkungen auf die Blutschnabelweber und den Lebensraum (nach verschiedenen Quellen, aus HOLTMEIER 2002).

### 5.2 Afrikanische Elefanten

Elefanten waren ursprünglich über weite Teile des Afrikanischen Kontinents verbreitet. In den Savannen waren sie ein „Schlüsselfaktor“. Der Mensch hat durch die Umwandlung riesiger Landflächen in Acker- und Weideland die traditionellen saisonalen Wanderwege der Elefanten außer Funktion gesetzt und ihr einstiges Areal auf einige „Restlebensräume“ eingeschränkt. Dazu zählen in erster Linie die großen Nationalparks. Dort waren die ursprünglichen

chen Elefantenpopulationen wohl nur selten so hoch wie die heutigen. In vielen Parks überschreitet heute der Elefantenbestand die ökologische Tragfähigkeit bei weitem. Unübersehbar sind vor allem die Zerstörungen der Vegetation in der Baumsavanne. Der mit dem rasanten Wachstum der Bevölkerung zunehmende Nutzungsdruck im Umfeld der Parks lässt keine Erweiterung der „Restlebensräume“ zu. Nur wenn es gelingt, die Elefantenbestände auf das der Biotopkapazität entsprechende Maß zu reduzieren, lässt sich nicht nur ihr Überleben sichern, sondern auch die für die Baumsavanne typische Biodiversität erhalten. Reduzierungsmaßnahmen – gewöhnlich Abschuss – stoßen aber in der Öffentlichkeit zumeist auf heftigen Widerstand. Im Tsavo-Nationalpark zum Beispiel mussten seinerzeit dringend notwendige Regulierungsabschlüsse aufgrund wütender Proteste von „Tierschützern“ in aller Welt eingestellt werden. Nach Abbruch der Regulierungsmaßnahmen wuchs die Population weiter an, und die „Tierschützer“ hatten ein gutes Gewissen. Dann aber führte eine große Dürre (1970/71) zum totalen Zusammenbruch des Elefantenbestandes. Vor allem Elefantenkühe und Jungtiere waren betroffen.

## 6. Schlussbemerkung

Bevor der Mensch auf der Bildfläche erschien, bestimmte ausschließlich die ökologische Tragfähigkeit des Lebensraumes die Entwicklung und den Fortbestand der Tierpopulationen. Wir aber haben es größtenteils mit Landschaften zu tun, in denen der Mensch die eingespielten ökologischen Wirkungsgefüge mehr oder weniger „durcheinander“ gebracht hat, selbst in entlegenen Regionen. Während dabei viele Arten verschwunden sind oder in kaum auf Dauer überlebensfähigen Restpopulationen existieren, konnten die Populationen anderer Spezies infolge veränderter Landschaftsstrukturen, verminderter Konkurrenz oder auch gezielter Hege stark anwachsen. Damit haben auch ihre Wirkungen auf die Landschaft erheblich zugenommen und zum Teil ein Ausmaß erreicht, das nicht nur zu mitunter erheblichen Konflikten mit den auf dieselben Lebensräume gerichteten Nutzungsinteressen führt, sondern bisweilen sogar den Fortbestand dieser Populationen (z. B. Elefanten) gefährdet. Dies haben die vorangegangenen Beispiele gezeigt. In vielen Gebieten gibt es einfach „zu viele“ Hirsche, Rehe, Steinböcke, Schneeziegen, Biber oder Elefanten. Um unerwünschte Wirkungen zu reduzieren, muss bei der Ursache, den auslösenden Faktoren eingegriffen werden. So können Nutzungsänderungen, wie zum Beispiel andere Waldbewirtschaftungsformen, dazu beitragen, das Rotwildproblem zu entschärfen. Gleichwohl dürften ständige Populationskontrollen unerlässlich bleiben. Dies gilt ebenso für die Schneeziegen, die Steinböcke, die Biber und die Elefanten. Herausfangen und Aussetzung in anderen Gebieten haben sich im allgemeinen als zu aufwendig erwiesen. So bleibt aus Kostengründen zumeist nur der Abschuss oder anderweitige Eliminierung „überzähliger“ Tiere. Dagegen aber steht oft die von Emotion belastete Einstellung der Öffentlichkeit zu den Tieren, wie wir es bei den Regulierungsbemühungen im Tsavo Nationalpark erlebt haben. Man kann sich gut den „Aufschrei“ der Tierfreunde und Naturschützer bei uns vorstellen, wenn es in konfliktträchtigen Gewässerabschnitten (z. B. einsturzfähig gefährdete Uferböschungen) dem „fleißigen“ und so sympathischen Biber an den Kragen gehen würde. Wenn dagegen Heuschreckenschwärme in Afrika oder Australien mit wirklich allen Mitteln bekämpft werden, regt sich keiner auf. Vielleicht würde es helfen, sich von der verbreiteten „Bambi-Mentalität“ freizumachen und die Tiere in diesen Fällen als „Faktoren“ zu betrachten, sie u. a. auch an ihren Wirkungen in den Ökosystemen zu „messen“ und dabei auch dem Menschen die Nutzung der Landschaft zuzugestehen.

## Literatur

- ANDERSEN, D. C. & MACMAHON, J. A. (1985): Plant succession following the Mount St. Helens volcanic eruption by a burrowing rodent, *Thomomys talpoides*. – The American Midland Naturalist **114** (1): 62-69.
- BEN-DAVID, M., BOWYER, R. T., DUFFY, L. K., ROBY, D. D. & SCHELL, D. M. (1998): Social behavior and ecosystem processes: River otter latrines and nutrient dynamics of terrestrial vegetation. – Ecology **79** (7): 2567-2571.
- BLYTH, C. B. & HUDSON, R. J. (1987): A plan for management of vegetation and ungulates, Elk Island National Park. – Canadian Parks Service, Elk Island National Park, Alberta.
- BROLL, G. (2000): Influence of overgrazing by reindeer on soil organic matter and soil microclimate of well-drained soils in the Finnish Subarctic. – In: Global climate change and cold regions ecosystems (LAL, R., KIMBLE, J. M. & STEWART, B. A., Hrsg.), Advances in Soil Science: 163-172, Boca Raton.
- DREISER, C. (1993): Mapping and monitoring of *Quelea quelea* habitats in East Africa. – Berliner geographische Studien **37**.
- GTZ (1987): The ecology and control of the red-billed weaver bird (*Quelea quelea* L.) in Northeast Nigeria. – Eschborn.
- HELLE, T. (2001): Mountain birch forests and reindeer husbandry. – In: Nordic mountain birch ecosystems (WIELGOLASKI, F. E., Hrsg.): 279-291, New York, London.
- HILDEBRAND, G. V., HANLEY, T. A., ROBBINS, C. T. & SCHWARTZ, C. C. (1999): Role of brown bears (*Ursus arctos*) in the flow of marine nitrogen into a terrestrial ecosystem. – Oecologia **121**: 546-550.
- HOLTMEIER, F.-K. (1966): Die ökologische Funktion des Tannenhähers im Zirben-Lärchenwald und an der Waldgrenze im Oberengadin. – J. Ornithologie **4**: 337-345.
- HOLTMEIER, F.-K. (1969): Das Steinwild in der Landschaft von Pontresina. – Natur und Museum **99** (1): 15-24.
- HOLTMEIER, F.-K. (1982): „Ribbon-forest“ und „Hecken“ – streifenartige Verbreitungsmuster des Baumwuchses an der oberen Waldgrenze in den Rocky Mountains. – Erdkunde **36**: 142-153
- HOLTMEIER, F.-K. (1987): Beobachtungen und Untersuchungen über den Ausaperungsverlauf und einige Folgeerscheinungen in „ribbon-forests“ an der oberen Waldgrenze in der Front Range, Colorado. – Phytocoenologia **15** (3): 373-396.
- HOLTMEIER, F.-K. (1993): Der Einfluss der generativen und vegetativen Verjüngung auf das Verbreitungsmuster der Bäume und die ökologische Dynamik im Waldgrenzbereich. Beobachtungen und Untersuchungen in Hochgebirgen Nordamerikas und den Alpen. – Geoökodynamik **14**: 153-182
- HOLTMEIER, F.-K. (2002): Tiere in der Landschaft – Einfluss und ökologische Bedeutung. – Stuttgart.
- HOLTMEIER, F.-K., BROLL, G., MÜTERTHIES, A. & ANSCHLAG, K. (2003): Regeneration of trees in the treeline ecotone: northern Finnish Lapland. – Fennia (in press).
- HOWE, H. F. & WESTLEY, L. C. (1993): Anpassung und Ausbeutung: Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. – Heidelberg, Berlin, Oxford.
- KÄYHKÖ, J. & PELLIKKA, P. (1994): Remote sensing of the impact of reindeer grazing on vegetation in northern Fennoscandia using SPOT XS data. – Polar Research **13**: 115-124.
- KRÜGER, U. (1999): Das niederländische Beispiel: Die „Oostvaardersplassen“ – ein Vogelschutzgebiet mit Großherbivoren als Landschaftsgestalter. – Natur und Landschaft **74** (10): 428-435.
- LAWS, R. M. (1968): Interactions between elephant and hippopotamus populations and their environments. – East African Agricultural and Forestry Journal **33** (Special Issue): 140-147.
- LEE, W. G., FENNER, M., LOUGHAN, A. & LLOYD, K. H. (2000): Long-term effects of defoliation: incomplete recovery of a New Zealand alpine tussock grass, *Chionochloa pallescens*, after 20 years. – Journal of Applied Ecology **37**: 348-344.
- MATTES, H. (1978): Der Tannenhäher im Engadin. Studien zur Ökologie und Funktion im Arvenwald. – Münstersche Geographische Arbeiten **2**.
- MÜTERTHIES, A. (2002): Struktur und Dynamik der oberen Grenze des Lärchen-Arvenwaldes im Bereich aufgelassener Alpweiden im Oberengadin. – Arbeiten aus dem Institut für Landschaftsökologie **11**, Münster.
- OKSANEN, L., MOEN, J. & HELLE, T. (1995): Timberline patterns in northernmost Fennoscandia. Relativ importance of climate and grazing. – Acta botanicae Fennicae: 93-107.
- PEVELING, R. (1990): Nutzungsabhängige Zusammensetzung und Verbreitung südsomalischer Grasgesellschaften und ihr Einfluss auf das Schadenspotential von *Quelea quelea* (L.). – Geomethodica **15**: 107-139.
- SCHÜTZ, H.-U. (1998): Untersuchungen zur Ökologie von „ribbon-forests“ der Colorado Front Range (Rocky Mountains, U.S.A.) unter besonderer Berücksichtigung von *Thomomys talpoides* (Geomysidae). – Diss. Math.-Nat. Fak. Westf. Wilhelms-Universität, Münster.

SCHWEINFURTH, U. (1966): Neuseeland. Beobachtungen und Studien zur Pflanzengeographie und Ökologie der antipodischen Inselgruppe. – Bonner Geographische Abhandlungen 36.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Friedrich-Karl Holtmeier, Institut für Landschaftsökologie, Robert-Koch-Str.  
26, D-48149 Münster

e-mail: [holtmei@uni-muenster.de](mailto:holtmei@uni-muenster.de)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Holtmeier Friedrich Karl

Artikel/Article: [Der Einfluss der Tiere in der Landschaft 31-44](#)