

6 Zur Nahrungsökologie rezenter und vorzeitlicher Pflanzenfresser

Gedanken zum natürlichen Landschaftscharakter Mitteleuropas¹

Ruth M. Wokac

Die Gebärde der Seele, mit der sie ihre Welt greift, gestaltet das Gelände dieser Welt zur „Landschaft“
L. F. CLAUSS

Das Wort „Kulturlandschaft“ ist heute in aller Munde. Wir fühlen, daß die für unser Auge und Empfinden reizvolle Abwechslung von Feldern, Wiesen, Hecken, Bachauen etwas besonderes ist. Wir beobachten die Bedrohung dieser Vielfalt durch die oft recht einseitigen Nutzungsinteressen der modernen Gesellschaft, gleich wie die der menschlichen Lebensraum, welche sie gestaltet hat. Denn Kulturlandschaft ist immer menschlicher Lebensraum, das Ergebnis menschlichen Wirkens auf die ihn umgebende Natur und damit Teil seiner Kultur. DIETL (1992) definiert Kultur daher als „die schöpferische Gestaltung und Pflege der Natur durch den Menschen“ Nach SPENGLER erblüht sie „auf dem Boden einer genau abgrenzbaren Landschaft, an die sie pflanzenhaft gebunden bleibt.“ (1923, Bd.I, S. 143). GEHLEN (1961) versteht unter Kultur „die eigentliche Natur des Menschen“ Umgekehrt bezeichnet SPENGLER Natur (und meint damit das Naturverständnis) als Funktion der jeweiligen Kultur².

Sobald die kultivierende Tätigkeit des Menschen an Pflanzenkleid, Fauna und Landschaften in seinem Lebensraum aufhört, verwildert dieser. Die Vegetation durchläuft Sukzessionsstadien, die uns dann als natürlich erscheinen. Die Natur hat quasi ihre Chance zurückerhalten und tut so, als hätte es uns nie gegeben: Kultur hört auf, Natur beginnt! – Ist Natur denn dort, wo wir nicht sind? Welche Entwicklung hätte die Natur genommen, wenn es uns gar nicht gäbe? Ist dieses Stadium, das die Landschaft Mitteleuropas dann heute ohne uns hätte, jene Natur, deren Realisierung wir so engagiert fordern? – Ist die Entwicklung dorthin auch heute oder jederzeit noch möglich, wenn wir unseren Einfluß nur wegnehmen? Oder ist es eine frühere Naturlandschaft, vielleicht sogar vor dem Auftreten des Menschen, die für Europa typisch und aus der Sicht eines Naturschutzes erstrebenswert ist? – Ungeachtet der Beantwortung all dieser Fragen ist zweifelsfrei, daß Europa irgendwann echte Naturlandschaften, und ausschließlich solche, hatte. Wann der Mensch dann tatsächlich diese und wie beeinflusste, dafür gibt es zahlreiche wissenschaftliche Angaben, in vielen Belangen sind wir jedoch weiterhin auf Mutmaßungen und Plausibilitätsabschätzungen angewiesen. Auf dem Niveau heutiger Zivilisation präsentiert sich der Einfluß des Menschen auf seinen Lebensraum so allumfassend und er hat dessen Grenzen

¹Karin Hohegger, Wolfgang Holzner (Hrg.) (1999): Kulturlandschaft – Natur in Menschenhand. Naturnahe Kulturlandschaften: Bedeutung, Schutz und Erhaltung bedrohter Lebensräume. (= Grüne Reihe Bd. 11), S. 155–218.

Mit Unterstützung des Bundesministeriums für Wissenschaft und Verkehr.

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danke ich herzlich Frau Dr. Friederike Spitzenberger, Herrn Dipl. Ing. Dr. Kurt Bauer, Herrn Univ. Prof. Dr. Wolfgang Holzner und Frau Dr. Andrea Nouak, alle Wien.

Zur Dialektik Natur - Kultur vgl. GUARDINI (1931)

bis hin zu den letzten Winkeln des Erdballs derart ausgeweitet, daß die übrigen Organismen und deren „Gestaltungs“potential kaum mehr zur Geltung kommen. Schließlich war es aber ein Paläolithikum lang nicht der Mensch allein, ja dieser vielleicht sogar am wenigsten, der die Lebensgemeinschaften, deren Teil er war, beeinflusste. Sein Auftreten stand von Beginn an in Wechselwirkungen und Abhängigkeiten mit den sich entlang klimatischer Vorgaben gerade im Europa des Eiszeitalters mehrfach grundlegend verändernden Flora und Fauna. Von letzterer wird zur Zeit häufig der Einfluß der großen Pflanzenfresser insbesondere auf die nacheiszeitliche Vegetationsentwicklung Europas thematisiert (z. B. BEUTLER 1992, BÜNZEL-DRÜKE et al. 1994, 1995, POTT 1997), aber recht unterschiedlich beurteilt. Die Meinungen reichen von der Vorstellung, Mitteleuropa bestünde auch ohne den Menschen – von Extremstandorten abgesehen – aus halboffenen Parklandschaften (z. B. GEISER 1992), bis zur gänzlichen Vernachlässigung des Faktors Pflanzenfresser (z. B. KRAL 1992) und damit der Annahme einer geschlossenen Walddecke über unseren Breiten. Letztere ist die eigentliche Ursache, warum „die Waldfauna für Funktion und Steuerung eines Waldsystems als ‘erstaunlich unbedeutend’ bis ‘völlig entbehrlich’ eingestuft wird“ (SCHERZINGER 1996, S. 183).

Dieser Beitrag zu einem Buch über österreichische Kulturlandschaften stellt sich die Aufgabe, Wechselwirkungen zwischen Fauna, Flora und Mensch in Mitteleuropa im Laufe des Quartärs zu markieren und damit Gedanken zum potentiellen natürlichen Landschaftscharakter Mitteleuropas zu diskutieren.

6.1 Zur Nahrungsökologie rezenter Huftiere

Um das Einflußvermögen von Pflanzenfressern auf ihren Lebensraum auch in die Vergangenheit zurück grundsätzlich abschätzen zu können, ist es unerlässlich, sich mit den entsprechenden Erfahrungen der Gegenwart auseinanderzusetzen. Und diese geben ein oft überdeutliches Zeugnis von den Zerstörungskräften großer Pflanzenfresser an bestimmten Vegetationsformen, besonders an solchen, die einer wirtschaftlichen Nutzung unterliegen. Heute entstehen überall dort, wo land-, aber vor allem forstwirtschaftliche Nutzungsinteressen mit Schalenwildvorkommen überlappen, mehr oder weniger heftige Diskussionen über die Vereinbarkeit beider mit Begriffen wie „Wildschadensverhütung“, „Verbißproblematik“, „Schäl- und Fegeschäden“, „Tragfähigkeitskriterien“, „Grenzen der Schalenwildhege“, „Äsungsverbesserung“, „Ökologisches Gleichgewicht zwischen Wald und Wild“ usw., die oft den Anschein erwecken, als könne unser Wald nur dort wirklich weiterbestehen, wo kein Schalenwild lebt. Tatsächlich sind aber dort, wo es im heutigen Mitteleuropa zu den genannten Problemen kommt, sowohl Waldbestände als auch Wildvorkommen in quantitativer und qualitativer Hinsicht das Ergebnis menschlicher, und meist sogar diametral entgegengesetzter Nutzungstraditionen. Ebensowenig, wie es in Mitteleuropa heute noch vom Menschen vollständig unbeeinflusste Wälder gibt (POTT 1997), finden wir noch natürliche Wildvorkommen, weder in Artenszusammensetzung, noch Verbreitung oder Dichte!

Wie groß der Einfluß von Huftieren auf die Vegetation grundsätzlich ist, kann nicht verallgemeinert werden. Er hängt nicht alleine von der Artenszusammensetzung der Pflanzenfresser eines Gebietes, der Dichte und sozialen Gliederung jeder Art, deren Beweidungs- oder Äsintensität und -selektion, ferner von der Fähigkeit des Tieres zum Auffinden geeigneter Nahrungspflanzen sowie der jeweiligen Erreichbarkeit der Nahrungspflanzen im jeweiligen Lebensraum ab, sondern auch von der Entwicklungsgeschichte, der Primärproduktion sowie der Art und Intensität der Bewirtschaftung bzw. Nutzung dieses Lebensrau-

mes und damit der Vielfalt an Pflanzenarten, Vegetations- und Landschaftsstrukturen (vgl. z. B. HOFFER 1942, LINDNER 1975, MAYER 1976, GOSSOW 1981, ONDERSCHEKA & KLUG 1982, BÄHR et al. 1986, MISSBACH 1986, 1988, PETRAK 1989, ELLENBERG 1994, HOBBS 1996, HULME 1996, SCHERZINGER 1996, FARNSWORTH & ILLIUS 1998). Die Auseinandersetzung mit den Lebensraumansprüchen, insbesondere den nahrungsökologischen Bedürfnissen der heimischen Herbivoren kann daher nur Indizien für deren tatsächlich mögliche Einflußnahme auf die Vegetation unter natürlichen Bedingungen und damit auf mitteleuropäische Naturlandschaften liefern. Dabei ist davon auszugehen, daß die Herbivoren aufgrund von Freß- und Sozial-/Komfortverhalten (Herdenbildung, Trittschäden, Suhlen usw.) grundsätzlich die am weitesten reichenden Umwelteinflüsse ausüben, während etwa Markierungsverhalten (Verfegen bei Geweihträgern, Forkeln bei Hornträgern usw.) jedenfalls punktuell geübt wird und in diesem Zusammenhang zu vernachlässigen ist.

In Europa leben heute an wilden Pflanzenfressern aus der Gruppe der Wiederkäuer die Hirsche (*Cervidae*) mit Rothirsch, Damhirsch, Elch und Reh, sieht man von den nördlichen Tundren mit dem Ren ab, und die Hornträger (*Bovidae*) mit Gams, Steinbock, Mufflon und Wisent, dieser allerdings als Reservatsbestand in Ostpolen. Letzteres gilt auch für den einzigen rezenten europäischen Vertreter der nichtwiederkäuenden Pflanzenfresser, der Pferde (*Equidae*), das Przewalskipferd. Mit Ausnahme des Mufflons kamen die oben genannten Arten noch jedenfalls bis zum Beginn des letzten Hochglazials, also bis vor etwa 20.000 Jahren, in Europa weitverbreitet vor, gemeinsam mit (s. u.) jeweils mindestens einer Mammut- und einer Nashornart, mindestens einer weiteren Pferdeart, einer weiteren Hirschart und mindestens 3 weiteren Bovidenarten. Der aus Korsika und Sardinien stammende Mufflon wurde erstmals 1730 in Mitteleuropa eingebürgert (MÜLLER 1983). Dorthin war er in einem frühen Domestikationsstadium mit einer neolithischen Siedlungswelle gelangt und dann verwildert (BENECKE 1994, vgl. dazu auch BRIEDERMANN 1993 und die Übersicht in TOMIZCEK & TÜRCKE 1995). Die nur spärlich, und das vorwiegend aus dem Alt- und Mittelpleistozän, gefundenen Wildschafknochen aus Mitteleuropa (ULOTH 1976) bedeuten, daß sich die europäischen Bedingungen im Gegensatz zum restlichen Verbreitungsgebiet der Wildschafe in Asien über die Behringbrücke bis nach Nordamerika (vgl. GRZIMEK 1968) schon in prähistorischer Zeit lange vor einem anthropogenen Einfluß (s. u.) als für sie ungeeignet erwiesen haben. Um so gewagter ist die heutige Einbürgerung von Mufflons in den Kulturwäldern Mitteleuropas!

Für den Großteil der oben genannten Formen muß man jedenfalls schon in prähistorischer Zeit gemeinsam benutzte Lebensräume annehmen. Dies setzt aber unterschiedliche Strategien insbesondere hinsichtlich der Nahrungsökologie bzw. der Leistung der Verdauungssysteme der einzelnen Arten voraus. Zwei Grundstrategien der Zelluloseverdauung haben sich dabei herausgebildet, die auch zugleich unterschiedliche Strategien zur Entgiftung pflanzlicher Abwehrstoffe sind: der Wiederkäuertyp (Schalenwild) und der Blinddarm(= Caecal)typ (Elefant, Nashorn, Pferd) (GUTHRIE 1984, zit. nach SCHERZINGER 1996). Bei ersterem wird die Pflanzennahrung im mehrkammerigen Vormagensystem aufgeschlossen, beim anderen im Blinddarm. Der Wiederkäuermagen bringt hohe Verdauungsleistungen bei nicht zu zellulosereichem Blatt- und Grasfutter mit unterschiedlichen Energiegehalten (s. u.), hat aber zugleich auch ein enormes Entgiftungsvermögen bei bestimmten, mit aufgenommenen pflanzlichen Abwehrstoffen (s. dazu ROTH et al. 1994, LAUNCHBAUGH 1996), wie Alkaloide, Blausäureglycoside, neurotoxische Aminosäuren und Peptidtoxine. Bei holzigen, harzigen, terpen- und kieselsäurehaltigen Pflanzenteilen versagt dieser Verdauungstyp jedoch. Dies ist aber gerade jener Bereich, auf den das Verdauungssystem des Blinddarmtyps spezialisiert ist. Dieser kann extrem energiearmes, stroh- und

holzreiches Futter aufschließen, Alkaloide, Glykoside und toxische Aminosäuren aber nicht entgiften (GRAHAM & LUNDELIUS 1984, zit. nach SCHERZINGER 1996). Die Trennung zwischen beiden Verdauungsstrategien ist in der Praxis oft nicht so strikt, wie diese Einteilung vorgibt, da ein und die selbe Pflanze in Abhängigkeit von ihrem individuellen Alter das Verdauungssystem des Herbivoren u. U. mit verschiedenen chemischen Abwehrsystemen konfrontiert (LAUNCHBROUGH 1996). Auch gilt das Gesagte vorwiegend für die Gemeinschaft großer Herbivorer in Steppen- bzw. Grasgebieten. Die Caecalverdauer unter den Pflanzenfressern, zu denen eine Vielzahl von Kleinsäugerarten gehört, benötigen vergleichsweise nährstoffreichere Kost als die Vormagenverdauer i. w. S., insbesondere als Bewohner von Waldökosystemen der wärmeren Zonen (LANGER 1986).

Da nichtwiederkäuende Huftiere in den heutigen Kulturlandschaften Mitteleuropas nicht vorkommen, sollen im folgenden zunächst Aspekte der Nahrungsökologie rezenter Schalenwildarten betrachtet werden. Wiederkäuer entstanden im späten Tertiär vermutlich als Anpassung an Waldrand und Buschvegetation, wo es „Sinn“ machte, in der exponierten Position die Zeit der Nahrungsaufnahme so kurz als möglich zu halten, um dann in schützendem Dickicht die Nahrung in aller Ruhe zu zerkleinern und zu verdauen. In weiteren Evolutionsschritten brachte dieser Typus zahlreiche der heutigen großen und sehr mobilen Wildwiederkäuer als Anpassungen an weitgehend deckungsfreie Steppenlandschaften hervor (BENINDE 1937).

Schon der Körperbau und die Größe sowie der Bau von Lippen, Nüstern und Zunge der Pflanzenfresser entscheiden über die Erreichbarkeit von Nahrungspflanzen bzw. Art der Nahrungsaufnahme. So können Wiederkäuer mit schmalem, nach vorne spitz zulaufendem Äser und gespaltener Oberlippe (z. B. Gemse, Steinbock, Mufflon) besonders gut an die Basis von krautigen Pflanzen gelangen und diese mitsamt ihrer Wurzel ausreißen oder knapp über dem Boden abzwicken, was in der Folge zu einem Rückgang dieser Pflanzen führen kann. Die übrigen Wiederkäuer rupfen oder verbeißen die Nahrungspflanzen, wobei die betreffenden Pflanzenteile nicht abgeschnitten, sondern durch den Druck der Schneidezähne des Unterkiefers gegen die Kauplatte oder auch zwischen den schmelzfaltigen Mahlzähnen von Ober- und Unterkiefer zerquetscht und sodann durch entsprechende Kopfbewegungen abgerissen werden (vgl. BUBENIK 1984). Dies ermöglicht der Pflanze in den meisten Fällen, als Individuum am Leben zu bleiben. Oft reagieren Pflanzen auf Verbiß mit mehrfachem verstärktem Austreiben, was einerseits zunächst die Vegetationsstrukturen vervielfacht, andererseits zu erneutem und damit insgesamt verstärktem Verbiß dieser Pflanze verlockt.

Der unterschiedliche Bau sowie die physiologisch-biochemischen Verhältnisse des Verdauungstraktes von Wiederkäuern in Zusammenhang mit ihrem, zumindest teilweise genetisch festgelegten Äsungsauswahlverhalten, führten zur Untergliederung in die Haupt-Äsungstypen Konzentratselektierer, Graser und Mischäser (HOFMANN 1982), welche in Kombination mit dem gesamten Habitus und dem entsprechenden Verhalten die jeweilige ökologische Einnischung³ ergeben. Die rezenten Wiederkäuer der gemäßigten Zone zeigen allerdings weniger deutliche Spezialisierungen der Äsungstypen, als vergleichsweise die afrikanischen Schalenwildarten (OWEN-SMITH 1997; vgl. auch UNDERWOOD 1982, MURRAY & ILLIUS 1996).

³ Der Begriff der ökologischen Nische wird hier mit PETRAK et al. (1991) definiert als das zur Realisierung bestimmter Umweltansprüche aktiv genutzte Ressourcenspektrum.

6.1.1 Konzentrat-Selektierer

Dieser ursprüngliche Äsungstyp ist bei früh entstandenen Wiederkäuerarten, wie dem **Reh** (*Capreolus capreolus*), aber auch dem **Elch** (*Alces alces*) (BUBENIK 1984), zu finden. Beide Arten suchen nur die konzentrierteste Äsung. Dennoch können die beiden nur bedingt Nahrungskonkurrenten sein. Beim wesentlich größeren Elch liegt die Nutzungsschicht der Vegetation von seinem zweiten Lebensjahr an in einer Höhe von 50 bis 300 cm, nur Kälber und Jährlinge fressen auch im Knien kurzes Gras ab (BUBENIK 1984). Rehe reichen meist nicht höher als 130 cm, äsen aber bevorzugt in der Krautschicht.

Beim Äsen von Knospen verbeißt der Elch die Äste, zur Gewinnung der Blätter streift er meterlange Zweige ab, sodaß diese Zweige und mit ihnen oft die ganze Pflanze absterben. Nicht selten werden unerreichbare Baumkronen einfach „niedergeritten“ bzw. die Stämme gebrochen. Besonders im Winter stellt die Baumrinde eine begehrte Nahrung dar. Dann schließen sich die sonst eher einzeltäglichen Elche zu Herden zusammen und legen in Abhängigkeit von den Nahrungsressourcen täglich größere oder kleinere Wanderungen zurück (RISENHOOVER 1986), bei denen die Herden nicht unbeträchtliche Schäden an den Gehölzen nehmen können.

Für die Futtergewinnung des Rehes ist das „naschende Umherziehen“ (HOFMANN 1982) entlang der besonders angebotsreichen Wald-Feldränder und in lichten, halboffenen Mischwäldern typisch. Die größte Beliebtheit der besonders üppig entwickelten Bodenvegetation von Lichtungen und Wegrändern beim Reh, aber auch Damhirsch, bestätigt BOSCH (1997). Als Anpassung an die Wintermonate unserer Breiten, in denen die genannten Nahrungsquellen nicht zur Verfügung stehen, hat das Reh seinen Stoffwechsel auf den Verbrauch der, in der ab September/Oktober einsetzenden Feistzeit (HENNIG et al. 1986) angelegten Fettgewebe umgestellt. Knospen und Triebe werden in der Regel im Winter nur dann in wirtschaftlich relevantem Ausmaß verbissen, wenn es dem Rehwild das Jahr über an nährstoffreichen Nahrungsressourcen gefehlt hat.

Der Konzentratselektierer benötigt während der Vegetationszeit sehr nährstoffreiche, zellulosearme Blätter, Kräuter, Triebe, Blüten und Früchte. Für die Beliebtheit bestimmter Laubgehölze und Halbsträucher ist die örtliche Situation ausschlaggebend. Der Elch bevorzugt Hartriegel, einige Weidenarten, Ahorne, Pappeln, Aspen und Birken, also vorwiegend Pioniergehölze, von den Nadelbäumen erwähnt BUBENIK (1984) in Hinblick auf die heutigen Verbreitungsgebiete des Elchs Balsamtanne und Kiefer. Eine Quelle aus dem Jahr 1837 (BUJACK) bezeichnet neben den Birken auch Erlen und Salweiden als besonders beliebt. Der Elch kommt aber auch, als ursprünglicher Bewohner offener Landschaften, mit der rezenten Tundravegetation bzw. kam mit den pleistozänen Kaltsteppen (KAHLKE 1994) gut zurecht. Ferner ist der Elch Spezialist im Unterwasser-Abweiden von Wasserpflanzen.

Rehe nehmen in Laubwaldrevieren von den Laubbäumen die Eiche und die Eberesche, von den Sträuchern die Himbeere, von den Zwergsträuchern die Heidelbeere besonders gern an. Hingegen werden Nadelhölzer, Farne und Pilze in naturnahen Revieren äußerst selten geäst (KREIE & VAUK 1991). Von gleichzeitig blühenden Pflanzen werden von einigen lieber die Blüten, von anderen lieber die Blätter genommen. Beispielsweise wurde eine Geiß beobachtet, wie sie 80-100 Blüten des Buschwindröschens (*Anemone nemorosa*) pflückte, ohne ein einziges Blatt anzurühren (K. BAUER, Wien, mündl. Mitt.). Neben saisonal und physiologisch bedingten Änderungen der Äsungsaufnahme (vgl. ESSER 1958) dürften auch

individuelle Äsgewohnheiten (VOSER-HUBER & NIVERGELT 1975), Ästraditionen (KURT 1991) und das Sozialverhalten, etwa zum Austesten neuer Nahrungsquellen (MÜRI 1978), eine Rolle spielen. Häufig kommt es vor, daß bestimmte Pflanzenarten an einem Ort bevorzugt, an anderen jedoch gemieden werden. Auch können die aufgenommenen Nahrungspflanzen aufgrund einer Verschiebung ihrer Haupt-Inhaltsstoffe mit der Jahreszeit variieren (KOLLER 1961). Für Rehe ist auch die Aufnahme von Giftpflanzen (z. B. *Solanum dulcamara*, *Hypericum maculatum*, verschiedene *Ranunculus*-Arten, *Pteridium aquilinum*) – vermutlich zu Heilzwecken – nachgewiesen (WILZ 1960, SELAS et al. 1991). Versuche haben gezeigt, daß das Reh „zähe Äsung“ an gerbstoffreichen Gehölzen bevorzugt und diese wenigstens 20 % an der aufgenommenen Gesamtfuttermenge betragen muß (BUBENIK 1984).

Ein 18–20 kg schweres Reh nimmt pro Tag durchschnittlich 2,5 kg GrünÄsung auf, davon sind aber nur maximal 5 % GrÄser (LINDNER 1975). KREE & VAUK (1991) föhren diesen Umstand auf den geringen NÄhrstoff- und Spurenelementgehalt bei gleichzeitig relativ hohem Silicium-Gehalt Älterer GrÄser zurüÄk. Im Winter kann die Biomasse der aufgenommenen NÄhrung bis auf 350 g pro Reh sinken (DROZDZ et al. 1973). Beim durchschnittlich 300 kg schweren Elch betrÄgt die tÄgliche Futtermenge Mitte Juli beinahe 10 kg (RENECKER & HUDSON 1985), kann im Winter aber auf rund 2 kg sinken (HJELJORD et al. 1982). Die Verdaulichkeit der PflanzennÄhrung liegt beim Elch, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, viel hohler als beim Reh (CEDERLUND & NYSTRÖM 1981; zit. nach BUBENIK 1984), nÄmlich im Sommer bei 60 %, im Winter bei 36–54 %. Im Einzelfall wurde jedoch beim Reh eine Verdaubarkeit cellulosereichen PflanzennÄhrungsmaterials im Ausmaß von 78,4 % nachgewiesen (DISSEN & HARTFIEL 1985), ein Hinweis auf die groÙe ökologische AnpassungsfÄhigkeit dieser Art, die damit bis an die Verdauungsleistungen von Grasern heranreicht (BUBENIK 1984). Der Proteinbedarf bei Rehen ist in der Vegetationszeit keineswegs größler, als beispielsweise bei HauswiederkÄuern (EISFELD 1974). Wohl hatte aber das Reh im Vergleich der Panseninhalte mit Muffel-, Dam- und Rotwild im Winter stets die hohsten Rohproteingehalte (DITTRICH 1980). Ähnliches dürfte auch für den Elch gelten.

Die mögliche Beeinflussung von Ökosystemen durch Elche ist unvergleichlich größler als die von Rehen, stellt im Verbreitungsgebiet beider Arten aber nur eine geringe Konkurrenzsituation um gemeinsame Nahrungsressourcen dar. Der Elch trÄgt unter natürliehen Bedingungen durch das Offenhalten von Lichtungen zugleich kurzfristig zum Bestand jener Rand- und Saumgesellschaften bei, auf die das Reh spezialisiert ist. Durch seinen spezifischen NÄhrungserwerb selektiert der Elch aus seinem jeweiligen Einstandsgebiet mit der relativ geringen Größle von 50 bis 200 km² (TAYLOR et al. 1979; zit. nach BUBENIK 1984), das er mit einer durchschnittlichen Dichte von ca. 1 Tier pro 100 ha bewohnt (DAMBENIEKS & BERGMANIS 1996), die meisten LaubbÄume systematisch heraus. Durch das Vertilgen der Pioniergehölze verzögert er zwar die Waldsukzession, schafft aber Platz für das „verfrühte“ Aufkommen von NadelbÄumen, was den Elch fröhler oder spÄter zum Ortswechsel zwingt. Von Studien aus Nordamerika weiÙ man, daß die beispielsweise durch WaldbrÄnde entstandenen Lichtungen zehn bis zwölf Jahre vom Elch genutzt werden können, bis nicht mehr genug Weichhölzer vorhanden sind, bzw. der Nadelwald zu dicht geworden ist. Durch die sehr selektive NÄhrungswahl des Elchs kommt es fröhler oder spÄter immer zu einer Vernichtung seiner eigenen Nahrungsgrundlagen, die dann den groÙen Konzentrat-Selektierer zum Abwandern zwingt.

Die FÄhigkeit zu solch drastischer Umgestaltung seines Lebensraumes unter natürliehen Bedingungen ist dem Reh im Gegensatz zum Elch abzusprechen. Da das Reh auch aus

einer Wiesenfläche vornehmlich bestimmte Kräuter zwischen den Gräsern entnimmt (HOFMANN 1983a), kann es ebensowenig wie der Elch als Weidetier im herkömmlichen Sinn bezeichnet werden. Dieses gezielte Selektionsverhalten kann kaum zu einem Zurückdrängen von Wald oder gar Offenhalten von Landschaften beitragen. Dennoch können auch Rehe – doch in unvergleichlich geringerem Ausmaß als beispielsweise Elche – durch die Bevorzugung bestimmter Pflanzenarten bzw. die konzentrierte Aufnahme bestimmter Pflanzenorgane (Triebspitzen, Knospen, Früchte, Samen usw.) die Konkurrenzverhältnisse der Arten innerhalb der Pflanzengesellschaften verändern und damit indirekt die Artenvielfalt begünstigen bzw. Einfluß auf die Waldverjüngung nehmen (ROTH 1996). So fand ROTH in einer 18jährigen Verbißstudie in 10 Forstbezirken in Baden-Württemberg, daß besonders Tannen, Eschen und Buchen durch Rehverbiß im Bereich der vertikalen Reichweite des Äsers (ca. 130 cm) in ihrer Höherentwicklung empfindlich gebremst werden, während eine Reduzierung der Pflanzendichte nicht nachweisbar war. Angaben über die Rehwilddichte in den Untersuchungsgebieten sind der genannten Arbeit leider nicht zu entnehmen. Andererseits berichtet HOFMANN (1983b), daß sich im naturnahen und ungestörten Revier Stammham bei der enormen Rehdichte von 2 Stück pro Hektar eine artenreiche und stark differenzierte Krautschicht über den Untersuchungszeitraum von mehreren Jahren hinweg nicht nur erhalten, sondern sogar regeneriert habe. Erst bei Abwesenheit der größeren bis großen Schalenwildarten scheint das Rehwild zu solchen Dichten gelangen zu können, daß sich daraus wirtschaftliche Probleme ergeben. KLÖTZLI (1965) fand unter solchen Bedingungen im Schweizer Mittelland rund 70 % aller vorkommenden Pflanzenarten von Rehen verbissen. Eine vergleichende Studie in Gebieten mit Elch-, Reh- und Rotwildbestand (PRIEDITIS 1995) ergab, daß das Populationsmaximum von Elchen und Rehen bei einem sommerlichen Verbißgrad der Gehölzpflanzen von 45–50 % erreicht wurde, während Rotwild die größte Dichte erst bei 60–65 % Gehölzpflanzenverbiß aufwies, da der Rothirsch aufgrund seines anderen Verdauungstyps (s. u.) verstärkt auf Gräser und Wiesenvegetation ausweichen kann. Sobald maximal die Hälfte der Gehölzpflanzen verbissen war, lag Übernutzung vor, welche die Populationen, als erste Elch und Reh, wieder zum Schrumpfen brachte. Nach MOTTL (1957) liegen die jagdwirtschaftlich interessanten Bestandszahlen bei 4 bis 11 Rehen pro 100 ha, ohne Berücksichtigung der Vegetationsveränderungen. UECKERMANN (1952) gibt die wirtschaftlich tragbare Rehwilddichte mit 3 bis 11 Individuen pro 100 ha an, die biologisch tragbare jedoch mit 7 bis 15 pro 100 ha unter der Voraussetzung der Abwesenheit jeder anderen Schalenwildart in diesem Gebiet. Nach AL KITTANI (1973) beträgt die natürliche Rehwilddichte in mitteleuropäischen Wäldern 1 Stück pro 100 ha. In Österreich sollen um 1860 durchschnittlich drei bis fünf Rehe auf 100 ha gelebt haben, um 1910 fünf bis acht, welche durch weitere intensive Hege auf zehn bis 15 um das Jahr 1970 angestiegen sind (SMIDT 1967, zit. nach KURT 1991). In heutigen Kulturlandschaften betragen die durchschnittlichen Lebensraumgrößen für Rehe meist weniger als 30 ha (ELLENBERG 1977), wobei für Böcke Variationsbreiten zwischen 8 und 225 ha, für Ricken 22 bis 247 ha angegeben werden (STUBBE et al. 1995). MOTTL (1957) errechnete für die durchschnittliche Territoriumsgröße in naturnahen Waldrevieren 15,3 ha, den durchschnittlichen Aktionsradius jedes Tieres mit 955,3 m², in Kulturlandschaften 19,1 ha bzw. 1105,7 m².

Für das Reh sind Waldränder und Saumgesellschaften an Bächen und Flüssen mit einerseits Deckung bietenden Gehölzen, andererseits äungsreichen Lichtungen sicherlich der ideale Lebensraum, die ideale Naturlandschaft, zu deren Erhaltung es unter natürlichen Bedingungen, wenn überhaupt, dann nur in untergeordnetem Ausmaß beiträgt. Vielmehr steht es selbst unter ständigem Anpassungs- und Konkurrenzdruck, etwa gegenüber den

größeren Schalenwildarten, denen es jedoch mit seiner großen ökologischen Flexibilität begegnet, indem es etwa bei günstigem Futterangebot durch das Setzen weiblicher Kitze sehr rasch seinen Bestand vervielfachen kann (KURT 1991). Während der Elch primär ein Bewohner offener oder zumindest halboffener Landschaften war (BUBENIK 1984), ist das Reh seinem Habitus nach eher dem Schlüpfertypus (HEDIGER 1966, zit. nach KURT 1991) zuzuordnen, also ein Wald- oder Gebüschtier. Sein hoch flexibles inner- und zwischenartliches Verhalten ermöglicht ihm jedoch auch das Besetzen offener Lebensräume, wie die heutigen Feldlandschaften (STÜWE & HENDRICHS 1984, KURT 1991). Dieses Besiedeln offener Kulturlandschaften ist unter den heutigen Umständen zu sehen, daß die Störungsfrequenz im Kulturwald generell zunimmt, daß ungestörte Waldbiotope immer kleiner und stärker voneinander isoliert werden, daß das Äsungsangebot landwirtschaftlicher Kulturen im Vergleich zu den oft äsungsarmen Gehölzen attraktiver ist und daß größere Pflanzenfresserarten als Konkurrenten um diese offenen Lebensräume ausgefallen sind. Als das Reh im Pleistozän diese Ersatzlebensräume in Form offener und von anderen Großpflanzenfressern ungestörten Kulturflächen noch nicht hatte und die vorhandenen Offenlandschaften mit Sicherheit von größeren Pflanzenfresserherden dominiert waren, sind dessen Schwankungen von Bestandesgröße und Verbreitungsareal deutlich korreliert mit der Anwesenheit von Laubwaldgehölzen, so daß das Reh in den gehölzfeindlichen Kaltzeiten auf zahlreiche kleinere und voneinander isolierte Restpopulationen zurückgedrängt war (BOESSNECK 1956, LEHMANN 1957). In den Warmzeiten des Pleistozäns (s. Tab. 1) waren Rehe und Elche in größeren Formen als heute in Mitteleuropa weit verbreitet und drangen auch in die Hochlagen von Gebirgen (Alpen) vor (WEIGL 1997). Der Elch verschwand erst im Mittelalter aus unseren Breiten. Noch 1910 wurde der ostpreußische Elchbestand auf 600 geschätzt (FLOORICKE 1930). Sein kontinuierlicher Rückgang wurde zunächst als Kulturlucht betrachtet. Doch konnten seit den Vierzigerjahren unseres Jahrhunderts Bestandeszunahmen in den heutigen Kerngebieten in Rußland und Skandinavien verzeichnet werden und damit in Zusammenhang stehende West- und Südvorstöße besonders junger männlicher Tiere als Vorbereitung einer möglichen (aber bislang verhinderten) Arealausweitung (BRIEDERMANN 1968, 1971).

6.1.2 Graser

Zum Typus des Grasers werden **Rinder** und **Schafe** gerechnet. **Auerochse** (= *Ur, Bos primigenius* Bojan.) (bzw. seine domestizierte Form, das Hausrind) und **Büffel** (= **amerikanischer Bison**, *Bison bison*) verkörpern die am höchsten entwickelten Formen innerhalb dieses Äsungstyps (HOFMANN 1982), während der europäische **Wisent** (*Bison bonasus*) eher zum Mischäser neigt. Die Zuordnung des erst 1627 ausgestorbenen Auerochsen zu den Grasern aufgrund der Nahrungsphysiologie seiner domestizierten Form erschien zulässig, da derartige Spezialisierungen üblicherweise nicht mit der Domestikation entstehen (vgl. NACHTSHEIM 1936, HERRE & RÖHRS 1990), worauf u. a. die gegenüber der Wildform unverändert gebliebene Gebißstruktur des Hausrindes hinweist. Auch kann das ursprüngliche Einflußvermögen von Grasern auf ihren mitteleuropäischen Lebensraum heute vielfach nur mehr anhand der jeweiligen Haustierart abgeschätzt werden. Ab dem Mittelpleistozän verkörperte nicht nur der Auerochse, sondern auch der mit der letzten Eiszeit ausgestorbene **Steppenwisent** (*Bison priscus*) (s. u.) den Typus des Grasers in Europa, welche dann unter den Kaltsteppenbedingungen der jeweiligen Eiszeiten Groß- bis Riesenformen ausbildeten. **Wildschafe** fehlen ab dem mittleren Pleistozän in West- und Mitteleuropa (ULOTH 1976). Hier sollen aber dennoch im Anschluß an die Besprechung der Rinder die Erfahrun-

gen hinsichtlich der bisher behandelten Aspekte von Futteraufnahme und Nahrungsökologie anhand des im 18. Jahrhundert in Mitteleuropa eingebürgerten **Mufflons** (*Ovis ammon musimon*) sowie des **Hausschafes** zusammengefaßt werden.

Ganz im Gegensatz zum Konzentrat-Selektierer braucht dieser hochentwickelte Äser, besser Graser (vgl. KAHLKE 1994), große Mengen sehr faser- und zellulosereicher Nahrung. Der Anteil an Rohfasern im Futter muß mindestens 20 bis 26 % betragen (KLAPP 1971), was normalerweise auf Wiesen und Lichtungen (Lichtweiden) aufgrund des starken Gräseranteils möglich ist, während der dagegen deutlich reduzierte Strukturelementanteil krautreicher Waldweiden (RÖSCH 1992) dem Futterbedarf des Grasers im allgemeinen nicht genügt. Konzentriertes Futter, wie z. B. Eicheln und Mais, wird vom Graser grundsätzlich in nur relativ kleinen Mengen vertragen (HOFMANN 1982).

Der Graser zeigt im Vergleich mit den anderen Äsungstypen das geringste Selektionsverhalten beim Fressen. Auf hochwüchsigen Weideflächen erfassen Rinder mit der Zunge ganze Büschel Gras, inklusive dazwischen stehender Kräuter, und rupfen sie ab. So fallen weniger beliebte Pflanzen in der Regel nur dann auf und werden gemieden, wenn sie in Gruppen beisammen stehen. Auch werden die ganzen Pflanzen abgerupft und nicht etwa nur gewisse Organe. Auf kurzrasigen oder niedrigwüchsigen Stellen beißen Rinder die Unterlage bis knapp über den Wurzeln mit Unterkieferschneidezähnen und Kauplatte großflächig ab. SAMBRAUS (1991) fand, daß die verbliebenen Pflanzenteile nicht kürzer als 3 cm sind. Dieser relativ gleichmäßige Weidegang hat zur Folge, daß die abgefressenen Pflanzen nicht absterben und weiters beispielsweise Mager- und Feuchtgrünland auch nach wochenlanger Beweidung durch Rinder, allerdings in entsprechend geringer Besatzdichte, blütenreich ist (vgl. KÖNIG 1994).

In lichten Waldweiden bevorzugt das Almvieh nach RÖSCH (1992) im Sommer Gräser vor allen anderen Pflanzen, wobei Nickendes Perlgras (*Melica nutans*) und Waldzwenke (*Brachypodium sylvaticum*) in den Berchtesgadener Bergwäldern besonders gerne angenommen wurden. Von den Grasartigen erreichte dort nur noch die Waldsegge (*Carex sylvatica*) ähnliche Beliebtheit. Der Verbiß an Bäumen und Sträuchern durch Rinder ist unterschiedlich stark und hängt neben den Geschmacksstoffen in erster Linie von der Morphologie der Pflanze, bzw. dem Vorhandensein zusätzlicher Mineralstoffversorgung (vgl. MACHATSCHKE 1995) ab. Selbst für den heutigen Waldbewohner und zum Mischäser neigenden Wisent geben BOROWSKI et al. (1967) ein Verhältnis zwischen krautigen und verholzten Nahrungspflanzen von 4:1 als natürlich an. Nach CABON-RACZYNSKA et al. (1987) verwenden Wisente während der Vegetationsperiode bis zu 95,2 % der Zeit ihrer Nahrungsaufnahme zum Grasens krautiger Pflanzen. Dabei werden mitunter auch Pilze aufgenommen (BOROWSKI et al. 1967). Erst unter dem Konkurrenzdruck weiterer Schalenwildarten bzw. bei weitgehend fehlendem Unterwuchs kann sich dieses Verhältnis zwischen krautiger und Gehölzpflanzennahrung auf 1:1 verschieben. WESTBERG (1932) berichtet, daß der Flachlandwisent Bialowiezas in den Sommern höhere, trockenere Lagen aufsucht, bevorzugt lichte Kiefernwälder, um relativ geschützt vor lästigen Stechmücken und Fliegen das verbreitete, cumarinhaltige Darr- oder „Wisent“gras (*Hierochloa australis* Märrengras) abzuweiden. Als beliebteste Baumarten Bialowiezas werden Weiden, Espen und Eschen genannt, von denen die Wisente vor allem im Winter die Knospen und dünnen Rinden äsen. Ansonsten scharren sie im Winter welches Gras und Kräuter, Eicheln und Bucheckern unter dem Schnee hervor. Erst wenn dies nicht mehr gelingt, nimmt der Wisent Zweige, Rinde und Flechten auf (MOHR 1952).

Das relativ große Fassungsvermögen des Pansens des Grasers ermöglicht ausgedehnte Äsungsperioden, die mit langen Ruheperioden zum gründlichen Wiederkauen abwechseln. Bei Weidehaltung grasen Kühe täglich 8–10 Stunden (SAMBRAUS 1991). Der tägliche Bedarf an Nahrungspflanzen liegt für Wisente in der Vegetationszeit bei 10 bis 15,2 kg Trockengewicht, im Winter bei 9 bis 10 kg (BOROWSKI et al. 1967), wobei Wisente Lignin besser verdauen können als Hausrinder (KOWALCZYK et al. 1976). Für Milchkühe von 550 kg Lebendgewicht gilt ein Tagesfutterbedarf zwischen 7 und 20 kg Trockenmasse (KLAPP 1971, LEGEL 1989), bzw. 50 bis 80 kg Frischfutter (SAMBRAUS 1991).

Nach UNGAR (1996) weidet ein erwachsenes Rind von einer Wiese mit 10 cm hoher Vegetation täglich eine Fläche von 230 bis 250 m² ab. Beim Hochrechnen solcher Befunde auf Herden ist allerdings grundsätzlich zu beachten, daß die ständige Dichte des Almviehs selbst unter seminatürlichen Weidebedingungen, etwa in extensiver Waldweide, wie sie im Alpenraum noch mancherorts in der Montan- und Subalpinstufe betrieben wird, bestimmt deutlich über der natürlichen des Auerochsen liegt und leistungsfähige Haustierrassen einen quantitativen und/oder qualitativ anderen Futterbedarf haben als ihre Stammform. RÖSCH (1992) gibt eine ausführliche Zusammenstellung über Untersuchungen zur Veränderung der Artenzusammensetzung vor allem krautiger Pflanzen unter Waldweideeinfluß von Rindern. Der Verbiß an Gehölzpflanzen durch Weidevieh kann zwar im Einzelfall so groß sein, daß die Naturverjüngung gehemmt wird, diese grundsätzlich verhindern, kann er aber kaum. Erst wenn der Verbiß durch Schalenwild dazukommt, kann das Baumaufkommen gänzlich unterbunden werden (RÖSCH 1992). Durch künstlich aufrechterhaltene Dauerbeweidung mit Rindern wird aber langfristig das Spektrum an Gehölzpflanzen in Richtung verbißresistenter Arten verschoben (POTT & HÜPPE 1994). Meist werden schon die Keimlinge und Sämlinge mit abgegrast, wodurch ein Aufkommen standortgemäßer Waldgesellschaften verunmöglicht wird (SCHWAB 1982). Einen nicht zu unterschätzenden vegetationshemmenden und erosionsfördernden Faktor bildet dabei auch der Vertritt durch eine vielköpfige Rinderherde. Sind diese Ergebnisse auch an Viehherden unter anthropogenen Weidebedingungen gewonnen, so läßt sich doch ableiten, daß die europäischen Wildrinder sehr gut in der Lage gewesen sein müssen, durch massive Eingriffe in Pflanzendecke und Gehölzvegetation, insbesondere bei ihren Wanderungen in größeren Herden in Zeiten von Futterknappheit, Landschaften zu öffnen oder offenzuhalten. Damit in Einklang steht die inzwischen historische Beobachtung am heute ebenfalls ausgerotteten Kaukasuswisent, daß die höheren Konzentrationen von Winterherden mit einem jeweiligen Aktionsradius von über 200 ha zu größeren Waldschäden bevorzugt am Jungwuchs führten und sogar Flächen im Ausmaß von einigen Hektar verwüsten konnten (BOROWSKI et al. 1967).

Für den Ur wird angenommen, er sei ein Bewohner von lockeren Auwäldern der milderen Klimate gewesen, wo er die Randzonen bevorzugt, baumarme Gegenden jedoch gemieden habe und mit Waldelefant, Waldnashorn, Rot- und Riesenhirsch vergesellschaftet vorkam (REQUATE 1957). Russische Quellen besagen jedoch, daß der Ur auch in Steppengebieten gelebt habe (REQUATE). Der Ur scheint eher Standwild mit festgelegten Territorialgrenzen gewesen zu sein. REQUATE (1957) zitiert eine Quelle um 1600 (GESNER 1606), wonach Ure im Sommer eher einzeln auftraten und die Deckung nur zur Äsung verließen. Vermutlich lebten sie, ähnlich wie der europäische Wisent (KRISCHKE 1984), in Herden von ± 10 Individuen. Ähnliche Ergebnisse liefert die Beobachtung einer anderen waldbewohnenden Wildrindart vergleichbarer Größe: der Gaur bildete in einem zusammenhängenden Waldkomplex in Südindien in 1000 m Seehöhe Herden mit 8 und 26 Tieren (ULLRICH 1968).

In Feldern konnten die Auerochsen, nach GESNERS Angaben, großen Schaden anrichten. Im Herbst fraßen sie Eicheln, legten also offenbar eine Herbstfeiste an, und zogen im Winter in Herden umher, wobei sie Laub und Knospen, aber auch dargereichtes Heu zu sich nahmen. Die Wisente sollen, ähnlich den natürlichen Lebensraumsprüchen des amerikanischen Bisons, ursprünglich Bewohner von Waldsteppen gewesen sein (LENGERKEN 1955). Waren Ur und europäisches Wisent zwar keine ausgesprochenen Gebirgsbewohner, so dürften sie ursprünglich doch die Mittelgebirge und Täler des gesamten Alpengebietes bewohnt haben (vgl. KÖSSLER 1996). Funde unbeschädigter Knochen von Ur (aber auch Elch – Säugetiersammlung, Naturhistorisches Museum Wien) von 1600 und mehr Meter Seehöhe weisen auf die Nutzung alpiner Matten durch diese Huftiere.

Ur und Wisent lebten hunderttausende Jahre lang nebeneinander und überstanden Eis- und Zwischeneiszeiten als Formen mit relativ geringer ökologischer Bindung, also großer Flexibilität, vermutlich aber doch verschiedener Einnischung. Im Gegensatz zur *Bison priscus*-Gruppe ist der Auerochse kein typisches Element der Kaltsteppenfauna (KAHLKE 1994), dürfte die Kaltzeiten also in Waldrefugien überlebt haben. Erstmals mit dem Wärmerwerden des nacheiszeitlichen Klimas gewann der Ur über den Wisent die zahlenmäßige Oberhand (REQUATE 1957) und breitete sich rasch über ganz Europa aus, während der Steppenwisent verschwand (s. u.).

Der Einfluß von (Wild)Rindern auf ihren Lebensraum unter natürlichen Bedingungen ist also nicht nur konsumierender, sondern gewissermaßen reproduzierender Art. Mit ihrem zumindest saisonalen Auftreten in Herden bieten sie in Mangelzeiten nicht nur dem einzelnen Artgenossen bessere Überlebenschancen (REMANE 1971, NEUHÄUSER et al. 1990), sondern schaffen indirekt auch geeignete Weideflächen für mindestens die nächste Vegetationsperiode für die eigene Art, aber auch für andere Herbivorenarten. Dabei werden der seinerseits vegetationsabhängige Tierbestand eines Gebietes die Anzahl solcher Herden und diese wieder die Mindestanzahl von Freiflächen in der Landschaft bestimmen.

Schafe neigen stärker als Rinder zur selektiven Futteraufnahme, indem sie u. U. bestimmte Pflanzenteile (durchaus auch Blüten) oder Pflanzenarten bevorzugen, die sie tiefer als Rinder abbeißen und in Einzelfällen sogar mit der Wurzel ausreißen (KÖSTLER & KROGOLL 1991). SAMBRAUS (1991) gibt hierzu an, daß Heidschnucken besonders gern die Kurztriebe des Heidekrautes abfressen und Moorschnucken im Herbst die versteckten Blütenstände des Wollgrases herauszupfen. Auch bevorzugen Schafe Leguminosen und fressen regelmäßig Laub. Dennoch sind sie im Gegensatz zu Ziegen zum gleichmäßigen Abweiden großer Flächen befähigt, da sie einmal abgebissene Pflanzen wieder annehmen und diese bis knapp über dem Boden abfressen, während Ziegen von ihnen verbissene oder niedergetretene Pflanzen später nicht mehr anrühren. TAINTON et al. (1996) unterscheiden deshalb die Kurzgras- oder Konzentratgraser (z. B. Schafe) von den Langgras- oder Massengrasern (Rinder). Schafe suchen bevorzugt Weideflächen mit frischer, junger Vegetation auf, weshalb sie einmal abgeweidete Stellen immer wieder abfressen (KÖSTLER & KROGOLL 1991). Übereinstimmend damit wird am Mufflon oft Übernutzung seiner Bodenäsung beobachtet, da er diese sehr rasch pflückt und dabei die Pflanzen oft mit der Wurzel ausreißt (BUBENIK 1984). Mufflons finden sich besonders gern in Flächen mit intensiver Sonnenbestrahlung, Waldlichtungen und Schlägen mit Graswuchs, Heide und Blaubeere ein (RICHTER 1974). Im Unterschied zu Ziegen sind Schafe aber nicht so gut geeignet, Gehölzaufkommen abzuwehren (WILMANN & MÜLLER 1976, AID 1988). ULOTH (1976) und HADIJSTERKOTIS (1996) bezeichnen Wildschafe sogar als typische Grasfresser.

Beim Mufflon können Gräser im Jahresdurchschnitt, in Abhängigkeit vom jeweiligen Lebensraum, bis zu 69 % der aufgenommenen Nahrung betragen (ULOTH 1976), wobei sich die Präferenzen nach Untersuchungen in Deutschland im Sommer zugunsten von Kräutern, im Herbst und Winter zu den Gräsern sowie Samen und Früchten (besonders beliebt sind Eicheln und Kastanien) und vom Winter zum Frühjahr hin zugunsten von Gehölzen verschieben (ULOTH 1976, THEISS-KRÄMER 1983). TELLE et al. (1989) stellten in Muffelrevieren in Ostdeutschland sogar häufigen Verbiß an den Maitrieben der Fichte fest. THEISS-KRÄMER (1983) fand in Arnsburg (BRD) auch Fichtenwurzeln verbissen. MÜLLER (1983) bezeichnet Mufflons als genügsames Wild, das auch Brennesseln, Disteln und Sauergräser frißt. Im Gegensatz dazu fanden TELLE & SACKMANN (1980) in Fütterungsversuchen ausgeprägtes Futterwahlverhalten. Gerade in ihrer ersten Vegetationsperiode bevorzugen die Muffellämmer weiche, saftige Blätter und Triebspitzen sowie frische Kräuter und Gräser. Gegen Ende der Vegetationszeit hört diese gezielte Suche nach Pflanzenarten oder -organen auf und bestimmen Häufigkeit und Deckungsgrad der Äsungspflanzen ihre Aufnahme (BRIEDERMANN 1986). Häufiger Nahrungsbestandteil sind auch Pilze (ULOTH 1976). Die Fähigkeit der Wiederkäuer zur Entgiftung bestimmter pflanzlicher Inhaltsstoffe (s. o.) bestätigt auch MÜLLER-USING (1968) für den Mufflon mit dem Hinweis, er könne Tollkirschen und Wolfsmilchgewächse schadlos verdauen.

Mufflons äsen vorwiegend am Tag und legen zwischen Äsungs- und Ruheplatz oft kilometerweite Strecken zurück (ULOTH 1976, LANGBEIN et al. 1997a). Nachtaktivität bildet die Ausnahme und steht jeweils in Zusammenhang mit anthropogenen Störungen (LANGBEIN et al. 1997b). Ab September bis gegen die Setzzeit im Frühjahr bilden sie Großrudel von 30 und mehr Stück (TOMICZEK & TÜRCKE 1995), deren Einflußvermögen auf die Vegetation im Vergleich zu den sonst wesentlich kleineren Mutterfamilien- und Widderrudeln entsprechend potenziert ist.

Hauschafe fressen täglich knapp 10 % des eigenen Körpergewichtes, das sind bei mittlerer Körpergröße ca. 6 kg Grünfutter (SAMBRAUS 1991) oder 1,1 kg Trockensubstanz (LEGEL 1990). Für das im Mittel 40–50 kg schwere Muffelwild wurde eine durchschnittliche tägliche Futter- und Nährstoffaufnahme von 807 g Trockensubstanz gefunden (PRIEN & PEUKERT 1989). Die Untersuchungen von TELLE & SACKMANN (1980) ergaben über die Wintermonate eine durchschnittliche Trockensubstanzaufnahme pro Tier und Tag von 880 g.

Da Wildschafe schon seit dem mittleren Pleistozän, also viele hunderttausend Jahre (vgl. Tab. 1), in Europa nicht mehr vorkommen, fehlt dem Mufflon jegliche (co)evolutionäre Voraussetzung für die, von ihm erst seit 2 Jahrhunderten besiedelten und im Vergleich zu den Gebirgen der trocken-warmen Mittelmeerinseln viel zu feuchten und zumeist auch an entsprechender Vertikalstruktur mangelnden Kulturwaldökosysteme Mitteleuropas (BUBENIK 1984), woraus vor allem Populationsexplosion aufgrund der hohen Fortpflanzungsrate und fehlender natürlicher Limitierungsfaktoren, Klauenerkrankungen und Parasitosen bzw. deren verstärkte Verbreitung resultieren (ULOTH 1976, TOMICZEK & TÜRCKE 1995). Der Mufflon ist unter mitteleuropäischen Bedingungen in vieler Hinsicht ein Störfaktor. Er füllt hier keine Nahrungsnische, sondern ist im Gegenteil ein Nahrungskonkurrent insbesondere von Rot- und Damwild (PRIEN & PEUKERT 1989), was um so bedenklicher ist, da der Rothirsch als autochthoner Pflanzenfresser (zum Damhirsch s. u.) heute ohnehin mit den Wirtschaftswäldern, Landschaftszerschneidungen, Biotopzerstückelungen bzw. Inselhabitaten usw. fertig werden muß.

6.1.3 Mischäser

Der sogenannte Mischäser oder Intermediärtyp weist sowohl Merkmale des Konzentrat-Selektierers als auch des Grasers auf, das heißt, sein Verdauungstrakt kann sich durch Umbau auf das jahreszeitlich verschiedene Nahrungsangebot von dem einen auf den anderen Typ umstellen, was die hervorragende Anpassungsfähigkeit der Vertreter dieses Äsungstyps ausmacht. Im Frühjahr und Sommer kann somit die leichter verdauliche, rascher vergärende Nahrung besser aufgeschlossen werden, im Herbst und Winter die rauhfaserreiche. Vertreter dieses Mischtyps sind in Mitteleuropa **Rot- und Damhirsch**, sowie **Gemse** und **Steinbock** (HOFMANN 1982). Von diesen war der Damhirsch als einziges wärmeliebendes Faunenelement in den pleistozänen Eiszeiten jeweils aus Mitteleuropa verschwunden (PFEIFFER 1995), wanderte jedoch in den Warmzeiten wieder ein. Lediglich in der heutigen Warmzeit konnte er Mitteleuropa von selbst nicht mehr besiedeln, sondern bedurfte gewissermaßen dazu des Menschen, so daß sein heutiges Vorkommen hier nicht als autochthon bezeichnet werden kann (vgl. RINGE 1959).

Der gesellig in Rudeln lebende Rothirsch (*Cervus elaphus*) ist nach HOFMANN et al. (1976) ein Mischäser mit ausgesprochener Tendenz zum Graser, während BUBENIK (1984) ihn als fast unspezialisierten Mischäser bezeichnet, der an Nahrungspflanzenarten quasi das nimmt, was an den günstig gelegenen Äsungsflächen gerade vorhanden ist. So werden Gras-Kraut-Stauden-Schichten dort bevorzugt, wo sie leicht erreichbar sind und an welche der Wald womöglich ohne Buschmantel angrenzt, um einen optisch kontrollierbaren Anmarsch zu haben. Nach einem Bericht aus der Tschechoslowakei (MELICHAR & FISER 1960) können Wiesen nur 50 % des Äsungsbedarfs von Hirschen decken. Auf den armen Böden von Kiefernrevieren kann dieser Prozentsatz noch geringer ausfallen (NEUMANN 1963). Im Vollfrühling, wenn die Pflanzen den größten Gehalt an Rohprotein aufweisen, äsen die Rothirsche selektiv Gehölzpflanzen, die auch später, gegen Ende der Vegetationsperiode, wieder besondere Bedeutung erhalten (PETRAK & STEUBING 1985). Der Rinde wird ein Nahrungswert zugesprochen, der durchschnittlichem frischem Wiesengras entspricht (UECKERMANN 1986). Aufgrund ihres hohen Rohfasergehaltes wird dann am meisten Rinde geäst, wenn sonst vorwiegend weiche Äsung vorhanden ist, wie etwa am Beginn der Vegetationszeit (NEUMANN 1965). Nach DZIECIOLOWSKI (1967, zit. nach ULOTH 1969) ist der Anteil von Rinde und Zweigen an der Gesamtäsung jedoch im Winter mit 96 % am höchsten, im Frühjahr beträgt er 54 %, im Sommer 38 % und im Herbst 22 %. Nadeläsung macht insgesamt etwa 15 % des Nahrungsspektrums aus (GLEICH 1997).

DZIECIOLOWSKI (1969, zit. nach HOMOLKA 1990) wies bis zu 265 Nahrungspflanzenarten nach. Im Vergleich zu Reh und Gamswild ist diese Artenliste jedoch am kürzesten (HOFMANN 1983b). Normalerweise wird einer Grasäsung der Vorzug gegeben (JENSEN 1968, BOBEK et al. 1972). An Gehölzarten werden, so vorhanden, eher solche verbissen, die durch die Fähigkeit zu raschen Stockausschlägen dem Verbiß angepaßt sind, wie Weiden, Schwarzer Holunder, Hartriegel, Weißdorn, Hasel, Himbeere, Brombeere, Ginster sowie Ahorn, Birke, Esche, Eberesche, Buche und Eiche, und von den Nadelhölzern Fichte und Kiefer (PETRAK 1983, BUBENIK 1984, BÜTZLER 1986). Als Mastäsung im Herbst werden Weich- und Hartfrüchte, Halmfrüchte an Feldern, sowie Moose, Pilze und Baumrinde als Gerbstoffspender genommen. Rothirsche können zum selben Zweck aber auch gerb- und bitterstoffreiche Wasserpflanzen (Brunnenkresse und Bach-Ehrenpreis) zu sich nehmen (ULOTH 1968). Der tägliche Nahrungsbedarf beträgt bei 100 kg Lebendgewicht ca. 8 bis 20 kg Grünäsung oder 15 bis 16 kg gemischte Waldäsung (BÜTZLER 1986).

Im Schweizer Nationalpark reichen die Flächen an Fett- und Magerwiesen mit einem Gesamtausmaß von 3,4 km² aus, um den Sommer über 2400 bis 4150 Hirsche, also 70,6 bis 122 Hirsche pro 100 ha, zu ernähren (KRÜSI et al. 1995). KATRENIK (1985) fand in Tannen-Buchen-Wäldern mit Fichte einen solchen Vorrat an natürlichen Nahrungsressourcen, daß auf 1000 ha Fläche eine wirtschaftlich verträgliche Anzahl von 51,6 Stück Rotwild, also gute 5 Stück pro 100 ha, möglich war. Auf 5,54 Stück pro 100 ha kommt auch der Bestand an Tieflandhirschen im Müritz-Nationalpark, Mecklenburg-Vorpommern (MAHNKE (1997), da dorthin zur Brunftzeit die Rothirsche aus der gesamten Umgebung zuwandern (STUBBE et al. 1997). Untersuchungen von KRAUS (1987) in der Nordeifel ergaben, daß eine Dichte von 3,0 Stück Rotwild pro 100 ha noch keinen Verlust der Artenvielfalt der Vegetation brachte, ja selbst stark bevorzugte Pflanzen noch regenerieren konnten, wohl aber die Flächenanteile bspw. mit Baum-/Strauchbewuchs und mit Krautbewuchs abnahmen, wo hingegen die Flächen mit Grasarten und Farnen zunahm. Als wirtschaftlich vertretbare Rotwildichte werden im allgemeinen zwischen 0,8 und 2,5 Stück pro 100 ha angegeben (MAYER, 1971), als natürliche hingegen 0,5 (AL KITTANI 1973).

Als optimalen Lebensraum für den ursprünglich in offenen Landschaften entstandenen Rothirsch (vgl. BENINDE 1937) bezeichnet BUBENIK (1984) eine Hunderte km² große Fläche im Charakter einer Parklandschaft, nämlich mit saftigen, dem Wind ausgesetzten Wiesen auf Sonn- und Schattseiten, Grassteppen in den Niederungen und Galeriewäldern mit Saft- und Hartfrüchten, die von den großen Flüssen mit ihren Suhplätzen bis in Mittel oder Hochgebirge reichen. In solcherart ungestörten Lebensräumen wird das Rotwild nicht zum Vernichter der eigenen Nahrungsressourcen, wie es z. B. der Elch ist, ganz im Gegenteil. Der Rothirsch wirkt bei mäßigem Verbiß positiv auf die Widerstandskraft der Bäume, dämpft die Strauchschicht und hält die Gras-Kraut-Stauden-Schichten am Leben, ja sorgt eher für zunehmende als abnehmende botanische Vielfalt (KRÜSI et al. 1995). Mancherorts wird der Rothirsch deshalb sogar zur Pflege naturschutzwürdiger Wiesengesellschaften empfohlen (PETRAK 1987, 1992). Auf Weiden bzw. Almen beseitigt er auch gerne die beim Almvieh unbeliebten Weide-, „Unkräuter“ (MATTIELLO, POZZI et al. 1997). Damit ist also auch der Rothirsch bis zu einem gewissen Grad in der Lage, die für ihn erforderlichen Landschafts- und Vegetationsstrukturen quasi selbst zu reproduzieren, bzw. den Einfluß von Grasern zu ergänzen. Durch seinen gerade in Mangelzeiten relativ großen Bedarf an Gehölzäsung wirkt der Rothirsch selbst in besonders artenreichen Auwaldbiotopen als bedeutender Nahrungskonkurrent verdrängend auf das Reh (PRIEN 1997). Auch im Alpin/Subalpin-Bereich eines Untersuchungsgebietes im Oberengadin fanden HOFMANN & NIEVERGELT (1972) eine fast hundertprozentige Überlappung der Winterwohnräume von Rothirsch und Reh. Eine Äsungskonkurrenz mit dem Elch ist nach heutigen Beobachtungen in Schweden zumindest in reichen Biotopen aufgrund der verschiedenen Habitatwahl beider Arten weitgehend ausgeschlossen (PRIEN 1997).

Der Damhirsch (*Cervus dama*) bevorzugt als Mischäser eher kohlenstoffreichere Nahrungspflanzen und tendiert weniger als der Rothirsch zum Grasfressen (PETRAK et al. 1991). Im Vorfrühling äst der Damhirsch selektiv und hält sich auch später hin am liebsten an Gräser (PETRAK 1987, PETRAK et al. 1991, PRIEN et al. 1988). In ausgesprochenen Laubwaldrevieren kann der Schwerpunkt jedoch auch auf Gehölzpflanzen liegen (ZÖRNER 1986). In Mecklenburg und Sachsen-Anhalt wurden in den Monaten Mai/Juni durchschnittliche Anteile von Blättern und Kräutern in der Damwildäsung von 19,9 bzw. 40,6 % gefunden (SIEFKE & MEHLITZ 1975, zit. nach PRIEN 1997). An Nadeläsung nimmt er im Unterschied zum Rothirsch nur etwa 1 % des Gesamtäsungsspektrums auf (GLEICH 1997). Der

ursprüngliche Lebensraum dürfte in niederschlagsarmen subtropischen Wäldern mit eingesprenkten Wiesen bestanden haben, die heute in keinem der Damhirschgebiete, nicht einmal in dessen autochthonen Restrefugien Anatoliens, mehr vorkommen (BUBENIK 1984). Zumindest in den letzten Jahrzehnten hat der Damhirsch in Mitteleuropa eine sprunghafte Bestandeszunahme erfahren, sodaß er nun in zahlreichen Verbreitungsinself vom Bodensee bis zur Ostsee (UECKERMANN & HANSEN 1968, SIEFKE 1977) mit einem Gesamtbestand von wohl 180.000 Stück (PRIEN 1997) vorkommt. In Österreich ist sein Vorkommen in freier Wildbahn unbedeutend.

In den Flachlandgebieten Norddeutschlands zeigt der Damhirsch stärkere Neigung zum Aufenthalt in offenem Gelände als der Rothirsch (BUBENIK 1984). Hinsichtlich seiner Lebensraumbeeinflussung ist er, abgesehen davon, daß er als Tier ursprünglich trockener Landschaften keine Suhlen anlegt, dem Rotwild vergleichbar. Obwohl fundierte Aussagen über eine Äsungskonkurrenz beider Arten ausstehen, ist mit einer solchen aufgrund der weitgehenden Übereinstimmung von Äsungsansprüchen und Einstandgebieten jedenfalls zu rechnen (PRIEN 1997). Auf Rehe wirkt der Damhirsch nach Beobachtungen in Deutschland weniger durch direkte Nahrungskonkurrenz (PETRAK et al. 1991), als vielmehr durch sein aktiveres Verhalten, dem sich Rehe durch Flucht entziehen (PRIEN 1997).

Die Gemse (*Rupicapra rupicapra*) ist ein typischer Pflücker (BUBENIK 1984), ein Mischäser mit starker Tendenz zum Konzentrat-Selektierer, das heißt, sie verhält sich im Sommer wie ein Konzentrat-Selektierer, im Winter wie ein Graser (DRESCHER-KADEN 1981, HOFMANN 1982, 1983b+c).

Die Gemse ist zwar ursprünglich ein Bewohner hochalpiner Regionen, steigt aber regelmäßig in die Waldzone hinunter, um Deckung insbesondere in den schneereichen Wintermonaten (SCHRÖDER 1971) zu finden, aber auch auf der Suche nach Ausweichlebensraum bei überhandnehmender Beunruhigung. Nach SHANK (1985) suchten Gamsen in den bayerischen Alpen in den Monaten Juli bis Oktober in 49 % der Beobachtungen und damit am weitaus häufigsten Waldhabitats auf. Beispielsweise im Schwarzwald oder Elbsandsteingebirge wurden Gamspopulationen unterhalb der Baumgrenze erfolgreich angesiedelt. Hin und wieder treten spontan in die Ebene wandernde Gamsen auf, wie verschiedene Abschüsse aus unserem Jahrhundert aus Niederösterreich und dem Burgenland belegen. Dieses Unterschreiten der Baumgrenze hat im Falle der Gemse regional bereits zu eigenen Waldpopulationen geführt. Außerhalb der Brunftzeit zeigen offenbar zunächst die Männchen stärkere Affinität zu den tiefer gelegenen, bewaldeten Bereichen (FUSCHLBERGER 1955; zit. nach KRÄMER 1969a).

Auf den alpinen Matten des Abruzzen Nationalparks im Apennin wurden in den Sommermonaten der Jahre 1982 bis 1984 rund 70 % der vorhandenen Pflanzenarten von Gamsen (*Rupicapra pyrenaica ornata*) abgegrast, wobei deren Phänologie entscheidenden Einfluß auf die Nahrungswahl ausübte (FERRARI et al. 1988). Gehölzpflanzen äst der Gams sehr selektiv und auch innerhalb der bevorzugten Arten gibt es große Unterschiede in der Verbißstärke (MAYER & STEINHAUSER 1967). Weichblättrige Arten werden gegenüber hartblättrigen deutlich bevorzugt. Weitere Einflüsse auf Größe und Art des Verbisses haben, wie auch bei allen anderen Schalenwildarten, die standörtlichen Gegebenheiten, Jahreszeit, Witterung, Vegetationsstrukturen bzw. Pflanzengesellschaften oder lokales Äsungsangebot (s. o.). Im Räudegatter in Ramsau, Berchtesgaden, wurden in 1200 bis 1450 m Höhe neben der grundsätzlich bevorzugten Grasäsung die Laubgehölze vor den Nadelgehölzen geäst, wobei Mehlbeere und Eberesche den stärksten Gamsverbiß aufwiesen,

gefolgt von Buche, Bergahorn, Grünerle und Weiden (MAYER & STEINHAUSER 1967). Von den Nadelhölzern fanden Tannen infolge ihres Spurenelementreichtums bei gleichzeitiger Harzarmut den stärksten Zuspruch.

Der Nährstoffgehalt der Gamsäsung ist höher als die durchschnittliche Schalenwildäsung. Im Sommer bevorzugt die Gemse proteinreiches und rohfasernarmes Futter (FERRARI et al. 1988). In inneralpinen Gebieten, bei spärlichem Laubbaumwuchs, werden Lärchen verstärkt angenommen. Im Gegensatz zu den Bäumen werden von den Zwergsträuchern (z. B. Zwergmispel, Heidel- und Preiselbeere, Schneeheide) auch im Sommer neben Knospen und Blättern verholzte Teile von den Gamsen gefressen. Nur Holunder, Seidelbast und Wacholder, die üppigen Kräuter der Lägerflur, sowie dornig/stachelige und stark aromatische Arten bleiben unberührt. Im Elbsandsteingebiet bildet die Heidelbeere das ganze Jahr über die Ernährungsgrundlage gemeinsam mit Drahtschmiele (*Avenella flexuosa*), Heidekraut (*Calluna vulgaris*) und während der Vegetationszeit auch dem Laub der Birke (BRIEDERMANN 1961). Die sonst bei Gamsen beliebte Eberesche ist dort sehr selten. Ferner wurde u. a. die Aufnahme von Sumpfpfost (*Ledum palustre* L.) sowie der Tollkirsche beobachtet. Da weder Birke noch Eberesche im Elbsandsteingebiet waldbildend sind, war kein forstwirtschaftlich relevanter Schaden zu verzeichnen, zumal sich das Gamswild vorwiegend auf den unbewirtschafteten Steilhängen, Felsabbrüchen und Geröllfeldern aufhielt. Triebspitzen von Kiefer und Fichte wurden nur bei hoher Schneelage, wenn die Bodenvegetation unerreichbar war, geäst, was BRIEDERMANN zu der Ansicht führte, daß die Gemse aufgrund ihrer Anspruchslosigkeit dem Reh oder Rothirsch im Forst vorzuziehen sei.

Bei einer Gamsdichte von 70 bis 130 Stück auf 100 ha im Räudegatter Ramsau kam es analog stark bestoßener Almweiden zu stellenweiser Über- oder Unternutzung mit folgenden Veränderungen der Pflanzengesellschaften (MAYER & NERL 1961): Rosetten-Unkräuter breiteten sich an beliebten Äsplätzen aus, ungeliebte und daher geschonte Pflanzen entwickelten sich zu einzelnen oder in Gruppen stehenden Überständern. Durch Bodenverdichtung wurden anspruchsvollere Pflanzen durch weniger gute Äspflanzen verdrängt, vielbegangene Hangwechselließen „Weidetreppen“ entstehen. Überdüngung an beliebten Einständen führte zu den charakteristischen Lägerfluren mit Stickstoffzeigern. Grasreiche montane Mischwaldgesellschaften mit Weißsegge (*Carex alba*) wurden hingegen kaum beeinflusst. Obwohl Naturverjüngung bei dieser Besatzstärke nicht mehr möglich ist, wäre der Wald innerhalb eines Menschenalters noch nicht zerstört. MAYER & NERL geben einen Zeitraum von 100 bis 150 Jahren bis zur weitgehenden Verkarstung dieses Gebietes bei bestehender Gamsdichte an. Im Elbsandsteingebiet hatte der Gams 1960 auf 15.000 ha Landesfläche einen Bestand von mindestens 132 Stück (BRIEDERMANN 1961), also knapp 0,9 Individuen pro 100 ha. Als „zweckmäßig“ in Bergmischwäldern wird heute eine Gamsdichte von 4 bis 6 Individuen pro 100 ha bezeichnet (MAYER & STEINHAUSER 1967). Die innerhalb eines Jahres von einem Gams betretene Fläche beträgt im Augstmatthorngebiet, Schweiz, höchstens 3 km² (KRÄMER 1969a).

Eine hohe Gamsdichte in den Winterinständen im Schutzwaldbereich kann die Verjüngung des Waldes ernsthaft beeinträchtigen. SCHRÖDER (1971) stellt hierzu fest, daß die bevorzugten Laubgehölze in den winterlichen Einständen bis zur Lebensunfähigkeit verbissen wurden und Gamsen dadurch zu einer Verschiebung der Artenzusammensetzung der Pflanzen ihres Lebensraumes in Richtung weniger bis ungeliebter Arten beitragen. Der Rückgang geeigneter Äsungspflanzen führt jedoch seinerseits zu einer intraspezifischen Selektion bei den Gamsen.

Hat die Gemse unter alpinen Bedingungen lediglich in dem Steinbock ganzjährig (KOFLER 1982), im Sommer auch im Rothirsch (HOFMANN & NIEVERGELT 1972) potentielle Nahrungskonkurrenten, so konkurriert sie im Wald jedenfalls mit Rothirsch und Reh. Das Gamswild braucht infolge seiner spezifischen Nahrungsauswahl und zugleich -menge jedoch größere Äsungsflächen als das Reh oder der Rothirsch. Insgesamt bemerken MAYER & NERL (1961), daß die Äsungsschäden des Gams weit hinter jenen von Rot- und Rehwild zurückblieben. In Gebieten mit starker Rot- und Rehwilddichte soll jedoch der Gamsverbiß auf Kulturfleichen „untragbare Ausmaße“ erreichen (PRIEN 1997). Fegeschäden wurden dem Gams in MAYER & STEINHAUSER (1967), im Unterschied etwa zu Rothirsch und Reh, gänzlich abgesprochen. Dennoch besitzen auch Gamsen bestimmte Fegebäume. Besonders beliebt sind solche mit starkem Harzfluß, die oft vom gesamten Rudel nacheinander benutzt werden (BRIEDERMANN 1967), um die Krucken daran zu reiben. Diese sind denn auch bei den meisten Gamsen verpecht. KRÄMER (1969b) unterscheidet dabei zwischen Hornen, das bevorzugt an harten Gegenständen geübt wird und Markieren, bei dem die Gemse, wie andere Hornträger auch, Sekrete aus den Postcornualdrüsen (vgl. SÄGESSER & KRAPP 1986) auf das Substrat, das durchaus weich (Gräser, krautige Pflanzen, Artgenossen) sein kann, als Duftmarken übertragen wird. Dieses „Fegeverhalten“ ist jedoch als den Lebensraum beeinflussender Faktor qualitativ und quantitativ zu vernachlässigen (s. o.).

Steinböcke waren noch im Paläolithikum im Vorland der Gebirge und in den Ebenen Eurasiens als Felsbewohner verbreitet und wurden erst unter Anwesenheit des Menschen in die Hochgebirgsregionen über 2000 m auf Inselareale in den Pyrenäen, Alpen, Kaukasus und Altai verdrängt (THENIUS 1972, MÜLLER-KARPE 1974). Den Wald sucht der Alpensteinbock (*Capra ibex*) nur gelegentlich als Schattenspender oder als zusätzliche Nahrungsquelle auf, keinesfalls als Deckung im Winter, den er auf schneefreien, sonnigen Südlagen der Hochgebirge verbringt (NIEVERGELT 1966, ELSNER-SCHACK 1982). Wenn die alpinen Matten im Frühjahr noch schneebedeckt sind, steigt der Steinbock durchaus auch auf talnahe Wiesen herab, um dort Blätter, Stengel und Schößlinge von Kräutern, Sträuchern und Jungbäumen aufzunehmen (HOUTE DE LANGE 1978, MÜLLER 1985).

Steinböcke finden auch mit qualitativ schlechterer Nahrung ein Auslangen. Im Gegensatz zu der des Gams ist die Steinbocknahrung reicher an Rohfasern und ärmer an Rohprotein (TATARUCH & ONDERSCHKA 1996). MÜLLER (1985) bezeichnet den Steinbock daher sogar als Rauhfutteräser (= Graser) mit zeitweiliger Tendenz zum Mischäser, manche Autoren stellen ihn aber zu den Konzentrat-Selektierern (BUBENIK 1984).

In der Nahrung des Steinbockes bilden Gräser den Hauptbestandteil, in der Vegetationsperiode mit mindestens 45 %, im Winter sogar mit 75-97 % (BUBENIK 1984, KLANSEK et al. 1995). Nach KOFLER (1982) kann der Steinbock im Winter jedoch bis zu 60 % Nadelbaumäsung nehmen. Damit kann er natürliche Verjüngungsflächen durchaus bedrohen (RATTI 1981). Während im alpinen Bereich die Sommerwohnräume von Steinbock und Gams eher zu überlappen scheinen, kann der Steinbock im Winter der Nahrungskonkurrenz des Gams durch Aufenthalt in den schneefreien felsigeren Hängen und Felsmatten ausweichen (HOFMANN & NIEVERGELT 1972).

In Gehegen in der Submontanstufe ist auch der Steinbock zu großen Waldschäden durch Verbiß und Schälen fähig (TOMICZEK 1992). Als ursprünglicher Felsbewohner mit geringen Qualitätsansprüchen an die Nahrung hat der Steinbock eine dauerhafte Besiedelung bewaldeter Lebensräume bislang allerdings nicht versucht.

6.1.4 Nichtwiederkäuende Megaherbivore

Im Unterschied zu den Wiederkäuern, selbst den Grasern, können Pflanzenfresser mit Dickdarmvergärung, also nichtwiederkäuende Herbivore, mangelnde Qualität der Nahrung mit erhöhter Quantität kompensieren (vgl. HOFMANN 1983b), obwohl zumindest Pferde gleichwertige Nahrung weniger gut aufschließen können als Wiederkäuer (LEGEL 1993). Die **Pferdeartigen** nutzen in der Regel solche Ressourcen, die für Wiederkäuer nicht mehr ausreichen. Auf Haustierweiden fressen Pferde bevorzugt jene Pflanzen (Lägerflur, Disteln usw.), die von anderen Weidetierarten üblicherweise gemieden werden.

Die Evolution der Einhufer ist insgesamt als Spezialisierung auf ebene Grassteppen zu verstehen. Schon die Equiden des Pleistozäns Europas besetzten vorwiegend offene trockene, aber auch humidere, parkähnliche Landschaften. Darunter gab es Formen, die temperierten klimatischen Bedingungen zugeordnet werden, andere den Waldsteppen, sowie den Wald- und Strauchtundren (KAHLKE 1994). Die rezenten Restpopulationen des **Urwildpferdes** (*Equus przewalskii* Poljajoff 1881) sind nur mehr auf einen der kargsten Lebensräume auf unserer Erde beschränkt, nämlich die Hochsteppen in 1000 bis 1400 m Seehöhe im südlichen Teil der mongolischen Wüste und Halbwüste mit ausgedehnten Sanddünen und kiesigen Trockenböden mit Jahresniederschlägen von nur 100 mm, welche größtenteils in Form von Schnee fallen (MOHR 1959). Die spärliche Vegetation wird von Steppen- und Salzpflanzen gebildet, die die Wanderungen der Pferde bestimmen. Und die Pferde müssen ständig wandern, um überhaupt satt zu werden. Ähnliches galt für den Kulan, der in Europa nur in den Kaltsteppen der Würmeiszeit vorkam.

Nach LEGEL (1993) bevorzugen Pferde bei freier Wahl rauhfaserreicherer Futter als Rinder. Sie nehmen dann jedoch auch junges, kurzes Gras, das sie gezielt zwischen älteren Büscheln und Kräutern herauszufinden verstehen. Pferde erfassen die Wiesenpflanzen mit den Lippen und beißen sie dann mit den Schneidezähnen knapp über dem Boden ab. Gras und Kräuter unter der Schneedecke werden mit dem Maul oder mit den Hufen freigelegt. Um den täglichen Futterbedarf zu decken, müssen Pferde, je nach Qualität der Weide, 8 bis 14 Stunden fressen (SAMBRAUS 1991), wobei Arbeitspferde eine tägliche Futtermenge Trockensubstanz von etwa 1,8 % ihres Körpergewichtes benötigen. Das sind bei 600 kg Körpergewicht etwa 10–11 kg Trockensubstanz oder ungefähr 100 kg Frischfutter.

Auf Hauspferdeweidern in Holland zeigten die beweideten Stellen eine Dominanz von Untergräsern und niedrigwachsenden Kräutern, die regelmäßig benutzten, nicht beweideten Kotstellen hingegen von Obergräsern und nicht schmackhaften Grünlandpflanzen (DIRVEN & DE VRIES 1973), was eher auf Umfang und Frequenz der Entblätterung der Grünlandvegetation zurückgeführt wurde und nicht auf die Wirkung des mit dem Pferdekot in sehr geringen Mengen zugeführten Stickstoffes. Auch mit Bodenverdichtungen ist an stark begangenen Stellen zu rechnen.

Die Nahrungsspezialisierung der Wildpferde ist so wenig auf bestimmte Pflanzenarten ausgerichtet, daß sie Wiesen- bzw. Steppenvegetation weiter Flächen gleichmäßig kurz halten können, womit sie den Einfluß der oben besprochenen Wiederkäuerarten verstärken bzw. ergänzen und langfristig beweidungstolerante Gräser fördern (SCHERZINGER 1996). Da die Verdaubarkeit von holzigen Pflanzenteilen bei Blinddarmentypen besser ist (s. o.), können Pferde auch durch das besonders beliebte Verbeißen oder Fressen von Gehölzpflanzen zum Offenhalten oder Öffnen von Landschaften beitragen.

Wie von den **Nashörnern**, so besitzen wir auch von den **Elefanten** keine Anschauungen über deren Wechselwirkungen mit der Vegetation gemäßiger Klimate. Wir können jedoch davon ausgehen, daß die Praxis, Bäume zu entrinden und mitsamt ihrer Wurzel auszureißen oder Gehölze niederzuwalzen bei diesen Pflanzenfressern schon in vorgeschichtlicher Zeit verbreitet war, und sie damit in den Warmzeiten des Pleistozäns mit Sicherheit als waldförderlicher Faktor unübersehbaren Ausmaßes in Erscheinung traten. Elefanten können zum Unterschied von Nashörnern aufgrund der Reichweite ihres Rüssels neben der Bodenvegetation auch das Laub stehender Baumkronen nutzen. Waldelefanten sollen dadurch in den Warmzeiten des pleistozänen Europas regenerationsfähige Laubbaumarten sowie stark aufgelockerte Eichenwälder begünstigt und schattentolerante Arten wie Buche und Tanne auf Sonderstandorte abgedrängt haben (SCHERZINGER 1996). Mit diesen bemerkenswerten Eingriffen in Vegetationsstruktur und Artenzusammensetzung reproduzieren die größten Herbivoren, Elefant und Nashorn, nicht nur ihre eigenen Lebensgrundlagen, sondern tragen auch entscheidend zur Entstehung der Vielfalt an Nahrungshabitaten der anderen Pflanzenfresserarten ihres Lebensraumes bei.

6.1.5 Wechselweise Bedingungen

Das für jede Herbivorenart verfügbare Spektrum an Nahrungspflanzen in einem natürlichen Ökosystem wird grundsätzlich bestimmt von den standortgemäßen Pflanzenvorkommen und der inter- und intraspezifischen Konkurrenz zwischen den Pflanzenfressern, also dem Ausmaß an gleichzeitiger oder überlappender Nachfrage nach den vorhandenen Ressourcen. Grundsätzlich kann man zwischen evolutionären und Momentstrategien im Freßverhalten unterscheiden (vgl. LACA & DEMMENT 1996). Der interspezifischen Konkurrenz wird durch die unterschiedlichen Strategien der Äsungs- und Verdauungstypen seitens der Pflanzenfresser begegnet (s. o.). Man kann diese Strategien auch nach anderen Gesichtspunkten zusammenfassen: 1. spezifische Einschränkungen des Ressourcenspektrums, 2. Vergrößerung der Überlappungsbereiche zwischen den Nahrungsspektren benachbarter Arten und 3. Verbreiterung der gesamten verfügbaren Nahrungsbasis der Lebensgemeinschaft (MAC ARTHUR 1972, zit. nach MURRAY & ILLIUS 1996). Eine Mischform der Varianten 1 und 2 liegt dort vor, wo sich mehrere Pflanzenfresserarten den selben Lebensraum nicht nur nach räumlichen (Vegetationstypen), sondern auch nach zeitlichen Kriterien teilen, etwa durch unterschiedliche jahres- oder tageszeitliche Verteilungsmuster (HOFMANN & NIEVERGELT 1972, PUTMANN 1986, PETRAK et al. 1991, MATTIELLO, BERGAMI et al. und MATTIELLO, POZZI et al. 1997 und OWEN-SMITH 1997). Die 3. Strategie betrifft zumindest mehrere, wenn nicht alle Herbivorenarten einer Lebensgemeinschaft: Verhaltensweisen einzelner Arten zur Gewinnung von Nahrung und Lebensraum schaffen zugleich auch Lebensraum für andere Pflanzenfresserarten, wie etwa das Erweitern und Reproduzieren von Weideflächen durch Elefant und Nashorn sowie die großen Gräser (s. o.). Eine Mischform von Strategie 2 und 3 ist realisiert, sobald die spezifischen Nahrungspräferenzen mehrerer Arten einander gegenseitig nutzen. Das heißt, durch ihr spezifisches Äsverhalten schaffen mehrere Arten die Voraussetzungen zur Entstehung neuer Vegetationsstrukturen, bzw. machen solche für weitere Arten nutzbar. Daß die Wechselwirkung solcher Arten miteinander und mit der Vegetation die Primärproduktion des Ökosystems erhöhen kann, ist beispielsweise für die Serengeti für das Zusammenspiel kleiner und großer Gräser dokumentiert (TAINTON et al. 1996).

Der Nahrungskonkurrenz von Individuen innerhalb einer Art (vgl. z. B. WATSON & STAINES 1978, SHANK 1985) wird u. a. durch individuelle, geschlechtsbedingte und/oder alters-

abhängige Nahrungs- oder Habitatpräferenzen, Freßgewohnheiten, soziale Rangordnung, bzw. auf die anderen Gruppenmitglieder abgestimmte Verhaltensmuster begegnet (z. B. MERTENS 1984, YOUNG & ISBELL 1991, VILLARET & BON 1995), andererseits kann das Futterangebot die Herdengröße bestimmen (BON et al. 1990). Saugende Jungtiere der verschiedensten Verdauungstypen neigen oft zum Selektieren rohfaserarmer und eiweißreicher Pflanzenteile. Subdominante Individuen werden bei hoher Dichte eher zu den weniger gehaltvollen oder schlechter schmeckenden Futterpflanzen abgedrängt.

Die Größe der Anpassungsfähigkeit an das Futterangebot ist grundsetzlich unabhängig vom Äsungstyp, aber eine der wichtigsten Voraussetzung für die Besiedelung neuer Lebensräume. Rothirsch, Reh, Elch und Auerochse scheinen, gleich welchem Äsungstyp sie zuzuordnen sind, von jeher die ökologisch flexibelsten Arten gewesen zu sein, mit Vorkommen einerseits in lichten Waldbiotopen, andererseits in Steppengebieten und dementsprechend breitem Nahrungspflanzenspektrum. Nach HOMOLKA (1996) zeigen die am wenigsten selektiven Gräser sowie die Mischäser mit Hang zum Gräser innerhalb der Wiederkäuer die größte Übereinstimmung zwischen Nahrungsangebot und Zusammensetzung der aufgenommenen Nahrung. Damit sind sie Vertreter der zweiten der oben genannten Strategien, so daß sie bei Nahrungsengpässen u. U. auch dann noch überleben können, wenn es Spezialisten schon versagt ist (s. z. B. PRIEDITIS 1995; s. o.).

Pflanzenfresser beeinflussen nicht nur die Vegetation ihres Lebensraumes, sie werden auch umgekehrt in ihrem Bestand durch das Ausmaß an geeigneter Pflanzenproduktion sowie durch den jeweiligen Konkurrenzdruck (s. o.) um diese Ressourcen limitiert. Zumindest von Gehölzpflanzen wurde errechnet, daß im wesentlichen nur die Produktionsüberschüsse gefressen werden, da von der enormen Keimpflanzenzahl lediglich wenige hundert Bäume pro Hektar zur Sicherung ihres heutigen Artbestandes erforderlich sind (ELLENBERG 1994). Dies erlaubt die Vermutung, daß zwischen Gehölzpflanzen und Herbivoren eine, der natürlichen Räuber/Beutebeziehung ähnliche Situation herrscht: unter natürlichen Bedingungen und im Ganzen der Populationsdynamiken gesehen lebt der Räuber von den Populationsüberschüssen seiner Beutetierarten⁴. Gehen diese zurück, dann sinkt auch sein Bestand. Demnach reguliert die Beute den Räuber in quantitativer Hinsicht um vieles stärker, als dies umgekehrt der Fall sein kann, was insbesondere für laubäsende Herbivoren durch deren Populationsrückgang ab einem bestimmten Verbißgrad der Gehölze dokumentiert ist (s. o.). Bei krautigen Pflanzen, im besonderen bei Gräsern und Grasartigen, ist die Situation insoferne anders, als diese Pflanzen wesentlich rascher regenerieren und ihresgleichen reproduzieren, so daß gleichmäßige, periodische und nicht zu intensive Abweidung tatsächlich zur Erhaltung der Wiesenvegetation und damit einem breiten Spektrum von Herbivorenarten führen kann (vgl. dazu FRANK & MCNAUGHTON 1992). Da hierbei, im Gegensatz etwa zu Wäldern, ein Großteil der Primärproduktion genutzt werden kann, sind Wiesenlandschaften in der Regel reicher mit Huftieren bevölkert. Man spricht heute von Biomasse bzw. Sekundärproduktion an Pflanzenfressern je Vegetationsform (Zahlenbeispiele aus der Gegenwart bei PRIEN, 1997, für die letzten 22.000 Jahre bei GLIEMEROTH, 1995).

An dieser Stelle sei in Erinnerung gerufen, daß rezente Artenzusammensetzung und Dichte mitteleuropäischer Pflanzenfresser das Resultat anthropogener Bedingungen sind. Ablei-

⁴ Daher ist der Feinddruck als Faktor zur Beschränkung der Pflanzenfresserbestände im gestellten Zusammenhang zu vernachlässigen.

tungen aus Weide- oder Äsversuchen von einzelnen oder einer Gemeinschaft von Wild- oder Haustierarten zur Rekonstruktion prähistorischer Landschaften sind daher grundsätzlich mit Vorbehalt zu behandeln. Dennoch kann man nur aus der Kenntnis der Lebensraumansprüche rezenter Vertreter einstiger Faunenelemente sowie der Produktivität rezenter Vegetationsformen an Pflanzenfresserbiomasse paläoökologische Aussagen ableiten. Diese haben bisher gezeigt, daß die Megaherbivorenfauna Mitteleuropas unter natürlichen Bedingungen keinen Bereich der Vegetation ungenützt ließe, aber unter natürlichen Bedingungen und im Ganzen der Populationsdynamiken gesehen, ihre eigenen Lebensgrundlagen nicht ausrotten könnte. Deutliche Äsungsschwerpunkte liegen im Bereich rauhfaserreicher Wiesenpflanzen, jeweils aber mit unterschiedlich großen Präferenzen bzw. Ausweichvermögen zu Gehölzpflanzen. Daher müssen für die nachgewiesenen, vorzeitlichen Herbivorengemeinschaften jeweils ausreichende Nahrungsressourcen vorhanden gewesen sein.

6.2 Vom Wandel der Großfauna im Pleistozän

Mit der Änderung klimatischer Bedingungen und damit des Nahrungspflanzenspektrums veränderte sich jeweils auch die Tierwelt, wenngleich sich anhand des Faunenwandels klimatische Ereignisse keineswegs zeitlich exakt ablesen lassen (vgl. dazu THENIUS 1962), sind besonders die großen Tiere doch vergleichsweise flexibler und können auch kurzfristig leichter ausweichen oder abwandern. Anhand der Mollusken-, aber auch Kleinsäugerfauna können Klima- bzw. Vegetationsveränderungen z. T. sehr exakt abgelesen werden (LOZEK 1976, BAUER 1998). Länger anhaltende Klimaphasen zwingen jedenfalls zu Umstellungen und Anpassungen der vorhandenen Arten in einem Refugium oder führen zur Entstehung neuer Formenkreise oder Arten, aus deren Neuauftreten in einem Gebiet umgekehrt zwingend auf das Vorhandensein deren essentieller Lebensraumbedingungen geschlossen werden kann. Insbesondere die Elefanten gelten als gute Indikatoren für das Klima (KURTÉN 1968). Für ausgestorbene Arten muß deren morphologische Ausstattung als Zeiger für die einstige Lebensweise dienen, wobei zu berücksichtigen ist, daß paläontologischer und rezenter Artbegriff nur bedingt vergleichbar sind, beruht ersterer doch ausschließlich auf morphologischen Merkmalen, letzterer auf biologischen. Tabelle 1 überblickt eine, in Zusammenhang mit der Frage nach dem Charakter mitteleuropäischer Naturlandschaften getroffene Auswahl von Ereignissen aus geologischen, paläontologischen, ökologischen und archäologischen Quellen in chronologischer Reihenfolge (zur Problematik der Parallelisierung von Ablagerungen insbesondere des Eiszeitalters s. THENIUS 1962, RABEDER 1995).

Zur Kreidezeit, die vor 65 Millionen Jahren ihr Ende hatte, lagen große Teile des heutigen Europas unter Wasser (Parathetyx), die Alpen waren noch Meeresboden – eine „Naturlandschaft“, deren Wiederherstellung man sich kaum wünschen wird! Erst im darauffolgenden Tertiär kam es zur Auffaltung der eurasischen Hochgebirge und damit zum großflächigen Verlanden des europäischen Kontinents. Obwohl der skandinavische Landschild und die damals noch jungen Alpen ziemlich bald über Dauergletscher verfügten, fehlte den Binnenlandschaften mit dem Zuendegehen des Tertiärs vor etwa 2 Millionen Jahren noch der letzte Schliff der späteren Eiszeitgletscher zu jener Großtopographie, die sie heute haben. Da das europäische Klima im Tertiär wärmer und feuchter war als heute, bewohnten neben vielen, uns heute vertrauten Arten auch wärmeliebende Pflanzen und Tiere Europa (z.B. Ölweide, Helmlocktanne, Magnolie, Mammutbaum, Antilopen, Gazellen, Giraffen, Zwerghirsche, Affen, Krokodile).

Tabelle 1

Zeitalter	Klima in Europa	Geologie/ Landschaft	
TERTIÄR 65,000.000	feucht, warm	beginnende Auffaltung der eurasiatischen Hochgebirge (Alpen, Himalaya)	
35,000.000	erste Klimafluktuationen		
4,000.000			erste Gletscher auf Antarktis
3,600.000			
3,200.000			
2,500.000	Beschleunigung des Klimawandels, globaler Temperaturabfall von subtropisch zu warmgemäßigt		erste Gletscherbildungen auf der Nordhalbkugel
2,300.000			
QUARTÄR 2,000.000 Beginn des Eiszeitalters (Pleistozän)	PRÄTEGELEN-KALTZEIT Beginn von Kaltzeiten, unterbrochen von Warmzeiten	Wachsen der Gletscher	
1,700.000–1,600.000	TEGELEN-WARMZEIT	Ostafrika: trockener, steppenartige Bedingungen	
1,500.000	EBURON-KALTZEIT	Ostafrika: trockener, steppenartige Bedingungen	
1,300.000	WAAL-WARMZEIT		

Vegetation in Europa	Faunenelemente in Europa	Mensch
die meisten der uns heute vertrauten Bäume, sowie: Magnolie, Mammutbaum, Flügel- und Hickorynuß, Ölweide, Hemlocktanne, Amberbaum	Verbreiterung des Artenspiegels: Rinder, Antilopen, Gazellen	Australopithecus in Ost- und Südafrika Nachweis des aufrechten Ganges aus versteinerten Fußspuren in Tansania
	Ausbreitung der Familie der Hirsche nach Europa	erste Faustkeile in Afrika - <i>Homo habilis</i>
	Neuaufreten moderner Wildrinder, Wildziegen, Wildschafe, Einhufer, Steppelemminge und Hominiden	
Verschwiden von Magnolie, Mammutbaum, Flügel- und Hickorynuß, Ölweide, Hemlocktanne, Amberbaum	Erstauftreten von Rehen, Hirschen (Steppen- und Riesenhirsche), Elchen und Rentieren; Gemsenartigen, Wasserbüffeln; von Pferdeartigen aus der Verwandtschaft der Zebras und Esel; Mammuten, Braun- und Schwarzbären, Wildkatzen, Leopard, Gepard, Wildhunden, Steppenfüchsen, Hyänen, Vielfraß, Wiesel, Dachs, Fischotter, echten Hasen, Biber, Ziesel, echten Mäusen, Wühlmäusen, Hamster, Igel, Spitzmäusen, Maulwürfe, Trappen, Wiedehopfen, Bienenfresser; Verschwinden der o. g. afrikanischen Formen, ferner Tapiren, Gazellen, Mastodonten, Flußpferde, Sika-Hirschen	
		Erstnachweis von <i>Homo erectus</i> (Afrika); 1. Nachweis von Feuergebrauch
	auffällige Änderung der europäischen Säugetierfauna: Erscheinen von Flußpferd, Waldelefant, einigen afrikanischen Wiederkäuern, Löwen, Hyänen, Tharen, Leoparden; Erstauftreten der Steinbackgruppe;	

Tabelle 1

Zeitalter	Klima in Europa	Geologie/ Landschaft
900.000	GÜNZ-KALTZEIT globaler Temperaturabfall: Beginn des glazialen Zyklus:	Sahara wird feuchter
730.000	CROMER-KOMPLEX mit mehreren Warm- und Kaltzeiten	
600.000		
490.000	MINDEL-EISZEIT	
300.000	HOLSTEIN-WARMZEIT: warm-gemäßigt; Temperaturmittel 1,5–2° C wärmer als heu- te; Winter kalt, aber nicht < –19° C; Jahres- zeiten ausgeprägt	
250.000	RIß-EISZEIT	
130.000		

Vegetation in Europa	Faunenelemente in Europa	Mensch
	Verschwinden vieler wärmeliebender Arten	möglicherweise Kolonisation Europas und Asiens durch <i>Homo erectus</i>
	vorhanden sind: Mammut (sp.), Wald- u. Etruskisches Nashorn, Pferd (sp.), Wildschwein; Rot-, „Sumpf-“, Riesen-, Steppen- u. Damhirsch, Elch, Reh, Ren; Moschusochse; Wasserbüffel, Wald- und Steppenwisent;	ALTPALÄOLITHIKUM Erstnachweis des Menschen in Europa: <i>Homo erectus heidelbergensis</i> (1000-1100 ccm Schädelvolumen)
	Neuaufreten von Fellnashorn, Verschwinden von Etruskischem Nashorn, Flußpferd, Sumpf- u. Damhirsch, Wasserbüffel, Wildschwein	
	Neuaufreten von Wildesel, Auerochse, Steppennashorn Wiedereinwandern von Damhirsch, Wasserbüffel, Flußpferd, Wildschwein Verschwinden von Fellnashorn, Steppenhirsch, Elch, Ren, Moschusochse,	Mitteleuropa: Vorkommen von <i>Homo erectus</i> und <i>Homo sapiens steinheimensis</i> (1300 ccm Schädelvolumen - moderner Mensch: 1400 ccm) früheste graphische Zeugnisse des Menschen 260.000: erste Spuren der Gattung <i>Homo</i> in der Steiermark
	Neuaufreten der Saigaantilope Wiedereinwandern von Elch, Ren, Moschusochse, Fellnashorn Verschwinden von Waldelefant, Wald- und Steppennashorn, Flußpferd, Wildschwein, Damhirsch, Wasserbüffel Anwesenheit des Auerochsen nicht gesichert	Letztnachweis von <i>H. erectus heidelbergensis</i>
		MITTELPALÄOLITHIKUM: Erscheinen des Neandertalers <i>Homo sapiens neanderthalensis</i>

Tabelle 1

Zeitalter	Klima in Europa	Geologie/ Landschaft
125.000 —	EEM-WARMZEIT: Temperaturmittel 1–3° C > heute	
113.000	Vorstadium zur letzten Kaltzeit: WEICHSEL/WÜRM-EISZEIT	
Frühglazial: 80.000 50.000 — 43.000 40.000 — 35.000	Durchschnitts-Temperatur in Mitteleuropa: < 0° C, um 10° C weniger als heute; Winter dauert 9 Monate; Klima gemäßigt glazial Jahresdurchschnittstemperatur < 10° C, um 4-8° C weniger als heute; Jahresniederschlag 200-300 mm weniger als heute	mindestens 4 Stadal-Phasen mit Tundren- und Steppenlandschaft, Dauerfrostböden und nur kleinen Waldinseln wechseln ab mit Phasen der Bewaldung des kühl-borealen Klimas bis ca. 11.000/ Naher Osten: gemäßigte Steppen und Waldgebiete
23.000		Alpen vergletschert; klimatische Waldgrenze am Alpenostrand 300-600 m ü. M.
Hochglazial: 20.000 — 18.000	in Mitteleuropa kaltes, trockenes, kontinen- tales Klima; Temperatur um bis zu 12° C weniger als heute, Jahresniederschlag um mindestens 500 mm weniger als heute	größte Ausdehnung der Gletscher in Euro- pa: nördlicher Eisschild reicht bis zum Mit- telrücken Schleswig-Holsteins, läßt bis zu den Alpengletschern einen freien Raum von nur wenigen 100 km; Meeresspiegel sinkt um bis zu 130 m; Stepentundra von Atlantik bis Ural

Vegetation in Europa	Faunenelemente in Europa	Mensch
<p>Einwanderungsabfolge der Gehölze:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Wacholder, Birke 2. Kiefernwälder 3. Ulme, Eiche, Esche 4. Hasel, Erle 5. Eibe, Linde: klimatischer Höhepunkt des Eem-Interglaziales 6. in diese Eichenmischwälder Einwandern von Fichte und Hainbuche (Kräuternachweise fehlen weitgehend) <p>Buche fehlt vielerorts; Tanne reichte weiter nördlich als heute Sahara: Steppe</p>	<p>Neuaufreten der Gemse, Wiedereinwandern von Waldelefant, Wald- und Steppennashorn, Flußpferd, Wildschwein, Damhirsch, Auerochse Verschwinden des Moschusochsen Anwesenheit des Waldwisents fraglich</p>	<p>in Europa offenbar schon damals intensive Bejagung</p> <p>Palästina: gleichzeitiges Vorkommen von <i>Homo s. sapiens</i> und <i>H. s. neanderthalensis</i></p>
	<p>Verschwinden von Waldelefant, Wald- u. wahrscheinlich auch Steppennashorn, Wildschwein, Flußpferd, Damhirsch Wiedereinwandern des Moschusochsen außerdem vorhanden: Mammut, Fellnashorn, Auerochse, Steppen- und Waldwisent, Reh, Riesenhirsch, Elch, Rothirsch, Rentier, Steinbock, Gemse; Wildschwein; mehrere Wildpferdearten, Wildesel; Kranich, Schneehuhn, Birk- und Auerhuhn, Gänse, Schwäne, Enten, Taucher</p>	<p>Körperbau des Neandertalers zeigt einseitige Anpassungen an extreme Kälte; vorwiegend Jäger</p> <p>Erste Nachweise von <i>Homo sapiens</i> in Europa im wärmeren Moershoofd-Interstadial</p>
<p>Hängebirke, Waldkiefer, Stieleiche, Grauerle Hasel, Weiden nördlich des Mittelmeeres sommergrüne Laubwälder</p>	<p>Rot- und Schwarzföhre, Zirbe, Fichte und Birke bilden in Flußtälern Galeriewälder</p>	<p>JUNGPALEOLITHIKUM: Aussterben des Neandertalers/ Ausbreitung des modernen Menschen = Cro-Magnon Mensch, <i>Homo sapiens sapiens</i>, in Mitteleuropa; Erstnachweise aus Lößgebieten Niederösterreichs</p>
<p>nichtvergletscherte Gebiete waren waldfrei: nasse oder trockene Tundrengesellschaften; Gras-, Krautsteppen, Strauchdickichte (=Mammutsteppen)</p>		<p>Hüttenbau aus Mammutknochen im heutigen Polen Hauptbeutetiere: Mammut, Wildpferd, Ren, Steinbock</p>
<p>Verschwinden der Baumflora bis auf subalpine Restbestände in feuchten u. nicht zu kalten Refugien am Rand von Gebirgen (z. B. Burgenland); im unvergletscherten Mitteleuropa nahezu baumfreie Tundra mit heutigen Tundren- und Hochgebirgspflanzen (Silberwurz, Steinbrecharten, Alpenheide, Moosglöckchen, Moosfarn); unmittelbar am Eisrand Zwergstrauchvegetation mit Dauerfrostböden (Zwergweiden und -birken), anschließend an diese</p>	<p>keine sicheren Faunenfunde in Mitteleuropa: die arktischen Kältesteppen sind grundsätzlich nur zu überleben von Moschusochs, Ren, Steppenbison, Steinbock, Gemse, Wildpferd, Fellnashorn, Mammut, Wolf, Eis- und Rotfuchs, Höhlen- und Braunbär, Vielfraß, Hermelin</p>	<p>21.000 bis 17.000: weitgehendes Fehlen von Menschenfunden in Mitteleuropa; nur einzelne Jagdstationen (z. B. im nördl. Weinviertel)</p>

Tabelle 1

Zeitalter	Klima in Europa	Geologie/ Landschaft
Spätglazial: 18.000 Subatlantikum	Eiszerfall beginnt: rascher Rückzug der Alpengletscher	Wiederherstellung einer geschlossenen Vegetationsdecke: krautreiche Grassteppe, Pionierpflanzen Baumgrenze steigt auf 800-900 m an Tundren- = Dryaszeit Mitteleuropa fast zur Gänze frei vom skandinavischen Eisschild
12.500– 11.500 Ende des Eiszeitalters	Bölling-Alleröd-Interstadial: grundlegender Klimawandel 11.000 – 10.000: deutliche Kaltphase; Jahrestemperatur sinkt um 3–4° C	Zuwachsen der Mammusteppe mit Gehölzen; Ansteigen der Waldgrenze auf 1400-1600 m Rückkehr spätglazialer Bedingungen Absinken der Waldgrenze auf 1200–1400 m
Beginn des Holozän 10.000 Alleröd + Präboreal	heutige Warmzeit: plötzlicher Temperaturanstieg um 3–5° C	Vergletscherung in Alpen geht stark zurück, Nordeuropa ist bis auf Mittel- und Nordskandinavien eisfrei; Waldgrenze der Mittelgebirge: 900/1200, in den Alpen: 1600/1800 m Birken-Kiefernzeit im Charakter subarktischer Waldsteppen
9.000 Boreal	frühe Wärmezeit: Anfang und Ende warm, Erreichen ungefähr der heutigen, regenreichen, ausgeglichenen Klimabedingungen dazwischen Klimarückschläge mit Vorstößen der Gletscher	Erhöhung der Walddichte; Waldgrenze annähernd wie heute: am Anfang und am Ende bei 2300m, dazwischen tiefer

Vegetation in Europa	Faunenelemente in Europa	Mensch
Lößtundra, ähnlich den heutigen Trockensteppen (Beifuß, Gänsefuß, Sonnenröschen, Gräser), im Osten Übergang in Kältesteppe		
gras- und cyperaceenreiche Matten, Strauchweiden, Zwergbirken, artemisiareiche Pflanzengesellschaften; <i>Ephedra</i> ; insektartige <i>Stipa</i> - und <i>Festucavorkommen</i> Überwiegen der gehölzfreien Tundravegetation; am Rand der Gebirge an feuchteren Standorten Zwergstrauchheiden (Zwergweide u. -birke, Wacholder, Sanddorn)	Mammut und Fellnashorn nur mehr vereinzelt - ab 15.000 Aussterben von Fellnashorn, Höhlenbär Vertreter der südrussischen Steppe wandern ein: Saiga-Antilope Nachweise wieder von Steppen- und Waldwisent, Riesenhirsch, Steinbock, Gemse, Auerochse; Wildesel; Rentier, Pferd in großen Herden, wichtige Beute	17.000–12.000: Magdalenkultur (= Rentierzeit) 17.000: Höhlenmalereien von Jagdtieren, u.a. albinotische Auerochsen 15.000: Erfindung der Speerschleuder
	Wiedereinwandern von Elch und Rothirsch; Erstaufreten d. modernen, aber größer dimensionierten Rehs	ab 11.500: Übergang vom Paläo- zum Mesolithikum; Wechsel von der Gruppen zur Einzeljagd ab 11.000: im Vorderen Orient vermehrte Nutzung wilder Getreidebestände (Sichelklingen aus Stein); in Mitteleuropa Rückgang der Bevölkerungsdichte
Vordringen des Waldes: lichte Birken-/Kiefernwälder	Aussterben von: Mammut (weltweit), Steppenwisent; Höhlenlöwe, Riesenhirsch, Pferd (auch in Nordamerika) Verschwinden von Wildesel, Ren, Saiga, Moschusochse aus Mitteleuropa Wiedereinwandern von Wildschwein	10.000: MESOLITHIKUM Vorderer Orient: feste Siedlungen, erste Nachweise von Getreideanbau
ab 9.000: Ausbreitung des Haselbushes in Mitteleuropa (→ Hasel-Birken-Kiefernwälder) u. a. über Brenner als nachgewiesenen Wanderweg, ebenfalls von Eiche, Linde, Ahorn, Esche und Ulme (→ lichte Laubmischwälder) Zunahme von Hasel und Kiefer in den birkenreichen Landschaften; auf reichen Böden Verdrängung der Kiefer durch Eichenmischwälder (inkl. Ulme) weiteres Vordringen von Hasel und Fichte, gefolgt von Rotbuche und Tanne (südl. u. östl. Alpenrand)	Erstnachweis des Hausschafes im Irak Vordringen der Waldtiere: Reh, Hirsch, Elch, Auerochs, Wisent; Wildschwein wird Standwild Kleintierjagd: Fuchs, Hase, Vögel Abwandern von Rentier und Wildpferd in nördlicher und östlicher gelegene Tundragebiete Hauptjagdtier: Rothirsch, in den Alpen auch Steinbock und Murmel; vollständige Entmischung von Steppenfauna und Arten der alpinen Matten durch geschlossenen Waldgürtel	8.700–8.000: Norddeutschland: Aufblühen der Ahrensberger Rentierjägerkultur Mitteleuropa: Jagd auf Großtiere tritt zurück, Sammeln von Nüssen, Bucheckern, Beeren tritt hervor; Erstfund von Pfeil und Bogen im Stellmoor bei Hamburg; 8.000–7.000: Beginn des NEOLITHIKUMS im Vorderen Orient 8.000: erste Haushunde

Tabelle 1

Zeitalter	Klima in Europa	Geologie/ Landschaft
7.500 Atlantikum älteres	Höhepunkt der nacheiszeitlichen Warmphase: Feuchtigkeitszunahme durch Ausbreitung der Laubmischwälder: durchschnittlich 1,5–2° C höhere Sommertemperaturen sowie höhere Niederschlagsmengen als heute	Steppenwaldcharakter von Eichen-, Rot- und Schwarzföhrenwäldern des Hügellandes geht durch Einwandern der Schattholzarten Rot- und Hainbuche verloren
6.000 Atlantikum jüngeres		Eichenmischwaldzeit, bis 3.200
4.900		neolithische Waldrodungen
4.500 Subboreal		
3.000 Subatlantikum	ab 3.000: Klima-verschlechterung: feucht- kühlere Warmzeit heut. Nachwärmezeit: Buchen-Hainbuchen- Zeit	
1.000 Jüngeres Subatlantikum		

Vegetation in Europa	Faunenelemente in Europa	Mensch
Zurückdrängen der Hasel im Unterwuchs durch konkurrenzkräftigere Schattenbaumarten	erste Hausrindnachweise aus dem östlichen Mittelmeerraum; erste Hausziege in Vorderasien	ab 7.000: sichere Nachweise von Ackerbau, Viehzucht und Selbsttätigkeit in Südosteuropa; Domestikation des Auerochsen in Mesopotamien
stabiles Waldbild mit Eiche, Ulme, Linde, Esche, Ahorn, Erle; können sogar auf 400 bis 500 m über ihre heutige Obergrenze ansteigen. Anbau von Emmer, Einkorn, Gerste, Erbse, Linse, Mohn, Lein, Hirse 5.000–4.500 die Buche erreicht Mitteleuropa von Südosten;	Wildrind, Schwein, Schaf, Ziege; Wild tritt als Nahrungsgrundlage deutlich zurück	Bandkeramikultur prägt Mitteleuropa: spätestens Beginn der landwirtschaftlichen Produktion; Erstdatierung bäuerlicher Siedlungen im Weinviertel 5.500 – 4.900: erste große Bauernkultur Mitteleuropas früheste Siedlungszentren: niederes Alpenvorland, Oberrheinische Tiefebene, Hügelland nördlich der Mittelgebirge, norddeutsche Tiefebene
erstmalige Pollennachweise von Acker-, Ruderal- und Weidepflanzen	Hauspferd letzte Nachweise des Steinbockes im Dachsteingebiet; Vorstoß des europäischen Wildesels (<i>Equus hydruntinus</i>); Einwandern von Steinmarder (Kulturfolger), Zunahme der Bestände von Wildschwein, Rothirsch, Reh, Feldhase	MITTLERES NEOLITHIKUM: Domestikation des Pferdes in der südrussischen Steppe
Vorherrschen des Eichenmischwaldes: Eiche, Linde, Ulme, Hasel (Strauchschicht); ab 3.500 Rückgang der Ulme; in tiefen Lagen des östlichen Mitteleuropas Eiche/Kiefer; Verdrängung der Kiefer durch artenreiche Laubwälder (s.o.), zunehmend Buche; Ausbreitung der Tanne von W nach O (→ Fichten-Tannen-Buchenwälder) beginnendes Auftreten der Kulturbegleiter Wegerich und Ampfer fichtenreiche Wälder in höheren Lagen der östl. Mittelgebirge	die bisherigen großen Huf- und Raubtiere weiterhin; Hausmaus als Kommensale	JÜNGERES NEOLITHIKUM: Bauernkultur überschreitet Lößgrenzen, Vorstoß nach N ab 3.000: erste Städte in Asien, Erfindung der Schrift Mitteleuropa: erste Pflugspuren unter Grabhügeln Erstdatierung von Almen im Hochgebirge 2.200 – 750: BRONZEZEIT: erste Pflugfunde; Vierräderiger Pferdewagen ist Haupttransportmittel 2.000: Höhepunkt des „Metallbooms“ in Europa → Kult der Kriegswaffen → Kultur des Krieges 750 – 15: VORRÖMISCHE EISENZEIT = Zeit der Kelten in Mitteleuropa (Hall-
1.000: ehemals größte Verbreitung der Rotbuche geht abrupt zurück, ebenso Fichte als Schlußwaldbaumarten; Verdrängung von Ulme und Linde; → Eichen-Buchen-Wälder		

Tabelle 1

Zeitalter	Klima in Europa	Geologie/ Landschaft
Zeitenwende		

Zusammengestellt aus Angaben in MAY (1969), THENIUS (1962, 1972), SCHMIDTKE (1985), BEUTLER (1992), KRAL (1992), BÜNZEL-DRÜKE et al. (1994), KAHLKE (1994), KUCKENBURG (1994), NEUGEBAUER-MARESCH (1995), ELLENBERG (1996), KÜSTER (1996), POTT (1997), ZUKRIGL (1997), BAUER (1998).

Im Eiszeitalter (Pleistozän), das einen Zeitraum von etwa 2 Millionen Jahren bis heute – manche Autoren setzen diesen jedoch mit Beginn der Günz-Eiszeit vor etwa 1 Million bis 900.000 Jahren an (KURTÉN 1968), andere mit 1,7 Millionen Jahren (RABEDER 1995) – umfaßt und lediglich für die Nordhalbkugel gilt (die Südhalbkugel war im vorangegangenen Tertiär mehrmals von Eis (= Kalt)zeiten betroffen, ohne daß es auf der Nordhalbkugel zu vergleichbaren Vergletscherungen gekommen wäre), wechselten in Mitteleuropa arktische Klimabedingungen mehrfach mit gemäßigten, sodaß abwechselnd die Gletscher von Jahrtausend zu Jahrtausend anwuchsen und immer größere Landmassen bedeckten, indem in den Wintern mehr Wasser zu Eis gefror, als in den Sommern schmolz. Jede dieser Eiszeiten dauerte mindestens 100.000 Jahre und enthielt jeweils auch mildere Klimaphasen (Interstadiale), jedoch von relativ so kurzer Dauer, daß man sie bisher nicht als eigene Warmzeiten einstuft. Die Paläoklimatologie tut dies neuerdings und errechnet für das gesamte Pleistozän 17 Warm- und ebenso viele Kaltzeiten (RABEDER 1995). Hier soll jedoch die alte Einteilung der großen Eiszeiten beibehalten werden.

In den Kaltzeiten prägten außerhalb der Gletschergebiete Frostschutt-Tundra, Waldsteppen, trockene und feuchte Lößtundra, borealer Nadelwald, Kalt- und Warmsteppen, aber auch Halbwüsten und Mischwälder das Landschaftsbild Europas (THENIUS 1962). Nach diesen Eiszeiten kam es Jahrtausende hindurch zum Dominieren von Abschmelzprozessen in den Sommern, sodaß die Gletscher allmählich zurückwichen und das Binnenland wieder freigaben, womit eine warmgemäßigte Flora mit weit nach Norden verschobener Waldgrenze möglich war. Man sieht in diesem periodischen Wechsel von Kalt- und Warmzeiten bzw. Eis- und Zwischeneiszeiten einen autozyklischen Vorgang, der u. a. in engem Zusammenhang mit den Polkappenvereisungen sowie der Nähe offener Ozeane und entsprechender Meeresströmungen als Feuchtigkeitspender steht (THENIUS 1974).

Vegetation in Europa	Faunenelemente in Europa	Mensch
<p>Einführen von Edelkastanie, Walnuß, Pfirsich, Marille; Pionierbaumarten wie Kiefer, Erle, Birke, Gräser, Heidekrautgewächse, Getreide, Ackerunkräuter und Weidezeiger nehmen zu</p> <p>Weinbau im Mediterran</p>		<p>statt-, La-Tène-Kultur)</p> <p>100: Eisenschmiedetechnik erreicht ihren Höhepunkt; Höhepunkt spätkel-tischer Städte in Mitteleuropa</p> <p>15: Beginn der provincialrömischen Kultur in Mitteleuropa</p>
<p>700 – 1300: große Rodungsperiode in Mitteleuropa</p> <p>14. Jhdt.: Verwilderung vieler Fluren, Wiederbewaldungen</p>	<p>Mittelalter: Import und Aussatz des Damhirsches</p> <p>17. Jhdt.: Aussterben des Auerochsen in Europa</p> <p>18. Jhdt.: Einbürgerung des Mufflons</p>	<p>Siedlungsrückgang; in der Folge jedoch Anwachsen der Städte</p>

Mit dem Schluß der arktischen Packeisdecke vor etwa 80.000 Jahren begann die letzte große Eiszeit auf der Nordhalbkugel, die Würmeiszeit, die nach Meinung einiger Autoren (z. B. THENIUS) bis heute andauert. Während dieser letzten Eiszeit kam es wiederholt zu leichteren Klimaschwankungen, in denen Phasen trockener Kälte, die in den unvergletscherten Landstrichen lediglich baumfreie Tundravegetation, auf sehr geschützten Standorten auch kleine Waldinseln mit Hängebirke, Waldkiefer, Wacholder aufkommen ließ, mit wärmeren Phasen des kühl-borealen Klimatyps mit gemischter Gehölzvegetation abwechselten, ohne daß man deshalb schon von echten Zwischeneiszeiten oder Warmzeiten sprechen kann. Die letzte solcher wärmeren Perioden (Holozän, in welchem andere Autoren aber sehr wohl eine neue Warmzeit sehen) hat etwa 10.000 v. u. Z. begonnen und soll sich womöglich – trotz vielbeschworenem Treibhauseffekt – in wenigen tausend Jahren ihrem Ende zuneigen.

Mit dem Beginn des Pleistozäns endete das warmgemäßigte Klima des jüngsten Tertiärs (Pliozän) und es verschwanden schrittweise die wärmeliebenden Floren- und Faunenelemente aus Mitteleuropa, von denen oben einige genannt wurden. Im Altpleistozän, das etwa vor einer Million Jahren endete, wechselten in Süd- und Südosteuropa Steppen- mit Waldfauna (vgl. u.) ab, die Alpen waren mehr oder weniger stark vergletschert (KURTÉN 1968). Neu traten einige „moderne“ Gattungen in Eurasien auf, wie z. B. *Bos* (Wildrinder), *Equus* (Pferde) und *Elephas*. Erstmals traten auch Reh (*Capreolus „priscus“*) und Hirsche (Steppen- und Riesenhirsch), Elch und Ren auf. Im ältesten Quartär unterschied sich die geographische Verbreitung der großen Pflanzenfresser in Europa zum Teil stark von der gegenwärtigen (s. THENIUS 1972): z. B. kamen Moschusochsen (*Ovibos*), die heute nur mehr auf Grönland und Kanada beschränkt sind, bis nach Mittel- und Südeuropa vor. Ebenso reichte das Verbreitungsgebiet vom Ren (*Rangifer*) bis nach Mittel- und Südeuropa, das von Dam (einem Vorfahren unseres heutigen Damhirsches) und den heute in Europa nicht mehr vorkommenden Thar (*Hemitragus*) und Saiga-Antilope bis nach Mittel- und Westeuropa – unter der Voraussetzung, daß die Nahrungs- und Lebensraumansprüche

der genannten Arten mit den heutigen vergleichbar sind, also gewichtige Indizien für eine Klimaverschlechterung im europäischen Raum. In diese Richtung weisen auch die Funde aus dem beginnenden Pleistozän von Niederösterreich, zu dessen kennzeichnenden Elementen jedenfalls Elefanten, Nashörner, Einhufer, Wildrinder und Wildziegen bereits der Gattung *Capra*, ferner unter anderem Steppenlemminge, Wühlmäuse, Ziesel und Hamster, Trappen, Wiedehopf und Bienenfresser zählen (THENIUS 1983). Die beginnende Klimaverschlechterung führte zum allmählichen Absinken der Schneegrenze, die Baumgrenze lag bis zu 1000 bis 1200 m tiefer als heute bzw. war entsprechend weit nach dem Süden Europas verschoben.

Mit der anschließenden Waal-Warmzeit, die ungefähr vor 1,300.000 Jahren begann und ca. 400.000 Jahre dauerte, kam es wieder zu einer auffälligen Änderung der europäischen Säugetierfauna: einige afrikanische Wiederkäuer wanderten ein, ferner erschienen Flußpferd, Waldelefant, Löwen, Leoparden und Hyänen in Europa. Erstmals traten auch Vertreter der Steinbockgruppe auf. Mit der darauf folgenden Günz-Kaltzeit vor 900.000 Jahren verschwanden die aus Afrika eingewanderten Arten aus Mitteleuropa großteils wieder. Vor etwa 730.000 Jahren war auch diese größere Kaltzeit vorbei und es kam zum sogenannten Cromer-Komplex, einem Zyklus von mehreren, vergleichsweise kürzeren Warm- und Kaltzeiten, der sich insgesamt über einen Zeitraum von etwa 240.000 Jahren erstreckte, bis dann etwa um 490.000 v. u. Z. die nächste deutliche Eiszeit, die Mindel-Eiszeit, begann.

Nebenstehende Tabelle 2 gibt einen ungefähren Überblick über die Arten von großen Pflanzenfressern in Mitteleuropa während des letzten Drittels des Pleistozäns ab dem Cromer Komplex über Mindel-, Riß- und Würmeiszeit sowie den dazwischenliegenden Holstein-, Eem- und anschließenden Holozänwarmzeiten (im wesentlichen nach KURTÉN 1968, MÜLLER 1970, BUNZEL-DRÜKE et al. 1994 und KAHLKE 1994, zusammengestellt). Sowohl Kenntnisstand der Artzugehörigkeit der Funde wie auch Artabgrenzung sind jedoch im Fluß.

Während dieser gesamten Phase, den Kalt- und Warmzeiten ab dem Cromer-Komplex bis einschließlich der Würm-Eiszeit, lebten Elefanten, Nashörner, Wildpferde, Wildrinder und Wisente, Gemsen sowie Rot- und Riesenhirsche, Rehe und Elche mit jeweils mindestens einer Art bei uns. Erst das Holozän ist durch eine drastische Reduktionen der großen Pflanzenfresserarten, wie auch anderer Großsäuger (BEUTLER 1992, BUNZEL-DRÜKE et al. 1994), auf die hier allerdings nicht näher eingegangen werden soll, gekennzeichnet. Zwischen Mindel-Eiszeit und Eem-Warmzeit sind die Artensummen über Kalt- und Warmzeiten in etwa gleich. Erst mit der letzten Eiszeit kommt es zu einem Anstieg der Artenzahlen, der durch Radiationen in mehreren Gruppen bedingt ist. Die eigentlichen Evolutionsschübe innerhalb der großen Pflanzenfresser erfolgten, ohne daß sich dies gleich in den Artensummen ausdrücken muß, jeweils in den Kaltzeiten und ihrem erhöhten Selektionsdruck (KAHLKE 1994). Insbesondere die Riß- und die Würmeiszeit werden als Ursachen für die beachtlichen Radiationen bspw. bei der Gattung *Equus* oder der *Bison priscus*-Gruppe gesehen. Derartige Evolutionsschübe sind hingegen bei den Arten mit breiter ökologischer Valenz, wie beispielsweise Rot- und Riesenhirsch, Reh und Ur kaum zu erkennen (KAHLKE).

Für Elefanten und Nashörner ist gut dokumentiert, daß sich „Wald“- und Steppenformen jeweils aus relativ unspezialisierten Vorläufern (Südelefant, Etruskisches Nashorn) ab

Tabelle 2: Anzahl großer Herbivorenarten während der letzten 3 Eiszeiten und der angrenzenden Warmzeiten in Mitteleuropa. + Artnachweis aus der jeweiligen Epoche

Tiergruppen	Zeitabschnitt und Dauer in Jahren						
	Cromer Kopex 240.000	Mindel- Eiszeit 190.000	Holstein- Warmzeit 50.000	Riß- Eiszeit 125.000	Eem- Warmzeit 12.000	Würm- Eiszeit 103.000	Holozän 12.000
Rothirsch	+	+	+	+	+	+	+
Riesenhirsch	++	++	+	+	+	+	(+)
Phillishirsch	+	+	?				
Damhirsch	++		+		+		(+)
Reh	+	+	+	+	+	+	+
Elch	+	+	+	+	+	+	+
Ren		+		+		+	
Saiga	?	?	?	+	?	+	
Gemse	+	+	+	+	+	+	+
Moschusochse	+	+		+		+	
Wildschaf							(+)
Steinbock			?	+	+	+	+
Tahr					+	+	
Wasserbüffel	+		+				
Steppenwisent	+	+	+	+	+	+	
Waldwisent	+	+	+	+	?	+	
moderner Wisent						+	(+)
Wildrind (<i>Bos</i>)	+	+	+	+	+	+	(+)
Wiederkäuer	14-15	12-13	10-13	12	10-12	14	10-7
Wildpferde	+	+	+	+	+	+++	(+)
Wildesel			+	+	+	+++	
Einhufer	1	1	2	2	2	6	1-0
Etrusk.Nashorn	+	+					
Waldnashorn	+		+		+		
Steppennashorn			+		+		
Fellnashorn				+		+	
Nashörner	2	1	2	1	2	1	0
Südelefant	+						
Waldelefant	+		+		+		
Steppenmammut	+	+		+		-	
Wollmammut				+		+	
Elefanten	3	1	1	2	1	1	0
Artensumme	20-21	17	16-18	17	16-17	22	11-7

dem Cromer-Komplex entwickelt haben (KURTÉN 1968) – die Bezeichnung „Wald“ ist dabei insofern mißverständlich, als diese Arten durch relativ niedrigkroniges Gebiß und Körperhaltung (z. B. waagrecht getragener Kopf beim Wald- = Merck'schen Nashorn, während das Steppennashorn seinen Kopf wie seine rezenten, grasfressenden Verwand-

ten hängend trug) auf Laubäsung hinweisen, nicht aber Konkretes über die Dichte des Gehölzbestandes ihres Lebensraumes aussagen; sehr wahrscheinlich waren dies Anpassungen an Sträucher und Gebüsch in parkähnlichen oder Savannenlandschaften (s. u.). Während die ausgesprochenen Steppenformen der pleistozänen Elefanten (Steppen- und Wollmammut) nur in den Kaltzeiten vorkamen, die „Waldform“ (*Palaeoloxodon*) jedoch in den Warmzeiten, kamen die Nashörner des *Dicerorhinus*-Typs nur während der Warmzeiten in mehreren Arten und den genannten zwei Anpassungen an Steppe und Wald vor, in den Kaltzeiten hingegen trat jeweils nur das Fellnashorn auf. Der uns aus afrikanischen Steppen- und Savannenlandschaften vertraute Nashornotyp ertrug die eiszeitlichen Kältesteppen Europas also lediglich in dieser einen kälteresistenten Form. Die Umwandlung vom Steppen- in das Wollmammut wird für die Riß-Eiszeit angenommen (KURTÉN 1968). Wie für die Eem-Zwischeneiszeit belegt ist (KAHLKE 1994), zogen sich Mammute (*Mammonteus*) in den Warmzeiten wenigstens die Sommer über in die kontinentalen Bereiche zurück.

Die Einhufer der Gattung *Equus* erfuhren im Laufe des Eiszeitalters eine zunehmende Artenaufspaltung (adaptive Radiation) und verschwanden erst mit ausgehender Würm-Eiszeit bzw. beginnendem Holozän. Einen Einfluß auf die Anwesenheit von Pferden in Europa scheint der Wechsel von Kalt- und Warmzeiten vor dem Holozän nicht gemacht zu haben, wohl aber auf die Anzahl von Arten und ihre Größe: in den Kaltzeiten wurden die *Equiden* regelmäßig kleiner (KAHLKE 1994), offenbar um ihren Nahrungsbedarf zu reduzieren. Die Wiederkäuer hingegen bildeten in den Kaltzeiten Großformen, da sie wohl einerseits über die Nahrungshabitate dominierten, andererseits ihr spezialisierteres Verdauungssystem ihnen die Optimierung des Verhältnisses von Körpervolumen zu -oberfläche erlaubte (Bergmann'sche Regel). So war es Rot- und Riesenhirsch, Reh und Elch möglich, mit den doch jeweils Jahrtausende beanspruchenden Klima- und Vegetationswechsell bis zum heutigen Tag fertig zu werden; lediglich der Riesenhirsch starb mit der letzten Eiszeit aus. Der sogenannte „Steppenhirsch“ kam als weitere Riesenhirschart nur im Cromer-Komplex und der anschließenden Günz-Eiszeit in Mitteleuropa vor. Die vorzeitlichen Hirsche haben zwar vergleichsweise niedrigkronige Zähne, entsprachen also dem Äsungstyp ihrer rezenteren Verwandten (s. o.), entwickelten aber in vielen Arten enorm ausladende Geweihe, was auf ein Vorkommen in offenen, parkähnlichen Landschaften hinweist (KURTÉN 1968). Ausnahmen und eher dem Schlüpfertyp zugehörig sind Reh und Phillishirsch, der spätestens in der Holstein-Warmzeit verschwand. Aus der Gruppe der Rinder lebte die Gattung *Bison* mit Wald- und Steppenwisent in Mitteleuropa, der Auerochse trat als Art der Gattung *Bos* wohl erst in der Holstein-Warmzeit hervor, der Steinbock ab der Riß-Eiszeit. Die europäischen Wiederkäuer verfügten also schon damals über eine auffallend große ökologische Plastizität (Valenz).

Im Laufe der Kaltzeitphasen des Eiszeitalters hatte sich in Europa ein einzigartiger Lebensraum herausgebildet, den es weder vorher noch im Lauf des Holozän je wieder in vergleichbarer Form gab, die Steppentundra, quasi eine Vereinigung von Tundra und Kaltsteppe, deren Faunengesellschaft aus Steppen- und Tundrenbewohnern gebildet wurde und im sogenannten *Mammutus-Coelodonta*-Faunenkomplex verschiedene Anpassung an diesen neuen Lebensraumtypus zeigte (KAHLKE 1994). Typische Vertreter der Kaltzeiten sind die Tundrentiere Ren und Moschusochse und die ursprünglichen Steppentiere Fellnashorn, Mammut, Riesenhirsch, Steppenwisent, Saiga-Antilope und Wildpferd. Während der Warmzeiten überlebten diese Faunenelemente entweder in Reliktarealen oder in steppenartigen Ersatzlebensräumen, oder sie paßten sich an die neue Vegetation

im alten Verbreitungsgebiet an (s. u.). Spezialisierte Tundrenbewohner wanderten in den Warmzeiten mit ihrem Lebensraum nach Norden.

Als typische Vertreter von Warmzeiten sind neben Waldelefanten und Nashörnern des *Dicerorhinus*-Typs besonders Flußpferd und Wildschwein zu nennen. Das Flußpferd schaffte die Wiedereinwanderung nach Europa erst im Postglazial nicht mehr. In Warmzeiten lebten in Mitteleuropa Waldelefant, Waldnashorn, Riesenhirsch, Rothirsch, Reh, Elch, Damhirsch, Waldwisent, Auerochse, Wasserbüffel und Wildschwein, aber auch Steppenwisent und Steppennashorn. Die gleichzeitige Anwesenheit von Steppen- und „Wald“formen unter den Herbivoren weist neben der oben genannten, enormen Geweihausbildung bei den meisten Hirschen auf ausgedehnte Offenlandschaften neben Gehölzvegetation hin. Auch sind diejenigen Arten mit Anpassungen an Laubäsung zwar im Vergleich zu den verwandten Steppenformen kleiner, aber keineswegs ausschließlich an Wälder gebunden (s. o.). Kleiner als die jeweiligen kaltzeitlichen Steppenformen ist auch der wahrscheinlich in den kontinentalen Steppengebieten Asiens entstandene Riesenhirsch (*Megaloceros giganteus*) in den *antiquus*-Schottern der Holsteinwarmzeit von Steinheim, welche anhand ihrer geringeren Geweihauslage sowie der Begleitfauna als interglaziale „Wald“form (s. o.) gedeutet werden (KAHLKE 1994).

Erst mit Beginn der heutigen Warmzeit änderte sich die Artenzusammensetzung der großen Pflanzenfresser grundlegend. Der Übergang vom Pleistozän ins Holozän war keineswegs von gleichmäßiger Erwärmung begleitet. Vielmehr war er von einer Reihe sehr verschieden heftiger und langer Oszillationen von Warm- und Kaltphasen geprägt (ALBRECHT et al. 1977), deren starke regionale Unterschiede das Nebeneinander von (noch) glazialen mit (schon) holozänen Faunenelementen ermöglichten (BAUER 1998). Die größten Pflanzenfresser, Waldelefant, Wald- und Steppennashorn schafften die postglaziale Einwanderung nach Mitteleuropa aus ihren Rückzugsräumen nicht mehr. Vielfach überlebten sie diese nicht einmal: Der bisher in Warmzeiten in Mitteleuropa lebende Waldelefant wanderte bei Beginn der Würmeiszeit in die Mittelmeerregion ab, wo er auf die damals noch mit dem Festland verbundenen Mittelmeerinseln gelangte. Es ist nicht auszuschließen, daß die Bevölkerung des Mittelmeerraumes, zu der in der Phase des Hochglazials auch die aus Mitteleuropa abgewanderten Wildbeuter gehörten, den Waldelefanten auf die damaligen Halbinseln im Meer abgedrängt hatte. Bei Wiederaussteigen des Meeresspiegels wurde er dort isoliert und bildete in der Folge insulare Zwergformen aus (KURTÉN 1968), die wohl später durch neolithische Siedler ausgerottet wurden. Vom Waldnashorn weiß man nur, daß es zu Beginn der Würmeiszeit noch in Spanien lebte (KURTÉN 1968). Das bis in die älteste Würmeiszeit aus Sibirien nachgewiesene Steppennashorn (KURTÉN 1968) dürfte keine Ausweichmöglichkeiten in wärmere Gebiete gehabt haben, war andererseits aber auch nicht genug kälteresistent, um die über 100.000 Jahre der letzten Eiszeit zu überstehen. Vom Riesenhirsch gibt es Funde aus der Steiermark (erhalten im Heimatmuseum der Stadt Melk, NÖ.: BAUER 1998) und dem Schwarzen Meer, die sein Überleben bis 700 oder 500 v. u. Z. vermuten lassen (KURTÉN 1968). Der Steppenwisent überlebte zwar bisher die Warmzeiten in Mitteleuropa, verschwand aber nach der letzten Eiszeit hier. In Palästina wurde er noch bis ins Mesolithikum nachgewiesen. Im Waldwisent, der in der Würmeiszeit noch in Mitteleuropa vorkam, wenn auch nicht in den typischen Steppentundren, wird ein möglicher Vorfahr des heutigen Wisents gesehen (KURTÉN 1968). Die Einhufer sind entweder mit dem Zuendegehen des Würmglazials ausgestorben oder mit der Steppenvegetation in den Osten abgewandert.

Die nachfolgende Tabelle 3 gibt die durchschnittliche Anzahl von Arten je Verdauungstyp (s. o.) in Mitteleuropa in der, von der Tab. 2 abgedeckten Zeitspanne an, wobei Ren, Moschusochse und Wasserbüffel und die vorzeitlichen Wisente zu den Grasern (vgl. PEDERSEN 1958, WÜNSCHMANN & KLÖS 1968, SHANK et al. 1978, THING 1984), Riesenhirsche und Tahr zu den Mischäsern und die Saiga nach einem entsprechenden Hinweis von MOHR (1943), zu den Konzentratselektierern gerechnet wurden. Letzteren wurde auch der Phillishirsch angeschlossen (KURTÉN 1968).

Tabelle 3: Durchschnittliche Artenzahlen je Verdauungstyp in Mitteleuropa in dem von Tabelle 2 umspannten Zeitraum.

Verdauungstypen	Zeitabschnitt						
	Cromer-Koplex	Mindel-Eiszeit	Holstein-Warmzeit	Riß-Eiszeit	Eem-Warmzeit	Würm-Eiszeit	Holozän
Wiederkäuer:							
Konzentratselektierer	3-4	4	2-3	3	2-3	3	2
Graser	5	4	4	4	2	5	2
Mischäser	6	5	4	5	6	6	4
Caecaltypen							
Elefanten	3	1	1	2	1	1	
Nashörner	2	1	2	1	2	1	
Einhufer	1	1	2	2	2	6	

In Kalt- und Warmzeiten der letzten 700.000 Jahre artenmäßig etwa gleich stark vertreten sind die Wiederkäuer und die Einhufer, sieht man von den drastischen Reduktionen im Holozän, sowie der Graser in der Eem-Zwischeneiszeit, welche vielleicht durch die Zunahme an Mischäserarten bis zu einem gewissen Grad kompensiert wurde, und der rapiden Artenzunahme aufgrund der erwähnten Radiation der Einhufer in der letzten Eiszeit ab. Die größere Artenzahl an Konzentratselektierern in den Kaltzeiten resultiert im wesentlichen aus der Anwesenheit der Saiga-Antilope, einem hochspezialisierten Bewohner karger Salzsteppen. Bei Elefanten und Nashörnern zeigen sich deutliche Schwergewichte entweder in den Kaltzeiten (Mammute) oder in den Warmzeiten (Nashörner, s. o.), wo die jeweils klimatisch unangepaßten Arten dann aus Mitteleuropa verschwanden. Diese Übersicht bestätigt, daß die Gruppen der Wiederkäuer und Pferdeartigen klimatisch besonders anpassungsfähig sind. Sie zeigt aber auch, daß in den Warmzeiten für die, auf Grasvegetation angewiesenen Graser und Pferde, sowie die Steppenformen von Nashorn und Elefant ausreichende Offenlandschaften vorhanden gewesen sein mußten, die jeweils durch die oben beschriebenen Verhaltensweisen der größten Pflanzenfresser erhalten bzw. reproduziert werden konnten. Im Gegensatz zu früheren Warmzeiten, wurde der Beginn der Holozänwarmzeit Mitteleuropas nur von 8 Wiederkäuerarten begleitet. Die Caecaltypen, zu denen die größten Pflanzenfresser, Elefanten und Nashörner, gehören, fehlten überhaupt. Inwieweit die Anwesenheit des Menschen dabei eine Rolle gespielt haben kann, soll weiter unten besprochen werden. Postglazial traten die Graser bzw. Steppentiere damit gegenüber den an Laubnahrung besser angepaßten, kleineren Arten deutlich in den Hintergrund.

Bis dahin überwogen in allen Klimaphasen des Eiszeitalters die auf Grasnahrung spezialisierten Gruppen. Wie stark sie damit in einzelnen Gebieten einer Bewaldung tatsächlich entgegenwirken konnten, wird im letzten ungeklärt bleiben, denn Artenzahlen alleine sagen noch nichts über die Dichte der Individuen und Populationen aus. Die Dichte zu beurteilen, ist aber aufgrund paläontologischer Nachweise unmöglich, stammen doch die Knochenfunde zumeist aus Höhlen- und Spaltenfüllungen, Flußschottern bzw. -sandten oder äolischen Sedimenten, wie z. B. dem Löß, die zu Lebzeiten zum Teil als Fallen gewirkt haben mochten, zum Teil Verfrachtungen darstellen und konkrete Aussagen über die quantitative Verteilung der Arten bzw. Individuen in ihrem Lebensraum kaum zulassen. Herdengrößen können nur in Einzelfällen anhand umfangreicherer Fundkomplexe, etwa aus der Zeit paläolithischer Jäger, rekonstruiert werden. Und ähnlich wie Carnivore natürlicherweise nicht in der Lage sind, ihre Beute auszurotten, sondern im Gegenteil von dieser in ihrem Bestand reguliert werden, gelingt es auch den Herbivoren grundsätzlich nicht, ihre Nahrungsressourcen aufzuzehren, wenn dies nicht durch äußere Bedingungen, wie etwa Naturkatastrophen, menschliche Eingriffe usw., lokal bis regional vorgegeben ist. Zudem muß angenommen werden, daß Tierarten, deren Verbreitungsgebiet nach Fossilfunden über ganz Europa erstreckt war, keineswegs in allen Lebensräumen vertreten waren, ja wohl nicht einmal in allen, ihnen gemäßen: nicht jede Art kommt dort vor, wo sie vorkommen könnte – das gilt für Fauna und Flora! Das Vorkommen all dieser Grasfresser in Mitteleuropa sollte jedoch als hinlänglicher Beweis für die entsprechende Sekundärproduktivität der Vegetationsformen von Offenlandschaften, die von reinen Waldökosystemen kaum erreicht werden können (vgl. SCHERZINGER 1996, PRIEN 1997), genügen.

6.3 Viele Bäume sind noch kein Wald

Für sämtliche Zwischeneiszeiten des Pleistozäns ist mit dem jeweiligen Wärmerwerden des Klimas ein Einwandern von solchen Baumarten in die bis dahin weitgehend waldlosen Kaltsteppenlandschaften nachgewiesen, die wir aus geschichtlicher Zeit als waldbildend kennen. Ob diese Gehölzflora in den jeweiligen Zwischeneiszeiten tatsächlich geschlossene Wälder aufgebaut hat, ist Thema zahlreicher wissenschaftlicher Diskussionen. Anhand der postglazialen Einwanderungsgeschichte der Gehölzarten Europas ist man zur Auffassung gelangt, daß Mitteleuropa von Natur aus zu 90 bis 95 % bewaldet war (z. B. KRAL 1979, 1992). Wenn diese Zahl vielleicht auch zu hoch gegriffen ist, so stimmt sie doch tendenziell mit der Abwesenheit der größten Pflanzenfresser überein. Ist diese postglaziale Landschaft typisch für Mitteleuropa? Kann man daraus Gleiches auch für frühere Warmzeiten ableiten? Sind die kaltzeitlichen Landschaften weniger typische Naturlandschaften Mitteleuropas? – Immerhin entfielen annähernd 55 % der letzten 2 Millionen Jahre des Quartärs auf Eiszeiten! Ist das nicht Grund genug zu behaupten, Mitteleuropa wäre von Natur aus Gletscher- und Kaltsteppenlandschaft? Und wie typisch sind dann die europäischen Naturlandschaften vor dem Eiszeitalter?

Die an Gehölzpflanzen unvergleichlich reicheren und mit unserer heutigen Klimasituation am ehesten vergleichbaren Phasen finden wir zweifellos in den pleistozänen Warmzeiten. Baumwuchs wurde durch die jeweils folgende Eiszeit bis auf allenfalls kümmerliche Restbestände, welche z. B. von der Schwarzföhre zumindest in der letzten (Würm-)Eiszeit an wärmebegünstigten Sonderstandorten am Alpenostrand gebildet worden sein dürften (NIKLFIELD 1972), vernichtet: zur Zeit ihrer größten Ausdehnung etwa 20.000 bis 18.000 Jahre v. u. Z. waren die nordischen und die alpinen Gletscher bis auf einen Streifen von weni-

gen hundert Kilometern Breite (an seiner engsten Stelle wohl nur 270 km: KÜSTER 1996), der zwischen dem Rand der Mittelgebirge Deutschlands bis zu den, fast bis zum oberen Donautal nach Norden ausgedehnten Alpengletschern verlief, aufeinander zugewachsen, so daß in Mitteleuropa nicht nur die Baumflora verschwand, sondern aus dieser Zeit auch gesicherte Faunen- und Menschenfunde fehlen.

Das durchschnittliche mitteleuropäische Klima der Zwischeneiszeiten des Pleistozäns förderte also den Baumwuchs, sieht man von wenigen baumfeindlichen Lebensräumen auch unterhalb der Baumgrenze ab (HOLZNER et al. 1986, GEISER 1992). POTT (1997) stellt sogar für die dem Holozän klimatisch besonders ähnliche und auch gut untersuchte Eem-Warmzeit, also die letzte Warmzeit vor unserer heutigen, die etwa bei 130.000 bis 125.000 Jahre v. u. Z. anzusetzen ist und durch die letzte, die Würm-Eiszeit, von der Gegenwart getrennt ist, eine der postglazialen analoge Einwanderungsabfolge der Gehölze fest: 1. Wacholder, Birke, 2. Kiefer, 3. Ulme, Eiche, Esche, 4. Hasel, Erle, 5. Eibe, Linde, Hainbuche, Fichte und 6. andere Laubbaumarten, Tanne. Kräuternachweise fehlen aus der Eem-Warmzeit im Unterschied zum Postglazial aus Mitteleuropa weitgehend, womit der Autor die dichte Waldbedeckung Europas während dieser Warmzeit als bewiesen ansieht. In diese Richtung könnte auch die drastische Artreduktion bei den Grasern von 4 auf 2 und das Fehlen von Steppenmammutnachweisen deuten (Tab. 2 und 3) – andere Grasfresser, wie Pferde, Steppennashorn und Großhirsche, waren aber sehr wohl vertreten.

Die Vegetationsgeschichte Europas ist qualitativ gut beschreibbar mittels Pollenspektren in den Sedimentproben aus Moor- und Seeablagerungen. Quantitative Aussagen über die einstige Verteilung bestimmter Pflanzengesellschaften, beispielsweise von Wald und Offenland, sind hingegen nicht ohne weiteres aus dem Verhältnis von Baumpollen zu Nichtbaumpollen ableitbar, obwohl man Umrechnungsfaktoren entwickelt hat. Folgende Gründe lassen sich dafür anführen (KLAUS 1972, KÜSTER 1992):

- Viele Pollen lassen eine Pflanzenbestimmung nicht bis aufs Artniveau zu; einige Pflanzenfamilien beinhalten sowohl Gehölz- als auch krautige Pflanzenarten, so daß eine eindeutige Zuordnung dieser Familien zu bestimmten Klimazonen oder Pflanzengesellschaften nicht möglich ist.
- Aus dem Nachweis von krautigen Pflanzen alleine kann man noch nicht auf das Vorhandensein von Offenland schließen, da keineswegs alle Kräuter nur außerhalb von Wäldern wachsen.
- Die Quantität der Pollenproduktion ist bei Windblütigen sehr viel höher. Da die meisten waldbildenden Bäume vom Wind bestäubt werden, sind deren Pollen in den Diagrammen zumeist überrepräsentiert.
- Da Baumpollen aus größeren Höhen verfrachtet werden, ist deren Reichweite unvergleichlich größer als die der beispielsweise ebenfalls windblütigen, bodennahen Gräser.
- Grundwasserschwankungen können eine nicht unbeachtliche Verfrachtung von Pollen bewirken.
- Einen weiteren Selektionsfaktor für den Eintrag von Pollen, beispielsweise in Moore, bildet die Dichte der umgebenden Vegetation.

Dazu kommt, daß Pflanzengesellschaften kein starres Sippengefüge besitzen, sondern allein seit dem Pleistozän die unterschiedlichsten Wandlungen durchgemacht haben und daher Proben aus der Vergangenheit nur bedingt mit heutigen vergleichbar sind (LANG 1994). Außerdem ist bei unterschiedlicher Höhenlage der pollenführenden Sedimente eine Altersdatierung (¹⁴C-Methode) nur auf ± 800 Jahre möglich (FRENZEL 1972).

Entsprechend den oben dargestellten vielfältigen Pflanzenfressergemeinschaften der Warmzeiten aus Steppenhabitaten (Riesenhirsch, Steppenwisent, Steinbock, Gemse, Ur, Einhufer, Steppennashorn), aber auch bewaldeten Lebensräumen (Rot- und Damhirsch, Reh, Elch, Tahr, Wasserbüffel, Waldwisent, Ur, Waldnashorn, Waldelefant) müssen beide Landschaftstypen mit jeweils entsprechender Ausdehnung nebeneinander existiert haben. Für die bewaldeten Lebensräume ist dabei eine, der heutigen vergleichbare Artenvielfalt an Gehölzen nachgewiesen, obwohl die Pflanzenfresser darin die heutige Waldfauna an Artenzahl und Größe weit übertreffen. Wie kann nun dieses „Waldland“ ausgesehen haben? Kann man das Europa der Zwischeneiszeiten tatsächlich als „halboffene Weidelandschaft“ (GEISER 1992) bezeichnen? Die Gebiete mit klimatisch bedingtem Baumwuchs mangels geeigneterem Ausdruck als „Waldland“ zu bezeichnen, das gewissermaßen nach außen hin geschlossen ist, heißt doch noch lange nicht, daß dieser „Wald“ auch dicht ist (BROGGI 1995).

Nach heutigen Beobachtungen an vom Menschen relativ unbeeinflussten Wäldern, jedoch unter Abwesenheit der ehemaligen Großbewohner (s. o.) können Katastrophenflächen in der gemäßigten Zone wohl 10 bis 50 Jahre frei von Baumvegetation bleiben (SCHERZINGER 1996), je nach Größe, Standort, Pflanzenproduktion und Äsungsdruck. Für die vorzeitlichen Phasen der „Wiederbewaldung“ hat man aber nicht von der Vorstellung geschlossener, fertiger Wälder auszugehen, die dann durch verschiedenste Faktoren gestört werden, sondern von zunächst baumlosen Kaltsteppenlandschaften. Das Aufkommen von Gehölzpflanzen nach den jeweiligen Kaltphasen des Pleistozäns mit dem allmählichen, bis zu Jahrtausenden dauernden Wärmerwerden des Klimas kann kein flächendeckend gleichzeitiges Ereignis, wie etwa das Baumaufkommen auf heutigen Kahlschlägen oder auf Katastrophenflächen in sonst geschlossenen Wäldern gewesen sein. Mit zunehmender Erwärmung werden an für sie günstigen Standorten entsprechend der Samenverteilung Baumkeimlinge entstanden sein. Diese waren von ihrem oberirdischen Erscheinen an nicht nur der Lichtkonkurrenz aller anderen Pflanzen, sondern auch der Möglichkeit des Gefressenwerdens durch die beschriebene und sehr anpassungsfähige Arten umfassende Herbivorenfauna (s. o.) ausgesetzt. Auf inselartig verteilten Stellen mit der jeweils geringsten Wirksamkeit gehölzfeindlicher Faktoren wird es dann zur Bildung von Baumbeständen gekommen sein. Je langsamer Gehölze in eine Landschaft einwandern, um so mehr muß mit der Anpassung der Fauna zur Nutzung der zunehmenden vertikalen Nahrungsressourcen (Laubäser), aber auch mit der Unterdrückung von Baumwuchs bzw. -verjüngung gerechnet werden. Gleichzeitig wird durch die Freßfeinde, neben anderen Schutzstrategien der Pflanzen vor Fraß (Stachel/Dornenbewehrung, unverträgliche Inhaltsstoffe usw.), vor allem bei Gehölzpflanzen das rasche Längenwachstum selektiert, womit die Laubkrone so rasch wie möglich der Erreichbarkeit von Bodentieren entzogen wird. Auch die Windverbreitung von Diasporen (Anemochorie) solch inselartig verteilter Baumbestände erscheint unter diesen Aspekten höchst funktionell. Mit der Verbreitung von Diasporen durch den Wind erhöht sich die Chance jeder Baumart, auf günstige und für Pflanzenfresser unerreichbare Standorte zu gelangen und dort wieder Inselbestände zu bilden, mit der Tendenz, aufeinander zu zuwachsen.

Nach SCHERZINGER (1996) kann Bewaldung nur an reichen Standorten durch Pflanzenfresser nicht verhindert werden, in der Kampfwaldzone, an der subalpinen Waldgrenze, auf Kalkmagerrasen, in Trockengebieten, im Überschwemmungs- und Schüttbereich von Bächen und Flüssen und in Moorrandgebieten aber sehr wohl (S. 196). Neben einfallenden Pflanzenfressern sind all die genannten Standorte auch etlichen anderen waldfreundlichen Fakto-

ren, wie beispielsweise Bränden durch Blitzschlag und später auch jagenden Menschenhorden (s. u.), Überschwemmungen, Lawinen, Sturmwinden, Erdbeben, Vulkanausbrüchen, Insektenmassenfraß usw. ausgesetzt, die in ihrer Summenwirkung keineswegs zu unterschätzen sind, so daß zahlreiche, mehr oder weniger große, verschieden alte, lebende und abgestorbene Baumgruppen mit ihren jeweils in dynamischer Auseinandersetzung mit tierischen aber auch pflanzlichen Nutzern befindlichen Rändern und Übergängen zu mehr oder weniger großen Lichtungsflächen entstanden sein werden. Im Sinne des Ökotonmodells könnte man dieses System als sich ständig veränderndes „Netzwerk von Waldrändern“ beschreiben, das noch offenere Flächen mit mehr oder weniger großen Baumgruppen puzzleartig verbindet (vgl. hierzu die Mosaik-Zyklus-Theorie für Ökosysteme: z. B. REMMERT 1990, PILS 1994 S. 56 ff., BÖHMER 1997; bzw. Wald-Freiland-Wald-Zyklus: KRÜSI et al. 1995). Weder Wald noch Lichtungen sind dabei so zu denken, wie wir sie als Ergebnis menschlicher Bewirtschaftung unserer Breiten kennen, da die Ränder von keinem von beiden – mit Ausnahme vielleicht an Felsabbrüchen, Gewässern o. ä. (vgl. KÜSTER 1997) – exakt abgegrenzt sein konnten, da niemand da war, der das getan hätte! Erst das planmäßige Vorgehen des Menschen pflegt und stabilisiert mit dem Inneren des Waldes auch dessen Ränder, wie wir sie heute kennen. Bei Herbivoren gibt es kein „Interesse“ an der Herstellung von Wald. An den Gehölzpflanzen selbst liegt es, „Strategien“ für eine Bestandsbildung zu entwickeln, an den Nutzern, diese in allen Stadien ihrer Entstehung so gut wie möglich zu verwerten.

Wald- und Offenland müssen demnach mit fließenden, der Dynamik waldbildender und waldfördernder Kräfte ausgesetzten Grenzen ineinander übergegangen sein, so daß die sogenannten bewaldeten Lebensräume Mitteleuropas tatsächlich weder Wald- noch Offenland waren. An den Normalstandorten werden je nach Vorherrschen von atlantischen, kontinentalen, pannonischen, alpinen, mediterranen Klimaerfordernissen und je nach Boden, Exposition usw. mehr oder weniger große Netzwerke von Lichtwaldgesellschaften mit mehr oder weniger großem gehölzfreiem, dafür aber gras- und krautbewachsenem, oder auch vorübergehend nacktem Boden abgewechselt haben. Dafür sprechen auch zahlreiche Hinweise aus der Entomologie (SCHERZINGER 1996). Die Ausdehnung dieser Flächen hing jeweils von den genannten, örtlich und zeitlich herrschenden waldbildenden und waldfördernden Faktoren ab. Wie unterschiedlich die Einwanderungsabfolge von v. a. Gehölzarten im Postglazial auf relativ eng begrenztem Raum sein konnte, zeigt PESCHKE (1972) anhand des Hochplateaus Waldviertel.

Die Vorstellung GEISERS (1992), daß nämlich die wilden Huftiere auch ohne den Menschen „auf den Normal-Standorten in Mitteleuropa heute weitgehend das gleiche, parkartig geöffnete und heterogen strukturierte Landschaftsbild erzeugen, wie es die domestizierten Huftiere der traditionellen und extensiven Weidewirtschaft in den letzten Jahrtausenden geschaffen oder aufrechterhalten haben“ (S. 23), kann demnach nicht nachvollzogen werden. Einerseits muß für die wilde Großherbivorenfauna der Warmzeiten aufgrund von Artenzusammensetzung und Verhalten (s. o.) mit wesentlich anderen und einander ergänzenden Einflußnahmen schon allein auf die Vegetationsstruktur gerechnet werden. Andererseits sind Haustiervorkommen nicht nur örtlich begrenzt, nämlich auf den jeweiligen Grundbesitz ihres Bauern, sie werden auch in geringerer Artenanzahl, dafür aber in höheren Dichten gehalten, so daß die jeweilige Pflanzenproduktion des Grundbesitzes vollständig und dauerhaft ausgenutzt wird, was auf denselben definierten Flächen unter natürlichen Bedingungen nicht der Fall ist (vgl. dazu HOBBS, 1996). Zwar können Schalenwildarten bei günstigen Nahrungsbedingungen in der Vegetationszeit ihre Nahrungshabitate durchaus übernutzen, werden aber durch die nächsten Mangelzeiten in ihrem Bestand limitiert, was der Vegetation dann wieder Rege-

nerationsmöglichkeit bietet. Diese muß bei der Beweidung durch Haustiere der Bauer übernehmen. Die im Vergleich zu Wildtieren grundsätzlich höhere, nämlich landwirtschaftliche Produktion von Haustieren, erfordert auch entsprechend hochwertigere Nahrung, als der Grund des Bauern u. U. von Natur aus hervorbringt. Daher bedarf selbst die traditionelle extensive Weide verschiedener Pflege- und Betreuungsmaßnahmen zu ihrer vollen Funktionsfähigkeit, wie bspw. der Rodungstätigkeit, um überhaupt jene erwünschten Wiesenflächen in einem wirtschaftlich relevanten Ausmaß zu gewinnen, ferner der gezielten, traditionellen Weideführung, Wässerung und Mineralstoffversorgung des Viehs usw., sowie den, neben der Beweidung erforderlichen Verbesserungsarbeiten. Erst die gezielte Nutzung der Landschaften durch den Menschen führt zur deutlichen Trennung von Wald- und Offenland. Der Wechsel von Offenlandschaften und Wäldern wird nicht mehr den Naturkräften überlassen, sondern entsprechend den menschlichen Zielen gefördert oder verhindert. Wald wird tendenziell dichter, Offenland freier als unter natürlichen Bedingungen. Die Beweidung durch Haustiere übt dabei als Faktor zum Öffnen oder Offenhalten von Landschaften in quantitativer aber auch qualitativer Hinsicht einen einerseits beständigeren, andererseits aber auch gemäßigteren Einfluß aus als die wilde Herbivorenfauna und wird nach Bedarf manuell verstärkt (z. B. Ausmähen, Schwenden von Weideflächen). Daneben und von Weidetieren und Wild oft abgeschirmt bewahrt sich das Nutzungsinteresse des Bauern andere Ressourcen in der Landschaft (Obstbäume, Felder usw.).

Bis zu dieser bäuerlich bewirtschafteten Kulturlandschaft war es aber ein langer Weg. Zunächst trat der Mensch in dieses Mosaik von Waldrändern/Lichtungen und Steppenlandschaften Mitteleuropas in einer Warmzeit als Wildbeuter ein.

6.4 Zum Kulturwesen geboren

Vor etwa 600.000 Jahren, also im Cromer-Komplex (Tab. 1), trat der Mensch erstmals in Europa auf, das heißt, die frühesten europäischen Menschenfunde wurden auf diese Zeit datiert und mit dem wissenschaftlichen Namen *Homo erectus heidelbergensis* versehen (KUCKENBURG 1994). Einige Steingeräte aus dem Mittelrheingebiet scheinen sogar um bis zu 400.000 Jahre älter zu sein. Mitteleuropa war mit Sicherheit seit mindestens einer halben Million Jahren jeweils während der warm-gemäßigten Interglazialzeiten besiedelt. Aus der Holstein-Warmzeit, die etwa 300.000 v. u. Z. begonnen hatte und rund 50.000 Jahre dauerte, wissen wir, daß die Jahreszeiten zwar ausgeprägt waren, die Winter aber nicht unter 19° C Kälte hatten. Das Temperaturmittel lag damals um 1,5 bis 2° C über dem heutigen. Zu dieser Zeit lebte eine zweite Menschenform bei uns, nämlich ein Vorläufer des modernen Menschen, der sogenannte *Homo sapiens steinheimensis*. KUCKENBURG (1994) sieht in dem mitteleuropäischen Menschen dieser frühen Zeit insofern schon „ein Kulturwesen, als er sich in seinem täglichen Leben und Überleben nicht mehr ausschließlich auf die körperlichen Kräfte und Fähigkeiten stützte, die ihm von Natur aus mitgegeben waren, sondern diese in spürbarem und vielfach entscheidendem Maß durch selbstgeschaffene technische und kulturelle Hilfsmittel ergänzte und erweiterte“ (S. 24). Diese Menschenform beschränkte sich nicht auf den bloßen Werkzeuggebrauch, wie wir ihn von höheren Tieren kennen, sondern stellte die Geräte nach speziellem Bedarf und nach Plan und Einsicht in die Materialeigenschaften selbst her. Man muß davon ausgehen, daß die hierfür verwendeten Materialien nicht nur aus Stein bestanden haben, wengleich vorwiegend Steinwerkzeuge, vor allem Faustkeile, aufgrund der Erhaltungsbedingungen überliefert sind, sondern auch aus Holz, Knochen, Geweih, Häuten, Haaren usw. Zu dieser Zeit kannten die Menschen nicht nur schon das

Feuer, sondern der zielgerichtete Umgang damit war eine der wichtigsten Voraussetzung zum Überleben der Wintermonate und zugleich in ökologischer, territorialer, physiologischer und soziologischer Hinsicht der Mittelpunkt des Sippenlebens, um den herum sich diese Frühform europäischer Kultur rankte.

Die ökologischen Bedingungen in Mitteleuropa, welches der Mensch zunächst nur in den pleistozänen Warmzeiten bewohnte, wurden im vorhergehenden Kapitel beschrieben. Es sind die Lichtwald-Offenland-Netzwerke mit ihrem Wechsel der Jahreszeiten und der Vielfalt an Tieren, von denen oben die Großsäuger skizziert wurden. Im Gegensatz zu den Wildbeutern tropischer und subtropischer Gebiete war der paläolithische Europäer auch in den Warmzeiten zumindest saisonal zum fast totalen Verzicht auf Pflanzennahrung gezwungen. Wenigstens in den Wintermonaten stand daher die Gewinnung von Frischfleisch im Vordergrund. Auffallenderweise wurden Großwildarten, wie Steppen- und Waldnashorn, Waldelefant, Hirsche und Bären, und von diesen Jungtiere, bevorzugt. Der Aufwand zur Erbeutung eines Einzelindividuum war im Verhältnis zum großen Fleischvorrat, den dieses ergab, offenbar vorteilhaft. Eine 10-köpfige Familie sollte mit einem Elefanten mindestens drei bis vier Monate ausgekommen sein, zumal die Konservierung im Winter kein sonderliches Problem darstellt. Zum Jagderfolg auf Großtiere bedurfte es gewiß planmäßiger Vorgehensweisen. Man nimmt an, daß in Gruppen gejagt wurde, daß die Einzeltiere von der Herde, unter Umständen unter Einsatz von Feuer, abgetrennt bzw. in Fallgruben gefangen und mittels Stoßspeer oder Lanze erlegt wurden (MÜLLER-KARPE 1974).

Diese frühe Lebensform des Jäger- und Sammlertums nutzte wohl ebenfalls nur die natürlichen Produktionsüberschüsse, ähnlich wie wir dies von neuzeitlichen Wildbeutergesellschaften kennen (KUCKENBURG 1994). In dieser Hinsicht war der Mensch zunächst für die Herbivorenfauna, aber auch für Carnivore, ein weiterer natürlicher Freßfeind neben den anderen, der von den Populationsüberschüssen seiner Beutetiere nahm, und das vermutlich auch nur dann, wenn ihm als „Allesesser“ keine billigere Nahrungsquelle zur Verfügung stand. Sein Einfluß auf die Vegetation durch Entnahme essbarer Pflanzen scheint zum damaligen Zeitpunkt und im Vergleich zu den großen Pflanzenfressern von marginaler, keinesfalls landschaftsgestaltender Wirkung gewesen zu sein. Ebenso wie die anderen Beutegreifer wurde auch dieser frühe Europäer durch die Mangelzeiten in seinem Bestand limitiert. Aufgrund seiner Nahrungsbedürfnisse erwuchs ihm daher noch keine Bedeutung für eine Landschaftsveränderung. Als Kulturwesen mit zumindest jagdlichem Einsatz von Feuer hatte der frühe Europäer aber von Anfang an ein Werkzeug mit dem Potential zu größeren Umweltveränderungen in der Hand. Wenngleich die Siedlungsdichte damals vielleicht zwischen 0,002 und 0,8 Individuen pro km² gelegen haben mag (KUCKENBURG 1994), so ist seine, durchaus ungewollte ökologische Einflußmöglichkeit jedenfalls größer, als die jeder Wildtierart und hat zumindest den Rang einer ständig drohenden Katastrophe neben Waldbrand durch Blitzschlag, Überschwemmungen, Vermehrungen, Bergstürzen usw.

Die ersten Nachweise für eine kaltzeitliche Besiedelung Europas durch Menschen existieren erst für den Beginn der letzten, der Würmeiszeit mit dem Auftreten des Neandertalers ca. 80.000 v. u. Z., der heute aufgrund seines gedrungeneren Körperbaus und den, große Kraftreserven signalisierenden Proportionen für eine Anpassung an die Kaltzeitbedingungen gehalten wird (FAGAN 1991), obwohl Neandertalervorkommen schon ca. 30.000 Jahre früher aus Palästina nachgewiesen sind, diese sogar gleichzeitig mit dem anatomisch modernen Menschen. Als Hauptbeutetiere des Neanderthalers sind die großen Wildpfer-

de des *germanicus*-Typs nachgewiesen (KURTÉN 1968). Die durchschnittlichen Jahrestemperaturen lagen in Europa zur Zeit seines Erstauftretens um etwa 10° C niedriger als heute (KUCKENBURG 1994). Nach etwa 40.000 Jahren hören die Nachweise von Neandertalervorkommen in Mitteleuropa aber wieder auf, und zwar in einer Phase, in der der anatomisch moderne Mensch *Homo sapiens sapiens*, oder auch Cro-Magnon Mensch, schon weit verbreitet war, ein Umstand, der allerlei Spekulationen über den Verbleib des Neandertalers nährt (KOENIGSWALD & HAHN 1981, KUCKENBURG 1994). Das war etwa 20.000 Jahre vor Beginn des Hochglazials. Der moderne Mensch dürfte zu dieser Zeit schon etwa 10.000 Jahre in Europa ansässig gewesen sein, nachdem er mit dem wärmeren Moershoofd-Interstadial um 50.000 v. u. Z., also 30.000 Jahre nach der Einwanderung des Neandertalers, erstmals hier aufgetaucht war. Mit dem modernen Menschen hatte die zweite Menschenform vom eiszeitlichen Europa Besitz ergriffen, die aber offenbar besser als der Neandertaler mit den Kaltzeitbedingungen fertig zu werden wußte. Mit seinem Auftreten läßt man das sogenannte Jungpaläolithikum beginnen, das sich durch wesentlich ausgefeiltere Werkzeugtechniken von den bisherigen Kulturen in Europa unterscheidet.

Wie KUCKENBURG (1994) sehr anschaulich vor Augen führt, konnte jener Eiszeitmensch des Jungpaläolithikums keineswegs ein „in zottige Felle gehüllter, mit Keulen bewaffneter Höhlenbewohner“ gewesen sein, sondern besaß genähte Kleidung und wohnte vorwiegend in Zelten in den offenen Steppentundrenlandschaften Mitteleuropas, teilweise auf Dauerfrostböden, als halbnomadischer Wildbeuter, der Höhlen eher in Ausnahmefällen oder zu besonderen Anlässen aufsuchte. Ähnlich wie in den Wintern der vorhergegangenen Warmzeiten spielte Fleischnahrung sicherlich die wichtigste Rolle, wobei auch hier als Hauptjagdsaison die Herbst- und Wintermonate belegt sind (KUCKENBURG 1994), unter Auslassung des Sommers, in dem sicherlich genügend pflanzliche Kost (Beeren, Wurzeln, Kräuter) auch zum Kochen vorhanden war. Das Artenspektrum an Beutetieren ist denn auch im frühen und mittleren Jungpaläolithikum entsprechend vielfältig: Mammut, Fellnashorn, Wisente, Auerochse, Hirsche, Rentiere, Wildpferde, Höhlen- und Braunbären, Steinbock, Gemse, Schneehasen, Schneehühner. Das Hauptjagdtier ist bis ins mittlere Jungpaläolithikum zweifellos das Mammut (MÜLLER-KARPE 1974). Da sich für das Klima dieser frühglazialen Phase mindestens vier Interstadiale nachweisen lassen (POTT 1997), hatten es die damaligen Menschen nicht nur mit den für das Mitteleuropa der damaligen Zeit typischen Steppentundren zu tun, sondern dazwischen immer wieder mit aufkommender Gehölzvegetation. Eine Veränderung ihres Lebensraumes, geschweige denn Gestaltung ist bei dieser frühen Lebensform des anatomisch modernen Menschen jedoch kaum zu erwarten. Dabei ist der jungpaläolithische Europäer keineswegs als ständig am Rande seines Überlebens Darbender zu denken, sondern er hatte, abgesehen von den wirklichen Mangelzeiten, genug Zeit zur Kulturpflege (vgl. KUCKENBURG 1994). Das, was der Mensch damals schon durch Jagdwaffen und Konservierungstechniken etc. an Evolutionsvorteil und damit Zeitgewinn gegenüber den tierischen Beutegreifern voraus hatte, wurde offenbar regelmäßig für „die schönen Dinge des Lebens“ verwendet: künstlerische Ausgestaltung von Gebrauchsgegenständen und Kultobjekten sind vom Anfang seines Auftretens in Europa an nachweisbar (NEUGEBAUER-MARESCH 1995). All die Eindrücke, die wir heute vom Jungpaläolithiker haben müssen, zeigen, daß sich sein Einsatz für die Nahrungsbeschaffung nach dem jeweiligen Bedarf richtete und analog den neuzeitlichen Wildbeutergesellschaften absolut nichts verschwendete. Infolge der niedrigen Produktivität dieser Lebensform stand seine eigene Populationsdichte in direkter Abhängigkeit vom Nahrungs- bzw. Beuteangebot. Dieses dürfte aber in festgelegten Territorien systematisch gesucht worden sein. Das gesamte Siedlungs- und Wirtschaftssystem des Paläoli-

thikers war dem Wandel der jahreszeitlichen Bedingungen angepaßt und sein Lebensraum daher mit wiederkehrend benützten Stützpunkten und festgelegten Wegen ausgestattet (LÜNING & STEHLI 1989). Vielleicht waren die von ihm bewohnten Landschaften schon damals über seinen objektiv minimalen gestalterischen Einfluß hinaus in seiner Vorstellungswelt so etwas wie „Kulturlandschaften“, nämlich Oberflächenausschnitte der Welt als Substrat seiner potentiellen, sich an den vielfach vorausgewußten Naturressourcen orientierenden Handlungen.

Mit der größten Ausdehnung der skandinavischen und alpinen Gletscher im Hochglazial, ungefähr von 20.000 bis 18.000 bzw. 17.000 v. u. Z., endeten die Vorkommen von Mensch und Großfauna in Mitteleuropa für die Dauer von etwa zwei- bis dreitausend Jahren. Zeugnis von einer Anwesenheit des Menschen in Mitteleuropa geben erst wieder Funde, die auf ca. 17.000 v. u. Z. datiert wurden. Fauna, Flora und Mensch blieb im Hochglazial wohl nichts anderes übrig, als aus Mitteleuropa nach Osten und Westen hin zu verlassen. Die kulturellen Zentren lagen damals im südlichen Westeuropa und im Raum zwischen dem Unterlauf der Donau und dem Don (TAUTE 1969). Nach dem Abschmelzen der Eismassen, die das ehemals schon besiedelte Land zurückgaben, kamen auch Tiere und Menschen nach Mitteleuropa zurück. Doch war das europäische Klima trockener als vor dem Hochglazial und die Waldgrenze lag bei etwa 600 bis 700 m ü. d. M. Weite Gebiete waren baumarme bis baumlose Kräutersteppe mit bestenfalls Zwergsträuchern, in begünstigten Bereichen konnten sich durchaus Nadelbäume, wie Lärchen, Zirben und andere Kiefernarten, ansiedeln. Vereinzelt traten auch Birken, Weiden, Sanddorn und Wacholder auf (THENIUS 1983). In der rückkehrenden Fauna waren Mammut und Fellnashorn seltener als zuvor. Neu kamen jedoch Vertreter aus der südrussischen Steppe (Tab. 1) hinzu. Der moderne Mensch hatte in den wenigen tausend Jahren seiner offensichtlichen Abwesenheit aus Mitteleuropa auch Wandlungen durchgemacht. Er kehrte mit einer völlig neuen Kultur zurück, der Magdalenienskultur, die u. a. gekennzeichnet ist durch technisch verfeinerte, geschäftete Feuersteinklingen (vgl. KNECHT 1994), Mikrolithen (SCHÄFER 1997), Bohrer, Nadeln und Harpunen (FAGAN 1991), sowie einem breiten Spektrum sonstiger Geräte und Schmuck. Nach Ausgrabungen in Baden-Württemberg (ALBRECHT et al. 1977) verlief der Übergang vom Paläolithikum zum Magdaleniens jedoch kontinuierlich. Die Lebensform dieses Menschen war jedenfalls noch jagend und sammelnd und die Besiedelungsdichte infolge seiner niedrigen Produktivität wohl entsprechend gering. Man rechnet mit einer ungefähren Dichte von 500 Personen in ganz Südwestdeutschland, also auf einer Fläche von etwa 50.000 km², was einer Dichte von einer Person auf 100 km² entspricht (KUCKENBURG 1994). PIGGOTT (1974) errechnete für Britannien um das Jahr 7.500 v. u. Z. eine Gesamtbevölkerung von 10.000 Personen, von der jede Gruppe, bestehend aus vier bis fünf Familien, also etwa 25 Personen, ein Territorium von ca. 200 Quadratmeilen, (= 520 km²) durchstreifte, was eine Dichte von knapp 5 Personen pro 100 km² bedeutet. Zur Deckung des Proteinbedarfs jeder Gruppe war jährlich eine Fleischmenge von etwa 50 Rothirschen, dem damaligen Hauptjagdwild, erforderlich. Der Rotwildbestand erreicht dort nach PIGGOTT unter normalen Bedingungen eine Dichte von 3.400 Stück auf diesen 520 km² (das ist eine Dichte von 6,5 Stück/100 ha – vgl. o.). Nun lebte der Wildbeuter aber nicht nur von Hirschen, sondern auch von anderen Eiweißspendern und den verschiedensten Pflanzen. Die Menschen konnten damals also sehr gut leben, ohne ihre Nahrungsressourcen auch nur im mindesten zu gefährden.

In den sieben bis achttausend Jahren des Spätglazials, die zwischen dem Hochglazial und dem Ende des Eiszeitalters vor etwa 10.000 v. u. Z. lagen, fanden in Mitteleuropa mehrere

Prozesse statt, über deren Prioritäten bzw. Ursache-Wirkungsverhältnisse noch vielfach Uneinigkeit herrscht (vgl. Tab. 1 sowie die entsprechenden Übersichten bei KOENIGSWALD & HAHN 1981, THENIUS 1983, BEUTLER 1992, KUCKENBURG 1994). Der rasante Rückgang ehemals weitverbreiteter Großsäuger führte zu der Meinung, der spätglaziale Bewohner Mitteleuropas sei aufgrund der ersten „Fernwaffen“ (Speerschleuder) nicht nur in der Lage gewesen, diese Großtierarten zu vernichten, er hätte sie in seiner damaligen Lebensform des Jägers und Sammlers auch tatsächlich ausgerottet (vgl. BEUTLER 1992). Unterstützt wird diese Meinung durch das ungefähr gleichzeitige Verschwinden zahlreicher Großformen in fast allen Kontinenten der Erde, die man geneigt ist, als „prähistorischen Overkill“ zu interpretieren, sowie durch Funde von Tausenden von Beutetierresten in spätglazialen Jägerlagern, die suggerieren, daß Menschenhorden ganze Steppentierherden auf einmal gemordet hätten, etwa durch Zutreiben auf Felsabbrüche o. ä. Solche Knochenlager können aber ebensogut das Ergebnis von etlichen Jahrzehnten Jagdbeute bzw. zahlreichen Jägergenerationen sein. Und das in Europa, Australien, Nordamerika, Madagaskar und Neuseeland festgestellte Verschwinden von Großsäugern (MARTIN & KLEIN 1984 nach SCHERZINGER 1996) innerhalb einiger tausend Jahre an der Wende vom Eiszeitalter zum Holozän sollte nicht losgelöst von den jeweiligen kontinentalen bis regionalen Detailumständen, Klimabedingungen u. ä. interpretiert werden. Diese dürften sich tatsächlich fundamental von allen früheren Klimawechseln unterschieden haben. In den Gebieten jenseits des nördlichen Wendekreises dürfte der Klimawandel tatsächlich besonders rasch und sehr ungleichmäßig abgelaufen sein, so daß in Europa die für die Ernährung der Großpflanzenfresser erforderliche krautreiche Grassteppe sich nicht kontinuierlich genug ausbilden konnte (vgl. KOENIGSWALD & HAHN 1981). Dies würde bedeuten, daß ein besonders rasches Gehölzaufkommen vielleicht die Wollmammutlebensräume inselartig isoliert oder auf langfristig unbesiedelbare Gebiete eingengt hatte. KAHLE (1994) sieht ebenfalls in den Klimawandlungen des ausgehenden Pleistozäns bis frühen Holozäns die Ursache für den rapiden Zerfall der letztglazialen Steppentundra und mit ihr des Ensembles charakteristischer Großsäuger des *Mammutus-Coelodonta*-Faunenkomplexes (v. a. Wollmammut, Fellnashorn, Riesenhirsch, Höhlenbär, -hyäne, -löwe), welcher in Anpassung an eben diese speziellen Lebensraumbedingungen entstanden ist. Beispielsweise sind für den Ost- und Südostrand der Alpen um 14.000 v. u. Z. nur mehr letzte Vertreter der Glazialfauna nachweisbar, es dominierten hingegen schon zu dieser Zeit Vertreter der holozänen Waldfauna (BAUER 1998). Der sich danach im Norden stabilisierende circumpolare Tundrengürtel war lediglich geeignet für Ren und Moschusochse unter den Pflanzenfressern. Die spezialisierten Steppenformen (*Equus*, *Saiga*) fanden in den semiariden Gebieten Asiens Rückzugsräume. Was weder dort- noch dahin paßte, mußte entweder mit dem Gehölzaufkommen in Mitteleuropa fertig werden, oder austerben. Die neuen Bedingungen in Mitteleuropa ermöglichten dann nur den ökologisch flexibelsten Pflanzenfressern, wie dem Elch, Rothirsch, Reh, Auerochsen und Wisent eine Besiedelung als Standwild. Waldelefant und Waldnashorn, die in der vorhergegangenen Warmzeit Mitteleuropa noch besiedelt hatten, kamen nicht zurück. Auch Wildpferde fanden hier keine geeigneten Lebensräume mehr vor.

Versucht man, die Chronologie der Ereignisse in Mitteleuropa aus jener Phase nach dem Hochglazial abseits der Erfahrungen des heutigen Menschen mit der Ausbeutung von Natur zu lesen und sich auf das Niveau der damaligen Jäger- und Sammlergesellschaft zu versetzen, so erscheint folgende Kausalität plausibel: Die genannten Entwicklungen nach dem Hochglazial beziehen sich auf eine mehrtausendjährige Zeitspanne, in der die geänderten klimatischen Bedingungen ein Fortbestehen der ehemals so häufigen Großpflan-

zenfresser, ihnen voran Wollmammut und Fellnashorn, in Europa nicht mehr ermöglichen. Und wärmeliebende Elefanten- und Nashornarten wanderten nicht wieder, wie in früheren Warmzeiten, ein. Damit aber war der bisher von diesen Großwildarten abhängige Paläolithiker zur allmählichen Verlagerung seines jagdlichen Schwerpunktes auf andere Wildarten, nämlich die nächst größeren, und damit zu Anpassungen an deren Lebensweisen gezwungen. Während Elefanten und Nashörner in ihrer Schwerfälligkeit Feinden gegenüber eher auf Widerstandskraft und Kampf setzen, als auf Flucht, waren die nun vorherrschenden Wildarten Huftiere, also Läufer und Flüchter, für die die althergebrachten Jagdmethoden nicht mehr paßten. Die Erfindung der Speerschleuder ist daher als direkte Anpassung des paläolithischen Jägers an die veränderte Großwildfauna Mitteleuropas zu sehen. Immerhin vergingen ungefähr 2.000 Jahre von seinem nachgewiesenen Neuauftreten in Europa bis zu dieser Erfindung – Chance genug also für Wollmammut und Fellnashorn, Höhlenbär und Höhlenhyäne usw. im Falle geeigneter Umweltbedingungen ihre Bestände auszuweiten und zu stabilisieren, was diese jedoch nicht taten! Mit Speerschleudern flüchtende Pferde, Wisente oder Rene zu erlegen, ist sicherlich nicht einfacher, als mit Lanzen auf stehende oder angreifende Mammute loszugehen! An dem natürlichen Jäger-Beute-Verhältnis (s. o.) sollte sich dadurch nichts Einschneidendes geändert haben, auch wenn vielleicht wirklich die letzten Restbestände des im selben Jahrtausend ausgestorbenen, kälteangepaßten Fellnashorns diese neue Erfindung noch zu spüren bekamen, ihr Ende war schon vorher besiegelt. Sie hätten im wärmer werdenden Mitteleuropa, wie auch schon in früheren Warmzeiten, keinen Lebensraum mehr gefunden.

Einen anderen Problemkreis betrifft die Frage, warum nach der letzten Eiszeit keine wärmeliebenden Elefanten und Nashörner wie ehemals nach Mitteleuropa eingewandert sind, und welchen Anteil daran der Mensch trägt – wären diese wieder eingewandert, dann wäre das postglaziale Gehölzaufkommen in Mitteleuropa sicherlich anders verlaufen. Wie oben dargestellt wurde, wanderten die wärmeliebenden Megaherbivoren während des letzten Glazials in den Mittelmeerraum bzw. den Vorderen Orient ab, wo ihnen offenbar ein wechselvolles Schicksal den Rückzug verwehrte. Die klimatischen Bedingungen dazu wären ab 12.500–11.500 v. u. Z. (Tab. 1) gegeben gewesen, zu einer Zeit also, als der mitteleuropäische Jäger noch von Großwildarten lebte. Etwa aus der selben Zeit aber mehren sich die Belege für Wildgetreidenutzung und Seßhaftigkeit des Menschen im Vorderen Orient, wengleich auch der eigentliche Beginn des Neolithikums für diese Region noch mit 8.000 v. u. Z. angesetzt wird. Dieses territoriale Interesse an Grund und Boden aber konkurriert wie kein anderes mit den Lebensraumansprüchen von großen Pflanzenfressern, was die Vermutung rechtfertigt, daß diese vorbäuerliche Lebensform es war, der die warmzeitlichen großen Pflanzenfresser ihre Abdrängung und wohl auch Ausrottung zu verdanken hatten. Demnach wäre es nicht das Jagdinteresse einer Wildbeutergesellschaft gewesen, die ihre eigenen Lebensgrundlagen zerstört hätte, sondern der Nutzungskonflikt um Naturressourcen bzw. bewirtschaftbares Land, welcher diese folgenschweren Eingriffe in den natürlichen Pflanzenfresserbestand zuzuschreiben sind (Für die Ausrottung der Großcarnivoren können grundsätzlich analoge Gründe aus dem Bereich der Haustierhaltung in Betracht kommen).

In Mitteleuropa war die Bewaldung ca. 2.000 Jahre nach Beginn der heutigen Warmzeit durch außerordentlich rasche Erwärmung des Klimas aber wohl auch infolge Fehlens der nicht zurückgekehrten großen Pflanzenfresser so weit fortgeschritten, daß die verbliebenen Huftiere und mit ihnen der Mensch der mittleren Steinzeit scheinbar vollständig in ein Waldland gerieten, das vermutlich dichter war als das oben beschriebene System von

„Wald-Offenland“ früherer Warmzeiten. Damit erfuhr der mitteleuropäische Wildbeuter die zweite einschneidende Veränderung des Beutetierspektrums: In dichteren Strukturen ändert das Wild sein Verhalten. Vor allem tritt es in kleineren, weniger gut überschaubaren Gruppen auf, was die Jagd mit den herkömmlichen Methoden, Lanze oder Speerschleuder, sicherlich ineffizient machte. Häufiges Wild waren nun nicht mehr die großen Herden, sondern kleinere Tiere, wie Reh, Hase, Fuchs und Vögel, die ihrerseits neue Jagdtechniken erforderten. In Pfeil und Bogen hatte der Jäger dafür die geeignete Waffe gefunden. Auch sonst veränderte sich einiges. Die nunmehr wuchernde Pflanzendecke erschwerte das Auffinden der alten Feuersteinlager und zwang zur Umstellung auf andere Materialien, vor allem Holz, das nunmehr reichlich vorhanden war (KOENIGSWALD & HAHN 1981). Einige Menschengruppen blieben jedoch bei der Großwildjagd und schlossen sich den nach Norden und Osten wandernden Rentierherden an, woraus spezialisierte Rentierjägerkulturen entstanden (KUCKENBURG 1993).

Aus ökologischer Sicht kann die Meinung, der alt- und mittelsteinzeitliche Mensch Mitteleuropas wäre die Ursache für das Verschwinden der spätpleistozänen Großsäuger gewesen, nicht geteilt werden. Als Wildbeuter mit Jahrzehntausende langer Tradition hatte er, ebenso wie tierische Beutegreifer, jeweils von den natürlichen Produktionsüberschüssen seiner Umgebung gelebt, was ihn selbst zu saisonalen Wanderungen und periodischer Verlagerung von Siedlungen zwang. Dadurch kaum zu eigener Produktionssteigerung befähigt, war er in seinem Bestand vorwiegend durch die von selbst nachwachsenden Ressourcen, bzw. durch deren Fehlen in Mangelzeiten, beschränkt. Den zum Teil klimatisch, zum Teil durch andere Kulturen anderer Regionen (s. o.) bedingten, allmählichen Rückgang jagdbarer Großwildarten glich er jeweils mit Umstellungen, Anpassungen und Neuerfindungen aus. Während dieser ganzen Wildbeuterphase kann er – von einzelnen Brandkatastrophen abgesehen – niemals weitreichenden, weder direkten noch indirekten Einfluß auf die Gestaltung der mitteleuropäischen Landschaft genommen haben. Dies änderte sich erst, als der Bewohner Mitteleuropas selbst zum Landbebauer und Grundbesitzer wurde. Erst wenn der kulturelle Einfluß auf den Lebensraum überwiegt und das Siedlungswesen alle natürlichen Prozesse dominiert, kann von Kulturlandschaft gesprochen werden. Die Übergänge dorthin sind aber fließend.

6.5 Vorrat ist der beste Rat⁵

Wie für alle heimischen Säugetiere, so bedeutete auch für den paläolithischen Wildbeuter der europäische Winter selbst in den Warmzeiten des Pleistozäns eine periodisch wiederkehrende Mangelsituation, welcher mit gewissen Vorkehrungsmaßnahmen zu begegnen war. Man mußte sich all jener Grundstoffe rechtzeitig versichern, deren Beschaffung die Schneedecke jeweils verhinderte, die aber u. a. die Kälte erforderte, und hatte mit dieser Notwendigkeit die aneignende Wirtschaftsweise im Unterschied zu Jäger- und Sammlerkulturen der Tropen und Subtropen entscheidend um ein planendes Element erweitert. Dieser Umstand und die frühe Territorialität der Paläo- und Mesolithiker (vgl. LÜNING & STEHLI 1989) Europas können aus heutiger Sicht als Präadaptationen für die spätere produzierende Wirtschaft des Neolithikums bezeichnet werden. Das Sammeln war nicht mehr nur für die jeweils nächste Mahlzeit, sondern darüber hinaus u. U. für die ganze nächste

Saison bestimmt. Gewissen Baumfrüchten und Beeren kam zunächst wachsende Bedeutung zu. Einige Autoren (z. B. POTT 1997) sind der Auffassung, daß schon der mesolithische Mensch Mitteleuropas zumindest als Folge seiner Jagdzüge wesentlichen Anteil an der relativ rasanten Verbreitung von Hasel, Rotbuche und wohl auch Eiche hatte. Nach BOTTEMA (1988) steht die Ausbreitung der Rotbuche in Europa jedenfalls in Zusammenhang mit der Verbreitung der bäuerlichen Kultur.

Von vorausplanender Aneignung bestimmter Vorratsstoffe und Nahrungsmittel bis zur Entdeckung der Keimfähigkeit von Samen und von dort zum gezielten Anbau sind jeweils nur kleine Schritte. Ähnlich muß es zur Domestikation von Wildtieren gekommen sein (für welche manche Forscher annehmen, sie hätte sich aus deren Jungenaufzucht durch stillende Frauen entwickelt: MUMFORD, 1974), obwohl das Vorhandensein von Haustieren allein noch kein Beweis für Seßhaftigkeit ist. Beispielsweise wurde der Wolf im europäischen Spätglazial vermutlich dadurch zum Hund, daß schon sehr rasch dessen Wert als Jagdhilfe den des Fleischlieferanten übertroffen hatte (HERRE & RÖHRS 1990, BENECKE 1994). Allgemein wird jedoch der Übergang zu Seßhaftigkeit und Pflanzenbau als Voraussetzung für die Domestikation angesehen (BENECKE 1994). Der Domestikation von Pflanzenfressern dürfte ein Sammeln der wilden Herden in Pferchen vorausgegangen sein, um lebendes Fleisch vorrätig zu haben (LEGG & ROWLEY-CONWAY 1987). Zähmung, Fortpflanzung und Zuchtwahl unter anthropogenen Bedingungen haben dann an dafür geeigneten Arten nach angemessener Zeit Haustiermerkmale und -eigenschaften zur Erscheinung gebracht (s. dazu BONNEMANN 1926, SCHERBATOFF 1933, NACHTSHEIM 1936, HOESCH 1957, HANCAR 1959, NARR 1961, NOBIS 1973, REED 1980, HEMMER 1983, HERRE & RÖHRS 1990).

Als Zentrum der Erstentfaltung bäuerlicher Lebensform, also des Neolithikums, gilt der Vordere Orient. In letzter Zeit mehrten sich jedoch die Indizien für eine autochthone mitteleuropäische Bäuerlichkeit im Spannungsfeld zwischen südwestlichen und südöstlichen Kulturen (FAGAN 1991). Im Zusammenhang der hier diskutierten Themen ist es unerheblich, von wo genau die ersten Nachweise von Bäuerlichkeit stammen – sowohl Pflanzenzucht als auch Domestikation und damit die Bäuerlichkeit sind erwiesenermaßen mehrmals und mit jeweils heimischen Arten erfolgt (ZEUNER 1967, MASON 1984, HÖNEISEN 1990) und haben sich dann durch Handelsbeziehungen (= „Wissenstransfer“) von den jeweiligen Domestikationszentren ausgebreitet. Der offenbar weitverbreitete multiplexe Aufbau der mesolithischen Gesellschaften mit Arbeitsteilung von Kleingruppen und lokaler Produktionsspezialisierung, sowie ein gewisser „Ideenpool“ in dem, auf den eisfreien Gebieten Europas im letzten Hochglazial zusammengedrängten Völkergemisch (DARLINGTON 1971) dürfte entscheidend zur raschen Entwicklung neuen Wissens und neuer Fertigkeiten beigetragen haben. Zeugnis für Wanderungen bäuerlicher Kulturen geben mitteleuropäische Haustierarten, deren Wildform anderswo beheimatet ist, wie Hausschaf und -ziege (vgl. dazu ADAMETZ, 1934), welche mit dem Hund als älteste Haustierarten gelten. Die frühesten Nachweise der Domestikation von Rind und Schwein stammen ebenfalls aus Vorderasien aus dem 8. Jt. v. u. Z. (Tab. 1). Erst zwei Jahrtausende später wurden diese gemeinsam mit Schaf, Ziege und Hund in Mitteleuropa gehalten. Europäisches Wildschwein und Ur dürften hierorts zumindest zu einer Nachdomestikation bzw. Blutauffrischung herangezogen worden sein (BENECKE 1994).

Seit der Mitte des 6. Jt. v. u. Z. drangen bäuerliche Kulturen vom mittleren Donauroum aus entlang der großen Flußtäler in die Lößgebiete Mitteleuropas, wo Rinder bald die kleinen Wiederkäuer als Hauptnutztiere ablösten (BENECKE 1994). In den mehrfach und von

verschiedenen Kulturkreisen aus besiedelten Alpen behielten Hausschaf und -ziege jedoch ihre Wichtigkeit als Nutztiere, zum Großteil sogar bis in unser Jahrhundert. Daß offenbar von Beginn der mitteleuropäischen Bäuierlichkeit an die Haustierarten Rind, Schaf, Ziege, Schwein und Hund gemeinsam vorkamen, steht in Gegensatz zu anderen Gebieten und belegt die Vielseitigkeit dieses frühen Bauerntums (BOESSNECK 1958, BÖKÖNYI 1977) – das Pferd wurde erst später und unter anderen Voraussetzungen domestiziert (BENECKE 1994). Im überwiegenden Teil der neolithischen Siedlungen waren etwa die Hälfte der Haustiere Rinder und Hunde, der Anteil von Schwein, Schaf und Ziege stieg mit dem Waldreichtum des jeweiligen Gebietes (NOBIS 1957). Dies weist darauf hin, daß man mit der Haustierhaltung im Neolithikum noch stark umweltabhängig war und sich die Haustiere ihr Futter zum Großteil selbst suchen mußten. Durch diese frühe Form der „Freilandhaltung“ wurden sicherlich die für die jeweiligen Umweltbedingungen geeignetsten Individuen selektiert und damit ein erster Schritt zur späteren Rassenbildung getan, der sich heute noch in den traditionell gehaltenen, widerstandsfähigen, alten Haustierrassen widerspiegelt.

Im Neolithikum war das mitteleuropäische Klima 2 bis 3° C wärmer und oft feuchter als heute. Den atlantisch beeinflussten Westen dominierten Laubgehölze, vor allem Linden, östlich der Elbe und in den Mittelgebirgen kamen Nadelbäume hinzu. In Mitteldeutschland herrschten Waldsteppenlandschaften vor (LÜNING & STEHLI 1989), während den Alpenraum Waldgesellschaften geprägt haben dürften, wobei aber zwischen den einzelnen Tälern starke Unterschiede nachzuweisen sind (FRENZEL 1972). Die Besiedelung der Alpen im Neolithikum erfolgte daher auch in vielen Fällen über die alpinen Matten oberhalb der Baumgrenze, das heißt, diese wurden als Viehweide im Sommer wesentlich früher genutzt, als die alpinen Täler, während die Bauern den Winter am Rand der Gebirge verbrachten (BÄTZING 1991). Nachweise für Weidenutzung und Brandrodung in Höhenlagen zwischen 2040 und 2420 m liegen aus dem 5. Jt. v. u. Z. aus Tirol vor (PATZELT et al. 1997). Einen besonderen Aufschwung scheint die alpine Weidenutzung erst in Zusammenhang mit dem bronzezeitlichem Bergbau genommen zu haben (MANDL 1998).

Zuvor lagen die Hauptsiedlungsgebiete Mitteleuropas in den offenen bzw. vom Menschen gerodeten Niederungen, wo Ackerbau und Viehzucht nebeneinander gepflegt wurden. Die landwirtschaftliche Siedlungsform war hier von Anfang an sowohl von Waldvorkommen als auch von Offenland abhängig: Getreide und Gemüse konnten nur auf gehölzfreiem Land angebaut werden, die frühesten Wohn-/Stall-Bauwerke waren aus Holz und nicht aus Stein (KALIS 1988, KREUZ 1988, KUCKENBURG 1994), Laubäsung und Laubstreu sowie Baumfrüchte (Eicheln, Bucheckern) als Mastfutter waren essentielle Faktoren für die frühe Haustierhaltung. Demgemäß entstanden auch Wiesen und Felder parallel (s. dazu PILS 1994) als prägende Elemente offener Kulturlandschaften: Von Natur aus vorhandene Dauergrünlandflächen wurden durch Beweidung offengehalten und haben nach PILS feuchten und trockenen Magerwiesen entsprochen; Ackerland konnte auf Dauer nur dort fruchtbar gehalten werden, wo Viehhaltung genügend Dünger abwarf, bzw. die abwechselnde Nutzung als Grünfläche oder Acker möglich war; ergänzend dazu wurden Waldbestände als Weideflächen (Waldweide) oder zur Gewinnung von Winterfutter (Schneiteln der belaubten Äste) und Laubstreu genutzt, wodurch mit dem Stallmist zusätzlicher Stickstoff in die Äcker eingebracht wurde.

Je mehr Arbeit in die Produktion von Kulturland investiert wurde, um so stärker war naturgemäß das Interesse, wilde Nahrungs- und Nutzungskonkurrenten auszuschalten.

An Stelle der wilden Großherbivoren begannen domestizierte Pflanzenfresserarten unter menschlicher (Weide)Führung ihren gemeinsamen Lebensraum Kulturlandschaft in quantitativ aber auch qualitativ veränderter Weise zu prägen. Nachstehende Tabelle 4 gibt einen Überblick über die Verdauungstypen der mitteleuropäischen Warmzeit-Megaherbivorenfauna vor und nach Beginn der Sesshaftigkeit des Menschen.

Tabelle 4: Große Herbivorenarten der in den Tabellen 2 und 3 umfaßten Warmzeiten Mitteleuropas, gegliedert nach Verdauungstypen, vor und nach der Sesshaftigkeit des Menschen.

Wiederkäuer			Blinddarmvergäher
Konzentratselektierer	Mischäser	Graser	
vor Beginn der Sesshaftigkeit			
Reh	Rothirsch	Wasserbüffel	Wildpferd
Elch	Riesenhirsch	Steppenwisent	Wildesel
	Damhirsch	Waldwisent	Waldnashorn
	Gemse	Wildrind	Steppennashorn
	Steinbock		Waldelefant
	Tahr		
nach Beginn der Sesshaftigkeit			
Reh	Rothirsch	(Wildrind)	(Wildpferd)
(Elch)	(Damhirsch)	(Mufflon)	
	Gemse		
	Steinbock		
	<i>Hausziege</i>	<i>Hausrind</i>	<i>Hauspferd</i>
		<i>Hausschaf</i>	

Die ursprünglichen wilden Graser sind aus Europa verschwunden, ebenso die großen Caecalverdauer, allesamt Arten offener Landschaften oder mit dem Potential zu großflächigen Vegetationsveränderungen (s. o.) und wurden ersetzt durch lediglich drei Haustierarten, Rind, Schaf und Pferd, die, unterstützt durch den Mischäser Ziege, sodann der Nutzung offener Landschaften bzw. deren Öffnen und Offenhalten nach menschlichen Vorgaben dienten.

6.6 Der natürliche Landschaftscharakter Mitteleuropas

Welches ist nun der natürliche Landschaftscharakter Mitteleuropas in dieser Dynamik von Ursachen und Wirkungen und wechselnden Bedingungen? – Die Beschäftigung mit der Nahrungsökologie rezenter Huftiere bot Beispiele zu den Wechselwirkungen, in welchen die großen Herbivoren mit der Vegetation ihrer heutigen Lebensräume stehen. Dabei wurde festgestellt, daß grundsätzlich das Ausmaß an geeigneter Pflanzenproduktion eines Lebensraumes den wesentlichen limitierenden Faktor für den Pflanzenfresserbestand, sowohl in quantitativer wie auch qualitativer Hinsicht, bildet. Innerhalb dieser Grenzen sind den größten Pflanzenfressern aber sehr wohl massive Eingriffe in Vegetationszusammensetzung und -struktur und damit Veränderungen des Landschaftscharakters möglich. Die Biomassepro-

duktion ihrerseits steht in enger Abhängigkeit von den jeweils herrschenden klimatischen Bedingungen. Der Mensch ordnet sich in den Phasen des Paläo- und Mesolithikums zunächst in die Reihe der natürlichen Konsumenten ein, ohne besondere Bedeutung als aktiver Gestalter seiner Umwelt zu haben: Als Sammler könnte er am ehesten mit dem Typus eines Konzentratselktieres verglichen werden, der von überall nur Spezielles aus den Produktionsüberschüssen der Natur nimmt, ohne dabei seine Nahrungsressourcen jemals auszuschöpfen. Als Jäger hat er die Rolle eines Beutegreifers neben den zahlreichen anderen, mit ebensolcher Abhängigkeit vom Beuteangebot. Seine kulturelle Entfaltung ist in dieser Phase noch überwiegend intraspezifisch ausgerichtet, dient also zur inneren Stabilisierung seiner Lebensform als Wildbeuter, kann aber, wie oben erwähnt, in Gestalt des Feuers als Katastrophe Einfluß auf die Umwelt nehmen, ohne daß dabei schon Kulturlandschaft entstehen könnte.

Das Vorräteanlegen und Konservieren von Nahrung über den momentanen Bedarf und über das bei Tieren mögliche Ausmaß weit hinaus und zugleich das Schaffen von solchen Bedingungen, die die Gewinnung dieser Vorratsmengen ermöglichen, bedeutet ein allmähliches Hinausgreifen der Kultur in die Umwelt. Nun sind es nicht mehr nur die Überschüsse der Natur, von denen der Mensch und mit ihm bald seine Haustiere zehren. Er nimmt von deren Produktion selbst, sorgt zugleich aber auch nach einem gewissen Lernprozeß für die Reproduktionsfähigkeit der Natur. Mit der bäuerlichen Lebensform ist der Mensch nicht mehr nur Primär- und Sekundärkonsument i. S. der Nahrungspyramide, sondern er produziert zugleich selbst, nämlich Kulturpflanzen, Haustiere und Landschaften. Die natürliche Produktion wird zur kulturellen, die vorher von natürlichen Faktoren bestimmte Landschaft wird nun von der Kultur gestaltet. Die Übergänge sind fließend und der Mensch hat als Bauer nie aufgehört, ein Teil der Natur zu sein, wie er auch von seinem Erstauftreten in Mitteleuropa an zugleich ein Kulturwesen war. Als natürlicher Organismus tastet der Mensch, gleich den anderen, seine äußeren und inneren Möglichkeiten ständig nach dem Optimum ab. Diejenige Lebensform, in welche diese Suche jeweils mündet, muß daher als die unter den jeweils herrschenden Bedingungen geeignetste angesehen werden. Für den mitteleuropäischen Menschen erwies sich die bäuerliche Lebensform als die für die natürlichen Bedingungen der Nacheiszeit optimale ökologische Einnischung, als deren Relikt uns heute die traditionelle Bäuerlichkeit entlegener Gebiete erscheint. Auf Basis dieser natürlichen Einnischung erst konnten alle weiteren Lebensformen bis in unser Jahrhundert entstehen, denen aber nun nicht mehr die geschilderten natürlichen, sondern überwiegend kulturelle bzw. anthropogene Bedingungen zugrunde liegen und die inzwischen eine Geschichte lang ein komplexes System von Rück- und Wechselwirkungen mit dieser, ja sogar bis zu deren Auflösung, entfaltet haben.

Wenn aber die bäuerliche Lebensform grundsätzlich als die letzte natürliche Einnischung des Menschen auf mitteleuropäischem Boden zu verstehen ist, so ist auch ihr Lebensraum, die (traditionelle) bäuerliche Kulturlandschaft, die letzte natürliche Landschaftsausprägung Mitteleuropas und gleichzeitig ein Spiegelbild der gelungenen Synthese von Kultur und Natur, also Natur- und Kulturlandschaft zugleich!

LITERATUR

- ADAMETZ, L. (1934): Haustierrassen und Kulturpflanzen des alpinen Menschentypus als Weiser für dessen Herkunft. – Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie einschließlich Tierernährung 31, 2: 137-270.
- AID (1988): Biotope pflegen mit Schafen. – Auswertungs- und Informationsdienst für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Bonn, Nr. 1197.
- AL KITTANI, M. (1973): Äsungsbiologische Untersuchungen in drei Österreichischen Rehwildrevieren als eine Grundlage für die Ableitung tragbarer Wilddichten. – Dissertation an der Universität für Bodenkultur, Wien.
- ALBRECHT, G., J. HAHN, W. v. KOENIGSWALD, H. MÜLLER-BECK, W. TAUTE & W. WILLE (1977): Die klimatische Veränderung des terrestrischen Lebensraumes und ihre Rückwirkung auf den Menschen. – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, Jahrgang 1976: 449-482.
- BÄHR, H., M. ANKE, L. BRIEDERMANN, G. DITTRICH & K. MISSBACH (1986): Wege zur Intensivierung der Äsungsverbesserung und Fütterung von Schalenwild. – Beitr. Jagd- u. Wildforschung 14: 32-41.
- BÄTZING, W. (1991): Die Alpen – Entstehung und Gefährdung einer europäischen Kulturlandschaft. – C. H. Beck, München.
- BAUER, K. (1998): Faunengeschichte. In: SPITZENBERGER, F. & K. BAUER: Fauna der Säugetiere Österreichs; in Bearbeitung.
- BENECKE, N. (1994): Archäozoologische Studien zur Entwicklung der Haustierhaltung in Mitteleuropa und Südkandinavien von den Anfängen bis zum ausgehenden Mittelalter. – Schriften zur Ur- und Frühgeschichte, Bd. 46; Akademie Verlag, Berlin.
- BENINDE, J. (1937): Zur Naturgeschichte des Rothirsches. – Monographien der Wildsäugetiere Band IV, Verlag Dr. Paul Schöps, Leipzig.
- BEUTLER, A. (1992): Die Großtierfauna Mitteleuropas und ihr Einfluß auf die Landschaft. – In: 25 Jahre Lehrstuhl für Landschaftsökologie in Weihenstephan mit Prof. Dr. Dr. h. c. W. Haber: 49-69.
- BOBEK, B., J. WEINER & J. ZIELINSKI (1972): Food Supply and its Consumption by Deer in a Deciduous Forest of Southern Poland. – Acta Theriologica XVII, 15: 187-202.
- BOESSNECK, J. (1956): Zur Größe des mitteleuropäischen Rehes (*Capreolus capreolus* L.) in alluvial-vorgeschichtlicher und früher historischer Zeit. – Z. Säugetierkunde 21: 121-131.
- BOESSNECK, J. (1958): Herkunft und Frühgeschichte der mitteleuropäischen landwirtschaftlichen Nutztiere. – Züchtungskunde 30, 7: 289-296.
- BÖHMER, H. J. (1997): Zur Problematik des Mosaik-Zyklus-Begriffes. – Natur und Landschaft 72, H. 7/8: 333-338.
- BÖKÖNYI, S. (1977): Vlasac und die Fragen der mesolithischen Domestikation. – Mitt. Arch. Inst. 7: 85-92.
- BON, R., G. GONZALES, S. IM & J. BADIA (1990): Seasonal Grouping in Female Moufflons in Relation to Food Availability. – Ethology 86: 224-236.
- BONNEMANN, A. (1926): Beiträge zur „Haustierwerdung“ – Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde einer Hohen Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Thüringischen Landesuniversität Jena.
- BOROWSKI, S., Z. KRASINSKI & L. MILKOWSKI (1967): Food and Role of the European Bison in Forest Ecosystems. – Acta theriologica XII, 25: 367-376.
- BOSCH, F. (1997): Die Nutzung des Lebensraumes durch Reh (*Capreolus capreolus* Linné, 1758) und Damhirsch (*Cervus dama* Linné, 1758) im Naherholungsgebiet Kottenforst bei Bonn. – Z. Jagdwiss. 43: 15-23.
- BOTTEMA, S. (1988): Back to Nature? – Archeologie en Landschap: Berichte zum Symposium vom 19. – 20. Oktober 1987, Groningen: 185-206.
- BRIEDERMANN, L. (1961): Untersuchungen über das Gamswild im Elbsandsteingebiet. – Z. Jagdwiss. 7, H. 4: 139-166.

- BRIEDERMANN, L. (1967): Zum Ablauf der sommerlichen Aktivitätsperiodik des Gamswildes in freier Wildbahn. – *Der Zoologische Garten* 33, H. 6: 279-305.
- BRIEDERMANN, L. (1968): Die Westvorstöße des Elchwildes in Mitteleuropa in ihrer populationsdynamischen Bedeutung. – *Der Zool. Garten* 35, 4/5: 224-229.
- BRIEDERMANN, L. (1971): Die Migration des Elches in Mitteleuropa von 1957 bis Ende 1966. – *Lynx* 12: 5-24.
- BRIEDERMANN, L. (1986): Untersuchungen zur Nahrungswahl bei Muffelwild im ersten Lebensjahr. – *Beitr. z. Jagd- und Wildforschung* 14: 155-162.
- BRIEDERMANN, L. (1993): Über Spuren früher Domestikation oder später innerartlicher Kreuzungen beim Europäischen Mufflon. – *Beitr. Jagd- und Wildforsch.* 18: 39-51.
- BROGGI, M. F. (1995): Huftiere, Walddynamik und Landschaftsentwicklung im Nationalpark. *CRATSCHLA* 3/2: 26-32.
- BUBENIK, A. B. (1984): Ernährung, Verhalten und Umwelt des Schalenwildes. – BLV, München.
- BÜNZEL-DRÜKE, M., J. DRÜKE & H. VIERHAUS (1994): Quarternary Park – Überlegungen zu Wald, Mensch und Megafauna. – *ABUinfo* 17/18, Heft 4/93-1/94: 4-37.
- BÜNZEL-DRÜKE, M., J. DRÜKE & H. VIERHAUS (1995): Wald, Mensch und Megafauna. – *LÖBF-Mitteilungen* 4/95: 43-51.
- BUJACK, J. G. (1837): Naturgeschichte des Elchwildes oder Elens. – *Preuß. Provinzial-Blatton* Juli/August 1937: 1-72.
- BÜTZLER, W. (1986): Rotwild. Biologie, Verhalten, Umwelt, Hege. – BLV München.
- CABON-RACZYNSKA, K., M. KRASINSKA, Z. A. KRASINSKI & J. M. WÓJCİK (1987): Rhythm of Daily Activity and Behavior of European Bison in the Bialowieza Forest in the Period without Snow Cover. – *Acta Theriologica* 32, 21: 335-372.
- CEDERLUND, G. & A. NYSTRÖM (1981): Seasonal Differences Between Moose and Roe Deer in Ability to Digest Browse. – *Holarctic Ecol.* 4 (1): 59-65; zit. nach BUBENIK, A. B. (1984): Ernährung, Verhalten und Umwelt des Schalenwildes. – BLV, München.
- CLAUSS, L. F. (1933): Die nordische Seele. – J. F. Lehmanns Vlg., München.
- DAMBENIEKS, G. & U. BERGMANIS (1996): Populationsdynamik des Elches und des Wildschweines im Naturreservat „Teiči“ und angrenzenden Gebieten – Prinzipien der Regulation der Wilddichte durch Jagd. – *Betr. Jagd- & Wildforschung* 21: 161-170.
- DARLINGTON, C. D. (1971): Die Entwicklung des Menschen und der Gesellschaft – Econ Verlag, Düsseldorf – Wien.
- DIETL, W. (1992): Die pflegliche Nutzung der Kulturlandschaft als integrierter Schutz der Natur – In: *Laufener Seminarbeiträge* 2/92: 14-21; Akad. Natursch. Ldschpfl. Laufen/Salzach.
- DIRVEN, J. G. P. & D. M. DE VRIES (1973): Botanische Zusammensetzung von Pferdeweiden. – *Z. Acker- und Pflanzenbau* 137: 123-130.
- DISSEN, J. & W. HARTFIEL (1985): Beobachtungen zum Äsungsverhalten sowie Untersuchungen zur Nährstoffverdaulichkeit von Rehwild. – *Z. Jagdwiss.* 31: 83-91.
- DITTRICH, G. (1980): Vergleichende Untersuchungen des Nährstoffgehaltes im Pansen von Reh-, Rot-, Dam- und Muffelwild. – *Beitr. Jagd- u. Wildforsch.* XI: 39-46.
- DRESCHER-KADEN, U. (1981): Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungswahl von Gams- und Rotwild unter besonderer Berücksichtigung der mikrobiellen Besiedlung und der Verdauungsvorgänge im Pansen. – Verlag Paul Parey, Hamburg – Berlin.
- DROZDZ, A. & A. OSIĘCKI (1973): Intake and Digestibility of natural Feeds by Roe-deer. – *Acta theiologica* 18, 3: 81-91.
- DZIECIOLOWSKI, R. (1967): Food of the Red Deer in an Annual Cycle. – *Acta Theriologica*, Bialowieza, 12: 503-520; zit. nach ULOTH (1969).
- DZIECIOLOWSKI, R. (1969): The Quantity, Quality and seasonal Variation of Food Resources available to Red Deer in various Environmental Conditions of Forest Management. – *Forest Research Institute, Warsaw*; zit. nach HOMOLKA (1990).

- EISEL, D. (1974): Der Proteinbedarf des Rehes (*Capreolus capreolus* L.) zur Erhaltung. – Z. Jagdwiss. 20: 43-48.
- ELLENBERG, Heinz (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. – Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, Hermann (1977): Das Reh in der Landschaft. – Jb. Ver. Schutz der Bergwelt 42: 225-246.
- ELLENBERG, Hermann (1994): Zur Verbißproblematik durch Wild in Wäldern. – Beitr. Jagd- u. Wildforschung 19: 11-17.
- ELSNER-SCHACK, I. (1984): Das Steinwild in Österreich. – Der Anblick 1984, 6: 227-228.
- ESSER, W. (1958): Beitrag zur Untersuchung der Äsung des Rehwildes. – Z. Jagdwiss. 4: 1-40.
- FAGAN, B. M. (1991): Aufbruch aus dem Paradies. Ursprung und frühe Geschichte des Menschen. – C. H. Beck Vlg. München.
- FARNSWORTH, K. D. & A. W. ILLIUS (1998): Optimal Diet Choice for large Herbivores: an Extended Contingency Model. – Functional ecology 12: 74-81.
- FERRARI, C., G. ROSSI & C. CAVANI (1988): Summer food Habits and Quality of female, kid and subadult Apennine chamois, *Rupicapra pyrenaica ornata* NEUMANN, 1899 (*Artiodactyla, Bovidae*). – Z. Säugetierkunde 53: 170-177.
- FLOORICKE, K. (1930): Wisent und Elch, Zwei urige Recken. – Kosmos, Gesellschaft der Naturfreunde, Stuttgart.
- FRANK, D. A. & S. J. MCNAUGHTON (1992): The Ecology of Plants, Large Mammalian Herbivores, and Drought in Yellowstone National Park. – Ecology 73, 6: 2043-2058.
- FRENZEL, B. (1972): Vegetationsgeschichte der Alpen. – G. Fischer Vlg., Stuttgart.
- FUSCHLBERGER, H. (1955): Das Gamsbuch. – Mayer; München – Hamburg; zit. nach KRÄMER (1969a).
- GEHLEN, A. (1961): Anthropologische Forschung – Rowohlt, Hamburg.
- GEISER, R. (1992): Auch ohne *Homo sapiens* wäre Mitteleuropa von Natur aus eine halboffene Weidelandchaft – In: Laufener Seminarbeiträge 2/92: 22-34; Akad. Natursch. Ldschpfl. Laufen/ Salzach.
- GESNER, C. (1606): Historia animalum. – Zit. nach REQUATE (1957).
- GLEICH, E. (1997): Untersuchungen zu Ursachen von Nahrungspräferenzen durch die Wildart Damwild an Topinambur in einem Forschungsgatter. – Beitr. Jagd- u. Wildforschung 22: 327-342.
- GLIEMEROTH, A. K. (1995): Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22.000 Jahre in Europa. – Akademie der Wissenschaften und Literatur: Paläoklimaforschung Band 18, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- GOSOW, H. (1981): Gegenwärtige Forschungen für die Forsten von morgen: Wald-Wildtier-Wechselbeziehungen in Mitteleuropa. – In: Proc. Div. I, XVIIth IUFRO World Congr., Kyoto: 524-537.
- GRAHAM, R. & E. LUNDELIUS (1984): Coevolutionary Disequilibrium and Pleistocene Extinctions. In: MARTIN & KLEIN: Quaternary extinctions – a prehistoric revolution. Univ. Arizona Press/Tuscon: 223-246; zit. nach SCHERZINGER (1996).
- GRZIMEK, B. (1968): Grzimeks Tierleben, 13. Band, Säugetiere 4: 545-552. – Kindler Verlag, Zürich.
- GUARDINI, R. (1931): Reflexionen über das Verhältnis von Natur und Kultur – In: Unterscheidung des Christlichen; Gesammelte Studien von Romano Guardini – Matthias Grünewald Verlag, Mainz 1935.
- GUTHRIE, D. (1984): Mosaics, allelochemicals and nutrients. In: MARTIN & KLEIN: Quaternary extinctions – a prehistoric revolution. Univ. Arizona Press/Tuscon: 259-294; zit. nach SCHERZINGER (1996).
- HADJISTERKOTIS, E. (1996): Ernährungsgewohnheiten des Zyprischen Mufflons *Ovis gmelini ophion*. – Z. Jagdwiss. 42: 256-263.
- HANCAR, F. (1959): Zur Frage der Herdentier-Erstdomestikation. – Saeculum X, 1: 21-37.
- HEDIGER, H. (1966): Jagdzooologie auch für Nichtjäger. – Basel. Zit. nach KURT (1971).
- HEMMER, H. (1983): Domestikation Verarmung der Merkwelt. – Vlg. Vieweg, Braunschweig.

- HENNIG, U. & G. DITTRICH (1986): Erhebungen zum Energie- und Nährstoffverzehr von freilebendem Rehwild im Jahresablauf. – Beitr. Jagd- u. Wildtierforschung 14: 129-138.
- HERRE, W. & M. RÖHRS (1990): Haustiere – zoologisch gesehen. 2. Aufl. G. Fischer Vlg.
- HJELJORD, O., F. SUNDSTØL & H. HAAGENRUD (1982): The nutritional value of browse to Moose. – J. Wildl. Manage. 46, 2: 333-343.
- HOBBS, N. T. (1996): Modification of Ecosystems by Ungulates. – J. Wildl. Manage. 60 (4): 695-713.
- HOESCH, W. (1957): Verpaßte und nachgeholte Haustierschöpfungen. – Orion 3/1957: 234-236.
- HOFFER, W. (1942): Natürliche Wildäsung. – Werkblätter für Kultur-, Bau- und Heimatpflege, Steiermark; 3. Blatt: 1-11.
- HOFMANN, A. & B. NIEVERGELT (1972): Das jahreszeitliche Verteilungsmuster und der Äsungsdruck von Alpensteinbock, Gemse, Rothirsch und Reh in einem begrenzten Gebiet im Oberengadin. – Z. Jagdwiss. 18: 185-212.
- HOFMANN, R. R. (1982): Die Stellung der europäischen Wildwiederkäuer im System der Äsungstypen. – In: Wildbiologische Informationen für den Jäger/ Jagd und Hege Band I; F. Enke, Stuttgart, Hrsg.: 9-18.
- HOFMANN, R. R. (1983a): Die Ernährung des Rehwildes im Jahresablauf nach dem Modell Weichselboden. – In: Wildbiologische Informationen für den Jäger/ Jagd und Hege Band II; F. Enke, Stuttgart, Hrsg.: 121-136.
- HOFMANN, R. R. (1983b): Zum Ernährungsverhalten und zum wechselnden Nährstoff- und Energiebedarf von Reh-, Gams- und Rotwild in Mitteleuropa. – In: Jagd und Hege; Hrsg. Enke, Stuttgart.
- HOFMANN, R. R. (1983c): Evolutionäre und saisonbedingte Anpassung des Verdauungsapparates des Gamswildes. – In: Jagd und Hege; Enke, Stuttgart.
- HOFMANN R. R., G. GEIGER & R. KÖNIG (1976): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Vormagenschleimhaut von Rehwild und Rotwild. – Z. Säugetierkde. 41: 167-193.
- HOLZNER, W., E. HORVATIC, E. KÖLLNER, W. KÖPPL, M. POKORNY, E. SCHARFETTER, G. SCHRAMAYR & M. STRUDL (1986): Österreichischer Trockenrasenkatalog. – Hrsg. Bundesministerium für Gesundheit und Umweltschutz, Wien.
- HOMOLKA, M. (1996): Foraging Strategy of Large Herbivores in Forest Habitats. – Folia zoologica 45, 2: 127-136.
- HÖNEISEN, M. (1990): Vom Jäger zum Bauern: Die neolithische (R)Evolution. – Die ersten Bauern, Band 2; Schweizerisches Landesmuseum Zürich: 7-14.
- HOUTE DE LANGE, S. M. Ten (1978): Zur Futterwahl des Alpensteinbockes. – Z. Jagdwiss. 24: 113-138.
- HULME, P. E. (1996): Herbivory, plant Regeneration, and species Coexistence. – Journal of Ecology 84: 609-615.
- JENSEN, P. V. (1968): Food Selection of the Danish red Deer as Determined by Examination of the Rumen Content. – Dan. Rev. Game Biology 5, 3: 1-44.
- KAHLKE, R.-D. (1994): Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammutus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). – Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. 546: 1-164.
- KALIS, A. J. (1988): Zur Umwelt des frühneolithischen Menschen: ein Beitrag der Pollenanalyse. – In: H. Küster. Hrsg., Der prähistorische Mensch und seine Umwelt; K. Theiss Vlg., Stuttgart: 125-137.
- KATRENIAK, J. (1985): Natürlicher Futtermittelvorrat für Rotwild im Frühling und Winter in der Tannen-Buchen-Waldvegetationsstufe. – Folia venatoria 15: 17-32.
- KLANSEK, E., I. VAVRA & K. ONDERSCHEKA (1995): Die Äsungszusammensetzung des Alpensteinwildes in Abhängigkeit von Jahreszeit, Alter und Äsungsangebot in Graubünden. – Z. Jagdwiss. 41: 171-181.
- KLAPP, E. (1971): Wiesen und Weiden. – Parey.

- KLAUS, W. (1972): Spätglazial-Probleme der östlichen Nordalpen Salzburg – Inneralpines Wiener Becken. – In: B. Frenzel, Ed.: Vegetationsgeschichte der Alpen. – G. Fischer Vlg., Stuttgart.
- KLÖTZLI, F. (1965): Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünlandgesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. – Hans Huber, Bern.
- KNECHT, H. (1994): Jagdspeere der jüngeren Altsteinzeit. – Spektrum der Wissenschaft 9/1994: 90-96.
- KOENIGSWALD, W. v. & J. HAHN (1981): Jagdtiere und Jäger der Eiszeit. – Konrad Theiss Verlag, Stuttgart.
- KOFLER, H. (1982): Gams und Steinbock: Konkurrenz oder Koexistenz? – Der Anblick 1982, 4: 162-165.
- KOLLER, O. (1961): Untersuchungen über den Panseninahl des Rehwildes zum Verbiß- und Schädl-problem. – St. Hubertus, Hefte Nr. 10 bis 12: 1-12.
- KÖNIG, H. (1994): Rinder in der Landschaftspflege. – LÖBF-Mitteilungen 3/94: 25-31.
- KÖSSLER, W. B. (1996): Es artet aus. Über das Aussterben von Wirbeltieren im Alpenraum. – Hrsg. Bundesministerium für Umwelt, Jugend und Familie, Wien.
- KÖSTLER, E. & B. KROGOLL (1991): Auswirkungen von anthropogenen Nutzungen im Bergland – Zum Einfluß der Schafbeweidung. – Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL), Laufen, Beiheft 9.
- KOWALCZYK, J., Z. GEB CZYNSKA & M. KRASINSKA (1976): The Digestibility of Nutrients of Natural Diet by European Bison in Different Seasons. – Acta theriologica 21, 8: 141-146.
- KRÄMER, A. (1969a): Lebensbezirke und Ortsveränderungen markierter Gemsen (*Rupicapra rupicapra* L.) im Augstmatthorngebiet, Schweiz. – Z. f. Säugetierkunde 34: 311-315.
- KRÄMER, A. (1969b): Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemspopulation (*Rupicapra rupicapra* L.) der Alpen. – Z. f. Tierpsychol. 26, 8: 889-964.
- KRAL, F. (1979): Spät- und postglaziale Waldgeschichte der Alpen auf Grund der bisherigen Pollenanalysen. – Institut für Waldbau an der Universität für Bodenkultur, Wien.
- KRAL, F. (1992): Die postglaziale Entwicklung der natürlichen Vegetation Mitteleuropas. – In: Die Störung der ökologischen Ordnung in den Kulturlandschaften. Österreichische Akademie der Wissenschaften – Veröffentlichungen der Kommission für Humanökologie 3: 7-36.
- KRAUS, P. (1987): Vegetationsbeeinflussung als Indikator der relativen Rotwildichte. – Z. Jagdwiss. 33: 42-59.
- KREIE, B. & G. VAUK (1991): Untersuchungen zur Nahrungsökologie des Rehwildes (*Capreolus capreolus*) in der Lüneburger Heide. – Säugetierkd. Inf. 3, 15: 215-225.
- KREUZ, A. (1988): Holzkohle-Funde der ältestbandkeramischen Siedlung Friedberg-Bruchentbrücken: Anzeiger für Brennholz-Auswahl und lebende Hecken? – In: H. KÜSTER, Hrsg., Der prähistorische Mensch und seine Umwelt; K. Theiss Vlg., Stuttgart: 139-153.
- KRISCHKE, N. (1984): Beiträge zum Sozialverhalten des Wisents (*Bison bison bonasus* L.). – Z. Säugetierkunde 49: 43-54.
- KRÜSI, B. O., M. SCHÜTZ, O. WILDI & H. GRÄMIGER (1995): Huftiere, Vegetationsdynamik und botanische Vielfalt im Nationalpark. – CRATSCHLA 3/2: 14-25.
- KUCKENBURG, M. (1994): Siedlungen der Vorgeschichte in Deutschland, 300.000 bis 15 v. Chr. – Dumont, Köln.
- KURT, F. (1991): Das Reh in der Kulturlandschaft. – Vlg. Parey, Hamburg – Berlin.
- KURTÉN, B. (1968) Pleistocene Mammals of Europe. – Weidenfeld & Nicolson, London.
- KÜSTER, H. (1992): Die Geschichte des Grünlandes aus pollenanalytischer und archäobotanischer Sicht. – Laufener Seminarbeiträge 2/92; Hrsg. ANL – Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen/Salzach: 9-13.
- KÜSTER, H. (1996): Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa. – C.H.Beck, München.

- KÜSTER, H. (1997): Wald- und Offenland in vegetationsgeschichtlicher Sicht. – In: Das Bild des Waldes; Bericht zur Fachtagung Oktober 1997, Hrsg. WWF Österreich: 36-42.
- LACA, E. A. & M. W. DEMMENT (1996): Foraging Strategies of Grazing Animals. In: The Ecology and Management of Grazing Systems; Eds. J. Hodgson & A. W. Illius; CAB International: 137-158.
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. – G. Fischer Vlg.
- LANGER, P. (1986): Large Mammalian Herbivores in Tropical Forests with either Hindgut- or Fore-stomach-fermentation. – Z. Säugetierkunde 51: 173-187.
- LANGBEIN, J., K. M. SCHEIBE & K. EICHHORN (1997a): Verhaltensmuster und Budgets einzelner Verhaltensweisen bei freilebenden europäischen Wildschafen (*Ovis ammon musimon* PALLAS, 1811). – Z. Jagdwiss. 43: 35-47.
- LANGBEIN, J., K. M. SCHEIBE & K. EICHHORN (1997b): Seasonal Changes in the circadian behaviour Patterns in European Mouflons (*Ovis ammon musimon* PALLAS, 1811). – Proc. 1st International Symposium on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals, Berlin, Germany, September 18-21, 1996: 117-123.
- LAUNCHBAUGH, K. L. (1996): Biochemical Aspects of Grazing Behaviour. In: The Ecology and Management of Grazing Systems; Eds. J. Hodgson & A. W. Illius; CAB International: 159-184.
- LEGL, S. (1989): Rinder – Ernährung. – In: Nutztiere der Tropen und Subtropen, Band 1, Hrsg. S. Legel; S. Hirzel Verlag Stuttgart – Leipzig: 214-337.
- LEGL, S. (1990): Schafe – Ernährung. – In: Nutztiere der Tropen und Subtropen, Band 2, Hrsg. S. Legel; S. Hirzel Verlag Stuttgart – Leipzig: 297-363.
- LEGL, S. (1993): Pferde und Esel – Ernährung. – In: Nutztiere der Tropen und Subtropen, Band 3, Hrsg. S. Legel; S. Hirzel Verlag Stuttgart – Leipzig: 66-94.
- LEGGE, A. J. & P. A. ROWLEY-CONWY (1987): Garzellenjagd im steinzeitlichen Syrien. – Spektrum der Wissenschaft 10/1987.
- LEHMANN, E. v. (1957): Die Heterogenität des europäischen Rehs. – Z. Jagdwiss. 3: 53-63.
- LENGERKEN, H. v. (1955): Ur, Hausrind und Mensch. – Wiss. Abh. dt. Akad. Landwirtschaftswissenschaften, Berlin, 14: 7-181.
- LINDNER, A. (1975): Wald, Wild und Landschaft. – Waldhygiene 11, Nr. 3/4: 65-128.
- LOZEK, V. (1976): Klimaabhängige Zyklen der Sedimentation und Bodenbildung während des Quartärs im Lichte malakozoologischer Untersuchungen. – Rozprawy Československé Akademie Ved, Rada Matematick_ch a Přírodních Ved, Rocník 86, Sesit 8; Praha.
- LÜNING, J. & P. STEHLI (1989): Die Bandkeramik in Mitteleuropa: von der Natur- zur Kulturlandschaft. – Spektrum der Wissenschaft 4/1989.
- MAC ARTHUR, R. H. (1972): Geographical Ecology, Harper & Row, New York; zit. nach MURRAY & ILLIUS (1996).
- MACHATSCHKE, M. (1995): Über die Salzverwendung auf der Alm. – Der Alm- und Bergbauer 6/7: 236-246.
- MAHNKE, I. (1997): Das Raum-Zeit-Verhalten weiblichen Rotwildes in der Niederung am Ostufer der Müritz. – Beitr. Jagd- u. Wildforschung 22: 297-305.
- MANDL, F. (1998): Nachträge zur Geschichte der Weidewirtschaft auf dem östlichen Dachsteinplateau. – In: G. Cerwinka & F. Mandl (Hrsg.): Dachstein, Vier Jahrtausende Almen im Hochgebirge; Verein ANISA, Haus. I. E.: 232-240.
- MARTIN, P. & R. KLEIN (1984): Quaternary extinctions – a prehistoric revolution. Univ. Arizona Press/ Tucson. – zit. nach SCHERZINGER (1996).
- MASON, I. L. (1984): Evolution of domesticated animals. – Longman, London & New York.
- MATTIELLO, S., A. POZZI, P. LEGGERI, M. TRABALZA-MARINUCCI, W. REDAELLI & C. CARENZI (1997): Social and spatial interactions between red deer and cattle in the Italian Alps. – Proc. 1st International Symposium on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals, Berlin, Germany, September 18-21, 1996: 134-138.
- MATTIELLO, S., G. BERGAMI, W. REDAELLI, M. VERGA & M. C. CRIMELLA (1997): Ecology and behaviour

- of red Deer (*Cervus elaphus*) in an alpine valley. – Proc. 1st International Symposium on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals, Berlin, Germany, September 18-21, 1996: 129-133.
- MAY, E. (1969): Ursprung und Entwicklung der frühesten Haustiere. – In: H. JANKUHN: Vor- und Frühgeschichte vom Neolithikum bis zur Völkerwanderungszeit; Vlg. Eugen Ulmer, Stuttgart: 234-262.
- MAYER, H. (1971): Quantität und Qualität der Rotwildäsung im bodensauren Fichtenwald. – Allgem. Forstzeitung 6: 1-7.
- MAYER, H. (1976): Zur Wiederherstellung und Erhaltung eines ökologischen Gleichgewichtes zwischen Wald und Wild im Gebirge. – In: Ecosystems, XVI IUFRO World-Congress; Hrsg. H. Mayer: 23-34.
- MAYER, H. & A. STEINHAUSER (1967): Äsungsauswahl beim Gamswild. – Allgemeine Forstzeitung 2: 1-6.
- MAYER, H. & W. NERL (1961): Die Äsung des Gamswildes: Vegetationsuntersuchungen im Räudegatter des staatlichen Forstamtes Ramsau. – Z. Jagdwiss. 7, H. 3: 93-103.
- MELICHAR, J. & Z. FISER (1960): Das Abäsen der Waldvegetation durch das Rot- und Rehwild. – Z. Jagdwiss. 6, 2: 78-79.
- MERTENS, C. (1984): Zur Verhaltens-Synchronisation bei gruppenweise gehaltenen Rehen (*Capreolus capreolus*). – Behaviour 89: 220-240.
- MISSBACH, K. (1986): Die Eignung von Baumarten des Waldes als Äsungspflanzen für Wildwiederkäuer. – Beitr. Jagd- u. Wildforschung 14: 173-175.
- MISSBACH, K. (1988): Der Einfluß des Wildverbisses auf die Pflanzenmasse, Zuwachs Stammform und Ausfälle bei der Fichte (*Picea abies* L.). – Beitr. Jagd- u. Wildforschung 15: 102-108.
- MOHR, E. (1943): Einiges über die Saiga, *Saiga tatarica* L. – Der Zool. Garten 15, 5/6: 175-185.
- MOHR, E. (1952): Der Wisent. – Die Neue Brehm-Bücherei; Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G. Leipzig.
- MOHR, E. (1959): Das Urwildpferd *Equus przewalskii* POLJAKOFF 1881. – Die Neue Brehm-Bücherei Heft 249; Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart.
- MOTTL, St. (1957): Die jagdwirtschaftlich erforderliche Mindestgröße von Rehwildrevieren im Walde. – Z. Jagdwiss. 3: 64-69.
- MÜLLER, A. H. (1970): Lehrbuch der Paläozoologie, Band III Vertebraten, Teil 3 Mammalia. – VEB Gustav Fischer Verlag Jena.
- MÜLLER, F. (1983): Das Muffelwild. – In: Wildbiologische Informationen für den Jäger/ Jagd und Hege Band III: 131-140; Stuttgart.
- MÜLLER, F. (1985): Das Alpensteinwild. – In: Jagd und Hege; Stuttgart.
- MÜLLER-KARPE, H. (1974): Geschichte der Steinzeit. – C. H. Beck, München.
- MÜLLER-USING, D. (1968): Der Mufflon. In: Grzimeks Tierleben, 13. Band, Säugetiere 4: 545-552. – Kindler Verlag, Zürich.
- MUMFORD, L. (1974): Mythos der Maschine – Europaverlag Wien.
- MÜRI, H. (1978): Beobachtungen und Experimente zum Futterlernverhalten des Rehs (*Capreolus capreolus*). – Z. Säugetierkunde 43: 171-186.
- MURRAY, M. G. & A. W. ILLIUS (1996): Multispecies Grazing in the Serengeti. In: The Ecology and Management of Grazing Systems; Eds. J. Hodgson & A. W. Illius; CAB International: 247-272.
- NACHTSHEIM, H. (1936): Vom Wildtier zum Haustier. – A. Metzger Vlg., Berlin.
- NARR, K. J. (1961): Kulturgeschichtliche Erwägungen zu frühen Haustiervorkommen. – Zeitschr. Tierzüchtung u. Züchtungsbiol 76, 1: 43-48.
- NEUGEBAUER-MARESCH, C. (1995): Altsteinzeit im Osten Österreichs. – Verlag Niederösterreichisches Pressehaus, St. Pölten – Wien.
- NEUHÄUSER, P., J. SCHUH & M. STUBBE (1990): Verhaltensökologische und soziobiologische Aspekte der Populationsdynamik von Großsäugern. – Hercynia N. F. 27: 101-126.

- NEUMANN, A. (1963): Wilddichte und Winterräsung (Bonitierung von Rotwildgebieten nach der reduzierten Winterräsungskapazität in Kiefernrevieren). – Beitr. Jagd- u. Wildforsch. III: 69-79.
- NEUMANN, A. (1965): Die jahreszeitliche Schälintensität des Rotwildes in einem Kiefernrevier. Beitr. Jagd- u. Wildforschung IV: 31-35.
- NEVERGELT, B. (1966): Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich. – Vlg. Parey, Hamburg & Berlin.
- NIKLFIELD, H. (1972): Der niederösterreichische Alpen-Ostrand – ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen. – Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpflanzen u. -tiere 37: 43-94; zitiert nach ZUKRIGL (1997).
- NOBIS, G. (1957): Werden und Frühentwicklung der Haustierwelt Nordwest- und Mitteldeutschlands. – Wiss. Abh. dt. Akademie Landwirtschaftswissenschaften, Berlin, Nr. 24: 38-47.
- NOBIS, G. (1973): Gedanken zum Domestikationsproblem. – Z. Agrargeschichte u. Agrarsoziologie 21, 2: 161-172.
- ONDERSCHKA, K. & B. KLUG (1982): Äsungsbelastung ehemals als Alm genutzter Kare durch Schalenwild. – Centralblatt für das gesamte Forstwesen 99, 3: 140-148.
- OWEN-SMITH, N. (1997): Distinctive features of the nutritional Ecology of Browsing versus Grazing Ruminants. – Proc. 1st International Symposium on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals, Berlin, Germany, September 18-21, 1996: 176-191.
- PATZELT, G., W. KOFLER & B. WAHLMÜLLER (1997): Die Ötztalstudie – Entwicklung der Landnutzung. – In: Alpine Vorzeit in Tirol, Begleitheft zur Ausstellung; Arbeiten und erste Ergebnisse aus dem Forschungsinstitut für Alpine Vorzeit, vom Institut für Botanik und vom Forschungsinstitut für Hochgebirgsforschung der Universität Innsbruck: 46-62.
- PEDERSEN, A. (1958): Der Moschusochs. – Die Neue Brehm-Bücherei; A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- PESCHKE, P. (1972): Die Vegetationsentwicklung im Waldviertel Niederösterreichs. – In: B. Frenzel, Ed.: Vegetationsgeschichte der Alpen. – G. Fischer Vlg., Stuttgart.
- PETRAK, M. (1983): Zur Etho-Ökologie einer Rothirschpopulation in der Eifel. – Jagd und Hege; Enke, Stuttgart.
- PETRAK, M. (1987): Zur Nahrungswahl des Rothirsches als Pflegefaktor im Naturschutz. – Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde; 61. Hauptversammlung, 27. September – 1. Oktober 1987 in Berlin: 33-34.
- PETRAK, M. (1989): Beäsung als Standortfaktor aus pflanzenphysiologischer Sicht. – Z. Jagdwiss. 35: 198-204.
- PETRAK, M. (1992): Rotwild (*Cervus elaphus* Linné, 1758) als Pflegefaktor für bärwurzreiche Magertriften (*Arnica montana* Schw. 1944 \approx *Meo-Festucetum*) in der Nordwesteifel. – Z. Jagdwiss. 38: 221-234.
- PETRAK, M., R. SCHWARZ, F. GRAUMANN & F. FRIELINGS DORF (1991): Nischenbreite und Nischenüberlappung bei der Nahrungswahl von Damhirsch und Reh. – Z. Jagdwiss. 37: 1-12.
- PETRAK, M. & L. STEUBING (1985): Inhaltsstoffe und Beäsungsintensität ausgewählter Nahrungspflanzen des Rothirsches in der Eifel. – Z. Jagdwiss. 31: 73-82.
- PFEIFFER, T. (1995): Das Vorkommen von *Dama dama* in Mitteleuropa im Pleistozän unter besonderer Berücksichtigung der Funde von Neumark-Nord (Sachsen Anhalt). – Z. Jagdwiss. 41: 157-170.
- PIGGOTT, S. (1974): Vorgeschichte Europas. – Kindlers Kulturgeschichte des Abendlandes, Band I. Kindler Verlag, München.
- PILS, G. (1994): Die Wiesen Oberösterreichs. – Hrsg. Forschungsinstitut für Umweltinformatik, Linz.
- POTT, R. (1997): Die Entwicklung des natürlichen Waldbildes in Mitteleuropa unter besonderer Berücksichtigung der Megaherbivoren. – In: Das Bild des Waldes; Bericht zur Fachtagung Oktober 1997, Hrsg. WWF Österreich: 13-35.
- POTT, R. & J. HÜPPE (1994): Tiere im Naturschutz. – LÖBF-Mitteilungen 3/94: 10-16.

- PRIEDITIS, A. (1995): Browsing on woody Plants and the living Conditions of Cervid Populations. – Proc. IUGB XXII Congress, Sofia.
- PRIEN, S. (1997): Wildschäden im Wald – ökologische Grundlagen und integrierte Schutzmaßnahmen. – Parey Buchverlag Berlin.
- PRIEN, S. & F. WIEPRICH (1988): Ernährung des Damwildes in einem relativ armen Biotop unter besonderer Berücksichtigung der Jahreszeit. – Beitr. Jagd- u. Wildforsch. 15: 30-38.
- PRIEN, S. & R. PEUKERT (1989): Erkenntnisse zur Ernährung und Fütterung des Muffelwildes. – Beitr. z. Jagd- und Wildforschung 16: 26-34.
- PUTMAN, R. J. (1986): Competition and Coexistence in a Multi-species Grazing System. – Acta theologica 31, 21: 271-291.
- RABEDER, G. (1995): Eiszeitliche Lebensräume. – In: C. NEUGEBAUER-MARESCH, Altsteinzeit im Osten Österreichs; Verlag Niederösterreichisches Pressehaus: 31-44.
- RATTI, P. (1981): Zur Hege des Steinwildes im Kanton Graubünden. – Z. Jagdwiss. 27: 41-57.
- REED, C. A. (1980): The Beginnings of Animal Domestication. – In: Animal Agriculture; H. H. Cole & W. N. Garrett Eds.; W. H. Freeman and Comp. San Francisco: 3-20.
- REMANE, A. (1971): Sozialleben der Tiere. – G. Fischer Vlg. Stuttgart.
- REMMERT, H. (1990): Naturschutz. – Springer, Berlin.
- RENECKER, L. A. & R. J. HUDSON (1985): Estimation of dry matter Intake of free-ranging Moose. – J. Wildl. Manage. 49, 3:785-792.
- REQUATE, H. (1957): Zur Naturgeschichte des Ures (*Bos primigenius* Bojanus 1827), nach Schädel- und Skelettfunden in Schleswig-Holstein. – Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol. 70, Heft 4: 297-338.
- RICHTER, N. (1974): Das Muffelwild. – Landbuch-Verlag, Hannover.
- RINGE, D. (1959): Über das autochthone nacheiszeitliche Vorkommen des Damhirsches in Europa. – Inaugural-Dissertation; Tierärztliche Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München.
- RISEHOOVER, K. L. (1986): Winter activity Patterns of Moose in interior Alaska. – J. Wildl. Manage. 50, 4: 727-734.
- RÖSCH, K. (1992): Einfluß der Beweidung auf die Vegetation des Bergwaldes. – Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsbericht 26.
- ROTH, R. (1996): Der Einfluß des Rehwildes auf die Naturverjüngung von Mischwäldern. – Z. Jagdwiss. 42: 143-156.
- ROTH, L., M. DAUNDERER & K. KORMANN (1994): Giftpflanzen – Pflanzengifte. – ecomed Verlagsges., Landsberg.
- SÄGESSER, H. & F. KRAPP (1986): *Rupicapra rupicapra* – Gemse, Gams. – In: Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 2/II, Paarhufer: 316-348; Aula Verlag München
- SAMBRAUS, H. H. (1991): Nutztierkunde. – Verlag Eugen Ulmer.
- SCHÄFER, D. (1997): Zur kulturhistorischen Charakterisierung der Mittelsteinzeit (Mesolithikum). – In: Alpine Vorzeit in Tirol, Begleitheft zur Ausstellung; Arbeiten und erste Ergebnisse aus dem Forschungsinstitut für Alpine Vorzeit, vom Institut für Botanik und vom Forschungsinstitut für Hochgebirgsforschung der Universität Innsbruck: 8-10.
- SCHERBATOFF, N. (1933): Der Altai-Maral, ein eigenartiges, aber nicht unwichtiges Haustier Asiens. – Der Zoologische Garten 6: 44-47.
- SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- SCHMIDTKE, K.-D. (1985): Auf den Spuren der Eiszeit – Husum.
- SCHRÖDER, W. (1971): Untersuchungen zur Ökologie des Gamswildes in einem Vorkommen der Alpen. – Z. Jagdwiss. 17: 113-168,197-235.
- SCHWAB, P. (1982): Schädigungen am Ökosystem Wald durch Weidevieh – Ergebnisse von Untersuchungen im Rahmen des Forschungs- und Versuchsprojektes Alpine Umwelt des Fonds für Umweltstudien Bonn bei der Forstverwaltung Achenental der Österreichischen Bundesforste in Achenkirch/Tirol. – In: Waldweide und Naturschutz, Laufener Seminarbeiträge 9/82: 7-14.

- SELAS V., G. BJAR, O. BETTEN, L. O. TJELDFLAAT & O. HJELJORD (1991): Feeding Ecology of Roe Deer, *Capreolus capreolus* L., during summer in southeastern Norway. – Fauna norv. Ser. A. 12: 5-11.
- SHANK, C. C. (1985): Inter- and intra-sexual Segregation of Chamois (*Rupicapra rupicapra*) by Altitude and Habitat during Summer. – Z. Säugetierkunde 50: 117-125.
- SHANK, C. C., P. F. WILKINSON & D. F. PENNER (1978): Diet of Peary Caribou, Banks Island, N. W. T. – Arctic 31, 2: 125-132.
- SIEFKE, A. (1977): Verbreitung und Bestandsgrößen des Damwildes. – Säugetierkd. Inf. 1977, H.1: 43-65.
- SIEFKE, A. & S. MEHLITZ (1975): Untersuchungen zur Ernährung des Damwildes (*Cervus dama* L.). – Beitr. Jagd- u. Wildforsch. IX: 133-154. Zit. nach PRIEN (1997).
- SMIDT, L. (1967): Wildabsschuffizfern, Wildverbreitungsarten und Wildbestände. – Allg. Forstzeitung; zit. nach KURT (1991).
- SPENGLER, O. (1923): Der Untergang des Abendlandes – C.H.Beck'sche Verlagsbuchhandlung, München; Deutscher Taschenbuchverlag, München 1973.
- STUBBE, C., M. STUBBE & W. STUBBE (1995): Lebensraumnutzung des Rehwildes im Havel. – Beitr. Jagd- & Wildforschung 20: 57-60.
- STUBBE, C., W. BORROCK & I. MAHNKE (1997): Rothirschwanderungen in Mecklenburg-Vorpommern. – Beitr. Jagd- u. Wildforschung 22: 307-320.
- STÜWE, M. & H. HENDRICHS (1984): Organization of roe Deer (*Capreolus capreolus*) in an open field Habitat. – Z. Säugetierkunde 49: 359-367.
- TAINTON, N. M., C. D. MORRIS & M. B. HARDY (1996): Complexity and Stability in Grazing Systems. – In: The Ecology and Management of Grazing Systems; Eds. J. Hodgson & A. W. Illius; CAB International: 275-299.
- TATARUCH, F. & K. ONDERSCHEKA (1996): Chemische Analysen der Panseninhalte von Steinwild in Graubünden. – Z. Jagdwiss. 42: 18-25.
- TAUTE, W. (1969): Großwildjäger der späten Eiszeit. – Bild der Wissenschaft 12: 1203-1211.
- TAYLOR, K. P. & W. B. BALLARD (1979): Moose movements and habitat use along the Sisitna river near Devil's Canyon. In: Proc. Of 15th N. Am. Moose Conf. & Workshop, 169-186, Soldotna, Kenai, Alaska; zit. nach BUBENIK (1984).
- TELLE, R. & H.-J. SACKMANN (1980): Untersuchungen zur Fütterung des Muffelwildes (*Ovis ammon musimon*, PALLAS 1811) unter Berücksichtigung der Möglichkeiten zur Einschränkung von Verbißschäden. – Beitr. z. Jagd- u. Wildforschung XI: 75-94.
- TELLE, R. & H.-J. SACKMANN & S. PRIEN (1989): Vorkommen und Verhütung von Wildschäden beim Muffelwild. – Beitr. z. Jagd- und Wildforschung 16: 26-34.
- THEISS-KRÄMER, H. (1983): Etho-ökologische Untersuchungen am Mufflon (*Ovis ammon musimon* SCHREBER 1782) unter Gatter- und Freilandbedingungen. Studien zum stoffwechselbedingten Verhalten und zum Sozialsystem an einer individualmarkierten Population. – Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- THENIUS, E. (1962): Die Großsäugetiere des Pleistozäns von Mitteleuropa. – Z. Säugetierkunde 27: 65-83.
- THENIUS, E. (1972): Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugtiere. – Gustav Fischer Verlag, Jena.
- THENIUS, E. (1974): Eiszeiten einst und jetzt. – Kosmos; Franckh'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- THENIUS, E. (1983): Niederösterreich im Wandel der Zeiten. – Wien.
- THING, H. (1984): Food and habitat selection by Muskoxen in Jameson Land, northeast Greenland: a preliminary report. – Biol. Pap. Alaska Spec. Rep. 4: 69-74.
- TOMICZEK, H. (1992): Verbiß-, Fege- und Schälschäden durch Steinwild. – Z. Jagdwiss. 38: 63-67.
- TOMICZEK, H. & F. TÜRCKE (1995): Das Muffelwild. Naturgeschichte, Hege, Jagd. – Parey, Hamburg.

- UECKERMANN, E. (1952): Rehwild und Standort. – Der Anblick 7, Heft 5: 1-32.
- UECKERMANN, E. (1986): Zum Stand der Erforschung der Ursachen des Schädens des Rotwildes. – Österreichs Weidwerk 12/86: 21-27.
- UECKERMANN, E. & P. HANSEN (1968): Das Damwild. Naturgeschichte, Hege und Jagd. – Parey, Hamburg.
- ULLRICH, W. (1968): Feststellungen über das Verhalten des Gaur (*Bos gaurus gaurus*) in den Reservaten von Bandipur und Mudumalai in Südindien. – D. Zool. Garten, 36, 1/3: 80-89.
- ULOTH, W. (1968): Wasserpflanzen als jahreszeitlich bedingte Nahrung des Rothirsches, *Cervus elaphus* (Linné, 1758). – Säugetierkd. Mitt. 16: 183.
- ULOTH, W. (1976): Das Muffelwild. – A. Ziemsen Vlg. Wittenberg Lutherstadt.
- UNDERWOOD, R. (1982): The feeding Behaviour of Grazing African Ungulates. – Behaviour 84: 194-244.
- UNGAR, E. D. (1996): Ingestive Behaviour. In: The Ecology and Management of Grazing Systems; Eds. J. Hodgson & A. W. Illius; CAB International: 185-218.
- VILLARET, J. C. & R. BON (1995): Social and Spatial Segregation in Alpine Ibex (*Capra ibex*) in Bargy, French Alps. – Ethology 101: 291-300.
- VOSEER-HUBER, M. L. & B. NIEVERGELT (1975): Das Futterwahlverhalten des Rehes in einem voralpinen Revier. – Z. Jagdwiss. 21: 197-215.
- WATSON, A. & B. W. STAINES (1978): Differences in the Quality of wintering Areas used by male and female red Deer (*Cervus elaphus*) in Aberdeenshire. – Journ. Zool. 286: 544-550.
- WEIGL, H. (1997): Das Elent aus Würzburg. – Wild und Hund 1/1997: 64-67.
- WESTBERG, G. v. (1932): Der Wisent in Bialowies im letzten Viertel des vorigen Jahrhunderts. Arbeiten des Naturforscher-Vereins zu Riga, Neue Folge, 9. Heft:143-159.
- WILMANN, O. & K. MÜLLER (1976): Beweidung mit Schafen und Ziegen als Landschaftspflegemaßnahme im Schwarzwald? – Natur und Landschaft 51, 10: 271-274.
- WILZ, P. (1960): Der Einfluß gewisser Pflanzen auf die Rehbrunft. – Z. Jagdwiss. 6, 3: 110-112.
- WÜNSCHMANN, A. & H.-G. KLÖS (1968): Die Rinder. – In: Grzimeks Tierleben, 13. Band, Säugetiere 4: 368-436.
- YOUNG, T. P. & L. A. ISBELL (1991): Sex Differences in Giraffe Feeding Ecology: Energetic and Social Constraints. – Ethology 87: 79-89.
- ZEUNER, F. R. (1969): Geschichte der Haustiere. – Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München – Basel.
- ZÖRNER, H. (1986): Untersuchungen zur Ernährung des Damwildes in einem Laubwaldrevier. – Beitr. Jagd- u. Wildforsch. 14: 139-154.
- ZUKRIGL, K. (1997): Österreichs Wald im Wandel der Zeiten. – In: Das Bild des Waldes; Bericht zur Fachtagung Oktober 1997, Hrsg. WWF Österreich: 1-10.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Grüne Reihe des Lebensministeriums](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Wokac Ruth M.

Artikel/Article: [6 Zur Nahrungsökologie rezenter und vorzeitlicher Pflanzenfresser. Gedanken zum natürlichen Landschaftscharakter Mitteleuropas 155-218](#)