

# Der Einfluß von Großherbivoren auf die Naturlandschaft Mitteleuropas

Margret Bunzel-Drüke, Joachim Drüke & Henning Vierhaus

## 1. Zusammenfassung

Für die Erstellung von Leitbildern und Zielen im Naturschutz ist die Frage wichtig, wie die Naturlandschaft Mitteleuropas aussähe, hätte der Mensch nicht zahlreiche Großtierarten ausgerottet oder ihre Bestände dezimiert.

Unter dem Einfluß der mindestens 18 typischen großen Herbivorenarten kann die warmzeitliche Naturlandschaft Mitteleuropas als räumlich und zeitlich dynamisches Mosaik aller denkbaren Zwischenstadien aus Wald und Offenland angenommen werden. Die größere Ausdehnung dunkler Buchenwälder im Holozän war nur möglich, weil einige große Pflanzenfresser bereits vor dem Ende des Glazials verschwunden waren.

Unter natürlichen Bedingungen gestalten die großen Pflanzenfresser Lebensräume für andere Arten und ganze Landschaften. Die Herbivorie muß daher als wesentlicher Prozeß in mitteleuropäischen Ökosystemen im Naturschutz berücksichtigt werden.

## 2. Einleitung

Wenn wir die Biologie der rezenten Tiere und Pflanzen verstehen wollen, müssen wir auch die Bedingungen kennen, unter denen die Arten entstanden sind. Dabei wird die Herbivorie als Faktor der Pflanzen- und Tierrevolution vielfach unterschätzt (McNAUGHTON 1983). Dies ist erstaunlich, weil große Pflanzenfresser in den Ökosystemen wohl immer eine bedeutende Rolle spielten; dies gilt nicht nur für die vom Menschen wenig beeinflusste Naturlandschaft, sondern auch für die Kulturlandschaften der letzten Jahrtausende. Soweit der Naturschutz den Erhalt von Artenvielfalt oder Naturnähe anstrebt, muß er sich mit der Bedeutung der Beweidung für Landschaften und Lebensräume auseinandersetzen und diesen natürlichen Prozeß in seine Planungen einbinden. Eine zentrale Frage für die Erarbeitung von Leitbildern und Zielvorstellungen ist dabei, wie die mitteleuropäische Landschaft unter natürlichen Bedingungen aussehen würde.

## 3. Die großen Pflanzenfresser in der Naturlandschaft Mitteleuropas

Als Naturlandschaft wird gemeinhin die Landschaft ohne (wesentliche) Einflüsse des modernen Menschen verstanden.

Folgt man der Hypothese, daß der Mensch verantwortlich für das Verschwinden vieler Großtierarten weltweit ist (z.B. MARTIN & WRIGHT 1967, REMMERT 1982, MARTIN & KLEIN 1984, DIAMOND 1989, OWEN-SMITH 1989, MARTIN 1990, SCHÜLE 1990, 1992, BEUTLER & SCHILLING 1991, PUTSHKOV 1991 - 1994, STUART 1991, BEUTLER 1992, WILSON 1992, BUNZEL-DRÜKE et al. 1994, FLANNERY 1994, BUNZEL-DRÜKE 1997b, 2000, WARD 1997), muß das Ökosystem vor dem prähistorischen „Overkill“ als das natür-

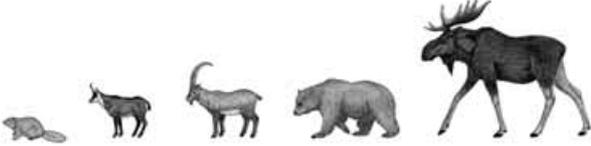
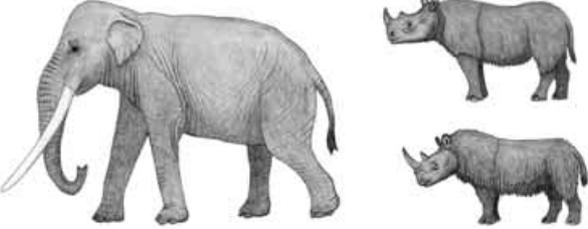
liche Ökosystem Europas gelten. Die Überjagung der Großtiere begann in Europa mit dem Einwandern des modernen Menschen vor rund 40 000 Jahren während der letzten Eiszeit. Im Holozän, also in der vor etwa 10 000 Jahren beginnenden „Nacheiszeit“, hat es insofern keine vom Menschen unbeeinflusste „Urlandschaft“ gegeben, als die größten Tiere wie Elefanten und Nashörner bereits vor dem Ende des Glazials ausgerottet waren und einige weitere Arten wie Wildesel, Riesenhirsch und Höhlenbär nur noch in verringerten Populationsdichten oder isolierten Restbeständen vorkamen. Die nacheiszeitliche Naturlandschaft kann daher nicht rekonstruiert werden, sondern ist nur zu konstruieren, indem man die rezenten Lebensgemeinschaften untersucht, in denen noch große Herbivoren vorkommen - vor allem in Afrika oder Süd-asien - oder indem man die Ökosysteme der vorangegangenen Warmzeiten in Europa studiert. Das Holozän weist klimatisch wesentliche Ähnlichkeiten zu älteren Interglazialen auf, z.B. zum Eem, das vor rund 100 000 Jahren endete.

Folgt man dagegen im Hinblick auf das Verschwinden zahlreicher Großtierarten der Klimahypothese (z.B. AXELROD 1967, SLAUGHTER 1967, GUTHRIE 1982, 1984, MARTIN & KLEIN 1984, HAYNES 1991, UKRAINTSEVA 1993), wäre ein Ökosystem zugrunde zu legen, das die in „vorgeschichtlicher Zeit“ ausgestorbenen sechs Herbivorenarten (s. Abb. 1) nicht enthält. Wir halten jedoch die Overkill-Hypothese für wahrscheinlicher und betrachten daher nachfolgend ein Ökosystem mit allen typischen Großtierarten.

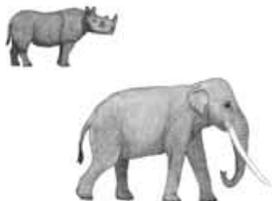
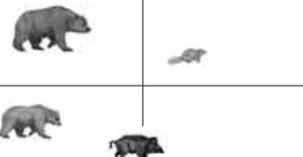
Um die Folgen für Vegetation und Landschaft abschätzen zu können, wollen wir Mitteleuropa wenigstens gedanklich in einen „Quaternary Park“ verwandeln, in dem die großen Pflanzenfresser einer typischen Warmzeit leben. Abbildung 1 zeigt die Arten, die mindestens zu erwarten wären. Der Bekanntheitsgrad der dargestellten Arten nimmt von oben nach unten ab. Die heute noch vorkommenden und die in geschichtlicher Zeit ausgestorbenen Arten sind derjenige Teil der mitteleuropäischen Großherbivorenfauna, der zumeist als das „vollständige Arteninventar“ angesehen wird. Für eine typische warmzeitliche Fauna fehlen jedoch noch wenigstens sechs Arten, darunter die drei größten.

Die warmzeitlichen Verbreitungsgebiete der meisten der 18 abgebildeten Arten dürften unter natürlichen Bedingungen fast ganz Mittel- und Westeuropa umfassen; lediglich bei drei Arten sind kleinere Areale anzunehmen:

- Gemse (nur Mittel- und Hochgebirge),
- Steinbock (nur Hochgebirge und felsige Teile der Mittelgebirge),
- Europäischer Wildesel (eventuell beschränkt auf trockene Ebenen).

	<p><b>Reh</b> (<i>Capreolus capreolus</i>)</p> <p><b>Verbreitung:</b> fast überall vorkommend</p>
	<p><b>Wildschwein</b> (<i>Sus scrofa</i>), <b>Rothirsch</b> (<i>Cervus elaphus</i>), <b>Damhirsch</b> (<i>Cervus dama</i>)</p> <p><b>Verbreitung:</b> beschränkte, aber meist noch recht große Verbreitungsgebiete, z.T. nach Wiedereinbürgerung</p>
	<p><b>Biber</b> (<i>Castor fiber</i>), <b>Gemse</b> (<i>Rupicapra rupicapra</i>), <b>Alpensteinbock</b> (<i>Capra ibex</i>), <b>Braunbär</b> (<i>Ursus arctos</i>), <b>Elch</b> (<i>Alces alces</i>)</p> <p><b>Verbreitung:</b> in Reliktarealen (Biber, Gemse), Wiederansiedlungsgebieten (Biber, Gemse, Steinbock) oder Randbereichen (Braunbär, Elch) bis heute vorkommend, z.T. Ausbreitungstendenzen</p>
	<p><b>Wisent</b> (<i>Bison bonasus</i>), <b>Wildpferd</b> (<i>Equus ferus</i>), <b>Auerochse</b> (<i>Bos primigenius</i>)</p> <p><b>Verbreitung:</b> zwischen dem 17. und dem 20. Jahrhundert verschwunden (Wisent 1919, Tarpan ca. 1800, Auerochse 1627), lange vorher nur noch in Reliktarealen</p>
<p style="text-align: center;">"historische Zeit"</p> <hr style="width: 20%; margin: 0 auto;"/> <p style="text-align: center;">Grenze</p> <p style="text-align: center;">"vorgeschichtliche Zeit"</p> 	<p><b>Europäischer Wildesel</b> (<i>Equus hydruntinus</i>), <b>Riesenhirsch</b> (<i>Megaloceros giganteus</i>), <b>Höhlenbär</b> (<i>Ursus spelaeus</i>)</p> <p><b>Verbreitung:</b> im frühen Holozän verschwunden (vor 10 000 bis 9000 Jahren)</p>
	<p><b>Waldelefant</b> (<i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i>), <b>Waldnashorn</b> (<i>Dicerorhinus (Stephanorhinus) kirchbergensis</i>), <b>Steppennashorn</b> (<i>Dicerorhinus (Stephanorhinus) hemitoechus</i>)</p> <p><b>Verbreitung:</b> während der letzten Eiszeit in ihren südlichen Refugialgebieten ausgerottet (vor 30 000 bis 20 000 Jahren), daher Rückkehr im Holozän unmöglich</p>

**Abb. 1:** Typische warmzeitliche Fauna großer Herbivoren Mitteleuropas, geordnet nach der Größe ihres derzeitigen Verbreitungsgebietes bzw. dem Zeitpunkt ihres Verschwindens (aus BUNZEL-DRÜKE et al. 1999)

	Konzentratselektierer ("browser") u. Allesfresser	Intermediärtypen	Grasfresser ("grazer")
Wiederkäuer			
Nichtwiederkäuer			

**Abb. 2:** Einteilung typischer warmzeitlicher Herbivorenarten Mitteleuropas in Ernährungstypen (vgl. HOFMANN 1989, HOFMANN & SCHEIBE 1997)

Fünf weitere Arten gehören möglicherweise zusätzlich noch zur Fauna, wurden aber wegen ihres nicht eindeutigen Status in Abbildung 1 weggelassen:

- Das u.a. während der letzten Eiszeit in Mitteleuropa nachgewiesene Stachelschwein (*Hystrix cristata/vinogradovi*) könnte auch in Warmzeiten nördlich der Alpen leben;
- Flußpferd (*Hippopotamus amphibius*) und Europäischer Wasserbüffel (*Bubalus murrensis*) könnten in klimatisch begünstigten Flußauen, z.B. im Rheintal, vorkommen;
- Mammut (*Mammuthus primigenius*) und Rentier (*Rangifer tarandus*) könnten zur Überwinterung von Norden und Osten nach Mitteleuropa ziehen.

Nach HOFMANN (1989) und HOFMANN & SCHEIBE (1997) lassen sich die Arten in Ernährungstypen einteilen (Abb. 2). „Konzentratselektierer“ oder Laubfresser (browser) ernähren sich von eiweißreichen, leicht verdaulichen Pflanzenteilen wie Knospen, Laub, Früchten und Speicherorganen. Ähnliche Pflanzennahrung bevorzugen die Allesfresser Braunbär und Wildschwein. „Gras- und Rohfutterfresser“ (grazer) sind auf die relativ schwer verdaulichen Gräser spezialisiert und daher auf Weideland angewiesen. „Intermediärtypen“ verzehren sowohl Gräser als auch Laub und Kräuter, wobei jahreszeitliche Wechsel auftreten können.

Folgenden Artengruppen haben besonders starke Einflüsse auf Vegetation und Landschaft:

- Megaherbivoren (Waldelefant, Waldnashorn, Steppennashorn) durch Körpergröße, mechanische Fähigkeiten und benötigte Nahrungsmenge (z.B. KORTLANDT 1984, OWEN-SMITH 1987, 1988);

- Grasfresser (Auerochse, Wisent, Pferd, Esel, Steppennashorn), die Weiderasen schaffen und erhalten und damit - anders als Konzentratselektierer - die pflanzliche Sukzession umkehren oder anhalten können (DAVIDSON 1993, DRENT & VAN DER WAL 1999);
- Arten, die in Herden oder größeren Gruppen leben und deren Beweidung dadurch mahdähnliche Effekte verursachen kann (Steinbock, Rothirsch, Damhirsch, Auerochse, Wisent, Pferd, Esel) - alles „grazer“ oder Intermediärtypen mit hohem Grasanteil in der Nahrung;
- Biber, die Gewässer umgestalten, Biberwiesen schaffen und Moorbildung auslösen können (z.B. NAIMAN et al. 1988, HARTHUN 1999).

Die sechs heute noch in Deutschland in Freiheit vorkommenden Huftierarten und der Biber gehören zu den kleineren Pflanzenfressern. Es ist kein typischer „grazer“ unter ihnen. In heutigen Ökosystemen fehlen also nicht nur die Megaherbivoren wie Elefant und Nashorn, sondern darüberhinaus sind die „Planstellen“ der in offenen oder halboffenen Landschaften lebenden Grasfresser unbesetzt, sieht man von dem stellenweise eingebürgerten, in Mitteleuropa nicht autochthonen Mufflon (*Ovis orientalis f. musimon*) (vgl. GEDDES 1985, POPLIN 1979) ab.

Wie hoch wäre die Herbivorendichte im „Quaternary Park“, und wodurch würde sie begrenzt? Wesentliche Faktoren für die „Regulierung“ der Bestandsdichten sind die Produktivität der Vegetation unter Berücksichtigung des Flaschenhalses des Winters, außerdem Beutegreifer sowie Krankheiten und Parasiten.

Während etwa in afrikanischen Steppen die Versorgung mit offenem Wasser in der Trockenzeit für viele Pflanzenfresser ein bestandsbegrenzender Faktor sein kann, dürften in gemäßigten Klimaten Mitteleuropas die Winter die Zeit darstellen, die zu erheblichen Einbußen unter den Wildtieren führen kann. Allerdings verfügen die heimischen Herbivoren über Anpassungen in Körperbau, Physiologie und Verhalten, die ihnen das Überstehen der nahrungsarmen Zeit durchschnittlicher Winter problemlos ermöglichen (s. auch MCNAUGHTON 1987, WHITE et al. 1987). Diese Anpassungen reichen von der Ausbildung eines Winterfells über die Einlagerung von Fettreserven und Umstellungen in der Ernährung, die z.T. mit erheblichen Umbauprozessen am Verdauungstrakt einhergehen (z.B. HOFMANN 1982), über kleinräumige Ortsbewegungen und weite Migrationen bis zur Winterruhe (Höhlenbär, Braunbär) und zum Anlegen von Nahrungsvorräten (Biber).

Für einige grundlegende Prinzipien zur Dichteregulation der Pflanzenfresser sind die Ergebnisse aus der Serengeti-Forschung hilfreich (z.B. SINCLAIR & ARCESE 1995, KREBS et al. 1999). Nach diesen Untersuchungen wird die Dichte von Megaherbivoren wie Elefanten und Nashörnern allein durch Nahrung und Wasser reguliert. Ob in einer vergleichbaren Großtierzönose Europas ein Einfluß der auf die Erbeutung von Elefanten und anderen Großsäugern spezialisierten Säbelzahnkatze (*Homotherium latidens*) zu berücksichtigen ist, muß offen bleiben, zumal nicht bekannt ist, wann die Art ausstarb.

Die Populationsgrößen wandernder Herdentiere in Afrika werden offenbar ebenfalls nur durch das Nahrungs- und Wasserangebot bestimmt. Im warmzeitlichen Europa könnten Pferd, Rentier, eventuell Wisent und teilweise auch Rothirsch Wanderungen in Herden ausführen. Mi-

grationen können der besseren Nutzung des Nahrungsangebotes dienen, spielen aber auch bei der Vermeidung von Feinden eine Rolle, denn viele Raubtierarten sind territorial und führen mit ihren Jungen keine großen Ortsbewegungen durch.

Bei den Bestandsdichten weitgehend ortsfester Herbivorenarten kommt in Afrika ein Einfluß von Prädatoren zum Tragen. Zu den eher ortsfesten Huftierarten dürften in Europa u.a. Wildschwein, Damhirsch, Reh und Gemse, wahrscheinlich auch der Auerochse gehören.

Folgende große Raubtierarten sind in einer typischen mitteleuropäischen Warmzeit mindestens zu erwarten: Wolf (*Canis lupus*), Braunbär (*Ursus arctos*), Nordluchs (*Lynx lynx*), Löwe (*Panthera leo spelaea*), Leopard (*Panthera pardus*) und Höhlenhyäne (*Crocota crocuta spelaea*).

Raubtiere können zwar in die Populationen von Pflanzenfressern eingreifen und damit Einfluß auf das Ausmaß der Herbivorie nehmen. Es spricht jedoch nichts dafür, daß die Beutegreifer die Einwirkungen der Herbivoren auf Struktur und Artenzusammensetzung der Vegetation in dem Maße begrenzen, daß der Faktor Herbivorie für das Erscheinungsbild von Landschaften und ihrer Vegetation vernachlässigt werden könnte. Krankheiten und Parasiten zeigen nur selten Einflüsse auf die Populationsdichten von Herbivoren (KREBS et al. 1999).

Vegetation haben (Abb. 3), sondern darüberhinaus Schlüsselarten sind, die Lebensräume für viele andere schaffen und erhalten (z.B. LOCK 1972, MÜLLER-DOMBOIS 1972, KORTLANDT 1984, OWEN-SMITH 1987, 1988, 1989, DUBLIN 1995, SINCLAIR 1995b).

Pflanzenfressende Großtiere sind auch in Europa als Landschaftsgestalter belegt. Die Wirkung von Waldweide durch Haustiere beschreibt ELLENBERG (1996): „In ihrer extensivsten Form schädigt die Waldweide lediglich den Jungwuchs der Bäume. Allein dadurch bewirkt sie jedoch mit der Zeit eine Auflichtung des Waldes, weil Lücken der Baumschicht nicht mehr geschlossen werden. ... Die verbleibenden Bäume nehmen breitere Kronenformen an und beasten sich oft bis herab zum Erdboden. Alle vom Vieh gern befressenen Bäume freilich erscheinen in einer durch die Reichweite der Tiere bestimmten Höhe parallel zur Bodenoberfläche wie abgeschoren. ... Nach und nach breiten sich die Pflanzengemeinschaften des Freilandes immer mehr aus, bis sie auf großen Flächen zu Alleinherrschern werden.“

Was domestizierte Rinder, Pferde oder Schafe vermögen, kann wilden Elefanten, Nashörnern, Hirschen, Auerochsen, Wisenten und Pferden nicht grundsätzlich abgesprochen werden.

Nach FRENZEL (1983) fallen zurückliegende Warmzeiten durch einen bemerkenswerten Unterschied gegenüber dem Postglazial auf, nämlich durch die Dichte der Waldvege-

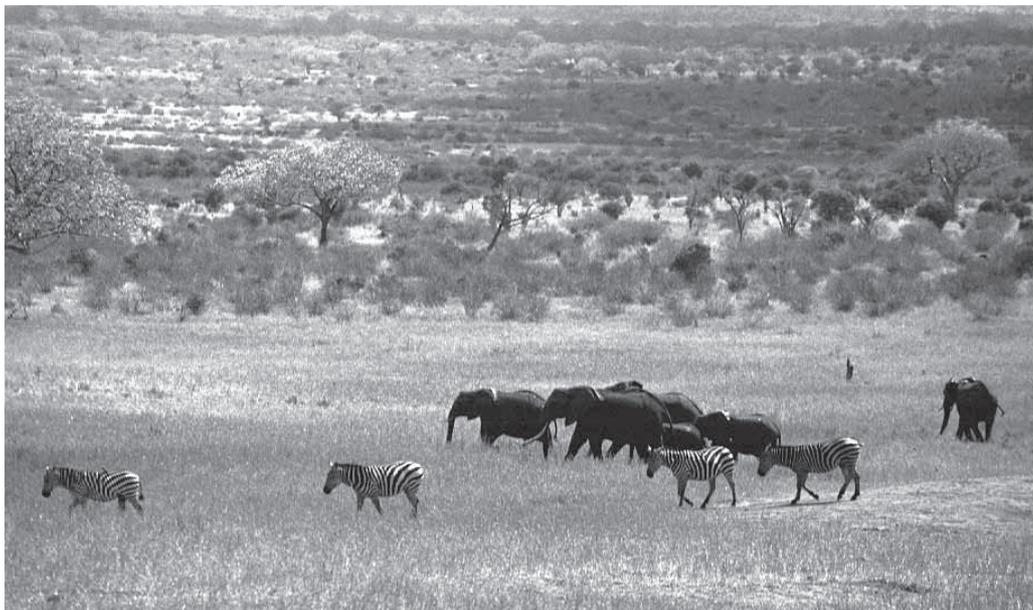


Abb. 3: Beispiel für eine halboffene, durch große Herbivoren beeinflusste Landschaft: Tsavo Ost Nationalpark in Kenia (Foto: M. HÖLKER)

### 3. Der Bock als Gärtner - Tiere gestalten die Landschaft

Wie sähe der Einfluß der Tiere auf ihre Lebensräume aus, also welche Landschaft können wir im „Quaternary Park“ erwarten?

Angesichts der gut dokumentierten ehemaligen Vielfalt großer Pflanzenfresser in Mitteleuropa muß hier Herbivorie als ein ursprünglich sehr wichtiger Faktor vieler natürlicher Ökosysteme angesehen werden. Untersuchungen aus Südasien und vor allem aus Afrika zeigen, daß Megaherbivoren wie Elefanten, Nashörner und Flußpferde, aber auch Herdentiere wie Gnus nicht nur einen großen Einfluß auf Struktur und Artenzusammensetzung der

tation. In den erwähnten Interglazialen müsse „mit einer erheblichen Bioproduktion in der Krautschicht vieler Wälder gerechnet werden, sicher aber auch mit einer recht beachtlichen Offenheit.“

Die mitteleuropäische Naturlandschaft wäre jedoch nicht einfach gleichmäßig offener, sondern wir können unter dem Einfluß der Großtiere eine reich strukturierte Landschaft erwarten, die alle Übergänge vom geschlossenen Wald über Savannen bis zu steppenartig offenen Bereichen zeigt - abhängig von Klima, Relief, Geologie, Boden, Feuchtigkeit, Geschichte usw.. Nach GEISER (1983, 1992), einem der ersten, der sich im deutschsprachigen Raum mit dem Einfluß großer wildlebender Herbivoren

beschäftigt hat, dürfte die Normallandschaft des interglazialen Mitteleuropa ein räumlich wie auch zeitlich sehr heterogenes und dynamisches Mosaik aller denkbaren Zwischenstadien zwischen Wald und Steppe sein (vgl. auch SCHÜLE 1990b, 1992, SCHÜLE & SCHUSTER 1997, PUTSHKOV 1991 - 1994, BEUTLER & SCHILLING 1991, BEUTLER 1992, 1996, MAY 1993, BUNZEL-DRÜKE et al. 1994, 1995, BUNZEL-DRÜKE 1997a, GERKEN 1997, VAN KOLFSCHOTEN 1999).

Beispiele für räumliche Diversität in größeren Einheiten sind:

- Bisher als „**natürlicherweise baumfrei**“ **eingordnete Standorte** wie Hochmoore, Felsfluren, Salzwiesen, Bereiche oberhalb der Baumgrenze usw. würden unter dem Einfluß der Großtiere nicht wesentlich anders aussehen als ohne sie (BEUTLER 1996).
- In den **Auen** existierten wahrscheinlich neben Auwäldern, Rohbodenflächen und Röhrichten auch flußnahe Wiesen (Abb. 4) durch die Tätigkeit von Bibern, eventuell Flußpferden und zum Trinken kommender anderer Arten. TURNER (1975) registrierte an Fundstellen pleistozäner Säugetiere (u.a. Waldelefant, Mammut, Wald- und Steppennashorn, Flußpferd) aus dem Ipswichian (Eem) im Themsetal Pollen und Großreste von Pflanzen dichter Graslandschaften und gestörter Böden (u.a. Tritzeiger wie *Plantago major*, *Ranunculus repens* und *Potentilla anserina*). Auch an anderen flußnahen Fundstellen in England wurden sehr hohe Kräuterpollenanteile - maximal 98 % - festgestellt.
- **Halboffene Lebensräume**, die heutigen Hudelandschaften gleichen, wären im Flach- oder Hüggelland zu erwarten (vgl. VERA 1997, 1999). Hudelandschaften, die als Modell dienen können, kommen in kleinen Resten z.B. in Deutschland vor (z.B. POTT & HÜPPE 1991, HÜPPE 1997) und sind großflächig in der Extremadura Spaniens zu finden (z.B. HAMPE 1993, DIAZ et al. 1997, SCHÜLE & SCHUSTER 1997).
- Auch **großflächiges Offenland** kann nicht ausgeschlossen werden, vor allem auf trockenen oder flachgründigen, meist nährstoffreichen Böden, z.B. in den „Steppenheide“-Gebieten von GRADMANN (1898); die

auf diesen Standorten typischen Waldgesellschaften haben nur eine geringe Widerstandsfähigkeit gegen Beweidung (ELLENBERG 1954).

- **Hochwald** könnte an Stellen entstehen, die für viele Huftierarten unattraktiv oder gefährlich sind, z.B. an steileren Hängen im Hoch- und Mittelgebirge (vgl. ELLENBERG 1954, 1996), auf feuchten bis nassen, tiefgründigen Böden und wahrscheinlich auch auf nährstoffarmen Standorten (KRÜSI et al. 1995). Herbivore Arten meiden offenbar arme Böden, weil die Pflanzen dort einen geringeren Nährwert aufweisen und außerdem häufig durch chemische Substanzen geschützt sind (REMMERT 1992, HOWE & WESTLEY 1993, BERGER 1996, WALLIS DE VRIES 1996).

Die grobe räumliche Verteilung von Wald und Offenland könnte durchaus Ähnlichkeit mit der Kulturlandschaft haben: Offenland in den heutigen Börden, relativ viel Wald im Gebirge und Mittelgebirge und halboffene Weidelandschaften auf durchschnittlichen bis nährstoffreichen Standorten im Flach- und Tiefland.

Die Produktivität des Bodens hat wahrscheinlich einen wesentlichen Einfluß darauf, ob durch Herbivorie eine „reich strukturierte“ oder eine homogene Landschaft entsteht. Weiderasen (grazing lawns) bilden sich, wenn die Beweidung an einer bestimmten Stelle die Wahrscheinlichkeit erhöht, daß Huftiere hier wieder nach Nahrung suchen. Weiderasen sind Bereiche, in denen die Pflanzen durch Beweidung in einem jungen, schnell wachsenden Zustand gehalten werden (MCNAUGHTON 1979, 1884). Nach HOBBS (1997) unterscheiden sich solche Bereiche oft deutlich von benachbarten, unbeweideten Landschaftsteilen, wodurch eine heterogene Landschaft entsteht. Auf weniger produktiven Böden oder bei sehr starker Beweidung kann der gegenteilige Effekt eintreten: Wenn die Beweidung eines bereits in der Vergangenheit von Huftieren genutzten Bereiches durch langsames Pflanzenwachstum oder durch die Produktion unverdaulicher Pflanzeninhaltsstoffe unprofitabel ist, fressen die Huftiere bevorzugt an „neuen“ Stellen. Durch diese die ganze Fläche erfassende Beweidung wird die Landschaft homogen.



Abb. 4: Biberwiese in einer Bachaue (Foto: M. Bunzel-Drüke)

Eine zeitliche Diversität des Wald-Offenland-Mosaiks der europäischen Naturlandschaft könnte durch folgende Faktoren zustande kommen:

- saisonale oder unregelmäßige **Tierwanderungen**;
- **Mastjahre**, die für Samen oder Keimlinge fressende Tiere unvorhersagbar sind (vgl. REMMERT 1992);
- zeitweise **Dezimierung der Huftierbestände** durch Seuchen, harte, schneereiche Winter, Dürren usw. (z.B. JEDRZEJEWSKI et al. 1992, PRINS & VAN DER JEUGD 1993, YOUNG 1994, OKARMA et al. 1995, SINCLAIR 1995a);
- **Schädigung von Gehölzen** durch Krankheiten, Insektenkalamitäten, Trockenheit, Schnee- oder Eisbruch, Windwurf, Eisschur in Auen usw.; das Absterben von Gehölzen führt aber nicht zwangsläufig zum Entstehen von Offenland, da umgestürzte Bäume „natürliche Wildschutzzäune“ bilden können, in deren Schutz Jungwuchs aufkommen kann (vgl. SCHERZINGER 1996) (Abb. 5);
- längere **Anwesenheit von Prädatoren** an bestimmten Stellen, in der Folge eine Verminderung des Grades der Herbivorie in der Umgebung; umgekehrt können sich Beutetiere an den Reviergrenzen territorialer Prädatoren konzentrieren (MECH 1977, ROGERS et al. 1980);
- **nasse Sommer** oder andere für Gehölze positive Einflüsse;
- „**Überweidung**“ von Grasfluren, was Verbuschung und schließlich Wiederbewaldung auslösen kann, weil Feuer auf kurzrasigen Flächen seltener sind und das Ausbleiben von Bränden Gebüsch begünstigt (z.B. OWEN-SMITH 1987, DUBLIN 1995, SINCLAIR 1995a, HOBBS 1997);
- **Feuer**, wobei Brände für Wald oder Weideland sehr unterschiedliche Auswirkungen haben: In Weidelandschaften mit nicht zu hoher Herbivorendichte ist die Brandhäufigkeit relativ hoch, die Feuerintensität jedoch gering, da durch die Tätigkeit der Herbivoren nur ein geringer Teil der jährlichen Pflanzenproduktion als brennbares Material gespeichert wird; für Wälder dagegen ist eine geringe Brandhäufigkeit mit hoher Feuerintensität typisch, wodurch die seltenen Feuer katastrophenartige Folgen haben können (SCHÜLE 1990b). Insbesondere auf trockenen Sandstandorten dürften Brandheiden auch im gemäßigten Europa typische Ele-

mente der Naturlandschaft gewesen sein (FLADE 1996).

Die oben beschriebene hypothetische interglaziale Naturlandschaft bietet Lebensraum für die meisten Tiere und Pflanzen auch des Offenlandes.

Das Holozän unterschied sich durch eine stärkere Bewaldung von den vorangegangenen Interglazialen (z.B. FRENZEL 1983, LANG 1994). Seine relativ artenarmen, schattigen Hochwälder sind eine vegetationsgeschichtlich sehr junge Erscheinung (MAY 1993). Sie konnten offenbar nur entstehen, weil die natürlichen Gegenspieler der Bäume, nämlich Megaherbivoren wie Elefanten und Nashörner, bereits ausgerottet und andere Großtiere seltener geworden waren. Rückschlüsse auf die Ausdehnung der Wälder, auf die Größe offener Bereiche in ihnen bzw. auf die Walddichte sind aus methodischen Gründen durch Pollenanalysen kaum möglich; außerdem gab es zumindest im frühen Postglazial keine strikte Trennung zwischen Wald und Offenland (KÜSTER 1992). VERA (1997, 1999) weist nach, daß im mitteleuropäischen Tierfland auch im Holozän große Gebiete keine geschlossenen Wälder trugen; die Bestände der überlebenden Herbivoren - vor allem die Grasfresser Auerochse und Pferd - reichten aus, um eine Weidelandschaft aus Grasfluren, Dornsträuchern und Bäumen zu erhalten.

Schließlich sei noch folgendes zur Buche angemerkt. Diese gegen Verbiß und Brand recht empfindliche Art ist zwar in früheren Interglazialen in Mitteleuropa lokal nachgewiesen, blieb aber in der Vegetation bedeutungslos - trotz zeitweilig ähnlicher Standortbedingungen wie im Postglazial (z.B. MAY 1993, LANG 1994, ELLENBERG 1996). ELLENBERG (1996) hält es für möglich, daß *Fagus sylvatica* in den früheren Zwischeneiszeiten durch das Zusammenwirken von Elefanten und anderen Großsäugern mit Flächenbränden an einer Dominanz gehindert wurde (s. BEUTLER & SCHILLING 1991). Durch die Ausrottung von Großtierarten zum Ende des letzten Glazials und wahrscheinlich auch durch Samenverbreitung begünstigte dann der Mensch die Ausbreitung der Buche. Die Buche wäre demnach so etwas wie ein Archäophyt, der sich auf Kosten des zuvor 3000 Jahre vorhandenen Laubmisch-„waldes“ aus Eiche, Ulme, Linde, Esche, Ahorn und Erle ausbreitete und das Waldbild nunmehr seit 3000 bis 4000 Jahren beherrscht (POTT 1989).



**Abb. 5:** Umgestürzte Bäume können einen „natürlichen Wildschutzzäun“ bilden und außerdem Verstecke für Prädatoren (hier Luchs) bieten. An solchen Stellen könnte Hochwald entstehen (Foto: M. BUNZEL-DRÜKE)

#### 4. Ausblick

Beweidung durch große Herbivoren ist unter natürlichen Bedingungen ein wesentlicher Prozeß, der Lebensräume und ganze Landschaften im warmzeitlichen Mitteleuropa gestaltet. Die typische interglaziale Naturlandschaft, die als Referenz für Naturschutzprojekte konstruiert werden kann, ist wahrscheinlich ein räumlich wie auch zeitlich sehr heterogenes und dynamisches Mosaik aller denkbaren Zwischenstadien zwischen Wald und Steppe. Von den 18 großen Pflanzenfresserarten, die man in einer Warmzeit mindestens erwartet, sind sechs weltweit ausgestorben - darunter auch die drei Megaherbivoren. Durch ihr Fehlen dürfte sich ein heute wiederherstellbares naturnahes Ökosystem in einigen Aspekten von demjenigen anderer Interglaziale unterscheiden (vgl. VAN KOLFSCHOTEN 1999). Dennoch wäre ein solches heutiges System, das die überlebenden 12 Herbivorenarten einbezieht, naturnäher als ein System ohne den Einfluß der Tiere. Unter den überlebenden Großsäugern finden sich unter Berücksichtigung von Pferd und Rind noch alle Ernährungstypen (Abb. 6). Die meisten „ökologischen Planstellen“ eines Interglazials ließen sich also besetzen, wodurch ein wesentlicher Teil der in der Naturlandschaft von den Großtieren in Gang gehaltenen natürlichen Prozesse wieder möglich wäre. Die Wiederherstellung von Ökosystemen, die u.a. durch Herbivorie Habitate für die meisten einheimischen Tiere und Pflanzen auch des Offenlandes bieten, scheint also Erfolg versprechend.

Die Einbeziehung von großen Herbivoren in Naturschutzkonzepte ist insbesondere in Nationalparks oder ausgedehnten Naturentwicklungsgebieten erforderlich (BAERSELMAN & VERA 1995, HOFMANN & SCHEIBE), aber auch in kleineren Gebieten möglich. Da die verschiede-

	Konzentrat-selektierer ("browser") u. Allesfresser	Intermediär-typen	Grasfresser ("grazer")
Wiederkäuer			
Nichtwiederkäuer			

Abb. 6: In Mitteleuropa potentielle Großherbivorenfauna

nen Großsäuger in ganz unterschiedlicher Weise die pflanzliche Biomasse nutzen und damit die Vegetation unterschiedlich beeinflussen (z.B. HOFMANN 1989, POTT & HÜPPE 1994, CORNELISSEN & VULINK 1995), sollten nach Möglichkeit mehrere Herbivorenarten gemeinsam vorkommen.

Üblich ist der Einsatz zumeist einzelner Herbivorenarten im Naturschutz als „Werkzeuge“ zum Erhalt von Kulturlandschaften. Darüberhinaus wird die Integration großer Pflanzenfresser in Schutzgebiete als Teil naturnaher Ökosysteme und als Motor natürlicher Prozesse künftig wesentlich an Bedeutung gewinnen.

#### 6. Literatur

- AXELROD, D.I. (1967): Quaternary extinctions of large mammals. - Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 74: 1-42.
- BAERSELMAN, F. & F. VERA (1995): Nature development. An exploratory study for the construction of ecological networks. - Ministry of Agriculture, Nature management and Fisheries, The Hague, Netherlands, 64 pp.
- BERGER, H.-J. (1996): Das Pflanzenfressen großer Säugetiere und Gehölzaufkommen - Zusammenhänge und Konsequenzen für die Landschaftspflege. - In: GERKEN, B. & C. MEYER (Hrsg.): Natur- und Kulturlandschaft 1: Wo lebten Pflanzen und Tiere in der Naturlandschaft und der frühen Kulturlandschaft Europas?: 107-112. - Universität-Gesamthochschule Paderborn, Höxter.
- BEUTLER, A. (1992): Die Großtierfauna Mitteleuropas und ihr Einfluß auf die Landschaft. Landschaftsökologie Weihenstephan Heft 6: 49-69.
- BEUTLER, A. (1996): Die Großtierfauna Europas und ihr Einfluß auf Vegetation und Landschaft. - In: GERKEN, B. & C. MEYER (Hrsg.): Natur- und Kulturlandschaft 1: Wo lebten Pflanzen und Tiere in der Naturlandschaft und der frühen Kulturlandschaft Europas?: 51-106. - Universität-Gesamthochschule Paderborn, Höxter.
- BEUTLER, A. & D. SCHILLING (1991): Säugetiere (ohne Fledermäuse und hochmarine Arten). - In: KAULE, G.: Arten- und Biotopschutz, 2. Aufl.: 198-205. - Ulmer, Stuttgart.
- BUNZEL-DRÜKE, M. (1997a): Großherbivore und Naturlandschaft. - Schr.-R. Landschaftspf. u. Natursch. 54: 109-128.
- BUNZEL-DRÜKE, M. (1997b): Klima oder Übernutzung - Wodurch starben Großtiere am Ende des Eiszeitalters aus? - In: GERKEN, B. & C. MEYER (Hrsg.): Natur- und Kulturlandschaft 2: Vom Waldinnensaum zur Hecke - Geschichte, Situation und Perspektiven eines Natur-Lebensraum-Gefüges: 152-193. - Universität-Gesamthochschule Paderborn, Höxter.
- BUNZEL-DRÜKE, M. (2000): Artenschwund durch Eiszeitjäger? - Berichte aus der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, im Druck.
- BUNZEL-DRÜKE, M., J. DRÜKE, L. HAUSWIRTH & H. VIERHAUS (1999): Großtiere und Landschaft - Von der Praxis zur Theorie. - In: GERKEN, B. & M. GÖRNER (Hrsg.): Europäische Landschaftsentwicklung mit großen Weidetieren - Geschichte, Modelle und Perspektiven. - Natur- und Kulturlandschaft (Höxter/Jena) 3: 210-229.
- BUNZEL-DRÜKE, M., J. DRÜKE & H. VIERHAUS (1994): Quaternary Park - Überlegungen zu Wald, Mensch und Megafauna. - ABUinfo 17/18 (4/93 & 1/94): 4-38.
- BUNZEL-DRÜKE, M., J. DRÜKE & H. VIERHAUS (1995): Wald, Mensch und Megafauna - Gedanken zur holozänen Naturlandschaft in Westfalen. - LÖBF-Mitteilungen 4/1995: 43-51.
- CORNELISSEN, P. & J.T. VULINK (1995): Begrazing in jonge wetlands. Lauwersmeer: Zoutkamperplaat; Oostvaardersplassen: Het Stort; Grevelingen: Slikken van Flakkee. - Flevovericht 367. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, Lelystad, 121 pp.
- DAVIDSON, D.W. (1993): The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. - Oikos 68: 23-35.
- DIAMOND, J.M. (1989): Quaternary Megafaunal Extinctions: Variations on a Theme by Paganini. - Journal of Archaeological

Science 16: 167-175.

DIÁZ, M., P. CAMPOS & F.J. PULIDO (1997): The Spanish dehesas: a diversity in land-use and wildlife. - In: PAIN, D.J. & M.W. PIENKOWSKI (eds.): Farming and Birds in Europe: 178-209. - Academic Press, San Diego.

DRENT, R.H. & R. VAN DER WAL (1999): Cyclic grazing in vertebrates and the manipulation of the food resource. In: OLFF, H., V.K. BROWN & R.H. DRENT (eds.): Herbivores: Between Plants and Predators: 271-299. Blackwell Science, Oxford.

DUBLIN, H.T. (1995): Vegetation Dynamics in the Serengeti-Mara Ecosystem: The Role of Elephants, Fire, and Other Factors. - In: SINCLAIR, A.R.E. & P. ARCESE: Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem: 71-90. - The University of Chicago Press, Chicago & London.

ELLENBERG, H. (1954): Steppenheide und Waldweide - Ein vegetationskundlicher Beitrag zur Siedlungs- und Landschaftsgeschichte. Erdkunde 8: 188-194.

ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, 5., stark veränd. und verb. Aufl. - Ulmer, Stuttgart, 1096 pp.

FLADE, M. (1996): Überlegungen zu Brandheiden und ihren Biozönosen im Lichte aktueller naturschutzstrategischer Fragen im Land Brandenburg. - In: GERKEN, B. & C. MEYER (Hrsg.): Natur- und Kulturlandschaft 1: Wo lebten Pflanzen und Tiere in der Naturlandschaft und der frühen Kulturlandschaft Europas?: 149-152. - Universität-Gesamthochschule Paderborn, Höxter.

FLANNERY, T.F. (1994): The future eaters: An ecological history of the Australasian lands and people. - Reed Books, Port Melbourne, 417pp.

FRENZEL, B. (1983): Die Vegetationsgeschichte Süddeutschlands im Eiszeitalter. - In: MÜLLER-BECK, H. (Hrsg.): Urgeschichte in Baden-Württemberg: 91-166. - Theiss, Stuttgart.

GEDDES, D.S. (1985): Mesolithic Domestic Sheep in West Mediterranean Europe. - Journal of Archaeological Science 12: 25-48.

GEISER, R. (1983): Die Tierwelt der Weidelandschaften. - In: ANL (Hrsg.): Schutz von Trockenbiotopen: Trockenrasen, Triften und Hutungen. - Laufener Seminarbeiträge 6/83: 55-64.

GEISER, R. (1992): Auch ohne Homo sapiens wäre Mitteleuropa von Natur aus eine halboffene Weidelandschaft. - In: ANL (Hrsg.): Wald oder Weidelandschaft - Zur Naturgeschichte Mitteleuropas. - Laufener Seminarbeiträge 2/92: 22-34.

GERKEN, B. (1997): Woher rührt die Eignung von Pflanzen- und Tierarten für die Besiedlung der mitteleuropäischen bäuerlichen Kulturlandschaft? - In: KÖPPEL, C., E. RENNWALD & N. HIRNEISEN (Hrsg.): Rote Listen auf CD-ROM. - V.I.M., Gaggenau.

GRADMANN, R. (1898): Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb, 2 Bde. - Stuttgart.

GUTHRIE, R.D. (1982): Mammals of the Mammoth Steppe as Paleo-environmental Indicators. - In: HOPKINS, D.M., J.V. MATTHEWS JR., C.E. SCHWEGER & S.B. YOUNG (eds.): Paleoecology of Beringia: 307-326. - Academic Press, New York.

GUTHRIE, R.D. (1984): Mosaics, Allelochemicals and Nutrients: An Ecological Theory of Late Pleistocene Megafaunal Extinctions. - In: MARTIN, P.S. & R.G. KLEIN (eds.): Quaternary Extinctions: 259-298. - The University of Arizona Press, Tucson.

HAMPE, A. (1993): Extremadura - Naturreichtum durch Tradition. - Resch, Radolfzell, 159 pp.

HARTHUN, M. (1999): Zur Bedeutung der Biberwiesen in der mitteleuropäischen Urlandschaft. - In: GERKEN, B. & M. GÖRNER (Hrsg.): Europäische Landschaftsentwicklung mit großen Weidetieren - Geschichte, Modelle und Perspektiven. - Natur- und Kulturlandschaft (Höxter/Jena) 3: 146-155.

HAYNES, G. (1991): Mammoths, mastodons, and elephants - Biology, behavior, and the fossil record. - Cambridge University Press, Cambridge.

HOBBS, N.T. (1997): Modification of ecosystems by ungulates. - J. Wildl. Manage. 60: 695-713.

HOFMANN, R.R. (1982): Zyklische Umbauvorgänge am Verdauungsapparat des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra* L. 1758) als Ausdruck evolutionärer Anpassung an extreme Lebensräume. -

Allg. Forst Z. 37: 1562-1564.

HOFMANN, R.R. (1989): Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. - Oecologia 78: 443-457.

HOFMANN, R.R. (1995): Zur Evolution der großen Pflanzenfresser und ihre nahrungsökologische Einnischung in der heutigen Kulturlandschaft - eine neue Chance für europäische Großsäuger nach 5 000 Jahren? - Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin (N.F.) 34: 167-190.

HOFMANN, R.R. & K. SCHEIBE (1997): Überlegungen zur Rekonstruktion der natürlichen Großtierfauna Mitteleuropas auf der Grundlage ihrer morphophysiologischen Differenzierung und ihrer potentiellen ökologischen Nischen. - In: GERKEN, B. & C. MEYER (Hrsg.): Natur- und Kulturlandschaft 2: Vom Waldinnsaum zur Hecke - Geschichte, Situation und Perspektiven eines Natur-Lebensraum-Gefüges: 207-214. - Universität-Gesamthochschule Paderborn, Höxter.

HOWE, H.F. & L.C. WESTLEY (1993): Anpassung und Ausbeutung - Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. - Spektrum, Heidelberg, Berlin, Oxford, 310 pp.

HÜPPE, J. (1997): Vegetationsdynamik in „halboffenen Hudelandschaften“ - Abhängigkeit von Nutzungsintensität und natürlichen Ausgangsbedingungen sowie Anforderungen an künftige Naturschutzziele. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 54: 145-159.

JEDRZEJEWSKI, W., B. JEDRZEJEWSKA, H. OKARMA & A.L. RUPRECHT (1992): Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Bialowieza National Park, Poland. - Oecologia 90: 27-36.

KOLFSCHOTEN, T. VAN (1999): Pleistocene Herbivores and their Environment. - In: GERKEN, B. & M. GÖRNER (Hrsg.): Europäische Landschaftsentwicklung mit großen Weidetieren - Geschichte, Modelle und Perspektiven. - Natur- und Kulturlandschaft (Höxter/Jena) 3: 138-145.

KORTLANDT, A. (1984): Vegetation research and the „bulldozer“ herbivores of tropical Africa. - In: CHADWICK, A.C. & S.L. SUTTON (eds.): Tropical Rain-Forests: The Leeds Symposium. - Leeds Philosophical and Literary Society, Leeds: 205-226.

KREBS, C.J., A.R.E. SINCLAIR, R. BOONSTRA, S. BOUTIN, K. MARTIN & J.N.M. SMITH (1999): Community dynamics of vertebrate herbivores: how can we untangle the web? - In: OLFF, H., V.K. BROWN & R.H. DRENT (eds.): Herbivores: Between Plants and Predators: 447-473. Blackwell Science, Oxford.

KRÜSI, B.O., M. SCHÜTZ, O. WILDI & H. GRÄMIGER (1995): Huftiere, Vegetationsdynamik und botanische Vielfalt im Nationalpark - Ergebnisse von Langzeitbeobachtungen. - Cratschla/Mitteilungen aus dem Schweizerischen Nationalpark 3 (2): 14-25.

KÜSTER, H. (1992): Die Geschichte des Grünlandes aus pollenanalytischer und archäobotanischer Sicht. - In: ANL (Hrsg.): Wald oder Weidelandschaft - Zur Naturgeschichte Mitteleuropas. - Laufener Seminarbeiträge 2/92: 9-13.

LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas - Methoden und Ergebnisse. - Fischer, Jena, Stuttgart, New York, 462 pp.

LOCK, J.M. (1972): The effects of hippopotamus grazing on grasslands. - Journal of Ecology 60: 445-467.

McNAUGHTON, S.J. (1979): Grassland-herbivore dynamics. - In: SINCLAIR, A.R.E. & M. NORTHON-GRIFFITHS (eds.): Serengeti: Dynamics of an Ecosystem: 46-81. - Chicago University Press, Chicago.

McNAUGHTON, S.J. (1983): Compensatory plant growth as a response to herbivory. - Oikos 40: 329-336.

McNAUGHTON, S.J. (1984): Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. - American Naturalist 124: 863-886.

McNAUGHTON, S.J. (1987): Adaptation of herbivores to seasonal changes in nutrient supply. - In: HACKER, J.B. & J.H. TERNOUTH (eds.): The nutrition of herbivores: 391-408. - Academic Press, Sydney.

MARTIN, P.S. (1990): 40,000 years of extinctions on the “planet of doom”. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 82: 187-201.

MARTIN, P.S. & R.G. KLEIN (eds.) (1984): Quaternary Extinctions:

- a Prehistoric Revolution. - The University of Arizona Press, Tucson, 892 pp.
- MARTIN, P.S. & H.E. WRIGHT JR. (eds.) (1967): Pleistocene extinctions: the search for a cause. Yale University Press, New Haven.
- MAY, T. (1993): Beeinflußten Großsäuger die Waldvegetation der pleistozänen Warmzeiten Mitteleuropas? Ein Diskussionsbeitrag. - *Natur und Museum* 123: 157-170.
- MECH, L.D. (1977): Wolf pack buffer zones as prey reservoirs. - *Science* 198: 320-321.
- MÜLLER-DOMBOIS, D. (1972): Crown distortion and elephant distribution in the woody vegetation of Ruhunu National Park, Ceylon. - *Ecology* 53: 208-226.
- NAIMANN, J.R., C.A. JOHNSTON & J.C. KELLEY (1988): Alteration of North American streams by beaver. - *BioScience* 38: 753-761.
- OKARMA, H., B. JEDRZEJEWSKA, W. JEDRZEJEWSKI, Z. A. KRASINSKI & L. MILKOWSKI (1995): The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Bialowieza Primeval Forest, Poland. - *Acta Theriologica* 40: 197-217.
- OWEN-SMITH, R.N. (1987): Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. - *Paleobiology* 13: 351-362.
- OWEN-SMITH, R.N. (1988): Megaherbivores: The influence of very large body size on ecology. - Cambridge University Press, Cambridge, 369 pp.
- OWEN-SMITH, R.N. (1989): Megafaunal Extinctions: The Conservation Message from 11,000 Years B.P. - *Conservation Biology* 3: 405-412.
- POPLIN, F. (1979): Origine du mouflon de Corse dans une nouvelle perspective paléontologique: par marronage. - *Annales de Génétique et de Sélection animale* 11: 133-143.
- POTT, R. (1989): Die Formierung von Buchenwaldgesellschaften im Umfeld der Mittelgebirge Nordwestdeutschlands unter dem Einfluß des Menschen. - *Ber. Geobot. Inst. Univ. Hannover* 1: 30-44.
- POTT, R. & J. HÜPPE (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. - *Abh. Westf. Mus. Naturkde* 53 (1/2). Münster, 313 pp.
- POTT, R. & J. HÜPPE (1994): Weidetiere im Naturschutz - Bedeutung der Extensivbeweidung für die Pflege und Erhaltung nordwestdeutscher Hudelandschaften. - *LÖBF-Mitteilungen* 3/94: 10-16.
- PRINS, H.H.T. & H.P. VAN DER JEUGD (1993): Herbivore population crashes and woodland structure in East Africa. - *Journal of Ecology* 81: 305-314.
- PUTSHKOV, P.V. (1991 - 1994): Uncompensated Würm Extinctions, 1-6. - *Vestnik Zoologii* 1991 (5): 45-53, 1992 (1): 58-66, 1992 (4): 73-81, 1993 (1): 63-71, 1993 (4): 59-67, 1994 (4): 59-67 (russ. m. engl. Zusammenfassung).
- REMMERT, H. (1982): The evolution of man and the extinction of animals. *Naturwissenschaften* 69: 524-527.
- REMMERT, H. (1992): *Ökologie - Ein Lehrbuch*, 5., neubearbeitete und erweiterte Aufl. - Springer, Berlin, 363 pp.
- ROGERS, L.L., L.D. MECH, D.K. DAWSON, J.M. PEEK & M. KORB (1980): Deer distribution in relation to wolf pack territory edges. - *J. Wildl. Mgmt.* 44: 253-256.
- SCHERZINGER, W. (1996): *Naturschutz im Wald - Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung*. - Ulmer, Stuttgart, 447 pp.
- SCHÜLE, W. (1990a): Human evolution, animal behaviour, and quaternary extinctions: A paleoecology of hunting. - *Homo* 41: 228-250.
- SCHÜLE, W. (1990b): Landscapes and Climate in Prehistory: Interactions of Wildlife, Man, and Fire. - In: GOLDAMMER, J.G. (ed.): *Fire in the Tropical Biota - Ecosystem Processes and Global Challenges*. - Ecological Studies, Vol. 84: 273-318. - Springer, Berlin.
- SCHÜLE, W. (1992): Vegetation, Megaherbivores, Man and Climate in the Quaternary and the Genesis of Closed Forests. - In: GOLDAMMER, J.G. (ed.): *Tropical Forests in Transition*: 45-76. - Birkhäuser, Basel.
- SCHÜLE, W. & S. SCHUSTER (1997): Anthropogener Urwald und natürliche Kultursavanne. Paläowissenschaftliche und andere Gedanken zu einem sinnvollen Naturschutz. - In: GERKEN, B. & C. MEYER (Hrsg.): *Natur- und Kulturlandschaft 2: Vom Waldinnenraum zur Hecke - Geschichte, Situation und Perspektiven eines Natur-Lebensraum-Gefüges*: 22-55. - Universität-Gesamthochschule Paderborn, Höxter.
- SINCLAIR, A.R.E. (1995a): Equilibria in Plant-Herbivore Interactions. - In: SINCLAIR, A.R.E. & P. ARCESE: *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem*: 91-113. - The University of Chicago Press, Chicago & London.
- SINCLAIR, A.R.E. (1995b): Serengeti Past and Present. - In: SINCLAIR, A.R.E. & P. ARCESE: *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem*: 3-30. - The University of Chicago Press, Chicago & London.
- SLAUGHTER, B.H. (1967): Animal ranges as a clue to late-Pleistocene extinction. - In: MARTIN, P.S. & H.E. WRIGHT JR. (eds.): *Pleistocene extinctions: the search for a cause*: 155-168. - Yale University Press, New Haven.
- STUART, A.J. (1991): Mammalian extinctions in the late Pleistocene of Northern Eurasia and North America. - *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 66: 453-562.
- TURNER, C. (1975): Der Einfluß großer Mammalier auf die interglaziale Vegetation. - *Quartärpaläontologie* 1: 13-19.
- UKRAINTSEVA, V.V. (1993): Vegetation Cover and Environment of the „Mammoth Epoch“ in Siberia. - *The Mammoth Site of Hot Springs, South Dakota*, 309 pp.
- VERA, F. (1997): *Metaforen voor de Wildernis - Eik, Hazelaar, Rund, Paard*. - Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 's-Gravenhage, 426 pp.
- VERA, F.W.M. (1999): Ohne Pferd und Rind wird die Eiche nicht überleben. - In: GERKEN, B. & M. GÖRNER (Hrsg.): *Europäische Landschaftsentwicklung mit großen Weidetieren - Geschichte, Modelle und Perspektiven*. - Natur- und Kulturlandschaft (Höxter/Jena) 3: 404-424.
- WALLIS DE VRIES, M.F. (1996): Nutritional limitations of free-ranging cattle: the importance of habitat quality. - *Journal of Applied Ecology* 33: 688-702.
- WARD, P.D. (1997): The Call of Distant Mammoths: Why the Ice Age Mammals Disappeared. - Copernicus, New York, 241 pp.
- WHITE, R.G., D.F. HOLLEMAN, M.E. HUBBERT & H. STAALAND (1987): Herbivores in cold climates. - In: HACKER, J.B. & J.H. TERNOUTH (eds.): *The nutrition of herbivores*: 465-486. - Academic Press, Sydney.
- WILSON, E.O. (1992): *The diversity of life*. Penguin, London, 406 pp.
- YOUNG, P.T. (1994): Natural die-offs of large mammals: implications for conservation. - *Conservation Biology* 8: 410-418.

**Anschrift der Verfasser:**  
 Arbeitsgemeinschaft Biologischer Umweltschutz im  
 Kreis Soest e.V.  
 Teichstr. 19, D - 59505 Bad Sassendorf - Lohne