

Herbivore Vögel und Säuger – auf der ewigen Suche nach genügender Stickstoffversorgung

Werner Suter



SUTER, W. (2013): Herbivorous birds and mammals, and their eternal quest for nitrogen. *Ornithol. Beob.* 110: 345–358.

This review links the question of how herbivores s. str., namely consumers of green plants, struggle to obtain a sufficiently nutritious diet, to the ongoing discussion of top-down versus bottom-up regulation of ecosystems. The top-down view, known as the «world is green» hypothesis, which states that the green biomass is not completely removed by herbivores because they are controlled by predators, has recently been backed by a number of studies demonstrating cascading effects. In such cascades, apex predators restrict populations of large herbivores and so produce responses among lower trophic levels, as the vegetation is released from heavy browsing pressure. However, closer scrutiny of long-term data has shown that both top-down and bottom-up mechanisms may be operating in a system at the same time. The bottom-up view has originally been explained by the «world is prickly and tastes bad» hypothesis, stating that the lack of the herbivores' ability to consume large parts of the green biomass is due to the self-defense mechanisms of the plants. There are, however, better reasons to assume that the main cause of bottom-up effects is the problem of the herbivores to secure enough nitrogen from their plant diet. Strictly herbivorous birds are few but goose populations do respond strongly to increased quality in their grass diet whereas grouse, being essentially browsers, do not seem to be limited by their often extremely low-quality winter diet. Ungulate grazers, on the other hand, are strongly driven by the nutritional quality of their diet. This aspect is illustrated by two examples, one involving red deer *Cervus elaphus* in the Swiss Alps, the other a community of antelopes living in a wet tallgrass savanna in coastal Tanzania. In both cases, the all-important role of highly nutritious grasses (with low fiber and thus relatively high crude protein concentrations) for diet and habitat selection could be clearly demonstrated. In the case of red deer, altitudinal migrations tracked the protein-richest forage on offer, providing strong support for the forage maturation hypothesis.

Werner Suter, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail werner.suter@wsl.ch

Der Originaltitel des Symposiumbeitrags lautete: «An Vögeln gelernt – angewendet an Pflanzen, Fischen, Säugern, Menschen». Damit sollte mindestens einer der Vorträge den Bogen von den Vögeln zu anderen Organismengruppen schlagen, denn einige der ehemaligen

Studenten von Professor Glutz von Blotzheim fokussierten ihre Forschung später auf herbivore Säugetiere und nicht zuletzt auf Prädatoren – stellvertretend dafür seien etwa die Forschungsaktivitäten der «KORA – Raubtierökologie und Wildtiermanagement» (www.kora.ch)

genannt. Mit Lernen und Anwenden war nicht das methodische Instrumentarium gemeint, sondern die Entwicklung von Fragestellungen, die statt an eine taxonomische Einheit gebunden zu sein, übergreifende Beziehungen und Mechanismen zwischen verschiedenen trophischen Stufen zum Ziele hatten. Dieser Beitrag schlägt den Bogen von den Raufusshühnern, dem «Urthema» der Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie von Prof. U. Glutz von Blotzheim, zu den pflanzenfressenden Säugetieren und deren Prädatoren, und von da zu einer der klassischen Fragen der Ökologie, nämlich der Bedeutung der Nährstoffe, der Herbivoren und der Prädatoren bei der Regulation der Ökosysteme.

1. Von der Schwierigkeit, ein Pflanzenfresser zu sein

1.1. Begriffe

Herbivore, zu Deutsch Pflanzenfresser, ernähren sich von pflanzlichen Bestandteilen. Welche das sind – grüne Sprosssteile, Samen, Früchte, Nektar oder gar Zweige und Rinde –, ist keine Frage individueller oder gar zufälliger Nahrungswahl. Vielmehr ist dazu eine Spezialisierung nötig, welche spezifische Anpassungen im Verdauungsapparat voraussetzt und letztlich mit der Körpergrösse und den so gegebenen energetischen Bedürfnissen zusammenhängt. Eine genauere Differenzierung zwischen dem Konsum verschiedener pflanzlicher Produkte ist deshalb für das ökologische Verständnis notwendig. Man unterscheidet zwischen Samenfressern (Granivoren), Fruchtfressern (Frugivoren), Nektarfressern (Nectarivoren) und den eigentlichen Herbivoren, den Konsumenten von grünen Sprosssteilen (Gras, Kräuter, Blätter, grüne Stängel etc.) und allenfalls auch von verholzten Teilen wie Zweigen oder Rinde. Diese Form der Ernährung, auf die sich im Folgenden der Begriff «herbivor» bezieht, und die damit zusammenhängenden Probleme der genügenden Versorgung mit Protein sind Gegenstand dieses Beitrags.

1.2. Herbivore Säuger, herbivore Vögel

Herbivorie ist bei den Säugetieren verbreitet. Einige Ordnungen enthalten ausschliesslich

Arten, die ganz oder grossenteils herbivor sind, nämlich die Unpaarhufer (Pferde, Tapire und Nashörner), die Paarhufer (Hirsche, Hornträger, Giraffen, Flusspferde etc.) und die Hasenartigen, Schliefer, Elefanten und Seekühe. Bei den Beuteltieren, den Primaten, den Nagetieren und den Zahnarmen sind ein substantieller Teil der Taxa herbivor, und selbst unter den Carnivora (im taxonomischen Sinne) gibt es auf die Ernährung mit grünen Pflanzenteilen spezialisierte Arten. Bei Vögeln nehmen zwar viele grössere Arten (zum Beispiel Laufvögel, Steisshühner, Trappen, Kraniche) und auch Finken grüne Pflanzenteile in Form von Knospen oder frischen Trieben auf, jedoch nur als Teil einer omnivoren Ernährungsweise oder als Ergänzung zu Samen und Früchten. Die (im engeren Sinne) herbivore Lebensweise ist hingegen auf wenige Verwandtschaftsgruppen beschränkt, zu welchen einige Laufvögel, die Wehrvögel, Schwäne, Gänse und einige Enten, Raufusshühner, der Hoatzin *Opisthocomus hoatzin*, der Eulenpapagei *Strigops habroptilus* und auch drei Singvogelarten (Gattung *Phytotoma*) gehören.

1.3. Körpergrösse, energetische Bedürfnisse und Herbivorie

Beim Vergleich herbivorer und nicht herbivorer Arten fällt schnell auf, dass der hauptsächlichste Verzehr grünen Pflanzenmaterials offenbar eine gewisse Körpergrösse erfordert, denn bei Säugern wie bei Vögeln sind vor allem grössere Arten herbivor. Besonders deutlich zeigt sich dies innerhalb einer Ordnung, die herbivore als auch granivore Arten umfasst, wie die Nagetiere: die grössten Arten (5 bis über 60 kg: Biber *Castor fiber*, Murmeltiere *Marmota* sp., Pampashase *Dolichotis* sp., Capybara *Hydrochoerus hydrochaeris* etc.) sind alle herbivor. Die kleinen Taxa (unter 100 g: Mäuse etc.) sind hauptsächlich granivor oder fressen energiereiche Wurzelteile und Knollen. Damit ist angedeutet, dass grüne Sprosssteile weniger nährstoffreich sind als Samen oder Wurzelknollen und dass kleinere Arten nährstoffreichere Nahrung benötigen als grössere. Grundsätzlich nimmt der Energiebedarf eines Tieres mit der Körpergrösse zu, doch ist der Zusam-

Tab. 1. Energiegehalt (in Kilojoules pro Gramm, Durchschnittswerte) und Zusammensetzung (%) von Pflanzenteilen, nach Robbins (1993), Willmer et al. (2004), Karasov & Martínez del Río (2007) sowie Senter et al. (2009). – *Energy content (KJ per gram, mean values for wet and dry weights) and composition (%) of various plant parts.*

	Energie (KJ*g ⁻¹)		Lipide (%)	Proteine (%)	Kohlenhydrate (%)
	Frischgewicht	Trockengewicht			
Blätter		17,7–18,2	<1	2	1
Stängel		17,9			
Samen		21,5			
Hülsenfrüchte	2–8	17–21	2	10	70
Haselnuss	26,6	28,1	61,6	12,0	10,5
Früchte	1–2	19,5	0	~1	6–15
Nektar (Sucrose)		16,7			

menhang nicht linear: Um den Grundumsatz, oder vereinfacht gesagt, den Energiebedarf in Ruhe und bei mittlerer Umgebungstemperatur zu decken, benötigen grössere Tiere relativ weniger Energie als kleinere. Weil die Grösse ihres Verdauungstrakts aber linear zunimmt, nehmen manche Autoren an, dass den grösseren Arten daraus ein Vorteil erwächst. Mit der «gewonnenen» Kapazität können sie Nahrung von schlechterer Qualität aufnehmen, die in der Regel «sperriger» ist und mehr Raum im Verdauungstrakt beansprucht.

1.4. Pflanzen: Zusammensetzung und Nährwert

Grüne Sprosssteile und verschiedene Samentypen können zwar sehr unterschiedliche Gehalte an Lipiden (Fett), Proteinen und Kohlenhydraten enthalten, aber auf den ersten Blick ist der Energiegehalt im Trockengewicht nicht allzu unterschiedlich (Tab. 1). Dazu sind aber mehrere Dinge zu bedenken. Erstens ist die für eine bestimmte Energiemenge benötigte Menge an grünen Pflanzenteilen im frischen Zustand viel voluminöser als Nahrung in Form von Samen oder Knollen. Dies stellt Anforderungen an den Umfang des Verdauungstrakts. Zweitens ist die Gewinnung von Energie aus dem Abbau von Zellulose und Hemizellulose – den Bausteinen der Zellwände, die der Pflanze Festigkeit verleihen – wesentlich aufwändiger als die Verdauung von Fett oder Kohlenhydraten, welche den Inhalt der Samen und Knollen bestimmen.

Dies stellt Anforderungen an die Funktionsweise des Verdauungstrakts. Drittens müssen die Pflanzenfresser genügend Protein gewinnen können, welches im Falle der grünen Sprosssteile aus den Zellinhalten stammt, was ebenfalls das Aufschliessen der Zellwände voraussetzt. Der Ertrag ist so wesentlich limitierter als bei Samen. Grüne Pflanzenteile sind damit grundsätzlich von geringerer Qualität als Samen oder Wurzelteile und -knollen, die ja der Pflanze selber als Energie- und Nährstoffspeicher dienen. Vereinfacht kann man sagen, dass der Nährwert einer Pflanze sinkt, wenn das Verhältnis zwischen Zellwänden (Faseranteil, bestehend aus Zellulose, Hemizellulose und gänzlich unverdaulichem Lignin) und Zellinhalt grösser wird, wie das beim Wachsen und Altern einer Pflanze der Fall ist. In der Landwirtschaft spricht man bei Pflanzen mit höherem Faseranteil von «Raufutter».

2. Verdauungssysteme der Herbivoren

Zellulose kann von Wirbeltieren nur mit Hilfe von Mikroben verdaut werden, was in Form von Fermentierung (Gärung) geschieht. Je nachdem, an welcher Stelle im Verdauungssystem die Fermentierungskammern angesiedelt sind, unterscheidet man zwischen Vormagen- und Dickdarmfermentierern (auf Englisch «foregut/hindgut fermentation»). Bei den Vormagenfermentierern sind der untere Teil der Speiseröhre und der eigentliche Magen als

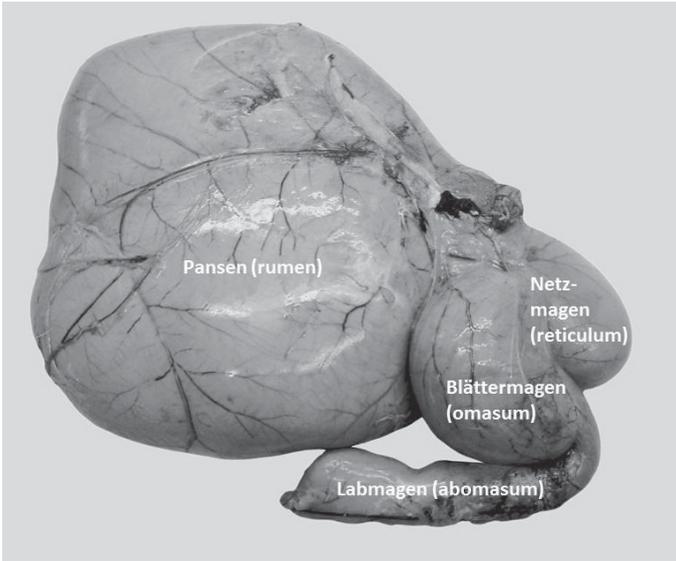


Abb. 1. Magen einer Mendesantilope *Addax nasomaculatus* (Abb. 2). Gut erkennbar ist die Kammerung in vier Teile, wovon der Pansen – die Gärkammer – das weitaus grösste Volumen einnimmt. Die übrigen Kammern dienen hauptsächlich der Sortierung und Verfrachtung der Nahrungspartikel sowie der Resorption von Wasser und der gelösten Nährstoffe. Aufnahme M. Clauss. – *Stomach of an Addax. The four compartments of the stomach are well visible, the rumen being by far the largest of them, as the fermentation takes place in it. The other compartments are responsible for sorting and transport of food particles, and for the resorption of water and dissolved nutrients.*

ein kompliziertes System von Kammern ausgebaut, welches bei den Wiederkäuern am stärksten differenziert ist (Abb. 1). Die populäre Unterscheidung zwischen Wiederkäuern (Vormagenfermentierer) und Nichtwiederkäuern (Dickdarmfermentierer) ist insofern irreführend, als es auch viele nicht-wiederkäuende Vormagenfermentierer gibt (s. unten). Da die Resorption von Protein hauptsächlich im Dünndarm hinter dem Drüsenmagen stattfindet, steht den Vormagenfermentierern das Protein aus den abgestorbenen Mikroben grösstenteils zur Verfügung. Bei den Dickdarmfermentierern liegen die Gärkammern in Form von differenzierten Abschnitten des Dickdarms oder enorm vergrösserten Blinddärmen jedoch hinter dem Dünndarm, und das mikrobielle Protein wird ausgeschieden. Kleinere Arten nutzen diese Nährstoffquelle mittels Koprophagie. Das bedeutet, dass sie die wiederverwertbaren Anteile in den Verdauungsprodukten in Form von Weichkot ausscheiden, den sie sofort wieder aufnehmen.

2.1. Säugetiere

Die komplizierte Architektur der Vormagenfermentation hat sich stammesgeschichtlich

unabhängig mehrfach entwickelt. Zu den Vormagenfermentierern ohne Wiederkauen gehören Flusspferde, Nabelschweine (Pekaris), Faultiere, Kängurus und laubfressende Affenarten (Stummelaffen, Nasenaffe *Nasalis larvatus* etc.). Zu den Wiederkäuern zählen vor allem die Hirsche und die Hornträger (Boviden: Kühe, Antilopen, Schafe und Ziegenartige etc.), Giraffen sowie die Kamelartigen. Auch die Dickdarmfermentation kommt in vielen stammesgeschichtlich unabhängigen Gruppierungen vor. Zu ihnen gehören Unpaarhufer (Pferde, Nashörner, Tapire), Elefanten, Wombats (grasende Beuteltiere) und Seekühe. Diese Arten sind nicht darauf angewiesen, ihren Kot wieder zu fressen, während die kleineren Vertreter wie Hasen, viele Nagetiere und manche laubfressende australische Beuteltiere koprophag sind.

2.2. Vögel

Bisher ist eine einzige Vogelart bekannt, die prägastrisch (im Vormagen) fermentiert, nämlich das südamerikanische Schopfhuhn (Hoatzin). Schopfhühner leben fast ausschliesslich von grünen Pflanzenteilen; ihre verwandtschaftliche Stellung ist sehr isoliert, wenn

auch vermutlich in der Nähe der Kuckucke und Turakos zu suchen (Mayr et al. 2011). Die übrigen herbivoren Vogelarten sind Dickdarmfermentierer, wobei der englische Begriff «hindgut fermenters» hier besser trifft, denn die Fermentierung geschieht bei ihnen hauptsächlich in den paarig angelegten und stark vergrößerten Blinddärmen. Die Grösse der Blinddärme kann mit ihrer Beanspruchung im Jahresverlauf schwanken. Bei Raufusshühnern, die im Winter vor allem Koniferennadeln fressen, wachsen sie im Herbst um bis zu 40 % an und können dann die Länge des Dünndarms deutlich übertreffen.

3. «Die Welt ist grün»

In den Sechzigerjahren, einer Zeit, in der wichtige ökologische Konzepte entwickelt wurden, kam auch die Frage auf, weshalb die Pflanzendecke auf der Erde nicht von den Herbivoren übernutzt und quasi zum Verschwinden gebracht würde (Hairston et al. 1960). Zwar ist die Biomasse der Gräser, Kräuter und des Laubwerks der Büsche und Bäume riesig, aber es gab die vielen Beispiele regionalen Kahlfrasses, oft natürlich durch Insekten verursacht (die insgesamt eine viel höhere Herbivoren-Biomasse stellen als die Wirbeltiere). Die Erklärung lautete, dass die Populationen der

Konsumenten nicht durch die verfügbare Nahrungsmenge begrenzt würden, sondern durch ihre Prädatoren. Diese Erklärung wurde als «the world is green»-Hypothese bekannt und erhielt Unterstützung durch zahlreiche Untersuchungen, die zeigten, dass Prädatoren in verschiedenen Nahrungsnetzen eine stabilisierende Wirkung auf Konsumentenpopulationen ausübten und der Artenvielfalt förderlich waren. Mit anderen Worten, die Regulation der Ökosysteme geschah von oben nach unten, als «top-down»-Prozess.

3.1. Top-down oder bottom-up?

Es ging nicht lange bis zum Widerspruch. Murdoch (1966) und andere argumentierten, dass Herbivoren gar nicht mehr von der grünen Biomasse nutzen könnten, weil sich die Pflanzen gegen die Herbivoren wehrten, indem sie mechanische (Stacheln, Dornen etc.) und vor allem chemische Abwehrstoffe (sogenannte sekundäre Pflanzenstoffe, etwa Tannin) produzierten. Damit seien die Herbivoren über ihre Nahrungsgrundlagen limitiert, und die Regulation geschehe von unten nach oben, «bottom-up». In Anlehnung an «The world is green» hiess es später «The world is prickly and tastes bad» (die Welt ist stachlig und schmeckt schlecht; Pimm 1991). Und diese Ansicht in

Abb. 2. Weibliche Mendesantilope *Addax nasomaculatus* mit Jungtier. Diese Wiederkäuerart wurde in der Sahara fast ausgerottet und wird nun unter anderem in Tunesien wiederangesiedelt. Diese und die folgenden Aufnahmen: W. Suter. – *Female Addax Addax nasomaculatus with young. The Addax is a critically endangered antelope from the Sahara desert which is being reintroduced into Tunisia.*



Form der «plant self-defense hypothesis» hielt sich lange als das vorherrschende Paradigma in der Ökologie.

In der öffentlichen Meinung blieb der «top-down»-Ansatz verankert. Dass Tiere im Bestand stark anwachsen wenn ihre «natürlichen Feinde fehlen», ist eine generelle Überzeugung und weitherum Grundlage des jagdlichen Managements von Huftieren. Zunächst gab es kaum Studien, welche die Dynamik von Huftierpopulationen mit und ohne Prädatorendruck, aber sonst unter vergleichbaren Bedingungen analysierten. Mit der Zeit wuchs die Zahl der Arbeiten, vor allem aus Kanada und den USA, welche zeigten, dass Prädatoren unter gewissen Umständen den Bestand ihrer Beutetiere tiefer hielten (Ballard et al. 2001, Hayes et al. 2003). Zudem wurde deutlich, dass damit die Beeinflussung der Pflanzendecke vermindert wurde, oft mit weiteren (positiven) Auswirkungen auf kleinere Säugetiere, Vögel und Insekten. Manche dieser «top-down»-Beziehungen sind mittlerweile recht gut untersucht und als «trophische Kaskaden» bekannt (Ray et al. 2005, Eisenberg 2010, Terborgh & Estes 2010). Die bekanntesten terrestrischen Beispiele stammen aus den USA und Kanada und betreffen zu meist Prädatoren-Beute-Systeme mit Wolf *Canis lupus* und Hirschen (*Cervus*, *Odocoileus*) respektive Elchen *Alces alces*. Im Yellowstone National Park etwa hat sich die Verjüngung der von Hirschen stark beweideten Zitterpappelbestände *Populus tremuloides* verbessert, seit Wölfe wiedereingeführt wurden. Die zunächst deutlich scheinende Kausalkette wird allerdings wieder vermehrt in Frage gestellt (Mech 2012).

3.2. Top-down und bottom-up!

Die vertiefte Untersuchung solcher Nahrungsnetze, in einigen Fällen über längere Zeiträume, hat vermuten lassen, dass die indirekte Wirkung der Prädatoren auf die Vegetation nicht nur über die Reduktion der Herbivoren stattfindet. Änderungen in der Raumnutzung der Huftiere, indem bei Anwesenheit von Prädatoren bestimmte Flächen oder ganze Landschaftsausschnitte weniger genutzt oder sogar gemieden werden, scheinen ebenso bedeutend zu sein,

doch besteht auch hierzu noch Forschungsbedarf (Kauffman et al. 2010). Und schliesslich reifte die Erkenntnis, dass die Wirkungen durch die Nahrungsnetze nicht einseitig verlaufen. So wird ein Bestand von Elchen auf Isle Royale in Kanada teilweise über Schwankungen im Nahrungsangebot und in geringerem Masse über die Wölfe reguliert; den grössten Effekt haben aber abiotische Faktoren, vor allem die Witterung (Vucetich & Peterson 2004). Bottom-up- und top-down-Wirkungen können also gleichzeitig nebeneinander bestehen. Ihre relativen Bedeutungen hängen dabei von vielen Faktoren ab, und Befunde lassen sich nicht einfach generalisieren. Im Allgemeinen vermögen Prädatoren kleinere und mittelgrosse Huftierarten eher zu beeinflussen als die grossen Arten (Sinclair et al. 2003, Jędrzejewska & Jędrzejewski 2005).

4. Die Bedeutung des Stickstoffs in der Ernährung der Herbivoren

Wie hängen nun die Ausführungen zum Bau der Verdauungstrakte der Herbivoren mit der Frage zusammen, in welcher Weise ihre Populationen und schliesslich ganze Ökosysteme reguliert werden? Wir haben gesehen, dass trotz allem die Ressourcenlimitierung eine grosse Rolle für die Herbivoren spielt. Sind also doch die mechanischen und chemischen Abwehrmassnahmen der Pflanzen eine wichtige Komponente, die das ungebremste Wachstum der Herbivoren und damit den weltweiten Kahlfrass verhindert? Sie sind zwar bis zu einem gewissen Grade wirksam, unterliegen aber dem «evolutionären Rüstungswettlauf»: Viele Herbivoren haben eigene Abwehrmassnahmen entwickelt und sind beispielsweise imstande, selbst giftige Sekundärstoffe zu neutralisieren. Der Flaschenhals liegt woanders, nämlich in der Fähigkeit der Herbivoren, zu genügend löslichen Kohlehydraten und vor allem zu genügend Stickstoff zu kommen, der nur aus den Zellinhalten der Pflanzen gewonnen werden kann (White 2005). Dazu müssen zunächst die strukturellen Kohlehydrate, das heisst die Zellulosen der Zellwände abgebaut werden.

Wir haben weiter oben gesehen, dass dazu aufwändige Verdauungssysteme notwendig

sind, die an ihre Grenzen stossen, wenn die Nahrung einen zu hohen Faseranteil besitzt. Das Problem liegt dabei in der Verarbeitungsgeschwindigkeit, die nicht beliebig erhöht werden kann, vor allem bei den Vormagenfermentierern nicht. So ist es durchaus möglich, dass ein Herbivore bei vollem Magen verhungern kann, wenn der Faseranteil der Nahrung zu hoch wird. Besonders bei Koalas *Phascolarctos cinereus* geschieht das relativ häufig, wenn in Trockenperioden das Angebot an jungem Laub zu gering ist und die Tiere auf alte, faserreiche Blätter ausweichen müssen (White 2005).

Wenn wir also die «bottom-up»-Effekte gegen die «top-down»-Effekte abwägen, müssen wir weniger die «plant defense»-Hypothese zu Hilfe nehmen als die Erklärung über die Stickstoff-Limitierung suchen. Drent & Prins (1987) haben Herbivoren zutreffend als «Gefangene ihres Nahrungsangebots» bezeichnet. Im Folgenden soll dieser Aspekt mit drei Beispielen von herbivoren Vögeln und Huftieren beleuchtet werden.

5. Beispiel Raufusshühner – Überlebenskünstler ohne Proteinmangel

Der erste grosse Forschungsschwerpunkt der Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie am Zoologischen Institut der Universität Bern waren die Raufusshühner (Tetraoninae), zunächst mit der Kernfrage, ob quantitative und qualitative Engpässe bei der Ernährung bestünden (Glutz von Blotzheim 1996). Untersuchungen am Birkhuhn *Tetrao tetrix* hatten bald gezeigt, dass quantitativ auch im Hochwinter kein Mangel an Nahrung herrschte (Pauli 1974). Die Frage nach der Qualität war aber mehr als berechtigt. Im Frühjahr und Sommer standen rohproteinreiche junge Sprosse zur Verfügung, die im Falle von Lärchennadeln bis über 30 % Rohproteingehalt im Trockengewicht aufwiesen (vgl. mit der Hirschnahrung in Abb. 4), im Herbst weniger stickstoffreiche, dafür energiereiche Blätter von Ericaceen oder Beeren mit hohem Zuckergehalt. Im Winter jedoch waren Triebe und Blätter zeitweise beschränkt verfügbar, und die Birkhühner mussten dann auf Koniferennadeln ausweichen. Der Rohproteingehalt war nun deutlich geringer, und Unterschiede in

der Präferenz verschiedener Nadelbäume waren wohl auf unterschiedliche Zuckergehalte und Verdaulichkeit zurückzuführen, womit der Energiegewinn maximiert wurde. Mit 8–10 % enthielten die Nadeln aber immer noch einen für Raufusshühner komfortablen Rohproteinanteil (Zettel 1974, Pauli 1978, Zbinden 1984). Im Grundsatz ähnlich schaffen es die im selben Gebiet lebenden Alpenschneehühner *Lagopus muta*, ihren Energie- und Stickstoffhaushalt auch im Winter ausgeglichen zu gestalten. Für den letzteren unternehmen sie gelegentlich Ortsveränderungen, um an proteinreiche Pflanzen zu kommen (Bossert 1980).

Tatsächlich weisen diese Ergebnisse, zusammen mit vergleichbaren Befunden bei anderen Raufusshuhn-Arten und der Tatsache, dass die Hühner im Winter weder nennenswerte Fettvorräte anlegen noch deutlich an Gewicht verlieren, darauf hin, dass weder Stickstoff- noch Energieversorgung selbst unter den verschärften klimatischen Bedingungen der Alpen ein Problem darstellen (Pauli 1978). Selbst die Birkhennen, die in der Vorlegezeit darauf angewiesen sind, ihre Proteinversorgung zu optimieren, benötigen im Vergleich zu den Hähnen keine spezifischere Ernährungsstrategie; es reicht, dass sie ihre Nahrungszusammensetzung über etwas mehr Pflanzenarten in stärker ausgeglichenen Anteilen decken (Marti 1985). Wichtig ist aber, dass die Hühner im Winter imstande sind, ihren Aktivitätspegel massiv herunterzuschrauben, um die geringe Nährstoffversorgung verkraften zu können.

Bedeutsam ist auch die vielen Vögeln eigene Fähigkeit zu morphologischen Veränderungen des Verdauungstrakts. Damit können sie auf saisonale Verschiebungen in der Nahrungszusammensetzung reagieren, die unterschiedliche Verdauungsleistungen erfordern (Piersma & van Gils 2011). Es wurde bereits erwähnt, dass die Länge der paarigen Blinddärme bei den Raufusshühnern im Winter stark anwachsen kann. Damit sind die Hühner offensichtlich imstande, die Fermentierung der extrem faserhaltigen Nahrung von Koniferennadeln problemlos zu bewältigen. Am Auerhuhn *Tetrao urogallus* wurde jüngst nachgewiesen, dass damit auch eine saisonale Verschiebung in der Gemeinschaft der Darmmikroben einhergeht.

Es geht dabei nicht nur um das Aufschliessen der Faseranteile, sondern auch um den Abbau sekundärer Inhaltsstoffe, zum Beispiel von toxischen Phenolen. Gefangenschaftsvögel weisen kürzere Blinddärme mit einer abweichenden Bakterienzusammensetzung auf, die auf Funktionsstörungen hinweist, und es wird vermutet, dass dies ein wichtiger Grund für das Scheitern der Wiederansiedlungsversuche sein könnte (Wienemann et al. 2011).

6. Beispiel Rothirsch – Huftierwanderungen und die «forage maturation hypothesis»

Viele Huftiere führen Wanderungen durch, vor allem in Zonen mit saisonalem Klima. Am bekanntesten sind wohl die Wanderungen der Weissbartgnus *Connochaetes taurinus* im Serengeti-Mara-Ökosystem (Tansania und Kenia), die dem von Regenfällen ausgelösten frischen Graswuchs folgen. Wanderzüge ähnlichen Ausmasses existierten früher auch in den Steppen gemässigter Zonen und noch heute bei Karibus *Rangifer tarandus* in der nearktischen Tundra- und Taigazone. Auch viele Gebirge bewohnende Huftiere wandern saisonal; hier verschieben sich die Tiere mehr vertikal und dafür weniger weit. Bergbewohnende Rothirsche *Cervus elaphus* sind bekannt für solche Wanderungen, nicht nur in den Alpen, sondern zum Beispiel auch in Skandinavien oder in den

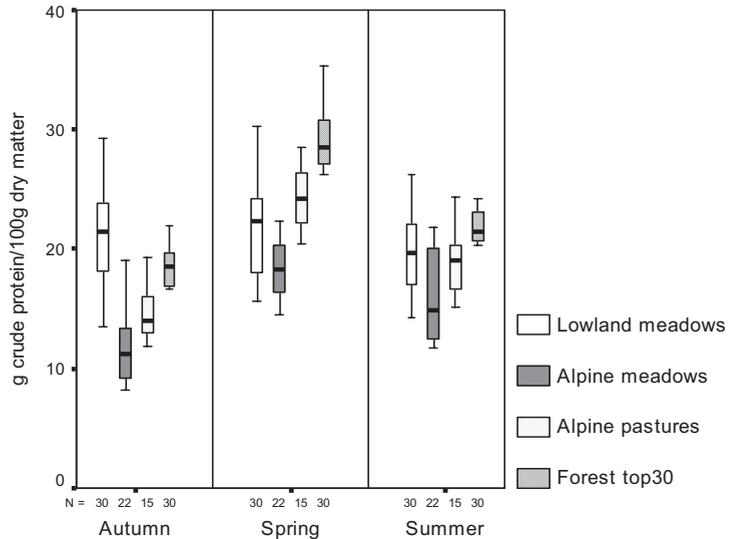
Rocky Mountains. Dabei geht es den Hirschen nicht nur darum, schneereichen Gebieten im Winter auszuweichen. Es zeigte sich, dass der Verlauf der Wanderungen im Frühjahr und Frühsommer etwa mit dem phänologischen Gradienten des Spriessens frischer – also proteinreicher und faserarmer – Vegetation zusammenfällt (Albon & Langvatn 1992). Die «forage maturation hypothesis» postuliert, dass ein ursächlicher Zusammenhang besteht und die Herbivoren auf solche Weise ihre Nährstoffaufnahme maximieren können.

Wir testeten diese Hypothese in einer Population von Rothirschen im Kanton Glarus (Schweiz), die den Winter am Rand des Haupttals auf 600–800 m ü.M. verbringen und bis zum Sommer etappenweise die bewaldeten Hänge des Sernftals auf 1200–1500 m ü.M. Höhe hinaufsteigen (Mittelwerte von 10 GPS-telemetrierten Individuen; Zweifel-Schielly et al. 2009). Wir verglichen die Nutzung der verschiedenen Habitats (Abb. 3) mit ihrem Vorkommen und massen jeweils Biomasse und Qualität (Gehalt an Rohprotein, verschiedene Faseranteile etc.) des als Nahrung geeigneten Vegetationsangebots. Die überdurchschnittlich oft genutzten Habitats wiesen in einigen Fällen ein grösseres Nahrungsangebot auf als die unternutzten Habitats; in den weitaus meisten Fällen war hingegen die Qualität des Nahrungsangebots signifikant besser. Wir untersuchten



Abb. 3. Habitats des Rothirschs im Sernftal (Kanton Glarus). Die Hirsche überwintern am Hangfuss und beweideten die talnahen Wirtschaftswiesen; im Laufe des Frühjahrs wandern die meisten talaufwärts und steigen in die subalpine Zone. – *Red deer habitats in east-central Switzerland. Deer spend the winter near the valley bottom and graze the farmed meadows; during spring, they move up the valley and mostly summer in the subalpine forests.*

Abb. 4. Gehalt an Rohprotein (crude protein, in Gramm pro 100 g trockene Pflanzenmasse; Mittel und 95%-Vertrauensbereich) auf Talwiesen, Wiesen und Weiden oberhalb der Waldgrenze sowie in den besten 30 % der untersuchten Flächen innerhalb der Waldzone, im Spätherbst-Winter (als «autumn» bezeichnet), Frühjahr (spring) und Sommer (summer). – *Seasonal means and variation (95 % confidence interval) of crude protein content in three meadow/pasture types of open land and of the upper 30 % of forest sites.*



auch die tatsächlich gefressene Nahrung und fanden neben einem deutlichen Jahresgang, dass Gräser und Kräuter ganzjährig einen Anteil von 50–65 % ausmachten (Zweifel-Schielly et al. 2012). Dies ist zwar im Vergleich mit anderen Untersuchungen nicht ungewöhnlich, wird aber bei der Diskussion von Verbisschäden im Bergwald gerne vergessen.

Insgesamt ergab sich ein Bild, das die «forage maturation»-Hypothese unterstützt: Im Laufe des Frühjahrs und in den Sommer hinein hielten sich die Rothirsche zwar an den bewaldeten Hängen auf, nutzten zur Nahrungssuche aber gerne die offeneren Stellen. Die besten 30 % dieser Habitats boten im Frühjahr und Sommer die höchste verfügbare Nahrungsqualität (Abb. 4: «Forest top 30»), die besser war als auf alpinen Wiesen und Weiden (Abb. 4: «Alpine meadows/pastures»). Im Herbst und Winter hingegen fiel die in den Wäldern und Bergwiesen vorhandene Nahrungsqualität ab und blieb lediglich auf den landwirtschaftlich genutzten und regelmässig gedüngten Fettwiesen der Tallagen hoch (Abb. 4: «Lowland meadows»). Tatsächlich weideten die Hirsche im Winterhalbjahr nachts intensiv auf den Wiesen und deckten dort über die Hälfte ihres Nahrungsbedarfs. Nur diese Wiesen erlaubten es

dann, eine Nahrung von der Qualität (mit genügend hohem Proteingehalt) zu erzielen, bei welcher ein Rothirsch nicht auf Körperreserven zurückgreifen muss. Es lässt sich darüber spekulieren, ob die Intensivierung von Grünland in den Überwinterungsgebieten der Rothirsche dazu beiträgt, die Wintermortalität zu senken.

7. Beispiel Antilopen – Herausforderungen in der nährstoffarmen Savanne

Selbst wenn das Bild wandernder Huftierherden in den afrikanischen Savannen unsere Vorstellungen prägt, so sind die grossen Wanderungen nicht die Regel. In vielen Savannengebieten bleiben die Huftiere relativ standorttreu oder verschieben sich über kleine Strecken, zum Beispiel zwischen Flusstälern und höher gelegenen Flächen. Auch das Bild stark beweideter, kurzrasiger und baumarmer Savannen, wie wir es aus den Hochländern Ostafrikas kennen (Abb. 5), ist nur für semiaride Gebiete mit nährstoffreichen Böden typisch. Über weite Strecken fallen jedoch höhere Niederschläge, was einerseits zu ausgewaschenen Böden, andererseits dennoch zu höherem Graswuchs führt. Hohe Gräser (1–2 m und mehr) benötigen viel Stützgewebe; dadurch steigt der Faser-



Abb. 5. Stark beweidete Kurzgrassteppe im Serengeti-Nationalpark (Tansania). – *Heavily grazed shortgrass savanna in Serengeti National Park (Tanzania).*

gehalt der Pflanzen, und ihre Verdaulichkeit für Herbivoren sinkt. Dennoch leben auch in den feuchteren Hochgrassavannen Gemeinschaften von grasenden Huftieren, wenn auch in niedrigerer Dichte und in spezieller Artenzusammensetzung. Wie schaffen es vor allem die kleineren und mittelgrossen Arten, aus einem solchen «Fasermeer» eine Nahrung von genügender Qualität zu extrahieren?

Wir untersuchten diese Frage in einer Küstensavanne im Nordosten Tansanias, im Saadani-Nationalpark, wo der Gemeine Riedbock

Redunca redunca, Wasserbock *Kobus ellipsiprymnus* (Abb. 6) und das ursprünglich hier ausgesetzte Weissbartgnu die häufigsten Grasfresser sind. Diese Savanne wird von wenig genutzten hohen Gräsern dominiert (Abb. 7); stellenweise ist die Beweidung aber so stark, dass kurzrasige Flecken entstehen (Abb. 8). Tatsächlich ergaben die Nährstoffanalysen, dass die meisten Gräser den Anforderungen der Herbivoren nicht genügten (<9 mg Stickstoff pro g trockene Pflanzenmasse), mit Ausnahme der lokal häufigsten Grasart, einer Hirse



Abb. 6. Ein Wasserbock *Kobus ellipsiprymnus*, ein dominantes ♂, hält sich im Saadani-Nationalpark auf einer kürzlich abgebrannten Fläche auf, um das neu spriessende, nährstoffreiche Gras zu nutzen. – *A dominant male waterbuck Kobus ellipsiprymnus in Saadani National Park visits a burnt area to graze nutrient-rich fresh flush.*

Abb. 7. Hochgrassavanne im Saadani-Nationalpark (Tansania) zum Ende der Trockenzeit. Weite Flächen sind unbeweidet. – *Tallgrass savanna in Saadani National Park (Tanzania) in the late dry season. Large expanses remain ungrazed.*



(*Panicum infestum*). Diese und eine weitere bevorzugte Grasart wiesen aber nicht nur einen höheren Stickstoffgehalt auf, sondern waren auch bezüglich Phosphor und vor allem Natrium wesentlich gehaltvoller, und ihr Fasergehalt war geringer. Modelle der saisonalen Beweidungsintensität demonstrierten, dass das Beweidungsmuster sowohl in der Trocken- wie in der späten Regenzeit stark vom Vorkommen von *Panicum* bestimmt war; zudem wurden generell niedrige Gräser eher begrast.

Viele der stärker beweideten Stellen waren

eigentliche «grazing lawns» (Abb. 8). Damit bezeichnet man Stellen, die von Herbivoren immer wieder begrast werden, sodass sie wie ein Rasen dauernd junges und damit nährstoffreiches, weil faserarmes, Gras produzieren. Unsere Rasen waren nicht beliebige Stellen, die aufgrund der stetigen Beweidung nährstoffreicher waren. Sie unterschieden sich vielmehr durch ihre Artenzusammensetzung vom umgebenden hohen Grasbewuchs und lagen dort, wo *Panicum* in dominanten Beständen, oft zusammen mit dem zweitbesten Gras vor-

Abb. 8. Eine stark beweidete Fläche, ein sogenannter «grazing lawn», inmitten von wenig beweidetem Hochgras. – *A grazing lawn amidst only lightly grazed tallgrass.*



kam. Der Unterschied im Nährstoffgehalt zwischen Rasen und umgebendem Grasland war also nicht primär auf die Beweidung zurückzuführen, sondern vor allem durch die a priori nährstoffreichere Hirsenart bedingt. Aber auch punkto Biomasseproduktion lag *Panicum* vorne: Schnittversuche ergaben, dass es eine bessere Regenerationsfähigkeit nach Beweidung als die anderen Grasarten besass. Die «grazing lawns» waren damit Hotspots in einem sonst nährstoffarmen Habitat und bildeten ein mosaikartiges Nutzungsmuster, welches offenbar für Hochgrassavannen typisch ist (Stähli 2012, Stähli et al. in Vorb.).

8. Folgerungen

Kehren wir zur Frage der «bottom-up»-Regulierung zurück. Die vielerorts limitierte Verfügbarkeit für Herbivoren von nutzbarem Stickstoff ist zweifellos eine wichtige Komponente, welche «bottom-up»-Effekte begünstigt. Unser Beispiel der Hochgrassavanne in Tansania legt aber auch die Frage nach dem Einfluss der Prädatoren nahe, etwa des Löwen *Panthera leo*. Tatsächlich ist die Carnivorenfauna im Saadani-Nationalpark wenig divers: Mittelgrosse Prädatoren fehlen weitgehend, und die Löwendichte ist niedrig. Obwohl keine Daten dazu vorliegen, ist anzunehmen, dass der Einfluss der Prädatoren und damit die «top-down»-Komponente gering ist. Gleiches gilt über weite Strecken Westafrikas, wo die Herbivorenpopulationen in den Feuchtsavannen nicht auf die enorme Reduktion der Prädatorendichten reagierten. Umgekehrt stammen viele der Beispiele, die einen starken Einfluss der Prädatoren mit Kaskadenbildung belegen, aus anthropogen beeinflussten Gebieten, in welchen sich die Nährstoffversorgung der Huftiere verbessert hat. Unser Hirschbeispiel steht dafür, aber auch in Skandinavien und Nordamerika ist das Anwachsen der Hirschbestände mit dem besseren Zugang zu nährstoffreicher Nahrung in Verbindung gebracht worden.

Raufusshühner sind offenbar dank ihrer Anpassungen an eine wohl extrem nährstoffarme, aber quantitativ und qualitativ stabile «immergrüne» Blätter- und Nadelnahrung im Winter nicht der Regulation über die Nahrungsqualität

ausgesetzt; sie sind also keine «Gefangenen ihres Nahrungsangebots». Bei einigen grasfressenden Vögeln, nämlich bei den Gänsen, gibt es jedoch starke Parallelen zu den Huftieren. Ein wesentlicher Grund der Bestandszunahme verschiedener arktischer Arten der Gattungen *Anser* und *Branta* ist die verbesserte Nahrungsgrundlage in den Überwinterungs- und Rastgebieten durch die Intensivierung der Landwirtschaft, was auch zu einer starken Abhängigkeit der Gänse von Agrarland geführt hat (Übersicht bei Jefferies & Drent 2006).

Zusammenfassend können wir nochmals feststellen, dass Kaskaden, also «top-down»- und «bottom-up»-Effekte nebeneinander bestehen können. Ihre relative Bedeutung hängt von zahlreichen Faktoren ab, die oft nur schwierig voneinander zu isolieren sind. Mit der Wiedereinführung der grossen Prädatoren können zwar Wirkungen erzielt werden, die sich bis zu Veränderungen in Vegetation und Landschaftsbild erstrecken. Dass die Welt aber trotz der Herbivoren grün bleibt, ist letztlich der Mühe der Herbivoren mit der Stickstoffgewinnung zu verdanken.

Dank. Fragen der Ernährung, besonders in ökophysiologischem Zusammenhang, haben in der ökologischen Literatur eine vergleichsweise bescheidene Stellung. Ich bin Prof. Urs Glutz von Blotzheim sehr dankbar, dass er in Lehre und Ausbildung einen – in meinem Fall prägenden – Schwerpunkt auf das Verständnis von Energetik und Ernährungsstrategien der Vögel gelegt hat. Besonders danke ich auch meinen ehemaligen Doktorandinnen und Masterstudentinnen, auf deren Arbeit Kap. 6 und 7 beruhen, nämlich Barbara Zweifel-Schielly und Yvonne Leuenberger (Rothirsch) sowie Annette Stähli, Stéphanie Halsdorf, Géraldine Werhahn und Cecilia Leweri (Antilopen). Weitere Dankeschön gehen an Marcus Clauss und Marcel Güntert für kritische Anmerkungen zu einer früheren Fassung dieses Manuskripts. Marcus Clauss danke ich auch für das Bild des Wiederkäuermagens.

Zusammenfassung

Diese Übersichtsarbeit schlägt den Bogen von der Verdauungsphysiologie der Herbivoren im engeren Sinne, das heisst Konsumenten grüner Pflanzenteile, zur klassischen Frage, ob Ökosysteme «top-down» oder «bottom-up» reguliert werden. Beim top-down-Ansatz nimmt man an, dass Herbivoren nur deshalb einen sehr geringen Teil der grünen Biomasse kon-

sumieren, weil sie von ihren Prädatoren reguliert werden. Man kennt heute eine Anzahl sogenannter trophischer Kaskaden, also von oben nach unten ablaufende, regulierende Wirkungen, die von Prädatoren ausgelöst werden und über die Kontrolle der Herbivoren Wirkungen bei der Vegetation auslösen, da diese von einem Teil des Frassdrucks entlastet wird. Genauere Analysen langjähriger Datenreihen zeigen allerdings, dass top-down- und bottom-up-Wirkungen nebeneinander bestehen können, wobei letztere oft stärkeres Gewicht haben. Ursprünglich war man bei der Erklärung der bottom-up-Wirkung davon ausgegangen, dass die chemischen und mechanischen Abwehrstoffe der Hauptgrund dafür sind, weshalb die Pflanzen ihre übermässige Nutzung verhindern und damit regulatorische Wirkung auf die Herbivorenpopulationen erzielen. Unsere Kenntnisse der Verdauungsphysiologie der Herbivoren, die in Kap. 1, 2 und 4 kurz skizziert sind, weisen aber darauf hin, dass die Schwierigkeit der Herbivoren, genügend Stickstoff aus den Zellinhalten der verdauten Pflanzen zu extrahieren, der Hauptgrund für ihre Limitierung darstellt. Unter den Vögeln gibt es nur wenige wirklich herbivore Arten, aber bei Gänsenpopulationen konnte gezeigt werden, dass mit der qualitativen Verbesserung ihrer Nahrungsgrundlage die Populationen stark anstiegen. Raufusshühner hingegen, eigentlich Laub- respektive Nadelfresser, werden nicht durch die extrem niedrige Qualität ihrer Winternahrung limitiert. Anders wiederum die grasfressenden Huftiere, bei denen die Versorgung mit genügend faserarmer und damit relativ stickstoffreicher (= rohproteinreicher) Nahrung eine grosse Rolle spielt. Wie durch die Suche nach qualitativ genügenden Pflanzen die Nahrungs- und Habitatwahl und selbst der Ablauf saisonaler Wanderungen diktiert ist, wird am Beispiel der Wanderungen des Rothirsches *Cervus elaphus* im Kanton Glarus und an den Beweidungsmustern der Antilopen in einer feuchten, nährstoffarmen Hochgrassavanne in Tansania erörtert.

Literatur

- ALBON, S. D. & R. LANGVATN (1992): Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65: 502–513.
- BALLARD, W. B., D. LUTZ, T. W. KEEGAN, L. H. CARPENTER & J. C. DEVOS JR. (2001): Deer-predator relationships: A review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. *Wildl. Soc. Bull.* 29: 99–115.
- BOSSERT, A. (1980): Winterökologie des Alpenschneehuhns (*Lagopus mutus* Montini) im Aletschgebiet, Schweizer Alpen. *Ornithol. Beob.* 77: 121–166.
- DRENT, R. H. & H. H. T. PRINS (1987): The herbivore as prisoner of its food supply. S. 131–147 in: J. VAN ANDEL, J. P. BAKKER & R. W. SNAYDON: Disturbance in grasslands. Junk, Dordrecht.
- EISENBERG, C. (2010): The wolf's tooth. *Keystone predators, trophic cascades, and biodiversity*. Island Press, Washington.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1996): 25 Jahre Alpenornithologie – ein Überblick. *Ornithol. Beob.* 93: 95–102.
- HAIRSTON, N. G., F. E. SMITH & L. B. SLOBODKIN (1960): Community structure, population control, and competition. *Amer. Nat.* 94: 421–425.
- HAYES, R. D., R. FARNELL, R. M. P. WARD, J. CAREY, M. DEHN, G. W. KUZYK, A. M. BAER, C. L. GARDNER & M. O'DONOGHUE (2003): Experimental reduction of wolves in the Yukon: Ungulate responses and management implications. *Wildl. Monogr.* 152: 1–35.
- JĘDRZEJEWSKA, B. & W. JĘDRZEJEWSKI (2005): Large carnivores and ungulates in European temperate forest ecosystems: Bottom-up and top-down control. S. 230–246 in: J. C. RAY, K. H. REDFORD, R. S. STENECK & J. BERGER (eds): Large carnivores and the conservation of biodiversity. Island Press, Washington.
- JEFFERIES, R. L. & R. H. DRENT (2006): Arctic geese, migratory connectivity and agricultural change: calling the sorcerer's apprentice to order. *Ardea* 94: 537–554.
- KARASOV, W. H. & C. MARTÍNEZ DEL RIO (2007): *Physiological ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- KAUFFMAN, M. J., J. F. BRODIE & E. S. JULES (2010): Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology* 91: 2742–2755.
- MARTI, C. (1985): Unterschiede in der Winterökologie von Hahn und Henne des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Aletschgebiet (Zentralalpen). *Ornithol. Beob.* 82: 1–30.
- MAYR, G., H. ALVARENGA & C. MOURER-CHAUVIRÉ (2011): Out of Africa: Fossils shed light on the origin of the hoatzin, an iconic Neotropical bird. *Naturwissenschaften* 98: 961–966.
- MECH, L. D. (2012): Is science in danger of sanctifying the wolf? *Biol. Conserv.* 150: 143–149.
- MURDOCH, W. W. (1966): «Community structure, population control, and competition» – a critique. *Amer. Nat.* 100: 219–226.
- PAULI, H.-R. (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Ornithol. Beob.* 71: 247–278.
- PAULI, H.-R. (1978): Zur Bedeutung von Nährstoffgehalt und Verdaulichkeit der wichtigsten Nahrungspflanzen des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Ornithol. Beob.* 75: 57–84.
- PIERSMA, T. & J. A. VAN GILS (2011): The flexible phenotype: A body-centred integration of ecology, physiology, and behaviour. Oxford University Press, Oxford.
- PIMM, S. L. (1991): The balance of nature: ecological issues in the conservation of species and communities. University of Chicago Press, Chicago.
- RAY, J. C., K. H. REDFORD, R. S. STENECK & J. BERGER (eds) (2005): Large carnivores and the conservation of biodiversity. Island Press, Washington.

- ROBBINS, C. T. (1993): Wildlife feeding and nutrition. 2nd ed. Academic Press, New York.
- SENER, F., H. SCHERZ & E. KIRCHHOFF (2009): Lebensmitteltabelle für die Praxis (Der kleine Souci – Fachmann – Kraut). 4. Aufl. Wiss. Verl.-Ges, Stuttgart.
- SINCLAIR, A. R. E., S. MDUMA & J. S. BRASHARES (2003): Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature* 425: 288–290.
- STÄHLI, A. (2012): Ungulate grazers in a tallgrass savanna: Implications of low resource quality for feeding and mating strategies. Diss. No. 20527, Eidg. Technische Hochschule ETH, Zürich.
- TERBORGH, J. & J. A. ESTES (eds) (2010): Trophic cascades. Predators, prey, and the changing dynamics of nature. Island Press, Washington.
- VUCETICH, J. A. & R. O. PETERSON (2004): The influence of top-down, bottom-up and abiotic factors on the moose (*Alces alces*) population of Isle Royale. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 183–189.
- WHITE, T. C. R. (2005): Why does the world stay green? Nutrition and survival of plant-eaters. CSIRO Publishing, Collingwood.
- WIENEMANN, T., D. SCHMITT-WAGNER, K. MEUSER, G. SEGELBACHER, B. SCHINK, A. BRUNE & P. BERTHOLD (2011): The bacterial microbiota in the ceca of Capercaillie (*Tetrao urogallus*) differs between wild and captive birds. *Syst. Appl. Microbiol.* 34: 542–551.
- WILLMER, P., I. JOHNSTON & G. STONE (2004): Environmental physiology of animals. 2nd ed. Blackwell Science, Oxford.
- ZBINDEN, N. (1984): Zur Herbstnahrung des Birkhahns *Tetrao tetrix* im Tessin in Jahren mit unterschiedlichem Vaccinien-Beerenangebot. *Ornithol. Beob.* 81: 53–59.
- ZETTEL, J. (1974): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Ornithol. Beob.* 71: 186–246.
- ZWEIFEL-SCHIELLY, B., M. KREUZER, K. C. EWALD & W. SUTER (2009): Habitat selection by an Alpine ungulate: the significance of forage characteristics varies with scale and season. *Ecography* 32: 103–113.
- ZWEIFEL-SCHIELLY, B., Y. LEUENBERGER, M. KREUZER & W. SUTER (2012): A herbivore's food landscape: seasonal dynamics and nutritional implications of diet selection by a red deer population in contrasting Alpine habitats. *J. Zool.* 286: 68–80.