

Ernährungsphysiologische Adaption von Wildwiederkäuern an saisonale und Habitat-spezifische Verhältnisse am Beispiel von Reh und Gams in bayerischen Lebensraumtypen

Sarah-Alica Dahl

Vollständiger Abdruck der von der TUM School of Life Sciences der Technischen Universität München zur Erlangung einer
Doktorin der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)
genehmigten Dissertation.

Vorsitz: Prof. Dr. Annette Menzel

Prüfer*innen der Dissertation:

1. apl. Prof. Dr. Andreas König
2. Prof. Dr. Julia Steinhoff-Wagner

Die Dissertation wurde am 02.10.2023 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die TUM School of Life Sciences am 29.01.2024 angenommen.

„Das menschliche Gehirn ist ein Wiederkäuer“ – *Erri de Luca*

Danksagung

Ich habe das Glück und das Privileg, mich tagtäglich mit dem zu beschäftigen, was mich fasziniert und mir am Herzen liegt. Dass dies möglich ist, verdanke ich den Menschen die mich persönlich und beruflich in den letzten Jahren begleitet haben.

Mein besonderer Dank gilt daher meinem Doktorvater Prof. Dr. Andreas König.

Danke, dass du mir in den letzten Jahren die Möglichkeit gegeben hast zu forschen, zu lehren und vor allem zu lernen. Danke für dein Vertrauen, deine Förderung und Unterstützung und für die Möglichkeiten, die mir die Arbeit bei dir und an diesem spannenden Thema geboten haben und in Zukunft hoffentlich noch bieten wird.

Meinem Mentor Prof. Dr. Wilhelm Windisch danke ich für seinen Rat und Unterstützung in wissenschaftlichen Fragen und für wichtige Impulse für meine Manuskripte und diese Arbeit.

Ich durfte mit meinen Studien zur Mikrobiota von Wildwiederkäuern unglaublich viel Neues dazu lernen und erforschen. Für die Unterstützung bei dieser Forschung danke ich besonders Prof. Dr. Jana Seifert und Prof. Dr. Amélia Camarinha-Silva. Danke für die Möglichkeit, die Förderung, euren steten Rat und offenes Ohr und vor allem für eure Geduld.

Mein Dank gilt auch dem Team von Prof. Seifert und Prof. Camarinha-Silva. Für die Unterstützung im Labor und den herzlichen Empfang ein Dankeschön an Beate Mezger. Und für die Unterstützung bei der Auswertung der Daten möchte ich mich bei Nida Amin, Angélica Hernández-Arriaga und Yu-Chieh Cheng bedanken.

Caroline Stolter möchte ich dafür danken, dass Sie meine Begeisterung für die Wildbiologie und speziell die Nahrungsökologie geweckt hat und mir den Schubs in die richtige Richtung gegeben hat.

Abschließend möchte ich noch zwei Menschen danken, ohne deren Unterstützung ich heute nicht wäre wer und wo ich bin.

Falko, danke dass du mich bei meinen Ideen unterstützt, meine Launen in den letzten Jahren ertragen hast, mich immer wieder zum Lachen bringst und durchs ganze Land mit mir ziehst, um meiner Leidenschaft nachgehen zu können.

Dass ich heute die Kraft, das Selbstvertrauen, die Fantasie und die Leidenschaft besitze, um nicht nur diese Arbeit, sondern auch alle weiteren Herausforderungen des Lebens zu meistern, verdanke ich vor allem meiner Mutter.

Danke, dass du immer für mich da bist und an mich glaubst!

Zusammenfassung

Wildwiederkäuer haben es dank ihrer Symbiose mit einer vielfältigen und flexiblen mikrobiellen Gemeinschaft geschafft, sich pflanzliche Nahrung nutzbar zu machen. Dies und weitere, flexible Anpassungsmechanismen ermöglichen es ihnen, sich an saisonal und regional verändernde Nahrungsverfügbarkeiten zu adaptieren.

Um diese Anpassungsmechanismen genauer zu untersuchen, wurden im Rahmen dieser Arbeit zwei Wildwiederkäuer mit stark differenzierenden saisonalen Strategien untersucht.

Das Reh (*Capreolus capreolus*) ist eine Wildart mit sehr diverser Habitat-Nutzung. Es hat seinen Verbreitungsraum nicht nur vom Polarkreis bis in den Mittelmeerraum, sondern kommt heutzutage auch in fast allen deutschen Lebensraumtypen vor und erreicht hier oft hohe Populationsdichten. Die Gams (*Rupicapra rupicapra*) ist dagegen deutlich weniger weit verbreitet, aber als Charakterart der bayerischen Alpen ist sie teils extremen saisonalen Schwankungen ausgesetzt.

In Folge von Habitat-spezifischen Besonderheiten und saisonalen Wetterbedingungen stellt sich oft eine stark differenzierende Pflanzenverfügbarkeit für die Tiere ein. Adaptationen an diese vielfältigen bis extremen Bedingungen werden auf unterschiedlichen Ebenen vollzogen, ethologisch, anatomisch und physiologisch.

Gämsen betreiben im Laufe des Jahres ausgeprägte vertikale Migration und nutzen das Nahrungsangebot verschiedener Höhenlagen zu unterschiedlichen Jahreszeiten. Sie können dabei der räumlich-zeitlichen Variation in der Phänologie der Pflanzen folgen, um eine optimale Nahrungsverfügbarkeit zu erreichen. Das Reh, welches eine ausgeprägte Territorialität aufweist, migriert dagegen nur minimal. Es passt sich deutlich flexibler, als manch andere Wildwiederkäuer, an die regional und saisonal wechselnden Verfügbarkeiten durch die Nutzung diverser Pflanzenarten und -anteile an.

Entsprechend der „Optimal Foraging Theory“ versuchen Wildtiere mit möglichst wenig (Energie-) Aufwand einen möglichst hohen Energiegewinn zu erzielen. Doch es hat sich gezeigt, dass auch weitere relevante Aspekte die Nahrungswahl beeinflussen und nicht die reine Energiemaximierung entscheidend ist. Auch eine ausbalancierte Roh Nährstoff- und Energiemischung ist den Tieren und für eine funktionsfähige mikrobielle Gemeinschaft im Pansen wichtig („Nutritional Balancing Theory“). Die Mikrobiota liefert dem Wirtstier die benötigte metabolisierbare Energie in Form von Fettsäuren, sowie Vitamine und eine zusätzliche Eiweißquelle.

Um das System Wildwiederkäuer zu verstehen, muss es und seine ineinandergreifenden Mechanismen ganzheitlich betrachtet werden. Beginnend bei der zur Verfügung stehenden

Nahrung, der Nahrungswahl der Tiere, über das sich dadurch ergebende Nährstoffprofil im Pansen, die Verarbeitung durch die Mikrobiota bis hin zu deren Fermentationsprodukten und der durch die Fermentation bereitgestellten Energie für das Wirtstier.

Die vorliegende Arbeit hat diese Aspekte am Beispiel zweier Wildwiederkäuer, Reh und Gams, in bayerischen Lebensraumtypen untersucht. Für die Untersuchung der Gams wurden Proben aus zwei Schwerpunktgebieten der bayerischen Alpen gewonnen. Für die Untersuchung des Rehs wurden sieben typisch bayerische, sowie extreme bzw. besondere Habitattypen für die Analyse ausgewählt, in denen das Reh schwerpunktmäßig vorkommt. In den ausgewählten Revieren kommt es zudem ohne größere Nahrungskonkurrenz durch andere Schalenwildarten vor. Wichtige weitere Eckpfeiler beim Versuchsaufbau waren eine umfangreiche Probenanzahl, eine Betrachtung im kompletten Jahresverlauf (12 Monate), sowie der Einbezug von Tieren aller Altersklassen und beider Geschlechter. Die Proben wurden in Gebieten gewonnen, in denen keine anthropogene Fütterung erfolgte. Insgesamt, über alle Publikationen gesehen, sind 924 Rehproben und 48 untersuchte Gamsproben in die Arbeit eingeflossen.

Es wurden botanische Panseninhaltsanalysen, Vegetationsaufnahmen, Altersbestimmung via Zahnschnitt nach Mitchell, Messungen des Panseninhalts- und der Pansenvolumen, Roh Nährstoffanalysen des Panseninhalts (PI) nach Weender und VanSoest, photometrische und gaschromatografische Messungen der Fermentationsprodukte im PI, die Messung der Energiedichte im PI mittels Hohenheimer Futterwerttest, sowie qPCR- und 16S rRNA-Genamplikon-Sequenzierungen der ruminalen Mikrobiota implementiert.

Beide Wildarten zeigen eine ausgeprägte saisonal und Habitat-spezifische Adaption an die verfügbare pflanzliche Äsung. Die Migrationsmuster der Gams spiegeln sich deutlich in der aufgenommenen Äsung wider. Diese ist im gesamten Jahresverlauf stark Gräser-dominiert. Gegen Winter hin nimmt der Anteil an Koniferen und Sträuchern in der Nahrung deutlich zu. Beim Reh zeichnen sich vor allem Habitat-spezifische Präferenzen in der Äsungswahl ab und die Relevanz einzelner botanischer Taxa pro Habitat wird deutlich. Die saisonalen Schwankungen sind ebenfalls stark Habitat-spezifisch beeinflusst. Sträucher stellen neben Laubhölzern, Kräutern, Stauden und Früchten (Baum- und Strauch-) für das Reh das ganze Jahr über eine der wichtigsten Nahrungsquellen dar. Sie dominieren aber nicht so stark wie die Gräser bei der Gams die Nahrungszusammensetzung.

Entgegen der Thesen von Hofmann weisen Reh und Gams, auch wenn sie unterschiedlichen Fraßtypen zugeordnet werden, nahezu die gleiche Rohfasermenge im Pansen auf mit durchschnittlich 27,8% beim Reh und 29% bei der Gams. Die Gams nimmt aber deutlich mehr Hemizellulose mit der Nahrung auf, was sich im erhöhten NDF-Gehalt widerspiegelt (Neutrale-

Detergenzien-Faser). Die beiden Arten unterscheiden sich vor allem in der Art der Fasern die sie aufnehmen und nicht in der Menge. Der Gehalt an Rohproteinen und NFCs (Nicht-Faser-Kohlenhydraten, wie Zucker, Stärke und Pektine) ist im Reh-Pansen höher. Auch saisonale Schwankungen im Rohnährstoffprofil stellen sich für beide Arten klar dar. Beim Reh bilden sich zudem stark Habitat-spezifische Verschiebungen ab.

Entsprechend der Nährstoffprofile ist auch die ruminale bakterielle Mikrobiota saisonal und Habitat-spezifisch angepasst. Der Pansen beider Wildwiederkäuer ist vor allem durch eine große Anzahl an fibrolytischen (faserassoziierten) Bakterien besiedelt. Diese sind meist auf einzelne Faserfraktionen spezialisiert. Des Weiteren finden sich auch proteolytische (proteinassoziierte) und amylolytische (stärkeassoziierte) Taxa im Pansen. Sowie auch Taxa mit sehr speziellen Funktionen, wie z.B. dem Abbau von Pflanzentoxinen, der Förderung der Homöostase oder Fettanreicherung. Sogar eine Lignin-demethylierende bakterielle Gattung (*Syntrophococcus*) konnte ermittelt werden.

Die qPCR-Analysen ergaben eine höhere Abundanz an Mikroorganismen im Pansen der Rehe aus dem Fichtenwaldhabitat als im Agrarhabitat. Spezielle Faser-assoziierte Taxa sind dort ebenfalls stärker vertreten. Noch deutlicher wird die Adaption der Mikrobiota bei der Betrachtung der Ergebnisse der Gensequenzierung mittels NGS (Next Generation Sequencing). Es ergeben sich sehr spezifische Adaptionismuster der bakteriellen Taxa und funktionale Zusammenhänge konnten durch Analyse und Literaturrecherche ermittelt werden. Der funktionellen Zuordnung sind allerdings auch noch Grenzen gesetzt, da viele Taxa der Wildwiederkäuer noch unklassifiziert sind. Die Erforschung der Mikrobiota der Wildwiederkäuer steht, im Gegensatz zu der der Hauswiederkäuer, noch am Anfang, bietet aber auch viel Forschungspotential.

Für das Reh konnte eine sogenannte Kernmikrobiota identifiziert werden, welche zu jeder Jahreszeit und in jedem Habitat in größerer Abundanz im Pansen aller untersuchten Rehe vorzufinden ist. Sie umfasst die Gattungen *Eggerthellaceae* (DNF00809), *Prevotella*, *Christensenellaceae* (R-7), unklassifizierte *Lachnospiraceae* und *Oscillospiraceae* (NK4A214). Diese bilden zusammen 44% der relativen Abundanz der bakteriellen Taxa ab.

Für die Gams konnte an Hand der gesetzten Parameter keine Kernmikrobiota identifiziert werden, aber dafür 15 Gattungen, welche zu jeder Jahreszeit in größerer Abundanz auftreten und zusammen fast 90% der relativen Abundanz abbilden.

Auf Grund der sehr flexiblen Adaption der Mikrobiota ist ein Vergleich von Tieren unterschiedlicher Populationen oft schwierig, eine Kernmikrobiota oder die Identifizierung der zahlenmäßig wichtigsten Taxa kann deshalb eine wichtige Grundlage sein für weiterführende Forschung und den Vergleich mit anderen Wildwiederkäuerspezies.

Durch die Fermentation der pflanzlichen Nahrung entstanden messbare Produkte wie Ammoniak, Laktat und flüchtige Fettsäuren, welche dem Wirtstier als Energiequelle zur

Verfügung stehen. Auch sie weisen saisonale und Habitat-spezifische Muster auf und auch die sich daraus ergebende Energiedichte.

Wie aus der Hauswiederkäuer-Forschung bereits bekannt, wird die verfügbare Energiedichte im Pansen in erster Linie durch den Kohlenhydratgehalt beeinflusst und nicht, wie oft postuliert, durch den Proteingehalt. Den bayerischen Rehen stand eine durchschnittliche Energiedichte von 5,0-6,2 MJ ME/kg Trockenmasse (ME = metabolisierbare Energie) zur Verfügung. Auf den Tag hochgerechnet und unter Berücksichtigung der reell aufgenommenen Futtermenge entspricht das 11-13 MJ pro subadultem-adultem Reh und Tag und 8-10 MJ pro Kitz und Tag. Die ermittelten Werte liegen deutlich über dem in der Literatur postuliertem Erhaltungsbedarf von Rehen und liegen noch etwas über den ermittelten Energieaufnahmewerten von Rehen aus Haltungen. Eine niedrigere Energiedichte wurde durch eine erhöhte Futteraufnahme (mehr Panseninhalt) Habitat-spezifisch kompensiert, auch wenn sich die Entwicklung des Pansenvolumens nicht immer proportional dazu verhalten hat. Zu keiner Jahreszeit und in keinem Habitat konnte für die Rehe ein Energiedefizit festgestellt werden.

Sowohl Reh als auch Gams und ihre jeweilige Mikrobiota haben eine sehr flexible Adaption an saisonale und regionale Nahrungsverfügbarkeiten aufgezeigt. Die ganzheitliche Betrachtung der Ergebnisse gewährt einen Einblick und eröffnet Verständnis für das komplexe System der Wildwiederkäuer Reh und Gams. Die Ergebnisse bekräftigen und vereinen die Idee des „Optimal Foraging“ und des „Nutritional Balancing“.

Auch wenn die ethologischen Anpassungsmuster saisonal stark variieren können, haben sich die Übergänge zwischen den beiden Arten nicht als strikt, wie nach den Theorien Hofmanns, sondern als fließend erwiesen. Dies entspricht der Idee des „Browser-Grazer-Kontinuums“. Statt strikt in Kategorien zu denken, sollten Wildwiederkäuer stets im Zusammenhang mit ihrer Habituation, ihrem umgebenden Habitat und den saisonalen Einflüssen betrachtet werden.

Abstract

Wild ruminants have managed to harness plant food thanks to their symbiosis with a diverse and flexible microbial community. This and other flexible adaptation mechanisms of their own enable them to adapt to seasonally and regionally changing forage availability.

Two wild ruminants with highly differentiated seasonal strategies were studied to investigate these adaptive mechanisms in more detail.

The roe deer (*Capreolus capreolus*) is a game species with diverse habitat use. It ranges from the Arctic Circle to the Mediterranean, but nowadays, it also occurs in almost all German habitat types and often reaches high population densities here. The chamois (*Rupicapra rupicapra*), on the other hand, is much less widespread, but as a character species of the Bavarian Alps, it is sometimes exposed to extreme seasonal fluctuations.

As a result of habitat-specific characteristics and seasonal weather conditions, the availability of plants for the animals often varies greatly. Adaptations to these diverse and extreme conditions are carried out on different levels, ethologically, anatomically and physiologically.

Chamois engage in pronounced vertical migration during the year and use the forage available at different altitudes at different times of the year. In doing so, they can follow the spatio-temporal variation in the phenology of plants to achieve optimal forage availability. The roe deer, on the other hand, which has a pronounced territoriality, migrates only minimally. It adapts much more flexibly than some other wild ruminants to the regionally and seasonally changing availability through the use of diverse plant species and proportions.

According to the "Optimal Foraging Theory", wild animals try to achieve the highest possible energy gain with the least possible (energy) expenditure. However, it has been shown that other relevant aspects also influence the choice of forage and that pure energy maximisation is not the decisive factor. A balanced crude nutrient and energy mix is also essential for the animals and a functional microbial community in the rumen ("Nutritional Balancing Theory"). The microbiota provides the host animal with the required metabolisable energy in the form of fatty acids, as well as vitamins and an additional source of protein.

To understand the wild ruminant system, its interlocking mechanisms must be considered holistically. Starting with the available food, the animals' choice of food, the resulting nutrient profile in the rumen, the processing by the microbiota through to its fermentation products and the energy provided for the host animal by the fermentation.

The present study investigated these aspects using the example of two wild ruminants, roe deer and chamois, in Bavarian habitat types. For the analysis of chamois, samples were

obtained from two focal areas in the Bavarian Alps. For the investigation of the roe deer, seven typically Bavarian and extreme or particular habitat types were selected for the analysis, in which the roe deer occurs mainly. In addition, it occurs without major forage competition from other cloven-hoofed game species in the chosen hunting grounds. Other essential cornerstones of the experimental design were a large number of samples, a consideration of the entire year (12 months), and including animals of all ages and sexes. The samples were collected in areas where no anthropogenic feeding took place. In total, across all publications, 924 roe deer samples and 48 examined chamois samples were included in the work.

Botanical rumen content analyses, vegetation surveys, age determination via tooth section according to Mitchell, measurements of rumen content and rumen volumes, crude nutrient analyses of the rumen content (PI) according to Weender and VanSoest, photometric and gas chromatographic measurements of the fermentation products in the PI, the measurement of the energy density in the PI using the Hohenheim Feed Value Test, as well as qPCR and 16S rRNA gene amplicon sequencing of the ruminal microbiota were implemented.

Both game species show a pronounced seasonal and habitat-specific adaptation to the available plant foraging. The migration patterns of chamois are reflected in the ingested forage. This is strongly dominated by grasses throughout the year. Towards winter, the proportion of conifers and shrubs in the diet increases significantly. In the case of roe deer, habitat-specific preferences in the choice of forage become apparent, and the relevance of individual botanical taxa per habitat becomes clear. The seasonal fluctuations are also strongly influenced by habitat-specific factors. Shrubs, along with hardwoods, herbs, perennials and fruits (tree and shrub fruits), are one of the most important forage sources for roe deer throughout the year. However, they do not dominate the forage composition as much as grasses do in chamois.

Contrary to Hofmann's theories, roe deer and chamois have almost the same amount of crude fibre in the rumen, averaging 27.8% for roe deer and 29% for chamois, even though they are assigned to different feeding types. However, chamois take up significantly more hemicellulose in their forage, reflected in the increased NDF content (neutral detergent fibre). The two species differ mainly in the type of fibre they ingest and not the amount. The content of crude proteins and NFCs (non-fibre carbohydrates, such as sugar, starch and pectins) is higher in roe deer rumen. Seasonal variations in the crude nutrient profile are also apparent for both species. In the case of roe deer, there are also habitat-specific solid shifts.

According to the nutrient profiles, the ruminal bacterial microbiota is also seasonally and habitat-specifically adapted. Many fibrolytic (fibre-associated) bacteria mainly colonise the rumen of both wild ruminants. These are primarily specialised in individual fibre fractions. Furthermore, proteolytic (protein-associated) and amylolytic (starch-associated) taxa are also

found in the rumen. As well as taxa with particular functions, such as the degradation of plant toxins and the promotion of homeostasis or fat accumulation. Even a lignin-utilising bacterial genus (*Syntrophococcus*) could be identified.

The qPCR analyses revealed a higher abundance of microorganisms in the rumen of deer from the spruce forest habitat than in the agricultural habitat. Particular fibre-associated taxa are also more abundant there. The microbiota adaptation becomes even more apparent when looking at gene sequencing results. Very specific adaptation patterns of the bacterial taxa emerge, and functional correlations could be determined through analysis and literature research. However, there are still limits to the functional assignment, as many taxa of wild ruminants are still unclassified. Research into the microbiota of wild ruminants, in contrast to that of domestic ruminants, is still in its infancy but also offers much research potential.

A so-called core microbiota could be identified for roe deer, which is found in greater abundance in the rumen of all investigated roe deer in every season and habitat. It includes the genera *Eggerthellaceae* (DNF00809), *Prevotella*, *Christensenellaceae* (R-7), unclassified *Lachnospiraceae* and *Oscillospiraceae* (NK4A214). Together, these represent 44% of the relative abundance of bacterial taxa.

No core microbiota could be identified for chamois based on the parameters set, but 15 genera could be identified, which occur in greater abundance in every season and represent almost 90% of the relative abundance.

Due to the very flexible adaptation of the microbiota, it is often challenging to compare animals from different populations. A core microbiota or identifying the numerically most essential taxa can be an important basis for further research and comparison with other wild ruminant species.

Fermentation of the plant forage produces measurable products such as ammonia, lactate, and volatile fatty acids, which are available to the host animal as an energy source. They also show seasonal and habitat-specific patterns, as well as the resulting energy density.

As already known from domestic ruminant research, the available energy density in the rumen is primarily influenced by the carbohydrate content and not, as often postulated, by the protein content. The Bavarian roe deer had an average energy density of 5.0-6.2 MJ ME/kg dry matter (ME = metabolisable energy) available. Extrapolated to the day and considering the real amount of forage consumed, this corresponds to 11-13 MJ per subadult-adult roe deer and day and 8-10 MJ per fawn and day. The values determined are clearly above the maintenance requirements of roe deer postulated in the literature. They are even slightly above the energy intake values determined for roe deer from enclosures. A lower energy density was compensated by an increased forage intake (more rumen content) in a habitat-specific manner, even if the development of the rumen volume was not always proportional. At no time of the year and in no habitat could an energy deficit be detected for the roe deer.

Both roe deer and chamois and their respective microbiota showed a very flexible adaptation to seasonal and regional food availability. The holistic view of the results provides insight and opens up an understanding of the complex system of the wild ruminant's roe deer and chamois. The results reinforce and unify the idea of "Optimal Foraging" and "Nutritional Balancing".

Even though seasonal ethological adaptation patterns can vary greatly, the transitions between the two species are not strict, according to Hofmann's theories, but are fluid. This corresponds to the idea of the "browser-grazer-continuum". Instead of thinking strictly about categories, wild ruminants should always be considered in the context of their habits, surrounding habitat and seasonal influences.

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	3
Zusammenfassung.....	5
Abstract	9
Abbildungsverzeichnis.....	14
Abkürzungsverzeichnis.....	14
1. Einleitung.....	15
1.1 Grundlage für das Forschungsvorhaben	15
1.2 Reh und Gams – hochentwickelte Herbivore.....	20
1.3 Die Bedeutung des Mikrobioms für Wildwiederkäuer	29
1.4 Ziele der Promotion.....	31
1.5 Hypothesen	32
1.6 Methodischer Ansatz	33
2. Material und Methode	37
2.1 Probenmaterial und Studiengebiete	37
2.2 Probenbearbeitung und Analysen.....	39
2.3 Auswertung	41
3. Ergebnisse.....	43
3.1 Publikation 1.....	44
High fibre selection by roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>): evidence of ruminal microbiome adaption to seasonal and geographical differences in nutrient composition	44
3.2 Publikation 2.....	46
Response of roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>) to seasonal and local changes in dietary energy content and quality	46
3.3 Publikation 3.....	48
Microbiota and nutrient portraits of European roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>) rumen contents in characteristic southern German habitats	48
3.4 Publikation 4.....	51
“Get the best out of what comes in” – Adaptation of the microbiota of chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>) to seasonal forage availability in the Bavarian Alps	51
3.5 Publikation 5.....	54
Energy intake and nutritional balance of roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>) in special Bavarian landscapes in southern Germany	54
4. Diskussion.....	57
5. Referenzen.....	76
6. Appendix.....	87

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1:	Habitat-bedingte Nahrungswahl von Rehen (König 2022 nach Anke et al. 2007)	18
Abbildung 2:	Habitat-Legende (englisch) mit Farbcode.....	34
Abbildung 3:	Karte der untersuchten Reh- und Gams-Habitate in Bayern, inklusive der zugeordneten Reh-Habitat-Bezeichnungen mit Farbcode. Die Reh-Habitate sind rot gekennzeichnet, die Gams-Habitate blau. Bildquelle: https://www.baysf.de/fileadmin/user_upload/GIS/RevSitz.html , abgerufen am 26.09.2023.....	38

Abkürzungsverzeichnis

ABF	Agrar-Buchenwald (Agriculture-Beech-Forest)
ADF	Säure-Detergenzien-Faser (Acid detergent fibre)
ADL	Säure-Detergenzien-Lignin (Acid detergent lignin)
AG	Agrarlandschaft (Agriculture)
AMF	Bergmischwald (Alpine Mountain Forest)
BF	Buchenwald (Beech Forest)
CA	Rohasche (Crude ash)
CF	Rohfaser (Crude fibre)
CP	Rohprotein (Crude protein)
GB24	Gasbildungswert nach 24 Stunden
GSF	Grasland-Fichtenwald (Grassland-Spruce-Forest)
IM	Intermediärtyp oder Mischäser
KS	Konzentratselektierer
ME	Metabolisierbare Energie
MJ	Megajoule
NDF	Neutrale-Detergenzien-Faser (Neutral detergent fibre)
NFC	Nicht-Faser-Kohlenhydrate (Non-fibre-carbohydrates)
NfE	Stickstoff-freie Extraktstoffe
OTU	Operational taxonomic unit
PF	Kiefernwald (Pine Forest)
RF	Raufutterfresser
SF	Fichtenwald (Spruce Forest)
TL	Rohfett (Total lipids)
TM	Trockenmasse
unkl.	unklassifiziert

1. Einleitung

1.1 Grundlage für das Forschungsvorhaben

Das erfolgreiche Überleben unserer rezenten Wildtiere ist das Ergebnis jahrtausendelanger Adaption an ihre Umwelt und der auf sie wirkenden Einflussfaktoren. Arten wie das Reh (*Capreolus capreolus*) entwickelten sich auf unserem Kontinent sogar schon vor 20-25 Millionen Jahren und es besiedelt heutzutage diverse Lebensraumtypen, vom Mittelmeerraum bis nördlich des Polarkreises (Sempéré et al. 1996). Speziell in den letzten Jahrhunderten hat es sich vom Waldrand-Busch-Bewohner zum Nutzer vielfältigster Habitattypen entwickelt und lässt sich in fast allen bekannten deutschen Habitattypen wiederfinden (Cederlund 1983, Stubbe 1997, Wölfel 2005). Wiederum andere Arten sind an sehr spezielle, teils extreme Lebensräume angepasst, wie die Gams (*Rupicapra rupicapra*). Sie besiedelt erfolgreich die europäischen Hochlagen und wird dort mit extremen saisonalen Veränderungen konfrontiert. Zudem hat der anthropogene Einfluss die Umwelt für unsere Wildtiere nicht erst in den letzten Jahrzehnten verändert. Deutlich wird dies insbesondere durch die Zunahme der Agrarflächen, welche eine ganz neue Kulturlandschaft mit deutlich verändertem Äsungsangebot geschaffen haben. Und nicht in allen Bereichen findet man strukturreiche Knicks, Blühstreifen oder künstlich angelegte Wildäsungsflächen zwischen den Feldern. In weiten Bereichen sind diese Flächen stark durch Monokulturen geprägt. Und trotzdem findet man das Reh, wie auch andere Kulturfolger (z.B. Feldhasen, Füchse, Weißstörche, Wildschweine oder der Kohlweißling (Hackländer 2017)), heutzutage speziell in der Kulturlandschaft in zum Teil sehr hohen Dichten an. Was ist also der Schlüssel für den hohen Grad der Adaptivität und Flexibilität unserer Wildtiere?

In Habitaten mit extremen saisonalen Veränderungen werden insbesondere die Folgen des Klimawandels in den kommenden Jahren zeigen, wie flexibel und adaptiv unsere Wildtiere sind. Erste Anpassungen, wie z.B. eine frühzeitige Beendigung der embryonalen Diapause und eine daraus folgende Verschiebung der Setzzeitpunkte beim Rehwild (Hagen et al. 2021, Ehrmantraut et al. 2023, Stehr et al. 2023) an einen früheren Beginn der Vegetationsperiode, lassen sich bereits beobachten. Der frühere Beginn der Vegetationsperiode im Zuge des Klimawandels, welcher sich schon jetzt um etwa 15 Tage verschoben hat (Menzel 2006, Menzel et al. 2006, Stahl 2016), könnte manchen Arten auch zum Vorteil reichen. Engpässe in der Nahrungsverfügbarkeit sind vielleicht von kürzerer Dauer. Speziell die Monate März und April könnten bei ungünstigem Zusammenspiel zu Engpässen in der Energieversorgung führen, wenn die angelegten Fettreserven aufgebraucht sind, das Aktivitätslevel und der

Stoffwechsel wieder hochgefahren werden und die Vegetationsperiode gerade erst beginnt (Hofmann und Kirsten 1982, Arnold et al. 2004).

Eine wichtige ethologische Adaption an räumlich-zeitliche Variationen in der Pflanzenphänologie ist für viele Wildtiere die Migration (Peters et al. 2019). Während einige Arten oft große Strecken zurücklegen, um eine günstige Nahrungsverfügbarkeit zu erreichen, betreibt die Gams vor allem vertikale Migration im Verlauf des Jahres (Schröder 1971, Bogliani et al. 2011). Die Ausprägung ist allerdings abhängig von z. B. Geschlecht und Wetterlage (Lovari et al. 2006, Unterthiner et al. 2012). In den Sommer- und Herbstmonaten ziehen die Gämsen vermehrt auf die Hochebenen. Alpine Rasen werden fast das ganze Jahr über als Schlafplätze genutzt, vor allem aber im Winter und Frühjahr (Schröder 1971). Im Winter wandern die meisten Gämsen, vor allem weibliche Tiere, in tiefere Lagen in die Wald- und Latschenkiefergebiete ab (Unterthiner et al. 2012). Gelegentlich werden auch sonnenexponierte Hochlagen im Felsengebiet genutzt (Schröder 1971).

In den alpinen Bereichen hängt die Nahrungsverfügbarkeit und Nahrungsqualität von der Jahreszeit, sowie Höhenlage und Exposition ab, da sich die Phänophase um durchschnittlich 3,7 Tage pro 100 Höhenmeter verzögert (Cornelius et al. 2013) und Sonnen exponierte Bereiche den Start begünstigen. Es ist also gut vorstellbar, dass die Gams sich durch ihre saisonal geprägte Nutzung der verschiedenen Höhenlagen der Verfügbarkeit der Nahrung angepasst hat und mit der „Grünen Welle“ (dem green-up) migriert, wie es für viele andere Wildtiere bekannt ist. Dies würde im Einklang mit der „Optimal Foraging Theory“ stehen, welche besagt, dass Tiere bei der Nahrungswahl in erster Linie eine hohe Energieaufnahme anstreben. Sie wählen eine Futtersuchstrategie, die den größten Nutzen bei geringsten Kosten bietet, um so den Nettoenergiegewinn zu erhöhen. Die Theorie wurde erstmals 1966 von R. H. MacArthur und E. R. Pianka formuliert (MacArthur und Pianka 1966). Eine Energiemaximierung anzustreben, hat sich evolutionär als erfolgreich erwiesen und führte zur Steigerung der Reproduktionsrate bzw. Fitness vieler Arten (McNab 2006).

Nur ethologische Adaptionen allein dürften aber fürs Überleben im Hochgebirge nicht ausreichen. Und inwiefern die vertikalen Migrationsmuster durch weitere Aspekte beeinflusst werden, ist schwer zu evaluieren. Merkle et al. beschrieben in ihrer Studie (2016), dass sie für den überwiegenden Teil der untersuchten Herbivoren eine Migration im Zusammenhang mit der grünen Welle sehen. Aber die Tiere folgen nicht immer dem Höhepunkt der Welle, obwohl ihnen dies die augenscheinlich lohnendste Nahrung liefern würde. Die Autoren vermuten, dass hier noch weitere Mechanismen eine Rolle spielen, wie z.B. die Wiederkäuerphysiologie.

Für das Reh gehört das Hochgebirge zwar nicht unbedingt zu den Kernlebensräumen, aber auch dort ist es anzutreffen und es besiedelt neben diesem noch eine Vielzahl anderer Lebensraumtypen. Allerdings betreibt das Reh, wenn überhaupt, nur kleinräumig Migration. Nur ein kleiner Anteil der Population migriert überhaupt und das vornehmlich im Frühjahr, oder im Herbst, bedingt durch die Pflanzenproduktivität. Rehe in alpinen Bereichen migrieren noch am häufigsten (Peters et al. 2019). Der geringe Migrationsgrad ist zu einem großen Teil ihrer Territorialität geschuldet. Eine derart vielfältige Habitatnutzung bedingt aber ein hohes Adaptionsgrad, dem andere Mechanismen zu Grunde liegen müssen. Z.B. die Anpassung der Futtersuchstrategie im Sinne des „Optimal Foraging“.

Nach dem Modell der klassischen Einteilung von Wildwiederkäuern in die drei Äsungstypen Konzentratsselektierer (KS), Intermediärtyp oder Mischäser (IM) und Raufutterfresser (RF), erdacht von Hofmann (Hofmann 1989), gehört das Reh zum Typ der sogenannten Konzentratsselektierer. Neben den anatomischen und physiologischen Merkmalen, die die entsprechenden Fraßtypen charakterisieren, wird damit auch ein Fokus auf bestimmte Pflanzenkategorien und eine spezielle Futtersuchstrategie verbunden.

Wie das Wort „Selektierer“ schon richtig vermuten lässt, weisen Rehe einen naschhaften Charakter auf. Sie verweilen meist nicht allzu lange an ein und derselben Futterquelle, sondern nehmen von vielen verschiedenen Nahrungspflanzen kleine Bissen zu sich (Klötzli 1965). Schnell verdauliche frische Triebe oder Kräuter von verschiedensten Pflanzenarten werden dabei bevorzugt geäst. Die Gams dagegen gehört zum Intermediärtyp und fokussiert sich bei der Nahrungswahl viel deutlicher auf eine Pflanzenkategorie, die Gräser (Schröder 1977, Kioroglanidis 1981), welche auf Grund ihrer physikalischen Eigenschaften öfter wiedergekaut und länger verdaut werden (Clauss et al. 2008). Das unterschiedliche Äsungsverhalten, sowie auch die physikalischen Unterschiede der aufgenommenen Pflanzen bedingen wiederum eine Adaption auf anatomischer und physiologischer Ebene. Hofmann beschreibt bei der Klassifizierung der Fraßtypen auch intensiv die anatomischen Unterschiede, wie z.B. die Größe des Pansens oder der Speicheldrüsen. Das Reh weist dabei einen deutlich kleineren Pansen auf als die Gams, kann also weniger Futter aufnehmen pro Äsungsperiode. Über den Tag verteilt hat es aber deutlich mehr Äsungsperioden, 8-12 sind bei Bubenik und Hofmann beschrieben, 6 bei Hofmann für die Gams (Bubenik und Lochman 1956, Hofmann 1989). Die vom Reh bevorzugten Pflanzenarten müssen in der Regel weniger oft wiedergekaut werden und sind schneller verdaut, verbleiben also nicht sehr lange im Pansen. Doch frische Triebe und Kräuter sind nicht zu jeder Jahreszeit und auch nicht in jedem Habitat zu finden. Und warum müssen es so viele verschiedene Pflanzen pro Pansenfüllung sein, die das Tier aufnimmt? Gemäß der „Optimal Foraging Theory“ könnte man erwarten, dass wenn ein Wiederkäuer eine schmackhafte und schnell verdauliche

Futterquelle aufgetan hat, es einen möglichst großen Anteil seines Nahrungsbedarfs damit deckt, statt noch mehr Energie aufzuwenden um weitere, andere Pflanzenarten aufzunehmen. An Hand von Beobachtungen und Panseninhaltsanalysen konnte aber gezeigt werden, dass Rehe sehr viele verschiedene Arten pro Tag aufnehmen. Für das Reh ist ein Spektrum von weit über 300 Pflanzenarten bekannt, welche es aufnimmt. Zwar machen einige wenige Arten ein Großteil der aufgenommenen Nahrung aus, aber es sind Anteile vieler weiterer Arten pro Pansenfüllung zu finden (Klötzli 1965).

Seit einigen Jahren wurde die Sichtweise erweitert, die einen Einblick in die „Beweggründe“ der Tiere für ihre Nahrungswahl gibt, durch die „Nutritional Balancing Theory“. Entsprechend der Theorie, streben die Tiere eine ausbalancierte Äsungs- und Nährstoff-Mischung und Energieversorgung an, welche jedoch saisonal und regional variiert. Dies vermutete schon Westoby 1974 (Westoby 1974), wurde durch Arbeiten wie z.B. von Miquelle & Jordan (1979) schon im letzten Jahrhundert dargelegt, aber durch die Nutritional Balancing Theory erst wirklich bekannt gemacht (Simpson et al. 2004, Felton et al. 2016, Raubenheimer et al. 2016). Diese Balance zu jeder Jahreszeit und in jedem Habitat allein durch die Aufnahme einer ausreichend diversen Äsung zu erreichen ist jedoch nicht einfach.

Es ist bekannt, dass die Nahrungswahl des Rehs sehr stark vom Habitat abhängt. Dies konnten z.B. Anke et al. (2007) mit ihren Auswertungen demonstrieren.

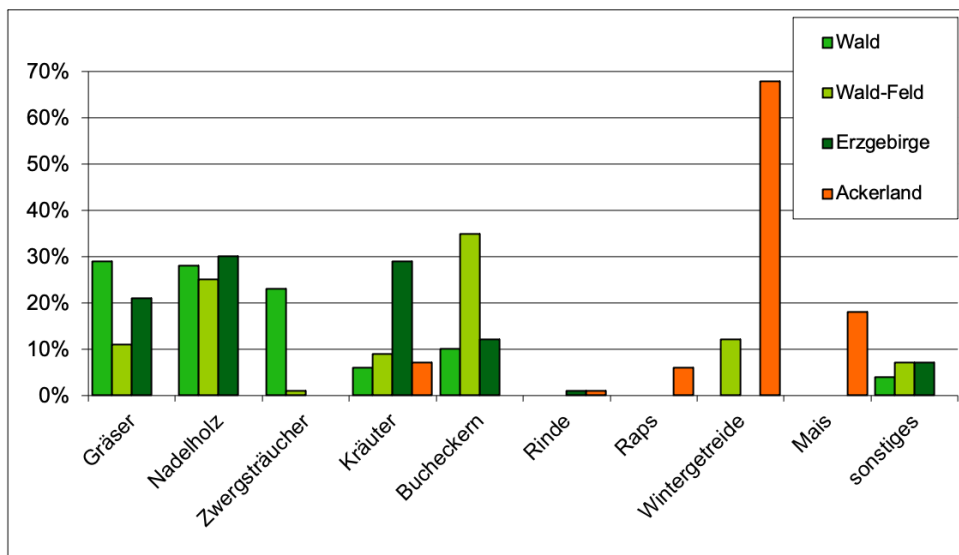


Abbildung 1: Habitat-bedingte Nahrungswahl von Rehen (König 2022 nach Anke et al. 2007)

Die unterschiedlich verfügbaren oder gewählten Nahrungsmittel haben dabei eine sehr unterschiedliche Verdaulichkeit, Nährstoffzusammensetzung und/oder Energiegehalt. Defizite könnten, statt durch Migration, durch eine sehr flexible Ernährungsstrategie, z.B. durch das

vermehrte Äsen insgesamt oder das Äsen bestimmter Pflanzengruppen, ausgeglichen werden (Holand 1992, Clauss et al. 2010).

Bei den Wiederkäuern ist immer noch ein weiterer Aspekt zu beachten: Die Tiere leben in Symbiose mit ihren Mikroorganismen des Verdauungstraktes, insbesondere des Pansens bzw. Retikulumens. Diese machen eine Verwertung der pflanzlichen Nahrung in metabolisierbare Energie erst möglich, da die Tiere selber keine körpereigenen Enzyme zur Verwertung pflanzlicher Nahrung produzieren können (Bauchop 1977). Die aufgenommene Nahrung muss also nicht in erster Linie dem Wirtstier genügen und schmecken, sondern muss alle wichtigen Nährstoffe enthalten, um das System des Pansens und seiner Bewohner aufrecht zu erhalten. Da das ruminale Mikrobiom aus diversen Organismengruppen, wie Bakterien, Protozoen, Pilzen und Archaeen, und auch diversen Spezies zusammengesetzt ist, eröffnet sich dadurch ein weiterer, potentieller Ansatzpunkt, um den hohen Adaptionsgrad unserer Wildtiere zu verstehen. Im Gegensatz zu unseren domestizierten Tieren, ist über das Mikrobiom von Wildwiederkäuern nur sehr wenig bekannt (Ishaq und Wright 2015). Nur wenige Tierarten wurden bisher überhaupt hinsichtlich ihrer Mikrobiota studiert. Zudem gehen diese über eine Beschreibung der mikrobiellen Artenzusammensetzung an Hand weniger Einzelproben selten hinaus. Inwiefern sich saisonale oder Habitat-spezifische Adaptionen in der Mikrobiota widerspiegeln ist bisher kaum untersucht. Neueste Erkenntnisse z.B. über diverse Zusammenhänge zwischen der Mikrobiota und Krankheiten bei Menschen lassen aber auf ein hohes Potential in diesem Forschungsbereich schließen. Einige interessante Aspekte konnten jedoch für Wildwiederkäuer schon im Ansatz beleuchtet werden. So ist z.B. bekannt, dass speziell tierische Bewohner der Hochlagen eine sehr diverse Mikrobiota aufweisen, im Gegensatz zu Bewohnern der Tieflagen (Zhang et al. 2016, Huang et al. 2022, Li et al. 2022). Hier scheint also eine spezielle Anpassung an das Leben in extremen Lebensräumen vorzuliegen. Ähnliches lässt sich auch bei der Gams vermuten. Bei den Rehen könnte die Mikrobiota sehr Habitat-spezifisch adaptiert sein.

Aber inwieweit sind diesbezüglich Adaptionen möglich und was benötigt dieses komplexe System der Mikroorganismen, um dem Wirt eine optimale Energieversorgung zu gewähren? Nach dem Modell von Hofmann (1989), werden Reh und Gams nicht nur sehr spezielle anatomische und physiologische Anpassungen zugeschrieben. Speziell den sogenannten Konzentratselktierern, wie dem Reh, wird eine sehr niedrige Toleranz gegenüber einem erhöhten Rohfasergehalt im Pansen zugeschrieben. Und aus den Merkmalsbeschreibungen wurde von Hofmann abgeleitet, dass die Tiere nur leicht verdauliche, nährstoffreiche und hoch energetische Äsung zu sich nehmen können und müssen. Hoch energetisch wird hier gleich gesetzt mit proteinreich. Hohe Rohfaseranteile wären für diese Art unverdaulich auf Grund fast gänzlich fehlender zellulolytischer Bakterien. Faserreiche Nahrung würden die Tiere auf Grund der hauptsächlich amylolytischen Bakterien meiden. (Hofmann 1978, Hofmann 1978)

Eine statistische Behandlung der Frage, auf der die Behauptung beruht, dass sogenannte KS einen höheren Proteinbedarf haben als Raufutterfresser (RF), ist jedoch nicht bekannt (Clauss et al. 2008). Vergleiche des experimentell ermittelten Eiweißerhaltungsbedarfs zwischen KS und RF-Arten (Robbins 1993, Clauss et al. 2003) deuten jedoch nicht auf einen relevanten systematischen Unterschied zwischen den Ernährungstypen hin.

Hinreichende Nachweise dafür, dass auch Intermediärtypen (IM) und auch die sogenannten KS faserreiche Nahrung aufnehmen (Drescher-Kaden und Seifelnasr 1977, Deutsch et al. 1998, Anke et al. 2007) und das Wildwiederkäuer große Mengen an zellulolytischen Bakterien besitzen, sind zudem mittlerweile erbracht (Sundset et al. 2007, Ishaq und Wright 2012, Henderson et al. 2015, Ricci et al. 2019). Aus der Forschung an Hauswiederkäuern ist zudem bekannt, dass die Kohlenhydrate der entscheidende Energielieferant sind und der Proteinbedarf zu großen Anteilen über mikrobielles Protein gedeckt wird (Kirchgeßner et al. 2008).

Trotzdem wird in vielen Kreisen im Bereich der Wildbiologie hartnäckig an der Auffassung festgehalten, sei es unter Praktikern oder auch Gelehrten. Auch auf aktuellen Tagungen hört man immer wieder die Argumentation, die Tiere würden nur den Proteinen hinterherlaufen, speziell die sogenannten KS, und diese wären der wichtigste Energielieferant für unsere Wildtiere. Und im Winter, wenn der Gehalt an Proteinen in der vorhandenen Äsung stark sinkt, liefern sie schnell Gefahr, ein Energiedefizit zu erleiden.

Um zu verstehen, wie aufgenommene Äsung und Energieversorgung in Verbindung stehen, welche Ansprüche die Arten zu welcher Jahreszeit und in welchen Habitaten haben und was eine artgerechte Ernährung ist, muss das System des Wildwiederkäuers ganzheitlicher betrachtet werden. Angefangen bei der Wahl der aufgenommenen Äsung, den enthaltenen Rohnährstoffen, der anatomischen und physiologischen Anpassung des Verdauungsapparates, bis hin zur Verarbeitung durch Mikroorganismen zu resorbierbarer Energie. Die Untersuchung zweier Arten mit gänzlich gegensätzlicher saisonaler Strategie bringt dabei noch einen weiteren, interessanten Aspekt mit ein.

1.2 Reh und Gams – hochentwickelte Herbivore

Rehe und Gämsen sind hochentwickelte Herbivore und Wiederkäuer, speziell angepasst an die Verwertung pflanzlicher, faserreicher Nahrung. Die Vormagenfermentation an sich und ihre Kombination mit einem Mechanismus der Vormägen zur Sortierung und Zerkleinerung ist die erfolgreichste Anpassung an die Herbivorie (Clauss et al. 2010).

Über pflanzliche Nahrung den eigenen Energiebedarf zu decken ist aber keine Selbstverständlichkeit, da sämtliche herbivore Tiere keine körpereigenen Enzyme zum Abbau

von pflanzlicher Nahrung besitzen. Sie sind hierbei sämtlich auf die symbiotische Unterstützung ihrer mikrobiellen Bewohner des Gastro-Intestinal-Traktes angewiesen. Diese ermöglichen die Umwandlung in resorbierbare Energie. (Dehority 2003)

Natürlich haben Herbivore im Laufe der Evolution auf diversen Ebenen Anpassungen zur Unterstützung entwickelt. Die Anpassung erfolgt auf diversen Ebenen: anatomisch, physiologisch und ethologisch. Die Wiederkäuer haben vor allem auf der anatomischen Ebene mit der Entwicklung der mehrkammerigen Mägen eine stark nahrungsorientierte Evolution durchlaufen. Ihr System aus Retikulorumen (Pansen & Netzmagen), Omasum (Blättermagen) und Abomasum (Labmagen) erlaubt eine lange Retentionszeit der pflanzlichen Nahrung im Magenbereich, was den dort lebenden Symbionten die Chance zum Abbau bietet.

Andere herbivore Arten sind dagegen z.B. auf die Vorverdauung der Nahrung im Blinddarm und dem anschließenden erneutem Fressen der vorverdauten Nahrung spezialisiert, wie Hasenartige oder Nagetiere (Slade und Robinson 1970, Ouellette und Heisinger 1980). Die verschiedenen Mechanismen hängen natürlich auch stark von der Größe eines Organismus ab. Der weltweit kleinste Wildwiederkäuer ist der Kleinkantschil (*Tragulus kanchil*), in unseren Breiten ist das Reh, auf das Gewicht bezogen, der kleinste Wildwiederkäuer.

Bei Wiederkäuern unterscheidet man klassisch nach den bereits erwähnten, von Hofmann beschriebenen drei Äsungskategorien oder Fraßtypen. Diese Einteilung von Hofmann beruhte vor allem auf anatomischen, sowie physiologischen Merkmalen, wie der Größe des Pansens, der Speicheldrüsen oder der Anzahl an Äsungsperioden pro Tag. Anatomische, physiologische und ethologische Aspekte stehen hierbei in komplexer Wechselwirkung. Andere, aktuellere Studien beziehen die Klassifizierung eher auf physikalische und botanische Eigenschaften der aufgenommenen Äsung. Danach äsen manche Arten vorwiegend Gräser (im Englischen „grazer“) und andere Arten eine Mischung aus Kräutern, Stauden, Blättern und Zweige von Gehölzen („browser“) (Clauss et al. 2008). Ein weiterer Aspekt aktuellerer Studien ist die Postulation, dass die Übergänge zwischen den Ernährungstypen als fließend anzusehen sind und man eher von einem „Grazer-Browser-Kontinuum“ sprechen muss (Pérez-Barbería et al. 2004). Darauf soll später noch detaillierter eingegangen werden. Um die komplexen Wechselwirkungen zu verstehen, betrachten wir zuerst die anatomischen Unterschiede.

Anatomische Adaptionen der sogenannten KS sind, im Vergleich zu den anderen Ernährungstypen, große Speicheldrüsen, ein kleines Retikulorumen mit homogenerer Struktur, eine große Durchlassöffnung zum Omasum, ein dichter, homogen verteilter Zottenbesatz (Papillae) im Pansen, ein voluminöser Blinddarm und langer Dickdarm, sowie eine größere Leber. (Kay et al. 1980, Hofmann 1991, Clauss et al. 2009)

Die anatomischen Adaptionen beeinflussen wiederum die Physiologie. Größere Speicheldrüsen können mehr Komplex-bildende Speichelproteine bilden, welche wichtig sind

für die Verbindungen mit pflanzlichen Sekundärstoffen (wie z.B. Tannine) (Robbins et al. 1987, Robbins et al. 1995) und welche sich in höheren Anteilen in der KS-Nahrung finden (Clauss et al. 2008). Abhängig von der Dosis, können pflanzliche Sekundärstoffe die Verdaulichkeit negativ oder positiv beeinflussen oder toxisch wirken (Freeland und Janzen 1974, Bryant et al. 1992). Als positive Effekte sind z.B. die Reduktion von Endoparasiten und Durchfall bekannt (Min et al. 2003).

Da das Retikulum kleiner und weniger strukturiert ist, wird weniger Äsungsmenge pro Äsungsperiode aufgenommen. Dafür ergeben sich pro Tag mehr Äsungsperioden, 8-12 Perioden beim Reh (Bubenik und Lochman 1956, Hofmann 1989) und bei der Gams 5-6 (Hofmann 1989). Ein höherer Anteil an Gräsern, mit langfaserigen Bestandteilen, wie sie ihn Gams oder Raufutterfresser aufnehmen verweilt relativ lange im Pansen und wird oft wiedergekaut, bis zu einer kleinen Partikelgröße. Die Äsung der Rehe verweilt in der Regel kürzer im Pansen und kann, auf Grund der größeren Durchlassöffnung zum Omasum, auch in noch etwas größeren Partikeln weitergeleitet werden (Hofmann 1989, Hofmann 1991). Ein hoher Anteil an synthetisierten flüchtigen Fettsäuren wird bereits im Pansen über den ausgeprägten Zottenbesatz resorbiert. Eine ausgeprägte Stratifikation des Nahrungsbreis, wie bei domestizierten Hauswiederkäuern lässt sich im Pansen aber nicht finden. Allerdings scheint dies generell bei Wildwiederkäuern nicht so stark ausgeprägt zu sein, wie bei Hauswiederkäuern, wie Untersuchungen an Reh und Mufflon zeigten (Clauss et al. 2009). Der Panseninhalt vom Reh war aber zähflüssiger als der vom Mufflon und zwischen dorsalem und ventralem war im Gegensatz zum Mufflon kein Feuchtigkeitsunterschied festzustellen. Die Ergebnisse lassen vermuten, dass die Partikelsortierung beim Reh, im Gegensatz zum RF, nur auf das Retikulum beschränkt ist.

Der voluminöse Blinddarm und der lange Dick- bzw. Grimmdarm ermöglichen eine Nachgärung, zusätzliche Nährstoffabsorption und einen effektiven Wasserentzug (Hofmann 1978). Der weitergeleitete Panseninhalt ist beim Typ Reh deutlich feuchter, als z.B. beim Mufflon (Clauss et al. 2009).

Die größere Leber hilft beim Abbau toxischer Bestandteile, welche durch die vermehrte Aufnahme von Äsung mit hohem Gehalt an Sekundärstoffen vermehrt anfallen (Clauss et al. 2010).

Beim typischen RF dagegen ist der Rumen deutlich größer und stärker unterteilt, mit heterogenem Zottenbesatz (bei extremen Weidegängern: dorsale und ventrale Schleimhäute ohne Papillen) (Clauss et al. 2009), so dass verschiedene funktionelle Bereiche entstehen.

Omasum und Abomasum sind größer, Speicheldrüsen und Leber kleiner.

Die Äsungsperioden sind weniger, allerdings nehmen die Tiere pro Periode mehr Äsung auf, welche häufiger wiedergekaut wird. Bei jedem Wiederkäuen gelangt erneut basischer

Speichel in den Pansen, welcher das saure Milieu abpuffert. Im Pansen selber findet sich, zumindest bei den Hauswiederkäuern, eine deutliche Stratifizierung und klare funktionelle Bereiche (Hofmann 1989).

Mischäser wie die Gams bewegen sich im Mittelfeld dazwischen. Während die Gämsen im Sommer bis Winter eher zum Typ des KS tendieren, lässt sich gegen Winterende/ Frühlingsbeginn eine extreme Pansenvergrößerung beobachten, was zu dieser Jahreszeit die Tendenz zum RF deutlich macht (Hofmann 1978). Die Gämse ist als Bewohner der Hochlagen nochmal etwas Besonderes, da sie sich an extremere saisonale Bedingungen anpasst als Bewohner des Flachlands. Bubenik tendiert auf Grund des selektiven Äsungsverhaltens der Gams dazu, sie eher als Selektierer statt als Mischäser zu sehen (Bubenik 1984).

Die Unterteilung der Ernährungstypen nach anatomischen und physiologischen Aspekten und deren Untersuchung war wichtige Pionierarbeit zum besseren Verständnis der Wildtierernährung. Über diese Aspekte hinaus wurden allerdings Rückschlüsse auf Nahrungswahl und Grenzen der Verdaubarkeit bestimmter Nährstoffe gezogen, welche nicht auf Datengrundlagen basieren (Robbins et al. 1995, Pérez-Barbería et al. 2004, Clauss et al. 2008).

Bei der Wahl der aufgenommenen Äsung bzw. der Definition des Äsungsspektrums, welches die einzelnen Typen verwerten können, wurden klare Unterschiede zwischen den drei Ernährungstypen gezogen. Die RF wie Schafe und Kühe äsen demnach hauptsächlich Gräser mit hohem Rohfaseranteil. IM wie z.B. das Rotwild nehmen vorwiegend Gräser, Kräuter, aber auch Blätter und verholzte Pflanzenteile auf. Und die sogenannten KS äsen hauptsächlich junge Blätter, Triebe, Kräuter und Knospen, welche am besten protein- und energiereich sein sollten (Hofmann 1973). Nach damaligem Stand des Wissens ist Hofmann davon ausgegangen, dass Rehe kaum zellulolytische Mikroorganismen besitzen und nicht in der Lage wären, Pflanzen mit hohen Faseranteilen zu verwerten. Mit den damals zur Verfügung stehenden Analysemethoden war dies auch schwer nachweisbar. Vornehmlich Ciliaten und größere Bakteriengattungen ließen sich unter dem Mikroskop identifizieren. Wobei beim Reh bis heute nur eine Ciliatengattung nachgewiesen ist (*Entodinium*) und in vielen Pansen Ciliaten sogar gänzlich fehlten (Drescher-Kaden und Seifelnasr 1977, Deutsch et al. 1998, Clauss et al. 2011). Dies hätte eigentlich auf ein großes Potential von Bakteriengattungen oder anaeroben Pilzen hindeuten können. Das unter Ihnen auch faserverwertende Gattungen sein müssen, darauf hätten wiederum weitere Arbeiten hinweisen können. Recht frühe Arbeiten wie z.B. von Deutsch et al. aus dem Jahr 1998 (Deutsch et al. 1998) haben bei Rehen im Pansen schon hohe Zelluloseanteile (bis zu 21%) und zellulolytische Aktivitäten

nachgewiesen. In einer weiteren Arbeit (Drescher-Kaden und Seifelnasr 1977) wiesen die Rehe in einem Gebiet sogar einen höheren Rohfaseranteil im Pansen auf als Damhirsch und Mufflon.

Natürlich hat jede Art ihre präferierten Nahrungspflanzen an deren Verdauung es vorrangig adaptiert ist. Rinder- und Schafartige (Raufutteräser) äsen überwiegend Gräser, für Arten wie Rotwild oder Gämsen (Mischäser) sind Gräser immer noch ein wichtiger Bestandteil der Äsung, allerdings variieren die Anteile saisonal und regional. Für Rehe oder Elche (sogenannte Konzentratselektierer) bilden Gräser einen eher geringen Anteil der Nahrung, sie nehmen vor allem verschiedene Pflanzenteile von Sträuchern, Laub- und Nadelhölzern, Kräuter und Stauden zu sich (Kioroglanidis 1981). Gräser scheinen für diese Art tatsächlich schwer verdaulich zu sein. Allerdings nicht auf Grund eines hohen Gesamtrohfaseranteils, sondern vermutlich entweder auf Grund der Abrasivität bzw. physikalischen Eigenschaften (Clauss et al. 2003) oder des Hemizelluloseanteils, welcher in Gräsern deutlich höher ist als z.B. in Laub (Renecker und Hudson 1988, Clauss 2000). Es geht nicht in darum wie viele Fasern die Tiere fressen, sondern welche (Clauss et al. 2008). Beispiele von sogenannten Konzentratselektierern mit Verdauungsproblemen von langfaseriger Nahrung sind für Elche und Giraffen beschrieben (Clauss 2000, Hummel et al. 2008). Wenn man Elche z.B. in der Haltung längerfristig mit Heu als Hauptfaserquelle ernährt, erkranken diese in absehbarer Zeit am „Wasting-Syndrome-Complex“ (WSC), ein Symptomkomplex mit chronischer Abmagerung welcher die Lebenserwartung der Tiere drastisch senkt (Clauss 2000). Trotz steter Futtergabe „Verhungern“ die Tiere vermutlich auf Grund verschiedener Störung des Verdauungstraktes, wie allergischen Reaktionen des Darmepithels oder einer gestörten Darmflora (Clauss 2000). Andere Zellulose- oder Lignin-reiche Pflanzenteile, mit polygonalen statt länglichen Bruchmustern, können die Tiere aber sehr gut verwerten (Clauss et al. 2008). Die Wahl der Äsung wird auch nicht nur durch den Grad der Verdaulichkeit oder einen hohen Anteil an Rohproteinen beeinflusst. Weitere Rohnährstoffgruppen, verschiedene Faserfraktionen, sowie pflanzliche Sekundärstoffe können einen Einfluss haben und manchmal auch einfach die Verfügbarkeit. Hierbei ist der saisonale und regionale Hintergrund zu beachten (Klötzli 1965). So können einzelne Pflanzen, die in einem Habitat oder zu einer Jahreszeit nur selten geäst werden, in anderen Bereichen oder zu anderen Jahreszeiten stark präferiert werden, weil sie z.B. hier nur selten vorkommen. Während manche Arten stark verbissen werden wird von anderen im „Vorbeigehen“ jeweils nur ein Bissen genommen. Die wirklich stark präferierten Äsungspflanzen stellen einen relativ kleinen Anteil an der Gesamtmenge der Pflanzen dar, welche Rehe verbeißen. Klötzli hat 1965 in seiner Arbeit bei 500 untersuchten Pflanzentaxa ein Verbiss an 70% der Taxa feststellen könne, was 350 Arten entspricht (Klötzli 1965). Nur 12% der untersuchten Pflanzen hat er als beliebte, sprich stark

und regelmäßig verbissene, Arten eingestuft. Insgesamt umfasst der Speiseplan aber eine Vielzahl an Arten. Selbst augenscheinlich giftige Pflanzen sind unter den beliebten Äsungspflanzen dabei. Die Anfälligkeit einer Art für Verbiss hängt, nach seinen Beobachtungen zur Folge, aber auch stark vom Standort und den umgebenden weiteren Arten ab. Die Beliebtheit einer Art kann im Jahresverlauf zudem stark schwanken. Starke Habitat- und saisonal abhängige Schwankungen in der Äsungswahl, welche nicht allein auf die jeweilige Hauptvegetationszeit der einzelnen Pflanzenarten zurückzuführen sind, konnten auch Tixier und Duncan beschreiben (Tixier und Duncan 1996). Aus den von Ihnen berücksichtigten Studien konnten sie folgende Präferenzen ableiten: Laubbäume und Sträucher sowie wilde Kräuter sind zu jeder Jahreszeit und in jedem Habitat-Typ wichtiger Bestandteil der Nahrung für Rehe (siehe auch Klansek (2005)). Die bevorzugten Arten unterscheiden sich aber stark je nach Habitat und die Gewichtung pro Saison ist ebenfalls stark Habitat-abhängig (Tixier und Duncan 1996). In Nadelwäldern und in den Übergangs- bzw. Mischhabitaten, zwischen Wald und Agrarlandschaft, werden Wildkräuter z.B. am stärksten im Sommer geäst, während sie in der reinen Agrarlandschaft und im Laubwald im Frühjahr ihren Höhepunkt haben. Brombeeren scheinen vor allem in Laubwäldern eine hohe Relevanz zu haben (am stärksten im Winter), Heidel- und Blaubeere im Nadelwald. Efeu gewinnt in der Agrarlandschaft im Winter an Bedeutung, während es in Laubwäldern und Mischhabitaten ganzjährig Teil der Nahrung ist. Samen und Früchte scheinen im Nadelwald fast keine Rolle zu spielen, in der Agrarlandschaft bilden sie im Winter und Sommer den größten Teil der aufgenommenen Äsung. Im Mischhabitat im Herbst und Winter und im Laubwald spielen sie nur im Herbst (Eicheln) eine größere Rolle. Pilze finden sich, nicht verwunderlich, vor allem im Herbst in der Nahrung, verstärkt im Mischhabitat und im Nadelwald. Gräser sind vor allem im Frühjahr und Winter Teil der Nahrung, vermehrt in der Agrarlandschaft. Dies bestätigen auch die Analysen von Klansek (2005). In der Arbeit von Klansek lässt sich zudem eine Zunahme in der Diversität der aufgenommenen Äsung erkennen mit zunehmender Höhenlage, vom Agra- über Hügel- und Bergland bis ins Gebirge.

Die Äsung der Gams dagegen besteht zum überwiegenden Teil aus Gräsern, zumindest in den alpinen Lebensräumen (Schröder 1977, Klansek 2004, Trutmann 2009, Andreoli et al. 2016). Die Anteile der einzelnen geästen Pflanzengruppen variiert aber je nach Lebensraum und Jahreszeit stark (Bertolino et al. 2009, Trutmann 2009, Corlatti et al. 2022). Eine Studie aus den Pyrenäen weist z.B. in den Sommermonaten ganz andere Schlüsselarten aus, wie z. B. *Calluna vulgaris* (Besenheide) und *Cystisus spp.* (Geißklee bzw. Ginster). Kräuter und Gräser finden sich hier nur zu deutlich geringerem Anteil in der Äsung wieder (Espunyes et al. 2019). Aus Neuseeland ist dagegen ein starker Fokus auf Gehölze (83% der Äsung) beschrieben (Yockney und Hickling 2000). Die Gams lebt hier allerdings in Waldgebieten auf

Meereshöhe. Der Anteil an Gehölzen in der Gamsnahrung könnte aber auch im alpinen Bereich im Zuge des Klimawandels steigen, da diese zunehmend die alpinen Graslandschaften besiedeln (Espunyes et al. 2019).

Die starke Durchmischung verschiedenster Pflanzenarten bei der Nahrungsaufnahme lässt sich dadurch erklären, dass die Tiere eine ausgewogene, ausbalancierte Nahrung anstreben, die Ihnen trotzdem ausreichend Energie liefert. Dahinter stehen einmal die Theorie des „Optimal Foraging“ und die „Nutritional Balancing Theory“.

Unter der „Optimal Foraging Theory“ wurde im Bereich der Wildwiederkäuer hierunter lange und wird leider immer noch oft verstanden: möglichst Pflanzen mit maximalem Proteingehalt fressen. Beobachtungen der Nahrungswahl von Herbivoren, oder auch die Analyse deren aufgenommener Nahrung führten allerdings zu dem Schluss, dass noch weitere Prinzipien greifen müssen. Vor allem Wiederkäuer stellen hier ein sehr spezielles System dar.

Bei Wiederkäuern reicht es nicht, die aufgenommene Pflanze an sich und deren Inhaltsstoffe zu betrachten, da sie Ihren Energiebedarf nicht allein durch die Aufnahme der in der Pflanze enthaltenen Nährstoffe decken. Bei ihnen ist das oberste, wenn auch vermutlich passive Ziel bei der Nahrungsaufnahme, die Versorgung ihrer Mikroorganismen und nicht, dass sie nur Nahrung aufnehmen, die sie selbst gut verdauen können. Das durch Nahrung aufgenommene Protein macht nur einen geringen Teil dessen aus, welches das Tier reell verdaut. Außerdem wird das aufgenommene, pflanzliche Protein fast gänzlich und direkt von den Mikroorganismen verwertet und zu Ammoniak umgebaut (Dehority 2003, Millen et al. 2016). Zudem ist zu beachten, dass ein „Teil des gemessenen Stickstoffs entweder aus sekundären Pflanzeninhaltsstoffen stammen oder an solche gebunden vorliegen kann“ (aus Clauss 2010, Seite 27 (2010)) (Robbins 1983).

Die Verwertung des Proteins durch Mikroorganismen könnte man als Verlust sehen, allerdings „investiert“ der Wirt damit in eine viel wertvollere Ressource: Symbionten, die ihm helfen, andernfalls unverdauliche Kohlenhydrate in resorbierbare Energie zu verwandeln und die selber als weitere wichtige Eiweißquelle dienen. Die Mikrobiota der Wildwiederkäuer braucht aber mehr als leicht verdauliche Proteine und wasserlösliche Kohlenhydrate um den „Laden am Laufen zu halten“. Auch die ruminale Mikrobiota benötigt eine ausbalancierte Äsungs- und Nährstoff-Mischung.

Eine weitere Theorie für die Erklärung der Bedeutung der Äsungsvielfalt bezieht sich auf die sekundären Pflanzeninhaltsstoffe. Da diese in der Nahrung von KS zum Teil in hohen Dosen vorkommen können, verbeißen die Tiere möglichst viele verschiedene Pflanzen, damit sie immer nur kleine Dosen bestimmter toxischer Stoffe zu sich nehmen, welche das Tier abbauen kann (Fowler 1983). Oder es könnte zur Entgiftung aufgrund der Wechselwirkungen

zwischen verschiedenen Toxinen kommen (Burritt und Provenza 2000). Dies ist sicherlich ein weiterer Vorteil einer vielfältigen Äsung, allerdings ist schwer zu identifizieren, inwieweit hier positive und negative Aspekte der Sekundärstoffe ins Gewicht fallen und ob diese vorrangig den Geschmack oder die Verdaulichkeit beeinflussen.

Natürlich essen Tiere, wie auch wir Menschen, nicht immer rein rational. Das Reh hat, wie schon erwähnt, einen sehr naschhaften Charakter. Sowie andere Wildwiederkäuer aber auch, kann es aktiv gegensteuern, wenn es zu viel leicht verdauliche Nahrung aufnimmt. Faserreiche Äsung hilft als Puffer um den pH-Wert zu stabilisieren (Banakar et al. 2018). Pflanzen mit hohen Anteilen an sekundären Pflanzenstoffen können vorbeugend gegen Blähungen helfen (McMahon et al. 2000).

Neben dem ethologischen Aspekt der aktiven Futterwahl, gibt es auch Einflüsse, die Reh und Gams zur Anpassung zwingen. Bei der Gams tritt hier vor allem der saisonale Effekt stark in den Fokus, welcher sich z.B. stark auf die Wetterbedingungen und die Nahrungsverfügbarkeit auswirkt (Espunyes et al. 2019). Arten mit ausgeprägten Wanderbewegungen führen diese meist vorrangig zur Verbesserung der Versorgung durch und nicht allein auf Grund der Wetterbedingungen oder kalter Wintertemperaturen. Im Hochgebirge spielt sicherlich beides eine Rolle. Statt ausgeprägter „horizontaler“ Migration und dem damit oft einhergehendem extremen Wechsel des Habitats, migrieren die Gämsen vertikal. Von den Hochebenen, welche die Tiere vornehmlich im Sommer und Herbst aufsuchen, ziehen sie im Winter runter in die tieferen Lagen mit Wald- und Latschenkiefergebieten (Schröder 1971).

Rehe sind zumeist im Jahresverlauf nicht so starken Schwankungen ausgesetzt, was Wetterbedingungen und Nahrungsverfügbarkeit angeht, sie besetzen aber Habitate mit ganz unterschiedlichen Vegetationsprofilen. In Mischwäldern, Wäldern mit Monokulturen, Gebirgswäldern, im Gras- und Offenland, in der Agrarlandschaft und diversen Mischformen davon. Eine wichtige Rolle bei der Adaption an die stark wechselnden Bedingungen, speziell an wechselnde Nahrungsverfügbarkeiten, spielt das ruminale Mikrobiom von Wiederkäuern. Bei Bewohnern der Hochlagen spiegelt sich der Grad der Anpassung durch eine besonders divers zusammengesetzte Mikrobiota und eine Steigerung der mikrobiellen Aktivität wider. Dies ist vor allem von mehreren Arten des tibetischen Qinghai-Plateaus bekannt und beschrieben (Zhang et al. 2016, Huang et al. 2022, Li et al. 2022).

Rehe dagegen finden sich zwar seltener in den Hochlagen, aber von nördlich des Polarkreises bis in den mediterranen Raum (Sempéré et al. 1996) und sie weisen nur verhältnismäßig kleinräumige Migrationsmuster auf. Nur ein kleiner Anteil der Population migriert überhaupt, und das vornehmlich im Frühjahr oder im Herbst bedingt durch die Pflanzenproduktivität. Rehe in alpinen Bereichen migrieren am häufigsten (Peters et al. 2019). Eine derart vielfältige

Habitatnutzung bedingt ein hohen Adaptionsgrad, der sich wahrscheinlich auch im Mikrobiom widerspiegeln dürfte. Vom Elch sind Habitat-spezifische Anpassungen auf mikrobieller Ebene schon bekannt (Ishaq und Wright 2014), für Rehe wurde dies noch nicht untersucht. Insgesamt ist die Studienlage zur Mikrobiota von Wildwiederkäuern aber noch sehr begrenzt. Hauswiederkäuer sind dagegen deutlich besser erforscht. Für Rehe sind bisher 4 Studien bekannt, die auf Gensequenzierungsmethoden beruhen, mit einer Probenzahl von 3-19 Proben (Li et al. 2014, Ostbye et al. 2016, Ricci et al. 2019, Wilson et al. 2019). Li et al. untersuchten dabei das Chinesische Reh (*Capreolus pygargus*). Für die Pyrenäen-Gams (*Rupicapra pyrenaica ornata*) ist eine Studie bekannt auf der Basis von 5 Lösungs-Proben (Smoglica et al. 2022). Das Mikrobiom ist essentiell für die Wildwiederkäuer. Wie auch der menschliche Organismus, sind Wildwiederkäuer nicht in der Lage, körpereigene Enzyme zu generieren, welche pflanzliche Nahrung erfolgreich aufschließt. Dafür leben sie in Symbiose mit Mikroorganismen.

Die von den Symbionten generierte „Energie“ wird vom Wirtstier vor allem in Form von flüchtigen Fettsäuren absorbiert. Der tägliche Energiebedarf der Wildtiere kann im Jahresverlauf, aber auch im Tagesverlauf stark schwanken. Durch Bewegung oder Stress wird er bei Rehen z.B. um 200-300% erhöht (Weiner 1977). Auch Trächtigkeit und Laktation können einen starken Einfluss auf die Bedarfshöhe haben (Mauget et al. 1997).

Aus der vorhandenen Literatur ist ein Erhaltungsbedarf für Rehe zwischen 3,3 MJ und 5,4 MJ pro Tag und Reh bekannt, in Abhängigkeit von der Saison und Altersklasse (Drodz und Osiecki 1973, Weiner 1977, Bubenik 1984, Dryden 2011). Die reelle durchschnittliche Energieaufnahme pro Tag liegt im Mittel nochmal deutlich höher.

In Gehegen gehaltenes Rehwild nahm im Jahresmittel ~8 MJ ME/Reh auf, mit dem höchsten Wert im Juni von 10 MJ ME/Reh (Oslage und Strothmann 1988). Onderscheka (1999) und Bauer (2007) gehen bei Störung von einem maximalen Energiebedarf von 17 MJ ME/Tag aus. Dieser Wert ist aber ein reiner Schätzwert und ist nicht mit Daten belegt. Kamphues beschreibt, abhängig von der Altersklasse, eine Energieaufnahme zwischen 8,2-13,2 MJ ME/Tag im Jahresmittel und im Winter zwischen 7,8-12,2 MJ ME/Tag für Rehe in der Haltung (Kamphues et al. 2009).

Für die Gams ist ein Erhaltungsbedarf von 2,5 MJ ME/Tag und eine Energieaufnahme von 9,4 MJ ME/Tag in der offenen Landschaft beschrieben (Hüppop 1995).

Zu verstehen, wie die Mikrobiota von Wildwiederkäuern zusammengesetzt ist, welche Funktionen sie beim Umwandeln der verfügbaren Nahrung in verwertbare Energie erfüllt und wie sie sich regional und saisonal anpasst, kann einen wertvollen Beitrag dazu leisten, die

ernährungsphysiologischen Ansprüche und Flexibilität einzelner Arten deutlich besser zu verstehen.

1.3 Die Bedeutung des Mikrobioms für Wildwiederkäuer

Die wichtigste Rolle beim Aufschluss pflanzlicher Nahrung spielt das ruminale Mikrobiom. Das Mikrobiom ist sehr vielfältig aufgebaut und besteht neben Bakterien aus Pilzen, Protozoen und Archaeen mit mehr oder weniger spezialisierten Aufgaben. Das Mikrobiom bietet dem Wirt im Wesentlichen drei Nutzeffekte (Dehority 2003):

- Pflanzliche Polysaccharide, die normalerweise von den Enzymen der Tiere nicht hydrolysiert werden, werden in Lösung gebracht und stehen als Energiequelle zur Verfügung.
- Die Mikroorganismen können Nicht-Eiweiß-Stickstoff, vor allem fermentiertes Ammoniak, welche vor allem durch den Abbau von pflanzlichem Protein entsteht, für ihr Wachstum nutzen und ihn in mikrobielles Eiweiß umwandeln, das wiederum für den Aminosäurepool der Tiere verfügbar ist, sprich resorbiert werden kann.
- Die Vitaminsynthese durch Mikroorganismen macht das Tier praktisch unabhängig von Nahrungsquellen für alle Vitamine, außer A und D.

Das Mikrobiom wird durch viele Faktoren beeinflusst, z.B. initial durch die Mutter/Genetik und die erste aufgenommene Nahrung, das Habitat, oder die Saison. Es eint eine hohe Adaptivität (Gordon et al. 2002), was Wildwiederkäuern auch kurzfristige Anpassungen ermöglicht, oder die Besiedlung extremer Lebensräume.

Trotzdem können plötzliche und extreme Futterumstellungen zur starken Übersäuerung des Pansens bis hin zur Azidose führen. Dies kann z.B. leicht im Winter passieren, durch die aktive Fütterung von sogenanntem nicht artgerechten „Konzentratfutter“, meist mit einem hohen Getreideanteil. Die Fütterung von Wildtieren im Winter ist eigentlich nur zur sogenannten Notzeit erlaubt und dient, neben dem Gedanken ans Tierwohl, oft auch zur Mast bzw. Zucht von Tieren mit dem Ziel ein hohes Körpergewicht oder ein starkes Geweihwachstum zu fördern (Putman und Staines 2004). Die Tiere sind speziell im Winter aber an sehr faserhaltige Äsung angepasst, insbesondere ihre symbiontischen Mikroorganismen im Gastrointestinal-Trakt.

Den Wiederkäuerpanсен bewohnt eine sehr vielfältige und anpassungsfähige Mikrobiota, welche dem Wirt eine optimale Nahrungsnutzung ermöglicht und darüber hinaus selber eine wichtige Nährstoffquelle darstellt. Am besten untersucht sind mittlerweile wohl die Bakterien und das vor allem bei unseren domestizierten Wiederkäuern. Für die Wildwiederkäuer sieht

das allerdings ganz anders aus. Für ein paar wenige Arten, wie Rentier oder Elch, liegen mittlerweile ein paar Studien vor, welche auf neuesten Gensequenzierungsmethoden beruhen (Sundset et al. 2007, Ishaq und Wright 2014, Salgado-Flores et al. 2016). Für die meisten Wildwiederkäuer liegen, wenn überhaupt, 1-2 Einzelstudien vor. Weitere Schwachpunkte sind die meist sehr geringe Stichprobenanzahl der Studien und das viele Taxa im Pansen von Wildwiederkäuern noch unbestimmt sind. Unklassifizierte Taxa machen eine funktionelle Zuordnung schwer bis unmöglich. Auf der anderen Seite bietet dies auch die Chance, wichtige Grundlagenforschung zu leisten.

1.4 Ziele der Promotion

Die vorliegende Promotion soll der Frage nachzugehen, wie flexibel und adaptiv Reh und Gams sich ernährungsphysiologisch auf die sie umgebende Umwelt reagieren und ob ihre unterschiedlichen ethologischen Anpassungsmechanismen an saisonale Veränderungen sich auch anatomisch und physiologisch widerspiegeln.

Im Detail soll betrachtet werden, wie aufgenommene Äsung und Energieversorgung in Verbindung stehen, welche Ansprüche die Arten zu welcher Jahreszeit und in welchen Habitaten haben und was eine natürliche Ernährung der beiden Arten charakterisiert. Dafür soll ein ganzheitlicher Ansatz verfolgt werden, welcher die Wahl der aufgenommenen Äsung, der darin enthaltenen Roh Nährstoffe, der anatomischen Adaptionen des Verdauungsapparates, die Zusammensetzung der ruminalen bakteriellen Mikrobiota und der durch ihre Verarbeitung entstandenen Fermentationsprodukte und resorbierbare Energie einbezieht. Hierfür wurden folgende Ziele formuliert:

- Darstellung der Roh Nährstoffversorgung von Rehen in charakteristischen und extremen/besonderen bayerischen Habitattypen und der bayerischen alpinen Gamspopulation
- Entwicklung von Habitat-spezifischen und saisonalen Portraits der bakteriellen Mikrobiota im Reh- und Gamspansen und deren Anpassung an wechselnde Nahrungsverfügbarkeiten
- Identifizierung einer bakteriellen Kernmikrobiota für Reh und Gams
- Identifizierung funktioneller Zusammenhänge zwischen aufgenommener Äsung, der sich daraus ergebenden Roh Nährstoffanteile im Pansen, den sich daran adaptierenden bakteriellen Mikrobiota und deren Fermentationsprodukten und der schließlich daraus folgenden Energiedichte für das Wirtstier
- Darstellung der aufgenommenen Energiedichte von Rehen in charakteristischen und extremen/besonderen bayerischen Habitattypen

1.5 Hypothesen

- Rehe und Gämse weisen eine Habitat-spezifische und saisonale Anpassung auf in puncto Äsungswahl, Nährstoffversorgung und Mikrobiota
- Für Reh und Gams stellen Rohfasern einen bedeutenden Rohnährstoff dar, an dessen Verwertung sie sich adaptiert haben
- Die ruminale Mikrobiota beider Arten passt sich an die sich verändernden Nährstoffverfügbarkeiten an und ermöglicht ihnen eine optimale Nutzung der ihnen zur Verfügung stehenden Äsung
- Rehe erleiden in keinem Habitat und zu keiner Jahreszeit ein Energiedefizit

1.6 Methodischer Ansatz

Viele der beschriebenen ernährungsphysiologischen Fähigkeiten, Ansprüche, Adaptionsmöglichkeiten und -grenzen die man Wildwiederkäuern zuschreibt, basieren auf kleinen Stichprobengrößen, oder sind reine Annahmen ohne Datengrundlage. Um die gefundenen Ergebnisse und die darauf wirkenden Einflussfaktoren einwerten zu können, wurde versucht möglichst viele Aspekte zu integrieren. Von Nahrungswahl, über Nährstoffprofile, anatomische Anpassungen, Adaption der Mikrobiota bis hin zu der sich ergebenden Energiedichte. Um den gesteckten Zielen der Untersuchungen gerecht zu werden war pro untersuchtem Faktor eine aussagekräftige Stichprobengröße nötig. Die wichtigen externen Einflussfaktoren Saisonalität und Habitat sollten besonders in den Fokus genommen werden. Ein besonders starker saisonaler Einfluss war bei der Gams auf Grund der stark wechselnden klimatischen Bedingungen im Habitat und der daraus resultierenden Veränderung des Äsungsangebots zu vermuten. Das Reh ist ebenfalls saisonalen Schwankungen ausgesetzt. Vor allem aber der diversen Habitat-Nutzung des Rehs sollte die Studie durch eine ausreichende Auswahl an verschiedenen Habitaten gerecht werden.

Neben der Habitat-Struktur war die gute Erreichbarkeit, die Kooperation vor Ort und die Abwesenheit von Fütterungen entscheidende Faktoren bei der Auswahl der Habitate.

Die möglichst genaue Kenntnis der Habitat-Strukturen und der vorkommenden Vegetation bzw. der dem Wild zur Verfügung stehenden Äsung sind ebenfalls essentiell, um die Ergebnisse der Nährstoff- und Energieversorgung, sowie die Anpassung der Mikrobiota einordnen zu können und um darauf aufbauend Managementempfehlungen formulieren zu können.

Um diese beiden Faktoren zu berücksichtigen, sollte für die Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit neben einer ganzjährigen, 12-monatigen Beprobung für beide Wildarten das Reh in möglichst allen typischen und in den extremen bayerischen Habitattypen beprobt werden. Zudem sollten Habitate mit jeweils hohem Anteil ihrer prägenden Struktur ausgewählt werden, sprich z.B. einem hohen Anteil an Wald- oder Agrarflächen.

Für die Gams wurden im Rahmen dieser Arbeit Proben aus zwei Schwerpunktbereichen, den Mittlere Alpen bei Tölz und den Ostalpen bei Berchtesgaden-Ruhpolding, untersucht. Diese stammen aus den drei alpinen Staatsforstbetrieben Bad Tölz, Ruhpolding und Berchtesgaden. In die Rehstudien sind Proben aus sieben Habitaten eingeflossen, aus ganz verschiedenen bayerischen Wuchsgebieten. Aus dem Niederbayerischen Tertiärhügelland (AG), der Nördlichen Fränkische Platte (ABF), dem Buntsandsteinspessart (BF), dem Oberpfälzer

Becken- und Hügelland (PF), der Münchner Schotterebene (SF), den Allgäuer Molassevorbergen (GSF) und den Chiemgauer Alpen (AMF). Die folgende Habitatlegende stellt die Verteilung der prägenden Strukturen dar. Neben einem reinen Agrar- und alpinen Habitat, sowie drei Waldhabitaten, sind noch zwei anthropogen geprägte Habitate Teil der Analysen, welche anteilig Wald- und Kulturflächen beinhalten. Im Weiteren sollen die prägenden Strukturen und Arten der einzelnen Habitate näher beschrieben werden.

Agriculture		Forest type				Alpine	
AG	ABF	BF	PF	SF	GSF	AMF	

Abbildung 2: Habitat-Legende (englisch) mit Farbcode.

Im Niederbayerischen Tertiärhügelland befindet sich das reine Agrarhabitat (Agriculture, AG). Dies ist hauptsächlich von landwirtschaftlichen Flächen geprägt und wird von einzelnen Waldparzellen (Fichtenwald, 75-80% Fichte (*Picea abies*)) mit Flächen von 22 - 30 ha durchzogen. Der überwiegende landwirtschaftliche Anbau während der Untersuchungszeit bestand in Grünwiesen (33 - 40 %), Winterweizen (16 - 21 %), Silomais (11 - 27 %), Körnermais (3 - 10 %), Gerste (5 - 8 %) und Klee gras (3 - 10 %). In den Übergangsbereichen von Feld und Wald wachsen zahlreiche fruchttragende Baumarten, wie Eiche und Buche, dessen Baumfrüchte den Tieren im Herbst eine kohlenhydratreiche Äsung bieten. Neben dem Reh, kommen gelegentlich noch Wildschweine (*Sus scrofa*) im Gebiet vor. (König et al. 2016)

Die Kulturlandschaft „Agrar-Buchenwald-Habitat“ (Agriculture-Beech-Forest, ABF) befindet sich im Bereich der Haßberge, der Nördlichen Fränkischen Platte. Es setzt sich aus landwirtschaftlich genutzten Flächen, sowie Teilen des Sailershausener Waldes zusammen (Universitätsforstbetrieb Würzburg). Dieser wird durch Buchen- bzw. Eichen-Hainbuchenwälder dominiert. Neben der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) (Ø 21%), dominieren Trauben- (*Quercus petraea*) und Stieleiche (*Quercus robur*) (Eichen Ø 20%), sowie die Hainbuche (*Carpinus betulus*) (Ø 11%). Die Krautschicht ist deutlich diverser als z.B. im Buchenwaldhabitat (BF) und gilt als durchaus strukturreich. Rehe und andere Wildarten profitieren hinsichtlich der Äsung zudem auch hier durch die Baumfrüchte von Eiche und Buche. Auf den Agrarflächen werden verschiedene Getreidesorten, sowie Mais angebaut. Wildschweine kommen hier regelmäßig vor. (Lohr 2015)

Ebenfalls im Norden Bayerns befindet sich das Buchenwaldhabitat im Buntsandsteinspessart (Beech Forest, BF) (Forstbetriebe Rothenbuch und Heigenbrücken). Das Habitat wird dominiert von sauren, kronendichten Haimsimsen-Buchenwäldern (*Luzulo-Fagetum*), mit der

dominierenden Baumart Rotbuche (*Fagus sylvatica*) und Eichen- (Ø 18%), sowie Fichtenanteil (Ø 35%). Die Krautschicht weist oft eine relativ artenarme Bodenvegetation mit säuretoleranten Arten auf. Im Winter ist hier vor allem die Brombeere noch verfügbar fürs Wild. Neben Reh und Wildschwein kommt auch Rotwild (*Cervus elaphus*) in diesem Habitat regelmäßig vor. Die Rehproben wurden allerdings überwiegend aus den rotwildärmeren Bereichen gewonnen. (Bayerische Staatsforsten 2013, Bayerische Staatsforsten 2014)

Im Osten Bayerns, im Oberpfälzer Becken- und Hügelland, liegt das Untersuchungsgebiet Kiefernwald (Pine Forest, PF) (Forstbetriebe Burglengenfeld und Roding). Hier dominieren lichtdurchflutete, beerenkrautreiche Kiefernwälder mit Kiefernbeständen in Reinform oder mit geringem Mischbaumartenanteil, sowie Moorbereiche das Habitat. Dominierende Waldgesellschaften sind Weißmoos-Kiefernwälder (*Leucobryo-Pinetum*) und Kiefern-Moorwälder (*Vaccinio uliginosi- Pinetum sylvestris*) mit der Hauptbaumart Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) (Ø 50% Waldkiefer (*Pinus sylvestris*), Ø 30% Fichte). Die Waldgesellschaften sind relativ artenarm. Auf den nährstoffärmeren Sand- und Kiesböden wachsen neben der Waldkiefer vor allem Zwergsträucher, wie die Blaubeere (*Vaccinium myrtillus*, hier sehr hochgewachsen) oder Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idea*), sowie Moose und Moorbeeren im Kiefern-Moorwald. Während Wildschweine regelmäßiger anzutreffen sind, zieht Rotwild in diesem Gebiet nur durch. (Bayerische Staatsforsten 2015, Bayerische Staatsforsten 2015)

Das Fichtenwaldhabitat (Spruce Forest, SF) liegt im Münchner Süden im Bereich der Schotterebene / Jungmoräne (Forstbetrieb München). Die ausgewählten Flächen sind zu 90% mit Fichtenwald bedeckt, die Fichte (*Picea abies*) dominiert mit 70% die Baumgesellschaft (53% im gesamten Forstbetrieb), Rotbuche findet sich durchschnittlich zu 20%. Der Umbau in artenreiche Mischlaubwälder wird vorangetrieben. Weitere dominierende Waldgesellschaften sind Waldmeister-Buchenwälder und Haimsimsen-Buchenwälder, mit der Hauptbaumart Rotbuche. Die Krautschicht ist relativ divers und ausgeprägt. Als weitere Schalenwildart kommen gelegentlich Wildschweine vor. (Bayerische Staatsforsten 2016)

Die dritte Kulturlandschaft liegt in den Allgäuer Molassevorbergen (Grassland-Spruce-Forest, GSF) im Oberallgäu (Forstbetrieb Sonthofen) und ist geprägt durch Grünlandwirtschaft und kleinräumig differenzierende Waldvorkommen. Es dominieren Bergmischwälder mit den Hauptbaumarten Fichte (Ø 64%), Weißtanne (*Abies alba*), Rotbuche und Ahorn (*Acer pseudoplatanus*) und edellaubholzreiche Fichten-Buchenwälder. Charakteristisch sind zudem die Spirken-Moorwälder. Wildschweine kommen hier selten vor, Rotwild nur in Wintergattern oder durchziehend und Gämsen (*Rupicapra rupicapra*) ausschließlich in den höheren Lagen oder durchziehend. (Bayerische Staatsforsten 2014)

Als letztes Habitat wurde noch ein alpines Bergmischwald-Habitat in den Chiemgauer Alpen ausgewählt (Alpine Mountain Forest, AMF) (Forstbetrieb Ruhpolding). Das Habitat ist geprägt durch Flyschzonen und kalkalpine Bereiche mit Bergmischwäldern, sowie Moore und Auwaldbereiche. Die vorherrschenden Waldgesellschaften sind sehr divers und die Bodenvegetation in vielen Bereichen sehr artenreich. Prägende Waldgesellschaften sind im Flachland Bergland-Waldmeister-Buchenwald (*Galio Fagetum*, montane Höhenform), auf den Moorflächen Kiefern-Moorwald (*Vaccinio uliginosi-Pinetum sylvestris*) und verschiedene Erlen- und Eschenwaldbereiche (*Alnetum incanae*, *Adoxo moschatellinae-Aceretum*, *Pruno padis-Fraxinetum*) (43-64% Fichte, 3-17% Buche, bis zu 24% Kiefer in Moorgebieten). Im Gebirgstal sind die Waldgesellschaften deutlich höhenzoniert. Hier finden sich überwiegend Carbonat-Bergmischwald (*Aposiderido-Fagetum*) mit den Hauptbaumarten Rotbuche, Weißtanne, Fichte, sowie der Orchideen-Buchenwald (*Seslerio-Fagetum*). In höheren Lagen dominiert der tiefsubalpine Carbonat-Fichtenwald (*Adenostylo glabrae-Piceetum*) und das subalpine Carbonat-Latschengebüsch (*Rhododentro hirsuti-Pinetum mughi*). Hier finden sich auch die Spirken- und Latschenmoore. Rotwild und Gamswild kommen im alpinen Bereich regelmäßig vor. (Bayerische Staatsforsten 2015)

2. Material und Methode

2.1 Probenmaterial und Studiengebiete

Den eingebundenen Publikationen dieser Arbeit liegen Proben und erhobene Daten von Rehen und Gämsen aus Bayern zu Grunde, welche zwischen 2011-2014 und 2017-2019 gewonnen wurden. Die Proben, welche in den Jahren 2011-2014 gewonnen wurden und Teil der Publikation 1,2 und 3 sind, wurden durch Co-Autoren in der Zeit vor meiner Dissertation gesammelt. Die Laboranalysen aus Publikation 1 und 2 wurden ebenfalls durch die beteiligten Co-Autoren durchgeführt. Die Publikation 3 basiert vorrangig auf weiteren, eigens durchgeführten Analysen. Ein geringer Anteil, die Analyse der Nährstoffe für die Habitate AG und SF betreffend, wurde durch die Co-Autoren geleistet. Eine detaillierte Beschreibung der Probengewinnung, der untersuchten Habitate und der Analysemethodik für die Publikation ist in dem Forschungsbericht von König et al. nachzulesen (König et al. 2016). Die Gewinnung, Aufarbeitung und Analyse der Proben aus den Jahren 2017-2019 (Publikation 3,4 und 5) habe ich hingegen selbst durchgeführt oder koordiniert. Teile der Analysen wurden durch externe Labore in Form von Auftragsarbeiten durchgeführt.

Für das Reh wurden 924 Proben aus sieben verschiedenen Habitaten untersucht, welche unter 1.4 ausführlich beschrieben sind. Für die Gams wurden 48 Proben aus drei Staatsforstbetrieben (Ruhpolding, Bad Tölz, Berchtesgaden) untersucht. Die Rehproben stammen aus den Staatsforstbetrieben München (Fichtenwald, SF), Rothenbuch, Heigenbrücken (Buchenwald, BF), Burglengenfeld, Roding (Kiefernwald, PF), Ruhpolding (Bergmischwald, AMF) und Sonthofen (Grünland-Fichtenwald, GSF), dem Universitätsforstbetrieb Würzburg (Agrar-Buchenwald, ABF) und einer privat bewirtschafteten Jagd in Eggenfelden (Niederbayern) (Agrarlandschaft, AG).

Die sieben Habitate repräsentieren die typischsten und extremsten Lebensraumtypen von Rehen in Bayern. Sie umfassen Lebensräume mit extremen Bedingungen (in Bezug auf Klima oder Futterverfügbarkeit) wie Kiefernwälder, Gebirge oder reine Agrarlandschaften sowie typische Waldgesellschaften und weitere anthropogen geprägte Lebensräume mit landwirtschaftlichen und forstlichen Komponenten (wie Lebensraum ABF und GSF). Sie zeigen auch ihr primäres bayerisches Vorkommen an den ausgewählten Stichprobenstandorten und beherbergen jeweils große Rehwildpopulationen. Neben Unterschieden in der Höhenlage, geologischen Aspekten und lokalen Klimaparametern unterscheiden sich die Lebensräume vor allem in der Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaft und damit im Futterangebot für Wildtiere.

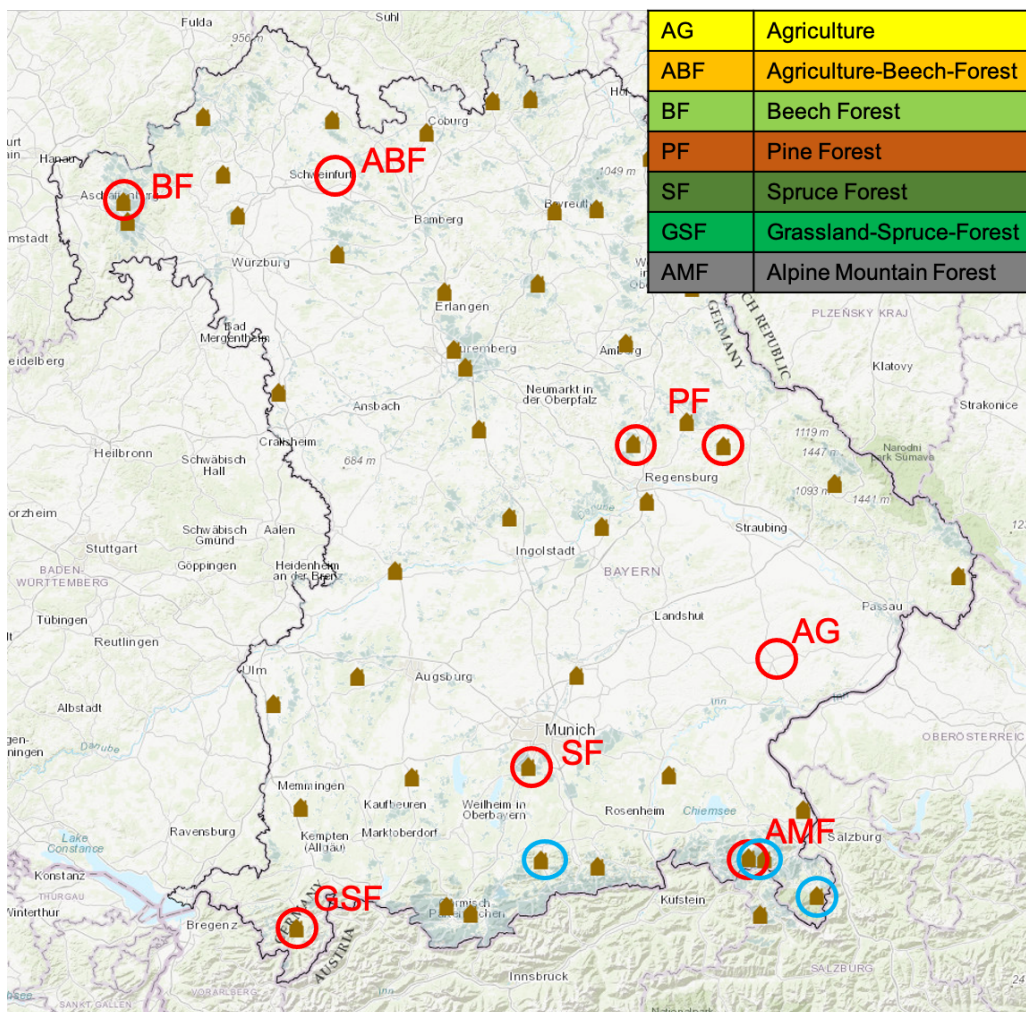


Abbildung 3: Karte der untersuchten Reh- und Gams-Habitate in Bayern, inklusive der zugeordneten Reh-Habitat-Bezeichnungen mit Farbcode. Die Reh-Habitate sind rot gekennzeichnet, die Gams-Habitate blau. Bildquelle: https://www.baysf.de/fileadmin/user_upload/GIS/RevSitz.html, abgerufen am 26.09.2023.

Um den gesamten Jahresverlauf abzudecken, wurde eine durchgehende Beprobung (12 Monate) durchgeführt. Pro Monat wurden 5-7 Proben pro Wildart angestrebt.

Die Gebiete innerhalb der Habitate wurden im Hinblick auf die Zugänglichkeit, die Unterstützung vor Ort und das Fehlen von anthropogener Fütterung ausgewählt. Angebotenes Futter gab es nur in Form von Apfeltrester als Lockmittel während der Jagd (Kirrjagd Herbst/Winter).

Sämtliche Proben und Daten wurden von Tieren gewonnen, welche im Rahmen der normalen Jagdausübung erlegt wurden und Teil des genehmigten Abschussplans waren. Um eine ganzjährige Beprobung zu gewährleisten, wurden in einigen Gebieten Schonzeitaufhebungen beantragt, oder bestehende Aufhebungen genutzt. Für die Gamsgebiete lagen bereits

Schonzeitaufhebungen im Rahmen der Sanierungsgebiete vor, für die Rehe wurde für Böcke und Schmalrehe (subadulte Weibchen) die Schonzeit zwischen November und Mai ausgesetzt. Die Schonzeitaufhebungen wurden durch die zuständigen Ämter auf Basis folgender Artikel erteilt: Art. 33 Abs. 5 des Bayerischen Jagdgesetzes in Verbindung mit § 22 Abs. 1 Satz 3 des Bundesjagdgesetzes.

Aktenkennzeichen: Landratsamt Rottal am Inn, Az: 31-7512-01/13 und Az: 31-7512-02/13; Landratsamt Starnberg Az: 7512/311.2W; Landratsamt München Az: 5.3-750/Hei; Landratsamt Haßberge Az: 1/2-751/1-1; Landratsamt Traunstein Az: 5.351-7512-830/860; Landratsamt Aschaffenburg Az: 41.3-7533; Landratsamt Oberallgäu Az: LRA OA-7512-WE/Ze; Landratsamt Schwandorf Az: 4.14-750/120329 und 4.14-750/120327.

Pro erlegtem Tier wurden sämtliche inneren Organe (Aufbruch) durch den/die Erleger*in entnommen und möglichst schnell bei mindestens -18° tiefgefroren. Zwischen dem Abschuss, der Organentnahme und dem Einfrieren sind im Durchschnitt 30-60 Minuten vergangen. Die Proben wurden vorrangig bei Einzeljagden oder kleineren Sammelansitzen gewonnen, was eine schnellere Probenahme ermöglicht. Bei Gesellschaftsjagden wurde die Probennahme durch Mitarbeiter der Arbeitsgruppe Wildbiologie unterstützt, um eine schnelle Probengewinnung zu gewährleisten.

Des Weiteren wurden folgende Individualdaten pro erlegtem Tier erhoben: Geschlecht, geschätztes Alter, Gewicht. Zusätzlich wurde noch der Unterkiefer jeden Tieres entnommen, um anschließend im Labor eine genaue Altersbestimmung via Zahnschnitt durchzuführen.

Die Altersbestimmung nach Mitchell (1967) wurde durch studentische Hilfskräfte der Arbeitsgruppe Wildbiologie vorgenommen und die Methode in der Abschlussarbeit von Herrn Weidenthaler detailliert beschrieben (Weidenthaler 2020).

2.2 Probenbearbeitung und Analysen

Die tiefgefrorenen Proben wurden vor Ort abgeholt und im Labor der AG Wildbiologie wieder aufgetaut und weiter aufgearbeitet. Die einzelnen Organe wurden separiert und gewogen. Nach Eröffnen des Rumenretikulums, Pansen und Netzmagen (im Weiteren nur als Pansen oder Rumen beschrieben), wurde der Inhalt entnommen, mit einem Löffel homogenisiert und jeweils der benötigte Anteil für die Analysen der Roh Nährstoffe (Panseninhalt (PI)), der Fermentationsprodukte (Pansensaft), des Energiegehalts (PI), der Mikrobiota (PI), sowie der botanischen Inhaltsanalyse (PI) entnommen und wieder tiefgefroren.

Für die Analyse der Roh Nährstoffe und des Energiehalts wurde ein Teil des Panseninhalts zentrifugiert (4400 x g, 15 min, 21° C), der feste Anteil entnommen, gefriergetrocknet und anschließend auf 1mm Korngröße gemahlen.

Mit dieser Trockenmasse wurden die Rohnährstoffe und Faserfraktionen analysiert, mittels Weender- und VanSoest-Analyse. Diese wurden in der ersten Projektphase (2011-2014) in den Laboren des Lehrstuhls für Tierernährung durchgeführt. In der zweiten Projektphase (2017-2019) wurden die Proben durch das Forschungszentrum Weihenstephan für Brau- und Lebensmittelqualität (BLQ) analysiert. Die Methodik ist detailliert in König et al. (2016) beschrieben.

Rohasche (Crude ash / CA / Ash), Rohprotein (Crude protein / CP), Rohfett (Total lipids / Lipide), Rohfaser (Crude fibre / CF), NFC (Neutrale Detergenzien Faser), ADF (Säure-Detergenzien-Faser) und ADL (Säure-Detergenz-Lignin) wurden analytisch ermittelt. NfE (Stickstofffreie Extraktstoffe) oder NFC (Non-fibre-carbohydrates / WSC / Water-soluble-carbohydrates) und Hemizellulose, Zellulose und Lignin wurden rechnerisch mit den folgenden Formeln ermittelt:

$$\text{Hemizellulose} = \text{NDF} - \text{ADF}$$

$$\text{Zellulose} = \text{ADF} - \text{ADL}$$

$$\text{Lignin} = \text{ADL}$$

$$\text{NfE} = \text{DM} - (\text{CP} + \text{TL} + \text{CF} + \text{CA})$$

$$\text{NFC} = \text{DM} - (\text{CP} + \text{TL} + \text{CA} + \text{NDF})$$

Die Analyse des Energiegehalts des Panseninhalts wurde in der ersten Projektphase in den Laboren des Lehrstuhls für Tierernährung durchgeführt. In der zweiten Projektphase (2017-2019) wurden die Proben durch ein auswärtiges Labor analysiert (LKV Sachsen, LKS Labor). Zu Grunde liegt jeweils der Hohenheimer Futterwerttest. Die Methodik und die Formel zur Umrechnung ist detailliert bei König et al. beschrieben (König et al. 2020, König et al. 2023) und wird mit der folgenden Formel berechnet:

Metabolisierbare (umsetzbare) Energie (ME):

$$\text{MJ ME (kg/TM)} = 2,20 + 0,136 \times \text{GB24} + 0,057 \times \text{CP} + (0,00285 \times \text{TL} \times \text{TL})$$

ME = Umsetzbare Energie (MJ/kg TM)

GB24 = Gasbildungswert (ml/200mg TM in 24 Stunden)

CP = Rohprotein (in % der TM)

TL = Rohfett (in % der TM)

Der dadurch ermittelte Wert stellt allerdings nur eine Momentaufnahme der verfügbaren Energie pro Tag dar, da Rehe 8-12 Äsungsperioden pro Tag haben (Bubenik und Lochman

1956) und insgesamt etwas 2 volle Pansenfüllungen verwerten. Die im Pansen vorgefundene Nahrung bestand zu ca. 25-33% aus unverdauter Nahrung. Diese Werte sind als Minimum und Maximum in die Formeln mit eingeflossen. Um den Wert auf die durchschnittliche Füllmenge des Pansens beziehen zu können, wurde die pro Pansenprobe ermittelte Energiedichte der aufgenommenen Nahrung (DM) in Frischmasse (FM) umgerechnet und mit dem Gewicht der im Pansen vorgefundenen Nahrungsaufnahme multipliziert. Die geschätzte Energieaufnahme pro Pansen wurde dann um 1/3 bzw. 1/4 je Panseninhalt (kg) korrigiert und mit 2 multipliziert, um die tägliche Energieabschätzung für die beiden Pansenfüllungen pro Tag zu erhalten (König et al. 2020).

$$\mathbf{MJ (ME / Tag)} = \%TM \times \text{Panseninhalt (FM)} \times \text{MJ (ME kg/TM)} \times 3,3 \times 2 \text{ Füllungen / Tag}$$

$$\mathbf{MJ (ME / Tag)} = \%TM \times \text{Panseninhalt (FM)} \times \text{MJ (ME kg/TM)} \times 4 \times 2 \text{ Füllungen / Tag}$$

Die Analyse der Fermentationsprodukte (Ammoniak, Laktat, flüchtige Fettsäuren) wurde in den Laboren des Lehrstuhls für Tierernährung durchgeführt. Der Ammoniak- und Laktatgehalt wurde durch photometrische Messung bei 340 nm bestimmt und der Gehalt an flüchtigen Fettsäuren mittels Gaschromatographie (König et al. 2016, Dahl et al. 2023a, Dahl et al. 2023b).

Die Mikrobiota-Analysen wurden mittels real-time qPCR und Next Generation Sequencing durchgeführt. Die Methodik und verwendeten Materialien für die qPCR sind detailliert bei König et al. (2016) beschrieben. Es wurden mehrere Vertreter der Pansenflora und -fauna untersucht.

Die bakterielle Pansenmikrobiota zudem mittels 16S rRNA-Genamplikon-Sequenzierung untersucht. Für die Extraktion der DNA wurden 200-250 mg homogenisiertem Panseninhalt als Ausgangsmaterial verwendet und nach Burbach et al. extrahiert (2016). Die Vorbereitung der Amplikonbibliothek erfolgte nach Kaewtapee et al. (2017) und zielte auf die V1-2-Region des 16S rRNA-Gens ab. Die genauen Reaktionsgemische und der Ablauf der PCR sind den Publikationen 3 und 4 zu entnehmen (Dahl et al. 2023a, Dahl et al. 2023b).

Die erwarteten Amplikons wurden durch Gelelektrophorese bestätigt, normalisiert, gereinigt und mit 250 bp paired-end Sequenzierungsschemie auf Illumina Novaseq 6000 sequenziert.

2.3 Auswertung

Die Verarbeitung der Rohsequenzen ist ebenfalls detailliert in Publikation 3 und 4 beschrieben.

Für die Reh-Daten wurden die Rohsequenzen mit Sabre1 demultiplexiert und mit Qiime2 (v.2023.5) verarbeitet (Bolyen et al. 2019). Das Plugin q2-cutadapt wurde zum Entfernen von Primern verwendet (Martin 2011). Die Reads wurden mit dem q2-dada2-Plugin (Callahan et al. 2016) qualitätsgefiltert, fehlerkorrigiert, derepliziert und zusammengeführt. Die Taxonomie-Zuordnung der generierten Amplikon-Sequenzvarianten (ASVs) wurde mit VSEARCH-basierten Konsensus- und vorangepassten Sklearn-basierten Klassifikatoren gegen die Silva SSU-rRNA-Datenbank (v.138.1, 16S 99%) (Quast et al. 2013) durchgeführt. Nicht zugewiesene Sequenzen und die Reads von Organellen wurden entfernt. Das q2-phylogeny Plugin wurde verwendet, um einen phylogenetischen Baum zu erstellen, wobei MAFFT 7.3 (Kato und Standley 2013) und FastTree 2.1 (Price et al. 2010) zum Einsatz kamen.

Für die Gams-Daten wurden die Rohsequenzen mit MOTHUR (Kozich et al. 2013) v1.44.3 verarbeitet. Rohe Reads wurden mit der Funktion make.contigs zusammengesetzt. Reads mit nicht zugewiesenen Sequenzen, mehrdeutigen Basen, Homopolymeren (>8), Reads von Organellen und länger als 354 bp wurden entfernt. Chimären wurden mit vsearch (Rognes et al. 2016) identifiziert und aus dem Datensatz entfernt. Die Sequenzen wurden mit dem Bayes'schen Klassifikator und dem Taxonomiesatz silva.seed v1.38.1 klassifiziert (Quast et al. 2013). Die Reads wurden bei 97 % Identität in OTUs geclustert.

Für die weitere statistische Auswertung wurden SPSS (Version 24.0.0.0 & Version 27.0.1.0 IBM Corporation, Armonk, NY, USA), R (Version 4.3.0, phyloseq R package, Vegan R package, UpSet R package, MaAsLin2 R package), PRIMER 6 (Version 6.1.16) und PERMANOVA (Version 1.0.6) (PRIMER-E, Quest Research Limited in Auckland, New Zealand) verwendet.

3. Ergebnisse

Als wichtigstes Résumé aus allen fünf Publikationen lässt sich das folgende Fazit ziehen:

Rehe und Gämse sind ernährungsphysiologisch äußerst anpassungsfähig.

An die Ihnen zur Verfügung stehenden Nahrung und insbesondere im Hinblick auf saisonale und Habitat-spezifisch differenzierende Verfügbarkeiten.

Auf den ersten Blick verfolgen beide Arten sehr unterschiedliche Anpassungsstrategien. Während die Gams ausgeprägte Migrationsmuster zeigt, die sich in der Äsungswahl widerspiegeln, passt sich das Reh in puncto Äsungswahl sehr speziell und flexibel den Habitat-spezifischen Verfügbarkeiten an. Auf der anatomischen und physiologischen Ebene sind die Unterschiede allerdings deutlich geringer und sie unterscheiden sich hauptsächlich in der Dimension der Anpassung.

Ihr ruminales Mikrobiom stellt ein wichtiges Werkzeug der Adaption dar.

Für die Gams lassen sich vor allem saisonale Anpassungsmuster erkennen, für die Rehe auch saisonale, aber vor allem Habitat-spezifische. Eine Habitat-spezifische Adaption der Gams ist in der Anpassung an die Höhenlage auf Ebene der Mikrobiota zu sehen.

Beide Wildarten bestätigen die Theorie des „Optimal Foraging“ und des „Nutritional Balancing“. Die Rohfaserwerte im Pansen beider Arten unterscheiden sich nicht signifikant voneinander. Sie unterscheiden sich aber im Gehalt der aufgenommenen Faserfraktionen, speziell der Hemizellulose. Die Zusammensetzung der Mikrobiota zeigt folgerichtig einen Schwerpunkt auf Taxa mit faserverwertenden Eigenschaften.

Insbesondere für das Reh konnten somit dargestellt werden, dass sich Wildwiederkäuer nicht in strikte Klassifizierungen einteilen lassen, sondern der Übergang zwischen den Fraßtypen fließend ist. Ein explizites Beispiel für das „Browser-Grazer-Kontinuum“.

Selektierer sind somit deutlich toleranter gegenüber hohen Faseranteilen in der Äsung, als oftmals propagiert wird.

Für das Reh ließ sich ein bakterielles Kernmikrobiom aus 5 Gattungen definieren, was eine wichtige Basis für weiterführende Wildtierstudien sein kann. Für die Gams war die Identifizierung des Kernmikrobioms nicht möglich, aber die 15 wichtigsten Gattungen, welche zusammen fast 90% der relativen Abundanz repräsentieren, konnten identifiziert werden.

Bei den Rehen konnten wir zu keinem Zeitpunkt im Jahr und in keinem Habitat ein Energiedefizit ermitteln. Für die Gams trifft dies auch zu, diese Daten sind jedoch noch nicht offiziell publiziert (König et al. 2022). Niedrigere Energiedichten werden bei beiden Arten durch erhöhte Futteraufnahme kompensiert.

Der Gehalt an Energie, welcher den Tieren zur Verfügung steht, ist zudem nicht in erster Linie an den Gehalt an Proteinen im Pansen geknüpft, sondern an den Kohlenhydratgehalt.

Die Studie kann ein Wegweiser sein für das künftige Wildtiermanagement, da es klar die ernährungsspezifischen Präferenzen, die saisonalen und Habitat-spezifischen Ansprüche und die Adaptivität von Reh und Gams portraitiert.

3.1 Publikation 1

High fibre selection by roe deer (*Capreolus capreolus*): evidence of ruminal microbiome adaption to seasonal and geographical differences in nutrient composition

Zitation:

Dahl, S.-A., Hudler, M., Windisch, W., Bolduan, C., Brugger, D. and König, A. (2020): „High fibre selection by roe deer (*Capreolus capreolus*): evidence of ruminal microbiome adaption to seasonal and geographical differences in nutrient composition.” – *Animal Production Science* 60 (10): 1303-1314. doi.org/10.1071/AN19376

Beitrag der Autoren:

AK ist für die Entwicklung und Konzeption des Forschungsvorhabens verantwortlich. Die Erarbeitung, Erhebung und Beschaffung der Daten erfolgte durch MH, CB, DB und SAD (5% Beteiligung). Analyse, Auswertung und Interpretation der Daten erfolgte zu 80% durch SAD, die restlichen 20% durch alle weiteren Autoren. Die Quellensuche, sowie die daraus folgenden Schlussfolgerungen wurden zu 95% durch SAD erarbeitet. Die restlichen 5% verteilen sich auf WW, DB und AK. Das vollständige Manuskript wurde durch SAD verfasst. WW hat bei der Korrektur unterstützt.

In dieser Studie wurden der Panseninhalt von 245 Rehen aus einem bayerischen Agrar- (AG) und einem Wald-Habitat (Fichtenwald, SF) im Jahresverlauf untersucht. Schwerpunkt der Analysen war der vorhandene Rohrnährstoffgehalt, mit besonderem Fokus auf die Faserfraktionen, sowie die mikrobielle Gemeinschaft im Pansen. Es wurden saisonale und Habitat-spezifische Unterschiede dargestellt.

Der durchschnittliche Fasergehalt im Pansen bewegt sich, je nach Habitat, zwischen 26-30% Rohfaser (CF) und 45-50% NDF (Neutral Detergenzien Faser) und ist im Wald-Habitat signifikant höher. Die monatlichen Werte gehen rauf bis 38 % CF und 61% NDF im Februar und sinken auf 22% CF und 38% NDF im Mai ab. Insgesamt sind die Faseranteile im Pansen im Winter am höchsten. Wenn man die Faserfraktionen im Einzelnen betrachtet, ist der

Ligningehalt im Wald-Habitat ebenfalls insgesamt signifikant höher (17 zu 13%), im Sommer liegt er in beiden Habitaten gleichauf. Der Zellulosegehalt ist im Wald zu jeder Jahreszeit höher, allerdings nicht signifikant. Anders verhält es sich mit der Hemizellulose, welche im Agrar-Habitat im Sommer und Herbst zu höheren Anteilen im Pansen zu finden ist als im Wald-Habitat. Von Sommer bis Winter ist im Agrar-Habitat ebenfalls der NFC-Gehalt (Nicht-Faser-Kohlenhydrate) im Pansen höher, eine Ausnahme bildet der Frühling. Über das ganze Jahr gesehen schwankt er zwischen 9 und 13% und ist signifikant höher im Agrar-Habitat.

Auch für die mikrobielle Gemeinschaft im Pansen lassen sich Habitat- und saisonal spezifische Schwankungen erkennen. Die Analyse mittels PCR ergab eine insgesamt signifikant höhere Organismenzahl im Pansen der Wald-Rehe. Nur die Protozoen waren anteilig häufiger im Pansen der Agrar-Rehe zu finden. Bakterien, Pilze und Archaeen häufiger bei den Wald-Rehen. Betrachtet man die Verteilung saisonal ist die Gesamt-Organismenzahl im Wald-Habitat im Herbst und Winter signifikant am höchsten und im Agrar-Habitat im Sommer (aber nicht signifikant). Diesem Trend folgen vor allem die faserwertenden Organismen, wie die anaeroben Pilze und die Bakterienarten *Ruminococcus flavefaciens* und *Fibrobacter succinogenes*, sowie auch deren Endproduktverwerter die Archaeen.

Die *Entodinia*, eine Protozoenfamilie, tritt im Wald-Habitat dagegen vermehrt im Sommer auf. Auch lassen sich Hinweise auf funktionelle Zusammenhänge erkennen, z.B. zwischen den proteolytischen Protozoen und den NfEs und den *Entodinia* und dem Rohprotein. Die zellulolytischen *Ruminococceen* korrelieren dagegen z.B. negativ mit dem Gehalt an NFCs. Die Studie konnte nur einen kleinen Teil der mikrobiellen Gemeinschaft abbilden. Neuere Techniken und Erkenntnisse im Bereich der Mikrobiota könnten hier noch deutlich mehr Zusammenhänge offenlegen. Trotzdem lassen sich auch schon mit den angewandten Methoden eine flexible Anpassung von Rehen an Habitat und Jahreszeit und die Verwertung der zur Verfügung stehenden Äsung und Nährstoffe darstellen, welche vor allem auf eine anpassungsfähige mikrobielle Gemeinschaft im Pansen zurückzuführen ist. Auch hohe Gehälter an Fasern in der Nahrung kann das Reh problemlos tolerieren und verwerten. Nicht umsonst besetzt es heutzutage eine Vielzahl unterschiedlichster Lebensraumtypen.

3.2 Publikation 2

Response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to seasonal and local changes in dietary energy content and quality

Zitation:

König, A., Hudler, M., Dahl, S.-A., Bolduan, C., Brugger, D. and Windisch, W. (2020): "Response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to seasonal and local changes in dietary energy content and quality." - *Animal Production Science* 60 (10): 1315-1325. doi.org/10.1071/AN19375

Beitrag der Autoren:

AK ist für die Entwicklung und Konzeption des Forschungsvorhabens verantwortlich. Die Erarbeitung, Erhebung und Beschaffung der Daten erfolgte durch MH, CB und DB. Analyse, Auswertung und Interpretation der Daten erfolgte vorrangig durch AK, SAD war zu 15% an der Auswertung und Interpretation der Daten beteiligt. Die Quellensuche, sowie die daraus folgenden Schlussfolgerungen wurden zu 90% durch AK erarbeitet, SAD hat dies zu 10% unterstützt. Der Hauptteil des Manuskripts wurde durch AK verfasst. SAD war zu 10% am Schreib- und Korrekturprozess beteiligt.

In dieser Studie wurde der Pansen und -inhalt und dessen Roh Nährstoff- und Energiegehalt von Rehen (n = 245) eines typischen Agrar-Habitats (AG) und eines typischen Wald-Habitats (Fichtenwald, SF) Bayerns im gesamten Jahresverlauf (12 Monate) untersucht.

Das Pansenvolumen der adulten Rehe lag durchschnittlich zwischen 3,55 und 4,54 Litern. Auch wenn der größte Pansen bei einem Reh aus Agrarhabitat gefunden wurde (6,52 l), sind deren Pansen im Durchschnitt kleiner als die der Wald-Rehe, der Unterschied ist jedoch nicht signifikant. In beiden Habitaten schrumpft der Pansen im Winter auf ein Minimum und ist somit signifikant kleiner als im Sommer. Im Agrar-Habitat auch im Vergleich zu Frühjahr und Herbst. Auch wenn sich das Volumen nicht signifikant zwischen den Habitaten unterscheidet, unterscheidet sich die Pansenfüllung. Die Rehe aus dem Wald-Habitat hatten durchschnittlich 240g mehr Masse im Pansen, als die Tiere aus dem Agrar-Habitat, im Winter sogar 380g mehr. Auch haben die Wald-Rehe, antagonistisch zum Pansenvolumen, im Herbst und Winter mehr Füllung im Pansen als im Frühjahr und Sommer.

Betrachtet man die im Panseninhalt enthaltenen Roh Nährstoffe, so ließ sich kein signifikanter Unterschied im Rohproteingehalt zwischen den beiden Habitaten feststellen. Die durchschnittliche NFE-Konzentration (stickstofffreie Extraktstoffe) war in Agrar-Habitat mit

31,6 % TS signifikant höher als im Wald mit 28,2 % TS. Die Rohfaserkonzentration war dagegen im Wald signifikant höher und schwankt, im Mittel über beide Habitats, zwischen 24% und 34% TM. Solch hohe Rohfaserwerte im Panseninhalt werden eigentlich nur dem intermediären Fraßtyp (wie Gams, Rot- oder Damwild), oder den Raufutterfressern (wie dem Mufflon) zugeschrieben, wenn man sich an den Einteilungen von Hofmann orientiert (Hofmann 1989). Da sich aber ebenfalls hohe Werte beim Reh finden lassen, sollte zukünftig der Begriff "Konzentratsselektierer" vermieden werden, da dieser suggeriert, dass Rehe nur proteinreiche und leichtverdauliche, „konzentrierte“ Nahrung verwerten können. Er vermischt außerdem die Art der Nahrungssuche und die Beschaffenheit bzw. Inhaltsstoffe der Nahrung. Er sollte, speziell im deutschen, durch den Begriff "Selektierer" ersetzt werden, um Fehlinterpretationen zu vermeiden. Im englischen ist ohnehin der Begriff „browser“ gängig. Leider wird aber auch dieser oft mit einer falschen Interpretation der ernährungsphysiologischen Ansprüche verknüpft.

Entgegen der landläufigen These, dass die heutige anthropogen geprägte Kultur- bzw. Agrarlandschaft den Tieren nicht ausreichend Äsung und Energiedichte bieten würde, konnten wir darstellen, dass den Rehen aus dem Agrar-Habitat sogar signifikant mehr metabolisierbare Energie (ME) im Pansen zur Verfügung stand als den Rehen aus dem Wald-Habitat. Einzige Ausnahme ist der Monat Mai. Der Median liegt im Agrar-Habitat bei 6,2 MJ ME/kg TM und im Wald-Habitat bei 5,4 MJ ME/kg TM. Die höhere Energiedichte im Agrar-Habitat ist auf einen höheren Anteil an schnell verdaulichen Kohlehydraten in der Äsung zurückzuführen. Da Rehe mehrere Äsungsperioden pro Tag haben und im Laufe des Tages etwa 2 volle Pansenfüllungen verwerten, sollte man bedenken, dass die Messung immer nur ein Teil der Energiedichte darstellen, welche im Tagesverlauf zur Verfügung steht. Auf den Tag hochgerechnet stand den Rehen ein Minimum von 8,4 MJ ME im Agrar-Habitat und 8,1 MJ ME im Wald-Habitat zur Verfügung.

Ein Energiedefizit oder eine Notzeit konnte in keinem der beiden Habitats zu keiner Jahreszeit festgestellt werden. Die Nahrung im Wald-Habitat bietet, speziell im Winter, den Rehen zwar eine niedrigere Energiedichte, diese kompensieren sie aber durch eine erhöhte Aufnahmemenge. Folglich war und ist eine zusätzliche Fütterung zur Erhaltung der Population nicht notwendig.

3.3 Publikation 3

Microbiota and nutrient portraits of European roe deer (*Capreolus capreolus*) rumen contents in characteristic southern German habitats

Zitation:

Dahl, S.-A., Seifert, J., Camarinha-Silva, A., Cheng, Y.-C., Hernández-Arriaga, A., Hudler, M., Windisch, W. and König, A.: "Microbiota and nutrient portraits of European roe deer (*Capreolus capreolus*) rumen contents in characteristic southern German habitats." - *Microbial Ecology*. Accepted 21.09.2023

Beitrag der Autoren:

AK, SAD, JS und ACS sind für die Entwicklung und Konzeption des Forschungsvorhabens verantwortlich, SAD hat sich hierbei zu 25% eingebracht. Die Erarbeitung, Erhebung und Beschaffung der Daten erfolgte durch SAD (70%) und MH. Analyse, Auswertung und Interpretation der Daten erfolgte zu 60% durch SAD, sowie durch YCC, AHA, JS und ACS. Die Quellensuche, sowie die daraus folgenden Schlussfolgerungen wurden zu 80% durch SAD erarbeitet, JS, ACS, AK YCC und AHA haben dies unterstützt. Der Hauptteil des Manuskripts (80%) wurde durch SAD verfasst. JS, ACS, YCC, AK und WW waren am Schreiben der Methodik, sowie am Korrekturprozess beteiligt.

In dieser Studie wurde die Äsungs- und die daraus resultierende Nährstoffverfügbarkeit für Rehe in sieben verschiedenen, charakteristischen und zum Teil extremen Lebensraumtypen von Rehen (n = 311) in Bayern portraitiert und wie sich diese Verfügbarkeit in der bakteriellen Mikrobiota und ihren Fermentationsprodukten widerspiegelt. Unter den untersuchten Habitaten waren mehrere anthropogen bis rein landwirtschaftlich geprägte Habitats, verschiedene Waldhabitats und ein alpines Berg-Habitat.

Die Faktoren Habitat, Jahreszeit und Altersklasse ergaben sowohl für die Nährstoffkonzentrationen, die Fermentationsprodukte als auch für die Zusammensetzung der Mikrobiota im Pansen signifikante Unterschiede.

Alle drei werden durch die aufgenommene Äsung bestimmt, welche innerhalb und zwischen den Habitats sehr divers zusammengesetzt ist. Sträucher, Kräuter und Stauden, sowie Laub- und Nadelhölzer sind aber fast in jedem Habitat wichtiger Bestandteil der Nahrung und bilden einen hohen Masseanteil in der bestimmaren Äsung im Pansen.

Der höchste Rohproteingehalt (vor allem mikrobielles Eiweiß und nur zu kleinen Teilen pflanzliches Protein) im Pansen wurde im rein landwirtschaftlichen Habitat (AG) ermittelt, der

höchste Wert an Nicht-Faser-Kohlenhydraten (NFCs) im Bergmischwald und der höchste Fasergehalt (neutrale Detergenzienfaser, NDF) im Kiefernwaldhabitat. Die Mittelwerte liegen bei 48% NDF, 15% NFC und 24% Rohprotein. Der Anteil der Fermentationsprodukte (Ammoniak, Laktat, flüchtige Fettsäuren insgesamt) war im Agrar-Buchenwald-Habitat (ABF) am höchsten.

Für jedes Habitat lassen sich standortspezifische und saisonal beeinflusste Zusammensetzungen porträtieren. Auch die Mikrobiota spiegelt eine sehr flexible Anpassung der Wildtiere an ihre Umgebung wider. Über die Zusammensetzung und die funktionellen Zusammenhänge der mikrobiellen Gemeinschaften im Verdauungstrakt von Wildtieren ist bisher nur sehr wenig bekannt, im Gegensatz zu unseren Haustieren. Diese Studie vergleicht zum ersten Mal Rehproben aus unterschiedlichen Habitaten und Jahreszeiten in einer umfangreichen Stichprobenzahl.

Auf beta-Diversitätsebene bilden die untersuchten Proben aus den Habitaten SF (Fichtenwald), GSF (Grasland-Fichtenwald), AMF (alpiner Bergmischwald) und BF (Buchenwald) ein Cluster. Der geringste Abstand besteht zwischen den Habitaten GSF und AMF. Ein zweites Cluster bilden die Habitate AG (Agrarlandschaft), ABF (Agrar-Buchenwald) und PF (Kiefernwald). Eine Erklärung hierfür könnte der hohe Anteil an Monokulturen, sowohl landwirtschaftlich als auch forstlich, in diesen drei Habitaten sein. Auf alpha-Diversitätsebene weist das Habitat GSF den höchsten, das Habitat AG die niedrigste Diversität auf (signifikanter Unterschied). Auf Phylumebene weisen die *Firmicutes* (*Bacillota*) die höchste Abundanz im Pansen auf mit durchschnittlich 61%, gefolgt von *Bacteroidota* (*Bacteroidetes*) mit 19% und *Actinobacteriota* mit 14%.

Auf Gattungsebene konnten 277 Taxa identifiziert werden. 163 von ihnen konnten in allen Habitaten nachgewiesen werden, 114 wurden nur in einigen Habitaten gefunden, und einige wenige nur in einem von ihnen. Eine Vielzahl von Taxa (54 von 277 Gattungen) konnte, wie für Wildwiederkäuer noch typisch, auf Gattungsebene nicht klassifiziert werden, sondern nur auf höheren taxonomischen Ebenen. Dies weist auf eine hohe Zahl noch unbekannter Gattungen im Panseninhalt von Rehen hin.

Fünf der Gattungen konnten als sogenannte Kernmikrobiota identifiziert werden, welche in jedem Habitat zu jeder Jahreszeit in hoher Abundanz präsent ist im Pansen und die 5 Gattungen stellen zusammen bis zu 44 % der gesamten relativen Abundanz. Diese Gattungen umfassen die *Christensenellaceae* (R-7), mit einer durchschnittlichen relativen Abundanz von 20 %, die *Eggerthellaceae* (DNF00809), *Prevotella*, umklassifizierte *Lachnospiraceae* und *Oscillospiraceae* (NK4A214). Die signifikanten Unterschiede zwischen den Habitaten und Jahreszeiten kommen vor allem durch wenige, einzelne Gattungen zustande. So kommen z.B. die Taxa *Fretibacterium*, *Latilactobacillus*, *Syntrophococcus*, *Streptococcus*, *Lentilactobacillus*, *Ralstonia*, *Tyzzarella*, *Catenisphaera*, *Enterococcus* und *Leuconostoc* nur

in 1-2 Habitaten mit erhöhter Abundanz vor. *Quinella* oder *Treponema* weisen dagegen eine auffallend geringe Abundanz in einem der Habitate auf. Gefundene Korrelationen zwischen den Vertretern der Kernmikrobiota und den Nährstoffen und Fermentationsprodukten lassen sich nur teilweise erklären. Viele saisonale und Habitat-spezifische Vorkommen der Mikrobiota lassen sich aber in Zusammenhang mit der für sie dokumentierten Funktionen in der Literatur nachvollziehen.

Auf Grund zahlreicher neuer, noch nicht kultivierter Bakterien und fehlender Betrachtung der anderen Organismengruppen der mikrobiellen Gemeinschaft (für die es aktuell noch nicht so gut angepasste Primer gibt wie für Bakterien), sind dieser Studie noch Grenzen gesetzt. Aber sie bietet trotzdem einen umfangreichen Einblick in die Vielfalt und Komplexität der Pansenmikrobiota von Rehen und ihr Zusammenspiel mit der gegebenen Äsung. Sie hebt zudem die wichtigsten ruminalen Bakterien hervor, die für die Umwandlung natürlich verfügbarer Nährstoffe unterschiedlicher botanischer Herkunft verantwortlich sind. Sie zeigt klare saisonale und vor allem Habitat-spezifische Anpassungen auf und die hohe Flexibilität der Tiere, welche Ihnen die Besiedlung derart diverser Lebensräume ermöglicht hat. Besonders bei zukünftigen Managementmaßnahmen sollten Rehe immer im Kontext mit dem umgebenden Lebensraum betrachtet werden.

3.4 Publikation 4

“Get the best out of what comes in” – Adaptation of the microbiota of chamois (*Rupicapra rupicapra*) to seasonal forage availability in the Bavarian Alps

Zitation:

Dahl, S.-A., Seifert, J., Camarinha-Silva, A., Hernández-Arriaga, A., Windisch, W. and König, A. (2023): "" Get the best out of what comes in"-Adaptation of the microbiota of chamois (*Rupicapra rupicapra*) to seasonal forage availability in the Bavarian Alps." - *Frontiers in Microbiology* 14: 1238744. [doi: 10.3389/fmicb.2023.1238744](https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1238744)

Beitrag der Autoren:

AK, SAD, JS und ACS sind für die Entwicklung und Konzeption des Forschungsvorhabens verantwortlich, SAD hat sich hierbei zu 50% eingebracht. Die Erarbeitung, Erhebung und Beschaffung der Daten erfolgte zu 80% durch SAD. Analyse, Auswertung und Interpretation der Daten erfolgte zu 70% durch SAD, sowie durch AHA, JS und ACS. Die Quellensuche, sowie die daraus folgenden Schlussfolgerungen wurden zu 80% durch SAD erarbeitet, JS, ACS, AK und AHA haben dies unterstützt. Der Hauptteil des Manuskripts (85%) wurde durch SAD verfasst. JS, ACS, AK, AHA und WW waren am Schreiben der Methodik, sowie am Korrekturprozess beteiligt.

In dieser Studie wurde untersucht, wie sich der Einfluss der Jahreszeiten auf die Äsungswahl, die Nährstoffverfügbarkeit und die Fermentationsprodukte und ruminale Mikrobiota von Gämsen in den bayerischen Alpen (n = 48) auswirkt und ob sich funktionelle Zusammenhänge zwischen diesen Aspekten aufzeigen lassen.

Studien zur Mikrobiota von Wildtieren oder Wildwiederkäuern und ihrer Funktion sind für viele Arten nur in geringer Zahl oder gar nicht vorhanden. Dies ist die erste Studie, welche die bakterielle ruminale Mikrobiota von Gämsen an Hand von Panseninhalt und mit den neuesten Gensequenzierungsmethoden untersucht.

Die Gams ist in den Alpen mit extremen saisonalen Schwankungen konfrontiert, welche sich ernährungsphysiologisch als erstes in der Äsungswahl widerspiegeln. Gräser sind das ganze Jahr über die, auf die Masse gesehen, wichtigste Nahrungsquelle für Gämsen in den bayerischen Alpen. Sie nehmen im Sommer durchschnittlich 80% der bestimmbaren Masse im Pansen ein. Im Herbst und Winter gewinnen Sträucher und Nadel- & Laubhölzer zunehmend an Bedeutung. Die aufgenommene Äsung hat direkten Einfluss auf die Nährstoffverfügbarkeit im Pansen, welche sich signifikant zwischen den Jahreszeiten

unterscheidet. Der Anteil an Rohproteinen im Panseninhalt ist im Sommer signifikant höher als im Winter und liegt zwischen 15-24% (TM). Die benötigten Proteine werden der Gams in erster Linie durch das mikrobielle Eiweiß zur Verfügung gestellt, welches mitverdaut wird. Das pflanzliche Protein macht nur einen geringen Teil des Rohproteins aus, oder wird von den Mikroorganismen direkt zu Ammoniak umgebildet. Antagonistisch zum Rohprotein ist der Fasergehalt und der aller Faserfraktionen (Hemizellulose, Zellulose und Lignin) im Winter am höchsten und unterscheidet sich, mit Ausnahme der Hemizellulose, signifikant zum Sommer. Die NDF-Werte (Neutral-Detergenzien-Fasern) liegen zwischen 48-64%. Der Gehalt an Nicht-Faser-Kohlenhydraten (Stärke, Zucker, Pektine (NFCs)) ist im Sommer und Herbst etwa gleich hoch und im Winter und Frühjahr niedriger, unterscheidet sich aber nicht signifikant. Alle Fermentationsprodukte, mit Ausnahme der Essigsäure, weisen ebenfalls einen signifikanten saisonalen Unterschied auf. Insgesamt ist ihre Konzentration im Winter am niedrigsten.

Auch für die Zusammensetzung der bakteriellen Mikrobiota konnten signifikante saisonale Unterschiede ermittelt werden. Die alpha-Diversität ist im Herbst am höchsten, im Winter und Frühjahr scheint die Mikrobiota recht ähnlich zusammengesetzt zu sein. Die meisten OTUs (Operative Taxonomic Unit) finden sich zu jeder Jahreszeit im Pansen, nur sieben OTUs fehlen in den Sommer- und 17 OTUs in den Winter-Pansenproben. Auf Phylum-Ebene dominieren die *Firmicutes* mit durchschnittlich 62% die Mikrobiota, gefolgt von *Bacteroidetes* mit durchschnittlich 20%. Geht man weiter zur Gattungsebene, konnten insgesamt 73 Taxa identifiziert werden. Davon konnten allerdings 34 Taxa auf Gattungsebene noch nicht bestimmt werden, sondern nur auf höherer taxonomischer Ebene. Diese 34 Taxa entsprechen 78% der Sequenzen und lassen auf eine sehr hohe Anzahl an unidentifizierten Organismen im Pansen schließen, was eine funktionelle Zuordnung schwer bis unmöglich macht. Die signifikanten Unterschiede zwischen den Jahreszeiten werden vor allem durch einzelne Gattungen ausgemacht. Es konnten 15 Gattungen identifiziert werden, die zu jeder Jahreszeit in hoher Abundanz im Pansen präsent waren und welche zusammen fast 90% der relativen Abundanz ausmachen. Auf Basis von Literatur und saisonalen Mustern lassen sich viele funktionelle Zusammenhänge vermuten. Einige konnten mittels Korrelation bestätigt werden, wie der positive Zusammenhang zwischen unklassifizierten *Clostridiales*, unkl. *Lachnospiraceae* und unkl. *Saccharofermentans* mit NDF, Hemizellulose und Zellulose. Und eine negative Korrelation mit Rohprotein und verschiedenen Fermentationsprodukten. Umgekehrte Korrelationsergebnisse wurden für *Prevotella*, *Fretibacterium*, unkl. *Selenomonadaceae* und *Ruminococcus* ermittelt. Andere Taxa zeigten weniger oder keine signifikanten Korrelationen. Die Mikrobiota der Gams im Jahresverlauf reflektiert die äußerst flexible Anpassung der Tiere an seine sich verändernde Umwelt und machen diese erst möglich. Das Leben in den Hochlagen wird durch eine besonders diverse Mikrobiota unterstützt, wie sie auch von

anderen Bewohnern der Hochlagen bekannt ist. Sie ist Garant für einen optimalen Energiegewinn aus der vorhandenen Äsung und sollte der Gams das nötige Rüstzeug geben, um sich auch an durch den Klimawandel induzierte Veränderungen anzupassen.

3.5 Publikation 5

Energy intake and nutritional balance of roe deer (*Capreolus capreolus*) in special Bavarian landscapes in southern Germany

Zitation:

König, A., Dahl, S.-A. and Windisch, W. (2023): "Energy intake and nutritional balance of roe deer (*Capreolus capreolus*) in special Bavarian landscapes in southern Germany." - Animal Production Science, doi.org/10.1071/AN23034

Beitrag der Autoren:

AK und SAD (zu 40%) sind für die Entwicklung und Konzeption des Forschungsvorhabens verantwortlich. Die Erarbeitung, Erhebung und Beschaffung der Daten erfolgte federführend durch SAD (zu 90%). Analyse, Auswertung und Interpretation der Daten, sowie Quellensuche und Schlussfolgerungen wurde zu gleichen Teilen durch AK und SAD erarbeitet. Der Hauptteil des Manuskripts wurde durch AK verfasst. SAD (zu 30%) und WW waren am Schreib- und Korrekturprozess beteiligt.

In dieser Studie wurden die Pansenvolumen, -inhalte und die enthaltene Energiedichte sowie der Gehalt an Roh Nährstoffen im Inhalt von 679 Rehpanzen (aller Altersklassen und Geschlechter) aus fünf speziellen und charakteristischen bayerischen Habitattypen untersucht. Diese soll die Ergebnisse der Vorstudie (König et al. 2020) in einem Agrar- und Fichtenwaldhabitat ergänzen, um somit die typischsten und extremsten Habitattypen abzudecken und beleuchten. Die aufgenommene und zur Verfügung stehende Energiedichte wurde im gesamten Jahresverlauf betrachtet, um zu prüfen ob die Tiere in manchen Monaten ein Energiedefizit erleiden und somit nach der Notzeitdefinition eine Fütterung angemessen wäre.

Die Habitat-Auswahl umfasst ein Buchen- (BF), Kiefern- (PF) und alpines Bergmischwaldhabitat (AMF), sowie zwei Kulturlandschaften, eine mit Anteilen von Agrarlandschaft und Buchenwald (ABF) und eine im Bereich der Voralpen, welche durch Grünlandwirtschaft und Fichtenwälder geprägt ist (GSF).

Das Pansenvolumen subadulter und adulter Tiere ist, im Durchschnitt über alle Habitate, im Winter am kleinsten mit durchschnittlich 3,7 Litern und im Frühjahr am höchsten mit 3,9 l. Dagegen ist der gemessene Panseninhalt im Frühling am niedrigsten mit 1,1kg und im Herbst am höchsten mit 1,4kg. Das Frühjahr unterscheidet sich hier, den Panseninhalt betreffend,

signifikant von Herbst und Winter. Der meiste Panseninhalt wurde bei Rehen aus dem Habitat BF gefunden und der wenigste im Habitat ABF.

Betrachtet man die im Pansen vorliegenden Rohnährstoffe, so lässt sich für alle, mit Ausnahme der Lipide (Rohfett, TL), ein signifikanter Unterschied für den Faktor Habitat feststellen. Dieser ist allerdings in manchen Fällen auf nur ein Habitat zurückzuführen, welches besonders heraussticht. Beim Rohprotein ist es das Kiefernwaldhabitat. Der im Pansen gemessene Rohproteingehalt beträgt hier durchschnittlich nur 20% (TM), während er im Gesamtdurchschnitt aller Habitate zwischen 22-23% liegt und nur im Winter auf durchschnittlich 19% absinkt (im Winter 15,5% in PF). Der Rohfasergehalt (CF) im Pansen ist dagegen im Winter mit 31% am höchsten (35% in PF). Im Jahresdurchschnitt liegt der CF Gehalt bei 28%. Der Anteil von NFEs (Stickstofffreie Extraktstoffe) beträgt im Jahresdurchschnitt 37% und schwankt zwischen 31% im Herbst im Habitat GSF und 41% im Winter im Habitat AMF. Der saisonale Verlauf variiert dabei stark in Abhängigkeit vom Habitat. Je nach Darstellung der Kohlenhydrate, können auch die WSCs (wasserlöslichen Kohlenhydrate) betrachtet werden, diese betragen durchschnittlich 17% und sind in den beiden Waldhabitaten PF und BF am niedrigsten und im Bergmischwald-Habitat AMF am höchsten. Die sich aus den Nährstoffen ergebene verfügbare Energiedichte für die Rehe liegt bei einer durchschnittlichen Dichte pro Monat zwischen 5,0 MJ ME/kg (TM) und 6,1 MJ ME/kg. Die höchste Dichte findet sich im Pansen der Tiere aus dem Habitat ABF und die niedrigste im Habitat BF. Insgesamt ist die Energiedichte im Winter am niedrigsten, in den weiteren Jahreszeiten gibt es aber Habitat-abhängige Unterschiede. So ist in den Habitaten ABF, GSF und AMF die Energiedichte im Frühjahr am höchsten und in den Habitaten BF und PF im Sommer. Da Rehe mehrmals pro Tag äsen und im Tagesverlauf etwa zwei ganze Pansenfüllungen verdauen, ist die zur Verfügung stehende Energiedichte pro Tag nochmal höher. Sie beläuft sich auf 11-13 MJ ME pro Tag und Tier für subadulte und adulte Tiere und auf 8-10 MJ Me pro Tag und Tier für Kitze.

Insgesamt stellt sich eine flexible Anpassung des Rehs in puncto Energieoptimierung und ausbalancierter Nährstoffaufnahme an die sich verändernden Nahrungsverfügbarkeiten in Hinblick auf Saison und Habitat dar. Defizite in der Energieversorgung werden durch eine erhöhte Futtermenge pro Äsungsperiode kompensiert. Rehe adaptieren erfolgreich ihre Nahrungsaufnahme, statt zu migrieren um bessere Nahrungsverfügbarkeiten aufzufinden. Dies ist natürlich auch ihrer Territorialität geschuldet, aber dank ihrer Flexibilität ist keine größere Migration nötig. Im gesamten Jahresverlauf konnte zudem in keinem Habitat und zu keiner Jahreszeit ein Energiedefizit festgestellt werden. Dies deckt sich mit den Ergebnissen aus der Vorstudie (König et al. 2020) und zusammen genommen lässt sich so ein umfassendes Bild für Bayern darstellen. Somit ist auch keine Zufütterung zum Populationserhalt oder zum Vermeiden von Tierleid auf Grund von Versorgungsengpässen

nötig. Ein Zufüttern von Rehen, speziell im Winter, führt zudem eher zu vermehrten Verbisschäden, als dass diese vermieden werden. Dies ist darauf zurück zu führen, dass die Tiere an einen hohen Rohfasergehalt in der Nahrung im Winter adaptiert sind und die Ihnen dann angebotenen Futtermittel davon viel zu wenig, aber viel zu viel schnell fermentierbare Kohlenhydrate wie Zucker und Stärke enthalten, weshalb sie fehlende Fasern kompensieren müssen.

4. Diskussion

Die vorliegende Arbeit hatte zum Ziel die ernährungsphysiologischen Adaptionen von zwei Wildwiederkäuern, Reh und Gams, in bayerischen Lebensraumtypen zu untersuchen.

Rehe stellen zahlenmäßig eine der bedeutendsten Schalenwildarten in Deutschland dar und sind eine der wenigen großen heimischen Wildarten, welche auch dem weniger aufmerksamen Naturbeobachter immer mal in Erscheinung treten. Die Gams hat, auch wenn sie deutlich seltener und nur in ausgesuchten Lebensräumen anzutreffen ist, als Charakterart der bayerischen Alpen einen besonderen Stellenwert für ihre Bewohner und Besucher.

Ein ganzheitlicher Ansatz sollte zeigen, ob sich die stark differenzierenden ethologischen Adaptionstrategien der beiden Arten an saisonale Veränderungen auch auf anderen Ebenen widerspiegeln und wie die Anpassungsmechanismen ineinander greifen. Neben dem ernährungsphysiologischen Erkenntnisgewinn für beide Arten ist insbesondere der Vergleich der beiden Arten interessant. Laut Literatur gehören sie zwei verschiedenen Fraßtypen an, mit deutlich abweichenden anatomischen und physiologischen Anpassungen an die Äsungswahl und einer deutlich abweichenden Nahrungswahl (Hofmann 1989). Wie gleichen sie also Unterschiede in der chemischen und physikalischen Zusammensetzung der Pflanzen aus, um auf eine ausreichende Energieversorgung zu kommen?

Die Gams ist mittlerweile die einzige deutsche Schalenwildart, die noch wirkliche Migration betreibt. Beim Rotwild ist diese aus gesellschaftspolitischen Beweggründen größtenteils unterbunden. Wie erreicht also eine stationäre Art wie das Reh eine ausreichende Energieversorgung, selbst in extremen Habitaten, die z.B. stark durch Monokulturen geprägt sind?

Um diese Frage beantworten zu können, lag der Fokus der Forschung neben Nahrungswahl und Roh Nährstoffversorgung auf zwei Aspekten, die für Wildwiederkäuer bisher nur im Ansatz untersucht wurden: die ruminale Mikrobiota und Energiedichte.

Einzelne Arbeiten zur Äsungswahl, anatomischen saisonalen Anpassungen oder Roh Nährstoffprofilen im Pansen gibt es durchaus für beide Arten. Die Berechnung des Energieaufnahme oder des -bedarfs wurde aber in der Regel an Tieren aus der Haltung untersucht, oder nur erdacht. Auch haben frühe Arbeiten versucht mikrobielle Taxa mittels mikroskopischer Untersuchungen darzustellen und es gibt erste Gensequenzierungs-Studien auf Basis kleiner Stichprobengrößen im einstelligen Bereich, welche erstmals die Mikrobiota von Rehen und Gämsen exemplarisch kartieren.

Arbeiten mit einem ganzheitlichen Ansatz, auf Basis einer großen Stichprobengröße, welche sowohl verschiedene Arten, den kompletten Jahresverlauf, verschiedene Altersklassen, Geschlechter und Habitate berücksichtigen, gibt es in dieser Form allerdings noch nicht.

Natürlich haben sich selbst unter der Berücksichtigung vieler verschiedener Aspekte immer noch Lücken und neue Fragen ergeben, welche im Weiteren diskutiert werden sollen. Aber die Synthese der dieser Arbeit zu Grunde liegenden Studien ist ein guter Ausgangspunkt für hoffentlich folgende Forschung.

Um sowohl die Besonderheiten der saisonalen Adaption von Gams und Reh, als auch die Habitat-spezifischen Besonderheiten des Rehs abzubilden wurde der folgende methodische Ansatz gewählt: Über den Verlauf von 12 Monaten wurden Proben und Individualdaten von möglichst vielen Rehen und Gämsen aus möglichst vielen Habitaten gesammelt.

Da sich das Verbreitungsgebiet der Gams in Bayern vorrangig auf den Alpenraum beschränkt, wurden zwei Schwerpunktbereiche in den Kalkalpen für die Beprobung ausgewählt. Eine Schwierigkeit, die sich auch leicht in den Probenzahlen widerspiegelt, war die Gewinnung von Gamsproben in den Wintermonaten, da extreme Wetterverhältnisse die Bejagung oder Bergung der Tiere sehr erschwert haben. Ein größerer Probensatz wäre hier für weitere Folgeuntersuchungen wünschenswert.

Die Wildtierforschung bietet, im Gegensatz zur Forschung an domestizierten Nutz- oder Haustieren, meist keine kontrollierte Umgebung, Möglichkeiten zur Beobachtung der Tiere oder eine einfache Probennahme. Die gleichen Versuchsbedingungen aufrecht zu erhalten oder vergleichbare Ergebnisse zu erzielen, die sich auch auf weitere Wildtiere beziehen lassen, ist schwierig. Eine entsprechend hohe Probenzahl, um die umfangreiche Diversität einzufangen, ist also speziell bei Wildtieren von besonderer Relevanz.

Das Reh ist bayernweit verbreitet, weshalb eine Auswahl von sieben Habitattypen getroffen wurde, welche die typischsten Habitattypen der Rehe abbildet, sowie extreme bzw. besondere Typen berücksichtigt. Voraussetzungen für die ausgewählten Habitate waren darüber hinaus ein flächenmäßig großes Vorkommen des entsprechenden Habitat-Typs in der gewählten Region, Rehwild als Hauptschalenwildart ohne starke Nahrungskonkurrenz, möglichst vergleichbare Flächengrößen, das Fehlen anthropogener Fütterung, eine gute Erreichbarkeit, sowie Unterstützung vor Ort durch Jagdeigentümer und Jäger.

Die Berücksichtigung von Individualdaten, wie Konditions- und Konstitutionsmaße, des genauen Alters oder auch des Erlegungsorts und der dort vorhandenen Vegetation hat sich als hilfreich erwiesen, um Ergebnisse im Kontext betrachten zu können und wird auch für weitere Forschungen dringend empfohlen.

Was gegenüber der Forschung an domestizierten Tieren ebenfalls zu beachten ist, dass in der Wildtierforschung nicht die gleichen Zeitintervalle bei der Probengewinnung eingehalten werden können. Zwischen Erlegung und Gefrieren der Proben vergeht deutlich mehr Zeit, als wenn man eine Probe unter kontrollierten Schlachtungsbedingungen gewinnt. Auch die direkte Gewinnung und Separation von Proben am Tier, um mehrmaliges Auftauen zu

vermeiden, ist nur selten möglich. Die Jäger haben teils nicht das nötige Fachwissen und die Erlegung eines Tiers kann nicht im Vorhinein genau geplant werden. Man muss sich daher gut überlegen, welche Proben gewonnen und problemlos verwendet werden können. Bei der Entnahme des Pansens wurde versucht eine Gefrierung innerhalb von 30-60 Minuten nach Erlegung zu ermöglichen, damit die mikrobielle Aktivität schnell zum Stillstand kommt.

Der Fermentationsprozess kommt nach der Erlegung weitestgehend, jedoch nicht zu 100% zum Erliegen. Wobei es sich hier um eine kleine systematische Abweichung handelt, wodurch der Vergleich zwischen den Untersuchungsgebieten und den beiden Untersuchungsarten nicht beeinträchtigt wird.

Auch kann man nicht beeinflussen oder ermitteln, wie kurz vorher und wie viel das Tier gefressen hat. Gerade deshalb ist eine große Probenmenge umso wichtiger, um diese Schwankungen auszugleichen.

Die Bestimmung der aufgenommenen Äsung mittels botanischer Panseninhaltsanalyse hat den Vorteil, dass sich, im Gegensatz z.B. zu DNA-Analysen, auch Mengenverhältnisse gut abbilden lassen. Viele Pflanzenteile können dafür aber nicht auf Artniveau bestimmt werden, da große Teile der Pflanze zur Bestimmung fehlen, oder auch nicht jeder Bearbeiter das gleiche Fachwissen mitbringt. Eine Einteilung in Pflanzenkategorien hat sich deshalb als hilfreich und machbar erwiesen. Einschränkend ist zudem zu beachten, dass die gewählte Analysemethode zwar die meisten Äsungskategorien sehr gut anteilig abbilden kann, aber eine Unterschätzung der schnell verdaulichen Pflanzenteile, wie Kräuter und Stauden, immer möglich ist. Diese dürften schneller als Gräser oder Koniferen zu Nahrungsbrei verwertet werden und dann Teil der nicht mehr identifizierbaren Pflanzenmasse sein. Eine Ergänzung mit Methoden wie dem DNA-Metabarcoding würde sich hier zukünftig empfehlen. Für die Vergleichbarkeit mit anderen Studien, die bisher hauptsächlich ebenfalls auf botanischer Panseninhaltsanalyse basieren, ist die Methode aber trotzdem eine gute Wahl. Zudem ermöglicht sie auch den Vergleich zwischen Habitaten, Jahreszeiten und Wildarten.

Um speziell bei der Analyse des Panseninhalts eine hohe und gleichbleibende Qualität zu garantieren, wurden die Proben jeweils im gleichen Labor untersucht.

Bei der Rohnährstoffverteilung im Pansen sollten bei Herbivoren neben der Analyse der Rohnährstoffe auch die Faserfraktionen mitberücksichtigt werden. Bei der Betrachtung der Fraktionen haben sich sehr Art-, Habitat- und Jahreszeiten-spezifische Verteilungen ergeben. Und da auch viele Mikroorganismen nicht auf Fasern insgesamt, sondern oft auf die Verwertung einzelner Faserfraktionen spezialisiert sind, lassen sich funktionelle Zusammenhänge damit nachvollziehbarer abbilden. Es sollte zur besseren Einordnung zudem versucht werden, den Anteil am mikrobiellen Protein am Rohprotein zu bestimmen. Die Herkunft des Rohproteins wird oft falsch interpretiert und zu großen Teilen der pflanzlichen Nahrung zugeordnet. Diese wird aber schnell zu Ammoniak umgebaut und zur Synthese von

mikrobiellem Eiweiß verwendet, statt als direkte Energiequelle für das Wirtstier zur Verfügung zu stehen.

Der Identifikation von funktionellen Zusammenhängen zwischen Äsung, Rohnährstoffen, Mikroorganismen und Fermentationsprodukten speziell bei den Wildwiederkäuern sind leider noch Grenzen gesetzt. Das liegt vor allem daran, dass die Erforschung der Mikrobiota der Wildwiederkäuer gerade erst am Anfang steht und viele der gefundenen Taxa noch nicht beschrieben/klassifiziert sind. Dadurch erhält man oftmals nur eine Zuordnung auf höheren taxonomischen Ebenen, was eine funktionelle Zuordnung schwierig bis unmöglich macht. Auch konnte in dieser Studie nur die bakterielle Mikrobiota untersucht werden. Die Mikrobiota setzt sich aber natürlich noch aus weiteren Organismengruppen, wie Pilzen, Protozoen und Archaeen zusammen. Für diese gab es zum Zeitpunkt der Untersuchungen aber noch keine gut funktionierenden Primer, welche Voraussetzung für die Gensequenzierung sind. Es wurde 2020 versucht, auf Basis der vorhandenen Publikationen und dort beschriebenen Primer, die anaeroben Pilze zu identifizieren, aber ohne Erfolg. Es konnte kein ausreichendes PCR-Amplifikat erzeugt werden.

Da die Untersuchung der Mikrobiota allerdings, sowohl beim Menschen als auch bei den Tieren, aktuell stark im Fokus steht, schreitet die Klassifizierung weiterer mikrobieller Taxa und auch die Entwicklung neuer Primer stetig und schnell voran. Ein Vergleich der Mikrobiota von unabhängigen Studien ist hinsichtlich der genannten rasanten Entwicklung in diesem Forschungsbereich aber auch schwierig, da meistens andere Auswertungsprogramme und Filter zum Einsatz kommen und sich die Taxonomie für die mikrobiellen Taxa schnell weiterentwickelt und verändert. Es lohnt sich aber hier Grundlagenforschung zu leisten, auf der man aufbauen kann.

Probleme bei der Betrachtung der Energiedichte lagen eher auf Ebene der Interpretation oder Vergleichbarkeit. Wie eingangs erwähnt, wurden Studien zur Messung des Energiebedarfs von Rehen bisher in der Regel mit Tieren aus der Haltung durchgeführt. Die Messung der Energiedichte sollte zudem unbedingt auf Basis der reell aufgenommenen Nahrung erfolgen und nicht auf Schätzwerten, welche sich z.B. rein an der aufgenommenen Masse orientieren. Die Messung des Panseninhalts kann zudem immer nur eine Momentaufnahme der Energieverfügbarkeit darstellen und unterschätzt somit systematisch die reale Energiedichte der aufgenommenen Vegetation. Auch wenn Aspekte wie das Verhältnis Trocken- zu Frischgewicht, oder die Panseninhaltsmenge schon mitberücksichtigt wurden, kann die individuell aufgenommene Nahrungsmenge pro Tier trotzdem nur geschätzt werden. Auch vor diesem Hintergrund ist eine ausreichend große Stichprobe sehr wichtig.

Die Kalkulation bzw. Schätzung der von Rehen täglich aufgenommenen umsetzbaren Energie ($\text{MJ ME} / \text{Reh Tag}^{-1}$) wurde auf der Basis der im Pansen vorgefundenen Frischmasse sowie der Energiedichte des gefundenen Panseninhalts ermittelt. Um hierbei die aufgenommene

Energie nicht zu unterschätzen wurde diese Werte mit einer Schätzung des bereits durch Verdauungs- und Abbauvorgänge entzogenen Energie korrigiert. Hierdurch kamen im Vergleich zu Gatterversuchen realistische Schätzwerte zustande.

Die Publikationen, die dieser Arbeit zu Grunde liegen, haben insgesamt 924 Rehproben aus sieben verschiedenen Habitaten und allen 12 Monaten untersucht. Sowie 48 Gamsproben aus drei Betrieben, ebenfalls im vollen Jahresverlauf. Gerade die hohe Anzahl an untersuchten Rehproben übersteigt deutlich die üblichen verwendeten Probenmengen im Bereich der Wildtierforschung.

Mit der Untersuchung der sieben Rehhabitate konnten viele Lebensraumtypen abgebildet werden, die sich auch in anderen Bundesländern oder Ländern wiederfinden. Natürlich variieren diese vor allem kleinräumig immer stark und angebotene Nahrungsverfügbarkeiten werden vielfältig beeinflusst. Ein genauer Blick auf das umgebende Habitat der Tiere ist, wie die Ergebnisse dieser Arbeit bekräftigen, stets wichtig. Dennoch lassen sich auch Gemeinsamkeiten oder wiederkehrende Anpassungsmuster erkennen, welche eine Grundlage darstellen. Z.B. an gewisse Nährstoffverfügbarkeiten und Besonderheiten im Jahresverlauf.

Sowohl Reh, als auch Gams zeigen eine sehr saisonal beeinflusste Äsungswahl, welche sich in der Äsungszusammensetzung bis hin zur Energiedichte im Pansen widerspiegelt.

Die Gamsnahrung ist stark durch Gräser geprägt, welche im gesamten Jahresverlauf den massebezogenen wichtigsten Anteil der Nahrung darstellen (Dahl et al. 2023a). Dies deckt sich mit Untersuchungen von anderen Gamspopulationen aus dem alpinen Raum (Schröder 1977, Trutmann 2009, Andreoli et al. 2016). Im Winter ist ihre Nahrung deutlich diverser zusammengestellt und Koniferen und Sträucher sind dann von größerer Bedeutung. Dies geht einher mit der Migration in die tieferen Lagen mit Wald- und Latschenkiefergebieten (Schröder 1971).

Beim Reh fallen vor allem die Habitat-spezifischen Besonderheiten und die teils sehr diverse Nahrungszusammensetzung ins Auge (Dahl et al. 2023b). Anke (2007) konnte in seiner Arbeit zeigen, dass Rehe sich stärker als Muffel-, Dam- oder Rotwild an das wechselnde Äsungsangebot anpassen. Ein Adaptionsmechanismus, welcher z.B. fehlende Migration ausgleichen könnte. Auch signifikante saisonale Unterschiede sind zu beobachten. Diese lassen sich aber nur teilweise verallgemeinern. Kräuter sind beispielsweise im Winter nicht verfügbar und der Anteil der holzigen Nahrung steigt entsprechend dem saisonalen Angebot. Auf welche Pflanzenkategorien oder -arten sich die Tiere fokussieren, ist aber sehr Habitat-abhängig.

Alle Rehe äsen z.B. bevorzugt Sträucher, auch wenn diese Präferenz im Agrar- (AG) und Fichtenwaldhabitat (SF) etwas geringer ausgeprägt ist. Dies deckt sich mit Beschreibungen von Tixier und Duncan (1996) und Klansek (2005). Schaut man sich allerdings die präferierten Straucharten an, lassen sich deutliche Unterschiede ausmachen. Im Buchenwaldhabitat ist die Brombeere, vor allem im Winter, wichtige Nahrungsquelle, im Kiefernwaldhabitat (PF) dagegen die Heidelbeere. Im Bergmischwald fokussieren sich die Tiere, wohl auch auf Grund des reichhaltigen Angebots, nicht auf eine spezielle Strauchart, sondern äsen viele verschiedene Arten.

In den Kulturlandschaften AG und Agrar-Buchenwald (ABF) spielen Baumfrüchte wie Eicheln und Bucheckern im Herbst bis in den Winter rein eine wichtige Rolle, fleischige Baum- und Strauchfrüchte sind dafür im PF-Habitat im Sommer von großer Bedeutung. Der starke Wechsel zu Früchten im Sommer, spiegelt sich auch deutlich in der Mikrobiota wider. Während dieser Umstellung treten vermehrt Bakterien auf, welche den Erhalt der Homöostase unterstützen.

Die Präferenzen richten sich natürlich in erster Linie nach dem saisonalen Angebot (Anke et al. 2007). Aber es lässt sich ebenfalls erkennen, dass Pflanzen, die in mehreren Habitaten vorkommen dort einen ganz anderen Stellenwert für die Tiere haben. Dies bestätigt die Beobachtungen von Klötzli (1965), dass die Präferenz für eine Pflanze oder Pflanzenkategorie nicht nur von ihren Inhaltsstoffen abhängt, sondern auch vom Standort und den umgebenden weiteren Arten, sowie ihrer Verfügbarkeit. Für weiterführende Analysen wäre hier, wie schon erwähnt, noch der Einbezug von weiteren Methoden wie dem Metabarcoding interessant, um noch mehr aufgenommene Pflanzenarten auf Artebene bestimmen zu können. Vom Reh und auch anderen Arten ist bekannt, dass sie auch vermeintlich toxische Pflanzen äsen (Klötzli 1965). Bei Störungen des Gleichgewichts des Verdauungstraktes, oder der Aufnahme von sehr Protein- und NFC-haltiger Nahrung werden aktiv Pflanzen mit hohem Gehalt an Sekundärstoffen geäst (Utsumi et al. 2009). Die Sekundärstoffe, wie z.B. Tannine, können Endoparasiten und vermehrte Gasproduktion im Pansen reduzieren (McMahon et al. 2000, Min et al. 2003). Und auch in der untersuchten Mikrobiota von Reh und Gams ließen sich Bakterienspezies finden, die speziell auf die Verwertung von Pflanzentoxinen spezialisiert sind. Die portraitierten saisonalen und Habitat-spezifischen Präferenzen in der Nahrungswahl spiegeln sich zwangsläufig in der Rohnährstoff- und Mikrobiota-Zusammensetzung im Pansen wider (Dahl et al. 2020, König et al. 2020, König et al. 2023, Dahl et al. 2023a, Dahl et al. 2023b).

Es stellt sich die Frage, ob sich die Nahrungswahl der Gämsen in unterschiedlichen Habitaten ebenso divers darstellt. Von Flachland-Populationen aus Neuseeland ist z.B. eine starke Präferenz der Gams für holzige Pflanzen bekannt (Yockney und Hickling 2000). Als Anpassung an stark Sekundärstoff-haltige Nahrung ist die Vergrößerung der Speicheldrüsen

bei Selektierern beschrieben, um mehr Tannin-bindende Proteine synthetisieren zu können (Robbins et al. 1995). Eine Art mit weniger adaptierten Speicheldrüsen könnte hohe Gehälter an Sekundärstoffen vielleicht meiden, oder die Mikrobiota müsste sich noch spezifischer adaptieren.

Vergleicht man beide Arten hinsichtlich der Rohnährstoffprofile mit einander, fällt vor allem der geringe, nicht signifikante Unterschied im durchschnittlich aufgenommenen Rohfasergehalt auf. Nach Hofmanns Thesen wäre hier zumindest im Jahresdurchschnitt ein deutlicher Unterschied zu erwarten gewesen. Die Gams nimmt im Jahresdurchschnitt aber gerade mal 1,2% mehr Rohfaser auf (29 zu 27,8%) (Dahl et al. 2023a, Dahl et al. 2023b). Erst wenn man den Anteil der Neutral-Detergenzien-Faser vergleicht, wird der Unterschied signifikant (56 zu 48%, $p < 0,001$). Dies ist allerdings nur auf den Hemizelluloseanteil zurückzuführen, welcher sich, im Gegensatz zum Zellulose- und Ligningehalt, signifikant zwischen den Arten unterscheidet ($p < 0,001$) und vermehrt in Gräsern vorkommt (Clauss 2010). Betrachtet man das Verhältnis von Zellulose zu Hemizellulose zwischen Gams und Reh, wird es deutlich. Bei der Gams entspricht das Verhältnis 1:1,05 und beim Reh 1:0,75. Dies wird vor allem auf den hohen Anteil an Gräsern in der Gamsnahrung zurückzuführen sein.

Dies widerlegt Hofmanns These, dass Arten wie das Reh Rohfaser vermeiden müssten und deutlich weniger davon aufnehmen als Arten wie die Gams oder Raufutterfresser (Hofmann 1978). Und es bekräftigt Clauss' Ausführungen dazu, dass die Tiere sich im Wesentlichen nicht in der Menge der aufgenommenen Fasern voneinander unterscheiden, sondern die Art der Fasern entscheidend für das Tier ist (Clauss 2010). Für Reh und Gams konnte dies in dieser Arbeit auf solider Datenbasis bekräftigt werden.

Beim Reh fallen die Standardabweichungen zum Mittelwert allerdings höher aus als bei der Gams. Dies wird auch durch die Analysen von Drescher-Kaden und Seifelnasr (1977) bestätigt. Rehe aus zwei verschiedenen Untersuchungsgebieten wichen stark voneinander ab und lagen, den Rohfasergehalt betreffend, mal deutlich unter und das andere Mal sogar über den Werten von Intermediär- und Raufutterfresser.

Rohproteine und NFCs fallen in signifikant größeren Mengen im Pansen der Rehe an. Beim Anteil der NFCs könnten allerdings die Pektine eine entscheidende Rolle spielen, welche den Unterschied bewirken. Diese schnell vergärbaren Bestandteile der Zellwand sind weder Zucker oder Stärke, aber Bestandteil der NFCs und können in „Browse“-Äsung 6-12% der Trockenmasse ausmachen (Robbins 1993).

Eine Theorie für einen erhöhten Rohproteinbedarf von Selektierern gegenüber Raufutterfressern liefern Robbins et al. (Robbins et al. 1995): die meisten Selektierer haben 3-4 mal so große Speicheldrüsen wie Raufutterfresser, dessen Funktion sie vor allem in der Produktion Tannin-bindender Proteine sehen und nicht wie von mehreren Autoren postuliert

einer erhöhten Speichelproduktion insgesamt (Hofmann 1989, Anke et al. 2007). Tannine, sowie weitere Pflanzensekundärstoffe kommen in großen Mengen in Baum- und Strauchblättern vor. Die Synthese dieser Proteine geht einher mit einem erhöhten metabolischen Stickstoffverlust, welcher dadurch wieder ausgeglichen werden könnte. Ein erhöhter Stickstoffbedarf besteht aber nicht, weil Ihnen die faserhaltige Nahrung nicht genug Energie liefern würde.

Die Rohnährstoffprofil der Gams variiert im saisonalen Verlauf erwartungsgemäß. Mit einem im Winter hohen Gesamtfaseranteil (CF oder NDF) in der aufgenommenen Nahrung. Auch der Anteil aller Faserfraktionen hat im Winter seinen Höhepunkt. Das vermehrte Auftreten der *Firmicutes*-Taxa im Winter passt zu diesem Verlauf. Unter ihnen befinden sich viele Faser-verwertende Gattungen.

Beim Reh lassen sich auch eindeutige saisonale Muster erkennen, diese sind aber stark Habitat-beeinflusst. Die Kulturlandschaft ABF hebt sich z.B. deutlich von den anderen sechs Habitaten ab. Hier finden sich NDF, Hemizellulose und Zellulose im Sommer in den höchsten Anteilen im Pansen. Nur der Ligningehalt ist, und dies ist homogen für alle Reh-Habitate, im Winter am höchsten. In den Wald-Habitaten, sowie Habitat GSF, fallen der Gehalt an Zellulose und Hemizellulose Winter bis Frühjahr am höchsten aus. In der AG fällt Zellulose im Sommer und Hemizellulose im Herbst am höchsten aus. Die unterschiedlichsten Habitat-spezifischen Peaks weist der NFC-Gehalt auf.

Zu welchem Anteil die Rohnährstoffe vom Äsungsverhalten und Habitat-spezifischen Vorlieben oder durch unterschiedliche Nahrungs- bzw. Nährstoffverfügbarkeiten in den Habitaten beeinflusst werden, lässt sich aber schwer sagen.

Im Habitat der Gams wirken die saisonalen Klimaverhältnisse vermutlich deutlich stärker als beim Rehwild. Wenn man nur die Rehe aus dem Bergmischwald betrachtet, also dem Habitat das dem Gamslebensraum am nächsten ist, erreichen der Faseranteil und die Faserfraktionen ebenfalls im Winter ihren Höhepunkt. Proteine und NFCs zeigen aber weiterhin andere Muster. Um die speziellen Artunterschiede herauszuarbeiten, wären z.B. Gamsproben aus stark differenzieren Lebensräumen oder Proben von Reh und Gams aus nahezu dem gleichen Lebensraum interessant. Auch wären Untersuchungen an residenten Gämsen spannend. Vor allem für Gamsböcke gibt es zunehmende Nachweise von kaum migrierenden Tieren, während die Geißen der Population weiterhin stark migrieren (Lovari et al. 2006). Welche unterschiedlichen ernährungsphysiologischen Anpassungen würden also hier zum Tragen kommen?

Für die Weiterverarbeitung der aufgenommenen Nährstoffe zu metabolisierbarer Energie sind im Wesentlichen die Symbionten verantwortlich. Die vorliegenden Studien untersuchen zum ersten Mal mittels NGS (Next generation sequencing) die ruminale Mikrobiota von Alpen-

Gämsen (Dahl et al. 2023a) und mittels PCR und NGS die ruminale Reh-Mikrobiota hinsichtlich saisonalem, Alter-, Geschlechts- und Habitat-spezifischem Effekt (Dahl et al. 2020, Dahl et al. 2023b).

Anders als das Wirtstier Reh oder Gams, haben die ruminalen Mikroorganismen kaum Chancen, ihre Nahrungsquelle frei zu wählen. Sie müssen, wie der Titel der Publikation 4 es besagt „das Beste aus dem machen was reinkommt“. Allerdings zeigen sie, wie auch ihr Wirtstier, einen hohen Adaptionsgrad an saisonale und Habitat-spezifische Veränderungen (Dahl et al. 2020, Dahl et al. 2023a, Dahl et al. 2023b). Das trifft sowohl auf das Reh als auch auf die Gams zu.

Faktoren der Adaptionen sind vor allem die Abundanz einzelner Arten und der Masse der Mikroben insgesamt, sowie die Zusammensetzung der Taxa im Pansen.

So konnte für die Rehe im Vergleich zwischen dem Fichtenwaldhabitat (SF) und der Agrarlandschaft (AG) eine höhere Organismenanzahl (DNA-Kopien pro g/TM) insgesamt im Pansen festgestellt werden und die Abundanz war ebenfalls signifikant saisonal beeinflusst. Im Habitat SF war die Abundanz im Winter am höchsten, im Habitat AG im Sommer (Dahl et al. 2020). Betrachtet man die Mikrobiota auf Gattungsebene (Dahl et al. 2023a, Dahl et al. 2023b), sieht man, dass die signifikanten saisonalen und Habitat-spezifischen Unterschiede vor allem durch wenige, einzelne Gattungen verursacht werden. Zudem gibt es jeweils eine mikrobielle Kerngemeinschaft, welche zu jeder Jahreszeit und in jedem Habitat in relativ hoher Abundanz im Pansen auftritt. Neu et al. (2021) definieren diese in ihrer Review wie folgt: „Das Kernmikrobiom bezieht sich auf eine beliebige Gruppe von mikrobiellen Taxa oder die mit diesen Taxa verbundenen genomischen und funktionellen Eigenschaften, die für einen Wirt oder eine Umgebung charakteristisch sind.“ (Seite 1, aus dem Englischen übersetzt)

Im weltweiten Vergleich von Haus- und Wildwiederkäuern konnten Henderson et al. (2015) sieben Gattungen definieren, die den Pansen jeder der untersuchten Arten besiedeln. Alle sieben Arten konnten auch in den untersuchten Reh- und Gamspansen identifiziert werden, allerdings nicht immer in großer Abundanz. Die *Butyrivibrio* kommen z.B. bei Reh und Gams deutlich seltener vor.

Die hohen Anteile an *Firmicutes*- und *Bacteroidota*-Gattungen decken sich mit Untersuchungen von Ricci et al. an Rehen aus Österreich (Ricci et al. 2019) und von Smoglica et al. an Abruzzen-Gämsen (*R. pyrenaica ornata*) aus Italien (Smoglica et al. 2022). Wobei die Abruzzen-Gämse noch einen deutlich höheren Anteil an *Bacteroidota* im Pansen hatte.

Um eine Grundlage für weiterführende Forschung an den beiden Wildarten zu schaffen, wurde versucht, eine Art-spezifische Mikrobiota zu definieren.

Für das Reh hat sich eine Kernmikrobiota von fünf Gattungen ergeben, welche bis auf ein Taxon auf Gattungsebene bestimmt sind und zusammen 44% der relativen Abundanz bilden. Sie umfasst die Gattungen *Eggerthellaceae* (DNF00809), *Prevotella*, *Christensenellaceae* (R-7), unkl. *Lachnospiraceae* und *Oscillospiraceae* (NK4A214). *Prevotella* hat proteolytische Eigenschaften und kann zudem Hemizellulose und Pektine abbauen (Purushe et al. 2010). *Eggerthellaceae* sind asaccharolytisch und sind involviert in der Aufrechterhaltung der Homöostase und treten vermehrt stressinduziert auf (Gupta et al. 2013, Hashikawa-Hobara et al. 2022, Wang et al. 2022). Die anderen drei Gattungen sind klar fibrolytisch, sprich Faser-assoziiert (Morotomi et al. 2012, Biddle et al. 2013, Yildirim et al. 2021, Xue et al. 2022).

Der Nachweis hoher Anteile von faserverwertenden Gattungen an der ruminalen Mikrobiota ist damit für das Reh klar erbracht und widerlegt die These, dass Selektierer wie das Reh kaum zellulolytische Mikroorganismen im Pansen zum Faserabbau haben (Drescher-Kaden und Seifelnasr 1977, Hofmann 1978, Hofmann 1989, Anke et al. 2007).

Auch innerhalb der Kernmikrobiota stellen sich Habitat-spezifische Unterschiede dar, auch wenn sie zu jeder Jahreszeit und in jedem Habitat in hoher Abundanz auftreten. Der Effekt wird noch deutlicher in einigen weiteren Taxa außerhalb der Kernmikrobiota. Markante Beispiele hierfür sind die Taxa *Fretibacterium*, *Latilactobacillus*, *Syntrophococcus*, *Streptococcus*, *Lentilactobacillus*, *Ralstonia*, *Tyzzeraella*, *Catenisphaera*, *Enterococcus* und *Leuconostoc*, *Quinella* oder *Treponema*. Diese Taxa treten entweder nur in einigen wenigen der untersuchten Habitate auf, oder in signifikant hoher oder niedriger Abundanz. Weitere Details dazu finden sich in Publikation 3 (Dahl et al. 2023b).

Ob Rehe aus anderen Populationen oder andere Wildwiederkäuer ähnlich starke Habitat-spezifische Muster aufzeigen ist schwer zu vergleichen, da dies noch wenig untersucht wurde. Bisher lag der Fokus vor allem darauf, erstmals die Mikrobiota der einzelnen Arte zu kartieren. Vergleiche des Einflusses von verschiedenen Diäten bei semidomestizierten Wildwiederkäuern führten aber zu signifikanten Unterschieden (Li et al. 2013, Li et al. 2015, Ricci et al. 2019, Yang et al. 2022). Da die Habitat-Unterschiede zu einem großen Teil auf Unterschiede in der verfügbaren Nahrung zurückzuführen sind, lassen sich auch für weitere Populationen und Arten ähnlich starke Unterschiede vermuten. Anke et al. (2007) haben, wie bereits beschrieben, für das Reh eine deutlich stärkere Adaption an das wechselnde Äsungsangebot als bei Muffel-, Dam- und Rotwild beobachtet. Man könnte darauf aufbauend vermuten, dass sich die Habitat-spezifischen und saisonal differenzierenden Muster bei einer stark selektierenden Wildart wie dem Reh dann auch stärker ausprägen.

Ein geschlechtsspezifischer signifikanter Unterschied konnte in der Reh-Mikrobiota nicht festgestellt werden, aber ein signifikanter Altersklassenunterschied. Die Mikrobiota von adulten und juvenilen Tieren ist ähnlicher zusammengesetzt als im Vergleich mit subadulten Tieren. Dies lässt sich zum einen dadurch erklären, dass die Kitze noch intensiver die Nähe

der adulten Tiere, insbesondere der Mutter, suchen und ähnliche Nahrung konsumieren. Auf Grund der Territorialität der Rehe müssen sich subadulte Tiere, spätestens wenn ein neues Kitz geboren ist, eigene Reviere zu suchen und werden verdrängt. Dies kann zur Nutzung anderer Ressourcen führen, was wiederum Einfluss auf die Mikrobiota hat. Ein durch die Ontogenese bedingter Unterschied in der Mikrobiota konnte auch bei Rentieren schon nachgewiesen werden (Laishev et al. 2020).

Neben der Literaturrecherche zu funktionellen Zusammenhängen zwischen Nährstoffen, Fermentationsprodukten und Mikrobiota wurde auch analytisch versucht, Zusammenhänge darzustellen. Auf Grund vieler noch unklassifizierter Gattungen war dies aber nur bedingt möglich. Und die gefundenen Zusammenhänge waren zu Teilen widersprüchlich, oder Co-Faktoren haben sich hier noch nicht eindeutig erschlossen. Ein paar Beispiele seien hier genannt:

Das im Panseninhalt enthaltene Ammoniak ist in erster Linie das Produkt des Abbaus von pflanzlichem Eiweiß. Eine negative Korrelation mit hauptsächlich faserassoziierten Arten, wie *Christensenellaceae* (R-7), *Oscillospiraceae* (NK4A214) und unkl. *Lachnospiraceae*, kann daher erklärt werden. Die Gattung *Prevotella* dagegen zeigt eine eindeutig negative Assoziation mit Essigsäure, die faserassoziiert ist, während *Prevotella* eindeutig proteinassoziiert ist. Eine größere Bedeutung im Abbau von Xylan oder Pektinen könnte ein Erklärungsansatz sein. *Christensenellaceae* (R-7) wird in der Literatur ebenfalls als Essigsäureproduzent und Faserverwerter beschrieben (Morotomi et al. 2012), so dass die positive Korrelation mit Propionsäure nicht erklärt werden kann oder von unbekanntem Faktoren beeinflusst sein muss. Die funktionellen Zusammenhänge betreffend besteht noch weiterer Forschungsbedarf.

Für die Gams wurden vor allem die saisonalen Adaptionen der Mikrobiota betrachtet, Geschlecht und Altersklasse haben keinen signifikanten Unterschied ergeben. Der saisonale Effekt auf die Zusammensetzung der bakteriellen Mikrobiota der Gams wird schnell deutlich, wenn man sich das Verhältnis der *Firmicutes* zu *Bacteroidetes* anschaut. Das Verhältnis ist im Winter am höchsten und im Sommer am niedrigsten. Sprich im Winter treten Gattungen des Phylums *Firmicutes* in höchster Abundanz im Pansen auf und im Sommer ist ihre relative Abundanz signifikant niedriger und die der *Bacteroidetes* höher. Eine Erklärung dafür könnte der hohe Anteil an fibrolytischen Gattungen innerhalb der *Firmicutes* sein, welche mit den hohen Faseranteilen im Winter einher gehen könnten. Für acht von elf Phyla konnte ein signifikanter saisonaler Unterschied ausgemacht werden.

Auch bei der Analyse der Gams-Mikrobiota konnten viele Taxa nicht auf Gattungsebene identifiziert werden. Insgesamt 34 der 73 Taxa verblieben unklassifiziert auf unterschiedlichen

taxonomischen Ebenen. Diese 34 unklassifizierten Gattungen entsprechen 78% der Sequenzen. In ein paar Jahren, wenn weitere Taxa klassifiziert sind, wird eine erneute Analyse nochmal mehr Aufschluss geben können über einen Großteil der involvierten Gattungen. Die vorliegenden Analysen bilden aber eine erste Grundlage für die alpine Gamspopulation.

Es konnten 15 Gattungen identifiziert werden, welche zusammen 87,8% der Sequenzen bilden und zu jeder Jahreszeit im Pansen auftreten. Diese entsprechen aber nicht der klassischen Definition einer Kernmikrobiota und den dafür gesetzten Filtern. Eine größere Probenmenge könnte eine Identifikation erleichtern.

Auch in der Kerngemeinschaft der Gams finden sich viele fibrolytische Gattungen, wie z.B. unkl. *Clostridiales* oder unkl. *Lachnospiraceae*, was die positiven Korrelationen mit NDF, Hemizellulose und Zellulose bestätigen. Auch *Prevotella* und unkl. *Eggerthellaceae* sind, wie beim Reh, wichtiger Teil der Kerngemeinschaft.

Für die Gämsen liegt bisher nur eine weitere Studie auf Basis von Gensequenzierungsanalysen vor, die sich mit einer anderen Unterart, der Abruzen-Gams beschäftigt (Smoglica et al. 2022). Bei Ihnen wurde ein höherer Anteil an Gattungen des Phylums *Bacteroidetes* ermittelt. Die bayerische Alpengams hat dagegen deutlich mehr *Firmicutes*-Taxa im Pansen. Ähnliche Werte finden sich bei anderen Boviden der Hochlagen, wie dem Goldtakin (*Budorcas taxicolor bedfordi*) (Chen et al. 2017), amerikanischen Bergziegen (Haworth et al. 2019) oder Tibetanischen Schafen (*Ovis avis*) (Fan et al. 2021). Die Tibetanischen Schafe des Qinghai-Plateaus unterliegen, ebenso wie die bayerische Gams, extremen saisonalen Veränderungen und weisen zudem den gleichen Verlauf des Verhältnisses von *Firmicutes* zu *Bacteroidetes* zwischen den Jahreszeiten auf. Bei den Schafen steigt im Winter die mikrobielle Diversität an, was die Autoren dahingehend interpretieren, dass die Tiere dadurch besser in der Lage sind, ballaststoffreiches Futter zu nutzen, um ihren Energiebedarf in kalten und rauen Lebensräumen im Winter zu decken. Der Effekt einer höheren mikrobiellen Diversität von Wiederkäuern in den Hochlagen ist auch noch für andere Arten beschrieben (Li et al. 2022).

Ein Vergleich der Mikrobiota von unabhängigen Studien ist hinsichtlich der Anzahl und Bezeichnung der Taxa schwierig, da meistens andere Auswertungsprogramme und Filter zum Einsatz kommen und sich die Taxonomie für die mikrobiellen Taxa schnell weiterentwickelt und verändert. Auch für die untersuchten Rehe und Gämsen ist ein Vergleich der Mikrobiota nur zu Teilen möglich. Auf Grund des unterschiedlichen Verlaufs des Review-Prozesses der beiden Studien, wurden die beiden Datensätze für die abschließende Manuskriptversion zu unterschiedlichen Zeitpunkten (andere Pipeline) und mit anderen Filtern ausgewertet.

Wendet man allerdings die gleichen Auswertungskriterien an, fällt auf, dass für die Gams 73 Gattungen identifiziert werden konnten und für die Rehe nur 55 Gattungen. Eine Erklärung für

die deutlich höhere Anzahl von Gattungen bei der Gams könnte die Anpassung an das Leben in den Hochlagen sein. Auch eine erhöhte Produktion von flüchtigen Fettsäuren (FFS) wird von Li et al. (2022) als Anpassung an die Hochlagen identifiziert. Auch in diesem Punkt liegt die Gams klar über dem Reh, mit einem durchschnittlichen Gesamtgehalt an FFS von 10,5 mg/ml zu 6,7 mg/ml bei den Rehen. Der Lebensraum hat also auch auf die Gams-Mikrobiota einen deutlichen Einfluss.

Für die Rehe aus dem Bergmischwald-Habitat haben sich keine deutlich höheren Gattungszahlen ergeben im Vergleich mit den anderen Habitaten. Um zu sehen, ob sich hier der gleiche Effekt einstellen würde, müsste man wahrscheinlich Tiere aus noch höheren Lagen untersuchen.

Ein Ausblick für weiterführende Untersuchungen der Mikrobiota beider Arten ist die Identifizierung weiterer Organismengruppen der mikrobiellen Gemeinschaft. Nach Stand der bisherigen Erkenntnisse zu Wildwiederkäuern, dürften die Bakterien aber den größten Anteil der Mikroorganismen im Pansen von Reh und Gams ausmachen.

Ältere Studien über Protozoen bei Wildwiederkäuern beruhen auf makro- und mikroskopischen Analysen. Für Gämse ergab die Studie von Crha et al. 6 Protozoengattungen (Christl 1955, Crha et al. 1985). In einer Übersicht von Clauss et al. (2011) über verschiedene Protozoen-Konzentrationen im Pansen von Wildtieren lag die Gämse im Vergleich zu anderen Wildwiederkäuern unter dem Durchschnitt. Es wurden auch Proben von Wildwiederkäuern untersucht, in denen gar keine Protozoen im Pansen nachgewiesen wurden (Drescher-Kaden und Seifelnasr 1977, Dehority und Odenyo 2003, Ishaq und Wright 2015).

Die Studien von Drescher-Kaden (1977) haben nur in durchschnittlich 31% der untersuchten Pansenproben vom Rehwild Protozoen nachgewiesen und nur eine Ciliatenart (*Entodinium dubardi dubardi*), deutlich weniger als bei der Gams. Da es sich bei *Entodinium* um eine besonders schnell wachsende Art handelt, wurde vermutet, dass andere Protozoen keine lebensfähigen Populationen im Rehpansen bilden können (Clauss et al. 2008). Beweise an Hand von Gensequenzierungsanalysen für das Fehlen weiterer Arten im Rehpansen wurden aber noch nicht erbracht.

Neue Sequenzierungsmethoden dürften deutlich bessere Chancen der Detektion liefern, aber aus den vorliegenden makroskopischen Arbeiten lässt sich vermuten, dass Protozoen bei Wildwiederkäuern eine geringere Rolle spielen als bei domestizierten Wiederkäuern, wo sie durchschnittlich mit 1×10^6 pro ml Panseninhalt auftreten (Dehority 2003) und 40-80% der mikrobiellen Biomasse ausmachen können (Harrison und McAllan 1980).

Was besonders im Hinblick auf die Faserverwertung von Reh und Gams von besonderem Interesse sein könnte, sind die anaeroben Pilze im Pansen. Eine interessante Entdeckung

war die Identifizierung der Bakteriengattung *Syntrophococcus* im Reh- und Gamspannen, welche Lignin demethylieren kann (Krumholz und Bryant 1986, Mosoni et al. 1994). Dies war für ruminale Bakterien bisher nicht beschrieben. Die anaeroben Pilze könnten ebenfalls eine wichtige Rolle im Abbau lignifizierter Pflanzenteile spielen, auch wenn ihre Anwesenheit im Wiederkäuerpannen zum Teil bezweifelt wurde. Mittels qPCR konnte der Nachweis der anaeroben Pilze im Pansen der Rehe erbracht werden (Dahl et al. 2020).

Die ruminalen saisonalen und Habitat-spezifischen Unterschiede in der Zusammensetzung der Mikrobiota beeinflussen im nächsten Schritt die Fermentationsprodukte und die daraus, für das Wirtstier, zu gewinnende metabolisierbare Energie. Die Auswertung der Energieversorgung wurde bisher nur für das Reh als Peer-Review Artikel publiziert, weshalb auch nur das Reh bei den folgenden Ausführungen behandelt wird.

Der im Winter niedrigere Gehalt an Fermentationsprodukten spiegelt sich in der Energie wider und geht einher mit dem allgemeinen gesenkten Energiebedarf von Wildtieren im Winter. Dies ist auf ein abgesenktes Aktivitätslevel, sowie eine niedrigere Stoffwechselrate zurückzuführen (Arnold et al. 2015).

Defizite bzw. ein Abfall in der Energiedichte z.B. im Winter werden durch eine erhöhte Nahrungsaufnahme kompensiert und stellen sich Habitat-spezifisch dar. Diese Strategie beschreiben auch Clauss et al. (2010) zur Kompensation und wir konnten dies ebenfalls bei der Gams feststellen (König et al. 2022).

Den bayerischen Rehen steht eine Energiedichte von 5,0-6,2 MJ ME pro kg Trockenmasse (ME = metabolisierbare Energie) (Median) in der aufgenommenen Nahrung zur Verfügung. Dieser Wert unterschätzt aber systematisch, was den Tieren im Tagesverlauf zur Verfügung steht und kann nicht in Bezug z.B. zum Erhaltungsbedarf gesehen werden. Für den Habitat- und Artvergleich ist er aber gut anwendbar.

Ein untersuchter Panseninhalt stellt immer nur eine Momentaufnahme dar und ist auf die aufgenommene Energiedichte pro Tag noch zu korrigieren. Diese entspricht dann 11-13 MJ ME pro adultes und subadultes Reh und Tag und 8-10 MJ ME pro Tag für Kitze und liegt damit deutlich über dem postulierten Grundumsatz pro Tag.

Der metabolische Grundumsatz wird bei Kirchgeßner et al. (2008) mit 2,1-2,9 MJ ME/kg TM angegeben. Der Erhaltungsbedarf wird bei weiteren Autoren zwischen 3,3 MJ und 5,4 MJ pro Tag und Reh angegeben (Drodz und Osiecki 1973, Weiner 1977, Bubenik 1984, Dryden 2011).

Die reelle tägliche Energieaufnahme ist bei freilebenden Rehen noch nicht erfasst worden. Durch Oslage und Strothmann (1988) sind Werte von Rehen in der Haltung bekannt, welche

im Jahresmittel bei ~8 MJ ME/ Tag und Reh liegen. Diese und die Werte von Kamphues et al. (2009) decken sich in etwa mit unseren. Kamphues et al. beschrieben in Abhängigkeit von der Altersklasse für Rehe aus der Haltung eine Energieaufnahme zwischen 8,2-13,2 MJ ME/Tag im Jahresmittel und im Winter zwischen 7,8-12,2 MJ ME/Tag. Unsere Werte liegen noch etwas höher, allerdings lässt sich für freilebende Tiere auch ein höherer Energiebedarf vermuten.

Um die Forschungsergebnisse der Energieversorgung von Rehen neben dem wissenschaftlichen Erkenntnisgewinn auch in das praktische Wildtiermanagement dieser Art einfließen lassen zu können, sind vor allem die folgenden Erkenntnisse von besonderer Bedeutung:

- Der verfügbare Energiegehalt im Pansen wird in erster Linie durch den Kohlenhydratgehalt beeinflusst und nicht, wie oft postuliert, durch den Proteingehalt.
- Die ruminale Mikrobiota generiert auch in Zeiten von geringerer Äsungsverfügbarkeit, oder starker Lignifizierung der Pflanzen noch ausreichend Energie aus der aufgenommenen Äsung.
- Auch wenn die Energiedichte sich signifikant zwischen den Habitaten unterscheidet, konnten wir zu keiner Jahreszeit und in keinem Habitat für die Rehe ein Energiedefizit feststellen.

Trotz der scheinbar erfolgreichen Anpassung und fehlenden Nachweisen für einen schlechten Zustand der bayerischen Reh-Populationen wird, vor allem im Winter, noch in vielen Revieren in Deutschland und weiten Bereichen Europas Rehwild gefüttert (Ossi et al. 2017). Dies führt zu Veränderungen des Raumnutzungsverhaltens und bewirkt oft sogar eher Schaden als Nutzen (Deutz 2006, Ossi et al. 2017). Als potenziell effektive Vorteile einer Zusatzfütterung werden verbesserte Überlebenschancen im Winter (Peterson und Messmer 2007), eine Verhinderung von Waldschäden und speziell auf jagdliche Ziele gesehen eine bessere Trophäenqualität und Körpermasse (Putman und Staines 2004) und eine erhöhte Populationsdichte angesehen. Potenziell negative Folgen einer Zusatzfütterung sind ein erhöhtes Übertragungsrisiko von Krankheiten (Sorensen et al. 2014), erhöhter inter- und intraspezifischer Stress (Ceacero et al. 2012), ein verändertes Selektionsmuster und das Risiko einer Pansenazidose (Ritz et al. 2013). Sowie die Schädigungen der Pansenmikrobiota nach abrupten Futterwechseln, Pansenfäulnis (Pansenalkalose), Mykotoxikosen oder Organmykosen nach Aufnahme von verschimmeltem Futter (Deutz 2006). Auch geht man eigentlich eher von einer Erhöhung des Verbissdrucks auf die umliegende Vegetation aus auf Grund von nicht artgerechter Fütterung (Cooper et al. 2006). Denn so gut eine Zusatzfütterung auch gemeint sein mag, werden häufig Mischungen aus verschiedenen Getreidesorten

gefüttert, welche einen viel zu geringen Rohfaseranteil aufweisen, was durch fehlendes Wiederkäuen und zu kurzer Retentionszeit im Pansen zu einer Übersäuerung und Mangelernährung führen kann. Der durchschnittliche Energiegehalt dieser Futtermischung liegt bei 11 MJ ME/kg TM, was die Energiedichte der natürlichen Winteräsung deutlich übersteigt. Der Rohfasergehalt liegt mit gerade mal 14-15% (Weibora 2020) deutlich unter dem Wert natürlicher Äsung.

Die Argumentation für eine weitere Fütterung von Rehwild beruht auf saisonal und Habitatbedingten Notzeiten. Eine Notzeit gibt es bei Wildtieren dann, wenn alle Reserven abgebaut sind, der Stoffwechsel steigt und die Nahrung nicht ausreichend Energie liefert. Aus ernährungsphysiologischer Sicht kann es zu einer Notzeit bei unserem heimischen Schalenwild eigentlich nur im März oder April kommen.

Da sich der Beginn der Vegetationsperiode im Zuge des Klimawandels allerdings mittlerweile, auch in höheren Lagen, deutlich nach vorne verschoben hat (um etwa 15 Tage) und sich die Vegetationsperiode insgesamt verlängert hat, dürfte nur noch der März eine Zeit für etwaige Energieengpässe darstellen (Menzel 2006, Menzel et al. 2006, Stahl 2016). Aber auch in diesem Zeitraum konnten unsere Analysen kein Defizit bestätigen (König et al. 2020, König et al. 2023).

Eine Notzeit ist allerdings nicht zwingend verbunden mit dem Vorhandensein von Schnee, Eis und Frost, auch wenn dies gerne so postuliert wird um etwaige Fütterungen für Wildtiere zu rechtfertigen. Sie ist abhängig von den vorherrschenden Äsungs- und Ernährungsbedingungen (Kommentar zum Jagdrecht von Leonhardt § 19 BJagdG). Die vorherrschende Ernährungssituation kann natürlich im Winter stark durch die saisonalen Bedingungen beeinflusst sein, aber auch weitere, revierspezifische Faktoren können ausschlaggebend sein. So wird z.B. für einige Bereiche der Agrarlandschaft postuliert, Rehe würden nach der Ernte, auf Grund der dann fehlenden Äsungsressourcen zum Aufbau ausreichender Fettreserven für den Winter, eine Notzeit erleiden (Hofmann und Kirsten 1982). Oder dass die anthropogen geprägte Kulturlandschaft heimischen Arten, wie z.B. dem Reh allgemein nicht mehr ausreichend artgerechte Äsung bietet (Bauer 2007).

Aber auch in den anthropogen geprägten Habitaten, zu den neben der Agrarlandschaft auch das Agrar-Buchenwald-Habitat und das Grasland-Fichtenwaldhabitat zählen, konnte kein Defizit ermittelt werden. Im Gegenteil stand den Rehen in der Agrarlandschaft sogar signifikant mehr Energie zur Verfügung als den Waldrehen (König et al. 2020).

Zusammenfassend lässt sich sagen: sowohl Reh als auch Gams und ihre jeweilige Mikrobiota weisen einen sehr hohen Adaptionsgrad auf an die Bedingungen und Veränderungen denen sie in ihrer Umwelt ausgesetzt sind. Auf verschiedenen Ebenen haben sie im Laufe der Evolution Wege der optimalen Anpassung gefunden um ein Energieoptimum im Sinne der „Optimal Foraging Theory“ zu erreichen, welche ein „Nutritional Balancing“ berücksichtigen, aber keine reine Energiemaximierung.

Auch wenn die anatomischen und ethologischen Unterschiede zwischen den Arten deutlich sind, fehlen diese deutlichen Unterschiede auf der physiologischen Ebene der Nahrungsverwertung. Sprich beide Arten können verschiedenste Pflanzenarten und die enthaltenen Nährstoffe verwerten, was hohe Anteile an Rohfaser einschließt. Dank ihrer flexiblen und adaptiven Mikrobiota können sie diese problemlos zu verwertbarer Energie umwandeln.

Folgende Werkzeuge stehen den Tieren zur Anpassung an saisonale und Habitat-spezifische Einflüsse dabei zur Verfügung:

- Selektion der Futterpflanzen – bei den Rehen stärker ausgeprägt, bei der Gams durch Migration ergänzt
- Anpassung der Menge der aufgenommenen Äsung
- Anpassung der Mikrobiota

Die Kombination dieser „Werkzeuge“ unterstützt die Tiere bei der Besiedlung diverser und extremer Lebensraumtypen.

Die Ansprüche der Arten, Anpassungsmechanismen und Portraits der Rohnährstoff- und Energieversorgung, sowie der bakteriellen Mikrobiota konnten gemäß der Zielsetzung dieser Arbeit dargestellt und diskutiert werden und alle Hypothesen konnten vollumfänglich bestätigt werden.

Alle Pansen können Fasern gleich gut verdauen, es gibt keinen signifikanten Unterschied in der Verdauungseffizienz von Selektierern, Intermediärtypen und Raufutterfressern (Robbins et al. 1995). Wie schnell oder langsam die Verdauung von statten geht, hängt dann davon ab wie schnell die Passagerate ist, wie lange die Fasern im Pansen verweilen können um verarbeitet zu werden und welche Art von Fasern aufgenommen werden (Clauss et al. 2008, Clauss 2010).

Hofmann hat mit seinen anatomischen Untersuchungen der Wildwiederkäuer Pionierarbeit geleistet (Hofmann 1973, Hofmann 1989) und etablierte langfristig die Klassifizierung der Fraßtypen in Konzentratselektierer, Intermediär- oder Mischäser und Raufutterfresser, welche noch heute stetig verwendet werden. Von den anatomischen Besonderheiten ausgehend hat

er allerdings Verhaltensweisen in der Nahrungsaufnahme, Ansprüche an die Nahrungswahl und Grenzen in der Physiologie abgeleitet, die nicht auf einer wissenschaftlichen Datenbasis basieren und die sich rückblickend als nichtzutreffend erwiesen haben. Eigentlich haben schon Robbins et al. (1995) wenige Jahre später einige seiner Annahmen widerlegt, wie auch weitere Autoren im Laufe der letzten Jahrzehnte. Dennoch halten sich diese Postulierungen hartnäckig in der Fachwelt. Es kann nur versucht werden, das System Wildwiederkäuer weiter und ausführlich auf guter und umfassender Datenbasis zu verstehen, um die falschen Ansichten zu korrigieren. Die vorliegende Arbeit hofft, auf Grund des wildbiologischen Systemansatzes und der vergleichsweisen großen Datenmenge, welche sowohl diverse saisonale und regionale Ansprüche berücksichtigt, einen Teil dazu beizutragen.

Perez-Barberia et al. haben 2004 (Pérez-Barbería et al. 2004) in ihrer Abhandlung versucht die strikte Abgrenzung zwischen den Fraßtypen zu überwinden und nahe gelegte Übergänge als Kontinuum zu sehen („Browser-Grazer-Continuum“). Weiter sagen sie, dass die Verdauungseffizienz von der natürlichen Äsung einer Art abhängt. Diese ist aber nicht nur rein Spezies-abhängig, sondern wie unsere Studien gezeigt haben, auch stark Habitat-abhängig.

Ich möchte mich der Schlussfolgerung der Autoren anschließen, dass Wildwiederkäuer viel stärker im Kontext ihrer Ernährungsgewohnheiten gesehen werden sollten, statt der starren Einteilung der drei Fraßtypen zu folgen. Zumindest muss deutlich werden, worauf sich die Begrifflichkeiten beziehen, wenn man sie verwendet: auf Unterschiede in der Anatomie, der Art der Nahrungssuche, oder auch der physikalischen und zum Teil chemischen Eigenschaften der aufgenommenen Pflanzen. Sie sagen aber nichts über die Fähigkeit zur Verdaulichkeit von Fasern im Allgemeinen aus.

Ein Selektierer oder „Browser“ ist sehr wohl in der Lage, hohe Rohfaseranteile in der Nahrung zu verwerten. Er selektiert sicherlich auch nicht „gegen“ Fasern. Die Nahrung eines Rehs kann aber durchaus andere chemische oder physikalische Eigenschaften als z.B. die der Gams haben, bzw. sind hier gewisse Grenzen erkennbar. Aber auch hier kommt es sehr stark auf die Habituation oder regionale Adaption des Tieres an. Gräser verursachen auf Grund der eingelagerten Silikate einen höheren Abrieb der Zahnschmelze und Rauffutterfresser scheinen besser an die Zerlegung der langen Faserpartikel angepasst zu sein als Selektierer (Hummel et al. 2008). Für Elche und Giraffen gibt es gut dokumentierte Beispiele, dass lange Fasern für die Tiere schwerer zerlegbar sind (Clauss 2000, Hummel et al. 2008). Für das Reh sind mir keine derartigen Dokumentationen bekannt, aber auch keine, welche eine stark Gras-basierte natürliche Äsung beschreiben. Für die Gams dagegen gibt es Beispiele der Anpassung an sehr holzige Nahrung (Yockney und Hickling 2000).

Die Studien dieser Arbeit konnten zeigen, dass die ernährungsphysiologischen Ansprüche einzelner Wildwiederkäuer oder Teilpopulationen immer im Kontext ihrer Habituation, also ihres umgebenden Habitats, und der saisonalen Adaption betrachtet werden müssen.

Vor allem muss bei unseren Wildwiederkäuern beachtet werden, dass nicht nur das Tier selber, sondern auch seine symbiontische mikrobielle Gemeinschaft des Verdauungstraktes speziell adaptiert ist.

5. Referenzen

- Andreoli, E., Roncoroni, C., Gusmeroli, F., Della Marianna, G., Giacometti, G., Heroldová, M., Barbieri, S. und Mattiello, S. (2016): "Feeding ecology of alpine chamois living in sympatry with other ruminant species." - Wildlife Biology **22**(3): 78-85. doi: 10.2981/wlb.00153.
- Anke, M., Dittrich, G., Groppe, B., Schäfer, U., Müller, R. und Hoppe, C. (2007). Zusammensetzung und Aufnahme von Winteräsung durch Reh-, Muffel-, Dam- und Rotwild. Beiträge zur Jagd- und Wildforschung. M. Stubbe. Halle, Gesellschaft für Wildtier- und Jagdforschung e.V. **32**: 379-398.
- Arnold, W., Beiglbock, C., Burmester, M., Guschlbauer, M., Lengauer, A., Schroder, B., Wilkens, M. und Breves, G. (2015): "Contrary seasonal changes of rates of nutrient uptake, organ mass, and voluntary food intake in red deer (*Cervus elaphus*)." - Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol **309**(3): R277-285. doi: 10.1152/ajpregu.00084.2015.
- Arnold, W., Ruf, T., Reimoser, S., Tataruch, S., Ondersheka, K. und Schober, F. (2004): "Nocturnal hypometabolism as an overwintering strategy in red deer." - Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol **286**: 174 - 181. doi: 10.1152/ajpregu.00593.2002.
- Banakar, P., Shashank, C. und Lakhani, N. (2018): "Physically effective fibre in ruminant nutrition: A review." - Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry **7**(4): 303-308.
- Bauchop, T. (1977). Foregut fermentation. Microbial ecology of the gut. R. T. J. Clarke and T. Bauchop. New York, USA, Academic Press: 223-250.
- Bauer, J. (2007). Rehwildfütterung und Waldschutz 16 Tierschutz in der Jagd. **16**.
- Bayerische Staatsforsten, F. B. (2015). Regionales Naturschutzkonzept für den Forstbetrieb Burglengenfeld. Burglengenfeld, Deutschland, Bayerische Staatsforsten 1-90.
- Bayerische Staatsforsten, F. H. (2014). Naturschutzkonzept für den Forstbetrieb Heigenbrücken. Heigenbrücken, Deutschland, Bayerische Staatsforsten: 1-88.
- Bayerische Staatsforsten, F. M. (2016). Naturschutzkonzept für den Forstbetrieb München. München, Deutschland, Bayerische Staatsforsten 1-100.
- Bayerische Staatsforsten, F. R. (2013). Naturschutzkonzept für den Forstbetrieb Rothenbuch. Rothenbuch, Deutschland, Bayerische Staatsforsten 1-92.
- Bayerische Staatsforsten, F. R. (2015). Naturschutzkonzept Forstbetrieb Ruhpolding. Ruhpolding, Deutschland, Bayerische Staatsforsten: 1-112.
- Bayerische Staatsforsten, F. R. (2015). Naturschutzkonzept für den Forstbetrieb Roding. Roding, Deutschland, Bayerische Staatsforsten 1-111.
- Bayerische Staatsforsten, F. S. (2014). Naturschutzkonzept für den Forstbetrieb Sonthofen. Sonthofen, Bayerische Staatsforsten: 1-94.
- Bertolino, S., Di Montezemolo, N. C. und Bassano, B. (2009): "Food–niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species." - Journal of Zoology **277**(1): 63-69. doi: 10.1111/j.1469-7998.2008.00512.x.
- Biddle, A., Stewart, L., Blanchard, J. und Leschine, S. (2013): "Untangling the Genetic Basis of Fibrolytic Specialization by Lachnospiraceae and Ruminococcaceae in Diverse Gut Communities." - Diversity **5**: 627-640. doi: 10.3390/d5030627.
- Bogliani, G., Viterbi, R. und Nicolino, M. (2011): "Habitat use by a reintroduced population of Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*) in the Italian Alps." - Journal of Raptor Research **45**(1): 56-62. doi: 10.3356/JRR-09-69.1.

- Bolyen, E., Rideout, J. R., Dillon, M. R., Bokulich, N. A., Abnet, C. C., Al-Ghalith, G. A., Alexander, H., . . . , Caporaso, J. G. (2019): "Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2." - Nature Biotechnology **37**(8): 852-857. doi: 10.1038/s41587-019-0209-9.
- Bryant, J. P., Reichardt, P. B., Clausen, T. P., Provenza, F. D. und Kuropat, P. (1992). Woody plant-mammal interactions. Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites: Volume II: Ecological and Evolutionary Processes. G. A. Rosenthal and M. R. Berenbaum. New York, Academic Press: 343–370.
- Bubenik, A. und Lochman, J. (1956): "Futtermittelverbrauch und Tagesrhythmus der Futteraufnahme bei Reh- und Rotwild." - Zeitschrift für Jagdwissenschaft **2**: 112-118.
- Bubenik, A. B. (1984): Ernährung, Verhalten und Umwelt des Schalenwildes. - München, Wien, Zürich, BLV Verlagsgesellschaft.
- Burbach, K., Seifert, J., Pieper, D. H. und Camarinha-Silva, A. (2016): "Evaluation of DNA extraction kits and phylogenetic diversity of the porcine gastrointestinal tract based on Illumina sequencing of two hypervariable regions." - MicrobiologyOpen **5**(1): 70-82. doi: 10.1002/mbo3.312.
- Burritt, E. A. und Provenza, F. D. (2000): "Role of Toxins in Intake of Varied Diets by Sheep." - Journal of Chemical Ecology **26**(8): 1991-2005. doi: 10.1023/A:1005565228064.
- Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J. A. und Holmes, S. P. (2016): "DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data." - Nature Methods **13**(7): 581-583. doi: 10.1038/nmeth.3869.
- Ceacero, F., García, A. J., Landete-Castillejos, T., Bartošová, J., Bartoš, L. und Gallego, L. (2012): "Benefits for Dominant Red Deer Hinds under a Competitive Feeding System: Food Access Behavior, Diet and Nutrient Selection." - Plos One **7**(3): e32780. doi: 10.1371/journal.pone.0032780.
- Cederlund, G. (1983): "Home Range Dynamics and Habitat Selection by Roe Deer in a Boreal Area in Central Sweden." - Acta Theriol. **28**(20): 443-460.
- Chen, J., Zhang, H., Wu, X., Shang, S., Yan, J., Chen, Y., Zhang, H. und Tang, X. (2017): "Characterization of the gut microbiota in the golden takin (*Budorcas taxicolor bedfordi*)." - AMB Express **7**(81). doi: 10.1186/s13568-017-0374-5.
- Christl, H. (1955): "Beiträge zur Kenntnis der Panseninfusorien einheimischer Wiederkäuer." - Zeitschrift für Parasitenkunde **17**(3): 185-192. doi: 10.1007/BF00259321.
- Clauss, M. (2000). Fütterungspraxis in der Haltung von Elchen (*Alces alces*). Tierärztliche Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München. München, Ludwig-Maximilians-Universität München. **Dr. vet. med.**
- Clauss, M. (2010). Artgerechte Fütterung der Wildtiere - was ist fachlich vertretbar. 16. Österreichische Jägertagung, Raumberg-Gumpenstein, Lehr- und Forschungszentrum für Landwirtschaft.
- Clauss, M., Fritz, J., Bayer, D., Hummel, J., Streich, J. W., Südekum, K.-H. und Hatt, J. M. (2009): "Physical characteristics of rumen contents in two small ruminants of different feeding type, the mouflon (*Ovis ammon musimon*) and the roe deer (*Capreolus capreolus*)." - Zoology **112**(3): 195-205. doi: 10.1016/j.zool.2008.08.001.
- Clauss, M., Hofmann, R. R., Fickel, J., Streich, W. J. und Hummel, J. (2009): "The intraruminal papillation gradient in wild ruminants of different feeding types: Implications for rumen physiology." - J Morphol **270**(8): 929-942. doi: 10.1002/jmor.10729.

- Clauss, M., Hume, I. D. und Hummel, J. (2010): "Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems " - The Animal Consortium **4**(7): 979-992. doi: 10.1017/S1751731110000388.
- Clauss, M., Kaiser, T. und Hummel, J. (2008). The morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals. The ecology of browsing and grazing. I. J. Gordon and H. H. T. Prins. Heidelberg, Germany, Springer: 47-88.
- Clauss, M., Kienzle, E. und Hatt, J.-M. (2003). Feeding practice in captive wild ruminants: peculiarities in the nutrition of browsers/concentrate selectors and intermediate feeders. A review. Zoo Animal Nutrition Vol. II. A. Fidgett, M. Clauss, U. Ganslosser, J.-M. Hatt and J. Nijboer. Fürth, Filander Verlag, 10.5167/uzh-3515: 27-52.
- Clauss, M., Müller, K., Fickel, J., Streich, W. J., Hatt, J.-M. und Südekum, K.-H. (2011): "Macroecology of the host determines microecology of endobionts: protozoal faunas vary with wild ruminant feeding type and body mass." - Journal of Zoology **283**(3): 169-185. doi: 10.1111/j.1469-7998.2010.00759.x.
- Cooper, S. M., Owens, M. K., Cooper, R. M. und Ginnett, T. F. (2006): "Effect of supplemental feeding on spatial distribution and browse utilization by white-tailed deer in semi-arid rangeland." - Journal of Arid Environments **66**(4): 716-726. doi: 10.1016/j.jaridenv.2005.11.015.
- Corlatti, L., Iacolina, L., Safner, T., Apollonio, M., Buzan, E., Ferretti, F., Hammer, S. E., . . . , Šprem, N. (2022): "Past, present and future of chamois science." - Wildlife Biology **4**, e01025. doi: 10.1002/wlb3.01025.
- Cornelius, C., Estrella, N., Franz, H. und Menzel, A. (2013): "Linking altitudinal gradients and temperature responses of plant phenology in the Bavarian Alps." - Plant Biology **15**: 57-69. doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00577.x.
- Crha, J., Hrabe, V. und Koubek, P. (1985): "Rumen ciliate fauna in the chamois (*Rupicapra rupicapra*)." - Acta Vet. Brno **54**: 141-147.
- Dahl, S.-A., Hudler, M., Windisch, W., Bolduan, C., Brugger, D. und König, A. (2020): "High fibre selection by roe deer (*Capreolus capreolus*): evidence of ruminal microbiome adaption to seasonal and geographical differences in nutrient composition." - Animal Production Science **60**(10): 1303-1314. doi: 10.1071/AN19376.
- Dahl, S.-A., Seifert, J., Camarinha-Silva, A., Cheng, Y.-C., Hernández-Arriaga, A., Hudler, M., Windisch, W. und König, A. (2023b): "Microbiota and nutrient portraits of European roe deer (*Capreolus capreolus*) rumen contents in characteristic southern German habitats." - Microbial Ecology **Accepted 21.09.2023**.
- Dahl, S.-A., Seifert, J., Camarinha-Silva, A., Hernández-Arriaga, A., Windisch, W. und König, A. (2023a): ""Get the best out of what comes in"-Adaptation of the microbiota of chamois (*Rupicapra rupicapra*) to seasonal forage availability in the Bavarian Alps." - Frontiers in Microbiology **14**: 1238744. doi: 10.3389/fmicb.2023.1238744.
- Dehority, B. A. (2003): Rumen Microbiology. - Nottingham, Nottingham University Press.
- Dehority, B. A. und Odenyo, A. A. (2003): "Influence of Diet on the Rumen Protozoal Fauna of Indigenous African Wild Ruminants." - Journal of Eukaryotic Microbiology **50**(3): 220-223. doi: 10.1111/j.1550-7408.2003.tb00121.x.
- Deutsch, A., Lechner-Doll, M. und Wolf, G. A. (1998): "Activity of cellulolytic enzymes in the contents of reticulorumen and caecocolon of roe deer (*Capreolus capreolus*)." - Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology **119**(4): 925-930. doi: 10.1016/S1095-6433(98)00004-X.

- Deutz, A. (2006). Sinn und Unsinn der Rehwildfütterung. „Rehwild“, Nationalpark Hohe Tauern – Nationalpark Akademie.
- Drescher-Kaden, U. und Seifelnasr, E. A. (1977): "Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon. Mitteilung 3: Mikroorganismen im Pansen von Reh, Damhirsch und Mufflon." - Z. Jagdwiss. **23**: 64-69.
- Drescher-Kaden, U. und Seifelnasr, E. A. (1977): "Untersuchungen zum Verdauungstrakt von Rehwild, Damwild und Mufflon. Mitteilung 2: Rohnährstoffe im Panseninhalt von Reh, Damhirsch und Mufflon." - Z. Jagdwiss. **23**: 6-11.
- Drodz, A. und Osiecki, A. (1973): "Intake and Digestibility of Natural Feeds by Roe-deer." - Acta Theriologica **6**: 81-91.
- Dryden, G. M. (2011): "Quantitative nutrition of deer: energy, protein and water." - Animal Production Science **51**(4): 292-302. doi: 10.1071/AN10176.
- Ehrmantraut, C., Wild, T., Dahl, S.-A., Wagner, N. und König, A. (2023): "Early end of embryonic diapause and overall reproductive activity in roe deer populations from Bavaria." - Animal Production Science, 10.1071/AN23040(IDBC 2022). doi: 10.1071/AN23040.
- Espunyes, J., Bartolomé, J., Garel, M., Gálvez-Cerón, A., Aguilar, X. F., Colom-Cadena, A., Calleja, J. A., Gassó, D., Jarque, L., Lavín, S., Marco, I. und Serrano, E. (2019) "Seasonal diet composition of Pyrenean chamois is mainly shaped by primary production waves." Plos One. 10.1371/journal.pone.0210819
- Espunyes, J., Lurgi, M., Büntgen, U., Bartolomé, J., Calleja, J. A., Gálvez-Cerón, A., Penuelas, j., Claramunt-López, B. und Serrano, E. (2019): "Different effects of alpine woody plant expansion on domestic and wild ungulates." - Global Change Biology **25**: 1808-1819. doi: 10.1111/gcb.14587.
- Fan, Q., Cui, X., Wang, Z., Chang, S., Wanapat, M., Yan, T. und Hou, F. (2021): "Rumen microbiota of Tibetan sheep (*Ovis aries*) adaptation to extremely cold season on the Qinghai-Tibetan Plateau." - Frontiers in veterinary science **8**: 673822. doi: 10.3389/fvets.2021.673822.
- Felton, A. M., Felton, A., Raubenheimer, D., Simpson, S. J., Krizsan, S. J., Hedwall, P. und Stolter, C. (2016): "The nutritional balancing act of a large herbivore: an experiment with captive moose (*Alces alces* L)." - Plos One **11**(e0150870): 1-25. doi: 10.1371/journal.pone.0150870.
- Fowler, M. (1983): "Plant poisoning in free-living wild animals: a review." - Journal of Wildlife Diseases **19**(1): 34-43.
- Freeland, W. J. und Janzen, D. H. (1974): "Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds." - The American Naturalist **108**(961): 269-289.
- Gordon, I. J., Pérez-Barbería, F. J. und Cuartas, P. (2002): "The influence of adaptation of rumen microflora on in vitro digestion of different forages by sheep and red deer." - Canadian Journal of Zoology **80**(11): 1930-1937. doi: 10.1139/z02-179.
- Gupta, R. S., Chen, W. J., Adeolu, M. und Chai, Y. (2013): "Molecular signatures for the class *Coriobacteriia* and its different clades; proposal for division of the class *Coriobacteriia* into the emended order *Coriobacteriales*, containing the emended family *Coriobacteriaceae* and *Atopobiaceae* fam. nov., and *Eggerthellales* ord. nov., containing the family *Eggerthellaceae* fam. nov." - International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology **63**: 3379-3397. doi: 10.1099/ijs.0.048371-0.
- Hackländer, K. (2017): "Lebensraum Kulturlandschaft: Nutzung durch Wildtiere." - 23. Österreichische Jägertagung 2017: 5.

- Hagen, R., Ortmann, S., Elliger, A. und Arnold, J. (2021): "Advanced roe deer (*Capreolus capreolus*) parturition date in response to climate change " - Ecosphere **12**(11): 1-10. doi: 10.1002/ecs2.3819.
- Harrison, D. G. und McAllan, A. B. (1980). Factors affecting microbial growth yields in the reticulo-rumen. Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants: Proceedings of the 5th International Symposium on Ruminant Physiology, held at Clermont — Ferrand, on 3rd–7th September, 1979. Y. Ruckebusch and P. Thivend. Dordrecht, Springer Netherlands, 10.1007/978-94-011-8067-2_10: 205-226.
- Hashikawa-Hobara, N., Otsuka, A., Okujima, C. und Hashikawa, N. (2022): "*Lactobacillus paragasseri* OLL2809 Improves Depression-Like Behavior and Increases Beneficial Gut Microbes in Mice." - Front Neurosci **16**: 918953. doi: 10.3389/fnins.2022.918953.
- Haworth, S. E., White, K. E., Côte, S. D. und Shafer, B. A. (2019): "Space, time and captivity: quantifying the factors influencing the fecal microbiome of an alpine ungulate." - FEMS Microbiol Ecology **95**, **fiz095**. doi: 10.1093/femsec/fiz095.
- Henderson, G., Cox, F., Ganesh, S., Jonker, A., Young, W., Collaborators, G. R. C. und Janssen, P. H. (2015): "Rumen microbial community composition varies with diet and host, but a core microbiome is found across a wide geographical range." - Sci. Rep. **5**: 1-13. doi: 10.1038/srep14567.
- Hofmann, R. R. (1973): The ruminant stomach. Stomach structure and feeding habits of East African game ruminants. - Nairobi, Kenya, East African Literature Bureau.
- Hofmann, R. R. (1978). Die Stellung der europäischen Wildwiederkäuer im System der Äsungstypen. Wildbiologische Informationen für den Jäger. A. W. u. J. a. d. J.-L.-U. Giessen. Stuttgart, Ferdinand Enke Verlag. **1**: 9-18.
- Hofmann, R. R. (1978). Die Verdauungsorgane des Rehes und ihre Anpassung an die besondere Ernährungsweise. Wildbiologische Informationen für den Jäger. A. W. u. J. a. d. J.-L.-U. Giessen. Stuttgart, Ferdinand Enke Verlag. **1**: 103-112.
- Hofmann, R. R. (1978). Zum Ernährungsverhalten und zum wechselnden Nährstoff- und Energiebedarf von Reh-, Gams- und Rotwild in Mitteleuropa. Wildbiologische Informationen für den Jäger. A. W. u. J. a. d. J.-L.-U. Giessen. Stuttgart, Ferdinand Enke Verlag. **6**: 75-84.
- Hofmann, R. R. (1989): "Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestives system." - Oecologia **78**(4): 443 - 457. doi: 10.1007/BF00378733.
- Hofmann, R. R. (1991): "Die Wiederkäuer. Ökophysiologisch hochdifferenziert, biologisch erfolgreich, in ihrer Vielfalt gefährdet. Eine vergleichend anatomische Betrachtung der Evolution des Wiederkäuer-Verdauungsapparates." - Biologie in unserer Zeit **21**(2): 73-80. doi: 10.1002/biuz.19910210210.
- Hofmann, R. R. und Kirsten, N. (1982). Die Herbstmast-Simulation. Stuttgart.
- Holand, Ø. (1992): "Winter digestive strategy of a concentrate selector in Norway: the European roe deer." - Canadian Journal of Zoology **70**(7): 1331-1335.
- Huang, X., Mi, J., Denman, S. E., Zhang, Q., Long, R. und McSweeney, C. S. (2022): "Changes in rumen microbial community composition in yak in response to seasonal variations." - Journal of Applied Microbiology **132**(3): 1652-1665. doi: 10.1111/jam.15322.
- Hummel, J., Fritz, J., Kienzle, E., Medici, E. P., Lang, S., Zimmermann, W., Streich, W. J. und Claus, M. (2008). Differences in fecal particle size between free-ranging and captive individuals of two browser species, Wiley Online Library, 10.1002/zoo.20161.

- Hüppop, O. (1995): "Störungsbewertung anhand physiologischer Parameter." - Der Ornithologische Beobachter **92**: 257-268.
- Ishaq, S. L. und Wright, A.-D. (2014): "High-Throughput DNA Sequencing of the Ruminant Bacteria from Moose (*Alces alces*) in Vermont, Alaska, and Norway." - Microb. Ecol. **68**: 185-195. doi: 10.1007/s00248-014-0399-0.
- Ishaq, S. L. und Wright, A.-D. G. (2012): "Insight into the bacterial gut microbiome of the North American moose." - BMC Microbiology **12**(212). doi: 10.1186/1471-2180-12-212.
- Ishaq, S. L. und Wright, A.-D. G. (2015). Wild Ruminants. Rumen Microbiology: From Evolution to Revolution. A. K. Puniya, R. Singh and D. N. Kamra. India, Springer: 37-46.
- Kaewtapee, C., Burbach, K., Tomforde, G., Hartinger, T., Camarinha-Silva, A., Heinritz, S., Seifert, J., Wiltafsky, M., Mosenthin, R. und Rosenfelder-Kuon, P. (2017): "Effect of *Bacillus subtilis* and *Bacillus licheniformis* supplementation in diets with low- and high-protein content on ileal crude protein and amino acid digestibility and intestinal microbiota composition of growing pigs." - J. Anim. Sci. Biotechnol. **8**(1): 37. doi: 10.1186/s40104-017-0168-2.
- Kamphues, J., Coenen, M., Iben, C., Kienzle, E., Pallauf, J., Simon, O., Wanner, M. und Zentek, J. (2009): "Supplement zur Vorlesung und Übung in der Tierernährung." - M. & H. Schaper: Hannover, Germany.
- Katoh, K. und Standley, D. M. (2013): "MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability." - Molecular Biology and Evolution **30**(4): 772-780. doi: 10.1093/molbev/mst010.
- Kay, R., v. Engelhardt, W. und White, R. (1980). The digestive physiology of wild ruminants. 5th International Symposium on Ruminant Physiology, Clermont—Ferrand, 3.-7. September 1979, Springer.
- Kioroglanidis, J. (1981). Nahrungswahl und Überlegungen zur Nahrungsnische bei Reh (*Capreolus capreolus*), Rothirsch (*Cervus elaphus*) und Gemse (*Rupicapra rupicapra*) im Nationalpark Berchtesgaden. Forstwissenschaftliche Fakultät. München, Ludwigs-Maximilians-Universität München. **Promotion**.
- Kirchgeßner, M., Roth, F. X., Schwarz, F. J. und Stangl, G. I. (2008): Tierernährung. - Frankfurt, DLG Verlag.
- Klansek, E. (2004). Nahrungszusammensetzung von Rot-, Reh-, und Gamswild im Berggebiet. Tagung für die Jägerschaft 2004. Irdning.
- Klansek, E. (2005). Äsungswahl des Rehwildes in unterschiedlichen Lebensräumen. 11. Österreichische Jägertagung. H. B.-u. F. f. Landwirtschaft. Irdning.
- Klötzli, F. (1965). Qualität und Quantität der Rehäsung. Zürich, Eidgenössische Technische Hochschule Zürich. **PhD**.
- König, A., Dahl, S.-A. und Windisch, W. (2022). Energy uptake of Bavarian chamois (*Rupicapra rupicapra*) and their adaptation to different energy densities of the vegetation. 8th World Conference on Mountain Ungulates, Cogne, Italy.
- König, A., Dahl, S.-A. und Windisch, W. (2023): "Energy intake and nutritional balance of roe deer (*Capreolus capreolus*) in special Bavarian landscapes in southern Germany." - Animal Production Science, 10.1071/AN23034(IDBC 2022). doi: 10.1071/AN23034.
- König, A., Hudler, M., Dahl, S.-A., Bolduan, C., Brugger, D. und Windisch, W. (2020): "Response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to seasonal and local changes in dietary energy content and quality." - Animal Production Science **60**(10): 1315-1325. doi: doi.org/10.1071/AN19375.

- König, A., Scheingraber, M. und Mitschke, J. (2016): Energiegehalt und Qualität der Nahrung von Rehen (*Capreolus capreolus*) im Jahresverlauf in zwei unterschiedlich geprägten Habitaten. - Freising, Zentrum Wald-Forst-Holz.
- Kozich, J. J., Westcott, S. L., Baxter, B., T., Highlander, S. K. und Schloss, P. D. (2013): "Development of a Dual-Index Sequencing Strategy and Curation Pipeline for Analyzing Amplicon Sequence Data on the MiSeq Illumina Sequencing Platform." - Appl. Environ. Microbiol. **79**(17): 5112-5120. doi: 10.1128%2FAEM.01043-13.
- Krumholz, L. R. und Bryant, M. P. (1986): "*Syntrophococcus sucromutans* sp. nov. gen. nov. uses carbohydrates as electron donors and formate, methoxymonobenzenoids or Methanobrevibacter as electron acceptor systems." - Archives Microbiology **143**: 313-318.
- Laishev, K. A., Ilina, L. A., Filippova, V. A., Dunnyashev, T. P., Laptev, G. Y. und Abakumov, E. V. (2020): "Rumen bacterial community of young and adult of reindeer (*Rangifer tarandus*) from Yamalo-Nenets Autonomous District of Russia." - Open Agric. **5**: 10-20. doi: 10.1515/opag-2020-0001.
- Li, B., Jia, G., Wen, D., Zhao, X., Zhang, J., Xu, Q., Zhao, X., Jiang, N., Liu, Z. und Wang, Y. (2022): "Rumen microbiota of indigenous and introduced ruminants and their adaptation to the Qinghai-Tibetan plateau." - Frontiers in Microbiology **13**. doi: 10.3389%2Ffmicb.2022.1027138.
- Li, Z., Wright, A.-D. G., Liu, H., Fan, Z., Yang, F., Zhang, Z. und Li, G. (2015): "Response of the Rumen Microbiota of Sika Deer (*Cervus nippon*) Fed Different Concentrations of Tannin Rich Plants." - Plos One, 10.1371/journal.pone.012348. doi: 10.1371/journal.pone.012348.
- Li, Z., Zhang, Z., Xu, C., Zhao, J., Liu, H., Fan, Z., Yang, F., Wright, A.-D. G. und Li, G. (2014): "Bacteria and Methanogens Differ along the Gastrointestinal Tract of Chinese Roe Deer (*Capreolus pygargus*)." - Plos One, 10.1371/journal.pone.0114513: 1-20. doi: 10.1371/journal.pone.0114513.
- Li, Z. P., Liu, H. L., Li, G. Y., Bao, K., Wang, K. Y., Xu, C., Yang, Y. F., Yang, F. H. und Wright, A.-D. G. (2013): "Molecular diversity of rumen bacterial communities from tannin-rich and fiber-rich forage fed domestic Sika deer (*Cervus nippon*) in China." - BMC Microbiol. **13**: 1-12. doi: 10.1186/1471-2180-13-151.
- Lohr, F. (2015). Universitätsforstamt Sailershausen Operat. Lohr a. Main, Bayerische Forstschule & Bayerische Technikerschule für Waldwirtschaft Lohr a. Main.
- Lovari, S., Sacconi, F. und Trivellini, G. (2006): "Do alternative strategies of space use occur in male Alpine chamois?" - Ethology Ecology & Evolution **18**(3): 221-231. doi: 10.1080/08927014.2006.9522709.
- MacArthur, R. H. und Pianka, E. R. (1966): "On Optimal Use of a Patchy Environment." - The American Naturalist **100**(916): 603-609. doi: 10.1086/282454.
- Martin, M. (2011): "Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads." - 2011 **17**(1): 3. doi: 10.14806/ej.17.1.200.
- Mauget, C., Mauget, R. und Sempéré, A. (1997): "Metabolic rate in female European roe deer." - Can. J. Zool. **75**: 731-739.
- McMahon, L., McAllister, T., Berg, B., Majak, W., Acharya, S., Popp, J., Coulman, B., Wang, Y. und Cheng, K.-J. (2000): "A review of the effects of forage condensed tannins on ruminal fermentation and bloat in grazing cattle." - Canadian Journal of Plant Science **80**(3): 469-485.

- McNab, B. K. (2006): "The energetics of reproduction in endotherms and its implication for their conservation." - Integrative and Comparative Biology **46**(6): 1159-1168. doi: 10.1093/icb/icl016.
- Menzel, A. (2006): "Zeitliche Verschiebungen von Austrieb, Blüte, Fruchtreife und Blattverfärbung im Zuge der rezenten Klimaerwärmung " - Forum für Wissen: 47-53.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-KÜbler, K., . . . , Zust, A. N. A. (2006): "European phenological response to climate change matches the warming pattern." - Global Change Biology **12**(10): 1969-1976. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x.
- Merkle, J. A., Monteith, K. L., Aikens, E. O., Hayes, M. M., Hersey, K. R., Middleton, A. D., Oates, B. A., Sawyer, H., Scurlock, B. M. und Kauffman, M. J. (2016): "Large herbivores surf waves of green-up during spring." - Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **283**(1833): 20160456. doi: doi:10.1098/rspb.2016.0456.
- Millen, D. D., De Beni Arrigoni, M. und Lauritano Pacheco, R. D. (2016): Rumenology. - Switzerland.
- Min, B. R., Barry, T. N., Attwood, G. T. und McNabb, W. C. (2003): "The effect of condensed tannins of the nutrition and health of ruminants fed fresh temperate forages: a review." - Animal Feed Science and Technology **106**: 3-19. doi: 10.1016/S0377-8401(03)00041-5.
- Miquelle, D. G. und Jordan, P. A. (1979): "The importance of diversity in the diet of moose." - Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose **15**: 54-79.
- Mitchell, B. (1967): "Growth layers in Dental Cement for Determining the Age of Red Deer (*Cervus elaphus* L.)." - J. Anim. Ecol. **36**(2): 279-293. doi: 10.2307/2912.
- Morotomi, M., Nagai, F. und Watanabe, Y. (2012): "Description of *Christensenella minuta* gen. nov., sp. nov., isolated from human faeces, which forms a distinct branch in the order *Clostridiales*, and proposal of *Christensenellaceae* fam. nov." - International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology **62**(1): 144-149. doi: 10.1099/ijs.0.026989-0.
- Mosoni, P., Besle, J.-M., Toillon, S. und Jouany, J.-P. (1994): "Transformations of (C14-Lignin) Cell Walls of Wheat by Rumen Microorganisms." - J. Sci. Food Agric. **64**: 379-387. doi: 10.1002/jsfa.2740640321.
- Neu, A. T., Allen, E. E. und Roy, K. (2021): "Defining and quantifying the core microbiome: Challenges and prospects." - Proceedings of the National Academy of Sciences **118**(51): e2104429118. doi: doi:10.1073/pnas.2104429118.
- Onderscheka, K. (1999). Das Rehwild: seine Ernährung und Fütterung. In 'Rehwild in der Kulturlandschaft. Nürnberg. 19 and 20 March 1990. Schriftenreihe des Landesjagdverbandes Bayern eV: München, Germany. J. Reddemann. Nürnberg. **7**: 37-60.
- Oslage, H. J. und Strothmann, A. (1988): "Zum Energie- und Proteinbedarf von Rehwild." - Z. Jagdwiss. **34**: 164-181.
- Ossi, F., Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Morellet, N., Ranc, N., Sandfort, R., Kroeschel, M., Kjellander, P., Myrsterud, A., Linnell, J. D. C., Heurich, M., Soennichsen, L., Sustr, P., Berger, A., Rocca, M., Urbano, F. und Cagnacci, F. (2017): "Plastic response by a small cervid to supplemental feeding in winter across a wide environmental gradient." - Ecosphere **8**(1): e01629. doi: 10.1002/ecs2.1629.
- Ostbye, K., Wilson, R. und Rudi, K. (2016): "Rumen microbiota for wild boreal cervids living in the same habitat " - FEMS Microbiol. Lett. **363**(20): 1-6. doi: 10.1093/femsle/fnw233.

- Ouellette, D. E. und Heisinger, J. F. (1980): "Reingestion of Feces by *Microtus pennsylvanicus*." - Journal of Mammalogy **61**(2): 366-368. doi: 10.2307/1380070.
- Pérez-Barbería, F. J., Elston, D. A., Gordon, I. J. und Illius, A. W. (2004): "The evolution of phylogenetic differences in the efficiency of digestion in ruminants." - Proc. Biol. Sci. **271**(1543): 1081-1090. doi: 10.1098/rspb.2004.2714.
- Peters, W., Hebblewhite, M., Mysterud, A., Eacker, D., Hewison, A. J. M., Linnell, J. D. C., Focardi, S., . . . , Cagnacci, F. (2019): "Large herbivore migration plasticity along environmental gradients in Europe: life-history traits modulate forage effects." - Oikos **128**(3): 416-429. doi: 10.1111/oik.05588.
- Peterson, C. und Messmer, T. A. (2007): "Effects of Winter-Feeding on Mule Deer in Northern Utah." - The Journal of Wildlife Management **71**(5): 1440-1445. doi: 10.2193/2006-202.
- Price, M. N., Dehal, P. S. und Arkin, A. P. (2010): "FastTree 2 – Approximately Maximum-Likelihood Trees for Large Alignments." - Plos One **5**(3): e9490. doi: 10.1371/journal.pone.0009490.
- Purushe, J., Fouts, D. E., Morrison, M., White, B. A., Mackie, R. I., Bacteria, t. N. A. C. f. R., Coutinho, P. M., Henrissat, B. und Nelson, K. E. (2010): "Comparative Genome Analysis of *Prevotella ruminicola* and *Prevotella bryantii*: Insights into Their Environmental Niche." - Microb. Ecol. **60**: 721-729. doi: 10.1007/s00248-010-9692-8.
- Putman, R. J. und Staines, B. W. (2004): "Supplementary winter feeding of wild red deer *Cervus elaphus* in Europe and North America: justifications, feeding practice and effectiveness." - Mammal Review **34**(4): 285-306. doi: 10.1111/j.1365-2907.2004.00044.x.
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., Peplies, J. und Glöckner, F. (2013): "The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools." - Nucleic Acids Res. **41**: D590-D596. doi: 10.1093/nar/gks1219.
- Raubenheimer, D., Simpson, S. J., Le Couteur, D. G., Solon-Biet, S. M. und Coogan, S. C. P. (2016): "Nutritional ecology and the evolution of aging." - Experimental Gerontology **86**: 50-61. doi: 10.1016/j.exger.2016.04.007.
- Renecker, L. A. und Hudson, R. J. (1988): "Seasonal Quality of Forages Used by Moose in the Aspen-Dominated Boreal Forest, Central Alberta." - Holarctic Ecology **11**(2): 111-118.
- Ricci, S., Sandfort, R., Pinior, B., Mann, E., Wetzels, S. U. und Stalder, G. (2019): "Impact of supplemental winter feeding on ruminal microbiota of roe deer *Capreolus capreolus* " - Wildlife Biol. **2019**(1): 1-11. doi: 10.2981/wlb.00572.
- Ritz, J., Hofer, K., Hofer, E., Hackländer, K., Immekus, D., Codron, D. und Clauss, M. (2013): "Forestomach pH in hunted roe deer (*Capreolus capreolus*) in relation to forestomach region, time of measurement and supplemental feeding and comparison among wild ruminant species." - European Journal of Wildlife Research **59**(4): 505-517. doi: 10.1007/s10344-013-0698-7.
- Robbins, C. T. (1983): Wildlife feeding and nutrition. -, Academic Press, Inc.
- Robbins, C. T. (1993): Wildlife nutrition and feeding. -, Academic Press, San Diego.
- Robbins, C. T., Mole, S., Hagerman, A. E. und Hanley, T. A. (1987): "Role of Tannins in Defending Plants Against Ruminants: Reduction in Dry Matter Digestion?" - Ecology **68**(6): 1606-1615. doi: 10.2307/1939852.
- Robbins, C. T., Spalinger, D. E. und van Hoven, W. (1995): "Adaptation of ruminants to browse and grass diets: are anatomical-based browser-grazer interpretations valid?" - Oecologia **103**: 208-213.

- Rognes, T., Flouri, T., Nichols, B., Quince, C. und Mahé, F. (2016): "VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics." - PeerJ **4**: e2584. doi: 10.7717/peerj.2584.
- Salgado-Flores, A., Hagen, L. H., Ishaq, S. L., Zamanzadeh, M., Wright, A.-D., Pope, P. B. und Sundset, M. A. (2016): "Rumen and Cecum Microbiomes in Reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) Are Changed in Response to a Lichen Diet and May Affect Enteric Methane Emissions." - Plos One, 10.1371/journal.pone.0155213. doi: 10.1371/journal.pone.0155213.
- Schröder, W. (1971): "Untersuchungen zur Ökologie des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra*) in einem Vorkommen der Alpen 1. Teil." - Zeitschrift für Jagdwissenschaft **17**: 113-168.
- Schröder, W. (1977): "Räumliche Verteilung und Nahrungsauswahl von Gams und Rotwild im Hochgebirge." - Forstw. Cbl. **96**: 94-99.
- Sempéré, A. J., Sokolov, V. E. und Danilkin, A. A. (1996): "Capreolus capreolus." - Mammalian Species, 10.2307/3504309(538): 1-9. doi: 10.2307/3504309.
- Sempéré, A. J., Sokolov, V. E. und Danilkin, A. A. (1996): "*Capreolus capreolus*." - Mammalian Species **538**: 1 - 9.
- Simpson, S. J., Sibly, R. M., Lee, K. P., Behmer, S. T. und Raubenheimer, D. (2004): "Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients." - Animal Behaviour **68**(6): 1299-1311. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.03.003.
- Slade, L. und Robinson, D. (1970): "Nitrogen metabolism in nonruminant herbivores. II. Comparative aspects of protein digestion." - Journal of Animal Science **30**(5): 761-763.
- Smoglica, C., Angelucci, S., Farooq, M., Antonucci, A., Marsilio, F. und Di Francesco, C. E. (2022): "Microbial community and antimicrobial resistance in fecal samples from wild and domestic ruminants in Maiella National Park, Italy." - One Health **15**. doi: 10.1016/j.onehlt.2022.100403.
- Sorensen, A., van Beest, F. M. und Brook, R. K. (2014): "Impacts of wildlife baiting and supplemental feeding on infectious disease transmission risk: A synthesis of knowledge." - Preventive Veterinary Medicine **113**(4): 356-363. doi: 10.1016/j.prevetmed.2013.11.010.
- Stahl, B. (2016). Die Verschiebung der phänologischen Phasen potentieller Nahrungspflanzen des Rehs (*Capreolus capreolus* Linnaeus) während der Setzzeit als Folge des Klimawandels und die damit verbundene zeitliche Änderung der Nahrungsquantität und -qualität, Technische Universität München. **Master of Science**.
- Stehr, F. P., Baur, S., Peters, W. und König, A. (2023). Age determination and setting times of Bavarian roe deer fawns (*Capreolus capreolus*) in the first days and weeks of life. 36th Congress of International Union of Game Biologists, Warsaw, Poland.
- Stubbe, C. (1997): Das Rehwild (The Roe Deer). - Berlin, Parey Buchverlag.
- Sundset, M. A., Praesteng, K. E., Cann, I. K. O., Mathiesen, S. D. und Mackie, R. I. (2007): "Novel rumen bacterial diversity in two geographically separated sub-species of reindeer." - Microb. Ecol. **54**: 424-438. doi: 10.1007/s00248-007-9254-x.
- Tixier, H. und Duncan, P. (1996): "Are european roe deer browsers?" - Rev. Ecol. (Terre Vie) **51**: 3 - 17.
- Trutmann, C. (2009). Diet composition of alpine chamois (*Rupicapra rupicapra* L.): Is there evidence for forage competition to the alpine ibex (*Capra ibex* L.)?, University of Zurich.
- Unterthiner, S., Ferretti, F., Rossi, L. und Lovari, S. (2012): "Sexual and seasonal differences of space use in Alpine chamois." - Ethology Ecology & Evolution **24**(3): 257-274. doi: 10.1080/03949370.2012.658872.

- Utsumi, S. A., Cibils, A. F., Estell, R. E., Soto-Navarro, S. A. und Van Leeuwen, D. (2009): "Seasonal changes in one seed juniper intake by sheep and goats in relation to dietary protein and plant secondary metabolites." - Small Ruminant Research **81**(2): 152-162. doi: 10.1016/j.smallrumres.2008.12.011.
- Wang, K., Zhang, H., Hu, L., Zhang, G., Lu, H., Luo, H., Zhao, S., Zhu, H. und Wang, Y. (2022): "Characterization of the Microbial Communities along the Gastrointestinal Tract in Crossbred Cattle." - Animals **12**(825): 1-12. doi: 10.3390/ani12070825.
- Weibora, S. (2020): "Rehwildfütterung im BJV-Lehr- und Forschungsrevier Wunsiedel." - Jagd in Bayern: 7-9.
- Weidenthaler, M. (2020). Wie alt ist unser Rehwild (*Capreolus Capreolus*) wirklich? Wissenschaftszentrum Weihenstephan. Freising, Technische Universität München. **Bachelor of Science**.
- Weiner, J. (1977): "Energy Metabolism of the Roe Deer." - Acta Theriologica **22**(1): 3-24.
- Westoby, M. (1974): "An Analysis of Diet Selection by Large Generalist Herbivores." - The American Naturalist **108**(961): 290-304. doi: 10.1086/282908.
- Wilson, R., Ostbye, K., Angell, I. L. und Rudi, K. (2019): "Association between diet and rumen microbiota in wild roe deer " - FEMS Microbiol. Lett. **366**(6): 1-5. doi: 10.1093/femsle/fnz060.
- Wölfel, H. (2005). Biologie des Rehwildes und Konsequenzen für die jagdliche Praxis. oder: Das Reh ist kein Ungeziefer und der Jäger kein Schädlingbekämpfer. Österreichische Jäger Tagung. Raumberg-Gumpenstein. **11**: 5-8.
- Xue, B., Wu, M., Yue, S., Hu, A., Li, X., Hong, Q., Wang, Z., Wang, L., Peng, Q. und Xue, B. (2022): "Changes in rumen bacterial community induced by the dietary physically effective neutral detergent fiber levels in goat diets." - Frontiers in Microbiology **13**: 820509. doi: 10.3389/fmicb.2022.820509.
- Yang, X., Fan, X., Jiang, H., Zhang, Q., Basangwangdui, Zhang, Q., Dang, S., Long, R. und Huang, X. (2022): "Simulated seasonal diets alter yak rumen microbiota structure and metabolic function." - Frontiers in Microbiology **13**. doi: 10.3389/fmicb.2022.1006285.
- Yildirim, E., Ilina, L., Laptev, G., Filippova, V., Brazhnik, E., Dnyashev, T., Dubrovin, A., Novikova, N., Tiurina, D., Tarlavin, N. und Laishev, K. (2021): "The structure and functional profile of ruminal microbiota in young and adult reindeers (*Rangifer tarandus*) consuming natural winter-spring and summer-autumn seasonal diets." - PeerJ **9**: e12389. doi: 10.7717/peerj.12389.
- Yockney, I. J. und Hickling, G. J. (2000): "Distribution and diet of chamois (*Rupicapra rupicapra*) in Westland forests, South Islands, New Zealand " - New Zealand Journal of Ecology **24**(1): 31-38. doi: <https://www.jstor.org/stable/24054648>.
- Zhang, Z., Xu, D., Wang, L., Hao, J., Wang, J., Zhou, X., Wang, W., Qiu, Q., Huang, X. und Zhou, J. (2016): "Convergent evolution of rumen microbiomes in high-altitude mammals." - Current Biology **26**(14): 1873-1879. doi: 10.1016/j.cub.2016.05.012.

6. Appendix

Liste der Vorveröffentlichungen

- **Publikation 1:**

Dahl, S.-A., Hudler, M., Windisch, W., Bolduan, C., Brugger, D. and König, A. (2020): „High fibre selection by roe deer (*Capreolus capreolus*): evidence of ruminal microbiome adaption to seasonal and geographical differences in nutrient composition.” – *Animal Production Science* 60 (10): 1303-1314. doi.org/10.1071/AN19376

Abstract:

Context. The European roe deer owes its ability to digest fibre to its microbiome. This is made up of many different species at different levels of abundance and with different differentiations. In Europe, the roe deer is often classified as a so-called ‘concentrate selector’. This term has often been interpreted by different researchers to mean a selector of either protein- or energy-rich food. According to various studies, this selection behaviour is due to the low abundance of fibre-degrading microorganisms.

Aims. The aim of the present study was to determine the concentration of crude nutrients in the rumen of roe deer, with the focus on the fibre fractions, and to show changes among seasons and between habitats. Furthermore, the aim was to find out how far the composition of the ruminal microbiota adapts to these changes.

Methods. From 2011 to 2014, we collected the rumens of 245 roe deer in two Bavarian habitat types, a forest and an agricultural habitat. The crude nutrient contents and the size of the total microbiome and the proportions of individual genera were determined in the rumen content.

Key results. The average annual concentration of crude fibre in the ingested food is 26–30% and this rises to 38% in certain months. The forest roe deer had the highest proportions of crude fibre in their food and the concentrations of other nutrients were also highly dependent on the season and habitat. Furthermore, the animals also have far less protein in their rumen content than often assumed. The total number of microorganisms in the rumens of the forest deer is significantly higher than in animals living in the agricultural area. The number of microorganisms was highest in the forest roe deer in winter, and in the roe deer from the agricultural area in summer. Clear connections can also be seen between individual groups of microorganisms and particular crude nutrients. The high crude-fibre concentration leads to a high number of fibre degrading microorganisms, such as, for example, anaerobic fungi or the *Ruminococcus flavefaciens*.

Conclusions. The results showed a high adaptability of the animals to a fibre-rich diet. The microbiome adapts very well to the respective nutrient availabilities. This, in turn, is what allows the roe deer to adapt so readily to diverse habitats and environmental conditions.

Implications. Due to the generally high concentrations of fibre, combined with the high numbers of fibre-degraders in the rumen, we suggest that, now on, we should talk of a roe deer as being a 'selector' or 'browser' rather than a 'concentrate selector'.

- **Publikation 2:**

König, A., Hudler, M., Dahl, S.-A., Bolduan, C., Brugger, D. and Windisch, W. (2020): "Response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to seasonal and local changes in dietary energy content and quality." - *Animal Production Science* 60 (10): 1315-1325. doi.org/10.1071/AN19375

Abstract:

Context. In terms of their nutritional physiology, roe deer have been called 'concentrate selectors'. This implies that they select proteins in their diet and are not able to digest fibre. It is, thus, suggested that in an agricultural landscape, they are unable to digest the high fibre content of arable crops and, thus, suffer and need to be given supplementary feed.

Aims. Our aim was to determine the nutrient composition and energy content of the roe deer diet in an agricultural habitat compared with that in a natural forest habitat.

Methods. Rumen contents of 245 roe deer were collected to represent each month of the year for 3 years, weighed, and analysed by standard methods for nutrient and fibre content.

Key results. Roe deer in the agricultural habitat had rumen contents with significantly higher metabolisable energy (ME) concentrations, with a median of 6.2 MJ ME/kg DM, than did roe deer in the forest habitat, where the median was 5.4 MJ ME/kg DM. The mass of rumen contents in the forest habitat was, on average, 240 g higher than that in the agricultural habitat. Roe deer in the forest habitat compensate for the lower energy concentration in their natural diet by increasing their food intake. The concentration in the agricultural habitat is a result of the higher proportion of easily digestible carbohydrates in the diet. The concentration of crude protein in the rumen contents did not differ statistically between the two areas. In both habitats, the mean crude fibre concentration varied between 24% DM and 34% DM, and was significantly higher in the forest. The concentration of crude fibre selected by the roe deer is similar to the concentration of crude fibre known to be selected by red deer and fallow deer (intermediate feeders) and mouflon (a grazer) (Hofmann 1989).

Conclusions. The term 'concentrate selector' should be replaced by 'selector' to avoid misinterpretations. Energy shortfalls were not observed in either of the populations during the study period.

Implications. Supplemental feeding was not necessary to maintain the population.

- **Publikation 3:**

Dahl, S.-A., Seifert, J., Camarinha-Silva, A., Cheng, Y.-C., Hernández-Arriaga, A., Hudler, M., Windisch, W. and König, A.: "Microbiota and nutrient portraits of European roe deer (*Capreolus capreolus*) rumen contents in characteristic southern German habitats." - *Microbial Ecology*. Accepted 21.09.2023

Abstract:

Roe deer (*Capreolus capreolus*) are found in various habitats, from pure forest cultures to agricultural areas and mountains. In adapting to the geographically and seasonally differentiating food supply, they depend, above all, on an adapted microbiome. However, knowledge about the microbiome of wild ruminants still needs to be improved. There are only a few publications for individual species with a low number of samples. This study aims to identify a core microbiota for Bavarian roe deer and present nutrient and microbiota portraits of the individual habitat types.

This study investigated the roe deer's rumen (reticulorumen) content from seven different characteristic Bavarian habitat types. The focus was on the composition of nutrients, fermentation products, and the rumen bacterial community. A total of 311 roe deer samples were analysed, with the most even possible distribution per habitat, season, age class and gender. Significant differences in nutrient concentrations and microbial composition were identified for the factors habitat, season and age class. The highest crude protein content (plant protein & microbial) in the rumen was determined in the purely agricultural habitat, the highest value of non-fibre carbohydrates in the mixed mountain forest and the highest fibre content (neutral detergent fibre, NDF) in the pine forest habitat. Maximum values for fibre content go up to 70% NDF. The proportion of metabolites (ammonia, lactate, total volatile fatty acids) was highest in the transition habitat from agricultural land to forest (ABF).

Correlations can be identified between adaptations in the microbiota and specific nutrient concentrations, as well as in strong fluctuations in ingested forage. In addition, a core bacterial community comprising five genera could be identified across all habitats, up to 44% of total relative abundance. As with all wild ruminants, many microbial genera remain largely unclassified at various taxonomic levels. This study provides a more in-depth insight into the diversity and complexity of the roe deer rumen microbiota. It highlights the key microorganisms responsible for converting naturally available nutrients of different botanical origins.

- **Publikation 4:**

Dahl, S.-A., Seifert, J., Camarinha-Silva, A., Hernández-Arriaga, A., Windisch, W. and König, A. (2023): "" Get the best out of what comes in"-Adaptation of the microbiota of chamois (*Rupicapra rupicapra*) to seasonal forage availability in the Bavarian Alps." – *Frontiers in Microbiology* 14: 1238744. doi.org/[10.3389/fmicb.2023.1238744](https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1238744)

Abstract:

As an inhabitant of the Alps, chamois are exposed to significant climatic changes throughout the year and are also strongly confronted with changing forage availability. Besides horizontal and vertical migratory movements as an adaptation, it undergoes physiological transformations and dynamic changes in the ruminal microbiota. The following study used 48 chamois of different ages and sexes to investigate to which extent the ingested food plants, the resulting crude nutrients in the rumen (reticulorumen) contents, and the bacterial microbiota in the rumen and their fermentation products were influenced by the changes over the seasons. Very little is known about the microbiota of wild ruminants, and many bacterial taxa could only be determined to certain taxonomic levels in this study. However, adapted microbiota reflects the significant changes in the ingested forage and the resulting crude nutrients. For some taxa, our results indicated potential functional relationships. In addition, 15 genera were identified, representing almost 90% of the relative abundance, forming the central part of the microbial community throughout the year. The successful and flexible adaptation of chamois is reflected in the chamois rumen's nutrient and microbial profile. This is also the first study that analyzes the microbiota of the chamois using rumen samples and considers the microbiota in a seasonal comparison.

- **Publikation 5:**

König, A., Dahl, S.-A. and Windisch, W. (2023): "Energy intake and nutritional balance of roe deer (*Capreolus capreolus*) in special Bavarian landscapes in southern Germany." - *Animal Production Science*. doi.org/[10.1071/AN23034](https://doi.org/10.1071/AN23034)

Abstract:

Context. Irrespective of the fact that the European roe deer (*Capreolus capreolus*) occurs from the Mediterranean to north of the Arctic Circle and is one of the most abundant and widespread species, roe deer are fed in winter in Germany and Austria. Hunters justify the supplementary feeding with the argument that roe deer do not find sufficient high-quality food in our landscape and they would have to starve in winter.

Aims. Our aim was to measure the quality and energy content of the browsed roe deer diet (in terms of metabolisable energy, ME) and the daily energy intake by roe deer.

Methodology. Between 2017 and 2019, rumenreticula of 629 roe deer were collected from five extreme habitats in Bavaria. Samples were examined by standard methods of dietary analysis, such as *in vitro* ruminal fermentation, crude nutrient analysis and the analysis of neutral/ acid detergent fibre and acid detergent lignin. In addition, data on body condition and age were collected for each roe deer.

Key results. The diet consumed by roe deer has an energy density between 5.1 MJ/kg dry matter (DM) and 6.1 MJ/kg DM on average. Crude fibre contents in the diet varied between 20% and 38% DM. Roe deer compensate for lower energy densities in vegetation by consuming more diet. Across all habitats, adult consumed an annual mean of between 10.6 and 12.9 MJ ME/day.

Conclusions. Roe deer find sufficient high-energy food in all landscape types. They consume and can utilise raw fibre to the same extent as do red deer or mouflon. Differences in energy density among habitats result from carbohydrate content and are compensated for by more food intake. Energy deficits in roe deer could not be detected in any habitat at any time.

Implications. Roe deer do not need supplementary feeding in any habitat. Supplementary feeding leads to browsing damage because of the lack of raw fibre in the feed.