

ZOOLOGIE

Wiederkäuer: Klima-Killer oder faszinierende Spezies?

Wiederkäuer repräsentieren eine mit etwa 200 Arten große Gruppe von Tieren, deren Vormagensystem das verbindende Element ist. Durch das in den Vormägen etablierte mikrobielle Ökosystem können Wiederkäuer Nährstoffe fermentieren, die durch körpereigene Enzyme nicht abbaubar sind. Mit den Fermentationsgasen Kohlendioxid (CO₂) und Methan (CH₄) emittieren sie klimarelevante Treibhausgase. Der folgende Artikel soll beide Aspekte – die hohe Kapazität der Nährstoffveredlung und ihre Bedeutung für den Klimawandel – umreißen.

Während die Entstehung des Tierreichs in die Zeit des Neoproterozoikum vor etwa 700 Millionen Jahre datiert wird [1], haben sich die Wiederkäuer (Ruminantia) erst vor etwa 50 Millionen Jahren entwickelt und sind damit im Sinne der Evolution noch als relativ „jung“ anzusehen [2]. Sie stellen eine Unterordnung der Ordnung Paarhufer (Artiodactyla) dar und werden durch die folgenden 6 Familien repräsentiert: Tragulidae (Hirschferkel) sowie die unter dem Begriff Pecora (Stirnwaffenträger) zusammengefassten Giraffidae (Giraffenartige), Moschidae (Moschushirsche), Antilocapridae (Gabelhornträger), Cervidae (Hirsche) und die Bovidae (Hornträger). Unter diesen Familien gelten die Trigulidae als die ältesten Wiederkäuer, die sich im Zuge der Entwicklung nur wenig verändert haben und daher auch als „living fossils“ bezeichnet werden [3]. Die übrigen Wiederkäuer haben sich erst vor 10–20 Millionen Jahren

entwickelt. Die Anzahl der Genera und der Spezies innerhalb der einzelnen Familien weisen sehr große Unterschiede auf. So bildet der Gabelbock als eine Spezies das einzige Genus innerhalb der Antilocapridae, während zu den Bovidae 49 Genera und 140 Spezies gerechnet werden [4]. Die Gesamtzahl der Spezies innerhalb der Ruminantia beläuft sich auf etwa 200 Arten. Mit einer Körpermasse zwischen 3 und 7 kg sind die afrikanischen Zwergantilopen (Dikdiks) die kleinsten Wiederkäuer; amerikanische Bisons oder Wasserbüffel ebenso wie hochgezüchtete Fleischrinder können Körpergewichte von über 800 kg erreichen. Das gemeinsame Merkmal aller Wiederkäuer ist das aus den drei Abschnitten Haube (Reticulum, Netzmagen), Pansen (Rumen) und Blättermagen (Omasum, Buchmagen) bestehende Vormagensystem, das dem eigentlichen Magen (Abomasum, Labmagen) vorgelagert ist. Lediglich bei den Tragulidae ist der Blättermagen noch nicht voll entwickelt und besteht aus dem Omasum-ähnlichen Isthmus. Bei der Geburt sind alle Magenanlagen vorhanden; die morphologische und funktionelle Entwicklung der Vormägen ist eng mit der mikrobiellen Besiedlung assoziiert und erfolgt in den ersten Lebenswochen. Die Ausbildung einzelner Magenabteilungen ist nicht auf Wiederkäuer begrenzt: So sind beispielsweise auch bei Kamelen, Flusspferden oder Faultieren Vormagen-ähnliche Abteilungen ausgebildet, die

auch ähnliche Stoffwechseleigenschaften aufweisen können, wie sie von Wiederkäuern bekannt sind.

Unterschiedliches Futteraufnahmeverhalten

Trotz prinzipieller Ähnlichkeiten des Vormagensystems haben sich bei Wiederkäuern Präferenzen im Futteraufnahmeverhalten entwickelt. In grundlegenden Arbeiten wurde die Klassifizierung dieser Verhaltensmerkmale in „Browser“ (Konzentratselektierer), „Grazer“ (Grasfresser) und „Intermediate Feeders“ abgeleitet [5, 6]. Nach dieser Klassifizierung selektieren die „Browser“ hochwertiges Futter, das Konzentrateigenschaften aufweist (Abbildung 1). Dagegen bevorzugen die „Grazer“ Grundfutter, das in Weideregionen zu finden ist (Abbildungen 2 und 3). Die „Intermediate Feeders“ nehmen eine Zwischenstellung ein und wechseln ihr Futteraufnahmeverhalten je nach saisonaler Verfügbarkeit (Abbildung 4). In der von Hofmann 1989 entwickelten Klassifizierung [6] wird deutlich, dass die domestizierten Hauswiederkäuer zur Gruppe der „Grazer“ (Rind und Schaf) bzw. der „Intermediate Feeders“ (Ziege) zählen. Aus der Klassifizierung nach Fressverhalten und der Anatomie des Verdauungstraktes leitete Hofmann funktionelle Konzepte ab. So vermutete er für Grasfresser gegenüber den Konzentratselektierern aufgrund eines größeren Pansenvolumens und einer längeren Verweilzeit im Pansen und im Blättermagen eine bessere Fermentation des faserreichen Pflanzenmaterials. Er führte zudem umfangreiche anatomische Studien zur Größe der wichtigsten Speicheldrüsen durch und konnte zeigen, dass bei Konzentratselektierern der prozentuale Anteil der Ohrspeicheldrüse mit 0,18–0,22 Prozent der Körpermasse deutlich größer war als bei Grasfressern (0,05–0,07 Prozent). Daraus vermutete er bei Konzentratselektierern eine höhere Speichelsekretionsrate als Grundlage einer höheren Verdünnungsrate und damit einer kürzeren Verweilzeit der Ingesta



ABB. 1 Kamele zählen nicht zu den Wiederkäuern, aber sie kauen wieder und sie „browsen“. Hier eine Aufnahme aus der Dornbuschsavanne in Kenia. Foto: G. Breves.

in den Vormägen. Diese hypothetischen Konzepte haben in den Folgejahren zu einem intensiven wissenschaftlichen Diskurs geführt und sind durch verschiedene Studien widerlegt worden [7]. Dabei ist die grundlegende Klassifizierung der Wiederkäuer im Hinblick auf ihre Futterpräferenzen nicht in Frage gestellt worden.

Mikrobielles Ökosystem der Vormägen

Die mikrobielle Gemeinschaft in den Vormägen wird durch ein hoch komplexes Ökosystem aus Pilzen, Protozoen, Bakterien und Archaeen repräsentiert. Mit dem Einsatz moderner molekulargenetischer Methoden konnte in den vergangenen Jahren insbesondere die Vielfalt der Bakterien genauer charakterisiert werden. Interessanterweise wurde dabei an vielen Wiederkäuerspezies ein sogenanntes „Core Microbiome“ nachgewiesen, das sowohl bei Bakterien als auch bei Protozoen über geographische Bereiche weltweit eine ausgeprägte Ähnlichkeit aufweist [8]. Angesichts einer Bakterienvielfalt von vermutlich weit über 1000 Spezies wird es für künftige Arbeiten eine enorme Herausforderung sein, spezifische biochemische Funktionen des Vormagenstoffwechsels einzelnen Spezies zuzuordnen.

Biochemie des Vormagenstoffwechsels

Mit der mikrobiellen Besiedlung der Vormägen durch Pilze, Protozoen, Bakterien und Archaeen in den ersten Lebenswochen entwickeln sich im Sinne einer echten Symbiose auch die spezifischen biochemischen Stoffwechselleistungen. Aufgrund des anaeroben Milieus in den Vormägen stehen dabei fermentative Stoffwechselprozesse im Vordergrund. Mit der pflanzlichen Nahrung werden hochmolekulare Zellwandbestandteile aufgenommen. Sie werden unter dem Begriff der Rohfaser zusammengefasst und bestehen chemisch vor allem aus den Polysacchariden Cellulose und Hemicellulosen. Während Cellulose aus Glucosemolekülen be-

steht, die in einer β -glycosidischen Bindung miteinander verbunden sind, handelt es sich bei den Hemicellulosen um Mischpolymere aus verschiedenen Monosacchariden, die ebenso β -glycosidisch miteinander verbunden sind. Diese nicht durch körpereigene Enzyme der Wiederkäuer aufspaltbaren chemischen Bindungen können durch mikrobielle Enzyme der Vormagenmikroorganismen gespalten werden. Dies stellt den ersten Schritt der Kohlenhydratfermentation dar, die über glykolytische Stoffwechselwege letztlich zu den Endprodukten, den kurzkettigen Fettsäuren (SCFA, *short chain fatty acids*) Essigsäure, Propionsäure und Buttersäure führt. Sie liegen in der Vormagenflüssigkeit vor allem in dissoziierter Form als Acetat, Propionat und Butyrat vor und können mit hoher Kapazität über unterschiedliche epitheliale Mechanismen über das Vormagenepithel absorbiert werden und auf diese Weise für zahlreiche intermediäre Stoffwechselwege genutzt werden. So können durch die mikrobiellen Fermentationsprozesse etwa 60–70 Prozent des Energiestoffwechsels des Wirtstieres gedeckt werden. Die neben den pflanzlichen Kohlenhydraten mit dem Futter aufgenommenen Proteine unterliegen ebenfalls umfangreichen mikrobiellen Abbauprozessen. Dabei stellen die einzelnen Aminosäuren nicht das Endprodukt des Proteinabbaus dar, sondern sie werden bis auf die Stufe von Ammoniak und ihr Kohlenstoffgerüst abgebaut. Die Abbaurate von nativen Futterproteinen liegt in einem Bereich zwischen etwa 60 und 90 Prozent. Dies wird jedoch durch eine effiziente mikrobielle Neusynthese von Aminosäuren und damit von Protein kompensiert. Die mikrobielle Proteinsynthese stellt einen essenziellen Teil des mikrobiellen Wachstums der Vormagenmikroorganismen dar, denn die mikrobielle Zellmasse besteht zu etwa 50 Prozent aus Rohprotein. Bei einer mittleren Generationszeit der Mikroorganismen von etwa 20–30 Minuten können so bei hochleistenden Milch-



ABB. 2 Schafe grasen. Hier Heidschnucken in der Lüneburger Heide. Foto: G. Breves.

kühen täglich etwa 2,5 kg Mikrobenprotein synthetisiert werden. Das Mikrobenprotein kann nach Passage in den Dünndarm vom Wirtstier durch körpereigene Enzyme abgebaut und durch intestinale Absorption der Aminosäuren bzw. von Di-/Tripeptiden genutzt werden. Die Bedeutung der mikrobiellen Aminosäuren- bzw. Proteinsynthese wurden bereits in der Mitte des vergangenen Jahrhunderts charakterisiert. So konnten Duncan et al. [9] die Synthese aller Aminosäuren in den Vormägen nachweisen, und Virtanen [10] gelang erstmals der Nachweis, dass Milchkühe, die gereinigte Rationen mit Harnstoff und Ammoniumsalzen als alleinige Stickstoffquelle erhielten, nicht nur überlebten, sondern ein ungestörtes Reproduktionsverhalten aufwiesen und jährliche Milchleistungen über 4000 kg bei normaler Milchzusammensetzung zeigten.

Neben der Neubildung von Mikrobenprotein stellt die mikrobielle Synthese von wasserlöslichen Vitaminen eine weitere herausragende Syntheseleistung dar. So wurde lange angenommen, dass die ruminale Vitaminsynthese den Bedarf des Wirtstieres decken kann. Erst in jüngster Zeit wurde für hochleistende Milchkühe die Notwendigkeit der zusätzlichen Vitaminversorgung über das Futter gezeigt. Pflanzliche Fette sind in der Wiederkäuerernährung eher von untergeordneter Bedeutung, da der Fettgehalt in den

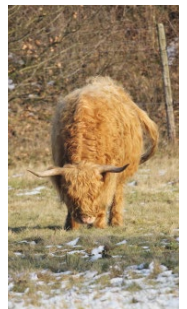


ABB. 3 Rinder grasen. Hier ein schottisches Hochlandrind. Foto: Y. Armbrrecht.

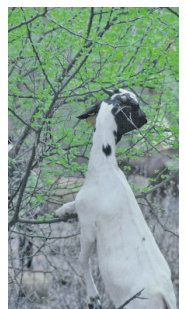


ABB. 4 Ziegen grasen und browsen. Hier eine Aufnahme aus der Dornbuschsavanna in Kenia. Foto: G. Breves.

meisten Pflanzen unter 5 Prozent beträgt. Ungesättigte langkettige Fettsäuren können in den Vormägen mikrobiell gesättigt werden.

Wiederkäuer und Klimawandel

Im Zuge der weltweiten Auseinandersetzungen zum Klimawandel ist die Methanemission von Wiederkäuern in den Fokus vieler Diskussionen gekommen. Zweifellos werden von Wiederkäuern signifikante Mengen an Methan emittiert. Dabei ist ihr Beitrag zur globalen Methanemission nicht exakt zu quantifizieren. Aus verschiedenen Studien wird den Wiederkäuern ein Anteil von 11–17 Prozent zugeschrieben [11].

Die Methansynthese stellt eine spezifische Leistung der Archaeen dar, sie werden daher auch als Methanogene bezeichnet. Durch den streng an die Pansenmotorik gekoppelten „Ruktus“ gelangen die Pansengase in die Umwelt. Sie bestehen im Mittel zu ca. 65 Prozent aus CO₂ und zu etwa 28 Prozent aus CH₄. Die Wirksamkeit als Treibhausgas ist für Methan um ein Vielfaches höher als für CO₂. Für den mikrobiellen Vormagenstoffwechsel stellt die Methansynthese zweifellos einen nützlichen Stoffwechselweg dar, denn durch die Reduktion von CO₂ zu CH₄ werden die Reduktionsäquivalente, die bei den fermentativen Stoffwechselprozessen entstehen, eliminiert. Damit werden der H₂-Partialdruck im Pansen niedrig gehalten und dadurch mögliche negative Rückkopplungseffekte auf die Fermentationsintensität verhindert. Ein unter dem Blickwinkel der vergleichenden Physiologie interessanter Befund liegt aus Studien zum mikrobiellen Dickdarmstoffwechsel vor. Bezogen auf die im Dickdarm fermentierte organische Substanz ist die Methanbildung deutlich niedriger als in den Vormägen. Der dafür verantwortliche biochemische Mechanismus ist die sogenannte reduktive Acetogenese, die auf der Nutzung von Reduktionsäquivalenten zur Acetatbildung basiert. Einige der Bakterien, die über diesen Stoff-

wechselweg verfügen, sind mittlerweile identifiziert. Sie in den Vormägen anzusiedeln ist bislang nicht gelungen.

Bereits seit mehr als 50 Jahren wird in zahlreichen Forschungsansätzen versucht, die Methansynthese bei Wiederkäuern zu reduzieren. Prinzipiell können diese Verfahren in Fütterungs- und Nicht-Fütterungs-assoziierte Ansätze differenziert werden. Die zahlreichen Verfahren können nicht im Detail dargestellt werden, da dies den Rahmen dieses Artikels sprengen würde.

Zur Antwort: Klimakiller oder faszinierende Spezies?

Zweifellos leisten Wiederkäuer einen signifikanten Beitrag zur globalen Emission von Treibhausgasen. Dies nur der Emission von CO₂ und CH₄ zuzuschreiben, hieße die Komplexität von Emissionen aus der Landwirtschaft zu unterschätzen. So tragen durch die Ammoniakemissionen und die Bildung von Lachgas aus Stickstoffverbindungen, die über Gülle ausgeschieden werden, nicht nur Wiederkäuer, sondern alle landwirtschaftlichen Nutztiere zum Treibhauseffekt bei.

Die Faszination und zugleich der hohe Wert von Wiederkäuern ergibt sich aus der Fülle ihrer Merkmale, die sich in der Evolution dieser Tiergruppe entwickelt haben: Die Differenzierung in „Browser“, „Grazer“ und „Intermediate Feeder“ ermöglicht eine optimale Nutzung der verfügbaren Biomasse und ist ein wichtiger Mechanismus zur Standortanpassung. Die Verwertung von Fermentationsprodukten aus nur mikrobiell abbaubaren Kohlenhydraten für eine Fülle von intermediären Stoffwechselprozessen, die Bildung von hochwertigem mikrobiellem Protein und letztlich die Milchbildung dokumentieren den hohen Wert dieser Tiere für die menschliche Ernährung. Die Nutzung und Veredlung von Nährstoffen aus Grünlandregionen tragen zudem zum Erhalt dieser Regionen bei.

Somit sind Wiederkäuer aufgrund ihres Metabolismus, ihrer Bedeutung zum Landschaftserhalt und als Produzenten hochwertiger Lebensmittel nicht nur als äußerst wertvoll, sondern auch als unverzichtbar anzusehen.

Literatur

- [1] M. Dohrmann, G. Wörheide (2017). Dating early animal evolution using phylogenomic data. *Scientific Reports* 7: 3599, <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03791-w>
- [2] T. J. Hackmann, J. N. Spain (2010). Invited review: Ruminant ecology and evolution: Perspectives useful to ruminant livestock research and production. *Journal of Dairy Science* 93, 1320–1334.
- [3] C. M. Janis (1984). Tragulids as living fossils. S. 87–94 in: *Living Fossils*. N. Eldredge and S. Stanley, ed. Springer Verlag, New York, NY.
- [4] R. M. Nowak (1999). *Walker's Mammals of the World*. Vol. 2 6th ed. John Hopkins Univ. Press, Baltimore, MD.
- [5] R. R. Hofmann, D. R. M. Stewart (1972). Grazer or browser: A classification based on the stomach-structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia* 36, 226–240.
- [6] R. R. Hofmann (1989). Evolutionary Steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78, 443–457.
- [7] C. T. Robbins (1995). Adaptation of Ruminants to browse and grass diets: Are anatomical-based browser-grazer interpretations valid? *Oecologia* 103, 208–213.
- [8] G. Henderson et al. (2015): Rumen microbial community composition varies with diet and host, but a core microbiome is found across a wide geographical range. *Scientific Reports* 9, 14567.
- [9] C. W. Duncan et al. (1953). A quantitative study of rumen synthesis in the bovine on natural and purified rations. *Journal of Nutrition* 49, 41–49.
- [10] A. I. Virtanen (1966). Milk production of cows on protein-free feed. *Science* 153, 1603–1614.
- [11] K. Beauchemin et al. (2009). Dietary mitigation of enteric methane from cattle. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 4 (No. 035), 18.

*Gerhard Breves,
Institut für Physiologie und
Zellbiologie, Stiftung Tierärztliche
Hochschule Hannover*