

# **Frugivorie bei mitteleuropäischen Vögeln**

**Der Mutualismus zwischen Vögeln und ornithochoren Pflanzen:  
Ernährung frugivorer Vögel und Konsequenzen für die Samenausbreitung**

Von der Fakultät für  
Mathematik und Naturwissenschaften  
der Carl-von-Ossietzki-Universität Oldenburg  
angenommene Dissertation  
zur Erlangung des Grades  
eines Doktors der Naturwissenschaften

vorgelegt von

Holger Stiebel

geb. am 19.12.1968 in Bad Wildungen

Angefertigt im Institut für Vogelforschung  
"Vogelwarte Helgoland"  
Wilhelmshaven

Mai 2003

Erstreferent: Prof. Dr. Franz Bairlein  
Zweitreferent: Prof. Dr. Wolfgang Eber  
Tag der Disputation: 14.10.2003

# **Inhaltsverzeichnis**

<b>I. Synopse</b>	1
<b>II. Generelle Einleitung</b>	8
<b>III. Untersuchungsgebiet</b>	14
<b>IV. Methoden, Ergebnisse, Diskussion</b>	16
<b>A. Nahrung, Nahrungserwerb und Nahrungspräferenzen frugivorer Vogelarten in Mitteleuropa</b>	
1. Einleitung	18
2. Material und Methoden	20
2.1 Direkte Beobachtung	20
2.2 Vogelbestandserfassung	22
2.3 Statistische Auswertung	22
3. Ergebnisse	23
3.1 Liste der frugivoren Vogelarten	23
3.2 Nahrungsspektrum frugivorer Vogelarten	23
3.3 Phänologie und Grad der Frugivorie	28
3.4 Nahrungserwerb und Bearbeitung der Nahrung	31
3.5 Mikrohabitate des Nahrungserwerbs	39
3.6 Interaktionen zwischen den Frugivoren	40
3.7 Ernährungsökologische Nischenüberlappung	41
4. Diskussion	44
5. Zusammenfassung	51

## **B. Fruchtpräferenzen frugivorer Vogelarten in Mitteleuropa**

1. Einleitung	55
2. Material und Methoden	58
2.1 Ermittlung der Fruchtpräferenzen	58
2.2 Charakterisierung der Standortfaktoren einer Pflanze	58
2.3 Charakterisierung der Pflanzenstruktur	58
2.4 Fruchtematerial: Herkunft und Aufbewahrung	58
2.5 Charakterisierung der Fruchtfarbe	59
2.6 Morphologie der Früchte	59
2.6.1 Länge und Breite	59
2.6.2 Masse	59
2.6.3 Anzahl und Masse der Samen	59
2.6.4 Anteil des Fruchtfleisches	59
2.6.5 Wassergehalt	59
2.7 Analyse der Fruchtchemie	60
2.7.1 Zucker	60
2.7.2 Fette und Proteine	60
2.7.4 pH-Wert	60
2.7.5 Saponine	61
2.7.6 Tannine	63
2.7.7 Alkaloide	64
2.7.8 Cyanogene Glykoside	65
3. Ergebnisse	66
3.1 Fruchtpräferenzen der Vögel	66
3.2 Fruchteigenschaften	67
3.3 Zusammenhänge zwischen Fruchtpräferenzen und Fruchteigenschaften	76
3.3.1 Einfluss des Pflanzenstandortes und der Pflanzenstruktur auf die Fruchtwahl	77
3.3.2 Einfluss morphologischer Faktoren auf die Fruchtwahl	78
3.3.3 Einfluss der Fruchtchemie auf die Fruchtwahl	81
4. Diskussion	86
5. Zusammenfassung	96

## **C. Einfluss des Fruchtangebotes auf die räumliche und zeitliche Habitatnutzung frugivorer Vogelarten in Mitteleuropa**

1. Einleitung	100
2. Material und Methoden	102
2.1 Grundsätzliche Vorgehensweise	102
2.2 Vogelkartierung	102
2.3 Früchtekartierung	102
3. Probeflächen	103
4. Ergebnisse	104
4.1 Phänologische Aspekte	104
4.2 Zusammenhänge zwischen dem Fruchtangebot verschiedener Habitate und dem Auftreten frugivorer Vögel	112
4.3 Mikrohabitate frugivorer Vögel in Abhängigkeit vom Fruchtangebot	116
5. Diskussion	121
6. Zusammenfassung	125

## **D. Frugivore Vogelarten als Ausbreiter ornithochorer Pflanzen: Ausbreitungsmuster und -effektivität, landschaftsökologische Konsequenzen für die mitteleuropäische Kulturlandschaft**

1. Einleitung	128
2. Material und Methoden	131
2.1 Direkte Beobachtungen	131
3. Ergebnisse	133
3.1 Bearbeitung der Frucht durch frugivore Vögel: Ausbreiter, Samen- und Fruchtfleischprädatoren	133
3.2 Anzahl transportierter Samen	134
3.3 Ausbreitungsmuster: Distanzen und Habitate	136
3.4 Verweildauer der Vögel in der Nahrungspflanze	147
3.5 Summe der von frugivoren Vögeln aufgenommenen Samen	147
3.6 Beitrag verschiedener frugivorer Vogelarten an der Gesamtausbreitung	147
3.7 Rekonstruktion des Ausbreitungsmusters ornithochorer Pflanzen	148
3.8 Ausmaß der Samen- und Fruchtfleischprädatation durch Vögel	150
4. Diskussion	152
5. Zusammenfassung	160

## **E. Frugivore Vogelgilden und ornithochore Pflanzengruppen: Hinweise auf Koevolution in der mutualistischen Vogel- Pflanze-Interaktion**

1. Einleitung	164
2. Material und Methoden	169
2.1 Zugrundeliegendes Material	169
3. Ergebnisse	170
3.1. Frugivore Vogelgilden	170
3.2 Ornithochore Pflanzengruppen: Fruchteigenschaften im ökologischen Kontext	172
3.2.1 Reifephänologie und Fruchteigenschaften	172
3.2.2 Wuchsform und Fruchteigenschaften	173
3.2.3 Habitat und Fruchteigenschaften	175
3.2.4 Verteilung sekundärer Pflanzenstoffe in der Frucht	177
4. Diskussion	179
5. Zusammenfassung	192
<b>V. Zusammenfassung</b>	195
<b>VI. Literatur</b>	199
<b>VII. Anhang</b>	219

## I. Synopse

Die Interaktion zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen gilt als klassisches Beispiel für einen Mutualismus, also ein für beide Seiten vorteilhaftes Bisystem (SCHAEFER 1992). Frugivore Vögel nutzen die fleischige Umhüllung dieser Früchte als Nahrung, scheiden aber den harten Samen in der Regel unversehrt wieder aus und tragen so zur Ausbreitung der Nahrungspflanze bei. Da die Gebüschgesellschaften Mitteleuropas überwiegend aus Gehölzen mit ornithochoren Diasporen bestehen, ist der Vogel-Pflanze-Mutualismus ein entscheidender Faktor für das Verständnis landschaftsdynamischer Prozesse (MÜLLER-SCHNEIDER 1986, KOLLMANN 1994, OBERDORFER 1994, BONN & POSCHLOD 1998).

Die Pflanze-Ausbreiter-Interaktion erinnert an die Pflanze-Bestäuber-Interaktion, weswegen in einigen der ersten umfassenden Betrachtungen zu diesem Thema ebenfalls von einer sehr engen Bindung beider Partner im Sinne eines durch Koevolution entstandenen Mutualismus ausgegangen wurde (SNOW 1971, MCKEY 1975). Allerdings wurde in den folgenden systematischen Arbeiten schnell deutlich, dass sich keine Beispiele für fein abgestimmte Systeme zwischen nur zwei Arten finden lassen. Früchte werden von vielen Konsumenten verzehrt und frugivore Vögel fressen in der Regel ein breites Spektrum fleischiger Früchte (z. B. THOMPSON & WILLSON 1979, HERRERA 1984 b, 1998, MOERMOND & DENSLOW 1985, SNOW & SNOW 1988, KITAMURA et al. 2002). Diese Erkenntnis hatte zunächst zu Überlegungen über diffuse Koevolution, bei der nicht Artenpaare, sondern ganze Gruppen von Arten in einen koevolutiven Prozess eingeschlossen sind, geführt (HERRERA 1982). Inzwischen halten aber viele Autoren für unwahrscheinlich, dass der heute zu beobachtende Mutualismus das Ergebnis von wie auch immer gearteter Koevolution ist (z. B. JANZEN 1980, WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, HERRERA 1984 a, 1984 b, HOWE 1985, HERRERA 1985, JANZEN 1985, HERRERA 1986, DEBUSSCHE & ISENMANN 1989, HERRERA 1989, JORDANO 1993, 1995). Plausible Indizien gegen die Hypothese der Koevolution liefern die häufig erfolgreichen Interaktionen zwischen autochtonen und eingeführten Arten (JANZEN 1980). Gegen die Ausbildung enger Bindungen eines Ausbreiters an eine Pflanze durch Koevolution sprechen auch weitere Argumente, wie z. B. die sehr unterschiedliche Generationslänge beider Partner (HERRERA 1985, 1989).

Die Diskussion über die Möglichkeit von Koevolution im Pflanze-Ausbreiter-Mutualismus wird allerdings dadurch erschwert, dass wesentliche Aspekte der Interaktion bis heute unklar sind. So ist zwar bekannt, dass Vögel bestimmte Früchte präferieren, die Gründe für diese Präferenzen sind aber nur in Ansätzen geklärt. So sollten Vögel nach der Hypothese des optimalen Nahrungserwerbs (optimal foraging theory) profitable Früchte bevorzugen, d. h. Früchte, die einen möglichst hohen Nutzen (Energiegewinn) bei möglichst geringen Kosten (Zeitaufwand für Suche und Bearbeitung) erbringen (vergl. BAIRLEIN 1996 b, S. 17 ff.). Die Frage, ob sich frugivore Vögel gemäß der Theorie des optimalen Nahrungserwerbs verhalten, ist aber bisher kaum untersucht worden (vergl. SIH & CHRISTENSEN 2001, s. aber SCHAEFER 2002).

Wesentlich häufiger war der Gehalt von Makronährstoffen im Fruchtfleisch Gegenstand von Untersuchungen, jedoch sind die Untersuchungsergebnisse widersprüchlich. Vieles spricht dafür, dass der Fettgehalt des Fruchtfleisches ein wichtiger positiver Faktor bei der Fruchtselektion ist (STILES 1993, JORDANO 1987 b, BAIRLEIN 2002), jedoch konnten in anderen Studien Zusammenhänge weder zwischen Fettgehalt noch zwischen anderen Makronährstoffen und den Fruchtpräferenzen gefunden werden (HERRERA 1984 a, JOHNSON et al. 1985, SIMONS & BAIRLEIN 1990, WHELAN & WILLSON 1994).

Die uneinheitlichen Ergebnisse hinsichtlich der Bedeutung von Makronährstoffen für die Fruchtselektion frugivorer Vögel deutet auf das Vorhandensein anderer bestimmender Faktoren hin. Die Annahme, dass sekundäre Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch solche bestimmende Faktoren sein könnten, erscheint plausibel, denn diese Substanzen sind als Deterrenzien bei der Nahrungswahl herbivorer Tiere gut bekannt (z. B. JANZEN 1979, GREIG-SMITH & WILSON 1985, ROBBINS et al. 1987, HOWE & WESTLEY 1988, WINK et al. 1993, HARBORNE 1984, ALCOCK 1984, GUGLIELMO et al. 1996). Um so erstaunlicher ist es, dass Studien über die Bedeutung sekundärer Pflanzenstoffe für frugivore Vögel kaum durchgeführt wurden. Die wenigen diesbezüglichen Untersuchungen beschränken sich meist auf eine kleine Anzahl von Arten und auf nur eine Gruppe sekundärer Pflanzenstoffe. Dabei konnte die negative Wirkung sekundärer Pflanzenstoffe auf die Fruchtwahl frugivorer Vögel bestätigt werden (CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, 1997 b, SCHAEFER 2002, s. aber STRUEMPF et al. 1999).

Zur ökologischen Funktion sekundärer Pflanzenstoffe in fleischigen Früchten bestehen unterschiedliche Hypothesen, die erklären sollen, warum Fruchtfleisch Deterrenzien für frugivore Vögel enthält, obwohl es doch eigentlich die Funktion haben sollte, potenzielle Ausbreiterorganismen anzuziehen. Da viele sekundäre Pflanzenstoffe wirksam gegen Pathogene sind (CARON et al. 1988, FEWELL & RODDICK 1993, CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, NELSON et al. 1997), geht die "Defense Trade-off"-Hypothese davon aus, dass Früchte einerseits sekundäre Pflanzenstoffe als Schutz gegen Fäulnis besitzen müssen, andererseits eine zu große Menge dieser Stoffe Vögel vom Fressen der Früchte abhält (CIPOLLINI & STILES 1992, CIPOLLINI & STILES 1993, CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, 1997 b, 1997 c, 1998 CIPOLLINI 2000). Zu dieser Hypothese gibt es zwei Varianten: Nach der "Removal Rate"-Hypothese sollten profitable Früchte wenig sekundäre Pflanzenstoffe enthalten, da sie schnell von Frugivoren gefressen werden, dadurch nicht lange potenziellen Pathogenen ausgesetzt sind und folglich wenig Schutz gegen Pathogene benötigen. Nach der "Nutrient-Toxin Titration"-Hypothese sollten hingegen sehr profitable Früchte mehr sekundäre Pflanzenstoffe enthalten als wenig profitable, da eine hohe Profitabilität die negativen Effekte sekundärer Pflanzenstoffe auf Ausbreiter ausgleichen kann (CIPOLLINI & STILES 1992, CIPOLLINI & STILES 1993, CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, 1997 b, 1997 c, 1998, CIPOLLINI 2000). An einer größeren Anzahl von Arten wurden diese Hypothesen bisher nur von SCHAEFER (2002) bei neotropischen Arten untersucht. SCHAEFER (2002) sieht in seiner Arbeit die Removal-Rate-Hypothese für neotropische Früchte bestätigt.

Neben den oben angeführten ernährungsspezifischen Fragen ist bis heute für die meisten frugivoren Artengemeinschaften ungeklärt, welches spezifische Ausbreitungsmuster von welcher Vogelart erzeugt wird, obwohl diese Zusammenhänge erhebliche Auswirkungen auf den Ausbreitungserfolg und damit letztlich auf die Fitness einer Nahrungspflanze haben (z. B. MCKEY 1975, HOWE & ESTABROOK 1977, SNOW 1981, JORDANO 1982, WHEELWRIGHT & ORIANS 1982, LEVEY 1987, SCHUPP 1993). Die umfangreichen Arbeiten zur Ausbreitungsökologie von Pflanzen berücksichtigen diese interspezifischen Qualitätsunterschiede aus methodischen Gründen zumeist nicht, sondern betrachten sämtliche Ausbreiterorganismen als Einheit (z. B. KOLLMANN 1994).

### **Fragestellungen der Arbeit**

In dieser Arbeit sollen am Beispiel des mitteleuropäischen Ausbreitermutualismus fünf wesentliche Themenkomplexe der Vogel-Pflanze-Interaktion untersucht werden:

1) Beschreibung der Früchtenahrung und des Nahrungserwerbs frugivorer Vögel

Für das Studium des Mutualismus zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen werden zwangsläufig Informationen darüber benötigt, welche Vogelarten zu welcher Jahreszeit welche Früchte fressen. Diese grundlegenden Informationen müssen mit standardisierten Methoden gewonnen werden (Kapitel A).

2) Suche nach den Faktoren, welche die Fruchtselektion beeinflussen

Mit Hilfe der bei Punkt 1) gewonnenen Ergebnisse soll untersucht werden, welche chemischen und morphologischen Eigenschaften einen positiven, welche einen negativen Einfluss auf die Fruchtwahl haben. Erkenntnisse hierüber lassen Rückschlüsse auf die ökologische Bedeutung von Früchten für Vögel zu. So kann z. B. die Hypothese des optimalen Nahrungserwerbs überprüft werden. Insbesondere soll auch die Rolle sekundärer Pflanzenstoffe beleuchtet werden (Kapitel B).

3) Analyse der Zusammenhänge zwischen Habitatwahl frugivorer Vögel und dem Vorkommen fleischiger Früchte

Die Frage, ob und inwieweit das Fruchtangebot einer Landschaft die Habitatwahl der temporär frugivoren Vögel im Jahresverlauf beeinflusst, lässt Rückschlüsse über die Enge der Bindung zwischen Vögeln und ihren Nahrungspflanzen zu (Kapitel C).

4) Analyse der Ausbreiterqualität frugivorer Vogelarten

Frugivore Vögel interagieren mit verschiedenartigen ornithochoren Pflanzen möglicherweise in ganz unterschiedlicher Weise. Die Bearbeitung der Frucht mit dem Schnabel, die Verweildauer in der Nahrungspflanze und das Raumnutzungsmuster nach dem frugivoren Nahrungserwerb haben Einfluss auf den Ausbreitungserfolg der Nahrungspflanzen. Diese Parameter bestimmen daher das Wesen der Interaktion wesentlich (Kapitel D).

5) Suche nach Indizien, die für oder gegen das Wirken von Koevolution im untersuchten Mutualismus sprechen

Abschließend soll auf der Basis der erhaltenen Ergebnisse diskutiert werden, ob das Wirken von Koevolution wahrscheinlich ist (Kapitel E).

## **1. Nahrung und Nahrungserwerb**

Quantitative Daten zur Früchtenahrung frei lebender mitteleuropäischer Vögel sind selten. Qualitative Auflistungen mit mehr oder weniger zufälligen Beobachtungen geben zwar einen guten Überblick (z. B. SCHUSTER 1930, CREUTZ 1953, SCHNEIDER 1957, TURCEK 1961, HEYMER 1966), bergen aber die Gefahr der Überbetonung von Ausnahmeseinungen. Die bisher umfangreichste Untersuchung aus einem avifaunistisch und floristisch mit Mitteleuropa vergleichbaren Gebiet stammt von SNOW & SNOW (1988) aus Südengland.

Im Rahmen vorliegender Arbeit wurden zwischen dem 1. Juni 1996 und dem 31. Dezember 1999 standardisierte Beobachtungen an 480 fruchtenden Pflanzen aus 38 Arten im nordhessischen Bergland durchgeführt. Die Beobachtungsdauer pro Pflanze betrug jeweils 3 Stunden. Das Verhalten aller die Pflanze anfliegenden Vögel wurde protokolliert. Waren mehrere Vögel anwesend, so wurde ein Vogel im Sinne der "animal focal sampling technic" beobachtet (ALTMANN 1974).

Es konnten 36 Vogelarten ermittelt werden, die fleischige Früchte fraßen. Die Früchte von 43 Pflanzenarten (systematische Beobachtungen und Zufallsbeobachtungen) wurden von Vögeln als Nahrung genutzt. Acht der beobachteten Vogelarten nutzten nicht die fleischige Umhüllung, sondern den Samen der Frucht als Nahrung und müssen daher als Samenprädatoren gelten. Sechs weitere Arten pickten hingegen meist nur die fleischige Umhüllung der Frucht ab, ohne den Samen aufzunehmen, und sind daher als

Fruchtfleischprädatoren zu charakterisieren. Das Artenrepertoire frugivorer Vögel stimmt sehr gut mit dem von SNOW & SNOW (1988) in Südengland beobachteten überein. Da sich die floristische Ausstattung beider Gebiete unterscheidet, ist die Früchtenahrungskomposition der Vögel in beiden Gebieten etwas unterschiedlich. Einzelne Fruchtarten sind demnach offenbar als Nahrung ersetzbar. Ein Vergleich der Beliebtheitsrangfolge von Früchten, die in beiden Gebieten vorkommen, zeigt allerdings eine weitgehende Übereinstimmung. Dies belegt die Konsistenz der Fruchtwahl frugivorer Vögel.

## **2. Für die Fruchtpräferenzen verantwortliche Faktoren**

Da sekundäre Pflanzenstoffe die Fruchtwahl frugivorer Vögel möglicherweise entscheidend beeinflussen, wurden die Fruchtpräferenzen insbesondere unter dem Blickwinkel des Zusammenspiels von Nährstoffen und sekundären Pflanzenstoffen betrachtet. Dies ist mit einer großen Artenzahl bislang nur in einer Arbeit geschehen (SCHAEFER 2002).

Als Maß für die "Beliebtheit" einer Frucht dienten die Fressfrequenzen frugivorer Vögel. Die Fressfrequenz gibt an, wie oft eine bestimmte Vogelart eine Nahrungspflanzenart pro Stunde zum frugivoren Nahrungserwerb anflug. Ermittelt wurde dieser Wert mit Hilfe standardisierter Beobachtungen fruchtender Pflanzen (s. o.). Im Untersuchungsgebiet wurden Früchte gesammelt, tiefgefroren aufbewahrt, im Labor vermessen und chemisch analysiert.

Die Fruchtpräferenzen frugivorer Vögel ließen sich kaum mit einzelnen Fruchteigenschaften in Verbindung bringen. Größe, Masse, Wassergehalt, Zuckergehalt, Fettgehalt, Proteingehalt und pH-Wert des Fruchtfleisches sowie die Anzahl der Samen in der Frucht erwiesen sich - isoliert betrachtet - nicht als signifikante Faktoren bei der Fruchtwahl. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit anderen Studien (JOHNSON et al. 1985, WHELAN & WILLSON 1994), aber in gewissem Widerspruch zur Theorie des optimalen Nahrungserwerbs. Wäre die Fruchtwahl lediglich von der Profitabilität abhängig, wie es diese Theorie postuliert (s. SCHAEFER 1992, BAIRLEIN 1996 b), sollte der Gehalt an Makronährstoffen ein signifikanter Faktor sein. Allerdings wiesen über das ganze Jahr hinweg betrachtet nicht gefressene Früchte einen signifikant höheren Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen (Summe aus Tanninen, Saponinen, cyanogenen Glykosiden und Alkaloiden) auf als von Vögeln gefressene Früchte. Außerdem fraßen kleinere Vögel seltener größere Früchte als dies größere Vogelarten taten. Ähnliche Zusammenhänge zwischen Schnabelweite und Fruchtpräferenzen beobachtete z. B. JORDANO (1987 b). Die Fruchtwahl wird ferner stark von Habitatfaktoren beeinflusst, denn Nahrungspflanzen im Waldesinneren wurden im Vergleich zu halboffen oder offen stehenden Pflanzen nur sehr selten von Frugivoren besucht.

Zur Erklärung der Fruchtpräferenzen wird in dieser Arbeit ein Modell entworfen, welches auf der Annahme beruht, dass Fett und Zucker positive Faktoren bei der Fruchtwahl darstellen, sekundäre Pflanzenstoffe jedoch negative. Ein auf diesen Annahmen basierendes Punktemodell zeigt, dass sich sowohl über das ganze Jahr hinweg betrachtet, als auch bei einer nach Jahreszeiten differenzierten Betrachtung diese Hypothese als sehr gutes Erklärungsmodell für die Fruchtpräferenzen frugivorer Vögel eignet. Auf proximaler Ebene dürfte der Geschmack der Frucht die Fruchtwahl bestimmen (Nährstoffe: süß, fettig; sekundäre Pflanzenstoffe: bitter, sauer). Bei Betrachtung auf ultimer Ebene scheint das Verhältnis von Nutzen (Energiegewinn durch Nährstoffe) zu den Kosten (Energieaufwand durch Detoxifizierung) ausschlaggebend für die Fruchtwahl sein.

Die entscheidende Bedeutung sekundärer Pflanzenstoffe für die Fruchtwahl konnte SCHAEFER (2002) auch bei neotropischen Vögeln feststellen, die einen hohen Gehalt an phenolischen

Substanzen in Früchten mieden. Im Unterschied zur Arbeit von SCHAEFER (2002) findet sich hier aber nicht die "Removal Rate"-Hypothese bestätigt, nach der wenig profitable Früchte mehr sekundäre Pflanzenstoffe enthalten sollten. Ebenso wenig findet sich hier die "Nutrient-Toxin Titration"-Hypothese eindeutig bestätigt. Zwar beruht das in dieser Arbeit entwickelte Modell genau wie die "Nutrient-Toxin Titration"-Hypothese auf der Annahme, dass ein hoher Nährstoffgehalt die negativen Effekte sekundärer Pflanzenstoffe ausgleichen kann, doch sind Nährstoffgehalt und Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen nicht positiv korreliert. Es wird vermutet, dass die relativ starken klimatischen Unterschiede zu unterschiedlichen Jahreszeiten und in unterschiedlichen Habitaten einen jeweils an das Habitat, bzw. die Reifezeit angepassten Schutz gegen Pathogene erforderlich machen. Einfache Modelle, die lediglich die Fruchtchemie berücksichtigen, sind daher für Früchte gemäßiger Zonen vermutlich ungeeignet.

### **3. Habitatwahl in Abhängigkeit vom Früchteangebot**

Beobachtungen aus dem Freiland deuten darauf hin, dass die räumliche Verteilung frugivorer Vögel unter dem Einfluss eines wechselnden Fruchtangebotes steht (SCHMIDT 1964, TYRVÄINEN 1975, HERRERA 1984 b). Quantitative Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen variablem Fruchtangebot und der räumlich-zeitlichen Verteilung von Vögeln sind allerdings selten (s. dazu JORDANO 1993).

Standardisierte, ganzjährige Vogelzählungen in Abständen von zwei bis drei Wochen, zwischen dem 01. Juni 1997 und dem 31. Dezember 1999, zeigten, dass die Fruchtphänologie mit der Quantität frugivorer Vögel in Zusammenhang steht. Die maximale Fruchtdiversität fiel mit dem Maximum frugivorer Vogelindividuen im Herbst zusammen, was als deutlicher Beleg für die "Frugivore Availability"-Hypothese gewertet werden kann. Nach dieser Vorstellung hat sich die Fruchtphänologie in Anpassung an das Vorhandensein von Ausbreitern herausgebildet (THOMPSON & WILLSON 1979). Außerdem hielten sich frugivore Vögel im Herbst häufiger auf einer fruchtreichen Untersuchungsfläche mit Hecken auf und verließen den fruchtearmen Wald (je 50 ha Flächengröße). Nicht-frugivore Vögel als Gesamtheit zeigen dieses Muster der räumlich-zeitlichen Habitatnutzung nicht. Kleinräumige Analysen der Habitatwahl häufiger frugivorer Vogelarten zeigten zudem, dass diese an Orten (100 m x 100 m große Rasterfelder, welche auf die Untersuchungsflächen projiziert wurden), an denen präferierte Früchte vorkamen, signifikant häufiger auftraten. Diese Beobachtungen decken sich gut mit denen anderer Gebiete (WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, BLAKE & HOPPES 1986, HOPPES 1987, JORDANO 1993). Allerdings konnte gezeigt werden, dass diese Vogelarten genau die selben Orte auch im Frühling bevorzugten, obwohl zu dieser Jahreszeit keine Früchte vorhanden waren. Frugivore Vögel stellen demnach zur Reifezeit der Früchte ihre außerbrutzeitliche Habitatwahl nicht grundlegend wegen des Fruchtangebotes um.

### **4. Ausbreitungsmuster - Ausbreiterqualität**

Über die spezifische Qualität mitteleuropäischer Vögel als Diasporenausbreiter ist sehr wenig bekannt. Untersuchungen über das Ausbreitungsmuster ornithochorer Gehölze besitzen meist einen botanischen Schwerpunkt, erforschen allgemeine Gesetzmäßigkeiten der Diasporenausbreitung, berücksichtigen aber nicht die interspezifischen Unterschiede im Bewegungsmuster von Vögeln (z. B. MCDONNELL & STILES 1983, GERITZ et al. 1984, PRATT & STILES 1985, MCCLANAHAN & WOLFE 1987, HOPPES 1987, MURRAY 1988, IZHAKI et al. 1991, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, HERRERA et al. 1994, KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995, KOLLMANN & SCHNEIDER 1997). Nur sehr selten wurde zwischen den

Auswirkungen unterschiedlicher Ausbreiterarten auf das Ausbreitungsmuster differenziert (JORDANO 1982, IZHAKI et al. 1991, SCHUPP 1993).

Das Verhalten eines Vogels beim Nahrungserwerb und sein Bewegungsmuster nach dem Nahrungserwerb bestimmen das Ausbreitungsmuster seiner Nahrungspflanzen grundlegend (MCDONNELL & STILES 1983, HOPPE 1987, MCCLANAHAN & WOLFE 1987, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995). Um dieses ausbreitungsrelevante Verhalten frugivorer Vögel zu studieren, wurden fruchtende Pflanzen beobachtet (s.o.) und das Verhalten aller dort erscheinenden Vögel beim Nahrungserwerb sowie das nach dem Verlassen der Pflanze aufgesuchte Habitat protokolliert.

Die Ergebnisse dieser Arbeit stützen die bekannten Beobachtungen, nach denen der Fluss der Diasporenausbreitung insbesondere innerhalb eines Habitats erfolgt, zumeist entlang von Hecken. In geringerem Umfang werden Diasporen auch hin zu isoliert stehenden Gehölzen transportiert, was die "Nucleation Hypothese" bestätigt (YARRANTON & MORRIS 1974, DEBUSSCHE et al. 1982, MCDONNELL 1986, MCCLANAHAN & WOLFE 1987, 1993, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, KOLLMANN 1994, GRUNICKE 1996).

Die frugivoren Vogelarten wiesen deutliche Unterschiede in ihrer Qualität als Ausbreiter auf, was bisher in dieser Form noch nicht beschrieben wurde. Das potenzielle Ausbreitungsmuster war interspezifisch verschieden. So lagen die im Mittel nach dem Nahrungserwerb zurückgelegten Distanzen zwischen 2 m beim Rotkehlchen und 50 m bei der Rabenkrähe, der Misteldrossel und der Wacholderdrossel. Ebenso unterschieden sich die Aufenthaltsdauer in der Nahrungspflanze und das nach dem Nahrungserwerb aufgesuchte Habitat interspezifisch. Vogelarten, die sich nach dem Nahrungserwerb weiter von der Nahrungspflanze entfernten, verweilten signifikant länger in der Nahrungspflanze und suchten signifikant häufiger offene Habitate auf. Außerdem besaßen diese Arten eine größere Körpermasse. Vor dem Hintergrund dieser Ergebnisse wird die Existenz von drei unterschiedlichen Ausbreitergilden diskutiert, die als "Fern- und Offenlandausbreiter", "Nah- und Buschlandausbreiter" und "intermediäre Gruppe" bezeichnet werden. Entsprechend ihren Habitatpräferenzen interagieren Fern- und Offenlandausbreiter vorwiegend mit Pflanzen gehölzreicher Habitate und transportieren die Diasporen wieder in ähnliche Habitate. Analog dazu interagieren die Nah- und Buschlandausbreiter vor allem mit Pflanzen in Hecken sowie im Unterwuchs von Wäldern und transportieren die Diasporen vornehmlich dorthin.

## **5. Pro und Kontra Koevolution**

Es wird diskutiert, ob der beschriebene Mutualismus durch Koevolution entstanden sein könnte. Gegen eine - wenn auch nur diffuse - Koevolution sprechen gewichtige Argumente wie die erfolgreiche Interaktion zwischen autochtonen und anthropogen eingeführten Arten. In Anlehnung an SNOW & SNOW (1988) wird die folgende Hypothese favorisiert: Nach dem Ende der letzten Eiszeit haben frugivore Vögel nur Pflanzen mit präferierten Früchten die Einwanderung in die ehemalige Tundra Mitteleuropas ermöglicht. Aus dem mediterranen Artenpool gelangten so nur Pflanzen nach Mitteleuropa, die mit den hier vorkommenden Vögeln erfolgreich interagieren. Adaptionen beider Partner aneinander sind aber wahrscheinlich. Insbesondere die Reifephänologie könnte durch den selektiven Druck der Ausbreiter beeinflusst worden sein (vergl. mit 3.).

Interessante Erkenntnisse über eine mögliche positive Rolle bestimmter sekundärer Pflanzenstoffe bei der Zugfettdeposition von Langstreckenziehern (BAIRLEIN & SIMONS 1992)

eröffnen zukünftige Forschungsperspektiven und geben Hinweise auf einen potenziellen koevolutiven Prozess.

## **Fazit**

Das Fruchtwahlverhalten frugivorer Vögel in Mitteleuropa ist konsistent und lässt sich durch die Chemie des Fruchtfleischs erklären. Fett und Zucker haben einen positiven, sekundäre Pflanzenstoffe einen negativen Einfluss auf die Fruchtwahl. Indem frugivore Vögel unwillkürlich vor allem mit solchen Nahrungspflanzen interagieren, die im selben Habitat leben, sorgen sie durch ihre Habitatpräferenzen für eine sehr gezielte Diasporenausbreitung innerhalb des Wuchshabitates. Konkrete Hinweise auf Koevolution im betrachteten Mutualismus sind spärlich, jedoch bestehen offenbar gegenseitige Anpassungen. So dürfte insbesondere die Phänologie der Fruchtreife an die Verfügbarkeit von Frugivoren angepasst sein.

## **Danksagung**

Herr Prof. Dr. Franz Bairlein (Wilhelmshaven) gab die Anregung zur Bearbeitung des Themas, stellte einen Arbeitsplatz zur Verfügung und unterstützte den Fortgang der Arbeiten mit wertvollen Kommentaren und Hinweisen. Herr Prof. Dr. Michael Wink (Heidelberg) ermöglichte mir freundlicherweise die Nutzung des Labors und der Bibliothek im Institut für Pharmazeutische Biologie der Universität Heidelberg und stand mit Ratschlägen zur Analyse von sekundären Pflanzenstoffen zur Seite. Herr Wolfgang Lübcke (Edertal) gab wichtige Hinweise und Kommentare zum Manuskript dieser Arbeit. Die Mitarbeiter des Instituts für Vogelforschung "Vogelwarte Helgoland" in Wilhelmshaven und des Instituts für Pharmazeutische Biologie in Heidelberg standen jederzeit gerne für technische Unterstützung und fachliche Diskussionen zur Verfügung. Bei allen Genannten möchte ich mich herzlich bedanken. Mein ganz besonderer Dank gilt meinen Eltern für ihre Unterstützung.

Die Arbeit wurde von folgenden Verbänden finanziell gefördert: Hessische Gesellschaft für Ornithologie und Naturschutz (im Rahmen eines Licher-Stipendiums der Licher-Privatbrauerei), Naturschutzbund Deutschland, Ortsvereine Edertal und Bad Wildungen sowie Kreisverband Waldeck-Frankenberg. Diesen Verbänden und den Verantwortlichen möchte ich an dieser Stelle meinen Dank aussprechen.

## II. Generelle Einleitung

Frugivorie, das Fressen von fleischigen Früchten (zur Definition des Begriffs "Frugivorie" s. Anmerkung am Ende der Einleitung), ist eine unter Vögeln weit verbreitete Ernährungsweise. So sind z. B. im tropischen Südamerika mehr als die Hälfte aller Vogelarten überwiegend frugivor (BEZZEL & PRINZINGER 1990). In Mitteleuropa ernährt sich etwa ein Viertel aller Brutvogelarten zeitweise von fleischigen Früchten (ZIMMERLI 1985/86). Besonders häufig ist dieses Phänomen unter den Singvögeln (Passeriformes), von denen etwa 67 % unter anderem fleischige Früchte fressen (BAIRLEIN & HAMPE 1998, nach Angaben in GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966-1997). In gemäßigten Klimazonen finden sich, im Gegensatz zu den Tropen, keine permanent frugivoren Arten, sondern ausschließlich saisonale Fruchtfresser (BAIRLEIN 1996 b). Dies ist nicht verwunderlich, denn fleischige Früchte stehen hier nur während bestimmter Jahreszeiten, besonders vom Spätsommer bis in den Winter, in größerer Menge zur Verfügung, so dass permanente Frugivorie nahezu ausgeschlossen ist (MACK 1990).

In der Interaktion zwischen frugivoren Vögeln und fruchttragenden Pflanzen liegt der Profit nicht einseitig auf Seiten der Vögel. Der Vogel nutzt die fleischige Umhüllung der Diaspore als Nahrung, scheidet den harten Samen aber in den meisten Fällen unversehrt wieder aus und trägt so zur Ausbreitung der Pflanze bei. Diese Interaktion gilt daher als ein klassisches Beispiel für einen Mutualismus, also ein Bisystem, in dem die Beziehungen zwischen verschiedenen Arten für beide Seiten vorteilhaft sind (SCHAEFER 1992). Pflanzen mit einem solchen Ausbreitungsmodus, bei dem der Samen im Inneren eines Tieres transportiert wird, werden als endozoochor bezeichnet. Sind speziell Vögel die Ausbreitungsvektoren, spricht man von ornithochoren Pflanzen (MÜLLER-SCHNEIDER 1977).

Ornithochorie findet man insbesondere bei Gehölzen. In den Tropen sind bis zu 94% der Gehölzarten ornithochor (BAIRLEIN & HAMPE 1998), und auch mitteleuropäische Gebüschgesellschaften setzen sich überwiegend aus ornithochoren Gehölzen zusammen (MÜLLER-SCHNEIDER 1986, OBERDORFER 1994). So werden nach THIEDE (1995) 135 von 186 mitteleuropäischen Gehölzarten ( $\cong 72\%$ ) durch Vögel ausgebreitet. Diese Zahlen machen deutlich, dass die Interaktion zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen eine große landschaftsökologische Bedeutung besitzt. Prozesse wie Waldregeneration, Sukzession von Brachflächen oder die Dynamik von Hecken und Gebüsch werden entscheidend durch Ornithochorie geprägt (KOLLMANN 1994, BONN & POSCHLOD 1998).

### **Bedeutung der Frugivorie für mitteleuropäische Vögel**

In den gemäßigten Klimazonen begehen einige Vogelarten alljährlich eine bemerkenswerte Nahrungsumstellung von überwiegend animalischer Nahrung im Frühjahr zu überwiegend vegetabilischer Nahrung in Form fleischiger Früchte im Herbst und Winter. Wie BERTHOLD (1976 a) in Käfigversuchen nachwies, beruht diese Umstellung nicht allein auf dem wachsenden Angebot an leicht zugänglicher Früchtenahrung, sondern ist, zumindest bei einigen Arten, endogen bedingt.

Es stellt sich die Frage nach der Bedeutung dieser Nahrungsumstellung, die gerade bei Zugvögeln während der Zugzeit besonders auffällig ist (z. B. SCHMIDT 1964, BRENSING 1977, BAIRLEIN & HAMPE 1998). In der Vergangenheit ging man noch von einem geringen Wert der Früchtenahrung für Vögel aus, da in Laborversuchen dramatische Gewichtsverluste von Vögeln bei ausschließlicher Fütterung mit Früchten nachgewiesen werden konnten, was mit einem Proteindefizit, bzw. einer schlechten Proteinverfügbarkeit erklärt wurde (BERTHOLD

1976 a, IZHAKI & SAFRIEL 1989, 1990). Lediglich der Seidenschwanz *Bombycilla garrulus* war in Laborversuchen bei ausschließlicher Fütterung mit Früchten in der Lage, sein Gewicht auch länger aufrechtzuerhalten (BERTHOLD 1976 b). BERTHOLD (1976 a) vermutete daher, dass für mitteleuropäische Vögel fleischige Früchte eine Zusatznahrung darstellen, die bei Nahrungsmangel als Notnahrung dient oder bei einem erhöhten Nahrungsbedarf zusätzlich aufgenommen wird.

Neuere Untersuchungen belegen allerdings, dass die zugzeitliche Frugivorie bei einigen Vogelarten einen positiven Einfluss auf die Zugfettdeposition besitzt. So konnten in Volierenversuchen Gartengrasmücken *Sylvia borin* und Mönchsgrasmücken *Sylvia atricapilla* ihr Gewicht auch bei ausschließlicher Fütterung bestimmter Früchte aufrechterhalten. Darüber hinaus sind diese Vogelarten sogar in der Lage, ihre zugzeitliche Depotfettbildung bei Aufnahme von Früchten zusätzlich zur animalischen Nahrung zu optimieren (SIMONS & BAIRLEIN 1990, BAIRLEIN & SIMONS 1992, BAIRLEIN & GWINNER 1994, BAIRLEIN 1996). Sowohl das Aufrechterhalten des Körpergewichtes als auch eine erfolgreiche Zugfettdeposition sind offenbar nur mit bestimmten Früchten möglich, wie z. B. mit Schwarzen Holunderfrüchten *Sambucus nigra* oder mit Feigen *Ficus spec.* (SIMONS & BAIRLEIN 1990, BAIRLEIN 1996 a).

Neben dieser wichtigen Funktion von Früchten für einige Zugvogelarten kann Fruchtnahrung im Winter eine überlebenswichtige Ressource darstellen. Einige mittel- und südeuropäische Vögel ernähren sich in ihren Überwinterungsgebieten am Mittelmeer fast ausschließlich von fleischigen Früchten (JORDANO & HERRERA 1980, DEBUSSCHE & ISENMANN 1983, HERRERA 1984 b). Allerdings gilt offenbar auch hier, dass nicht alle Früchte gleichermaßen als exklusive Winternahrung geeignet sind (s. z. B. LÜBCKE 1980).

Entsprechend der Relevanz von Früchten bei der Ernährung einiger Vogelarten sind Zusammenhänge zwischen Habitatwahl und dem Früchteangebot erkennbar, wenngleich wenig quantitative Daten zu diesem Aspekt vorliegen. Besonders im Herbst und Winter sind kleinräumig enge Bindungen bestimmter Vogelarten an bestimmte fruchtttragende Pflanzen festzustellen, wie z. B. von Mönchsgrasmücken an Schwarzen Holunder während des Herbstzuges (SCHMIDT 1964), oder von Drosselarten an verschiedene Wacholderarten in einem spanischen Überwinterungsgebiet (JORDANO 1993). Auf einer größeren geographischen Ebene sind die invasionsartigen Wanderungen von Wacholderdrosseln *Turdus pilaris* oder Seidenschwänzen *Bombycilla garrulus* zu nennen, die bei einem Früchtemangel im Winter in fruchtereiche Gebiete abziehen (SIIVONEN 1941, TYRVÄINEN 1975).

### **Frugivorie unter dem Blickwinkel des optimalen Nahrungserwerbs**

Die Modellvorstellung des optimalen Nahrungserwerbs (optimal foraging theory) geht davon aus, dass solche Tiere von der natürlichen Selektion begünstigt werden, die mit möglichst geringem energetischen Aufwand einen möglichst hohen Energiegewinn durch die Nahrungsaufnahme erhalten (s. z. B. PYKE 1984, SCHAEFER 1992, BAIRLEIN 1996 b, S. 17 ff.). Inwiefern der frugivore Nahrungserwerb von Vögeln diesem theoretischen Muster folgt, wurde bisher kaum systematisch untersucht (SIH & CHRISTENSEN 2001). Keine eindeutigen Zusammenhänge konnten bisher zwischen der Profitabilität der Nahrung (Quotient aus Energieaufnahme pro Nahrungsobjekt und Zeit für Suche nach der Nahrung sowie Bearbeitung der Nahrung) und der Fruchtwahl von Vögeln gefunden werden (z. B. SORENSEN 1984, JOHNSON et al. 1985, SIMONS & BAIRLEIN 1990, WHELAN & WILLSON 1994). SCHAEFER (2002) konnte hingegen zeigen, dass neotropische frugivore Vögel profitablere Früchte bevorzugen, was die Theorie des optimalen Nahrungserwerbs unterstützt. Gleichzeitig

machen die Ergebnisse von SCHAEFER (2002) aber auch deutlich, dass die klassische "optimal foraging theory" mit ihrem einseitigen Fokus auf den Energiegehalt der Nahrung nicht alle Facetten des frugivoren Nahrungserwerbs erklären kann, da die spezifische Nahrungsqualität und der Gehalt sekundärer Pflanzenstoffe des Fruchtfleischs erheblichen Einfluss auf die Nahrungswahl besitzen (s. auch BAIRLEIN 1996 b, S. 19 f.).

### **Konsequenzen der Frugivorie für die Diasporenausbreitung**

Frugivore Vögel steuern durch ihr Verhalten beim und nach dem Fruchteffressen das Ausbreitungsmuster und den Ausbreitungserfolg einer ornithochoren Pflanze (z. B. MCDONNELL & STILES 1983, HOPPE 1987, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995). So ist beispielsweise bedeutsam, wie ein Vogel die Frucht im Schnabel bearbeitet (z. B. SNOW & SNOW 1988), wie lange er in einer fruchttragenden Pflanze verweilt (z. B. PRATT & STILES 1985), wie weit und in welche Mikrohabitate er nach dem Fressen fliegt (qualitative Aspekte) und wie viele Diasporen er transportiert (quantitativer Aspekt) (z. B. HERRERA & JORDANO 1981, IZHAKI et al. 1991, HERRERA et al. 1994).

Entsprechend den Habitatpräferenzen und Bewegungsmustern von Vögeln verläuft die Sukzession mit ornithochoren Gehölzen nach bestimmten Grundmustern (z. B. DEBUSSCHE et al. 1982, MCDONNELL & STILES 1983, MCCLANAHAN & WOLFE 1987, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994). Da mitteleuropäische Gehölze überwiegend ornithochor sind (MÜLLER-SCHNEIDER 1986, OBERDORFER 1994), bestimmt die Interaktion zwischen ihnen und ihren Ausbreitern viele landschaftsdynamische Prozesse (KOLLMANN 1994, BONN & POSCHLOD 1998). Um solche landschaftsdynamischen Prozesse je nach naturschutzfachlichem Leitbild zu schützen, zu fördern oder zu vermindern, ist die Kenntnis der zugrundeliegenden Mechanismen notwendig. Daher ist das Studium der Ausbreitungsinteraktion zwischen Vögeln und Pflanzen nicht nur aus Sicht der Grundlagenforschung interessant, sondern auch aus einem anwendungsbezogenem Blickwinkel wichtig.

### **Der Mutualismus zwischen Vogel und Pflanze: Ergebnis von Koevolution?**

Bei einer Betrachtung der Interaktion zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen aus evolutionsbiologischer Sicht drängt sich der Vergleich mit einer anderen Tier-Pflanze-Interaktion auf, nämlich der Bestäubung von Blüten durch Tiere. Einige Blütenpflanzen sind mit ihren Bestäubern sehr eng verbunden, so dass in diesen Fällen die Hypothese einer engen Koevolution wahrscheinlich erscheint (z. B. HOWE & WESTLEY 1988, BUCHMAN & NABHAN 1996). Noch in den 1970er Jahren vermutete man auch im Falle des Mutualismus zwischen endozoochoren Pflanzen und ihren Ausbreitern das Ergebnis von enger Koevolution (z. B. SNOW 1971, MCKEY 1975).

Freilanduntersuchungen und theoretische Überlegungen legen aber nahe, dass frugivore Tiere und endozoochore Pflanzen nicht sehr eng miteinander verbunden sind und Koevolution (zumindest enge Koevolution zwischen nur zwei Arten) unwahrscheinlich ist (z. B. JANZEN 1980, 1985, HERRERA 1982, 1984 b, WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, HOWE 1984). So besteht das Nahrungsspektrum einer frugivoren Vogelart fast immer aus vielen verschiedenen Fruchtarten. Umgekehrt werden ornithochore Pflanzen in der Regel von mehreren Vogelarten ausgebreitet (z. B. HERRERA 1982, SNOW & SNOW 1988). Diese Flexibilität verhindert starken selektiven Druck einzelner Arten und somit enge Koevolution (z. B. JORDANO 1993, FUENTES 1995). Zudem weist JANZEN (1980, 1985) darauf hin, dass erfolgreiche Mutualismen nicht zwangsläufig das Ergebnis von Koevolution sein müssen. Die erfolgreiche Ausbreitung

eingeführter europäischer Pflanzen durch endemische Tiere Australiens oder Nordamerikas sind Belege für Janzens These (SALLABANKS & COURTNEY 1993, WILLIAMS & KARL 1996).

### **Stand und Ziele der Forschung über Frugivorie und Ornithochorie**

Der mutualistische Charakter der Beziehung zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen wurde bereits von DARWIN im 19. Jahrhundert und auch schon in der Antike von PLINIUS erkannt (BONN & POSCHLOD 1998). Die genauere Erforschung auf zoologischer Ebene begann zunächst mit qualitativen Auflistungen von frugivoren Vogelarten und deren Nahrungsfrüchten (z. B. SCHUSTER 1930, CREUTZ 1953, SCHNEIDER 1957, TURCEK 1961 HEYMER 1966). Obwohl diese Studien in Mitteleuropa recht früh begannen, gibt es bis heute wenig quantitative Angaben über die Früchtenahrung und Phänologie des Früchtaufessens mitteleuropäischer Vogelarten (s. BAIRLEIN & HAMPE 1998). Die umfassendste Arbeit zu dieser Fragestellung stammt von SNOW & SNOW (1988) aus England. Vergleichsweise gut erforscht ist in dieser Hinsicht das Mittelmeergebiet (z. B. DEBUSSCHE et al. 1982; DEBUSSCHE & ISENMANN 1983, HERRERA 1984 b, JORDANO 1988, IZHAKI et al. 1991).

Relativ wenig ist über Fruchtpräferenzen freilebender Vogelarten bekannt. Dass Vögel Früchte nicht wahllos konsumieren, konnte zwar sowohl in Labor- als auch in Freilanduntersuchungen nachgewiesen werden (z. B. BERTHOLD 1976 a, BAIRD 1980, SIMONS & BAIRLEIN 1990, BODDY 1991, WHELAN & WILLSON 1994, SCHAEFER 2002); welche Faktoren aber für die Präferenzen verantwortlich sind, ist bisher nur in Ansätzen geklärt. Diskutiert wird die Bedeutung morphologischer Faktoren wie Größe und Farbe der Frucht, deren Erreichbarkeit und Nährstoffgehalt (MOERMOND & DENSLOW 1983, HERRERA 1984 b, SORENSEN 1984, JOHNSON et al. 1985, MOERMOND & DENSLOW 1985, WHEELWRIGHT 1985, JORDANO 1987 b, SIMONS & BAIRLEIN 1990, WILLSON et al. 1990, MURRAY et al. 1993, STILES 1993, FUENTES 1994, WHELAN & WILLSON 1994, SCHAEFER 2002, SCHMIDT 2002). Neuerdings werden auch sekundäre Pflanzenstoffe stärker beachtet (z. B. JORDANO 1988, SIMONS & BAIRLEIN 1990, BAIRLEIN 1996 a, CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, 1997 b, SCHAEFER 2002).

Insbesondere seit den Untersuchungen von BERTHOLD (1976 a, 1976 b, 1976 c) rückt die Frage nach der ökologischen Bedeutung der Frugivorie für Vögel verstärkt in den Blickpunkt der Forschung. Während BERTHOLD (1976 a), wie auch IZHAKI & SAFRIEL (1989) und IZHAKI (1993), Früchte als qualitativ geringwertige Zusatznahrung für palaearktische Vögel ansahen, weisen neuere Untersuchungen darauf hin, dass Frugivorie während der Zugzeit bei bestimmten Vogelarten hochadaptiv sein könnte (SIMONS & BAIRLEIN 1990, BAIRLEIN & GWINNER 1994, BAIRLEIN & SIMONS 1992, BAIRLEIN 1996 a, 1996 b).

Umfangreiche Untersuchungen wurden weltweit über die Ausbreitungsbiologie ornithochorer Pflanzen betrieben. Wichtige zusammenfassende Arbeiten stammen von RIDLEY (1930), MÜLLER-SCHNEIDER (1977, 1986), VAN DER PIJL (1982), MURRAY (1986) und BONN & POSCHLOD (1998). Speziell auf Endozoochorie und Frugivorie gehen ESTRADA & FLEMING (1986) und FLEMING & ESTRADA (1993) ein. Systematische Untersuchungen stammen vor allem aus den Tropen (z. B. HOWE & ESTABROOK 1977, GAUTIER-HION et al. 1985), dem Mittelmeergebiet (z. B. HERRERA & JORDANO 1981, DEBUSSCHE et al. 1982, JORDANO 1982, HERRERA 1984 a, 1984 b, KRÜSI & DEBUSSCHE 1988, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, HERRERA et al. 1994, JORDANO 1995) und Nordamerika (z. B. MCCLANAHAN & WOLFE 1987, WILLSON & WHELAN 1990 b). Eine sehr detaillierte Arbeit aus Mitteleuropa stammt von KOLLMANN (1994).

Die Beschäftigung mit Fragen zur Koevolution und zum Mutualismus zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen nahm bisher recht breiten Raum ein. Der grundlegenden Arbeit von SNOW (1971) folgten Forschungen in den Tropen (z. B. MOERMOND & DENSLOW 1985, CHARLES-DOMINIQUE 1993), im Mittelmeergebiet (z. B. DEBUSSCHE et al. 1982, HERRERA 1984 a, 1984 b, 1984 c, 1987, DEBUSSCHE & ISENMANN 1989, IZHAKI et al. 1991, JORDANO 1993) und in Nordamerika (z. B. THOMPSON & WILLSON 1979, WILLSON & WHELAN 1990 b). Aus Mitteleuropa existieren noch keine umfangreichen Arbeiten über diese Aspekte.

### **Ziele der vorliegenden Arbeit**

Ziel der vorliegenden Arbeit ist das systematische Studium der Interaktion zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen Mitteleuropas im Freiland. Auf der Basis der gewonnenen Ergebnisse soll die ökologische Bedeutung des Phänomens für die beteiligten Vogel- und Pflanzenarten sowie für landschaftsdynamische Prozesse diskutiert werden. Abschließend erfolgt eine Bewertung der Indizien, die für oder gegen eine Herausbildung des Vogel-Pflanze-Mutualismus durch Koevolution sprechen.

### **Zur Definition des Begriffs "Frugivorie"**

SCHAEFER (1992) definiert den Begriff "frugivor" (synonym zu "fruktivor" und "karpophag") folgendermaßen: "fruchtfressend; Bezeichnung für Tiere, die sich von Samen oder Früchten ernähren, [...]".

Da es speziell für samenfressende Tiere zusätzlich die Bezeichnung "granivor" gibt (SCHAEFER 1992), hat es sich in der Literatur vielfach durchgesetzt, nur Tiere, die fleischige Früchte fressen, als "frugivor" zu bezeichnen (z. B. HOWE & WESTLEY 1988), Tiere, die trockene, harte Früchte oder Samen fressen, dagegen als "granivor". Diese Unterscheidung erscheint aus ökologischer Sicht sinnvoll, da Konsumenten fleischiger Früchte andere morphologische und physiologische Voraussetzungen erfüllen müssen, als Arten, die harte, trockene Früchte und Samen verzehren (BEZZEL & PRINZINGER 1990, BAIRLEIN 1996 b).

**In vorliegender Arbeit wird der Begriff "frugivor" für Tiere verwendet, die sich von fleischigen Früchten ernähren. "Frugivorie" bezeichnet hier also das Fressen fleischiger Früchte.**

Unstimmigkeiten bei der Definition in der Literatur beruhen häufig auf einer ungenauen Anwendung des botanischen Begriffes "Frucht". Früchte sind "zusammengesetzte Ausbreitungseinheiten aus Samen, Blütenteilen, Blüten oder Blütenständen (allenfalls mit Hilfsorganen) im Zustand der Reifung" (STRASBURGER 1991). So ist z. B. auch die Achäne der Gräser eine trockene Frucht und kein Same. Fleischige Früchte werden häufig pauschal als "Beeren" bezeichnet. Die "Beere" ist jedoch nur ein spezieller Typ fleischiger Früchte (STRASBURGER 1991).

### **Zur Definition des Begriffs "Ausbreitung"**

Der Begriff "Ausbreitung" (engl. dispersal) bezeichnet die Vergrößerung des Siedlungsareals einer Population (SCHAEFER 1992). BONN & POSCHLOD (1998) geben in Anlehnung an MACDONALD & SMITH (1990) eine speziell auf Pflanzen zugeschnittene Definition, indem sie als "Ausbreitung" die Bewegung der Ausbreitungseinheiten (Diasporen) weg von der Mutterpflanze bezeichnen. "Ausbreitung" ist vom Begriff "Verbreitung" (engl. distribution) zu unterscheiden, der das Vorkommen einer Art in einem bestimmten Gebiet beschreibt (SCHAEFER 1992).

Die Organismen, welche im Falle der Zoochorie für den Prozess der Ausbreitung verantwortlich sind, werden in dieser Arbeit unter konsequenter Anwendung oben genannter Definitionen als "Ausbreiter" bezeichnet.

### **III. Untersuchungsgebiet**

Untersuchungsgebiet ist der Naturraum Westhessisches Berg- und Senkenland (nach KLAUSING 1974) im Norden des Landes Hessen. Der überwiegende Teil der Untersuchungen erfolgte dabei in den naturräumlichen Untereinheiten Waldecker Tafel, Ostwaldecker Randsenken und Kellerwald, die im Folgenden beschrieben werden. In diesem Bereich ist kleinräumig eine besondere Vielfalt der Oberflächenstruktur sowie der geologischen Strukturen zu finden, die eine artenreiche Flora und Fauna bedingen.

Die Beschreibung des Gebietes erfolgt in Anlehnung an EGER in BECKER et al. (1996).

#### **Geographischer Überblick**

Die Waldecker Tafel und die Ostwaldecker Randsenken sind wellige Landschaften in einer Höhenlage zwischen ca. 200 und 400 m ü. NN. Weite, landwirtschaftlich genutzte, häufig strukturarme Flächen wechseln sich mit Wäldern ab. Die Ostwaldecker Randsenken sind niedriger gelegen als die Waldecker Tafel und werden von der Eder als bedeutendstes Fließgewässer durchzogen. Kleinräumig sehr stark strukturiert sind in beiden Bereichen die zahlreichen Hänge und Trockentälchen. Diese hecken- und gehölzreichen Abschnitte werden, wenn überhaupt, extensiv bewirtschaftet.

Südwestlich der beiden Naturräume ragt der Kellerwald hervor. In dem überwiegend mit naturnahen Laubwäldern bestandenen und sehr stark reliefierten Mittelgebirge werden Höhenlagen von über 700 m ü. NN erreicht. Landwirtschaftlich genutzt werden nur die engen Waldtäler, überwiegend in Form von Grünlandbewirtschaftung. Im Nordteil des Kellerwaldes befindet sich der Ederstausee, umgeben von steil abfallenden Hängen.

#### **Geologie und Böden**

Der Kellerwald erhebt sich als Horst über die geologisch wesentlich jüngeren Formationen der Waldecker Tafel und der Ostwaldecker Randsenken.

Der Kellerwald besteht überwiegend aus sauren Gesteinen des Unterkarbons sowie des Ober- und Mitteldevons. Grauwacken-Sandsteine wechseln mit Tonschiefern ab. Bei den Böden handelt es sich zumeist um teils podsolige Braunerden mit geringem bis mittlerem Basengehalt, an den Steilhängen auch um Ranker.

Waldecker Tafel und Ostwaldecker Randsenken sind sich von ihrer Geologie her recht ähnlich. An der Grenze zum Kellerwald lagern Zechsteinschichten, auf denen sich Rendzinen und Pararendzinen, seltener Pelosole gebildet haben. Vorherrschend sind in diesen beiden Naturräumen aber die Schichten des unteren und mittleren Buntsandsteins. Auf diesen finden sich vor allem basenarme Braunerden, die teilweise podsoliert oder pseudovergleyt sind. Im Bereich einiger Hochflächen, besonders aber im Edertal, lagern großflächig quartäre Lockersedimente. Als Bodentypen überwiegen Parabraunerden mit geringem Basengehalt, im näheren Umfeld der Eder auch Auenböden.

#### **Klima**

Das Untersuchungsgebiet liegt in der Grenzregion zwischen kontinentalem und ozeanischem Klima. Das milde Edertal und die kühleren Höhen des Kellerwaldes bilden die beiden klimatischen Extrema des Untersuchungsgebietes.

Die von der Eder durchzogene Senke ist für nordhessische Verhältnisse relativ mild und niederschlagsarm. Die jährliche Niederschlagsmenge beträgt hier weniger als 600 mm pro Jahr, die Lufttemperatur liegt im Jahresmittel bei 7° bis 8°C, im Januar zwischen -1° und 0°C, im Juli zwischen 16° und 17°C.

Die Hochlagen des Kellerwaldes sind dagegen klimatisch wesentlich rauer. Bei einer jährlichen Niederschlagsmenge von 800-900 mm liegt die mittlere Jahrestemperatur bei 4° bis 5°C. Im Januar beträgt die Durchschnittstemperatur -3° bis -2°C, im Juli 14° bis 15°C.

### **Siedlungsstruktur**

Mit einer mittleren Bevölkerungsdichte von 85 Einwohnern pro km<sup>2</sup> gehört der Landkreis Waldeck-Frankenberg, in dem sich das Untersuchungsgebiet befindet, zu den dünn besiedelten Gebieten Deutschlands. Die Siedlungsstruktur in für die Region typischen Haufendörfern bewirkt eine relativ geringe Zersiedlung der Landschaft.

## **IV. Methoden, Ergebnisse, Diskussion**

In den nachfolgenden Kapiteln A bis E werden die Methoden und Ergebnisse dieser Studie, getrennt nach unterschiedlichen Themenkomplexen, vorgestellt und diskutiert.

## Kapitel A

# Nahrung und Nahrungserwerb frugivorer Vogelarten in Mitteleuropa

---

### Inhaltsverzeichnis

#### 1. Einleitung

#### 2. Material und Methoden

- 2.1 Direkte Beobachtung
- 2.2 Vogelbestandserfassung
- 2.3 Statistische Auswertung

#### 3. Ergebnisse

- 3.1 Liste der frugivoren Vogelarten
- 3.2 Nahrungsspektrum frugivorer Vogelarten
- 3.3 Phänologie und Grad der Frugivorie
- 3.4 Nahrungserwerb und Bearbeitung der Nahrung
- 3.5 Mikrohabitate des Nahrungserwerbs
- 3.6 Interaktionen zwischen den Frugivoren
- 3.7 Ernährungsökologische Nischenüberlappung

#### 4. Diskussion

#### 5. Zusammenfassung

*Summary*

---

## 1. Einleitung

### Nahrungsspektrum frugivorer Vogelarten in Mitteleuropa

Viele Pflanzenarten der gemäßigten Klimazonen tragen alljährlich fleischige Früchte. Insbesondere vom Spätsommer bis in den Herbst stehen den temporär frugivoren Vogelarten dieser Gebiete große Mengen solcher Früchte als Nahrung zur Verfügung. Welche Vogelart wann welche Früchte frisst, ist aber nur wenig bekannt, denn trotz des insgesamt guten Wissensstandes über die mitteleuropäische Avifauna existieren nur wenige quantitative Angaben über die Ernährung von Kleinvögeln im Freiland (s. BAIRLEIN & HAMPE 1998).

Anders als bei animalischer Nahrung lassen sich hinsichtlich der Früchtenahrung zuverlässige Aussagen über das Nahrungsspektrum auch durch einfache Beobachtung von Vögeln im Freiland gewinnen. Dieser Umstand hat sicher dazu beigetragen, dass umfangreiche Auflistungen frugivorer Vogelarten und ihrer Früchtenahrung veröffentlicht wurden (z. B. SCHUSTER 1930, CREUTZ 1955, SCHNEIDER 1957, TURCEK 1961, HEYMER 1966, PRIESNITZ 1988). Solche Listen mit mehr oder weniger zufälligen Beobachtungsdaten haben allerdings einen rein qualitativen Aussagewert und bergen die Gefahr einer Überbetonung ungewöhnlicher Beobachtungen.

Systematische Untersuchungen der Früchtenahrung freilebender Vögel wurden intensiv im Mittelmeergebiet betrieben, nämlich in Spanien (z. B. HERRERA 1982, 1984 a, 1984 b, JORDANO 1988, GARDIAZABAL Y PASTOR 1990, FUENTES 1994), Südfrankreich (z. B. DEBUSSCHE & ISENMANN 1983, 1989, DEBUSSCHE 1985) und Israel (z. B. IZHAKI & SAFRIEL 1985, IZHAKI et al. 1991). Die Zusammensetzung der mediterranen Flora und Avifauna unterscheidet sich allerdings stark von der in Mitteleuropa. Als Vergleichsmöglichkeit für die mitteleuropäischen Verhältnisse bieten sich eher die Untersuchungen aus England von SNOW & SNOW (1988) und BODDY (1991) an. Ähnlich ausführliche Arbeiten aus dem mitteleuropäischen Raum existieren nicht. Lediglich einige über kürzere Zeitspannen durchgeführte Untersuchungen geben Auskunft über den Anteil von Früchten in der Nahrung von Singvögeln (z. B. BRENSING 1977).

### Nahrungsökologische Nischenüberlappung

Nutzen zwei Arten dieselbe lebenswichtige Ressource, wird nach dem Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip die überlegene Art die unterlegene verdrängen. Die Koexistenz von zwei Arten ist demnach nicht in demselben Ausschnitt einer Nischendimension möglich, und ökologisch ähnliche Arten müssen über Mechanismen der ökologischen Differenzierung Konkurrenz vermeiden (z. B. SCHAEFER 1992, BAIRLEIN 1996 b).

Unter dem Blickwinkel dieser Hypothese ist die frugivore Gilde innerhalb der europäischen Avifauna bisher kaum betrachtet worden. Eine ökologische Differenzierung ist bei diesen Arten nicht nur über Unterschiede in der Nahrungswahl denkbar, sondern auch über Unterschiede in der Habitatnutzung und im Nahrungserwerb. So konnten MOERMOND & DENSLOW (1985) am Beispiel neotropischer Vögel zeigen, dass unterschiedliche Techniken des Nahrungserwerbs Auswirkungen auf die Fruchtwahl haben, was zu einer Verringerung der Nischenüberlappung zwischen diesen Arten führt. CUADRADO GUTERREZ (1988) gelang der Nachweis, dass zwei in Spanien überwinterte Grasmückenarten zwar ähnliche Nahrungserwerbstechniken anwenden, aber über unterschiedliche Mikrohabitatwahl Konkurrenz vermeiden. Systematische Beschreibungen des Nahrungserwerbs frugivorer

Vögel und der dabei genutzten Mikrohabitate existieren allerdings neben den genannten Arbeiten kaum (s. aber IZHAKI et al. 1991, HOPPES 1987).

### **Fragestellungen der Arbeit**

Ziel der Arbeit ist eine systematische, standardisierte und quantitative Erfassung der Früchtenahrung und der Nahrungserwerbstechniken frugivorer Vögel in Mitteleuropa. Die dabei gewonnene Datenbasis dient als Grundlage für weitergehende Fragestellungen über die Wechselbeziehungen zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen.

Die Diskussion dieses Kapitels soll sich in erster Linie auf den Vergleich der Daten mit denen geographisch benachbarter Gebiete konzentrieren, wobei lokale Besonderheiten und allgemeine Tendenzen herausgearbeitet werden sollen. Ferner soll diskutiert werden, inwiefern sich die frugivoren Vogelarten bezüglich ihrer Ernährungsökologie unterscheiden.

Die Diskussion zu weiterführenden Fragen, wie etwa der ökologischen Bedeutung der Früchtenahrung für Vögel, erfolgt in den nachstehenden Kapiteln.

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Direkte Beobachtung

Wesentliche Grundlage dieser Arbeit ist die direkte Beobachtung von Vögeln an fruchtenden Pflanzen im Freiland.

Beobachtet wurde jeweils ein fruchtendes Gehölz, in einigen Fällen auch bis zu drei benachbarte, über jeweils zweimal 1,5 Stunden. Bei krautigen Pflanzen wurde jeweils ein großer Bestand mit mindestens 100 Pflanzen beobachtet. Eine Beobachtungshälfte (1,5 h) wurde auf den Vormittag, die andere auf den Nachmittag gelegt. Die Beobachtung erfolgte aus einer natürlichen Deckung heraus mit einem Fernglas (10 x 40) oder einem Spektiv (20-60 x 77). Versteck und Entfernung zur beobachteten Pflanze wurden jeweils so gewählt, dass auch störungsempfindliche, größere Vogelarten, wie etwa Rabenkrähen, nicht beeinträchtigt wurden. Bei frei stehenden Einzelgehölzen kamen dadurch Distanzen zur beobachteten Pflanze bis zu 200 m zustande, die den Einsatz des Spektivs notwendig machten.

Es wurden nach Möglichkeit alle im Untersuchungsgebiet vorkommenden Pflanzenarten mit fleischigen Früchten an unterschiedlichen Standorten beobachtet. Die Auswahl einer individuellen Pflanze richtete sich nach dem Kriterium der guten Beobachtbarkeit.

Alle während der Beobachtungszeit an der Pflanze registrierten Vögel wurden protokolliert, wobei folgende Parameter festgehalten wurden:

- a) Vogelart, wenn möglich auch Geschlecht und Alter
- b) Dauer des Aufenthalts in der Pflanze
- c) Anzahl der gefressenen oder angefressenen Früchte
- d) Nahrungserwerbstechnik (s. u.)
- e) Interaktionen mit anderen anwesenden Vögeln
- f) nach dem Nahrungserwerb angeflogener Ort (Distanz und Habitat)

Bei Anwesenheit mehrerer Vögel in einer Pflanze war eine Protokollierung der Punkte c) bis e) nicht immer möglich. In diesem Fall erfolgte eine Konzentration auf nur ein Tier im Sinne der "focal animal sampling"-Technik nach ALTMANN (1974), wobei aber alle anderen oben genannten Punkte für jeden Vogel festgehalten wurden.

Im Rahmen der Beobachtungen wurde auch zeitlich protokolliert, in welchen Straten der Nahrungspflanze sich ein Vogel aufhielt. Die Nahrungspflanzen wurden dabei in drei horizontale Ebenen stratifiziert:

- Oben
- Mitte
- Unten

Eine vierte horizontale Ebene ist der Boden, von dem aus z. B. bei krautigen Pflanzen oder Zwergsträuchern Nahrungserwerb erfolgen kann.

Zusätzlich erfolgte eine Unterteilung in einen inneren und einen äußeren Bereich der Pflanze. Als „außen“ wurde jeweils der Bereich definiert, auf den die Sicht von außen vollkommen frei war, d. h. ohne Sichtbehinderung durch Blätter oder Zweige einsehbar war.

Neben dem ethologischen Protokoll wurden Angaben zum Wetter, zum Standort und zur Struktur der beobachteten Pflanze notiert. Der Standort wurde einer der Klassen

- Wald
- Waldrand
- Hecken
- solitäre Pflanze zugeordnet.

Bezüglich der Struktur wurde die geschätzte Höhe und der Deckungsgrad notiert. Der Deckungsgrad wurde in vier Klassen, von 1 (sehr licht) bis 4 (sehr dicht) unterteilt.

### **Klassifikation der Nahrungserwerbstechnik**

Die Klassifikation der Nahrungserwerbstechnik erfolgte in Anlehnung an REMSEN & ROBINSON (1990):

- Aufnehmen der Nahrung vom Ansitz (Ast, Zweig) aus
- Aufnehmen der Nahrung am Boden vom Boden aus
- Aufnehmen der Nahrung im Flug oder Sprung

Zusätzlich wurde die weitere Bearbeitung der Nahrung klassifiziert:

- Anpicken: Der Vogel pickt Stücke aus der hängenden Frucht heraus. (Fruchtfleischprädatoren im ausbreitungsbiologischen Sinne)
- Schlucken: Der Vogel pflückt die Frucht ab und schluckt sie an Ort und Stelle vollständig herunter. Dabei kann das Fruchtfleisch durchaus im Schnabel zerdrückt werden. (reguläre Ausbreiter im ausbreitungsbiologische Sinne)
- "Kauen", Samenfraß: Der Vogel pflückt die Frucht ab und zerstört durch Zerdrücken die enthaltenen Samen. (Samenprädatoren im ausbreitungsbiologischen Sinne)
- Abpflücken: Der Vogel pflückt die Frucht ab und trägt sie fort (weitere Bearbeitung unklar).

### **Untersuchungsgebiet**

Die Beobachtungen wurden im unter Abschnitt III beschriebenen nordhessischen Bergland durchgeführt, vornehmlich auf den in Kapitel C 3 aufgeführten Untersuchungsflächen. Einige wenige Beobachtungen stammen aus Heidelberg und der näheren Umgebung. Diese Beobachtungen betreffen die Eibe *Taxus baccata* und die Schönfrucht ("Liebesperlenstrauch") *Callicarpa japonica*. Zufallsbeobachtungen wurden auch aus anderen Teilen Deutschlands aufgeführt.

### **Untersuchungszeitraum**

Die Freilandbeobachtungen fanden zwischen dem 1. Juni 1997 und dem 31. Dezember 1999 statt.

### **Datenbasis**

Im Rahmen der Untersuchungen wurden 480 fruchtende Pflanzen aus 38 Arten über insgesamt 1440 Stunden beobachtet (Liste s. Anhang). Dabei wurden insgesamt 7634 Anflüge frugivorer Vögel aus 36 Arten registriert und in die Auswertung einbezogen. Zusätzlich gelangen während der Untersuchungsperiode 885 Zufallsbeobachtungen fruchtessender Vögel, die nicht in die systematischen Auswertungen einbezogen wurden, aber in den Übersichtstabellen mit qualitativen Aussagen Erwähnung finden.

## **Methodenkritik**

Zur Untersuchung der Früchtenahrung freilebender Vogelarten bieten sich grundsätzlich drei Methoden an: die direkte Beobachtung, die Analyse von Vogelkot und die Analyse des Mageninhaltes.

Die direkte Beobachtung hat gegenüber den anderen beiden den Nachteil, dass keine Aussagen über das Verhältnis von tierischer zu pflanzlicher Nahrung gemacht werden können. Auch Vergleiche zwischen verschiedenen Arten hinsichtlich des Grades der Frugivorie sind problematisch, da die Anflugfrequenz einer Vogelart an einer beobachteten Pflanze unter anderem von der Abundanz der Vogelart abhängig ist.

Jedoch bietet die direkte Beobachtung auch erhebliche Vorteile. Zum einen kann in kurzer Zeit eine wesentlich größere Datenmenge gewonnen werden als mit Hilfe der anderen Methoden. Auf intraspezifischer Ebene lassen sich sehr verlässliche Daten über die Nutzung verschiedener Nahrungsquellen gewinnen, was bei Kot- oder Mageninhaltsanalysen nicht unbedingt der Fall ist, da bestimmte Nahrung hier unter- oder überrepräsentiert sein kann. So lassen sich speziell Früchte mit großen Kernen schlechter im Kot oder Mageninhalt nachweisen als solche mit kleinen Kernen, da große Kerne schnell ausgewürgt werden (JENNI et al. 1989). Ethologische Daten lassen sich nur durch direkte Beobachtungen gewinnen, was ebenfalls für die Anwendung dieser Methode spricht. Nicht zuletzt stellt die direkte Beobachtung im Vergleich zum Fang mit Netzen und Magenspülungen eine für den Vogel außerordentlich schonende Methode dar.

## **2.2 Vogelbestandserfassung**

Eine Vogelbestandserfassung fand mit der im Kapitel C 2.2 beschriebenen Methode statt.

## **2.3 Statistische Auswertung**

Die durchgeführten statistischen Methoden folgen SACHS (1997).

Im Bereich der deskriptiven Statistik wurden bei Vorliegen annähernd normalverteilter Daten das arithmetische Mittel und der Standardfehler errechnet, bei nicht normalverteilten Daten der Median und der Standardfehler. Vergleiche zweier Mediane wurden mit dem U-Test, Korrelationsanalysen mit dem Korrelationskoeffizient nach Spearman durchgeführt. Traten in letzterem Falle vermehrt Bindungen (gleiche Rangzahlen) auf, wurde der modifizierte Spearman'sche Rangkorrelationskoeffizient  $r_{S,B}$  errechnet.

## **Berechnung der Nischenüberlappung**

Die Nischenüberlappung wurde im Hinblick auf die Fruchtwahl und die Mikrohabitatnutzung in der Nahrungspflanze mit der Formel von SCHOENER berechnet (s. SCHAEFER 1992, S. 222):

$$NU_{ih} = 1 - 0,5 \times \sum |p_{ij} - p_{hj}|$$

$p_{ij}$  und  $p_{hj}$  bezeichnen den relativen Anteil der Art  $i$  bzw.  $h$  in der Ressourcenklasse  $j$  im Vergleich zur Gesamtindividuenzahl.  $NU$  erreicht maximal den Wert 1, minimal den Wert 0.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Liste der frugivoren Vogelarten

Im Rahmen der Untersuchungen konnten 36 Vogelarten beim Fressen fleischiger Früchte beobachtet werden. Eine Zusammenstellung dieser Arten zeigt Tab. A-1. Bis auf Ringeltaube und Buntspecht sind alle Arten Mitglieder der Familie der Singvögel.

Zwanzig Vogelarten erwiesen sich als reguläre Ausbreiter (vergl. Kap. A 3.4). Bei Ringeltaube und Buntspecht ist eine Einstufung in diese Kategorie nicht zweifelsfrei möglich, da die Samen möglicherweise im Gastrointestinaltrakt zerstört werden. Vier weitere Arten agierten teilweise als reguläre Ausbreiter, teilweise als Fruchtfleischprädatoren. Die Amsel war die quantitativ bedeutendste Fruchtfresserin im Untersuchungsgebiet. Eine große Bedeutung hatten daneben auch die anderen mitteleuropäischen *Turdus*-Arten, mit Ausnahme der hier sehr seltenen Ringdrossel. An die Bedeutung der Amsel reicht daneben die Mönchsgrasmücke heran, die allerdings während des Winters im Untersuchungsgebiet fehlte.

#### 3.2 Nahrungsspektrum frugivorer Vogelarten

Die Tabellen A-2, A-3, A-4 und A-5 geben einen Überblick über das Fruchtnahrungsspektrum der frugivoren Vogelarten. Die Angaben basieren auf den Ergebnissen der direkten Beobachtung fruchtender Pflanzen. Es ist zu beachten, dass die Tabellen relative Werte (Fressfrequenzen) von Fressaufenthalten in einer jeweiligen Pflanze enthalten. Unter einem Fressaufenthalt ist ein Aufenthalt, bei dem mindestens eine Frucht gefressen oder angefressen wurde, zu verstehen. Da bei vielen Beobachtungen nicht die genaue Anzahl gefressener Früchte ermittelt werden konnte, erschien die Angabe von Fressaufenthalten sinnvoll (vergl. SNOW & SNOW 1988).

Mit dem Begriff Fressfrequenz wird die Anzahl von Fressaufenthalten pro Stunde bezeichnet. Da verschiedene Pflanzenarten unterschiedlich lange beobachtet wurden, ist die Angabe dieser relativen Werte aussagekräftiger als die Angabe von absoluten Werten. Da die Fressfrequenzen auch von der - jahreszeitlich schwankenden - Abundanz einer Vogelart abhängig sind, ist eine nach Jahreszeiten differenzierte Betrachtung sinnvoll. In den Tab. A-2 bis A-5 sind daher die Fressfrequenzen nach Jahreszeiten differenziert angegeben, wobei die Daten der unterschiedlichen Beobachtungsjahre zusammengefasst wurden.

#### **Früchte als Nestlingsnahrung**

Die Verfütterung von Früchten an Nestlinge konnte in lediglich zwei Fällen beobachtet werden. Am 25.06.1997 verfütterte ein Mönchsgrasmückenpaar im Laufe von drei Stunden 8 Johannisbeeren an seine Nestlinge. Am 08.07.1999 verfütterte eine Gartengrasmücke eine Traubenkirsche an Nestlinge. Daneben gelang die zufällige Beobachtung der Verfütterung einer Frucht des Wolligen Schneeballs durch eine Wacholderdrossel an einen flüggen Jungvogel am 09.08.1999 sowie die Verfütterung einer Wildkirsche durch eine Wacholderdrossel an einen flüggen Jungvogel am 08.07.1999.

Tab. A-1: Liste frugivorer Vogelarten im Untersuchungsgebiet sowie der Samen- und Fruchtfleischprädatoren.

S = Samenprädatoren, F = Fruchtfleischprädatoren, A = Ausbreiter. Angaben zur Häufigkeit des Fruchtfressens: 5: sehr häufig (mind. 5 Beobachtungen/h), 4: regelmäßig (mind. 1 Beob./h), 3: gelegentlich (mind. 0,5 Beob./h), 2: selten (mind. 0,1 Beob./h), 1: ausnahmsweise (nur Zufallsbeobachtungen), 0: keine Beob.

Tab. A-1: List of the avian frugivores, seed predators and pulp predators in the observation area. S = seed predator, F = pulp predator, A = frugivore (legitimate disperser). Notes on the frequency of frugivory: 5: very frequent (at least 5 observations/hour), 4 = regular (at least 1 observation/hour), 3: occasional (at least 0.5 observations/hour), 2: rare (at least 0.1 observations/hour), 1: exceptional (only accidental observations) 0: no observations

	Status	Frühling	Sommer	Herbst	Winter
Amsel <i>Turdus merula</i>	A	4	5	5	5
Bergfink <i>Fringilla montifringilla</i>	S	0	0	1	0
Blaumeise <i>Parus caeruleus</i>	F; A	0	4	4	2
Braunkehlchen <i>Saxicola rubetra</i>	A	0	0	1	0
Buchfink <i>Fringilla coelebs</i>	S	0	2	1	3
Buntspecht <i>Dendrocopos major</i>	A?	0	0	1	0
Dompfaff <i>Phyrrhula phyrrhula</i>	S	4	2	3	3
Dorngrasmücke <i>Sylvia communis</i>	A	0	2	1	0
Eichelhäher <i>Garrulus glandarius</i>	A	0	2	4	0
Elster <i>Pica pica</i>	A	0	2	1	0
Feldsperling <i>Passer montanus</i>	S;F	0	2	1	0
Gartengrasmücke <i>Sylvia borin</i>	A	0	5	3	0
Gartenrotschwanz <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	A	0	0	1	0
Grauschnäpper <i>Muscicapa striata</i>	A	0	0	1	0
Grünfink <i>Carduelis chloris</i>	S	0	2	2	3
Haubenmeise <i>Parus cristatus</i>	S	0	1	0	0
Hausrotschwanz <i>Phoenicurus ochruros</i>	A	0	1	1	0
Hausperling <i>Passer domesticus</i>	S; F	0	5	4	0
Kernbeißer <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	S	0	4	2	0
Klappergrasmücke <i>Sylvia curruca</i>	A	0	2	1	0
Kleiber <i>Sitta europaea</i>	F	0	0	2	0
Kohlmeise <i>Parus major</i>	F; A	0	2	3	2
Misteldrossel <i>Turdus viscivorus</i>	A	2	4	5	3
Mönchsgrasmücke <i>Sylvia atricapilla</i>	A	5	5	5	0
Rabenkrähe <i>Corvus corone corone</i>	A	0	3	1	0
Ringdrossel <i>Turdus torquatus</i>	A	0	0	2	0
Ringeltaube <i>Columba palumbus</i>	A?	0	2	0	0
Rotdrossel <i>Turdus iliacus</i>	A	1	0	5	0
Rotkehlchen <i>Erithacus rubecula</i>	A	2	4	4	4
Singdrossel <i>Turdus philomelos</i>	A	4	4	5	0
Star <i>Sturnus vulgaris</i>	A	0	4	3	0
Sumpfmehse <i>Parus palustris</i>	A; F	0	2	3	2
Trauerschnäpper <i>Ficedula hypoleuca</i>	A	0	1	1	0
Wacholderdrossel <i>Turdus pilaris</i>	A	0	5	5	5
Weidenmeise <i>Parus montanus</i>	A; F	0	2	0	0
Zilpzalp <i>Phylloscopus collybita</i>	F	0	0	2	0

Tab. A-2: Fressfrequenzen (Fressaufenthalte pro Stunde) der frugivoren Vogelarten im Frühling (März - Mai).

*Tab. A-2: Feeding frequencies (feeding visits per hour) of frugivorous bird species during the spring (March – May).*

	<i>Hedera helix</i>	<i>Viburnum opulus</i>	<i>Viscum album</i>
<i>Erithacus rubecula</i>	0,29		
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>		1,33	
<i>Sylvia atricapilla</i>	5,75		0,60
<i>Turdus iliacus</i>			0,02
<i>Turdus merula</i>	2,58		
<i>Turdus philomelos</i>	1,08		0,02
<i>Turdus viscivorus</i>			0,17
Summe	9,70	1,33	0,81

Tab. A-3: Fressfrequenzen (Fressaufenthalte pro Stunde) der frugivoren Vogelarten im Winter (Dezember - Februar).

*Tab. A-3: Feeding frequencies (feeding visits per h) of frugivorous bird species during the winter (December - February).*

	<i>Berberis vulgaris</i>	<i>Callicarpa japonica</i>	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Ligustrum vulgare</i>	<i>Malus domestica</i>	<i>Prunus spinosa</i>	<i>Rosa canina</i>	<i>Viburnum opulus</i>	<i>Viscum album</i>
<i>Carduelis chloris</i>								0,56		
<i>Erithacus rubecula</i>			0,72		0,28				0,12	
<i>Fringilla coelebs</i>						0,67				
<i>Parus caeruleus</i>			0,39		0,03			0,01		
<i>Parus major</i>			0,22							
<i>Parus palustris</i>			0,39					0,01		
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>				0,08	0,22				0,30	
<i>Turdus merula</i>				0,75	0,42	8,22	16,00	0,69	0,27	
<i>Turdus pilaris</i>				0,75	0,06	2,78		0,19	1,46	
<i>Turdus viscivorus</i>										0,77
Summe	0,00	0,00	1,72	1,58	1,01	11,67	16,00	1,46	2,15	0,77

Tab. A-4: Fressfrequenzen (Fressaufenthalte pro h) der frugivoren Vogelarten im Sommer (Juni - August). Folgende, nicht aufgeführte Arten wurden nicht von Vögeln gefressen: *Actaea spicata*, *Arum maculatum*, *Cotoneaster franchettii*, *Lonicera periclymenum*, *Paris quadrifolia*, *Rubus fruticosus*.

Tab. A-4: Feeding frequencies (feeding visits per h) of frugivorous bird species during the summer (June - August). Additionally, the following fruit species have not been eaten by birds: *Actaea spicata*, *Arum maculatum*, *Cotoneaster franchettii*, *Lonicera periclymenum*, *Paris quadrifolia*, *Rubus fruticosus*.

	<i>Amelanchier lamarckii</i>	<i>Fragaria vesca</i>	<i>Frangula alnus</i>	<i>Lonicera xylosteum</i>	<i>Prunus avium</i>	<i>Prunus padus</i>	<i>Ribes rubrum</i>	<i>Rubus idaeus</i>	<i>Sambucus nigra</i>	<i>Sambucus racemosa</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Viburnum lantana</i>
<i>Carduelis chloris</i>	0,11										0,05	
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0,89				0,31						0,1	
<i>Columba palumbus</i>	0,22										0,17	
<i>Corvus corone corone</i>					0,58						0,18	
<i>Erithacus rubecula</i>			0,67						0,5	0,06	0,17	
<i>Ficedula hypoleuca</i>									0,08			
<i>Fringilla coelebs</i>	0,22											
<i>Garullus glandarius</i>					0,71						0,02	
<i>Parus caeruleus</i>	0,28		0,03		0,18				0,75		0,03	
<i>Parus major</i>	0,06				0,04				0,08		0,02	
<i>Parus montanus</i>				0,05				0,06				
<i>Parus palustris</i>				0,07					0,17		0,17	
<i>Passer domesticus</i>	11,67											
<i>Passer montanus</i>	0,44											
<i>Phoenicurus ochruros</i>											0,07	
<i>Pica pica</i>					0,13						0,03	
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>			0,06								0,13	
<i>Sturnus vulgaris</i>					2,56						0,23	
<i>Sylvia atricapilla</i>	1,33	0	1,33	0,72	0,2	24	1,5	0,39	7,5	0,30	0,55	1,33
<i>Sylvia borin</i>	0,83		0,30	0,05	0,38	10,67	0,17	1,44	2,33	0,13	0,25	0,67
<i>Sylvia communis</i>								0,17	0,08			
<i>Sylvia curruca</i>	0,06						0,03		0,08			
<i>Turdus merula</i>	6,17	2	0,09	0,03	1,76	9,33	0,19	0,06	1,5	0,02	3,6	1,67
<i>Turdus philomelos</i>				0,03	0,11	1,33			1,67	0,04	0,98	
<i>Turdus pilaris</i>	2,56				0,04						2,9	
<i>Turdus viscivorus</i>					3,87						0,42	
Summe	24,82	2	2,48	0,95	10,87	45,33	1,88	2,11	14,75	0,56	10,07	3,66

Tab. A-5: Fressfrequenzen (Fressaufenthalte pro h) der frugivoren Vogelarten im Herbst (September - November). Folgende, nicht aufgeführte Arten wurden nicht von Vögeln gefressen: *Bryonia dioica*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*.

Tab. A-5: Feeding frequencies (feeding visits per h) of frugivorous bird species during the autumn (September - November). The following fruit species have not been eaten by birds: *Bryonia dioica*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*.

	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Crataegus laevigata</i>	<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Euonymus europaea</i>	<i>Frangula alnus</i>	<i>Malus domestica</i>	<i>Prunus domestica</i>	<i>Prunus serotina</i>	<i>Prunus spinosa</i>	<i>Rhamnus cathartica</i>	<i>Rosa canina</i>	<i>Rubus fruticosus</i>	<i>Sambucus nigra</i>	<i>Sorbus aria</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Sorbus torminalis</i>	<i>Taxus baccata</i>	<i>Viburnum opulus</i>
<i>Carduelis chloris</i>											0,17							
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0,02		0,05						0,07						0,03		0,33	
<i>Corvus corone corone</i>															0,08			
<i>Erithacus rubecula</i>	0,28		0,01	0,33	0,44	1,5	0,11						0,34					
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0,07												0,01					
<i>Fringilla coelebs</i>			0,01															
<i>Garrulus glandarius</i>						2,67	0,33						0,07		0,06			
<i>Parus caeruleus</i>	0,07		0,09				2,44						0,58		0,11		0,33	
<i>Parus major</i>			0,07				0,78						0,03		0,03			
<i>Parus palustris</i>	0,02						0,33						0,07	0,17				
<i>Passer domesticus</i>							1,33											
<i>Passer montanus</i>													0,07					
<i>Phoenicurus ochruros</i>	0,03												0,01					
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>													0,01					
<i>Phylloscopus collybita</i>							0,11											
<i>Pica pica</i>										0,01					0,06			
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>			0,06							0,03			0,13		0,36			
<i>Sitta europaea</i>							0,11											
<i>Sturnus vulgaris</i>													0,37		0,61			
<i>Sylvia atricapilla</i>	0,37							0,67		0,1		0,17	3,2		0,42		2,33	0,39
<i>Sylvia borin</i>								0,17					0,47					
<i>Sylvia communis</i>													0,05		0,03			
<i>Sylvia curruca</i>													0,01					
<i>Turdus iliacus</i>			5,8							0,16			0,28				0,33	
<i>Turdus merula</i>	0,02	0,5	4,11		0,22	5,83	0,33	3,17	1,47	0,68	0,15	0,08	1,01	1,67	1,19	2,67	7,67	0,03
<i>Turdus philomelos</i>	0,05		0,14		0,11			0,83		0,29	0,13	0,08	1,26	0,5	0,44	0,67	9,67	0,11
<i>Turdus pilaris</i>	0,25		2,42			13,17									3,36			0,03
<i>Turdus torquatus</i>																	0,33	
<i>Turdus viscivorus</i>															8,06		1,33	
Summe	1,18	0,5	12,76	0,33	0,77	23,17	5,87	4,84	1,54	1,27	0,45	0,33	7,97	2,34	14,84	3,34	22,32	0,56

### **3.3 Phänologie und Grad der Frugivorie**

Die Frugivorie ist bei mitteleuropäischen Vogelarten jahreszeitlichen Zyklen ausgesetzt. Dies ergibt sich zwingend aus der Tatsache, dass während bestimmter Monate nur wenige oder keine Früchte in Mitteleuropa zur Verfügung stehen. So sind insbesondere die Monate April und Mai sehr arm an fleischigen Früchten (s. Kap. C). Dementsprechend ernährten sich die meisten der fakultativen Frugivoren insbesondere in den fruchtereichen Jahreszeiten Sommer und Herbst von fleischigen Früchten und das Phänomen Frugivorie nahm während dieser Zeit das größte quantitative Ausmaß an (Tab. A-6). Eine gewisse Ausnahme bildete hier die Mönchsgrasmücke, die bei ihrer Ankunft im Untersuchungsgebiet sehr intensiv die Früchte von Mistel und insbesondere Efeu fraß (Tab. A-2).

Die in Tab. A-6 dargestellten Ergebnisse geben allerdings keine Auskunft über den Grad der Frugivorie und den Anteil von animalischer zu vegetabilischer Nahrung. Detailliert kann diese Frage nur mit standardisierten Analysen des Kotes und Mageninhaltes geklärt werden. Eine Annäherung stellen jedoch die Ergebnisse in Tab. A-7 dar. Hier wird versucht, den Frugivoriegrad einer Vogelart als Quotient aus den Fressaufenthalten pro Stunde (Tab. A-6) und der Abundanz der Vogelart zu berechnen. Diese Berechnung basiert auf der Überlegung, dass die in Tab. A-6 angegebenen Werte auch von der Abundanz einer Vogelart abhängig sind. So wird eine sehr häufige Vogelart höhere Werte erzielen können als eine seltene, auch wenn beide Arten im gleichen Maße Früchte fressen. Zu beachten ist allerdings, dass die Kalkulation vorsichtig zu interpretieren ist, da die durch standardisierte Vogelzählungen (s. Kap. C) ermittelte Abundanz auch z. B. von dem Verhalten einer Vogelart abhängt (auffällige Lebensweise – versteckte Lebensweise). Wenig aussagekräftig dürften zudem die Resultate von Arten mit einer extrem niedrigen Abundanz sein.

Eine Betrachtung der so erhaltenen Frugivoriegrade (Tab. A-7) ergibt ein im Prinzip ähnliches Bild wie die Fressfrequenzen (Tab. A-6), jedoch zeigen sich einige interessante Modifikationen. Die Amsel hat diesen Berechnung nach nicht mehr eine so dominante Stellung und wird von Mönchs- und Gartengrasmücke übertroffen. Insbesondere der hohe Wert bei der Gartengrasmücke im Herbst deckt sich gut mit den Freilandbeobachtungen, nach denen Gartengrasmücken auf dem Herbstzug fast ausschließlich in fruchtenden Gehölzen angetroffen werden können.

Tab. A-6: Fressaufenthalte (Aufenthalte pro Stunde) mitteleuropäischer Frugivoren und Samenprädatoren in Pflanzen mit fleischigen Früchten. Während der mit „n. a.“ bezeichneten Jahreszeiten ist die Vogelart nicht im Untersuchungsgebiet anwesend. Die Angaben basieren auf den Ergebnissen der systematischen Beobachtungen.

*Tab. A-6: Feeding visits (visits per hour) of central European frugivores and seed predators in plants with fleshy fruits. During seasons marked with “n. a.” a bird species is not present in the study area. Results are based on the data obtained from systematic observations.*

	Frühling	Sommer	Herbst	Winter
<i>Carduelis chloris</i>	0	0,01	0,01	0,23
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0	0,08	0,01	0
<i>Columba palumbus</i>	0	0,01	0	0
<i>Corvus corone corone</i>	0	0,08	0,01	0
<i>Erithacus rubecula</i>	0,09	0,08	0,13	0,06
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0	0,002	0,01	0
<i>Fringilla coelebs</i>	0	0,01	0,002	0,02
<i>Garrulus glandarius</i>	0	0,08	0,05	0
<i>Parus caeruleus</i>	0	0,06	0,19	0,03
<i>Parus major</i>	0	0,01	0,03	0,01
<i>Parus montanus</i>	0	0,01	0	0
<i>Parus palustris</i>	0	0,02	0,02	0,03
<i>Passer domesticus</i>	0	0,48	0,02	0
<i>Passer montanus</i>	0	0,02	0,02	0
<i>Phoenicurus ochruros</i>	0	0,01	0,01	n. a.
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	0	0	0,002	n. a.
<i>Phylloscopus collybita</i>	0	0	0,002	0
<i>Pica pica</i>	0	0,02	0,01	0
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0,05	0,02	0,06	0,06
<i>Sitta europaea</i>	0	0	0,002	0
<i>Sturnus vulgaris</i>	0	0,29	0,12	0
<i>Sylvia atricapilla</i>	2,23	0,96	0,82	n. a.
<i>Sylvia borin</i>	0	0,38	0,11	n. a.
<i>Sylvia communis</i>	0	0,01	0,01	n. a.
<i>Sylvia curruca</i>	0	0,01	0,003	n. a.
<i>Turdus iliacus</i>	0,01	n. a.	1,08	0
<i>Turdus merula</i>	0,83	1,11	1,36	0,8
<i>Turdus philomelos</i>	0,36	0,21	0,46	0
<i>Turdus pilaris</i>	0	0,51	0,76	0,36
<i>Turdus torquatus</i>	n. a.	n. a.	0,002	n. a.
<i>Turdus viscivorus</i>	0,11	0,45	0,47	0,12
Summe	3,68	4,932	5,783	1,72

Tab. A-7: Frugivoriegrad mitteleuropäischer Vögel.

Der Wert ist der Quotient aus Fressaufenthalten pro Stunde (Tab. A-6) und der mittleren Anzahl der Individuen auf zwei Untersuchungsflächen (insgesamt 100 ha, Hecken und Wald, s. Kap. C). Die Werte sind zur besseren Übersicht mit 100 multipliziert worden. Mit „n. a.“ bezeichnete Arten sind während der betreffenden Jahreszeit nicht im Untersuchungsgebiet anwesend. *Turdus pilaris* und *T. viscivorus* kamen auf einer angrenzenden, ca. 250 ha großen Acker- und Wiesenfläche in teils hoher Abundanz vor. Die Angaben zu diesen Arten mit dem Zusatz "korr." berücksichtigen diese Untersuchungsfläche. Unter dem berechneten Frugivoriegrad ist jeweils die Abundanz der Vogelart in Klammern angegeben.

*Tab. A-7: Degree of frugivory in central European birds. The given value is the calculated quotient of feeding visits per hour (Tab. A-6) and the average number of birds on two study areas (100 ha in total, forest and hedges, see chapter C). The values are multiplied with 100. During seasons marked with "n. a." a bird species is not present at the study area. Turdus pilaris and T. viscivorus were found on an adjacent agricultural landscape in high abundance. The values of these species with the abbreviation "korr." take this area into account. Below every calculated degree of frugivory the abundance of the bird species is specified.*

	<b>Frühling</b> Frugivoriegrad (mittl. Anz. Ind./100 ha)	<b>Sommer</b> Frugivoriegrad (mittl. Anz. Ind./100 ha)	<b>Herbst</b> Frugivoriegrad (mittl. Anz. Ind./100 ha)	<b>Winter</b> Frugivoriegrad (mittl. Anz. Ind./100 ha)
<i>Columba palumbus</i>	0 (9)	0,11 (9,5)	0 (13,1)	0 (5,1)
<i>Corvus corone corone</i>	0 (3,9)	1,4 (5,7)	0,34 (2,9)	0 (1,5)
<i>Erithacus rubecula</i>	0,39 (23)	0,26 (30,5)	0,53 (24,6)	1,2 (5)
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0 (1,1)	0,2 (1,0)	10 (0,1)	n. a. (0)
<i>Garrulus glandarius</i>	0 (6,7)	0,98 (8,2)	0,33 (15,1)	0 (7,9)
<i>Phoenicurus ochruros</i>	0 (1,5)	0,5 (2,0)	0,38 (2,6)	n. a. (0)
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	0 (0,1)	0 (0,1)	0,33 (0,6)	n. a. (0)
<i>Pica pica</i>	0 (2)	0,65 (3,1)	0,71 (1,4)	0 (1,1)
<i>Sturnus vulgaris</i>	0 (10,5)	3,58 (8,1)	2,18 (5,5)	0 (0,2)
<i>Sylvia atricapilla</i>	17,84 (12,5)	4,4 (21,8)	7,74 (10,6)	n. a. (0)
<i>Sylvia borin</i>	0 (4,4)	3,96 (9,6)	12,22 (0,9)	n. a. (0)
<i>Sylvia communis</i>	0 (3,9)	0,1 (10,2)	2,5 (0,4)	n. a. (0)
<i>Sylvia curruca</i>	0 (1,3)	1,11 (0,9)	1 (0,3)	n. a. (0)
<i>Turdus iliacus</i>	0,05 (20,9)	n. a. (0)	4,27 (25,3)	0 (0,2)
<i>Turdus merula</i>	2,69 (30,9)	3,17 (35,0)	2,16 (63,0)	3,54 (22,6)
<i>Turdus philomelos</i>	1,95 (18,5)	1,04 (20,1)	1,43 (32,2)	0 (0,3)
<i>Turdus pilaris</i>	0 (1,7)	14,57 (3,5)	1,43 (53,1)	40 (0,9)
<i>Turdus pilaris korr.</i>	0 (29,9)	21,25 (2,4)	1,97 (38,5)	0,88 (41,1)
<i>Turdus viscivorus</i>	3,14 (3,5)	20,45 (2,2)	15,16 (3,1)	5,22 (2,3)
<i>Turdus viscivorus korr.</i>	1,93 (5,7)	5,17 (8,7)	1,44 (32,6)	17,14 (0,7)

### 3.4 Nahrungserwerb und Bearbeitung der Nahrung

Vor der Aufnahme der Nahrung in den inneren Verdauungsapparat muss ein Vogel seine Nahrung zunächst auf eine bestimmte Weise erwerben und anschließend mit dem Schnabel bearbeiten (vergl. BEZZEL & PRINZINGER 1990). Diese zwei Ebenen der Ernährungsbiologie – Nahrungserwerb und Bearbeitung der Nahrung – werden im Folgenden analysiert.

#### Nahrungserwerbstechniken

Die meisten untersuchten Vogelarten unterschieden sich wenig hinsichtlich der Technik des Früchteerwerbs. Bei allen Arten überwog der Nahrungserwerb im Sitzen (in der Regel auf einem Zweig). Durch Flug- oder Hüpfmanöver erwarben lediglich drei Arten zu einem nennenswerten Anteil (>5 %) ihre Früchtenahrung, nämlich Trauerschnäpper (7,69 %), Hausrotschwanz (14,29 %) und Rotkehlchen (28,84 %) (Abb. A-1).

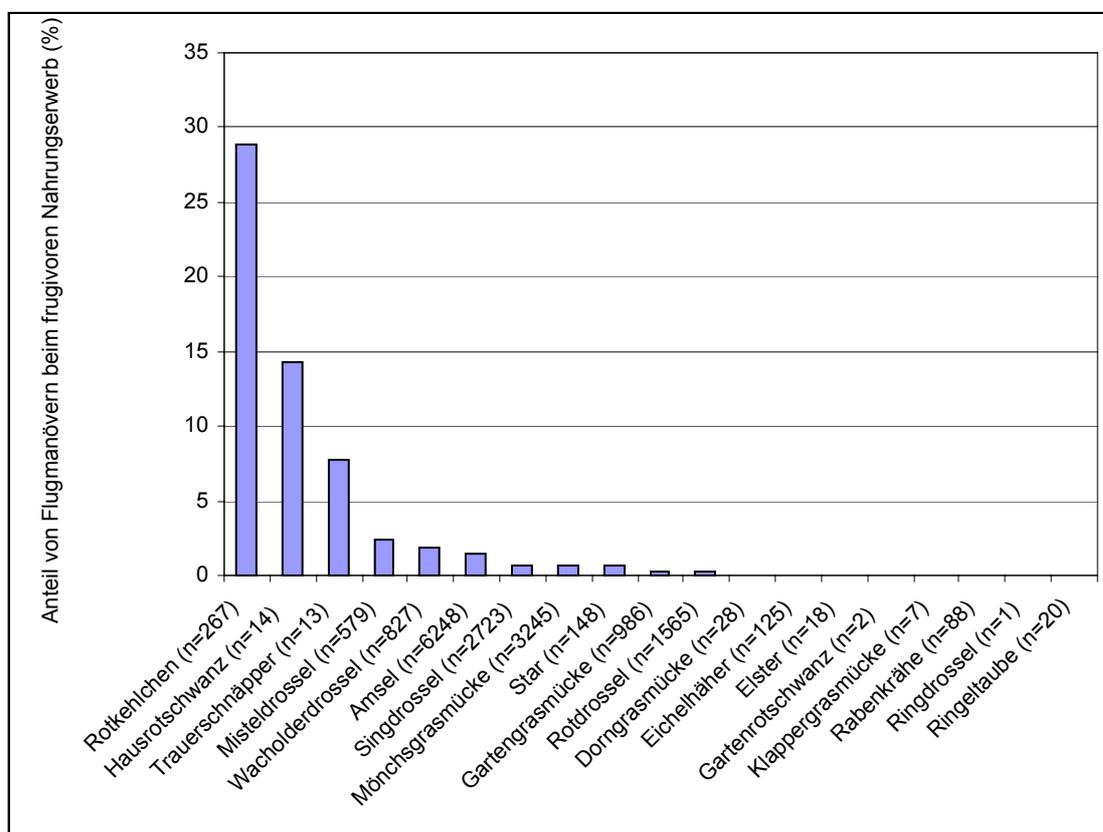


Abb. A-1: Prozentualer Anteil von Flugmanövern beim frugivoren Nahrungserwerb mitteleuropäischer Vogelarten. n gibt die Anzahl ausgewerteter Beobachtungen an.

*Fig. A-1: Portion of flying manoeuvres in the frugivorous foraging behaviour of central European birds. n = number of foraging observations.*

#### Die Bearbeitung der Frucht

Die Bearbeitung der Frucht im Schnabel bestimmt die Art der Interaktion zwischen fruchtessenden Vögeln und ornithochoren Pflanzen entscheidend. Einige Arten verschlingen die ganze Frucht, ohne den Samen zu zerstören. Diese Arten fungieren als echte Ausbreiter, sofern der Samen nicht im inneren Verdauungstrakt zerstört wird. Andere Arten fressen lediglich das Fruchtfleisch und haben somit die Funktion von Fruchtfleischprädatoren.

Wieder andere Arten zermahlen den Samen durch Kaubewegungen mit dem Schnabel, wodurch sie zu Samenprädatoren werden.

Eine allgemeine Übersicht über die Fruchtbearbeitungstechniken mitteleuropäischer Vogelarten gibt Abb. A-2. Allerdings muss die hier dargestellte Situation differenzierter betrachtet werden, da Vögel durchaus fruchtartenspezifisch unterschiedlich bearbeiten können. So verschlangen die Drosselvögel (*Turdinae*), Rabenkrähe, Star und Ringeltaube sowie die Grasmücken (*Sylvia*) Früchte in der Regel vollständig, ohne die Kerne im Schnabel zu zerstören. Sehr große Früchte wie z. B. Äpfel vermochten diese Arten selbstverständlich nicht vollständig zu verschlingen und pickten hier nur das Fruchtfleisch ab.

Als nahezu reine Fruchtfleischprädatoren erwiesen sich Kohlmeise, Weidenmeise, Kleiber und Zilpzalp, wobei der geringe Stichprobenumfang der beiden letztgenannten Arten zu berücksichtigen ist. Reine Samenprädatoren waren dagegen Kernbeißer, Grünfink und Dompfaff (Abb. A-2).

Haus- und Feldsperling, Elster, Eichelhäher sowie Blau- und Sumpfmehle nahmen eine Zwischenstellung zwischen den Fruchtfleischprädatoren und den echten Ausbreitern ein, wobei auch hier ein Zusammenhang zwischen Fruchtgröße und Fruchtbearbeitungstechnik bestand.

### **Anzahl gefressener Früchte und Menge gefressenen Fruchtfleischs**

Eine wichtige Kenngröße des frugivoren Nahrungserwerbs ist die Anzahl der bei einem Aufenthalt gefressenen Früchte (Tab. A-8) und die Menge an aufgenommenem Fruchtfleisch (Abb. A-3).

Die je Fressaufenthalt aufgenommene Menge an Fruchtfleisch besitzt im interspezifischen Vergleich eine breite Spanne und reichte von 0,07 g beim Trauerschnäpper bis hin zu über 1,3 g bei der Ringeltaube. Die Werte zeigten eine höchst signifikante Korrelation zum Körpergewicht der Vogelarten ( $r_{S,B} = 0,859$ ;  $n = 18$ ;  $p < 0,001$ ).

Die Menge verzehrten Fruchtfleisches pro Minute war interspezifisch recht ähnlich. Sie lag im Bereich zwischen 0,2 und 0,8 g/min (Tab. A-9).

Setzt man die Menge des Fruchtfleischs, das je Fressaufenthalt aufgenommen wird, in Relation zur Körpermasse der Fruchtfresser, so ergeben sich große interspezifische Unterschiede. Während die beiden Grasmückenarten Mönchs- und Gartengrasmücke 2,5 % ihres Körpergewichts an Fruchtfleisch bei jedem Fressaufenthalt aufnahmen, lag dieser Wert bei der Rabenkrähe bei lediglich 0,24 %. Die durchschnittliche Masse an Fruchtfleisch, die eine Vogelart pro Fressaufenthalt aufnahm, ist negativ mit deren Körpermasse korreliert ( $r_{S,B} = -0,997$ ,  $n = 18$ ,  $p < 0,001$ ). Kleinere Vögel nahmen demnach verhältnismäßig viel Fruchtfleisch bei einem Aufenthalt in der Nahrungspflanze zu sich, große Arten dagegen relativ wenig (Abb. A-4).

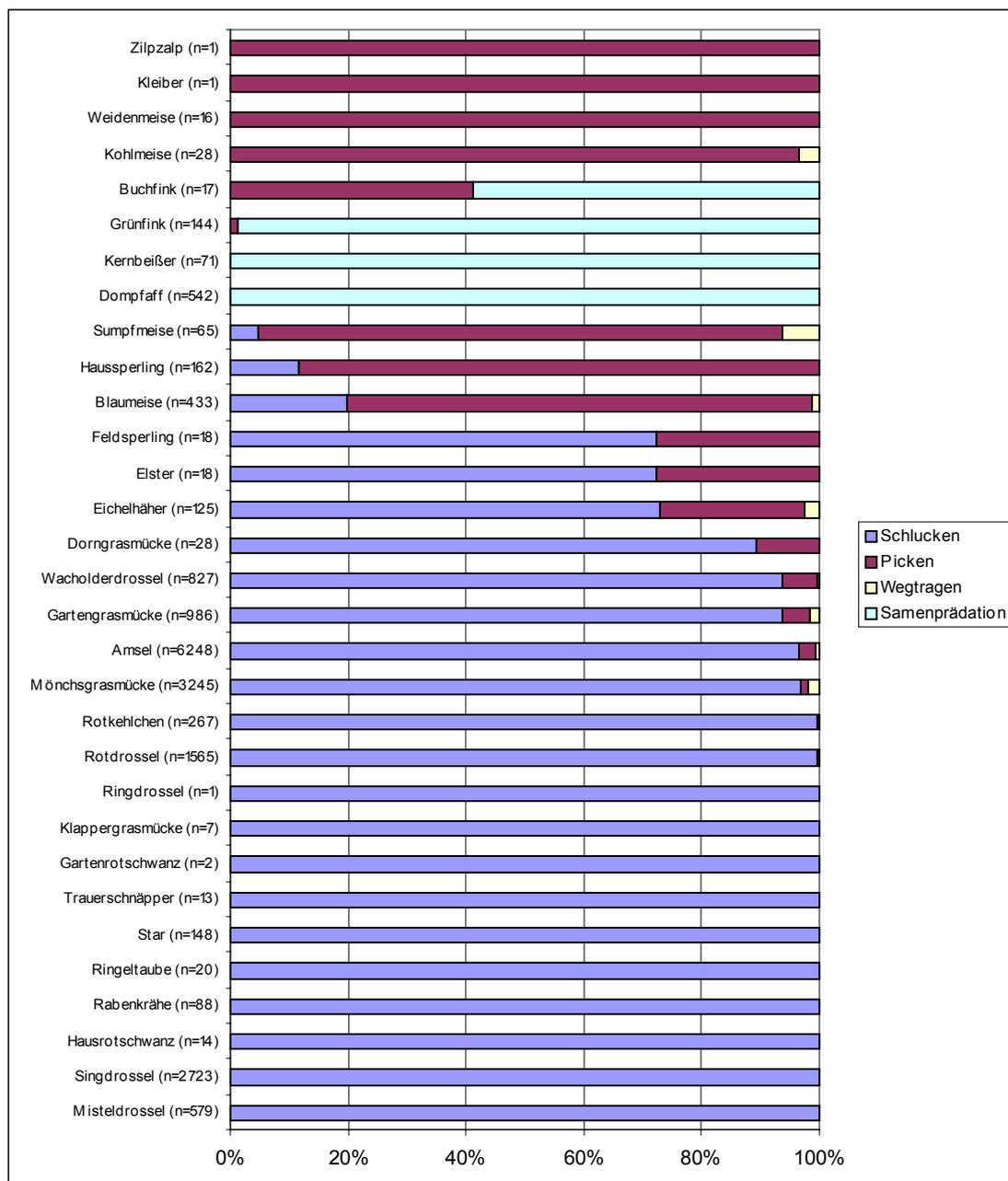


Abb. A-2: Fruchtbearbeitungstechniken mitteleuropäischer Vögel.

Schlucken: Frucht vollständig verschlungen; Picken: Fruchtfleisch abgepickt; Samenprädation: Kern im Schnabel zermahlen; Wegtragen: Frucht im Schnabel weggetragen, weitere Bearbeitung unbekannt. "n" gibt die Anzahl ausgewerteter Beobachtungen an.

*Fig. A-2: Fruit-handling techniques of central European birds.*

*Schlucken: Fruit swallowed whole; Picken: Only pulp is picked; Samenprädation: Seed destroyed with the bill; Wegtragen: Fruit is carried away, fruit-handling unknown.*

Tab. A-8: Anzahl der pro Aufenthalt von frugivoren Vögeln gefressenen Früchte.

Einbezogen sind nur komplette Beobachtungen, bei denen mindestens eine Frucht gefressen wurde. Berechnung der Werte: Quotient aus der Summe gefressener Früchte und n (= Anzahl kompletter Beobachtungen). (Fortsetzung auf folgender Seite)

Tab. A-8: Number of fruits eaten by avian frugivores per feeding visit.

Only complete observations and observations with at least one fruit eaten by a bird are included. (Continued on the next page)

	<i>Carduelis chloris</i>	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	<i>Columba palumbus</i>	<i>Corvus corone corone</i>	<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Ficedula hypoleuca</i>	<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Parus caeruleus</i>	<i>Parus major</i>	<i>Parus montanus</i>	<i>Parus palustris</i>	<i>Passer domesticus</i>	<i>Passer montanus</i>	<i>Phoenicurus ochruros</i>	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	<i>Phylloscopus collybita</i>	<i>Pica pica</i>	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	<i>Sitta europaea</i>	<i>Sturnus vulgaris</i>	<i>Sylvia atricapilla</i>	
<i>Amelanchier lamarckii</i>	1	3	8,5			10		7,3					4	5									2,2
<i>Cornus sanguinea</i>		2			1,5	1,3		1,6	1,8		1,8				1								2,3
<i>Crataegus monogyna</i>		2,6			1	1		1,3	2										1				
<i>Crataegus oxyacantha</i>																							
<i>Euonymus europaea</i>					1,5																		
<i>Fragaria vesca dom.</i>																							
<i>Frangula alnus</i>					1,4			1											2,5				2,7
<i>Hedera helix</i>					6																		1,2
<i>Ligustrum vulgare</i>					2			1											4,8				
<i>Lonicera xylosteum</i>												6,6											3,6
<i>Malus domesticus</i>							1																
<i>Prunus avium</i>		6,5		2,8				1,9	1,5	1								1,8				2,3	1,7
<i>Prunus avium duralis</i>								1,3															
<i>Prunus domestica</i>					1			1	1,4	1,3		1					1			1			
<i>Prunus padus</i>																							1,8
<i>Prunus serotina</i>																							3,3
<i>Prunus spinosa</i>	2	2																					
<i>Rhamnus cathartica</i>																		2	33				2,4
<i>Ribes rubrum</i>																							1,3
<i>Rosa canina</i>	3,1								2			1											
<i>Rubus fruticosus</i>																							1
<i>Rubus ideaus</i>												16											5,2
<i>Sambucus nigra</i>					3	3		4,9	3,9	1		1,7		3,3	3,5	2			8,1		12	7,8	
<i>Sambucus racemosa</i>					5	2,5		34	3														6
<i>Sorbus aria</i>												1											
<i>Sorbus aucuparia</i>	1,7	7,5	3	7	1			6,7	1,3	1,5		1			1,3			3,8	6,1		4,3	2,1	
<i>Sorbus torminalis</i>																							
<i>Taxus baccata</i>		8							1														1,7
<i>Viburnum lantana</i>																							3,3
<i>Viburnum opulus</i>					1,5														11,9				2,7
<i>Viscum album</i>																							1

Tab. A-8: Fortsetzung  
 Tab. A-8: continued

	<i>Sylvia borin</i>	<i>Sylvia communis</i>	<i>Sylvia curruca</i>	<i>Turdus iliacus</i>	<i>Turdus merula</i>	<i>Turdus philomelos</i>	<i>Turdus pilaris</i>	<i>Turdus torquatus</i>	<i>Turdus viscivorus</i>
<i>Amelanchier lamarckii</i>	4,5		1		5		3,1		
<i>Cornus sanguinea</i>					3	14	20,5		
<i>Crataegus monogyna</i>				6,8	6,3	3,7	4,9		
<i>Crataegus oxyacantha</i>					3,7				
<i>Euonymus europaea</i>									
<i>Fragaria vesca dom.</i>					6,6				
<i>Frangula alnus</i>	3,7				2,6	5			
<i>Hedera helix</i>					12,2	3,8			
<i>Ligustrum vulgare</i>					3,9		3		
<i>Lonicera xylosteum</i>	4				1	1			
<i>Malus domesticus</i>					1		1		
<i>Prunus avium</i>	1,2				1,3	1			2,9
<i>Prunus avium duralis</i>									
<i>Prunus domestica</i>					1				
<i>Prunus padus</i>	1,7				4				
<i>Prunus serotina</i>	3				4,2	2,6			
<i>Prunus spinosa</i>					5,1				
<i>Rhamnus cathartica</i>				7,4	5,0	5,7			
<i>Ribes rubrum</i>	1,5				1,4				
<i>Rosa canina</i>					1,3		3,1		
<i>Rubus fruticosus</i>									
<i>Rubus ideaus</i>	2,2	1,3			7				
<i>Sambucus nigra</i>	9,2	2,9	2	26	25,7	20,3			
<i>Sambucus racemosa</i>	7,2				15	20			
<i>Sorbus aria</i>					4,6	1,7			
<i>Sorbus aucuparia</i>	1,9	1			4,7	4,8	6,9		6,8
<i>Sorbus torminalis</i>					4,2	5,3			
<i>Taxus baccata</i>				3	3,1	2,8		1	8,3
<i>Viburnum lantana</i>	3,5								
<i>Viburnum opulus</i>					3,1	3,5	5,1		
<i>Viscum album</i>				1		4			3,9

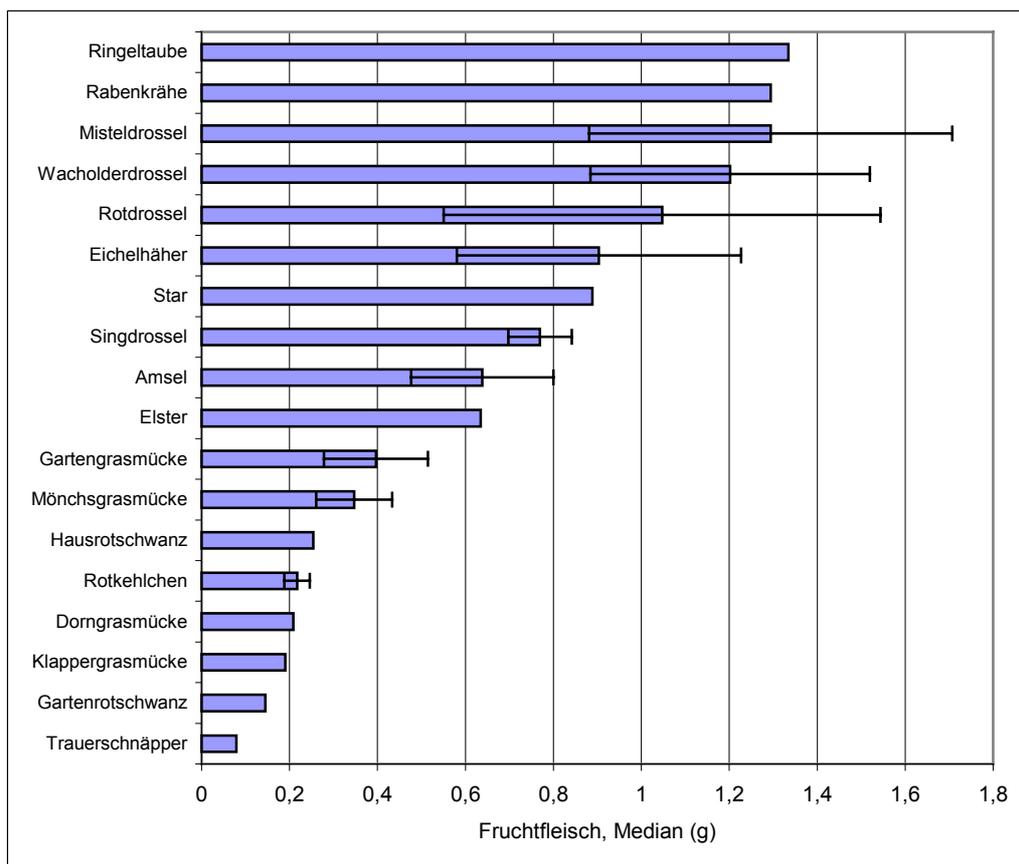


Abb. A-3: Im Mittel pro Fressaufenthalt aufgenommene Masse an Fruchtfleisch (in g Frischgewicht). Ergebnisse errechnet aus Tab. B-1 und Tab. A-8. Linien bezeichnen den Standardfehler. Bei Balken ohne Linien war eine Berechnung des Standardfehlers aufgrund zu geringem Stichprobenumfangs nicht möglich.

*Fig. A-3: Mean mass of fruit pulp eaten by avian frugivores per feeding visit. Results calculated from tab. B-1 and tab. A-8. Lines represent standard error. In bars without lines, a calculation of standard error was not possible due to small n.*

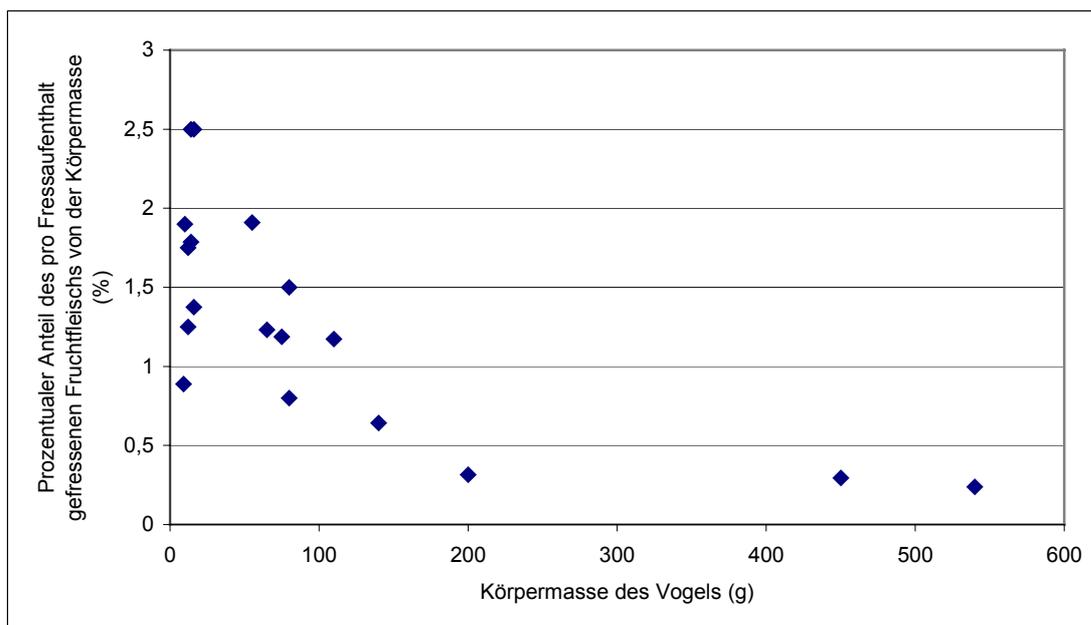


Abb. A-4: Prozentualer Anteil des pro Fressaufenthalt aufgenommenen Fruchtfleischs an der Körpermasse der Vogelart. Leichtere Vogelarten nehmen verhältnismäßig viel Fruchtfleisch bei einem Fressaufenthalt auf. Der Berechnung liegen Körpermasseangaben von PERRINS (1987) und die Werte aus Abb. A-3 zu Grunde.

Fig. A-4: Relation between the body mass of frugivorous birds and the percentage of fruit pulp taken per feeding visit and the body mass. Light bird species eat relatively more fruit pulp per feeding visit. The value shows the amount of fruit pulp (in % of the bird's body mass) a bird eats during one feeding visit. Information about the body masses is taken from PERRINS (1987).

Tab. A-9: Menge des pro Minute verzehrten Fruchtfleisches. Ergebnisse errechnet aus Tab. A-10 und Tab. A-8.

Tab. A-9: Fruit flesh eaten per minute. Results calculated from tab. A-10 and tab. A-8.

Vogelart	Verzehrtes Fruchtfleisch pro min (g)
<i>Corvus corone corone</i>	0,5
<i>Erithacus rubecula</i>	0,3
<i>Garrulus glandarius</i>	0,8
<i>Phoenicurus ochruros</i>	0,5
<i>Pica pica</i>	0,4
<i>Sturnus vulgaris</i>	0,6
<i>Sylvia atricapilla</i>	0,2
<i>Sylvia borin</i>	0,2
<i>Sylvia communis</i>	0,2
<i>Sylvia curruca</i>	0,3
<i>Turdus iliacus</i>	0,4
<i>Turdus merula</i>	0,3
<i>Turdus philomelos</i>	0,3
<i>Turdus pilaris</i>	0,4
<i>Turdus viscivorus</i>	0,4

## Aufenthaltsdauer in der Nahrungspflanze

Die mittlere Aufenthaltsdauer frugivorer Vögel in ihren Nahrungspflanzen lag in einem Bereich von über drei Minuten bei der Misteldrossel bis zu lediglich einer halben Minute beim Hausrotschwanz (Tab. A-10).

Tab. A-10: Aufenthaltsdauer (Sekunden) frugivorer Vögel während ihrer Fressaufenthalte in den Nahrungspflanzen. Ausgewertet wurden nur Vogelarten mit mindestens drei Beobachtungen.

Tab A-10: Duration of feeding visits (seconds) of avian frugivores in their feeding plants.

	Median (± Standardfehler) (s)	Minimum - Maximum (s)	N
<i>Carduelis chloris</i>	155 (± 22,5)	6 – 1533	98
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	169 (± 49,7)	15 – 4543	44
<i>Corvus corone corone</i>	154 (± 41,0)	2 – 774	52
<i>Erithacus rubecula</i>	46,5 (± 4,3)	1 – 400	225
<i>Ficedula hypoleuca</i>	55 (± 29,4)	3 – 220	9
<i>Garrulus glandarius</i>	68 (± 8,1)	1 – 822	76
<i>Parus caeruleus</i>	63 (± 6,4)	1 – 618	247
<i>Parus major</i>	60 (± 5,5)	1 – 540	97
<i>Parus montanus</i>	69 (± 8,9)	17 – 382	11
<i>Parus palustris</i>	37,5 (± 5,2)	2 – 257	48
<i>Passer domesticus</i>	114 (± 6,6)	7 – 780	255
<i>Passer montanus</i>	172 (± 20,2)	17 – 382	30
<i>Phoenicurus ochruros</i>	30 (± 12,4)	11 – 256	17
<i>Pica pica</i>	85,5 (± 29,2)	10 – 326	26
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	182 (± 16,7)	0 – 3112	96
<i>Sturnus vulgaris</i>	85 (± 6,9)	3 – 826	248
<i>Sylvia atricapilla</i>	84 (± 3,2)	0 – 2629	1142
<i>Sylvia borin</i>	104 (± 10,7)	2 – 3101	268
<i>Sylvia communis</i>	61,5 (± 5,2)	15 – 257	30
<i>Sylvia curruca</i>	40 (± 11,5)	2 – 113	11
<i>Turdus iliacus</i>	169 (± 10,4)	17 – 1483	694
<i>Turdus merula</i>	112 (± 3,5)	0 – 3646	1665
<i>Turdus philomelos</i>	154 (± 8,4)	0 – 1546	444
<i>Turdus pilaris</i>	178 (± 10,7)	7 – 2073	827
<i>Turdus viscivorus</i>	196,5 (± 12,4)	0 – 1918	566

Die Dauer eines Aufenthalts wurde nicht zuletzt von der Struktur der besuchten Nahrungspflanze bestimmt. Ein Vergleich zwischen der Aufenthaltsdauer einiger Vogelarten in deckungsarmen Gehölzen (Deckungsgrad = 1, vergl. Kap. A 2.1) und in deckungsreichen (Deckungsgrad = 4) ergibt durchweg höhere Medianwerte für den Aufenthalt in deckungsreichen Gehölzen. Statistisch signifikant ist der Unterschied bei Amsel ( $U = 15084$ ;  $p < 0,01$ , zweiseitig), Mönchsgrasmücke ( $U = 4189$ ;  $p < 0,01$ , zweiseitig) und Rotkehlchen ( $U = 283$ ;  $p < 0,01$ , zweiseitig). Nicht signifikant auf dem 5%-Niveau ist der Unterschied bei Gartengrasmücke und Singdrossel, wobei der geringe Stichprobenumfang für deckungsarme Pflanzen zu berücksichtigen ist (Tab. A-11).

Tab. A-11: Aufenthaltsdauer (Median) frugivorer Vögel in deckungsarmen (Deckungsgrad = 1; s. Kap. A 2.1) und deckungsreichen Gehölzen (Deckungsgrad = 4) während eines Fressaufenthaltes. Einbezogen sind alle Arten mit mehr als 6 Werten für jeden der Deckungsgrade.

Tab. A-11: Duration of feeding visits (median) of frugivorous birds in woody plants with a very light (left side) or a very dense cover (right side), respectively.

	Aufenthaltsdauer	
	Median $\pm$ Standardfehler (s)	
	Deckungsarme Pflanze	Deckungsreiche Pflanze
<i>Erithacus rubecula</i> Rotkehlchen	23 $\pm$ 8,7 (n = 27)	62 $\pm$ 12,7 (n = 62)
<i>Sylvia borin</i> Gartengrasmücke	81 $\pm$ 18,2 (n = 7)	129 $\pm$ 6,4 (n = 54)
<i>Sylvia atricapilla</i> Mönchsgrasmücke	46 $\pm$ 9,2 (n = 41)	79 $\pm$ 7,5 (n = 329)
<i>Turdus merula</i> Amsel	67 $\pm$ 6,6 (n = 123)	125 $\pm$ 8,9 (n = 292)
<i>Turdus philomelos</i> Singdrossel	56 $\pm$ 29,4 (n = 7)	122 $\pm$ 17,6 (n = 115)

### 3.5 Mikrohabitate des Nahrungserwerbs

Deutliche interspezifische Unterschiede existierten hinsichtlich der Nutzung unterschiedlicher Mikrohabitate innerhalb der Nahrungspflanze. Während einige Arten, wie die Rabenkrähe, Elster, Star, Misteldrossel und Wacholderdrossel, überwiegend die oberen und äußeren Bereiche der Pflanzen zum Nahrungserwerb nutzten, hielten sich Rotkehlchen vor allem im unteren, inneren Teil der Gehölze auf. Amsel, Rotdrossel, Singdrossel, Mönchsgrasmücke und Gartengrasmücke gingen vorwiegend im inneren Bereich der Gehölze dem Nahrungserwerb nach (Tab. A-12).

Tab. A-12: Mikrohabitatnutzung fruchtessender Vogelarten innerhalb der Nahrungspflanzen (Aufenthaltsdauer in Prozent).

o = oben; m = Mitte; u = unten; a = außen; i = innen; bo = Boden; n = Anzahl der ausgewerteten Beobachtungen.

Tab. A-12: Microhabitat use of foraging avian frugivores within the feeding plants (percentage). o = upper part of the plant; m = median part; u = lower part; a = outer part; i = inner part; bo = bottom; n = number of observations.

	Mikrohabitat							n
	oa	oi	ma	mi	ua	ui	bo	
<i>Carduelis chloris</i>	47,66	23,22	15,46	12,17	1,06	0,42	0	99
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	23,88	25,35	1,75	38,88	5,31	4,82	0	44
<i>Columba palumbus</i>	29,04	0	39,35	0	0	0	31,61	4
<i>Corvus corone corone</i>	64,5	10,46	14,31	10,73	0	0	0	52
<i>Erithacus rubecula</i>	2,18	9,44	5,74	23,6	18,69	40,37	0	226
<i>Ficedula hypoleuca</i>	36,76	1,03	27,25	34,96	0	0	0	9
<i>Garrulus glandarius</i>	28,05	15,86	16,81	29,5	1,08	8,70	0	76
<i>Parus caeruleus</i>	16,03	25,19	13,63	29,43	9,29	6,42	0	247
<i>Parus major</i>	4,94	37,43	10,99	29,83	4,59	12,22	0	97

Tab. A-12: Fortsetzung  
 Tab. A-12: continued

	Mikrohabitat							n
	oa	oi	ma	mi	ua	ui	bo	
<i>Parus montanus</i>	13,57	23,26	1,65	37,98	11,34	12,21	0	11
<i>Parus palustris</i>	11,87	34,51	19,69	14,61	1,461	17,86	0	48
<i>Passer domesticus</i>	5,34	13,76	20,55	52,34	1,20	6,80	0	255
<i>Passer montanus</i>	55,67	30,43	12,71	0,95	0,24	0	0	31
<i>Phoenicurus ochruros</i>	16,79	7,01	58,82	0	5,44	11,96	0	17
<i>Pica pica</i>	57,65	22,14	1,41	7,00	0	11,81	0	26
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	4,35	22,71	31,94	9,63	28,12	3,25	0	96
<i>Sturnus vulgaris</i>	62,30	6,40	29,66	0	1,20	0,44	0	249
<i>Sylvia atricapilla</i>	12,54	31,29	8,44	32,62	3,04	12,07	0	1143
<i>Sylvia borin</i>	6,35	33,71	3,72	41,36	4,43	10,44	0	269
<i>Sylvia communis</i>	32,32	16,67	10,85	14,43	1,75	23,98	0	59
<i>Sylvia curruca</i>	16,06	10,44	10,04	43,17	0	20,28	0	11
<i>Turdus iliacus</i>	14,98	37,73	9,316	29,99	1,07	6,91	0	695
<i>Turdus merula</i>	11,74	26,45	14,28	35,68	3,50	8,10	0,26	1665
<i>Turdus philomelos</i>	12,42	26,68	12,07	32,50	7,17	9,16	0	445
<i>Turdus pilaris</i>	48,96	14,15	14,90	12,73	6,55	1,51	1,21	827
<i>Turdus viscivorus</i>	54,83	23,62	12,64	3,02	4,31	1,59	0	568

### 3.6 Interaktionen zwischen den Frugivoren

#### **Vergesellschaftung und Truppbildung**

Da fleischige Früchte in Mitteleuropa überwiegend außerhalb der Brutzeit reifen und viele Vogelarten während dieser Zeit in Familienverbänden oder anderen Trupps umherstreifen, verwundert es nicht, dass der Nahrungserwerb zu diesen Zeiten sehr häufig in diesen Verbänden erfolgte. Eine Ausnahme bildete das Rotkehlchen. Unter den regelmäßigen Frugivoren war dieses die einzige Art, bei der eine solche Truppbildung beim Nahrungserwerb nie beobachtet wurde. Auch juvenile Rotkehlchen traten nie zusammen mit Artgenossen an den Nahrungspflanzen auf.

Besonders bei Drosseln konnten Trupps aus verschiedenen Arten beobachtet werden. Häufig waren Misteldrosseln und Wacholderdrosseln vergesellschaftet.

An stark frequentierten Nahrungspflanzen trafen nicht selten mehrere verschiedene Arten zum Nahrungserwerb zusammen.

Intra- und interspezifische Aggressionen traten bei all diesen Verbänden lediglich dann auf, wenn sich zwei Vögel im Gedränge zu nahe kamen. Dieses Verhalten konnte oft bei Wacholder- und Misteldrosseln an stark frequentierten Ebereschen beobachtet werden.

#### **Verteidigung von Fruchtresearchen**

Eine regelrechte Verteidigung fruchtender Pflanzen durch einzelne Vögel wurde sehr selten beobachtet:

- Am 26.06.1997 - also noch während der Brutzeit - verteidigte ein Mönchsgrasmücken-männchen einen fruchtenden Johannisbeerstrauch gegen ein arteigenes Männchen. Angesichts des Datums muss dieses Verhalten sicherlich im Zusammenhang mit der Revierverteidigung interpretiert werden.
- Vom 30.12.1998 bis zum 14.01.1999 verteidigte eine männliche Amsel in einem Garten mehrere auf dem Boden liegende Äpfel gegen Artgenossen sowie gegen Rotkehlchen, Rotdrosseln, Blaumeisen und Buchfinken. Die Abwehr war stets erfolgreich. Andere Vögel kamen lediglich zum Fressen, wenn die Amsel abwesend war. Am 14.01.1999 wurde diese Amsel jedoch von einer Wacholderdrossel vertrieben (s. folgendes Beispiel).
- Am 13.01.1999 erschien im oben genannten Garten (s. vorangehendes Beispiel) eine Wacholderdrossel, die einen Tag lang von einer männlichen Amsel von am Boden liegenden Äpfeln ferngehalten wurde. Am nächsten Tag gelang es der Wacholderdrossel, von den Äpfeln zu fressen. Bis zum völligen Verbrauch der Ressource, drei Tage später, verteidigte die Wacholderdrossel die Äpfel gegen die oben aufgeführten Vogelarten.
- Vom 20.11.1998 bis zum 18.02.1999 hielten sich in einer 300 m langen Linden-Eichenallee, die stark mit fruchtenden Misteln behangen war, 6 Misteldrosseln auf, die sich von den Mistelfrüchten ernährten. Die Misteldrosseln bildeten während dieser Zeit keine Verbände, sondern verteidigten jeweils einen bis mehrere mistelbehängene Bäume gegen Artgenossen. Ebenfalls durchgängig anwesende Amseln schienen kein Interesse an den Mistelbeeren zu zeigen und wurden auch nicht attackiert.

### **3.7 Ernährungsbiologische Nischenüberlappung**

Vor dem Hintergrund des Konzepts der ökologischen Nische ist eine Betrachtung der Ergebnisse dieses Kapitels auf verschiedenen Ebenen möglich. Die frugivoren Vogelarten könnten sich hinsichtlich ihrer Nahrungswahl, ihrer Nahrungserwerbstechnik und ihres Mikrohabitats während des Nahrungserwerbs unterscheiden.

Da hinsichtlich der Nahrungserwerbstechnik wenig Unterschiede zwischen den Arten festzustellen waren (Abb. A-1, s. aber Rotkehlchen!), soll dieser Aspekt hier nicht untersucht werden.

Hinsichtlich der Mikrohabitatnutzung beim Nahrungserwerb, zeigten sich weitgehende Nischenüberlappungen zwischen Amsel, Rotdrossel, Singdrossel, Mönchsgrasmücke, Gartengrasmücke und Klappergrasmücke einerseits und Rabenkrähe, Elster, Star, Misteldrossel und Wacholderdrossel andererseits. Eine intermediäre Stellung zwischen diesen beiden Gruppen nahmen Eichelhäher und Dorngrasmücke ein. Das Rotkehlchen wies zu beiden Gruppen eine nur sehr geringe Überlappung auf, ebenso der Hausrotschwanz. Eine indifferente Position nahm der Trauerschnäpper ein, wobei bei diesem der sehr geringe Stichprobenumfang zu berücksichtigen ist (Tab A-13).

Das Früchtenahrungsspektrum der frugivoren Vögel überlappte sich über den ganzen Beobachtungszeitraum hinweg gesehen erstaunlich wenig. Größere Übereinstimmungen sind lediglich zwischen Rabenkrähe, Eichelhäher, Elster, Star und Misteldrossel auf der einen Seite, sowie zwischen Mönchsgrasmücke und Gartengrasmücke auf der anderen Seite zu erkennen (Tab. A-14). Hierbei ist zu beachten, dass ein relativ hoher Grad an Nischentrennung schon allein durch die unterschiedliche Phänologie der Vogelarten erreicht

wird. So stellen z. B. winterreife Früchte keine Ressource dar, die Zugvögeln zur Verfügung steht.

Tab. A-13: Nischenüberlappung bei der Mikrohabitatnutzung fruchtessender Vögel.

Die Nischenüberlappung wurde nach der Formel von SCHOENER errechnet (s. SCHAEFER 1992, S. 222):  $NU_{ih} = 1 - 0,5 \times \sum |p_{ij} - p_{hj}|$ .  $p_{ij}$  und  $p_{hj}$  bezeichnen den relativen Anteil der Art i bzw. h in der Ressourcenklasse j im Vergleich zur Gesamtindividuenzahl. NU erreicht maximal den Wert 1, minimal den Wert 0. Zur Einteilung der Ressourcenklassen vergl. Tab. A-12. Berücksichtigt wurden nur reguläre Ausbreiter mit mehr als 7 Beobachtungen (Gesamtsumme der Ressourcenklassen = 7).

Tab. A-13: Niche overlap in the microhabitat use of fruit eating birds.

The calculation of the niche overlap follows SCHOENER (s. SCHAEFER 1992, p. 222):  $NU_{ih} = 1 - 0.5 \times \sum |p_{ij} - p_{hj}|$ .  $p_{ij}$  and  $p_{hj}$  = relative portion of species i or h, respectively, in the resource class j compared with the total number of individuals. The maximal value of NU can be 1, the minimal value 0. For the classification of the resource classes please refer to tab. A-12. Only bird species with more than 7 observations are considered (total number of resource classes = 7).

	<i>Corvus corone corone</i>	<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Ficedula hypoleuca</i>	<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Phoenicurus ochruros</i>	<i>Pica pica</i>	<i>Sturnus vulgaris</i>	<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>Sylvia borin</i>	<i>Sylvia communis</i>	<i>Sylvia curruca</i>	<i>Turdus iliacus</i>	<i>Turdus merula</i>	<i>Turdus philomelos</i>	<i>Turdus pilaris</i>	<i>Turdus viscivorus</i>
<i>Corvus corone corone</i>		0,28	0,63	0,64	0,38	0,77	0,83	0,42	0,31	0,64	0,47	0,84	0,46	0,46	0,84	0,81
<i>Erithacus rubecula</i>			0,33	0,51	0,32	0,32	0,16	0,56	0,54	0,58	0,61	0,49	0,52	0,57	0,38	0,26
<i>Ficedula hypoleuca</i>				0,75	0,45	0,46	0,65	0,55	0,46	0,59	0,62	0,55	0,60	0,58	0,72	0,53
<i>Garrulus glandarius</i>					0,50	0,61	0,53	0,76	0,65	0,79	0,75	0,78	0,79	0,80	0,72	0,62
<i>Phoenicurus ochruros</i>						0,37	0,54	0,43	0,32	0,48	0,45	0,39	0,43	0,46	0,46	0,42
<i>Pica pica</i>							0,66	0,55	0,47	0,69	0,47	0,52	0,5	0,52	0,73	0,83
<i>Sturnus vulgaris</i>								0,29	0,18	0,51	0,33	0,32	0,33	0,33	0,72	0,76
<i>Sylvia atricapilla</i>									0,87	0,66	0,76	0,90	0,88	0,92	0,52	0,52
<i>Sylvia borin</i>										0,53	0,72	0,82	0,81	0,83	0,43	0,43
<i>Sylvia communis</i>											0,71	0,63	0,63	0,65	0,73	0,66
<i>Sylvia curruca</i>												0,72	0,74	0,75	0,50	0,41
<i>Turdus iliacus</i>													0,84	0,86	0,54	0,54
<i>Turdus merula</i>														0,92	0,58	0,55
<i>Turdus philomelos</i>															0,59	0,57
<i>Turdus pilaris</i>																0,85
<i>Turdus viscivorus</i>																

Tab. A-14: Überlappung des Früchtenahrungsspektrums früchtefressender Vögel. Die Nischenüberlappung wurde nach der Formel von SCHOENER errechnet (s. oben). Die Berechnung basiert auf den Fressfrequenzen über das ganze Jahr hinweg betrachtet. Zur Berechnung wurden die Fressfrequenzen in Prozentwerte umgewandelt.

*Tab. A-14: Overlap of the fruit diet of avian frugivores.*

*The calculation of the niche overlap follows SCHOENER (please see above). The calculation is based on the feeding frequencies over the whole year. The feeding frequency values were transformed into percentages.*

	<i>Corvus corone corone</i>	<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Ficedula hypoleuca</i>	<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Phoenicurus ochruros</i>	<i>Pica pica</i>	<i>Sturnus vulgaris</i>	<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>Sylvia borin</i>	<i>Sylvia communis</i>	<i>Sylvia curruca</i>	<i>Turdus iliacus</i>	<i>Turdus merula</i>	<i>Turdus philomelos</i>	<i>Turdus pilaris</i>	<i>Turdus viscivorus</i>
<i>Corvus corone corone</i>		0,01	0	0,84	0,2	0,92	0,9	0,02	0,03	0,04	0	0	0,1	0,05	0,21	0,63
<i>Erithacus rubecula</i>			0,19	0,08	0,1	0,01	0,11	0,25	0,07	0,19	0,19	0,05	0,1	0,17	0,04	0,01
<i>Ficedula hypoleuca</i>				0,07	0,24	0	0,1	0,08	0,04	0,23	0,19	0,04	0,02	0,08	0	0
<i>Garrulus glandarius</i>					0,11	0,76	0,89	0,09	0,07	0,11	0,07	0,04	0,1	0,12	0,04	0,47
<i>Phoenicurus ochruros</i>						0,23	0,22	0,09	0,05	0,27	0,19	0,04	0,08	0,13	0,75	0,37
<i>Pica pica</i>							0,83	0,02	0,03	0,04	0	0,03	0,11	0,07	0,23	0,65
<i>Sturnus vulgaris</i>								0,1	0,07	0,15	0,1	0,04	0,12	0,14	0,12	0,55
<i>Sylvia atricapilla</i>									0,71	0,1	0,14	0,1	0,44	0,33	0,05	0,06
<i>Sylvia borin</i>										0,14	0,1	0,04	0,37	0,15	0,07	0,03
<i>Sylvia communis</i>											0,19	0,04	0,07	0,13	0,04	0,04
<i>Sylvia curruca</i>												0,04	0,16	0,08	0,29	0
<i>Turdus iliacus</i>													0,17	0,12	0,26	0,06
<i>Turdus merula</i>														0,47	0,3	0,25
<i>Turdus philomelos</i>															0,07	0,21
<i>Turdus pilaris</i>																0,35
<i>Turdus viscivorus</i>																

## 4. Diskussion

### Früchte als Vogelnahrung: überregionale Muster

Im Rahmen einer Untersuchung der Frugivorie mitteleuropäischer Vögel ist die Frage grundlegend, ob sich frugivore Tiere und ihre Nahrungspflanzen zeitlich und örtlich stark unterscheiden - die Pflanze-Tier-Beziehung also ohne erkennbares Muster ist - oder ob bestimmte Regelmäßigkeiten zu beobachten sind. Diese Frage hat weitreichenden Einfluss auf die Diskussion des Wesens des Mutualismus zwischen frugivoren Tieren und endozoochoren Pflanzen, da die Herausbildung koevolutiver Wechselwirkungen Regelmäßigkeiten voraussetzt (JORDANO 1987).

Stellen die in dieser Untersuchung erfassten Daten von Vögeln und ihren Nahrungspflanzen also einen Sonderfall dar, bedingt durch spezielle zeitliche und örtliche Gegebenheiten in Nordhessen oder lassen sich prinzipiell ähnliche Interaktionen in ganz Mitteleuropa und zu jeder Zeit finden? Zur Klärung dieser Frage bietet sich zum einen der Vergleich mit den zahlreichen Zufallsbeobachtungen zur Ernährung von frugivoren Vögeln an (größere Sammlungen z. B. SCHUSTER 1930, CREUTZ 1955, SCHNEIDER 1957, TURCEK 1961, HEYMER 1966, PRIESNITZ 1988). Jedoch ist bei der Interpretation zu berücksichtigen, dass bei publizierten Zufallsbeobachtungen oftmals Außergewöhnliches überrepräsentiert ist, da dies in Publikationen eher erwähnenswert scheint. Eine bessere Möglichkeit zum Vergleich bietet die umfassende Arbeit von SNOW & SNOW (1988) aus Südengland. Die Daten wurden mit einer ähnlichen Methode erhoben wie in der vorliegenden Untersuchung, so dass eine Berechnung von Fressfrequenzen möglich ist, welche gut mit den hier wiedergegebenen Fressfrequenzen verglichen werden können.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung der Ergebnisse von SNOW & SNOW (1988) werden bemerkenswerte Parallelen hinsichtlich der frugivoren Vogelarten deutlich. Die Autoren nennen 14 Vogelarten als regelmäßige Fruchtfresser, die auch in Nordhessen die quantitativ bedeutsamsten Arten darstellen (Amsel, Singdrossel, Misteldrossel, Wacholderdrossel, Rotdrossel, Rotkehlchen, Mönchsgrasmücke, Gartengrasmücke, Dorngrasmücke, Klappergrasmücke, Star, Rabenkrähe, Elster und Eichelhäher). Ebenfalls regelmäßige Fruchtkonsumentin in beiden Gebieten ist die Ringeltaube, die SNOW & SNOW (1988) zumindest teilweise als echte Ausbreiterin ansehen, da offenbar viele Fruchtsamen den Darm unverseht verlassen. Diese guten Übereinstimmungen treten ebenfalls bei den Fruchtfleisch- und Samenprädatoren auf. Die frugivore Artengemeinschaft stimmt demnach in beiden Gebieten sehr gut überein. Ein Unterschied ergibt sich lediglich durch das häufigere Auftreten einiger Kurzstreckenzieher in Südengland auch im Winter (z. B. Mönchsgrasmücke, Rotdrossel, Singdrossel), so dass in Südengland einige Arten, die in Nordhessen im Winter fehlen, auch die winterlichen Fruchtresearchen nutzen können.

Ein grober Überblick über die mitteleuropäische Literatur macht deutlich, dass die sowohl in Südengland als auch in Nordhessen als quantitativ besonders relevant erkannten Arten, überall in Mitteleuropa diese Rolle einnehmen. Eine Art, die zusätzlich bedeutsam ist, aber in beiden Gebieten während der Untersuchungsperioden nicht vorkam, ist der Seidenschwanz als frugivorer Ernährungsspezialist (z. B. BERTHOLD 1976 b).

## **Ernähren sich frugivore Vögel in Südengland und Nordhessen von den gleichen Früchten?**

Nachdem der oben angestellte Vergleich eine große Ähnlichkeit der frugivoren Avifauna in räumlich und zeitlich weit getrennten Bereichen gezeigt hat, stellt sich die Frage, inwiefern sich die Arten von ähnlichen Früchten ernähren. Hierbei fällt zunächst auf, dass sich die Artenzusammensetzung und die Reifezeiten der ornithochoren Flora in Südengland und Nordhessen stärker unterscheiden. Besonders auffallend ist die wesentlich höhere Zahl fruchttragender Pflanzenarten während des Winters im stark atlantisch geprägten Südengland. Entsprechend den floristischen Unterschieden ist die quantitative Bedeutung von verschiedenen ornithochoren Früchten sehr unterschiedlich. Ein auffälliges Beispiel ist die große Bedeutung der Stechpalme *Ilex aquifolium* für die südenglischen Frugivoren. In Nordhessen hat diese Pflanze eine untergeordnete Bedeutung für die Ernährung frugivorer Vögel, da Wildvorkommen nahezu erloschen sind (BECKER et al. 1996). Andere Beispiele von Pflanzen, die lokal eine große Bedeutung haben, in anderen Gebieten aber nicht gefressen werden können, weil sie fehlen, lassen sich zahlreich finden, wie z. B. der in Norddeutschland häufig von Drosseln und Grasmücken gefressene Sanddorn *Hippophae rhamnoides*, der im nordhessischen Untersuchungsgebiet sehr selten ist.

Einzelne Nahrungspflanzen sind demnach für die frugivoren Vögel Mitteleuropas austauschbar. Dies wird auch dadurch deutlich, dass innerhalb eines Gebietes Früchte jahrweise ganz unterschiedliche quantitative Bedeutung haben können. So fruchtet der Schwarzdorn beispielsweise in manchen Jahren im nordhessischen Untersuchungsgebiet nicht oder nur sehr wenig. Als Folge werden in einigen Jahren kaum Schlehen von Drosseln, den Hauptkonsumenten, verzehrt. Früchten die Schwarzdornbüsche jedoch, stellen sie im Winter eine wesentliche Nahrungsquelle der Drosseln dar (s. Tab. A-3). Ähnliche Beobachtungen machte auch JORDANO (1987 b) bei mediterranen Früchten in Südspanien.

Aus diesen Beobachtungen wird deutlich, dass eine Spezialisierung auf nur eine bestimmte Frucht aus Sicht des Vogels nicht sinnvoll erscheint. Starke alljährliche Unterschiede des Fruchtbehangs machen das Fruchtangebot unvorhersehbar. Zudem gelangen nahezu alle frugivoren Vogelarten Mitteleuropas im Zuge ihrer Wanderungen in unterschiedliche geographische Regionen mit unterschiedlicher botanischer Artenzusammensetzung.

Einige Fruchtarten kommen jedoch sowohl in Südengland als auch in Nordhessen vor. Hier ist die Frage interessant, ob diese Früchte in beiden Gebieten mit ähnlicher Intensität von einer Vogelart gefressen werden. Diese Frage soll mit Hilfe des statistischen Vergleichs von südenglischen und nordhessischen Daten zu den Fressfrequenzen (Fressaufenthalte pro Stunde) geklärt werden. Verglichen werden, nach Jahreszeiten differenziert, die Rangfolgen der Fressfrequenzen einer Vogelart bei Früchten, die in beiden Gebieten vorkommen. Ist die Rangfolge der Früchte (also deren „Beliebtheit“ bei einer Vogelart) in beiden Gebieten ähnlich, so werden sich signifikante Korrelationen ergeben. Durchgeführt wurde diese statistische Analyse mittels des Spearman'schen Rangkorrelationskoeffizienten für alle Vogelarten mit einem genügend großen Stichprobenumfang (genügend Fruchtarten, die in beiden Gebieten zu einer bestimmten Jahreszeit vorkommen).

Die Korrelationsanalyse zeigt in 13 untersuchten Fällen sechsmal signifikante Übereinstimmungen zwischen den beiden Gebieten. Bis auf einen Fall bestehen positive Zusammenhänge. In den Fällen ohne statistisch signifikanten Zusammenhang kann dieser oftmals aufgrund von stärkeren Abweichungen bei nur einer Nahrungspflanze nicht gefunden werden. Interessant sind ferner auch Vergleiche, bei denen eine statistische Analyse nicht

möglich war. So fruchten im Frühjahr nur Efeu und Mistel in beiden Gebieten. Die Beliebtheitsreihenfolge dieser beiden Arten war bei den wichtigsten Frugivoren in beiden Gebieten gleich. Eine Abweichung ergibt sich lediglich bei der Wacholderdrossel, die in Nordhessen während des Frühjahrs kaum frugivor war (Tab. A-15).

Trotz der räumlichen und zeitlichen Differenz zwischen beiden Untersuchungsgebieten wählten Vögel Früchte nach einer ähnlichen Rangfolge aus dem Gesamtangebot. Dies lässt den Schluss zu, dass die Fruchtwahl frugivorer Vögel in Mitteleuropa mehr oder weniger konstanten Prinzipien folgt.

Tab. A-15: Korrelationen zwischen den Fressfrequenzen frugivorer Vögel in Nordhessen (1997-1999) und in Südengland (1980-1985; SNOW & SNOW 1988). Verglichen wurden die Fressfrequenzen (Fressaufenthalte pro Stunde) bei Pflanzen, die in beiden Untersuchungsgebieten vorkamen. Es wurden alle Vogelarten einbezogen, die nicht zu viele Bindungen (gleiche Rangzahlen) aufwiesen, so dass eine Analyse noch sinnvoll war. Einige Vogelarten, zu denen keine statistische Analyse durchgeführt wurde, die aber dennoch verglichen wurden, sind in der Spalte Korrelationen mit einem Strich (-) gekennzeichnet.

Tab. A-15: Correlation between the feeding frequencies of avian frugivores in northern Hesse (1997-1999) and southern England (1980-1985; SNOW & SNOW 1988). Feeding frequencies (feeding visits per hour) of plant species which grew in both areas have been analysed. All bird species that did not show too many equal range numbers have been included in the analysis. Some bird species were compared without statistical analysis. These species are marked with a hyphen (-) at the column "Correlation".

	<b>Korrelation</b> <i>Correlation</i>	<b>Kommentare</b> <i>Comments</i>
<b>Frühling Spring (n = 2)</b>		
<i>Erithacus rubecula</i>	-	Gute Übereinstimmung. Efeu sehr häufig, Mistel nicht gefressen.
<i>Sylvia atricapilla</i>	-	Gute Übereinstimmung. Efeu sehr häufig, Mistel seltener gefressen.
<i>Turdus merula</i>	-	Gute Übereinstimmung. Efeu sehr häufig, Mistel nicht gefressen.
<i>Turdus philomelos</i>	-	Gute Übereinstimmung. Efeu sehr häufig, Mistel sehr selten gefressen.
<i>Turdus pilaris</i>	-	Schlechte Übereinstimmung. In Hessen kaum frugivor.
<i>Turdus viscivorus</i>	-	Gute Übereinstimmung. Mistel sehr häufig, Efeu nicht (Hessen), bzw. selten (England) gefressen.
<b>Sommer Summer (n = 8)</b>		
<i>Erithacus rubecula</i>	$r_{S,B} = 0,045$ n. s.	
<i>Sylvia borin</i>	$r_{S,B} = 0,443$ n. s.	
<i>Sylvia atricapilla</i>	$r_S = 0,786$ $p < 0,05$	
<i>Turdus merula</i>	$r_S = 0,759$ $p < 0,05$	
<i>Turdus philomelos</i>	$r_{S,B} = 0,815$ $p < 0,05$	

Tab. A-15: Fortsetzung  
 Tab. A-15: continued

<b>Herbst    <i>Autumn</i>    (n = 13)</b>		
<i>Erithacus rubecula</i>	$r_{S,B} = 0,741$ $p < 0,01$	
<i>Sylvia atricapilla</i>	$r_{S,B} = 0,240$ n. s.	Gute Übereinstimmung, aber Pfaffenhütchen und Rote Zaunröbe in Hessen nicht gefressen, in England dagegen sehr häufig.
<i>Turdus merula</i>	$r_{S,B} = 0,691$ $p < 0,05$	
<i>Turdus philomelos</i>	$r_{S,B} = 0,675$ $p < 0,05$	
<i>Turdus pilaris</i>	$r_{S,B} = 0,285$ n. s.	
<b>Winter    <i>Winter</i>    (n = 7)</b>		
<i>Erithacus rubecula</i>	$r_{S,B} = -0,16$ n. s.	Große Abweichungen durch Schlehen (in Hessen nicht, in England sehr häufig gefressen) und Roten Hartriegel (umgekehrt).
<i>Turdus merula</i>	$r_{S,B} = 0,9$ $p < 0,05$	
<i>Turdus pilaris</i>	$r_{S,B} = 0,31$ n. s.	Weitgehende Übereinstimmung, aber: große Abweichungen bei Schneeballfrüchten.
<i>Turdus viscivorus</i>	-	Mistelbeeren in beiden Gebieten am häufigsten gefressen.

### Der Frugivorie-Grad mitteleuropäischer Vogelarten

In welchem Ausmaß, also zu welchem Grad, mitteleuropäische Vögel frugivor sind, kann nur mit systematischen und standardisierten Analysen des Mageninhaltes oder des Kots ermittelt werden. Die hier unternommene Berechnung des Frugivorie-Grades stellt eine Annäherung an die relative Bedeutung der Früchtenahrung im interspezifischen und jahreszeitlichen Vergleich dar (Tab. A-7). Problematisch sind diese Werte mit Sicherheit bei Vogelarten, die in nur geringer Abundanz auftreten. Einen guten Überblick über den tatsächlichen Frugivorie-Grad sollten diese Werte allerdings bei den häufigeren Arten geben. Zu beachten ist dabei allerdings, dass Arten mit unauffälliger Lebensweise aufgrund der hier angewandten Beobachtungsmethode eher relativ kleine Abundanzwerte erhalten, wodurch der errechnete Frugivorie-Grad relativ groß wird.

Hinsichtlich des Frugivorie-Grades ist ein direkter Vergleich mit den Daten von SNOW & SNOW (1988) nicht möglich, da genaue Abundanzangaben fehlen. Eine Vergleichsmöglichkeit bieten aber die Daten von BRENSING (1977), der den Kot von Kleinvögeln während des Wegzuges in einem süddeutschen Untersuchungsgebiet analysierte.

BRENSING (1977) untersuchte, wie hoch der Anteil von Individuen einer Vogelart mit Früchtereste im Kot war. Aus diesen Ergebnissen lässt sich eine Rangfolge von sehr ausgeprägt frugivoren Vogelarten bis hin zu wenig frugivoren Arten erstellen. Diese

Rangfolge kann nun mit dem in vorliegender Arbeit errechneten Frugivorie-Grad verglichen werden. Für den Vergleich sollen nur Arten berücksichtigt werden,

- die in beiden Gebieten als Frugivore aufgetreten sind und
- nur solche Arten, die im nordhessischen Untersuchungsgebiet Abundanzen von über 0,5 Individuen / 50 ha aufwiesen, da bei kleineren Werten mit einem zu hohen Fehler bei der Berechnung des Frugivorie-Grades zu rechnen ist.

Unter oben genannten Voraussetzungen können 7 Vogelarten verglichen werden:

- Gartengrasmücke
- Mönchsgrasmücke
- Amsel
- Singdrossel
- Rotkehlchen
- Gartenrotschwanz
- Hausrotschwanz

(Reihenfolge entspricht der Frugivorie-Rangfolge nach BRENSING, 1977.)

Die Rangfolge der frugivoren Arten aus der süddeutschen Untersuchung entspricht fast genau der aus der vorliegenden Arbeit, so dass sich eine signifikante Korrelation ergibt ( $r_s = 0,982$ ;  $n = 7$ ;  $p < 0,01$ ).

Auch dieser Vergleich spricht für das Vorhandensein überregionaler Muster des Phänomens Frugivorie. Allerdings kann es bei der Betrachtung nur kurzer Zeitabschnitte zu großen Unterschieden gerade hinsichtlich des Frugivorie-Grades kommen. Diese Abweichungen sind Resultat der opportunistischen Nahrungswahl vieler mitteleuropäischer Frugivoren, wie z. B. der Wacholderdrossel. Während bei dieser Art PÉNZES (1972) in Ungarn und DIEBERGER (1982) in Österreich fast ausschließlich Früchte als Winternahrung nachwiesen, berichten DARAKIEV & GERMANOV (1974, zitiert in LÜBCKE & FURRER, 1985) von überwiegend animalischer Winternahrung in Bulgarien. Solche Beobachtungen werfen die Frage nach der ökologischen Bedeutung der Frugivorie auf. Die Diskussion dieses Themenkomplexes erfolgt in Kapitel B.

### **Nahrungserwerbstechniken und Mikrohabitatnutzung**

Die aus ausbreitungsbiologischer Sicht sehr wichtige Bearbeitung der Frucht mit dem Schnabel lässt eine Unterscheidung der fruchtfressenden Vogelarten in echte Ausbreiter, Fruchtfleischprädatoren und Samenprädatoren zu (LEVEY 1987). Die in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse entsprechen denen von SNOW & SNOW (1988). Zum Teil existieren Überschneidungen zwischen diesen Gruppen, allerdings treten insbesondere die Finkenvögel durchgängig als Samenprädatoren auf (s. auch SNOW & SNOW, 1988). Die spezielle Diskussion dieses Themas in Zusammenhang mit Aspekten der Pflanzenausbreitung erfolgt in Kapitel C.

Daten zu anderen Spezifizierungen der frugivoren Nahrungserwerbstechnik existieren kaum. Eine Unterscheidung des Früchtenahrungserwerbs im Sitzen oder im Flug nahmen MOERMOND & DENSLOW (1985) bei einer Untersuchung frugivorer neotropischer Vogelarten vor. Dabei zeigte sich eine wesentlich stärkere Differenzierung in unterschiedliche Techniken als bei den hier untersuchten mitteleuropäischen Arten. Während in Mitteleuropa der Nahrungserwerb von einem Ansitz aus offenbar bei allen Arten überwiegt, finden sich in den Neotropen auch zahlreiche Arten, die ihre Nahrung vor allem durch Flugmanöver erwerben. SNOW & SNOW (1988, S. 213) fanden bei fünf untersuchten Drosselarten wesentlich höhere Anteile von Flugmanövern beim Nahrungserwerb, als dies in dieser Arbeit der Fall war. Diese

Ergebnisse sind aber mit dem intensiveren Fressen von Efeubeeren in Südengland zu erklären. Auch in Nordhessen waren an Efeupflanzen bei allen Vogelarten sehr oft Flugmanöver zu beobachten, da die Vögel auf den rankenden Pflanzen schlecht Sitzgelegenheiten finden.

MOERMOND & DENSLOW (1985) erklären die interspezifischen Unterschiede der Nahrungserwerbstechnik mit den morphologischen Voraussetzungen der Vögel. Schwere Arten, bei denen viel Masse auf einem Quadratcentimeter Flügelfläche lastet, führen kaum Flugmanöver durch. Bei der Vogelart, die im nordhessischen Untersuchungsgebiet die meisten Flugmanöver durchführte, handelt es sich mit dem Rotkehlchen auch um eine relativ leichte Art, bei der wenig Gewicht auf der Flügelfläche lastet (Angaben nach MEINERTZHAGEN, zit. in SNOW & SNOW, 1988). Angesichts der insgesamt sehr wenigen Flugmanöver bei den untersuchten Vogelarten, lassen sich aber hierüber kaum Aussagen treffen (s. Abb. A-1).

Sehr wenige Literaturangaben finden sich zur Mikrohabitatnutzung fruchtfressender Vögel in Europa. CUADRADO GUTERREZ (1988) zeigte, dass Mönchsgrasmücken insbesondere den mittleren und oberen Bereich von Gehölzen zur Nahrungssuche nutzen. Als Resultat einer Arbeit von HAAS (1980) ergab sich, dass Wacholderdrosseln fast ausschließlich Äpfel in den obersten Bereichen von Obstbäumen anpicken und die unteren Straten der Bäume kaum aufsuchen. Beide Ergebnisse stehen sehr gut mit den hier gefundenen Resultaten in Einklang.

Zusammenfassend zeigt der Vergleich der Ergebnisse dieser Arbeit zur Ernährung und zum Nahrungserwerb frugivorer Vögel mit den Ergebnissen anderer europäischer Untersuchungen, dass die Frugivorie allgemeinen Mustern folgt. Offenbar ist das frugivore Artenrepertoire in unterschiedlichen Regionen Mitteleuropas in einem ähnlichen Maße frugivor und erwirbt auf ähnliche Weise Nahrung. Werden nur einzelne Jahre betrachtet, können allerdings starke Schwankungen insbesondere des Frugivorie-Grades beobachtet werden. Unterschiedlich ist auch die Artenzusammensetzung der Früchtenahrung in verschiedenen Regionen. Wenngleich Früchte in verschiedenen Regionen die selbe Beliebtheitsrangfolge bei Vögeln einnehmen, sind die einzelnen Fruchtarten doch ersetzbar, was sich durch unterschiedliche Früchtenahrungsspektren äußert.

### **Ressourcenaufteilung bei frugivoren Vögeln**

Nach dem Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip können Arten, die dieselben essenziellen und limitierenden Ressourcen nutzen, nur dann koexistieren, wenn sie nicht denselben Ausschnitt einer Nischendimension einnehmen (BEGON et al. 1991, SCHAEFER 1992). Die nahrungsökologische Gilde frugivorer Vögel sollte demnach verschiedene Früchte oder Früchte in unterschiedlicher Weise nutzen, um Konkurrenz zu vermeiden. Allerdings träfe dies nur dann zu, wenn Früchte tatsächlich essenzielle und limitierende Ressourcen darstellten. Ohne der Diskussion in Kapitel B vorzugreifen, kann bereits bei der Betrachtung der in Kapitel A vorgestellten Ergebnisse geschlossen werden, dass Früchte nur in Ausnahmefällen essenzielle und limitierende Ressourcen für die mitteleuropäische Avifauna darstellen. Sämtliche betrachteten Vogelarten sind lediglich fakultative Frugivoren (z. B. BAIRLEIN 1996 b), viele Arten, wie z. B. die Krähenvögel, fressen zudem nur sporadisch Früchte. Insbesondere im Herbst sind Früchte meist in so hoher Zahl vorhanden, dass kaum Konkurrenzsituationen zwischen den Vögeln auftreten.

Insbesondere unter den sporadischen Frugivoren sind große nahrungsökologische Überlappungen zu beobachten. Rabenkrähe, Eichelhäher und Elster sind sich sowohl in ihrem Nahrungsspektrum als auch in ihrem Mikrohabitat innerhalb der Nahrungspflanze sehr ähnlich. Diesen drei Arten ähneln nahrungsökologisch außerdem Star, Misteldrossel und

Wacholderdrossel, wobei allerdings bei der Wacholderdrossel hinsichtlich des Nahrungsspektrums und beim Eichelhäher hinsichtlich des Mikrohabitats Abstriche zu machen sind. Als typische Nahrungsfrüchte dieser Artengruppe können Vogelkirschen und Ebereschenfrüchte gelten, da diese Früchte bei ihr einen hohen relativen Stellenwert einnehmen.

Die kleineren Drosseln, Amsel, Singdrossel und Rotdrossel, überlappen sich mit den Grasmückenarten Mönchsgrasmücke, Klappergrasmücke und Gartengrasmücke weitgehend in ihrem beim Nahrungserwerb genutzten Mikrohabitat. Das Früchtenahrungsspektrum überlappt sich bei diesen Arten allerdings wenig, mit Ausnahme von Mönchsgrasmücke und Gartengrasmücke. Diese weitgehende Differenzierung ergibt sich schon aus der unterschiedlichen Phänologie dieser Arten. Während die Amsel ganzjährig im Untersuchungsgebiet auftritt, sind die Grasmückenarten und die Singdrossel nur im Sommerhalbjahr anwesend, die Rotdrossel nur während der Zugzeiten. Gemeinsam ist dieser Artengruppe die relativ große Vorliebe für Früchte des Schwarzen Holunders. Amsel und Rotdrossel fressen daneben auch sehr intensiv die Früchte des Eingrifflichen Weißdorns.

Das Rotkehlchen ist von beiden oben aufgeführten Vogelgruppen relativ isoliert. Als einzige Art hält es sich beim Nahrungserwerb vornehmlich in den unteren Bereichen der Nahrungspflanzen auf. Auch die Nahrungswahl zeigt einige Besonderheiten; so fressen Rotkehlchen z. B. Früchte des Pfaffenhütchens relativ häufig, während diese Früchte von anderen Vogelarten kaum gefressen werden (siehe auch SUNKEL 1950, SNOW & SNOW 1988).

Unter den mitteleuropäischen Frugivoren zeigen sich den oben beschriebenen Ergebnissen zufolge sowohl nahrungsökologische Überlappungen als auch deutliche Differenzierungen zwischen Arten, bzw. Artengruppen. Während derartige Ressourcenaufteilungen in einigen Fällen als evolutive Folge interspezifischer Konkurrenz aufgefasst werden können (z. B. CODY 1978, PERRINS 1979), ist dies hier sicherlich nicht der Fall. Die zum Teil recht großen morphologischen, ethologischen und ernährungsbiologischen Unterschiede zwischen Arten wie z. B. Rabenkrähe, Amsel und Mönchsgrasmücke sind mit Sicherheit nicht Folge der Konkurrenz um Früchte, sondern die unterschiedliche Nutzung der Fruchtreisourcen dürfte sich im Gegenteil aufgrund schon vorher bestehender Unterschiede zwischen diesen Arten ergeben.

## 5. Zusammenfassung

Fakultative Frugivorie ist eine weit verbreitete Ernährungsweise innerhalb der mitteleuropäischen Avifauna. Da hierüber bisher nur wenige quantitative Untersuchungen aus dem Freiland vorliegen, war es Ziel dieser Studie, die frugivoren Vogelarten der mitteleuropäischen Avifauna zu bestimmen sowie deren Früchtenahrung und Nahrungserwerb quantitativ zu untersuchen.

Die Daten wurden zwischen dem 1. Juni 1997 und dem 31. Dezember 1999 mittels standardisierter Beobachtungen an 480 fruchttragenden Pflanzen aus 38 Arten erhoben. Beobachtungsgebiet waren unterschiedliche Biotoptypen im nordhessischen Bergland. Zusätzlich erfolgten Kartierungen des Vogelbestandes und des Fruchtbehangs auf ausgewählten Probeflächen.

Im Rahmen der Untersuchungen konnten 36 Vogelarten ermittelt werden, die fleischige Früchte fraßen; 43 Pflanzenarten mit fleischigen Früchten wurden von Vögeln als Nahrungspflanzen genutzt. Unter den Früchte fressenden Vögeln erwiesen sich allerdings acht Arten als Samenprädatoren, die sich vornehmlich vom Samen in der Frucht ernährten und sechs weitere Arten als überwiegende Fruchtfleischprädatoren, die lediglich das Fruchtfleisch abpiketen ohne den Samen zu verschlucken

Als quantitativ bedeutsamste Frugivoren erwiesen sich Amsel, Mönchsgrasmücke, Wacholderdrossel, Singdrossel, Rotkehlchen, Misteldrossel, Gartengrasmücke und Star. Lediglich zwei dieser Arten, Amsel und Rotkehlchen, traten während aller vier Jahreszeiten als Fruchtefresser in Erscheinung.

Über den ganzen Beobachtungszeitraum betrachtet, überlappte sich das Früchtenahrungsspektrum der Rabenvögel, des Stars und der Misteldrossel sehr stark. Als typische Nahrungsf Frucht dieser Arten konnte die Wildkirsche gelten. Amsel und Rotdrossel ernährten sich überdurchschnittlich stark von Früchten des Eingrifflichen Weißdorns, Mönchs-, Garten- und Klappergrasmücke von Schwarzen Holunderbeeren.

Alle frugivoren Arten erwarben ihre Früchtenahrung vorrangig im Sitzen. Flugmanöver nahmen lediglich beim Rotkehlchen einen größeren Anteil ein (28,84 % aller Beobachtungen). Die Dauer eines Fressaufenthaltes in der Nahrungspflanze war interspezifisch variabel und reichte von durchschnittlich 30 Sekunden beim Hausrotschwanz bis hin zu durchschnittlich 184 Sekunden bei der Misteldrossel. Die Aufenthaltsdauer wurde wesentlich von der Struktur der Nahrungspflanze bestimmt. Fünf diesbezüglich untersuchte Vogelarten verweilten in sehr dichten Gehölzen länger als in deckungsarmen. Bei drei dieser Arten war der Unterschied statistisch signifikant.

Während eines Aufenthaltes in der Nahrungspflanze nahmen die frugivoren Arten durchschnittlich zwischen 0,07 g (Trauerschnäpper) und 1,3 g (Ringeltaube) Fruchtfleisch auf. Dieser Wert ist höchst signifikant mit der durchschnittlichen Körpermasse einer Vogelart korreliert, d.h. schwere Arten nahmen pro Fressaufenthalt mehr Fruchtfleisch auf. Relativ zur Körpermasse einer Vogelart war dieser Wert aber bei leichten Vogelarten höchst signifikant größer als bei schweren, d. h. leichte Arten nahmen pro Fressaufenthalt einen höheren prozentualen Anteil (bezogen auf ihr Körpergewicht) an Fruchtfleisch auf. Mönchsgrasmücken und Gartengrasmücken erreichten die maximalen Werte und nahmen je Fressaufenthalt durchschnittlich 2,5 % ihres Körpergewichts an Fruchtfleisch auf.

Deutliche interspezifische Unterschiede zeigten sich bei der Nutzung verschiedener Mikrohabitate innerhalb der Nahrungspflanze. Während die Rabenvögel, Misteldrosseln und Wacholderdrosseln eher den oberen, äußeren Bereich eines Gehölzes nutzten, hielten sich Rotkehlchen verstärkt im unteren, inneren Teil auf. Amsel, Rotdrossel, Singdrossel, Gartengrasmücke und Mönchsgrasmücke nutzten beim Nahrungserwerb überwiegend den inneren Bereich der Nahrungspflanze.

Es wird diskutiert, inwiefern die Ergebnisse allgemeine Muster repräsentieren oder eine lokale Besonderheit darstellen. Ein Vergleich der erhobenen Daten mit Daten aus den 1980er Jahren, die in Südengland gewonnen wurden, weist Unterschiede in der Artenzusammensetzung der Früchtenahrung auf, die auf unterschiedlichen botanischen Ausstattungen der Untersuchungsgebiete beruhen dürften. Die Rangfolge der Beliebtheit von Früchten, welche in beiden Gebieten wachsen, stimmt jedoch weitgehend überein. Ebenso ist das frugivore Artenrepertoire fast identisch.

## Summary

Facultative frugivory is a common mode of nutrition in central European birds. Despite of this fact, quantitative studies about this subject are barely undertaken. It was the aim of this study to collect quantitative data about central European avian frugivores, their nutrition and their foraging behaviour.

Data were collected by watching fruiting plants between 01.06.1997 and 31.12.1999. The observations, undertaken in the northern part of the federal state of Hesse, were standardised. Additional bird and fruit censuses were performed in different habitat types.

Thirty-six bird species ate fleshy fruits and 43 plant species offered these birds fleshy fruits as nutrition. Eight of these bird species were seed predators, six other species were mainly pulp predators. Blackbird *Turdus merula*, Blackcap *Sylvia atricapilla*, Fieldfare *Turdus pilaris*, Song Thrush *Turdus philomelos*, Robin *Erithacus rubecula*, Mistle Thrush *Turdus viscivorus*, Garden Warbler *Sylvia borin* and Starling *Sturnus vulgaris* were the avian frugivores with the largest quantitative impact. Only two of them, Blackbird and Robin, were observed to eat fruit during all four seasons.

The diet of the Corvids, the Starling and the Mistle Thrush showed a strong overlap. The fruits of the Wild Cherry *Prunus avium* can be categorised as typical fruits for these species. Blackbird and Redwing ate frequently Haws *Crataegus monogyna*, Blackcap, Garden Warbler and Lesser Whitethroat *Sylvia curruca* ate especially fruits of the Black Elder *Sambucus nigra*. All of the frugivorous bird species foraged mainly from a perch. Only robins foraged by performing flying manoeuvres to a larger proportion (28.84 % of all observations). The duration of a feeding visit varied interspecifically. The minimum of the mean duration was 30 seconds in the Black Redstart *Phoenicurus ochruros*, the maximum reached 184 seconds in the Mistle Thrush. The duration of feeding visits was obviously influenced by the plant structure. All of five investigated bird species stayed longer in dense woody plants than in light ones. In three of these species, the difference was statistically significant.

During a single feeding visit, the average mass of pulp eaten varied between 0.07 g in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* and 1.3 g in the Wood Pigeon *Columba palumbus*. The mean value of pulp taken during one feeding visit was highly correlated to the mean body mass of a bird species. If the body mass of the bird species was taken into account, lighter birds took more pulp per gram body mass than heavier species during a feeding visit. Blackcap and Garden Warbler showed the highest values with a mean mass of fruit pulp of 2.5 % of their own body mass.

Avian frugivores foraged in interspecifically different microhabitats. While Corvids, Mistle Thrushes and Fieldfares mainly used the higher, outer parts of woody plants, Robins foraged mainly in the inner, lower parts. Blackbirds, Song Thrushes, Redwings, Blackcaps, Garden Warblers and Lesser Whitethroats used the inner part of the feeding plants with priority.

It is discussed, if the results of this work represent common patterns of frugivory in central Europe. For this aim, the results of this work were compared with those of a work which was performed from 1980 to 1985 in England. The comparison shows differences of certain nutrition plants in some birds species. This was partly caused by different plant species assemblages in the two areas. Nevertheless, the rank of preference of fruits, which can be found in both areas, is very similar. The two frugivorous bird communities corresponded very well.

## Kapitel B

# Fruchtpräferenzen frugivorer Vögel in Mitteleuropa

---

## Inhaltsverzeichnis

### 1. Einleitung

### 2. Material und Methoden

- 2.1 Ermittlung der Fruchtpräferenzen
- 2.2 Charakterisierung der Standortfaktoren einer Pflanze
- 2.3 Charakterisierung der Pflanzenstruktur
- 2.4 Früchtematerial: Herkunft und Aufbewahrung
- 2.5 Charakterisierung der Fruchtfarbe
- 2.6 Morphologie der Früchte
  - 2.6.1 Länge und Breite
  - 2.6.2 Masse
  - 2.6.3 Anzahl und Masse der Samen
  - 2.6.4 Anteil des Fruchtfleisches
  - 2.6.5 Wassergehalt
- 2.7 Analyse der Fruchtchemie
  - 2.7.1 Zucker
  - 2.7.2 Fette
  - 2.7.3 Proteine
  - 2.7.4 pH-Wert
  - 2.7.5 Saponine
  - 2.7.6 Tannine
  - 2.7.7 Alkaloide
  - 2.7.8 Cyanogene Glykoside

### 3. Ergebnisse

- 3.1 Fruchtpräferenzen der Vögel
- 3.2 Fruchteigenschaften
- 3.3 Zusammenhänge zwischen Fruchtpräferenzen und Fruchteigenschaften
  - 3.3.1 Einfluss des Pflanzenstandortes auf die Fruchtwahl
  - 3.3.2 Einfluss morphologischer Faktoren auf die Fruchtwahl
  - 3.3.3 Einfluss der Fruchtchemie auf die Fruchtwahl

### 4. Diskussion

### 5. Zusammenfassung

*Summary*

---

## 1. Einleitung

Freilebende Vogelarten zeigen deutliche Vorlieben für bestimmte Früchte. Einige Früchte werden sofort nach der Reife intensiv gefressen, andere erst dann, wenn bevorzugte Nahrungsquellen ausgebeutet sind (z. B. BETTMANN 1953, BÖHR 1953, WESTERFRÖLKE 1953, BAIRD 1980, HERRERA 1984 b, WHEELWRIGHT 1985, SNOW & SNOW 1988, DEBUSSCHE & ISENMANN 1989, BODDY 1991, IZHAKI et al. 1991, ENGLUND 1993, FUENTES 1994, WHELAN & WILLSON 1994). Dass ausgeprägte Präferenzen bestimmter Vogelarten für bestimmte Früchte existieren, wurde durch Volierenexperimente bestätigt (z. B. BERTHOLD 1976 a, SORENSEN 1983, 1984, JOHNSON et al. 1985, SIMONS & BAIRLEIN 1990, WILLSON & COMET 1993, BAIRLEIN & SIMONS 1992, MURRAY et al. 1993, WHELAN & WILLSON 1994, MLINGWA 1997). Die zahlreichen Versuche, allgemeine Muster der Fruchtselektion zu erforschen, hatten allerdings sehr unterschiedlichen Erfolg, und bis heute liegen befriedigende Ergebnisse nur zu einigen Detailfragen vor.

Die Erforschung der Gründe von Fruchtpräferenzen wird dadurch erschwert, dass die Fruchtselektion von einer Vielfalt von Faktoren beeinflusst wird (nach BAIRLEIN 1990 a, FOSTER 1990, VALBURG 1992 a):

- Habitatfaktoren (z. B. Verteilung und Abundanz der Pflanze)
- Pflanzeigenschaften (z. B. Größe der Pflanze, Menge des gesamten Fruchtbehangs)
- Fruchteigenschaften (z. B. Farbe, Größe, Inhaltsstoffe der Frucht)
- Reifegrad und mikrobielle Infektion, Befall durch Insektenlarven

Inter- und intraspezifische Konkurrenz können die Fruchtselektion im Freiland zusätzlich modifizieren, indem einzelne Vogelarten oder -individuen Früchte über lange Zeiträume verteidigen (SNOW & SNOW 1984, 1988). Zudem muss beachtet werden, dass saisonal wechselnde physiologische Bedürfnisse eines Vogels saisonale Unterschiede in der Fruchtselektion bewirken können (IZHAKI & SAFRIEL 1985, BAIRLEIN 1990 a, 1990 b).

Die folgenden Faktoren können heute mit einiger Sicherheit als relevant für die Fruchtselektion gelten:

- Reife Früchte werden unreifen vorgezogen (WILLSON & WHELAN 1990 a, GARCIA et al. 1999, SCHAEFER 2002).
- Mikrobiell infizierte Früchte werden gemieden (JANZEN 1977, BURGER 1987, BOROWICZ 1988, BUCHHOLZ & LEVEY 1990, CIPOLLINI & STILES 1993). Früchte, die durch Insektenlarven befallen sind, werden dagegen nicht immer gemieden und in einigen Fällen sogar bevorzugt (FOSTER 1990, VALBURG 1992 b).
- Die Fruchtgröße besitzt einen entscheidenden Einfluss auf die Fruchtselektion, da die Schnabelweite einer Vogelart die Fruchtgröße nach oben limitiert (WHEELWRIGHT 1985, FUENTES 1994). Einen unteren Schwellenwert gibt es dagegen offenbar nicht, d. h. Vögel mit großer Schnabelweite meiden kleine Früchte nicht (WHEELWRIGHT 1985).
- Die Erreichbarkeit der Frucht hat eine wichtige Bedeutung bei der Fruchtselektion. Leicht erreichbare Früchte, also solche, die so angebracht sind, dass sie ein bestimmter Vogel mit seiner spezifischen Ethologie und Morphologie gut erreichen kann, werden bevorzugt (DENSLOW & MOERMOND 1982, MOERMOND & DENSLOW 1983, MOERMOND & DENSLOW 1985, WHELAN & WILLSON 1994).

Diverse andere Faktoren sind zwar untersucht worden, doch sind die Ergebnisse z. T. widersprüchlich oder es konnte kein Bezug zur Fruchtselektion hergestellt werden:

- Verschiedene Vogelarten zeigen deutliche Farbpräferenzen, ohne dass jedoch bestimmte Farben allgemein bevorzugt oder gemieden werden, daneben existieren innerhalb einer Art individuelle Unterschiede (WILLSON et al. 1990, MURRAY et al. 1993). WILLSON &

- MELAMPY (1983) stellten höhere Raten entfernter Früchte bei zweifarbigem Fruchtständen fest.
- Der Fettgehalt des Fruchtfleisches wird von einigen Autoren als wichtiger Faktor bei der Fruchtselektion angesehen (STILES 1993, JORDANO 1987 b, BAIRLEIN 2002). Nach FUENTES (1994) bevorzugen Vögel mit langer Darmpassagezeit fettreiche Früchte, Vögel mit kurzer Darmpassagezeit hingegen fettarme (letztere bevorzugen hingegen zucker- und wasserreiche Früchte). Andere Autoren konnten jedoch keine derartigen Zusammenhänge feststellen (HERRERA 1984 a, JOHNSON et al. 1985)
  - Der prozentuale Anteil von Wasser am Fruchtfleisch konnte unter Laborbedingungen selbst bei Wassermangel nicht als relevanter Faktor identifiziert werden (BERTHOLD 1976 a, BAIRLEIN 1990 b).
  - Früchte mit größerem Samen wurden in Volierenversuchen von der Wanderdrossel *Turdus migratorius* gegenüber solchen mit kleinen Samen bevorzugt. Größere Samen wurden ausgewürgt, kleinere dagegen mit dem Kot abgegeben. Dies führt zu einer schnelleren Abgabe der großen Samen und zu einem höheren Fruchtfleischkonsum bei Früchten mit großem Samen (MURRAY et al. 1993). HERRERA (1984 a) konnte keine Zusammenhänge zwischen Samengröße und Präferenzen frugivorer Vögel in Spanien feststellen.
  - SORENSEN (1984) stellte bei Amseln Präferenzen für Früchte mit Samen, die nur kurze Zeit im Darm verweilen, fest.
  - In vielen Untersuchungen konnten keine Zusammenhänge zwischen chemischer Zusammensetzung (Fett-, Protein-, Kohlenhydratgehalt) des Fruchtfleisches und den Präferenzen von Vögeln gefunden werden (HERRERA 1984 a, JOHNSON et al. 1985, SIMONS & BAIRLEIN 1990, WHELAN & WILLSON 1994). Ein fehlender positiver Zusammenhang zwischen Fruchtwahl und dem Anteil dieser Nährstoffe stellt die Modellvorstellung des optimalen Nahrungserwerbs in Frage. Nach dieser Vorstellung sollten Tiere solche Nahrung auswählen, die einen hohen Energiegewinn bei möglichst geringem energetischen Kostenaufwand erbringt. SCHAEFER (2002) konnte hingegen beobachten, dass neotropische Vögel diejenigen Reifestadien von Früchten bevorzugen, welche den höchsten Energiegewinn pro Zeiteinheit erbringen, und sieht damit die Theorie der optimalen Ernährungsweise im Prinzip auch für Frugivore bestätigt.

Wie diese Zusammenstellung zeigt, sind die bisherigen Ergebnisse zur Fruchtwahl z. T. recht unbefriedigend. Ein möglicher Grund hierfür ist auch, dass sich viele Untersuchungen auf die Berechnung von Raten entfernter Früchte an einer Pflanze stützen. Dadurch wird nicht zwischen verschiedenen Vogelarten differenziert, sondern die gesamte frugivore Vogelgilde als Einheit betrachtet, obwohl interspezifische Unterschiede bei Fruchtpräferenzen bestehen. Zudem muss bedacht werden, dass Vogelarten möglicherweise saisonale Unterschiede in ihren Nahrungspräferenzen besitzen, da die physiologischen Ansprüche im Jahresverlauf sehr unterschiedlich sein können (IZHAKI & SAFRIEL 1985, BAIRLEIN 1990 b). Diese Hypothese wird z. B. durch die Ergebnisse von SALLABANKS & COURTNEY (1993) untermauert. Diese Autoren stellten bei der Wanderdrossel *Turdus migratorius* jährliche Unterschiede bei der Fruchtwahl als Reaktion auf unterschiedliche Witterung im Winter fest.

Nicht zuletzt sind einige potenziell bedeutsame Faktoren bisher kaum berücksichtigt worden, insbesondere die Rolle sekundärer Pflanzenstoffe bei der Fruchtwahl (siehe LEVEY & CIPOLLINI 1999). Die wichtige Bedeutung sekundärer Pflanzenstoffe bei der Nahrungswahl herbivorer und granivorer Tierarten ist z. T. recht gut bekannt (z. B. GREIGH-SMITH & WILLSON 1985). Volierenexperimente deuten auf eine wichtige Bedeutung dieser Stoffe auch bei der Nahrungswahl frugivorer Vogelarten hin (SIMONS & BAIRLEIN 1990, BAIRLEIN 2002), jedoch fehlen quantitative Untersuchungen zur Bedeutung dieser Stoffe weitestgehend (s. aber SCHAEFER 2002).

### **Fragestellungen der Arbeit**

Im Rahmen dieser Arbeit soll geklärt werden, welche frugivoren Vogelarten in Mitteleuropa welche Früchte präferieren und auf welchen Faktoren die Fruchtselektion beruht. Insbesondere soll dabei die Rolle sekundärer Pflanzenstoffe untersucht werden.

## **2. Material und Methoden**

### **2.1 Ermittlung der Fruchtpräferenzen**

Die Ermittlung der Fruchtpräferenzen basiert auf der direkten Beobachtung fruchtfressender Vögel im Freiland, wie im Kapitel A 2.1 beschrieben wurde.

Die aus den Beobachtungen errechneten relativen Werte (Fressfrequenzen) geben an, wie viele Fressbesuche eine bestimmte Vogelart pro Zeiteinheit einer bestimmten Pflanze abstattet. Dieser relative Wert wird hier als Maß für die Präferenz herangezogen, da der Wert hinsichtlich der Abundanz einer Pflanze und der Beobachtungszeit standardisiert ist. Eine hohe Fressfrequenz bei einer Pflanzenart indiziert eine hohe Beliebtheit der betreffenden Frucht.

#### **Methodenkritik**

Die Bewertung der Präferenz mit der angegebenen Methode ermöglicht intraspezifische Aussagen. Vergleiche zwischen zwei Vogelarten, wie z. B. „Vogelart A präferiert die Frucht X stärker als Vogelart B“ sind nicht möglich, da der angegebene Wert auch von der Abundanz der jeweiligen Vogelart beeinflusst wird. Eine sehr häufige Vogelart kann somit wesentlich höhere Fressfrequenzen erreichen als eine sehr seltene, auch wenn eine untersuchte Fruchtart bei beiden Vögeln gleichermaßen beliebt ist.

### **2.2 Charakterisierung der Standortfaktoren einer Pflanze**

Im Rahmen der direkten Fressbeobachtungen im Freiland wurde die jeweils beobachtete Pflanze einem der folgenden Standorttypen zugeteilt:

- Wald
- Waldrand
- Hecke, Gebüsch, Feldgehölz
- isoliert in der offenen Landschaft

### **2.3 Charakterisierung der Pflanzenstruktur**

Bei jeder beobachteten Pflanze wurde die Höhe und Breite in Metern sowie der Deckungsgrad geschätzt. Der Deckungsgrad wurde dabei nach einer vierstufigen Skala von 1 (sehr licht, Hintergrund der Pflanze ist deutlich erkennbar) bis 4 (sehr dicht, Hintergrund der Pflanze ist überhaupt nicht erkennbar) klassifiziert.

### **2.4 Früchtematerial: Herkunft und Aufbewahrung**

Die untersuchten Früchte wurden nach ihrer Reife im Untersuchungsgebiet von jeweils mehreren unterschiedlichen Pflanzen einer Art gesammelt und in einer Tiefkühltruhe bei unter -20°C in handelsüblichen Tiefkühlbeuteln aus Plastik aufbewahrt. Die Überführung in die Tiefkühltruhen des Labors geschah in Trockeneis-gekühlten Kühlboxen.

Die Lagerungszeit vor der Untersuchung betrug zwischen 1 und 12 Monaten.

## **2.5 Charakterisierung der Fruchtfarbe**

Die Fruchtfarbe wurde visuell bestimmt.

## **2.6 Morphologie der Früchte**

### **2.6.1 Länge und Breite der Früchte**

Die Fruchtmaße wurden an soeben aus der Tiefkühltruhe entnommenen Früchten mit einer Schieblehre auf 0,1 mm genau bestimmt. Als Länge wird die Achse Fruchstielansatz-Blütenansatz definiert, als Breite die breiteste Stelle auf der Achse im rechten Winkel dazu.

### **2.6.2 Masse**

Die Masse wurde an soeben aus der Tiefkühltruhe entnommenen Früchten mittels einer Präzisionswaage auf 0,1 mg genau bestimmt.

### **2.6.3 Anzahl und Masse der Samen**

Die Samen wurden aus tiefgefrorenen Früchten entnommen, gezählt und gewogen wie unter 2.6.2 angegeben, nachdem anhaftender Fruchtsaft größtenteils abgetropft war, bzw. mit einem Zellstofftuch abgetupft worden war. Dabei wurden die teils sehr kleinen Samen nicht einzeln gewogen, sondern je alle zu einer Frucht gehörenden zusammen. Alle Samen einer Art wurden gesammelt und anschließend noch einmal zusammen gewogen. Um die durchschnittliche Masse eines einzelnen Samens zu erhalten, wurde die Masse aller Samen durch die Anzahl der Samen dividiert.

### **2.6.4 Anteil des Fruchtfleisches**

Der Anteil des Fruchtfleisches in Prozent errechnet sich, indem die Masse der Samen von der Gesamtmasse einer Frucht subtrahiert wird, der erhaltene Wert durch die Gesamtmasse dividiert und mit 100 multipliziert wird.

### **2.6.5 Wassergehalt**

Zur Bestimmung des Wassergehaltes des Fruchtfleisches wurden mindestens 2 g Fruchtfleisch einer gerade aufgetauten Frucht bis zur Massenkonstanz in einem Trockenschrank bei 60°C getrocknet und anschließend gewogen.

Aus der Differenz von Trocken- und Frischmasse, dividiert durch die Frischmasse und mit 100 multipliziert, ergibt sich der Wasseranteil des Fruchtfleisches in Prozent.

## **2.7 Analyse der Fruchtchemie**

### **2.7.1 Zucker**

Die Bestimmung des Glukose- und Fructosegehaltes erfolgte mit einer enzymatischen Messung (Boehringer Analyse-Kit). Aufgrund enzymatisch gesteuerter Reaktionen entsteht hier NADPH, das fotometrisch bestimmt wird.

Hierzu wurden zunächst 0,05 g getrocknetes Fruchtfleisch mit 10 ml Wasser (bidest.) 2 h lang in ein Wasserbad gegeben (Schüttelgeschwindigkeit 80-90). Die Proben wurden bei 5000 U/min 5 min lang zentrifugiert.

In Messküvetten wurden nacheinander pipettiert:

- 0,5 ml Suspension 1 des Boehringer Analyse-Kits
- 0,05 ml Probesuspension
- 0,95 ml Wasser (bidest.)

Zusätzlich wurde eine Leerprobe erstellt:

- 0,5 ml Suspension 1
- 1,0 ml Wasser (bidest.)

Die so präparierten Küvetten wurden kurz gevortext und 3 min ruhen gelassen, anschließend wurde Extinktion 1 bei 340 nm gemessen.

Daraufhin wurde jeweils 0,01 ml der Suspension 2 des Boehringer Analyse-Kits in die Küvetten pipettiert. Nach 15 min erfolgte die Messung von Extinktion 2 (Glukose) bei 340 nm. Anschließend wurde den Küvetten jeweils 0,01 ml der Suspension 3 des Boehringer Analyse-Kits beigegeben und weitere 15 min später Extinktion 3 bei 340 nm gemessen (Fructose).

### **2.7.2 Fette und Proteine**

Werte zum Fett- und Proteingehalt wurden der Literatur entnommen.

### **2.7.3 pH-Wert**

Zur Bestimmung des pH-Wertes des Fruchtfleischs wurde jeweils 1 g Fruchtfleisch einer tiefgefrorenen Frucht in 7 ml H<sub>2</sub>O bidest. mit einem Glasstab zerstoßen. Der pH-Wert wurde mit einem pH-Meter gemessen.

## **2.7.4 Saponine**

### **Schaumtest**

Saponine verringern die Oberflächenspannung des Wassers und sind für ihre Schaumbildungsaktivität in wässrigen Lösungen bekannt. Ein einfacher Schaumtest gibt weitreichende Hinweise auf das Vorhandensein von Saponinen in pflanzlichem Material.

Jeweils 1 g Fruchtfleisch wurde in 7 ml H<sub>2</sub>O bidest. mit einem Glasstab in einem Schnappdeckelglas zerstoßen und der Extrakt nach der Anweisung von APPLEBAUM & BIRK (1979) eine Minute lang stark geschüttelt. Nach einer weiteren Minute wurde die Schaumhöhe in mm gemessen.

Der Versuch wurde auf die gleiche Weise auch mit den jeweiligen Samen durchgeführt, wobei diese vorher mit einem Skalpell zerkleinert worden waren.

Zusätzlich wurde der Schaumtest mit den methanolischen Fruchtexttrakten, die für den Hämolyse-Versuch benötigt wurden (s. u.), durchgeführt.

### **Hämolyse**

Viele Saponine besitzen die Eigenschaft, die Permeabilität biologischer Membranen zu erhöhen. Gelangen Erythrozyten mit Saponinen in Kontakt, so diffundiert Hämoglobin aus den Zellen in die Lösung, es kommt also zur Hämolyse. Über eine Absorptionsmessung der Lösung lässt sich daraufhin die Menge freigesetzten Hämoglobins ermitteln (HOSTETTMANN et al. 1991).

Extraktion:

Zunächst wurden methanolische Extrakte des Ausgangsmaterials hergestellt (TAKECHI & TANAKA 1990, TAKECHI et al. 1991). TAKECHI & TANAKA (1990) ermittelten Methanol als bestes Lösungsmittel für diese Methode. Dazu wurde 1 g Fruchtfleisch (bzw. Samenmaterial) in einem Schnappdeckelglas mit 20 ml 80 %igem Methanol mit Hilfe eines Glasstabes zerstoßen, 30 min lang in einem Ultraschallbad bei Raumtemperatur geschüttelt und 15 min lang bei 3000 U/min zentrifugiert. Die Extrakte wurden unter dem Abzug ausgetrocknet und anschließend in 20 ml einer isotonischen, natriumchloridhaltigen Phosphat-Pufferlösung pH 7,4 (Herstellungsanleitung: EUROPÄISCHES ARZNEIBUCH 1999) wieder gelöst.

Hämolyse-Test (in Anlehnung an GARGIULLO & STILES 1991 und TAKECHI et al. 1991):

1 ml des Extraktes wurde zu 9 ml Erythrozyten-Lösung gegeben. Diese 2 %ige Erythrozyten-Lösung wurde aus defibriniertem Schafblut der Firma Oxoid, das mit isotonischem Phosphatpuffer verdünnt wurde, hergestellt. Die Aufbewahrung des Schafblutes erfolgte bei 5°C bis zum Ablauf der angegebenen Haltbarkeitsdauer.

Die Erythrozyten-Lösung mit dem Extrakt wurde 2,5 h bei 30°C inkubiert, alle 15 min vorsichtig gemischt und anschließend bei 2000 g 2 min lang zentrifugiert.

Der Überstand wurde bei 540 nm fotometriert. Als Referenzwert diente der Überstand einer gleich behandelten Erythrozyten-Lösung, in die aber anstelle des Extraktes 1 ml Phosphatpuffer gegeben wurde.

## Qualitativer Test mittels Dünnschicht-Chromatografie (DC)

Einen qualitativen Hinweis auf das Vorhandensein von Saponinen gibt die Liebermann-Burchard-Reaktion (LUCKNER 1966, WICHTL 1971, HARBORNE 1973). Mit der Reaktion können Steroid- und Triterpen-Körper nachgewiesen werden.

Zur Durchführung wird der Pflanzenextrakt (Herstellung wie beim Hämolyse-Versuch) mit Glaskapillaren auf DC-Platten (Merck DC-Alufolien, 20 x 20 cm, Kieselgel 60 F<sub>254</sub>) aufgetragen. Als Fließmittel dient die untere Phase eines Gemisches aus Chloroform, Methanol und Wasser im Verhältnis 65:35:10. Die Chromatografien werden anschließend mit der Liebermann-Burchard-Reagenz (1 ml konzentrierte Schwefelsäure, 20 ml Esigsäureanhydrid, 50 ml Chloroform) besprüht und 15 min lang bei 85-90°C erhitzt. Sind Steroid- oder Triterpen-Körper in ausreichender Menge anwesend, zeigt sich eine dunkelblaue, bzw. violette Farbreaktion. Die Sensitivität beträgt 2-5 µg (HARBORNE 1973).

## Methodenkritik

Der quantitative Nachweis von Saponinen führt nur über den Weg der Extrahierung, Isolierung und Strukturaufklärung jedes einzelnen Saponins. Dies ist eine äußerst aufwendige und extrem zeitraubende Methode, so dass hier einfache Screening-Methoden angewandt wurden. Diese Methoden machen sich verschiedene Eigenschaften der Saponine zu Nutze. Jede Methode hat Vor- und Nachteile, die Zusammenschau aller Ergebnisse kann jedoch ein ungefähres Bild über das Vorkommen von Saponinen in den untersuchten Früchten geben.

Gut bekannt ist die unterschiedliche Hämolyse-Aktivität verschiedener Saponine. Zeigen monodesmosidische Triterpen- und Steroidsaponine eine starke Hämolyse-Aktivität, so ist sie bei bisdesmosidischen Furostanolsaponinen und neutralen Triterpen-Monodesmosiden nicht oder schwach ausgeprägt, bei sauren Triterpen-Monodesmosiden mittel bis schwach (WAGNER 1982). Allgemein gelten monodesmosidische Saponine als stärker hämolytisch aktiv (SCHNEIDER 1985, HOSTETTMANN et al. 1991). TAKECHI & TANAKA (1995) konstatieren eine schnelle Aktivität bei Steroidsaponinen, eine langsame bei Triterpensaponinen. Somit eignet sich die Methode zwar zum qualitativen Nachweis eines bestimmten, isolierten Saponins, es können aber keine Aussagen über die Menge von Saponinen allgemein gemacht werden.

Erschwerend kommt hinzu, dass vereinzelt auch andere Substanzen eine Hämolyse-Aktivität haben können (RICKLING & GLOMBITZA 1992), wenngleich die Hämolyse-Wirkung verhältnismäßig saponinspezifisch ist (SCHNEIDER 1985). Trotz aller genannten Probleme scheint die Anwendung dieser Methode gerade bei ökologischen Fragestellungen sinnvoll, da die hämolytische Aktivität auf Interaktionen mit biologischen Membranen beruht, was sowohl hinsichtlich der Abwehr der Pflanze gegen Pathogene als auch der Aktivität dieser Stoffe im Gastrointestinaltrakt eines Vogels bedeutsam sein könnte.

Zu berücksichtigen bei dieser Methode ist, dass die Ergebnisse der Absorptionsmessung durch das gleichzeitige Vorhandensein von Gerbstoffen verändert werden können. Da Gerbstoffe Proteine binden, interagieren sie auch mit Hämoglobin und entziehen dieses der Lösung, wodurch in einigen Fällen negative Absorptionswerte entstehen können - ein Phänomen, auf dem der "hemoglobin precepation test" zur Bestimmung des Tanningehaltes beruht (PORTER 1989).

Erythrozyten haben eine individuelle Resistenz gegenüber Saponinen (WAGNER 1982). Da in diesem Versuch lediglich eine Flasche defibriniertes Schafblut verwendet wurde, ist diese Problematik hier zu vernachlässigen.

Ähnliche Fehlerquellen wie bei der Untersuchung der Hämolyseaktivität bestehen auch hinsichtlich der Analyse der Schaumbildungsaktivität. Verschiedene Saponine besitzen ein unterschiedlich hohes Schaumbildungsvermögen. Dieses ist bei bisdesmosidischen Triterpensaponinen nur schwach ausgeprägt (SCHNEIDER 1985). Problematisch ist auch, dass einige andere Substanzen, wie manche Gerbstoffe, nach Schütteln in wässriger Lösung einen beständigen Schaum ergeben können (WICHTL 1971). Wird lediglich ein einzelnes Saponin untersucht, zeigt sich zwar eine sehr gute Korrelation zwischen der gebildeten Schaummenge und der Saponinkonzentration (APPLEBAUM & BIRK 1979), Vergleiche zwischen unterschiedlichen Saponinen sind aus den angeführten Gründen aber problematisch.

Sowohl Schaumbildung als auch Hämolyse können durch andere Substanzen inhibiert werden (vergl. ABE et al. 1978). Da Früchte eine Vielzahl von chemischen Verbindungen enthalten, sind hier Interaktionen nicht auszuschließen.

Da mit Hilfe der Liebermann-Burchard-Reaktion Triterpen- und Steroidkörper allgemein nachgewiesen werden, spricht der Test auch auf Nicht-Saponine an, z. B. herzwirksame Glykoside (HÄNSEL 1980).

Das Screening mit allen angeführten Methoden kann trotz der oben genannten Probleme einen guten Überblick über das Vorhandensein von Saponinen geben und lässt Aussagen über das Ausmaß der biologisch-physikalischen Aktivität der Inhaltsstoffe zu.

### **2.7.5 Tannine**

Der Tanningehalt der Früchte wurde mit der "radial diffusion method" (HAGERMAN 1987) bestimmt, die sich das Proteinbindungsvermögen der Tannine zu Nutze macht.

Extraktion:

500 mg Pflanzenmaterial (Fruchtfleisch bzw. Samen) wurden zerkleinert und mit 2,5 ml 50 %igem Aceton 1 h lang bei Raumtemperatur extrahiert. Nach der Extraktion wurde der Extrakt 15 min stehen gelassen, damit sich größere, feste Bestandteile absetzen.

Herstellung der Gele:

Eine 1%ige Lösung von Agarose (Typ 1) in einem Puffer (50 mM Essigsäure, 60 µM Ascorbinsäure, eingestellt auf pH-Wert 5,0) wurde hergestellt, indem die Suspension bis zum Kochen erhitzt und dabei ständig umgerührt wurde. Nach dem Abkühlen der Lösung auf 45°C im Wasserbad wurde Rinderserum Albumin, BSA (Fettsäurefreie Fraktion V), unter vorsichtigem Rühren beigegeben (0,1 %; w/v BSA). Jeweils 9,5 ml der fertigen Lösung wurde in Standardpetrischalen (Ø 8,5 cm) gefüllt. Die Petrischalen wurden nach dem Abkühlen (auf ebener Fläche) bis zum Versuchsbeginn bei 4°C aufbewahrt. In die Gele wurden im Abstand von mindestens 1,5 cm runde Löcher gestochen (Ø 4 mm).

Auftragen der Extrakte und Ringmessung:

In jedes Loch wurden jeweils 8 µl eines Extraktes gegeben, die Petrischalen mit einem Mikrofilm überdeckt und bei 30°C 120 Stunden aufbewahrt. Da Tannine in das Gel hinein diffundieren und Komplexe mit dem Albumin bilden, ist bei Anwesenheit von Tanninen ein

weißlicher Ring zu erkennen. Der Durchmesser dieses Ringes wurde jeweils in zwei senkrecht zueinander stehenden Achsen gemessen. Die Tanninkonzentration ist nach HAGERMAN (1987) proportional zu dem Quadrat des Mittelwertes der beiden Durchmesser.

### **Methodenkritik**

Die Extraktion von Tanninen ist nach Ergebnissen von HAGERMAN (1988) mit 50 %igem Aceton am effektivsten, verglichen mit anderen Aceton-Lösungen oder Methanol. Die Extrakte eignen sich für die Verwendung bei der "radial diffusion method". Auch CORK & KROCKENBERGER (1991) konnten mit 50%igem Aceton die höchsten Mengen von kondensierten Tanninen aus Pflanzenmaterial extrahieren.

Die "radial diffusion method" eignet sich sehr gut für quantitative Messungen des Tanningehaltes, wenn jeweils nur bestimmte Tannine betrachtet werden. Da unterschiedliche Tannine allerdings unterschiedlich reagieren, sind Vergleiche zwischen verschiedenen Pflanzen mit verschiedenen Tanninzusammensetzungen nicht möglich (HAGERMAN 1987). Dennoch eignet sich die Methode sehr gut für ökologische Fragestellungen, da eine Aussage über das Vermögen, Proteine zu binden, möglich ist. Diese Eigenschaft kann einerseits hinsichtlich der pflanzlichen Abwehr gegen Pathogene, andererseits hinsichtlich der Verdaubarkeit ökologisch relevant sein.

### **2.7.6 Alkaloide**

Das Vorkommen von Alkaloiden wurde qualitativ mit Hilfe der Dragendorff-Reagenz bestimmt. Hierzu wurden Pflanzenextrakte (s. Kap. B 2.7.5) punktförmig auf Dünnschichtchromatografie-Folien (Merck DC-Alufolien, 20 x 20 cm, Kieselgel 60 F<sub>254</sub>) aufgetragen. Als Fließmittel diente eine Mischung aus Chloroform, Methanol und Ammoniak (85:15:1, v/v/v).

Die Dragendorff-Reagenz wurde nach den Anleitungen von HARBORNE (1973) hergestellt:

Zwei Ausgangslösungen, nämlich:

a) 0,6 g Bismuthsubnitrat in 2 ml konzentrierter HCl und 10 ml Wasser

b) 6 g KBiI<sub>4</sub> in 10 ml Wasser

werden mit 7 ml konzentrierter HCl und 15 ml Wasser gemischt. Diese Lösung wird mit 400 ml Wasser verdünnt.

Nach Durchführung der Chromatografie wurden die DC-Folien mit der Dragendorff-Reagenz besprüht. Bei Anwesenheit von Alkaloiden ergibt sich eine rot-orangene Färbung.

### **Methodenkritik**

Die Dragendorff-Reagenz färbt viele basische Substanzen rot-orange, darunter auch Nicht-Alkaloide. Ebenso ist die Reaktion mit einigen nicht-basischen Substanzen möglich. Andererseits kann die typische Färbung durch gleichzeitig vorhandene Pflanzenfarbstoffe verschleiert werden (ROBINSON 1979). Somit darf diese Methode nur als oberflächliches Screening angesehen werden.

### **2.7.7 Cyanogene Glykoside**

Das Vorhandensein von cyanogenen Glykosiden wurde mittels des Pikrat-Tests überprüft. Bei diesem Test reagiert freigesetzte Blausäure mit gelbem Pikrat, das auf Filterpapierstreifen aufgebracht wurde, zu rötlich-braunem Isopurpurat.

Herstellung der Pikratstreifen (HARBORNE 1973, O'BRIEN et al. 1991):  
Pikrinsäure (5 g) und NaHCO<sub>3</sub> (25 g) wurden in Wasser gelöst, auf 1 l Gesamtvolumen aufgefüllt und gefiltert. Gleichgroße Filterpapierstreifen wurden in der Lösung getränkt und anschließend getrocknet.

Durchführung des Tests:

Jeweils 1 g Pflanzenmaterial (Fruchtfleisch bzw. Samen) wurden in einem Schnappdeckelglas unter der Zugabe von 2 Tropfen Toluol und 5 Tropfen Wasser zerstoßen. Das Glas wurde verschlossen, wobei jeweils ein Pikratstreifen am Deckel befestigt wurde, so dass er in das Glas hinein hing, ohne die Pflanzenteile oder den Glasboden zu berühren.

Nach 24 h wurde die Farbe des Teststreifens kontrolliert und nach einer zehnstufigen Skala von 1 (blassgelb) bis 10 (dunkelbraun) klassifiziert (O'BRIEN et al. 1991).

#### **Methodenkritik**

Der Pikrattest kann mit der angegebenen Methodik semiquantitativ durchgeführt werden (O'BRIEN 1991). Falsch-positive Ergebnisse können durch die Freisetzung von H<sub>2</sub>S (z. B. aus Kreuzblütlern) verursacht werden, wodurch Natriumpikramat entsteht (HEGNAUER 1986); CONN (1979) nennt auch flüchtige Ketone und Aldehyde als mögliche Auslöser. Da bei der HCN-Freisetzung ein typischer Mandelgeruch entsteht, sind falsch-positive Ergebnisse aber relativ gut zu erkennen (HARBORNE & TURNER 1986).

Fehlt der Pflanze eine  $\beta$ -Glykosidase, so unterbleibt die HCN-Freisetzung und somit die Farbreaktion (CONN 1979).

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Fruchtpräferenzen der Vögel

Die Fruchtpräferenzen der Vögel werden durch die Fressfrequenzen indiziert (s. Kapitel A 3.2). Die in den Tabellen A-2 bis A-5 angegebenen Frequenzen sind relative Werte, die angeben, wie häufig eine bestimmte Vogelart innerhalb einer Stunde eine Nahrungspflanzenart zum frugivoren Nahrungserwerb aufgesucht hat. Hohe Frequenzen bedeuten eine stärkere Präferenz für eine Frucht als niedrige Frequenzen.

Da die Frequenzen auch von der Abundanz einer Vogelart abhängig sind, können nur intraspezifische Vergleiche bezüglich des Präferenzgrades durchgeführt werden. Die Betrachtung ist auch nur innerhalb eines eng umgrenzten Zeitraumes (hier: Jahreszeit) möglich, da die Abundanzen jahreszeitlichen Schwankungen ausgesetzt sind (vergl. Kap. C).

Wie aus den Ergebnissen in den Tabellen A-2 bis A-5 hervorgeht, unterschied sich die Beliebtheit verschiedener Früchte bei unterschiedlichen Vogelarten. Die Gesamtheit der frugivoren Vogelarten verhält sich demnach nicht einheitlich, denn verschiedene Vogelarten bevorzugen unterschiedliche Früchte.

Relativ homogen stellte sich die Situation im Frühling dar. Aus dem artenarmen Fruchangebot zogen die meisten Vogelarten, mit Ausnahme der Misteldrossel, Efeu *Hedera helix* sehr stark gegenüber der Mistel *Viscum album* vor (Tab. A-2).

Während des Sommers konnten die Früchte der Traubenkirsche *Prunus padus* und der Kanadischen Felsenbirne *Amelanchier lamarckii* als allgemein beliebte Früchtenahrung gelten. Die beiden häufigsten Grasmückenarten, Mönchs- und Gartengrasmücke, fraßen mit hoher Intensität Früchte vom Schwarzen Holunder *Sambucus nigra*, weniger jedoch Ebereschenfrüchte *Sorbus aucuparia*, die wiederum bei einigen Drosselarten sehr beliebt waren. Eine gewisse Sonderstellung nahm das Rotkehlchen mit seiner Bevorzugung von Faulbaumfrüchten *Frangula alnus* ein. Überhaupt nicht gefressen wurden die Früchte der Vierblättrigen Einbeere *Paris quadrifolia* und des Geißblattes *Lonicera periclymenum*, wobei bei letzterem der geringe Stichprobenumfang zu beachten ist (Tab. A-4).

Im Herbst waren unter den Drosseln Eibenfrüchte *Taxus baccata*, daneben auch Eingrifflicher Weißdorn *Crataegus monogyna* und Eberesche *Sorbus aucuparia* besonders beliebt. Bei Mönchsgrasmücke und Gartengrasmücke standen auch im Herbst Schwarze Holunderfrüchte an erster Stelle der Beliebtheitsskala. Das Rotkehlchen zeigte, ähnlich einigen Arten der Gattung *Turdus*, eine hohe Präferenz für Äpfel *Malus domestica* (Fallobst am Boden), fraß jedoch auch sehr häufig Faulbaumfrüchte. Nicht gefressen wurden Früchte von Liguster *Ligustrum vulgare* und Roter Heckenkirsche *Lonicera xylosteum* (Tab. A-5), wobei zu beachten ist, dass fruchtbehängene Rote Heckenkirschen im Herbst lediglich im Unterwuchs von Wäldern zu finden waren, also einem Habitat, das die meisten frugivoren Vogelarten im Herbst selten aufsuchen (s. Kap. B 3.3.1).

Während des Winters nahm sowohl das Vorkommen fleischiger Früchte als auch frugivorer Vögel ab (vergl. Kap. C). Auffallend war zu dieser Zeit die Vorliebe der Misteldrossel für Mistelfrüchte, die von keiner anderen Vogelart gefressen wurden. Die häufigste frugivore Vogelart zu dieser Zeit war die Amsel, die sich sehr intensiv von Schlehen *Prunus spinosa* ernährte (Tab. A-3).

### 3.2 Fruchteigenschaften

Um auf die Gründe der Fruchtpräferenzen der Vögel zu schließen, ist eine möglichst genaue Charakterisierung der Fruchteigenschaften notwendig. Tabelle B-1 gibt einen Überblick über die morphometrisch-physikalischen, die Tabellen B-2 bis B-4 über die chemischen Eigenschaften der Früchte.

Tab. B-1: Morphometrisch-physikalische Eigenschaften fleischiger Früchte aus Mitteleuropa (Mittelwerte  $\pm$  Standardfehler). Die Stichprobengröße "n" bezeichnet die Anzahl untersuchter Früchte.

Tab. B-1: *Morphometry of fleshy fruits from central Europe (means  $\pm$  standard error). "n" = number of analysed fruits.*

	Höhe (mm) Height (mm)	Breite (mm) Breadth (mm)	Masse (g) Mass (g)	Anzahl Kerne Number of seeds	Masse eines Kernes (g) Mass of one seed (g)	Anteil Fruchtfleisch (%) Portion of pulp (%)	Wassergehalt des Fruchtfleischs (%) Portion of water of pulp (%)	Farbe Colour
Actaea spicata n=5	9,2 $\pm 0,04$	8,5 $\pm 0,07$	0,1986 $\pm 0,02$	10,5 $\pm$ 0,2	0,0032	79,9	71,6	Blau-schwarz
Amelanchier lamarckii n=50	8,4 $\pm 0,14$	9,1 $\pm 0,15$	0,5146 $\pm 0,02$	7,5 $\pm$ 0,3	0,0056	91,9	76,1	Blau-violett
Arum maculatum n=20	7,7 $\pm 0,17$	6,4 $\pm 0,13$	0,2131 $\pm 0,01$	1,3 $\pm$ 0,1	0,0664	58,2	90,5	Orange
Atropa bella-donna n=20	9,3 $\pm 0,25$	11,5 $\pm 0,28$	0,792 $\pm 0,05$	107,8 $\pm$ 5,6	0,0013	82,2	88	Blau-schwarz
Berberis vulgaris n=50	9,2 $\pm 0,08$	3,9 $\pm 0,14$	0,0674 $\pm 0,00$	2,0 $\pm$ 0,5	0,0161	54,7	59,8	Rot
Bryonia dioica n=50	7,2 $\pm 0,15$	7,4 $\pm 0,17$	0,213 $\pm 0,01$	4,0 $\pm$ 0,3	0,0162	69,8	78,9	Rot
Callicarpa japonica n=50	2,9 $\pm 0,06$	2,7 $\pm 0,06$	0,013 $\pm 0,00$	2,8 $\pm$ 0,2	0,0014	70,3	70,5	Hellviolett
Cornus sanguinea n=50	6,2 $\pm 0,08$	6,1 $\pm 0,08$	0,1827 $\pm 0,01$	1,0 $\pm$ 0,0	0,0617	66,2	62,9	Blau-schwarz
Cotoneaster franchettii n=50	10,0 $\pm 0,11$	10,1 $\pm 0,12$	0,4931 $\pm 0,01$	1,0 $\pm$ 0,0	0,0521	89,4	83,8	Rot
Cotoneaster horizontalis n=8	7,3 $\pm 0,20$	6,0 $\pm 0,21$	0,103 $\pm 0,01$	2,6 $\pm$ 0,3	0,0101	74,3	80,9	Rot
Crataegus monogyna n=50	11,0 $\pm 0,11$	9,7 $\pm 0,12$	0,6199 $\pm 0,02$	1,0 $\pm$ 0,0	0,1309	78,9	69,7	Rot
Crataegus oxyacantha n=50	10,2 $\pm 0,22$	8,7 $\pm 0,12$	0,4472 $\pm 0,02$	2,2 $\pm$ 0,1	0,0628	68,8	72	Rot
Euonymus europaea n=50	7,2 $\pm 0,13$	4,8 $\pm 0,14$	0,0967 $\pm 0,00$	1,2 $\pm$ 0,1	0,0539	32	42,1	Orange
Frangula alnus n=50	8,3 $\pm 0,13$	9,0 $\pm 0,15$	0,4438 $\pm 0,02$	2,4 $\pm$ 0,1	0,0318	82,6	82,4	Blau-schwarz
Hedera helix n=50	6,1 $\pm 0,08$	6,5 $\pm 0,12$	0,1817 $\pm 0,01$	3,7 $\pm$ 0,1	0,0293	42,6	67,1	Blau-schwarz
Ilex aquifolium n=14	9,6 $\pm 0,18$	8,4 $\pm 0,13$	0,4368 $\pm 0,02$	3,4 $\pm$ 0,2	0,0291	77,1	75	Rot
Ligustrum vulgare n=50	7,5 $\pm 0,13$	7,1 $\pm 0,18$	0,2695 $\pm 0,02$	1,9 $\pm$ 0,1	0,0428	70,1	83,4	Blau-schwarz

Tab. B-1: Fortsetzung  
Tab. B-1: continued

	Höhe (mm) Height (mm)	Breite (mm) Breadth (mm)	Masse (g) Mass (g)	Anzahl Kerne Number of seeds	Masse eines Kernes (g) Mass of one seed (g)	Anteil Fruchtfleisch (%) Portion of pulp (%)	Wassergehalt des Fruchtfleischs (%) Portion of water of pulp (%)	Farbe Colour
Lonicera xylosteum n=50	5,1 ± 0,10	5,9 ± 0,12	0,1387 ± 0,01	2,7 ± 0,2	0,0043	91,8	89,5	Rot
Paris quadrifolia n=12	10,8 ± 0,41	13,9 ± 0,44	0,9934 ± 0,09	22,4 ± 3,3	0,0078	82,3	91,7	Blau-schwarz
Parthenocissus quinquefolia n=50	7,4 ± 0,10	8,4 ± 0,14	0,3562 ± 0,01	2,2 ± 0,2	0,0394	75,6	74	Blau-schwarz
Prunus avium n=50	13,3 ± 0,16	13,8 ± 0,15	1,6326 ± 0,05	1,0 ± 0,0	0,2779	83	78	Rot
Prunus avium duralis n=5	24,0 ± 0,45	25,5 ± 0,23	7,8796 ± 0,30	1,0 ± 0,0	0,2615	96,7	78,5	Rot
Prunus laurocerasus n=50	13,8 ± 0,08	13,6 ± 0,10	1,5261 ± 0,02	1,0 ± 0,0	0,1906	87,5	74,1	Blau-schwarz
Prunus padus n=31	8,5 ± 0,13	9,0 ± 0,15	0,5004 ± 0,02	1,0 ± 0,0	0,0877	81,9	76	Blau-schwarz
Prunus serotina n=50	9,4 ± 0,21	10,3 ± 0,11	0,7116 ± 0,02	1,0 ± 0,0	0,1528	78,5	74,9	Blau-schwarz
Prunus spinosa n=50	14,3 ± 0,15	13,9 ± 0,11	1,656 ± 0,03	1,0 ± 0,0	0,2104	87,3	68,1	Blau
Pyracantha coccinea n=45	5,2 ± 0,07	5,9 ± 0,10	0,1184 ± 0,01	5,0 ± 0,0	0,0024	89,9	80,9	Hellrot
Rhamnus cathartica n=50	7,3 ± 0,10	8,3 ± 0,13	0,3443 ± 0,01	3,8 ± 0,1	0,0159	82,5	69,7	Blau-schwarz
Ribes rubrum n=50	9,3 ± 0,15	9,2 ± 0,14	0,4926 ± 0,02	4,2 ± 0,3	0,0097	91,8	87,3	Rot
Rosa canina n=50	21,5 ± 0,49	13,3 ± 0,31	2,1298 ± 0,11	26,4 ± 0,8	0,0233	71,2	62,6	Rot
Rubus fruticosus n=20	13,6 ± 0,58	15,0 ± 0,55	1,5855 ± 0,16	33,3 ± 3,1	0,0045	90,7	84,2	Blau-schwarz
Rubus ideaus n=27	10,7 ± 0,28	11,4 ± 0,33	0,6625 ± 0,04	39,8 ± 1,8	0,0017	89,6	82,6	Rot
Sambucus nigra n=50	6,7 ± 0,10	5,8 ± 0,09	0,1634 ± 0,01	2,9 ± 0,1	0,0063	88,8	86,3	Blau-schwarz
Sambucus racemosa n=50	5,2 ± 0,07	4,7 ± 0,07	0,0713 ± 0,00	3,0 ± 0,0	0,0028	88,4	87	Rot
Solanum dulcamara n=50	9,4 ± 0,13	6,9 ± 0,11	0,3059 ± 0,01	28,8 ± 0,9	0,0023	78,3	84,9	Rot
Solanum nigrum n=30	8,0 ± 0,16	8,2 ± 0,17	0,3679 ± 0,02	52,9 ± 2,6	0,0013	81,5	82,6	Blau-schwarz
Sorbus aucuparia n=50	8,9 ± 0,13	9,0 ± 0,15	0,4556 ± 0,02	2,3 ± 0,2	0,0067	96,6	75,5	Orange
Symphoricarpos albus n=35	11,3 ± 0,32	11,8 ± 0,33	0,7592 ± 0,05	2,0 ± 0,0	0,0068	97,4	85,6	Weiß
Taxus baccata n=50	9,1 ± 0,15	9,7 ± 0,13	0,601 ± 0,02	1,0 ± 0,0	0,1056	82,4	76,9	Rot
Viburnum lantana n=50	9,8 ± 0,12	5,9 ± 0,15	0,2624 ± 0,01	1,0 ± 0,0	0,0495	81,1	74,8	Blau-schwarz
Viburnum opulus n=50	10,5 ± 0,11	9,3 ± 0,16	0,519 ± 0,02	1,0 ± 0,0	0,0537	89,7	84,9	Rot
Viscum album n=50	7,8 ± 0,10	7,6 ± 0,11	0,3568 ± 0,01	1,0 ± 0,0	0,0229	93,6	77	Weiß

Tab. B-2: Nährstoffgehalt des Fruchtfleischs fleischiger Früchte aus Mitteleuropa in Prozent der Trockensubstanz. Zucker: Mittelwerte mit Standardfehler. Fett und Protein: Werte aus HERRERA (1987) und SNOW & SNOW (1988).

Tab. B-2: Nutritive values of pulp from central European fruits (in percent of the dry mass). Sugar: means and standard error. Fat and protein: values taken from HERRERA (1987) and SNOW & SNOW (1988).

	Zucker % Sugar	Fett % Fat	Protein % Protein
<i>Actaea spicata</i>	0,26 ± 0,26	2,6	9,6
<i>Amelanchier lamarckii</i>	44,11 ± 2,81		
<i>Arum maculatum</i>	25,39 ± 1,12	3,4	7,9
<i>Atropa bella-donna</i>	59,8 ± 4,58	2,46	7,31
<i>Berberis vulgaris</i>	27,61 ± 1,93	6,3	4,8
<i>Bryonia dioica</i>	11,16 ± 0,64	4,9	27,73
<i>Callicarpa japonica</i>	15,04 ± 2,33		
<i>Cornus sanguinea</i>	10,5 ± 0,08	24,86	6,43
<i>Cotoneaster franchettii</i>	15,03 ± 0,52		
<i>Cotoneaster horizontalis</i>	2,19 ± 0,43		
<i>Crataegus monogyna</i>	14,55 ± 2,34	2,3	2,45
<i>Crataegus oxyacantha</i>	10,63 ± 0,2		
<i>Euonymus europaea</i>	1,85 ± 0,2		
<i>Frangula alnus</i>	45,63 ± 9,16	1,4	4,4
<i>Hedera helix</i>	10,72 ± 2,59	31,91	5
<i>Ilex aquifolium</i>	36,84 ± 4,68	3,05	4,75
<i>Ligustrum vulgare</i>	23,76 ± 1,02	3,32	5,88
<i>Lonicera xylosteum</i>	22,48 ± 2,94	3,0	2,1
<i>Paris quadrifolia</i>	13,44 ± 0,13		
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	21,07 ± 5,52		
<i>Prunus avium</i>	34,74 ± 1,78	1,65	11,81
<i>Prunus avium duralis</i>	47,82 ± 1,58		
<i>Prunus laurocerasus</i>	29,52 ± 1,9		
<i>Prunus padus</i>	23,27 ± 2,13	0,76	5,19
<i>Prunus serotina</i>	35,56 ± 7,7		
<i>Prunus spinosa</i>	19,2 ± 4,31	2,23	4,07
<i>Pyracantha coccinea</i>	13,29 ± 0,82		
<i>Rhamnus cathartica</i>	28,36 ± 2,66	5,43	3,81
<i>Ribes rubrum</i>	25,26 ± 1,11		
<i>Rosa canina</i>	19,46 ± 0,16	2,84	4,31
<i>Rubus fruticosus</i>	39,02 ± 16,09		
<i>Rubus ideaus</i>	31,77 ± 4,03		
<i>Sambucus nigra</i>	16,98 ± 5,95	3,33	17,95
<i>Sambucus racemosa</i>	6,13 ± 0,99	22,8	12,8
<i>Solanum dulcamara</i>	17,6 ± 3,26		
<i>Solanum nigrum</i>	26,73 ± 0,13		
<i>Sorbus aucuparia</i>	12,05 ± 0,36	3,06	3,16
<i>Symphoricarpos albus</i>	54,78 ± 11,65		
<i>Taxus baccata</i>	70,54 ± 6,41	0,21	2,34
<i>Viburnum lantana</i>	55,23 ± 4,51	2,61	1,69
<i>Viburnum opulus</i>	36,35 ± 4,49	4,19	0,98
<i>Viscum album</i>	22,67 ± 0,59	8,61	4,12

Tab. B-3: Sekundäre Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch und im Samen fleischiger Früchte.  
*Tab. B-3: Secondary plant compounds in the pulp and the seed of fleshy fruits.*

a) Alkaloide im Fruchtfleisch und Samen fleischiger Früchte. Qualitativer Nachweis mittels der Dragendorff-Reagenz. + = positiv, - = negativ. Jeweils 3 Messungen.

*a) Alkaloids in the pulp and the seed of fleshy fruits. Qualitative test using the Dragendorff reagent. Three measurements each.*

	Fleisch <i>pulp</i>	Samen <i>seeds</i>
<i>Actaea spicata</i>	-	+
<i>Amelanchier lamarckii</i>	-	-
<i>Arum maculatum</i>	-	+
<i>Asparagus officinalis</i>	-	+
<i>Atropa bella-donna</i>	+	+
<i>Berberis vulgaris</i>	+	+
<i>Bryonia dioica</i>	+	+
<i>Callicarpa japonica</i>	-	-
<i>Cornus sanguinea</i>	-	-
<i>Cotoneaster franchettii</i>	-	-
<i>Cotoneaster horizontalis</i>	-	-
<i>Crataegus monogyna</i>	-	-
<i>Crataegus oxyacantha</i>	-	-
<i>Euonymus europaea</i>	-	+
<i>Frangula alnus</i>	-	-
<i>Hedera helix</i>	-	-
<i>Ilex aquifolium</i>	-	-
<i>Ligustrum vulgare</i>	-	-
<i>Lonicera xylosteum</i>	-	-
<i>Lycium barbarum</i>	+	-
<i>Paris quadrifolia</i>	-	-
<i>Parthenocissus quadrifolia</i>	-	-
<i>Phytolacca americana</i>	-	-
<i>Prunus avium</i>	-	-
<i>Prunus laurocerasus</i>	-	-
<i>Prunus padus</i>	-	-
<i>Prunus serotina</i>	-	-
<i>Prunus spinosa</i>	-	-
<i>Pyracantha coccinea</i>	-	-
<i>Rhamnus cathartica</i>	-	-
<i>Ribes rubrum</i>	-	-
<i>Rubus fruticosus</i>	-	-
<i>Rubus ideaus</i>	-	-
<i>Rosa canina</i>	-	-
<i>Sambucus nigra</i>	-	-
<i>Sambucus racemosa</i>	-	-
<i>Solanum dulcamara</i>	+	+
<i>Solanum nigrum</i>	+	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-
<i>Symphoricarpos albus</i>	-	-
<i>Taxus baccata</i>	-	+
<i>Viburnum lantana</i>	-	-
<i>Viburnum opulus</i>	-	-
<i>Viscum album</i>	-	-

Tab. B-3: Fortsetzung

*Tab. B-3: continued*

b) Cyanogene Glykoside im Fruchtfleisch und Samen fleischiger Früchte.

Jeweils 3 Messungen mit dem Pikrattest. Angegeben ist die Farbtiefe der Pikratstreifen auf einer zehn-stufigen Skala.

*b) Cyanogenic glycosides in the pulp and the seeds of fleshy fruits. Three measurements each with the picrate test. The value represents the depth of colour on a scale ranging from 0 to 10.*

	Fleisch pulp	Samen seeds
<i>Actaea spicata</i>	0	0
<i>Amelanchier lamarckii</i>	0	3
<i>Arum maculatum</i>	2,5	0
<i>Asparagus officinalis</i>	0,5	0
<i>Atropa bella-donna</i>	0	0
<i>Berberis vulgaris</i>	0	0
<i>Bryonia dioica</i>	0	0
<i>Callicarpa japonica</i>	0	0
<i>Cornus sanguinea</i>	0	0
<i>Cotoneaster franchettii</i>	0	0
<i>Cotoneaster horizontalis</i>	5	2
<i>Crataegus monogyna</i>	0	0
<i>Crataegus oxyacantha</i>	0	0
<i>Euonymus europaea</i>	0	0
<i>Frangula alnus</i>	0	0
<i>Hedera helix</i>	0	0
<i>Ilex aquifolium</i>	0	0
<i>Ligustrum vulgare</i>	0	0
<i>Lonicera xylosteum</i>	0	0
<i>Lycium barbarum</i>	0	0
<i>Paris quadrifolia</i>	0	0
<i>Parthenocissus quadrifolia</i>	0	0
<i>Phytolacca americana</i>	0	0
<i>Prunus avium</i>	0	6
<i>Prunus laurocerasus</i>	2	7
<i>Prunus padus</i>	0	3
<i>Prunus serotina</i>	1	7
<i>Prunus spinosa</i>	0	6
<i>Pyracantha coccinea</i>	0	2
<i>Rhamnus cathartica</i>	0	0
<i>Ribes rubrum</i>	0	0
<i>Rubus fruticosus</i>	0	0
<i>Rubus ideaus</i>	0	0
<i>Rosa canina</i>	0	0
<i>Sambucus nigra</i>	0	0
<i>Sambucus racemosa</i>	0	0
<i>Solanum dulcamara</i>	0	0
<i>Solanum nigrum</i>	0	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	2
<i>Symphoricarpos albus</i>	0	0
<i>Taxus baccata</i>	0	0
<i>Viburnum lantana</i>	0	0
<i>Viburnum opulus</i>	0	0
<i>Viscum album</i>	0	0
<i>Sambucus nigra</i> , Blatt leaf	2	
<i>Sambucus nigra</i> , Rinde bark	1	
<i>Cotoneaster horizontalis</i> , Blatt leaf	10	

Tab. B-3: Fortsetzung

*Tab. B-3: continued*

c) Tannine im Fruchtfleisch und Samen fleischiger Früchte. Jeweils 3 Messungen mit der "radial diffusion method". Angegeben ist der mittlere Ringdurchmesser in mm.

*c) Tannins in the pulp and the seeds of fleshy fruits. Three measurements each by using the radial diffusion method. The entered values are the mean diameters of the tannin-protein-complex rings (mm).*

	Fleisch <i>pulp</i>	Samen <i>seeds</i>
<i>Actaea spicata</i>	0,00	0,45
<i>Amelanchier lamarckii</i>	0,00	0,00
<i>Arum maculatum</i>	0,00	0,67
<i>Asparagus officinalis</i>	0,00	0,00
<i>Atropa bella-donna</i>	0,00	0,00
<i>Berberis vulgaris</i>	0,41	0,90
<i>Bryonia dioica</i>	0,00	0,00
<i>Callicarpa japonica</i>	0,00	0,00
<i>Cornus sanguinea</i>	0,00	0,00
<i>Cotoneaster franchetii</i>	0,33	0,23
<i>Cotoneaster horizontalis</i>	0,42	0,23
<i>Crataegus monogyna</i>	0,25	0,25
<i>Crataegus oxyacantha</i>	0,45	0,14
<i>Euonymus europaea</i>	0,10	0,47
<i>Frangula alnus</i>	0,00	0,00
<i>Hedera helix</i>	0,00	0,36
<i>Ilex aquifolium</i>	0,60	0,38
<i>Ligustrum vulgare</i>	0,00	0,55
<i>Lonicera xylosteum</i>	0,00	0,70
<i>Lycium barbarum</i>	0,00	0,00
<i>Paris quadrifolia</i>	0,00	0,00
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	0,00	0,85
<i>Phytolacca americana</i>	0,00	0,00
<i>Prunus avium</i>	0,00	0,23
<i>Prunus laurocerasus</i>	0,00	0,58
<i>Prunus padus</i>	0,00	0,45
<i>Prunus serotina</i>	0,33	0,48
<i>Prunus spinosa</i>	0,18	0,08
<i>Pyracantha coccinea</i>	0,53	0,51
<i>Rhamnus cathartica</i>	0,00	0,00
<i>Rosa canina</i>	0,39	0,61
<i>Ribes rubrum</i>	0,00	0,54
<i>Rubus fruticosus</i>	0,10	0,53
<i>Rubus ideaus</i>	0,31	0,71
<i>Sambucus nigra</i>	0,00	0,00
<i>Sambucus racemosa</i>	0,00	0,00
<i>Solanum dulcamara</i>	0,00	0,00
<i>Solanum nigrum</i>	0,00	0,00
<i>Sorbus aucuparia</i>	0,19	0,43
<i>Symphoricarpus albus</i>	0,00	0,45
<i>Taxus baccata</i>	0,00	1,08
<i>Viburnum lantana</i>	0,00	1,03
<i>Viburnum opulus</i>	0,00	0,55
<i>Viscum album</i>	0,00	0,00

Tab. B-3: Fortsetzung

*Tab. B-3: continued*

d) Saponine im Fruchtfleisch und Samen fleischiger Früchte.

Schaumtest: 5 Messungen, davon eine mit alkoholischen Extrakten. Werte: Schaumhöhe gemäß einer Skala von 0 (kein Schaum) bis 4.

Hämolysebestimmung: 3 Messungen. Werte gemäß einer Skala von 0 (keine Hämolyse) bis 4.

Dünnschichtchromatografien (DC): 3 Messungen. Werte: Farbtiefe gemäß einer Skala von 0 (keine Farbreaktion) bis 3.

Gesamtbewertung: höchster Wert aus Schaumtest und Hämolysebestimmung, sofern positive DC-Bestimmung vorhanden.

c) *Saponins in the pulp and the seeds of fleshy fruits.*

*Foam test: 5 Measurements, one of these with alcoholic extracts. Values: height of foam according a scale from 0 (no foam) to 4.*

*Haemolysis test: 5 Measurements. Values according to a scale ranging from 0 (no haemolysis) to 4.*

*Thin layer chromatography (TLC): 3 Measurements. Values according to a scale ranging from 0 (no colour reaction) to 3.*

*Overall judgement: highest value out of foam test and haemolysis, a positive TLC reaction must be present.*

	Schaumtest foam test		Hämolyse heamolysis		Gesamtbewertung overall judgement		DC TLC	
	Fleisch pulp	Samen seeds	Fleisch pulp	Samen seeds	Fleisch pulp	Samen seeds	Fleisch pulp	Samen seeds
<i>Actaea spicata</i>	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Amelanchier lamarckii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arum maculatum</i>	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Asparagus officinalis</i>	4	0	0	0	4	0	1	0
<i>Atropa bella-donna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Berberis vulgaris</i>	3	0	2	0	3	0	1	0
<i>Bryonia dioica</i>	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Callicarpa japonica</i>	3	0	0	0	3	0	3	1
<i>Cornus sanguinea</i>	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Cotoneaster franchettii</i>	2	0	0	1	2	1	3	3
<i>Cotoneaster horizontalis</i>	1	1	0	1	1	1	2	1
<i>Crataegus monogyna</i>	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Crataegus oxyacantha</i>	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Euonymus europaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Frangula alnus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hedera helix</i>	1	4	1	4	1	4	3	3
<i>Ilex aquifolium</i>	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ligustrum vulgare</i>	4	2	0	0	4	2	2	2
<i>Lonicera xylosteum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lycium barbarum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paris quadrifolia</i>	4	2	2	4	4	4	3	2
<i>Parthenocissus quadrifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phytolacca americana</i>	4	4	0	0	4	4	1	1
<i>Prunus avium</i>	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Prunus laurocerasus</i>	3	0	0	0	0	0	0	3
<i>Prunus padus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prunus serotina</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prunus spinosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pyracantha coccinea</i>	0	3	0	0	0	3	1	1
<i>Rhamnus cathartica</i>	2	1	0	0	2	1	1	1
<i>Ribes rubrum</i>	0	2	0	3	0	0	0	0
<i>Rubus fruticosus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus ideaus</i>	2	2	0	0	0	0	0	0
<i>Rosa canina</i>	0	0	1	0	0	0	0	0

Tab. B-3 d): Fortsetzung  
 Tab. B-3 d): *continued*

	Schaumtest foam test		Hämolyse <i>heamolysis</i>		Gesamtbewertung <i>overall judgement</i>		DC TLC	
	Fleisch <i>pulp</i>	Samen <i>seeds</i>	Fleisch <i>pulp</i>	Samen <i>seeds</i>	Fleisch <i>pulp</i>	Samen <i>seeds</i>	Fleisch <i>pulp</i>	Samen <i>seeds</i>
<i>Sambucus nigra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sambucus racemosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solanum dulcamara</i>	3	1	0	0	3	1	1	1
<i>Solanum nigrum</i>	3	4	0	3	3	4	1	1
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Symphoricarpos albus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taxus baccata</i>	0	3	0	3	0	0	0	0
<i>Viburnum lantana</i>	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Viburnum opulus</i>	2	2	1	0	2	2	2	1
<i>Viscum album</i>	3	0	0	0	3	0	3	0

### Korrelationen zwischen den Fruchteigenschaften

Tabelle B-5 zeigt die Ergebnisse statistischer Korrelationsanalysen zwischen verschiedenen Fruchteigenschaften. Deutlich wird dabei die naheliegende Korrelation zwischen den Parametern Höhe, Breite und Masse. Gleichzeitig zeigt sich eine signifikant positive Korrelation dieser drei Parameter zum Zucker- und eine negative zum Fettgehalt des Fruchtfleisches. Große Früchte sind demnach tendenziell zuckerreich, aber fettarm. Zucker- und Fettgehalt stehen in einem signifikant negativen Zusammenhang.

Daneben ergeben sich signifikante Korrelationen zwischen dem Anteil an Fruchtfleisch und der Breite und Masse einer Frucht, nicht aber der Höhe. Der pH-Wert ist signifikant mit der Höhe und dem Fruchtfleischanteil korreliert, der Fruchtfleischanteil mit dem Wassergehalt des Fruchtfleisches.

Mit Hilfe des U-Tests nach Wilcoxon, Mann und Whitney (siehe SACHS 1997) wurde des weiteren untersucht, ob sich Früchte mit hohen Gehalten an sekundären Pflanzenstoffen im Fruchtfleisch (d.h. mit Saponinen, Tanninen, cyanogenen Glykosiden oder Alkaloiden) hinsichtlich ihrer sonstigen Fruchteigenschaften unterscheiden. Dabei wurden folgende Parameter untersucht:

- pH-Wert
- Masse
- Wassergehalt des Fruchtfleisches
- Zuckergehalt
- Fettgehalt
- Proteingehalt

Dabei ergaben sich bei zweiseitiger Fragestellung lediglich zwei signifikante Ergebnisse auf dem 5%-Niveau:

- Tannin-haltiges Fruchtfleisch erwies sich als saurer ( $U=111$ ,  $m=14$ ,  $n=30$ ,  $P<0,02$ ) als Tannin-freies (Tannine = Gerbsäuren).
- Tannin-haltiges Fruchtfleisch hatte einen geringeren Wassergehalt ( $U=111$ ,  $m=27$ ,  $n=14$ ,  $p<0,05$ ) als Tannin-freies.

Tab. B-4: pH-Werte des Fruchtfleischs mitteleuropäischer Früchte. Angegeben ist der Median von jeweils vier Messungen.

*Tab. B-4: pH values of the pulp of central European fruits. Median of four measurements each.*

	pH-Wert <i>pH value</i>
<i>Actaea spicata</i>	5,72
<i>Amelanchier lamarckii</i>	3,96
<i>Arum maculatum</i>	5,98
<i>Atropa bella-donna</i>	5,40
<i>Berberis vulgaris</i>	3,17
<i>Bryonia dioica</i>	5,66
<i>Callicarpa japonica</i>	5,77
<i>Cornus sanguinea</i>	5,38
<i>Cotoneaster franchettii</i>	5,16
<i>Coton. horizontalis</i>	3,99
<i>Crataegus monogyna</i>	4,45
<i>Crataegus oxyacantha</i>	4,35
<i>Euonymus europaea</i>	5,97
<i>Frangula alnus</i>	5,60
<i>Hedera helix</i>	5,72
<i>Ligustrum vulgare</i>	5,83
<i>Lonicera xylosteum</i>	4,85
<i>Lycium barbarum</i>	5,61
<i>Paris quadrifolia</i>	5,71
<i>Parthenociss. quinquef.</i>	4,22
<i>Phytolacca americana</i>	5,44
<i>Prunus avium</i>	3,84
<i>Prunus padus</i>	4,02
<i>Prunus serotina</i>	3,63
<i>Prunus spinosa</i>	3,33
<i>Pyracantha coccinea</i>	4,01
<i>Rhamnus cathartica</i>	5,69
<i>Ribes rubrum</i>	2,76
<i>Rosa canina</i>	3,71
<i>Rubus caesius</i>	3,51
<i>Rubus fruticosus</i>	4,44
<i>Rubus ideaus</i>	3,41
<i>Sambucus nigra</i>	4,20
<i>Sambucus racemosa</i>	3,56
<i>Solanum dulcamara</i>	4,44
<i>Solanum nigrum</i>	4,72
<i>Sorbus aucuparia</i>	3,27
<i>Symphoricarpus albus</i>	5,62
<i>Taxus baccata</i>	6,48
<i>Viburnum lantana</i>	4,52
<i>Viburnum opulus</i>	2,89
<i>Viscum album</i>	6,32

Tab. B-5: Korrelationen zwischen den Fruchteigenschaften fleischiger Früchte aus Mitteleuropa (Korrelationskoeffizient nach Spearman). Signifikante Korrelationen sind grau unterlegt. N für Anteil Fleisch, Anzahl Samen, Breite, Höhe, Masse, Wasser = 42. N für pH, Zucker = 41. N für Fett, Protein = 24.

Tab. B-5: Correlations between fruit characteristics of fleshy fruits from central Europe (Spearman's rho). Significant values are shaded grey. N for proportion of pulp, number of seeds, breadth, height, mass, water = 42. N for pH, sugar = 41. N for fat, protein = 24.

	Anzahl Samen	Breite	Fett	Höhe	Masse	pH	Protein	Wasser	Zucker
Anteil Fleisch <i>proportion pulp</i>	$r_s = 0,020$	$r_s = 0,432$ $p < 0,01$	$r_s = -0,210$	$r_s = 0,285$	$r_s = 0,432$ $p < 0,01$	$r_s = -0,314$ $p < 0,05$	$r_s = -0,320$	$r_s = 0,468$ $p < 0,01$	$r_s = 0,296$
Anzahl Samen <i>no. of seeds</i>		$r_s = -0,039$	$r_s = 0,233$	$r_s = -0,129$	$r_s = -0,094$	$r_s = -0,049$	$r_s = 0,399$	$r_s = 0,267$	$r_s = -0,082$
Breite <i>breadth</i>			$r_s = -0,669$ $p < 0,001$	$r_s = 0,850$ $p < 0,01$	$r_s = 0,975$ $p < 0,01$	$r_s = -0,212$	$r_s = -0,234$	$r_s = 0,116$	$r_s = 0,416$ $p < 0,01$
Fett <i>fat</i>				$r_s = -0,579$ $p < 0,01$	$r_s = -0,657$ $p < 0,001$	$r_s = 0,249$	$r_s = 0,213$	$r_s = -0,085$	$r_s = -0,434$ $p < 0,05$
Höhe <i>height</i>					$r_s = 0,864$ $p < 0,01$	$r_s = -0,328$ $p < 0,05$	$r_s = -0,326$	$r_s = -0,003$	$r_s = 0,406$ $p < 0,01$
Masse <i>mass</i>						$r_s = -0,246$	$r_s = -0,329$	$r_s = 0,087$	$r_s = 0,500$ $p < 0,01$
pH <i>pH</i>							$r_s = 0,257$	$r_s = -0,010$	$r_s = -0,082$
Protein <i>protein</i>								$r_s = 0,230$	$r_s = -0,381$
Wasser <i>water</i>									$r_s = 0,180$

### 3.3 Zusammenhänge zwischen Fruchtpräferenzen und Fruchteigenschaften

Die Untersuchung der Zusammenhänge zwischen Präferenzen frugivorer Vögel und den Eigenschaften der von ihnen gefressenen Früchte soll im Folgenden vorwiegend auf Artniveau stattfinden, da interspezifische Unterschiede in der Fruchtwahl bestehen (Tab. A-2 bis A-5). Dabei können allerdings nur solche Vogelarten berücksichtigt werden, bei denen ein genügend hoher Datenumfang eine statistische Auswertung sinnvoll erlaubt.

Hieraus ergibt sich eine differenzierte Untersuchung folgender Arten:

- Amsel (Sommer, Herbst, Winter)
- Mönchsgrasmücke (Sommer, Herbst)
- Rotkehlchen (Sommer, Herbst, Winter)
- Singdrossel (Sommer, Herbst)
- Gartengrasmücke (Sommer)
- Wacholderdrossel (Herbst, Winter)
- Star (Sommer, Herbst)

Dabei wurde zunächst mittels des U-Tests (Durchführung und Signifikanzschranken nach SACHS 1997) der Frage nachgegangen, ob sich Früchte, die überhaupt nicht gefressen wurden, von solchen unterscheiden, die gefressen wurden. Im Falle einfacher linearer Beziehungen sollte sich bei Anwendung des U-Tests ein signifikanter Unterschied zwischen gefressenen und nicht gefressenen Fruchtarten ergeben.

### 3.3.1 Einfluss des Pflanzenstandortes auf die Fruchtwahl

Neben den unmittelbaren Eigenschaften der Früchte selber haben möglicherweise auch Habitatfaktoren einen Einfluss auf die Fruchtwahl. Diese Frage wird hier untersucht, indem die Fressbesuche frugivorer Vögel pro Stunde an vier verschiedenen Pflanzenarten (Rote Heckenkirsche, Schwarzer Holunder, Roter Holunder und Eberesche) getrennt nach Habitattypen analysiert werden. Diese vier Pflanzenarten wurden deshalb ausgewählt, weil aus den drei Habitattypen Wald, Waldrand und Hecken ausreichend viele Beobachtungen zur Verfügung standen. Bei den meisten Pflanzenarten ist eine derartige Untersuchung nicht möglich, weil sie im Unterwuchs geschlossener Wälder fehlen.

Die Ergebnisse für die fünf häufigsten Vogelarten sind in Abb. B-1 dokumentiert. Ein deutlich erkennbares Muster ist die Meidung von Pflanzen, die im Unterwuchs geschlossener Wälder stehen. Dieses Muster ist sowohl von der betrachteten Vogel- als auch Pflanzenart unabhängig. Weniger stark ausgeprägt ist die Meidung von Waldstandorten bei der Amsel.

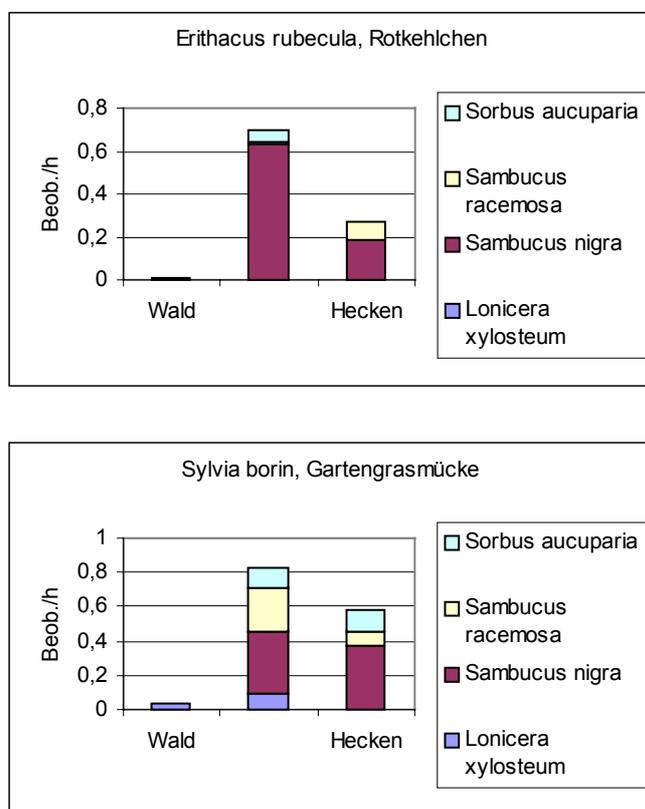


Abb. B-1: Fressaufenthalte (Anflüge/h) von Rotkehlchen, Gartengrasmücke, Mönchsgrasmücke, Amsel und Singdrossel in unterschiedlichen Gehölzarten, aufgegliedert nach Habitattypen. Linke Säule: Wald; mittlere Säule: Waldrand; rechte Säule: Hecken.

Fig. B-1: Feeding visits per hour of Robin, Garden Warbler, Blackcap, Blackbird and Song Thrush at different woody plant species in different habitat types. Left column: forest; column in the midst: forest edge; right column: hedges.

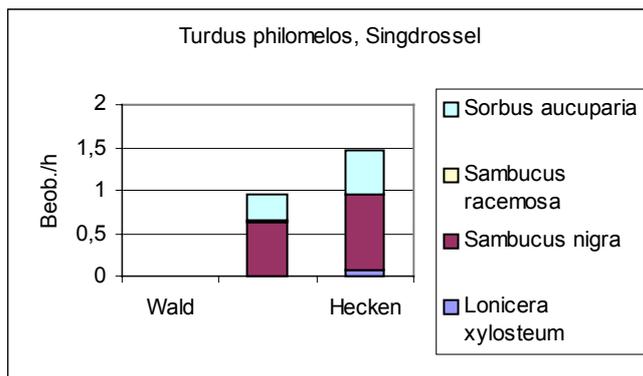
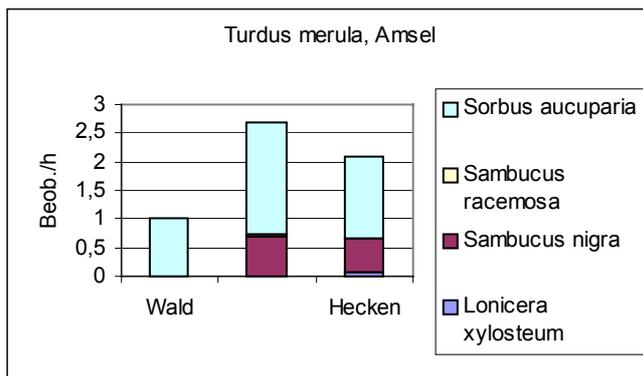
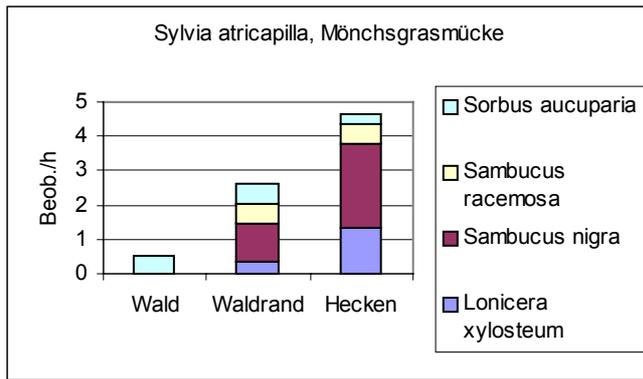


Abb. B-1: Fortsetzung  
 Fig. B-1: continued

### 3.3.2 Einfluss morphologischer Eigenschaften auf die Fruchtwahl

Bei den untersuchten Vogelarten lassen sich kaum einfache lineare Zusammenhänge zwischen der Fruchtwahl durch Vögel und morphologischen Eigenschaften der Fruchtfarbe finden. Signifikante Ergebnisse zeigen sich lediglich bei folgenden Parametern (s. Tab. B-6):

- Die von Amseln im Winter nicht gefressenen Früchte sind schmaler und leichter als die gefressenen.
- Die von Amseln, Mönchsgrasmücken und Gartengrasmücken im Sommer nicht gefressenen Früchte haben einen kleineren Fruchtfleischanteil als die gefressenen.

Tab. B-6: Zusammenhänge zwischen den Fressfrequenzen frugivorer Vogelarten und morphologischen Fruchteigenschaften. Vergleich zwischen gefressenen und nicht gefressenen Früchten mittels U-Test (n.s. = nicht signifikant).

*Tab. B-6: Relation between feeding frequencies of frugivorous birds and morphological fruit characteristics. Statistical analysis: U-test (n.s. = not significant).*

	Höhe	Breite	Masse	Anzahl Kerne	% Fruchtfleisch
<b>Amsel, Sommer</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<b>p&lt;0,01</b>
<b>Amsel, Herbst</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<b>Amsel, Winter</b>	n.s.	<b>p&lt;0,01</b>	<b>p=0,01</b>	n.s.	n.s.
<b>Mönchsgrasmücke, Sommer</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<b>p&lt;0,05</b>
<b>Mönchsgrasmücke, Herbst</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<b>Gartengrasmücke, Sommer</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<b>p&lt;0,05</b>
<b>Rotkehlchen, Sommer</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<b>Rotkehlchen, Herbst</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<b>Singdrossel, Sommer</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<b>Singdrossel, Herbst</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<b>Star, Sommer</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<b>Wacholderdrossel, Herbst</b>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Hinsichtlich der Fruchtfarbe wurde mit dem U-Test überprüft, ob sich die Fressfrequenzen frugivorer Vögel bei roten und orangenen Früchten gegenüber blau-schwarzen und blau-violetten unterscheiden. Dabei wurden bei den oben aufgeführten Arten keine signifikanten Unterschiede gefunden.

Zwar finden sich kaum Anhaltspunkte für lineare Beziehungen zwischen der Fruchtmorphologie und der Beliebtheit der Früchte bei frugivoren Vögeln, allerdings gibt es Hinweise auf nicht-lineare Abhängigkeiten. Eine Betrachtung der Fressfrequenzen (Fressaufenthalte pro Stunde) bei einzelnen Fruchtgrößeklassen zeigt deutliche Muster, die auf eine Bevorzugung bestimmter Fruchtgrößen hindeuten. In Abb. B-2 ist diese Beziehung exemplarisch für die häufigsten Frugivoren dargestellt. Die tatsächlich beobachtete Fressfrequenz wird mit der hypothetisch erwarteten (bei gleicher Bevorzugung aller Fruchtgrößeklassen) verglichen. Durchgängig zeigte sich eine Konzentration der Fressaktivitäten auf mittelgroße Früchte. Lediglich bei Amseln im Winter war eine deutliche Schwerpunktverlagerung auf große Früchte festzustellen.

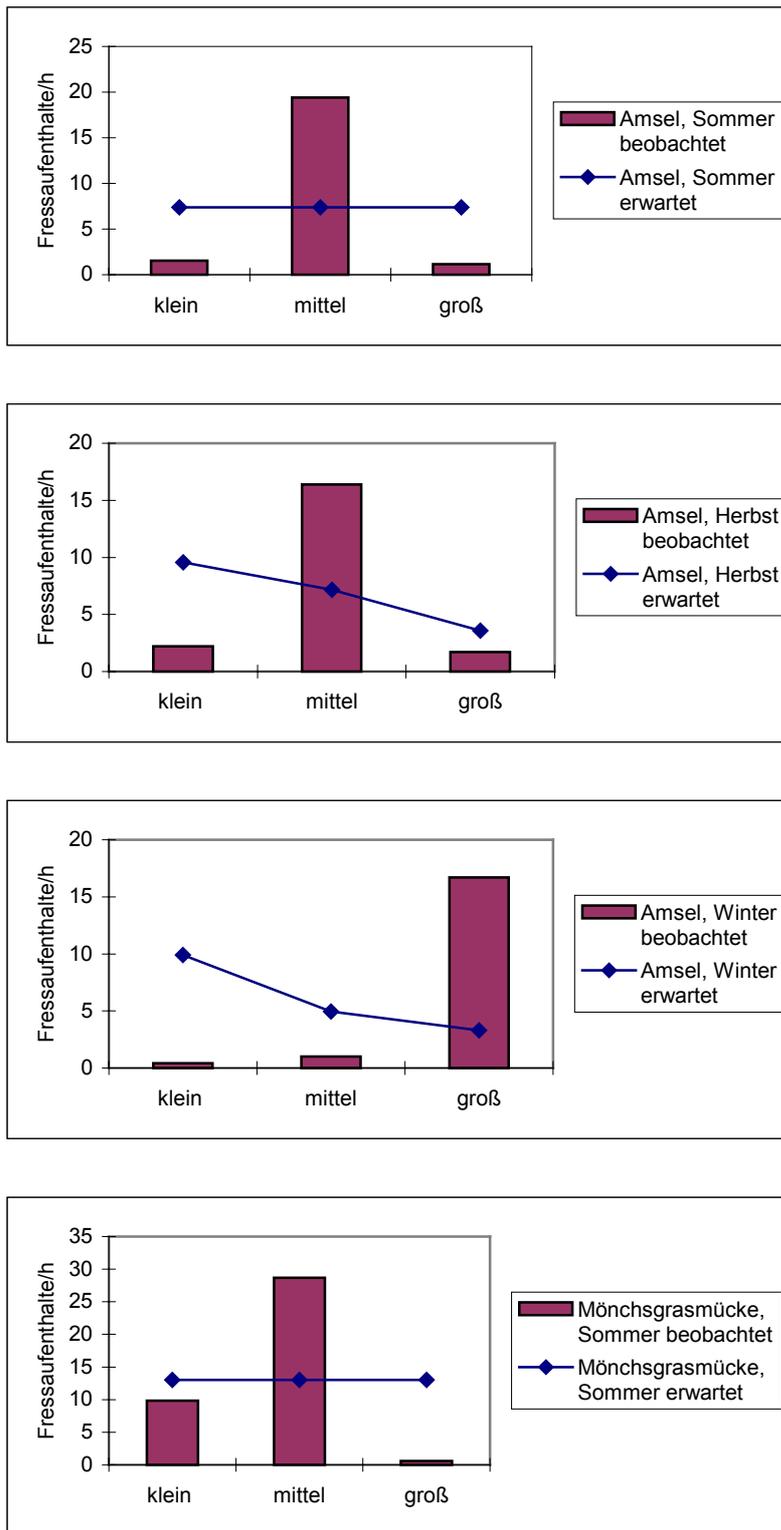


Abb. B-2: Summierte Fressfrequenzen frugivorer Vögel für verschiedene Fruchtgrößen (klein = Breite < 9mm; groß = Breite > 11 mm). Der erwartete Wert gibt die hypothetische Fressfrequenz an, wenn alle Größen gleich häufig gefressen werden würden.

Fig. B-2: Totals of feeding frequencies of frugivorous birds in different classes of fruit size (small fruits = breadth < 9mm; large fruits = breadth > 11mm). Expected value: hypothetical value; if all classes would have been eaten with equal intensity.

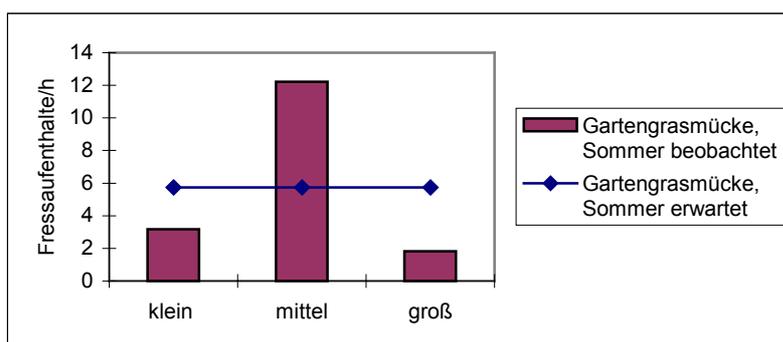
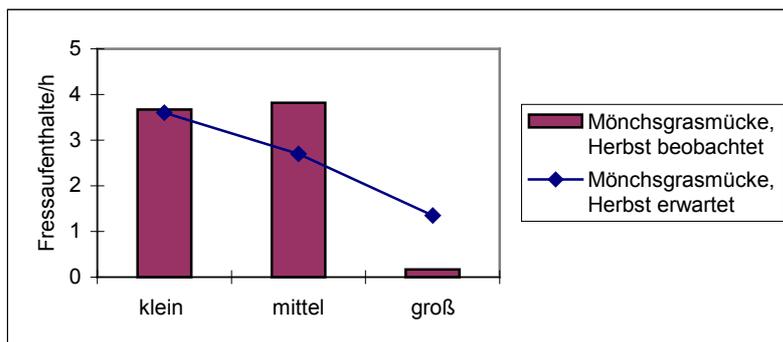


Abb. B-2: Fortsetzung  
 Fig. B-2: continued

### 3.3.3 Einfluss der Fruchtchemie auf die Fruchtwahl

#### Nährstoffe

Ein U-Test wurde analog zu dem Test unter Kap. B 3.3.2, Tab. B-6 hinsichtlich des Nährstoffgehalts im Fruchtfleisch durchgeführt. Es zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen gefressenen und nicht gefressenen Früchten. Dies kann als Indiz dafür angesehen werden, dass auch zwischen Nährstoffgehalt und Fruchtwahl keine einfachen linearen Beziehungen bestehen.

Allerdings bestehen möglicherweise nicht-lineare Beziehungen, worauf die in Abb. B-3 zusammengefassten Ergebnisse hinweisen. Im Sommer fraßen sowohl Amsel als auch Mönchs- und Gartengrasmücke überproportional viele Früchte mit einem mittleren Zuckergehalt. Im Herbst wurden diese allerdings weniger als erwartet gefressen. Diese Befunde sind sicher auch vor dem Hintergrund zu sehen, dass zuckerreiche Früchte tendenziell groß sind, jedoch wenig Fett enthalten.

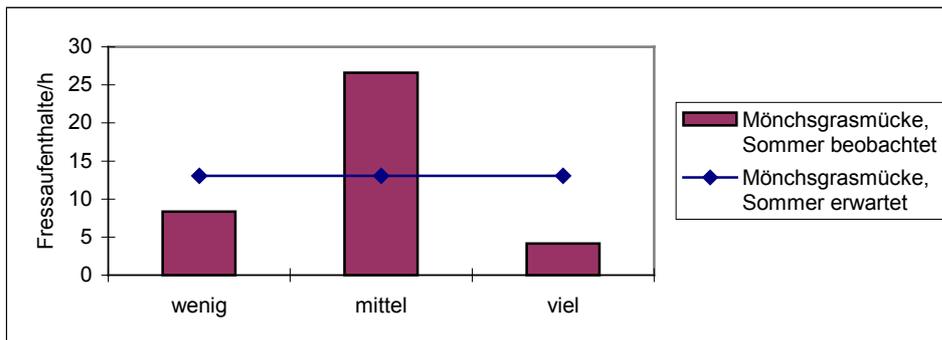
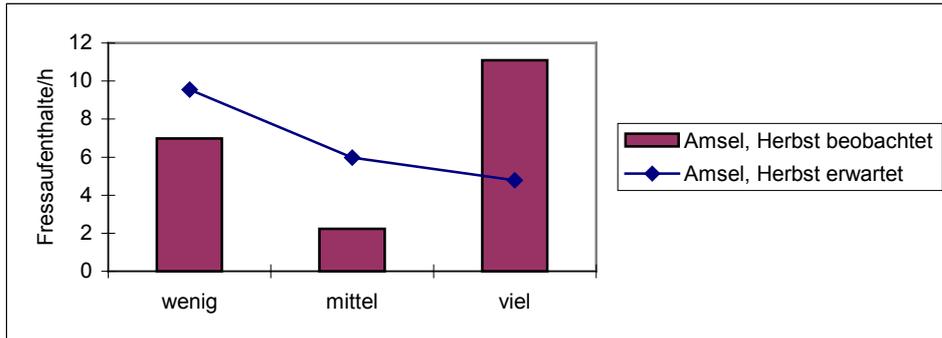
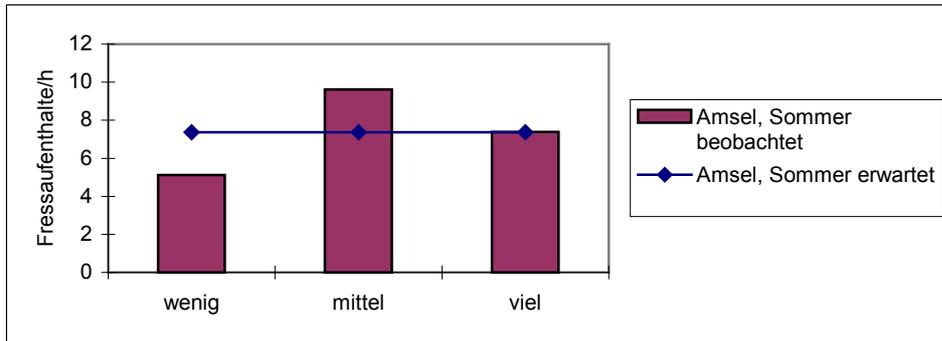


Abb. B-3: Summierte Fressfrequenzen frugivorer Vögel für verschiedene Zuckergehaltsklassen (wenig = Zuckergehalt < 20% der Trockenmasse; viel = Zuckergehalt > 30% der Trockenmasse des Fruchtfleischs). Erwartete Werte: Hypothetischer Wert; wenn alle Klassen gleich häufig gefressen worden wären.

Fig. B-3: Totals of feeding-frequencies of frugivorous birds in different classes of sugar content (low sugar content: < 20% sugar of dry mass of pulp; high content: > 30% sugar of dry mass of pulp). Expected values: Hypothetical value; if all classes would have been eaten in the same intensity.

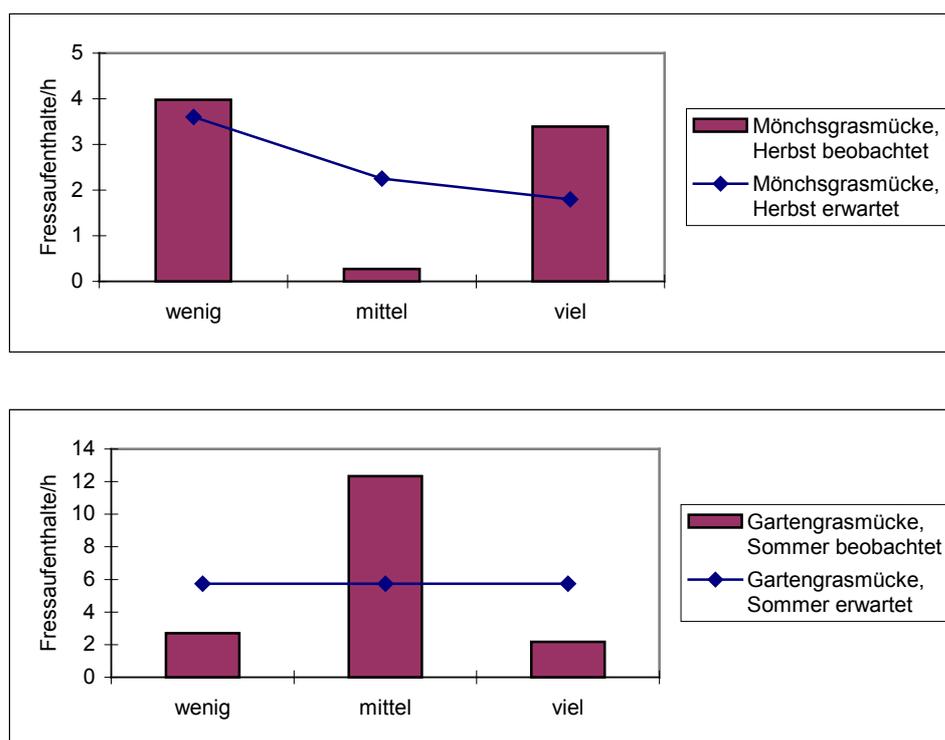


Abb. B-3: Fortsetzung

Fig. B-3: continued

### Sekundäre Pflanzenstoffe und pH-Wert

Hinsichtlich des pH-Wertes wurden mit Hilfe des U-Tests keine Unterschiede zwischen gefressenen und nicht gefressenen Früchten gefunden. Dies gilt sowohl auf Artniveau für die in Tab. B-6 aufgelisteten Vogelarten als auch auf der Ebene des gesamten frugivoren Artenensembles.

Die untersuchten Gruppen sekundärer Pflanzenstoffe - Alkaloide, cyanogene Glykoside, Tannine und Saponine - wurden nur bei einigen der untersuchten Fruchtarten im Fruchtfleisch nachgewiesen. Insbesondere Alkaloide und cyanogene Glykoside traten nur bei so wenigen Arten auf, dass eine detaillierte Analyse, getrennt nach Vogelarten und Jahreszeiten, aus statistischen Gründen nicht sinnvoll erscheint. Die folgenden Analysen stützen sich daher auf die Gesamtheit der analysierten sekundären Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch, wobei nach einem Punktebewertungsschema vorgegangen wird:

- Alkaloide: Da Alkaloide nur qualitativ nachgewiesen wurden, wurde im Falle eines positiven Tests 1 Punkt vergeben.
- Cyanogene Glykoside: Im Falle eines negativen Tests wurden 0 Punkte vergeben, positive Tests wurden mit bis zu 4 Punkten bewertet. Zur Punktevergabe wurde der höchste ermittelte Wert als 100% angesehen. Die Werte, die über 75% des Maximalwertes lagen, erhielten 4 Punkte, Werte über 50% bis 75% erhielten 3 Punkte, Werte über 25% bis 50% erhielten 2 Punkte und Werte über 0% bis 25% erhielten 1 Punkt.
- Tannine: Punktebewertung wie bei cyanogenen Glykosiden.
- Saponine: Die Punktebewertung von 0 bis 4 aus Tab. B-3 wurde übernommen.
- Gesamtgehalt an sekundären Pflanzenstoffen: Die vorgenannten Punkte wurden zur Gesamtsumme addiert.

Aus dieser Berechnung ergibt sich das in Tab. B-7 zusammengefasste Bild.

Da die Kategorisierung des Gehalts an sekundären Pflanzenstoffen in nur wenige Klassen eine sehr feine statistische Auswertung erschwert, wurde mit Hilfe des U-Tests (U-Test bei Rangaufteilung, s. SACHS 1997, S. 388 f., Signifikanzschranken s. Sachs 1997, S. 116) lediglich ermittelt, ob sich von frugivoren Vögeln nicht gefressene Früchte von gefressenen unterscheiden. Dabei ergab sich folgendes Bild:

- Über den gesamten Jahresverlauf betrachtet, weisen nicht gefressene Früchte einen signifikant höheren Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen auf als gefressene ( $U = 46,5$ ;  $m = 8$ ;  $n = 24$ ;  $\check{z} = 2,22$ ;  $p < 0,03$ ).
- Bei einer nach Jahreszeiten differenzierten Analyse konnten keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen nicht gefressenen und gefressenen Früchten gefunden werden. Allerdings bestand zumindest im Sommer und Herbst die deutliche Tendenz, dass die nicht gefressenen Früchte einen höheren Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen aufweisen als die gefressenen (Sommer:  $U = 10$ ;  $m = 4$ ;  $n = 11$ ;  $\check{z} = 1,78$ ;  $p < 0,08$  / Herbst:  $U = 23,5$ ;  $m = 6$ ;  $n = 16$ ;  $\check{z} = 1,86$ ;  $p < 0,07$ ).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass eine Analyse auf der Ebene einzelner morphologischer und chemischer Fruchteigenschaften zwar Tendenzen aufzeigt, welche die Fruchtpräferenzen frugivorer Vögel erklären könnten, jedoch kaum statistisch signifikante Ergebnisse. Da zu erwarten ist, dass sich die Fruchtpräferenzen aus einem komplexen Faktorengewebe ergeben, sollen Modelle zur Erklärung der Präferenzen im folgenden Diskussionskapitel erörtert werden.

Tab. B-7: Sekundäre Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch von Früchten, bewertet nach einer Punkteskala (siehe Text).

Tab. B-7: Secondary plant compounds in the pulp of fruits; scale with relative values.

	Alkaloide <i>alkaloids</i>	Cyanogene Glykoside <i>cyanogene glycosides</i>	Tannine <i>tannins</i>	Saponine <i>saponins</i>	Gesamtsumme <i>sum</i>
<i>Actaea spicata</i>	0	0	0	0	0
<i>Amelanchier lamarckii</i>	0	0	0	0	0
<i>Arum maculatum</i>	0	2	0	0	2
<i>Asparagus officinalis</i>	0	1	0	4	5
<i>Atropa bella-donna</i>	1	0	0	0	1
<i>Berberis vulgaris</i>	1	0	2	3	6
<i>Bryonia dioica</i>	1	0	0	0	1
<i>Callicarpa japonica</i>	0	0	0	3	3
<i>Cornus sanguinea</i>	0	0	0	0	0
<i>Cotoneaster franchetii</i>	0	0	2	2	4
<i>Cotoneaster horizontalis</i>	0	3	2	1	6
<i>Crataegus monogyna</i>	0	0	1	1	2
<i>Crataegus oxyacantha</i>	0	0	2	1	3
<i>Euonymus europaea</i>	0	0	1	0	1
<i>Frangula alnus</i>	0	0	0	2	2
<i>Hedera helix</i>	0	0	0	1	1
<i>Ilex aquifolium</i>	0	0	3	3	6
<i>Ligustrum vulgare</i>	0	0	0	4	4
<i>Lonicera xylosteum</i>	0	0	0	0	0
<i>Lycium barbarum</i>	1	0	0	0	1
<i>Paris quadrifolia</i>	0	0	0	4	4
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	0	0	0	0	0
<i>Phytolacca americana</i>	0	0	0	4	4
<i>Prunus avium</i>	0	0	0	0	0
<i>Prunus laurocerasus</i>	0	2	0	3	5
<i>Prunus padus</i>	0	0	0	0	0
<i>Prunus serotina</i>	0	1	2	1	4
<i>Prunus spinosa</i>	0	0	1	0	1
<i>Pyracantha coccinea</i>	0	0	2	0	2
<i>Rhamnus cathartica</i>	0	0	0	2	2
<i>Ribes rubrum</i>	0	0	0	0	0
<i>Rubus fruticosus</i>	0	0	1	1	2
<i>Rubus ideaus</i>	0	0	2	2	4
<i>Rosa canina</i>	0	0	2	1	3
<i>Sambucus nigra</i>	0	0	0	0	0
<i>Sambucus racemosa</i>	0	0	0	0	0
<i>Solanum dulcamara</i>	1	0	0	3	4
<i>Solanum nigrum</i>	1	0	0	3	4
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	1	1	2
<i>Symphoricarpos albus</i>	0	0	0	0	0
<i>Taxus baccata</i>	0	0	0	0	0
<i>Viburnum lantana</i>	0	0	0	0	0
<i>Viburnum opulus</i>	0	0	0	2	2
<i>Viscum album</i>	0	0	0	3	3

## 4. Diskussion

### **Fruchtpräferenzen: Besitzen die ermittelten Daten Allgemeingültigkeit?**

Zu einer Bewertung der Aussagekraft der hier vorgestellten Ergebnisse ist es notwendig abzuschätzen, inwieweit die ermittelte Fruchtbeliebtheitsskala eine allgemeine Gültigkeit besitzt. Zu dieser Frage wurde bereits in Kapitel A 4 Stellung genommen. Der Vergleich der Daten dieser Arbeit mit denen von SNOW & SNOW (1988) stärkt die Hypothese der Allgemeingültigkeit der Daten. SNOW & SNOW (1988) führten ähnliche Untersuchungen in Südengland über ein Jahrzehnt vor dieser Studie durch. Trotz der großen räumlichen und zeitlichen Distanz stimmen die Beliebtheitsrangfolgen der Früchte in beiden Arbeiten weitgehend überein (s. Tab. A-15).

Dass sich im Rahmen zeitlich begrenzter systematischer Beobachtungen keine vollständige Liste aller Nahrungsfrüchte einer Vogelart erstellen lässt, ist selbstverständlich. Wichtig für die Analyse der Hintergründe der Nahrungswahl ist allerdings auch nur das grobe Muster des Speisezettels einer Art. Dieses Muster dürfte hier - insbesondere für die häufigen Frugivoren - ermittelt worden sein. Nur begrenzte Aussagekraft haben einerseits die Daten von seltenen Arten, da hier nur wenige Beobachtungen zur Verfügung stehen, andererseits von Arten, die zur Bildung großer Schwärme neigen. Bei letzteren, wie z. B. Star und Wacholderdrossel, können einzelne Beobachtungen sehr großer Schwärme beim Fressen einer bestimmten Fruchtart das Gesamtbild verzerren. Dies ist bei der Interpretation der Ergebnisse zu beachten.

### **Fruchteigenschaften: Vergleich mit Literaturdaten**

Sofern der Beliebtheitsgrad einer Frucht überregional übereinstimmt und die Beliebtheit auf morphologischen und chemischen Eigenschaften beruht, sollten diese Fruchteigenschaften auch in verschiedenen Gebieten übereinstimmen. Leider gibt es relativ wenig Vergleichsdaten zu Fruchteigenschaften in der Literatur. Als Vergleich eignen sich die Angaben zur Morphologie südeinglischer Früchte bei SNOW & SNOW (1988) und die umfangreichen chemischen Untersuchungen von HERRERA (1987) bei spanischen Früchten.

Die morphologischen Daten der nordhessischen Früchte stimmen weitgehend mit denen aus Südengland überein, abgesehen von kleineren Abweichungen, die durchaus auch mit regionalen Unterschieden der Pflanzen zu erklären sein könnten (vergl. HAMPE & BAIRLEIN 1999). Bezüglich des Zuckergehaltes der Früchte bestehen keine direkten Vergleichsmöglichkeiten, da in vorliegender Arbeit direkt der Glukose- und Fructosegehalt gemessen wurden, von HERRERA (1987) allerdings der Gehalt an "nicht-strukturellen Kohlenhydraten". Die von HERRERA (1987) ermittelten Werte liegen weit über den Zuckerwerten nordhessischer Früchte. Diese Differenz könnte sich einerseits aus dem möglicherweise höheren Zuckergehalt spanischer Früchte ergeben, andererseits sicher auch aus der völlig verschiedenen Analyseverfahren. Abgesehen von der absoluten Abweichung der Werte aus Nordhessen und Spanien stimmen diese aber in ihrer Rangfolge weitgehend überein.

### **Fruchtpräferenzen und das Modell der optimalen Ernährungsweise**

Die Modellvorstellung der optimalen Ernährungsweise geht davon aus, dass Tiere solche Nahrung bevorzugen, die einen möglichst hohen Energiegewinn pro Zeiteinheit

erbringt, also Nahrung mit einer hohen Profitabilität (s. BAIRLEIN 1996 b, S. 17 ff.). Bevorzugte Nahrung sollte demnach einen hohen Energiegehalt in Form von Fett, Kohlenhydrat oder Protein besitzen sowie leicht zu erbeuten und zu handhaben sein. Das Nahrungserwerbsverhalten mancher Vogelarten, wie z. B. von Muscheln fressenden Austernfischern *Haematopus ostralegus*, lässt sich gut mit dem Optimalitätsmodell erklären (MEIRE & ERVYNCK 1986). Inwieweit der Nahrungserwerb frugivorer Tiere mit dem Optimalitätsmodell erklärt werden kann, ist jedoch kaum untersucht worden (vergl. SIH & CHRISTENSEN 2001, s. aber SCHAEFER 2002).

Eine Reihe von Untersuchungen konnte keine Korrelation zwischen der Profitabilität einer Frucht und den Präferenzen frugivorer Vögel aufzeigen (SORENSEN 1981, HERRERA 1984 b, JOHNSON et al. 1985, FOSTER 1990, SIMONS & BAIRLEIN 1990, WHELAN & WILLSON 1994, LEPCZYK et al. 2000). Ähnlich sind die Ergebnisse dieser Arbeit zu bewerten. Die Profitabilität von mitteleuropäischen Früchten dürfte in erster Linie von deren Energiegehalt bestimmt sein, da die Zeit zur Suche und Handhabung interspezifisch wenig variabel und relativ gering sein dürfte. Vor dem Hintergrund dieser Überlegung sollten Vögel bevorzugt Früchte mit einem hohen Gehalt an Fetten, Kohlenhydraten oder Protein fressen. Die Ergebnisse dieser Arbeit stehen allerdings im Widerspruch zur Theorie des optimalen Nahrungserwerbs, da keine signifikante Korrelationen zwischen den Nahrungspräferenzen und dem Gehalt an Makronährstoffen in Früchten aufgezeigt werden konnten.

Andere Untersuchungen liefern hingegen dem oben genannten widersprechende Ergebnisse und unterstützen die Theorie des optimalen Nahrungserwerbs. So konnten insbesondere Fette als wichtiger positiver Faktor bei der Nahrungswahl frugivorer Vögel identifiziert werden (z. B. JORDANO 1987 b, STILES 1993, HERRERA 1998, BAIRLEIN 2002). IZHAKI (2001) beschreibt Präferenzen frugivorer Vögel für energiereiche Früchte. SCHAEFER (2002) gelang bei neotropischen Vogelarten der Nachweis, dass diese Früchte mit einem höheren Gehalt an Fett, Kohlenhydrat oder Eiweiß bevorzugen. Allerdings untersuchte SCHAEFER (2002) gleichzeitig den Gehalt phenolischer Substanzen. Dabei stellte er zum einen fest, dass der Phenolgehalt die Fruchtwahl negativ beeinflusst. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit der in dieser Arbeit vorgestellten Beobachtung, dass Fruchtarten, die nicht von Vögeln gefressen werden, einen signifikant höheren Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen enthalten. Andererseits wiesen die von SCHAEFER (2002) untersuchten Früchte eine negative Korrelation zwischen dem Phenolgehalt und dem Gehalt an Fett und Kohlenhydraten auf. Eine solche negative Korrelation zwischen dem Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen und dem Nährstoffgehalt konnte in vorliegender Arbeit für mitteleuropäische Früchte nicht nachgewiesen werden. Möglicherweise liegt im variablen Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen ein Schlüssel zum Verständnis der Fruchtpräferenzen und den sehr widersprüchlichen Ergebnissen oben genannter Arbeiten, worauf unten näher eingegangen werden soll.

Obwohl die in vorliegender Arbeit vorgestellten Ergebnisse zum Nährstoffgehalt in Früchten und den Fruchtpräferenzen von Vögeln kein Indiz für einen optimierten Nahrungserwerb liefern, lassen sich dennoch andere Aspekte des Nahrungserwerbs gut mit Hilfe dieser Theorie erklären. Wie in Kapitel D 3.4 gezeigt wird, verweilen Vogelarten, die weite Strecken nach dem Nahrungserwerb zurücklegen, signifikant länger in den jeweiligen Nahrungspflanzen. Bei den sehr weit fliegenden Vogelarten handelt es sich um Bewohner offenerer Habitate. Diese Vögel suchen oft Nahrungspflanzen auf, die isoliert in der offenen Feldflur stehen. Aus energetischer

Sicht sollten sich diese Vögel lange in einer solchen Nahrungspflanze aufhalten, da der erhöhte Energieaufwand zum Erreichen der Pflanze mit einer intensiven Energieaufnahme ausgeglichen werden sollte. Diese Hypothese findet sich hier bestätigt.

### **Ein Modell zur Erklärung der Fruchtpräferenzen**

Wie bereits oben erwähnt wurde, bestehen offensichtlich keine einfachen linearen Zusammenhänge zwischen einzelnen Fruchteigenschaften und den Nahrungspräferenzen frugivorer Vögel. Es erscheint plausibel, dass die Fruchtwahl vom komplexen Zusammenspiel verschiedener Faktoren bestimmt wird (BAIRLEIN 1996 b). Im Folgenden wird ein Modell vorgestellt, das die unterschiedliche Beliebtheit verschiedener Früchte bei mitteleuropäischen Vögeln erklären kann. Dieses Modell basiert auf der Annahme, dass Zucker, Fett und sekundäre Pflanzenstoffe die Schlüsselfaktoren bei der Fruchtwahl frugivorer Vögel sind.

Zucker und Fette werden hier als positive Faktoren für die Nahrungswahl bewertet, womit die Theorie der optimalen Ernährungsweise Grundlage für das vorgestellte Modell ist. Zucker bilden bei den meisten Früchten den quantitativ bedeutsamsten Makronährstoff (s. Tab. B-2) und sind Hauptenergielieferant für viele Organe eines Vogels (BEZZEL & PRINZINGER 1990, S. 167). Fette konnten in mehreren Studien als relevanter Faktor bei der Nahrungswahl identifiziert werden (z. B. JORDANO 1987 b, BAIRLEIN 1990 a, STILES 1993, HERRERA 1998, BAIRLEIN 2002). Grundsätzlich könnte auch ein positiver Einfluss von Proteinen auf die Nahrungswahl vermutet werden. Dass diese im vorgestellten Modell nicht berücksichtigt werden, beruht auf folgenden Überlegungen: Mitteleuropäische Früchte enthalten zum einen relativ wenig Protein (s. Tab. B-2), zum anderen ist der Proteinbedarf frugivorer Vögel offenbar relativ niedrig, und Vögel wie die Gartengrasmücke können sich innerhalb weniger Tage an eine erhöhte Proteindichte adaptieren (BAIRLEIN 1990 b). Darüber hinaus spricht ein methodisches Problem gegen die Berücksichtigung der Proteinwerte, denn die in Tab. B-2 aufgeführten Proteinwerte könnten in Einzelfällen durch einen hohen Gehalt an stickstoffhaltigen sekundären Pflanzenstoffen verursacht worden sein.

Sekundäre Pflanzenstoffe werden hier als negativer Faktor bei der Nahrungswahl frugivorer Vögel angesehen. Dass sekundäre Pflanzenstoffe für viele Tierarten giftig sind und somit Kosten für die Entgiftung bei einem Konsumenten verursachen, bzw. die Verdaubarkeit der Nahrung verringern können, wodurch diese weniger profitabel wird, ist gut bekannt. Ihre Funktion wird daher oft im Schutz gegen Herbivore gesehen (z. B. JANZEN 1979, GREIG-SMITH & WILSON 1985, ROBBINS et al. 1987, HOWE & WESTLEY 1988, WINK et al. 1993, HARBORNE 1995, S. 191 ff., ALCOCK 1996, S. 246 f., GUGLIELMO et al. 1996).

Eine Analyse der Fruchtpräferenzen frugivorer Vögel unter Berücksichtigung von Makronährstoffen und sekundären Pflanzenstoffen wurde bisher nur sehr selten vorgenommen (CIPOLLINI & LEVEY 1997 b, 1997 c, SCHAEFER 2002). Lediglich SCHAEFER (2002) hat dabei eine größere Anzahl von Früchten berücksichtigt. In seiner Arbeit konnte gezeigt werden, dass neotropische Vögel hohe Gehalte an phenolischen Substanzen in Früchten meiden. Eine Meidung solcher Substanzen in den Samen der Esche *Fraxinus excelsior* durch granivore Dompfaffe *Pyrrhula pyrrhula* konnten GREIG-SMITH & WILSON (1985) nachweisen.

In vorliegender Arbeit werden nach Kenntniss des Autors erstmals mehrere Gruppen sekundärer Pflanzenstoffe berücksichtigt, und diese Analyse wird erstmals im größeren Rahmen bei mitteleuropäischen Arten durchgeführt. In der nachfolgend erläuterten Modellvorstellung wird davon ausgegangen, dass die Kosten für die Detoxifizierung sekundärer Pflanzenstoffe durch einen hohen Nutzen (hoher Fett- und/oder Zuckergehalt) aufgehoben werden können (vergl. SMALLWOOD & PETERS 1986).

### **Das Erklärungsmodell: Berechnung einer Punkteskala für Früchte**

Im untersuchten Modell wird eine Punkteskala entworfen, die den Zucker- und Fettgehalt des Fruchtfleisches als Basiswert besitzt. Da in diesem Modell davon ausgegangen wird, dass Vögel sowohl sehr zuckerreiche als auch sehr fettreiche Früchte bevorzugen, werden diese Werte als Basiswerte für die Punkteberechnung herangezogen (Beispiel: Frucht A: Zuckeranteil 59%, Fettanteil 5% ergibt als Summe 64 Punkte). Zu beachten ist, dass nicht zu allen Fruchtarten Werte zum Fettanteil vorliegen. Da dieser bei den meisten Früchten aber relativ gering ist, dürfte der daraus resultierende Fehler klein sein.

In einem zweiten Schritt werden von der Basispunktezahl Punkte für sekundäre Pflanzenstoffe abgezogen. Hierzu dienen die in Tab. B-3 angegebenen Werte als Ausgangswerte. Für einen Nachweis von Alkaloiden im Fruchtfleisch werden 10 Punkte abgezogen. Bezüglich Saponine, Tannine und cyanogene Glykoside wird der jeweils höchste gemessene Wert mit 100% gleichgesetzt, Werte über 75% bis 100% erhalten 40 Punkte Abzug, Werte über 50% bis 75% erhalten 30 Punkte Abzug, Werte über 25% bis 50% erhalten 20 Punkte Abzug und Werte über 0% bis 25% erhalten 10 Punkte Abzug. Aus dieser Berechnung ergeben sich die in Tab. B-8 dargestellten Punktebewertungen für Früchte. Es ist erkennbar, dass die Werte aus Tab. B-7 in diesem Modell mit dem Faktor 10 multipliziert wurden. Dies geschah, um die Punkte für sekundäre Pflanzenstoffe auf ein ähnliches Skalenniveau zu bringen wie die für Fett und Zucker.

Führt man mit den Werten aus Tab. B-8 und den Fressfrequenzen der Vögel eine Korrelationsanalyse durch, so ergeben sich statistisch signifikante Korrelationen: Die Fressfrequenzen der gesamten frugivoren Vogelgilde sind über das ganze Jahr hinweg betrachtet statistisch signifikant mit den oben angegebenen Punktwerten korreliert ( $r_s=0,600$ ;  $n=32$ ;  $p<0,001$ ). Dieses Ergebnis könnte allerdings theoretisch auch durch jahreszeitliche Faktoren beeinflusst worden sein, da winterreife Früchte niedrigere Punktwerte haben könnten und gleichzeitig die Fressfrequenzen im Winter aufgrund geringerer Vogelabundanz niedriger sein könnten. Um den möglichen Einfluss der Jahreszeiten auszuschließen, muss eine nach Jahreszeiten differenzierte Analyse durchgeführt werden. Auch bei dieser Analyse zeigen sich wieder statistisch signifikante Ergebnisse:

- Sommer: Die Fressfrequenzen sind signifikant positiv mit den Punktwerten korreliert ( $r_s=0,612$ ;  $n=15$ ;  $p<0,05$ ).
- Herbst: Die positive Korrelation ist im Herbst zwar vorhanden, aber nicht statistisch signifikant ( $r_s=0,275$ ;  $n=17$ ; n.s.). Dies ist in erster Linie auf die Befunde bei *Lonicera xylosteum* und *Rubus fruticosus* zurückzuführen. Beide Früchte haben relativ hohe Punktwerte, wurden aber selten, bzw. nie gefressen. Hierbei ist zu beachten, dass bei diesen Pflanzen im Herbst ausschließlich im Wald stehende Büsche beobachtet werden konnten, da frei stehende größtenteils von Vögeln abgeerntet waren. Waldstandorte wurden aber im Herbst grundsätzlich selten von

frugivoren Vögeln aufgesucht (s. Abb. B-1). Führt man die statistische Analyse ohne Pflanzen, die im Wald standen, durch, so ergibt sich ebenfalls eine statistisch signifikante Korrelation zwischen Fressfrequenzen und Punktwerten ( $r_s=0,648$ ;  $n=15$ ;  $p<0,05$ ).

- Winter: Die Fressfrequenzen sind signifikant positiv mit den Punktwerten korreliert ( $r_s=0,881$ ;  $n=6$ ;  $p=0,01$ ).
- Frühling: Da nur 3 fruchtende Pflanzenarten beobachtet wurden, ist keine statistische Korrelationsanalyse möglich. Allerdings entspricht die Rangfolge der Fressfrequenzen genau der Rangfolge der Punktwerte, so dass ebenfalls von einer positiven Korrelation ausgegangen werden kann.

Diese Korrelationen spiegeln sich zum Teil auch bei einer Betrachtung auf Artniveau wider. Allerdings ist hier zu beachten, dass eine Korrelationsanalyse nur bei häufigen und ausgeprägt frugivoren Arten sinnvoll ist. Werden von einer Art sehr viele Fruchtarten nicht gefressen (entspricht vielen gleichen Rangzahlen bei der Rangkorrelation nach Spearman), so ist es sehr unwahrscheinlich, statistisch signifikante Ergebnisse zu erhalten. Wie Tab. B-9 zeigt, bestehen auf Artniveau zwar deutliche Tendenzen, jedoch kaum signifikante Korrelationen. Auch bei diesen Arten ist die relativ große Anzahl nicht gefressener Arten zu beachten, was den Erhalt signifikanter Ergebnisse unwahrscheinlicher macht.

Als Fazit lässt sich festhalten, dass das vorgestellte Modell eine gute Erklärung für die Fruchtpräferenzen mitteleuropäischer Vögel liefert. Das Zusammenspiel von Fett- und Zuckergehalt als positiven Faktoren mit dem Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen als negativem Faktor bestimmt die Beliebtheit einer Frucht bei Frugivoren. Proximater Faktor dürfte dabei der Geschmack der Frucht sein. Vögel bevorzugen demnach süße und/oder fettige Früchte, meiden aber bittere und/oder saure (pH-Wert und Tanningehalt sind positiv korreliert, s. Kapitel B 3.2). Eine Betrachtung auf der Ebene der ultimativen Faktoren lässt vermuten, dass frugivore Vögel Früchte mit einem hohen Nutzen (hoher Energiegehalt in Form von Zucker und Fett) und möglichst geringen Kosten (Abbau sekundärer Pflanzenstoffe im Körper) bevorzugen. Das hier vorgestellte Modell zur Fruchtwahl entspricht demnach einem Optimalitätsmodell, das sich von dem klassischen Modell des optimalen Nahrungserwerbs aber durch die Berücksichtigung der Kosten durch Detoxifizierungsprozesse im Körper unterscheidet.

Tab. B-8: Bewertung des Fruchtfleischs von Früchten nach einem Punktesystem (Berechnung siehe Text). Die Werte dienen als Berechnungsgrundlage für ein Modell zur Erklärung der Früchtepräferenzen von Vögeln.

*Tab. B-8: Classification for the determination of the potential grade of preference of fruit pulp. This classification acts as the basis of a model for determination of the fruit preferences of avian frugivores. The values are calculated as follows: Proportion of sugar and fat - 10 (if alkaloids are present) - 10 up to -40 (depending on the amount, if tannins are present) - 10 up to -40 (depending on the amount, if cyanogene glycosides are present) - 10 up to -40 (depending on the amount, if saponins are present). Potentially more preferred fruits should have higher values (see column "Summe").*

Frucht	Zucker + Fett	Alkaloide	Cyanogene Glykoside	Tannine	Saponine	Summe
Actaea spicata	2,86	0	0	0	0	2,86
Amelanchier lamarckii	44,11	0	0	0	0	44,11
Arum maculatum	26,51	0	-20	0	0	6,51
Atropa bella-donna	62,26	-10	0	0	0	52,26
Berberis vulgaris	33,91	-10	0	-20	-30	-26,09
Bryonia dioica	16,06	-10	0	0	0	6,06
Callicarpa japonica	15,04	0	0	0	-30	-14,96
Cornus sanguinea	35,36	0	0	0	0	35,36
Cotoneaster franchettii	15,03	0	0	-20	-20	-24,97
Cotoneaster horizontalis	2,19	0	-30	-20	-10	-57,81
Crataegus monogyna	16,85	0	0	-10	0	6,85
Crataegus oxyacantha	10,63	0	0	-20	0	-9,37
Euonymus europaea	1,85	0	0	-10	0	-8,15
Frangula alnus	47,03	0	0	0	-20	27,03
Hedera helix	42,63	0	0	0	-10	32,63
Ilex aquifolium	39,89	0	0	-30	-30	-20,11
Ligustrum vulgare	27,08	0	0	0	-40	-12,92
Lonicera xylosteum	25,48	0	0	0	0	25,48
Paris quadrifolia	13,44	0	0	0	-40	-26,56
Parthenocissus quinquefolia	21,07	0	0	0	0	21,07
Prunus avium	37,39	0	0	0	0	37,39
Prunus avium duralis	47,82	0	0	0	0	47,82
Prunus laurocerasus	29,52	0	-20	0	0	9,52
Prunus padus	24,03	0	0	0	0	24,03
Prunus serotina	35,56	0	-10	-20	0	5,56
Prunus spinosa	21,43	0	0	-10	0	11,43
Pyracantha coccinea	13,29	0	0	-20	0	-6,71
Rhamnus cathartica	33,79	0	0	0	-20	13,79
Ribes rubrum	25,26	0	0	0	0	25,26
Rosa canina	22,30	0	0	-20	0	2,30
Rubus fruticosus	39,02	0	0	-10	0	29,02
Rubus ideaus	31,77	0	0	-20	0	11,77
Sambucus nigra	20,31	0	0	0	0	20,31
Sambucus racemosa	28,93	0	0	0	0	28,93
Solanum dulcamara	17,6	-10	0	0	-30	-22,4
Solanum nigrum	26,73	-10	0	0	-30	-13,27
Sorbus aucuparia	15,11	0	0	-10	0	5,11
Symphoricarpos albus	54,78	0	0	0	0	54,78
Taxus baccata	70,75	0	0	0	0	70,75
Viburnum lantana	57,84	0	0	0	0	57,84
Viburnum opulus	40,54	0	0	0	-20	20,54
Viscum album	31,28	0	0	0	-30	1,28

Tab. B-9: Korrelationen zwischen den Fressfrequenzen frugivorer Vögel und den Punktwerten mitteleuropäischer Früchte. Die Punktwerte ergeben sich aus Zucker- und Fettgehalt (positive Werte) und dem Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen (negative Werte), Erläuterungen siehe Text.  $r_s$  = Korrelationskoeffizient nach Spearman.

Tab. B-9: Correlation between the feeding frequencies of frugivorous birds and the values (calculated from sugar, fat as positive factors and secondary plant compounds as negative factors) of fruit pulp.  $r_s$  = Spearman's rho.

	n	$r_s$	Signifikanz (zweiseitige Fragestellung)
<i>Turdus merula</i> , Sommer	15	$r_s = 0,571$	$p < 0,05$
<i>Turdus merula</i> , Herbst	17	$r_s = 0,148$	n.s.
<i>Turdus merula</i> , Winter	8	$r_s = 0,190$	n.s.
<i>Sylvia atricapilla</i> , Sommer	15	$r_{sB} = 0,511$	$p < 0,01$ ; n.s.
<i>Sylvia atricapilla</i> , Herbst	17	$r_{sB} = 0,466$	$p < 0,1$ ; n.s.
<i>Sylvia borin</i> , Sommer	15	$r_s = 0,519$	$p < 0,01$ ; n.s.
<i>Turdus philomelos</i> , Sommer	15	$r_s = 0,204$	n.s.
<i>Turdus philomelos</i> , Herbst	17	$r_s = 0,312$	n.s.

### Gründe für interspezifische Unterschiede in der Fruchtwahl

Noch nicht erklärt wird durch das Modell, warum interspezifische Unterschiede in den Fruchtpräferenzen bestehen. Eine einfache und naheliegende Erklärung ist die Fruchtgröße. Kleine Vögel (Gattungen *Sylvia*, *Erithacus*, *Phoenicurus* und *Ficedula*) fressen größere Früchte (über 9,3 mm Durchmesser) seltener als größere Vögel (Gattungen *Turdus*, *Sturnus*, *Corvus*, *Pica* und *Garrulus*) (U-Test:  $U = 17$ ;  $n = 9$ ;  $m = 9$ ;  $p = 0,05$ ). Unberücksichtigt bei dieser Analyse sind die *Rubus*-Arten, da sich deren Früchte aus vielen kleinen, leicht ablösbaren Früchten zusammensetzen. HERRERA (1984 a), WHEELWRIGHT (1985), DEBUSSCHE & ISENMANN (1989), JORDANO (1995) und GITHIRU et al. (2002) gelangen zu einem ähnlichen Ergebnis. Als Erklärung geben sie die Begrenzung der Schnabelweite an, welche die Aufnahme großer Früchte limitiert. Allerdings darf die Schnabelweite nicht als absolute Limitierung bei der Nahrungsaufnahme angesehen werden. Vögel picken Früchte, die nicht ganz heruntergeschluckt werden können, oftmals an.

### Weitere relevante Faktoren bei der Fruchtwahl

Wenngleich das oben beschriebene Modell einen groben Rahmen zur Erklärung der Fruchtpräferenzen vorgibt, spielt im Einzelfall sicher eine Vielzahl weiterer Faktoren eine Rolle. So können Vögel nicht nur die übergeordneten Nährstoffklassen unterscheiden, sondern wählen ihre Nahrung in manchen Fällen nach wesentlich subtileren Merkmalen aus, z. B. nach dem Gehalt an langkettigen, ungesättigten Fettsäuren, dem Vorhandensein ganz bestimmter Aminosäuren oder dem Verhältnis von Makronährstoffen zueinander (MURPHY & KING 1987, BAIRLEIN 1991, BAIRLEIN 1993, BAIRLEIN & SIMONS 1992, MCWILLIAMS et al. 2002, SCHAEFER 2002). Hinsichtlich der Nährstoffe sind Vögel imstande, selbst kleine Unterschiede im Gehalt aufzuspüren. Wie Volierenexperimente gezeigt haben, vermögen sie

Unterschiede im Bereich zwischen 2 und 2,5 % des Gehaltes an Kohlenhydraten, Proteinen und Fetten zu erfassen (LEVEY 1987, BAIRLEIN 1990 b, SCHAEFER 2002).

Darüber hinaus sind Interaktionen zwischen sekundären Pflanzenstoffen untereinander und mit Nährstoffen bei der Nahrungswahl zu erwarten. So zeigten VILLALBA et al. (2002) eine Reihe solcher Interaktionen bei Lämmern auf. GOLDSTEIN & SPENCER (1985) wiesen die Inhibition der Cyanogenese durch Tannine nach. Vor diesem Hintergrund wäre auch denkbar, dass unterschiedliche Früchte gefressen werden, um potenzielle negative Effekte der sekundären Pflanzenstoffe anderer Früchte zu unterdrücken. Ein solches Verhalten, das funktionell der Geophagie ähneln würde (WINK et al. 1993, GILARDI et al. 1999), hätte zur Konsequenz, dass der Fruchteverzehr nicht nur bezogen auf die Profitabilität der Frucht an sich, sondern im Kontext der gesamten Fruchtausstattung eines Habitats gesehen werden müsste.

Eine weitere Komplexizität erfährt die Nahrungswahl dadurch, dass sekundäre Pflanzenstoffe nicht in jedem Fall als Deterrenzien wirken müssen. So stellten z. B. STRUEMPF et al. (1999) keinen Einfluss des cyanogenen Glykosids Amygdalin auf die Nahrungswahl des Zedernseidenschwanzes *Bombycilla cedrorum* fest. BAIRLEIN (1996 a) vermutet darüber hinaus eine stimulierende Wirkung bestimmter sekundärer Pflanzenstoffe auf die Nahrungswahl, was durch Untersuchungen von ETTINGER & KING (1981) und TSAHAR et al. (2002) unterstützt wird.

Neben den chemischen Eigenschaften der Früchte spielt sicherlich die Fruchtfarbe eine bedeutende Rolle bei der Fruchterkennung der Vögel. Bei einer groben Schematisierung nach blauen und blau-schwarzen gegenüber roten und orangenen Früchten konnten in dieser Arbeit keine Zusammenhänge zu den Fruchtpräferenzen gefunden werden. Bei den zahlreichen Versuchen, solche Zusammenhänge zu entdecken, sind bisher auch in anderen Arbeiten keine eindeutigen Ergebnisse gefunden worden (z. B. WILLSON & MELAMPY 1983, MURRAY et al. 1993, WILLSON & WHELAN 1990 b, WHELAN & WILLSON 1994). Allerdings gehen alle diese Ansätze, wie auch der in der vorliegenden Arbeit, von einem subjektiven menschlichen Farbempfinden aus, das auf trichromatischem Sehen beruht. Vögel sehen allerdings möglicherweise völlig unterschiedliche Farben, da zumindest einige die Fähigkeit zum Ultraviolett-Sehen besitzen können (z. B. BURCKHARDT 1982, BURCKHARDT & MAIER 1989, BURCKHARDT 1996). Nach HONKAVAARA et al. (2002) ist das tetrachromatische Sehen wahrscheinlich eine unter terrestrischen Vertebraten ursprüngliche Eigenschaft. So verwundert es nicht, dass alle 35 bisher darauf hin untersuchten tagaktiven Vogelarten höchstwahrscheinlich UV-sichtig sind. Vor dem Hintergrund dieser Erkenntnisse erscheint eine objektive Beschreibung der Fruchtfarben mittels Reflektionsspektren geboten, wie sie SUMNER & MOLLON (2000) und SCHMIDT (2002) durchgeführt haben. SCHMIDT (2002) fand bei Mönchsgrasmücken eine genetische Prädisposition für die Präferenz von roten Früchten, die aber durch spätere Erfahrungen aufgehoben wird. Fruchtfarben dienen demnach in erster Linie als auffällige Anzeiger reifer Früchte, wobei sich rote und schwärzliche Früchte als am auffälligsten erwiesen.

### **Ökologische Bedeutung der Frugivorie für mitteleuropäische Vögel**

Die Bevorzugung von Früchten mit ganz bestimmten Inhaltsstoffen wirft die Frage nach der ökologischen Bedeutung der Frugivorie für mitteleuropäische Vögel auf. Der enorme Fruchtverzehr vieler Zugvogelarten direkt vor und während des Herbstzuges legt eine Beziehung zur Zugfettdeposition nahe (erste Vermutungen schon bei SCHMIDT 1964). BAIRLEIN (1991), BAIRLEIN & SIMONS (1992) und BAIRLEIN & HAMPE (1998) konnten bei

Mönchs- und Gartengrasmücken die besondere Bedeutung bestimmter Früchte, insbesondere des Schwarzen Holunders, nachweisen. Die Vögel konnten mit zusätzlicher Fruchtnahrung die zeitliche Fettdeposition verbessern. Früchte erscheinen für ziehende Vögel als günstige Nahrung, weil sie auch in unbekannter Umgebung mit geringem Aufwand leicht auffindbar sind (BAIRLEIN & GWINNER 1994). Sie enthalten einfache Zucker, die eine schnell zugängliche Energiequelle darstellen, was besonders für Langstreckenzieher wichtig ist, deren Verdauungstrakt zur Zugzeit reduziert und dadurch weniger leistungsfähig sein kann (HUME & BIEBACH 1996, BIEBACH 1998). Außerdem enthalten Früchte langkettige (C-18) ungesättigte Fettsäuren, die einen Hauptbestandteil des Fetts ziehender Sylviiden bilden (BAIRLEIN 1991, MCWILLIAMS et al. 2002). So sind folgerichtig einige besonders zucker- und fettreiche Früchte (z. B. *Taxus baccata* und *Hedera helix*) eine außerordentlich beliebte Vogelnahrung. Auf der anderen Seite zeichnen sich andere sehr beliebte Früchte, wie *Sambucus nigra* und *Sorbus aucuparia* nicht durch einen besonders hohen Fett- und/oder Zuckergehalt aus. Möglicherweise spielen hier sekundäre Pflanzenstoffe eine Rolle als Stimulanzien. So konnten BAIRLEIN & SIMONS (1992) zeigen, dass offenbar bisher nicht näher bestimmte Substanzen im wässrigen Extrakt von *Sambucus nigra* eine besondere Bedeutung bei der Fettdeposition - und möglicherweise auch bei der Nahrungswahl - haben.

Holunderblüten und auch einige Früchte werden vom Menschen traditionell als Antidiabetikum genutzt. In Experimenten mit Kleinsäugetieren konnten Insulin-ähnliche und Insulin-freisetzende Wirkungen dieser Pflanzenteile aufgezeigt werden (z. B. GRAY et al. 2000, AHMED et al. 2001, MIURA et al. 2001, ATTELE et al. 2002). Vor diesem Hintergrund erscheint es sehr wahrscheinlich, dass bestimmte sekundäre Pflanzenstoffe auch den Stoffwechsel eines Vogels tiefgreifend beeinflussen können. Dies gilt insbesondere bei Aufnahme großer Mengen von Fruchtfleisch (nach BAIRLEIN, 1996 a, nehmen z. B. wildlebende Mönchsgrasmücken, die sich von Schwarzem Holunder ernähren, täglich nahezu 1 g Tannine auf!). Zur Frage, welche Pflanzenstoffe diesbezüglich bedeutsam sind, besteht noch Forschungsbedarf. Interessant wäre vornehmlich die Untersuchung von Früchten, die trotz niedrigen Nährstoffgehalts stark präferiert werden, wie *Sambucus nigra* und *Sorbus aucuparia*.

Neben der Bedeutung von Früchten während der Zugzeiten ist die teils lebensnotwendige Bedeutung während des Winters hervorzuheben. Aufgrund von Frost und Schneebedeckung stehen vielen Vögeln über längere Perioden nur Früchte als Nahrung zur Verfügung. Arten wie der Seidenschwanz und die Misteldrossel scheinen sehr gut an diese Ernährung angepasst zu sein (BERTHOLD 1976 b, SNOW & SNOW 1988). Während anhaltenden Frostes wurde im Untersuchungsgebiet über Tage hinweg massenweise Losung von Amseln und Wacholderdrosseln gefunden, die ausschließlich die Reste von Hagebutten enthielten (s. auch THÉRY 1984, SORENSEN 1981). Nicht zuletzt weist die Verteidigung von Früchten durch Misteldrosseln und Wacholderdrosseln im Winter auf die Bedeutung der Fruchtnahrung zu dieser Jahreszeit hin (TYE 1986, SNOW & SNOW 1988, eig. Beob.).

Des Weiteren dürften Früchte für junge und mausernde Vögel eine geeignete Nahrung sein, da sie für die unerfahrenen Jungvögel und die in der Bewegung eingeschränkten mausernden Tiere eine leicht zu erreichende Nahrungsquelle darstellen. Inwieweit mausernde Vögel ihren erhöhten Energiebedarf oder eventuell auch das Bedürfnis nach bestimmten Aminosäuren durch Früchte decken können, ist unklar.

Als Nestlingsnahrung erscheinen Früchte ungeeignet, da sie meist proteinarm sind und so den Nahrungsbedürfnissen der Jungvögel nicht gerecht werden (BERTHOLD 1976 c, 1977). Dennoch wird hin und wieder über eine intensive Fütterung von Nestlingen mit Früchten

berichtet (z. B. BIERLI 1938, LÖHRL 1957, NEUENSTEIN 1957, WEINZIERL 1961, RUSCHKE 1963, EPPRECHT 1964, SCHMIDT 1964, DOERBECK 1966, MACKRODT 1973, MARTIN 1978, BAIRLEIN 1982, LÜBCKE & FURRER 1985, MELLIGER 1985/86). BERTHOLD (1976 c) sieht dieses Verhalten als Notbehelf bei Nahrungsmangel an, das insbesondere bei späten Bruten zu beobachten ist.

## 5. Zusammenfassung

Frugivore Vögel konsumieren Früchte nicht wahllos, sondern bevorzugen bestimmte Arten. Ziel dieser Studie war es, die Fruchtpräferenzen mitteleuropäischer frugivorer Vögel im Freiland zu ermitteln sowie relevante Faktoren für diese Präferenzen zu bestimmen.

Zur Ermittlung der Fruchtwahl wurden fruchtende Gehölze zwischen dem 1. Juni 1997 und dem 31. Dezember 1999 im nordhessischen Bergland beobachtet. Im Rahmen dieser standardisierten Beobachtungen wurden sämtliche Aktivitäten frugivorer Vögel an den Pflanzen protokolliert. Aus den Daten wurden Fressfrequenzen (Aufenthalte zur frugivoren Nahrungsaufnahme pro Stunde) errechnet. Diese relativen Werte galten als Maß für die Beliebtheit einer Fruchtart für eine Vogelart.

Die Früchte wurden im Untersuchungsgebiet gesammelt, im Labor vermessen und chemischen Analysen unterzogen. Im einzelnen wurde der Anteil folgender Stoffe im Fruchtfleisch analysiert: Zucker, Tannine, cyanogene Glykoside, Saponine, Alkaloide, Säuren (pH-Wert). Angaben über Fett- und Proteingehalt wurden der Literatur entnommen. Eine Korrelationsanalyse zwischen den gemessenen Parametern ergab einen signifikanten positiven Zusammenhang zwischen der Fruchtgröße (Länge, Breite, Masse) und dem Zuckergehalt und eine signifikant negative Korrelation zwischen der Fruchtgröße und dem Fettgehalt.

Hinsichtlich der Suche nach bestimmenden Faktoren für die Fruchtwahl zeigte sich zunächst, dass Pflanzen im Unterwuchs geschlossener Wälder von allen Vogelarten seltener aufgesucht wurden als artgleiche Pflanzen am Waldrand oder in der halboffenen Landschaft.

Bei einer Untersuchung der Frage, inwiefern sich von einer Vogelart gefressene von nicht gefressenen Früchten unterscheiden, ergaben sich nahezu keine signifikanten Ergebnisse, solange einzelne Parameter betrachtet wurden. Allerdings wiesen nicht gefressene Früchte einen signifikant höheren Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen (Summe aus Tanninen, Saponinen, cyanogenen Glykosiden und Alkaloiden) auf als Früchte, die von Vögeln gefressen wurden.

Ein gutes Erklärungsmodell für die Fruchtpräferenzen ist die Hypothese, dass das Zusammenspiel von Fett- und Zuckergehalt (als positiver Faktor) mit dem Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen (als negativer Faktor) die Nahrungswahl steuern. In diesem Modell wurden für den Fett- und Zuckergehalt des Fruchtfleisches positive Punkte vergeben (je nach prozentualem Gehalt), für sekundäre Pflanzenstoffe hingegen negative Punkte. Auf der Ebene aller frugivoren Vogelarten ergab sich über das gesamte Jahr betrachtet eine signifikant positive Korrelation zwischen den Fressfrequenzen und den Punkten für eine bestimmte Frucht. Diese positive Korrelation ergab sich auch bei einer nach Jahreszeiten differenzierten Betrachtung, war aber im Herbst nur dann signifikant, wenn Nahrungspflanzen an Waldstandorten nicht berücksichtigt wurden.

Dieses Modell betrachtet sekundäre Pflanzenstoffe generell als Deterrenzien. Diskutiert wird jedoch eine Funktion bestimmter, noch zu analysierender Stoffe als Stimulanzen. Diese könnten die auffällige Präferenz einiger Vögel für Früchte des Schwarzen Holunders und der Eberesche erklären. Zudem wird eine Bedeutung bestimmter sekundärer Pflanzenstoffe bei der Fettdeposition vermutet.

Wie die interspezifischen Unterschiede in der Fruchtwahl zustande kamen, ließ sich durch die Fruchtgröße erklären. Die kleinsten frugivoren Vögel (Gattungen *Sylvia*, *Erithacus*, *Phoenicurus* und *Ficedula*) fraßen die neun größten untersuchten Früchte signifikant seltener als die größeren Frugivoren (Gattungen *Turdus*, *Corvus*, *Garrulus*, *Pica*).

## Summary

Frugivorous birds don't consume fruits indiscriminately. It is the aim of this work to study, which fruits are preferred by which birds and to investigate the reasons for the fruit selection.

Single fruiting focal plants were watched between 01.06.1997 and 31.12.1999 in the northern part of the federal state Hesse. All activities of the birds visiting the plants were recorded. Feeding frequencies (no. of feeding visits per hour) of all bird species were calculated per plant species. These calculated values represent the grade of preference for a certain fruit.

Fruits of all species were collected in the study area. Morphometric and chemical parameters were measured in the laboratory. Concerning the chemical parameters, the following values were measured: sugar, tannins, cyanogenic glycosides, saponins, alkaloids, pH-value. Values for fat and protein were taken from the literature. An analysis of correlation showed that fruit length, breadth, weight and sugar content were all positively correlated. Fat and sugar content were negatively correlated, also fat and length, breadth and weight.

Fruiting plants, growing under a close forest canopy, were rarely visited by frugivorous birds compared with conspecific plants, which grew at forest edges or in hedges.

An analysis of differences between fruits eaten by frugivorous birds and fruits not eaten showed no significant results concerning the most factors. However, fruits, which were not eaten by birds, showed significantly higher amounts of secondary plant compounds.

The observed feeding preferences could be explained well by using a model, which takes the contents of sugar, fat and secondary plant compounds into account. In this model, the content of sugar and fat acts as a positive factor, secondary plant compounds act as a negative factor in fruit selection. Every fruit species obtained a certain value, which was calculated by summing up the percentage of sugar and fat minus a value for secondary plant compounds. The feeding frequencies of the whole avian frugivore community was correlated significantly with the calculated fruit value. This positive correlation was found during all seasons (but in autumn only if individual plants growing in forests were not taken into account).

In this model, secondary plant compounds act as deterrents. It is discussed, whether certain secondary plant compounds may also act as stimulants. This could possibly explain the high preference of birds for Elder *Sambucus nigra* and Rowan *Sorbus aucuparia* fruits, which are not very high in their lipid and/or sugar content. A possible function of such stimulants in fat deposition in birds is suggested.

The interspecific differences of fruit preferences between the bird species can be explained by fruit breadth. Smaller birds (*Sylvia*, *Erithacus*, *Phoenicurus* and *Ficedula*) fed on large fruits in lower frequencies than bigger birds (*Turdus*, *Corvus*, *Garrulus*, *Pica*) did.

## Kapitel C

# Einfluss des Fruchtangebotes auf die räumliche und zeitliche Habitatnutzung frugivorer Vogelarten in Mitteleuropa

---

### Inhaltsverzeichnis

#### 1. Einleitung

#### 2. Material und Methoden

2.1 Grundsätzliche Vorgehensweise

2.2 Vogelkartierung

2.3 Früchtekartierung

#### 3. Probeflächen

#### 4. Ergebnisse

4.1 Phänologische Aspekte

4.2 Zusammenhänge zwischen dem Fruchtangebot verschiedener Habitate und dem Auftreten frugivorer Vögel

4.3 Mikrohabitate frugivorer Vögel in Abhängigkeit vom Fruchtangebot

#### 5. Diskussion

#### 6. Zusammenfassung

*Summary*

---

## 1. Einleitung

Beobachtungen aus dem Freiland deuten darauf hin, dass die räumliche Verteilung frugivorer Vögel unter dem Einfluss eines wechselnden Fruchtangebotes steht. So beobachtete z. B. SCHMIDT (1964), dass Mönchsgrasmücken *Sylvia atricapilla* in Ungarn während des Herbstzuges kaum fernab von fruchttragenden Büschen des Schwarzen Holunders *Sambucus nigra* anzutreffen sind. Eine starke Bindung überwinternder Samtkopf-Grasmücken *Sylvia melanocephala* an fruchtende Mastix-Sträucher *Pistacia lentiscus* konnte HERRERA (1984 b) in Südspanien feststellen. Doch nicht nur die kleinräumige Habitatwahl, auch überregionale Wanderbewegungen frugivorer Vögel stehen mit Variationen des Fruchtangebotes in Zusammenhang. Eindrucksvolle Beispiele dafür sind die invasionsartigen Wanderungen von Seidenschwänzen *Bombycilla garrulus* und Wacholderdrosseln *Turdus pilaris* in Skandinavien. Diese Arten weichen bei Nahrungsmangel im Winter in Regionen mit einem reichlichen Fruchtangebot aus (TYRVÄINEN 1975).

Quantitative Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen variablem Fruchtangebot und der räumlich-zeitlichen Verteilung von Vögeln sind allerdings selten (s. dazu JORDANO 1993). Einige Arbeiten aus den Neotropen belegen höhere Abundanzen frugivorer Vögel in Gebieten mit größerem Fruchtangebot und saisonale Abwanderungen in fruchtereiche Gebiete (z. B. WHEELWRIGHT & ORIANS 1982, LEVEY 1988, LOISELLE & BLAKE 1991, LOISELLE & BLAKE 1993). Ähnliche Zusammenhänge konnten auch in Nordamerika nachgewiesen werden (BLAKE & HOPPES 1986, HOPPES 1987), wobei hier aber WILLSON & WHELAN (1993) keine Korrelation zwischen dem Fruchtangebot und der Abundanz frugivorer Vögel ermitteln konnten.

Die Thematik wurde in Europa lediglich von SCHMIDT (1964) und JORDANO (1993) ausführlicher aufgegriffen. SCHMIDT (1964) konnte in Ungarn Korrelationen zwischen der Abundanz einiger Drossel- (*Turdus*) und Grasmückenarten (*Sylvia*) mit der Menge von Früchten des Schwarzen Holunders *Sambucus nigra* nachweisen. JORDANO (1993) ermittelte eine strenge Abhängigkeit der Abundanz von überwinternden Drosseln (*Turdus*) von der Menge von Wacholderfrüchten (*Juniperus*) auf südspanischen Untersuchungsflächen. JORDANO (1993) konnte jedoch auch zeigen, dass zwischen den europäischen Drossel- und Wacholderarten trotz der engen Bindung auf lokaler Ebene keine biogeographische Kongruenz besteht.

Da insbesondere die außerbrutzeitliche Habitatwahl mitteleuropäischer Kleinvögel bisher wenig untersucht wurde, lassen sich für diese Region keine quantitativ belegbaren Aussagen treffen. Die beiden ausführlichen Arbeiten zu dieser Thematik von BAIRLEIN (1981) und LANDMANN (1987) lassen aber erkennen, dass auch in Mitteleuropa eine Abhängigkeit in der saisonalen Dynamik der Habitatwahl frugivorer Vögel vom Fruchtangebot besteht.

In den wenigen Untersuchungen über räumlich-zeitliche Beziehungen zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen wurde bisher die Abundanz der Früchte berücksichtigt. Der Fruchtdiversität ist dagegen bisher noch keine Aufmerksamkeit geschenkt worden. Unter der Voraussetzung, dass freilebende Vögel dazu neigen, ein Gemisch aus verschiedenartigen Früchten zu fressen (Hinweise darauf s. LOISELLE 1990), könnte auch die Fruchtdiversität ein bedeutender Faktor bei der Habitatwahl sein. Ebenso ist bisher nicht untersucht worden, ob Landschaften mit höherer Fruchtdiversität eine höhere Diversität frugivorer Vögel beherbergen. Letzteres erscheint möglich, da frugivore Vogelarten interspezifische Unterschiede in ihren Fruchtpräferenzen besitzen (z. B. HERRERA 1984 a, 1984 b, SNOW & SNOW 1988, IZHAKI et al. 1991, FUENTES 1994, WHELAN & WILLSON 1994).

Eine quantitative Untersuchung der oben beschriebenen Zusammenhänge erscheint aus zwei Gründen wichtig:

- Naturschutzfachlicher Aspekt:

Die Fitness eines Vogels wird nicht nur von der Habitatqualität zur Brutzeit, sondern auch von der Qualität der Rast- und Überwinterungshabitate beeinflusst (FLADE 1994). Die außerbrutzeitlichen Habitate vieler Vogelarten unterscheiden sich oft wesentlich von den Bruthabitaten (z. B. BAIRLEIN 1981, LANDMANN 1987). Zu einem wirksamen Schutz der saisonal frugivoren Vogelarten gehört auch der Schutz ihrer Rast- und Überwinterungsgebiete. Da Früchte z. T. bedeutsame Nahrungsressourcen dieser Arten sind (s. Kapitel B), muss neben der Erforschung relevanter Habitatstrukturen auch ermittelt werden, welche Arten welche Früchte in ihren außerbrutzeitlichen Habitaten benötigen.

- Erforschung der Koevolution zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen:

Die Frage, inwiefern der in dieser Arbeit betrachtete Mutualismus als Resultat von Koevolution interpretiert werden kann, wird in einer Reihe von Arbeiten aufgeworfen (siehe Kapitel E). Zur Klärung dieser Frage muss unter anderem bekannt sein, ob die Interaktionen eine räumliche Konstanz besitzen oder ob und wie stark sie variieren (JORDANO 1993). Nach JORDANO (1993) sollte ein gegenseitiger selektiver Druck nur dann wirksam werden und zu enger Koevolution führen, wenn die beteiligten Organismengruppen nicht sehr stark geographisch variieren. Die Untersuchung der Habitatwahl und Verbreitung der frugivoren Vögel, in Beziehung gesetzt mit der lokalen Abundanz und Verbreitung ornithochorer Früchte, ist also notwendige Voraussetzung für ein Studium möglicher Koevolution.

### **Fragestellungen der Arbeit**

Die räumlich-zeitlichen Beziehungen zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen sollen auf unterschiedlichen Ebenen untersucht werden.

- Inwiefern wird die Habitatwahl frugivorer Vögel in Mitteleuropa von der Frucht-abundanz und/oder anderen Habitatstrukturen beeinflusst? Welche Pflanzen sind für welche Arten besonders bedeutsam?
- Hat die Fruchtdiversität Auswirkungen auf die Habitatwahl und/oder die Vogeldiversität eines Lebensraumes?
- Treten saisonale Veränderungen der Habitatwahl frugivorer Vögel als Reaktion auf Variationen im Fruchtangebot auf?

## **2. Material und Methoden**

### **2.1 Grundsätzliche Vorgehensweise**

Zur Untersuchung von Korrelationen zwischen Fruchtangebot und dem Vorkommen frugivorer Vögel werden die Ergebnisse standardisierter Vogelzählungen mit den Ergebnissen von Fruchtzählungen auf denselben Flächen in Beziehung gesetzt.

### **2.2 Vogelkartierung**

Zur Erfassung des Vogelbestandes wurden ganzjährige, flächenbezogene Vogelzählungen durchgeführt. Auf Luftbilder (Maßstab 1:10.000) der Probeflächen (s. u.) wurden dazu Rasterfeldgitter projiziert, wobei jedes der quadratischen Rasterfelder Seitenlängen von 100 m besaß, also je 1 ha groß war. Die Ecken der Rasterfelder wurden im Gelände mit Holzstäben markiert, sofern eine Abgrenzung nicht mit Hilfe von Geländemerkmale möglich war. Bei der Kartierung wurden die einzelnen Rasterfelder auf festgelegten Routen durchschritten, wobei der Aufenthalt je Rasterfeld 6 Minuten betrug. Während dieser Zeit wurden alle innerhalb des Feldes beobachteten oder verhörten Vögel notiert. Die Kartierungen begannen bei Sonnenaufgang und endeten noch vor Mittag.

Die Kartierungen fanden zwischen dem 01.06.1997 und dem 31.12.1999 statt, auf der Auenfläche (s. u.) erst ab dem 01.12.1997. Während des ersten Jahres wurden drei Kartierungen pro Monat durchgeführt (eine pro Monatsdrittel), später zwei (eine pro Monatshälfte).

### **2.3 Fruchtekartierung**

Die Früchtezählungen fanden in denselben Rasterfeldern wie die Vogelzählung statt, jeweils am auf die Vogelzählung folgenden Nachmittag. Alle Pflanzen mit fleischigen Früchten wurden kontrolliert. Der Fruchtbehang einer Pflanze wurde entweder komplett gezählt oder geschätzt, indem der Behang einzelner, repräsentativer Äste ausgezählt und der Gesamtbehang auf dieser Grundlage hochgerechnet wurde.

Zur Ermittlung der Fruchtmasse in den Rasterfeldern wurde die Anzahl der Früchte mit dem jeweiligen Fruchtgewicht multipliziert.

### **3. Probeflächen**

Alle Probeflächen befinden sich im nordhessischen Bergland, das im Abschnitt II detailliert beschrieben wird. Die Flächen repräsentieren charakteristische Biotoptypen dieser Region und werden im Folgenden näher vorgestellt.

#### **Wald (50 ha)**

Die Waldfläche befindet sich in einer Höhenlage von ca. 260 bis 400 m ü. NN auf Grauwacke- und Zechsteinuntergrund. Dieser für den Kellerwald typische Landschaftsausschnitt ist vorwiegend mit altem Laubwald bestanden. Überwiegend sind dies unterholzarme Rotbuchenbestände. An den sehr steil zum Edertal abfallenden Hängen dominieren dagegen alte, aber kleinwüchsige Eichen und Hainbuchen, zwischen denen zahlreiche endozoochore Gehölze wie Elsbeere und Mehlbeere eingestreut sind. In den Zechsteinbereichen dominieren hochwüchsige Eichen. Eine schmale Schneise und ein feuchtes Wiesentälchen durchziehen die Fläche.

#### **Hecken (50 ha)**

Die reich strukturierte Heckenfläche liegt in einer Höhenlage von ca. 230 bis 320 m ü. NN auf Zechstein- und Buntsandsteinuntergrund. Das Areal beinhaltet ein reiches Mosaik von verschieden stark gepflegten Hecken, Einzelbüschen, Streuobstwiesen, Weiden und Äckern. Besonders an den steileren Zechsteinhängen finden sich ehemalige Huteflächen, die sich in verschiedenen Sukzessionsstadien, vom Kalkmagerrasen bis hin zum waldähnlichen Gehölz, befinden.

#### **Aue (50 ha)**

Die Auenfläche befindet sich in ca. 195 m ü. NN im Talbereich der Eder, eines Mittelgebirgsflusses der Äschenregion. Das Flussufer ist mit einem teilweise über 50 m breiten Gehölzsaum, der von Weichhölzern dominiert wird, bestanden. In die benachbarten landwirtschaftlichen Nutzflächen, die sehr arm an Gehölzstrukturen sind, sind Kiesbaggerteiche eingelagert, deren Rand von Ruderalflächen und Weidengebüsch umgeben ist.

## 4. Ergebnisse

### 4.1 Phänologische Aspekte

#### Früchte

Die Anzahl fruchttragender Pflanzenarten erreichte auf den drei Untersuchungsflächen einen alljährlichen Höhepunkt im September/Oktober. Die Artenzahl lag dabei in der jeweiligen Saison während des Untersuchungszeitraums auf einem etwa gleich hohen Niveau, wobei allerdings im Herbst 1999 etwas höhere Werte erreicht wurden. Bei der ersten Oktoberzählung 1999 wurden als Maximalwert 19 gleichzeitig fruchtende Arten auf der Heckenfläche festgestellt. Im Winter und Frühjahr sank die Zahl der fruchttragenden Pflanzenarten kontinuierlich und erreichte zwischen April und Juni den Nullpunkt. Ab Juli stieg die Zahl wieder sprunghaft an (Abb. C-1).

Ähnlich stellte sich die alljährliche Entwicklung der gesamten Fruchtmasse im Untersuchungsgebiet dar. Maxima wurden im September/Oktober erreicht. Von März bis Juli war die Gesamtmasse noch sehr niedrig, bzw. gleich null. Schwankungen zwischen den Jahren waren im Untersuchungszeitraum stark ausgeprägt. Während der Maximalwert im Herbst 1997 (erste Septemberzählung) noch bei 581 kg/50 ha auf der Heckenfläche lag, konnten im Herbst 1999 (erste Septemberzählung) über 2000 kg/50 ha auf der selben Fläche ermittelt werden. Zuzüglich der Masse der kultivierten Obstsorten (vor allem Äpfel, Zwetschen und Kirschen in Streuobstwiesen), die 1997 aufgrund schlechter Wetterbedingungen zur Blütezeit nur sehr geringen Fruchtbehang aufwiesen, lag dieser Wert 1999 sogar bei über 9000 kg/50 ha. Auch quantitativ erwies sich die Heckenfläche als bedeutsamste der drei Flächen (Abb. C-2). Die Anzahl fruchtender Pflanzenarten und die Gesamtmasse des Fruchtbehangs auf einer Fläche entwickelten sich im Jahresverlauf parallel, wie Abb. C-III exemplarisch für die Heckenfläche zeigt.

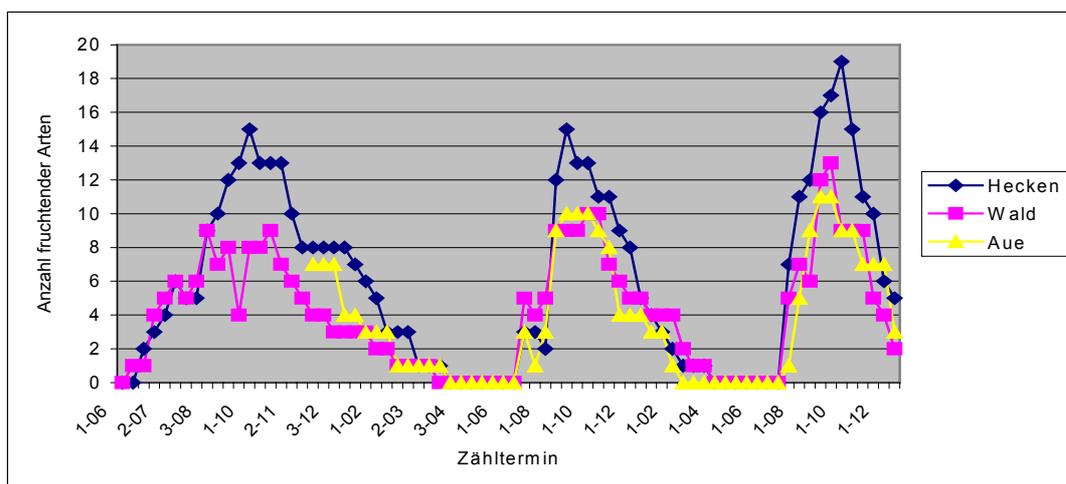


Abb. C-1: Auftreten fruchttragender Pflanzenarten mit fleischigen Früchten auf drei Untersuchungsflächen (je 50 ha) in Nordhessen. Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999 (Auenfläche erst ab 01.12.1997). Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte.

*Fig. C-1: Number of fruiting plant species with fleshy fruits on three areas (50 ha each) in northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (lowland riparian forest: from 01.12.1997 on). Mapping intervals: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per third of a month, later: one mapping per half of a month.*

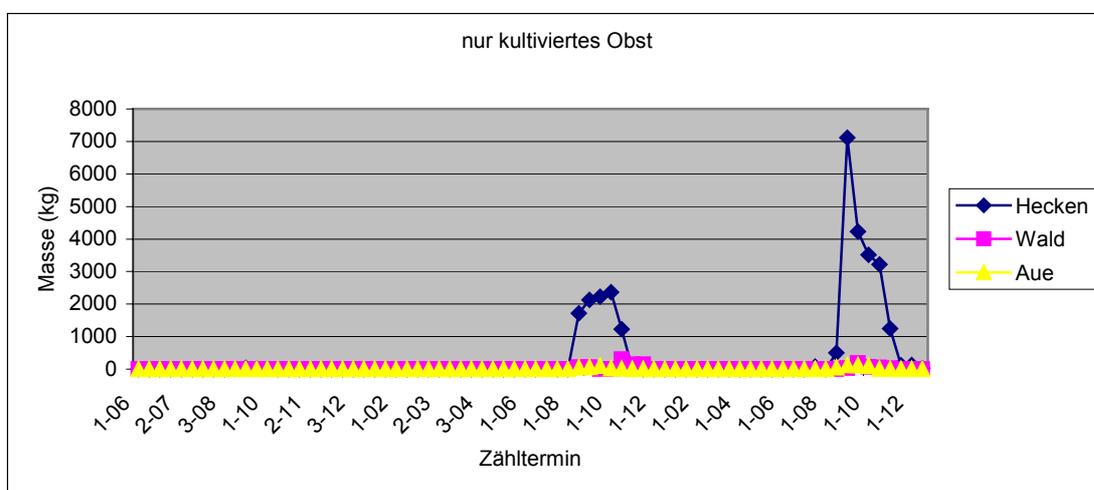
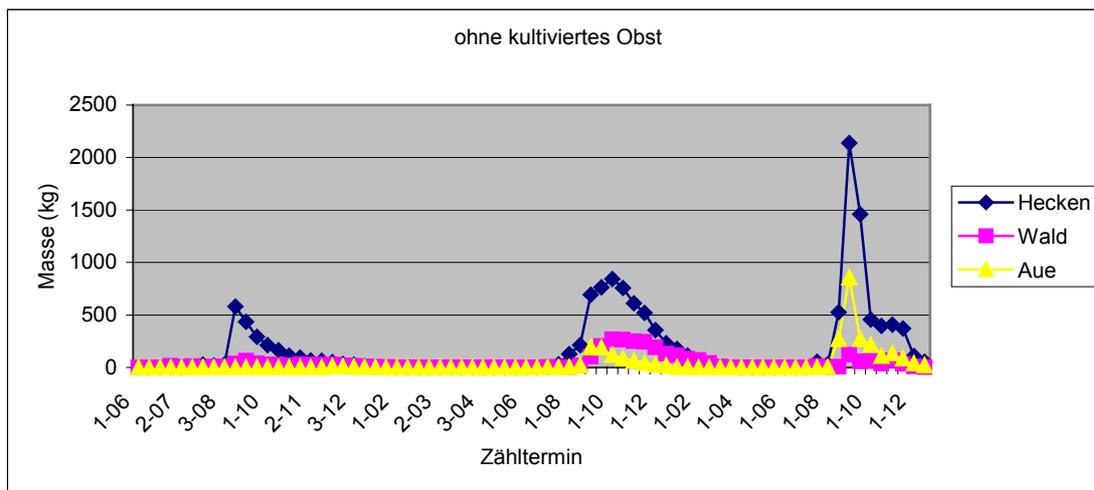


Abb. C-2: Gesamtmasse fleischiger Früchte auf drei Untersuchungsflächen (je 50 ha) in Nordhessen. Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999 (Auenfläche erst ab 01.12.1997). Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte.

Fig. C-2: Total mass of fleshy fruits on three areas (50 ha each) in northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (lowland riparian forest: from 01.12.1997 on). Mapping intervals: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per third of a month, later: one mapping per half of a month.

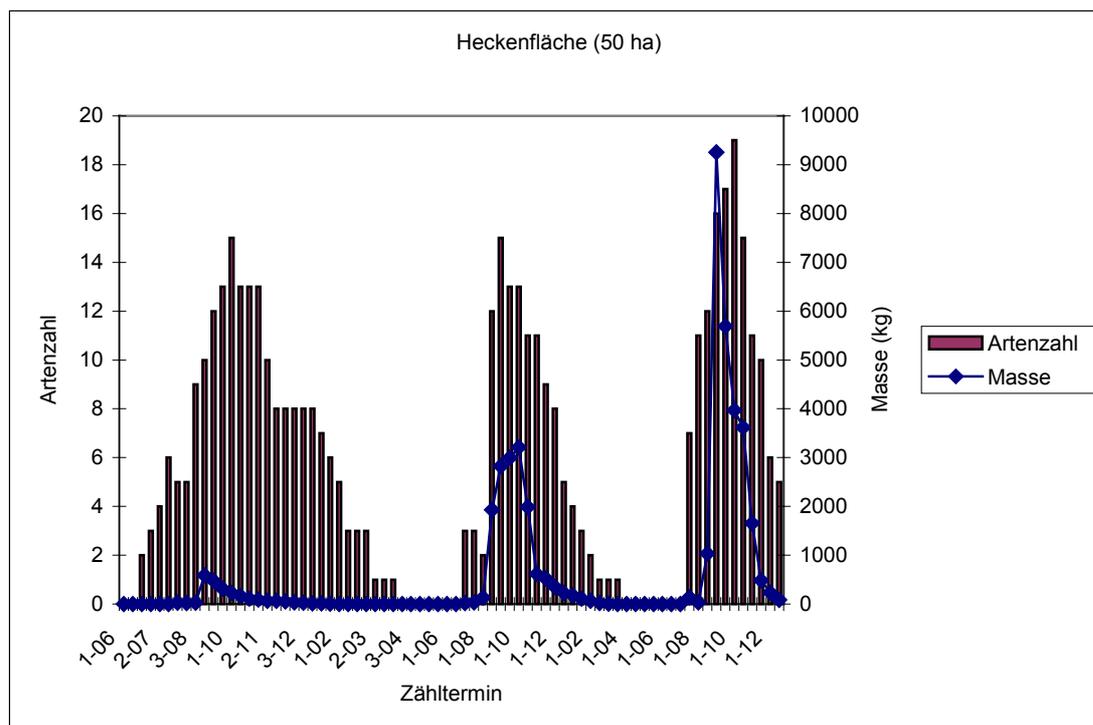


Abb. C-3: Auftreten fruchttragender Pflanzenarten mit fleischigen Früchten und Gesamtmasse fleischiger Früchte auf einer Untersuchungsfläche (50 ha) in Nordhessen. Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999. Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte.

Fig. C-3: Number of fruiting plant species with fleshy fruits and total mass of fleshy fruits on a semi-open area with hedges (50 ha) in northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999. Mapping intervals: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per third of a month, later: one mapping per half of a month.

Auf allen Untersuchungsflächen konnten insgesamt 39 Pflanzenarten festgestellt werden, die zu irgendeiner Zeit während des Beobachtungszeitraums fleischige Früchte trugen. Die Pflanzenarten mit ihren jeweiligen Perioden der Fruchtreife sind in Tab. C-1 aufgelistet.

Viele der in Tabelle C-1 aufgeführten Pflanzenarten haben eine quantitativ geringe Bedeutung, gemessen an deren Fruchtbehang im Vergleich zum Gesamtfruchtbehang. Im Juni und Juli war die gesamte Fruchtmenge auf den Untersuchungsflächen noch sehr gering. Zu dieser Zeit gehörten die früh fruchtenden Arten Roter Holunder und Rote Heckenkirsche zu den quantitativ bedeutsamsten, obwohl sie hier keine sehr häufigen Arten waren. Durch die konkurrenzarme Situation im Juni konnten sie jedoch über 90 % des gesamten Fruchtbehangs bilden. Während des Juli dominierte hingegen der Fruchtbehang der Wildkirsche, die allerdings im Jahr 1997 kaum fruchtete. Auch Himbeeren nahmen eine bedeutende Stellung mit bis zu einem Drittel des gesamten Fruchtbehangs ein.

Tab. C-1: Liste der Pflanzenarten mit fleischigen Früchten auf drei nordhessischen Beobachtungsflächen (je 50 ha) mit Angaben zur Fruchtreifezeit und Häufigkeit (+ = selten, nur Einzelvorkommen; ++ = verbreitet, einzelne Vorkommen über alle Flächen verteilt; +++ = häufig, auf allen Flächen in z. T. hoher Zahl).

Tab. C-1: List of plants with fleshy fruits observed on three areas (50 ha each) in northern Hesse; with specification of the fruit ripening time and abundance (+ = rare, ++ = common; +++ = abundant).

	<b>Art species</b>	<b>Zeit der Fruchtreife fruiting period</b>	<b>Häufigkeit abundance</b>
1	<i>Actaea spicata</i>	Juli - November	+
2	<i>Arum maculatum</i>	August - Oktober	+
3	<i>Atropa bella-donna</i>	September - Oktober	+
4	<i>Cornus sanguinea</i>	August - Januar	+++
5	<i>Crataegus monogyna</i>	September - Februar	+++
6	<i>Crataegus oxyacantha</i>	September - Februar	++
7	<i>Daphne mezereum</i>	Juni - September	+
8	<i>Euonymus europaea</i>	Oktober - November	+
9	<i>Fragaria vesca</i>	Juni - Juli	+
10	<i>Ligustrum vulgare</i>	Oktober - Januar	++
11	<i>Lonicera periclymenum</i>	August - September	+
12	<i>Lonicera xylosteum</i>	Juni - Oktober	++
13	<i>Malus domestica</i>	August - Dezember	+++
14	<i>Paris quadrifolia</i>	Juli - Oktober	+
15	<i>Prunus avium</i>	Juli	+++
15 a	<i>Prunus avium ssp.</i>	Juli	++
16	<i>Prunus domestica</i>	August - November	+++
17	<i>Prunus mahaleb</i>	Juli	+
18	<i>Prunus serotina</i>	August - Oktober	+
19	<i>Prunus spinosa</i>	August - Januar	+++
20	<i>Pyrus communis</i>	August - Oktober	++
21	<i>Rhamnus cathartica</i>	August - Dezember	++
22	<i>Ribes nigrum</i>	Juni	+
23	<i>Ribes rubrum</i>	Juni	+
24	<i>Ribes uva-crispa</i>	Juli	+
25	<i>Rosa spec. (canina agg.)</i>	Oktober - März	+++
26	<i>Rubus caesius</i>	Juli - Oktober	++
27	<i>Rubus fruticosus</i>	Juli - Oktober	++
28	<i>Rubus idaeus</i>	Juli - September	++
29	<i>Sambucus nigra</i>	August - November	+++
30	<i>Sambucus racemosa</i>	Juli - Oktober	++
31	<i>Solanum dulcamara</i>	Juli - Oktober	+
32	<i>Sorbus aria</i>	August - Oktober	+
33	<i>Sorbus aucuparia</i>	Juli - November	++
34	<i>Sorbus torminalis</i>	August - Oktober	+
35	<i>Symphoricarpos albus</i>	September - Dezember	+
36	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Juli	+
37	<i>Viburnum lantana</i>	August - November	+
38	<i>Viburnum opulus</i>	September - März	++
39	<i>Viscum album</i>	November - April	+

Anfang August dominierte auf der Heckenfläche der Fruchtbehang der Eberesche, der hier Werte über 90 % des gesamten Fruchtbehangs einnehmen konnte. Hierbei ist allerdings, wie auch bei den nachfolgenden Werten, der Fruchtbehang der kultivierten Obstsorten nicht berücksichtigt worden. Ab Ende August bis in den September dominierte auf allen Flächen der Fruchtbehang des Schwarzen Holunders, der über Wochen hinweg über 90 % des Gesamtfruchtangebotes ausmachen konnte. Die Monatswende von September zu Oktober stellte den Zeitraum mit dem quantitativ höchsten Fruchtangebot dar. Ungeachtet der kultivierten Früchte stellten zu dieser Zeit Schwarzer Holunder und auf den offeneren Flächen Eingrifflicher Weißdorn und Roter Hartriegel den Großteil des Fruchtangebotes.

Auf der halboffenen Heckenfläche war der Eingriffliche Weißdorn auch im November noch von Bedeutung. Allerdings waren ab Ende November bis teilweise in den März hinein die Hagebutten der verschiedenen *Rosa*-Arten mengenmäßig auf allen Flächen mit Anteilen von 80 bis über 90 % an der Gesamtmasse absolut dominierend. In klimatisch günstigen Jahren, z. B. 1999, konnten auch Schlehen im November/Dezember einen großen Anteil einnehmen. Allerdings kam es bei dieser Art oft nahezu zu Totalausfällen, da während der frühen Blütezeit des Schwarzdorns oftmals noch sehr kühle Witterungsbedingungen herrschten.

Im März und April dünnte das Fruchtangebot extrem aus. Auf der Auenfläche konnten zu dieser Zeit die nun seit Monaten hängenden Früchte des Gemeinen Schneeballs den überwiegenden Teil des Fruchtangebots stellen. Im April waren auf dieser Teilfläche die Mistelfrüchte konkurrenzlos und bildeten 100 % des Fruchtangebots. Diese Früchte stellten, wie die des in der Nachbarschaft der Untersuchungsflächen vorkommenden Efeus, die einzigen Früchte bis in den Mai hinein.

## Vögel

Eine Übersicht über alle auf den Untersuchungsflächen registrierten Frugivoren, Samen- und Fruchtfleischprädatoren wurde bereits in Tab. A-1 gegeben. Die nachfolgenden Auswertungen konzentrieren sich auf die 20 Arten, die unzweifelhaft als "Ausbreiter" klassifiziert wurden. Dies sind alle Arten, die in Tab. A-1 mit einem "A" gekennzeichnet sind.

Das Auftreten frugivorer Vögel war auf allen Untersuchungsflächen von sehr ähnlichen und gleichmäßigen jahreszeitlichen Schwankungen gekennzeichnet. Zwischen Ende April und Anfang September war die Artenzahl am höchsten, zwischen Dezember und Februar am niedrigsten. Insgesamt waren die Artenzahlen auf der Heckenfläche am höchsten, gefolgt von der Auen- und der Waldfläche (Abb. C-4). Ähnliche Schwankungen waren auch bei den Summen frugivorer Vogelindividuen zu beobachten. Allerdings waren diese Schwankungen weit weniger gleichmäßig als die der Artenzahlen und es lagen größere Unterschiede zwischen den Untersuchungsflächen vor. Gemeinsam waren auf allen drei Flächen die niedrigsten Werte im Winter von Januar bis Februar zu beobachten. Die höchsten Summen wurden auf der Heckenfläche von September bis November erreicht. In diesen Monaten war auf der Waldfläche jedoch schon ein stetiger Abfall der Anzahl frugivorer Vögel zu beobachten. So war im Wald auch weder im Herbst noch im Spätsommer ein ausgeprägtes Maximum zu beobachten. Eine Zwischenstellung nahm die Auenfläche ein, auf der zwar etwas höhere Werte im Frühherbst zu beobachten waren, allerdings weit weniger ausgeprägt als auf der Heckenfläche. Die Maxima auf der Heckenfläche wiesen sehr unterschiedlich hohe Werte auf, wobei der Extremwert im November 1998 mit 748 Vögeln vor allem auf einen Trupp von 585 Wacholderdrosseln zurückzuführen war, der sich während einer Frostperiode von den Früchten des Eingrifflichen Weißdorns ernährte (Abb. C-5).

Eine Gegenüberstellung von Vogelsummen und Artenzahlen zeigt, dass auf der Heckenfläche im Herbst bei sinkenden Artenzahlen mehr frugivore Vogelindividuen erscheinen. Dieser Trend ist auf der Waldfläche, wenn überhaupt, nur sehr schwach ausgeprägt (Abb. C-6).

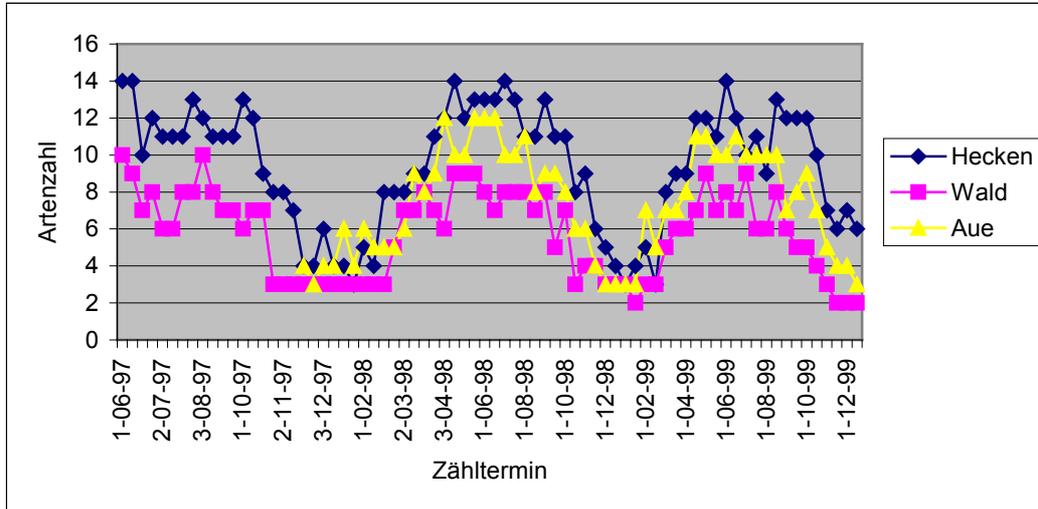


Abb. C-4: Anzahl frugivorer Vogelarten auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999 (Auenfläche erst ab 01.12.1997). Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte.

*Fig. C-4: Number of frugivorous bird species on three areas (50 ha each) in northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (lowland riparian forest: from 01.12.1997 on). Mapping intervals: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per third of a month, later: one mapping per half of a month.*

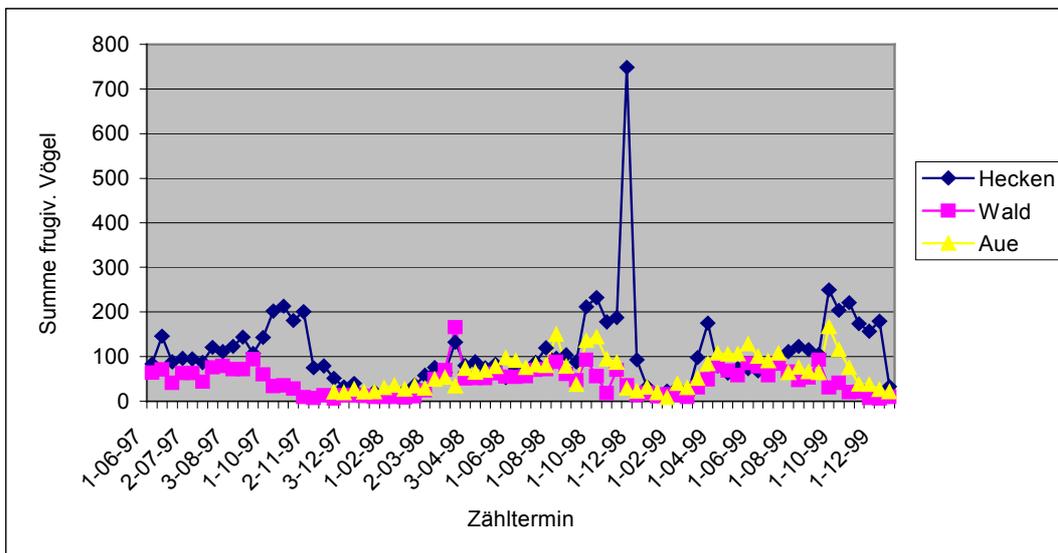


Abb. C-5: Gesamtzahl frugivorer Vögel auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999 (Auenfläche erst ab 01.12.1997). Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte.

*Fig. C-5: Number of avian frugivores on three areas (50 ha each) in northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (lowland riparian forest: from 01.12.1997 on). Mapping intervals: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per third of a month, later: one mapping per half of a month.*

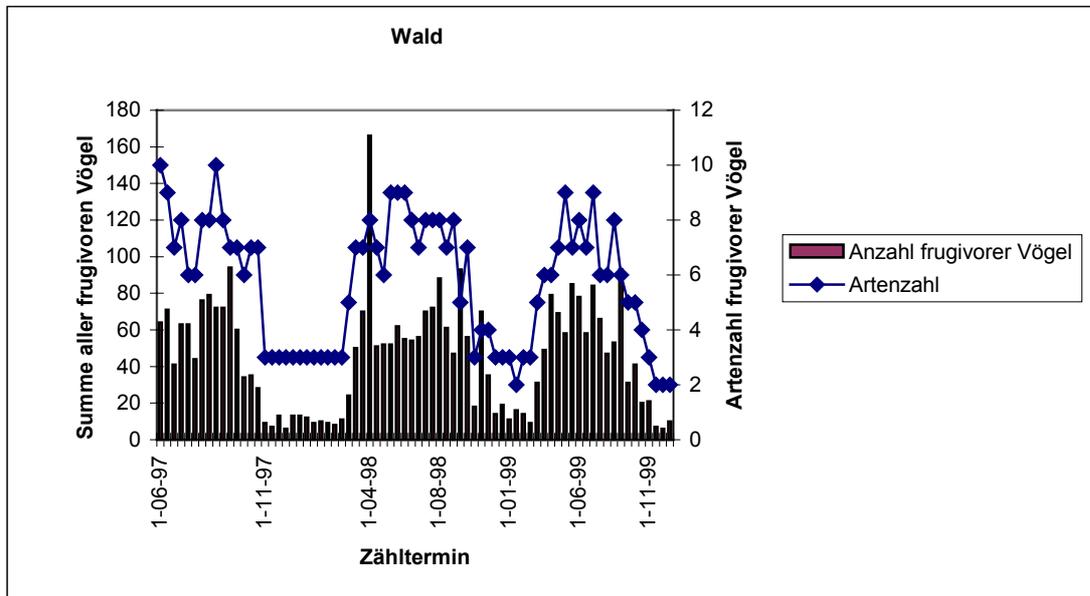
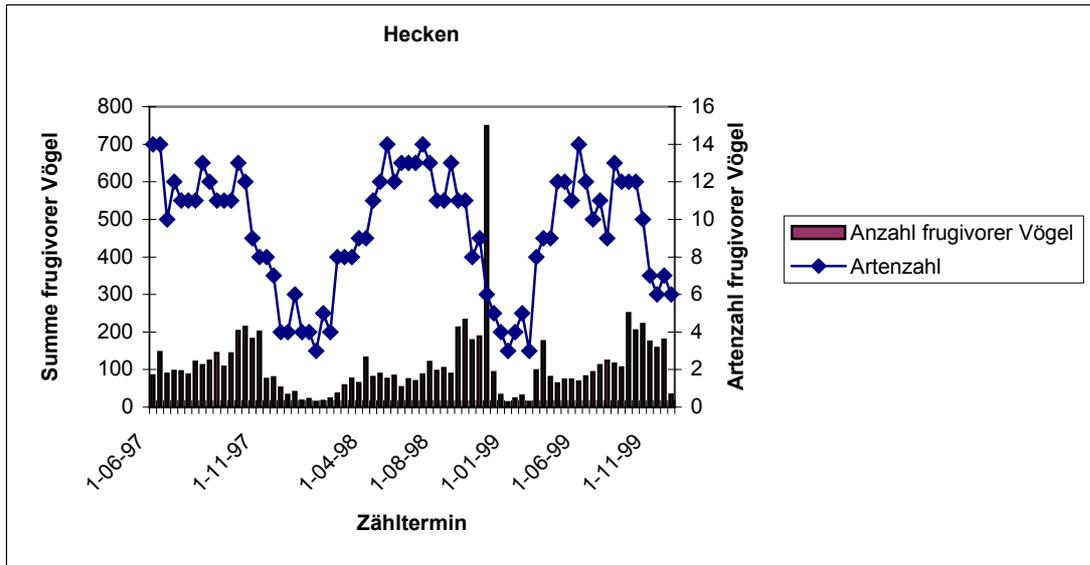


Abb. C-6: Anzahl frugivorer Vogelarten und Gesamtzahl frugivorer Vögel auf zwei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999. Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte.

Fig. C-6: : Number of frugivorous bird species and totals of frugivorous bird individuals on three areas (50 ha each) in northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (lowland riparian forest: from 01.12.1997 on). Mapping intervals: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per third of a month, later: one mapping per half of a month.

Die quantitativ bedeutsamste frugivore Vogelart war über das ganze Jahr betrachtet die Amsel, die auf allen Flächen ganzjährig mit gleichbleibend hoher Dominanz auftrat. Das Rotkehlchen trat als einziger kleiner Frugivore (unter Drosselgröße) ganzjährig im Untersuchungsgebiet auf. Im Sommer war das Rotkehlchen der häufigste frugivore Vogel im Wald. Die Singdrossel und die Mönchsgrasmücke waren ebenfalls relative häufige Frugivore, beide fehlten aber im Winter. Zu den Zugzeiten, besonders im Herbst, bildeten Wacholder-, Rot- und Misteldrossel den Großteil der frugivoren Vogelgemeinschaft. Speziell

auf der Auenfläche war die Gartengrasmücke einer der häufigsten frugivoren Vögel, sie verließ das Untersuchungsgebiet aber sehr früh und erschien erst spät aus dem Winterquartier zurück. Einen Überblick über das Auftreten der frugivoren Vogelarten im Untersuchungsgebiet gibt Tab. C-2.

Tab. C-2: Jahreszeitliches Auftreten frugivorer Vögel auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). Die Angaben zur Dominanz beziehen sich auf die Summen aller Beobachtungen bezogen auf die Summe aller insgesamt beobachteten Frugivoren.

*Tab. C-2: Phenology of frugivorous birds on three areas (50 ha each) in northern Hesse. Dominance values refer to the sum of all observations compared with the sum of all observed avian frugivores.*

Art	jahreszeitliches Auftreten im Untersuchungsgebiet	Dominanz (%)		
		Hecken	Wald	Aue
<i>Corvus corone</i>	ganzjährig	3,2	1	17,7
<i>Pica pica</i>	ganzjährig	1,9	0	1,4
<i>Garrulus glandarius</i>	ganzjährig	4,7	9,5	0,5
<i>Sturnus vulgaris</i>	Februar - November	5,6	0,1	6,3
<i>Sylvia communis</i>	April - Oktober	3,4	0,1	0,8
<i>Sylvia curruca</i>	April - September	0,5	0,1	0,9
<i>Sylvia atricapilla</i>	April - Oktober	6,9	9,2	11,5
<i>Sylvia borin</i>	April - September	2,4	2,5	11,1
<i>Turdus philomelos</i>	Februar - November	11,1	16,5	5,7
<i>Turdus iliacus</i>	März - April; Oktober - Dezember	7,3	5,7	1,6
<i>Turdus torquatus</i>	Oktober	0,02	0	0
<i>Turdus merula</i>	ganzjährig	24,7	25,8	19
<i>Turdus pilaris</i>	ganzjährig	15,9	0,1	9,9
<i>Turdus viscivorus</i>	Februar - Oktober	1,4	1,9	0,1
<i>Saxicola rubetra</i>	Mai	0,1	0	0
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	April	0,1	0,2	0,1
<i>Phoenicurus ochruros</i>	März - Oktober	1,2	0,4	0,3
<i>Erithacus rubecula</i>	ganzjährig	9,2	24,5	11,2
<i>Ficedula hypoleuca</i>	April; August	0	1	0,1
<i>Muscicapa striata</i>	Mai - August	0,3	1,5	1,7

### Vergleich der Vogel- und Fruchtephänologie

Im Frühsommer war die Diversität frugivorer Vogelarten im Untersuchungsgebiet auf ihrem höchsten Stand. Zu dieser Zeit trugen hier noch keine Pflanzen fleischige Früchte. Die Anzahl der fruchtenden Pflanzenarten stieg aber vom Spätsommer zum Herbst sprunghaft an und erreichte ihr Maximum zu einer Zeit, in der die Frugivorendiversität immer noch sehr hoch war. Ab diesem Zeitpunkt verliefen die Artenzahlen frugivorer Vögel und fruchttragender Pflanzen nahezu parallel und fielen bis zum Winter kontinuierlich ab. Im Frühjahr waren beide Linien gegenläufig. Während die Anzahl frugivorer Vogelarten wieder zunahm, trugen immer weniger Pflanzen fleischige Früchte (Abb. C-7).

Ein Vergleich der Fruchtphänologie nicht mit der Diversität, sondern der Quantität frugivorer Vögel zeigt, dass die maximale Fruchtdiversität, wie auch die maximale Fruchtmasse etwa mit dem Maximum frugivorer Vögel im Herbst zusammenfiel (Abb. C-8).

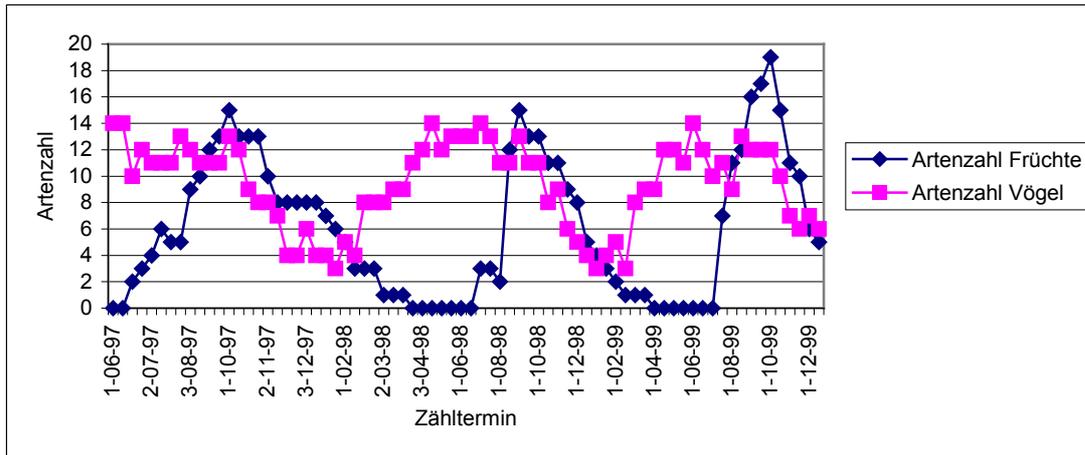


Abb. C-7: Vergleich der Diversität fruchttragender Pflanzenarten (mit fleischigen Früchten) mit der Diversität frugivorer Vogelarten auf einer 50 ha großen Heckenfläche in Nordhessen.  
 Fig. C-7: Comparison between the diversity of fruiting plant species with fleshy fruits and the diversity of avian frugivores on a 50 ha area with hedges in northern Hesse.

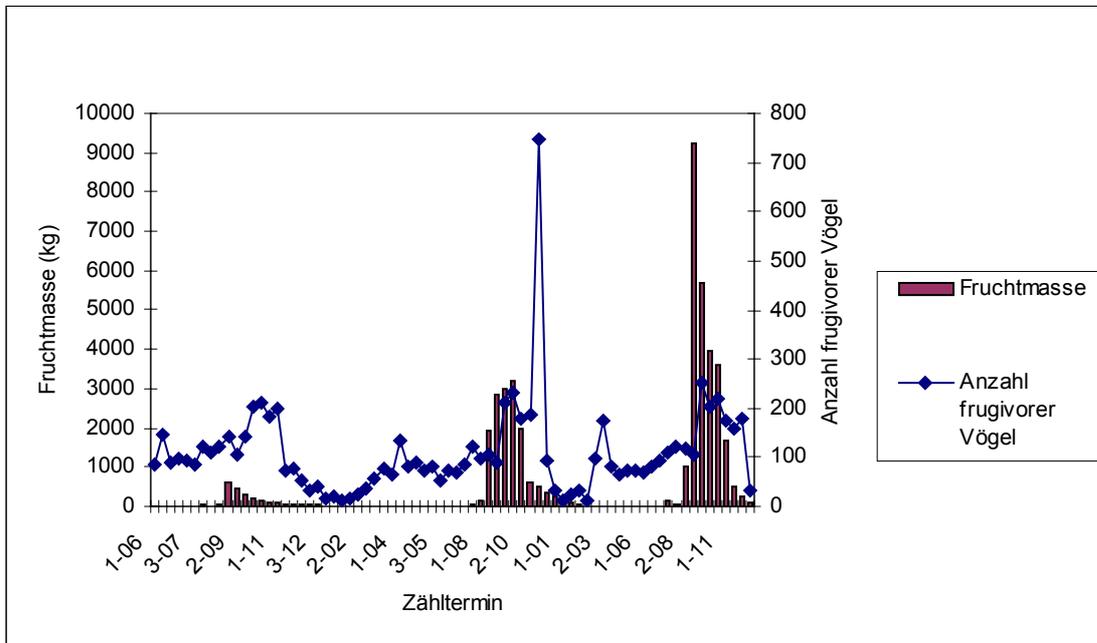


Abb. C-8: Vergleich der Gesamtmasse fleischiger Früchte mit der Anzahl frugivorer Vogelarten auf einer 50 ha großen Heckenfläche in Nordhessen.  
 Fig. C-8: Comparison between the total mass of fleshy fruits and the number of avian frugivores on a 50 ha area with hedges in northern Hesse.

#### 4.2 Zusammenhänge zwischen dem Fruchtangebot verschiedener Habitate und dem Auftreten frugivorer Vogelarten

Ein Vergleich zwischen den drei Untersuchungsflächen zeigt, dass während der fruchtarmeren Zeit von Januar bis August die Bestände frugivorer Vögel auf allen drei Flächen etwa gleich hoch waren. Zwischen September und November war die gesamte Fruchtmasse auf der Heckenfläche wesentlich höher als auf den anderen beiden Flächen. Zu dieser Zeit fielen die frugivoren Vogelbestände im fruchtarmeren Wald bis zum Winter hin ab. Auf der etwas fruchtreicheren Auenfläche steigt der frugivore Vogelbestand zwar leicht an, blieb aber weit

hinter den Werten auf der Heckenfläche zurück. Auf der Heckenfläche wurden im Herbst die mit Abstand höchsten Individuenzahlen mit regelmäßig über 200 Vögeln pro 50 ha erreicht (vergl. Abb. C-2 und Abb. C-5).

Diese Daten deuten auf einen starken Zusammenhang zwischen dem Fruchtangebot und den Individuenzahlen frugivorer Vögel in einem Habitat hin. Allerdings sind auch andere Gründe für das zahlreiche Erscheinen frugivorer Vögel auf der Heckenfläche im Herbst denkbar. Um dieser Frage nachzugehen, ist es sinnvoll, auch die Phänologie der nicht-frugivoren Vogelarten in diesen Habitaten zu betrachten. Hierbei zeigt sich, dass hinsichtlich der nicht-frugivoren Vogelarten keine generelle Übereinstimmung zum zeitlichen Raumnutzungsmuster der frugivoren Arten besteht. Die Individuenzahlen nicht-frugivorer Arten verliefen im Wald und in der halboffenen Heckenlandschaft nahezu parallel. Lediglich im Spätsommer/Herbst 1997 und 1999 waren die Bestände auf der Heckenfläche etwas höher als im Wald. Die extrem hohen Individuenzahlen im Wald während des Winters 1998/99 waren im Wesentlichen auf Trupps aus Berg- und Buchfinken zurückzuführen (Abb. C-9).

Die Beobachtung, dass frugivore Vögel während der Fruchtreifezeit auf der fruchtreichen Heckenfläche häufiger waren, trifft auch bei einer nach Vogelarten differenzierten Betrachtung zu, insbesondere für die Drosselarten. Die ausgeprägt frugivore Gartengrasmücke verließ das Untersuchungsgebiet bereits zu einer Zeit, in der sich das Fruchtangebot auf den drei Untersuchungsflächen wenig unterschied. Dementsprechend waren im Herbst keine Unterschiede in der großräumigen Habitatwahl zum Frühling und Sommer festzustellen (Abb. C-10).

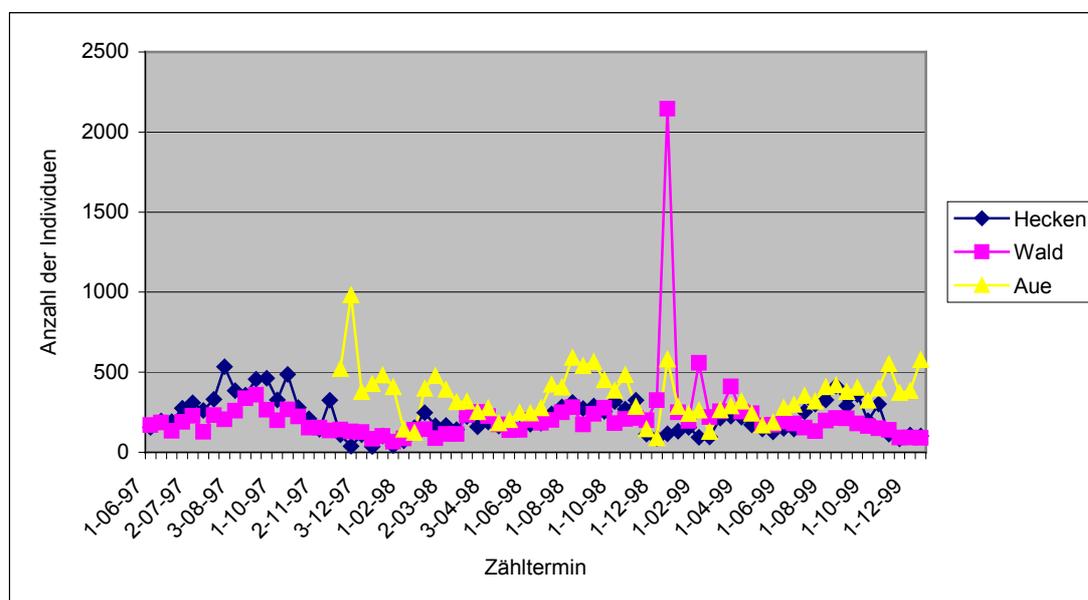


Abb. C-9: Phänologie nicht-frugivorer Vogelarten auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha).

Fig. C-9: Phenology of non-frugivorous birds on three areas (50 ha each) in northern Hesse.

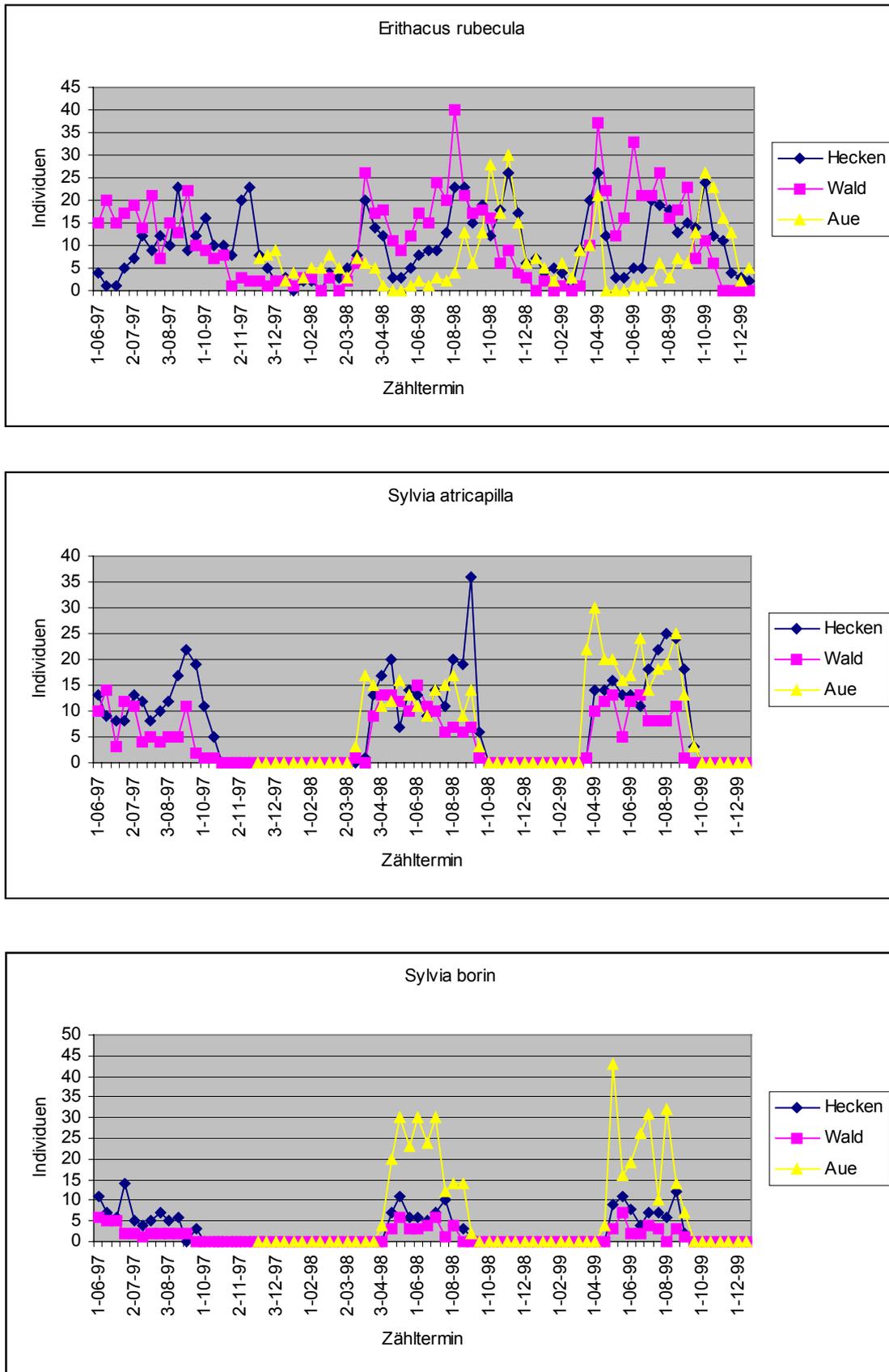


Abb. C-10: Phänologie der häufigsten frugivoren Vogelarten auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). (Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.)

Fig. C-10: Phenology of the most abundant frugivorous bird species on three areas (50 ha each) in northern Hesse. (Please note the different scales of the y-axis.)

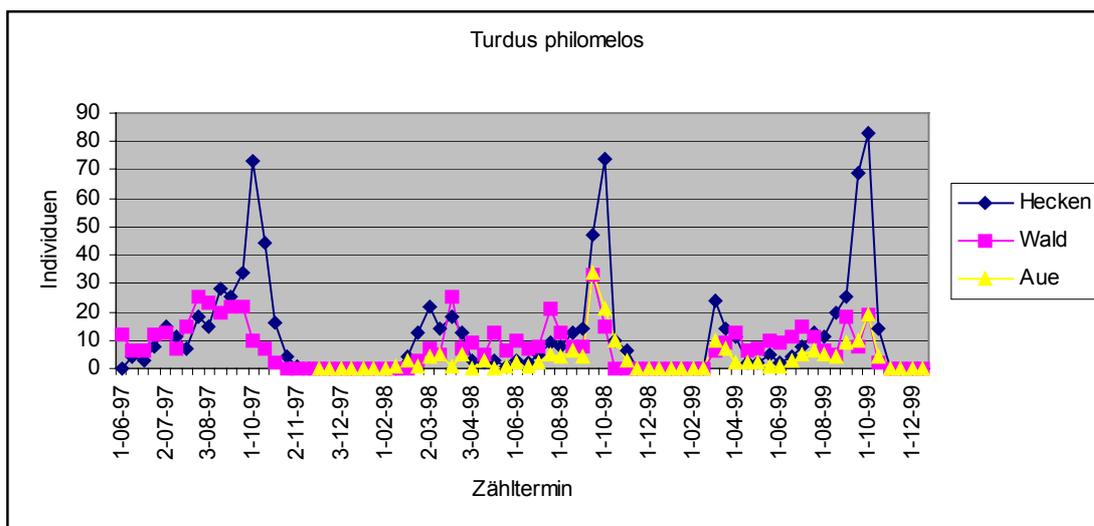
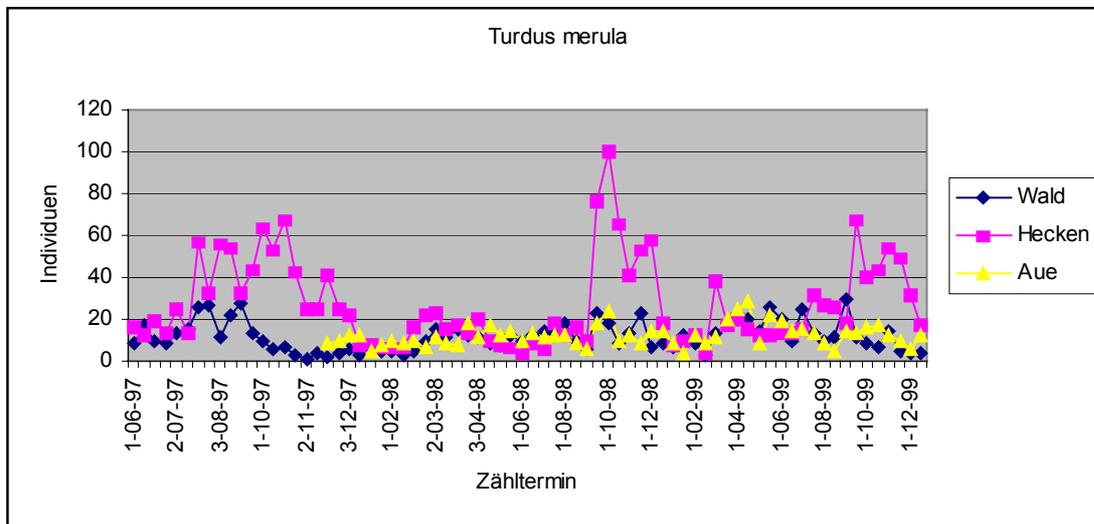
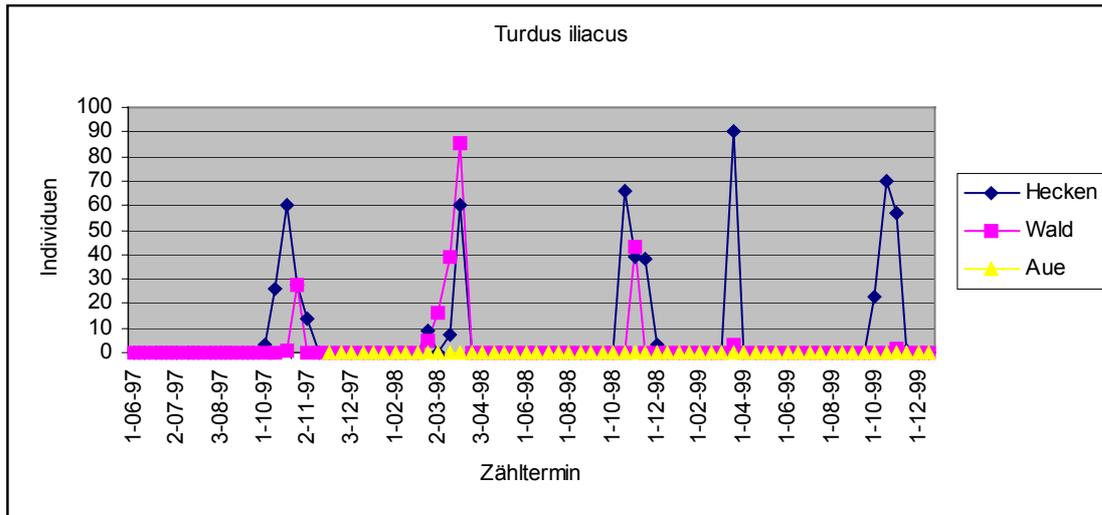


Abb. C-10: Fortsetzung

Fig. C-10: continued

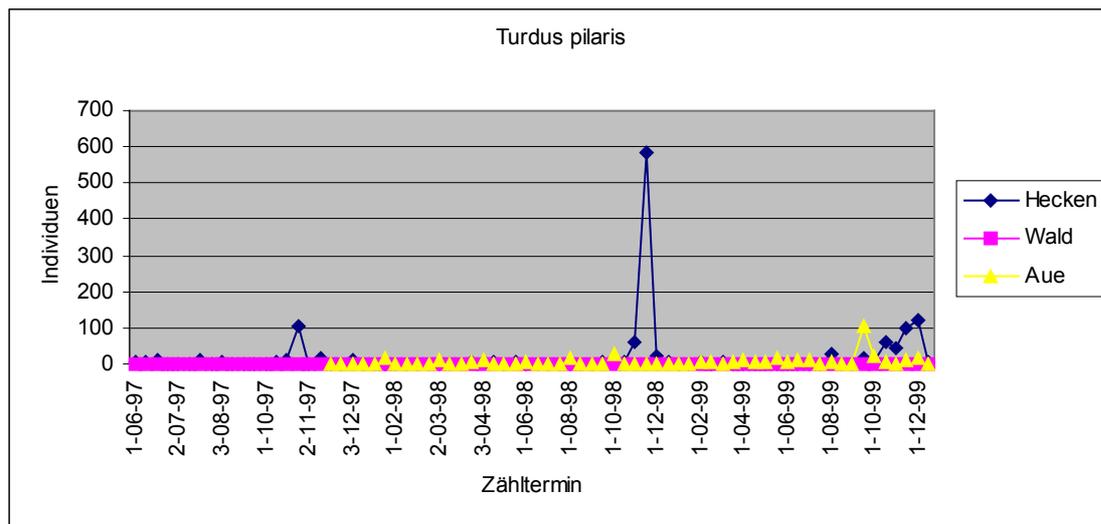


Abb. C-10: Fortsetzung  
Fig. C-10: continued

### 4.3 Mikrohabitate frugivorer Vögel in Abhängigkeit vom Fruchtangebot

Bei der Beobachtung freilebender frugivorer Vögel fällt auf, dass das räumliche Vorkommen einiger Arten im Herbst eng mit dem Angebot an Früchten gekoppelt zu sein scheint. Um dieser Frage nachzugehen, sollen im Folgenden Beziehungen zwischen den Vogel- und den Früchtekartierungsergebnissen aus den Untersuchungsflächen gesucht werden. Dabei wurde mittels des  $\chi^2$ -Anpassungstests überprüft, ob bestimmte Vogelarten häufiger in Rasterfeldern (100 m x 100 m) mit Früchten vorkommen als in Rasterfeldern ohne Früchte.

Hierzu wurden Arten ausgewählt, die einerseits im hohen Maße frugivor sind (vergl. Tab. A-7), andererseits häufig genug, um einen statistischen Test sinnvoll durchführen zu können. Es bieten sich hier Amsel, Rotdrossel, Mönchsgrasmücke und Gartengrasmücke an. Basierend auf den unter den in den Kapiteln A und B beschriebenen Nahrungsspektren dieser Arten, sollten folgende Hypothesen überprüft werden:

- Amseln kommen während des Herbstzugs häufiger in Habitaten mit Früchten des Eingrifflichen Weißdorns vor.
- Amseln kommen im Winter häufiger in Habitaten mit Hagebutten (Früchten der verschiedenen *Rosa*-Arten, v.a. *Rosa canina* agg.) vor.
- Rotdrosseln kommen während des Herbstzugs häufiger in Habitaten mit Früchten des Eingrifflichen Weißdorns vor.
- Mönchsgrasmücken kommen während des Herbstzugs häufiger in Habitaten mit Früchten des Schwarzen Holunders vor.
- Gartengrasmücken kommen während des Herbstzugs häufiger in Habitaten mit Früchten des Schwarzen Holunders vor.

Es ist denkbar, dass sich nach statistischer Analyse signifikante Korrelationen ergeben, aber kein kausaler Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von Vögeln und Früchten besteht, wenn z. B. eine Vogelart lediglich die Struktur der fruchttragenden Pflanze als Aufenthaltsort bevorzugt, sich aber nicht wegen der dort vorhandenen Früchte aufhält. Um diese Alternative zu prüfen, wurden die Ergebnisse von Vogelzählungen zu einem ganz anderen Zeitpunkt, z. B. im Frühjahr, wenn keine Früchte vorhanden sind, ebenfalls mit den Früchtedaten aus

dem Herbst und Winter verglichen. Dies sei an einem Beispiel erläutert: Mittels des Chi<sup>2</sup>-Tests wurde herausgefunden, dass sich die Vogelart A bei der Vogelzählung in der ersten Septemberhälfte signifikant häufiger in Rasterfeldern mit der Frucht X aufgehalten hat als in Rasterfeldern ohne Frucht X. Nun wird das Zählergebnis der Vogelart A aus einem ganz anderen Monat, z. B. aus der ersten Maihälfte, herangezogen, und es wird untersucht, ob sich die Vogelart A auch in der ersten Maihälfte signifikant häufiger in Rasterfeldern aufhält, in denen in der ersten Septemberhälfte die Frucht X vorhanden ist.

### **Amsel**

Zur Prüfung, ob sich Amseln auf dem Herbstzug häufiger in Habitaten mit Früchten des Eingrifflichen Weißdorns aufhalten, wurde jeweils der Wert aus der Herbstzählung mit den höchsten Individuenzahlen untersucht und mit dem dazugehörigen Ergebnis aus der Früchtezählung verglichen. Zur Untermauerung der Hypothese eines kausalen Zusammenhangs (s. o.) wurden die Ergebnisse dieser Früchtezählungen auch mit dem Wert im Juni des gleichen Jahres (falls keine Zählung vorhanden: Im Juni des folgenden Jahres) und mit dem Maximalwert während des Frühlingszuges des folgenden Jahres (falls keine Zählung vorhanden: Frühlingszug des gleichen Jahres) verglichen. Zur Prüfung, ob Amseln im Winter Habitate mit Hagebutten bevorzugen, wurde jeweils der Wert aus der ersten Dezemberzählung betrachtet. Wie oben beschrieben, wurden die Werte aus der Früchtezählung auch mit den Frühlings- und Sommerwerten aus der Vogelzählung verglichen.

Amseln hielten sich während des Herbstzuges höchst signifikant häufiger in Rasterfeldern mit Weißdorn-Früchten und im Winter in Rasterfeldern mit Hagebutten auf. Diese Aufenthaltsorte sind jeweils nicht identisch mit den Aufenthaltsorten im Sommer, denn Vergleiche der Juniwerte mit den Fruchtzahlen ergeben keine signifikanten Zusammenhänge. Allerdings hielten sich Amseln während des Frühlingszuges in fünf von sechs untersuchten Fällen höchst signifikant häufiger in genau den Rasterfeldern auf, in denen sie sich auch im Herbst, bzw. Winter aufgehalten haben, obwohl zu dieser Zeit keine Früchte mehr vorhanden waren (Tab. C-3).

### **Rotdrossel**

Analog zur Untersuchung bei der Amsel wurde getestet, ob Rotdrosseln während der Spitze des Herbstzuges Aufenthaltsorte mit Weißdornfrüchten bevorzugen. Zum Vergleich wurden die Aufenthaltsorte während der Spitze des nachfolgenden Frühjahrszuges (falls keine Zählung vorhanden: vorangegangenen Frühjahrszuges) herangezogen. Rotdrosseln bevorzugten während des Herbstzuges höchst signifikant Aufenthaltsorte mit Weißdorn-Früchten. Der Vergleich mit den Habitaten im Frühjahr ergibt ein indifferentes Bild. In zwei Fällen bevorzugten Rotdrosseln genau dieselben Orte auch im Frühjahr, obwohl keine Früchte mehr vorhanden waren. In einem Fall mieden sie jedoch signifikant diese Orte, was mit dem Aufenthalt eines großen Trupps in einem geschlossenen Buchenwald zu erklären ist (Tab. C-4).

### **Gartengrasmücke**

Gartengrasmücken zeigten bei den Zählungen im Untersuchungsgebiet keinen ausgeprägten Zuggipfel im Herbst (s. Abb. C-10). Um zu ermitteln, ob Gartengrasmücken auf dem Herbstzug Habitate mit Holunderfrüchten bevorzugten, wurde daher jeweils der letzte Wert im Spätsommer / Frühherbst herangezogen, der gerade noch groß genug war, um eine

statistische Analyse zu ermöglichen. Als Vergleichswert diente der Wert der ersten Zählung im Mai des selben Jahres (falls keine Zählung vorhanden: des folgenden Jahres). Gartengrasmücken bevorzugten im Spätsommer/Frühherbst höchst signifikant Orte mit Früchten des Schwarzen Holunders. Genau dieselben Rasterfelder bevorzugten sie aber auch Anfang Mai, obwohl keinerlei Früchte vorhanden waren (Tab. C-5).

### Mönchsgrasmücke

Zur Analyse wurde der maximale Wert während des Herbstzuges gewählt. Die weitere Vorgehensweise erfolgte analog zu der bei der Gartengrasmücke. Mönchsgrasmücken bevorzugten während des Herbstzuges Orte mit Früchten des Schwarzen Holunders signifikant. Genau diese Rasterfelder bevorzugten sie allerdings auch im Mai, obwohl keine Früchte mehr vorhanden waren (Tab. C-6).

Tab. C-3: Analyse der Mikrohabitatwahl der Amsel mit dem  $\chi^2$ -Test. Verglichen wurden 100 m x 100 m große Rasterfelder mit und ohne bevorzugte Früchte. Zur Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen Fruchtbehang und Auftreten von Amseln wurde der Vergleich auch zu anderen Jahreszeiten, zu denen keine Früchte vorhanden waren, durchgeführt. (01-10-1997 bedeutet: erste Zählung im Oktober 1997).

Tab. C-3: Analysis of the microhabitat choice of Blackbirds using the  $\chi^2$ -test. Places (100 m x 100 m squares) with preferred fruits were compared with places without these fruits. To study causalities, the comparison of these places was also performed during other seasons, when no fruits were ripe. (01-10-1997 = first census in October 1997).

Zählung	beobachtete Individuenzahlen		erwartete Individuenzahlen		p (nach $\chi^2$ - Test)
	Rasterfelder mit Früchten <i>Crataegus monogyna</i>	Rasterfelder ohne Früchte	mit Früchten	ohne Früchte	
03-10-1997	55	20	17	58	<0,001
Vergleich: 01-06-97	7	18	6	19	0,640
Vergleich: 02-03-98	14	24	8	30	<0,05
01-10-1998	97	45	40	102	<0,001
Vergleich: 01-06-98	8	16	7	17	0,653
Vergleich: 01-03-99	29	33	17	45	<0,001
02-09-1999	58	34	24	68	<0,001
Vergleich: 01-06-99	15	65	21	59	0,127
Vergleich: 01-03-99	18	44	16	46	0,562
	<i>Rosa canina</i>				
01-12-1997	44	8	19	33	<0,001
Vergleich: 01-06-98	11	13	9	15	0,399
Vergleich: 02-03-98	25	24	18	31	<0,05
01-12-1998	70	9	36	43	<0,001
Vergleich: 01-06-98	14	10	11	13	0,219
Vergleich: 01-03-99	45	17	28	34	<0,001
01-12-1999	34	7	15	26	<0,001
Vergleich: 01-06-1999	23	57	29	51	0,163
Vergleich: 01-03-1999	36	26	22	40	<0,001

Tab. C-4: Analyse der Mikrohabitatwahl der Rotdrossel mit dem Chi<sup>2</sup>-Test. Verglichen wurden 100 m x 100 m große Rasterfelder mit und ohne bevorzugte Früchte. Zur Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen Fruchtbehang und Auftreten von Rotdrosseln wurde der Vergleich auch zu anderen Jahreszeiten, zu denen keine Früchte vorhanden waren, durchgeführt. (01-10-1997 bedeutet: erste Zählung im Oktober 1997).

*Tab. C-4: Analysis of the microhabitat choice of Redwings using the Chi<sup>2</sup>-test. Places (100 m x 100 m squares) with preferred fruits were compared with places without these fruits. To study causalities, the comparison of these places was also performed during other seasons, when no fruits were ripe. (01-10-1997 = first census in October 1997).*

Zählung	beobachtet		erwartet		p (nach Chi <sup>2</sup> -Test)
	mit Früchten <i>Crataegus monogyna</i>	ohne Früchte	mit Früchten	ohne Früchte	
03-10-97	51	10	13	48	<0,001
Vergleich: 01-04-98	18	127	32	113	<0,001
02-11-98	38	44	19	63	<0,001
Vergleich: 01-04-98	58	87	33	112	<0,001
2-10-99	44	26	13	57	<0,001
Vergleich: 2-03-99	74	19	18	75	<0,001

Tab. C-5: Analyse der Mikrohabitatwahl der Gartengrasmücke mit dem Chi<sup>2</sup>-Test. Verglichen wurden 100 m x 100 m große Rasterfelder mit und ohne bevorzugte Früchte. Zur Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen Fruchtbehang und Auftreten von Gartengrasmücken wurde der Vergleich auch zu anderen Jahreszeiten, zu denen keine Früchte vorhanden waren, durchgeführt. (01-10-1997 bedeutet: erste Zählung im Oktober 1997).

*Tab. C-5: Analysis of the microhabitat choice of Garden Warblers using the Chi<sup>2</sup>-test. Places (100 m x 100 m squares) with preferred fruits were compared with places without these fruits. To study causalities, the comparison of these places was also performed during other seasons, when no fruits were ripe. (01-10-1997 = first census in October 1997).*

Zählung	beobachtet		erwartet		p (nach Chi <sup>2</sup> -Test)
	mit Früchten <i>Sambucus nigra</i>	ohne Früchte	mit Früchten	ohne Früchte	
01-09-97	7	1	3	5	<0,01
Vergleich: 01-05-98	7	3	4	6	0,053
02-08-98	16	1	5	12	<0,001
Vergleich: 01-05-98	23	7	10	20	<0,001
01-09-99	7	0	3	4	<0,01
Vergleich: 01-05-99	47	8	20	35	<0,001 <sup>4</sup>

Tab. C-6: Analyse der Mikrohabitatwahl der Mönchsgrasmücke mit dem Chi<sup>2</sup>-Test. Verglichen wurden 100 m x 100 m große Rasterfelder mit und ohne bevorzugte Früchte. Zur Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen Fruchtbehang und Auftreten von Mönchsgrasmücken wurde der Vergleich auch zu anderen Jahreszeiten, zu denen keine Früchte vorhanden waren, durchgeführt. (01-10-1997 bedeutet: erste Zählung im Oktober 1997).

*Tab. C-6: Analysis of the microhabitat choice of Blackcaps using the Chi<sup>2</sup>-test. Places (100 m x 100 m squares) with preferred fruits were compared with places without these fruits. To study causalities, the comparison of these places was also performed during other seasons, when no fruits were ripe. (01-10-1997 = first census in October 1997).*

Zählung	beobachtet		erwartet		p (nach Chi <sup>2</sup> - Test)
	mit Früchten <i>Sambucus nigra</i>	ohne Früchte	mit Früchten	ohne Früchte	
02-09-97	30	3	16,5	16,5	<0,001
Vergleich: 01-05-98	25	5	15	15	<0,001
02-09-98	55	2	23	34	<0,001
Vergleich: 01-05-98	33	8	17	24	<0,001
02-09-99	26	6	12	20	<0,001
Vergleich: 01-05-99	27	19	17	29	<0,01

Keiner Analyse unterzogen wurden **Misteldrossel**, **Wacholderdrossel** und **Star**, obwohl alle drei Arten häufig und regelmäßig frugivor waren. Alle drei Arten konnten während der gesamten Beobachtungsperiode ab dem Spätsommer bis in den Spätherbst in großen Trupps von oft über 100 Exemplaren auf an die Untersuchungsfläche angrenzenden Ackerfluren angetroffen werden. Auf den Untersuchungsflächen waren dagegen nur unregelmäßig kleine Trupps anzutreffen. Diese weiträumig ausgeräumten Äcker beherbergten nahezu keine fruchttragenden Gehölze. Aufgrund dieser Beobachtung ist nicht von einer prinzipiellen Ausrichtung der Habitatwahl dieser drei Arten auf fruchttragende Gehölze auszugehen.

## 5. Diskussion

Ein Blick auf die Ergebnisse dieser Untersuchung legt eindeutige Zusammenhänge zwischen dem Vorkommen frugivorer Vögel und fleischiger Früchte nahe, insbesondere wenn die Reifensaison isoliert betrachtet wird. So erschienen frugivore Vögel im Herbst in großer Zahl in der fruchtereichen Heckenlandschaft und verließen den fruchtearmen Wald. Nicht-frugivore Vögel zeigten dieses Muster der räumlich-zeitlichen Habitatnutzung nicht. Die Heckenlandschaft, die ein wesentlich diverseres Früchteangebot bot, beherbergte zur Reifezeit gleichzeitig eine höhere Diversität an Vogelarten. Mit der Abnahme der Früchte in der Landschaft im Winter ging auch ein Verschwinden vieler frugivorer Vogelindividuen und -arten einher. Zudem konnte für die häufigen Frugivoren Amsel, Rotdrossel, Gartengrasmücke und Mönchsgrasmücke eine höchst signifikante Korrelation zwischen ihrem Vorkommen und dem Vorkommen ihrer bevorzugten Früchtenahrung nachgewiesen werden. Diese Beobachtungen decken sich gut mit denen anderer Gebiete, z. B. Spanien (JORDANO 1993), Nordamerika (BLAKE & HOPPES 1986, HOPPES 1987) und den Tropen (WHEELWRIGHT & ORIANI 1982).

Eine detailliertere Betrachtung lässt die oben geschilderte Situation jedoch weniger eindeutig aussehen als zunächst vermutet. So zeigt sich, dass beispielsweise Mönchs- und Gartengrasmücken auch im Frühjahr, als keine Früchte mehr vorhanden waren, dieselben Aufenthaltsorte bevorzugten wie im Spätsommer und Herbst. Zwar ließ sich im Freiland eindeutig beobachten, dass die beiden Vogelarten zur Reifezeit des Schwarzen Holunders so gut wie nie fernab dieser bevorzugten Nahrungspflanze anzutreffen waren (vergl. auch SCHMIDT 1964), allerdings wurde die Habitatwahl offenbar nicht ausschließlich vom Früchteangebot bestimmt. Im Frühjahr und Sommer waren diese Arten im Untersuchungsgebiet ebenfalls kaum fernab von Holunderbüschen anzutreffen. Beide Arten bewohnen gebüschbewachsene Habitate, in denen in Mitteleuropa der Schwarze Holunder selten fehlt. Garten- und Mönchsgrasmücken scheinen demnach ihre Habitatwahl im Spätsommer und Herbst nicht wegen des Früchtevorkommens tiefgreifend umzustellen, wenngleich sie sich innerhalb ihrer Habitate sicher vornehmlich im Bereich fruchtender Büsche aufhalten.

Ähnlich stellte sich die Situation bei Rotdrossel und Amsel dar, wobei bei der Amsel tatsächlich deutliche Unterschiede in der Habitatwahl zwischen Herbst und Sommer festzustellen waren. Amseln verließen nach der Brutzeit zum großen Teil den geschlossenen Wald und traten verstärkt auf halboffenen Heckenflächen auf. In der Heckenlandschaft waren sie allerdings auch noch während der Zugzeiten im Frühjahr, als keine Früchte mehr vorhanden waren, überwiegend zu finden. Hier deuten sowohl die Freilandbeobachtungen als auch die Daten der statistischen Analyse darauf hin, dass die Habitatwahl zur Zeit der Fruchtreife durch Fruchtvorkommen etwas modifiziert wird. Früchte sind demnach zwar ein wichtiger mitbestimmender Faktor bei der außerbrutzeitlichen Habitatwahl der Amsel, aber nicht der allein bestimmende.

Waldgebiete werden im Herbst wahrscheinlich nicht nur wegen ihres geringeren Fruchtangebotes weniger attraktiv für frugivore Vögel. Dabei ist zu beachten, dass keine mitteleuropäische Vogelart ausschließlich frugivor ist, sondern Wirbellose einen großen Teil der Nahrung bilden (z. B. BEZZEL & PRINZINGER 1990, S. 189 f., BAIRLEIN 1996 b, S. 22). Darauf deutet auch das nachbrutzeitliche Verhalten der fakultativ frugivoren Misteldrosseln im Untersuchungsgebiet hin. Misteldrosseln verließen hier während des Sommers mit den flüggen Jungvögeln den Wald und fanden sich in großen Trupps nahrungssuchend auf den umliegenden Äckern und Wiesen ein (Abb. C-11). Dabei suchten die Schwärme zur

Nahrungssuche durchaus auch Gehölze mit reifen Früchten, insbesondere Süß- und Wildkirschen sowie Ebereschen, auf. Ähnliche Beobachtungen gelangen bei Staren. Früchte scheinen auch in diesen Fällen ein bedeutender Habitatfaktor zu sein, aber nicht der einzige. Diese Hypothese wird durch eine Betrachtung des zeitlichen Raumnutzungsmusters überwiegend insektivorer Arten bekräftigt. Der Zaunkönig *Troglodytes troglodytes* verließ während der Sommermonate ebenfalls zunehmend den Wald und erschien verstärkt in der halboffenen Landschaft. Allerdings waren Zaunkönige im Herbst in der relativ fruchtbaren Aue häufiger als in der Heckenlandschaft. Möglicherweise ist dieses von den Frugivoren abweichende Muster dadurch bedingt, dass für Zaunkönige Früchte keine ernährungsbiologische Rolle spielen und die klimatisch begünstigte und strukturreiche Auenfläche ein größeres Angebot an Wirbellosen bietet. Ähnlich ist auch das Raumnutzungsmuster des überwiegend insektivoren Zilpzalps *Phylloscopus collybita* (Abb. C-12) sowie des Rotkehlchens, das im Frühherbst nur wenig Früchte frisst (nach HERRERA, 1984 b, ist das Vorkommen des Rotkehlchens auch im spanischen Winterquartier wenig an Fruchtevorkommen gebunden).

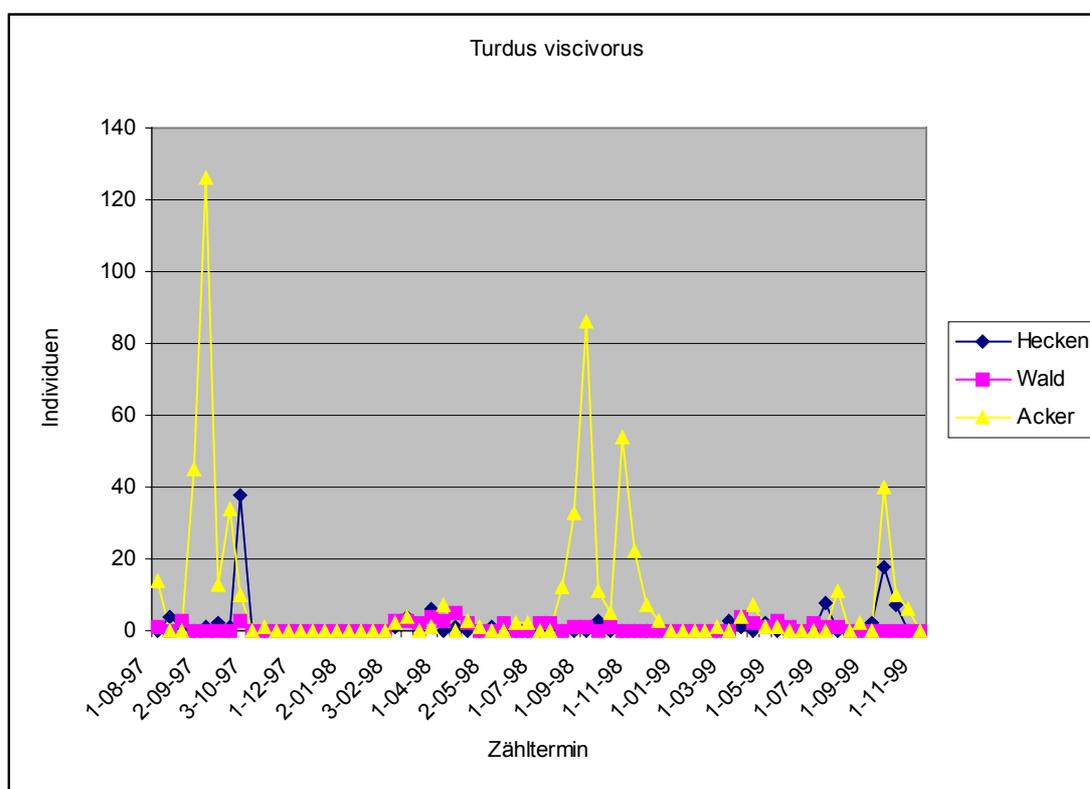


Abb. C-11: Phänologie der Misteldrossel *Turdus viscivorus* auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen. Heckenfläche: 50 ha halboffenes Heckengelände; Waldfläche: 50 ha Wald; Ackerfläche: 250 ha strukturarme Agrarlandschaft.

Fig. C-11: Phenology of *Turdus viscivorus* on three areas in northern Hesse. Hecken: 50 ha landscape with hedges; Wald: 50 ha forest; Äcker: 250 ha agricultural landscape without hedges.

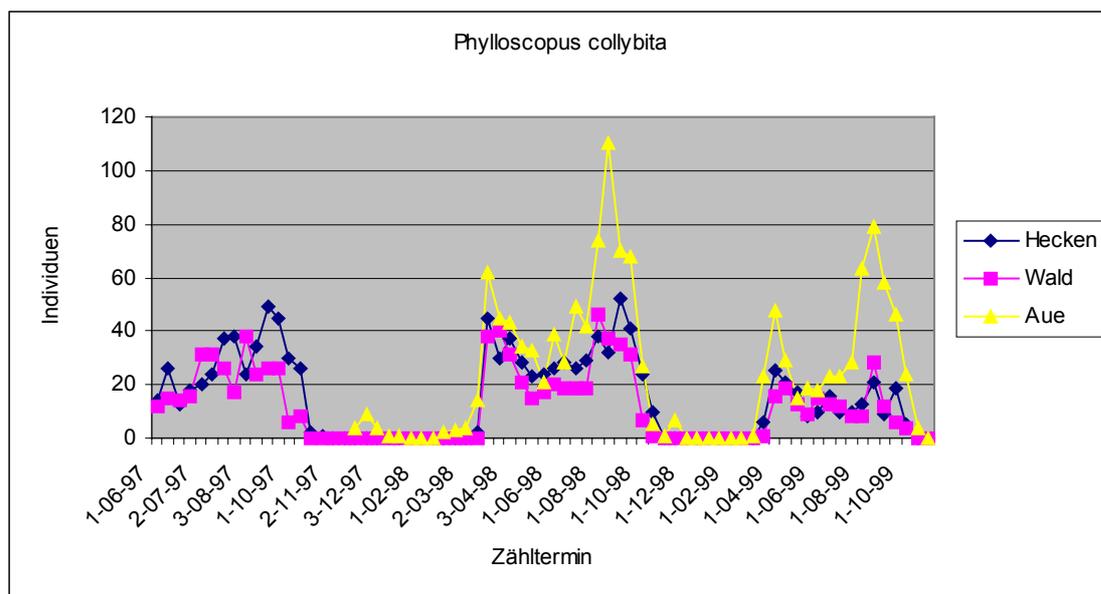
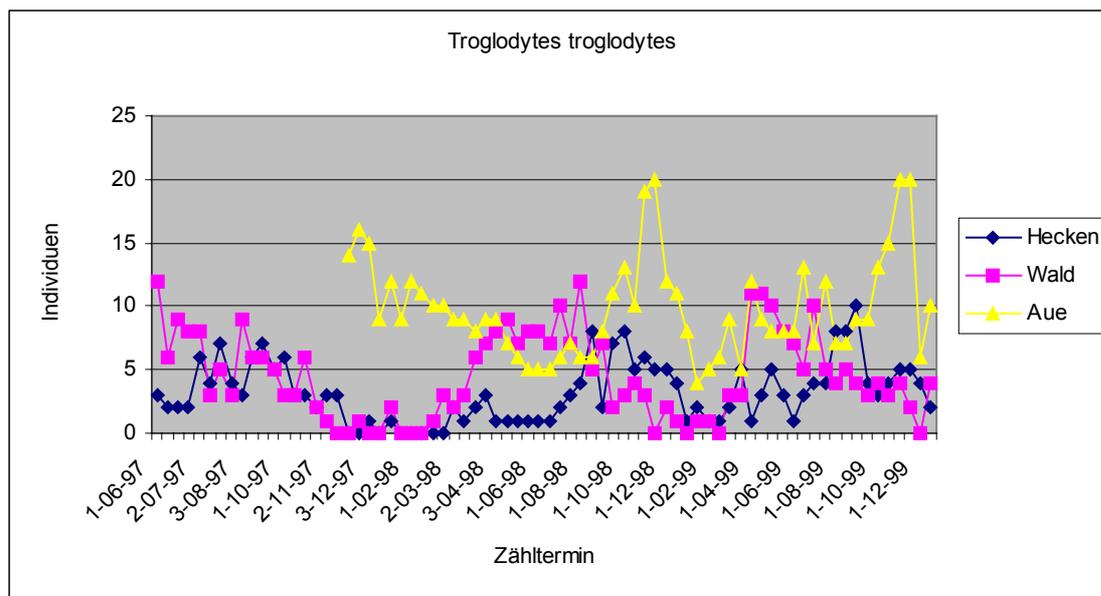


Abb. C-12: Phänologie von Zaunkönig *Troglodytes troglodytes* und Zilpzalp *Phylloscopus collybita* auf drei Untersuchungsflächen (je 50 ha) in Nordhessen.  
 Fig. C-12: Phenology of *Troglodytes troglodytes* and *Phylloscopus collybita* on three observation areas (50 ha each) in northern Hesse.

Zu einem entscheidenden Habitatfaktor können Früchte allerdings bei Wetterlagen mit strengem Frost und schneebedeckten Boden werden. So konnten in der Nähe der Untersuchungsflächen früh heimkehrende Misteldrosseln bei kalten Bedingungen im Februar ausschließlich in fruchtenden Misteln angetroffen werden. Die Vögel verhielten sich dort oft äußerst unauffällig, verweilten bis zu einer Stunde in einer Mistelpflanze und waren oft erst nach genauer Begutachtung der Pflanze mit dem Fernglas auszumachen. Weitere bekannte Beispiele sind Seidenschwanz und Wacholderdrossel, die im Winter invasionsartige Wanderungen in fruchtreiche Gebiete unternehmen können (TYRVÄINEN 1975). Bei ungünstigen Wetterlagen steht diesen fakultativ frugivoren Vogelarten keine andere Nahrung

als Früchte zur Verfügung. Zwangsläufig müssen Früchtevorkommen über die Dauer der Schlechtwetterperiode der bestimmende Faktor bei der Habitatwahl sein.

Wie aus dem zuvor Geschilderten hervorgeht, können Früchte ein wichtiger, im Winter teilweise sogar lebenswichtiger Bestandteil des Habitats frugivorer Vögel sein. Eine reichhaltige Ausstattung der Heckenlandschaften mit Gehölzen, die fleischige Früchte tragen, ist daher auch aus naturschutzfachlicher Sicht zu begrüßen. Allerdings ist nicht zu erwarten, dass eine Erhöhung der Fruchtmasse in einem Habitat automatische Steigerungen der Menge frugivorer Vögel zur Folge hat. Die Daten dieser Arbeit liefern keinen eindeutigen Beleg für eine solche Annahme. Auch HERRERA et al. (1994) konnten keine direkte Beziehung zwischen einem verschieden hohen Fruchtangebot in aufeinanderfolgenden Jahren und der Frugivorenabundanz feststellen und machen hierfür Sättigungseffekte verantwortlich. Zu berücksichtigen ist ebenfalls, dass insbesondere das außerbrutzeitliche Vorkommen frugivorer Vogelarten nicht nur von der Habitatausstattung eines betrachteten Habitats, sondern auch von der benachbarter Habitate beeinflusst wird (LOISELLE & BLAKE 1991).

Eine weitere Frage, welche die Ergebnisse dieser Untersuchung aufwerfen, ist die nach einer möglichen evolutionsbedingten Abstimmung der Fruchtreife mit der Durchzugszeit frugivorer Vögel im Herbst. Diese Frage soll in Kapitel E diskutiert werden.

## 6. Zusammenfassung

Auf der Basis standardisierter Vogel- und Früchtezählungen wird in dieser Untersuchung der Frage nachgegangen, inwiefern Korrelationen zwischen dem räumlich-zeitlichen Auftreten frugivorer Vögel und fleischiger Früchte bestehen. Die Kartierungen wurden im nordhessischen Bergland zwischen dem 01.06.1997 und dem 31.12.1999 zwei- bis dreimal pro Monat durchgeführt.

Von März bis Juli waren im Untersuchungsgebiet keine oder nur sehr wenige fleischige Früchte vorhanden. Im August stieg die Zahl reifer Früchte sprunghaft an, und im September/Oktober wurde der Maximalwert der Gesamfruchtmasse und auch der Anzahl fruchtender Pflanzenarten erreicht. Auf drei je 50 ha großen Untersuchungsflächen erwies sich eine halboffene Heckenfläche mit großem Abstand als qualitativ und quantitativ fruchtreichste Fläche (maximal über 9000 kg fleischige Früchte pro 50 ha und 19 gleichzeitig fruchtende Pflanzenarten). Weniger Früchte waren in einer Flussauenlandschaft mit schmalen Auwaldresten, am wenigsten in einem Mischwald zu finden.

Den größten Arten- und Individuenreichtum an frugivoren Vögeln wies die Heckenfläche auf, gefolgt von der Auen- und der Waldfläche. Allgemein war die Artenzahl im Spätfrühling und Sommer am höchsten (maximal 14 auf der Heckenfläche), im Winter am niedrigsten (minimal 2 auf der Waldfläche). Hinsichtlich der Individuenzahlen waren ebenfalls typische jahreszeitliche Raumnutzungsmuster erkennbar: Im Sommer beherbergten alle Flächen etwa gleich viele Individuen frugivorer Vögel. Während aber auf der fruchtreichen Heckenfläche die Individuenzahlen ab dem Spätsommer stark zunahmten und im Herbst ein Maximum erreichten (maximal über 700 Vögel pro 50 ha im November 1997), sanken die Zahlen auf der fruchtarmer Waldfläche während des Herbstes kontinuierlich ab. Auf der Auenfläche war ein ähnliches Muster wie auf der Heckenfläche erkennbar, jedoch in stark abgeschwächter Form. Nicht-frugivore Vögel zeigten keine derartige Bevorzugung der Heckenfläche im Herbst.

Kleinräumige Analysen der Habitatwahl häufiger frugivorer Vogelarten zeigten, dass diese Arten Orte (100 m x 100 m große Rasterfelder, die auf die Untersuchungsflächen projiziert wurden) bevorzugten, an denen präferierte Früchte vorkamen. So war das Vorkommen der Gartengrasmücke im Spätsommer und Herbst höchst signifikant mit dem Vorkommen von Holunderfrüchten korreliert. Ebenso kamen Mönchsgrasmücken im Herbst höchst signifikant häufiger an Orten mit Holunderfrüchten vor. Amsel und Rotdrossel bevorzugten im Herbst höchst signifikant Orte mit Weißdornfrüchten. Amseln bevorzugten im Winter höchst signifikant Orte mit Hagebutten (Früchten von *Rosa spec.*). Allerdings konnte gezeigt werden, dass die genannten Arten auch im Frühling, wenn keine Früchte vorhanden sind, dieselben Stellen bevorzugten wie zur Zeit der Fruchtreife.

Auf der Grundlage dieser Ergebnisse wird vermutet, dass Früchte nur einen von mehreren bestimmenden Faktoren für die Habitatwahl frugivorer Vögel darstellen. Allerdings könnten Früchte bei winterlichen Bedingungen mit Frost und Schneebedeckung für einige Arten zum wichtigsten Faktor bei der Habitatwahl werden.

## Summary

To study the correlation between the presence of fleshy fruits and frugivorous birds, standardised mappings of fruits and birds were performed on three areas (hedges, lowland riparian forest, forest; 50 ha each) in northern Hesse. The mappings were performed between 01.06.1997 and 31.12.1999, two to three times during a month.

Between March and July fleshy fruits were extremely rare. The number of fruiting species and the total fruit mass increased in August and reached maximum values in September and October. Fruits were most abundant and diverse on the area with hedges (up to ca. 9000 kg total fruit mass per 50 ha and 19 synchronously fruiting species). Less fruits could be found in the lowland riparian forest area and least on the forest area.

The area with hedges was also the richest in frugivorous bird species and bird individuals, followed by the lowland riparian forest and the forest. On all areas, bird species diversity was highest in late spring and in summer (up to 14 species on the hedges area), lowest in winter (up to 2 species on the forest area). Concerning the number of bird individuals, typical patterns of habitat use could be found: In summer, the bird numbers were similar on all three areas. During the late summer and the autumn, the numbers drastically increased on the hedges area, but decreased on the forest area. On the lowland riparian forest, the phenological pattern was similar to the one on the hedges area, but total bird numbers were much lower. Non-frugivorous birds did not show a preference for the hedges area in autumn.

An analysis of the habitat use of some of the most abundant frugivorous birds on a smaller level showed that these birds preferred places (100 m x 100 m squares), where preferred fruits were present. The Garden Warbler *Sylvia borin* and the Blackcap *Sylvia atricapilla* significantly preferred places with ripe Elder *Sambucus nigra* fruits. Blackbirds *Turdus merula* and Redwings *Turdus iliacus* preferred places with Hawthorn *Crataegus monogyna* fruits in autumn. Blackbirds preferred places with fruits of *Rosa* species in winter. However, it could also be shown that these bird species often prefer the same places in spring, when no fruits are available.

Based on these results, it is suggested that fruits are just one parameter in the habitat use of frugivorous birds in autumn and winter but not the predominant parameter. Fruits may be the most important parameter in habitat use during times when the ground is frozen and/or snow-covered during the winter.

## Kapitel D

# Frugivore Vogelarten als Ausbreiter ornithochorer Pflanzen: Ausbreitungsmuster und -effektivität sowie landschaftsökologische Konsequenzen

---

### Inhaltsverzeichnis

#### 1. Einleitung

#### 2. Material und Methoden

##### 2.1 Direkte Beobachtungen

#### 3. Ergebnisse

##### 3.1 Bearbeitung der Frucht durch frugivore Vögel: Ausbreiter, Samen- und Fruchtfleischprädatoren

##### 3.2 Anzahl transportierter Samen

##### 3.3 Ausbreitungsmuster: Distanzen und Habitate

##### 3.4 Verweildauer der Vögel in der Nahrungspflanze

##### 3.5 Summe der von frugivoren Vögeln aufgenommenen Samen

##### 3.6 Beitrag verschiedener frugivorer Vogelarten an der Gesamtausbreitung

##### 3.7 Rekonstruktion des Ausbreitungsmusters ornithochorer Pflanzen

##### 3.8 Ausmaß der Samen- und Fruchtfleischprädatation durch Vögel

#### 4. Diskussion

#### 5. Zusammenfassung

*Summary*

---

## 1. Einleitung

Die Beziehung zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen gilt als klassisches Beispiel für einen Mutualismus, da einerseits die Vögel von der fleischigen Umhüllung der Frucht profitieren, andererseits die Diasporen der Pflanzen von den Vögeln ausgebreitet werden (z. B. BEGON et al. 1991, SCHAEFER 1992). Allerdings sind nicht alle frugivoren Vogelarten gleichermaßen als Diasporenausbreiter geeignet. Die Arten differieren in ihrer Ausbreitereffektivität (z. B. MCKEY 1975, HOWE & ESTABROOK 1977, SNOW 1981, JORDANO 1982, WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, LEVEY 1987, SCHUPP 1993). Als Verständnisgrundlage zum Thema Ausbreitereffektivität soll im Folgenden zunächst erläutert werden, welchen Nutzen eine Pflanze von der Ausbreitung ihrer Diasporen hat.

### Nutzen der Ausbreitung für die Pflanze

HOWE & SMALLWOOD (1982) formulieren drei Hypothesen zum Nutzen der Ausbreitung für eine Pflanze:

- Entkommen aus der Nähe der Mutterpflanze ("escape hypothesis")
- Kolonisation neuer Habitate ("colonization hypothesis")
- Gerichtete Ausbreitung ("directed dispersal hypothesis")

Das Entkommen aus der Nähe der Mutterpflanze ist von entscheidender Bedeutung, da im direkten Umfeld der Mutterpflanze das Risiko der Samenprädation nach der Ausbreitung ("post-dispersal seed predation") groß ist. Bedingt durch eine hohe Diasporendichte nahe der Mutterpflanze steigt dort die Prädationsrate, z. B. durch Kleinsäuger (JANZEN 1971, KOLLMANN 1994). In der Nähe der Mutterpflanze und/oder bei hoher Keimlingsdichte sinkt die Überlebenswahrscheinlichkeit auch aufgrund von Pathogenbefall (AUGSPURGER & KELLY 1984, HOWE 1989) und intraspezifischer Konkurrenz (HARPER et al. 1970, JANZEN 1970, GREEN 1983, BERG 1983, HOWE 1989, DEBUSSCHE & LEPART 1992).

Pflanzen, die ephemere Habitate bewohnen, sind zu einer ständigen Kolonisation neuer Habitate gezwungen (z. B. BONN & POSCHLOD 1998). Viele ornithochore Gehölze besiedeln Waldlichtungen, wie sie etwa durch Windbruch entstehen. Solche Habitate verschwinden im Laufe fortschreitender Sukzession und entstehen an unvorhersehbaren Stellen neu. Durch eine möglichst ausgedehnte Ausbreitung können solche Habitate neu besiedelt werden (SCHUPP 1993). Kolonisation ist aber auch innerhalb von Klimaxgesellschaften ein bedeutsamer Mechanismus zur Erhaltung stabiler Populationen (s. BONN & POSCHLOD 1998).

Von gerichteter Ausbreitung kann gesprochen werden, wenn der Ausbreiter die Diasporen in spezifische Habitate befördert, an denen der Samen gute Keimungs- und Etablierungsbedingungen vorfindet. Dieser Fall tritt beispielsweise bei der Ausbreitung der semiparasitischen Mistelgewächse (Loranthaceae) auf, deren Diasporen von Vögeln auf Ästen der Wirtspflanzen platziert werden (z. B. REID 1989).

BONN & POSCHLOD (1998) diskutieren als weitere Hypothese zum Nutzen der Ausbreitung den Genfluss innerhalb von Populationen im Zuge der Ausbreitung, durch den Inzuchterscheinungen vermieden werden.

## Ausbreitereffektivität

Ausbreitereffektivität soll hier im Sinne von "disperser effectiveness" nach SCHUPP (1993) definiert werden, nämlich als Beitrag eines Ausbreiters zur zukünftigen Reproduktion einer Pflanze. Die Ausbreitereffektivität wird im Wesentlichen von der Behandlung des Samens im Schnabel und Verdauungstrakt des Vogels sowie von dem vom ihm erzeugten Ausbreitungsmuster bestimmt. Eine Vogelart ist umso effektiver als Ausbreiter, je mehr keimungsfähige Samen sie an Orte transportiert, an denen sich diese bis zur adulten Pflanze entwickeln können. Solche Orte werden als "Schutzstellen" (URBANSKA 1992), bzw. "safe sites" (HARPER 1977) bezeichnet. Schutzstellen haben je nach Pflanzenart unterschiedliche Charakteristika (z. B. für Lichtkeimer, Schattenkeimer; MURRAY 1988). Eine bestimmte Vogelart kann daher nicht pauschal als effektiver Ausbreiter bezeichnet werden. Die Aussage muss sich stets auf die Interaktion mit einer bestimmten Pflanzenart beziehen (SCHUPP 1993).

Beeinflusst wird die Ausbreitereffektivität von der Behandlung der Diaspore im Schnabel und im Verdauungstrakt des Vogels. Samenprädatoren zerstören den Samen bei der Bearbeitung der Frucht im Schnabel oder im Magen, Fruchtfleischprädatoren picken das Fleisch ab, meist ohne den Samen zu transportieren (z. B. SNOW & SNOW 1988). Effektive Ausbreiter scheiden den Samen hingegen unversehrt wieder aus, wobei diskutiert wird, inwieweit die Magen-Darm-Passage einen positiven Effekt auf die Keimfähigkeit besitzt (BARNEA et al. 1990, BUSTAMANTE et al. 1993). Untersuchungen deuten darauf hin, dass schon allein das Entfernen der fleischigen Umhüllung vom Samen eine positive Wirkung auf die Keimung hat (CLERGEAU 1992), da das Fruchtfleisch keimungshemmende Substanzen wie Abscisinsäure enthalten kann (BONN & POSCHLOD 1998).

Desweiteren wird die Ausbreitereffektivität durch die Menge ausgebreiteter Diasporen bestimmt (HERRERA & JORDANO 1981). Dieser Faktor ist abhängig von der Ethologie der betreffenden Vogelart. Entscheidend ist, wie viele Diasporen die Art pro Besuch an einer fruchtenden Pflanze aufnimmt und wie oft diese Pflanze besucht wird. Betrachtet man die Ausbreitereffektivität nicht auf der Ebene eines Individuums, sondern auf der einer Art, ist der Faktor Abundanz zusätzlich bedeutsam.

Letztendlich wird durch die Ethologie eines Vogels entscheidend bestimmt, ob eine Diaspore eine Schutzstelle erreicht. Relevant sind hier eine ganze Reihe von Faktoren, z. B. die Habitatpräferenzen des Vogels (z. B. MCDONNELL & STILES 1983, HOPPES 1987, MCCLANAHAN & WOLFE 1987, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995), die zurückgelegte Distanz nach dem Fressen, die Verweildauer in der fruchtenden Pflanze (PRATT & STILES 1983) und die Retentionszeit der Samen im Verdauungstrakt (HOPPES 1987, SCHUPP 1993).

Untersuchungen zur Ausbreitungsbiologie stammen überwiegend aus den Tropen und aus Nordamerika (z. B. MCDONNELL & STILES 1983, GERITZ et al. 1984, PRATT & STILES 1985, MCCLANAHAN & WOLFE 1987, HOPPES 1987, MURRAY 1988, BÖHNING-GAESE & BLEHER 2000). Aus Europa und Israel liegen einige Untersuchungen über das Ausbreitungsmuster ornithochorer Gehölze vor. Bei diesen Studien wurde das Ausbreitungsmuster zumeist mit Hilfe von "Samenfallen", also auf dem Boden aufgestellten Gefäßen oder Planen, ermittelt (z. B. IZHAKI et al. 1991, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, HERRERA et al. 1994, KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995, KOLLMANN & SCHNEIDER 1997). Die mit dieser Methode gesammelten Ergebnisse lassen zwar Rückschlüsse über das Ausbreitungsmuster der Pflanzen zu, jedoch kann nicht differenziert werden, welche Ausbreiter im Einzelnen dafür verantwortlich sind.

## **Landschaftsökologische Konsequenzen und anwendungsbezogene Aspekte**

Da der überwiegende Teil der mitteleuropäischen Gehölzarten ornithochor ist (MÜLLER-SCHNEIDER 1986, OBERDORFER 1994), bestimmt der Mutualismus zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen wesentlich den Ablauf von landschaftsdynamischen Prozessen, wie die Regeneration von Wäldern oder die Syndynamik von Hecken und Brachen (KOLLMANN 1994, BONN & POSCHLOD 1998). Vögel nehmen durch eine differenzierte Ausbreitung unterschiedlicher Gehölze Einfluss auf die Richtung und Geschwindigkeit der Gehölzausbreitung (KOLLMANN 1994). Die Kenntnis der Grundprinzipien von Diasporenausbreitung durch Vögel ist daher eine wichtige Grundlage bei einer Reihe konkreter Problemstellungen im Naturschutz, die sich mit der Begünstigung oder Verhinderung von Gehölzsukzession beschäftigen.

In mehreren Arbeiten, besonders aus Nordamerika (MCDONNELL & STILES 1983, BOROWICZ & STEPHENSON 1985, HOLTHUIZEN & SHARIK 1985 a, 1985 b, HOPPES 1987, MCCLANAHAN & WOLFE 1987), aber auch aus den Tropen (HOWE & DE STEVEN 1979), dem Mittelmeergebiet (IZHAKI et al. 1991, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, HERRERA et al. 1994) und Mitteleuropa (KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995, KOLLMANN & SCHNEIDER 1997) wurde bisher versucht, allgemeine Gesetzmäßigkeiten der Ausbreitung ornithochorer Pflanzen zu finden. Nur sehr selten wurde jedoch bisher zwischen den Auswirkungen unterschiedlicher Ausbreiterarten auf das Ausbreitungsmuster differenziert (s. aber JORDANO 1982, IZHAKI et al. 1991, SCHUPP 1993).

### **Fragestellungen der Arbeit**

- Welches Ausbreitungsmuster erzeugen frugivore Vogelarten in Mitteleuropa bei verschiedenen ornithochoren Pflanzen?
- Wie effektiv sind unterschiedliche Vogelarten als Ausbreiter verschiedener ornithochorer Pflanzen?
- Wie effektiv werden ornithochore Pflanzen von ihrer jeweiligen Ausbreitergemeinschaft ausgebreitet?
- Nach welchen Grundprinzipien verläuft die Ausbreitung ornithochorer Pflanzen?

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Direkte Beobachtung

Zur Ermittlung des Verhaltens der Vögel während des Fruchteverzehr und des daran anschließenden Bewegungsmusters der Vögel wurden ausgewählte fruchttragende Pflanzen nach einer standardisierten Methode beobachtet.

Die Beobachtungsmethode und der Datenumfang werden detailliert im Kapitel A 2.1 beschrieben. Ergänzend hierzu soll im Folgenden erläutert werden, wie das Verhalten eines Vogels nach dem Fruchtefressen charakterisiert wurde: Bei allen nach einem Fressaufenthalt von der Pflanze wegfliegenden Vögeln wurde notiert, in welcher Distanz der angeflogene Ort von der beobachteten Pflanze entfernt liegt. Dies geschah mit Hilfe eines Luftbildes im Maßstab 1:10.000, auf das konzentrische Kreise in 10 m-Abständen um die beobachtete Pflanze projiziert wurden. Zusätzlich erfolgte eine Charakterisierung des angeflogenen Habitats. Jedes Habitat wurde einem der folgenden Habitattypen zugeordnet:

- Wald
- Waldrand
- Hecke, Gebüsch, Baumgruppe
- solitärer Baum oder Busch
- höhere krautige Vegetation (Hochstaudenflur o. ä.)
- einzeln stehender Pfahl, Telefonleitung
- offenes Gelände (Wiese, Weide, Acker)

In Einzelfällen konnten das angeflogene Habitat und die zurückgelegte Distanz nicht ermittelt werden, da sich der abfliegende Vogel aus dem Beobachtungsradius hinaus bewegte. In diesen Fällen wurde die Entfernung, in welcher der Vogel noch fliegend beobachtet werden konnte, als zurückgelegte minimale Distanz gewertet.

### **Methodenkritik**

Mit der gewählten Methode soll eine Annäherung an das Muster der Diasporenausbreitung durch verschiedene Vogelarten konstruiert werden. Es ist selbstverständlich nicht möglich auszusagen, an welchen Stellen exakt individuelle Diasporen ausgeschieden werden. Hier wird davon ausgegangen, dass das ermittelte Bewegungsmuster nach dem Fruchtefressen mit dem Muster der Diasporenverbreitung korreliert ist.

Eine alternativ hierzu häufig angewandte Methode zur Ermittlung des Ausbreitungsmusters ist das Aufstellen von „Samenfallen“, bei der Diasporen in Gefäßen oder auf Unterlagen aufgefangen werden (z. B. IZHAKI et al. 1991, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, HERRERA et al. 1994, KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995, KOLLMANN & SCHNEIDER 1997). Gegenüber der direkten Beobachtung hat diese Methode allerdings mehrere Nachteile:

- Es können keine Aussagen über interspezifische Unterschiede zwischen verschiedenen Vogelarten als Ausbreiter getroffen werden.
- Der Auffangerfolg dürfte stark habitatabhängig sein, da sich auf offenen Flächen, wie Wiesen oder Äckern, kaum ausgeschiedene Diasporen auffangen lassen dürften.
- Die Ausbreitung in größere Distanzen kann kaum nachgewiesen werden, da dort die Diasporendichte extrem niedrig ist. Selbst wenn in eine Distanz von 100-110 m genauso viele Diasporen transportiert werden würden wie in eine Distanz von 10-20 m, wäre die Diasporendichte in 100-110 m wesentlich geringer (aufgrund der

größeren Fläche). Diasporentransport in große Entfernungen zur Mutterpflanze ist daher mit Diasporenfallen schwer nachzuweisen.

Demgegenüber kann mit der direkten Beobachtung nicht ermittelt werden, wie viele Diasporen direkt unter der Nahrungspflanze ausgeschieden werden - im Gegensatz zur Samenfallenmethode. Dieser Anteil kann über die Feststellung der Verweildauer nur indirekt und sehr ungenau abgeschätzt werden.

Da es keine praktikable Möglichkeit gibt, eine ausreichend große Anzahl von Vögeln kontinuierlich zu beobachten und zusätzlich zu ermitteln, wo genau welche Diasporen ausgeschieden werden, besteht die Wahl zwischen direkter Beobachtung und der Anwendung von Samenfallen. Angesichts der oben angeführten Vor- und Nachteile fiel die Wahl auf die Methode der direkten Beobachtung insbesondere deshalb, weil hier interspezifische Differenzen der Ausbreiterqualität von Vögeln erforscht werden sollen.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Bearbeitung der Frucht durch Vögel: Ausbreiter, Samen- und Fruchtfleischprädatoren

Basierend auf der Beobachtung der Fruchtbearbeitungstechnik mit dem Schnabel lassen sich Vogelarten, die Früchte oder Teile von Früchten fressen, in drei ausbreitungsrelevante Kategorien einteilen (vergl. SNOW & SNOW 1988):

- echte Ausbreiter: Arten, die beim Fressen die Samen aufnehmen und unbeschadet wieder ausscheiden
- Fruchtfleischprädatoren: Arten, die lediglich das Fruchtfleisch abpicken und die Samen weder beschädigen noch in den Gastrointestinaltrakt aufnehmen
- Samenprädatoren: Arten, die sich vornehmlich vom Samen ernähren und diesen zerstören

Kapitel A 3.4 gibt einen detaillierten Überblick über die Einteilung der Vogelarten in diese Kategorien (Abb. A-II). Die Arten sind oft nicht eindeutig zu klassifizieren. Ein Vogel kann durchaus z. B. für eine Pflanzenart echter Ausbreiter sein, für eine andere Fruchtfleischprädator, oder auch beides bei ein und derselben Pflanze .

Da die Ergebnisse in Kapitel A 3.4 ausführlich dokumentiert sind, sei an dieser Stelle lediglich die Klassifikation der Vogelarten wiedergegeben.

Echte Ausbreiter:

- *Columba palumbus* Ringeltaube\*
- *Corvus corone corone* Rabenkrähe\*
- *Erithacus rubecula* Rotkehlchen  
(Fruchtfleischprädator bei *Malus domestica* und *Crataegus monogyna*)
- *Ficedula hypoleuca* Trauerschnäpper
- *Garrulus glandarius* Eichelhäher\*  
(Fruchtfleischprädator bei *Prunus domestica*, überwiegend auch bei *Prunus avium*)
- *Parus montanus* Weidenmeise  
(nur bei *Rubus idaeus*)
- *Phoenicurus ochruros* Hausrotschwanz
- *Phoenicurus phoenicurus* Gartenrotschwanz
- *Pica pica* Elster\*  
(Fruchtfleischprädator bei *Prunus avium*)
- *Sturnus vulgaris* Star\*
- *Sylvia atricapilla* Mönchsgrasmücke
- *Sylvia borin* Gartengrasmücke  
(häufig Fruchtfleischprädator bei *Prunus avium*, gelegentlich auch bei *Amelanchier lamarckii*)
- *Sylvia communis* Dorngrasmücke
- *Sylvia curruca* Klappergrasmücke
- *Turdus iliacus* Rotdrossel
- *Turdus merula* Amsel  
(Fruchtfleischprädator bei *Malus domestica*)
- *Turdus philomelos* Singdrossel
- *Turdus pilaris* Wacholderdrossel  
(Fruchtfleischprädator bei *Malus domestica*)

- *Turdus torquatus* Ringdrossel
- *Turdus viscivorus* Misteldrossel

\* Diese Arten könnten eventuell weichschalige Samen im Gastrointestinaltrakt zerstören, da sie sich auch von Sämereien ernähren.

Fruchtfleischprädatoren:

- *Phylloscopus collybita* Zilpzalp  
(nur bei *Prunus domestica* beobachtet)
- *Sitta europaea* Kleiber  
(nur bei *Prunus domestica* beobachtet)

Samenprädatoren:

- *Carduelis chloris* Grünfink
- *Coccothraustes coccothraustes* Kernbeißer
- *Pyrrhula pyrrhula* Dompfaff

Mischformen zwischen Fruchtfleisch- und Samenprädatoren:

- *Fringilla coelebs* Buchfink
- *Parus caeruleus* Blaumeise
- *Parus major* Kohlmeise
- *Parus palustris* Sumpfmeise
- *Passer domesticus* Haussperling
- *Passer montanus* Feldsperling

### **3.2 Anzahl transportierter Diasporen**

Aus den im Kapitel A 3.4 aufgeführten Daten über die gefressenen Früchte pro Aufenthalt und der im Kapitel B 2.6.3 angegebenen Anzahl der Samen pro Frucht lässt sich errechnen, wie viele Samen ein Vogel während eines Fressaufenthaltes aufnimmt. Die Ergebnisse sind in Tab. D-1 aufgeführt.

Problematisch ist die Berechnung bei den *Rubus*-Arten Himbeere und Brombeere. Durch die spezielle Morphologie der Früchte nehmen Vögel auch dann Samen auf, wenn sie die Frucht lediglich anpicken, also nur Teilfrüchte herauspicken. Diese Fälle wurden so behandelt, als wäre die ganze Frucht gefressen worden. Demzufolge sind die errechneten Ergebnisse zu hoch.

Tab. D-1: Anzahl der während eines Fressaufenthaltes von Frugivoren und Samenprädatoren aufgenommen Samen.

Tab. D-1: Number of seeds taken during one feeding visit by legitimate dispersers and seed predators.

	Carduelis chloris	Coccothraustes coccothraustes	Columba palumbus	Corvus corone corone	Erithacus rubecula	Ficedula hypoleuca	Fringilla coelebs	Garrulus glandarius	Passer domesticus	Passer montanus	Phoenicurus ochruros	Phoenicurus phoenicurus	Pica pica	Pyrrhula pyrrhula
Amelanch. lamarckii	8	24	68				80		31,6	40				
Cornus sanguinea		2			1,48	1,25					1			
Crataegus monogyna		2,6			1		1							1
Crataegus oxyac.														
Euonymus europaea					1,5									
Frangula alnus					2,86									5
Hedera helix					24									
Ligustrum vulgare					4									9,5
Lonicera xylosteum														
Prunus avium		6,5		2,75				1,93					1,67	
Prunus av. duralis								1,25						
Prunus domestic.					1			1						
Prunus padus														
Prunus serotina														
Prunus spinosa	2	2												
Rhamnus cathartica													8	132
Ribes rubrum														
Rosa canina	81,3													
Rubus fruticosus														
Rubus ideaus														
Sambucus nigra					8,85	9		14,6		9,75	10,5	6		24,3
Sambucus racemosa					15	7,5		102						
Sorbus aucuparia	3,33	15	6	14	2			13,3			2,5		7,33	12,2
Taxus baccata		8												
Viburnum lantana														
Viburnum opulus					1,5									11,9
Viscum album														

Tab. D-1: Fortsetzung  
 Tab. D-1: continued

	Sylvia atricapilla	Sylvia borin	Sylvia communis	Sylvia curruca	Sturnus vulgaris	Turdus iliacus	Turdus merula	Turdus philomelos	Turdus pilaris	Turdus torquatus	Turdus viscivorus
Amelanch. lamarckii	17,9	36,4		8			40		25,1		
Cornus sanguinea	2,29						3	14	20,5		
Crataegus monogyna					6,85	6,26	3,36	4,94			
Crataegus oxyac.						7,33					
Euonymus europaea											
Frangula alnus	5,32	7,45					5,2	10			
Hedera helix	4,69						48,7	15,2			
Ligustrum vulgare							7,87		6		
Lonicera xylosteum	8,89	10					2,5	2,5			
Prunus avium	1,67	1,2		2,33			1,3	1			2,94
Prunus av. duralis											
Prunus domestic.							1				
Prunus padus	1,79	1,71					4				
Prunus serotina	3,25	3					4,16	2,6			
Prunus spinosa							5,12				
Rhamnus cathartica	9,78				29,5	20,1	22,9				
Ribes rubrum	5,07	6					5,6				
Rosa canina							34,2		82,4		
Rubus fruticosus	35										
Rubus ideaus	208	86,2	53,3				280				
Sambucus nigra	23,28	27,5	8,63	6	36	78	77,1	60,8			
Sambucus racemosa	18,13	21,6 4					45	60			
Sorbus aucuparia	4,15	3,82	2		8,33		9,48	9,58	13,7		13,3
Taxus baccata	1,71					3	3,1	2,81		1	8,33
Viburnum lantana	3,25	3,5					1,67				
Viburnum opulus	2,67						3,1	3,5	5,14		
Viscum album	1,05					1		4			3,76

### 3.3 Ausbreitungsmuster: Distanzen und Habitate

#### Distanzen

Bei der Betrachtung der Bewegungsmuster von Vögeln nach dem Früchtaufessen zeigen sich deutliche interspezifische Unterschiede. In Bezug auf die nach dem Fressen zurückgelegten Entfernungen, also die potenziellen Ausbreitungsdistanzen, lassen sich Arten, die überwiegend in der unmittelbaren Nähe der Nahrungspflanze blieben, von solchen

unterscheiden, die sich auch über weite Strecken, bis hin zu 600 m, von der Nahrungsquelle entfernten (Abb. D-1, D-2). Während sich z. B. das Rotkehlchen unmittelbar nach dem Nahrungserwerb zu über 80 % im Umkreis von bis zu 5 m um die Nahrungspflanze herum bewegte, legte die Rabenkrähe im Mittel 50 m zurück und entfernte sich nicht selten mehrere hundert Meter.

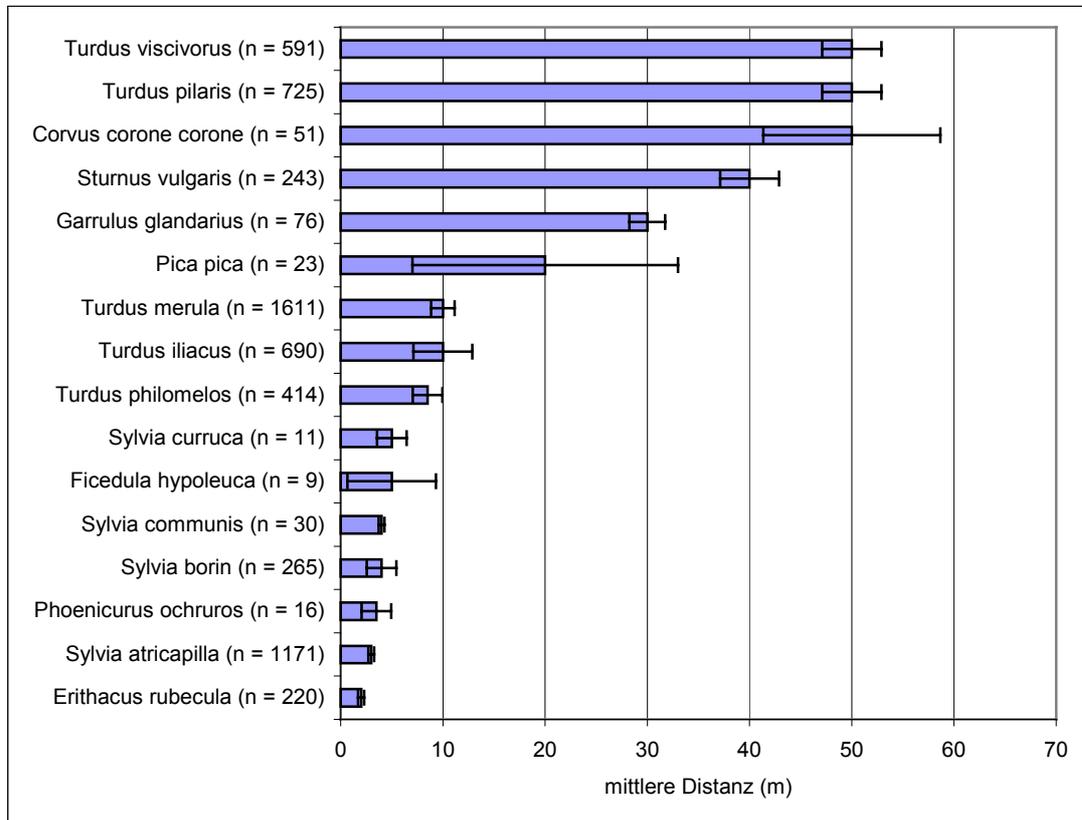


Abb. D-1: Nach dem frugivoren Nahrungserwerb zurückgelegte Distanzen (Mediane) mitteleuropäischer Vögel. Die Linien bezeichnen den Standardfehler.

*Fig. D-1: Mean flight distances of birds after frugivorous foraging (medians are given). Lines represent the standard error.*

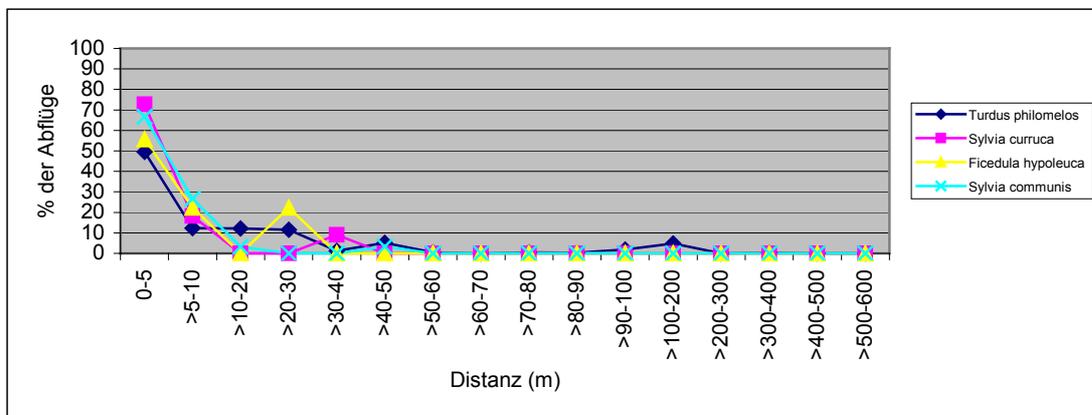
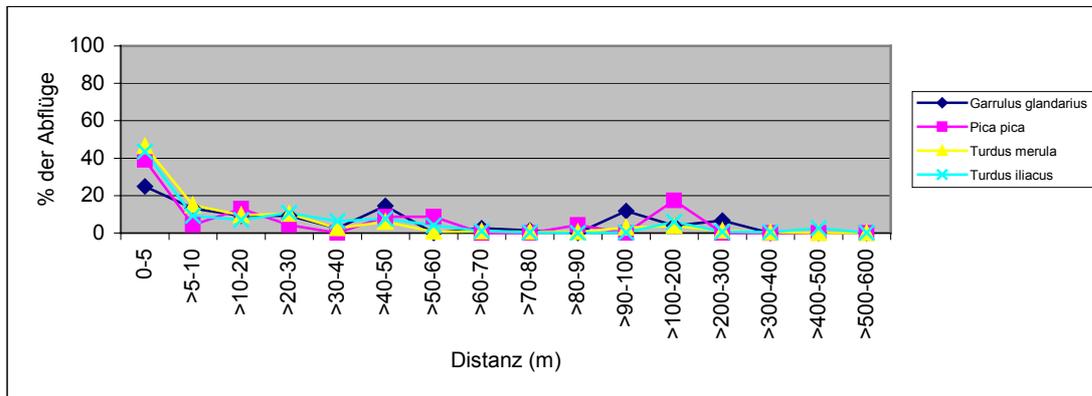
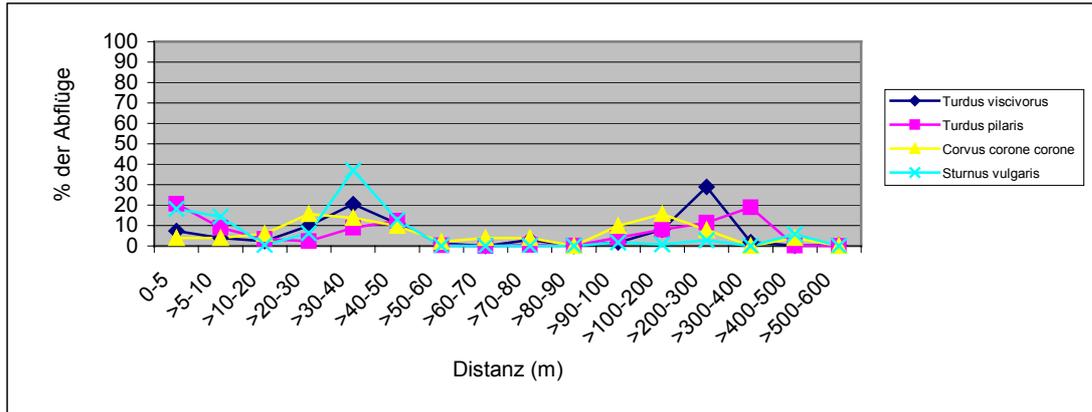


Abb. D-2: Bewegungsmuster frugivorer Vögel, aufgegliedert nach Distanzklassen, im Anschluss an frugivoren Nahrungserwerb.

Fig. D-2: Movement patterns (distance classes) of birds after fruit eating.

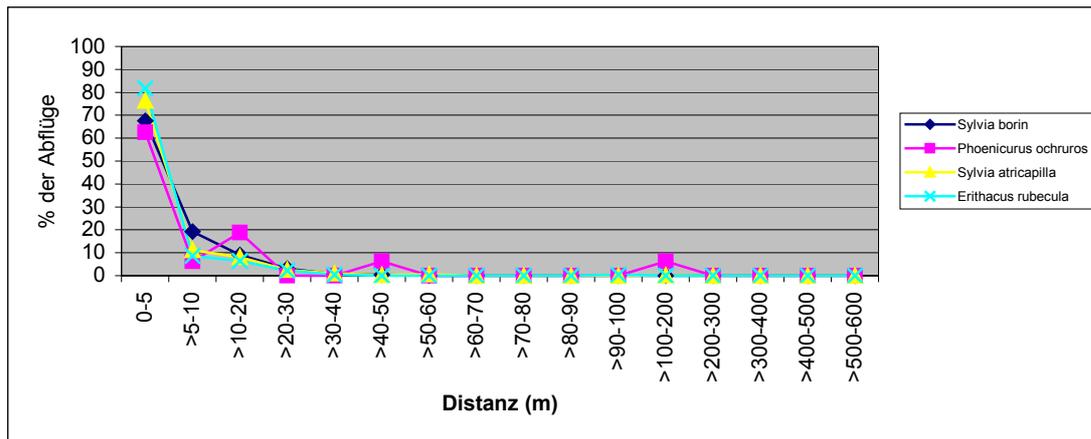


Abb. D-2: Fortsetzung.

Fig. D-2: continued

Auf der Basis dieser Daten lassen sich deutlich "Fernausbreiter" von "Nahausbreitern" unterscheiden. Im oberen Viertel der mittleren Flugdistanzen finden sich die "Fernausbreiter", die im Mittel mehr als 37,5 m nach einem Fressaufenthalt zurücklegen, im unteren Viertel die "Nahausbreiter", die sich im Mittel nicht mehr als 12,5 m nach einem Fressaufenthalt von der Nahrungspflanze entfernen.

Fernausbreiter:

- *Turdus viscivorus* Misteldrossel
- *Turdus pilaris* Wacholderdrossel
- *Corvus corone corone* Rabenkrähe
- *Sturnus vulgaris* Star

Nahausbreiter:

- *Erithacus rubecula* Rotkehlchen
- *Sylvia atricapilla* Mönchsgrasmücke
- *Phoenicurus ochruros* Hausrotschwanz
- *Sylvia borin* Gartengrasmücke
- *Sylvia communis* Dorngrasmücke
- *Ficedula hypoleuca* Trauerschnäpper
- *Sylvia curruca* Klappergrasmücke
- *Turdus merula* Amsel
- *Turdus iliacus* Rotdrossel
- *Turdus philomelos* Singdrossel

Zwei Arten nehmen eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Gruppen ein:

- *Garrulus glandarius* Eichelhäher
- *Pica pica* Elster

Bereits ein erster Blick auf diese Artenliste lässt eine Beziehung zwischen Körpergröße des Vogels und dem Bewegungsmuster erahnen. In der Tat besteht hier eine höchst signifikante Beziehung: Schwere Vögel legen tendenziell größere Distanzen zurück, wie eine Korrelationsanalyse mit dem Korrelationskoeffizient nach Spearman (mit einem Korrekturglied für gehäufte Bindungen) zeigt ( $r_{s,B} = 0,779$ ;  $n = 16$ ;  $p < 0,001$ ) (s. auch Abb. D-3).

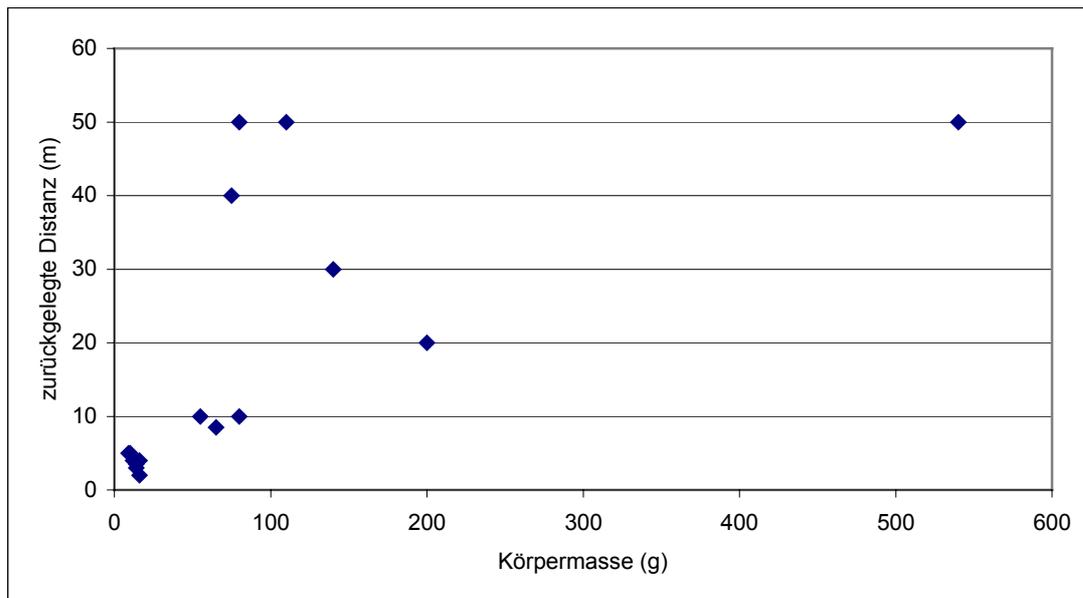


Abb. D-3: Beziehung zwischen der Körpermasse frugivorer Vögel (nach PERRINS 1987) und zurückgelegter Distanz nach dem frugivoren Nahrungserwerb.

*Fig. D-3: Relation between body mass (see PERRINS 1987) and post-foraging movements of frugivorous birds.*

## Habitats

Klare interspezifische Unterschiede existierten auch hinsichtlich der aufgesuchten Habitats nach dem frugivoren Nahrungserwerb (Tab. D-2). Während einige Arten vorwiegend dicht gehölzbewachsene Habitattypen aufsuchten, flogen andere vermehrt offene an. Den geschlossenen Wald suchten nur wenige frugivore Vögel nach dem Fruchtverzehr auf. Relativ häufig flogen die folgenden Arten Wald an: Mönchsgrasmücke (14,43 % aller Abflüge gingen in den Wald), Singdrossel (14,29 %), Eichelhäher (12,50 %), Trauerschnäpper (11,11 %), Rotkehlchen (9,95 %) und Amsel (8,27 %).

Deutlicher werden die interspezifischen Unterschiede durch eine vereinfachte Darstellung der Ergebnisse. In Abb. D-4 sind die Habitattypen Wald, Waldrand und Hecke zur Kategorie "gehölzbedecktes Gelände", die Habitattypen Offenland, solitäre Gehölze, Pfosten und Hochstaudenfluren zur Kategorie "offenes Gelände" zusammengefasst worden.

Tab. D-2: Prozentuale Häufigkeit der nach dem frugivoren Nahrungserwerb angeflogenen Habitattypen.

Tab. D-2: Frequency of different habitat types in post-foraging movements of frugivorous birds.

	Hecke, Gebüsch	Waldrand	Wald	solitäres Einzelgehölz	offenes Gelände	Pfahl	Hochstauden
<i>Corvus c. corone</i>	36,17 %	6,38 %	0 %	14,89 %	42,55 %	0 %	0 %
<i>Erithacus rubecula</i>	36,65 %	46,15 %	9,95 %	0 %	4,52 %	1,81 %	0,9 %
<i>Ficedula hypoleuca</i>	55,56 %	33,33 %	11,11 %	0 %	0 %	0 %	0 %
<i>Garrulus glandarius</i>	63,89 %	12,5 %	12,5 %	1,39 %	6,94 %	2,78 %	0 %
<i>Phoenicurus ochruros</i>	90 %	0 %	0 %	10 %	0 %	0 %	0 %
<i>Pica pica</i>	66,67 %	9,52 %	0 %	0 %	23,81 %	0 %	0 %
<i>Sturnus vulgaris</i>	16,32 %	0 %	0 %	33,89 %	34,73 %	15,06 %	0 %
<i>Sylvia atricapilla</i>	62,77 %	20,75 %	14,43 %	0,51 %	0 %	0 %	1,54 %
<i>Sylvia borin</i>	67,55 %	27,92 %	1,51 %	1,51 %	0 %	0 %	1,51 %
<i>Sylvia communis</i>	86,67 %	0 %	0 %	6,67 %	0 %	0 %	6,67 %
<i>Sylvia curruca</i>	63,64 %	18,18 %	0 %	18,18 %	0 %	0 %	0 %
<i>Turdus ilicacus</i>	76,73 %	0,6 %	0 %	0 %	22,67 %	0 %	0 %
<i>Turdus merula</i>	69,32 %	7,58 %	8,27 %	1 %	13,4 %	0,19 %	0,25 %
<i>Turdus philomelos</i>	68,28 %	5,57 %	14,29 %	2,18 %	9,69 %	0 %	0 %
<i>Turdus pilaris</i>	46,13 %	0,15 %	0 %	23,96 %	28,42 %	1,34 %	0 %
<i>Turdus viscivorus</i>	11,7 %	4,57 %	0,18 %	58,87 %	24,68 %	0 %	0 %

Basierend auf diesen Ergebnissen erweisen sich folgende Vogelarten als ausgesprochene Ausbreiter innerhalb von Gehölzen (die Mehrzahl der Flüge nach dem frugivoren Nahrungserwerb führten in dicht gehölzbedecktes Gelände; Äcker und Wiesen wurden nie direkt angeflogen):

- *Phoenicurus ochruros* Hausrotschwanz
- *Sylvia atricapilla* Mönchsgrasmücke
- *Sylvia borin* Gartengrasmücke
- *Sylvia communis* Dorngrasmücke
- *Sylvia curruca* Klappergrasmücke
- *Ficedula hypoleuca* Trauerschnäpper

Als Ausbreiter, deren Bewegungsmuster vermehrt offenes Gelände abdeckt (über 50 % aller Flüge), können gelten:

- *Sturnus vulgaris* Star
- *Turdus viscivorus* Misteldrossel
- *Turdus pilaris* Wacholderdrossel
- *Corvus corone corone* Rabenkrähe

Einige Arten flogen zwar überwiegend gehölzbedecktes Gelände an, nahmen aber eine Zwischenstellung zwischen den beiden oben genannten Gruppen ein, da sie auch offene Äcker und Wiesen anfliegen (Reihenfolge nach dem Gradienten offen-geschlossen):

- *Pica pica* Elster
- *Turdus iliacus* Rotdrossel
- *Sylvia curruca* Klappergrasmücke
- *Turdus merula* Amsel
- *Sylvia communis* Dorngrasmücke
- *Turdus philomelos* Singdrossel
- *Garrulus glandarius* Eichelhäher
- *Erithacus rubecula* Rotkehlchen

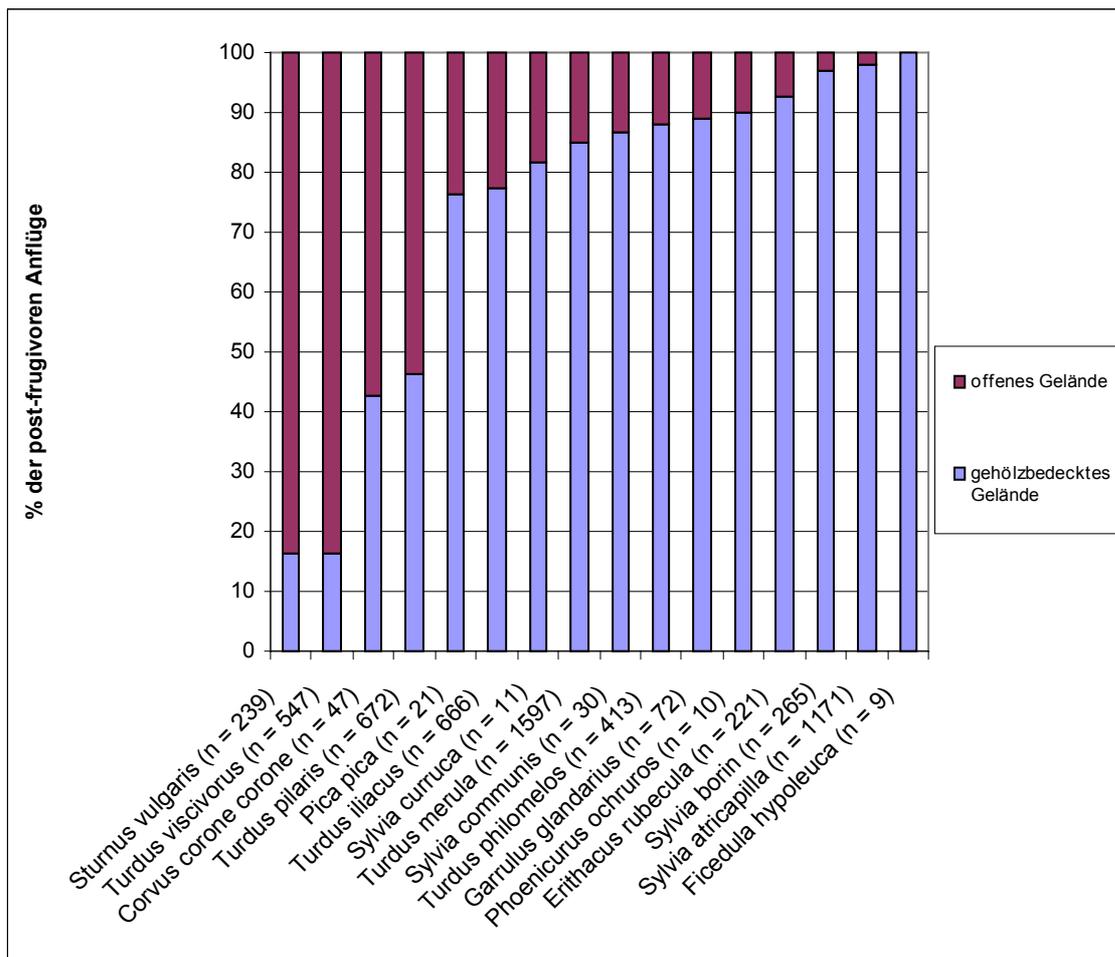


Abb. D-4: Prozentuale Häufigkeit gehölzbewachsener und offener Habitattypen bei den nach dem frugivoren Nahrungserwerb aufgesuchten Habitaten. Unter "offenen" Habitaten werden Freiflächen wie Wiesen und Äcker sowie solitäre Einzelgehölze, Pfähle u. ä. zusammengefasst.

Fig. D-4: Frequency of habitats with well developed tree or bush canopy (gehölzbedecktes Gelände) and open habitats (offenes Gelände) in post-foraging habitats of frugivorous birds. The category "open habitats" refers to fields and meadows as well as solitary bushes, stalks etc.

Werden die Daten zu den Ausbreitungshabitaten mit denen zur Ausbreitungsdistanz in Verbindung gebracht, zeigt sich, dass die Parameter "prozentualer Anteil von offenen Habitaten", wie er aus Abb. D-4 abzulesen ist, höchst signifikant mit der mittleren Ausbreitungsdistanz korreliert ist ( $r_{s,B} = 0,816$ ;  $n = 16$ ;  $p < 0,001$ ). Vögel mit einer großen Ausbreitungsdistanz suchten demnach eher offene Habitats auf als solche mit einer kleinen Ausbreitungsdistanz (Abb. D-5).

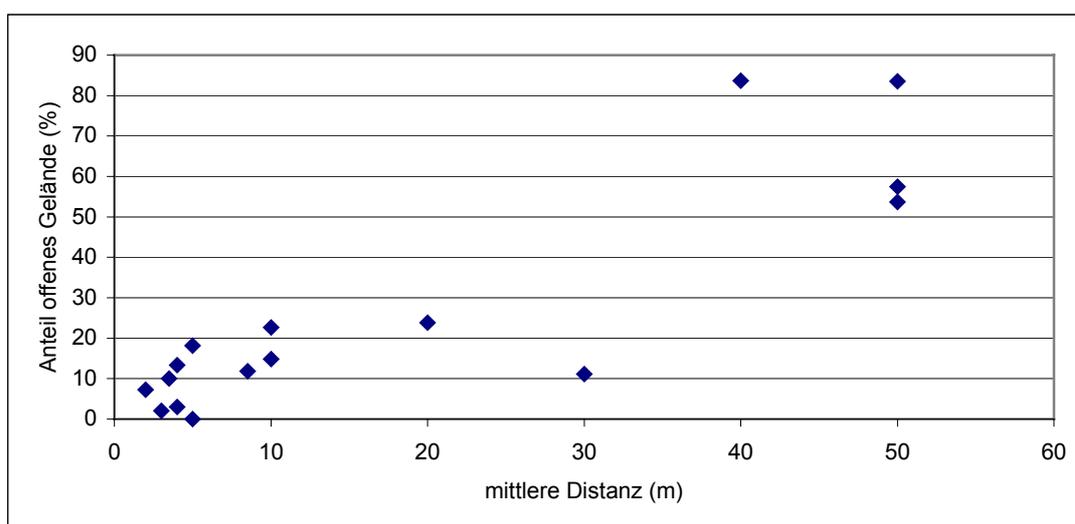


Abb. D-5: Zusammenhang zwischen post-frugivorer Flugdistanz und post-frugivorem Aufenthaltshabitat frugivorer mitteleuropäischer Vögel.

*Fig. D-5: Relation between post-frugivorous flight distance and post-frugivorous habitat in frugivorous central European birds.*

### Habitatspezifische Ausbreitung

Einen tieferen Einblick in die interspezifischen Unterschiede von Vogelarten als Pflanzenausbreiter gibt eine habitatbezogene Aufschlüsselung der Bewegungsmuster. Abbildung D-6 gibt hierüber einen Überblick zur Amsel, der häufigsten frugivoren Vogelart im Untersuchungsgebiet. Aus der Abbildung kann abgelesen werden, wohin und in welche Entfernungen die Abflüge von Vögeln nach dem Früchtefressen führen. Dabei wird dem Standort der jeweiligen Nahrungspflanze ebenfalls ein bestimmter Habitattyp zugeordnet.

Aus Abbildung D-6 lassen sich einige weitere Muster der Diasporenausbreitung ableiten. Allgemein erfolgten die Bewegungen der Amsel meist innerhalb des Habitattyps, in dem sich die Nahrungspflanze befindet. Eine Ausnahme bildeten vor allem isoliert stehende Nahrungspflanzen, denn hier bewegen sich Amseln überwiegend hin zu deckungsreicheren Habitats wie ausgedehnteren Gehölzen, Hecken oder Buschgruppen. Misteldrossel, Star und Wacholderdrossel flogen von den solitären Gehölzen aus hingegen meist wieder andere solitäre Gehölze oder offene Landschaft an (ohne Abb.). Diese drei Arten waren es auch, die - zusammen mit Amsel, Singdrossel und Rotdrossel - vermehrt aus den dichteren Gehölzen heraus in die offene Landschaft oder zu einzeln stehenden Gehölzen fliegen. Dies taten die Grasmückenarten und das Rotkehlchen nahezu nie.

Flüge hin zu solitären Gehölzen waren bei der Amsel zwar selten, führten aber über größere Distanzen.

Abb. D-6: Habitatbezogene Bewegungsmuster von Amseln nach dem Früchtaufessen.

Legende: Die Pfeilstärken geben an, zu welchem Anteil der entsprechende Habitattyp aufgesucht wird. Die Pfeillängen visualisieren die zurückgelegte Distanz (Median).

Fig. D-6: Habitat-related post-foraging movement patterns of Blackbirds.

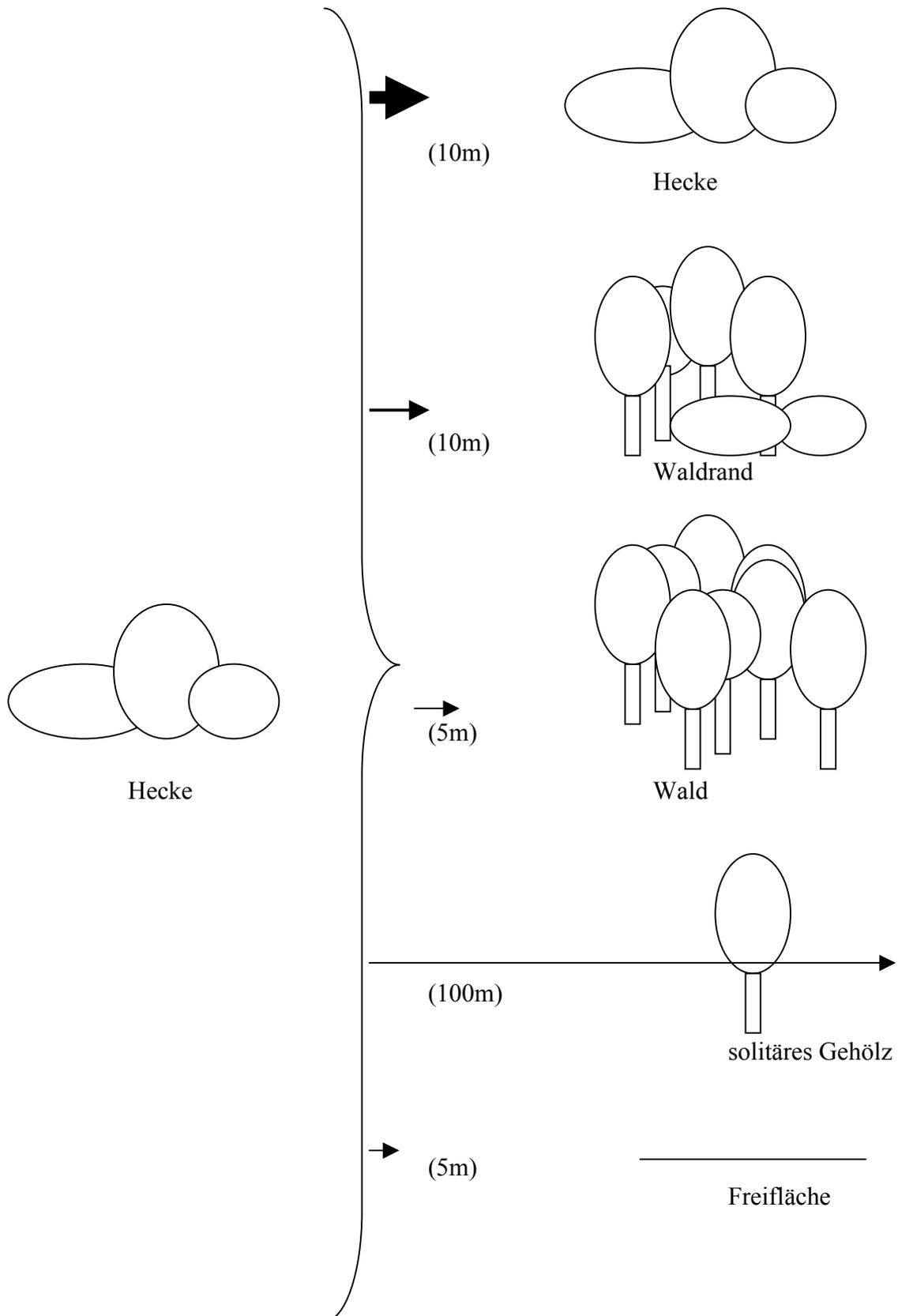


Abb. D-6: Fortsetzung  
Fig. D-6: continued

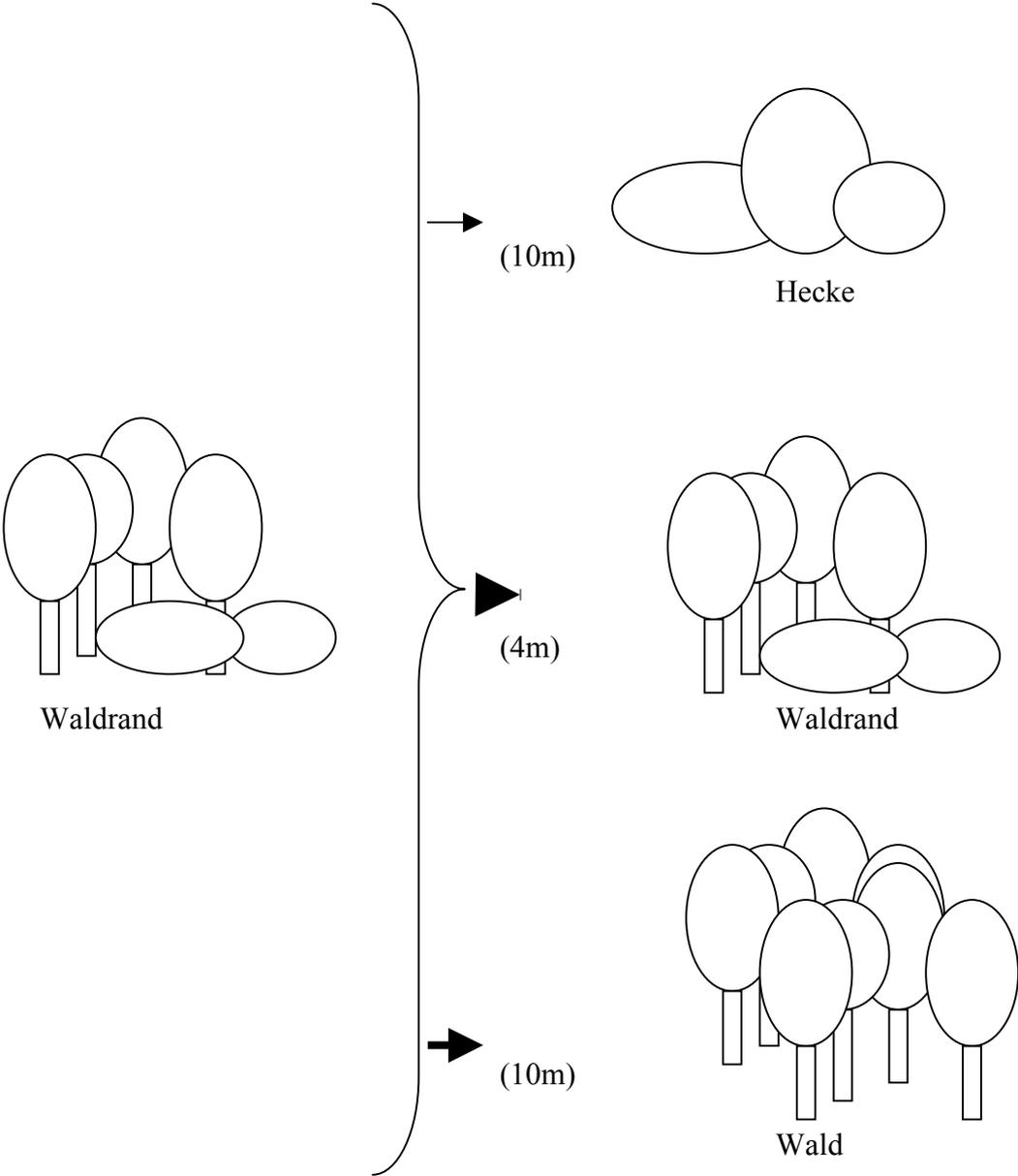
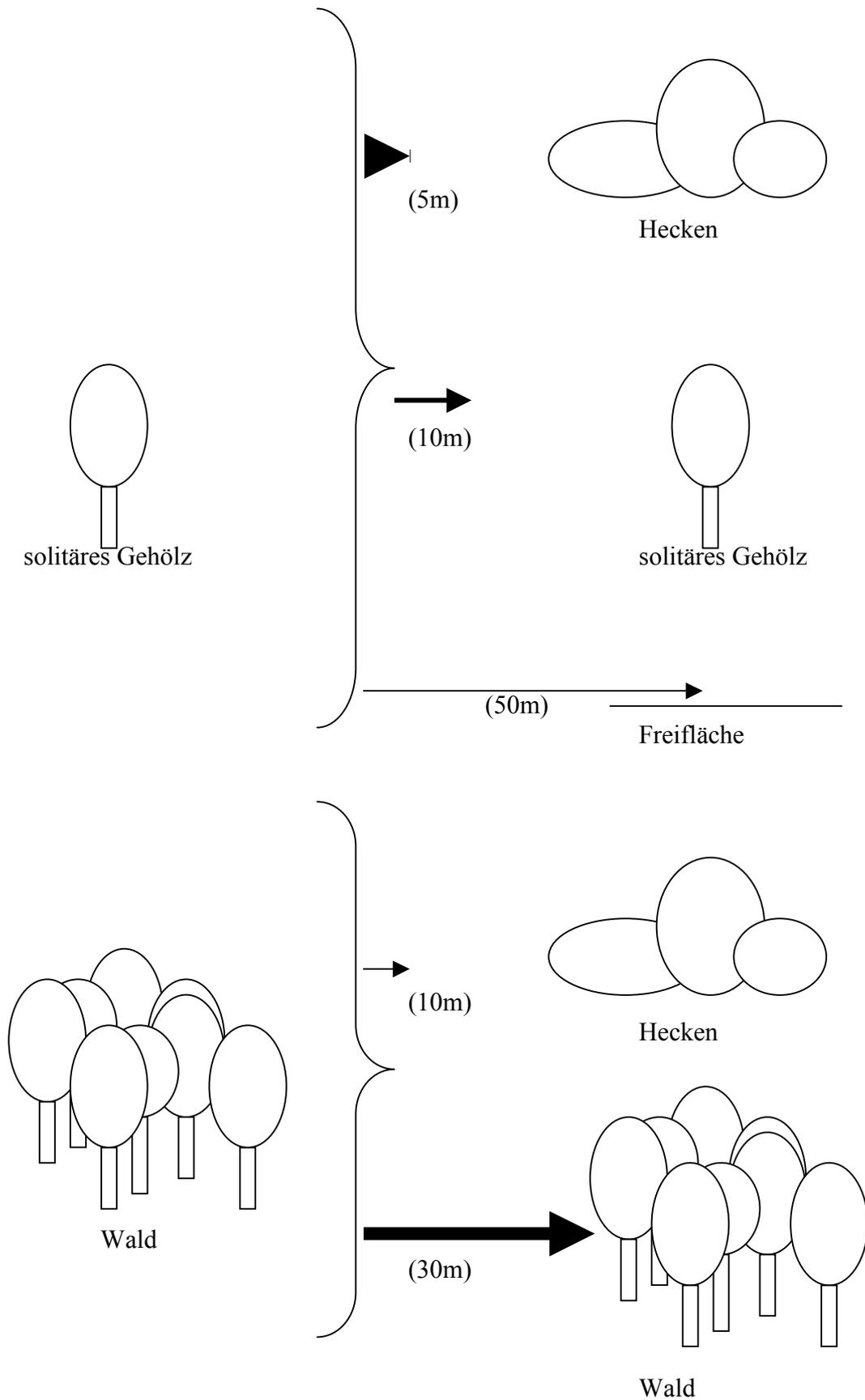


Abb. D-6: Fortsetzung  
Fig. D-6: continued



### 3.4 Verweildauer der Vögel in der Nahrungspflanze

Die Verweildauer der Vögel in ihrer Nahrungspflanze während des Nahrungserwerbs war interspezifisch unterschiedlich hoch. Die Spannweite der mittleren Verweildauer reichte von 30 Sekunden beim Hausrotschwanz bis zu über 3 Minuten bei der Misteldrossel. Die Ergebnisse sind in Tabelle A-10 im Kapitel A 3.4 wiedergegeben. Hier wird auch gezeigt, dass die Verweildauer offenbar von der Pflanzenstruktur beeinflusst wurde. Die diesbezüglich untersuchten Vogelarten hielten sich durchweg länger in sehr dichten als in lichten Gehölzen auf (Tab. A-11).

Die mittlere Verweildauer in der Nahrungspflanze ist hoch signifikant mit der mittleren zurückgelegten Distanz nach dem Nahrungserwerb korreliert ( $r_{S,B} = 0,721$ ;  $n = 15$ ;  $p < 0,01$ ), d. h. Vogelarten mit einer langen Verweildauer in der Nahrungspflanze legten nach dem Nahrungserwerb größere Distanzen zurück.

### 3.5 Summe der von frugivoren Vogelarten aufgenommenen Samen

Abbildung D-7 gibt einen Überblick über die pro Beobachtungsstunde von frugivoren Vögeln aufgenommenen Samen. Diese Zahlen wurden auf der Basis der Daten über die Fressfrequenzen, der pro Fressaufenthalt aufgenommenen Früchte und der Anzahl der Kerne pro Frucht errechnet.

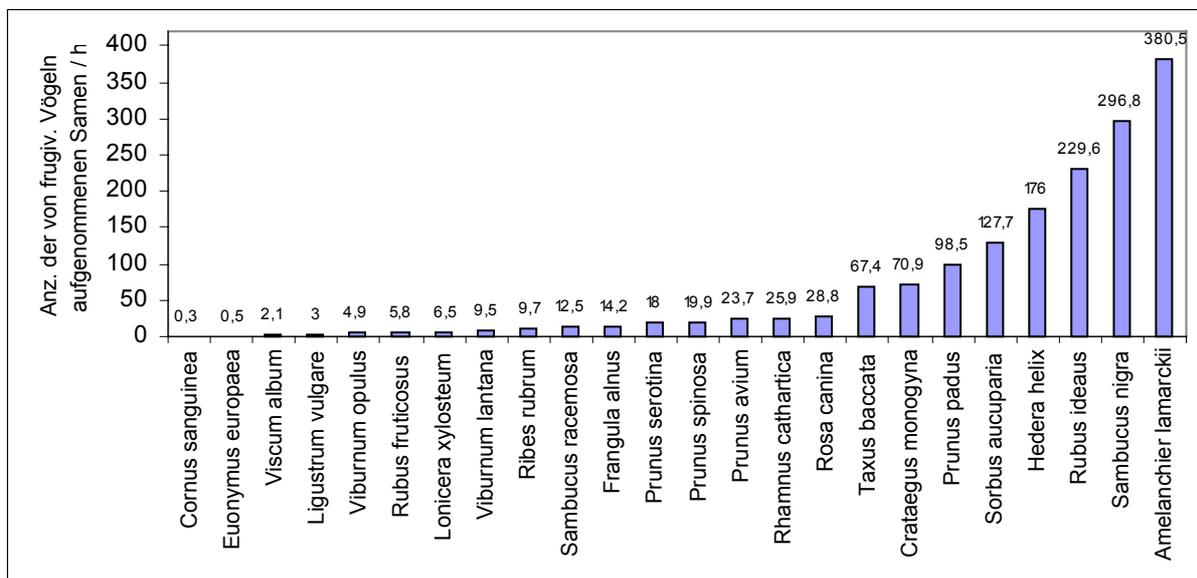


Abb. D-7: Anzahl der pro Beobachtungsstunde von frugivoren Vögeln (nur echte Ausbreiter) aufgenommenen Samen je Pflanzenart.

Fig. D-7: Number of seeds taken by frugivorous birds (only legitimate dispersers) per observation hour.

### 3.6 Beitrag verschiedener frugivorer Vogelarten an der Gesamtausbreitung

Die in Abbildung D-7 angegebenen Daten lassen sich noch weiter differenzieren. So kann weiterhin berechnet werden, wie hoch der prozentuale Anteil einer Vogelart an der insgesamt

aufgenommenen Menge von Samen einer Pflanzenart ist. Diese in Abbildung D-8 dargestellten Werte geben Hinweise über den quantitativen Beitrag einer Vogelart an der Ausbreitung einer Pflanzenart.

Aus den Ergebnissen wird deutlich, dass die Diasporenausbreitung im Wesentlichen von neun Vogelarten bestimmt wurde: Amsel, Mönchsgrasmücke, Misteldrossel, Singdrossel, Rotkehlchen, Wacholderdrossel, Gartengrasmücke, Rotdrossel und Star.

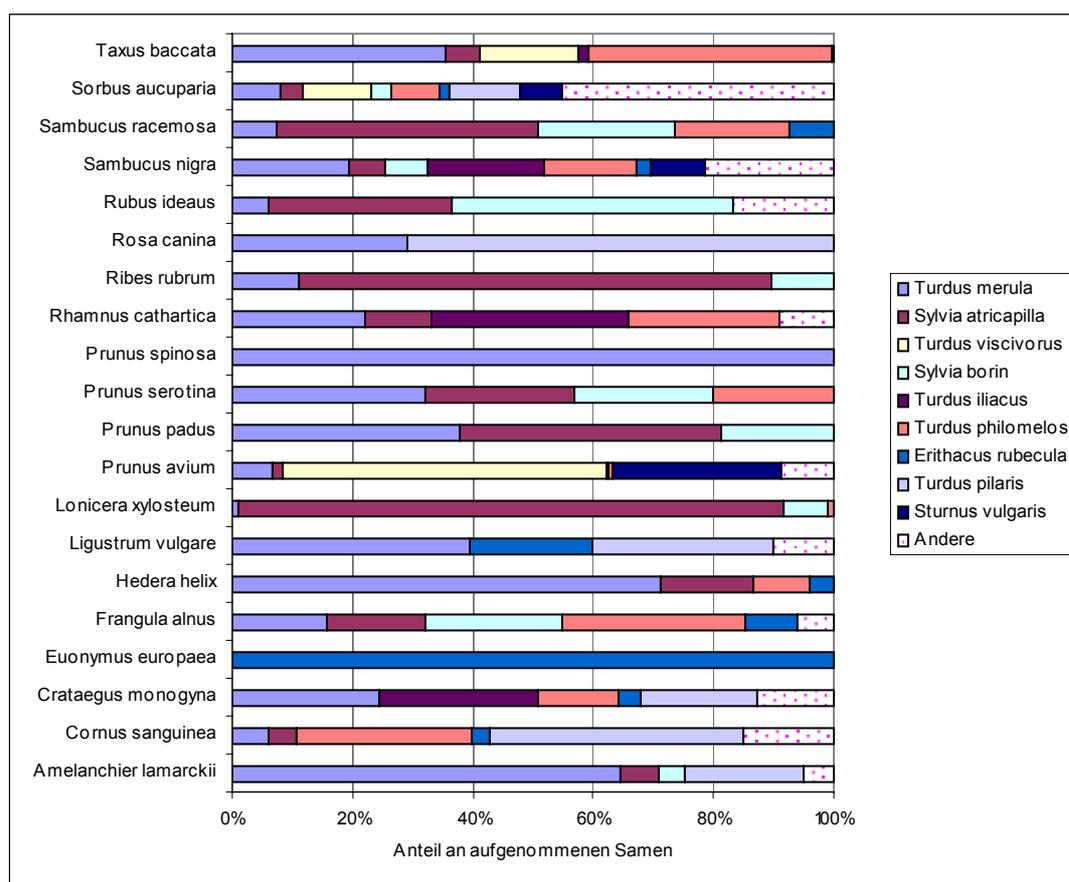


Abb. D-8: Prozentualer Anteil einzelner frugivorer Vogelarten an der Gesamtzahl von frugivoren Vögeln aufgenommener Samen.

Fig. D-8: Contribution of specific avian frugivores to the total number of seeds dispersed by frugivorous birds.

### 3.7 Rekonstruktion des Ausbreitungsmusters ornithochorer Pflanzen

Wie bereits in den Kapiteln A und B gezeigt werden konnte, unterschieden sich frugivore Vogelarten in ihrer Fruchtwahl. Hieraus resultierten unterschiedliche Frugivorengilden an verschiedenen ornithochoren Pflanzen (siehe auch Kapitel E). Da sich frugivore Vogelarten in dem erzeugten Ausbreitungsmuster - von dem das hier untersuchte Bewegungsmuster eine Annäherung darstellt - unterschieden, haben folglich verschiedene ornithochore Pflanzenarten unterschiedliche Ausbreitungsmuster. Es lassen sich - korrespondierend zu den Ausbreitungsmustern der frugivoren Vögel - Pflanzen, die verstärkt in weite Entfernungen und in offene Habitate ausgebreitet werden (z. B. Mistel, Kirsche, Gemeiner Schneeball und Eberesche) von solchen unterscheiden, die eher über kurze Distanzen in gehölzbedeckte Habitate ausgebreitet werden (z. B. Rote Heckenkirsche, Brombeere, Himbeere, Johannis-

beere und Roter Holunder). Die Faktoren "Ausbreitungsdistanz" und "Ausbreitung in offene Habitate" sind höchst signifikant positiv korreliert ( $r_s = 0,936$ ;  $n = 23$ ;  $p < 0,001$ ).

Eine Rekonstruktion wichtiger Parameter des Ausbreitungsmusters geben die Abbildungen D-9 und D-10 wieder. Berechnungsgrundlage dieser Ergebnisse sind die Daten aus Abbildung D-8 sowie D-5 und D-2. Zu beachten ist bei beiden Darstellungen, dass der durch Vögel erzeugte Diasporenniederschlag direkt unter der Mutterpflanze aus methodischen Gründen unberücksichtigt bleibt. Die realen mittleren Ausbreitungsdistanzen dürften demnach geringer sein als hier angegeben.

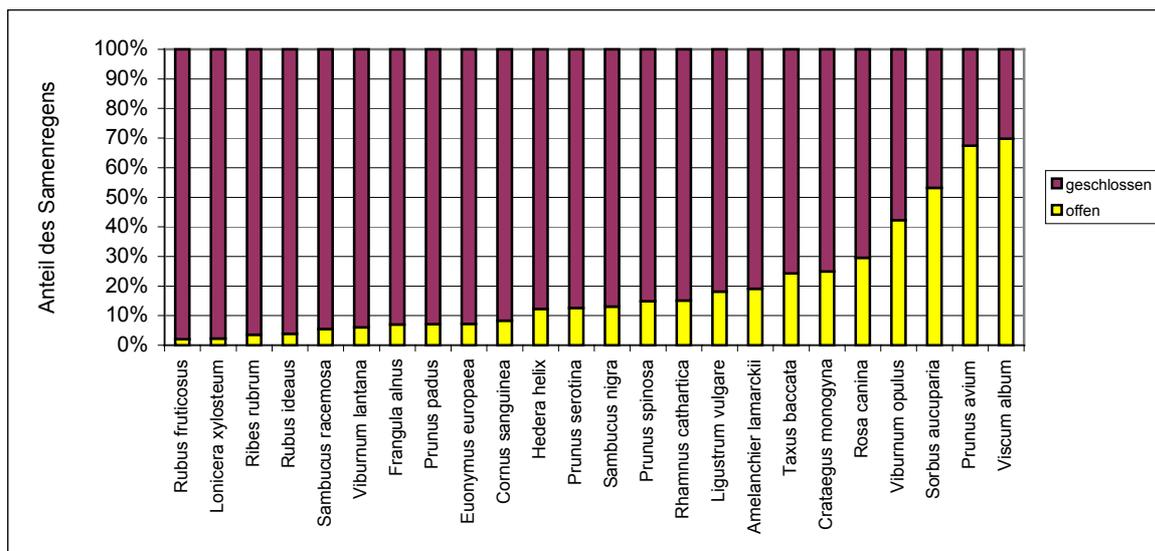


Abb. D-9: Rekonstruktion des Ausbreitungsmusters ornithochorer Pflanzen durch frugivore Vögel, aufgegliedert nach offenen (Felder, Wiesen, solitäre Gehölze etc.) und gehölzbestandenen Habitaten. Unbeachtet ist der Diasporenniederschlag direkt unter der Mutterpflanze.

*Fig. D-9: Reconstruction of the seed rain pattern of ornithochorous plants caused by avian frugivores. Open habitats (fields, meadows, solitary trees etc.) are compared with habitats which are abundantly covered with woody plants. Please not that the seed rain directly below the mother plant is not considered.*

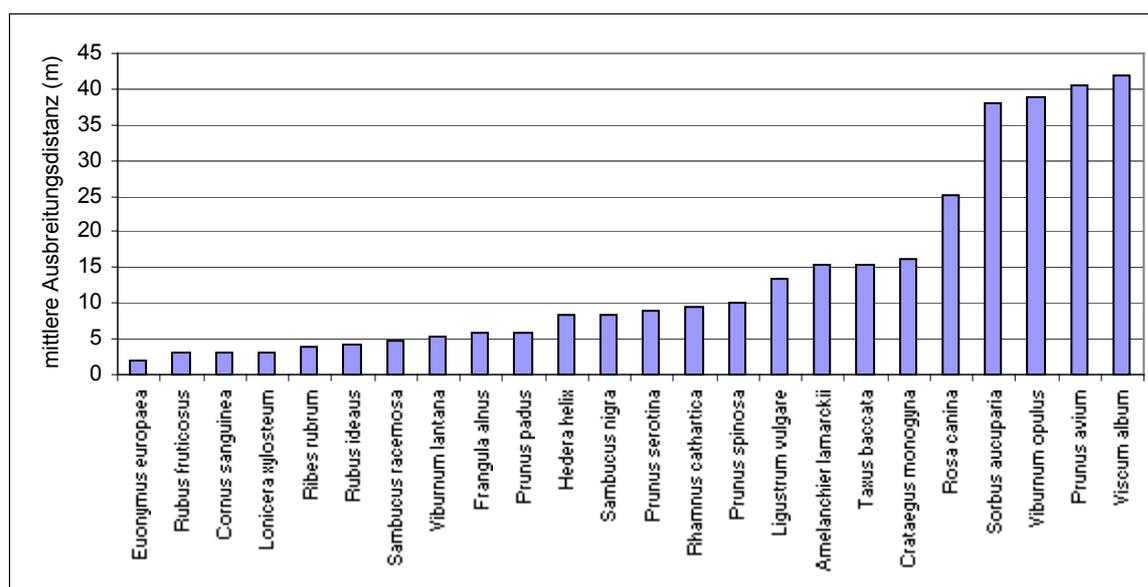


Abb. D-10: Rekonstruktion der mittleren Ausbreitungsdistanz der Diasporen ornithochorer Pflanzen durch frugivore Vögel. Unbeachtet ist der Diasporenniederschlag direkt unter der Mutterpflanze.

*Fig. D-10: Reconstruction of the mean dispersal distance of ornithochorous diaspores caused by avian frugivores. Please not that the seed rain directly below the mother plant is not considered.*

### **3.8 Ausmaß der Samen- und Fruchtfleischprädation durch Vögel**

Zur Berechnung des Ausmaßes der Vernichtung von Diasporen durch Samen- und Fruchtfleischprädatoren wurde die Rechenprozedur analog zu D-7 ebenfalls mit den Prädatoren durchgeführt und die Daten in Beziehung zu denen der echten Ausbreiter gesetzt (Abb. D-11). Interessant ist der recht hohe Anteil vernichteter Diasporen bei einigen Pflanzenarten, wie z. B. beim Rotem Hartriegel, dessen Fruchtfleisch häufig von Meisen gefressen wird oder bei der Eibe, deren Samen besonders von Kernbeißern und Grünfinken verzehrt werden. Diese hohen Werte lassen sich bei oberflächlicher Betrachtung der Fressfrequenzen von Samen- und Fruchtfleischprädatoren nicht erahnen, da diese relativ klein sind. Insbesondere Samenprädatoren, wie Kernbeißer und Grünfink, halten sich aber oftmals lange in der Nahrungspflanze auf und fressen dabei eine große Anzahl von Samen.

Bei anderen Pflanzenarten ist dagegen keinerlei Samen- oder Fruchtfleischprädation festzustellen, z. B. bei der Mistel. Unter diesen Arten befinden sich auch einige sehr kleinsamige, wie Brombeere und Himbeere. Beide Arten haben keine Verluste durch Fruchtfleischprädatoren zu erleiden, da auch dann Samen aufgenommen werden, wenn lediglich Teile der Sammelfrucht abgepickt werden.

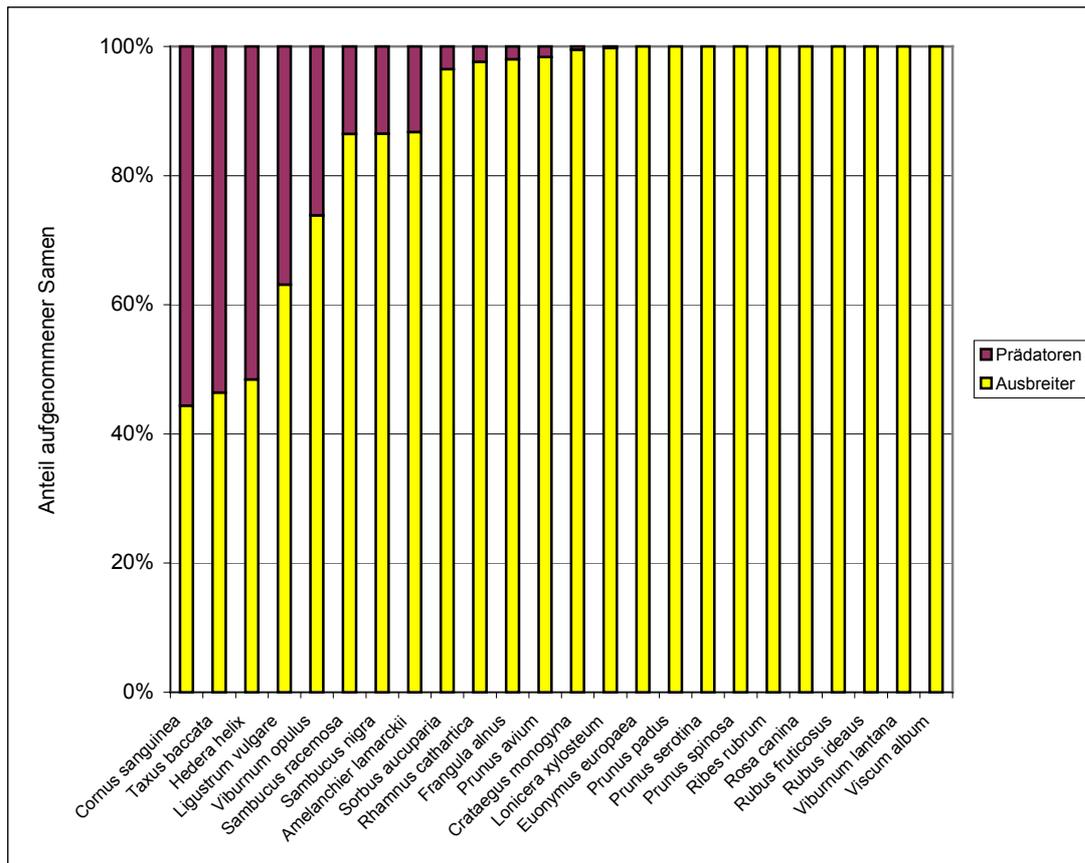


Abb. D-11: Ausmaß der Samen- und Fruchtfleischprädation durch Vögel. Es stehen sich die Werte der von echten Ausbreitern aufgenommenen Samen und die von Samenprädatoren vernichteten, bzw. von Fruchtfleischprädatoren ineffektiv ausgebreiteten gegenüber.

Fig. D-11: Extent of seed and pulp predation by birds. The number of seeds taken by legitimate dispersers is compared with the number of seeds destroyed by seed predators or rather seeds which are not dispersed effectively due to pulp predation.

## 4. Diskussion

### Räumliche Grundmuster der Diasporenausbreitung durch Vögel

Die Ergebnisse dieser Studie untermauern viele der bisher bekannten Grundzüge der Diasporenausbreitung durch Vögel. Eine besonders deutliche Tendenz ist die quantitativ herausragende Diasporendeposition innerhalb von Gehölzstrukturen. In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass die meisten post-frugivoren Abflüge von Vögeln in Gebüsche, Hecken oder Waldränder führten, hier also ein großer Teil des Diasporenniederschlags erfolgte. In den geschlossenen Wald hinein war die Ausbreitung gering (vergl. auch KOLLMANN 1994). Diese Beobachtungen wurden auch in anderen gemäßigten bis mediterranen Regionen gemacht (z. B. MCDONNELL & STILES 1983, IZHAKI et al. 1991, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, HERRERA et al. 1994, KOLLMANN 1994, KOLLMANN & PIRL 1995).

Da sich die Vögel nach der Fruchtemahlzeit zumeist entlang der jeweiligen Hecken-, Gebüsch- oder Waldrandstruktur bewegten, in der sich die Fraßpflanze befand, folgte der Fluss der Diasporenausbreitung in der Regel dem Habitat der Mutterpflanze. Eine solche spezifische Habitatbindung der Ausbreitung wiesen ebenfalls HERRERA & JORDANO (1981) auf der iberischen Halbinsel nach. Die Ausbreitungsdistanz scheint dabei relativ gering zu sein und bewegt sich im Mittel im Bereich nur weniger Meter. SMITH (1975), KOLLMANN (1994) und GRUNICKE (1996) gehen von Ausbreitungsdistanzen bis maximal etwa 50 m aus. Diese quantitativen Angaben finden sich hier bestätigt, allerdings lag die Distanz bei einzelnen Vogelarten wesentlich höher.

Neben dem ausgeprägten Fluss der Diasporenausbreitung innerhalb eines Habitats, erfolgte in geringerem Umfang eine Ausbreitung hin zu isoliert stehenden Gehölzen oder anthropogenen Vertikalstrukturen wie Zaunpfählen. Diese Beobachtung liefert einen Beleg für die "nucleation-hypothesis", nach der solitäre Gehölze, Pfähle und ähnliche Strukturen als Ausgangspunkte der Gehölzausbreitung in der freien Landschaft fungieren (YARRANTON & MORRISON 1974, DEBUSSCHE et al. 1982, MCDONNELL 1986, MCCLANAHAN & WOLFE 1987, 1993, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, KOLLMANN 1994, GRUNICKE 1996). Zu solchen als Ansitzstellen attraktiven Stellen wurden nicht selten hundert und mehr Meter über Freiflächen hinweg zurückgelegt. Der Eintrag von Diasporen in weit von der Mutterpflanze entfernte Gebiete wird demnach gerade durch solche solitären Büsche oder Bäume gefördert. Das Ausmaß dieses Diasporenflusses hängt erheblich vom spezifischen Ausbreiterorganismus ab. So flogen z. B. Mönchs- und Gartengrasmücke kaum solitäre Strukturen an, Star, Wacholderdrossel, Misteldrossel oder Rabenkrähe dagegen sehr häufig.

Stark ausbreiterspezifisch ist auch der Anteil des Diasporenniederschlags auf Freiflächen, der im Allgemeinen als sehr gering eingeschätzt wird (z. B. IZHAKI et al. 1991, KOLLMANN 1994, s. aber SORENSEN 1981). Wie vorliegende Untersuchung zeigt, existieren allerdings Vogelarten, die sich nach dem Nahrungserwerb zu einem großen Teil zu Freiflächen hin bewegen und dort Diasporen ausscheiden. Hier sind Rabenkrähe, Star, Mistel- und Wacholderdrossel zu nennen. Die Diskrepanz der Ergebnisse dieser zu denen anderer Arbeiten liegt sicher in erster Linie in methodischen Unterschieden begründet. Mit den in vielen Arbeiten angewandten Diasporenfallen ist der Diasporenniederschlag auf Freiflächen vermutlich nur sehr schwer nachzuweisen. Vögel, die Freiflächen zur Nahrungsaufnahme nutzen, lassen sich sicher nicht direkt auf im Boden eingesenkten Fallen oder ausgelegten Plastikplanen nieder. Interspezifische Unterschiede des Ausbreitungsmusters sind zudem mit Diasporenfallen nicht nachzuweisen und bleiben daher bei vielen Publikationen mehr oder

weniger unberücksichtigt, wengleich die Existenz artspezifischer Ausbreitungsmuster bekannt ist (z. B. HOPPES 1987, KOLLMANN 1994).

### **Ausbreitergilden - Ausbreitungsmuster**

Die frugivoren Vogelarten Mitteleuropas unterscheiden sich dramatisch in ihrem Aktivitätsmuster nach dem Nahrungserwerb und damit in ihrem Ausbreitungsmuster. Allgemeine Aussagen über das Ausbreitungsmuster lassen sich daher - wie oben bereits angedeutet - nur schwer formulieren. Notwendig ist eine differenzierte Betrachtung nach Ausbreiterorganismen und Pflanzenarten.

Zwei wichtige Parameter der Diasporenausbreitung, nämlich Ausbreitungsdistanz und Ausbreitungshabitat, sind in Abb. D-5 zusammengefasst. Zwischen beiden Parametern besteht ein enger Zusammenhang. Vogelarten, die nach dem frugivoren Nahrungserwerb weitere Strecken zurücklegen, suchen tendenziell offenere Habitats auf. Auf der Grundlage dieses Ergebnisses erscheint die Einteilung der Frugivoren in ausbreitungsökologische Gilden gerechtfertigt. Zur Einteilung dieser Gilden werden den Vogelarten im Folgenden Punkte für die Ausbreitungsdistanz und für den Anteil offener Habitats bei den nach dem Nahrungserwerb aufgesuchten Habitats vergeben. Für den jeweils höchsten erzielten Wert werden 100 Punkte vergeben (D. h. die Rabenkrähe erhält 100 Punkte für die höchste zurückgelegte mittlere Distanz von 50 m. Hinzu addiert werden weitere 100 Punkte für den höchsten Anteil an offenen Flächen [42,55 %]. Somit erhält die Rabenkrähe in diesem Beispiel die Höchstpunktzahl von 200 Punkten. Die anderen Vogelarten erhalten relativ zur Höchstpunktzahl abgestufte Punktwerte.) Mit Hilfe dieser bis 200 reichenden Punkteskala lassen sich gut drei Gilden abgrenzen, die sich im oberen, mittleren, bzw. unteren Drittel der Punkteskala befinden, welche ein Maß für das Aufsuchen weit entfernter und offener Habitats nach dem Fruchteverzehr darstellt.

Sehr deutlich lässt sich eine "Fern- und Offenlandausbreitergilde" abgrenzen, die aus den vier Arten Misteldrossel (158), Star (162), Rabenkrähe (200) und Wacholderdrossel (167) besteht. (In Klammern ist jeweils die Punktezahl [s. o.] angegeben.)

In die "Nah- und Buschlandausbreitergilde" lassen sich Trauerschnäpper (10), Mönchsgrasmücke (6), Gartengrasmücke (8) und Rotkehlchen (15) einordnen. Auch die Einbeziehung von Klappergrasmücke (10) und Dorngrasmücke (8) in diese Gruppe erscheint gerechtfertigt. Beide Arten legten im Mittel nur sehr kurze Distanzen nach dem frugivoren Nahrungserwerb zurück. Zwar flogen sie auch relativ häufig offene Habitats an, jedoch nie völlig offene Wiesen- oder Ackerflächen, sondern lediglich solitäre Gehölze oder Hochstaudenfluren. Die Singdrossel (40) gehört nach der oben beschriebenen formalen Zuordnung ebenfalls noch zu dieser ausbreitungsökologischen Gruppe.

Fließend ist der Übergang zu einer intermediären Gruppe mit Amsel (52), Rotdrossel (73), Elster (96) und Eichelhäher (76). Die beiden Drosselarten legten zwar nur relativ geringe Distanzen nach dem frugivoren Nahrungserwerb zurück, besuchten aber nicht selten Wiesenflächen und Ackerland, wodurch eine Einordnung in die Gruppe der Nah- und Buschlandausbreiter nicht mehr vollständig gerechtfertigt erscheint. Deutlich von den Nah- und Buschlandausbreitern abgesetzt sind Elster und Eichelhäher. Der Eichelhäher flog im Gegensatz zu den anderen Fernausbreitern häufig in den geschlossenen Wald hinein. Besonders während der Brutzeit wäre ein solches Verhalten auch von den Waldbrütern Star und Misteldrossel zu erwarten gewesen. Beide Arten traten aber während der Brutzeit relativ wenig als Fruchtfresser in Erscheinung.

Quantitative Daten zu den Ausbreitungsdistanzen und -habitaten mitteleuropäischer Vögel existieren in der Literatur kaum. Allerdings decken sich die Werte von SCHUPP (1993) zur Flugdistanz von Rotkehlchen, Dorngrasmücke, Amsel und Misteldrossel (nach dem Fressen von *Prunus mahaleb*-Früchten) sehr genau mit den hier beobachteten.

Eine weitere wichtige Kenngröße der Diasporenausbreitung, die Verweildauer in der Nahrungspflanze, ist ebenfalls mit den Faktoren Ausbreitungsdistanz und Ausbreitungshabitat korreliert. Je größer die Ausbreitungsdistanz (und damit: je größer der Anteil offener Ausbreitungshabitate), um so länger ist die Verweildauer in der Nahrungspflanze. Eine lange Verweildauer sollte einen umfangreichen Diasporenniederschlag direkt unter der Mutterpflanze bewirken, was aus Sicht der Pflanze ungünstig ist. Dass gerade die Fern- und Offenlandausbreiter tendenziell länger in ihrer Fraßpflanze verweilen, erscheint plausibel, da es sich bei ihren Nahrungspflanzen häufiger um solitäre Gehölze handelt, die weitab von zusammenhängenden Gehölzstrukturen stehen. Schon aus energetischen Gesichtspunkten sollte ein Vogel, der mehrere hundert Meter zu einer isolierten Nahrungspflanze zurücklegt, dort länger verweilen als einer, der sich in einem zusammenhängenden Heckengebiet mit vielen benachbarten Nahrungspflanzen bewegt. Ist aber die Konsequenz aus der längeren Verweildauer zwangsläufig ein erhöhter Diasporenniederschlag unter der Mutterpflanze? Dies scheint nicht unbedingt der Fall zu sein, denn die Nah- und Buschlandausbreiter bewegen sich zwar schneller von der Nahrungspflanze weg, tun dies aber nur über kurze Distanzen und sind möglicherweise nach kurzer Zeit schon wieder am Ausgangsort. Das Resultat dürfte sowohl bei Nah- als auch bei Fernausbreitern ein etwa gleich hoher Anteil von unter der Mutterpflanze ausgeschiedenen Diasporen sein.

Das Vorhandensein von abgrenzbaren frugivoren Ausbreitergilden, verbunden mit den ausgeprägten Fruchtpräferenzen der Ausbreiter, hat vermutlich einen bedeutenden Einfluss auf das Ausbreitungsmuster ornithochorer Pflanzen. Wie in den Kapiteln A und B gezeigt wurde, besitzen verschiedene ornithochore Pflanzenarten ein ganz unterschiedliches Repertoire an Fruchtkonsumenten. Daraus resultieren sowohl hinsichtlich der Ausbreitungsdistanz als auch des Ausbreitungshabitats erhebliche Unterschiede. Der Gradient reicht von Pflanzen wie Brombeere, Pfaffenhütchen oder Roter Heckenkirsche, die im Mittel nur über wenige Meter, in fast ausschließlich gehölzbewachsene Habitate ausgebreitet werden, bis hin zu Eberesche, Wildkirsche oder Mistel, deren mittlere Ausbreitungsdistanz wesentlich weiter liegt und die überwiegend in offenes Gelände oder hin zu solitären Gehölzen ausgebreitet werden (Abb. D-12).

### **Die Ausbreiterqualität**

Die Qualität eines frugivoren Vogels als Ausbreiter für eine bestimmte Pflanzenart hängt von dem von ihm erzeugten Ausbreitungsmuster, aber auch von der Fruchtbearbeitung im Schnabel und Gastrointestinaltrakt sowie der Menge transportierter Diasporen ab (z. B. MCDONNELL & STILES 1983, LEVEY in ESTRADA & FLEMING 1986, HOPPES 1987, HERRERA 1989, REID 1989, BUSTAMANTE et al. 1992, BUSTAMANTE et al. 1993, HERRERA et al. 1994). Die Menge transportierter Samen, also die Quantität der Ausbreitung, scheint dabei weniger ein Schlüsselfaktor bei der Ausbreitung zu sein als die Qualität der Ausbreitung. Zu diesem Ergebnis gelangt SCHUPP (1993) auf der Basis einer Auswertung ausbreitungsbiologischer Studien.

Durch die bloße Beschreibung der Fruchtbearbeitung im Schnabel eines Vogels lässt sich bereits die klassische Unterteilung der Vogelarten in echte Ausbreiter, Fruchtfleisch- und Samenprädatoren vornehmen. Die Klassifizierung der mitteleuropäischen Vogelarten in diese

Kategorien, wie sie in der Auflistung im Kapitel D 3.1 zu finden ist, entspricht weitgehend der Klassifizierung von SNOW & SNOW (1988). Unzweifelhaft ist die positive Bedeutung der echten Ausbreiter für ornithochore Pflanzen; doch auch Fruchtfleisch- und Samenprädatoren können einen gewissen Beitrag zur Diasporenausbreitung leisten, indem sie ganze Früchte verschleppen und das Fruchtfleisch erst in einiger Entfernung zur Mutterpflanze fressen, bzw. einige Samen verlieren oder unversehrt ausscheiden. Allerdings dürfte die quantitative Bedeutung der Fruchtfleisch- und Samenprädatoren für die Diasporenausbreitung eher gering sein.

Kontrovers diskutiert wird der Effekt der Darmpassage auf die Keimfähigkeit der Samen. Ein diesbezüglich viel zitiertes Beispiel ist der potenzielle Mutualismus zwischen der ausgestorbenen Dronte *Raphus cucullatus* und dem Kalvarienbaum *Sideroxylon grandiflorum*. TEMPLE (1977) spekulierte, dass seit der Ausrottung der Dronte keine Kalvarienbäume auf Madagaskar mehr gekeimt seien, da die Samenkeimung nur im Anschluss an eine Passage durch den Drontenmagen möglich gewesen wäre (Argumente gegen diese These publizierten WITMER & CHEKE 1991). Inwiefern aber auch Singvogelarten die Keimfähigkeit von Samen durch die Darmpassage erhöhen, ist nicht eindeutig geklärt. BARNEA et al. (1990) konnten nachweisen, dass die Passage durch den Verdauungstrakt von Amseln und Graubülbüls die Struktur von Samenschalen ornithochorer Früchte verändern kann, was eine erhöhte Keimfähigkeit zur Folge hat. Allerdings war dieser Effekt lediglich bei einer von zwei untersuchten *Solanum*-Arten nachweisbar. Auch CLERGEAU (1992) konnte bei Versuchen mit Amseln und Staren eine erhöhte Keimfähigkeit nach der Darmpassage nur bei einigen Pflanzenarten feststellen. Der gleiche positive Effekt war allerdings auch durch einfaches Entfernen des Fruchtfleisches zu erreichen. IZHAKI & SAFRIEL (1990) und TRAVESET & WILLSON (1997) fanden ebenfalls positive Auswirkungen der Darmpassage auf die Keimung von Samen, LIVINGSTON (1972) dagegen negative. KOLLMANN (1994) geht für mitteleuropäische Arten nur im Falle von schnell keimenden Pflanzenarten von positiven Effekten aus. Bei Arten mit ausgeprägten Keimverzug, wie den Rosenarten, war diese Auswirkung nicht nachzuweisen.

Insgesamt vermutet KOLLMANN (1994) einen geringen Einfluss der Darmpassage auf die Keimung. Diese Annahme erscheint vor dem Hintergrund der sehr schnellen Darmpassage, die nur wenige Minuten beträgt (HERRERA 1984 a, HERRERA 1984 b, SORENSEN 1984, JOHNSON et al. 1985, BARNEA et al. 1990, BARNEA et al. 1992, SCHUPP 1993, WITMER 1996), plausibel. Zusätzlich ist zu bedenken, dass viele Vögel größere Samen schon nach sehr kurzer Zeit auswürgen (eig. Beob., CLERGEAU 1992, MÜLLER 2000). Das Entfernen des Fruchtfleisches beim Verzehr durch Vögel dürfte sich aber zumindest insoweit günstig auf die Keimung auswirken, dass diese nicht durch die fleischige Umhüllung behindert wird, denn das Fruchtfleisch einiger Früchte enthält keimungshemmende Substanzen wie Abscisinsäure (BONN & POSCHLOD 1998).

Hinweise auf eine verschieden hohe Ausbreiterqualität ergeben sich auf der Grundlage der bisher bekannten Ergebnisse zum Effekt der Darmpassage nicht. Allerdings bleibt festzustellen, dass zu wenige Daten von unterschiedlichen mitteleuropäischen Vogelarten vorliegen, um hierüber klare Aussagen machen zu können.

Ein wesentliches Kriterium zur Beurteilung der Qualität einer Vogelart als Ausbreiter ist die Menge der Samen, die diese Vogelart zu Schutzstellen ("safe sites") transportiert (REID 1989), also das Ausbreitungsmuster. Der Beurteilung der Ausbreiterqualität muss zwangsläufig eine Charakterisierung der Schutzstellen für bestimmte Pflanzenarten vorausgehen:

### Typische Pflanzen des Unterholzes und der Schlagfluren

Von den 27 in Tab. D-1 aufgeführten Pflanzenarten sind die beiden Holunderarten und die Himbeere *Rubus idaeus* typische Bewohner von Schlagfluren (POTT 1992). Sie erscheinen häufig als erste Gehölze auf Kahlschlägen. Windbrüche dürften ihren natürlichen Lebensraum bilden. *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa* bilden - wie auch die im Unterwuchs von Hecken rankende Brombeere *Rubus fruticosus* agg. - eine ausgeprägte Samenbank im Boden aus. Dies belegen die Untersuchungen von KOLLMANN (1994), der bei anderen ornithochoren Pflanzen keine derartige Samenbank beobachten konnte. Bei *Sambucus nigra* konnte KOLLMANN (1994) in Aussaatversuchen eine wesentlich höhere Anzahl von Keimlingen in Gebüsch als auf Brachen oder Wiesen nachweisen. Schutzstellen für diese Pflanzenarten dürften eher im Bereich von Gebüsch und lichten Stellen im Wald zu suchen sein. Dies gilt sicher auch für *Lonicera xylosteum*, eine typische Pflanze im Unterwuchs von Wäldern, *Frangula alnus*, typischer Bewohner von Erlenbrüchen, sowie *Prunus padus* und *Ribes rubrum*, zwei Pflanzen der Auwälder (POTT 1992). Sehr schattentolerant sind die Keimlinge von *Hedera helix* (KOLLMANN 1994). Diese kletternde Pflanzenart benötigt zudem größere Gehölze oder andere Vertikalstrukturen in der Umgebung zum Ranken.

Für die oben genannte Pflanzengruppe sind sicher solche Ausbreitungsvektoren optimal, die Diasporen in gehölzbewachsene Habitate transportieren. Bezüglich der Ausbreitungsdistanz stellt sich die Frage, ob eine große Distanz grundsätzlich günstig ist. WAHAJ et al. (1998) bemerken hierzu, dass eine große Ausbreitungsdistanz unvorteilhaft sein kann, wenn geeignete Wuchshabitate sehr fleckhaft verteilt sind. Mit wachsender Distanz zur Mutterpflanze sinkt in diesem Fall die Wahrscheinlichkeit, ein ähnliches Habitat zu erreichen. Unter diesem Blickwinkel könnte gerade für Bewohner kleiner Waldlichtungen eine eher geringe Ausbreitungsdistanz günstig sein, da solche Waldlichtungen unter natürlichen Bedingungen sehr ungleichmäßig verteilt sind.

Auf der Grundlage oben genannter Überlegungen sollten die Nah- und Buschlandausbreiter (z. B. Grasmücken und Rotkehlchen) optimale Ausbreiter für solche Pflanzen sein, die Windwürfe und kleine Lichtungen besiedeln oder den Unterwuchs von Wäldern bilden. Auffallend ist, dass diese Pflanzenarten tatsächlich in erster Linie von den Nah- und Buschlandausbreitern ausgebreitet werden (vergl. Tab. D-1; Kapitel A).

### Lichtliebende Pflanzen warmer, trockener Standorte

Typisch für die pflanzensoziologische Klasse "Rhamno-Prunetea" sind Arten mit einer hohen Lichtbedürftigkeit während der Keimungsphase (POTT 1992). Charakteristische Pflanzen dieser Assoziationen sind *Rosa canina*, *Crataegus monogyna*, *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus cathartica*, *Prunus spinosa*, *Cornus sanguinea* und *Euonymus europaea*. Für solche lichtbedürftigen Arten sind halboffene oder offene Habitate als Schutzstellen zu erwarten. Vier der genannten Arten besitzen Dornen oder Stacheln, die ihnen mechanischen Schutz gegen Fraß durch Säugetiere in offenen Habitaten verleihen.

Wie schon bei der zuvor behandelten Pflanzengruppe zeigt sich scheinbar auch hier wieder ein erstaunlicher Zusammenhang zwischen hypothetisch optimalen und tatsächlichen Ausbreitern, denn die Früchte dieser Pflanzen werden in erster Linie von Fern- und Offenlandausbreitern verzehrt. Eine Ausnahme bilden lediglich die Früchte von Rotem Hartriegel und Pfaffenhütchen, die insbesondere von Rotkehlchen gefressen werden.

Die Betrachtung dieser beiden Pflanzengruppen und ihrer Ausbreiter könnte die Vermutung einer feinen Abstimmung des Ausbreitermutualismus - generiert durch Koevolution -

nahelegen, da die oben betrachteten Pflanzen mit ihren Früchten offenbar genau die Vogelarten anziehen, die sie in geeignete Habitate ausbreiten. Argumente gegen diese Hypothese finden sich aber schon bei einem Blick auf die Phanerophyten: Pflanzen wie Wildkirsche *Prunus avium*, Eberesche *Sorbus aucuparia*, oder Eibe *Taxus baccata*, die zu hohen Bäumen heranwachsen und auch innerhalb geschlossener Wälder bestehen können, sind vergleichsweise schattentolerant (vergl. ELLENBERG 1996). Gemäß oben beschriebener Hypothese sollten eher die Nah- und Buschlandausbreiter geeignete Vektoren für diese Pflanzen sein und deren Früchte mit höherer Frequenz fressen. Allerdings ist in der Praxis das Gegenteil der Fall, denn alle drei genannten Arten besitzen Früchte, die vornehmlich von Fern- und Offenlandausbreitern gefressen werden.

Der Blick auf die Ausbreiter der drei aufgeführten Pflanzengruppen (Pflanzen des Unterholzes und der Schlagfluren, lichtliebende Pflanzen trockener Standorte und Phanerophyten) weist hingegen auf eine andere Art von Abstimmung zwischen Pflanzen und Vögeln hin. Vögel scheinen in erster Linie solche Früchte zu fressen, die in ihrem jeweiligen Mikrohabitat zu finden sind. Grasmücken und Rotkehlchen bewohnen z. B. die unteren und mittleren Straten von dichten Gebüschern oder Waldlichtungen und fressen in erster Linie Früchte von Büschen, die in diesen Habitaten wachsen. Wacholder- und Misteldrosseln sowie Rabenvögel streifen nach der Brutzeit in relativ offenen Habitaten umher und fressen die Früchte von solitär wachsenden Büschen. Ebenso nutzen diese Vogelarten fast ausschließlich die oberen Straten von Gehölzen zum frugivoren Nahrungserwerb und fressen demzufolge häufig die Früchte in den Kronen hoher Bäume.

Vor dem Hintergrund dieser Beobachtung erscheint das Vorhandensein einer feinen Abstimmung des Ausbreitungsmutualismus durch Koevolution unwahrscheinlich. Vögel fräßen demnach einfach solche Früchte besonders häufig, die sich in ihrem Habitat befinden. Da Vögel ebenso wie Pflanzen ausgeprägte Habitatpräferenzen besitzen, treffen automatisch Vögel und Pflanzen mit ähnlichen Präferenzen zusammen und die Diasporen werden mit großer Wahrscheinlichkeit in ein geeignetes Habitat transportiert. Allerdings kann auch diese Hypothese offenbar nicht alle Details des Ausbreitungsmutualismus erklären, was im Folgenden deutlich wird.

### **Ausbreitungserfolg in Abhängigkeit von der Avifauna-Komposition**

Der Ausbreitungserfolg einer ornithochoren Pflanze ist erheblich von der jeweiligen Avifauna-Komposition am Wuchsort abhängig. Ein Beleg sind z. B. ornithochore Pflanzen, die versprengt innerhalb von Buchenhallenwäldern wachsen. Da in solchen Habitaten kaum frugivore Vögel auftreten (vergl. Kapitel C) ist der Ausbreitungserfolg solcher Pflanzen entsprechend gering (vergl. Kapitel B). Allerdings können Pflanzen auch geringen Ausbreitungserfolg haben, wenn sie in Habitaten wachsen, in denen zwar frugivore Vögel häufig sind, allerdings nur solche Arten, welche sich nicht von deren Früchten ernähren. In Kapitel B wurden als Beispiel Rote Heckenkirsche und Roter Holunder genannt. Werden diese Pflanzen von Menschen völlig isoliert in die offene Feldflur gepflanzt, so haben sie keinen oder einen extrem geringen Ausbreitungserfolg, da die entsprechenden Vektoren (z. B. Mönchsgrasmücke und Rotkehlchen) fehlen. Die hier häufig vorhandenen Vogelarten, wie Wacholderdrossel, Misteldrossel und Rabenkrähe, ernähren sich nicht oder nur sehr selten von den Früchten dieser Pflanzen.

Als weiteres Beispiel ist die Eberesche zu nennen. Ebereschen, die in kleinen Waldlichtungen wachsen, werden sowohl quantitativ als auch qualitativ in völlig anderer Weise ausgebreitet als Ebereschen in Hecken auf offener Feldflur. Die frugivoren Bewohner

der Waldlichtung, z. B. Mönchsgrasmücke und Rotkehlchen, ernähren sich nur in geringem Umfang von Ebereschenfrüchten. In Hecken werden die Beeren hingegen sehr intensiv von Drosseln gefressen und - entsprechend deren Bewegungsmuster - in völlig anderer Weise ausgebreitet.

Diese Beobachtungen zeigen, dass Vögel nicht wahllos Früchte fressen, die sich in deren Habitat befinden. Interessanterweise scheinen die ornithochoren Pflanzen Früchte auszubilden, die von den Bewohnern ihres jeweiligen Habitats gefressen werden. So haben Roter Holunder und Rote Heckenkirsche Früchte, die von Grasmücken und Rotkehlchen, also Bewohnern von Waldlichtungen, gefressen werden. Die Früchte von Weißdorn oder Hundsrose, also Pflanzen halboffener Standorte, werden hingegen eher von Drosseln gefressen. Ebenso werden die Früchte hoher Bäume eher von Drosseln und Rabenvögeln, die sich in den oberen Straten der Gehölzvegetation aufhalten, verzehrt.

Basierend auf dieser Beobachtung lässt sich die Hypothese formulieren, dass ornithochore Diasporen an die jeweils in ihrem Habitat vorkommenden Ausbreiter angepasst sind. Da beide Organismen das selbe Habitat bewohnen, ist gleichzeitig eine Ausbreitung der Diasporen in ein geeignetes Habitat wahrscheinlich.

### **Warum Ornithochorie?**

Abschließend soll die Frage nach den Vorteilen der Ornithochorie im Vergleich zu anderen Ausbreitungstypen diskutiert werden. Nach den Definitionen von MÜLLER-SCHNEIDER (1977, 1986) sowie BONN & POSCHLOD (1998) können folgende Ausbreitungstypen unterschieden werden.

- Barochorie (Ausbreitung durch Schwerkraft)
- Autochorie (Ausbreitung durch die Pflanze selbst)
- Semachorie (Ausbreitung durch äußere Kräfte, die eine Ausstreu bewirken)
- Anemochorie (Ausbreitung durch Wind)
- Hydrochorie (Ausbreitung durch Wasser)
- Zoochorie (Ausbreitung durch Tiere; Spezialfall: Ornithochorie)
- Hemerochorie (Ausbreitung durch Menschen)

Barochorie, Autochorie und Semachorie bewirken eine Ausbreitung nur über extrem kleine Distanzen. Das Ausnutzen eines zusätzlichen Transportmediums, z. B. Vögel, kann die Ausbreitungsdistanz erheblich vergrößern. Hydrochorie und Anemochorie können der Ornithochorie hinsichtlich der Ausbreitungsdistanz hingegen überlegen sein. Hydrochorie erfordert allerdings die Bindung der Pflanze an Habitats, die in Gewässernähe liegen, und ist daher für viele mitteleuropäische Gehölze als ausschließlicher Ausbreitungsmodus wenig geeignet. Eine Ausbreitung durch Wind erfordert Wuchsorte, die windexponiert sind. Die meisten ornithochoren Pflanzen Mitteleuropas besiedeln aber wenig windexponierte Habitats, wie den Unterwuchs von Wäldern oder komplexe Gebüschstrukturen. Insofern scheint das Ausnutzen der in diesen Habitats häufigen Kleinvögel als Ausbreitungsvektoren günstig. Diese können zudem auch relativ große Samen über weite Entfernungen transportieren.

Gegenüber den meisten Säugetieren haben Vögel für Büsche und Bäume den Vorteil, dass sie auch schmale Zweige in größerer Höhe erreichen. Somit kann der gesamte Kronenbereich von Vögeln abgeerntet werden. Viele der ornithochoren Pflanzen Mitteleuropas werden allerdings auch gleichzeitig von Säugern, z. B. Fuchs, Waschbär oder Reh, erfolgreich

ausgebreitet (eig. Beob., MÜLLER-SCHNEIDER 1977, 1986, KOLLMANN 1996, BONN & POSCHLOD 1998).

Die Habitatbindung der Vögel führt zu einem weiteren Vorteil der Ornithochorie. Die Diasporen werden mit einer hohen Wahrscheinlichkeit in ein Habitat transportiert, das dem der Mutterpflanze ähnelt. Indem sich z. B. Mönchsgrasmücken oder Rotkehlchen innerhalb von Windbrüchen oder lichten, unterholzreichen Stellen im Wald fortbewegen, werden sie die Samen gefressener Früchte in genau diese Habitate transportieren und nicht in den geschlossenen Wald oder auf Ackerflächen. Eine licht- und trockenheitsliebende Pflanze, die auf einer Trift wächst, wird hingegen von Krähen oder Wacholderdrosseln eher in Hecken oder auch auf offene Wiesenflächen ausgebreitet. Eine besonders enge Bindung an Vögel als Ausbreitungsvektoren besitzt die semiparasitische Mistel *Viscum album*, die durch Vögel von Baum zu Baum ausgebreitet wird.

Der Ausbreitungsmodus Ornithochorie stellt sich somit insbesondere für Gehölze, die lichte Stellen im Wald oder komplexe Gehölzstrukturen besiedeln, als besonders geeignet dar. Die in diesen Habitaten häufigen Kleinvögel sind in der Lage, auch relativ große Samen zu transportieren und garantieren durch ihre Habitatbindung den Transport an geeignete Wuchsstellen.

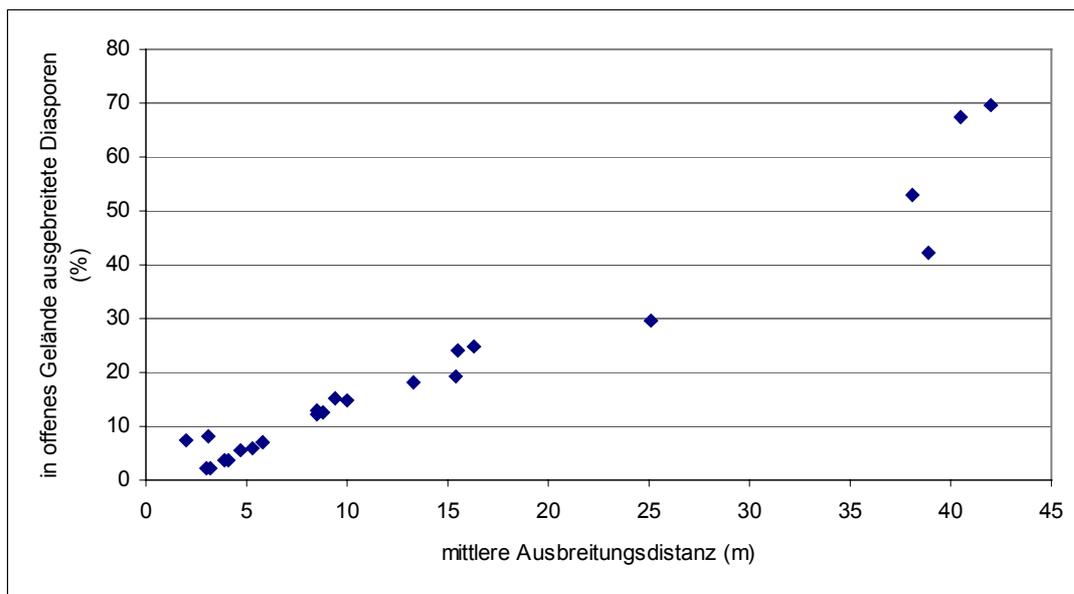


Abb. D-12: Zusammenhang zwischen rekonstruierter Ausbreitungsdistanz und rekonstruiertem Ausbreitungsmuster bei ornithochoren Pflanzen. Die Rekonstruktion beruht auf dem post-frugivoren Bewegungsmuster der Fruchtkonsumenten.

*Pic. D-12: Relation between reconstructed dispersal distance and reconstructed dispersal habitat of ornithochorous plants. The reconstruction is based on the post-frugivorous movement pattern of frugivorous birds.*

## 5. Zusammenfassung

Frugivore Vögel tragen zur Ausbreitung ornithochorer Pflanzen bei, indem sie deren Samen in ihren Gastrointestinaltrakt aufnehmen und an anderer Stelle wieder unversehrt ausscheiden. Im Rahmen dieser Untersuchung sollte geklärt werden, inwiefern sich die frugivoren Vogelarten Mitteleuropas als Diasporenausbreiter unterscheiden und welche Konsequenzen sich aus deren Aktivitäten für die Ausbreitungsmuster ihrer Nahrungspflanzen ergeben. Diesen Fragen wurde nachgegangen, indem fruchtende Pflanzen mit einer standardisierten Methode beobachtet wurden. Sowohl der frugivore Nahrungserwerb als auch das anschließende Bewegungsmuster im Gelände wurden protokolliert.

Die Einordnung eines Vogels in die Kategorien "Ausbreiter", "Samenprädator" und "Fruchtfleischprädator" erwies sich als nicht immer eindeutig möglich. Je nach Fruchtart können auch Ausbreiter als Fruchtfleischprädatoren fungieren, insbesondere bei größeren Früchten.

Wählt man das Bewegungsmuster der Vögel direkt nach dem frugivoren Nahrungserwerb als indirekten Hinweis auf das Ausbreitungsmuster der Diasporen, so ergeben sich im Mittel geringe Ausbreitungsdistanzen von nur etwas über 9 m. Allerdings bestanden unter den Vogelarten erhebliche artspezifische Unterschiede. Die mittlere Ausbreitungsdistanz lag zwischen 2 m beim Rotkehlchen und 50 m bei Rabenkrähe, Misteldrossel und Wacholderdrossel. Bei diesen potenziellen "Fernausbreitern" handelt es sich um Arten mit einer gegenüber den "Nahausbreitern" signifikant größeren Körpermasse.

Erhebliche Unterschiede bestehen auch hinsichtlich der Ausbreitungshabitate. Zwar ging offenbar der größte Teil der Diasporen in gehölbewachsenen Habitaten nieder, einige Arten transportierten die Diasporen hingegen überwiegend in Offenland und zu isolierten Einzelgehölzen. Zwischen den Ausbreitungsdistanzen und dem Anteil von solchen offenen Habitaten bei den nach dem Fruchtefressen aufgesuchten Orten besteht eine höchst signifikante Korrelation. Arten, die weite Strecken zurücklegten, suchten tendenziell eher offene Habitate auf. Auf der Basis dieser Ergebnisse wird die Existenz unterschiedlicher Ausbreitergilden diskutiert ("Nah- und Buschlandausbreiter", bzw. "Fern- und Offenlandausbreiter").

Eine höchst signifikante positive Korrelation besteht zwischen den Ausbreitungsdistanzen und der Verweildauer in der Nahrungspflanze. Letztere lag im Mittel bei 85,5 Sekunden, nahm aber vogelartenspezifisch verschiedene Werte zwischen 30 und 197 Sekunden an (Mediane). Bei fünf diesbezüglich untersuchten Vogelarten war die Verweildauer in dicht bewachsenen Gehölzen höher als in lichten.

Bei unterschiedlichen Pflanzenarten agierten verschiedene Vogelarten als Hauptausbreiter. In dieser Hinsicht erwiesen sich nur 9 mitteleuropäische Vogelarten als quantitativ bedeutsam, wobei Amsel und Mönchsgrasmücke eine herausragende Stellung einnahmen. Als Resultat der Unterschiede im Bewegungsmuster nach dem Nahrungserwerb und den interspezifisch verschiedenen Ausbreitergilden ergeben sich potenzielle Unterschiede des Ausbreitungsmusters ornithochorer Pflanzen.

Der Anteil von Samen, die von Vögeln entweder durch Samenprädation zerstört oder durch Fruchtfleischprädation uneffektiv ausgebreitet wurden, nahm bei nur drei von 24 untersuchten Pflanzenarten einen Wert von über 50 % im Verhältnis zu durch Vögel ausgebreiteten Samen an.

Es wird die Hypothese aufgestellt, dass ornithochore Diasporen an die in ihrem Wuchshabitat lebenden Vogelarten angepasst sein könnten. Der Vorteil der Ornithochorie wird in der habitatspezifischen Ausbreitung relativ großer Diasporen gesehen.

## Summary

Frugivorous birds contribute to the dispersal of ornithochorous plants by swallowing the seeds and ejecting them at an other place. It was the aim of this study to investigate the effectiveness of different frugivorous bird species as seed dispersers. The consequences of post-foraging movement pattern for the pattern of the seed rain were also subject of this work. The study was performed by observing fruiting plants directly. During these observations, foraging behaviour and post-foraging movements of the birds were noted.

The classification of birds into the categories "legitimate dispersers", "seed predators" and "pulp predators" was flexible: Legitimate dispersers could also act as pulp predators in larger fruits.

If post-foraging movements of frugivorous birds are taken as an equivalent to the seed rain, the average dispersal distance was just about 9 m. Nevertheless, there have been important species-specific differences in the mean dispersal distance. The values ranged between 2 m in the Robin *Erithacus rubecula* and 50 m in the Carrion Crow *Corvus corone corone*, the Mistle Thrush *Turdus viscivorus* and the Fieldfare *Turdus pilaris*. The body mass of the presumed "high-distance dispersers" is significantly bigger than the body mass of the "low-distance dispersers".

Species-specific differences also existed in the post-foraging habitats. While most species flew to habitats which are covered with woody plants, others predominantly flew to more open habitats like fields, meadows or solitary trees. The predominance of open habitats in the post-foraging movements is significantly correlated with the mean dispersal distance. High-distance dispersers flew to open habitats more often. Referring to these results, the existence of different disperser guilds is discussed ("low-distance-scrubland dispersers" and "high-distance-openland dispersers").

The mean dispersal distance is also correlated with the mean duration of a feeding visit, which ranged between 30 seconds and 195 seconds. In five investigated bird species, the duration of a feeding visit was longer in thick bushes and trees than in light ones.

In different plant species, different bird species acted as main dispersers. Only nine of the central European frugivorous birds contributed the main portion to seed dispersal, with Blackbird and Blackcap being the quantitatively most important species. As a result of differences in post-foraging movements and different disperser guilds of different plants, interspecifically dissimilar seed rain patterns of ornithochorous plants can be suggested.

The portion of seeds, which were destroyed by avian seed predators or which were dispersed ineffectively due to pulp predation by birds, reached only in three of 24 plant species values bigger than 50 %, related to the portion of seeds dispersed by avian frugivores.

It is discussed if ornithochorous diaspores may be adapted to such bird species, which are living in the same habitat. The main advantage of ornithochory for plants may be the habitat-specific dispersal of relative large seeds.

## Kapitel E

# Frugivore Vogelgilden und ornithochore Pflanzengruppen: Hinweise auf Koevolution in der mutualistischen Vogel-Pflanze-Interaktion

---

### Inhaltsverzeichnis

#### 1. Einleitung

#### 2. Material und Methoden

##### 2.1 Zugrundeliegendes Material

#### 3. Ergebnisse

##### 3.1 Frugivore Vogelgilden

##### 3.2 Ornithochore Pflanzengruppen: Fruchteigenschaften im ökologischen Kontext

###### 3.2.1 Reifephänologie und Fruchteigenschaften

###### 3.2.2 Wuchsform und Fruchteigenschaften

###### 3.2.3 Habitat und Fruchteigenschaften

###### 3.2.4 Verteilung sekundärer Pflanzeninhaltsstoffe in der Frucht

#### 4. Diskussion

#### 5. Zusammenfassung

##### *Summary*

---

## 1. Einleitung

Die mutualistische Beziehung zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen wurde in einigen Arbeiten der 1970er Jahre als Resultat einer relativ engen Koevolution zwischen den beteiligten Partnern angesehen (z. B. SNOW 1971, MC KEY 1975). Forschungsergebnisse und theoretische Überlegungen der letzten zwei Jahrzehnte belegen aber eine weniger enge Bindung der Partner aneinander als zunächst angenommen und machen zudem deutlich, dass ein Mutualismus nicht zwingend das Resultat von Koevolution sein muss (z. B. JANZEN 1980, HERRERA 1982, WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, HERRERA 1984 a, 1984 b, HOWE 1984, HERRERA 1985, JANZEN 1985, HERRERA 1986, DEBUSSCHE & ISENMANN 1989, HERRERA 1989, JORDANO 1993, JORDANO 1995). Im Falle der Interaktion zwischen endozoochoren Pflanzen und ihren Ausbreitern wird diese Aussage sehr gut am Beispiel exotischer Arten dokumentiert, die mit endemischen Arten erfolgreich interagieren (s. z. B. HERRERA 1985, JANZEN 1985, TRAVESET 1995). So wird beispielsweise der Eingriffliche Weißdorn *Crataegus monogyna*, eine ursprünglich palaearktisch verbreitete Art, in Australien erfolgreich von dem Beuteltier *Trichosurus vulpecula* ausgebreitet (BASS 1990), in Nordamerika von der nearktischen Wanderdrossel *Turdus migratorius* (SALLABANKS & COURTNEY 1993).

### Koevolution und diffuse Koevolution

Zu Unstimmigkeiten bei der Beurteilung des betrachteten Ausbreitungssystems kann es durch eine fehlerhafte Anwendung des Begriffes "Koevolution" kommen (JANZEN 1980). Nach JANZEN (1980) bezeichnet der Begriff "Koevolution" folgenden Prozess: Die Individuen einer Population A ändern eine Eigenschaft infolge des selektiven Druckes einer anderen Population B. Die Folge dieser Änderung innerhalb von A ist nun wiederum eine evolutive Änderung einer Eigenschaft der Individuen von B.

Von "diffuser Koevolution" wird gesprochen, wenn entweder Population A oder B aus oben genannter Definition nicht aus einer einzelnen Population, sondern aus einer ganzen Reihe von Populationen besteht, die als Gruppe einen selektiven Druck ausübt (JANZEN 1980). Von diffuser Koevolution geht z. B. HERRERA (1982) für das Ausbreitungssystem in Südspanien aus, da frugivore Vogelarten stets viele verschiedenartige Früchte fressen und andererseits die Früchte einzelner ornithochorer Pflanzen von vielen verschiedenen Vogelarten gefressen werden. Eine Interaktion zwischen Gruppen frugivorer Vögel mit Gruppen ornithochorer Pflanzen ist nicht nur in Spanien die Regel, sondern wird durch Untersuchungen aus allen Teilen der Welt belegt (z. B. THOMPSON & WILLSON 1979, MOERMOND & DENSLOW 1985, SNOW & SNOW 1988, KITAMURA et al. 2002). Selbst die relativ stark auf Misteln (Loranthaceae) spezialisierten asiatischen Mistelfresser *Dicaeum* (DOCTERS VAN LEEUWEN 1954) fressen einige andere Früchte, ebenso werden die Mistelbeeren auch von anderen Vögeln gefressen (WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, HOWE & WESTLEY 1988).

Ganz im Gegensatz zu diesen diffusen Interaktionen postulierte TEMPLE (1977) einen obligaten Mutualismus zwischen der seit über 300 Jahren ausgestorbenen Dronte *Raphus cucullatus* und dem Kalvarienbaum *Sideroxylon grandiflorum* (früher: *Calvaria major*) auf Mauritius. Dieses Beispiel ist zwischenzeitlich in Lehrbüchern aufgegriffen worden (z. B. FUTUYAMA 1979, BEGON et al. 1991). Allerdings spricht nach WITMER & CHEKE (1991) auch hier vieles gegen die Annahme eines engen Mutualismus.

## Gründe gegen eine enge Koevolution der Vogel-Pflanze-Interaktion

Enge Koevolution zwischen Ausbreitern und Pflanzen hat, den oben genannten Beobachtungen zufolge, wahrscheinlich nicht stattgefunden. Sofern die bestehenden Ausbreitungssysteme zwischen Vögeln und Pflanzen überhaupt Folge von Koevolution sind, dann sicher von diffuser Koevolution (HERRERA 1985). Die Seltenheit relativ enger Ausbreitungsmutualismen, und damit verbunden auch enger Koevolution zwischen den beteiligten Organismen, hat zu theoretischen Überlegungen über die Gründe dafür geführt:

- Es ist einer Pflanze kaum möglich, Vogelarten mit schlechter Ausbreitereffektivität, aber morphologischer und physiologischer Ähnlichkeit zu effektiven Ausbreitern, vom Fressen ihrer Früchte abzuhalten (WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, HOWE 1984, HERRERA 1985). Als Folge stellen sich ganze Gilden frugivorer Tiere an einer einzelnen endozoochoren Pflanzenart ein. Jede Art dieser Gilde übt möglicherweise einen ganz anderen selektiven Druck auf die Pflanzeigenschaften aus, so dass die Gilde insgesamt keine evolutiven Änderungen der Fruchteigenschaften bewirkt.
- Pflanzen können einen Ausbreiter mit ihren Diasporen nicht zu einem bestimmten Ziel, der Schutzstelle ("safe site"; eine Stelle, an der sich ein Keimling etablieren kann, HARPER 1977, URBANSKA 1992), leiten. Zudem sind diese Schutzstellen meist örtlich und zeitlich schlecht vorhersagbar, im Gegensatz zum Pollentransport beim Bestäubungsmutualismus (WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, HERRERA 1985). Endozoochore Pflanzen profitieren auch nicht von Habitatspezifität der Ausbreiter, was im Falle des Pollentransportes zutrifft (WHEELWRIGHT & ORIANI 1982).
- Eine enge Bindung einer Vogelart an nur eine Fruchtart erscheint nicht vorteilhaft, da das Fruchangebot z. T. starken Schwankungen ausgesetzt ist und jährlich ganz ausfallen kann. Dies gilt gerade in gemäßigten Breitengraden. Insbesondere für frugivore Zugvögel wäre eine Spezialisierung an eine Fruchtart ungünstig, da sie auf ihrem Zug mit sehr unterschiedlichen Früchten in unterschiedlichen Habitaten konfrontiert werden (BAIRLEIN & HAMPE 1998). Umgekehrt betrachtet erscheint es für eine Pflanze ungünstig, sich auf nur einen Ausbreiter zu spezialisieren, da dieser einerseits aussterben kann, andererseits das Verbreitungsareal der Pflanze auf das des Ausbreiters beschränkt bleiben müsste.
- Einige Untersuchungen zeigen, dass die Ausbreitergemeinschaften ein und derselben Pflanzenart in verschiedenen Habitaten oder verschiedenen geographischen Regionen variieren können (GUITIÁN et al. 1992, JORDANO 1993, 1995 a, FUENTES 1995). Üben diese verschiedenen Vogelgemeinschaften einen unterschiedlichen selektiven Druck auf die Pflanzeigenschaften aus, so verhindert Genfluss zwischen den Pflanzen die Ausbildung spezifischer, an eine dieser Gruppen angepasster Merkmale (WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, GUITIÁN et al. 1992, JORDANO 1993, 1995 a, FUENTES 1995).
- Wie HERRERA (1986) bemerkt, leben frugivore Ausbreiter und endozoochore Pflanzen in einer Welt mit vielen anderen Organismen, die ebenfalls Einfluss auf die Ausbildung bestimmter Pflanzenmerkmale haben. So können z. B. koexistierenden Pflanzen, Samenprädatoren, Fäulniserreger usw. mitunter größeren selektiven Druck auf die Fruchteigenschaften ausüben als die Ausbreiter (HERRERA 1984 b, 1984 c, 1985, 1986).
- Gehölze mit fleischigen Früchten haben in der Regel viel längere Evolutionszeiten als Wirbeltiere, zumindest in Bezug auf morphologische Merkmale (HERRERA 1985, 1989). Eine Pflanzengesellschaft kann daher viele endozoochore Pflanzen mit "anachronistischen"

ausbreitungsrelevanten Merkmalen beherbergen (HERRERA 1984 b). So stellen nach HERRERA (1985) viele ornithochore Pflanzen des Mittelmeerraumes tertiäre Warmzeitrelikte dar, die heute teils erfolgreich von Vogelarten, welche hier erst seit relativ kurzer Zeit vorkommen, ausgebreitet werden. Einen ähnlichen Anachronismus stellen nach JANZEN & MARTIN (1982) bestimmte amerikanische Früchte dar, die möglicherweise von den heute ausgestorbenen Gomphoteren ausgebreitet wurden.

### **Frugivore Gilden und ornithochore Gruppen**

Ob Koevolution zwischen Vögeln und Pflanzen stattgefunden hat, ist letztendlich nicht definitiv zu beweisen oder zu widerlegen. Es ist aber möglich, Indizien zu sammeln, die für oder gegen das Wirken von Koevolution sprechen. Zu diesen Indizien gehören Anpassungen der Vögel an ihre Früchtenahrung und Anpassungen der Pflanzen an ihre Ausbreiter sowie die Ausprägung der Interaktion zwischen beiden Gruppen.

In vielen Arbeiten, die sich mit der Ausbreitungsinteraktion und möglicher Koevolution beschäftigen, werden frugivore Vögel als Gesamtheit, also als eine Gilde betrachtet. Eine solche Betrachtungsweise ermöglicht eine Abgrenzung typischer ornithochorer Früchte gegen solche, die z. B. von Säugern ausgebreitet werden (Mammaliachorie). So lassen sich unter Berücksichtigung der Merkmale ornithochorer Früchte "Vogelsyndrome" bei Früchten benennen, also Eigenschaften, die typisch für ornithochore Früchte sind (z. B. HOWE & WESTLEY 1988). Allerdings sind ornithochore Pflanzen nicht immer eindeutig von mammaliachoren zu unterscheiden. So gelingt es HERRERA (1989) und DEBUSSCHE & ISENMANN (1989) zwar, typische Eigenschaften von "Säugetierfrüchten" und "Vogelfrüchten" im Mittelmeerraum zu benennen (allerdings teils widersprüchliche Ergebnisse!), jedoch sind die Grenzen unscharf. Offenbar ist eine solche Unterteilung nach taxonomischen Gruppen nicht immer möglich. So lassen sich nach GAUTIER-HION et al. (1985) in Gabun Früchte mit einem "Vogel-Affe-Syndrom" von solchen mit einem "Wiederkäuer-Nager-Syndrom" unterscheiden. Ein bestimmtes Syndrom sorgt also nicht für eine Beschränkung der Ausbreiter auf eine bestimmte taxonomische Gruppe, sondern kann durchaus attraktiv für Tiere aus ganz unterschiedlichen Gruppen sein.

Genauso wie ornithochore gegen andere endozoochore Früchte abgegrenzt werden können, können auch frugivore Vögel gegen nicht-frugivore abgegrenzt werden, indem deren Merkmale verglichen und Gemeinsamkeiten zwischen frugivoren Vögeln herausgearbeitet werden. Die umfassendste derartige Studie stammt von HERRERA (1984 a) aus Spanien. Frugivore Vögel besitzen dieser Arbeit zufolge eine andere Schnabelform und schnellere Passagezeiten der Nahrung im Verdauungstrakt. Anpassungen von Vögeln an die Frugivorie haben daneben eine ganze Reihe von Autoren untersucht, wobei diese Arbeiten sich meist auf einzelne Arten oder Artengruppen beschränken (z. B. JORDANO 1987 b, BAIRLEIN 1991, 1996 a).

Bisher wurde kaum untersucht, ob die frugivore Vogelgilde in kleinere Gilden unterteilbar ist und ob die Gruppe ornithochorer Pflanzen in kleinere Gruppen aufteilbar ist, die von ganz bestimmten Vogelgilden ausgebreitet werden. Hinweise auf das Vorhandensein solcher Gilden liefern die zahlreichen Arbeiten, welche interspezifisch verschiedene Präferenzen von Vögeln für bestimmte Früchte belegen (z. B. BODDY 1991, IZHAKI et al. 1991, STILES 1993, WHELAN & WILLSON 1994, KITAMURA et al. 2002). Nur in wenigen Arbeiten wird aber tatsächlich der Versuch einer Gildeneinteilung unternommen. In der umfassendsten derartigen Studie gelang es, frugivore Vögel aus Costa Rica auf der Grundlage ihrer Morphologie und Ethologie in zwei verschiedenen Gilden mit tendenziell unterschiedlichen Fruchtpräferenzen

einzuteilen (MOERMOND & DENSLOW 1985). Ähnliche Studien stammen aus dem Mittelmeergebiet (HERRERA 1984 b, JORDANO 1987 b, IZHAKI et al. 1991). Die Arbeit von IZHAKI et al. (1991) aus Israel beschäftigt sich zwar mit nur relativ wenigen Arten, berücksichtigt aber zusätzlich die von den Vögeln erzeugten Ausbreitungsmuster und liefert so Ansätze zu einer sehr umfassenden Betrachtung der gesamten Interaktion.

### **Die Funktion sekundärer Pflanzenstoffe in der Frucht**

Sekundäre Pflanzenstoffe haben einen erheblichen Einfluss auf die Fruchtwahl frugivorer Vögel (s. Kapitel B, SCHAEFER 2002) und könnten daher theoretisch eine steuernde Funktion in der Vogel-Pflanze-Interaktion haben (vergl. CIPOLLINI & STILES 1992, CIPOLLINI & STILES 1993, BAIRLEIN 1996 a, CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, 1997 b, 1997 c, 1998 CIPOLLINI 2000). Für das Verständnis des untersuchten Mutualismus ist daher die Untersuchung der Funktion sekundärer Pflanzenstoffe in der Frucht notwendig. Allerdings ist selbst über das Vorkommen sekundärer Pflanzenstoffe in europäischen Früchten wenig bekannt. Die verfügbaren Zusammenstellungen zu diesem Thema (ROTH et al. 1988) liefern quantitative Daten und unterscheiden in der Regel nicht zwischen dem Vorkommen einer Substanz im Samen und im Fruchtfleisch, was ausbreitungsbiologisch aber höchst bedeutsam wäre. Demzufolge können Hypothesen über die ausbreitungsbiologische Bedeutung sekundärer Pflanzenstoffe zumeist nicht überprüft werden.

EHRLÉN & ERIKSSON (1993) und ERIKSSON & EHRLÉN (1998) gehen von einem nicht-adaptiven Ansatz bei der Erklärung der Funktion sekundärer Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch aus. Diese Autoren führen an, dass sekundäre Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch von Pflanzen auftreten, welche diese Stoffe ohnehin enthalten, vermutlich mit der Funktion eines generellen Schutzes der ganzen Pflanze gegen Pathogene und Herbivore. Während der Fruchtreife nimmt der Gehalt dieser Stoffe im Fruchtfleisch ab (s. auch SCHAEFER 2002). EHRLÉN & ERIKSSON (1993) und ERIKSSON & EHRLÉN (1998) nehmen daher an, dass sich sekundäre Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch nicht aus ausbreitungsspezifischen Gründen evolviert haben. CIPOLLINI & LEVEY (1998) vermuten dagegen ausbreitungsspezifische Funktionen sekundärer Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch. Diese Autoren geben als Indiz für ihre Hypothesen auch Beispiele für Pflanzen, deren Gehalt sekundärer Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch um ein Vielfaches über dem in den vegetativen Pflanzenteilen liegt.

Bei der Suche nach der Funktion sekundärer Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch stellten verschiedene Autoren folgende Hypothesen auf:

1. Sekundäre Pflanzenstoffe könnten ungeeignete Ausbreiter vom Fressen der Früchte abhalten, nicht jedoch geeignete Ausbreiter. Diese Überlegung geht von einer relativ engen Koevolution zwischen Frugivoren und Pflanzen aus (SORENSEN 1983).
2. Sekundäre Pflanzenstoffe wirken sich negativ auf die Nährstoffverdaubarkeit aus, wodurch frugivore Vögel gezwungen sind, ihre Nahrungspflanzen in kurzen Abständen zu verlassen, um animalische Nahrung aufzunehmen. Dadurch erfolgt eine effektivere Samenausbreitung (IZHAKI & SAFRIEL 1989, IZHAKI & SAFRIEL 1990, BARNEA et al. 1993).
3. Einige sekundäre Pflanzenstoffe besitzen eine abführende, andere eine stopfende Wirkung auf den Verdauungstrakt von Vögeln. Dadurch können Pflanzen im gewissen Maße die Ausbreitungsdistanz ihrer Diasporen steuern (MURRAY et al. 1994, WAHAJ et al. 1998).
4. Sekundäre Pflanzenstoffe besitzen im Fruchtfleisch eine antimikrobielle und fungizide Wirkung. Da viele Mikroorganismen und Pilze giftige bzw. schlecht schmeckende Substanzen produzieren, halten sie potenzielle Ausbreiter vom Fressen der Früchte ab. Es

ist daher aus Sicht der Pflanze ausbreitungsbiologisch wichtig, Pathogene vom Fruchtfleisch fernzuhalten und so Fäulnis zu verhindern, wengleich sekundäre Pflanzenstoffe als Deterrenzien wirken ("Defense Trade-off Hypothesis"). Zu dieser Hypothese gibt es zwei Varianten: Nach der "Removal Rate"-Hypothese sollten profitable Früchte wenig sekundäre Pflanzenstoffe enthalten, da sie schnell von Frugivoren gefressen werden, dadurch nicht lange potenziellen Pathogenen ausgesetzt sind und daher wenig Schutz gegen Pathogene benötigen. Nach der "Nutrient-Toxin Titration" Hypothese sollten hingegen sehr profitable Früchte mehr sekundäre Pflanzenstoffe enthalten als wenig profitable, da eine hohe Profitabilität die negativen Effekte sekundärer Pflanzenstoffe auf Ausbreiter ausgleichen kann (CIPOLLINI & STILES 1992, CIPOLLINI & STILES 1993, CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, 1997 b, 1997 c, 1998, CIPOLLINI 2000).

Da sich nur einige wenige Arbeiten sowohl mit dem Gehalt von Nährstoffen als auch von sekundären Pflanzenstoffen in Bezug zu Fruchtpräferenzen beschäftigen (CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, 1997 b, 1997 c, SCHAEFER 2002), existieren nur wenige Belege für oder gegen die oben aufgeführten Hypothesen. Lediglich SCHAEFER (2002) berücksichtigt dabei eine größere Anzahl (neotropischer) Früchte.

### **Fragestellungen und Hypothesen der Arbeit**

In dieser Arbeit sollen folgende Hypothesen überprüft werden: Die Gilde frugivorer Vögel in Mitteleuropa ist in kleinere Gilden unterteilbar, die bevorzugt mit ganz bestimmten Gruppen ornithochorer Pflanzen interagieren. Das von einer Gilde erzeugte Ausbreitungsmuster ist jeweils günstig für die mit ihr interagierende Pflanzengruppe.

Zur Untersuchung dieser Hypothesen muss eine Reihe von Fragen geklärt werden:

- Existieren in Mitteleuropa unterschiedliche Gilden frugivorer Vögel, die bevorzugt mit bestimmten Gruppen ornithochorer Pflanzen interagieren?
- Variieren die Interaktionen in verschiedenen geographischen Regionen?
- Welche morphologischen, physiologischen und ethologischen Merkmale seitens der Vögel und morphologischen und chemischen Merkmale seitens der Pflanzen sind für diese Gildenaufteilung verantwortlich?
- Welche Ausbreitungseffektivität hat eine frugivore Gilde für eine bestimmte Pflanze? Ist gerade diese Gilde ein effektiverer Ausbreiter als andere hypothetische Gilden?
- Inwiefern sind die Fruchteigenschaften durch ihren ökologischen Kontext, der nicht mit dem Ausbreitungsmutualismus zusammenhängt, zu erklären?

Die Überprüfung der oben angegebenen Hypothesen lässt Mutmaßungen über Koevolution zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen zu.

## **2. Material und Methoden**

### **2.1 Zugrundeliegendes Datenmaterial**

Die Analysen beruhen auf den Untersuchungsergebnissen der Kapitel A bis D, in denen sich auch die Angaben über Material und Methoden befinden. Im Ergebnisteil finden sich jeweils Verweise auf das Herkunftskapitel der Ergebnisse.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Frugivore Vogelgilden

Gilden sind funktionelle Artengruppen, die gleiche Ressourcen in ähnlicher Weise nutzen (SCHAEFER 1992). Im Hinblick auf den hier untersuchten Ausbreitungsmutualismus erscheinen Gildeneinteilungen auf folgenden Ebenen sinnvoll:

- Ausbreitergilden: Funktionelle Wirkung auf das Ausbreitungsmuster (s. Kapitel D)
- Ernährungsgilden: Ähnlichkeit des Früchtenahrungsspektrums (s. Kapitel A und B)
- Nahrungserwerbsgilden: Ähnliches Raumnutzungsmuster (Stratifizierung) beim Nahrungserwerb (s. Kapitel A)

Gleichzeitig soll hier überprüft werden, ob sich die jeweiligen Gilden auch durch morphologische Merkmale unterscheiden lassen.

#### **Ausbreitergilden**

Bezüglich der potenziellen Wirkung eines Frugivoren auf das Ausbreitungsmuster der Diasporen konnte in Kapitel D gezeigt werden, dass es unter den mitteleuropäischen Arten zwei deutlich getrennte Gruppen gibt. Dabei verteilen die "Fern- und Offenlandausbreiter" die Diasporen in wesentlich größere Distanzen und auch in offene Habitate mit geringem Gehölzbewuchs. Die "Nah- und Buschlandausbreiter" entfernen sich dagegen nur wenig von der Nahrungspflanze und verbleiben fast ausschließlich in gehölzbewachsenen Bereichen.

Abb. D-1 gibt einen Überblick über die nach dem Nahrungserwerb von frugivoren Vögeln im Mittel zurückgelegte Distanzen. Im oberen Bereich des Spektrums (oberes Viertel der Distanzen; zwischen 0 und maximaler mittlerer Distanz) befinden sich Misteldrossel, Wacholderdrossel, Rabenkrähe und Star. Im unteren Bereich befinden sich Rotkehlchen, Mönchsgrasmücke, Hausrotschwanz, Gartengrasmücke, Dorngrasmücke, Trauerschnäpper, Klappergrasmücke, Amsel, Rotdrossel und Singdrossel.

Die aufgesuchten Habitate nach dem Nahrungserwerb (unterteilt nach offenen und dicht gehölzbewachsenen Habitaten) zeigt Abb. D-4. Es besteht eine signifikante Korrelation zwischen der zurückgelegten Entfernung nach dem Nahrungserwerb und dem Anteil an offenen Habitaten der nach dem Nahrungserwerb aufgesuchten Habitate ( $r_{sB} = 0,816$ ;  $n = 16$ ;  $p < 0,001$ ; s. Abb. D-5).

Auf der Grundlage dieser Ergebnisse lässt sich mit Hilfe eines einfachen Punktesystems (s. Kapitel D 4) eine ausbreitungsbiologische Gildeneinteilung vornehmen:

<b>Fern- und Offenlandausbreiter</b>	<b>intermediäre Gruppe</b>	<b>Nah- und Buschlandausbreiter</b>
<ul style="list-style-type: none"> <li>- Misteldrossel</li> <li>- Star</li> <li>- Rabenkrähe</li> <li>- Wacholderdrossel</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Eichelhäher</li> <li>- Elster</li> <li>- Rotdrossel</li> <li>- Amsel</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Singdrossel</li> <li>- Klappergrasmücke</li> <li>- Dorngrasmücke</li> <li>- Hausrotschwanz</li> <li>- Rotkehlchen</li> <li>- Gartengrasmücke</li> <li>- Mönchsgrasmücke</li> <li>- Hausrotschwanz</li> <li>- Trauerschnäpper</li> </ul>

Bei den Fern- und Offenlandausbreitern handelt es sich um größere Vögel. Zwischen der Körpermasse und der zurückgelegten Distanz nach dem Nahrungserwerb besteht eine signifikant positive Beziehung ( $r_{s,B} = 0,779$ ,  $n = 16$ ;  $p < 0,001$ ; vergl. Kapitel D 3.3; Abb. D-3).

### Nahrungsökologische Gilden

Eine Berechnung der Nischenüberlappung in Bezug auf die Nahrungsfrüchte mit der Formel von SCHOENER (s. SCHAEFER 1992, S. 222) ergibt eine sehr große Überlappung des Nahrungsspektrums von Rabenkrähe, Eichelhäher, Elster, Star und Misteldrossel auf der einen Seite, sowie zwischen Mönchsgrasmücke und Gartengrasmücke auf der anderen Seite. Unter den anderen Arten ist der Überlappingsgrad relativ gering, was auch auf ein unterschiedliches jahreszeitliches Auftreten der Vogelarten im Untersuchungsgebiet zurückzuführen ist (Tab. A-14). Es fällt hierbei auf, dass die Fern- und Offenlandausbreiter sich auch nahrungsökologisch in eine Gruppe einfügen, zusammen mit den sehr stark zu den Fern- und Offenlandausbreitern tendierenden Arten Elster und Eichelhäher. Im Vergleich zu den restlichen Arten nehmen bei den Fern- und Offenlandausbreitern Ebereschfrüchte und Vogelkirschen einen relativ großen Anteil des gesamten frugivoren Nahrungsspektrums ein. Amsel und Rotdrossel ernährten sich überdurchschnittlich stark von Früchten des Eingrifflichen Weißdorns, Mönchs-, Garten- und Klappergrasmücke von Schwarzen Holunderbeeren (vergl. Kapitel A 3.2 und Kapitel A 4; Tab. A-2, A-3, A-4, A-5). Auch bei dieser Einteilung zeigt sich, dass Arten mit ähnlicher ausbreitungsbiologischer Charakteristik ähnliche Früchte überdurchschnittlich häufig konsumieren.

Wie in Kapitel B weiterhin gezeigt wurde, fressen kleine Vögel (Gattungen *Sylvia*, *Erithacus*, *Phoenicurus* und *Ficedula*) größere Früchte (über 9,3 mm Durchmesser) signifikant seltener als größere Vögel (Gattungen *Turdus*, *Sturnus*, *Corvus*, *Pica* und *Garrulus*).

### Nahrungserwerbsgilden

Bei einer Betrachtung der Straten einer Pflanze, die frugivore Vogelarten zum Nahrungserwerb nutzen, lassen sich die Fernausbreiter wiederum sehr gut in eine einheitliche Gruppe ordnen, da sie sich überwiegend in den oberen, äußeren Bereichen der Gehölze aufhalten. Zwischen Amsel, Rotdrossel, Singdrossel, Mönchsgrasmücke, Gartengrasmücke und Klappergrasmücke zeigten sich ebenfalls weitgehende Nischenüberlappungen. Eine intermediäre Stellung zwischen diesen beiden Gruppen nahmen Eichelhäher und Dorngrasmücke ein. Das Rotkehlchen wies zu beiden Gruppen eine nur sehr geringe Überlappung auf. Eine indifferente Position nahmen Hausrotschwanz und Trauerschnäpper ein, wobei bei diesen der sehr geringe Stichprobenumfang zu berücksichtigen ist (Tab. A-12, Tab A-13).

oberer, äußerer Kronenbereich	innerer Kronenbereich	unterer, innerer Kronenbereich
- Misteldrossel	- Rotdrossel	- Rotkehlchen
- Star	- Amsel	
- Rabenkrähe	- Singdrossel	
- Wacholderdrossel	- Gartengrasmücke	
- Eichelhäher	- Mönchsgrasmücke	
- Elster	- Klappergrasmücke	

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die körperlich großen Fern- und Offenlandausbreiter eher die oberen, äußeren Bereiche der Nahrungspflanzen nutzen und - im

Gegensatz zu kleineren Vögeln - relativ große Früchte nicht meiden. Ihr frugivores Nahrungsspektrum überlappt sich sehr stark. Als typische Nahrungsfrüchte dieser Gruppe können Ebereschenfrüchte und Vogelkirschen gelten. Die körperlich kleineren Nah- und Buschlandausbreiter halten sich eher in den inneren Bereichen der Nahrungspflanze auf und fressen seltener große Früchte.

### **3.2 Ornithochore Pflanzengruppen: Fruchteigenschaften im ökologischen Kontext**

Fruchteigenschaften können nicht ausschließlich auf die Bedürfnisse frugivorer Vögel zugeschnitten sein, da sie zahlreichen weiteren Zwängen ausgesetzt sind. So müssen sie beispielsweise einen gewissen Schutz gegen Pathogene und Prädatoren besitzen und zudem ist ihre Erzeugung für die Mutterpflanze mit energetischen Kosten verbunden. Im Folgenden soll daher untersucht werden, ob bestimmte Faktoren, wie das Habitat oder die Reifephänologie, mit bestimmten Fruchteigenschaften korreliert sind. Zudem soll die Verteilung der sekundären Inhaltsstoffe, deren Funktion kontrovers diskutiert wird, innerhalb der Frucht genauer beschrieben werden.

Bei den nachfolgenden Analysen bis zu Kapitel E 3.2.3 werden ausnahmslos autochthone Pflanzen untersucht. Nutz- und Zierpflanzen, deren Fruchteigenschaften auf gezielter anthropogener Züchtung beruhen können, wurden ebenso ignoriert wie exotische Pflanzen, deren Fruchteigenschaften unter einem völlig anderen Selektionsdruck entstanden sein könnten. Die Analysen basieren auf den morphologischen und chemischen Eigenschaften der Früchte, wie sie in den Tabellen B-1, B-2 und B-3 beschrieben sind. Die Auswertungen zu sekundären Pflanzenstoffen beziehen sich auf die Summe aller untersuchten Pflanzenstoffe, bewertet nach einem Punktesystem, wie es in Tab. B-8 vorgestellt wird (Summe aus Punkten für Alkaloide, cyanogene Glykoside, Tannine und Saponine).

Eine Übersicht über die in diesem Kapitel analysierten Früchte mit Zuordnungen zu einer bestimmten Wuchsform und einem Reifezeitpunkt gibt Tab. E-1.

#### **3.2.1 Reifephänologie und Fruchteigenschaften**

Hinsichtlich der Reifephänologie werden hier sommerreife Früchte mit winterreifen unter Anwendung des U-Tests verglichen. Arten, die bereits im Sommer reif und im Winter ebenfalls noch vorhanden sind, werden bei der Auswertung nicht berücksichtigt, so dass es keinerlei Überschneidungen von Arten in beiden Gruppen gibt. Von den in Tab. E-1 aufgelisteten Arten werden also *Cornus sanguinea* und *Taxus baccata* nicht berücksichtigt. Ebenso unberücksichtigt bleibt *Solanum nigrum*, weil reife Früchte dieser Pflanze lediglich im Herbst, nicht aber im Sommer oder im Winter gefunden werden konnten.

Sommerreife Früchte haben eine größere Zahl an Kernen ( $p < 0,02$ ), was nicht zuletzt auf den hohen Anteil an krautigen Pflanzen im Sommer zurückzuführen ist (s. Kapitel E 3.3.2). Sommerreife Früchte haben daneben einen höheren Wasseranteil im Fruchtfleisch ( $p < 0,002$ ), winterreife haben dagegen einen höheren Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen (U-Test bei Bindungen nach SACHS, 1997:  $p < 0,01$ ) (Tab. E-2).

Tab. E-1: Reifezeiten, Wuchsformen und Lichtbedürftigkeit autochthoner Pflanzen mit fleischigen Früchten aus Europa.

*Tab. E-1: Ripening season, growth forms and preferred light intensity of autochthonous plant species with fleshy fruits from Europe.*

Art <i>species</i>	sommerreif <i>ripe in summer</i>	winterreif <i>ripe in winter</i>	krautig oder Bodendecker <i>herb or small shrub growing on the ground</i>	Lichtzahl (nach ELLENBERG 1996) <i>light preference</i>
Actaea spicata	x		x	3
Arum maculatum	x		x	6
Atropa bella-donna	x		x	6
Berberis vulgaris		x		7
Bryonia dioica	x		x	7
Cornus sanguinea	x	x		7
Crataegus monogyna		x		-
Crataegus oxyacantha		x		-
Euonymus europaea		x		6
Frangula alnus	x			6
Hedera helix		x		4
Ilex aquifolium		x		4
Ligustrum vulgare		x		7
Lonicera xylosteum	x			5
Paris quadrifolia	x		x	3
Prunus avium	x			4
Prunus padus	x			5
Prunus spinosa		x		7
Rhamnus cathartica		x		7
Ribes rubrum	x			4
Rosa canina		x		8
Rubus fruticosus	x		x	-
Rubus ideaus	x		x	7
Sambucus nigra	x			7
Sambucus racemosa	x			6
Solanum dulcamara	x		x	7
Solanum nigrum			x	7
Sorbus aucuparia	x			6
Taxus baccata	x	x		4
Viburnum lantana	x			7
Viburnum opulus		x		6
Viscum album		x		-

### 3.2.2 Wuchsform und Fruchtigenschaften

Die Früchte von krautigen Pflanzen und bodennah wachsenden Sträuchern (*Rubus*-Arten) unterscheiden sich in einigen Aspekten von denen höher wachsender Gehölze. Zunächst fällt auf, dass die Früchte krautiger Pflanzen ausnahmslos relativ früh, bereits im Sommer reifen und nie bis in den Winter bestehen bleiben (eig. Beob.; vergl. Tab E-1). Eine Analyse mittels des U-Tests ergab weiterhin, dass die Früchte der krautigen Pflanzen signifikant mehr Kerne besitzen ( $p < 0,002$ ), signifikant wasserreicher sind ( $p < 0,02$ ) und einen signifikant höheren Proteingehalt besitzen ( $p < 0,05$ ). Zwar haben einige der Früchte krautiger Pflanzen auffällig hohe Gehalte von sekundären Pflanzenstoffen, allerdings ist ein signifikanter Unterschied zu den Früchten von Gehölzen statistisch nicht nachzuweisen (Tab. E-3).

Tab. E-2: Vergleich von Eigenschaften sommer- und winterreifer Früchte mittels des U-Tests (Sekundäre Pflanzenstoffe: U-Test bei Bindungen, s. SACHS 1997). Mittelwerte = M.W.; Standardabweichungen = S.D.

*Tab. E-2: Comparison between fruit characteristics of fruits, which are ripe in summer, and fruits, which are ripe in winter, using the U-test (Secondary plant compounds: modified U-test, see SACHS 1997). Means = M.W.; standard deviation = S.D.*

	M.W. Sommer (± S.D.)	M.W. Winter (± S.D.)	U	m, n	p (zweiseitig)
Breite der Frucht <i>breadth</i>	9,04 mm ±3,20 mm	8,38 mm ±2,90 mm	92	17, 12	n.s.
Anzahl von Samen pro Frucht <i>no. of seeds per fruit</i>	15,83 ±27,38	4,13 ±7,15	47	17, 12	p<0,02
Anteil des Fruchtfleischs <i>percentage of pulp</i>	83,35 % ±9,10 %	70,71 % ±18,96 %	57	17, 12	n.s.
Wassergehalt (Fruchtfleisch) <i>water (pulp)</i>	82,89 % ±6,09 %	69,27 % ±11,38 %	24	17, 12	p<0,002
Zuckergehalt (Fruchtfleisch) <i>sugar (pulp)</i>	25,51 % ±17,50 %	21,81 % ±10,53 %	95	17, 12	n.s.
Fettgehalt (Fruchtfleisch) <i>fat (pulp)</i>	2,77 % ±1,24 %	7,10 % ±9,52 %	48	8, 9	n.s.
Proteingehalt (Fruchtfleisch) <i>protein (pulp)</i>	10,34 % ±8,71 %	3,93 % ±1,45 %	16	8, 9	n.s.
			ž		p
sekundäre Pflanzenstoffe (Fruchtfleisch) <i>secondary plant compounds (pulp)</i>	10,59 ±13,45	25,83 ±18,32	2,598	17, 12	p<0,01

Tab. E-3: Vergleich von Fruchteigenschaften krautiger und bodennah wachsender Pflanzen mit denen höher wachsender Gehölze mittels des U-Tests. Mittelwerte = M.W.; Standardabweichungen = S.D.

*Tab. E-3: Comparison of fruit characteristics of herbs and small shrubs and the fruit characteristics of higher shrubs and trees (U-test). Means = M.W.; standard deviation = S.D.*

	M.W. Kraut (± S.D.)	M.W. andere (± S.D.)	U	m, n	p (zweiseitig)
Breite der Frucht <i>breadth</i>	9,94 mm ±3,25 mm	8,22 mm ±2,73 mm	74	9, 23	n.s.
Anzahl von Samen pro Frucht <i>no. of seeds per fruit</i>	33,56 ±33,22	3,09 ±5,23	25	9, 23	p<0,002
Anteil des Fruchtfleischs <i>percentage of pulp</i>	79,16 % ±9,94 %	77,53 % ±16,19 %	94	9, 23	n.s.
Wassergehalt (Fruchtfleisch) <i>water (pulp)</i>	83,89 % ±6,13 %	74,26 % ±10,98 %	44	9, 23	p<0,02
Zuckergehalt (Fruchtfleisch) <i>sugar (pulp)</i>	23,85 % ±17,77 %	25,59 % ±16,48 %	104	9, 23	n.s.
Fettgehalt (Fruchtfleisch) <i>fat (pulp)</i>	3,59 % ±1,23 %	6,27 % ±8,93 %	20	3, 16	n.s.
Proteingehalt (Fruchtfleisch) <i>protein (pulp)</i>	14,31 % ±11,62 %	5,25 % ±4,19 %	4	3, 16	p<0,05
sekundäre Pflanzenstoffe (Fruchtfleisch) <i>secondary plant compounds (pulp)</i>	21,11 ±15,37	14,78 ±18,06	75	9, 23	n.s.

### **3.2.3 Habitat und Fruchteigenschaften**

Um mögliche Korrelationen zwischen Habitaten und Fruchteigenschaften zu untersuchen, muss zunächst eine einfache Klassifizierung der Pflanzen in verschiedenen Habitaten vorgenommen werden:

- Boden von Wäldern und Gebüsch. In diese Kategorie werden krautige Pflanzen, die mehr oder weniger direkt am Boden leben, eingeordnet. Diese Arten sind bereits unter 3.3.2 behandelt worden (Tab. E-3).
- Unterwuchs von Wäldern und Gebüsch. In diese Kategorie werden alle schattentoleranten Gehölze (Lichtzahl nach ELLENBERG (1996)  $\leq 6$ ) eingeordnet, die im Untersuchungsgebiet keine höheren Bäume ausbilden (Tab. E-4).
- Wald. In diese Kategorie werden die schattentoleranten Arten (Lichtzahl nach ELLENBERG, (1996)  $\leq 6$ ) *Prunus avium*, *Taxus baccata* und *Sorbus aucuparia* eingeordnet, die zwar im Jugendstadium im Unterwuchs von Wäldern auftreten können, später aber selber an der Bildung des Kronendaches beteiligt sind. Außerdem wird die halbparasitische Mistel *Viscum album* in diese Kategorie eingeordnet, da sie in Baumkronen wächst (Tab. E-5).
- Offene Gebüsch. Unter diese Kategorie fallen lichtliebende Gehölze (Lichtzahl nach ELLENBERG (1996)  $\geq 7$ ), auch die lichtliebenden *Crataegus*-Arten (s. POTT 1992) sowie *Rubus fruticosus* (Tab. E-6).

Es wird jeweils mit dem U-Test verglichen, ob sich die Früchte der Pflanzen einer Habitatkategorie von denen der restlichen Kategorien unterscheiden.

Früchte von Pflanzenarten aus verschiedenen Habitaten unterscheiden sich kaum. Mit einer Fehlerwahrscheinlichkeit von  $p < 0,05$  konnte lediglich gezeigt werden, dass Früchte von Waldbäumen (Habitat "Wald", s.o.) einen höheren Fruchtfleischanteil besitzen und Früchte lichtliebender Pflanzen einen geringeren Wassergehalt haben.

Allerdings reifen die Früchte schattentoleranter Pflanzenarten (Lichtzahl nach ELLENBERG (1996)  $\leq 6$ ) signifikant häufiger im Sommer als im Winter ( $n = 20$ ; 1 Freiheitsgrad;  $\chi^2 = 7,200$ ;  $p < 0,01$ ). Dies sind alle Arten, die entweder am Boden oder im Unterwuchs von Wäldern wachsen, sowie die kronenbildenden Pflanzen selber.

Tab. E-4: Vergleich von Fruchteigenschaften der Büsche des Unterwuchses von Wäldern (Lichtzahl nach ELLENBERG (1996)  $\leq 6$ ; ohne Bäume) mit denen der restlichen Pflanzen mittels des U-Tests. Mittelwerte = M.W.; und Standardabweichungen = S.D.

Tab. E-4: Comparison between fruit characteristics of shrubs growing in the understory of forests (light tolerance according to ELLENBERG (1996)  $\leq 6$ ; without trees) with the other plants (U-test). Means = M.W.; standard deviation = S.D.

	M.W. Kraut ( $\pm$ S.D.)	M.W. andere ( $\pm$ S.D.)	U	m, n	p (zweiseitig)
Breite der Frucht <i>breadth</i>	7,47 mm $\pm 2,03$ mm	8,90 mm $\pm 3,02$ mm	65	9, 20	n.s.
Anzahl von Samen pro Frucht <i>no. of seeds per fruit</i>	2,50 $\pm 1,32$	15,63 $\pm 26,75$	101,5	9, 20	n.s.
Anteil des Fruchtfleisches <i>percentage of pulp</i>	75,31 % $\pm 22,27$ %	78,97 % $\pm 10,95$ %	83	9, 20	n.s.
Wassergehalt (Fruchtfleisch) <i>water (pulp)</i>	76,81 % $\pm 14,89$ %	77,28 % $\pm 9,31$ %	82	9, 20	n.s.
Zuckergehalt (Fruchtfleisch) <i>sugar (pulp)</i>	24,79 % $\pm 16,26$ %	26,27 % $\pm 17,91$ %	84	9, 20	n.s.
Fettgehalt (Fruchtfleisch) <i>fat (pulp)</i>	9,98 % $\pm 14,69$ %	4,92 % $\pm 6,06$ %	23	4, 13	n.s.
Proteingehalt (Fruchtfleisch) <i>protein (pulp)</i>	3,98 % $\pm 2,01$ %	7,75 % $\pm 7,16$ %	31	4, 13	n.s.
sekundäre Pflanzenstoffe (Fruchtfleisch) <i>secondary plant compounds (pulp)</i>	13,33 $\pm 19,36$	18,50 $\pm 17,85$	113,5	9, 20	n.s.

Tab. E-5: Vergleich von Fruchteigenschaften von (Wald-) Bäumen (Lichtzahl nach ELLENBERG (1996)  $\leq 6$ ; *P. avium*, *T. baccata* und *S. aucuparia*) und der Mistel *V. album* mit denen der restlichen Pflanzen mittels des U-Tests. Mittelwerte = M.W.; Standardabweichungen = S.D.

Tab. E-5: Comparison between fruit characteristics of (forest) trees (light tolerance according to ELLENBERG (1996)  $\leq 6$ ; *P. avium*, *T. baccata* and *S. aucuparia*) and the Mistletoe *V. album* with the other plants (U-test). Means = M.W.; standard deviation = S.D.

	M.W. Bäume ( $\pm$ S.D.)	M.W. andere ( $\pm$ S.D.)	U	m, n	p (zweiseitig)
Breite der Frucht <i>breadth</i>	10,05 mm $\pm 2,70$ mm	8,51 mm $\pm 2,97$ mm	36	4, 28	n.s.
Anzahl von Samen pro Frucht <i>no. of seeds per fruit</i>	1,25 $\pm 0,50$	13,14 $\pm 23,52$	22	4, 28	n.s.
Anteil des Fruchtfleisches <i>percentage of pulp</i>	88,91 % $\pm 7,27$ %	76,43 % $\pm 14,75$ %	18	4, 28	p<0,05
Wassergehalt (Fruchtfleisch) <i>water (pulp)</i>	76,86 % $\pm 1,04$ %	76,98 % $\pm 11,47$ %	61	4, 28	n.s.
Zuckergehalt (Fruchtfleisch) <i>sugar (pulp)</i>	35,00 % $\pm 25,44$ %	23,68 % $\pm 15,08$ %	42	4, 28	n.s.
Fettgehalt (Fruchtfleisch) <i>fat (pulp)</i>	3,38 % $\pm 3,67$ %	6,51 % $\pm 9,05$ %	21	4, 15	n.s.
Proteingehalt (Fruchtfleisch) <i>protein (pulp)</i>	5,36 % $\pm 4,36$ %	7,03 % $\pm 6,95$ %	23	4, 15	n.s.
sekundäre Pflanzenstoffe (Fruchtfleisch) <i>secondary plant compounds (pulp)</i>	13,33 $\pm 19,36$	18,50 $\pm 17,85$	42	4, 28	n.s.

Tab. E-6: Vergleich von Fruchtigenschaften lichtliebender Büsche mit denen der restlichen Pflanzen mittels des U-Tests. Angegeben sind auch Mittelwerte (M.W.) und Standardabweichungen (S.D.).

*Tab. E-6: Comparison between fruit characteristics of light tolerant shrubs with the other plants (U-test) Means (M.W.) and standard deviation (S.D.) are mentioned additionally..*

	M.W. Kraut (± S.D.)	M.W. andere (± S.D.)	U	m, n	p (zweiseitig)
Breite der Frucht <i>breadth</i>	9,02 mm ±3,59 mm	8,52 mm ±2,56 mm	117	12, 20	n.s.
Anzahl von Samen pro Frucht <i>no. of seeds per fruit</i>	9,88 ±14,77	12,72 ±26,13	114,5	12, 20	n.s.
Anteil des Fruchtfleischs <i>percentage of pulp</i>	77,49 % ±11,26 %	78,28 % ±16,50 %	101	12, 20	n.s.
Wassergehalt (Fruchtfleisch) <i>water (pulp)</i>	73,00 % ±9,24 %	79,34 % ±11,03 %	64	12, 20	p<0,05
Zuckergehalt (Fruchtfleisch) <i>sugar (pulp)</i>	23,42 % ±11,77 %	26,11 % ±19,13 %	118	12, 20	n.s.
Fettgehalt (Fruchtfleisch) <i>fat (pulp)</i>	5,87 % ±7,74 %	5,84 % ±8,94 %	43	8,11	n.s.
Proteingehalt (Fruchtfleisch) <i>protein (pulp)</i>	5,82 % ±5,15 %	7,30 % ±7,39 %	37	8,11	n.s.
sekundäre Pflanzenstoffe (Fruchtfleisch) <i>secondary plant compounds (pulp)</i>	17,5 ±17,65	16,00 ±17,59	115,5	12, 20	n.s.

### **3.2.4 Verteilung sekundärer Pflanzeninhaltsstoffe innerhalb der Frucht**

Da sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe offenbar eine wichtige Rolle bei den Fruchtpräferenzen frugivorer Vögel spielen, ist die Aufklärung der Funktion dieser Stoffe bedeutsam. Die Untersuchung der Verteilung der Stoffe innerhalb der Frucht kann bei der Beantwortung dieser Frage hilfreich sein, da hierdurch geklärt werden kann, ob sich diese Stoffe vorwiegend im Samen oder im Fruchtfleisch befinden und dementsprechend die Funktion eher im Bereich des Schutzes des Samens liegt oder ob schutz- bzw. ausbreitungsspezifische Funktionen im Fruchtfleisch lokalisiert sind.

#### **Alkaloide**

Bei 11 der 44 untersuchten Früchte ergab der Test mit der Dragendorff-Reagenz ein positives Ergebnis. Bei 5 dieser 11 Fruchtarten waren Alkaloide nur im Kern nachweisbar, bei weiteren 5 sowohl im Kern als auch im Fruchtfleisch. Lediglich bei einer Fruchtart, *Lycium barbarum*, konnten Alkaloide nur im Fruchtfleisch nachgewiesen werden (Tab. B-3).

Werden negative Ergebnisse mit "0" versehen, positive mit "1", so ergibt sich nach dem Wilcoxon-Test für Paardifferenzen kein signifikanter Unterschied zwischen dem Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen im Kern und im Fruchtfleisch. Zu beachten ist jedoch der geringe Stichprobenumfang.

Die Früchte des Bittersüßen Nachtschattens *Solanum dulcamara* wurden auch im unreifen Zustand untersucht. Dabei fiel der Dragendorff-Test negativ aus, obwohl er bei reifen Früchten positiv war.

## Cyanogene Glykoside

Bei 10 der untersuchten Fruchtarten konnten cyanogene Glykoside nachgewiesen werden. Dabei handelt es sich mit einer Ausnahme, dem Aronstab *Arum maculatum*, um Früchte von Rosengewächsen (*Rosaceae*). Die Aronstabfrüchte sind in einer weiteren Hinsicht eine Ausnahme, da sie cyanogene Glykoside nur im Fruchtfleisch enthalten. In 6 Fällen ist diese Substanzgruppe lediglich im Kern nachweisbar, in den restlichen 3 Fällen im Kern und im Fruchtfleisch. Unter den drei letztgenannten Fällen waren die cyanogenen Glykoside lediglich bei *Cotoneaster horizontalis* im Fruchtfleisch in höherer Konzentration vertreten, sonst in geringerer (Tab. B-3). Nach dem Wilcoxon-Test für Paardifferenzen enthält der Kern zwar tendenziell mehr cyanogene Glykoside als das Fruchtfleisch, jedoch ist diese Tendenz statistisch nicht signifikant ( $p < 0,10$ ).

In 5 Fällen wurde der Kern nochmals differenziert nach Kernhülle und Kerninhalt untersucht. Dabei ergab sich bei *Prunus avium*, *Prunus padus*, *Prunus spinosa* und *Sorbus aucuparia* für die Kernhülle ein Negativbefund. Die cyanogenen Glykoside sind hier also ausschließlich im Inneren des Kernes konzentriert. Bei *Prunus laurocerasus* und *Prunus serotina* war in der Hülle ein niedrigerer Gehalt als im Kerninneren nachweisbar. Interessanterweise sind bei diesen beiden Früchten cyanogene Glykoside auch im Fruchtfleisch vorhanden.

Bei drei Pflanzenarten erfolgte auch eine Untersuchung anderer Pflanzenteile. In den Blättern von *Cotoneaster horizontalis* waren cyanogene Glykoside in wesentlich höherer Konzentration als in der Frucht vorhanden. Die Blätter entwickeln schon beim Zerreiben den charakteristischen Bittermandelgeruch.

Da für die *Sambucus*-Arten in der Literatur oft cyanogene Glykoside als Fruchtinhaltsstoffe genannt werden (z. B. ROTH et al. 1988), hier aber nicht nachweisbar waren, wurden zusätzlich Blätter und Rinde vom Roten und Schwarzen Holunder untersucht. Bei allen Teilen fiel der Pikrattest positiv aus, d. h. es waren cyanogene Glykoside in den vegetativen Pflanzenteilen nachweisbar.

## Saponine

Saponine waren bei 16 der untersuchten Früchte nachweisbar. Dabei war kein Unterschied des Saponingehalts im Fruchtfleisch und im Samen festzustellen (Wilcoxon-Test für Paardifferenzen). Es handelt sich hier um die einzige der untersuchten Gruppen sekundärer Pflanzenstoffe, die tendenziell im Fruchtfleisch häufiger zu sein scheinen (Tab. B-3). In 8 der 16 Fälle war der Saponingehalt im Fruchtfleisch höher als im Samen, nur in 4 Fällen war der Gehalt im Samen höher.

## Tannine

Tannine sind bei den untersuchten Früchten eine weit verbreitete Gruppe sekundärer Pflanzenstoffe. In 26 der 44 untersuchten Arten war diese Substanzgruppe nachweisbar (Tab. B-3). Im Kern waren die Tannine signifikant häufiger als im Fruchtfleisch zu finden (Wilcoxon-Test für Paardifferenzen;  $p > 0,001$ ).

## 4. Diskussion

Wie die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen, unterscheiden sich die frugivoren Vogelarten Mitteleuropas in ihren Qualitäten als Ausbreiter ornithochorer Diasporen. Die Diasporen könnten durch interspezifische Variationen in Fruchtchemie, Fruchtphänologie und Pflanzenstandort unterschiedliche Ausbreiter anziehen. Außerdem ist das Fruchtwahlverhalten frugivorer Vögel offenbar räumlich und zeitlich konsistent, wie der Vergleich der Daten dieser Arbeiten mit den von SNOW & SNOW (1988) in England gesammelten Daten gezeigt hat (s. Kapitel A und B). Grundsätzlich wären also wichtige Voraussetzungen für einen Prozess der Koevolution zwischen beiden Organismengruppen gegeben. Bevor Hypothesen aufgestellt werden, ob die Interaktion zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen in Mitteleuropa durch Koevolution geprägt wurde, muss aber geklärt sein, ob die beteiligten Vögel überhaupt Anpassungen an das Fruchtfressen aufweisen und ob die beteiligten Pflanzenarten Anpassungen an eine Vogelausbreitung erkennen lassen.

### **Besitzen mitteleuropäische Vögel spezifische Anpassungen an die Frugivorie?**

Da sämtliche mitteleuropäischen frugivoren Vogelarten nur fakultativ und temporär frugivor sind, könnte vermutet werden, dass Früchte grundsätzlich von mehr oder weniger allen Vogelarten als Nahrung genutzt werden könnten, ohne dass hierzu bestimmte evolutive Anpassungen notwendig wären. Die Überlegungen von BERTHOLD (1976 a) wiesen in eine ähnliche Richtung. In der Tat unterscheiden sich die frugivoren Arten vom Habitus her wenig von nicht-frugivoren Arten. Der Körperbau eines frugivoren Rotkehlchens ist z. B. dem einer nicht-frugivoren Heckenbraunelle *Prunella modularis* sehr ähnlich, ebenso ähneln sich die frugivore Gattung *Sylvia* und die nicht-frugivore Gattung *Phylloscopus*. Allerdings sind Anpassungen äußerer körperlicher Merkmale an das Fruchtfressen bei temporär frugivoren Arten nicht unbedingt zu erwarten. Für alle mitteleuropäischen Frugivoren sind insbesondere Wirbellose eine essentielle Nahrung. Diese Art von Nahrung muss im Flug erbeutet, hinter Baumrinde hervorgeholt, aus dem Boden gestochert oder von Blättern abgelesen werden. Früchte hingegen fliehen nicht und verstecken sich nicht vor Vögeln. Früchte können daher von Vogelarten mit ganz verschiedenem Körperbau "erbeutet" werden, während für das Erbeuten wirbelloser Tiere spezifische äußere Anpassungen notwendig erscheinen. Es ist daher anzunehmen, dass im Laufe der Evolution kein besonderer Druck zur Herausbildung einer bestimmten äußeren Morphologie, welche das Fruchtfressen erleichtert, gewirkt hat, jedoch ein sehr starker Druck zur Herausbildung der Körpermerkmale, die das Erbeuten von Wirbellosen erleichtert. Allerdings sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, dass HERRERA (1984 a) und JORDANO (1987 b) für frugivore Vögel in Südspanien eine flachere und breitere Schnabelform konstatieren als für nicht-frugivore. Daneben sind unter den mediterranen *Sylvia*-Arten die frugivoren Vertreter größer und besitzen eine Fußmorphologie, die gut zum Klettern auf Zweigen geeignet ist (JORDANO 1987 b). RYBCZYNSKI & RIKER (1981) fanden bei nordamerikanischen Frugivoren Hinweise auf einen längeren Schnabel bei frugivoren Vögeln.

Möglicherweise sind bestimmte Anpassungen des Verdauungssystems Voraussetzung für intensive Frugivorie, auch wenn diese nur temporär ist. Ein Hinweis hierauf ist die Beobachtung, dass viele karnivore Kleinvogelarten offensichtlich so gut wie nicht frugivor sind. Hierzu zählen neben der bereits erwähnten Heckenbraunelle auch z. B. der Fitis *Phylloscopus trochilus* und der Zaunkönig *Troglodytes troglodytes*. Diese Vogelarten sind im nordhessischen Untersuchungsgebiet sehr häufig, konnten jedoch nie beim Fruchtfressen beobachtet werden (vergl. auch SNOW & SNOW 1988). Die in Mitteleuropa zu beobachtende Diskrepanz zwischen äußerlich ähnlichen, jedoch ernährungsökologisch unterschiedlichen

Arten, ließe sich plausibel mit Unterschieden im Bau des inneren Verdauungstraktes oder auch der Enzymausstattung erklären. Da einige mitteleuropäische Frugivoren im Freiland täglich Mengen an Früchten zu sich nehmen, die über ihrer eigenen Körpermasse liegen (SNOW & SNOW 1988, S. 233), und dabei auch große Mengen sekundärer Pflanzenstoffe aufnehmen können (BAIRLEIN 1996 a), ist insbesondere an effektive Entgiftungsmechanismen zu denken, die den Verzehr großer Mengen sekundärer Pflanzenstoffe ermöglichen. Ein indirekter Beleg für das Vorhandensein solcher Entgiftungsmechanismen ist z. B. die Tatsache, dass die bei den meisten Frugivoren sehr beliebten Früchte des Schwarzen Holunders für den Menschen im rohen Zustand ungenießbar sind und Erbrechen erzeugen (ROTH et al. 1988). Des Weiteren verzehren regulär nicht-frugivore Vögel, die in extremen Notsituationen Früchte fressen, oftmals kultivierte und andere für den Menschen genießbare Früchte (zu Beispielen s. SCHNEBEL 1968, GÖRNER 1969, EYRE DICKINSON 1992, STIEBEL 1999), die sich eventuell durch einen niedrigeren Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen auszeichnen.

PULLIAINEN et al. (1981) und ERIKSSON & NUMMI (1982) vermuten, dass die vergleichsweise große Leber von Seidenschwanz, Star und Wacholderdrossel als Anpassung an Frugivorie zu sehen ist und effektive Abbaumechanismen für sekundäre Pflanzenstoffe und Alkohol aus vergorenen Früchten indiziert. Der nachgewiesene effektive Alkohol-Abbaumechanismus bei Staren (PRINZINGER 1996, PRINZINGER & HAKIMI 1996) beweist, dass solche Abbaumechanismen tatsächlich existieren. WALSBURG (1975) nennt einen kurzen, aber weitlumigen Darm als typisches Merkmal frugivorer Vögel (s. aber JORDANO 1987 b). Diese Aussage wird am Beispiel von Seidenschwanz, Star und Wacholderdrossel bestätigt (PULLIAINEN et al. 1981). Eine derartige Darmmorphologie ermöglicht frugivoren Vögeln die Aufnahme großer Mengen von Früchten in kurzer Zeit (ERIKSSON & NUMMI 1982).

Innerhalb der frugivoren Gilde sind spezielle Anpassungen an bestimmte Früchte wahrscheinlich. Ein Beispiel ist die Misteldrossel, die sich im Winter zu einem großen Teil von Mistelfrüchten ernähren kann. Diese Früchte werden von fast allen anderen Frugivoren gemieden. Lediglich die ausgeprägt frugivore Mönchsgrasmücke und der frugivore Ernährungsspezialist Seidenschwanz fressen diese Früchte in größeren Mengen (z. B. KALDEN 1975, SNOW & SNOW 1988, KUPRIAN 1998). Zu denken ist hier an einen physiologischen Mechanismus, der die für den Menschen toxische Lektine in den Früchten (ROTH et al. 1988) unschädlich macht.

Ein weiterer Hinweis auf eine evolutive Adaptation an das Früchtaufessen ist das Vorhandensein eines endogenen ernährungsökologischen Rhythmus bei einigen Frugivoren. Wie Laboruntersuchungen von BERTHOLD (1976 a) und BAIRLEIN & SIMONS (1992) gezeigt haben, fressen Gartengräsmücken auch unter gleichbleibenden äußeren Bedingungen zu bestimmten Jahreszeiten einen höheren Anteil an Früchten.

### **Sind die fleischigen Diasporen mitteleuropäischer Pflanzen an Vögel als Konsumenten angepasst?**

Dass Diasporen mit einer fleischigen Umhüllung in der Regel eine Anpassung an die endozoochore Ausbreitung darstellen, ist unumstritten (z. B. MÜLLER-SCHNEIDER 1977, VAN DER PIJL 1982, BONN & POSCHLOD 1998), wenngleich sich die fleischige Umhüllung in ihrer Entwicklungsgeschichte ursprünglich als Schutz der Samen entwickelt haben könnte (MACK 2000). Eine plausible Argumentation zu finden, ob und warum einige dieser endozoochoren Diasporen gerade an die Ausbreitung durch Vögel angepasst sind, ist jedoch schwierig. Zwar erfüllen die hier untersuchten Früchte die Kriterien, die VAN DER PIJL (1982) und BONN &

POSCHLOD (1998) für ornithochore Früchte nennen, und die in dieser Arbeit untersuchten Früchte werden überwiegend durch Vögel ausgebreitet, doch muss dies nicht zwangsläufig bedeuten, dass diese Früchte in Anpassung an diesen Ausbreitungsmodus entstanden sind. So weist HERRERA (1985, 1986) darauf hin, dass die Früchte rezenter Eiben morphologisch denen der Gattung *Palaeotaxus* aus dem Oberen Trias gleichen. Es wäre daher denkbar, dass die fleischige Frucht ein plesiomorphes Merkmal darstellt, welches sich bereits lange vor der Entstehung erster Vögel in Anpassung an Saurochorie herausgebildet hat. Andererseits erscheint eine Anpassung an Ornithochorie in einigen Fällen zumindest sehr wahrscheinlich. Das auffälligste Beispiel sind die Früchte der Mistel, deren spezielle Morphologie kaum durch andere Hypothesen als eine von der Ornithochorie geprägte evolutive Entwicklung erklärbar ist. Die Früchte dieser semiparasitischen Pflanze müssen von Wirtsbaum zu Wirtsbaum transportiert werden. Die Samen werden vom Vogel zusammen mit einer aus dem Fruchtfleisch stammenden klebrigen Masse ausgeschieden, die an einem potenziellen Wirtsbaum leicht hängenbleibt. Neben diesem Extrembeispiel deutet aber auch Vieles in der Morphologie anderer Früchte auf eine Anpassung an Vögel als Ausbreiter hin. Viele Früchte hängen im dünnen Gezweig höherer Büsche und sind so nur für Vögel gut erreichbar. Ihre kleine bis mittlere Größe, Geruchlosigkeit und Farbigkeit deuten auf eine Anpassung an Vögel hin (VAN DER PIJL 1982, SNOW & SNOW 1988, BONN & POSCHLOD 1998, SCHMIDT 2002).

Interessant ist in diesem Zusammenhang der Befund, dass Früchte von krautigen und anderen bodennah fruchtenden Pflanzen sehr viele kleine Kerne aufweisen (s. o.). Diese Eigenschaft könnte durch einen selektiven Druck von Kleinsäugetieren, welche oftmals als Samenprädatoren fungieren, verursacht worden sein. Große Kerne, wie etwa die von Wildkirschen oder Zwetschen, werden von Kleinsäugetieren gesammelt und durch Anfressen zerstört (eig. Beob.). Bodennah fruchtende Pflanzen sind Kleinsäugetieren sehr leicht zugänglich, so dass bei großen Kernen eine Zerstörung des gesamten Fruchtbestands einer Pflanze drohen könnte. Dieser Gefahr wird durch die Produktion vieler, sehr kleiner Kerne entgegnet. Wird eine solche Frucht von einem Kleinsäugetier gefressen, so können zumindest nicht alle dieser winzigen Kerne mit den Zähnen zerstört werden. Einige werden vermutlich unzerstört ausgeschieden. Vielleicht sind einige der angesprochenen Pflanzen sogar auf diesen Ausbreitungsmodus spezialisiert und somit überwiegend mammaliachor (vergl. EHRLÉN & ERIKSSON 1993). Hierfür sprechen zwei weitere Argumente. Zum einen konnten bei einigen Pflanzen, z. B. der Vierblättrigen Einbeere, nie Vögel als Konsumenten beobachtet werden, obwohl die Früchte eindeutig "geerntet" wurden. Zum anderen enthalten einige dieser Früchte ein für Vögel sehr ungeeignetes Verhältnis von Fett und Zucker zu sekundären Pflanzenstoffen (s. Kap. B). Die auf pflanzliche Nahrung spezialisierten Kleinsäugetiere können diese Stoffe eventuell besser abbauen.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die ornithochoren Früchte Mitteleuropas ihre Eigenschaften zwar nicht mit absoluter Sicherheit dem Einfluss von frugivoren Vögeln zu verdanken haben, dies jedoch in einigen Fällen sehr wahrscheinlich ist.

### **Koevolution zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen? - Pro und Contra**

Wie oben diskutiert, besitzen frugivore Vogelarten mit Sicherheit Anpassungen an das Fruchtfressen. Zumindest einige fleischige Diasporen haben wahrscheinlich Anpassungen an Vögel als Ausbreitungsvektoren. Eine weitere wichtige Voraussetzung, nämlich eine Konstanz der miteinander agierenden Artengruppen in geographisch getrennten Regionen, ist ebenfalls gegeben, wie bereits in den Kapiteln A und B gezeigt wurde. Lassen sich aber auch Hinweise auf den Ablauf koevolutiver Prozesse in der Interaktion zwischen beiden

Organismengruppen finden? Falls der beschriebene Mutualismus überhaupt durch Koevolution geprägt wurde, dann mit Sicherheit nur durch diffuse Koevolution, denn keine der hier betrachteten Pflanzenarten interagiert mit nur einer einzigen Vogelart und umgekehrt frisst jeder der hier untersuchten Vögel eine ganze Reihe verschiedener Fruchtarten (vergl. auch SNOW & SNOW 1988, FUENTES 1995). Viele der untersuchten Früchte werden nicht einmal exklusiv von Vögeln gefressen. So agierten im Untersuchungsgebiet nach eigenen Beobachtungen insbesondere Füchse *Vulpes vulpes* und die aus Nordamerika stammenden Waschbären *Procyon lotor* als Frugivoren, die sich z. B. von Wildkirschen, Himbeeren, Johannisbeeren, Zwetschen und Hagebutten ernährten. In einem Fall konnten auch Hagebuttenreste im Kot von Hasen *Lepus lepus* bei strengem Frost nachgewiesen werden. Weitere Beispiele für Mammaliachorie in Mitteleuropa lassen sich zahlreich finden (z. B. MÜLLER-SCHNEIDER 1977, KOLLMANN 1994, BONN & POSCHLOD 1998).

Ein Hinweis gegen das Wirken eines koevolutiven Prozesses ist zunächst die oftmals erfolgreiche Interaktion exotischer und autochthoner Arten. So war im Untersuchungsgebiet etwa die aus Nordamerika stammende Felsenbirne *Amelanchier lamarckii* eine sehr beliebte Nahrung bei frugivoren Vögeln. Ebenso beliebt sind die Früchte der nordamerikanischen Jungfernebe *Parthenocissus quinquefolia* bei Staren (eig. Beob.). Einige aus Europa stammende Früchte werden in anderen Erdteilen erfolgreich durch autochthone Tierarten ausgebreitet (MCDONNELL & STILES 1983, BASS 1990, WHITE & STILES 1992, SALLABANKS 1993, SALLABANKS & COURTNEY 1993, WHELAN & WILLSON 1994), europäische Stare fressen in Nordamerika wiederum eine breite Palette von dort heimischen Früchten (KATUSIC MALMBORG & WILLSON 1988). Im Rahmen von Volieren- und Freilandversuchen in der Schweiz konnte MÜLLER (2000) sogar z. T. eine größere Beliebtheit exotischer Arten bei frugivoren Vögeln beobachten. Diese Beobachtungen erfolgreicher Mutualismen zwischen Arten, die aufgrund räumlicher Trennung überhaupt keinen gemeinsamen koevolutiven Prozess durchlaufen haben können, macht deutlich, dass diffuse Koevolution nicht notwendigerweise stattgefunden haben muss.

Doch vielleicht findet ein koevolutiver Prozess auf der Ebene der gesamten frugivoren Vogelgemeinschaft und der gesamten ornithochoren Pflanzengruppe statt? Eventuell sind sich eurasische und nordamerikanische Arten so ähnlich, dass diese auch miteinander gut interagieren können, der koevolute Prozess also in der Holarktis in ähnlicher Weise abgelaufen ist? Hierauf deuten die Beobachtungen von WILLIAMS & KARL (1996) aus Neuseeland hin. Der Untersuchung dieser Autoren zufolge fressen autochthone Frugivoren Neuseelands seltener die Früchte eingeführter Pflanzenarten als dies frugivore Neozoen tun.

Im Folgenden werden hypothetische Szenarien vorgestellt, welche die Möglichkeit diffuser Koevolution beleuchten. Hierbei muss stets die Definition der Koevolution von JANZEN (1980), wie sie unter Kapitel E 1 zu finden ist, bedacht werden.

Die erste Hypothese geht von der Annahme aus, dass Vögel grundsätzlich eine Reihe von sekundären Pflanzenstoffen aus Früchten meiden, da diese Stoffe toxische Wirkungen entfalten können. Die Vorläufer unserer heutigen frugivoren Arten hätten nun in Anpassung an die vorhandene Flora spezielle Entgiftungsmechanismen entwickelt, um die sekundären Pflanzenstoffen in Früchten abbauen zu können. Gleichzeitig hätten die frugivoren Vögel aber weiterhin eher solche Früchte bevorzugt, die relativ arm an sekundären Pflanzenstoffen sind, da das Entgiftungssystem nicht unbegrenzt belastbar ist. Durch diese Selektion der Vögel wäre eine Evolution hin zu solchen Früchten erfolgt, die ärmer an sekundären Pflanzenstoffen sind. Selbst wenn dieses Szenario der Realität nahe käme, könnte nicht von Koevolution gesprochen werden, da die Veränderungen seitens der Vögel nicht als Reaktion auf

Änderungen bei den Pflanzen zurückzuführen wäre und umgekehrt die Änderungen der Pflanzen keine Reaktion auf die Veränderungen der Vögel dargestellt hätten (vergl. JANZEN 1980). Auch die von WILLIAMS & KARL (1996) in Neuseeland beschriebene Situation (s. o.) benötigt keine auf Koevolution basierende Erklärung. Möglicherweise ist in diesem Beispiel das Entgiftungssystem der endemischen Vogelarten nicht an die sekundären Pflanzenstoffe eingeführter Pflanzenarten angepasst, während die neozooischen (zumeist eurasischen) Arten eine große Bandbreite sekundärer Pflanzenstoffe abbauen können.

Eine andere Situation böte sich jedoch, wenn Vögel Früchte mit ganz bestimmten sekundären Pflanzenstoffen selektieren würden, der Gehalt dieser Substanz in den Früchten als Folge des selektiven Drucks zunähme und die Vögel ihren Metabolismus daraufhin weiter an den Umgang mit dieser Substanz anpassen. Dieser Fall erscheint zwar zunächst sehr hypothetisch, jedoch gibt es Hinweise, die ein solches Geschehen zumindest nicht unwahrscheinlich erscheinen lassen: Wie in Kapitel B bereits ausgeführt wurde, existieren Früchte, die trotz relativ niedrigen Gehalts an Zucker und Fett stark von Vögeln bevorzugt werden. Hierzu gehören die Früchte des Schwarzen Holunders, deren Verzehr die zeitliche Fettdeposition verbessern kann (BAIRLEIN & SIMONS 1992). Wie BAIRLEIN & SIMONS (1992) zeigen konnten, sind hierfür wahrscheinlich sekundäre Pflanzenstoffe verantwortlich. In diesem Fall wäre in der Tat eine gemeinsame Entwicklung von Vögeln (besonders von Langstreckenziehern) und Holunderfrüchten denkbar. Selbstverständlich ist aber auch hier eine Alternativhypothese vorstellbar, nach der Holunderfrüchte eine Substanz enthalten, die zufällig die Zugfettbildung unterstützt. Dies erscheint nicht ausgeschlossen, da viele Früchte und andere Pflanzenteile bekannt sind, welche beim Menschen Einfluss auf den Stoffwechsel haben, indem sie eine insulinähnliche, bzw. insulinfreisetzende Wirkung entfalten (u. a. auch Holunderblüten!) (z. B. GRAY et al. 2000, AHMED et al. 2001, MIURA et al. 2001, ATTELE et al. 2002). In dieser Mensch-Pflanze-Beziehung kann sicherlich nicht von einem koevolutiven Prozess ausgegangen werden, ebensowenig muss ein solcher Prozess zwischen Vögeln und Pflanzen stattgefunden haben.

Einen Hinweis auf einen Fall potenzieller Koevolution gibt die bereits oben beschriebene enge Beziehung zwischen Misteldrosseln und Misteln. Möglich erscheint das Vorhandensein eines speziellen Entgiftungsmechanismus, der die spezifischen sekundären Pflanzenstoffe der Mistelfrüchte abzubauen vermag. Mit Hilfe dieses Mechanismus, der den Zugriff auf eine im Winter vorhandene Nahrungsressource gestattet, können Misteldrosseln eventuell länger in kälteren Gebieten verweilen, bzw. früher aus dem Winterquartier zurückkehren, sofern Mistelfrüchte vorhanden sind. Als Konsumenten dieser Früchte haben sie wenig Konkurrenten, müssen weniger Energie in die Verteidigung der Ressourcen stecken und finden mit hoher Wahrscheinlichkeit auch im fortgeschrittenen Winter Früchte vor. Koevolution läge allerdings nur dann vor, wenn der Gehalt dieses sekundären Pflanzenstoffes auf den selektiven Druck der Misteldrosseln hin zugenommen hätte. Dies scheint fragwürdig, da unklar ist, warum andere gleichermaßen effektive Ausbreiter von der Pflanze ausgeschlossen werden sollten. Ein möglicher Vorteil für die Mistel ergäbe sich, wenn es für Misteln vorteilhaft wäre, dass die Samen nicht während einer relativ kurzen Zeit, sondern über eine längere Zeitspanne hinweg ausgebreitet werden. Dieser Fall würde sich bei der Beschränkung auf wenige Ausbreiter ergeben. Andere winterreife Früchte, wie z. B. Hagebutten oder Schlehen, werden bei strengem Frost oft in kurzer Zeit von allen in einem Gebiet vorhandenen Drosselarten geerntet.

Etwas wahrscheinlicher ist eine koevolute Entwicklung, die auf dem Kohlenhydratgehalt fleischiger Früchte aufbaut. Es ist denkbar, dass der selektive Druck frugivorer Vögel einen höheren Gehalt an einfachen Kohlenhydraten im Fruchtfleisch herbeigeführt hat.

Möglicherweise konnten einige Vogelarten erst mit Hilfe leicht verfügbarer Kohlenhydrate in großen Mengen spezielle morphologische Umgestaltungen des Gastrointestinaltraktes (Reduktion des Verdauungstraktes, s. z. B. SCHWILCH 2000) zur Zugzeit ausbilden.

Wie diese Zusammenstellung deutlich macht, sind Hinweise auf Koevolution nur sehr spärlich und erscheinen in vielen Fällen unwahrscheinlich. Selbst eine mögliche Anpassung der Fruchtgröße an die Ausbreiter (SNOW & SNOW 1988), bzw. eine Anpassung der Schnabelbreite an Früchte (HERRERA 1984 a, JORDANO 1987 b) könnten zwar Beispiele von Adaptionen der einen an die jeweils andere Seite sein, nicht aber für Koevolution im Sinne von JANZEN (1980).

### **Wie ist die gut abgestimmte Vogel-Pflanze-Interaktion zu erklären?**

Wie die oben genannten hypothetischen Szenarien zeigen, ist eine diffuse Koevolution zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen in vielen Aspekten unwahrscheinlich, in anderen kaum zu belegen. Mehrere Autoren kamen zu dem selben Ergebnis (z. B. WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, HOWE 1984, HERRERA 1985, 1986, JANZEN 1985, GUTIÁN et al. 1992, CHARLES-DOMINIQUE 1993, JORDANO 1995 a). Dennoch ist zwischen beiden Organismengruppen in Mitteleuropa ein offenbar sehr gut abgestimmtes Zusammenspiel erkennbar. Zwei unterschiedliche frugivore Gilden, die sich in ihrer Morphologie und Ethologie sowie in dem von ihnen erzeugten Ausbreitungsmuster unterscheiden, agieren mit verschiedenen Pflanzenarten in unterschiedlich hohem Maße. Dabei interagieren die hier so bezeichneten "Nah- und Buschlandausbreiter" eher mit schattentoleranten Pflanzenarten, die "Fern- und Offenlandausbreiter" dagegen mit lichtliebenden (Abb. E-1). Nah- und Buschlandausbreiter, welche die Diasporen eher in gehölzbewachsenen Habitaten ausscheiden, interagieren verhältnismäßig häufiger mit genau den Pflanzen, die unter solchen schattigen Bedingungen keimen können. Fern- und Offenlandausbreiter, welche die Diasporen vermehrt auch im offenen Gelände ausscheiden, agieren stärker mit Pflanzen, die auch zur Keimung eher Licht benötigen. Allerdings ist dieses Zusammenspiel leicht erklärbar, denn im schattigen Unterwuchs wachsende Pflanzen werden selbstverständlich stärker von Vögeln besucht, die sich bevorzugt im schattigen Unterwuchs aufhalten. Ebenso halten sich auf einzeln stehenden Büschen vornehmlich typische Offenlandbewohner auf. Die Pflanzen müssen sich - vereinfacht gesagt - nicht darum kümmern, spezielle Arten aus der frugivoren Artengemeinschaft herauszufiltern, da sie ohne weiteres Zutun vor allem Arten mit ähnlichen Habitatansprüchen anziehen werden. Mit großer Wahrscheinlichkeit wird ein frugivorer Konsument anschließend ein mehr oder weniger ähnliches Habitat aufsuchen, wodurch eine gezielte Diasporenausbreitung in geeignete Habitate gesichert ist.

Allerdings sollte für eine Pflanze durchaus ein selektiver Druck bestehen, Früchte derart zu produzieren, dass sie überhaupt von den Vogelarten, die um die Pflanze herum leben, gefressen werden. Hierzu gehört zunächst die Produktion von Früchten in einer geeigneten Größe. Große Früchte, wie z. B. Äpfel, werden zwar auch von frugivoren Vögeln angepickt, die Samen werden jedoch nicht verschluckt und somit nicht ausgebreitet. Ferner darf der Quotient von sekundären Pflanzenstoffen zu Zucker und Fett im Fruchtfleisch nicht zu groß werden, da die Frucht sonst eventuell nicht mehr gefressen wird. Einen hohen Anteil von sekundären Pflanzenstoffen können sich eher winterreife Früchte "leisten" (s. Kap. E 3.2.1), da Vögel während winterlicher Notsituationen auch zum Verzehr weniger schmackhafter Früchte (bzw. von Früchten mit einem ungünstigen Verhältnis von Kosten des Abbaus sekundärer Pflanzenstoffe zu Nutzen durch Fette und Zucker) gezwungen sind. Beispiele für solche Früchte sind z. B. die Früchte von Liguster, Berberitze und Gemeinem Schneeball.

Diese Früchte werden erst bei strengem Frost in größerem Umfang gefressen. Im besonderen Maße ist allerdings notwendig, dass die Früchte zu einer Jahreszeit reif sind, zu der potenzielle Ausbreiter vorhanden sind. Grundsätzlich sind zwar ganzjährig frugivore Vögel in Mitteleuropa anwesend, jedoch bestehen ausgeprägte qualitative und quantitative Unterschiede. So sind im Winter zum einen Nahausbreiter sehr selten (Abb. E-2), zum anderen verlassen die meisten Frugivoren den Wald (s. Kapitel C). Als Konsequenz aus diesen Phänomenen sollten ornithochore Diasporen von Pflanzen, die den Unterwuchs der Wälder bewohnen, nicht im Winter reif sein. Genau dies ist in der Tat zu beobachten: Wie in Kapitel E 3.2.3 gezeigt wurde, reifen Früchte schattentoleranter Pflanzen signifikant häufiger im Sommer als im Winter. Dies könnte durchaus als Anpassung an die Ausbreiterverfügbarkeit angesehen werden. Diese Hypothese wird durch die Aussage von HERRERA (1985) bestärkt, nach der nicht-strukturelle Merkmale bei Pflanzen, also z. B. die Reifephänologie, wesentlich raschere Evolutionszeiten aufweisen als strukturelle Merkmale. Weiterhin dürfte das Fehlen frugivorer Arten zu bestimmten Zeiten einen sehr starken selektiven Druck hin zu bestimmten Reifezeiten ausüben.

Im Allgemeinen wird das auffällige Maximum reifer ornithochorer Früchte im Herbst in nördlichen, gemäßigten Breiten mit einer höheren Ausbreiterverfügbarkeit in Verbindung gebracht ("frugivore availability hypothesis" nach THOMPSON & WILLSON 1979). Diese Annahme erscheint durch die in dieser Arbeit präsentierten Daten gestärkt zu werden (vergl. Kapitel C). Die meisten Früchte reifen auch in Nordhessen zu einer Zeit mit maximalem Individuenaufkommen von Frugivoren. Das Fehlen frühlingsreifer Früchte wird in der Literatur mit den speziellen ernährungsökologischen Bedürfnissen frugivorer Vögel in Verbindung gebracht. Diese benötigen nach der Auffassung einiger Autoren im Frühling eher proteinreiche Kost (Fortpflanzungszeit, Jungenaufzucht) und würden daher weniger Früchte fressen (THOMPSON & WILLSON 1979, IZHAKI & SAFRIEL 1985). Andererseits werden die wenigen im Frühling vorhandenen Efeufrüchte sehr intensiv von Vögeln gefressen. Auch konnte beobachtet werden, dass im Mai ausgelegte Äpfel innerhalb kürzester Zeit von Amseln gefressen werden. Des Weiteren besitzen auch einige der bereits im Juni reifen Früchte sehr hohe Fraßraten. Vor diesem Hintergrund sind eher andere als ausbreitungsökologische Gründe für den Mangel an frühlingsreifen Früchten in Erwägung zu ziehen. Frühlingsreife Früchte erfordern einen Reifungsprozess während des Winters. Dies dürfte laubwerfenden Pflanzen eventuell unmöglich sein. Auffallend ist in diesem Zusammenhang, dass frühlingsreife Früchte in Mitteleuropa nur von wintergrünen Pflanzen wie *Viscum album*, *Hedera helix* und *Aucuba japonica* gebildet werden (eig. Beob.). Diese Beobachtung stützt die Hypothese, dass ein Reifen fleischiger Früchte im Frühjahr eher aus pflanzenphysiologischen als aus ausbreitungsökologischen Gründen selten ist.

Während Koevolution in der Vogel-Pflanze-Interaktion im Allgemeinen nur schwer zu konstruieren ist (s.o.), ist ein koevolutives Szenario hinsichtlich der phänologischen Komponente durchaus denkbar. So wäre vorstellbar, dass spät reifende Fruchtarten bei Vögeln ein längeres Verweilen in klimatisch gemäßigten Breiten ermöglichen, diese Vögel sich dadurch zunehmend zu Standvögeln entwickeln, was wiederum ein späteres Reifen von Früchten begünstigt, da genügend geeignete Ausbreiter vorhanden sind.

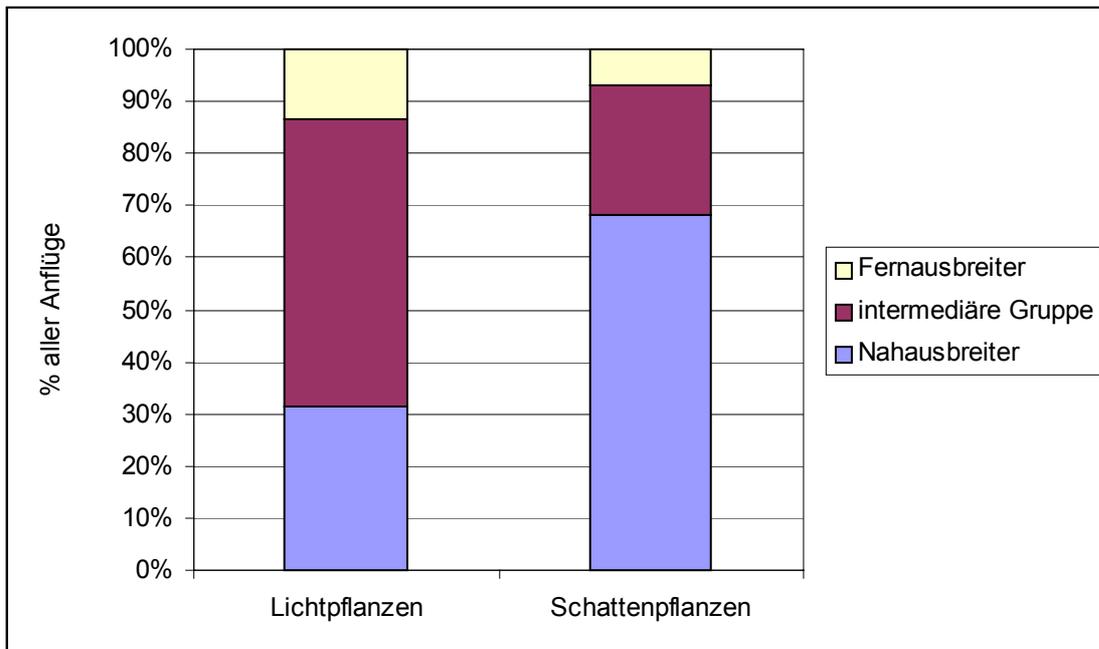
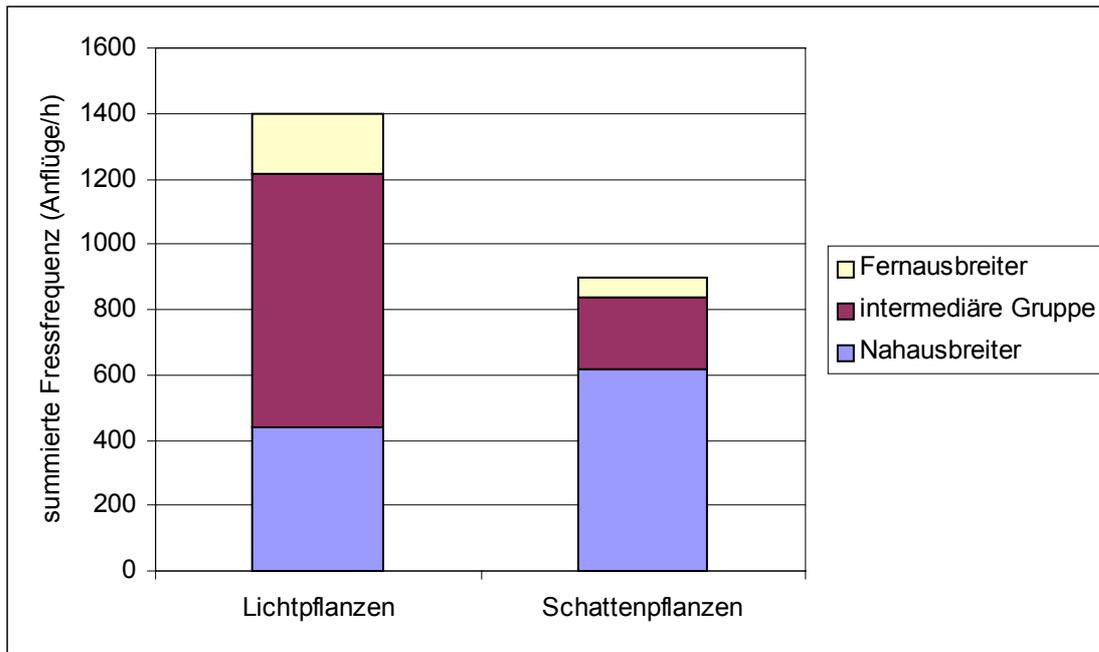


Abb. E-1: Summierte Fressfrequenzen (oben) und prozentualer Anteil der Fressfrequenzen unterschiedlicher frugivorer Vogelgilden (unten) bei schattentoleranten Pflanzen (Lichtzahl nach ELLENBERG (1996)  $\leq 6$ ) und lichtliebenden Arten (Lichtzahl nach ELLENBERG (1996)  $> 6$ ).

*Fig. E-1: Totals of feeding frequencies (above) and percentage of feeding frequencies of different frugivorous bird guilds (below) in shadow tolerant plant species (light number sensu ELLENBERG (1996)  $\leq 6$ ) and light tolerant plant species. Fernausbreiter = high-distance dispersers, intermediäre Gruppe = intermediate group, Nahausbreiter = low-distance dispersers; Lichtpflanzen = light-tolerant plants, Schattenpflanzen = shadow-tolerant plants.*

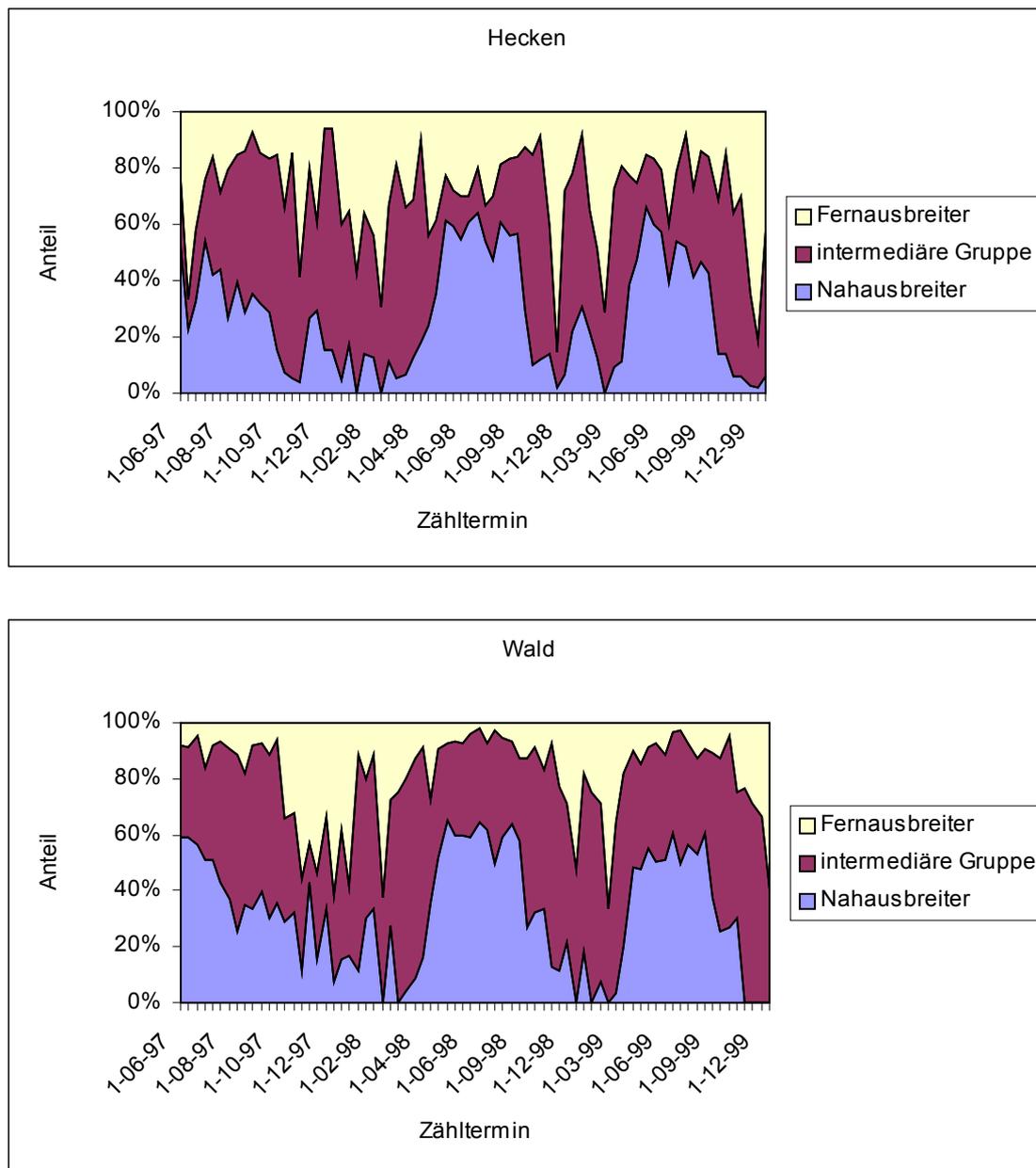


Abb. E-2: Prozentualer Anteil von frugivoren Vögeln unterschiedlicher ausbreitungsökologischer Gilden auf zwei nordhessischen Untersuchungsflächen zwischen Juni 1997 und Dezember 1999.

*Fig. E-2: Percentage of avian frugivores of different dispersal-ecological guilds on two areas in northern Hesse between June 1997 and December 1999. Wald = forest, Hecken = hedges; Fernausbreiter = high-distance dispersers, intermediäre Gruppe = intermediate group, Nahausbreiter = low-distance dispersers.*

### Die Rolle sekundärer Pflanzenstoffe bei der Diasporenausbreitung

Die Rolle sekundärer Pflanzenstoffe bei der Diasporenausbreitung wird kontrovers diskutiert, ist aber kaum systematisch untersucht worden. EHRLÉN & ERIKSSON (1993) sehen keine adaptive Bedeutung von sekundären Pflanzenstoffen speziell in Früchten und vermuten, toxische Stoffe treten in Früchten generell toxischer Pflanzen auf. Diese Pflanzen seien nicht in der Lage, die Toxine gänzlich aus den Früchten zu entfernen. Andererseits wurden viele

Hypothesen über eine adaptive Funktion dieser Stoffe bei der Diasporenausbreitung aufgestellt, die im Folgenden diskutiert werden.

Einige Autoren vertreten die Meinung, sekundäre Pflanzenstoffe dienten aufgrund negativer Auswirkungen auf den Metabolismus des Vogels dazu, Vögel davon abzuhalten, zu viele Früchte auf einmal zu fressen und relativ schnell die Nahrungspflanze zu verlassen, um tierische Nahrung zu sich zu nehmen. Auf diese Weise sei eine effektivere Ausbreitung der Diasporen gewährleistet (IZHAKI & SAFRIEL 1989, IZHAKI & SAFRIEL 1990). BARNEA et al. (1993) glauben einen Beleg für diese Hypothese darin gefunden zu haben, dass potenziell allelochemische Substanzen vorwiegend im Fruchtfleisch, nicht aber im Samen zu finden seien. Allerdings stützt sich deren Hypothese auf die Analyse von nur vier verschiedenen Fruchtarten. Diese Hypothese erscheint relativ unwahrscheinlich. Einerseits konnte hier gezeigt werden, dass sekundäre Pflanzenstoffe keineswegs im Fruchtfleisch allgemein häufiger sind. In vielen Fällen ist sogar das Gegenteil der Fall. Andererseits trifft es nicht zu, dass freilebende Vögel die Nahrungspflanzen regelmäßig verlassen, um anschließend auf Beutefang nach tierischer Nahrung zu gehen. Insbesondere im Herbst und Winter konnte beobachtet werden, dass Vögel zum einen sehr lange in einer Nahrungspflanze verweilen können, zum anderen die Nahrungspflanze verlassen, um in einer anderen gleichartigen Pflanze die frugivore Nahrungsaufnahme fortzusetzen. Als weiteres Gegenargument führt MACK (1990) an, dass es aus Sicht der Pflanze nicht sinnvoll ist, einerseits Nährstoffe zu produzieren, um für Ausbreiter attraktive Früchte zu bieten, gleichzeitig aber auch Stoffe zu produzieren, die diese Nährstoffe schlecht zugänglich machen.

SORENSEN (1983) vermutet, dass sekundäre Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch ungeeignete Ausbreiter vom Verzehr der Früchte abhalten könnten. Dass eine derart spezialisierte Anpassung eher unwahrscheinlich ist, wurde bereits oben beschrieben.

Eine weitere Hypothese formulieren CIPOLLINI & STILES (1993), CIPOLLINI & LEVEY (1997) und CIPOLLINI (2000). Sekundäre Pflanzenstoffe stellen hiernach einen Schutz vor Pathogenen dar, die das Fruchtfleisch befallen könnten. Dass eine Reihe von sekundären Pflanzenstoffen tatsächlich Schutz gegen einen Befall durch Pathogene, z. B. durch Fäulniserreger, bieten können, beweisen zahlreiche Experimente (z. B. ROSS et al. 1980, KUSANO et al. 1987, CARON et al. 1988, TSAI et al. 1989, GRÜNWELLER et al. 1990, SCALBERT 1991, FAVEL et al. 1993, FEWELL & RODDICK 1993, CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, NELSON et al. 1997). In der Frucht sollten nun einerseits genügend sekundäre Pflanzenstoffe vorhanden sein, um einen ausreichenden Schutz zu gewährleisten, andererseits darf der Gehalt potenzielle Ausbreiter nicht von Fruchtkonsum abhalten ("Defense Trade-off"-Hypothese). Da die antimikrobielle Wirkung vieler sekundärer Pflanzenstoffe erwiesen ist (s. o.) und in dieser Arbeit gezeigt werden konnte, dass diese Stoffe gleichzeitig als Deterrenzien auf frugivore Vögel wirken (s. Kapitel B), können die hier vorgestellten Ergebnisse als Beleg für die "Defense Trade-off" Hypothese gelten.

Zur "Defense Trade-off"-Hypothese bestehen zwei Varianten, welche unterschiedliche Voraussagen über die Komposition der Fruchtchemie machen. Nach dem "Removal Rate"-Modell sollten Früchte mit einem hohen Gehalt an Makronährstoffen weniger sekundäre Pflanzenstoffe enthalten (CIPOLLINI & STILES 1993, CIPOLLINI & LEVEY 1997 b). Das Modell geht davon aus, dass nährstoffreiche, bzw. profitable Früchte schnell gefressen werden (vergl. IZHAKI 2001), dadurch nur kurze Zeit Pathogenen exponiert sind und aus diesem Grund nur wenig Schutz gegen Pathogene benötigen. Das "Nutrient-Toxin Titration"-Modell geht demgegenüber davon aus, dass nährstoffreiche Früchte einen hohen Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen besitzen (CIPOLLINI & LEVEY 1997 a, 1997 b). Ein hoher Gehalt an

Makronährstoffen macht dieser Modellvorstellung zufolge eine Frucht so beliebt, bzw. schmackhaft für Frugivore, dass sich die Frucht einen höheren Gehalt an schlecht schmeckenden Schutzsubstanzen "leisten" kann als eine nährstoffarme Frucht. In der vorliegenden Arbeit kann weder ein eindeutiger Beleg für die "Removal Rate"-Hypothese, noch für die "Nutrient-Toxin Titration"-Hypothese gefunden werden, signifikante Korrelationen zwischen dem Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen und dem Nährstoffgehalt liegen nicht vor (vergl. Kapitel B 3.2). Allerdings geht das in dieser Arbeit entwickelte Punktesystem zur Erklärung der Fruchtpräferenzen (s. Kapitel B) genau wie das "Nutrient-Toxin Titration"-Modell davon aus, dass ein hoher Nährstoffgehalt die negativen Effekte sekundärer Pflanzenstoffe für Vögel kompensieren kann. SCHAEFER (2002) fand bei der Analyse einer ähnlich großen Anzahl von neotropischen Früchten, jedoch die "Removal Rate"-Hypothese bestätigt. Die Diskrepanz zwischen den Ergebnissen von SCHAEFER (2002) und denen in dieser Arbeit ist möglicherweise mit den völlig anderen Umweltbedingungen in den beiden Untersuchungsgebieten zu erklären. SCHAEFER (2002) untersuchte Früchte aus einem Ausschnitt neotropischen Regenwald, also einem relativ homogenen Habitat mit relativ homogen klimatischen Bedingungen im Jahresverlauf. In vorliegender Untersuchung wurden jedoch Früchte aus sehr unterschiedlichen Habitaten einer gemäßigten Klimazone analysiert. Hier bestehen jahreszeitlich große Schwankungen des Klimas und auch des Angebots an potenziellen Ausbreitern (s. Kapitel C). Zudem herrschen sowohl hinsichtlich des Klimas als auch des Frugivorenvorkommens erhebliche Unterschiede während einer Jahreszeit in unterschiedlichen Habitaten (z. B. schattiger Unterwuchs des Waldes - sonniger Kalkmagerrasen). Sicher ist in unterschiedlichen Habitaten und Jahreszeiten die Gefahr einer Infektion der Frucht unterschiedlich hoch. Der Gehalt schützender sekundärer Pflanzenstoffe könnte also in Anpassung an die jeweiligen Umweltverhältnisse in viel stärkerem Maße variabel sein, als dies möglicherweise im tropischen Regenwald der Fall ist. Zudem können sich winterreife Früchte der gemäßigten Zone eventuell "leisten", mehr sekundäre Pflanzenstoffe zu besitzen (vergl. Tab. E-2) als sommerreife, denn in Phasen mit strengem Frost und Schnee stehen einigen Vogelarten keine anderen Nahrungsressourcen als diese Früchte zur Verfügung, sodass diese Arten gezwungen sind, auf Früchtenahrung zurückzugreifen. Eine sommerreife Frucht muss hingegen mit vielen Nahrungsressourcen um Vögel konkurrieren. Sommerreife Früchte dürfen daher möglicherweise nicht zu viele Deterrenzien enthalten, um überhaupt gefressen zu werden. Als Folge dieses geringen Gehaltes an schützenden Substanzen faulen sommerreife Früchte sehr schnell, während die winterreifen Früchte von Liguster oder Gemeinem Schneeball vom Spätherbst bis in den folgenden Mai äußerlich unversehrt bleiben können (eig. Beob.). Als Fazit lässt sich festhalten, dass unter den heterogenen Bedingungen des Untersuchungsgebietes keine einfachen Erklärungsmodelle zur Komposition der Fruchtchemie greifen.

WAHAJ et al. (1998) vermuten eine ausbreitungsrelevante Rolle sekundärer Pflanzenstoffe. Sie diskutieren, ob einige Stoffe die Darmpassage des Samens beschleunigen und somit die Ausbreitungsdistanzen verkürzen. Einige sekundäre Pflanzenstoffe besitzen offenbar in der Tat eine abführende Wirkung bei Vögeln (MURRAY et al. 1994, WAHAJ et al. 1998), andere wirken stopfend (WAHAJ et al. 1998). Als Vorteil einer kürzeren Ausbreitungsdistanz sehen WAHAJ et al. (1998) eine gesteigerte Ausbreitungseffektivität, da geeignete Schutzstellen zur Samenkeimung mit zunehmender Distanz zur Mutterpflanze abnehmen. Gegen diese Hypothese sprechen eine Reihe von Argumenten. Einerseits ist die durch Vögel vermittelte Ausbreitungsdistanz der Diasporen ohnehin recht gering. Viele Samen werden direkt unter der Mutterpflanze ausgeschieden, zum Teil direkt durch Auswürgen der Kerne (s. Kapitel D). Dieser Effekt wird bereits durch die Ethologie der mitteleuropäischen Vögel bewirkt. Ein selektiver Druck hin zu einer noch weiter beschleunigten Ausscheidung des Samens scheint daher nicht vorhanden zu sein. Andererseits ist anzuzweifeln, ob gerade im Falle von

Ornithochorie die Anzahl der Schutzstellen mit zunehmender Distanz abnimmt. Im Falle einer mehr oder weniger zufälligen Verteilung anemochorer Diasporen mag dieses Argument zutreffen. Da Vögel aber ausgeprägte Habitatpräferenzen besitzen, werden sie auch in großen Distanzen zur Mutterpflanze ähnliche Habitat aufsuchen wie in kleinen Distanzen zur Mutterpflanze. Sinnvoll erscheint hingegen eine Verlängerung der Darmpassagezeit. Hierdurch sollte die Wahrscheinlichkeit, dass ein Samen direkt unter der Mutterpflanze ausgeschieden wird, verringert werden.

Interessante Perspektiven zur Funktion sekundärer Pflanzenstoffe bieten die Forschungsergebnisse von BAIRLEIN & SIMONS (1992), nach denen bestimmte Stoffe einen positiven Einfluss auf den Metabolismus frugivorer Vögel haben könnten. Jedoch wäre auch der definitive Nachweis einer solchen Funktion sekundärer Pflanzenstoffe für Vögel noch kein Beweis, dass diese Stoffe aufgrund einer Selektion durch Frugivore im Fruchtfleisch vermehrt vorkommen. Wie oben bereits ausgeführt, ist auch eine Erklärung denkbar, nach der diese Stoffe aus völlig anderen Gründen im Fruchtfleisch vorkommen und zufällig auch positive Wirkungen auf den Stoffwechsel frugivorer Vögel besitzen.

### **Eine Alternativhypothese zur Koevolution**

Wie im Vorangegangenen ausgeführt, sind die autochthonen endozoochoren Pflanzen Mitteleuropas offenbar gut an ihre jeweiligen Ausbreiter angepasst. Es gibt kaum Pflanzen mit sehr schlechtem Ausbreitungserfolg, die als mögliche Relikte vergangener Ausbreitungsgemeinschaften, wie sie HERRERA (1985) für das Mittelmeergebiet beschreibt, zu deuten wären. Auf der anderen Seite lassen sich keine zwingenden Argumente für das Wirken diffuser Koevolution in der mitteleuropäischen Vogel-Pflanze-Interaktion finden.

Einen plausiblen Ansatz zur Erklärung der guten Abstimmung zwischen Pflanzen und ihren Ausbreitern liefern SNOW & SNOW (1988, S. 241 ff). Diese Autoren gehen davon aus, dass Vögel als wesentliche Ausbreitungsvektoren bestimmt haben, welche Pflanzen den Sprung in das während der Eiszeiten von Gletschern bedeckte oder zumindest baumfreie Mitteleuropa geschafft haben. Vögel haben also durch ihre Auswahl von Früchten mit einer für sie vorteilhaften Chemie, Morphologie und Phänologie die Ausbreitung nur ganz bestimmter endozoochorer Pflanzen nach Mitteleuropa ermöglicht. Früchte, die den Ansprüchen der Vögel nicht genügten, wurden nicht gefressen, womit eine Ausbreitung nach Norden unterblieb. Durch diese Selektion bestimmter - bereits vorhandener - Pflanzen könnte die heutige Situation eines gut funktionierenden Ausbreitungsmutualismus in Mitteleuropa entstanden sein.

Diese Hypothese schließt das zusätzliche Wirken koevolutiver Prozesse in Bezug auf bestimmte Fruchteigenschaften ebensowenig aus wie genetische Veränderungen im Zuge des Ausbreitungsprozesses nach Norden. Gerade klimabedingte Arealverschiebungen können phäno- und genotypische Differenzierungen in relativ kurzen Zeiträumen fördern, was HAMPE & BAIRLEIN (1999) am Beispiel des Faulbaums *Frangula alnus* diskutieren. Als Arbeitshypothese wird daher folgende Überlegung favorisiert: Mitteleuropäische Frugivoren haben nur bestimmten, bereits vorhandenen Pflanzen eine postglaziale Ausbreitung nach Mitteleuropa gestattet, indem sie nur geeignete Früchte aus dem gesamten Artenpool verzehrt haben. Bei diesen Früchten fand eine Selektion hin zu bestimmten Reifezeiten statt. Da eine Verschiebung der Reifezeit einer Pflanzenart in den Winter eine Veränderung der Phänologie der Fruchtkonsumenten zur Folge gehabt haben könnte, kann in dieser Hinsicht das Wirken eines koevolutiven Prozesses vermutet werden.

Zukünftige Forschungen könnten insbesondere die Rolle sekundärer Pflanzenstoffe bei potenziellen koevolutiven Prozessen untersuchen. Denkbar sind einerseits Funktionen sekundärer Pflanzenstoffe bei der Zugfettdeposition von Langstreckenziehern, andererseits spezielle metabolische Anpassungen an bestimmte Früchte, wie etwa an die Mistel.

## 5. Zusammenfassung

Inwiefern sich die Eigenschaften frugivorer Vögel und ornithochorer Pflanzen im Zuge koevolutiver Prozesse herausgebildet haben, wurde in der Vergangenheit kontrovers diskutiert. Basierend auf den Ergebnissen dieser Arbeit soll der Frage nach möglicher Koevolution in dem Vogel-Pflanze-Mutualismus auf den Grund gegangen werden.

Sowohl Beobachtungen im Freiland als auch theoretische Überlegungen machen deutlich, dass, wenn überhaupt koevolute Prozesse gewirkt haben, dann im Sinne einer diffusen Koevolution, bei der nicht einzelne Artenpaare, sondern ganze Artengruppen miteinander agieren. Bezüglich der frugivoren Vögel lassen sich in Mitteleuropa drei Artengruppen abgrenzen, die sich hinsichtlich ihrer ausbreitungsökologischen Eigenschaften, ihrem bevorzugten Nahrungshabitat, ihrer Körpergröße und ihren bevorzugten Nahrungspflanzen unterscheiden. Dies sind zum einen die körperlich großen "Fern- und Offenlandausbreiter", welche Diasporen in eher offene, relativ weit von der Mutterpflanze entfernte Habitate ausbreiten, zum anderen die körperlich kleinen "Nah- und Buschlandausbreiter", welche die Diasporen in eher gehölzbedeckte Habitate nahe der Mutterpflanze ausbreiten. Den Übergang zwischen beiden Extrema bildet eine dritte, intermediäre Artengruppe. Fern- und Offenlandausbreiter bevorzugen insbesondere die Früchte der Eberesche und der Wildkirsche, Nah- und Buschlandausbreiter die des Schwarzen Holunders. Die relativ großen Fern- und Offenlandausbreiter fressen tendenziell eher große Früchte, die relativ kleinen Nah- und Buschlandausbreiter eher kleine. Entsprechend den Habitatpräferenzen frugivorer Vögel werden Früchte von lichtliebenden Pflanzen und von höheren Bäumen eher von Fernausbreitern sowie der intermediären Gruppe gefressen, die Früchte schattentoleranter Arten hingegen von Nahausbreitern.

Einige wichtige Voraussetzungen für das Wirken diffuser Koevolution sind gegeben. So besitzen frugivore Vögel offenbar Anpassungen an das Fruchtfressen, einige fleischige Früchte besitzen möglicherweise Anpassungen an Vögel als Ausbreitungsvektoren. Zudem interagieren in räumlich getrennten Regionen offenbar die selben Artengruppen miteinander.

Gegen ein Wirken von Koevolution spricht aber, dass autochthone Arten auch mit erst seit wenigen Jahrzehnten eingeführten, exotischen Arten erfolgreich interagieren, obwohl diese Arten in der Vergangenheit nicht miteinander in Berührung gekommen sein können. Es wird eine Hypothese favorisiert, nach welcher Vögel nach den Eiszeiten automatisch nur die Ausbreitung ganz bestimmter Pflanzen nach Mitteleuropa unterstützt haben, indem sie nur bestimmte (bevorzugte) Früchte aus dem gesamten Artenpool im Mittelmeergebiet gefressen haben. Diese Hypothese macht eine Erklärung, die sich auf das Wirken diffuser Koevolution stützt, überflüssig. Es wird allerdings vermutet, dass die Reifephänologie der Pflanzen durch den selektiven Druck frugivorer Vögel beeinflusst wurde, denn die Früchte schattentoleranter Pflanzen reifen nur selten im Winter, also zu einer Zeit, zu der Nahausbreiter, welche mit ihnen häufiger interagieren, selten sind.

Bei der Diskussion der Rolle sekundärer Pflanzenstoffe in der Frucht wird die Hypothese favorisiert, nach der diese Stoffe das Fruchtfleisch gegen Pathogene und den Samen gegen Prädatoren schützen. Der Gehalt sekundärer Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch darf nicht zu hoch sein, da sonst der Verzehr durch potenzielle Ausbreiter geschmälert wird. Die komplexen klimatischen Unterschiede zu verschiedenen Jahreszeiten und in unterschiedlichen Habitaten lassen allerdings keine einfachen Erklärungsmodelle zur Komposition der Fruchtchemie zu (z. B. "Removal Rate"-Hypothese, "Nutrient-Toxin Titration"-Hypothese).

Interessante Erkenntnisse über eine mögliche positive Rolle bestimmter sekundärer Pflanzenstoffe bei der Zugfettdeposition von Langstreckenziehern eröffnen zukünftige Forschungsperspektiven und geben Hinweise auf einen diesbezüglichen koevolutiven Prozess.

## Summary

The possibility of coevolution in the plant-disperser interaction was discussed controversially during the last decades. Based on the results of this work, the hypothesis that plants and frugivores have coevolved is discussed.

If any coevolutionary process has taken place in the past, it was certainly a process of diffuse coevolution, since no interacting species pairs can be observed but only interacting groups of species. In the frugivorous birds of central Europe, there are three distinct groups interacting with certain plant species. These groups can be characterised by their body mass, foraging behaviour and by the dispersal pattern, which is produced by them. The "high-distance and open land dispersers" are composed of larger birds which carry the seeds to more open and more distant places than the smaller "low-distance and shrub land dispersers". A third group of bird species has intermediate qualities. The "high-distance dispersers" prefer Hawthorn *Crataegus monogyna* and Wild Cherry *Prunus avium* fruits, the "low-distance dispersers" prefer the berries of Black Elder *Sambucus nigra*. The relatively large "high-distance dispersers" eat more often bigger fruits, while the smaller "low-distance dispersers" eat more often smaller fruits. As it can be explained by their habitat preferences, the "high-distance dispersers" and the intermediate group feed more frequent on fruits of light tolerant plant species and on fruits of larger trees. "Low-distance dispersers" feed more frequent on fruits of shade tolerant plants.

Some important prerequisites for coevolution exist. Avian frugivores seem to possess adaptations to fruit-eating and some plants with fleshy fruits seem to have fruits adapted to birds as dispersers. Additionally, similar species groups interact in geographically distinct regions.

On the other hand, there are important arguments against coevolution. Exotic species, introduced to central Europe since just a few decades, interact successfully with autochthonous species, although these species never had contact in the past. Therefore, the following hypothesis is favoured: After the glaciations during the ice age, avian frugivores dispersed only some of the plants living in the Mediterranean region to central Europe, because they preferred these fruits. In this hypothesis, no coevolutionary process needs to be taken as explanation of the present situation in central Europe. Nevertheless, it is suggested that the phenology of fruit-ripening might be influenced by the selective pressure of frugivorous birds. Due to their absence at certain times in certain habitats, fruits have to be ripe when dispersers are present.

The role of secondary plant compounds in fruits is discussed. It is suggested that these compounds protect the pulp from pathogens and the seed from seed predators. The content of secondary plant compounds in the pulp must not be too high, as this could deter birds from feeding the fruits. However, the complexity of climatic and habitat-specific circumstances in central Europe does not allow to use simple models (removal rate model, nutrient-toxin titration model) to explain the composition of fruit chemistry.

New insights in the possible positive role of secondary plant compounds in the fat deposition of long-distance migratory birds should lead to more intensive research in this topic. These results might also lead to new reflections about possible coevolution in the plant-bird mutualism.

## V. Zusammenfassung

Frugivore Vögel und ornithochore Pflanzen stehen in einer mutualistischen Beziehung, denn die Vögel nutzen die fleischige Umhüllung dieser Früchte als Nahrung, scheiden aber die Samen in der Regel unversehrt wieder aus, womit sie zur Ausbreitung der Nahrungspflanzen beitragen. Bisherige Studien zu den Faktoren, welche die Fruchtwahl frugivorer Vögel beeinflussen, haben teilweise widersprüchliche Ergebnisse geliefert. So ist beispielsweise unklar, ob frugivore Vögel profitable Nahrung im Sinne der Theorie der optimalen Ernährungsweise wählen. Kaum bekannt ist in diesem Zusammenhang auch die Rolle sekundärer Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch. Ebenfalls weitgehend unerforscht ist die qualitative Eignung unterschiedlicher frugivorer Vögel als Diasporenausbreiter. Kontrovers diskutiert wurde die Frage, inwiefern der Vogel-Pflanze-Mutualismus durch Koevolution geprägt worden sein könnte.

Ziel dieser Arbeit war eine systematische Erforschung der Interaktion frugivorer Vögel und ornithochorer Pflanzen in Mitteleuropa, wobei im Wesentlichen folgende Fragestellungen bearbeitet werden sollten:

1. Welche Vogelarten fressen in welchen Jahreszeiten welche Früchte?
2. Worauf sind die Fruchtpräferenzen frugivorer Vögel zurückzuführen?
3. Inwiefern unterschieden sich frugivore Vögel in ihrer Qualität als Ausbreiter fleischiger Diasporen?
4. Wird die Habitatwahl frugivorer Vögel vom Fruchtangebot bestimmt?
5. Könnte sich der untersuchte Mutualismus durch koevolutive Prozesse herausgebildet haben?

Zur Untersuchung dieser Fragen wurden zwischen dem 1. Juni 1997 und dem 31. Dezember 1999 standardisierte Beobachtungen an 480 fruchttragenden Pflanzen aus 38 Arten durchgeführt. Untersuchungsgebiet war das nordhessische Bergland. Zusätzlich erfolgten Kartierungen des Vogel- und Fruchtbestandes auf drei je 50 ha großen Untersuchungsflächen unterschiedlicher Biotoptypen. Im Untersuchungsgebiet gesammelte Früchte wurden im Labor vermessen und hinsichtlich chemischer Eigenschaften analysiert.

Im Rahmen der Untersuchungen konnten 36 Vogelarten beim Fressen fleischiger Früchte beobachtet werden. Die Früchte von 43 Pflanzenarten (systematisch beobachtete Arten und Zufallsbeobachtungen) wurden als Nahrung genutzt. Unter den Fruchtkonsumenten erwiesen sich 8 Arten als Samenprädatoren, 6 weitere als überwiegende Fruchtfleischprädatoren. Unter den echten Ausbreitern waren Amsel, Mönchsgrasmücke, Wacholderdrossel, Singdrossel, Rotkehlchen, Misteldrossel, Gartengrasmücke und Star die quantitativ bedeutsamsten Arten. Das Nahrungsspektrum überlappte sich insbesondere bei den Rabenvögeln, dem Star und der Misteldrossel sehr stark. Überlappungen zwischen den anderen Arten waren über das ganze Jahr betrachtet gering, was auch auf phänologische Unterschiede zwischen den Vogelarten zurückzuführen ist. Ein Vergleich der Daten dieser Arbeit mit denen einer umfangreichen Arbeit aus Südeuropa zeigte eine hohe Übereinstimmung der beiden frugivoren Artengemeinschaften. Die Rangfolge der Beliebtheit von Früchten, welche in beiden Gebieten vorkamen, erwies sich als fast identisch.

Die Fruchtpräferenzen frugivorer Vögel ließen sich kaum mit einzelnen Fruchteigenschaften in Verbindung bringen. Größe, Masse, Wassergehalt, Zuckergehalt, Fettgehalt, Proteingehalt und pH-Wert des Fruchtfleisches sowie die Anzahl der Samen in der Frucht erwiesen sich - isoliert betrachtet - nicht als signifikante Faktoren bei der Fruchtwahl. Dieses Ergebnis steht in gewissem Widerspruch zur Theorie des optimalen Nahrungserwerbs, nach der profitable

Früchte bevorzugt werden sollten, womit der Gehalt an Makronährstoffen als signifikanter Faktor zu erwarten gewesen wären. Allerdings wiesen über das ganze Jahr hinweg betrachtet nicht gefressene Früchte einen signifikant höheren Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen (Summe aus Tanninen, Saponinen, cyanogenen Glykosiden und Alkaloiden) auf als von Vögeln gefressene Früchte. Außerdem fraßen kleinere Vögel seltener größere Früchte als dies größere Vogelarten taten. Die Fruchtwahl wurde stark von Habitatfaktoren beeinflusst, denn Nahrungspflanzen im Waldesinneren wurden im Vergleich zu halboffen oder offen stehenden Pflanzen nur sehr selten von Frugivoren besucht. Zur Erklärung der Fruchtpräferenzen wird in dieser Arbeit ein Modell entworfen, welches auf der Annahme beruht, dass Fett und Zucker positive Faktoren bei der Fruchtwahl darstellen, sekundäre Pflanzenstoffe jedoch negative. Ein in dieser Arbeit entworfenes Punktemodell zeigt, dass sich sowohl über das ganze Jahr hinweg betrachtet als auch bei einer nach Jahreszeiten differenzierten Betrachtung diese Hypothese als sehr gutes Erklärungsmodell für die Fruchtpräferenzen frugivorer Vögel eignet.

Kleinräumige Analysen der Habitatwahl häufiger frugivorer Vogelarten zeigten, dass diese an Orten (100 m x 100 m große Rasterfelder, die auf die Untersuchungsflächen projiziert wurden), an denen präferierte Früchte vorkamen, signifikant häufiger auftraten. Allerdings konnte gezeigt werden, dass diese Vogelarten meist genau die selben Orte auch im Frühling bevorzugten, obwohl zu dieser Jahreszeit keine Früchte vorhanden waren. Frugivore Vögel stellen demnach zur Reifezeit der Früchte ihre Habitatwahl nicht grundlegend um.

Frugivore Vogelarten wiesen deutliche Unterschiede in ihrer Qualität als Ausbreiter auf, denn das potenzielle Ausbreitungsmuster war interspezifisch verschieden. So lagen die im Mittel nach dem Nahrungserwerb zurückgelegten Distanzen zwischen 2 m beim Rotkehlchen und 50 m bei der Rabenkrähe, der Misteldrossel und der Wacholderdrossel. Ebenso unterschieden sich die Aufenthaltsdauer in der Nahrungspflanze und das nach dem Nahrungserwerb aufgesuchte Habitat interspezifisch. Vogelarten, die sich nach dem Nahrungserwerb weiter von der Nahrungspflanze entfernten, verweilten signifikant länger in der Nahrungspflanze und suchten signifikant häufiger offene Habitate auf. Außerdem waren diese Arten schwerer. Vor dem Hintergrund dieser Ergebnisse wird die Existenz von drei unterschiedlichen Ausbreitergilden diskutiert, die als "Fern- und Offenlandausbreiter", "Nah- und Buschlandausbreiter" und "intermediäre Gruppe" bezeichnet werden.

Es wird diskutiert, ob der beschriebene Mutualismus durch Koevolution entstanden sein könnte. Gegen eine - wenn auch nur diffuse - Koevolution sprechen gewichtige Argumente, wie die erfolgreiche Interaktion zwischen autochthonen und eingeführten Arten. Es wird folgende Hypothese favorisiert: Nach dem Ende der letzten Eiszeit haben frugivore Vögel nur Pflanzen mit präferierten Früchten die Einwanderung in die ehemalige Tundra ermöglicht. Aus dem mediterranen Artenpool gelangten so nur Pflanzen nach Mitteleuropa, die mit den hier vorkommenden Vögeln erfolgreich interagieren. Adaptionen beider Partner aneinander sind aber wahrscheinlich. Insbesondere die Reifephänologie könnte durch den selektiven Druck der Ausbreiter beeinflusst worden sein. Es wird vermutet, dass sekundäre Pflanzenstoffe im Fruchtfleisch zwar einen Schutz vor Pathogenen bieten, aber auf Vögel eine unerwünschte Wirkung als Deterrenzien haben (Bestätigung der "Defence Trade-off"-Hypothese). Die komplexen klimatischen Unterschiede zu verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenen Habitaten lassen allerdings keine einfachen Erklärungsmodelle zur Komposition der Fruchtchemie (z. B. "Removal Rate"-Hypothese, "Nutrient Toxin"-Hypothese) zu.

## Summary

Frugivorous birds and ornithochorous plants interact in a mutualistic way, since these birds eat the pulp but do not destroy the seeds. As a result, birds disperse their feeding plants. The results of earlier studies concerning the factors, which affect the fruit choice of birds, are often contradictory. It is not clear if the fruit choice follows the optimal diet theory, for example. The role of secondary plant compounds in the birds' fruit preferences have rarely been examined. Likewise, we know just a few about the disperser quality of different bird species. The question whether this bird-plant interaction could be a result of coevolution is still discussed controversially.

It was the aim of this study to examine the interaction between frugivorous birds and ornithochorous plants in central Europe. The following questions built the frame of the study:

1. Which birds eat which fruits during which season?
2. Which factors influence the fruit preferences of frugivorous birds?
3. Do frugivorous birds differ in their disperser quality?
4. Are habitat choices of frugivorous birds influenced by the fruit supply of the landscape?
5. Could the bird-plant mutualism be a result of coevolution?

To examine these questions, standardised observations of 480 fruiting plants of 38 species were performed between 01.06.1997 and 31.12.1999. Study area was the northern part of the federal state Hesse. Additionally, birds and fruits were counted on three 50 ha large areas of different habitat types. The chemistry and morphometry of fruits, which had been collected in the study area, were analysed in a laboratory.

Thirty-six different bird species ate fleshy fruits. The fruits of 43 plant species (systematically and accidental records are taken into account) have been eaten by birds. Eight of the fruit-eating species were seed predators, 6 further species were mainly pulp predators. Amongst the legitimate dispersers, Blackbird *Turdus merula*, Blackcap *Sylvia atricapilla*, Fieldfare *Turdus pilaris*, Song Thrush *Turdus philomelos*, Robin *Erithacus rubecula*, Mistle Thrush *Turdus viscivorus*, Garden Warbler *Sylvia borin* and Starling *Sturnus vulgaris* had the biggest quantitative impact. There was a wide overlap of the frugivorous diet composition of the corvids, the starling and the mistle thrush. The overlap between the other species was low, which was at least partly caused by phenological differences of the bird species. A comparison of the results of this study with the results of a detailed study performed in southern England showed a high correspondence of the frugivore assemblages. The preference rank of fruit species, which grew in both areas, was nearly identical.

The fruit preferences of avian frugivores did not correlate with single fruit characteristics, such as fruit breadth, fruit mass, portion of water, sugar, fat or protein of the pulp, pH value of the pulp or the number of seeds per fruit. These results stand in contradiction to the optimal foraging theory, as it should be expected that fruits with a high content of macronutrients are preferred. Nevertheless, the pulp of fruits, which were not eaten by birds, had significantly higher amounts of secondary plant compounds (sum of tannins, saponins, cyanogenic glycosides and alkaloids) than the pulp of fruits which were eaten by birds. Smaller birds ate larger fruits more seldom than larger birds did. The fruit choices of avian frugivores could be plausibly explained by a simple model, which takes the content of fat and sugar (as a positive factor), and additionally the content of secondary plant compounds (as a negative factor) into account.

A small-scaled analysis of the habitat choices of abundant avian frugivores showed that these species preferred places (100 m x 100 m plots) with a high abundance of preferred fruits. But in the most cases these birds preferred exactly the same places in spring when no fruits were available. These results show that frugivorous birds do not change their principal habitat preferences during the times of fruit ripeness.

Avian frugivores differ in their post-frugivorous movement patterns and therefore in their dispersal patterns and disperser quality. The flight distance after fruit-eating varied from a mean of 2 m in the Robin and 50 m in the Carrion Crow *Corvus corone corone*, Mistle Thrush and Starling. The mean duration of a feeding visit and the post-foraging habitat varied also. Bird species, which flew over high distances after fruit eating, stayed longer in the plants for a visit, and visited more often open habitats (without or with only a few shrubs). The body mass of the latter birds was significantly higher. Based on these results, the existence of three different disperser guilds is suggested. The guilds are described as "high-distance, open-land dispersers", low-distance, shrub-land dispersers" and "intermediate group".

It is discussed whether the bird-plant interaction may be a result of coevolution. Important arguments stand against the coevolution hypothesis, even if we consider just a diffuse coevolution. For example, indigenous species interact successfully with adventive species. As the bird-plant interaction in central Europe seems to work very successfully, the following hypothesis is favoured: After the glaciations during the ice age, avian frugivores automatically dispersed only some of the plants living in the Mediterranean region to central Europe, because they preferred the fruits of these plants. This process resulted in the well-acting interactions, which can be found today. Nevertheless, it is suggested that the phenology of fruit ripening might be influenced by the selective pressure of frugivorous birds. Due to their absence at certain times in certain habitats, fruits have to be ripe when dispersers are present.

The role of secondary plant compounds in fruits is discussed. It is suggested that these compounds protect the pulp from pathogens and the seed from seed predators. The content of secondary plant compounds in the pulp must not be too high, as this could deter birds from feeding the fruits. However, the complexity of climatic and habitat-specific circumstances in central Europe does not allow to use simple models (like the removal rate model and the nutrient-toxin titration model) to explain the composition of fruit chemistry.

New insights in the possible positive role of secondary plant compounds in the fat deposition of long-distance migratory birds should lead to more intensive research in this topic. These results might also lead to new reflections about possible coevolution in the plant-bird mutualism.

## VI. Literatur

- ABE, H., SAKAGUCHI, M., KONISHI, H., TANI, T. & ARICHI, S. (1978) : The effects of saikosaponins on biological membranes. 1. The relationship between the structures of saikosaponins and haemolytic activity. *Planta Medica* 34: 160-166.
- AHMED, I., LAKHANI, M.S., GILLET, M., JOHN, A. & RAZA, H. (2001) : Hypotriglyceridemic and hypocholesterolemic effects of anti-diabetic *Momordica charantia* (karela) fruit extract in streptozotocin-induced diabetic rats. *Diabetes Res. Clin. Pract.* 51(3): 155-161.
- ALCOCK, J. (1996) : Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. Gustav Fischer; Stuttgart/Jena/New York.
- ALTMANN, J. (1974) : Observational study of behaviour; sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- APPLEBAUM, S.W. & BIRK, Y. (1979) : Saponins. In: ROSENTHAL, G.A. & JANZEN, D.H. (eds.): *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, London. S. 539-566.
- ATTELE, A.S., ZHOU, Y.P., XIE, J.T., WU, J.A., ZHANG, L., DEY, L., PUGH, W., RUE, P.A., POLONSKY, K.S. (2002) : Antidiabetic effects of *Panax ginseng* berry extract and the identification of an effective component. *Diabetes* 51(6): 1851-1858.
- AUGSPURGER, C.K. & KELLY, C.K. (1984) : Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.
- BAIRD, J.W. (1980) : The selection and use of fruits in an eastern forest. *Wilson Bull.* 92: 63-73.
- BAIRLEIN, F. (1981) : Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln: Beschreibung und Deutung der Verteilungsmuster von ziehenden Kleinvögeln in verschiedenen Biotopen und Stationen des "Mettgau - Reit - Illmitz - Programmes". *Ökol. Vögel* 3: 7-137.
- BAIRLEIN, F. (1982) : Vogelkirschen und Schneebeeren als Nestlingsnahrung bei Garten- und Mönchsgrasmücke (*Sylvia borin* und *Sylvia atricapilla*). *Vogelwelt* 103: 230-231.
- BAIRLEIN, F. (1990 a) : Nutrition and food selection in migratory birds. In: GWINNER, E. (Hrsg.): *Bird Migration*. Springer; Berlin.
- BAIRLEIN, F. (1990 b) : Zur Nahrungswahl der Gartengrasmücke *Sylvia borin*: Ein Beitrag zur Bedeutung der Frugivorie bei omnivoren Singvögeln. *Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol., Bonn 1988*: 103-110.
- BAIRLEIN, F. (1991) : Nutritional adaptations to fat deposition in the long-distance migratory Garden Warbler *Sylvia borin*. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*: 2149-2158.

- BAIRLEIN, F. (1993) : Adaptive Bedeutung saisonaler Frugivorie bei omnivoren Singvögeln. Jber. Institut Vogelforschung 1: 16-17.
- BAIRLEIN, F. (1996 a) : Fruit-Eating in Birds and Its Nutritional Consequences. Comp. Biochem. Physiol. 113A(3): 215-224.
- BAIRLEIN, F. (1996 b) : Ökologie der Vögel. Physiologische Ökologie - Populationsbiologie - Vogelgemeinschaften - Naturschutz. Gustav Fischer; Stuttgart/Lübeck/Jena/Ulm.
- BAIRLEIN, F. (2002) : How to get fat: nutritional mechanisms of seasonal fat accumulation in migratory songbirds. Naturwissenschaften 89: 1-10.
- BAIRLEIN, F. & GWINNER, E. (1994) : Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. Ann. Rev. Nutr. 14: 187-215.
- BAIRLEIN, F. & HAMPE, A. (1998) : Von Vögeln und Früchten - Neues zu einem alten Thema. Orn. Mitt. 50 (8/9): 205-217.
- BAIRLEIN, F. & SIMONS, D. (1992) : Fett durch Früchte: Neues zur zugzeitlichen Fettdeposition der Gartengrasmücke, *Sylvia borin* (AVES). Verh. Dtsch. Zool. Ges., 85. Jahresversammlung in Kiel (1992): 133.
- BARNEA, A.J., HARBORNE, B. & PANNELL, C. (1993) : What parts of fleshy fruits contain secondary compounds toxic to birds and why? Biochemical Systematics and Ecology 21: 421-429.
- BARNEA, A., YOM-TOV, Y. & FRIEDMAN, J. (1990) : Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. Oikos 57: 222-228.
- BARNEA, A., YOM-TOV, Y. & FRIEDMAN, J. (1992) : Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. Acta Oecologia 13: 209-219.
- BASS, D.A. (1990) : Dispersal of an introduced shrub (*Crataegus monogyna*) by the brush-tailed possum (*Trichosurus vulpecula*). Aust. J. Ecol. 15: 227-229.
- BECKER, W., FREDE, A. & LEHMANN, W. (1996) : Pflanzenwelt zwischen Eder und Diemel - Flora des Landkreises Waldeck-Frankenberg mit Verbreitungsatlas. Naturschutz in Waldeck-Frankenberg 5. Bing; Korbach.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. (1991) : Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Birkhäuser; Basel/Boston/Berlin.
- BERG, R.Y. (1983) : Plant distribution as seen from plant dispersal: General principles and basic modes of plant dispersal. Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg 7: 13-36.
- BERTHOLD, P. (1976 a) : Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. J. Orn. 117: 145-209.
- BERTHOLD, P. (1976 b) : Der Seidenschwanz *Bombycilla garrulus* als frugivorer Ernährungsspezialist. Experientia 32: 1445.

- BERTHOLD, P. (1976 c) : Über den Einfluss der Nestlingsnahrung auf die Jugendentwicklung, insbesondere auf das Flügelwachstum, bei der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*). Vogelwarte 28: 257-263.
- BERTHOLD, P. (1977) : Über die künstliche Aufzucht junger Amseln mit Beeren des Efeus. Vogelwarte 29: 110-113.
- BETTMANN, H. (1953) : Schneeballbeeren als Vogelnahrung. Orn. Mitt. 5(11): 214.
- BEZZEL, E. & PRINZINGER, R. (1990) : Ornithologie. Ulmer; Stuttgart.
- BIEBACH, H. (1998): Phenotypic organ flexibility in garden warblers *Sylvia borin* during long-distance migration. J. Avian Biol. 29: 529-535.
- BIERLI, W. (1938) : Schaden an Kirschen durch Amseln. Orn. Beob. 36: 40-41.
- BLAKE, J. G. & HOPPE, W. G. (1986) : Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. Auk 103: 328-340.
- BODDY, M. (1991) : Some aspects of frugivory by bird populations using coastal dune scrub in Lincolnshire. Bird Study 38: 188-199.
- BÖHNING-GAESE, K. & BLEHER, B. (2000) . Einfluss von Samenverbreitung durch Vögel auf Baumpopulationen in Südafrika und Madagaskar. J. Orn. 141: 227.
- BÖHR, H.-J. (1953) : Schneeballbeeren als Winternahrung unserer Vögel. Orn. Mitt. 5: 230.
- BONN, S. & POSCHLOD, P. (1998) : Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Quelle & Meyer; Wiesbaden.
- BOROWICZ, V.A. (1988) : Do vertebrates reject decaying fruit? An experimental test with *Cornus amomum* fruits. Oikos 53: 74-78.
- BOROWICZ, V.A. & STEPHENSON, A.G. (1985) : Fruit composition and patterns of fruit dispersal of two *Cornus* spp.. Oecologia 67: 435-441.
- BRENSING, D. (1977) : Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. Vogelwarte 29: 44-56.
- BUCHHOLZ, R. & LEVEY, D.J. (1990) : The evolutionary triad of microbes, fruits, and seed dispersers: an experiment in fruit choice by cedar waxwings, *Bombycilla cedrorum*. Oikos 59: 200-204.
- BUCHMAN, S.L. & NABHAN, G.P. (1996) : The forgotten pollinators. Island Press; Washington.
- BURGER, A.E. (1987) : Fruiting and frugivory of *Cornus canadensis* in boreal forest in Newfoundland. Oikos 49: 3-10.

- BURCKHARDT, D. (1982) : Birds, Berries and UV. A Note on some Consequences of UV-Vision in Birds. *Naturwissenschaften* 69: 153-157.
- BURCKHARDT, D. (1996) : Die Ultraviolett-Tüchtigkeit des Vogelauges und einige Konsequenzen. *Naturwissenschaften* 83: 492-497.
- BURCKHARDT, D. & MAIER, E. (1989) : The spectral sensitivity of a passerine bird is highest in the UV. *Naturwissenschaften* 76: 82-83.
- BUSTAMANTE, R.O., GREZ, A.A., SIMONETTI, J.A., VÁSQUEZ, R.A. & WALKOWIAK, A.M. (1993) : Antagonistic effects of frugivores on seeds of *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Lauraceae): consequences on seedling recruitment. *Acta Oecologia* 14: 739-745.
- BUSTAMANTE, R.O., SIMONETTI, J.A. & MELLA, J.E. (1992) : Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. *Acta Oecologia* 13: 203-208.
- CARON, C., HOIZEY, M.J., LE MEN-OLIVIER, C., MASSIOT, G., ZECHES, M., CHOISY, C., LE MAGREX, E. & VERPOORTE, R. (1988) : Antimicrobial and antifungal activities of quasi-dimeric and related alkaloids. *Planta Medica* 5: 409-412.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1993) : Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio* 107/108: 75-84.
- CIPOLLINI, M.L. (2000) : Secondary metabolites of vertebrate-dispersed fruits: evidence for adaptive functions. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73: 412-440.
- CIPOLLINI, M.L. & LEVEY, D.J. (1997 a) : Antifungal activity of *Solanum* fruit glycoalkaloids: implications for frugivory and seed dispersal. *Ecology* 78: 799-809.
- CIPOLLINI, M.L. & LEVEY, D.J. (1997 b) : Why are some fruits toxic? Glycoalkaloids in *Solanum* and fruit choice by vertebrates. *Ecology* 78: 782-798.
- CIPOLLINI, M.L. & LEVEY, D.J. (1997 c) : Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *Am. Nat.* 150: 346-372.
- CIPOLLINI, M.L. & LEVEY, D.J. (1998) : Secondary Metabolites as Traits of Ripe Fleshy Fruits: A Response to Eriksson and Ehrlén. *Am. Nat.* 152: 908-911.
- CIPOLLINI, M.L. & STILES, E.W. (1992) : Relative risks of microbial rot for fleshy fruits: significance with respect to dispersal and selection for secondary defense. *Advances in Ecological Research* 23: 35-91.
- CIPOLLINI, M.L. & STILES, E.W. (1993) : Fruit rot, antifungal defense, and palatability of fleshy fruits for frugivorous birds. *Ecology* 74: 751-762.
- CLERGEAU, P. (1992) : The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. *Acta Oecologia* 13: 679-686.
- CODY, M.C. (1978) : Resource allocation patterns in Palaearctic warblers. *Fortschr. Zool.* 25: 223-234.

- CONN, E.E. (1979) : Cyanide and cyanogenic glycosides. In: ROSENTHAL, G.A. & JANZEN, D.H. (eds.): Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press; London. S. 387-412.
- CORK, S.J. & KROCKENBERGER, A.K. (1991) : Methods and pitfalls of extracting condensed tannins and other phenolics from plants: insights from investigations on *Eucalyptus* leaves. J. Chem. Ecol. 17: 123-134.
- CREUTZ, G. (1953) : Beeren und Früchte als Vogelnahrung. Beitr. Vogelk. 3: 91-103.
- CUADRADO GUTERREZ, M. (1988) : Winter foraging behaviour of Blackcap and Sardinian Warbler in a Mediterranean scrubland. Ardea 76: 107-110.
- DEBUSSCHE, M. (1985) : Rôle des oiseaux disséminateurs dans la germination des graines de plantes à fruits charnus en région méditerranéenne. Acta Oecologia 6: 365-374.
- DEBUSSCHE, M., ESCAREÉ, J. & LEPART, J. (1982) : Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards. Vegetatio 48: 255-266.
- DEBUSSCHE, M. & ISENMANN, P. (1983) : La consommation des fruits chez quelques Fauvettes méditerranéennes (*Sylvia melanocephala*, *S. cantillans*; *S. hortensis* et *S. undata*) dans la région de Montpellier (France). Alauda 51: 302-308.
- DEBUSSCHE, M. & ISENMANN, P. (1989) : Fleshy fruit characters and choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. Oikos 56: 327-338.
- DEBUSSCHE, M. & ISENMANN, P. (1994) : Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. Oikos 69: 414-426.
- DEBUSSCHE, M. & LEPART, J. (1992) : Establishment of woody plants in mediterranean old fields: opportunity in space and time. Landscape Ecology 6(3): 133-145.
- DENSLOW, J.S. & MOERMOND, T.C. (1982) : The Effect of Accessibility on Rates of Fruit Removal from Tropical Shrubs: An Experimental Study. Oecologia 54: 170-176.
- DIEBERGER, J. (1982) : Zoologische Komponente bei der Infektion und Verbreitung der Eichenmistel - vorläufige Ergebnisse. Veröff. Inst. Waldbau Univ. Bodenkultur Wien.
- DOCTERS VAN LEEUWEN, W.M. (1954) : On the biology of some Loranthaceae and the role birds play in their life-history. Beaufortia 4: 105-208.
- DOERBECK, F. (1966) : Aufzuchtfutter der Kohlmeise (*Parus major*) bei Erst- und Zweitbrut. Vogelwelt 87: 87-88.
- EHLÉN, J. & ERIKSSON, O. (1993) : Toxicity in fleshy fruits - a non-adaptive trait? Oikos 66: 107-113.
- ELLENBERG, H. (1996) : Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer; Stuttgart.

- ENGLUND, R. (1993) : Fruit removal in *Viburnum opulus*: copious seed predation and sporadic massive seed dispersal in a temperate shrub. *Oikos* 67: 503-510.
- EPPRECHT, W. (1964) : Fütterungsbeobachtungen bei einer Brut des Grauschnäppers. *Orn. Beob.* 61: 137-139.
- ERIKSSON, K. & NUMMI, H. (1982) : Alcohol accumulation from ingested berries and alcohol metabolism in passerine birds. *Ornis Fennica* 60: 2-9.
- ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. (1998) : Secondary Metabolites in Fleshy Fruits: Are Adaptive Explanations Needed? *Am. Nat.* 152: 905-907.
- ESTRADA, A. & FLEMING, T. H. (Hrsg.) (1986) : Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers; Dordrecht.
- ETTINGER, A.O. & KING, J.R. (1981) : Consumption of Green Wheat Enhances Photostimulated Ovarian Growth in White-crowned Sparrows. *Auk* 98: 832-834.
- EUROPÄISCHES ARZNEIBUCH (1999). Dt. Apotheker Verlag, Stuttgart.
- EYRE DICKINSON, J.C. (1992) : Great Grey Shrike eating hawthorn berries. *Brit. Birds* 85: 315.
- FAVEL, A., STEINMETZ, M.D., REGLI, P., VIDAL-OLLIVIER, E., ELIAS, R. & BALANSARD, G. (1993) : In vitro antifungal activity of triterpenoid saponins. *Planta Medica* 60: 50-53.
- FEWELL, A.M. & RODDICK, J.G. (1993) : Interactive antifungal activity of the glykoalkaloids  $\alpha$ -Solanine and  $\alpha$ -Chaconine. *Biochemistry* 33: 323-328.
- FLADE, M. (1994) : Die Brutvogelgemeinschaften Mittel- und Norddeutschlands. Grundlagen für den Gebrauch vogelkundlicher Daten in der Landschaftsplanung. IHW-Verlag; Eching.
- FLEMING, T.H. & ESTRADA, A. (Hrsg.) (1993) : Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer; Dordrecht.
- FOSTER, M.S. (1990) : Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit-trees. *Condor* 92: 844-854.
- FUENTES, M. (1994) : Diets of fruit-eating birds: What are the causes of interspecific differences? *Oecologia* 97: 134-142.
- FUENTES, M. (1995) : How specialized are fruit-bird interactions? Overlap of frugivore assemblages within and between plant species. *Oikos* 74: 324-330.
- FUTUYAMA, D.J. (1979) : *Evolutionary Biology*. Sinauer; Sunderland.
- GARCÍA, D., ZAMORA, R., GÓMEZ, J.N. & HODAR, J.A. (1999): Bird rejection of unhealthy fruits reinforces the mutualism between juniper and its avian dispersers. *Oikos* 85: 536-544.

- GARDIAZABAL Y PASTOR, A. (1990) : Untersuchungen zur Ökologie rastender Kleinvögel im Nationalpark von Doñana (Spanien): Ernährung, Fettdeposition, Zugstrategie. Diss. Univ. Köln.
- GARGIULLO, M.B. & STILES, E.W. (1991) : Chemical and nutritional differences between two bird-dispersed fruits: *Ilex opaca* and *Ilex verticillata*. J. Chem. Ecol. 17: 1091-1106.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.-M.; QURIS, R., FEER, F., SOURD, C.; DECOUX, J.-P., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARD, C., HECKETSWEILER, P., MOUNGAZI, A., ROUSSILHON, C. & THIOLLAY, J.-M. (1985) : Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. Oecologia 65: 324-337.
- GERITZ, S.A.H., DE JONG, T.J. & KLIMKHAMER, P.G.L. (1984) : The efficacy of dispersal in relation to safe site area and seed production. Oecologia 62: 219-221.
- GILARDI, J.D., DUFFEY, S.S., MUNN, C.A. & TELL, L.A. (1999) : Biochemical functions of geophagy in parrots: detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects. J. Chem. Ecol. 25: 897-922.
- GIOER, J.B. (1995) : The chemistry of fungal antagonism and defense. Can. J. Bot. 73: 1265-1274.
- GITHIRU, M, LENS, L., BENNUR, L.A. & OGOL, C.P.K.O. (2002): Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. Oikos 96: 320-330.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1965-97) : Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 1-14. Frankfurt a. M./Wiesbaden.
- GOLDSTEIN, W.S. & SPENCER, K.C. (1985) : Inhibition of cyanogenesis by tannins. J. Chem. Ecol. 11: 847-858.
- GÖRNER, M. (1969) : Gartenbaumläufer frißt Heidelbeeren. Falke 16: 247.
- GRAY, A.M., ABDEL-WAHAB, Y.H.A. & FLATT, P.R. (2000) : The traditional plant treatment, *Sambucus nigra* (elder), exhibits insulin-like and insulin-releasing actions in vitro. J. Nutrition 130: 15-20.
- GREEN, D.S. (1983) : The efficacy of dispersal in relation to safe site density. Oecologia 56: 356-358.
- GREENWOOD, J.J.D. (1985) : Frequency-dependent selection by seed-predators. Oikos 44: 195-210.
- GREIG-SMITH, P.W. & WILLSON, M.F. (1985) : Influences of seed size, nutrient composition and phenolic content on preferences of bullfinches feeding in ash trees. Oikos 44: 47-54.
- GRUNICKE, U. (1996) : Populations- und ausbreitungsbiologische Untersuchungen auf Weinbergsbrachen am Keuperstufenrand des Remstals. Diss. Bot. 261; Cramer; Berlin.

- GRÜNWELLER, S., SCHRÖDER, E. & KESSELMEIER, J. (1990) : Biological activities of Furostanol Saponins from *Nicotiana tabacum*. *Phytochemistry* 29: 2485-2490.
- GUGLIELMO, C.G., KARASOV, W.H. & JAKUBAS, W.J. (1996) : Nutritional costs of a plant secondary metabolite explain selective foraging by Ruffed Grouse. *Ecology* 77(4): 1103-1115.
- GUITIÁN, J., FUENTES, M., BERMEJO, T. & LÓPEZ, B. (1992) : Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. *Oikos* 63: 125-130.
- HAAS, V. (1980) : Ethologische und ökologische Untersuchungen an süddeutschen Wacholderdrosseln (*Turdus pilaris* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Koloniebrütens. Diss. Univ. Tübingen.
- HAGERMAN, A.E. (1987) : Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *J. Chem. Ecol.* 13: 437-449.
- HAGERMAN, A.E. (1988) : Extraction of tannin from fresh and preserved leaves. *J. Chem. Ecol.* 14: 453-461.
- HAMPE A. & BAIRLEIN, F. (1999) : Starke phänotypische Differenzierungen in disjunkten Populationen des Faulbaums (*Frangula alnus*; Rhamnaceae): Resultat seiner postglazialen Wiederbesiedlung Mitteleuropas? *Verh. Ges. Ökol.* 29: 1-6.
- HÄNSEL, R. (1980) : Pharmazeutische Biologie. Springer-Verlag; Berlin/Heidelberg/New York.
- HARBORNE, J.B. (1973) : *Phytochemical Methods*. Chapman and Hall; London.
- HARBORNE, J.B. & TURNER, B.L. (1984) : *Plant Chemosystematics*. Academic Press; London.
- HARPER, J.L. (1977) : *Population Biology of Plants*. Academic Press; London:
- HARPER, J.L., LOVELL, P.H. & MOORE, K.G. (1970) : The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356.
- HEGNAUER, R. (1986) : *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Band 7. Birkhäuser; Basel/Boston/Stuttgart.
- HERRERA, C.M. (1982) : Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- HERRERA, C.M. (1984 a) : Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65(2): 609-617.
- HERRERA, C.M. (1984 b) : A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecol. Mon.* 54: 1-23.
- HERRERA, C.M. (1984 c) : Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. *Oikos* 42: 203-210.

- HERRERA, C.M. (1985) : Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.
- HERRERA, C.M. (1986) : Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. In: ESTRADA, A. & FLEMING, T.H. (Hrsg.) : *Frugivores and seed dispersal*: 5-18. Kluwer; Dordrecht.
- HERRERA, C.M. (1987) : Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecol. Monogr.* 57: 305-331.
- HERRERA, C.M. (1988) : Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biol. J. Linn. Soc.* 35: 95-125.
- HERRERA, C.M. (1989) : Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* 55: 250-262.
- HERRERA, C.M. (1998) : Long-term dynamics of mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecol. Monogr.* 68: 511-538.
- HERRERA, C.M. & JORDANO, P. (1981) : *Prunus mahaleb* and birds: The high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Mon.* 51(2): 203-218.
- HERRERA, C.M., JORDANO, P., LÓPEZ-SORIA, L. & AMAT, J.A. (1994) : Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Mon.* 64(3): 315-344.
- HEYMER, A. (1966) : Beeren und Früchte als Vogelnahrung. *Beitr. Vogelkde.* 12: 95-102.
- HOLTHUIJZEN, A.M.A. & SHARIK, T.L. (1985 a) : The avian seed dispersal system of eastern red cedar (*Juniperus virginiana*). *Can. J. Bot.* 63: 1508-1515.
- HOLTHUIJZEN, A.M.A. & SHARIK, T.L. (1985 b) : The red cedar (*Juniperus virginiana* L.) seed shadow along a fence line. *Amer. Midl. Nat.* 113: 200-208.
- HONKAVAARA, J., KOIVULA, M., KORPIMÄKI, E., SIITARI, H. & VIITALA, J. (2002): Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos* 98: 504-510.
- HOPPE, W.G. (1987) : Pre- and post-foraging movements of frugivorous birds in an eastern deciduous forest woodland, USA. *Oikos* 49: 281-290.
- HOSTETTMANN, K., HOSTETTMANN, M. & MARSTON, A. (1991) : Saponins. In: DEY, P.M. & HARBORNE, J.B. (Hrsg.) : *Methody in Plant Biochemistry*. Vol. 7: Terpenoids. S. 435-471.
- HOWE, H.F. (1984) : Constraints on the evolution of mutualisms. *Am. Nat.* 123: 764-777.
- HOWE, H.F. (1989) : Scatter- and clump-dispersal and seedling demography. Hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.

- HOWE, H.F. & DE STEVEN, D. (1979) : Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. *Oecologia* 39: 185-196.
- HOWE, H.F. & ESTABROOK, G.F. (1977) : On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.* 111: 817-832.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. (1982) : Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- HOWE, H.F. & WESTLEY, L.C. (1988) : *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press.
- HUME, I.D. & BIEBACH, H. (1996): Digestive tract function in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*. *J. Comp. Physiol. B* 166: 388-395.
- IZHAKI, I. (1993) : Influence of nonprotein nitrogen on estimation of protein from total nitrogen in fleshy fruits. *J. Chem. Ecol.* 19: 2605-2615.
- IZHAKI, I. (2001) : The role of fruit traits in determining fruit removal in east Mediterranean ecosystems. In: LEVEY, D.J., SILVA, W.R. & GALETTI, M. (eds.): *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution, and conservation*. CABI Publishing.
- IZHAKI, I. & SAFRIEL, U.N. (1985) : Why do fleshy-fruit plants of the mediterranean scrub intercept fall- but not spring-passage of seed-dispersing migratory birds? *Oecologia* 67: 40-43.
- IZHAKI, I. & SAFRIEL, U.N. (1989) : Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibility. *Oikos* 54: 23-32.
- IZHAKI, I. & SAFRIEL, U.N. (1990) : Weight losses due to exclusive fruit diet - interpretation and evolutionary implications: a reply to Mack and Sedinger. *Oikos* 57: 140-142.
- IZHAKI, I., WALTON, P.B. & SAFRIEL, U.N. (1991) : Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *J. Ecol.* 79: 575-590.
- JANZEN, D.H. (1970) : Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104(940): 501-528.
- JANZEN, D.H. (1971) : Seed predation by animals. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- JANZEN, D.H. (1977) : Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *Am. Nat.* 111: 691-713.
- JANZEN, D.H. (1979) : New Horizons in the Biology of Plant Defenses. In: ROSENTHAL, G.A. & JANZEN, D.H. (eds.): *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press; London. S. 331-350.
- JANZEN, D.H. (1980) : When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
- JANZEN, D.H. (1985) : On ecological fitting. *Oikos* 45: 308-310.

- JANZEN, D.H. & Martin, P.S. (1982) : Neotropical anachronisms: the fruits the gomphoteres ate. *Science* 215: 19-27.
- JENNI, L., REUTIMANN, P. & JENNI-EIERMANN, S. (1990) : Recognizability of different food types in faeces and in alimentary flushes of *Sylvia* warblers. *Ibis* 132: 445-453.
- JOHNSON, R.A., WILLSON, M.F., THOMPSON, J.N. & BERTIN, R.I. (1985) : Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology* 66: 819-827.
- JORDANO, P. (1982) : Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38: 183-193.
- JORDANO, P. (1987 a) : Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- JORDANO, P. (1987 b) : Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp.. *Ibis* 129: 175-189.
- JORDANO, P. (1988) : Diet, fruit choice and variation in body condition of frugivorous Warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea* 76: 193-209.
- JORDANO, P. (1993) : Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 107/108: 85-104.
- JORDANO, P. (1995 a) : Angiosperm fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptations and constraints in plant-animal interactions. *Am. Nat.* 145: 163-191.
- JORDANO, P. (1995 b) : Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* 71: 479-491.
- JORDANO, P. & HERRERA, C.M. (1980) : The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis* 123: 502-507.
- KALDEN, G. (1975) : Beobachtungen am Seidenschwanz (*Bombycilla garrulus*) rund um den Edersee von 1959 bis 1974. *Vogelkdl. Hefte Edertal* 1: 134-145.
- KATUSIC-MALMBORG, P. & WILLSON, M.F. (1988) : Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot. *Condor* 90: 173-186.
- KITAMURA, S., YUMOTO, T., POONSWAD, P., CHUAILUA, P., PLONGMAI, K., MARUHASHI, T. & NOMA, N. (2002) : Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. *Oecologia* 133: 559-572.
- KLAUSING, O. (1974) : Die Naturräume Hessens. Hessische Landesanstalt für Umwelt; Wiesbaden.
- KOLLMANN, J. (1994) : Ausbreitungsökologie endozochorer Gehölzarten. Naturschutz-orientierte Untersuchung über die Rolle von Gehölzen bei der Erhaltung, Entwicklung und Vernetzung von Ökosystemen. Veröffentlichungen Projekt "Angewandte Ökologie" 9: 1-212.

- KOLLMANN, J. & PIRL, M. (1995) : Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland-grassland transition. *Acta Oecologia* 16: 313-329.
- KOLLMANN, J. & SCHNEIDER, B. (1997) : Effects of landscape structure on seed dispersal of fleshy-fruited species along forest edges. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* 63: 77-86.
- KRÜSI, B. O. & DEBUSSCHE, M. (1988) : The fate of flowers and fruits of *Cornus sanguinea* L. in three contrasting Mediterranean habitats. *Oecologia* 74: 592-599.
- KUPRIAN, A. (1998) : Mistelbeeren als Nahrung für Seidenschwanz und Mönchsgrasmücke. *Vogelkdl. Hefte Edertal* 24: 66-67.
- KUSANO, G., TAKAHASHI, A., SUGIYAMA, K. & NOZOE, S. (1987) : Antifungal properties of solanum alkaloids. *Chem. Pharm. Bull.* 35: 4862-4867.
- LANDMANN, A. (1987) : Zur Strukturierung, Ökologie und Jahresdynamik urban-ruraler Vogelgesellschaften der Umgebung Innsbrucks, Nordtirol. *Beitr. Naturk. Niedersachsens* 40: 202-207.
- LEPCZYK, C.A., MURRAY, K.G., WINNETT-MURRAY, K., BARTELL, P., GEYER, E. & WORK, T. (2000) : Seasonal fruit preference for lipids and sugars by American Robins. *Auk* 117: 709-717.
- LEVEY, D.J. (1987) : Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *Am Nat.* 129: 471-485.
- LEVEY, D.J. (1988) : Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monogr.* 58: 251-269.
- LEVEY, D.J. & CIPOLLINI, M.L (1999) : Effects of plant secondary metabolites on diet choice and digestion. In: ADAMS, N.J. & SLOTOW, R.H. (eds.): *Proc. 22. Int. Ornithol. Congr.*, Durban: 2208-2220. Birdlife South Africa; Johannesburg.
- LIVINGSTON, R.B. (1972) : Influence of birds, stones and soil on the establishment of pasture juniper, *Juniperus communis*, and red cedar, *J. virginiana*, in New England pastures. *Ecology* 53: 1141-1147.
- LÖHRL, H. (1957) : Zu: Kirschen als Futter für nestjunge Stare. *Orn. Mitt.* 9: 114.
- LOISELLE, B.A. (1990) : Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds : importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- LOISELLE, B.A. & BLAKE, J.G. (1991) : Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- LOISELLE, B.A. & BLAKE, J.G. (1993) : Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a neotropical lowland wet forest. *Vegetatio* 107/108: 177-189.
- LÜBCKE, W. (1980) : Mortalität, Maße und Gewichte von Wacholderdrosseln (*Turdus pilaris*) an der deutschen Nordseeküste im Februar 1978. *Beitr. Naturk. Nieders.* 33: 147-152.

- LÜBCKE, W. & FURRER, R. (1985) : Die Wacholderdrossel. Ziemsen; Wittenberg Lutherstadt.
- LUCKNER, M. (1966) : Prüfung von Drogen. Gustav Fischer; Jena.
- MACDONALD, D.W. & SMITH, H. (1990) : Dispersal, dispersion and conservation in the agricultural ecosystem. In: BUNCE, R.G.H & HOWARD, D.C. (Hrsg.): Species dispersal in agricultural habitats. Belhaven Press; London. S.18-34.
- MACK, A.L. (1990) : Is frugivory limited by secondary compounds in fruits? *Oikos* 57: 135-138.
- MACK, A.L. (2000): Did fleshy fruit pulp evolve as a defense against seed loss rather than as a dispersal mechanism? *J. Biosc.* 25 (1): 93-97.
- MACKRODT, P. (1973) : Zur Ernährung von Hausrotschwanz-Nestlingen. *Gef. Welt* 97: 150-152.
- MARTIN, F. (1978) : Jungkuckuck wurde mit Beeren gefüttert. *Falke* 25: 211.
- MCCLANAHAN, T.R. & WOLFE, R.W. (1987) : Dispersal of ornithochorous seeds from forest edges in central Florida. *Vegetatio* 71: 107-112.
- MCCLANAHAN, T.R. & WOLFE, R.W. (1993) : Accelerating Forest Succession in a Fragmented Landscape: The Role of Birds and Perches. *Conserv. Biol.* 7: 279-288.
- MCDONNELL, M.J. (1986) : Old field vegetation height and the dispersal pattern of bird disseminated woody plants. *Bull. Torrey Bot. Club* 113: 6-11.
- MCDONNELL, M.J. & STILES, E.W. (1983) : The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.
- MCKEY, D. (1975) : The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: GILBERT, L.E. & RAVEN, P.H. (eds.) : *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press; Austin. S.159-191.
- MCKEY, D. (1979) : The distribution of secondary compounds within plants. In: ROSENTHAL, G.A. & JANZEN, D.H. (eds.): *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press: London. S. 55-133.
- MCWILLIAMS, S.R., KEARNEY, S.B. & KARASOV, W.H. (2002): Diet preferences of warblers for specific fatty acids in relation to nutritional requirements and digestive capacity. *J. Avian Biol.* 33: in print.
- MEIRE, P.M. & ERVYNCK, A. (1986) : Are oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) selecting the most profitable mussels (*Mytilus edulis*)? *Anim. Behav.* 34: 1427-1435.
- MELLIGER, I. (1985/86) : Blaumerle füttert Kirschen. *Vögel der Heimat* 56: 212.

- MIURA, T., ITOH, C., IWAMOTO, N., KATO, M., KAWAI, M., PARK, S.R. & SUZUKI, I. (2001) : Hypoglycemic activity of the fruit of the *Momordica charantia* in type 2 diabetes. *J. Nutr. Sci. Vitaminol. (Tokyo)*: 47(5): 340-344.
- MLINGWA, C.O.F. (1997): Comparative feeding ecology of coexisting bulbuls in coastal Tanzania. Diss. Univ. Oldenburg.
- MOERMOND, T.C. & DENSLOW, R.S. (1983) : Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. *J. Anim. Ecol.* 52: 407-420.
- MOERMOND, T.C. & DENSLOW, J.S. (1985) : Neotropical avian frugivores: Patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Orn. Mon.* 36: 865-897.
- MÜHLENBERG, M. (1993) : Freilandökologie. Quelle & Meyer; Heidelberg/Wiesbaden.
- MÜLLER, A. (2000) : Zur Bedeutung der Vögel für die Ausbreitung von exotischen Pflanzen. Diplomarbeit ETH Zürich.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1977) : Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel; Zürich.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1986) : Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel; Zürich.
- MURPHY, M.E. & KING, J.R. (1987): Dietary discrimination by molting white-crowned sparrows given diets differing only in sulfur amino acid concentration. *Physiol. Zool.* 60: 279-289.
- MURRAY, D.E. (1986) : Seed Dispersal. Academic Press; Sydney/Orlando/San Diego/New York/Austin/London/Montreal/Tokyo/Toronto.
- MURRAY, K. G. (1988) : Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecol. Monogr.* 58: 271-298.
- MURRAY, K.G., RUSSEL, S., PICONE, C.M., WINNET-MURRAY, K., SHERWOOD, W. & KUHLMANN, M.L. (1994) : Fruit Laxatives and Seed Passage Rates in Frugivores: Consequences for Plant Reproductive Success. *Ecology* 75(4): 989-994.
- MURRAY, K.G., WINNETT-MURRAY, K., CROMIE, E.A., MINOR, M. & MEYERS, E. (1993) : The influence of seed packaging and fruit color on feeding preferences of American robins. *Vegetatio* 107/108: 217-226.
- NELSON, K.E., PELL, A.N., DOANE, P.H., GINER-CHAVEZ, B.I. & SCHOFIELD, P. (1997) : Chemical and biological assays to evaluate bacterial inhibition by tannins. *J. Chem. Ecol.* 23: 1175-1194.
- NEUENSTEIN, W. VON (1957) : Zu: Kirschen als Futter für nestjunge Stare. *Orn. Mitt.* 9: 114.
- OBERDORFER, E. (1994) : Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Ulmer; Stuttgart.

- O'BRIEN, G.M., TAYLOR, A.J. & POULTER, N.H. (1991) : Improved enzymatic assay for cyanogens in fresh and processed cassava. *J. Sci. Food Agric.* 56: 277-289.
- PERRINS, C.M. (1979) : *British Tits*. Collins; London.
- PERRINS, C. (1987) : *Vögel. Biologie, Bestimmen, Ökologie*. Parey; Hamburg/Berlin.
- PÉNZES; A. (1972) : Angaben über die Ernährung der Wacholderdrossel in Ungarn. *Aquila* 78/79: 197-198.
- PORTER, L.J. (1989) : Tannins. In DEY, P.M. & HARBORNE, J.B. (eds.) : *Methods in Plant Biochemistry*. Vol. 1: Plant Phenolics. Academic Press, London. S. 389-419.
- POTT, R. (1992): *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Ulmer; Stuttgart.
- PRATT, T.K. & STILES, E.W. (1983) : How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed : implications for seed dispersal. *Am Nat.* 122: 797-805.
- PRATT, T.K. & STILES, E.W. (1985) : The influence of fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. *Biotropica* 17: 314-321.
- PRIESNITZ, S. (1988) : Beeren- und Früchtenahrung der Vögel auf dem Südfriedhof Halle. *Falke* 35: 374-377.
- PRINZINGER, R. (1996): Alcohol resorption and alcohol degradation (ADH-activity) in the Starling (*Sturnus vulgaris*). *Verh. Dt. Zool. Ges.* 89: 174.
- PRINZINGER, R. & HAKIMI, G.H. (1996): Alkoholaufnahme und Alkoholabbau beim europäischen Star (*Sturnus vulgaris*). *J. Orn.* 137: 319-327.
- PULLIAINEN, E., HELLE, P. & TUNKKARI, P. (1981) : Adaptive radiation of the digestive system, heart and wings of *Turdus pilaris*, *Bombycilla garrulus*, *Sturnus vulgaris*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Pinicola enucleator* and *Loxia pytyopsittacus*. *Ornis Fennica* 58: 21-28.
- PYKE, G. (1984) : Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 523-575.
- REID, N. (1989) : Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70: 137-145.
- REMSEN, J.V. (JR.) & ROBINSON, S.K. (1990) : A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 144-160.
- RENNER, S. (1987) : Seed dispersal. *Progress Bot.* 49: 413-432.
- RICKLING, B. & GLOMBITZA, K.-W. (1992) : Saponins in the leaves of birch? Hemolytic dammarane triterpenoid esters of *Betula pendula*. *Planta Medica* 59: 76-79.
- RIDLEY, H.N. (1930) : *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve; Ashford, Kentucky.

- ROBBINS, C.T., HANLEY, T.A., HAGERMAN, A.E., HJELJORD, O., SCHWARTZ, C.C. & MAUTZ, W.W. (1987) : Role of tannins in defending plants against ruminants: Reduction in protein availability. *Ecology* 68: 98-107.
- ROBINSON, T. (1979) : The evolutionary ecology of alkaloids. In: ROSENTHAL, G.A. & JANZEN, D.H. (eds.): *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press; London. S. 419-448.
- ROSS, S.A., EL-KELTAWI, N.E. & MEGALLA, S.E. (1980) : Antimicrobial activity of some egyptian aromatic plants. *Fitoterapia* 51: 201-205.
- ROTH, L., DAUNDERER, M. & KORMANN, K. (1988) : *Giftpflanzen - Pflanzengifte: Vorkommen - Wirkung - Therapie / Allergische und phototoxische Reaktionen*. ecomed Verlagsgesellschaft; Landsberg/München. 3. Aufl.
- RUSCHKE, G. (1963) : Freilandbeobachtungen an Zaunkönig und Rotkehlchen im Stettbacher Tal bei Jugenheim im Naturpark Bergstraße-Odenwald. *Schr. R. Inst. Naturschutz Darmstadt* 7: 1-82
- RYBCZYNSKI, R. & RIKER, D.K. (1981) : A temperate species-rich assemblage of migrant frugivorous birds. *Auk* 98: 176-179.
- SACHS, L. (1997) : *Angewandte Statistik. Anwendung statistischer Methoden*. Springer; Berlin/Heidelberg.
- SALLABANKS, R. (1993) : Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology* 74(5): 1326-1336.
- SALLABANKS, R. & COURTNEY, P. (1993) : On fruit-frugivore relationships. Variety is the spice of life. *Oikos* 68(3): 567-570.
- SCALBERT, A. (1991) : Antimicrobial properties of tannins. *Phytochemistry* 30: 3875-3883.
- SCHAEFER, H.M. (2002): *The influence of fruit pulp chemistry on avian fruit choice*. Diss. Univ. Oldenburg.
- SCHAEFER, M. (1992) : *Ökologie*. Gustav Fischer; Jena.
- SCHMIDT, E. (1964) : Untersuchungen an einigen Holunder fressenden Singvögeln in Ungarn. *Zool. Abh.* 27: 11-28.
- SCHMIDT, V. (2002): *The role of fruit colour in avian fruit selection: an objective approach*. Diss. Univ. Oldenburg.
- SCHNEBEL, G. (1968) : Turmfalken (*Falco tinnunculus*) fressen Äpfel. *Vogelwelt* 89: 146-147.
- SCHNEIDER, G. (1985) : *Pharmazeutische Biologie*. BI-Wissenschaftsverlag; Mannheim/Wien/Zürich. 2. Aufl.

- SCHNEIDER, W. (1957) : Einige Beobachtungen über die Ernährung, besonders die Beeren- und Früchtenahrung unserer Vögel. Beitr. Vogelk. 5: 183-188.
- SCHUPP, E.W. (1993) : Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. Vegetatio 107/108: 15-29.
- SCHUSTER, L. (1930) : Über die Beerennahrung der Vögel. J. Orn. 78: 273-301.
- SCHWILCH, R. (2000): Ökophysiologie von Zugvögeln: Defizite während Langstreckenflügen und mögliche Reaktionen darauf. Orn. Beob. 97: 60-63.
- SIH, A. & CHRISTENSEN, B. (2001): Optimal diet theory: when does it work, and when does it fail? Animal Behavior 61: 379-390.
- SIIVONEN, L. (1941) : Üeber die Kausalzusammenhänge der Wanderungen beim Seidenschwanz, *Bombycilla garrulus* (L.). Ann. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo 8(6): 1-38.
- SIMONS, D. & BAIRLEIN, F. (1990) : Neue Aspekte zur zugzeitlichen Frugivorie der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). J. Orn. 131: 381-401.
- SMALLWOOD, P.D. & PETERS, W.D. (1986) : Grey squirrel food preferences: The effects of tannin and fat concentration. Ecology 67: 168-174.
- SMITH, A.J. (1975) : Invasion and ecesis of bird-disseminated woody plants in a temperate forest sere. Ecology 56: 19-34.
- SNOW, B.K. & SNOW D.W. (1984) : Long-term defend of fruit by Mistle Thrushes *Turdus viscivorus*. Ibis 126: 39-49.
- SNOW, B. & SNOW, D. (1988) : Birds and berries. T & AD Poyser; Calton, England.
- SNOW, D.W. (1971) : Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113: 194-202.
- SNOW, D.W. (1981) : Tropical Frugivorous Birds and Their Food Plants: A World Survey. Biotropica 13(1): 1-14.
- SORENSEN, A.E. (1981) : Interactions Between Birds and Fruit in a Temperate Woodland. Oecologia 50: 242-249.
- SORENSEN, A.E. (1983) : Taste aversion and frugiore preference. Oecologia 56: 117-120.
- SORENSEN, A.E. (1984) : Nutrition, energy and passage time: Experiments with fruit preference in european Blackbirds (*Turdus merula*). J. Anim. Ecol. 53: 545-557.
- STIEBEL, H. (1999) : Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*) - Beobachtungen im unteren Edertal während des milden Winters 1997/98. Vogelkdl. Hefte Edertal 25: 58-60.
- STILES, E.W. (1993) : The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. Vegetatio 107/108: 227-235.
- STRASBURGER, E. (1991) : Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Gustav Fischer; Stuttgart.

- STRUEMPF, H.M., SCHONDUBE, J.E. & MARTÍNEZ DEL RIO, C. (1999) : The cyanogenic glycoside amygdalin does not deter consumption of ripe fruit by Cedar waxwings. *The Auk* 116: 749-758.
- SUMNER, P. & MOLLON, J.D. (2000): Chromaticity as a signal of ripeness in fruits taken by primates. *The Journal of Experimental Biology* 203: 1987-2000.
- SUNKEL, W. (1950) : Rotkehlchen und Pfaffenhütchen. *Vogelwelt* 71: 161.
- TAKECHI, M., SHIMADA, S. & TANAKA, Y. (1991) : Time course and inhibition of saponin-induced hemolysis. *Planta Medica* 58: 128-130.
- TAKECHI, M. & TANAKA, Y. (1990) : Structure-activity relationships of the saponin  $\alpha$ -Hederin. *Phytochemistry* 29: 451-452.
- TAKECHI, M. & TANAKA, Y. (1995) : Haemolytic time course differences between steroid and triterpenoid saponins. *Planta Medica* 61: 76-77.
- TEMPLE, S.A. (1977) : Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science* 197: 885-886.
- THÉRY, M. (1984) : Frugivorie et comportement alimentaire du Mole noir. Mém. Diplôme Et. approfondies, Biol. compartement, Univ. Paris XII (Typoscript).
- THÉRY, M. (1989) : Consommation des fruits et dissémination des graines par le Merle noir (*Turdus merula*) en zone-per urbaine sous climat tempéré. *Acta Oecol. Appl.* 16: 271-285.
- THIEDE, W. (1995) : Sind für Menschen giftige Früchte auch für Vögel giftig? *Orn. Mitt.* 47: 115-119.
- TRAVESET, A. (1995) : Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic islands. *Acta Oecologia* 16: 171-178.
- TRAVESET, A. & WILLSON, M.F. (1997) : Effect of birds and bears on seed germination of fleshy fruited plants in temperate rainforests of south-east Alaska. *Oikos* 80: 89-95.
- THOMPSON, J.N. & WILLSON, M.F. (1979) : Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution* 33(3): 973-983.
- TSAHAR, E., FRIEDMAN, J. & IZHAKI, I. (2002): Impact on fruit removal and seed predation of a secondary metabolite, emodin, in *Rhamnus alaternus* fruit pulp. *Oikos* 99: 291-301.
- TSAI, I.-L., LIOU, Y.-F. & LU, S.-T. (1989) : Screening of isoquinoline alkaloids and their derivatives for antibacterial and antifungal activities. *Kaohsiung J. Merd. Sci.* 5: 132-145.
- TURCEK, F.J. (1961) : Oekologische Beziehungen der Vögel und Gehölze. Slovak Academy of Sciences; Bratislava.
- TYE, A. (1986) : Economics of experimentally-induced territorial defence in a gregarious bird, the Fieldfare *Turdus pilaris*. *Ornis Scand.* 17: 151-164.

- TYRVÄINEN, H. (1975) : The winter irruption of the fieldfare (*Turdus pilaris*) and the supply of rowan berries. *Ornis Fennica* 52: 23-31.
- URBANSKA, K.M. (1992) : Populationsbiologie der Pflanzen. Gustav Fischer; Stuttgart.
- VALBURG, L.K. (1992 a) : Eating infested fruits: interactions in a plant-disperser-pest triad. *Oikos* 65: 25-28.
- VALBURG, L.K. (1992 b) : Feeding preferences of common bush-tanagers for insect-infested fruits: avoidance or attraction? *Oikos* 65. 29-33.
- VAN DER PIJL, L. (1982) : Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag; Berlin/Heidelberg/New York.
- VILLALBA, J.J., PROVENZA, F.D. & BRYANT, J.P (2002): Consequences of interaction between nutrients and plant secondary metabolites on herbivore selectivity: benefits or detriments for plants? *Oikos* 97: 282-292.
- WAGNER, H. (1982) : Pharmazeutische Biologie. Drogen und ihre Inhaltsstoffe. Gustav Fischer; Stuttgart/New York.
- WAHAJ, S.A., LEVEY, D.J., SANDERS, A.K. & CIPOLLINI, M.L. (1998) : Control of gut retention time by secondary metabolites in ripe *Solanum* fruits. *Ecology* 79: 2309-2319.
- WALSBERG, G. E. (1975) : Digestive adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the eating of mistletoe berries. *Condor* 77: 169-174.
- WEINZIERL, H. (1961) : Zu: Star (*Sturnus vulgaris*) verfüttert Kirschen an Nestjunge. *Orn. Mitt.* 13: 138.
- WESTERFRÖLKE, P. (1953) : Warum meiden Vögel die Früchte des Schneeballstrauches? *Orn. Mitt.* 5: 136.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1985) : Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808-818.
- WHEELWRIGHT, N.T. & ORIANI, G.H. (1982) : Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.* 119: 402-413.
- WHELAN, C.J. & WILLSON, M.F. (1994) : Fruit choice in migrating North American birds: field and aviary experiments. *Oikos* 71: 137-151.
- WHITE, D.W. & STILES, E.W. (1992) : Bird dispersal of fruits of species introduced into eastern North America. *Can. J. Bot.* 70: 1689-1696.
- WICHTL, M. (1971) : Die pharmakognostisch-chemische Analyse. Untersuchung und Wertbestimmung von Drogen und galenischen Präparaten. Akademische Verlagsgesellschaft; Frankfurt am Main.

- WILLIAMS, P.A. & KARL, B.J. (1996) : Fleshy fruits of indigenous and adventive plants in the diets of birds in forest remnants, Nelson, New Zealand. *N. Z. J. Ecol.* 20: 127-145.
- WILLSON, M.F. & COMET, T. (1993) : Food choices by northwestern crows: experiments with captive, free-ranging and hand-raised birds. *Condor* 95: 596-615.
- WILLSON, M.F., GRAFF, D.A. & WHELAN, C.J. (1990) : Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *Condor* 92(3): 545-555.
- WILLSON, M.F. & MELAMPY, M.N. (1983) : The effect of bicolored fruit displays on fruit removal by avian frugivores. *Oikos* 41: 27-31.
- WILLSON, M.F. & WHELAN, C.J. (1990 a) : The evolution of fruit color in fleshy fruited plants. *Am. Nat.* 136: 790-809.
- WILLSON, M.F. & WHELAN, C.J. (1990 b) : Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.
- WILLSON, M.F. & WHELAN, C.J. (1993) : Variation of dispersal phenology in a bird-dispersed shrub, *Cornus drummondii*. *Ecol. Monogr.* 63: 151-172.
- WINK, M., HOFER, A., BILFINGER, M. ENGLERT, E., MARTIN, M. & SCHNEIDER, D. (1993): Geese and dietary allelochemicals food palatability and geophagy. *Chemoecology* 4: 93-107.
- WITMER, M.C. (1996) : Annual diet of Cedar Waxwing based on U.S. Biological Survey records (1885-1950) compared to diet American Robin: contrasts in dietary patterns and natural history. *Auk* 113: 123-126.
- WITMER, M.C. & CHEKE, A.S. (1991) : The dodo and the tambalocoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos* 61: 133-137.
- YARRANTON, G.A. & MORRISON, R.G. (1974) : Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *J. Ecol.* 62: 417-428.
- ZIMMERLI, E. (1985/86) : Beeren als Vogelnahrung. *Vögel der Heimat* 56: 110-115.

## VII. Anhang

Tab.: Beobachtungszeit (Stunden pro Jahreszeit) an fruchtenden endozoochoren Pflanzenarten.

Tab.: Totals (hours per season) of standardised observations at fruiting plants with fleshy fruits.

	Frühling spring	Sommer summer	Herbst autumn	Winter winter
<i>Actaea spicata</i>		3		
<i>Amelanchier lamarckii</i>		18		
<i>Arum maculatum</i>		3		
<i>Berberis vulgaris</i>				12
<i>Bryonia dioica</i>			3	
<i>Callicarpa japonica</i>				3
<i>Cornus sanguinea</i>			60	18
<i>Cotoneaster franchettii</i>		18		
<i>Crataegus monogyna</i>			108	12
<i>Crataegus oxyacantha</i>			6	
<i>Euonymus europaea</i>			12	
<i>Fragaria vesca</i>		6		
<i>Frangula alnus</i>		33	9	
<i>Hedera helix</i>	24			
<i>Ligustrum vulgare</i>			9	36
<i>Lonicera xylosteum</i>		75	6	
<i>Lonicera periclymenum</i>		6		
<i>Malus domestica</i>			6	9
<i>Paris quadrifolia</i>		9		
<i>Prunus avium</i>		42		
<i>Prunus avium duralis</i>		3		
<i>Prunus padus</i>		3		
<i>Prunus domestica</i>			9	
<i>Prunus serotina</i>			12	
<i>Prunus spinosa</i>			15	3
<i>Rhamnus cathartica</i>			99	
<i>Ribes rubrum</i>		36		
<i>Rosa canina</i>			54	120
<i>Rubus fruticosus</i>		3	12	
<i>Rubus ideaus</i>		18		
<i>Sambucus nigra</i>		12	117	
<i>Sambucus racemosa</i>		93		
<i>Sorbus aria</i>			6	
<i>Sorbus aucuparia</i>		60	36	
<i>Sorbus torminalis</i>			6	
<i>Taxus baccata</i>			9	
<i>Viburnum lantana</i>		3		
<i>Viburnum opulus</i>	3		33	33
<i>Viscum album</i>	48			48

# Curriculum Vitae

Holger Stiebel

Adresse:  
Ligusterweg 54  
60433 Frankfurt am Main

## Persönliche Angaben

Geburtsdatum	19.12.1968
Geburtsort	Bad Wildungen
Familienstand	ledig

## Schulbildung

05.08.1975 - 31.07.1979	Grundschule Edertal
01.08.1979 - 31.07.1985	Gesamtschule Edertal
01.08.1985 - 31.07.1988	Gustav-Stresemann-Gymnasium Bad Wildungen; Abschluss: Abitur

## Wehrdienst

01.01.1989 - 31.03.1990	Wehrdienst in Fritzlar
-------------------------	------------------------

## Ausbildung

01.10.1990 - 29.10.1996	Biologiestudium an der Georg-August-Universität Göttingen; Abschluss: Diplom
seit 01.04.1997	Promotionsstudium an der Carl-von-Ossietzky-Universität Oldenburg

## Berufliche Tätigkeit

01.01.2000 - 30.06.2000	Betreuung der Kreisgeschäftsstelle von Naturschutzbund Deutschland (NABU) und Hessischer Gesellschaft für Ornithologie und Naturschutz (HGON) in Korbach
01.07.2000 - 30.06.2001	Redaktionsmitarbeiter in einem medizinischen Fachverlag (pmi Verlag AG, Frankfurt am Main) als Verlagspraktikant
seit 01.07.2001	Clinical Research Associate in einem Institut für klinische Forschung (IMFORM GmbH, Darmstadt)

## Sonstige Tätigkeiten

seit 1984	Verbandsarbeit als Mitglied im Naturschutzbund Deutschland (NABU) und in der Hessischen Gesellschaft für Ornithologie und Naturschutz (HGON); Auszeichnung mit dem Jugend- Naturschutzpreis des Landkreises Waldeck-Frankenberg 1991
01.08.1988 - 31.12.1989	Grünlandkartierung im Rahmen eines HGON-Projektes
01.04.1990 - 30.09.1990	Anfertigung eines naturschutzfachlichen Gutachtens; Mitarbeit an der Avifauna "Vogelwelt zwischen Eder und Diemel" als Autor von Artkapiteln
01.08.1994 - 31.12.1994	Wissenschaftliche Hilfskraft im Zoologischen Museum Göttingen; Aufgaben: EDV-Inventarisierung von Sammlungsmaterial
01.11.1996 - 31.12.1996	Mitarbeit an der Flora "Pflanzenwelt zwischen Eder und Diemel"

Holger Stiebel

Frankfurt am Main, 12.05.2003

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, dass ich die Dissertation selbstständig verfasst und nur die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Oldenburg, im Mai 2003

Holger Stiebel