

Vogelwarte 46, 2008: 1 – 23  
© DO-G, IFV, MPG 2008

# Frugivorie mitteleuropäischer Vögel I: Nahrung und Nahrungserwerb

Holger Stiebel & Franz Bairlein

---

Stiebel H & Bairlein F: Frugivory in central European birds I: Diet selection and foraging. *Vogelwarte* 46: 1 – 23.

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. During this time 480 fruiting plants out of 38 plant species have been observed with standardised methods. The observations were undertaken in the northern part of the federal state of Hesse. Additional bird and fruit censuses were performed in different habitat types.

Thirty-six bird species ate fleshy fruits and 34 plant species offered these birds fleshy fruits as nutrition. During coincidental observations, the fleshy fruits of 9 additional plant species could be identified as bird food. Eight of the 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 (28.8 % of all observations). The duration of a feeding visit varied interspecificly. 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, whether 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 bird species. This was partly caused by different plant species assemblages in the two areas. Nevertheless, rank of preference of fruits, which can be found in both areas, is very similar. The two frugivorous bird communities corresponded very well.

✉ HS: Huswertstraße 19, D-60435 Frankfurt am Main, E-Mail: hstiebel@compuserve.com

FB: Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, An der Vogelwarte 21, D-26386 Wilhelmshaven, E-Mail: franz.bairlein@ifv.terramare.de

---

## 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 (zur Definition des Begriffes „Frugivorie“ und ausbreitungsbiologischer

Begriffe: s. Glossar). 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 (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 (Schuster 1930; Creutz 1953; 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 frei lebender Vögel wurden intensiv im Mittelmeergebiet betrieben, nämlich in Spanien (Herrera 1982, 1984

a, 1984 b; Jordano 1988; Gardiazabal y Pastor 1990; Fuentes 1994), Südfrankreich (Debussche & Isenmann 1983, 1989; Debussche 1985) und Israel (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 (Brensing 1977).

## Glossar

### Ausbreitung

Der Begriff „Ausbreitung“ (engl. dispersal) bezeichnet die Vergrößerung des Siedlungsareals einer Population (Schaefer 1992). Bonn & Poschlod (1998) geben 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).

### Endozoochorie

Ausbreitung durch den Kot von Tieren nach Darmpassage (nach Bonn & Poschlod 1998).

### Frugivorie

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

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, 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 & Prinzing 1990; Bairlein 1996)

### Mutualismus

„Mehr oder weniger regelmäßige Beziehungen zwischen verschiedenen Arten, die für beide Teile vorteilhaft oder existenzleichternd, aber nicht lebensnotwendig sind“ (Schaefer 1992). Die Samensausbreitung durch Tiere ist ein klassisches Beispiel für einen Mutualismus.

### Ornithochorie

Ausbreitung durch Vögel (Bonn & Poschlod 1998).

### Nahrungsökologische Nischenüberlappung

Nutzen zwei Arten dieselbe lebenswichtige, limitierte 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 (Schaefer 1992; Bairlein 1996).

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 überwinternde 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).

### Die Nahrungserwerbstechnik als bedeutender Faktor in der Vogel-Pflanze-Beziehung

Die Bearbeitung der Frucht im Schnabel bestimmt die Art der Interaktion zwischen Früchte fressenden Vögeln und endozoochoren 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. Da demnach die Nah-

rungerwerbstechnik über die Art des Bisystems zwischen Vögeln und endozoochoren Pflanzen entscheidet, erscheint auch die Erfassung des Verhaltens einer Vogelart beim frugivoren Nahrungserwerb wichtig.

### Ziel der Arbeit

Ziel der Arbeit ist eine systematische, standardisierte und quantitative Erfassung der Früchtenahrung und der Nahrungserwerbstechniken frugivorer Vögel in Mitteleuropa. Weitergehende Betrachtungen, z. B. zum Wesen des Mutualismus zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen oder zu den Gründen von Fruchtpräferenzen seitens der Vögel, bleiben hier zunächst ausgeklammert. Die in dieser Arbeit gewonnene Datenbasis soll als Grundlage für weitergehende Fragestellungen über die Wechselbeziehungen zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen dienen (Stiebel et al., in Vorb.).

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

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Die systematischen Beobachtungen (s. Kapitel 2.3) erfolgten in einem Umkreis von 10 km im Naturraum Westhessisches Berg- und Senkenland (nach Klausning 1974) im Norden des Landes Hessen, vornehmlich in den naturräumlichen Untereinheiten Waldecker Tafel, Ostwaldecker Randsenken und Kellerwald. In diesem Bereich ist kleinräumig eine besondere Vielfalt der Oberflächenstruktur sowie der Geologie zu finden, die eine artenreiche Flora und Fauna bedingen.

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 werden von der Eder als bedeutendstes Fließgewässer durchzogen. An den zahlreichen Hängen und Trockentälern dieser Naturräume befinden sich hecken- und gehölzreiche Abschnitte, die extensiv oder gar nicht bewirtschaftet werden.

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, meist in Form von Grünlandbewirtschaftung. Im Nordteil des Kellerwaldes befindet sich der Ederstausee, umgeben von steil abfallenden Hängen.

Die jährliche Niederschlagsmenge beträgt im milden Ederthal weniger als 600 mm pro Jahr, die Lufttemperatur liegt hier im Januar zwischen  $-1^{\circ}$  und  $0^{\circ}\text{C}$ , im Juli zwischen  $16^{\circ}$  und  $17^{\circ}\text{C}$ . Die Hochlagen des Kellerwaldes sind dagegen klimatisch wesentlich rauer mit einer jährlichen Niederschlagsmenge von 800-900 mm und Durchschnittstemperaturen im Ja-

nuar zwischen  $-3^{\circ}$  und  $-2^{\circ}\text{C}$ , im Juli zwischen  $14^{\circ}$  und  $15^{\circ}\text{C}$  (Gebietsbeschreibung nach Eger in Becker et al. 1996).

Die Vogelbestandserfassungen (s. Kapitel 2.7) fanden auf drei je 50 ha großen Teilflächen im Untersuchungsgebiet statt. Hierbei handelte es sich um Flächen mit folgenden Charakteristika:

- Heckenfläche: Halboffene, reich strukturierte Landschaft mit Wiesen, Äckern, Obstgärten, Hecken und kleinen Feldgehölzen.
- Waldfläche: Laub- und Mischwald mit strukturreichen Waldrandbereichen und einem Wiesentälchen.
- Auenfläche: Auwaldreste entlang der Eder mit angrenzenden Äckern, Brachen und mit Weichhölzern bestandenen Baggerteichufer.

Sämtliche unter 2.3 beschriebene Beobachtungen fanden auf oder in direkter Nachbarschaft zu diesen Teilflächen statt. Eine Ausnahme bildeten die Beobachtungen an Eibe (*Taxus baccata*) und „Liebesperlenstrauch“ (*Callicarpa japonica*), die am Ortsrand von Heidelberg, und somit ca. 180 km südlich des Untersuchungsgebietes, durchgeführt wurden.

### 2.2 Untersuchungszeitraum

Die Freilandbeobachtungen (s. Kapitel 2.3) fanden zwischen dem 1. Juni 1997 und dem 31. Dezember 1999 statt.

### 2.3 Direkte Beobachtung

Wesentliche Grundlage dieser Arbeit war 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 zwei Mal 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.

Eine Auflistung der beobachteten fruchtenden Pflanzenarten und der jeweils aufgewendeten Beobachtungszeit je Pflanzenart befindet sich in Tab. 16.

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. Kapitel 2.4), (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 folgenden Klassen zugeordnet: Wald, Waldrand, Hecke, frei stehende Pflanze.

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

## 2.4 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.

**Tab. 1:** Liste frugivorer Vogelarten im Untersuchungsgebiet sowie der Samen- und Fruchtfleischprädatoren. S = Samenprädatoren, F = Fruchtfleischprädatoren, A = Ausbreiter. Angaben zur Häufigkeit des Früchtaufnehmens: 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. – *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

\*: Summen aus Tab. 2, 3, 4, 5 – Totals from table. 2, 3, 4, 5.

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).

**2.5 Datenbasis**

Im Rahmen der unter 2.3 beschriebenen Untersuchungen wurden 480 fruchtende Pflanzen aus 38 Arten über insgesamt 1440 Stunden beobachtet (Liste s. Tab. 16). Dabei wurden insgesamt 7634 Anflüge frugivorer Vögel aus 36 Arten registriert und in die Auswertung einbezogen. Zusätzlich gelangen während der Untersuchungsperiode im Rahmen der Vogelbestandserfassungen (s. Kapitel 2.7) 885 Zufallsbeobachtungen Früchte fressender Vögel, die nicht in die systematischen Auswertungen einbezogen wurden, aber in einigen qualitativen Übersichten Erwähnung finden und hier explizit als reine Zufallsbeobachtungen beschrieben werden.

**2.6 Berechnung von „Fressfrequenzen“**

Im Rahmen der unter 2.3 beschriebenen Beobachtungen wurden verschiedene Pflanzenarten – über die gesamte Beobachtungsperiode hinweg betrachtet – unterschiedlich lange beobachtet (vergl. Tab. 16). Um dennoch eine Vergleichbarkeit der Beobachtungen untereinander zu ermöglichen, wurden relative Werte, die sogenannten „Fressfrequenzen“ berechnet.

Mit dem Begriff „Fressfrequenz“ wird die Anzahl von Fressaufenthalten pro Stunde bezeichnet. Unter einem „Fressaufenthalt“ ist ein Aufenthalt, bei dem mindestens eine Frucht gefressen oder angegessen 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).

Da die Fressfrequenzen auch von der – jahreszeitlich schwankenden – Abundanz einer Vogelart abhängig sind, ist eine nach Jahreszeiten differenzierte Betrachtung durchgeführt worden, wobei die Daten der einzelnen Beobachtungsjahre zusammengefasst wurden.

**2.7 Vogelbestandserfassung**

Zur Erfassung des Vogelbestandes wurden ganzjährige, flächenbezogene Vogelzählungen durchgeführt. Auf Luftbilder (Maßstab 1:10.000) der drei Untersuchungsflächen (s. Kapitel 2.1) wurden dazu Rasterfeldgitter projiziert, wobei jedes der quadratischen Rasterfelder Seitenlängen von 100 m besaß, also je 1 ha groß

**Tab. 2:** Fressfrequenzen (Fressaufenthalte pro Stunde) der frugivoren Vogelarten im Frühling (März - Mai). – *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
<b>Summe</b>	<b>9,70</b>	<b>1,33</b>	<b>0,81</b>

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. Kapitel 2.1) erst ab dem 01.12.1997. Während des ersten Jahres wurden drei Kartierungen pro Monat durchgeführt (eine pro Monatsdrittel), später zwei (eine pro Monatshälfte).

**2.8 Statistische Auswertung**

Die angewandten statistischen Methoden folgen Sachs (1997). Bei Vorliegen annähernd normal verteilter Daten wurden das

**Tab. 3:** Fressfrequenzen (Fressaufenthalte pro Stunde) der frugivoren Vogelarten im Winter (Dezember - Februar). – *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
<b>Summe</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>1,72</b>	<b>1,58</b>	<b>1,01</b>	<b>11,67</b>	<b>16,00</b>	<b>1,46</b>	<b>2,15</b>	<b>0,77</b>

**Tab. 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*. – *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	
<b>Summe</b>	<b>24,82</b>	<b>2</b>	<b>2,48</b>	<b>0,95</b>	<b>10,87</b>	<b>45,33</b>	<b>1,88</b>	<b>2,11</b>	<b>14,75</b>	<b>0,56</b>	<b>10,07</b>	<b>3,66</b>

arithmetische Mittel und der Standardfehler errechnet, bei nicht normal verteilten 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  $r_s$  errechnet.

## 2.9 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):  $NU_{ih} = 1 - 0,5 \times \sum |p_{ij} - p_{ji}|$ .

$p_{ij}$  und  $p_{ji}$  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.

## 2.10 Berechnung des „rekonstruierten Frugivorie-Grades“

Der Frugivorie-Grad, also das Verhältnis von tierischer Nahrung zu Früchtenahrung bei einer Vogelart, kann detailliert nur mit standardisierten Analysen des Kotes und Mageninhaltes berechnet werden. In dieser Arbeit wird jedoch versucht, eine Annäherung an den Frugivoriegrad zu ermitteln, also den Frugivoriegrad zu rekonstruieren („rekonstruierter Frugivorie-Grad“). Dies geschieht, indem der Quotient aus den Fressaufhalten pro Stunde (s. Kapitel 2.6) und der Abundanz der Vogelart (s. Kapitel 2.7) berechnet wird. Diese Berechnung basiert auf der Überlegung, dass die Fressfrequenzen 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 Kalkula-

tion vorsichtig zu interpretieren ist, da die durch standardisierte Vogelzählungen 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.

### 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. 1. Bis auf Rin-

**Tab. 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*. – 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
<b>Summe</b>	<b>1,18</b>	<b>0,5</b>	<b>12,76</b>	<b>0,33</b>	<b>0,77</b>	<b>23,17</b>	<b>5,87</b>	<b>4,84</b>	<b>1,54</b>	<b>1,27</b>	<b>0,45</b>	<b>0,33</b>	<b>7,97</b>	<b>2,34</b>	<b>14,84</b>	<b>3,34</b>	<b>22,32</b>	<b>0,56</b>

**Tab. 6:** Fressaufenthalte (Aufenthalte pro Stunde) mitteleuropäischer Frugivoren und Samenprädatoren in Pflanzen mit fleischigen Früchten. Während der mit „n. a.“ bezeichneten Jahreszeiten war die Vogelart nicht im Untersuchungsgebiet anwesend. Die Angaben basieren auf den Ergebnissen der systematischen Beobachtungen. – *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 was 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
<b>Summe</b>	<b>3,68</b>	<b>4,932</b>	<b>5,783</b>	<b>1,72</b>

geltaube und Buntspecht handelt es sich ausschließlich um Singvögel.

Zwanzig Vogelarten erwiesen sich als reguläre Ausbreiter (s. Kapitel 3.5). 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 Frucht-

fleischprädatoren. 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 2, 3, 4 und 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 (zur Definition des Begriffs „Fressfrequenz“: s. Kapitel 2.6).

### 3.3 Früchte als Nestlingsnahrung

Im Rahmen der standardisierten Beobachtungen konnte die Verfütterung von Früchten an Nestlinge nur äußerst selten, 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.

Außerhalb der standardisierten Beobachtungen 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.

### 3.4 Phänologie und Grad der Frugivorie

Die Frugivorie ist bei mitteleuropäischen Vogelarten bekanntermaßen jahreszeitlichen Zyklen ausgesetzt (z. B. Berthold 1976a; Bairlein 1996). Dies ergibt sich zwingend aus der Tatsache, dass während bestimmter Monate nur wenige oder keine Früchte in Mitteleuropa zur Verfügung stehen. So waren im Untersuchungsgebiet insbesondere die Monate April und Mai sehr arm an fleischigen Früchten. 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. 6). Eine gewisse Ausnahme bildete im Untersuchungsgebiet die Mönchsgrasmücke, die bei ihrer Ankunft im Untersuchungsgebiet sehr intensiv die Früchte von Mistel und insbesondere Efeu fraß (Tab. 2).



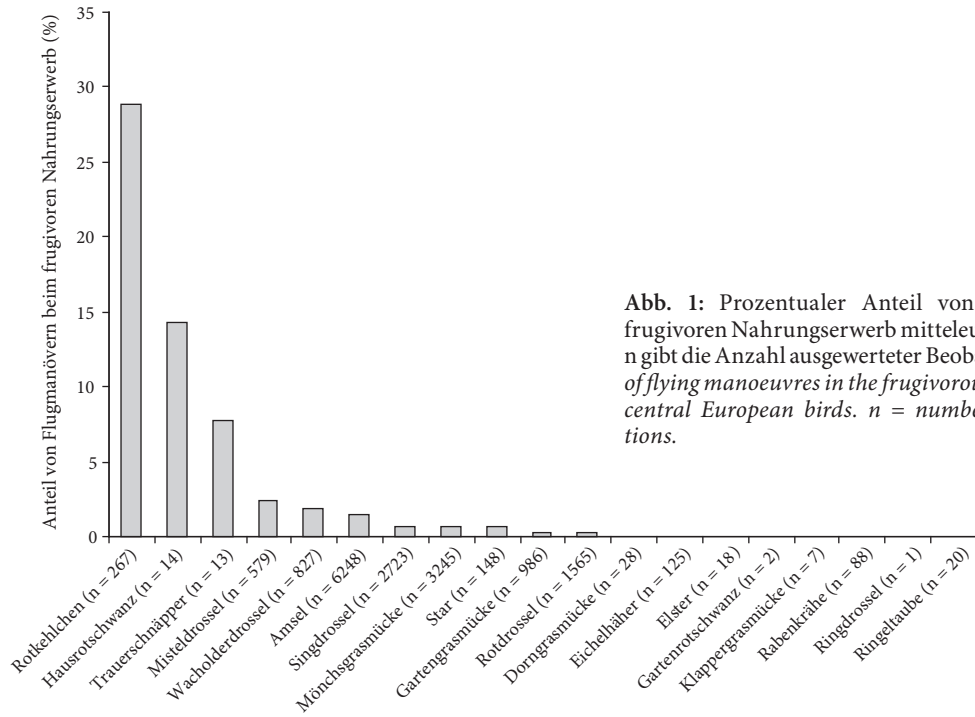
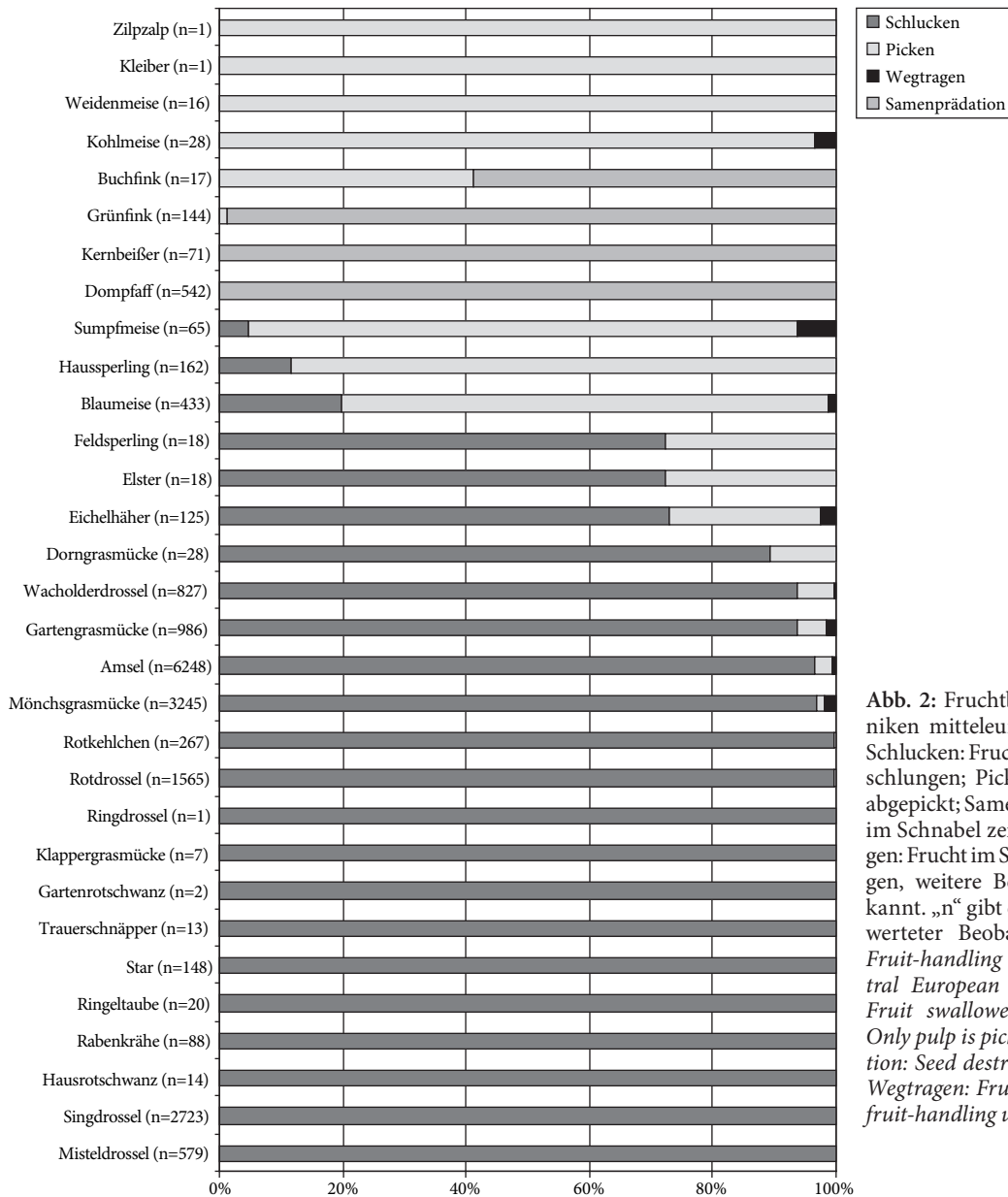


Abb. 1: Prozentualer Anteil von Flugmanövern beim frugivoren Nahrungserwerb mitteleuropäischer Vogelarten. n gibt die Anzahl ausgewerteter Beobachtungen an. – *Portion of flying manoeuvres in the frugivorous foraging behaviour of central European birds. n = number of foraging observations.*

Tab. 7: „Rekonstruierter Frugivoriegrad“ mitteleuropäischer Vögel. Der Wert ist der Quotient aus Fressaufenthalten pro Stunde (Tab. 6) und der mittleren Anzahl der Individuen auf zwei Untersuchungsflächen (insgesamt 100 ha, Hecken und Wald). Die Werte sind zur besseren Übersicht mit 100 multipliziert worden. Mit „n. a.“ bezeichnete Arten waren 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 „rekonstruierten Frugivoriegrad“ ist jeweils die Abundanz der Vogelart in Klammern angegeben. – *„Re-calculated degree of frugivory“ in central European birds. The given value is the calculated quotient of feeding visits per hour (Tab. 6) and the average number of birds on two study areas (100 ha in total, forest and hedges). The values are multiplied with 100. During seasons marked with „n. a.“ a bird species was 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 „re-calculated degree of frugivory“ the abundance of the bird species is specified.*

	Frühling Frugivoriegrad*	Sommer Frugivoriegrad	Herbst Frugivoriegrad	Winter Frugivoriegrad
<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)

\* mittl. Anz. Ind./100 ha



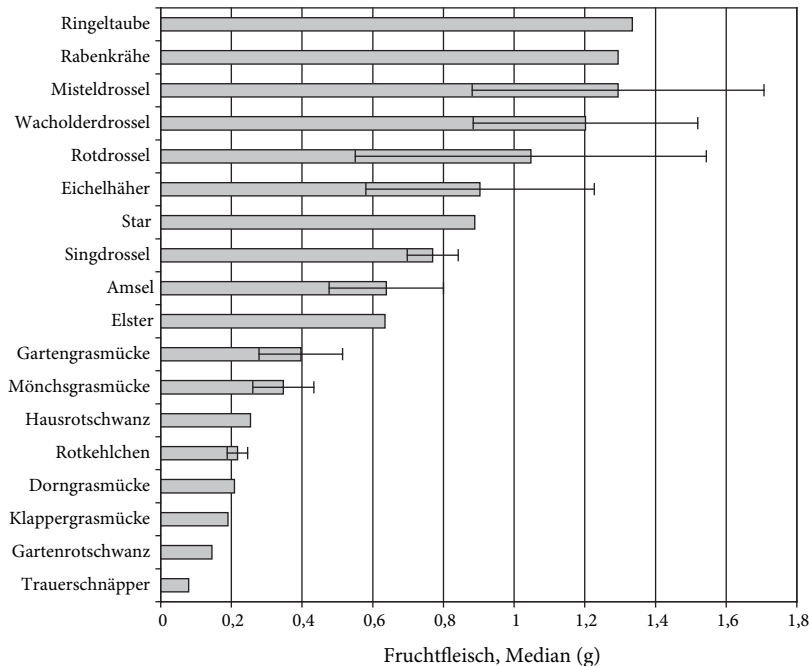
**Abb. 2:** Fruchtbearbeitungstechniken mitteleuropäischer Vögel. Schlucken: Frucht vollständig verschluckt; Picken: Fruchtfleisch abgepickt; Samenprädation: Kern im Schnabel zermahlen; Wegtragen: Frucht im Schnabel weggetragen, weitere Bearbeitung unbekannt. „n“ gibt die Anzahl ausgewerteter Beobachtungen an. – *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.*

Die in Tab. 6 dargestellten Ergebnisse geben allerdings keine Auskunft über den Grad der Frugivorie und den Anteil von animalischer zu vegetabilischer Nahrung. Wie in Kapitel 2.10 beschrieben, wurde in dieser Arbeit versucht, eine näherungsweise Rekonstruktion des Frugivoriegrades zu berechnen („rekonstruierter Frugivoriegrad“).

Eine Betrachtung der so erhaltenen „rekonstruierten Frugivoriegrade“ (Tab. 7) ergab ein im Prinzip ähnliches Bild wie das der Fressfrequenzen (Tab. 6), jedoch zeigten sich einige interessante Modifikationen. Die Amsel hatte nach dieser Berechnung nicht mehr eine so dominante Stellung und wurde von Mönchs- und Gartengrasmücke übertroffen. Insbesondere der hohe

Wert bei der Gartengrasmücke im Herbst deckte sich gut mit den eigenen Freilandbeobachtungen, nach denen Gartengrasmücken auf dem Herbstzug fast ausschließlich in fruchtenden Gehölzen angetroffen werden konnten.

**3.5 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 (Bezzel & Prinzinger 1990). Diese zwei Ebenen der Ernährungsbiologie – Nahrungserwerb und Bearbeitung der Nahrung – werden im Folgenden analysiert.



**Abb. 3:** Im Mittel pro Fressaufenthalt aufgenommene Masse an Fruchtfleisch (in g Frischgewicht). Ergebnisse errechnet aus morphometrischen Früchtemessungen (Stiebel et al.; in Vorb.) und Tab. 8. Linien bezeichnen den Standardfehler. Bei Balken ohne Linien war eine Berechnung des Standardfehlers aufgrund des zu geringen Stichprobenumfangs nicht möglich. – Mean mass of fruit pulp eaten by avian frugivores per feeding visit. Results calculated from morphometric fruit measurements (Stiebel et al.; in prep.) and Tab. 8. Lines represent standard error. In bars without lines, a calculation of standard error was not possible due to small n.

### 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 (7,7 %), Hausrotschwanz (14,3 %) und Rotkehlchen (28,8 %; Abb. 1).

### Die Bearbeitung der Frucht

Eine allgemeine Übersicht über die Fruchtbearbeitungstechniken der im Untersuchungsgebiet beobachteten Vogelarten gibt Abb. 2. Allerdings muss die hier dargestellte Situation differenziert 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 Gimpel (Abb. 2).

Haus- und Feldsperling, Elster, Eichelhäher sowie Blau- und Sumpfmeise nahmen eine Zwischenstellung zwischen den Fruchtfleischprädatoren und den echten Ausbreitern ein, wobei auch hier ein Zusammenhang

zwischen Fruchtgröße und Fruchtbearbeitungstechnik bestand.

### 3.6 Anzahl gefressener Früchte und Menge gefressenen Fruchtfleisches

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

Die je Fressaufenthalt aufgenommene Menge an Fruchtfleisch besaß 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 ( $r_s = 0,859$ ;  $n = 18$ ;  $p < 0,001$ ). Die Menge verzehrten Fruchtfleisches pro Minute war interspezifisch recht ähnlich. Sie lag im Bereich zwischen 0,2 und 0,8 g/min (Tab. 9).

Setzt man die Menge des Fruchtfleisches, das je Fressaufenthalt aufgenommen wird, in Relation zur Körpermasse der Früchtefresser, 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 ( $r_s = -0,997$ ,  $n = 18$ ,  $p < 0,001$ ). Kleinere Vögel nahmen demnach verhältnismäßig viel Fruchtfleisch bei einem Aufenthalt in der Nahrungspflanze zu sich, große Arten dagegen relativ wenig (Abb. 4).

**Tab. 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). – *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.*

	<i>Carduelis chloris</i>	<i>Coccothraustes coccothr.</i>	<i>Columba palumbus</i>	<i>Corvus corone corone</i>	<i>Erethacus 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>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>	1	3	8,5			10		7,3					4	5								2,2	4,5		1		5		3,1					
<i>Cornus sanguinea</i>		2			1,5	1,3		1,6	1,8		1,8				1							2,3					3	14	20,5					
<i>Crataegus monogyna</i>		2,6			1		1	1,3	2										1						6,8	6,3	3,7	4,9						
<i>Crataegus oxyacantha</i>																										3,7								
<i>Euonymus europaea</i>					1,5																													
<i>Fragaria vesca dom.</i>																										6,6								
<i>Frangula alnus</i>					1,4			1											2,5		2,7	3,7				2,6	5							
<i>Hedera helix</i>					6																	1,2				12,2	3,8							
<i>Ligustrum vulgare</i>					2			1											4,8							3,9		3						
<i>Lonicera xylosteum</i>												6,6															1	1						
<i>Malus domestica</i>						1																				1		1						
<i>Prunus avium</i>		6,5	2,8					1,9	1,5	1							1,8			2,3	1,7	1,2				1,3	1				2,9			
<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	1,7				4								
<i>Prunus serotina</i>																					3,3	3				4,2	2,6							
<i>Prunus spinosa</i>	2	2																								5,1								
<i>Rhamnus cathartica</i>																	2	33			2,4				7,4	5,0	5,7							
<i>Ribes rubrum</i>																					1,3	1,5				1,4								
<i>Rosa canina</i>	3,1							2			1															1,3		3,1						
<i>Rubus fruticosus</i>																					1													
<i>Rubus ideaeus</i>										16											5,2	2,2	1,3			7								
<i>Sambucus nigra</i>					3	3	4,9	3,9	1		1,7		3,3	3,5	2				8,1	12	7,8	9,2	2,9	2	26	25,7	20,3							
<i>Sambucus racemosa</i>					5	2,5	34	3													6	7,2				15	20							
<i>Sorbus aria</i>											1															4,6	1,7							
<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	1,9	1			4,7	4,8	6,9	6,8					
<i>Sorbus torminalis</i>																										4,2	5,3							
<i>Taxus baccata</i>		8						1													1,7				3	3,1	2,8		1	8,3				
<i>Viburnum lantana</i>																					3,3	3,5												
<i>Viburnum opulus</i>					1,5														11,9			2,7				3,1	3,5	5,1						
<i>Viscum album</i>																						1			1		4					3,9		

### 3.7 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. 10). 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), und in deckungsreichen (Deckungsgrad = 4) ergab durchweg höhere Medianwerte für den Aufenthalt in deckungsreichen Gehölzen. Statistisch signifikant war der Unterschied bei Amsel ( $U = 15084$ ;  $p < 0,01$ ), Mönchsgrasmücke ( $U = 4189$ ;  $p < 0,01$ ) und Rotkehlchen ( $U = 283$ ;  $p < 0,01$ ). Nicht signifikant auf dem 5 %-Niveau war der Unterschied bei Gartengrasmücke und Singdrossel, wobei der geringe Stichprobenumfang für deckungsarme Pflanzen zu berücksichtigen ist (Tab. 11).

### 3.8 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,

Tab. 9: Menge des pro Minute verzehrten Fruchtfleisches. Ergebnisse errechnet aus Tab. 10 und Tab. 8. – *Fruit flesh eaten per minute. Results calculated from Tab. 10 and Tab. 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

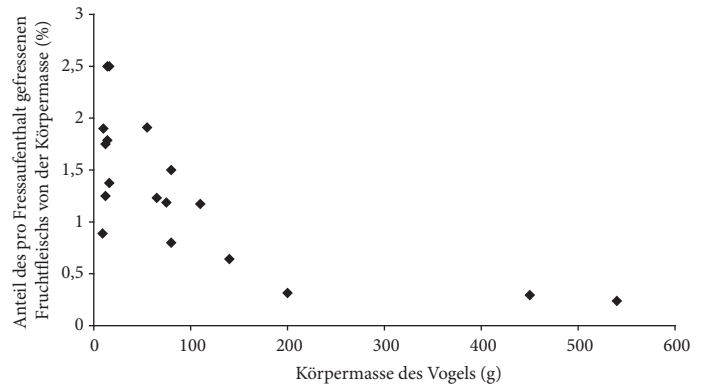


Abb. 4: Prozentualer Anteil des pro Fressaufenthalt aufgenommenen Fruchtfleischs an der Körpermasse der Vogelart. Leichtere Vogelarten nehmen verhältnismäßig viel Fruchtfleisch bei einem Fressaufenthalt auf. Der Berechnung liegen Körpermasseangaben von Perrins (1987) und die Werte aus Abb. 3 zu Grunde.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

Mönchsgrasmücke und Gartengrasmücke gingen vorwiegend im inneren Bereich der Gehölze dem Nahrungserwerb nach (Tab. 12).

### 3.9 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 erwartungsgemäß 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 Fruchtreisourcen

Eine regelrechte Verteidigung fruchtender Pflanzen durch einzelne Vögel wurde sehr selten beobachtet: Im Rahmen der standardisierten Beobachtungen gelang

**Tab. 10:** Aufenthaltsdauer (Sekunden) frugivorer Vögel während ihrer Fressaufenthalte in den Nahrungspflanzen. Ausgewertet wurden nur Vogelarten mit mindestens drei Beobachtungen. – *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 coccothr.</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

nur eine Beobachtung: Am 26.06.1997, also noch während der Brutzeit, verteidigte ein Mönchsgrasmückenmännchen einen fruchtenden Johannisbeerstrauch gegen ein artigenes Männchen. Angesichts des Datums

**Tab. 11:** Aufenthaltsdauer (Median) frugivorer Vögel in deckungsarmen (Deckungsgrad = 1; s. Kapitel 2.3) und deckungsreichen Gehölzen (Deckungsgrad = 4) während eines Fressaufenthaltes. Einbezogen sind alle Arten mit mehr als 6 Werten für jeden der Deckungsgrade. – *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 ± Standardfehler (s)	
	deckungsarme Pflanze	deckungsreiche Pflanze
<i>Erithacus rubecula</i> Rotkehlchen	23 ± 8,7 (n = 27)	62 ± 12,7 (n = 62)
<i>Sylvia borin</i> Gartengrasmücke	81 ± 18,2 (n = 7)	129 ± 6,4 (n = 54)
<i>Sylvia atricapilla</i> Mönchsgrasmücke	46 ± 9,2 (n = 41)	79 ± 7,5 (n = 329)
<i>Turdus merula</i> Amsel	67 ± 6,6 (n = 123)	125 ± 8,9 (n = 292)
<i>Turdus philomelos</i> Singdrossel	56 ± 29,4 (n = 7)	122 ± 17,6 (n = 115)

muss dieses Verhalten sicherlich im Zusammenhang mit der Revierverteidigung interpretiert werden.

Ferner gelangen folgende Zufallsbeobachtungen während der Vogelbestanderfassungen:

- Vom 30.12.1998 bis zum 14.01.1999 verteidigte eine männliche Amsel in einer Obstwiese mehrere auf dem Boden liegende Äpfel gegen Artgenossen sowie gegen Rotkehlchen, Rotdrosseln, Blaumeisen und Buchfinken. Am 14.01.1999 wurde diese Amsel jedoch von einer Wacholderdrossel vertrieben. Letztere verteidigte die Fruchtressource bis zum völligen Verbrauch, drei Tage später, erfolgreich 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.

### 3.10 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.

In der Nahrungserwerbstechnik bestanden nur wenige Unterschiede zwischen den Arten (mit Ausnahme des Rotkehlchens). Bei 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 Stichproben-

umfang zu berücksichtigen ist (Tab. 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 Mönchgrasmücke und Gartengrasmücke auf der anderen Seite zu erkennen (Tab. 14). Hierbei ist zu beachten, dass ein relativ hoher Grad an Niscentrennung schon allein durch die unterschiedliche Phänologie der Vogelarten erreicht wird. So stellen z. B. reife Früchte im Winter keine Ressource dar, die Zugvögeln zur Verfügung steht.

**4. Diskussion**

**4.1 Methodenkritik**

Zur Untersuchung der Früchtenahrung frei lebender 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 direkten Aussagen über das Verhältnis von tierischer zu pflanzlicher Nahrung gemacht werden können. Auch Vergleiche zwischen verschiedenen Arten hinsichtlich des „rekonstruierten“ Grades der Frugivorie (s. Kapitel 2.10) 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 im Rahmen dieser Arbeit spricht. Nicht zuletzt stellt die

**Tab. 12:** Mikrohabitatnutzung früchtefressender Vogelarten innerhalb der Nahrungspflanzen (Aufenthaltsdauer in Prozent). o = oben; m = Mitte; u = unten; a = außen; i = innen; bo = Boden; n = Anzahl der ausgewerteten Beobachtungen. – *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 coccothr.</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
<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

direkte Beobachtung im Vergleich zum Fang mit Netzen und Magenspülungen eine für den Vogel außerordentlich schonende Methode dar.

**4.2 Früchte als Vogelernährung: 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 weit reichenden Einfluss auf die Diskussion des Wesens des Mutualismus zwischen frugivoren Tieren und endozoochoren Pflanzen, da die Herausbildung koevolutiver Wechselwirkungen Regelmäßigkeiten voraussetzt (Jordanano 1987).

**Tab. 13:** Nischenüberlappung bei der Mikrohabitatnutzung fruchtfressender Vögel. Die Nischenüberlappung wurde nach der Formel von Schoener errechnet (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. 12. Berücksichtigt wurden nur reguläre Ausbreiter mit mehr als 7 Beobachtungen (Gesamtsumme der Ressourcenklassen = 7). – *Niche overlap in the microhabitat use of fruit eating birds. The calculation of the niche overlap follows Schoener (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. 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>																

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 1953; 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 unversehrt 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



**Tab. 14:** Überlappung des Früchtenahrungsspektrums früchtessender 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. – *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 during 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>																

Nordhessen im Winter fehlen, auch die winterlichen Fruchtrressourcen 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 (*Bombycilla garrulus*) als frugivorer Ernährungsspezialist (Berthold 1976b).

#### 4.3 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 endozoochoren Flora in Südengland und Nordhessen stärker unterscheiden. Besonders auffallend ist die wesentlich höhere Zahl fruchtragender Pflanzenarten während des Winters im stark atlantisch geprägten Südengland. Ent-

sprechend den floristischen Unterschieden ist die quantitative Bedeutung von verschiedenen fleischigen 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 von Jahr zu Jahr 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, ver-

**Tab. 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. – *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".*

	Korrelation – correlation	Kommentare – comments
<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>	rS,B = 0,045 n. s.	
<i>Sylvia borin</i>	rS,B = 0,443 n. s.	
<i>Sylvia atricapilla</i>	rS = 0,786 p < 0,05	
<i>Turdus merula</i>	rS = 0,759 p < 0,05	
<i>Turdus philomelos</i>	rS,B = 0,815 p < 0,05	
<b>Herbst – autumn (n = 13)</b>		
<i>Erithacus rubecula</i>	rS,B = 0,741 p < 0,01	
<i>Sylvia atricapilla</i>	rS,B = 0,240 n. s.	Gute Übereinstimmung, aber Pfaffenhütchen und Rote Zaunrübe in Hessen nicht gefressen, in England dagegen sehr häufig.
<i>Turdus merula</i>	rS,B = 0,691 p < 0,05	
<i>Turdus philomelos</i>	rS,B = 0,675 p < 0,05	
<i>Turdus pilaris</i>	rS,B = 0,285 n. s.	
<b>Winter – winter (n = 7)</b>		
<i>Erithacus rubecula</i>	rS,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>	rS,B = 0,9 p < 0,05	
<i>Turdus pilaris</i>	rS,B = 0,31 n. s.	Weitgehende Übereinstimmung, aber: große Abweichungen bei Schneeballfrüchten.
<i>Turdus viscivorus</i>	-	Mistelbeeren in beiden Gebieten am häufigsten gefressen.

zehrt. Früchten die Schwarzdornbüsche jedoch, stellen sie im Winter eine wesentliche Nahrungsquelle der Drosseln dar (s. Tab. 3). Ähnliche Beobachtungen machte auch Jordano (1987) 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 „Beliebtigkeit“ bei einer Vogelart) in beiden Gebieten ähnlich, so werden sich signifikante Korrelationen ergeben. Durchgeführt wurde diese statistische Analyse mittels des

**Tab. 16:** Beobachtungszeit (Stunden pro Jahreszeit) an fruchtenden endozoochoren Pflanzenarten. – 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> Christophskraut		3		
<i>Amelanchier lamarckii</i> Kanadische Felsenbirne		18		
<i>Arum maculatum</i> Gefleckter Aronstab		3		
<i>Berberis vulgaris</i> Berberitze				12
<i>Bryonia dioica</i> Rotbeerige Zaunrübe			3	
<i>Callicarpa japonica</i> Liebesperlenstrauch, Schönfrucht				3
<i>Cornus sanguinea</i> Blutroter Hartriegel			60	18
<i>Cotoneaster franchetii</i> Franchets Zwergmispel		18		
<i>Crataegus monogyna</i> Eingrifflicher Weißdorn			108	12
<i>Crataegus oxyacantha</i> Zweigriffliger Weißdorn			6	
<i>Euonymus europaea</i> Gewöhnliches Pfaffenhütchen			12	
<i>Fragaria vesca</i> Wald-Erdbeere		6		
<i>Frangula alnus</i> Faulbaum		33	9	
<i>Hedera helix</i> Efeu	24			
<i>Ligustrum vulgare</i> Gewöhnlicher Liguster			9	36
<i>Lonicera xylosteum</i> Rote Heckenkirsche		75	6	
<i>Lonicera periclymenum</i> Wald-Geißblatt		6		
<i>Malus domestica</i> Apfelbaum			6	9
<i>Paris quadrifolia</i> Vierblättrige Einbeere		9		
<i>Prunus avium</i> Vogelkirsche, Süßkirsche		42		
<i>Prunus avium duralis</i> domestizierte Süßkirsche		3		
<i>Prunus padus</i> Gewöhnliche Traubenkirsche		3		
<i>Prunus domestica</i> Zwetsche			9	
<i>Prunus serotina</i> Spätblühende Traubenkirsche			12	
<i>Prunus spinosa</i> Schwarzdorn, Schlehe			15	3
<i>Rhamnus cathartica</i> Purgier-Kreuzdorn			99	
<i>Ribes rubrum</i> Rote Johannisbeere		36		
<i>Rosa canina</i> Hunds-Rose			54	120
<i>Rubus fruticosus</i> Brombeere		3	12	
<i>Rubus ideaus</i> Himbeere		18		
<i>Sambucus nigra</i> Schwarzer Holunder		12	117	
<i>Sambucus racemosa</i> Roter Holunder		93		
<i>Sorbus aria</i> Mehlbeere			6	
<i>Sorbus aucuparia</i> Eberesche		60	36	
<i>Sorbus torminalis</i> Elsbeere			6	
<i>Taxus baccata</i> Eibe			9	
<i>Viburnum lantana</i> Wolliger Schneeball		3		
<i>Viburnum opulus</i> Gewöhnlicher Schneeball	3		33	33
<i>Viscum album</i> Mistel	48			48

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. 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.

#### 4.4 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 vorgenommene Berechnung des „rekonstruierten Frugivorie-Grades“ stellt eine Annäherung an die relative Bedeutung der Früchtenahrung im interspezifischen und jahreszeitlichen Vergleich dar (Tab. 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 „rekonstruierte Frugivorie-Grad“ relativ groß wird.

Hinsichtlich des „rekonstruierten 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 „rekonstruierten 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 und 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 Pénczes (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 in weiterführenden Arbeiten diskutiert werden soll (Stiebel et al., in prep.).

#### 4.5 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 erwartungsgemäß durchgängig als Samenprädatoren auf (s. auch Snow & Snow, 1988).

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 Quadrat-zentimeter 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. 1). Deutlich ist, dass Vogelarten, die im Untersuchungsgebiet häufig Flugmanöver zum Zwecke des Fruchterwerbs anwandten, auch Insektenjäger sind, die ihre Nahrung häufig durch solche Manöver erbeuten. Insofern liegt die beobachtete frugivore Nahrungserwerbstechnik im erwarteten Verhaltensspektrum dieser Arten.

Sehr wenige Literaturangaben finden sich zur Mikrohabitatnutzung fruchtessender 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. Wenn gleich Früchte in verschiedenen Regionen offenbar dieselbe Beliebtheitsrangfolge bei Vögeln einnehmen, sind die einzelnen Fruchtarten doch ersetzbar, was sich durch unterschiedliche Früchtenahrungsspektren äußert.

#### 4.6 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). Allerdings sind Früchte nur in Ausnahmefällen essenzielle und limitierende Ressourcen für die mitteleuropäische Avifauna (Stiebel et al., in prep.). Sämtliche betrachteten

Vogelarten sind lediglich fakultative Frugivore (Bairlein 1996), 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. Als typische Nahrungsfrüchte dieser Artengruppe können Vogelkirschen und Ebereschenfrüchte gelten.

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, wie erwartet, vornehmlich in den unteren Bereichen der Nahrungspflanzen auf (vergl. Pätzold 1995, S. 41). 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 (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 (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 Fruchtressourcen 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 Biotop-typen 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; 34 Pflanzenarten mit fleischigen Früchten wurden von Vögeln als Nahrungspflanzen genutzt. Im Rahmen von Zufallsbeobachtungen wurden die fleischigen Früchte von 9 weiteren Pflanzenarten als Vogelnahrung identifiziert. 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 abpickten 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 Nahrungsfrucht 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 Gartengrasmü-

cken 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.

## 6. Literatur

- Altmann J 1974: Observational study of behaviour; sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Bairlein F 1996: Ökologie der Vögel. G. Fischer, Stuttgart.
- Bairlein F & Hampe A 1998: Von Vögeln und Früchten - Neues zu einem alten Thema. *Orn. Mitt.* 50: 205-217.
- 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 JL & Townsend CR 1991: Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Birkhäuser, Basel.
- Berthold P 1976a: Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *J. Ornithol.* 117: 145-209.
- Berthold P 1976 b: Der Seidenschwanz *Bombycilla garrulus* als frugivorer Ernährungsspezialist. *Experientia* 32: 1445.
- Bezzel E & Prinzinger R 1990: Ornithologie. Ulmer; Stuttgart.
- Boddy M 1991: Some aspects of frugivory by bird populations using coastal dune scrub in Lincolnshire. *Bird Study* 38: 188-199.
- Bonn S & Poschlod P 1998: Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Quelle & Meyer; Wiesbaden.
- Brensing D 1977: Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. *Vogelwarte* 29: 44-56.
- Cody MC 1978: Resource allocation patterns in Palaearctic warblers. *Fortschr. Zool.* 25: 223-234.
- Cruz 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 & 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.
- Dieberger J 1982 : Zoologische Komponente bei der Infektion und Verbreitung der Eichenmistel – vorläufige Ergebnisse. Veröff. Inst. Waldbau Univ. Bodenkultur Wien.
- Fuentes M 1994: Diets of fruit-eating birds: What are the causes of interspecific differences? *Oecologia* 97: 134-142.
- Gardiazabal y Pastor A (1990): Untersuchungen zur Ökologie rastender Kleinvögel im Nationalpark von Doñana (Spanien): Ernährung, Fettdeposition, Zugstrategie. Diss. Univ. Köln.
- Haas V 1980: Ethologische und ökologische Untersuchungen an süddeutschen Wacholderdrosseln (*Turdus pilaris* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Koloniebrütens. Diss. Univ. Tübingen.
- Herrera CM 1982: Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- Herrera CM 1984a: Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609-617.
- Herrera CM 1984b: A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Mon.* 54: 1-23.
- Heymer A 1966: Beeren und Früchte als Vogelnahrung. *Beitr. Vogelkde.* 12: 95-102.
- Hoppes WG 1987: Pre- and post-foraging movements of frugivorous birds in an eastern deciduous forest woodland, USA. *Oikos* 49: 281-290.
- Izhaki I & Safriel UN 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, Walton PB & Safriel UN 1991: Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *J. Ecol.* 79: 575-590.
- Jenni L, Reutimann P & Jenni-Eiermann S 1989: Recognizability of different food types in faeces and in alimentary flushes of *Sylvia* warblers. *Ibis* 132: 445-453.
- Jordano P 1987: 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.
- Klausing O 1974: Die Naturräume Hessens. Hessische Landesanstalt für Umwelt; Wiesbaden.
- Levey DJ 1987: Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *Am Nat.* 129: 471-485.
- Lübcke W & Furrer R 1985: Die Wacholderdrossel. Ziemsen; Wittenberg Lutherstadt.
- Moermond TC & Denslow JS 1985: Neotropical avian frugivores: Patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Orn. Monogr.* 36: 865-897.
- Pätzold R 1995: Das Rotkehlchen. Westarp, Magdeburg.
- Pénzes A 1972: Angaben über die Ernährung der Wacholderdrossel in Ungarn. *Aquila* 78/79: 197-198.
- Perrins CM 1987: Vögel. Biologie, Bestimmen, Ökologie. Parey, Hamburg/Berlin.
- Perrins CM 1979: British Tits. Collins; London.
- Priesnitz S 1988: Beeren- und Früchtenahrung der Vögel auf dem Südfriedhof Halle. *Falke* 35: 374-377.
- Remsen JV (jr) & Robinson SK 1990: A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 144-160.
- Sachs L 1997: Angewandte Statistik. Springer, Berlin/Heidelberg.
- Schaefer M 1992: Ökologie. G. Fischer, Jena.
- Schneider W 1957: Einige Beobachtungen über die Ernährung, besonders die Beeren- und Früchtenahrung unserer Vögel. *Beitr. Vogelk.* 5: 183-188.
- Schuster L 1930: Über die Beerennahrung der Vögel. *J. Ornithol.* 78: 273-301.
- Snow B & Snow D 1988: Birds and berries. T & AD Poyser, Calton, England.
- Sunkel W 1950: Rotkehlchen und Pfaffenhütchen. *Vogelwelt* 71: 161.
- Turcek FJ 1961: Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze. Slovak Academy of Sciences, Bratislava.