

Frugivorie mitteleuropäischer Vögel II: Einfluss des Fruchtangebotes auf die räumliche und zeitliche Habitatnutzung frugivorer Vogelarten

Holger Stiebel & Franz Bairlein

Stiebel H & Bairlein F: Frugivory in central European birds II: The role of fruit availability on the spatial and temporal habitat utilization of frugivorous bird species. *Vogelwarte* 46: 81-94.

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

Between March and July fleshy fruits were extremely rare. The number of fruiting species and the total fruit mass increased in August and reached maximum values in September and October. Fruits were most abundant and diverse on the area with hedges (up to ca. 9000 kg total fruit mass per 100 ha and 19 synchronously fruiting species). Less fruits could be found in the flood plane area and least on the forest area.

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

An analysis of the habitat use of some of the most abundant frugivorous birds on a smaller level showed that these birds preferred places (100 m x 100 m squares), where preferred fruits were present. The Garden Warbler (*Sylvia borin*) and the Blackcap (*Sylvia atricapilla*) significantly preferred places with ripe elder (*Sambucus nigra*) fruits. Blackbirds (*Turdus merula*) and Redwings (*Turdus iliacus*) preferred places with hawthorn (*Crataegus monogyna*) fruits in autumn. Blackbirds preferred places with fruits of *Rosa* species in winter. However, it could also be shown that these bird species often prefer the same places in spring, when no fruits are ripe. Based on these results, it is suggested that fruits are one parameter for the habitat use of frugivorous birds in autumn and winter but not the only important parameter. Fruits may be the most important parameter in habitat use during times when the ground is frozen and/or snow covered during the winter.

✉ HS: Huswertstr. 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

Beobachtungen aus dem Freiland deuten darauf hin, dass die räumliche Verteilung frugivorer Vögel unter dem Einfluss eines wechselnden Fruchtangebotes steht. So beobachtete Schmidt (1964), dass Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*) in Ungarn während des Herbstzuges kaum fernab von fruchttragenden Büschen des Schwarzen Holunders (*Sambucus nigra*) anzutreffen sind. Eine starke Bindung überwinterrnder Samtkopf-Grasmücken (*Sylvia melanocephala*) an fruchtende Mastix-Sträucher (*Pistacia lentiscus*) konnte Herrera (1984b) in Südspanien feststellen. Doch nicht nur die kleinräumige Habitatwahl, auch überregionale Wanderbewegungen frugivorer Vögel stehen mit Variationen des Fruchtangebotes in Zusammenhang. Eindrucksvolle Beispiele dafür sind die invasionsartigen Wanderungen von Seidenschwänzen (*Bombycilla garrulus*) und

Wacholderdrosseln (*Turdus pilaris*) in Skandinavien. Diese Arten weichen bei Nahrungsmangel im Winter in Regionen mit einem reichlichen Fruchtangebot aus (Tyrväinen 1975).

Quantitative Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen variablem Fruchtangebot und der räumlich-zeitlichen Verteilung von Vögeln sind allerdings selten (s. dazu Jordano 1993). Einige Arbeiten aus den Neotropen belegen höhere Abundanzen frugivorer Vögel in Gebieten mit größerem Fruchtangebot und saisonale Abwanderungen in fruchtreiche Gebiete (Wheelwright & Orians 1982; Levey 1988; Loiselle & Blake 1991, 1993). Ähnliche Zusammenhänge konnten auch in Nordamerika nachgewiesen werden (Blake & Hoppes 1987), wobei hier aber Willson & Whelan (1993) keine Korrelation zwischen dem Fruchtangebot

und der Abundanz frugivorer Vögel ermitteln konnten.

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

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

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

Eine quantitative Untersuchung der oben beschriebenen Zusammenhänge erscheint aus drei Gründen wichtig: (1) Biologischer Aspekt: Untersuchungen zu brutzeitlichen Nahrungsspektren und brutzeitlicher Habitatnutzung von Vögeln sind zahlreich, jedoch existieren nur wenig Untersuchungen über die außerbrutzeitlichen Ansprüche. (2) Naturschutzfachlicher Aspekt: Die Fitness eines Vogels wird nicht nur von der Habitatqualität zur Brutzeit, sondern auch von der Qualität der Rast- und Überwinterungshabitate beeinflusst (Flade 1994). Die außerbrutzeitlichen Habitate vieler Vogelarten unterscheiden sich oft wesentlich von den Bruthabitaten (z. B. Bairlein 1981; Landmann 1987). Zu einem wirksamen Schutz der saisonal frugivoren Vogelarten gehört auch der Schutz ihrer Rast- und Überwin-

terungsgebiete. Da Früchte z. T. bedeutsame Nahrungsressourcen dieser Arten sind, muss neben der Erforschung relevanter Habitatstrukturen auch ermittelt werden, welche Arten welche Früchte in ihren außerbrutzeitlichen Habitaten benötigen. (3) Erforschung der Koevolution zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen:

Die Frage, inwiefern der Mutualismus zwischen frugivoren Vögeln und ornithochoren Pflanzen als Resultat von Koevolution interpretiert werden kann, wird in einer Reihe von Arbeiten aufgeworfen. Zur Klärung dieser Frage muss unter anderem bekannt sein, ob die Interaktionen eine räumliche Konstanz besitzen oder ob und wie stark sie variieren (Jordano 1993). Nach Jordano (1993) sollte ein gegenseitiger selektiver Druck nur dann wirksam werden und zu enger Koevolution führen, wenn die beteiligten Organismengruppen nicht sehr stark geographisch variieren. Die Untersuchung der Habitatwahl und Verbreitung der frugivoren Vögel, in Beziehung gesetzt mit der lokalen Abundanz und Verbreitung ornithochorer Früchte, ist also notwendige Voraussetzung für ein Studium möglicher Koevolution. Diese Fragestellung kann mit den in dieser Arbeit gesammelten Daten allein nicht umfassend geklärt werden. Die Daten können aber zusammen mit weiteren Angaben aus der Literatur einen Baustein bei der Untersuchung dieses komplexen Themenbereiches sein (Stiebel et al., in prep.).

Ziel der vorliegenden Arbeit war es deshalb, die räumlich-zeitlichen Beziehungen zwischen frugivoren Vögeln und endozoochoren Pflanzen auf unterschiedlichen Ebenen zu untersuchen. Folgende Fragen standen im Vordergrund: (1) Inwiefern wird die Habitatwahl frugivorer Vögel in Mitteleuropa von der Fruchtdiversität und/oder anderen Habitatstrukturen beeinflusst? (2) Welche Pflanzen sind für welche Arten besonders bedeutsam? (3) Hat die Fruchtdiversität Auswirkungen auf die Habitatwahl und/oder die Vogeldiversität eines Lebensraumes? (4) Treten saisonale Veränderungen der Habitatwahl frugivorer Vögel als Reaktion auf Variationen im Fruchtangebot auf?

2. Material und Methoden, Probeflächen

2.1. Grundsätzliche Vorgehensweise

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

2.2. Vogelzählungen

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

war. Die Ecken der Rasterfelder wurden im Gelände mit Holzstäben markiert, sofern eine Abgrenzung nicht mit Hilfe von Geländemerkmale möglich war. Bei der Kartierung wurden die einzelnen Rasterfelder auf festgelegten Routen durchschritten, wobei der Aufenthalt je Rasterfeld 6 Minuten betrug. Während dieser Zeit wurden alle innerhalb des Feldes beobachteten oder verhörten Vögel notiert. Die Kartierungen begannen bei Sonnenaufgang und endeten noch vor Mittag.

Die Kartierungen fanden zwischen dem 01.06.1997 und dem 31.12.1999 statt, auf der Auenfläche (s. Kap. 2.4) erst ab dem 01.12.1997. Während des ersten Jahres wurden drei Kartierungen pro Monat durchgeführt (eine pro Monatsdrittel), später zwei (eine pro Monatshälfte).

2.3. Früchtezählungen

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

2.4. Probeflächen

Alle Probeflächen befinden sich im nordhessischen Bergland. Die Flächen repräsentieren charakteristische Biotoptypen dieser Region und werden im Folgenden näher vorgestellt.

Wald (50 ha): Die Waldfläche befindet sich in einer Höhenlage von ca. 260 bis 400 m ü. NN auf Grauwacke- und Zechsteinuntergrund. Dieser für den Kellerwald typische Landschaftsausschnitt ist vorwiegend mit altem Laubwald bestanden. Überwiegend sind dies unterholzarme Rotbuchenbestände. An den sehr steil zum Edertal abfallenden Hängen dominieren dagegen alte aber kleinwüchsige Eichen (*Quercus*) und Hainbuchen (*Carpinus betulus*), zwischen denen zahlreiche endozoochore Gehölze wie Elsbeere (*Sorbus torminalis*) und Mehlbeere (*Sorbus aria*) eingestreut sind. In den Zechsteinbereichen dominieren hochwüchsige Eichen. Eine schmale Schneise und ein feuchtes Wiesentälchen durchziehen die Fläche.

Hecken (50 ha): Die reich strukturierte Heckenfläche liegt in einer Höhenlage von ca. 230 bis 320 m ü. NN auf Zechstein- und Buntsandsteinuntergrund. Das Areal beinhaltet ein reiches Mosaik aus verschiedenen stark gepflegten Hecken, Einzelbüschen, Streuobstwiesen, Weiden und Äckern. Besonders an den steileren Zechsteinhängen finden sich ehemalige Huteflächen, die sich in verschiedenen Sukzessionsstadien, vom Kalkmagerasen bis hin zum waldähnlichen Gehölz befinden.

Aue (50 ha): Die Auenfläche befindet sich in ca. 195 m ü. NN im Talbereich der Eder, eines Mittelgebirgsflusses der Äschenregion. Das Flussufer ist mit einem teilweise über 50 m breiten Gehölzsaum, der von Weichhölzern dominiert wird,

bestanden. In die benachbarten landwirtschaftlichen Nutzflächen, die sehr arm an Gehölzstrukturen sind, sind Kiesbaggerteiche eingelagert, deren Rand von Ruderalflächen und Weidenbüsch umgeben ist.

Wie unter Kapitel 2.2 beschrieben, wurde jede dieser 3 Flächen in je 50 Rasterfelder unterteilt. Diese insgesamt 150 Rasterfelder dienten als Grundlage für kleinräumige Habitatnutzungsanalysen.

3. Ergebnisse

3.1. Phänologische Aspekte

Früchte

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

Ähnlich stellte sich die alljährliche Entwicklung der gesamten Fruchtmasse im Untersuchungsgebiet dar. Maxima wurden im September/Oktober erreicht. Von März bis Juli war die Gesamtmasse noch sehr niedrig, bzw. gleich null. Schwankungen zwischen den Jahren waren im Untersuchungszeitraum stark ausgeprägt. Während der Maximalwert im Herbst 1997 (erste Septemberzählung) noch bei 581 kg/100 ha auf der Heckenfläche lag, konnten im Herbst 1999 (erste September-

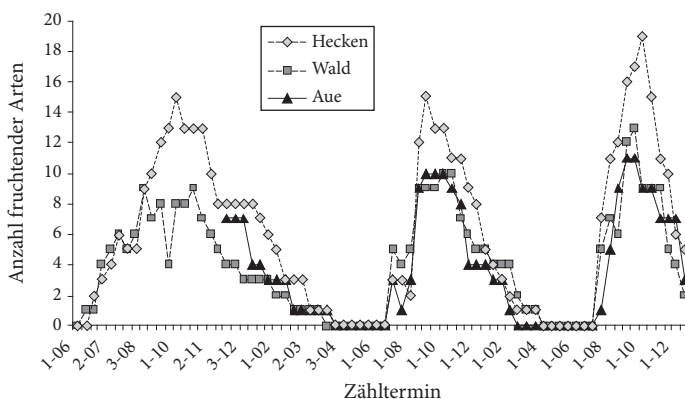


Abb. 1: Auftreten fruchttragender Pflanzenarten mit fleischigen Früchten auf drei Untersuchungsflächen (je 50 ha) in Nordhessen. Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999 (Auenfläche erst ab 01.12.1997). Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte. – Number of fruiting plant species with fleshy fruits on three areas (50 ha each) in Northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (floodplain area: from 01.12.1997 on). Dates of mapping: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per third of a month, later: one mapping per half of a month.

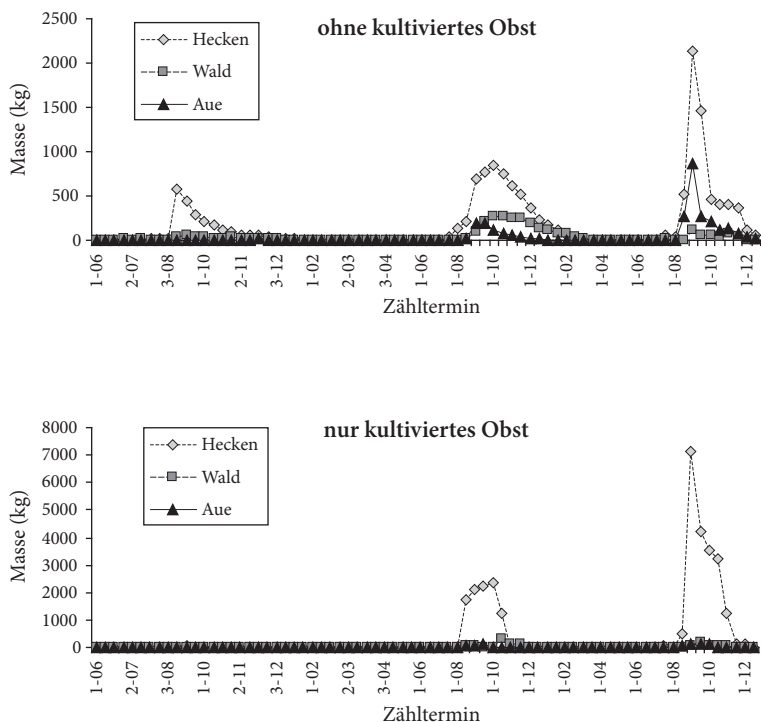


Abb. 2: Gesamtmasse fleischiger Früchte auf drei Untersuchungsflächen (je 50 ha) in Nordhessen. Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999 (Auenfläche erst ab 01.12.1997). Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte. – *Total mass of fleshy fruits on three areas (50 ha each) in Northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (floodplain area: from 01.12.1997 on). Dates of mapping: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per months' third, later: one mapping per months' half.*

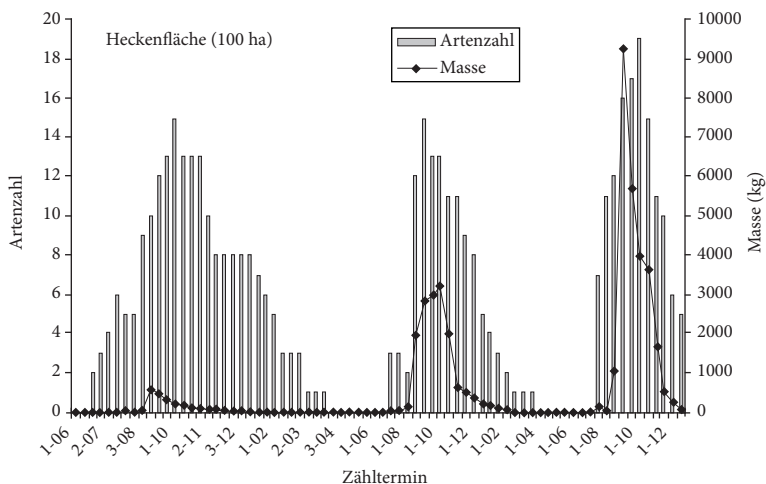


Abb. 3: Auftreten fruchttragender Pflanzenarten mit fleischigen Früchten und Gesamtmasse fleischiger Früchte auf einer Untersuchungsfläche (50 ha) in Nordhessen. Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999. Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte. – *Number of fruiting plant species with fleshy fruits and total mass of fleshy fruits on a semi-open area with hedges (50 ha) in Northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999. Dates of mapping: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per months' third, later: one mapping per months' half.*

zählung) über 2000 kg/100 ha auf der selben Fläche ermittelt werden. Zusätzlich der Masse der kultivierten Obstsorten, die 1997 aufgrund schlechter Wetterbedingungen zur Blütezeit nur sehr geringen Fruchtbehang aufwiesen, lag dieser Wert 1999 sogar bei über 9000 kg/100 ha (Abb. 2). Auch quantitativ erwies sich die Heckenfläche als bedeutsamste der drei Flächen. Die Anzahl fruchtender Pflanzenarten und die Gesamtmasse des Fruchtbehangs auf einer Fläche entwickelten sich im Jahresverlauf parallel, wie Abb. 3 exemplarisch für die Heckenfläche zeigt.

Auf allen Untersuchungsflächen zusammen konnten insgesamt 39 Pflanzenarten festgestellt werden, die zu irgendeiner Zeit während des Beobachtungszeitraums fleischige Früchte trugen. Die Pflanzenarten mit ihren jeweiligen Perioden der Fruchtreife sind in Tab. 1 aufgelistet. Viele der in Tab. 1 aufgeführten Pflanzenarten haben eine quantitativ geringe Bedeutung, gemessen an deren Fruchtbehang im Vergleich zum Gesamtfruchtbehang. Im Juni und Juli war die gesamte Fruchtmenge auf den Untersuchungsflächen noch sehr gering. Zu dieser Zeit gehörten die früh fruchtenden Arten Roter Holunder und Rote Heckenkirsche zu den quantitativ bedeutsamsten, obwohl sie hier keine sehr häufigen Arten sind. Durch die relative Armut an anderen fleischigen Früchten im Juni konnten sie jedoch über 90 % des gesamten Fruchtbehangs bilden. Im Juli dominierte hingegen der Fruchtbehang der Wildkirsche, die allerdings im Jahr 1997 kaum fruchtete. Auch Himbeeren nahmen eine bedeutende Stellung mit bis zu einem Drittel des gesamten Fruchtbehangs ein.

Anfang August dominierte auf der Heckenfläche der Fruchtbehang der Eberesche, der hier Werte über 90 % des gesamten Fruchtbehangs einnehmen konnte. Hierbei ist allerdings, wie auch bei den nachfolgenden Werten, der Fruchtbehang der kultivierten Obstsorten nicht berücksichtigt worden. Ab Ende August bis in den September dominierte auf allen Flächen der Fruchtbehang des

Tab. 1: Liste der Pflanzenarten mit fleischigen Früchten auf drei nordhessischen Beobachtungsflächen (je 50 ha). Aufgelistet sind nur Pflanzen, die während des Beobachtungszeitraums tatsächlich Früchte trugen sowie die Zeiten der Frucht-reife. – *List of plants with fleshy fruits observed on three areas (50 ha each) in Northern Hesse. The list shows only plants that actually fruited between 01.06.1997 and 31.12.1999 with their fruiting periods.*

Art – species	Zeit der Fruchtreife – fruiting period
Christophskraut <i>Actaea spicata</i>	Juli – November
Gefleckter Aronstab <i>Arum maculatum</i>	August – Oktober
Tollkirsche <i>Atropa bella-donna</i>	September – Oktober
Blutroter Hartriegel <i>Cornus sanguinea</i>	August – Januar
Eingrifflicher Weißdorn <i>Crataegus monogyna</i>	September – Februar
Zweigrifflicher Weißdorn <i>Crataegus oxyacantha</i>	September – Februar
Seidelbast <i>Daphne mezereum</i>	Juni – September
Gewöhnliches Pfaffenhütchen <i>Euonymus europaeus</i>	Oktober – November
Wald-Erdbeere <i>Fragaria vesca</i>	Juni – Juli
Gewöhnlicher Liguster <i>Ligustrum vulgare</i>	Oktober – Januar
Wald-Geißblatt <i>Lonicera periclymenum</i>	August – September
Rote Heckenkirsche <i>Lonicera xylosteum</i>	Juni – Oktober
Apfelbaum <i>Malus domestica</i>	August – Dezember
Einbeere <i>Paris quadrifolia</i>	Juli – Oktober
Vogelkirsche <i>Prunus avium</i>	Juli
domestizierte Süß-Kirsche <i>Prunus avium ssp.</i>	Juli
Zwetsche <i>Prunus domestica</i>	August – November
Fels-Kirsche <i>Prunus mahaleb</i>	Juli
Späte Traubenkirsche <i>Prunus serotina</i>	August – Oktober
Schwarzdorn <i>Prunus spinosa</i>	August – Januar
Birne <i>Pyrus communis</i>	August – Oktober
Purgier-Kreuzdorn <i>Rhamnus catharticus</i>	August – Dezember
Schwarze Johannisbeere <i>Ribes nigrum</i>	Juni
Rote Johannisbeere <i>Ribes rubrum</i>	Juni
Stachelbeere <i>Ribes uva-crispa</i>	Juli
Hunds-Rose <i>Rosa spec. (canina agg.)</i>	Oktober – März
Kratzbeere <i>Rubus caesius</i>	Juli – Oktober
Brombeere <i>Rubus fruticosus</i>	Juli – Oktober
Himbeere <i>Rubus idaeus</i>	Juli – September
Schwarzer Holunder <i>Sambucus nigra</i>	August – November
Roter Holunder <i>Sambucus racemosa</i>	Juli – Oktober
Bittersüßer Nachtschatten <i>Solanum dulcamara</i>	Juli – Oktober
Mehlbeere <i>Sorbus aria</i>	August – Oktober
Eberesche <i>Sorbus aucuparia</i>	Juli – November
Elsbeere <i>Sorbus torminalis</i>	August – Oktober
Schneebeere <i>Symphoricarpos albus</i>	September – Dezember
Heidelbeere <i>Vaccinium myrtillus</i>	Juli
Wolliger Schneeball <i>Viburnum lantana</i>	August – November
Gewöhnlicher Schneeball <i>Viburnum opulus</i>	September – März
Mistel <i>Viscum album</i>	November – April

Schwarzen Holunders, der über Wochen hinweg über 90 % des Gesamtfruchtangebotes ausmachen konnte. Die Monatswende von September zu Oktober stellte den Zeitraum mit dem quantitativ höchsten Fruchtangebot dar. Ungeachtet der kultivierten Früchte stellten zu dieser Zeit Schwarzer Holunder und auf den offeneren Flächen Eingrifflicher Weißdorn und Roter

Hartriegel den Großteil des Fruchtangebotes.

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

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

Vögel

Eine Übersicht über alle auf den Untersuchungsflächen registrierten Frugivoren, Samen- und Fruchtfleischprädatoren wurde bereits in Stiebel & Bairlein (2008) gegeben. Die nachfolgenden Auswertungen konzentrieren sich auf die 20 Arten, die unzweifelhaft als „Ausbreiter“ klassifiziert wurden. Der Begriff „Ausbreiter“ bezieht sich auf solche Vogelarten, die den in oder an der fleischigen Frucht befindlichen Samen unversehrt wieder ausscheiden, womit sie zur Ausbreitung einer Pflanzenart beitragen.

Das Auftreten frugivorer Vögel war auf allen Untersuchungsflächen von

sehr ähnlichen und gleichmäßigen jahreszeitlichen Schwankungen gekennzeichnet. Zwischen Ende April und Anfang September war die Artenzahl am höchsten, zwischen Dezember und Februar am niedrigsten. Insgesamt waren die Artenzahlen auf der Heckenfläche am höchsten, gefolgt von der Auen- und der Waldfläche (Abb. 4).

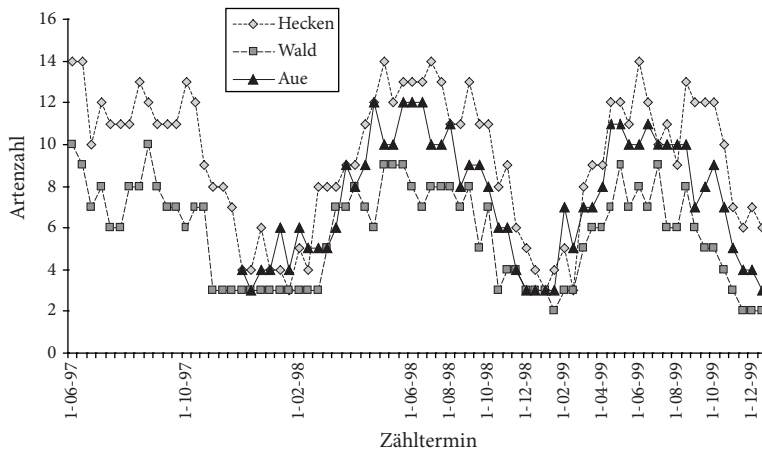


Abb. 4: Anzahl frugivorer Vogelarten auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999 (Auenfläche erst ab 01.12.1997). Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte. – *Number of frugivorous bird species on three areas (50 ha each) in Northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (floodplain area: from 01.12.1997 on). Dates of mapping: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per month's third, later: one mapping per month's half.*

Ähnliche Schwankungen waren auch bei den Summen frugivorer Vogelindividuen zu beobachten. Allerdings waren diese Schwankungen weit weniger gleichmäßig als die der Artenzahlen und es lagen größere Unterschiede zwischen den Untersuchungsflächen vor.

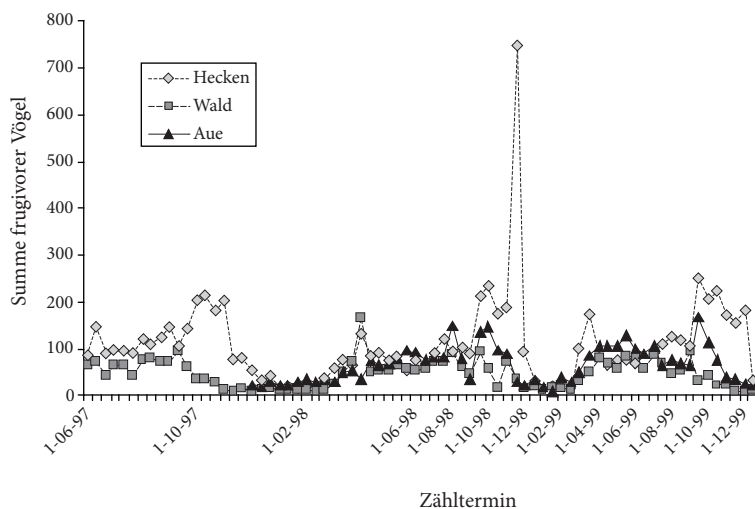


Abb. 5: Gesamtzahl frugivorer Vögel auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999 (Auenfläche erst ab 01.12.1997). Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monatsdrittel, später eine Zählung pro Monatshälfte. – *Number of avian frugivores on three areas (50 ha each) in Northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (floodplain area: from 01.12.1997 on). Dates of mapping: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per third of a month, later: one mapping per half of a month.*

Gemeinsam waren auf allen drei Flächen die niedrigsten Werte im Winter von Januar bis Februar zu beobachten. Die höchsten Summen wurden auf der Heckenfläche von September bis November erreicht. In diesen Monaten war auf der Waldfläche jedoch schon ein stetiger Abfall der Anzahl frugivorer Vögel zu beobachten. So war im Spätsommer ein ausgeprägtes Maximum zu beobachten. Eine Zwischenstellung nahm die Auenfläche ein, auf der zwar etwas höhere Werte im Frühjahr zu beobachten waren, allerdings weit weniger ausgeprägt als auf der Heckenfläche. Die Maxima auf der Heckenfläche wiesen sehr unterschiedlich hohe Werte auf, wobei der Extremwert im November 1998 mit 748 Vögeln vor allem auf einen Trupp von 585 Wacholderdrosseln zurückzuführen war, der sich während einer Frostperiode von den Früchten des Eingriffeligen Weißdorns ernährte (Abb. 5).

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

Die quantitativ bedeutsamste frugivore Vogelart war über das ganze Jahr betrachtet die Amsel, die auf allen Flächen ganzjährig mit gleichbleibend hoher Dominanz auftrat. Das Rotkehlchen trat als einziger kleiner Frugivore (unter Drosselgröße) ganzjährig im Untersuchungsgebiet auf. Im Sommer war das Rotkehlchen der häufigste frugivore Vogel im Wald. Die Singdrossel und die Mönchsgrasmücke waren ebenfalls relativ häufige frugivore Arten, beide fehlten aber im Winter. Zu den Zugzeiten, besonders im Herbst, bildeten Wacholder-, Rot- und Misteldrossel den Großteil der frugivoren Vogelgemeinschaft. Speziell auf der Auenfläche war die Gartengrasmücke einer der häufigsten frugivoren Vögel, sie verließ das Untersuchungsgebiet aber sehr früh und erschien erst spät aus dem Winterquartier. Einen Überblick über das Auftreten der frugivoren Vogelarten im Untersuchungsgebiet gibt Tab. 2.

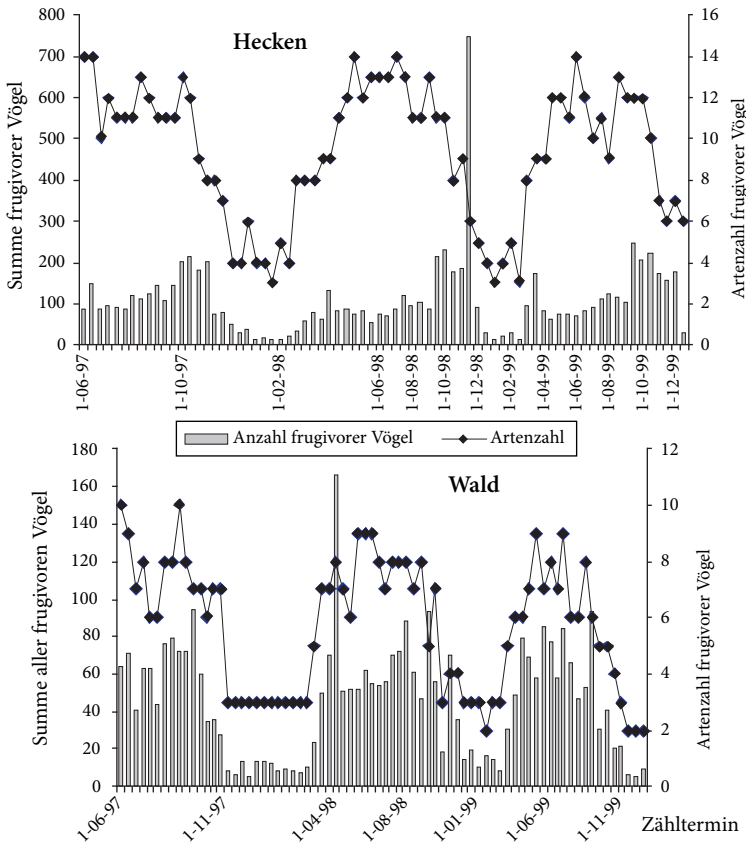


Abb. 6: Anzahl frugivorer Vogelarten und Gesamtzahl frugivorer Vögel auf zwei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). Kartierungszeitraum: 01.06.1997-31.12.1999. Zähltermine: Vom 01.06.1997 bis 31.05.1998 eine Zählung pro Monats-drittel, später eine Zählung pro Monats-hälfte. – Number of frugivorous bird species and totals of frugivorous bird individuals on three areas (50 ha each) in Northern Hesse. Mapping period: 01.06.1997-31.12.1999 (floodplain area: from 01.12.1997 on). Dates of mapping: From 01.06.1997 to 31.05.1998: one mapping per month's third, later: one mapping per month's half.

Tab. 2: Jahreszeitliches Auftreten frugivorer Vögel auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). Die Angaben zur Dominanz beziehen sich auf die Summen aller Beobachtungen bezogen auf die Summe aller insgesamt beobachteten Frugivoren. – Phenology of frugivorous birds on three areas (50 ha each) in Northern Hesse. Dominance values refer to the sum of all observations compared with the sum of all observed frugivorous birds.

Art	jahreszeitliches Auftreten im Untersuchungsgebiet	Dominanz (%)		
		Hecken	Wald	Aue
Aaskrähe <i>Corvus corone</i>	ganzjährig	3,2	1	17,7
Elster <i>Pica pica</i>	ganzjährig	1,9	0	1,4
Eichelhäher <i>Garrulus glandarius</i>	ganzjährig	4,7	9,5	0,5
Star <i>Sturnus vulgaris</i>	Februar – November	5,6	0,1	6,3
Dorngrasmücke <i>Sylvia communis</i>	April – Oktober	3,4	0,1	0,8
Klappergrasmücke <i>Sylvia curruca</i>	April – September	0,5	0,1	0,9
Mönchsgrasmücke <i>Sylvia atricapilla</i>	April – Oktober	6,9	9,2	11,5
Gartengrasmücke <i>Sylvia borin</i>	April – September	2,4	2,5	11,1
Singdrossel <i>Turdus philomelos</i>	Februar – November	11,1	16,5	5,7
Rotdrossel <i>Turdus iliacus</i>	März – April; Oktober – Dezember	7,3	5,7	1,6
Ringdrossel <i>Turdus torquatus</i>	Oktober	0,02	0	0
Amsel <i>Turdus merula</i>	ganzjährig	24,7	25,8	19
Wacholderdrossel <i>Turdus pilaris</i>	ganzjährig	15,9	0,1	9,9
Misteldrossel <i>Turdus viscivorus</i>	Februar – Oktober	1,4	1,9	0,1
Braunkehlchen <i>Saxicola rubetra</i>	Mai	0,1	0	0
Gartenrotschwanz <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	April	0,1	0,2	0,1
Hausrotschwanz <i>Phoenicurus ochruros</i>	März – Oktober	1,2	0,4	0,3
Rotkehlchen <i>Erithacus rubecula</i>	ganzjährig	9,2	24,5	11,2
Trauerschnäpper <i>Ficedula hypoleuca</i>	April; August	0	1	0,1
Grauschnäpper <i>Muscicapa striata</i>	Mai – August	0,3	1,5	1,7

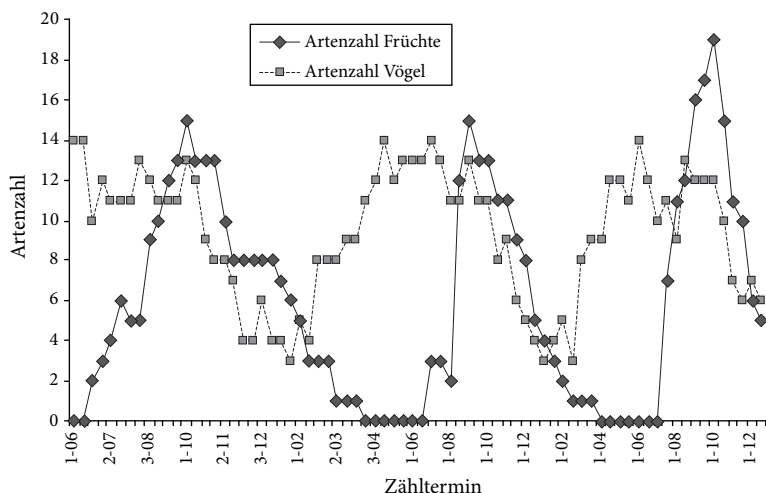


Abb. 7: Vergleich der Diversität fruchttragender Pflanzenarten (mit fleischigen Früchten) mit der Diversität frugivorer Vogelarten auf einer 50 ha großen Heckenfläche in Nordhessen. – Comparison between the diversity of fruiting plant species with fleshy fruits and the diversity of avian frugivores on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

Vergleich der Vogel- und Fruchtephänologie

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

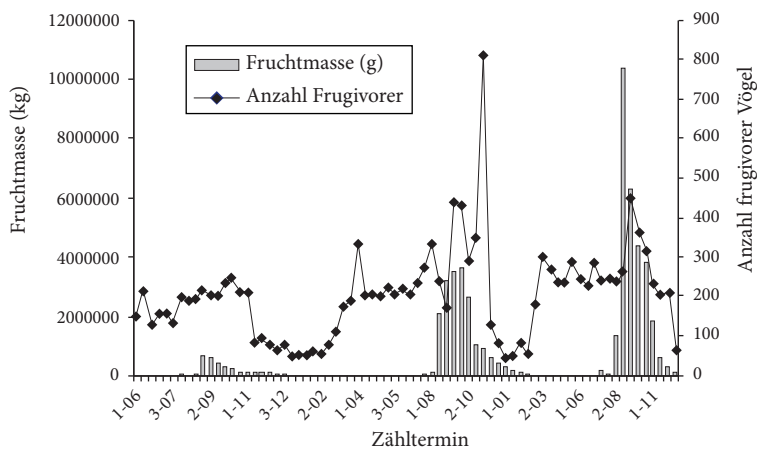


Abb. 8: Vergleich der Gesamtmasse fleischiger Früchte mit der Anzahl frugivorer Vögel auf einer 50 ha großen Heckenfläche in Nordhessen. – Comparison between the total mass of fleshy fruits and the number of avian frugivores on a 50 ha area with hedges in Northern Hesse.

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

3.2. Zusammenhänge zwischen dem Fruchtangebot verschiedener Habitats und dem Auftreten frugivorer Vogelarten

Ein Vergleich zwischen den drei Untersuchungsflächen zeigt, dass während der fruchtarmer Zeit von Januar bis August die Bestände frugivorer Vögel auf allen drei Flächen etwa gleich hoch waren. Zwischen September und November war die gesamte Fruchtmasse auf der Heckenfläche wesentlich höher als auf den anderen beiden Flächen. Zu dieser Zeit fielen die frugivoren Vogelbestände im fruchtarmer Wald bis zum Winter hin ab. Auf der etwas fruchtreicheren Auenfläche stieg der frugivore Vogelbestand zwar leicht an, blieb aber weit hinter den Werten auf der Heckenfläche zurück. Auf der Heckenfläche wurden im Herbst die mit Abstand höchsten Individuenzahlen mit regelmäßig über 200 Vögeln pro 100 ha erreicht (vgl. Abb. 2 und Abb. 5).

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

Die Beobachtung, dass frugivore Vögel während der Fruchtreifzeit auf der fruchtreichen Heckenfläche häufiger

waren, trifft auch bei einer nach Vogelarten differenzierten Betrachtung zu, insbesondere für die Drosselarten. Allerdings verließ die ausgeprägt frugivore Gartengrasmücke das Untersuchungsgebiet bereits zu einer Zeit, in der sich das Fruchangebot auf den drei Untersuchungsflächen wenig unterschied. Dementsprechend waren bei dieser Art im Herbst keine Unterschiede in der großräumigen Habitatwahl zum Frühling und Sommer festzustellen.

3.3. Mikrohabitate frugivorer Vögel in Abhängigkeit vom Fruchangebot

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

Hierzu wurden Arten ausgewählt, die einerseits im hohen Maße frugivor sind, andererseits häufig genug, um einen statistischen Test sinnvoll durchführen zu können. Es boten sich hier Amsel, Rotdrossel, Mönchsgrasmücke und Gartengrasmücke an. Basierend auf den in Stiebel & Bairlein (2008) beschriebenen Nahrungsspektren dieser Arten, sollten folgende Hypothesen überprüft werden: (1) Amseln kommen während des Herbstzugs häufiger in Habitaten mit Früchten des Eingrifflichen Weißdorns vor. (2) Amseln kommen im Winter häufiger in Habitaten mit Hagebutten (Früchten der verschiedenen *Rosa*-Arten, v.a. *Rosa canina* agg.) vor. (3) Rotdrosseln kommen während des Herbstzugs häufiger in Habitaten mit Früchten des Eingrifflichen Weißdorns vor. (4) Mönchsgrasmücken kommen während des Herbstzugs häufiger in Habitaten mit Früchten des Schwarzen Holunders vor. (5) Gartengrasmücken kommen während des Herbstzugs häufiger in Habitaten mit Früchten des Schwarzen Holunders vor. Durch diese Fragestellungen wurde untersucht, ob das Vorkommen häufiger und ausgeprägt frugivorer Arten mit der jeweils quantitativ bedeutsamsten Früchtenahrung dieser Vogelarten korreliert war.

Es ist denkbar, dass sich nach statistischer Analyse signifikante Korrelationen ergeben, aber kein kausaler Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von Vögeln und Früchten besteht, wenn z. B. eine Vogelart lediglich die Struktur der fruchthragenden Pflanze als Aufenthaltsort bevorzugt, sich aber nicht wegen der dort vorhandenen Früchte aufhält. Um diese Alternative zu

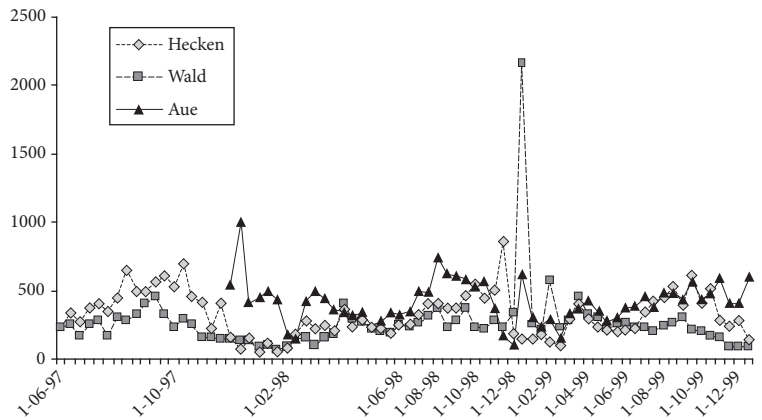


Abb. 9: Phänologie nicht-frugivorer Vogelarten auf drei nordhessischen Untersuchungsflächen (je 50 ha). – Phenology of non-frugivorous birds on three areas (50 ha each) in northern Hesse.

prüfen, wurden die Ergebnisse von Vogelzählungen zu einem ganz anderen Zeitpunkt, z. B. im Frühjahr, wenn keine Früchte vorhanden sind, ebenfalls mit den Fruchtekartierungsdaten aus dem Herbst und Winter verglichen. Dies sei an einem Beispiel erläutert: Mittels des χ^2 -Tests wurde herausgefunden, dass sich die Vogelart A bei der Vogelzählung in der ersten Septemberhälfte signifikant häufiger in Rasterfeldern mit der Frucht X aufgehalten haben, als in Rasterfeldern ohne Frucht X. Nun wird das Zählergebnis der Vogelart A aus einem ganz anderen Monat, z. B. aus der ersten Maihälfte, herangezogen, und es wird untersucht, ob sich die Vogelart A auch in der ersten Maihälfte signifikant häufiger in Rasterfeldern aufhält, in denen in der ersten Septemberhälfte die Frucht X vorhanden ist.

Amsel

Zur Prüfung, ob sich Amseln auf dem Herbstzug häufiger in Habitaten mit Früchten des Eingrifflichen Weißdorns aufhielten, wurde jeweils der Wert aus der Herbstzählung (Zählungen in den Monaten September, Oktober, November) mit den höchsten Individuenzahlen untersucht und mit dem dazugehörigen Ergebnis aus der Früchtezählung verglichen. Zur Untermauerung der Hypothese eines kausalen Zusammenhangs (s. o.) wurden die Ergebnisse dieser Früchtezählungen auch mit dem Wert im Juni des gleichen Jahres (falls keine Zählung vorhanden: Im Juni des folgenden Jahres) und mit dem Maximalwert während des Frühlingzuges des folgenden Jahres (falls keine Zählung vorhanden: Frühlingzug des gleichen Jahres) verglichen.

Zur Prüfung, ob Amseln im Winter Habitats mit Hagebutten bevorzugten, wurde jeweils der Wert aus der ersten Dezemberzählung betrachtet. Wie oben beschrieben, wurden die Werte aus der Früchtezählung auch mit den Frühling- und Sommerwerten aus der Vogelzählung verglichen.

Amseln hielten sich während des Herbstzuges höchst signifikant häufiger in Rasterfeldern mit Weißdorn-

Tab. 3: Analyse der Mikrohabitatwahl der Amsel mit dem χ^2 -Test. Verglichen wurden 100 m x 100 m große Rasterfelder mit und ohne bevorzugte Früchte. Zur Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen Fruchtbehang und Auftreten von Amseln wurde der Vergleich auch zu anderen Jahreszeiten, in denen keine Früchte vorhanden waren, durchgeführt. (01-10-1997 bedeutet: erste Zählung im Oktober 1997) – *Analysis of the microhabitat choice of Blackbirds using the χ^2 -Test. Places (100 m x 100 m squares) with preferred fruits were compared with places without these fruits. To study causalities, the comparison of these places was also performed during other seasons, when no fruits were ripe. (01-10-1997 = first census in October 1997)*

Zählung	beobachtete Individuenzahlen		Erwartete Individuenzahlen		P (nach χ^2 -Test)
	Rasterfelder mit Früchten (<i>Crataegus monogyna</i>)	Rasterfelder ohne Früchte	mit Früchten	ohne Früchte	
03-10-1997	55	20	17	58	0,000
Vergleich: 01-06-97	7	18	6	19	0,64
Vergleich: 02-03-98	14	24	8	30	0,017
01-10-1998	97	45	40	102	0,000
Vergleich: 01-06-98	8	16	7	17	0,65
Vergleich: 01-03-99	29	33	17	45	0,001
02-09-1999	58	34	24	68	0,000
Vergleich: 01-06-99	15	65	21	59	0,13
Vergleich: 01-03-99	18	44	16	46	0,56
	<i>(Rosa canina)</i>				
01-12-1997	44	8	19	33	0,000
Vergleich: 01-06-98	11	13	9	15	0,40
Vergleich: 02-03-98	25	24	18	31	0,038
01-12-1998	70	9	36	43	0,000
Vergleich: 01-06-98	14	10	11	13	0,22
Vergleich: 01-03-99	45	17	28	34	0,000
01-12-1999	34	7	15	26	0,000
Vergleich: 01-06-1999	23	57	29	51	0,16
Vergleich: 01-03-1999	36	26	22	40	0,000

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

Rotdrossel

Analog zur Untersuchung bei der Amsel wurde getestet, ob Rotdrosseln während der Spitze des Herbstzuges Aufenthaltsorte mit Weißdornfrüchten bevorzugen. Zum Vergleich wurden die Aufenthaltsorte während der Spitze des nachfolgenden Frühjahrszuges (falls keine Zählung vorhanden: vorangegangenen Frühjahrszuges) herangezogen. Rotdrosseln bevorzugten während des Herbstzuges höchst signifikant Aufenthaltsorte mit Weißdorn-Früchten (Tab. 4). Der Vergleich mit den Habitaten im Frühjahr ergibt ein indifferentes Bild. In

zwei Fällen bevorzugten Rotdrosseln genau dieselben Orte auch im Frühjahr, obwohl keine Früchte mehr vorhanden waren. In einem Fall mieden sie jedoch signifikant diese Orte, was mit dem Aufenthalt eines großen Trupps in einem geschlossenen Buchenwald zu erklären ist.

Gartengrasmücke

Gartengrasmücken zeigten bei den Zählungen im Untersuchungsgebiet keinen ausgeprägten Zuggipfel im Herbst. Um zu ermitteln, ob Gartengrasmücken auf dem Herbstzug Habitate mit Holunderfrüchten bevorzugten, wurde daher jeweils der letzte Wert im Spätsommer/ Frühherbst herangezogen, der gerade noch groß genug war, um eine statistische Analyse zu ermöglichen. Als Vergleichswert diente der Wert der ersten Zählung im Mai des selben Jahres (falls keine Zählung vorhanden: des folgenden Jahres). Gartengrasmücken bevorzugten im Spätsommer/ Frühherbst höchst signifikant Orte mit Früchten des Schwarzen Holunders (Tab. 5). Genau dieselben Rasterfelder bevorzugten sie aber auch Anfang Mai, obwohl keinerlei Früchte vorhanden waren.

Tab. 4: Analyse der Mikrohabitawahl der **Rotdrossel** mit dem χ^2 -Test. Verglichen wurden 100 m x 100 m große Rasterfelder mit und ohne bevorzugte Früchte. Zur Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen Fruchtbehang und Auftreten von Amseln wurde der Vergleich auch zu anderen Jahreszeiten, in denen keine Früchte vorhanden waren, durchgeführt. (01-10-1997 bedeutet: erste Zählung im Oktober 1997) – *Analysis of the microhabitat choice of Redwings using the χ^2 -Test. Places (100 m x 100 m squares with preferred fruits were compared with places without these fruits. To study*

causalities, the comparison of these places was also performed during other seasons, when no fruits were ripe. (01-10-1997 = first census in October 1997).

Zählung	beobachtet		erwartet		p (nach χ^2 -Test)
	mit Früchten (<i>Crataegus monogyna</i>)	ohne Früchte	mit Früchten	ohne Früchte	
03-10-97	51	10	13	48	0,000
Vergleich: 01-04-98	18	127	32	113	0,005
02-11-98	38	44	19	63	0,000
Vergleich: 01-04-98	58	87	33	112	0,000
2-10-99	44	26	13	57	0,000
Vergleich: 2-03-99	74	19	18	75	0,000

Tab. 5: Analyse der Mikrohabitawahl der **Gartengrasmücke** mit dem χ^2 -Test. Verglichen wurden 100 m x 100 m große Rasterfelder mit und ohne bevorzugte Früchte. Zur Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen Fruchtbehang und Auftreten von Amseln wurde der Vergleich auch zu anderen Jahreszeiten, in denen keine Früchte vorhanden waren, durchgeführt. (01-10-1997 bedeutet: erste Zählung im Oktober 1997). – *Analysis of the microhabitat choice of Garden Warblers using the χ^2 -Test. Places (100 m x 100 m squares with preferred fruits were compared with places without these fruits.*

To study causalities, the comparison of these places was also performed during other seasons, when no fruits were ripe. (01-10-1997 = first census in October 1997)-

Zählung	beobachtet		erwartet		p (nach χ^2 -Test)
	mit Früchten (<i>Sambucus nigra</i>)	ohne Früchte	mit Früchten	ohne Früchte	
01-09-97	7	1	3	5	0,003
Vergleich: 01-05-98	7	3	4	6	0,053
02-08-98	16	1	5	12	0,000
Vergleich: 01-05-98	23	7	10	20	0,000
01-09-99	7	0	3	4	0,002
Vergleich: 01-05-99	47	8	20	35	0,000

Tab. 6: Analyse der Mikrohabitawahl der **Mönchsgrasmücke** mit dem χ^2 -Test. Verglichen wurden 100 m x 100 m große Rasterfelder mit und ohne bevorzugte Früchte. Zur Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen Fruchtbehang und Auftreten von Amseln wurde der Vergleich auch zu anderen Jahreszeiten, in denen keine Früchte vorhanden waren, durchgeführt. (01-10-1997 bedeutet: erste Zählung im Oktober 1997). – *Analysis of the microhabitat choice of Blackcaps using the χ^2 -Test. Places (100 m x 100 m squares with preferred fruits were compared with places without these fruits. To study*

causalities, the comparison of these places was also performed during other seasons, when no fruits were ripe. (01-10-1997 = first census in October 1997).

Zählung	beobachtet		erwartet		p (nach χ^2 -Test)
	mit Früchten (<i>Sambucus nigra</i>)	ohne Früchte	mit Früchten	ohne Früchte	
02-09-97	30	3	16,5	16,5	0,000
Vergleich: 01-05-98	25	5	15	15	0,000
02-09-98	55	2	23	34	0,000
Vergleich: 01-05-98	33	8	17	24	0,000
02-09-99	26	6	12	20	0,000
Vergleich: 01-05-99	27	19	17	29	0,002

Mönchsgrasmücke

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

Keiner Analyse unterzogen wurden Misteldrossel, Wacholderdrossel und Star, obwohl alle drei Arten häufig und regelmäßig frugivor waren. Alle drei Arten konnten während der gesamten Beobachtungsperiode ab dem Spätsommer bis in den Spätherbst in großen Trupps von oft über 100 Exemplaren auf an die Untersuchungsfläche angrenzenden Äckern angetroffen werden. Auf den Untersuchungsflächen waren dagegen nur unregelmäßig kleine Trupps anzutreffen. Diese weiträu-

mig ausgeräumten Äcker beherbergten nahezu keine fruchttragenden Gehölze. Aufgrund dieser Beobachtung ist nicht von einer prinzipiellen Ausrichtung der Habitatwahl dieser drei Arten auf fruchttragende Gehölze auszugehen.

4. Diskussion

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

Eine detailliertere Betrachtung der Situation lässt die oben geschilderte Situation jedoch etwas weniger eindeutig aussehen als zunächst vermutet. So zeigt sich, dass beispielsweise Mönchs- und Gartengrasmücken auch im Frühjahr, wenn keine Früchte mehr vorhanden sind, dieselben Aufenthaltsorte bevorzugen wie im Spätsommer und Herbst. Zwar lässt sich im Freiland eindeutig beobachten, dass die beiden Vogelarten zur Reifezeit des Schwarzen Holunders so gut wie nie fernab dieser bevorzugten Nahrungspflanze anzutreffen sind (vgl. auch Schmidt 1964), allerdings wird die Habitatwahl offenbar nicht ausschließlich vom Früchteangebot bestimmt. Im Frühjahr und Sommer sind diese Arten im Untersuchungsgebiet auch kaum fernab von Holunderbüschen anzutreffen. Beide Arten bewohnen gebüschbewachsene Habitate, in denen in Mitteleuropa der Schwarze Holunder selten fehlt. Garten- und Mönchsgrasmücken scheinen demnach ihre Habitatwahl im Spätsommer und Herbst nicht wegen des Früchtevorkommens tiefgreifend umzustellen, wenngleich sie sich innerhalb ihrer Habitate sicher vornehmlich im Bereich fruchtender Büsche aufhalten. Dies wird nicht nur durch die Freilandbeobachtungen empirisch bekräftigt, sondern spiegelt sich auch ansatzweise in den Ergebnissen der statistischen Analysen wider, denn die – meist immer noch höchst signifikante – Fehlerwahrscheinlichkeit p ist bei den

Vergleichsuntersuchungen zur Habitatwahl im Mai etwas höher als im Spätsommer/Herbst, die Korrelation zwischen Vogelvorkommen und Rasterfeldern mit Holunder ist also etwas geringer.

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

Das untersuchte Waldgebiet wurde im Herbst wahrscheinlich nicht nur wegen des geringeren Fruchtangebotes weniger attraktiv für frugivore Vögel. Dabei ist zu beachten, dass keine mitteleuropäische Vogelart ausschließlich frugivor ist, sondern Wirbellose einen großen Teil ihrer Nahrung bilden (Bezzel & Prinzing 1990; Bairlein 1996). Darauf deutet auch das nachbrutzeitliche Verhalten der fakultativ frugivoren Misteldrosseln im Untersuchungsgebiet hin. Misteldrosseln verlassen hier während des Sommers mit den flüggen Jungvögeln den Wald und finden sich in großen Trupps Nahrung suchend auf den umliegenden Äckern und Wiesen ein. Dabei suchen die Schwärme zur Nahrungssuche durchaus auch Gehölze mit reifen Früchten, insbesondere Süß- und Wildkirschen sowie Ebereschen, auf. Ähnliche Beobachtungen gelangen bei Staren. Früchte scheinen auch in diesen Fällen ein bedeutender Habitatfaktor zu sein, aber nicht der einzige. Diese Hypothese wird durch eine Betrachtung des zeitlichen Raumnutzungsmusters überwiegend insektivorer Arten bekräftigt. Der Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*) verlässt ab dem Sommer ebenfalls zunehmend den Wald und erscheint verstärkt in der halboffenen Landschaft. Allerdings sind Zaunkönige im Herbst in der relativ fruchtarmer Aue häufiger als in der Heckenlandschaft (Stiebel 2004). Möglicherweise ist dieses von den Frugivoren abweichende Muster dadurch bedingt, dass Früchte keine ernährungsbiologische Rolle spielen und die klimatisch begünstigte und strukturreiche Auenfläche ein größeres Angebot an Wirbellosen bietet. Ähnlich ist auch das Raumnutzungsmuster des überwiegend insektivoren Zilpzalps (*Phylloscopus collybita*) sowie des Rotkehlchens, das im Frühherbst nur wenig Früchte frisst (nach Herrera 1984b ist das Vorkommen des Rotkehlchens auch im spanischen Winterquartier wenig an Früchtevorkommen gebunden).

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

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

schige Früchte pro 100 ha und 19 gleichzeitig fruchtende Pflanzenarten). Weniger Früchte waren in einer Flussauenlandschaft mit schmalem Auwaldrest, am wenigsten in einem Mischwald zu finden.

Den größten Arten- und Individuenreichtum an frugivoren Vögeln wies die Heckenfläche auf, gefolgt von der Auen- und der Waldfläche. Allgemein war die Artenzahl im Spätfrühling und Sommer am höchsten (maximal 14 auf der Heckenfläche), im Winter am niedrigsten (minimal 2 auf der Waldfläche). Hinsichtlich der Individuenzahlen waren ebenfalls typische jahreszeitliche Raumnutzungsmuster erkennbar: Im Sommer beherbergten alle Flächen etwa gleich viele Individuen frugivorer Vögel. Während aber auf der fruchtreichen Heckenfläche die Individuenzahlen ab dem Spätsommer stark zunahmen und im Herbst ein Maximum erreichten (maximal über 700 Vögel pro 100 ha im November 1997), sanken die Zahlen auf der fruchtarmer Waldfläche während des Herbstes kontinuierlich ab. Auf der Auenfläche war ein ähnliches Muster wie auf der Heckenfläche erkennbar, jedoch in stark abgeschwächter Form. Nicht-frugivore Vögel zeigten keine derartige Bevorzugung der Heckenfläche im Herbst.

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

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

5. Zusammenfassung

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

Von März bis Juli waren im Untersuchungsgebiet keine oder nur sehr wenige fleischige Früchte vorhanden. Im August stieg die Zahl reifer Früchte sprunghaft an, und im September/Oktober wurde der Maximalwert der Gesamtfruchtmasse und auch der Anzahl fruchtender Pflanzenarten erreicht. Auf drei je 50 ha großen Untersuchungsflächen erwies sich eine halb-offene Heckenfläche mit großem Abstand als qualitativ und quantitativ fruchtreichste Fläche (maximal über 9000 kg flei-

6. Literatur

- Bairlein F 1981: Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln: Beschreibung und Deutung der Verteilungsmuster von ziehenden Kleinvögeln in verschiedenen Biotopen und Stationen des „Mettnau - Reit - Illmitz - Programmes“. Ökol. Vögel 3: 7-137.
- Bairlein F 1996: Ökologie der Vögel. Physiologische Ökologie - Populationsbiologie - Vogelgemeinschaften - Naturschutz. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Bezzel E & Prinzinger R 1990: Ornithologie. Ulmer, Stuttgart.
- Blake, JG & Hoppes, WG 1986: Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodland. Auk 103: 328-340.
- Bonn S & Poschold P 1998: Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Quelle & Meyer, Wiesbaden.

- Flade M 1994: Die Brutvogelgemeinschaften Mittel- und Norddeutschlands. Grundlagen für den Gebrauch vogelkundlicher Daten in der Landschaftsplanung. IHW-Verlag, Eching.
- Fuentes M 1994: Diets of fruit-eating birds: What are the causes of interspecific differences? *Oecologia* 97: 134-142.
- Herrera CM 1984a: Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65(2): 609-617.
- Herrera CM 1984b: A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecol. Mon.* 54: 1-23.
- Herrera CM, Jordano P, López-Soria L & Amat JA 1994: Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Mon.* 64(3): 315-344.
- Hoppes WG 1987: Pre- and post-foraging movements of frugivorous birds in an eastern deciduous forest woodland, USA. *Oikos* 49: 281-290.
- Izhaki I, Walton PB & Safriel UN 1991: Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *J. Ecol.* 79: 575-590.
- Jordano P 1993: Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 107/108: 85-104.
- Landmann A 1987: Zur Strukturierung, Ökologie und Jahresdynamik urban-ruraler Vogelgesellschaften der Umgebung Innsbrucks, Nordtirol. *Beitr. Naturk. Niedersachsens* 40: 202-207.
- Levey DJ 1988: Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monogr.* 58: 251-269.
- Loiselle BA 1990: Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- Loiselle BA & Blake JG 1991: Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- Loiselle BA & Blake JG 1993: Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a neotropical lowland wet forest. *Vegetatio* 107/108: 177-189.
- Schmidt E 1964: Untersuchungen an einigen Holunder fressenden Singvögeln in Ungarn. *Zool. Abh.* 27: 11-28.
- Snow B & Snow D 1988: *Birds and berries*. T & AD Poyser; Calton, England.
- Stiebel H 2004: Sommer- und Winterhabitate des Zaunkönigs *Troglodytes troglodytes* im Edergebiet. *Vogelkundliche Hefte Edertal* 30: 39-47.
- Stiebel H & Bairlein F 2008: Frugivorie mitteleuropäischer Vögel I: Nahrung und Nahrungserwerb. *Vogelwarte* 46: 1-23.
- Tyrväinen H 1975: The winter irruption of the fieldfare (*Turdus pilaris*) and the supply of rowan berries. *Ornis Fennica* 52: 23-31.
- Whelan CJ & Willson MF 1994: Fruit choice in migrating North American birds: field and aviary experiments. *Oikos* 71: 137-151.
- Wheelwright NT & Orians GH 1982: Seed dispersal by animals: contrast with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.* 119: 402-413.
- Willson MF & Whelan CJ 1993: Variation of dispersal phenology in a bird-dispersed shrub, *Cornus drummondii*. *Ecol. Monogr.* 63: 151-172.