



# ORNITHOLOGISCHER ANZEIGER

Zeitschrift bayerischer und baden-württembergischer Ornithologen

Band 56 – Heft 1

Dezember 2017

*Ornithol. Anz.*, 56: 1–28

## Vögel und Beeren – Überblick über eine Vogel-Pflanze-Interaktion

Robert Pfeifer

Birds and Berries – a review of a bird-plant-interaction

In recent decades the interaction between frugivorous birds and plants with fleshy fruits has become a research topic of increasing interest to both botanists and ornithologists. In this review I set out to investigate some basic findings on this issue (see fig. 11):

1. Plants producing fleshy fruits, with a pulp of soft, edible and mostly nutritious tissue surrounding the seeds, display this to frugivorous animals as a food resource. These animals either defecate or regurgitate the undamaged seeds (endozoochory). Both fruit eating birds and plants producing fleshy fruits belong to various taxonomic groups.
2. To be a profitable food resource for frugivorous birds a fruit should be as large as possible. On the other hand the morphology of the birds bill, especially the distance of the lower jaw limits the size of a fruit that can be swallowed undamaged. In Central Europe this limit lies near a fruit diameter of 14 mm, 50 % of the bird dispersed plant species produce fruits with a diameter between 7 and 10 mm. The colour of the fruits can be seen as an adaptation on the detectability of the fruit to the avian vector. The probability of detection depends on the chromatic contrast between the fruit and its background. Conspicuousness, and not only the color, is a foraging cue in plant-animal signaling. In the temperate zone the fructification of most plants shows a clear seasonality which corresponds to the migration period of frugivorous birds.
3. Most frugivorous bird species are found in the tropics. Very few species rely totally on fruit food, and none in the temperate zone. Most are partial frugivores. Variation in the use of fruit by sylviid warblers is determined primarily by external morphology (especially gape width but also hindlimb and flight apparatus). More specialized tropical frugivores show clearer adaptations of the digestive tract to frugivory: common traits are absence or extreme reduction of the crop and/or proventriculus, a thin-walled non-muscular gizzard and – relative to body size – short intestines. For a given body mass, food passes more rapidly through the digestive tract of specialized frugivores than of occasional frugivorous birds or seedeaters.
4. Some central European passerines (especially Blackcap and Garden Warbler), under constant conditions and with a constant food supply, show regular spontaneous changes in the ingested amounts of animal and vegetable foodstuff. These changes might be based on an endogenous periodicity. Feeding exclusively on Black Elder berries and figs and no animal food, Garden Warblers not only

maintained body mass but were able to gain mass during migratory fat deposition. When eating some other berries, the birds were unable to compensate for a reduction of animal food by increasing frugivory.

5. In Central Europe many species of shrub are dispersed by birds. Thus, plants dispersed by endozoochory are often colonisers in early stages of establishment of woody plants during succession. The dispersal distance depends on the home range size of the dispersing bird species. Long-distance dispersers are mostly large bird species like Thrushes, Starlings or Crows, whereas nemoricole small birds such as Robins or Sylviid Warblers disperse the seeds within the stand.
6. There are only few arguments pleading for a coevolution of plants with fleshy fruits and frugivorous birds in Central Europe. As the temperate flora spread northwards in the interglacials, birds must have been chief agents of the spread of fleshy-fruited plants. The doubtless complex interactions between birds and fleshy fruits could have evolved before this process and only species with mutual adaptations would have been able to colonize Central Europe in the short time since the Pleistocene.

**Key words:** Endozoochory, frugivory, bird-plant interaction, fleshy fruits, mutualism

Robert Pfeifer, Dilchertstr. 8, 95444 Bayreuth, Deutschland  
E-Mail: ro.pfeifer@gmx.de

### Vogel-Pflanze-Interaktionen

Vögel nutzen Pflanzen auf vielfältige Weise, etwa als Neststandort, Nistmaterial, Singwarte, als Substrat bei der Nahrungssuche oder als Nahrung. Über diese reine, einseitige Ressourcennutzung hinausgehende Interaktionen, bei denen für beide Seiten die Vorteile die jeweiligen Nachteile überwiegen, bezeichnet man als Mutualismen

(Tab. 1). Enge mutualistische Beziehungen bestehen beispielsweise zwischen vogelbestäubten tropischen Blütenpflanzen und blütenbesuchenden Vogelarten, etwa in der Adaption von Schnabelformen an die Morphologie der besuchten Blüten (z. B. Schuchmann 1993). Im Gegensatz zur Situation in den Tropen, tritt Ornithophilie in Europa sehr viel seltener auf (da Silva et al. 2014). Hingegen nutzen zahlreiche mitteleuropäische

**Tab. 1.** Definition wichtiger Begriffe (nach Bonn und Poschlod 1998, wenn nichts anderes angegeben). – *Definition of the most important terms (after Bonn and Poschlod 1998, where not otherwise indicated).*

Ausbreitung	(= <i>seed dispersal</i> ). Bewegung der Ausbreitungseinheiten (Diasporen) weg von der Mutterpflanze. Nicht zu verwechseln mit Verbreitung, welche das von einer Art besiedelte Areal bezeichnet.
Diasporen	Ausbreitungseinheiten von Pflanzen.
Endozoochorie	Ausbreitung von Diasporen durch den Kot nach Darmpassage.
Frugivorie	Fressen fleischiger Früchte (Stiebel und Bairlein 2008).
Koevolution	Der Prozess, durch den Individuen von zwei oder mehr Arten wechselseitig auf die Kräfte der natürlichen Selektion einwirken, die sie aufeinander ausüben (Begon et al. 1991).
Mutualismus	Wechselwirkungen zwischen zwei oder mehreren Arten, deren Vorteile die jeweiligen Nachteile überwiegen. M. ist das Ergebnis einer Wechselbeziehung unabhängig von deren Ausmaß, Spezialisierung und geschichtlichem Hintergrund (Nentwig et al. 2004).
Ornithochorie	Ausbreitung von Diasporen durch Vögel.
Samenlast	(= <i>seed burden</i> ). Prozentualer Gewichtsanteil des Samens am Frischgewicht der gesamten Frucht (Snow und Snow 1988).
Zoochorie	Ausbreitung von Diasporen durch Tiere.

Pflanzenarten Vögel und andere Wirbeltiere als Vektoren zur Ausbreitung ihrer Diasporen (Bonn und Poschlod 1998). Bereits Charles Darwin erkannte, dass Vögel „highly effective agents in the transportation of seeds“ sind (Darwin 1859). Ornithochorie erfolgt entweder (1) durch Verstecken von Samen als Nahrungsvorrat oder (2) durch Ausscheiden der Samen fleischiger Früchte nach deren Verzehr, meist nach Darmpassage mit dem Kot (Endozoochorie).

Erstere ist durch den aktiven Transport der Samen in für den Vogel geeignete Verstecke durchaus zielgerichtet (Howe und Smallwood 1982). Damit ist aber nicht zwangsläufig der Transport in ein für die Keimung des Samens günstiges Milieu verbunden. Vielmehr sollte der Ausbreiter sogar ein für die Keimung unvorteilhaftes Versteck auswählen, um den Samen später als Nahrungsreserve nutzen zu können (Närmann et al. 2017, für Säugetiere: Zhang et al. 2013). Die Ausbreitung durch Endozoochorie hat hingegen eher zufälligen Charakter, denn die Ausbreitungsdistanz hängt von Faktoren wie der Darmpassagezeit und der Mobilität des fruchtessenden Vogels ab, die räumliche Verteilung von der Wahl der Mikrohabitate der ausbreitenden Art (z. B. Ruheplätze).

Eine erste qualitative Übersicht über die Bedeutung von Beeren als Vogelernährung in Mitteleuropa stammt von Schuster (1930), eine weitere, sehr ausführliche Zusammenstellung gut 30 Jahre später von Turček (1961). Diese Arbeiten stellten jedoch noch nicht die ökologische Relevanz der Endozoochorie für Pflanzen und Vögel in den Vordergrund. Erst die nach inzwischen fast 30 Jahren noch immer faszinierende Arbeit von Barbara und David Snow über Vögel und Beeren in Südengland stellt eine grundlegende, quantitative Studie über frugivore Vögel und die von ihnen verbreiteten Pflanzenarten in einem definierten Untersuchungsgebiet aus ökologischem Blickwinkel dar (Snow und Snow 1988). Inzwischen ist das Schrifttum zu dem Thema fast unüberschaubar geworden (540 Ergebnisse zum Stichwort „Ornithochory“, 2.870 Ergebnisse zum Stichwort „Endozoochory“ bei Google Scholar, abgerufen am 5. März 2017). Die Zahl der Publikationen zum Thema „seed dispersal“ steigt exponentiell an (Schupp et al. 2010).

Ziel der vorliegenden Mitteilung ist es weder, diese Literaturfülle umfassend zu referieren noch eigene Hypothesen oder Interpretationen hinzuzufügen. Vielmehr sollen die wichtigsten Komponenten der Interaktion von beerenträgenden

Pflanzen und Vögeln mit dem Schwerpunkt auf Mitteleuropa für den deutschsprachigen Leser kurz zusammengefasst werden.

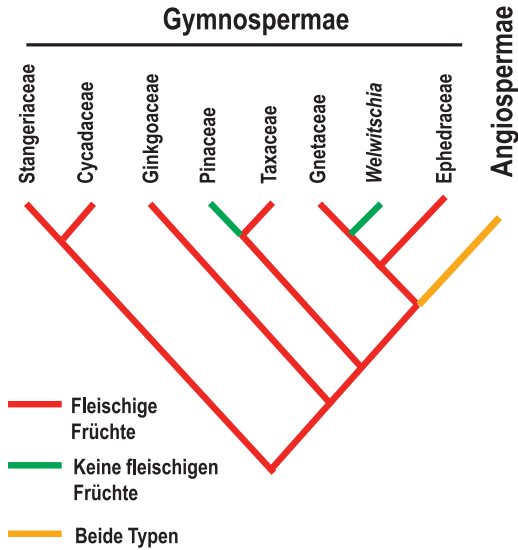
## Frugivorie und Endozoochorie

Das saftige, essbare und oft nahrhafte Fruchtfleisch, welches die Samen etlicher höherer Pflanzen umgibt, ist eine attraktive Nahrungsquelle für viele frugivore (= fruchtessende) Tierarten (z. B. Jordano 2000). Ursprünglich waren wohl Reptilien ihre wichtigsten Ausbreiter (Strasburger et al. 1971). Unter den rezenten Wirbeltieren sind es Säugetiere (v. a. Primaten, Fledermäuse, Hirsche, aber auch carnivore Säuger wie Bären, Füchse oder Marderartige) und vor allem Vögel. Die noch keimfähigen Samen werden nach der Verdauung des Fruchtfleisches entweder durch Regurgitation oder nach Darmpassage mit dem Kot wieder ausgeschieden.

Die Ausbildung fleischiger Früchte reicht weit in die Entwicklungsgeschichte der Samenpflanzen zurück (Herrera 2002, Abb. 1). Es kann daher ein langer Zeitraum der Koevolution zwischen den Pflanzen und ihren Ausbreitern angenommen werden (Eriksson 2016). Für einige nordamerikanische Pflanzenarten werden Arten der verschwundenen pleistozänen Megafauna als effiziente Ausbreiter vermutet (experimenteller Nachweis bei der Amerikanischen Persimone *Diospyros virginiana* s. Boone et al. 2015). Dennoch sind enge, paarweise Mutualismen auch in den Tropen und Subtropen selten (Jordano 1987, Wright 2005). Selbst der vielfach, sogar in Lehrbüchern, zitierte sehr enge Mutualismus zwischen der ausgestorbenen Dronte *Raphus cucullatus* und der daraufhin vom Aussterben bedrohten Tambalocoque *Sideroxylon grandiflorum* auf Mauritius (Temple 1977) wurde später revidiert (Witmer und Cheke 1991, Henshey 2004).

Der Europäische Lorbeer *Laurus nobilis* wird zwar heute fast ausschließlich durch Amseln *Turdus merula* verbreitet (Hampe 2003), doch waren die ursprünglichen Ausbreiter wahrscheinlich mehrere große Taubenarten, die in den mediterranen Lorbeerwäldern im Tertiär weit verbreitet waren, aber während des Glazials ausstarben (Blondel und Mourer-Chauvire 1998). Relikte dieser Flora und Fauna finden sich in den Lorbeerwäldern Makaronesiens mit den dortigen Lorbeer-Tauben *Columba junoniae*, *C. bolli* und *C. trocaz*.

Die Ergebnisse von Dalsgaard et al. (2017) weisen zudem darauf hin, dass der Grad der Spezia-



**Abb. 1.** Verteilung des Auftretens fleischiger Früchte über die wichtigsten Entwicklungslinien rezenter Samenpflanzen. Die phylogenetische Anordnung folgt der „anthophyte hypothesis“, bei der die Gnetales (= Gnetaceae + Ephedraceae + *Welwitschia*) als Schwestergruppe zu den Angiospermen angeordnet sind (nach Herrera 2002). – *Distribution of fleshy fruits over the major lineages of extant seed plants. The phylogenetic arrangement shown follows the „anthophyte hypothesis“ whereby the Gnetales (= Gnetaceae + Ephedraceae + Welwitschia) are considered a sister group to angiosperms (after Herrera 2002).*

lisierung fakultativer Fruchtfresser auf einzelne Früchte mit höheren Breitengraden zunimmt, während sich in den Tropen mehr obligate Fruchtfresser finden, die aber eine größere Diversität von Früchten nutzen (Dalsgaard et al. 2017, Snow 1981).

Die Häufigkeit des Auftretens von Pflanze-Ausbreiter-Interaktionen ist vor allem vom Artenreichtum abhängig (Jordano 1987). Die Anzahl frugivorer Vogelarten ist daher in den Tropen am höchsten (Snow 1981, Kissling et al. 2009), da hier auch viele Diversitätszentren der Vögel liegen. In tropischen Regenwäldern liegt die Biomasseproduktion an fleischigen Früchten pro Flächeneinheit zudem um das 10- bis 100-fache über der in Wäldern in der temperaten Zone (Jordano 2000). Besonders hohe Anteile frugivorer Vogelarten an der Artengemeinschaft finden sich in den Regenwäldern Südamerikas sowie Indonesiens einschließlich Neuguineas (Kissling et al. 2009). Die Tropen Afrikas sind hingegen relativ arm an vogelverbreiteten Pflanzen- (insbesondere Lauraceae und Palmae) und spezialisierten frugivoren Vogelarten (Snow 1981). Möglicherweise sind die beiden afrikanischen Gattungen der Breittrachen (*Smithornis* und *Pseudocalyptomena*) die letzten Überlebenden einer ehemals artenreicheren Gruppe afrikanischer Suboscines. Nach der neuen Phylogenie von Selvatti et al. (2016) nehmen die beiden Gattungen tatsächlich jeweils basale Positionen innerhalb der Breittrachen (*Calyptomenidae* respektive *Eurylaimidae*) ein.

Die Suboscines als eine ursprüngliche Gruppe der Singvögel haben ihren Ursprung wahrscheinlich in Gondwanaland und stellen in Südamerika mit den Cotingidae und Pipridae sowie in Südostasien mit den Breittrachen der Gattung *Calyptomena* artenreiche Vogelgruppen, welche die Samen von Pflanzen mit fleischigen Früchten verbreiten (Snow 1981).

### Charakteristika der Pflanzen

**Fleischige Früchte.** Kleine fleischige Früchte werden häufig verallgemeinernd als Beeren bezeichnet. Beeren im botanischen Sinne sind Schließfrüchte, bei denen die Fruchtwand gänzlich saftig-fleischig wird und die hartschaligen Samen einschließt (Lexikon der Biologie, <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/beere/7752>, aufgerufen am 5. März 2017). Allgemein bekannte Beispiele hierfür sind Johannis- und Stachelbeeren, Zitrusfrüchte, Tomaten, aber auch Kürbisse, Melonen und Gurken. Landläufig und auch in dieser Arbeit wird der Begriff Beere aber auch für zahlreiche andere, vor allem kleine Fruchtformen verwendet, etwa für Sammelbalgfrüchte (z. B. Eberesche *Sorbus aucuparia*), Steinfrüchte (z. B. Vogelkirsche *Prunus avium*), Sammelnussfrüchte (z. B. Hundsrose *Rosa canina*), Sammelsteinfrüchte (z. B. Himbeeren *Rubus idaeus*) und Scheinbeeren (z. B. Eibe *Taxus baccata*). Allen gemeinsam ist ein aus lebenden Zellen auf-

**Abb. 2.** Typische durch Vögel verbreitete mitteleuropäische fleischige Früchte: a. **Eberesche** *Sorbus aucuparia*, Rosaceae, Sammelfrucht; b. **Vogelkirsche** *Prunus avium*, Rosaceae, Steinfrucht; c. **Pfaffenhütchen** *Euonymus europaeus*, Celastraceae, Kapsel- frucht, Samen mit orangefarbenem Samenmantel (Arillus); d. **Gemeiner Wacholder** *Juniperus communis*, Cupressaceae, Beerenzapfen. – Typical fleshy fruits dispersed by birds in Central Europe: a. **Rowan** *Sorbus aucuparia*, Rosaceae, compound follicle; b. **Wild Cherry** *Prunus avium*, Rosaceae, drupe; c. **Spindle** *Euonymus europaeus*, Celastraceae, capsular fruit, seed with aril; d. **Juniper** *Juniperus communis*, Cupressaceae, *galbulus*.

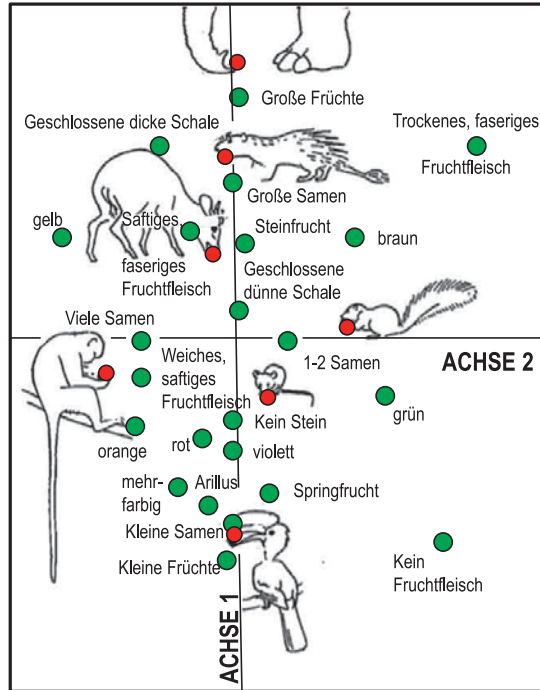
Fotos: Robert Pfeifer



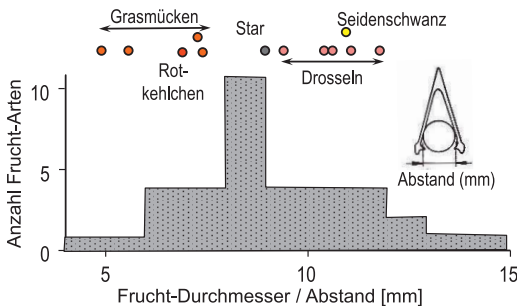
gebautes Fruchtfleisch, das entwicklungs- geschichtlich aus gänzlich verschiedenen Teilen der Pflanze entstanden ist (Abb. 2). Dieses Fruchtfleisch wird dem Ausbreiter bei der Aufnahme der gesamten Frucht als „Belohnung“ angeboten.

**Fruchtgröße und -eigenschaften.** Für Säugetiere attraktive Früchte sind in der Regel groß, fallen bei Reife vom Baum ab, haben faseriges Fruchtfleisch, sind unauffällig gefärbt, verfügen aber gelegentlich über einen auch für den Menschen angenehmen, charakteristischen Duft (z. B. Aprikosen *Prunus armeniaca*, Strasburger et al. 1971). Vogelverbreitete Früchte sind klein, verbleiben bei Reife am Baum und sind häufig auffällig rot oder blauschwarz gefärbt (Abb. 3). Die wichtigste Voraussetzung für Endozoochorie durch Vögel ist, dass der frugivore Vogel mit dem Fruchtfleisch auch den Samen aufnimmt, also möglichst die Frucht im Ganzen verschlingt. Die für Vögel verschluckbare Fruchtgröße ist durch den Abstand der Mandibeläste im Unterkiefer des fruchtfressenden Vogels limitiert (Abb. 4). Die Dehnbarkeit der Unterkieferäste ermöglicht es dem Vogel zwar, auch Beeren zu verschlingen, die etwas über diesem Maß liegen. Überschreitet der Fruchtdurchmesser diesen Abstand aber erheblich, kann die Frucht entweder nicht gefressen werden oder wird nur angepickt. Eine entsprechende Ausformung des Oberschnabels und des Gaumens kann das Abbeißen von Stücken von größeren

Früchten begünstigen und damit kann der Vogel die Limitierung durch die Unterkieferäste umgehen (Leisler und Winkler 2003), dabei werden die Samen aber nicht oder nur teilweise aufgenommen. Im Sinne der *optimal foraging theory* (Krebs und Davies 1996) sollte der Vogel bestrebt sein, die Nettoenergieaufnahme zu optimieren, d. h. eine Frucht auszuwählen, die möglichst nahe an dieser Obergrenze liegt, sich aber noch leicht verschlingen lässt. Für die Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* liegt sie bei einem Fruchtdurchmesser von 8–9 mm (Abstand der Mandibeläste 7,4 mm, Snow und Snow 1988), was einer mittelgroßen Beere des Efeus *Hedera helix* entspricht. Große Drosseln wie die Misteldrossel *Turdus viscivorus*, Amsel oder Wacholderdrossel *T. pilaris* (Abstand 10,7–11,9 mm) sind in der Lage, Früchte bis zu einem Durchmesser von 14 mm ganz zu verschlingen. Dies entspricht Früchten in der Größe einer Schlehe *Prunus spinosa*, die in manchen Gebieten fast ausschließlich von Amseln aufgenommen wird (Stiebel 2003). Tatsächlich liegt der Fruchtdurchmesser praktisch aller mitteleuropäischen vogelverbreiteten Früchte unter diesem Maß (Abb. 4), über 50 % der mitteleuropäischen Wildfrüchte sind 7–10 mm groß (Snow und Snow 1988, Tab. 2). Im tropischen Regenwald von Monteverde (Costa Rica) fand Wheelwright (1985) eine parallele Häufigkeitsverteilung der Durchmesser der Früchte von 246 Pflanzenarten und der Mandibelabstände von 89 frugivoren Vogelarten.



**Abb. 3.** Eigenschaften fleischiger Früchte und frugivorer Tierarten. Ergebnis einer multifaktoriellen Analyse der Merkmale von 122 Pflanzen- und 39 Tierarten auf einer Probefläche im immergrünen Tieflandregenwald von Gabun (aus Gautier-Hion et al. 1985, leicht verändert). Für die Merkmale der Pflanzen (grüne Punkte) erklären die beiden Achsen 83 % der Gesamtvarianz, Achse 1 (52 % der Gesamtvarianz) repräsentiert vor allem die Fruchtgröße (34 %) sowie Samengewicht und Typ des Fruchtfleisches (je 17 %), Achse 2 (21 % der Gesamtvarianz) vor allem Fruchtfarbe und Art des Fruchtfleisches (je 42 %). Bei den Tieren (rote Punkte) trennt Achse 1 vor allem Vögel von großen Nagern, Achse 2 Primaten von Hörnchen, weitere Gruppen sind Kleinsäuger, Wiederkäuer und Elefanten. – Characteristics of fleshy fruits and frugivorous animal species in the tropical rainforest of Gaboon. The figure shows the factorial plane 1-2 of the multifactorial analysis showing the interrelationships among the six groups of consumers (red dots, 39 animal species) and the fruit characters (green dots, 122 plant species). For the plants both axes describe 83 % of the total variance, axis 1 represents fruit size, seed burden and type of pulpa, axis 2 fruit color and consistence of fleshy fruits. For the animals axis 1 discriminates birds from large rodents, axis 2 monkeys from squirrels. Additional groups are small rodents, ruminants and elephants (simplified from Gautier-Hion et al. 1985).



**Abb. 4.** Durchmesser von durch Vögel verbreiteten Früchten (Säulen) und Abstand der Mandibeläste im Unterkiefer samenverbreitender Vogelarten (Punkte). Nach Untersuchungen in Südengland, aus Snow and Snow (1988). – Diameters of bird-dispersed fruits (bars) and gape-widths (distance between the rami of the lower jaw) of the main dispersers (circles). After studies from southern England, Snow and Snow (1988).

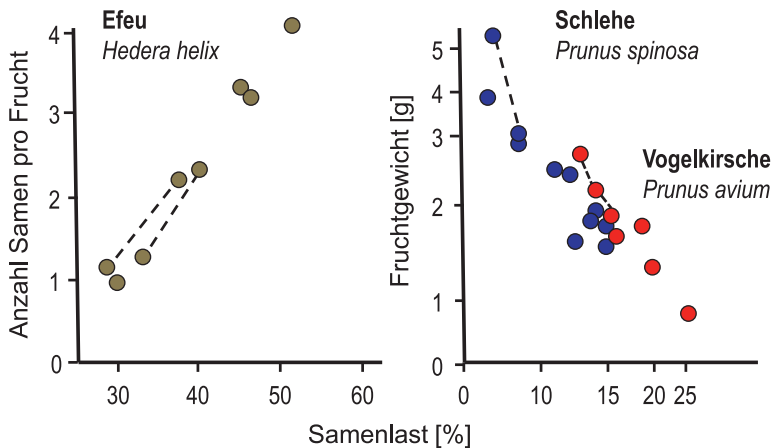
**Tab. 2.** Charakteristika (morphologische Merkmale und Inhaltsstoffe) einiger häufiger vogelverbreiteter Früchte (Daten aus Herrera 1987, Snow und Snow 1988, Stiebel 2003). – *Characteristics („design components“ and nutritive values) of bird-dispersed fleshy fruits (data from Herrera 1987, Snow and Snow 1988, Stiebel 2003).*

	Frucht- durchmesser (mm)	Mittlere Anzahl Samen	Samenlast (%)	Zucker (%)	Fett (%)	Protein (%)
Eibe – <i>Taxus baccata</i>	10,3	1,0	12	70,54	0,21	2,34
Pfaffenhütchen – <i>Euonymus europaeus</i>	4,5	1,0	59	1,85		
Faulbaum – <i>Frangula alnus</i>	8,3	2,4	17,2	45,63	1,4	4,4
Kreuzdorn – <i>Rhamnus catharticus</i>	8,6	4,0	25	28,36	5,43	3,81
Brombeere – <i>Rubus fruticosus</i>	15,5	30,0	5,4	39,02		
Hundsrose – <i>Rosa canina agg.</i>	12,8	20,6	28	19,46	2,84	4,31
Schlehe – <i>Prunus spinosa</i>	14,3	1,0	13	19,2	2,23	4,07
Vogelkirsche – <i>Prunus avium</i>	11,8	1,0	23	34,74	1,65	11,81
Traubenkirsche – <i>Prunus padus</i>	6,7	1,0	33	23,27	0,76	5,19
Zweigriffeliger Weißdorn – <i>Crataegus laevigata</i>	9,9	2,1	31			
Eingriffeliger Weißdorn – <i>Crataegus monogyna</i>	10,7	1,0	22	14,55	2,3	2,45
Eberesche – <i>Sorbus aucuparia</i>	8,6	2,2	3,4	12,05	3,06	3,16
Mehlbeere – <i>Sorbus aria</i>	11,0	1,9	7,1			
Mistel – <i>Viscum album</i>	8,3	1,0	41	22,67	8,61	4,12
Roter Hartriegel – <i>Cornus sanguinea</i>	7,3	1,0	32	10,5	24,86	6,43
Efeu – <i>Hedera helix</i>	8,8	2,5	41	10,72	31,91	5
Liguster – <i>Ligustrum vulgare</i>	8,5	2,2	32	23,76	3,32	5,88
Bittersüßer Nachtschatten – <i>Solanum dulcamara</i>	8,6	26,9	17	17,6		
Tollkirsche – <i>Atropa belladonna</i>	13,5	55,7	11	59,8	2,46	7,31
Schwarzer Holunder – <i>Sambucus nigra</i>	6,2	2,9	6,9	16,98	3,33	17,95
Roter Holunder – <i>Sambucus racemosa</i>	6,9	3,0	11,8	6,13	22,8	12,8
Wolliger Schneeball – <i>Viburnum lantana</i>	6,9	1,0	22	55,23	2,61	1,69
Gemeiner Schneeball – <i>Viburnum opulus</i>	8,4	1,0	14	36,35	4,19	0,98
Heckenkirsche – <i>Lonicera xylosteum</i>	6,1	1,3	6,5	22,48	3	2,1

**Samenlast.** Neben der Fruchtgröße variieren auch die Größe des eigentlichen Samens, die Anzahl der Samen pro Frucht und die Samenlast erheblich (Tab. 2). Die Samenlast ist als prozentualer Anteil des Samengewichtes am Frischgewicht der gesamten Frucht definiert (Tab. 1). Im interspezifischen Vergleich ist das Gewicht eines einzelnen Samens hochsignifikant negativ mit der Anzahl der Samen pro Frucht korreliert (Spearman'sche Rangkorrelation,  $r_s = 0,733$ ,  $p < 0,01$ ; Snow und Snow 1988), d. h. im Extremfall produziert die Pflanze Früchte mit einem schweren Samen (z. B. Vogelkirsche mit einem Samengewicht von 0,29 g) oder Früchte mit vielen kleinen Samen (z. B. Brombeere *Rubus fruticosus* mit einem Samengewicht von 0,0028 g). Erstere sind für Samenprädatoren (s. u.) attraktiver, sodass die Ausbildung vieler kleiner Samen in den Beeren krautiger Pflanzen als Strategie interpretiert wird, den Prädationsdruck durch bodenbewohnende Kleinsäuger zu senken (Bonn und Poschlod 1989). Intraspezifisch nimmt bei Früchten mit nur einem

Samen wie Vogelkirsche oder Schlehe die Samenlast mit der absoluten Größe der Frucht ab (Abb. 5, rechts), zur Optimierung der Nährstoffaufnahme sollte in diesem Fall also ein Vogel eine möglichst große Frucht mit hohem Fruchtfleischanteil wählen. Andererseits nimmt bei Pflanzen mit einer variablen Anzahl an Samen die Samenlast mit der Anzahl der Samen zu (Abb. 5, links), wobei kleinere Früchte eine geringere Anzahl an Samen aufweisen (Snow und Snow 1988). Um die Profitabilität zu erhöhen, sollte der Vogel in diesem Fall eher kleine Früchte wählen. Untersuchungen von Herrera (1981, zit. nach Snow und Snow 1988) an Früchten der Rauhen Stechwinde *Smilax aspera* und ihren Ausbreitern in Südspanien weisen in diese Richtung.

**Fruchtfarbe.** Im Gegensatz zu Säugetieren sind Vögel in der Lage, Farben im ultravioletten (UV)-Bereich wahrzunehmen (Hill 2010, Rajchard 2009). Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass die UV-reflektierende Wachsschicht der Früchte von



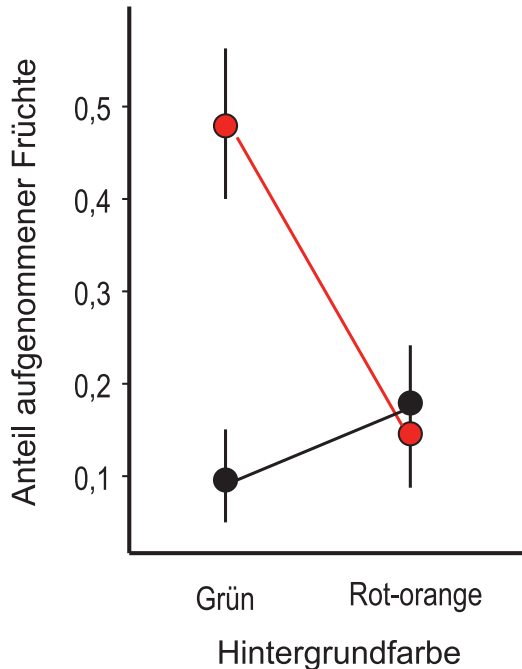
**Abb. 5.** Beziehung zwischen mittlerer Anzahl von Samen pro Frucht und Samenlast (prozentualer Anteil Samen am Frischgewicht der Frucht) für Stichproben aus sechs Efeu-Pflanzen (linke Grafik). Für zwei Pflanzen werden die Werte für große und kleine Früchte – verbunden durch eine gestrichelte Linie – getrennt gezeigt. Rechte Grafik: Beziehung zwischen Fruchtgröße und Samenlast in zehn Stichproben von Schlehen (blaue Punkte) und fünf Stichproben von Vogelkirschen (rote Punkte). Stichproben von einer Pflanze gestrichelt verbunden (nach Snow und Snow 1988). – Relationship between mean seed number and seed burden (seeds as a percentage of the fresh weight of the whole fruit) in samples of ivy berries from six different plants. For two plants large fruits and small fruits are shown separately, linked by a dotted line (left figure). Right figure: Relationship between fruit size and seed burden in ten samples of sloe (blue dots) and five samples of wild cherry (red dots). Samples from one plant are linked by a dotted line (after Snow and Snow 1988).



Schlehen und Heidelbeeren *Vaccinium myrtillus* deren Sichtbarkeit für nahrungsuchende Vögel erhöht (Burkhardt 1982, Siitari et al. 1999 und 2002).

Schon Turček (1963) wies darauf hin, dass frugivore Vögel rote und schwarze Früchte bevorzugen. Die Verfärbung der Frucht geht mit deren Reife einher, mit der Verfärbung der grünen (unreifen) Frucht hin zu roten oder schwarzen Färbungen erhöht sich auch der optische Kontrast zum umgebenden Laub. Für nordamerikanische Wälder konnte zudem gezeigt werden, dass rote Beeren eher vor der Laubfärbung ausreifen, während schwarze mit der Reifezeit nach der orangefarbenen Verfärbung des Laubes einen maximalen Kontrast zum Hintergrund bilden (Burns und Dalen 2002). In Cafeteria-Experimenten ließ sich nachweisen, dass Vögel rote Beeren vor einem grünen Hintergrund signifikant häufiger aufnehmen als schwarze Beeren, während vor einem orange-roten Hintergrund dieser Unterschied nicht nachweisbar ist (Burns und Dalen 2002, Abb. 6). Dabei werden rote Früchte auf eine größere Distanz wahrgenommen als schwarze (Schaefer et al. 2006). UV-reflektierende Früchte wurden von Rabenkrähen *Corvus corone* im Experiment vor einem Hintergrund aus Laub auf eine signifikant größere Distanz wahrgenommen als schwarze, vor einem Vergleichshintergrund aus Sand ließ sich dieser Unterschied nicht finden (Schaefer et al. 2006). Es kann daher angenommen werden, dass die Nahrungswahl tagaktiver Fruchtverbreiter vor allem durch die Auffälligkeit der Früchte im Kontrast zum Hintergrund determiniert wird als durch ihre Farbe selbst. Diverse Untersuchungen an tropischen Vogelarten und ihren Nahrungspflanzen legen dies nahe (Wheelwright und Janson 1985, Übersicht: Schmidt et al. 2004).

**Saisonalität.** In den gemäßigten Breiten unterliegt das Fruchten beerentragender Sträucher einem ausgeprägten saisonalen Muster. In Mitteleuropa wird das Maximum der fruchtenden Arten in den Spätsommer- und Herbstmonaten erreicht, im humiden Klima Südeuropas ist das qualitative Beerenangebot in den Winter- und Frühlingsmonaten etwas größer und gleichmäßiger über das Jahr verteilt (Abb. 7). Dies geht unter anderem auf das Vorkommen der Stechpalme *Ilex aquifolium* und des Efeus zurück. Die fettreichen Efeubeeren sind aber auch in Mitteleuropa eine witterungsunabhängige Frühlingsnahrung für Vögel, insbesondere bei Schlechtwettereinbrüchen mit geringem Insektenaufkommen. Die Beeren wer-



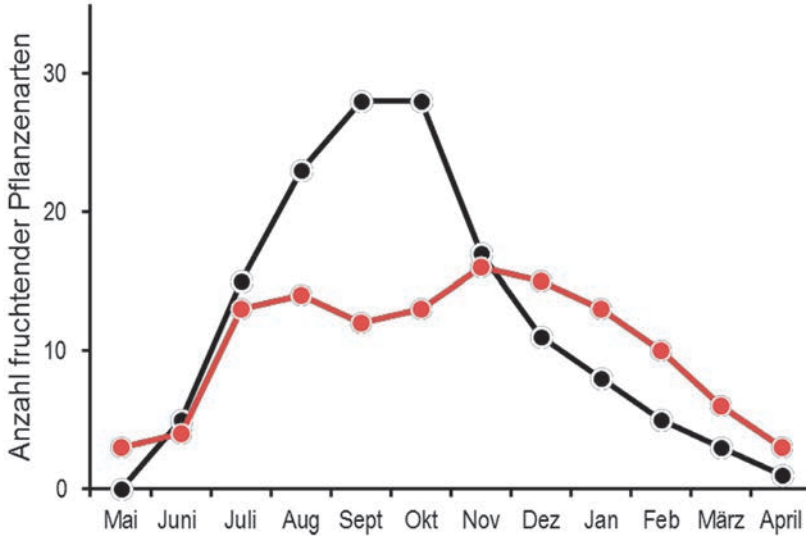
**Abb. 6.** Mittlerer Anteil (mit Standardabweichung) im Experiment von Vögeln aufgenommener roter und schwarzer Früchte von standardisierten Flächen verschiedener Hintergrundfarbe (aus Burns und Dalen 2002). – *Interaction plot of the average proportion of fruits consumed (with SE) from experimental fruiting displays after crossing the effects of fruit and background color (from Burns and Dalen 2002).*

den von Mönchsgrasmücken dann auch an die Jungvögel verfüttert (Berthold 1984, Glutz von Blotzheim 1986).

Auch im Vergleich zwischen den Jahren kann das quantitative Angebot an Früchten erheblich schwanken. Auf einer Probestfläche in Nordhessen stellte Stiebel (2003) in drei Jahren (1997–1999) Schwankungen zwischen knapp 600 kg und über 9.000 kg Fruchtbiomasse/100 ha Heckenfläche fest (Stiebel und Bairlein 2008).

Im Wesentlichen liegen dem Fruchten vogelverbreiteter Pflanzen in den gemäßigten Breiten drei phänologische Strategien zugrunde (Thompson und Willson 1979):

(1) Die meisten Arten fruchten während der Zeit des Wegzuges frugivorer Zugvögel (Abb. 9), wenn die Vogel-Individuenzahlen am höchst-



**Abb. 7.** Saisonales Muster des Fruchtens von Pflanzenarten mit fleischigen Früchten. Dargestellt sind die Summen der pro Monat fruchtenden Arten in je einem Untersuchungsgebiet in Hessen ( $n = 39$ , schwarz, Stiebel 2003) und Südengland ( $n = 30$ , rot, Snow und Snow 1988). – *Seasonal pattern of fructification of plant species with fleshy fruits. Sums of species fructifying per month study areas in Hesse ( $n = 39$ , black, Stiebel 2003) and southern England ( $n = 30$ , red, Snow and Snow 1988).*

ten sind und lokal ein hoher Turnover an Individuen besteht. Die Früchte entwickeln sich dann relativ synchron an den individuellen Pflanzen und in einzelnen Populationen (Beispiel: Schwarzer Holunder).

- (2) Im Sommer fruchtende Arten reifen asynchron und bieten den vergleichsweise wenigen Individuen vor Ort brütender frugivorer Vögel über einen längeren Zeitraum beständig Nahrung an (Beispiel: Brombeere).
- (3) Winterfruchtende Arten präsentieren ihre Früchte nach dem Laubfall besonders auffällig für überwinterte Vogelarten und Arten mit irregulärem Auftreten. Ein Beispiel hierfür ist der Gemeine Schneeball *Viburnum opulus*, dessen Früchte mitunter bis zum Frühling hängen bleiben, da sie aufgrund des hohen Pectosegehaltes für viele Vögel unverwertbar sind, aber von Seidenschwänzen *Bombycilla garrulus* durchaus gefressen werden. Der Saccharosegehalt der Früchte kann sich über den Winter nahezu verdoppeln und die Früchte dann doch noch attraktiv machen (Jones und Wheelwright 1987, s. u.).

## Charakteristika der Vögel

**Nahrungsaufnahme und -zusammensetzung.** Wie oben gezeigt, ist ein gemeinsames Merkmal aller fruchtverbreitenden Vogelarten das vollständige Verschlingen der Frucht einschließlich der Samen die Voraussetzung für deren Ausbreitung. Eine Reihe von Vogelarten tritt jedoch als Samenprädatoren auf. Dies sind vor allem granivore Arten, in Mitteleuropa überwiegend Finkenvögel wie Grünfink *Carduelis chloris*, Dompfaff *Pyrrhula pyrrhula* oder Kernbeißer *Coccothraustes coccothraustes* (Stiebel 2003). Ziel dieser Samenprädatoren ist nicht das Fruchtfleisch, sondern die meist fett- und/oder stärkehaltigen Samen. Für die Eröffnung des harten Endocarps bedarf es eines kegelförmigen, harten und scharfkantigen Schneideschnabels (Ziswiler 1965), welcher aber einer weiten Öffnung dehnbarer Mandibeläste zum Verschlingen ganzer Früchte (s. o.) entgegensteht. Eine an granivore Ernährung angepasste Schnabelmorphologie schließt Endozoochorie daher weitgehend aus.

Brensing (1977) konnte anhand von Magenspülungen an 35 Vogelarten auf der Halbinsel

Mettnau (Bodensee) bei 16 von 35 untersuchten Kleinvogelarten Beerenanteile in der Nahrung nachweisen. Den höchsten Anteil an Proben, bei denen Beeren im Mageninhalt nachgewiesen wurden, erreichte die Gartengrasmücke *Sylvia borin* mit 90–100 % (in zwei Untersuchungsjahren). Bei 19 Arten ließen sich keine Beerenanteile nachweisen, obwohl einige dieser Arten in der Literatur als Beerenfresser genannt werden (z. B. Heckenbraunelle *Prunella modularis*, Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus*; Schuster 1930). Auch wenn die Fruchtanteile in der Nahrung bei einigen Arten hoch sind, kommt eine ausschließlich frugivore Ernährung in den gemäßigten Breiten nicht oder höchstens zeitweise vor. In den Mägen von wegziehenden Gartengrasmücken auf Helgoland, welche zu 93,7 % Beeren enthielten, fanden sich gleichzeitig bei 82,5 % der Proben tierische Nahrungsreste (Kroll 1972). In der Brutzeit kann der Anteil der Vegetabilien im Nahrungsspektrum der Gartengrasmücke hingegen auf unter 1 % absinken (Bairlein 1991). Ausschließlich frugivor lebende Vogelarten sind aber auch in den Tropen selten (z. B. einige Fruchttauben sowie der Fettschwalm *Steatornis caripensis*).

Je nach Verfügbarkeit und Eigenschaften der Beeren präferieren die einzelnen Vogelarten unterschiedliche Fruchtarten (vgl. Tab. 4 – Anhang). Diese Bevorzugung ist jedoch stark vom saisonalen und lokalen Vorkommen der Früchte abhängig. In einem Untersuchungsgebiet in Hessen fand Stiebel (2003) das Rotkehlchen *Erithacus rubecula* als einzigen Nutzer der Früchte des Pfaffenhütchens *Euonymus europaeus*, in Südengland konnten Snow und Snow (1988) das Rotkehlchen zwar als häufigsten Nutzer des Pfaffenhütchens nachweisen, die Früchte wurden aber von mindestens sieben weiteren Vogelarten gefressen (Tab. 4, vgl. aber Creutz 1953). Die Bezeichnung „Rotkehlchenbrot“ für den orangefarbenen Arillus der Kapsel Früchte (Abb. 2) geht wohl auf Johann Friedrich Naumann (1780–1857) zurück (Glutz und Bauer 1988), die Bedeutung der Früchte für die Ernährung des Rotkehlchens wurde speziell in der deutschen ornithologischen Literatur nach dem 2. Weltkrieg diskutiert (Zusammenfassung in Snow und Snow 1988). Die gelegentlich postulierte Übereinstimmung der Verbreitung von *Erithacus rubecula* und *Euonymus europaeus* (z. B. Schmeil 1911) ist bestenfalls großräumig zutreffend, kleinräumig fehlt das Pfaffenhütchen in vielen Rotkehlchen-Revieren (eig. Beobachtung), die Art nutzt dann andere Beerenfrüchte, etwa die vom Schwarzen Holunder.

**Externe Morphologie.** Da fruchtfressende Vogelarten in sehr vielen Vogelfamilien zu finden sind und vielfache Wahlkriterien, wie Art und Zugänglichkeit der Frucht, Reifegrad oder die Verteilung der Früchte, bestehen, ist es nicht verwunderlich, dass sich nur wenige gemeinsame Anpassungen im äußeren Körperbau finden lassen (Leisler und Winkler 1991). Auf die Bedeutung des Abstands der Mandibeläste wurde bereits hingewiesen (s. o.). Jordano (1987) fand innerhalb der Grasmücken (*Sylvia*) einen Zusammenhang zwischen dem Grad der Frugivorie und diesem Abstand (Tab. 3), aber auch mit dem Bau der Hinterextremität (vgl. auch Ricklefs 1977). Fruchtfressende *Sylvia*-Arten besitzen ein breiteres Becken und kleinere Füße, die zum Sitzen auf Zweigen besser geeignet sind. Bei tropischen Vogelarten gibt es im Wesentlichen zwei Strategien, um an die Früchte zu gelangen. Entweder werden die Früchte von Zweigen aus abgerissen oder im Schwirr- oder Flatterflug abgepflückt (Moermond und Denslow 1985, Santana et al. 1986). Zu Ersteren gehören die Tukane (Rhamphastidae), die sich durch kurze, kräftige Tarsen und große Beinmuskulmasse auszeichnen und deren langer Schnabel die Reichweite noch erhöht (Bühler 1995). Zur zweiten Gruppe zählen die Trogone (Trogonidae), aber auch Pipras und einige Tyranniden. Für rüttelnden Schwirrflug sind lange, für das sogenannte „Überziehen“ im steilen Aufwärtsflug eher stark geschlitzte Flügel vorteilhaft (Leisler und Winkler 1991). Unter den mitteleuropäischen Vögeln wenden nur Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*, Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* und Rotkehlchen *Erithacus rubecula* in nennenswertem Umfang Flugmanöver beim Abpflücken von Beeren an (Stiebel 2003).

**Verdauungsapparat.** Alle Vögel besitzen einen deutlich zweigeteilten Magen, der aus einem kranialen Drüsenmagen und einem kaudalen Muskelmagen besteht (Bezzel und Prininger 1990). Schon Wetmore (1914) und Desselberger (1931) erkannten, dass bei Tangaren (Thraupidae) und Mistelfressern (Dicaeidae) mit der zunehmenden Spezialisierung auf Fruchtnahrung eine Rudimentierung des Muskelmagens einhergeht. Die Ausbildung eines blindsackartigen Muskelmagens ermöglicht eine getrennte Verdauung von animalischer Kost und Fruchtnahrung. Solche Anpassungen des Verdauungsapparates an die Fruchtnahrung finden sich bei neuweltlichen Seidenschnäppern *Phainopepla nitens* (Walsberg

1975, Jordano 2000) oder einigen tropischen Fruchttauben (z. B. Landolt 1987). Ähnliches wäre auch bei den frugivoren Seidenwürgern *Hypocolius ampelinus* zu erwarten.

Aufgrund der fakultativen Frugivorie treten solche extremen Spezialisierungen bei mitteleuropäischen Vögeln nicht auf. Innerhalb der Grasmücken der Gattung *Sylvia* konnte Jordano (1987) keine signifikanten Korrelationen zwischen dem Grad der Frugivorie und dem Bau des Verdauungsapparates finden (Tab. 3).

Für ein gegebenes Körpergewicht ist die Darmpassagezeit der Nahrung bei samenausbreitenden Fruchtfressern signifikant kürzer als bei einem gleichgroßen Samenprädatoren oder Gemischtköstler. Zumeist wird ein verzehrter Samen von einem Fruchtfresser binnen weniger als einer

Stunde wieder ausgeschieden (Herrera 1984a). Die Gründe dafür sind nicht klar, möglicherweise sind dafür laxativ wirkende Inhaltsstoffe der verzehrten Früchte verantwortlich, oder auch die andere Verdauung von in den Beeren enthaltenen Zuckern (Karasov und Levey 1990). Die Zeit zwischen Aufnahme der Beere und Ausscheiden der Frucht wirkt sich unmittelbar auf die Ausbreitungsdistanz der Diasporen aus. Untersuchungen an neuweltlichen Maskenklarinos *Myadestes melanos* zeigten, dass die mittlere Ausbreitungsdistanz bei einer Darmpassagezeit von über 30 min kaum noch über 50–60 m ansteigt (Murray et al. 1994).

Der Einfluss der Darmpassage auf die Keimfähigkeit der Samen selbst wird unterschiedlich beurteilt, ist aber wahrscheinlich eher gering ein-

**Tab. 3.** Spearman'sche Rangkorrelationskoeffizienten für die Beziehung zwischen Variablen der Früchtenutzung und der Morphologie von sechs Grasmückenarten (Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*, Gartengrasmücke *S. borin*, Weißbartgrasmücke *S. cantillans*, Dorngrasmücke *S. communis*, Samtkopfgasmücke *S. melanocephala*, Provencegrasmücke *S. undata*) in Südspanien (aus Jordano 1987). – Spearman rank correlations between variables related to fruit use and morphology for six warbler species (Blackcap *Sylvia atricapilla*, Garden Warbler *S. borin*, Subalpine Warbler *S. cantillans*, Sardinian Warbler *S. melanocephala*, Dartford Warbler *S. undata*) in southern Spain (from Jordano 1987).

	Körper- masse	Abstand Mandibel- äste	Schnabel- form <sup>1</sup>	Hinter- extremität <sup>2</sup>	Vorder- extremität <sup>3</sup>	Magen- gewicht <sup>4</sup>	Darm- länge <sup>4</sup>	Leber- gewicht <sup>4</sup>
Frugivorie- Index <sup>5</sup>	0,8986*	0,9276**	n.s.	0,8571*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Anzahl Fruchtarten pro Stichprobe	0,8117*	n.s.	-0,7143*	0,9286**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Anmerkungen: Signifikanzniveaus: \* =  $P < 0,05$ , \*\* =  $P < 0,01$

<sup>1-3</sup> morphologische Trends aus einer Hauptkomponentenanalyse der Merkmale von Schnabel, Hinter- und Vorderextremität. Das Ranking der Arten erfolgte gemäß ihrer Position auf der entsprechenden Achse der Hauptkomponentenanalyse. – *Variables correspond to morphological trends as defined by principal components of bill, hindlimb and forelimb characters. The species were ranked according to their positions on the corresponding component.*

<sup>1</sup> dünnerer Schnabel, kürzere Vibrissen – *more slender bill, shorter bristles*

<sup>2</sup> kleinerer Fuß, breiteres Becken, abnehmende Klammerfähigkeit – *smaller feet, broader pelvis, decreasing clinging capability*

<sup>3</sup> abnehmend spitzer Flügel, zunehmende Flächenbelastung – *less pointed wing, higher wing loading*

<sup>4</sup> korrigiert nach der Körpermasse – *scaled with respect to body mass*

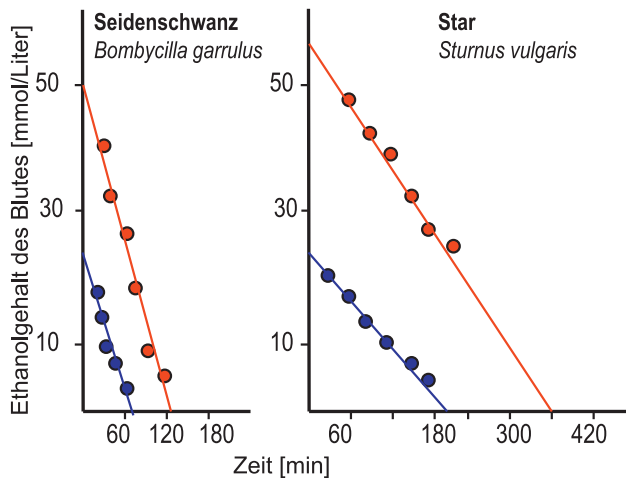
<sup>4</sup> Produkt aus der mittleren Frequenz des Auftretens von Fruchtresten in Kotproben und deren mittleren Volumen-Prozent – *product of the average frequency of appearance of fruit remains in faecal samples and its average percent volume*

zuschätzen (Kollmann 1994), zumal viele Vögel größere Samen wieder hervorwürgen (z. B. Amseln die Kerne von Vogelkirschen). Ein keimungsfördernder Vorteil ist sicher die Entfernung des Fruchtfleisches, das bei einigen Pflanzenarten keimungshemmende Substanzen enthält (Bonn und Poschlod 1998, Paulsen und Högstedt 2002).

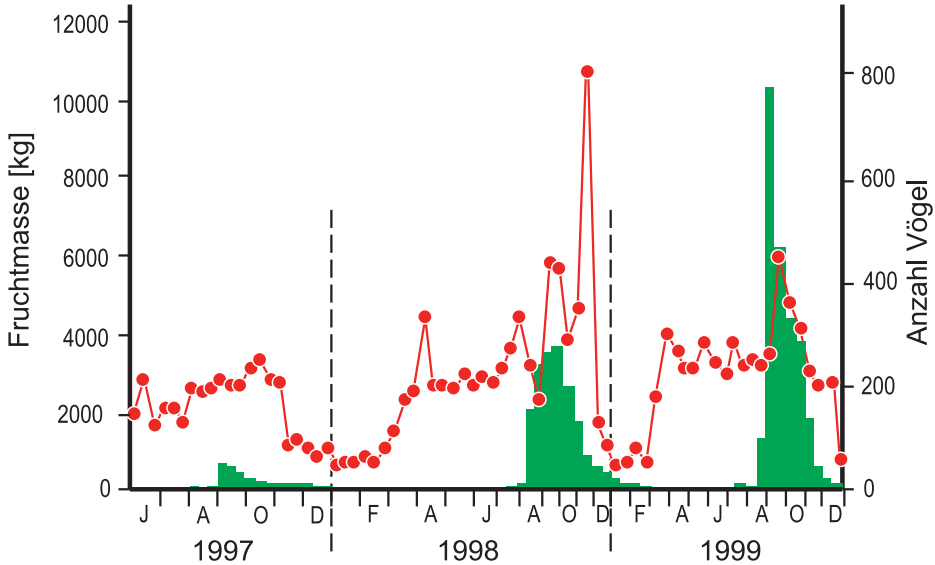
**Alkoholabbau.** Überreife Früchte, etwa Ebereschenbeeren, entwickeln unter Umständen beträchtliche Alkoholgehalte (Eriksson und Nummi 1983). Der Alkohol entsteht dabei aus der anaeroben Gärung der Zuckerbestandteile in den Früchten, wobei unter optimalen Bedingungen aus 100 g Zucker etwa 50 g Alkohol entstehen (Prinzinger und Hakimi 1996), die beim Verzehr der Früchte mit aufgenommen werden. Stare *Sturnus vulgaris* können so 0,5 g/kg x h aufnehmen. Selbst die Aufnahme von 3 g Alkohol pro kg Körpermasse, die beim Menschen einen Blutalkoholwert von 3‰ mit entsprechenden Verhaltenseinschränkungen erzeugt, wird vom Star ohne Beeinträchtigung getragen. Stare verhindern nicht nur über den sogenannten „First-Pass-Effekt“, bei dem ein Teil eines Stoffes bereits bei der Passage durch die Schleimhäute des Verdauungstraktes metabolisiert wird, sehr gut den Übergang von Alkohol ins Blut, sondern

können auch im Blut selbst sehr schnell und wirkungsvoll den Alkohol abbauen (Prinzinger und Hakimi 1996). Der noch stärker auf Fruchtnahrung spezialisierte Seidenschwanz verfügt mit einer mit 4,9 % des Körpergewichts bemerkenswert großen Leber über ein sehr wirksames Detoxifikationssystem (Eriksson und Nummi 1983, Glutz und Bauer 1985). Die Alkohol-Dehydrogenase-Aktivität der Leber ist 23-mal so hoch wie beim Star (vgl. aber Anmerkungen von Prinzinger und Hakimi 1996), so dass der mit den überreifen Früchten aufgenommene Alkohol vergleichsweise rasch wieder abgebaut werden kann (Abb. 8).

**Phänologie.** Die meisten Vogelarten sind omnivor, nehmen aber vielfach nicht das ganze Jahr über gleichzeitig und gleichförmig animalische und vegetabilische Nahrung auf. Vielmehr unterliegt die Zusammensetzung der Nahrung aus den verschiedenen Komponenten jahreszeitlichen Schwankungen. Diese könnten theoretisch (1) rein exogen durch jahreszeitliche Änderungen im Nahrungsangebot bedingt sein, (2) ernährungsphysiologische Gründe haben, also endogen bedingt sein oder (3) durch beides zusammen bewirkt werden (Berthold 1976). Erstmals bei fruchtfressenden Vögeln konnte von Berthold (1976) bei Mönchs-



**Abb. 8.** Alkoholdehydrogenase im Blut von Seidenschwänzen und Staren nach Verabreichung von 1 g Alkohol/kg Körpergewicht (blau) und 2 g Alkohol/kg Körpergewicht (rot). Jeder Punkt ist der Mittelwert aus den Werten von 10 Vögeln. Nach Eriksson und Nummi (1983). – *Alcohol elimination after administration of 1 g/kg ethanol (blue) and 2 g/kg (red) in Waxwings and Starlings. Each point is the mean value for ten birds (after Eriksson and Nummi 1983).*



**Abb. 9.** Jahreszeitliche Schwankungen im Angebot von Früchten (Biomasse in kg pro 100 ha, grüne Säulen, linke Skala) und im Auftreten frugivorer Vögel (Individuen, rote Punkte, rechte Skala) während drei Jahren auf einer Probefläche in Nordhessen. Beachte, dass ab Juli 1998 zwei, vorher drei Erfassungen pro Monat zugrunde liegen. Nach Stiebel (2003), Stiebel und Bairlein (2008), leicht verändert. – *Seasonal fluctuations in the occurrence of fleshy fruits (biomass in kg per 100 hectares, green bars, left y-axis) and frugivorous birds (individuals, red curve, right y-axis) during three years on a study site in northern Hesse. Note that the study until July 1998 is based on three counts per month, after that on two counts per month. Modified after Stiebel (2003) and Stiebel and Bairlein (2008).*

und Gartengrasmücke experimentell ein spontaner regelmäßiger Wechsel in den Anteilen vegetabilischer und animalischer Nahrung nachgewiesen werden, dem eine endogene Periodik zugrunde liegen dürfte. Für Arten, welche einen jahreszeitlichen Wechsel zwischen Insekten- und Samennahrung vollziehen, wie etwa die Bartmeise *Panurus biarmicus*, war dies schon länger bekannt (Koenig 1952).

Das jahreszeitliche Auftreten der Früchte beeinflusst nur eingeschränkt die Phänologie fruchteffressender Kleinvögel. So bedingt eine Steigerung der Fruchtmasse nicht automatisch eine Zunahme der Menge frugivorer Vögel (Abb. 9, Stiebel und Bairlein 2008). Das Fruchttangebot stellt nur einen von mehreren Faktoren bei der Phänologie und Habitatwahl fruchtfressender Vogelarten dar. Die Früchte sind aber dennoch ein wichtiger Bestandteil des Habitats fruchtfressender Vögel, insbesondere bei Schlechtwetterlagen und im Winter. Sie können im Winter-

quartier eine Schlüsselrolle spielen, wie etwa die Beerenzapfen des Wacholders *Juniperus phoeniceus* für überwinternde europäische Ringdrosseln *Turdus torquatus* im marokkanischen Atlas (Ryall und Briggs 2006).

## Zwei Fallbeispiele

**Eberesche *Sorbus aucuparia*.** Die orangeroten Apfelfrüchte der Eberesche (Abb. 2) sind für viele Vogelarten als Nahrung hoch attraktiv. Turček (1961) wies für 63 Vogelarten nach, dass sie die Beeren als Samenverbreiter oder Samenprädatoren nutzen. *Sorbus aucuparia* trägt also den volkstümlichen Namen „Vogelbeere“ völlig zu Recht (Schmidt 1998). Auf historischen Vogelfanganlagen („Vogelherd“, „Dohnenstiege“) wurden „Vogelbeeren“ als wirksames Lockmittel eingesetzt (Brehm 1926, Seitz 2012).

Aufgrund ihres Gehalts an Gerbstoffen und Parasorbinsäure sind Ebereschenbeeren eher bitter-

schmeckende Früchte (Eder 1998), mit einem Energiegehalt von 0,78 kcal pro Gramm Fruchtgewicht (Snow und Snow 1988) und einer sehr geringen Samenlast (s. o.) aber eine attraktive Nahrung für Vögel. Dies gilt insbesondere in Nordeuropa, wo die Artenvielfalt der Pflanzen mit fleischigen Früchten deutlich niedriger ist als im Mediterran oder in Mitteleuropa (Marquez et al. 2004) und das Ausmaß des Beerenertrags der Eberesche einen wichtigen Treiber für evasive Wanderbewegungen mehrerer Vogelarten darstellt. Die Ebereschenfruktifikation wird zudem in Skandinavien seit Jahren sehr gut dokumentiert, da die Ebereschennotte *Argyrethia conjugella* als Schädling im Apfelanbau gilt (Kobro et al. 2003).

Das Auftreten von Gimpeln *Pyrrhula pyrrhula* auf den Fangstationen an der Ostsee sowie auf Helgoland ist negativ mit dem Angebot von Ebereschenbeeren in Norwegen und Finnland korreliert (Fox et al. 2009, Dierschke et al. 2010). Die eruptiven Wanderungen kommen nur dann zustande, wenn Ebereschenbeeren in Skandinavien zu Winterbeginn in geringer Menge verfügbar sind. Ein ähnlicher Zusammenhang lässt sich auch – trotz aller Grobheit der erfassten Parameter – zwischen dem Beerenertrag der Eberesche in Finnland und dem Zugverhalten des Seidenschwanzes *Bombus garrulus* erkennen. Hohe Winterbestände in Finnland setzen eine hohe *Sorbus*-Ernte voraus, während es bei unterdurchschnittlichem Beerenansatz zur Emigration kommt (Glutz von Blotzheim und Bauer 1985). Gleiches ließ sich auch für die Wacholderdrossel *Turdus pilaris* finden (Tyrväinen 1974).

Das Fruchtfleisch der Eberesche wirkt offenbar keimungshemmend. Jedenfalls ist die Keimungs- und Wachstumsrate von Sämlingen nach Darm-passage größer (Paulsen und Högstedt 2002, Paulsen et al. 2005). Bei der Waldverjüngung in der montanen Stufe spielt die Eberesche nach Störereignissen eine wichtige Rolle (z. B. Keidel et al. 2008, Jehl 2001). Im Nationalpark Bayerischer Wald erreicht sie auf Windwurfflächen bis zu 27 % Anteil an der Naturverjüngung, auch wenn die Samenbäume relativ weit entfernt stehen (Jehl 2001). Dies weist auf eine effektive endozoochore Ausbreitung hin, für die wohl hauptsächlich Drosseln infrage kommen, die als Fernausbreiter gelten (Stiebel 2003, s. u.).

**Mistel *Viscum album*.** Mistelbeeren werden von Vögeln aus 66 Familien als Nahrungsquelle genutzt und stellen weltweit in Wäldern eine

Schlüsselressource dar (Watson 2001). Misteln sind Halbschmarotzer, die den Ästen von Bäumen aufsitzen und aus deren Holzteilen Wasser und die darin gelösten Nährstoffe entziehen (Düll und Kutzelnigg 1994). In Mitteleuropa parasitiert *Viscum album* ssp. *album* Laubbäume, vor allem Pappeln, Linden, Robinien *Robinia pseudoacacia* und Obstbäume, seltener andere Laubbäume („Laubholz-Mistel“), *Viscum album* ssp. *abietis* Weißtannen *Abies alba* („Tannen-Mistel“) und *Viscum album* ssp. *austriacum* vor allem Waldkiefern *Pinus sylvestris* („Kiefern-Mistel“). Alle Taxa haben ein lückiges Verbreitungsbild, das nicht allein von der Verbreitung der Wirtsbäume abhängt (für Bayern vgl. Verbreitungskarten in Schönfelder et al. 1990). Die laubabwerfende Eichenmistel oder Riemenblume *Loranthus europaeus* besiedelt vornehmlich Eichen. Mit Ausnahme eines kleinen Vorkommens bei Pirna in Sachsen kommt die Art in Deutschland nicht vor, ist jedoch im pannonischen Raum weit verbreitet und stellt dort eine nahezu unerschöpfliche Nahrungsquelle für überwinterte Seidenschwänze dar (Glutz und Bauer 1985).

Schon Theophrastos von Eresos (um 371 v. Chr. bis 287 v. Chr.) und Aristoteles (384 v. Chr. bis 322 v. Chr.) erkannten, dass sich die Misteln durch Endozoochorie ausbreiten (Thanos 1994).

Die Vögel zupfen die Scheinbeeren ab und verletzen dabei meist die ledrige Fruchthülle, was eine erste Voraussetzung für die Keimung ist, da der Mistelkeimling nicht in der Lage ist, die unverletzte Fruchthülle zu durchdringen (Niehaus-Wunderwald und Lawrenz 1997). Ziel der Nahrungsaufnahme ist der zäh-klebrige, süßliche Fruchtschleim, welcher die Samen umgibt. Diese werden entweder nach Aufnahme des Schleims durch Schnabelwetzen an Ästen abgerieben (Glutz und Bauer 1985) oder nach Darm-passage wieder ausgeschieden. Bei *Viscum album album* sind die Samen bei der Exkretion noch durch einen zähen Viszinfaden verbunden (Abb. 10), mit dem die Samen an den Zweigen hängen bleiben. Bei der Keimung wird zunächst eine kleine Haftscheibe gebildet, aus der ein Saugfortsatz (Haustorium) in den Holzkörper der Wirtspflanze hineinwächst. Dies gelingt nur bei jüngeren, dünnrindigen Zweigen. Erst dann beginnt die weitere Entwicklung, die bis zur ersten Blüte mehrere Jahre dauert (Düll und Kutzelnigg 1994).

Die Misteldrossel ist zwar stärker als irgend-eine andere mitteleuropäische Vogelart auf die Scheinbeeren von Misteln (*Viscum* und *Loranthus*)



**Abb. 10.** Seidenschwanz *Bombycilla garrulus* beim Ausscheiden von Mistelsamen nach Darmpassage. Die Einzelsamen sind durch einen Viszinfaden miteinander verbunden. Siegersbrunn, Oberbayern, 2013. – Bohemian Waxwing *Bombycilla garrulus* excreting seeds of mistletoe after gut passage. Siegersbrunn, Upper Bavaria, 2013.

Foto: Peter Dreyer

spezialisiert (Glutz und Bauer 1988), jedoch werden Misteln auch von zahlreichen anderen Vogelarten verbreitet (Mellado und Zamora 2014). Das Brutareal der Misteldrossel deckt sich – auch kleinräumig – nicht mit der Verbreitung der Misteln (Snow 1969, kleinräumiger für Bayern vgl. Verbreitungskarten in Schönfelder et al. 1990 und Bezzel et al. 2005). Das Überwinterungsgebiet stimmt zwar in groben Zügen mit dem Areal von *Loranthus europaeus*, *Viscum album* und dem rotfruchtigen, mediterranen *Viscum cruciatum* (Glutz und Bauer 1988, Hardy 1969) überein, doch ist eine Überwinterung auch in Gebieten ohne oder mit geringem Mistelvorkommen grundsätzlich möglich (Snow 1969). Dennoch sind Bäume mit Misteln

für die überwinternden Misteldrosseln wichtige Nahrungsressourcen, welche aggressiv verteidigt werden (Skórka und Wójcik 2005, Guest 2010).

Misteln dienten übrigens auch der Gewinnung von Vogelleim, der früher beim Vogelfang eingesetzt wurde. Hierfür eignen sich jedoch nicht die Beeren von *Viscum album*, sondern nur die von *Loranthus europaeus*. Die Eignung der Beeren von beiden Arten für diesen Zweck war noch in den 1920er Jahren Gegenstand einer makrochemischen und mikroskopischen Untersuchung am pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien (Schiller 1928).

### Physiologische Auswirkungen der Beerennahrung

Ausschließlich frugivore Ernährung ist aufgrund der Nährstoffzusammensetzung der Früchte (Bosque und Pacheco 2000) bei Vögeln selten und mit Spezialisierungen des Verdauungsapparats verbunden (s. o.). In Mitteleuropa kommt sie nicht vor (Bezzel und Prinzing 1990). Die circannualen Schwankungen in der Aufnahme von Früchten bei Grasmücken (Berthold 1976, Bairlein und Gwinner 1994, s. o.) und anderen Vogelarten weisen jedoch auf einen Zusammenhang mit der Vorbereitung des herbstlichen Wegzuges aus den Brutgebieten hin. Die Untersuchungen von Berthold (1976) zeigten aber, dass alle untersuchten mitteleuropäischen Vogelarten, die teilweise von Früchten leben, bei ausschließlicher Beerennahrung (in diesem Falle vorwiegend Faulbaum *Frangula alnus*) nicht in der Lage sind, ihr Körpergewicht zu halten. Zumindest für die Gartengrasmücke ist hingegen durch umfangreiche Untersuchungen der Arbeitsgruppe um F. Bairlein (z. B. Simons und Bairlein 1990, Bairlein 2002) gezeigt worden, dass die herbstliche Aufnahme von Beeren die Bildung von Depotfett begünstigt. Gartengrasmücken sind in der Lage, durch vermehrte Aufnahme von Beeren eine verminderte Zufuhr an animalischer Kost zu kompensieren und im Labor sogar bei ausschließlicher Fütterung mit bestimmten Früchten eine normale herbstliche Depotfettbildung zu vollziehen (Simons und Bairlein 1990). Eine besondere Rolle kommt hierbei dem Schwarzen Holunder *Sambucus nigra* und der Feige *Ficus carica* zu. Der Holunder spielt in den mitteleuropäischen Durchzugs- und Rastgebieten eine wichtige Rolle bei der Ernährung von Gartengrasmücken (Bairlein 1991), Feigen an den mediterranen Rast-



plätzen (Thomas 1979). Bei hohen Anteilen dieser Früchte in der Nahrung ist der Anteil an Proteinen und Lipiden zwar geringer, der Kohlehydratanteil aber deutlich höher, so dass verbrauchte Energiereserven schnell wieder aufgefüllt werden können. Dennoch lässt sich mit dem Kohlehydratgehalt die Alleinstellung von Schwarzem Holunder und Feige nicht ausschließlich begründen (Simons und Bairlein 1990), da auch andere Früchte vergleichbare Zusammensetzungen haben (Tab. 2). Möglicherweise kommt hier sekundären Pflanzenstoffen wie Alkaloiden, cyanogenen Glykosiden, Tanninen und Saponinen eine gewisse Rolle zu. Die Untersuchungen von Stiebel (2003) konnten hierzu nur Tendenzen aufzeigen, so wurden über das gesamte Jahr hinweg in nicht gefressenen Früchten signifikant (U-Test,  $p < 0,03$ ) höhere Gehalte sekundärer Pflanzenstoffe gefunden als in gefressenen, eine nach Jahreszeiten differenzierte Analyse ergab keine signifikanten Ergebnisse, allerdings bestand auch hier die Tendenz, dass im Sommer und Herbst die gefressenen Beeren geringere Gehalte sekundärer Pflanzenstoffe aufwiesen als die nicht gefressenen.

Die Früchte des Gemeinen Schneeballs bleiben häufig über den Winter bis ins Frühjahr hinein hängen, ehe sie gefressen werden. Sie sind durch sekundäre Pflanzenstoffe sehr sauer, wodurch eine Zerstörung des Fruchtfleisches durch Mikroben oder Pilze über diesen langen Zeitraum verhindert wird (Witmer 2001). Während des Winters verdoppelt sich der Sucrosegehalt (Jones und Wheelwright 1987), der Proteingehalt ist aber stets sehr gering (Tab. 2). An amerikanischen Zedernseidenschwänzen *Bombycilla cedrorum* konnte nachgewiesen werden, dass die Vögel im Versuch ihr Körpergewicht nur dann halten können, wenn sie zusätzlich zu den Beeren von *Viburnum opulus* die männlichen Kätzchen der Kanadischen Schwarzpappel *Populus deltoides* aufnehmen, die erst im zeitigen Frühling zur Verfügung stehen. Die Kombination aus den Fruchtzuckern der *Viburnum*-Beeren und dem Protein des *Populus*-Pollens stellt so eine gute Nährstoffversorgung sicher (Witmer 2001). Möglicherweise dient das aus dem Protein katalysierte Bikarbonat als Säurepuffer (Witmer 2001). Ähnliche Zusammenhänge sind beim europäischen Seidenschwanz denkbar, welcher ebenfalls Beeren vom Gemeinen Schneeball aufnimmt und für den auch die aufblühenden männlichen Kätzchen von Schwarz- *Populus nigra* und vor allem Zitterpappeln *P. tremula*, in geringerem

Umfang auch von Weiden (*Salix*) eine wichtige Rolle spielen (Glutz und Bauer 1985).

### Ausbreitungsökologie

Wheelwright (1988a) arbeitete die wesentlichen Unterschiede der Frugivoren-Pflanzen-Interaktion zwischen den Tropen und der temperaten Zone heraus. So werden in tropischen Regenwäldern Südamerikas rund zwei Drittel der kronendachbildenden Baumarten durch Vögel verbreitet, in der temperaten Zone Nordamerikas nur weniger als ein Drittel. Dort werden die meisten Baumarten anemochor verbreitet. Bei Sträuchern sind es im östlichen Nordamerika und im Mittelmeerraum 40–90 % der Arten, welche durch Vögel verbreitet werden. Korrigiert man das Fruchtangebot um das Vegetationsvolumen der Lebensräume, so ist das Fruchtangebot in den Gebüschlebensräumen temperater Zonen durchaus vergleichbar mit dem tropischer Wälder (Wheelwright 1988a). Der hohe Anteil in den Gebüschern zeigt, dass endozoochor verbreitete Pflanzen eher Kolonisatoren in frühen Sukzessionsstadien sind, während sich andere, etwa myrmekochore Arten, mehr innerhalb des Bestandes ausbreiten (Dzwonko und Loster 1992).

Die Ausbreitung der Samen wird nicht nur durch die Darmpassagezeit (s. o.), sondern auch stark durch die Raumnutzung der jeweiligen Vogelart beeinflusst. In der Regel haben große Vogelarten auch größere Home-Ranges und Aktionsradien (Harestad und Bunnell 1979, Jetz et al. 2004). Tatsächlich fand Stiebel (2003) zwischen der Körpergröße und der nach der Nahrungsaufnahme zurückgelegten Distanz eine signifikant positive Beziehung ( $r_s = 0,779$ ,  $n = 16$ ,  $p < 0,001$ ). Fern- und Offenlandausbreiter sind vor allem Misteldrossel, Stare, Rabenkrähe und Wacholderdrossel, Nah- und Buschlandausbreiter u. a. Singdrossel, Rotkehlchen und die Grasmückenarten, in subtropischen Gebieten auch Bülbüls (Stiebel 2003, Spiegel und Nathan 2007). Einige Vogelarten verbreiten Diasporen besonders stark aus dem Wald heraus auf Freiflächen. Dies sind vor allem Mistel- und Wacholderdrossel, Star, aber auch die Rabenkrähe (Stiebel 2003), welche regelmäßig außerhalb von Gehölzbeständen Nahrung suchen. Solche Fernausbreiter fördern den genetischen Austausch in fragmentierten Pflanzenpopulationen (Übersicht s. Sekercioglu 2006) und übernehmen somit wichtige Ökosystemfunktionen (Breitbach et al. 2010). Diese Funktionen sind auch trotz reduzierter Vogel-

artengemeinschaften in intensiv agrarisch genutzten Landschaften relativ robust (Breitbach et al. 2010, Breitbach 2012), da die Samenverbreiter grundsätzlich in der Lage sind, weite Strecken zurückzulegen. Allerdings breiten Amseln die Samen von Vogelkirschen im Wald zu 98,7 % wieder in für Vogelkirschen geeignete Habitate aus, während in der Agrarlandschaft dies nur in 85,4 % der Fall war (Breitbach 2012). Dennoch war der Anteil der Samen, die in eine für die Keimung günstige Umgebung verbracht wurden höher, als dies nach der zugrunde liegenden Verteilung der Habitate in den Streifgebieten der Amseln zu erwarten war. Dies mag daran liegen, dass die Habitatwahl der Amsel vor allem für die Keimung von Vogelkirschen geeignete Lebensräume umfasst.

Die Etablierung der ornithochoren Pflanze ist allerdings von vielen weiteren Faktoren abhängig. Einen Überblick über ein solches Beziehungsgefüge aus koexistierenden Pflanzenarten, Vögeln, Mäusen und Weidetieren skizzierte Herrera (1984b) anhand der Hundsrose in Spanien.

Vögel sind generell wichtige Vektoren, die Pflanzenpopulationen eine rasche Ausbreitung ermöglichen. Dies kann in Zeiten mit sich rasch ändernden Rahmenbedingungen, wie der postglazialen Wiederbewaldung (s. hierzu Hampe et al. 2003) und der aktuellen Veränderungen durch den globalen Klimawandel (Breitbach 2011), wichtig sein.

### Koevolution zwischen Vögeln und beertragenden Pflanzen in Mitteleuropa?

Wahrscheinlich stellt die fleischige Frucht ein pleiomorphes Merkmal dar, das sich schon vor der Entstehung der Vögel in Anpassung an Saurochorie herausgebildet hat (Stiebel 2003, Eriksson 2016). Die Evolution fliegender Fruchtfresser (Vögel und Fledermäuse) reicht in das Oligozän und Miozän (vor ca. 34 Mio. Jahren) zurück, während die Diversität von Samengröße, Fruchtgrößen und -typen bereits im Eozän (vor 50–55 Mio. Jahren) einen ersten Höhepunkt erreichte (Eriksson 2016). Gehölze mit fleischigen Früchten haben in der Regel längere Evolutionszeiten als Wirbeltiere, zumindest in Hinblick auf morphologische Merkmale (Janzen und Martin 1982, Herrera 1985, Stiebel 2003). Andererseits sind Extrembeispiele wie die Misteln (s. o.) kaum durch eine andere Hypothese als durch eine von

Ornithochorie geprägte evolutive Entwicklung erklärbar. Zweifellos sind viele autochthone endozoochore Pflanzen in Mitteleuropa gut an ihre Ausbreiter angepasst. Andererseits lassen sich nur wenige stichhaltige Argumente für eine Koevolution finden (s. ausführliche Diskussion in Stiebel 2003).

Einige Aspekte dazu sind:

1. Für eine Koevolution spricht zunächst, dass frugivore Vögel offenbar Anpassungen an das Fruchtfressen und fleischige Früchte Anpassungen an Vögel als Ausbreitungsvektoren entwickelt haben (s. o.). Aber auch eine mögliche Anpassung der Fruchtgröße an die Ausbreiter oder aber die Anpassung der Schnabelbreite an die Früchte können zwar Adaptionen der einen an die jeweils andere Seite sein, aber keine echte Koevolution, bei der Individuen von zwei oder mehr Arten *wechselseitig* auf die Kräfte der natürlichen Selektion einwirken, die sie aufeinander ausüben (Begon et al. 1991).
2. Alle mitteleuropäischen fruchtfressenden Vogelarten nutzen ein weites Spektrum an Pflanzenarten, und die Früchte einer Pflanzenart werden von verschiedenen Vogelarten aufgenommen (Tab. 4). Wenn überhaupt koevolutive Prozesse gewirkt haben, dann im Sinne einer diffusen Koevolution, welche nicht Artenpaare, sondern ganze Gruppen umfasst.
3. Viele vogelverbreitete Früchte werden nicht nur von Vögeln, sondern auch von anderen Tierarten, meist Säugetieren, ausgebreitet (z. B. Kirschen durch Steinmarder *Martes foina*, Igel *Erinaceus europaeus* oder Füchse *Vulpes vulpes*).
4. Autochthone Vogelarten interagieren erfolgreich mit nichtheimischen Pflanzenarten, wobei die Artenpaare alleine aufgrund der räumlichen Trennung keinen koevolutiven Prozess durchlaufen haben können (z. B. Reichard et al. 2001).
5. Im Gegensatz zum Pollentransport kann die Pflanze den Ausbreiter nicht zu einer für den Keimling vorteilhaften Stelle leiten. Diese Stelle ist im Gegensatz zum Pollentransport beim Bestäubermutualismus nicht vorhersehbar (Wheelwright und Orians 1982).
6. Frugivore Ausbreiter und endozoochore Pflanzen leben zusammen mit vielen anderen Organismen wie Samenprädatoren, Fäulnisregenern, konkurrierenden Pflanzenarten usw., welche unter Umständen einen größeren selektiven Druck auf die Fruchteigenschaften ausüben können (Herrera 1984b).

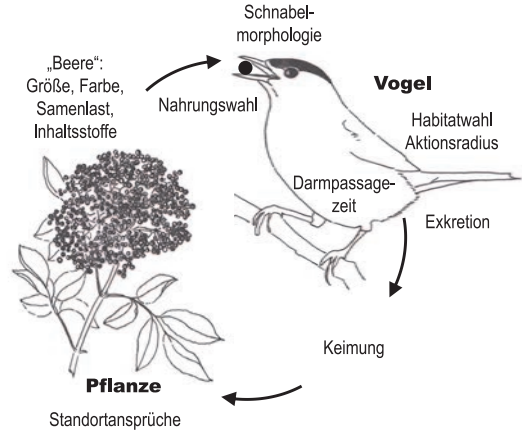
Es ist somit anzunehmen, dass der in Mitteleuropa zweifellos vorhandene Mutualismus zwischen frugivoren Vögeln und endozoochoren Pflanzen nicht auf koevolutiven Entwicklungen beruht, welche sich vor Ort abgespielt haben. Viele ornithochore Pflanzen des Mittelmeerraumes werden als tertiäre Warmzeitrelikte angesehen, die heute von Vogelarten, die dort erst seit kurzer Zeit vorkommen, ausgebreitet werden (Herrera 1985, Hampe 2003).

Ein interessanter und plausibler Ansatz zur Erklärung des Mutualismus zwischen Vögeln und ornithochoren Pflanzen in Mitteleuropa kommt aus dem klassischen Werk von Snow und Snow (1988). Sie gehen davon aus, dass die Vögel als wichtige Ausbreitungsvektoren bestimmt haben, welche Pflanzen mit fleischigen Früchten die Besiedlung des nach der glazialen Vereisung weitgehend waldfreien Mitteleuropa überhaupt schaffen konnten. Pflanzen mit fleischigen Früchten durchliefen somit bei der postglazialen Wiederbewaldung einen „Filter“, der nur Arten mit einem gut abgestimmten Ausbreitermutualismus die Ansiedlung erlaubte. Dieser ist jedoch nicht durch Koevolution in Mitteleuropa entstanden (Snow und Snow 1988, Hampe et al. 2003).

### Zusammenfassung

Die Interaktion zwischen samenausbreitenden fruchtfressenden Vögeln und Pflanzen mit fleischigen Früchten wurde in den letzten Jahrzehnten zu einem viel bearbeiteten Forschungsgegenstand. Folgende Aspekte sind dabei hervorzuheben (Abb. 11):

1. Pflanzen mit fleischigen Früchten bieten dem Fruchtfresser Fruchtfleisch als „Belohnung“, damit der Samen aufgenommen wird und in den Verdauungstrakt gelangt (Endozoochorie). Sowohl fruchtfressende Vögel als auch Pflanzen mit fleischigen Früchten gehören verschiedensten taxonomischen Gruppen an.
2. Die Frucht ist idealerweise möglichst groß, damit sie vom Fruchtfresser als profitable Nahrungsquelle wahrgenommen wird. Nach oben wird die Fruchtgröße aber durch die Schnabelmorphologie begrenzt, da ansonsten der Fruchtfresser die Frucht nicht mehr im Ganzen verschlingen kann. Vogelverbreitete Früchte sind so gefärbt, dass sie vom Vogel möglichst gut wahrgenommen werden. Dies gilt für die Farbe der Frucht selbst, vor allem aber für die Kontrastwirkung zum Hinter-



**Abb. 11.** Zusammenschau der wichtigsten Komponenten der Vogel-Pflanze-Interaktion bei der endozoochoren Samenverbreitung durch Vögel. – *Synopsis of the most important components of bird-plant-interactions in seed dispersal by endozoochory.*

grund. In gemäßigten Breiten weist das Fruchtfleisch eine deutliche Saisonalität auf, die sich häufig mit den Zugzeiten fruchtfressender Vögel deckt.

3. Frugivorie als Ernährungsstrategie kommt überwiegend in den Tropen vor. Eine ausschließliche Ernährung mit Früchten tritt in den gemäßigten Breiten nicht auf und ist auch in den Tropen selten. Samenverbreitende Vogelarten verschlucken die Frucht im Ganzen, verdauen das Fruchtfleisch und scheiden die Samen durch Hervorwürgen oder nach Darmpassage wieder aus. Mögliche Anpassungen an das Fruchtfressen bei europäischen Grasmücken finden sich nur in der äußeren Morphologie, vor allem im Schnabelbau, aber auch im Bau der Hinterextremität und des Flugapparates. Bei diesen Arten fand sich keine signifikante Beziehung zwischen dem Grad der Frugivorie und dem Bau des Verdauungsapparates. Bei ausgeprägten tropischen Fruchtfressern treten eine Rudimentierung des Muskelmagens und eine Verkürzung der Darmlänge ein. Die Darmpassagezeit ist im Vergleich zu anderen Arten relativ kurz.
4. Für einige mitteleuropäische Vögel konnte eine endogene Periodik des Fruchtfressens gefunden werden. Zumindest für die Garten-

grasmücke wurde nachgewiesen, dass die Vögel auch bei vorübergehender ausschließlicher Ernährung mit Beeren von Schwarzem Holunder und Feigen in der Lage sind, Depotfett zu bilden.

5. In Mitteleuropa werden viele Gehölzarten der Gebüsche durch Vögel ausgebreitet. Endozoochore Pflanzenarten sind daher häufig Kolonisatoren in frühen Sukzessionsstadien. Die Ausbreitungsentfernung ist von der Raumnutzung der ausbreitenden Vogelart abhängig. Fernausbreiter sind meist große Vogelarten wie Drosseln, Stare und Rabenkrähen, während Rotkehlchen und Grasmücken die Diasporen eher im Bestand ausbreiten.
6. Für eine Koevolution von endozoochor verbreiteten Pflanzen und fruchtessenden Vögeln in Mitteleuropa lassen sich kaum Argumente finden. Der Mutualismus beruht wahrscheinlich auf evolutiven Prozessen, die sich nicht vor Ort abgespielt haben. Es wird angenommen, dass nur Pflanzenarten mit einem bereits gut ausgebildeten Ausbreitermutualismus die Ansiedlung bei der postglazialen Wiederbewaldung Mitteleuropas möglich war.

**Dank.** Elisabeth Obermaier, Ökologisch-Botanischer Garten der Universität Bayreuth, und Bernd Leisler, Max-Planck-Institut für Ornithologie, Radolfzell, haben das Manuskript kritisch gelesen und gaben wichtige Kommentare und Korrekturen zu früheren Fassungen. Jonathan Guest, Kronach, glättete die englischsprachigen Textteile, Peter Dreyer, Siegertsbrunn, stellte Fotos von Seidenschwänzen zur Verfügung. Ihnen allen danke ich herzlich.

### Literatur

- Bairlein F (1985) Efficiency of food utilization during fat deposition in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*. *Oecologia* 68: 118–125
- Bairlein F (1991) *Sylvia borin* – Gartengrasmücke. In: Glutz von Blotzheim UN (ed.) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 12. Aula, Wiesbaden pp 888–948
- Bairlein F (2002) How to get fat: nutritional mechanisms of seasonal fat accumulation in migratory songbirds. *Naturwissenschaften* 89: 1–10
- Bairlein F, Gwinner E (1994) Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. *Annual review of nutrition* 14: 187–215
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1991) *Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften*. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin
- Berthold P (1976) Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *Journal für Ornithologie* 117: 145–209
- Berthold P (1984) Beeren des Efeus (*Hedera helix*) als Nestlingsnahrung der Mönchsgrasmücke. *Vogelwarte* 32: 303–304
- Bezzel E, Prinzinger R (1990) *Ornithologie*. Ulmer, Stuttgart
- Bezzel E, Geiersberger I, Lossow Gv, Pfeifer R (2005) *Brutvögel in Bayern*. Ulmer, Stuttgart
- Blondel J, Mourer-Chauvire C (1998) Evolution and history of the western palaeartic avifauna. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 488–492
- Bonn S, Poschod P (1998) *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas*. Quelle und Meyer, Wiesbaden
- Boone NJ, Davis CN, Klasek L, del Sol JF, Roehm K, Moran MD (2015) A test of potential pleistocene mammal seed dispersal in anachronistic fruits using extant ecological and physiological analogs. *Southeastern Naturalist* 14: 22–32
- Bosque C, Pacheco MA (2000) Dietary nitrogen as a limiting nutrient in frugivorous birds. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 441–450
- Brehm CL (1926) *Der vollständige Vogelfang*. Carl Winters Universitätsbuchhandlung, Heidelberg
- Breitbach N (2011) *The impact of land-use intensification on pollination and seed-dispersal interactions in the wild cherry (*Prunus avium* L.)*. Dissertation an der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, Frankfurt am Main
- Breitbach N, Laube I, Steffan-Dewenter I, Böhning-Gaese K (2010) Bird diversity and seed dispersal along a human land-use gradient: high seed removal in structurally simple farmland. *Oecologia* 162: 965–976
- Breitbach N, Böhning-Gaese K, Laube I, Schlemming M (2012) Short seed-dispersal distances and low seedling recruitment in farmland populations of bird-dispersed cherry trees. *Journal of Ecology* 100: 1349–1358

- Brensing D (1977) Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. *Die Vogelwarte* 29: 44–56
- Bühler P (1995) Größe, Form und Färbung des Tukanschnabels – Grundlage für den evolutionären Erfolg der Ramphastiden? *Journal für Ornithologie* 136: 187–193
- Burkhardt D (1982) Birds, berries and UV. A note on some consequences of UV vision in birds. *Naturwissenschaften* 69: 153–157
- Burns KC, Dalen JL (2002) Foliage color contrasts and adaptive fruit color variation in a bird-dispersed plant community. *Oikos* 96: 463–469
- Cazetta E, Schaefer HM, Galetti M (2009) Why are fruits colorful? The relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by birds. *Evolutionary Ecology* 23: 233–244
- Creutz G (1953) Beeren und Früchte als Vogel-nahrung. *Beiträge zur Vogelkunde* 3: 91–103
- da Silva LP, Ramos JA, Olesen JM, Traveset A, Heleno RH (2014) Flower visitation by birds in Europe. *Oikos* 123: 1377–1383
- Dalsgaard B, Schleuning M, Maruyama PK, Dehling DM, Sonne J, Vizentin-Bugoni J, Zanata TB, Fjeldså J, Böhning-Gaese K, Rahbek C (2017) Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant–frugivore interaction systems. *Ecography*, DOI: 10.1111/ecog.02604View
- Darwin C (1859) On the origin of the species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London
- Desselberger H (1931) Der Verdauungskanal der Dicaeiden nach Gestalt und Funktion. *Journal für Ornithologie* 79: 353–370
- Dierschke V, Kobro S, Dierschke J, Hüppop O (2010) Das Vorkommen des Gimpels *Pyrrhula pyrrhula* auf Helgoland in Abhängigkeit vom Beerenangebot der Eberesche *Sorbus aucuparia* in Skandinavien. *Die Vogelwelt* 131: 59–64
- Düll R, Kutzelnigg H (1994) Botanisch-ökologisches Exkursionstaschenbuch. Quelle und Meyer, Heidelberg, Wiesbaden
- Dzwonko Z, Loster S (1992) Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19: 195–204
- Eder R (1998) Die Vogelbeere – ein Obstbaum. *Berichte aus der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft* 17 (Beiträge zur Vogelbeere): 73–80
- Eriksson O (2016) Evolution of angiosperm seed disperser mutualisms: the timing of origins and their consequences for coevolutionary interactions between angiosperms and frugivores. *Biological reviews* 91: 168–186
- Eriksson K, Nummi H (1983) Alcohol accumulation from ingested berries and alcohol metabolism in passerine birds. *Ornis Fennica* 60: 2–9
- Fox AD, Kobro S, Lehikoinen A, Lyngs P, Väisänen RA (2009) Northern Bullfinch *Pyrrhula p. pyrrhula* irruptive behaviour linked to rowanberry *Sorbus aucuparia* abundance. *Ornis Fennica* 86: 51–60
- Gautier-Hion A, Duplantier JM, Quris R, Feer F, Sourd C, Decoux JP, Dubost G, Emmons L, Erard C, Hecketsweiler P, Mougazi A, Roussillon C, Thiollay CM (1985) Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324–337
- Glutz von Blotzheim UN (1986) Gelegenheitsbeobachtungen an Grasmücken der Gattung *Sylvia* (Aves). *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien* 88/89: 15–23
- Glutz von Blotzheim UN, Bauer KM (1985) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 10/II. Aula, Wiesbaden
- Glutz von Blotzheim UN, Bauer KM (1988) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 11/I. Aula, Wiesbaden
- Guest J (2010) Misteldrossel *Turdus viscivorus* und Tannenmistel *Viscum album abietis*. *Ornithologischer Anzeiger* 49: 203–206
- Hampe A (2003) Frugivory in European Laurel: how extinct seed dispersers have been substituted. *Bird Study* 20: 280–284
- Hampe A, Arroyo J, Jordano P, Petit RJ (2003) Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia. *Molecular Ecology* 12: 3415–3426
- Harestadt AS, Bunnell FL (1979) Home range and body weight – a reevaluation. *Ecology* 60: 389–402
- Hardy E (1969) Mistle Thrushes and Mistletoe berries. *Bird Study* 16: 191–192
- Herrera CM (1984a) Adaptions to frugivory of mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609–617
- Herrera CM (1984b) Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: Combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. *Oecologia* 63: 386–393

- Herrera CM (1985) Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132–141
- Herrera CM (2002) Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera CM, Pellmyr O (eds.) *Plant Animal Interactions. An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, pp 183–203
- Herrera CM (1987) Vertebrate-dispersed plants of the Iberian peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305–311
- Hershey DR (2004) The widespread misconception that the tambalacoque absolutely required the dodo for its seeds to germinate. *Plant Science Bulletin* 50: 105–108. Publiziert online unter: <http://www.botany.org/PlantScienceBulletin/psb-2004-50-4.php#Dodo> (aufgerufen am 04.03.2017)
- Hill GE (2010) *Bird Coloration*. National Geographic Society, Washington D.C.
- Howe H, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201–228
- Jantzen DH, Martin PS (1982) Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19–27
- Jehl H (2001) Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. In: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (ed.) *Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall*. Grafenau, pp 49–97
- Jetz W, Rahbeck C, Colwell RK (2004) The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters* 7: 1180–1191
- Jones E, Wheelwright NT (1987) Seasonal changes in the fruits of *Viburnum opulus*, a fleshy-fruited temperate-zone shrub. *Canadian Journal of Botany* 65: 2291–2296
- Jordano P (1987) Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis* 129: 175–189
- Jordano P (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries and coevolution. *The American Naturalist* 129: 657–677
- Jordano P (2000) Fruits and frugivory. In: Fenner M (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publisher, Wallingford UK, pp 125–166
- Karasov WH, Levey DJ (1990) Digestive system trade-offs and adaptations of frugivorous passerine birds. *Physiological Zoology* 63: 1248–1270
- Keidel S, Meyer P, Bartsch N (2008) Regeneration eines naturnahen Fichtenwaldökosystems im Harz nach großflächiger Störung. *Forstarchiv* 79: 187–196
- Kissling DW, Boehning-Gaese K, Jetz W (2009) The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography* 18: 150–162
- Kobro S, Søreide L, Djonne E, Rafoss T, Jaastad G, Witzgall P (2003) Masting of rowan *Sorbus aucuparia* L. and consequences for the apple fruit moth *Argyrethia conjugella* Zeller. *Population Ecology* 45: 25–30
- Koenig O (1952) Das Aktionssystem der Bartmeise (*Panurus biarmicus* L.). *Österreichische Zoologische Zeitschrift* 3: 1–82
- Kollmann J (1994) *Ausbreitungsökologie endozochorer Gehölzarten: naturschutzorientierte Untersuchungen über die Rolle von Gehölzen bei der Erhaltung, Entwicklung und Vernetzung von Ökosystemen*. Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg
- Kollmann J, Schneider B (1997) Effects of landscape structure on seed dispersal of fleshy-fruited species along forest edges. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* 33: 77–86
- Krebs JR, Davies NB (1996) *Einführung in die Verhaltensökologie*. Blackwell, Berlin, Wien
- Landolt R (1987) Vergleichend funktionelle Morphologie des Verdauungstraktes der Tauben (Columbidae) mit besonderer Berücksichtigung der adaptiven Radiation der Fruchtaußen (Treroninae). *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 116: 169–215
- Leisler B, Winkler H (1991) Ergebnisse und Konzepte ökomorphologischer Untersuchungen an Vögeln. *Journal für Ornithologie* 132: 373–425
- Leisler B, Winkler H (2003) Morphological consequences of migration in Passerines. In: Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E (eds.) *Avian Migration*. Springer, Berlin-Heidelberg pp 175–186
- Levey DJ, Moermond TC, Denslow JS (1994) Frugivory: an overview. In: McDade LA, Bawa KS, Hespdenheide HA, Hartshorn GS (eds.) *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, Chicago and London pp 281–294
- Marquez AL, Real R, Vargas JM (2004) Dependence of broad-scale geographical variation

- in fleshy-fruited plant species richness on disperser bird species richness. *Global Ecology and Biogeography* 13: 295–304
- Mellado A, Zamora R (2014) Generalist birds govern the seed dispersal of a parasitic plant with strong recruitment constraints. *Oecologia* 176:139–147
- Moermond T, Denslow JS (1985) Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs* 36: 865–897
- Murray KG, Russell S, Picone CM, Winnett-Murray K, Sherwood W, Kuhlmann ML (1994) Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences für plant reproductive success. *Ecology* 75: 989–994
- Närmann F, Küfmann C, Neuschulz EL (2017) Präferenzen des Tannenhähers *Nucifraga caryocatactes* beim Anlegen von Samenverstecken. *Ornithologischer Anzeiger* 55: 89–98
- Nentwig W, Bacher S, Beierkuhnlein C, Brandl R, Grabherr G (2004) Ökologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin
- Niehaus-Wunderwald D, Lawrenz P (1997) Zur Biologie der Mistel. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf
- Ozinga WM, Römermann C, Bekker RM, Prinzing A, Tamis WLM, Schaminée JHJ, Hennekens SM, Thompson K, Poschlod P, Kleyer M, Bakker JP, van Groenendael JM (2009): Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters* 12: 66–74
- Paulsen TR, Högstedt G (2002) Passage through bird guts increases germination rate and seedling growth in *Sorbus aucuparia*. *Functional Ecology* 16: 608–616
- Paulsen TR, Lindjörn O, Gjedet NR, Högstedt G (2005) Avian gut passage reduces seed exit costs in *Sorbus aucuparia* (Rosaceae) as measured by a diametral compression test. *Functional Plant Biology* 33: 401–406
- Prinzinger R, Hakimi A (1996) Alkoholaufnahme und Alkoholabbau beim Europäischen Star *Sturnus vulgaris*. *Journal für Ornithologie* 137: 319–327
- Rajchard J (2009) Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review. *Veterinari Medicina* 54: 351–359
- Reichard SH, Chalker-Scott L, Buchanan S (2001) Interactions among non-native plants and birds. In: Marzluff JM et al. (eds.) *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Ricklefs RE (1977) A discriminant function analysis of assemblages of fruit-eating birds in Central America. *The Condor* 79: 228–231
- Ryall C, Briggs K (2006) Some factors affecting foraging and habitat of Ring Ouzels *Turdus torquatus* wintering in the Atlas Mountains of Morocco. *Bulletins of the African Bird Club* 13: 17–31
- Santana CE, Moermond TC, Denslow JS (1986) Fruit selection in the collared aracari (*Pteroglossus torquatus*) and the slatytailed trogon (*Trogon massena*): two birds with contrasting foraging modes. *Brenesia* 25/26: 279–295
- Schaefer HM, Levey DJ, Schaefer V, Avery ML (2006) The role of chromatic and achromatic signals for fruit detection by birds. *Behavioural Ecology* 17:784–789
- Schaefer HM, Schaefer V, Vorobyev M (2007) Are fruit colors adapted to consumer vision and birds equally efficient in detecting colorful signals? *The American Naturalist* 169 (Suppl.): S159–S169
- Schiller F (1928) Zur Kenntnis der Frucht von *Viscum album* und *Loranthus europaeus* und der Gewinnung von Vogelleim. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abt. I*, 137: 243–249
- Schmeil O (1911) *Lehrbuch der Botanik*. Leipzig
- Schmidt O (1998) Vögel und Sträucher. In: Bayerischer Forstverein (ed.) *Sträucher in Wald und Flur*. Ecomed-Verlagsgesellschaft AG & Co KG, Landsberg, pp 499–509
- Schmidt V, Schaefer HM, Winkler H (2004) Conspicuousness, not colour as foraging cue in plant-animal signalling. *Oikos* 106: 551–557
- Schönfelder P, Bresinsky A, Garnweidner E, Krach E, Linhard H, Mergenthaler O, Nezadal W, Wirth V (1990) *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns*. Ulmer, Stuttgart
- Schuchmann KL (1993) *Lebensräume – Lebensformen*. Kolibri. *Biologie in unserer Zeit* 23: 197–206
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333–353
- Schuster L (1930) Über die Beerennahrung der Vögel. *Journal für Ornithologie* 78: 273–301
- Seitz J (2012) Beiträge zur Geschichte der Ornithologie in Niedersachsen und Bremen.

- Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen, Sonderreihe B 1.1, Hannover
- Selvatti AP, Galvão A, Pereira AG, Gonzaga LP, de Moraes Russo AC (2016) An african origin of the Eurylaimides (Passeriformes) and the successful diversification of the ground-foraging Pittas (Pittidae). *Molecular Biology and Evolution* 34: 483–499
- Şekerioglu CH (2006) Ecological significance of bird populations. In: del Hoyo J, Elliot A, Christie D (eds.) *Handbook of the birds of the world. Vol. 11: Old World Flycatchers to Old World Warblers*. Lynx Edicions, Barcelona, pp 15–51
- Simons D, Bairlein F (1990) Neue Aspekte zur zeitlichen Frugivorie der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). *Journal für Ornithologie* 131: 381–401
- Siitari H, Honkavaara J, Viitala J (1999) UV-reflection of berries attracts foraging birds. A laboratory study with redwings (*Turdus iliacus*) and bilberries (*Vaccinium myrtillus*). *Proceedings of the Royal Society, London B* 266: 2125–2129
- Siitari H, Viitala J, Hovi M (2002) Behavioural evidence for ultraviolet vision in a tetraonid species – foraging experiment with black grouse *Tetrao tetrix*. *Journal of Avian Biology* 33: 199–202
- Skórka P, Wójcik J (2005) Population dynamics and social behavior of the Mistle Thrush *Turdus viscivorus* during winter. *Acta ornithologica* 40: 35–42
- Snow B, Snow D (1988) *Birds and Berries. A study of an ecological interaction*. Poyser, Calton
- Snow DW (1969) Some vital statistics of British Mistle Thrushes. *Bird Study* 16: 34–44
- Snow DW (1971) Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194–202
- Snow DW (1981) Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13: 1–14
- Spiegel O, Nathan R (2007) Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology Letters* 10: 718–728
- Stiebel H (2003) Frugivorie bei mitteleuropäischen Vögeln. Der Mutualismus zwischen Vögeln und ornithochoren Pflanzen: Ernährung frugivorer Vögel und Konsequenzen für die Samenausbreitung. Dissertation an der Carl-von-Ossietzky-Universität, Oldenburg
- Stiebel H, Bairlein F (2008) Frugivorie mitteleuropäischer Vögel II: Einfluss des Fruchtangebotes auf die räumliche und zeitliche Habitatnutzung frugivorer Vogelarten. *Vogelwarte* 46: 81–94
- Strasburger E, Noll F, Schenck H, Schimper AFW (1971) *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Gustav Fischer Verlag, Jena
- Temple SA (1977) Plant-Animal mutualism: coevolution with Dodo leads to near extinction of plant. *Science* 197: 885–886
- Thanos CA (1994) Aristotle and Theophrastus on plant-animal interactions. In: Arianoutsou M, Groves RH (eds.) *Plant-Animal Interactions in Mediterranean-Type Ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp 3–11
- Thomas DK (1979) Figs as a food source of migrating Garden Warblers in southern Portugal. *Bird Study* 26: 187–191
- Thompson JF, Willson MF (1979) Evolution of temperate fruit/bird Interactions: phenological strategies. *Evolution* 33: 973–982
- Traveset A, Robertson AW, Rodríguez-Pérez J (2007) A review on the role of endozoochory in seed germination. In: Dennis AJ et al. (eds.) *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. CAB International, Oxfordshire, Cambridge MA, pp 78–103
- Turček FJ (1961) *Oekologische Beziehungen der Vögel und Gehölze*. Slovakian Academy of Science, Bratislava
- Turček FJ (1963) Color preference in fruit and seed-eating birds. *Proceedings XIII International Ornithological Congress Ithaca*: 285–292
- Tyrväinen H (1975) The winter irruption of the Fieldfare *Turdus pilaris* and the supply of rowanberries. *Ornis Fennica* 52: 23–31
- Walsberg GE (1975) Digestive adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the eating of Mistletoe berries. *The Condor* 77: 169–174
- Watson DM (2001) Mistletoe – a keystone resource in forest and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 32: 219–49
- Wetmore A (1914) The development of the stomach in the Euphonias. *Auk* 31: 458–461
- Wheelwright NT (1985) Fruit size, gape width, and the diet of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808–818
- Wheelwright NT (1988a) Fruit-eating birds and bird-dispersed plants in the tropics and temperate zone. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 270–274



- Wheelwright NT (1988b) Seasonal changes in food preferences of American Robins in captivity. *The Auk*: 374–378
- Wheelwright NT, Orians GH (1982) Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *The American Naturalist* 119: 402–413
- Wheelwright NT, Janson CH (1985) Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *The American Naturalist* 126: 777–799
- Willson MF, Graff DA, Whelan CJ (1990): Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *The Condor* 92: 545–555
- Witmer MC (2001) Nutritional interactions and fruit removal: cedar waxwing consumption of *Viburnum opulus* fruits in spring. *Ecology* 82: 3120–3130
- Witmer MC, Cheke AS (1991) The Dodo and the Tambalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos*: 61: 133–137
- Zhang H, Luo Y, Steele MA, Yang Z, Wang Y, Zhang Z (2013) Rodent-favored cache sites do not favor seedling establishment of shade-intolerant wild apricot (*Prunus armeniaca* Linn.) in northern China. *Plant Ecology* 214: 531–543
- Ziswiler V (1965) Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des höرنernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. *Journal für Ornithologie* 106: 1–46

Eingegangen am 1. Juli 2017

Angenommen nach Revision am 23. September 2017



**Robert Pfeifer**, Jg. 1963, Dipl.-Ing. FH, Studium der Landespflege an der Fachhochschule Weihenstephan, Generalsekretär der OG Bayern, ornithologische Schwerpunkte: Ökologie und Biogeographie paläarktischer Vögel, Vogel-Umwelt-Beziehungen, Avifaunistik Bayerns und angrenzender Gebiete.

## Anhang – appendix

**Tab. 4.** Nutzung fleischiger Früchte durch frugivore Vogelarten. Angegeben ist für jede Vogelart die Anzahl der Beobachtungen (n) während 1.673 Beobachtungsstunden von 1980 bis 1984/85 in einem Untersuchungsgebiet in Süngland sowie die prozentuale Verteilung der Beobachtungen auf die einzelnen Pflanzenarten (%), für jede Pflanzenart die absolute Zahl der Beobachtungen (N), getrennt nach Ausbreitern und Samenprädatoren. Die Maxima bei den Samenausbreitern sind durch Fettdruck hervorgehoben (nach Daten aus Snow und Snow 1988). – *Utilization of fleshy fruits by frugivorous bird species. For every bird species the number of records (n) during 1,673 hours observation time from 1980 to 1984/85 in southern England and percentage distribution of records on the plant species (%) is shown. For every plant species the absolute number of records (N), distinguishing between seed dispersers and seed predators is given. Bold numbers: maxima (after data from Snow and Snow 1988).*

		Samenausbreiter											
		Amsel - <i>Turdus merula</i>		Sing- drossel - <i>Turdus philomelos</i>		Mistel- drossel - <i>Turdus viscivorus</i>		Wacholder- drossel - <i>Turdus pilaris</i>					
wiss. Name	deutscher Name	N (Ausbreiter)											
			n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	
<i>Crataegus spec.</i>	Weißdorn	3.661	<b>1559</b>	<b>22,70</b>	113	5,70	147	10,28	<b>990</b>	59,07			
<i>Hedera helix</i>	Efeu	2.600	867	12,62	379	19,10	119	8,32	110	6,56			
<i>Cornus sanguinea</i>	Roter Hartriegel	2.286	72	1,05	59	2,97	1	0,07	0	0,00			
<i>Taxus baccata</i>	Eibe	2.145	480	6,99	510	25,71	233	16,29	0	0,00			
<i>Ilex aquifolium</i>	Stechpalme	1.797	612	8,91	57	2,87	<b>370</b>	<b>25,87</b>	84	5,01			
<i>Sambucus nigra</i>	Schwarzer Holunder	1.396	169	2,46	187	9,43	4	0,28	1	0,06			
<i>Rosa spec.</i>	Hagebutte	1.077	604	8,79	7	0,35	12	0,84	431	25,72			
<i>Prunus spinosa</i>	Schlehe	781	268	3,90	310	15,63	53	3,71	33	1,97			
<i>Sorbus aucuparia</i>	Eberesche	648	505	7,35	22	1,11	32	2,24	0	0,00			
<i>Sorbus aria</i>	Mehlbeere	620	257	3,74	36	1,81	69	4,83	3	0,18			
<i>Prunus avium</i>	Vogelkirsche	574	394	5,74	48	2,42	40	2,80	0	0,00			
<i>Rhamnus catharticus</i>	Kreuzdorn	551	228	3,32	37	1,86	41	2,87	11	0,66			
<i>Rubus fruticosus</i>	Brombeere	514	138	2,01	5	0,25	0	0,00	0	0,00			
<i>Euonymus europaeus</i>	Pfaffenhütchen	282	94	1,37	19	0,96	0	0,00	2	0,12			
<i>Viscum album</i>	Mistel	262	4	0,06	2	0,10	251	17,55	0	0,00			
<i>Malus sylvestris</i>	Wildapfel	194	131	1,91	13	0,66	13	0,91	7	0,42			
<i>Ligustrum vulgare</i>	Liguster	168	110	1,60	12	0,60	5	0,35	3	0,18			
<i>Prunus padus</i>	Traubenkirsche	165	89	1,30	21	1,06	28	1,96	0	0,00			
<i>Lonicera caprifolium</i>	Jelängerjelier	159	78	1,14	11	0,55	0	0,00	0	0,00			
<i>Viburnum opulus</i>	Gemeiner Schneeball	118	14	0,20	95	4,79	4	0,28	0	0,00			
<i>Viburnum lantana</i>	Wolliger Schneeball	109	40	0,58	6	0,30	0	0,00	0	0,00			
<i>Solanum dulcamara</i>	Bittersüßer Nachtschatten	108	26	0,38	20	1,01	0	0,00	0	0,00			
<i>Bryonia dioica</i>	Zaunrübe	58	15	0,22	5	0,25	0	0,00	0	0,00			
<i>Arum maculatum</i>	Aronstab	50	42	0,61	0	0,00	0	0,00	0	0,00			
<i>Lonicera peryclaymenon</i>	Wald-Geißblatt	41	20	0,29	2	0,10	0	0,00	0	0,00			
<i>Tamus communis</i>	Schmerwurz	36	26	0,38	5	0,25	0	0,00	1	0,06			
<i>Ribes rubrum</i>	Johannisbeere	33	9	0,13	2	0,10	0	0,00	0	0,00			
<i>Daphne laureola</i>	Lorbeer-Seidelbast	16	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00			
<i>Rubus idaeus</i>	Himbeere	13	5	0,07	0	0,00	0	0,00	0	0,00			
<i>Juniperus communis</i>	Gemeiner Wacholder	11	2	0,03	0	0,00	8	0,56	0	0,00			
<i>Daphne mezereum</i>	Seidelbast	8	8	0,12	0	0,00	0	0,00	0	0,00			
<i>Polygonatum mutliflorum</i>	Salomonsiegel	2	2	0,03	0	0,00	0	0,00	0	0,00			
<i>Iris foetidissima</i>	Übelr. Schwertlilie	2	1	0,01	1	0,05	0	0,00	0	0,00			
<i>Sorbus torminalis</i>	Elsbeere	0	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00			
			20.485	6.869	100	1.984	100	1.430	100	1.676	100		



Tab. 4 (Fortsetzung).

wiss. Name	Samenprädatoren												N		
	Gimpel - <i>Pyrrhula</i>		Grünfink - <i>Carduelis</i>		Buch- und Bergfink <i>Fringilla</i>		Kohl- meise - <i>Parus</i>		Blaumeise - <i>Cyanistes</i>		Sumpf- meise - <i>Poecile</i>				
deutscher Name	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	Prädatoren
<i>Crataegus spec.</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	46	16,49	0	0,00	0	0,00	46
<i>Hedera helix</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Cornus sanguinea</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	11	3,94	7	14,58	0	0,00	18
<i>Taxus baccata</i>	0	0,00	211	66,35	0	0,00	6	11,11	2	0,72	0	0,00	0	0,00	219
<i>Ilex aquifolium</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Sambucus nigra</i>	29	5,28	0	0,00	0	0,00	1	1,85	126	45,16	2	4,17	0	0,00	158
<i>Rosa spec.</i>	0	0,00	38	11,95	0	0,00	0	0,00	7	2,51	0	0,00	0	0,00	45
<i>Prunus spinosa</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	105	19,13	0	0,00	0	0,00	0	0,00	2	0,72	0	0,00	0	0,00	107
<i>Sorbus aria</i>	97	17,67	53	16,67	76	83,52	2	3,70	34	12,19	0	0,00	0	0,00	262
<i>Prunus avium</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Rhamnus catharticus</i>	53	9,65	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	53
<i>Rubus fruticosus</i>	8	1,46	5	1,57	0	0,00	0	0,00	30	10,75	0	0,00	0	0,00	43
<i>Enonymus europaeus</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	42	77,78	0	0,00	19	39,58	0	0,00	61
<i>Viscum album</i>	0	0,00	2	0,63	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	2
<i>Malus sylvestris</i>	0	0,00	0	0,00	14	15,38	3	5,56	0	0,00	2	4,17	0	0,00	19
<i>Ligustrum vulgare</i>	48	8,74	0	0,00	0	0,00	0	0,00	9	3,23	1	2,08	0	0,00	58
<i>Prunus padus</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Viburnum caprifolium</i>	65	11,84	1	0,31	0	0,00	0	0,00	3	1,08	0	0,00	0	0,00	69
<i>Viburnum lantana</i>	57	10,38	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	57
<i>Viburnum opulus</i>	3	0,55	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3
<i>Solanum dulcamara</i>	13	2,37	0	0,00	1	1,10	0	0,00	1	0,36	0	0,00	0	0,00	15
<i>Bryonia dioica</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	5	10,42	0	0,00	5
<i>Arum maculatum</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Lonicera periclymenon</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	8	2,87	9	18,75	0	0,00	17
<i>Tamus communis</i>	52	9,47	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	52
<i>Ribes rubrum</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Daphne laureola</i>	0	0,00	8	2,52	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	8
<i>Rubus idaeus</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Juniperus communis</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Daphne mezereum</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Polygonatum multiflorum</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Iris foetidissima</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0
<i>Sorbus torminalis</i>	19	3,46	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3	6,25	0	0,00	22
	549	100	318	100	91	100	54	100	279	100	48	100	48	1.339	

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [56\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Pfeifer Robert

Artikel/Article: [Vögel und Beeren – Überblick über eine Vogel-Pflanze-Interaktion 1-28](#)