

Nahrung und Nahrungserwerb überwinternder und afrotropischer Schmätzler (Saxicolinae, Muscicapidae) in Kenia

Bernd Leisler, Heiner Flinks und Wolfgang Fiedler

Diet and foraging strategy of wintering and Afrotropical chats (Saxicolinae, Muscicapidae) in Kenia. - We investigated habitat choice, foraging, diet spectrum, and prey size in eight „chats“ which can temporarily interact with each other in the barren lands and short-grass savannahs of Kenia. The species in this guild preying on ground-dwelling arthropods are Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe*), Isabelline Wheatear (*Oenanthe isabellina*), Pied Wheatear (*Oenanthe pleschanka*), Whinchat (*Saxicola rubetra*), and Common Rock-thrush (*Monticola saxatilis*), plus the African species Mourning Wheatear (*Oenanthe lugens schalowi*), Capped Wheatear (*Oenanthe pileata*), and Northern Anteater-chat (*Myrmecocichla aethiops*).

Although the habitats of the eight species differ slightly there are considerable ecological overlaps between most of them, since they all occur syntopically in open dry country with sparse vegetation, in short-grass savannahs, and on burnt areas.

We found a contrast in their foraging habits between frequent periods on the ground with much running after prey on the one hand, and an increased use of perches and aerial foraging on the other. This was noted in the following order, starting with the most extreme ground forager: Northern Wheatear, Capped Wheatear, Isabelline Wheatear, Northern Anteater-chat, Common Rock-thrush, Mourning Wheatear, Pied Wheatear, and Whinchat (Fig. 1). We grouped the first four species, which predominantly used the patrolling and „running ground-gleaning“ technique, under ground foragers, and the last four under perch foragers („perch-and-pounce“, „aerial sallying“). The latter group inhabits country with higher than average vegetation, and that has more inclines and a greater variety of microhabitats than that inhabited by ground foragers. The specific questions of whether chats of differing origins (three African vs. five Palearctic) or with differing foraging strategies (four ground vs. four perch foragers) prefer different prey types or different sizes of prey item were investigated using

alimentary flushing (Tab. 1). No significant differences were found in the patterns of prey composition (Fig. 2) and prey size (Fig. 3) between African and wintering species or between ground and perch foragers. The reason for this was probably that the principal prey groups for most of the species were small ants and termites, independent of body size (Northern Anteater-chat is 3.5 times heavier than Whinchat). With the exception of Whinchat, these accounted for at least half of the diet, even 90% in Capped Wheatear and Common Rock-thrush. In four of the five *Oenanthe* species, ants comprised more than 50% of prey items, while termites were especially prominent in the diet of the grassland species Capped Wheatear and Northern Anteater-chat, but also in that of Common Rock-thrush.

As the most extreme perch strategist and the smallest species at ca. 16 g, the diet of Whinchat differed most from the other species by the high proportion of beetles, many Lepidopteran caterpillars, and the highest proportion of bugs (Hemiptera), as well as by the absence of termites.

In the four species Pied and Mourning Wheatears, Common Rock-thrush, and Northern Anteater-chat we found at times high amounts of the remains of fruits, seeds, and seed husks. Perhaps it is no coincidence that the first three of these are perch foragers.

Despite the great similarity and some overlapping, there is some indication that differences in the composition and size of food items taken on the ground and from perches do seem to exist, indicating a certain niche differentiation between the species. The main feature is that the most pronounced of the perch foragers did take larger prey (median: Whinchat 7 mm, Pied and Mourning Wheatears both 6 mm) than typical ground foragers (Northern Wheatear 4 mm).

We assume that there are differences in the sensory perceptions of both groups. In addition, extreme perch strategists, such as Whinchat, appear to be less able to switch between both techniques – hunting from higher perches or over wide areas on the ground. The flexibility to be able to switch from one strategy to another probably accounts for the regional variation in foraging detected in some species, which is presumably strongly affected by the structuring of the habitats.

Our results are in agreement with findings that *Oenanthe* species, and other members of the guild, are indeed able to cope with a broad spectrum of prey items, but that a certain ecological separation between them does exist, based on differences in foraging behavior, characteristics of locomotion, and the use of perches.

Key words: diet spectrum, prey size, foraging strategy, perch-and-pounce, running-ground-gleaning, coexistence, guild, *Oenanthe*, *Myrmecocichla*, *Saxicola*, *Monticola*

Bernd L e i s l e r & Wolfgang F i e d l e r , Max-Planck-Institut für Ornithologie, Vogelwarte Radolzell, Am Obstberg 1, D-78315 Radolfzell

leisler@orn.mpg.de, fiedler@orn.mpg.de

Heiner F l i n k s , Am Kuhm 19, D-46325 Borken, hflinks@gmx.de

Einleitung

Vor 40 Jahren stimulierte das Erscheinen des einflussreichen Buches von REGINALD MOREAU „The Palaearctic-African Bird Migration Systems“ eine Reihe weiterer Arbeiten zur Überwinterungsökologie nordischer Zugvögel in Afrika. Studien an einer Gruppe von acht Schmäzterarten gehören zu den detailliertesten derartigen Folgeuntersuchungen, die sich dem Thema widmeten, wie sich in Afrika überwinternde paläarktische Zugvögel in ansässige Vogelgemeinschaften eingliedern (LEISLER et al. 1983).

Diese Gilde von Vogelarten – „Erdsängern“, die sich überwiegend von Bodenarthropoden ernähren, bot sich für eine derartige Bearbeitung an, weil erstens die Vögel in ihren offenen Lebensräumen leicht zu beobachten sind und zweitens die meisten Arten in vielen Regionen Afrikas häufig vorkommen. So rangiert der Steinschmäzter (*Oenanthe oenanthe*) unter den 16 häufigsten Arten, die die Masse der geschätzten 2,1 Milliarden europäischer Überwinterer in Afrika ausmachen (HAHN et al. 2009). Weitere Vertreter der Gilde, die in Ostafrika temporär aufeinandertreffen können, sind überwinternde Isabellsteinschmäzter (*Oenanthe isabellina*), Nonnensteinschmäzter (*Oenanthe pleschanka*), Braunkehlchen (*Saxicola rubetra*) und Steinrötel (*Monticola saxatilis*) sowie die afrikanischen Arten Schwarzrücken-Steinschmäzter (*Oenanthe lugens schalowi*), Erdsteinschmäzter (*Oenanthe pileata*) und Rußschmäzter (*Myrmecocichla aethiops*). Nach neuen Erkenntnissen bilden die Vertreter der vier verschiedenen Gattungen die Schwestergruppe der Rotschwänze innerhalb der Saxicolinae, die der großen Familie Muscicapidae angehören. Dabei haben sich „Erdsänger“- und „Fliegenschnäpper“-Lebensformen mehrfach unabhängig entwickelt (OUTLAW et al. 2010, SANGSTER et al. 2010).

Bisherige Auswertungen der Schmäzterstudien beschäftigten sich hauptsächlich mit möglichen Unterschieden in der Habitatnutzung der überwinternden und afrikanischen Arten (LEISLER 1993) und mit den sehr ausgeprägten, für Steinschmäzter typischen, zwischenartlichen Interaktionen (LEISLER 1990, 1992). Sowohl afrikanische wie überwinternde Schmäzter verteidigen auch außerhalb der Brutzeit Reviere gegenüber Artgenossen als auch gegen artfremde Nahrungskonkurrenten (s.a. TYE 1988, bzw. RÖDL & FLINKS 1996 für die Nominatform des Schwarzrücken-Steinschmäzters in Isreal). Zwischen Afrikanern und Paläarkten sind interspezifische Aggressionen an der Tagesordnung, aber auch innerhalb der beiden Artengruppen. LEISLER (1990) fand, dass die afrikanischen Residenten in solchen Situationen die paläarktischen Arten dominierten und zwar weitgehend unabhängig von der Körpergröße. Dagegen ließ sich bei den Überwinterern eine starke Korrelation zwischen Körpergröße und Dominanzstatus einer Art feststellen. Die größeren Arten sind stets den kleineren überlegen. Neue Übersichten belegen aber inzwischen, dass zwischenartliche Kämpfe mit afrotropischen Arten in den Winterquartieren der Paläarkten kein generelles Phänomen sind. Die Zugvögel müssen bei aggressiven Auseinandersetzungen mit afrikanischen Arten nicht zwingend

unterlegen sein (z.B. Übersicht SALEWSKI et al. 2006). Paläarktten bewegen sich möglicherweise in den Lebensräumen schneller und aktiver als vergleichbare afrotropische Mitbewohner.

Vermehrte Kenntnisse über die Verbreitung und Ökologie afrikanischer und überwinternder Arten aus den zurückliegenden 30 Jahren haben dazu geführt, dass man von der früheren dichotomen Sichtweise: hier Überwinterer, da afrikanische Residente abgerückt ist (z.B. FRY 1992, JONES 1995, ZWARTS et al. 2009). Paläarktische Zugvögel sind keine homogene Gruppe, einzelne Arten können ein halbes Jahr Standvögel sein und umgekehrt können Afrikaner ausgeprägte innerkontinentale Zieher sein. Daher betrachtet man heute unsere Langstreckenzieher nicht mehr als „Invasoren“ in die afrikanische Avifauna. Zusätzlich haben die neuen, auf genetischen Merkmalen basierenden Stammbäume gezeigt, dass viele unserer Zugvögel ihre Nächstverwandten in den Tropen haben und entsprechend viele Merkmale mit ihnen teilen (z.B. WINKLER & LEISLER 2012).

Es scheint daher reizvoll, weiteres, bisher noch nicht publiziertes Material zur Nahrungsökologie der acht Arten zu analysieren. Besonders interessant scheint uns die Frage nach möglichen Unterschieden in der Nahrungszusammensetzung, die sich aus feinen Differenzen in der Nahrungssuche ergeben und weniger der Gesichtspunkt, ob sich Überwinterer und Afrikaner generell in ihrer Nahrung unterscheiden. Schon bei den Freilanduntersuchungen und ersten Auswertungen (unpubl.) hatte sich nämlich abgezeichnet, dass die acht Arten die beiden von Schmätzern hauptsächlich genutzten Nahrungssuchetechniken, Streifsuche und Wartenjagd, unterschiedlich häufig anwenden. Bei der Streifsuche („dash-and-jab“, „bound-and-grab“, „running ground-gleaning“, „hop-and-peck“) bewegen sich die Vögel zu Fuß – überwiegend laufend - und Nahrungsobjekte werden am Boden aufgepickt oder eventuell sogar mit dem Schnabel ausgegraben. Die Wartenjagd erfolgt dagegen von einem erhöhten Punkt, von dem aus potentielle Beute erspäht wird, die dann nach Herabstürzen vom Boden („perch-and-pounce“, „perch-to-ground sallying“, „diving to the ground“) oder durch Flugjagd, in Schnappermanier („sallying“), bzw. durch Rütteln („hovering“), aus der Luft oder von der Vegetation („snatch“) geschnappt wird (CORNWALLIS 1975, GLUTZ & BAUER 1988, PANOV 2005, KABOLI et al. 2006). Steinschmätzer, Erdsteinschmätzer, Isabellsteinschmätzer und Rußschmätzer scheinen mehr der Streifsuche am Boden nachzugehen. Braunkehlchen, Nonnensteinschmätzer, Schwarzrücken-Steinschmätzer und Steinrötel jagen dagegen mehr von Warten aus (s.u.).

Konkret untersuchen wir die Fragen, ob sich Schmätzter zum einen verschiedener Herkunft (drei Afrikaner vs. fünf Paläarktten) bzw. zum anderen Arten mit verschiedenem Nahrungserwerb (vier Boden- vs. vier Wartenjäger), die im Nordwinter in Ödländereien und Kurzgrassavannen Kenias syntop vorkommen, in ihrem Speisezettel und in den Beutetierlängen voneinander unterscheiden? Diese Fragen betreffen sowohl die animalische wie die vegetabilische Nahrungszusammensetzung, da pflanzliches Material (kleine Früchte, Beeren und Sämereien) für alle 8 Arten als Nahrung außerhalb der Brutzeit genannt wird (DEL HOYO 2005).

Art	Proben	Beutetiere	Habitat- analysen
Schwarzrücken-Steinschmäzter (<i>O. lugens schalowi</i>)	20	639	25
Isabellsteinschmäzter (<i>O. isabellina</i>)	22	721	267
Erdsteinschmäzter (<i>O. pileata</i>)	14	570	53
Steinschmäzter (<i>O. oenanthe</i>)	14	434	129
Nonnensteinschmäzter (<i>O. pleschanka</i>)	22	407	79
Rußschmäzter (<i>M. aethiops</i>)	6	420	39
Braunkehlchen (<i>S. rubetra</i>)	7	100	21
Steinrötel (<i>M. saxatilis</i>)	7	388	29

Tab. 1: Anzahl der Proben, der Beutetiere und der untersuchten Habitate.

Tab. 1: Sample sizes of alimentary flushings, prey items, and habitat analyses.

Untersuchungsgebiet, Material und Methode

Das hier ausgewertete Material wurde bei einer Pilotstudie (Ende Januar bis Anfang März 1982) und mehrheitlich während eines dreimonatigen Aufenthaltes (Dezember 1983 Januar/Februar 1984) in Kenia – also während der Trockenzeit - gesammelt. Als Stützpunkt diente uns die Feldstation des Max-Planck-Instituts für Verhaltensphysiologie/Abteilung Wickler im Nakuru Nationalpark. Untersuchungsgebiete waren 6 größere Brandflächen und die weitere Umgebung der Station im zentralen Teil Kenias. Um die Vögel für die Untersuchung ihrer Habitatnutzung, Nahrungssuche und ihres Revierverhaltens individuell zu markieren, fingen wir sie mit Bodenschlagnetzen und beringten sie mit Farb- und Aluringen. Bei dieser Gelegenheit spülten wir gegebenenfalls auch ihre Mägen, nach der von BRENSING (1977) beschriebenen Methode, und konservierten die Mageninhalte in verdünnter Formalinlösung. Die Proben stammen sowohl von Individuen aus Gebieten mit „natürlicher“ Vegetation als auch von solchen, die sich auf Brandflächen aufhielten. Für die einzelnen Arten wurden sie unabhängig von ihrer Herkunft, zusammen ausgewertet. Nur vom Erdschmäzter konnten keine Vögel auf Brandflächen beprobt werden. Vögel auf Brandflächen gehen zwar schneller der Nahrungssuche nach, artspezifische Unterschiede im Nahrungserwerb bleiben aber

erhalten (an drei *Oenanthe*-Arten gezeigt, LEISLER 1990). Die Anzahl der beprobten Individuen und der bestimmten Beutetiere sind in Tab. 1 zusammengestellt. Die 112 Proben wurden vergleichbar der Behandlung von Kotproben (RALPH et al. 1985, FLINKS & PFEIFER 1987) aufbereitet und mit Hilfe eines Binokulars mit 20- bis 40-facher Vergrößerung analysiert. Anhand der Anzahl der sklerotisierten Reste wurde die Anzahl der Nahrungstiere bestimmt, wobei nur die Mindestanzahl angegeben wird. Dabei können z.B. drei Beinreste einer Insektenart von einem Individuum aber auch bis zu drei Individuen stammen (vgl. hierzu auch JENNI et al. 1990). Die Ermittlung der Beutelänge sowie die Bestimmung der tierischen Reste (CALVER & WOOLLER 1982, CALVER & PORTER 1986, FLINKS & PFEIFER 1987, JENNI et al. 1990) wurden mit Hilfe einer umfangreichen Referenzsammlung vorgenommen. Die potentiellen Nahrungstiere wurden mit Barberfallen und Leimtafeln gefangen. Die Pflanzenreste zählten wir nach Samen, Fruchtschalen und Fasern aus, bestimmten sie aber nicht genauer (Tab. 2).

Art	Samen	Früchte	Blattreste	Grit
Schwarzrücken-Steinschmätzer (<i>O. lugens schalowi</i>)	87	26	0	95
Isabellsteinschmätzer (<i>O. isabellina</i>)	2	0	2	9
Erdsteinschmätzer (<i>O. pileata</i>)	0	0	6	7
Steinschmätzer (<i>O. oenanthe</i>)	0	0	0	18
Nonnensteinschmätzer (<i>O. pleschanka</i>)	60	6	0	7
Rußschmätzer (<i>M. aethiops</i>)	0	13	0	2
Braunkehlchen (<i>S. rubetra</i>)	0	0	0	1
Steinrötel (<i>M. saxatilis</i>)	2	6	0	1

Tab. 2: Vegetabilische Nahrung.

Tab. 2: Vegetable matter.

Von der Vielzahl an Verhaltensmerkmalen zur Habitatnutzung und zum Nahrungserwerb, die wir im Freiland an Einzelvögeln protokollierten, gingen schließlich 15 in die Berechnung ein (Tab. Appendix).

Die Lebensräume der Arten charakterisierten wir nach der Neigung des Geländes, der Bodenstruktur (homogen, heterogen), der Höhe der Vegetation (Gras, Hochstauden, Gebüsch) und nach dem geschätzten Anteil von Steinen, Geröll oder anstehendem Fels im Radius von ca. 70 m um den beobachteten Vogel sowie nach der geschätzten vegetationsfreien („offenen“) Fläche.

In der linearen Taxonomie folgen wir OUTLAW et al. (2010) und bei der Verwendung deutscher Vogelnamen del Hoyo et al. (2005).

Die Analyse der Ähnlichkeiten der Schmäzter hinsichtlich Beutetierlänge und Beutespektrum erfolgte mittels der Statistikwerkzeuge ANOSIM und ADONIS aus dem Paket „Vegan 2.0-7“ (OKSANEN et al. 2013) für die freie Statistik-Software „r“ (R Development Core Team, 2010). Es wurde jeweils mit 999 Permutationen gerechnet. Beide Tests haben die Nullhypothese, dass es keinen Unterschied in Beutespektrum bzw. Beutetierlänge hinsichtlich Herkunft bzw. Jagstrategie der Schmäzter gibt.

Ergebnisse

Habitate und Nahrungserwerb

Obwohl sich die bevorzugten Lebensräume der acht Arten leicht unterscheiden, überlappen sich die meisten Arten räumlich/ökologisch beträchtlich, da alle in offenem trockenem Gelände mit spärlichem Bewuchs, in Kurzgrassavannen, Brachen und trockenem Kulturland vorkommen (KEITH et al. 1992, LACK 1985, URBAN et al. 1997). Besonders attraktiv für die meisten Arten sind frische Brandflächen, auf denen Ameisen und Termiten in ihren unterirdischen Bauten überlebten. Auf den dann vegetationsfreien Flächen sind die Nahrungstiere für die Vögel besser sichtbar und damit leichter erreichbar.

- *Habitatwahl*

Die Habitatwahl von SchwarZRücken-Steinschmäztern und Rußschmäztern wird stark durch ihre Ansprüche an Nest- und Schlafhöhlen bestimmt. Beim SchwarZRücken-Steinschmäzter sind das schutz- und schattenspendende Abbrüche, beim Rußschmäzter natürliche oder künstliche Erdhöhlen, häufig Termitenbauten. Gegenüber Rußschmäztern bevorzugen SchwarZRücken-Steinschmäzter steinigere Gebiete mit höherer Vegetation, die mehrheitlich weniger als die Hälfte der Bodenfläche bedeckt. Rußschmäzter dagegen präferieren flachere, locker bebuschte Kurzgrassavannen mit mehr als 70% Bedeckung. Erdsteinschmäzter sind Charaktervögel in trockenem, stellenweise überweidetem Grasland, wo stets mehr als die Hälfte des Bodens mit dem

kürzesten Rasen (2,3 cm) bewachsen ist. Gelegentlich trafen wir sie zusammen mit Wermutregenpfeifern (*Charadrius asiaticus*) an. Erdsteinschmätzer meiden zu hohen Grasbewuchs, dem manche Populationen durch saisonale Wanderungen ausweichen (HOCKEY et al. 2005).

Isabellsteinschmätzer und Steinschmätzer ähneln sich sehr in der Wahl ihrer Lebensräume, entsprechend häufig trifft man sie zusammen an. Die Vegetation, also der Grasbewuchs, die Hochstauden und die verstreuten Büsche in Habitaten beider Arten sind weitgehend gleich hoch. An den von Steinschmätzern gewählten Stellen finden sich aber häufiger und in größerem Umfang Steine und Blöcke oder anstehender Fels, auch ist verglichen mit Isabellsteinschmätzer-Revieren häufig mehr als die Hälfte des Bodens frei von Vegetation. Isabellsteinschmätzer kommen dagegen öfter an Stellen mit verfestigtem Boden vor, die sie sich u.U. mit Wermutregenpfeifern, Rennvogel- (*Cursorius*) und Lerchen- (*Eremopterix*) Arten teilen.

Verglichen mit den anderen beiden überwinterten *Oenanthe*-Arten besiedeln Nonnensteinschmätzer neben flachen häufiger auch steilere, steinige Hänge mit stärkerem Bewuchs, vor allem lockerem, höherem, durchschnittlich 240 cm hohem Gebüsch. In 42% der Reviere ist mehr als die Hälfte des Bodens vegetationslos. Die Unterschiede der Habitate der drei Arten hinsichtlich Neigung, Bodenrauhigkeit und Bewuchs entsprechen weitgehend denjenigen, die aus den Brutgebieten berichtet werden (z.B. KNEIS & SPRETKE 1985, KHLEBOSOLOV 1994).

Braunkehlchen hielten sich in offenem / umgebrochenem, wenig steinigem Terrain auf, bewachsen mit der höchsten festgestellten Gras- und Hochstaudenvegetation (durchschnittlich 15 bzw. 87 cm hoch), die den Zugang zum Boden auf weniger als ein Viertel der Fläche begrenzte. Auch im westafrikanischen Winterquartier bevorzugt die Art Stellen mit viel niedriger Bodenvegetation und höheren Sitzwarten (Mais- und Hirsestängel im Farmland), meidet hingegen solche mit ausgeprägter Streuschicht aus altem Vegetationsmaterial (HULME & CRESSWELL 2012). Braunkehlchen waren insgesamt die seltenste Art und verweilten am kürzesten, was auf suboptimale Habitatbedingungen schließen lässt.

Steinrötel besiedeln schließlich Hänge oder ebenes Gelände mit Steinen und Blöcken, das im Vergleich zu allen anderen Schmätzerarten am wenigsten bewachsen ist. Sie nutzen die nur einzeln vorhandenen höheren Büsche als Sitzwarten und Schattenspender. Einige Artenpaare kommen offensichtlich außerhalb von Brandflächen kaum miteinander in Kontakt. So trafen wir keine Braunkehlchen neben Steinröteln und Erdsteinschmätzern und letztere fehlten neben Nonnen- und SchwarZRücken-Steinschmätzern. Auf abgebrannten Flächen können hingegen alle acht Arten vorkommen und bis zu sieben fanden wir vergesellschaftet. Nach den oberflächlichen Feuern ist auf den Brandflächen stets mehr als Dreiviertel des Bodens vegetationsfrei, der Grasbewuchs (5,4 cm) fehlt gelegentlich völlig, die Hochstauden (117 cm) fehlen oft oder stehen angekohlt zusammen mit Büschen (180 cm) als Warten zur Verfügung.

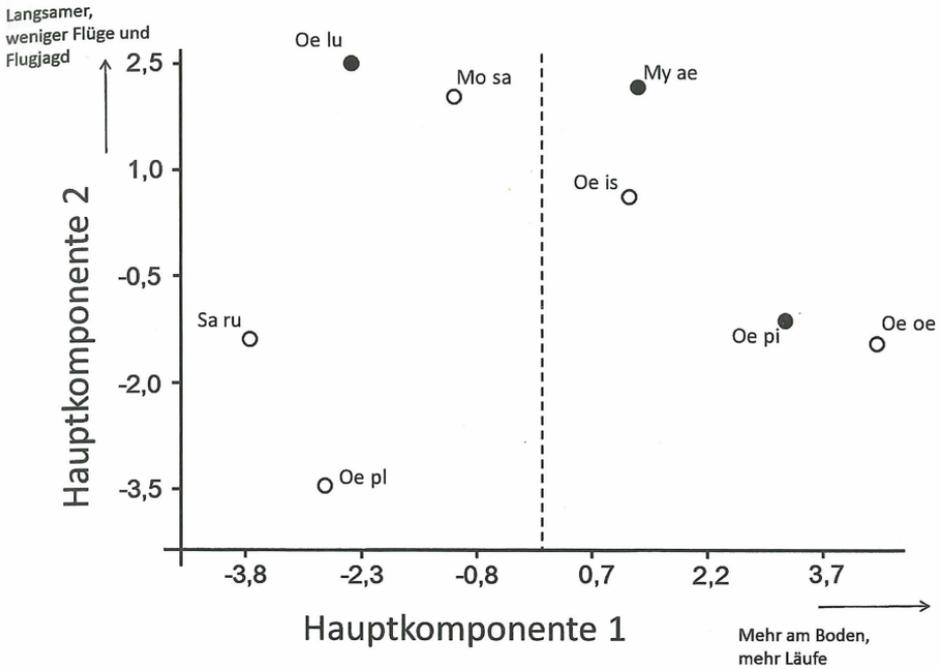


Abb. 1. Charakterisierung des Nahrungserwerbs der acht „Schmärtzer“ nach 15 Merkmalen der Nahrungssuche und Habitatnutzung (Tab. App.), die auf zwei Hauptkomponenten reduziert wurden. Hauptkomponente 1 beschreibt einen Übergang zwischen einer Jagdweise von Warten aus zu vermehrtem Bodenaufenthalt und vermehrter Streifsuche („running ground-gleaning“). Die gestrichelte Linie trennt *Wartenjäger* (links) von *Bodenjägern* (rechts). Beachte die graduelle Ausprägung der Werte der Arten auf der ersten Hauptkomponente.

Sa ru = Braunkehlchen, Oe pl = Nonnensteinschmärtzer, Oe lu = Schwarzrückten-Steinschmärtzer, Mo sa = Steinrötel, Oe is = Isabellsteinschmärtzer, My ae = Rußschmärtzer, Oe pi = Erdschmärtzer, Oe oe = Steinschmärtzer (s. Tab. 1).

Offene Symbole = überwintender Paläarkt, gefüllte Symbole = afrotropische Art.

Fig. 1. Characterization of feeding in the eight „chats“ using 15 characters of foraging and habitat use (Tab. App.), reduced to two principal components.

Principal component 1 describes a transition between a hunting strategy from perches to increased ground activity and more patrolling and „running ground-gleaning“.

The dashed line separates *perch foragers* (left) from *ground foragers* (right). Note the gradual development of the values for each species on the component 1 axis. Sa ru = Whinchat, Oe pl = Pied Wheatear, Oe lu = Mourning Wheatear, Mo sa = Common Rock-thrush, Oe is = Isabelline Wheatear, My ae = Northern Anteater-chat, Oe pi = Capped Wheatear, Oe oe = Northern Wheatear (see Tab. 1).

Open symbols = wintering Palearctic species, filled symbols = Afrotropical species.

- Nahrungssuche

Mit einer Hauptkomponentenanalyse wurden die 15 Merkmale zur Habitatnutzung und Nahrungssuche (Tab. Appendix) auf wenige komplexe Rechenmaße reduziert (Abb. 1). Die erste Hauptkomponente gruppiert die Arten nach einem Kontrast zwischen häufigem Bodenaufenthalt mit vielen Läufen (höchste Werte Steinschmätzer und Erdsteinschmätzer) und einer vermehrten Nutzung von Warten und des Luftraumes (Extrem Braunkehlchen). Zu den mehr terrestrisch lebenden Arten gehören auch Ruß- und Isabellsteinschmätzer, während sich neben dem Braunkehlchen, Nonnen-, Schwar zrücken-Steinschmätzer und Steinrötel als Wartenjäger ausweisen. Im Folgenden bezeichnen wir die vier Arten, die stärker der Streifsuche nachgehen (Steinschmätzer, Erdsteinschmätzer, Isabellsteinschmätzer, Rußschmätzer) als *Bodenjäger* und Braunkehlchen, Nonnensteinschmätzer, Schwar zrücken-Steinschmätzer und Steinrötel als *Wartenjäger*.

Die 2. Achse (die noch 27% der Gesamtvariabilität beinhaltet) fasst im wesentlichen Maße der Lokomotionsgeschwindigkeit zusammen. Arten, die sich schnell fortbewegen, viele Flugmanöver ausführen und lange Strecken fliegend zurücklegen, finden sich am niedrigen Ende. Das Extrem unter den Wartenjägern stellt der Nonnensteinschmätzer dar, der sich am schnellsten fortbewegt und der sich wie das Braunkehlchen durch geringe Flächenbelastung des Flügels auszeichnet; beide absolvieren die meisten Flüge pro Zeiteinheit. Langsamer und weniger fliegend gehen Schwar zrücken-Steinschmätzer, Steinrötel und Rußschmätzer der Nahrungssuche nach.

Setzt man die Habitatdaten mit den Merkmalen der Nahrungssuche in Beziehung, zeigt sich, dass alle vier Wartenjäger durchschnittlich höhere Vegetation bevorzugen. Sie ziehen auch im Gegensatz zu den bodenjagenden Arten ein meist stärker geneigtes und gegliedertes Gelände vor.

Nahrungsspektrum und Beutetiergrößen

In Abb. 2 ist die taxonomische Zusammensetzung der animalischen Nahrung der Boden- und Wartenjäger gegenübergestellt. Es wird das gesamte Spektrum an Taxa abgedeckt, allerdings ragen Termiten und Ameisen heraus, die bei allen Arten, mit Ausnahme des Braunkehlchens, mindestens die Hälfte der Beute ausmachen (bei Erdsteinschmätzer und Steinrötel sogar 90 %). Beide Gruppen stellen zusammen über 70% der gesamten Beutetiere. Nur Braunkehlchen nutzen stärker andere Beutetiergruppen, besonders Käfer (Lauf- und Blatthornkäfer), aber auch Wanzen und Schmetterlingslarven; dagegen fehlen Termiten. Auch bei Nonnen- und Schwar zrücken-Steinschmätzer und unter den Bodenjägern beim Isabellsteinschmätzer ist die Dominanz der beiden Hauptbeutetiergruppen, Ameisen und Termiten, nicht so extrem: sie sind „breiter“ aufgestellt; allerdings machen auch bei ihnen die Ameisen um die 40% der Nahrung und mehr aus.

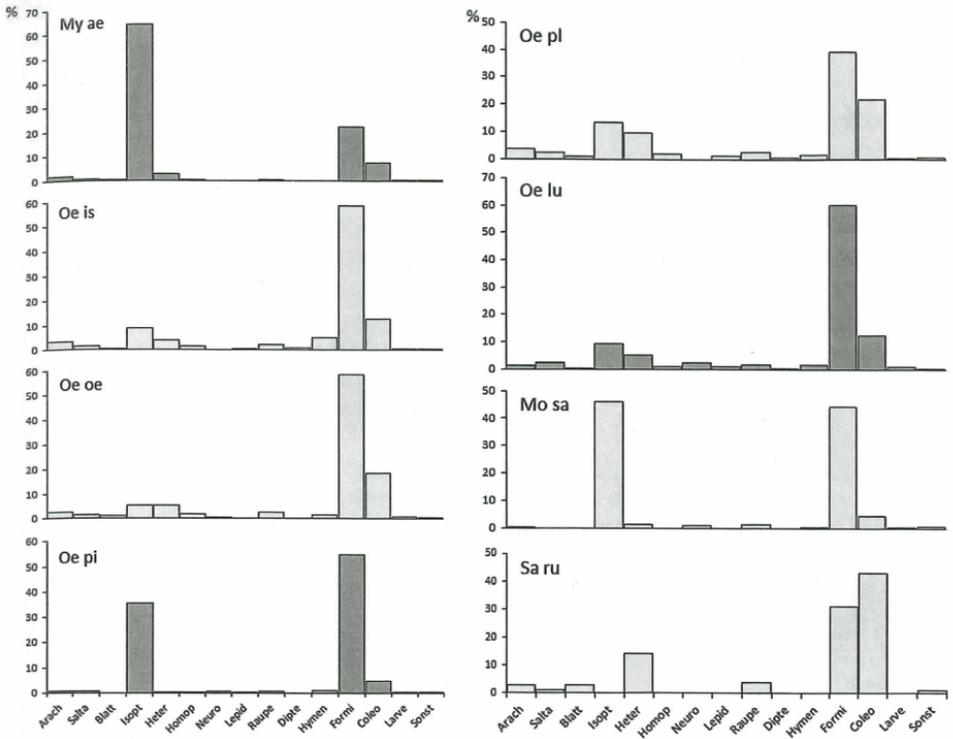


Abb. 2. Taxonomische Zusammensetzung (Stückprozent verschiedener Arthropodengruppen) der Nahrung von Bodenjägern (li) und Wartenjägern (re). Hellgrau = überwinternder Paläarkt, dunkelgrau = afrotropische Art.

Arachnida – Spinnentiere, Saltatoria – Heuschrecken, Blattodea – Schaben, Isoptera – Termiten, Heteroptera – Wanzen, Homoptera – Gleichflügler, Neuroptera – Netzflügler, Lepidoptera – Schmetterlinge, Raupen – Schmetterlingsraupe, Diptera – Zweiflügler, Hymenoptera – Hautflügler, Formicidae – Ameisen, Coleoptera – Käfer, Larven, Sonstige.

Fig. 2. Taxonomic composition (percent individuals of various arthropod groups) of the diet of ground foragers (left) and perch foragers (right). Light gray = wintering Palearctic species, dark gray = Afrotropical species.

Arachnida – Spiders, etc., Saltatoria – grasshoppers, crickets, Blattodea – cockroaches, Isoptera – termites, Heteroptera – bugs, Homoptera – bugs, Neuroptera – lacewings, etc., Lepidoptera – butterflies, moths, Raupen – caterpillars, Diptera – true flies, Hymenoptera – bees, wasps, etc., Formicidae – ants, Coleoptera – beetles, larvae, others.

Unterschiede zwischen Warten- und Bodenjägern hinsichtlich der Zusammensetzung ihrer Nahrung (dissimilarities) sind zwar tendenziell erkennbar, jedoch statistisch nur auf dem Niveau der 8%- bzw. 6%-Irrtumswahrscheinlichkeit abzusichern (ANOSIM:

$r=0,271$, $p=0,082$; ADONIS: $p=0.06$). Nach ihrer Herkunft (afrikanisch / paläarktisch) lassen sich keine entsprechenden Unterschiede zwischen den Arten feststellen (ANOSIM: $r= -0,159$, $p=0,737$; ADONIS: $p=0.491$)

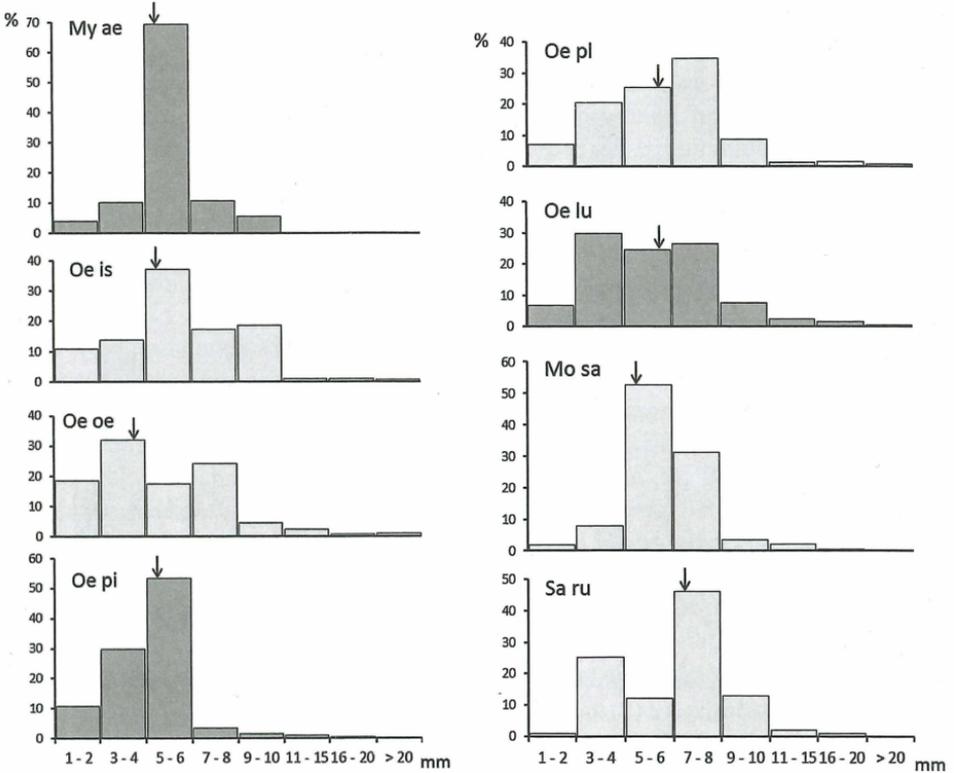


Abb. 3. Prozentuale Verteilung der Größenklassen von Nahrungstieren von Bodenjägern (li) und Wartenjägern (re). Hellgrau = überwinternder Paläarkt, dunkelgrau = afrotropische Art. Pfeile zeigen die Mediane.

Fig. 3. Percentage distribution of size classes of prey of ground foragers (left) and perch foragers (right). Light gray = wintering Palearctic species, dark gray = Afrotropical species. Arrows show medians.

Abb. 3 zeigt die Größenverteilung der konsumierten Beutetiere der Arten mit unterschiedlicher Nahrungssuche. Es fällt auf, dass sich die Mediane - trotz der bedeutenden Unterschiede in den Körpergrößen der Vogelarten - ähneln: bei den meisten Arten 5 mm, Nonnen- und Schwarzücken-Steinschmätzer 6 mm, die zwei Extreme: Steinschmätzer kleiner (4 mm), Braunkehlchen größer (7 mm). Es ist kein signifikanter Unterschied zwischen Boden- und Wartenjägern nachweisbar (ANOSIM: $r=0,135$, $p=0,181$; ADONIS $p=0,243$), allerdings besteht eine Tendenz dahingehend, dass

Bodenjäger kleinere Beute (durchschnittlich 4,75 mm) und Wartenjäger größere Beute (6 mm) jagen (s. Diskussion). Ebenfalls lässt sich kein signifikanter Unterschied zwischen Überwinterern und Afrikanern nachweisen (ANOSIM $r = -0,118$, $p = 0,683$; ADONIS $p = 0,548$).

Tab. 2 enthält eine Aufstellung der Pflanzen- und anorganischen Reste in den Proben. Bei vier Arten, Nonnensteinschmäzter, Schwar zrücken-Steinschmäzter, Rußschmäzter und Steinrötel, konnten wir z.T. größere Mengen an Frucht/Samen- und Samenschalenresten nachweisen; Pflanzenreste bei Isabell- und Erdsteinschmäzter sind vielleicht nur zufällig beim Aufnehmen der Beutetiere mit abgerissen und verschluckt worden. Es handelte sich nur um Blattfaserreste. Die Blattreste aus den Verdauungstrakten der Beutetiere (Schmetterlingslarven, Heuschrecken) blieben unberücksichtigt. Ebenso wurde Holzkohle auf Brandflächen vermutlich nur zufällig von einigen Steinschmäzterarten und vom Braunkelhchen aufgenommen.

Diskussion

Trotz großer Unterschiede in der Körpergröße (Nonnensteinschmäzter ca. 18g, Rußschmäzter ca. 57g) sind kleine Ameisen- und Termitenarbeiterinnen für die meisten Arten (das Braunkelhchen ausgenommen) die dominierenden Nahrungstiere. Sie machen mindestens die Hälfte der Beute aus und stellen bei Erdsteinschmäzter und Steinrötel sogar 90 % der Nahrung.

Ameisen kommt eine besondere Bedeutung zu, nicht nur bei den Steinschmäzterarten sondern auch bei den meisten anderen Gildenmitgliedern. Bei vier der fünf *Oenante* Arten (Erd-, Schwar zrücken-, Isabellsteinschmäzter, Steinschmäzter) bilden sie mehr als die Hälfte der Nahrungstiere und wurden auch in anderen Gebieten als Hauptbeute identifiziert: z.B. beim Erdsteinschmäzter in Südafrika (HOCKEY et al. 2005) und Schwar zrücken-Steinschmäzter in Israel (RÖDL & FLINKS 1996). Ebenso erwiesen sich Ameisen für Steinschmäzter und Isabellsteinschmäzter in allen Jahreszeiten in Turkmenistan als gleich wichtig (GLUTZ & BAUER 1988, s.a. PANOV 2005 und weiter unten).

Termiten haben offensichtlich für die beiden graslandbewohnenden afrikanischen Arten, Ruß- und Erdsteinschmäzter, herausragende Bedeutung – sind aber auch für überwinternde Steinrötel besonders wichtig. Das Vorkommen der beiden Afrikaner scheint stark von dem von Termitenbauten bestimmt zu werden (DEL HOYO 2005).

Vermutlich durch die Prominenz der beiden Hauptbeutetiergruppen unterschieden sich die Muster der Zusammensetzung und der Größenverteilung der Nahrung der beiden Ernährungstypen (Boden- und Wartenjäger) nicht signifikant (ähnliche Mediane bei Beutegrößen). Die Ähnlichkeiten in der Zusammensetzung und Größe der Beute waren zwischen Afrikanern und Überwinterern noch ausgeprägter.

Beide Ergebnisse weisen auf eine gewisse Nahrungsarmut der Habitate hin. Möglicherweise ist die Nahrung tageszeitlich für die Vögel nicht immer verfügbar, da z.B. bei extremer Hitze Arthropoden periodisch von der Bodenoberfläche verschwinden. Solch harsche Bedingungen sind vermutlich während der Trockenzeit nochmals verschärft. RÖDL & FLINKS (1996) haben gezeigt, dass sich in dieser Periode die Nahrungsspektren möglicher Konkurrenten (Schwarzrücken-Steinschmätzer und Schwarzkehlchen) am stärksten überlappen und dann mit den einsetzenden Regen der Grad der Überlappung abnimmt. Wie PANOV (2005) diskutiert, hat sich die Gattung *Oenanthe* durch Nutzung von Ameisen auf nahrungsarme Verhältnisse besonders gut „eingestellt“. Zusätzlich lässt ihre Fähigkeit zum weiten Öffnen und schnellen Schließen der Schnäbel die *Oenanthe*-Schmätzer ein breites Spektrum von Beutearten und vor allem auch größere, von vergleichbaren Insektenfressern verschmähte Tiere nutzen (POTAPOVA & PANOV 1977). Dadurch überschneiden sich die Beutespektren von Steinschmätzerarten allgemein sehr stark. So überlappte die Nahrung des Steinschmätzers mit der von acht weiteren *Oenanthe*-Arten im Iran zu 57%-78% bezüglich der taxonomischen Gruppen und zu 81%-96% bei den Beutegrößen (CORNWALLIS 1975). Zusammengenommen bildet dies den ökologischen Hintergrund für die Entstehung ausgeprägter interspezifischer Aggression, die wir zwischen den Arten dieser Gruppe beobachten können.

Die kleinste Art, das ca. 16g schwere Braunkehlchen, weicht durch einen hohen Käferanteil, viele Schmetterlingsraupen, den höchsten Anteil an Wanzen und das Fehlen von Termiten am stärksten von den anderen Arten ab. Auch in anderen Untersuchungen stellen Käfer eine dominierende Beutetiergruppe (GLUTZ & BAUER 1988, DEL HOYO et al. 2005: „sometimes exclusively taken“). Ebenso nimmt das Braunkehlchen hinsichtlich der Beutegröße eine Sonderstellung ein. Als leichteste unter den acht Arten und als extremster Wartenjäger ernährt es sich etwas anders und frisst nicht nur die relativ - bezogen auf die Körpermasse - größten sondern auch die absolut größten Beutetiere.

Trotz fehlender Signifikanzen scheinen allerdings tendenziell Unterschiede in der Zusammensetzung und Größe der Nahrung zu bestehen, die am Boden- bzw. von Warten aus erjagt wurde: bei Wartenjägern fanden wir nicht nur vom Boden aufgenommene Beutetiere sondern ein insgesamt etwas breiteres Nahrungsspektrum. Zweitens fressen die am stärksten ausgeprägten Wartenjäger (Braunkehlchen, Nonnen- und Schwarzrücken-Steinschmätzer) unabhängig von ihrer Körpergröße größere Beute als typische Bodenjäger – wie aus der Beziehung zwischen den Medianwerten (Abb. 3) und der Art der Nahrungssuche (Werte der Hauptkomponente 1, Abb. 1) zu ersehen ist. Auffallend war, wie die Vögel diese größeren Nahrungstiere, auf ihren Warten sitzend, bearbeiteten (THALER 2013).

Wie gelingt es dem Braunkehlchen und anderen ausgeprägten Wartenjägern an größere Käfer und ähnliches zu gelangen, die im Speisezettel spezialisierter Bodenjäger weitgehend fehlen?

Die Frage lässt sich klären, wenn wir Merkmale der Extreme der beiden Suchstrategien näher betrachten (wobei wir die zeitlichen Aspekte unberücksichtigt lassen). Eine entscheidende Rolle scheint der Entdeckbarkeit der Beute zuzukommen, die sowohl von intrinsischen Eigenschaften (wie den sensorischen Fähigkeiten des Prädators, MARTIN 1985), als auch von vielen äußeren Merkmalen abhängt wie den mikroklimatischen Bedingungen, den Merkmalen des Lebensraumes (z.B. Rauigkeit der Bodenoberfläche, der Höhe und Strukturierung der Vegetation) vor allem auch von der Distanz Prädator-Beute (z.B. KHEBOSOLOV 1994, RANDLER et al. 2010, ANDERSSON et al. 2008).

Generell nimmt die Sichtbarkeit eines teilweise verdeckten terrestrischen Beuteobjekts mit der Wartenhöhe zu (MORENO 1984, ANDERSSON et al. 2008). Eine erhöhte Warte vergrößert den Suchradius (TYE 1989) und ermöglicht die Jagd auf weiter entfernt fliegende Beute aus der Luft oder von der Vegetation. So sind bei Schwarzkehlchen für „diving to the ground“ die niedrigsten Warten die profitabelsten, für „flycatching & snatching“ die höchsten (GREIG-SMITH 1983). Energetisch wird es sich vermutlich nur bei größerer Beute lohnen, den längeren Weg fliegend zurückzulegen. Die Nutzung höherer Warten vergrößert auch die Anzahl potentieller Nahrungstiere, die entdeckt werden können (ANDERSSON et al. 2008), wodurch ausgeprägten Wartenjägern mehr verschiedene und v.a. größere (s. z.B. RÖDL & FLINKS 1996) Nahrungstiere zugänglich werden. Möglicherweise können sich Wartenjäger auf letztere spezialisieren. Wir vermuten, dass intrinsische Unterschiede zwischen den Arten (z.B. Braunkehlchen und Isabellsteinschmärtzer) in der Perzeption (detection efficiencies) und Selektivität von Beutetieren bestehen, wie sie etwa für die beiden naheverwandten Goldhähnchen von THALER & THALER (1982) beschrieben wurden (Sommergoldhähnchen selektieren größere Beute als Wintergoldhähnchen).

Mit einem größeren Suchradius von höheren Warten in strukturierteren Lebensräumen könnte auch vegetabilische Nahrung wie Beeren leichter entdeckt werden. Pflanzliches Material wird in der Literatur für alle acht Arten als Nahrung außerhalb der Brutzeit genannt (DEL HOYO 2006), wurde aber von uns nur bei vier Arten in größerem Umfang nachgewiesen. Vielleicht nicht zufällig sind drei von ihnen Wartenjäger.

In einem Vergleich der Nahrungssuche eines Wartenjägers (Schwarzkehlchen) und Bodenjägers (Steinschmärtzer) wies MORENO (1984) auf einen entscheidenden Verhaltensunterschied der beiden Ernährungsformen hin. Spezialisierte Bodenjäger wie der Steinschmärtzer können in gewissem Umfang zwischen Bodenjagd und Wartenjagd wechseln, der spezialisierte Wartenjäger, das Schwarzkehlchen, dagegen nur begrenzt. Das scheint auch bei unseren Arten mit einem mehr oder weniger graduellen Übergang der beiden Suchtechniken der Fall zu sein: sogar extreme Bodenjäger (wie Erdsteinschmärtzer) kombinieren Laufen am Boden mit einer Jagd von (niedrigen) Warten, auch Rußschmärtzer und Steinrötel tun das; Braunkehlchen mit ihrer höheren Rückkehrate zur selben Warte und hüpfenden Fortbewegungsweise am Boden scheinen dagegen

keiner weiträumigen Jagd am Boden nachgehen zu können. Die Flexibilität, zwischen Suchstrategien wechseln zu können, würde auch die bei einzelnen Arten festgestellte regionale Variation der Nahrungssuche erklären helfen - z.B. zeigten Isabellsteinschmätzer in Kenia ganz überwiegend (86%) „bound- and- grab manoeuvres“, wenig „perch-and-pounce“ und „aerial sallying“, die beide im Senegal häufiger zur Anwendung kommen (LACK 1985, DEL HOYO et al. 2005). SchwarZRücken-Steinschmätzer waren in Israel weniger Wartenjäger sondern gingen mehr der Streifsuche nach als die von uns in Kenia untersuchten Vögel (RÖDL & FLINKS 1996). Diese Variationen werden vermutlich von der unterschiedlichen Struktur der regionalen Lebensräume beeinflusst. Auch bei Steinschmätzern ist die „choice of technique related to local habitat structure“ (DEL HOYO et al. 2005). Vielleicht spielt auch die Anwesenheit von konkurrierenden Arten eine Rolle, die jeweils die komplementäre Jagdtechnik besser beherrschen.

Die ersten Untersuchungen der Beziehung zwischen den ökologisch ähnlichen Arten erfolgten im Rahmen des Gildenkonzepts, d.h. unter der Annahme großer ökologischer Ähnlichkeit. Der Begriff Gilde wurde von ROOT (1967) eingeführt um damit eine Gruppe von Arten zu kennzeichnen, die dieselbe Klasse von Umweltressourcen (in unserem Fall überwiegend Bodenarthropoden) in ähnlicher Weise nutzt. Unsere detaillierten Analysen brachten allerdings artspezifische Eigenheiten und phylogenetisch, d.h. gattungsbedingte Unterschiede des Nahrungserwerbs und teilweise auch der Nahrung der Gildenmitglieder zu Tage, die auf eine gewisse Nischendifferenzierung hindeuten. Dies steht nur scheinbar im Gegensatz zum Gildenkonzept, das von einer gewissen Verschiedenartigkeit der Mitglieder ausgeht (BEGON et al. 1991). Die Ergebnisse passen auch zu Befunden, dass zwar *Oenanthe*-Arten „so ziemlich alles fressen können“ aber eine gewisse ökologische Sonderung zwischen ihnen durch Verhaltensunterschiede im Nahrungserwerb, der Lokomotionsweise und der Nutzung von Warten erreicht wird (KABOLI et al. 2006).

Dank

Neben vielen anderen Helfern unterstützten uns besonders Carlos Drews, Ellen Thaler, Georg Heine und Karl-Heinz Siebenrock bei den Freilanduntersuchungen. Den letzten beiden gilt unser zusätzlicher Dank auch für die Aufbereitung der Daten. Dem ehemaligen MPI Verhaltensphysiologie, Abt. Wickler, danken wir für die Nutzung der Feldstation, der DFG für finanzielle Unterstützung. Manfred Lieser übersetzte einige russische Texte. Evi Fricke war bei der Herstellung der Abbildungen behilflich, Brian Hillcoat bei der Übersetzung der Zusammenfassung. Hans Winkler und Kami Safi berieten uns in dankenswerter Weise in statistischen Fragen.

Zusammenfassung

Wir untersuchten Habitatwahl, Nahrungssuche, Nahrungsspektrum und Beutegrößen von acht „Schmäztern“ („Erdsängern“), die in Kenia in Ödländereien und Kurzgrassavannen temporär aufeinandertreffen können und sich dann untereinander zwischenartlich territorial verhalten.

Die Arten der Gilde, die sich überwiegend von Bodenarthropoden ernähren, sind überwinterte Steinschmäzter (*Oenanthe oenanthe*), Isabellsteinschmäzter (*Oenanthe isabellina*), Nonnensteinschmäzter (*Oenanthe pleschanka*), Braunkehlchen (*Saxicola rubetra*) und Steinrötel (*Monticola saxatilis*) sowie die afrikanischen Arten Schwarzrücken-Steinschmäzter (*Oenanthe lugens schalowi*), Erdsteinschmäzter (*Oenanthe pileata*) und Rußschmäzter (*Myrmecocichla aethiops*).

Obwohl sich die Lebensräume der acht Arten leicht unterscheiden, überlappen sich die meisten Arten ökologisch beträchtlich, da alle in offenem trockenem Gelände mit spärlichem Bewuchs, in Kurzgrassavannen und auf Brandflächen syntop vorkommen. Bei der Nahrungssuche der Arten fanden wir einen Kontrast zwischen häufigem Bodenaufenthalt mit vielen Läufen auf der einen Seite und einer vermehrten Nutzung von Warten und des Luftraumes auf der anderen und zwar in folgender Reihenfolge beginnend mit dem extremsten Bodenjäger: Steinschmäzter, Erdsteinschmäzter, Isabellsteinschmäzter, Rußschmäzter, Steinrötel, Schwarzrücken-Steinschmäzter, Nonnensteinschmäzter, Braunkehlchen (Abb. 1). Wir gruppierten die ersten vier Arten, die vermehrt der Streifsuche nachgehen, als Bodenjäger, die vier letzteren als Wartenjäger. Wartenjäger bewohnen durchschnittlich höhere Vegetation und ein Gelände, das meist stärker geneigt und gegliedert ist, als das von den bodenjagenden Arten bewohnte.

Die speziellen Fragen, ob sich Schmäzter verschiedener Herkunft (drei Afrikaner vs. fünf Paläarkten) bzw. Arten mit verschiedenem Nahrungserwerb (vier Boden- vs. vier Wartenjäger) in ihrem Speisezettel und in den Größen der von ihnen konsumierten Beutetiere voneinander unterscheiden, untersuchten wir anhand von Magenspülungen (Tab. 1, 2).

Die Muster der Zusammensetzung (Abb. 2) und Größe der Nahrung (Abb. 3) von Afrikanern und Überwinterern unterschieden sich nicht und auch jene von Boden- und Wartenjägern waren nicht signifikant verschieden. Dies liegt vermutlich daran, dass unabhängig von der Körpergröße (Rußschmäzter 3,5mal so schwer wie Braunkehlchen) kleine Ameisen und Termiten für die meisten Arten die beiden Hauptbeutetiergruppen bilden. Mit Ausnahme des Braunkehlchens machen sie mindestens die Hälfte der Nahrung aus (bei Erdsteinschmäzter und Steinrötel sogar 90 %). Bei vier der fünf *Oenanthe* Arten stellen Ameisen mehr als die Hälfte der Nahrungstiere und Termiten sind bei den Graslandbewohnern Erdsteinschmäzter und Rußschmäzter, aber auch beim Steinrötel besonders prominent.

Als extremster Wartenjäger und kleinste Art weicht das ca. 16g schwere Braunkehlchen durch einen hohen Käferanteil, viele Schmetterlingsraupen, den höchsten Anteil an Wanzen und das Fehlen von Termiten am stärksten von den anderen Arten ab.

Bei vier Arten, Nonnen-, Schwar zrücken-Steinschmätzer, Steinrötel und Rußschmätzer, konnten wir z.T. größere Mengen an Frucht/Samen- und Samenschalenresten nachweisen; vielleicht nicht zufällig sind drei von ihnen (die ersten drei Arten) Wartenjäger.

Trotz der großen Ähnlichkeiten scheinen tendenziell Unterschiede in der Zusammensetzung und Größe der Nahrung zu bestehen, die am Boden bzw. von Warten aus erjagt wurde, was auf eine gewisse Nischendifferenzierung der Arten hindeutet. Vor allem fraßen die am stärksten ausgeprägten Wartenjäger größere Beute (Mediane: Braunkehlchen 7 mm, Nonnen- und Schwar zrücken-Steinschmätzer je 6 mm) als typische Bodenjäger (Steinschmätzer 4 mm).

Wir vermuten, dass Unterschiede in den Sinnesleistungen der beiden Lebensformen bestehen. Zusätzlich scheinen extreme Wartenjäger, wie das Braunkehlchen weniger zwischen beiden Suchstrategien – Jagd von höheren Warten und weiträumiger Jagd am Boden - wechseln zu können. Die Flexibilität zwischen den Suchstrategien wechseln zu können erklärt vermutlich die bei mehreren Arten festgestellte regionale Variation der Nahrungssuche, die stark von der Strukturierung der Habitate bestimmt werden dürfte.

Unsere Ergebnisse stehen im Einklang mit Befunden, dass zwar *Oenanthe*-Arten und auch die anderen Gildenmitglieder ein großes Spektrum von Nahrungstieren bewältigen können, aber eine gewisse ökologische Sonderung zwischen ihnen durch Verhaltensunterschiede im Nahrungserwerb, der Lokomotionsweise und der Nutzung von Warten besteht.

Literatur

- ANDERSSON, M., J. WALLANDER & D. ISAKSSON (2009): Predator perches: a visual search perspective. *Functional Ecol.* 23: 373-379.
- BEGON, M., J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND (1991): Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Birkhäuser. Basel. – BRENSING, D. (1977): Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. *Vogelwarte* 29: 45-56.
- CALVER M. C. & B. D. PORTER (1986): Unraveling the food web: dietary analysis in modern ecology. *J. Biol. Education* 20: 42-46. – CALVER, M.C. & R.D. WOOLLER (1982): A technique for assessing the Taxa, length, dry weight and energy content of arthropod prey of birds. *Aust. Wildl. Res.* 9: 293-301.
- FLINKS, H. & F. PFEIFER (1987): Nahrung adulter und nestjunger Schwarzkehlchen *Saxicola torquata rubicola* einer westfälischen Brutpopulation. *Vogelwelt* 108: 41-57. – FRY, C.H. (1992): The Moreau ecological overview. *Ibis* 134 (Suppl. 1): 3-6.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & K. BAUER (1988): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 11/I. Aula, Wiesbaden. – GREIG-SMITH, P.W. (1983): Use of perches as vantage points during foraging by male and female Stonechats *Saxicola torquata*. *Behav.* 86: 215-236.

- HAHN, S., S. BAUER & F. LIECHTI (2009): The natural link between Europe and Africa – 2.1 billion birds on migration. *Oikos* 118: 624-626. – HOCKEY, P.A.R., W.R.J. DEAN & P.G. RYAN (eds) (2005): Roberts – Birds of Southern Africa. VII ed., Cape Town. – HULME, M.F. & W. CRESSWELL (2012): Density and behaviour of Whinchat *Saxicola rubetra* on African farmland suggest that winter habitat condition do not limit European breeding populations. *Ibis* 154: 680-692. – DEL HOYO J, ELLIOTT A & CHRISTIE D (2005): Handbook of the birds of the world. Bd. 10, Lynx, Barcelona.
- JENNI, L., P. REUTIMANN & S. JENNI-EIERMANN (1989): Recognizability of different food types in faeces and in alimentary flushes of *Sylvia* warblers. *Ibis* 132: 445-453. – JONES, P. (1995): Migration strategies of Palaearctic passerines in Africa. *Israel J. Zool.* 41: 393-406.
- KABOLI, M., M. ALIABADIAN, M. THEVENOT, C.P. GUILLAUME & R. PRODON (2006): Ecological segregation between Iranian wheatears. *Zool. Middle East* 39: 41-58. – KABOLI, M., M. ALIABADIAN, A. GUILLAUME, C.S. ROSELAAR & R. PRODON (2007): Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*). *Ibis* 149: 792-805. – KEITH, S., E. K. URBAN & C.H. FRY (1992): The Birds of Africa. Vol. 4. Acad. Press, London. – KHLIBOSOLOV, E.I. (1994): (Nahrungssuchverhalten und zwischenartliche Aggression bei Vögeln am Beispiel der Steinschmärtzer (*Oenanthe*, Turdidae, Passeriformes). *Uspechy Sovremennoy Biologii* 114: 110-121 (Russ.). – KNEIS, P. & M. LAUCH (1983): Untersuchungen zum Nahrungserwerb des Steinschmärtzers *Oenanthe oenanthe* (Turdidae). *Zool. Jb. Physiol.* 87: 381-390. – KNEIS, P. & T. SPRETKE (1985): Zwischenartliche Aspekte der Besiedlung zweier mongolischer Berghänge durch Drosselvögel der Gattungen *Oenanthe*, *Monticola* und *Phoenicurus*. *Mitt. zool. Mus. Berlin* 61, Suppl.: Ann. Ornithol. 9: 71-92.
- LACK, P. (1985): The ecology of the land-birds of Tsavo East National Park, Kenya. *Scopus* 9: 2-23, 57-96. – LEISLER, B., G. HEINE & KH. SIEBENROCK (1983): Einnischung und interspezifische Territorialität überwinternder Steinschmärtzer (*Oenanthe isabellina*, *O. oenanthe*, *O. pleschanka*) in Kenia. *J. Ornithol.* 124: 393-413. – LEISLER, B. (1990): Selection and use of habitat of wintering migrants. In: E. GWINNER (Ed.) *Bird Migration*. 156-174. Springer, Berlin-Heidelberg. – LEISLER, B. (1992): Habitat selection and coexistence of migrants and Afrotropical residents. *Ibis* 134 suppl. 1: 77-82. – LEISLER, B. (1993): Habitat use and coexistence of Palaearctic migrants and Afrotropical residents. *Proc. VIII Pan-Afr. Orn. Congr.* 565-570.
- MARTIN, G.R. (1985): Eye. In: KING, A.S. & J. McLELLAND (eds.) *Form and function in birds*. Vol 3: 311-373. Academic Press, London. – MOREAU, R.E. (1972): The Palaearctic-African Bird Migration Systems. Academic Press, London. – MORENO, J. (1984): Search strategies of wheatears (*Oenanthe oenanthe*) and stonechats (*Saxicola torquata*): adaptive variation in perch height, search time, sally distance and inter-perch move length. *J. Anim. Ecol.* 53: 147-159.
- OKSANEN, J., F.G. BLANCHET, R. KINDT, P. LEGENDRE, P.R. MINCHIN, R.B. O'HARA, G.L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M.H.H. STEVENS & H. WAGNER (2013): Community Ecology Package „Vegan“, Version 2.0-7. URL: <http://vegan.r-forge.r-project.org/> [Version 19.3.2013]. – OUTLAW, R.K., G.VOELKER & R.C.K. BOWIE (2010): Shall we chat? Evolutionary relationships in the genus *Cercomela* (Muscicapidae) and its relation to *Oenanthe* reveals extensive polyphyly among chats distributed in Africa, India and the Palearctic. *Molec. Phylo. Evol.* 55: 284-292.
- PANOV, E.N. (2005): Wheatears of Palearctic: Ecology, Behaviour and Evolution of the Genus *Oenanthe*. Pensoft, Sofia-Moscow. – POTAPOVA, E.G. & E.N. PANOV (1977): (Structural patterns of jaw apparatus in wheatears of the genus *Oenanthe* (Turdidae, Passeriformes), with special reference to the ways of decrease of food competition between closely related species). *Zool. Zh.* 56:743-752 (Russ.).

R Development Core Team (2010): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>. – RALPH, C. P., S. E. NAGATA & C. J. RALPH (1985): Analysis of droppings to describe diets of small birds. *J. Field Ornithol.* 56: 165-174. – RANDLER, C., S. PENTZOLD & C. TEICHMANN (2010): Weather conditions and sexual differences affect the foraging behaviour of the insectivorous Cyprus Wheatear, *Oenanthe cypriaca* (Aves: Passeriformes: Muscicapidae). *Vertebrate Zool.* 60: 175-181. – RÖDL, T. & H. FLINKS (1996): Nutrition of Stonechats (*Saxicola torquata*) and Mourning Wheatears (*Oenanthe lugens*) wintering sympatrically in Israel. *Ökol. Vögel* 18: 107-126. – ROOT, R. (1967): The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-315.

SALEWSKI, V., F. BAIRLEIN & B. LEISLER (2006): Paläarktische Zugvögel in Afrika – Konkurrenz mit tropischen Arten? *Vogelwarte* 44: 1-15. – SANGSTER, G., P. ALSTRÖM, E. FORSMARK & U. OLSSON (2010): Multi-locus phylogenetic analysis of Old World chats and flycatchers reveals extensive paraphyly at family, subfamily and genus level (Aves: Muscicapidae). *Molec. Phylog. Evol.* 57: 380-392.

THALER, E. & K. THALER (1982): Nahrung und ernährungsbiologische Unterschiede von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). *Ökol. Vögel* 4: 191-204. – THALER, E. (2013): Die Stunde des Chamäleons. Natur und Technik Vlg., Münster. – TYE, A. (1988): Vocalization and territorial behaviour of wheatears *Oenanthe* spp. in winter quarters. *Proc. VI Pan-Afr. ornithol. Congr.* 297-305. – TYE, A. (1989): A model of search behaviour for the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe* (Aves, Turdidae) and other pause-travel predators. *Ethology* 83: 1-18.

URBAN, E.K., C.H. FRY & S. KEITH (1997): *The Birds of Africa*. Bd. 5, Academic Press, London. WINKLER, H. & B. LEISLER (2012): Phylogenien, Areale und Aerodynamik. *Vogelwarte* 50:299-300.

ZWARTS, L., R.G. BIJLSMA, J. VAN DER KAMP & E. WYMENGA (2009): Living on the edge: wetlands and birds in a changing Sahel. KNNV, Zeist.

**Für die Berechnung berücksichtigte Verhaltensmerkmale
zur Habitatnutzung und zum Nahrungserwerb**

- 1 Rate der Ortsveränderungen
 - 2 Dauer eines Wartenaufenthalts
 - 3 Dauer (%-Wert) der auf Warten verbrachten Zeit
 - 4 Dauer (%-Wert) der am Boden verbrachten Zeit
 - 5 Anzahl genutzter Warten
 - 6 Pickfrequenz
 - 7 Pickfrequenz am Boden
 - 8 Rate der Nahrungsaufnahme
 - 9 Anzahl der Bodenaufenthalte
 - 10 Anzahl der Flüge
 - 11 Anzahl der Läufe
 - 12 am Boden zurückgelegte Strecke
 - 13 in der Luft zurückgelegte Strecke
 - 14 Anzahl der Flugjagden
 - 15 bei Flugjagden zurückgelegte Gesamtstrecke
-

Tabelle Appendix

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 2013/2014 (2017)

Band/Volume: [35-36](#)

Autor(en)/Author(s): Leisler Bernd, Flinks Heiner, Fiedler Wolfgang

Artikel/Article: [Nahrung und Nahrungserwerb überwinternder und afrotropischer Schmärtzer \(Saxicolinae, Muscicapidae\) in Kenia 207-229](#)