

Vogelwarte 44, 2006: 1-15
© DO-G, IfV, MPG 2006

Paläarktische Zugvögel in Afrika – Konkurrenz mit tropischen Arten?

Volker Salewski, Franz Bairlein & Bernd Leisler

Salewski V, Bairlein F & Leisler B 2005: Palearctic migrants in Africa - competition with tropical species. *Vogelwarte* 44: 1-15.

One of the main questions of former studies on the wintering ecology of long distance migrants is how migrants partition resources with residents in their winter quarters and to what extent competition between the two groups plays a role for the evolution of the present avian communities. Here, we summarize the results of our own studies from Ivory Coast that focused on niche partitioning of the Palearctic Pied Flycatcher and Willow Warbler and Afrotropical species in their respective guilds with respect to habitat selection, microhabitat use and foraging ecology with the aim to (1) compare them with similar former studies, (2) to discuss whether there are general ecological traits which are characteristic for long-distance migrants, (3) discuss the possibility to detect competition between migrants and residents and (4) to discuss key questions for further studies. Our study revealed that migrants do not generally use more open habitat with respect to tree density than Afrotropical species and do not forage in a generally more open microhabitat. However, migrants were found most frequently in habitats with highest structural diversity and the most pronounced seasonal changes. They were also the only species within their guilds that were found in all three available habitats. The Palearctic species showed the highest diversity of foraging techniques and in most cases, foraging substrate within their guilds. Pied Flycatchers were intraspecifically territorial but interspecific interactions were neither often observed in Pied Flycatchers nor in Willow warblers which regularly occurred in mixed species flocks with Senegal Eremomelas. A comparison of our results with those of former studies revealed that it is not possible to generalize the migrants' behaviour because there are species specific requirements which may vary with e.g. season and geography. Migrants however, seem to be more generalists than residents, in many aspects of their use of various resources. This may allow both groups to coexist but it is not clear whether this flexibility is an adaptation to survive on the wintering grounds or a prerequisite for the evolution of bird migration. Recent studies, however, questioned the notion about the migrants' flexibility. The solution to this apparent contradiction might be that different approaches were used to deal with this question. Migrants might be flexible when an ecological approach is used because they use a diverse repertoire of behaviours but might not be flexible from an evolutionary point of view because they use the same repertoire of foraging behaviours under varying conditions. With respect to the question whether competition shapes present migrant/resident communities it is discussed that probably neither mere chance nor exclusively interspecific competition is the key factor for the evolution of present resident/migrant communities. Instead a set of factors seem to have acted in the past and at present including interspecific competition. It is further argued that problems with respect to studies of mutual influence of the ecology of migrants and residents are (1) to see migrants as a homogenous group although different species use different habitats and resources, (2) the dichotomous approach that concerns only a long-distance migrating lifestyle versus a resident lifestyle because it does not account for some migrants being territorial for several months in Africa and widespread intra-African migration and (3) that individual consequences for survival and fitness through the presence of other individuals are hardly investigated and therefore, discussions about competitive situations remain speculative. These problems have to be overcome to find out more about the mutual influence of Palearctic migrants and Afrotropical species. It is proposed, that investigations of mixed species flocks of migrants and African species or consequences of habitat selection of territorial migrants could answer some of these questions.

VS, FB: Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, An der Vogelwarte 21, 26386 Wilhelmshaven; BL: Max-Planck-Institut für Ornithologie, Vogelwarte Radolfzell, Schlossallee 2, 78315 Radolfzell; VS: jetzige Adresse: Schweizerische Vogelwarte, 6204 Sempach, Schweiz.

1. Einleitung

Moreau (1972) schätzte, dass jährlich etwa 5 Milliarden Zugvögel aus der Paläarktis ins tropische Afrika fliegen und dass dort ca. 28% der paläarktischen Arten mögliche Konkurrenten von residenten tropischen Arten sind. In der Annahme, dass die große Zahl von Zugvögeln Auswirkungen auf afrikanische Vogelgemeinschaften haben müsse, gingen einige Autoren davon aus, dass sich beide Gruppen gegenseitig beeinflussen. Es

wurde angenommen, dass die Erforschung der Wechselwirkungen zwischen Zugvögeln und afrikanischen Arten Rückschlüsse darüber erlauben würde, wie beide Gruppen in Afrika koexistieren können (Sinclair 1978, Lack 1985, Rabøl 1987, Jones 1998).

Es besteht kein Zweifel daran, dass Konkurrenz zwischen Individuen in natürlichen Systemen existiert (Huston 1994). Das Wesen interspezifischer Konkur-

renz besteht darin, dass die Fortpflanzungsrate, das Wachstum oder die Überlebenswahrscheinlichkeit von Individuen einer Art auf Grund der Ressourcennutzung oder der Beeinträchtigung durch Individuen einer anderen Art reduziert werden (Begon et al. 1990), wobei die Fitness eines Individuums definiert ist als der Anteil seiner Nachkommen an der gesamten Nachkommenschaft seiner Art (Begon et al. 1990). Die Frage im Hinblick auf Konkurrenz zwischen Zugvögeln aus gemäßigten Zonen in deren Überwinterungsgebieten und (sub)tropischen Arten ist jedoch, in welchem Ausmaß Konkurrenz ziehende und residente Arten beeinflusst. Das Problem bei dieser Frage liegt in der generell schweren Nachweisbarkeit von Konkurrenz im Sinne der obigen Definition bei Feldarbeiten (Huston 1994). Indirekte Hinweise auf Konkurrenzsituationen ergeben sich aus Beobachtungen von interspezifischer Monopolisierung von Ressourcen. Im nearktisch-neotropischen Zugsystem scheinen interspezifische Aggressionen und Territorialität selten zu sein (Greenberg 1986, Rappole 1995). Moore & Yong (1991) erhielten jedoch, mit einem experimentellen Ansatz, Hinweise auf Konkurrenz zwischen Zugvögeln in einem Rastgebiet am Golf von Mexico. Leisler et al. (1983) beobachteten interspezifische Territorialität zwischen afrikanischen und paläarktischen Schmäzern (*Oenanthe* sp.), experimentelle Untersuchungen aus dem paläarktisch-afrikanischen Zugsystem liegen jedoch nicht vor. Ein weiteres Problem beim Nachweis von Konkurrenz ist, dass fitnessrelevante Faktoren im Winterquartier schwer zu quantifizieren sind. Einige Arbeiten aus dem nearktisch-neotropischen Zugsystem haben gezeigt, dass bei Singvögeln die Bedingungen im Winterquartier oder auf dem Zug den späteren Fortpflanzungserfolg im Brutgebiet beeinflussen können (Marra et al. 1998, Webster et al. 2002, Smith & Moore 2003). Deshalb ist die reine Überlebenswahrscheinlichkeit (Pulliam & Millikan 1982, Leisler 1992) nicht unbedingt ein gutes Maß für eine erfolgreiche Überwinterung. Alle Einflüsse, die die Kondition eines Zugvogels im Winterquartier herabsetzen, können sich negativ auf den sich anschließenden Bruterfolg auswirken (Smith & Moore 2003) und mit einer Reduktion der Fitness korreliert werden („carry over effect“: Norris 2005). Die entscheidende Frage ist also, inwieweit die Anwesenheit anderer Vögel einen negativen Einfluss auf die Kondition und/oder das Überleben eines zu untersuchenden Individuums hat.

Die mögliche Konkurrenz zwischen residenten Arten und Zugvögeln im Überwinterungsgebiet ist schon lange Zeit Thema von Untersuchungen im nearktisch-neotropischen Zugsystem. Viele Autoren hoben dabei die weniger spezialisierte Habitatwahl und Nahrungsökologie der Zugvögel hervor, um die Hypothese zu stützen, dass Zugvögel im Überwinterungsgebiet residenten Arten in Konkurrenzsituationen unterlegen sind. Sie überleben demnach nur wegen ihrer Fähigkeit Nischen zu nutzen, die nicht während des ganzen Jah-

res von residenten Arten besetzt werden können und keine Reproduktion zulassen (Willis 1966, Morse 1971, Karr 1976). Viele Zugvögel sind jedoch für lange Zeit an einem Ort sesshaft und zeigen Spezialisierungen, die denen der residenten Arten ähneln, mit denen sie koexistieren (Rappole & Warner 1980). Saisonalität des Brutgeschehens (Miller 1963) und des Nahrungsaufnahmeverhaltens (Waide 1981) tropischer Arten wurden mit der Ankunft von Zugvögeln in Verbindung gebracht, waren jedoch schwer von anderen Faktoren, insbesondere der Saisonalität von Regenfällen, zu trennen. Cox (1985) und Greenberg (1995) schlugen deshalb vor, dass residente Arten in den Neotropen durch bestimmte Schlüsselressourcen, nämlich große Futtertiere für die Nestlinge, limitiert werden und dass daher Konkurrenz um nicht brutrelevante Ressourcen (z.B. kleine Arthropoden) gering ist. Dies ermöglicht die 'Invasion' von Zugvögeln in einer sonst nahrungsarmen Zeit in der nördlichen Neotropis ('breeding currency' Hypothese, siehe auch Johnson et al. 2005). Dies könnte auch für das paläarktisch-afrikanische Zugsystem gelten. Die höchsten Zugvogeldichten finden sich in der, im Vergleich zu weiter südlich gelegenen Gebieten, trockenen Sahelzone. Während des Höhepunktes der Trockenzeit im nördlichen Afrika (Februar/März) mit den geringsten Insektenabundanz, legen sich paläarktische Vögel dort die nötigen Reserven für den Heimzug zu (Moreaus Paradox: Moreau 1972, Morel 1973, Fry 1992, Jones 1998).

Eine Reihe von Studien untersuchte auch in Afrika die Mechanismen, die es paläarktischen wie innerafrikanischen Zugvögeln ermöglichen, mit residenten Arten zu koexistieren (Beals 1970, Sinclair 1978, Leisler et al. 1983, Lack 1986, Aidley & Wilkinson 1987, Salewski 2000, Baumann 2001, Salewski et al. 2002a,b, 2003a). Diese Studien unterschieden sich in wesentlichen Punkten wie Forschungsaufwand, Methoden, untersuchten Arten und Untersuchungsgebiet und kamen deshalb auch zu unterschiedlichen Ergebnissen. Ihr Ansatz bestand meist darin, durch Beschreibung unterschiedlicher Nischen oder von Verhaltenswechsell von einheimischen Arten bei der Ankunft der Zugvögel auf Konkurrenz zu schließen. Dabei ergeben sich jedoch konzeptionelle Probleme: Zum Einen wurden Auswirkungen der beschriebenen Beobachtungen auf die Kondition der beteiligten Individuen und damit indirekte Rückschlüsse auf den späteren Bruterfolg (Fitness) so gut wie nie diskutiert. Konkurrenz zeigt sich aber nicht darin, dass zwei Vogelarten unterschiedliche Nischen im gleichen Habitat nutzen. Konkurrenz liegt nur dann vor, wenn eine bestimmte Situation auch Folgen auf die Überlebenswahrscheinlichkeit oder die Fortpflanzungsrate hat. Zum Anderen haben wenige Autoren alternative Erklärungen für ihre Beobachtungen vorgeschlagen (z.B. Thiollay 1992). Bei der Interpretation von saisonalen Änderungen der Verbreitung tropischer Arten, in Verhalten und in der Mikrohabitatwahl sollten jedoch

auch andere saisonale Bedingungen als die Ankunft von Zugvögeln berücksichtigt werden (s.o.). So scheint eine Reihe afrikanischer Arten bei der Ankunft von ökologisch ähnlichen Zugvögeln geografisch auszuweichen und wieder zum Ausgangsort zurückzukehren, wenn die Zugvögel abziehen. Beispiele für diesen innerafrikanischen Vogelzug wären z.B. der südwärts gerichteter Zug des Braunbrust Steinschmätzers *Oenanthe bottae* bei der Ankunft des Steinschmätzers *O. oenanthe* (Jones 1985) sowie der Wegzug von Erdsteinschmätzer *O. pileata* und Gelbbauchfeinsänger *Apalis flavida* bei der Ankunft paläarktischer Zugvögel in Kenia [Lack (1985); nach Sinclair (1978) verdrängen jedoch Erdsteinschmätzer in Kenia, in Bereichen, in denen sie hohe Dichte erreichen, paläarktische Steinschmätzer] oder der innerafrikanische Zug bestimmter Greifvogelarten (Thiollay 1992). Dieses Verhaltens könnte als Ausweichbewegung afrikanischer Arten zur Vermeidung von Konkurrenz bzw. als Resultat der Konkurrenz mit Zugvögeln interpretiert werden. Ankunft und Abzug fallen jedoch auch mit dem Beginn bzw. dem Ende der Regenzeit zusammen, was die Phänologie innerafrikanisch ziehender Arten wesentlich beeinflusst (Lack 1985, Jones 1998).

Angesichts dieser praktischen und theoretischen Probleme erscheint es nicht verwunderlich, dass die meisten Autoren keine eindeutigen Konkurrenzsituationen feststellen, bzw. deren Bedeutung für die jeweiligen Vogelgemeinschaften nicht beurteilen konnten (Moreau 1972, Sinclair 1978, Brosset 1984, Hogg et al. 1984, Aidley & Wilkinson 1987, Lack 1987, Leisler 1990, 1992, Jones 1998, siehe jedoch Leisler et al. 1983, Baumann 2001). Rabøl (1987) meinte, Konkurrenz zwischen überwinternden Fitisen *Phylloscopus trochilus* und mehreren Arten afrikanischer Zweigsänger in Kenia anhand von Verhaltensänderungen der afrikanischen Arten bei Ankunft des Fitis nachgewiesen zu haben. Nachdem dieser Befund aber bereits von Lövei (1989), mit Hinweis auf alternative Erklärungsmöglichkeiten, wie dem Ende der Brutzeit afrikanischer Arten, in Frage gestellt wurde, zog Rabøl (1993) seine Schlussfolgerungen nach einer zweiten Studie wieder zurück. In Übersichtsarbeiten folgerten Greenberg (1986) für das nearktisch-neotropische und Leisler (1992) für das

paläarktisch-afrikanische Zugsystem, dass Hinweise auf mögliche Konkurrenz zwischen Zugvögeln und residenten Arten als spekulativ anzusehen sind.

Trotz der Probleme beim Nachweis von Konkurrenz haben die erwähnten Studien wesentlich zur Kenntnis über die Überwinterungsökologie paläarktischer Zugvögel beigetragen. Dies ist essentiell für das Wissen über das Phänomen Vogelzug im Gesamten und verbessert das Verständnis der Populationsdynamik paläarktischer Zugvögel, da die Bestandszahlen einiger Arten und die Populationsdichten in einigen Regionen mit Bedingungen im Überwinterungsgebiet korreliert sind (Winstanley et al. 1974, den Held 1981, Cavé 1983, Kanyamibwa et al. 1990, Peach et al. 1991, 1995, Marchant 1992, Foppen & Reijnen 1996, Fasola 2000, Bairlein & Henneberg 2001, Schaub et al. 2005).

Arbeiten von Moreau (1972), Lövei (1989), Leisler (1990, 1992) und Jones (1995, 1998) fassten zusammen, was über die Überwinterungsökologie paläarktischer Zugvögel im Vergleich mit tropischen Arten bis zum jeweiligen Zeitpunkt bekannt war. Im Allgemeinen sollten Zugvögel im Vergleich zu residenten Arten stärker saisonale und offenere Habitat nutzen und flexibler in ihrer Habitatwahl und Nahrungsökologie sein, sich höher, mehr in den Randbereichen der Vegetation und in offenerem Mikrohabitat aufhalten und sie sollten ihre Flügel bei der Nahrungssuche häufiger einsetzen als ökologisch ähnliche afrikanische Arten. Weiterhin sollten sie in direkten Auseinandersetzungen mit residenten Arten unterlegen sein. Es liegen jedoch einige Studien zu Habitatwahl, Mikrohabitatnutzung, Flexibilität bei der Nahrungsökologie oder über Hierarchieverhältnisse zu einheimischen Arten vor, die sich nicht mit dieser allgemeinen Sichtweise decken (Lack 1985, 1986, Jones 1998, Salewski et al. 2002a,b, 2003a).



Abb. 1: Busch-/Baumsavanne zu Beginn der Trockenzeit. – Bush/tree savanna at the beginning of the dry season.



Abb. 2: Inselwald in der Trockenzeit. – Isolated forest during the dry season.

Abb. 3: Galleriewald an einem Altarm des Comoé Flusses. – Galery forest along the Comoé river.



Mit dem Ziel, mehr über die Habitatwahl und die Nahrungsökologie von paläarktischen Zugvögeln im Vergleich mit ökologisch ähnlichen afrikanischen Arten zu erfahren, untersuchten wir Fitis und Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* zwischen 1994 und 1999 im Comoé Nationalpark in der nordöstlichen Elfenbeinküste, Westafrika. Nach einer zusammenfassenden Vorstellung dieser Fallstudie wollen wir (1) die eigenen Ergebnisse mit anderen Untersuchungen zum gleichen Thema vergleichen; (2) diskutieren, ob es ökologische Merkmale gibt, die generell auf Langstreckenzieher zutreffen; (3) die Möglichkeit diskutieren, potenzielle Konkurrenzsituationen zu erkennen und schließlich (4) Schlüsselthemen für die weitere Erforschung der Rolle von gegenseitigen Wechselwirkungen zwischen Zugvögeln und residenten Arten hinsichtlich Evolution und Populationsdynamik aufzeigen.

2. Fallstudie Comoé Nationalpark

2.1. Untersuchungsgebiet und Zielarten

Die Arbeiten fanden in den Wintern 1994/95 - 1996/97, jeweils von Mitte September bis Ende April statt, mit einigen weiteren Beobachtungen in den beiden darauffolgenden Wintern. Das Untersuchungsgebiet befand sich bei ungefähr 8°45'N, 3°49'W. Das Gebiet wird geprägt durch ein Mosaik von Busch/Baumsavanne (Übergang N-Guineasavanne – Sudansavanne, Abb. 1), darin eingestreute Inselwälder von unterschiedlicher Ausdehnung (Abb. 2) sowie Galleriewald, mit einer Breite von wenigen Metern bis mehreren hundert Metern entlang des Comoé Flusses (Abb. 3). Ausführlichere Beschreibungen des Parks sowie des Untersuchungsgebietes finden sich in Porembski (1991), Poilecot (1991) und Salewski (1999).

Afrikanische Arten, die auf Grund ihrer Habitatansprüche und Nahrungsökologie im Untersuchungsgebiet ähnliche Nischen besetzen wie der Fitis, waren Graukappeneremomele *Eremomela pusilla* und Meckergrasmücke *Camaroptera brachyura*. Beim Trauerschnäpper waren dies Gambagaschnäpper *Muscicapa gambagae*, Senegalschnäpper *Batis senegalensis*, Lappenschnäpper *Platysteira cyanea*, Elminie *Elminia longicauda* sowie Waldparadiesschnäpper *Terpsiphone rufiventer*. Die afrikanischen Arten wurden vergleichend zu der jeweiligen paläarktischen Art untersucht. Zur Ermittlung der Habitatwahl wurden in verschiedenen Lebensräumen Transektzählungen durchgeführt. Fokusbeobachtungen einzelner Individuen dienten zur Untersuchung der Mikrohabitatwahl und der Nahrungsökologie. Die entsprechenden Methoden werden im Detail in Salewski (1999) und Salewski et al. (2002b,c, 2003a) beschrieben.

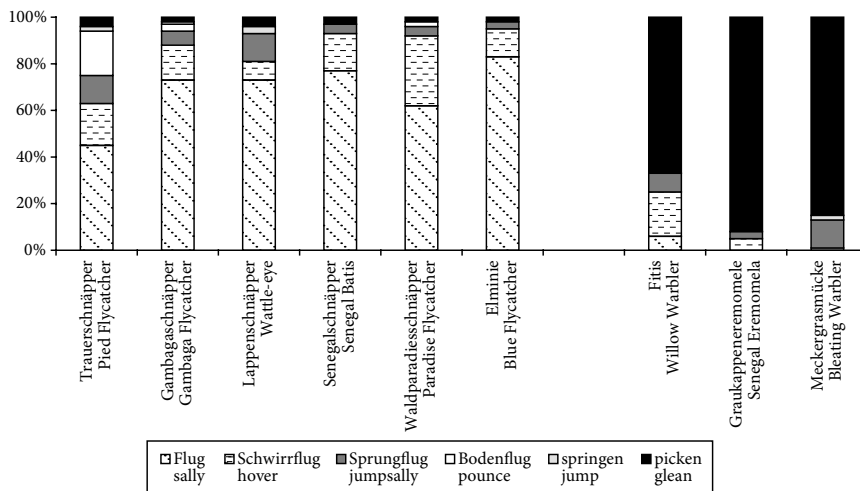


Abb. 4: Nahrungsaufnahmetechniken von Trauerschnäpper, Fitis und afrikanischen Arten in den jeweiligen Gilden. – Foraging techniques of Pied Flycatcher, Willow Warbler and African species of the respective guilds.

Die Feldarbeit in der Elfenbeinküste wäre nicht möglich gewesen ohne die Hilfe von S. Eggers, K.H. Falk, J. Fry, F. Göken, K. Kouadio, A. Kouakou Kouadio, Lakado, G. Nikolaus, L. Pommerencke, S. Schmidt, D. v. Stünzner-Karbe, D.-T. Tietze, K.P. Yao. K.E. Linsenmair ermöglichte es, für die Forschungen das Lager der Universität Würzburg im Comoé Nationalpark zu nutzen. Eine Forschungsgenehmigung wurde vom 'Ministère des Eaux et Forêts de la Côte d'Ivoire' ausgestellt. B. Bruderer und P. Jones trugen durch ihre ständige Diskussionsbereitschaft wesentlich dazu bei, dass dieser Artikel geschrieben werden konnte. R. Greenberg gab Hinweise auf die Situation im nearktisch-neotropischen Zugsystem. Die Untersuchungen in der Elfenbeinküste wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Ba 816/8-1) und der Volkswagen AG unterstützt.

2.2. Ergebnisse

Habitat

Die Untersuchungen zur Habitatwahl (Salewski et al. 2002b) zeigten, dass Fitis und Trauerschnäpper häufiger in einem Inselwald angetroffen wurden als in der, in

Bezug auf die Baumdichte, offenen Busch/Baumsavanne oder im dichteren Galeriewald (Tab. 1). Der Inselwald war das Habitat mit dem deutlichsten saisonalen Wechsel der Deckung der Laubschicht von Bäumen zwischen Regen- und Trockenzeit. Er wies zudem die höchste Strukturdiversität an Stratader (Höhenklassen) auf (Salewski 1999). In beiden untersuchten Gilden fanden sich einige Arten häufiger in der offeneren Savanne als Fitis und Trauerschnäpper waren aber die beiden einzigen Arten, die regelmäßig in allen drei untersuchten Habitattypen zu finden waren, während die einheimischen Arten jeweils nur zwei Habitattypen nutzten. Eine

Ausnahme war die Graukappeneremomele, die bei systematischen Zählungen neben der Savanne (37%) und dem Inselwald (62%) auch zu einem sehr geringen Anteil im Galeriewald (1%) angetroffen wurde.

Die Flexibilität in der Habitatwahl könnte beim Trauerschnäpper nur eine scheinbare sein, da die Art den Inselwald zu bevorzugen schien. In diesem Habitat etablierten einzelne Vögel Territorien, die sie bis zu sechs Monaten und in bis zu vier aufeinanderfolgenden Wintern besetzten (v. Stünzner-Karbe 1996, Salewski et al. 2000a,b, 2002c). Das Territorialverhalten war in der Savanne und im Galeriewald weniger ausgeprägt und einzelne Individuen aus der Savanne versuchten Territorien im Inselwald zu etablieren, wenn diese frei wurden (Salewski 1999). Eine ähnliche Situation wurde von Rabøl (1993) für in Kenia überwinternde Fitisse diskutiert. In der Elfenbeinküste (Salewski et al. 2002b, c) aber auch in Zimbabwe (Salewski et al. 2002a) zeigten Fitisse kein Territorialverhalten, sondern waren häufig in artreinen oder gemischten Schwärmen anzutreffen.

Tab 1: Antreffhäufigkeit [%] von paläarktischen Zugvögeln und afrikanischen Arten der entsprechenden Gilden in drei Habitaten in der Elfenbeinküste nach Transektzählungen. Fett: Paläarktische Arten. - Encounter rates [%] of Palaearctic migrants and Afrotropical species of the respective guilds in three habitats in Ivory Coast after transect counts. Bold: Palaearctic species.

Art Species	Galleriewald Gallery Forest	Inselwald Isolated Forest	Savanne Savanna
Trauerschnäpper Pied Flycatcher	18	67	15
Gambagaschnäpper Gambaga Flycatcher		7	93
Lappenschnäpper Wattle-eye	12	88	
Senegalschnäpper Senegal Batis		57	43
Waldparadiesschnäpper Red-bellied Paradise Flycatcher	71	29	
Elminie Blue Flycatcher	17	83	
Fitis Willow Warbler	17	70	13
Graukappeneremomele Senegal Eremomela	1	59	40
Meckergrasmücke Bleating Warbler	73	27	

Mikrohabitat

In der Elfenbeinküste fand die Nahrungssuche weder beim Fitis noch beim Trauerschnäpper generell in offenerem Mikrohabitat statt als bei residenten Vertretern der entsprechenden Gilden. Fitisse wurden häufiger in zentralen Bereichen der Baumkronen auf der Nahrungssuche beobachtet als Graukappeneremomelen, bei denen die Nahrungsaufnahme öfters in den Randbereichen der Kronen erfolgte (Salewski et al. 2003a). Ein ähnliches Verhältnis wurde zwischen Fitisen und Rostbänderemomelen *Eremomela usticollis* in Zimbabwe beschrieben (Salewski et al. 2002a).

Fitisse und Graukappeneremomelen bildeten regelmäßig gemischte Schwärme. Dies erlaubt, die Mikrohabitatwahl bei An- bzw. Abwesenheit der jeweils anderen Art zu vergleichen, um deren Einfluss auf die Mikrohabitatwahl, und damit möglicher Konkurrenzsituationen, zu testen. Eine erste Datenanalyse ergab, dass Graukappeneremomelen sich bei Abwesenheit von Fitisen mehr im Inneren der Vegetation aufhalten als in deren Randbereichen (Salewski 1999). Dies könnte darauf hinweisen, dass der schwerere Fitis (durchschnittlich 7,5g im Untersuchungsgebiet) die leichtere Eremomele (6,2g) in gemeinsamen Schwärmen in suboptimale Bereiche verdrängt. Eine genauere Bearbeitung der Daten zeigte jedoch, dass der Unterschied in der Mikrohabitatwahl der Graukappeneremomele in Bezug auf die An- bzw. Abwesenheit von Fitisen nicht signifikant war (Salewski et al. 2003a). Ein ähnlicher nicht signifikanter Trend bei der Mikrohabitatwahl wurde wiederum zwischen Fitis und Rostbänderemomele in Zimbabwe gefunden (Salewski et al. 2002a).

In Bezug auf die Deckung über dem Vogel fanden sich Trauerschnäpper in relativ offenem Mikrohabitat. Gambagaschnäpper und Senegalschnäpper nutzten zur Nahrungsaufnahme jedoch noch offenere Vegetation. Mit einer Diskriminanzanalyse können Unterschiede zwischen Gruppen (Arten) anhand vorgegebener Merkmale untersucht werden (Elle 2005). Die Analyse

verteilt auf der Grundlage von vorgegebenen Merkmalen die einzelnen Fälle auf Gruppen, die mit den vorher festgelegten Gruppen verglichen werden. Der Anteil der Übereinstimmung zwischen den berechneten und den festgelegten Gruppen ist ein Maß für die Trenngenaugigkeit der Merkmale. Bei der Anwendung auf die Mikrohabitatmerkmale wurden nur ca. 5 % der Trauerschnäpper richtig zugeordnet (Salewski et al. 2003a). Bei den anderen Arten lagen die entsprechenden Werte wesentlich höher, was darauf hinweist, dass Trauerschnäpper eine größere Breite an Mikrohabitaten nutzen als andere Schnäpper.

Nahrungsaufnahme

Fitisse und Trauerschnäpper zeigten, verglichen mit residenten Arten der jeweiligen Gilden, die höchste Diversität (Shannon Index, Magurran 1988, Tab. 2) an Nahrungsaufnahmetechniken und nutzten auch in den meisten Fällen das größte Spektrum von Substraten (Salewski et al. 2003a). Verglichen mit dem Gambagaschnäpper, einem inner-afrikanischem Zugvogel (Salewski et al. 2003b), war die höhere Diversität des Nahrungsaufnahmesubstrates des Trauerschnäppers nicht signifikant verschieden. Fitisse zeigten eine höhere Diversität der Nahrungsaufnahmetechniken als Graukappeneremomele und Meckergrasmücke, aber keine signifikant höhere Diversität der Nahrungsaufnahmesubstrate als die Meckergrasmücke.

Fitisse nahmen ihre Nahrung öfter unter Zuhilfenahme der Flügel auf (Abb. 4) als Graukappeneremomelen. Dies ist im wesentlichen auf häufigere Flüge zur Nahrung und Schwirrflüge vor dem Substrat zurückzuführen, während Graukappeneremomelen in > 90 % aller Nahrungsaufnahmeversuche nach der potenziellen Nahrung pickten. Bei den Fliegenschnäppern nutzte jedoch der Trauerschnäpper die Flügel nicht häufiger zur Nahrungsaufnahme als residente Arten (Abb. 4), aber immer noch bei 94 % aller Nahrungsaufnahmeversuche (Salewski et al. 2003a).

Tab. 2: Diversität (Shannon Index) von Nahrungsaufnahmetechnik und Nahrungsaufnahmesubstrat von paläarktischen Zugvögel und afrikanischen Arten der entsprechenden Gilden. Fett: Paläarktische Arten. – Diversity (Shannon index) of foraging techniques and foraging substrates of Palaearctic migrants and Afrotropical species of the respective guilds. Bold: Palaearctic species.

Art Species	Nahrungsaufnahmetechnik foraging technique	Nahrungsaufnahme substrat foraging substrate
Trauerschnäpper Pied Flycatcher	1,45	1,55
Gambagaschnäpper Gambaga Flycatcher	0,85	1,39
Lappenschnäpper Wattle-eye	0,91	0,65
Senegalschnäpper Senegal Batis	0,74	0,95
Waldparadiesschnäpper Red-bellied Paradise Flycatcher	0,99	0,97
Elminie Blue Flycatcher	0,62	1,00
Fitis Willow Warbler	0,96	0,74
Graukappeneremomele Senegal Eremomela	0,35	0,51
Meckergrasmücke Bleating Warbler	0,53	1,14

Trauerschnäpper zeigten im Vergleich zu afrikanischen Arten die niedrigste Nahrungsaufnahmerate, während Fitis häufiger Nahrung aufnahmen als entsprechende afrikanische Arten. Beide Trends waren jedoch nicht signifikant (Salewski et al. 2003a).

Interspezifische Interaktionen

Beobachtungen von territorialen Trauerschnäppern in der Elfenbeinküste ergaben nur sehr wenige interspezifische Interaktionen. Es handelte sich jeweils um kurze einzelne Attacken, denen der angegriffene Vogel auswich (Salewski 1999). Trauerschnäpper verhielten sich aggressiv gegenüber Stahlflecktaube *Turtur afer*, Gambagaschnäpper, Fitis und Cabanisammer *Emberiza cabanisi*. Trauerschnäpper selbst wurden von Grünstirnsint *Merops bulocki*, Gambagaschnäpper, Grauschnäpper *Muscicapa striata*, Elminie und Waldparadiesschnäpper angegriffen. Im Gegensatz dazu zogen sich intraspezifische Auseinandersetzungen um Territorien über mehrere Stunden hin und wurden z.T. noch am nächsten Tag fortgesetzt (v. Stünzner-Karbe 1996, Salewski 1999).

Beim Fitis wurden interspezifische Interaktionen ebenfalls nur in ganz wenigen Einzelfällen festgestellt (Salewski et al. 2002c). Bei einem Angriff eines Trauerschnäppers, eines Grauschnäppers sowie eines Mosambikgirlitz *Serinus mozambicus* war der angegriffene Fitis jeweils unterlegen. Intraspezifische Aggressionen konnten an der Elfenbeinküste, aber auch in Mauretania (Salewski et al. eingereicht), nie beobachtet werden, in Zimbabwe traten sie sehr selten auf (Salewski, pers. Beob.).

3. Die Comoé Studie im Vergleich

3.1. Habitatwahl

Die Untersuchungen in der Elfenbeinküste konnten nicht bestätigen, dass Zugvögel generell offenere Habitate nutzen, wenn „offen“ durch eine geringere Baumdichte definiert wurde. Zu einem ähnlichen Ergebnis kam eine Untersuchung zur Habitatwahl des Fitis in Zimbabwe (Jones, Vickery & Salewski pers. Beob.). In beiden Studien wurden afrikanische Arten der jeweiligen Gilden in Habitaten mit einer geringeren Baumdichte proportional häufiger angetroffen als Fitis. Bei einer Reihe weiterer Untersuchungen wurde „offenes“ Habitat nicht definiert. Lack (1986) nahm zwar an, dass sich mehr residente Arten in dichterem Habitat aufhalten und mehr Zugvögel in offenerem, aber auch, dass paläarktische Zugvögel im Vergleich mit verschiedenen Grassavannen und Buschland besonders häufig in Baumsavannen vorkommen (Lack 1987). Europäische Pirole *Oriolus oriolus* unterschieden sich in Zimbabwe nicht signifikant von den afrikanischen Arten Schwarzohrpirol *O. auratus* und Schwarzkopfprirol *O. larvatus* im Hinblick auf Baumdichte und Kronenschluss in ihren Nahrungshabitaten (Lack 1985, Baumann 2001). In Ruanda wurden nach vande Weghe (1979) von europä-

ischen Pirolen und innerafrikanisch ziehenden Pirolen „freie, intermediäre“, von residenten afrikanischen Pirolarten nicht besiedelte Habitate genutzt. Der Schwarzkopfprirol fand sich mehr in Trockensavannen, während der Bergpirol *O. percivali* mehr in feuchten Bergwäldern zu finden war. Im südlichen Afrika kommen Neuntöter *Lanius collurio* in eher dichter Vegetation vor als der Fiscalwürger *L. collaris* (Bruderer 1994). Artspezifische Wechsel bei der Habitatwahl im Überwinterungsgebiet wurden von Pearson (1972) bei paläarktischen Grasmücken und Rohrsängern festgestellt. In Westafrika wies Jones et al. (1996) die höchsten Zugvogeldichten in der Sahelzone in dichter Baumsavanne und nicht in Halbwüsten und anthropogen gelichteter Baumsavanne nach. Dies wurde ebenfalls für Dorngrasmücken *Sylvia communis* gezeigt, die sich in Nigeria häufiger in Baumsavanne als in offenem Ackerland oder Halbwüsten fanden (Vickery et al. 1999).

Obwohl sich die höchsten Dichten und Anteile paläarktischer Zugvögel in offeneren Habitaten (Lack 1990) oder saisonalen Savannen (Jones 1998) finden, kann dies nicht verallgemeinert werden. Ein zusätzliches Problem dabei ist, dass nicht alle Merkmale, die als charakteristisch für ein Zugvogelhabitat angesehen wurden, miteinander korrelieren. In der Elfenbeinküste war z.B. das „offenste“ Habitat nicht das strukturell diverseste und auch nicht das, mit den größten saisonalen Strukturwechseln (Salewski 1999, Salewski et al. 2002b). Nakazawa et al. (2004) nahmen an, dass die Evolution von Zug zu zuerst zu Nischenfolgern führt (Vögel besetzen im Brut- wie im Überwinterungsgebiet die selbe Nische im Gegensatz zu Nischenwechslern, die in den jeweiligen Gebieten eine andere Nische besetzen). Zugvogelarten mit phylogenetisch tropischem bzw. mediterranem Ursprung aus Savannenhabitaten würden dann im Brut- wie im Überwinterungsgebiet ähnlich strukturierte Habitate nutzen, wie dies auch von Bilcke (1984) und Pearson & Lack (1992) angenommen wurde. Zusätzlich konnte Helbig (2003) zeigen, dass die einzigen paläarktischen Langstreckenzieher der Gattung *Sylvia* (Mönchsgrasmücke *S. atricapilla*, Gartengrasmücke *S. borin*), die auch in offeneren Wäldern vorkommen, am nächsten mit einer tropischen Art (Mönchsalcippe *Pseudoalcippe abyssinica*) verwandt sind, die in afrikanischen Bergregionen ein ähnliches Habitat besiedelt wie Mönch- und Gartengrasmücke in der Paläarktis.

Als eine weitere Eigenschaft von Zugvögeln wurde ihre größere Flexibilität in Bezug auf die Habitatwahl und geringer ausgebildete Neophobie im Vergleich zu residenten Arten angesehen (Lack 1985, 1986, Leisler 1992, 1993, Rabøl 1993, Salewski et al. 2002b, Mettke-Hofmann & Greenberg 2005). Letzteres Argument wird durch Beobachtungen verstärkt, wonach Zugvögel Anpflanzungen von eingebürgerten Baumarten (z.B. *Eucalyptus* sp., *Acacia mearnsii*) nutzen, die von afrikanischen Arten gemieden werden (Moreau 1972, vande Weghe 1979). Mit einem experimentellen Ansatz konn-

ten Mettke-Hofmann & Gwinner (2004) zeigen, dass ein Langstreckenzieher (Gartengrasmücke) gegenüber einem nahe verwandten Standvogel (Samtkopfgasmücke *Sylvia melanocephala momus*), wenn er mit einer neuen Umgebung konfrontiert wurde, dort schneller per Zeiteinheit Nahrung fand. Zugvögel nutzen demnach eine 'wide-area' Strategie um Informationen an einem neuen Aufenthaltsort zu gewinnen, was als Anpassung an wechselnde Habitate auf dem Zug angesehen wurde. Residente Arten wenden eher eine 'local-area' Strategie zur Raumexploration an. Gartengrasmücken zeigten zudem ein besseres Erinnerungsvermögen an Nahrungsquellen. Inwieweit sich aber kognitive Fähigkeiten zwischen Zugvögeln und residenten Arten unterscheiden bedarf einer genaueren Klärung.

Bisherige Untersuchungen zur Habitatnutzung paläarktischer Zugvögel in Afrika beschreiben jedoch nur, wo diese beobachtet wurden. Es liegen kaum Präferenzanalysen vor, noch sind die Konsequenzen der Habitatwahl für die individuelle Fitness eines Vogels bekannt. Das Beispiel des Trauerschnäppers in der Elfenbeinküste zeigt, dass Vorsicht geboten ist, wenn Schlüsse aus einfachen Beobachtungen zur Anwesenheit in bestimmten Habitaten gezogen werden (siehe auch Winker et al. 1995). Die Verteilung der Individuen kann mit dem 'despotic distribution model' (Fretwell & Lukas 1972) erklärt werden, wonach dominante Individuen subdominante aus dem bevorzugten Habitat vertreiben. Da sich dadurch die Voraussetzungen für einen erfolgreichen Zug und den anschließenden Bruterfolg vermindern, wirkt sich dies direkt auf die Fitness eines Vogels aus.

Im nearktisch-neotropischen Zugsystem wurden derartige Korrelationen zwischen Bruterfolg und der Habitatwahl im Überwinterungsgebiet z.B. für den Schnäpperwaldsänger *Setophaga ruticilla* nachgewiesen (Marra et al. 1998). Aus Afrika liegen keine Studien zum Zusammenhang zwischen individueller Habitatwahl und Bruterfolg vor, doch konnten Bairlein & Henneberg (2001) zeigen, dass der Fortpflanzungserfolg des Weißstorchs *Ciconia ciconia* im europäischen Brutgebiet von den ökologischen Bedingungen im Überwinterungsgebiet bestimmt ist. Bei Rauchschwalben *Hirundo rustica* erhöht sich die Zahl der Zweitbruten nach Wintern mit guten Bedingungen (Regen) im Überwinterungsgebiet (Saino et al. 2004).

Ursprünglich wurde angenommen, dass die Flexibilität von Zugvögeln in Bezug auf die Habitatwahl darauf zurückzuführen ist, dass sie von einheimischen Arten in Marginalhabitaten abgedrängt werden (MacArthur 1972, Karr 1976, Willis 1980, Brosset 1984). Rappole & Warner (1980) und Rappole & Jones (2002) wiesen jedoch darauf hin, dass diese Annahmen inkorrekt sind, da Zugvögel in den Neotropen und in Ostasien in allen verfügbaren Habitaten gefunden werden und deshalb nicht von residenten Arten verdrängt werden können. In Afrika scheinen dagegen primäre Regenwälder von Zugvögeln weitgehend gemieden zu werden (Elgood

et al. 1966, Mönkkönen et al. 1992, Pearson & Lack 1992, Jones 1998). Der Grund dafür ist vermutlich darin zu suchen, dass sich, bedingt durch das Fehlen von Wäldern im nördlichen Afrika, nur aus wenigen tropisch verbreiteten Taxa waldbewohnende Zugvögel der nördlichen gemäßigten Zonen entwickeln konnten (Bell 2000, Rappole & Jones 2002).

Beobachtungen zur gegenseitigen Beeinflussung verschiedener Arten auf die Habitatwahl liegen kaum vor. Nach Bruderer (1994) wählen Neuntöter im südlichen Afrika das ihnen zusagende Habitat, ohne dabei mit einheimischen Würgern in Konflikt zu geraten. Neuntöter könnten aber durch einen anderen Zugvogel, den Schwarzstirnwürger *Lanius minor*, veranlasst werden, sich in weniger geeignetem Habitat aufzuhalten (Herremans 1997). Aus diesen Studien kann jedoch nicht geschlossen werden, wie sich die Art verhält, wenn potenzielle Konkurrenten nicht anwesend sind. Damit sind Rückschlüsse zur Ab- bzw. Anwesenheit von Konkurrenz rein spekulativer Natur. Da im paläarktisch – afrikanischen Zugsystem die meisten Zugvögel Nischenfolger sein dürften, die zur Brut und Überwinterung die gleiche Nische/das gleiche Habitat nutzen (Brosset 1984, Bilcke 1984, Pearson & Lack 1992, Bruderer & Bruderer 1993) wie ihre Ausgangsformen, ist die Habitatnutzung von Zugvögeln eher eine Folge von spezifischen Habitatanpassungen der Ahnen als eine Adaptation zur Koexistenz mit afrikanischen Arten.

3.2. Mikrohabitatwahl

In Bezug auf die Mikrohabitatwahl wurde die angenommene Nutzung von Randbereichen der Vegetation und offenerem Mikrohabitat von Zugvögeln (Lack 1985, 1990, Leisler 1992, 1993) für Zweigsänger (Beals 1970, Lack 1985) und den europäischen Pirol im Vergleich mit zwei afrikanischen Pirolarten (Schwarzohrpirol und Schwarzkopfirol, Baumann 2001) auch gefunden. Bei Fitissen waren die Unterschiede in Bezug auf die Bereiche in Baumkronen, in denen sie Nahrung suchten, im Vergleich zum afrikanischen Gelbbauchfeinsänger habitatabhängig (Rabøl 1987). Im allgemeinen nahmen Gelbbauchfeinsänger ihre Nahrung jedoch in tieferen Bereichen auf (Rabøl 1993). Im Gegensatz dazu konnten eigene Untersuchungen an Fitissen und Trauerschnäppern dies nicht bestätigen (Salewski et al. 2002a, 2003a). Darüber hinaus bleiben auch nach Jones (1998), ohne dass dies weiter präzisiert wird, paläarktische Grasmücken der Gattung *Sylvia* mehr im Kroneninneren. Viele der Rohrsängerartigen (*Hippolais*, *Acrocephalus*) halten sich im Winterquartier tiefer und näher zum Boden auf als im Brutgebiet (Leisler & Schulze-Hagen in prep.). In Kenia waren die Höhe der Warten der europäischen Blauracke *Coracias garrulus* niedriger als die der afrikanischen Gabelracke *C. caudata* und Strichelracke *C. naevia* und zwei von drei paläarktischen Würgerarten (Schwarzstirnwürger, Neuntöter, Isabellwürger *Lanius isabellus*) hatten die niedrigsten Warten im Vergleich

zu drei afrikanischen Würgerarten (Taitawürger *Lanius dorsalis*, Langschwanzwürger *Lanius cabanisi*, Rüppellwürger *Eurocephalus rueppelli*, Lack 1985).

3.3. Nahrungsökologie

In Bezug auf die Nahrungsökologie wurde angenommen, dass Zugvögel eine höhere Aufnahme rate als residente Arten haben, eine größere Vielfalt an Aufnahmetechniken nutzen und bei der Nahrungsaufnahme häufiger die Flügel zu Hilfe nehmen als tropische Arten (Leisler 1992, 1993, Jones 1998). Fitisse in Kenia wechselten bei der Nahrungsaufnahme häufiger den Standort, bewegten sich schneller fort und zeigten eine höhere Nahrungsaufnahmerate als afrikanische Gelbbauchfeinsänger (Rabøl 1993). Europäische Pirole setzten nach Baumann (2001) die Flügel häufiger bei der Nahrungsaufnahme ein als zwei afrikanische Pirolarten (Schwarzohrpirol, Schwarzkopfpirol), nicht aber nach Lack (1985) im Vergleich mit dem Schwarzkopfpirol. Ein Vergleich zwischen drei paläarktischen und drei afrikanischen Würgern ergab, dass ein Zugvogel (Schwarzstirnwürger) den größten Anteil der Nahrung aus der Luft aufnahm, während die beiden anderen paläarktischen Arten eine intermediäre Position zwischen den afrikanischen Würgern einnahmen. Ähnliche Ergebnisse ergaben sich in Bezug auf die Nahrungsaufnahmerate, es wurden jedoch keine statistischen Tests angewandt (Lack 1985). In Zimbabwe zeigten Fitisse eine höhere Nahrungsaufnahmerate als die residente Rostbänderemomele, nicht jedoch im Vergleich mit der Grünkappeneremomele *Eremomela scotops* (Salewski et al. 2002a). Dies zeigt wiederum, dass es schwierig ist, verallgemeinernde Schlüsse über einen bestimmten Aspekt der Nahrungsökologie anhand weniger konkreter Untersuchungen zu ziehen. Obwohl keine vergleichenden Untersuchungen zum Energiebedarf und der Nettoenergieaufnahme und die Folgen für die beteiligten Individuen vorliegen, scheinen die Unterschiede im Licht des 'life history-physiology nexus' (Ricklefs & Wickelski 2002) bedeutsam, da tropische Arten einen 'langsameren' Lebensstil aufweisen als paläarktische Arten ('slow pace': generell langsamerer Metabolismus bei tropischen Organismen, unter anderem nachgewiesen für eine residente afrikanische Form des Schwarzkehlchens *Saxicola torquata* im Vergleich zu paläarktischen langstreckenziehenden Populationen, Wikelski et al. 2003). Auf eventuelle Konkurrenz kann allerdings anhand von Vergleichen von Nahrungsaufnahmeraten nicht geschlossen werden.

Es wurde ebenfalls diskutiert, dass Zugvögel ein breiteres Spektrum an Nahrungsaufnahmetechniken nutzen als afrikanische Arten (Leisler 1992), wobei die Vielfalt der Nahrungsaufnahmetechniken in Afrika kaum ernsthaft untersucht wurde. Lack (1986) konnte, bei einer sehr groben Einteilung der Nahrungsaufnahmetechniken und dem Zusammenziehen verschiedener Arten, nicht die Annahme stützen, dass paläarktische

Zugvögel eine diverseres Nahrungsaufnahmeverhalten zeigen als afrikanische Arten. Die eigenen Studien in der Elfenbeinküste (Salewski et al. 2002c, 2003a), aber auch in Zimbabwe (Salewski et al. 2002a), zeigten, dass Trauerschnäpper und Fitisse in der Regel jeweils ein breiteres Spektrum an Nahrungsaufnahmetechniken nutzten als afrikanische Arten in den entsprechenden Gilden. Eine eigene Analyse der Daten von Fraser (1983) ergab zusätzlich, dass Grauschnäpper, im Vergleich zu sieben afrikanischen Schnäpperarten, das breiteste Spektrum an Nahrungsaufnahmetechniken aufwiesen. Wenn Zugvögel grundsätzlich flexibler in der Anwendung von Nahrungsaufnahmetechniken sind, könnte dies auch erklären, warum paläarktische Schnäpper nicht häufiger die Flügel zur Nahrungsaufnahme nutzen (Salewski et al. 2003a). In einer Gilde, wie die der Schnäpper, die sich auf die Nahrungsaufnahme aus der Luft spezialisiert hat, wäre gerade das häufigere Nichteinsetzen der Flügel ein Zeichen von Flexibilität.

Die Bedeutung der höheren Flexibilität von Zugvögeln bei der Nahrungsaufnahme ist umstritten. Zum Einen wurde die Anwendung verschiedener Nahrungsaufnahmetechniken mit Nahrungsmangel in Verbindung gebracht (Martin & Karr 1990, Loria & Moore 1990): es müssen mehr Nahrungsaufnahmetechniken genutzt werden, da sonst weniger Nahrung zur Verfügung steht. Auf der anderen Seite wurde die Art der Nahrungsaufnahme als bestimmender Faktor für die Nahrungszusammensetzung angesehen (Rabenold 1978), wobei verschiedene Techniken zur Nahrungsaufnahme eine unterschiedliche Nahrungszusammensetzung widerspiegeln (Davies & Green 1976, Hutto 1990, Lovette & Holmes 1995) und zusätzliche Nahrungsaufnahmetechniken das Nahrungsspektrum erweitern (Martin & Karr 1990). Dies widerspricht zwar nicht der ersten Hypothese, wurde aber dahingehend interpretiert, dass Vögeln, die ein breiteres Spektrum an Nahrungsaufnahmetechniken anwenden, grundsätzlich auch ein breiteres Nahrungsspektrum zur Verfügung steht. Salewski et al. (2002c, 2003a) schlossen daraus, dass Zugvögel in den jeweiligen Gilden ein diverseres Nahrungsspektrum nutzen können als afrikanische Arten. Vergleichende Analysen der Nahrung selbst liegen aus Afrika jedoch nicht vor. Im tropischen Südamerika stellte Sherry (1990) anhand von Mageninhaltsanalysen fest, dass residente Tyrannen (Tyrannidae) in der Tat ein homogeneres Nahrungsspektrum nutzen als ziehende Arten. Dabei ist aber, bezugnehmend auf die obige Diskussion, nicht klar, ob ziehende Arten ein breiteres Nahrungsspektrum nutzen müssen, um mit residenten Arten koexistieren zu können, oder ob es sich dabei um ein Merkmal handelt, welches von der Anwesenheit residenter Arten nicht beeinflusst wird und z.B. eine Anpassung an die Nutzung verschiedener Habitats im Jahreslauf darstellt. Einen qualitativen Unterschied in der Nahrungszusammensetzung von Zugvögeln und residenten Arten stellten Poulin & Lefebvre (1996) in

Panama fest. Zugvögel nahmen dort im Vergleich zu residenten Arten mehr Arthropoden mit niedrigem Ernährungswert (Ameisen, Käfer) und solche, die giftige Abwehrsubstanzen produzieren (Tausendfüßler, Hundertfüßler), auf.

3.4. Interspezifische Interaktionen

Nach eigenen Untersuchungen kommen aggressive interspezifische Interaktionen zwischen Zugvögeln und residenten afrikanischen Arten kaum vor. Obwohl viele paläarktische Singvogelarten in ihren Überwinterungsquartieren territorial sind (Brosset 1971, Leisler et al. 1983, Kelsey 1989, Salewski et al. 2000a, 2002c), liegen wenige Beobachtungen zu interspezifischer Territorialität vor (Greenberg & Salewski 2005). Die ausgiebigste Studie zu diesem Thema stammt von Leisler et al. (1983). Es wurde gezeigt, dass bei Schmäzern in Kenia residente afrikanische Arten bei interspezifischen Aggression über paläarktische Arten dominierten. Dabei fand sich nur eine schwache Korrelation zwischen durchschnittlicher Körpergröße einer Art und ihrem Dominanzstatus. Bei Schwarzohrpiroten wurden beobachtet, dass sie paläarktische Pirole aus ihren Brutrevieren vertrieben (Baumann 2001). In Nigeria beobachtete Jones (1998) hingegen, dass sich paläarktische Weißbartgrasmücken *Sylvia cantillans* gegenüber afrikanischen Grünbrustnektarvögeln *Anthreptes platura* und Elfennektarvögeln *Nectarinia pulchella* aggressiv verhielten. In Zimbabwe attackierten Fitis größere afrikanische Vögel (Augenbrauenmahali *Plocepasser mahali*) erfolgreich während einer zeitlich begrenzten Raupenkalamität (*Eutelia polychorda*, Salewski & Jones pers. Beob.) und in Botswana verfolgte ein Fitis ein futtertragendes Paar Brubruwürger *Nilaus afer* (Leisler pers. Beob.). Dies zeigt, dass Zugvögel nicht zwingend bei Aggressionen mit afrikanischen Arten unterlegen sein müssen. Für den Fitis beschreibt Rabøl (1993), dass Aggressionen mit afrikanischen Arten kaum vorkamen und dass die wenigen, vom Fitis ausgehenden Interaktionen eher aufdringlicher Neugier ('insistent curiosity') glichen als Aggressionen. In den wenigen Fällen, in denen Fitis selbst verdrängt wurden, erfolgte dies in einer eher milden ('rather mild') Form. Die meisten der beschriebenen Beobachtungen haben anekdotenhaften Charakter. Sie lassen jedoch darauf schließen, dass aggressive Interaktionen zwischen Zugvögeln und residenten Arten nicht die Regel sind. Sie zeigen aber, dass Individuen der einen Gruppe die Individuen der anderen Gruppe von Ressourcen abhalten können (Leisler et al. 1983). Hinweise auf Konkurrenz zwischen Zugvögeln ergaben sich aus Untersuchungen in einer Oase in Mauretanien. Dort wurden interspezifische Aggressionen regelmäßig beobachtet. Diese fanden vor allem in blühenden Bäumen (*Maerua crassifolia*, *Balanites aegyptiaca*) statt mit einer deutlichen größenabhängigen Hierarchie zwischen den Arten (Salewski et al. eingereicht).

4. Diskussion

Diese Zusammenfassung zeigt, dass kaum generalisierende Angaben über das Verhalten von paläarktischen Zugvögeln in ihren afrikanischen Überwinterungsgebieten im Hinblick auf ihre Habitatwahl, Mikrohabitatwahl und Nahrungsökologie gemacht werden können. Dies sollte auch nicht überraschen, wenn davon ausgegangen wird, dass 5 Milliarden Vögel von 200 Arten und Unterarten jährlich ins tropische Afrika, einer Landmasse von 20 Millionen km², fliegen (Moreau 1972). Verschiedene Arten haben dort unterschiedliche Habitatsprüche (Jones 1995), Habitate unterliegen jahreszeitlichen Wechsels und ähnliche Habitate in verschiedenen Regionen bieten unterschiedliche Ressourcen. Die Verteilung der Regenfälle auf dem Kontinent erfordert unterschiedliche Strategien selbst innerhalb einer Art (Jones 1995). Eine Eigenschaft, die sich in den meisten Untersuchungen zeigte, war die Flexibilität der Zugvögel. Es wurde angenommen, dass diese Flexibilität Zugvögeln ermöglicht, mit residenten Gemeinschaften zu koexistieren, indem sie von saisonalen, im Überfluss vorhandenen Ressourcen profitieren, die von residenten Arten nicht genutzt werden (Morel & Bourlière 1962, Tramer & Kemp 1980, Leisler 1992). Obwohl diese Flexibilität die Koexistenz von residenten Arten mit Zugvögeln gewähren könnte, bleibt offen, in welchem Ausmaß diese Flexibilität eine Anpassung an den Vogelzug ist. Da die Evolution von Vogelzug eine Anpassung an verschiedene ökologische Bedingungen voraussetzt, könnte flexibles Verhalten auch die Evolution von Zugverhalten begünstigen. Flexibilität könnte daher nicht als Anpassung an das Zugverhalten gewertet werden, sondern als Voraussetzung zu dessen Entstehung.

Neuere Studien stehen nur scheinbar im Widerspruch zu der proklamierten Flexibilität von Zugvögeln: So untersuchen nichtziehende Papageienarten in einer experimentellen Situation ein unbekanntes Objekt gründlicher als ziehende (Mettke-Hoffmann et al. 2005). Es konnte auch gezeigt werden, dass Langstreckenzieher proportional kleinere Vorderhirne besitzen als Standvögel, was den Vorstellungen, dass Zug ein komplexes Zusammenwirken verschiedener Eigenschaften voraussetzt, zu widersprechen scheint (Winkler et al. 2004).

Eine Lösung dieser Widersprüche könnte Sherry (1990) liefern, der bei den Untersuchungen der Flexibilität der Nahrungsökologie von Vögeln zwischen evolutiven und ökologischen Ansätzen unterschied. Demnach hat eine Studie einen ökologischen Ansatz, wenn sie Reaktionen von verschiedenen Individuen auf sich kurzfristig ändernde Situationen untersucht. Ein evolutiver Ansatz bezieht sich hingegen auf gleiche Reaktionen aller Individuen. Beide Ansätze können bei der selben Art zu unterschiedlichen Ergebnissen kommen (Sherry 1990). Bestimmte Arten können aus einer ökologischen Perspektive flexibel erscheinen, wenn sie z.B. ein breites Nahrungsspektrum nutzen, während sie aus

einer evolutiven Perspektive spezialisiert sind, indem alle Individuen einer Population die gleichen Nahrungstaxa nutzen bzw. Zugvögel ähnliche Verhaltensweisen stereotyp in vielen Situationen zeigen, d.h. ähnliche Nischen an verschiedenen Orten besetzen (Rappole & Jones 2002, Winkler et al. 2004).

Beim Vergleich paläarktischer Zugvögel mit afrikanischen Arten wird meist von einer klaren Dichotomie der Lebensweisen der beiden Gruppen ausgegangen. Zugvögel sind jedoch häufig in ihren Wintergebieten ortstreu und können sich bis zu sechs Monaten in einem Territorium aufhalten (Wood 1979, Kelsey 1989, Salewski et al. 2000a,b, 2002c). Bei tropischen Arten ist intra-afrikanischer Zug weit verbreitet (Curry-Lindahl 1981) und somit können sich Zugvögel an einem Ort länger aufhalten als afrikanische Arten. Es ist daher fraglich, ob ein rein dichotomer Ansatz in allen Fällen geeignet ist, um Unterschiede zwischen paläarktischen Zugvögeln und afrikanischen Arten zu diskutieren.

Die Frage, wie Konkurrenz die heutige Phänomenologie der Zugsysteme beeinflusst hat, wurde von vielen Autoren diskutiert. Die Ansichten darüber wurden dabei oft vom Status beeinflusst, den man Zugvögeln zuschrieb. Frühere Autoren gaben an, dass Zugvögel nicht in residente Vogelmenschenheiten passen (Herrera 1978) und nur dann auftreten können, wenn Nahrung im Überfluss vorhanden ist (Sinclair 1978, Lack 1983) und „traditionell betrachteten Ornithologen Zugvögel als Invasoren“ (Leisler 1990). Die Beobachtungen wurden daher oft direkt mit dem Vorhandensein von Konkurrenz erklärt (Lack 1985, Rabøl 1987). Neuere Studien diskutieren dagegen den Ursprung vieler Zugvogelarten in den Tropen und weisen auf die lange gemeinsame koevolutive Geschichte der Arten hin (Jones 1998, Rappole & Jones 2002, Salewski et al. 2003a).

Salewski et al. (2003a) diskutieren verschiedene Szenarien, die zur Evolution der Artengemeinschaften im bestehenden Zugsystem geführt haben könnten. Konkurrenz kann demnach (1) nie aufgetreten sein; (2) in der Vergangenheit zu Nischendifferenzierung geführt haben; (3) gegenwärtig eine große Rolle spielen und (4) eine untergeordnete Rolle im Vergleich zu anderen Faktoren spielen. Es ist jedoch schwierig, den Einfluss interspezifischer Konkurrenz im Verhältnis zu anderen Faktoren, wie z.B. unterschiedliche Verteilung von Biota, Größe von Landmassen als potenzielle Überwinterungsgebiete oder Klima zu beurteilen, oder die Bedeutung von Konkurrenz, neben der Notwendigkeit sich ständig an wechselnde Umweltbedingungen anpassen zu müssen, einzuschätzen.

Trotz jahrzehntelanger Vogelzugforschung haben wir ein limitiertes Wissen über die gegenseitigen Wechselwirkungen zwischen paläarktischen Zugvögeln und afrikanischen Arten. Dies mag zum Teil an der konzeptionellen Bearbeitung des Problems liegen. Frühere Studien folgten der Annahme, dass ein nachweisbarer gegenseitiger Einfluss zwischen den beiden Gruppen

vorhanden sein müsse. Es sollte jedoch nicht die Frage gestellt werden, ob Konkurrenz existiert, sondern welche Bedeutung sie hat. Konkurrenz kann überall dort auftreten, wo Arten koexistieren, aber ihr Einfluss im Vergleich zu anderen Faktoren kann vernachlässigbar sein (Hubbell 2001). Bei der künftigen Erforschung der Wechselwirkungen zwischen paläarktischen Zugvögeln und afrikanischen Arten sind dabei folgende Probleme zu berücksichtigen: (1) Paläarktische Zugvögel sind keine homogene Gruppe – Arten tropischen Ursprungs und Arten die sich im Norden differenziert haben, könnten unterschiedliche Rollen spielen. Konvergente Entwicklungen zwischen ziehenden Arten können morphologische (Leisler & Winkler 2003) und physiologische (Jenni-Eiermann 2004) Anpassungen an Langstreckenflüge sein. Darüber hinaus findet sich unter Zugvögeln eine Vielzahl von Präferenzen in Bezug auf Habitatwahl und Nahrung. Da Zugvögel damit eine Vielzahl verschiedener Nischen in ihrem Überwinterungsgebiet besetzen, kann sich auch die Anwesenheit afrikanischer Arten unterschiedlich auswirken. Hier könnten phylogenetische Untersuchungen, die klären, welche Arten Nischenfolger bzw. Nischenwechsler sind, hilfreich sein. (2) Die klare Trennung zwischen Langstreckenziehern und strikt residenten afrikanischen Arten entspricht nur zum Teil den wirklichen Verhältnissen, da sie nur die beiden Extrempositionen eines Kontinuums darstellen. Zum Einen zeigen Langstreckenzieher, die über geraume Zeit an einem Ort territorial sind, eine temporär residente Lebensweise, zum Anderen ist innerafrikanischer Vogelzug weiter verbreitet als bei vielen Szenarien berücksichtigt wurde und die betroffenen Vögel sollten ähnliche Anpassungen wie paläarktische Zugvögel an diese Lebensweise zeigen. (3) Konkurrenz tritt per Definition nur dann auf, wenn die entsprechende Situation Folgen für das Überleben oder die Fortpflanzung eines Individuums hat. Untersuchungen zu Wechselwirkungen zwischen Zugvögeln und afrikanischen Arten sollten sich darauf konzentrieren, wie die Anwesenheit anderer Individuen die Überlebenswahrscheinlichkeit im Überwinterungsgebiet bzw. den Bruterfolg durch 'carry over effects' beeinflusst. Neue Methoden (Isotope in Federn, Satellitenfernerkundung) können mithelfen, Überwinterungsgebiete einzugrenzen, in denen in Bezug auf Individuendichten und Produktionsverhältnisse während Lebensphasen mit erhöhtem Energieverbrauch (Mauser, Fettdeposition für den Zug) sich am ehesten potenzielle Konkurrenzsituationen ergeben. Ein Beispiel wäre die größenabhängige latitudinale Verteilung im Zusammenhang mit der Verteilung von Insektenangebot und -größe, wie von Katti & Price (2003) auf interspezifischem Niveau für Laubsänger (*Phylloscopus*) und auf intraspezifischem Niveau für den Grünlaubsänger *Phylloscopus trochiloides* im asiatischen Überwinterungsgebiet diskutiert wurde.

Ein weiterer Ansatz könnte dabei die Untersuchung von Arten sein, die in gemischten Schwärmen auftreten

(Salewski et al. 2002a,c, 2003a). Fitnessrelevante Faktoren können bei An- bzw. Abwesenheit eines potenziellen Konkurrenten analysiert werden. Bei territorialen Arten könnte eine potenzielle Habitatabhängigkeit der Kon-dition eines Individuums ein lohnendes Thema sein. Zusätzlich muss jedoch bedacht werden, dass es keine generelle Überwinterungsstrategie gibt. Informationen zur Überwinterungsökologie von Zugvögeln sollten daher für jede einzelne Art unter den oben genannten Bedingungen kontinentweit gesammelt werden, was eine immense Aufgabe für die Zukunft darstellt.

5. Zusammenfassung

Eine der wichtigsten Fragen zur Überwinterungsökologie paläarktischer Zugvögel ist, wie diese in ihren Überwinterungsgebieten Ressourcen mit afrikanischen Arten teilen und inwieweit Konkurrenz zwischen den beiden Gruppen eine Rolle bei der Evolution rezenter Avifaunen spielt. Wir fassen die Ergebnisse eigener Untersuchungen in der Elfenbeinküste, Westafrika, zusammen. Diese beschäftigten sich mit der Frage der Habitatwahl, Mikrohabitatwahl und Ressourcennutzung von Trauerschnäpper und Fitis im Vergleich mit ökologischen ähnlichen afrikanischen Arten in den jeweiligen Gilden. Anschließend werden (1) die eigenen Ergebnisse mit denen aus früheren Untersuchungen verglichen, (2) diskutiert, ob es generelle ökologische Merkmale von Langstreckenziehern gibt, (3) die Möglichkeit des Nachweises potenzieller Konkurrenzsituationen erläutert und (4) mögliche Schlüsselthemen zu weiteren Forschungen diskutiert. Unsere Studien zeigten, dass die beiden Zugvogelarten verglichen mit afrikanischen Arten nicht generell offenere Habitate und Mikrohabitate nutzten. Sie wurden am häufigsten im strukturreichsten, dem stärksten saisonalen Wechsel unterworfenen Habitat angetroffen. Die beiden Zugvögel waren auch die einzigen Arten, die regelmäßig in allen drei untersuchten Habitattypen angetroffen wurden. Trauerschnäpper und Fitis zeigten jeweils das breiteste Spektrum an Nahrungsaufnahmetechniken und in der Regel auch –substraten im Vergleich mit afrikanischen Vertretern innerhalb ihrer Gilden. Trauerschnäpper waren intraspezifisch territorial aber interspezifische Interaktionen waren kaum zu beobachten wie auch beim Fitis, der regelmäßig in gemeinsamen Schwärmen mit der Graukappeneremomele auftrat. Ein Vergleich der Ergebnisse mit früheren Studien ergab, dass es nicht möglich ist, generelle ökologische Merkmale von Langstreckenziehern zu erkennen, da artspezifische Ansprüche an Habitat und Ressourcen bestehen und diese saisonal und räumlich wechseln können. Zugvögel scheinen aber bei der Ressourcennutzung mehr Generalisten zu sein als residente Arten. Dies könnte ihnen erlauben mit residenten Arten zu koexistieren, wobei aber unklar ist, ob Flexibilität eine Anpassung zum Überleben im Überwinterungsgebiet ist oder eine Präadaptation für die Evolution von Zugverhalten. Neuere Untersuchungen stellen jedoch die höhere Flexibilität von Zugvögeln im Vergleich mit residenten Arten in Frage. Die Lösung des scheinbaren Widerspruchs könnten unterschiedliche Ansätze sein, mit denen das Thema diskutiert wird. Mit einem ökologischen Diskussionsansatz könnten Zugvögel flexibler erscheinen als residente Arten, da sie ein breiteres Spektrum von Verhaltensweisen aufweisen, während sie un-

ter evolutiven Gesichtspunkten weniger flexibel erscheinen, wenn sie bestimmte Verhaltensweisen stereotyp unter einer Vielzahl von Bedingungen zeigen. In Bezug auf die Frage, ob Konkurrenz zwischen Zugvögeln und afrikanischen Arten eine Rolle bei der Gestaltung bestehender Vogelgemeinschaften spielt, wird diskutiert, dass weder rein zufällige Ereignisse noch Konkurrenz alleine der Schlüsselfaktor für die Evolution der bestehenden Gemeinschaften sind. In Bezug auf den seit langer Zeit stattfindenden Vogelzug, ist eine Reihe von Faktoren, inklusive interspezifischer Konkurrenz, wahrscheinlich ausschlaggebend für die Koexistenz der beiden Gruppen. Probleme bei Studien zum Verhältnis zwischen ziehenden und residenten Arten ergeben sich aus: (1) der Sichtweise, dass Zugvögel eine homogene Gruppe darstellen, obwohl unterschiedliche Arten unterschiedliche Habitate und Ressourcen nutzen, (2) ein dichotomer Ansatz, der eine rein ziehende Lebensweise von Vögeln paläarktischen Ursprungs mit einer residenten Lebensweise afrikanischer Arten vergleicht, der nicht den wirklichen Verhältnissen entspricht, da er weder die u.U. monatelange Territorialität von paläarktischen Vögeln noch den weit verbreiteten intra-afrikanischen Vogelzug berücksichtigt und (3) individuelle Fitnesskonsequenzen bedingt durch die Anwesenheit anderer Individuen kaum untersucht sind und deswegen die Bedeutung von Konkurrenz nur auf rein spekulativer Basis diskutiert werden kann. Diese Probleme müssen bei Untersuchung zur gegenseitigen Beeinflussung von ziehenden und residenten Arten berücksichtigt werden.

6. Literatur

- Aidley DJ & Wilkinson R 1987: The annual cycle of six *Acrocephalus warblers* in a Nigerian reed-bed. *Bird Study* 34: 226-234.
- Bairlein F & Henneberg H 2001: Der Weißstorch (*Ciconia ciconia*) im Oldenburger Land. Isensee, Oldenburg.
- Baumann S 2001: Observations on the coexistence of Palearctic and African Orioles *Oriolus spec.* in Zimbabwe. *Vogelwelt* 122: 67-79.
- Beals EW 1970: Birds of an *Euphorbia-Acacia* woodland in Ethiopia: habitat and seasonal changes. *J. Anim. Ecol.* 39: 277-297.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR 1990: Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Birkhäuser, Basel.
- Bell CP 2000: Process in the evolution of bird migration and pattern in avian ecology. *J. Av. Biol.* 31: 258-265.
- Bilcke G 1984: Residence and non-residence in passerines: dependence on the vegetation structure. *Ardea* 72: 223-227.
- Brosset A 1971: Territorialisme et défense du territoire chez les migrateurs paléarctiques hivernant du Gabon. *Alauda* 29: 127-131.
- Brosset A 1984: Oiseaux migrateurs européens hivernant dans la partie guinéenne du mont Nimba. *Alauda* 52: 81-101.
- Bruderer B 1994: Habitat and niche of migrant Red-backed Shrikes in Southern Africa. *J. Ornithol.* 135: 474-475.
- Bruderer B & Bruderer H 1993: Distribution and habitat preference of redbacked shrikes *Lanius collurio* in southern Africa. *Ostrich* 64: 141-147.
- Cavé AJ 1983: Purple heron survival and drought in tropical West-Africa. *Ardea* 71: 217-224.

- Cox G 1985: The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the New World. *Am. Nat.* 126: 451-474.
- Curry-Lindahl K 1981: Bird Migration in Africa. Vol. 1. Academic Press, London, New York.
- Davies NB & Green RE 1976: The development and ecological significance of feeding techniques in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). *Anim. Behav.* 24: 213-229.
- den Held JJ 1981: Population changes of the Purple Heron in relation to drought in the wintering areas. *Ardea* 69: 185-191.
- Elgood JH, Sharland RE, Ward P 1966: Palaearctic migrants in Nigeria. *Ibis* 108: 84-116.
- Elle O 2005: Einführung in die multivariate Statistik für Feldornithologen: Hauptkomponentenanalyse, Diskriminanzanalyse und Clusteranalyse. *Vogelwarte* 43: 19-38.
- Fasola M, Hafner H, Prosper J, van der Kooij H, Schogolev Iv 2000: Population changes in European herons in relation to African climate. *Ostrich* 71: 52-55.
- Foppen R & Reijnen R 1996: De Fitis *Phylloscopus trochilus* in de problemen, Afrika in het spel? *Limosa* 69: 51-56.
- Fraser W 1983: Foraging patterns of some south African flycatchers. *Ostrich* 54: 150-155.
- Fretwell SD & Lucas HLL 1972: On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- Fry CH 1992: The Moreau ecological overview. *Ibis* 134 (Suppl 1): 3-6.
- Greenberg R 1986: Competition in migrant birds in the non-breeding season. *Current Ornithol.* 3: 281-307.
- Greenberg R 1995: Insectivorous migratory birds in tropical ecosystems: the breeding currency hypothesis. *J. Avian Biol.* 26: 260-264.
- Greenberg R & Salewski V 2005: Ecological correlates of wintering social systems in new world and old world migratory passerines. In: Greenberg R & Marra PP (Hrsg) *Birds of two Worlds: the Ecology and Evolution of Migration*: 336-358. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Helbig AJ 2003: Evolution of bird migration: a phylogenetic and biogeographic perspective. In: Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E (Hrsg) *Avian Migration*: 3-20. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Herremans M 1997: Habitat segregation of male and female Red-backed Shrikes *Lanius collurio* and Lesser Grey Shrikes *Lanius minor* in the Kalahari basin, Botswana. *J. Avian Biol.* 28: 240-248.
- Herrera CM 1978: Ecological correlates of residence and non-residence in a mediterranean passerine community. *J. Anim. Ecol.* 47: 871-890.
- Hogg P, Dare PJ, Rintoul JV 1984: Palaearctic migrants in central Sudan. *Ibis* 126: 307-331.
- Hubbell SP 2001: The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Huston MA 1994: Biological diversity - the coexistence of species in changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutto RL 1990: Measuring the availability of food resources. *Stud. Av. Biol.* 13: 20-28.
- Jenni-Eiermann S 2004: Zur Physiologie von Singvögeln auf dem Zug: eine Übersicht. *Ornithol. Beob.* 101: 41-54.
- Johnson MD, Sherry TW, Strong AM, Medori A 2005: Migrants in Neotropical bird communities: an assessment of the breeding currency hypothesis. *J. Anim. Ecol.* 74: 333-341.
- Jones P 1985: The migration strategies of Palearctic passerines in West Africa. In: MacDonald A & Goriup P (Hrsg) *Migratory Birds: Problems and Prospects in Africa*: 9-21. ICBP, Cambridge.
- Jones P 1995: Migration strategies of Palaearctic passerines in Africa. *Israel J. Zool.* 41: 393-406.
- Jones P 1998: Community dynamics of arboreal insectivorous birds in African savannas in relation to seasonal rainfall patterns and habitat change. In: Newberry DM, Prins HHT, Brown ND (Hrsg) *Dynamics of tropical communities*: 421-447. Blackwell Science, London.
- Jones P, Vickery J, Holt S, Cresswell W 1996: A preliminary assessment of some factors influencing the density and distribution of Palaearctic passerine migrants wintering in the Sahel zone of West Africa. *Bird Study* 43: 73-84.
- Kanyambwa S, Schierer A, Pradel R, Lebreton JD 1990: Changes in adult annual survival rates in a western European population of the White Stork (*Ciconia ciconia*). *Ibis* 132: 27-35.
- Karr JR 1976: On the relative abundance of migrants from the north temperate zone in tropical habitats. *Wilson Bull.* 88: 433-458.
- Katti M & Price TD 2003: Latitudinal trends in body size among over-wintering leaf warblers (genus *Phylloscopus*). *Ecography* 26: 69-79.
- Kelsey MG 1989: A comparison of the song and territorial behaviour of a long-distance migrant, the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris*, in summer and winter. *Ibis* 131: 403-414.
- Lack P 1983: The movements of Palearctic landbird migrants in Tsavo East National Park, Kenya. *J. Anim. Ecol.* 52: 513-524.
- Lack P 1985: The ecology of landbirds in Tsavo East National Park, Kenya. *Scopus* 9: 2-24.
- Lack P 1986: Ecological correlates of migrants and residents in a tropical African savanna. *Ardea* 74: 111-119.
- Lack P 1987: The structure and seasonal dynamics of the bird community in Tsavo East National Park, Kenya. *Ostrich* 58: 9-23.
- Lack P 1990: Palaearctic-African systems. In: Keast E (Hrsg) *Biogeography and ecology of forest bird communities*: 345-356. Academic Publishing, The Hague.
- Leisler B 1990: Selection and use of habitat of wintering migrants. Gwinner E (Hrsg) *Bird Migration*: 156-174. Springer Verlag, Berlin.
- 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-African Ornithol. Congress*: 565-570.
- Leisler B, Heine G, Siebenrock KH 1983: Einnischung und interspezifische Territorialität überwinternder Steinschmätzer (*Oenanthe isabellina*, *O. oenanthe*, *O. pleschanke*) in Kenia. *J. Ornithol.* 124: 393-413.
- Leisler B & Winkler H 2003: Morphological consequences of migration in passerines. In: Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E (Hrsg) *Avian Migration*: 175-186. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Loria DE & Moore FR 1990: Energy demands of migration on red-eyed vireos, *Vireo olivaceus*. *Behav. Ecol.* 1: 24-35.

- Lövei GL 1989: Passerine migration between the Palaearctic and Africa. *Current Ornithol.* 6: 143-174.
- Lovette IJ & Holmes RT 1995: Foraging behavior of American redstarts in breeding and wintering habitats: implications for relative food availability. *Condor* 97: 782-791.
- MacArthur R 1972: *Geographical ecology: patterns in the distribution of species.* Harper & Row, New York.
- Magurran AE 1988: *Ecological Diversity and its Measurement.* Croom Helm, London.
- Marchant JH 1992: Recent trends in breeding populations of some common trans-Saharan migrant birds in northern Europe. *Ibis* 134 (Suppl. 1): 113-119.
- Marra P, Hobson KA, Holmes RT 1998: Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science* 282: 1884-1886.
- Martin TE & Karr JR 1990: Behavioral plasticity of foraging maneuvers of migratory warblers: multiple selection periods for niches? *Stud. Av. Biol.* 13: 353-359.
- Mettke-Hofmann C & Greenberg R 2005: Behavioral and cognitive adaptations to long-distance migration. In: Greenberg R & Marra PP (Hrsg) *Birds of two Worlds: the Ecology and Evolution of Migration:* 114-123. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Mettke-Hofmann C & Gwinner E 2004: Differential assessment of environmental information in a migratory and a nonmigratory passerine. *Anim. Behav.* 68: 1079-1086.
- Mettke-Hofmann C, Wink M, Winkler H, Leisler B 2005: Exploration of environmental changes relates to lifestyle. *Behav. Ecol.* 16: 247-254.
- Miller AH 1963: *Seasonal activity and ecology of the avifauna of an American equatorial cloud forest.* University of California Publications in Zoology 66, Berkeley.
- Mönkkönen M, Helle P, Welsh D 1992: Perspectives on Palaearctic and Nearctic bird migration; comparisons and overview of life-history and ecology of migrant passerines. *Ibis* 134 (Suppl 1): 7-13.
- Moore FR & Yong W 1991: Evidence of food-based competition among passerine migrants during stopover. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 85-90.
- Moreau RE 1972: *The Palaearctic-African bird migration systems.* Academic Press, London, New York.
- Morel G 1973: The Sahel zone as an environment for Palaearctic migrants. *Ibis* 115: 414-417.
- Morel G & Bourlière F 1962: Relations ecologiques des avifaunes sédentaire et migratrice dans une savane sahélienne du bas Sénégal. *Terre Vie* 102: 371-393.
- Morse DH 1971: The insectivorous bird as an adaptive strategy. *An. Rev. Ecol. Systematics* 2: 177-200.
- Nakazawa Y, Townsend Peterson A, Martínez-Meyer E, Navarro-Sigüenza AG 2004: Seasonal niches of Nearctic-Neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *Auk* 121: 610-618.
- Norris DR 2005: Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos* 109: 178-186.
- Peach W, Baille S, Underhill L 1991: Survival of British Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis* 133: 300-305.
- Peach WJ, Crick HQP, Marchant JH 1995: The demography of the decline in the British willow warbler population. *J. Applied Statistics* 22: 905-922.
- Pearson DJ 1972: The wintering and migration of Palaearctic passerines at Kampala, southern Uganda. *Ibis* 114: 43-60.
- Pearson DJ & Lack P 1992: Migration patterns and habitat use by passerine and near passerine migrant birds in eastern Africa. *Ibis* 134 (Suppl 1): 89-98.
- Poilecot P 1991: *Un écosystème de savanne soudanaise: le Parc Nationale de la Comoé (Côte d'Ivoire).* UNESCO, Paris.
- Porembski S 1991: Beiträge zur Pflanzenwelt des Comoé-Nationalparks (Elfenbeinküste). *Natur und Museum* 121: 61-83.
- Poulin B & Lefebvre G 1996: Dietary relationships of migrant and resident birds from humid forest in central Panama. *Auk* 113: 277-287.
- Puliam HR & Millikan GC 1982: Social organization in the nonreproductive season. *Av. Biol.* 6: 169-197.
- Rabenold KN 1978: Foraging strategies, diversity, and seasonality in bird communities of Appalachian spruce-fir forests. *Ecol. Monographs* 48: 397-424.
- Rabøl J 1987: Coexistence and competition between overwintering Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* and local warblers at Lake Naivasha, Kenya. *Ornis Scand.* 18: 101-121.
- Rabøl J 1993: Competition between overwintering Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* and local warblers in the acacia-savanna in Kenya. In: Madsen J (Hrsg) *Proc. 7th Nordic Ornithol. Congress:* 76-96. Skive.
- Rappole JH 1995: *The ecology of migrant birds: a Neotropical perspective.* Smithsonian Institution Press, Washington.
- Rappole JH & Jones P 2002: Evolution of old and new world migration systems. In: Both C & Piersma T (Hrsg) *The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle.* Proc. 3rd Conf. European Orn. Union, Groningen, August 2001. *Ardea* 90 (special issue): 525-537.
- Rappole JH & Warner DW 1980: Ecological aspects of migrant bird behavior in Veracruz, Mexico. In: Keast A & Morton ES (Hrsg) *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution and Conservation:* 353-393. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Ricklefs RE & Wikelski M 2002: The physiology/life-history nexus. *TREE* 17: 462-468.
- Saino N, Szép T, Romano M, Rubolini D, Spina F, Møller AP 2004: Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7: 21-25.
- Salewski V 1999: *Untersuchungen zur Überwinterungsökologie paläarktischer Singvögel in Westafrika unter besonderer Berücksichtigung der Wechselwirkungen zu residenten Arten.* Dissertation, W&T Verlag, Berlin.
- Salewski V 2000: Microhabitat use and feeding strategies of the Pied Flycatcher and the Willow Warbler in their West-African winter quarters compared with resident species. *Ostrich* 71: 191-193.
- Salewski V, Almasi B, Heuman A, Thoma M, Schlageter A: Agonistic behaviour of Palaearctic passerine migrants suggests interference competition. *Ostrich:* eingereicht.
- Salewski V, Bairlein F, Leisler B 2000a: Site fidelity of Palaearctic passerine migrants in the Northern Guineas savanna zone. *Vogelwarte* 40: 298-301.
- Salewski V, Bairlein F, Leisler B 2000b: Recurrence of some Palaearctic passerine species in West Africa. *Ringling & Migration* 20: 29-30.
- Salewski V, Jones P, Vickery J 2002a: Niche partitioning of Willow Warblers and resident warblers in three woodland habitats in Zimbabwe. *Av. Sci.* 2: 207-215.

- Salewski V, Falk KH, Bairlein F, Leisler B 2002b: A preliminary assessment of the habitat selection of two Palaearctic migrant passerine species in West Africa. *Ostrich* 73: 114-118.
- Salewski V, Bairlein F, Leisler B 2002c: Different wintering strategies of two Palearctic migrants in West Africa - a consequence of foraging strategies? *Ibis* 144: 85-93.
- Salewski V, Bairlein F, Leisler B 2003a: Niche partitioning of two Palearctic passerine migrants with Afrotropical residents in their West African winter quarters. *Behav. Ecol.* 14: 493-502.
- Salewski V, Falk KH, Bairlein F, Leisler B 2003b: Gambaga Flycatcher *Muscicapa gambagae*: evidence for migration in West Africa. *Bull. BOC* 123: 48-51.
- Schaub M, Kania W, Köppen U 2005: Variation of primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *J. Anim. Ecol.* 74: 656-666.
- Sherry TW 1990: When are birds dietarily specialized? Distinguishing ecological from evolutionary approaches. *Stud. Av. Biol.* 13: 337-352.
- Sinclair ARE 1978: Factors affecting the food supply and breeding season of resident birds and movements of Palaearctic migrants in a tropical savannah. *Ibis* 120: 480-497.
- Smith RJ & Moore FR 2003: Arrival fat and reproductive performance in a long-distance passerine migrant. *Oecologia* 134: 325-331.
- Stünzner-Karbe Dv 1996: Territorialität, Habitatnutzung und Furierverhalten überwinternder Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in West-Afrika. Diplomarbeit, Universität Bayreuth.
- Thiollay J-M 1992: Patterns and ecology of seasonal migrations of Ethiopian raptors in West Africa. *Proc. VII Pan-African Ornithol. Congress*: 125-136.
- Tramer EJ & Kemp TR 1980. Foraging ecology of migrants and resident warblers and vireos in the highland of Costa Rica. In: Keast A & Morton ES (Hrsg) *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution and Conservation*: 285-296. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Vande Weghe J-P 1979: The wintering and migration of Palaearctic passerines in Rwanda. *Gerfaut* 69: 29-43.
- Vickery J, Rowcliffe M, Cresswell W, Jones P, Holt S 1999: Habitat selection by Whitethroats *Sylvia communis* during spring passage in the Sahel zone of northern Nigeria. *Bird Study* 46: 348-355.
- Waide RB 1981: Interactions between resident and migrant birds in Campeche, Mexico. *Trop. Ecol.* 22: 134-154.
- Webster MS, Marra PP, Haig SM, Bensch S, Holmes RT 2002: Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *TREE* 17: 76-83.
- Wikelski M, Spinney L, Schelsky W, Scheuerlein A, Gwinner E 2003: Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 270: 2383-2388.
- Willis EO 1966: The role of migrant birds at swarms of army ants. *Living Bird* 5: 187-231.
- Willis EO 1980: Ecological roles of migratory and resident birds of Barro Colorado Island, Panama. In: Keast A & Morton ES (Hrsg) *Migrant Birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution and Conservation*: 205-225. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Winker K, Rappole JH, Ramos MH 1995: The use of movement data as an assay of habitat quality. *Oecologia* 101: 211-216.
- Winkler H, Leisler B, Bernroider G 2004: Ecological constraints on the evolution of avian brains. *J. Ornithol.* 145: 238-244.
- Winstanley D, Spencer R, Williamson K 1974: Where have all the Whitethroats gone? *Bird Study* 21: 1-14.
- Wood B 1979: Changes in numbers of over-wintering yellow wagtails *Motacilla flava* and their food supply in a West African savanna. *Ibis* 121: 228-231.