

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Der Neuntöter *Lanius collurio* im Winterquartier

Bruno Bruderer und Heidi Bruderer



BRUDERER, B. & H. BRUDERER (2008): The Red-backed Shrike *Lanius collurio* in its winter quarter. Ornithol. Beob. 105: 231–266.

This is a survey of data collected during a study in 1989/90 in the Republic of South Africa. Previously published topics are summarized, and new data presented. We show that discriminating subspecies in the non-breeding area is hardly possible, and we provide data on flight-feather moult during the non-breeding season. The species' main distribution coincides with the Savanna Biome; within this, the semi-arid parts are preferred. Densities in various habitats indicate that low scrub is preferred to taller bushes and trees, open bush to dense woodland or open grassland. Favourable areas in dry savannas allow densities of 35–65 birds/100 ha, while we found 10–30 birds/100 ha in mixed savannas; ten-times lower densities are reported from the *Burkea*-tree-savanna. Four reasons for apparent differences in the densities of ♂ and ♀ are suggested: (1) geographic segregation, (2) conspicuous behaviour of ♂, (3) different habitat preferences, (4) displacement of ♀ to suboptimal habitats. We describe the seasonal course of arrival, residence, and departure. The time budget and daily routine of some focus birds indicate that Red-backed Shrikes are not particularly stressed during their non-breeding time in South Africa. A behaviour-based analysis discriminates bush-shrikes from the *Lanius* species and other sit-and-wait hunters. Interactions occur mainly between the three *Lanius* species and the Marico Flycatcher *Melaenornis mariquensis*. Among these sit-and-wait hunters, dominance seems to depend not primarily on African or Palearctic provenience, but mainly on specific aggressiveness and size. Co-existence between the four syntopic species is facilitated by distinct niche differences.

Bruno und Heidi Bruderer, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach, E-Mail bruno.bruderer@vogelwarte.ch

Nachdem im Jahr 2006 keine Rotkopfwürger *Lanius senator* mehr in der Schweiz gebrütet haben, ist der Neuntöter *L. collurio* der letzte von ursprünglich vier in der Schweiz heimischen Würgern, der noch zu unserer Avifauna gehört. Beim Neuntöter erfolgte in den Niederungen der Schweiz wie auch im übrigen Mitteleuropa zwischen 1950 und 1980 ein Bestandseinbruch (Winkler 1999). Diese Entwicklung führte dazu, dass der Neuntöter in der

ersten Roten Liste der Schweiz (Bruderer & Thönen 1977) unter den Arten aufgeführt wurde, «die in grossen Gebieten der Schweiz seit der Jahrhundertmitte Rückgangerscheinungen zeigen». Diese Bestandsrückgänge waren einer der Gründe, die uns dazu bewogen, im Rahmen eines Weiterbildungsjahres in Südafrika eine Untersuchung durchzuführen, die zeigen sollte, ob der Neuntöter nicht nur im Brutgebiet, sondern allenfalls auch im Winterquartier mit grös-

seren Problemen konfrontiert war. Ein zweiter Grund ergab sich aus einem Vortrag von Bernd Leisler an einer Vogelzugtagung im Oktober 1988 in Tutzing (Deutschland; s. Leisler 1990). Er zeigte, dass in der Gilde der schmähterähnlichen Bodenjäger die sesshaften afrikanischen Arten den paläarktischen Gästen bei Konkurrenz-Interaktionen überlegen waren, und dass Zugvögel eher bereit waren, mit erhöhter Mobilität unregelmässig auftretende Nahrungsquellen in peripheren Habitaten zu nutzen als

afrikanische Standvögel. Dieser Hinweis auf eine relative Unterlegenheit von Gastvögeln in den afrikanischen Savannen weckte in uns die Frage, ob ein so «kämpferischer Typ» wie der Neuntöter ebenfalls als unterlegene und eher mobil-ausweichende Art auftreten würde. Daher führten wir in den Jahren 1989/90 Studien am Neuntöter im Winterquartier durch. Da die Ergebnisse dieser Studien bisher nur teilweise publiziert worden sind (Bruderer 1991a, b, 1993, 1994a, b, 2007, Bruderer & Bruderer 1993, 1994)

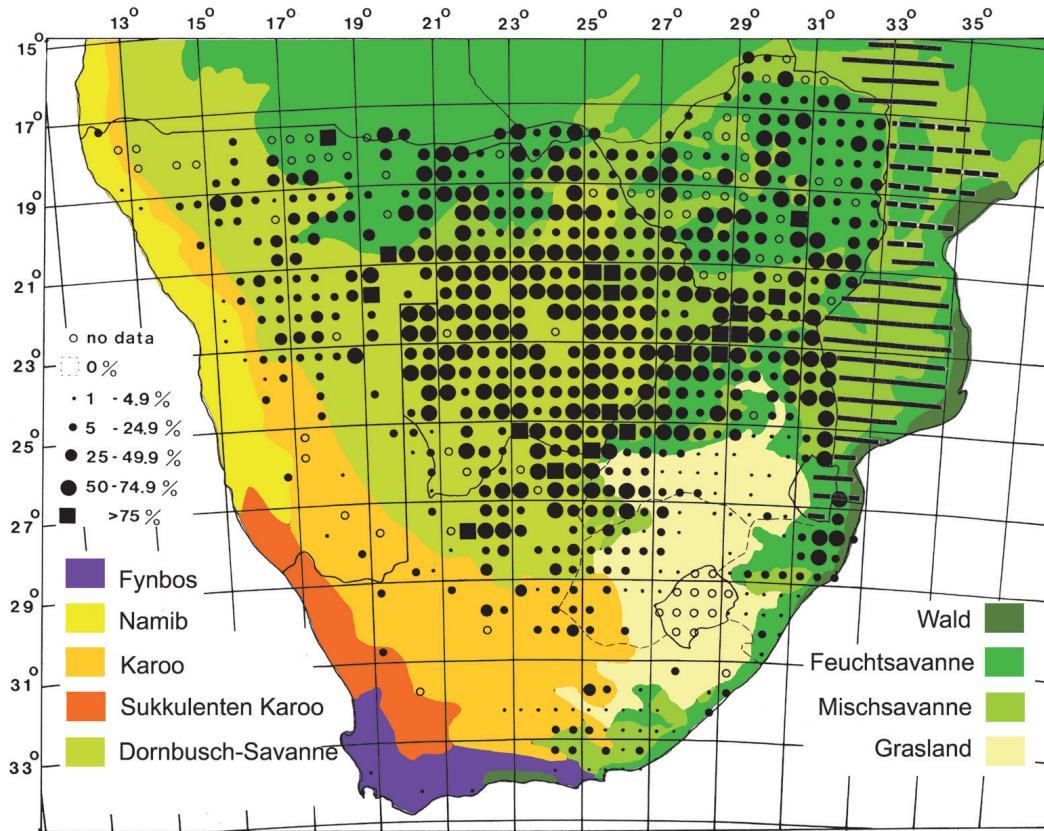


Abb. 1. Verbreitung des Neuntötters im südlichen Afrika im Vergleich zu den Biomen dieser biogeographischen Subregion. Die Signaturen zeigen die Antreffwahrscheinlichkeit im Südsommer (November bis April) aufgrund der 1991 zur Verfügung stehenden Originaldaten für die Atlaswerke im südlichen Afrika (Penry 1994, Harrison 1997). Für die Gebiete, die in diesen Werken nicht berücksichtigt wurden, ist das Vorkommen des Neuntötters mit zwei einfachen Schraffuren (häufig bzw. eher selten) aufgrund von Angaben in Hockey et al. (2005) ergänzt. – *Distribution of Red-backed Shrikes in southern Africa superimposed to a map of biomes in this biogeographical sub-region. The signatures show reporting rates in the southern summer (November to April) according to the original data available in 1991 from the southern African atlas projects (Penry 1994, Harrison 1997). For the areas not covered in these projects, the occurrence of Red-backed Shrikes is added in the form of two simple hatchings (for frequent and rather rare, respectively) according to Hockey et al. (2005).*

und im Rahmen von Populationsstudien an süddeutschen Neuntöttern erneutes Interesse an Hinweisen auf das Leben und Überleben von Neuntöttern im Winterquartier entstand (H. Jakob, W. Stauber, M. Schaub), entschlossen wir uns, unsere Ergebnisse, sowohl publizierte als auch noch unveröffentlichte, in einem Übersichtsartikel zusammenzufassen.

Wir erörtern kurz die Möglichkeit zur Unterscheidung verschiedener Unterarten des Neuntötters und schätzen aufgrund des Mauerserverlaufes, ab wann im Verlauf der Saison das Geschlecht junger Neuntöter im Feld bestimmt werden kann. Wir befassen uns mit der Verbreitung und den Habitatpräferenzen des Neuntötters im südlichen Afrika, gehen auf z.T. geschlechtsspezifische Bestandsdichten ein und verfolgen den saisonalen Verlauf von Einzug und Wegzug. Der Tagesverlauf einzelner Neuntöter zeigt, dass sie relativ wenig Zeit für ihre Nahrungsbeschaffung brauchen. Auch Angaben zu Habitat- und Nischenaufteilung sowie zu Konkurrenz und Konkurrenzvermeidung liefern Hinweise, dass die Lebenssituation dieser Gäste im südlichen Afrika nicht sehr angespannt ist. Fragestellungen und Methodik werden innerhalb der einzelnen Kapitel skizziert.

1. Lassen sich Unterarten unterscheiden?

Aufgrund einer Publikation von Clancey (1973) stellten wir uns die Frage, ob allenfalls auch im Feld verschiedene Unterarten des Neuntötters unterscheidbar wären, um vielleicht Unterschiede in ihrer regionalen Verteilung oder in ihren typischen Habitatpräferenzen festzustellen.

Clancey (1973) unterschied die drei Unterarten *L. c. collurio* (aus Europa), *L. c. pallidifrons* (aus dem westlichen Sibirien) und *L. c. kobylini* (vor allem aus Transkaukasien, von der Krim bis Nordiran). Anhand der Sammlungen verschiedener Museen im südlichen Afrika studierte er etwa 200 Bälge von ♂ aus verschiedenen Gebieten und kam zum Schluss, dass in der beschränkten Stichprobe die Unterarten *pallidifrons* mit durchschnittlich 39 %, *collurio* mit 35 % und *kobylini* mit 26 % vertreten waren. Prozentual schien *pallidifrons* im trocke-

nen Inneren des Subkontinentes etwas häufiger als die anderen beiden Unterarten (53 % von total 17 Individuen aus Botswana). Über *kobylini* schrieb Clancey (1973), dass diese Unterart einerseits im nördlichen Namibia häufiger als die anderen beiden Unterarten sei (6 von 9 Bälgen), andererseits aber auch im Osten Simbabwe und in Mosambik bis hinunter nach Natal überwiege. Noch im Jahre 2005 übernahm Parker (2005) von Clancey (1973) die Annahme, dass die Mehrheit der in Mosambik überwinterten Neuntöter der Unterart *kobylini* angehören. Glutz von Blotzheim & Bauer (1993) halten demgegenüber fest, dass die von verschiedenen Autoren angegebenen Merkmale zwar für einen Teil der jeweiligen Populationsgruppen kennzeichnend sein mögen, dass aber die individuelle Variation auf engem Raum, allenfalls verbunden mit mosaikartiger geographischer Variation, so ausgeprägt sei, dass eine formelle Unterteilung in Subspezies wenig sinnvoll erscheine.

Da wir zur Zeit unserer Arbeit in Südafrika (1989/90) die Beurteilung von Glutz von Blotzheim & Bauer (1993) noch nicht kannten, beschlossen wir damals, das Material des Transvaal Museums und des Durban Museums in ähnlicher Weise zu studieren wie es Clancey (1973) getan hatte. Wir hatten 197 Bälge zur Verfügung. Darunter waren 87 adulte ♂, die wir gemäss den zum Teil nicht ganz kongruenten Beschreibungen von Hartert (1910), Johansen (1944), Vaurie (1959), Clancey (1973), Irwin (1981) und Panow (1983, 1996) entlang eines Gradienten einzuordnen versuchten. Der angenommene Gradient reicht von eher kleineren und intensiv gefärbten Individuen (wie z.B. *kobylini*) über die intermediäre Nominatform zu tendenziell grösseren und blässeren Vögeln mit einer Vergrösserung des weissen Bereichs auf der Stirn (bei *pallidifrons*; Panow 1983, 1996). Andere Autoren bezeichnen das Braun der Oberseite bei *kobylini* als dunkler, stärker kastanienbraun (Clancey 1973), oder dumpfer, zuweilen dunkler (Vaurie 1959, Irwin 1981). Das Grau von Kopf und Nacken wird bei *kobylini* meist als weiter ausgedehnt beschrieben; die Farbe wird von Clancey (1973) als dunkler und blauer, von anderen Autoren aber als blässer bezeichnet (Vaurie 1959, Irwin 1981). Nach

Hartert (1910) verändert sich die Rückenfarbe bei der Nominatform im Lauf der Brutzeit von kastanienbraun bis zu hell rotbraun. Die Unterseite weist bei der Nominatform in der Regel einen rötlichen Schimmer auf (Hartert 1910), während sie bei *pallidifrons* dunkler braunrosa sein soll (Svensson 1984).

Unsere Erfahrung mit diesem Material ergab, dass viele Individuen mit Merkmalen der einen Unterart auch Merkmale zeigten, die als typisch für eine andere Unterart genannt werden. Die Einordnung der einzelnen Bälge entlang des angenommenen Gradienten war deshalb sehr schwierig und oft arbiträr. Ausserdem wurde die Färbung der Neuntöter im Saisonverlauf, d.h. mit fortschreitender Mauser, intensiver bzw. dunkler. Dies könnte dazu führen, dass der «*kobylini*-Typ» in der zweiten Hälfte der Überwinterungszeit scheinbar häufiger wird, was sich auch in der Tabelle von Clancy (1973) andeutet. Wir kamen deshalb zum Schluss, dass eine Unterscheidung von Neuntöter-Unterarten im südlichen Afrika anhand von Museumsbälgen nur in Extremfällen und im Feld gar nicht möglich ist, was sich mit dem Verdikt von Glutz von Blotzheim & Bauer (1993) bezüglich Unterscheidung von Unterarten im Brutgebiet deckt.

2. Mauserverlauf und Geschlechtsbestimmung

Mauserdaten von 11 Fänglingen und insgesamt 302 Bälgen aus drei Museen (Transvaal Museum in Pretoria, Durban Museum und Natural History Museum in Tring/Grossbritannien) ermöglichten es, den Verlauf der Mauser im Winterquartier aufzuzeigen (Abb. 2 und Bruderer 2007).

Wir verwendeten die folgenden, einfach erkennbaren Mauserklassen:

- 0 alle Flugfedern alt (keine aktive Mauser)
- 1 zentrale Steuerfedern fehlend oder wachsen neu
- 2 Handschwingen (HS) 1–2 wachsend oder neu
- 3 HS 3–5 wachsend oder neu
- 4 HS 6–8 wachsend oder neu
- 5 HS 9–10 wachsend oder neu
- 6 alle Flugfedern neu, aber unvermauserte oder wachsende Körperfedern vorhanden
- 7 alle Federn neu

Nur 5 Bälge stammten aus dem Oktober, und nur ein Vogel vom 31. Oktober zeigte erste Anzeichen von Flugfeder-Mauser. Die Mauser des Fluggefieders scheint kurz nach der Ankunft (vor allem im November und Anfang Dezem-

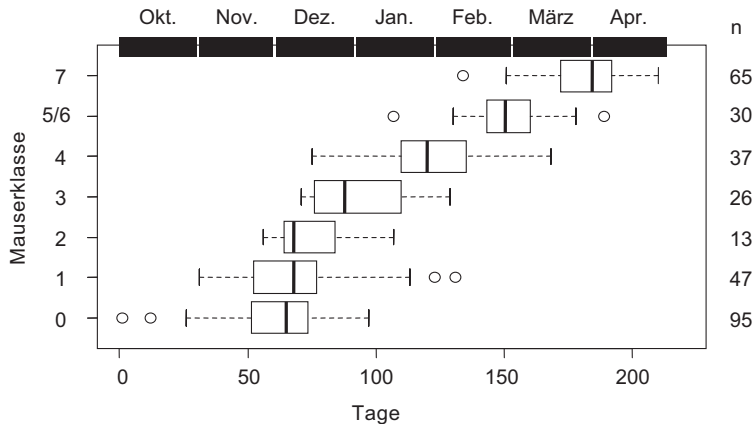


Abb. 2. Saisonale Verteilung der Mauserklassen von 313 Neuntörtern (hauptsächlich Museumsbälge, einschliesslich Individuen vor und nach der Mauser) von Oktober bis April (Tag 1 = 1. Oktober). Dargestellt sind für jede Klasse der Median (fetter Vertikalstrich), die Quartile (Kästchen), die 95 %-Grenzen (gestrichelte Linien) und Extremwerte (Kreise; nach Bruderer 2007). – Seasonal distribution of moult scores from 313 Red-backed Shrikes (mainly museum skins, including individuals before and after active moult) from October to April (day 1 = 1st October). The median (dark vertical bar), quartiles (boxes), 95 % limits (dashed lines) and outliers (circles) are shown (according to Bruderer 2007).

ber) zu beginnen. So hatten 50 % der Sammlungsvögel bis zum 7. Dezember und 75 % vor Mitte Dezember mit der Mauser begonnen. Die letzten Bälge ohne Anzeichen von Mauser des Fluggefieders stammen aus den ersten Januartagen. 50 % der Vögel hatten am 27. Februar das letzte Mauserstadium erreicht, am 8. März waren es 75 %. Die Zeitpunkte, an denen 50 % der Population das erste bzw. letzte Mauserstadium erreicht hatten, liegen also etwa 82 Tage auseinander. Nimmt man als Ende der Mauser den Zeitpunkt, an dem 75 % das letzte Stadium aktiver Mauser erreicht hatten, ergibt sich eine individuelle Mauserdauer von 91 Tagen. Wir schätzen deshalb die individuelle Mauserdauer auf 80–90 Tage. Die Gesamtdauer der Mauser in der Überwinterungspopulation reicht von Anfang November bis Anfang April und umfasst damit etwa 5 Monate. Die Mehrheit der Vögel mausert zwischen Mitte November und Mitte März und damit innerhalb von 4 Monaten. Es zeigte sich kein Unterschied im Mauserverlauf von ♂ und ♀ und nur eine statistisch nicht signifikante Tendenz zu früherem Mauserbeginn bei Altvögeln im Vergleich zu Jungen (mit sehr geringer Stichprobengröße). Aufgrund des Mauserverlaufs wird die Geschlechtsbestimmung bei Jungvögeln im Feld für 50 % der Tiere gegen Ende Januar möglich, für fast alle vor Mitte Februar.

3. Savannen als Hauptlebensraum

3.1. Neuntöter-Verbreitung in verschiedenen Biomen

Noch vor dem Erscheinen des «Bird Atlas of Botswana» (Penry 1994) und des «Atlas of Southern African Birds» (Harrison et al. 1997) konnten wir die für diese Projekte gesammelten Neuntöter-Daten auswerten und verglichen die daraus resultierende Verbreitungskarte für das Gebiet südlich des Kunene und des Sambesi mit entsprechenden Vegetationskarten (Bruderer & Bruderer 1993). Die Information im «Atlas of Southern African Birds» bezieht sich auf das Vorkommen innerhalb eines angenäherten Quadrates von $\frac{1}{4}$ Grad Seitenlänge und gibt den Prozentsatz der Positivmeldungen an den insgesamt verfügbaren Meldekarten aus diesem

Quadrat. Diese Antreffwahrscheinlichkeit wird in den Atlanten als «reporting rate» bezeichnet, was wir hier mit «Melderate» übersetzen. In den besten Quadraten betrug die Melderate in den Monaten November bis April über 75 %. In den später erschienenen Atlaswerken (Penry 1994, Harrison et al. 1997, Parker 1999, 2005) sind die Melderaten jeweils für das ganze Jahr angegeben und deshalb deutlich niedriger als die von uns berücksichtigten Daten aus dem Südsommer, der Überwinterungszeit des Neuntöters.

Für einen ersten Grobvergleich zwischen Vegetation und Verbreitung des Neuntöters zogen wir die von Rutherford & Westfall (1986) definierten «Biome» heran. Gute Definitionen und Bildbeispiele zu diesen Biomen finden sich in Harrison et al. (1997). Das Vorkommen unserer Art deckt sich weitgehend mit dem Savannen-Biom (Abb. 1, S. 232). Höchste Melderaten stammen aus Botswana und den benachbarten Gebieten im Süden Simbabwe, im Norden der Republik Südafrika sowie aus dem angrenzenden Süden von Mosambik (Parker 1999, Hockey et al. 2005). Die Melderaten nehmen in den extrem ariden Gebieten im Westen und Südwesten, aber auch in den feuchteren Savannen im Norden und Nordosten stark ab. Die dichten Buschsavannen im küstennahen Südosten zeigen ebenfalls relativ niedrige Melderaten. Ganz deutlich wird die Abnahme, wenn man vom Savannenrand in die Biome des Graslands und in die Nama-Karoo (Halbwüste) hinaus geht. Die Biome des Fynbos (Kapvegetation), der Sukkulente-Karoo (Halbwüste mit Sukkulente im Namaqualand) und der Wüste (Namib) werden kaum aufgesucht.

3.2. Habitatpräferenz innerhalb von Südafrika

Eine feinere Einteilung der Vegetationstypen innerhalb der Republik Südafrika erlaubte es, die Präferenzen des Neuntöters für einzelne Habitats aufzuzeigen. Dazu wählten wir aus den von Acocks (1988) beschriebenen 70 Veld-Typen die für den Neuntöter relevanten aus und kombinierten zur Vereinfachung strukturell sehr ähnliche Typen (Bruderer & Bruderer 1993). Die Analyse dieser verbleibenden 20 Vegetationseinheiten zeigte, dass die Kalahari-

Dornbuschsavanne in diesem beschränkten Gebiet mit 217 Quadraten die grösste Fläche einnimmt und dass gegen 60 % dieser Quadrate im Südsommer hohe Neuntöter-Melderaten von über 25 % zeigen. Die Mischsavanne («Mixed Bushveld») umfasst 62 Quadrate, darunter ebenfalls etwa 60 % mit hohen Melderaten. Die höchsten Anteile an Quadraten mit hohen Melderaten (je etwa 80 %) zeigen die relativ kleinflächigen Vegetationstypen des «Arid Lowveld» und des «Mopane Veld», die vor allem im Limpopo-Becken und im Krüger-Nationalpark vorkommen und in der Struktur oft der Kalahari-Dornbuschsavanne ähneln. Auch das sehr kleinflächige «Zululand Thornveld» zeigt in 80 % der Fläche hohe Melderaten und bestätigt das Bild von locker verteilten Dornbüschen als Optimalhabitat. Ein Sonderfall ist das in der Regel zu dicht bewachsene «Valley Bushveld»

der Flusstäler im Südosten, wo es nur niedrige Melderaten gibt. Da neben den dicht bewachsenen Teilen aber immer wieder offenere, locker mit Dornbüschen bestandene Flächen vorhanden sind, weisen 89 % der Quadrate Neuntöter-Beobachtungen auf. Je spärlicher die Buschvegetation in den regenarmen Gebieten und je höher und dichter die Baumbestände (bzw. Buschdickichte) in den regenreichen Gebieten, desto weniger werden diese von Neuntörern besiedelt. Insgesamt scheint für die Nutzung eher die Struktur der Vegetation – eine nicht zu dicht bewachsene Buschsavanne – als deren artmässige Zusammensetzung ausschlaggebend.

3.3. Das Savannen-Biom

Als Savannen gelten grossflächige, tropische Pflanzenassoziationen mit einem in der Regen-

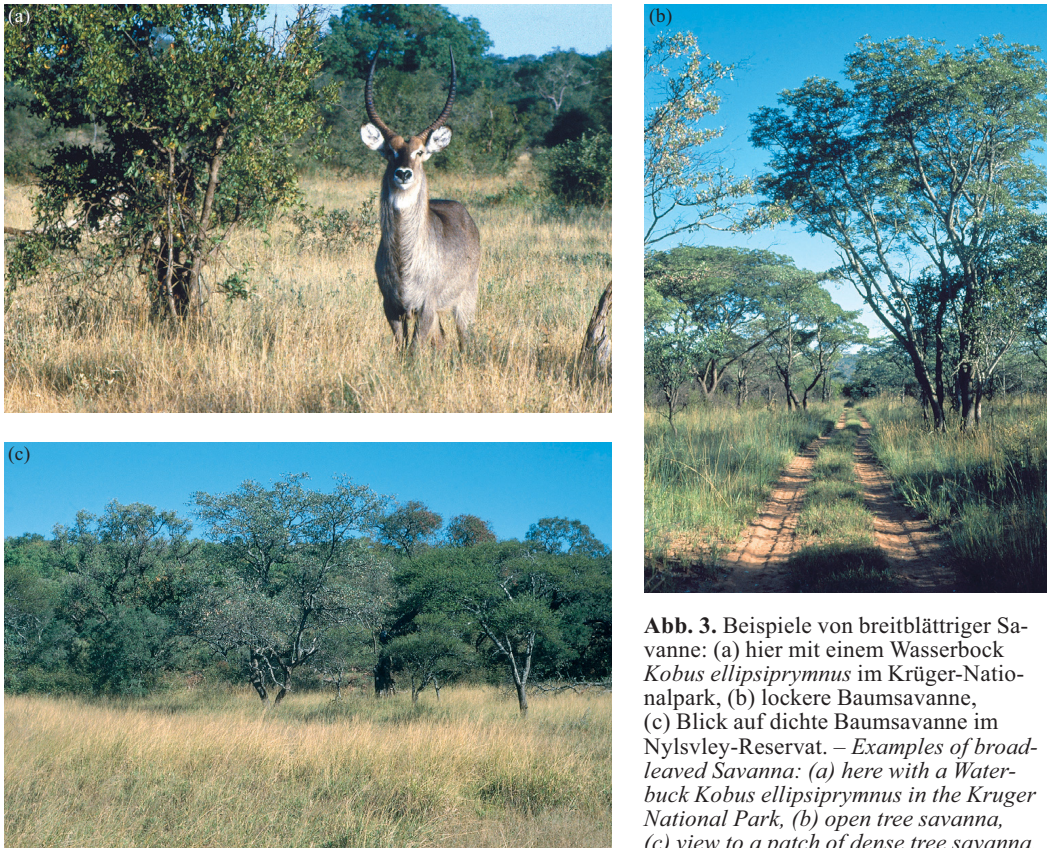


Abb. 3. Beispiele von breitblättriger Savanne: (a) hier mit einem Wasserbock *Kobus ellipsiprymnus* im Krüger-Nationalpark, (b) lockere Baumsavanne, (c) Blick auf dichte Baumsavanne im Nylsvley-Reservat. – *Examples of broad-leaved Savanna: (a) here with a Waterbuck *Kobus ellipsiprymnus* in the Kruger National Park, (b) open tree savanna, (c) view to a patch of dense tree savanna.*

zeit mehr oder weniger kontinuierlichen, grasdominierten Bodenbewuchs und in der Trockenzeit meist laubwerfenden Büschen und/oder Bäumen mit einem Deckungsgrad von wenigen Prozent bis zu annähernd waldähnlichem Kronenschluss. Das Gleichgewicht zwischen Gräsern und Holzvegetation wird primär durch die Regenmenge und die Wasserretention im Boden bestimmt. Durchlässiger Boden mit Wasseransammlungen in der Tiefe begünstigt die Holzpflanzen, während periodisch auftretendes oberflächennahes Wasser den Gräsern zugute kommt. Der andere wichtige Faktor ist das Feuer, das die Ausbreitung der Holzpflanzen begrenzt. Im östlichen Hochland Südafrikas sind die tropischen Holzpflanzen südlich von 25°30' zusätzlich durch niedrige Wintertemperaturen benachteiligt.

Die Vielfalt der Savannen (vgl. Acocks 1988) hat zu verschiedenen Unterteilungen geführt. Im einfachsten Fall sind dies Feuchtsavannen mit vorwiegend breitblättriger und hoher Holzvegetation sowie Trockensavannen mit oft buschartiger Holzvegetation, dominiert

von Akazien oder Mopane (Huntley 1982). In der Regel weisen die Trockensavannen höhere Neuntöter-Dichten auf als die Feuchtsavannen (Bruderer & Bruderer 1993).

Die grösste Fläche unter den Trockensavannen-Gebieten nimmt die Kalahari ein. Im Norden dominieren Bäume der Gattungen *Acacia*, *Terminalia* und *Combretum* sowie dornige Akazien-Büsche. In der zentralen Kalahari werden die Bäume langsam durch Büsche ersetzt, die weiter im Süden zunehmend lockerer in den Kalahari-Sanden stehen. Bedeutende Ausläufer der Trockensavannen liegen in den Flussebenen von Limpopo und Sambesi, in den Tiefebenebenen im Nordosten von Südafrika (Krüger-Nationalpark) und im angrenzenden Mosambik. Auch in diesen Trockensavannen gibt es viele Akazien; die dominierende Holzpflanze ist aber in vielen Gebieten *Colophospermum mopane*. Dichte Bestände lassen oft nur wenige andere Pflanzen aufkommen und sind deshalb, aber auch wegen ätherischer Öle in ihren Blättern, für viele Tiere weniger attraktiv als die eiweissreichen Akazien. Im Zentrum Simbabwe



Abb. 4. (a) Üppige Akaziensavanne vom Typ Kalahari-Dornbuschsavanne mit Spiessböcken *Oryx gazella* im Reservat Langjaan (Nordprovinz, Südafrika), (b) Termitarien in der Schwemmläche des Nylsvley-Reservats, (c) Temperaturmessung mit Messfühler in einem ausgestopften Neuntöter an der Sonne und beim weissen Stoffband im Schatten des Busches. – (a) Lush *Acacia* savanna (type of the Kalahari-Thornveld) with Gemsboks *Oryx gazella* in the Provincial Nature Reserve Langjaan, (b) termitaria in the plain of the Nylsvley Reserve, (c) temperature measurements with a probe in a stuffed Red-backed Shrike, and another one next to the white ribbon in the shade of the bush.

und in weiten Teilen des mittleren Mosambik dominieren beinahe waldartige Feuchtsavannen (Miombo), die von *Brachystegia*-Arten dominiert werden. Grosse Feuchtsavannengebiete breiten sich nördlich der Täler von Kunene, Okavango und Sambesi aus. Einer der vielfältigsten Savannen-Typen ist die Mischsavanne (Mixed Woodland oder Bushveld), die ein Mosaik aus Elementen der Feucht- und Trockensavannen darstellt. Wichtige Gebiete davon liegen südlich des Limpopo-Beckens (innerhalb der Nordprovinz Südafrikas) sowie am Nord- und Ostrand der Kalahari und am Südrand des Sambesi-Beckens, mit Ausläufern ins nördliche und südliche Mosambik und der Küste entlang südwärts bis nach KwaZulu-Natal.

4. Bestandsdichten in verschiedenen Habitaten

4.1. Untersuchungsgebiet und Methoden

Dank der Mischung von Feucht- und Trockensavannen auf lokaler und regionaler Ebene innerhalb der Nordprovinz Südafrikas (etwa 28 bis 32° E und 22 bis 26° S) konnten wir Bestandsdichten in Gebieten mit unterschiedlichem Bewuchs vergleichen. Im Januar 1990 besuchten wir die weit verstreuten, in Abb. 5 mit Kreisen markierten Punkte in den beiden Hauptvegetationstypen. Im November und Dezember 1989 sowie im Februar und März 1990 arbeiteten wir vor allem in den Mischsavannen des Nylsvley-Reservates und seiner Umgebung (schwarzer Punkt in Abb. 5, insgesamt etwa 2000 ha). Unsere Basis befand sich 25 km östlich der Ortschaft Nylstroom in der Schwemmebene (= Vley) des Flüsschens Nyl, das in der Regenzeit zu einem ansehnlichen Fluss anwachsen und grosse Teile der Ebene überschwemmen kann. Während unserer Anwesenheit kam es aber zu keinen nennenswerten Überschwemmungen.

Transecte mit zwei Beobachtern, die vom langsam fahrenden VW-Bus aus je einen Streifen von 50 m beidseits der Fahrstrecke beobachteten, wurden bei dichter Vegetation ergänzt durch Transecte zu Fuss beidseits der Fahrstrecke und Zählstreifen von 25 m beidseits der Grundlinie. In ausgewählten Gebie-

ten wurden Flächentaxierungen durchgeführt (Bruderer & Bruderer 1994). In einem Gebiet mit eher lockerer Vegetation und vollständig bekanntem Neuntöter-Bestand verglichen wir die Entdeckungswahrscheinlichkeit auf Transectfahrten mit dem effektiven Bestand. Für Neuntöter, deren Territorien mit einem hohen Anteil innerhalb des Zählstreifens von 50 m links und rechts des Fahrweges lagen, schätzten wir die Entdeckungswahrscheinlichkeit in der Hauptaktivitätszeit (Morgendämmerung bis gegen 10 Uhr) für ♂ auf etwa 60 % und für die kryptischer gefärbten und weniger auffällig ansitzenden ♀ auf etwa 40 %. Bei Flächentaxierungen mit zwei parallel zueinander, im Abstand von 50–75 m schreitenden Beobachtern war die Entdeckungswahrscheinlichkeit höher. Bei Einzel-Transecten in unbekanntem Gebiet mit hoher Vegetationsdichte dürfte sie jedoch geringer sein.

4.2. Trocken- und Feuchtsavannen im Nord-Transvaal

Die westlichen zwei Drittel der Nordprovinz Südafrikas gehören nach Acocks (1988) zum Vegetationstyp des «Mixed Bushveld», das wir hier als Mischsavanne bezeichnen, das östliche Drittel zum «Lowveld», das zu einem grossen Teil im Krüger-Nationalpark liegt (Abb. 5). Diese beiden Hauptgebiete sind getrennt durch einen Gebirgszug, das sogenannte «Escarpment» (Tarboton et al. 1987). Die beiden Vegetationsgebiete enthalten ein Mosaik verschiedener Vegetationstypen und erlauben es deshalb, Neuntöter-Dichten in Teilgebieten mit klimatisch ähnlichen Bedingungen, aber divergierender Vegetation zu vergleichen.

Tarboton (1980) unterscheidet zwei Typen von Savannen im Nord-Transvaal: (a) die breitblättrigen Savannen mit hohem Baumanteil und einem Unterwuchs aus sogenannten sauren Gräsern mit eher geringem Nährstoffgehalt und (b) die klein- oder schmalblättrigen Savannen, die von eiweissreichen Akazien (oft in Buschform) dominiert werden und einen Unterwuchs aus sogenannten süßen Gräsern haben. Obwohl die beiden Vegetationstypen zum Teil im gleichen Klimagebiet liegen, zeigen die kleinblättrigen, nährstoffreichen Akazienge-

meinschaften eine Affinität zu den wildreichen Trockensavannen, während die breitblättrigen Baumsavannen eher den Feuchtsavannen ähneln, die nicht von grossen Wildherden frequentiert werden.

Das Nylsvley-Gebiet trägt auf leicht erhöhten Teilen des Reliefs mit steinig-sandigen und damit wasserdurchlässigen Böden breitblättrige Savanne, in der Büsche und Bäume wie *Ochna pulchra*, *Terminalia sericea* und *Burkea africana* gegenüber den spärlich wachsenden sauren

Gräsern begünstigt sind (Abb. 3, S. 236). Die nährstoffreichen Lehmböden im Schwemmland der Ebene tragen dagegen einen reichen Bewuchs an süssen Gräsern, die von verschiedensten Pflanzenfressern intensiv genutzt werden (Abb. 4a, S. 237). Wo Termiten den Boden aufgelockert haben, können vielfältige Buschgruppen aufkommen (Abb. 4b), in denen sich Flötenwürger *Laniarius ferrugineus* und Rotbauchwürger *L. atrococcineus* gerne aufhalten.

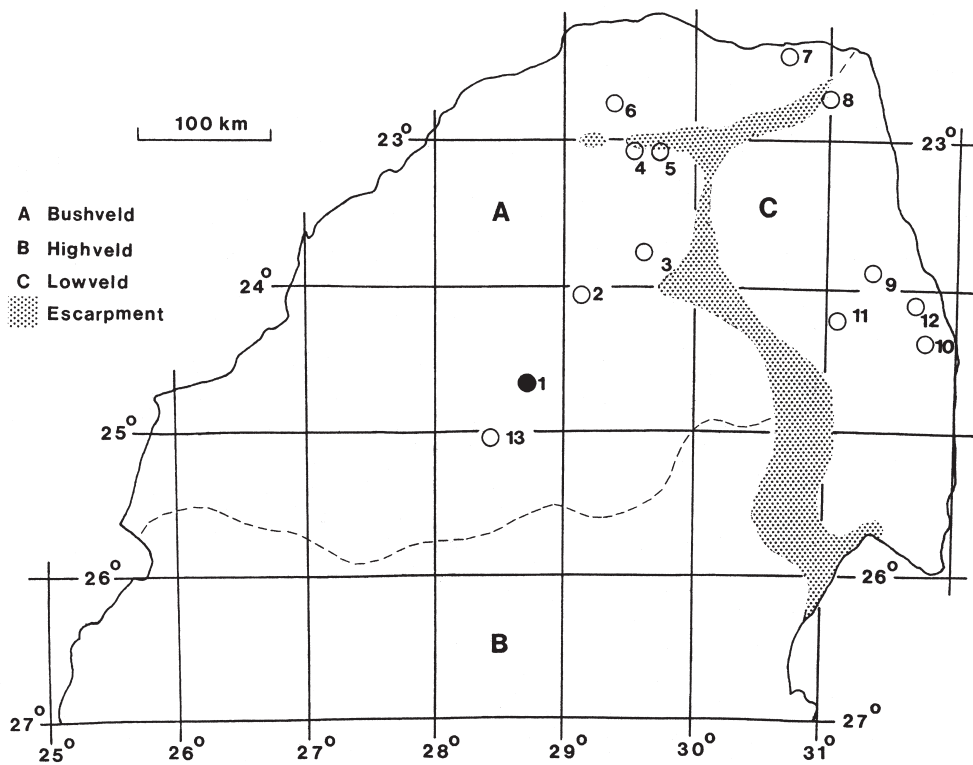


Abb. 5. Untersuchungsgebiete in der Nordprovinz von Südafrika: (1) Nylsvley-Gebiet (Hauptuntersuchungsgebiet, schwarzer Punkt), (2) Provinz-Naturschutzgebiet Percy Five, (3) Luftwaffen-Reservat Corbadraai (früher Farm Ruigedraai), (4) Kraanspoort (Strasse am Südrand der Soutpansberge), (5) Venda/Dzanani 2 (Strasse am Südrand der Soutpansberge), (6) Provinz-Naturschutzgebiet Langjaan, (7) Malonga-Ebene, (8) Punda Maria, (9) Phalaborwa-Letaba, (10) Satara, (11) privates Naturschutzgebiet Klaserie, (12) südlich des Camps Olifants, (13) Farm Vaalbosch. Grenzen zwischen den geografischen Regionen Bushveld (A), Highveld (B) und Lowveld (C) sind gestrichelt, das Randgebirge ist gerastert. – Study areas in the Northern Province of South Africa: (1) Nylsvley area (main study area; black point), (2) Provincial Nature Reserve Percy Five, (3) Air force Reserve Corbadraai (former farm Ruigedraai), (4) Kraanspoort (road at southern edge of Soutpansberg), (5) Venda/Dzanani 2 (road at the southern edge of Soutpansberg), (6) Provincial Nature Reserve Langjaan, (7) Malongavlake, (8) Punda Maria, (9) Phalaborwa-Letaba, (10) Satara, (11) private Nature Reserve Klaserie, (12) south of the camp Olifants, (13) farm Vaalbosch. Boundaries between the geographical regions Bushveld (A), Highveld (B), and Lowveld (C) are dashed; the escarpment is shaded.



Abb. 6. Porträts von 12 der in Abb. 13 (S. 259) einbezogenen Arten; die übrigen Arten sind in Abb. 7 (S. 245) berücksichtigt. (1) Scheeballwürger *Dryoscopus cubla*, (2) Graukopfwürger *Malaconotus blanchoti*, (3) Brillenwürger *Prionops plumatus*, (4) Brubru *Nilaus afer*, (5) Senegaltschagra *Tchagra senegala*, (6) Orangewürger *Malaconotus sulfurepectus*, (7) Weissstichelwürger *Eurocephalus anguitimens*, (8) Flötenwürger *Laniarius ferrugineus*, (9) Damaratschagra *Tchagra australis*, (10) Rotbauchwürger *Laniarius atrococcineus*, (11) Elsterwürger *Corvinella melanoleuca*, (12) Neuntöter *Lanius collurio*. Alle Aufnahmen von B. Bruderer, ausser die Nummern 1 (H. Chittenden), 4 (T. Harris), 6 (Transvaal Museum) und 9 (A. Kemp).



– Portraits of 12 of the considered species in Fig. 13 (p. 259); for the remaining species see Fig. 7 (p. 245). (1) Black-backed Puffback *Dryoscopus cubla*, (2) Grey-headed Bush-shrike *Malaconotus blanchoti*, (3) White Helmet-shrike *Prionops plumatus*, (4) Brubru *Nilaus afer*, (5) Black-crowned Tchagra *Tchagra senegala*, (6) Sulphur-breasted Bush-shrike *Malaconotus sulfureopectus*, (7) Southern White-crowned Shrike *Eurocephalus anguitemens*, (8) Southern Boubou *Laniarius ferrugineus*, (9) Brown-headed Tchagra *Tchagra australis*, (10) Crimson-breasted Gonolek *Laniarius atrococcineus*, (11) Magpie Shrike *Corvinella melanoleuca*, (12) Red-backed Shrike *Lanius collurio*.

4.3. Vorzugshabitat des Neuntöters

Eine Analyse der Habitatpräferenzen des Neuntöters im Nicht-Brutgebiet (Bruderer & Bruderer 1994) ergab: Niedriger Busch von 1–3 m Höhe wird höheren Büschen und Bäumen vorgezogen. Offene Buschlandschaft mit 10–50 % Deckungsgrad wird dichterem Bewuchs und offenem Grasland vorgezogen. Auch bei der Gras- und Krautschicht wird eine mittlere Dichte von 50–80 % gegenüber sehr lockerem Bewuchs oder vollständiger Deckung bevorzugt; niedriges Gras (< 50 cm) wird hohem Gras vorgezogen. Herremans (1997a) hielt aufgrund einer detaillierten statistischen Analyse von Daten aus Botswana fest, dass Neuntöter hohes Gras (> 1 m) und hohe Bäume (> 14 m) meiden, während sie Büsche bis zu 3,5 m akzeptieren. Flächen mit kurzem Gras (< 25 cm) und einem Deckungsgrad von 20–60 % (bei ♀ noch höher) werden bevorzugt. Die Dichte der ♀ war erhöht in Gebieten, in denen mittelhohe Büsche (1–3,5 m) 20–60 % Deckung erreichten, während ♂ niedrige Büsche (< 1 m) mit 10–60 % Deckung bevorzugten.

4.4. Neuntöter-Dichten

Tarboton (1980) fand in der breitblättrigen Savanne des Nylsvley-Reservates 2,7 Neuntöter/100 ha *Burkea*-Baumsavanne; in den Akaziensavannen waren es durchschnittlich 19 Vögel/100 ha. Als Durchschnittswert für die Dornbuschsavannen (d.h. für das Optimalhabitat in Botswana) werden 5–15 Vögel/10 ha angegeben (Herremans 1997b, Hockey 2005). Ausnahmsweise (in einem Dickicht an einem Wasserlauf) fand Herremans (1993) 23 Vögel/10 ha, in lokalen Kleinflächen sogar 2–8 Vögel/ha. Zu beachten ist, dass Herremans (1993) den Ruf des Perlkauzes *Glaucidium perlatum* verwendete, um die Entdeckungswahrscheinlichkeit zu erhöhen.

Unsere Aufnahmen im und um das Nylsvley-Reservat beschränkten sich auf Flächen mit locker verteilten Büschen und wenig Bäumen, wir mieden also die typische *Burkea*-Savanne. In den Flächen mit Akazien- und Mischsavannen stellten wir mit mehrfachen Streifentaxierungen Neuntöter-Dichten zwischen 7 und 25 Vö-

geln/100 ha fest, was den Angaben von Tarboton (1980) für die offene Akaziensavanne entspricht. In Mischsavannen, in denen wir den gesamten Neuntöter-Bestand zu kennen glaubten, erreichte die Dichte bis zu 40 Vögel/100 ha.

Ausserhalb des Nylsvley-Gebietes fanden wir (gemäss Tab. 1) die niedrigste Dichte (< 5 Neuntöter/100 ha) in einem Reservat mit ausgeprägt breitblättriger Savanne mit Unterwuchs aus sauren Gräsern auf erhöhtem Relief (Nr. 2 in Abb. 5, S. 239). Die übrigen Gebiete in der Mischsavanne westlich des Randgebirges (Nr. 4, 5 und 13) zeigten ähnliche Dichten wie im Nylsvley-Reservat (10–30 Vögel/100 ha). Nr. 3 war ein Reservat (Ruigedraai), in dem wir niedrigen, breitblättrigen Busch auf einem Hügel, am Hügelfuss und in der Ebene vergleichen konnten. Dieser Vergleich zeigte 20 Vögel/100 ha auf dem Hügel, 35 am Hügelfuss, und 65 in der Ebene. Die beiden Gebiete Nr. 6 und 7 liegen in den Trockensavannen des Limpopo-Beckens, mit Neuntöter-Dichten von 50–65 Vögeln/100 ha. Insgesamt ergeben sich für die Mischsavanne auf erhöhtem Relief Dichten von 10–30 Vögeln/100 ha, in den Schwemmebenen solche von 35–65 Vögeln/100 ha.

Im Lowveld wurden (mit intensiven Beobachtungen und deshalb hoher Entdeckungswahrscheinlichkeit) die höchsten Dichten (120–150 Neuntöter auf 100 ha) in den Trockensavannen nahe den Lagern Satara und Olifants (Nr. 10 und 12) festgestellt. Sehr hohe Werte ergaben sich auch auf kleinen Lichtungen innerhalb von dichter Baumvegetation (Nr. 8 und 11), wo auf mehreren Kleinflächen von < 1 ha z.T. 2–4 Würger vorhanden waren. Als Durchschnitt für mehrere Flächen von insgesamt 15 bzw. 6 ha ergab sich ein Wert von 16 Vögeln/10 ha (Bruderer & Bruderer 1994). Auf diesen Kleinflächen kann mit einer Entdeckungswahrscheinlichkeit von nahezu 100 % gerechnet werden. Im Lowveld wurden aber auch geringe Dichten festgestellt: In den breitblättrigen Baumsavannen im Norden und Südwesten des Krüger-Nationalparks (Nr. 8 und 11) betrug die grossflächigen Dichten nur 15–20 Vögel/100 ha. Sehr dichter, einförmiger Mopanebusch ohne Bodenvegetation (Nr. 9) wies nur eine Dichte von 10 Vögeln/100 ha auf.

Tab. 1. Dichteschätzungen von Neuntöttern (gerundet auf 5) und ♂-Anteile in verschiedenen Gebieten und Habitaten der Nordprovinz von Südafrika (Abb. 5, S. 239), mehrheitlich basierend auf einmaligen Streifentaxierungen, angeordnet nach steigenden Dichten. – *Density estimates of Red-backed Shrikes (rounded to the nearest 5) and percentage of ♂ in different areas and habitats of the Northern Province of South Africa (Fig. 5, p. 239), mostly based on single one-visit strip transects, arranged according to increasing densities. Footnote 1 indicates small patches with very high detection probability.*

Ortsnr. Site no.	Ortsname Name of site	Fläche und Habitat Surface and habitat	Dichte Density n/100 ha	% ♂	
				Jan.	Feb./März
2	Percy Fife	250 ha breitblättrige Savanne, Hügel	5	50	
9	Phalaborwa	200 ha dichter Mopanebusch	10	50	
8	Punda Maria 1	200 ha breitblättrige Savanne	15	55	
13	Vaalbosch	80 ha niedriger, gemischter Busch	15		65
11a	Klaserie 1	80 ha offene breitblättrige Savanne	20	50	
4	Kranspoort	50 ha breitblättrige Buschsavanne	20	60	
3a	Ruigedraai 1	35 ha niedriger, breitblättriger Busch, Hügel	20		50
5	Venda/Dzanani	20 ha überweideter sekundärer Akazienbusch	30	65	
3b	Ruigedraai 2	55 ha niedriger, gemischter Busch, Hügelfuss	35		85
6	Langjaan	90 ha niedriger, akazienreicher Busch	50	60	
3c	Ruigedraai 3	70 ha niedriger, gemischter Busch, Ebene	65		75
7	Malonga-Ebene	30 ha überweideter sekundärer Akazienbusch	65	60	
11c	Klaserie 3	10 km Strassenrand mit Grasstreifen entlang breitblättriger Buschsavanne	100 ¹	60	
10	Satara	100 ha offener Akazienbusch	120	65	
12	Olifants	100 ha offener Akazienbusch	150	55	
8	Punda Maria 2	15 ha kleine Lichtungen mit Akazien innerhalb von breitblättriger Savanne	160 ¹	65	
11b	Klaserie 2	6 ha Lichtung in breitblättriger Savanne	160 ¹	50	

¹ Kleinflächen mit sehr hoher Entdeckungswahrscheinlichkeit

Trotz grosser Variation innerhalb von kurzen Distanzen bestätigt sich der aufgrund der Atlas-Analyse (s. Kap. 3) entstandene Eindruck, dass hohe Neuntöter-Dichten vor allem in den Trockensavannen vorkommen. Dass breitblättrige Savannen niedrigere Dichten aufweisen, stimmt auch im Lowveld, wenn man lokale Konzentrationen in Lichtungen ausschliesst. In der Mischsavanne westlich des Randgebirges scheint die Dichte gegen Süden abzunehmen, denn das Aufnahmegebiet Nr. 13 wies trotz optimalem Neuntöter-Habitat (offener 1,5 m hoher Busch) nur 15 Vögel/100 ha auf. Noch weiter südlich fanden wir in gut entwickelter lockerer Buschvegetation an den Hügelflanken des Willem Pretorius Game Reserve (im Highveld zwischen Kroonstad und Bloemfontein) trotz intensiver Suche keine Neuntöter. Dassel-

be gilt für locker stehende Büsche in trockenen Flussbetten des Karoo-Nationalparks (Nama-Karoo bei Beaufort West).

Zusammenfassend halten wir fest: Die von uns in günstigen Trockensavannen festgestellten Dichten von 35–65 und im Lowveld bis zu 150 Vögeln/100 ha kommen trotz unvollständiger Erfassung nahe an die Werte heran, die Herremans (1997b) mit 50–150 Vögeln/100 ha als Durchschnitt für den Optimalhabitat angibt. Unsere Werte von 10–30 Vögeln/100 ha in Mischsavannen auf erhöhtem Relief liegen im ähnlichen Bereich wie der von Herremans (1997a) für grossflächige Durchschnittslebensräume angegebene Wert von 21 Vögeln/100 ha. In der *Burkea*-Savanne liegen die Dichten nach Tarboton (1980) noch um einen Faktor 10 tiefer.

4.5. Vergleich mit Dichten im Brutgebiet

In Europa kommt der Neuntöter vor allem in Gebieten mit noch traditioneller Landwirtschaft und einem Mosaik aus Hecken, Feldern sowie Brach- und Weideflächen vor. Jakober & Stauber (1987) fanden in Süddeutschland 1–6 Paare/10 ha auf relativ kleinen Flächen mit optimalem Habitat. Für Flächen in Mitteleuropa von 20–100 ha nennen Bauer et al. (2005) durchschnittlich 0,8–2,5 Reviere/10 ha. Ähnlich hohe Dichten (0,5–3,8 Paare/10 ha) kommen am Jurasüdhang und in inneralpinen Trockentälern der Schweizer Alpen in relativ grossen Gebieten vor (Dell’Oca 1987, Schifferli 1989, Rudin 1990, Müller 1996, Schifferli et al. 1999). Maximale Siedlungsdichten von 5–6 Revieren/10 ha wurden in den Vogesen (Lefranc 1993) sowie auf einem terrasierten Hang mit vielen Niederhecken (1,1 km²) bei Ramosch (Kanton Graubünden) und in einem ähnlichen Habitat von 30 ha bei Erschmatt (Kanton Wallis) festgestellt (Müller & Leugger 1998). Die höchsten Dichten ergaben sich auf Optimalflächen von 50–200 ha im Engadin (Kanton Graubünden), wo 5 von 100 Testflächen über 4,0 Paare/10 ha aufwiesen; in 1 Fläche waren es sogar 10,5 Paare/10 ha (Müller 1996).

Da die Dichte-Angaben aus Europa Paare betreffen, sind die Individuendichten etwa doppelt so hoch. Die Individuendichte in den besten europäischen Brutgebieten liegen somit in einem ähnlichen Bereich wie die entsprechenden Dichten im Winterquartier (abgesehen von lokalen Konzentrationen in Afrika, s. unten). Dabei sind zwei wesentliche Unterschiede zwischen Brut- und Überwinterungsgebiet zu bedenken: (1) Die Brutvögel in Europa müssen auf diesen Flächen zusätzlich ihre Jungen füttern; (2) die Gesamtfläche des Winterquartiers ist wesentlich kleiner als das Brutareal, während die Dichte in den günstigen Flächen im Wintergebiet sehr viel höher ist als im Brutgebiet.

5. Unterschiedliche Bestandszahlen von Männchen und Weibchen

Neuntöter-Zählungen in Afrika zeigen oft einen extrem hohen Anteil an ♂. So beobachtete

Becker (1974) in Namibia generell mehr ♂ als ♀, bei einer Zählung anfangs April fand er auf Drähten entlang der Kalkfeld–Okaputa-Eisenbahn unter 30 Neuntöttern nur gerade ein ♀. P. J. Mundy (briefl.) hielt fest, dass Ende März 1990 (in der Zugzeit!) der Neuntöter der verbreitetste und häufigste Würger in der Südwestecke von Simbabwe war und dass die ♂ mindestens 10-mal häufiger waren als die ♀. Im Gegensatz zu diesen Feldbeobachtungen zeigen die Bälge des National Museum Bulawayo (Simbabwe) für die Zeit ab Februar (wenn keine Verwechslung von Jungvögeln mit ♀ mehr möglich ist) mit 67 : 67 ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis (K. Hustler briefl.); wenn der Januar einbezogen wird, ist das Verhältnis von ♀ zu ♂ sogar 118 : 84. Ähnliches stellte T. Tree (briefl.) im Februar 1991 bei Transekten von insgesamt 10 km (entsprechend einer Fläche von 100 ha) fest, nämlich 12 ♀ auf 8 ♂. A. E. Howland (briefl.) fand bei Mvurwi im Norden Simbawes auf einer Strecke von 4 km bei 11 Zählungen durchschnittlich 3,5 ♂ und 2,5 ♀; da es sich um «road counts» handelt, ist eine Überschätzung des ♂-Anteils nicht auszuschliessen. Insgesamt deuten die Daten auf eine Überschätzung der ♂-Anteile, vor allem bei «road counts». Andererseits wäre auch denkbar, dass in den Dornbuschsavannen Namibias tatsächlich mehr ♂ überwintern, wogegen in den feuchten Savannen Simbawes die ♂ nur beim herbstlichen Einzug mit hohen Anteilen auftreten und in der Haupt-Überwinterungszeit die ♀ dominieren.

Unter den Bälgen, die wir für unsere Mauseranalyse verwendeten (Bruderer 2007), waren 172 ♂ und 119 ♀ (neben 22 nicht geschlechtsbestimmbaren Jungvögeln in der Zeit vor Februar). Die Herkunft der Bälge zeigt, dass einzelne Sammler in Trockensavannen-Gebieten zuweilen an einem einzigen Tag bis zu 5 ♂ am selben Ort geschossen hatten. Eines der Sammelgebiete war vermutlich dasselbe (Ruigedraai), in dem wir im Februar die hohen Dichten am Hügelfuss und in der Ebene mit eher geringen Dichten auf einem Hügel vergleichen konnten. Während wir im breitblättrigen Busch auf dem Hügel ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis feststellten, fanden wir in der Mischsavanne am Hügelfuss und in der Ebene 75–85 % ♂.



Abb. 7. Porträts der vier Arten in Abb. 14 (S. 261): (12) Neuntöter *Lanius collurio*, (13) Fiskalwürger *Lanius collaris*, (14) Schwarzstirnwürger *Lanius minor*, (15) Maricoschnäpper *Melaenornis mariquensis*. Nummern wie in Abb. 13 (S. 259). Alle Aufnahmen von B. Bruderer. – Portraits of the four species in Fig. 14 (p. 261): (12) Red-backed Shrike *Lanius collurio*, (13) Common Fiscal *Lanius collaris*, (14) Lesser Grey Shrike *Lanius minor*, (15) Marico Flycatcher *Melaenornis mariquensis*. Numbers as in Fig. 13 (p. 258).

Ein ähnlicher Unterschied ergab sich in unserem Hauptuntersuchungsgebiet in der Umgebung des Nylsvley-Reservates: Im offenen, breitblättrigen oder gemischten Busch betrug der ♂-Anteil bei geringer Bestandsdichte (ca. 7–20 Vögel/100 ha) nur 35 %, bei höherer Dichte (> 20 Vögel/100 ha) 50–55 %. In Gebieten mit erhöhtem Akazienanteil machten die ♂ bei niedriger Dichte 55–65 % aus, bei höherer Bestandsdichte 75–80 %. Im Januar fanden wir in anderen Gebieten der Nordprovinz dieselbe Tendenz, obwohl zu dieser Zeit die Jungvögel zum Teil noch ♀-farbig waren: In akazienreichen Habitaten betrug der ♂-Anteil (bei eher hohen Dichten) meist 60–65 %, in

Gebieten mit vorwiegend breitblättriger Vegetation (bei meist geringeren Dichten) 50–55 % (Bruderer & Bruderer 1994).

Bereits früher hatten wir die Idee einer Habitatsegregation zwischen ♂ und ♀ in einer Umfrage als Hypothese formuliert (Bruderer & Bruderer 1990). Die Umfrage ergab verschiedene briefliche Mitteilungen. Die drei aussagekräftigsten aus Simbabwe (P. J. Mundy, T. Tree, K. Hustler) zeigen in der Zugzeit einen sehr hohen ♂-Anteil, in der Überwinterungszeit aber einen ♀-Überschuss. Im ariden Westen (Namibia) scheinen die ♂ stark in der Überzahl zu sein, bei Bälgen aus Südafrika zeigt sich ein mässiger ♂-Überschuss. Die wenigen Daten

erlauben keine schlüssige Aussage (vor allem, weil Verzerrungen durch die Beobachtungs- bzw. Sammelmethode nicht ausgeschlossen werden können), tendenziell könnte sich aber darin eine grossräumige Segregation der Geschlechter andeuten.

Unsere Bestandsaufnahmen in der Nordprovinz Südafrikas scheinen zu bestätigen, dass ♀ eher in Gebieten mit dichter, breitblättriger Vegetation vorkommen. Da diese Gebiete zugleich geringere Bestandsdichten aufweisen, drängt sich die Frage auf, ob die ♀ durch die ♂ in suboptimale Habitats abgedrängt werden oder ob sie diese dichtere Vegetation bevorzugen. Vor allem unsere Intensivbeobachtungen im Nylsvley-Gebiet deuten darauf hin, dass ♂ mit Vorliebe auf gut sichtbaren Warten entlang von offenen Flächen oder Streifen (z.B. Strassen) sitzen und sich sehr offen präsentieren, während sich ♀ heimlicher verhalten und weniger ausgeprägt auf exponierten Warten ansitzen. Dieses Verhalten der ♀ könnte erklären, weshalb bei eher extensiven Zählungen sehr hohe ♂-Anteile auftreten können. Dass sich ♀ nicht generell von ♂ vertreiben lassen, demonstrierte ein von uns mit dem Namen «Xanthippe» bedachtes ♀, das relativ spät, nämlich am 11. Dezember, in unserem Beobachtungsgebiet eintraf, sich wiederholte Gefechte mit einem territorialen ♂ lieferte und dieses zwei Tage später aus seiner Domäne vertrieb. In den folgenden Wochen verteidigte Xanthippe ihren Platz an mehreren Tagen gegen Neuankömmlinge (unter anderem ♂), bis sie Anfang Januar 1990 (evtl. wegen zunehmender Trockenheit) aus dem Gebiet verschwand. Das Territorium blieb anschliessend verwaist.

Wir sehen vier Gründe, die zu den überhöhten ♂-Anteilen in den Überwinterungsgebieten südwestlich der Okavango-Limpopo-Linie führen könnten: (1) Eine grossräumige Segregation (mit erhöhten ♀-Anteilen im feuchteren Nordosten) ist denkbar. (2) Das auffällige Verhalten der ♂ und das eher heimliche Verhalten der ♀ könnte bei Bestandsaufnahmen oft zu einer Verzerrung im sichtbaren Geschlechterverhältnis führen. (3) Da ♀ bessere Deckung bevorzugen – was auch im Brutgebiet festzustellen ist – könnte sich in Afrika eine lokale Habitatsegregation ergeben, wobei ♀ eher Reviere

in den dichteren, breitblättrigen Savannenlandschaften besetzen, während sich ♂ eher in offenen Akaziensavannen ansiedeln. (4) Auch wenn die ♀ den ♂ im Aggressionsverhalten nicht generell unterlegen sind, könnte ihre Ansiedlung in Gebieten mit geringeren Bestandsdichten doch auf ein Ausweichen in suboptimale Habitats deuten. Herremans (1997a) kam aufgrund seiner Studien in Botswana ebenfalls zum Schluss, dass sich ♀ eher in dichteren Buschsavannen ansiedeln als ♂. Ausserdem fand er Hinweise auf eine Konkurrenzsituation: Unter Einbeziehung des Schwarzstirnwürgers *Lanius minor* fand er einen Gradienten in der Bevorzugung von Bodenbewuchs unterschiedlicher Qualität, wobei die Schwarzstirnwürger durchschnittlich die besten, die Neuntöter-♀ die schlechtesten Habitats besetzten.

Im Brutgebiet scheint das Geschlechterverhältnis weitgehend ausgeglichen. Dies bestätigte z.B. U. Leugger (mdl.) für das Blauengebiet im Jura. M. Müller (mdl.) fand in den Jahren 1988–1991 in seinen Untersuchungsflächen im Unterengadin jeweils nur 1–2 überzählige ♂ unter 150–200 Vögeln.

6. Saisonaler Verlauf von Ankunft, Aufenthalt und Wegzug

Durchziehende Neuntöter treten in Küstengebieten des Sudan von Mitte August bis Ende Oktober auf (Pearson 1990). Im Süden Ugandas ziehen sie vor allem im Oktober durch (Pearson 1990), z.T. aber bis Mitte November, Jungvögel sogar bis Anfang Dezember (Hockey et al. 2005). Im Südosten Kenias wird der Hauptdurchzug zwischen Anfang November und Anfang Dezember festgestellt (Pearson 1990). Obwohl einzelne Vögel bereits im Oktober im südlichen Afrika eintreffen können (Hockey et al. 2005), erfolgt der Haupteinzug in der zweiten Novemberhälfte (Herremans 1997b, Hockey et al. 2005).

Oft wird betont, der Neuntöter sei im südlichen Afrika ortstreu (Herremans & Herremans-Tonnoeyr 1995). Da wir nur eine Saison beobachteten, können wir keine Aussage dazu machen; uns fiel aber eine erhebliche Flexibilität der Neuntöter im Verlauf der Saison auf (Bru-

derer 1991b). Die Abwanderung der Neuntöter aus dem südlichen Afrika erfolgt noch rascher als der Einzug im Herbst, mehrheitlich in den ersten 10 Apriltagen (Herremans 1997b, Hockey 2005).

In der Nordprovinz Südafrikas fand der Haupteinzug in der zweiten Novemberhälfte und in der ersten Dezemberhälfte statt (Abb. 8). Das Auftauchen neuer Neuntöter und anderer Zugvögel folgte meist auf Gewitternächte. An einzelnen Tagen der beiden Hauptdurchzugszeiten waren die Neuntöterzahlen deutlich höher als in der Hauptphase der Überwinterung. Die Tendenz der Neuntöter zur Etablierung von Revieren war offensichtlich, aber ihr System war keineswegs stabil. Immer wieder gab es Verschiebungen in der Verteilung und Zusammensetzung der Lokalpopulation. Frisch beweidete Gebiete oder Orte mit schwärmenden Ameisen zogen immer wieder Vögel aus der Umgebung an, austrocknende Flächen wurden

verlassen, einzelne Reviere wurden durch andere Individuen besetzt. Ähnlich wie der Einzug im November und Dezember war auch der Wegzug im März durch eigentliche Zugwellen charakterisiert. Wir schildern im Folgenden den Ablauf von Einzug, Überwinterung und Wegzug in unserem engeren Beobachtungsgebiet.

Im Nylsvley-Gebiet traf der erste Neuntöter gleichzeitig mit dem ersten Grauschnäpper *Muscicapa striata* am 2. November 1989 ein. Weitere Individuen kamen erst am 16., 17. und 18. November zusammen mit weiteren Grauschnäppern und einem Schwarzstirnwürger an. Eigentliche Wellen von Neuankömmlingen zeigten sich am 21. November und 4. Dezember im Anschluss an Gewitternächte. Im Laufe des Tages verschwand jeweils die Mehrheit der Neuntöter aus den kontrollierten Flächen; nur wenige etablierten sich und begannen Reviere zu verteidigen. Obwohl die etablierten Neuntöter ihren Revieren oft über mehrere Wochen

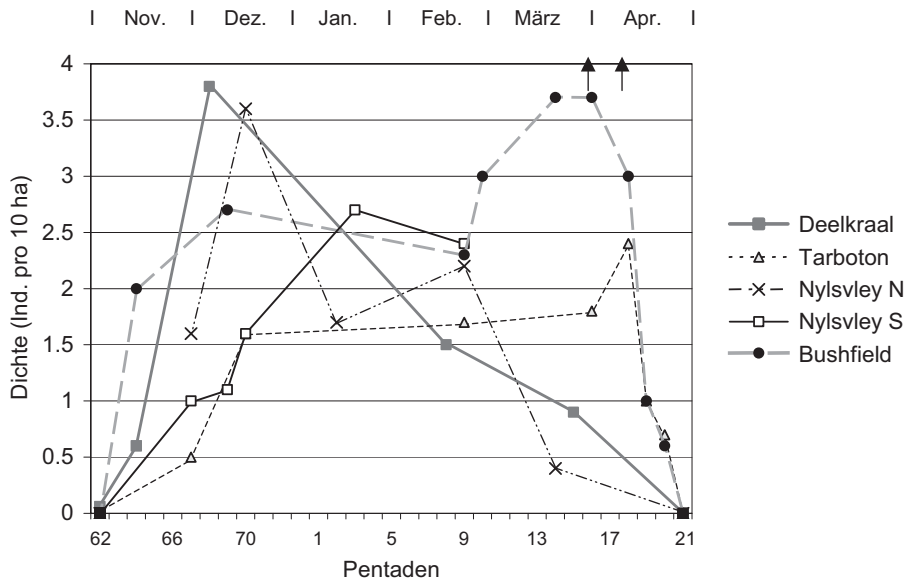


Abb. 8. Neuntöter-Dichten in fünf Zählflächen des Nylsvley-Gebietes im Verlauf des Südsommers (November bis April) zeigen den Einzug und die Durchzugsmaxima zu Beginn der Saison sowie den Wegzug und die Durchzugsmaxima gegen Ende der Saison (häufiges Auftreten ausserhalb der Zählflächen ist mit Pfeilen markiert). Daten aus der Mitte des Südsommers sind eher spärlich, da vorwiegend ausserhalb des Gebietes gearbeitet wurde. – Densities of Red-backed Shrikes in five census areas of the Nylsvley region during the southern summer (November to April) show the arrival and passage maxima early in the season as well as the departure and passage maxima at the end (arrows indicate numerous occurrence outside the census areas). Data from the period of residence are rather scarce, because the main working sites were outside the Nylsvley region.

treu blieben, gab es immer wieder Wechsel. So traf z.B. am 11. Dezember 1990 das bereits erwähnte streitbare ♀ «Xanthippe» ein, das am 13. Dezember das ansässige ♂ vertrieb, um dann anfangs Januar ebenfalls weiterzuziehen. Am 11. Februar verschwanden zwei individuell erkennbare ♂ aus der Nachbarschaft unseres Hauses, während ein neues ♂ auftauchte. Auch beim Eingangstor zu unserem Grundstück wurde eines der revierhaltenden ♂ durch ein neues mit blässerem Gefieder und sichtbarer Kopfmauser ersetzt. Am 8. März verschwanden beide ♂ am Tor, während am 9. März die Gesamtzahl von Neuntöttern und Grauschnäppern deutlich zunahm und grosse Schwärme von Mehl- und Rauchschnäppern *Delichon urbicum* und *Hirundo rustica* sowie Bienenfressern *Merops apiaster* vorbeizogen. Eine erneute Zunahme der Neuntöter auf den Akazienflächen des Nylsvley-Reservates zeigte sich am 25. März, begleitet von erheblichem Bienenfresser-Durchzug und einer starken Abnahme der Schwalben. Am 28. März stellten wir nochmals viele Neuntöter auf dem Vley fest, während bei unserem Haus mehrere Individuen fehlten; die letzten verschwanden in den letzten Märztagen. Am 7. April traf ein neues, relativ grosses ♀ mit grauem Kopf, allgemein olivbrauner Erscheinung und stark gebänderten Flanken beim Haus ein. Wir sahen es zum letzten Mal am 8. April; ein weiteres ♀ vom gleichen Typ beobachteten wir am selben Tag an einem etwa 15 km entfernten Ort. Die letzten Neuntöter sahen wir in der weiteren Umgebung des Nylsvley-Reservates am 9. bzw. 11. April 1990.

Die offensichtliche Flexibilität, verbunden mit Fortsetzung der Einwanderung im Zusammenhang mit Regenfällen, dürfte wesentlich zur komfortablen Lage des Neuntötters im Überwinterungsgebiet beitragen. Auch T. Tree (briefl.) beobachtete, dass Südwärts-Zug am häufigsten im Zusammenhang mit unbeständigem Wetter auftritt und dass in den trockenen Achtzigerjahren eine Nordwärts-Verschiebung des Winterquartiers festzustellen war, indem Neuntöter beim Fehlen von Regen in erhöhter Anzahl im Mashonaland (Simbabwe) verblieben, statt wie üblich weiter südwärts zu ziehen.

7. Zeitbudget und Tagesverlauf einzelner Neuntöter

Angaben über den Tagesablauf von Neuntöttern existieren zwar aus dem Brutgebiet (z.B. Solari & Schudel 1988), unseres Wissens aber nicht aus dem Winterquartier. Unser Ziel war es, aus dem Zeitbudget der Vögel abzuleiten, ob sie für die Nahrungsbeschaffung im Winterquartier unter Zeitdruck stehen.

Zu diesem Zweck beobachteten wir am 4. und 5. Dezember 1989 ein ♂ von der Morgendämmerung bis 13.30 h und nochmals zwischen 16.30 und 17.30 h. Ein weiteres gut beobachtbares ♂ hielten wir am 13. März 1990 einen Tag lang von der Morgendämmerung bis zur Abenddämmerung unter Kontrolle, weitere ♂ am folgenden Tag von der Morgendämmerung bis 11 h. Insgesamt kamen so gut 31 Beobachtungsstunden zusammen. Davon waren die Vögel während 2,6 h nicht sichtbar. Es blieben also 28,4 h, in denen wir die ♂ effektiv unter Kontrolle hatten. Dies wurde möglich, indem sich jeweils zwei bis drei aus verschiedenen Richtungen beobachtende Personen gegenseitig über Ortsveränderungen des Fokus-Tieres informierten und so auch bei Ortsveränderungen die Weiterführung der Beobachtungen sicherstellten. Für die Berechnung des Zeitbudgets (Abb. 9) und für die Verteilung der Aktivitäten im Tagesverlauf (Abb. 10b, S. 250) blieben die Zeiten, in denen die Vögel nicht direkt unter Beobachtung standen, unberücksichtigt, während sie bei den Anteilen der Aktivitäten im Tagesverlauf (Abb. 10a) miteinbezogen wurden. In der ersten Märzhälfte wurden auch einige Daten über ♀ gesammelt (2,6 h), um zumindest Hinweise auf allfällige Unterschiede in der Gesamtaktivität der Geschlechter zu erhalten.

Für jedes Individuum protokollierten wir Datum und Ort sowie Wetterdaten (Bewölkung, Wind, Temperatur). Temperaturablesungen erfolgten wenn immer möglich stündlich, während das Fokus-Tier still sass und von einer Person kontrolliert werden konnte. Eine Temperatursonde hing dabei auf 1 m Höhe im Schatten eines Baumes oder dichten Busches und lieferte uns die Lufttemperatur, die andere Sonde hatten wir in das Stopfpräparat eines Neuntötters eingeführt und befestigten das Prä-

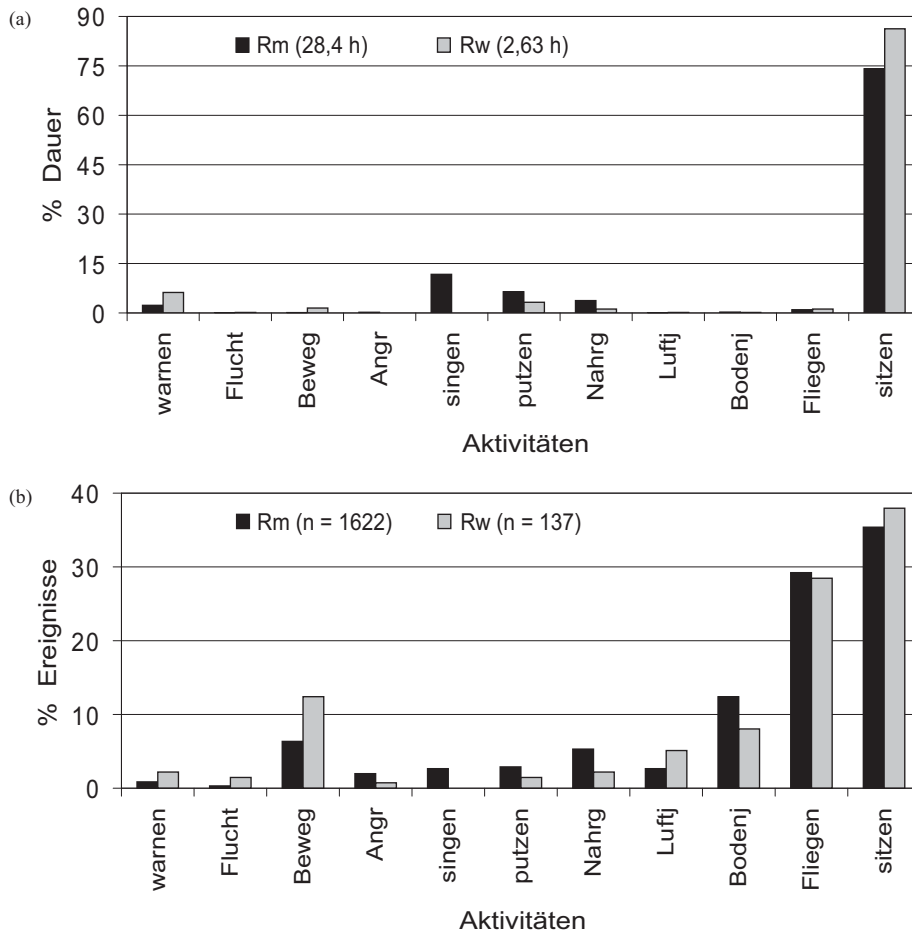


Abb. 9. Zeitbudget ausgewählter Neuntöter (Rm = ♂, Rw = ♀). (a) Prozentuale Zeitanteile der einzelnen Aktivitäten, (b) prozentuale Verteilung der Häufigkeit von Aktivitätsänderungen (= Ereignisse). Mit Grossbuchstaben beginnende Aktivitäten sind in Abb. 10 (S. 250) zum Teil zusammengefasst (s. dort). – *Time budgets of selected Red-backed Shrikes (Rm = ♂, Rw = ♀). (a) Duration of activities (%), (b) frequency of changes in activity (%). Activities are: «warnen» = alarm calls, «Flucht» = escape, «Beweg» = moving in vegetation, «Angr» = attack, «singen» = singing, «putzen» = preening, «Nahrg» = handling of prey items, «Luftj» = aerial hunting, «Bodenj» = ground hunting, «Fliegen» = flying, «sitzen» = sitting. Activities starting with a capital letter in the German legend are partly combined in Fig. 10 (p. 250, see there).*

parat auf einem 1 m hohen Stativ, das voll der Sonne ausgesetzt war (Abb. 4c, S. 237); sie sollte uns Hinweise auf die durch Sonneneinstrahlung entstehende Zusatzwärme in einem Vogelkörper liefern (Tab. 2, S. 251). Während den Beobachtungszeiten notierten wir alle Aktivitätsänderungen mit Zeitangabe. Weil Flugaktivitäten und andere Bewegungen oft nur Sekunden oder sogar Bruchteile davon dauerten, notierten wir für diese Bewegungsaktivitäten

die zurückgelegte Entfernung und berechneten daraus einen Schätzwert für den extrem geringen Zeitaufwand nach dem Prinzip: 8 m/s für Kurzdistanzflüge + 0,5 s für Start/Landung. Dies ergab folgende Formeln für den aus der Distanz (D) geschätzten Zeitaufwand: Flug = $(D/8) + 0,5$ s, Jagd (zweiweg) = $(D/4) + 0,5$ s, Angriff = $(D/4) + 0,5$ s; für Bewegungen in der Vegetation (ohne Flug) wurde 1 Sekunde pro Meter Distanz eingesetzt. Im Hinblick auf an-

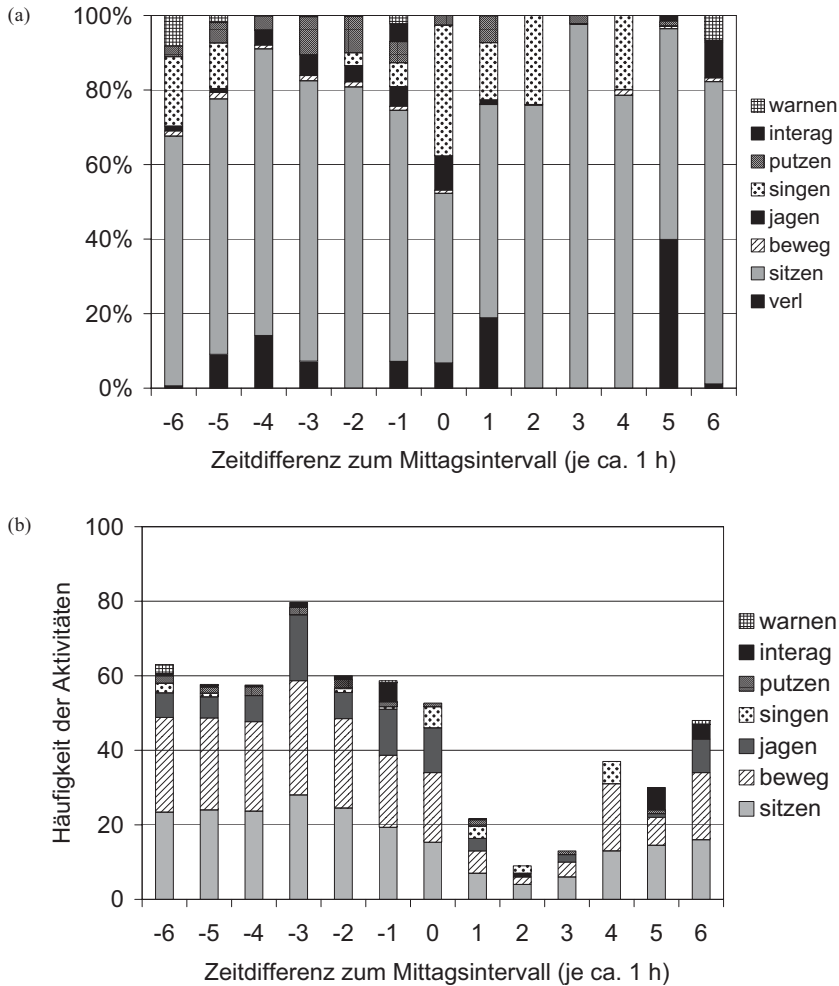


Abb. 10. Aktivitäten ausgewählter Neuntöter im Tagesverlauf (= Zeitdifferenz zum Mittagsintervall, s. Text): (a) Zeitanteile der einzelnen Aktivitäten (inkl. verl = Zeit, in der die Fokus-Tiere nicht unter Kontrolle waren), (b) durchschnittliche Häufigkeit der Aktivitätsänderungen (= Zahl der Ereignisse) pro Individuum. Änderungen in den Aktivitätsbezeichnungen gegenüber Abb. 9 (S. 249): interagieren (kombiniert aus Flucht und Angriff), jagen (kombiniert aus Nahrungsbearbeitung, Luftjagd und Bodenjagd), bewegen (kombiniert aus Bewegung in der Vegetation und Fliegen). Weitere Erläuterungen im Text. – *Activities of selected Red-backed Shrikes in the course of the day. To combine data from December and March, time is expressed as ~ 1 hour differences to the noon interval (11.30 to 12.30 h): (a) Proportional duration of activities (including «verl» = lost), (b) mean frequency of changes in activity. Activities are: «warnen» = alarm calls, «interag» = interacting (combination of escape and attack in Fig. 9, p. 249), «putzen» = preening, «singen» = singing, «jagen» = hunting (handling prey items, aerial hunting, and ground hunting in Fig. 9 pooled), «beweg» = displacement (moving in vegetation and flying pooled), «sitzen» = sitting, «verl» = time when the focus bird was not visible.*

dere Auswertungen wurden auch die Sitzhöhe sowie Typ und Gesamthöhe der benutzten Sitzwarte festgehalten.

Die Zeit in Südafrika ist der Mitteleuropäischen Normalzeit (MEZ) um 1 h voraus, ge-

genüber GMT um 2 h. Sie entspricht ganzjährig der Sommerzeit in Mitteleuropa. Sonnenaufgang und Sonnenuntergang erfolgen auf 24°30' S/29°00' E in der ersten Dezemberwoche (also zwei Wochen vor dem längsten Tag) um 5.07 h

Tab. 2. Temperaturen an den Tagen mit Intensivbeobachtungen an ausgewählten Neuntöttern. T_{Luft} = Luft-Temperatur im Schatten; $T_{\text{Körper}}$ = Temperatur im Körper eines ausgestopften Neuntötters unter direkter Sonnenbestrahlung. Zeiten (t) sind Stunden-Differenzen zum Mittagsintervall (11.30–12.30 h). – *Temperatures on days with intensive observations of focus birds. T_{Luft} = air temperature in shadow; $T_{\text{Körper}}$ = temperature in the stuffed body of a Red-backed Shrike under direct insolation. Times (t) are indicated as one-hour-differences from the noon-interval (11.30–12.30 h).*

t	4. 12. 1990		5. 12. 1990		13. 3. 1990		14. 3. 1990	
	T_{Luft}	$T_{\text{Körper}}$	T_{Luft}	$T_{\text{Körper}}$	T_{Luft}	$T_{\text{Körper}}$	T_{Luft}	$T_{\text{Körper}}$
-6	17,0	22,3	18,0	18,5	17,5	19,5	15,7	15,7
-5	20,0	25,8	23,0	25,0	17,0	22,0	17,0	18,0
-4	23,0	30,0	25,6	34,2				
-3	27,0	35,2	25,6	31,4	22,6	28,7		
-2	27,4	37,2	26,5	34,3				
-1	29,4	39,0	27,8	37,6	26,6	32,1	24,0	33,3
0	29,4	39,0			27,2	32,0	27,5	36,3
1	32,0	39,0						
2					30,0	38,0		
3	32,0	39,0			28,6	36,6	34,5	37,8
4							27,0	34,2
5	31,0	38,0						
6					20,0	28,0		

bzw. 18.42 h. Am 15. März (knapp vor der Tag- und-Nacht-Gleiche) geht die Sonne um 6.05 h auf und um 18.21 h unter. Die Bürgerliche Dämmerung dauert im Hochsommer morgens und abends ungefähr 25 min, Mitte März etwa 22 min. Um die Kombination der Daten von Dezember und März zu ermöglichen, wurde die Zeit zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang in 6 Intervalle von je etwa 1 h vor und nach dem Mittagsintervall (11.30–12.30 h) eingeteilt. Im März umfassen die Intervalle generell 60 min, das erste am Morgen nur 30 min (6.00–6.30 h). Im Dezember haben wir für die Vormittags- und die letzten drei Nachmittagsintervalle je 65 min eingerechnet, während die ersten Nachmittagsintervalle als normale Stunden mit 60 min in die Rechnung eingingen. Das erste Intervall im Dezember dauerte somit von 5.00–6.05 h. Die Aktivitätszahlen von März und Dezember wurden auf die Frequenz pro Stunde umgerechnet.

7.1. Zeitbudget von Männchen und Weibchen

Der Anteil der Bewegungsaktivitäten (inkl. Jagd) ist im Zeitbudget vernachlässigbar (Abb.

9a, S. 249). Die Jagddistanz betrug bei Bodenjagden durchschnittlich 3,1 m (n = 209) und bei Luftjagden etwa 6 m (n = 50). Ortswechsel durch Fliegen erfolgten im Mittel über etwa 14 m (n = 481), Verschiebungen durch Bewegung in der Vegetation nur über etwa 1 m (n = 112). ♂ sassen während knapp 80 % und ♀ während gut 80 % der Zeit ohne zusätzliche Aktivität auf einer Warte oder während der heißen Tageszeit im Innern der Vegetation am Schatten. ♂ wendeten zudem knapp 12 % der Zeit für Singen auf, 6,4 % für Gefiederpflege und knapp 4 % für die Bearbeitung grösserer Nahrungsobjekte (meist Heuschrecken), wobei sie während dieser Tätigkeiten mehr oder weniger versteckt in der Vegetation sassen. ♀ investierten früh morgens und abends erstaunlich viel Zeit (insgesamt 6,2 %) für das Warmen. Oft sassen sie dabei im Schlafbusch und stiessen von dort aus in der Morgen- und vor allem in der Abenddämmerung ihre Warnrufe aus.

Abb. 9b (S. 249) veranschaulicht die prozentuale Häufigkeit der Aktivitäten. Jede protokollierte Aktivitätsänderung eines Individuums ist dabei als Ereignis einbezogen (1622 von ♂ und 137 von ♀). Sitzen ist auch hier mit 35,4 %

(♂) bzw. 38 % (♀) am häufigsten. Ortsveränderungen durch Fliegen folgen bei beiden Geschlechtern mit etwa 29 %, Jagdflüge mit etwa 15 % bzw. 12 %, wobei ♂ etwas stärker auf Bodenjagd ausgerichtet scheinen als ♀. Nahrungsbearbeitung und Gefiederpflege wurde bei ♂ in ca. 3–5 % der Fälle notiert, bei ♀ machten diese Aktivitäten nur 1,5–2,2 % vom Total aus. ♀ scheinen sich etwas häufiger in der Vegetation zu bewegen (hier gut 12 % der Aktivitäten), zeigten etwas stärkere Flucht tendenz und warnen häufiger als ♂. Singen kommt nur bei ♂ vor und Angreifen vorwiegend bei ♂. Interaktionen zur Etablierung und Verteidigung von Revieren wurden gegen Ende der Überwinterung seltener, während die Gesangsaktivität zunahm.

Insgesamt vermittelt dieses Zeitbudget den Eindruck, dass die Neuntöter im Winterquartier nicht unter Zeitdruck stehen. Sie haben sehr viel Zeit für Komfortverhalten (Gefiederpflege) und Lautäußerungen und verzichten während der heißen Tageszeit vollständig auf Jagdaktivitäten. Dies steht im Gegensatz zu den relativ konstanten Aktivitätsmustern von Junge fütternden Neuntöttern im Brutgebiet. Bei verschiedenen Paaren im Gebiet von Blauen (Kanton Basel-Landschaft; Tab. 3) war nur am frühen Morgen eine reduzierte Aktivität festzustellen. In den Nachmittagsstunden (13–16 h) zeigt sich eher eine Tendenz zu erhöhter Flug- und Jagdaktivität. Wird zusätzlich zu den Daten in Tab. 3 ein Datensatz von 197 min ohne genauere Zeitangaben zwischen 7 und 12 h (mit 33,8 Jagdversuchen, 35,6 Distanzflügen und 2,1 Interaktionen pro Beobachtungsstunde) berücksichtigt, verschwindet der tendenzielle Unterschied zwischen Vormittag und Nachmittag. Dass Neuntöter im Brutgebiet während des ganzen Tages eine konstant hohe Aktivität zeigen, bestätigen auch Solari & Schudel (1988) in der Südschweiz, die in der Nestlings- und Führungszeit durchschnittlich etwa 30 Jagdflüge pro Stunde feststellten. Die Mittelwerte der Aktivitätsfrequenz im Winterquartier liegen um einen Faktor 2–4 tiefer als in der Aufzuchtperiode im Brutgebiet. Die Jagdfrequenz vor der Aufzuchtperiode entspricht mit 6–12 Jagdflügen pro Stunde etwa der Jagdaktivität der Neuntöter in Afrika im Laufe des Vormittags.

Tab. 3. Frequenz (pro h) von Jagdflügen, Distanzflügen und Interaktionen von verschiedenen Neuntötter-♂ und -♀ in überlappenden 2-Stunden-Intervallen zwischen 6 und 17 h sowie Mittelwert und Standardabweichung zwischen 7 und 17 h im Gebiet von Blauen (Kanton Basel-Landschaft; Daten von U. Leugger aus dem Sommer 1989). Dauer = Gesamtdauer der Beobachtungen (min) im betreffenden Intervall. – *Frequency (per h) of hunting flights, distance flights and interactions of ♂ and ♀ Red-backed Shrikes within overlapping two-hour intervals between 6 and 17 h as well as mean and standard deviation between 7 and 17 h in the area of Blauen in northern Switzerland (data from summer 1989 provided by U. Leugger). «Dauer» = duration of observations (min) in the corresponding interval.*

Tageszeit	Dauer	jagen/h	fliegen/h	interag/h
6–8	103,7	6,4	12,7	0,0
7–9	144,5	17,6	34,0	6,3
8–10	95,6	21,1	47,7	2,8
9–11	67,1	25,6	33,7	2,1
10–12	93,2	23,1	27,0	0,6
11–13	62,8	21,1	25,4	1,7
12–14	58,4	21,7	29,4	1,3
13–15	56,5	37,4	38,9	0,8
14–16	145,6	31,2	47,5	3,6
15–17	66,1	21,6	31,4	0,4
m 7–17	89,3	24,5	35,0	2,2
sd 7–17	35,4	8,2	10,4	1,9

7.2. Aktivitäten im Tagesverlauf

Die Verteilung der Aktivitäten im Tagesverlauf (Abb. 10, S. 250) war zwischen Dezember und März nicht grundsätzlich verschieden. Wir fassten deshalb die Daten aller Neuntötter-♂ zusammen. Bei den prozentualen Anteilen der Aktivitätszeiten im Tagesverlauf (Abb. 10a, S. 250) berücksichtigten wir auch die Phasen, in denen wir die Fokus-Tiere verloren hatten. Die Zeitanteile von «Verloren» und «Sitzen» machten zusammen 80 % aus. Singen beanspruchte 10 % der Zeit, Gefiederpflege («Putzen») 4 % und Jagen (inkl. Nahrungsbearbeitung) 3,2 %. Die Rubrik «Bewegen» (knapp 10 %) enthält hier sowohl die Flugbewegungen als auch Verschiebungen in den Büschen, das abendliche «Warnen» machte gut 1 % der Zeit aus. Auffallend ist, dass die Neuntöter in den ersten beiden Intervallen recht wenig Zeit für Ortsveränderungen aufwandten und sich in den

warmen Nachmittagsstunden kaum bewegen. Diese «Siesta» war gekennzeichnet durch Sitzen im Innern eines Busches oder Baumes, durch erstaunlich lange Zeiten mit leisem Gesang und zum Teil auch durch Gefiederpflege.

Die Zahl der Ereignisse (Abb. 10b, S. 250) war von Sonnenaufgang bis Mittag durchgehend hoch (mit einem wohl eher zufällig erhöhten Wert 3 h vor dem Mittagsintervall). In den ersten drei Nachmittagsstunden sank die Aktivität auf ein sehr tiefes Niveau, um dann in den letzten drei Tagesstunden noch einmal anzusteigen, ohne aber die Vormittagsaktivität zu erreichen.

7.3. Ein Tag im Leben eines Neuntöter-Männchens

Etwa 20 min nach Beginn der Bürgerlichen Dämmerung, und damit wenige Minuten vor Sonnenaufgang, beginnt für einen Neuntöter im Winterquartier der Tag. Er sitzt in seinem Schlafbusch, warnt und bewegt sich dann langsam vom Schlafplatz zu einem Zweig auf der Sonnenseite des Busches. Dort betreibt er Gefiederpflege, räkelt sich im ersten Licht der aufgehenden Sonne und singt leise vor sich hin. Zu Beginn der Überwinterungszeit kommt es vor, dass ein neu eingetroffener Neuntöter vertrieben werden muss; später in der Saison sind es eher artfremde Nachbarn, denen kurz die Besitzansprüche klar gemacht werden. Ortswechsel und Jagdversuche folgen, sobald der sich erwärmende Boden Insektenaktivität induziert. Sitzphasen von 1–4 min werden unterbrochen durch kurze Bewegungen von Ast zu Ast, durch Ortswechsel (Flüge im Bereich von wenigen bis zu 40 m) und Jagdflüge. Oft wird nach einer erfolgreichen Jagd ein Beuteobjekt (meist eine Heuschrecke) 1–2 min lang (maximal 7 min) bearbeitet. Eher selten wird dabei ein Insekt aufgespießt. Gefiederpflege von 1–2 min wird durchschnittlich alle 30 min betrieben. Im Dezember beschränken sich Gesangsphasen von 1–5 min vor allem auf die frühen Morgenstunden, während sie im März nicht nur länger werden (durchschnittlich 7 min), sondern auf die Zeit zwischen 2 h vor und 4 h nach Mittag ausgedehnt werden. Interaktionen mit Artgenossen oder anderen Kleinvögeln sind eher sel-

ten und beanspruchen wenig Zeit, können im Lauf des Vormittags aber jederzeit auftreten. Im Zeitraum von 1–3 h nach Mittag sinkt die Zahl der Bewegungen auf ein Minimum. Die Vögel sitzen still im Innern von schattenspendenden Büschen und Bäumen, die Gesangsaktivität ist zumindest im März erstaunlich hoch. Gefiederpflege kommt vor, ist aber etwas seltener als am Morgen. In den letzten 3 h vor Sonnenuntergang nimmt die Bewegungsaktivität wieder zu, zuletzt wird nochmals intensiv gejagt. Um Sonnenuntergang wird regelmässig über mehrere Minuten gewarnt. Das Warnen kann bereits knapp vor Sonnenuntergang beginnen, meist erfolgt die intensivste Phase erst einige Minuten nach Sonnenuntergang, zuweilen bereits am Rand des Schlafbusches, oft aber erst aus dem Innern. Diese Phase fällt zusammen mit der intensivsten Rufphase des Perlkauzes *Glaucidium perlatum* und ermöglicht einen guten Überblick über den Neuntöter-Bestand in einem begrenzten Gebiet. Mit dem Ende der Bürgerlichen Dämmerung hören auch die letzten Neuntöter mit Warnen auf, während die ersten Rufe der Afrikanischen Zwergohreule *Otus senegalensis* aus der Dunkelheit erklingen.

Die höchsten Tagestemperaturen wurden oft bereits vor Mittag erreicht. Ausser bei den Fokus-Beobachtungen unterbrachen wir unsere Feldarbeit normalerweise zwischen 11 und 16 h. Gefühlsmässig war dies für uns die heisseste Zeit und zudem eine Phase, in der wir kaum Neuntöter sahen. In den Fokus-Beobachtungen zeigten die Neuntöter auch über Mittag noch eine gewisse Jagdaktivität. Die ersten 3 h nach dem Mittagsintervall bestätigen aber unseren den Neuntöttern angepassten Arbeitsrhythmus. Die Lufttemperaturen kamen in der letzten Stunde vor Mittag oft bereits nahe an die Tageshöchsttemperatur heran. Bei starker Sonneneinstrahlung und geringem Wind lagen die Temperaturen im Stopfpräparat in der Regel 5–10 °C höher als die Lufttemperaturen im Schatten (Tab. 2, S. 251). Dies könnte einer der Gründe sein, der die Neuntöter veranlasst, in der heissesten Zeit im Schatten zu sitzen. Abgesehen davon war in der heissesten Zeit auch die Insektenaktivität reduziert. Wir fanden Heuschrecken oft an der Basis von Grasbüscheln im Schatten sitzend.

8. Habitat- und Nischenaufteilung zwischen verschiedenen Arten

Die Systematik der Würger ist in Diskussion. Harris & Arnott (1988), Lefranc (1993) sowie Panow (1983, 1996) unterscheiden in der Familie der Laniidae die Unterfamilien Laniinae, Prionopinae und Malaconotinae, während diese Gruppen in neueren Publikationen meist als getrennte Familien aufgeführt werden (z.B. Harrison et al. 1997). Die Gattung *Eurocephalus* wird aufgrund von Verhaltensmustern oft zu den eigentlichen Würgern (Familie Laniidae) gezählt, während sie z.B. von Harrison et al. (1997) sowie Zimmerman et al. (1999) den Prionopidae zugerechnet wird. Hockey et al. (2005) führen in Anlehnung an Sibley & Ahlquist (1990) nur zwei Familien auf, nämlich Laniidae (inkl. *Eurocephalus*) und Malaconotidae (worin sie ähnlich wie Harris & Arnott 1988 die Prionopidae und zusätzlich Batis-Schnäpper und Lappenschnäpper einschliessen).

In der Umgebung des Nylsvley-Reservats kommen aus der Familie der Laniidae vier Arten vor, nämlich eine *Corvinella*-Art und drei *Lanius*-Arten (*L. minor*, *L. collaris* und *L. collurio*). Die *Lanius*-Arten sind typische Wartenjäger, die auf eher niedrigen Warten ansitzen. Elsterwürger *Corvinella melanoleuca* jagen mehrheitlich in Gruppen, beanspruchen grosse Gebiete, benutzen mittelhohe Warten, turnen in den Zweigen oder hüpfen auf dem Boden umher und bevorzugen eher grosse Beute (Harris & Franklin 2000). Das Verhalten des Weiss-scheitelwürgers *Eurocephalus anguitimens* ähnelt jenem des Elsterwürgers, bei etwas stärkerer Bevorzugung niedriger Warten. Relativ selten kommt auch der Brillenwürger *Prionops plumatus* vor. Diese Art bewegt sich in gut organisierten, dauerhaften Gruppen durch die Vegetation, jagt in den Regenzeiten in mittleren Höhen der Vegetation und wechselt in der Trockenzeit zu einem Jagdverhalten, das (abgesehen von kleinerer Beute) jenem des Elsterwürgers ähnelt. Aus der Familie der Malaconotidae (s. str.) kommen acht Arten vor (s. Abb. 6, S. 240–241). Sie jagen mehrheitlich im Innern der Vegetation, *Malaconotus*, *Chlorophoneus* und *Nilaus* eher in den oberen Etagen von Bäumen, *Dryoscopus* oft auf dickeren Ästen, die üb-

rigen bodennah in Büschen und oft drosselartig am Boden (Harris & Franklin 2000). Zusätzlich zu den eigentlichen Würgern kommen zwei ökologisch ähnliche Wartenjäger vor, nämlich der Maricoschnäpper *Melaenornis mariquensis* und der Trauerdrongo *Dicrurus adsimilis*.

Für all diese Arten trugen wir wenn immer möglich Daten zur Beurteilung von Habitat- und Nischenunterschieden zusammen, indem wir bei der Entdeckung sowie während 5 min danach bei jeder Ortsveränderung folgende Parameter aufnahmen: Sitzhöhe, Substrathöhe (Boden, Busch oder Baum, auf dem sich der Vogel befand), Position (Boden, innen, seitlich, oben), Substrat (Boden, Zaun, Busch, Baum), Substrattyp (Akazie, breitblättrig, tot, andere). Zudem notierten wir Aktivitätsänderungen (sitzen, bewegen, jagen, fressen, Komfortverhalten und soziale Aktivitäten, andere) sowie bei Jagdflügen die Jagddistanz. Für eine generelle Gruppierung (Dendrogramm nach der Ward-Methode, Abb. 11) verwendeten wir (a) den Mittelwert von Sitzhöhe und Substrathöhe, die prozentualen Anteile von (b) «Sitzen» an den Aktivitäten und von (c) «seitlich + oben» innerhalb des Parameters «Position», ausserdem die prozentualen Anteile von (d) Busch am «Substrat» und von (e) Akazien am Substrattyp. Diese Auswahl der Parameter ist so angelegt, dass Unterschiede zwischen Wartenjägern der offenen Buschlandschaft und innerhalb von Baumkronen Nahrung suchenden Arten deutlich hervortreten.

8.1. Gruppierung aufgrund von Ansitz- und Jagdverhalten

Das auf den genannten Parametern basierende Dendrogramm zeigt zwei deutlich getrennte Gruppen, nämlich die Buschwürger (samt *Eurocephalus*) und die eigentlichen Wartenjäger (Abb. 11). In der Gruppe der Buschwürger lassen sich die in den oberen bzw. unteren Etagen der Vegetation jagenden Arten unterscheiden. Bei den Wartenjägern sind Trauerdrongo und Elsterwürger von den drei *Lanius*-Arten und dem Maricoschnäpper abgetrennt.

Abb. 12 (S. 256–257) veranschaulicht das Verhalten von 8 Arten aus den verschiedenen Gruppen in relativ niedrigen Busch- und

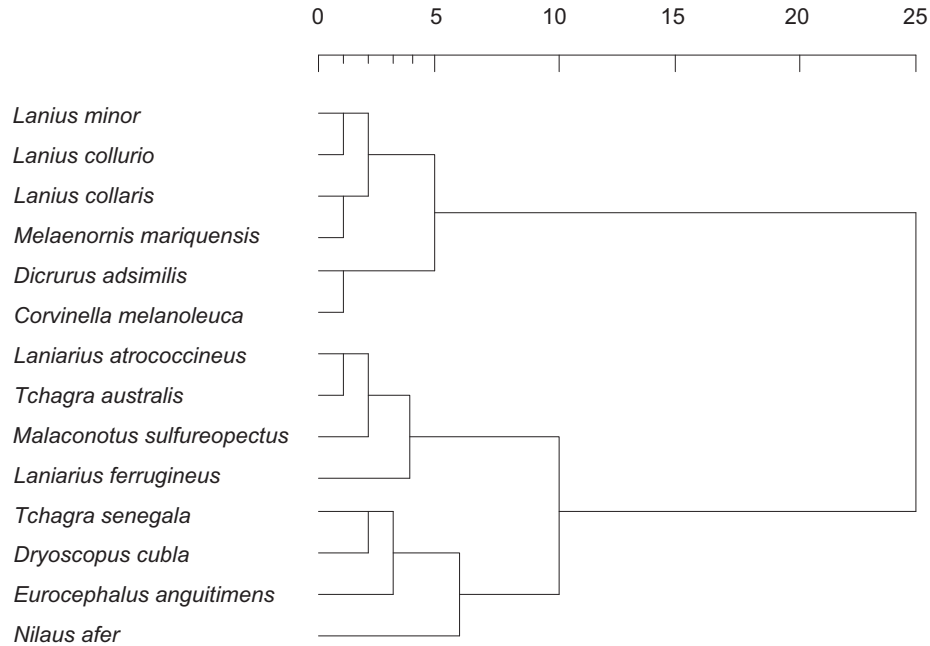


Abb. 11. Dendrogramm (hierarchisches Cluster-Diagramm nach der Ward-Methode, Ward 1963), das die relative Distanz in Habitatwahl und Jagdverhalten (gemäss Abb. 12, S. 256–257) zwischen verschiedenen Würgergruppen zeigt (berücksichtigte Parameter s. Text). – *Dendrogram (rescaled distance cluster using the Ward-Method, Ward 1963) showing relative distances in habitat and hunting behaviour between various clusters of shrikes. Included parameters according to Fig. 12 (p. 256–257, emphasizing differences between sit-and-wait hunters of open bushland and birds hunting in the foliage of trees, respectively) are: perch height (mean) and total height of substrate, percentages of «sitting» among activities and of «sidewise + top» among the positions of a bird relative to the substrate (usually tree or bush), percentage of «bush» among substrates and of «Acacia» among substrate-types.*

Baumsavannen des Nylsvley-Gebietes. Die Balkendiagramme zeigen auf der linken Seite die Höhenverteilung der Tiere, auf der rechten Seite die kumulativen Höhen der Büsche oder Bäume, in denen sich die Tiere aufhielten. Die kumulative Darstellung wurde gewählt, weil für die Tiere stets die ganze Höhe des Substrates zur Verfügung stand. Die Kuchendiagramme veranschaulichen die Qualitäten von Verhalten und Substrat.

Die beschränkte Zahl von Beobachtungen am Schneeballwürger (Abb. 12a, S. 256) zeigen diese kleine Art in ständiger Bewegung. Wenn er nicht gerade sang, kletterte er kleiberartig auf den Ästen im Innern von meist breitblättrigen Bäumen und nutzte dabei die ganze Höhe der verfügbaren, eher hohen Vegetation. Der Trauerdrongo (Abb. 12b) nutzte die etwas

weniger hohe Vegetation ebenfalls bis in die obersten Etagen, bevorzugte aber doch Warten in 2–3 m Höhe, sass etwa gleich häufig seitlich oder zuoberst auf Büschen und Bäumen, zumeist auf abgestorbenen Zweigen. Elsterwürger (Abb. 12c) verschoben sich im Familienverband von Baumgruppe zu Baumgruppe, um dann auch in niedrigere Etagen abzustiegen, wo sie auf Warten jeglichen Typs, seitlich oder oben sitzend, nach Jagdbeute am Boden Ausschau hielten. Der Rotbauchwürger (Abb. 12d) ist ein typischer Buschwürger, der niedrige Akazienbüsche bewohnt. Dort hüpfen die beobachteten Individuen häufig im Dickicht oder sogar auf dem Boden umher; meist waren sie paarweise unterwegs und machten sich (ähnlich wie der Flötenwürger) durch eifriges Duettieren bemerkbar.

Die folgenden Arten sind ausgeprägte Wartenjäger, die vorwiegend in offenen Akazienbuschlandschaften leben. Alle sassen oft auf eher niedrigen Warten und zeigten wenig Bewegungsaktivität. Fiskalwürger (Abb. 12e) sassen durchschnittlich höher als die anderen Arten und häufiger zuoberst auf Akazienbäumchen. Auch Schwarzstirnwürger (Abb. 12f) hatten ihre Warten mit ähnlicher Häufigkeit ganz oben, allerdings eher auf Büschen als auf Bäumen, und bevorzugten tote Zweige. Neuntöter (Abb. 12g) sassen wenig tiefer, in 50 % der Fälle seitlich, mehrheitlich auf Büschen und zu etwa 40 % auf dünnen Zweigen. Maricoschnäpper (Abb. 12h) hatten ihren Ansitz noch etwas

tiefen als Neuntöter, mit ähnlicher Häufigkeit seitlich und zuoberst, aber auf lebenden Zweigen niedriger Akazien; relativ häufig jagten sie hüpfend am Boden.

Basierend auf den eigenen Beobachtungen und den Literaturangaben zum Jagdverhalten (Harris & Franklin 2000) haben wir in Abb. 13 (S. 259) die verschiedenen Arten (Fotos dazu in Abb. 6, S. 240–241, und in Abb. 7, S. 245) in einem Vegetationsausschnitt verteilt, der von hohem Baumbewuchs der *Brachystegia*-Savanne über mittelhohe Baum- und Buschsavanne zu offener, niedrigwüchsiger, akaziendominierter Buschsavanne führt.

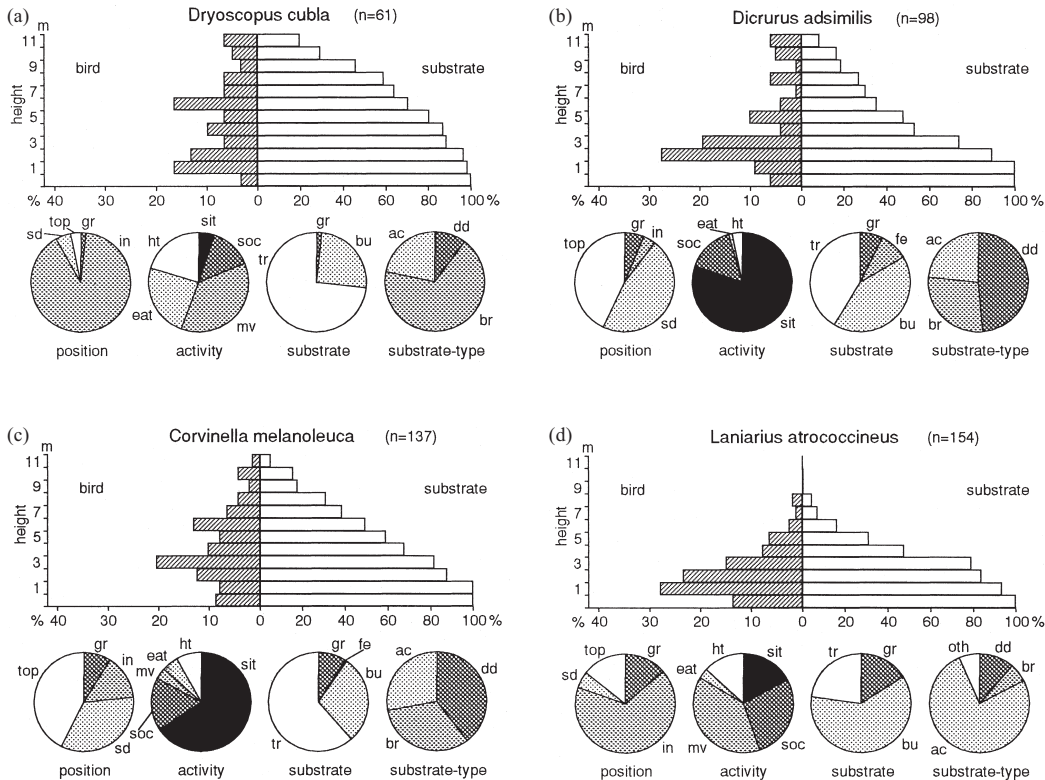
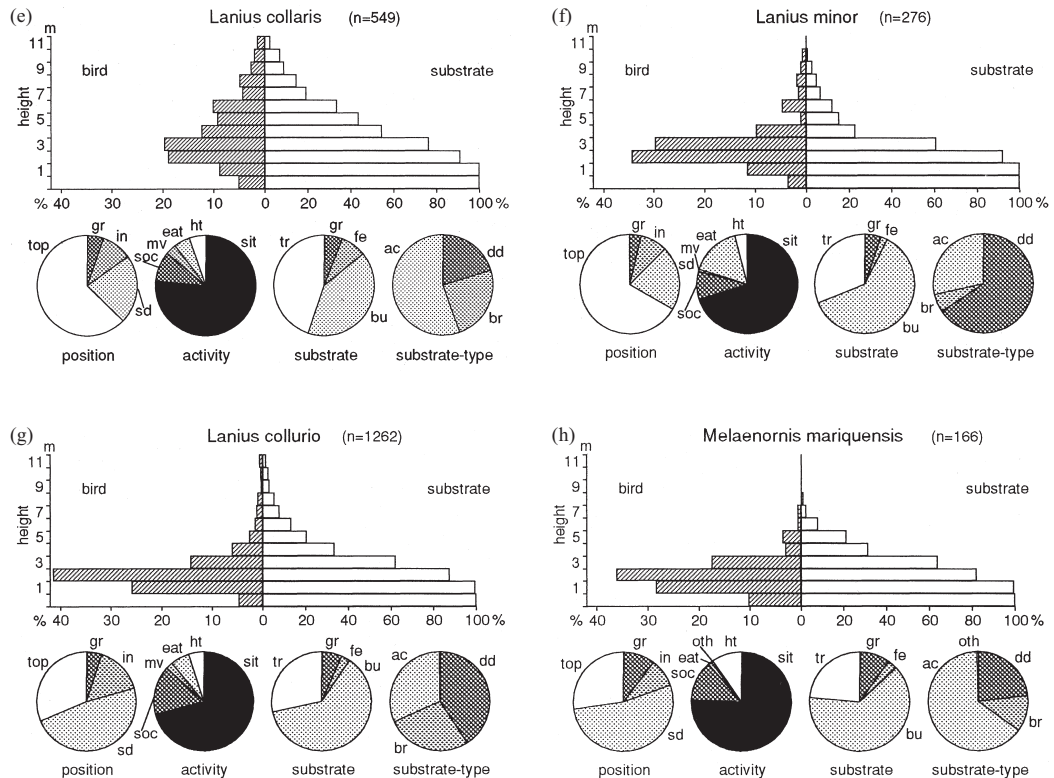


Abb. 12. Habitatwahl und Verhalten von sechs Wartenjägern (b, c, e, f, g, h) und zwei Buschwürgern (a, d), einerseits charakterisiert durch Balkendiagramme mit der Sitzhöhe der Vögel (prozentuale Anteile auf jeder Höhe) und der Gesamthöhe des verfügbaren Substrates (kumulative Anteile von oben nach unten), andererseits durch vier Kreisdiagramme für Position (sd = seitlich, top = oben, gr = Boden, in = im Innern der Vegetation), Aktivität (eat = fressen und bearbeiten von Beute, mv = Bewegung in der Vegetation, soc = Aktivitäten wie singen oder Gefiederpflege, sit = sitzen, ht = jagen, oth = andere), Substrat (tr = Baum, bu = Busch, fe = Zaun, gr = Boden) sowie Substrattyp (ac = Akazie, br = breitblättrig, dd = tot, oth = andere). – *Habitat*

8.2. Unterschiede im Nahrungsverhalten von sechs Wartenjägern

Fünf der sechs Wartenjäger zeigten in 80–92 % der beobachteten Jagdversuche Bodenjagd (Tab. 4, S. 258). Trauerdrongos dagegen holten ihre Beute in 70 % der Fälle in der Luft und nutzten damit eine deutlich andere Nische als die übrigen fünf Arten. Unter diesen fünf Arten weichen die Elsterwürger ab durch die Nutzung grosser Territorien im Gruppenverband. Damit könnten sie zwar ab und zu lokal mit einzelnen Individuen der anderen Arten in Konflikt kommen, häufige Begegnungen mit denselben Individuen werden aber vermieden.

Unsere Daten über die Zahl der intra- und interspezifischen Interaktionen von Neuntöttern (Tab. 5, S. 258) lassen vermuten, dass die Häufigkeit der Interaktionen ein kombiniertes Ergebnis von syntopem Vorkommen und Habitatnutzung ist. Von 100 registrierten Interaktionen waren 54 intraspezifisch, je 11 waren Konflikte mit Schwarzstirnwürgern und Maricoschnäppern, 4 mit Fiskalwürgern und nur je eine mit Trauerdrongo und Elsterwürger. Somit bleiben also vier nebeneinander vorkommende Arten, bei denen Konkurrenz theoretisch zu erwarten wäre.



choice and behaviour of six species of sit-and-wait hunters (b, c, e, f, g, h) and two bush-shrikes (a, d). Bar graphs show the perching height of the birds (percentage per height interval) and total height of available substrate (cumulative proportions from top to bottom). Pie-charts show «position» (sd = sidewise, top = on top, gr = on ground, in = within vegetation), «activity» (eat = handling prey, mv = moving in vegetation, soc = social activities as singing or preening, sit = sitting, ht = hunting, oth = other), «substrate» (tr = tree, bu = bush, fe = fence, gr = ground) and «substrate-type» (ac = Acacia, br = broad-leaved, dd = dead, oth = other).

Tab. 4. Unterschiede in der Nahrungsbeschaffung von sechs Arten in akazienreichen Buschsavannen: Neuntöter *Lanius collurio*, Schwarzstirnwürger *Lanius minor*, Maricoschnäpper *Melaenornis mariquensis*, Fiskalwürger *Lanius collaris*, Elsterwürger *Corvinella melanoleuca* und Trauerdrongo *Dicrurus adsimilis*. – Differences in feeding habits of six species in Acacia-rich bush savanna: Red-backed Shrike *Lanius collurio*, Lesser Grey Shrike *Lanius minor*, Marico Flycatcher *Melaenornis mariquensis*, Common Fiscal *Lanius collaris*, Magpie Shrike *Corvinella melanoleuca* and Fork-tailed Drongo *Dicrurus adsimilis*. The three data lines comprise: number of hunting flights (n); % ground hunting (as opposed to aerial feeding), and size of foraging range (ha).

Art	<i>L. collurio</i>	<i>L. minor</i>	<i>M. mariq.</i>	<i>L. collaris</i>	<i>C. melanol.</i>	<i>D. adsimilis</i>
Anzahl Jagdflüge total (n)	343	72	30	74	25	89
Anteil Bodenjagd (%)	84	87	80	92	87	30
Nahrungsterritorium (ha)	~1–5	~1–5	1	~1–10	>50	~1–10

9. Interaktionen zwischen vier syntopen Wartenjägern

Schwarzstirnwürger und Maricoschnäpper haben eine sehr ähnliche Verbreitung in den Trockensavannen des südlichen Afrika (Hockey et al. 2005). Der Neuntöter bewohnt dieselben Gebiete, nutzt aber auch die feuchteren Savannen im Osten und Nordosten. Die Hauptverbreitung des Fiskalwürgers liegt weiter südlich, aber in der Nordprovinz Südafrikas besteht eine starke Überlappung mit den anderen Arten. In den Mischsavannen kommen die vier Arten oft syntop vor; aber Fiskalwürger und Schwarzstirnwürger bevorzugen eher die offeneren Bereiche der gemeinsamen Lebensräume (Bruderer 1994b, Harrison et al. 1997). Die paläarktischen Arten scheinen beim Einzug unbesetzte Territorien zu suchen und reduzieren so inter- und intraspezifische Interaktionen. Weil die einheimischen Arten bei der Ankunft der beiden paläarktischen Arten (Neuntöter und Schwarzstirnwürger) ihre Reviere bereits etabliert haben und ihre Präsenz auffallend demonstrieren, sind interspezifische Interaktionen relativ selten und kurz. Wir untersuchten

daher, wie häufig die vier Arten miteinander in Konflikt kamen. Dabei unterschieden wir jeweils Rückzugs- und Angriffsverhalten, um die relative Dominanz der Arten zu ermitteln.

Da der Neuntöter unser Studienobjekt war, dominieren in unseren Daten die Aktivitäten, an denen Neuntöter beteiligt waren, während Interaktionen zwischen den anderen Arten eher selten beobachtet wurden. Dennoch lässt sich aus Tab. 6 (S. 260) ableiten, wer jeweils bei interspezifischen Interaktionen als Angreifer oder als unterlegene Art auftrat. Das Verhältnis von Angriff zu Rückzug von Neuntöttern bezüglich der drei anderen Arten beträgt 0:4 beim Fiskalwürger, 4:7 beim Schwarzstirnwürger und 10:1 beim Maricoschnäpper. Beim Verhältnis von Angriffen zu Rückzügen aller Arten dominiert der Fiskalwürger mit 9:2, Schwarzstirnwürger und Neuntöter folgen mit 8:7 bzw. 14:12, und der Maricoschnäpper fällt deutlich ab mit 2 gewonnen und 12 verlorenen Kämpfen.

Die bei Schmäzzerarten festgestellte relative Unterlegenheit der Paläarkten gegenüber den einheimischen Arten (Leisler 1990) scheint bei den Würgern weniger ausgeprägt. Der einhei-

Tab. 5. Anzahl beobachteter intra- und interspezifischer Interaktionen von Neuntöttern. Arten wie in Tab. 4, 12 weitere Arten wurden zusammengefasst. – Number of observed intra- and interspecific interactions of Red-backed Shrikes. Species as in Tab 4, 12 other species pooled.

Interaktion mit	<i>L. collurio</i>	<i>L. minor</i>	<i>M. mariq.</i>	<i>L. collaris</i>	<i>C. melanol.</i>	<i>D. adsimilis</i>	12 andere	total
Anzahl (n)	54	11	11	4	1	1	18	100



Abb. 13. Habitatsegregation von 14 Würgerartigen und einem Schnäpper (Fotos dazu in Abb. 6, S. 240–241, und in Abb. 7, S. 245) in einer schematischen Savannen-Landschaft. Die Anordnung entspricht abnehmender Vorliebe für breitblättrige Bäume und zunehmender Tendenz zu Wartenjagd in Dornbuschsavannen. (1) Scheeballwürger *Dryoscopus cubla*, (2) Graukopfwürger *Malaconotus blanchoti*, (3) Brillenwürger *Prionops plumatus*, (4) Brubru *Nilaus afer*, (5) Senegaltschagra *Tchagra senegala*, (6) Orangewürger *Malaconotus sulfureopectus*, (7) Weiss Scheitelwürger *Eurocephalus anguitemens*, (8) Flötenwürger *Laniarius ferrugineus*, (9) Damaratschagra *Tchagra australis*, (10) Rotbauchwürger *Laniarius atrococcineus*, (11) Elsterwürger *Corvinella melanoleuca*, (12) Neuntöter *Lanius collurio*, (13) Fiskalwürger *Lanius collaris*, (14) Schwarzstirnwürger *Lanius minor*, (15) Maricoschnäpper *Melaenornis mariquensis*. – Habitat segregation of 14 Laniidae and Malaconotidae plus one Flycatcher (see photos in Fig. 6, p. 240–241, and in Fig. 7, p. 245) arranged in a schematic savanna landscape according to decreasing preference for broad-leaved trees and increasing tendency towards sit-and-wait hunting in thorn-bush savanna. (1) Black-backed Puffback *Dryoscopus cubla*, (2) Grey-headed Bush-shrike *Malaconotus blanchoti*, (3) White Helmet-shrike *Prionops plumatus*, (4) Brubru *Nilaus afer*, (5) Black-crowned Tchagra *Tchagra senegala*, (6) Sulphur-breasted Bush-shrike *Malaconotus sulfureopectus*, (7) Southern White-crowned Shrike *Eurocephalus anguitemens*, (8) Southern Boubou *Laniarius ferrugineus*, (9) Brown-headed Tchagra *Tchagra australis*, (10) Crimson-breasted Gonolek *Laniarius atrococcineus*, (11) Magpie Shrike *Corvinella melanoleuca*, (12) Red-backed Shrike *Lanius collurio*, (13) Common Fiscal *Lanius collaris*, (14) Lesser Grey Shrike *Lanius minor*, (15) Marico Flycatcher *Melaenornis mariquensis*.

mische Fiskalwürger war zwar der aggressivste unter allen, äusserte diese Angriffslust aber auch gegenüber zum Teil bedeutend stärkeren afrikanischen Arten, wie etwa dem Trauerdrongo (Hockey et al. 2005). In der relevanten Zeit verteidigt er sein Brutrevier, was in einem Fall sogar zur Tötung einer Eierschlange *Dasypeltis scabra* geführt hat (Bruderer 1991a). Der Schwarzstirnwürger war trotz seiner Grösse nur bei einer von vier Interaktionen mit dem Fiskalwürger erfolgreich; der Neuntöter zog bei vier Interaktionen mit dem Fiskalwürger immer den Kürzeren, während er gegen temporär anwesende (d.h. nicht etablierte) Schwarzstirnwürger doch in 4 von 11 Fällen erfolgreich war. Der Maricoschnäpper war den anderen drei Arten gegenüber (mit einer Ausnahme)

stets unterlegen. Die Dominanz innerhalb derselben Gilde scheint auf einer Kombination von Grösse und (durch Revierbesitz verstärkter) Aggressivität zu basieren. Die Paläarkten sind nicht generell in die trockeneren und offeneren Habitate abgedrängt, weil der Fiskalwürger aufgrund seiner Lebensweise am stärksten auf offene Habitate ausgerichtet ist und der Maricoschnäpper trockene Habitate bevorzugt.

10. Konkurrenzvermeidung syntoper Arten

Die relative Seltenheit von Interaktionen zwischen den vier oft im selben Lebensraum vorkommenden Arten lässt vermuten, dass Mechanismen der Konkurrenzvermeidung vorhanden

Tab. 6. Interaktionen zwischen vier syntopen Wartenjägern: Neuntöter *Lanius collurio*, Schwarzstirnwürger *Lanius minor*, Maricoschnäpper *Melaenornis mariquensis*, Fiskalwürger *Lanius collaris*. – Interactions of four syntopic sit-and-wait hunters: Red-backed Shrike *Lanius collurio*, Lesser Grey Shrike *Lanius minor*, Marico Flycatcher *Melaenornis mariquensis*, Common Fiscal *Lanius collaris*. Rows show attacks of the four species, with total of successful attacks in the bottom line. Lines show retreats, with the total of fights lost to the right. *Italic numbers in the diagonal show intraspecific interactions.*

		erfolgreiche Angriffe				interspezifische Kämpfe verloren
		<i>L. collurio</i>	<i>L. minor</i>	<i>M. mariq.</i>	<i>L. collaris</i>	
Rückzug	<i>L. collurio</i>	54	7	1	4	12
	<i>L. minor</i>	4	3	0	3	7
	<i>M. mariq.</i>	10	0	2	2	12
	<i>L. collaris</i>	0	1	1	2	2
interspezifische Kämpfe gewonnen		14	8	2	9	<i>intraspezifisch</i> (diagonal)

sind. Wir vermuteten solche Möglichkeiten in einer gewissen Nischensegregation und verglichen deshalb die Parameter Position (Boden bzw. innen, seitlich, oben bezüglich Vegetation), Sitzhöhe und Jagddistanz sowie das Substrat (Boden, Zaun, Busch, Baum) und den Deckungsgrad der Holzvegetation.

Fiskalwürger und Schwarzstirnwürger sitzen meist oben auf locker stehenden Büschen oder Bäumen (Tab. 7) und der Fiskalwürger sitzt häufiger auf Bäumen als die übrigen Arten. Die Sitzhöhe ist signifikant abgestuft vom Fiskalwürger über den Schwarzstirnwürger zum Neuntöter und zum Maricoschnäpper. Der Fiskalwürger jagt deshalb auch auf grössere Distanz als die anderen drei Arten. Die Jagddistan-

zen der übrigen drei Arten zeigen eine ähnliche Tendenz wie die Abstufung der Sitzhöhen; die Unterschiede sind aber aufgrund breiter Variation nicht signifikant (Tab. 7). Diese grosse Variabilität zeigt auch die erhebliche Flexibilität dieser Vögel im Jagdverhalten. Insgesamt scheinen die Jagddistanzen mit der Wartenhöhe und der Position der Warte zuzunehmen, was plausibel ist, wenn man sich überlegt, dass ein zuoberst auf einem Baum sitzender Vogel den Boden in unmittelbarer Nähe «seines» Baumes gar nicht sehen kann (Abb. 14).

Wir folgern, dass die Konkurrenz von Neuntöttern mit syntopen Arten derselben Gilde im Winterquartier durch ausgeprägte Nischenunterschiede reduziert wird. Der ultimate Unter-

Tab. 7. Ansitz und Jagdverhalten von vier syntopen Wartenjägern. Arten wie in Tab. 6. Angegeben sind jeweils Mittelwert, Standardabweichung, Modus und Median. – Perching height («Sitzhöhe»), hunting distances («Jagddistanz»), and size category (large, medium, small) of prey («Beute») in four syntopic sit-and-wait hunters. Species as in Tab. 6. Mean, standard deviation, mode and median are given. Differences in perching height are significant between all species, while differences in hunting distances are only significant between Fiscal Shrike and all the others (multiple range test, Fishers's and Sheffé's LSD).

Art	Anzahl (n)	Sitzhöhe			sign. 0,5 %	Anzahl (n)	Jagddistanz			sign. 0,5 %	Beute
		m (± sd)	Mod	Med			m (± sd)	Mod	Med		
<i>L. collaris</i>	592	3,9 (± 2,7)	2,5	3,0		93	9,1 (± 8,1)	10	6,0		gross
<i>L. minor</i>	155	2,5 (± 1,6)	2,0	2,5	*	53	3,4 (± 3,6)	5,0	6,0	*	mittel
<i>L. collurio</i>	1360	2,1 (± 1,8)	1,5	1,75	*	324	3,1 (± 3,4)	3,0	2,0		mittel
<i>M. mariq.</i>	167	1,6 (± 1,4)	1,5	1,5	*	23	2,6 (± 1,4)	2,0	1,5		klein

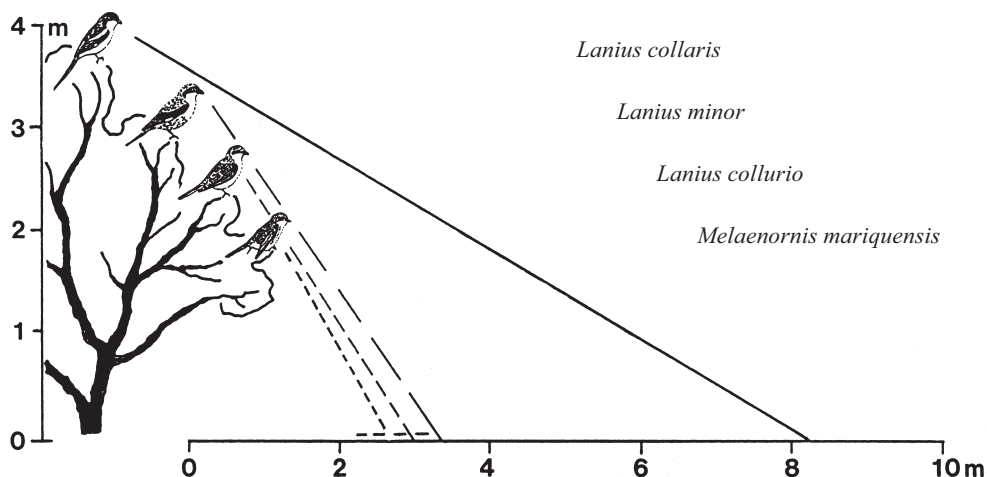


Abb. 14. Sitzhöhen und Jagddistanzen von vier syntopen Wartenjägern (Fotos dazu in Abb. 7, S. 245) in der offenen Buschsavanne: Fiskalwürger *Lanius collaris*, Schwarzstirnwürger *Lanius minor*, Neuntöter *Lanius collurio*, Maricoschnäpper *Melaenornis mariquensis*; beim Maricoschnäpper zudem drosselartige Nahrungssuche auf offenen Bodenflächen. – *Perching heights and pouncing distances of four syntopic sit-and-wait hunters* (see photos in Fig. 7, p. 245): Common Fiscal *Lanius collaris*, Lesser Grey Shrike *Lanius minor*, Red-backed Shrike *Lanius collurio*, Marico Flycatcher *Melaenornis mariquensis*; Marico Flycatcher additionally forages thrush-like on open ground patches.

schied dürfte wohl in der Beutegrösse liegen (zu der wir aber zu wenig Daten haben). In unseren Daten kommt dieser letztlich relevante Unterschied in den Parametern Wartenhöhe, Position und Jagddistanz zum Ausdruck.

Dank. Unser Dank gilt primär der Schweizerischen Vogelwarte, die uns die Möglichkeit zur Feldarbeit im Rahmen eines Weiterbildungsjahres ermöglicht hat, sowie dem Transvaal Museum in Pretoria, das uns eine zuverlässige Arbeitsbasis in Südafrika geboten hat. Die wichtigsten Partner am Museum waren Tony Harris und Alan Kemp. Neben dem Transvaal Museum stellten uns auch das Durban Museum und das Natural History Museum in Tring ihre Neuntöter-Bälge zur Verfügung, und Kit Hustler vom National Museum in Bulawayo eine nach Monat, Geschlecht und Herkunftsgebiet geordnete Liste. Vom Transvaal Museum erhielten wir auch elektronische Versionen von vier Würgerfotos. Tony Tree, Peter J. Mundy und Irralie Howland folgten unserem Aufruf von 1990 und sandten ihre Neuntöter-Beobachtungen aus Simbabwe. Finanzielle Unterstützung gewährten die Freiwillige Akademische Gesellschaft Basel, die Geigy Jubiläums-Stiftung, die Basler Stiftung für Biologische Forschung und der Fonds zur Förderung wissenschaftlicher Kontakte der Univer-

sität Basel. In Südafrika erlebten wir phantastische Unterstützung und Gastfreundschaft, wo immer wir um die Erlaubnis zur Feldarbeit baten. Spezieller Dank geht an Tony und Judy Harris, an James und Grace Thompson sowie an Warwick und Guggi Tarboton. James Harrison (Southern African Bird Atlas Project) und Hew Penry (Bird Atlas of Botswana) ermöglichten uns, Daten aus ihren Projekten zu verwenden, bevor die entsprechenden Werke publiziert waren. Das Nature Conservation Directorate of the Transvaal Provincial Administration bewilligte unser Projekt (No. TN 6/5/4/23) und ermöglichte uns damit die Arbeit in seinen Naturschutzgebieten. Für kritische Durchsicht des Manuskriptes danken wir Luc Schifferli und Marc Herremans. Den Redaktoren des Ornithologischen Beobachters, Christian Marti und Peter Knaus, danken wir für die sorgfältige redaktionelle Bearbeitung und die reiche Illustration.

Zusammenfassung

Neuntöter-Studien im südafrikanischen Winterquartier im Südsommer 1989/90 bilden die Basis für diese Übersichtspublikation. Neben neuen Auswertungen werden auch Zusammenfassungen früher publizierter Teilbereiche präsentiert.

Unterarten: Die Untersuchung von 197 Bälgen (davon 87 adulte ♂) aus dem Transvaal Museum und dem Durban Museum liess uns folgern, dass die Unterscheidung von Unterarten im Winterquartier nur in Extremfällen an Museumsmaterial möglich ist, aber nicht im Feld. Abgesehen von extremer Farbvariation innerhalb von Lokalpopulationen im Brutgebiet scheint die Unterscheidung im Winterquartier durch mauserbedingte Farbänderungen erschwert.

Mauser: Aus Mauserdaten von 11 Fänglingen und 302 Bälgen (Transvaal Museum, Durban Museum und Natural History Museum in Tring) ergibt sich eine individuelle Mauserdauer von 80–90 Tagen. Die Gesamtdauer der Flugfedermauser in der Population umfasst beinahe die ganze Zeit der Anwesenheit der Art im Winterquartier. Die meisten Individuen mausern zwischen Mitte November und Mitte März. Wir stellten keinen Unterschied im Mauserverlauf zwischen ♂ und ♀ fest und nur eine (statistisch nicht signifikante) Tendenz für eine vorgezogene Mauser bei Altvögeln im Vergleich zu Jungen. Der Mauserverlauf erlaubt die Geschlechtsbestimmung bei 50 % der Jungen gegen Ende Januar und für beinahe alle gegen Mitte Februar.

Verbreitung: Für die Atlaswerke des südlichen Afrika gesammelte Daten wurden für die Überwinterungsperiode des Neuntötters ausgewertet. Diese zeigen, dass die Hauptverbreitung der Art im Gebiet südlich von 22° S mit dem Savannen-Biom zusammenfällt (92 % der Atlasquadrate mit Melderaten von über 25 %), während die Art im Grasland (5 %) und in der Nama-Karoo (3 %) eher selten angetroffen wird und nur ausnahmsweise die südliche Macchia (Fynbos), die Wüste und die Sukkulenten-Karoo erreicht. Innerhalb des Savannen-Bioms werden die semiariden Gebiete bevorzugt. Niedrigere Melderaten kommen im trockensten Westen und in den feuchteren Savannen im Nordosten vor. Unter den verschiedenen Savannen-Typen innerhalb der Republik Südafrika bietet die Kalahari-Dornbuschsavanne die grösste Fläche für den Neuntöter. Die höchsten Anteile an Quadraten mit hohen Melderaten befinden sich in den ariden Savannen des Lowveldes, in der Mopane-Savanne und in der Zululand-Dornbuschsavanne. Insgesamt scheint die Struktur der Vegetation (offene, niedrige Buschsavanne) wichtiger zu sein als ihre artliche Zusammensetzung. Je seltener die Büsche in den trockenen Gebieten und je dichter und höher die Büsche bzw. Bäume in den feuchteren Gebieten sind, desto weniger werden sie von Neuntöttern besiedelt. Aufgrund der grossen Bedeutung des Savannen-Bioms für den Neuntöter liefern wir eine Definition von Savannen und unterscheiden ihre trockenen, feuchten und gemischten Erscheinungsformen.

Bestandsdichten in verschiedenen Habitaten: Die Mischung von trockenen und feuchten Savannen in der Nordprovinz von Südafrika erlaubte es, die Habitatpräferenzen des Neuntötters zu studieren. Generell scheint es, dass niedriger Busch (1–3 m hoch) gegenüber höheren Büschen und Bäumen bevorzugt wird, offener Busch (10–50 % Deckung) gegenüber

dichtem Bewuchs oder offenerem Grasland. Ähnlich wird auch in der Krautschicht mittlere Dichte und beschränkte Höhe bevorzugt: niedriges Gras (< 50 cm) gegenüber höherem Gras, mittlere Deckung (50–80 %) gegenüber dichtem Gras oder offenen Sandflächen. Günstige Gebiete in Trockensavannen erlauben Dichten von 35–65 Vögeln/100 ha, in Extremfällen sind es bis zu 150 Vögel/100 ha. In Mischsavannen auf erhöhtem Relief fanden wir 10–30 Vögel/100 ha, während für *Burkea*-Baumsavannen 10-mal geringere Dichten bekannt sind. Dichten von Altvögeln in Optimalhabitaten des Brutgebiets sind ähnlich wie im Nicht-Brutgebiet (abgesehen von einigen Extremfällen in Afrika). Es sind aber bedeutungsvolle Unterschiede zu berücksichtigen: (1) Brutvögel müssen in ihren Territorien zusätzlich Junge füttern, (2) das Brutareal der Art ist wesentlich grösser als das Überwinterungsgebiet, während die Dichte von günstigen Flächen im Überwinterungsgebiet deutlich grösser ist.

Unterschiedliche Dichten von ♂ und ♀: Vier Gründe für häufig beobachtete Unterschiede in der Häufigkeit der beiden Geschlechter werden vorgeschlagen: (1) Geographische Segregation (mit zunehmender Häufigkeit von ♀ im feuchten Nordosten). (2) Auffallende Präsentation der ♂ im Gegensatz zu eher verstecktem Aufenthalt von ♀ in dichter Vegetation könnte das sichtbare Geschlechterverhältnis verzerren. (3) Die Bevorzugung besserer Deckung durch ♀ könnte zu lokalen Habitatunterschieden führen, mit ♀ eher in der breitblättrigen Savanne und ♂ eher in der offenen Akaziensavanne. (4) Obwohl ♀ den ♂ nicht in jedem Fall von aggressiven Begegnungen unterlegen sind, könnten erhöhte ♀-Anteile in Gebieten mit niedriger Neuntöter-Dichte andeuten, dass ♀ in suboptimale Habitate abgedrängt werden.

Saisonaler Verlauf von Ankunft, Aufenthalt und Wegzug: Den ersten Neuntöter beobachteten wir am 2. November 1989. Die Hauptankunft der Neuntöter in der Nordprovinz Südafrikas fand in der zweiten November- und in der ersten Dezemberhälfte statt. Ankunftswellen folgten oft auf Gewitternächte. Die Neuntöter etablierten regelmässig Territorien, waren aber nicht für die ganze Überwinterungszeit an einem solchen Ort gebunden. Abwanderung aus einem Territorium kann auftreten als Folge sozialer Interaktionen oder aufgrund sich verschlechternder Ernährungsbedingungen. Ein Territorium kann aber auch ohne ersichtliche Umweltveränderung verlassen werden. Nachfolgende Neubesetzung solcher verlassener Territorien deutete an, dass die Territoriumsqualität nicht der einzige Grund für vorkommende Verschiebungen war. Ähnlich wie die Ankunft war auch die Abwanderung im März durch auffallende Zugwellen charakterisiert. Die letzten Individuen verliessen das Gebiet um den 10. April 1990.

Zeitbudget und Tagesverlauf: Dauerbeobachtungen an ausgewählten Fokus-Tieren zeigten, dass diese 80 % des Tages mit Sitzen und Warten verbrachten. In den heissesten Stunden des Tages sassen sie an Schattenplätzen in dichten Bäumen oder Büschen,

um dem Einfluss der Sonneneinstrahlung auf die Körpertemperatur auszuweichen. ♂ brauchten die restliche Zeit vor allem für Singen, Gefiederpflege und Behandlung von Beutetieren. ♀ investierten erhebliche Zeit (> 6 %) in Warnrufe während der Morgen- und Abenddämmerung. Bezüglich Zeitaufwand waren Bewegungsaktivitäten vernachlässigbar. Bei der Zahl der einzelnen Aktivitäten umfasste «Sitzen» 35 % bei den ♂ und 38 % bei den ♀, 29 % (♂ und ♀) waren Distanzflüge, 15 bzw. 12 % Jagdflüge, 6 % (♂) und 12 % (♀) betrafen Verschiebungen in der Vegetation. Aktivitäten mit geringer Frequenz waren: Nahrungsbearbeitung, Gefiederpflege, Warnen (mehrheitlich bei ♀), Interaktionen und Gesang (nur bei ♂). Die Zahl der Ortsveränderungen war während des ganzen Morgens hoch und sank während der heissesten Stunden des Nachmittags beinahe auf Null. Während der Aufzuchtzeit in der Schweiz war der Aktivitätslevel um einen Faktor 2–4 höher; zudem gab es keine Aktivitätslücke am Nachmittag. Die Jagdintensität war am Vormittag in Afrika ähnlich der vorbrutzeitlichen Jagdintensität in einem Gebiet mit hoher Insektdichte in der Südschweiz. Dies lässt darauf schliessen, dass Neuntöter ihren Aufenthalt im südlichen Afrika in einer recht entspannten Situation verbringen.

Habitat- und Nischenaufteilung: Ein auf Verhaltensbeobachtungen basierendes Dendrogramm resultierte in zwei deutlich verschiedenen Gruppen, nämlich den Buschwürgern (inkl. Weiss Scheitelwürger *Eurocephalus anguimans*) und den Wartenjägern (inkl. Maricoschnäpper *Melaenornis mariquensis* und Trauerdrongo *Dicrurus adsimilis*). Eine detailliertere Analyse zeigte, dass Elsterwürger *Corvinella melanoleuca* und Trauerdrongo bezüglich Lebensraumnutzung und Verhalten stark von den anderen Wartenjägern abwichen. Damit verblieben vier Arten mit ähnlichem Verhalten im selben Habitat (Neuntöter, Schwarzstirnwürger *Lanius minor*, Fiskalwürger *L. collaris*, Maricoschnäpper).

Interaktionen: Das Verhältnis von Angriff zu Flucht bei den vier syntopen Wartenjägern war 9 : 2 beim Fiskalwürger, 8 : 7 beim Neuntöter, 14 : 12 beim Schwarzstirnwürger und 2 : 12 beim Maricoschnäpper. Unter diesen Wartenjägern scheinen die paläarktischen den einheimischen Arten nicht unbedingt unterlegen. Sie scheinen auch nicht generell in trockeneren und offeneren Habitats verdrängt zu sein (wie dies früher bei Schmätzern beobachtet wurde), weil der Fiskalwürger gemäss seinen ökologischen Ansprüchen offene Gebiete bevorzugt und der Maricoschnäpper eine stärkere Präferenz für trockene Habitats hat als der Neuntöter.

Konkurrenzverminderung: Die Koexistenz zwischen den vier syntopen Wartenjägern wird erleichtert durch deutliche Nischenunterschiede. Der Hauptunterschied liegt vermutlich in der Beutegrösse. Dieser ultimale Unterschied wurde vor allem beobachtbar durch die Wartenhöhe, die Position auf den Büschen und Bäumen sowie durch die Jagddistanzen.

Summary

Studies on Red-backed Shrikes in their Southern African non-breeding range in 1989/90 provide the basis for this survey. Previously published topics are summarized, and new data presented.

Subspecies: Based on the analysis of 197 skins (among them 87 adult ♂) from the Transvaal and Durban Museums, we conclude that discrimination of subspecies in the non-breeding area is restricted to extreme cases under close inspection, but not under field conditions. Besides extreme colour variation within local populations on the breeding grounds, discrimination in the non-breeding area seems to be obscured by colour variation with the progress of moult.

Moult: Moult data derived from 11 trapped birds and 302 skins from the Transvaal Museum, Durban Museum, and Natural History Museum at Tring indicate an individual moult duration of 80–90 days. The total duration of flight-feather moult in the population comprises nearly the whole time of the species' presence in the non-breeding area. Most birds moult between mid-November and mid-March. There was no difference in the course of moult between ♂ and ♀, and only a (statistically non-significant) tendency for earlier moult in adults compared to juveniles. The course of moult allows sex discrimination in 50 % of the juveniles towards end of January and in nearly all birds from mid-February onwards.

Distribution: Atlas projects for Southern Africa provided data for the period of the species' presence in the region. The reporting rates for this restricted period indicate that the species' main distribution south of 22° S coincides with the Savanna Biome (92 % of the atlas squares with reporting rates of over 25 %), spreading to the Grassland (5 %) and Nama-Karoo (3 %) Biomes. Only as a rare vagrant, the species reaches the Fynbos, Desert, and Succulent-Karoo Biomes. Within the Savanna Biome, the semi-arid parts are preferred. Lower reporting rates occur in the driest western areas as well as in the more humid savannas to the north and east. Among the different savanna types within the Republic of South Africa, the Kalahari Thornveld offers the largest area for the species. The highest percentages of squares with high reporting rates are found in the Arid Lowveld, Mopane Veld, and Zululand Thornveld. Generally, the structure of the vegetation – i.e. open, low bush savanna – seems to be more important than its species composition. The sparser the bushes in the dry areas, and the denser and higher the bushes/trees in the moist areas, the less they are colonized by Red-backed Shrikes. As the Savanna Biome is very important for the species, we provide a definition of savannas, and discriminate their dry, moist, and mixed types.

Densities in various habitats: The mixture of dry and moist savannas in the Northern Province of South Africa allowed us to study habitat preferences of the species. In general, it seems that low scrub (1–3 m high) is preferred to higher bushes and

trees, open bush (10 to 50 % coverage) is preferred to dense woodland or open grassland. Similarly, in the herbaceous layer, medium cover and restricted height seems to be favoured, low grass (less than 50 cm) as opposed to high grass, and medium grass-cover (50–80 %) is preferred to bare sand or dense grass. Favourable areas in dry savannas allow densities of 35–65 birds/100 ha, in extreme cases up to 150 birds/100 ha. We found 10–30 birds/100 ha in mixed savannas on elevated relief, while reports from *Burkea*-tree-savanna indicate 10-times lower densities. Densities of adult individuals in optimal habitats of the breeding area are similar to those in the non-breeding areas (except for some extreme concentrations in Africa), but important differences have to be considered: (1) breeding birds have to feed young within their territories, (2) the breeding range is considerably larger than the non-breeding range, while favourable areas are much more common in the non-breeding range.

Differential densities of ♂ and ♀: Four reasons for differences in reported densities of ♂ and ♀ are suggested: (1) geographic segregation (with increased proportions of ♀ in the humid northeast); (2) conspicuous presentation of ♂ and more secretive behaviour of ♀ skulking in denser vegetation may lead to biases in the apparent sex ratios; (3) preference of ♀ for better coverage may lead to habitat segregation, ♀ preferring broad-leaved vegetation, while ♂ rather settle in open *Acacia* savanna; (4) in spite of the fact that ♀ are not always subordinate to ♂ in aggressive encounters, increased proportions of ♀ in areas with low densities may indicate that ♀ may be displaced to suboptimal habitats.

Seasonal course of arrival, residence, and departure: We observed the first Red-backed Shrike on 2 November 1989. The main arrival in the Northern Province of South Africa took place in the second half of November and first half of December. Arrival waves of Red-backed Shrikes and other migrants often follow nights with thunderstorms. The Red-backed Shrikes established territories, but were not bound to these sites for the whole stay in the non-breeding area. Vacation of territories may be due to social interactions or due to changes in feeding conditions, but it may also occur without obvious environmental reasons. Subsequent occupation of the same territories by other Red-backed Shrikes indicated that deterioration of territory quality was not the only reason for shifts. Similar to arrival, the departure in March was characterized by marked waves of migration. The last individuals left the area around 10 April 1990.

Time budget and daily routine: Continuous observation of some individuals indicate that the birds devoted 80 % of the day to sitting and waiting. They spent the hottest parts of the day in the shade in dense trees or bushes, thus reducing the effect of solar radiation on body temperature. ♂ used the remaining time mainly for singing, preening and handling prey items. ♀ invested > 6 % of time to alarm calls during dawn and dusk. Movements were negligible in

the time budget. The number of activities comprises 35 % (♂) to 38 % (♀) sitting, 29 % distance flights (♂ and ♀), 15 % (♂) and 12 % (♀) hunting flights, and 6 % (♂) and 12 % (♀) movements within the vegetation. Low frequency activities were: handling of prey, preening, alarming (particularly in ♀), social interactions, and singing (♂). The number of movements was high throughout the morning and dropped to nearly zero during the hottest hours of the afternoon. When feeding young in Switzerland, the activity level per hour was 2–4 times higher, with no gap in activity during the afternoon. Hunting intensity before noon in Africa was similar to the average daily hunting frequency before hatching in an area of high insect supply in southern Switzerland. This suggests that Red-backed Shrikes are not particularly stressed during their non-breeding time in South Africa.

Habitat and niche segregation: A behaviour-based dendrogram resulted in two distinct groups, namely the «bush-shrikes» (*Malaconotidae* incl. Southern White-crowned Shrike *Eurocephalus anguiformis*) and «the sit-and-wait hunters» (including the Marico Flycatcher *Melaenornis mariquensis* and the Fork-tailed Drongo *Dicrurus adsimilis*). More detailed analyses show that the Magpie Shrike *Corvinella melanoleuca* and the Fork-tailed Drongo differed in behaviour from the remaining four similar species living in the same habitat (Red-backed Shrike, Lesser Grey Shrike *Lanius minor*, Common Fiscal *L. collaris*, and Marico Flycatcher).

Interactions: The proportion of attack to escape between the four syntopic sit-and-wait hunters was 9:2 for the Common Fiscal, 8:7 for the Red-backed Shrike, 14:12 for the Lesser Grey Shrike, and 2:12 for the Marico Flycatcher. Among these sit-and-wait hunters, the Palearctic species seem not necessarily to be subordinate to the Africans. They are not ousted to dryer and more open habitats (as earlier reported for chats), because the ecology of the Common Fiscal entails preference for open areas, and the Marico Flycatcher shows a stronger preference for dry habitat than the Red-backed Shrike.

Reduced competition: Distinct niche differences allow co-existence between the four syntopic species. Prey size is probably the basic difference. This ultimate difference is represented in our data by perching height, position on trees/bushes, and by pouncing distances.

Literatur

- ACOCKS, J. P. H. (1988): Veld types of South Africa. Botanical Research Institute, Dept. of Agriculture and Water Supply South Africa, Pretoria.
- BAUER, H.-G., E. BEZZEL & W. FIEDLER (2005): Das Kompendium der Vögel Mitteleuropas: alles über Biologie, Gefährdung und Schutz. Passeriformes – Sperlingsvögel. Aula, Wiebelsheim.

- BECKER, P. (1974): Beobachtungen an paläarktischen Zugvögeln in ihrem Winterquartier in Südwestafrika. Wissenschaftliche Forschung in Südwestafrika S. W. A. Wissenschaftliche Gesellschaft, Windhoek.
- BRUDERER, B. (1991a): Common Egg-eater *Dasyptis scabra* killed at Fiscal Shrike *Lanius collaris* nest. Ostrich 62: 76–77. – (1991b): Lebensraum Savanne. Ornithol. 1991/2: 9–11. – (1993): Stammgast in der Savanne. Ornithol. 1993/4: 33–35. – (1994a): Habitat and niche of migrant Red-backed Shrikes in Southern Africa. J. Ornithol. 135: 474–475. – (1994b): Wie Würger Konflikte vermeiden. Ornithol. 1994/5: 29–31. – (2007): Notes on the moult of red-backed shrikes (*Lanius collurio*) in their non-breeding range. J. Ornithol. 148: 557–561.
- BRUDERER, B. & H. BRUDERER (1990): Counting Redbacks. Southern African Bird Atlas Project (SABAP) News 10: 8. – (1993): Distribution and habitat preference of Red-backed Shrikes *Lanius collurio* in Southern Africa. Ostrich 64: 141–147. – (1994): Numbers of Red-backed Shrikes *Lanius collurio* in different habitats of Southern Africa. Bull. Brit. Ornithol. Club 114: 192–202.
- BRUDERER, B. & W. THÖNEN (1977): Rote Liste der gefährdeten und seltenen Vogelarten der Schweiz. Ornithol. Beob., Beiheft zu Bd. 74 (Beiheft 3). Schweizerisches Landeskomitee für Vogelschutz.
- CLANCEY, P. A. (1973): The status and characters of the races of the Red-backed Shrike, wintering in the South-African sub-region. Bull. Brit. Ornithol. Club 93: 92–96.
- DELL'OCA, S. (1987): Daten zur Brutbiologie und zum Jagdverhalten des Neuntöters (*Lanius collurio*) in der Region Leuk, verglichen mit Angaben aus der Region Frutigal. Dipl.arb. Univ. Basel.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13, Passeriformes (4. Teil). Aula, Wiesbaden.
- HARRIS, T. & G. ARNOTT (1988): Shrikes of Southern Africa. Struik Winchester, Cape Town.
- HARRIS, T. & K. FRANKLIN (2000): Shrikes and bush-shrikes: including wood-shrikes, helmet-shrikes, flycatcher-shrikes, philentomas, batises and wattle-eyes. Helm, London.
- HARRISON, J. A., D. G. ALLAN, L. G. UNDERHILL, M. HERREMANS, A. J. TREE, V. PARKER & C. J. BROWN (1997): The atlas of Southern African birds. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- HARTERT, E. (1910): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Friedländer & Sohn, Berlin.
- HERREMANS, M. (1993): Seasonal dynamics in sub-kalahari bird communities with emphasis on migrants. Proc. VIII Pan-Afr. Ornithol. Congr. 555–564. – (1997a): 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. – (1997b): Redbacked Shrike *Lanius collurio*. S. 410–411 in J. A. HARRISON, D. G. ALLAN, L. G. UNDERHILL, M. HERREMANS, A. J. TREE, V. PARKER & C. J. BROWN (eds): The atlas of Southern African birds. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- HERREMANS, M. & D. HERREMANS-TONNOEYR (1995): Non-breeding site-fidelity of red-backed shrikes *Lanius collurio* in Botswana. Ostrich 66: 145–147.
- HOCKEY, P. A. R., W. R. J. DEAN & P. G. RYAN (2005): Roberts Birds of Southern Africa. The Trustees of the John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town.
- HUNTLEY, B. J. (1982): Southern African savannas. S. 101–119 in B. J. HUNTLEY & B. H. WALKER (eds): Ecology of tropical savannas. Springer, Berlin.
- IRWIN, M. P. S. (1981): The birds of Zimbabwe. Quest Publishing, Salisbury.
- JAKOBER, H. & STAUBER, W. (1987): Habitatansprüche des Neuntöters (*Lanius collurio*) und Massnahmen für seinen Schutz. Beih. Veröff. Nat.-schutz Landsch.pfl. Baden-Württ. 48: 25–43.
- JOHANSEN, H. (1944): Die Vogelfauna Westsibiriens. J. Ornithol. 92: 1–204.
- LEFRANC, N. (1993): Les pies-grièches d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- LEISLER, B. (1990): Selection and use of habitat of wintering migrants. S. 156–174 in E. GWINNER (ed.): Bird migration. Springer, Berlin.
- MÜLLER, M. (1996): Das Engadin: Lebensraum für Brutvögel der offenen und halboffenen Kulturlandschaft. Jahresber. Nat.forsch. Ges. Graubünden 108: 39–119.
- MÜLLER, M. & U. LEUGGER (1998): Neuntöter, Piegrièche écorcheur. S. 468–469 in H. SCHMID, R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (Hrsg.): Schweizer Brutvogelatlas. Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993–1996. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- PANOW, E. N. (1983): Die Würger der Paläarktis: Gattung *Lanius*. Neue Brehm-Bücherei Bd. 557. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt. – (1996): Die Würger der Paläarktis: Gattung *Lanius*. Neue Brehm-Bücherei Bd. 557. 2. überarb. Aufl. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- PARKER, V. (1999): The atlas of the birds of Sul do Save, Southern Mozambique. Avian Demography Unit, Cape Town, and Endangered Wildlife Trust, Johannesburg. – (2005): The atlas of the birds of Central Mozambique. Endangered Wildlife Trust, Johannesburg, and Avian Demography Unit, Cape Town.
- PEARSON, D. J. (1990): Palaearctic passerine migrants in Kenya and Uganda: temporal and spatial patterns of their movements. S. 44–59 in E. GWINNER (ed.): Bird migration. Springer, Berlin.
- PENRY, H. (1994): Bird atlas of Botswana. University of Natal, Pietermaritzburg.
- RUDIN, M. (1990): Bruterfolg und Fütterungsverhalten des Neuntöters *Lanius collurio* in der Nordwestschweiz. Ornithol. Beob. 87: 243–252.
- RUTHERFORD, M. C. & R. H. WESTFALL (1986): Biomes of southern Africa – an objective categori-

- zation. Memoirs of the Botanical Survey of South Africa No. 54. Botanical Research Institute, Department of Agriculture and Water Supply, Pretoria.
- SCHIFFERLI, L. (1989): Die naturnahen Walliser Kulturlandschaften: Biotope von nationaler Bedeutung für Vogelarten. Bull. Murithienne 107: 9–19.
- SCHIFFERLI, L., R. J. FULLER & M. MÜLLER (1999): Distribution and habitat use of bird species breeding on Swiss farmland in relation to agricultural intensification. Vogelwelt 120, Suppl.: 151–161.
- SIBLEY, G. C. & J. E. AHLQUIST (1990): Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution. Yale University, New Haven.
- SOLARI, C. & H. SCHUDEL (1988): Nahrungserwerb des Neuntöters *Lanius collurio* während der Fortpflanzungszeit. Ornithol. Beob. 85: 81–90.
- SVENSSON, L. (1984): Identification guide to European passerines. L. Svensson, Stockholm.
- TARBOTON, W. R. (1980): Avian populations in Transvaal savanna. Proc. IV Pan-Afr. Ornithol. Congr. 113–124.
- TARBOTON, W. R., M. I. KEMP & A. C. KEMP (1987): Birds of the Transvaal. Transvaal Museum, Pretoria.
- VAURIE, C. (1959): The birds of the palearctic fauna. Passeriformes. H. F. & G. Witherby, London.
- WARD, J. H. (1963): Hierarchical grouping to optimize an objective function. J. Am. Stat. Assoc. 58: 236–244.
- WINKLER, R. (1999): Avifauna der Schweiz. Ornithol. Beob. Beiheft 10.
- ZIMMERMAN, D. A., D. A. TURNER & D. J. PEARSON (1999): Birds of Kenya and northern Tanzania. Helm, London.

Manuskript eingegangen 1. Oktober 2007
Bereinigte Fassung angenommen 28. Mai 2008