©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen
Band 35, S. 145 – 158, 2009

Verhaltensstrategien des Zilpzalps (*Phylloscopus collybita*) beim Nahrungserwerb

Frank Gottwald

Kurzfassung: Der Zilpzalp verwendet zum Beuteerwerb verschiedene Fangtechniken, die in ihrer relativen Häufigkeit variieren. Die Haupttechniken waren Picken, Schwirrflug, Pickflug und Fangflug. Mit der bevorzugten Anwendung einzelner Techniken waren spezifische Bewegungsmuster verbunden. Als ursächliche Faktoren für die Variabilität der Verhaltensstrategien beim Nahrungserwerb werden die Vegetationsdichte und –struktur, das Nahrungsangebot und der Brutstatus diskutiert.

In hoher Vegetationsdichte sowie bei der Jagd nach sehr kleinen Beutetieren, die in hoher Dichte vorkamen, war Picken aus dem Stand die häufigste Beutefangtechnik. In geringer Vegetationsdichte bevorzugten die Zilpzalpe Techniken, die mit einem Flugmanöver verbunden sind. Im Schwirrflug wurden unübersichtliche Vegetationsbereiche abgesammelt, der Pickflug wurde bevorzugt in großblättrigen Baumarten angewandt. Am Jahresanfang war die Variabilität der Strategien besonders groß. Dies kann mit dem noch knappen Nahrungsangebot begründet werden, welches die Vögel zur Ausnutzung ihres gesamten Potenzials an Verhaltensstrategien zwingt. Während der Brutzeit benutzten Futter tragende Vögel im Vergleich zu nicht Futter tragenden Männchen bei der Nahrungssuche in den gleichen Pflanzenarten einen höheren Anteil von Pick- und Schwirrflug. Gemäß optimal foraging - Theorien ist anzunehmen, dass diese Techniken zwar energieaufwändiger, bei passendem Nahrungsangebot aber effizienter sind als einfaches Picken. Im Vergleich mit anderen Untersuchungen an Insekten fressenden Vogelarten erscheint der Zilpzalp sehr variabel in Bezug auf sein Verhalten beim Nahrungserwerb.

Abstract: Foraging behaviour and strategies of the Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*). The principal prey-capture methods of the Chiffchaff are gleaning, hover-gleaning, sally-gleaning and hawking. Relative frequencies of the prey-capture methods varied depending on vegetation density, vegetation structure, food supply, season and breeding cycle. The specific frequencies of prey-capture methods were accompanied by specific patterns of searching.

Gleaning was most frequent in dense vegetation and when feeding on very small prey occurring in high densities. In less dense vegetation the birds used more hover-gleaning or sally-gleaning. Hawking strategies were confined to male Chiffchaffs early in spring. When foraging in tree species with large leaves such as beech or alder sally-gleaning was the preferred foraging maneuver, whereas hover-gleaning was used predominately for feeding from more complex vegetation structures like sprouting leaf buds of birch. In the beginning of the year the variety of foraging strategies was highest, probably due to limited food resources. During the main breeding stage birds feeding young used significantly more sally-gleaning and hover-gleaning than males not feeding young. It is suggested that these flight-techniques, combined with fast wide-ranging movements of the birds, are more suitable to catch a maximum of prey than simple gleaning. Compared to other studies investigating the foraging behaviour of insectivorous birds the Chiffchaff was found to be highly variable. This might be advantageous with respect to the broad habitat niche of the species.

Key words: Chiffchaff, foraging strategies, foraging behaviour, variability, vegetation structure, optimal foraging

Adresse:
Frank Gottwald, Joachimsthaler Str. 9, 16247 Friedrichswalde OT Parlow,
E-Mail: gottwald@naturschutzhof.de

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

1 Einleitung

Der Zilpzalp ist in Europa und Asien im Bereich des borealen, temperaten und mediterranen Klimagürtels weit verbreitet und im Osnabrücker Land (Südniedersachsen) ein häufiger Brutvogel. In NW-Deutschland kommt die Form *Ph. collybita collybita* sympatrisch mit zwei weiteren, morphologisch sehr ähnlichen Laubsängerarten (Fitis, *Ph. trochilus*; Waldlaubsänger *Ph. sibilatrix*) vor, die infolge ihrer verschiedenen Habitatansprüche ökologisch weitgehend getrennt leben.

Die Art der Nahrungssuche und die Beutefangtechniken spielen häufig eine Schlüsselrolle bei der Ausbildung spezifischer ökologischer Nischen, der zwischenartlichen Konkurrenzvermeidung und der evolutiven Entwicklung morphologischer Anpassungen (Williamson 1971, Eckhardt 1979, Fitzpatrick 1985, Morrison et al. 1990, Leisler & Winkler 1991, Forstmeier & Keßler 2001, Salewski et al. 2003). Beim Kanarischen Zilpzalp (*Phylloscopus canariensis*) wurde eine sehr hohe Variabilität des Verhaltens beim Nahrungserwerb festgestellt und dies unter anderem auf das sehr breite Habitatspektrum und die verringerte interspezifische Konkurrenz auf den Inseln zurückgeführt (Gottwald 1992). Vor diesem Hintergrund wird im Folgenden die Variabilität des Verhaltens beim mitteleuropäischen Zilpzalp dargestellt und analysiert.

2 Untersuchungsgebiete und Methodik

Die Daten wurden in verschiedenen Lebensräumen um Osnabrück gewonnen: Bahndamm am Hörner Bruch (halboffene Brachflächen mit Weiden, Birken und Weißdorngebüsch, 1988, 1990 - 1991), Hüggel bei Hasbergen (Waldränder, 1988), Nettetal (Waldränder und parkähnliche Gärten, 1990 - 1992), Gehn westlich Bramsche (Waldränder mit Erlen und Buchen, 1998), Feldgehölze zwischen Alfsee, Sögeln und Rieste mit Birken, Erlen, Pappeln, Eichen (1998). In den Jahren 1988 und 1998 wurden die Gebiete von März bis September wöchentlich bearbeitet, 1990 – 1992 nur im März und April.

Der Zilpzalp wendete bei der Nahrungssuche mehrere Beutefangtechniken an, die wie folgt klassifiziert wurden:

1. Picken („gleaning"): Picken nach Beute von einem Sitzplatz aus ohne Flugmanöver. Sonderformen des Pickens waren das Mehrfachpicken (> 3 mal) nach mehreren kleinen Beutetieren sowie Mehrfachpicken oder Stochern nach einer verborgenen Beute. Letzteres kam beim Zilpzalp nur selten vor.
2. Pickflug („sally-gleaning", "striking", "fly-picking"): Aus der Ferne erkannte Beute wird in schnellem Flug von der Vegetation abgelesen (Abb. 1). Das Ziel von Pickflügen waren häufig die Unterseiten von Blättern.
3. Schwirrflug („hovering", „hover-gleaning"): Der Vogel „steht" unter Flügelschwirren nach dem Anflug vor der Vegetation in der Luft oder bewegt sich etwas an ihr entlang. Die Länge des Schwirrens konnte dabei mehrere Sekunden betragen. Äußerst kurzes Schwirren wurde dem Pickflug zugerechnet. Während der Pickflug immer mit Picken verbunden war, konnte der Schwirrflug auch ein „Suchflug" ohne Beuteerwerb sein.
4. Fangflug („hawking"): Mit Fangflügen erhaschen die Vögel fliegende Beute in der Luft. In der Regel wurde die Beute beim ersten Zuschnappen gefasst, manchmal kam es aber auch zu Verfolgungsjagden.
5. Sturzflug („tumbling"): Beim Sturzflug fliegen die Vögel mehr oder weniger senkrecht nach unten, manchmal bis auf den Boden, um fallende Beute zu erhaschen. Selten wurde trudelnder Sturzflug mit flatterndfallender Beute gesehen.
6. Pickflug mit Zwischenlandung („landing-and-gleaning", Fitzpatrick 1980): Bei dieser Flugtechnik klammert sich der Zilpzalp kurz

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

am Zielort an, häufig unter seitlichem oder meisenartigem Hängen. Sehr selten wurde auch Beuteflug von einem Ansitz zum Boden beobachtet („pouncing").

Die Beutefangtechniken lassen sich in zwei Gruppen einordnen: Bei den „Nahtechniken" erbeutet der Vogel die Nahrung durch Picken von einem Sitzplatz aus in seiner unmittelbaren Umgebung. Die „Ferntechniken" sind mit einem Flugmanöver verbunden („Flugtechniken"). Selten traten Übergangsformen auf, wenn der Vogel eine Beute in einiger Entfernung erspähte und dort schnell hinhüpfte („Hüpfpicken", dem Picken zugerechnet).

Die Datenaufnahme erfolgte gleichzeitig zur Vogelbeobachtung mit Hilfe eines Diktiergerätes. Jeder entdeckte Zilpzalp wurde so lange wie möglich kontinuierlich beobachtet und dabei fortlaufend die Verhaltensweisen und Vegetationsparameter protokolliert: Beutefangtechniken, Richtung, Entfernung und Zielort der Beutefangtechnik, Pflanzenart. 1998 wurde außerdem die Vegetationsdichte im Aufenthaltsbereich des Vogels als Deckung von 1 m^3 Luftraum in Klassen geschätzt (1 – 10 %, > 10 – 25 %, > 25 – 50 %, > 50 – 75 %, > 75 – 90 %, > 90 %). Weiterhin wurde für jede Bewegung des Vogels die zurückgelegte Entfernung aufgenommen, diese Daten sind hier jedoch nicht dargestellt. Futter tragende (= fütternde) Vögel wurden bei Anwesenheit eines singenden ♂ als ♀ klassifiziert. Es erfolgte keine Nestsuche. Warnende und sich offensichtlich gestört fühlende Vögel wurden nicht protokolliert.

Für die Auswertung wurden die Datensätze aus einer kontinuierlichen Beobachtung pro Vogel, Stunde und Pflanzenart fortlaufend nummeriert (= Beobachtungsreihe), um die Abhängigkeit der Einzeldaten abschätzen zu können. 73 % aller erfassten Beutefangtechniken stammten aus den Datensätzen 1 – 10 der Beobachtungsreihen. Unterschiede in den relativen Häufigkeiten von Beutefangtechniken wurden mit dem χ^2-Vierfelder-Test mit yates-Korrektur auf Signifikanz getestet (Programm STATPAK 3.11), weitere Tests sind im Text genannt und mit SPSS 12.0 gerechnet (n. s. = nicht signifikant).

3 Ergebnisse

3.1 Häufigkeit von Beutefangtechniken

Die relative Häufigkeit der Techniken bei der Nahrungssuche variierte in Abhängigkeit von der Vegetationsdichte, der Pflanzenart, dem genutzten Pflanzenteil, der Jahreszeit, dem Brutstatus des Vogels sowie dem Nahrungsangebot.

Im äußersten Randbereich von Baumkronen war der Schwirrflug 1988 die häufigste Beutefangtechnik (39 %, n = 93). In den Folgejahren wurde die Vegetation nur nach ihrer Dichte unterteilt. In dichter Vegetationsstruktur war das Picken am häufigsten, in lichter Vegetation dagegen der Schwirr- und der Pickflug (Abb. 2). Das von den Zilpzalpen bei der Nahrungssuche genutzte Spektrum von Vegetationsdichten umfasste fast das gesamte Vegetationsangebot im Lebensraum. Die Vögel hielten sich sowohl in dichten Sträuchern als auch in offenen Vegetationsräumen auf. Die bevorzugten Nahrungssuchräume lagen aber eindeutig in lichter Vegetation, in der sich die Vögel mehr fliegend als kleinräumig hüpfend fortbewegten. Dies galt vor allem für fütternde Vögel in der Hauptbrutzeit, bei denen 84 % der Beutefangaktionen in Strukturdichten von unter 50 % registriert wurden (n = 641).

Tab. 1 gibt eine Übersicht über die relative Häufigkeit der Beutefangtechniken in verschiedenen Pflanzenarten beziehungsweise Habitatbereichen. Aufgeführt sind alle Datengruppen, für die genügend Beobachtungen vorliegen. Da sich die Habitatnutzung der Vögel im Jahresverlauf änderte, konnten für viele Pflanzenarten nur für bestimmte Beobachtungszeiträume Angaben gemacht werden.

Der Anteil von Picken bei der Nahrungssuche variierte von 11 % bis zu 99 %. Sehr

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

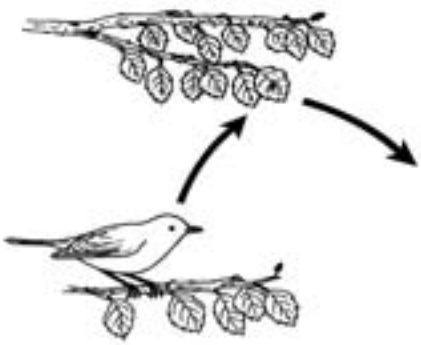


Abb. 1: Typischer Ablauf des Pickflugs beim Zilpzalp. Zeichnung: H. Vullmer

geringe und sehr hohe Anteile traten ausschließlich zu Beginn der Brutzeit (Periode 1: März – April) und nach der Brutzeit (Periode 3 und 4: August – Oktober) auf. Hohe Anteile von Fangflügen waren nur in Periode 1 und vor allem bei ♂ an warmen, windarmen Tagen zu beobachten.

In Hainbuchen, Rotbuchen und Erlen waren die Anteile von Pickflug besonders hoch, in Birken, Eichen, Weißdorn und in der Krautschicht waren auch Schwirrflüge zeitweise relativ häufig (Tab. 1, Buchen-Birken $p < 0{,}05$, Erlen-Birken n. s., jeweils Periode 2, fütternde Vögel). In Birken zeigten die ♂ zu Beginn der Vegetationsperiode (Periode 1) mehr Schwirrflüge als in Periode 2 ($p < 0{,}01$). In Weißdorn wurde mehr Picken benutzt als in Birken (♂ Periode 1 $p < 0{,}01$, ♀ Periode 2 n. s.). In Weiden mit Früchten dominierte in Periode 1 das Picken (Weide 1). Betrachtet man nur die Aktionen an Weidenfrüchten, dann ist der Pickanteil noch höher (94 %, n = 35, ebenso Roßberg 1990: 92 %, n = 71). Die Beuteobjekte waren vermutlich kleine Blattflöhe (Homoptera, Psyllidae), die in großer Menge an den Früchten saßen. In blühenden Weiden (Weide 2) waren an warmen, windarmen Tagen dagegen auch höhere Anteile von Flugtechniken zu beobachten ($p < 0{,}01$ für Picken).

In der Hauptbrutzeit (Periode 2) benutzten fütternde Zilpzalpe (überwiegend ♀) in Erlen und Birken signifikant mehr Flugtechniken (Schwirrflug, Pickflug) und weniger Picken als nicht fütternde ♂ (Tab. 1: Erle $p < 0{,}01$, Birke $p < 0{,}001$). Dies gilt auch für den Vergleich fütternde und nicht fütternde Vögel in Eiche (n. s.) sowie für ♀ und ♂ in Weißdorn Periode 1 ($p < 0{,}01$).

In Abb. 3 sind die Verhaltensspektren in den einzelnen Beobachtungsperioden als boxplots der relativen Häufigkeiten der Beutefangtechniken dargestellt. Grundlage sind

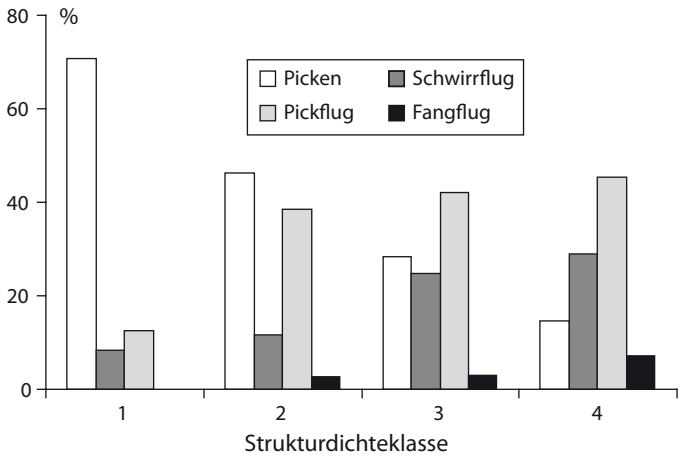


Abb. 2: Beutefangtechniken des Zilpzalps in Abhängigkeit von der Vegetationsdichte (Hauptbrutzeit, fütternde Vögel, 1998). Dichteklassen: 1 = >75 – 95 % Deckung/m^3 (n = 24), 2 ≥ 50 – 75 % (n = 78), 3 = > 10 – 50 % (n = 379), 4 ≤ 10 % (n = 55). Signifikanzen: Klassen 1–3 und 2–4 jeweils $p < 0{,}001$, Klassen 1–2: n. s., Klassen 2–3: $p < 0{,}01$, Klassen 3–4: $p < 0{,}05$; χ^2-Vierfelder-Test mit yates-Korrektur für Picken gegenüber Flugtechniken

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 1: Relative Häufigkeit der Beutefangtechniken des Zilpzalps. Angaben in Prozent aller Beutefangaktionen (gerundet, ? = nicht erfasst). Pi = Picken inclusive Pix (Pix ≥ dreimal Picken von einem Platz aus zu einer Aktion zusammengefasst), SF = Schwirrflug, PF = Pickflug, Fx = Flugtechnik mit Anklammern am Zielort, Stf = Sturzflug, FF = Fangflug. BR = Anzahl der Beobachtungsreihen, nM = maximale Anzahl der in einer BR erfassten Beutefangaktionen, n = Anzahl der Beutefangaktionen insgesamt. Status: ♂ = Männchen, die zum Zeitpunkt der Beobachtung nicht mit Futtersuche für Jungvögel beschäftigt waren, f = Futter tragende Vögel (überwiegend ♀), f♀ = Futter tragende ♀, nf = nicht Futter tragende Vögel. Zeitraum: Periode und Jahr, Periode 1 = März - April, 2 = Mai - Juli, 3 = August - September, 4I = 1.-10.10., 4II = 11.-22.10.. Daten aus Periode 3 stammen größtenteils von juvenilen Vögeln, die in Schwärmen durch das Gebiet zogen, Oktober – Daten vermutlich überwiegend von ziehenden *Ph. c. abietinus*. Vegetation: Birke = überwiegend *Betula pendula*, zum Teil *B. pubescens*, Eiche (*Quercus robur*), Fichte (*Picea abies*, *Pseudotsuga menziesii*), Erle (*Alnus glutinosa*), Hainbuche (*Carpinus betulus*), Hartriegel (*Cornus* spec.), Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Traubenkirsche (*Prunus serotina*), Weide (*Salix caprea*), Weißdorn (*Crataegus* spec.)

Vegetation	Status		Zeitraum	Pi	(Pix)	SF	PF	Fx	Stf	FF	BR	nM	n
Hainbuche	f	2	1998	17		10	57	7		10	8	13	30
Rotbuche	f	2	1998	11		23	45	2	5	14	14	7	44
Erle	♂	2	1998	49		8	35	5		3	17	19	74
	f	2	1998	29		23	40	2	2	5	28	49	394
Birke	♂	2	1998	45	(4)	11	39	3		3	14	18	76
	f	2	1998	21	(3)	31	39	2	1	6	18	42	173
	♂	1	1990-1991	34		33	23	1		9	12	41	94
	♂	1	1998	54	(3)	30	12	2	1		12	29	90
Eiche	f	2	1998	32	(3)	30	27		5	5	9	16	37
	nf	2	1998	49		20	16	2	2	11	20	10	45
	ad	2	1988	40		18	33	?	?	9	?	?	96
Krautschicht	f	2	1998	59	(11)	35	2			4	12	56	100
Weißdorn	f♀	2	1998	31	(2)	48	15		2	5	3	29	61
	♀	1	1998	56	(2)	13	27	1	2	1	8	50	168
	♂	1	1998	78	(3)	3	16			4	16	11	76
Weide 1	alle	1	1990-1998	67	(6)	5	8		2	18	35	24	154
Weide 2	alle	1	1990-1998	42		24	18	3	3	11	10	9	38
Bachufer	alle	1	1992-1993	63		5	3	3		28	5	18	40
Baumschicht div. Arten	♂	1	1.4.90	26		5	3			66	5	17	38
	♂	1	22.4.98				7		3	90	2	15	29
Birke	nf	3	1998	58	(2)	6	28	1	0,2	7	158	24	527
	alle	4I	1998	52	(3)	19	26	1	1	2	100	57	661
	alle	4II	1998	71	(5)	10	17	1		1	79	33	629
Apfelbaum	alle	1	1990, 1998	85	(9)	3	5		1	7	19	37	182
Fichte	♂	1	1990	99	(16)	0,5				0,5	11	96	258
Hartriegel	nf	3	1998	87	(9)	3	4	0,4		6	30	63	266
Trauben-kirsche	nf	3	1998	79	(2)	8	13			1	10	35	119
	alle	4	1998	99	(21)		1			0,3	12	96	352

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

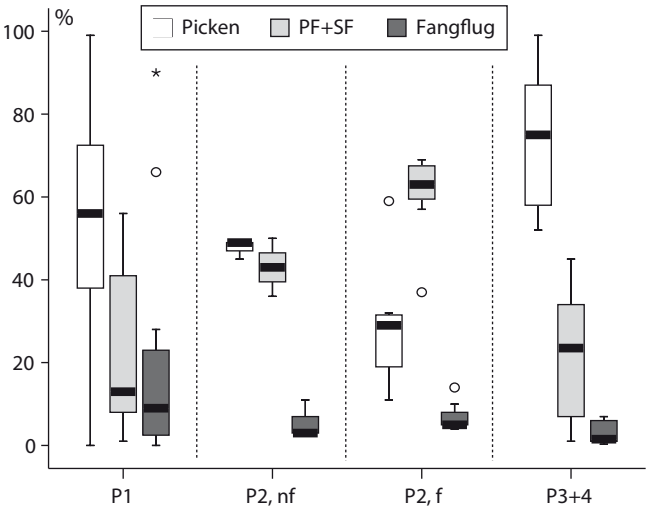


Abb. 3: Boxplots der Anteile von Beutefangtechniken in verschiedenen Zeitperioden. Grundlage sind die Prozentdaten aus Tab. 1. P1 = März – April (überwiegend ♂-Daten), P2, nf = Mai – Juli, nicht fütternde Vögel (überwiegend ♂-Daten), P2, f = Mai – Juli, fütternde Vögel (überwiegend ♀-Daten), P3+4 = August – Oktober, alle Vögel einschließlich juveniler und durchziehender Zilpzalpe. PF+SF = Pickflug + Schwirrflug, o = Ausreißer, * = Extremwert

die Daten aus Tab. 2 (Da den Prozentwerten unterschiedlich viele Beutefangaktionen der Vögel zugrunde liegen, wird hiermit keine quantitative Beschreibung der Nischenbreite gegeben.). In Periode 1 variierte der Anteil des Pickens besonders stark. In Periode 2 waren sowohl bei fütternden als auch bei nicht fütternden Vögeln die Verhaltensspektren deutlich enger (Varianzvergleich nur für Fangflug signifikant). Fütternde Vögel in Periode 2 hatten den höchsten Anteil von Pick- und Schwirrflug ($p = 0{,}05$ zu Periode 1 und $p = 0{,}002$ zu Periode 3+4, Mediantest).

3.2 Bewegungsmuster

Die Zilpzalpe bewegten sich bei der Nahrungssuche unterschiedlich schnell. Futter tragende Vögel und Weibchen in Brutpausen bewegten sich in der Regel schnell durch die Vegetation, während singende Männchen eher gemächlich herumhüpften. Langsame und auffallend kleinräumige Fortbewegung trat bei hohen Pickfrequenzen und sehr geringem Anteil von Flugtechniken zum Jahresanfang in Fichten, Douglasien und Apfelbäumen sowie ab August (Periode 3 und 4) in einigen Sträuchern (Hartriegel, Traubenkirsche) auf. In allen Fällen waren auf der Vegetation große Mengen von Pflanzenläusen (Homoptera, Aphidoidea) zu finden. Die Vögel pickten dort häufig mehrfach (bis über zehnmal) von einem Platz aus (Tab. 1: Pix). Kurzfristig wurden dabei Pickfrequenzen von 20-60 pro Minute erreicht.

Bei Zilpzalp-♂, die hauptsächlich mit Fangflügen Nahrung erbeuteten, ließen sich zwei Bewegungsmuster unterscheiden:

A) langsame, aber großräumige Fortbewegung mit relativ geringer Astwechselfrequenz („passive searching", Eckhardt 1979). Dieses Verhalten war bei singenden ♂ und in Zusammenhang mit Revierüberwachung zu beobachten und ist in Tab. 1 unter „Baumschicht" dokumentiert. Die Daten vom 22.4.1998 stammten von einem ♂, das sich singend in der Nähe des brütenden ♀ in noch unbelaubten Bäumen aufhielt, wo es den Nistplatz des ♀ im Auge behalten konnte.

B) schnelle Fortbewegung mit hoher Astwechselfrequenz. Dieses Verhalten war zu Jahresanfang in noch kahlen Baumzweigen (Pappel, Erle, Weide) bei windarmem Wetter nicht selten. Dabei führten die Vögel Fangflüge mit hoher Frequenz zwi-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

schen den Ästen aus, die häufig kaum von normalen Flugmanövern zu unterscheiden waren. Sie wurden deshalb nicht quantitativ dokumentiert. Die Beute bestand vermutlich teilweise aus kleinen Zuckmücken (Chironomidae, vergleiche Laursen 1978).

3.3 Besondere Verhaltensweisen

Nahrungssuche an Gewässern: Die Zeile „Bachufer" in Tab. 1 beschreibt die Nahrungssuche des Zilpzalps im April an der Nette, einem naturnahen Bach im Osnabrücker Hügelland. Hier hüpften die Vögel auf dem flachen, offenen Kiesufer und pickten vom Boden oder suchten im Astwerk am Steilufer nach Nahrung. Die Fangflüge wurden von Ästen oder vom Boden aus meistens über dem Wasser ausgeführt. Auch Nahrungsaufnahme direkt von der Wasseroberfläche aus dem Flug heraus kam vor.

Nahrungssuche am Boden: Im März und April 1990–1992 wurden Zilpzalpe regelmäßig in größeren Gärten im Nettetal bei der Nahrungssuche am Boden beobachtet. Hierbei überwog das Picken, vereinzelt wurden aber auch Flugtechniken vom Boden aus ausgeführt. Die bevorzugten Aufenthaltsorte waren offene Flächen mit spärlichem Bewuchs in der Nähe von Gehölzen (unter anderem ungepflegte Beete, Wegränder, Plattenweg).

Nahrungssuche an Baumstämmen: Dabei bewegte sich der Zilpzalp vorzugsweise im unteren Stammbereich auf Seitenästen großräumig in unmittelbarer Nähe des Stammes und suchte die Rinde nach Beute ab. Auch abstehende Rindenstücke wurden als Sitzplatz genutzt. Die Fortbewegung erfolgte sowohl stammauf- als auch stammabwärts. Erspähte Beute wurde vor allem im Pickflug abgesammelt (34 %, n = 38), aber auch kurzes seitliches Hängen am Stamm war häufig (13 %, auch Fouarge 1972).

4 Diskussion

Die Verhaltensstrategien von Vögeln bei der Nahrungssuche können von vielen Faktoren beeinflusst werden (Morrison et al. 1990). Besonders relevant für den Zilpzalp sind nach den hier präsentierten Daten die genutzte Pflanzenart, die Vegetationsdichte, der Brutstatus des Vogels, die Jahreszeit und das Nahrungsangebot.

4.1 Pflanzenart und Vegetationsstruktur – welche Beutefangtechniken eignen sich?

Die relative Häufigkeit von Beutefangtechniken des Zilpzalps kann in vielen Fällen mit der Vegetationsstruktur in Zusammenhang gebracht werden. In hoher Vegetationsdichte war der Anteil des Pickens höher, bei niedriger Vegetationsdichte überwog der Anteil der Flugtechniken (Abb. 1). Dies ist unmittelbar einsichtig, da der Vogel in hoher Vegetationsdichte mehr Vegetationsteile von einem Sitzplatz aus erreicht und der Raum für Flugmanöver beschränkt ist. Demnach sollte auch der Anteil des Pickens in dichtstrukturierten Pflanzenarten höher sein. Dies gilt zum Beispiel für den Vergleich Weißdorn mit Birke. Auch Roßberg (1990) erhielt beim Zilpzalp in Weißdorn mehr Picken als in Birke und führte dies auf die höhere Vegetationsdichte von Weißdorn zurück. Forstmeier & Keßler (2001) zeigten an mehreren sibirischen Laubsängerarten, dass die Häufigkeit von Picken inter- und intraspezifisch mit zunehmender Strukturdichte der Vegetation positiv korreliert ist.

Die Pflanzenarten unterscheiden sich jedoch nicht nur in Bezug auf die allgemeine Vegetationsdichte, sondern weisen auch charakteristische Verteilungen von Blättern und Ästen auf, die sich in unterschiedlicher Weise für die Anwendung der Beutefangtechniken eignen. Typische „Pickflug-Strukturen" haben die Baumarten Rotbuche, Hainbuche und Erle. Die großen Blätter sind gut zu überschauen und es gibt in der Regel ausreichend Platz für schnelle Flugmanöver. Rotbuche und Hainbuche zeichnen sich außerdem dadurch aus, dass ihre Blätter meist mehr oder weniger in Ebenen an horizontalen Ästen

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

angeordnet sind, zwischen denen sich große blattfreie Räume befinden. Typischerweise orientiert sich der Zilpzalp bei der Nahrungssuche in derartigen Strukturen nach oben und sammelt Beute von den Blattunterseiten im Pickflug von unterhalb befindlichen Ästen aus ab. Auch die Richtung der Fortbewegung ist dabei in der Regel vertikal aufwärts orientiert, die Vögel fliegen von einer Blattebene zur Nächsthöheren. Diese Strategie hat mehrere Vorteile: Der vegetationsarme Raum zwischen den Schichten ermöglicht dem Zilpzalp, von einem Sitzplatz aus eine größere Blattfläche oberhalb gleichzeitig zu überschauen als bei seitlicher oder nach unten gerichteter Orientierung (Greenberg & Gradwohl 1980) und bietet Raum für Flugmanöver beim Beuteerwerb. Auf den Unterseiten von Blättern halten sich zudem in der Regel mehr Beutetiere auf als auf den Oberseiten (Greenberg & Gradwohl 1980, Holmes & Schultz 1988, Nyström 1991). Ein Standortwechsel nach oben bringt den Vogel schneller in einen noch nicht abgesuchten Vegetationsraum als eine horizontale Fortbewegung.

Der Schwirrflug ist zeit- und energieaufwendiger als der Pickflug. Er sollte daher nur eingesetzt werden, wenn es auch notwendig ist, also zum Beispiel zum Absammeln von unübersichtlichen Vegetationsteilen, in denen Beute vermutet, aber vom Sitzplatz aus nicht genau lokalisiert werden kann. Relativ viele Schwirrflüge traten in Birken zu Beginn der Vegetationszeit auf. Dann sind die sich öffnenden Blätter sehr schlecht einsehbar, können aber auch häufig nicht aus dem Stand mit Picken erreicht werden, da die äußeren dünnen, herabhängenden Zweige wenig Halt als Sitzplatz bieten. Auch später im Jahr erscheint der Blattraum von Birken unübersichtlicher als bei den zuvor genannten Baumarten, da die Blätter kleiner und unregelmäßiger angeordnet sind. Bei Eichen und Weißdorn mit ebenfalls hohen Schwirrfluganteilen erschwert die büschelige Anordnung der Blätter die Übersicht. Der Außenbereich der Krone ist bei voller Belaubung von Sitzplätzen im Innenbereich aus kaum einsehbar.

Die in einer Pflanzenart bevorzugte Beutefangtechnik kann sich mit dem Nahrungsangebot und dem genutzten Vegetationsbereich ändern: Roßberg (1990) stellte bei ihren Untersuchungen am Zilpzalp im April in Weiden einen sehr hohen Anteil von Picken fest, wobei überwiegend kleine Beuteobjekte von Früchten abgelesen wurden. Später im Jahr, mit zunehmender Blattnutzung, stieg der Anteil von Flugtechniken in den Weiden an.

4.2 Nahrungsangebot, Brutstatus und optimaler Nahrungserwerb

Nahrung suchende Vögel sind in der Regel bestrebt, die Energieaufnahme zu maximieren, das heißt in der zur Verfügung stehenden Zeit einen möglichst großen Nettoertrag zu erzielen (optimal foraging theory, Stephens & Krebs 1986, Krebs & Davies 1996). Neben Zeit und Energie können jedoch auch andere Ziele oder Erfordernisse in die Entscheidung für eine bestimmte Strategie einfließen, wie zum Beispiel die Risikovermeidung (Stephens 1990). Flugtechniken sind für die Vögel energieaufwendiger als das einfache Picken. Bei geringer Beutedichte in lichter Vegetation sollten sie jedoch dem Vogel ermöglichen, mehr Beute pro Zeit zu erlangen, da ein viel größerer Vegetationsraum abgesucht werden kann als mit der Nahtechnik Picken. Die größere Suchentfernung setzt dabei zwar eine Grenze bezüglich der erkennbaren Beutegröße, bei ausreichendem Angebot von großen Beuteobjekten könnte dies jedoch ein Vorteil sein, da es die Effizienz der Beutefangaktionen erhöht. Es ist also zu erwarten, dass es Zusammenhänge gibt zwischen der relativen Häufigkeit von Flugtechniken einerseits und dem Nahrungsangebot und Nahrungsbedarf der Vögel andererseits.

Ein sehr hoher Anteil des Pickens von >60 % war fast immer mit der Erbeutung von sehr kleinen Beutetieren verbunden, die in hoher Dichte vorkamen (Pflanzenläuse, Tab. 1: Wei-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

de 1, Apfelbaum, Hartriegel, Traubenkirsche, Fichte, vermutlich auch Birke, Periode 4II). Es ist anzunehmen, dass sich diese Beute für den Zilpzalp nur dann lohnt, wenn eine hohe Beutedichte eine hohe Pickfrequenz bei gleichzeitig geringem Energieaufwand, das heißt langsamer Fortbewegung ohne Einsatz von Flugtechniken, ermöglicht.

„Fangflug-Strategien" mit hohem Anteil von Fangflügen traten vor allem beim Männchen und zu Jahresanfang auf (Tab. 1 und Abb. 3). Sie stellen vermutlich eine „Randnische" im Nahrungserwerb des Zilpzalps dar, der im Gegensatz zu typischen Fluginsektenjägern morphologisch nicht besonders gut an diese Art des Nahrungserwerbs angepasst ist (Gaston 1974, Leisler & Winkler 1991). Am Jahresanfang sind Blätter noch wenig entwickelt und das Nahrungsangebot eingeschränkt, so dass zu dieser Zeit das gesamte Potenzial von Strategien des Nahrungserwerbs genutzt werden muss (Stephen & Krebs 1986, Martin & Karr 1990, Nyström 1991). In gleicher Weise sind vermutlich auch die Pickstrategien nach Kleinnahrung in Periode 1 und 4 zu deuten. Fangflüge einerseits und Picken nach Kleinnahrung andererseits kann beim Zilpzalp auch auf dem Zug eine sehr große Rolle im Nahrungserwerb spielen: Laursen (1978) ermittelte in Mageninhalten von ziehenden Zilpzalpen im Frühjahr auf einer ostdänischen Insel hauptsächlich Zuckmücken (Chironomidae) als Fangflug-Beute und Blattflöhe (Psyllidae).

Fangflug-orientierte Nahrungssuche wurde außerdem von Zilpzalp-♂ praktiziert, die auch mit Gesang oder Revierüberwachung beschäftigt waren. Dabei ist jeweils ein exponierter Sitzplatz von Vorteil, so dass sich mehrere „Aufgaben" sinnvoll kombinieren lassen. Die Nahrungssuche selbst wird dabei möglicherweise nicht energetisch optimiert. Morse (1968) beobachtete bei mehreren nordamerikanischen Laubsängerarten (*Dendroica*) ebenfalls mehr Fangflüge bei ♂ gegenüber ♀ und brachte dies mit dem Revierverhalten der ♂ in Zusammenhang. Nyström (1991) notierte bei singenden Fitis-♂ (*Phylloscopus trochilus*) an einem Tag im Mai einen außergewöhnlich hohen Anteil von Fangflügen (48 %).

In der Hauptbrutzeit (Mai - Juli) wandten fütternde Zilpzalpe mehr Flugtechniken für den Beutefang an als nicht fütternde ♂. Dies galt für alle Pflanzenarten, für die genügend Vergleichsdaten zur Verfügung standen (Erle, Birke, Eiche). Gleichzeitig war die Geschwindigkeit der Fortbewegung bei den Futter tragenden Vögeln in der Regel deutlich höher (Gottwald unpubl.). Dies bedeutet, dass fütternde Zilpzalpe mit höherem Energieaufwand nach Nahrung suchten als Vögel, die sich nur selbst versorgten. Zu ähnlichen Ergebnissen kam Root (1967) beim Blaumückenfänger (*Polioptila caerulea*). Fütternde Vögel müssen mehr Nahrung erbeuten, stehen also unter höherem Druck, ihre Nettoertragsrate zu maximieren. Ähnliches gilt sicherlich für Nest bauende oder brütende Weibchen, denen nur ein enges Zeitfenster für die Nahrungssuche zur Verfügung steht (vermutlich Weißdorn - Daten Periode 1). Für Vögel mit geringem Nahrungsbedarf und hohem Zeitbudget könnte es hingegen sinnvoller sein, den Energieaufwand bei der Nahrungssuche gering zu halten und so ihre „Kräfte zu schonen". Eine Zunahme von energieaufwendigen Flugtechniken in der Hauptbrutzeit beziehungsweise bei fütternden Vögeln beobachteten auch Sherry (1979) beim Schnäpperwaldsänger (*Setophaga ruticilla*), Martin & Karr (1990) beim Gelbscheitel-Waldsänger (*Dendroica pensylvanica*) und Nyström (1991) beim Fitis.

Die quantitativen Unterschiede im Verhalten beim Nahrungserwerb zwischen ♂ und ♀ werden von morphologischen Unterschieden begleitet, die die jeweils häufiger angewandte Strategie unterstützen: Zilpzalp-♀ haben kürzere, rundere Flügel als Zilpzalp-♂ (Schönfeld 1978, Tiainen 1982, Cramp 1992, Catry et al. 2007). Dies ist günstig für schnelles Starten und für den Hub beim Langsamflug - also für Pick- und Schwirrflug - während die

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

längeren Flügel des ♂ effizienteren Flug bei Fangflügen im offenen Luftraum ermöglichen (Gaston 1974, Fitzpatrick 1985, Leisler & Winkler 1991). In gleicher Weise interpretierte Nyström (1991) die ähnlichen Verhältnisse beim Fitis. Das geringere Gewicht der Zilpzalp-♀ (Catry et al. 2007) ist zudem beim energieaufwendigen Schwirrflug von Vorteil (Gaston 1974, Marchetti et al. 1995).

4.3 Strategien des Nahrungserwerbs

Die verschiedenen Beutefangtechniken werden vom Zilpzalp mit passenden Fortbewegungsmustern zu spezifischen Strategien des Nahrungserwerbs kombiniert. Folgende Hauptstrategien lassen sich unterscheiden:

1. Großräumige, schnelle Fortbewegung mit relativ hohem Anteil von Pickflug und/ oder Schwirrflug in lichter Vegetationsstruktur. Hauptstrategie von fütternden Vögeln in der Brutzeit.
2. Langsame und kleinräumige Fortbewegung mit sehr hohem Anteil von Picken und hoher Aktionsfrequenz nach kleinen Beuteobjekten. Vor allem im zeitigen Frühjahr und im Herbst beobachtet.
3. Mäßig schnelle Fortbewegung mit relativ hohen Pickanteilen. Vermutlich häufig bei Zilpzalpen, die unter geringem energetischem Stress stehen.

4a. Ansitzjagd nach Fluginsekten von exponierter Sitzwarte unter geringer Fortbewegung. Typische ♂-Strategie bei günstiger Witterung.

4b. Fluginsektenjagd bei schneller Fortbewegung. Vermutlich vorwiegend bei günstiger Witterung zu Beginn des Frühjahrs.

5. Nahrungssuche auf dem Boden und an Gewässern. Wichtige Strategie im zeitigen Frühjahr (vergleiche Übersicht in Glutz von Blotzheim 1991).

Die von den Zilpzalpen gewählte Strategie hängt von der Vegetationsstruktur, vom Nahrungsangebot und vom Nahrungsbedarf ab. Aus diesbezüglichen Veränderungen im Jahresverlauf lassen sich die jahreszeitlichen Änderungen der Verhaltensstrategien (Abb. 3) ableiten.

4.4 Vergleich mit anderen Vogelarten und dem Kanarischen Zilpzalp

Viele Vogelarten zeichnen sich bei der Nahrungssuche durch bestimmte Verhaltensmuster aus, die wenig variiert werden (Eckhardt 1979, Fitzpatrick 1980, Hutto 1981, Robinson & Holmes 1982, Holmes & Recher 1986). Andererseits gibt es eine Reihe von Untersuchungen, in denen mehr oder weniger ausgeprägte Variationen im Nahrungserwerb bei Vögeln belegt und auf ähnliche Faktoren zurückgeführt werden, wie sie hier dargestellt sind. Im Folgenden wird mit einer Auswahl von Untersuchungen ein Überblick gegeben (siehe auch die in Kapitel 4.2 zitierte Literatur zur Variation der Beutefangtechniken mit dem Brutstatus). Weitere Arbeiten aus dem amerikanischen Raum sind in Morrison et al. (1990) enthalten.

Veränderungen der relativen Häufigkeit von Beutefangtechniken in Abhängigkeit von verschiedenen Habitaten oder Pflanzenarten fanden Maurer & Whitmore (1981), Holmes & Schultz (1988) und Price (1991). Robinson & Holmes (1984) betonen Unterschiede in der Vegetationsdichte und dem Nahrungsangebot zwischen Baumarten als Ursache für (relativ geringe) Variationen der Strategien des Nahrungserwerbs einiger nordamerikanischer Arten. Forstmeier & Keßler (2001) erhielten in der sibirischen Taiga am Goldhähnchen-Laubsänger (*Phylloscopus proregulus*) sehr große Unterschiede bei den bevorzugten Beutefangtechniken in verschiedenen Baumarten: In Kiefern war Picken vorherrschend, in kurznadeligen Koniferen der Schwirrflug und in Laubbäumen der Pickflug. Die Autoren interpretierten dies mit der unterschiedlichen Erreichbarkeit und Sichtbarkeit der Beute in den spezifischen Vegetationsstrukturen. Davies (1977) berichtete beim Grauschnäpper (*Muscicapa striata*) von einem

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

witterungsabhängigen Wechsel zwischen Fangflug- und Schwirrflugstrategie. Beim Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*) waren die Anteile von Flugtechniken und Bodenjagd im Winterquartier und im Brutgebiet in Südspanien signifikant verschieden, was auf Unterschiede im Nahrungsangebot und in der Habitatstruktur zurückgeführt wird (Zamora 1992). Jahreszeitliche Veränderungen in den Strategien des Nahrungserwerbs im Zusammenhang mit Unterschieden im Nahrungsangebot dokumentierten auch Williamson (1971), Rabenold (1978), Martin & Karr (1990) sowie Veränderungen über mehrere Jahre Petit, L. J. et al. (1990). Petit, D. R. et al. (1990) errechneten aus den Daten von 27 Untersuchungen von 22 Insekten fressenden Vogelarten in verschiedenen Regionen Nordamerikas relative Plastizitätsindices. Vier Arten wird eine hohe Plastizität bescheinigt. Quantitative Vergleiche der Verhaltensvariabilität zwischen verschiedenen Untersuchungen sind allerdings problematisch, da die Einschätzung der Variabilität sehr stark von der Klassifizierung der Parameter abhängt. Je detaillierter zum Beispiel die Beutefangtechniken oder Zielsubstrate unterschieden werden, desto größer ist potenziell auch die gemessene Variabilität und Diversität im Verhalten. Auch die„ökologische Bedeutung" von Veränderungen in der Strategie des Nahrungserwerbs kann im Einzelfall sehr verschieden sein.

Im Vergleich mit den angeführten Untersuchungen ist das Verhalten des Zilpzalps beim Nahrungserwerb als sehr flexibel einzuschätzen. Dies passt zu der in Mittel- und Westeuropa vielseitigen Habitatwahl (Glutz von Blotzheim 1991) und der Vorliebe für vertikal strukturierte Habitate (Schönfeld 1978), in denen oft ein breites Spektrum an Vegetationsstrukturen und –dichten vorhanden ist. Auch wegen der frühen Ankunft im Brutgebiet ist eine hohe Flexibilität bei der Nahrungssuche vorteilhaft.

Der Kanarische Zilpzalp zeigte in der Untersuchung von Gottwald (1992) prinzipiell die gleichen Beutefangtechniken und Verhaltensstrategien, wie sie hier beim mitteleuropäischen Zilpzalp beschrieben wurden und ebenfalls eine sehr hohe Variation. Einige Verhaltensweisen kamen in bestimmten Habitaten viel häufiger vor, zum Beispiel das Picken nach Kleinnahrung und die Ansitzjagd mit Fangflügen. Über alle Lebensräume betrachtet ist die Variabilität der Strategien des Nahrungserwerbs beim Kanarischen Zilpzalp vermutlich noch größer als beim mitteleuropäischen Zilpzalp, wobei Teilpopulationen zeitweise stärker spezialisiert sind. Diese und weitere Unterschiede in den Strategien des Nahrungserwerbs lassen sich mit den gleichen Faktoren erklären, wie sie hier für die Variationen der Strategien innerhalb der nordwestdeutschen Untersuchungsgebiete diskutiert wurden, insbesondere mit der Vegetationsstruktur und dem Nahrungsangebot. Beides variierte in dem außerordentlich breiten Habitatspektrum des Kanarischen Zilpzalps sehr stark, so dass eine hohe Verhaltensplastizität erforderlich ist.

Danksagung

Einen ganz herzlichen Dank an Prof. Hans-Heiner Bergmann für die langjährige Begleitung der Untersuchungen zum Zilpzalp! Vielen Dank auch an Dr. Martin Flade für die spontane Korrekturlesung und die wertvollen Hinweise sowie an Dr. Gerhard Kooiker für das gründliche Redigieren der Endfassung.

Literatur

Catry, P., Bearhop, S. & Lecoq, M. (2007): Sex differences in settlement behaviour and condition of chiffchaffs *Phylloscopus collybita* at a wintering site in Portugal. Are females doing better? - J. Ornithol. 148: 241-249.

Cramp, S. (ed.) (1992): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. - The Birds of the Western Palearctic, Vol. VI. Oxford Univ. Press: Oxford.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Davies, N. B. (1977): Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging. - Anim. Behav. 25: 1016-1033.

Eckhardt, R. C. (1979): The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. - Ecolog. Monogr. 49: 129-149.

Fitzpatrick, J. W. (1980): Foraging behaviour of neotropical Tyrant Flycatchers. - Condor 82: 43-57.

Fitzpatrick, J. W. (1985): Form, foraging behaviour, and adaptive radiation in the Tyrannidae. - Orn. Monogr. 36: 447-470.

Forstmeier, W. & Keßler, A. (2001): Morphology and foraging behaviour of Siberian *Phylloscopus warblers*. - J. Avian Biol. 32: 127-138.

Fouarge, J. (1972): Compartment special de Chasse d'un Pouillot veloce (*Phylloscopus collybita*). Aves 9: 137.

Gaston, A. J. (1974): Adaptation in the Genus *Phylloscopus*. Ibis 116: 432-450.

Glutz von Blotzheim, U. N. (Hrsg.) (1991): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 12 (Sylviidae). AULA: Wiesbaden.

Gottwald, F. (1992): Strategien des Nahrungserwerbs beim Kanarischen Zilpzalp (*Phylloscopus collybita canariensis*) mit vergleichenden Beobachtungen an der Teneriffa-Blaumeise (*Parus caeruleus teneriffae*) und dem Teneriffa-Goldhähnchen (*Regulus regulus teneriffae*). Diplomarbeit, 209 S. - FB Biologie-Chemie, Univ. Osnabrück.

Greenberg, R. & Gradwohl, J. (1980): Leaf surface specializations of birds and arthropods in a Panamanian forest. - Oecologia (Berlin) 46: 115-124.

Holmes, R. T. & Recher, H. F. (1986): Search tactics of insectivorous birds foraging in an Australian Eucalypt forest. - Auk 103: 515-530.

Holmes, R. T. & Schultz, J. C. (1988): Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. - Can. J. Zool. 66: 720-728.

Hutto, R. L. (1981): Seasonal variations in the foraging behaviour of some migratory western Wood Warblers. - Auk 98: 765-777.

Krebs, J. R. & Davies, N. B (1996): Einführung in die Verhaltensökologie. Blackwell: Berlin.

Laursen, K. (1978): Interspecific relationships between some insectivorous passerine species, illustrated by their diet during spring migration. - Ornis Scand. 9: 178-192.

Leisler, B. & Winkler, H. (1991): Ergebnisse und Konzepte ökomorphologischer Untersuchungen an Vögeln. - J. Orn. 132: 373-425.

Marchetti, K., Price, T. & Richman, A. (1995): Correlates of wing morphology with foraging behaviour and migration distance in the genus Phylloscopus. - J. Avian Biol. 26: 177–181.

Martin, T. E. & Karr, J. R. (1990): Behavioral plasticity of foraging maneuvers of migratory warblers: multiple selection periods for niches? - Studies Avian Biol. 13: 353-359.

Maurer, B. A. & Whitmore, R. C. (1981): Foraging of five bird species in two forests with different vegetation structure. - Wilson Bull. 93: 478-490.

Morrison, M. L., Ralph, C. J., Verner, J. & Jehl, J. R. Jr. (eds.) (1990): Avian foraging: theory, methodology, and applications. 515 S. - Studies in Avian Biol. No. 13, Cooper Ornith. Society: Kansas.

Morse, D. H. (1968): A quantitative study of foraging of male and female spruce-woods warblers. - Ecology 43: 779-784.

Nyström, K. G. K. (1991): On sex-specific foraging behaviour in the Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*. - Can. J. Zool. 69: 462-470.

Petit, D. R., Petit, K. E. & Petit, L. J. (1990): Geographic variation in foraging ecology of North American insectivorous birds. - Studies Avian Biol. 13: 254-263.

Petit, L. J., Petit, D. R., Petit, K. E. & Fleming, W. J. (1990): Annual variation in foraging ecology of Prothonotary Warblers during the breeding season. – Auk 107: 146-152.

Price, T. (1991): Morphology and ecology of breeding warblers along an altitudinal gradient in Kashmir, India. – J. Anim. Ecol. 60: 643-664.

Rabenold, K. N. (1978): Foraging strategies, diversity, and seasonality in bird communities of Appalachian Spruce-Fir forests. - Ecolog. Monogr. 48: 397-424.

Robinson, S. K. & Holmes, R. T. (1982): Foraging behaviour of forest birds: the relationships among tactics, diet and habitat structure. - Ecology 63: 1918-1931.

Robinson, S. K. & Holmes, R. T. (1984): Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. - Auk 101: 672-684.

Root, R. B. (1967): The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. - Ecolog. Monogr. 37: 317-350.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Roßberg, P. (1990): Nahrungssuchstrategien und Habitatnutzung des mitteleuropäischen Zilpzalps (*Phylloscopus collybita collybita*). Diplomarbeit, 122 S. - FB Biologie/Chemie, Univ. Osnabrück.

Salewski, V., Bairlein, F. & Leisler, B. (2003): Niche partitioning of two Palearctic passerine migrants with Afrotropical residents in their West African winter quarters. - Behav. Ecol. 14: 493-502.

Schönfeld, M. (1978): Der Weidenlaubsänger. Neue Brehm-Bücherei 511, 135 S. - Ziemsen: Wittenberg Lutherstadt.

Sherry, T. W. (1979): Competitive interactions and adaptive strategies of American Redstarts and Least Flycatchers in northern hardwoods forest. - Auk 96: 265-283.

Stephens, D. W. (1990): Foraging theory: up, down, and sideways. - Studies Avian Biol. 13: 444-454.

Stephens, D. W. & Krebs, J. R. (1986): Foraging theory. - Princeton Univ. Press: Princeton.

Tiainen, J. (1982): Ecological significance of morphometric variation in three sympatric Phylloscopus warblers. - Ann. Zool. Fennici 19: 285-295.

Williamson, P. (1971): Feeding ecology of the Red-Eyed Vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage-gleaning birds. - Ecolog. Monogr. 41: 129-152.

Zamora, R. (1992): Seasonal variation in foraging behaviour and substrate use by the Black Redstart (*Phoenicurus ochruros*). - Rev. Ecol. 47: 67-84.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Gottwald Frank

Artikel/Article: Verhaltensstrategien des Zilpzalps (Phylloscopus collybita) beim Nahrungserwerb 145-157