

Jagdverhalten und Zeitbudget von Rotkopfwürgern *Lanius senator* in der Nordwestschweiz

Michael Schaub

SCHAUB, M. (1996): Hunting behavior and time budget of Woodchat Shrikes *Lanius senator* in Northern Switzerland. J. Orn. 137: 213–227. — The hunting behavior of Woodchat Shrike in Northern Switzerland was studied by visual observations of five pairs in 1994. Data on food supply were collected by standardized observations in half-circles of 1 m radius. During warm and dry weather the activity of the insects increased. More insects were seen in high than in short vegetation. The Woodchat Shrikes either hunted on the ground (64 % of all hunting flights) or in the air (36 %). The energy gain in ground-huntings was higher than in flycatching due to larger average prey size and a shorter hunting distance. Ground huntings occurred mainly in areas with short vegetation (7 cm high on average). The birds only fed on arthropods, preferring larger sizes. During bad weather they were dependant also on smaller prey. The proportion of time the adults spent in flight was longest during the nestling season. In bad weather, hunting activity was slightly increased during incubation and nestling stage but low before incubation and after fledging of the young. For hunting over short vegetation the birds seemed to spent less time in flight than for hunting over high vegetation.

Schweizerische Vogelwarte, 6204 Sempach; Universität Basel, Zoologisches Institut, Rheinsprung 9, 4051 Basel

Einleitung

Ein von einem Vogel gewähltes Brutrevier sollte neben einem geeigneten Neststandort vor allem gute Nahrungsbedingungen bieten (BEZZEL & PRINZINGER 1990). Während der Brutzeit muß ein Altvogel nicht nur sich selbst, sondern auch seine Jungen und manchmal auch den Geschlechtspartner mit Nahrung versorgen. Die Nahrungssuche nimmt deshalb während der Brutzeit viel Zeit in Anspruch. Da das Nahrungsangebot je nach Habitat unterschiedlich sein kann, sollte sich das Nahrungssuchverhalten der Vögel entsprechend ändern und zu einer Optimierung der Nahrungsbeschaffung führen.

Der Rotkopfwürger *Lanius senator* ernährt sich fast ausschließlich von größeren Insekten (ULLRICH 1971, BECKER & NOTTBOHM 1976, CRAMP 1993, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993, LEFRANC 1993). Durch die Intensivierung der landwirtschaftlichen Produktion ist wohl die Abundanz vieler Insektenarten geringer geworden. Der Rotkopfwürger hat in Mitteleuropa in den letzten 30 Jahren überall stark abgenommen (SONNABEND & POLTZ 1978, BIBER 1984, HÖLZINGER 1987, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993, LEFRANC 1993, TUCKER & HEATH 1994, B. ULLRICH briefl.). Vermutlich findet er in vielen Gebieten nicht mehr genug Nahrung, um erfolgreich brüten zu können.

Mit dieser Arbeit sollen das Jagdverhalten und der energetische Aufwand des Rotkopfwürgers für die Jungenaufzucht unter verschiedenen Bedingungen untersucht werden. Ein besonderes Augenmerk galt dem Nahrungssuchverhalten bei schlechtem Wetter. Nach ULLRICH (1971) ist schlechtes Wetter die Hauptursache der Brutverluste bei mitteleuropäischen Rotkopfwürgern. Bei extremen Wetterbedingungen kann es Totalausfälle aller Bruten geben; die Habitatqualität spielt dann keine Rolle mehr. Bei weniger extremen Bedingungen werden die Eltern versuchen, die Brut durch stärkeren Einsatz eigener Körperreserven zu retten. Der Vergleich zwischen Streß- und Normalbedingungen, hervorgerufen durch verschiedene Wetterbedingungen, könnte Hinweise auf die Auswirkung von Biotopverschlechterungen liefern.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet und Auswahl der Paare

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in den nördlich der Ergolz liegenden Teilen des Kantons Baselland (47° 30' N, 7° 49' E), in denen mit hochstämmigen Obstbäumen bestandene Wiesen oder Weiden sowie weitgehend baumfreie Äcker vorherrschen. Die höheren Berg Rücken dieser Hügellandschaft sind meist bewaldet, die Siedlungen befinden sich in den Talsohlen. Das Klima liegt im Einflußbereich der Oberrheinischen Tiefebene. Im Sommer ist es relativ warm und trocken.

Zur intensiven Beobachtung wählte ich fünf Paare aus, und zwar in den Gemeinden Arisdorf (2), Rickenbach (2) und Ormalingen (1). Die Reviere lagen zwischen 400 und 580 m ü. NN. Für die Wahl ausschlaggebend war, daß die Reviere von einem geeigneten Beobachtungspunkt gut einsehbar waren.

Datenerfassung und Auswertung

Auf einem Plan 1:5000 zeichnete ich bei allen Revieren alle möglichen Warten und die verschiedenen Felder (Abgrenzung nach Bewirtschaftungsgrenzen) ein. Vom gewählten Beobachtungspunkt aus beobachtete ich die Würger mit einem Fernglas und einem Fernrohr (30x). Ich versteckte mich dabei nicht. Der Abstand zum Nest war aber so gewählt, daß sich die Vögel von mir nicht stören ließen. Bei allen Ortsverschiebungen der Rotkopfwürger notierte ich die Uhrzeit (auf Sekunden genau), die Wartenummer und die Sitzhöhe. Jagte der Würger, so protokollierte ich zusätzlich die Jagdtechnik, die Jagddistanz, den Jagderfolg und die Beutegröße und -art. Bei den Bodenjagden schätzte ich die Vegetationshöhe und -dichte des Feldes, in das die Jagd erfolgte. Die Beutegröße teilte ich in 5 verschiedene Klassen ein: (1): Beute nicht sichtbar; (2): Beutegröße kleiner als halbe Schnabellänge; (3): Beutegröße zwischen halber und ganzer Schnabellänge; (4): Beutegröße zwischen Schnabellänge und doppelter Schnabellänge; (5): Beute größer als doppelte Schnabellänge. Jede Stunde protokollierte ich Wetterdaten (Temperatur, Regen, Windstärke). Zur Beobachtung wählte ich jeweils den Vogel aus, der am besten sichtbar war, meistens das Männchen.

Die Zeitmessung einer Beobachtungsserie begann erst, wenn der Vogel nach dem Entdecken die Warte wechselte. Der Endpunkt der Serie war bestimmt, wenn er zum letzten Mal sichtbar die Warte wechselte. Somit war gewährleistet, daß es in jeder Zeitserie die gleiche Anzahl Zeitintervalle und Wartenwechsel gab. Zur Berechnung der Frequenzen und des prozentualen Anteils der Flugzeit am Gesamtbudget berücksichtigte ich nur ununterbrochene Beobachtungsserien, die mindestens 3 min dauerten (Summe 54.0 Std., n = 411). Für jede solche Serie

wurden die Frequenzen und der Anteil der Flugzeit berechnet. Da die Weibchen die Gelege alleine bebrüten und auch die Jungvögel nach dem Schlüpfen während einiger Tage hudern, war die Datenmenge für die Weibchen zu gering, um vernünftige Aussagen machen zu können. Deshalb wurden für das Zeitbudget nur Daten der Männchen berücksichtigt.

An einigen Beobachtungstagen wurde auf verschiedenen Flächen das Insektenangebot mit der Sichtkreismethode (pro Fläche und Tag mindestens zweimal) quantifiziert: In einem Halbkreis mit 1 m Radius wurden während 5 min alle sichtbaren Insekten und Spinnen gezählt und deren Längen notiert.

Beobachtungszeiten und Wetterklassierung

Insgesamt beobachtete ich 1994 die fünf Paare vom 13. Mai bis zum 6. August 202 Stunden lang intensiv. Während 43 % der Beobachtungszeit waren die Rotkopfwürger für mich sichtbar. Bei allen Paaren versuchte ich, von allen vier Brutphasen (vor dem Brüten, brütend, Nestlinge, flügge Junge) Daten zu erhalten. Dies gelang allerdings nur in drei Fällen, da ein Paar keinen Bruterfolg hatte und ein anderes Paar erst entdeckt wurde, als es schon kleine Junge im Nest hatte. Als schlechtes Wetter galten Lufttemperaturen unter 14 Grad Celsius, Regen und/oder Windstärken über 3 Beaufort.

B. BRUDERER, L. JENNI und M. KERY danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und die statistischen Ratschläge. M. ERDIN und C. VATERLAUS halfen bei der Feldarbeit mit, U. SCHULER klärte mich über die Besitzverhältnisse auf und I. HORVATH unterstützte mich bei der Suche von neuen Paaren. Ihnen allen gebührt ein großer Dank. Einen speziellen Dank möchte ich an alle Landwirte richten, die es mir erlaubten, mich auf ihrem Land frei zu bewegen.

Ergebnisse

Beuteangebot

Die 111 Sichtkreisproben, die über die ganze Beobachtungszeit verteilt gesammelt wurden, deuten folgende Zusammenhänge an (Tab. 1): Bei schlechtem Wetter waren generell weniger Arthropoden aktiv. Speziell bei niedrigen Temperaturen und bei Regen war die Anzahl stark reduziert ($t = 3.59$, $df = 109$, $P < 0.001$). Die durchschnittliche Insektengröße nahm im Laufe der Saison zu, ebenso die Anzahl der Bodenarthropoden. Das potentielle Nahrungsangebot wurde somit für den Rotkopfwürger im Laufe der Saison immer besser. In hoher Vegetation stellte ich mehr und größere Arthropoden fest als in niedriger, die Vegetationsdichte hingegen hatte keinen signifikanten Einfluß. Die Zahl der auf dem Boden lebenden Arthropoden (Käfer, Spinnen, Heuschrecken) nahm im Laufe der Saison zu, was vor allem auf die Heuschrecken zurückzuführen ist. Hingegen blieb die Anzahl der Fluginsekten (Fliegen, Schmetterlinge, Hautflügler) während der ganzen Saison konstant. In niedriger und in hoher Vegetation gab es sehr ähnliche Anteile von Flug- und Bodeninsekten ($\chi^2 = 0.0002$, $df = 3$, $P = 0.99$). Die durchschnittliche Größe der beiden Arthropodengruppen unterschied sich nicht signifikant (Mann-Whitney, $U = 24411$, $P = 0.98$).

Jagdverhalten

Drei verschiedene Jagdtechniken stellte ich fest. Weitaus am häufigsten jagten die Vögel am Boden (64.1 % der 2274 Jagdflüge). Von einer Warte startend, flogen sie üblicherweise direkt auf den Boden, packten das Beutetier mit dem Schnabel und flogen wie-

Tab. 1. Korrelative Zusammenhänge zwischen dem mit der Sichtkreismethode bestimmten Nahrungsangebot und verschiedenen Umweltvariablen (n Größe = 469, n Anzahl = 111; $\alpha = 5\%$). — Correlation between the food supply and different environmental variables.

Arthropoden	Umweltvariable	Korrelationskoeffizient (r)	P
Größe	Datum	0.446	<0.001
Größe	Vegetationshöhe	0.191	<0.001
Größe	Vegetationsdichte	0.067	ns
Anzahl	Datum	0.172	ns
Anzahl	Vegetationshöhe	0.228	<0.05
Anzahl	Vegetationsdichte	-0.026	ns
Anzahl	Temperatur	0.358	<0.001
Anzahl	Windstärke	-0.181	ns
Anzahl Flugarthropoden	Datum	-0.015	ns
Anzahl Bodenarthropoden	Datum	0.273	<0.05

der auf eine Warte zurück. Seltener beobachtete ich, wie ein Vogel am Boden hüpfend nach Nahrung suchte oder wie er rüttelnd in der Luft über der Vegetation stehen blieb, um Ausschau zu halten. Die zweithäufigste Technik (35.3 %) war die Jagd nach fliegenden Insekten im freien Luftraum. Als dritte, seltene Jagdart (1.5 %) konnte ich Luftjagden im Innern von Baumkronen feststellen. Der Median der Jagdfrequenz lag bei 0.31 Jagden pro min.

Luft- und Bodenjagd unterschieden sich in verschiedenen Parametern deutlich voneinander. Jagte ein Rotkopfwürger in der Luft, war die Jagddistanz größer (Mittel 10.0 ± 10.7 m, n = 1969) und er startete von einer höheren Warte (Mittel 6.7 ± 3.1 m) aus als bei der Bodenjagd (Mittel 7.1 ± 7.7 m und 4.8 ± 2.9 m, n = 2199; t-Test, P < 0.001 für beide Vergleiche). Die Jagddistanz der Luftjagden nahm im Laufe der Saison leicht, aber doch signifikant ab (r = 0.076, n = 742, P < 0.05). Die Bodenjagden führten während der ganzen Saison die Vögel gleich weit (r = 0.03, n = 1228, ns).

Für die Bodenjagden fand sich eine multiple lineare Beziehung zwischen der Jagddistanz (D), der Sitzhöhe (H) und der Vegetationshöhe (V) ($D = 1.61 + 1.24 \cdot H - 0.03 \cdot V$; $r^2 = 0.2213$). Allerdings hatte nur die Sitzhöhe einen signifikanten Einfluß auf die Jagddistanz (P < 0.05), doch deutet die Beziehung mit der Vegetation in die erwartete Richtung, daß nämlich die Jagddistanz bei geringer Sitzhöhe und bei höherer Vegetation kleiner wird. Die Würger bevorzugten kurzgrasige oder vegetationslose Flächen zur Bodenjagd. Die durchschnittliche Vegetationshöhe der zur Jagd genutzten Flächen lag bei 7.0 ± 8.6 cm. Diese Bevorzugung zeigte sich auch beim Vergleich zwischen dem Angebot an Flächen mit verschiedenen Vegetationshöhen und deren Nutzung (Abb. 1). Vegetationshöhen unter 15 cm wurden über Erwarten häufig, solche über 15 cm seltener als erwartet genutzt ($\chi^2 = 259.02$, df = 5, P < 0.001).

Der Anteil der Luftjagden nahm im Laufe der Saison ab (vor dem 15. Juni 42.5 % aller Jagden in die Luft, nach dem 15. Juni nur noch 29.8 %). Dies erstaunt in zweifacher Hinsicht. Der Anteil an Fluginsekten in den Sichtkreisen blieb während der Saison konstant. Das Wetter im Untersuchungsjahr zeichnete sich durch einen eher

kalten und regenreichen Frühling (Mai und Beginn Juni) und einen sehr sonnigen, heißen Sommer aus. Wäre die Luftjagd nur von den Wetterbedingungen abhängig gewesen, so würde man unter diesen Bedingungen eher erwarten, daß der Luftjagdanteil gestiegen wäre.

Im Tagesverlauf zeigten die Jagdfrequenzen einen deutlichen Gipfel um 13 Uhr (MESZ, Abb. 2). Einen ähnlichen Verlauf weisen üblicherweise die Temperaturkurven während eines Tages auf. Bei hohen Temperaturen waren auch mehr Insekten aktiv (Tab. 1). Der Rotkopfwürger nutzte also die aktivere Zeit der Insekten durch eine erhöhte Jagdfrequenz gezielt aus.

Rotkopfwürger jagten bei schlechtem Wetter viel weniger häufig in der Luft (8.6 %) als bei gutem Wetter (39.6 %; $\chi^2 = 97.42$, $df = 1$, $P < 0.001$). Bodenjagden begannen bei schlechtem Wetter von tieferen Warten aus und gingen weniger weit (Tab. 2).

Energieverbrauch für die Jagd

Modelle der Optimal Foraging Theory besagen unter anderem, daß bei der Nahrungssuche der Energiegewinn pro Zeit maximiert wird. Die Energiekosten von Singvögeln werden zum größten Teil von der Flugleistung bestimmt (WESTERTERP & DRENT 1985). Möglicherweise kostet das Starten mehr Energie als der Streckenflug. Ein großer Flugzeitanteil in Kombination mit einer hohen Wartenwechselfrequenz deutet somit auf hohe Energiekosten hin.

Um die Anteile der Flugzeit am gesamten Zeitbudget der untersuchten Paare zu berechnen, ging ich von einer durchschnittlichen Fluggeschwindigkeit von 35 km/h aus. Eine gesteigerte Suchintensität des Würgers läßt sich an einem höheren Anteil der Flugzeit und an der höheren Wartenwechselfrequenz ablesen.

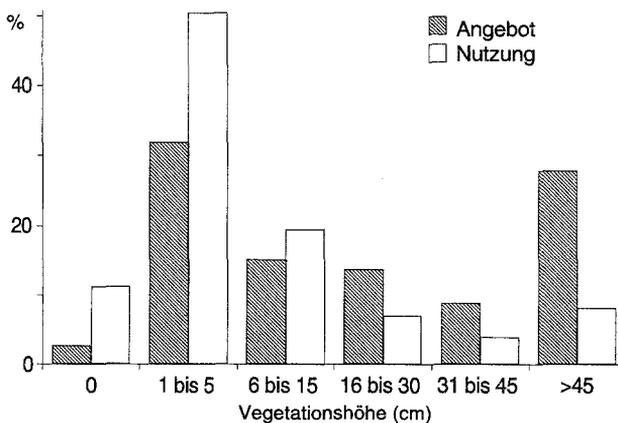


Abb. 1. Prozentuales Flächenangebot an unterschiedlichen Vegetationshöhen in den Rotkopfwürgerrevieren und deren prozentuale Nutzung bei Bodenjagden ($n = 1437$). — Area supply of different vegetation heights in Woodchat Shrike territories and their use for ground huntings.

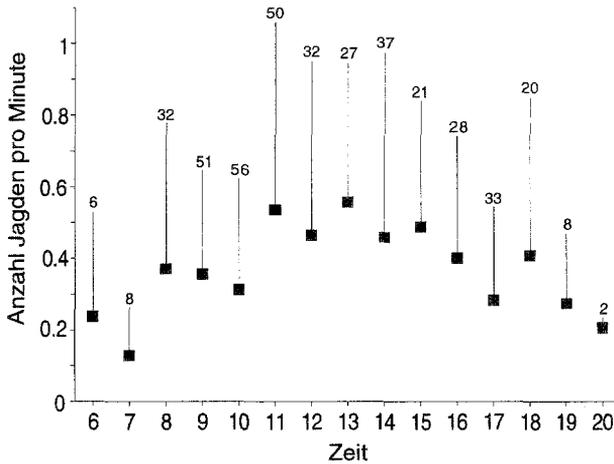


Abb. 2. Verteilung der Jagdfrequenzen während des Tages. (Linien = Standardabweichung; Zahlen = Anzahl Werte). — Distribution of hunting frequencies during the day (lines = standard deviation; numbers = numbers of values).

In einem ersten Ansatz wurden die unterschiedlichen Verhaltensweisen unabhängig von den Wetterbedingungen untersucht (Tab. 3). Die prozentualen Flugzeiten unterschieden sich in den einzelnen Brutphasen signifikant voneinander. Vor dem Bebrütungsbeginn, also zur Zeit der Revierbesetzung, des Nestbaus und des Eierlegens, hielten sich die beiden Altvögel recht weit vom Nest entfernt auf, sie wechselten relativ selten die Warten, flogen aber jeweils recht weite Strecken. So resultierte eine lange prozentuale Flugzeit. Brütete das Weibchen, verkürzte das Männchen sowohl den Aktivitätsradius als auch die Flugstrecken. Der Anteil der Flugzeit verringerte sich also. Während der Nestlingszeit dehnte sich der Aktivitätsradius der Altvögel um 40 % aus und die Wartenwechselfrequenz stieg um 15 % an. Der prozentuale Fluganteil erreichte in dieser Phase die höchsten Werte. Sobald die Jungen flügge waren, sank er um fast die Hälfte ab, obwohl sich die Wartenwechselfrequenz nochmals erhöhte. Dies erreichten die Rotkopfwürger durch eine deutliche Verkürzung der Flugstrecken. Die Altvögel entfernten sich bei der Nahrungssuche nicht mehr weit von den Jungvögeln und die Jungen flogen den futtertragenden Altvögeln entgegen.

Tab. 2. Unterschiede im Jagdverhalten bei gutem und bei schlechtem Wetter (t-Test). — Differences in hunting behaviour under good and bad weather conditions.

	Gutes Wetter	Schlechtes Wetter	t	df	P
Jagddistanz bei Bodenjagd	7.4±7.7 m	5.6±7.7 m	3.26	1225	<0.005
Jagddistanz bei Luftjagd	9.8±10.4 m	16.9±16.7 m	-3.09	740	<0.05
Sitzhöhe bei Bodenjagd	5.0±3.0 m	3.4±2.2 m	7.70	1399	<0.001

Tab. 3. Einfluß der Brutphasen auf wichtige Größen des Zeitbudgets der Männchen unabhängig vom Wetter (Kruskal-Wallis ANOVA *: $H(3, n = 1466)$; **: $H(2, n = 313)$). — Influence of the different breeding stages on important variables of the time budget of the males, independant of weather conditions.

	Median					P
	Vor dem Brüten	Brüten	Nestlinge	Flügge	H(3,n=411)	
Flugzeitanteil (%)	4.9	3.2	5.6	3.2	22.20	<0.001
Wartenwechselfrequenz (min^{-1})	0.9	0.8	1.0	1.1	8.54	<0.05
Flugdistanz (m)	46	37	38	25	39.61*	<0.001
Jagdfrequenz (min^{-1})	0.3	0.3	0.3	0.3	1.00	ns
Max. Distanz vom Nest (m)	100	58	100	—	24.62**	<0.001

Bei verschiedenen Wetterbedingungen unterscheiden sich die untersuchten Parameter nur, wenn man sie nach den einzelnen Brutphasen auftrennt (Tab. 4, Abb. 3). Zur Bebrütungs- und Nestlingszeit wurde bei schlechtem Wetter die Aktivität gesteigert (höhere Jagd- und Wartenwechselfrequenz). Vor dem Brüten und nach dem Ausfliegen der Jungen wurde die Aktivität gesenkt. Durch Einschränkung des Aktivitätsradius erhöhte sich der Fluganteil bei schlechtem Wetter in der Nestlingszeit nicht. Allerdings ließ sich nur eine dieser Tendenzen statistisch sichern. Die Jagdfrequenz zur Bebrütungszeit war bei schlechtem Wetter signifikant höher, vor dem Brüten aber eher tiefer (nur knapp nicht signifikant). Flugdistanzen und Aktivitätsradius zur Nestlingszeit unterschieden sich bei verschiedenem Wetter ebenfalls nur ganz knapp nicht.

Um das Jagd- und Suchverhalten über kurzer und hoher Vegetation miteinander vergleichen zu können, ordnete ich jeder Warte die darunterliegende Vegetationshöhe des entsprechenden Beobachtungstages zu. Alle Zeitserien von mindestens 2 min, während denen der beobachtete Vogel sich immer entweder über hoher oder tiefer Vegetation aufhielt, wurden verwendet. Da vom einem Paar nur eine Zeitserie über niedriger Vegetation vorlag, wurde es von der Analyse ausgeschlossen. Da drei Zielvariablen (prozentuale Flugzeit, Wartenwechselfrequenz und Jagdfrequenz) nicht normalverteilt waren, wurden sie logarithmiert. Die durchschnittliche Flugstrecke pro Zeitserie hin-

Tab. 4. Unterschiede im Jagdverhalten der Männchen bei gutem und bei schlechtem Wetter. Frequenzen = Anzahl Ereignisse pro Minute. Alle Angaben sind Medianwerte (Mann-Whitney-U-Test, $\alpha = 5\%$). — Differences in the hunting behaviour of the males during good and bad weather conditions.

	Gutes Wetter	Schlechtes Wetter	U	z	P
Wartenwechselfrequenz (min^{-1})	0.9	0.9	5504	-1.15	ns
Jagdfrequenz (min^{-1})	0.3	0.4	5243.5	-1.57	ns
Flugzeitanteil (%)	4.5	5.0	6025	-0.31	ns
Flugdistanz (m)	36	33	76386	-1.12	ns

gegen brauchte nicht transformiert zu werden. Für alle Zielvariablen wurde eine 2-Weg-ANOVA mit den Faktoren Paarnummer, Vegetationshöhe und deren Interaktion gerechnet (Tab. 5). In der prozentualen Flugzeit fand ich keine signifikanten Unterschiede über den unterschiedlichen Vegetationshöhen, möglicherweise weil der Unterschied zwischen den Paaren zu groß war. Das gleiche Bild zeigt sich auch bei der Wartenwechselfrequenz. Auf die Jagdfrequenz und die Flugstrecken hatten weder die Paarnummer noch die Vegetationshöhe einen signifikanten Einfluß. Der Jagderfolg über niedriger Vegetation schien größer zu sein (Tab. 6).

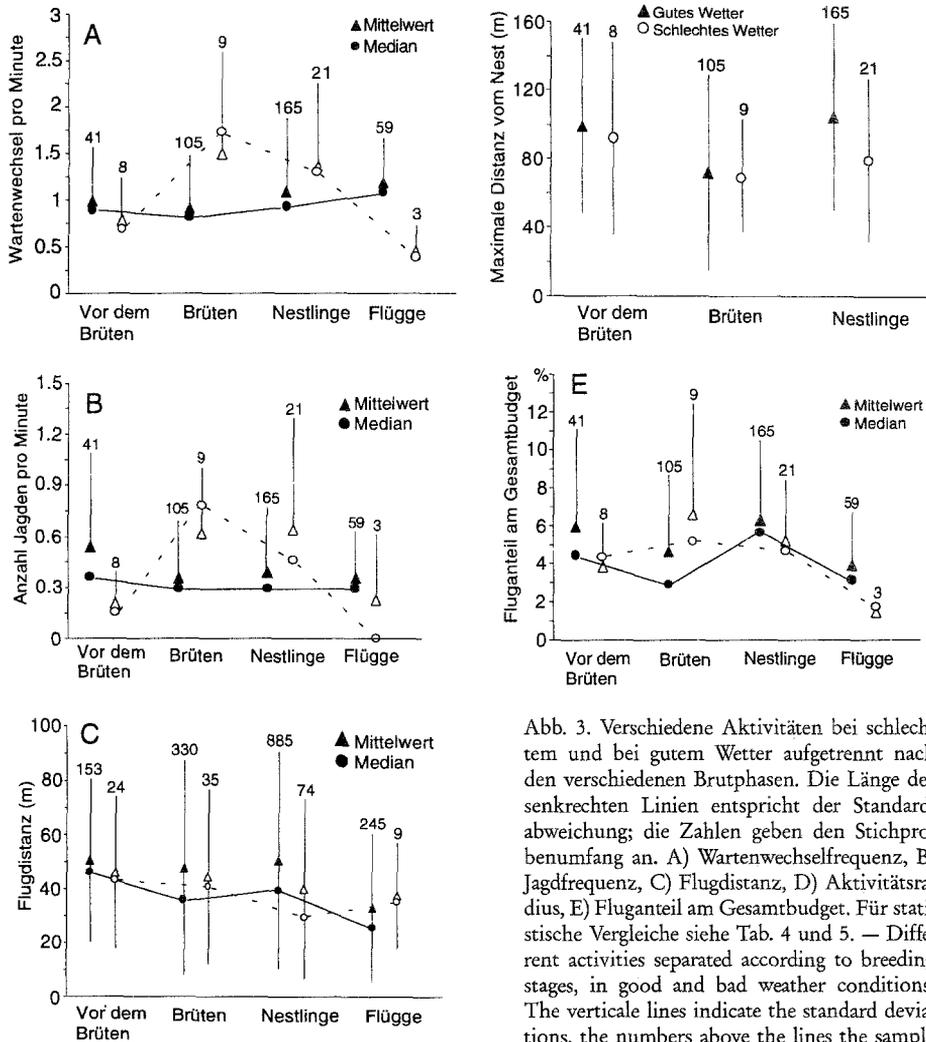


Abb. 3. Verschiedene Aktivitäten bei schlechtem und bei gutem Wetter aufgetrennt nach den verschiedenen Brutphasen. Die Länge der senkrechten Linien entspricht der Standardabweichung; die Zahlen geben den Stichprobenumfang an. A) Wartenwechselfrequenz, B) Jagdfrequenz, C) Flugdistanz, D) Aktivitätsradius, E) Fluganteil am Gesamtbudget. Für statistische Vergleiche siehe Tab. 4 und 5. — Different activities separated according to breeding stages, in good and bad weather conditions. The verticale lines indicate the standard deviations, the numbers above the lines the sample

size. A) frequency of perch changes, B) frequency of hunting events, C) flight distance, D) distance from the nest, E) proportion of time spent in flight. For statistical comparisons see tab. 4 and 5.

Tab. 5. 2-Weg-ANOVAs, um das Bewegungsmuster über kurzer und über hoher Vegetation zu testen. Frequenzen = Anzahl Ereignisse pro Minute. — Differences in the behaviour over short and high vegetation tested by a two-way-ANOVA.

Ziel- und Einflußvariablen	df	MS	F	P
Log (%-Flugzeit)				
Paarnummer	3	3.49	2.74	<0.05
Vegetationshöhe	1	3.12	2.45	0.12
Interaktion	3	0.88	0.69	0.56
Fehler	282	1.27		
Log (Wartenwechselfrequenz)				
Paarnummer	3	3.48	6.98	<0.001
Vegetationshöhe	1	0.00	0.001	0.99
Interaktion	3	0.45	0.90	0.44
Fehler	282	0.50		
Log (Jagdfrequenz)				
Paarnummer	3	0.12	1.68	0.17
Vegetationshöhe	1	0.09	1.24	0.27
Interaktion	3	0.02	0.27	0.85
Fehler	282	0.07		
Flugdistanz				
Paarnummer	3	873.16	1.81	0.15
Vegetationshöhe	1	430.15	0.89	0.35
Interaktion	3	439.37	0.91	0.44
Fehler	282	481.81		

Der Jagderfolg bei der Luft- und der Bodenjagd dürfte etwa gleich groß sein (Tab. 6). Bei schlechtem Wetter schien er geringer zu sein als bei gutem Wetter. Der Interpretierbarkeit dieser Daten sind allerdings Grenzen gesetzt, da der Anteil der Jagdflüge mit unbekanntem Ausgang doch 32 % ausmacht.

Gefangene Beute

Trotz eines 30fach vergrößernden Fernrohrs konnten durch Direktbeobachtung nur große Beutetiere bestimmt werden. Von den Beuten der 1543 sicher erfolgreichen Jagden entfielen 78.4 % auf nicht bestimmbare Tiere, 10.4 % auf Heuschrecken, 3 % auf Raupen (alle am Boden gefangen) und 2 % auf Hummeln. Die restlichen 6.2 % verteilten sich auf viele andere Beutetiere (Käfer, Schmetterlinge, Fliegen, Grillen, Maulwurfsgrielen, Spinnen, Hundertfüßler, Regenwürmer, Skorpionsfliege). Nach Angaben aus der Literatur ist anzunehmen, daß der größte Teil der nicht bestimmten Beutetiere Käfer sind (CRAMP 1993, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993, PANOW 1983, LEFRANC 1993).

Da bei den Sichtkreisen große Insekten nicht in zwei Größenklassen eingeteilt wurden, sind die Klassen 4 und 5 beim folgenden Vergleich zur Klasse 4 zusammengefaßt worden. Die Häufigkeitsverteilungen der Arthropodengrößen in den Sichtkreisen

Tab. 6. Jagderfolg des Rotkopfwürgers bei unterschiedlichen Bedingungen. — Hunting success of Woodchat Shrikes under different conditions.

	Erfolgreich	Erfolglos	Unbekannt	n
Generell	61 %	7 %	32 %	2190
Luftjagd	69 %	5 %	26 %	760
Bodenjagd	57 %	8 %	35 %	1380
Bodenjagd über niedriger Vegetation	59 %	8 %	33 %	1207
Bodenjagd über hoher Vegetation	52 %	10 %	38 %	130
Gutes Wetter	64 %	6 %	30 %	1918
Schlechtes Wetter	46 %	9 %	45 %	278
Bis zum 30. 6.	61 %	6 %	33 %	1708
Ab dem 1. 7.	71 %	7 %	21 %	702

und der Beutegrößen waren signifikant verschieden (Abb. 4; $\chi^2 = 58.66$, $df = 3$, $P < 0.001$). Der Rotkopfwürger bevorzugte eindeutig große Beutestücke. Bei den Bodenjagden wurden größere Beutetiere erwischt als bei Luftjagden (Abb. 5, $\chi^2 = 69.18$, $df = 4$, $P < 0.001$). Die durchschnittliche Beutegröße bei den Bodenjagden stieg im Lauf der Saison ($r = 0.38$, $n = 610$, $P < 0.05$), bei den Luftjagden blieb sie konstant ($r = 0.06$, $n = 462$, ns). Bei Bodenjagden in kurzer Vegetation (< 15 cm) wurden signifikant kleinere Beutetiere gefangen als in hoher Vegetation (Mann-Whitney U-Test, $U = 7927$, $z = 2.77$, $P < 0.01$).

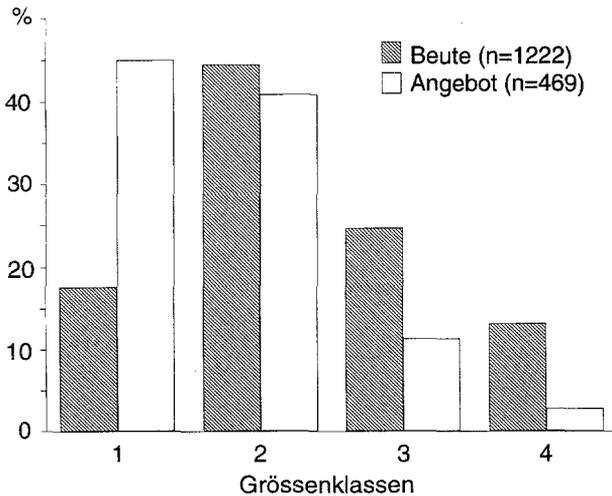


Abb. 4. Verteilung der Arthropodengrößen in den Sichtkreisen und im Beutespektrum der Würger. — Size-distribution of arthropodes in the standardized samples and in the food of the Woodchat Shrike.

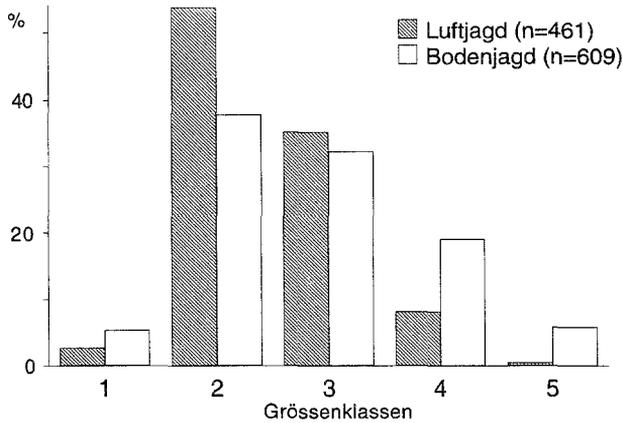


Abb. 5. Prozentuale Anteile der verschiedenen Beutegrößen bei den zwei unterschiedlichen Jagdtechniken. — Proportions of different prey sizes attained by the two different hunting technics.

Bei guten Wetterbedingungen wurden größere Beutetiere gefangen als bei schlechtem Wetter (Abb. 6, $\chi^2 = 10.29$, $df = 4$, $P < 0.05$). Die Arthropodenzahl in den Sichtkreisaufnahmen bei schlechtem Wetter war zu gering für einen Größenvergleich. Es gab aber keinen Grund anzunehmen, daß bei schlechtem Wetter nur die kleinen Insekten aktiv sind. Für den Rotkopfwürger würde dies bedeuten, daß er bei schlechtem Wetter darauf angewiesen ist, alle sichtbaren Beutetiere zu nehmen, auch kleinere, die energisch ungünstiger sind. Bei gutem Wetter muß er nicht unbedingt alle verfügbaren Beutetiere jagen, sondern er kann sich die größeren Stücke auswählen.

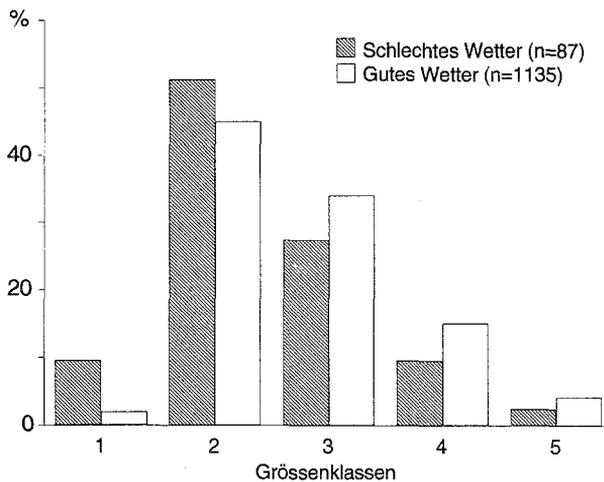


Abb. 6. Prozentuale Anteile der Beutegrößen bei unterschiedlichen Wetterbedingungen. — Proportions of different prey sizes under different weather conditions.

Diskussion

Datenerfassung

Mit der Sichtkreismethode wird die Verfügbarkeit der Arthropoden, also eine Kombination aus ihrer Aktivität, Sichtbarkeit und Abundanz gemessen. Weil für den Rotkopfwürger nicht die wirkliche Arthropodendichte, sondern in erster Linie der verfügbare Anteil entscheidend ist, eignet sich die Methode gut, um sie mit den Jagdpräferenzen zu vergleichen. Eine Unsicherheit besteht darin, daß die Augenschärfe des Rotkopfwürgers und des Beobachters kaum identisch sind und der Würger die Jagdflächen aus einem anderen Blickwinkel betrachtet, da er höher sitzt. Zudem wird der Fluginsektenanteil unterschätzt, weil der Beobachter stets Richtung Boden schaut und die über seinem Kopf fliegenden Insekten nicht erfaßt.

Beuteangebot

Die Zusammenhänge zwischen dem Angebot, das mit Hilfe der Sichtkreisproben gemessen wurde, und Umweltfaktoren entsprachen mit wenigen Ausnahmen den Erwartungen. Die Größe der Arthropoden nahm im Laufe der Saison zu, die Anzahl tendenziell auch. Dies spiegelte einerseits das Wachstum der Arthropoden wider und andererseits wohl die zunehmende Dominanz der Heuschrecken ab Juli. Die Wetterbedingungen, vor allem Temperatur und Regen, hatten einen großen Einfluß auf die Aktivität. M. RUDIN (Dipl. arb. 1989) und SOLARI & SCHUDEL (1988) fanden ähnliche Zusammenhänge. Entgegen den Erwartungen ergaben die Sichtkreisaufnahmen bei dichter Vegetation weder eine niedrigere Zahl von Arthropoden noch eine häufigere Feststellung großer Tiere. Ein Grund für das unerwartete Ergebnis könnte in der geringen Variation der Vegetationsdichte liegen. Bei hoher Vegetation sah ich erwartungsgemäß größere und mehr Arthropoden. SOLARI & SCHUDEL (1988) fanden, daß sich die Arthropodenzahl nach dem Schnitt einer Intensivwiese stark reduzierte. Offenbar ziehen sich beim Grasschnitt viele Insekten in die hohe Vegetation zurück.

Jagdverhalten und Energieinvestition

Die Abnahme der Luftjagden im Verlauf der Saison zeigt, daß die Rotkopfwürger versuchten, den Energiegewinn pro Jagd zu maximieren. Luftjagden waren wegen der längeren Jagddistanzen teurer als Bodenjagden. Der Gewinn war zudem geringer, weil die Beute im Durchschnitt kleiner war. Im Frühling, bei noch schlechterer Nahrungssituation, waren die Vögel auf die Luftjagden angewiesen, um genügend Nahrung zu erhalten. Bei besseren Nahrungsbedingungen im Sommer reduzierten sie sowohl die Jagddistanz als auch die Anzahl der Luftjagden, so daß das Energieverhältnis günstiger wurde. In Südfrankreich, wo bessere Nahrungsbedingungen herrschen, jagen Rotkopfwürger nur selten in der Luft (P. ISENMANN mdl.).

Über hoher Vegetation jagten die Rotkopfwürger viel häufiger in der Luft. Möglicherweise gab es über der hohen Vegetation doch mehr Fluginsekten (Blütenbesucher), oder die Bodenjagd war durch die Vegetation erschwert. Zur Bodenjagd bevorzugten die Rotkopfwürger niedrige Vegetation, obwohl es dort weniger Insekten gab. Die

Würger überblickten möglicherweise beim Jagen über hoher Vegetation eine kleinere Jagdfläche. Sie sollten deshalb häufiger die Warten wechseln und mehr umherfliegen, was mehr Energie kostet würde. Mit meinem Datenmaterial kann ich diesen Zusammenhang allerdings nicht beweisen; die Unterschiede zwischen den Paaren waren so groß, daß sich unterschiedliche Verhaltensweisen über hoher und tiefer Vegetation kaum feststellen ließen. Mit dem Einbezug von zusätzlichen Paaren ließen sich die Unterschiede vielleicht beweisen. Allerdings gibt es in meinen Daten trotzdem Hinweise auf Unterschiede. Läßt man den Einfluß der Paare außer Acht, war die mittlere prozentuale Flugzeit in den berücksichtigten Zeitserien über der hohen Vegetation (6.93 %) um fast 30 % höher als über der niedrigen (5.06 %). Bei drei von vier Paaren erhöhte sich die Flugzeit über der hohen Vegetation, während sie bei einem Paar gleich blieb. Bei der Wartenwechselfrequenz hingegen fanden sich auch mit dieser Analyse keine Unterschiede. Somit kam die längere Flugzeit über der hohen Vegetation wohl durch eine größere Jagdfrequenz (niedrige Vegetation: 0.42; hohe Vegetation: 0.62; Frequenz über hoher Vegetation bei 3 von 4 Paaren höher) und längere Flugstrecken (niedrige Vegetation: 23.6 m; hohe Vegetation: 28.9 m; Flugstrecken über hoher Vegetation wiederum bei 3 von 4 Paaren höher) zustande. Über der hohen Vegetation schienen die Rotkopfwürger also intensiver zu jagen und fingen größere Beute. Sie mußten dazu aber mehr umherfliegen, und auch der Jagderfolg war möglicherweise geringer. Da die Würger die hohe Vegetation eindeutig mieden, dürfte der Energiegewinn bei dieser Jagdmethode geringer gewesen sein. Gleiche Zusammenhänge sind auch schon für andere Würgerarten gefunden worden. So fliegen nordamerikanische *Lanius ludovicianus* in ihren Revieren mehr umher, wenn die Bodenvegetation hoch ist. Die Zahl der gefangenen Beutetieren ist bei hoher und niedriger Bodenvegetation gleich groß. Die Autoren schließen daraus, daß der Energiegewinn bei niedriger Vegetation größer ist (YOSEF & GRUBB 1993).

Die saisonale Änderung des Jagdverhaltens und des Zeitbudgets kommt durch den unterschiedlichen Nahrungsbedarf in den verschiedenen Brutphasen sowie durch die Veränderung der Nahrungsbedingungen und der wichtigen Verhaltensweisen zustande. Die Jagdfrequenzen blieben im Laufe der Saison konstant (tendenziell leichte Zunahme), obwohl sich der Nahrungsbedarf änderte. Möglicherweise wurde dieser durch die durchschnittlich größere Beute kompensiert. Der Jagderfolg schien mit wachsender Beutegröße zuzunehmen, so daß das Verhältnis noch günstiger wurde. Mit den Jagdfrequenzen allein läßt sich aber das Nahrungssuchverhalten nicht charakterisieren. Die Jagdfrequenz gibt nämlich nur an, wie viele Jagden pro Zeit unternommen wurden. Wie lange und wie intensiv die Würger suchten, bis sie einen Jagdflug starteten, wäre eine wichtige zusätzliche Größe. Beide Größen zusammen könnten über den zeitlichen und energetischen Aufwand der Jagd bessere Aussagen erlauben. Den Aufwand des Suchens konnte ich nur indirekt messen. Eine gesteigerte Suchaktivität könnte mit einer höheren Wartenwechselfrequenz einhergehen. Letzterer stieg im Lauf der Saison mit Ausnahme der Zeit vor dem Brüten an. Gerade während dieses ersten Abschnittes der Brutsaison könnten aber auch viele Wartenwechsel nicht zum Suchen von Nahrung, sondern zur Revierabgrenzung oder zur Reviererkundung benutzt wer-

den. Auf diese Weise ließen sich auch die langen Flugstrecken und der große Aktivitätsradius erklären. Sobald die Jungvögel geschlüpft waren, erhöhte sich der prozentuale Fluganteil um 40 %. Diese markante Verhaltensänderung war auch ohne Messung auffällig. Der Aktivitätsradius wurde wieder auf den gleichen Wert wie vor dem Brüten ausgeweitet. Nach dem Flüggewerden der Jungvögel konnten die Altvögel ihre energetischen Kosten senken, ohne die Jungvögel zu vernachlässigen. Dies könnte für die bevorstehende Mauser und den Fettaufbau für den Herbstzug bedeutungsvoll sein.

Bei schlechten Wetterbedingungen änderten die Rotkopfwürger den zeitlichen Aufwand für die Jagd. Vor dem Brüten und wenn die Jungen flügge waren, senkten die Altvögel bei schlechtem Wetter ihre Aktivität. Vor dem Brüten mußte sich nur jeder Vogel selbst mit Nahrung versorgen; das Ausnützen der Phasen mit gutem Wetter genügte offenbar zur Ernährung. Nach dem Flüggewerden waren die Jungvögel möglicherweise weniger empfindlich für kurzfristige Nahrungsengpässe. Der Stichprobenumfang zu dieser Zeit ist allerdings zu gering, um sichere Aussagen zu machen. In der Bebrütungs- und Nestlingszeit hingegen hatte schlechtes Wetter eine Aktivitätssteigerung der Altvögel zur Folge. Die Werte der Jagd- und der Wartenwechselfrequenz waren in den zusammengefaßten Daten von Bebrütungs- und der Nestlingsphase bei schlechtem Wetter signifikant höher als bei gutem ($P < 0.05$ für beide Vergleiche). Die Rotkopfwürger saßen bei schlechtem Wetter zur Bodenjagd tiefer als bei gutem Wetter. CARLSON (1985) zeigte mit experimentellen Untersuchungen am Neuntöter *Lanius collurio*, daß die Entdeckungszeit einer Beute mit zunehmender Distanz zwischen Beute und Vogel steigt. Möglicherweise saßen die Rotkopfwürger bei schlechtem Wetter tiefer, um schneller Beute zu entdecken. Dies hatte aber zur Konsequenz, daß der Jagdradius geringer wurde und sich somit die potentielle Jagdfläche verkleinerte. Sie mußten schneller die Warten wechseln und neue Flächen nach Beute absuchen. Die Altvögel konnten es sich bei schlechtem Wetter offenbar nicht erlauben, untätig auf bessere Bedingungen zu warten. Zur Nestlingszeit verkürzte sich der Aktivitätsradius etwas. So wurden Transportflüge zum Nest kürzer, so daß sich der Fluganteil trotz intensiverer Jagd nicht erhöhte. Allerdings fingen die Altvögel dann kleinere Beute, so daß die Energiebilanz sowohl für die Altvögel wie auch für die Jungvögel ungünstiger wurde. Sind die Jungvögel bei einer Schlechtwetterperiode noch unbefiedert, müßten sie vom Weibchen gehudert werden, um nicht zu erfrieren (ULLRICH 1971). Das Männchen muß dann weitgehend allein für die Nahrungsversorgung aufkommen. Besonders zur Nestlingszeit, wenn auch unter guten Wetterbedingungen viel Energie zur Futterbeschaffung aufgewendet wird, wird somit eine länger andauernde Schlechtwetterperiode den Bruterfolg negativ beeinflussen.

Schlechtes Wetter und suboptimale Habitatqualitäten haben auf das Verhalten der Rotkopfwürger wohl ähnliche Auswirkungen; beide führen zu höherem energetischem Aufwand für die erfolgreiche Aufzucht der Brut. Untersuchungen am Neuntöter zeigten, daß Altvögel bei der Jungenaufzucht in suboptimalen Gebieten mehr fliegen und dadurch schneller an Gewicht verlieren als solche in optimalen Gebieten (LEUGGER 1993). Fällt die Körpermasse unter einen bestimmten Schwellenwert, geben sie die Brut auf. Ähnliches ist auch beim Rotkopfwürger zu erwarten.

Zusammenfassung

In der Brutsaison 1994 wurde das Jagdverhalten von fünf Rotkopfwürgerpaaren in der Nordschweiz beobachtet, das Nahrungsangebot mit der Sichtkreismethode erfaßt. Bei warmem und trockenem Wetter waren die Insekten aktiver und somit das Nahrungsangebot für die Rotkopfwürger günstiger. In hoher Vegetation gab es mehr Insekten als in niedriger. Die Rotkopfwürger jagten entweder am Boden (64 % der Jagdflüge) oder in der Luft (36 %). Die Bodenjagden waren energetisch günstiger, da die Beute durchschnittlich größer und die Jagddistanz kleiner war. Bodenjagden fanden vorzugsweise in Flächen mit kurzer Vegetation (durchschnittliche Vegetationshöhe: 7 cm) statt. Gejagt wurden ausschließlich Arthropoden und zwar gezielt große. Bei schlechten Wetterbedingungen mußten auch kleinere Beutetiere gefangen werden. Der Fluganteil am Gesamtzeitbudget war während der Nestlingszeit am größten. Zur Bebrütungs- und Nestlingszeit wurden die Jagdaktivitäten bei schlechtem Wetter gegenüber gutem tendenziell gesteigert, vor dem Brüten und nach dem Flüggewerden der Jungen aber eher gesenkt. Der Fluganteil beim Jagen über kurzer Vegetation schien kleiner als beim Jagen über hoher Vegetation.

Literatur

- BECKER, P., & G. NOTTBOHM (1976): Ein Beitrag zur Nahrung des Rotkopfwürgers. Vogelwelt 97: 193—195. • BEZZEL, E., & R. PRINZINGER (1990): Ornithologie. Stuttgart. • BIBER, O. (1984): Bestandsaufnahmen von elf gefährdeten Vogelarten in der Schweiz. Orn. Beob. 81: 1—28.
- CARLSON, A. (1985): Prey detection in the red-backed shrike (*Lanius collurio*): an experimental study. Anim. Behav. 33: 1243—1249. • CRAMP, S., & C. M. PERRINS (1993): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. VII. Oxford.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 13/II. Wiesbaden.
- HÖLZINGER, J. (1987): Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 1/2. Stuttgart.
- LEFRANC, N. (1993): Les pies-grièches d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Lausanne. • LEUGGER, U. (1993): The effect of habitat quality on breeding performance in the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*). Behavioural Processes 28: 235.
- PANOW, E. N. (1983): Die Würger der Paläarktis. N. Brehm.Büch., Wittenberg Lutherstadt.
- SOLARI, C., & H. R. SCHUDEL (1988): Nahrungserwerb des Neuntöters (*Lanius collurio*) während der Fortpflanzungszeit. Orn. Beob. 85: 81—90. • SONNABEND, H., & W. POLTZ (1978): 30jährige Bestandsaufnahme von Raubwürger (*Lanius excubitor*) und Rotkopfwürger (*Lanius senator*) am nordwestlichen Bodensee. Anz. orn. Ges. Bayern 17: 133—139.
- TUCKER, G. M., & M. F. HEATH (1994): Birds in Europe: their conservation status. Cambridge: BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 3).
- ULLRICH, B. (1971): Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland im Vergleich zu Raubwürger (*Lanius excubitor*), Schwarzstirnwürger (*Lanius minor*) und Neuntöter (*Lanius collurio*). Vogelwarte 26: 1—77.
- WESTERTERP, K., & R. DRENT (1985). Energetic costs and energy-saving mechanisms in parental care of free-living passerine birds as determined by the D2O18 method. Acta XVIII Oint. Orn. Congr., Moscow: 392—399.
- YOSEF, R., & T. C. GRUBB jr. (1993): Effect of vegetation height on hunting behavior and diet of Loggerhead Shrike. Condor 95: 127—131.