

## Rastverhalten von Steinschmätzern *Oenanthe oenanthe* in Abhängigkeit von den Ernährungsbedingungen während des Wegzugs auf Helgoland

Volker Dierschke

**Dierschke, V. 2003: Stopover behaviour of Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* on Helgoland: influence of foraging conditions during autumn migration. Vogelwelt 124: 165 – 176.**

During autumn migration stopovers on the offshore island Helgoland (North Sea), Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* varied behaviour with respect to foraging conditions. In both types of habitat studied (wrack beds along the beach, grassland), periods of improved foraging conditions (observed as increased rates of successful pecks) occurred due to the arrival of new algae at the beach (with very profitable kelp fly larvae instead of less profitable imagines as food supply) and the cutting of a patch of grassland (with presumably better accessibility of ground-dwelling invertebrates), respectively. Compared to periods with lower intake rates, a higher percentage of Northern Wheatears stayed in the beach habitat (instead of departing and continuing migration), stopovers were longer there and coincided with a higher rate of aggressive encounters and territoriality in both habitat types. For birds individually marked on the beach, in a multifactorial analysis only the rate of successful pecks and the evening wind conditions (tail wind component) explained the decision about settling or departing. These results show that migrating passerines are flexible in their stopover behaviour after landing, with skipping unfavourable habitats if reserves allow to continue migration. The high variability of shoreline habitats would have implications for the organisation of migration (sudden refuelling in case of favourable food supply) if passerines concentrated on such habitats.

**Key words:** Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*, migration, stopover behaviour, refuelling conditions.

### 1. Einleitung

Nur einen kleinen Teil der Zugperiode nutzen Zugvögel für den Wanderflug, weitaus größere Zeitanteile verbringen sie am Boden, um dort die für den Flug erforderlichen Energiereserven einzulagern (HEDENSTRÖM & ALERSTAM 1997). Zum erfolgreichen Auftanken benötigen Zugvögel Rastgebiete, die in Habitatstruktur und Nahrungsangebot den morphologischen und ernährungsphysiologischen Voraussetzungen der jeweiligen Arten entsprechen (BAIRLEIN 1981, 1992; PETIT 2000). Darüber hinaus sind Qualität und Erreichbarkeit des Nahrungsangebots als wichtige Faktoren der Habitatwahl von ziehenden Vögeln bekannt (MARTIN 1980; BIBBY & GREEN 1983; HUTTO 1985a, 1985b; MARTIN & KARR 1986; SUTHERS *et al.* 2000; CHERNETSOV 2002). Wenn der Energiebedarf eines Zugvogels in einem Rastgebiet nicht gedeckt werden kann, sollte er dieses verlassen, d.h. entweder die Umgebung hinsichtlich eines besseren Rasthabitats explorieren oder den Zug fortsetzen (BRUDERER & JENNI 1988; MOORE *et al.* 1990; JENNI

1996). Nach Modellen zum optimalen Vogelzug sollte ein Vogel genau dann weiterziehen, wenn die Rate der Fettdeposition so niedrig ist, dass die Zuggeschwindigkeit unter den erwarteten Durchschnitt der gesamten Zugstrecke fällt, also anderswo bessere Bedingungen zu erwarten sind (ALERSTAM & LINDSTRÖM 1990). Im Hinblick auf die Ernährungsbedingungen sind Rastgebiete aber wegen räumlicher und zeitlicher Variabilität keinesfalls als konstante Größe für Zugvögel zu betrachten (SCHAUB & JENNI 2001).

Bei einer Unterbrechung des aktiven Wanderflugs haben Vögel aus einer Reihe von vorhandenen Rasthabitaten das günstigste auszusuchen. Bislang gibt es kaum Untersuchungen über die Fettdeposition einer Art in verschiedenen Habitaten zur selben Zeit am selben Ort. Bei ziehenden Mönchswaldsängern *Wilsonia pusilla* konnten „sink habitats“ identifiziert werden, in denen die Fettdepositionsrate geringer und die Rastdauer länger waren als in günstigeren Habitaten (YONG *et al.* 1998). Bei Steinschmätzern *Oenan-*

*the oenanthe* auf Helgoland wurden im nahrungsreichen Tanganwurf am Strand viel längere Rastaufenthalte festgestellt als in nahrungsrärmeren Grünland-Habitaten (DELINGAT & DIERSCHKE 2000).

Im Verlauf einer Zugperiode bieten Rasthabitate allerdings keine konstanten Ernährungsbedingungen. Jahreszyklen der Beuteorganismen und Ausbeutung durch Prädatoren verändern die Verfügbarkeit der Nahrung allmählich, so dass auch die Nutzung der jeweiligen Beutesorten durch Zugvögel allmählichen Änderungen unterworfen ist (MOORE & YONG 1991; BODDY 1991; OTTICH & DIERSCHKE 2003). Die Eignung eines Habitats mag dann schwer zu erkennen sein, zumal frühe und späte Durchzügler derselben Art verschiedene Zugstrategien verfolgen können (z.B. schnellere Fettdeposition und insgesamt schnellerer Zug bei späten Vögeln; BAIRLEIN 1998, 2000; SCHAUB & JENNI 2000a, 2000b). Bei einer Untersuchung der Faktoren, die auf Helgoland bei ziehenden Steinschmätzern innerhalb einer zweimonatigen Zugperiode das Verbleiben oder Verlassen eines Rastgebietes auslösen, konnte ein Effekt der Ernährungsbedingungen bisher nicht nachgewiesen werden (DIERSCHKE & DELINGAT 2001). Um die Bedeutung der Ernährungsbedingungen bei der Rastentscheidung genauer zu untersuchen, wurde das Rastverhalten von Steinschmätzern bei plötzlichen starken Veränderungen im Rasthabitat beobachtet. Auf Helgoland bevölkern Steinschmätzer grundsätzlich zwei Habitattypen, in denen sich die Ernährungsbedingungen entweder durch menschlichen Einfluss oder in natürlicher Weise sehr kurzfristig ändern können. Da sowohl die genaue Beutemenge als auch die Fettdepositionsrate der Steinschmätzer nicht messbar waren, wurde in dieser Arbeit ihr Ernährungsverhalten hinsichtlich des Aufwands und Erfolgs über mehrere Wochen hinweg in beiden Habitattypen beobachtet. Die Reaktion der Vögel auf die Ernährungsbedingungen wurde als Rastwahrscheinlichkeit und Rastdauer gemessen.

In einem der beiden Rasthabitate auf Helgoland, dem Strand, wurden variable Bedingungen durch die angespülten Braunalgen verursacht, mit extrem hoher Dichte von Tangfliegenlarven (Coelopidae) im frischen Tanganwurf und schwerer zu erbeutenden Tangfliegen im älteren Tanganwurf. Im anderen Rasthabitat, dem Grünland, änderten sich die Bedingung durch Mahd, die den Vögeln die bodenbewohnenden Wirbellosen leichter zugänglich machte. Mit besser erreichbarer Beute war eine effektivere Nahrungssuche der Steinschmätzer zu erwarten, verbunden mit höherer Nahrungsaufnahmerate und geringerem Aufwand für die Suche. Im Falle effizienterer Nahrungssuche sollte sich die erhöhte Habitatqualität in höherer Rastwahrscheinlichkeit und längeren Aufhalten der Steinschmätzer niederschlagen, weil ungünstige Rastgebiete aufgegeben werden sollten (ALERSTAM & LINDSTRÖM 1990). Da Territorialität in Rastgebieten

als Möglichkeit zur exklusiven Ausbeutung der für die Fettdeposition notwendigen Ressourcen angesehen wird (RAPPOLE & WARNER 1976; BIBBY & GREEN 1980; SEALY 1989; TITOV 1999), sollte in den nur fleckenhaft vorkommenden günstigen Nahrungshabitaten ein erhöhtes Maß an Territorialverhalten auftreten.

Plastizität im Rastverhalten als Folge variabler Bedingungen für die Fettdeposition an einem Ort und damit in einem für alle Vögel vergleichbaren Stadium des Zuges kann die Kenntnisse über die bei der Rastplatzwahl bedeutenden Faktoren erweitern. Eine zeitliche Variation der Eignung eines Rasthabitats könnte auch die räumliche Variabilität von Rastbedingungen widerspiegeln und somit helfen, räumlich-zeitliche Zugmuster (wie von BAIRLEIN 1991 und SCHAUB & JENNI 2000a gezeigt) und Exploration besser zu verstehen. Weil die Entscheidung über die Nutzung eines Rastgebietes auch von mehreren anderen Faktoren abhängen kann (RABØL & HANSEN 1978; CHERRY 1982; VEIGA 1986; ÅKESSON & HEDENSTRÖM 2000; DIERSCHKE & DELINGAT 2001; JENNI & SCHAUB 2003), werden in dieser Arbeit auch Körperkondition und Zugstrategien von Steinschmätzern sowie Wetter und Prädationsrisiko berücksichtigt.

## 2. Material und Methoden

Auf der kleinen Hochseeinsel Helgoland (1,5 km<sup>2</sup>; 54° 11' N, 07° 55' E) wurde das westliche Ende des Nordoststrandes (ca. 100 m lang und 30 m breit) als Untersuchungsgebiet gewählt. Dieser Bereich ist meistens mit variablen Mengen angespülten Tangs (vor allem *Laminaria* spp. und *Fucus serratus*) bedeckt, der im Zusammenspiel von Gezeiten und wechselnder Windrichtung und -stärke in unregelmäßigen Abständen von normalerweise mehreren Tagen weg- und wieder angespült wird. Im Tanganwurf leben meistens Tangfliegen (Coelopidae) und ihre Larven in großer Zahl. Die Verteilung der Larven ist sehr fleckenhaft; Anzahl und Größenverteilung variieren wegen der Zyklen der Larvalentwicklung, die normalerweise vier Wochen dauert (DOBSON 1974). Während dieser Untersuchung (August bis Oktober 2000) herrschten außergewöhnliche Verhältnisse in diesem Lebensraum. Weil Stürme aus westlichen Richtungen lange Zeit ausblieben, verblieb entlang des gesamten Strandes ein 2–5 m breiter Braunalgenstreifen („Spülsaum I“) von Juli bis Oktober, der zu Beginn der Untersuchung schon ausgetrocknet war. Bis zum 26. Okt. wurden keine weiteren Algen angespült, mit Ausnahme eines 1–2 m breiten Streifens frischer Braunalgen etwas unterhalb von Spülsaum I am 14. Sep. („Spülsaum II“). Am 20. Sep. wurden beide Spülsäume von einer dünnen Sandschicht zugeweht. In Anlehnung an die Präsenz von Spülsäumen wurde der Untersuchungszeitraum in drei Abschnitte unterteilt: 9. Aug.–13. Sep. („Periode I“), 14.–19. Sep. („Periode II“) und 20. Sep.–5. Okt. („Periode III“). Augenscheinlich waren Tangfliegenlarven in Periode I als Nahrung nicht vorhanden und in Periode III nicht zugänglich. Einen Überblick über die verschiedenen Substrate sowie die dort für Steinschmätzer zugänglichen Beutetiere

**Tab. 1:** Zusammensetzung des Tangs und dort in hoher Anzahl vorkommende Beutetiere des Steinschmätzers in den drei Untersuchungsperioden am Strand. – *Composition of shorelines and abundant prey types on the study beach at Helgoland during the three study periods.*

	Periode I – <i>study period I</i> 9. Aug.–13. Sep.	Periode II – <i>study period II</i> 14.–19. Sep.	Periode III – <i>study period III</i> 20. Sep.–5. Okt.
Spülsaum I <i>shoreline I</i>	alter trockener Tang – <i>old dry seaweed</i> Tangfliegen – <i>kelp fly</i>	alter trockener Tang – <i>old dry seaweed</i> Tangfliegen – <i>kelp fly</i>	alter trockener Tang (versandet) – <i>old dry seaweed (silted up)</i> Tangfliegen – <i>kelp fly</i>
Spülsaum II <i>shoreline II</i>	–	frischer Tang – <i>new seaweed</i> Tangfliegenlarven – <i>kelp fly larvae</i>	frischer Tang (versandet) – <i>new seaweed (silted up)</i> Tangfliegen – <i>kelp fly</i>

in den drei Perioden gibt Tab. 1. Tangfliegenlarven und -imagines haben zwar einen sehr ähnlichen Energiegehalt (25,3 bzw. 25,0 kJ/g aschefreie Trockenmasse; DIERSCHKE 1993), doch sind die Larven wegen ihrer höheren Körpermasse (4–10 gegenüber 2–3 mg Trockenmasse pro Individuum; unveröff. Daten) im Vergleich zu den Imagines als sehr viel profitablere Beute zu betrachten.

Zwei grob als Grünland bezeichnete Bereiche der Insel wurden ebenfalls in dieser Untersuchung beobachtet. Ein Bereich mit kurzem Gras und vegetationslosen Flecken wurde nur in unmanipuliertem Zustand untersucht. In einem anderen Grünlandbereich mit längerem Gras, der extensiv von wenigen Kühen und Schafen beweidet wurde und in dem normalerweise nur ganz vereinzelt Steinschmätzer rasten, wurde am 4. Sep. eine 0,3 ha große Teilfläche gemäht, so dass in dem nun kurzen Gras bodenlebende Wirbellose für Steinschmätzer wahrscheinlich viel leichter zugänglich waren. Beim Vergleich des unmanipulierten mit dem gemähten Grünland handelt es sich also nicht um dieselbe Fläche, wohl aber um einen sehr ähnlichen Habitattyp. Weil die Beute von Steinschmätzern im Grünland sehr vielfältig (J. DELINGAT pers. Mitt.) und bei Beobachtungen schwer bestimmbar ist, konnte die qualitative Zusammensetzung der Nahrung hier nicht berücksichtigt werden.

In mit Mehlwürmern beköderten Schlagfallen wurden vom 21. Aug. bis 5. Okt. insgesamt 92 Steinschmätzer am Strand gefangen, vermessen, mit individueller Farbringkombination markiert und wieder freigelassen. Anhand der Färbung der Schnabelinnenseite wurden die Altersklassen „adult“ und „K1“ (erstes Kalenderjahr) unterschieden (SVENSSON 1992). Sichtbare Fettreserven wurden nach der neunstufigen Skala von KAISER (1993), die Körpermasse mit einer elektrischen Waage auf 0,1 g genau bestimmt. Die Flügellänge, gemessen mit 0,5 mm Genauigkeit, wurde benutzt, um die Vögel der skandinavischen Unterart *O. o. oenanthe* oder der aus Grönland und Island stammenden Unterart *O. o. leucorhoa* zuzuordnen. Da überwiegend Jungvögel gefangen wurden, bei denen das Geschlecht in der Hand nicht bestimmbar ist, war eine solche Zuordnung nur bei Flügellängen < 96 mm (Weibchen von *oenanthe*) und > 102 mm (Männchen von *leucorhoa*) möglich (SVENSSON 1992). Das Untersuchungsgebiet und seine Umgebung wurde täglich nach farbberingten Steinschmätzern abgesehen, um deren Rastdauer zu bestimmen. Für nicht wiedergefundene Individuen wurde der Vortag als Abzugstag angenommen. Wegen der täglichen Fangaktivität und der

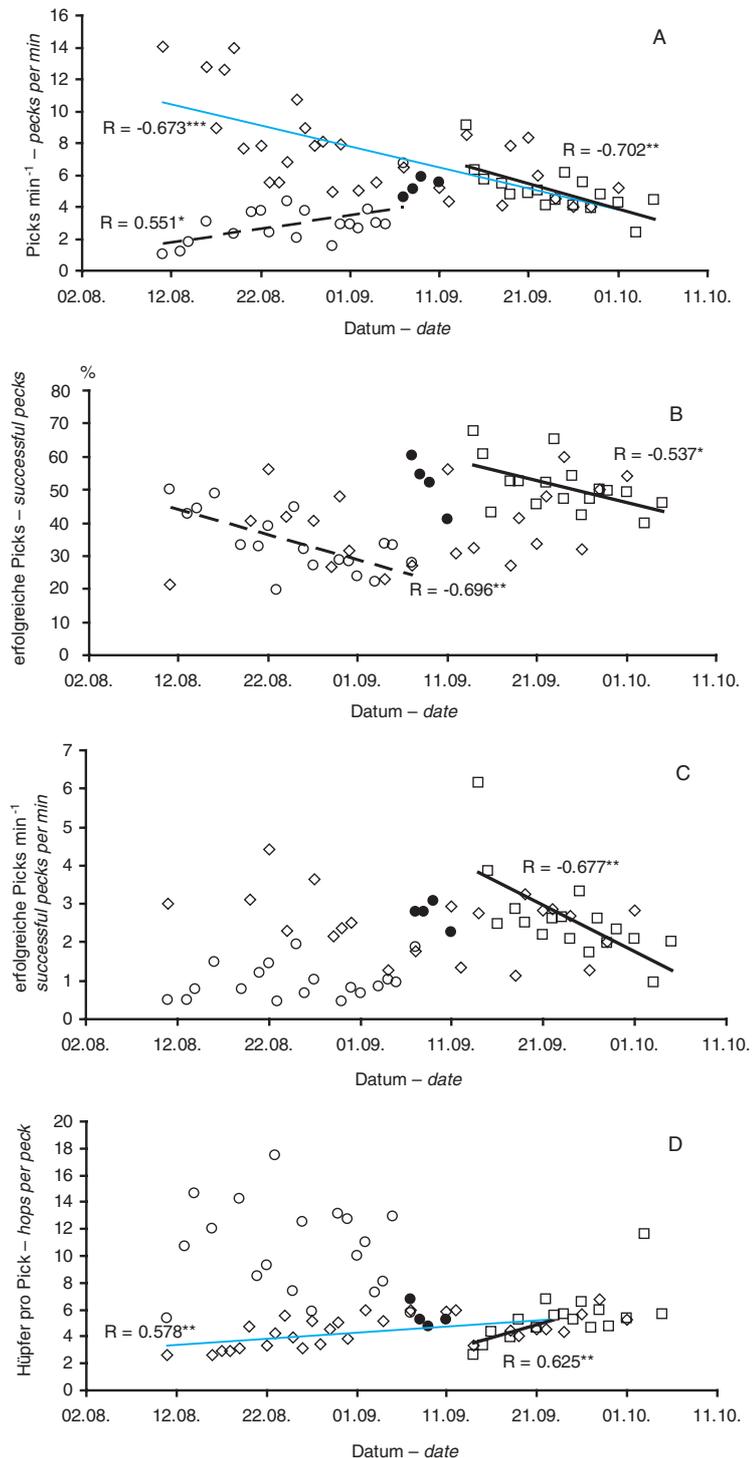
starken Fluktuation der Anzahl von Steinschmätzern (vgl. DELINGAT & DIERSCHKE 2000) galt der Tag der Beringung als Ankunftstag.

Auf dieselbe Weise wurden vom 9. Aug. bis 7. Sep. Steinschmätzer im Grünland gefangen und beringt (107 im unmanipulierten Grünland, 26 auf der gemähten Fläche). Die üblicherweise sehr kurzen Rastaufenthalte in diesem Habitattyp (DELINGAT & DIERSCHKE 2000) erlaubten es ebenfalls, den Tag der Beringung als Ankunftstag anzusehen. Auf der gemähten Fläche wurden fast alle Vögel am Tag der Mahd gefangen, so dass auch diese höchstwahrscheinlich erst an jenem Tag die Insel erreichten. Die Ablesewahrscheinlichkeit (für alle Vögel aufsummiert der Quotient aus der Anzahl der Tage mit Ablesungen und der Anzahl der Anwesenheitstage, jeweils exklusive des Beringungstages) betrug am Strand 79 % (n = 162 Anwesenheitstage von 33 Vögeln) und im Grünland 68 % (n = 41 Anwesenheitstage von 17 Vögeln).

Das Verhalten der Steinschmätzer bei der Nahrungssuche wurde in zweiminütigen Zeitabschnitten beobachtet. Beim Zielvogel wurde die Anzahl der Picks, Hüpfen, Flüge und Aggressionen gezählt. Falls erkennbar, wurden auch die Anzahl der erfolgreichen und erfolglosen Picks sowie die Beute (Tangfliegen und Tangfliegenlarven als die einzigen Beutetypen am Strand) erfasst. Weil die Abundanz der Tangfliegenlarven sehr schwer zu messen ist (DELINGAT & DIERSCHKE 2000), wurden Charakteristika der Nahrungssuche (Aufnahmeraten, Anteil erfolgreicher Picks, Aufwand pro aufgenommenem Beuteobjekt) als Parameter für die Qualität der Ernährungsbedingungen gewertet. Die Pickrate wird als Maß für das für Steinschmätzer sichtbare Nahrungsangebot benutzt, weil ein Pick nur dann stattfindet, wenn ein Beuteobjekt entdeckt wurde (Grabbewegungen mit dem Schnabel wurden nicht als Pick berücksichtigt; als Pick zählte aber auch ein Schnäpperflug). Die Erfolgsrate (Anteil erfolgreicher Picks) erlaubt, die Pickrate in die Aufnahmerate umzurechnen. Die Anzahl der Hüpfen pro Pick steht für den Nahrungssuchaufwand. Durchschnittswerte dieser Parameter wurden für jeden Tag und für die Spülsaume I und II getrennt berechnet. Dieselbe Methode wurde auch im Grünland angewandt. Um die Reaktion der Steinschmätzer auf die plötzliche Veränderung der Rastbedingungen zu demonstrieren, wurden die Verhaltensparameter der jeweils neuen Situation (Spülsaum II bzw. gemähtes Grünland) mit der Vorwoche verglichen.

Weil von den Ernährungsbedingungen unabhängige Faktoren ebenfalls die Rastentscheidung der Vögel beein-

flüssen können, wurden auch das Prädati-  
onsrisiko, die Körperkondition und die Un-  
terart der Steinschmätzer sowie das Wet-  
ter in die Analyse einbezogen. Das Präda-  
tionsrisiko wurde als Rate von Greifvogel-  
flügen über das Untersuchungsgebiet ge-  
messen (Details bei DIERSCHKE & DE-  
LINGAT 2001) und beinhaltet damit die Ge-  
fahr aus der Umwelt, nicht aber das Abwehr- und Fluchtverhalten der Stein-  
schmätzer oder deren tatsächliche Mortali-  
tät (LANCK & YDENBERG 2003). Berück-  
sichtigte Wetterdaten waren die abendliche  
Windrichtung und Windstärke wegen  
des Einflusses auf die Flugbedingungen  
beim (Ab-)Zug sowie die Wolkenbede-  
ckung wegen ihrer Auswirkungen auf die  
Orientierung. Als Maß für die potenziellen  
Flugbedingungen wurde ferner die Rücken-  
windkomponente (TWC) für jeden  
Abend (21.30 Uhr) berechnet nach  $TWC = \cos(\varphi) \cdot v$  mit  $\varphi$  als Winkel zwischen  
tatsächlicher Windrichtung und Rücken-  
wind für den Vogel und  $v$  als Windstärke  
( $m \cdot s^{-1}$ ; FRANSSON 1998). Weil Stein-  
schmätzer Ringfunden zufolge von Helgo-  
land aus nach Südwesten ziehen (ZINK  
1973 und K. HÜPPOP pers. Mitt.), wurde  
Wind aus Nordost als Rückenwind ange-  
nommen. Positive TWC-Werte bedeuten  
unterstützenden Wind und negative Werte  
Gegenwind. Am Strand wurde täglich die  
Anzahl anwesender Steinschmätzer als  
Maß für die Vogeldichte gezählt. Alle Fak-  
toren, die die Rast- und Abzugsbedingun-  
gen der Steinschmätzer beschreiben, gin-  
gen in eine logistische Regression mit dem  
dichotomen Ergebnis „Verweilen“ oder  
„Abzug“ am Tag der Ankunft ein. Abge-



**Abb. 1:** Tägliche Mittelwerte der Verhal-  
tensparameter bei der Nahrungssuche von  
Steinschmätzern in Spülsaum I (blaue Linie,  
Rauten), in Spülsaum II (dicke Linie,  
Quadrate), im unmanipulierten Grünland  
(gestrichelte Linie, Kreise) und im gemähten  
Grünland (Punkte) während des Weg-  
zugs im Jahr 2000. A: Picks  $min^{-1}$  ( $n = 747$   
2-min-Beobachtungsperioden); B: Anteil  
erfolgreicher Picks ( $n = 5136$  Picks); C:  
erfolgreiche Picks  $min^{-1}$  ( $n = 646$  2-min-  
Beobachtungsperioden); D: Hüpfen pro  
Pick ( $n = 747$  2-min-Beobachtungsperi-  
oden). Regressionsgeraden sind nur bei sig-  
nifikanter PEARSON-Korrelation angege-  
ben (\*  $P < 0,05$ , \*\*  $P < 0,01$ , \*\*\*  $P <$   
 $0,001$ ). – Daily averages of foraging param-  
eters of Northern Wheatears in shoreline I  
(blue line, diamonds), in shoreline II  
(thick line, squares), in unmanipulated  
grassland habitats (broken line, circles)  
and in a grassland patch cut on 4  
September (dots) during autumn migra-  
tion 2000. A: pecks  $min^{-1}$  ( $n = 747$  2-min-  
periods), B: percentage of successful  
pecks ( $n = 5136$  pecks), C: successful  
pecks  $min^{-1}$  ( $n = 646$  2-min-  
periods), D: hops per peck ( $n = 747$  2-min-  
periods). Regression lines are given only  
if the PEARSON correlation coefficient ( $R$ )  
is significant (\*  $P < 0,05$ , \*\*  $P < 0,01$ ,  
\*\*\*  $P < 0,001$ ).

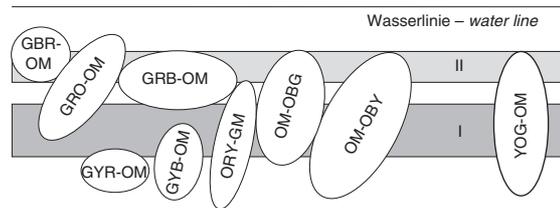
sehen von der Fettstufe und der Körpermasse wurden für jeden Vogel die Durchschnittswerte des Verhaltens bei der Nahrungssuche berücksichtigt, weil diese Verhaltensparameter nicht für jeden einzelnen Vogel am Tag der Ankunft vorhanden waren. Eine solche Analyse wurde für die Vögel im Grünland nicht durchgeführt, da in der kurzen Zeit der verbesserten Ernährungsbedingungen nicht alle erforderlichen Daten erhoben werden konnten.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Verhalten bei der Nahrungssuche am Strand

In Spülsaum I ernährten sich Steinschmätzer während der gesamten Untersuchung von Tangfliegen, die meist vom Boden aufgepickt, gelegentlich aber auch durch kurze schnäpperartige Flüge erbeutet wurden. Im Verlauf der Untersuchung nahm die Pickrate signifikant ab (von > 10 bis < 5 Picks pro Minute), während der Aufwand für das Auffinden einer Tangfliege größer wurde (Abb. 1). Weil die Erfolgsrate beim Picken von etwa 30 % auf 40 % anstieg (Abb. 1), nahm die Aufnahmerate weniger stark ab als die Pickrate (von etwa drei auf zwei erfolgreiche Picks pro Minute, Abb. 1). Die beiden letztgenannten Trends sind aber statistisch nicht gesichert.

Nachdem sich Spülsaum II am 14. Sep. gebildet hatte (Periode II), waren Tangfliegenlarven dort sechs Tage lang offenbar die einzige Beute. Die Larven waren anscheinend leicht erkennbar und zugänglich, denn sie wurden in hoher Rate von Steinschmätzern gefressen. Durch Grabbewegungen mit dem Schna-



**Abb. 2:** Skizze der Lage von neun Steinschmätzer-Reviere entlang der Spülsaume I und II vom 18.–27. Sep. 2000. Angaben zu den Individuen sind in Tab. 3 zu finden. Das Revier von YOG-OM wurde vom 26. Sep. an von GOY-OM gehalten. Beachte, dass Länge und Breite des Strandes nicht maßstabsgerecht dargestellt sind. – *Sketch of the situation of nine territories of Northern Wheatears along shorelines I and II from about 18–27 September 2000. Details on the individuals are given in Table 3. The territory from YOG-OM was occupied by GOY-OM from 26 September onwards. Note that length and width of the map are not to scale.*

bel und das Entfernen von Tangstückchen verbesserten die Vögel den Zugang zu dieser Beute. Als am 20. Sep. Sand auch Spülsaum II bedeckte (Periode III), wurden dort bis zum Ende der Untersuchung ebenfalls ausschließlich Tangfliegen gefressen. In Periode II waren Tangfliegenlarven aus Spülsaum II insgesamt die bevorzugte Beute. Territoriale Vögel (s.u.), deren Revier nicht Teile von Spülsaum II einschloss, verließen oft ihr Revier, um zumindest zu versuchen, in Spülsaum II zu fressen.

**Tab. 2:** Durchschnittswerte der Verhaltensparameter von Steinschmätzern bei der Nahrungssuche am Strand und im Grünland während der Zeitabschnitte mit günstigen Bedingungen (Spülsaum II bzw. gemähtes Grünland) und in der jeweils vorangegangenen Woche im alten Tanganwurf (Spülsaum I) bzw. im unmanipulierten Grünland. – *Average foraging parameters of Northern Wheatears on the beach and in grassland habitat during the periods of improved foraging conditions (shoreline II, cut grassland) and during the week before in the old wrack bed (shoreline I) and in the unmanipulated grassland.*

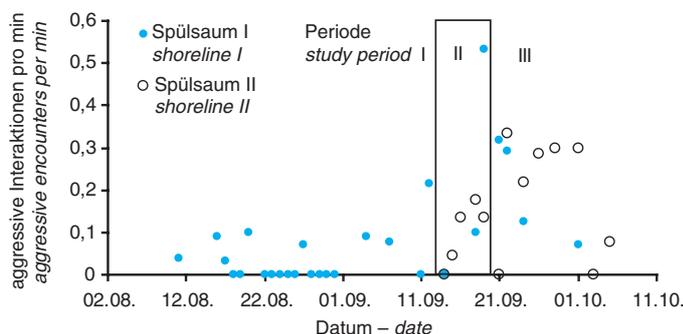
	Spülsaum – shoreline I 7.–13. Sep.			Spülsaum – shoreline II 14.–19. Sep.			t-Test	
	n	Mittel	s	n	Mittel	s	t	p
Picks min <sup>-1</sup> – pecks per minute	33	5,53	2,34	64	6,34	2,67	1,53	0,130
Hüpfer Pick <sup>-1</sup> – hops per peck	33	2,95	1,09	64	1,93	0,88	4,70	< 0,001
% erfolgreiche Picks – percentage of successful pecks	22	32,0	21,2	46	53,7	18,1	4,15	< 0,001
Erfolgreiche Picks min <sup>-1</sup> – successful pecks per minute	22	1,74	1,21	46	3,21	1,92	3,85	< 0,001

	unmanipuliertes Grünland unmanipulated grassland 1.–7. Sep.			gemähtes Grünland cut grassland 7.–9. Sep.			t-Test	
	n	Mittel	s	n	Mittel	s	t	p
Picks min <sup>-1</sup> – pecks per minute	46	3,45	2,18	55	5,27	2,01	3,99	< 0,001
Hüpfer Pick <sup>-1</sup> – hops per peck	46	4,51	2,72	55	2,72	1,61	4,11	< 0,001
% erfolgreiche Picks – percentage of successful pecks	46	31,3	22,4	55	55,5	17,7	5,96	< 0,001
Erfolgreiche Picks min <sup>-1</sup> – successful pecks per minute	46	1,05	0,84	55	2,87	1,53	7,23	< 0,001

Im Vergleich zur Nahrungssuche in Spülsaum I in der letzten Woche von Periode I änderte sich die Pickrate in Spülsaum II nicht. Erfolgsrate und Aufnahmerate stiegen aber signifikant an, und der Aufwand für einen Pick war signifikant niedriger (Tab. 2). Durch rapide sinkende Erfolgsrate näherte sich die Aufnahmerate jedoch schon nach ein paar Tagen derjenigen am Spülsaum I an, d.h. nach dem Wechsel zurück zu Tangfliegen als Nahrung auch in Spülsaum II. Die Kombination des höheren Energiegehalts pro Beuteobjekt mit der erhöhten Aufnahmerate hat in Spülsaum II während der Periode II sicherlich zu einer deutlich höheren Rate der Energieaufnahme geführt als in Spülsaum I (Perioden I–III) und in Spülsaum II nach dessen Versandung (Periode III).

In Periode II (vor allem am 18. Sep.) ankommende Steinschmätzer gründeten in der Westhälfte des Strandes Nahrungsreviere, die für 5–7 Tage stabil blieben (Abb. 2). Die meisten Reviere wurden entlang des profitablen Spülsaums II gehalten, doch enthielten sie meist auch Teile von Spülsaum I, die vor allem als Ansitz genutzt wurden. Territoriale Vögel waren leicht an den vielen Angriffen gegen Artgenossen zu erkennen. Revierlose Vögel waren ebenfalls aggressiv, hatten aber ein ausgewogeneres Verhältnis von initiierten und empfangenen Angriffen als die Revierhalter (Tab. 3). Während der Anwesenheit der



**Abb. 3:** Tägliche Mittelwerte aggressiver Interaktionen in den Spülsaumen I und II während der Perioden I–III ( $n = 129$  Interaktionen in 482 2-min-Beobachtungsperioden). Die meisten Interaktionen waren intraspezifisch, andere Vogelarten waren in 23 Fällen beteiligt (Bachstelze *Motacilla alba* 13, Wiesenpieper *Anthus pratensis* 4, Braunkehlchen *Saxicola rubetra* 3, Grauschnäpper *Muscicapa striata* 2, Star *Sturnus vulgaris* 1). – Daily average rate of aggressive encounters in shorelines I and II during periods I–III ( $n = 129$  encounters during 482 2-min-periods of observation). Most encounters were directed at or received from conspecifics, but other species were involved in 23 cases (White Wagtail *Motacilla alba* 13, Meadow Pipit *Anthus pratensis* 4, Whinchat *Saxicola rubetra* 3, Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* 2, European Starling *Sturnus vulgaris* 1).

territorialen Vögel in der genannten Phase war es für Neuankömmlinge nahezu unmöglich, sich in dem betreffenden Strandabschnitt niederzulassen, da sie unverzüglich attackiert wurden. Die Reviere blieben in ihren Grenzen selbst nach der Versandung von Spülsaum II und der einhergehenden Verschlechterung der

**Tab. 3:** Rate aggressiver Interaktionen territorialer Individuen und zusammengefasst für alle nicht territorialen Vögel vom 14.–27. Sep. 2000 am Strand. Für die Revierinhaber (vgl. Abb. 2) ist die Rastdauer angegeben. Die Buchstaben stehen für die Farben der Ringe am linken-rechten Bein. Die außergewöhnliche Rastdauer von ORY-GM ist auf eine Verletzung zurückzuführen und wurde bei der Berechnung der mittleren Rastdauer nicht berücksichtigt. Die Gruppe nicht territorialer Vögel beinhaltet etwa 10–15 verschiedene Individuen. – Rate of aggressive encounters of individual territorial and lumped non-territorial Northern Wheatears at the beach from 14–27 September 2000. Also given is the length of stay for the colour-ringed territory holders (compare Fig. 2). Letters stand for the colour of rings on left-right leg. The exceptionally long stopover of ORY-GM was due to an injured wing and was not included in calculations of average stopover length. The group of non-territorial birds included c. 10–15 individuals.

Individuum <i>individual</i>	Alter <i>age</i>	Unterart <i>subspecies</i>	Zeitraum der Anwesenheit <i>length of stay</i>	n (2-min- Abschnitte) <i>n (2-minute- periods)</i>	aggressive Interaktionen <i>aggressive encounters</i>		Interaktionen <i>min</i> <sup>-1</sup> <i>encounters</i> <i>per minute</i>
					initiiert <i>active</i>	empfangen <i>passive</i>	
GBR-OM	K1		19. Sep.–29. Sep.				
GRO-OM	K1	<i>leucorhoa</i>	18. Sep.–25. Sep.	37	13	1	0,19
GRB-OM	K1		14. Sep.–29. Sep.	36	12	8	0,28
GYR-OM	K1	<i>leucorhoa</i>	18. Sep.–26. Sep.	24	14	1	0,31
GYB-OM	K1	<i>oenanthe</i>	18. Sep.–23. Sep.				
ORY-GM	K1	<i>oenanthe</i>	28. Aug.–23. Sep.	6	1	0	0,08
OM-OBG	K1	<i>oenanthe</i>	18. Sep.–27. Sep.	22	12	5	0,39
OM-OBY	K1	<i>leucorhoa</i>	14. Sep.–27. Sep.	18	8	0	0,22
YOG-OM	K1		11. Sep.–22. Sep.	15	0	0	0,00
GOY-OM	> K1	<i>leucorhoa</i>	25. Sep.–29. Sep.	20	13	0	0,33
nicht territorial <i>non-territorial</i>				48	9	8	0,18

**Tab. 4:** Rastwahrscheinlichkeit (am Tag der Ankunft) und Rastdauer der über den Ankunftstag hinaus verweilenden Steinschmätzer in den drei Abschnitten der Untersuchung am Strand. Unterschiede zwischen den aufeinander folgenden Perioden wurden mit dem exakten Test von FISHER bzw. mit dem MANN-WHITNEY U-Test auf Signifikanz geprüft. – *Stopover probability and stopover length of Northern Wheatears in the three periods studied on the beach. Differences between successive periods were tested with FISHER’S exact test and MANN-WHITNEY U-test, respectively.*

	Periode I <i>study period I</i> 21. Aug.–13. Sep.		Periode II <i>study period II</i> 14. Sep.–19. Sep.		Periode III <i>study period III</i> 20. Sep.–4. Okt.
verweilend – <i>staying</i>	8 (25%)		10 (77%)		15 (32%)
abziehend – <i>departing</i>	24 (75%)	p = 0,002	3 (23%)	p = 0,009	32 (68%)
Rastdauer (Tage) – <i>stopover length (days)</i>					
Mittel – <i>mean</i>	4,5 d	Z = –1,699	8,1 d	Z = –3,779	3,0 d
s	4,2 d	p = 0,101	5,0 d	p = 0,000	2,1 d

Ernährungssituation bestehen. Die Aggressionsrate nahm innerhalb von Periode II zu, war aber am höchsten, nachdem keine Tangfliegenlarven mehr zugänglich waren (Beginn Periode III, Abb. 3).

**3.2. Rastdauer am Strand**

In den Perioden I und III verweilte jeweils weniger als ein Drittel der farbberingten Steinschmätzer über den Tag der Beringung hinaus am Strand, aber in Periode II war der Anteil verweilender Vögel mit 77 % signifikant größer (Tab. 4). Die nicht am Ankunftstag abziehenden Vögeln rasteten in den Perioden I und III durchschnittlich 4,5 bzw. 3,0 Tage, in Periode II aber im Mittel 8,1 Tage (Tab. 4). Die Periode mit den günstigsten Ernährungsbedingungen (höchste Aufnahme rate bei energiereicher Nahrung) ging mit der höchsten Rastwahrscheinlichkeit und der längsten Rastdauer einher.

Andere Faktoren trugen wenig zur Erklärung der beobachteten Unterschiede zwischen den drei Perioden bei. Zwar war der Jungvogelanteil unter den Fänglingen in Periode II mit 92 % höher als in den Perioden I (75 %) und III (79 %), doch gab es generell keinen signifikanten Unterschied in der Rastwahrscheinlichkeit von Altvögeln (26 % verweilend, n = 19) und Jungvögeln (38 % verweilend, n = 73; Exakter Test nach FISHER: p = 0,243). Auch zwischen den

beiden Unterarten unterschied sich die Rastwahrscheinlichkeit nicht, denn sie betrug 36 % bei *oenanthe* (n = 33) und 55 % bei *leucorhoa* (n = 11; Exakter Test nach FISHER: p = 0,314). Von den zehn in Periode II verweilenden Individuen gehörten je drei zu *oenanthe* bzw. *leucorhoa*, vier Vögel konnten nicht zugeordnet werden. Die sichtbaren Fettreserven beim Erstfang zeigten in allen drei Perioden keine signifikanten Unterschiede zwischen verweilenden und am Ankunftstag abziehenden Vögeln (MANN-WHITNEY U-Test: Periode I: durchschnittliche Fettstufen 2,0 und 2,6, p = 0,174; Periode II: 1,6 und 2,3, p = 0,469; Periode III: 1,7 und 2,0, p = 0,298). Die Rate der Greifvogelflüge im Untersuchungsgebiet steigerte sich von Periode I (0,13 h<sup>-1</sup>, n = 45 Beobachtungsstunden) über Periode II (0,39 h<sup>-1</sup>, n = 61 h) zu Periode III (1,01 h<sup>-1</sup>, n = 61 h), d.h. in beiden Perioden mit einem hohen Prozentsatz abziehender Steinschmätzer unterschied sich das Prädationsrisiko stark, während in der Periode mit vielen verweilenden Vögeln ein intermediäres Prädationsrisiko herrschte. Das Wetter war in fast der gesamten Untersuchungszeit recht ruhig, jedoch bliesen vom 18. Sep. an starke Winde (6–8 Beaufort) aus Ost und Südost. Bei einem anzunehmendem Abzug nach Südwesten sollte der Abzug von solchen Windverhältnissen prinzipiell nicht unterdrückt worden sein. Die abendliche Wolkenbedeckung war in Periode II und am Anfang von Periode III sehr variabel und kann deshalb das Muster von Verweilen oder Abzug nicht erklären.

In einer logistischen Regression mit allen vom 29. Aug. bis 29. Sep. am Strand farbberingten Steinschmätzern (n = 81) und allen vorhandenen Informationen vom jeweiligen Vogel (Alter, Fettstufe, Körpermasse) sowie vom Tag des Erstfangs (Bewölkung, Windstärke und TWC am Abend, Rate der Greifvogelflüge, Anzahl am Strand rastender Steinschmätzer, Mittelwerte der Verhaltensparameter und Aggressionsrate) stellten sich die Rate der erfolg-

**Tab. 5:** Logistisches Regressionsmodell, das Steinschmätzer als verweilend („0“) oder abziehend („1“) klassifiziert. Das Modell ist signifikant ( $\chi^2 = 16,88$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,001$ ). – *Logistic regression model classifying Northern Wheatears as staying (“0”) or departing (“1”). The model is significant ( $\chi^2 = 16,88$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,001$ ).*

	Koeffizient	s.e.	p
Rate erfolgreicher Picks – <i>rate of successful pecks</i>	–0,707	0,287	0,014
Rückenwindkomponente (TWC) – <i>tail wind component</i>	0,136	0,050	0,007
Konstante – <i>constant</i>	2,433	0,811	0,003

reichen Picks und die abendlichen Windbedingungen (TWC) als einzige signifikante Faktoren hinsichtlich der Klassifizierung als verweilend („0“) oder abziehend („1“) heraus. Das Modell (Tab. 5) klassifiziert 74 % der Vögel richtig als verweilend bzw. abziehend und unterstreicht die Bedeutung der Ernährungsbedingungen bei der Rastentscheidung. Günstige Rückenwinde schienen dagegen den Abzug zu fördern.

### 3.3. Verhalten bei der Nahrungssuche im Grünland

Im Grünland waren die Pickrate und die Aufnahme rate viel niedriger und der Aufwand zum Finden eines Beutetiers viel höher als im Tanganwurf am Strand (Abb. 1). Die im Grünland anfangs noch höhere Erfolgsrate beim Picken fiel ab Ende August deutlich unter das Niveau des Strandes. Die Aggressionsrate war vom 9. Aug. bis 7. Sep. sehr gering (0,04 Interaktionen  $\text{min}^{-1}$ ,  $n = 189$  2-min-Beobachtungsperioden). Nach der Mahd am 4. Sep. wurde die nun kurzgrasige, 0,3 ha große Fläche sofort von bis zu 34 Steinschmätzern bevölkert, doch pendelte sich der Bestand in den Folgetagen wegen der für Grünlandbereiche extrem hohen Aggressionsrate (7.–11. Sep.: 0,35 Interaktionen  $\text{min}^{-1}$ ,  $n = 68$  2-min-Beobachtungsperioden) bei 5–10 Individuen ein. Im Vergleich zur Woche vor der Mahd unterschieden sich auf der gemähten Fläche alle Verhaltensparameter bei der Ernährung signifikant, d.h. Pickrate, Pickerfolg und Aufnahme rate waren größer und der Suchaufwand für einen Pick geringer (Abb. 1, Tab. 2). Es muss hinzugefügt werden, dass der Bereich der gemähten Fläche selbst nicht vor der Mahd beobachtet wurde, weil dort im langen Gras keine Steinschmätzer rasteten.

### 3.4. Rastdauer im Grünland

Im unmanipulierten Grünland (9. Aug.–4. Sep.) lag die Rastwahrscheinlichkeit farbberingter Steinschmätzer bei 11 % ( $n = 107$ ) und die durchschnittliche Rastdauer verweilender Vögel bei 2,8 Tagen ( $n = 12$ ). Diese Werte erhöhten sich auf der gemähten Fläche (4.–7. Sep.) zwar auf 19 % ( $n = 26$ ) bzw. 5,4 Tage ( $n = 5$ ), doch waren die Unterschiede zwischen unmanipuliertem und gemähtem Grünland nicht signifikant ( $\chi^2 = 2,799$ ,  $p = 0,094$  bzw.  $Z = -1,306$ ,  $p = 0,234$ ). Auch im Grünland gab es keinen Einfluss des Alters auf die Rastwahrscheinlichkeit (Altvögel: 8 % verweilend,  $n = 25$ ; Jungvögel: 14 % verweilend,  $n = 108$ ; Exakter Test nach FISHER:  $p = 0,739$ ).

## 4. Diskussion

Die Variabilität von Ressourcen ist ein wichtiger Faktor bei der Evolution von Zugstrategien bei Vögeln. Bei einigen Singvogelarten, die von Europa nach Afrika südlich der Sahara ziehen, wurden Unterschiede im zeitlichen Verlauf der Deposition von Energie-

serven gefunden, die für die Überwindung ökologischer Barrieren benötigt werden. Arten, die sich auf vorhersagbare Nahrungsquellen verlassen können, halten diese Reserven niedrig oder steigern sie nur langsam bis sie mit der Barriere konfrontiert werden (BAIRLEIN 1991, 1998; SCHAUB & JENNI 2000a, 2000b). Im Gegensatz dazu sind Schilfrohrsänger *Acrocephalus schoenobaenus* auf eine Beute spezialisiert, die in ihrem Angebot starker räumlicher und zeitlicher Variation unterworfen ist, so dass ein gefundenes günstiges Rastgebiet auch weit vor einer ökologischen Barriere für eine intensive Fettdeposition für einen nachfolgenden Langstreckenflug bis ins Winterquartier genutzt wird (BIBBY & GREEN 1981; SCHAUB & JENNI 2000a, 2000b). Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, wie flexibel Zugvögel auf die aktuelle Situation, der sie bei der Ankunft in einem Rastgebiet gegenüberstehen, reagieren können. Anscheinend gibt es in Bezug auf die Ernährungsbedingungen eine Schwelle, die über die Nutzung eines Rastgebietes oder eines Habitattyps innerhalb eines Rastgebietes entscheidet. Obwohl in meiner Untersuchung keine direkte Verknüpfung von Fettdepositionsrate und Rastentscheidung möglich war, ist doch der nah verwandte Parameter Nahrungsaufnahmerate einer von zwei Faktoren, die das Verweilen oder den Abzug von Steinschmätzern erklären. In beiden Habitattypen ermöglichte das plötzliche Auftauchen von nahrungsreichen Flecken höhere Aufnahme rates und die Gründung von Revieren, Letzteres ganz ähnlich wie bei amerikanischen Singvögeln an Pfützen festgestellt (RAPPOLE & WARNER 1976; SEALY 1988). Eine höhere Rastwahrscheinlichkeit und eine längere Verweildauer wurden allerdings nur am Strand deutlich. Die Verbesserung der Ernährungsbedingungen im gemähten Grünland war offenbar nicht ausreichend, um diese Rastparameter auch dort signifikant zu verändern, da die Bedingungen im Vergleich zum Strand offenbar noch immer relativ ungünstig waren. Erst das Angebot von *ad libitum* angebotenen Futter in einem späteren Freilandexperiment steigerte die Rastwahrscheinlichkeit von Steinschmätzern im Grünland um mehr als das Vierfache (DIERSCHKE *et al.* 2003).

Die in dieser Arbeit festgestellte Bedeutung von Ernährungsbedingungen für die Rastentscheidung geht einher mit ähnlichen Ergebnissen bei anderen Singvogelarten. So verlassen Rotkehlchen *Erithacus rubecula* und Schilfrohrsänger Rastgebiete verstärkt, wenn wenig Nahrung vorhanden ist (PETERSEN 1972; SPINA & BEZZI 1990). Generell werden Rastgebiete schnell aufgegeben, wenn sie nicht den Bedürfnissen der Zugvögel entsprechen (BRUDERER & JENNI 1988; MOORE *et al.* 1990; MORRIS *et al.* 1996). Eine entsprechende Verknüpfung von Ernährungsbedingungen und Zugaktivität wurde auch in Laborexperimenten belegt, in denen gekäfigte Zugvögel ohne Nahrung viel und bei ausreichendem Nahrungsangebot wenig Aktivität zeig-

ten (BIEBACH 1985; GWINNER *et al.* 1985; THALAU & WILTSCHKO 1987). Im Freiland wird die Bedeutung der Ernährungsbedingungen durch weitere Faktoren relativiert. Auf Helgoland erlaubt die Körperkondition den meisten Steinschmätzern eine sofortige Fortsetzung des Zuges, obwohl mindestens weitere 50 km des Meeres zu überqueren sind. Dass nur bei den schwächsten Vögeln die Körperkondition ausschlaggebend für die Rastentscheidung ist, konnte auf Helgoland bei skandinavischen Steinschmätzern auf dem Heimzug gezeigt werden (DIERSCHKE & DELINGAT 2001). Für alle anderen Vögel reduziert sich die Rastentscheidung auf die Frage, ob ein günstiges Habitat genutzt oder ein ungünstiges Habitat verlassen werden sollte. Während ungünstige Habitate in dieser Arbeit von Steinschmätzern aufgegeben wurden, nutzten Mönchswaldsänger in New Mexico auch unprofitable Habitate, obwohl sie nicht mit einer ökologischen Barriere konfrontiert waren (YONG *et al.* 1998). Möglicherweise haben dort ausgebeutete Energiereserven Rastaufenthalte notwendig gemacht. Wie bei nach Grönland oder Island ziehenden Steinschmätzern im Frühjahr (DIERSCHKE & DELINGAT 2001) und bei anderen Singvogelarten im Herbst (ÅKESSON & HEDENSTRÖM 2000) unterstützten auch während dieser Untersuchung Rückenwinde den Aufbruch aus dem Rastgebiet. Obwohl der Grad der Bewölkung als ein Faktor, der die Orientierung beeinflusst, ebenfalls von Bedeutung sein sollte (RABØL & HANSEN 1978, ÅKESSON & BÄCKMAN 1999; ÅKESSON *et al.* 2001), konnte in dieser Arbeit kein Effekt nachgewiesen werden. Denkbar ist, dass Steinschmätzer auch später in der Nacht, z.B. nachdem der Himmel aufklarte, den Zug begonnen haben, wie bei verschiedenen Arten auf der Kurischen Nehrung beobachtet (BOLSHAKOV & BULYUK 1999; BOLSHAKOV *et al.* 2000).

Vorausgesetzt, dass ein Mindestmaß an Energiereserven übrig ist, können Zugvögel nach der Landung flexibel auf die vorgefundenen Rasthabitate reagieren. Anstatt an einer ungünstigen Stelle zu verweilen, können sie entweder hinsichtlich des am besten geeigneten Habitats in der näheren Umgebung explorieren oder den Zug fortsetzen, bis ein günstiges Gebiet gefunden wird (MOORE *et al.* 1995). Diese Flexibilität ist eingeschränkt, wenn der Zug Küstengebiete berührt oder über Meeresgebiete hinweg führt. Für viele ziehende Landvögel gehören Küstenhabitate sicherlich nicht zum Spektrum der Lebensräume, an die sie morphologisch oder vom Verhalten bei der Nahrungssuche her angepasst sind. Trotzdem können Singvögel, die Beute vom Boden aufpicken oder bei

Schnäpperflügen fangen, das reichhaltige Angebot an Tangfliegen oder vergleichbaren Insekten in angespülten Algen nutzen (TIME 1979; SCHREY 1981; eigene Beobachtungen). Im Tanganwurf von Helgolands Stränden sind regelmäßig Arten wie Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus*, Rotdrossel *Turdus iliacus*, Zilpzalp *Phylloscopus collybita* oder Grauschnäpper *Muscicapa striata*, die normalerweise Büsche und Bäume bewohnen, bei der Nahrungssuche anzutreffen, besonders im zeitigen Frühjahr oder im späten Herbst, wenn die Nahrung in anderen Habitaten nur spärlich vorhanden ist (DELINGAT & DIERSCHKE 2000; eigene Beobachtungen). Falls Küstenhabitate keine ausreichende Nahrung bieten, muss sich die Exploration landeinwärts wenden (ALERSTAM 1978; ÅKESSON *et al.* 1996) oder eine Insel verlassen werden (s. auch PETERSEN 1972).

Wie in dieser Arbeit gezeigt, treffen auch Arten, die besser an das Leben am Strand angepasst sind, auf variable Bedingungen. Die Reaktionen der Steinschmätzer waren weniger auffällig als bei den eben erwähnten Arten, denn sie variierten Rastwahrscheinlichkeit und Rastdauer, anstatt An- oder Abwesenheit zu zeigen. Selbst in den weniger günstigen Perioden I und III waren die Rastbedingungen am Strand viel besser als im Grünland, wie in einer früheren Untersuchung an Steinschmätzern auf Helgoland (DELINGAT & DIERSCHKE 2000) und hier bestätigt durch die beobachteten Verhaltensparameter bei der Nahrungssuche. Ein wichtiges Merkmal dieses Habitattyps bei der Diskussion der Organisation des Vogelzuges ist jedoch die Unvorhersehbarkeit der Ernährungsbedingungen. Falls sich eine Art auf Strandhabitate konzentrieren und deshalb z.B. entlang der Küsten ziehen würde, müsste sie ein sehr variables Nahrungsangebot einkalkulieren und sollte Ort und Zeit der Fettdeposition ähnlich flexibel bestimmen wie Schilfrohrsänger (SCHAUB & JENNI 2000a, 2000b). Bei jungen Alpenstrandläufern *Calidris alpina*, die in Helgolands Tanganwurf hohe, aber sehr variable Fettdepositionsraten kennen lernen (DIERSCHKE 1998), wird die Unvorhersehbarkeit des Nahrungsangebotes als möglicher Grund dafür diskutiert, dass die Insel im späteren Leben nicht mehr besucht wird (DIERSCHKE 1997).

**Dank.** Für die Anregung zu meinen Untersuchungen über die Rastökologie von Singvögeln auf Helgoland bin ich FRANZ BAIRLEIN sehr dankbar. Bei der Feldarbeit haben THOMAS BLEIFUß, SOPHIE JAQUIER und BETTINA MENDEL maßgeblich geholfen. Kritische Kommentare zu früheren Fassungen des Manuskriptes erhielt ich von FRANZ BAIRLEIN, JULIA DELINGAT, JEFF KELLY und OMMO HÜPPOP.

## 5. Zusammenfassung

**Dierschke, V. 2003: Rastverhalten von Steinschmätzern *Oenanthe oenanthe* in Abhängigkeit von den Ernährungsbedingungen während des Wegzugs auf Helgoland. Vogelwelt 124: 165 – 176.**

Während des Wegzugs variierten Steinschmätzer ihr Rastverhalten auf der Insel Helgoland in Bezug auf die Ernährungsbedingungen. In beiden untersuchten Habitattypen (Tanganwurf am Strand, Grünland) verbesserten sich die Ernährungsbedingungen (gemessen als Rate erfolgreicher Picks) plötzlich, nachdem frischer Tang angespült wurde (mit Tangfliegenlarven anstatt von Tangfliegen als Nahrung) bzw. eine Grünlandfläche gemäht wurde (mit vermutlich besserer Erreichbarkeit bodenlebender Wirbelloser). Im Vergleich zu Perioden mit niedrigeren Nahrungsaufnahmeraten verweilte nun ein höherer Anteil farbbering-

ter Steinschmätzer, anstatt sofort weiter zu ziehen, die Rastdauer verlängerte sich und ging mit einem erhöhten Maß an Aggressionen und Territorialität einher. Diese Ergebnisse zeigen, wie flexibel ziehende Singvögel nach der Landung in einem Rastgebiet ihr Rastverhalten auf die jeweils herrschenden Bedingungen für die Fettdeposition abstimmen können. Die hohe Variabilität von Rasthabitaten am Strand hätte Auswirkungen auf die Organisation des Zuges (plötzliches Auftanken bei günstigen Bedingungen), wenn sich eine Singvogelart auf solche Habitate konzentrieren würde.

## 6. Literatur

- ÅKESSON, S. & J. BÄCKMAN 1999: Orientation in pied flycatchers: the relative importance of magnetic and visual information at dusk. *Anim. Behav.* 57: 819-828.
- ÅKESSON, S. & A. HEDENSTRÖM 2000: Wind selectivity of migratory flight departures in birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 140-144.
- ÅKESSON, S., L. KARLSSON, G. WALINDER & T. ALERSTAM 1996: Bimodal orientation and the occurrence of temporary reverse bird migration during autumn in south Scandinavia. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 293-302.
- ÅKESSON, S., G. WALINDER, L. KARLSSON & S. EHNBOM 2001: Reed warbler orientation: initiation of nocturnal migratory flights in relation to visibility of celestial cues at dusk. *Anim. Behav.* 61: 181-189.
- ALERSTAM, T. 1978: Reoriented bird migration in coastal areas: dispersal to suitable resting grounds? *Oikos* 30: 405-408.
- ALERSTAM, T. & Å. LINDSTRÖM 1990: Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. In: GWINNER, E. (ed.): *Bird Migration: Physiology and Ecophysiology*; pp. 331-351. Springer-Verlag, Berlin.
- BAIRLEIN, F. 1981: Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln: Beschreibung und Deutung der Verteilungsmuster von ziehenden Kleinvögeln in verschiedenen Biotopen der Stationen des „Mettnau-Reit-Ilmitz-Programmes“. *Ökol. Vögel* 3: 7-137.
- BAIRLEIN, F. 1991: Body mass of Garden Warblers (*Sylvia borin*) on migration: a review of field data. *Vogelwarte* 36: 48-61.
- BAIRLEIN, F. 1992: Morphology-habitat relationships in migrating songbirds. In: HAGAN III, J. M. & D. W. JOHNSTON (eds.): *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds*; pp. 356-369. Smithsonian Institution Press, Washington.
- BAIRLEIN, F. 1998: The European-African songbird migration network: new challenges for large-scale study of bird migration. *Biol. Conserv. Fauna* 102: 13-27.
- BAIRLEIN, F. 2000: Photoperiode und Nahrungsangebot beeinflussen zugzeitliche Fettdeposition. *Jber. Inst. Vogelforsch.* 4: 5.
- BIBBY, C. J. & R. E. GREEN 1980: Foraging behaviour of migrant Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories. *J. Anim. Ecol.* 49: 507-521.
- BIBBY, C. J. & R. E. GREEN 1981: Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers. *Ornis Scand.* 12: 1-12.
- BIBBY, C. J. & R. E. GREEN 1983: Food and fattening of migrating warblers in some French marshlands. *Ring. & Migration* 4: 175-184.
- BIEBACH, H. 1985: Sahara stopover in migratory flycatchers: fat and food affect the time program. *Experientia* 41: 695-697.
- BODDY, M. 1991: Some aspects of frugivory by bird populations using coastal dune scrub in Lincolnshire. *Bird Study* 38: 188-199.
- BOLSHAKOV, C. V. & V. N. BULYUK 1999: Time of nocturnal flight initiation (take-off activity) in the European Robin *Erithacus rubecula* during spring migration: direct observations between sunset and sunrise. *Avian Ecol. Behav.* 2: 51-74.
- BOLSHAKOV, C. V., V. N. BULYUK & A. SINELSHIKOVA 2000: Study of nocturnal departures in small passerine migrants: retrapping of ringed birds in high mist-nets. *Vogelwarte* 40: 250-257.
- BRUDERER, B. & L. JENNI 1988: Strategies of bird migration in the area of the Alps. *Acta XIX Congr. Int. Orn.*: 2150-2161.
- CHERNETSOV, N. 2002: Spatial behaviour of first-year Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) during the pre-migratory period and during autumn migratory stopovers. *J. Orn.* 143: 424-429.
- CHERRY, J. D. 1982: Fat deposition and length of stopover of migrant White-crowned Sparrows. *Auk* 99: 725-732.
- DELINGAT, J. & V. DIERSCHKE 2000: Habitat utilization by Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) stopping over on an offshore island during spring migration. *Vogelwarte* 40: 271-278.
- DIERSCHKE, V. 1993: Food and feeding ecology of Purple Sandpipers *Calidris maritima* on rocky intertidal habitats (Helgoland, German Bight). *Neth. J. Sea Res.* 31: 309-317.

- DIERSCHKE, V. 1997: Unterschiedliches Zugverhalten alter und junger Alpenstrandläufer *Calidris alpina*: Ökologische Untersuchungen an Rastplätzen der Ostsee, des Wattenmeeres und auf Helgoland. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- DIERSCHKE, V. 1998: High profit at high risk for juvenile Dunlins *Calidris alpina* stopping over at Helgoland (German Bight). *Ardea* 86: 59-69.
- DIERSCHKE, V. & J. DELINGAT 2001: Stopover behaviour and departure decisions of northern wheatears, *Oenanthe oenanthe*, facing different onward non-stop flight distances. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 535-545.
- DIERSCHKE, V., J. DELINGAT & H. SCHMALJOHANN 2003: Time allocation in migrating Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) during stopover: is refuelling limited by food availability or metabolically? *J. Orn.* 144: 33-44.
- DOBSON, T. 1974: Studies on the biology of the kelp-fly *Coelopa* in Great Britain. *J. Nat. Hist.* 8: 155-177.
- FRANSSON, T. 1998: Patterns of migratory fuelling in White-throats *Sylvia communis* in relation to departure. *J. Avian Biol.* 29: 569-573.
- GWINNER, E., H. BIEBACH & I. VON KRIES 1985: Food availability affects migratory restlessness in caged garden warblers (*Sylvia borin*). *Naturwiss.* 72: 51-52.
- HEDENSTRÖM, A. & T. ALERSTAM 1997: Optimal fuel loads in migratory birds: distinguishing between time and energy minimization. *J. theor. Biol.* 189: 227-234.
- HUTTO, R. L. 1985a: Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In: CODY, M. L. (ed.): *Habitat Selection in Birds*; pp. 455-476. Academic Press, New York.
- HUTTO, R. L. 1985b: Seasonal changes in the habitat distribution of transient insectivorous birds in southeastern Arizona: competition mediated? *Auk* 102: 120-132.
- JENNI, L. 1996: Habitatwahl nachziehender Kleinvögel bei Bodennebel. *J. Orn.* 137: 425-434.
- JENNI, L. & M. SCHAUB 2003: Behavioural and physiological reactions to environmental variation in bird migration: a review. In: BERTHOLD, P., E. GWINNER & E. SONNENSCHNEIN (eds.): *Avian Migration*; pp. 155-171. Springer-Verlag, Berlin.
- KAISER, A. 1993: A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *J. Field Ornithol.* 64: 246-255.
- LANK, D. B. & R. C. YDENBERG 2003: Death and danger at migratory stopovers: problems with „predation risk“. *J. Avian Biol.* 34: 225-228.
- MARTIN, T. E. 1980: Diversity and abundance of spring migratory birds using habitat islands on the Great Plains. *Condor* 82: 430-439.
- MARTIN, T. E. & J. R. KARR 1986: Patch utilization by migrating birds: resource oriented? *Ornis Scand.* 17: 165-174.
- MOORE, F. R., S. R. GAUTHREAUX Jr., P. KERLINGER & T. R. SIMONS 1995: Habitat requirements during migration: important link in conservation. In: MARTIN, T. E. & D. M. FINCH (eds.): *Ecology and Management of Neotropical Migrating Birds*; pp. 121-144. Oxford University Press, New York.
- MOORE, F. R., P. KERLINGER & T. R. SIMONS 1990: Stopover on a Gulf coast barrier island by spring trans-Gulf migrants. *Wilson Bull.* 102: 487-500.
- MOORE, F. R. & W. YONG 1991: Evidence of food-based competition among passerine migrants during stopover. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 85-90.
- MORRIS, S. R., D. W. HOLMES & M. E. RICHMOND 1996: A ten-year study of the stopover patterns of migratory passerines during fall migration on Appledore Island, Maine. *Condor* 98: 395-409.
- OTTICH, I. & V. DIERSCHKE 2003: Exploitation of resources modulates stopover behaviour of passerine migrants. *J. Orn.* 144: 307-316.
- PETERSEN, F. D. 1972: Weight-changes at Hesselø in night-migrating passerines due to time of day, season and environmental factors. *Dansk Orn. For. Tidsskr.* 66: 97-107.
- PETTIT, D. R. 2000: Habitat use by landbirds along nearctic-neotropical migration routes: implications for conservation of stopover habitats. *Studies Avian Biol.* 20: 15-33.
- RABØL, J. & K. HANSEN 1978: Environmental variables and the nightly emigration ratio of the Robin (*Erithacus rubecula*) on the island Hjelmsø, Denmark. In: SCHMIDT-KOENIG, K. & W. T. KEETON (eds.): *Animal Migration, Navigation, and Homing*; pp. 294-301. Springer-Verlag, Berlin.
- RAPPOLE, J. H. & D. W. WARNER 1976: Relationships between behavior, physiology and weather in avian transients at a migration stopover site. *Oecologia* 26: 193-212.
- SCHAUB, M. & L. JENNI 2000a: Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia* 122: 306-317.
- SCHAUB, M. & L. JENNI 2000b: Body mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route. *J. Orn.* 141: 441-460.
- SCHAUB, M. & L. JENNI 2001: Variation of fuelling rates among sites, days and individuals in migrating passerine birds. *Funct. Ecol.* 15: 584-594.
- SCHREY, E. 1981: Nahrungsökologische Untersuchungen an Helgoländer Staren (*Sturnus vulgaris*). *Vogelwelt* 102: 219-232.
- SEALY, S. G. 1988: Aggressiveness in migrating Cape May Warblers: defense of an aquatic food source. *Condor* 90: 271-274.
- SEALY, S. G. 1989: Defense of nectar resources by migrating Cape May Warblers. *J. Field Orn.* 60: 89-93.
- SPINA, F. & E. M. BEZZI 1990: Autumn migration and orientation of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in northern Italy. *J. Orn.* 131: 429-438.
- SUTHERS, H. B., J. M. BICKAL & P. G. RODEWALD 2000: Use of successional habitat and fruit resources by songbirds during autumn migration in central New Jersey. *Wilson Bull.* 112: 249-260.
- SVENSSON, L. 1992: *Identification Guide to European Passerines*. 4th ed. Stockholm.
- THALAU, H.-P. & W. WILTSCHKO 1987: Einflüsse des Futterangebots auf die Tagesaktivität von Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*) auf dem Herbstzug. *Cour. Forschungsinst. Senckenberg* 97: 67-73.
- TIME, B. E. 1979: Food taken by Starlings *Sturnus vulgaris* on an exposed marine sandshore. *Cinclus* 2: 95-96.

TITOV, N. 1999: Individual home ranges of Robins *Erithacus rubecula* at stopovers during autumn migration. *Vogelwelt* 120: 237-242.

VEIGA, J. P. 1986: Settlement and fat accumulation by migrant Pied Flycatchers in Spain. *Ringling & Migration* 7: 85-98.

YONG, W., D. M. FINCH, F. R. MOORE & J. F. KELLY. 1998: Stopover ecology and habitat use of migratory Wilson's Warblers. *Auk* 115: 829-842.

ZINK, G. 1973: *Der Zug europäischer Singvögel*. Vol. 1. Vogelwarte Radolfzell, Möggingen.

---

Manuskripteingang: 4. Dez. 2003

Annahme: 12. Dez. 2003

Volker Dierschke, Institut für Vogelforschung  
„Vogelwarte Helgoland“, Inselstation Helgoland,  
Postfach 1220, D-27494 Helgoland.  
Email: [Volker.Dierschke@web.de](mailto:Volker.Dierschke@web.de)

---