

Observations on the coexistence of Palearctic and African Orioles *Oriolus spec.* in Zimbabwe

Sabine Baumann in Vogelwelt 122 (2001), S. 67-79

1. Introduction

Palearctic migrants in Africa mostly winter in highly seasonal semi-arid savannas, where they comprise up to about 20% of the savanna avifauna (JONES 1998). Most Palearctic winter visitors are insectivores living in the northern savanna belt throughout the dry season when the Afrotropical insectivores withdraw southward (JONES 1998). Only few arboreal insectivores winter in the southern broadleaved savannas where their presence coincides with the breeding season of the Afrotropical migrants. Why only few? One hypothesis suggests that interspecific competition during the rainy season limits the penetration of Palearctic winter visitors into southern woodlands even though in woody Vegetation the biomass of arthropods increases during the rains up to 60 fold over the dry season biomass (MOREL 1978; JONES 1998). The Eurasian Golden Oriole *Oriolus oriolus* is one of the few Palearctic species wintering in these moist deciduous woodlands of southeast and southern Africa (HERREMANS 1997; BAUMANN 1999a). Behaviour and ecology in the wintering area are still not well known (FEIGE 1986; BEZZEL 1989; WASSMANN 1993; CRAMP & PERRINS 1993; HERREMANS 1997). In staging areas on migration *O. oriolus* prefers more open habitats with lower vegetation than on the breeding grounds but similar habitats with respect to seasonality and diversity of vegetation structure (BAUMANN 2000). During the southern summer in Zimbabwe, the Palearctic species widely overlaps with two closely related African congeners, the African Golden Oriole *Oriolus auratus* and the Blackheaded Oriole *Oriolus larvatus* (CURRY-LINDAHL 1981; ZINK 1987; CRAMP *et al.* 1993; HERREMANS 1997; BAUMANN 1998). This offers excellent opportunities to study coexistence and potential competition between morphologically similar (Fig. 1), closely related migrant and resident species in Africa. While this problem has received attention in a number of other Systems (LÖVEI 1989; LEISLER 1990, 1992, 1993; PEARSON & LACK 1992; UNDERHILL *et al.* 1992; TERRILL 1990; JONES 1998), there are still few quantitative analyses of closely related Palearctic and African species (e.g. BRUDERER 1993, 1994 on shrikes, LEISLER *et al.* 1983 on chats or RABØL 1987 on warblers). Ever since LACK (1971), the orioles have been cited as possibly competing because they appeared to have the same habitat preferences and foraging behaviour, „but interactions, exclusions or specializations still remain to be documented” to this day (HERREMANS 1997).

This paper concentrates on the quantitative comparison of some aspects of habitat structure, habitat use, foraging habits and interspecific behaviour of *O. oriolus*, *O. auratus* and *O. larvatus*. During November - February all three orioles are present in Zimbabwe. In general, *O. larvatus* is the commonest of the three and can be found in almost any moist woodland, especially Afromontane forest and miombo woodlands (HERREMANS 1997). African Golden Oriole is particularly found in miombo woodlands, where it outnumbers both other species (HINES 1985-87; BROWN 1990; pers. observ.). it is more restricted to tall broadleaved woodlands than the two other orioles. The Palearctic *O. oriolus* arrives between the end of September and beginning of December. Zimbabwe is part of its regularly non-breeding range and it is found there from October to March (HERREMANS 1997, BAUMANN 1999a), especially in mopane and other broadleaved woodlands. The African Golden Oriole, which forms a superspecies with *O. oriolus* (ECK 1996), is a partial intra-African migrant breeding in Zimbabwe during the rains from September to January. Parts of the population leave

southeastern Africa in March to spend the austral winter in East Africa. The peak of breeding is in October/November (Fig. 2), when the Palearctic species arrives. Like the African Golden Oriole in Zimbabwe, the Blackheaded Oriole *O. larvatus* breeds from September to February with a peak in October/November. The European Golden Oriole is the least common of the three in any of the habitats studied. Also it is the smallest of the three in terms of total length, although body mass is almost identical between the three species. Morphological data of wing, bill and feet were taken from skins and are analyzed below. Although I am unable to give quantitative data on diet composition, qualitative observations of prey taken will be included.

2. Methods

Study area. The study was conducted in deciduous broadleaved woodland from 2 February to 17 March 1993 when all three species were abundant. Habitat structure and habitat use were studied on 'bird-use plots' in central and western Zimbabwe (CAPEN *et al.* 1986; LARSON & BOCK 1986). Twenty-one bird-use plots of *O. oriolus* describe places where the species was observed feeding several times and for longer than 10 min. The same number of plots for each of the two African species describe feeding sites within their territories. In places where more than one oriole species was present, habitat analysis concentrated either on the territory owner or the migrant. Additional observations on behaviour, foraging and interactions were made at other locations close to the plots.

The floristic composition of habitats shared by the orioles was described based on plots of 700 m² at the bird-use plots. All woody plants more than 2.5 m high were identified, their abundances noted and the phytosociological communities classified on the level of associations (following KNAPP 1973; WERGER 1978 or SCHMITZ 1963, 1971). The oriole species overlap in four main woodland types and their transitional stages. The habitats belonged to *Brachystegia spiciformis* / *Julbernardia globiflora* (miombo) communities, *Colophospermum mopane* (mopane) communities, (Fig. 3 & 4), open *Baikaea plurijuga* communities and *Acacia* - *Terminalia* woodland. All three orioles also occurred in riverine vegetation and to some extent in gardens and cultivation.

Habitat structure. Vegetation structure plays an important role in habitat choice and in horizontal and vertical habitat selection (JAMES 1971; CODY 1978, 1985; KARR 1978; LEISLER 1981; ERDELEN 1978, 1984; ZENKER 1982). Within the bird-use plots, the following parameters were estimated along two transects of 50 m each (N-S/E-W-orientation): crown cover (CC) in 2 m intervals along transects (JAMES & SHUGART 1970), vertical foliage distribution (VFD) of the strata at 2, 4, 6,... up to 22 m (every 2 m) above ground following the transects (BLONDEL & CUVILLIER 1977), maximal height of vegetation (MHV) following ERDELEN (1978) and height of densest vegetation stratum (MDV).

Habitat use. The following observational data were gathered: The feeding position in the vegetation (height of the trees used by the orioles (HT), height of bird in the tree (HB), height of bird in the tree in relation to maximum height of tree (% RT), percent of observations of foraging birds in the interior/exterior of the tree (% I/ % E) following RABØL (1987). I watched each bird for 60-90 sec during feeding when gathering data for quantitative analysis. More detailed observations and longer sequences remained qualitative.

Behaviour. Behavioural observations concentrated on three aspects. Foraging movements were noted in categories sitting/hanging, jumping, fluttering, hovering, flight (definitions see RABØL 1987) to obtain an idea about the proportion of use of wings for locomotion during foraging. Interspecific interactions were classified in five categories (1-5, from submissive to physical aggression). European Golden Orioles regularly sing but do not defend territories during their stay in Zimbabwe. I recorded these whistling-songs and used them for playback towards all three species at a distance of 30 m from the bird tested (*O. auratus*, n = 36; *O. larvatus*, n = 32; *O. oriolus*, n = 20). The reaction was again categorized in five classes from no reaction (1), acoustical reaction (2), approach (3), approach and song (4) to physical attack (5) to obtain a measure of tolerance of the presence of singing *O. oriolus*. Orioles in mixed species flocks were not considered in this study because their behaviour might be influenced by other flock members.

Nest records. Nest record cards (n = 384) of the two African oriole species collected by various observers during the period 1950-1993 and deposited at the Museum of Natural History of Zimbabwe at Bulawayo were analyzed. The nest record cards include information on nest building, date, place, tree species, nest height, number of eggs, dates of laying and hatching as well as breeding success (in some cases).

Biometrics. Using methods of LEISLER & WINKLER (1991), I took morphological measurements from skins of the three oriole species (*O. o. oriolus*, n = 23; *O. auratus notatus*, n = 17; *O. larvatus rolleti*, n = 22): wing length, length of secondaries, tail, tarsus, hind toe, hind claw, bill length, bill height, bill width. Specimens were provided by Museum of Natural History of Zimbabwe (Bulawayo), East African Natural History Museum (Nairobi), Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König (Bonn), Zoologisches Museum Kiel, Museum für Naturkunde und Vorgeschichte (Oldenburg).

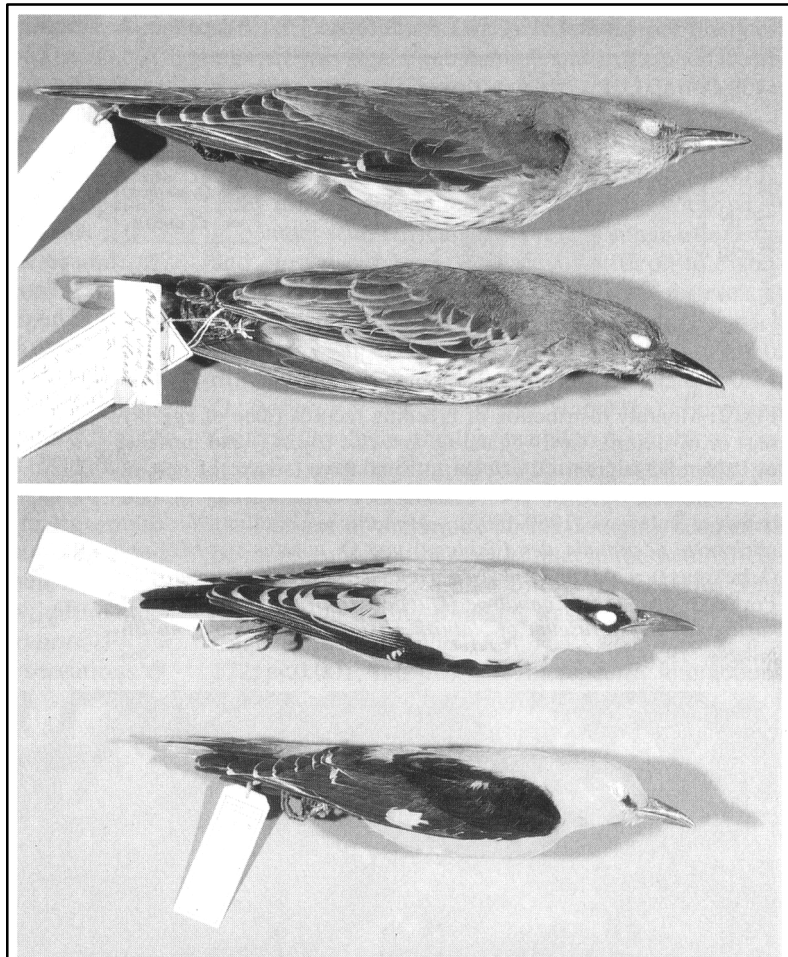
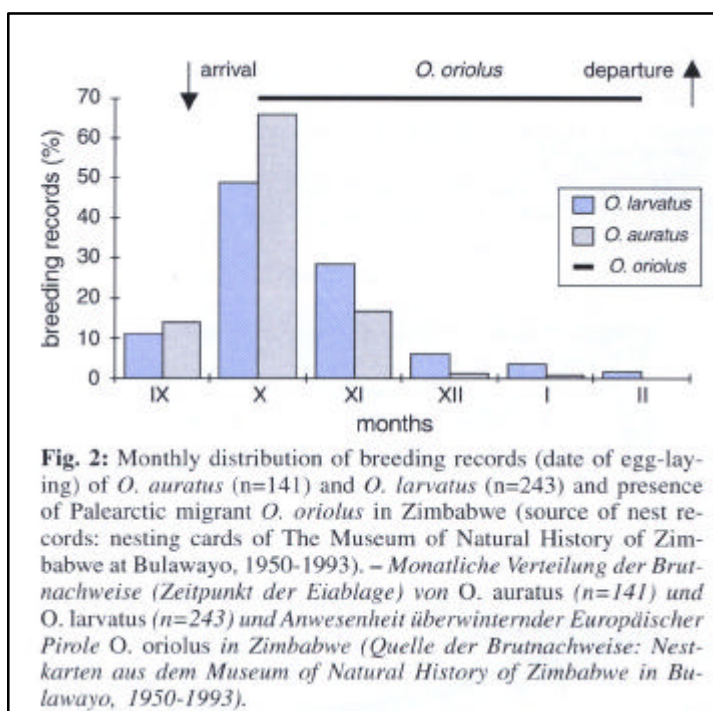


Fig.1: Unterscheidung *O. oriolus*/*O. auratus*. Oben: *O. oriolus* ♀, *O. auratus* juv. Unten: *O. auratus* ♂, *O. oriolus* ♂. – European (upper) and African Golden Oriole. Top = females, bottom figure = males.

3. Results

General. The average density of *oriolus* in the study area was three to five times lower than that of breeding *larvatus* and *auratus*, respectively.

Oriolus occurred at about 0,1-0,2 pairs/km², which is similar to the breeding density of 0,1-0,26 pairs/km² in northern Germany (Lower Saxony: HECKENROTH & LASKE 1997; Schleswig-Holstein: KNIEF *et al.* 1995). Appearance of *oriolus* often coincided with local rainfall as has been reported for other Palearctic migrants such as swallows, flycatchers and shrikes. After thunderstorms or rains, Eurasian Swallows often turn up soon, then followed by Eurasian Golden Orioles, often appearing in small groups, calling and soon answered by African Golden Orioles which offers good opportunities to localize both species in dense woodland. Their alarm calls differ while contact call and whistling song are hardly distinguishable in the field.



0.2 m for *auratus*, 11.4 ± 0.6 m for *larvatus* and 14 ± 0.6 m for *oriolus*. The stratum of maximum vegetation density (MDV) also varied between the three species ($F_{2,59} = 3,247$; $p < 0.05$). Tukey tests showed that significance is due to differences between *oriolus* and *larvatus*. Means of MDV for the three species were 7.3 ± 0.94 m in *oriolus*, 6.2 ± 0.6 m in *auratus* and 4.9 ± 0.4 m in *larvatus*. The differences of foliage distribution in vertical 2 m - classes of strata at the plots can be summarized as follows (Fig. 6): at 2-6 m from the ground the plots of *auratus* had denser foliage than these of the two other species; at 8-10 m there were no significant differences; at 10-18 m foliage density was highest in plots of *oriolus*. This is because *oriolus* uses stands in which the trees were higher than in those used by the African orioles ($F_{2,59} = 7,812$; $p < 0,01$).

Habitat use. The three oriole species differed significantly in all parameters of habitat use (Fig. 5). *O. oriolus* differed more obviously from *larvatus* than from *auratus*. The European Oriole preferred positions in the upper crown and at the periphery of trees. Trees chosen by

Habitat structure. Figure 5 summarises the results of the analysis of habitat structure and habitat use. The three species did not differ significantly with respect to the density of trees (ANOVA: $F_{2,59} = 0.09$, n.s.) and crown cover ($F_{2,60} = 2.659$, n.s.) within their foraging habitats. The average density of trees varied from 573 trees/ha (*oriolus*) to 568 trees/ha (*larvatus*) and 622 trees/ha (*auratus*), mean crown cover was 38.3 % in *oriolus*, 37.8 % in *auratus* and 28.5 % in *larvatus*. Significant differences in habitat structure at the bird-use plots occurred with respect to vertical foliage distribution and maximum vegetation height (MHV). The mean MHV was $12 \pm$

oriolus were slightly higher than those of the two African species. *O. oriolus* shared the tree crowns with *auratus*, while *larvatus* was more often found lower in the trees and shows little overlap with *oriolus*. *O. larvatus* also used the inner area on or near stems and trunks more often than the other two species.

Average height of trees (HT) used was 12.8 ± 0.58 m in *O. oriolus*, 11.9 ± 0.63 m *O. auratus* and 10.7 ± 0.47 m in *O. larvatus* ($F_{2,60} = 4.11$; $p < 0.05$). Posthoc tests showed that significance depends on the difference between *O. oriolus* and *O. larvatus*. Perch heights of *O. oriolus* in trees were higher than those of the other species both in absolute and relative terms: average height of birds was 11.5 ± 0.5 m for *oriolus*, 8.5 ± 0.46 m for *auratus* and 6.9 ± 0.54 m for *larvatus* (KRUSKAL-WALLIS-Test, $KW = 13,982$; $p < 0,01$). These values translate to a preferred foraging position at about 90% of total tree height in *oriolus* ($89,1 \pm 3,3\%$) compared to $73,6 \pm 3,61\%$ in *auratus*, which overlapped widely with the other two species, and $64 \pm 4,52\%$ in *larvatus* ($F_{2,60} = 13,415$; $p < 0,001$). In 89,2 % of the observations *O. oriolus* was foraging in the peripheral area of the crown, while *O. larvatus* was seen there only in 31,2 % of the observations. Overlap between Palearctic and African Golden Oriole (68 % in periphery of crown) was again substantial, but interspecific differences were still significant ($\chi^2 = 19,02$; $p < 0,001$).



Fig. 3: *Brachystegia spiciformis*/*Julbernardia globiflora* communities, miombo woodland. – *Brachystegia spiciformis*/*Julbernardia globiflora* Gesellschaft, Miombo-Baumsavanne, Mukvisi Woodland, Harare.

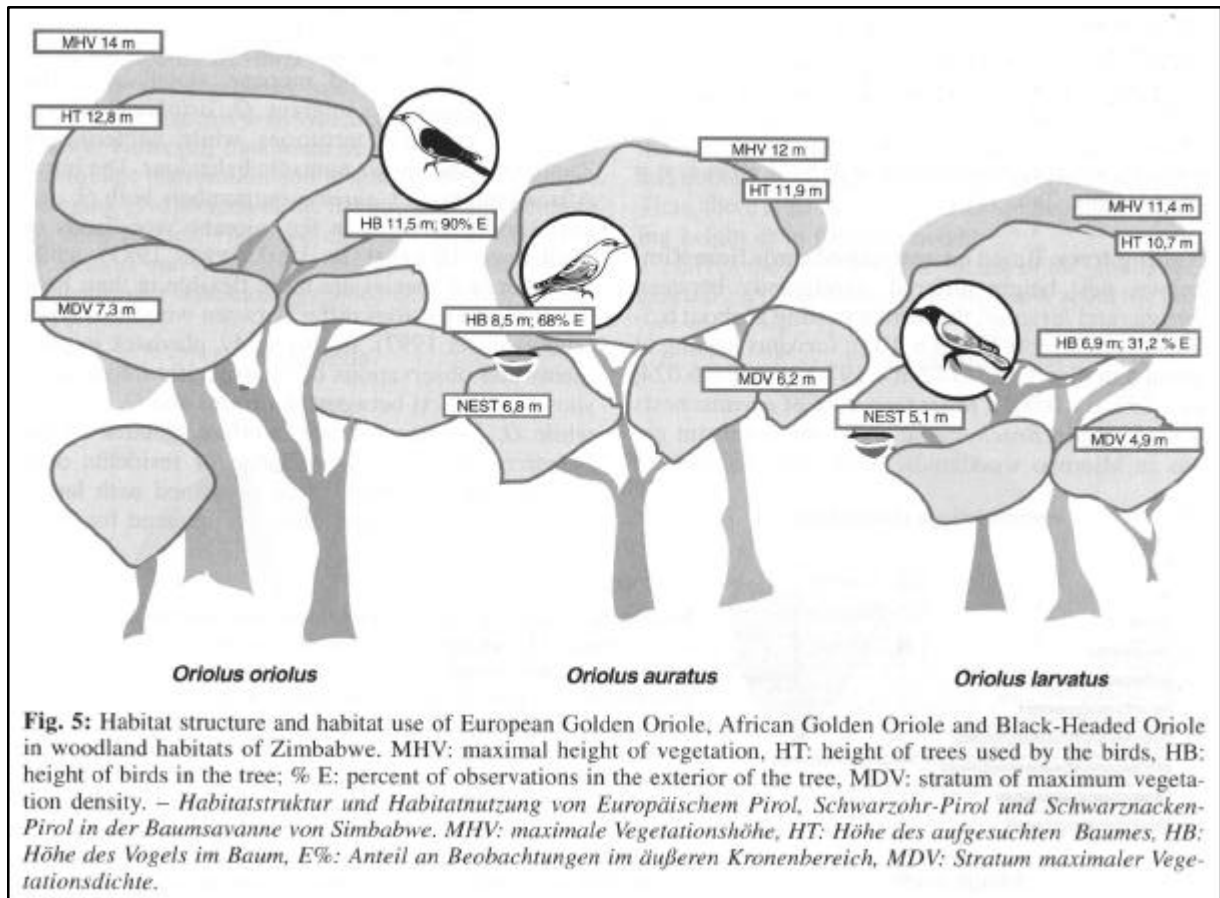


Fig. 4: *Colophospermum mopane* (mopane) woodland. – *Colophospermum mopane*, Mopane-Baumsavanne, Hwange National Park.

Behaviour. In the woodlands European Golden Orioles occurred mostly in pairs or groups of 3-4 birds. They did not defend territories but were vocal when in contact with African orioles. The songs of *oriolus* and *auratus* are very similar and difficult to distinguish in the field. There were significant differences in the response of *auratus* and *larvatus* to playback of *oriolus* whistling songs (M-W U-Test, $U = 932.0$; $df = 1$; $n = 68$; $p < 0.001$; *O. auratus* $\bar{x} = 30 \pm 0.14$; *O. larvatus* $\bar{x} = 1.9 \pm 0.213$; Table 1a). European Golden Orioles normally reacted to playback of conspecific song by singing or approaching the speaker (*oriolus* $\bar{x} = 2.2 \pm 0.213$).

The use of the wings during foraging seemed to be more important in *oriolus* than in the two African species, who were similar in this respect. Hovering or fluttering during foraging was significantly more frequent in *O. oriolus* (KW = 12.417; $df = 8$; $n = 172$; $p < 0.001$; Tab. 1b). The interspecific interactions were characterized by a high degree of aggression of breeding *O. auratus* in its territory towards *O. oriolus*. There were almost no aggressive reactions of *larvatus* towards *oriolus* (KW = 1181.0; $df = 1$; $n = 71$; $p < 0.001$; Tab. 1e).

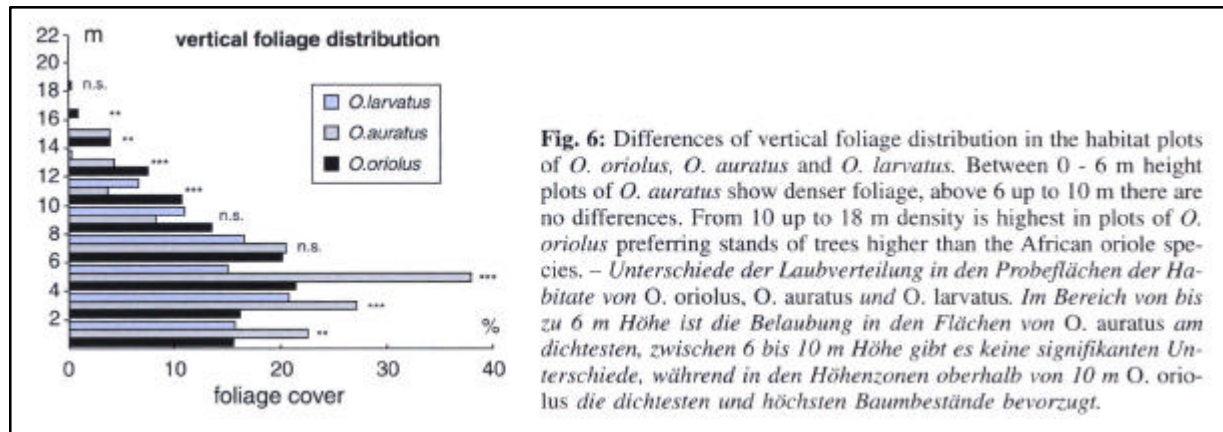
Nesting trees. Based on nest record cards from Zimbabwe, nest height differed significantly between *auratus* and *larvatus*, the former nesting at about 6,5-7 m ($\bar{x} = 6.88 \pm 0.278$, $n = 102$), *larvatus* nesting at about 5 m ($\bar{x} = 5.3 \pm 0.142$; $n = 197$; t-test: $T = 6.024$, $df = 297$, $p < 0.001$). More than 90% of *auratus* nests were found in *Brachystegia* spec., the dominant genus in Miombo woodlands, while *larvatus* showed greater plasticity with regard to nest tree species (Fig. 7).



Morphology. Average values with standard errors of various wing, foot and bill measurements are given in Table 2. Highest values of wing length and Kipp index were typical for long-distance migrant *O. oriolus*, while values of these parameters were lowest in the largely resident *O. larvatus*. Length of secondaries and tarsus, however, were longest in *larvatus* and shortest in *oriolus*. In all these parameters, values of *auratus* were intermediate. No significant differences were found with respect to tail length and length of hind toe. Hind claw was longest in *oriolus* and shortest in *auratus*. Bill shape also differed significantly between species: *oriolus* had the longest and broadest bill, especially in contrast to *larvatus* whose bill was shorter and narrower. Again, values of bill length and breadth were intermediate in *auratus*, but this species had the largest bill height.

Tab. 1: Results of behavioural observations a) playback experiments b) foraging movements c) interactions between Palearctic *O. oriolus* and African oriole species *O. auratus* and *O. larvatus*. – *Ergebnisse der Verhaltensbeobachtungen a) Playback-Experimente b) Lokomotion bei der Nahrungssuche c) Interaktionen zwischen Europäischem Pirol O. oriolus und den Afrikanischen Pirolen O. auratus und O. larvatus.*

a) playback	<i>O. auratus</i>	<i>O. larvatus</i>	<i>O. oriolus</i>
no reaction (1)	1	10	5
acoustical reaction (2)	10	14	8
approach (3)	14	7	5
acoustic+approach (4)	12	0	2
attacking speaker (5)	0	0	0
N	37	31	20
b) foraging movements	<i>O. auratus</i>	<i>O. larvatus</i>	<i>O. oriolus</i>
sitting/hanging (1)	8	14	6
jumping (2)	22	32	12
fluttering (3)	18	8	22
hovering (4)	4	8	1
flight (> 2 m) (5)	2	2	2
N	54	64	54
c) interactions	<i>auratus – oriolus</i>	<i>larvatus – oriolus</i>	
flight (1)	0	0	
avoidance (2)	0	0	
neutral (3)	2	27	
following (4)	19	3	
attack (5)	20	0	
N	41	30	



4. Discussion

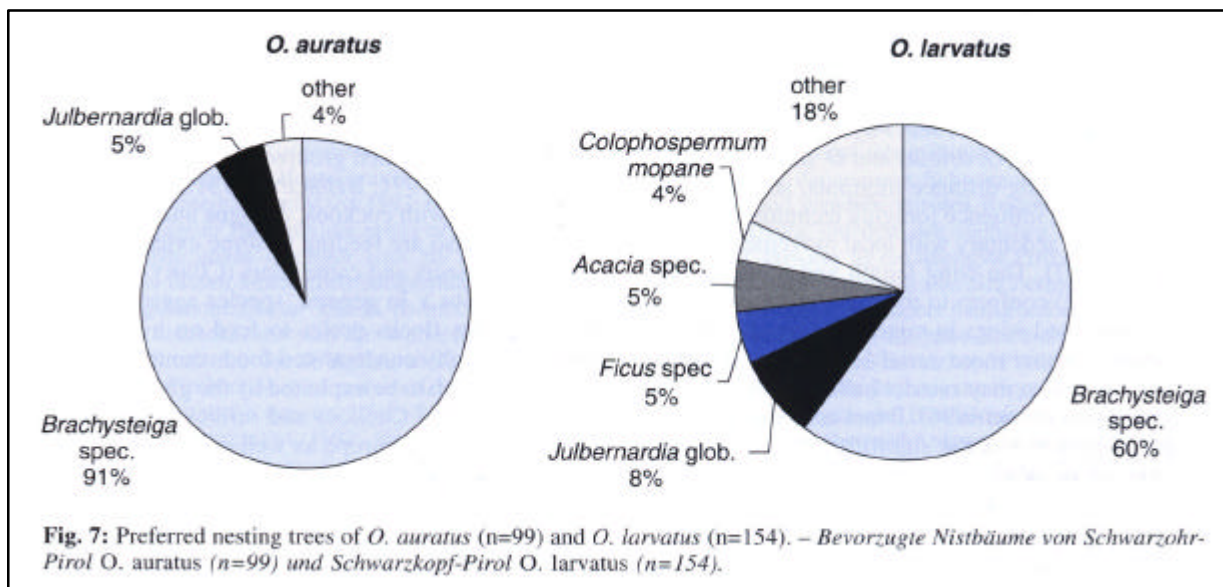
How do these orioles coexist in the same miombo and mopane woodlands? The Palearctic migrant *O. oriolus* does not establish territories while wintering in Zimbabwe and shows nomadic behaviour. The intra-African migrant *O. auratus* outnumbers both *O. oriolus* and *O. larvatus* in the miombo woodlands of Zimbabwe (HERREMANS 1997; IRWIN 1981), while the other two species are more flexible in their habitat choice. Densities differ between woodland types (HERREMANS 1997). In this study, playback experiments and observations of interspecific interactions showed conflicts between *O. oriolus* and *O. auratus*, while *O. larvatus* did not interfere much with the Palearctic migrants. Dominance of residents over their migrant relatives, often combined with larger size and mass, has been well documented for other closely related species (Neotropics: LECK 1972; DE GRANGES & GRANT 1980; TRAMER & KEMP 1980; WILLIS 1980; Africa: LEISLER *et al.* 1983; LEISLER 1992). Overt interspecific aggression between Afrotropical and Palearctic species is infrequent (LEISLER 1992; CURRY-LINDAHL 1981), but is known in some cases of incomplete ecological segregation (LEISLER *et al.* 1983; LEISLER 1992). My results show incomplete segregation in habitat use between *O. oriolus* and *O. auratus*, especially in miombo woodlands during the southern breeding season.

Tab. 2: Morphometrical data of *O. oriolus*, *O. auratus* and *O. larvatus*. (Mean values $\pm$ standard error are given.) – Morphologische Daten von *O. oriolus*, *O. auratus* und *O. larvatus*.

Parameter (mm)	<i>O. oriolus</i> (n = 23)	<i>O. auratus</i> (n = 17)	<i>O. larvatus</i> (n = 22)	ANOVA/KW	p
wing length	149.92 $\pm$ 0.76	137.53 $\pm$ 1.05	132.18 $\pm$ 1.12	F = 94.964	***
secondaries	97.67 $\pm$ 5.49	99.01 $\pm$ 0.72	100.32 $\pm$ 0.93	H = 5.701	*
tail	83.04 $\pm$ 1.04	78.63 $\pm$ 0.98	80.82 $\pm$ 0.94	H = 4.614	n.s.
tarsus	22.82 $\pm$ 1.36	23.24 $\pm$ 0.48	24.82 $\pm$ 0.38	F = 9.297	***
hind toe	11.82 $\pm$ 0.22	11.30 $\pm$ 0.35	11.27 $\pm$ 0.17	H = 5.024	n.s.
hind claw	8.24 $\pm$ 0.11	7.52 $\pm$ 0.08	7.96 $\pm$ 0.12	H = 19.061	***
bill length	26.53 $\pm$ 2.63	25.35 $\pm$ 0.28	24.32 $\pm$ 0.40	H = 10.991	**
bill height	8.82 $\pm$ 0.67	9.09 $\pm$ 0.14	8.07 $\pm$ 0.08	H = 25.929	***
bill width	10.51 $\pm$ 0.18	10.08 $\pm$ 0.32	9.25 $\pm$ 0.12	H = 18.939	***
Kipp Index	35.14 $\pm$ 0.52	27.82 $\pm$ 0.86	23.84 $\pm$ 0.25	F = 112.973	***

With respect to habitat structure there are no differences in crown cover and tree density between the habitats used by the three species. These parameters determine the vegetation type „woodland“ (WERGER 1978), which seems to be typical oriole habitat in Zimbabwe. However, maximum vegetation height, vertical foliage distribution and height of trees chosen for

foraging give an idea of the habitat sections preferred by each species. There are clear differences between *O. oriolus* and *O. larvatus*, but considerable overlap of the former with closely related *O. auratus*. For example, the Palearctic migrant prefers places with taller vegetation than the resident Black-headed Oriole, a tendency which is also reflected in all other height parameters, e.g. stratum of maximum vegetation density. With respect to habitat structure, there is no shift between breeding and wintering grounds of European Golden Orioles (BAUMANN 2000). Interspecific differences in habitat use indicated some vertical and horizontal segregation between *O. oriolus* and *O. larvatus*, while the position of *O. auratus* was intermediate. *O. oriolus* was found in the highest vegetation layers and in the periphery of the crown of larger trees. In these areas, there was little overlap with *larvatus*, which foraged more inside crowns on larger twigs and even at the trunk like woodpeckers or woodhoopoes. Both African oriole species build their nests within the stratum of maximum vegetation density (MVD) and about 2 m beneath the average height of foraging. Thus, there is an identical vertical segregation in nesting height as in foraging height.



Given the overlap in habitat use of the sibling species during foraging, what do we know about the prey orioles take in these woodlands? There are only observational data but phytophagous insects play an important role in the diet of all three species. Orioles were also feeding on hairy caterpillars. This prey type is otherwise taken only by cuckoos, hoopoes and bushshrikes, while Palearctic migrants normally avoid it (JONES 1998). But *O. oriolus* is known for this preference (DEMENTJE'V & GLADKOV 1954; POPOV 1978; BEZZEL 1989; WASSMANN 1990; BAUMANN 1999b). On breeding and wintering grounds I often saw this species as well as the two African orioles feeding on large aggregations of hairy caterpillars.

Obviously the stratum of maximum foliation will bear the most phytophagous insects so that the orioles should prefer it. The height spectra of maximum vegetation density (Fig. 6) differ between species and a segregation in foraging height seems to parallel this. But there may be more subtle differences in diet and insect abundances which remain unstudied. BRUDERER (1994), for example, described distinct niche differences with respect to perching height, pouncing distance and prey size in syntopic Palearctic and African shrikes. Bill morphology of the oriole species showed significant differences, indicating different average prey sizes.

The fact that the bill of *O. oriolus* was the longest of the three species contrasts with LEISLER'S (1990) finding that resident species tend to have longer bills than migrants. In the European Golden Oriole, however, bill morphology is likely to be summer-selected as is known for foliage gleaners of the Nearctic-Neotropical migration system (THIOLLAY 1988).

Wing use is more obvious in foraging movements of the Palearctic migrant than in the African species. More detailed field studies combined with ecomorphological analyses are needed in this aspect. LACK (1985) did not find differences in foraging movements of Palearctic and African orioles in Tsavo East National Park, but studies on other Palearctic migrants found the same tendency as I observed (e.g. in small chats Turdinae: LEISLER 1990, 1992, 1993; *Muscicapa* flycatchers: Lack 1985, *Phylloscopus* warblers: Rabøl 1987). Both *O. oriolus* and *O. auratus* (at least partially) are long-distance migrants, so wing morphology might influence foraging techniques. *O. larvatus* is more sedentary with local movements (HERREMANS 1997). The wing length and wing formula data (Table 2) conform to the expectation of longer, more attenuated wings in migrants. This should enable them to show more aerial locomotion (LEISLER 1990), but it also may restrict habitat preferences of migrants (SALEWSKI 1998). Exact ecological/behavioral correlates and the significance of these wing differences in habitat use have not yet been investigated in detail (LEISLER 1990).

Why do orioles prefer broadleaved woodlands? In general most Palearctic passerine migrants in Africa prefer seasonal semi-arid savannas and - in contrast to the Nearctic-Neotropical migration system - are hardly found in forested habitats. Few species winter in broadleaved woodlands (JONES 1998). Most Palearctic migrant species originally evolved in temperate seasonal environments (SNOW 1978) while many of their Nearctic passerine migrant counterparts had a tropical forest origin and winter in woodlands and rainforests (JONES 1998). The Oriolidae, however, are of tropical origin with 26 out of 28 species living in tropical habitats, often forests, especially in southeast Asia. So some adaptations for tropical woodland habitats may have been retained by *O. oriolus*, a species that also shows many behavioral patterns normally found in tropical birds (e.g. bathing behaviour; WASSMANN 1996).

However, an aspect of feeding ecology is more obvious. Phytosociological studies show that *Colophospermum mopane*-, *Brachystegia-spiciformis*/*Julbernardia globiflora* and *Baikiaea plurijuga*-communities with *Burkea africana* are dominated by few tree species (KNAPP 1973; HEGNER 1979). This makes them vulnerable to caterpillar infestations. The occurrence of large aggregations of leaf-eating caterpillars are well documented for these woodlands (MALAISSE & MALAISSE-MOUSSET 1970; MALAISSE, ALEXANDRE, FRESON, GOFFINET & MALAISSE-MOUSSET 1972). In 80% of the plots studied in Zimbabwe, foliage damage by invertebrates was evident along the transects. Telemetric data on *O. oriolus* during the breeding period in northern Germany show a strong foraging preference for forests infested by caterpillars (BAUMANN 1999b). This seasonally available food resource may facilitate the coexistence of the three oriole species in these habitats. Whether higher density *O. oriolus* in mopane woodlands is related to competition with *O. auratus* in miombo woodlands needs to be tested. Possible competition seems to be relevant only during breeding season. When *O. oriolus* arrive in Zimbabwe, African Golden Orioles have already established their territories. During northward migration, however, both species may be found in mixed groups (pers. obs., BRITTON & ZIMMERMAN 1971; BEESLEY 1973) and in mixed-species flocks with cuckoos, drongos and woodhoopoes which also are feeding to some extent on phytophagous insects and caterpillars (CURRY-LINDAHL 1981; pers. obs.). In general, species aggregating in mixed-species flocks prefer to feed on highly seasonal and locally concentrated food resources which are large enough to be exploited by the group

(KREBS & DAVIES 1984). Cuckoos and orioles often live in similar habitats in Europe as well as Africa.

A comprehensive characterization of habitat preferences and habitat use of *O. oriolus* in Zimbabwe in comparison to the two African orioles includes four main points. The three species occur in different densities in the main woodland types. The Palearctic oriole is the least common species and shows nomadic behaviour, does not establish territories and opportunistically feeds on most abundant seasonal food resources. It may be able to react to fluctuations in prey availability more easily than breeding residents. Habitats like mopane and miombo woodland, where all species are abundant, are dominated by few tree species. These woodlands are well known for caterpillar infestations, a major food source of the orioles. In miombo woodlands, however, *O. oriolus* comes into contact with its similar sized sibling species *O. auratus*. Segregation in habitat use seems to be incomplete and agonistic interactions do occur between these two orioles. The African species is dominant, but more restricted habitatwise (to miombo woodland), while *O. oriolus* and *O. larvatus* generally show greater plasticity in habitat preferences. There seems to be little overlap in habitat use between *oriolus* and *larvatus*, which are found in different vegetation strata. Accordingly, no aggressive interactions have been documented between them.

Acknowledgements: I am grateful to P. J. MUNDY (Dept. of National Parks), Zimbabwe, for information and J. R. SIEVI (Mukuvisi Woodland Association), Zimbabwe, for support during field work. C. W. HUSTLER provided data and unpublished nest records of *O. auratus* and *O. larvatus* from the Museum of Natural History of Zimbabwe at Bulawayo. The Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König, Bonn, Zoologisches Museum Kiel, Museum of Natural History of Zimbabwe at Bulawayo, East African Natural History Museum, Nairobi and Museum of Naturkunde und Vorgeschichte, Oldenburg made their collections accessible to take skin measurements. I also thank H.-H. BERGMANN and U. BEICHLE for helpful suggestions and discussion. The study was supported by a grant from Dr. Robert-Stiftung der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.

5. Zusammenfassung

Baumann, S. 2001: Beobachtungen zur Koexistenz von paläarktischen und afrikanischen Pirolen in Simbabwe. Vogelwelt 122: 67 - 79.

Einleitung. Die meisten paläarktischen Zugvögel überwintern in Afrika in semiariden Trocken- und Dornsavannen im nördlichen Savannengürtel Afrikas und verbleiben dort nach dem Ende der Regenfälle während des gesamten europäischen Winters. Zahlreiche afrikanische Zugvögel, vor allem Insektenfresser, wandern jedoch mit den Regenfällen weiter nach Süden (JONES 1998). Nur wenige paläarktische Arten, meist arboreale Insektenfresser, folgen ihnen nach und überwintern in den regengrünen Trockenwäldern im südlichen Afrika. Sie treffen dort auf afrikanische Zug- und Standvögel, die hier während der Regenzeit brüten. Warum ist diese Überwinterungsstrategie nur bei wenigen paläarktischen Zugvogelarten ausgeprägt? Während der Regenzeit könnte interspezifische Konkurrenz mit afrikanischen Brutvögeln die Zahl paläarktischer Überwinterer begrenzen, auch wenn der Insektenreichtum der Baumsavannen während der Regenzeit um das bis zu Sechzigfache ansteigt (MOREL 1978; JONES 1998). Der Europäische Pirol ist eine der Arten, die in den regengrünen Baumsavannen Süd- und Südostafrikas überwintert (HERREMANS 1997; BAUMANN 1999a). Dort bevorzugt er Habitate, die etwas offener und deren Baumbestände etwas niedriger sind als im Brutgebiet, während sie diesen hinsichtlich Saisonalität und Diversität der Vegetationsstruktur ähneln (BAUMANN 2000). In Simbabwe überschneidet sich die Winterverbreitung Europäischer Pirole mit den Brutgebieten des afrikanischen Schwarzohr-Pirols *O. auratus* und des Schwarzkopf-Pirols *O. larvatus* (CURRY-LINDAHL 1981; ZINK 1987;

CRAMP *et al.* 1993; HERREMANS 1997; BAUMANN 1998). Dies erlaubt Beobachtungen zu Fragen von Koexistenz und Konkurrenz von paläarktischen Überwinterern und nahe verwandten afrikanischen Brutvögeln. Dass paläarktische und afrikanische Pirole sich hinsichtlich Nahrungsökologie und Habitatpräferenz ähneln, ist schon länger bekannt (LACK 1971), Einzelheiten zu interspezifischem Verhalten oder artspezifischer Differenzierung sind jedoch unbekannt (HERREMANS 1997). Hier soll anhand eines quantitativen Vergleichs von Habitatstruktur, Habitatnutzung, Nahrungssuche und Verhalten der drei Pirolarten *O. oriolus*, *O. auratus* und *O. larvatus* ein erster Einblick in diese Problematik gegeben werden.

Von November bis Februar kommen die drei Pirolarten in Simbabwe sympatrisch in regengrünen Baumsavannen vor. Der Schwarzohr-Pirol *O. auratus* bildet mit *O. oriolus* eine Superspezies (ECK 1996). Er ist ein charakteristischer Bewohner relativ hoher, regengrüner Trockenwaldformationen wie Miombo- und Mopane-Baumsavannen. Sein Habitatspektrum ist das engste der drei Arten. Die Brutverbreitung von *O. auratus* beschränkt sich fast völlig auf die Miombogebiete, wo er die häufigste Pirolart ist. In Simbabwe brütet er während der Regenzeit von September bis Januar (s. Abb. 2), d.h. während der Anwesenheit der Europäischen Pirole. Ähnlich wie bei diesem verlassen die meisten Schwarzohr-Pirole im März Simbabwe und wandern mit den Regenfällen nordwärts nach Ost-Afrika, um dort den südlichen Winter zu verbringen. *O. larvatus* ist die häufigste Pirolart Simbabwes und besiedelt zur Regenzeit fast alle Formen gut belaubten Baumbestandes, besonders häufig jedoch Afromontanen Regenwald und die Miombo-Baumsavanne (HERREMANS 1997). Auch der Schwarzkopf-Pirol *O. larvatus* brütet zur Regenzeit, der Höhepunkt liegt im Oktober/November. Der Europäische Pirol erreicht Simbabwe zwischen Ende September und Anfang Dezember und ist von Oktober bis März regelmäßig dort anzutreffen. Er bevorzugt Mopane-Trockenwälder, in etwas geringerem Maß Miombo-Trockenwälder, und nutzt gelegentlich auch andere regengrüne Baumsavannen und Galeriewälder (HERREMANS 1997; BAUMANN 1999a). *O. oriolus* ist in allen untersuchten Lebensräumen am seltensten. Hinsichtlich der Gesamtkörperlänge ist er die kleinste der drei Pirolarten, die sich jedoch im Gewicht sehr ähneln (Maße von Flügel, Schnabel und Fußmorphologie s. Tab. 2).

Untersuchungsgebiet. Die Beobachtungen wurden gegen Ende der Regenzeit (2. Feb. - 17. März 1993) in regengrünen, belaubten Trockenwald-Habitaten Simbabwes durchgeführt, in denen alle drei Pirolarten vorkommen. Die botanische Zuordnung erfolgt anhand von pflanzensoziologischen Analysen auf 700 m² großen Probeflächen um individuenbezogene Flächen (s.u.). Die Lebensräume der drei Pirolarten in Simbabwe überschneiden sich typischerweise in folgenden vier Formationen und deren Übergangsstadien: *Colophospermum mopane* (Mopane)-Trockenwald, *Brachystegia spiciformis*/*Julbernardia globiflora*- (Miombo)-Trockenwald, offene *Baikiaea-plurijuga* (Teak)-Gesellschaften und *Acacia-Terminalia* (Vaalbaum)-Trockengehölze. Habitatstruktur und Habitatnutzung wurde anhand von individuenbezogenen Probeflächen („bird-use plots“, CAPEN *et al.* 1986; LARSON & BOCK 1986) untersucht. Im Fall des Europäischen Pirols handelt es sich dabei um 21 Orte, an denen die Art für mehr als 10 Minuten und wiederholt bei der Nahrungssuche beobachtet wurde. Im Fall der afrikanischen Pirolarten sind es je 21 Lokalitäten innerhalb ihrer Territorien, an denen sie nach Nahrung suchten.

Methoden. Auf zwei 50 m-Transekten durch die Probeflächen wurden verschiedene Parameter der Vegetationsstruktur ermittelt sowie die Position jedes Vogels bei der Nahrungssuche notiert (Höhe des aufgesuchten Baumes (HT), Höhe des Vogels im Baum (% HT), Anteil der Beobachtungen nahrungssuchender Vögel im inneren/äußeren Bereich der Krone nach

RABØL (1986) (% I / % E).

Die Verhaltensbeobachtungen konzentrierten sich auf die Fortbewegung bei der Nahrungssuche (notiert in fünf Kategorien sitzen/hängen, hüpfen, flattern, rütteln, fliegen nach den Definitionen von RABØL 1986), um Aufschluss über das Maß des Flügeleinsatzes bei der Nahrungssuche zu erlangen, ferner auf interspezifische Auseinandersetzungen zwischen den Pirolarten (5 Kategorien von Unterlegenheit bis physischer Aggression). Da die Europäischen Pirole während ihres Aufenthaltes in Simbabwe zwar singen, aber keine Territorien verteidigen, wurde mittels Playback-Versuchen (Flötenstrophen) getestet, wie Individuen aller drei Arten auf den Gesang Europäischer Pirole reagieren. Die Höhe des Neststandorts von *O. auratus* und *O. larvatus* wurde anhand von 384 Nestkarten des Museum of Natural History of Zimbabwe in Bulawayo ausgewertet.

Ergebnisse. Habitatstruktur. Baumdichte und Kronendeckung in den Probestflächen der drei Arten waren ähnlich. Die Anzahl der Bäume betrug 573 Bäume/ha (*O. oriolus*), 568 Bäume/ha (*O. auratus*) und 622 Bäume/ha (*O. larvatus*), die mittlere Kronendeckung 38,25 % (*O. oriolus*), 37,75 % (*O. auratus*) und 28,45 % (*O. larvatus*). Signifikante Unterschiede in der Habitatstruktur ergaben sich hinsichtlich der vertikalen Laubverteilung und der maximalen Vegetationshöhe der von den einzelnen Arten zur Nahrungssuche genutzten Baumbestände. Diese unterscheiden sich in Bezug auf die Höhe der maximalen Vegetationsdichte. Die Signifikanz ist v.a. auf die Unterschiede zwischen den Plots von *O. oriolus* und *O. larvatus* zurückzuführen. Die Mittelwerte der drei Arten liegen bei $7,3 \pm 0,94$ m (*O. oriolus*), $6,2 \pm 0,6$ m (*O. auratus*) und $4,9 \pm 0,4$ m (*O. larvatus*; Abb. 3). Die maximale Vegetationshöhe der Bestände ist für die drei Arten signifikant verschieden. Die Mittelwerte liegen bei $12 \pm 0,2/11,4 \pm 0,6$ m (*O. auratus* / *O. larvatus*) und $14 \pm 0,6$ m (*O. oriolus*).

Habitatnutzung. Alle untersuchten Merkmale der Habitatnutzung zeigten signifikante Unterschiede zwischen den Arten (s. Abb. 2). Dabei sind diejenigen zwischen Europäischem Pirol und *O. larvatus* wesentlich deutlicher ausgeprägt als zwischen den Schwesterarten *O. oriolus* und *O. auratus*. Die Höhe der zur Nahrungssuche angeflogenen Bäume lag bei $12,8 \pm 0,58$ m (*O. oriolus*) gegenüber $11,9 \pm 0,63$ m (*O. auratus*) bzw. $10,7 \pm 0,47$ m (*O. larvatus*) ($p < 0,05$), signifikant vor allem wegen des Unterschied zwischen *O. oriolus* und *O. larvatus*. Auch die Höhe des Vogels im Baum unterschied sich: für *O. oriolus* im Mittel $11,5 \pm 0,5$ m, für *O. auratus* $8,5 \pm 0,46$ m und *O. larvatus* $6,9 \pm 0,54$ m ($p < 0,01$). Setzt man diese absolute Höhe des Vogels im Baum in Bezug zur jeweiligen Baumhöhe, so ist der Europäische Pirol im äußeren Kronenbereich des Baumes bei fast 90 % ($89,1 \% \pm 3,3 \%$) der Baumhöhe zu finden, *O. auratus* bei $73,6 \% \pm 3,61 \%$ und *O. larvatus* bei $64 \% \pm 4,52 \%$ ($p < 0,001$). Bei letzterem überschneiden sich die Werte kaum mit denen des Europäischen Pirols, während die des Schwarzohr-Pirols mit denen beider anderen Arten überlappen. Ein ähnliches Bild ergibt sich für die horizontale Position im Baum, wo der Europäische Pirol in 90 % der Fälle in den äußeren Zweigen zu finden war, *O. larvatus* dagegen nur in 31,2 % der Fälle. Wieder überlappten die Daten von *O. auratus* (68 %) mit denen der europäischen Schwesterart. Die Nesthöhen der afrikanischen Pirolarten unterstützen diese Tendenz und zeigen deutliche Unterschiede zwischen *O. auratus* ($6,8 \text{ m} \pm 0,25$) und *O. larvatus* ($5,1 \text{ m} \pm 0,14$; $p < 0,001$).

Verhalten. Reaktionen von *O. auratus* auf Gesang der Schwesterart *O. oriolus* waren deutlich stärker als bei *O. larvatus* (Abb. 1). Der Gebrauch der Flügel bei der Fortbewegung zur Nahrungssuche (Flattern, Rütteln) ist beim paläarktischen Zugvogel am stärksten ausgeprägt,

während die Daten der afrikanischen Arten ähnlich sind (Tab. 1 b). Die interspezifischen Auseinandersetzungen (Tab. 1 c) verliefen zwischen den Schwesterarten *O. oriolus* und *O. auratus* während der Brutzeit des letzteren sehr oft aggressiv, während es zwischen *O. oriolus* und *O. larvatus* kaum zu Auseinandersetzungen kam.

Morphologie. Flügellänge und Kipp-Index sind beim Langstreckenzieher *O. oriolus* am größten und beim Standvogel bzw. Teilzieher *O. larvatus* am geringsten (Tab. 2). Umgekehrt verhalten sich die Werte für Armschwingenlänge und Tarsuslänge. In allen genannten Parametern liegen die Daten des innerafrikanischen Zugvogels *O. auratus* dazwischen. Keine signifikanten Unterschiede ergaben sich für Schwanzlänge und Länge der Hinterzehe, während die Krallen der Hinterzehe beim Europäischen Pirol am längsten und bei *O. auratus* am kürzesten ist. Die Form des Schnabels unterscheidet sich in allen genommenen Maßen signifikant. Der Schnabel von *O. oriolus* ist am längsten und breitesten, der von *O. larvatus* am kürzesten und schmalsten, die Werte für *O. auratus* liegen dazwischen. Letzterer hat aber die größte Schnabelhöhe.

Diskussion. Das Vorkommen der drei untersuchten Pirolarten überschneidet sich in Miombo- und Mopane-Trockenwäldern Simbabwe, wobei aber Dichteunterschiede zwischen den Trockenwaldtypen auftreten. Das Habitatspektrum von *O. auratus* ist am engsten (HERREMANS 1997), in Simbabwe konzentriert sich die Brutverbreitung auf Miombowälder, in denen er die häufigste Pirolart ist. In diesem Waldtyp sind *Brachystegia spec.* und *Julbernardia globiflora* die dominanten Baumarten. Die Bevorzugung dieses Lebensraums zeigt sich auch daran, dass 96 % der in der Nestkarten dokumentierten Nester in diesen beiden Baumarten gefunden wurden (Abb. 4), während es bei *O. larvatus* nur 60 % waren. *O. oriolus* ist zwar auch in Miombowäldern am häufigsten, sein Habitatspektrum ist aber ebenso wie das von *O. larvatus* wesentlich breiter. Wenn alle drei Arten aufeinandertreffen, wie dies in den Untersuchungsflächen der Fall war, bevorzugen sie hinsichtlich Baumdichte und Kronendeckung ähnliche Bestände. Spezifische Unterschiede gibt es jedoch hinsichtlich deren vertikaler Strukturierung der bevorzugten Vegetation und in der artspezifischen Nutzung.

Was kennzeichnet diese Baumsavannen, was bieten sie den Pirolen? Sie sind licht, stark strukturiert (BAUMANN 2000) und als regengrüne Bestände ein saisonaler Lebensraum. Der Anteil an Insektenfressern in der Avifauna ist während der Regenzeit mit über 70 % sehr hoch, und über die Hälfte davon sind wie die Pirole arboreal (VERNON 1985). Typischerweise sind Miombo- und Mopaneflächen sehr artenarm und können zu 50-90 % aus einer Baumart bestehen, was sie anfällig gegenüber phytophagen Insekten macht. Tatsächlich waren in 80 % der Untersuchungsflächen entlang der Transekte deutlichen Fraßschäden von Insekten festzustellen. Das Nahrungsangebot an Insekten ist für die Pirole, die im Gegensatz zu den meisten anderen Arten auch behaarte Raupen verzehren, während der Regenzeit vermutlich gut. Wie im Brutgebiet des Europäischen Pirols, so konnte ich auch in Afrika alle drei Arten bei der gezielten Ausbeutung von Gespinsten und Raupennestern beobachten. Nun unterscheiden sich die von den drei Arten zur Nahrungssuche aufgesuchten Bestände hinsichtlich ihrer vertikalen Strukturierung wie z.B. der Laubverteilung und Straten der maximalen Vegetationsdichte. In ihrer Habitatnutzung scheinen die Pirolarten diesen Unterschieden zu folgen, d.h., die bevorzugten Aufenthaltsorte bei der Nahrungssuche lagen entsprechend der Laubverteilung in unterschiedlichen Höhen. Deutlich ausgeprägt sind die Unterschiede in nahezu allen Parametern zwischen *O. oriolus* und *O. larvatus* und deuten auf eine gute räumliche Trennung der Arten bei der Nahrungssuche hin. Der paläarktische Überwinterer bevorzugt den oberen und äußeren Bereich höherer Bäume, während der Schwarzkopf-Pirol eher

in der Kronenmitte etwas niedrigerer Bäume nach Nahrung sucht, so auch am Stamm und an dickeren Ästen. Die Schwesterarten *O. oriolus* und *O. auratus* sind einander dagegen deutlich ähnlicher, Unterschiede in den vertikalen Präferenzen der Schwesterarten waren nicht signifikant. Wo Europäische Pirole auf brütende Schwarzohrpirole treffen, kommt es zu Konflikten, in denen die afrikanischen Brutvögel die Oberhand behalten, zumal sie bereits Territorien besetzt haben, wenn *O. oriolus* Simbabwe erreicht. Möglicherweise sind diese Konflikte nur für die Brutzeit typisch, denn auf dem Zug wurden beide Arten gemeinsam in Trupps beobachtet (BRITTON & ZIMMERMAN 1971; BEESLEY 1973; eig. Beob.). Zwischen *O. oriolus* und *O. larvatus* gibt es dagegen kaum Auseinandersetzungen. Dominanz von Brutvogelarten gegenüber Überwinterern ist ein bekanntes Phänomen (LECK 1972; DE GRANGES & GRANT 1980; TRAMER & KEMP 1980; WILLIS 1980; LEISLER *et al.* 1983; LEISLER 1992), das oft einhergeht mit einem Vorteil an Größe und Gewicht. Offene Auseinandersetzungen sind seltener (CURRY-LINDAHL 1981; LEISLER 1992) und betreffen vor allem Arten, deren ökologischen Ansprüche sich überschneiden (LEISLER *et al.* 1983; LEISLER 1993; BRUDERER 1994). Unterschiede in der Schnabelmorphologie deuten auf bisher nicht genau bekannte Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung, auch zwischen *O. oriolus* und *O. auratus*, hin. Auch die Fortbewegung bei der Nahrungssuche unterscheidet sich. Der Einsatz der Flügel ist beim Langstreckenzieher *O. oriolus* am stärksten. Möglicherweise spielt die Anpassung an den Langstreckenzug hier eine Rolle, so dass die längeren und spitzeren Flügel des Europäischen Pirols Einfluss auf dessen bevorzugten Habitatwahl bei der Nahrungssuche haben. Ähnliches beobachtete SALEWSKI (1998) für paläarktische Überwinterer in Westafrika.

Das sympatrische Vorkommen der drei in den Trockenwäldern Simbawwes untersuchten Pirolarten wird möglicherweise erleichtert durch Unterschiede in der Habitatnutzung von *O. oriolus* und *O. larvatus*. Obwohl es zwischen den Schwesterarten *O. oriolus* und *O. auratus* zu Auseinandersetzungen kommt, schließen sich beide Arten nicht in ihrer Verbreitung aus, wenngleich sie in unterschiedlichen Dichten in den Lebensraumtypen auftreten. ob dies eine Folge interspezifischer Konkurrenz ist, bleibt zu klären. Vielleicht ist aber das Nahrungsangebot groß genug, ein Nebeneinander der afrikanischen Brutvögel und des flexibleren, umherstreifenden paläarktischen Überwinterers zu ermöglichen.

6. References

- BAUMANN, S. 1998: Where have all the orioles gone? Ecology of *Oriolus oriolus* in their resting area. Proc. Int. Ornithol. Congr. Durban. Ostrich 69: 277.
- BAUMANN, S. 1999a: Zur Zugphänologie und zum Überwinterungsgebiet des Europäischen Pirols (*Oriolus O. oriolus*) in Afrika. Vogelwarte 40: 63-79.
- BAUMANN, S. 1999b: Telemetrische Untersuchungen zur Raumnutzung und Habitatpräferenz des Pirols (*Oriolus oriolus*) in Schleswig-Holstein. Corax 18:73-87.
- BAUMANN, S. 2000: Vergleich von Habitatstruktur und Habitatnutzung in Brutgebiet und Winterareal des Europäischen Pirols (*Oriolus o. oriolus*, L. 1758). J. Orn. 141: 141-151.
- BEESELEY, J. S. S. 1973: The breeding seasons of birds in the Arusha National Park, Tanzania. Bull. Brit. Orn. Club 93:10-12.
- BERTHOLD, P. 1990: Vogelzug. Eine kurze, aktuelle Gesamtübersicht. Wiss. Buchges., Darmstadt.
- BEZZEL, E. 1989: Der Pirol. Verlag Blüchel & Philler, Minden, München.
- BLONDEL, J. & R. CUVILLIER 1977: Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux: le stratiseope. Oikos 29: 326-331.
- BRITTON, O. L. & D. A. ZIMMERMAN 1979: The avifauna of Sokoke Forest, Kenya. J. E. A. N. Hist. Soc. and Nat. Mus. 169:1-15.
- BRUDERER, B. 1994: Habitat and Niche of Migrant Redbacked Shrikes in Southern Africa. J. Orn. 135: 474-475.
- BRUDERER, B. & H. BRUDERER 1993: Distribution and habitat preference of redbacked Shrikes *Lanius collurio* in southern Africa. Ostrich 64: 141-147.
- CAPEN, D. E., J. W. FENWICK, D. B. INKLEY & A. C. BOYNTON 1986: Multivariate Models of Songbird Habitat in New England Forests. In: VERNER, J., M. L. MORRISON & C. J. RALPH (eds.) Wildlife 2000 Modelling Habitat Relationships of Terrestrial Habitats. Pp. 171 - 175. Univ. Wisconsin Press, Wisconsin.
- CODY, M. L. 1985: Habitat selection in birds. Academic Press, London.
- CRAMP, S. & C. M. PERRINS (eds). 1993: The Birds of the Western Palearctic. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- CURRY-LINDAHL, K. 1981: Bird Migration in Africa. Academic Press, London.
- DEMENT'JEV G. P. & N. A. GLADKOV 1954: Pticy Sovetskogo Sojusa. Bd. 5. Moskau.
- ECK, S. 1996: Die Paläarktischen Vögel - Geospezies und Biospezies. Zool Abb. Mus. Tierkd. Dresden 49, Suppl.: 1-120.
- ERDELEN, M. 1978: Quantitative Beziehungen zwischen Avifauna und Vegetationsstruktur. Dissertation Univ. Köln.
- ERDELEN, M. 1984: Bird communities and vegetation structure: 1. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. Oecologia, 61: 277-284.
- FEIGE, K.-D. 1986: Der Pirol. Neue Brehm Bücherei, Bd. 578. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- GLUTZ v. BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER 1993: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13: S.1071-1121. Aula-Verlag, Wiesbaden.

- GRANGES, J. L. DES & P. R. GRANT 1980: Migrant hummingbirds accommodation into tropical communities. In: KEAST, A. & E. S. MORTON (eds): Migrant Birds in the Neotropics. Pp. 395-409. Smithsonian Inst., Washington D.C.
- HECKENROTH, H. & V. LASKE 1997: Atlas der Brutvögel Niedersachsens 1981-1995. Naturschutz Landschaftspfl. Niedersach. 37. Hannover.
- HEGNER, R. 1979: Nichtimmergrüne Waldformationen der Tropen. Kölner Geogr. Arbeiten 37.
- HERREMANS, M. 1997: European Golden Oriole *Oriolus oriolus*. In: HARRISON, J. A., D. G. ALLAN, L. G. UNDERHILL, M. HERREMANS, A. J. TREE, V. PARKER & C. J. BROWN (eds.): The Atlas of Southern African Birds. Vol. 2: pp. 96-97. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- HOVORKA, W. 1991: Zur Autoökologie des Pirols *Oriolus oriolus* (L., 1758) unter Berücksichtigung populationsökologischer Aspekte. Dissertation, Univ. Wien.
- IRWIN, M. P.S. 1981: The Birds of Zimbabwe. Quest Publishing, Harare.
- JAMES, F. C. 1971: Ordinations of habitat relationship among breeding birds. In: WHITTAKER, R. H. & S. A. LEVIN (eds.): Niche, theory and application. Benchmark Papers in Ecology 3: pp. 216-230. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania.
- JAMES, E. C. & H. H. SHUGART 1970: A qualitative method of habitat description. Audubon Field Notes 24: 272-236.
- KARR, J. R. 1971: Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. Ecol. Monogr. 41: 207-233.
- KNAPP, R. 1972: The Vegetation of Africa. Verlag G. Fischer, Stuttgart.
- KNIEF, W., R.-K. BERNDT, T. GALL, B. HÄLTERLEIN, B. KOOP & B. STRUWE-JUHL. 1995: Die Brutvögel Schleswig-Holsteins/Rote Liste. Landesamt für Naturschutz und Landespflege, Kiel.
- KREBS, J. N. & N. B. DAVIES 1984: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Blackwell, Oxford.
- LACK, D. 1971: Ecological Isolation in Birds. Oxford University Press, Oxford.
- LACK, P. C. 1985: The ecology of the landbirds in Tsavo East National Park, Kenya. Scopus 9: 2-24, 57-96.
- LARSON, D. L. & C. E. BOCK 1986: Determining Avian Habitat Preferences By Bird-Centered Vegetation Sampling. In: VERNER, J., M. L. MORRISON & C. J. RALPH (eds.): Wildlife 2000 Modelling Habitat Relationships of Terrestrial Vertebrates. Pp. 37-43. Univ. Wisconsin Press, Wisconsin.
- LECK, C. F. 1972: Seasonal changes in feeding pressures of fruit and nectar eating birds in the neotropics. Condor 74: 54-60.
- LEISLER, B. 1981: Die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger (*Acrocephalus*, Sylviinae). I. Habitatwahl. Vogelwarte 31: 45-74.
- LEISLER, B. 1990: Selection and use of habitat of wintering migrants. In: GWINNER, E. (ed.) Bird Migration. S.156-174. Springer Verlag, Berlin.
- LEISLER, B. 1992: Habitat selection and coexistence of migrants and Afrotropical residents.

Ibis 134 suppl. 1: 77-82.

LEISLER, B. 1993: Habitat use and coexistence of Palearctic and Afrotropical residents. Proc. VIII Pan-Afr. Orn. Congr. 565-570.

LEISLER, B., G. HEINE & K. H. SIEBENROCK 1983: Einnischung und interspezifische Territorialität überwinternder Steinschmätzer (*Oenanthe isabellina*, *O. oenanthe*, *O. pleischanka*) in Kenia. J. Orn. 124: 393-413.

LEISLER, B. & H. WINKLER 1991: Ergebnisse und Konzepte ökomorphologischer Untersuchungen an Vögeln. J. Orn. 132: 373-174.

LÖVEI, G. L. 1989: Passerine migration between the Palearctic and Africa. Curr. Orn. 6:143-174.

MALAISSÉ, E & M. MALAISSÉ-MOUSSET 1970: Contribution à l'étude de l'écosystème Forêt Claire (Miombo): Phenologie de la defoliation. Bull. soc. Roy. Belg. 103: 115-124.

MALAISSÉ, E, F. ALEXANDRE, R. FRESON, G. GOFFINET & M. MALAISSÉ-MOUSSET 1972: The miombo ecosystem: a preliminary study. In: GOLLEY, P. M. & E B. GOLLEY (eds.) Tropical ecology. Symposium on tropical ecology, New Delhi, 1971: pp. 363-405. Institute of Ecology, Athens, Ga.

PEARSON, D. J. & P.C. LACK 1992: Migration patterns and habitat use by passerine and near-passerine migrant birds in eastern Africa. Ibis 134, Suppl. 1: 89-98.

POPOV, V. A. (1978): Pticy volshsko-kamskogo kraja. Moskau.

RABØL, J. 1987: Coexistence and competition between overwintering Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* and local warblers at Lake Naivasha, Kenya. Orn. Scand. 18:101-121.

SALEWSKI, V. 1998: Untersuchungen zur Überwinterungsökologie paläarktischer Singvogelarten in Westafrika unter besonderer Berücksichtigung der Wechselwirkungen zu residenten Arten. Dissertation, Univ. Oldenburg.

SCHMITZ, A. 1963: Aperçu sur les groupements végétaux du Katanga. Bull. soc. Roy. Bot. Belg. 96: 233-427.

SCHMITZ, A. 1971: La végétation de la Plaine de Lubumbashi (Haut-Katanga). Publ. I.N.E.A.C. Ser. Sc. 113: 1-390.

TERRILL, S. B. 1990: Ecophysiological aspects of movements by migrants in the wintering quarters. In: GWINNER, E. (ed.) Bird Migration. 5. 130-143. Springer Verlag, Berlin.

TRAMER, E. J. & T. R. KEMP 1980: Foraging ecology of migrant and resident warblers and vireos in the highland of Costa Rica. In: KEAST, A. & E. S. MORTON (eds): Migrant birds in the Neotropics. Pp. 285-296. Smithsonian, Washington D.C.

UNDERHILL, L. J., R. P. PRYS-JONES, J. A. HARRISON & P. MARTINEZ 1992: Seasonal patterns of occurrence of Palaearctic migrants in southern Africa using atlas data. Ibis 134, suppl. 1: 99-108.

VERNON, C. J. 1985: Bird populations in two woodlands near Lake Kyle, Zimbabwe. Honeyguide 31: 148-157.

WASSMANN, R. 1990: Der Pirol - Zur Biologie des „Vogels des Jahres 1990" Ber. ANL., 14: 153-160.

WASSMANN, R. 1993: *O. o. oriolus* (Linnaeus 1758) - Pirol. In: GLUTZ v. BLOTZHEIM,

U. N. & K. BAUER (Hrsg.): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13: S.1071 - 1121. Aula-Verlag, Wiesbaden.

WASSMANN, R. 1996: Ökologische und ethologische Untersuchungen am Pirol (*Oriolus oriolus* L. 1758). Dissertation, Univ. Göttingen.

WERGER, M. J. A. 1978: Biogeography and ecology of Southern Africa. 2 Vol. Junk Publ., The Hague.

WILLIS, E. O. 1980: Ecological roles of migratory and resident birds on Barro Colorado Island, Panama. In: KEAST, A. & E. S. MORTON (eds): Migrant birds in the Neotropics. Pp. 205-225. Smithsonian, Washington D.C.

ZINK, G. 1987: Der Zug europäischer Singvögel. Teil 1. Aula-Verlag, Wiesbaden.

Sabine Baumann, Universität Osnabrück, Fachbereich Biologie/Chemie, AG Öko-Ethologie, Barbarastr. 11, D-49069 Osnabrück, Germany. Derzeitige Anschrift: Zur Försterei 61, 26203 Wardenburg. E-Mail: s.baumann.wardenburg@web.de

Ergänzende Abbildungen (Scans von Diapositiven; Fotos S. Baumann)



Miombo-Baumsavanne nahe Harare



Miombo-Baumsavanne nahe Harare



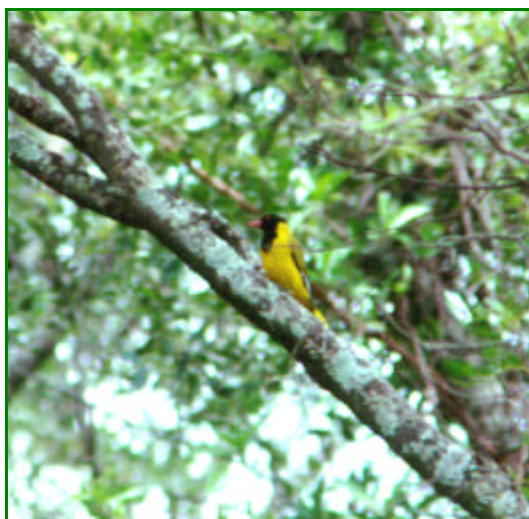
Miombo-Baumsavanne nahe Harare



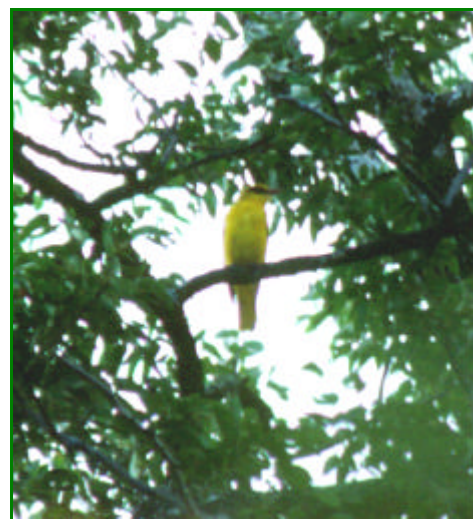
Mopane-Baumsavanne Hwange National Park



Mopane-Baumsavanne Hwange National Park



Oriolus larvatus bei Gweru



Oriolus auratus im McIlwaine Recreation Area



Oriolus larvatus im McIlwaine Recreation Area