Ökologie der Vögel · Ecology of Birds
Band 12, Heft 1 · Januar 1990

BIO I 90.334/12,1
OÖ. Landesmuseum
Biologiezentrum
Inv. 1998/5483

Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 12, 1990: 1-11

Nestverteidigung bei Teich- und Sumpfrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus, A. palustris* — Ein Vergleich

Nest defense in Reed an Marsh Warblers *Acrocephalus scirpaceus, A. palustris* — A comparison

Von Karl Schulze-Hagen und Georg Sennert

Key words: *Acrocephalus scirpaceus, A. palustris,* nest defence, differences between species.

Zusammenfassung

Schulze-Hagen, K., & G. Sennert (1990): Nestverteidigung bei Teich- und Sumpfrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus, A. palustris* — Ein Vergleich. Ökol. Vögel 12: 1-11.
1987 und 1988 wurde das Warnverhalten von Teich- und Sumpfrohrsängern, die auf der gleichen Fläche brüteten, untersucht. Dazu erfolgten Störungen am Nest in standardisierter Form. Beide Arten zeigen eine Palette, die von keiner bis zu heftigen Reaktionen reicht. Es bestehen deutliche Unterschiede in den Reaktionen der beiden Zwillingsarten: Teichrohrsänger warnen bereits früh und heftig im Brutsyklus, während Sumpfrohrsänger heftige Reaktionen erst während der Nestlingsphase bieten. Während der Nestverteidigung agieren Teichrohrsänger ♂ und ♀ meist gemeinsam und in engem Kontakt und nähern sich dem Untersucher bis auf ca. 3 m (Median). Sumpfrohrsänger warnen häufiger allein und halten einen größeren Abstand zur Testperson. Als Erklärung für die Unterschiede dienen die verschiedenen Lebensräume (dichtes Schilf — offene Hochstaudenvegetation) und möglicherweise die verschieden hohen Brutverluste (Teichrohrsänger hoch — Sumpfrohrsänger niedrig).

Summary

Schulze-Hagen, K., & G. Sennert (1990): Nest defence in Reed and Marsh Warblers *Acrocephalus scirpaceus, A. palustris.* A comparison. Ecol. Birds 12: 1-11.
During a 2 year period at the same study plot reactions of Reed and Marsh Warblers at their nests were provoced under standardised conditions. Reactions of both species ranged between zero and intense warning. Marked differences exist between the two sibling species: Reed Warblers warn early and with high intensity during nest building, egg laying and incubation period, whereas Marsh Warblers only start warning when nestlings are more than 4-6 days old. During nest defence male and female Reed Warblers act in close contact approaching the test person as close as 3 m (median). Marsh Warblers more often warn alone (i.e. the parent which is disturbed at the nest) and maintain a greater distance (median 6 m) from the test person. The differences may be due to different habitat niches (dense reed bed vs. herbaceous vegetation) and to different rates of nest loss (high in the Reed Warbler vs. low in the Marsh Warbler).

Anschrift der Verfasser:
Karl Schulze-Hagen, Bergerstraße 163, 4050 Mönchengladbach 1
Georg Sennert, Joh.-Girmes-Straße 42, 4155 Grefrath 2

1. Einleitung

Brutbiologisch ausgerichtete Ornithologen nutzen durchaus die Warnrufe von Teich- und Sumpfrohrsängern bei der Nestsuche bzw. bei Bestandserfassungen. Trotzdem ist über das Verhalten beider Arten bei der Nestverteidigung relativ wenig bekannt. Am ausführlichsten ist die qualitative Analyse der Warnrufe des Sumpfrohrsängers durch Dowsett-Lemaire (1979, 1981). Umfangreiche Beobachtungen am Teichrohrsänger stammen von Borowiec (im Druck), eher spärliche Angaben von Brown & Davies (1949) und Impekoven (1960).
Diese Untersuchung möchte die Warnreaktionen der beiden Arten vor allem unter quantitativen Aspekten darstellen und die Unterschiede in ihrem Warnverhalten aufzeigen. Sie ist Teil eines Projektes, das an dem Artenpaar Teichrohrsänger — Sumpfrohrsänger ethoökologische Gemeinsamkeiten bzw. Unterschiede darstellen will. Immerhin sind Mischbruten bekannt geworden (Schulze-Hagen 1990a). Zu diesem Zweck erfolgt die Feldarbeit auf einer Fläche, auf der beide Arten eng nebeneinander in einer Mischvegetation aus Brennesseln und Schilf brüten. Hier ist zu erwarten, daß interspezifische Trennmechanismen am deutlichsten ausgeprägt sind.

2. Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet ist ein ca. 6 ha großer länglicher Verlandungsstreifen (600×ca. 100 m) entlang der Schwalm im Kreis Viersen. Das vormals reine Schilfbett *(Phragmites australis)* ist eutrophiebedingt zunehmend verkrautet, insbesondere mit Brennesseln *Urtica dioica.* Ca. 40% der Fläche enthalten intaktes Schilfröhricht, ca. 20% reine Brennesselfluren und weitere 40% eine Schilf-Brennessel-Mischvegetation, die von beiden Arten als Brutplatz genutzt wird. Der Verlandungsstreifen geht an seinen Rändern in eine Weidengebüschzone *(Salix* spec.) und dann in einen Erlenbruchwald *(Alnus glutinosa)* über.
1987 und 1988 wurden auf dieser Fläche jeweils 38-43 Paare Teichrohrsänger und 21 bzw. 15 Paare Sumpfrohrsänger gezählt. Die Nestsuche erfolgte etwa konstant zwischen Ende Mai und Mitte Juli. Bekannte Nester wurden alle 4-7 Tage — in einigen Fällen häufiger — nach einem festen Schema besucht. Der Untersucher inspizierte das Nest und blieb danach bis zu 4 min in 2 m Entfernung vom Nest stehen. Traten innerhalb ca. 2 min keine Warnreaktionen auf, wurde mehrfach in die Hände geklatscht. Protokolliert wurden das Stadium des Brutzyklus, das Auftreten bzw. Fehlen von Warnreaktionen innerhalb max. 4 min sowie der Ablauf der Reaktion: Warnrufe (Repertoire, Frequenz), Annäherung der Altvögel an der Untersucher bis zu einer Mindestdistanz, Zahl der beteiligten Rohrsänger (allein, Paar, weitere mitwarnende), Verhaltensformen (auffälliges sich Zeigen, Verstecken, Hoppelflüge, Nahrungssuche

Tab. 1. Verteilung der Tests im Verlauf des Brutzyklus (in %) bei Teich-und Sumpfrohrsängern. — Distribution of tests (in %) during breeding cycle of the Reed and Mars Warblers.

Tag	Nestbau 1 — 5	Eiablage 6 — 10	Bebrütung 11 — 16	Bebrütung 17 — 22	Nestlinge 23 — 28	Nestlinge 29 — 34	flügge Juv. 35 — 39	flügge Juv. ≧ 40
Teichrohrsänger (n=166)	3,0	4,2	13,2	13,2	24,8	19,3	13,2	9,1
Sumpfrohrsänger (n=181)	1,7	2,8	13,3	12,1	27,6	23,2	16,0	3,3

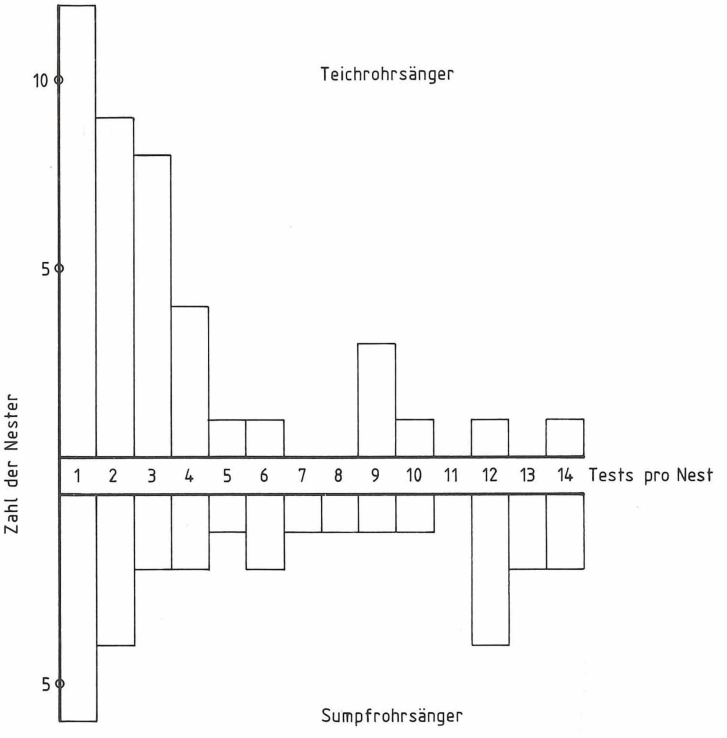

Abb. 1. Anzahlen der Tests, die pro Nest erfolgten. — Numbers of tests per nest.

u.a.). Insgesamt erfolgten an 43 Teichrohrsängernestern 166 Tests ($\bar{x}$ 3,9 Tests/Nest) und an 29 Sumpfrohrsängernestern 181 Tests ($\bar{x}$ 6,2 Tests/Nest). Abb. 1 zeigt die Verteilung der Tests und Nester, Tab. 1 die Verteilung der Tests über den Brutzyklus der beiden Arten.
Statistische Unterschiede wurden mit dem K×2-Felder-χ^2-Test, 4-Felder-χ^2-Test, Z-Test und U-Test geprüft.
Unser Dank gilt den Mitarbeitern der Biologischen Station »Rieselfelder Münster« für die Durchführung der Statistik, Francoise Dowsett-Lemaire sowie H. Flinks und PD Dr. B. Leisler für hilfreiche Diskussionen und A. J. Helbig für die Korrektur des Summary, J. Schwirk fertigte die Abbildungen an.

3. Ergebnisse

3.1 Darstellung des Reaktionsablaufes bei der Nestverteidigung

Bei der Störung am Nest zeigen Teichrohrsänger folgende Reaktionen (zunehmende Intensität):

- keine Reaktion oder stummes Entfernen vom Nest,
- Kurzgesang oder terrr-Ruf,
- Kurzgesang, Annäherung bis auf 0,5—8 m, ♂ und ♀ stets nahe beieinander (0,5—3 m), auffälliges Klettern in der Vegetation (sich Zeigen), kurze Flüge vor dem Eindringling, terrr-Rufreihen langsamer bzw. hoher Frequenz, gelegentlich mehr als 2 warnende Rohrsänger.

Die Reaktionen, insbesondere ihre Intensität sind individuell variabel. Neben dem terrr sind noch weitere Rufe – ebenfalls individuell verschieden – zu hören (z.B. tschirrr, tschät, tec u.a.). Abhängig vom Brutstadium und der individuellen Reaktionsbereitschaft lassen sich Teile (Kurzgesang, Annäherung) oder die gesamte Reaktionsfolge auslösen. Annäherung, auffälliges Klettern in der Vegetation und Umkreisen des Störenfriedes sind als Form des Verleitens zu deuten. Bei sehr heftiger Nestverteidigung ist ein Schnabelklappen zu hören, gelegentlich kommt es zur Attacke.

Das Reaktionsmuster von Sumpfrohrsängern unterscheidet sich teilweise von dem der Teichrohrsänger:

- Keine Reaktion oder stummes Entfernen vom Nest,
- Aufsuchen eines nahegelegenen Gebüsches (8–30 m Entfernung), stummes Hin- und Herklettern in der Laubschicht oder darin kurze Strecken fliegend. Nicht selten dabei Nahrungssuche.
- Annäherung eines oder beider Altvögel bis auf 0,5–15 m, dabei meist weiter Abstand zwischen ♂ und ♀, gelegentlich auffälliges Klettern in der Vegetation vor dem Untersucher, einzelne tec-, terrr- oder karrr-Rufe, karrr-Rufreihen langsamer oder schneller Frequenz oder ein nur für Sumpfrohrsänger typisches, anhaltendes karrr-Rasseln (extrem schnelle Frequenz) sowie Alarmgesang (Dowsett-Lemaire 1979). Bei starker Erregung fliegen die Altvögel hoppelnd vor dem Störenfried hin und her.

Auch bei Sumpfrohrsängern existiert eine Abhängigkeit der Reaktionen vom Zeitpunkt des Brutzyklus sowie eine individuelle Variationsbreite. Bei dieser Art klingt der Warnruf eher wie karrr als das terrr der Teichrohrsänger. Nicht selten erscheinen die Warnrufe individuell verschieden. Die heftigen Nestverteidigungsreaktionen enthalten Komponenten des Verleitens. Bei beiden Arten bringen auch ♀ kurzen Gesang, wenn sie erregt sind (Dowsett-Lemaire 1979, Kuschert & Ekelöf 1981).

3.2 Quantitative Analyse des Warnverhaltens

Auf die Störung am Nest hin reagierten Teichrohrsänger in 82,5% der Fälle mit Warnverhalten (positive Reaktion). Hierbei sind auch geringgradige Reaktionen (z.B. nur Kurzgesang; Score 1 in Abb. 3) erfaßt. Sumpfrohrsänger dagegen reagierten bei annähernd gleicher Verteilung der Tests über den Brutzyklus (s. Tab. 1) deutlich seltener mit Warnverhalten (42,5% der Fälle). Meist warteten sie aus einer Entfernung von 8–30 m in einem Gebüsch die weitere Entwicklung ab.

Mit fortschreitendem Brutstadium zeigten beide Arten eine Zunahme positiver Reaktionen, wobei sich das Anstiegsmuster bei beiden deutlich unterschied (Abb. 2). Während bei Teichrohrsängern bereits während des Nestbaues und besonders der Eiablage positive Reaktionen auslösbar waren, gelang dies bei Sumpfrohrsängern in größerem Ausmaß erst während der späten Nestlingszeit. Der erste Gipfel positiver Reaktionen bei Teichrohrsängern während der Eiablage fällt auf. Das Maximum positiver Reaktionen zeigten beide Arten gleichermaßen in der späten Nestlingsperiode und nach dem Ausfliegen. Mit zunehmendem Selbständigwerden der Jungen blieben positive Reaktionen aus.

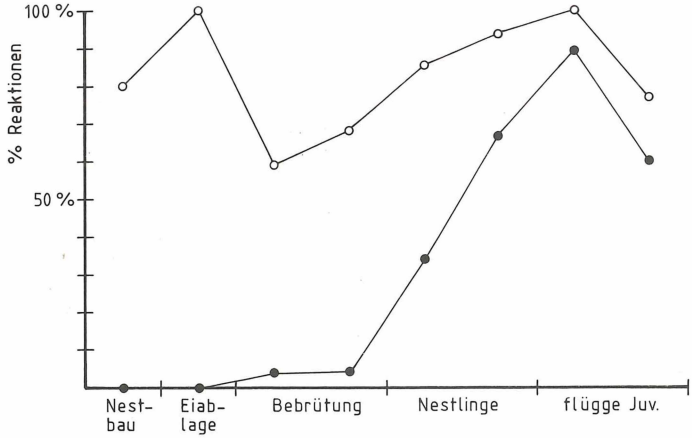

Abb. 2. Verteilung positiver Reaktionen (in %) während des Brutzyklus von Teich- und Sumpfrohrsängern. ○ = Teichrohrsänger, n = 137; ● = Sumpfrohrsänger, n = 77. Als positive Reaktion im Test galten: Alarmruf, Kurzgesang, Annäherung und auffälliges sich Zeigen. $p < 0{,}01$, K×2-Felder-χ^2-Test. – Distribution of (warning) reactions in (%) during the breeding cycles of Reed and Marsh Warblers.○= Reed, n = 137;●= Marsh Warbler, n = 77. Positive warning reactions defined as alarm call, short song, approaching and display. $p < 0{,}01$, K×2-contingency table.

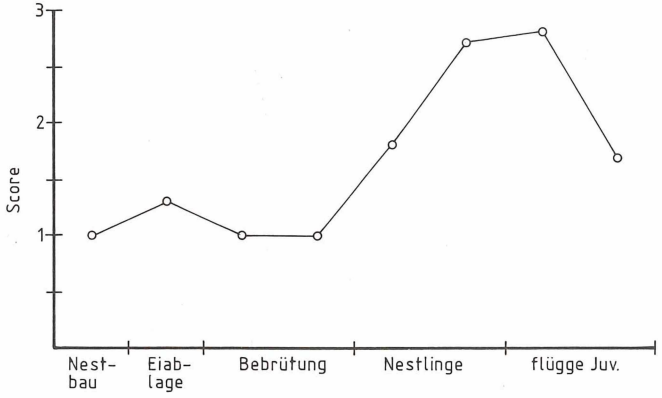

Abb. 3. Intensität der Warnreaktionen (Summe der Scorewerte/Zahl der Tests) von Teichrohrsängern im Lauf des Brutzyklus. Die Scorewerte wurden definiert als: 0 = keine Reaktion bzw. stumm vom Nest; 1 = nur Kurzgesang bzw. terrr-Ruf; 2 = Kurzgesang, Paarkontakt, Annäherung bis 3 m und langsames Warnen; 3 = Kurzgesang, Paarkontakt, Annäherung unter 3 m und schnelles Warnen. – Intensity of warning reactions (sum of scores divided by number of tests) in Reed Warblers during the breeding cycle. Scores defined as: 0 = no reaction or disappearing silently from the nest; 1 = only short song or terrr call; 2 = short song, common reaction of both partners, approach up to 3 m and low frequency warning (< 1 call per sec); 3 = like 2, but approach under 3 m and high frequency warning (> 1 call per sec).

Tab. 2. Verteilung der Score-Werte für Intensität des Warnens bei Teichrohrsängern (in %). Zur Bildung der Scores s. Abb. 3. — Distribution of scores of warning intensity (in %) in the Reed Warblers. Definition of scores cf. fig. 3.

Score	0	1	2	3
% (n=166)	11,4	22,3	34,9	31,3

Tab. 3. Quotienten aus schnellem (> 1 Ruf/sec) und langsamen (< 1 Ruf/sec) Warnen bei Teich- und Sumpfrohrsängern im Lauf des Brutzyklus. Unterschiede nicht signifikant, K×2-Felder-χ^2-Tests. — Distribution of quotients of high frequency alarm (> 1 call per sec) over slow frequency alarm (< 1 call per sec) during the breeding cycle in Reed and Marsh Warblers. Differences not significant (K×2-contingency table).

Tag	Nestbau 1 – 5	Eiablage 6 – 10	Bebrütung 11 – 16	Bebrütung 17 – 22	Nestlinge 23 – 28	Nestlinge 29 – 34	flügge Juv. 35 – 39	flügge Juv. ≧ 40
Teichrohrsänger (n=75)	0	0	0	0	0,4	1,5	3,6	1,5
Sumpfrohrsänger (n=72)	0	0	0	0	0	0,4	1,1	1,0

Bei der fast stets feststellbaren strengen Abfolge der Reaktionen von Teichrohrsängern ließ sich ein Score bilden, der die Stärke der Reaktionen widerspiegelt und damit ein mehr differenziertes Bild der Zunahme der Nestverteidigung während des Brutzyklus bietet (Abb. 3). Den Anteil der einzelnen Scorewerte zeigt Tab. 2. Da ein solcher Score für Sumpfrohrsänger nicht erstellbar schien, wurde hier die zunehmende Intensität des Warnens durch den Vergleich langsamer mit schnellen Warnrufserien erfaßt (Tab. 3). Bei beiden Arten fanden sich die schnellen Warnrufreihen fast ausschließlich in der späten Nestlingsperiode und kurz nach dem Ausfliegen. Bei Kontrollen von Nestern mit Jungen reagierten 72% der Teichrohrsänger mit Gesang (Kurzgesang, Alarmgesang), jedoch nur 14% der Sumpfrohrsänger. Bei der Bearbeitung 7-10tägiger Nestlinge (Kotentnahme, Blutproben) attackierten 8 von 13 Teichrohrsängern den am Nest hantierenden Untersucher schnabelklappend und vereinzelt zubeißend (Distanz 0 bis 120 cm), dagegen nur 1 von 7 Sumpfrohrsängern. Die Minimalabstände bei der Annäherung an den Untersucher (Tab. 4) sind ebenfalls bei beiden Arten unterschiedlich, allerdings statistisch nicht sicherbar (Teichrohrsänger: Median 3,0 m; Sumpfrohrsänger: Median 6,1 m). Es fand sich bei beiden Arten keine Korrelation zwischen dem Abstand warnender Altvögel vom Untersucher und dem Fortschreiten des Brutzyklus. Auch die Anzahl warnender Altvögel ist bei beiden Arten verschieden (Tab. 5). Am häufigsten warnten 1 oder 2 Altvögel. Gelegentlich konnten jedoch bis zu 9 gleichzeitig warnende Rohrsänger gezählt

werden. Der Anteil von mehr als 2 warnenden Altvögel dürfte in der Realität höher gelegen haben als Tab. 5 dies zeigt; hier bestanden Erfassungsprobleme. Immer wieder wurden beide Arten zusammen warnend festgestellt, insbesondere Teichrohrsänger mitwarnend bei Störungen an Sumpfrohrsängernestern. In einigen Fällen entwickelten sich hieraus aggressive Interaktionen (Drohen, Jagen). Die Nestabstände betrugen in diesen Fällen 8—30 m.
Obwohl die Abstände beider Partner eines Paares voneinander bei der Nestverteidigung nicht gemessen wurden, fiel auf, daß Teichrohrsänger fast stets in engem Kontakt (0,5—3 m Abstand) warnten, während Sumpfrohrsänger deutlich weiter voneinander entfernt blieben (0,5—15 m).

Tab. 4. Verteilung der minimalen Entfernungen warnenden Teich- und Sumpfrohrsänger von der Testperson (in m); *=Median, p nicht signifikant, Z-Test. — Minimum distance of warning Reed and Marsh Warblers from the test person (in m). *=median. Differences not significant, Z-Test.

Distanz (m)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Teichrohrsänger (n=97)	2	24	23*	13	18	8	7	2	0	0	0	0	0	0	0
Sumpfrohrsänger (n=73)	0	1	4	6	13	12*	13	9	4	8	0	1	0	0	2

Tab. 5. Anzahl warnender Teich- und Sumpfrohrsänger während des Tests (in %). $p < 0{,}05$, K×2-Felder-χ^2-Test. — Numbers of warning Reed and Marsh Warblers during the tests. $p < 0{,}05$, K×2-contingency table.

	1 ad	2 ad	≧ 3 ad
Teichrohrsänger n = 59	25,4	62,7	11,9
Sumpfrohrsänger n = 52	50,0	40,4	9,6

Eine Beziehung zwischen Intensität der Nestverteidigung und Vegetationstyp war nicht festzustellen. Die meisten Nester standen in nächster Nähe der Übergangszone von Schilf zu Brennesseln bzw. direkt in dieser Mischvegetation. Ungünstige Wetterbedingungen (Wind, Kälte, Regen) schienen die Zahl und Intensität der Reaktionen zu verringern. Im Lauf der Brutsaison ließ sich keine saisonale Zunahme der Nestverteidigung feststellen, wie dies bei Schilfrohrsängern *A. schoenobaenus* gezeigt werden konnte (Koskimies 1990).

4. Diskussion

Auf die von den Untersuchern durchgeführten standardisierten Störmanövern am Nest zeigten die beiden Zwillingsarten markante Unterschiede in Form und Intensität der Nestverteidigung (s. 3.1, Abb. 2, Tab. 3–5). Teichrohrsänger reagieren früher und heftiger. Erst während der späten Nestlingsphase und kurz nach dem Ausfliegen waren die Reaktionsmuster beider Arten ähnlich. Sumpfrohrsänger zeigten bis in die späte Nestlingsphase meist keine oder nur geringe Warnreaktion bzw. beobachteten die Situation aus einem Gebüsch in einiger Entfernung. Beide Arten unterschieden sich auch in der gegenüber dem Untersucher eingehaltenen Minimaldistanz, der Anzahl der am Warnen beteiligten Altvögel und dem Paarkontakt während der Nestverteidigung. Während nur 25% der Teichrohrsänger allein warnten, fand sich bei Sumpfrohrsängern doppelt so häufig nur 1 warnender Altvogel. Warnten hier jedoch beide Partner zusammen, so war die Distanz zwischen den beiden um ein Mehrfaches weiter als bei Teichrohrsängern.

Eine Erklärung für die verschiedene Strategie der Nestverteidigung bei beiden nahe verwandten Arten mögen die unterschiedliche Struktur des (Ausgangs-) Habitats und die unterschiedliche Höhe der Brutverluste bieten. Teichrohrsänger leben als Bewohner des Röhrichts in dichtem und hohem Schilf und nutzen dabei das gesamte Stratum. Im Schilfdickicht (bis über 400 Halme/m^2) ist die optische Wahrnehmung eingeschränkt. Offensichtlich deshalb sind andere Mechanismen des Informationsgewinns entstanden: Neugier, Annäherung und enger Paarkontakt. Aus dem gleichen Grund dürfte auch das mate guarding bei diesem Rohrsänger am stärksten ausgeprägt sein (Borowiec im Druck). Die vom Sumpfrohrsänger genutzte Hochstaudenvegetation ist deutlich niedriger als das Röhricht (Leisler 1981) und enthält neben das Niveau überragenden Strukturen wie hohe Krautstengel auch Sträucher, kleine Bäume oder Gebüsch, die als Singwarten und offensichtlich auch als Beobachtungsposten bei Störungen am Nest dienen. Neugierverhalten und mate guarding sind in dieser Situation weniger erforderlich. Daß die Bindung an die jeweilige Habitatstruktur zumindest beim Teichrohrsänger sehr eng und angeboren ist (z.B. Ley 1988) und vermutlich ebenso beim Sumpfrohrsänger, mag auch eine Ursache für die differenten Reaktionsmuster darstellen.

Tab. 6. Bruterfolg von Teich- und Sumpfrohrsängern in 10 bzw. 5 Untersuchungen. Der Prozentwert flügger Nestlinge bezieht sich auf die Zahl gelegter Eier. Aus Schulze-Hagen (1990a, b). – Breeding success of Reed and Marsh Warblers from 10 resp. 5 studies. % fledglings of to the number of eggs laid. From Schulze-Hagen (1990a, b).

	ausgeflogene Nestlinge ($\bar{x}$, in %)	flügge Nestlinge/Brut ($\bar{x}$)	Zahl untersuchter Bruten (n)
Teichrohrsänger	45	1,6	2952
Sumpfrohrsänger	72	3,2	821

Die Intensität der Nestverteidigung beider Arten sollte sich auch durch die unterschiedlich hohen Brutverluste erklären lassen. Der Bruterfolg ist bei Teichrohrsängern deutlich geringer als bei Sumpfrohrsängern (Tab 6). Bei beiden Arten stellen prädationsbedingte Verluste den Hauptanteil und machen bei Teichrohrsängern bis zu 95% aller Verluste aus (Borowiec im Druck). Die intensive Nestverteidigung dieser Art stellt möglicherweise eine Gegenanpassung an ihre höhere Präditionsrate dar. Greig-Smith (1980) konnte z.B. bei Schwarzkehlchen *Saxicola torquata* eine positive Korrelation zwischen der Intensität der Nestverteidigung und der Höhe des Bruterfolges zeigen. Ob dies auch für Teichrohrsänger gilt, läßt sich an unserem geringen Datenmaterial nicht klären, da die meisten Raubverluste so früh auftraten, daß die Beurteilung der Intensität der Nestverteidigung hier noch nicht möglich war. Auch das auffällige, eng miteinander verknüpfte, gemeinsame Warnen beider Altvögel bei Teichrohrsängern (3.1, Tab. 5) mag eine Anpassung an den hohen Feinddruck sein. Hierbei warnten (farbig markierte) ♀ heftiger als ♂ (Borowiec im Druck).

In Abb. 3 fällt auf, daß die Stärke der Nestverteidigung von Teichrohrsängern nicht linear zunimmt, sondern während der Legephase einen ersten Gipfel hat, der allerdings nur durch eine geringe Zahl (n=7) belegt ist. Während der Nestbauphase reagieren Teichrohrsänger auf Störungen häufig mit Verlassen (Borowiec im Druck). Da durch den Kuckuck *Cuculus canorus* bedingte Verluste bei dieser Art bis zu 68% der Nester betreffen (Wyllie 1981) und Kuckucke in vielen Populationen den Haupträuber darstellen dürften, kann der erste frühe Intensitätsgipfel als Gegenanpassung in diesem kritischen Abschnitt aufgefaßt werden. Hierbei ist bemerkenswert, daß Sumpfrohrsänger Kuckuckseier in ihren Nestern wesentlich seltener akzeptieren als Teichrohrsänger (Gärtner 1982, Davies & Brooke 1988). Warum der Bruterfolg vom Sumpfrohrsänger höher ist und ob dies auch mit der unterschiedlichen Strategie der Nestverteidigung zusammenhängt, wird derzeit anhand eigener Ergebnisse analysiert (Schulze-Hagen, Winkler & Leisler in Vorb.).

Wieweit Bestandsdichte, Territorialität sowie intra- und interspezifische Konkurrenz das Muster und die Intensität der Nestverteidigung beeinflussen (s. Leisler 1988), bleibt ebenfalls offen. Ein Gruppenwarnen mit bis zu 9 Altvögeln beider Arten war mehrfach zu beobachten, ebenso dabei auftretende Streitereien zwischen Angehörigen beider Arten.

Die individuellen Unterschiede in Reaktionsmuster, Intensität und besonders Rufrepertoire bei Angehörigen beider Arten sind nicht gering. Sie lassen sich bei den jeweiligen Individuen auch stets wieder auslösen und gestatten deshalb sogar ein Wiedererkennen.

Dowsett-Lemaire (1977 unter Lemaire, 1979) fand eine große Ähnlichkeit in den Warnrufen beider Arten. Bei den hier untersuchten Populationen entstand dagegen der subjektive Eindruck von deutlichen Unterschieden (Sumpfrohrsänger: tec, karrr, terrr, karrr-Rufreihe, lange karrr-Rassel, Alarmgesang; Teichrohrsänger: terrr, terrr-Rufreihe, tschirr, tschät, tec, keine lange karrr-Rassel, Kurzgesang). Dies wäre jedoch durch Sonagramme noch zu beweisen.

Die Reaktionen auf verschiedene Nestfeinde (Kleinsäuger, Kuckuck, Greifvögel) sind vermutlich ganz unterschiedlich und nicht immer mit den hier gezeigten vergleichbar. So reagierten beide Arte auf Kuckucke am Nest mit heftigem Warnen, Attacken und sogar Federausreißen (WYLLIE 1981, DAVIES & BROOKE 1988, eigene Beobachtungen an Sumpfrohrsängern), auf die Annäherung von Sperbern *Accipiter nusus* und Rohrweihen *Circus aeroginosus* mit vorübergehender Starre am Halm oder Wegtauchen in die Vegetation und auf einen Iltis *Mustella putorius* wiederum mit heftigem Warnen und Attacken (eigene Beobachtungen). Diese Reaktionen erscheinen teilweise stärker als die gegenüber der Testperson unter standardisierten Bedingungen.

Wie eine Vielzahl vorausgegangener Studien (s. hierzu KNIGHT & TEMPLE 1986) bestätigt unsere die zunehmende Stärke der Nestverteidigung mit steigendem Nestlingsalter und paßt somit in die Theorie der parental investment von TRIVERS (1972). Dagegen fanden KNIGHT & TEMPLE (1986) Hinweise bei *Agelaius phoeniceus* und *Turdus migratorius*, daß die zunehmende Stärke der Nestverteidigung methodisch bedingt sein kann, da fast stets dieselben Nester viele Male nach gleichem Schema kontrolliert worden sind. Hier gewöhnen sich die Altvögel offensichtlich an den Feind und können zunehmend frecher reagieren. In einem Vergleichskollektiv mit nur einmaliger Kontrolle blieb demgegenüber die Warnintensität über den Verlauf des ganzen Brutzyklus unverändert. Ihre Ergebnisse führten zur Kritik an dem eben beschriebenen Versuchsaufbau mit häufigen Tests am selben Nest. Zunächst bleiben unsere Resultate davon unberührt, als sie die Unterschiede in den Reaktionen zweier Arten bei gleicher Testmethode aufzeigen. Darüber hinaus gibt es bei uns aber Hinweise, daß alle einmal bzw. das erste Mal getesteten Brutpaare im Lauf des Brutzyklus genauso reagierten wie die mehrfach getesteten. Dies gilt für beide Arten (keine Ablehnung der Nullhypothese im 4-Felder-χ^2-Test). Der fehlende Anstieg der Reaktionen vielfach getesteter Sumpfrohrsänger vor dem Nestlingsalter von 4-6 Tagen paßt ebenfalls nicht in das Modell von KNIGHT & TEMPLE (1986). Auch bei den erst spät im Brutzyklus gefundenen Nestern (vor und nach dem Ausfliegen) waren die Reaktionen der Altvögel beider Arten stets von Anfang an heftig und entsprachen den mehrfach getesteten in vergleichbaren Brutstadien. Offensichtlich bestehen auch in der Gewöhnung an den Testaufbau Unterschiede zwischen Arten oder Artengruppen. Bei Schwarzkehlchen z.B., die über mehrere Jahre am Nest kontrolliert werden konnten, änderten die anfangs warnenden Altvögel ihr Verhalten im Lauf der Jahre dahingehend, daß sie beim Erscheinen des Untersuchers am Nest stumm verschwanden, während sie früher intensiv gewarnt hatten (H. FLINKS pers. Mitt.).

Da Hinweise bestehen, daß das Verhalten der Nestverteidigung sich nicht nur zwischen Familien und Gattungen, sondern sogar bereits bei Artenpaaren deutlich unterscheiden kann, erscheint es lohnend, auch andere Artengruppen daraufhin zu untersuchen.

Literatur

Borowiec, M. (im Druck): (Studies on a Reed Warbler population). Acta orn. — Brown, P. R. & M. G. Davies (1949): Reed Warblers. East Molesey, Surrey. — Davies, N. B. & M. de L. Brooke (1988): Cuckoos versus Reed Warblers: adaptions and counteradaptions. Anim. Behav. 36: 262-284. — Dowsett-Lemaire, F. (1979): Vocal behaviour of the Marsh Warbler. Gerfaut 69: 475-502. — Dowsett-Lemaire, F. (1981): Eco-ethological aspects of breeding in the Marsh Warbler. Terre et Vie 35: 437-491. — Gärtner, K. (1982): Zur Ablehnung von Eiern und Jungen des Kuckucks durch die Wirtsvögel — Beobachtungen und experimentielle Untersuchungen am Sumpfrohrsänger. Vogelwelt 103: 201-224. — Greig-Smith, P. W. (1980): Parental investment in nest defence by Stonechats *(Saxicola torquata).* Anim. Behav. 28: 604-619. — Impekoven, M. (1960): Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers. Rev. suisse zool. 69: 77-191. — Knight, R. L. & S. A. Temple (1986): Why does intensity of avian nest defense increase during the nesting cycle? Auk. 103: 318-327. — Koskimies, P. (1990): *Acrocephalus schoenobaenus* (Linnaeus 1758) — Schilfrohrsänger. In: Glutz von Blotzheim, U. N. & K. Bauer: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 12, Wiesbaden. — Kuschert, H. & O. Ekelöf (1981): Singende Weibchen des Teichrohrsängers. Vogelwelt 102: 29-30. — Leisler, B. (1981): Die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger *(Acrocephalus,* Sylviinae). I. Habitattrennung. Vogelwarte 31: 45-74. — Leisler, B. (1988): Interspecific interactions between European marsh-nesting passerines. Proc. XIX Congr. Int. Orn. 1986: 2635-2644. — Lemaire, F. (1977): Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the Reed and Marsh Warblers. Behaviour 63: 215-240. — Ley, H. W. (1988): Verhaltensontogenese der Habitatwahl beim Teichrohrsänger. J. Orn. 129: 287-297. — Schulze-Hagen, K. (1990a): *Acrocephalus palustris* (Bechstein 1798) — Sumpfrohrsänger. In: Glutz von Blotzheim, U. N. & K. Bauer: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 12, Wiesbaden. — Schulze-Hagen, K. (1990b): *Acrocephalus scirpaceus* (Hermann 1804) — Teichrohrsänger. In: Glutz von Blotzeim, U. N. & K. Bauer: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 12, Wiesbaden. — Wyllie, I. (1981): Study of Cuckoos and Reed Warblers. Brit. Birds 68: 369-378.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: 12

Autor(en)/Author(s): Schulze-Hagen Karl, Sennert Georg

Artikel/Article: Nestverteidigung bei Teich- und Sumpfrohrsänger Acrocephalus scirpaceus, A. palustris — Ein Vergleich 1-11