© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Die Vogelwarte 31, 1981: 45—74

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
Vogelwarte Radolfzell

Die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger (*Acrocephalus*, Sylviinae). I. Habitattrennung

Von Bernd Leisler

Herrn Dr. H. Löhrl zum 70. Geburtstag gewidmet.

Vorbemerkung

Die artenreiche Unterfamilie der Sylviinen wird immer mehr zu einer Modellgruppe für verschiedenste ornithologische Forschungen (z. B. WALTER 1978). Anläßlich des 17. Internationalen Ornithologenkongresses in Berlin berichteten mehrere Teilnehmer des Gruppengespräches „Ökologie der Sylviinen" über laufende und geplante Untersuchungen hauptsächlich an Rohrsängern (*Acrocephalus*) und Grasmücken (*Sylvia*). Da ich mich seit längerer Zeit mit verschiedenen Aspekten der Ökologie der Rohrsänger beschäftige, schien es angebracht, die Arbeiten der verschiedenen Untersucher zu koordinieren und unseren derzeitigen Kenntnisstand dieser Gruppe zusammenzufassen und bestehende Lücken aufzuzeigen. Von den 8 europäischen Vertretern der Gattung *Acrocephalus* behandle ich die 6 häufigeren (Drosselrohrsänger, *Acrocephalus arundinaceus*, Teichrohrsänger, *A. scirpaceus*, Sumpfrohrsänger, *A. palustris*, Mariskensänger, *A. melanopogon*, Schilfrohrsänger *A. schoenobaenus* und Seggenrohrsänger *A. paludicola*), die alle sympatrisch bzw. syntop vorkommen können.

Da nach dem Konkurrenzausschlußprinzip Arten, die die gleichen ökologischen Ansprüche stellen, auf Dauer nicht im selben Raum vorkommen können, wenn entscheidende Ressourcen begrenzt vorhanden sind (LACK 1944, HARDIN 1960), erhebt sich die Frage, welche Mechanismen die Koexistenz der 6 ähnlichen Arten ermöglichen. Drei Formen der Nischentrennung werden bei Vögeln als besonders wichtig erachtet (CODY 1974, HALBACH 1976): 1. Unterschiede in der horizontalen Habitatselektion, also eine räumliche Trennung durch Besiedlung verschiedener Areale oder Habitate, 2. Unterschiede in der vertikalen Habitatselektion, d. h. Besiedlung unterschiedlicher Höhenstufen oder verschiedener vertikaler Schichten, Strata, im selben Lebensraum, 3. Unterschiede in der Futterselektion, z. B. Nutzung unterschiedlicher Beutetiergrößen oder qualitativ anderer Nahrung, und 4. können Unterschiede im jahreszeitlichen Auftreten zu weiterer Nischentrennung beitragen. Neben den Mechanismen der ökologischen Sonderung wie Habitattrennung und Nahrungsökologie soll sich die Übersicht mit folgenden Themen beschäftigen: Revierstruktur, Nistökologie, Fortpflanzungsstrategien, Paarverhalten und interspezifisches Verhalten. Einzelne Kapitel werden mehr den Charakter einer Literaturzusammenfassung tragen, andere mehr den einer Originalarbeit. In der vorliegenden Arbeit stelle ich überwiegend eigene Untersuchungsergebnisse vor.

Der Lebensraum

Einige allgemeine Bemerkungen über die Adaptationszone der Rohrsänger seien vorangestellt. In der Paläarktis haben sich Rohrsänger als Lebensraum hauptsächlich die Verlandungszonen von Gewässern erschlossen. Besonders in den gemäßigten Breiten bilden sie zusammen mit nur wenigen anderen Arten einfache Vogelgemeinschaften. Die Zusammensetzung von Gilden röhrichtbewohnender Vögel auf den verschiedenen Kontinenten findet in jüngerer Zeit vermehrt Beachtung. KEAST (1972) beschrieb die Verhältnisse in Südamerika. Basierend auf den Daten von UDVARDY (1958) stellte ich die Vogelgesellschaften westpaläarktischer und nordamerikanischen Röhrichte gegenüber (LEISLER, im Druck) und verglich einige morphologische Anpassungen von Rohrsängern mit denen ihrer ökologischen Vertreter in der Neuen Welt (LEISLER 1977). ORIANS (1980) bearbeitete vergleichend die Vogelgesellschaften in Röhrichten verschiedener Kontinente, besonders von Nord- und Südamerika, und BRITTON (1978) untersuchte Zusammensetzung und ökologische Bedingungen der Bewohner afrikanischer Papyrusröhrichte.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Erdgeschichtlich sind Röhrichte alte Lebensräume. Nach paläobotanischen Daten existierten die charakteristischen Pflanzengattungen der Schilfröhrichte wie *Typha, Scirpus* und *Phragmites* bereits zu Ende der Kreidezeit und Anfang des Tertiär (LAMOTTE 1952, GOTHAN & WEYLAND 1954, HULTEN 1962). Viele Sumpfpflanzengattungen sind kosmopolitisch verbreitet (FREITAG 1962), so daß Verlandungsformationen azonale Gesellschaften darstellen (FIRBAS 1967).

Merkmale üppig entwickelter Verlandungsgesellschaften an Gewässern mit breiter Uferbank und guter Nährstoffversorgung in der gemäßigten Zone sind (LEISLER 1978):

1. Eine geringe Vegetationshöhe und meist geringe vertikale Strukturierung (s. auch ORIANS 1980).
2. Extreme Bedingungen für Vögel durch die Summierung vieler gleicher (vertikaler) Strukturen, oft in Form „natürlicher Monokulturen" (KOENIG 1952, REMMERT 1978, ORIANS 1980). Es kommen nur wenige Mitbewohner vor.
3. Sehr hohe Produktivität mit geringer jährlicher Fluktuation des Nahrungsangebotes, das allerdings kleinräumig variieren kann („patchiness"). Nach WHITTAKER (1975) erreichen „swamps and marshes" zusammen mit tropischen Regenwäldern mit durchschnittlich 2000 g Trockengewicht/m^2/Jahr die höchste Primärproduktion aller Ökosysteme.
4. Trotz der zeitlichen Abfolge, der Sukzession, hohe Beständigkeit. Die Zonierung der Ufervegetation in breiten Gürteln besteht über lange Zeiträume, die einzelnen Pflanzengesellschaften verändern allerdings ihre räumliche Lage (Abb. 1).
5. Verlandungszonen stellen flächenmäßig kleine isolierte „Inselbiotope" dar.

Diese ökologischen Verhältnisse bewirken zum einen eine geringe Artendichte, aber hohe Individuendichte einzelner Arten (A. F. THIENEMANNS biozönotisches Grundprinzip, z.B. OSCHE 1973). Dies gilt auch außerhalb der Brutzeit. So stellte BAIRLEIN (1980) in einem habitatmäßig vielgestaltigen Rastplatzgebiet am Bodensee im Schilfgürtel eine geringere

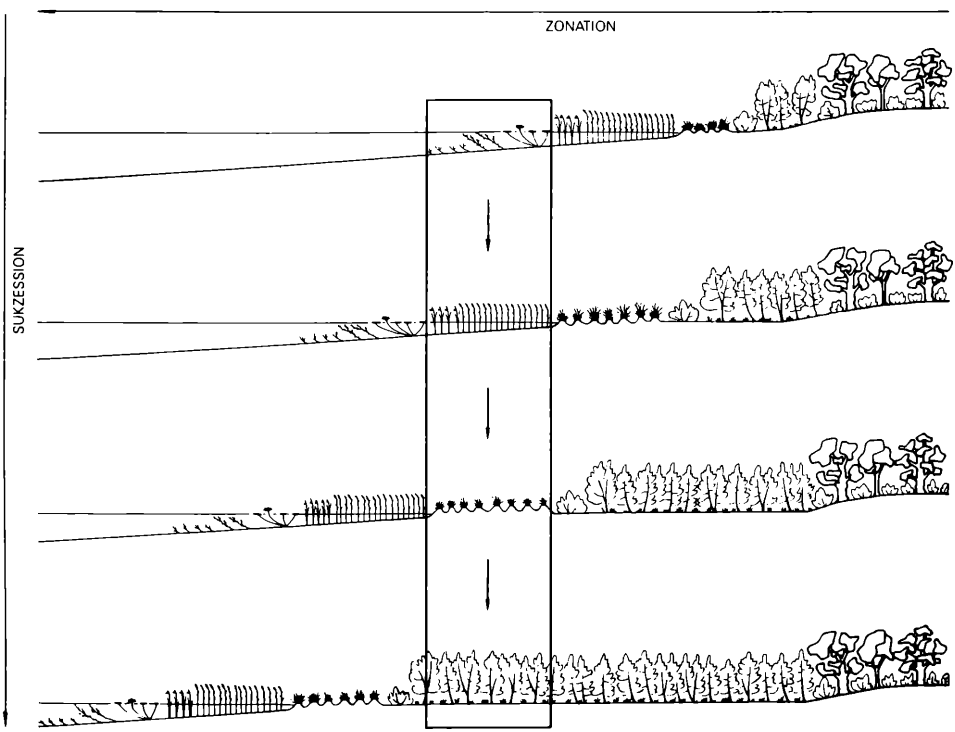

Abb. 1: Verlandung eines Stehgewässers. Zonation: räumliches Nebeneinander, Sukzession: zeitliches Nacheinander (nach IMBODEN 1976, verändert). — Fig. 1: The filling in of a lake showing the zonation and the succession (from IMBODEN 1976)

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Artendiversität fest als in den angrenzenden Gebüsch- und Waldlebensräumen. Zum anderen resultiert aus den aufgezählten Merkmalen für die einzelnen Vogelarten eine hohe Voraussagbarkeit der Ressourcen und der Mitbewohner (möglicher Konkurrenten). Nach den Merkmalen 3. und 4. läßt sich eine geringe Nischenbreite der Arten voraussagen (siehe MACARTHUR & LEVINS 1967).

Dagegen charakterisiert ORIANS (1980) nordamerikanische „marshes" als „environments which vary strikingly in space and time" Dabei sollen vor allem die jährlichen Unterschiede des Wasserstandes und die jährlichen, jahreszeitlichen saisonalen und sogar tageszeitlichen Schwankungen in der Zahl schlüpfender Wasserinsekten eine sehr variable Nahrungsgrundlage für Vögel bedingen. Dem ist entgegenzuhalten, daß dies wohl hauptsächlich für kleine Gewässertypen wie die nordwestamerikanischen „potholes" gilt. Für Ökosysteme mit reichen Fischbeständen ist die Bedeutung emergenter Insekten als Nahrungsgrundlage für Vögel wohl wesentlich geringer anzusetzen. Zudem sind Rohrsänger nicht in dem Maße auf schlüpfende Insekten wie Libellen spezialisiert wie die nordamerikanischen Stärlinge. Andere, gleichmäßiger verfügbare Beutetiergruppen, wie Spinnen, Dipteren, Hymenopteren, Rhynchoten spielen für Rohrsänger eine größere Rolle (LEISLER, in Vorber.).

I. Habitattrennung

Nach einer qualitativen Charakterisierung der Habitatmerkmale und nach Literaturangaben habe ich (LEISLER 1975) die Lebensraumansprüche der 6 *Acrocephalus*-Arten beschrieben. Jede Art findet sich an einer bestimmten Stelle der Verlandungsformation in bestimmtem Pflanzenwuchs (siehe auch LEISLER 1977). Viele der dort angeführten Einzelmerkmale der Lebensräume wie Vegetationshöhe, Halmdichte, etc. überschneiden sich zwischenartlich und sind untereinander korreliert. Ziel des ersten Teiles der Übersicht ist es, basierend auf einer quantitativen Erfassung verschiedener Vegetationsstrukturen und anderer Habitatmerkmale zu untersuchen, nach welchen dieser Variablen sich die 6 Arten in ihren Brutgebieten trennen lassen. Nach Literaturangaben sollen dann die Habitatansprüche in den Winterquartieren mit den Verhältnissen zur Brutzeit verglichen werden.

1. Habitattrennung im Brutgebiet

1.1. Einleitung

Welche Merkmale bei einer Beschreibung oder quantitativen Analyse von Vogelhabitaten ausgewählt werden sollen, wurde lange diskutiert (z. B. EMLEN 1956, JAMES & SHUGART 1970, ANDERSON & SHUGART 1974, CODY 1968, WIENS 1969, CYR 1977, CYR & OELKE 1976). Derartige Merkmale sollen nach CODY (1968) den Lebensraum möglichst objektiv beschreiben, müssen von den Vögeln wahrgenommen werden können, sollen mit Eigenschaften verknüpft sein, die bei der Habitatwahl eine Rolle spielen und sollten voneinander so unabhängig wie möglich sein. Da die Auswahl der Merkmale von der Zielsetzung der Studie abhängt und von der Weise, in der die untersuchten Arten ihren Lebensraum nutzen (KARR 1978), wird sie von Fall zu Fall variieren.

Allgemein ist festzuhalten, daß die in den Revieren von einzelnen Individuen gemessenen Merkmale als repräsentativ für die Ansprüche der Art gelten können. Versuche haben nämlich gezeigt, daß nach Wegfangen oder -schießen der Revierbesitzer dieselben Reviere in kurzer Zeit wieder von anderen Artgenossen besetzt werden (z. B. STEWART & ALDRICH 1951, HENSLEY & COPE 1951, ORIANS 1961, WATSON 1967, WATSON & JENKINS 1968, KREBS 1971, THOMPSON 1977). Die in Einzelrevieren gemessenen Merkmale spiegeln also nicht nur Ansprüche des Individuums wider, sondern sind Bestandteil der Nische der einzelnen Arten („der Habitatnische" [1]) — siehe SMITH (1977).

[1]) Folgt man der Terminologie MAUERSBERGERS (1978) von Ökon und Nische wird der Ausdruck „Habitatnische" überflüssig. Ökon ist das artspezifische System der Umweltnutzung, Nische ist der spezifisch genutzte Raum, der die vom ökontischen System gesteuerten und realisierten Beziehungen zu den darin gegebenen spezifisch nutzbaren Quellen und Faktoren erlaubt.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Eine Vielzahl von Untersuchungen läßt erkennen, daß Vögel bei der Habitatwahl besonders auf unmittelbar wirkende Merkmale, wie die Vegetationsphysiognomie oder „Habitatgestalt" („niche-Gestalt", JAMES 1971) reagieren (SIIVONEN 1933, RABELER 1951, HILDEN 1965, MACARTHUR et al. 1962, HOLMES et al. 1979). Da bei der Biotopwahl von Vögeln häufig die mittelbar wirkenden Faktoren (ultimate factors) auch unmittelbar (proximate) wirksam sind (Übersicht, IMMELMANN 1973), genügt es meist, diese zu messen.

Bei der Analyse von Habitatmerkmalen ergeben sich Probleme, weil große Datenmengen anfallen und es schwierig ist, in den komplexen Datenmatrizen Beziehungen zu erkennen, da viele Parameter untereinander korreliert und verschieden wichtig sein können. Zur Abhilfe werden in jüngerer Zeit multivariate statistische Verfahren angewandt, die eine Objektivierung von Aussagen erlauben und ermöglichen, die komplexe Information der gemessenen Größen faßbar zu machen und Ordnung zu erkennen (WINKLER & LEISLER, Manuskript). Für derartige Auswertungen sind hauptsächlich zwei Verfahren geeignet (JAMES 1971): Die Hauptkomponentenanalyse (principal components analysis, PCA) reduziert einen m-dimensionalen (Zahl der gemessenen Merkmale) Merkmalsraum ohne großen Informationsverlust auf wenige neue „Komplexmerkmale", die Hauptkomponenten oder -achsen (principal components), die aufeinander senkrecht stehen und zunehmend kleinere Anteile der totalen Stichprobenvarianz erklären. Die neuen „Komplexmerkmale" lassen sich anhand ihrer Korrelationen zu den ursprünglichen Variablen interpretieren (z. B. CONNER & ADKISSON 1977, SMITH 1977, WHITMORE 1977, RICE 1978). Bei der Diskriminanzanlayse werden die neuen „Komplexmerkmale" (die Diskriminanzachsen) im m-dimensionalen Merkmalsraum so gefunden, daß sie eine Trennung der untersuchten Gruppen (Arten) maximieren. Die Ausgangsvariablen werden nach ihrem Trennwert unterschiedlich gewichtet (z. B. CODY 1968, CODY & WALTER 1976, CODY 1978, GREEN 1971, 1974, ANDERSON & SHUGART 1974, SMITH 1977, RICE 1978).

1.2. Untersuchungsgebiete und Methode

Im weiteren verwende ich folgende Abkürzungen für die einzelnen Arten:

Drosselrohrsänger	(*Acrocephalus arundinaceus*)	Aa
Teichrohrsänger	(*A. scirpaceus*)	As
Sumpfrohrsänger	(*A. palustris*)	Ap
Mariskensänger	(*A. melanopogon*)	Am
Schilfrohrsänger	(*A. schoenobaenus*)	Asch
Seggenrohrsänger	(*A. paludicola*)	Apa

In vier Gebieten Europas untersuchte ich in 270 Revieren verschiedene Merkmale der Bruthabitate der 6 Rohrsängerarten: Hortobágy, Ungarn (Seggen-, Schilfrohrsänger; hier kommen auch die anderen vier mitteleuropäischen Arten vor), Neusiedler See, Ostösterreich (Sumpf-, Teich-, Drossel-, Schilfrohr- und Mariskensänger), westliches Bodenseegebiet, Südwestdeutschland (Sumpf-, Teich-, Drosselrohrsänger) und Camargue, Südfrankreich (Drossel-, Teichrohr- und Mariskensänger). Die Lage der einzelnen Untersuchungspunkte, die Artenkombinationen und die Vegetationszusammensetzung sind in Tab. 1 zusammengestellt.

In allen Gebieten fanden sich größere Flächen naturnaher, mehr oder weniger ungestörter Vegetation nur in Schutzgebieten (Naturschutz-, Landschaftsschutzgebiete, Nationalparks).

Als Untersuchungsflächen wählte ich in den einzelnen Gebieten Stellen mit der höchsten Rohrsängerdichte, einmal Optimalgebiete der einzelnen Arten, zum anderen Überschneidungsgebiete von mehreren Arten. An allen Untersuchungsstellen wurden Habitatmerkmale aller vorkommenden Rohrsängerarten gemessen. Die Dichte ermittelte ich nach der Zahl singender Männchen. Zu Beginn der Brutzeit stellte ich die Reviergrenzen nach Beobachtungen der Singwarten und nach der Reaktion auf Tonbandgesang fest und bestimmte das Revierzentrum. Daß wir uns später, während der Vegetationsmessungen, tatsächlich im Revierzentrum befanden, wurde häufig durch das Auffinden der Nester bestätigt. Die Reviere wurden mit farbigen Plastikbändern markiert, in offener Vegetation mit farbig gekennzeichneten Stöcken abgesteckt.

Aus der Überlegung, daß die voll entwickelte Vegetation etwa über das Nahrungsangebot an bestimmten Beutetieren oder als Neststandort als ultimate factor bei der Habitatwahl für Rohrsänger eine entscheidende Bedeutung haben könnte, wurde die Sommervegetation gemessen. Dadurch waren auch die verschiedenen Gebiete mit ihrer jahreszeitlich recht unterschiedlichen Vegetationsentwicklung vergleichbar. Ein Nachteil dieser Zeitwahl könnte darin liegen, daß sich zu Anfang der Brutperiode die Vegetationsstruktur der Lebensräume verschiedener Arten noch stärker unterscheidet als später im Jahr. Tatsächlich konnte WHITMORE (1979) zeigen, daß die zunächst deutlich verschiedenen Habitate von zwei

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tab. 1: Lage der Untersuchungsgebiete, Artenkombinationen und Habitate der untersuchten Rohrsänger. Dominante Arten fett. Pflanzengesellschaften nach ELLENBERG (1963), KOVÁCS (1962), LANG (1973), WEISSER (1970) und SZABÓ (1973—74). Abkürzungen der Arten s. S. 48. — Study sites, species combinations and habitats of the reed warblers investigated. For species abbreviations see p. 48.

Untersuchungsgebiet (Koordinaten)	Art(en)	Habitat
Camargue/Frankreich		
Capellière (43.32 N 4.39 E)	As, **Am**	landseitiger Teich, Phragmitetum mit *Typha, Schoenoplectus, Juncus maritimus, Iris, Ranunculus, Veronica*
Capellière, Etang de Vaccarès	**Aa, As,** Am	Transekt, Scirpo-Phragmitetum litoralis und potametosum, horstiges Phragmitetum, Phragmitetum mit *Solanum* und *Calystegia*
Tour du Valat (43.30 N 4.40 E) Esquineau	As, Am	*Phragmites-Typha*-Mischbestand
Bodensee/Bundesrepublik Deutschland		
Mindelsee (47.46 N 9.00 E)	**As, Ap**	Phragmitetum typicum, Caricetum pseudocyperi, Cladietum marisci, bzw. Valeriano-Filipenduletum
Reichenau (47.42 N 9.05 E)	**As, Aa**	Phragmitetum typicum, Phragmitetum phalaridetosum
Gundholzen (47.42 N 8.59 E)	**As, Aa**	Phragmitetum typicum, z. T. mit *Rorripa amphibia*
Neusiedler See/Österreich		
Mörbisch (47.45 N 16.40 E)	**Aa, As**	seeseitige und mittlere Schilfzone, Phragmitetum nudum, Scirpo-Phragmitetum utricularietosum
Donnerskirchen (47.53 N 16.40 E)	As, Ap, **Asch**	landseitige Schilfzone, artenreiche Mischvegetation mit *Glyceria, Iris,* in Ruderalgesellschaft übergehend *(Urtica),* Caricetum acutiformis-lipariae, Phragmiti-Salicetum cinereae, Scirpo-Phragmitetum magnocaricosum
Purbach (47.55 N 16.42 E)	As, **Am**	seewärts, Scirpo-Phragmitetum typhetosum
	As, Am, Asch, Ap	landseitig, artenreiche Mischvegetation mit *Carex, Bolboschoenus, Salix,* Scirpo-Phragmitetum magnocaricosum
Breitenbrunn (47.52 N 16.44 E)	As, **Aa**	seeseitig, Scirpo-Phragmitetum potametosum und phragmitosum,
	As, Am	mittlere Zone, Scirpo-Phragmitetum typhetosum
Neusiedl a. S. (47.57 N 16.51 E)	As, **Ap, Asch**	landseitig, artenreiche Mischvegetation, Phragmiti-Salicetum, Scirpo-Phragmitetum magnocaricosum, bis zu Kleinseggenried, (Caricetum davallianae) und Ruderalflur
Weiden (47.55 N 16.52 E)	**As**	mittlere Zone, Scirpo-Phragmitetum utricularietosum
	As, Am	mittlere Zone, Scirpo-Phragmitetum cladietosum (mit etwas *Typha, Bolboschoenus)*
Illmitz (47.46 N 16.48 E)	**Aa, As**	seeseitig, Scirpo-Phragmitetum utricularietosum
Hortobágy/Ungarn		
Nagyiván (47.29 N 20.56 E)	**Apa**	Bolboschoenetum maritimi continentale agrostidetosum (mit *Agropyron, Alopecurus, Beckmannia)*
	Apa, Asch	*Übergang mit Lythrum, Rumex, Butomus* zu
	Asch	Bolboschoenetum maritimi continentale schoenoplectetosum tabernaemontani (teilweise mit *Glyceria, Cirsium brachycephalum)*

nordamerikanischen grasbewohnenden Emberiziden mit fortschreitender Vegetationsentwicklung strukturell ähnlicher wurden. Mit einem solchen Effekt ist besonders beim Mariskensänger zu rechnen, der 1,5—2 Monate vor den anderen Arten zu brüten beginnt. Änderungen der Vegetationsstruktur könnten bewirken, daß sein Lebensraum später stärker den Habitaten von Teich- und — weniger deutlich — Sumpfrohrsänger gleicht (LEISLER, in Vorber.).

Vorarbeiten und einige Messungen führte ich 1976 durch, den Hauptteil der Freilandarbeit 1977. Die Revierkartierungen erfolgten von Anfang April (Mariskensänger) bis Anfang Juni (Sumpfrohrsänger), und die Vegetationsmessungen von der zweiten Hälfte Juni (Camargue) bis Anfang August (Bodensee).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Vom geschätzten Revierzentrum ausgehend wurden folgende Merkmale gemessen:

1. Die Wassertiefe maß ich während der Revierkartierungen an mehreren (mehr als 6) zufällig ausgewählten Stellen des Reviers.
2. Die horizontale Vegetationsdichte wurde nach der von MacArthur & MacArthur (1961) beschriebenen und von Cody (1978) modifizierten Methode bestimmt. Dabei wird vom Revierzentrum aus in gewählten Höhenintervallen die horizontale Entfernung bestimmt, bei der ein Brett von der Größe 30 x 30 cm von der Vegetation halb verdeckt ist (half covered board method). Die Höhenintervalle wählte ich je nachdem, wie homogen die Vegetation vertikal ausgebildet war mit 30, 40 oder 50 cm. In der von den Rohrsängern bewohnten dichten Vegetation waren für die Dichtemessungen mindestens zwei Personen nötig, wobei die eine von einer ausziehbaren Aluminiumleiter aus die Deckung des Brettes abschätzte, die andere das auf einer Meßstange verschiebbare Brett auf die entsprechende Entfernung brachte (Abb. 2). Kurze Entfernungen wurden mit dem Zollstock, größere mit dem Bandmaß gemessen. Die erste Messung wurde in Richtung Sonne ausgeführt. Die zweite Richtung bildete einen Winkel von 90° zur ersten, die dritte einen von 90° zur zweiten usw. War die Vegetation stark

Abb. 2: Demonstration der Messung der horizontalen Vegetationsdichte, zur besseren Übersicht etwas außerhalb der Vegetation. — Fig. 2: A demonstration of the method used for measuring horizontal vegetation density. Real measurements are normally made further inside the reeds.

heterogen („patchy"), wurden in den vier Richtungen der ersten Messung die Entfernungen zu den Reviergrenzen halbiert und an diesen Punkten die horizontale Vegetationsdichte in gleicher Weise gemessen. Die horizontalen Vegetationsdichten ergeben sich aus den reziproken Werten der in den einzelnen Höhenintervallen gemessenen Distanzen ($\frac{1}{m}$). Aus den für ein Revier gemittelten horizontalen Vegetationsdichten läßt sich ein Vegetationsprofil zeichnen (Abb. 3). Für jedes Revier wurde die Fläche des Vegetationsprofils und wurden dessen Teilflächen in Abschnitten von 0,5 m (über Wasser oder Boden) mit dem Planimeter bestimmt (Mittelwert aus 2 Messungen). Die errechneten Flächen stellen ein grobes Maß für die Vegetationsdichte in den einzelnen Strata dar.

3. Vegetationshöhe. In der Analyse verwendete ich eine mittlere Vegetationshöhe, die sich durch den Schnittpunkt der Profillinie mit der Höhenlinie ergibt (Abb. 3).
4. Anzahl aufragender Strukturen. Gemessen wurde die Anzahl aufragender starrer Strukturen in m^2-Proben. Als „starr" wurden Pflanzenstengel gewertet, die in 60—70 cm Höhe mit einer Federwaage in die Horizontale gezogen mehr als 10 g benötigten, um 45° aus der Senkrechten ausgelenkt zu werden. Die Probequadrate (mindestens 4 pro Revier) legte ich, je nach der Dichte der Vegetation und der Größe des Reviers, in den Richtungen der Dichtemessungen in 5, 10 und 20 Schritten vom Reviermittelpunkt (bzw. zueinander) fest.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Unberücksichtigt blieb die relative Lage der Reviere in der Verlandungszone und das Vorkommen von Gebüsch oder Bäumen im Revier (nur erfaßt durch die Messung der horizontalen Vegetationsdichte). Ein bedeutsames Habitatmerkmal könnte auch die Heterogenität der Vegetation („patchiness") sein, die von mir nicht erfaßt werden konnte. Auch in der Literatur fand ich keinen Hinweis auf eine geeignete Meßmethode. Die Zahl der in den einzelnen Gebieten untersuchten Reviere ist in Tab. 2 zusammengestellt.

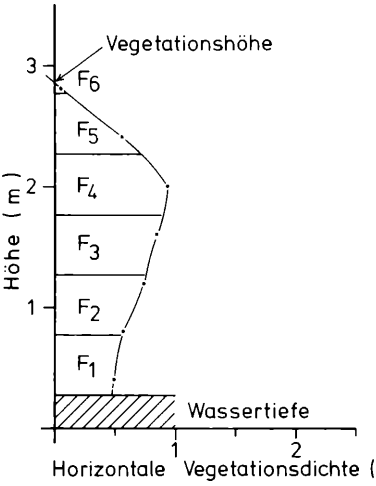

Abb. 3: Konstruktion eines Vegetationsprofiles aus den Werten der horizontalen Vegetationsdichte über die Höhe (Punkte). Die sich ergebende Vegetationshöhe, die Profilfläche und die Flächen der Abschnitte in 0,5 m Höhenintervallen über Wasser/Boden wurden neben anderen Habitatmerkmalen in der Analyse verwendet. — Fig. 3: Construction of a vegetation profile using horizontal vegetation density measurements at different heights (dots). Water depth, vegetation height, vegetation profile and the different profile sections are used as habitat variables in the analyses.

Tab. 2 Anzahl der in den verschiedenen Gebieten untersuchten Rohrsängerreviere — Number of reed warbler territories investigated.

	Hortobágy	Neusiedler See	Bodensee	Camargue	
A. arundinaceus	—	20	17	6	43
A. scirpaceus	—	36	29	15	80
A. palustris	—	13	31	—	44
A melanopogon	—	20	—	13	33
A. schoenobaenus	14	27	—	—	41
A. paludicola	29	—	—	—	29

Auswertung:

Folgende 12 Habitatvariable wurden ausgewertet:

1. Wassertiefe
2. Zahl aufragender Strukturen,
3. Vegetationshöhe,
4. Profilfläche (F)
5.—12. Teilflächen F_1—F_8.

In den uni- und multivariaten Analysen verwendete ich das arithmetische Mittel der Messungen von Wassertiefe, horizontaler Vegetationsdichte und Zahl aufragender Strukturen. Um bei den multivariaten Analysen den Daten gleiches Gewicht zu verleihen, wurden sie standardisiert. Hierbei wurden von den Einzelwerten der Mittelwert des jeweiligen Merkmals abgezogen und der so erhaltene Wert durch die entsprechende Standardabweichung dividiert. Damit erhält man für jedes Merkmal den Mittelwert 0 und die Standardabweichung (und Varianz) 1 (z-Transformation).

Die Merkmale 4—12 wurden transformiert, d. h. logarithmiert. In die Hauptkomponentenanalyse gingen die Mittelwerte der Arten aus den einzelnen Gebieten ein, in die Diskriminanzanalyse die Einzelwerte aller 270 Reviere, bzw. die Einzelwerte der verglichenen Artenpaare.

O.O. LANDESMUSEUM BIBLIOTHEK

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Danksagung:
Ohne die Hilfe zahlreicher Mitarbeiter und Helfer wären die umfangreichen, oft sehr strapaziösen Freilanduntersuchungen in relativ kurzer Zeit nicht möglich gewesen. Die Herren R. BUCHWALD, Ch. BUSSMANN, M. KASPAREK, A. SPITZNAGEL, K. WÜSTENBERG und besonders W. DORNBERGER waren bei den Messungen behilflich. O. BADAN (Mariskensänger, Camargue), Dr. F. BÖCK (Mariskensänger, Neusiedler See) und Dr. C. CATCHPOLE (Sumpfrohrsänger, Bodensee) halfen bei der Revierkartierung der genannten Arten und kontrollierten die Reviere während meiner Abwesenheit. Herr Dr. G. KOVÁCS und Professor V. SZABO schafften gute Voraussetzungen für die Freilanduntersuchungen in Ungarn. Ihnen allen gilt mein Dank. Professor M. CODY und Dr. H. WINKLER danke ich für Diskussionsbeiträge, Herrn Dr. F. BAIRLEIN für einige statistische Beratungen. Herrn Dr. H. WINKLER bin ich für die Berechnung der multivariaten Analysen am Limnologischen Institut der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien, zu besonderem Dank verpflichtet. Frau Dr. F. DOWSETT-LEMAIRE verdanke ich Auskünfte über die Habitatansprüche von Teich- und Sumpfrohrsänger in Afrika. Herr Dr. C. CATCHPOLE war bei der Abfassung des Summary behilflich. Schließlich gilt mein Dank den Herren und Institutionen, die mir ein Arbeiten in den Schutzgebieten ermöglichten: Herrn E. COULET und Dr. Luc HOFFMANN, dem Ungarischen Nationalparkdirektorat Debrecen, der Burgenländischen Landesregierung und dem Regierungspräsidium Freiburg.

1.3. Ergebnisse

Die Abbildungen 4 und 5 zeigen die Profile des von den drei einfarbigen bzw. drei gestreiften Rohrsängerarten in den einzelnen Untersuchungsgebieten bewohnten Pflanzenwuchses. Es fällt auf, daß sich bei einigen Arten die Profile stark ähneln (z. B. bei den einfarbigen Rohrsängern und unter den gestreiften Rohrsängern besonders beim Schilfrohrsänger), obwohl die Vegetation in den einzelnen Gebieten ganz unterschiedlich zusammengesetzt sein kann (vergleiche z. B. Schilfrohrsänger Ungarn — Neusiedler See, siehe auch Tab. 1).

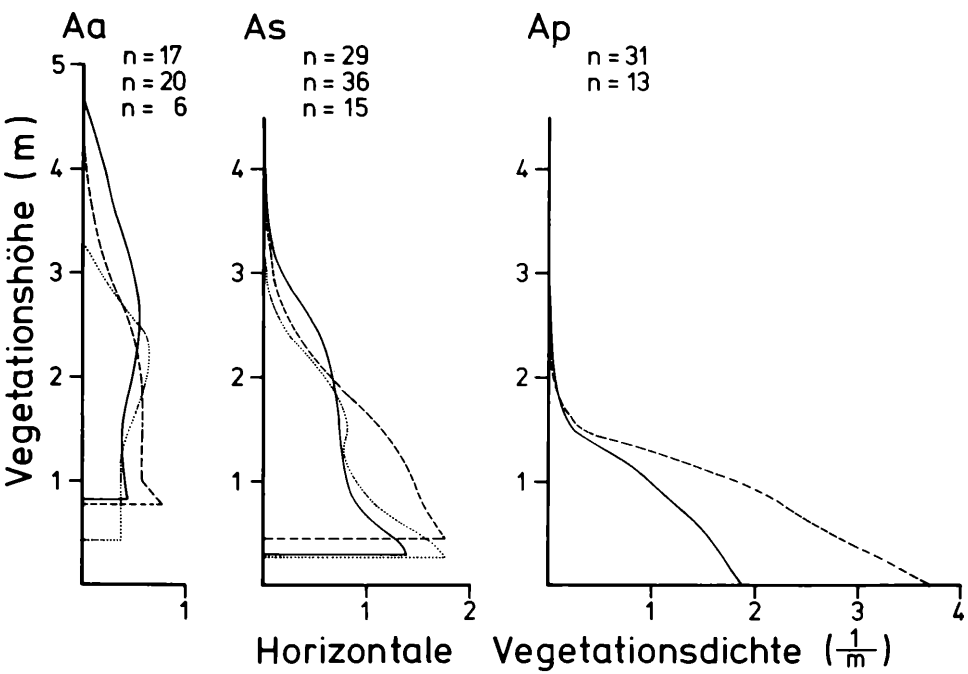

Abb. 4: Vegetationsprofile (Durchschnittswerte aus n Revieren) der 3 einfarbigen Rohrsänger (Drossel-Aa, As Teich- und Sumpfrohrsänger, Ap) aus verschiedenen Untersuchungsgebieten.
..... Camargue, ----- Neusiedler See, ——— Bodensee — Fig. 4: Vegetation profile means for the Great Reed (Aa), Reed (As) and Marsh Warbler (Ap) from different study sites.
Camargue, ----- Lake Neusiedl, ——— Lake Constance

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

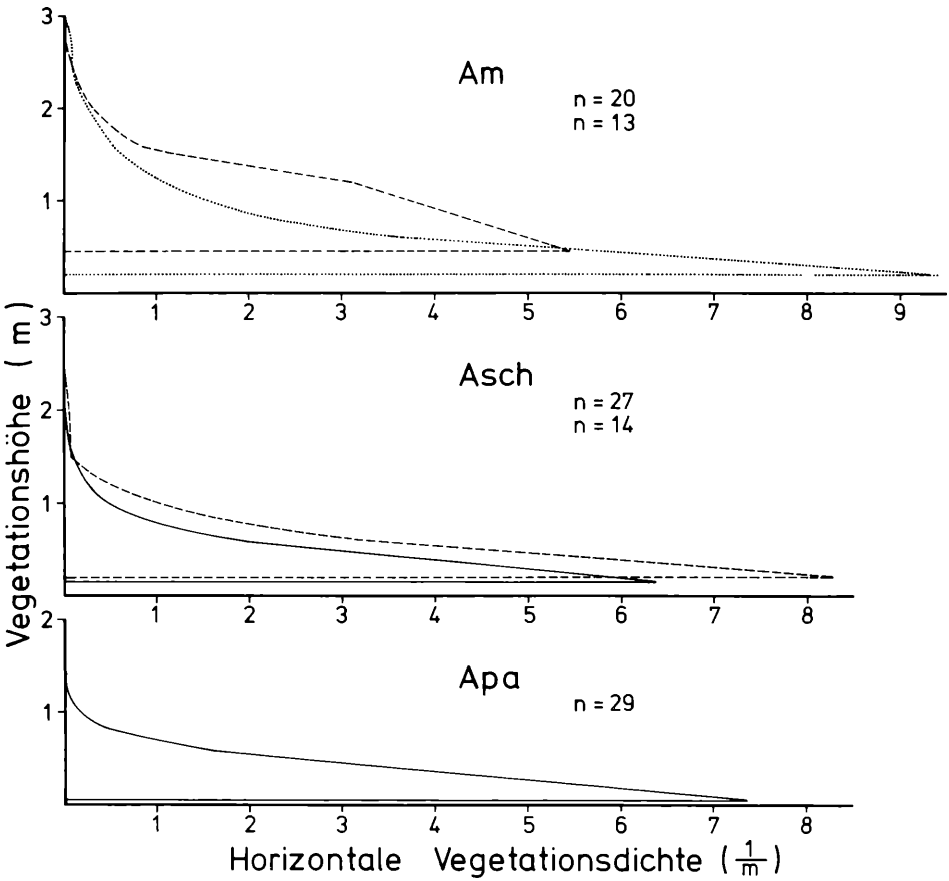

Abb. 5: Vegetationsprofile (Durchschnittswerte aus n Revieren) der 3 gestreiften Rohrsänger (Marisken-/Am, Schilf-/Asch und Seggenrohrsänger, Apa) aus verschiedenen Untersuchungsgebieten.
..... Camargue, ----- Neusiedler See ———— Hortobágy — Fig. 5: Vegetation profile means for the Moustached (Am), Sedge (Asch) and Aquatic Warbler (Apa) from different study sites. Camargue ----- Lake Neusiedl, ———— Hortobágy

In Grafik 6 sind die Habitatmerkmale Wassertiefe gegen Vegetationshöhe aufgetragen und die Mittelwerte der einzelnen Arten aus den verschiedenen Gebieten eingezeichnet. Der Seggenrohrsänger besiedelt die niedrigste, der Drosselrohrsänger, die höchste Vegetation, der Sumpfrohrsänger die trockenste, der Drosselrohrsänger die feuchteste Situation. Nach diesen beiden Merkmalen ergeben sich Berührungen bzw. Überlappungen zwischen Sumpf-/Schilfrohrsänger, Schilf-/Teichrohrsänger und Schilfrohr-/Mariskensänger. Sehr stark überschneiden sich Teichrohr- und Mariskensänger, weniger stark Teich- und Drosselrohrsänger. Nicht deutlich werden Kontakte zwischen Sumpf- und Teichrohrsänger und Schilf- und Seggenrohrsänger. Die Überlappungen, die sich in Abb. 6 abzeichnen, stimmen gut mit den ökologischen Beziehungen der sechs Arten überein, die ich in einer früheren Arbeit (1975) hauptsächlich nach Literaturangaben gefunden habe. Teich- und Drosselrohrsänger scheinen am Neusiedler See stärker getrennt zu sein als in der Camargue, wo durch geringere Wassertiefe und niedrigeres Schilf alle drei vorkommenden Arten enger zusammenliegen als am Neusiedler See. Aus Abb. 6 wird deutlich, daß beide Merkmale miteinander korreliert sind ($r = 0{,}77$). Um Beziehungen der einzelnen gemessenen Merkmale zueinander aufzudecken, wurde eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) durchgeführt. Abb. 7 zeigt die Anordnung der Arten nach den ersten zwei Hauptkomponenten. Die Hauptachsen lassen sich anhand der in

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

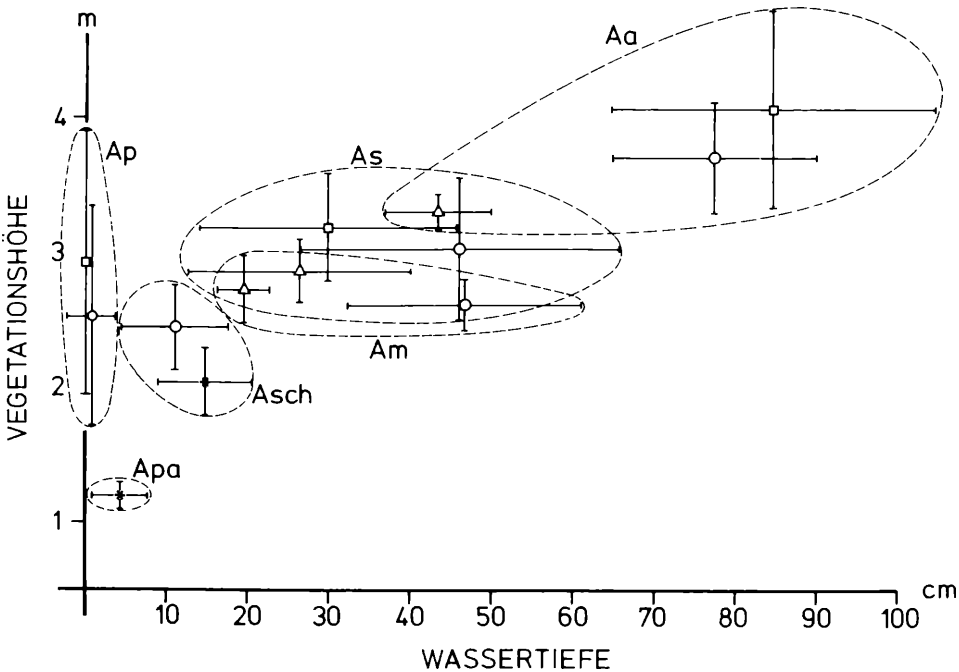

Abb. 6: Beziehung zwischen Wassertiefe und Vegetationshöhe in den Revieren der 6 Rohrsängerarten. Eingezeichnet Mittelwerte und Streuungen aus den verschiedenen Gebieten: * Hortobágy, ○ Neusiedler See, □ Bodensee, △ Camargue. Abkürzungen der Arten s. S. 48 — Fig. 6: The realtionship between water depth and vegetation height in 6 Acrocephalus Warbler species. Means and standard deviations shown are from different study sites. * Hortobágy, ○ Lake Neusiedl, □ Lake Constance, △ Camargue. For species abbreviations see page 48.

Tab. 3 aufgeführten Korrelationen folgendermaßen interpretieren: Komponente I bedeutet abnehmende Vegetationsfläche in den oberen Schichten, besonders über 1,5 m, abnehmende Vegetationshöhe, abnehmende Wassertiefe, abnehmende Zahl aufragender Strukturen, zunehmende Profilfläche und zunehmende Vegetationsflächen in den zwei untersten Schichten, d. h. zunehmender Unterwuchs. Komponente I spiegelt einen Habitatgradienten, bzw. einen Transekt vom offenen Wasser zum Land wider. Demnach sind Drossel- bzw. Seggenrohrsänger Endpunkte dieses Gradienten. Komponente II spannt die Arten noch weit auf. Sie bedeutet abnehmende Vegetationsfläche in 1,5 m Höhe und abnehmende Zahl aufragender Strukturen. Komponente II kann nicht als „natürliches" Komplexmerkmal verstanden werden. Hohe Werte in Komponente II haben nämlich einerseits die beiden „landseitigen" Arten, Seggen- und Schilfrohrsänger, die Pflanzenwuchs bewohnen, der insgesamt nur wenig höher als 1,5 m wird, andererseits der Drosselrohrsänger, bei dem sich in der entsprechenden Höhe nur wenig Pflanzenmasse befindet (Bereich der nackten Halme). Allen drei Arten ist das Vorkommen nur weniger aufragender Halme in ihren Revieren gemein. Einen besonders niedrigen Wert in Komponente II (große Dichte im entsprechenden Stratum und viele aufragende Strukturen) besitzt der Mariskensänger. Die ökologische Stellung der einzelnen Arten könnte man etwa folgendermaßen beschreiben: Der Seggenrohrsänger bewohnt die niedrigsten, trockensten Pflanzengesellschaften am weitesten landwärts mit der geringsten Zahl aufragender Halme. Es folgt der Schilfrohrsänger in höherer Vegetation mit mehr Halmen in feuchterer Situation. Sumpfrohr- und Mariskensänger nehmen auf Komponente I vergleichbare Positionen ein, trennen sich aber deutlich nach Komponente II, wobei der Mariskensänger dichtere Bestände mit mehr Pflanzenvolumen in 1,5 m Höhe besiedelt. Verglichen mit dem Sumpf- befindet sich der Teichrohrsänger längs des Habitatgradienten deutlich weiter seewärts, während beide Arten sich in Komponente II gleichen. Der Drosselrohrsänger nimmt die feuchtesten Stellen mit wenigen Halmen ein.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

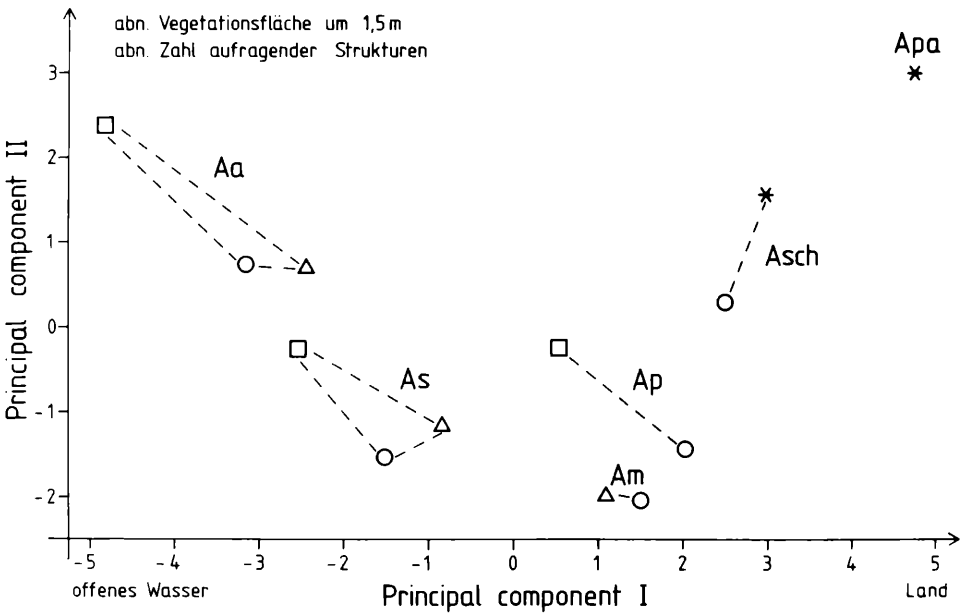

Abb. 7: Ordinierung der 6 Rohrsängerarten anhand einer Hauptkomponentenanalyse ihrer Habitatmerkmale. Hauptkomponente I läßt sich als Umweltgradient abnehmender Feuchtigkeit interpretieren. Die Interpretation von Hauptkomponente II ist angeschrieben. Korrelationskoeffizienten der 12 Habitatmerkmale mit den beiden ersten Hauptkomponenten s. Tab. 3. Eingezeichnet sind die Mittelwerte der 6 Arten aus den einzelnen Gebieten: * Hortobágy, ○ Neusiedler See, □ Bodensee, △ Camargue. Abkürzungen der Arten s. S. 48.— Fig. 7: Ordination of the 6 *Acrocephalus* Warbler species on the first two principal components. Principal component I is interpreted as a habitat gradient of decreasing moisture. Principal component II means decreasing vegetation density at about 1,5 m and decreasing number of emergent elements (see also Tab. 3). Means shown are from different study sites: * Hortobágy, ○ Lake Neusiedl, □ Lake Constance, △ Camargue. For species abbreviations see page 48.

Bei Drossel-, Teich- und Sumpfrohrsänger ist im Vergleich der Lage der Mittelwerte aus den verschiedenen Gebieten ein einheitlicher Trend insofern festzustellen, als die Mittel aller drei Arten vom Bodensee auf Achse I niedrigere Werte und auf Achse II höhere Werte aufweisen als die vom Neusiedler See. D. h., die Arten finden sich am Bodensee in feuchterer Situation und in lichterer Vegetation mit geringerem Pflanzenvolumen in 1,5 m als am Neusiedler See. Der Unterschied dürfte bei Drossel- und Teichrohrsänger hauptsächlich in dem Umstand begründet sein, daß am Neusiedler See der Schilfgürtel insgesamt dichter als am Bodensee ist (für den Neusiedler See gibt LÖFFLER, 1974, eine durchschnittliche Dichte von 65—90 Halmen pro m^2 an) und die Wassertiefe und das Gefälle der ausgedehnteren Verlandungszone geringer sind. Tatsächlich sind die von Drossel- bzw. Teichrohrsänger am Neusiedler See besiedelten Schilfzonen dichter als am Bodensee (Drosselrohrsänger, Neusiedler See $\bar{x}$ = 62,1 ± 19,8, Bodensee $\bar{x}$ = 34,8 ± 5,6 $p < 0{,}001$, t-Test; Teichrohrsänger Neusiedler See $\bar{x}$ = 91,5 ± 26,1, Bodensee $\bar{x}$ = 73,49 ± 34,1, $p < 0{,}02$, t-Test). Für den Sumpfrohrsänger läßt sich keine signifikante Abweichung in den Halmdichtewerten der beiden Untersuchungsgebiete finden (Neusiedler See $\bar{x}$ = 29,85 ± 10,2, Bodensee $\bar{x}$ = 31,1 ± 11,9 n. s., t-Test). Bei dieser Art scheint der beschriebene Unterschied hauptsächlich ein Effekt der qualitativ verschiedenen Vegetationszusammensetzung und der unterschiedlichen Vegetationshöhen in den beiden Gebieten zu sein. Trotz floristisch völlig anderer Vegetationszusammensetzung ist die Habitatstruktur des Mariskensängers in der Camargue und am Neusiedler See sehr ähnlich (die Gruppenmittel liegen eng beieinander).

Eine multiple Diskriminanzanalyse soll zeigen, nach welchen Habitatvariablen sich die untersuchten Arten am stärksten trennen. Tab. 4 gibt die Korrelationskoeffizienten und

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tab. 3 Korrelationen der 12 Habitatmerkmale mit den ersten beiden Hauptkomponenten — Correlations of the 12 habitat variables with the first two principal components.

Merkmal	Hauptkomponente (PC) I	II	
1 Wassertiefe	—0,80	0,15	
2 Zahl aufr. Strukturen	—0,62	—0,64	
3 Vegetationshöhe	—0,95	—0,13	
4 Profilfläche (F)	0,72	—0,49	
5 Teilfläche (F_1)	0,89	—0,30	
6 Teilfläche (F_2)	0,59	—0,73	
7 Teilfläche (F_3)	—0,58	—0,76	
8 Teilfläche (F_4)	—0,81	—0,50	
9 Teilfläche (F_5)	—0,90	—0,35	
10 Teilfläche (F_6)	—0,94	0,05	
11 Teilfläche (F_7)	—0,78	0,30	
12 Teilfläche (F_8)	—0,61	0,38	
			gesamt:
Prozent der erklärten Varianz	60,33	20,82	81,15

Tab. 4 Gewichte, Korrelationskoeffizienten der 12 Habitatmerkmale mit den ersten beiden Diskriminanzachsen und F-Werte — Weights, correlations between the 12 habitat variables and the first two discriminant axes and F values.

	Korrelationskoeffizienten		Gewichte		F-Wert
	I	II	I	II	(p für alle < 0,000)
1 Wassertiefe	—0,651	0,570	—0,013	0,017	86,92
2 Zahl aufr. Strukturen	—0,703	—0,141	—0,001	—0,005	53,18
3 Vegetationshöhe	—0,802	0,206	0,000	—0,004	50,07
4 Profilfläche	0,366	—0,571	0,731	0,634	34,27
5 F_1	0,639	—0,575	—0,234	—0,653	80,71
6 F_2	0,030	—0,815	0,025	—0,289	36,88
7 F_3	—0,847	—0,386	—0,211	—0,163	92,68
8 F_4	—0,969	—0,146	—0,602	—0,182	219,45
9 F_5	—0,764	0,250	0,019	0,102	45,49
10 F_6	—0,507	0,528	—0,014	0,106	29,15
11 F_7	—0,261	0,356	0,039	—0,002	9,46
12 F_8	—0,112	0,189	—0,026	0,077	3,66

Gewichte der zwölf Merkmale für die ersten beiden Diskriminanzachsen an und führt auch die F-Werte, d. i. die statistische Signifikanz der Merkmalsbeiträge zur Trennung für alle extrahierten Achsen, auf. Die Diskriminanzachse I liefert die bestmögliche Trennung der untersuchten Gruppen anhand der 12 Merkmale, die Diskriminanzachse II die nächstbeste. Im neuen Komplexmerkmal (der Diskriminanzachse I) reihen sich die ursprünglichen Merkmale nach abnehmender Trennschärfe folgendermaßen: Die höchsten negativen Korrelationen besitzen F_4 und F_3, das sind die Vegetationsflächen über 1,5 m bzw. 2 m, es folgen jeweils mit negativen Korrelationen Vegetationshöhe, F_5, Anzahl aufragender Strukturen, Wassertiefe und mit einer positiven Korrelation F_1, die unterste Vegetationsschicht. Das neue Trennmerkmal läßt sich beschreiben durch abnehmende Vegetationsflächen in den oberen Schichten, besonders über 1,5 m (d. h. vor allem Vorhandensein oder Fehlen von Schilf), abnehmende Vegetationshöhe, abnehmende Zahl aufragender Strukturen, abnehmende Wassertiefe und zunehmend dichtere unterste Vegetationsfläche, d. h. zunehmender Unterwuchs. Die Diskriminanzachse II trennt besonders nach F_2 und weniger gut nach F_1, den beiden untersten Vegetationsschichten, nach abnehmender Profilfläche (F) und zunehmender Wassertiefe.

Wie die Hauptkomponente I läßt sich die Diskriminanzachse I als Habitatgradient abnehmender Feuchtigkeit (vom offenen Wasser landwärts) verstehen. Aus Abb. 8 ist zu erkennen, daß die sechs Arten mit verschiedenen Schwerpunkten längs der Diskriminanz-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

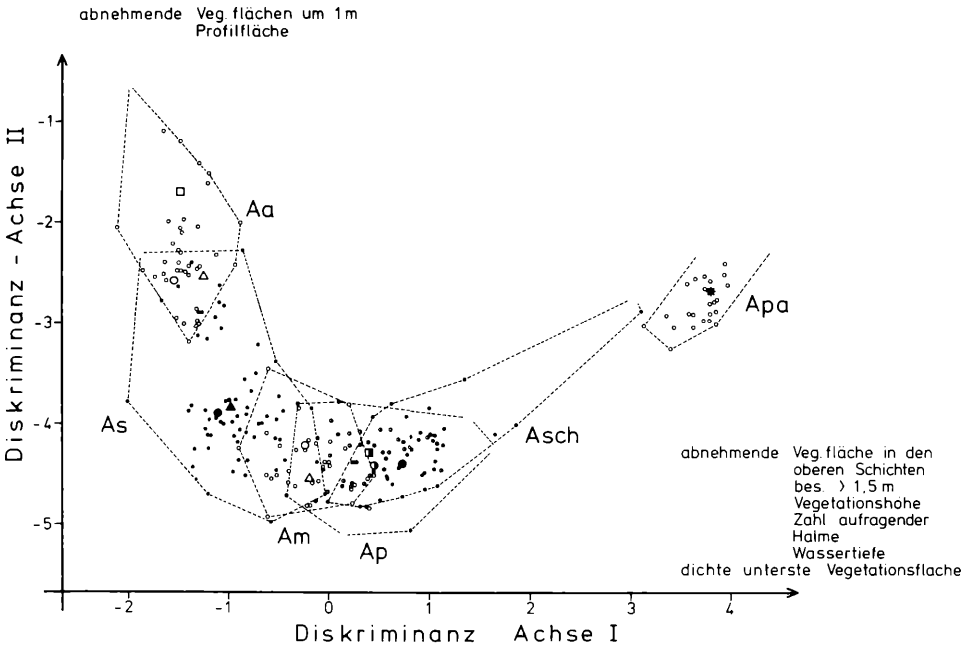

Abb. 8: Trennung der 6 Rohrsängerarten anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale. Die ökologische Interpretation der beiden ersten Diskriminanzachsen ist angeschrieben. Korrelationskoeffizienten der 12 Habitatmerkmale mit den beiden ersten Diskriminanzachsen s. Tab. 4. Große Symbole Gruppenmittel aus den einzelnen Gebieten: * Hortobágy, O Neusiedler See, □ Bodensee, △ Camargue. Apa — offene Symbole, Asch — gefüllte Symbole, Ap — halb gefüllte Symbole, Am — offene Symbole, As — gefüllte Symbole, Aa — offene Symbole. Abkürzungen der Arten s. S. 48. — Fig. 8: Separation of the 6 *Acrocephalus* Warbler species according to the first two discriminant axes. Axis I means decreasing vegetation density in upper layers, decreasing vegetation height, decreasing number of emergent elements, decreasing water depth and increasing ground cover. Axis II means decreasing vegetation density at about 1 m and decreasing vegetation profile area.
Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: * Hortobágy, O Lake Neusiedl, □ Lake Constance, △ Camargue. Aquatic Warbler (Apa) — open symbols, Sedge Warbler (Asch) — filled symbols, Marsh Warbler (Ap) — half filled symbols, Moustached Warbler (Am) — open symbols, Reed Warbler (As) — filled symbols, Great Reed Warbler (Aa) — open symbols.

achse I aufgereiht sind. Nach der ökologischen Interpretation der Diskriminanzachse I bedeutet das, daß die Arten durch eine unterschiedliche horizontale Habitatselektion in der Verlandungszonation recht präzise räumlich voneinander getrennt sind; manche Arten fast ohne (z. B. Schilf- und Seggenrohrsänger), manche mit stärkerer Überlappung (z. B. Drossel- und Teichrohrsänger). Aus einem Vergleich der Abb. 7 und 8 wird deutlich, daß Hauptkomponenten- und Diskriminanzanalyse ähnliche Gruppierungen der Arten ergeben.

Da die ökologische Beziehung einzelner Artenpaare von besonderem Interesse ist, wurden für die folgenden Artenkombinationen, bei denen Überlappungen oder Berührungen zu erwarten sind (LEISLER 1971) getrennte Diskriminanzanalysen gerechnet: Seggen-/Schilfrohrsänger, Schilf-/Teichrohrsänger, Sumpf-/Teichrohrsänger, Drossel-/Teichrohrsänger, Sumpfrohr-/Mariskensänger, Sumpf-/Schilfrohrsänger, Teichrohr-/Mariskensänger, Schilfrohr-/Mariskensänger, Drosselrohr-/Mariskensänger. Die Ergebnisse sind in den Abb. 9—17 und in Tab. 5 zusammengefaßt. Zu berücksichtigen ist, daß durch dieses rechnerische Verfahren vielfach eine Trennung von Artenpaaren erreicht werden kann, die in bestimmten Freilandsituationen in Kontakt miteinander sind oder sich etwas überlappen können.

Anhand der Korrelationskoeffizienten der Ausgangsvariablen mit der Diskriminanzachse I können die Merkmale bestimmt werden, die die einzelnen Artenpaare am stärksten

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

trennen (Tab. 5). Auf eine detaillierte Behandlung der Diskriminanzachse II wurde verzichtet, da sie in keinem Fall wesentlich zur zwischenartlichen Trennung beiträgt.

Tab. 5 Höchste Korrelationskoeffizienten der 12 Habitatmerkmale mit der ersten Diskriminanzachse für einzelne Artenpaare. Abkürzungen der Arten s. S.48 — Highest correlations between the 12 habitat variables and the first discriminant axis for single species pairs. For species abbreviations see p. 48.

	As–Ap	As–Asch	As–Am	As–Aa	Asch–Ap	Asch–Am	Asch–Apa	Am–Ap	Am–Aa
1 Wassertiefe	0,84	0,61		0,72	0,82	0,80		0,94	0,71
2 Zahl aufr. Strukturen	0,81	0,85		—0,67	—0,64	0,85	0,79	0,66	
3 Vegetationshöhe		0,72		0,79		0,61	0,96		0,88
4 Profilfläche			0,75	—0,60	0,66	0,64		0,70	—0,90
5 F_1 (0—0,5 m)		0,81	0,86	—0,80	0,84	0,70	0,64	0,71	—0,98
6 F_2 (0,5—1 m)			0,76	—0,81			0,86		—0,92
7 F_3 (1—1,5 m)		0,88		—0,75	—0,62		0,96		
8 F_4 (1,5—2 m)	0,85	0,90	—0,80				0,61		0,75
9 F_5 (2—2,5 m)		0,78	—0,63						0,79
10 F_6 (2,5—3 m)				0,66					0,89
11 F_7 (3—3,5 m)									
12 F_8 (3,5—4 m)									

Teich-/Sumpfrohrsänger (As—Ap) (Abb. 9, Tab. 5):

Die Vegetationsdichte um 2 m und die Wassertiefe trennen die beiden Arten am stärksten. Auch die Zahl aufragender Strukturen trennt gut. Alle drei Merkmale kennzeichnen den Teichrohrsänger als ausgeprägteren Schilf-, den Sumpfrohrsänger als ausgeprägteren Hochstaudenbewohner. Die beiden Arten stehen sich sowohl am Neusiedler See als auch am

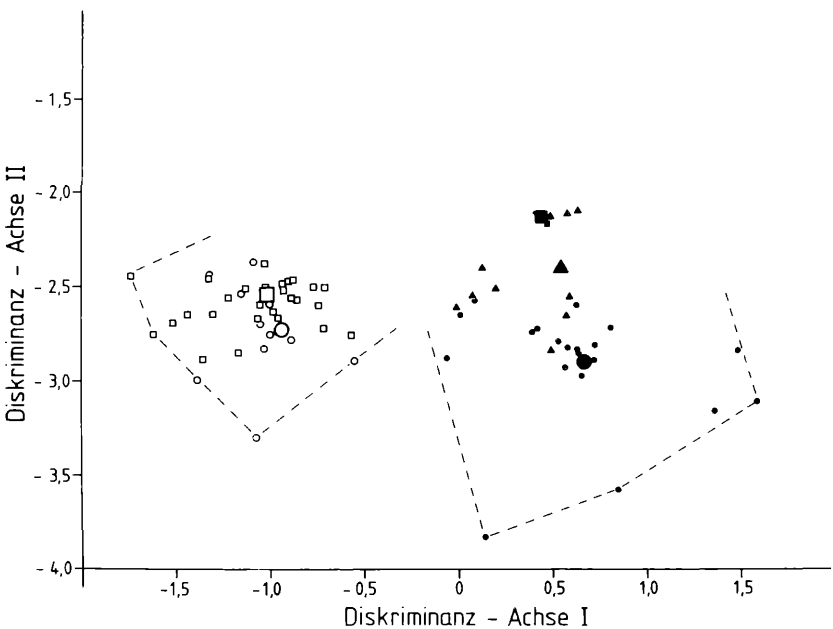

Abb. 9: Trennung von Sumpfrohrsänger (links, offene Symbole) und Teichrohrsänger (rechts, gefüllte Symbole) anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale (s. Tab. 5). Große Symbole Gruppenmittel. ○ Neusiedler See, □ Bodensee, △ Camargue. — Fig. 9: Separation of Marsh (left, open symbols) and Reed Warbler (right, filled symbols) as shown by discriminant function analysis of their 12 habitat variables (see Tab. 5). Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: ○ Lake Neusiedl, □ Lake Constance, △ Camargue.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Bodensee ökologisch nahe, wenn auch die Diskriminanzanalyse eine völlige Trennung erreicht. Die Diskriminanzachse II spaltet die Teichrohrsänger innerartlich weitgehend nach ihren Herkunftsgebieten auf (Neusiedler See — Camargue — Bodensee).

Teich-/Schilfrohrsänger (As — Asch) (Abb. 10, Tab. 5):

Die Merkmale 7 und 8, d. s. die Teilflächen 3 und 4 haben den größten Trennwert, d. h., entscheidend für die Trennung der beiden Arten ist das Vorhandensein bzw. Fehlen einer dichten Vegetationsschicht in 1—2 m Höhe. Abnehmend schwächer trennend wirken die Zahl aufragender Strukturen, die Vegetationsdichte in der untersten Schicht, die Vegetationshöhe und die Wassertiefe. Die Diskriminanzachse I trennt beide Arten ohne Überlappung. Schilfrohrsänger vom Neusiedler See stehen Teichrohrsängern aus demselben Gebiet näher als die Schilfrohrsänger aus Ungarn. Die Diskriminanzachse II grenzt wieder Teichrohrsänger aus den verschiedenen Untersuchungsgebieten weitgehend ab.

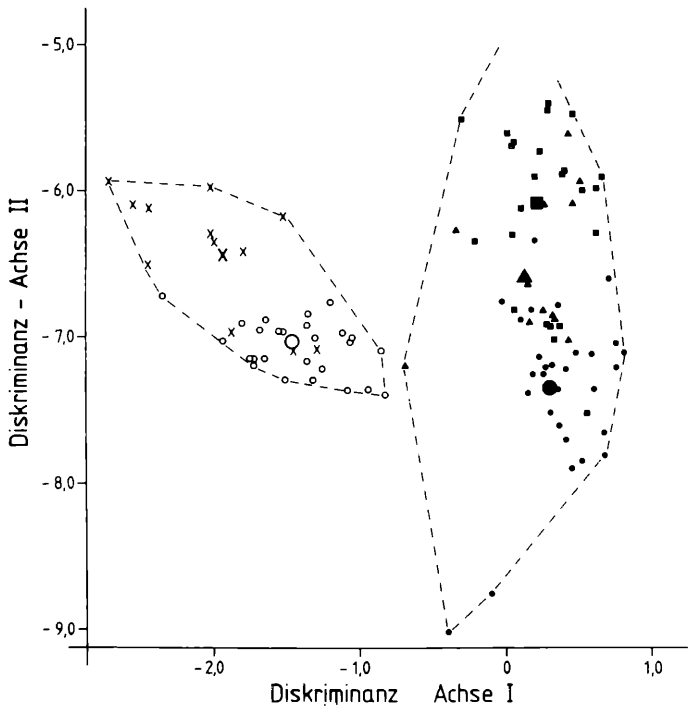

Abb. 10: Trennung von Schilfrohrsänger (links, offene Symbole) und Teichrohrsänger (rechts, gefüllte Symbole) anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale (s. Tab. 5). Große Symbole Gruppenmittel. * Hortobágy, ○ Neusiedler See, □ Bodensee, △ Camargue. — Fig. 10: Separation of Sedge (left, open symbols) and Reed Warbler (right, filled symbols) as shown by discriminant function analysis of their 12 habitat variables (see Tab. 5). Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: * Hortobágy, ○ Lake Neusiedl, □ Lake Constance, △ Camargue.

Teichrohr-/Mariskensänger (As — Am) (Abb. 11, Tab. 5):

Die Dichte der beiden untersten Schichten über Wasser/Boden und die Vegetationsschicht in etwa 2 m Höhe sowie die Profilfläche (die Gesamtpflanzenmasse) trennen die beiden Arten am deutlichsten. Trotz der Diskriminanzanalyse überlappen sich beide Arten. Überschneidungen von Teichrohr- und Mariskensängern sind sowohl für die Camargue als auch für den Neusiedler See festzustellen. Teichrohrsänger vom Bodensee sind ökologisch am weitesten von den Mariskensängern entfernt.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

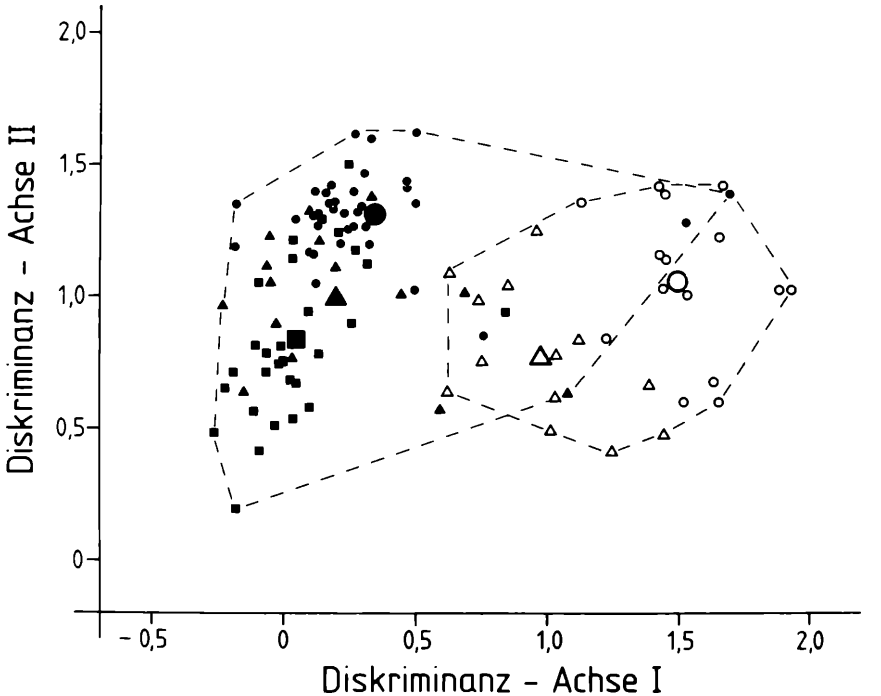

Abb. 11: Trennung von Teichrohrsänger (links, gefüllte Symbole) und Mariskensänger (rechts, offene Symbole) anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale (s. Tab. 5). Große Symbole Gruppenmittel. O Neusiedler See, □ Bodensee, △ Camargue. — Fig. 11: Separation of Reed (left, filled symbols) and Moustached Warbler (right, open symbols) as shown by discriminant function analysis of their 12 habitat variables (see Tab. 5). Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: O Lake Neusiedl, □ Lake Constance, △ Camargue.

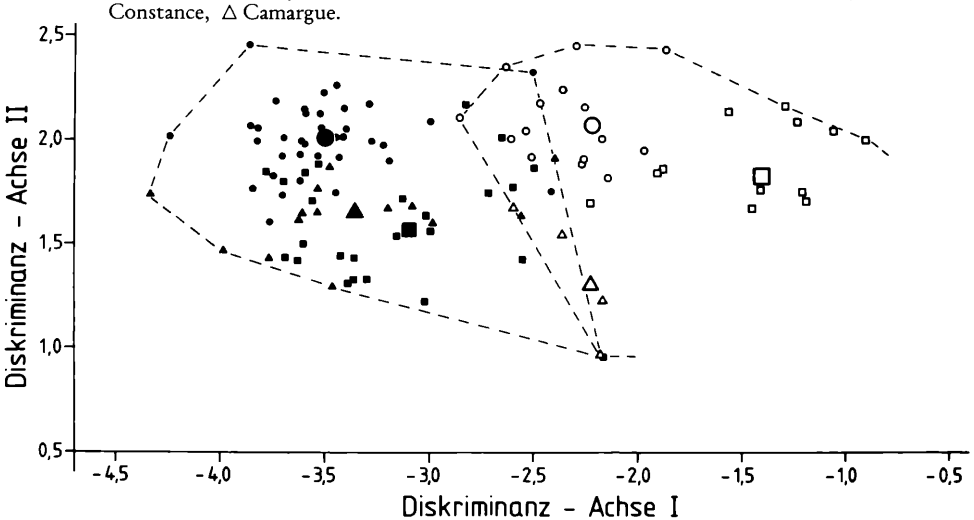

Abb. 12: Trennung von Teichrohrsänger (links, gefüllte Symbole) und Drosselrohrsänger (rechts, offene Symbole) anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale (s. Tab. 5). Große Symbole Gruppenmittel. O Neusiedler See, □ Bodensee, △ Camargue. — Fig. 12: Separation of Reed (left, filled symbols) and Great Reed Warbler (right, open symbols) as shown by discriminant function analysis of their 12 habitat variables (see Tab. 5). Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: O Lake Neusiedl, □ Lake Constance, △ Camargue.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Teich-/Drosselrohrsänger (As — Aa) (Abb. 12, Tab. 5):

Die Dichte der drei untersten (besonders der ersten beiden) Vegetationsschichten wirkt bei diesem Artenpaar am stärksten trennend. Etwa gleich gut trennt die Vegetationshöhe, schwächer die Wassertiefe und die Zahl aufragender Strukturen. Nach Abb. 12 ergibt sich eine deutliche Überlappung von Teich- und Drosselrohrsängern, wobei sich Vögel vom Neusiedler See und der Camargue stärker überschneiden als Vögel vom Bodensee.

Schilf-/Sumpfrohrsänger (Asch — Ap) (Abb. 13, Tab. 5):

Das Merkmal 5, also die Ausbildung der untersten Vegetationsschicht bzw. des Unterwuchses, hat neben der Wassertiefe die größte Bedeutung in der Diskriminanzanalyse. Abb. 13 veranschaulicht die Aufteilung der beiden Arten, wobei deren Überschneidung am Neusiedler See deutlich wird. Schilfrohrsänger aus Ungarn und Sumpfrohrsänger vom Bodensee sind stärker voneinander getrennt als Vögel der beiden Arten am Neusiedler See.

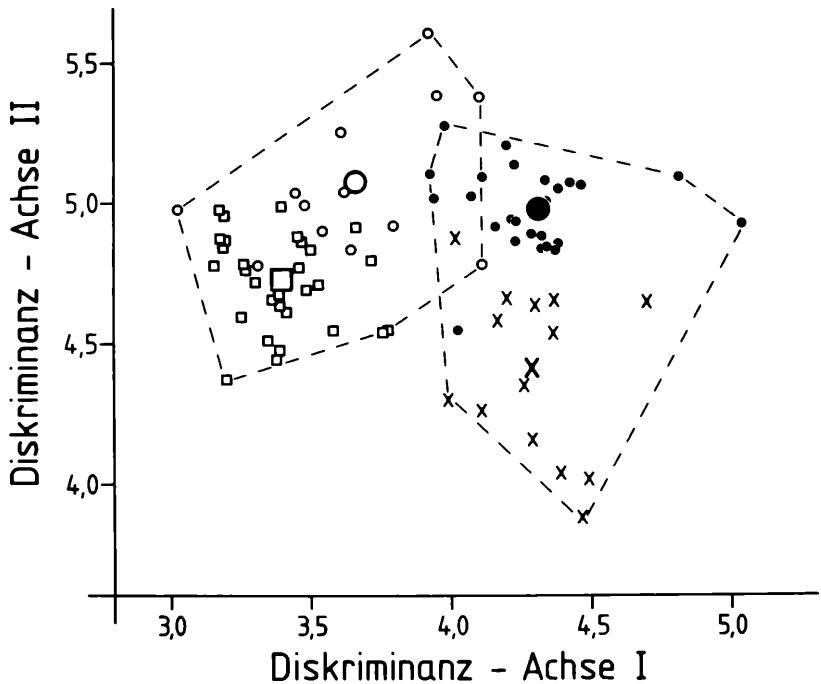

Abb. 13: Trennung von Sumpfrohrsänger (links, offene Symbole) und Schilfrohrsänger (rechts, gefüllte Symbole) anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale (s. Tab. 5). Große Symbole Gruppenmittel. * Hortobágy, O Neusiedler See, □ Bodensee.— Fig. 13: Separation of Marsh (left, open symbols) and Sedge Warbler (right, filled symbols) as shown by discriminant function analysis of their 12 habitat variables (see Tab. 5). Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: * Hortobágy, O Lake Neusiedl, □ Lake Constance.

Schilfrohr-/Mariskensänger (Asch — Am) (Abb. 14, Tab. 5):

Schilfrohr- und Mariskensänger unterscheiden sich in abnehmender Trennschärfe nach der Zahl aufragender Strukturen, Wassertiefe, Dichte der untersten Schicht, Profilfläche und der Vegetationshöhe. Abb. 14 demonstriert, daß nach einer Diskriminanzanalyse Überlappungen nur zwischen Mariskensängern aus der Camargue und Schilfrohrsängern vom Neusiedler See bestehen bleiben. Vögel der beiden Arten vom Neusiedler See berühren einander fast und stehen sich näher als Mariskensänger vom Neusiedler See und Schilfrohrsänger aus Ungarn. Innerartlich teilt die Diskriminanzachse II die Mariskensänger nach ihrer Herkunft gut auf, die Schilfrohrsänger weniger gut.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

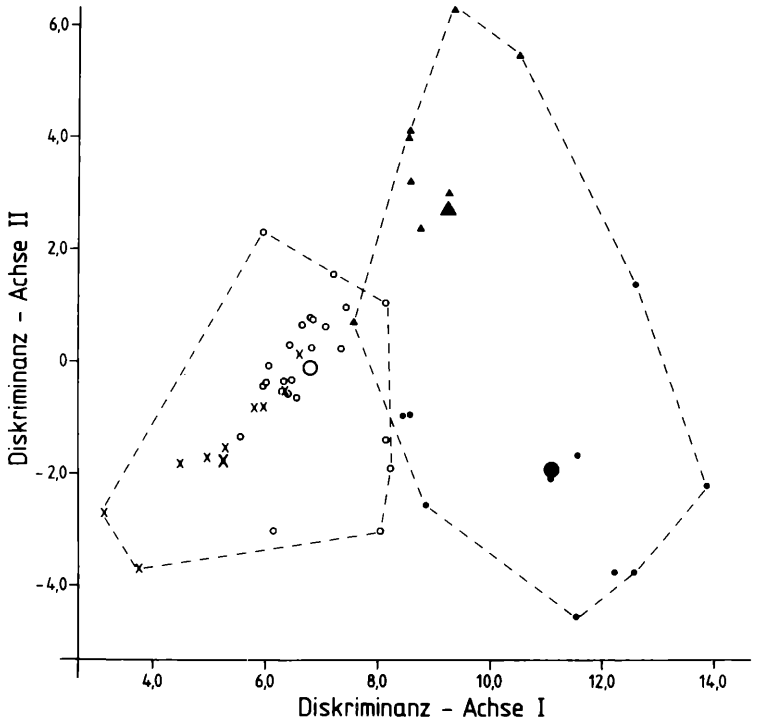

Abb. 14: Trennung von Schilfrohrsänger (links, offene Symbole) und Mariskensänger (rechts, gefüllte Symbole) anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale (s. Tab. 5). Große Symbole Gruppenmittel. * Hortobágy, ○ Neusiedler See, △ Camargue. — Fig. 14: Separation of Sedge (left, open symbols) and Moustached Warbler (right, filled symbols) as shown by discriminant function analysis of their 12 habitat variables (see Tab. 5). Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: * Hortobágy, ○ Lake Neusiedl, △ Camargue.

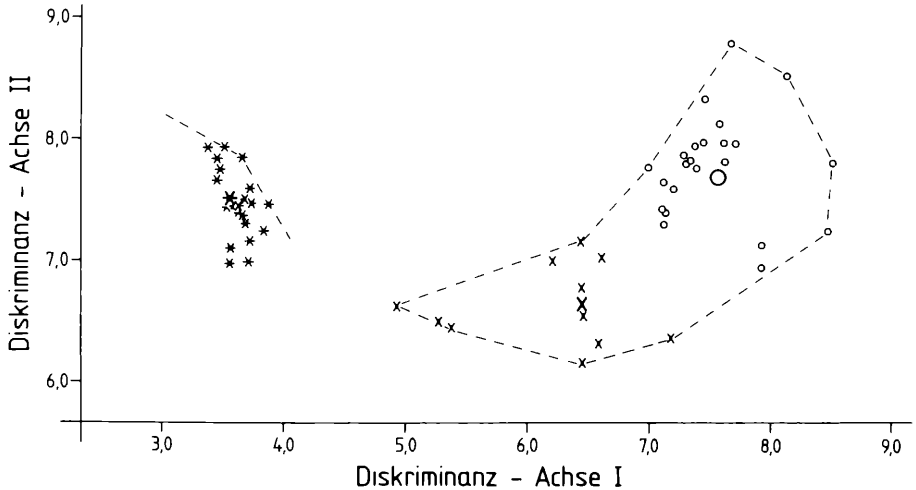

Abb. 15: Trennung von Seggenrohrsänger (links, Sterne) und Schilfrohrsänger (rechts, offene Symbole) anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale (s. Tab. 5). Große Symbole Gruppenmittel. * Hortobágy, ○ Neusiedler See. — Fig. 15: Separation of Aquatic (left, asterisks) and Sedge Warbler (right, open symbols) as shown by discriminant function analysis of their 12 habitat variables (see Tab. 5). Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: * Hortobágy, ○ Lake Neusiedl.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Schilf-/Seggenrohrsänger (Asch — Apa) (Abb. 15, Tab. 5):

Die Vegetationsdichte in etwa 1,5 m Höhe (Merkmal 7, F_3) und die Vegetationshöhe haben die größte Trennschärfe. Weitere gute Trennmerkmale sind die Vegetationsschicht zwischen 0,5 und 1 m und die Zahl aufragender Strukturen. Wie Abb. 15 verdeutlicht, sind Seggen- und Schilfrohrsänger längs der Diskriminanzachse I sehr gut voneinander separiert. Schilfrohrsänger aus Ungarn (in Sympatrie mit dem Seggenrohrsänger) stehen der möglichen Konkurrenzart näher als die Schilfrohrsänger vom Neusiedler See (in Allopatrie).

Marisken-/Sumpfrohrsänger (Am — Ap) (Abb. 16, Tab. 5):

Mit Abstand ist die Wassertiefe dasjenige Merkmal, das die beiden Arten am stärksten trennt. Die Wahrscheinlichkeit eines tatsächlichen Kontaktes zwischen Sumpfrohrsänger und Mariskensänger ist daher sehr gering. Die Profilfläche, die Vegetationsdichte der untersten Schicht und die Zahl aufragender Strukturen haben geringere Trennwirkung. Abb. 16 macht klar, daß beide Arten ohne Überlappung auf der Diskriminanzachse I aufgereiht sind. Sumpfrohrsänger und Mariskensänger sind am Neusiedler See deutlich voneinander getrennt, während sich Neusiedler Sumpfrohrsänger und Mariskensänger aus der Camargue ökologisch recht nahe stehen. Die Diskriminanzachse II differenziert die Mariskensänger nach ihren Herkunftsgebieten, dagegen sind die Sumpfrohrsänger dicht gruppiert.

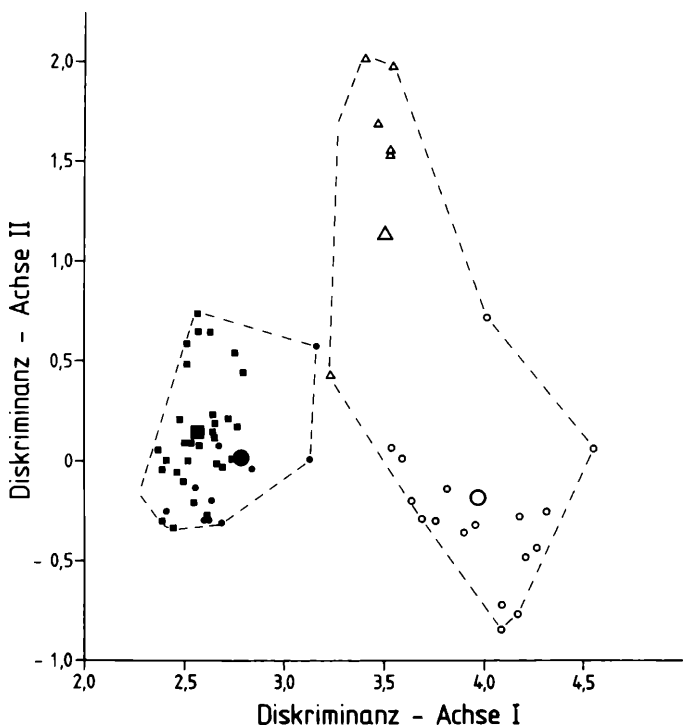

Abb. 16: Trennung von Sumpfrohrsänger (links, gefüllte Symbole) und Mariskensänger (rechts, offene Symbole) anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale (s. Tab. 5). Große Symbole Gruppenmittel. ○ Neusiedler See, □ Bodensee, △ Camargue. — Fig. 16: Separation of Marsh (left, filled symbols) and Moustached Warbler (right, open symbols) as shown by discriminant function analysis of their 12 habitat variables (see Tab. 5). Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: ○ Lake Neusiedl, □ Lake Constance, △ Camargue.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Mariskен-/Drosselrohrsänger (Am — Aa) (Abb. 17, Tab. 5):

Die beiden Arten sind sehr deutlich durch die Dichte der beiden untersten Vegetationsschichten voneinander unterschieden. Auch die Profilfläche, die Vegetationshöhe und die Wassertiefe tragen zu einer deutlichen Trennung bei, die in Abb. 17 dargestellt ist.

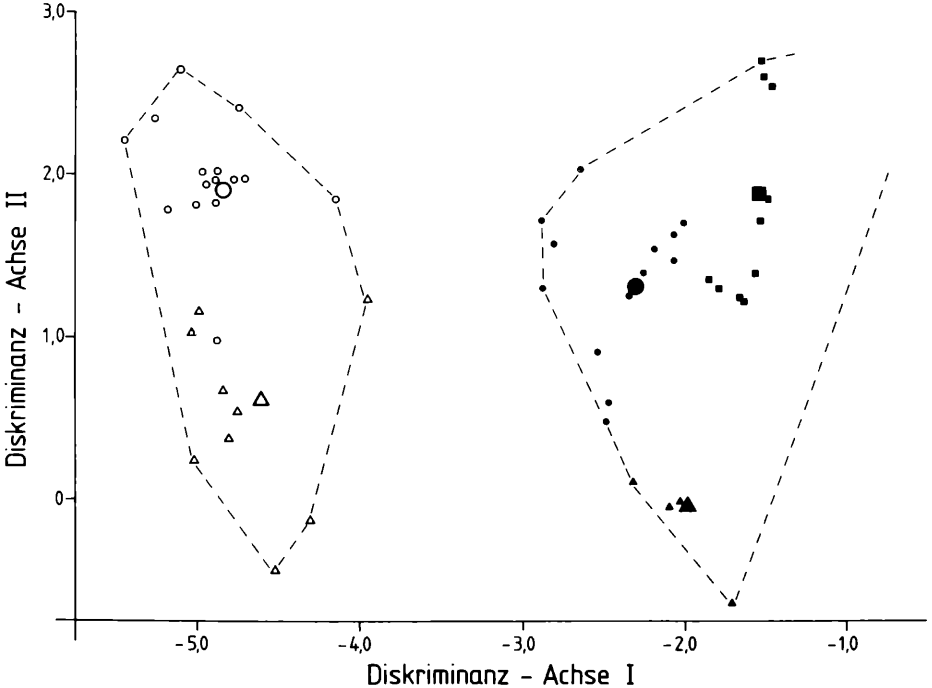

Abb. 17: Trennung von Mariskensänger (links, offene Symbole) und Drosselrohrsänger (rechts, gefüllte Symbole) anhand einer Diskriminanzanalyse ihrer Habitatmerkmale (s. Tab. 5). Große Symbole Gruppenmittel. ○ Neusiedler See, □ Bodensee, △ Camargue. — Fig. 17: Separation of Moustached (left, open symbols) and Great Reed Warbler (right, filled symbols) as shown by discriminant function analysis of their 12 habitat variables (see Tab. 5). Large symbols represent centroids from different study areas and smaller ones individual territories: ○ Lake Neusiedl, □ Lake Constance, △ Camargue.

1.4. Diskussion

MacArthur et al. (1962) haben gezeigt, daß zwischen der Diversität einer Vogelgemeinschaft und der Diversität der Pflanzenarten (z. B. Baumarten) ihres Lebensraumes keine Beziehung besteht (s. z. B. auch Cyr & Cyr 1979). Die Feststellung, daß eine Rohrsängerart in verschiedenen Gebieten Pflanzenwuchs bewohnt, der unterschiedlich zusammengesetzt sein kann, aber sich in den Vegetationsprofilen ähnelt, kommt daher nicht überraschend. Daß ähnliche Vegetationsstrukturen unabhängig von der floristischen Zusammensetzung besiedelt werden, spricht für die starke Bedeutung der Vegetationsphysiognomie bei der Habitatwahl einer Art.

Ähnliche Präferenzunterschiede in der Habitatverteilung der Rohrsänger wie zur Brutzeit fand Bairlein (1980) in der Nachbrut- und Wegzugzeit in verschiedenen Untersuchungsgebieten Mitteleuropas. So sind unter den einfarbigen Rohrsängern in einem Rastplatzgebiet am westlichen Bodensee Drossel-, Teich- und Sumpfrohrsänger nach abnehmender Feuchtigkeit aufgereiht. Der Sumpf- und auch der Seggenrohrsänger sind dort die Arten, die am Zuge die am weitesten landwärts gelegenen Teile der Verlandungszone bevorzugen. Am Neusiedler See werden längs eines Profils durch den Schilfgürtel mehr Mariskensänger im seeseitigen Schilfteil, die Schilfrohrsänger überwiegend landseitig gefangen, was den unterschiedlichen

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Schwerpunkten der beiden Arten während der Brutzeit entspricht. Bemerkenswert ist auch, daß bei den Rohrsängern die Altvögel in ihrer Habitatwahl spezifischer sind als die diesjährigen Jungvögel (BAIRLEIN 1980).

In welchen allgemeinen Rahmen läßt sich der Befund einer präzisen horizontalen Habitatselektion bei *Acrocephalus* stellen, bzw. in welchen Lebensräumen wurde eine derartige Form der Nischentrennung gefunden? Nach KARR & ROTH (1971) ist die horizontale Habitatselektion von Vögeln in Reifestadien des tropischen Regenwaldes präziser als in seinen Sekundär- oder Sukzessionsstadien oder in Lebensräumen der gemäßigten Breiten (vermutlich wegen verschärfter Konkurrenz). Eine den Rohrsänger-Verhältnissen vergleichbar enge horizontale Habitatselektion ist für ähnlich einfach strukturierte Lebensräume beschrieben worden: aus den Tropen für gras- und savannenbewohnende *Cisticola*-Arten (RUWET 1964), aus den gemäßigten Breiten für graslandbewohnende Emberiziden (CODY 1968). So scheint besonders die geringe Vegetationshöhe und geringe vertikale Strukturierung des Lebensraumes für diese Form der Nischentrennung verantwortlich zu sein (Merkmal 1 der Adaptationszone der Rohrsänger, s. S. 46). Bei den mitteleuropäischen *Sylvia*-Arten, eine den Rohrsängern verwandte Grasmückengattung mit anderer Adaptationszone (Gebüsch — Wald) ist das zonale Nebeneinander nicht so ausgeprägt wie bei *Acrocephalus.* Eine Diskriminanzanalyse von Habitatmerkmalen von Grasmücken bringt eine viel stärkere Überlappung der einzelnen Arten zutage und macht klar, daß bestimmte Vegetation für alle fünf Arten besiedelbar ist (CODY 1978). Morphologische Entsprechungen, die mit der unterschiedlichen Form der Nischentrennung der beiden Gattungen in Zusammenhang stehen, habe ich in einer anderen Arbeit diskutiert (LEISLER 1980).

Wie gezeigt, können sich trotz der verschiedenen Habitatwahl der Rohrsänger in einer Verlandungszonation einzelne Artenpaare in unterschiedlichem Grad überlappen und zwischenartlich aktiv sein. Dieses seit längerem bekannte Verhalten (BROWN & DAVIES 1949, SPRINGER 1960) kann zu zwischenartlicher Territorialität führen, die in jüngster Zeit verstärkt untersucht wird (CATCHPOLE 1978, URSPRUNG 1980). Die interspezifische Rivalität von Rohrsängern soll Gegenstand einer späteren Übersicht sein und hier nur so weit diskutiert werden, als sie zum Verständnis des Phänomens der räumlichen Trennung sumpfbewohnender Sperlingsvögel beiträgt. Die bisherigen Ergebnisse an den Paaren Schilf-/Teichrohrsänger, Schilf-/Sumpfrohrsänger und Teich-/Sumpfrohrsänger lassen sich etwa so zusammenfassen, daß die im Brutgebiet zuerst ankommende Art jeweils auf die später ankommende — einen möglichen Konkurrenten — aggressiv reagiert, und zwar nur in Situationen, wo beide Arten nebeneinander vorkommen, und erst dann, wenn die später ankommende Art, deren Gesang im Klangattrappenversuch getestet wird, auch bereits im Gebiet eingetroffen ist (CATCHPOLE 1978, URSPRUNG 1980). SVENSSON (1978) konnte in einem eindrucksvollen Beispiel belegen, daß eine später ankommende Art mit überlappenden ökologischen Ansprüchen auf eine bereits etablierte unter Umständen gravierende Auswirkungen haben kann. Aus einem für Schilfrohrsänger suboptimalen Bereich wurden die bereits revierhaltenden Männchen durch die später ankommenden Teichrohrsänger völlig verdrängt, während sich Schilfrohrsänger im Optimalhabitat behaupteten.

Besonders aufschlußreich im Hinblick auf den Umfang von Interferenz (Begriffserklärung s. BERNDT & WINKEL 1977) und zwischenartliche Territorialität bei Rohrsängern könnten also Studien sein

(1) der Arten, die mit den meisten anderen Arten überlappen (das sind Teich- und Schilfrohrsänger), und
(2) der Artenpaare, die sich anhand einer Diskriminanz-Analyse ihrer Habitatmerkmale nicht völlig trennen ließen (Teichrohr-/Mariskensänger, Teich-/Drosselrohrsänger, Schilf-/Sumpfrohrsänger, Schilfrohr-/Mariskensänger).

Da sowohl eine präzise horizontale Habitatselektion als auch zwischenartliches Revierverhalten zu einer starken räumlichen Trennung führen, erhebt sich die Frage nach den Ursachen (ultimate factors), die in diese Richtung gewirkt haben könnten. Zwei naheliegende Erklärungsmöglichkeiten des Sachverhalts bieten sich an: Zum einen könnte es sich um einen Mechanismus zur Vermeidung von Nahrungskonkurrenz, zum anderen um einen zur Vermeidung von zu hoher Nestdichte handeln (vgl. z. B. DAVIES 1978). EDINGTON & EDINGTON (1972) glauben, die räumliche Trennung möglicher Konkurrenten in europäischen Wald-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

lebensräumen habe sich hauptsächlich unter dem Druck zur Aufteilung der Nahrungsbasis entwickelt. Die nahrungsökologische Situation der Rohrsänger muß in einer gesonderten Arbeit genau untersucht werden. Zu bedenken ist, daß produktive Lebensräume durchaus morphologisch wenig differenzierte Arten mit ähnlichen Ernährungsansprüchen beherbergen können (MACARTHUR 1972, BROWN & LIEBERMAN 1973). In einer nahrungsarmen Position scheint sich häufiger nur der Drosselrohrsänger zu befinden. HENRY (1979) findet für Teich-, Schilf- und Drosselrohrsänger hohe Überlappungswerte in der taxonomischen Zusammensetzung und in der Größe der Nahrungstiere. Dies läßt den Autor unter der Annahme eines großen Nahrungsreichtums und der Beobachtung, daß ein Großteil der Nahrung außerhalb der Reviere gesucht wird, mehr der zweiten Erklärungsmöglichkeit zuneigen. Die hohen Überlappungsindizes sind allerdings Folge seines methodischen Ansatzes (LEISLER, in Vorbereitung). Andere Untersucher haben in naturnahen Lebensräumen erhebliche nahrungsökologische Differenzierungen zwischen den Arten festgestellt (LEISLER 1971, BUSSMANN 1979, DYRCZ 1979).

In diesem Zusammenhang seien noch die neueren Arbeiten von PICMAN (1977a, b, 1980) erwähnt, der in nordamerikanischen Brackwasserröhrichten die inner- wie zwischenartliche Nestzerstörung und das Eieranstechen durch Langschnabel-Sumpfzaunkönige *(Cistothorus palustris)* untersucht. Dieses Interferenzverhalten, das verschiedene Mitbewohner des Zaunkönigs trifft, besonders den Rotschulterstärling *(Agelaius phoeniceus)* hat sich nach PICMANS Interpretation offenbar entwickelt, um durch Trennung der Nistplätze Wettbewerb (d. h. Nahrungskonkurrenz) zwischen beiden Arten zu verringern.

Gleichwohl unterstützen eine Reihe von Daten die zweite Deutung, daß Nesträuber als entscheidender Selektionsdruck in Richtung auf eine räumliche Trennung der Arten wirksam waren. Eine positive Beziehung zwischen Nestdichte und Verlustrate durch Raubfeinde ist in mehreren Arbeiten experimentell nachgewiesen worden (z. B. TINBERGEN et al. 1967, CROZE 1970, GÖRANSSON et al. 1975, ANDERSSON & WIKLUND 1978). Sie ist sowohl für Sumpflebensräume (z. B. HORN 1968, CATCHPOLE 1972[2]) wie für andere Lebensräume gültig (z. B. KREBS 1971, FRETWELL 1972, DUNN 1977, Diskussion s. GOTTFRIED 1978) und besonders für Arten bedeutsam, die ihren Nestbereich nicht verteidigen. Zudem sind aus der Literatur besonders hohe Verluste durch Nesträuber vor allem aus zwei Lebensräumen bekannt geworden:

(1) aus Ökotonen (Übergangsbereichen zwischen Pflanzengesellschaften, z. B. Wald — Wiese, GATES & GYSEL 1978) und
(2) aus den strukturell einfachen Sumpflebensräumen (WILLSON 1966, HOLM 1973, ORIANS 1973, ROBERTSON 1973, CATCHPOLE 1974).

In welchem Umfang der eine oder der andere der beiden gleichgerichteten Faktoren gewirkt haben mag, läßt sich schwer abschätzen. Zunächst muß der Hinweis auf die Problematik genügen.

Bei keinem der verglichenen Artenpaare mit überlappenden Ansprüchen ließ sich ein deutlicher Hinweis auf das in der Literatur oft zitierte Phänomen der ökologischen Kontrastbetonung finden (Definition und kritische Übersicht s. GRANT 1972, 1975, DUNHAM et al. 1979). Danach sollen sich konkurrierende Arten in Gebieten gemeinsamen Vorkommens stärker in ihrer Habitatwahl unterscheiden als in Allopatrie. Daß sich bei den Rohrsängern Artenpaare in Gebieten, in denen sie gemeinsam vorkommen, anhand der Diskriminanzanalyse meist schlechter trennen lassen als allopatrische Gruppen ist vermutlich in der Ähnlichkeit der für die Artenpaare besiedelbaren Vegetation eines Gebietes begründet, bzw. in den doch beträchtlichen ökologischen Unterschieden zwischen den einzelnen Untersuchungsgebieten.

Aus der Kenntnis der von den Rohrsängerarten besiedelten Vegetationsstruktur läßt sich beschränkt auf die Größe ihrer Reviere schließen. Obwohl die Reviergröße natürlich von einer Reihe von Faktoren abhängt (wie Siedlungsdichte, Nahrungsangebot und -verteilung, Zahl von Konkurrenten, Nutzungsweise etc.) wurde für mehrere Vogelarten innerartlich, wie zwischenartlich für Gruppen naher Verwandter in bestimmten Lebensräumen eine negative Beziehung zwischen Reviergröße und Vegetationsmerkmalen wie Dichte oder Höhe nachge-

[2]) DYRCZ (im Druck) führt dagegen konträre Ergebnisse an. Beim Drosselrohrsänger und weniger deutlich beim Teichrohrsänger stellte er in Gebieten mit hoher Brutdichte geringere Verlustraten durch Prädatoren fest als in dünner besiedelten.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

wiesen. CODY & WALTER (1976) und CODY (1978) stellten zwischenartlich für mediterrane *Sylvia*-Arten bzw. für eine Gruppe nordeuropäischer Sylviinen *(Sylvia, Phylloscopus, Hippolais)* eine negative Korrelation zwischen Reviergröße und Vegetationshöhe fest. Innerartlich fand WATSON (1964) beim Schottischen Moorschneehuhn *(Lagopus lagopus scoticus)* eine derartige Beziehung zwischen Reviergröße und Deckung, und ORIANS (1980) ermittelte bei zwei nordamerikanischen Stärlingen (Icteridae) einen ähnlichen Zusammenhang zwischen Produktivität des bewohnten Gewässers und Offenheit der Vegetation bzw. Reviergröße. Vergegenwärtigt man sich das Ergebnis der Diskriminanzanalyse der Habitatmerkmale der Rohrsänger (Abb. 8), wird deutlich, daß die beiden Arten Drossel- und Seggenrohrsänger auf der Diskriminanz-Achse II die höchsten Werte aufweisen, d. h. über nur wenig Pflanzenmasse in ihren Revieren verfügen. Diese Arten sollten die größten Reviere besitzen.

2. Habitattrennung im Winterquartier

Nach Literaturangaben versuche ich ein Bild der Habitatansprüche der sechs Arten zu zeichnen.

2.1. Ergebnis

Mariskensänger *(A. melanopogon):*

Die Winterverbreitung des Mariskensängers habe ich in einer früheren Arbeit (1973) zusammengestellt, in der sich auch die Abhängigkeit des Vorkommens von offenem Wasser abzeichnet. Der Rohrsänger überwintert im Mittelmeerbecken. Nur wenige Autoren machen genauere Angaben über die Habitatansprüche zu dieser Zeit. Nach REISER (1939) ist die Art im Winterquartier am Balkan in überschwemmten Röhrichten zu finden und hier streng an das Schneidegras *(Cladium)* gebunden, sowohl in Dalmatien als auch in Griechenland (REISER 1905). Auf Cypern werden regelmäßig im Winter Mariskensänger in Schilfröhrichten gefangen (z. B. Cyprus Orn. Soc. 1974). SCHENK (zitiert in LEISLER 1973) traf die Art in Südsardinien in Abwasserbecken mit *Phragmites-*, *Typha*-Beständen, *Atriplex*-Gebüsch und Ruderalflora überwinternd an. THÉVENOT & THOUY (1974) nennen als Winteraufenthalt einer marokkanischen Standpopulation, die offensichtlich durch Zuzügler verstärkt wird, dichte, überschwemmte *Typha*-Bestände. Ähnlich aber weniger detailliert äußert sich ZAHAVI (1957) über die Population, die in Israel am Huleh-See *Phragmites-Typha*-Mischbestände bewohnte. Nach diesen Angaben scheinen die Habitatansprüche jahreszeitlich nur wenig zu differieren.

Seggenrohrsänger *(A. paludicola):*

Der Seggenrohrsänger überwintert im tropischen Westafrika. Die wenigen Nachweise wurden an Stellen gemacht, die sehr an das Bruthabitat der Art erinnern. DUHART & DESCAMPS (1963) fingen ein Exemplar in Mali in einem Überschwemmungsgebiet des Niger mit *Leersia hexandra, Echinochloa stagnina* und *Oryza barthii.* JARRY & LARIGAUDERIE (1974) wiesen die Art in Senegal in etwa 40 cm hohem, leicht überschwemmten Graswuchs nach. Der neueste Senegal-Fund stammt aus einer dürftig überschwemmten Binsenwiese (ISENMANN 1979).

Schilfrohrsänger *(A. schoenobaenus):*

Der Schilfrohrsänger überwintert in Afrika südlich der Sahara von Senegal bis Äthiopien, nach Süden bis zum Kapland (ZINK 1973). Die besiedelten Lebensräume variieren in den einzelnen Gebieten stark, doch scheinen Schilfrohrsänger nach übereinstimmenden Beobachtungen mehrerer Autoren strenger an feuchte Stellen gebunden zu sein als Drossel-, Teich- und Sumpfrohrsänger. Derartige Aussagen machen LACK (zitiert in MOREAU 1972) und PEARSON (1972) für Uganda (im Gegensatz zu anderen *Acrocephalus*-Arten an Wasser gebunden, in Röhrichten über Wasser, dichtem Gebüsch, Papyrusbeständen), VERHEYEN (1953), RUWET (1964, 1965) und DE ROO & DEHEEGHER (1969) für Kongo (im Gegensatz zum Drosselrohrsänger strenger an nassere Habitate gebunden, aber öfter in niedrigerer, 0,5—3 m

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

hoher und dichterer Vegetation, *Carex, Cyperus, Phragmites, Typha,* am Wasser oder im Gewirr semiaquatischer Pflanzen). Ab Januar und während des Frühjahrsdurchzuges bevorzugt die Art stärker Grasbestände und sucht sogar Maisfelder in Seenähe auf (VERHEYEN 1953). In Rhodesien und Zambia bevorzugen Schilfrohrsänger Papyrus und üppigen Graswuchs (z. B. TREE 1966), im Sudan und Senegal Gebüsch am Rande von Reisfeldern (MOREAU 1972). Am Viktoriasee fand PEARSON (zitiert in MOREAU 1972) Schilfrohrsänger in höheren Büschen als Teichrohrsänger, während er im Elefantengras *(Pennisetum purpureum)* Schilf-, Teich- und Drosselrohrsänger zusammen antraf.

Teichrohrsänger *(A. scirpaceus):*

Ein genaues Bild der Winterverbreitung und der Habitatwahl in Afrika zeichnen DOWSETT & DOWSETT-LEMAIRE (im Druck, s. auch LEMAIRE 1977). Angaben über die Lebensräume variieren noch stärker als beim Schilfrohrsänger. Obwohl in sumpfiger Vegetation weit verbreitet, ist die Art in keiner Weise an diesen Vegetationstyp gebunden (MOREAU 1972). Am Viktoriasee findet PEARSON (1972) den Teichrohrsänger nicht an Wasser gebunden, doch traf er die Mehrzahl der Vögel nahe dem Seeufer zusammen mit Zimtrohrsängern *(A. baeticatus)* in dichtem belaubten Gebüsch. Auch der Erstnachweis in Südwestafrika erfolgte neben *A. baeticatus* (BECKER 1976/77 — ein Teichrohrsänger wurde in einem für die Art typischen Schilfbestand zusammen mit Zimt- und Drosselrohrsängern gefangen). MOREAU (1972) führt einen weiten Bereich von Habitaten auf, in denen die Art festgestellt wurde: hoher Graswuchs *(Hyparrhenia, Panicum, Pennisetum),* dichtes Gebüsch (zusammen mit Nachtigall vorkommend), Gartenhecken, Akazien nahe Wasser, *Euphorbia-Capparis*-Savanne (FOGDEN 1972) und selbst Getreidefelder. In Zambia meidet der Teichrohrsänger reine Schilfgebiete, die von *A. gracilirostris* besiedelt sind (DOWSETT-LEMAIRE, briefl.). Teich- und Sumpfrohrsänger stellen im Winter recht ähnliche Habitatansprüche, sind allerdings weitgehend allopatrisch verbreitet.

Sumpfrohrsänger *(A. palustris):*

Der Sumpfrohrsänger unternimmt nach seiner Ankunft in Afrika im August beachtliche Wanderungen nach Süden, bevor er — nicht vor November — in seinem eigentlichen Überwinterungsgebiet anlangt (PEARSON & BACKHURST 1976, DOWSETT & DOWSETT-LEMAIRE im Druck, BERTHOLD & LEISLER 1980). Dieses erstreckt sich von Südostkenya und Nordosttansania an südlich über die gesamte östliche Hälfte des Kontinents. DOWSETT & DOWSETT-LEMAIRE (im Druck) haben dazu eine Karte der Isepiptesen (Linien gleicher Ankunft) in Afrika zusammengestellt. Dieser Zug wird als eine Bewegung gedeutet, um die „moist thicket habitats — during the southern African rainy seasons" zu nutzen (PEARSON & BACKHURST 1976).

MOREAU (1972), LEMAIRE (1977) und DOWSETT & DOWSETT-LEMAIRE (im Druck) geben eine Übersicht über die Habitatansprüche im Winterquartier, die recht gut übereinstimmen. Danach bewohnen Sumpfrohrsänger vor allem üppigen Graswuchs und besonders Dickichte, unabhängig von der Feuchtigkeit des Standortes (dichtes Gebüsch z. B. QUICKELBERG 1971, *Solanum*-Dickichte etc.). BECKER & LÜTGENS (1976) beschreiben das Habitat der Art in Südwestafrika genauer, das im Grunde dem Lebensraum im Brutgebiet entspricht: Ufervegetation mit dichtem, an einigen Stellen aufgelockertem Buschwerk *(Acacia, Poinciana),* einzelnen höheren Bäumen *(Prosopis, Acacia)* und an den Rändern Hochstauden *(Nidorella, Tagetes, Conyza).* Abweichend wurde ein Exemplar von TREE (1971) mausernd in einem *Phragmites*-Bestand gefangen.

Drosselrohrsänger *(A. arundinaceus):*

Der Drosselrohrsänger besiedelt ein sehr breites Biotopspektrum, bevorzugt aber etwas stärkere und höhere Vegetation (2—4 m) von lockerer, offener Struktur als die anderen Arten (RUWET 1965). Aufgesucht werden ausschließlich Sumpfvegetation (Senegal), sowohl feuchte wie trockene Stellen (Togo), Maniokpflanzungen (Elfenbeinküste, Kongo), Ufervegetation wie belaubtes Gebüsch oder Cyperaceen wie Papyrus, *Typha, Sesbania* längs Flüssen oder Seen (Nigeria, Kenya, Kongo), hier auch in hohem *Panicum*-Gras auf trockenem Grund (VER-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

HEYEN 1953), Röhrichte und üppiger Graswuchs (Zambia) (überwiegend nach MOREAU 1972). Verglichen mit Teich- und Zimtrohrsänger bevorzugt der Drosselrohrsänger in Uganda stärker hohe Grasbestände (PEARSON 1972). BECKER (1976/77) fing Vögel in Südwestafrika in Schilfröhrichten. Auch TREE (1971) traf die Art in der östlichen Kapprovinz längs der Küste und in Ästuaren nur in Schilffeldern und nicht in benachbarten ausgedehnten Rohrkolben *(Typha)*-Beständen an.

2.2. Diskussion

Von den sechs Rohrsängerarten überwintern fünf südlich der Sahara und sind somit vom Mariskensänger geographisch getrennt. Die genaue Winterverbreitung in Afrika ist erst für wenige Arten befriedigend bekannt (z. B. Teich- und Sumpfrohrsänger, DOWSETT & DOWSETT-LEMAIRE, im Druck). Von den fünf Arten ist der Seggenrohrsänger wahrscheinlich auf Westafrika beschränkt, der Sumpfrohrsänger sicher auf Ostafrika. Drossel-, Teich- und Schilfrohrsänger sind weit verbreitete Arten, die auch häufig zusammen vorkommend angetroffen werden. Die präzise Habitattrennung der drei Arten, die RUWET (1964) in Katanga gefunden hat (Drosselrohrsänger in *Cyperus articularis* und *C. dives*, Teichrohrsänger in hohem Gras *Hyparrhenia, Panicum, Pennisetum*, Schilfrohrsänger in *Typha*) hat sicher nur lokal Gültigkeit.

Für eine fundierte Diskussion der ökologischen Verhältnisse und Sonderung der Arten und für eine Erörterung einer möglichen Konkurrenz zwischen Paläarkten und Afrikanern sind die vorliegenden Daten noch unzureichend. Eine Übersicht wird zudem dadurch erschwert, daß mehrere Arten für gewisse biologische Abläufe (wie Zugfettaufbau, Mauser) verschiedene geographische Gebiete aufsuchen (dies gilt z. T. auch innerartlich für Altersklassen, z. B. Drosselrohrsänger — PEARSON 1975, Sumpfrohrsänger — PEARSON & BACKHURST 1976) oder zunächst nördlich des Hauptüberwinterungsgebietes gelegene Zwischengebiete aufsuchen, wo sie bereits für längere Zeit stationär und territorial sein können (z. B. Drosselrohrsänger — DE ROO & DEHEEGHER 1969, Teich- und Schilfrohrsänger — PEARSON 1973, Sumpfrohrsänger — PEARSON & BACKHURST 1976). So können an einem Ort Arten in unterschiedlichen Funktionskreisen auftreten oder zeitlich vikariierend erscheinen.

Von den drei verbreiteten Arten scheint aber doch der Drosselrohrsänger durch das Vorkommen in höherer Vegetation von den anderen beiden etwas getrennt zu sein, die sich ihrerseits durch verschiedene Bindung an Feuchtigkeit schwerpunktmäßig etwas unterscheiden. Noch dürftiger sind unsere Kenntnisse der ökologischen Beziehungen zwischen den paläarktischen und den drei afrikanischen *Acrocephalus*-Arten *(A. baeticatus, A. gracilirostris, A. rufescens)*. Nach MOREAU (1972) sind überdies ökologische Kontakte möglich zwischen Drosselrohrsänger und *Melocichla orientalis* (in üppigem Graswuchs) und zwischen verschiedenen paläarktischen *Acrocephalus*-Arten und verschiedenen *Cisticola*-Arten *(C. erythrops, C. cantans, C. galactotes* — in feuchteren Grasländereien). Als mögliche Konkurrenten der afrikanischen Rohrsänger nennt BRITTON (1978) zusätzlich zu *C. galactotes* die beiden Papyrus-Endemiten *Cisticola carruthersi* und *Chloropeta gracilirostris* und zwei *Bradypterus*-Arten *(B. carpalis, B. baboecala)*. Allerdings ist in der afrikanischen Gilde röhrichtbewohnender Sylviinen eine größenmäßige Differenzierung deutlich (BRITTON 1978).

Wenigstens für den Papyrus-Lebensraum kommt BRITTON (1974) zu dem Ergebnis, daß bedingt durch die Artenarmut der afrikanischen Vogelgemeinschaft dieses Röhrichts Paläarkten zwar 30% der Artzusammensetzung bilden können, aber wegen ihrer geringen Häufigkeit nur 4% der Vogelbiomasse bzw. der Individuen stellen.

3. Zusammenfassung

Die Adaptationszone der Rohrsänger wird ökologisch charakterisiert. Röhrichte sind erdgeschichtlich alte Lebensräume. Merkmale von Verlandungszonen sind (1) geringe Vegetationshöhe und vertikale Strukturierung, (2) Summierung vieler gleicher Strukturen, (3) hohe Produktivität, (4) hohe Beständigkeit einzelner Pflanzengürtel, (5) Inselbiotope.

Im ersten Teil einer Übersicht der ökologischen Einnischung der 6 mitteleuropäischen Arten behandle ich ihre Habitattrennung. Dazu wurden in 4 Untersuchungsgebieten mit verschiedenen Rohrsänger-Artenkombinationen (Ost-Ungarn, Neusiedler See, Bodensee, Camargue) in 270 Revieren folgende Habitatmerkmale gemessen: Wassertiefe, Zahl aufragender Strukturen, Vegetationshöhe, Vegetationsprofil und Vegetationsprofil in bis zu 8 Teilflächen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Unabhängig von der floristischen Zusammensetzung bewohnen die einzelnen Arten charakteristische Vegetationsprofile.

In einer Hauptkomponenten- und einer Diskriminanzanalyse wurde untersucht, wonach sich die Arten gruppieren, bzw. nach welchen der 12 Habitatmerkmale sie sich trennen lassen. Die beiden Analysen ergaben eine ähnliche Gruppierung der 6 Arten. Entlang eines Gradienten abnehmender Feuchtigkeit reihen sie sich mit unterschiedlichen Schwerpunkten folgendermaßen auf: Drosselrohr-, Teichrohr-, Marisken-, Sumpfrohr-, Schilfrohr- und Seggenrohrsänger. Einige Artenpaare überschneiden sich nicht, andere können sich etwas überschneiden. Das bedeutet, daß in einer Verlandungszone die einzelnen Arten durch eine recht präzise horizontale Habitatselektion voneinander getrennt sind. Drossel- bzw. Seggenrohrsänger sind Endpunkte des ökologischen Gradienten.

Diskriminanzanalysen der Habitatmerkmale von Artenpaaren mit überlappenden ökologischen Ansprüchen brachten folgende Ergebnisse: Teich- und Sumpfrohrsänger sind durch unterschiedliche Vegetationsdichte in ca. 2 m Höhe, unterschiedliche Wassertiefe und unterschiedliche Halmdichten voneinander getrennt.

Für die Trennung von Teich- und Schilfrohrsänger ist das Vorhandensein bzw. Fehlen einer dichten Vegetationsschicht in 1 bis 2 m Höhe entscheidend. Schwächer trennen Halmdichte, Dichte des Unterwuchses, Vegetationshöhe und Wassertiefe.

Teichrohr- und Mariskensänger sind am deutlichsten durch unterschiedliche Dichte der beiden untersten Vegetationsschichten, der Schicht in 2 m Höhe, sowie durch unterschiedliche Profilflächen voneinander separiert.

Bei Teich- und Drosselrohrsänger wirkt die unterschiedliche Dichte der drei untersten Vegetationsschichten am stärksten trennend. Etwa gleich gut trennt die Vegetationshöhe, schwächer trennen Unterschiede in Wassertiefe und Halmdichte.

Schilf- und Sumpfrohrsänger werden am schärfsten durch unterschiedlich dichten Unterwuchs (unterste Vegetationsschicht) und durch die Wassertiefe getrennt.

Schilfrohr- und Mariskensänger unterscheiden sich in ihren Habitaten durch Unterschiede in Halmdichte, Wassertiefe, Vegetationsdichte der untersten Schicht, Profilfläche und Vegetationshöhe.

Schilf- und Seggenrohrsänger sind durch unterschiedliche Vegetationsschichten in ca. 1,5 m, unterschiedliche Vegetationshöhe, unterschiedliche Vegetationsdichte zwischen 0,5—1 m und unterschiedliche Halmdichten am stärksten voneinander getrennt.

Verschiedene Abhängigkeit von Wasser machen einen Kontakt zwischen Sumpfrohr- und Mariskensänger unwahrscheinlich.

Drosselrohr- und Mariskensänger sind am deutlichsten durch unterschiedliche Vegetationsdichten der beiden untersten Schichten voneinander unterschieden.

Bei keinem der verglichenen Artenpaare mit überlappenden Ansprüchen fand sich ein deutlicher Hinweis auf ökologische Kontrastbetonung in der Habitatwahl.

Mögliche Ursachen für die räumliche Trennung der Arten, die auch bei anderen Vogelgesellschaften in ähnlich niedriger und einfach strukturierter Vegetation gefunden wurde, werden diskutiert (Aufteilung der Nahrungsressourcen, Verminderung des Predationsdruckes).

Aus dem Überlappungsgrad einzelner Artenpaare, bzw. aus der Beziehung zwischen Vegetationsstruktur und Reviergröße werden ökologische Voraussagen über das Ausmaß zwischenartlicher Interaktionen einzelner Artenpaare bzw. über die Reviergröße einzelner Arten gemacht.

In einem zweiten Abschnitt werden die Habitatansprüche der Arten im Überwinterungsgebiet zusammengestellt. Die vorliegende Information ist für eine fundierte Diskussion der Habitattrennung der paläarktischen Arten bzw. für eine Erörterung einer möglichen Konkurrenz zwischen paläarktischen und afrikanischen Arten noch ungenügend.

4. Summary

Niche separation in Central European Reed warblers *(Acrocephalus,* Sylviinae). I. Habitat separation.

In the introduction, the adaptive zone of Western palearctic *Acrocephalus* warblers is described ecologically. The plants of emergent marshland and the zone itself are very old as shown by paleobotanical studies.

The features of lake-shore marshes in the temperate zone with a complex plant zonation are:

(1) low vegetation height, (2) monolayers or a vertically simple structure, (3) low plant species diversity, (4) high productivity, (5) high durability in spite of succession, (6) habitat islands.

The six central European *Acrocephalus* species are:

Great Reed Warbler *(Acrocephalus arundinaceus),* Reed Warbler *(A. scirpaceus),* Marsh Warbler *(A. palustris),* Moustached Warbler *(A. melanopogon),* Sedge Warbler *(A. schoenobaenus),* and Aquatic Warbler *(A. paludicola).*

In order to investigate habitat separation the following habitat variables were measured in 270 territories at four study sites (Hortobagy — Hungary, Lake Neusiedl — Austria, Lake Constance —

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Germany, Camargue — France): Water depth, density of emergent elements, vegetation height, vegetation profile, and profile areas in 8 sections at intervals of 0.5 m.

It was found that, independent of vegetation composition, each species occupied a similar habitat profile in each of the main study areas.

Principal components analysis and discriminant function analysis showed which habitat variables could be used for the ordination or separation of the 6 species. Both methods yielded similar groupings within the 6 species. Principal component I and discriminant axis I are best interpreted as a gradient of decreasing moisture. The six species occur in sequence along this gradient with or without overlap. This means that the six *Acrocephalus* species are separated by very precise horizontal habitat selection within a marshland zone. The Great Reed Warbler and the Aquatic Warbler inhabit the extreme ends of this gradient.

The habitat variables of species pairs with overlapping ecological requirements were then analyzed using discriminant function analyses to show which variables separate species pairs most effectively. It is then possible to predict which species of a pair is most likely to occur in certain vegetation types.

Reed and Marsh Warbler are separated most by differences in horizontal vegetation density in 2 m height, then by water depth and finally by density of emergents.

Reed and Sedge Warbler are separated most by absence or presence of a dense vegetation layer between 1 and 2 m, then by differences in density of emergents, lowest vegetation layer, vegetation height and finally water depth.

Reed and Moustached Warbler are separated most by different densities of the two lowest vegetation layers, then by different density of the layer at 2 m and finally by vegetation profile areas.

Reed and Great Reed Warbler are separated most by different densities of the three lowest vegetation layers, similarly by differences in vegetation height, and to a lesser extent by differences in water depth and density of emergents.

Sedge and Marsh Warbler are separated most by differences in density of the lowest layer and to a lesser extent then by different water depth.

Sedge and Moustached Warbler are separated most by differences in the density of emergents, then by the water depth, vegetation density of the lowest layer, vegetation profile area, and finally vegetation height.

Sedge and Aquatic Warbler are separated most by differences in vegetation density at about 1.5 m, then by vegetation height, vegetation density of the layer between 0.5—1 m, and finally by density of emergents.

Marsh and Moustached Warbler are separated most by differences in water depth.

Great Reed and Moustached Warbler are separated most by different vegetation density of the two lowest layers.

No evidence for ecological character displacement through habitat selection was found in any of the species pairs compared.

A similar pattern of spatial separation to that found in *Acrocephalus* warblers has been reported for species which also inhabit structurally simple habitats. Possible ultimate reasons for the spacing out of the six species (different horizontal habitat selection and interspecific territorialism) were discussed (allocation of food resources, reduction in predation pressure).

Some predictions are made concerning the degree of overlap and interspecific interactions which might be expected to occur between certain species pairs.

Predictions are also made concerning the relationship between vegetation structure and territory size.

Finally the habitat requirements in winter quarters are also discussed, but at present there is insufficient information to permit serious discussion of habitat separation in relation to both wintering palearctic and African species.

5. Literatur

Anderson, St. H., & H. H. Shugart, jr. (1974): Habitat selection of breeding birds in an East Tennessee deciduous forest. Ecology 55: 828—837 • Andersson, M., & Ch. G. Wiklund (1978): Clumping versus spacing out: experiments on nest predation in fieldfares *(Turdus pilaris).* Anim. Behav. 26: 1207—1212 • Bairlein, F. (1980): Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln: Beschreibung und Deutung der Verteilungsmuster von ziehenden Kleinvögeln in verschiedenen Biotopen der Stationen des „Mettnau-Reit-Illmitz-Programmes". Diss. Univ. Konstanz • Becker, P. (1976/77): Ornithologische Notizen von der Küste Südwestafrikas. Jb. 31. SWA wiss. Ges. 65—82 • Becker, P., & H Lütgens (1976): Sumpfrohrsänger *(Acrocephalus palustris)* in Südwestafrika. Madoqua 9 (3): 41—44 • Berndt, R., & W. Winkel (1977): Glossar für Ornitho-Ökologie. Vogelwelt 98:161—192 • Berthold, P., & B Leisler (1980): Migratory restlessness of the Marsh warbler *Acrocephalus palustris.* Naturwiss. 67: 472 • Brown, P. E., & M. G. Davies (1949): Reed-warblers, East Molesey, Foy Publ. • Brown, J. H., & G. A. Lieberman (1973): Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. Ecology 54: 788—797 • Britton, P. L. (1974): Relative biomass of Ethiopian and Palaearctic

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

passerines in West Kenya habitats. Bull. Brit. Orn. Club 94: 108—113 • Ders. (1978): Seasonality, density and diversity of birds of a papyrus swamp in western Kenya. Ibis 120: 450—466 • Bussmann, Ch. (1979): Ökologische Sonderung der Rohrsänger Südfrankreichs aufgrund von Nahrungsstudien. Vogelwarte 30: 84—101 • Catchpole, C. K. (1972): A comparative study of territory in the reed warbler *(Acrocephalus scirpaceus)* and sedge warbler *(A. schoenobaenus).* J. Zool. Lond. 166: 213—321 • Ders. (1974): Habitat selection and breeding success in the Reed warbler *(Acrocephalus scirpaceus).* J. Anim. Ecol. 43: 363—380 • Ders. (1978): Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. Anim. Behav. 26: 1072—1080 • Cody, M. L. (1968): On the methods of resource division in grassland bird communities. Amer. Nat. 102: 107—147 • Ders. (1974): Competition and the structure of bird communities. Monogr. Pop. Biol. No. 7, Princeton • Ders. (1978): Habitat selection and interspecific territoriality among the Sylviid warblers of England and Sweden. Ecol. Monogr. 48: 351—396 • Cody, M. L., & H. Walter (1976): Habitat selection and interspecific interactions among Mediterranean Sylviid warblers. Oikos 27: 210—238 • Conner, R. N., & C. S. Adkisson (1977): Principal component analysis of woodpecker nesting habitat. Wils. Bull. 89: 122—129 • Croze, H. (1970): Searching image in Carrion crows. Z. Tierpsychol., Beih. 5: 1—85 • Cyprus Orn. Soc. (1974): Bird Report 1973 • Cyr, A. (1977): A method of describing habitat structure and its use in bird population studies. Pol. Ecol. Stud. 3, 4: 41—52 • Cyr, A., & J. Cyr (1979): Welche Merkmale der Vegetation können einen Einfluß auf Vogelgemeinschaften haben? Vogelwelt 100: 165— 181 • Cyr, A., & H. Oelke (1976): Vorschläge zur Standardisierung von Biotopbeschreibungen bei Vogelbestandsaufnahmen im Wald. Vogelwelt 97: 161—175 • Davies, N. B. (1978): Ecological questions about territorial behaviour. In: J. R. Krebs, & N. B. Davies: Behavioural Ecology: 317—350. Blackwell, Oxford • De Roo, A., & J. Deheegher (1969): Ecology of the Great Reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus* (L.) wintering in the southern Congo savanna. Gerfaut 59: 260—275 • Dowsett, R. J., & F. Dowsett-Lemaire (im Druck): The European Reed and Marsh warblers *(Acrocephalus scirpaceus* and *palustris)* in Africa. Ostrich • Duhart, F., & M. Descamps (1963): Notes sur l'avifaune du delta central nigerien et régions avoisinantes. L'oiseau et R. F. O. 33: 1—107 • Dunham, A. E., G. R. Smith, & J. N. Taylor (1979):Evidence for ecological character displacement in Western American Catostomid fishes. Evolution 33: 877—896 • Dunn, E. (1977): Predation by weasels *(Mustela nivalis)* on breeding tits *(Parus* spp.) in relation to the density of tits and rodents. J. Anim. Ecol. 46: 634—652 • Dyrcz, A. (1979): Die Nestlingsnahrung bei Drosselrohrsänger *Acrocephalus arundinaceus* und Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus* an den Teichen bei Milicz in Polen und zwei Seen in der Westschweiz. Orn. Beob. 76: 305—316 • Ders. (im Druck): Breeding ecology of Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* and Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* at fish-ponds in SW-Poland and lakes in NW-Switzerland. Acta Orn. • Edington, J. M., & M. A. Edington (1972): Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood. J. Anim. Ecol. 41: 331—357 • Emlen, J. T. (1956): A method for describing and comparing avian habitats. Ibis 98: 565—576 • Ellenberg, H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 1978² Ulmer, Stuttgart • Firbas, F. (1967): Pflanzengeographie. In Strasburger, E., F. Noll, H. Schenk, & A. F. Schimper: Lehrbuch der Botanik: 679—707. G. Fischer, Stuttgart • Fogden, M. P. L. (1972): Premigratory dehydration in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* an water as a factor limiting migratory range. Ibis 114: 548—552 • Freitag, H. (1962): Einführung in die Biogeographie von Mitteleuropa. G. Fischer, Stuttgart • Fretwell, S. D. (1972): Populations in a seasonal environment. Monogr. Pop. Biol. No. 5, Princeton Univ. Press • Gates, J. E., & L. W. Gysel (1978): Avian nest disperion and flegding success in field-forest ecotones. Ecology 59: 871—883 • Göransson, G., J. Karlsson, S. G. Nilsson, & S. Ulfstrand (1975): Predation on birds' nests in relation to antipredator aggression and nest density: an experimental study. Oikos 26: 117—120 • Gothan, W., & H. Weyland (1954): Lehrbuch der Paläobotanik. Akademie-Verlag, Berlin • Gottfried, B. M. (1978): An experimental analysis of the interrelationship between nest density and predation in old-field habitats. Wils. Bull. 90: 643—646 • Grant, P. R. (1972): Convergent and divergent character displacement. Biol. J. Linn. Soc. 4: 39—68 • Ders. (1975): The classical case of character displacement. Evol. Biol 8: 237—337 • Green, R. H. (1971): A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: Bivalve molluscs of Central Canada. Ecology 52: 543—556 • Ders. (1974): Multivariate niche analysis with temporally varying environmental factors. Ecology 55: 73—83 • Halbach, U. (1976): Populations- und synökologische Modelle in der Ornithologie. J. Orn. 117: 279—296 • Hardin, G. (1960): The competitive exclusion principle. Science 131: 1292—1297 • Henry, C. (1979): Le concept de niche ecologique illustré par le cas de pupulations congeneriques sympatriques du genre *Acrocephalus.* Terre Vie, Rev. Ecol. 33: 457—492 • Hensley, M. M., & J. B. Cope (1951): Further data on removal and repopulation of the breeding birds in a spruce-fir forest community. Auk 68: 483—493 • Hildén, O. (1965): Habitat selection in birds. Ann. Zool. Fenn. 2: 53—75 • Holm, C. H. (1973): Breeding sex ratios, territoriality and reproductive success in the red-winged blackbird *(Agelaius phoeniceus).* Ecology 54: 356—365 • Holmes, R. T., R. E. Bonney jr., & S. W. Pacala (1979): Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. Ecology 60: 512—520. Horn, H. S. (1968): The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird *Euphagus cyanocephalus.* Ecology 49: 682—694 • Hultén, E. (1962): The circumpolar plants I.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Almquist & Wiksell, Stockholm • Imboden, Ch. (1976): Leben am Wasser. Basel • Immelmann, K. (1973): Role of the environment in reproduction as source of „predictive" information. In D. S. Farner (ed.): Breeding biology of birds, 121—147. Nat. Acad. Sci., Washington, D. C. • Isenmann, P. (1979): Wo überwintert der Seggenrohrsänger *(Acrocephalus paludicola)?* Beitr. Vogelkd. 25: 366—367 • James, F. C. (1971): Ordinations of habitat relationships among breeding birds. Wils. Bull. 83: 215—236 • James, F. C., & H. H. Shugart jr. (1970): A quantitative method of habitat description. Audubon Field Notes 24: 727—736. • Jarry, C., & F. Larigauderie (1974): Notes faunistiques sur quelques oiseaux du Sénégal. L'Oiseau et R. F. O. 44: 62—71 • Karr, J. R. (1978): History of the habitat concept in birds and the measurement of avian habitats. Abstr. Symp. XVII. Congr. Intern. Orn. Berlin, 82 • Karr, J. R., & R. R. Roth (1971): Vegetation structure and avian diversity in several New-World areas. Amer. Nat. 105: 423—435 • Keast, A. (1972): Ecological opportunities and dominant families as illustrated by the neotropical Tyrannidae (Aves). Evol. Biol. 5: 229—277 • Koenig, O. (1952): Ökologie und Verhalten der Vögel des Neusiedlersee-Schilfgürtels. J. Orn. 93: 207—289 • Kovács, M. (1962): Die Moorwiesen Ungarns. Budapest • Krebs, J. R. (1971): Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. Ecology 52: 1—22 • Lack, D. (1944): Ecological aspects of species formation in passerine birds. Ibis 86: 260— 286 • Ders. (1971): Ecological isolation in birds. Blackwell, Oxford • Lamotte, R. S. (1952): Catalogue of the Cenozoic plants of North America trough 1950. Geol. Soc. Amer. Mem. 51 • Lang, G. (1973): Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. Pflanzensoziologie 17: 450 S. • Leisler, B. (1971): Vergleichende Untersuchungen zur ökologischen und systematischen Stellung des Mariskensängers *(Acrocephalus (Lusciniola) melanopogon,* Sylviidae), ausgeführt am Neusiedler See. Diss. Univ. Wien • Ders. (1973): Die Jahresverbreitung des Mariskensängers *(Acrocephalus melanopogon)* nach Beobachtungen und Ringfunden. Vogelwarte 27: 24—39 • Ders. (1975): Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger *(Acrocephalus)* und Schwirle *(Locustella).* J. Orn. 116: 117—153 • Ders. (1977): Ökomorphologische Aspekte von Speziation und adaptiver Radiation bei Vögeln. Vogelwarte 29, Sonderh.: 136—153 • Ders. (1978): Morphology and habitat utilization in *Acrocephalus* in Europe. Abstracts XVII Congr. Int. Orn., p. 84 • Ders. (1980): Morphological aspects of ecological specialization in bird genera. Ökol. Vögel 2: 199—220 • Ders. (im Druck): Morphologie und Habitatnutzung europäischer *Acrocephalus*-Arten. Acta XVII. Congr. Intern. Orn. • Lemaire, F. (1977): Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the reed and marsh warblers *(Acrocephalus scirpaceus* and *palustris).* Behaviour 63: 215—240. Löffler, H. (1974): Der Neusiedlersee. Molden, Wien • Mac Arthur, R. H. (1972): Geographical ecology. Harper & Row, New York • MacArthur, R. H., & J. W. MacArthur, (1961): On bird species diversity. Ecology 42: 594—598 • MacArthur, R. H., J. W. MacArthur, & J. Preer (1962): On bird species diversity. II. Prediction of bird censuses from habitat measurements. Amer. Nat. 96: 167—174 • Mac Arthur, R. H., & R. Levins (1967): The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. Amer. Nat. 101: 377—385 • Mauersberger, G. (1978): Über das ökologische Wirkungsgefüge der Art und die Begriffe Nische und Ökon. Mitt. Zool. Mus. Berlin, Suppl. Bd. 54 Ann. Orn. 2: 57—104 • Moreau, R. E. (1972): The Palaearctic-African bird migration systems. Acad. Press, New York • Orians, G. H. (1961): The ecology of blackbird *(Agelaius)* social systems. Ecol. Monogr. 31: 285—312 • Ders. (1973): The Red-winged Blackbird in tropical marshes. Condor 75: 28—42 • Ders. (1980): Some adaptations of Marsh-nesting Blackbirds. Monogr. Pop. Biol. Nr. 14, Princeton, New Jersey • Osche, G. (1973): Ökologie. Herder, Freiburg • Pearson, D. J. (1972): The wintering and migration of palaearctic passerines at Kampala, southern Uganda. Ibis 114: 43—60 • Ders. (1973): Moult of some Palaearctic warblers wintering in Uganda. Bird Study 20: 24—36 • Ders. (1975): The timing of complete moult in the Great Reed warbler *Acrocephalus arundinaceus.* Ibis 117: 506—509 • Pearson, D. J., & G. C. Backhurst (1976): The southward migration of palaearctic birds over Ngulia, Kenya. Ibis 118: 78—105 • Picman, J. (1977a): Destruction of eggs by the long-billed marsh wren *(Telmatodytes palustris palustris).* Can. J. Zool. 55: 1914—1920 • Ders. (1977b): Intraspecific nest destruction in the long-billed marsh wren, *Telmatodytes palustris palustris.* Can. J. Zool. 55: 1997—2003 • Ders. (1980): Impact of marsh wrens on reproductive strategy of red-winged blackbirds. Can. J. Zool. 58: 337—350 • Quickelberg, C. D. (1971): European Marsh warbler in the Eastern Cape Province. Bokmakierie 23: 6—7 • Rabeler, W. (1951): Systematik der Vogelgemeinschaften im Hinblick auf Biozönotik und Pflanzensoziologie. Orn. Abh. 9: 3—10 • Remmert ,H. (1978): Ökologie. Springer, Berlin • Reiser, O. (1905): Materialien zu einer Ornis Balcanica. III Griechenland. Wien • Ders. (1939): Materialien zu einer Ornis Balcanica. I Bosnien und Herzegowina. Wien • Rice, J. (1978): Ecological relationships of two interspecifically territorial Vireos. Ecology 59: 526—538 • Robertson, R. J. (1973): Optimal niche space of the Redwinged blackbird spatial and temporal patterns of nesting activity and success. Ecology 54: 1085—1093 • Ruwet, J. C. (1964): Quelques exemples de séparation écologique d'espèces congénériques sympatriques de l'avifaune katangaise. Gerfaut 54: 159—166 • Ders. (1965): Les oiseaux des plaines et du lac barrage de la Lufira supérieure (Katanga méridional). Edit. F. U. L. R. E. A. C., Univ. Liège • Siivonen, L. (1939): Ökologie und Verbreitung der Singdrossel *(T ericetorum philomelos).* Ann. Zool. Soc. Bot. Fenn. Vanamo 7: 1—289 • Smith, K. G. (1977): Distribution of summer birds along a forest moisture gradient in an Ozark watershed. Ecology 58: 810—819 • Springer, H. (1960): Studien an

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Rohrsängern. Anz. Orn. Ges. Bayern 5: 389—433 • Stewart, R. E., & J. W Aldrich (1951): Removal and repopulation of breeding birds in a spruce-fir forest community. Auk 68: 471—482 • Svensson, S. E. (1978): Territorial exclusion of *Acrocephalus schoenobaenus* by *A. scirpaceus* in reedbeds. Oikos 30: 467—474 • Szabó, L. V. (1973—74): Das Brüten des Seggenrohrsängers *(Acrocephalus paludicola)* in der Hortobágy. Aquila 80—81: 41—53 • Thévenot, M., & P. Thouy (1974): Nidification au hivernage d'especes peu connues ou nouvelles pour le Maroc. Alauda 42: 51—56 • Thompson, Ch. F. (1977): Experimental removal and replacement of territorial male yellow-breasted chats. Auk 94: 107—113 • Tinbergen, N., M. Impekoven, & D. Franck (1967): An experiment on spacing-out as a defence against predation. Behaviour 28: 307—321 • Tree, A. J. (1966): Notes on the Palaearctic migrants in the North Kafue basin, Zambia. Ostrich 37: 184—190 • Ders. (1971): Notes on Palaearctic migrants in the eastern Cape. Ostrich 42: 198—204. Udvardy, M. D. F. von (1958): Ecological and distributional analysis of North American birds. Condor 60: 50—66 • Ursprung, J. (1980): Interspezifische Territorialität bei Rohrsängern — Fragestellung, Methodik und erste Ergebnisse einer laufenden Untersuchung am Neusiedlersee. Biol. Forsch. Inst. Burgenland Ber. 37: 67—71 • Verheyen, R. (1953): Oiseaux — Exploration du Parc National de l'Upemba. Mission G. F. de Witte. Fasc. 19 Inst. nat. Park. Belg. Congo, Bruxelles • Walter, H. (1978): Ökologie der Sylviiden. Abstracts, Symposia and Special Interest Groups XVII Congr. Intern. Orn. 94 • Watson, A. (1964): Aggression and population regulation in Red grouse. Nature 202: 506—507 • Ders. (1967): Territory and population regulation in the Red grouse. Nature 215: 1274—1275 • Watson, A., & D. Jenkins (1968): Experiments on population control by territorial behaviour in the Red grouse. J. Anim. Ecol. 37: 595—614. • Weisser, P. (1970): Die Vegetationsverhältnisse des Neusiedlersees. Wiss. Arb. Burgenland 45: 83 S. Whitmore, R. C. (1977): Habitat partitioning in a community of passerine birds. Wils. Bull. 89: 253—265 • Ders. (1979): Temporal variation in the selected habitats of a guild of grassland sparrows. Wilson Bull. 91: 592—598 • Whittaker, R. H. (1975): Communities and Ecosystems. MacMillan, New York • Wiens, J. A. (1969): An approach to the study of ecological relationships among grassland birds. Orn. Monogr. No. 8 • Willson, M. F. (1966): Breeding ecology of the Yellow headed Blackbird. Ecol. Monogr. 36: 51—77 • Zahavi, A. (1957): The breeding birds of the Huleh swamp and lake (Northern Israel). Ibis 99: 600—607 • Zink, G. (1973): Der Zug europäischer Singvögel. 1. Lieferung, Radolfzell •

Anschrift des Verfassers: Dr. Bernd Leisler, Vogelwarte Radolfzell, Am Obstberg 9-7760 Radolfzell-Möggingen.

Die Vogelwarte 31, 1981: 74—94

The migration of European Sandwich Terns *Sterna s. sandvicensis.* I

By Anders Pape Møller

1. Introduction
2. Acknowledgements
3. Ringing
4. Methods
5. Bias when using recoveries to describe migration
6. Breeding distribution and population size
7. Investigation areas
8. Migration behaviour
9. Dispersal
   9. 1. Post-fledging dispersal
   9. 2. Post-breeding dispersal
10. Migration
   10. 1. Sweden
   10. 2. Denmark
   10. 3. German DR
   10. 4. FR Germany
   10. 5. Netherlands
   10. 6. Great Britain and Ireland
   10. 7. Western France
   10. 8. Camargue
   10. 9. Black Sea
   10.10. Caspian Sea

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 31_1981

Autor(en)/Author(s): Leisler Bernd

Artikel/Article: Die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger (Acrocephalus, Sylviinae). 1. Habitattrennung 45-74