

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie

Intra- und interspezifische Aggression bei Schilf- und Seggenrohrsänger (*Acrocephalus schoenobaenus*, *A. paludicola*): Ein Fall von akustischer Verwechslung?

Von Bernd Leisler

1. Einleitung

Ein Aufgabengebiet der Verhaltensökologie ist es, die Gesetzmäßigkeiten zu finden, unter welchen Umweltverhältnissen bestimmte Verhaltensweisen entstehen.

Gewöhnlich sind Individuen einer Vogelart nur gegen Artgenossen aggressiv und verteidigen ihre Reviere nur gegenüber Angehörigen der eigenen Art. Unter bestimmten Bedingungen werden aber auch artfremde Individuen im eigenen Revier nicht geduldet oder wenigstens attackiert. Eine zunehmende Anzahl von Arbeiten versucht zu erklären, unter welchen ökologischen Verhältnissen interspezifische Aggression auftritt und welche Mechanismen diesem Verhalten zugrunde liegen (z. B. GOCHFELD 1979, HUNTIGFORD 1976, JÄRVI et al. 1978, MOORE 1978, MURRAY 1971, 1981, NUECHTERLEIN & STORER 1985, REED 1982, WALTERS 1979).

Nach ORIAN & WILLSON (1964) soll interspezifische Territorialität vor allem in strukturell einfachen Lebensräumen entstehen, in denen eine Niscentrennung von Arten schwierig bzw. nur unvollständig möglich war. Nicht verwunderlich ist es daher, daß zwischenartliche Interaktionen bei sumpfbewohnenden Singvögeln schon früh festgestellt wurden (HOWARD 1920).

Die acht europäischen Arten der Gattung *Acrocephalus* stellen wegen des unterschiedlichen Grades ihrer ökologischen Trennung und der abgestuften Ähnlichkeit ihres Aussehens und ihrer Gesänge eine ideale Versuchsgruppe dar, um verschiedene Aspekte interspezifischer Aggression zu untersuchen.

Bisherige Studien beschränkten sich vor allem auf Vorspielversuche mit Artenpaaren, die sich ökologisch mehr oder weniger stark überlappen. Bei diesen Artenpaaren mit geringem Unterschied in ihrer horizontalen Habitatselektion konnte gezeigt werden, daß Individuen einer früher ankommenden Rohrsängerart auf den Gesang einer fremden Art reagieren, die später im Brutgebiet eintrifft und versucht, Flächen der bereits etablierten Art zu besetzen. Stets war eine Asymmetrie insofern festzustellen, als nur ♂ der jahreszeitlich früheren Arten auf den Gesang der später eintreffenden, möglichen Konkurrenzarten reagierten und nicht umgekehrt (CATCHPOLE 1978, URSPRUNG 1980). Reaktion auf den Fremdgesang wurde nur dort gefunden, wo die mögliche Konkurrenzart auch tatsächlich vorkam und nicht in Gebieten, wo diese fehlte, wodurch in diesen Fällen akustische Verwechslung ausgeschlossen werden konnte (z. B. CATCHPOLE UND LEISLER 1986). Weitere Vorspielversuche mit ökologisch besser separierten Artenpaaren ließen eine Beziehung zwischen dem Ausmaß der interspezifischen Aggression und dem Grad der räumlich-zeitlichen Trennung von Rohrsängerarten vermuten (LEISLER 1988).

Der adaptive Wert der zwischenartlichen Aggression von Individuen einer Art wird hauptsächlich in einer Verringerung der Revierfläche gesehen, die sonst an eine Konkurrenzart verloren ginge bzw. von dieser mitbewohnt würde. Eine gemeinsame Nutzung von Raum könnte nicht nur eine schlechtere Ausnutzung der Nahrungsressourcen, sondern vor allem auch eine Erhöhung des Räuberdrucks durch höhere Nestdichten zur Folge haben (apparent competition, HOLT 1977, HOI & WINKLER 1988, Zusammenfassung bei LEISLER 1988).

Die Vorstellung, die bei Rohrsängern gefundenen verschiedenen Formen interspezifischen Verhaltens stünden in Beziehung zum Grad der ökologischen Trennung der Arten löste eine kontroverse Diskussion aus (MURRAY 1988, CATCHPOLE UND LEISLER 1988). Dabei wurde übersehen, daß wir uns bei der Erklärung des Phänomens weitgehend noch in einem ersten, beschreibenden Stadium befinden und noch sehr viel mehr Beobachtungen und Versuche an verschiedenen Artenpaaren (auch solchen, die miteinander keinen Kontakt haben) notwendig sind, um zu gesicherten Schlußfolgerungen über Mechanismen und adaptiven Wert dieses Verhaltens zu kommen.

In der vorliegenden Arbeit stelle ich Ergebnisse von Vorspielversuchen an Schilf- (*A. schoenobaenus*) und Seggenrohrsängern (*A. paludicola*) vor, einem Artenpaar, das durch unterschiedliche Habitatsprüche ökologisch relativ gut getrennt ist.

2. Material und Methode

Intra- und interspezifische Reaktionen von Schilf- und Seggenrohrsängern auf Vorspiel von Art- bzw. Fremdgefang untersuchte ich während zweier Aufenthalte (13.–20. 5. und 12.–20. 6. 1979) in der Hortobágy-Pušta in Ostungarn, nahe Nagyiván (47.29 N, 20.56 E). Das Verhalten von Schilfrohrsängern bei fehlendem Vorkommen von Seggenrohrsängern wurde am Neusiedler See/Österreich 10.–12. 5. 1987, Purbach (47.45 N, 16.42 E), Illmitz (47.46 N, 16.48 E) geprüft. Ergänzende Beobachtungen an beiden Arten konnte ich während der Brutzeiten 1984 und 1985 in den Biebrza-Sümpfen, Ostpolen (53.21 N, 22.36 E) machen.

Da wir in Ungarn für gleichzeitige Untersuchungen der Habitatstruktur der beiden Arten ♂ farbig beringten, waren die meisten (31) Schilfrohrsänger-♂, die wir mit Vorspiel testeten, individuell gekennzeichnet. Von den schwieriger zu fangenden Seggenrohrsängern waren nur drei ♂ farbberringt, doch erleichterte die gleichmäßige Verteilung der ♂ in ihren großen Revieren einen Überblick über ihre Individualität. Die Vorspielversuche an den Schilfrohrsängern am Neusiedler See wurden an verschiedenen unberrington ♂ mit übersichtlichen Revieren vorgenommen.

Im Playbackexperiment (s. CATCHPOLE 1978) testeten wir jedes ♂ zunächst mit vier Minuten artfremden Versuchesang und nach einer mehrminütigen Pause zur Kontrolle mit vier Minuten arteigenem Gesang. Als Testgesänge wurden Aufnahmen eines Schilfrohrsängers vom Neusiedler See und eines Seggenrohrsängers aus Ostungarn verwendet.

Die Gesänge wurden von einem Nagra-Lautsprecher, der über ein 20 m langes Kabel mit einem Nagra-Tonbandgerät verbunden war mit konstanter Lautstärke abgestrahlt. Mindestens zwei Beobachter versuchten, Information über folgende Reaktionen zu ermitteln: Latenzzeit bis zu einer gerichteten Annäherung zum Lautsprecher, Latenzzeit bis zur Äußerung von Gesang und da Schilfrohrsänger nach ihrer Verpaarung den Gesang weitgehend einstellen (CATCHPOLE 1973), Latenzzeit bis zur Äußerung von Erregungsrufen, Dauer des Aufenthalts des ♂ innerhalb von gedachten Kreisen von <30, <10, <5 m um den Lautsprecher. Die Beobachtungen wurden auf einen Kassettenrekorder gesprochen bzw. mit einer Stoppuhr gemessen und später ausgewertet. Da durch die versteckte Lebensweise der Seggenrohrsänger häufig nur eine Annäherung, nicht aber die Dauer ihres Aufenthalts festgestellt werden konnte, differieren die Stichprobengrößen der getesteten ♂ in dieser Beziehung. Als Maß für die Stärke der interspezifischen Reaktion werteten wir einerseits die relative Anzahl der ♂ (bezogen auf die Anzahl der auf die Kontrolle reagierenden ♂), die sich auf den Fremdgefang gerichtet annäherten und andererseits die Zeit, die Schilfrohrsänger innerhalb 10 m bzw. die Seggenrohrsänger innerhalb von 30 m um den Lautsprecher verbrachten. Diese Differenzierung war sinnvoll, da sich die Reviere der beiden Arten signifikant in der Größe unterscheiden (Schilfrohrsänger 1800 m², Seggenrohrsänger 10 000 m², s. LEISLER 1985).

2.1. Statistik

Unterschiede in der Aufenthaltsdauer der ♂ um den Lautsprecher in Reaktion auf Fremdgefang und Kontrolle wurden mit dem Wilcoxon-Test für Paardifferenzen einseitig getestet, da angenommen werden kann, daß die Reaktion auf Fremdgefang schwächer ausfallen würde. Die Unterschiede waren aber so groß, daß auch bei einem zweiseitigen Test fast durchwegs die gleichen Signifikanzniveaus erreicht wurden. Unterscheidet sich die Reaktion auf den artfremden Gesang nicht signifikant von der auf den Artgesang, liegt interspezifische Aggression vor.

Der Prozentsatz reagierender ♂ wurde mit den neuen prozentualen Konfidenzgrenzen auf dem 1%-Niveau getestet.

2. 2. Danksagung

Für die Unterstützung bei den Freilandarbeiten danke ich den Herren H.-Bauer, Dr. G. Groh, Dr. H. Heuwinkel, K. H. Siebenrock, A. Spitznagel und K. Wüstenberg. Herr Siebenrock besorgte die Auswertung der Beobachtungsprotokolle. Das Ungarische Nationalparkdirektorat Debrecen ermöglichte die Untersuchungen in der Hortobágy-Pušta. Weitere Unterstützung erfuhren wir durch Dr. G. Kovács in Ungarn und durch die Biologische Station Neusiedler See, Illmitz. Herr Prof. A. Jilka stellte mir in dankenswerter Weise Tonbandaufnahmen für die Versuchsbänder zur Verfügung.

3. Ergebnisse

3.1. Die ökologische Sonderung der Arten

Im Gebiet gemeinsamen Vorkommens in der Hortobágy-Pušta sind die beiden Arten durch unterschiedliche Habitatpräferenzen räumlich weitgehend voneinander getrennt.

Sowohl Seggen- wie Schilfrohrsänger bewohnen hier die kontinentalen Brackwasserröhrichte mit der Meersimpe (*Bolboschoenus maritimus*) als Bestandsbildner. Seggenrohrsänger finden sich jedoch mehr in der höher gelegenen, trockeneren Wiesenvegetation (*Bolboschoenetum maritimi continentale agrostidetosum*), während die Schilfrohrsänger in ihrem Vorkommen auf die feuchteren Senken mit höherer Vegetation beschränkt sind (*Bolboschoenetum maritimi continentale schoenoplectetosum tabernaemontani*, SZABO 1973/74). Einen Eindruck des physiognomischen Unterschieds der besiedelten Vegetation vermittelt Abb. 1.

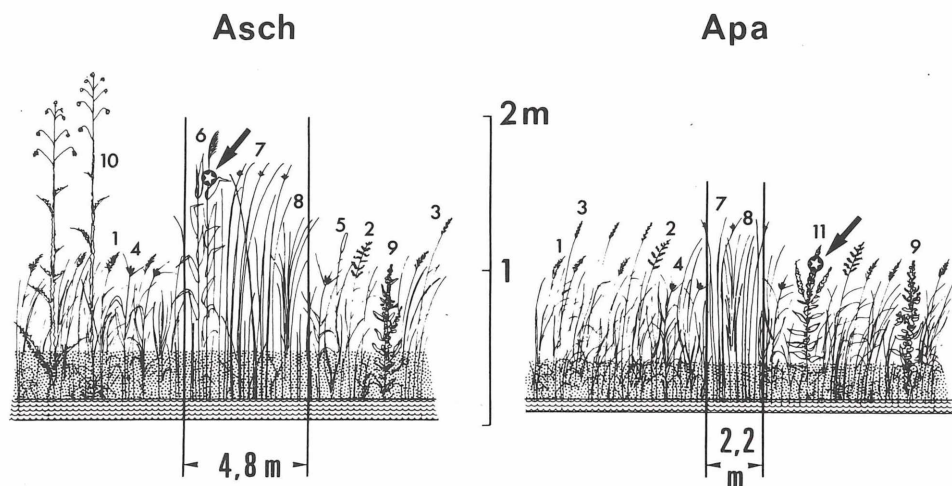


Abb. 1: Floristische Zusammensetzung der Vegetation typischer Schilf-(Asch) und Seggenrohrsänger(Apa)-reviere in der Hortobágy-Pušta. Vertikaler Maßstab zeigt die Höhe der Pflanzen und des Unterwuchses (Grauraster). Horizontaler Maßstab gibt die durchschnittliche Ausdehnung vernähter Stellen an. Pfeile markieren Singwarten.

Fig. 1: Vegetation structure in typical sedge (Asch) and aquatic (Apa) warbler territories at Hortobágy. Arrows indicate song posts.

- | | |
|-----------------------------------|--|
| 1. <i>Agrostis stolonifera</i> | 7. <i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> |
| 2. <i>Beckmannia erucaeformis</i> | 8. <i>Typha angustifolia</i> |
| 3. <i>Agropyron repens</i> | 9. <i>Rumex stenophyllus</i> |
| 4. <i>Bolboschoenus maritimus</i> | 10. <i>Cirsium brachycephalum</i> |
| 5. <i>Alopecurus pratensis</i> | 11. <i>Lythrum virgatum</i> |
| 6. <i>Phragmites australis</i> | |

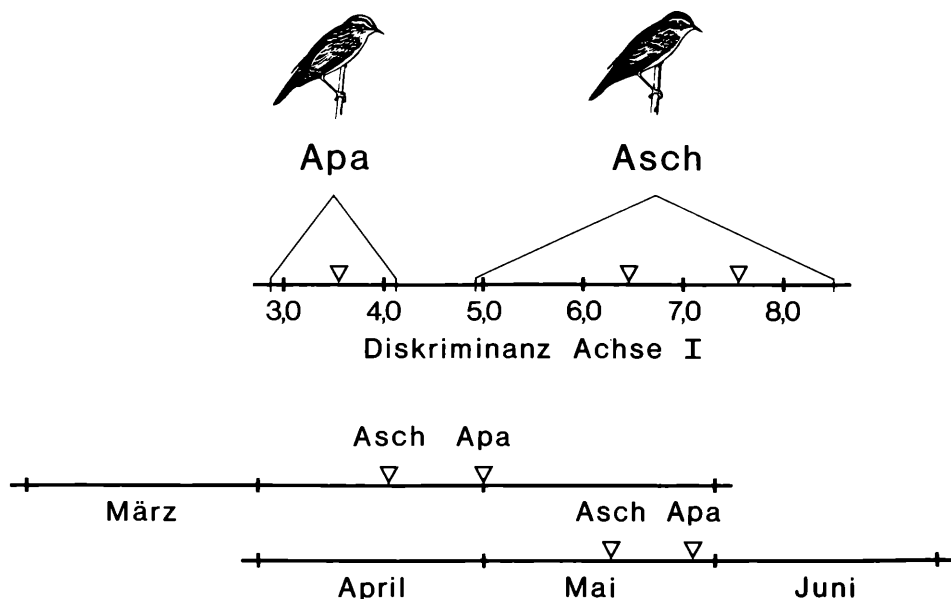


Abb. 2: Habitatmäßige und zeitliche Trennung von Seggen-(Apa) und Schilfrohrsängern (Asch). Oben: Trennung der untersuchten Reviere nach zwölf ökol. Merkmalen anhand der Diskriminanzachse I. Eingezeichnet sind die Schwankungsbreiten und die Gruppenmittel (Dreiecke) der untersuchten Populationen in Ungarn und Österreich. Unten: Lage der mittleren Erstankünfte bzw. der Gipfel der Eiablagedaten der beiden Arten (siehe Text).

Fig. 2: Ecological segregation of aquatic (Apa) and sedge (Asch) warblers. Separation by habitat (upper graph) is shown by discriminant analysis of 12 habitat variables. Triangles represent centroids from different populations. Temporal separation (lower graph) is shown by mean first arrival dates (upper panel) and peaks of egg laying (lower panel) of Central European populations.

Da die beiden durch das Bodenrelief bedingten Vegetationstypen vielfach mosaikartig verzahnt sind, ergeben sich aber an vielen Stellen Möglichkeiten eines Kontakts bzw. geringer Überlappungen der beiden Rohrsängerarten. Direkte Interaktionen konnten gelegentlich beobachtet werden, bei denen stets Schilfrohrsänger Seggenrohrsänger angriffen, nie umgekehrt. Zweimal vertrieben Schilfrohrsänger-♂ Seggenrohrsänger (vermutlich ♂), während angegriffene Seggenrohrsänger-♀ mit Abwehrverhalten reagierten.

Eine quantitative Untersuchung der Habitatansprüche anhand von zwölf ökologischen Merkmalen mittels einer Diskriminanzanalyse ergab eine vollständige Trennung der beiden Arten (Abb. 2, LEISLER 1981). Seggenrohrsänger-Reviere zeichnen sich durch geringere Vegetationsdichte zwischen 0,5 und 1,5 m Höhe, geringere Vegetationshöhe und geringere Anzahl aufragender Strukturen gegenüber Schilfrohrsänger-Reviere aus. Die zeitliche Trennung der beiden Arten ist weniger deutlich. Schilfrohrsänger kehren früher im Jahr ins Brutgebiet zurück und beginnen mit der Eiablage früher als Seggenrohrsänger (Abb. 2), doch überlappen sich die Brutzeiten der beiden Arten beträchtlich (WAWRZYŃIAK & SOHNS 1977, BIBBY 1978, eigene Daten).

3.2. Ergebnis der Vorspielversuche

Bei sympatrischem Vorkommen in Ungarn reagierten 44,1% der Schilfrohrsänger auf den Fremdgesang, das sind signifikant weniger Vögel als auf die Kontrolle ansprachen (Abb. 3). Im Mittel blie-

Tab. 1: Reaktion (durchschnittliche Zeit (sek.) nahe Lautsprecher, s. Material & Methode) von Schilf-(Asch) und Seggenrohrsänger-(Apa) auf Vorspiel von Art- und Fremdgesang in Sympatrie der beiden Arten (H = Ungarn) und in Allopatrie des Schilfrohrsängers (A = Austria).

Table 1: Mean time spent near speaker by male sedge (Asch) and aquatic warblers (Apa) in response to playback of species song and allospecific song in sympatry (H = Hungary) and by allopatric sedge warblers (A = Austria).

getestete Art	Playback		
	Asch	Apa	
Apa (n = 17) Symp./H gesamt	17,5	127,7	p<0,005
Asch (n = 12) Allopat./A gesamt	187,1	27,3	p<0,001
Asch (n = 34) Symp./H gesamt	150,1	28,5	p<0,001
Asch (n = 21) Symp./H Mai	154,2	20,9	p<0,001
Asch (n = 27) Symp./H Juni	145,6	27,1	p<0,001

ben die reagierenden ♂ signifikant kürzer am Lautsprecher als bei der Kontrolle (Tab. 1). Eine gesicherte zwischenartliche Reaktion lag somit nicht vor. Nur 16% der getesteten Seggenrohrsänger reagierte auf den Gesang der nahverwandten Art (Abb. 3) und die 17 ♂, für die Information verfügbar war, blieben im Mittel gesichert kürzer in der Nähe des Lautsprechers als bei Vorspiel des arteigenen Gesangs (Tab. 1).

Die Zahl reagierender Schilfrohrsänger-♂ war im Mai geringfügig höher als im Juni (47,6% gegenüber 40,7%), nicht aber die Reaktionsstärke (Tab. 1). 14 farbberingte ♂ konnten sowohl im Mai als auch nochmals im Juni getestet werden. Von diesen reagierten jeweils sechs Vögel im Mai und Juni interspezifisch (n. s., Fisher Exakt-Test), aber meist nicht dieselben Individuen. Die Reaktionsstärke auf Fremdgesang und Artgesang war faktisch identisch (n. s., U-Test, Tab. 2).

Tab. 2: Reaktion (durchschnittliche Zeit (sek.) am Lautsprecher) von 14 individuell markierten Schilfrohrsänger-♂ auf Vorspiel von Seggenrohrsänger(Apa)-Gesang und Artgesang (Asch) im Mai und Juni in Sympatrie.

Table 2: Mean time spent near speaker by 14 male sedge warblers in response to playback of species song (Asch) and aquatic warbler song (Apa) in sympatry in May and June.

	Playback		
	Apa	Asch	
Mai	13,7	147,6	p<0,001
Juni	15,1	146,4	p<0,001
	n. s.	n. s.	

Im Gegensatz zu allen bisherigen Ergebnissen an Rohrsängern zeigten in Allopatrie am Neusiedler See 58% der Schilfrohrsänger Reaktion auf Seggenrohrsängergesang (eine kurze, anfängliche Reaktion war sogar bei neun der zwölf ♂ festzustellen). Ein gesicherter Unterschied in der Beantwortung von Fremd- und Eigengesang bestand bei diesem Parameter also nicht. Die reagierenden ♂ blieben allerdings genauso kurz am Lautsprecher wie in Ungarn (Tab. 1).

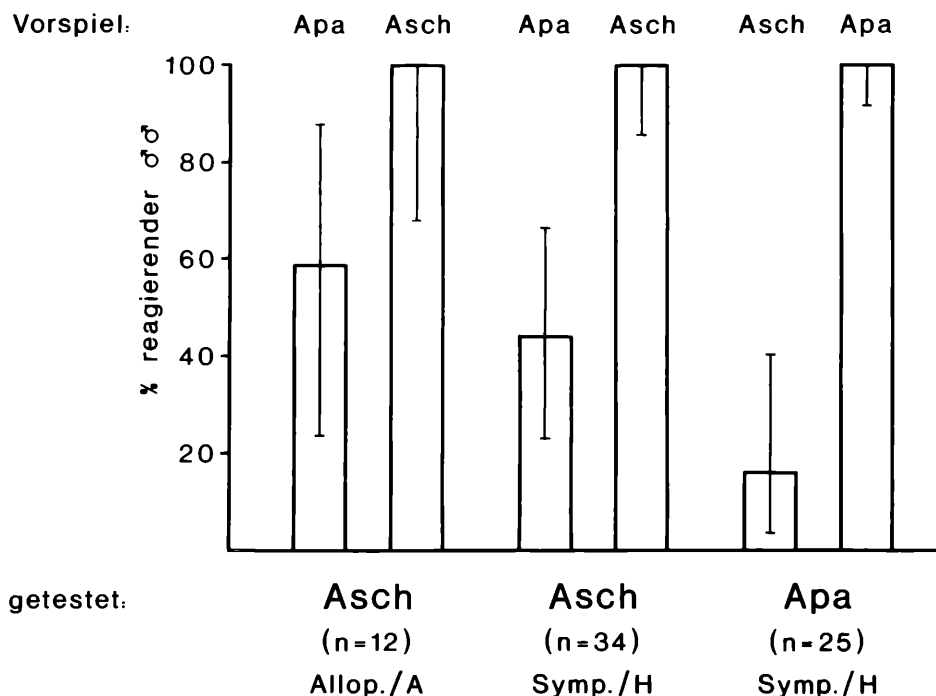


Abb. 3: Prozentualer Anteil der auf Fremddgesang reagierenden σ von Schilf-(Asch) und Seggenrohrsängern (Apa) in Sympatrie/H = Ungarn und von Schilfrohrsängern in Allopatrie/A = Österreich. Eingezeichnet die prozentualen Konfidenzgrenzen (= 1%).

Fig. 3: Proportion of interspecifically responding male sedge (Asch) and aquatic (Apa) warblers in sympatry (H = Hungary) and of sedge warblers in allopatry (A = Austria). Shown are the 1% confidence limits.

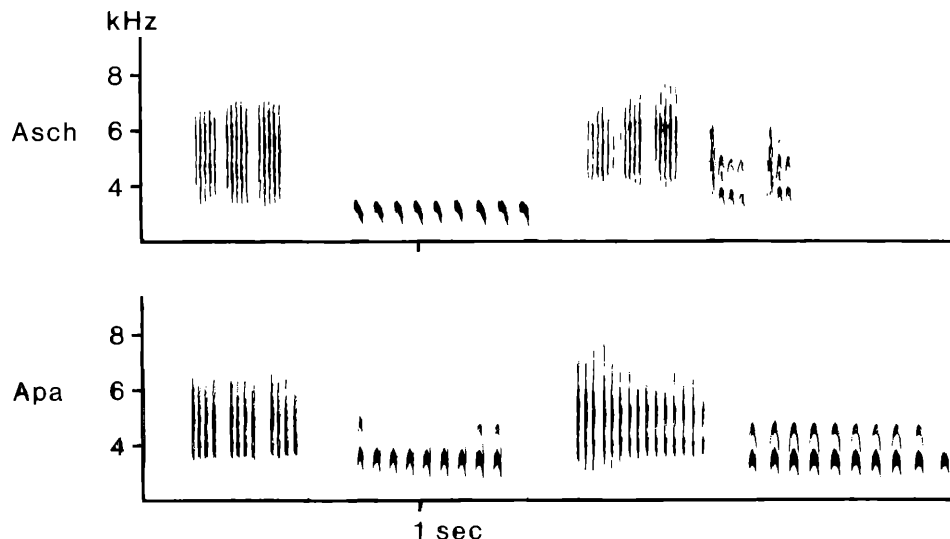


Abb. 4: Elemente aus dem Gesang von Seggenrohrsängern (Apa) und ähnliche Elemente aus dem Gesang von Schilfrohrsängern (Asch).

Fig. 4: Similar elements from songs of aquatic (Apa) and sedge (Asch) warblers.

4. Diskussion

4.1. Intraspezifische Aggression

4.1.1. Schilfrohrsänger

CATCHPOLE (1973) fand, daß Schilfrohrsänger- σ , nachdem sie sich mit $\varnothing$ verpaart hatten, ihre Gesangsaktivität drastisch reduzierten und im Vorspielversuch auch weniger Zeit am Lautsprecher verbrachten als vor ihrer Verpaarung (CATCHPOLE 1977). In verpaartem Zustand verteidigen σ ihre Reviere durch Erregungsrufe und optische Drohgebärden. Betrachtet man mögliche jahreszeitliche Änderungen der Reaktionsbereitschaft auf arteigenen Gesang bei unseren Versuchen, läßt sich zwar eine geringe Abnahme der Reaktionsstärke feststellen (Tab. 1, früheste Versuche in Österreich – 187,1 sec., Mai/Ungarn – 154,2, Juni/Ungarn – 145,6), die aber in keinem Fall signifikant war (U-Test). Versuche an denselben σ im Mai und im Juni brachten sogar fast identische Werte (Tab. 2). Der Unterschied zu den Befunden von CATCHPOLE könnte darin begründet sein, daß in den Gruppen, der von mir im Juni getesteten σ einige Individuen noch unverpaart waren. Die etwas stärkere Reaktion auf Artgesang am Neusiedler See könnte aber auch mit einer intensiveren Beantwortung der populationspezifischen Kontrollstrophe erklärt werden.

4.1.2. Seggenrohrsänger

Revier- und Sozialverhalten der Art sind noch immer unzureichend erforscht, und die längste Zeit war es unbekannt, ob σ überhaupt Reviere verteidigen (WAWRZYŃIAK & SOHNS 1977). Inzwischen haben verschiedene Untersuchungen (eigene, Dyrz, persönl. Mitt.) geklärt, daß σ durchaus Reviere verteidigen (zentrale Reviere sind viel kleiner als die Reviere peripherer σ) und auf Vorspiel art-eigener Strophen mit kurzem „aggressivem“ Gesang reagieren (CATCHPOLE UND LEISLER, im Druck).

4.2. Interspezifische Aggression

4.2.1. Schilfrohrsänger

Der Schilfrohrsänger ist eine relativ unspezialisierte Rohrsängerart, deren Lebensraum gebietsweise von einer Reihe congenerischer Arten mitbewohnt werden kann (vor allem Teichrohrsänger, *A. scirpaceus* und Sumpfrohrsänger, *A. palustris*). In Gebieten gemeinsamen Vorkommens mit diesen möglichen Konkurrenzarten zeigten Vorspielversuche, daß Schilfrohrsänger- σ heftig auf den Fremdgesang reagieren, während Artgenossen bei Fehlen einer Konkurrenzart deren Gesang völlig unbeantwortet ließen. Auch reagierten Schilfrohrsänger nur auf anderen Rohrsängergesang und nicht auf den Gesang einer biotopfremden, nicht verwandten Art (Amsel, *Turdus merula*, CATCHPOLE 1977). Als mögliche Ursache für die Reaktion in Sympatrie konnte daher Ähnlichkeit des Fremdgesangs (Verwechslung) ausgeschlossen werden. Es wurde die Hypothese aufgestellt, daß einzelne Schilfrohrsänger- σ bei zwischenartlichen Interaktionen (SVENSSON 1978) lernen, auf den heterospezifischen Gesang eines möglichen Konkurrenten (Teich-/Sumpfrohrsänger) zu reagieren (CATCHPOLE 1978, URSPRUNG 1980). Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigen, daß Schilfrohrsänger – wenn auch nur schwach – auf Fremdgesang reagieren, auch wenn Seggenrohrsänger im Gebiet fehlen und dies spricht sehr für die Möglichkeit einer akustischen Verwechslung. Vor allem die starke Diskrepanz zwischen hoher Zahl reagierender σ , aber nur geringer Dauer der Reaktion legt nahe, daß eine anfängliche Verwechslung vorliegen dürfte. Tatsächlich finden sich im Schilfrohrsängergesang einige Elemente (Abb. 4), die im Sonagramm bestimmten Elementen des Seggenrohrsängers stark ähneln. In weiteren Versuchen muß daher getestet werden, ob sich mit Kunstgesängen aus Elementen, die in Verdacht stehen, für die Verwechslung verantwortlich zu sein, die Reaktion erhöhen ließe. Warum am Neusiedler See mehr σ interspezifisch reagieren als in Ungarn, könnte zum einen mit einem Motivationsunterschied erklärt werden, etwa durch eine jah-

reszeitlich oder durch höhere Dichte bedingte niedrigere Schwelle. Denkbar wäre auch, daß ♂ in Sympatrie mit Seggenrohrsängern nach anfänglichen Verwechslungen lernen, auf den Fremddgesang nicht mehr zu reagieren.

4.2.2. Seggenrohrsänger

Die im Vergleich zum Schilfrohrsänger geringere Zahl interspezifisch reagierender ♂ läßt sich am ehesten durch die offensichtlich schwächere innerartliche Aggression der Art erklären. Seggenrohrsänger verteidigen nur den zentralen Bereich ihrer großen Reviere und weite Randbereiche können von benachbarten ♂ überlappend genutzt werden (DYRCZ, persönl. Mitt., eigene Beobachtungen). Auch kann angenommen werden, daß Seggenrohrsänger mit ihren kurzen Gesängen (2,18 sec.) und kleinen Repertoires (10–20 Elemente) über ein engeres Reaktionsschema verfügen dürften, als Schilfrohrsänger mit ihren längeren (19,5) Gesängen und größeren Repertoires (35–55, CATCHPOLE 1980).

4.3. Mögliche Mechanismen

Bisherige Ergebnisse von Vorspielversuchen mit Rohrsängern haben zu den folgenden Überlegungen geführt, wie eine Reaktion auf heterospezifischen Gesang entstehen könnte:

(1) Bereits revierbesitzende Individuen einer Art lernen den Gesang einer später ankommenden, äußerlich verschiedenen Konkurrenzart zu erkennen und darauf zu reagieren (z. B. Reaktion von Schilfrohrsängern auf Teich- und Sumpfrohrsängergesang).

(2) Zunächst verwechseln Vögel einer Art Eindringlinge einer äußerlich ähnlichen Konkurrenzart optisch und lernen assoziativ auf deren Gesang zu reagieren (z. B. Teichrohrsänger auf Sumpfrohrsänger).

(3) Bei ungenügender Zahl arteigener Gesangsvorbilder können Jungvögel einer Art auf den Gesang einer häufigeren, nahverwandten Art fehlgeprägt werden. Im nächsten Jahr können solche Individuen (eventuell als Mischsänger) sowohl auf arteigene wie artfremde Strophen reagieren (z. B. Teichrohrsänger auf Sumpfrohrsänger, LEMAIRE 1977).

Sollten weitere Untersuchungen die Vermutung einer akustischen Verwechslung bestätigen, wäre dies ein zusätzlicher Mechanismus, durch den interspezifische Aggression entstehen könnte. Akustische Verwechslung als mögliche Ursache für zwischenartliche Reaktion wäre besonders bei künftigen Versuchen mit Gesängen von Rohrsängerarten in Betracht zu ziehen, die häufig Elemente von Fremddgesang imitieren oder bei jungen Artenpaaren in Gebieten sekundären Kontakts.

5. Zusammenfassung

Im Rahmen von Untersuchungen über Auftreten, Auslösung und Bedeutung zwischenartlicher Aggression bei Rohrsängern wurde getestet, wie Schilf- (*A. schoenobaenus*) und Seggenrohrsänger (*A. paludicola*) auf Vorspiel des jeweiligen Fremd- bzw. Artgesangs reagieren.

Die beiden Arten ähneln einander äußerlich, sie unterscheiden sich weitgehend in ihrer horizontalen Habitatselektion (Abb. 1, Abb. 2 oben), überlappen aber in ihren Brutzeiten (Abb. 2 unten).

Wo beide Arten miteinander in Kontakt kommen, wurden direkte Auseinandersetzungen beobachtet, bei denen stets Schilfrohrsänger Seggenrohrsänger angriffen, nie umgekehrt.

Bei gemeinsamen Vorkommen der beiden Arten in Ungarn (Hortobágy) beantworteten Schilfrohrsänger-♂ den artfremden Gesang signifikant schwächer als arteigenen (Abb. 3, Tab. 1). Jahreszeitlich (Mai gegenüber Juni) schwankten die Anzahl interspezifisch reagierender ♂ und ihre Reaktionsstärke (die Zeit, die sie um den Lautsprecher verbrachten, Tab. 1) nicht signifikant. 14 individuell markierte ♂ zeigten im Mai und Juni fast identische Reaktionen (Tab. 2.)

Seggenrohrsänger reagierten noch schwächer auf Fremddgesang (Abb. 3, Tab. 1), was mit einer geringeren innerartlichen Aggression und/oder einem engeren Reaktionsschema erklärt werden kann.

Bei fehlendem Vorkommen von Seggenrohrsängern in Österreich (Neusiedler See) reagierte Schilfrohrsänger stärker auf Fremddgesang als in Sympatrie (Abb. 3, Tab. 1).

Akustische Verwechslung als mögliche Ursache für interspezifische Aggression von Schilfrohrsängern kann daher nicht ausgeschlossen werden. Tatsächlich fanden sich Elemente im Gesang beider Arten, die sich im Sonagramm stark ähneln (Abb. 4).

Zusätzlich zu den bisher diskutierten Möglichkeiten einer Entstehung zwischenartlicher Aggression bei Rohrsängern (Lernen auf den Gesang einer später ankommenden Art zu reagieren, optische Verwechslung und Lernen, Fehlprägung auf Fremdd Gesang) muß als weiterer Mechanismus akustische Verwechslung in Betracht gezogen werden.

6. Summary

Intra- and interspecific aggression in sedge and aquatic warblers

(*Acrocephalus schoenobaenus*, *A. paludicola*):

A possible case of acoustical misidentification?

As part of ongoing investigations of occurrence, release and adaptive significance of interspecific aggression in *Acrocephalus* warblers the reactions of sedge (Asch) and aquatic (Apa) warblers to playbacks of both their own and the other species' song were tested.

The two species share many plumage characteristics, they differ in their horizontal habitat selection (Fig. 1, Fig. 2 upper graph), but they overlap in their breeding seasons (Fig. 2 lower graph). Where they do meet, interspecific interactions can be observed. Attacks are unidirectional with sedge warblers being the aggressors.

In sympatry, the Hungarian Hortobágy, sedge warbler males responded significantly less to heterospecific song as compared to their own song (Fig. 3, Tab. 1). Seasonal differences (May versus June) in the strength of their interspecific reaction (time spent near speaker) and in numbers of reacting males could not be demonstrated. Of 14 colour-ringed males which were tested in both months, the same percentage of birds reacted interspecifically although the same individuals did not necessarily react the same way in both months (Tab. 1, Tab. 2).

Reaction of aquatic warblers to heterospecific song was generally weaker (Fig. 3, Tab. 1) which can be explained either by lower aggressiveness in general and/or a higher releasing threshold in this species.

Surprisingly, in allopatry sedge warblers reacted slightly stronger to aquatic warbler song than in sympatry. Acoustical misidentification can therefore not be ruled out as a possible reason for the interspecific aggression in sedge warblers. In fact, strong similarities of some elements in the songs of the two species was established by comparing sonagrams (Fig. 4).

In addition to the three previously proposed hypotheses with respect to the origin of interspecific aggression in *Acrocephalus* warblers (learning to react to the song of a later arriving congener, visual misidentification and learning to react, misimprinting to heterospecific song) a further mechanism, namely acoustical misidentification has to be considered a possibility.

7. Literatur

- Bibby, C. J. (1978): Some breeding statistics of reed and sedge warblers. *Bird Study* 25: 207–222. * Catchpole, C. K. (1973): The function of advertising song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the reed warbler (*A. scirpaceus*). *Behaviour* 46: 300–320. * Ders. (1977): Aggressive responses of male sedge warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) to playback of species song and sympatric species song, before and after pairing. *Anim. Behav.* 25: 489–496. * 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. * Ders. (1980): Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74: 149–166. * Catchpole, C. K. & B. Leisler (1986): Interspecific territorialism in reed warblers: a local effect revealed by playback experiments. *Anim. Behav.* 34: 299–300. * Dies. (1988): Interspecific territoriality in *Acrocephalus*: A reply to Murray's critical review. *Ornis Scand.* * Dies. (in press): Variation in the song of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in response to playback of different song structures. *Behaviour*. * Gochfeld, M. (1979): Interspecific territoriality in red-breasted meadowlarks and a method for estimating the mutuality of their participation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 159–170. * Hoi, H. & H. Winkler (1988): Feinddruck auf Schilfrüher: Eine experimentelle Untersuchung. *J. Orn.* 129: 439–447. * Holt, R. D. (1977): Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor. Pop. Biol.* 12: 197–229. * Howard, E. (1920): Territory in bird life. *J. Murray*. * Huntingford, F. A. (1976): The relationship between inter- and intra-specific aggression. *Anim. Behav.* 24: 485–497. * Järvi, T., T. Radesäter & S. Jakobsson (1978): Aggressive responses of two hole-

nesting passerines, *Parus major* and *Ficedula hypoleuca*, to the play-back of sympatric species song. *Ornis Fenn.* 55: 154–157. * Leisler, B. (1981): Die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger (*Acrocephalus*, *Sylvinae*). I Habitattrennung. *Vogelwarte* 31: 45–74. * Ders. (1985): Öko-ethologische Voraussetzungen für die Entwicklung von Polygamie bei Rohrsängern (*Acrocephalus*). *J. Orn.* 126: 357–381. * Ders. (1988): Interspecific interactions between European marsh-nesting passerines. *Acta XIX. Inter. Orn. Congr.*, Ottawa. * Lemaire, F. (1977): Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the reed and marsh warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *palustris*). *Behaviour* 63: 215–240. * Moore, F. R. (1978): Interspecific aggression: Toward whom should a mockingbird be aggressive? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 173–176. * Murray, B. G. Jr. (1971): The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology* 52: 414–423. * Ders. (1981): The origins of adaptive interspecific territorialism. *Biol. Rev.* 50: 1–22. * Ders. (1988): Interspecific territoriality in *Acrocephalus*: a critical review. *Ornis Scand.* * Nuechterlein, G. L. & R. W. Storer (1985): Aggressive behaviour and interspecific killing by flying steamer-ducks in Argentina. *Condor* 87: 87–91. * Orians, G. H. & M. F. Willson (1964): Interspecific territories of birds. *Ecology* 45: 736–745. * Reed, T. M. (1982): Interspecific territoriality in the chaffinch and great tit on islands and the main land of Scotland: playback and removal experiments. *Anim. Behav.* 30: 171–181. * Svensson, E. (1978): Territorial exclusion of *Acrocephalus schoenobaenus* by *A. scirpaceus* in reedbeds. *Oikos* 30: 467–474. * Szabo, L. V. (1973–1974): Das Brüten des Seggenrohrsängers (*Acrocephalus paludicola*) in der Hortobágy. *Aquila* 80–81: 41–53. * 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. * Walters, J. (1979): Interspecific aggressive behaviour by long-toed lapwings (*Vanellus crassirostris*). *Anim. Behav.* 27: 969–981. * Wawrzyniak, H. & G. Sohns (1977): Der Seggenrohrsänger. *Neue Brehm Bücherei* 504, Ziemsen, Wittenberg/Lutherstadt.

Anschrift des Verfassers:

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte, Am Obstberg, D-7760 Radolfzell-Möggingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1987/88

Band/Volume: [34_1987](#)

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

Artikel/Article: [Intra- und interspezifische Aggression bei Schilf- und Seggenrohrsänger \(Acrocephalus schoenobaenus, A. paludicola\): Ein Fall von akustischer Verwechslung? 281-290](#)