

Teich- und Sumpfrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris* in gemeinsamem Habitat: Zeitliche und räumliche Trennung

Von Karl Schulze-Hagen und Georg Sennert

Abstract. SCHULZE-HAGEN, K. and G. SENNERT (1990): Reed and Marsh Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) in the same habitat: temporal and spatial segregation. – Vogelwarte 35: 215–230.

Aspects of phenology and habitat choice of syntopically occurring Reed and Marsh Warblers were studied during the breeding seasons of 1987–1989 near Düsseldorf, Northrhine-Westphalia. The study area was a dry eutrophic reed bed with a mixed vegetation consisting of reeds, stinging nettle and several other herbaceous plants. The following results were obtained: There were only minor phenological differences in the breeding schedule of both species. However, a clear ecological segregation e. g. with respect to choice of song posts, nest sites and especially foraging sites was found. Reed Warblers preferentially foraged in willow bushes, Marsh Warblers used almost exclusively herbaceous vegetation. Probably as a consequence of this well-marked niche segregation within the same habitat only few indications of interspecific competition were observed. Both species showed similar spacing patterns in mixed vegetation, the degree of habitat overlap seemed to be high, distances between simultaneously active nests of the two species tended to be shorter than between conspecific nests, and the frequency of aggressive interspecific interactions was obviously low.

Breeding territories were small and were defended only for short periods; both species foraged outside these nesting territories, a fact which probably minimizes the need for interspecific territoriality. This type of coexistence clearly differs from the interspecific relations of some other Sylviid species pairs (e. g. Blackcap and Garden Warbler, Chiffchaff and Willow Warbler), which exhibit marked interspecific territoriality and feed exclusively within the boundaries of their longer-term breeding territories. In our study area, the mosaic-like structure of the mixed vegetation with a continuous interface between reeds and more herbaceous vegetation was probably a precondition for the clear niche segregation within the small habitat patches used by both warblers.

Keywords: Reed and Marsh Warbler, niche segregation, coexistence, foraging

Address: Bergerstr. 163, D-4050 Mönchengladbach 1

1. Einleitung

Obwohl Teich- und Sumpfrohrsänger große morphologische und ökologische Ähnlichkeit besitzen und als Zwillingarten bezeichnet werden, zeigen sie andererseits eine Reihe charakteristischer Unterschiede, unter denen Gesang und Habitatwahl nur zwei herausragende Beispiele darstellen. Gerade die brutzeitlichen Habitatansprüche führen häufig zu einer weitreichenden Trennung beider Arten, wobei unter den verschiedenen Parametern der Habitatstruktur der Vegetationsdichte in 2 m Höhe, der Wassertiefe und der Zahl der aufragenden Strukturen in 60 cm Höhe die stärkste Trennwirkung zukommt (LEISLER 1981). Die hieraus resultierende räumliche Separierung – Teichrohrsänger überwiegend in (Schilf-)Röhrichten und Sumpfrohrsänger in Hochstaudengesellschaften – erlaubt dem Artenpaar eine weiträumige Sympatrie. Eine Konkurrenz um für beide Arten geeignete Habitate erscheint somit zunächst von untergeordneter Bedeutung.

Erst in den Übergangsbereichen von Röhrichten und Hochstaudenvegetationen, z. B. in durch Eutrophierung und Austrocknung verkrauteten (insbesondere mit Brennessel *Urtica dioica*) Röhrichten besteht eine Mischvegetation, die ökologisch intermediären Charakter hat und in der nun beide Arten direkt aufeinander treffen können.

Während aus den Stammhabitaten beider Rohrsänger zahlreiche Untersuchungen zur Phänologie und Habitatwahl vorliegen (Teichrohrsänger: z. B. CATCHPOLE 1974, WESTPHAL 1980, DYRCZ 1981; Sumpfrohrsänger: z. B. DOWSETT-LEMAIRE 1981, FRANZ 1981, SCHULZE-HAGEN

1984 b: beide Arten: z. B. LEISLER 1981, MAGERL 1984, VAN DE HUT 1986), existieren bisher kaum Ergebnisse aus den gemeinsam genutzten Habitaten. Gerade hier bietet es sich an, die Strategien beider Arten unter einheitlichen Bedingungen zu vergleichen sowie Aspekte der interspezifischen Konkurrenz, und somit der ökologischen Artentrennung, zu prüfen.

Dabei stellt sich die Frage, wie das Verhältnis der beiden in direkter Nachbarschaft brütenden Arten sich gestaltet, z. B. ob

1. eine stärker ausgeprägte Konkurrenz mit sich wechselseitig ausschließender Territorialität besteht (Beispiel Mönchs- und Gartengasmücke *Sylvia atricapilla*, *S. borin*, GARCIA 1983, Fitis und Zilpzalp *Phylloscopus trochilus*, *P. collybita*, SAETHER 1983 b), oder

2. durch Ausweichen in verschiedene ökologische Nischen des Mikrohabitates Konkurrenz verringert wird (Beispiel Winter- und Sommergoldhähnchen, *Regulus regulus*, *R. ignicapillus*, THALER-KOTTEK 1988), oder ob

3. sich eine mehr intermediäre Form der Koexistenz mit partieller interspezifischer Territorialität ausgebildet hat.

Immerhin gibt es experimentelle Hinweise für aggressive interspezifische Reaktionen bei den beiden Rohrsängern (LEMAIRE 1977, CATCHPOLE 1978, LEISLER 1988), aber auch Mischpaare und Hybride sind bekanntgeworden (LEMAIRE 1977, PUKAS 1989).

Unsere Untersuchung befaßt sich mit verschiedenen Aspekten der bruzzeitlichen Phänologie und Habitatwahl an syntop vorkommenden Teich- und Sumpfrohrsängern eines kleinen Flachlandflusses am Niederrhein.

2. Material und Methoden

In den Jahren 1987–89 wurden drei kleine, jeweils ca. 2 ha große Verlandungszonen (Rader, Laarer und Tantebruch) entlang bzw. in der Nähe des Flusses Schwalm/Kreis Viersen untersucht. Als Kernfläche diente das 1,74 ha große Rader Bruch (s. Abb. 1). Auf allen 3 Flächen ist das vormals intakte Schilfröhricht *Phragmites australis* eutrophiebedingt, z. T. auch durch Wasserabsenkung, von den Flußufern her zunehmend verkrautet, überwiegend mit Brennesseln. Flächen mit einem Schilfanteil von über 90% wurden als reines Schilfröhricht bewertet. Begleitpflanzen sind hier Bittersüßer Nachtschatten *Solanum dulcamara*, Wasserdost *Eupatorium cannabinum*, Gilbweiderich *Lysimachia vulgaris* und Brennessel. Flächen mit einem Schilfanteil zwischen 10 und 90% sowie variablem Brennesselanteil wurden als Mischvegetation definiert. Hier stellen Gilbweiderich, Klettenlabkraut *Galium aparine*, wilder Hopfen *Humulus lupulus*, verschiedene Sauer- und Süßgräser u. a. die Begleitflora dar.

Alle Vegetation, auch das Röhricht, wächst landständig auf staunassen Böden. Charakteristisch ist eine kleinflächige, mosaikartige Verteilung der Vegetationstypen in den Verlandungsbereichen. Landseitig gehen diese zunächst in Weiden-Faulbaum-Gebüsch *Frangulo-Salicetum*, danach in Erlenbruchwald *Alnetum glutinosae* über. Das Rader Bruch setzt sich aus 0,68 ha Schilfröhricht (39%), 0,95 ha Mischvegetation (55%) und 0,11 ha andere niedrigwüchsige Vegetation (5%) zusammen.

Während der Brutsaison wurden die Flächen nahezu täglich zwischen Anfang Mai und Ende Juli aufgesucht, danach in größeren Abständen. Entlang schmaler Pfade im Abstand von ca. 10 m wurden die Flächen begangen und systematisch auf Nester hin abgesucht. Dabei strebten wir an, daß auf allen Flächen längstens im Abstand von 14 Tagen die Nestsuche neu erfolgte. Dementsprechend fanden wir nahezu alle Nester während des Baues, der Eiablage oder frühen Bebrütung. Sieben verschiedene Parameter des Neststandortes und seiner weiteren Umgebung wurden jeweils gemessen bzw. geschätzt (s. SCHULZE-HAGEN 1984 b). Aufenthaltsbereiche singender σ und Neststandorte wurden in Gebietskarten eingetragen, zu mehreren Terminen in der Brutzeit erfolgten Bestandszählungen. Nach Ende der Brut wurde eine größere Zahl an Nestern gesammelt und ihr Nistmaterial analysiert.

Bei benachbarten Nestern von Teich- und Sumpfrohrsängern mit möglichst gleichaltrigen Nestlingen wurde von einer 2,50 m hohen Trittleiter aus ca. 20–30 m Entfernung die Nahrungssuche der Altvögel beobachtet und mittels Diktaphon protokolliert (s. SCHULZE-HAGEN & FLINKS in Vorbereitung).

Folgende statistische Testverfahren wurden verwandt: t_1 , F_1 , z , X^2 -Test, X^2 -Vierfeldertest, t -Test zur Beurteilung von Verschiedenheit (bei Steigungsmaßen) sowie eine multiple Diskriminanzanalyse. Allen Tests liegt eine zweiseitige Fragestellung zugrunde.

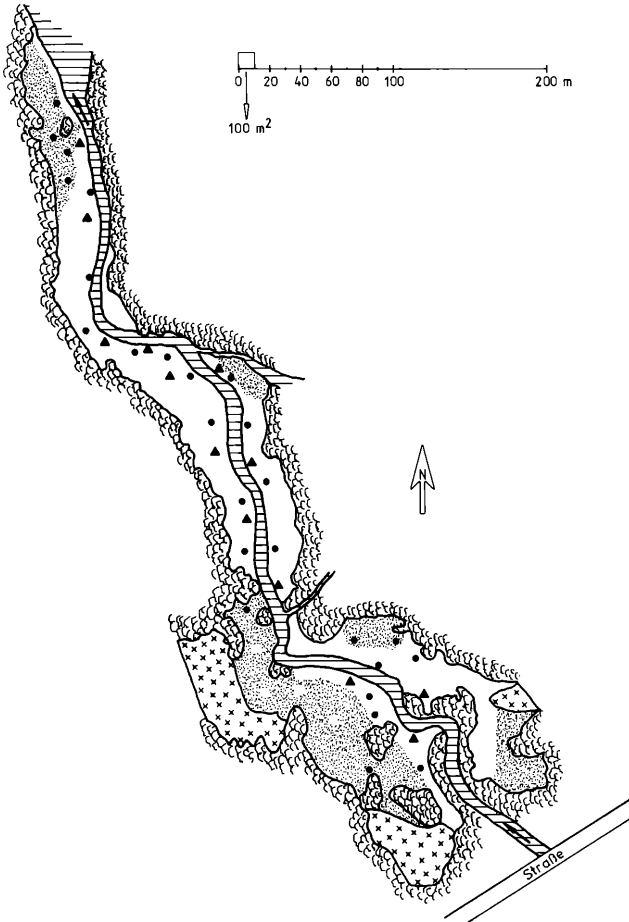


Abb. 1: Rader Bruch mit den Nistplätzen von Teich- und Sumpfrohrsänger 1988.

Schilf

□ Mischvegetation

Willow bushes, woodland

Seggenwiese

Flußlauf

● Teichrohrsängernest

▲ Sumpfrohrsängernest.

Fig. 1: Stud plot "Rader Bruch" and the nest sites of *Acrocephalus* Warblers in 1988.

Reed

□ mixed vegetation

willow bushes, woodland

Carex

Flußlauf

● nest of Reed Warbler

▲ nest of Marsh Warbler.

Unser herzlicher Dank gilt unseren Freunden Heiner Flinks, Dr. Jürgen Haffer, Pertti Koskimies und ganz besonders Dr. Bernd Leisler, die die Geduld aufbrachten, eine erste Fassung kritisch und konstruktiv mit uns zu diskutieren, Dr. Michael Harengerd für Mithilfe in statistischen Fragen und Prof. Hans Winkler für die Durchführung der multiplen Diskriminanzanalyse. Dr. Andreas J. Helbig machte unser Summary auch für Briten verständlich und Jürgen Schwirk fertigte die Zeichnungen.

3. Ergebnisse

3.1. Zeitliche Trennung

Zwischen Teichrohrsängern in Schilf und Mischvegetation ließen sich keine phänologischen Unterschiede erkennen, sieht man davon ab, daß die zuerst angekommenen Teichrohrsänger stets in Schilf sangen. Auch hier bestätigte sich das lange Intervall zwischen Erstankunft und Legebeginn (Tab. 1, s. auch LEISLER 1988).

Erwartungsgemäß trafen Sumpfrohrsänger etwa 7 Tage später am Brutplatz ein (Tab. 1). Gesangs- und Legeperioden waren bei ihnen um ca. 30% kürzer als bei Teichrohrsängern. Früheste Legebeginne und Median der Legebeginne liegen für beide Arten etwa gleich, das Maximum liegt für alle drei Gruppen (Teichrohrsänger in Schilf und Mischvegetation, Sumpfrohrsänger in Mischvegetation) in der 1. Junidekade (Abb. 2).

Tab. 1: Phänologische Daten von Teich- und Sumpfrohrsängern im selben Habitat (Rader Bruch, 1987–89).

Table 1: Mean phenological parameters in the time schedules of Reed and Marsh Warblers in the same habitat (Raderbruch, 1987–89).

	Teichrohrsänger Schilf	Teichrohrsänger Mischvegetation	Sumpfrohrsänger Mischvegetation
Erstankunft (Median)	6. Mai	6. Mai	13. Mai
Frühestes Gelege (1. Ei, \bar{x})	24. Mai	25. Mai	25. Mai
Mittlerer Legebeginn (Median)	6. Juni	6. Juni	4. Juni
Gesangsperiode (in Tagen, \bar{x})	79	81	56
Legeperiode (in Tagen, \bar{x})	52	55	40

Trotz eingeschränkter Nestersuche nach dem 15. Juli wurden vereinzelte Teichrohrsänger-gelege noch bis in den August gefunden.

3.2. Räumliche Trennung

Im Rader Bruch bevorzugten die zuerst angekommenen Teichrohrsänger Schilf gegenüber Mischvegetation. Mitte Juni sangen dort 47% der σ in Mischvegetation bzw. angrenzendem Weidengebüsch und gleichzeitig wurden 39% der Nester in Mischvegetation gefunden. Über einen Zeitraum von 20 Tagen nach der Ankunft des ersten σ wurden Zahl und Standort singender σ in den einzelnen Gebietsabschnitten festgestellt. Dabei zeigt sich ein nahezu identisches Besiedlungsmuster von Teichrohrsängern in den beiden Vegetationstypen (Abb. 3).

Bei der Ankunft der ersten Sumpfrohrsänger sangen bereits zahlreiche Teichrohrsänger in der Mischvegetation. Trotzdem sind die Besiedlungsmuster beider Arten sehr ähnlich (Abb. 2), sieht man von der zeitlichen Versetzung wegen der späteren Ankunft von Sumpfrohrsängern ab. Wir fanden keinen Anhalt dafür, daß als Folge zunehmender Dichte in Mischvegetation etwa Teichrohrsänger wieder vermehrt abwanderten (in Schilf z. B.) oder Sumpfrohrsänger sich nur vorübergehend ansiedelten.

Die durch eine Kombination aus bekannten Nestern und zusätzlich singenden σ , die einem Nest nicht zuzuordnen waren, ermittelte Dichte betrug Mitte Juni im gesamten Rader Bruch (\bar{x} 1987–89) 20,7 Reviere/ha für Teichrohrsänger und 6,9 Reviere/ha für Sumpfrohrsänger. In der Mischvegetation betrug sie 16,2 Reviere/ha für Teich- und 11,0 Reviere/ha für Sumpfrohrsänger.

Ohne die Territorialgröße oder Aktionsradien einzelner Brutpaare ausgemessen zu haben, weist Tab. 5 darauf hin, daß eine z. T. großflächige Habitatüberlappung bei benachbarten Paaren beider Arten bestanden haben muß. Legt man um alle in den 3 Jahren gefundenen Nester einen Radius von 30 m, so waren im Rader Bruch ca. 90% der Mischvegetation von beiden Rohrsängern gemeinsam besiedelt (s. hierzu auch Abb. 1).

Als Singarten bevorzugten Teichrohrsänger die mittlere Region von Weidengebüsch in 2–4 m Höhe (Tab. 2). Selbst revierhaltende σ in den größeren Schilfkomplexen suchten gehäuft Buschwerk zum Singen auf. Sumpfrohrsänger wählten dagegen eher hochragende Schilfhalme oder Altstengel von z. B. Brennesseln. Sangen sie aus Weidengebüsch, dann in 71% im oberen Kronbereich (oberhalb 4 m) und in 29% in einer Zone zwischen 1 und 4 m, meist niedrig. Teichrohrsänger sangen fast ausnahmslos in der Deckung von Buschwerk oder

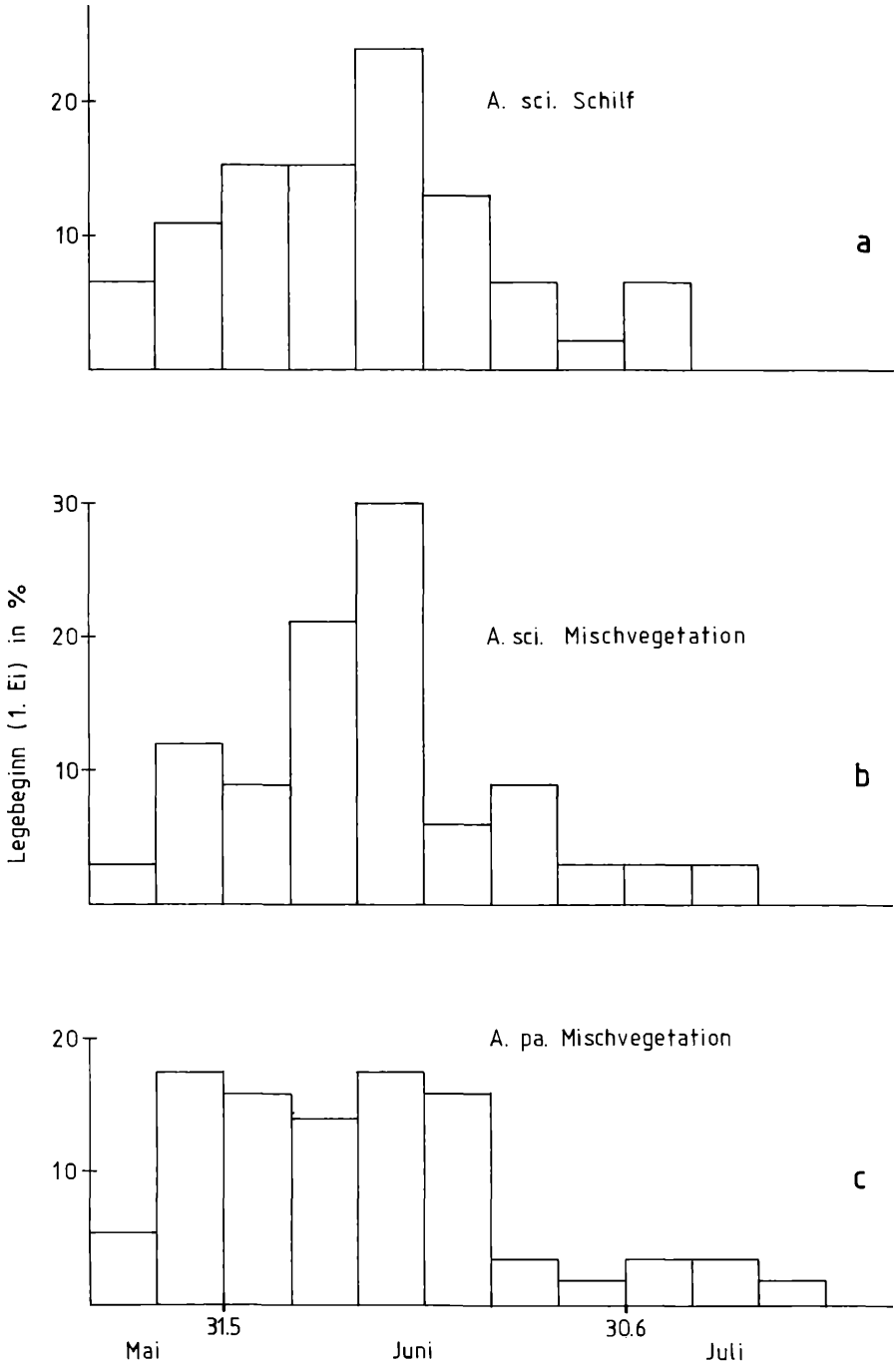


Abb. 2: Verteilung der Legebeginne (in %, Pentaden) von Teich- und Sumpfrohrsängern 1987-89; z-Test, n. s., ↓ Median.

Fig. 2: Distribution of first-egg dates of Reed and Marsh Warblers (per cent, 5-day-periods, 1987-89); z-test, n. s., ↓ median.

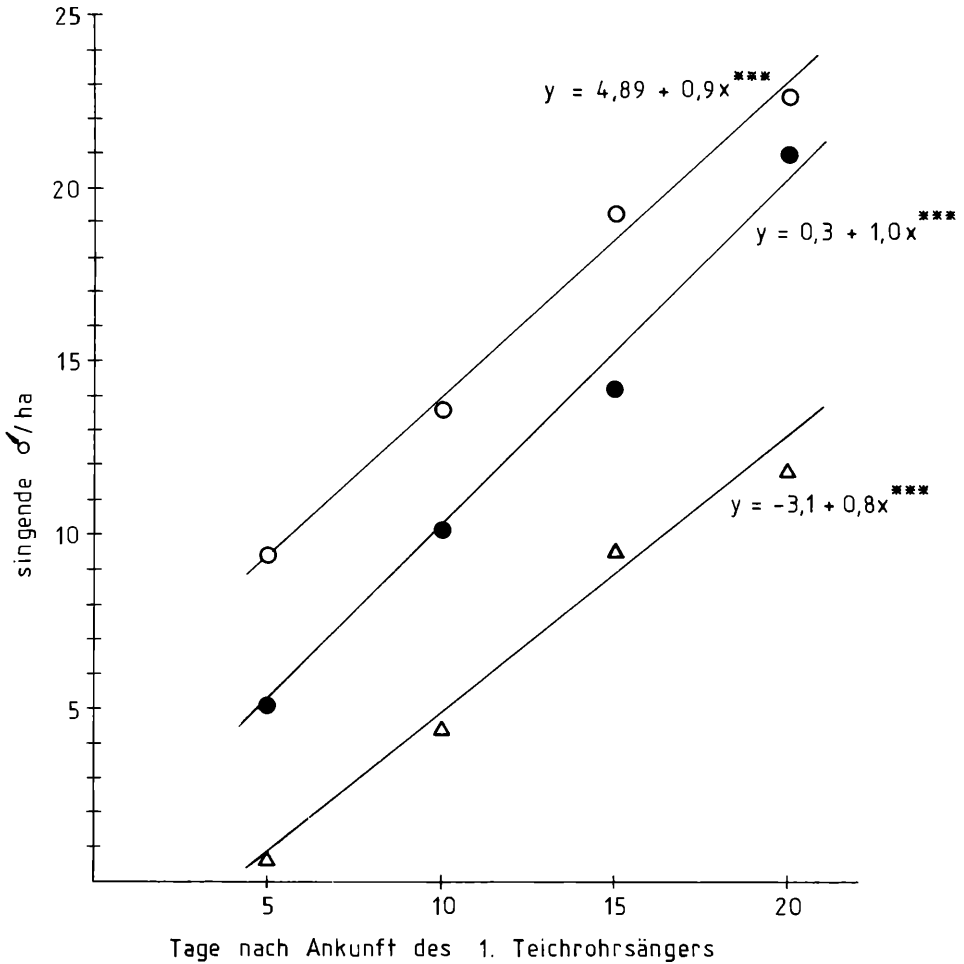


Abb. 3: Zahl singender ♂ bzw. bekannter Reviere in verschiedener Vegetation im Rader Bruch 5, 10, 15 und 20 Tage nach Ankunft des 1. Teichrohrsänger-♂ (\bar{x} 1987 und 1988; kein Unterschied zwischen den Steigungsmaßen der 3 Kurven, t-Test auf Verschiedenheit).

○ Teichrohrsänger in Schilf, ● Teichrohrsänger in Mischvegetation, ▲ Sumpfrohrsänger in Mischvegetation.

Fig. 3: Number of singing males and/or known territories in different vegetation types at Rader Bruch 5, 10, 15, and 20 days after arrival of the first Reed Warbler male (\bar{x} 1987–88, t-test for differences in slope of regression line: n. s.).

○ Reed Warblers in Reed, ● Reed Warbler in mixed vegetation, ▲ Marsh Warblers in mixed vegetation.

im Übergangsbereich von Jung- zu Altschilf, Sumpfrohrsänger dagegen offen von herausragenden Halmen oder der Spitze eines Gebüsches.

Die Umgebung (ca. 10 m²) der Neststandorte in Mischvegetation wies bei Teichrohrsängern einen Schilfanteil von 55±17% (\bar{x} , n = 37) und bei Sumpfrohrsängern einen von nur 46±15% (\bar{x} , n = 61, p<0,01, t-Test) auf. 36% der Teichrohrsängernester dort hingen aus-

- Tab. 2: Singwarten (in %) von Teich- und Sumpfrohrsängern im Rader Bruch (n = 135 bzw. 119, Zählung alle 4 Tage zwischen 15. Mai und 15. Juni 1989, $p < 0,001$, χ^2 -Vierfeldertest).
- Table 2: Type of song posts of Reed and Marsh Warblers at Rader Bruch (in per cent, n = 135 in Reed and 119 in Marsh Warblers, counted every fourth day during May 15 - June 15; $p < 0,001$, χ^2 -contingency-test).

	Teichrohrsänger	Sumpfrohrsänger
Hochragende Halme (Schilf, Brennessel)	39	66
Gebüsch	61	34

schließlich an Schilfhalmen, 17% an Schilf- und anderen Krauthalmen, 40% an Schilf- und Brennesselhalmen sowie 6% nur an Brennesselstengeln. Im Vergleich dazu hingen 7% der Sumpfrohrsängernester ausschließlich an Schilfhalmen, 8% an Schilf und anderen Krauthalmen, 74% an Schilf- und Brennesselhalmen sowie 11% nur an Brennesselstengeln. 6 weitere Nistplatzparameter von Teichrohrsängernestern in Mischvegetation lagen intermediär zwischen denen von Teichrohrsängern in Schilf und Sumpfrohrsängern in Mischvegetation (Tab. 3).

- Tab. 3: Mittelwerte von 6 verschiedenen Nistplatzcharakteristika (1987–89). Teichrohrsänger in Schilf: n = 48, Teichrohrsänger in Mischvegetation: n = 34, Sumpfrohrsänger in Mischvegetation: n = 55; t-Test, z-Test).
- Table 3: Averages of 6 nest site parameters (Reed Warblers nesting in Reed: n = 48, Reed Warblers in mixed vegetation: n = 34, Marsh Warblers in mixed vegetation: n = 55; t-test, z-test).

	Teichrohrsänger Schilf		Teichrohrsänger Mischvegetation		Sumpfrohrsänger Mischvegetation
Zahl nesttragender Haltestengel (\bar{x})	3,95 ± 1,17	$p < 0,05$	4,15 ± 0,85	$p < 0,01$	4,74 ± 1,22
Durchmesser Halte- stengel in mm (\bar{x})	5,3 ± 0,97	$p < 0,01$	4,6 ± 1,16	$p < 0,01$	4,1 ± 1,05
Halme / 0,25 m ² (\bar{x})	94 ± 20	$p < 0,001$	82 ± 18	$p < 0,05$	77 ± 17
Sichtschutz					
Bedeckung in %, (\bar{x})	65	n.s.	64	$p < 0,001$	77
Nesthöhe in cm (\bar{x})	81 ± 22	$p < 0,001$	75 ± 18	$p < 0,001$	56 ± 13
Entfernung vom Rand der Vegetation (in cm, \bar{x})	357	$p < 0,001$	245	$p < 0,05$	146

In der Diskriminanzanalyse (Abb. 4) lassen sich die drei Kollektive Teichrohrsänger in Schilf bzw. in Mischvegetation und Sumpfrohrsänger in Mischvegetation auf der 1. Diskriminanzachse vor allem durch abnehmenden Anteil an Schilfvegetation in der Nestumgebung, abnehmende Nesthöhe und abnehmende Halmdichte der Nestumgebung sowie auf der 2. Diskriminanzachse durch zunehmende Beschattung und wiederum abnehmende Nesthöhe deutlich trennen (s. die Korrelationskoeffizienten in Tab. 4).

Anhand der 1. Achse ergibt sich eine deutliche Trennung zwischen den Kollektiven in Schilf und Mischvegetation. Würde man die beiden letzteren – Teich- bzw. Sumpfrohrsänger in Mischvegetation – einer gesonderten Analyse unterziehen, so wäre hier eine deutlichere Trennung zu erwarten, wie schon aus den Mittelwerten der Nistplatzparameter ersichtlich (Tab. 3).

Tab. 4: Korrelationskoeffizienten, Gewichte und F-Werte der 5 Nistplatzparameter.

Table 4: Correlations, weights, and F-values for 5 nest site parameters.

Diskriminanzachse	Korrelationskoeffizient		Gewicht		F-Wert (für alle $p < 0,001$)
	1	2	1	2	
Variable					
Halme pro 0,25 m ²	-0,41	0,10	-0,04	-0,04	9,98
Bedeckung in %	0,30	0,62	0,24	0,64	10,38
Randentfernung (in cm)	-0,50	-0,16	-0,16	-0,03	15,99
Schilfanteil (in %)	-0,99	0,15	-0,96	0,48	231,21
Nesthöhe (in cm)	-0,56	-0,55	-0,12	-0,60	27,46

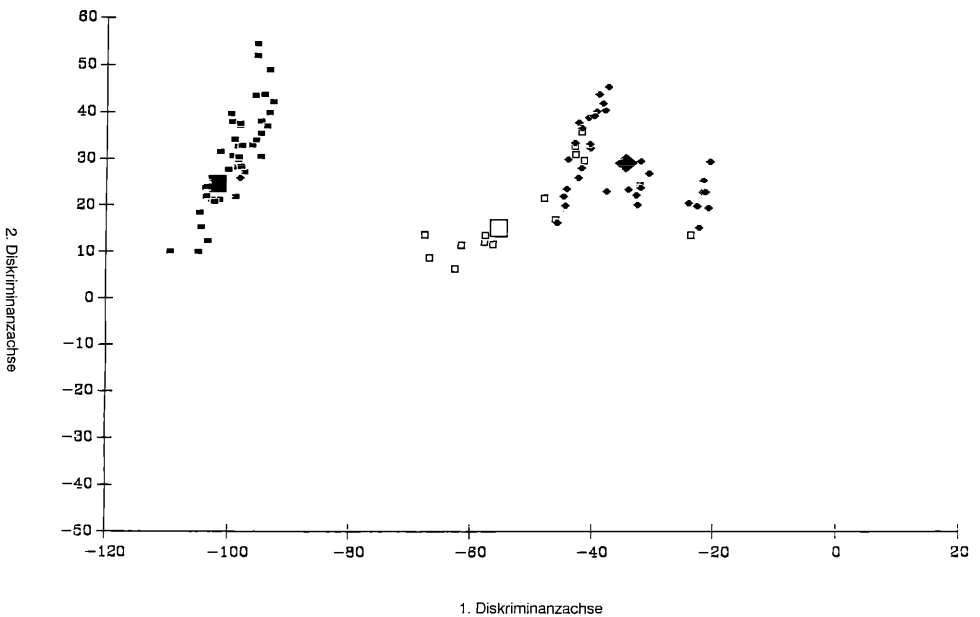


Abb. 4: Trennung der Nistplatzansprüche anhand 5 Parametern in einer Diskriminanzanalyse anhand 43 Nestern von Teichrohrsängern in Schilf (■, Gruppenmittel = ■), 34 in Mischvegetation (□, Gruppenmittel = □) und 53 Nestern von Sumpfrohrsängern in Mischvegetation (◆, Gruppenmittel = ◆).

Fig. 4: Multiple discriminance analysis for 5 nest site parameters (s. Tab. 4). 43 nests of Reed Warblers in reed (■, group average = ■), 34 in mixed vegetation (□, group average = □), and 53 nests of Marsh Warblers in mixed vegetation (◆, group average = ◆).

Die bekannten Unterschiede in Nistmaterial und Nestform (SCHULZE-HAGEN 1990 a, b) blieben unverändert bestehen, unabhängig davon, ob Teichrohrsängernester in Schilf oder Mischvegetation hingen. 15 zufällig ausgewählte Nester aus Mischvegetation enthielten in ihrer Außenhülle überwiegend (nach der Häufigkeit geordnet) ganze Schilfrispen, Samenwolle von Weiden, Pappeln und Rohrkolben, Grashalme und grobe Wurzeln. Ihre Innenauskleidung bestand stets aus Endstücken von Schilfrispen. Die Nester behielten auch in Mischvegetation

denselben festen, kompakten Eindruck wie in Schilf. Alle 15 zufallsgewählten Sumpfrohrsängernester waren in ihrer Form viel lockerer, bestanden außen aus (nach der Häufigkeit) Halmen verschiedener Gräser, breiten Grasblättern und Brennesselbast, innen aus feinen Grashalmen, z. T. als Rispen sowie feinen Würzelchen und nur einmal wenigen Schilfrispen.

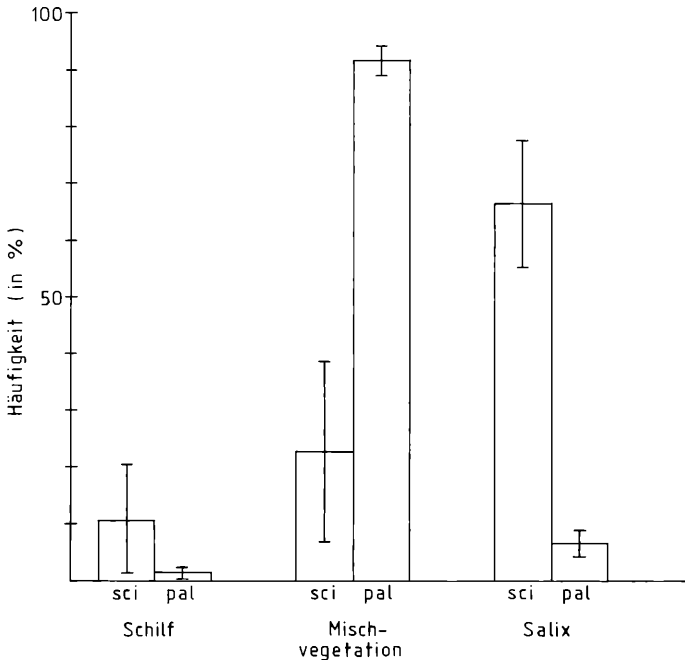


Abb. 5: Verteilung der Nahrungssuche auf unterschiedliche Vegetationstypen (in %, linke Säulen: Teichrohrsänger, rechte Säulen: Sumpfrohrsänger, mit Standardabweichungen; n = 693 Beobachtungen an 6 Teich- bzw. n = 2492 Beobachtungen an 5 Sumpfrohrsängernestern).

Fig. 5: Frequency of foraging in different vegetation types (in per cent of no. of observations, left columns: Reed Warblers, right columns: Marsh Warblers, with s. d.; n = 693 observations near 6 nests of Reed and 2492 observations near 5 nests of Marsh Warblers.

Bei der brutzeitlichen Nahrungssuche benachbarter Brutpaare mit etwa gleichaltrigen Nestlingen fanden wir deutliche Unterschiede: Teichrohrsänger suchten zu 66% ihre Beute in Weidengebüsch und nur in 34% in Mischvegetation und Schilf, wobei sie sich bis zu ca. 200 m vom Nest entfernten. Umgekehrt suchten Sumpfrohrsänger nur in 7% Weidengebüsch zur Beutejagd auf, aber in 93% Mischvegetation und Schilf (Abb. 5). Hierbei entfernten sie sich bis etwa 100 m vom Nest, ihr Aktionsradius war also kleiner als bei Teichrohrsängern. Neben der so unterschiedlichen Nutzung der vorhandenen Vegetationsbereiche wurden innerhalb derselben außerdem noch verschiedene Zonierungen gewählt: Während Teichrohrsänger mehr im Zentrum des Gebüsches jagten, bevorzugten Sumpfrohrsänger mehr die Peripherie. In Mischvegetation hielten sich Teichrohrsänger mehr im mittleren und oberen Drittel, Sumpfrohrsänger mehr im unteren Drittel auf (SCHULZE-HAGEN & FLINKS in Vorbereitung). Insgesamt bestand der Eindruck, daß Sumpfrohrsänger eher die dichte Vegetation zur Nahrungssuche wählten.

3.3. Interspezifische Reaktionen

In den drei Untersuchungsperioden fiel uns kein Sumpfrohrsänger (ca. 50 ♂) mit Gesangssegmenten von Teichrohrsängern im Repertoire auf. Zwar war immer wieder festzustellen, daß einzelne Teichrohrsänger kurze Imitationen brachten, oft nur Bruchteile von Sekunden und 1–2mal wiederholt, doch konnte keiner (ca. 70 ♂) mit längerdauernden Imitationen gehört werden. Bei nicht konsequenter Suche nach aggressiven Interaktionen sahen wir solche gelegentlich während der Nahrungssuche vor allem in Weidengebüsch und während des Warnens

am Nest (3mal Sumpf- gegen Sumpfrohrsänger, 14mal Teich- gegen Sumpfrohrsänger bzw. Sumpf- gegen Teichrohrsänger und 11mal Teich- gegen Teichrohrsänger). Dabei jagten sich die Rohrsänger, flogen aufeinander zu, oft mit einer schnellen che-che-che-Rufreihe, boten Schnabelklappen (besonders bei Distanzen unter 2 m) oder einer pickte nach dem anderen. Zweimal sangen zwei artfremde ♂ heftig und nahe beieinander. Ungleich häufiger war jedoch zu beobachten, daß Angehörige beider Arten in enger Nachbarschaft gemeinsam vor Nestfeinden warnten oder in der Nähe eines fremden Nestes (bis auf wenige Meter) ungestört Nahrung suchten.

Tab. 5: Minimalabstände gleichzeitig besetzter, benachbarter Nester (in m, 1987–89, z-Test, Te = Teichrohrsänger, Su = Sumpfrohrsänger).

Table 5: Minimal distances between simultaneously active nests (in m, 1987–89, z-test; Te = Reed Warbler, Su = Marsh Warbler).

m	0–10	11–15	16–20	21–25	26–30	31–35	36–40	41–45	46–50	$\bar{x} \pm s$	n
Te-Te	0	1	5	10	10	14	6	4	1	$30 \pm 7,8$	51
Te-Su	3	6	3	12	3	1	2	1	3	23 ± 11	34
Su-Su	0	1	0	2	3	0	0	3	4	35 ± 12	13

— p < 0,01
— p < 0,01
— ns

Gleichzeitig besetzte Teich- und Sumpfrohrsängernester waren zweimal 7 und einmal 8 m voneinander entfernt. Es fiel auf, daß die Abstände zwischen artverschiedenen Nestern kleiner waren als die zwischen artgleichen (Tab. 5).

4. Diskussion

4.1. Zeitliche Trennung

Die am Niederrhein festgestellten phänologischen Daten sind mit denen anderer Studien konform (SCHULZE-HAGEN 1990 a, b). Das lange Intervall zwischen Erstankunft und Legebeginn bei Teichrohrsängern (s. auch LEISLER 1988) mag am ehesten damit zu erklären sein, daß die Vegetation, insbesondere die Mischvegetation, Anfang bis Mitte Mai noch zu niedrig für die Anlage von Nestern ist. Geeignete Neststandorte in großer Zahl stehen erst etwa ab Anfang bis Mitte Juni zur Verfügung.

Erwartungsgemäß gab es keine Unterschiede zwischen Teichrohrsängern in Schilf und in Mischvegetation. Die Unterschiede zwischen Teich- und Sumpfrohrsängern hinsichtlich Erstankunft, Gesanges- und Legeperiode (Tab. 1) sind habitunabhängig und spiegeln die verschiedenen jahreszeitlichen Strategien beider Arten wider. Für alle drei Gruppen (Teichrohrsänger in Schilf bzw. Mischvegetation, Sumpfrohrsänger in Mischvegetation) ist die Verteilung der Legebeginne ähnlich, ihr Maximum liegt in der ersten Junihälfte. Für eine zeitliche Separierung des Brutgeschäftes bestünden auch kaum Möglichkeiten bei der knappen Brutsaison und neun- bis zehnmonatigem Aufenthalt auf Zugwegen und im Winterquartier. Darüber hinaus kann davon ausgegangen werden, daß das Maximum zu fütternder Nestlinge und der Gipfel des Nahrungsangebotes miteinander korreliert sind.

Bei den beiden syntop vorkommenden Rohrsängern spielen phänologische Aspekte also höchstens eine untergeordnete Rolle für deren ökologische Trennung.

4.2. Räumliche Trennung

4.2.1. Habitatwahl von Teichrohrsängern in Schilf und Mischvegetation

In allen drei Jahren sangen die zuerst angekommenen Teichrohrsänger in Schilf, doch bereits 1–3 Tage später auch in Mischvegetation. Das Besiedlungsmuster beider Vegetationstypen ist

erstaunlich ähnlich (Abb. 3) und erinnert an das Modell einer „idealen freien Verteilung“ (FRETWELL & LUCAS in KREBS & DAVIES 1981), allerdings mit einer zeitlichen Versetzung. Ohne Zweifel kam es jedoch nicht zu einer Konkurrenz um Ressourcen mit „despotischem“ Verhalten, wobei die später ankommenden Teichrohrsänger von den Ressourcen ausgeschlossen werden. Dieses wäre an einem Abflachen der Kurve der Schilfsiedler erkennbar gewesen.

Mischvegetation scheint nicht unbedingt ein schlechter geeignetes Habitat als Schilf darzustellen, beide Vegetationstypen werden etwa gleichwertig besiedelt. Vielleicht ist dies lediglich durch frühe Prägung und Erfahrung der Jungvögel in der Zeit nach ihrem Ausfliegen bedingt (CATCHPOLE 1974). Daß Siedler in Mischvegetation nicht unbedingt eine schlechtere Fitness besitzen, zeigen Daten von CATCHPOLE (1974), wo dieselben Individuen mehrere Jahre hintereinander Mischvegetation bevorzugten, Hinweise von BOROWIEC (Mskr.), wo nach Brutverlusten Umsiedlungen von Schilf in Mischvegetation und umgekehrt feststellbar waren, sowie eigene Analysen des Bruterfolges in beiden Vegetationstypen (SCHULZE-HAGEN, LEISLER & WINKLER in Vorb.).

In CATCHPOLES (1974) wie in unserer Studie war die Brutpaardichte in Schilf jedoch höher als die in Mischvegetation. Die Bevorzugung von Bereichen der Mischvegetation mit höherem Schilfanteil bestätigt dies (s. hierzu auch 4.2.2.).

Ein Aspekt, der bisher eigentlich in allen Untersuchungen zu kurz gekommen ist, ist das rasante Wachstum der Vegetation mit entsprechenden Veränderungen der Habitatstruktur. Während unsere Studien mehr oder weniger Momentaufnahmen darstellen, mag das Habitatschema des Vogels doch von einem breiteren bzw. dynamischen Profil der Habitatstrukturen getragen sein.

4.2.2. Teich- und Sumpfrohrsänger in derselben Vegetation

Auch das Ansiedlungsmuster beider Arten in Mischvegetation ist sehr ähnlich und gleicht ebenfalls dem Modell einer „idealen freien Verteilung“, jedoch wiederum mit einer zeitlichen Verschiebung (Abb. 3). Die früher angekommenen Teichrohrsänger haben – zumindest auf der Ebene der Population und abgesehen von möglichen anders verlaufenden individuellen Fällen – die später ankommenden Sumpfrohrsänger in ihrem Ansiedlungsmuster nicht beeinflusst. Offensichtlich besteht in Mischvegetation keine wesentliche Limitierung potentieller Ressourcen mit der Folge interspezifischer Konflikte.

Die Summe der Brutpaardichten Mitte Juni von 16 Teichrohrsängerrevieren/ha und 11 Sumpfrohrsängerrevieren/ha in Mischvegetation ist zwar um ca. 30% höher als die von Teichrohrsängern allein in den Schilfbereichen des Rader Bruches, liegt aber immer noch unter den Maximalwerten für Teichrohrsänger in Röhrichtern mit 38,5 Nestern bzw. 53,2 Revieren/ha (BIBBY & THOMAS 1985, ÖLSCHLEGEL 1981). Dies ist einerseits Hinweis dafür, daß die Kapazitätsgrenze des Habitats – bei hoher Primärproduktion und Arthropodendichte (SCHULZE-HAGEN & FLINKS in Vorbereitung) – hier gar nicht erreicht wird, andererseits auch Bestätigung dafür, daß die vorhandene Mischvegetation ein Sekundärhabitat für Teichrohrsänger ist (s. 4.2.1.). Für Sumpfrohrsänger dagegen entspricht die festgestellte Dichte dem bisher bekannten oberen Bereich (SCHULZE-HAGEN 1990 b).

Durch die unterschiedliche Singwartenwahl beider Rohrsänger (Tab. 2) entsteht eine deutliche Separierung, wobei visuelle Stimuli der beiden morphologisch sehr ähnlichen Arten während der Revieretablierung und Paarbildung – sicherlich einer kritischen Phase im Hinblick auf interspezifische Konkurrenz wie auch der Entstehung von Mischpaaren – reduziert sein dürften. Im deutlichen Gegensatz zu den Ergebnissen von HEUWINKEL & MÜLLER (1988) sangen unsere Teichrohrsänger mehrheitlich in Weidengebüsch, selbst Revierhalter in größeren Schilfkomplexen.

Die mehr versteckte Position während des Singens bei Teichrohrsängern mag zwar ebenfalls zur Vermeidung aggressiver Konflikte beitragen, ist aber wohl primär als Adaptation an das Leben im dichten Röhricht aufzufassen (Schutz vor Raubfeinden, vielleicht auch Reduktion intraspezifischer Konkurrenz bei hoher Dichte).

Für die Charakterisierung der Habitatansprüche beider Rohrsänger ist die weitere Nestumgebung vermutlich wichtiger als die Struktur nur bis zur Paarbildung (Teichrohrsänger, Borowiec 1983) oder bis zum Schlupf der Nestlinge (Sumpfrohrsänger, DOWSETT-LEMAIRE 1981) verteidigter Territorien, die lediglich der Anwerbung eines ♀ dienen und oft nicht einmal den vom ♀ ausgewählten späteren Nistplatz enthalten (Borowiec 1983, Leisler 1985). Einige Nistplatzcharakteristika (Halmdichte, Stengeldurchmesser nesttragender Halme) sind besonders gut mit ökomorphologischen Parametern (z. B. Fußmaßen) korreliert (DYREZ 1981, MÖRICKÉ MskT., LEISLER, LEY & WINKLER 1989). Der Nistplatzwahl kommt darüber hinaus ganz offensichtlich eine entscheidende Rolle beim Schutz vor Feinden (Nesträubern) zu (SCHULZE-HAGEN 1984 a, HOI & WINKLER 1988). Die Nahrungssuche speziell dieses Artenpaares erfolgt dagegen fast ausschließlich außerhalb der engen Grenzen des nur vorübergehend aufrechterhaltenen Revieres (CATCHPOLE 1973, DOWSETT-LEMAIRE 1979, BOROWIEC 1983).

Die Nistplatzcharakteristika von in Mischvegetation nistenden Teichrohrsängern unterschieden sich deutlich von denen in derselben Vegetation nistender Sumpfrohrsänger (Tab. 3 und 4, Abb. 4). Das Ausmaß der Überlappung war relativ gering. Es bestanden aber auch deutliche Unterschiede zu in Schilf nistenden Teichrohrsängern. Die unterschiedlichen Nistplatzansprüche beider Rohrsänger innerhalb derselben Vegetation tragen damit ebenfalls zu deren ökologischen Trennung bei.

Besonders deutlich unterscheidet sich die Nahrungssuche beider Arten (Abb. 5). Während für Sumpfrohrsänger bisher keine diesbezügliche Untersuchung vorliegt, existieren zwei für Teichrohrsänger, beide als Vergleich mit im selben Habitat gleichzeitig vorkommenden Schilfrohrsängern *A. schoenobaenus* (GREEN & DAVIES 1972, CATCHPOLE 1973). Auch dort fällt der hohe Anteil in Weidengebüsch jagender Teichrohrsänger auf, während die Schilfrohrsänger ähnlich wie hier Sumpfrohrsänger Hochstauden- bzw. krautige Vegetation bevorzugten. Selbst innerhalb der einzelnen Vegetationstypen werden von Teich- und Sumpfrohrsängern unterschiedliche Strata bevorzugt. Mit der Präferenz unterschiedlicher Vegetation zur Nahrungssuche gehen auch verschiedene Techniken des Nahrungserwerbes und ein verschiedenes Beutespektrum mit ebenfalls unterschiedlichen Beutetierlängen einher (SCHULZE-HAGEN & FLINKS in Vorbereitung). Damit führen Nahrungssuche und Nahrung zu einer deutlichen Separierung syntop vorkommender Teich- und Sumpfrohrsänger. Demgegenüber zeigen im selben Habitat vorkommende Zilpzalpe und Fitisse, die durch ausgeprägte interspezifische Territorialität gekennzeichnet sind, keine Unterschiede bei der Nahrungssuche (d. h. den dort aufgesuchten Habitatbereichen) sowie im Spektrum der Nahrung (SAETHER 1983 a).

4.3. Interspezifische Reaktionen

Bei nicht systematischer Beobachtung bestand nicht der Eindruck gehäufter oder heftiger aggressiver Reaktionen. Hierbei waren interspezifische und intraspezifische etwa zahlreicher. Aggressive Begegnungen fielen am ehesten auf, wenn Störereperimente an den Nestern erfolgten und dort mehrere Rohrsänger gleichzeitig warnten (SCHULZE-HAGEN & SENNERT 1990), sowie während der Nahrungssuche. Gerade während der Nahrungssuche in Buschwerk ist eine auffallende Aggressivität von Teichrohrsängern feststellbar (GREEN & DAVIES 1972), die sich aus der besonderen Jagdtechnik dieser Art, nämlich auffliegende Dipteren zu fangen, erklärt (DAVIES & GREEN 1976) und nicht mit territorialer Aggressivität zu verwechseln ist.

Viel zahlreicher waren stattdessen Beobachtungen, daß Angehörige beider Arten in nahen Kontakt (1–2 m Distanz) kamen, z. B. beim Warnen an Nestern oder während der Nahrungssuche in Mischvegetation, ohne daß sie aufeinander reagieren.

4.4. Mechanismen der Koexistenz und offene Fragen

Unsere phänologischen und habitatstrukturellen Untersuchungen an in einer Mischvegetation aus Schilf und Brennesseln gemeinsam vorkommenden Teich- und Sumpfrohrsängern geben keinen Hinweis auf eine zeitliche Staffelung des Brutgeschäftes, weisen aber auf eine vielfältig funktionierende ökologische Trennung beider Arten hin. Diese wird hier an der Wahl der Singwarten, Neststandorte und der Nahrungssuche gezeigt und dürfte genauso auch für weitere ökologische und sicherlich auch ethologische Aspekte gelten. Dabei kann die Nische der einen Art nicht so ohne weiteres von der anderen belegt werden.

Komplementär zu dieser deutlichen Niscentrennung erscheint es wahrscheinlich, daß interspezifische Konkurrenz um Raum (Territorialität) zwar vorhanden, aber doch nur von begrenztem Ausmaß ist, hier erkennbar am „idealen, frei verteilten“ Ansiedlungsmuster beider Arten in der Mischvegetation, dem Grad der Habitatüberlappung, den nur geringen Abständen zwischen gleichzeitig besetzten artverschiedenen Nestern und an der offensichtlich geringen Zahl aggressiver Interaktionen.

Während bei einigen Grasmücken und Laubsängern (z. B. CODY 1978, GARCIA 1983, SAETHER 1983 a, b) mit ausgeprägter interspezifischer Territorialität die brutzeitliche Nahrungssuche innerhalb der – langfristig aufrechterhaltenen – Territorien erfolgt, suchen die beiden Rohrsänger ihre Nahrung außerhalb der Grenzen von – nur kurzfristig verteidigten – Revieren (z. B. CATHPOLE 1973, DOWSETT-LEMAIRE 1981). Unsere Ergebnisse bestätigen dies. Dieses Verhalten führt zur weiteren Vermeidung direkter Konkurrenz und sollte bei der Diskussion der interspezifischen Territorialität besondere Berücksichtigung finden.

Die interspezifischen Relationen des Artenpaares Teich- und Sumpfrohrsänger unterscheiden sich somit deutlich von anderen Sylviiden und ermöglichen eine Koexistenz auf selbem Raum ohne wesentliche interspezifische Konkurrenz. Ob eine solche durchgängig gering oder während der kurzen Phasen ausgeprägter Territorialität bis zur Paarbildung bei Teichrohrsängern (BOROWIEC 1983) bzw. dem Schlupf der Jungen bei Sumpfrohrsängern (DOWSETT-LEMAIRE 1979) evtl. vorübergehend stärker ausgeprägt ist, vermögen wir anhand unserer Daten nicht zu beurteilen. Hierzu wären weitere Experimente nötig (Play back, Wegfangversuche, Manipulation von Bestandsdichte, Bruterfolg und Habitatstruktur).

Offensichtlich lohnt es sich für beide Rohrsänger, dasselbe Habitat gemeinsam zu besiedeln. Voraussetzung der gut funktionierenden Niscentrennung auf kleinstem Raum (Mikrohabitat) ist die mosaikartige Vernetzung unterschiedlicher Habitatstrukturen innerhalb der Mischvegetation mit fließenden Übergängen zwischen mehr Schilfröhricht und mehr Krautvegetation. Eine ähnliche Situation findet sich z. B. bei den beiden naheverwandten nordamerikanischen Meisen *Parus gambeli* und *P. atricapillus* (HILL & LEIN 1989), wo erstere die mehr nadelholzreichen und letztere die mehr laubholzreichen Zonen des Mischwaldes bevorzugt. Falls ein interspezifisches spacing existiert, so führt es dort wie in unserem Beispiel nicht zum vollständigen wechselseitigen Habitatausschluß.

Interspezifische Territorialität als Adaptation sympatrischer Arten mit ähnlicher Ökologie (u. a. CODY 1978) braucht nicht unbedingt nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz zu wirken, sondern Grad der Aggression bzw. Territorialität könnten ressourcenabhängig variieren (HILL & LEIN 1989). Die genannten Meisenarten z. B. konkurrierten nicht um Nahrung, wohl aber um Nistplätze. Bei Sumpfbewohnern wäre außerdem der hohe Feinddruck (Nestraub) ein wichtiger Aspekt bei der Entwicklung intra- wie interspezifischer Territorialität (HOI & WINKLER 1988).

Keinesfalls muß davon ausgegangen werden, daß interspezifische Territorialität bei morphologisch ähnlichen bzw. nahe verwandten Arten besonders ausgeprägt sein sollte, vielmehr kann sie auch zwischen Vertretern entfernter Gattungen oder verschiedener Familien auftreten (Beispiele in CATCHPOLE & LEISLER 1988).

Innerhalb der Gattung *Acrocephalus* scheint sie zwischen Drossel- *A. arundinaceus* und Teichrohrsänger sowie zwischen Teich- und Schilfrohrsänger ausgeprägt, dagegen bei Teichrohrsänger und Marikensänger *A. melanopogon* nur von untergeordneter Bedeutung zu sein (LEISLER 1988), ähnlich unserem Beispiel. Ob dies generell oder nur lokal gilt, mag durch ein unterschiedliches Angebot an Ressourcen bestimmt sein.

Ein ganz anderes Problem stellen die Bildung von Mischpaaren mit gemeinsamer Brutpflege und der Nachweis von Hybriden dar. Während solches bei den gut miteinander koexistierenden Goldhähnchen erst nach Ausschaltung ethologischer Barrieren in der Voliere gelang (THALER-KOTTEK 1988), sind bei den beiden Rohrsängerarten einige Beispiele aus der Natur bekannt (DIESELHORST 1948, LEMAIRE 1977, PUKAS 1989), übrigens stets in Mischvegetation. Ihr Anteil bleibt zweifelsohne marginal, auch wenn davon ausgegangen werden kann, daß er in sorgfältig untersuchten Populationen (Farbmarkierung, exakte Artbestimmung, intensive Nestbeobachtung) höher als bisher vermutet ist (PUKAS 1989). Für Busch- (*A. dumetorum*) und Sumpfrohrsänger sind an einer genauer untersuchten Population gleich mehrere Mischbruten und Hybride festgestellt worden (KOSKIMIES 1980).

In einigen Fällen diente Partnermangel als Erklärung (LEMAIRE 1977, KOSKIMIES 1980), aber Verwechslung und falsche bzw. schwache Prägung auf Partner der eigenen Art sind auch vorstellbar. Solche Mischbruten scheinen der – tolerable – Preis der Koexistenz zu sein.

Auch außerhalb der Brutzeit, während des Zuges und in den Überwinterungsgebieten gibt es zahlreiche Hinweise für gemeinsames Vorkommen beider Rohrsänger im selben Habitat (BAIRLEIN 1981, LEISLER 1981, DOWSETT-LEMAIRE & DOWSETT 1987). Wie dort die Trennung erfolgt, bleibt derzeit nach offen.

5. Zusammenfassung

In einer Schilf-Brennessel-Mischvegetation am Niederrhein untersuchten wir 1987–89 Aspekte der Phänologie und brutzeitlichen Habitatwahl syntop vorkommender Teich- und Sumpfrohrsänger. Phänologische Unterschiede im Zeitprogramm beider Arten waren nur von untergeordneter Bedeutung. Demgegenüber bestand eine vielfältige ökologische Trennung, dargestellt an der unterschiedlichen Wahl der Singwarten, der Neststandorte und insbesondere der Nahrungssuche, nämlich Teichrohrsänger überwiegend in Weidegebüsch und Sumpfrohrsänger fast ausschließlich in Mischvegetation.

Komplementär zu dieser guten Niscentrennung im selben Habitat schien das Ausmaß interspezifischer Konkurrenz begrenzt zu sein. Hinweise dafür waren das voneinander unabhängige Ansiedlungsmuster beider Arten in Mischvegetation, Ausmaß der Habitatüberlappung, geringe Abstände zwischen gleichzeitig besetzten artverschiedenen Nestern und die offensichtlich geringe Zahl aggressiver Interaktionen.

Daß die Nahrungssuche beider Rohrsänger nicht territorial gebunden erfolgte, ist von zusätzlicher Bedeutung für eine Koexistenz der beiden Rohrsänger auf kleinem Raum bei offensichtlich nur geringer interspezifischer Territorialität. Diese Form der Koexistenz unterscheidet sich deutlich von den interspezifischen Relationen einiger anderer Sylviiden (z. B. Mönchs- und Gartengrasmücke, Fitis und Zilpzalp) mit ausgeprägter interspezifischer Territorialität und Nahrungssuche innerhalb der Grenzen von Territorien.

Voraussetzung der ausgeprägten Niscentrennung sind die mosaikartige Vernetzung unterschiedlicher Habitatstrukturen innerhalb der Mischvegetation mit fließenden Übergängen zwischen Schilfröhricht und Krautvegetation.

6. Literatur

Bairlein, F. (1981): Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln. Ökol. Vögel 3: 7–137. * Bibby C. J. & D. K. Thomas (1985): Breeding and diets of the Reed Warbler at a rich and a poor site. Bird

Study 32: 19–31. * Borowiec, M. (1983): Study on colour ringed breeding population of Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) at Milicz fish ponds. Rep. Wrocław Univ. 2: 1–10 (in Polish). * Catchpole, C. K. (1973): Conditions of co-existence in sympatric breeding populations of *Acrocephalus* Warblers. J. anim. Ecol. 42: 623–635. * Catchpole, C. K. (1974): Habitat selection and breeding success in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). J. anim. Ecol. 43: 363–380. * Catchpole, C. K. (1978): Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by play back experiments in areas of sympatry and allopatry. Anim. Behav. 26: 1072–1080. * Catchpole, C. K. & B. Leisler (1988): Interspecific territoriality in *Acrocephalus*: A reply to Murray's critical review. Ornith. Scand. 19: 314–316. * Cody, M. L. (1978): Habitat selection and interspecific territoriality among sylviid warblers of England and Sweden. Ecological Monographs 48: 351–396. * Davies, N. B. & R. E. Green (1976): The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed Warbler. Anim. Behav. 24, 313–329. * Diesselhorst, G. (1948): Eine Mischbrut Sumpfrohrsänger x Teichrohrsänger. Orn. Ber. 1, 239. * Dowsett-Lemaire (1979): La territorialité chez la Rousserolle verderolle, *Acrocephalus palustris*. Rev. Ecol. (Terre Vie) 34, 45–67. * Dowsett-Lemaire, F. (1981): Eco-ethological aspects of breeding in the Marsh Warbler, *Acrocephalus palustris*. Rev. Ecol. (Terre Vie) 35: 437–491. * Dowsett-Lemaire, F. & R. J. Dowsett (1987): European Reed and Marsh Warblers in Africa: Migration patterns, moult and habitat. Ostrich 58: 65–85. * Dyrz, A. (1981): Breeding ecology of Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) and Reed Warbler (*A. scirpaceus*) at fish ponds in SW-Poland and lakes in NW-Switzerland. Acta orn. 18: 307–333. * Franz, D. (1981): Ergebnisse einer Populationsuntersuchung am Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus palustris*). Anz. orn. Ges. Bayern 20: 105–126. * Garcia, E. F. (1983): An experimental test of competition for space between Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Garden Warblers *Sylvia borin* in the breeding season. J. anim. Ecol. 52, 795–805. * Green, R. E. & N. B. Davies (1972): Feeding ecology of Reed and Sedge Warblers. Wicken Fen. Gr. Rpt. 4, 8–14. * Heuwinkel, H. & U. Müller (1988): Zur Singwartenwahl von Sumpfrohrsänger, Teichrohrsänger und Rohrammer. Verh. Dt. Zool. Ges. 81: 345–346. * Hill, B. G. & M. R. Lein (1989): Territory overlap and habitat use of sympatric chickadees. Auk. 106, 259–268. * Hoi, H. & H. Winkler (1988): Feinddruck auf Schilfrüher: Eine experimentelle Untersuchung. J. Orn. 129: 439–447. * Hut. R. van der (1986): Habitat choice and temporal differentiation in reed passerines of a Dutch marsh. Ardea 74: 159–176. * Koskimies, P. (1980): Breeding biology of Blyth' Reed Warbler *Acrocephalus dumetorum* in SE-Finland. Orn. Fenn. 57: 26–32. * Krebs, J. R. & N. B. Davies (1981): An introduction to behavioural ecology, Blackwell, Oxford. * Leisler, B. (1981): Die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger (*Acrocephalus, Sylviinae*). I. Habitattrennung. Vogelwarte 31: 45–74. * Leisler, B. (1985): Öko-ethologische Voraussetzungen für die Entwicklung von Polygamie bei Rohrsängern (*Acrocephalus*). J. Orn. 126: 357–381. * Leisler, B. (1988): Interspecific interactions between European marsh nesting passerines. Acta XIX. Int. Orn. Congr. Ottawa: 2635–2644. * Leisler, B., H.-W. Ley & H. Winkler (1989): Habitat, behaviour and morphology of *Acrocephalus* warblers: an integrated analysis. Ornith. Scand 20: 181–186. * Lemaire, F. (1977): Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the Reed and Marsh Warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *A. palustris*). Behaviour 63: 215–240. * Magerl, Ch. (1984): Habitatstrukturanalyse bei Singvögeln zur Brutzeit im nordöstlichen Erdinger Moos. Verh. Orn. Ges. Bayern 24: 1–85. * Ölschlegel, H. (1981): Ergebnisse zehnjähriger Beobachtungen an einer Population des Teichrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus*) während der Brutzeit. Beitr. Vogelk. 27, 329–362. * Pukas, A. A. (1989): The cases of mixed pairs of Reed (*Acrocephalus scirpaceus*) and Marsh (*A. palustris*) Warblers. Zool. Zhurnal 68 (4), 112–125 (russ.). * Saether, B.-E. (1983 a): Habitat selection, foraging niches and horizontal spacing of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* and Chiffchaff *Ph. collybita* in an area of sympatry. Ibis 125: 24–32. * Saether, B.-E. (1983 b): Mechanism of interspecific spacing out in a territorial system of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* and the Willow Warbler *P. trochilus*. Ornith. Scand. 14: 154–160. * Schulze-Hagen, K. (1984 a): Bruterfolg des Sumpfrohrsängers (*Acrocephalus palustris*) in Abhängigkeit von der Nistplatzwahl. J. Orn. 125: 201–208. * Schulze-Hagen, K. (1984 b): Habitat- und Nistplatzansprüche des Sumpfrohrsängers in der rheinischen Ackerbörde. Vogelwelt 105: 81–97. * Schulze-Hagen, K. (1990 a): *Acrocephalus scirpaceus* (Hermann 1804) – Teichrohrsänger. In Glutz von Blotzheim, U. N. & K. Bauer; Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 12, Aula, Wiesbaden. * Schulze-Hagen, K. (1990 b): *Acrocephalus palustris* (Bechstein 1798) – Sumpfrohrsänger. In Glutz von Blotzheim, U. N. & K. Bauer; Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 12, Aula, Wiesbaden. * Schulze-Hagen, K. & H. Flinks (in Vorber.): Teich- und Sumpfrohrsänger im selben Habitat: Nah-

rung und Nahrungssuche. * Schulze-Hagen, K. & G. Sennert (1990): Nestverteidigung bei Teich- und Sumpfrohrsängern *Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris* – Ein Vergleich. Ökol. Vögel 12. * Thaler-Kottek, E. (1988): The genus *Regulus* as an example of different survival strategies: Adaptation to habitat and etho-ecological differentiation. Acta XIX Int. Orn. Congr., Ottawa: 2007–2020. * Westphal, D. (1980): Bestandsentwicklung und Brutbiologie des Teich- und Drosselrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus* und *A. arundinaceus*) an der Berliner Havel. Orn. Ber. f. Berlin (West) 5: 3–36.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1989/90

Band/Volume: [35_1989](#)

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

Artikel/Article: [Teich- und Sumpfrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris* in gemeinsamem Habitat: Zeitliche und räumliche Trennung 215-230](#)