

JOURNAL FÜR ORNITHOLOGIE

Band 133

1992

Nr. 3

J. Orn. 133, 1992: S. 237–249

Parasitierung und Brutverluste durch den Kuckuck (*Cuculus canorus*) bei Teich- und Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) in Mittel- und Westeuropa

Karl Schulze-Hagen

Der Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus* gehört neben Heckenbraunelle *Prunella modularis*, Rotkehlchen *Erithacus rubecula* und Bachstelze *Motacilla alba* zu den häufigsten Wirten des Kuckucks *Cuculus canorus* in Mittel- und Westeuropa (z. B. MAKATSCH 1955, WYLLIE 1981). Sein Parasitierungsgrad überschreitet auch großflächig die 1 %-Schwelle, die als Kriterium für die häufigsten Wirte gilt (BEZZEL in GLUTZ & BAUER 1980). Bei ihm werden mit die höchsten bekannten Parasitierungsraten durch den Kuckuck überhaupt gefunden (SCHIERMANN 1926, SCHREURS 1963). Weniger bekannt ist, daß auch seine Zwillingsart, der Sumpfrohrsänger *A. palustris* weitflächiger Kuckuckswirt mit ebenfalls z. T. beachtlichen Parasitierungsraten ist (GÄRTNER 1982a). Darüber hinaus werden bei beiden Arten auch zahlreiche Gelege vom Kuckuck geplündert oder durch Raub einzelner Eier verkleinert (WYLLIE 1975, 1981, GÄRTNER 1981).

In dieser Studie soll anhand der zahlreich publizierten Untersuchungen, die sich mit dem Bruterfolg beider Rohrsänger und der Wirtsfrequentierung durch den Kuckuck befassen, das Ausmaß der Parasitierung beider Arten erfaßt und bewertet werden. Großflächige Darstellungen der Parasitierungsfrequenz verschiedener Wirte liegen bisher nur aus Großbritannien vor (GLUE & MORGAN 1972, 1984, BROOKE & DAVIES 1987). Die beiden Rohrsänger sind bisher die einzigen Wirte, für die es möglich ist, einen Überblick über die Parasitierung in großen Teilen Mittel- und Westeuropas zusammenzustellen und in eine kartographisch zu erfassen. Darüber hinaus wurden bisher bei keiner weiteren Wirtsart die anderen kuckucksbedingten Brutverluste wie Eiraub und das Verlassen von Nestern nach Störung durch den Kuckuck so gut dokumentiert wie bei den Rohrsängern (z. B. WYLLIE 1975, GÄRTNER 1981). Auch sind wegen des umfangreichen Datenmaterials Aussagen zu den Gegenreaktionen der Rohrsänger und zu Veränderungen im Parasitierungsgrad möglich.

Material und Methoden

Neben 34 (z. T. unpublizierten) Studien zum Bruterfolg des Teichrohrsängers und 18 brutbiologischen Untersuchungen am Sumpfrohrsänger konnten auch noch zahlreiche kleinere Hinweise zur Parasitierung bei beiden Arten verwertet werden. Das Datenmaterial reicht von Großbritannien über Mitteleuropa bis nach S-Skandinavien und ist meist jüngeren Datums, nur in wenigen Fällen bis 80 Jahre alt.

Entsprechend den Fragestellungen der jeweiligen Untersucher enthalten diese Studien ganz unterschiedliche Schwerpunkte und sind deshalb nur bedingt miteinander vergleichbar. Während in einigen Untersuchungen gezielt die Parasitierung untersucht wurde (z. B. SCHIERMANN 1926, WYLLIE 1975, GEHRINGER 1979, GÄRTNER 1981, DAVIES & BROOKE 1988), war die Dokumentierung der Parasitierung in anderen Studien eher ein Nebenaspekt (z. B. CATCHPOLE 1974, DYRCZ 1981, PETRIK 1983). Grundsätzlich kann angenommen werden, daß das tatsächliche Ausmaß kuckucksbedingter Brutverluste sogar noch höher liegt, als hier dargestellt, da in zahlreichen Studien die Nestsuche eher unsystematisch erfolgte und auch erst im Nestlingsstadium gefundene Nester erfaßt wurden. Dies gilt besonders für Nestkartenauswertungen (z. B. BIBBY 1978, STEIN 1987). Nicht nur die Parasitierung, sondern auch Nestplünderungen durch den Kuckucks treten fast ausschließlich in der Lege- und frühen Bebrütungsphase auf (WYLLIE 1975, GÄRTNER 1981, SCHULZE-HAGEN, LEISLER & WINKLER 1992). So dürfte das Ausmaß der Parasitierung insbesondere beim Sumpfrohrsänger höher liegen, als es sich aus den eher allgemein angelegten brutbiologischen Studien erkennen läßt, zumal die Ablehnungsrate bei diesem Rohrsänger hoch ist (s. u.).

Obwohl Wirtslisten des Kuckucks leider keine Angaben über die Parasitierungsfrequenz enthalten, erlauben sie trotzdem eine grobe Einteilung in häufige und seltene Wirte. Deshalb wurden für die Parasitierungskarte (Abb. 1) auch die regionalen Wirtslisten in MAKATSCH (1955) und in den nach 1966 erschienenen Avifaunen Mittel- und Westeuropas (Auflistung der verwendeten Avifaunen s. GLUTZ, BAUER & BEZZEL 1973 sowie GLUTZ & BAUER 1985) ausgewertet. Soweit möglich wurden die jeweils aktuellsten Daten bevorzugt, um einer möglichen Zunahme der Parasitierung gerecht zu werden, wie sie z. B. für England dokumentiert ist (BROOKE & DAVIES 1987; Abb. 2).

Dank für großzügige Hilfen bei der Materialsammlung und Erschließung unpublizierter Daten gilt M. BOROWIWC, H. DORSCH, A. DYRCZ, M. FLADE, D. FRANZ, K. GÄRTNER, E. HENSS, K. KRÄUTER, R. MÖRIKE, B. LEISLER, G. SENNERT und H. WINKLER. A. J. HELBIG korrigierte die englischen Textteile. CHR. SCHMIDT fertigte nach Fotos von I. WYLLIE die Kuckuckszeichnungen in Abb. 2 und 3. H. WINKLER führte die Berechnungen für Abb. 3 durch. B. LEISLER und H. WINKLER waren stets freundschaftliche, anregende und geduldige Diskussionspartner.

Ergebnisse und Diskussion

Parasitierungsfrequenz und Verteilung der Parasitierung

In 52 Studien bzw. Angaben zur Brutbiologie von Teich- und Sumpfrohrsänger im westlichen Mitteleuropa und in Westeuropa enthielten durchschnittlich $8,3 \pm 7,8\%$ aller Teich- und $6,3 \pm 6,6\%$ aller Sumpfrohrsängernester ein Kuckucksei (Tab.). Wegen der hohen Streubreite vor allem beim Sumpfrohrsänger beträgt der Median der Parasitierung allerdings nur 1,2%. Der Blick auf Abb. 1 bestätigt die Unterschiede im Ausmaß der Parasitierung beider Arten. Trotzdem ist die Parasitierungsrate auch beim Sumpfrohrsänger beachtlich. Die maximalen lokalen Parasitierungsraten erreichen bei

Durchschnittliche und maximale Parasitierung durch den Kuckuck bei Teich- und Sumpfrohrsängern in Mittel- und Westeuropa. — Average and maximum rates of parasitism by the Cuckoo in Reed and Marsh Warblers in central and western Europe.

	Teichrohrsänger Reed Warbler	Sumpfrohrsänger Marsh Warbler
Anzahl Studien number of studies	34	18
Anzahl Nester number of nests	15 461	2 781
Parasitierung (in %) $\bar{x} \pm s$ parasitized (in %)	8,32 \pm 7,87	6,26 \pm 6,64
Parasitierung (in %) Median median rate of parasitism	9,0	1,2
Max. Parasitierung (in %) maximum rate of parasitism	63	28

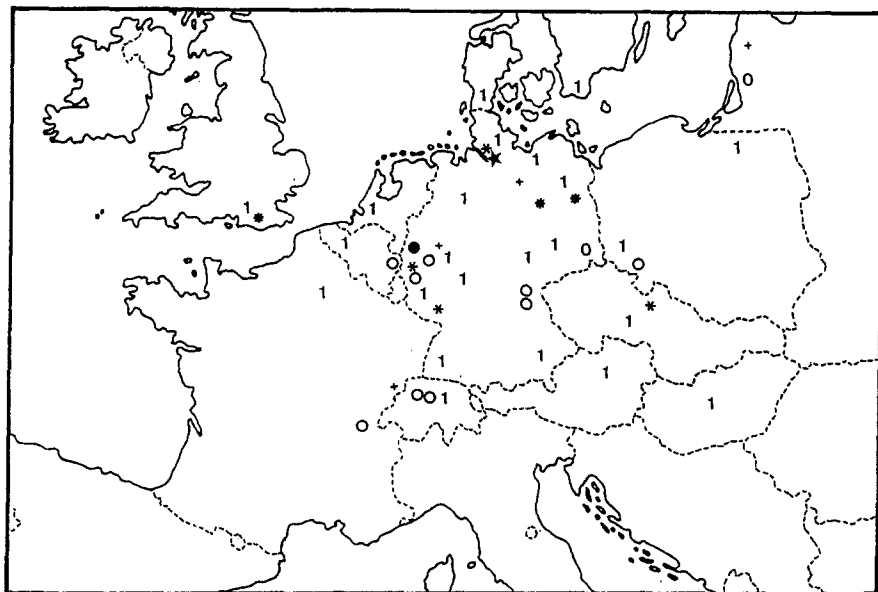
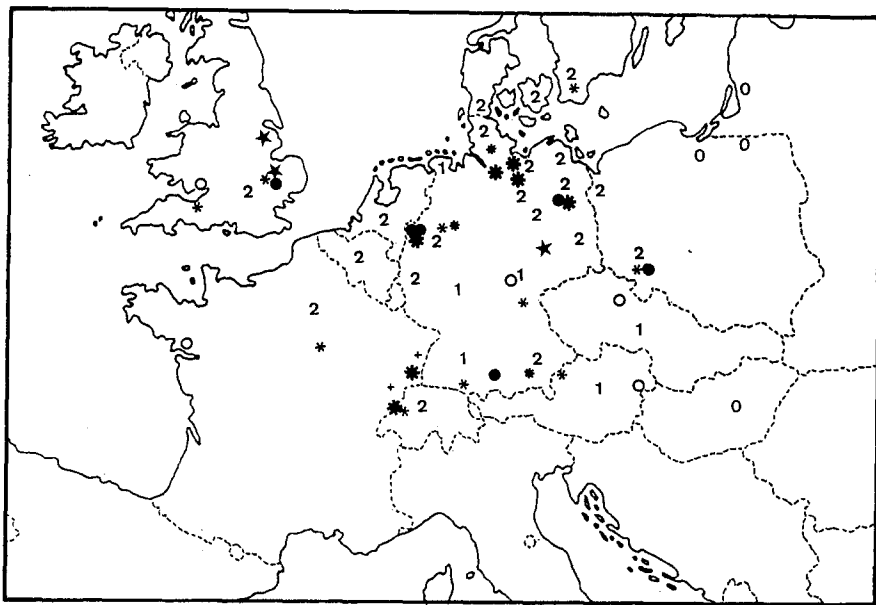
Teichrohrsängern 55 % und 63 % (SCHIERMANN 1926, SCHREURS 1963), bei Sumpfrohrsängern ca. 28 % (GÄRTNER 1981).

Ob die in den dieser Analyse zugrundeliegenden 52 Studien festgestellte Parasitierungsrate die Realität widerspiegelt, muß offen bleiben, denn sie sind z. B. ungleich über Mittel- und Westeuropa verteilt (Abb. 1). Auch geht aus vielen Studien hervor, daß ganz offensichtlich kleinflächige Habitate bei der Nestsuche bevorzugt wurden, vermutlich weil hier der Sucherfolg höher und das Erfolgserlebnis größer ist als in monotonen großflächigen Habitaten. Da in fragmentierten und gebüschdurchsetzten Röhrichten aber die Parasitierungsrate höher als in großen Schilfbeständen ist (SCHULZE-HAGEN, WINKLER & FLADE MS), mag eine gewisse Schiefe des Datenmaterials vorliegen und die wirkliche Parasitierungsrate nicht ganz so hoch sein wie in Tab. 1 dargestellt. Doch sei auch darauf hingewiesen, daß fragmentierte und durch Sukzession veränderte Röhrichte mittlerweile die großflächigen, intakten Habitate weit überwiegen und den vorherrschenden Röhrichtyp darstellen (zur Unterschätzung der Parasitierungsrate s. hingegen in Material und Methoden). Die enorme Datenfülle (Tab. 1) stellt die Parasitierungsfrequenzen beider Arten jedoch auf eine solide Grundlage.

Trotz der möglicherweise etwas zu hoch kalkulierten Parasitierungsrate ist diese bei beiden Rohrsängern um ein Mehrfaches höher als bei den nächsthäufigen Wirten in der jüngsten Version der einzigen bisher vorliegenden nationalen Liste mit Parasitierungshäufigkeiten, nämlich der britischen Nestkartenstudie von GLUE & MURRAY 1984. Dort waren 5,5 % aller Nester vom Teichrohrsänger parasitiert, aber nur 2,2 % vom Wiesenpieper *Anthus pratensis*, 1,5 % bei der Heckenbraunelle, 0,21 % bei der Bachstelze und 0,1 % beim Rotkehlchen. Maximale Parasitierungsraten — unter Weglassung von Kleinkollektiven — erreichen beim Rotkehlchen 37 % und 17 % (VARGA 1978, BLAISE 1965), bei der Heckenbraunelle 18 % (LACK 1963) und beim Wiesenpieper 25 % (MOKSNES & ROSKAFT 1987). Sie liegen damit ebenfalls deutlich niedriger als

beim Teichrohrsänger. Demgegenüber sind hohe Parasitierungsraten vom Drosselrohrsänger *A. arundinaceus* (50 %; MOLNAR 1944) bekannt.

Obwohl beide Rohrsänger hohe Parasitierungsfrequenzen haben, brauchen sie jedoch nicht zwangsläufig auch die absolut häufigsten Wirte zu sein, da Röhrichte und



Feuchtgebiete einen kleinen Anteil an allen vom Kuckuck genutzten Habitaten stellen (nur 0,1 % der Fläche in den meisten Bundesländern; M. FLADE unpubl.). So übertrifft z. B. der Bestand der Heckenbraunelle den des Teichrohrsängers um ein Vielfaches, was sich dann auch in der Absolutzahl der Parasitierungsfälle widerspiegeln wird.

Auch wenn die Parasitierungsdaten nur ungleich über die Region verteilt und daher wenig repräsentativ sein mögen, vermitteln sie doch einen gewissen Eindruck (Abb. 1). Die Parasitierung des Teichrohrsängers erscheint z. B. nahezu flächendeckend. In fast allen deutschen Bundesländern ist er einer der 3 Hauptwirte des Kuckucks. Die Ausnahmen Thüringen, Hessen und Baden-Württemberg erklären sich durch großen Waldreichtum und nur geringem Vorkommen von Röhrichten. In Dänemark und Südschweden (MAKATSCH 1955), in England (GLUE & MURRAY 1984), den Niederlanden (HELLERBREKERS 1953), Belgien (LIPPENS & WILLE 1972) und der Schweiz (GLUTZ 1962) ist der Teichrohrsänger auch einer der 3 Hauptwirte, ebenso in Frankreich, doch sind hier die Informationen bis auf die Rheinebene und das Elsaß spärlich (MAKATSCH 1955, 1971, BLAISE 1965). Unklar ist auch die Situation in der CSFR, doch scheint hier die Parasitierung nur gering zu sein (MAKATSCH 1955, HAVLIN 1971), ähnlich wie in Teilen Polens, in Österreich und Ungarn (MOLNAR 1944, MAKATSCH 1955, 1971). Keine Parasitierungsbelege gibt es aus dem ehemaligen Ost- und Westpreußen sowie aus den Baltischen Staaten (TISCHLER 1941, MAKATSCH 1955). Soweit eine vergleichende Aussage überhaupt möglich ist, scheinen die Parasitierungsfrequenzen innerhalb des Untersuchungsraumes von Westen und Norden nach Osten und Süden abzunehmen (Abb. 1).

Die Parasitierungskarte des Sumpfrohrsängers ist dagegen lückiger und bei weitem nicht flächendeckend, auch wenn für fast alle Länder Parasitierungsbelege bekannt sind. Bei ihm scheint der Nordwesten ebenfalls stärker betroffen zu sein (Abb. 1).

Während insgesamt nur 5 von 34 untersuchten Teichrohrsänger-Populationen unparasitiert waren, blieben beim Sumpfrohrsänger immerhin 9 von 18 unparasitiert. Innerhalb des Parasitierungsareales von Teichrohrsängern bleiben nur Populationen am Rand des Verbreitungsgebietes (in küstennahen Röhrichten der Bretagne und in Wales, in Skandinavien; TAILLANDIER 1990, BIBBY & THOMAS 1985, NILSSON & PERS-SON 1986), neuentstandene Populationen (BIBBY & THOMAS 1985), solche, die durch

Abb. 1. Parasitierung von Teich- (oben) und Sumpfrohrsänger (unten) in Mittel- und Westeuropa. Daten aus brutbiologischen Studien mit der Angabe der Parasitierungsfrequenz und regionalen Wirtslisten (s. Literaturverzeichnis). Symbole: Brutbiologische Studien: ○ = keine Parasitierung, * = 0,1–5 %, * = 5,1–10 %, ● = 10,1–15 %, ★ = 15,1–20 %, * = > 20 % Parasitierungsfrequenz; Avifaunen und Wirtslisten: ○ = keine Parasitierung, + = Parasitierung bekannt, 1 = regional seltener Wirt, 2 = regional einer der drei Hauptwirte. — Rates of parasitism (in %) of Reed (top) and Marsh Warblers (bottom) by the Cuckoo in central and western Europe. Data from studies concerning breeding success of *Acrocephalus warblers* and from regional hit lists of cuckoo hosts (see literature). Symbols: in studies on breeding success of the warblers: ○ = no parasitism, * = 0.1–5 %, * = 5.1–10 %, ● = 10.1–15 %, ★ = 15.1–20 %, * = > 20 % parasitism; in avifaunas and hitlists of cuckoo hosts: ○ = no parasitism, + = known parasitism, 1 = occasionally parasitized, 2 = one of the three main host species.

Mittelgebirge oder große Waldkomplexe isoliert sind (HAVLIN 1971, ÖLSCHÖEGEL 1981, WÜST 1986) sowie in großflächigen Schilfgebieten (z. B. am Neusiedler See und Bodensee; LEISLER unpubl.) unparasitiert bzw. gering parasitiert. Bei den unparasitierten und gering parasitierten Sumpfrohrsängerpopulationen fällt auf, daß sie meist weit entfernt von größeren Teichrohrsänger-Vorkommen waren (z. B. DOWSETT-LEMAIRE 1981, FRANZ 1981, PETRIK 1983, SCHULZE-HAGEN 1983). Dort, wo beide Arten in naher Nachbarschaft existieren, werden sie dagegen oft in einem ähnlichen Ausmaß parasitiert (Hamburg: MOEBERT 1952; Berlin: WESTPHAL 1981, SCHULZE-HAGEN & MÄDLow 1986; Niederrhein: SCHULZE-HAGEN, LEISLER & WINKLER 1992; Grenoble: JULIEN 1935). Dabei taucht natürlich auch die Frage auf, ob der Kuckuck beide Arten überhaupt unterscheidet (GÄRTNER 1987). Für ein Röhricht mit gemeinsamem Vorkommen der beiden bestehen klare Hinweise, daß dies nicht der Fall ist und daß dieselben Kuckucksweibchen in Nester beider Rohrsänger legen (SCHULZE-HAGEN & WINKLER unpubl.).

Schon Ende des 18. Jahrhunderts waren Teich- wie Sumpfrohrsänger in Deutschland regelmäßige Kuckuckswirte (NAUMANN 1823). Aus den zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts wird bereits eine Parasitierungsrate von 48,8 % in einer Teichrohrsängerpopulation bei Berlin berichtet (SCHIERMANN 1926). Für England dagegen konnten BROKKE & DAVIES (1987) zeigen, daß in den Eiersammlungen und Aufzeichnungen der Oologen vor 1835 der Teichrohrsänger als Kuckuckswirt offensichtlich noch nicht vorkam. Erst seit ca. 1940 stieg dann die Parasitierung steil an, nämlich von 1,8 % auf derzeit 7,3 % (Abb. 2). Diese Entwicklung zeigte sich sogar innerhalb einer langjährig untersuchten Teichrohrsänger-Population in Nottinghamshire (WHITAKER in LACK 1963). In der Mark Brandenburg hatte der Teichrohrsänger die Gartengrasmücke *Sylvia borin* innerhalb von nur etwa 20 Jahren als Hauptwirt abgelöst (GARLING 1942, ROGGE 1983). Für den Sumpfrohrsänger im Hamburger Raum konnte GÄRTNER (1982a) zeigen, daß die Parasitierung in der Zeit nach 1950 offensichtlich kräftig zugenommen hat. Mit einer Zunahme der Parasitierung bei den Rohrsängern ist schon deshalb zu rechnen, als zunehmende Fragmentierung und Verbuschung vorher großflächiger Röhrichte die Parasitierungschancen für den Kuckuck fördern.

Zwischen aufeinanderfolgenden Jahren und/oder nahe beieinander liegenden Gebieten streut das Ausmaß der Parasitierung beträchtlich, so auf derselben Fläche bei Cambridge in aufeinanderfolgenden Jahren zwischen 3 % und 38 % (WYLLIE 1975). Dies hängt offensichtlich davon ab, ob Kuckucksweibchen ihre Territorien auf den untersuchten Flächen etabliert hatten oder nicht (z. B. BLAISE 1965, WYLLIE 1975, DAVIES & BROOKE 1988).

Beide Rohrsänger eignen sich durch ihre hohen Bestandsdichten in geeigneten Habitaten als ideale Kuckuckswirte. Teichrohrsänger erreichen zumindest kleinflächig vielleicht die höchsten Dichten unter allen nicht koloniebrütende westpaläarktischen Passeres (z. B. 45 gleichzeitig besetzte Nester auf 1,17 ha; BIBBY & THOMAS 1985). Solche Dichten werden von anderen Wirten kaum erreicht. GÄRTNER (1981) kalkulierte, daß ein Kuckucksweibchen einen Bestand von ca. 60 Paaren seiner spezifischen Wirtsort innerhalb seines Aktionsbereiches benötigt, um etwa 20 Eier unterzubringen.

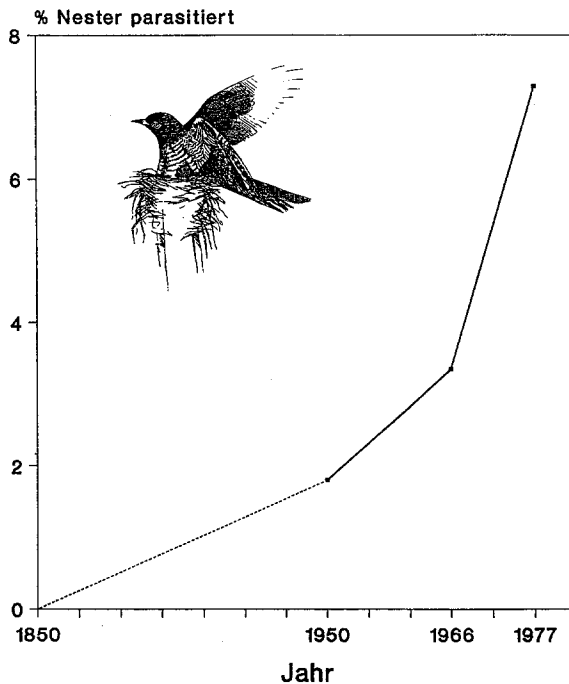


Abb. 2. Anstieg der Parasitierungsfrequenz des Teichrohrsängers in England zwischen ca. 1850 und 1982 (nach BROOKE & DAVIES 1987). — Increase of parasitism rate in the Reed Warbler in Britain (after BROOKE & DAVIES 1987).

Andere kuckucksbedingte Brutverluste

Kontinuierliche Nestbeobachtungen zeigten, daß die Kuckucksweibchen nicht nur ihre Eier in die Rohrsängernester legen, sondern darüberhinaus in großer Zahl auch nicht parasitierte Gelege plündern (WYLLIE 1975, GEHRINGER 1979, GÄRTNER 1981). Von den anderen Wirtsvogelarten liegen solche Beobachtungen bisher nicht vor. In parasitierten Populationen treten charakteristischerweise z. T. hohe Eiverluste während der Eiablage und frühen Bebrütung auf, während Predation in der Folgezeit seltener ist (DORSCH & DORSCH 1985, SCHULZE-HAGEN, LEISLER & WINKLER 1992, HUND & MÖRIKE im Druck). Häufig sind nicht alle Eier aus dem Nest entfernt, sondern es bleiben 1 bis 2 zurück, die anschließend von den Rohrsängern verlassen werden (WYLLIE 1975, GÄRTNER 1981, HUND & MÖRIKE im Druck). In 7 von 9 Fällen, in denen WYLLIE (1975) den Eiraub direkt beobachtete, raubte der Kuckuck den gesamten Inhalt, zweimal ließ er einen Teil des Geleges zurück. Bis dato existiert nur eine Beobachtung, daß auch Nestlinge vom Kuckuck gefressen wurden (WYLLIE 1975).

Wie groß das Ausmaß kuckucksbedingter Brutschäden beim Teichrohrsänger ist, zeigt die enge Korrelation zwischen Parasitierungsrate und Höhe des Schlupferfolges (Prozentanteil aller gelegten Eier; Abb. 3) bei 16 diesbezüglich verwertbaren Studien.

In den Populationen mit keiner oder nur geringer Parasitierung traten nur geringe Gelegeverluste, in solchen mit hoher Parasitierung dahingegen überproportional höhere Verluste auf. Es ist anzunehmen, daß auf ein parasitiertes Nest bis zu zwei vom Kuckuck ausgeraubte Nester entfallen. In genauer untersuchten Populationen mit hoher Parasitierung wurden sogar mindestens 68 % bzw. 48 % aller Teichrohrsängergelege und 45 % aller Sumpfrohrsängergelege (WYLLIE 1975, GEHRINGER 1979, GÄRTNER 1981, 1982b) ausschließlich vom Kuckuck geschädigt, d. h. parasitiert oder beraubt. Dabei kamen auf ein parasitiertes Teichrohrsänger-Gelege mindestens 4 ganz oder teilweise vom Kuckuck ausgeraubte (WYLLIE 1975, GEHRINGER 1979). Man muß also davon ausgehen, daß kuckucksbedingte Schäden weiträumig die Hauptverlustursache von Teichrohrsängergelegen darstellt. In den wenigen unparasitierten Populationen (HAVLIN 1971, ÖLSCHLEGEL 1981, BIBBY & THOMAS 1985, TAILLANDIER 1990, SCHULZE-HAGEN, LEISLER & WINKLER 1992) rangierte der Bruterfolg (Anzahl aller flüggen Jungen/Anzahl aller gelegten Eier) zwischen 61 und 72 %, ein sehr hoher Wert für Teichrohrsänger (SCHULZE-HAGEN 1991). Die in diesen Populationen ausgeraubten Nester waren häufig auch beschädigt, was für Kleinsäuger spricht, während die vom Kuckuck geplünderten Nester eigentlich immer intakt bleiben.

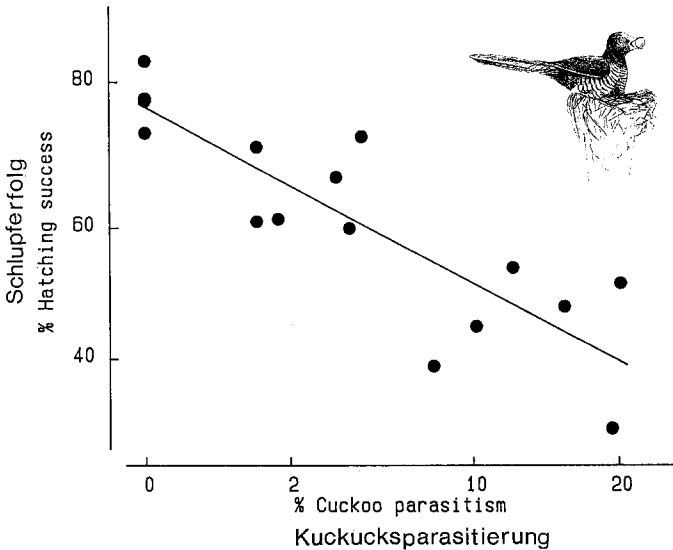


Abb. 3. Korrelation zwischen Schlupferfolg (%-Anteil aller gelegten Eier; Hauptverlustursache Eiraub) und Ausmaß der Kuckucksparasitierung in 16 brutbiologischen Studien am Teichrohrsänger. Der überproportionale Zusammenhang ist durch zusätzliche Nestplünderungen durch den Kuckuck zu erklären. Daten mit der arc-sin Quadratwurzel-Transformation transformiert. Korrelation ($r = -0,862$) ist signifikant ($p \leq 0,001$). — Superproportional relation between hatching success (mostly losses by egg predation) and rate of cuckoo parasitism in 16 studies on breeding success of Reed Warblers. The relation indicates parasitism as well as additional egg predation by the Cuckoo. Data transformed using the arc-sine square root transformation. The correlation ($r = 0.862$) is significant ($p \leq 0.001$).

Außerdem spricht für den Kuckuck als Eiräuber, daß parasitierte Nester deutlich weniger Gelegeverluste erfahren als unparasitierte (22,5 % statt 41,1 %; DAVIES & BROOKE 1988). Auch wo neben parasitierten Teichrohrsängern unparasitierte Drosselrohrsänger brüteten, hatten letztere einen deutlich höheren Bruterfolg (DORSCH & DORSCH 1985), während der Unterschied sonst nur gering ist (HAVLIN 1971, BEIER 1981). Bislang gibt es hingegen keinen Hinweis dafür, daß durch hohe intraspezifische Konkurrenz unter den dicht siedelnden Teichrohrsängern Gelege zerstört werden, wie es z. B. bei nordamerikanischen Zaunkönigen geschieht (PICMAN 1984).

Durch das Plündern von Wirtsnestern zwingen die Kuckucksweibchen ihre Wirte zu Nachgelegen und erhöhen somit ihre Parasitierungschancen (GÄRTNER 1981, DAVIES & BROOKE 1988). Es wurde auch diskutiert, ob nicht gar eine Konkurrenz zwischen dominanten und subdominanten Kuckucksweibchen besteht, wobei erstere durch Prädation parasitierungsgeeigneter Nester den letzteren Parasitierungschancen nehmen (WYLLIE 1975). Sicher stellen die geraubten Eier eine wichtige Nahrungsquelle dar (LÖHRL 1979, DAVIES & BROOKE 1988), vielleicht sogar eine Kalkquelle für die Eischalenbildung (z. B. ist nicht bekannt, ob Kuckucke Gehäuse-schnecken fressen). Daß Eier als Nahrungsquelle dienen, wird noch wahrscheinlicher, wenn man berücksichtigt, daß Nahrungs- und Parasitierungsreviere einzelner Kuckucksweibchen bis zu 25 km auseinander liegen und nur an unterschiedlichen Tagen aufgesucht werden, wie telemetrische Untersuchungen ergaben (DRÖSCHER 1988).

Reaktionen der Rohrsänger auf die Parasitierung

Beide Arten reagieren verschieden auf das fremde Ei in ihrem Nest. Teichrohrsänger akzeptieren es zu ca. 70–90 %. Die Ablehnungsrate schwankt; sie betrug bei Hamburg und in Flandern nur 9 %, am Niederrhein 12 %, in Cambridgeshire 18 %, in Oberösterreich 27 % und im Elsaß 32 % (MOEBERT 1952, PAULUSSEN 1957, SCHULZE-HAGEN, LEISLER & WINKLER 1992, DAVIES & BROOKE 1988, ERLINGER 1984, BLAISE 1965). Möglicherweise ist die Rate der Eiablenkung in unterschiedlichen Populationen verschieden (ERLINGER 1984). Weniger farblich angepaßte Kuckuckseier werden eher abgelehnt (DAVIES & BROOKE 1988). Umgekehrt akzeptierten Sumpfrohrsänger in der großen Untersuchung von GÄRTNER (1982b) lediglich in 13 % der Fälle das Kuckucksei, verließen in 8 % der Fälle ihr Gelege und entfernten in der überwiegenden Mehrzahl, nämlich in 79 %, das fremde Ei. Das Restgelege wurde anschließend weiter bebrütet. In kleineren Studien in Flandern und am Niederrhein wurden weniger Kuckuckseier abgelehnt, nur ca. 25–30 % (PAULUSSEN 1957, SCHULZE-HAGEN, LEISLER & WINKLER 1992). Rohrsänger sind in der Lage, das Kuckucksei mit ihrem Schnabel aufzuhacken und anschließend aus dem Nest zu transportieren (GÄRTNER 1982b, DAVIES & BROOKE 1988). Zwischen Eiablage und Entfernung des fremden Eies verstreichen nicht selten mehrere Tage (GÄRTNER 1982b).

Neben der Ablehnung des fremden Eies haben die Rohrsänger noch weitere Abwehrmechanismen. Beide Arten hassen auf Kuckucke heftig und gleichermaßen intensiv (DUCKWORTH 1991, eigene Beobachtungen), obwohl sonst ihre Nestverteidigung sehr unterschiedlich ist (SCHULZE-HAGEN & SENNERT 1990). Die Eiablenkung ist

stärker, wenn die Teichrohrsänger vorher einen Kuckuck in der Nähe des Nestes antrafen und auf ihn haßten (DUCKWORTH 1991). An einer stark parasitierten Population des östlichen Drosselrohrsängers *A. orientalis* konnten LOTEM, ZAHAVI & NAKAMURA (nach M. BARTON in BBC Wildlife, Jan. 1992: 9) zeigen, daß mehrjährige den Kuckuck wesentlich stärker ablehnen als Erstbrüter, offensichtlich als Folge größerer Erfahrung. Darüber hinaus fällt die hohe Rate bereits während des Nestbaues verlassener Teichrohrsänger-Nester auf (M. BOROWIES unpubl., BROWN & DAVIES 1949, SCHULZE-HAGEN, WINKLER & LEISLER unpubl.). Wahrscheinlich handelt es sich dabei auch um eine antiprädatorische Reaktion. Nach Aufgabe bzw. Verlust des Nestes siedeln sie schließlich um durchschnittlich 200 m um und starten an neuer und vielleicht günstigerer Stelle den nächsten Brutversuch (M. BOROWIEC unpubl.).

Unterschiede zwischen beiden Rohrsängern

Teichrohrsänger werden nicht nur häufiger und in mehr flächendeckendem Ausmaß parasitiert, auch ihre Eiablehnung ist viel geringer als bei Sumpfrohrsängern. Ferner scheint bei ihnen auch noch das Ausmaß des Eiraubes durch den Kuckuck höher zu sein. Sie erleiden also wesentlich mehr kuckucksbedingte Verluste als ihre Zwillingart. Wegen seiner geringen Eiablehnung ist der Teichrohrsänger derjenige Wirt, bei dem der Kuckuck den höchsten Bruterfolg hat (BROOKE & DAVIES 1987). Während DORSCH & DORSCH (1985) z. T. in jedem 3. Teichrohrsängernest einen Jungkuckuck fanden, kalkulierte GÄRTNER (1982b), daß bei der hohen Eiablehnung trotz einer Parasitierungsrate von 16,4 % nur in jedem 50. Sumpfrohrsängernest seiner Population ein Kuckucksei bebrütet wurde. Im Gegensatz zu zahlreichen Teichrohrsängerpopulationen hat sich hier offensichtlich ein akzeptables Gleichgewicht zwischen Wirt und Parasit eingestellt.

Dies spräche dafür, daß der Teichrohrsänger im Gegensatz zum Sumpfrohrsänger ein noch junger Kuckuckswirt ist, der erst am Anfang des evolutionären Wettrüstens gegen den Kuckuck und seine Anpassungsmechanismen steht (DAVIES & BROOKE 1988), während letzterer mit seiner heftigen Eiablehnung schon längere Erfahrungen mit dem Kuckuck besitzt. Dies muß jedoch nicht so sein, haben doch beide Arten unterschiedliche Strategien, ihre Brutverluste auszugleichen bzw. zu vermeiden, wobei Teichrohrsänger bei deutlich längerer Aufenthaltszeit am Brutplatz mehr Nachgelege zeitigen können als Sumpfrohrsänger. Diese verschiedenen Strategien könnten auch eine unterschiedlich starke Eiablehnung zur Folge haben.

Sehr hohe kuckucksbedingte Verluste, wie sie in einigen Teichrohrsängerpopulationen auftreten, werden nicht ohne Auswirkungen auf die Populationsbiologie der Art sein. Dies gilt insbesondere für die jüngere Zeit, in der Habitatverluste zu weiträumigen Bestandsrückgängen geführt haben. Inzwischen taucht der Teichrohrsänger in vielen regionalen Roten Listen auf. Die damit verbundenen Aspekte sind Stoff einer weiteren Untersuchung (SCHULZE-HAGEN, WINKLER & FLADE unpubl.).

Zusammenfassung

Nach 52 brutbiologischen Untersuchungen und Angaben der Parasitierung durch den Kuckuck *Cuculus canorus* bei Teich- und Sumpfrohrsängern *Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris* wird für Mittel- und Westeuropa eine durchschnittliche Parasitierung von $8,3 \pm 7,8$ % bei Teich- und von $6,3 \pm 6,6$ % bei Sumpfrohrsängern berechnet (Tab. 1). Wegen der hohen Streuung beträgt der Median beim Teichrohrsänger 9 % und beim Sumpfrohrsänger nur 1,2 %. Selbst unter der Annahme einer gewissen Unausgewogenheit des Datenmaterials übertreffen diese Werte bei weitem die aller anderen häufigen Kuckuckswirte in Mittel- und Westeuropa. Die Parasitierung des Teichrohrsängers ist fast flächendeckend, beim Sumpfrohrsänger dagegen mehr lückig über die Region verteilt (Abb. 1). Die Parasitierungsfrequenz scheint im Osten und Süden geringer als im Nordwesten. Ihre hohe Brutbestandsdichte macht die beiden Rohrsänger zu idealen Kuckuckswirten. Es gibt Hinweise, daß die Parasitierung bei beiden Arten zunimmt (Abb. 2). Darüberhinaus werden auch zahlreiche Gelege von den Kuckucksweibchen geraubt. Diese Verluste können viermal so hoch sein wie die durch Parasitierung (s. auch Abb. 3). Beide Arten haben zahlreiche Abwehrmechanismen gegenüber dem Kuckuck, wobei die Eiablenkung durch den Sumpfrohrsänger viel heftiger und effektiver ist als beim Teichrohrsänger. Möglicherweise steht der Sumpfrohrsänger unter einem höheren selektiven Druck für erfolgreiches Brüten.

Summary

Parasitism and egg losses due to the Cuckoo (*Cuculus canorus*) in Reed and Marsh Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) in central and western Europe

Both Reed and Marsh Warblers are common Cuckoo hosts. In this paper the frequencies of Cuckoo parasitism in 52 studies dealing with breeding success as well as parasitism in both warblers over a wide range of central and western Europe are analysed. Average parasitism rates are 8.3 ± 7.9 % in Reed and 6.3 ± 6.6 % in Marsh Warblers (tab. 1). Taking the high variation coefficient into consideration the median of Reed Warbler parasitism is 9 % and of Marsh Warbler parasitism only 1.2 %. Due to the uneven distribution of the studies over the region analysed and due to the preference by the researchers for smaller study plots vs large habitats there might be some bias towards higher parasitism figures. Nevertheless, both warblers range on top of the list of Cuckoo hosts and have much higher parasitism rates than other common hosts. Parasitism of the Reed Warbler does occur over the whole region, whereas in the Marsh Warbler it is more unevenly and patchily distributed. Parasitism seems to be higher in the northwestern than in the eastern and southern parts of central and western Europe. Both warblers are ideal hosts due to their high population densities in good habitats. There are indications for an increase of parasitism in both species during the last 30–50 years. Besides parasitism, many clutches of both warblers are predated upon by female Cuckoos. The number of predated nests can be four times as high as the number parasitized (see also Fig. 3). Both species exhibit a broad array of counter-reactions against the Cuckoo. The egg rejection by Marsh Warblers is much stronger and much more effective than in the Reed Warbler. Probably Marsh Warblers are under a higher selection pressure for successful breeding than Reed Warblers or have a different strategy to avoid losses.

Literatur

BEIER, J. (1981): Untersuchungen an Drossel- und Teichrohrsänger: Bestandsentwicklung, Brutbiologie, Ökologie. J. Orn. 122: 209–230. • BIBBY, C. J. (1978): Some breeding statistics

- of Reed and Sedge Warbler. *Bird Study* 25: 206–222. • DERS. & D. K. THOMAS (1985): Breeding and diets of the Reed Warbler at a rich and a poor site. *Bird Study* 32: 19–31. • BLAISE, M. (1965): Contribution à l'étude de la reproduction du Coucou gris dans la nord-est de la France. *Oiseau* 35: 87–116. • BROOKE, M. de L., & N. B. DAVIES (1987): Recent changes in host usage by cuckoos in Britain. *J. Anim. Ecol.* 56: 873–883. • BROWN, P. E., & M. G. DAVIES (1949): Reed Warblers. East Molesey, Surrey. • CATCHPOLE, C. K. (1974): Habitat selection and breeding success in the Reed Warbler. *J. Anim. Ecol.* 43: 363–380. • DAVIES, N. B., & M. de L. BROOKE (1988): Cuckoos versus Reed Warblers: Adaptions and counteradaptions. *Anim. Behav.* 36: 262–284. • DIESELHORST, G. (1955): Eizahl des Kuckucks. *Vogelwelt* 76: 53–58. • DORSCH, H., & I. DORSCH (1985): Dynamik und Ökologie der Sommervogelgemeinschaft einer Verlandungszone bei Leipzig. *Beitr. Vogelkde.* 31: 237–358. • DOWSETT-LEMAIRE, F. (1981): Eco-ethological aspects of breeding in the Marsh Warbler. *Rev. Ecol.* 35: 437–491. • DRÖSCHER, L. (1988): A study on radio-tracking of the European Cuckoo. *Proc. Int. 100. DO-G Meeting Bonn*: 187–193. • DUCKWORTH, J. W. (1991): Responses of breeding Reed Warblers to mounts of Sparrowhawk, Cuckoo and Jay. *Ibis* 133: 68–74. • DYRCZ, A. (1981): Breeding ecology of Great Reed Warbler and Reed Warbler at fish ponds in SW Poland and lakes in NW Switzerland. *Acta orn.* 18: 307–333. • EKELOF, O. (1983): Der Kuckuck als Parasit einer Teichrohrsängerpopulation. *Corax* 9: 233–235. • ERLINGER, G. (1984): Untersuchungen zum Kuckucksbrutparasitismus in einer Teichrohrsängerpopulation. *ÖKO-L* 6: 22–29. • DERS. (1986): Die Rohrsänger der Hagenauer Bucht. Teil 2: Der Teichrohrsänger. *ÖKO-L* 8: 19–24. • FRANÇOIS, J. (1985): Contribution à l'écologie d'une population de Rousserolles verderolles dans le Jura français. Unpubl. thèse Univ. Franche-Comté. Besancon. • FRANZ, D. (1981): Ergebnisse einer Populationsuntersuchung am Sumpfrohrsänger. *Anz. orn. Ges. Bayern* 20: 105–126. • FRANZISKET, L. (1955): Quantitative Untersuchungen zur Brut des Teichrohrsängers. *J. Orn.* 96: 378–381. • GÄRTNER, K. (1981): Das Wegnehmen von Wirtsvogeleiern durch den Kuckuck. *Orn. Mitt.* 33: 115–131. • DERS. (1982 a): Der Sumpfrohrsänger als Wirt des Kuckucks in der Umgebung Hamburgs. *Hamb. Avifaun. Beitr.* 18: 1–13. • DERS. (1982 b): Zur Ablehnung von Eiern und Jungen des Kuckucks durch die Wirtsvögel — Beobachtungen und experimentelle Untersuchungen am Sumpfrohrsänger. *Vogelwelt* 103: 201–224. • DERS. (1987): Zur Wirtswahl des Kuckucks. *Vogelwelt* 108: 141–143. • GARVE, E., & M. FLADE (1983): Die Vögel der Südheide und der Allerniederung. 2. Teil. *Celler Ber. Vogelkde.* 4: 1–174. • GEHRINGER, F. (1979): Etude sur la pillage par le Coucou des oeufs de la Rousserolle effarvate. *Nos Oiseaux* 35: 1–16. • GLUE, D., & R. MORGAN (1972): Cuckoo hosts in British habitats. *Bird Study* 19: 187–192. • GLUE, D., & E. MURRAY (1984): Cuckoo hosts in Britain. *BTO-News* 134: 5. • GLUTZ v. BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aargau. • DERS., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5. Wiesbaden. • DERS. & K. M. BAUER (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 9. und 10. Wiesbaden. • GRÖBBELS, F. (1960): Weitere Beobachtungen über den Teichrohrsänger-Kuckuck. *Vogelwelt* 81: 123–124. • HAVLIN, J. (1971): Nesting biology of the Great Reed Warbler and Reed Warbler on the Námestské rybníky ponds. *Zool. Listy* 20: 51–68. • HELLEBREKERS, W. P., & A. W. (1953): *Cuculus canorus*: De verspreiding in Nederland. *Limosa* 16: 1–20. • HUND, K., & R. MÖRIKE (im Druck): Brutbiologische und ethologische Untersuchungen an einer Brutpopulation des Teichrohrsängers im Pfrunger Ried/Oberschwaben. *Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspf. Baden-Württemberg*. • JULLIEN, A. (1935): Observations sur des pontes de Rousserolles effarvate et verderolle parasitées par le Coucou. *Alauda* 7: 243–246. • KELSEY, M. G. (1989): Breeding biology of the Marsh Warbler in Worcestershire: a comparison with European populations. *Bird Study* 36: 205–210. • LACK, D. (1963): Cuckoo hosts in England. *Bird*

Study 10: 185–203. • LÖHRL, H. (1979): Untersuchungen am Kuckuck (Biologie, Ethologie und Morphologie). J. Orn. 120: 139–173. • MAKATSCH, W. (1955): Der Brutparasitismus in der Vogelwelt. Radebeul und Berlin. • Ders. (1971): Einige Anmerkungen über die parasitären Kuckucke. Zool. Abh. Mus. Tierkde. Dresden 30: 247–280. • MILDENBERGER, H. (1984): Die Vögel des Rheinlandes. Düsseldorf. • MOEBERT, F. (1952): Beiträge zur Brutbiologie der beiden Rohrsängerarten *Acrocephalus scirpaceus* und *A. palustris* und ihre Beteiligung an der Aufzucht des Kuckucks bei Hamburg. Mitt. faun. Arb. Gem. Schl.-Holst., Hamburg, Lübeck, 5: 47–62. • MOKSNESS, A., & E. ROSKRAFT (1987): Cuckoo host interactions in Norwegian mountain areas. Orn. Scand. 18: 168–172. • MOLNAR, B. (1944): The cuckoo in the Hungarian plain. Aquila 51: 100–112. • MOREAU, G. (1991): Frequence de parasitisme par le Coucou gris. Alauda 59: 115. • NILSSON, L., & H. PERSSON (1986): Boplatsval, kullstorlek och häckningsframgang hos en skansk rörsångarpopulation. Var Fagelv. 47: 310–319. • ÖLSCHLEGEL, H. (1981): Ergebnisse zehnjähriger Beobachtungen an einer Population des Teichrohrsängers während der Brutzeit. Beitr. Vogelkde. 27: 329–362. • PAULUSSEN, W. (1957): Nieuwe gegevens over de eieren, de waarden en de biologie van de Koekoek. Gerfaat 47: 241–258. • PETRIK, F. (1983): Breeding biology of the Marsh Warbler in the pond area of the Ostrava basin. Fol. zool. Brno 32: 137–143. • PICMAN, J. (1984): Experimental study on the role of intra- and interspecific competition in the evolution of nest-destroying behavior in marsh wrens. Can. J. Zool. 62: 2353–2356. • ROGGE, D. (1983): Teichrohrsänger. In: RUTSCHKE, E., Die Vogelwelt Brandenburgs: 299–300. Jena. • SCHIERMANN, G. (1926): Beitrag zur Schädigung der Wirtsvögel durch *Cuculus canorus*. Beitr. Fortpflbiol. Vögel 2: 28–30. • SCHREURS, T. (1963): Vogelwelt an niederheinischen Gewässern. Limnol. Schr.R. A Gewässer u. Abwässer 32: 7–43. • SCHÜCKING, A. (1965): Zur Siedlungsdichte und Brutbiologie des Sumpfrohrsängers. Natur und Heimat 25: 17–123. • SCHULZE-HAGEN, K. (1983): Der Bruterfolg beim Sumpfrohrsänger. Charadrius 19: 36–45. • Ders. (1991): *Acrocephalus scirpaceus* — Teichrohrsänger. In: GLUTZ v. BLOTZHEIM, U. N., & K. M. BAUER, Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 12: 433–486. Wiesbaden. • Ders. & W. MÄDLow (1986): Brutstatistik des Sumpfrohrsängers bei wirtschaftlicher Nutzung des Habitats. Orn. Ber. Berlin (West) 11: 19–26. • Ders. & G. SENNERT (1990): Nestverteidigung bei Teich- und Sumpfrohrsänger — Ein Vergleich. Ökol. Vögel 12: 1–11. • Ders., B. LEILSER & H. WINKLER (1992): Teich- und Sumpfrohrsänger in gemeinsamem Habitat: Brutzeit und Bruterfolg. Vogelwelt 113: 89–98. • SCHWAB, A. (1963): Hohe Siedlungsdichte des Sumpfrohrsängers an der Sarneraa OW. Orn. Beob. 60: 109–111. • SPERLING, D. (1983): Die Rohrsänger in der Oberlausitz. Abh. Ber. Naturkdemus. Görlitz 57: 1–12. • STEIN, H. (1987): Angaben zur Brutbiologie des Sumpfrohrsängers nach Nestfunden aus den Bezirken Halle und Magdeburg. Apus 6: 259–269. • TAILLANDIER, J. (1990): Premières données sur la dynamique d'une population de Rousserolle effarvate en marais salante de Guérande (Loire-Atlantique). Alauda 58: 21–28. • THIELEMANN, A. (1965): Quantitative Erfassung einer Teichrohrsänger-Population. Natur und Heimat 25: 89–91. • TISCHLER, F. (1941): Die Vögel Ostpreußens. Königsberg. • VARGA, F. (1977): Parasitierung des Kuckucks beim Rotkehlchen. Aquila 54: 104–105. • WARDEN, D. (1984): Reed Warblers at Chew Lake Valley, Avon. Bristol. Orn. 17: 3–76. • WESTPHAL, D. (1980): Bestandsentwicklung und Brutbiologie des Teich- und Drosselrohrsängers an der Berliner Havel. Orn. Ber. Berlin (West) 5: 3–36. • WIPRÄCHTIGER, P. (1976): Beitrag zur Brutbiologie des Sumpfrohrsängers. Orn. Beob. 73: 11–25. • WÜST, W. (1986): Avifauna Bavariae: Bd. 2. München. • WYLLIE, I. (1975): Study of Cuckoos and Reed warblers. Brit. Birds 68: 369–378. • Ders. (1981): The Cuckoo. London.