

Brutbiologie des Rohrschwirls *Locustella luscinioides* am Neuenburgersee

Adrian Aebischer und Dietrich Meyer

Breeding biology of Savi's Warbler *Locustella luscinioides* at Lake Neuchâtel. – Data on the breeding biology of Savi's Warbler were collected in 58 territories and at 132 nests on the southern shore of Lake Neuchâtel, Switzerland. Birds arrived between end of March and end of April. Each year between 21 % and 41 % of all ♂ remained unmated. Mean territory size was 1817 m². Paired ♂ defended significantly bigger territories than single ♂. One ♂ was mated with two ♀ in each of two successive years. Nests were built in sedge tussocks or among the leaves of fen-sedges. Straw litter was more extensive at the nest sites than elsewhere in the territories. The structure of the vegetation and the water level constrained the birds to build their nests within a narrow height range, reaching an average height of 20.2 cm above water. Egg-laying began at the end of April. All pairs that successfully reared a first brood immediately started on a second brood. Three pairs successfully reared three broods in one year. The breeding period from laying of the first egg to fledging of the last young lasted 122 days. Mean clutch size was 4.74 eggs. In July clutches were smaller than in May and in June. Incubation took 12–14 days and chick-rearing 11–14 days. 81 % of all broods were successful. Hatching rate was 92 % out of 340 eggs. 70 % of the hatched young left the nest. Clutch losses and nestling losses did not differ between first and second broods. The most important mortality factor was the yearly rise of the water level. Savi's Warblers at Lake Neuchâtel reared more broods per year and experienced fewer brood losses than those in Eastern Germany and in Poland. The high reproduction rate (3.2 young per brood) at the observed nests and the estimated reproduction rates for 1985 to 1996 were both higher than required for the continuity of the population. The density increase at Lake Neuchâtel in the last decades is at least partly due to the high breeding success.

Key words: Breeding biology, *Locustella luscinioides*, nest site, reproductive success.

Adrian Aebischer und Dietrich Meyer, Zoologisches Institut, Universität Freiburg, Bd. Pérolles, CH-1700 Freiburg

Der Rohrschwirl *Locustella luscinioides* ist eine wenig erforschte Art, über deren Biologie in der spärlich vorhandenen Fachliteratur z.T. widersprüchliche Angaben zu finden sind. Die einzigen ausführlicheren Untersuchungen führten Pikulski (1986) in Polen sowie Dittberner & Dittberner (1985, 1991, 1992) in Deutschland durch. Aus der Schweiz fehlen Angaben zur Biologie weitgehend. Lediglich Gacond (1957) und Suchantke & Schwarz (1961) berichteten über den Fund von je einem Nest. Während der faunistische Nachweis der Art infolge der Gesangsaktivität der ♂ ohne Mühe gelingt, bereitet die heimliche Lebensweise in oft schwer zugänglichen Gebieten beim Studium der Biologie, insbesondere der Brutbiologie, Schwierigkeiten. So erstaunt das geringe Datenmaterial aus der Schweiz und aus dem übrigen Europa kaum.

Da wir im Rahmen ökologischer Studien am

Neuenburgersee viele Rohrschwirlnester fanden, war es naheliegend, gleichzeitig Daten zur Brutbiologie zu sammeln. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, verschiedene Kenntnislücken bezüglich der Lebensweise des Rohrschwirls in der Schweiz zu schliessen.

1. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

1.1. Untersuchungsgebiet

Den grössten Teil der Untersuchungen führten wir zwischen Gletterens und Portalban (46°54' N, 6°56' E) am Südostufer des Neuenburgersees durch, wo der Rohrschwirl Dichten erreicht, die zu den höchsten Europas gehören (Aebischer & Antoniazza 1995). Die Fläche umfasst rund 30 ha und ist während der Brutperiode grösstenteils vom Seewasser über-



Abb. 1. Bruthabitat des Rohrschwirls bei tiefem Wasserstand. Am Neuenburgersee werden auch Riedflächen mit nur lockerem Schilfbestand besiedelt, sofern sie überschwemmt sind und die aus alten Seggenblättern bestehende Streuschicht genügend ausgeprägt ist. – *Breeding habitat of Savi's Warbler at Lake Neuchâtel. Marshes with low reed densities are only occupied if they are flooded and if an extensive straw litter (dead sedge leaves) is available. The picture was taken when the water level was unusually low.*

Abb. 2. Rohrschwirmännchen. – *Male Savi's Warbler.*

schwemmt. Der Grund liegt zwischen 429,20 und 429,40 m ü.M., der Wasserstand schwankt während der Brutzeit gleich wie der Seepiegel zwischen 429 und 430 m ü.M. Das Gebiet ist im NW durch eine etwas erhöht gelegene, weiden- und erlenbestandene Düne vom See abgegrenzt. Im NE grenzt es an ein Kleinseggenried, das als Rohrschwirlhabitat nicht geeignet ist, im SE an einen Auenwald. Im SW liegt der Bootshafen von Gletterens. Die Untersu-

chungsfläche ist abgesehen von zwei einzelnen Weidenbüschen strauchfrei. Das Steifseggenried *Caricetum elatae* bedeckt den grössten Teil des Untersuchungsgebietes. Lokal dominieren Schilf- und Binsenbestände *Scirpo-Phragmitetum* oder das Schneidenried *Cladietum marisci*. Das ganze Gebiet ist mit verschiedenen hohen Schilfstengeln durchsetzt, welche je nach Bodenbeschaffenheit 1–3 m hoch wachsen. Auffallend sind die durch den schwanken-

Tab. 1. Witterung in den Monaten April bis Juli in den Untersuchungsjahren 1992–1994. – *Monthly means of temperature and rainfall from April to July 1992–1994 at the meteorological station in Payerne.*

	Temperaturmittel in °C (Abweichung von der Norm)			Niederschläge in mm (Prozente der Norm)		
	1992	1993	1994	1992	1993	1994
April	8,7 (+0,9)	9,9 (+2,1)	7,0 (–0,8)	97,9 (134)	71,0 (97)	88,1 (121)
Mai	14,6 (+2,1)	14,3 (+1,8)	13,3 (+0,8)	79,0 (90)	71,2 (81)	149,0 (169)
Juni	15,3 (–0,4)	16,8 (+1,1)	16,7 (+1,0)	114,5 (104)	132,8 (121)	105,6 (96)
Juli	18,6 (+0,9)	17,6 (–0,1)	20,9 (+3,2)	97,3 (94)	91,7 (89)	36,1 (35)

den Wasserstand entstandenen Seggenbünten (Ellenberg 1982), die aus einem harten Sockel aus organischem und mineralischem Material, aus der darauf liegenden Streuschicht aus alten Blättern sowie aus den neu gewachsenen aufrechten Blättern bestehen (Abb. 1). Der Sockeloberrand liegt ziemlich einheitlich auf etwa 429,45 m ü.M. (Aebischer & Meyer 1993).

45 von 132 Nestern fanden wir in anderen Gebieten am Neuenburgersee, insbesondere zwischen dem Hafen von Chevroux und der Bucht von Ostende (15 Nester) sowie im südlichen Teil des Reservates von Cheyres (12 Nester). Der Schilfgürtel ist in Chevroux stellenweise 500 m breit. Die Pflanzengesellschaften stimmen mit jenen in Gletterens überein, wobei zusätzlich grössere Bestände von Rohrkolben *Typha angustifolia* vorkommen. Mit Ausnahme der walddahen Regionen ist das Gebiet praktisch überall und fast immer von mehreren Dezimetern Wasser überschwemmt. Die Wasserstandsschwankungen erfolgen ebenfalls parallel zu jenen des Sees. Der Grund liegt grösstenteils zwischen 429,20 und 429,30 m ü.M., steigt aber gegen den Wald hin bis über 429,80 m ü.M.

Im Reservat von Cheyres treten schilfbestandene Grossseggen- und Schneidenrieder aufgrund des niedrigeren Wasserstandes nur örtlich auf. Entsprechend ist die Rohrschwirldichte geringer als etwa in Chevroux oder in Gletterens. Grössere Flächen sind vom Schwarzen Kopfried *Orchio-Schoenetum nigricantis* bedeckt, das vom Rohrschwirl nicht besiedelt wird. Der Wasserstand wird nicht vom Seewasser, sondern von Niederschlägen, Bächlein

und durch die Evapotranspiration bestimmt (Buttler et al. 1995). Wasserstandsschwankungen sind wenig ausgeprägt.

Der grösste Teil des Röhrichts und der Riedflächen am Neuenburgersee wird in einem Dreijahreszyklus parzellenweise gemäht. Eine genaue Beschreibung der Vegetation am Neuenburgersee geben Berset (1949), Keller (1969) und Roulier (1983).

Die Monatsmittel der Temperaturen lagen während der Untersuchungszeit mehrheitlich und z.T. markant über dem langjährigen Durchschnitt (Tab. 1). Die Niederschlagsmenge wies in den einzelnen Jahren und von Monat zu Monat grosse Unterschiede auf.

1.2. Material und Methode

1.2.1. Ankunft und Besiedlungsreihenfolge

Die jeweilige Erstankunft in den Jahren 1958 bis 1997 ermittelten wir anhand der Beobachtungen, die der Schweizerischen Vogelwarte und der Centrale Ornithologique Romande gemeldet wurden. Zusätzlich wurden einige Ornithologen, die seit Jahren am Neuenburgersee beobachten, persönlich angeschrieben. Für den Vergleich der jährlichen Erstankünfte mit den jeweiligen Märztemperaturen wurden die Monatsmittelwerte der meteorologischen Station Neuenburg herangezogen, da die etwas näher gelegene aerologische Station Payerne erst 1965 in Betrieb genommen wurde. Der Verlauf der Besiedlung des Untersuchungsgebietes in den Jahren 1992–1994 wurde verfolgt, indem ab Ende März alle 1–2 Tage frühmorgens Kontrollgänge durchgeführt wurden. Alle 30–50 m

wurden während einigen Sekunden Gesangsattrappen abgespielt. Anwesende Rohrschwirle reagieren jeweils sofort darauf, indem sie sich dem vermeintlichen Eindringling nähern und Warnstrophen singen. Als Orientierungshilfen für die Kartierung dienten alle 50 m aufgestellte, farbig markierte, 3–5 m hohe Holz- oder Plastikstangen.

Möglichst bald nach ihrer Ankunft wurden die Rohrschwirle gefangen. Die üblichen Nylonnetze mit 19 mm Maschenweite erwiesen sich dabei als ungeeignet, da die Schwirle in den meisten Fällen durchschlüpfen oder sich daraus befreien konnten. Eine wesentlich höhere Erfolgsrate erzielten wir mit Netzen mit einer Maschenweite von 12 mm.

Alle gefangenen Schwirle wurden an einem Tarsus mit einem Aluring der Schweizerischen Vogelwarte und einem Farbring, am anderen Tarsus mit zwei Farbringen versehen, was die individuelle Erkennung sämtlicher beringter Vögel erlaubte. Das Gesamtgewicht der vier Ringe beträgt knapp 0,1 g, was zwischen 0,5 % und 0,7 % des Adultgewichtes von $15,4 \pm 1,2$ g (Extremwerte 13,9 g und 20,5 g, $n = 73$) ausmacht.

1.2.2. Reviergrößen und -charakterisierung

Alle festgestellten ♂ wurden auf Karten 1:1500 aufgetragen. Da es nach den Erstbruten oder nach Brutverlusten zu Revierverschiebungen kommen kann, wurden zur Bestimmung der Reviergrenzen nur April- und Mai-beobachtungen berücksichtigt. Alle Feststellungen, die beim Suchen von Neuankömmlingen mittels Gesangsattrappen gelangen, wurden ignoriert, weil bei dieser Methode manche ♂ aus ihrem Revier gelockt werden. Auch Nahrungsflüge wurden ausser Acht gelassen, da das Suchen nach Nestlingsnahrung sehr häufig ausserhalb der verteidigten Reviere erfolgt (Aebischer et al. in Vorb.). Pro Revier konnten zwischen 50 und 100 Positionen von singenden, rufenden oder kämpfenden Individuen kartiert werden. Die Reviergrößen wurden mit einem Planimeter berechnet.

1993 und 1994 wurde über das jeweilige Untersuchungsgebiet ein virtuelles Netz mit 12,5 m Maschenweite gelegt. An den 1127 (1993)

resp. 978 (1994) Knotenpunkten massen wir jeweils im März, d.h. vor der Ankunft der ersten Schwirle, folgende 4 Strukturvariablen:

- 1) *Bedeckungsgrad* als Anteil eines Quadratmeters, der von Vegetation bedeckt ist, in einer der sechs Klassen von 0 (keine Vegetation) bis 5 (81–100 % der Fläche bedeckt);
- 2) *Streuschichtdicke*;
- 3) *Schilfdichte* in 1 m Höhe (Anzahl Schilfstengel auf 0,25 m²);
- 4) *Schilfdichte* in 2 m Höhe.

Nach der Ermittlung der Reviergrenzen wurde jedes Revier dadurch charakterisiert, dass für jede Strukturvariable der Durchschnittswert aller im Revier liegenden Messpunkte berechnet wurde. 1992 erfassten wir zudem die durchschnittliche Schilfhöhe (über Wasser) in 22 Revieren, indem wir pro Revier an 10 bis 15 Messpunkten auf einer Fläche von 0,25 m² die Höhe aller Schilfstengel auf 5 cm genau massen und daraus den Mittelwert berechneten.

1.2.3. Nester und Neststandorte

Die Lage der gefundenen Nester wurde auf Karten 1:1500 mit einer Genauigkeit von etwa 5 m eingetragen. Als Orientierungspunkte dienten die alle 50 m aufgestellten Markierstangen. Die Distanzen zwischen den Nestern von aufeinanderfolgenden Bruten wurden auf der Karte gemessen.

Den grössten Teil der Nester kontrollierten wir etwa alle zwei Tage. Die Nesthöhe (Distanz zwischen dem Grund der Nestmulde und der Wasseroberfläche), die Wassertiefe unter dem Nest und die Nestdimensionen massen wir jeweils am Fundtag; die Nestüberdeckung (Anteil des Nestes, der von der Vegetation überdeckt ist) schätzten wir von Auge. Die Streuschichtdicke, die Schilfdichte (Anzahl Stengel pro m² in 1 m Höhe) und die Schilfhöhe (Mittelwert der 10 am nächsten beim Nest stehenden Schilfstengel) wurden erst nach dem Ausfliegen der Jungen ermittelt.

46 Nester nahmen wir einige Tage nach dem Ausfliegen der Jungen ins Labor. Sie wurden zwei Tage lang bei 60 °C getrocknet und dann gewogen; darauf wurde das Nistmaterial bestimmt.

1992 und 1993 bestimmten wir an 78 Neststandorten auch den Höhenbereich, der potentiell für die Errichtung eines Nestes geeignet war. Da der Pegelstand sowohl für den Mess-tag wie für den Tag der ersten Eiablage bekannt ist (Tabellen des Service Hydrologique National), konnte anhand der gemessenen Nesthöhe auf die Nesthöhe bei Legebeginn geschlossen werden. Die «absolute Nesthöhe» erhält man durch die Addition der Nesthöhe (über Wasser) an einem beliebigen Tag zum Seepiegel an diesem Tag. Sie entspricht jenem Pegelstand, bei dem die Nestmulde überschwemmt wird.

Insgesamt wurden Daten von 132 Nestkarten aus den Jahren 1976–1995 ausgewertet. 83 dieser Nester fanden wir in den Jahren 1992 und 1993. Von den 22 Nestern, die vor 1990 gefunden wurden, standen meist nur einzelne Angaben zur Nestlage, Nesthöhe, Gelegegrösse und Brutphänologie zur Verfügung.

1.2.4. Gelege, Bebrütung und Phänologie

Bei jedem Nestbesuch notierten wir die Anzahl Eier, die Anzahl der Jungen und ihr Alter. Die Altersbestimmung erfolgte dabei aufgrund eigener Messungen zur Nestlingsentwicklung an 22 Brutten (Aebischer in Vorb.). Für die meisten gefundenen Brutten, die wir nicht von der Legephase bis zum Ausfliegen verfolgten, konnte nach der Ermittlung des Schlüpftermins der Jungen oder nach deren Altersbestimmung durch Rückrechnung anhand der brutbiologischen Daten aus der Literatur auf das Datum des Legebeginns resp. des Ausfliegens geschlossen werden.

Die Eier wurden mit einer Schublehre mit 0,1 mm Genauigkeit vermessen, ihr Gewicht mit einer Pesola-Waage (5 g) auf 0,02 g genau bestimmt.

Die Bebrütungsdauer (Zeitspanne von der Ablage des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Jungen) ermittelten wir an jenen Brutten, die wir während der Nestbau- oder während der Legephase fanden und bei denen das Schlüpfdatum bekannt war. Die Nestlingsdauer bestimmten wir für jene Nestlinge, für die sowohl das Schlüpf- wie das Ausfliegedatum genau bekannt war. Junge, die das Nest bei einer

Nestkontrolle verliessen, wurden nicht berücksichtigt.

1.2.5. Bruterfolg

Verluste von Gelegen oder Nestlingen, die vor dem Entdecken der Nester auftreten, sind oft nicht mehr feststellbar. Die mittlere Gelegegrösse, die Schlüpftrate und der Gesamtbruterfolg (= Anzahl ausgeflogene Junge dividiert durch Anzahl Eier) stellen also Maximalwerte dar. Die Nester wurden durchschnittlich 2,1 Tage nach dem Schlüpfen gefunden. So wurden im Mittel 38 % der Dauer vom Legebeginn bis zum Ausfliegen überwacht. Der Anteil festgestellter Verluste am Gesamtverlust entspricht aber einem weit höheren Anteil, da erstens taube Eier in der Regel im Nest verbleiben und zweitens bei 32 von 98 Nestern mit bekanntem Ausgang 5, also die maximale Anzahl Junge ausflogen.

Findet man ein Nest erst kurz vor dem Ausfliegen der Nestlinge, kommt es gelegentlich vor, dass die Nestlinge weghüpfen und nicht mehr vollständig zählbar sind. Nester, bei denen dies der Fall war, sowie Nester mit nur 3 Jungen wurden bei der Ermittlung des Bruterfolgs nicht berücksichtigt. Brutten, deren Junge beim letzten Nestbesuch ein Alter von mindestens 8 Tagen aufwiesen, die aber später nicht mehr kontrolliert wurden, galten als erfolgreich.

1.2.6. Einfluss der Beobachter auf den Bruterfolg

In fünf Untersuchungsjahren wurde trotz unserer regelmässigen Nestkontrollen keine einzige Brut mit Eiern oder Jungen verlassen. Ein Paar, das beim Nestbau überrascht wurde, gab jedoch das angefangene Nest auf und begann an einer anderen Stelle im Revier mit dem Bau eines neuen Nests. In der Regel sind die Rohrschwirle beim ersten Nestbesuch sehr misstrauisch. So kam es vor, dass sie nach der ersten Störung eine Stunde lang dem Nest fernblieben. Die Vögel gewöhnten sich aber sehr schnell an die Nestkontrollen, und oft begaben sich die ♀ nur wenige Dezimeter neben das Nest, um dort zu warten. Mit Hilfe einer Vi-

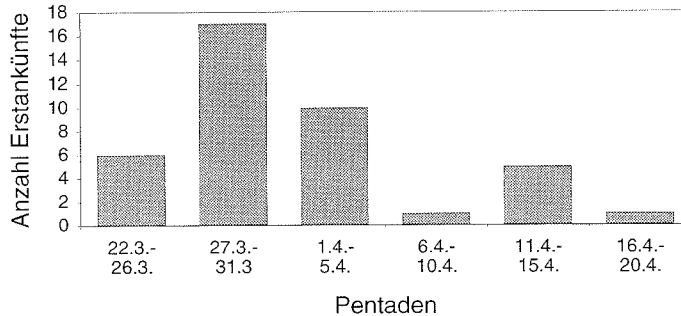


Abb. 3. Häufigkeitsverteilung der Erstankünfte 1958–1997 in verschiedenen Pentaden. – *Frequency distribution of first observation dates in different five-day periods for the years 1958–1997.*

deokamera stellten wir fest, dass die Altvögel meist wenige Minuten, nachdem sich der Beobachter vom Nest entfernt hatte, wieder Die Zeitspanne von der Installation der Kamera bis zur Rückkehr des ersten Altvogels betrug in 17 von 46 Fällen weniger als 1 min, in 39 Fällen weniger als 5 min und in 7 Fällen zwischen 7 und 49 min ($M_{46} = 5,4 \pm 9,7$ min; Median = 2 min). An einem Nest fütterte ein Altvogel die Jungen, obwohl einer von uns neben dem Nest stand und ein Junges beringte! An einem anderen Nest setzte sich das ♀ wieder auf zwei Eier, während neben dem Nest die bereits geschlüpften Jungen vermessen wurden. Insgesamt beringten wir 1992 und 1993 über 200 Nestlinge, wovon zwei beim Beringen ums Leben kamen: Ein 5 oder 6 Tage altes Junges starb in der Hand, ohne dass äussere Verletzungen vorlagen. Ein weiterer Nestling starb in einem Stoffsäcklein, während wir eines seiner Geschwister beringten.

1.2.7. Statistische Auswertung

Die verschiedenen statistischen Tests erfolgten mit nicht-parametrischen Methoden, ausser wenn die Stichproben einer Normalverteilung folgten. Normalität wurde mit dem Test von Lilliefors (1967) geprüft. Die Berechnungen und statistischen Auswertungen erfolgten auf StatView 4.0 (Haycock et al. 1992).

2. Ergebnisse

2.1. Ankunft

2.1.1. Ankunft der Männchen

Zwischen 1958 und 1997 wurden die ersten Rohrschwirle am Neuenburgersee (inkl. Teiche von Chavornay) 23mal bereits im März und 10mal in der ersten Aprilpentade festgestellt (Abb. 3). Die frühesten Ankunftsdaten waren

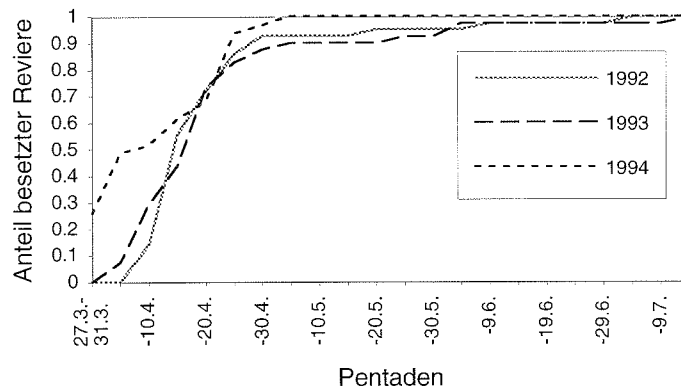


Abb. 4. Jahreszeitlicher Verlauf der Besiedlung einer 30 ha grossen Fläche zwischen Gletterens und Portalban in den Jahren 1992 bis 1994. Die Kurven stellen jeweils den summierten Anteil angekommener ♂ dar. – *Cumulative percentage of occupied territories in the course of the season in a 30 ha study area for the years 1992–1994.*

der 23. März 1959 (Glutz von Blotzheim 1962) und der 23. März 1989 (P. Rapin briefl.). Die mittlere früheste Ankunft fällt auf den 1. April (Median: 31. März). Ankunftsdaten und mittlere Märztemperaturen korrelieren nicht signifikant (Spearman Rangkorrelation, $r_s = 0,112$, $p = 0,486$, $n = 40$). Es gibt auch keine langfristige Tendenz zu immer früheren Erstankünften ($r_s = -0,207$, $p = 0,197$, $n = 40$).

Der zeitliche Verlauf der Besiedlung eines rund 30 ha grossen Untersuchungsgebietes in drei verschiedenen Jahren ist in Abb. 4 dargestellt. Bis Ende April waren in den einzelnen Jahren 93 %, 88 % und 97 % aller ♂ zurückgekehrt. Einzelne Sänger erschienen noch im Juni, ausnahmsweise auch noch im Juli. Sie blieben dann aber meist unverpaart. Julibeobachtungen in vorher unbesiedelten Gebieten betrafen meist Tiere, die höchstens wenige Tage am selben Ort blieben. Diese Beobachtungen deuten daraufhin, dass der Zug oder zumindest ein Umherstreifen bereits im Juli beginnt.

2.1.2. Ankunft der Weibchen

Die genauen Ankunftsstage der ♀ konnten wir nicht ermitteln, da sich diese sehr unauffällig verhalten, immer gut versteckt in der Streuschicht alter Seggen bleiben und sich nur gelegentlich durch Rufe verraten, die zudem grösstenteils mit den Rufen der ♂ identisch sind. Sicher kehren sie durchschnittlich einige Tage später zurück als die ♂, wobei sich aber die Ankunft beider Geschlechter stark überlappt (Aebischer et al. 1996).

2.2. Paarbindung und Bigynie

1992 gelang uns der erste Nachweis eines bigynen ♂. Dieses zog mit seinen beiden ♀ in zwei verschiedenen, aber benachbarten Revieren erfolgreich je zwei Bruten auf. Dasselbe ♂ besetzte 1993 wiederum ein Doppelrevier, und erneut gelang es ihm, zwei ♀ anzulocken. Es handelte sich um andere ♀ als im Vorjahr. Während das ♂ mit einer Partnerin drei erfolgreiche Bruten zeitigte, wurde das zweite ♀ nach dem Verlust der Erstbrut zwei Monate lang nicht mehr beobachtet. Erst im August gelang der Fund eines weiteren Nestes. Das ♂ kehrte auch 1994 ins Gebiet zurück und begann mit einem ♀ eine Brut. Leider führte Hochwasser zur Aufgabe des Reviers, noch bevor wir feststellen konnten, ob das ♂ wiederum zwei ♀ besass. Interessanterweise war es gerade dieses ♂, das in den Jahren 1993 und 1994 als erstes eintraf. Zudem zog es in beiden Jahren auch am meisten Junge auf (15 resp. 14 ausgeflogene Junge). Andere Fälle von Bigynie wurden uns nicht bekannt. Die meisten Revierbesitzer besaßen *ein* ♀. Ein beachtlicher Teil blieb aber jeweils unverpaart. 1992 bis 1994 fanden jeweils zwischen 21 und 41 % aller ♂ keine Partnerin (Aebischer & Antoniazza 1995). 1996 blieben 7 von 26 ♂ (27 %) unverpaart.

2.3. Reviere

In Tab. 2 wird die Bedeutung der unteren Vegetationsschicht ersichtlich: Ein gewisser Anteil des Reviers muss offenbar mit Streue, in unserem Gebiet mit alten Seggen- und Schneidenblättern, bedeckt sein. Die Streuschicht

Tab. 2. Struktureigenschaften von Rohrschwirlrevieren am Neuenburgersee. Für den Bedeckungsgrad wurde jeder Messpunkt in eine der sechs Klassen von 0 (keine Vegetation) bis 5 (81–100 % der Fläche bedeckt) eingeteilt. n = Anzahl Reviere. – *Territory-characteristics at lake Neuchâtel.* (a) mean reed height, (b) vegetation cover, (c) litter thickness, (d) reed density at 1 m height, (e) reed density at 2 m height.

	Mittelwert ± SD	Minimalwert	Maximalwert	n
(a) Durchschnittliche Schilfhöhe (cm)	173,3 ± 28,9	140,5	209,0	22
(b) Bedeckungsgrad	3,84 ± 0,83	1,40	4,92	36
(c) Streuschichtdicke (cm)	31,78 ± 7,95	15	52,9	36
(d) Schilfdichte 1 m (Stengel/0,25 m ²)	10,75 ± 4,57	3,15	20,08	36
(e) Schilfdichte 2 m (Stengel/0,25 m ²)	3,69 ± 2,78	0,39	8,6	36

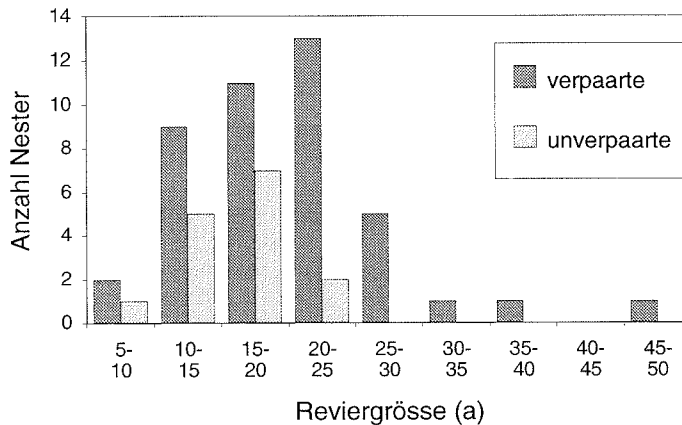


Abb. 5. Häufigkeitsverteilung der Reviergrößen von verpaarten und unverpaarten ♂. – Frequency distribution of territory size for mated (dark columns) and unmated (light shaded columns) ♂.

muss zudem eine gewisse Dicke aufweisen. Aufrechte Schilfstengel sind immer vorhanden, wobei aber bereits geringe Schilfdichten und -höhen ausreichen. In einer früheren Arbeit hatten wir gezeigt, dass die Streuschicht und die durchschnittliche Schilfhöhe in den Revieren höhere Werte aufweisen als im unbesiedelten Gebiet; zudem wurden Reviere mit einer markanten Streuschicht und mit hohem Schilf früher besiedelt als solche mit weniger Streue und weniger Schilf (Aebischer et al. 1996). Die Grösse der Reviere lag zwischen 530 und 4600 m² ($M_{58} = 1817 \pm 695$ m²; Abb. 5), wobei wir für die Reviere verpaarter ♂ wesentlich höhere Werte ermittelten als für jene unverpaarter ♂ (1929 ± 742 m² gegenüber 1497 ± 406 m²). Der Unterschied ist signifikant (Mann-Whitney-U-Test, $U_{15,43} = 199$, $p = 0,028$).

Flächen, die im vorausgegangenen Herbst gemäht worden waren, blieben immer unbesiedelt. Sobald aber im Juli die neu gewachsenen Schilfstengel eine Höhe von > 2 m erreicht hatten, kam es regelmässig vor, dass Schwirle, deren Revier am Rand zu einer im Vorjahr gemähten Parzelle lag, die neuen Schilfstengel als Singwarten benutzten.

Die Ankunftszeit des Revierbesitzers, die Streuschichtdicke, der Bedeckungsgrad, die Schilfdichte und die Schilfhöhe korrelierten weder 1992 noch 1993 mit der Reviergrösse (Spearman-Rangkorrelation, alle $p > 0,05$).

An verschiedenen Stellen überlappten sich die Rohrschwirlreviere stark mit jenen von Teichrohrsängern *Acrocephalus scirpaceus*, Bartmeisen *Panurus biarmicus* und Rohrammern *Emberiza schoeniclus*. Oft lagen Rohrschwirlnester nur wenige Meter von jenen anderer Arten entfernt. Streit konnte aber zwischen diesen Arten in mehreren hundert Beobachtungsstunden nie festgestellt werden. Beim einzigen beobachteten interspezifischen Konflikt handelte es sich um einen singenden Feldschwirl *Locustella naevia*, der sich bei sehr tiefem Wasserstand vorübergehend im Rohrschwirlhabitat niederliess. Mehrmals wurde er von einem Rohrschwirl-♂ vertrieben; er kehrte aber immer wieder zurück. Überlappungen zwischen den Revieren der beiden Schwirlarten kamen sonst in unserem Untersuchungsgebiet nicht vor. Jährlich stellten wir 1–3 Feldschwirlreviere fest, die aber jeweils in nicht überschwemmten Verbuschungszonen in Waldrandnähe lagen. Solche Habitate wurden vom Rohrschwirl nie besiedelt.

Die Brutdichten am Neuenburgersee in verschiedenen Jahren bis 1994 wurden bereits veröffentlicht (Aebischer & Antoniazza 1995). Hier seien noch die Dichten aus den Jahren 1995 und 1996 nachgetragen: 1995 siedelten sich auf einer 27 ha grossen Fläche zwischen Gletterens und Portalban 22 ♂ an (8,1 Reviere/10 ha). 1996 stellten wir auf 24 ha 26 Reviere fest (10,8 Reviere/10 ha).

2.4. Nester

2.4.1. Nestbau

Während der Nestbauphase verhalten sich Rohrschwirle äusserst diskret. Nur elfmal gelang es uns (an 5 verschiedenen Nestern), Nistmaterial tragende Individuen zu beobachten. Jedesmal handelte es sich um ♀, die meist in den frühen Morgenstunden, nie jedoch nach 10 h bauten. Die Nestbaudauer konnten wir nie direkt ermitteln. An zwei Nestern wurde an mindestens drei Tagen gebaut. Bei Brutverlust lag in sechs Fällen bereits nach 4 oder 5 Tagen das erste Ei der Ersatzbrut im neuen Nest. Der Nestbau dürfte in diesen Fällen also 3–4 Tage gedauert haben.

2.4.2. Nistmaterial und Nestmasse

Die Rohrschwirle verwendeten für den Nestbau hauptsächlich Schilfblattheile, gelegentlich auch Teile von Seggen- und Schneidenblättern. In einem Nest wurde ein kurzes Stück eines Schilfstengels in die Wand eingeflochten. In der Regel bestand die gröbere Aussenschicht aus bis 15 mm breiten, streifenförmigen Blattteilen. In 4 Fällen waren diese zwischen 18 und 25 mm breit. Der innere Teil war aus kleineren, bis 10 mm breiten Blattstücken zusammengesetzt. Aussen- und Innenschicht waren allerdings nie klar zu trennen. Seggenblätter fanden wir nur als Auskleidung der Nestmulde. Die Streifenlänge betrug in der Nestsaußenwand meist 10–25 cm, gelegentlich auch über 30 cm (bis 39 cm). Die Schilfblattheile der Innenschicht waren oft 5–15 cm lang, z.T. auch kürzer. Meist waren die Wände der Nestmulde gut ausgeglättet.

Das mittlere Trockengewicht lag zwischen 13,1 und 47,1 g ($M_{46} = 23,7 \pm 6,6$ g). Die Gewichte der Nester der Erst- und Zweitbruten (ohne Berücksichtigung der Ersatz- und Drittbruten) unterschieden sich nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test, $U_{15,19} = 129,0$, $p = 0,640$).

Das Nestgewicht nahm im Laufe der Brut-saison 1993 nicht signifikant zu oder ab (Pearson's Korrelationskoeffizient, $r = -0,177$, $p = 0,353$, $n = 30$). Überraschenderweise wiesen die Nester 1992 signifikant höhere Trockenge-

wichte auf als 1993 ($M_{16} = 26,5$ resp. $M_{30} = 22,2$ g; t-Test, $t = 2,20$, $p = 0,033$).

Aufgrund des oft unregelmässigen Nestober-randes konnte die Tiefe der Nestmulde nicht immer genau angegeben werden. Sie betrug in keinem Fall weniger als 5 cm. 60 von 93 Nestmulden (64,5 %) waren zwischen 5 und 6 cm tief. Nur 11 Nester (11,8 %) wiesen Tiefen über 7 cm auf. Die drei tiefsten Nestmulden massen 6–9, 7–9 und 8–12 cm. Der Innendurchmesser der Nester betrug in allen Fällen mindestens 6 cm. An 31 von 64 Nestern notierten wir für den Innendurchmesser zwischen 6 und 7 cm, an 32 Nestern zwischen 7 und 8 cm. Ein sehr flaches Nest wies 10 cm auf. Der Aussendurchmesser lag zweimal bei 9–10 cm, an 49 Nestern (76,6 %) zwischen 10 und 12 cm. Die drei grössten Nester wiesen als maximale Aussendurchmesser 14, 14 und 15 cm auf. Die Gesamthöhe der Nester lag zwischen 7 und 15 cm. Bei 46 der 64 Nester (71,9 %) lag sie zwischen 8 und 10 cm.

2.4.3. Nistplätze

Weitaus die meisten Nester lagen in Seggenbülten (Tab. 3), wobei es sich fast ausschliesslich um die Steife Segge *Carex elata* handelte. Regelmässig bauten die Schwirle ihre Nester auch zwischen den Blättern der Deutschen Schneide *Cladium mariscus* und in einem Fall auf umgeknickten, dicht beieinander liegenden Schilfstengeln. Alle Nester lagen auf einer Unterlage und wurden nie nach Rohrsängerart mit Schilfstengeln verflochten. Die Nester liessen

Tab. 3. Anzahl gefundener Nester ($n = 122$) auf verschiedenen Nestunterlagen. – Number ($n = 122$) and percentage of nests at different locations. (a) in sedge tussocks; (b) between the leaves of fen-sedges *Cladium mariscus*; (c) between the mixed leaves of sedges and fen-sedges; (d) on broken reed-stems.

	Anzahl Nester	%
(a) in Seggenbülten	93	76,2
(b) zwischen Schneidenblättern	21	17,2
(c) zwischen Seggen- und Schneidenblättern	7	5,7
(d) auf gebrochenen Schilfstengeln	1	0,8

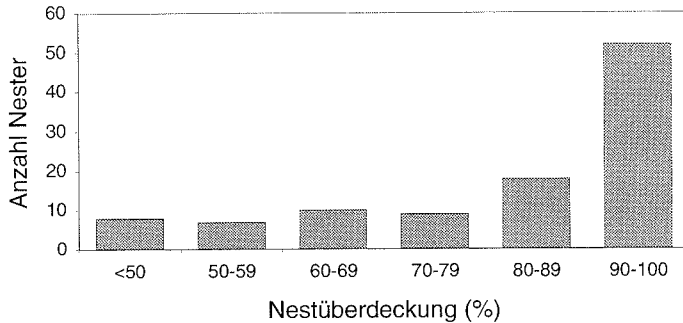


Abb. 6. Häufigkeitsverteilung der Nestüberdeckungen ($n = 104$). – *Frequency distribution of nest cover* ($n = 104$).

sich jeweils mit Leichtigkeit von ihrer Unterlage heben. Als solche dienten einerseits die Oberseiten der Bültensockel, andererseits dicht beieinander liegende Seggen- oder Schneidenblätter.

Parzellen, die erst im vorausgegangenen Herbst gemäht worden waren, nahmen die Rohrschwirle nicht als Neststandort an, da sowohl die notwendige Streuschicht wie auch alte Schilfstengel fehlten. Nur 5 von 109 Nestern (4,6 %) lagen in Parzellen, die eineinhalb Jahre vorher gemäht worden waren. Alle anderen Nester lagen in Schilfflächen, deren letzte Mahd mindestens zweieinhalb Jahre zurücklag.

Die Dicke der Streuschicht betrug an den Neststandorten zwischen 20 und 120 cm ($M_{87} = 47,1 \pm 16,1$ cm). Die Streuschicht war an den Nestern signifikant dicker ($53,3 \pm 15,9$ cm) als

in den entsprechenden Revieren ($M_{32} = 34,4 \pm 9,8$ cm; Wilcoxon-Test, $Z = -4,71$, $p < 0,0001$). Die Nestüberdeckung lag durchschnittlich bei $79,7 \pm 20,3$ % ($n = 104$; Abb. 6). Sie nahm weder mit zunehmender Nesthöhe ab ($r = 0,049$, $p = 0,636$, $n = 96$) noch mit zunehmender Streuschichtdicke zu ($r = -0,019$, $p = 0,867$, $n = 82$). An den Nestern ermittelten wir Schilfhöhen zwischen 92 und 309 cm ($M_{100} = 191,1 \pm 40,1$ cm). Die Schilfdichte betrug in 1 m Höhe zwischen 10 und 240 Stengeln/m² ($M_{83} = 45,1 \pm 35,8$ Stengel/m²). Nester wurden ausschliesslich dort gebaut, wo nach allen Seiten eine gute Deckung durch Seggen- und Schneidenblätter gewährleistet war. An 98 von 99 Nestern befand sich unter dem Nest stehendes Wasser. Die mittlere Wassertiefe betrug $12,9 \pm 10,1$ cm ($n = 99$).

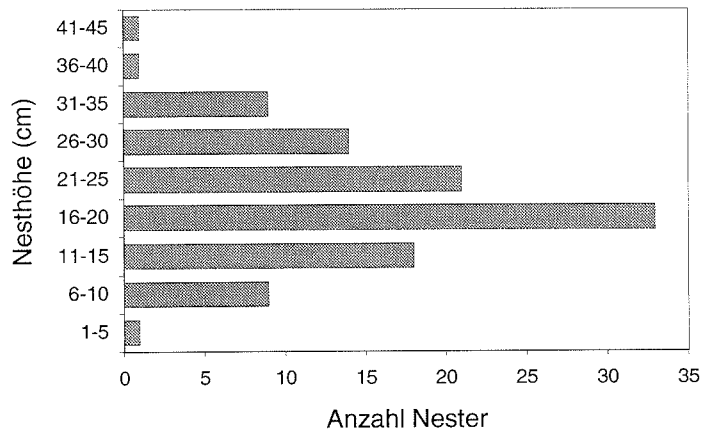


Abb. 7. Nesthöhe über Wasser (Distanz zwischen dem Grund der Nestmulde und der Wasseroberfläche) von 107 Nestern). – *Nest heights above water level* ($n = 107$).



Abb. 8. Vier verschiedene Rohrschwirl-Gelege. Man beachte die unterschiedliche Färbung und Fleckenverteilung. – Four clutches of Savi's Warbler. Note the different colorations.

Die Nester von aufeinanderfolgenden Bruten desselben Paares lagen zwischen 7 und 60 m auseinander ($M_{30} = 31 \pm 13$ m). In keinem Fall wurde für zwei aufeinanderfolgende Bruten (Ersatz-, Zweit- oder Drittbruten) dasselbe Nest benutzt.

2.4.4. Nesthöhen

Die durchschnittliche Nesthöhe lag bei $20,2 \pm 7,2$ cm ($n = 107$; Abb. 7). Im Laufe der Brut-saison nahm die Nesthöhe weder signifikant zu noch ab ($r = 0,100$, $p = 0,329$, $n = 97$). Die Höhen unterschieden sich nicht signifikant

zwischen Nestern, die in Seggenbülden und solchen, die zwischen Schneidenblättern gebaut wurden (Mann-Whitney-U-Test, $U_{83,15} = 595$, $p = 0,786$). An Stellen mit dickerer Streuschicht wurden die Nester nicht höher gebaut ($r = 0,046$, $p = 0,683$, $n = 82$). Je geringer die Distanz zwischen dem Nest und der Obergrenze der potentiellen Nesthöhe war, desto geringer war die Nestüberdeckung ($r = 0,426$, $p = 0,020$, $n = 29$).

Die durchschnittliche absolute Höhe von 97 Nestern lag bei $429,66 \pm 0,07$ m ü.M. Die Werte schwankten zwischen 429,53 und 429,91 m. Somit wurden sämtliche Nester in einem Hö-

Tab. 4. Korrelationen zwischen dem Wasserstand sowie den Nesthöhen und den absoluten Nesthöhen bei verschiedenen Pegelständen bei Brutbeginn. Liegt der Wasserstand bei Brutbeginn oberhalb 429,45 m, wird ein Teil der Streuschicht überschwemmt, d.h. der potentielle Nesthöhenbereich wird geringer. – *Correlations between the lake water level at the beginning of egg laying and nest heights (cm) and absolute nest heights (m a.s.l.) respectively if all potential nest heights (water level below 429.45 m) or only parts of the potential nest heights (water levels above 429.45 m) are available.*

Pegelstand bei Brutbeginn	Nesthöhen über Wasser (cm)			Absolute Nesthöhen (m ü.M.)		
	r	P	n	r	P	n
unterhalb 429,45 m	-0,399	0,0016	59	0,015	0,913	58
oberhalb 429,45 m	-0,207	0,207	39	0,612	< 0,0001	38

henbereich von nur 38 cm gebaut. Die Struktur der Seggen und Scheiden bewirkt, dass Rohrschwirle nur in einem engen Höhenbereich bauen können. Die untere Grenze des potentiellen Höhenbereiches für die Errichtung eines Nestes ist durch den Oberrand der Bültensockel, die obere Grenze durch die Streuschichtdicke gegeben. Da die Bültensstruktur wesentlich durch den Wasserstand beeinflusst wird (Ellenberg 1982) und dieser in allen vom Seewasser überschwemmten Gebieten identisch ist, erklären sich auch die geringen Unterschiede der absoluten Höhen von Nest zu Nest.

An 78 Neststandorten massen wir den Höhenbereich, der potentiell für die Errichtung eines Nestes geeignet war. Nur an 22 Standorten (28,2 %) wäre der Bau oberhalb von 429,80 m und nur an 3 Standorten (3,8 %) oberhalb von 429,90 m möglich gewesen. Unterhalb von 429,46 m hätte nirgends gebaut werden kön-

nen. An 48 Neststandorten (61,5 %) waren die Schwirle gezwungen, höher als 429,55 m zu bauen.

Betrachten wir nur jene Bruten, die begonnen wurden, als der Pegelstand unterhalb von 429,45 m ü.M. lag, als also die ganze potentielle Nesthöhe zur Verfügung stand, stellen wir zwischen der Nesthöhe (über Wasser) und dem Pegelstand eine negative signifikante Korrelation fest; die absolute Nesthöhe korreliert hingegen nicht mit dem Pegelstand (Tab. 4). Lag der Wasserstand bei Brutbeginn oberhalb von 429,45 m ü.M., korreliert die Nesthöhe nicht, die absolute Nesthöhe aber signifikant positiv mit dem Seepegel. Diese Befunde zeigen, dass der Wasserstand die Nesthöhe nur insofern beeinflusst, als bei Pegelständen oberhalb von 429,50 m der potentielle Nesthöhenbereich geringer wird. Nesthöhen und absolute Nesthöhen korrelieren weder bei Pegelständen un-

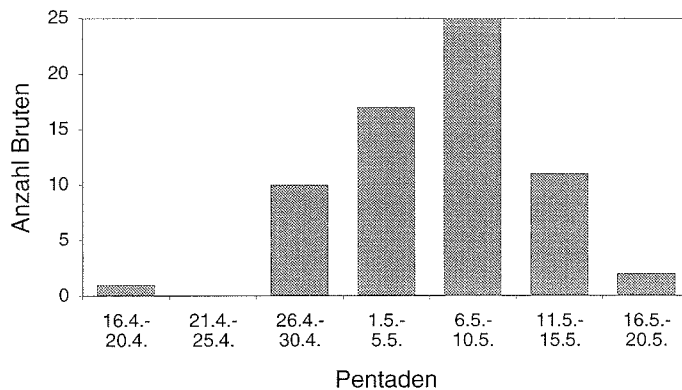


Abb. 9. Häufigkeitsverteilung des Legebeginns der Erstbruten (n = 66). – *Seasonal distribution of egg-laying in five-day periods (n = 66).*

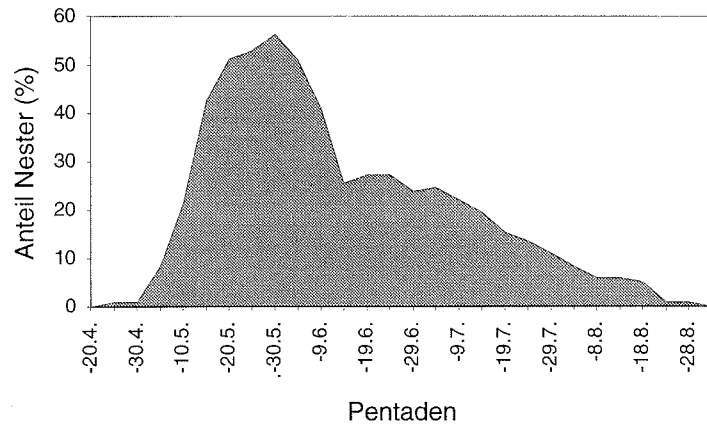


Abb. 10. Anteil Nester mit Eiern oder Jungen zu verschiedenen Zeitpunkten (ohne 94er und 95er Bruten, da in diesen Jahren infolge des Hochwassers nicht während der ganzen Brutperiode Nester gesucht werden konnten). – *Percentage of nests containing eggs or nestlings per five-day period.*

terhalb von 429,45 m ü.M. noch bei Pegelständen über diesem Wert signifikant mit der Schilfhöhe oder der Schilfdichte (Spearman-Rangkorrelationen, alle $p > 0,05$).

2.5. Legebeginn und Eiablage

Die Zeitdauer von der Ankunft der ♂ bis zum Beginn der Eiablage durch ihre ♀ betrug 1993

zwischen 12 und 30 Tage ($M_{10} = 24,1 \pm 4,9$ Tage). Die Ankunftsdaten und die Zeitspannen bis zur Eiablage korrelieren nicht signifikant ($r_s = -0,229$, $p = 0,492$, $n = 10$). Je später ein ♂ ankam, desto später begann sein ♀ mit der Ablage des ersten Eies ($r_s = 0,713$, $p = 0,032$, $n = 10$). Die Ablage des ersten Eies der frühesten Brut erfolgte am 20. April 1977. In der Regel werden die ersten Eier aber erst Ende April

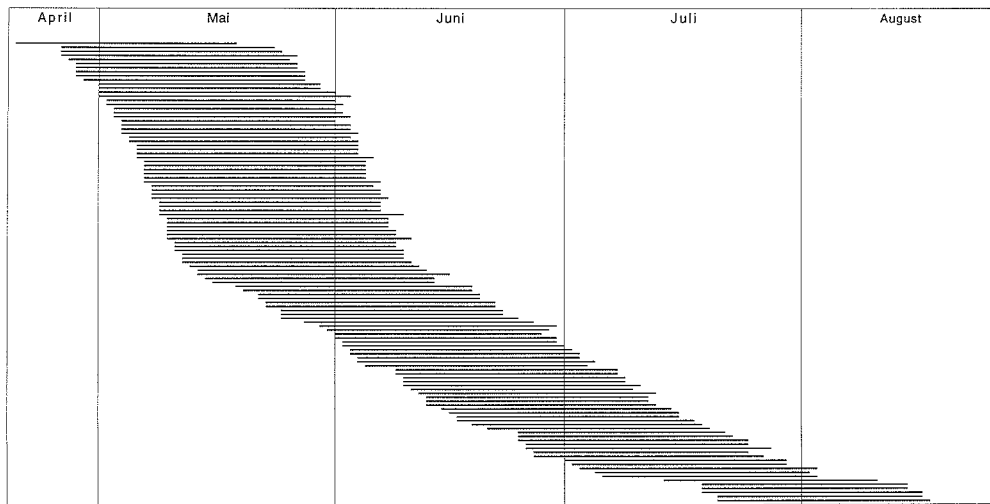


Abb. 11. Phänologie von 116 Rohrschwirlbruten am Neuenburgersee. Das erste Ei wurde am 20. April gelegt, das letzte Junge verließ sein Nest am 26. August. Für erfolglose Bruten wurden die theoretischen Ausfliegedaten eingezeichnet. – *Phenology of 116 broods at Lake Neuchâtel. The first egg was laid on 20 April, the last young fledged on 26 August.*

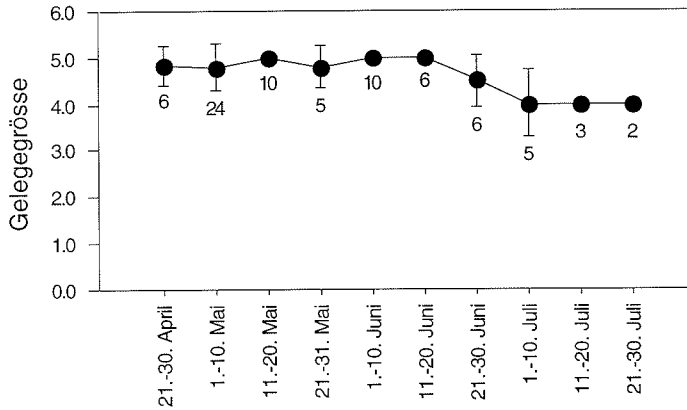


Abb. 12. Saisonaler Verlauf der Gelegegröße (Einteilung der Gelege nach der Ablage des ersten Eies). Dargestellt sind pro Monatsdrittel Mittelwert \pm SD. Zahlen geben die Stichprobengröße an. – *Seasonal variation in clutch size. The plot shows mean \pm SD, clutch sizes and samples sizes (numbers) per decade.*

oder Anfang Mai gelegt (Abb. 9). In der ersten Maihälfte nahm dann die Anzahl begonnener Bruten stark zu (Abb. 10, 11). Bei Bruten, die zwischen Mitte und Ende Mai begonnen wurden, dürfte es sich bereits um Ersatzbruten gehandelt haben. Rund die Hälfte aller gefundenen Schwirlbruten waren bis Mitte Juni abgeschlossen. Ab Anfang Juni begannen die Rohrschwirle mit den Zweitbruten.

In fünf Fällen konnte durch morgendliche Doppelkontrollen die ungefähre Eiablagezeit ermittelt werden. Je einmal erfolgte die Eiablage zwischen 6 und 7.30 h, zwischen 6 und 8 h, zwischen 6.30 und 8.30 h, zwischen 6.05 und 8.35 h und zwischen 6 und 9 h. In einem weiteren Fall wurde ein Ei vor 6 h abgelegt. Durch Videoüberwachung konnte für ein Ei 5.48 h als genaue Ablagezeit ermittelt werden. Bei 5 Bruten erfolgte die Ablage der einzelnen Eier nachweislich an aufeinanderfolgenden Tagen.

2.6. Gelegegrößen und Eimasse

Die durchschnittliche Größe von 77 zwischen 1990 und 1995 gefundenen Gelegen lag bei $4,74 \pm 0,50$. Zweimal handelte es sich um Dreiergelege, 16mal um Vierergelege und 59mal um Fünfergelege. Der Anteil Fünfergelege war bei den Erstbruten höher (85 %) als bei Ersatz- und Zweitbruten (64 %), der Unterschied ist aber nur schwach signifikant (Goodness-of-fit-Test, $p = 0,054$). Entsprechend wa-

ren die Gelege bei Erstbruten ($M_{34} = 4,82 \pm 0,46$ Eier) durchschnittlich etwas grösser als bei Ersatz- oder Zweitbruten ($M_{28} = 4,61 \pm 0,57$ Eier; Mann-Whitney U-Test, $U_{34,28} = 378,5$, $p = 0,064$). Viererbruten wurden signifikant später gezeitigt als Fünferbruten (Mann-Whitney-U-Test, $U_{16,59} = 221$, $p = 0,0012$). Im Juli (Ablage des ersten Eies im Juli) war die mittlere Gelegegröße wesentlich geringer als in den übrigen Monaten (Abb. 12). Der Durchschnittswert betrug im April $4,83$ ($n = 6$), im Mai $4,85$ ($n = 39$), im Juni $4,86$ ($n = 22$) und im Juli $4,00$ Eier ($n = 10$).

Bei 127 Eiern aus 32 Bruten aus den Jahren 1992 und 1993 betrug die mittlere Länge $19,2 \pm 1,0$ mm, die mittlere Breite $14,5 \pm 0,5$ mm und das mittlere Gewicht $2,00 \pm 0,21$ g (Abb. 13). Die Maximalwerte lagen bei $21,9 \times 13,2$ und $19,7 \times 15,8$ mm, die Minimalwerte bei $21,9 \times 13,2$ und $17,7 \times 14,2$ mm. Das längste Ei war somit gleichzeitig auch das schmalste.

Die Eier aus Vierergelegen waren signifikant schwerer, länger und breiter als die Eier aus Fünfergelegen (Mann-Whitney U-Test, alle $p < 0,01$). Berücksichtigt man Vierer- und Fünfergelege separat, stellt man im Saisonverlauf keine signifikanten Veränderungen der durchschnittlichen Eimasse pro Nest fest (Spearman-Rangkorrelation, alle $p > 0,1$).

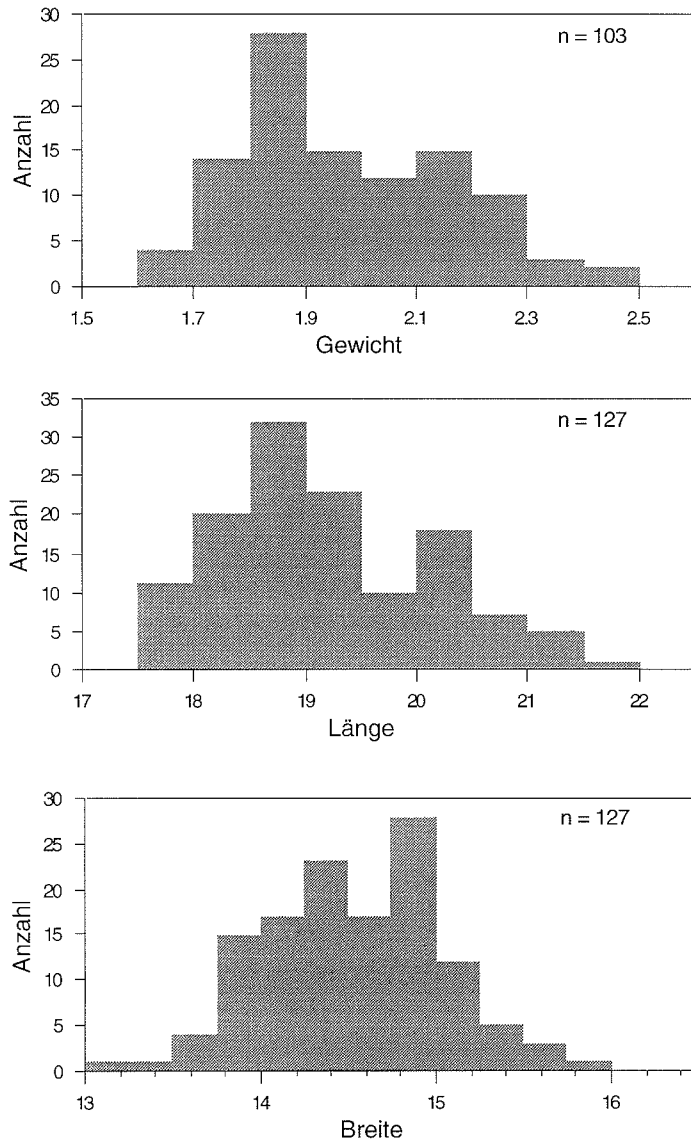


Abb. 13. Masse der gefundenen Rohrschwirleier am Neuenburgersee. – Egg weights (above), lengths (middle) and widths (below) of the Savi's Warbler at Lake Neuchâtel.

2.7. Bebrütung und Jungenaufzucht

2.7.1. Bebrütung

Wir wissen nicht genau, ob schon nach dem zweitletzten oder erst nach dem letzten Ei mit der Bebrütung begonnen wird. An einem Gelege stellten wir fest, dass vier Stunden nach der Ablage des dritten Eies alle Eier warm waren.

Am nächsten Tag wurde das vierte und letzte Ei gelegt. Nur in 2 von 35 Brutten, die wir vor dem Schlüpfdatum fanden, schlüpften alle Jungen am selben Tag. In 18 Fällen schlüpften sie an zwei aufeinanderfolgenden Tagen, in 11 Fällen an drei verschiedenen Tagen und in 4 Fällen an zwei oder drei aufeinanderfolgenden Tagen.

Als Bebrütungsdauer (von der Ablage des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Jungen) stellten wir bei zwei Brutten 12 Tage, bei vier Brutten 13 Tage und bei neun Brutten 14 Tage fest.

Während der Bebrütung drehte das ♀ die Eier regelmässig mit dem Schnabel. Häufig drehte es sich im Nest horizontal um 180°. Einmal erschien ein ♂ an einem Nest und drehte ebenfalls ein Ei mit dem Schnabel. An einem Nest beteiligte sich das ♂ am Brüten. Innerhalb von 331 min setzte es sich viermal auf die Eier und blieb 20, 23, 30 und 19 min sitzen. In der überwachten Zeitspanne brütete das ♀ während 197 min. An einer Brut, die 320 min lang überwacht wurde, verliess das ♀ das Nest 26mal. Insgesamt sass es 224 min lang auf den Eiern. An einem dritten Nest verliess das ♀ die Brut innerhalb von 120 min fünfmal. Während 86 min war es anwesend. Die Brutten wurden nur selten länger als 7 min verlassen. Ein Gelege wurde fünfmal für 6–7 min verlassen, ein anderes achtmal für 1 min, einmal für 11 und einmal für 15 min, ein weiteres Gelege 26mal für 1–7 min.

Bei allen Brutten wurden die Eischalen unmittelbar nach dem Schlüpfen weggetragen.

2.7.2. Jungenaufzucht

Die ♂ beteiligten sich sofort nach dem Schlüpfen der Jungen an der Aufzucht. An 9 von 10 Nestern, die höchstens 2 Tage alte Nestlinge enthielten, fütterten sowohl ♀ wie auch ♂. Ins-

gesamt konnten wir elf Brutten rund 90 h lang mit einer Videokamera überwachen. Die ♂ fütterten 414mal, die ♀ 456mal, wobei an vier Nestern die Fütterungsfrequenz der ♂ höher war. Der Anteil der ♂ betrug zwischen 33 und 63 % ($M_{11} = 46,1 \pm 11,3$ %). Die Nestlingsnahrung und die Fütterungsfrequenzen in Abhängigkeit von Nestlingsalter, Tages- und Jahreszeit werden Gegenstand einer anderen Publikation sein.

Mehrmals stellten wir fest, dass ♂ hudernde ♀ fütterten. Allerdings war die Nahrung vermutlich für die Jungen vorgesehen, da die ♂ die bettelnden ♀ erst nach längerem Zögern fütterten. Bei 90 h Videoüberwachung von Nestern mit Jungen stellten wir nur in einem Fall ein huderndes ♂ fest. Dieses setzte sich während der Abwesenheit des ♀ für 5 min auf die Jungen.

Störungen am Nest können dazu führen, dass Junge das Nest vorzeitig verlassen. Bei einer Brut flüchteten 10 Tage alte Junge, bei zwei Brutten 11 Tage alte Junge anlässlich einer Nestkontrolle. In vier Fällen hüpfen 12 Tage alte Junge aus dem Nest. Wir stellten jedoch fest, dass sie das Nest z.T. nur vorübergehend verliessen. Vier Junge, die ein Nest bei einer Störung verliessen, sassens alle am folgenden Tag wieder im Nest! An zwei anderen Brutten flüchtete nur das älteste Junge, kehrte aber nach wenigen Minuten wieder ins Nest zurück. An einem weiteren Nest kehrte ein geflohenes Junges bis zum nächsten Tag zurück. In einem Fall verliessen vier von fünf Jungen das Nest,

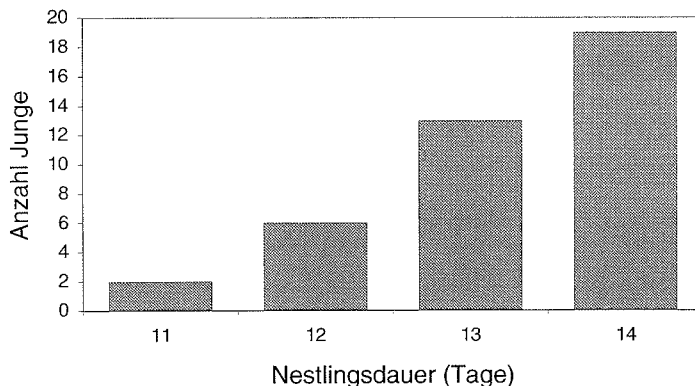


Abb. 14. Dauer der Nestlingszeit von 40 Jungen. – Age of nestlings at fledging ($n = 40$ young).

Tab. 5. Brutverlauf bei den drei farbig beringten Paaren mit Drittbruten. *: Das Nest enthielt am Fundtag nur ein Junges, das bereits 7 Tage alt war. Da die Gelegegröße nicht bekannt ist, kann das Legedatum des ersten Eies nicht ermittelt werden. Angegeben ist deshalb der Zeitpunkt der Ablage des Eies, aus dem das vorhandene Junge geschlüpft war. – *Progressing of breeding of the three breeding pairs that elevated 3 successful broods. Start of egg-laying and fledging of the youngest nestling are given for each pair and each brood.*

		Paar 1	Paar 2	Paar 3
Erstbrut	Ablage des ersten Eies	26. 4.	1. 5.	25. /26. 4.
	Ausfliegen des letzten Jungen	26. 5.	2. 6.	25. 5.
Zweitbrut	Ablage des ersten Eies	27. /28. 5.	10. /11. 6.	31. 5. /1. 6. *
	Ausfliegen des letzten Jungen	26. /27. 6.	10. 7.	27. 6.
Drittbrut	Ablage des ersten Eies	25. /26. 6.	18. /19. 7.	28. 6.
	Ausfliegen des letzten Jungen	25. 7.	15. 8.	27. 7.

wovon drei am nächsten Tag wieder im Nest sasssen. Die Störungsanfälligkeit variiert von Nest zu Nest. Bei sechs Rohrschwirlbruten blieben 12 Tage alte Junge bei den Nestkontrollen sitzen. In je einem Fall konnten 12 und 13 Tage alte Nestlinge vermessen und wieder zurückgelegt werden, ohne dass sie danach weghüpften.

Die Nestlingsdauer (vom Schlüpfen eines Jungen bis zu dessen Ausfliegen) betrug 11–14 Tage ($M_{40} = 13,2 \pm 0,9$ Tage; Abb. 14). Zwischen dem Ausfliegen des ersten und des letzten Jungen vergingen oft zwei Tage. In 43 von 45 Bruten, an denen wir die Nestlingsentwicklung verfolgten, stellten wir Nesthäkchen fest. Bei den anderen beiden Bruten handelte es sich um ein Dreiergelege sowie um ein Fünfergelege, aus dem nur 3 Junge schlüpften.

2.8. Zweit-, Dritt- und Ersatzbruten

2.8.1. Zweit- und Drittbruten

Sämtliche Paare begannen nach erfolgreichen Erstbruten innerhalb weniger Tage mit Zweitbruten (s. Kap. 2.8.3), wobei sich die Reviergrenzen jeweils leicht verschoben. Drittbruten waren bisher für den Rohrschwirl nicht bekannt. Da 1993 in unserem Untersuchungsgebiet alle Altvögel farbig beringt und dadurch individuell unterscheidbar waren, gelang es uns, drei Paare mit sicheren Drittbruten (nach erfolgreichen Erst- und Zweitbruten) nachzuweisen. Es handelte sich dabei um jene Paare, die mit dem Nestbau am frühesten begonnen

hatten. Bei zwei Paaren flogen die letzten Jungen noch vor Ende Juli aus. Die Zeitspanne von der Ablage des ersten Eies bis zum Ausfliegen des letzten Jungen betrug 92, 94 (oder 95) und 106 Tage (Tab. 5).

2.8.2. Ersatzbruten

Von 8 Paaren, die ihre Brut vor August verloren hatten, verliess eines sein Revier unmittelbar nachdem sein Nest ausgeraubt worden war. Eines der beiden ♀ des bigynen ♂ konnten wir nach dem Verlust seines Geleges zwei Monate lang nicht mehr beobachten. Sehr spät, nämlich am 21. oder 22. Juli, schritt es wiederum zur Eiablage. Möglicherweise hatte es in der Zwischenzeit anderswo eine Brut aufgezogen. Bei den anderen Ersatzbruten lag das erste Ei bereits 4 oder 5 Tage nach dem Verlust der vorausgehenden Brut im neuen Nest. In allen erwähnten Fällen erfolgte der Brutverlust nach dem Schlüpfen der Jungen.

2.8.3. Dauer zwischen zwei Bruten

Dreimal stellten wir fest, dass ♂ ihre kürzlich ausgeflogenen Jungen fütterten, währenddem das ♀ bereits wieder am Nestbau oder schon am Brüten war. Es handelte sich in allen Fällen um Paare, die erfolgreich drei Bruten aufzogen (Tab. 5). Die ♀ mussten mit dem Bau des neuen Nestes begonnen haben, als die Jungen der vorausgehenden Brut noch im Nest sasssen. Somit kann von Schachtelbruten gesprochen werden. Durch die Verschachtelung konnten



Abb. 15. Oben: Rohrschwirlnest mit 6–8 Tage alten Jungen. Das Nest wurde für die Aufnahme vorübergehend etwas freigelegt. Unten: Zungenfärbung eines 6 Tage alten Rohrschwirls. – *Top: Nest of Savi's Warbler containing six to eight-day old young. Bottom: Six-day old young with typical tongue-spots.*

die Jungen der Drittbruten bereits vor Ende Juli ausfliegen. Bei einer weiteren Brut dürfte ebenfalls mit dem Bau eines Nestes begonnen worden sein, bevor die Jungen der vorausgehenden Brut ausgeflogen waren: Das letzte Junge verließ das Nest am 28. oder 29. Juni, und bereits am 1. oder 2. Juli lag das erste Ei im neuen Nest. Es ist nicht klar, wieweit sich die ♀ nach dem Beginn des Nestbaus und nach der Ablage des ersten Eies einer Folgebrut noch um die Aufzucht der Jungen der vorausgegangenen Brut kümmerten.

Neben den erwähnten Schachtelbruten wurden als Zeitspanne zwischen dem Ausfliegen des letzten Jungen und der Ablage des ersten Eies der Folgebrut folgende Werte ermittelt: einmal 4–5 Tage, dreimal 6–7 Tage, fünfmal 8–9 Tage und je einmal 11, 12 und 15 Tage. Bei drei Bruten erfolgte die erneute Eiablage erst nach 20, 24 und 36 Tagen. Möglicherweise wurde in der Zwischenzeit jeweils eine Brut begonnen, die aber verloren ging, bevor wir sie entdecken konnten.

2.9. Bruterfolg und Verlustursachen

2.9.1. Bruterfolg

92 von 114 Nestern (80,7 %) waren erfolgreich, d.h. mindestens 1 Junges flog aus. Pro Nest flogen durchschnittlich $3,15 \pm 1,93$ Junge aus ($n = 98$ Nester; Abb. 16). Berücksichtigt man nur die erfolgreichen Nester, waren es $4,07 \pm 1,02$ Junge pro Nest ($n = 76$). Ein Gele-

Tab. 6. Erfolg der 72 Bruten, die während der ganzen Brutdauer verfolgt werden konnten. SD = Standardabweichung pro Nest. – *Breeding success of 72 nests at Lake Neuchâtel. (a) number of eggs laid, (b) number of hatched young, (c) number of fledglings.*

	Anzahl	Mittelwert	SD
(a) gelegte Eier	340	4,72 ± 0,51	
(b) geschlüpfte Junge	312	4,33 ± 1,05	
(c) ausgeflogene Junge	218	3,03 ± 2,08	

ge erlitt im Mittel den Verlust von $0,45 \pm 1,04$ Eiern ($n = 76$) und $1,32 \pm 1,82$ Jungen ($n = 78$). Bei 72 Bruten konnte der ganze Verlauf verfolgt werden (Tab. 6 und 7). Durchschnittlich wurden pro gelegtes Ei 0,64 Junge flügge.

Erst- und Zweitbruten unterschieden sich weder in der Schlüpftrate noch in der Aufzuchttrate (= Anzahl ausgeflogene Junge dividiert durch Anzahl geschlüpfte Junge) signifikant (Mann-Whitney U-Test, beide $p > 0,5$).

1993 flogen pro ♂ insgesamt zwischen 0 und 14 Junge aus ($M_{19} = 5,5 \pm 4,4$ Junge). Ein ♂ besass 2 ♀, 5 blieben unverpaart. Die ♀ zogen zwischen 3 und 13 Junge auf ($M_{15} = 6,9 \pm 2,8$ Junge).

2.9.2. Verlustursachen

Bei 20 von den 22 Nestern, aus denen kein Junges ausflog, erfolgten die Verluste während der Nestlingsphase, bei 2 während der Bebrü-

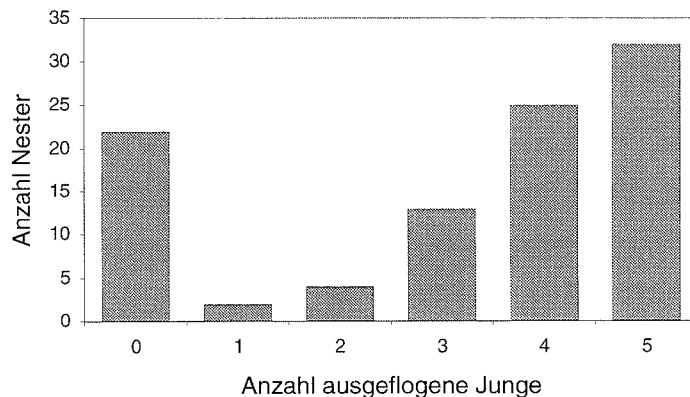


Abb. 16. Häufigkeitsverteilung der Anzahl ausgeflogener Junger pro Nest. – *Frequency distribution of number of fledged young per nest ($n = 98$ nests).*

tungsphase (beide Nester überschwemmt). Insgesamt wurden 8 Bruten überschwemmt und 6 ausgeraubt. Der Verlust von 4 Nestern ist wahrscheinlich auf schlechtes Wetter (Regenfälle und Hagelschlag) zurückzuführen. In 2 Fällen ist die Verlustursache nicht bekannt. Zwei weitere Bruten wurden im August vermutlich infolge der fortgeschrittenen Saison aufgegeben. In Jahren mit Hochwasser fällt jeweils ein Grossteil der Bruten dem Wasseranstieg zum Opfer. So wurden 1987 sämtliche Zweitbruten und 1994 sowie 1995 alle Erstbruten überschwemmt.

Auch bei erfolgreichen Bruten, d.h. bei Nestern, aus denen mindestens ein Junges ausflog, waren einzelne Verluste zu verzeichnen. 14 Eier und 19 Nestlinge verschwanden aus unbekanntem Gründen, wahrscheinlich aber infolge von Kälte, Regen oder Prädatoren (Kleinsäuger oder Wasserrallen). Ein Nestling wurde angefressen unter dem Nest gefunden.

2.10. Verlassen des Brutgebietes

Gesang kann gelegentlich noch im August und ausnahmsweise selbst im September vernommen werden (z.B. am 5. September 1988, P. Rapin briefl.). Durchziehende Rohrschwirle werden vereinzelt noch in der ersten Hälfte Oktober beobachtet. Die späteste Feststellung stammt vom 23. Oktober 1980 aus Chavornay (D. Glayre briefl.). Ein von Strahm (1982) erwähnter vermeintlicher Rohrschwirl, der am 14. November 1965 in Estavayer-le-Lac gefangen wurde, erwies sich bei der Kontrolle der Originalnotizen als Mariskensänger *Acrocephalus melanopogon*.

2.11. Ortstreue

2.11.1. Brutortstreue

Von 21 adulten ♂, die wir 1992 in Gletterens beringten, kehrten 9 (43 %) im Folgejahr ins Untersuchungsgebiet zurück. 8 von 28 adulten ♂ (29 %), die 1993 beringt waren, kehrten 1994 zurück. Von 11 adulten ♀, die 1992 beringt worden waren, kehrten 1993 3 zurück. 1994 gelang es uns nur für sehr wenige ♀ zu beurteilen, ob sie bereits beringt waren oder

nicht, denn ab Mitte Mai, noch bevor wir die meisten ♀ sahen, stieg der Wasserstand so stark, dass sämtliche Rohrschwirle das Untersuchungsgebiet verliessen. Bis zu diesem Zeitpunkt fanden wir nur ein bereits farbig beringtes ♀.

Elf ortstreue ♂ besetzten dasselbe Revier (innerhalb 50 m) wie im Vorjahr. Die übrigen 6 ♂ siedelten sich in Distanzen zwischen 80 und 200 m zum Vorjahresrevier an. Zwei der zurückgekehrten ♀ fanden wir etwa am selben Ort wie im Vorjahr, die anderen beiden in Entfernungen von 80 bzw. 100 m zu ihrem vorjährigen Revier. In diesen Zahlen enthalten sind auch jene 4 ♂ und jenes ♀, die 1992 als Altvogel beringt wurden und in beiden Folgejahren zurückkehrten.

Partnertreue konnten wir nur in einem Fall beobachten: Ein Paar, das 1992 gemeinsam Junge aufgezogen hatte, fand auch 1993 wieder zusammen.

2.11.2. Geburtortstreue

Von 111 Nestlingen, die wir 1992 beringt hatten, kehrten im Folgejahr 5 zurück (3 ♂ und 2 ♀). 5 von 106 Jungvögeln, die wir 1993 beringten, kehrten 1994 zurück (alles ♂). Da das primäre Geschlechterverhältnis bei Singvögeln nicht signifikant von 1 : 1 abweicht (Clutton-Brock 1986, Breitwisch 1989), betrug die Rückkehrtrate der ♂ 1993 5,4 % und 1994 9,4 %, jene der ♀ 1993 3,6 %.

Alle ins Untersuchungsgebiet zurückkehrenden Vögel, die wir im Vorjahr im Untersuchungsgebiet als Nestlinge beringt hatten, siedelten sich in Entfernungen von 100–400 m zum Geburtsort an. Zwei weitere ♂, die 1991 und 1993 in Chevroux als Nestling beringt wurden, siedelten sich jeweils im folgenden Jahr in Gletterens resp. in Portalban, 1,6 und 2,1 km vom Geburtsort entfernt, an. Ein Rohrschwirl, den wir 1993 in Gletterens als Nestling beringt hatten, sang 1994 in Cheyres, rund 14 km vom Geburtsort entfernt.

Um weitere Informationen zur Dispersion von Jung- und Altvögeln zu erhalten, suchten wir 1993 am Neuenburgersee-Südufer zwei grössere Schilfflächen nach beringten Rohrschwirlen ab. Es handelte sich um eine 20 ha

grosse Fläche in Chevroux, die 1,5 km von unserem Untersuchungsgebiet entfernt lag, sowie um eine 10 ha grosse Fläche in Cudrefin, in rund 10 km Entfernung. Von den 16 resp. 15 Adulttieren, die wir fanden und deren Tarsen wir sahen, war kein einziges beringt.

Für je zwei ♂ und zwei ♀ konnten wir nachweisen, dass sie sich als Einjährige fortpflanzten. Die Geschlechtsreife bei Rohrschwirlen wird somit spätestens im Frühjahr nach ihrem Geburtsjahr erreicht.

3. Diskussion

Die am Neuenburgersee gewonnenen Erkenntnisse zur Brutbiologie des Rohrschwirls weichen z.T. beträchtlich von den in Brandenburg (Ostdeutschland) und in Schlesien (Polen) erhobenen Daten ab. Am auffälligsten ist dabei der am Neuenburgersee höhere Bruterfolg, der zu einem grossen Teil auf die längere Brutsaison zurückzuführen ist. Der Haupteinzug erfolgt in der Schweiz zwischen dem 5. und 25. April, wobei aber 1994, als die letzte Märzdekade aussergewöhnlich hohe Temperaturen aufwies, bis zum 5. April bereits 49 % aller ♂ angekommen waren. Sowohl in Ostdeutschland wie in Polen erfolgt die reguläre Ankunft erst in der zweiten Aprilhälfte (Pikulski 1986, Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Je früher die Schwirle ankommen, desto früher beginnen sie mit der Eiablage. Entsprechend beginnt die

Brutsaison am Neuenburgersee früher als in Brandenburg (Dittberner & Dittberner 1991, 1992) und in Schlesien (Pikulski 1986). Die gesamte Brutperiode von der Ablage des ersten Eies bis zum Ausfliegen des letzten Jungen betrug 1993 in unserem Untersuchungsgebiet 122 Tage. Pikulski (1986) ermittelte als Brutperiode in vier verschiedenen Jahren zwischen 76 und 82 Tage. Die kürzere Periode in Polen erklärt den Unterschied in der Anzahl Bruten pro Jahr. Während Pikulski nur für 32 % der Paare Zweitbruten ermittelte, begannen sämtliche von uns verfolgten Paare nach erfolgreichen Erstbruten eine Zweitbrut. Drittbruten, wie wir sie am Neuenburgersee feststellten, wurden bisher in der Literatur nirgends erwähnt. Zur Aufzucht von drei erfolgreichen Bruten wurden in zwei Fällen dank Schachtelbruten nur 90 und 93 Tage benötigt (Dauer von der Ablage des ersten Eies bis zum Ausfliegen des letzten Jungen). Einzelne Paare können am Neuenburgersee pro Jahr bis zu 13 Junge aufziehen, wobei der Gesamtbruterfolg stark vom Brutbeginn abhängt (Aebischer et al. 1996).

In Brandenburg nahm die Gelegegrösse von Mai bis August stetig ab (Dittberner & Dittberner 1991). In Schlesien waren die Maigelege hingegen kleiner als die Junigelege (Pikulski 1986). Am Neuenburgersee stellten wir zwischen April-, Mai- und Junigelegen keinen Unterschied fest. Im Juli wurden aber kleinere Bruten gezeitigt. Die durchschnittliche Gelegegrösse aller Bruten lag in unserem Untersu-

Tab. 7. Bruterfolg am Neuenburgersee, in Polen und in Ostdeutschland. Schlüpfrate = Anzahl geschlüpfter Junger/Anzahl gelegter Eier, Aufzuchtrate = Anzahl ausgeflogener Junger/Anzahl geschlüpfter Junger, Gesamterfolg = Anzahl ausgeflogener Junger/Anzahl gelegter Eier – *Breeding success at Lake Neuchâtel, in Poland and in Eastern Germany. (a) clutch size, (b) hatching rate, (c) fledging rate, (d) total breeding success (number of young fledged per egg), (e) number of fledglings per nest, (f) percentage of successful nests (at least one fledgling).*

	Neuenburgersee (diese Studie)	Schlesien, Polen (Pikulski 1986)	Uckermark, Ost- deutschland (Dittberner & Dittberner 1991)
(a) Gelegegrösse	4,7 Eier	5,0 Eier	4,8 Eier
(b) Schlüpfrate	91,8 %	73,9 %	72,4 %
(c) Aufzuchtrate	69,9 %	68,6 %	69,7 %
(d) Gesamterfolg	64,1 %	50,7 %	50,5 %
(e) Ausgeflogene Junge pro Nest	3,2	2,5	1,8
(f) Erfolgreiche Nester	80,7 %	56,2 %	41,2 %

chungsgebiet unter jener, die Pikulski (1986) und Dittberner & Dittberner (1991) ermittelten (Tab. 7). Aufgrund der höheren Schlüpftrate, welche auf den geringeren Prädatorendruck und die geringere Überschwemmungsrate zurückzuführen ist, vor allem aber wegen der höheren Anzahl Jahresbruten lag am Neuenburgersee der Gesamtbruterfolg (Anzahl ausgeflogener Junger/Anzahl gelegter Eier aller Bruten) weit über jenem in Ostdeutschland und in Polen. Dabei sind allerdings Verluste, wie sie in Hochwasserjahren auftreten, nicht berücksichtigt. Solche Schäden sind zwar nicht genau bezifferbar, 1987 wurden aber alle Zweitbruten, 1994 und 1995 alle Erstbruten überschwemmt. Die von uns ermittelten Verluste liegen vermutlich etwas unter den reellen Werten, da die Fundwahrscheinlichkeit für erfolgreiche Nester grösser ist als für erfolglose. Dies gilt jedoch auch für die Untersuchungen anderer Autoren. Rund 81 % aller unserer Bruten waren erfolgreich, gegenüber lediglich 56 % in Polen. Auch die Anzahl ausgeflogener Junger pro gelegtes Ei und pro Nest lag bei uns wesentlich über den Werten aus der Literatur (Tab. 7).

Aussergewöhnlich ist die in unserem Untersuchungsgebiet geringe Prädationsrate von nur 6 von 114 Bruten. In Polen wurden 27 % aller Bruten ausgeraubt. Pikulski (1986) stellte fest, dass an ausgeraubten Nestern die Wassertiefe durchschnittlich geringer war. Dasselbe wiesen Picman et al. (1993) experimentell nach. Da unsere meisten Bruten in Jahren mit niedrigem Wasserstand gefunden wurden, liegt die durchschnittliche Prädationsrate vielleicht noch tiefer. Denkbar ist, dass unsere Anwesenheit im Schilf Prädatoren fernhielt.

Ebenfalls ungeklärt ist der in allen vier Jahren hohe Anteil von 21–41 % unverpaarter ♂. Zwar besass ein ♂ in zwei aufeinanderfolgenden Jahren jeweils zwei ♀, und auch in Polen wurden 2 Fälle von Bigynie nachgewiesen (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991), doch scheint diese beim Rohrschwirl nur ausnahmsweise aufzutreten. Da bei Singvögeln in der Regel gleich viele ♂ wie ♀ schlüpfen (Clutton-Brock 1986, Breitwisch 1989) und die hohe Dichte und der hohe Bruterfolg am Neuenburgersee ein optimales Habitat vermuten lassen,

darf davon ausgegangen werden, dass die ♀ eine höhere Mortalität aufweisen.

Die Reviere umfassten in Polen durchschnittlich 4870 m² (Pikulski 1986) und waren damit scheinbar mehr als doppelt so gross wie jene am Neuenburgersee. Allerdings wurde in Polen zur Ermittlung der Flächen der Zeitraum von Anfang Mai bis Anfang Juli berücksichtigt wodurch auch die Revierverschiebungen nach den Erstbruten miteinbezogen wurden. Im Gegensatz dazu erfassten wir nur April- und Mai-beobachtungen. Auch Mildenberger (1958) erwähnt vergleichsweise grosse Reviere von 1500–7500 m², wobei aus seinen Ausführungen nicht hervorgeht, wie die Grenzen bestimmt wurden. Die von Dittberner & Dittberner (1985) ermittelten Revierrössen von 1400–2100 m² entsprechen ziemlich genau jenen am Neuenburgersee.

Keines der von Mildenberger (1958) und Pikulski (1986) gefundenen Nester wurde höher als 20 cm gebaut. Am Neuenburgersee lagen immerhin 43 % aller Nester mindestens 21 cm über dem Wasser, was möglicherweise mit dem oft tiefen Wasserstand zusammenhängt. Die von uns ermittelte Bebrütungsdauer von 12–14 Tagen stimmt überein mit den von Mildenberger (1958) und Dittberner & Dittberner (1985) erhaltenen Werten. Pikulski (1986) erwähnt als Bebrütungsdauer lediglich 10–12 Tage, wobei sich diese Werte aber – was beim Zitieren seiner Arbeit oft ignoriert wird (z.B. Cramp & Brooks 1992) – lediglich auf die Zeitspanne von der Ablage des letzten Eies bis zum Schlüpfen des ersten (und nicht des letzten) Jungen beziehen. Die Nestlingsdauer von 11–14 Tagen am Neuenburgersee deckt sich mit den Angaben aus der Literatur, wobei wir allerdings häufiger als andere Autoren 14 Tage feststellten.

Die Brutortstreue wies in den beiden Jahren 1993 und 1994 mit 43 und 29 % recht unterschiedliche Werte auf. Während der Wasserspiegel 1993 zur Ankunftszeit der Rohrschwirle im April ständig unterhalb von 429,45 m ü.M. lag und somit überall die ganze Streuschicht zur Verfügung stand, wurde dieser Wert im April 1994 an 17 Tagen erreicht oder überschritten. Dadurch lag ein Teil der für die Vögel wichtigen Streuschicht unter Wasser,

Tab. 8. Benötigte Anzahl ausgeflogener Jungvögel für verschiedene Überlebensraten, um eine Abnahme der Population zu vermeiden. – *Required number of fledglings to avoid a population decrease for different survival rates for young and adult birds.*

Überlebensrate der Altvögel	Überlebensrate der Jungvögel		
	30 %	40 %	50 %
40 %	4,1	3,1	2,5
50 %	3,4	2,6	2,1
60 %	2,7	2,1	1,7

und die für die Rohrschwirle geeignete Fläche war gegenüber dem Vorjahr geringer. Leider ist über die Mortalitätsrate des Rohrschwirls fast nichts bekannt. Anhand der von uns ermittelten Brutortstreue kann sie aber bei den Altvögeln auf mindestens 40 % geschätzt werden. Nach Cody (1971) beträgt sie bei Kleinvögeln 40–60 % für Altvögel und 60–70 % für Jungvögel. Mit Hilfe von Computersimulationen mit Ramas/age (Ferson & Akçakaya 1993) haben wir für verschiedene Überlebenswahrscheinlichkeiten der Alt- und Jungvögel errechnet, wieviele Junge ein Paar pro Jahr aufziehen muss, damit eine Population langfristig nicht abnimmt (Tab. 8). Pro erfolgreiches Nest flogen am Neuenburgersee durchschnittlich 4,07 Junge aus ($n = 76$ Bruten). Wenn wir davon ausgehen, dass im Mittel jedes Paar pro Jahr 2 Bruten aufzieht, würden pro Paar und Jahr ohne Nestverluste rund 8,1 Junge flügge.

Aus den Werten der Tab. 8 lässt sich nun ableiten, dass die Population jährliche Verluste von mindestens 50 % der Bruten erträgt, ohne dass dadurch längerfristig eine Abnahme droht.

Anhand der bekannten absoluten Nesthöhen (Abb. 17) und dem Anteil Nester mit Eiern oder Jungen zu verschiedenen Zeitpunkten (Abb. 10) kann errechnet werden, welche Verluste beim Anstieg des Wasserstands auf verschiedene Niveaus an verschiedenen Daten verursacht werden (Abb. 18). Daraus ersichtlich ist gleichzeitig auch, wie der Wasserstand des Neuenburgersees reguliert werden müsste, damit möglichst wenige Bruten überschwemmt werden. Rohrammern *Emberiza schoeniclus* und Bartmeisen *Panurus biarmicus* erleiden bei den verschiedenen Wasserstandsanstiegen etwa dieselben Verluste wie Rohrschwirle, da die Brutperioden und die Neststandorte für die drei Arten ähnlich sind (Aebischer et al. 1993). Allerdings brütet ein Teil der Rohrammern auch an nicht-überschwemmten Orten, und manche Bartmeisen beginnen mit den Erstbruten schon 2–3 Wochen früher als die anderen beiden Arten.

Da der Verlauf des Pegelstandes während der Brutzeit für alle Jahre bekannt ist, lässt sich anhand der Daten aus Abb. 18 der jeweilige Anteil überschwemmter Bruten ermitteln (Tab. 9). Rohrschwirle können nach dem Verlust einer Brut sofort mit einer Ersatzbrut beginnen und deshalb in manchen Hochwasserjahren dennoch zwei Bruten aufziehen. Dies ist der Fall, wenn die Erstbruten in einem frühen Sta-

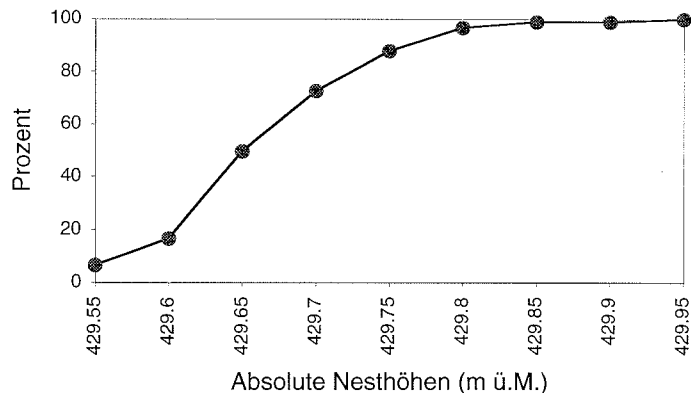


Abb. 17. Verteilung der absoluten Nesthöhen (m ü.M.) am Neuenburgersee (summierte Prozente) ($n = 91$). – *Cumulated frequencies of nests at different absolute altitudes (m a.s.l.).*

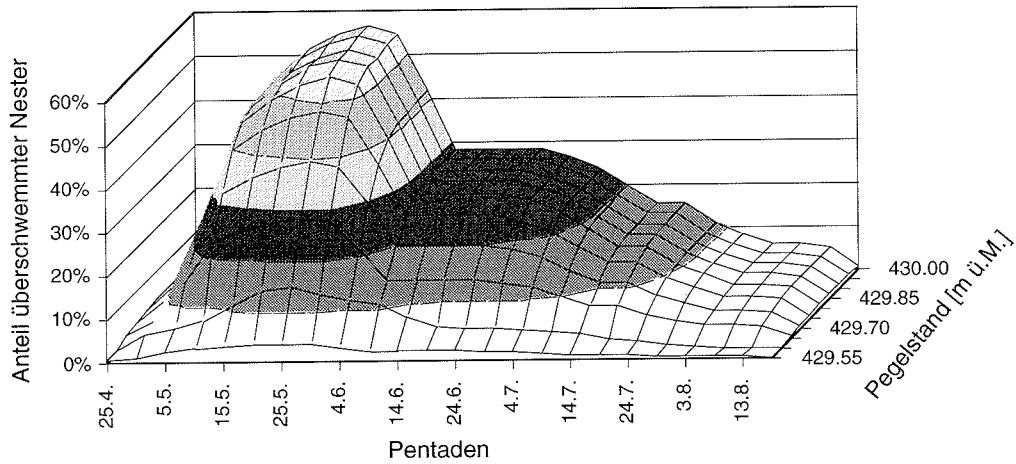


Abb. 18. Zu erwartende Anteile überschwemmter Nester beim Anstieg des Wasserspiegels zu verschiedenen Zeitpunkten auf verschiedene Pegelstände. – *Expected percentages of inundated nests for rises of the water level to different heights at different dates.*

dium überschwemmt werden oder wenn ein Hochwasser nach den Erstbruten eintritt und nur kurze Zeit dauert. Für die einzelnen Jahre wurde deshalb geschätzt, wieviele Paare eine Brut und wieviele Paare zwei Bruten aufziehen konnten. Daraus ergibt sich die mittlere Anzahl nicht-überschwemmter Bruten pro Paar (Tab.

Tab. 9. Errechnete Brutverluste durch Überschwemmungen in den Jahren 1985–1996. A = Anteil überschwemmter Bruten; B = durchschnittliche Anzahl nicht-überschwemmter Bruten pro Paar. – *Estimated brood losses from 1985 to 1996 calculated in two different ways. (A) percentage of inundated nests, (B) mean number of non-flooded broods per pair. A was calculated from the phenology of 100 nests, from the height of 91 nests and from the water level during the breeding season in the different years. B was calculated by the same method, but takes into account that the birds can successfully breed two times a year and restart a brood after a failure.*

Jahr	A	B	A	B
1985	21 %	1,80	1991	5 %
1986	52 %	1,40	1992	15 %
1987	41 %	0,70	1993	5 %
1988	30 %	1,90	1994	51 %
1989	0 %	2,00	1995	55 %
1990	29 %	1,35	1996	18 %

9). Ausser 1987 konnten ein Paar durchschnittlich jeweils mindestens eine Brut aufziehen. In 8 von 12 Jahren wurden höchstens 30 % der Bruten überschwemmt. Das hohe Fortpflanzungspotential in Verbindung mit den geringen Verlusten durch Räuberdruck und Hochwasser dürfte erklären, wieso der Rohrschwirl am Neuenburgersee stark zunehmen konnte (Aebischer & Antoniazza 1995). Ungeklärt bleiben die Fragen, wieso der Rohrschwirl in der Schweiz erst in den fünfziger Jahren zu brüten begann, wieso die starke Zunahme nicht schon in der sechziger Jahren erfolgte und wieso alljährlich ein hoher Anteil der ♂ unverpaart bleibt.

Dank. Ohne die Hilfe verschiedener Personen wäre die vorliegende Arbeit nicht zustande gekommen. Michel und Vincent Antoniazza haben ihre Nestkarten aus den siebziger und achtziger Jahren zur Verfügung gestellt, weitere Nestfunde mitgeteilt und uns in zahlreichen Diskussionen wertvolle Anregungen gegeben. Myriam Krieg, Sabine Kuratli, Jacques Studer und Mario Tschan beteiligten sich an verschiedenen Freilandarbeiten. Louis-Félix Bersier und Jean-Claude Monney haben das Résumé korrigiert und Nicoletta Gullin und Verena Keller das Abstract überarbeitet. Christian Marti und zwei Gutachter übernahmen die kritische Durchsicht des Manuskripts und haben dadurch zu dessen Verbesserung beigetragen. Die Arbeit wurde finanziell durch

das BUWAL sowie durch die Kantone Freiburg und Waadt unterstützt. Die Farbclichés wurden von W. Schmid, Zollikofer AG, St. Gallen, unentgeltlich hergestellt; der Farbdruck wurde durch die Hochschulkonferenz der Universität Freiburg sowie durch den Publikationsfonds der Ala ermöglicht. Ihnen allen gilt unser Dank.

Zusammenfassung, Résumé

Am Südostufer des Neuenburgersees wurden in 58 Revieren und an 132 Nestern Daten zur Brutbiologie des Rohrschwirls *Locustella luscinioides* gesammelt. Der Einzug dauerte jeweils von Ende März bis Ende April. Die mittlere Reviergrösse betrug 1817 m². Verpaarte ♂ besaßen signifikant grössere Reviere als unverpaarte. In der Regel herrschte Monogamie, es wurden aber zwei Fälle von simultaner Bigynie nachgewiesen. Jährlich blieben zwischen 21 und 41 % der ♂ unverpaart. Die Brutortstreue betrug zwischen 27 und 43 %, die Geburtortstreue zwischen 2 und 9 %.

Die Nester wurden meist in Seggenbüten, häufig auch zwischen den Blättern des Schneidenrieds errichtet. An den Neststandorten war die Streuschicht jeweils signifikant dicker als anderswo im Revier. Die Struktur der Seggenbüten und die Wasseroberfläche bewirken, dass Nester nur in einem Höhenbereich von wenigen Dezimetern gebaut werden können. Die Nester befanden sich durchschnittlich 20,2 cm über Wasser. Die Zeitspanne von der Ankunft der ♂ bis zum Beginn der Eiablage durch ihre ♀ betrug 12–30 Tage, wobei der Legebeginn mit dem Ankunftsdatum der ♂ korrelierte. Die früheste Eiablage erfolgte am 20. April. In der Regel werden die ersten Eier aber erst Ende April oder Anfang Mai gelegt. Sämtliche Paare begannen wenige Tage nach dem Ausfliegen der Erstbruten mit Zweitbruten. 1993 zogen drei Paare nach erfolgreichen Erst- und Zweitbruten auch erfolgreich Drittbruten auf. Es handelt sich hierbei um die ersten Nachweise von Drittbruten beim Rohrschwirl. Die Dauer von der Ablage des ersten Eies bis zum Ausfliegen des letzten Jungen betrug bei diesen Paaren zwischen 92 und 106 Tagen. Mehrere Fälle von Schachtelbruten werden beschrieben.

Die Gelege enthielten zwischen 3 und 5 Eiern (Mittelwert: 4,74 Eier). Viererbruten wurden signifikant später gezeitigt als Fünferbruten. Eier aus Viererbruten waren signifikant grösser als Eier aus Fünferbruten. Die Bebrütungsdauer betrug 12–14 Tage. Meist brütete das ♀, an einem Nest setzte sich auch das ♂ mehrmals für 20–30 min auf die Eier. Die ♂ beteiligten sich sofort nach dem Schlüpfen an der Jungenaufzucht. Die Nestlingsdauer lag zwischen 11 und 14 Tagen (Mittelwert: 13,2 Tage).

81 % aller Bruten waren erfolgreich. Die Schlüpftrate betrug 92 %, die Aufzuchttrate 70 % und der Gesamterfolg 64 %. Schlüpf- und Aufzuchttrate un-

terschieden sich bei Erst- und Zweitbruten nicht signifikant. Pro Nest flogen durchschnittlich 3,2 Junge aus. Die wichtigste Verlustursache sind Überschwemmungen. Rohrschwirle erzielten am Neuenburgersee infolge der höheren Brutenzahl und der geringeren Brutverluste einen wesentlich höheren Gesamtbruterfolg als in Ostdeutschland und Polen.

Mögliche Auswirkungen des hohen Bruterfolgs auf den Brutbestand werden diskutiert. Der mittlere Bruterfolg der letzten 12 Jahre lag weit über dem für den Fortbestand der Population notwendigen Wert.

Biologie de reproduction de la Locustelle luscinioides *Locustella luscinioides* sur la rive sud du lac de Neuchâtel

Nos données sur la biologie de reproduction de la Locustelle luscinioides concernent 58 territoires et 132 nids. Les territoires ont été occupés de la fin mars à la fin avril et mesuraient en moyenne 1817 m². Deux cas de bigynie simultanée ont été observés. Chaque année, entre 21 % et 41 % des mâles restaient célibataires. La fidélité au site de reproduction était de 27 % à 43 % et la fidélité au site de naissance de 2 % à 9 %.

Les nids ont été construits dans des touffes de laïche ou entre des feuilles de marisque. Dans les sites de nidification, la litière était plus épaisse qu'ailleurs dans les territoires. La hauteur moyenne des nids était de 20,2 cm au-dessus du niveau de l'eau. Les pontes débutaient 12 à 30 jours après l'arrivée du mâle. Les dates de ponte étaient en corrélation avec l'arrivée des mâles. Les premières pontes ont généralement lieu à partir de la fin avril. Après une première nichée réussie, tous les couples commençaient immédiatement une deuxième nichée. Trois couples ont élevé avec succès trois nichées successives, ce qui n'avait encore jamais été observé jusqu'ici. Il arrivait fréquemment qu'une seconde nichée débutait avant l'envol des jeunes de la nichée précédente.

Le nombre d'œufs pondus par nichée variait de 3 à 5 (moyenne: 4,74). Il était plus faible en juillet qu'en mai et en juin. L'incubation, assurée essentiellement par les femelles, durait de 12 à 14 jours. Les mâles participaient au nourrissage des jeunes dès l'éclosion. Les jeunes restaient au nid durant 11 à 14 jours (moyenne: 13,2 jours). Le taux de réussite des nichées (au moins un jeune à l'envol) était de 81 %. Sur 340 œufs pondus, 92 % ont éclos et sur les 312 jeunes éclos, 70 % se sont envolés. Il n'y avait pas de différence significative entre les premières et les deuxièmes nichées pour ces deux pourcentages. Les inondations ont constitué le facteur de mortalité le plus important. Sur la rive sud du lac de Neuchâtel, la production de jeunes était supérieure à celle observée en Allemagne et en Pologne en raison du plus grand nombre de nichées annuelles et du taux de réussite supérieur. Les conséquences possibles du bon succès de reproduction sur l'évolution des effec-

tifs sur la rive sud du lac de Neuchâtel sont discutées.

Literatur

- AEBISCHER, A. & M. ANTONIAZZA (1995): Verbreitung und Bestandsentwicklung des Rohrschwirls *Locustella luscinioides* in der Schweiz. Ornithol. Beob. 92: 435–453.
- AEBISCHER, A., M. ANTONIAZZA, V. ANTONIAZZA & D. MEYER (1993): Einfluss der Wasserstandsschwankungen des Neuenburgersees auf den Brut-erfolg von schilfbewohnenden Singvögeln. Bericht z. H. des Bundesamtes für Wasserwirtschaft. Universität Fribourg.
- AEBISCHER, A. & D. MEYER (1993): Periodic disturbances (inundations) and nesting site selection: life history traits of the Savi's warbler, *Locustella luscinioides*. Rev. suisse Zool. 101: 849–850.
- AEBISCHER, A., N. PERRIN, M. KRIEG, J. STUDER & D. R. MEYER (1996): The role of territory choice, mate choice and arrival date on breeding success in the Savi's Warbler *Locustella luscinioides*. J. Avian Biol. 27: 143–152.
- BERSET, J. (1949): La végétation de la réserve de Cheyres et des rives avoisinantes du lac de Neuchâtel. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 40: 65–94.
- BREITWISCH, R. (1989): Mortality pattern, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. Current Ornithol. 7: 1–50.
- BUTTLER, A., P. CORNALI & M. BUECHE (1995): Etude des effets de la régulation des lacs subjurassiens sur la végétation et le milieu. Rapport final, Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- CLUTTON-BROCK, T. H. (1986): Sex ratio variation in birds. Ibis 128: 317–329.
- CODY, M. L. (1971): Ecological aspects of reproduction. In: D. S. FARNER & J. R. KING (eds): Avian biology, Vol. I. New York.
- CRAMP, S. & D. J. BROOKS (1992): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of the western palearctic. Vol. 6. Oxford.
- DITTBERNER, H. & W. DITTBERNER (1985): Zur Lage und Verteilung der Nistplätze des Rohrschwirls *Locustella luscinioides* bei der Erst- und Zweitbrut. Vogelwelt 106: 107–111. – (1991): Gelegetstärke, Schlupf- und Ausflurrate beim Rohrschwirl. Falke 38: 114–120. – (1992): Verhaltensbiologische Beobachtungen am Nest des Rohrschwirls *Locustella luscinioides*. Beitr. Vogelkunde 38: 145–166.
- ELLENBERG, H. (1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart.
- FERSON, S. & H. R. AKÇAKAYA (1993): Modeling fluctuations in age-structured populations, RAMAS/age user manual. Applied Biomathematics, New York.
- GACOND, R. (1957): La Locustelle lusciniöide a niché en Suisse. Nos Oiseaux 24: 6–14.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1991): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 12. Wiesbaden.
- HAYCOCK, K. A., J. ROTH, J. GAGNON, W. F. FINZER & C. SOPER (1992): StatView. Berkeley.
- KELLER, L. (1969): Etude des groupements végétaux de la réserve de Cheyres. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 59: 47–59.
- LILLIEFORS, H. W. (1967): On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. J. Amer. Stat. Assoc. 62: 399–402.
- MILDENBERGER, H. (1958): Zur Ökologie und Brutbiologie des Rohrschwirls. J. Ornithol. 99: 92–99.
- PICMAN, J., M. L. MILKS & M. LEPTICH (1993): Patterns of predation on passerine nests in marshes – effects of water depth and distance from edge. Auk 110: 89–94.
- PIKULSKI, A. (1986): Breeding biology and ecology of Savi's Warbler (*Locustella luscinioides*) at Milicz fishponds. Ptaki Slaska 4: 2–39.
- ROULIER, C. (1983): Contribution à l'étude phytosociologique des groupements végétaux non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 72: 75–125.
- STRAHM, J. (1982): Die Vögel des Kantons Freiburg. Freiburg.
- SUCHANTKE, A. & M. SCHWARZ (1961): Zum Vorkommen des Rohrschwirls im Kanton Tessin. Ornithol. Beob. 58: 133–139.

Manuskript eingegangen 21. Januar 1998
Bereinigte Fassung angenommen 22. Mai 1998