

Viele Väter für eine Brut – vorteilhaft oder unausweichlich für das Weibchen?

**Zum Paarungssystem und zur Populationsgenetik des
Seggenrohrsängers (*Acrocephalus paludicola*)**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität zu Köln

vorgelegt von

Benedikt Gießing

aus Rhede

Köln 2002

Angefertigt in Kooperation mit der Max-Planck-Forschungsstelle für Ornithologie,
Vogelwarte Radolfzell

Berichtersteller:

Prof. Dr. Dr. Engländer

Prof. Dr. Schierenberg

Priv.-Doz. Dr. Leisler

Tag der mündlichen Prüfung:

14. Februar 2003

Meiner lieben Frau Katrin



Singendes Seggenrohrsängermännchen

Zeichnung: David Quinn

Kurzzusammenfassung

Bei einigen Vogelarten streben die Weibchen aktiv eine multiple Paternität ihrer Brut an. Damit sich ein solches Verhalten entwickeln kann, sollten entweder direkte oder indirekte Vorteile für das Weibchen damit verknüpft sein. Zu den direkten Vorteilen gehört der Zugang zu wichtigen Ressourcen und die zusätzliche Unterstützung bei der Brutpflege. Bei Arten mit einer uniparentalen Brutpflege durch das Weibchen sollten indirekte Vorteile die Kosten multipler Kopulationen ausgleichen. Ein Nutzen aus der Kopulation mit zusätzlichen Partnern könnte sich dann ergeben, wenn Weibchen ihre Partner nach ‚guten Genen‘ oder nach genetischer Kompatibilität wählen und so evtl. eine ursprünglich getroffene Wahl korrigieren. Weibchen könnten auch grundsätzlich bestrebt sein, die genetische Diversität ihrer Brut zu erhöhen, da variable Umweltverhältnisse keine Vorhersage der Eignung bestimmter Genotypen zulassen, Inzucht vermieden werden soll oder fehlende Beurteilungsmöglichkeiten der Männchenqualität die Festlegung auf einen Partner verwehren (‚genetic bet-hedging‘).

Zu einer multiplen Paternität der Brut eines Weibchens kann es jedoch auch dann kommen, wenn es von verschiedenen Männchen zur Kopulation gedrängt wird. Um die mit den anhaltenden Kopulationsbemühungen der Männchen verbundenen Kosten zu begrenzen, geben die Weibchen ihren Widerstand schließlich auf (‚convenience‘ Polyandrie).

In dieser Studie wird die multiple Paternität beim Seggenrohrsänger, der einzigen als global bedroht eingestuften Singvogelart Europas, untersucht. Das Fortpflanzungssystem dieses Rohrsängers ist u. a. durch uniparentale Brutpflege durch das Weibchen gekennzeichnet. Daher können direkte Vorteile multipler Kopulationen für das Weibchen weitgehend ausgeschlossen werden. Die gemessene geringe Varianz im Vaterschaftserfolg der Männchen, das räumliche Muster ihres Vaterschaftserfolges sowie das Fehlen einer bevorzugten Verpaarung zwischen genetisch unterschiedlicheren Partnern lassen sich so interpretieren, dass für die Weibchen ein indirekter Nutzen durch die multiple Paternität ihrer Bruten nicht zu bestehen scheint.

Demgegenüber wird eine Vielzahl von Hinweisen dafür gefunden, dass die mit der ‚scramble competition‘ Polygynie verbundenen anhaltenden Kopulationsbemühungen der Männchen für die multiple Paternität in den Bruten der Weibchen (‚convenience‘ Polyandrie) verantwortlich sind. Männchen erlangen vorwiegend in den Bruten, die den Kerngebieten ihrer ‚home ranges‘ am nächsten liegen, Vaterschaft. Die multiple Paternität steigt mit der Dichte der Neststandorte und infolgedessen mit der Dichte des Männchen-Bestandes an.

Die Ergebnisse des populationsgenetischen Teils der Studie bestätigen, dass Vermeidung von Inzuchtdepression keine plausible Erklärung für eine vom Weibchen angestrebte multiple Paternität seiner Brut darstellt. Der Individuenaustausch zwischen den Populationen sollte keinen Selektionsdruck für die Entwicklung einer solchen Strategie ermöglicht haben. Darüber hinaus geben die Resultate der populationsgenetischen Untersuchung Hinweise darauf, dass sich die räumliche Isolation einzelner Populationen auf die genetische Struktur des gesamten Bestandes auswirkt. Zudem lässt sich mit Hilfe des genetischen Testverfahrens ‚Bottleneck‘ die negative Bestandsentwicklung einer Population erkennen. Unterschiede in der Zusammensetzung der Herkunftspopulationen rastender Seggenrohrsänger in Belgien und Spanien lassen sich als Hinweis auf unterschiedliche Zugwege der einzelnen Brutbestände interpretieren.

Abstract

In some bird species females actively seek multiple paternity for their offspring. For such a behaviour to develop, it should be associated with benefits, direct or indirect, to the female. Among the direct benefits are access to important resources and additional help with brood provisioning. In species with uniparental provisioning by the female, the indirect benefits should compensate for the costs of multiple copulations. One possible benefit of copulations with several partners is that when choice is made on the basis of the males 'good genes' or genetic compatibility, females are potentially able to correct an initial choice of partner. Fundamentally, females may also be trying to increase the genetic diversity of their offspring, because varying environmental factors do not allow the fitness of particular genotypes to be predicted, inbreeding should be avoided, or partner choice is hindered by a lack of opportunity to judge male quality ('genetic bet-hedging').

However, multiple paternity of a female's offspring can also take place if copulation is forced on her by various males. In order to limit the costs resulting from the continual avoidance of male copulation effort, females can eventually abandon their resistance ('convenience polyandry').

In this study, multiple paternity is examined in the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*, the only European passerine classed as globally endangered. The breeding system of this *Acrocephalus* warbler is characterized by, among other things, female uniparental brood rearing. Therefore direct benefits to the female resulting from multiple copulations can be largely excluded. However, the measured low variability in male paternal success, the spatial pattern of their paternal success, and the lack of preferred pairing between genetically differentiated partners can be interpreted as showing that neither does there seem to be an indirect benefit to females of multiple paternity for their offspring.

By contrast, several indications were found that the multiple paternity of female broods ('convenience polyandry') results from the incessant male copulation attempts associated with 'scramble competition polygyny'. Males attain paternity mainly in those broods that are nearest to the core areas of their home ranges. Multiple paternity increases with nest-site density and consequently with male density.

The population genetics part of the study confirms that the avoidance of inbreeding depression is not a plausible explanation for why females seek multiple paternity for their offspring. The geneflow between populations should not have led to the selection pressure necessary for the development of such a strategy. In addition, the results of the population genetics study indicate that the spatial isolation of individual populations has an effect on the genetic structure of the entire population. Moreover, using the 'Bottleneck' genetic testing method, the negative demographic trend of a population can be revealed. It has been shown that the Aquatic Warblers at migration stopover sites in Belgium and Spain have different provenances, which can be interpreted as indicating differing migration routes in individual populations.

Inhalt

	Seite
1 EINLEITUNG.....	9
2 MATERIAL UND METHODEN.....	13
2.1 PAARUNGSSYSTEM	13
2.1.1 Freiland.....	13
2.1.2 Labormethoden.....	17
2.1.3 Datenanalyse.....	19
2.2 POPULATIONSGENETIK	23
2.2.1 Freiland.....	23
2.2.2 Labormethoden.....	26
2.2.3 Datenanalyse.....	27
2.3 STATISTIK.....	32
3 ERGEBNISSE.....	33
3.1 PAARUNGSSYSTEM	33
3.1.1 Brutbiologie.....	34
3.1.2 Muster des Reproduktionserfolges der Geschlechter.....	44
3.1.3 Mögliche Ursachen für die multiple Paternität.....	68
3.2 POPULATIONSGENETIK	76
3.2.1 Cytochrom b-Gensequenzierung.....	77
3.2.2 Wandel der genetischen Struktur innerhalb einer Population	83
3.2.3 Genetische Struktur der acht untersuchten Populationen.....	89
3.2.4 Genetische Differenzierung der acht untersuchten Populationen.....	93
3.2.5 ‚Flaschenhals‘-Analyse	101
3.2.6 Herkunft in Belgien und Spanien rastender Seggenrohrsänger.....	102
3.2.7 Verwandtschaftliche Beziehung sibirischer Seggenrohrsänger mit europäischen Brutbeständen	108
4 DISKUSSION	109
4.1 PAARUNGSSYSTEM	109
4.1.1 Brutbiologie.....	109
4.1.2 Verhaltensstrategien der Geschlechter	111
4.2 POPULATIONSGENETIK	125
4.2.1 Cytochrom b-Gen	125
4.2.2 Mikrosatellitenanalyse.....	125
4.3 ZUSAMMENHANG ZWISCHEN POPULATIONSGENETIK UND PAARUNGSSYSTEM	131
5 ZUSAMMENFASSUNG.....	132
5.1 PAARUNGSSYSTEM	132
5.1.1 Multiple Paternität als Resultat einer vom Weibchen verfolgten Verhaltensstrategie.....	132
5.1.2 Multiple Paternität als Folge männlicher Verhaltensstrategien.....	133
5.2 POPULATIONSGENETIK	134
DANKSAGUNG	136
LITERATUR	138
ANHANG	155

Verwendete Abkürzungen:

B	Belgien
bp	Basenpaare
BY	Weißrussland
d	Tag
df	Freiheitsgrade
E	Spanien
g	Gramm
ha	Hektar
m	Meter
mm	Millimeter
MW	arithmetisches Mittel
n	Stichprobengröße
ns	nicht signifikant
P / p	Irrtumswahrscheinlichkeit
PL	Polen
r	Korrelationskoeffizient nach Pearson
r ²	Bestimmtheitsmaß
RUS	Russland
ρ	Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman
SD	Standardabweichung
UA	Ukraine

1 Einleitung

Vor über 30 Jahren spekulierte LACK (1968), dass die meisten Vogelarten monogam seien, weil sowohl Männchen als auch Weibchen ihren Fortpflanzungserfolg maximieren könnten, wenn sie bei der Brutpflege kooperierten. Neue theoretische Sichtweisen und die Entwicklung molekularer Techniken zur Vaterschaftsanalyse haben die Vorstellung von Paarungssystemen seither revolutioniert. Daraus resultierte ein Wandel der Konzepte von Paarungssystemen. In Kopulation und Brutpflege kommen auch intra- und intersexuelle Interessenskonflikte zum Ausdruck (TRIVERS 1972, MAYNARD SMITH 1977, PARKER 1979, 1984). In Abhängigkeit davon, welches Geschlecht seine Absichten gegen die Interessen des anderen durchzusetzen vermag, können diese Konflikte zu unterschiedlichen Resultaten führen (ALATALO et al. 1981, DAVIES 1989). Der kombinierte Einsatz detaillierter Freilandbeobachtungen und moderner Vaterschaftsanalyseverfahren hat eine überraschende Vielfalt und Flexibilität von sozialen und genetischen Beziehungen zwischen den Geschlechtern ans Tageslicht gebracht (WESTNEAT et al. 1990, BIRKHEAD & MØLLER 1992, PETRIE & KEMPENAERS 1998).

Die adaptive Funktion der Strategien lies sich dabei jedoch nicht in allen Fällen identifizieren. Unverstanden blieb bislang vor allem die Beobachtung, dass die Weibchen einzelner Arten innerhalb eines Brutzyklus häufig mit mehreren Männchen kopulieren (HALLIDAY & ARNOLD 1987, YASUI 1998, JENNIONS & PETRIE 2000, LANK et al. 2002). Während Männchen ihren Fortpflanzungserfolg meist dadurch steigern können, dass sie die Anzahl der Weibchen, mit denen sie kopulieren, erhöhen, ist der Erfolg der Weibchen durch die Zahl ihrer Eier limitiert (BATEMAN 1948, TRIVERS 1972, ARNOLD & DUWALL 1994).

In einigen Fällen lassen sich jedoch Vorteile aus polyandrischem Verhalten von Weibchen erkennen. Sie profitieren von Polyandrie und der daraus in vielen Fällen resultierenden multiplen Paternität ihrer Nachkommen, wenn damit ein direkter Nutzen wie etwa der Zugang zu Ressourcen, eine Versicherung gegen männliche Unfruchtbarkeit, die zusätzliche Unterstützung bei der Brutpflege oder der Erwerb eines besseren Partners verknüpft ist (FAABORG et al. 1980, LANK et al. 1985, COLWELL & ORING 1988, HATCHWELL AND DAVIES 1990, SHELDON 1994, REYNOLDS 1996). Polyandrie ist zwangsläufig mit Kosten verbunden (z. B. KOGA et al. 1998, LOMBARDO 1998, HOLLAND & RICE 1999). Falls kein direkter Nutzen vorliegt, sollten daher indirekte genetische Vorteile diese Kosten ausgleichen (JENNIONS & PETRIE 2000).

Zahlreiche an Vögeln durchgeführte Studien lassen vermuten, dass Weibchen bestimmte Phänotypen als Partner bevorzugen. Insbesondere bei Arten ohne väterliche Unterstützung der Brutpflege könnte eine solche selektive Wahl durch die Präferenz für ‚gute Gene‘ erklärt werden (JENNIONS & PETRIE 2000). Multiple Paternität wäre in diesem Fall das Ergebnis der Korrektur einer zunächst vom Weibchen getroffenen Partnerwahl hin zu einem hochwertigeren Partner (RODRIGO-RUEDA et al. 1997). Andere Autoren sind der Ansicht, dass Weibchen mit mehreren Männchen kopulieren, um einem möglichst ‚genetisch kompatiblen‘ Partner die Zeugung der gemeinsamen Nachkommen zu ermöglichen (ZEH & ZEH 1996, 1997, JENNIONS 1997).

Polyandrie könnte sich jedoch auch deshalb entwickelt haben, weil genetische Diversität grundsätzlich vorteilhaft ist (WILLIAMS 1975). Möglicherweise erschweren variable Umweltverhältnisse dem Weibchen die Voraussage darüber, welche genetischen Qualitäten der Männchen erstrebenswert sind (JIA & GREENFIELD 1997). Andererseits ist es denkbar, dass fehlende Beurteilungsmöglichkeiten der Männchenqualität den Weibchen keine eindeutige Festlegung auf einen bestimmten Partner zulassen (JOHNSTONE 1994). Mit der

Steigerung der genetischen Diversität ihrer Nachkommen erhöhen Weibchen die Wahrscheinlichkeit, dass zumindest einige der Nachkommen Gene erhalten, die ihr Überleben und Brüten in der nächsten Generation ermöglichen („genetic bet-hedging“; WATSON 1991, YASUI 1998).

Multiple Paternität muss jedoch nicht nur das Resultat einer aktiv vom Weibchen verfolgten Polyandrie, sondern kann auch eine Konsequenz männlicher Paarungsstrategien sein. Die Theorie der sexuellen Selektion (DARWIN 1871) setzt sich nach traditioneller Sicht aus zwei Komponenten zusammen: der intrasexuellen Konkurrenz um Partner und der intersexuellen Partnerwahl (z. B. ANDERSSON 1994). CLUTTON-BROCK & PARKER (1995) weisen noch auf eine weitere Komponente von gleichrangiger Bedeutung hin, nämlich dem ‚sexuellen Zwang‘. Sie betrachten sexuellen Zwang als ein in der Regel vom Männchen genutztes Mittel, das Weibchen so zu manipulieren, dass es zu einer Kopulation kommt. Nach Ansicht der Autoren lassen sich drei Formen sexuellen Zwanges unterscheiden: (1) Vergewaltigung, (2) anhaltende Belästigung (wiederholte Versuche mit dem Weibchen zu kopulieren) und (3) Einschüchterung (Männchen drohen widerstrebenden Weibchen). Falls die mit dem Widerstand verbundenen Kosten für das Weibchen höher sind als die Kosten für die Kopulation selbst, kann es zur Kopulation kommen. Falls ein Weibchen im Verlauf seiner fertilen Phase von mehreren Männchen bedrängt wird, kann multiple Paternität der Nachkommen die Folge sein („convenience polyandry“, z. B. ROWE et al. 1994). Außer bei Enten und Gänsen (Anseriformes) sind aggressive und erzwungene Kopulationen bei Vögeln bisher selten beobachtet worden. Nach GOWATY & BUSCHHAUS (1998) ermöglichen sowohl morphologische als auch physiologische Mechanismen den Weibchen, sich den gewaltsamen Kopulationsversuchen der Männchen zu widersetzen (siehe aber GREENLAW & RISING 1994).

Polyandrische und promiskuine Paarungssysteme sind insbesondere unter Singvögeln extrem selten (BENNETT & OWENS 2002). Deshalb erscheint es bei einem nicht-monogamen Singvogel besonders interessant, die reproduktiven Strategien beider Geschlechter und deren evolutionären Hintergrund zu untersuchen.

In dieser Studie habe ich das Paarungssystem des Seggenrohrsängers *Acrocephalus paludicola*, einem Mitglied der Familie der Sylviiden, untersucht. Er brütet vorwiegend in weitflächigen, einheitlich strukturierten, feuchten *Carex*-Sümpfen Zentral- und Osteuropas. Im Gegensatz zu allen anderen Mitgliedern der Gattung *Acrocephalus* ziehen die Weibchen ihre Brut uniparental, d. h. ohne die Hilfe der Männchen, auf (HEISE 1970, LEISLER & CATCHPOLE 1992, DYRCZ & ZDUNEK 1993a). Die Gesangsaktivität der Männchen ist durch die gesamte Brutsaison von Anfang Mai bis Ende Juli konstant hoch (WAWRZYNIAK & SOHNS 1977, DYRCZ 1989, SCHULZE-HAGEN et al. 1999, SCHMIDT et al. 1999).

Die Sichtweite innerhalb der Vegetation ihres Lebensraumes ist auf weniger als 30 cm limitiert (SCHULZE-HAGEN 1991). Da sich die Vögel überwiegend laufend und kletternd in der dichten Vegetation fortbewegen, sind sie nur schwer zu beobachten. Während singende Männchen gelegentlich ihre Deckung verlassen, bleiben die Weibchen insbesondere zu Beginn der Brutperiode in der Vegetation verborgen und zeigen nur eine geringe Flugaktivität. Obwohl mehrere und z. T. langjährige Untersuchungen an der Art vorgenommen wurden, konnten Kopulation oder Eiablage bisher noch nie im Freiland beobachtet werden. Da sich das Verhalten der Vögel einer direkten Beobachtung weitgehend entzieht, lassen sich aus den bisher zusammengetragenen Fakten meist nur indirekte Schlüsse für die Paarungsstrategie der Geschlechter ziehen.

In der Vergangenheit wurde das Paarungssystem bereits als polygyn (DYRCZ 1989), als promiskuin (HEISE 1970) sowie als zwischen einem polygynen und promiskuinem System liegend (DYRCZ & ZDUNEK 1993a, BIRKHEAD 1993) beschrieben.

SCHMIDT et al. (1999) kamen nach Analysen des Gesangsverhaltens und der Raumnutzung des Seggenrohrsängers zu dem Schluss, dass die Paarungsstrategien der Männchen noch ungeklärt seien. Sie spekulieren, dass das Paarungssystem des Seggenrohrsängers sowohl Merkmale der ‚scramble competition‘ als auch der ‚male dominance‘ Polygynie zu kombinieren scheine.

Bisher war davon ausgegangen worden, dass die Partnerwahl bei Seggenrohrsängern durch das Weibchen erfolgt (z. B. SCHULZE-HAGEN 1995, DYRCZ et al. 2002).

Völlig unerklärt bleibt das außerordentlich hohe Ausmaß multipler Paternität (SCHULZE-HAGEN et al. 1993). DYRCZ et al. (2002) sahen sich nicht in der Lage, eine hinreichende Erklärung für die Entstehung gemischter Vaterschaften beim Seggenrohrsänger zu geben. Unklar ist bisher vor allem, ob die Weibchen eine aktive oder eine passive Rolle beim Zustandekommen der multiplen Paternität ihrer Bruten einnehmen.

Ziel dieser Studie ist es, aus den Verhaltensstrategien beider Geschlechter Ursachen für die multiple Paternität beim Seggenrohrsänger abzuleiten.

Folgende konkrete Fragen bilden den Ausgangspunkt der Untersuchung:

- Lässt sich die multiple Paternität in Seggenrohrsängerbruten als das Resultat einer gezielt vom Weibchen verfolgten Verhaltensstrategie begründen?
- Gibt es Hinweise darauf, dass multiple Paternität eine Folge männlicher Paarungsstrategien ist?
- Lassen sich aus der Ökologie des Seggenrohrsängers Faktoren ableiten, die eine Evolution zu dem bestehenden Paarungssystem begünstigt haben könnten?

Aus dem inselartigen Verbreitungsmuster des Seggenrohrsängers könnte in Verbindung mit hoher Philopatrie eine enge Verwandtschaft der Individuen innerhalb der Populationen resultieren. Die Verbreitung des verwandten Drosselrohrsängers (*Acrocephalus arundinaceus*) ist in Schweden ebenfalls nur auf einige verstreut liegende Brutgebiete beschränkt. HANSSON et al. (2002) konnten zeigen, dass schwedische Drosselrohrsänger eine ausgeprägte Geburtsorts- und Brutplatztreue zeigen und folglich nur ein geringer Genfluss zwischen den verschiedenen Brutpopulationen besteht. Mehrfach wurde spekuliert, dass sich die multiple Paternität beim Seggenrohrsänger daher als Strategie zur Vermeidung von Inzuchtdepression entwickelt haben könnte (z. B. SCHULZE-HAGEN et al. 1999, DYRCZ et al. 2002). Um abschätzen zu können, inwieweit Inzucht als Selektionsdruck bei der Evolution einer solchen Strategie wirksam geworden sein könnte, sind umfangreiche Kenntnisse zur Populationsgenetik der Art erforderlich.

Da der Seggenrohrsänger die einzige global vom Aussterben bedrohte Singvogelart mit einem Verbreitungsschwerpunkt in Europa ist, sind Informationen zur Populationsgenetik auch über den Beitrag zur Aufklärung des Paarungssystems hinaus von großer Bedeutung. Effiziente Schutzmaßnahmen setzen grundlegende Erkenntnisse zum Ausbreitungspotential und den artspezifischen Ansprüchen des Seggenrohrsängers voraus. Da die dramatischen Bestandsrückgänge der vergangenen Jahrzehnte (AQUATIC WARBLER CONSERVATION TEAM 1999)

nicht ausschließlich durch Veränderungen in den Brut- und bislang noch unbekanntem Überwinterungsgebieten bedingt sein können, sondern wahrscheinlich auch mit der Verschlechterung der Rastplatzbedingungen verknüpft sind, sind Informationen zu den Zugrouten der Populationen ebenfalls von Interesse.

Um Einblicke in die genetische Struktur der Seggenrohrsängerpopulationen zu gewinnen, wurden Blutproben aus acht im Verbreitungsgebiet der Art verteilten Populationen gesammelt. Aus einer zuvor durchgeführten Studie lagen bereits Proben aus drei unterschiedlichen Jahren der Population Biebrza in Nordostpolen vor, die eine Untersuchung des zeitlichen Wandels populationsgenetischer Parameter ermöglichen. Um auch mehr Informationen über die Zugwege der einzelnen Populationen zu erhalten (WEBSTER et al. 2002), wurden an zwei Fangstationen in Belgien und Spanien Blutproben von rastenden Seggenrohrsängern genommen. Sämtliche Blutproben wurden einer Mikrosatelliten-Analyse unterzogen. Zudem wurde das Cytochrom b-Gen einer kleinen Auswahl von Proben sequenziert.

Mit Hilfe der sich daraus ergebenden Resultate sollen folgende konkrete Fragen beantwortet werden:

- Weisen die einzelnen Populationen unterschiedliche Haplotypen des Cytochrom b-Gens auf?
- Wie verändert sich die genetische Struktur einer Population über mehrere Jahre?
- Wie unterscheiden sich die einzelnen Populationen in Bezug auf ihre genetische Variabilität?
- In welchem Ausmaß sind die Populationen genetisch differenziert und welche Schlüsse lassen sich daraus für den Individuenaustausch zwischen den Populationen ziehen?
- Gibt es Anzeichen dafür, dass sich die Populationen derzeit in einer ‚Flaschenhals-Situation‘ befinden?
- Welchen Populationen lassen sich rastende Seggenrohrsänger aus Belgien und Spanien zuordnen?

Die Analyse von Mikrosatelliten ist für diese Fragestellungen besonders geeignet. Diese hypervariablen nuklearen DNA Marker zeigen Variationen in der Anzahl von Wiederholungen mit einer Länge von 1 – 6 Basenpaaren an einem bestimmten Locus (QUELLER et al. 1993). Mikrosatelliten wurden bereits dazu genutzt, um sowohl die Vaterschaftsverhältnisse als auch die Populationsstruktur einer Reihe verschiedener Organismen, einschließlich Vögeln, aufzuklären (GIBBS et al. 1997, DAWSON et al. 1997, MUNDAY et al. 1997, SMITH et al. 1997, GOOSTRY et al. 1998, PIERTNEY et al. 1998, KEMPENAERS et al. 1999, McDONALD et al. 1999, GIBBS et al. 2000, FORSTMEIER et al. 2002).

Die Fragestellungen zum Paarungssystem und zur Populationsgenetik des Seggenrohrsängers bauen aufeinander auf. Die Methodik und unmittelbaren Resultate beider Themenkomplexe unterscheiden sich jedoch soweit, dass sie im Folgenden der Übersichtlichkeit wegen getrennt voneinander behandelt werden.

2 Material und Methoden

2.1 Paarungssystem

Einen methodischen Schwerpunkt der Untersuchungen zum Paarungssystem bildete die Freilandarbeit im Brutgebiet des Seggenrohrsängers. Die anschließenden Laboruntersuchungen dienten der Bestimmung der Vaterschaften in den während der Feldarbeit untersuchten Nestern.

2.1.1 Freiland

2.1.1.1 Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen zum Paarungssystem wurden auf zwei jeweils 1 km² großen Probeflächen in zwei Brutpopulationen des Seggenrohrsängers in Weißrussland durchgeführt. Die erste Untersuchungsfläche befand sich im Niedermoor Dikoe (52.44°N, 24.13°E) nahe der polnischen Grenze. Die Lage von Dikoe innerhalb des Verbreitungsgebietes des Seggenrohrsängers zeigt Karte 1 (S. 23). Die Gesamtfläche des Moores beträgt etwa 8100 ha. Ungefähr 2400 ha nimmt der für den Seggenrohrsänger geeignete Anteil mesotrophen Niedermoores ein. Die Vegetation wird von *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. diandra* und *Calamagrostis neglecta* dominiert (KOZULIN & FLADE 1999). In Abbildung 1 ist ein Ausschnitt der Untersuchungsfläche dargestellt.



Abbildung 1: Ausschnitt der Untersuchungsfläche Dikoe.

Photo: Gießing

Die Untersuchungsfläche war weitgehend von nicht für den Seggenrohrsänger geeigneten Vegetationsstrukturen umgeben und erhielt dadurch eine natürliche Begrenzung. Im Westen und Nordosten erfolgte diese Begrenzung durch Waldbereiche. Im Osten und Süden schlossen sich stark von Büschen durchsetzte Moorflächen an. Lediglich nordwestlich der Untersuchungsfläche grenzten vom Seggenrohrsänger besiedelte Bereiche an. Der östliche Teil der Fläche wurde von einem Graben durchzogen. Ansonsten fehlten offene Wasserflächen.

Die zweite Untersuchungsfläche befand sich in dem Niedermoor Zvanets (52.01°N, 24.49°E). Mit einer Fläche von 190 km² handelt es sich dabei um das größte zusammenhängende Niedermoor Weißrusslands und wahrscheinlich sogar Europas. Die geographische Lage der Untersuchungsfläche ist in Karte 1 ersichtlich. Der überwiegende Teil des Moores wird von einer Vegetationsgesellschaft mit *Carex elata*, *C. omskiana*, *C. appropinquata*, *Calamagrostis neglecta* und *Phragmites australis* bedeckt (KOZULIN & FLADE 1999). Abbildung 2 zeigt einen Ausschnitt der Untersuchungsfläche.



Abbildung 2: Ausschnitt aus der Untersuchungsfläche Zvanets.

Photo: Gießing

Die Probefläche war nach Süden durch einen Kanal und ansonsten durch markierte Pfähle von der gleichförmigen Umgebung abgegrenzt.

Bereits vor dieser Studie durchgeführte Untersuchungen hatten gezeigt, dass die Untersuchungsfläche Zvanets eine deutlich höhere Biotopproduktivität und daher ein höheres potentielles Nahrungsangebot für den Seggenrohrsänger aufweist als die Fläche Dikoe (KOZULIN et al. 1998).

2.1.1.2 Untersuchungszeitraum

Die Freilanduntersuchungen wurden in der Zeit vom 28.05. bis zum 24.06.1999 durchgeführt. In diesem Zeitraum schlüpft der überwiegende Teil der Erstbruten innerhalb der Brutsaison des Seggenrohrsängers (WAWRZYNIAK & SOHNS 1977, DYRCZ & ZDUNEK 1993a). Zweitbruten und späte Nachgelege wurden somit nicht mit berücksichtigt.

Da ein aus mehreren Personen bestehendes Team an der Durchführung beteiligt war, konnten die Untersuchungen größtenteils parallel in beiden Gebieten erfolgen.

2.1.1.3 Freilandmethoden

2.1.1.3.1 Nestersuche

Mindestens jeden zweiten Tag wurde die Untersuchungsfläche nach Nestern abgesucht. Dabei durchstreiften meist zwei bis vier Personen die gesamte Fläche in einem Abstand von etwa 20-30 m. Die Nester des Seggenrohrsängers sind extrem gut in der Vegetation versteckt und lassen sich daher nicht durch systematisches Absuchen der Vegetation entdecken. Bei der Suche nach Nestern ist daher das Verhalten der Weibchen von wesentlicher Bedeutung. Insbesondere warnende Weibchen geben einen Hinweis darauf, dass sich in der Nähe ein Nest befindet. Falls das Weibchen bereits Nestlinge zu versorgen hat, lassen sich die Weibchen bei ihren Futterflügen mit dem Fernglas bis zu dem Ort verfolgen, an dem sie in der Vegetation verschwinden. Wenn sie ohne Futter im Schnabel wieder aus der Vegetation auftauchen, sollte sich das Nest in diesem Bereich befinden. Noch brütende Weibchen fliegen oft erst unmittelbar vor der sich nähernden Person auf. Der Ort, an dem der Vogel abfliegt, gibt dabei einen ungefähren Hinweis auf den Neststandort. Die Bezeichnung der Nester erfolgte für jedes Gebiet getrennt anhand der laufenden Nummer der Sequenz ihres Fundes.

Jedes Nest wurde regelmäßig kontrolliert, um den Schlupftermin der Eier bzw. die Entwicklung der Nestlinge zu erfassen. Die geographischen Koordinaten jedes Nestes wurden mit Hilfe eines GPS-Gerätes auf wenige Meter genau bestimmt. Das Wiederfinden der Nester wurde zum einen mit Hilfe des GPS-Gerätes und zum anderen mit rotem Band, das an den Seggenhalmen oberhalb des Nestes befestigt wurde, ermöglicht.

2.1.1.3.2 Fang der Weibchen

Mit dem Fund eines Nestes ergab sich auch die Möglichkeit, das zugehörige Weibchen zu fangen. Dazu wurden Japannetze (feinmaschige, für die Vögel nicht auf Anhieb erkennbare Netze mit einer Maschenweite von 16 mm) in einem Dreieck um den Neststandort aufgestellt. Häufig fing sich das zum Nest fliegende Weibchen bereits beim ersten Versuch ihr Nest aufzusuchen. Falls es den Weibchen gelang, unter dem Netz hindurchzuschlüpfen, lies es sich meist vom Nest scheuchen und flog dabei ins Netz. Die Bezeichnung der einzelnen Weibchen wurde entsprechend ihres Nestes vorgenommen. Beispielsweise war Weibchen 4 die Mutter der Nestlinge von Nest 4.

2.1.1.3.3 Fang der Männchen

Männchen wurden fast ausschließlich während ihres abendlichen Chorgesanges gefangen. Wenn sich ein singendes Männchen lokalisieren ließ, wurden zwei V-förmig aufgespannte Japannetze möglichst nahe der Singwarte des Männchens in der Seggenwiese postiert. An die mittlere der drei Netzstangen wurde ein Kassettenrekorder gelegt, der den Gesang des Seggenrohrsängers abspielte. Die am Fangversuch beteiligten Personen postierten sich daraufhin so, dass sich das Männchen zwischen ihnen und dem Netz befand. In einigen Fällen flog der Vogel, wahrscheinlich von der Klangattrappe gelockt, direkt ins Netz. Manchmal musste er jedoch aktiv ins Netz getrieben werden.

Die Fangplätze sämtlicher Männchen wurden in einer Karte eingetragen. Die Benennung erfolgte für beide Untersuchungsgebiete getrennt anhand der laufenden Nummer der Reihenfolge ihres Fanges.

2.1.1.3.4 Biometrische Maße

Bei sämtlichen Altvögeln wurden folgende biometrische Maße nach den von SVENSSON (1992) beschriebenen Methoden genommen: Tarsuslänge („alternative method“; Genauigkeit: 0,1 mm), Flügellänge („max method“; Genauigkeit: 0,5 mm), Schnabellänge („bill-to-skull method“; Genauigkeit: 0,1 mm), Schnabelbreite (Genauigkeit: 0,1 mm), Schnabelhöhe (Genauigkeit: 0,1 mm). Die Teilfederlänge (Genauigkeit: 0,5 mm) wurde nach der von BERTHOLD UND FRIEDRICH (1979) vorgestellten Methode bestimmt. Zusätzlich zur Schnabelgesamtlänge („bill-to-skull method“) wurde der Abstand zwischen dem distalen Nasenlochrand und der Schnabelspitze erfasst („Nalospī“; Genauigkeit: 0,1 mm). Die Körpermasse (Genauigkeit: 0,1 g) wurde mit Hilfe einer elektronischen Waage gemessen. Die Fußmaße „Fußinnenspanne“, „Mittlere Fußspanne“ und „Außenfußspanne“ wurden mittels eines Lineals gemessen (Genauigkeit 0,5 mm). Dabei wurde der Abstand zwischen der Spitze der Hinterkrallen zu den Krallenspitzen der drei jeweils nach vorne gerichteten Zehen erfasst.

2.1.1.3.5 Wägung der Nestlinge

Die Körpermasse der Nestlinge wurde an verschiedenen Tagen mit Hilfe einer elektrischen Waage erfasst. Es wurde darauf geachtet, dass die Wägungen möglichst zur gleichen Tageszeit erfolgten. Damit der Darminhalt die Körpermasse nicht wesentlich beeinflusst wurde vor der Wägung abgewartet, bis die Nestlinge einen Kotballen abgaben. Um diesen Vorgang zu beschleunigen, wurde der Innenrand der Kloake mit Hilfe eines Zahnstochers vorsichtig massiert. Nach wenigen Sekunden entleerten die Nestlinge daraufhin ihren Darm.

2.1.1.3.6 Beringung

Zur Markierung erhielten sämtliche Altvögel neben dem Aluminium-Ring der weißrussischen Vogelberingungszentrale (Minsk) eine individuelle Kombination aus drei Farbringen. Damit ließen sich die einzelnen Individuen anschließend im Freiland mit dem Fernglas eindeutig identifizieren.

Die Nestlinge erhielten lediglich einen Aluminiumring. Mit Hilfe der ebenfalls individuellen Zahlengravur wurden die Nestlinge bei den Wägungen identifiziert.

2.1.1.3.7 Blutentnahme und -aufbewahrung

Von sämtlichen Nestlingen und adulten Vögeln wurde eine Blutprobe entnommen. Auf der Innenseite des Flügels wird die direkt unter der Haut verlaufende Flügelvene (Vena cutanea ulnaris) gut sichtbar. Mit Hilfe einer Einmalkanüle wurde die Vene leicht angeritzt und der daraufhin austretende Bluttröpfchen mit einer Pipette aufgenommen. Um eine eventuelle Blutung zu verhindern bzw. zu stillen, wurde etwas Claudenwatte einige Zeit auf die Wunde gedrückt. Zu größeren Behinderungen oder gar Verlusten kam es in keinem Fall.

Das mit der Pipette aufgenommene Blut (etwa 10-50 µl) wurde in ein verschließbares mit Aufbewahrungspuffer gefülltes Glasgefäß gegeben. Der Aufbewahrungspuffer enthielt EDTA und Tris-Puffer (0,1 M Tris, pH 7,4, 10% EDTA, 1 % NaF, 0,1% Thymol, verändert nach ARCTANDER 1988) in einem Verhältnis von 1:10.

2.1.2 Labormethoden

Um die einzelnen Nestlinge ihren Vätern zuzuordnen, wurde die DNA sämtlicher Blutproben einer Mikrosatellitenanalyse an sechs polymorphen Loci unterzogen. Zudem wurde das Geschlecht aller Individuen mittels molekulargenetischer Methoden bestimmt.

2.1.2.1 DNA-Extraktion

Zur DNA-Extraktion wurden die Blutproben in 1 ml Lyse-Puffer [10 mM Tris (pH 7,5), 25 mM EDTA, 75 mM NaCl, 1% SDS) mit 1 mg Proteinase K (Merck, Darmstadt) ca. 48 inkubiert. Im Anschluss daran erfolgte eine Phenol/Chloroform-Extraktion der Proteine. Die DNA wurde danach mit kaltem Isopropanol gefällt, zentrifugiert, gewaschen und schließlich in TE-Puffer resuspendiert (SAMBROOK et al. 1989, SWATSCHEK et al. 1994).

2.1.2.2 Mikrosatelliten-PCR und Allellängenbestimmung

Die Mikrosatelliten-PCR erfolgte mit Hilfe von Primern, die bei anderen Vogelarten entwickelt worden waren. Von den etwa 70 getesteten Primern wurden schließlich die sechs geeignetsten ausgewählt. Die Quellen für die Primersequenzen sind in Tabelle 1 aufgeführt. Mit diesen sechs Primerpaaren wurden die zugehörigen Mikrosatelliten-Loci aller Individuen untersucht.

Zur Amplifikation der Mikrosatelliten wurden etwa 30 ng DNA mit 20 pmol der Primer, 1,5 mM MgCl₂, jeweils 2,5 mM der Nukleotide dGTP, dCTP, dTTP sowie etwa 2,2 mM des Nukleotids dATP, 2 µCi alpha-³³P-dATP, 2,5 µl 10 x Amplifikationspuffer (100 mM Tris HCl, pH 8,5, 500 mM KCl, 5% Triton x-100), 0,8 units Taq-Polymerase (PHARMACIA, Freiburg) und Wasser auf ein Volumen von 25 µl aufgefüllt. Nach einer DNA-Denaturierung (3 min bei 94° C) folgten 40 Amplifikationszyklen. Jeder Zyklus wurde mit einer Denaturierung (20 sec bei 94° C) eingeleitet. Für die anschließende Annealing-Phase (ca. 30 sec) wurde für jedes Primerpaar eine unterschiedliche Temperatur gewählt (siehe Tabelle 1).

Die letzte Zyklus-Phase (Polymerisation) erfolgte für 20 sec bei 72° C. Nach den Zyklen bildete eine Phase von 4 min bei 72° C den Abschluss der Mikrosatelliten-PCR. Die DNA-Amplifikation wurde in einem Biometra Thermocycler vorgenommen. Die Aufbewahrung der PCR-Produkte erfolgte bei 4° C.

Die Trennung der PCR-Produkte wurde mit Hilfe einer Elektrophorese in einer Sequagel-Matrix (Biozyme, National Diagnostics) bei 65 W durchgeführt. Die Dauer der Elektrophorese variierte in Abhängigkeit von der Länge der PCR-Produkte. Nach der Trocknung wurde das Gel für 2 bis 7 d auf einem Röntgenfilm exponiert. Einige DNA-Proben wurden zusammen mit der Sequenz des Plasmid pGEMT (Stratagene) elektrophoretisch getrennt und die erhaltenen Allele durch den Vergleich mit den bekannten Längen der DNA-Banden des Plasmids bestimmt. Diese DNA-Proben wurden bei jeder Elektrophorese als Längenmarker eingesetzt. Damit war es möglich, die Länge der Allele sämtlicher Individuen zu identifizieren. Die Benennung jedes Alleles erfolgte anhand seiner Länge in Basenpaaren (bp).

In Tabelle 1 ist die Anzahl der Allele für jeden Locus aufgeführt. Zudem ist die Spannweite der Allellängen angegeben.

Tabelle 1: Die Angaben zur Anzahl der Allele, Produktlängen und Annealing-Temperaturen beziehen sich auf die Verhältnisse beim Seggenrohrsänger (bp = Basenpaare).

Locus	Allele	Produktlängen	Annealing-Temp.	Quelle
AAR3	26	177-243 bp	50 °C	HANNSON et al. (2000)
FHU2	15	137-169 bp	55 °C	PRIMMER et al. (1996)
POCC8	12	190-216 bp	52 °C	BENSCH et al. (1997)
ASE12	7	115-124 bp	63 °C	RICHARDSON et al. (2000)
ASE19	5	180-230 bp	60 °C	RICHARDSON et al. (2000)
ASE26	16	202-240 bp	66 °C	RICHARDSON et al. (2000)

Abbildung 3 zeigt ein Autoradiogramm als Ausschnitt aus einem Röntgenfilm nach der Exposition durch ein Elektrophoresegel.

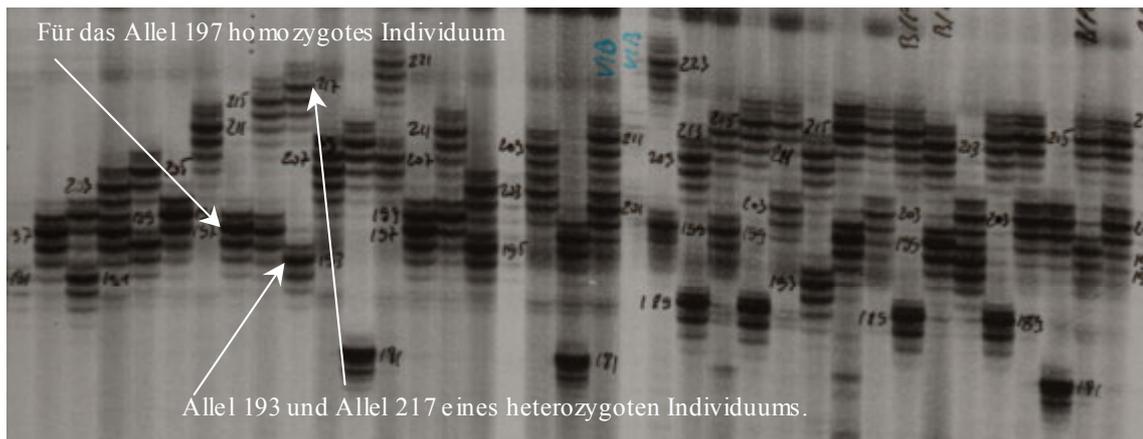


Abbildung 3: Autoradiogrammaausschnitt. Nach der Entwicklung eines Röntgenfilms läßt sich die radioaktiv markierte DNA als ‚Schwärzung‘ erkennen. Dargestellt sind die Allele des Locus AAR3 von insgesamt 37 Individuen. Für jedes Individuum ist eine vertikal verlaufende ‚Spur‘ zu erkennen. Innerhalb jeder ‚Spur‘ weist ein Individuum entweder ein (homozygot für den entsprechenden Mikrosatelliten-Locus) oder zwei (heterozygot für den entsprechenden Mikrosatelliten-Locus) Allele auf. Das eigentliche Allel ist anhand kräftiger ‚Schwärzung‘ (= Bande) identifizierbar. Oberhalb davon sind meist zwei sehr schwache Banden zu sehen. Unterhalb des Alleles befinden sich etwa drei bis fünf Banden mit abnehmender Deutlichkeit. Diese ober- und unterhalb des eigentlichen Alleles auftretenden zusätzlichen Banden werden auch als ‚Stotterbanden‘ bezeichnet. In einem Fall weist ein Pfeil auf das Allel 197 (= 197 Basenpaare lang) eines homozygoten Individuums. Im zweiten Fall sind die Pfeile auf das Allel 193 und das Allel 217 eines heterozygoten Seggenrohrsängers gerichtet.

2.1.2.3 Molekulargenetische Geschlechtsbestimmung

Mit Hilfe der gewonnenen Blutproben wurden alle im Rahmen der Untersuchung gefangenen Seggenrohrsänger sowie alle Nestlinge einer molekulargenetischen Geschlechtsbestimmung (nach GRIFFITHS et al. 1998) unterzogen.

2.1.3 Datenanalyse

2.1.3.1 Bestimmung des Isolations-Indexes der Neststandorte in Dikoe

Um die räumliche Beziehung der einzelnen Nester zu den anderen Nestern auf der Untersuchungsfläche zu veranschaulichen, wurde für jedes Nest der Isolations-Index I (nach POWER, 1972) berechnet:

$$I = 1 - \sum_{i=1}^k \frac{1}{m}$$

I = Isolations-Index

m = Entfernung in m

k = Zahl der anderen auf der Untersuchungsfläche gelegenen Nester (außer Nest 1, s. u.).

Mehr isoliert liegende Nester weisen große Distanzen zur Mehrzahl der anderen Nester auf der Untersuchungsfläche auf. Folglich errechnet sich für diese Nester ein hoher Isolationswert. Eine Verdichtung der Lage der Nester führt dementsprechend zu einer Verringerung der Distanz zu den anderen Nestern. In einem solchen Bereich liegende Nester

weisen einen geringeren Isolationswert auf. Zur Berechnung des Isolationswertes wurden mit einer Ausnahme alle auf der Untersuchungsfläche gefundenen Nester einbezogen. Die Ausnahme betrifft das Nest 1. Dieses Nest liegt am Rande eines sich im Nordwesten der Untersuchungsfläche anschließenden, ebenfalls vom Seggenrohrsänger besiedelten Bereiches. Aufgrund der relativ großen Distanz zu den anderen Nestern der Untersuchungsfläche und der Nähe zu möglichen Neststandorten des anschließenden Siedlungsbereiches wurde es aus einigen Betrachtungen ausgeschlossen.

2.1.3.2 Berechnung des Datums der Ablage des ersten Eies

Es wurde kein Nest vor dem Beginn der Bebrütung gefunden. Um dennoch eine Berechnung des Datums der Ablage des ersten Eies vorzunehmen, wurden folgende Annahmen gemacht (nach WAWRZY尼亚K & SOHNS, 1977): Die Eiablage erfolgt wahrscheinlich täglich und ohne Unterbrechung. Es ist davon auszugehen, dass keine Pause zwischen der Beendigung des Vollgeleges und dem Brutbeginn eingelegt wird und dass die Bebrütung vor der Ablage des letzten Eies einsetzt. Als Brutdauer wurden etwa 12 Tage angenommen. Daraus ergibt sich die folgende Berechnung für das Datum der Ablage des ersten Eies als:

Ablagedatum des 1. Eies = Schlupfdatum des 1. Kükens – [12 Bebrütungstage – (1d x (Anzahl Eier – 1))].

2.1.3.3 Bestimmung der Wachstumsratenkonstanten K der Nestlinge

Zur Erfassung ihres Wachstums wurden die einzelnen Nestlinge an verschiedenen Tagen gewogen. Die Beringung der Vögel ermöglichte die Identifizierung der Individuen. Da davon auszugehen ist, dass die Körpermasse der Nestlinge einem Tagesgang folgt, wurde angestrebt, die Wägung jeweils etwa zur gleichen Tageszeit vorzunehmen. Von Nestlingen, die an mehr als zwei Tagen (Spannweite: an 3-10 d; Median: an 6 d) gewogen werden konnten (n = 46), wurde die Wachstumsratenkonstante K nach der von RICKLEFS (1967a) beschriebenen Methode bestimmt. Dieses Verfahren basiert auf folgendem Hintergrund: Wachstumsfunktionen beschreiben die Körpermasse eines Organismus als eine Funktion der Zeit. Der sigmoide Verlauf der Körpermassenentwicklung von Singvögeln lässt sich mit Hilfe der logistischen Wachstumsfunktion (nach ROBERTSON, 1923) beschreiben (RICKLEFS, 1967b; 1969). Mathematische Verfahren ermöglichen die Umformung der Wachstumskurve in eine Gerade. Die Steigung der Geraden ist proportional zur Wachstumsrate und lässt sich mit Hilfe einer linearen Regression bestimmen. Die Wachstumsratenkonstante K beschreibt diese Proportionalität und veranschaulicht damit die Geschwindigkeit des Wachstums. Nestlinge mit einer hohen Wachstumsratenkonstante K wachsen relativ schneller als solche mit einer niedrigen Wachstumsratenkonstante.

2.1.3.4 Vaterschaftsbestimmung der Nestlinge in Dikoe und Zvanets

Die Zuweisung der Nestlinge zu ihrem Vater anhand der gefundenen Genotypen erfolgte mit dem Programm CERVUS 2.0 (MARSHALL et al. 1998). Dieses Programm arbeitet in drei Schritten. Zunächst werden die beobachteten Allelfrequenzen der Männchen, Mütter und Nestlinge analysiert. Im nächsten Schritt werden auf der Grundlage dieser Frequenzen Simulationen durchgeführt. Zum Schluss führt das Programm auf Wahrscheinlichkeiten basierende Vaterschaftsanalysen durch, deren Zuverlässigkeit mit Hilfe der aus den Simulationen resultierenden Ergebnissen getestet wird.

2.1.3.5 Vaterschaftsdiversität als Maß zur Beschreibung der Vaterschaftsverhältnisse innerhalb einer Brut

Zur Beschreibung der Vaterschaftsverhältnisse der Nestlinge einer Brut wurde der Shannon-Index (nach MÜHLENBERG 1993) verwendet.

$$H_S = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad p_i = \frac{n_i}{N} \quad \sum_{i=1}^S p_i = 1$$

H_S = Diversität der Vaterschaftsverhältnisse

S = Gesamtzahl der an einem Nest beteiligten Väter

p_i = Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Nestlingen des Vaters i , das ist die relative Häufigkeit des i -ten Vaters als Vater an der Gesamtzahl der Nestlinge, gemessen von 0 bis 1

N = Gesamtzahl der Nestlinge

n_i = Anzahl der Nestlinge von Vater i

Der Diversitätswert H_S steigt sowohl mit der Anzahl der beteiligten Väter als auch mit zunehmender Gleichverteilung der Anzahl von den Vätern gezeugter Nestlinge. H_S erreicht folgende Grenzwerte: Bei $S = 1$ (nur ein Männchen ist der Vater sämtlicher Nestlinge) wird $p_i = 1$ und der H_S -Wert gleich 0. Eine maximale Diversität ist gegeben, wenn S beteiligte Väter jeweils nur einen Nestling gezeugt haben. Das bedeutet, wenn

$$\text{alle } p_i = \frac{1}{S}, \text{ dann ist } H_S = H_{\max} = - \sum \frac{1}{S} \ln \frac{1}{S} = \ln S.$$

Der Vaterschaftsdiversitätswert ' H_S ' wird im Folgenden der Einfachheit halber mit ' H ' bezeichnet.

2.1.3.6 Bestimmung der genetischen Ähnlichkeit zwischen Männchen und Weibchen

Aus der Bestimmung der Allele der untersuchten Mikrosatelliten für alle gefangenen Männchen und Weibchen auf der Untersuchungsfläche Dikoe lässt sich für jede theoretische Partnerkombination und für jeden Locus die Wahrscheinlichkeit berechnen, mit der ein potentieller Nachkomme homozygoter Träger eines Alleles am entsprechenden Locus wird. Sind beispielsweise beide Partner heterozygot und besitzen sie ein gemeinsames Allel, so beträgt die Wahrscheinlichkeit, dass Nachkommen dieser Kombination homozygote Träger des entsprechenden Alleles werden, 0,25. Ist demgegenüber ein Partner homozygot für ein Allel und der andere heterozygot für das gleiche Allel, so beträgt die Wahrscheinlichkeit eines für dieses Allel homozygoten Nachkommen bereits 0,5. Sind beide Partner heterozygot, und

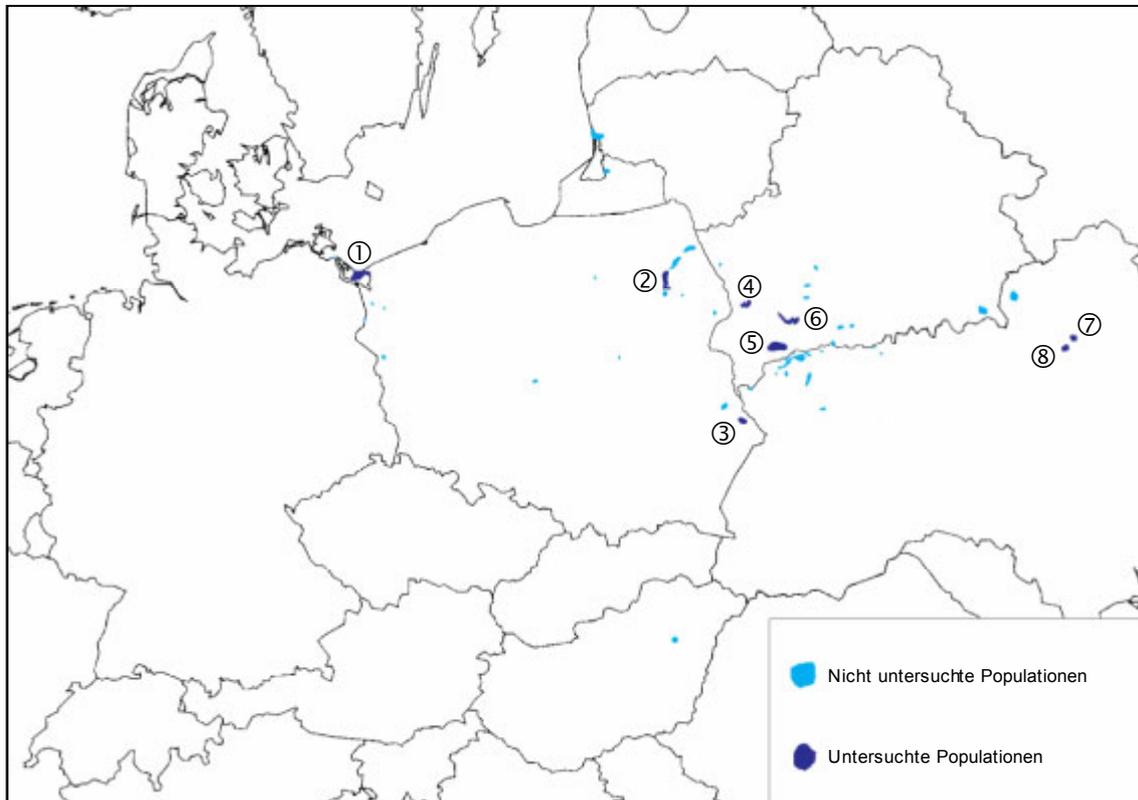
besitzen sie die gleichen Allele, so werden Nachkommen mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,5 homozygote Träger eines der beiden Allele werden. Für das gleiche Allel homozygote Partner können nur homozygote Nachkommen zeugen. Partner, die keine gemeinsamen Allele besitzen, zeugen bezüglich dieser Allele nur heterozygote Nachkommen. Damit ist die über alle untersuchten Mikrosatelliten-Loci gemittelte Wahrscheinlichkeit, mit der eine Kombination zweier Fortpflanzungspartner homozygote Nachkommen hervorbringt, ein Maß für die genetische Ähnlichkeit der beiden Individuen. Diese Betrachtung geht von der Annahme aus, dass Träger des identischen Mikrosatellitenalleles mit höherer Wahrscheinlichkeit auch für Allele codierender Gene homozygot sind. Die Ergebnisse von HANSSON et al. (2001) für schwedische Drosselrohrsänger belegen diese Annahme.

Mit Hilfe der Berechnung der mittleren Homozygotie der Nachkommen aus den theoretischen Partnerkombinationen lässt sich auch die biologische Relevanz aus den erhaltenen Werten unmittelbar ableiten. Höhere Werte spiegeln eine größere genetische Ähnlichkeit und damit ein höheres Inzuchtpotential wider als niedrige Werte.

2.2 Populationsgenetik

2.2.1 Freiland

2.2.1.1 Untersuchungsgebiete



Nr. in Karte	Population/Rastplatz	Geographische Koordinaten
①	Stettin/PL	53.51°N, 14.19°E
②	Biebrza/PL	53.20°N, 22.40°E
③	Lublin/PL	51.08°N, 23.40°E
④	Dikoe/BY	52.44°N, 24.13°E
⑤	Zvanets/BY	52.01°N, 24.49°E
⑥	Yaselda/BY	52.27°N, 25.01°E
⑦	Uday/UA	50.52°N, 32.07°E
⑧	Supoy/UA	50.24°N, 31.45°E
–	Omsk Region /RUS	56.25°N, 72.42°E / 56.35°N, 71.37°E
–	Veurne/B	51.04°N, 0.20°E
–	La Nava/E	42.05°N, 0.48°W

Karte 1: Die Lage der untersuchten Brutpopulationen im europäischen Verbreitungsgebiet des Seggenrohrsängers. Das sibirische Vorkommen und die untersuchten Rastgebiete sind auf der Karte nicht ersichtlich.

Karte 1 zeigt die europäischen Brutgebiete des Seggenrohrsängers und die Lage der Populationen, aus denen die für die populationsgenetischen Untersuchungen genutzten Proben stammen. Blutproben wurden zudem in den außerhalb der Karte gelegenen beiden Rastgebieten Veurne/B und La Nava/E sowie dem sibirischen Vorkommen in der Region von Omsk/RUS gesammelt. Die tatsächliche Größe des Vorkommens in Sibirien ist bislang nicht geklärt (FLADE 2000, 2001). Im Rahmen einer im Jahr 2000 durchgeführten Expedition nahmen wir Blutproben von zwei Individuen. Die geographischen Koordinaten der Fangplätze dieser beiden Individuen sind in der Tabelle zu Karte 1 angegeben.

Die untersuchten Brutpopulationen stellen den Großteil des derzeitigen Weltbestandes der Art dar. Zudem liegen die gewählten Populationen fast über das gesamte Verbreitungsgebiet des Seggenrohrsängers verteilt (AQUATIC WARBLER CONSERVATION TEAM 1999). Die Habitatverhältnisse der einzelnen Populationen repräsentieren ein breites Spektrum der von dieser Art besiedelbaren Biotope (KOZULIN & FLADE 1999, KLOSKOWSKI & KROGULEC 1999).

Die Habitatstruktur in den beiden Rastgebieten unterscheidet sich von der in den Brutgebieten. Bei dem Rastgebiet Veurne/B handelt es sich um verlandete Klärteiche einer Zuckerfabrik, die von einem reinen *Phragmites*-Bestand bedeckt sind. Die Niederung La Nava/E wurde in den vergangenen Jahren durch Wiedervernässung renaturiert. Die Vegetation wird von *Typha domingensis*, *Phragmites australis* und *Crataegus monogyna* dominiert (JUBETE 2001).

Die untersuchten Blutproben stammen aus verschiedenen Quellen. Zum einen standen aus einer zuvor durchgeführten Untersuchung der Arbeitsgruppe von Dyrce, Leisler, Schaefer, Schmidt, Schulze-Hagen und Wink von der Probefläche ‚Grobla Honczarowska‘ in der Biebrza/PL noch Blutproben aus den Jahren 1993, 1994 und 1997 zur Verfügung. Diese Proben ließen sich insbesondere dazu verwenden, die Veränderung der genetischen Struktur innerhalb einer Population über die Zeit zu untersuchen. Zum anderen wurden Proben für die populationsgenetischen Untersuchungen aus den Populationen bei Stettin/PL und bei Lublin/PL sowie aus Westsibirien (Omsk Region/RUS) selber gesammelt. Daneben wurden die Proben, die im Rahmen der Untersuchung des Paarungssystems der Seggenrohrsänger (2.1) in Dikoe/BY und Zvanets/BY von den adulten Vögeln gesammelt wurden, in die Analyse einbezogen. Die Proben aus den Populationen der Yaselda/BY sowie aus den Beständen Uday/UA und Supoy/UA wurden von weißrussischen bzw. ukrainischen Wissenschaftlern zur Verfügung gestellt. Die Beschaffung der Proben von während des Wegzuges rastenden Seggenrohrsängern der Fangstationen in Veurne/B und La Nava/E erfolgte in Zusammenarbeit mit belgischen bzw. spanischen Kollegen.

2.2.1.2 Untersuchungszeitraum

Tabelle 2 gibt an, innerhalb welcher Zeiträume die für die populationsgenetischen Untersuchung genutzten Blutproben in den einzelnen Brutpopulationen bzw. Rastgebieten gesammelt wurden.

Tabelle 2: Zeiträume, innerhalb derer die Blutproben in den Brut- bzw. Rastgebieten gesammelt wurden. Für die Biebrza kann lediglich das Jahr angegeben werden, aus der die Proben stammen.

	Ort	Zeit
Brutgebiete	Biebrza/PL	Brutsaison 1993 Brutsaison 1994 Brutsaison 1997
	Stettin/PL	10.05.-23.05.1999
	Lublin/PL	17.06.-07.07.1998
	Dikoe/BY	28.05.-24.06.1999
	Zvanets/BY	28.05.-24.06.1999
	Yaselda/BY	28.05.-13.07.2000
	Uday/UA	08.05.-26.05.2000
	Supoy/UA	23.07.-25.07.1999 25.05.-30.05.2000
	Omsk Region/RUS	29.05.-31.05.2000
	Rastgebiete	Veurne/B
Na Nava/E		23.08.-06.09.2000

2.2.1.3 Freilandmethoden

2.2.1.3.1 Fang

In den Brutgebieten erfolgte der Fang entsprechend der in 2.1.1.3.3 dargestellten Methode für den Fang der Männchen. Ein systematischer Fang der Weibchen wurde zusätzlich zu den beiden zur Untersuchung des Paarungssystem aufgesuchten Populationen Dikoe/BY und Zvanest/BY auch in der Biebrza/PL nach dem in 2.1.1.3.2 beschriebenen Verfahren vorgenommen. In allen anderen Populationen wurden nur in einzelnen Fällen spezielle Bemühungen für den Fang von Weibchen angestellt.

In den Rastgebieten wurden ebenfalls Japannetze eingesetzt. In Veurne wurde der Gesang des Seggenrohrsängers während der gesamten Nacht mit großer Lautstärke von einem Tonband abgespielt. Ziehende Seggenrohrsänger wurden dadurch veranlasst, im Gebiet zu landen. Am Morgen beginnen die Vögel in der Vegetation umherzuwandern und fangen sich dabei in den zahlreich aufgestellten Netzen. In Netznähe angebrachte Lautsprecher, von denen der Gesang weiterhin zu hören ist, erzielen dabei eine zusätzliche Lockwirkung. In La Nava/E kam nachts keine Klangattrappe zum Einsatz. Die Seggenrohrsänger suchten dieses Gebiet demnach auf,

ohne angelockt zu werden. Lediglich morgens wurden in Netznähe positionierte Klangattrappen dazu benutzt, die Vögel in die Netze zu locken.

2.2.1.3.2 Beringung

Sämtliche Vögel wurden mit den Ringen der in den einzelnen Ländern zuständigen Beringungszentralen beringt. Zusätzlich erhielten die Vögel in einigen Populationen noch eine Farbringkombination. Bereits gefangene Individuen konnten auf diese Weise im Feld mit dem Fernglas als solche erkannt werden. Damit ließ sich der wiederholte Fang von Individuen vermeiden.

2.2.1.3.3 Blutentnahme und –aufbewahrung

Zur Blutentnahme und –aufbewahrung wurden die in 2.1.1.3.7 vorgestellten Verfahren verwendet.

2.2.2 Labormethoden

Die DNA Extraktion sowie die Bestimmung der Mikrosatellitenallele der entsprechenden Loci für jedes Individuum wurden nach den bereits in 2.1.2.1 und 2.1.2.2 beschriebenen Methoden durchgeführt. Zusätzlich wurde im Rahmen der populationsgenetischen Untersuchung die Sequenzierung des Cytochrom b-Gens vorgenommen.

2.2.2.1 Cytochrom b-Gensequenzierung

Insgesamt wurde die DNA von 23 Seggenrohrsängern aus sechs Brutpopulationen und einer Raststation (Veurne/B) einer Sequenzierung eines Teilstücks (929 Nukleotide) des mitochondrialen Cytochrom b-Gens unterzogen. Die DNA-Sequenzierung wurde nach gängiger Vorgehensweise durchgeführt (z. B. WINK et al. 2001). Um ein etwa 1000 Basen langes Fragment aus dem Cytochrom b-Gen zu amplifizieren und zu sequenzieren, wurden die folgenden Primer benutzt.

L-14846 (KOCHER et al. 1989)

5'-CTCCCAGCCCCATCCAACATCTCAGCATGATGAAACTTCG-3'

H-15909 (LENK et al. 1999)

5'-AGGGTGGAGTCTTCAGTTTTTGGTTTTACAAGACCAATG-3'

Das PCR-Produkt wurde basierend auf der Methode von SANGER et al. (1977) direkt sequenziert. Als Sequenzierprimer wurden der Primer L-14846 und mt-c (5'-TAYGTCCTACCATGAGGACAAATATCATTCTGAGG-3' („Institut für Pharmazeutische und Molekulare Biotechnologie Heidelberg“) benutzt. Die Sequenzierung erfolgte auf einem automatischen Sequenzierer (ABI Prism Genetic Analyser 3100). Die Sequenzen wurden manuell überprüft und ‚aligned‘.

2.2.3 Datenanalyse

2.2.3.1 Sequenz des Cytochrom b-Gens

Um die systematische Stellung des Seggenrohrsängers innerhalb der Gattung *Acrocephalus* (Rohrsänger) zu veranschaulichen, wurden die vom Seggenrohrsänger gewonnenen Cytochrom b-Gen Daten mit aus der Genbank bezogenen Cytochrom b-Gensequenzen anderer *Acrocephalus*-Arten verglichen. Folgende Arten wurden für die Berechnung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gattung herangezogen (angegeben ist jeweils der Artname und die Genbank ‚Accession-Number‘ bzw. der Autor, der die entsprechende Sequenz veröffentlicht hat): *Acrocephalus melanopogon* (AJ004282, AJ004279); *A. schoenobaenus* (AJ004240, AJ004239, AJ004243, AJ004244, A. HELBIG); *A. bistrigiceps* (AJ004256, AJ004258, A. HELBIG); *A. scirpaceus* (AJ004300, AJ004304); *A. baeticatus* (AJ004234); *A. palustris* (AJ004294); *A. agricola* (AJ004246); *A. stentoreus* (AJ004307); *A. australis* (AJ004306); *A. orientalis* (AJ004285); *A. arundinaceus* (AJ004253); *A. griseldis* (AJ004272). Als Außengruppe wurden sechs Arten aus drei anderen Gattungen der Familie Sylviidae (Grasmücken) ausgewählt: *Locustella luscinioides* (AJ004763); *L. fluviatilis* (AJ004764); *Phylloscopus collybita* (AJ004324); *P. brehmi* (AJ004325); *Hippolais polyglotta* (AJ004797); *H. icterina* (AJ004796).

Mit den Sequenzen der angegebenen Arten wurden auf verschiedenen Berechnungsverfahren basierende phylogenetische Bäume erstellt (Neighbor Joining; Maximum Parsimony; Maximum Likelihood). Für den Seggenrohrsänger wurden dabei identische Sequenzen vom gleichen Standort jeweils nur einmal berücksichtigt. Die Berechnungen wurden mit Hilfe des Phylogenie-Programms PAUP Version 4.0b10 (SWOFFORD 1998) vorgenommen. Die Neighbor Joining Analyse erfolgte mit dem Kimura-2 Parameter als Distanzalgorithmus. Um die Stärke der monophyletischen Gruppen zu überprüfen, wurde eine Bootstrap Analyse mit 1000 Wiederholungen durchgeführt. Für die Berechnung der Maximum Parsimony Bäume wurden die in PAUP angegebenen Voreinstellungen benutzt. Um ein geeignetes Evolutionsmodell für die Maximum Likelihood-Berechnung auszuwählen, wurden mit Hilfe des Programms ‚Modeltest‘ Version 3.06 (POSADA & CRANDALL 1998) Likelihood Ratio Tests durchgeführt. Als Ergebnis wurde das TrN+I+G Modell mit den von ‚Modeltest‘ spezifizierten Einstellungen benutzt. Sowohl die Maximum Parsimony- als auch die Maximum Likelihood-Berechnung wurde mit dem Heuristic-Search Ansatz von PAUP und dem ‚Tree-Bisection-and-Reconnection Swapping Algorithmus‘ durchgeführt.

2.2.3.2 Mikrosatelliten

2.2.3.2.1 Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht wurden für jeden der sechs Loci mit Hilfe des Permutationsverfahren in FSTAT (GOUDET 2001) getestet.

2.2.3.2.2 Genetische Variabilität innerhalb der Brutbestände

Zur Darstellung der genetischen Diversität innerhalb von Brutbeständen bzw. Populationen wurden für jeden der sechs Loci folgende Variations-Maße berechnet: Mittlere Anzahl von

Allelen (MA), ‚allelic richness‘ (‚Allelreichtum‘, nach PETIT et al. 1998), beobachteter (H_0) und erwarteter (H_e) Heterozygotiegrad (nach NEI & ROYCHOUDHURY 1974) sowie ‚geschätzte genetische Diversität‘ (nach NEI 1987). Der Parameter ‚allelic richness‘ ist im Gegensatz zur mittleren Anzahl der Allele (MA) ein vom Probenumfang unabhängiges Maß für die Variabilität der Allele und wird in Bezug zur Anzahl der Proben sowie untersuchten Populationen berechnet. Die für die Diversitätsparameter berechneten Werte wurden jeweils mit Hilfe einer Friedman ANOVA auf ihre Signifikanz getestet (siehe VAN HOOFT et al. 2000).

2.2.3.2.3 *Substrukturierung innerhalb der Brutbestände*

Die beobachtete Heterozygotie eines Brutbestandes, dessen Substrukturierung untersucht werden soll, lässt sich als H_1 definieren. Als H_S wird derjenige Grad an Heterozygotie bezeichnet, der sich bei Annahme einer zufälligen Verpaarung der Individuen innerhalb des Bestandes mit Hilfe des Hardy-Weinberg-Gesetzes aus den gefundenen Allelfrequenzen berechnen lässt. Falls Verpaarungen in einem Brutbestand vermehrt zwischen verwandten Partnern stattfinden, so ist der Anteil heterozygoter Individuen (H_1) gegenüber der aus der Allelfrequenz innerhalb des gesamten Bestandes abgeleiteten Erwartung (H_S) reduziert. Mit anderen Worten: Es würde sich ein Überschuss an homozygoten Individuen im Vergleich zu den aus dem Hardy-Weinberg-Gesetz berechneten Werten ergeben. Inzucht hat damit eine Substrukturierung innerhalb des Bestandes zur Folge. Das Ausmaß der Inzucht in einer Population lässt sich mit Hilfe des Inzuchtkoeffizienten F_{IS} veranschaulichen (HARTL & CLARK 1997):

$$F_{IS} = \frac{H_S - H_1}{H_S}$$

Der Inzuchtkoeffizient F_{IS} kann theoretisch Werte zwischen -1 und $+1$ annehmen. Positiv von 0 abweichende Werte weisen auf eine Verpaarung zwischen verwandten Individuen hin und veranschaulichen damit eine Substrukturierung innerhalb einer Population. Eine alternative Erklärung bietet die Möglichkeit, dass bestimmte Allele aus methodischen Gründen nicht detektierbar waren (‚Null-Allele‘) und daher zu falschen Ergebnissen führen. Signifikante negative Abweichungen von 0 demonstrieren einen Überschuss heterozygoter Individuen. Eine mögliche Erklärung dafür könnte ein in Relation zu den erhaltenen Allelfrequenzen zu geringer Probenumfang sein. Die Berechnung der F_{IS} -Werte wurde mit FSTAT durchgeführt. Eine Überprüfung der F_{IS} -Werte auf ihre Signifikanz erfolgte mit Hilfe der Permutationsprozedur in FSTAT.

2.2.3.2.4 *Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Geschlechter*

Die genetische Verwandtschaft innerhalb der Geschlechter auf der Untersuchungsfläche Biebrza/PL in den Jahren 1993, 1994 und 1997 wurde mit Hilfe des Programms BURIAL (SCHÖNFISCH et al. 2001) getestet. Genetische Verwandtschaft von Individuen an einem bestimmten Locus ist für diesen Zusammenhang als das Vorhandensein mindestens eines gemeinsamen Alleles definiert. Das Programm testet die Null-Hypothese, dass die gefundene Gruppierung von Individuen in einer bestimmten Saison einer zufälligen Verteilung der Genotypen entspricht. Signifikante Abweichungen von dieser Hypothese veranschaulichen für den vorliegenden Fall, dass die Individuen des entsprechenden Geschlechts eine hohe genetische Verwandtschaft verbindet.

2.2.3.2.5 Genetische Differenzierung

Eine genetische Differenzierung zwischen den Brutbeständen einer Art ist durch unterschiedliche Frequenzen der Allele in den Beständen charakterisiert. Aus der Frequenz der Allele ergibt sich nach dem Hardy-Weinberg-Gesetz die Heterozygotie für einen Locus. Der H_S -Wert beschreibt die durchschnittliche Heterozygotie aus den einzelnen Beständen für einen Locus. Demgegenüber gibt der H_T -Wert die theoretische Heterozygotie, wie sie sich aus der durchschnittlichen Allelfrequenz aller Bestände ergeben würde, an. Ein wesentliches Merkmal der unterschiedlichen Allelfrequenzen ist eine Reduktion der Anzahl heterozygoter Individuen in den einzelnen Beständen gegenüber der sich aus der durchschnittlichen Allelfrequenz aller Bestände ergebenden theoretischen Heterozygotie. Das Ausmaß der genetischen Differenzierung zwischen Beständen einer Art lässt sich mit Hilfe des so genannten Fixierungsindex F_{ST} (nach WRIGHT 1921) beschreiben. Der F_{ST} -Wert veranschaulicht die relative Abnahme der Anzahl heterozygoter Individuen in den einzelnen Beständen gegenüber der berechneten theoretischen Heterozygotie:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

Damit ist dieser Wert ein wichtiges Werkzeug zur Bestimmung von Unterschieden in der genetischen Zusammensetzung der Subpopulationen einer Art (HARTL & CLARK 1997). Die in der vorliegenden Arbeit angegebenen F_{ST} -Werte wurden nach dem von WEIR & COCKERHAM (1984) vorgestellten Verfahren berechnet und mit Hilfe eines ‚log-likelihood G-Tests‘ (nach GOUDET et al. 1996) auf ihre Signifikanz geprüft.

Ein weiteres Maß für die Darstellung der Substrukturierung einer Spezies ist der R_{ST} -Wert. Während der F_{ST} -Fixierungsindex ein Mutationsmodell impliziert, das einen uneingeschränkten Wandel der Allele (‚infinite allele model‘ = IAM; nach KIMURA & CROW 1964) annimmt, basiert der R_{ST} -Wert (nach SLATKIN 1995) auf der Vorstellung, dass sich die Allele nur stufenweise ändern (‚stepwise mutation model‘ = SMM; nach OHTA & KIMURA 1973). Bisher liegen noch keine eindeutigen Belege für den Mutationsvorgang von Mikrosatelliten vor. Es mehren sich allerdings die Hinweise darauf, dass Mikrosatelliten nicht nur in ‚Einzelstufen‘ (SMM) mutieren (z. B. LEE et al. 2001). Da der R_{ST} -Wert nur von Bedeutung ist, wenn der verwendete Marker nachweislich nach dem SMM mutiert und die Allelfrequenzen wesentlich durch Mutationsvorgänge beeinflusst werden, sollte er im Rahmen von Mikrosatellitenuntersuchungen nur zu Vergleichszwecken herangezogen werden (BALLOUX et al. 2000). Die angegebenen R_{ST} -Werte wurden nach dem von ROUSSET (1996) veröffentlichten Verfahren berechnet und mit Hilfe des Permutationsverfahren nach GOODMAN (1997) auf ihre Signifikanz getestet.

Die Fixierungsindizes können theoretisch Werte zwischen -1 und +1 annehmen. Werte von 0 bis -1 zeigen an, dass keine genetische Divergenz vorliegt. Signifikante positive Abweichungen von 0 weisen auf eine Fixierung für verschiedene Allele in den Populationen hin. Zur Interpretation des F_{ST} -Wertes ist der folgende Leitfaden vorgeschlagen worden (nach WRIGHT, 1978): Werte zwischen 0 und 0,05 geben geringe genetische Differenzierung an; der Bereich von 0,05 bis 0,15 weist auf eine moderate Differenzierung hin; eine große genetische Divergenz zwischen den Populationen ist durch Werte zwischen 0,15 und 0,25 charakterisiert; darüber liegende Werte sind als Hinweis auf eine sehr große Differenzierung zu interpretieren.

Die Berechnung der mit dem Fixierungsindex F_{ST} im Zusammenhang stehende Statistik wurde mit Hilfe von FSTAT (GOUDET 2001) durchgeführt. Das Programm RST CALC

(GOODMAN 1997) diente zur Kalkulation der R_{ST} -Statistik. Neben der Bestimmung der beiden Fixierungsindizes für alle Populationen, wurde zudem die Differenzierung zwischen den einzelnen Brutbeständen bzw. Populationen (paarweiser Vergleich) berechnet. Entsprechend der Empfehlung von GOUDET (2001) erfolgten die Berechnungen stets unter der Annahme, dass sich die entsprechenden Brutbestände bzw. Populationen nicht im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befinden.

Eine Untersuchung des Musters der genetischen Differenzierung wurde unter anderem mit Hilfe einer Mehrkomponenten-Analyse („Principle-component analysis“ = PCA) unter Verwendung des Programms PCAGEN (<http://www.unil.ch/izea/software/pcagen.html>) durchgeführt. Die Genotypen der einzelnen Populationen werden dabei in einem multidimensionalen Raum angeordnet. Die sich daraus ergebenden Resultate lassen sich schließlich auf zwei Achsen (PC1 und PC2) darstellen.

Die Untersuchung des Zusammenhanges zwischen der geographischen und der genetischen Distanz erfolgt mit Hilfe eines Mantel-Tests (MANTEL 1967) und wurde mit dem Programm ISOLDE des Populationsdatenanalyse-Pakets GENEPOP (RAYMOND & ROUSSET 1995) durchgeführt.

Um die Beziehung zwischen der geographischen Lage der Populationen und dem Muster ihrer genetischen Distanzen zueinander zu analysieren, wurde die ‚hierarchische Analyse der Differenzierung‘ nach HOLSINGER & MASON-GAMER (1996) verwendet. Diese Methode nutzt paarweise berechnete Differenzierungen zwischen verschiedenen Kombinationen von Populationen, um ein Dendrogramm zu konstruieren, welches das Muster der hierarchischen Populationsstruktur beschreibt. Die beiden Bestände mit dem geringsten F_{ST} -Wert, also der geringsten genetischen Divergenz, werden zusammengruppiert und die Fixierungsindizes werden zwischen den verbliebenen Beständen und dem neuen Cluster paarweise neu berechnet. Diese Vorgehensweise wird solange fortgesetzt, bis alle Populationen hinzugefügt worden sind und sich ein vollständiger Baum der genetischen Beziehungen zwischen ihnen konstruieren lässt (GIBBS et al. 2000). Die Topologie des Dendrogramms spiegelt den Genflusses zwischen den verschiedenen Populations-Kombinationen wider (HOLSINGER & MASON-GAMER 1996).

2.2.3.2.6 ‚Flaschenhals‘-Analyse

In einer Population mit stabiler Bestandsentwicklung bleibt die Anzahl neutraler Allele über einen langen Zeitraum hinweg konstant (KIMURA 1968). Durch Mutationen entstehen neue Allele und in gleichem Umfang werden andere Allele durch genetische Drift eliminiert (Mutations-Drift-Gleichgewicht). Nach dem Hardy-Weinberg-Gesetz ergibt sich aus der Anzahl der Allele eine berechenbare Häufigkeit heterozygoter Individuen. Wenn Populationen einen starken Bestandseinbruch erfahren, kommt es sowohl zu einer Reduktion der Anzahl der Allele als auch der genetischen Diversität, also einem Rückgang heterozygoter Individuen. Der Verlust an Allelen vollzieht sich jedoch schneller als der an Heterozygotie (MARUYAMA & FUERST 1985). Basierend auf diesem Phänomen sind Tests entwickelt worden, die einen Überschuss an Heterozygotie in einer im Mutations-Drift-Gleichgewicht befindlichen Population ermitteln können und damit einen aktuellen Bestandsrückgang erkennen lassen (CORNUET & LUIKART 1996). Um zu testen, ob die untersuchten Seggenrohrsänger-Populationen derzeit einen Bestandsrückgang erfahren, wurden die gewonnenen Mikrosatellitendaten einem solchen Test unterzogen. Verwendet wurde das Programm BOTTLENECK (CORNUET & LUIKART 1996; <http://www.ensam.inra.fr/URLB/>),

das eine speziell für Mikrosatellitendaten entwickelte Methode zur Ermittlung gegenwärtiger Bestandsrückgänge verwendet. Die Methode unterstellt ein Mutations-Drift-Gleichgewicht und berechnet die nach der beobachteten Anzahl der Allele erwartete Verteilung der genetischen Diversität. Die erwartete durchschnittliche Heterozygotie (H_{EQ}) wird durch Simulationen unter verschiedenen möglichen Mutationsmodelle berechnet. Für das IAM (‘infinite allele model’) lässt die Annahme einer einzelnen Mutation die unmittelbare Berechnung aller anderen Allele zu. Dieser Vorgang wird solange wiederholt, bis die resultierende und beobachtete Anzahl von Allelen übereinstimmt. Für das SMM (‘stepwise-mutation model’) (KIMURA & OHTA 1978) wurde eine Bayesian-Näherung benutzt (CORNUET & LUIKART 1996). Das TPM (‘two-phased model of mutation’) liegt zwischen den anderen Modellen in der Annahme, dass meist Einzelschritt-Mutationen entstehen und in geringen Umfang (5-10%) auch mehrstufige Mutationen auftreten (LUIKART & CORNUET 1998). Populationen, die keine aktuellen Bestandseinbrüche erleiden, befinden sich im Mutations-Drift-Gleichgewicht, bei dem die erwartete Heterozygotie (H_{EQ}) (berechnet für die Modelle IAM, TPM und SMM und basierend auf der Anzahl der beobachteten Allele) mit der nach dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht erwarteten Heterozygotie (H_E) übereinstimmt. Für die gegebene Anzahl von Loci und Proben wurde der Wilcoxon-Rang-Test zur Bestimmung der Signifikanz eines Heterozygotieüberschusses verwendet. Dieser Test vergleicht die nach dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zu erwartende Heterozygotie (H_E) mit der Heterozygotie, die sich bei der gleichen Anzahl von Allelen nach dem Mutations-Drift-Gleichgewicht ergeben würde (H_{EQ}). Populationen mit einem gegenüber dem Mutations-Drift-Gleichgewicht (H_{EQ}) signifikanten Überschuss heterozygoter Individuen weisen danach einen aktuellen Bestandsrückgang auf.

2.2.3.2.7 Zuweisung der rastenden Vögel zu den Brutplätzen

Die Zuordnung der in Belgien und Spanien gefangenen Vögel zu den untersuchten Brutpopulationen erfolgte mit Hilfe des Programms GENECLASS (CORNUET et al. 1999). Dieses Programm vergleicht die Mikrosatelliten-Genotypen jedes einzelnen der in Belgien und Spanien gefangenen Individuen mit denen der untersuchten Brutpopulationen. Dieser Vergleich wurde mit verschiedenen Algorithmen durchgeführt: Bayesian-Methode (RANNALA & MOUNTAIN 1997), Frequenz-Methode (PAETKAU et al. 1995), ‘Geteilte-Allel-Distanz’ (DAS; WASER & STROHBECK 1998), ‘Nei’s Standard-’, ‘Nei’s Minimum-’ und ‘Nei’s DA-Distanz’ (NEI 1987), ‘Cavalli-Sforza und Edward’s Distanz’ (CAVALLI-SFORZA & EDWARDS 1967) sowie ‘(d_μ)²-Distanz’ (GOLDSTEIN et al. 1995). Das Programm gibt für jede zur Auswahl stehende Brutpopulation die Wahrscheinlichkeit an, mit der das zuzuordnende Individuum aus der entsprechenden Population stammt. Wenn ein Individuum für alle verwendeten Algorithmen dem gleichen Brutbestand jeweils mit der höchsten Wahrscheinlichkeit als Herkunftspopulation zugeordnet wurde, wurde diese Population als Herkunftspopulation angenommen. Falls je nach Berechnungsmethode unterschiedliche Bestände die höchste Herkunftswahrscheinlichkeit für ein Individuum erlangten, wurde die Herkunft des entsprechenden Individuums als ‘Innerhalb der untersuchten Populationen’ liegend interpretiert. Falls keiner der zur Auswahl stehenden Brutbestände für ein Individuum eine Herkunftswahrscheinlichkeit über 0,1 erlangte, wurde der tatsächliche Herkunftsbestand als vermutlich ‘Außerhalb der untersuchten Populationen’ liegend angenommen.

2.3 Statistik

Die verwendeten statistischen Testverfahren sind an den entsprechenden Stellen genannt. Dabei bezieht sich die angegebene Irrtumswahrscheinlichkeit p jeweils auf die 2-seitige Signifikanz. Ausnahmen von dieser Regel sind entsprechend vermerkt. Zum berechneten Mittelwert (arithmetisches Mittel) wird in der Regel die Standardabweichung angegeben.

3 Ergebnisse

3.1 Paarungssystem

Die in der vorliegenden Arbeit zur Analyse des Paarungssystems des Seggenrohrsängers verwandten Daten stammen aus der in der Brutsaison 1999 in den Gebieten Dikoe/BY und Zvanets/BY durchgeführten Freilandarbeit. Die Aufdeckung des Musters der genetischen Vaterschaftsbeziehungen auf den beiden Probeflächen bildete den Schwerpunkt der anschließenden Laborarbeit. Aus der Zusammenführung der aus dem Freiland und den Laboruntersuchungen gewonnenen Ergebnissen sollen neue Einblicke in das Verhalten der Seggenrohrsänger während ihrer Fortpflanzungsperiode möglich werden.

Ein wesentlicher Teil der Freilandarbeit bestand darin, Nester vom Seggenrohrsänger zu suchen, Blutproben von den Nestlingen zu nehmen, die Körpermassenentwicklung zu protokollieren und den Bruterfolg zu erfassen. Daneben wurde versucht, die zu den Nestern gehörenden Mütter zur Gewinnung von Blut und zur Erhebung von biometrischen Daten zu fangen. Schließlich wurde angestrebt, die auf den Untersuchungsflächen anwesenden Männchen zu fangen, um ebenfalls Blut zu nehmen und sie zu vermessen. Damit bilden die an den in Tabelle 3 aufgeführten Nestern und adulten Vögeln gewonnenen Daten die Grundlage für die Analyse des Paarungssystems.

Tabelle 3: Zahlen der in beiden Untersuchungsgebieten Dikoe und Zvanets untersuchten Nester, Weibchen und Männchen. In der Spalte ‚Weibchen‘ ist die Anzahl der zu den Nestern gehörenden Mütter sowie in Klammern die insgesamt auf der Untersuchungsfläche gefangene Anzahl weiblicher Vögel angegeben.

Untersuchungsgebiet	Nester	Weibchen	Männchen
Dikoe	18	14 (17)	32
Zvanets	11	6 (7)	23

Zwei weitere Nester sowie die dazugehörigen Weibchen und Männchen stammen aus den Gebieten Lublin/PL und Stettin/PL.

Die Auswertung der Mikrosatellitenanalyse der in den Blutproben enthaltenen DNA erlaubte die Zuordnung von Männchen als Väter individueller Nestlinge. Sowohl der daraus resultierende individuelle Fortpflanzungserfolg der Männchen als auch die ableitbare Anzahl der an den Nestern beteiligten Väter bildet eine wesentliche Grundlage dieser Untersuchung.

Im Folgenden werden zuerst die im Freiland gewonnenen brutbiologischen Daten angegeben. Neben der Angabe reproduktionsbiologischer Parameter werden zudem die räumlichen Distanzen der einzelnen Nester zueinander sowie die Körpermassenentwicklung der Nestlinge und möglicherweise darauf einflussnehmende Faktoren vorgestellt. Die Präsentation der Ergebnisse der genetischen Vaterschaftsanalysen sowie ihre Betrachtung vor dem Hintergrund der erhobenen Freilanddaten bildet den Schwerpunkt des nächsten Abschnitts. Schließlich werden die erhaltenen Resultate mit den Erwartungen verglichen, die sich aus bisherigen Modellen zur Erklärung multipler Paternität bei Tieren ableiten lassen.

3.1.1 Brutbiologie

In den beiden in Weißrussland gelegenen Untersuchungsgebieten Dikoe und Zvanets wurden jeweils 18 bzw. 11 Nester gefunden. Damit liegen Daten für insgesamt 29 Nester vor. Die Nester lagen in meist vorjähriger Seggenvegetation verborgen. Sie waren außerordentlich gut versteckt. Während in Dikoe mit großer Wahrscheinlichkeit fast alle zum Zeitpunkt der Untersuchung auf der Fläche vorhandenen Nester gefunden wurden, ist dies für Zvanets sicherlich nicht der Fall. In Dikoe wiesen alle Futter tragenden Altvögel ab Mitte Juni eine Farbmarkierung auf. Theoretisch könnten zu diesem Zeitpunkt lediglich noch brütende Weibchen übersehen worden sein. In Zvanets erlaubte insbesondere der hohe Wasserstand nur ein sehr langsames Vorankommen. Die höhere Vegetation grenzte zudem die Sichtweite deutlich ein, so dass warnende Weibchen relativ schwer lokalisiert werden konnten. Die dort erhobenen Daten können daher nur als Stichprobe zur Repräsentation der dortigen Verhältnisse betrachtet werden.

3.1.1.1 Entwicklungsphase der Eier bzw. Nestlinge zum Zeitpunkt des Nestfundes

Zum Zeitpunkt ihres Fundes befanden sich die Eier bzw. Nestlinge in den einzelnen Nestern in unterschiedlichen Entwicklungsphasen. Während in einigen Gelegen kurz vor dem Fund des Nestes das letzte Ei gelegt worden war, waren in anderen Nestern die Bruten bereits weit fortgeschritten. Aus dem Entwicklungsstadium der Nestlinge lässt sich ihr Alter und damit der Zeitpunkt des Schlupfes abschätzen. Bei Nestern, die zum Zeitpunkt des Nestfundes Eier enthielten, konnte der Schlupfzeitpunkt der Nestlinge direkt ermittelt werden. Die Bebrütung der Eier beginnt zwischen der Ablage des vorletzten und letzten Eies und nimmt einen Zeitraum von durchschnittlich 12 Tagen ein. Da die Eiablage täglich und meist ohne Unterbrechung erfolgt, lässt sich mit Hilfe dieser Daten das Ablagedatum des ersten Eies berechnen.

Tabelle 4 und Tabelle 5 listen die Gelegegröße bzw. Nestlingszahl sowie das Datum der Ablage des ersten Ei für die in Dikoe und Zvanets gefundenen Nester auf.

Table 4: Anzahl der Eier bzw. Nestlinge der 18 Nester in Dikoe bei Fund des Nestes sowie das berechnete Datum der Ablage des ersten Eies.

Nest-Nr.	Anzahl Eier bzw. Nestlinge	Funddatum	Ablage des 1. Eies
1	5 Eier	01.06.1999	28.05.1999
2	5 Eier	29.05.1999	26.05.1999
3	5 Eier	30.05.1999	27.05.1999
4	4 Nestlinge	01.06.1999	16.05.1999
5	5 Eier	02.06.1999	19.05.1999
6	5 Eier	04.06.1999	26.05.1999
7	5 Nestlinge	04.06.1999	20.05.1999
8	5 Eier	04.06.1999	18.05.1999
9	4 Nestlinge	08.06.1999	22.05.1999
10	5 Eier	08.06.1999	29.05.1999
11	5 Nestlinge	08.06.1999	18.05.1999
12	4 Nestlinge	11.06.1999	21.05.1999
13	4 Nestlinge	12.06.1999	24.05.1999
14	6 Eier	12.06.1999	29.05.1999
15	4 Nestlinge	13.06.1999	24.05.1999
16	3 Nestlinge	13.06.1999	28.05.1999
17	1 Nestling	14.06.1999	19.05.1999
18	4 Nestlinge	14.06.1999	29.05.1999

Aufgrund seines räumlichen Bezuges zu einem außerhalb der Untersuchungsfläche gelegenen ebenfalls dicht vom Seggenrohrsänger besiedelten Bereiches (Karte 2, S. 53), wird das Nest 1 im Folgenden aus einigen Betrachtungen ausgeschlossen werden. Der in Nest 17 befindliche Nestling verließ zum Zeitpunkt des Nestfundes das Nest. Es ist sehr wahrscheinlich, dass bei Annäherung an das Nest bereits einige Nestlinge das Nest verlassen hatten. Daher lässt sich die tatsächliche Anzahl der Nestlinge in diesem Nest nicht bestimmen. Da die Nestlinge in allen anderen Nestern bei deren Fund deutlich jünger waren, darf ausgeschlossen werden, dass auch hier Nestlinge unbemerkt das Nest verlassen haben könnten.

Tabelle 5: Anzahl der Eier bzw. Nestlinge der 11 Nester in Zvanets bei Fund des Nestes sowie das berechnete Datum der Ablage des ersten Eies.

Nest-Nr.	Anzahl Eier bzw. Nestlinge	Funddatum	Ablage des 1. Eies
1	5 Eier	28.05.1999	21.05.1999
2	5 Eier	29.05.1999	21.05.1999
3	5 Eier	31.05.1999	19.05.1999
4	5 Eier	30.05.1999	28.05.1999
5	5 Eier	30.05.1999	18.05.1999
6	5 Eier	04.06.1999	31.05.1999
7	6 Eier	05.06.1999	21.05.1999
8	4 Eier	06.06.1999	03.06.1999
9	5 Nestlinge	07.06.1999	17.05.1999
10	5 Nestlinge	07.06.1999	18.05.1999
11	5 Nestlinge	23.06.1999	30.05.1999

3.1.1.2 Schlüpf- und Ausfliegerfolg

Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass bei einigen Nestern bereits vor der Auffindung einzelne Eier oder Jungvögel verschwunden sind. Somit lassen sich für die Bestimmung von Schlüpf- und Ausfliegerfolg nur solche Nester heranziehen, die in einem frühen Stadium gefunden worden sind.

Eine Auflistung brutbiologischer Parameter für die Untersuchungsgebiete Dikoe und Zvanets ist in Tabelle 6 gegeben.

Tabelle 6: Brutbiologische Parameter der Nester in den Untersuchungsgebieten Dikoe und Zvanets 1999.

Brutbiologische Parameter	Dikoe	Zvanets
Anzahl Nester	18	11
Ablage des 1. Eies (Median, Spannweite)	24.05. (16.05.-29.05.)	21.05. (17.05.-03.06.)
Nester mit Eiern	8	8
Nester mit Jungen	10	3
Eier / Junge ¹	41 / 38 ($\Sigma = 79$)	40 / 15 ($\Sigma = 55$)
Gelegegröße ² (Median, Spannweite)	5 (5-6)	5 (4-6)
Schlüpferfolg ²	36 (87,8%)	24 (60%)
Anzahl nicht geschlüpfter Eier ²	3	0
Ei-Verluste	2	16
Nestlingsverluste ²	21	5
Verlustphase (Eier / Nestlinge) ²	8,7% / 91,3%	76,2% / 23,8%
„Nestlingserfolg“ ^{1,3}	50 (67,6%)	34 (87,2%)
Ausfliegeerfolg ²	15 (36,6%)	19 (47,5%)

Die Analyse der brutbiologischen Parameter und der Vergleich zwischen den Gebieten Dikoe und Zvanets haben folgendes ergeben: Median für die Ablage des ersten Eies ist in Dikoe der 24.05. und in Zvanets der 21.05..

Totalverluste erlitten in Dikoe vier (22,2%) und in Zvanets drei (27,3%) Bruten. In beiden Gebieten befanden sich jeweils acht Nester zum Zeitpunkt des Fundes im Ei-Stadium. In Dikoe konnten zusätzlich zehn Nester mit bereits geschlüpften Nestlingen gefunden werden, während in Zvanets nur drei weitere Nester im Nestlings-Stadium hinzukamen. Das Verhältnis von Eiern zu Nestlingen zum Zeitpunkt des Nestfundes lag damit in Dikoe bei 41 zu 38 und in Zvanets bei 40 zu 15 ¹.

Unter Berücksichtigung nur derjenigen Nester im Eistadium schwankte die Gelegegröße in Dikoe zwischen fünf und sechs und in Zvanets zwischen vier und sechs Eiern. Der Median der Gelegegröße lag in beiden Gebieten bei fünf Eiern. Damit unterscheiden sich die beiden Untersuchungsgebiete nicht in Bezug auf die Größe der Gelege (Mann-Whitney U-Test, $p = 0,589$). Während der Schlüpferfolg in Dikoe bei 87,8% ($n = 41$) lag, schlüpften in Zvanets nur 60% der Eier ($n = 40$). Aus drei Eiern schlüpften in Dikoe keine Nestlinge. Ob diese Eier unbefruchtet waren oder der Embryo während seiner Entwicklung starb, konnte nicht geklärt werden. Zwei Eier verschwanden dort auf ungeklärte Weise. In Zvanets fielen 16 Eier Prädatoren zum Opfer (s. u.). Die beiden Untersuchungsgebiete unterscheiden sich damit signifikant im Schlüpferfolg (Chi-Quadrat nach Pearson = 8,151, $df = 1$, $p = 0,004$). Die Nestlingsverluste beliefen sich in Dikoe auf 21, in Zvanets auf fünf Nestlinge. Folglich lag der Ausfliegeerfolg in Dikoe bei 36,6% ($n = 41$) und in Zvanets bei 47,5% ($n = 40$). Der Unterschied im Ausfliegeerfolg zwischen den beiden Gebieten ist damit nicht signifikant

¹ Das Nest 17 (Dikoe) ist von dieser Betrachtung ausgeschlossen worden, da keine Angabe über die Gesamtzahl der Nestlinge vorliegt.

² Die Ergebnisse beschränken sich auf solche Nester, die im Ei-Stadium gefunden wurden.

³ Anzahl ausgeflogener Jungvögel bezogen auf die Gesamtzahl geschlüpfter Nestlinge.

(Chi-Quadrat nach Pearson = 0,99, df = 1, p = 0,32). Folglich unterscheiden sich die Untersuchungsgebiete hochsignifikant voneinander in der Phase (Ei- bzw. Nestlingsphase), in welcher die Verluste auftreten (Chi-Quadrat nach Pearson = 20,687, df = 1, p < 0,001).

Erweitert man die Betrachtung um die Nester, die im Nestlings-Stadium gefunden wurden, ergibt sich bezogen auf die Anzahl geschlüpfter Nestlinge ein signifikanter Unterschied im ‚Nestlingserfolg‘ zwischen den Gebieten (Chi-Quadrat = 5,179, df = 1, p = 0,023). Er liegt in Zvanets mit 87,2% (34 von 39) über dem in Dikoe mit 67,6% (50 von 74).

3.1.1.3 Verlustursachen

Die Zuordnung der Verlustursachen von Eiern und Nestlingen erfolgte in der Regel indirekt anhand der Spuren möglicher Prädatoren. In einem Fall konnte eine Rohrweihe (*Circus aeruginosus*) bei der Plünderung eines Nestes beobachtet werden. In Tabelle 7 sind die Ursachen für die Verluste von Eiern und Nestlingen in den beiden Untersuchungsgebieten aufgelistet.

Tabelle 7: Ursachen für den Verlust von Eiern und Nestlingen in Dikoe und Zvanets. Die Anzahl der betroffenen Nester ist in Klammern angegeben.

Ursache	Dikoe	Zvanets
Malformation eines Nestlings	1 Nestling (1 Nest)	
Weibchen verschollen	5 Nestlinge (1 Nest)	
Weibchen auf Nest geschlagen		5 Eier (1 Nest)
Spitzmäuse (<i>Soricidae</i>)	2 Nestlinge (1 Nest)	
Scherm Maus (<i>Arvicola terrestris</i>)		5 Eier (1 Nest)
Rohrweihe (<i>Circus aeruginosus</i>)	5 Nestlinge (1 Nest)	
Unbekannt	2 Eier (1 Nest)	6 Eier (2 Nester)
	11 Nestlinge (3 Nester)	5 Nestlinge (1 Nest)

Bei einer großen Zahl von Eiern und Nestlingen muss die Verlustursache offen bleiben.

Einige Nester erlitten Totalverluste. In anderen Nestern entstanden Teilverluste, die manchmal später noch in einen Totalverlust mündeten. Acht Nester waren in Dikoe von Teil- und Totalverlusten betroffen. In zwei dieser Brutten kam schließlich ein Teil der Jungen doch noch zum Ausfliegen. In Zvanets waren drei Nester von Total- und zwei von Teilverlusten betroffen. Teilverlusten fielen fünf Nestlinge und ein Ei zum Opfer. Die Ursachen für diese Teilverluste blieben überwiegend unbekannt.

3.1.1.4 Nestdistanzen

Da auf der Untersuchungsfläche in Zvanets mit großer Wahrscheinlichkeit nur ein Teil der Nester gefunden wurde (s. o.), beschränkt sich die Betrachtung der Nestdistanzen auf Dikoe. Hier waren die Nester nicht homogen verteilt. Während sie sich im nordöstlichen Bereich der Probestfläche verdichteten, gab es im südwestlichen nur isoliert stehende Nester (Karte 2).

Daraus ergaben sich deutlich voneinander verschiedene Nestdistanzen. Die hieraus errechneten Werte für den Isolations-Index I sind der Tabelle 8 zu entnehmen.

Tabelle 8: Isolation der Neststandorte auf der Untersuchungsfläche in Dikoe. Angegeben ist der Isolations-index I (nach Power, 1972).

Nest-Nr.	Isolations-Index [I]
2	0,948
3	0,944
4	0,94
5	0,936
6	0,936
7	0,941
8	0,959
9	0,961
10	0,957
11	0,96
12	0,951
13	0,94
14	0,941
15	0,957
16	0,956
17	0,955
18	0,971

Aufgrund der besonderen Lage von Nest 1 (s. o.), wird es aus dieser Betrachtung ausgeschlossen.

Je niedriger der Isolations-Index, umso näher liegen die Nester beisammen. Die vergleichsweise hohen Index-Werte der Nester 9, 11 und 18 veranschaulichen deren isolierte räumliche Lage (Karte 2).

Zwischen der Isolation des Neststandortes und der Anzahl ausgeflogener Junge konnte kein Zusammenhang gefunden werden (Spearman Rang Korrelation: $\rho = -0,124$; $p = 0,7$).

3.1.1.5 Körpermassenentwicklung der Nestlinge in Dikoe

Neben dem Ausfliegerfolg bietet die Körpermassenentwicklung der Nestlinge ein Maß für die Abschätzung der Qualität von Neststandort und Weibchen. Dabei sollte sich der Standort der Nester auf die Erreichbarkeit der Nahrung für das Weibchen auswirken. Zudem könnte die Konstitution der Weibchen ihre Fütterungsleistung ebenfalls beeinflussen. Im Untersuchungsgebiet Dikoe ließ sich anhand der erhobenen Messdaten die Wachstumsratenkonstante K für 46 Nestlinge aus 11 Nestern bestimmen. Die mittleren Wachstumsraten für die Nestlinge der einzelnen Bruten sind in Tabelle 9 aufgeführt.

Tabelle 9: Wachstumsratenkonstante K der Nestlinge ($n = 46$) in 11 Nestern.

Nest-Nr.	n	MW \pm SD	Minimum	Maximum
2	3	0,523 \pm 0,112	0,394	0,602
3	5	0,534 \pm 0,042	0,472	0,576
4	4	0,736 \pm 0,111	0,633	0,894
5	5	0,347 \pm 0,037	0,288	0,383
6	3	0,446 \pm 0,051	0,398	0,5
7	5	0,433 \pm 0,05	0,364	0,503
9	4	0,587 \pm 0,04	0,528	0,614
11	5	0,647 \pm 0,166	0,524	0,926
12	4	0,601 \pm 0,094	0,473	0,688
13	4	0,421 \pm 0,01	0,518	0,92
18	4	0,763 \pm 0,177	0,518	0,92

Der Mittelwert für die Wachstumsratenkonstante lag bei $0,547 \pm 0,16$. In einzelnen Nestern zeigen die Nestlinge recht große Unterschiede in ihrer Körpermassenentwicklung. Besonders auffällig ist jedoch die bemerkenswerte Differenz der Mittelwerte zwischen den Nestern. Diese Unterschiede in der Wachstumsratenkonstante K zwischen den Nestern sind signifikant (ANOVA; $F = 8,12$; $p < 0,001$).

Abbildung 4 veranschaulicht die Unterschiede der mittleren Wachstumsraten der Nestlinge in den einzelnen Nestern.

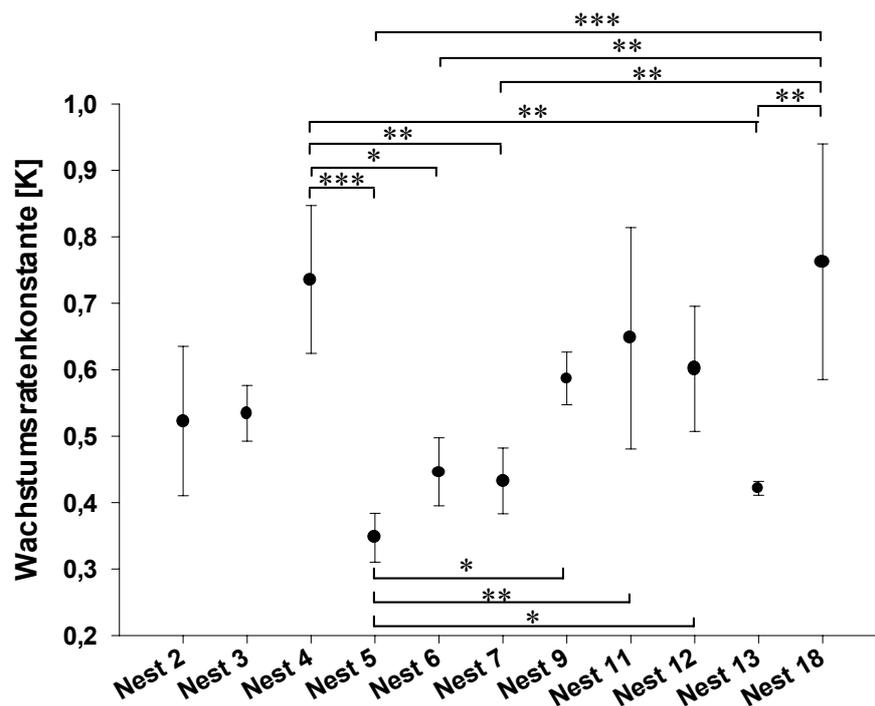


Abbildung 4: Vergleich der Nestlingswachstumsraten zwischen den einzelnen Nestern. Angegeben ist jeweils der Mittelwert und die dazugehörige Standardabweichung sowie die Signifikanz der Unterschiede zwischen einzelnen Nestern (Bonferroni Post-Hoc-Test: ***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$).

Besonders hervorzuheben sind die hohen Werte der Wachstumskonstanten K für die Nester 4 und 18 sowie die niedrigen Werte für die Nestlinge der Nester 5 und 13.

Im Folgenden soll geprüft werden, welche Ursachen für die teilweise signifikanten Unterschiede in der Körpermassenentwicklung der Nestlinge zwischen den Nestern verantwortlich sein können.

3.1.1.5.1 Anzahl der Nestlinge

Theoretisch wäre denkbar, dass die Anzahl der Nestlinge einen Einfluss auf die Entwicklung der Körpermasse haben könnte. Da die Weibchen die von ihnen herbeigebrachte Futtermenge auf mehrere Jungvögel verteilen müssen, könnte die Wachstumsrate bei Nestern mit hoher Nestlingszahl geringer ausfallen als bei Nestern mit kleiner Zahl. Es besteht jedoch keine Korrelation zwischen der Anzahl der Nestlinge und der mittleren Wachstumsratenkonstanten K der Nestlinge pro Nest (Spearman Rang Korrelation: $\rho = -0,236$; $p = 0,115$). Die Anzahl der Nestlinge eines Nestes hat demnach keinen Einfluss auf die Geschwindigkeit des Nestlingswachstums. In Nestern mit vielen Nestlingen wachsen diese folglich nicht langsamer als in solchen mit wenigen.

3.1.1.5.2 Morphologie der Weibchen

Beim Seggenrohrsänger erhält das Weibchen bei der Fütterung der Nestlinge keine Unterstützung durch einen Partner. Unterschiede in der Konstitution der Weibchen könnten möglicherweise ihre Effizienz bei der Nahrungsbeschaffung beeinflussen und sich damit auf die Wachstumsrate der Nestlinge auswirken. Eine Beziehung zwischen der Körpermasse der Weibchen als Maß für deren Kondition und der Wachstumsrate ihrer Nestlinge könnte hingegen als Folge der gleichen umweltbedingten Ursache auftreten. Die Ergebnisse der Untersuchung des Zusammenhanges zwischen der Morphologie der Weibchen und der Wachstumsrate der Nestlinge sind in Tabelle 10 aufgeführt.

Tabelle 10: Korrelation zwischen der Morphologie der Weibchen und der mittleren Wachstumsrate K ihrer Nestlinge (r = Korrelationskoeffizient nach Pearson; p = Irrtumswahrscheinlichkeit).

Maß	n	r	p
Tarsuslänge	11	-0,151	0,658 ns
Flügelänge	11	-0,089	0,794 ns
Teilfederlänge	10	-0,229	0,524 ns
Schnabellänge	11	0,045	0,894 ns
Nalospis	11	0,47	0,145 ns
Schnabelhöhe	11	-0,214	0,527 ns
Schnabelbreite	11	0,059	0,863 ns
Innenfußspanne	11	0,055	0,872 ns
Mittlere Fußspanne	11	-0,184	0,587 ns
Außenfußspanne	11	-0,007	0,983 ns
Körpermasse	11	0,597	0,053 ns

Keine der gemessenen Variablen zeigte eine Beziehung zur Wachstumsrate der Nestlinge. Lediglich für den Abstand zwischen Nasenloch und Schnabelspitze („Nalospis“) deutet sich die Tendenz an, dass Weibchen mit größerem Wert Nestlinge mit höherer Wachstumsrate haben. Insbesondere neigen die Nestlinge von schwereren Weibchen dazu, schneller zuzunehmen.

3.1.1.5.3 Geschlecht der Nestlinge

Weiterhin wäre denkbar, dass das Geschlecht der Nestlinge einen Einfluss auf die Geschwindigkeit ihrer Körpermassenentwicklung hat. Wenn sich der Anteil von männlichen gegenüber weiblichen Nestlingen in den Nestern unterscheidet, könnten sich daher im Mittel unterschiedliche Wachstumsraten ergeben. Da mit Hilfe genetischer Methoden eine Geschlechtsbestimmung sämtlicher Nestlinge durchgeführt wurde, ließ sich ein möglicher Zusammenhang zwischen dem Geschlechterverhältnis innerhalb der Brut und deren mittleren Körpermassenentwicklung überprüfen. Es bestand jedoch keine Korrelation zwischen dem Verhältnis von männlichen zu weiblichen Nestlingen und der mittleren Wachstumsratenkonstanten K (Spearman Rang Korrelation: $\rho = -0,134$; $p = 0,695$). Zudem ergab der Vergleich der Wachstumsrate K von männlichen Nestlingen ($n = 17$) mit weiblichen Nestlingen ($n = 29$) keinen signifikanten Unterschied (T-Test; $T = -0,264$; $p = 0,793$).

3.1.1.5.4 Isolations-Index I der Neststandorte

Einerseits zeichnen sich Bereiche mit einer hohen Nestdichte wahrscheinlich durch ein beträchtliches Nahrungsangebot aus (DYRCZ & ZDUNEK 1993a.), so dass Nestlinge hier höhere Wachstumsraten erreichen könnten. Andererseits fördert ein geringer Abstand zwischen den Nestern eventuell die Konkurrenz zwischen den Weibchen, was sich wiederum negativ auf die Entwicklung der Nestlinge auswirken könnte. Der Zusammenhang zwischen der Isolation der Neststandorte und der Wachstumsrate ist in Abbildung 5 dargestellt.

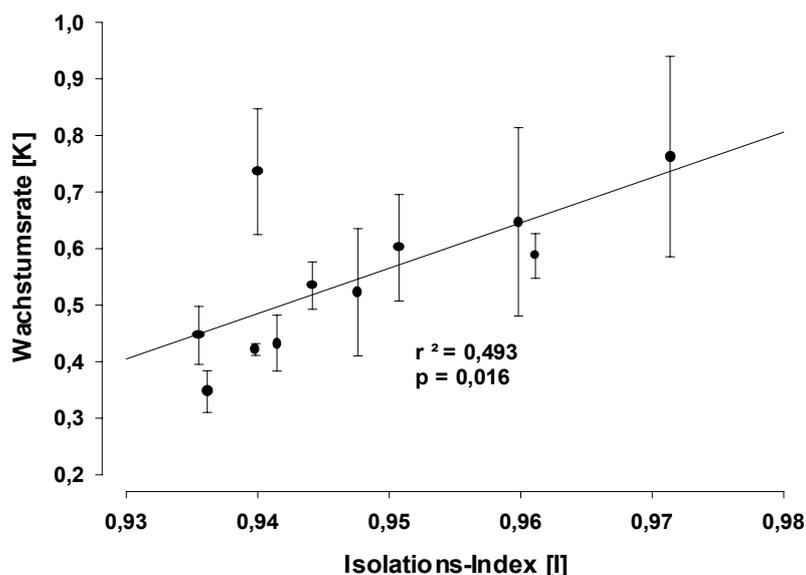


Abbildung 5: Zusammenhang zwischen der Isolation des Neststandortes und der mittleren Wachstumsrate der Nestlinge (r^2 = Bestimmtheitsmaß; p = Irrtumswahrscheinlichkeit).

Nach dieser Korrelation besitzt die Isolation des Neststandortes einen signifikanten Einfluss auf die Wachstumsrate der Nestlinge. In den Bereichen mit hoher Nestdichte nehmen die Nestlinge langsamer an Körpermasse zu als an Orten auf der Untersuchungsfläche mit größeren Abständen zwischen den Nestern. Damit erklärt die Isolation der Neststandorte ca. 50% der Gesamtstreuung der mittleren Wachstumsraten der Nestlinge in den einzelnen Nestern.

3.1.1.5.5 Ausfliegererfolg

Schließlich wurde geprüft, ob für die Bruten ein Zusammenhang zwischen dem Ausfliegererfolg der Nestlinge und ihrer Körpermassenentwicklung besteht. Das Resultat dieser Analyse zeigt, dass die mittlere Wachstumsrate nicht mit der Anzahl flügge gewordener Nestlinge (Spearman Rang Korrelation: $\rho = -0,238$; $p = 457$) korreliert. Zudem unterschied sich die mittlere Wachstumsrate der verschwundenen Nestlinge, von denen zuvor Daten zur Körpermasse gesammelt werden konnten ($n = 7$), nicht von derjenigen erfolgreich ausgeflogener ($n = 39$), (T-Test; $T = 1,217$; $p = 0,23$).

3.1.2 Muster des Reproduktionserfolges der Geschlechter

In der Evolution setzen sich diejenigen Individuen durch, denen es gelingt, ihren Fortpflanzungserfolg gegenüber intrasexuellen Konkurrenten zu maximieren. Damit stellt die Anzahl eigener Nachkommen ein geeignetes Maß für den Erfolg der Reproduktionsstrategie eines Individuums dar. Aufgrund der besonderen Struktur des Bruthabitats des Seggenrohrsängers und der extrem versteckten Lebensweise insbesondere der weiblichen Vögel entzieht sich das Verhalten der Geschlechter zueinander der direkten Beobachtung. Um einen Einblick in das Paarungssystem der Art zu erhalten, sind daher indirekte Methoden zur Aufdeckung der geschlechtsspezifischen Strategien zu nutzen.

3.1.2.1 Vaterschaftserfolg der Männchen in Dikoe und Zvanets

Zur Aufklärung der Beziehungen zwischen männlichen und weiblichen Seggenrohrsängern ist die Bestimmung des Vaterschaftserfolges der einzelnen Männchen an den verschiedenen Nestern von besonderer Bedeutung. Der Vergleich des Vaterschaftserfolges zwischen den Männchen sollte das Vorhandensein und den Effekt möglicher qualitativer Unterschiede erkennen lassen. Die Identifikation der an den einzelnen Nestern beteiligten Männchen erlaubt zudem eine Aussage darüber, zwischen welchen Individuen es zu einer Paarung gekommen sein muss. In Verbindung mit dem Muster der räumlichen Lage der Nester und dem Zeitpunkt der fertilen Phase der entsprechenden Weibchen lassen sich schließlich weiterreichende Erkenntnisse über die Beziehung der Geschlechter ableiten.

Auf den Probeflächen Dikoe und Zvanets wurde daher versucht, Blutproben von sämtlichen anwesenden Männchen, den zu den gefundenen Nestern zugehörigen Weibchen sowie den in den Nestern befindlichen Nestlingen zu erhalten. Die DNA-Analyse der Blutproben an sechs polymorphen Mikrosatelliten-Loci ermöglicht die Zuordnung der Nestlinge zu den anwesenden Männchen und erlaubt den Rückschluss darauf, zwischen welchen Individuen eine Kopulation stattgefunden hat. Nicht jede Kopulation führt zwangsläufig zur Befruchtung einer Eizelle. Es ist also möglich, dass ein Weibchen mit mehr Männchen kopuliert hat, als mit denen, die letztlich die Vaterschaft über die im Nest befindlichen Nestlinge erringen konnten. Die Zahl der pro Nest ermittelten Väter stellt damit eine Mindestzahl der Männchen dar, die mit dem entsprechenden Weibchen kopuliert hatten.

3.1.2.1.1 Dikoe

In Dikoe konnte von sämtlichen 32 der während des Untersuchungszeitraumes auf der Probefläche gefangenen Männchen eine Blutprobe gesammelt werden. Es ist davon auszugehen, dass damit fast alle anwesenden Männchen gefangen wurden. Von den 18 auf der Probefläche gefundenen Nestern standen nicht alle für eine Untersuchung der beteiligten Väter zur Verfügung. Aus drei Nestern gingen die Nestlinge verloren, bevor eine Blutprobe gewonnen werden konnte. Von zwei weiteren Nestern konnte die Mutter der Nestlinge nicht gefangen werden, so dass eine Vaterschaftsbestimmung nicht möglich war. Damit reduziert sich der für eine Analyse der Vaterschaft zur Verfügung stehende Datenumfang auf 13 Nester mit insgesamt 54 Nestlingen, so dass mit der Darstellung des Vaterschaftserfolges der Männchen zwangsläufig eine Unterschätzung des Gesamterfolges einzelner Männchen einhergeht. Dadurch sollte jedoch das Gesamtmuster nicht beeinflusst worden sein.

Die Mikrosatelliten-Analyse ermöglichte die Zuordnung der Väter für alle 54 Nestlinge. Insgesamt 47 dieser Nestlinge kamen zum Ausfliegen. Den Vaterschaftserfolg individueller Männchen in Dikoe zeigt Tabelle 11.

Tabelle 11: Vaterschaftserfolg individueller Männchen in Dikoe. Angegeben ist jeweils die Nummer des Männchens (Männchen-Nr.), die Anzahl der Nester, in denen es Nestlinge gezeugt hat (Nester), die Anzahl der Nestlinge, die von ihm abstammen (Nestl.) und die Anzahl der letztlich ausgeflogenen Nestlinge (ausgeflogene Nestl.).

Männchen-Nr.	Nester (Anzahl)	Nestl. (Anzahl)	ausgeflogene Nestl. (Anzahl)
1	3	4	4
2	1	4	4
3	1	1	1
4	2	3	3
5	2	2	1
6	3	6	6
7	0	0	0
8	1	1	1
9	1	1	1
10	0	0	0
11	1	1	1
12	1	1	1
13	1	1	1
14	0	0	0
15	3	3	3
16	0	0	0
17	1	2	2
18	1	1	1
19	2	2	2
20	2	6	2
21	0	0	0
22	1	3	3
23	2	3	3
24	0	0	0
25	0	0	0
26	2	3	2
27	1	1	1
28	0	0	0
29	1	1	1
30	1	1	1
31	2	2	1
32	1	1	1

Während einigen Männchen keines der Nestlinge zugeordnet werden konnte (z. B. Männchen 7), gelang anderen die Zeugung von Nestlingen in bis zu drei unterschiedlichen Nestern (z. B. Männchen 1). Die anwesenden Männchen waren durchschnittlich an 1,2 Nestern beteiligt und hatten im Mittel 1,7 eigene Nachkommen.

Tabelle 12 gibt an, in welchen Nestern die einzelnen Männchen eigene Nestlinge besaßen.

Tabelle 12 Vaterschaftserfolg der Männchen in den einzelnen Nestern in Dikoe. Für jedes Männchen (Männchen-Nr.) ist die Anzahl der Nestlinge (eigene Nestlinge), die es in einem bestimmten Nest (Nest-Nr.) besaß, angegeben. Die letzte Spalte enthält zusätzlich die Information, wie viele Nestlinge sich insgesamt in dem entsprechenden Nest befunden haben (Nestlinge insgesamt). Bruten mit nur einem Vater sind **fett gedruckt**.

Männchen-Nr.	eigene Nestlinge (Anzahl)	Nest-Nr	Nestlinge insgesamt (Anzahl)
1	1	4	4
	2	7	5
	1	15	4
2	4	9	4
3	1	13	4
4	1	4	4
	2	11	5
5	1	3	5
	1	7	5
6	3	11	5
	2	12	4
	1	13	4
7	0		
8	1	2	3
9	1	1	4
10	0		
11	1	2	3
12	1	13	4
13	1	5	5
14	0		
15	1	6	3
	1	7	5
	1	12	4
16	0		
17	2	5	5
18	1	5	5
19	1	4	4
	1	5	5
20	2	3	5
	4	18	4
21	0		
22	3	1	4
23	2	6	3
	1	7	5
24	0		
25	0		
26	1	3	5
	2	15	4
27	1	4	4
28	0		
29	1	13	4
30	1	12	4
31	1	2	3
	1	3	5
32	1	15	4

In zwei Nestern (9 und 18) war nur ein Männchen der Vater aller Nestlinge.

Abbildung 6 veranschaulicht das Muster des Fortpflanzungserfolges individueller Männchen.

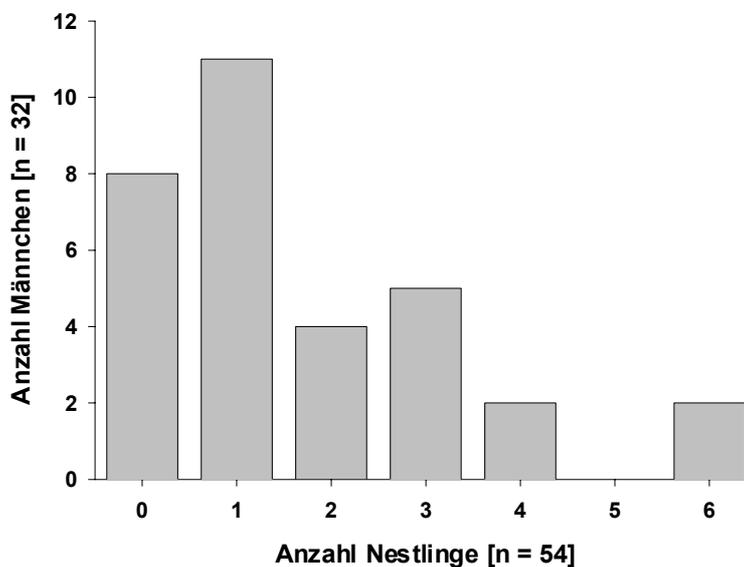


Abbildung 6: Häufigkeitsverteilung des Vaterschaftserfolges individueller Männchen in Dikoe.

Etwa ein Drittel der Männchen hatte nur einen Nachkommen. Demgegenüber erzielten lediglich zwei Männchen vier und nur zwei weitere Männchen sechs Nachkommen. Damit zeigt die Häufigkeitsverteilung des Vaterschaftserfolges ein auffälliges linksschiefes Muster. Vielen Männchen gelang lediglich die Zeugung von nur wenigen Nachkommen, während nur eine kleine Zahl mehr als drei Nachkommen hatte. Offensichtlich zeichnet sich der Vaterschaftserfolg der Männchen durch eine geringe Varianz aus.

Betrachtet man den Vaterschaftserfolg von der Seite der Nestlinge her, dann stammt etwa ein Drittel (35,2%) von Männchen ab, die nur ein oder zwei Nestlinge in den untersuchten Nestern zeugen konnten. Weniger als ein Viertel der Nestlinge (22,2%) stammt von einem Vater mit mehr als vier Nachkommen ab.

3.1.2.1.2 Zvanets

Auf der Probefläche Zvanets wurden 23 Männchen gefangen. Bereits während der Feldarbeit wurde deutlich, dass nicht alle auf der Fläche anwesenden Männchen gefangen werden konnten. Es wurden insgesamt 11 Nester gefunden. Da dort einige Nester bereits vor dem Schlupf der Nestlinge verloren gingen und wie auch in Dikoe nicht von allen Nestern die dazugehörigen Weibchen gefangen werden konnten, schrumpft der für eine Analyse des Vaterschaftserfolges zur Verfügung stehende Datenumfang auf fünf Nester mit insgesamt 24 Nestlingen zusammen. Für 23 Nestlinge ließ sich der individuelle Vater bestimmen. Lediglich für einen Nestling aus Nest 10 konnte der Vater offensichtlich nicht gefangen werden. Der Vaterschaftserfolg der Männchen ist in Tabelle 13 aufgeführt.

Tabelle 13: *Vaterschaftserfolg individueller Männchen in Zvanets. Angegeben ist jeweils die Nummer des Männchens (Männchen-Nr.), die Anzahl der Nester, in denen es Junge gezeugt hat (Nester), die Anzahl der Nestlinge, die von ihm abstammen (Nestl.) und die Anzahl der letztlich ausgeflogenen Nestlinge (ausgeflogene Nestl.).*

Männchen-Nr.	Nester (Anzahl)	Nestl. (Anzahl)	ausgeflogene Nestl. (Anzahl)
1	3	3	3
2	0	0	0
3	2	6	6
4	0	0	0
5	0	0	0
6	0	0	0
7	0	0	0
8	0	0	0
9	1	1	1
10	0	0	0
11	1	2	2
12	0	0	0
13	1	1	1
14	0	0	0
15	0	0	0
16	1	1	1
17	1	3	3
18	0	0	0
19	0	0	0
20	2	3	3
21	1	1	1
22	0	0	0
23	1	2	2

Wie in Dikoe gelang es auch in Zvanets einigen Männchen, Nestlinge in mehreren Nestern zu zeugen. Ein Männchen war nachweislich Vater von je einem Nestling in drei Nestern. Unter den Nestlingen, deren Vaterschaft bestimmt werden konnte, gab es in Zvanets keine Verluste. Deshalb stimmt hier die Anzahl der eigenen Nestlinge mit der ausgeflogener Nachkommen individueller Männchen überein.

Tabelle 14 gibt an, in welchen Nestern die einzelnen Männchen eigene Nestlinge besaßen.

Tabelle 14: *Vaterschaftserfolg der Männchen in den einzelnen Nestern in Zvanets. Für jedes Männchen (Männchen-Nr.) ist die Anzahl der Nestlinge (eigene Nestlinge), die es in einem bestimmten Nest (Nest-Nr.) besaß, angegeben. Die letzte Spalte enthält zusätzlich die Information, wie viele Nestlinge sich insgesamt in dem entsprechenden Nest befunden haben (Nestlinge insgesamt).*

Männchen-Nr.	eigene Nestlinge (Anzahl)	Nest-Nr.	Nestlinge insgesamt (Anzahl)
1	1	4	5
	1	9	5
	1	10	5
2	0		
3	3	4	5
	3	9	5
4	0		
5	0		
6	0		
7	0		
8	0		
9	1	10	5
10	0		
11	2	10	5
12	0		
13	1	9	5
14	0		
15	0		
16	1	4	5
17	3	6	5
18	0		
19	0		
20	1	2	4
	2	6	5
21	1	2	4
22	0		
23	2	2	4

Da in Zvanets vermutlich mehrere Nester nicht gefunden und mehrere Männchen nicht gefangen werden konnten, wird hier von einer detaillierten Analyse der Häufigkeitsverteilung des Vaterschaftserfolges individueller Männchen abgesehen.

3.1.2.2 Vaterschaftsdiversität

Im vorangehenden Kapitel wurden die Ergebnisse der Vaterschaftszuweisungen in Bezug auf individuelle Männchen dargestellt. Im Folgenden wird untersucht wie viele Väter an einzelnen Brutten beteiligt waren (Abbildung 7).

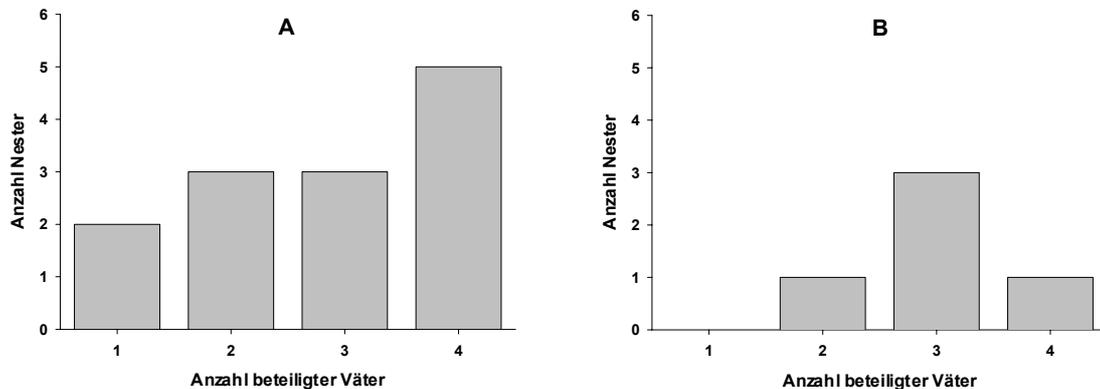


Abbildung 7: Häufigkeitsverteilung der Anzahl von Vätern, die an den untersuchten Nestern in Dikoe (A) und Zvanets (B) beteiligt waren.

Aus Abbildung 7 geht hervor, dass nur in Dikoe ein Männchen Vaterschaft für eine gesamte Brut erreichen konnte ($n = 2$). In beiden Untersuchungsgebieten waren maximal vier verschiedene Männchen an einer Brut beteiligt (Zvanets $n = 1$ und Dikoe $n = 5$). Die geringe Stichprobengröße in Zvanets mit nur fünf Nestern lässt keine eindeutige Aussage zu.

Da die unterschiedliche Brutgröße einen Einfluss auf die Zahl von potentiellen Vätern hat, kann das Ausmaß multipler Paternität nicht allein durch die Anzahl festgestellter Väter einer Brut beschrieben werden. Deshalb wurde für den Vergleich der Vaterschaftsverhältnisse zwischen verschiedenen Nestern für jedes Nest die Diversität der Paternität berechnet (Tabelle 15). Bei diesem Maß wird die Anzahl der beteiligten Männchen in Relation zur Brutgröße gesetzt.

Table 15: Anzahl der Nestlinge und der beteiligten Väter sowie die daraus errechnete Vaterschaftsdiversität H in den Nestern in Dikoe und Zvanets.

Ort	Nest-Nr.	Anzahl Nestlinge	Anzahl Väter	Vaterschaftsdiversität H
Dikoe	1	4	2	0,562
	2	3	3	1,099
	3	5	4	1,332
	4	4	4	1,386
	5	5	4	1,322
	6	3	2	0,637
	7	5	4	1,322
	9	4	1	0
	11	5	2	0,637
	12	4	3	1,04
	13	4	4	1,386
	15	4	3	1,04
	18	4	1	0
Zvanets	2	4	3	1,04
	4	5	3	0,95
	6	5	2	0,673
	9	5	3	0,95
	10	5	4	1,332

War ein Männchen Vater aller Nestlinge eines Nestes, ergibt sich ein Vaterschaftsdiversitätswert von 0 (Nest 9 und 18 in Dikoe). Der höchste Vaterschaftsdiversitätswert wird in dieser Berechnung von Brutten mit vier Nestlingen erreicht, die alle von unterschiedlichen Vätern abstammen (Nest 4 und 13 in Dikoe). Alle anderen Werte liegen zwischen diesen Extremen. Die mittlere Vaterschaftsdiversität liegt in Dikoe bei $0,91 \pm 0,5$ und in Zvanets bei $0,99 \pm 0,24$.

3.1.2.3 Räumliche Aspekte des Vaterschaftserfolges der Männchen

Aufgrund der versteckten Lebensweise des Seggenrohrsängers konnten bisher keine Kopulationen im Freiland beobachtet werden. Es ist nicht bekannt, ob die Weibchen die Männchen aktiv hierzu aufsuchen, oder ob Männchen den Lebensraum nach fertilen Weibchen absuchen. Falls die Weibchen ihre Kopulationspartner aktiv wählen, stehen ihnen theoretisch alle auf der Fläche anwesenden Männchen zur Verfügung, die ihren Standort durch Gesang signalisieren. Weibchen sollten die Männchen nach den für sie erkennbaren Qualitätsmerkmalen beurteilen und die Vaterschaft ihrer Nestlinge den attraktivsten Männchen überlassen. Eine enge räumliche Beziehung zwischen dem Standort der Singwarten individueller Männchen und den Nestern mit ihren Nachkommen sollte sich dabei nur dann ergeben, wenn die Weibchen ihre Nester ‚gezielt‘ in der Nähe auserkorener Männchen bauen würden. Alternativ würde sich ein solcher Zusammenhang allerdings auch ergeben, wenn die Weibchen keine gezielte Wahl treffen würden, sondern lediglich die nächstgelegenen Männchen zur Paarung aufsuchten. Falls aber die Männchen die Weibchen aufsuchen, sollten sie in den Habitatbereichen am erfolgreichsten sein, die sie am besten kennen.

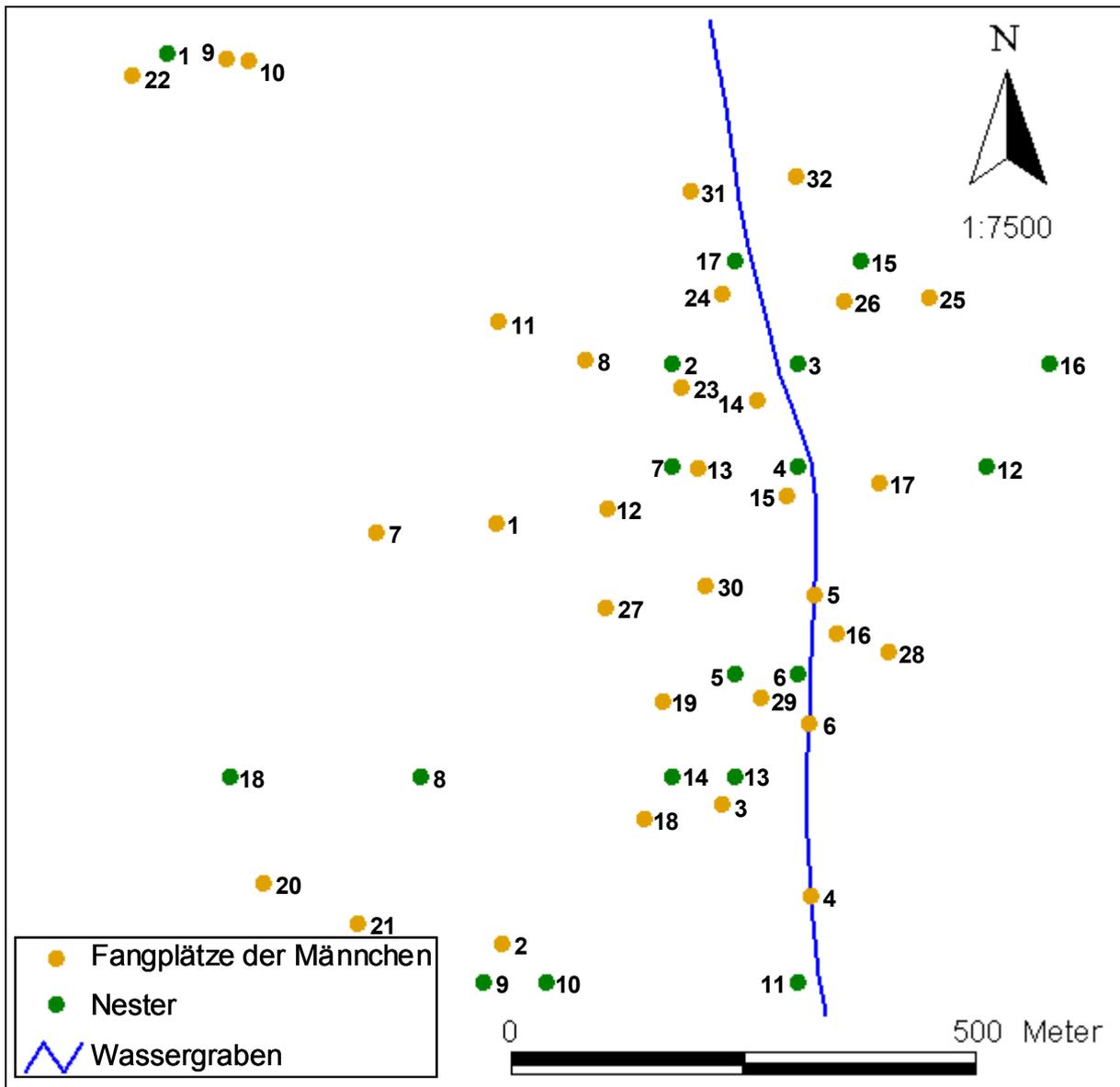
Im Folgenden soll dargestellt werden, welche räumliche Beziehung zwischen dem Verteilungsmuster individueller Männchen und Nestern mit ihren Nachkommen besteht.

3.1.2.3.1 Untersuchungen in Dikoe

Telemetrische Untersuchungen an männlichen Seggenrohrsängern haben gezeigt, dass sie sehr mobil sind und über große ‚home ranges‘ verfügen (SCHAEFER et al. 2000). Hier suchen sie jedoch bestimmte Stellen bevorzugt auf. Diese Kerngebiete sind meist inselartige Bereiche innerhalb ihrer ‚home ranges‘ und ca. 0,5 ha (Median) groß. Seggenrohrsänger singen vorwiegend in diesen ‚Kerngebieten‘ (SCHAEFER 1998).

In der vorliegenden Untersuchung wurde keine Telemetrie verwendet. Jedoch wurden die Männchen stets an solchen Orten gefangen, an denen sie zuvor sangen und sich einer Klangattrappe näherten. Diese Orte wurden auf einer Karte markiert und dienen als ungefähres Maß für die Lage eines Kerngebietes. Über die Existenz und Lage möglicher anderer Kerngebiete kann keine Aussage vorgenommen werden.

Aus der gemeinsamen Betrachtung der Kartierung der Neststandorte und der Fangplätze individueller Männchen ergibt sich das folgende Bild: Weder die Standorte der Nester noch die Fangplätze der Männchen sind homogen auf der untersuchten Fläche verteilt (Karte 2).



Karte 2: Verteilung der Neststandorte und Fangplätze der Männchen auf der Untersuchungsfläche Dikoe (1 km²). Die Benennung der Nester und der gefangenen Männchen erfolgte über eine laufende Nummer, die neben dem entsprechenden Symbol angegeben ist.

Die Bereiche mit einer hohen Nestdichte wiesen auch eine hohe Dichte singender Männchen auf. Entlang eines ca. ein bis zwei Meter breiten Grabens im östlichen Teil der Untersuchungsfläche war die Dichte der Nester besonders hoch. Entsprechend ließ sich in diesem Bereich auch ein großer Teil der im Gebiet anwesenden Männchen fangen. Das mit 1 bezeichnete, isoliert erscheinende Nest im Nordwesten des Untersuchungsgebietes liegt am Rand einer nach Norden hin angrenzenden Fläche, die wiederum dicht besiedelt ist.

Im Folgenden sollen Vaterschaftszuweisung und die Entfernung der Nester von den Fangplätzen der untersuchten Männchen zueinander in Beziehung gesetzt werden. Dafür wurden die Nester in einer Reihenfolge entsprechend ihrer Distanz zum Fangplatz geordnet. So ließen sich die Anteile der von den Männchen abstammenden Nestlinge in Abhängigkeit von der Reihenfolge der Abstände der Nester zu den Fangplätzen der Männchen berechnen (Abbildung 8A).

Für die Betrachtung der Verhältnisse aus ‚weiblicher Sicht‘ wurde umgekehrt der Anteil der von den Männchen abstammenden Nestlinge in Abhängigkeit von der Reihenfolge der Abstände der Männchen-Fangplätze zu den Nestern berechnet (Abbildung 8B).

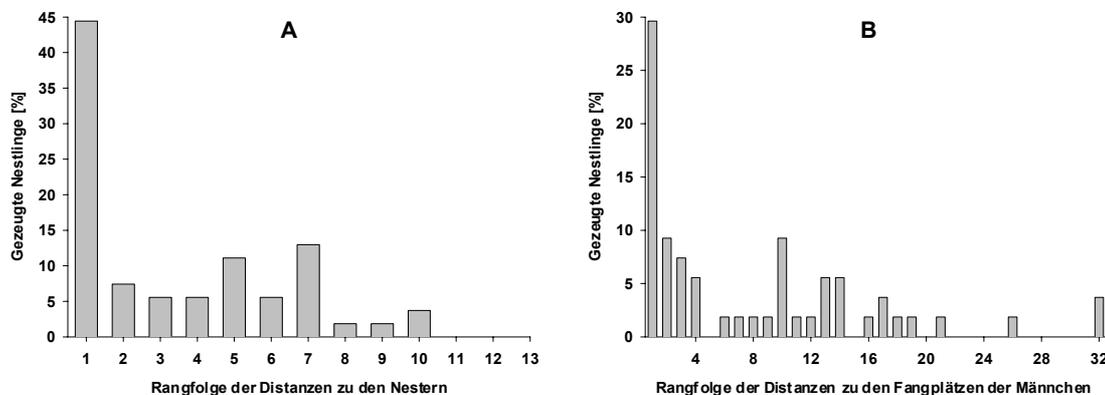


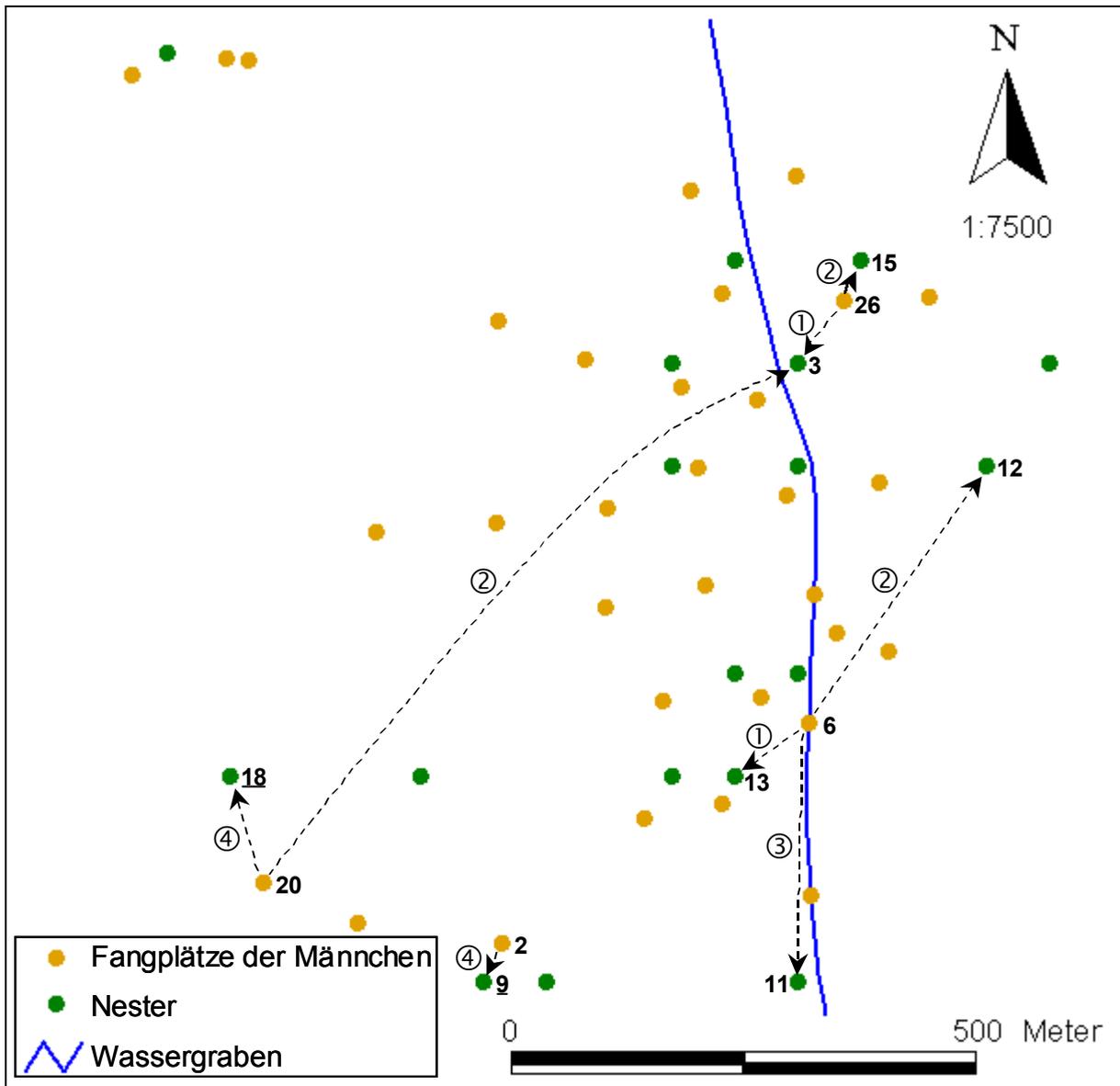
Abbildung 8: (A) Anteile der von den Männchen gezeugten Nestlinge ($n = 54$) in Abhängigkeit von der Reihenfolge der Abstände der Nester ($n = 13$) zu den Fangplätzen der Männchen ($n = 32$). (B) Anteile der von den Männchen gezeugten Nestlinge ($n = 54$) in Abhängigkeit von der Reihenfolge der Abstände der Männchen-Fangplätze ($n = 32$) zu den Nestern ($n = 13$).

Die in Abbildung 8A dargestellten Ergebnisse zeigen, dass eine signifikante Korrelation zwischen dem Anteil der von den Männchen abstammenden Nestlinge und der Reihenfolge der Distanzen zwischen den Fangplätzen der Männchen und den Nestern besteht (Spearman Rang Korrelation: $\rho = -0,848$; $p < 0,001$). Knapp die Hälfte aller Nestlinge (44,4%) zeugten die Männchen in dem ihrem Fangplatz am nächsten gelegenen Nest. Sollten die Männchen fertile Weibchen an deren Nestern zur Fortpflanzung aktiv aufsuchen, wären sie dann in 44,4% der Fälle bei solchen Weibchen erfolgreich gewesen, deren Nester die geringste Entfernung zu ihrem Fangplatz aufwiesen. Für die Nester auf den Rangplätzen 2 bis 7 schwanken die Anteile zwischen 5,6% und 13%. In den weiter entfernt liegenden Nestern konnten nur noch wenige Junge gezeugt werden. Auffällig ist der Anstieg der Werte auf den Rangplätzen 5 und 7 auf 11,1% bzw. 13%. Dieser Anstieg muss evtl. im Zusammenhang mit der Existenz weiterer Kerngebiete gesehen werden.

Abbildung 8B stellt die Verhältnisse aus ‚weiblicher Sicht‘ dar. Auch hier zeigt sich, dass der Zusammenhang zwischen dem Anteil der von den Männchen abstammenden Nachkommen und der Reihenfolge der Distanzen zwischen den jeweiligen Nestern und den Fangplätzen der Männchen signifikant ist (Spearman Rang Korrelation: $\rho = -0,625$; $p < 0,001$). 30% der Nestlinge wurden von Männchen gezeugt, deren Fangplatz die geringste Distanz zu den einzelnen Nestern hatte. Sollten weibliche Seggenrohrsänger ihre Kopulationspartner aktiv an deren Singwarten aufsuchen, hätte dies demnach dazu geführt, dass sie in ungefähr 30% der Fälle solchen Männchen zur Vaterschaft ihrer Nestlinge verholfen hätten, die in der geringsten Distanz zu ihrem Neststandort gesungen hätten. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass möglicherweise an einem anderen Ort gefangene Männchen zeitweise von einer den entsprechenden Nestern näher gelegenen Singwarte gesungen haben. Das grundsätzliche Muster des relativen Beitrags der in verschiedenen Distanzen gefangenen Männchen sollte davon jedoch nicht maßgeblich beeinflusst werden.

Zur Illustration der räumlichen Beziehung zwischen den Fangplätzen der Männchen und den Nestern, in denen sie Nachkommen zeugten, sind die Verhältnisse für die Männchen 2, 6, 20

und 26 in der Karte 3 exemplarisch dargestellt. Diese Auswahl soll einen Eindruck von der Vielfalt der gefundenen räumlichen Muster der Distanzen zwischen den Fangplätzen der Männchen und den Standorten der Nester mit ihren Jungen vermitteln. Die Abstände zwischen den Fangplätzen der anderen Männchen und den Nestern, in denen sie eigene Nestlinge besaßen, liegen überwiegend zwischen den dargestellten Beispielen.



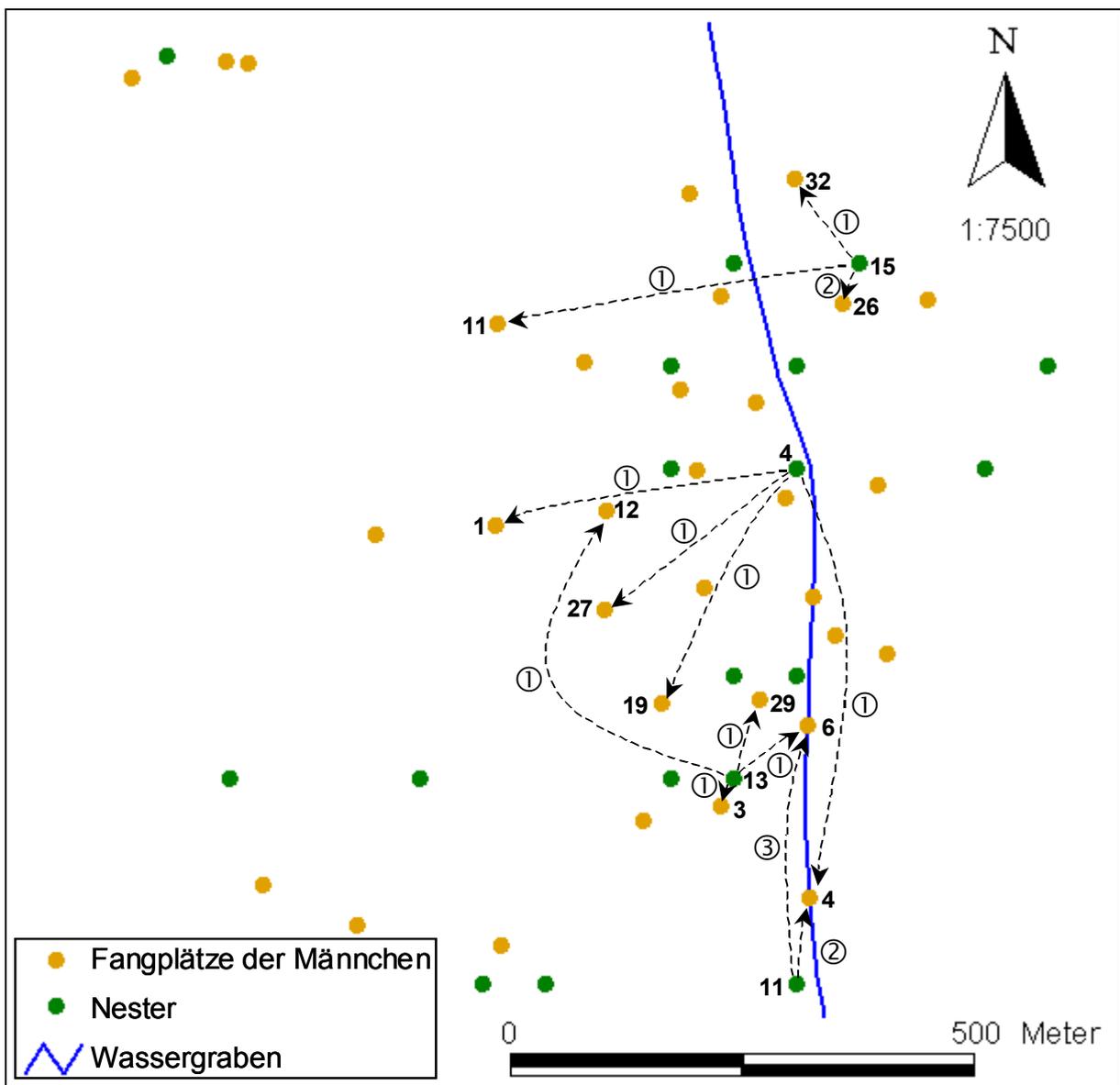
Karte 3: Räumliche Beziehung zwischen den Fangplätzen exemplarisch ausgewählter Männchen und den Standorten der Nester, in denen sie eigene Junge besaßen. Die in einem Kreis eingefasste Zahl an den Pfeilen zwischen Fangplatz und Neststandort gibt die Anzahl der Nestlinge an, die das Männchen im entsprechenden Nest gezeugt hat. Die mit einer unterstrichenen Zahl bezeichneten Nester (9, 18) enthielten Nestlinge, die ausschließlich von einem Männchen stammten. Bezeichnungen finden sich nur an den für die Beispiele ausgewählten Nestern und Männchenfangplätzen.

Der Fangplatz des Männchens 2 befand sich in unmittelbarer Nähe von Nest 9, in dem es die Vaterschaft sämtlicher vier Nestlinge errungen hat. Es ließen sich keine weiteren Nestlinge dieses Männchens auf der Untersuchungsfläche nachweisen.

Dagegen war ein Männchen (Nr. 6) Vater von Nestlingen in drei Nestern (11, 12 und 13). Während sich Nest 13 in direkter Nähe zum Fangplatz dieses Männchens befand, waren die anderen beiden Nester in mittlerer Distanz gelegen.

Einen besonders bemerkenswerten Fall veranschaulicht das Männchen 20. Es zeugte alle vier Nestlinge im nahe dem Fangplatz befindlichen Nest 18 und weiterhin zwei Nestlinge im ca. 800 m entfernt liegenden Nest 3. Die insgesamt drei Nestlinge, deren Vaterschaft das Männchen 26 erringen konnte, verteilten sich auf die beiden dem Fangplatz des Männchens nahegelegenen Nester 3 und 15.

Betrachtet man die Verhältnisse aus der Perspektive der Nester, ergibt sich das folgende Bild (Karte 4).



Karte 4: Räumliche Beziehung zwischen den Standorten exemplarisch ausgewählter Nester und den Fangplätzen der Männchen, die Vaterschaften in diesen Nestern erringen konnten. Die in einem Kreis eingefasste Zahl an den Pfeilen zwischen Neststandort und Fangplatz der Männchen gibt die Anzahl der Jungen an, für die das entsprechende Männchen Vater war. (Zur Darstellungsweise siehe Karte 3).

Die Singwarten, an denen die vier an Nest 4 beteiligten Männchen gefangen werden konnten, lagen alle in mittlerer Distanz zu diesem Neststandort. Die Vaterschaften der fünf Nestlinge in Nest 11 verteilten sich auf zwei Männchen, die in der Nähe des Nestes gefangen werden konnten. Drei Nestlinge stammten von Männchen 6 und zwei von Männchen 4 ab. Einen auch unter den nicht dargestellten Nestern häufiger vertretenen Fall stellen die Verhältnisse in Nest 13 dar. Während drei Nestlinge von Männchen gezeugt wurden, die bei ihrem Fang in unmittelbarer Nestnähe gesungen hatten, befand sich der Fangplatz vom Vater des vierten Nestlings relativ weit vom Standort des Nestes entfernt. Ähnlich war die Situation für Nest 15. Zwei Väter wurden in einer sehr geringen Entfernung vom Nest gefangen und ein weiteres beteiligtes Männchen sang in größerer Distanz zum Nest, als es gefangen wurde.

Die räumlichen Verhältnisse zwischen den Nestern und den Fangplätzen der beteiligten Väter in den nicht dargestellten Nestern lagen im wesentlichen zwischen den ausgewählten Beispielen.

3.1.2.3.2 Ergänzende Befunde aus Lublin und Stettin

Auf der Fläche Lublin wurden anlässlich der Sammlung von Blutproben für die populationsgenetische Studie (3.2) zwei Nester gefunden, deren Vaterschaftsverhältnisse geprüft werden konnten. An Nest 1, das zwei Nestlinge enthielt, waren zwei Männchen beteiligt. In Nest 2 stammten die vier Jungvögel von drei Männchen ab.

Im Untersuchungsgebiet Stettin, wo ebenfalls Blutproben gesammelt wurden, wurden drei Nester gefunden. Eine der Bruten wurde vor Probenentnahme zerstört. Die Mikrosatellitenanalyse der beiden übrigen ergab in beiden Fällen eine multiple Vaterschaft. In Nest 1 mit vier Nestlingen konnten zwei Männchen die Vaterschaft von je zwei Nestlingen erlangen. In Nest 2 hatten die sechs Nestlinge fünf unterschiedliche Väter. In Stettin waren die Männchen, die zum Zeitpunkt der fertilen Phase der Weibchen in unmittelbarer Nachbarschaft des Neststandortes gefangen werden konnten die Väter der jeweiligen Nestlinge (Eiablage etwa zwischen 15. und 20.05., das Fangen der Männchen zwischen 10.-21.05.).

3.1.2.4 Zeitliche Aspekte des Vaterschaftserfolges der Männchen in Dikoe

Auf der Untersuchungsfläche in Dikoe variierten die Daten der Ablage des ersten Eies (Tabelle 4). Daher unterschieden sich die Weibchen der Nester auch hinsichtlich des Zeitraumes ihrer fertilen Phase. Aus der Sicht der Männchen unterliegt der Wert einer Kopulation mit einem bestimmten Weibchen einem zeitlichen Wandel. Die größte Chance, Nachkommen zu zeugen, besitzt ein Männchen, wenn es mit einem Weibchen kopuliert, das sich gerade in der Phase um die Ablage der Eier befindet. Etwa 24 Stunden vor seiner Ablage wird das letzte Ei eines Geleges befruchtet. Eine Kopulation nach diesem Zeitpunkt führt nicht mehr zur Befruchtung. Abbildung 9 zeigt die berechneten Zeiträume, innerhalb derer die Weibchen der Nester mit bekannten Vaterschaftsverhältnissen ihre Eier ablegten. Weiterhin veranschaulicht die Darstellung, an welchen Nestern die einzelnen Männchen mit jeweils wie vielen Nestlingen beteiligt waren.

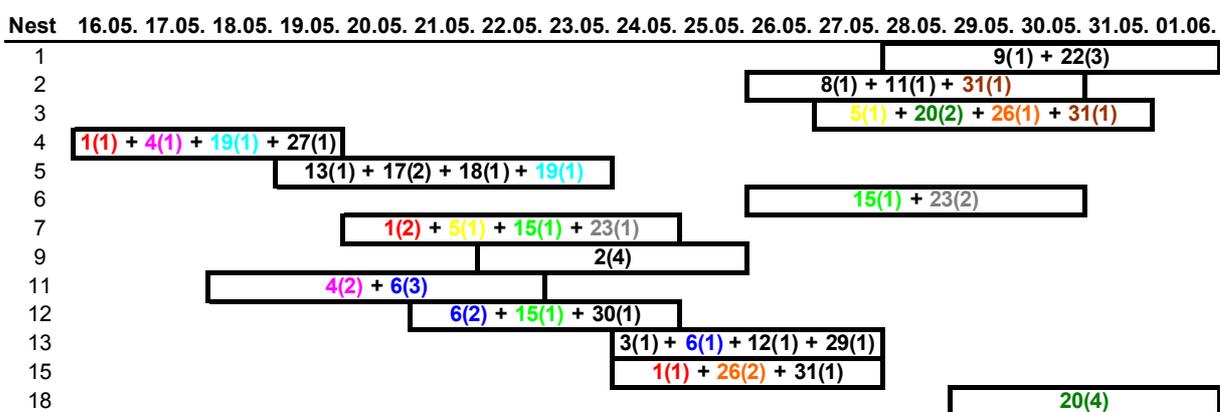


Abbildung 9: Legephase der Weibchen von Nestern ($n = 13$) mit bekannten Vaterschaftsverhältnissen sowie die Identität (Nummer des entsprechenden Männchens) und der Vaterschaftserfolg der beteiligten Männchen. Anfang und Ende eines schwarz umrahmten Kastens geben den Zeitraum der Eiablage bei den jeweiligen Nestern an (siehe obere Zeile). In den Kästen ist angegeben, welche Männchen Nestlinge im jeweiligen Nest zeugten, deren Anzahl in Klammern gesetzt ist. Schwarze Zahlen bedeuten, dass Männchen lediglich in einem Nest eigene Nestlinge zeugten. Farblich hervorgehobene Zahlen besagen, dass Männchen an mindestens zwei der untersuchten Nester beteiligt waren. Die Reihenfolge, mit der die Männchen als Väter der Nestlinge des betreffenden Nestes aufgeführt sind, entspricht ihrer laufenden Nummer.

Die in der Abbildung 9 dargestellten Legephasen der Weibchen lassen Rückschlüsse auf ihre fertile Phase zu. Eine Kopulation, die zur Befruchtung des ersten Eies führt, muss 24 Stunden vor der Ablage dieses Eies stattgefunden haben. Einige Tage vor den in Abbildung 9 dargestellten Legephasen waren die entsprechenden Weibchen bereits fertil. Der letzte Tag einer Legephase liegt schon außerhalb des fertilen Fensters. Da die zeitliche Verschiebung der Legephase gegenüber der fertilen Phase bei allen Weibchen weitgehend übereinstimmen sollte, lassen sich die aus den Legedaten ableitbaren fruchtbaren Tage der Weibchen untereinander in Beziehung setzen. Dies spielt insbesondere für die Interpretation des Vaterschaftserfolges der einzelnen Männchen an den unterschiedlichen Nestern eine wesentliche Rolle.

Sind Männchen an mehreren Nestern beteiligt, so überlappen die Legephasen und damit auch die fertilen Phasen der Weibchen dieser Nester meist nur geringfügig, um ein bis zwei Tage. Ausnahmen von dieser Regel bildet lediglich die Beteiligung des Männchens 15 an den Nestern 7 und 12, die Vaterschaft von Männchen 31 an den Nestern 2 und 3 sowie die Beteiligung des Männchens 20 an den Nestern 3 und 18. In den ersten beiden Fällen zeugten

die Männchen jedoch nur jeweils einen Nestling der betreffenden Brut. Bemerkenswert ist der Fall von Männchen 20, das sowohl an Nest 3 als auch an Nest 18 mit jeweils mehreren Nestlingen beteiligt war. Von Bedeutung mag in diesem Zusammenhang der Umstand sein, dass das Männchen 20 im Nest 18 der Vater aller vier Nestlinge war. Theoretisch hätte eine Kopulation zu Beginn der fertilen Phase des betreffenden Weibchens ausgereicht, um sämtliche Eier zu befruchten. Da keines der Nester in der Legephase gefunden wurde, ließ sich nicht ermitteln, aus welchen Eiern entsprechend der Legefolge Nestlinge schlüpften. Folglich lässt sich auch keine Aussage darüber treffen, zu welchem Zeitpunkt die Befruchtung der einzelnen Eier stattfand. Die Legephase und damit wohl auch die fertile Phase der Weibchen von Nest 7 und Nest 12 decken sich zeitlich. Theoretisch ist es möglich, dass das Weibchen von Nest 7 zu Beginn seiner fertilen Phase mit Männchen 15 kopulierte, während zwischen dem Weibchen von Nest 12 und Männchen 15 erst zum Ende dessen fertiler Phase eine Paarung stattfand.

Damit legen diese Ergebnisse den Schluss nahe, dass die Kopulation eines Männchens, die zur Zeugung von Nestlingen in verschiedenen Nestern führten, meist an unterschiedlichen Tagen stattfanden.

3.1.2.5 Vergleich des Fortpflanzungserfolges von Männchen und Weibchen auf der Untersuchungsfläche Dikoe

Im Gegensatz zu dem bereits dargestellten Vaterschaftserfolg der einzelnen Männchen in den untersuchten Nestern soll hier zunächst der tatsächliche Fortpflanzungserfolg der Männchen, d. h. die Anzahl der von ihnen abstammenden Jungvögel, mit dem der Weibchen verglichen werden. Daraus lässt sich abschätzen, wie hoch der Wert einer errungenen Vaterschaft für ein Männchen gegenüber der Anzahl ausgeflogener Jungvögel eines Weibchens ist. Individuelle Unterschiede im Fortpflanzungserfolg innerhalb der Geschlechter lassen zudem die Überprüfung von Merkmalen auf ihren möglichen Einfluss zu.

Während des Untersuchungszeitraums flogen auf der Probefläche Dikoe aus den 18 untersuchten Nestern insgesamt mindestens 51 Jungvögel aus. Es konnten 32 Männchen gefangen werden, um deren individuellen Fortpflanzungserfolg zu bestimmen. Geht man davon aus, dass sämtliche anwesende Weibchen ein Nest hatten und dass alle Nester auf der Untersuchungsfläche entdeckt wurden, läge ein deutlicher Männchenüberschuss vor.

Für die folgende Betrachtung werden von den 18 gefundenen zwei Nester unberücksichtigt gelassen. Für die Analyse von Nest 16 fehlte das dazugehörige Weibchen. Da die genaue Nestlingszahl von Nest 17 nicht bekannt ist, blieb dieses ebenfalls unberücksichtigt. Mit dieser Reduktion des Datensatzes geht zwangsläufig eine gewisse Unterschätzung des Fortpflanzungserfolges der Männchen einher. Trotz dieser Einschränkung sollte die folgende Analyse die unterschiedlichen Muster im Fortpflanzungserfolg beider Geschlechter erkennen lassen. Berücksichtigung fanden somit 47 Jungvögel aus 16 Nestern, die zugehörigen 16 Weibchen sowie 32 gefangenen Männchen. Die Häufigkeitsverteilungen des Fortpflanzungserfolges beider Geschlechter ist in Abbildung 10 dargestellt.

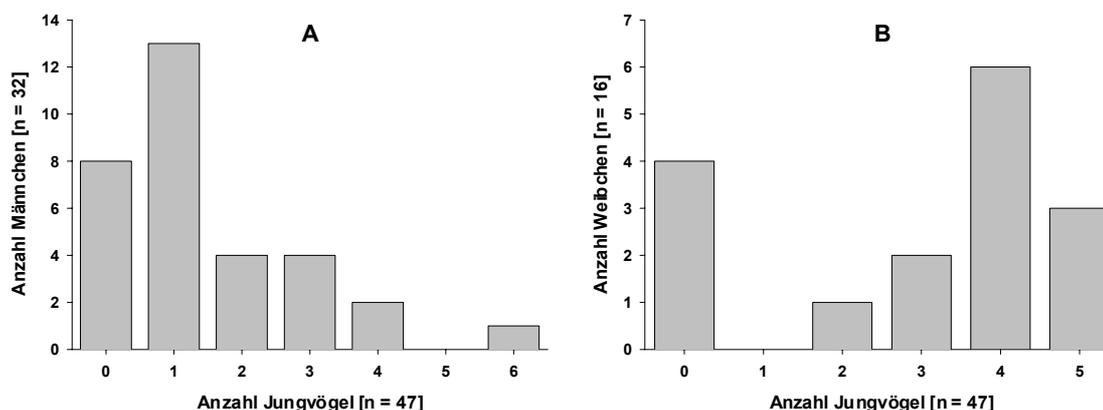


Abbildung 10: Häufigkeitsverteilung des Fortpflanzungserfolges von Männchen (A) und Weibchen (B) auf der Untersuchungsfläche in Dikoe.

Sowohl einige Männchen als auch einige Weibchen hatten keine Nachkommen. Unter den Männchen mit Nachwuchs war die Häufigkeitsverteilung ausgeprägt linkssteil, während die erfolgreichen Weibchen ein symmetrisches oder leicht rechtssteiles Verteilungsmuster zeigten. Bei den Männchen kam die Vaterschaft von einem Jungvogel am häufigsten vor. Die meisten Weibchen hatten vier Jungvögel. Entsprechend liegt der Median des Fortpflanzungserfolges der Männchen bei einem und der Weibchen bei vier Jungvögel. Der Unterschied im Fortpflanzungserfolg zwischen den Geschlechtern ist signifikant (Mann-

Whitney U-Test: $p = 0,014$). 44,7% der Nestlinge wurden von Männchen gezeugt, die insgesamt ein oder zwei Nachkommen hatten, und 55,3% von Männchen mit drei bis sechs Nachkommen.

Nur ein Weibchen hatte zwei Nestlinge (4,3%), während die übrigen 45 Nestlinge (95,7%) von Weibchen mit drei bis fünf Jungen stammen. Der Fortpflanzungserfolg der Weibchen folgt demnach einem ‚Alles-oder-Nichts Prinzip‘: Wenn die Weibchen ihre Brut erfolgreich zum Ausfliegen brachten, besaßen sie meist etwa vier Junge. Unter den Männchen hingegen gelang es nur wenigen Individuen, vier oder mehr Junge zu zeugen.

3.1.2.5.1 Fortpflanzungserfolg und Morphologie der Weibchen

Es ist vorstellbar, dass sich die morphologischen Unterschiede zwischen den Weibchen auf ihren Fortpflanzungserfolg auswirken. Gerade die uniparentale Brutpflege durch das Weibchen sollte einen möglichen Einfluss ihrer Konstitution erkennen lassen. Ein für die Männchen wahrnehmbarer Unterschied in der Qualität der Weibchen könnte Konsequenzen für den Aufwand haben, mit dem Männchen sich um die einzelnen Weibchen bemühen.

Die Datengrundlage für die folgende Betrachtung bilden 13 Weibchen in Dikoe von denen Maße genommen worden sind und die Anzahl ausgeflogener Jungvögel (insgesamt 47) bekannt ist. Die Ergebnisse der Analyse der Korrelation zwischen der Morphologie der Weibchen und ihrem Fortpflanzungserfolg zeigt die Tabelle 16.

Tabelle 16: Korrelation zwischen der Morphologie der Weibchen und ihrem Fortpflanzungserfolg (Spearman Rang Korrelation: ρ = Korrelationskoeffizient; p = Irrtumswahrscheinlichkeit; *: $p < 0,05$).

Maß	n	ρ	p
Tarsuslänge	13	0,575	0,04 *
Flügelänge	13	0,52	0,069 ns
Teilfederlänge	12	0,484	0,111 ns
Gewicht	13	0,029	0,924 ns
Schnabellänge	13	0,083	0,787 ns
Nalosp	13	0,059	0,848 ns
Schnabelhöhe	13	-0,12	0,696 ns
Schnabelbreite	13	0,125	0,684 ns
Fußinnenspanne	13	-0,337	0,261 ns
Mittlere Fußspanne	13	-0,127	0,68 ns
Fußaußenspanne	13	0,169	0,581 ns

Für die Tarsuslänge konnte eine positive Beziehung zum Fortpflanzungserfolg gefunden werden. Auch für die Flügelänge deutet sich eine positive Korrelation an. Demnach zeigen erfolgreichere Weibchen eine Tendenz zu längeren Tarsen und längeren Flügeln.

3.1.2.5.2 Morphologie der Männchen und ihr Vaterschaftserfolg

Es konnte bisher nicht geklärt werden, ob weibliche Seggenrohrsänger ihre Kopulationspartner aktiv auswählen. Falls Weibchen in der Lage sind, die Qualität von Männchen anhand morphologischer Kriterien zu erkennen, sollten attraktivere Männchen mehr Nachkommen haben.

Für die Analyse des Zusammenhangs zwischen der Morphologie der Männchen und ihrem Vaterschaftserfolg stehen die 32 auf der Untersuchungsfläche Dikoe gefangenen Männchen zur Verfügung. Vollständiges Datenmaterial zu den Vaterschaftsverhältnissen liegen für 13 Nester mit insgesamt 54 Nestlingen vor. Um mögliche Zusammenhänge zwischen der Morphologie der Männchen und ihrem Vaterschaftserfolg aufzudecken, werden zunächst die biometrischen Maße von Männchen mit Nachkommen („Erfolgreiche Männchen“) mit denen ohne nachweisbare Vaterschaft („Nicht erfolgreiche Männchen“) verglichen (Tabelle 17).

Tabelle 17: Unterschied zwischen Männchen mit Vaterschaften („Erfolgreiche Männchen“; $n = 24$) und solche ohne Vaterschaften („Nicht erfolgreiche Männchen“; $n = 8$). Die Körpermasse ist in g angegeben, alle anderen Maße in mm (T-Test; zur Korrektur der folgenden Betrachtung nach Bonferroni, wurde das Signifikanzniveau auf einen Wert von 0,01 festgelegt; $p = \text{Irrtumswahrscheinlichkeit}$).

Maß	Erfolgreiche Männchen	Nicht erfolgreiche Männchen	p
Tarsuslänge	20,62	20,83	0,279 ns
Flügelänge	63,2	63,06	0,794 ns
Teilfederlänge	47,32	47,44	0,758 ns
Körpermasse	12,57	12,4	0,532 ns
Schnabellänge	14,18	14,36	0,381 ns
Nalosp	7,31	7,41	0,521 ns
Schnabelhöhe	3,21	3,18	0,559 ns
Schnabelbreite	3,87	3,81	0,38 ns
Fußinnenspanne	26,55	26,75	0,401 ns
Mittlere Fußspanne	32,8	33,25	0,028 ns
Außenfußspanne	27,11	27,38	0,561 ns

Als erfolgreich eingestufte Männchen haben lediglich eine etwas kürzere mittlere Fußspanne. Falls doch eine Beziehung zwischen Morphologie und Fortpflanzungserfolg bestehen sollte, könnte sich dies auf die Anzahl der Nester, an denen es beteiligt war, auswirken (Tabelle 18).

Tabelle 18: Korrelation zwischen der Morphologie erfolgreicher Männchen ($n = 24$) und der Anzahl von Nestern, an denen sie beteiligt waren (Spearman Rang Korrelation: ρ = Korrelationskoeffizient; p = Irrtumswahrscheinlichkeit).

Maß	n	ρ	p
Tarsuslänge	24	0,136	0,526 ns
Flügelänge	24	-0,208	0,329 ns
Teilfederlänge	20	-0,281	0,23 ns
Gewicht	20	0,386	0,092 ns
Schnabellänge	21	0,31	0,171 ns
Nalosp	21	0,155	0,501 ns
Schnabelhöhe	21	0,272	0,232 ns
Schnabelbreite	21	-0,1	0,668 ns
Fußinnenspanne	22	-0,008	0,973 ns
Mittlere Fußspanne	22	-0,096	0,671 ns
Außenfußspanne	22	-0,155	0,49 ns

Es konnte für keines der untersuchten Maße ein Zusammenhang mit der Anzahl der Nester, an denen die Männchen beteiligt waren, gefunden werden. Unterschiede in der Attraktivität der Männchen aufgrund der individuellen Ausprägung morphologischer Merkmale könnten schließlich noch Abweichungen in der Anzahl eigener Nachkommen zur Folge haben (Tabelle 19).

Tabelle 19: Korrelation zwischen der Morphologie erfolgreicher Männchen ($n = 24$) und der Anzahl ihrer Nestlinge (Spearman Rang Korrelation: ρ = Korrelationskoeffizient; p = Irrtumswahrscheinlichkeit; *: $p < 0,05$).

Maß	n	ρ	p
Tarsuslänge	24	0,273	0,197 ns
Flügelänge	24	-0,066	0,758 ns
Teilfederlänge	20	-0,218	0,357 ns
Gewicht	20	0,481	0,032 *
Schnabellänge	21	0,249	0,277 ns
Nalosp	21	0,22	0,338 ns
Schnabelhöhe	21	0,125	0,588 ns
Schnabelbreite	21	0,052	0,821 ns
Fußinnenspanne	22	0,161	0,475 ns
Mittlere Fußspanne	22	0,071	0,753 ns
Außenfußspanne	22	-0,009	0,968 ns

Zu keinem der die Konstitution der Männchen reflektierenden Parameter konnte eine Korrelation mit der Anzahl gezeugter Nachkommen gefunden werden. Lediglich das Körpergewicht als Maß

für Kondition korreliert positiv mit dem Fortpflanzungserfolg. Schwerere Männchen haben mehr Nestlinge. Von höherer Bedeutung für die Beurteilung der Fitness der Männchen sind allerdings weniger die Nestlinge, sondern vielmehr die eigenen Jungen, die zum Ausfliegen gekommen sind. Tabelle 20 stellt die Ergebnisse der Korrelation zwischen der Morphologie und der Anzahl flügger Nestlinge vor.

Tabelle 20: Korrelation zwischen der Morphologie erfolgreicher Männchen ($n = 24$) und der Anzahl flügger Nestlinge (Spearman Rang Korrelation: ρ = Korrelationskoeffizient; p = Irrtumswahrscheinlichkeit; **: $p < 0,01$).

Maß	n	ρ	p
Tarsuslänge	24	0,401	0,052 ns
Flügelänge	24	0,135	0,529 ns
Teilfederlänge	20	-0,086	0,72 ns
Gewicht	20	0,562	0,01 **
Schnabellänge	21	0,133	0,567 ns
Nalosp	21	0,242	0,29 ns
Schnabelhöhe	21	-0,083	0,721 ns
Schnabelbreite	21	0,027	0,906 ns
Fußinnenspanne	22	0,172	0,445 ns
Mittlere Fußspanne	22	0,065	0,773 ns
Außenfußspanne	22	-0,036	0,874 ns

Schwerere Männchen haben eine höhere Anzahl flügge gewordener Nachkommen als leichtere. Inwieweit ein Zusammenhang zwischen der Morphologie und der Wachstumsrate der Nachkommen besteht zeigt Tabelle 21.

Tabelle 21: Korrelation zwischen der Morphologie erfolgreicher Männchen ($n = 24$) und der mittleren Wachstumsrate K ihrer Nestlinge (r = Korrelationskoeffizient nach Pearson; p = Irrtumswahrscheinlichkeit; **: $p < 0,01$).

Maß	n	r	p
Tarsuslänge	23	-0,02	0,929
Flügelänge	23	0,147	0,502
Teilfederlänge	20	-0,088	0,711
Gewicht	19	0,603	0,006 **
Schnabellänge	21	0,269	0,238
Nalosp	21	0,205	0,373
Schnabelhöhe	21	0,149	0,52
Schnabelbreite	21	0,101	0,662
Innenfußspanne	22	0,153	0,497
Mittlere Fußspanne	22	-0,052	0,82
Außenfußspanne	22	0,25	0,261

Wiederum zeigt nur die Körpermasse eine signifikante positive Korrelation mit der mittleren Wachstumsratenkonstante K der Nestlinge. Danach besitzen die Nachkommen schwererer Männchen eine höhere Wachstumsrate (Abbildung 11).

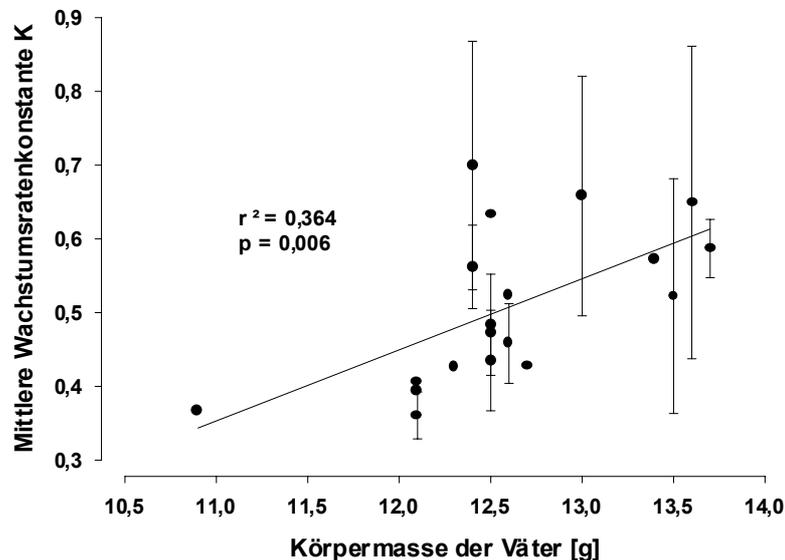


Abbildung 11: Beziehung zwischen der Körpermasse von Männchen und der mittleren Wachstumsrate K der von ihnen abstammenden Nestlinge (r^2 = Bestimmtheitsmaß; p = Irrtumswahrscheinlichkeit).

Die enorme Streuung deutet jedoch daraufhin, dass die Wachstumsrate der Nestlinge weitgehend von anderen Faktoren als der Körpermasse ihrer Väter beeinflusst wird. Als wichtiger Faktor für die Geschwindigkeit der Körpermassenentwicklung der Nestlinge wurde bereits der Isolations-Index I der Nester beschrieben (3.1.1.5.4). Vergleicht man den Einfluss der beiden Komponenten ‚Körpermasse der Väter‘ und ‚Isolations-Index der Neststandorte‘ auf die Wachstumsrate K der einzelnen Nestlinge, so kommt der ‚Isolation der Neststandorte‘ die höhere Bedeutung zu (Tabelle 22).

Tabelle 22: GLM Varianzanalyse der die Wachstumsratenkonstante K der einzelnen Nestlinge beeinflussenden Faktoren (df = Freiheitsgrade; F = Wert der F -Verteilung; p = Irrtumswahrscheinlichkeit).

Quelle der Variation	Quadratsumme	df	Mittelwert der Quadrate	F	p
Isolations-Index [I]	0,355	9	0,0394	4,275	0,004
Körpermasse der Väter	0,0863	10	0,00863	0,937	0,523
Erklärte Variation	0,91	26	0,035	3,796	0,002
Residuen	0,175	19	0,00921		

Aus den in Tabelle 22 dargestellten Ergebnissen geht hervor, dass die Körpermasse der Männchen nur indirekt mit der Wachstumsrate der Nestlinge in Zusammenhang steht. Da eine signifikante positive Korrelation zwischen ihrer Körpermasse und der Isolation der Neststandorte, in denen sie Nachkommen haben, besteht (Korrelationskoeffizient nach Pearson = 0,359; p = 0,014), lässt sich die räumliche Verteilung der Nester als vermittelnder Faktor identifizieren. Demnach sind schwere Männchen meist an Nestern mit isolierterem Standort beteiligt.

3.1.2.6 Genetische Ähnlichkeit der ‚Partner‘

Nachkommen von genetisch sehr ähnlichen Partnern besitzen mit einer höheren Wahrscheinlichkeit homozygote Allele als solche von genetisch verschiedenen. Das Phänomen der Inzuchtdepression veranschaulicht die negativen Konsequenzen, die aus der Kombination von genetisch ähnlichen Partnern resultieren. In manchen Fällen ist die genetische Ähnlichkeit von Eltern durch gemeinsame Vorfahren und damit einer engen verwandtschaftlichen Beziehung zu erklären. In anderen ist sie das Ergebnis einer geringen genetischen Variabilität innerhalb von Populationen. Da weibliche Seggenrohrsänger deutlich mehr in ihre Nachkommen investieren als ihre Paarungspartner, sind die möglicherweise aus der Paarung mit einem genetisch ähnlichen Partner resultierenden Kosten für die Weibchen ungleich höher als für die Männchen. Falls Weibchen in der Lage sind die Wahl ihrer Kopulationspartner zu beeinflussen, sollten sie folglich bevorzugt mit genetisch verschiedenen Männchen Nachwuchs haben.

Um zu testen, ob die Nestlinge auf der Untersuchungsfläche Dikoe aus Paarkonstellationen zwischen genetisch verschiedeneren Partnern hervorgingen, als dem Zufall nach zu erwarten wäre, wurde für jedes der betroffenen Weibchen die genetische Ähnlichkeit zu allen Männchen ermittelt. Nest 1 wurde aus dieser Betrachtung ausgeschlossen (s. o.).

Tabelle 23: Genetische Ähnlichkeit zwischen den Weibchen der aufgeführten Nester und den tatsächlichen Vätern sowie den übrigen Männchen auf der Untersuchungsfläche. Für jedes Nest ist die Anzahl der beteiligten Väter, die mittlere genetische Ähnlichkeit zwischen den betreffenden Weibchen und den tatsächlichen Vätern sowie den übrigen Männchen auf der Fläche aufgeführt. Die Spalte ‚Richtung‘ gibt an, ob die Väter der Nestlinge im entsprechenden Nest der zugehörigen Mutter genetisch weniger (-) oder mehr ähnlich (+) als die anderen Männchen waren.

Nest	Anzahl Väter	Genet. Ähnlich. der Väter	Genet. Ähnlich. der restl. Männchen	Richtung
2	3	0,16	0,22	-
3	4	0,3	0,27	+
4	4	0,21	0,24	-
5	4	0,29	0,28	+
6	2	0,27	0,22	+
7	4	0,22	0,24	-
9	1	0,15	0,21	-
11	2	0,3	0,22	+
12	3	0,27	0,24	+
13	4	0,24	0,23	+
15	3	0,13	0,19	-
18	1	0,4	0,32	+

In fünf Nestern (-) waren die beteiligten Väter genetisch von der Mutter mehr verschieden als die übrigen Männchen. In sieben Nestern (+) waren die Verhältnisse umgekehrt. Hier stammten die Nestlinge von Vätern, die den zum Nest gehörigen Weibchen genetisch ähnlicher waren als die übrigen Männchen. War nur ein Männchen an der Brut beteiligt, stand es dem dazugehörigen Weibchen einmal genetisch näher (Nest 18) und einmal weniger nahe (Nest 9) als die anderen Männchen.

Berechnet man die mittlere genetische Ähnlichkeit der tatsächlichen Väter über alle Bruten, so ergibt sich ein Wert von 0,25. Der Mittelwert für die jeweils nicht beteiligten Männchen

beträgt 0,24. Diese beiden Werte unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (gepaarter T-Test; $p = 0,57$). Väter waren den zugehörigen Weibchen also nicht genetisch unähnlicher als die übrigen Männchen.

Schließlich ergibt sich noch die Möglichkeit, dass Weibchen, die mit mehreren Männchen kopuliert hatten, den größeren Teil ihrer Brut mit einem genetisch weniger ähnlichen Männchen hatten. Um eine derartige Verschiebung im Fortpflanzungserfolg einzelner Männchen zu überprüfen, wurde die Korrelation zwischen der genetischen Ähnlichkeit der Partner und der Anzahl der Nachkommen berechnet. In drei Fällen zeugten alle beteiligten Männchen nur jeweils einen Nachkommen. In fünf Fällen hatten Männchen von geringerer genetischer Ähnlichkeit zur Mutter die größere Anzahl von Nestlingen gezeugt. Bei drei Bruten stammten jedoch mehr Nestlinge von genetisch ähnlicheren Männchen ab. Auch dieser schwache Trend (5:3) weicht nicht signifikant von einer zufälligen (4:4) Verteilung ab (Chi-Quadrat Goodness-of-fit Test nach Pearson; $p = 0,73$). Innerhalb einer mit mehreren Männchen gezeitigten Brut waren genetisch weniger ähnliche Männchen somit nicht grundsätzlich erfolgreicher als Männchen, mit höherer genetischen Ähnlichkeit. Offensichtlich stammen also Nestlinge nicht bevorzugt aus Kopulationen zwischen genetisch entfernten Partnern.

3.1.3 Mögliche Ursachen für die multiple Paternität

Um die Hintergründe für das Auftreten von Nestern mit mehreren Vätern beim Seggenrohrsänger identifizieren zu können, wird der Einfluss verschiedener Faktoren auf das Muster der Verteilung der multiplen Paternität hin untersucht. Als Grundlage dazu dienen vor allem die Untersuchungen in Dikoe und Zvanets. Während die für das Gebiet Dikoe erlangten Resultate aufgrund des umfangreicheren Datenmaterials für detailliertere Betrachtungen zur Verfügung stehen, können die Ergebnisse aus Zvanets in der Regel nur zum Vergleich genutzt werden.

3.1.3.1 Biotopproduktivität

Die Bruthabitate des Seggenrohrsängers zeichnen sich durch eine hohe Produktivität aus. Das damit verbundene große Nahrungsangebot wird als eine wesentliche Voraussetzung für die Evolution der uniparentalen Brutpflege durch das Weibchen betrachtet. Die Abhängigkeit des Seggenrohrsängers von der Produktivität des Brutbiotops lässt es daher möglich erscheinen, dass sich Unterschiede im Nahrungsangebot in den Habitaten auf die Verhaltensstrategien der Geschlechter auswirken könnten. Es wäre denkbar, dass sich so Konsequenzen für die Häufigkeit des Auftretens von Bruten mit mehreren Vätern ergeben.

Voruntersuchungen hatten gezeigt, dass sich die Biotopproduktivität der Brutgebiete Dikoe und Zvanets deutlich unterscheidet (KOZULIN et al. 1998). Um den Einfluss der Produktivität auf das Paarungssystem des Seggenrohrsängers zu testen, wurden die Vaterschaftsverhältnisse in den Nestern der beiden Gebiete verglichen.

Entsprechend den Erwartungen wies der produktivere Habitat Zvanets während der Untersuchung eine höhere Besiedlungsdichte auf als Dikoe. Die großflächig ermittelte Dichte der Männchen ergab in Dikoe einen Wert von 58 singenden Männchen pro km² (02.06.99) gegenüber 91 in Zvanets (07.06.99). Aus Dikoe konnten 13 und aus Zvanets 5 Nester für die Bestimmung der Vaterschaftsverhältnisse ausgewertet werden. In Dikoe ließen sich 54 der insgesamt 58 untersuchten Nestlinge einem auf der Probefläche gefangenen Männchen zuordnen. In Zvanets gelang die Zuordnung der 24 Nestlinge in 23 Fällen. Lediglich für den Vater eines Nestlings lag keine Blutprobe vor. Von den 32 in Dikoe gefangenen Männchen konnte für 24 eine Vaterschaft in mindestens einer der untersuchten Bruten nachgewiesen werden. In Zvanets zeugten 10 der 23 gefangenen Männchen Nestlinge in den auswertbaren Nestern. Die Zuweisung der Vaterschaften ermöglichte die Unterscheidung zwischen Bruten mit einem Vater und solchen mit mehreren Vätern

Die Häufigkeit des Auftretens von Nestern mit multipler Paternität in den beiden Untersuchungsgebieten ist in Tabelle 24 ersichtlich.

Tabelle 24: *Vaterschaftsverhältnisse in den beiden Untersuchungsflächen Dikoe und Zvanets. (%-Werte in Klammern).*

Ort	Bruten mit einem Vater		Bruten mit zwei oder mehr Vätern		Total	
	Nester	Nestlinge	Nester	Nestlinge	Nester	Nestlinge
Dikoe	2 (15,4)	8 (14,8)	11 (84,6)	46 (85,2)	13	54
Zvanets	0	0	5 (100)	24 (100)	5	24

In Dikoe beträgt die Rate der multiplen Paternität in Bezug auf die Nester 84,6% und in Zvanets 100%. Die beiden Untersuchungsgebiete unterscheiden sich damit nicht in Bezug auf die Vaterschaftsverhältnisse in den Nestern (Exakter Test nach Fisher: $p = 1$). Für die Betrachtung der Nestlinge ergeben sich ebenfalls keine signifikanten Unterschiede im Hinblick auf das Paarungssystem zwischen den Gebieten (Exakter Test nach Fisher: $p = 0,053$). In Dikoe stammen 85,2% der Nestlinge aus Nestern, an denen mehrere Männchen beteiligt sind, und in Zvanets alle 24 Nestlinge aus solchen Nestern.

In 3.1.2.2 wurde sowohl für Dikoe als auch für Zvanets die Häufigkeitsverteilung der Anzahl an den Nestern beteiligter Väter vorgestellt. Der Vergleich der Häufigkeitsverteilungen beider Untersuchungsgebiete zeigt, dass sie sich nicht in Bezug auf das Häufigkeitsmuster der Anzahl der pro Nest beteiligten Väter unterscheiden (Chi-Quadrat nach Pearson = 2,631; $p = 0,452$).

Zusätzlich wurde für alle Nester, in denen die Paternitätsverhältnisse bestimmt werden konnten, der Vaterschaftsdiversitätswert berechnet (3.1.2.2.). Ein Vergleich der für die einzelnen Nester in Dikoe ermittelten Werte mit den Ergebnissen aus Zvanets ergab, dass sich die beiden Untersuchungsgebiete nicht im Hinblick auf die Diversität (nach Shannon-Weaver-Index) der Vaterschaftsverhältnisse unterscheiden (Mann-Whitney U-Test; $U = 30$; $p = 0,804$).

Für die aus den beiden Untersuchungsgebieten gewonnenen Stichproben kann damit kein offensichtlicher Einfluss der Biotopproduktivität auf den Grad der multiplen Paternität nachgewiesen werden. Aufgrund des umfangreicheren Probenmaterials aus Dikoe wird sich die weitere Darstellung weitgehend auf diese Untersuchungsfläche beschränken.

3.1.3.2 ‚Qualität‘ der Weibchen

Theoretisch wäre es denkbar, dass die Qualität der Weibchen einen Einfluss auf das Ausmaß der multiplen Paternität in den einzelnen Nestern ausübt. Die Qualität der Weibchen und/oder die Güte des von ihnen genutzten Habitats könnte/n ihren Fortpflanzungserfolg beeinflussen. Sollten weibliche Seggenrohrsänger über Merkmale verfügen, deren biometrische Ausprägung ihre Qualität für männliche Seggenrohrsänger erkennbar macht, könnte dies zu einem verstärkten Bemühen der Männchen um Kopulationen mit qualifizierteren Weibchen führen (3.1.2.5.1). Die stärker umworbenen Weibchen hätten dadurch eventuell die Gelegenheit zur Kopulation mit einer größeren Zahl von Männchen. Eine mögliche Folge dieses selektiven Aufwandes der Männchen könnte daher eine positive Korrelation zwischen den Merkmalen der Weibchen und der Vaterschaftsdiversität ihrer Brut sein.

Zunächst ein Überblick darüber, mit welcher Häufigkeit die unterschiedlichen Werte der Vaterschaftsdiversität in Dikoe auftraten (Tabelle 25).

Tabelle 25: Vaterschaften in den 13 Bruten in Dikoe. Angegeben sind die Anzahl bzw. der Prozentsatz von Bruten, an denen unterschiedlich viele Männchen beteiligt waren sowie der Durchschnittswert (mit Spannweite) der resultierenden Vaterschaftsdiversität H .

Anzahl Väter	Anzahl Bruten	% aller Bruten	Vaterschaftsdiversität H
1	2	15,4	0 (0-0)
2	3	23,1	0,624 (0,56-0,67)
3	3	23,1	1,06 (1,04-1,1)
4	5	38,5	1,354 (1,33-1,39)

Eine Vaterschaftsdiversität von 0 trat im Untersuchungsgebiet Dikoe in zwei Nestern auf. An jeweils drei Bruten waren zwei bzw. drei Männchen beteiligt. Die Vaterschaftsdiversität liegt im ersten Fall zwischen 0,56 bzw. 0,67, im zweiten zwischen 1,04 bzw. 1,1. Eine mittlere Vaterschaftsdiversität von 1,354 ließ sich für solche Bruten berechnen, an denen 4 Männchen beteiligt waren. Insgesamt streuten die Diversitätswerte demnach zwischen 0 und 1,39 (siehe auch 3.1.2.2). Die im Folgenden auf ihren Einfluss auf die multiple Paternität untersuchten Faktoren werden hierzu in Beziehung gesetzt.

Die in Tabelle 26 dargestellten Ergebnisse zeigen, inwieweit sich für die Konstitution und Kondition des Weibchens eine Beziehung zum Ausmaß der multiplen Paternität nachweisen ließ.

Tabelle 26: Korrelation zwischen der Vaterschaftsdiversität H der Bruten und der Biometrie der Weibchen (r = Korrelationskoeffizient nach Pearson; p = Irrtumswahrscheinlichkeit).

Maß	n	r	p
Tarsuslänge	13	0,019	0,951 ns
Flügelänge	13	0,261	0,389 ns
Teilfederlänge	12	0,357	0,255 ns
Gewicht	13	-0,122	0,692 ns
Schnabellänge	13	0,21	0,492 ns
Nalosp	13	-0,305	0,311 ns
Schnabelhöhe	13	0,261	0,388 ns
Schnabelbreite	13	-0,28	0,354 ns
Innenfußspanne	13	-0,101	0,744 ns
Mittlere Fußspanne	13	0,104	0,734 ns
Außenfußspanne	13	-0,103	0,738 ns

Für keines der untersuchten Maße konnte eine Korrelation mit dem Ausmaß multipler Paternität gefunden werden. Zumindest für diese Auswahl von Parametern lässt sich kein Einfluss auf das Verhalten der Geschlechter nachweisen. Die Unterschiede in der Qualität der

Weibchen könnten sich z. B. in der Größe ihrer Gelege ausdrücken. Die fünf Nester, die im Ei-Stadium gefunden wurden, und von deren Nestlingen schließlich eine Vaterschaftsbestimmung vorgenommen werden konnte, enthielten alle fünf Eier. Damit lässt sich mit den vorhandenen Daten kein Zusammenhang zwischen der Gelegegröße und dem Ausmaß multipler Paternität der Bruten aufdecken.

In früheren Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass das Nahrungsangebot in Bereichen mit einer hohen Dichte an Nestern höher war als in der Umgebung von stärker isoliert liegenden Nestern (DYRCZ & ZDUNEK 1993a). Es wäre daher denkbar, dass die Weibchen um Bereiche mit günstigen Nahrungsbedingungen für ihren Neststandort konkurrieren könnten, und dass ihr Vermögen, sich in solchen Auseinandersetzungen durchzusetzen, von ihrer Konstitution und Kondition abhängt. Tabelle 27 zeigt die Ergebnisse der Untersuchung des Zusammenhanges zwischen Biometrie der Weibchen und Isolation ihrer Neststandorte.

Tabelle 27: Korrelation zwischen der Isolation des Neststandortes (Isolations-Index I) und der Biometrie der Weibchen (r = Korrelationskoeffizient nach Pearson; p = Irrtumswahrscheinlichkeit).

Maß	n	r	p
Tarsuslänge	12	0,0	1 ns
Flügelänge	12	-0,415	0,18 ns
Teilfederlänge	12	-0,462	0,153 ns
Gewicht	12	0,072	0,823 ns
Schnabellänge	12	-0,033	0,918 ns
Nalosp	12	0,281	0,376 ns
Schnabelhöhe	12	-0,192	0,551 ns
Schnabelbreite	12	0,272	0,393 ns
Innenfußspanne	12	0,118	0,715 ns
Mittlere Fußspanne	12	-0,171	0,596 ns
Außenfußspanne	12	0,097	0,764 ns

Für keines der untersuchten biometrischen Maße besteht ein Zusammenhang zum Isolations-Index der Nester. Unterschiede in der Konstitution der Weibchen spielen auf der Untersuchungsfläche keine Rolle für die Isolation ihrer Neststandorte.

Somit lassen sich aus der Biometrie der Weibchen keine Aussagen über deren mögliche Attraktivität für die Männchen bzw. deren Vermögen, sich in intrasexuellen Konflikten durchzusetzen, ableiten.

3.1.3.3 Überlebensfähigkeit

Für einige Organismengruppen konnte ein positiver Zusammenhang zwischen der Anzahl von Kopulationspartnern eines Weibchens und ihrem Fortpflanzungserfolg gefunden werden (KEIL & SACHSER 1998, MADSEN et al. 1992). Aufgrund der versteckten Lebensweise des Seggenrohrsängers ist eine Bestimmung der Anzahl von Kopulationspartnern der Weibchen praktisch unmöglich. Falls die Kopulation mit unterschiedlichen Männchen regelmäßig dazu führen sollte, dass es den Männchen gelingt, die Vaterschaft zumindest eines der Nestlinge zu erringen, wäre die Diversität der Vaterschaften einer Brut ein indirektes Maß für die Bereitschaft des Weibchens, sich mit mehreren Männchen zu paaren. Ein möglicher Zusammenhang zwischen dem Ausmaß der multiplen Paternität und dem Fortpflanzungserfolg ließe sich daher anhand des Datenmaterials aus Dikoe überprüfen.

Als Maße für den Fortpflanzungserfolg und die Kondition der Nestlinge bieten sich für jedes Nest die Brutgröße (Anzahl der Nestlinge), die Anzahl ausgeflogener Nestlinge und die mittleren Wachstumsraten der Nestlinge an. Es ließ sich jedoch weder für die Anzahl der Nestlinge (Spearman Rang Korrelation: $\rho = 0,292$; $p = 0,33$), die Anzahl ausgeflogener Nestlinge (Spearman Rang Korrelation: $\rho = 0,216$; $p = 0,478$) noch die mittleren Wachstumsraten der Nestlinge (Korrelationskoeffizient nach Pearson: $r = -0,474$; $p = 0,141$) eine Korrelation zur Vaterschaftsdiversität in den Nestern nachweisen. Deshalb scheint sich das Ausmaß multipler Paternität im untersuchten Bestand nicht unmittelbar auf den Fortpflanzungserfolg der Weibchen ausgewirkt zu haben.

3.1.3.4 Väterliche Investition

Weibchen einiger Vogelarten maximieren durch die Kopulation mit mehreren Männchen die väterlichen Hilfeleistungen für ihre Brut. Männliche Seggenrohrsänger sind weder an der Bebrütung der Eier noch an der Fütterung der Nestlinge beteiligt (HEISE 1970). Es existieren jedoch Hinweise darauf, dass Männchen bei drohender Gefahr in Nestnähe zu singen beginnen, um Weibchen zu warnen (DYRCZ & SCHULZE-HAGEN nicht publ. Daten). In der vorliegenden Untersuchung führte die Annäherung an ein Nest auf beiden Flächen häufig zu spontanem Gesang mit möglicher Warnfunktion bei den in Nestnähe befindlichen mit Farbringen markierten Männchen. Darüber hinaus brachten sie bei solchen Gelegenheiten aber auch Warnrufe. Es konnte regelmäßig beobachtet werden, dass kurz nachdem ein Weibchen in Nestnähe zu warnen begann, ein Männchen herbeiflog, um ebenfalls zu warnen oder in kurzen Strophen zu singen. Besonders intensiv trat dieses Verhalten in Dikoe an Nest 1 und in Zvanets an Nest 6 auf. Die Bestimmung der Vaterschaftsverhältnisse ergab, dass das warnende Männchen an Nest 1 der Vater von drei der insgesamt vier Nestlingen war und dass das in Zvanets besonders auffällig rufende Männchen drei von fünf Junge im entsprechenden Nest gezeugt hatte.

3.1.3.5 Genetische Diversität

Mehrfach wurde spekuliert, dass sich Weibchen mit mehreren Männchen paaren, um die genetische Diversität ihres Nachwuchs zu steigern (z. B. WILLIAMS 1975). In Dikoe waren an zwei Nestern nur ein Männchen und an drei Nestern lediglich zwei Männchen beteiligt. Da sich zahlreiche Männchen in einer für die Weibchen sicherlich erreichbaren Entfernung aufhielten, wäre es auch für diese Weibchen theoretisch möglich gewesen, mehr Väter an ihrer Brut beteiligen zu lassen. Sie nutzten diese Gelegenheit jedoch nicht.

3.1.3.6 Genetische Qualität

Da weibliche Seggenrohrsänger ihre Brut ohne die Hilfe eines Männchens versorgen, sind sie bei der Wahl ihrer Kopulationspartner keinen offensichtlichen Einschränkungen unterworfen. Sollten sie ihre Partner aktiv aufsuchen, könnten sie theoretisch unter dem Angebot der in der Regel zahlreich anwesenden Männchen das ihnen am hochwertigsten erscheinende auswählen und diesem die Vaterschaft ihrer Nestlinge überlassen. Kopulationen mit weiteren Männchen wären dann nötig, wenn die Weibchen eine Korrektur ihrer ursprünglichen Wahl vorzunehmen hätten. Multiple Paternität wäre demzufolge das Resultat des Versuchs der Weibchen, im Verlauf der Legephase eine Verbesserung der Partnerwahl durchzuführen. Falls zwischen den Weibchen Einigkeit darüber bestehen sollte, welche Merkmale die Attraktivität eines Männchens bestimmen, wäre die Konsequenz des skizzierten weiblichen Auswahlverhaltens, dass nur wenige Männchen einen sehr hohen Vaterschaftserfolg erringen sollten, während ein Großteil der Männchen überhaupt keinen Nachwuchs haben sollte. Zudem sollte ein großer Teil der Weibchen nur ein Männchen an ihrer Brut beteiligen. Weibchen, die eine Korrektur ihrer ursprünglichen Wahl vorzunehmen hätten, sollten zwei oder in noch selteneren Fällen mehr als zwei Männchen als Väter für ihre Brut haben. Die Notwendigkeit zur Kopulation mit mehreren Männchen ergäbe sich allerdings auch dann, wenn eine abschließende Beurteilung der Qualität der Männchen durch die Weibchen erst während oder nach der Kopulation erfolgte.

Auf der Untersuchungsfläche Dikoe hatten die meisten Männchen nur einen Nestling gezeugt (Abbildung 6). Nur wenige Männchen erlangten die Vaterschaft von mehr als drei Nestlingen. Sechs Nestlinge war bereits das Maximum an Nachkommen der erfolgreichsten Männchen. Die Anzahl von vier Vätern pro Brut trat in Dikoe am häufigsten auf. Die Beteiligung von nur einem Männchen war mit zwei Nestern der seltenste Fall (Abbildung 7). Damit trifft die Voraussage über das Muster des Fertilisationserfolges der Männchen sowie die erwartete Häufigkeitsverteilung der an den Nestern beteiligter Männchen nur für den Fall zu, dass eine Beurteilung der Qualität der Männchen erst während bzw. nach der Kopulation erfolgt und sich die Männchen nur geringfügig in ihrer Qualität unterscheiden.

3.1.3.7 ‚Convenience‘ Polyandrie

Für Insekten konnte gezeigt werden, dass Weibchen die Kopulationsversuche von Männchen zulassen, um die hohen Kosten, die der Versuch, sich dem Männchen zu entziehen, verursachen würde, zu vermeiden (‚convenience‘ Polyandrie; ALCOCK 1980, THORNHILL & ALCOCK 1983). Weibchen sollten vor allem dort von verschiedenen Männchen bedrängt werden, wo die Dichte der Männchen besonders hoch ist. Dies war auf der Untersuchungsfläche in erster Linie dort der Fall, wo auch die Dichte der Nester hoch war. Entsprechend würde man für die Bruten in diesem Bereich eine hohe Diversität der Vaterschaften erwarten, während eher isoliert liegende Nester einen geringeren Grad multipler Paternität erreichen sollten. Weiterhin wäre zu erwarten, dass Männchen fertile Weibchen insbesondere in der Nähe ihrer Nester bedrängen sollten, da diese Bereiche regelmäßig vom Weibchen aufgesucht werden müssen. Daher sollte eine enge räumliche Beziehung zwischen der Lage der Kerngebiete der Männchen und der Nester, in denen sie Junge haben, vorliegen. Das Ergebnis der Untersuchung des Zusammenhangs zwischen der Isolation des Neststandortes (Isolations-Index I) und dem Ausmaß multipler Paternität (Vaterschaftsdiversität H) zeigt Abbildung 12.

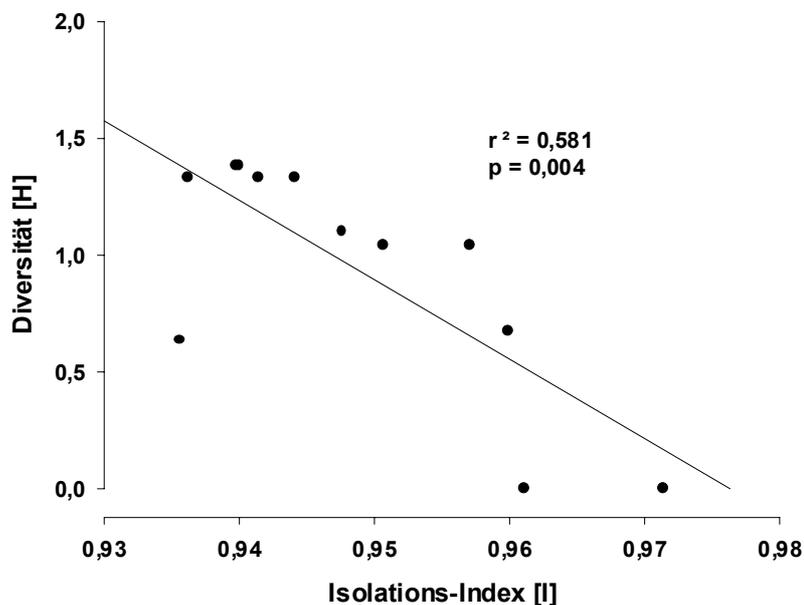


Abbildung 12: Beziehung zwischen der Isolation der Neststandorte (Isolations-Index I) und der Diversität der Vaterschaftsverhältnisse in den zugehörigen Brutten (Diversität H) (r^2 = Bestimmtheitsmaß; p = Irrtumswahrscheinlichkeit).

Entsprechend der Vorhersage liegt eine enge Beziehung zwischen der räumlichen Lage der Nester zueinander und dem Ausmaß multipler Paternität in den Nestern vor. Unterstützung erhält diese Hypothese zudem durch die Bestätigung des erwarteten Zusammenhanges zwischen der räumlichen Lage der Singwarten der Männchen und der Nester, in denen sie Junge hatten (3.1.2.3.1)

3.1.3.8 Vermeidung von Infantizid

Die Annahme, dass Infantizid-Vermeidung eine mögliche Erklärung für die Bereitschaft der Weibchen, sich mit mehreren Männchen zu paaren, sein könnte, wurde zunächst an Säugern entwickelt (HRDY 1977). Die Infantizid-Vermeidungs-Hypothese macht die Voraussage, dass Weibchen mit solchen Männchen kopulieren sollten, welche die größte Bedrohung für die Brut darstellen. Die Möglichkeit, eigene Junge in der Brut gezeugt zu haben, könnte die Männchen von einem Infantizid absehen lassen. Demnach sollten Weibchen bestrebt sein, mit den Männchen zu kopulieren, deren Kerngebiete in der Umgebung ihres Neststandortes liegen. Zudem sollte die Notwendigkeit und die Anzahl multipler Kopulationen von der Männchendichte abhängig sein. Da sich die Bereiche hoher Nestdichten mit der Verteilung der Männchen deckten, sollte multiple Paternität an Orten mit einer hohen Männchendichte höher sein als dort, wo sich weniger Männchen aufhalten. Damit entsprechen sich die Voraussagen für die möglichen Faktoren ‚convenience‘ Polyandrie und ‚Infantizid-Vermeidung‘. Die Infantizid-Bedrohung durch die Männchen lässt sich jedoch auch als Teil der Kosten betrachten, die das Männchen einem abweisenden Weibchen aufbürdet. Beide Hypothesen stehen somit durchaus im Einklang miteinander.

3.1.3.9 Vermeidung von Inzuchtdepression

Als Spezialist eines Habitats, das wahrscheinlich über weite Zeitabschnitte der Geschichte durch eine stark fragmentierte und meist relativ kleinflächige Verbreitung charakterisiert war, wird das Vorkommen des Seggenrohrsängers häufig in Subpopulation zersplittert gewesen sein. Zudem zeichnet sich der Seggenrohrsänger ähnlich dem Drosselrohrsänger durch seine vergleichsweise hohe Philopatry innerhalb der Gruppe der Rohrsänger aus (Tabelle 28).

Tabelle 28: Geburts- und Brutortstreue bei einigen Mitgliedern der Gattung Acrocephalus.

Art	Geburtsortstreue	Brutortstreue	Quelle
Seggenrohrsänger	14-19%	♂: 23-41% ♀: 27-44%	H. WAWRZYNIAK & G. SOHNS in RUTSCHKE (1983)
	0,6%	♂: ~ 1/3 ♀: < 1/3 (?)	DYRCZ & ZDUNEK (1993a)
Schilfrohrsänger	„[...] ein Teil der Jungvögel [...] kehrt [...] an den Geburtsort zurück.“	„Ein großer Teil der Männchen zeigt Brutortstreue [...] und wenige Weibchen kehren [...] in ein früheres Territorium zurück.“	KOSKIMIES (1991)
Teichrohrsänger	-	♂: 17,1% ♀: 10,9%	DORSCH (1985)
Sumpfrohrsänger	0,8%	♂: 26% ♀: 17,4%	DOWSETT-LEMAIRE (1978)
	3,1%	♂: 44,1% ♀: 26,5%	FRANÇOIS (1985)
Drosselrohrsänger	Etwa 30%	♂: 42,5% ♀: 45,9%	BEIER (1981)
	69%	92%	HANSSON et al. (2002)

Nach den in 3.1.2.6 vorgestellten Ergebnissen gingen in Dikoe Nachkommen nicht bevorzugt aus Kopulationen zwischen genetisch weniger ähnlichen Partnern hervor. Ein Mechanismus, der die Wahl genetisch ähnlicherer Partner unterbindet, um Inzucht zu vermeiden, scheint demnach beim Seggenrohrsänger nicht zu existieren.

In einer Studie über den Drosselrohrsänger konnte gezeigt werden, dass der Schlüpfertag mit dem Grad der genetischen Ähnlichkeit der Paarpartner negativ korreliert ist (BENSCH et al. 1994). Aufgrund seiner inselartigen Verbreitung und seiner ausgeprägten Philopatry ist es daher denkbar, dass der Seggenrohrsänger im Verlauf seiner Evolution regelmäßig mit den negativen Effekten der Inzuchtdepression konfrontiert war. Als eine wesentliche Strategie die Kosten der Inzucht zu vermeiden wird die Paarung der Weibchen mit mehreren Männchen betrachtet (TREGENZA & WEDELL 2002).

Um den Selektionsdruck auf die Ausbildung einer solchen Strategie gegen die Inzuchtdepression für den Seggenrohrsänger einschätzen zu können, ist die Kenntnis der genetischen Beziehungen innerhalb und zwischen den Populationen notwendig. Dies war der Anlass für die Durchführung der populationsgenetischen Untersuchungen der vorliegenden Arbeit.

3.2 Populationsgenetik

Die Untersuchung der Populationsgenetik des Seggenrohrsängers erfolgte mit Hilfe von molekulargenetischen Methoden. Dazu wurde den Vögeln eine Blutprobe entnommen. Die daraus gewonnene DNA wurde einer Mikrosatelliten-Untersuchung an sechs polymorphen Loci unterzogen. Daneben erfolgte eine Sequenzierung eines Teilstücks des Cytochrom b-Gens von einigen zufällig ausgewählten Individuen der einzelnen Populationen, um die Variabilität dieses konservativeren Markers zu bestimmen.

Tabelle 29 gibt eine Übersicht über die Herkunft und die Anzahl, der für die Untersuchung der Populationsgenetik des Seggenrohrsängers genutzten Proben.

Tabelle 29: Herkunft und Anzahl der für die populationsgenetischen Untersuchungen genutzten Proben.

	Ort	Untersuchungsjahr	Anzahl der Proben
Brutgebiete	Biebrza/PL	1993	59
		1994	47
		1997	73
	Stettin/PL	1999	47
	Lublin/PL	1998	30
	Dikoe/BY	1999	49
	Zvanets/BY	1999	30
	Yaselda/BY	2000	27
	Uday/UA	2000	25
	Supoy/UA	1999	4
		2000	21
Omsk Region/RUS	2000	2	
Rastgebiete	Veurne/B	1998	40
		1999	38
	Na Nava/E	2000	49

Für die Untersuchung der populationsgenetischen Muster innerhalb der Populationen standen 412 Proben aus acht Populationen zur Verfügung. Die beiden zusätzlichen Proben aus der Omsk Region/RUS ließen sich lediglich dazu nutzen, die Möglichkeit einer engeren Verwandtschaft zu den anderen Populationen zu testen. Aus den Rastgebieten Veurne/B und La Nava/E konnten insgesamt 127 Proben in die Analyse ihrer Herkunft einbezogen werden.

Zunächst werden die Resultate der Cytochrom b-Gensequenzierung vorgestellt. Die gewonnenen Sequenzen werden mit aus der Genbank bezogenen Sequenz-Daten anderer Arten der Gattung *Acrocephalus* in Beziehung gesetzt, um so die systematische Stellung des Seggenrohrsängers zu veranschaulichen.

Die Darstellung der Ergebnisse der Mikrosatellitenanalyse beginnt mit den Resultaten aus dem Vergleich der genetischen Struktur zwischen den Jahren 1993, 1994 und 1997 in der Biebrza. Danach wird die genetische Variabilität innerhalb der acht näher untersuchten

Populationen vergleichend vorgestellt. Anschließend folgt die Darstellung der genetischen Differenzierung dieser Populationen. Zur Untersuchung der Bestandsentwicklung der einzelnen Populationen wurden die genetischen Daten der Individuen einem speziellen Testverfahren zur Erkennung eines möglichen ‚Bottlenecks‘ der einzelnen Bestände unterzogen. Die Resultate dieses Testverfahrens werden für jede Population dargestellt. Es folgt die Vorstellung von Ergebnissen der Herkunftsanalyse der in Belgien und Spanien gefangenen rastenden Seggenrohrsänger. Abschließend werden die Resultate des genetischen Vergleichs zwischen den in Sibirien gefangenen Individuen und denen der anderen Populationen vorgestellt.

3.2.1 Cytochrom b-Gensequenzierung

Im Gegensatz zu den Mikrosatelliten weist die Sequenz des Cytochrom b-Gens nur eine relativ geringe Mutationsrate auf. Da dieser Marker evolutionär betrachtet eine langsamere Veränderung erfährt, eignet er sich besonders für die Analyse erdgeschichtlich weiter zurückliegender Ereignisse. Damit ermöglicht der Vergleich der Sequenzen des Cytochrom b-Gens insbesondere zwischen verschiedenen Arten die Analyse ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander. Daneben lässt sich die Variabilität dieses Gens auch innerhalb einer Art betrachten. Als vorwiegend maternal vererbter Marker spiegelt das Cytochrom b-Gen in der Regel das Migrationsverhalten der Weibchen wider.

3.2.1.1 Systematische Stellung des Seggenrohrsängers innerhalb der Gattung *Acrocephalus*

Die Zusammenführung der vom Seggenrohrsänger gewonnenen eigenen Daten mit den aus der Genbank bezogenen Sequenzen der anderen Arten brachte für die ausgewählten phylogenetischen Modelle die folgenden Ergebnisse:

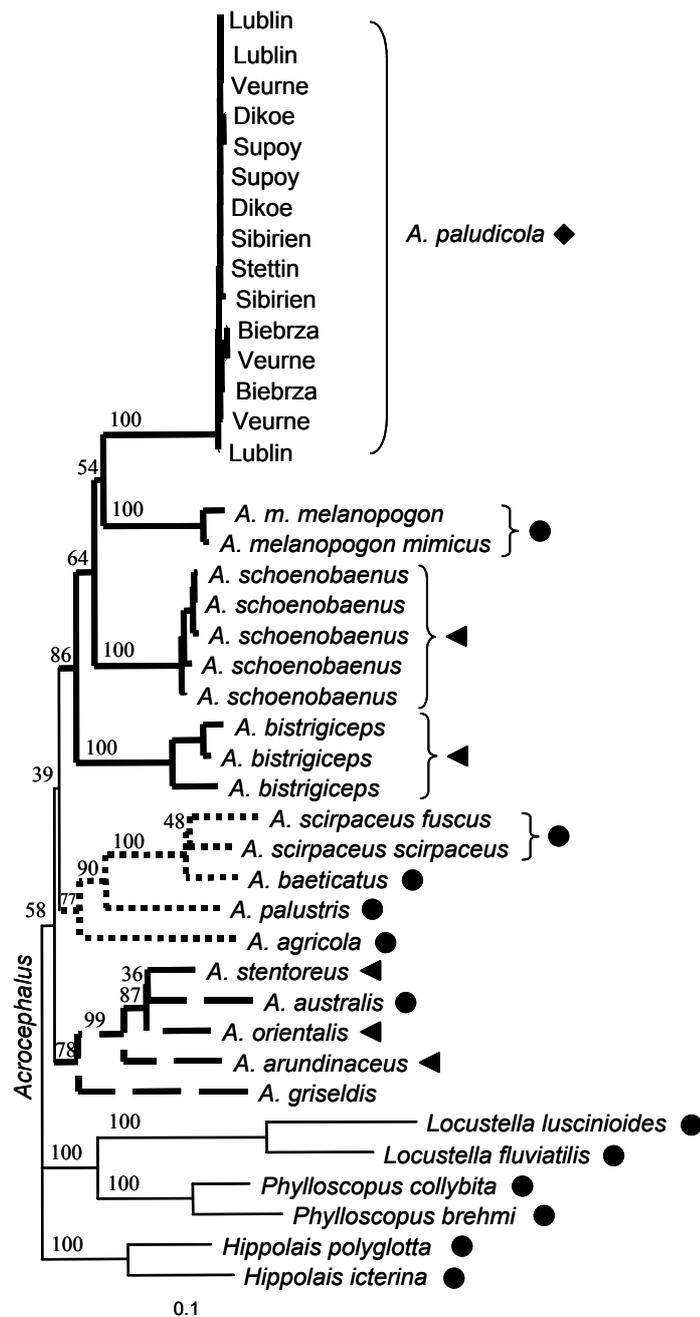


Abbildung 13: Neighbor Joining Phylogramm ausgewählter Acrocephalus-Arten. Je zwei Arten der Gattungen *Locustella*, *Phylloscopus* und *Hippolais* wurden als Außengruppentaxa verwendet. Die Zahlen geben Bootstrap-Werte (1000 Wiederholungen) an. Für den Seggenrohrsänger (*A. paludicola*) sind die Ortsbezeichnungen für die Herkunft der Proben angegeben. Die Gruppe der großen ungestreiften Rohrsänger ist mit gebrochenen Linien wiedergegeben, die der kleinen ungestreiften mit gepunkteten Linien und die der gestreiften Rohrsänger mit durchgezogenen Linien. Die Symbole hinter den einzelnen Artnamen geben das Paarungssystem der Art an (nach LEISLER et al. 2002): ◆ = kein Paarverbund, ◀ = Polygynie, ● = Monogamie. Eine Klassifizierung des Paarungssystems von *A. griseldis* ist bislang nicht vorgenommen worden.

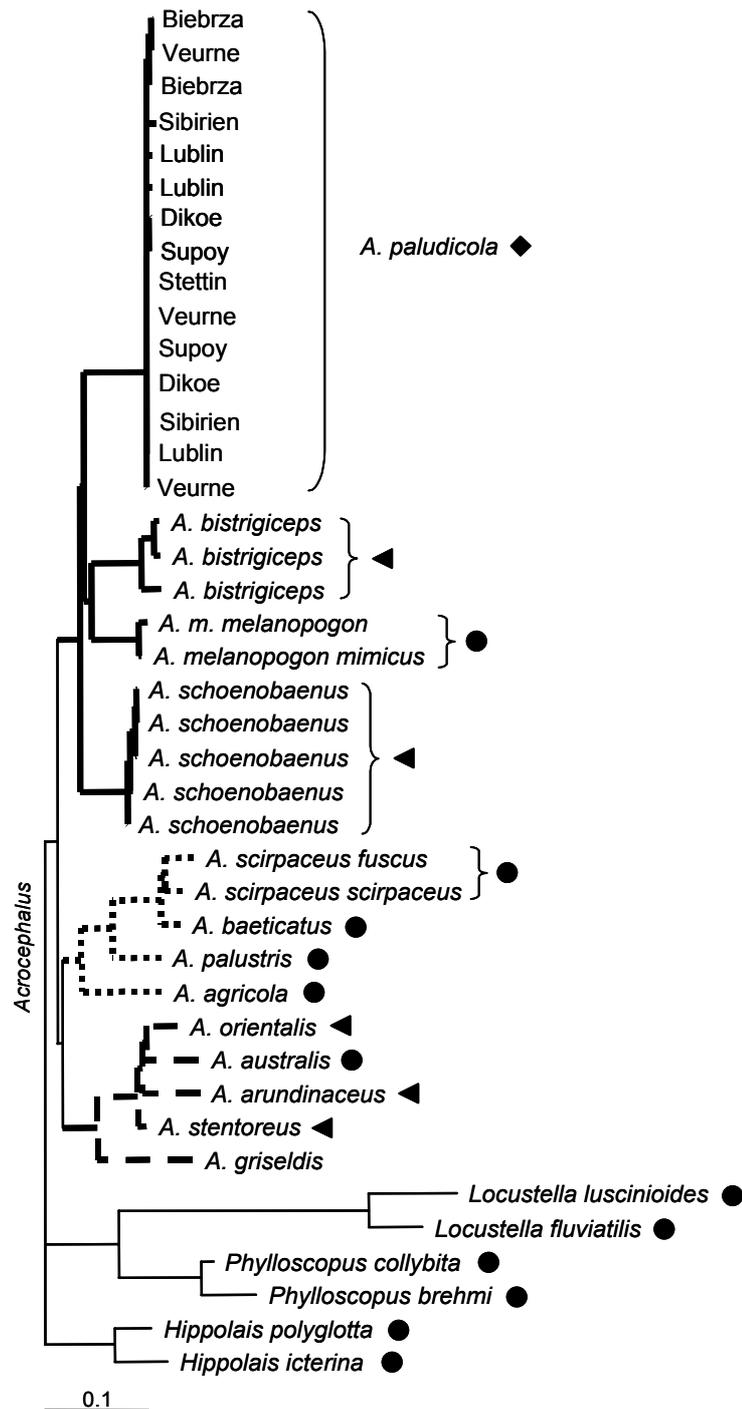


Abbildung 14: Maximum Likelihood Phylogramm ausgewählter *Acrocephalus*-Arten. Je zwei Arten der Gattungen *Locustella*, *Phylloscopus* und *Hippolais* wurden als Außengruppentaxa verwendet. Dargestellt ist einer von zwei besten Bäumen, die sich minimal in einigen Astenlängen, jedoch nicht in der Baumtopologie unterscheiden. Für den Seggenrohrsänger (*A. paludicola*) sind die Ortbezeichnungen für die Herkunft der Proben angegeben. Die Gruppe der großen ungestreiften Rohrsänger ist mit gebrochenen Linien wiedergegeben, die der kleinen ungestreiften mit gepunkteten Linien und die der gestreiften Rohrsänger mit durchgezogenen Linien. Die Symbole hinter den einzelnen Artnamen geben das Paarungssystem der Art an (nach LEISLER et al. 2002): ◆ = kein Paarverbund, ◀ = Polygynie, ● = Monogamie. Eine Klassifizierung des Paarungssystems von *A. griseldis* ist bislang nicht vorgenommen worden.

Unabhängig vom Berechnungsverfahren treten drei deutlich voneinander getrennte Gruppen auf (Abbildung 13 und Abbildung 14; auf die Darstellung des Maximum Parsimony-Baumes wurde verzichtet, da er keine zusätzlichen Informationen bietet). Die Bildung der Gruppen stimmt gut mit morphologischen Daten überein, da sie die großen ungestreiften, die kleinen ungestreiften und die gestreiften Rohrsänger voneinander trennt. Innerhalb der einzelnen Gruppen unterscheidet sich die Baumtopologie jedoch zwischen den verschiedenen Berechnungsverfahren. Wie zu erwarten, fällt der Seggenrohrsänger in die Gruppe der gestreiften Rohrsänger. Innerhalb dieser Gruppe wird die Monophylie der einzelnen Arten durch Bootstrapwerte von 100% eindeutig unterstützt, wohingegen die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Arten ungeklärt bleibt. Letzteres äußert sich zum einen in geringen Bootstrapwerten, zum anderen in unterschiedlichen Topologien je nach Berechnungsverfahren (Abbildung 13 und Abbildung 14).

Monogame Paarungssysteme überwiegen in der Gruppe. Ein Paarverbund fehlt innerhalb der Gattung *Acrocephalus* nur beim Seggenrohrsänger.

3.2.1.2 Variabilität innerhalb der untersuchten Seggenrohrsänger

Innerhalb der untersuchten Seggenrohrsänger konnten zehn Positionen der Cytochrom b-Gensequenz identifiziert werden, an denen sich die Basen einzelner Individuen unterscheiden (Tabelle 30).

Tabelle 30: Variable Positionen innerhalb der untersuchten Cytochrom b-Gensequenz ausgewählter Seggenrohrsänger Individuen. Die ersten drei Zeilen geben die von oben nach unten (vertikal) zu lesende Position der Base an. Die anderen Zeilen geben die Herkunft des Individuums mit der zugehörigen Kennzahl sowie die an der entsprechenden Position vorhandene Base an. Punkte weisen darauf hin, dass das betreffende Individuum an der entsprechenden Position die gleiche Base aufweist wie das Individuum in der ersten Zeile. Beispiel: das Individuum ‚Biebrza/PL_227‘ weist an den Positionen 5, 240, 348, 510, 630, 692 und 702 die gleichen Basen auf wie die des in der darüber liegenden Zeile angegebenen Individuums ‚Biebrza/PL_051‘. An den Positionen 123 der untersuchten Cytochrom b-Gensequenz besitzt es allerdings die Base Guanin (G) und nicht Adenin (A). Die Positionen 354 und 423 sind durch ein T (Thymin) und nicht durch ein Cytosin (C) besetzt. Ein ‚?‘ gibt an, dass sich die an der entsprechenden Position befindliche Base nicht identifizieren ließ.

[123345667]
[244521390]
[5308430022]
(1) Biebrza/PL_051	AAGCCCGCCC
(2) Biebrza/PL_227	.G..TT....
(3) Stettin/PL_003	CG.....
(4) Stettin/PL_216	CG.....
(5) Lublin/PL_008	CG.....
(6) Lublin/PL_010	CG.....??
(7) Lublin/PL_026	?G.....T
(8) Lublin/PL_035	CG.....T..
(9) Lublin/PL_036	?G.....
(10) Sibirien/RUS_270	CG.....
(11) Sibirien/RUS_269	CGA.....T.
(12) Dikoe/BY_156	CG.T.....
(13) Dikoe/BY_067	CG.....
(14) Supoy/UA_264	CG.T.....
(15) Supoy/UA_268	CG.....
(16) Veurne/B_041	?G....A...
(17) Veurne/B_044	CG.....
(18) Veurne/B_045	?G..TT....
(19) Veurne/B_046	CG.....??
(20) Veurne/B_050	CG.....
(21) Veurne/B_060	CG.....
(22) Veurne/B_061	CG.....
(23) Veurne/B_062	CG.....

Die Tabelle 30 zeigt, dass sich unter den untersuchten Individuen acht verschiedene Haplotypen unterscheiden lassen. Den häufigsten Haplotyp weisen beide Individuen aus Stettin, zwischen ein bis drei Vögel aus Lublin, ein Individuum aus Sibirien, jeweils ein Seggenrohrsänger aus Weißrussland und der Ukraine sowie fünf bis sechs Vögel aus der Raststation Veurne in Belgien auf. Auffällige Unterschiede zu den Sequenzen der anderen Individuen weisen vor allem die beiden Vögel aus der Biebrza und ein Individuum aus

Sibirien (11) auf. Ein rastender Seggenrohrsänger aus Belgien (18) besitzt wahrscheinlich den gleichen Haplotyp wie einer der Vögel aus der Biebrza (2).

In Abbildung 15 sind diese Verhältnisse als Baumdarstellung veranschaulicht (dabei handelt es sich um eine Vergrößerung der *A. paludicola*-Gruppe aus dem Maximum-Likelihood Phylogramm der Abbildung 14).

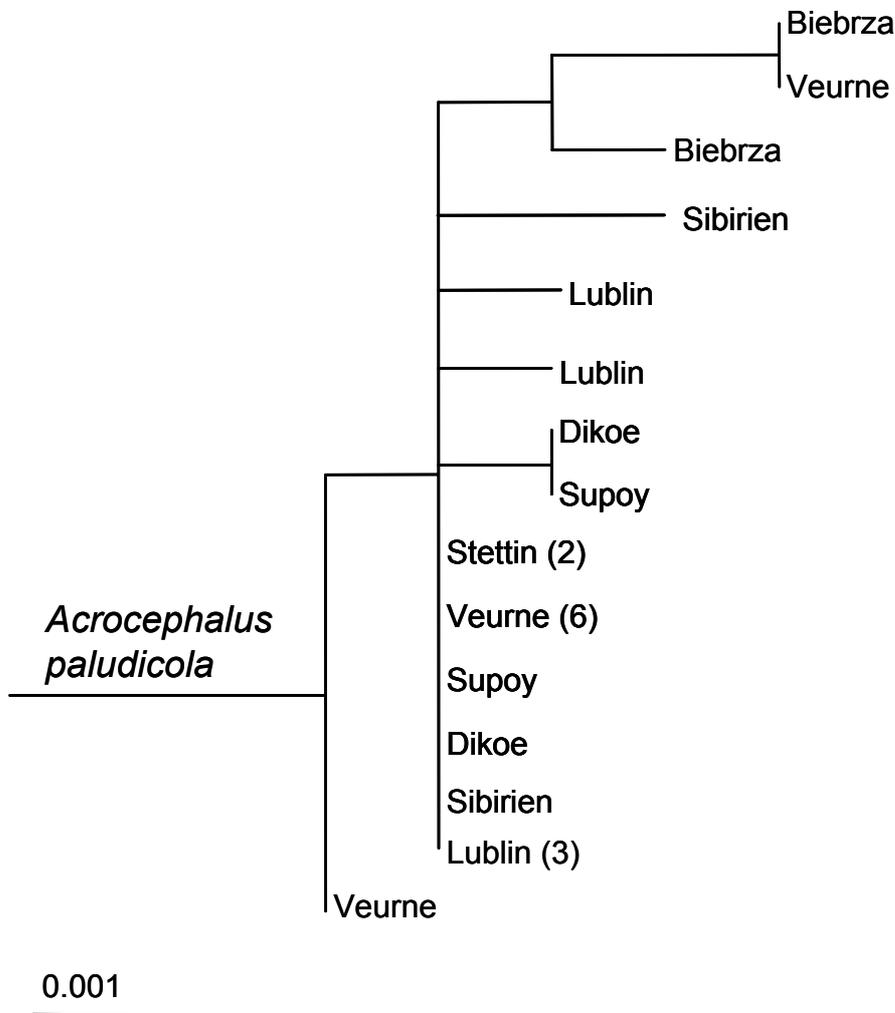


Abbildung 15: Vergrößerung der *Acrocephalus paludicola*-Gruppe aus dem Maximum Likelihood Phylogramm (Abbildung 14). Die Zahlen in Klammern geben an, dass von diesem Standort mehr als eine identische Sequenz vorlag.

Entsprechend den Befunden aus Tabelle 30 heben sich die beiden Individuen aus der Biebrza/PL und der Durchzügler aus Veurne/B am deutlichsten von den anderen Gruppenmitgliedern ab. Bemerkenswert ist, dass auch innerhalb eines Standortes, wie beispielsweise Lublin, mehrere unterschiedliche Sequenzen auftreten.

3.2.2 Wandel der genetischen Struktur innerhalb einer Population

Das Ausmaß der Geburtsortstreue einer Art spiegelt sich meist in der genetischen Struktur der einzelnen Bestände wider. Falls keine größeren Bestandseinbrüche stattfinden, würde eine ausgeprägte Philopatry innerhalb eines Bestandes lediglich allmähliche Änderungen der genetischen Variabilität zur Folge haben. Eine genetische Differenzierung sollte sich zwischen den einzelnen Brutjahren nur nach Ablauf eines längeren Zeitraums ergeben können. Demgegenüber könnte sich eine ausgeprägte Durchmischung der Individuen zwischen den einzelnen Jahren in einer jährlichen Änderung der genetischen Variabilität der Bestände ausdrücken. Falls die Durchmischung nicht gleichmäßig über das gesamte Verbreitungsgebiet einer Art stattfindet, kann der genetische Strukturvergleich der Brutjahre möglicherweise eine genetische Differenzierung erkennbar machen.

3.2.2.1 Brutvögel der Jahre 1993, 1994 und 1997 in der Biebrza

Im Rahmen der Untersuchungen des Paarungssystems von Seggenrohrsängern in der Biebrza wurden in den Jahren 1993, 1994 und 1997 unter anderem auch Blutproben von adulten Individuen gesammelt. Dieses Material wurde in der vorliegenden Arbeit dazu genutzt, die populationsgenetische Struktur des Bestandes in der Biebrza zwischen den Jahren zu vergleichen. Damit ergibt sich die Gelegenheit, mit Hilfe genetischer Methoden zumindest für den Bestand der Biebrza Hinweise zur Geburts- und Brutplatztreue zu erhalten. Es wurden sechs hochvariable Mikrosatelliten-Loci der insgesamt 179 Proben aus den drei Brutjahren untersucht. Für keinen der untersuchten Loci weichen die in den drei Jahren gefundenen Genotypenfrequenzen signifikant vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht ab (Teststatistik: Permutationsverfahren in FSTAT).

3.2.2.1.1 Genetische Diversität

Die genetische Diversität beschreibt die Vielfalt der gefundenen Zustandsformen des untersuchten Markers. Zur Darstellung der genetischen Diversität innerhalb von Brutbeständen bzw. Populationen lassen sich folgende Variations-Maße verwenden: Mittlere Anzahl von Allelen (MA), ‚allelic richness‘ (AR; nach PETIT et al. 1998), beobachteter (H_0) und erwarteter (H_e) Heterozygotiegrad (nach NEI & ROYCHOUDHURY 1974) (Tabelle 31) und die ‚geschätzte genetische Diversität‘ (nach NEI 1987) (Tabelle 32).

Tabelle 31: Genetische Variation innerhalb der Brutbestände der Biebrza in den Jahren 1993, 1994 und 1997. Aufgeführt ist jeweils der Probenumfang (n), die Anzahl der Allele (MA), der Allelreichtum (AR), sowie die beobachtete (H_O) bzw. erwartete (H_E) Heterozygotie. Es werden Mittelwert und Standardabweichung (SD) angegeben.

Brutsaison	n	MA \pm SD	AR \pm SD	$H_O \pm$ SD	$H_E \pm$ SD
1993	59	9,50 \pm 5,4	8,7 \pm 4,79	0,684 \pm 0,209	0,701 \pm 0,185
1994	47	9,17 \pm 4,1	8,4 \pm 3,72	0,725 \pm 0,165	0,717 \pm 0,143
1997	73	9,66 \pm 5	8,6 \pm 4,26	0,684 \pm 0,192	0,705 \pm 0,208

Die mittlere Anzahl der Allele berechnet über die sechs untersuchten Loci variiert zwischen 9,17 für die Brutsaison 1994 und 9,66 für 1997. Damit steht sie offensichtlich im Zusammenhang mit der Probenzahl aus den einzelnen Jahren. Der Allelreichtum ist demgegenüber ein vom Probenumfang unabhängiges Maß für die Variabilität der Allele. Er wird in Bezug zur Anzahl der Proben sowie untersuchten Populationen berechnet. Die Bestände der drei Untersuchungsjahre unterscheiden sich nicht signifikant bezüglich des Reichtums der Allele (Friedman-Test: $p \geq 0,1$). Auch in Bezug auf die beobachtete (Friedman-Test: $p \geq 0,1$) und erwartete Heterozygotie (Friedman-Test: $p \geq 0,1$) weisen die Brutbestände keine signifikanten Unterschiede auf.

Tabelle 32: Genetische Diversität der Brutbestände in der Biebrza in den Jahren 1993, 1994 und 1997 der untersuchte Loci (nach NEI, 1987).

Locus	Brutsaison		
	1993	1994	1997
AAR3	0,931	0,891	0,914
FHU2	0,877	0,886	0,885
POCC8	0,794	0,722	0,790
ASE12	0,484	0,537	0,575
ASE19	0,447	0,542	0,310
ASE26	0,675	0,723	0,756

Berechnet mit FSTAT (nach NEI 1987)

Aufgrund des unterschiedlichen Polymorphismus der Loci (siehe Appendix, Tabelle 1) unterscheiden sich die Diversitätswerte für die Loci innerhalb der einzelnen Brutbestände deutlich voneinander. Der Vergleich zwischen den Jahren ergibt nur geringe Abweichungen für die einzelnen Loci. Folglich unterscheiden sich die Brutbestände zwischen den drei Untersuchungsjahren auch bezüglich der genetischen Diversität nach NEI (1987) nicht signifikant voneinander (Friedman-Test: $p \geq 0,1$).

Die zur Veranschaulichung der genetischen Diversität herangezogenen Maße zeigen somit keine Unterschiede zwischen den drei Untersuchungsjahren. Unter der noch zu überprüfenden Annahme, dass die genetische Struktur in den einzelnen Brutvorkommen nicht über das gesamte Verbreitungsgebiet des Seggenrohrsängers hinweg identisch ist, kann aus der

genetischen Diversität der drei Untersuchungsjahre geschlossen werden, dass der Bestand in dieser Zeit keinem ausgeprägten jährlichen Wandel unterlag.

3.2.2.1.2 Substrukturierung innerhalb der Brutbestände der drei Brutjahre

Eine überdurchschnittlich häufige Verpaarung zwischen verwandten Partnern führt in einem Bestand zu einem gegenüber der Allelzahl abgeleiteten Erwartung reduzierten Anteil heterozygoter Individuen. Inzucht hat demnach eine Substrukturierung innerhalb eines Brutbestandes zur Folge. Das Ausmaß der Inzucht lässt sich mit Hilfe des Inzuchtkoeffizienten F_{IS} berechnen. Positiv von 0 abweichende Werte weisen auf eine Verpaarung zwischen verwandten Individuen hin und veranschaulichen damit eine Substrukturierung innerhalb des Bestandes. Eine alternative Erklärung bietet die Möglichkeit, dass bestimmte Allele aus methodischen Gründen nicht detektierbar waren („Null-Allele“) und daher zu falschen Ergebnissen führen können. Signifikante negative Abweichungen von 0 demonstrieren einen Überschuss heterozygoter Individuen. Eine mögliche Erklärung dafür könnte ein in Relation zu den erhaltenen Allelfrequenzen zu geringer Probenumfang sein. Die Analyse der Struktur der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der einzelnen Untersuchungsjahre erbrachten die in Tabelle 33 dargestellten Resultate.

Tabelle 33: Substrukturierung der Brutbestände in der Biebrza in den Jahren 1993, 1994 und 1997. Angegeben ist der Inzuchtkoeffizient F_{IS} .

Locus	Brutsaison		
	1993	1994	1997
AAR3	0,011	-0,026	-0,018
FHU2	-0,037	-0,056	0,121
POCC8	-0,011	-0,054	0,033
ASE12	0,089	0,129	0,009
ASE19	0,096	-0,203	-0,045
ASE26	0,074	0,141	0,023
Alle	0,025	-0,012	0,03

F_{IS} -Werte wurden mit Hilfe der Permutationsprozedur in FSTAT getestet.

Keiner der berechneten F_{IS} -Werte weist eine signifikante Abweichung von 0 auf (Teststatistik: Permutationsprozedur in FSTAT). Damit kann sowohl das Vorhandensein von „Null-Allelen“ als auch eine genetische Substrukturierung innerhalb der Brutbestände in den drei Untersuchungsjahren ausgeschlossen werden. Der eine negative Tendenz aufweisende F_{IS} -Wert für alle Loci des Brutbestandes im Jahr 1994 steht möglicherweise mit der geringeren Probenzahl dieser Brutsaison im Zusammenhang.

3.2.2.1.3 Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Geschlechter

Mit Hilfe des Programms BURIAL wurden die Brutbestände der Jahre 1993, 1994 und 1997 daraufhin getestet, ob innerhalb der Geschlechter eine genetische Verwandtschaft zwischen den Individuen vorliegt. Nach den Ergebnissen früherer Untersuchungen (3.1.3.9) scheinen Seggenrohrsänger eine ausgeprägte Philopatrie zu zeigen. Falls die Nestlinge aus einer Brut in den folgenden Jahren an den Ort zurückkehren, an dem sie schlüpften, sollte sich dies in dem verwandtschaftlichen Muster des Bestandes widerspiegeln. Um geschlechtspezifische Unterschiede in dem Ausmaß der Philopatrie aufzudecken, wurde die Untersuchung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Brutjahre nach Geschlechtern getrennt durchgeführt (Tabelle 34).

Tabelle 34: Verwandtschaftliche Beziehung innerhalb der männlichen und weiblichen Individuen der einzelnen Brutjahre in der Biebrza. Angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p für die Ablehnung einer zufälligen Verteilung der Genotypen, in Klammern die Anzahl der Proben (**: $p < 0,01$).

Brutsaison	Männchen	Weibchen
1993	0,537 (34)	0,97 (25)
1994	0,003** (29)	0,315 (18)
1997	0,294 (46)	0,671 (27)

Die Männchen der Brutsaison 1994 in der Biebrza/PL wiesen untereinander eine gegenüber einer zufälligen Genotypenverteilung erhöhte Anzahl gemeinsamer Allele auf. Daraus kann geschlossen werden, dass die Männchen auf der Untersuchungsfläche in diesem Untersuchungsjahr relativ eng miteinander verwandt gewesen sind.

3.2.2.1.4 Vergleich der genetischen Struktur der Brutbestände zwischen den Jahren

Neben dem Vergleich der genetischen Variabilität zwischen den einzelnen Brutjahren bietet die Analyse der genetischen Differenzierung eine weitere Methode zur Bestimmung eines möglichen Wandels der genetischen Struktur der Biebrza-Population. Falls sich die Brutvögel in der Biebrza zu einem großen Teil aus im Vorjahr anwesenden Vögeln sowie deren Nachwuchs rekrutieren würden, dürften sich die Brutbestände in den einzelnen Jahren nicht genetisch voneinander unterscheiden. Brut- und Geburtsortstreue würden dazu führen, dass die Frequenzen der einzelnen Allele über einige Jahre hinweg relativ gleich bleiben. Falls die Zusammensetzung der Brutvögel jedoch einem starken jährlichen Wandel unterliegen würde, sollten sich die Bestände bezüglich der Frequenz einzelner Allele mit großer Wahrscheinlichkeit unterscheiden. Um zu überprüfen, ob sich die Brutbestände zwischen den Jahren 1993, 1994 und 1997 genetisch unterscheiden, wurden die Fixierungsindizes F_{ST} und R_{ST} gemeinsam für alle drei Jahre berechnet (Tabelle 35).

Tabelle 35: Locusspezifische und gesamt F_{ST} - sowie R_{ST} -Werte für die Seggenrohrsänger-Populationen auf der Untersuchungsfläche ‚Grobla Honczarowska (Biebrza/PL)‘ der Jahre 1993, 1994 und 1997 basierend auf Mikrosatelliten DNA. (*: $p < 0,05$).

Locus	F_{ST} (Weir & Cockerham, 1984)	R_{ST} (Rousset, 1996)
AAR3	0,002 ns	-0,0015
FHU2	0,003 ns	0,0022
POCC8	0,004 ns	-0,0054
ASE12	-0,003 ns	-0,0065
ASE19	0,046 *	0,0396
ASE26	0,003 ns	0,0047
Alle	0,007 ns	0,0059 ns

Teststatistik für F_{ST} -Werte: log-likelihood G-Test (nach GOUDET et al, 1996); R_{ST} -Werte: Permutationsverfahren nach GOODMAN (1997).

Die Werte der einzelnen Mikrosatelliten-Loci zeigen bis auf eine Ausnahme keine signifikanten Abweichungen von 0. Lediglich der Locus ASE19 deutet auf eine geringe genetische Differenzierung hin. Die Berechnung der Fixierungsindizes über alle Loci zeigt, dass sich die Brutbestände der einzelnen Jahre genetisch nicht unterscheiden. Damit liegt kein Hinweis auf einen starken jährlichen Wandel in der Zusammensetzung des Brutbestandes der Biebrza vor.

Neben der Berechnung der Fixierungsindizes über die drei Untersuchungsjahre (Tabelle 35), lassen sich die F_{ST} - und R_{ST} -Werte auch zwischen den einzelnen Brutjahren ermitteln (Tabelle 36). Hierdurch lassen sich mögliche Unterschiede zwischen den einzelnen Jahren feststellen.

Tabelle 36: Paarweise F_{ST} - (oberhalb der Diagonalen) und R_{ST} - (unterhalb der Diagonalen) Werte für Seggenrohrsängerbrutbestände auf der Untersuchungsfläche ‚Grobla Honczarowska (Biebrza/PL)‘ der Jahre 1993, 1994 und 1997 (**: $p < 0,01$).

	1993	1994	1997
1993	-	0,0005 ns	0,0056 ns
1994	0,0001 ns	-	0,0122 ns
1997	-0,0003 ns	0,0179 **	-

Teststatistik für F_{ST} -Werte: log-likelihood G-Test (nach GOUDET et al, 1996); für R_{ST} -Werte: Permutationsverfahren nach GOODMAN (1997).

Die F_{ST} -Werte zeigen für keine der Brutsaison-Vergleiche eine genetische Differenzierung an. Der Fixierungsindex R_{ST} weist auf eine genetische Divergenz zwischen den Brutbeständen der Jahre 1994 und 1997 hin. Dieses Resultat steht möglicherweise mit dem unterschiedlichen Probenumfang aus dem Jahr 1994 (47 Proben) gegenüber dem Jahr 1997 (72 Proben) im Zusammenhang. Zudem darf der Fixierungsindex R_{ST} für Mikrosatelliten-Daten ohnehin nur als eingeschränkt geeignet betrachtet werden. Damit bestätigen die Ergebnisse aus dem Vergleich zwischen den einzelnen Brutjahren (Tabelle 36) die Resultate für die gemeinsame Betrachtung aller Jahre (Tabelle 35). Die Brutbestände der einzelnen Jahre sind nicht

genetisch differenziert. Dies könnte als ein Hinweis auf eine ausgeprägte Philopatrie aufzufassen sein. Falls sich die Seggenrohrsänger in den anderen Populationen des Verbreitungsareals ähnlich verhalten, sollte genetische Drift dazu führen können, dass die einzelnen Populationen genetisch divergieren.

Vorstellbar ist jedoch auch, dass eine zu geringe Differenzierung zwischen den einzelnen Populationen die Stabilität der Individuenzusammensetzung nur vortäuscht. Wenn die Allelfrequenzen in den verschiedenen Populationen ohnehin recht ähnlich sind, führt ein Austausch von Individuen nicht zu einem Wandel der genetischen Struktur innerhalb einer Population.

3.2.3 Genetische Struktur der acht untersuchten Populationen

Die Untersuchung der populationsgenetischen Struktur des Seggenrohrsängers in der Biebrza (3.2.2) könnte auf eine ausgeprägte Philopatrie hindeuten. Falls die Individuen der anderen Populationen sich brutortstreu verhalten, wäre insbesondere in kleinen und rückläufigen Populationen eine Verarmung der genetischen Variation zu erwarten.

3.2.3.1 Genetische Variabilität innerhalb der Populationen

Um einen Einblick in die genetische Struktur der einzelnen Populationen zu bekommen, wurden in den Jahren 1998 bis 2000 Blutproben aus den Beständen Stettin, Lublin, Dikoe, Zvanets, Yaselda, Uday und Supoy gesammelt. Für die Biebrza wurden die Proben aus dem Jahr 1997 herangezogen. Da die genetische Struktur in der Biebrza über mehrere Jahre hinweg weitgehend stabil zu bleiben scheint (3.2.2), sollte es nicht von wesentlicher Bedeutung sein, aus welchem der drei Untersuchungsjahre die Proben stammen. Da das Jahr 1997 dem Zeitraum, in dem die Untersuchungen in den restlichen Populationen erfolgten, am nächsten liegt, bot sich dieses Jahr für den Vergleich an. Diese Populationen stellen einen Großteil der derzeit bekannten Brutvorkommen des Seggenrohrsängers dar, so dass das vorliegende Material als repräsentative Stichprobe zur Veranschaulichung der genetischen Struktur dieser Art betrachtet werden kann.

Lediglich für einen der sechs untersuchten Loci (FHU2) konnte eine signifikante Abweichung der gefundenen Genotypenfrequenzen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht gefunden werden (Teststatistik: Permutationsverfahren in FSTAT). Für alle anderen Loci kann daher davon ausgegangen werden, dass das für die einzelnen Populationen vorhandene Probenmaterial als repräsentative Stichprobe ausreicht.

3.2.3.1.1 Genetische Diversität

Die genetische Diversität beschreibt die Vielfalt der Allele in den untersuchten Populationen. Ein hohes Maß genetischer Diversität kann als Hinweis auf eine große effektive Populationsgröße (N_e) und auf eine hohe Austauschrate zwischen den Populationen betrachtet werden (VAN HOOFT et al. 2000). Die genetische Diversität innerhalb von Populationen lässt sich mit Hilfe der mittleren Anzahl von Allelen (MA), dem mittleren Allelreichtum (nach PETIT et al. 1998), dem beobachteten (H_o) und dem erwarteten (H_e) Heterozygotiegrad (nach NEI & ROYCHOUDHURY 1974) (Tabelle 37) und als ‚geschätzte genetische Diversität‘ (nach NEI 1987) (Tabelle 38) veranschaulichen.

Tabelle 37: Genetische Variation innerhalb der Populationen. Aufgeführt ist jeweils der Probenumfang (n), die Anzahl der Allele (MA), der Allelreichtum (AR), sowie die beobachtete (H_0) bzw. erwartete (H_E) Heterozygotie. Es wurde jeweils der Mittelwert und die Standardabweichung (SD) angegeben.

Population	n	MA \pm SD	AR	$H_0 \pm$ SD	$H_E \pm$ SD
Stettin	47	9,00 \pm 3,4	8,0 \pm 2,9	0,726 \pm 0,113	0,762 \pm 0,114
Biebrza	73	9,66 \pm 5	7,9 \pm 3,8	0,684 \pm 0,192	0,705 \pm 0,208
Lublin	30	8,83 \pm 4,6	8,0 \pm 3,9	0,655 \pm 0,206	0,715 \pm 0,179
Dikoe	49	10,17 \pm 5,5	8,8 \pm 4,4	0,755 \pm 0,180	0,745 \pm 0,156
Zvanets	30	9,30 \pm 5,2	8,8 \pm 4,8	0,768 \pm 0,137	0,735 \pm 0,172
Yaselda	27	10,17 \pm 5	9,7 \pm 4,6	0,765 \pm 0,142	0,771 \pm 0,138
Uday	25	8,67 \pm 4,6	8,4 \pm 4,4	0,755 \pm 0,162	0,760 \pm 0,176
Supoy	25	8,17 \pm 4	7,9 \pm 3,7	0,686 \pm 0,218	0,681 \pm 0,229

Die Populationen Dikoe und Yaselda weisen die höchste mittlere Anzahl von Allelen auf. Auffällig niedrige Werte zeigen die Bestände in Uday und Supoy. Die Unterschiede in der mittleren Allelzahl stehen wahrscheinlich mit dem unterschiedlichen Probenumfang aus den einzelnen Populationen im Zusammenhang. Der Allelreichtum ist ein von der Anzahl der Proben einer Population unabhängiges Maß, da er relativ zum Probenumfang der untersuchten Populationen berechnet wird. Die Ergebnisse für die einzelnen Brutgebiete weisen in unterschiedliche Richtungen (Friedman-Test: $p = 0,079$). Während die Populationen Lublin, Biebrza, Supoy, Uday und Stettin nur relativ geringe Werte erreichen, zeichnen sich die Bestände in Dikoe, Zvanets und Yaselda durch einen hohen Allelreichtum aus. Bezüglich der beobachteten (Friedman-Test: $p = 0,33$) und der erwarteten Heterozygotie (Friedman-Test: $p = 0,151$) unterscheiden sich die einzelnen Bestände nicht signifikant voneinander. Die genetische Diversität (nach NEI 1987) wird für jeden Locus separat berechnet. Sie spiegelt neben den Diversitätsverhältnissen in den einzelnen Populationen auch das Ausmaß des Polymorphismus des entsprechenden Locus wider, weshalb sich die einzelnen Loci meist sehr auffällig in ihren Werten unterscheiden (Tabelle 38).

Tabelle 38: Genetische Diversität der Populationen für jeden untersuchten Locus (nach NEI, 1987).

Locus	Population							
	Stettin	Biebrza	Lublin	Dikoe	Zvanets	Yaselda	Uday	Supoy
AAR3	0,914	0,914	0,922	0,938	0,945	0,943	0,942	0,919
FHU2	0,861	0,885	0,866	0,890	0,910	0,907	0,900	0,889
POCC8	0,786	0,790	0,782	0,817	0,725	0,771	0,802	0,807
ASE12	0,599	0,575	0,435	0,580	0,576	0,677	0,712	0,349
ASE19	0,630	0,310	0,518	0,512	0,458	0,534	0,402	0,388
ASE26	0,783	0,756	0,771	0,730	0,792	0,796	0,801	0,733

Berechnet mit FSTAT (nach NEI 1987)

Die Berechnungen zeigen, dass sich die untersuchten Populationen signifikant in ihrer genetischen Diversität voneinander unterscheiden (Friedman-Test: $p = 0,043$). Niedrige Werte weisen die Populationen Biebrza, Supoy, Lublin und Stettin auf. Höhere Werte erreichten die Bestände in Dikoe, Zvanets, Yaselda und Uday. Damit weisen die Resultate für den Allelreichtum und der genetischen Diversität (nach NEI 1987) in die gleiche Richtung. Lediglich für die Population Uday unterscheiden sich die Ergebnisse in Bezug auf die beiden untersuchten Variabilitätsparameter. Bei der Interpretation dieses Widerspruchs, müssen die Besonderheiten in der demographischen Entwicklung der Uday-Population Berücksichtigung finden (3.2.5).

3.2.3.1.2 Substrukturierung innerhalb der Populationen

Insbesondere dann, wenn ein Gebiet aufgrund seiner Gegebenheiten nicht gleichmäßig sondern mosaikartig besiedelt wird, besteht die Möglichkeit, dass sich eine Substrukturierung innerhalb des Bestandes entwickelt. Diese Substrukturierung, also die gehäufte Verpaarung zwischen nahe miteinander verwandter Individuen, lässt sich mit Hilfe des F_{IS} -Wertes beschreiben. Die untersuchten Seggenrohrsänger-Bestände unterschieden sich zum Teil erheblich in der Struktur ihres Lebensraums. Während die Populationen in der Biebrza, in Dikoe, in Zvanets und an der Yaselda einen über eine große Fläche vergleichsweise homogenen Lebensraum besiedelten, konzentrierten sich die untersuchten Individuen in Stettin und Lublin auf Biotopinseln. Die in Tabelle 39 vorgestellten Ergebnisse zeigen, inwieweit sich diese Unterschiede auf die genetische Struktur innerhalb der Bestände auswirken.

Tabelle 39: Substrukturierung der Brutbestände in den untersuchten Populationen. Angegeben ist der Inzuchtkoeffizient F_{IS} (*: $p < 0,05$).

Locus	Population							
	Stettin	Biebrza	Lublin	Dikoe	Zvanets	Yaselda	Uday	Supoy
AAR3	0.080	-0.018	0.133*	-0.066	0.064	0.025	-0.062	0.094
FHU2	-0.013	0.121	-0.116	0.044	0.011	0.020	0.067	0.010
POCC8	0.160*	0.033	0.118	0.026	-0.150	-0.148	0.052	-0.033
ASE12	0.019	0.009	0.234	-0.161	0.075	0.034	-0.068	-0.031
ASE19	0.040	-0.045	0.076	0.190	-0.375	-0.009	-0.140	-0.030
ASE26	-0.008	0.023	0.118	-0.087	-0.042	0.121	0.108	-0.104
Alle	0.048*	0.030	0.081*	-0.014	-0.045	0.009	0.006	-0.007

F_{IS} -Werte wurden mit Hilfe der Permutationsprozedur in FSTAT getestet.

Sowohl in der Population Stettin als auch in Lublin werden demnach in einem signifikant erhöhten Umfang Nachkommen von miteinander verwandten Eltern festgestellt. Für die anderen Bestände konnte keine Substrukturierung innerhalb der untersuchten Stichproben gefunden werden.

3.2.4 Genetische Differenzierung der acht untersuchten Populationen

Die acht untersuchten Bestände liegen unterschiedlich weit voneinander entfernt und weisen erhebliche Unterschiede in ihrer Größe auf. Nach früheren Untersuchungen (Tabelle 28) scheinen sich Seggenrohrsänger ausgeprägt philopatrisch zu verhalten. Daher besteht die Möglichkeit, dass sich die einzelnen Populationen in einem unterschiedlichen Ausmaß genetisch voneinander differenziert haben könnten. In welchem Umfang eine genetische Differenzierung zwischen den Populationen besteht, lässt sich anhand der Fixierungs-Indizes F_{ST} und R_{ST} veranschaulichen (Tabelle 40).

Tabelle 40: Locusspezifische und gesamt F_{ST} - sowie R_{ST} -Werte für Seggenrohrsänger-Populationen basierend auf sechs Mikrosatelliten-Loci (***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$).

Locus	F_{ST} (Weir & Cockerham, 1984)	R_{ST} (Rousset, 1996)
AAR3	0,0004 *	0,004
FHU2	0,002 ns	0,001
POCC8	-0,002 ns	-0,008
ASE12	0,015 **	0,01
ASE19	0,023 ***	0,012
ASE26	0,003 ns	0,043
Alle	0,005 ***	0,011 ***

Teststatistik für F_{ST} -Werte: log-likelihood G-Test (nach GOUDET et al. 1996); R_{ST} -Werte: Permutationsverfahren nach GOODMAN (1997)

Die Fixierungs-Indizes lassen überwiegend eine geringe, aber signifikante Differenzierung zwischen den untersuchten Populationen erkennen. Der Fixierungs-Index F_{ST} variiert zwischen -0,002 (was im Grunde dem Wert 0 entspricht) und 0,023. Der Gesamt F_{ST} -Wert liegt bei 0,005. Die R_{ST} -Werte weisen für die einzelnen Loci jeweils in eine ähnliche Richtung wie der entsprechende F_{ST} -Wert. Lediglich für den Locus ASE26 divergieren die Werte auffällig. Bei diesem Locus traten einige deutlich abweichende Allele auf, was einen schwerwiegenden Einfluss auf den R_{ST} -Wert ausübt und eine Erklärung für diese Divergenz bieten könnte. Die einzelnen Loci unterscheiden sich vor allem durch ihren unterschiedlichen Polymorphismus-Grad. Besonders variable Loci, wie FHU2, POCC8 und ASE16 (siehe Anhang) tauchen selbstverständlich in deutlich geringerem Umfang homozygot auf als weniger variable Loci, so dass die Fixierungs-Indizes zwangsläufig nur sehr niedrige Werte erreichen. Dass selbst hochvariable Loci signifikante Werte erreichen können, zeigt der Locus AAR3, der mit einem F_{ST} -Wert von nur 0,0004 das 5%-Signifikanzniveau erreichen konnte. Unter der Einbeziehung aller Loci ergeben beide Fixierungs-Indizes eine geringe, aber signifikante Differenzierung zwischen den Populationen.

Um die Beziehung der einzelnen Populationen zu den anderen Beständen zu analysieren, lässt sich die genetische Distanz zwischen jeder Population zu allen anderen Beständen berechnen (Tabelle 41).

Tabelle 41: F_{ST} - (oberhalb der Diagonalen) und R_{ST} -Werte (unterhalb der Diagonalen) für paarweise Vergleiche zwischen den einzelnen Seggenrohrsänger-Populationen (***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$).

	Stettin (St)	Biebrza (B)	Lublin (L)	Dikoe (D)	Zvanets (Z)	Yaselda (Y)	Uday (U)	Supoy (U)
St	-	0,0157***	0,0048**	0,0024**	0,0107***	0,0094***	0,0047*	0,0147***
B	0,0327***	-	0,0027	0,0040	0,0035	0,0061***	-0,0005	0,0042
L	0,0060	0,0108	-	-0,0028	0,0025**	0,0027**	0,0046	0,0010**
D	0,0113	0,0080	-0,0037	-	0,0016	-0,0002	0,0004	0,0075***
Z	-0,0026	0,0095	0,0031	-0,0030	-	0,0017***	-0,0040	0,0093***
Y	-0,0049	0,0305**	0,0015	0,0105	-0,0050	-	-0,0037	0,0083*
U	-0,0048	0,0196*	0,0196	0,0106	-0,0059	0,0099	-	0,0134**
S	0,0127	0,0427**	0,0232*	0,0367**	0,0110	-0,0053	0,0247*	-

Teststatistik für F_{ST} -Werte: log-likelihood G-Test (nach GOUDET et al. 1996); R_{ST} -Werte: Permutationsverfahren nach GOODMAN (1997)

Die Populationen Stettin und Supoy weisen insbesondere in Bezug auf die F_{ST} -Werte eine auffällige Differenzierung gegenüber den anderen Populationen auf. Die Populationen Dikoe und Uday zeigen hingegen gegenüber den meisten anderen Populationen nur ein geringes Maß an Differenzierung. Nach den R_{ST} -Werten besitzt insbesondere die Population Biebrza hohe Distanzwerte zu den entfernter liegenden Populationen Yaselda, Uday und Supoy sowie Stettin. Im Kontrast hierzu weist die Population Supoy vor allem gegenüber einigen Populationen im polnisch-weißrussisch-ukrainischen Verbreitungszentrum der Art eine signifikante Differenzierung auf.

Da der Fixierungsindex R_{ST} für Mikrosatelliten-Daten ohnehin nur als eingeschränkt geeignet betrachtet werden darf (siehe 2.2.3.2.5), beschränken sich die weiteren Betrachtungen auf den Fixierungsindex F_{ST} . Eine Untersuchung des Musters der genetischen Differenzierung lässt sich unter anderem mit Hilfe einer Mehrkomponenten Analyse (Principle-component analysis = PCA) durchführen. Dabei werden die gefundenen Genotypen der einzelnen Populationen zunächst in einem multidimensionalen Raum angeordnet, um schließlich auf zwei Achsen (PC1 und PC2) reduziert zu werden (Abbildung 16)

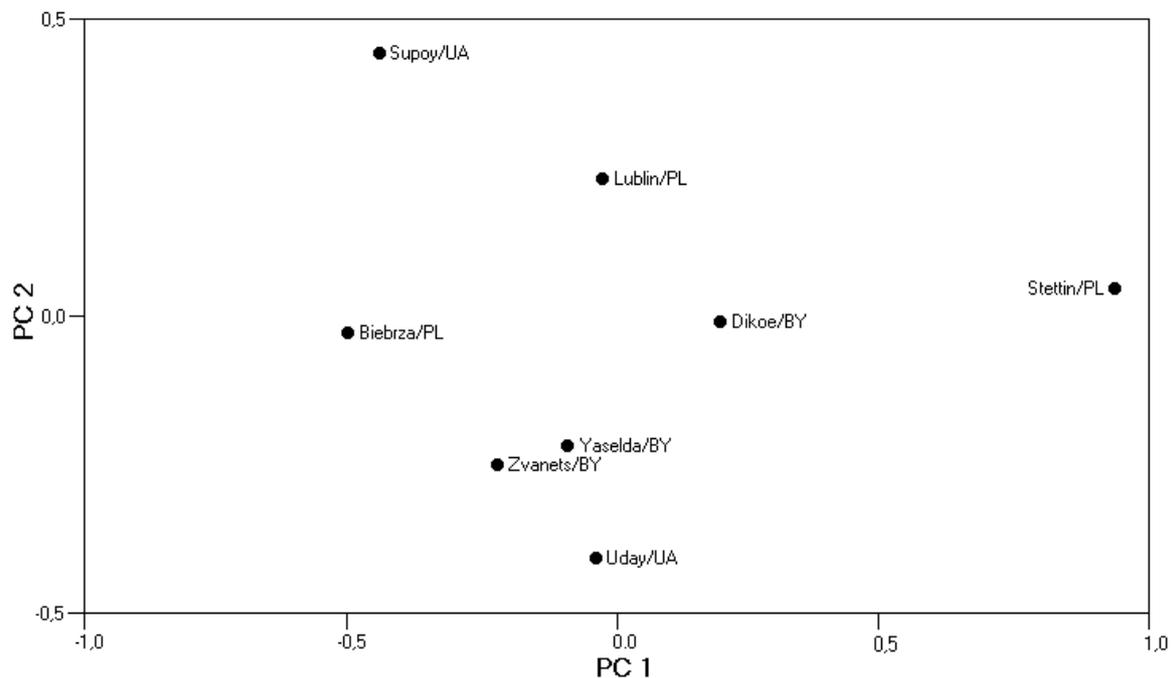


Abbildung 16: Darstellung der Mikrosatelliten-Genotypen der untersuchten Seggenrohrsänger-Populationen auf den ersten beiden Achsen (PC1, PC2) einer Mehrkomponenten-Analyse mit Hilfe von PCAGEN.

Diese Darstellung zeigt zum einen die geringe genetische Distanz der Populationen Uday, Zvanets und Yaselda. Zum anderen wird die Differenzierung der Bestände in Supoy und besonders in Stettin deutlich. Die Populationen Biebrza, Lublin und Dikoe nehmen danach eine intermediäre Stellung ein.

Theoretisch wäre es denkbar, dass das Ausmaß der Differenzierung durch die geographische Entfernung zwischen den Populationen bedingt ist. Nach diesem ‚Isolation-durch-Distanz‘-Modell (WRIGHT 1943a, WRIGHT 1943b, SLATKIN 1993) würde das Ausmaß der genetischen Differenzierung mit der geographischen Distanz der Populationen zueinander zunehmen. Um zu testen, ob das gefundene Muster der Differenzierung zwischen den Populationen dem ‚Isolation-durch-Distanz‘-Modell folgt, wurden die F_{ST} -Werte des paarweisen Populationsvergleiches (Tabelle 41) zusammen mit den linearen geographischen Distanzen zwischen den Populationen (Tabelle 42) einem Mantel-Test unterzogen.

Tabelle 42: Lineare geographische Distanzen (in km) zwischen den untersuchten Populationen.

Population	Stettin	Biebrza	Lublin	Dikoe	Zvanets	Yaselda	Uday	Supoy
Stettin	-	555	702	671	734	731	1253	1250
Biebrza	555	-	254	123	206	186	703	705
Lublin	702	254	-	182	127	173	594	576
Dikoe	671	123	182	-	90	63	583	583
Zvanets	734	206	127	90	-	50	523	516
Yaselda	731	186	173	63	50	-	522	521
Uday	1253	703	594	583	523	522	-	58
Supoy	1250	705	576	583	516	521	58	-

Die geographischen Distanzen zwischen den einzelnen Populationen variieren deutlich. Während einige eine sehr isolierte Lage aufweisen (z. B. Stettin), liegen andere relativ nah beieinander (z. B. Dikoe, Zvanets, Yaselda).

Abbildung 17 zeigt die graphische Darstellung der Beziehung zwischen den geographischen und genetischen Distanzen.

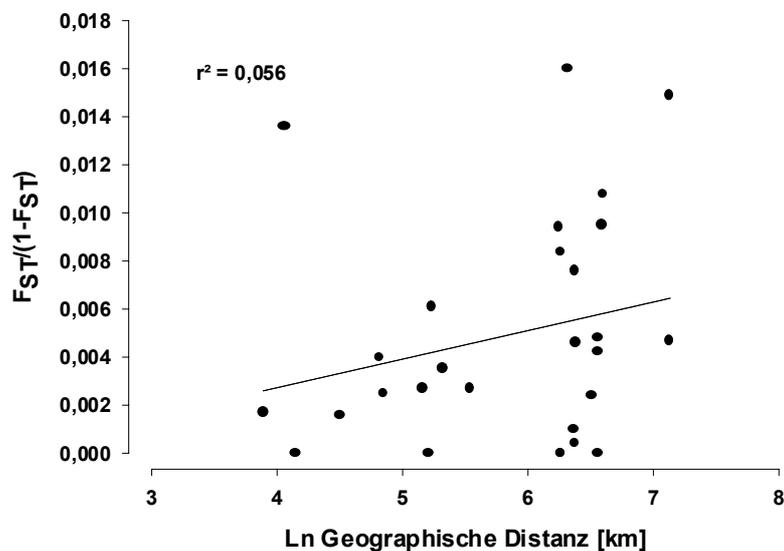


Abbildung 17: Beziehung zwischen der genetischen Distanz $F_{ST}/(1-F_{ST})$ und der geographischen Distanz der untersuchten Seggenrohrsänger-Populationen ($r^2 =$ Bestimmtheitsmaß; Mantel-Test: $p = 0,1488$).

Es konnte keine lineare Beziehung zwischen den geographischen und den genetischen Distanzen der Seggenrohrsänger-Bestände gefunden werden (Mantel-Test, $p = 0,1488$). Zwar werden die höchsten genetischen Distanzen zwischen Populationen mit einer großen geographischen Distanz erreicht. Doch auch sehr weit voneinander entfernt liegende Populationen weisen z. T. nur geringe genetische Unterschiede auf (Abbildung 17). Das Muster der genetischen Distanzen zwischen den einzelnen Populationen folgt demnach nicht unmittelbar dem ‚Isolation-durch-Distanz‘-Modell.

Offensichtlich vermag die geographische Distanz allein das Ausmaß der Differenzierung zwischen den Populationen nicht zu erklären.

Um die Beziehung zwischen der geographischen Lage der Populationen und dem Muster ihrer genetischen Distanzen zueinander darzustellen, bietet sich die Möglichkeit einer hierarchischen Analyse der Differenzierung (nach HOLSINGER & MASON-GAMER 1996) an. Diese Methode nutzt paarweise berechnete Differenzierungen zwischen verschiedenen Kombinationen von Populationen, um ein Dendrogramm zu konstruieren, welches das Muster der hierarchischen Populationsstruktur beschreibt (GIBBS et al. 2000). Die Topologie des Dendrogramms lässt sich als Reflexion des Genflusses zwischen den verschiedenen Populations-Kombinationen interpretieren (HOLSINGER & MASON-GAMER 1996).

Das folgende Dendrogramm zeigt das Ergebnis der hierarchischen Analyse der Differenzierung der untersuchten Seggenrohrsänger-Populationen für den Fixierungsindex F_{ST} .

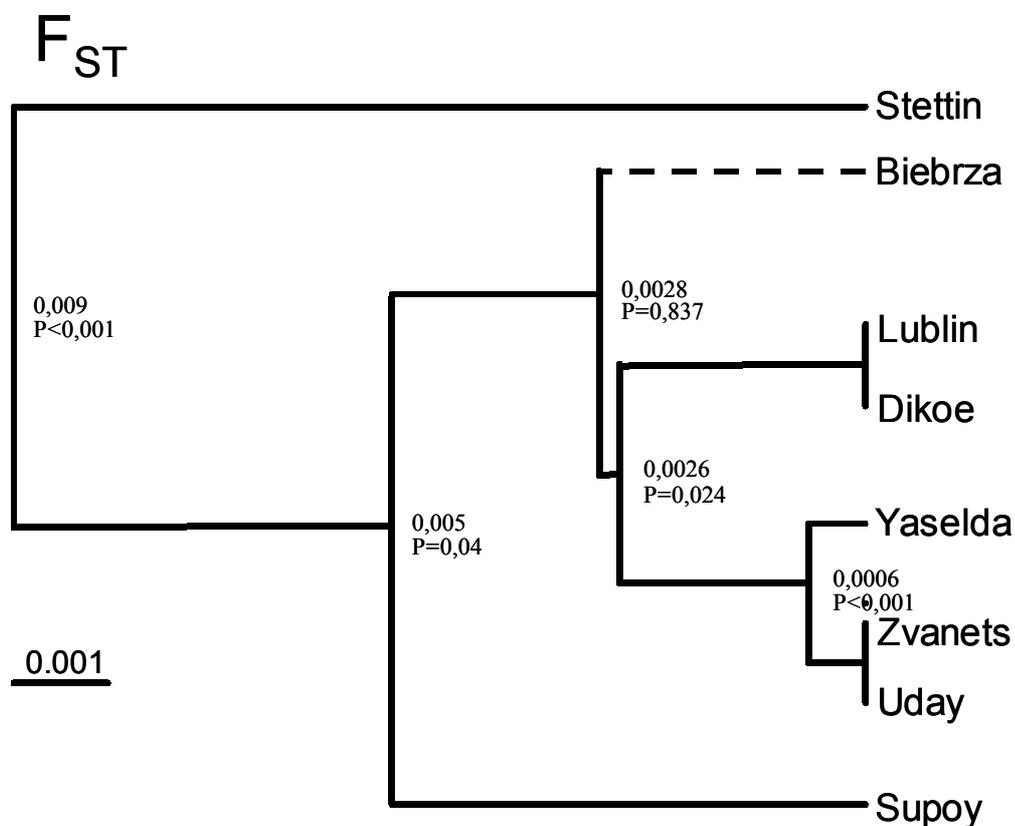


Abbildung 18: Hierarchische Analyse der Differenzierung der untersuchten Seggenrohrsänger-Populationen unter Verwendung des Fixierungsindex F_{ST} . Die Werte an den Querverbindungen geben das Maß der Differenzierung zwischen den Schwester-Clustern bzw. die jeweiligen Signifikanzwerte an.

Die beiden Populations-Paare Lublin und Dikoe sowie Zvanets und Yaselda zeigen nur eine sehr geringe genetische Distanz zueinander. Das Populations-Paar Zvanets und Uday weist zum Bestand Yaselda in der nächsten Stufe nur eine geringe, aber signifikante Differenzierung auf. Auf der nächsten Ebene stehen sich das ‚Populations-Trio‘ Yaselda, Zvanets und Uday sowie das Populations-Paar Lublin und Dikoe mit einer genetischen Distanz von $F_{ST} = 0,0026$ gegenüber. Das fusionierte Quintett aus den Populationen Lublin, Dikoe, Yaselda, Zvanets und Uday zeigt gegenüber der Population Biebrza eine genetische Distanz von $F_{ST} = 0,0028$. Die Irrtumswahrscheinlichkeit P von 0,837 weist jedoch daraufhin,

dass die Population Biebrza eine Sonderstellung einnimmt. Die nächste Ebene betrachtet die Differenzierung zwischen der Population Supoy und dem Komplex aus sechs Populationen aus Biebrza, Lublin, Dikoe, Yaselda, Zvanets sowie Uday. Mit einer genetischen Distanz von $F_{ST} = 0,009$ steht die offensichtlich am meisten differenzierte Population Stettin diesem Komplex gegenüber.

Das Dendrogramm lässt vier wesentliche Gruppen erkennen. Zunächst die in einem wahrscheinlich recht ausgeprägten Genfluss stehenden Populationen Lublin, Dikoe, Yaselda, Zvanets und Uday. In einer nicht ganz klar zu bewertenden Weise steht die Population Biebrza diesen fünf Populationen gegenüber. Die nächste Ebene bildet die bereits relativ differenzierte Population in Supoy. In einem fast doppelt so ausgeprägten Umfang ist auf der letzten Stufe die Differenzierung der Population Stettin ausgebildet. Damit ist die Grundstruktur der genetischen Distanzen zwischen den Einzelpopulationen erkennbar. Um den Einfluss der räumlichen Beziehungen der einzelnen Bestände auf die Struktur der genetischen Differenzierung abzuschätzen, lässt sich das berechnete Dendrogramm mit dem geographischen Muster der Verteilung der Populationen in Beziehung setzen (Abbildung 19).

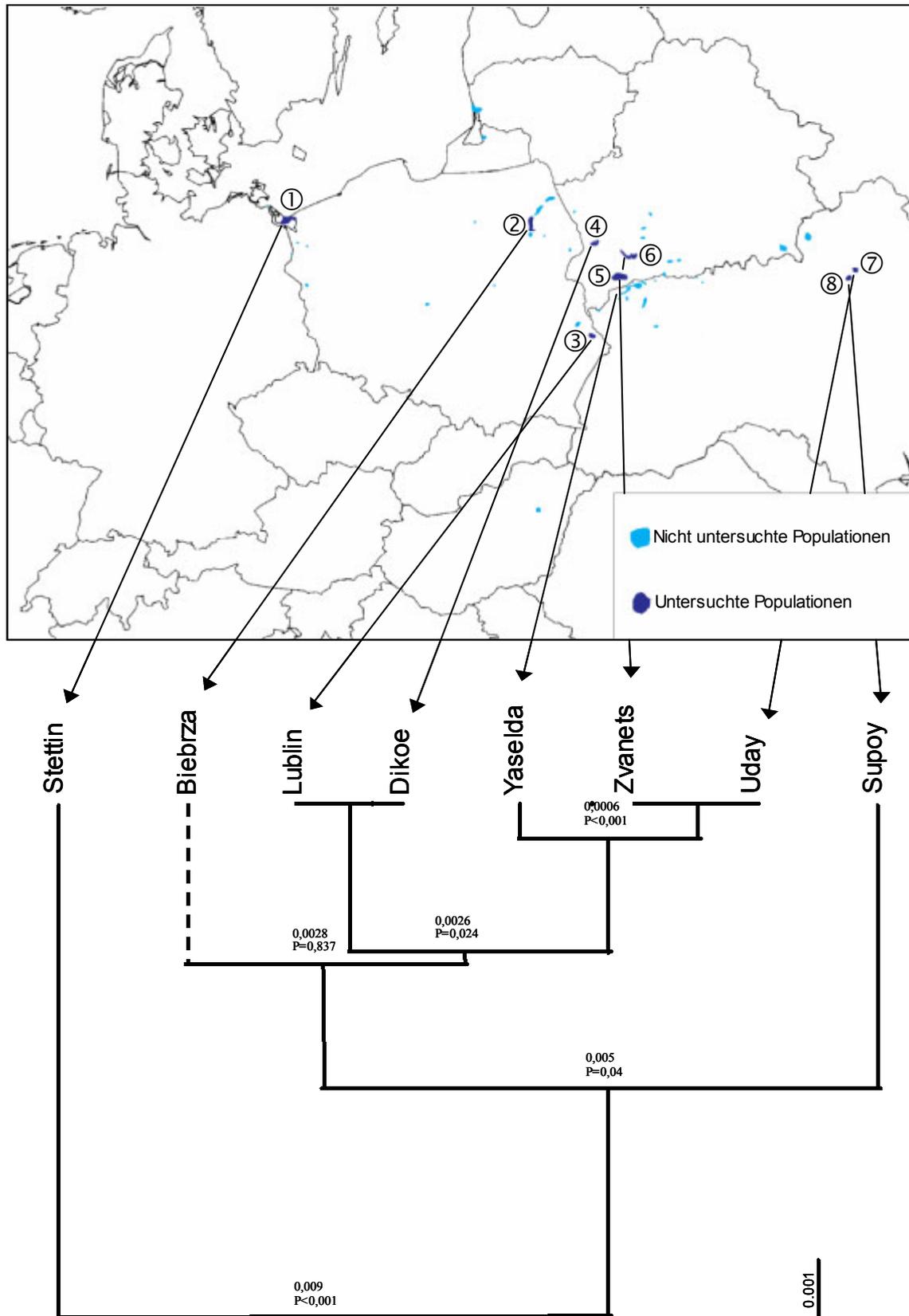


Abbildung 19: Beziehung zwischen der genetischen Differenzierung und der geographischen Lage der Populationen. Die Werte an den Querverbindungen des Baumes geben das Maß der Differenzierung (F_{ST}) zwischen den Schwester-Clustern bzw. die jeweiligen Signifikanzwerte an.

Abbildung 19 veranschaulicht, dass die genetisch nur geringfügig untereinander differenzierten Populationen ③ Lublin, ④ Dikoe, ⑤ Zvanets und ⑥ Yaselda auch geographisch nah beieinander liegen. Diese im polnisch-weißrussisch-ukrainischen Grenzgebiet gelegenen Populationen bilden nach derzeitigem Kenntnisstand den Verbreitungsschwerpunkt des Seggenrohrsängers. Der Bestand in ⑦ Uday weist nur eine geringe genetische Distanz zu diesem Verbreitungsschwerpunkt auf. Es ist jedoch zu beachten, dass diese Population 520 km östlich der Kernpopulation liegt. Die Population ② Biebrza besetzt in der Rangfolge der genetischen Distanzen die nächste Stufe und ist damit übereinstimmend auch geographisch die nächste Population zum Populationskomplex ③ Lublin, ④ Dikoe, ⑤ Zvanets und ⑥ Yaselda. Als nächstes schließt sich auf der Ebene der genetischen Differenzierung der Bestand in ⑧ Supoy an. Diese Stellung stimmt gut mit der räumlichen Position dieser Population gegenüber dem Verbreitungsschwerpunkt überein. Auffällig ist jedoch das Ausmaß der Differenzierung zur nahegelegenen Population ⑦ Uday, die genetisch kaum von den Populationen im Verbreitungsschwerpunkt der Art differenziert ist. Die mit 560 km geographisch am weitesten von einer anderen untersuchten Population entfernt gelegene Population ① Stettin weist folgerichtig auch genetisch die größte Distanz zu den anderen Populationen auf. Ein Vergleich der Distanzen zwischen der Population ⑧ Supoy und den Populationen des Verbreitungsschwerpunktes mit der Distanz zwischen ① Stettin und den anderen untersuchten Populationen veranschaulicht ein überproportionales Ausmaß der Differenzierung der Population ① Stettin. In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, dass zwischen dem polnisch-weißrussisch-ukrainischen Verbreitungszentrum und den Populationen ⑦ Uday und ⑧ Supoy zahlreiche kleinere Bestände existieren, welche somit einen Genfluss erleichtern können. Solche ‚Trittsteine‘ fehlen demgegenüber nahezu komplett zwischen dem Bestand in ① Stettin und den weiter östlich gelegenen Populationen.

3.2.5 ‚Bottleneck‘-Analyse

Als Spezialist grosser weiter Seggen- und Schneidegrassümpfe hat der global gefährdete Seggenrohrsänger insbesondere in den vergangenen 30 Jahren enorme Bestandseinbußen durch Habitatverlust erlitten (AQUATIC WARBLER CONSERVATION TEAM 1999). Die versteckte Lebensweise des Seggenrohrsängers erschwert eine genaue Bestandsaufnahme der verbliebenen Populationen. In der Regel lassen sich nur die anwesenden Männchen während ihres abendlichen Gesanges zählen. In der jüngsten Vergangenheit sind genetische Testverfahren entwickelt worden, mit deren Hilfe ein negativer Bestandstrend einer Population erkennbar wird. Dazu werden lediglich Blutproben von einigen Individuen aus der Population benötigt. Bei einer Population, die sich in einem ‚Bottleneck‘ befindet, nimmt die Anzahl der Allele schneller ab als die Heterozygotie. Übersteigt die in der Stichprobe gefundene Heterozygotie (H_E), die nach dem Mutations-Drift-Gleichgewicht aus der Anzahl der gefundenen Allele erwartete Heterozygotie (H_{EQ}) signifikant, erlebt die entsprechende Population demnach einen Bestandseinbruch.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden von fast allen größeren Populationen des Seggenrohrsängers Proben gesammelt. Das eröffnete die Möglichkeit, die aktuelle Bestandsentwicklung dieser Populationen zu untersuchen.

Die Ergebnisse einer solchen Analyse sind abhängig vom postulierten Mutationsmechanismus des untersuchten genetischen Markers. Von den Autoren des zur Analyse genutzten Programms ‚BOTTLENECK‘ (CORNUET & LUIKART 1996) wird für Mikrosatelliten die Annahme des TPM (‚two-phased model of mutation‘) empfohlen (LUIKART et al. 1998). In der folgenden Tabelle sind neben den Ergebnissen für dieses Mutationsmodell, auch die Resultate für das IAM (‚infinite allele model‘) und das SMM (‚stepwise mutation model‘) mit angegeben.

Tabelle 43: Abweichungen vom Mutations-Drift-Gleichgewicht bei Seggenrohrsänger-Populationen. Die angegebenen P-Werte wurden nach dem ‚Wilcoxon (Sign-rank one tailed)‘ Test für Heterozygotie-Überschuss ($H_E > H_{EQ}$) berechnet und beziehen sich auf die erwartete Verteilung der Heterozygotie nach den folgenden für Mikrosatelliten diskutierten Evolutionsmodellen: IAM (‚infinite alleles model‘), TPM (‚two-phased model‘), SMM (‚step-wise mutation model‘).

Population	IAM	TPM	SMM
Stettin	0.0156 *	0.2188	0.7188
Biebrza	0.0078 **	0.4219	0.9844
Lublin	0.0156 *	0.5000	0.9453
Dikoe	0.0078 **	0.0781	0.9453
Zvanets	0.0234 *	0.4219	0.9219
Yaselda	0.0781	0.5781	0.9453
Uday	0.0078 **	0.0391 *	0.5000
Supoy	0.0781	0.7188	0.9844

Bis auf die Populationen Yaselda und Supoy nehmen derzeit dem IAM zufolge alle untersuchten Bestände ab. Das für die Bewertung von Mikrosatellitendaten empfohlene Evolutionsmodell TPM weist lediglich die Population Uday als abnehmend aus. Nach dem für Mikrosatellitendaten in diesem Zusammenhang allerdings ungeeigneten Evolutionsmodell SMM weist keiner der Bestände signifikante Anzeichen eines Bestandsrückgangs auf.

3.2.6 Herkunft in Belgien und Spanien rastender Seggenrohrsänger

3.2.6.1 Genetische Herkunftsidentifizierung

Die Zugwege des Seggenrohrsängers sind bislang größtenteils unbekannt. Unklar ist auch, ob die einzelnen Populationen unterschiedliche Routen auf ihrem Zug ins Winterquartier benutzen. Um einen Einblick in die Zugwege der unterschiedlichen Populationen zu erhalten, wurden rastende Individuen auf Zugvogelfangstationen in Belgien (Veurne) und Spanien (La Nava) gefangen. 1998 (13.08.-26.09) wurden in Belgien 40, und 1999 (02.08.-19.09.) 38 Blutproben gesammelt. Die 49 Proben aus Spanien stammen alle aus der Wegzugperiode des Jahres 2000. In Tabelle 44 sind Alter und Geschlecht der gefangenen Seggenrohrsänger angegeben.

Tabelle 44: Alter und Geschlecht der in Belgien und Spanien gefangenen Seggenrohrsänger.

Alter und Geschlecht	Veurne/B (n = 78)	La Nava/E (n = 49)
Adulte	4 (5,1%)	11 (22,4%)
Männchen	1	3
Weibchen	2	8
Unbestimmt	1	0
Diesjährige	74 (94,9%)	38 (77,6%)
Männchen	39	16
Weibchen	34	21
Unbestimmt	1	1

In beiden Fanggebieten wurden mehr diesjährige als adulte Seggenrohrsänger gefangen. In Spanien war der Anteil adulter Fänglinge jedoch deutlich höher als in Belgien. Für die beiden Fangstationen besteht ein signifikanter Unterschied in der Altersverteilung (Chi-Quadrat nach Pearson = 8,7; $p = 0,003$).

Die Blutproben sämtlicher Fänglinge der beiden Rastplätze wurden einer Mikrosatellitenanalyse unterzogen. Die Muster der einzelnen Fänglinge wurden daraufhin mit dem Mikrosatellitenmuster der Brutpopulationen verglichen. Aufgrund der Kongruenz der Allelverteilung zwischen den Wegzug-Fänglingen und den Brutpopulationen war es möglich, den Großteil der Individuen ihrer wahrscheinlichsten Herkunft zuzuordnen. Für einige Fänglinge der Rastplätze konnte keine der untersuchten Brutpopulationen als offenkundige Herkunft ermittelt werden. Ihre Abstammung von einer der Brutpopulationen bzw. von einer der benachbarten Populationen kann allerdings als wahrscheinlich betrachtet werden. Ein weiterer Teil der gefangenen Rastvögel konnte keinem der untersuchten Brutbestände zugeordnet werden. Diese Individuen stammen wahrscheinlich von nicht untersuchten Populationen. Die Ergebnisse der Zuordnung der Rastvögel aus den beiden Fangstationen sind in Tabelle 45 aufgeführt.

Table 45: Molekulargenetisch bestimmte Herkunftspopulationen der rastenden Seggenrohrsänger in Veurne/B und La Nava/E. Angegeben ist die Anzahl der Fänglinge des Rastgebietes, die der aufgeführten Brutpopulation zugeordnet werden konnte. Prozentwerte sind in Klammern gesetzt.

Brutpopulation	Veurne/B (n = 78)	La Nava/E (n = 49)
Stettin/PL	11 (14,1)	2 (4,1)
Biebrza/PL	3 (3,9)	0
Lublin/PL	0	1 (2,0)
Dikoe/BY	13 (16,7)	2 (4,1)
Zvanets/BY	2 (2,5)	5 (10,2)
Yaselda/BY	13 (16,7)	12 (24,5)
Uday/UA	6 (7,7)	3 (6,1)
Supoy/UA	0	1 (2,0)
Innerhalb der untersuchten Populationen	16 (20,5)	16 (32,7)
Außerhalb der untersuchten Populationen	14 (17,9)	7 (14,3)

Von den in Belgien gefangenen Seggenrohrsängern ließen sich 61,5% einer der Brutpopulationen zuordnen. Für 53,1% der in Spanien rastenden Individuen war dies ebenfalls möglich. 20,5% der belgischen und 32,7% der spanischen Fänglinge ließen sich zwar keiner Brutpopulation zuordnen, stammen aber mit großer Wahrscheinlichkeit aus einer dieser Populationen oder aus einem der benachbarten Bestände. Für 17,9% der in Belgien gefangenen Individuen und 14,3% der spanischen Rastvögel ist anzunehmen, dass sie aus keiner der im Rahmen dieser Untersuchung aufgesuchten Brutpopulationen kommen. In Belgien stammten jeweils über 10% der Vögel aus Stettin, Dikoe und Yaselda. Mit jeweils weniger als 10% waren Individuen aus der Biebrza, Zvanets und Uday vertreten. Von den Populationen Lublin und Supoy konnten keine Seggenrohrsänger in Belgien nachgewiesen werden. In Spanien stammten knapp 25% der Rastvögel aus der Yaselda-Population. 10% der Vögel ließen sich dem Bestand in Zvanets zuordnen. Mit jeweils weniger als 10% waren Rastvögel aus den Beständen in Stettin, Lublin, Dikoe, Uday und Supoy vertreten. Aus der Population Biebrza konnten in Spanien keine Rastvögel nachgewiesen werden.

In Abbildung 20 und Abbildung 21 sind die Anteile der einzelnen Brutpopulationen an den Rastvögeln in Belgien und Spanien dargestellt. Zur Veranschaulichung der räumlichen Beziehungen zwischen den Brutpopulationen und den Raststationen sind in Abbildung 22 und Abbildung 23 die theoretischen Zugwege der Seggenrohrsänger zwischen den Herkunftspopulationen und den Fangplätzen skizziert.

Veurne/Belgien [n=78]

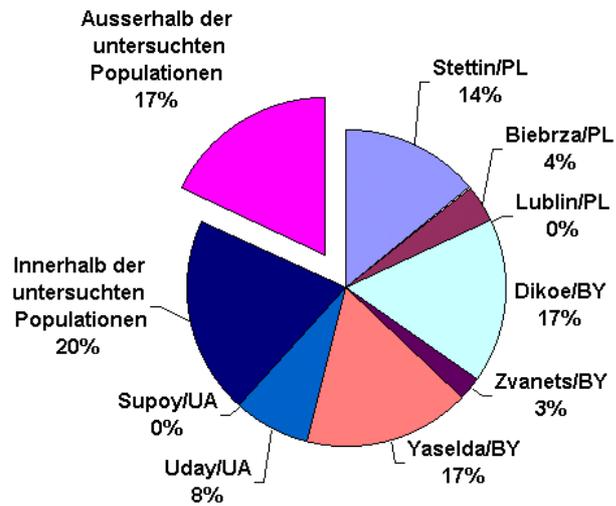


Abbildung 20: Verteilung der Fänglinge in Veurne/B auf ihre Herkunftspopulationen

La Nava/Spanien [n=49]

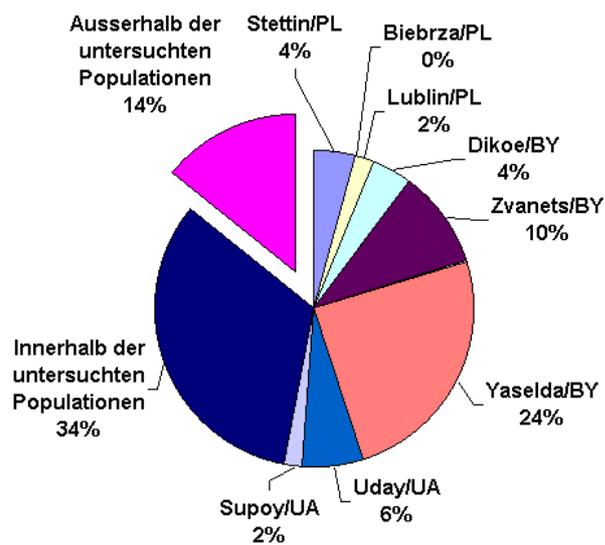


Abbildung 21: Verteilung der Fänglinge in La Nava/E auf ihre Herkunftspopulationen.

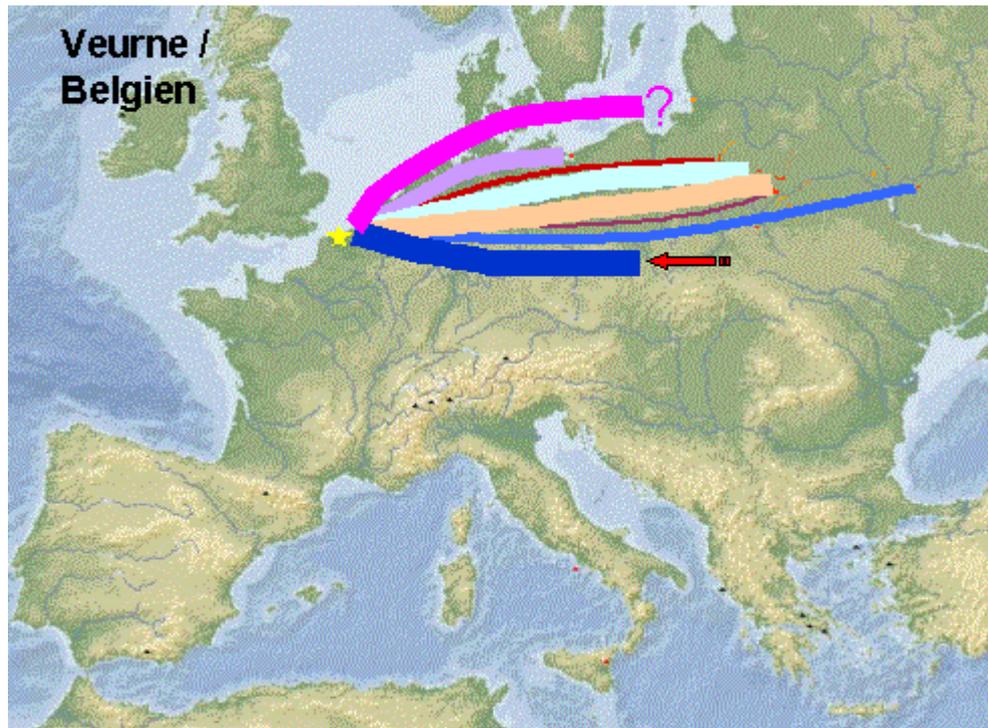


Abbildung 22: Anteile der einzelnen Herkunftspopulationen an den Fänglingen in Veurne/B. Der gelbe Stern zeigt die Lage des Rastgebietes. Untersuchte Populationen sind in rot, nicht untersuchte in orange dargestellt. Das ,?' stellt den Anteil dar, der nicht aus den untersuchten Populationen stammt. Der rote Pfeil markiert den Anteil, der sich aufgrund der geringen Differenzierung einzelner Populationen nicht eindeutig zuordnen lässt.

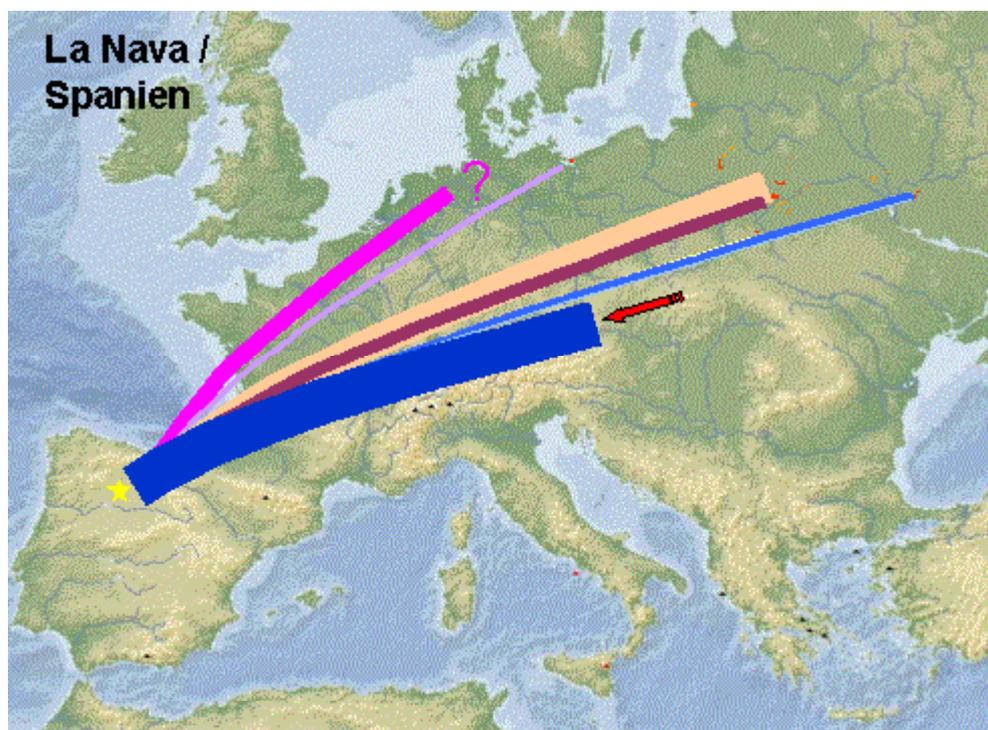


Abbildung 23: Anteile der einzelnen Herkunftspopulationen an den Fänglingen in La Nava/E. Zu den verwendeten Symbolen siehe Abbildung 22.

Der mit 32,7% außerordentlich hohe Anteil von Durchzüglern in Spanien, die sich nicht eindeutig einer der untersuchten Populationen zuordnen ließen, steht eventuell im Zusammenhang mit ihrer möglichen Herkunft aus einer der vergleichsweise wenig gegeneinander differenzierten Populationen Lublin, Dikoe, Zvanets, Yaselda und Uday. Einen Vergleich der Populationszusammensetzungen der beiden Rastplätze ermöglicht Abbildung 24.

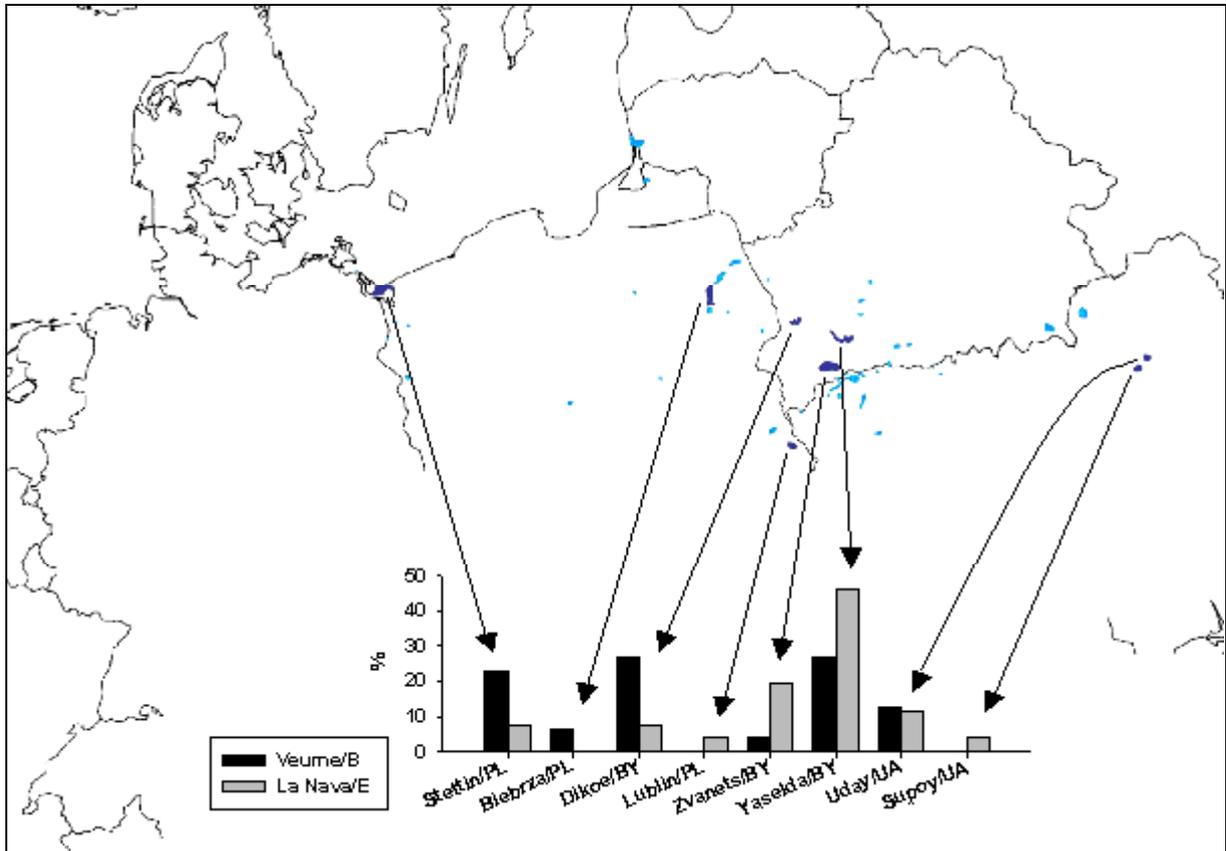


Abbildung 24: Vergleich der Raststationen Veurne/B und La Nava/E bezüglich der Anteile der einzelnen Brutgebiete als Herkunftspopulationen der gefangenen Seggenrohrsänger. Berücksichtigt sind nur solche Individuen, die sich einer Population zuordnen ließen.

Die innerhalb des Verbreitungsgebietes des Seggenrohrsängers nordwestlich gelegenen Populationen Stettin und Dikoe treten vor allem in Veurne mit einem bemerkenswerten Anteil der Fänglinge auf. Vom Bestand an der Biebrza konnten drei Individuen in Belgien gefangen werden. In Spanien waren diese drei Populationen nur mit einem deutlich geringeren Anteil der Fänglinge vertreten. Dort ließ sich kein Seggenrohrsänger aus der Biebrza nachweisen. Individuen aus den südöstlicher liegenden Beständen Zvanets und Yaselda machten in Spanien einen auffällig hohen Anteil der Fänglinge aus. Die Populationen Lublin und Supoy waren mit jeweils einem Fängling nur in Spanien vertreten. Die Anteile der Population Uday an den rastenden Seggenrohrsänger in den beiden Fanggebieten fügen sich nicht in das skizzierte Muster ein. Die Unterschiede in der Häufigkeit der einzelnen Brutgebiete als Herkunftspopulationen der rastenden Seggenrohrsänger in Veurne/B und in La Nava/E sind signifikant (Chi-Quadrat nach Pearson = 18,288; df = 9; p = 0,032). Bei der Interpretation der Herkunftsmuster der Fänglinge der beiden Rastgebiete ist allerdings zu berücksichtigen, dass wahrscheinlich sämtliche in Belgien rastenden bzw. durchziehenden Seggenrohrsänger auch über Spanien weiterziehen. Während also alle in Belgien rastenden Individuen theoretisch auch in Spanien angetroffen werden könnten, ist der umgekehrte Fall, dass sämtliche Fänglinge in Spanien vorher Belgien passiert haben, als unwahrscheinlich zu betrachten. Da

unklar ist, wie eine Rast in Belgien das weitere Rastverhalten und damit die Wahrscheinlichkeit einer wiederholten Rast der Seggenrohrsänger in Spanien beeinflusst, lässt sich der nicht über Belgien ziehende Anteil der Vögel aus den einzelnen Populationen nicht abschätzen.

Eine sich bei oberflächlicher Betrachtung der Verhältnisse anbietende Berechnung der Anzahl der Fänge aus den verschiedenen Populationen in Relation zu deren Bestandsgröße ist aus mehreren Gründen nicht sinnvoll. Zum einen sind die Angaben über die Bestandszahlen der einzelnen Brutgebiete teilweise sehr ungenau (AQUATIC WARBLER CONSERVATION TEAM 1999). Zum anderen sind die Individuen, die sich nicht eindeutig zuordnen ließen, sicher nicht homogen auf die untersuchten Populationen verteilt. Insbesondere die Populationen Lublin, Dikoe, Zvanets, Yaselda und Uday weisen nur sehr geringe genetische Distanzen zueinander auf (3.2.4). Ein großer Teil der Individuen, die sich nicht zuordnen ließen, wird demnach höchstwahrscheinlich aus diesen bzw. aus benachbarten Brutgebieten stammen (s. o.). Schließlich ist noch zu berücksichtigen, dass überwiegend diesjährige Vögel in den Rastgebieten gefangen wurden. Da der Bruterfolg in den einzelnen Beständen enorme Unterschiede aufweisen kann, ergibt ein Vergleich zwischen der Anzahl der Fänge und der vermeintlichen Populationsgröße kein sinnvolles Ergebnis.

3.2.6.2 Ringfunde

Neben der Herkunftsbestimmung rastender Seggenrohrsänger mit Hilfe von molekulargenetischen Methoden, ließen sich in La Nava/E zwei im Brutgebiet beringte Individuen fangen und damit ihren Herkunftsbeständen zuordnen. Eines dieser Individuen wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchung am 22.06.1998 auf der Untersuchungsfläche bei Lublin als adultes Männchen beringt. Die Kontrolle erfolgte am 05.08.2000. Zwischen dem Zeitpunkt der Beringung und der Kontrolle liegen damit 2 Jahre und 44 Tage. Die räumliche Distanz zwischen dem Ort der Beringung und der Kontrolle beträgt 2113 km. Die Beringung des zweiten Vogels erfolgte ebenfalls im Zusammenhang mit dieser Arbeit am 10.06.1999 als Nestling auf der Untersuchungsfläche bei Stettin. Kontrolliert wurde dieses Individuum nach 1 Jahr und 52 Tagen am 01.08.2000. Die Distanz zwischen dem Beringungsort und dem Rastgebiet La Nava/E beträgt 1721 km.

3.2.7 Verwandtschaftliche Beziehung sibirischer Seggenrohrsänger mit europäischen Brutbeständen

Nach RAVKIN (1993) soll sich das Verbreitungsgebiet des Seggenrohrsängers zumindest in der Vergangenheit einmal bis östlich des 84. Breitengrades in das sibirische Tiefland erstreckt haben. Um die aktuelle Bestandssituation im sibirischen Teil des Verbreitungsgebietes zu erkunden, wurden in den Jahren 1999, 2000 und 2001 Exkursionen in verschiedene Gebiete dieser Region unternommen. Während im Jahr 2000 zwei Seggenrohrsänger gesichtet und gefangen werden konnten, blieb die Suche in den anderen beiden Jahren erfolglos.

Für eine Berechnung der Fixierungsindizes F_{ST} und R_{ST} zur Bestimmung der Differenzierung der sibirischen Vögel gegenüber den europäischen Beständen ist ein Probenumfang von zwei Vögeln nicht ausreichend. Um dennoch eine mögliche engere verwandtschaftliche Beziehung zwischen den beiden sibirischen Seggenrohrsängern und den europäischen Populationen aufzudecken, wurde mit Hilfe des Programms GENECLASS getestet, ob sich die Individuen einer der untersuchten Bestände zuordnen lassen. Für beide Individuen blieb die Wahrscheinlichkeit einer der untersuchten Populationen anzugehören, unter 10%. Es sollte daher davon auszugehen sein, dass zumindest zwischen den in dieser Untersuchung bearbeiteten Populationen und den beiden aus Sibirien stammenden Vögeln keine engere verwandtschaftliche Beziehung besteht.

4 Diskussion

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich sowohl mit dem Fortpflanzungssystem als auch mit der Populationsgenetik des Seggenrohrsängers. Dabei kommen vor allem Methoden der DNA-Analyse zur Anwendung. Die brutbiologischen Ergebnisse der Arbeit ermöglichen zum einen den Vergleich mit früheren Studien zur Reproduktionsbiologie der Art sowie mit den aktuellen Hypothesen der Evolution und Ökologie von Paarungssystemen bei Vögeln. Andererseits erlaubt die Untersuchung der genetischen Struktur verschiedener Teilpopulationen des Seggenrohrsängers, evt. Wechselwirkungen von Populationsgenetik und Paarungssystem zu erkennen. Die Verknüpfung der brutbiologischen und der populationsgenetischen Aspekte soll neue Einblicke in das bisher immer noch nicht schlüssig erklärte Paarungssystem und in die Populationsstruktur einer durch dramatischen Bestandsrückgang hochbedrohten Singvogelart ermöglichen.

4.1 Paarungssystem

4.1.1 Brutbiologie

Die Brutbiologie ist durch mehrere Besonderheiten gekennzeichnet: Die Männchen zeigen, wenn überhaupt, eine nur schwach ausgeprägte Territorialität (HEISE 1970, WAWRZYNIAK & SOHNS 1977, DYRCZ 1989). Stattdessen bewegen sie sich in enorm großen und oft weit überlappenden Aktionsräumen (SCHAEFER et al. 2000). Die Gesangsaktivität der Männchen erlischt nicht nach einer Verpaarung, sondern bleibt über die gesamte Fortpflanzungsperiode etwa gleich stark ausgeprägt (HEISE 1970, WAWRZYNIAK & SOHNS 1977, SCHMIDT et al. 1999). Die Brutpflege erfolgt weitestgehend uniparental, das heißt allein durch das Weibchen (HEISE 1970). In der Mehrzahl der Bruten stammen die Nestlinge von zwei bis fünf Männchen ab (SCHULZE-HAGEN et al. 1993). Außerdem haben die Männchen wesentlich größere Testis und Glomera seminalis als die anderen Mitglieder der Gattung *Acrocephalus*. Auch die Anzahl der in den Glomera seminalis gespeicherten Spermatozoen ist um ein vielfaches höher. (SCHULZE-HAGEN et al. 1995). Diese Befunde wurden als Hinweis auf eine intensive Spermienkonkurrenz bei promiskuinem Paarungssystem gedeutet.

Unklar blieb bislang, welche Ursachen für den hohen Anteil von Bruten mit der Beteiligung mehrerer Väter verantwortlich zu machen sind und wie die Auswahl der Paarungspartner erfolgt. Ziel des ersten Teils dieser Untersuchung war es, neue Einblicke in die Reproduktionsbiologie des Seggenrohrsängers zu gewinnen.

Die in der vorliegenden Untersuchung gewonnenen Ergebnisse zur Brutbiologie decken sich weitgehend mit den Resultaten anderer Studien. Die festgestellte durchschnittliche Gelegegröße ist identisch mit den Ergebnissen früherer Studien (WAWRZYNIAK & SOHNS 1977, DYRCZ & ZDUNEK 1993b). Der Anteil der Totalverluste lag in Dikoe mit 22,2% und Zvanets mit 27,3% etwas über den von DYRCZ & ZDUNEK (1993b) angegebenen Werten für ihre Untersuchungsfläche in der Biebrza/PL, mit 12,5 und 21,3%. Ähnlich wie bei DYRCZ & ZDUNEK (1993b) kam es in Dikoe während der Nestlingsphase zu gelegentlichen Totalverlusten. Wie bei vielen anderen Passeres zieht eine gesteigerte Nestaktivität (Futterflüge, Bettelrufe) offensichtlich Prädatoren an.

Sowohl an der Biebrza (DYRCZ & ZDUNEK 1993a) als auch in Dikoe waren die Neststandorte auf der Untersuchungsfläche nicht homogen verteilt. Die geklumpfte Verteilung von Nestern

wird mit einer höheren Nahrungsabundanz in bestimmten Bereichen der Untersuchungsfläche erklärt (DYRCZ & ZDUNEK 1993a). Die Fläche in Dikoe war weniger homogen strukturiert als an der Biebrza. Zu einer Verdichtung der Nester kam es vor allem in der Nähe eines flachen Grabens. Dieser Bereich war vollkommen frei von höherer Vegetation und wies mehr offene Wasserflächen auf als andere Teile des Gebietes. Ob die strukturellen Besonderheiten dieses Bereiches tatsächlich mit einem höheren Nahrungsangebot korrelieren oder ob Weibchen solche Habitate aus anderen Gründen bevorzugen, lässt sich anhand der vorliegenden Studie nicht klären, da die Arthropodendichte nicht gemessen wurde.

Durch regelmäßige Wägung der Nestlinge wurde im Untersuchungsgebiet Dikoe deren Körpermassenentwicklung bestimmt. Der Mittelwert der berechneten Wachstumskonstante lag in Dikoe mit 0,547 deutlich über dem an der Biebrza gefundenen Wert von 0,368 (DYRCZ et al. 1994). Der Datenumfang der vorliegenden Untersuchung war mit 46 beträchtlich größer als bei DYRCZ et al. (1994) mit 25 Nestlingen.

In Dikoe bestanden signifikante Unterschiede in den Wachstumsraten zwischen den Brutten. Als Erklärung für diese Unterschiede konnte die Anzahl der Nestlinge, die Konstitution der Mutter sowie das Geschlecht der Nestlinge ausgeschlossen werden. Einen wesentlichen Einfluss auf die Körpermassenentwicklung der Nestlinge übte jedoch die räumliche Verteilung der Neststandorte aus. Nestlinge in isoliert liegenden Nestern wuchsen im Mittel schneller als solche in eng beieinander liegenden Nestern. Der mögliche Vorteil eines überdurchschnittlichen Nahrungsangebotes, der zu einer Gruppierung von Nestern führt (DYRCZ & ZDUNEK 1993a), scheint in Dikoe jedoch durch einen entgegengesetzten Einfluss vollständig überdeckt worden zu sein.

Eine Verschlechterung der Standortqualität von Nestern in Bereichen hoher Nestdichte könnte auf unterschiedliche Faktoren zurückzuführen sein. Die im Mai im Brutgebiet eintreffenden Weibchen suchen zunächst nach Bereichen mit einem günstigen Nahrungsangebot, um dort ihr Nest zu bauen. Dies führt in diesen Bereichen zu einer Häufung von Nestern. Die Konzentration von Nestern könnte sich dann schließlich während der Nestlingsphase der Jungen negativ auswirken. Weibchen verteidigen eigene Nahrungsräume und meiden die Nahrungsräume anderer Weibchen. (SCHULZE-HAGEN 1991, DYRCZ & ZDUNEK 1993a). Auf Flächen mit hoher Nestdichte kommt es häufig zu heftigen Auseinandersetzungen (HEISE 1970). Es ist zu erwarten, dass sich solche Territorialstreitigkeiten auf die Fütterungseffektivität einzelner Weibchen auswirken. Dies führt nachweislich zu längeren Nahrungsflügen (80-100), die über die Nahrungsterritorien anderer Weibchen hinausführen (DYRCZ 1993).

Eine weitere ungünstige Auswirkung einer hohen Nestdichte ist ein deutlich vermehrtes Auftreten von Weibchen – Männchen Konflikten. Weibchen attackieren Männchen, die in Nestnähe landen, häufig erregt (HEISE 1970, WAWRZY尼亚K & SOHNS 1977). Das Weibchen warnte dabei ungewöhnlich intensiv und führte in manchen Fällen Sturzflüge auf das Männchen aus. Weibchen attackierten sogar Männchen, die noch mindestens 15-20 m vom Nest entfernt einfielen und kurz sangen (WAWRZY尼亚K & SOHNS 1977). Da in Dikoe mit einer hohen Nestdichte auch eine hohe Männchendichte korreliert war (Karte 2), sollten in Teilbereichen der Untersuchungsfläche vermehrt intersexuellen Konflikten aufgetreten sein. Obwohl hierzu keine systematischen Beobachtungen vorliegen, entstand bei den regelmäßigen Nestkontrollen der Eindruck, dass sich Verfolgungsjagden in Bereichen hoher Nestdichte überproportional häuften. Umgekehrt ist anzunehmen, dass sowohl intra- als auch intersexuelle Konflikte mit abnehmender Dichte der Nester seltener werden.

Der Vorteil potentiell hoher Nahrungsdichte wird durch die negativen Folgen hoher Nestdichte (aggressive Interaktionen) in Dikoe offensichtlich aufgehoben.

4.1.2 Verhaltensstrategien der Geschlechter

Innerhalb der Gattung *Acrocephalus* ist der Seggenrohrsänger die einzige Art mit vollständiger männlicher Emanzipation von der Brutpflege. Bereits der nahe verwandte Mariskensänger (*Acrocephalus melanopogon*) hat ein deutlich verschiedenes Fortpflanzungssystem. Hier fungieren sogar weitere Männchen als Helfer bei der Aufzucht der Nestlinge. Anhand phylogenetischer Untersuchungen ist anzunehmen, dass der gemeinsame Vorfahre der Rohrsänger ein monogames Paarungssystem mit väterlicher Beteiligung bei der Brutpflege aufwies (LEISLER et al. 2002). Innerhalb der Gattung lassen sich Abweichungen von diesem Fortpflanzungssystem aus der Ökologie der unterschiedlichen Arten am besten erklären (LEISLER et al. 2002).

Demzufolge muss man das Paarungssystem des Seggenrohrsängers nicht als Relikt betrachten, sondern als eine evolutionäre Konsequenz aus der artspezifischen Ökologie.

Die möglichen Ursachen der beim Seggenrohrsänger festgestellten auffälligen multiplen Paternität müssen sowohl aus dem Blickwinkel der weiblichen als auch der männlichen Fortpflanzungsstrategien diskutiert werden.

4.1.2.1 Multiple Paternität als Resultat weiblicher Verhaltensstrategien

Zahlreiche Untersuchungen zeigen, dass multiple Vaterschaften bei vielen Arten das Ergebnis aktiver Kopulationsaufforderungen durch das Weibchen sind (z. B. DAVIES 1992, KEMPENAERS et al. 1997, CURRIE et al. 1998, STUTCHBURY 1998). Während bei monogamen Arten die Kopulation eines Weibchens mit weiteren Männchen in vielen Fällen durch die Reduzierung der väterlichen Investition in die Brutpflege sanktioniert wird (LUBJUHN et al. 1993, DIXON et al. 1994, WEATHERHEAD et al. 1994) werden weibliche Seggenrohrsänger aufgrund der ihnen ohnehin allein obliegenden Brutpflege nicht in dieser Weise in der Wahl ihrer Paarungspartner begrenzt. Aufgrund der uniparentalen Brutpflege durch das Weibchen besteht theoretisch keine Begrenzung in der Zahl der Paarungspartner.

Jedoch sind multiple Kopulationen mit Kosten verbunden. Diese resultieren aus einem meist erhöhten Prädationsrisiko und gesteigerten energetischen Aufwendungen (Suche nach Kopulationspartnern, vermehrte Kopulation). Als Folge von Kopulationen mit unterschiedlichen Partnern können Krankheiten häufiger durch sexuelle Kontakte übertragen werden (LOMBARDO 1998).

Wird multiple Paternität aktiv vom Weibchen herbeigeführt, so ist zu erwarten, dass damit ein Nutzen für das Weibchen verknüpft ist. Vor diesem Hintergrund lassen sich mehrere Hypothesen diskutieren.

4.1.2.1.1 Direkter Nutzen (*direct benefits*)

Für einige Vogelarten konnte belegt werden, dass Weibchen mit mehreren Männchen kopulieren, um die väterliche Investition bei der Brutpflege durch die Beteiligung mehrerer Männchen zu maximieren (BURKE et al. 1989, DAVIES 1992, DAVIES et al. 1996). Bisher fehlen eindeutige Belege für Verhaltensweisen männlicher Seggenrohrsänger, die der Brutpflege zuzuordnen wären. Lediglich für den spontanen Gesang der Männchen bei Gefahr, wurde eine Warnfunktion vermutet (DYRCZ & SCHULZE-HAGEN unpubl. Daten).

In den beiden Untersuchungsgebieten Dikoe und Zvanets konnten intensiv warnende Männchen insbesondere in der Nähe solcher Nester beobachtet werden, in denen nach unseren DNA-Analysen mehrere Nestlinge von ihnen abstammten. Systematische Untersuchungen hierzu fehlen allerdings. Ein Nutzen für das Überleben der Nestlinge ist allerdings nur schwer zu erfassen. Es scheint jedoch unwahrscheinlich, dass das Weibchen die Vaterschaft auf mehrere Männchen verteilt, um über eine größere Zahl von Vätern eine effektivere Verteidigung seiner Brut zu erreichen.

Intensives Warnen an bestimmten Nestern kann als Hinweis darauf gelten, dass zumindest einige Männchen Informationen über den Standort von Nestern mit eigenen Nachkommen besitzen.

4.1.2.1.2 *Versicherung gegen Unfruchtbarkeit (,fertility insurance')*

Multiple Kopulationen werden als Versicherung gegen die Unfruchtbarkeit des Partners diskutiert (WALKER 1980, GIBSON & JEWELL 1982, BUITRON 1983, KETTERSON & NOLAN 1994). Als Beleg für diese Hypothese gilt unter anderem die Beobachtung, dass in Brutten des Haussperlings (*Passer domesticus*) mit ungeschlüpften Eiern gehäuft mehrere Männchen beteiligt waren (WETTON & PARKIN 1991). Falls aber multiple Kopulationen einer Versicherung gegen Unfruchtbarkeit dienen, sollten unbefruchteten Eier in einer Brut unwahrscheinlich sein (LIFJELD 1994). Zudem konnten BIRKHEAD et al. (1995) belegen, dass nicht geschlüpfte Eier beim Haussperling dennoch eine große Anzahl von Spermien auf ihrer perivitellinen Membran aufwiesen. Ungeschlüpfte Eier sind somit wahrscheinlicher durch frühzeitiges Absterben des Embryos als durch männliche Infertilität bedingt. In Seggenrohrsängernestern fanden wir nur eine geringe Zahl ungeschlüpfter Eier. Ob dies eine Folge multipler Kopulationen mit mehreren Männchen ist, kann nicht beantwortet werden. Da bisher keine eindeutigen Belege für die Fertilitätsversicherungs-Hypothese existieren (BIRKHEAD 1996), lässt sie sich derzeit nicht als wesentliche Ursache für das Auftreten multipler Paternität beim Seggenrohrsänger anführen.

4.1.2.1.3 *,Gute Gene'-Hypothese und ,cryptic female choice'*

Bei zahlreichen Arten wählen Weibchen insbesondere Männchen, die eine höhere Qualität als ihr aktueller Partner besitzen, für außerpaarliche Kopulationen. (MØLLER 1988, SMITH 1984, MORTON et al. 1990, KEMPENAERS et al. 1992). Bei nichtmonogamen Arten lassen sich multiple Vaterschaften als Korrektur einer ursprünglichen vom Weibchen getroffenen Partnerwahl interpretieren (RODRIGO-RUEDA et al. 1997). Dass Weibchen in Systemen mit uniparentaler Brutpflege einen Vorteil durch die Kopulation mit einem hochwertigen Männchen erlangen, liegt in der Annahme begründet, dass deren Qualität genetisch bedingt ist und damit an die gemeinsamen Nachkommen vererbt werden kann (ANDERSSON 1994, JOHNSTONE 1995).

Da männliche Seggenrohrsänger an der Brutpflege nicht beteiligt sind, sollten sie ihre Qualität über morphologische Merkmale oder Gesang signalisieren. Falls Weibchen ihre Partner nach solchen Signalen wählen, würde dies einen hohen Selektionsdruck auf die Ausprägung solcher Merkmale mit sich bringen (GRAFEN 1990, IWASA et al. 1991). So lassen sich die Farbenpracht und auffälligen Gefiederornamente der Männchen vieler Vogelarten als das Ergebnis eines durch die Wahl der Weibchen verursachten Selektionsdruckes verstehen (KIRKPATRICK & RYAN 1991, MAYNARD SMITH 1991). Dies gilt auch für den Gesang (z. B.

FORSTMEIER et al. 2002). Es besteht kein Unterschied im Gefieder beider Geschlechter des Seggenrohrsängers. Ob der Gesang Männchenqualität signalisiert ist noch ungeklärt. In einem Laborexperiment wurde ein Strophentyp (C-Strophe) als intersexuelles Signal interpretiert (CATCHPOLE & LEISLER 1996).

SLAGSVOLD & LIFJELD (1997) erklären das unterschiedliche Auftreten von außerpaarlichen Vaterschaften bei Vogelarten damit, dass Weibchen nicht ausreichende Möglichkeiten haben die Qualität von Männchen zu beurteilen (siehe auch STUTCHBURY & MORTON 1995, GOWATY 1996). Bei einigen Tierarten mit eingeschränkter Beurteilbarkeit der Männchenqualität durch die Weibchen existiert eine Differenzierung der Spermien verschiedener Männchen („cryptic female choice“, z. B. EBERHARD 1996). Bei Vögeln besteht das größte Potential für eine Selektion zwischen den Ejakulaten verschiedener Männchen über eine unterschiedliche Aufnahme rate von Spermien in die Samenspeicher des utero-vaginalen Übergangsbereiches (BIRKHEAD 1998).

Bei in Gefangenschaft gehaltenen Seggenrohrsängern konnte eine für Vögel außergewöhnlich lange Kopulationsdauer von durchschnittlich 23 min ermittelt werden (SCHULZE-HAGEN et al. 1995). Es wurde spekuliert, dass die Verlängerung der Kopulation über den für den Spermientransfer notwendigen Zeitraum hinaus, für die beiden Geschlechter unterschiedliche Funktionen haben könnte. Dem Männchen könnte diese möglicherweise zur Partnerbewachung („mate guarding“) dienen, dem Weibchen als Test für die Qualität des Männchens (SCHULZE-HAGEN et al. 1995).

Insgesamt bleibt fraglich, ob Seggenrohrsängerweibchen Männchen anhand des Kriteriums ‚gute Gene‘ wählen. Falls Weibchen eine Auswahl treffen würden, sollte innerhalb einer Brut eine Verschiebung des Vaterschaftserfolges zugunsten eines bevorzugten Männchens erfolgen (JENNIONS & PETRIE 2000). Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung widersprechen dieser Erwartung. In einigen Bruten stammte jeder Nestling von einem anderen Männchen ab, in anderen zwei Nestlinge von einem Männchen und nur in seltenen Fällen erreichten einzelne Männchen Vaterschaft über mehr als zwei Nestlinge.

Konsequenz einer Wahl nach der ‚gute-Gene‘ Hypothese durch die Weibchen sollte zudem eine ausgeprägte Varianz im Fortpflanzungserfolg der Männchen sein, wie er für zahlreiche Arten mit uniparentaler Brutpflege nachgewiesen wurde (JOHNSON & BURLEY 1997). In Dikoe wies das Muster des Fortpflanzungserfolges der Männchen in die entgegengesetzte Richtung. Der überwiegende Teil der Männchen erreichte nur 1-3 eigene Nachkommen insgesamt. Der maximale Vaterschaftserfolg war bereits mit sechs Nachkommen erreicht. Dies spricht gegen eine ausgeprägte Wahl von Männchen nach ‚guten Genen‘.

Mit der Körpermasse ließ sich jedoch ein morphologisches Merkmal identifizieren, das mit dem Fortpflanzungserfolg der Männchen korrelierte. Diese Korrelation setzt jedoch nicht zwangsläufig eine aktive Wahl durch die Weibchen voraus. Möglicherweise verschafft ein höheres Körpergewicht den Männchen einen Vorteil in der unmittelbaren Konkurrenz um die Weibchen.

4.1.2.1.4 Genetische Kompatibilität

Die Qualitätskriterien für ein bestimmtes Männchen besitzen nach der ‚gute Gene‘-Hypothese allgemeine Gültigkeit. Alle Weibchen einer Population sollten von der Kopulation mit diesem Männchen gleichermaßen profitieren (JENNIONS & PETRIE 2000). Das Muster der Vaterschaftserfolge männlicher Seggenrohrsänger auf der Untersuchungsfläche Dikoe ließ sich nicht mit den Erwartungen dieser Hypothese in Einklang bringen (Abbildung 6). Falls weibliche Seggenrohrsänger eine aktive Partnerwahl vornehmen, scheint diese nicht primär durch die generelle Bevorzugung ‚guter Gene‘ zu erfolgen. Es ist allerdings vorstellbar, dass sich die idealen genetischen Partner für die einzelnen Weibchen unterscheiden (JENNIONS & PETRIE 2000). Für einige Tierarten konnte belegt werden, dass der genetischen Kompatibilität zwischen den einzelnen Individuen eine wesentliche Bedeutung bei der Auswahl des Partners zukommt (ZEH & ZEH 1996). Die individuelle genetische Ausstattung wäre demnach dafür maßgeblich, welcher Partner für die Zeugung von gemeinsamen Nachkommen zu bevorzugen ist.

Ein Ausdruck der unterschiedlichen genetischen Eignung von Partnern ist das Phänomen der Inzuchtdepression (JENNIONS & PETRIE 2000). Die negativen Konsequenzen der Verpaarung genetisch ähnlicher Partner für die Überlebensfähigkeit ihrer Nachkommen lassen sich durch die Reduktion der Heterozygotie, die erhöhte Expression schädlicher rezessiver Allele und die negative epistatische Interaktion zwischen homozygoten Loci erklären (THORNHILL 1994, OLLSON et al. 1996, BROWN 1997). Belege für die verminderte Lebenstauglichkeit des Nachwuchses genetisch ähnlicher Eltern liegen mittlerweile auch aus dem Freiland vor (STOCKLEY et al. 1993, KELLER et al. 1994, JIMINEZ et al. 1994, KEMPENAERS et al. 1996). Eine negative Korrelation zwischen der genetischen Ähnlichkeit der Brutpaare und ihrem Bruterfolg konnte für den Drosselrohrsänger (*Acrocephalus arundinaceus*) in einer isolierten Population Südschwedens nachgewiesen werden (BENSCH et al. 1994).

Neben dem möglichen Risiko der Inzucht gibt es weitere Gründe für eine Partnerwahl in Abhängigkeit von der eigenen genetischen Ausstattung. So resultiert aus dem ‚major histocompatibility complex‘ (MHC) eines Weibchens dessen Präferenz für bestimmte MHC Haplotypen eines potentiellen Partners. Die Kombination spezifischer MHC Haplotypen verbessert die Resistenz gegenüber bestimmten Krankheiten (VON SCHANTZ et al. 1996). Multiple Paternität könnte damit das Ergebnis einer Korrektur der ursprünglichen Partnerwahl eines Weibchens in Richtung eines genetisch kompatibleren Partners sein (JENNIONS & PETRIE 2000). So konnten BLOMQVIST et al. (2002) zeigen, dass bei drei Watvogelarten das Auftreten außerpaarlicher Fertilisationen mit dem Verwandtschaftsgrad der Partner korreliert. Bei nahe miteinander verwandten Paaren war offensichtlich die Bereitschaft, Nachkommen mit einem fremden Partner zu zeugen, erhöht. Bei Drosselrohrsängern besteht die Tendenz, dass Weibchen solche Männchen zu außerpaarlichen Kopulationen auswählen, die ihnen genetisch weniger ähnlich als ihre sozialen Partner sind (BENSCH et al. 1994). Wie Vögel die genetische Ähnlichkeit ihrer Artgenossen bestimmen, ist noch ungeklärt. Dieses Phänomen scheint jedoch verbreitet zu sein (PETRIE et al. 1999, HÖGLUND et al. 1999, SHOREY et al. 2000).

Falls Inzuchtvermeidung bei der Partnerwahl von Seggenrohrsängern eine Rolle spielt, sollten die Nachkommen mit einem genetisch möglichst verschiedenen Partner gezeugt werden. Hat ein Weibchen die Chance zur Korrektur der ursprünglichen Partnerwahl durch ein genetisch weniger ähnliches Männchen, so wäre eine Verschiebung des Vaterschaftserfolges zu dessen Gunsten zu erwarten. Die vorliegenden Ergebnisse widersprechen diesen Voraussagen. Nachkommen gingen nicht überwiegend aus Kopulationen zwischen genetisch stärker

verschiedenen Partnern hervor. In Brutten mit multipler Paternität hatten genetisch stärker verschiedene Männchen nicht überproportional mehr Nachkommen. Deshalb lässt sich beim Seggenrohrsänger die Rate multipler Paternität nicht als Folge einer gerichteten Inzuchtvermeidung erklären.

Vorstellbar wäre jedoch, dass Weibchen nicht selektiv genetisch unähnliche Männchen bevorzugen, sondern dass Promiskuität als eine generelle Strategie zur Inzuchtvermeidung dient (BROOKER et al. 1990). Dieses würde allerdings einen entsprechenden Selektionsdruck in Form eines hohen Inzuchtpotentials innerhalb der Populationen voraussetzen. Die Resultate der Untersuchungen zur populationsgenetischen Struktur der Seggenrohrsängerbestände veranschaulichen jedoch eine geringe genetische Differenzierung und damit einen relativ hohen Genfluss zwischen den einzelnen Populationen. Eine Verarmung der genetischen Variation innerhalb der Bestände wird daher möglicherweise lediglich in Randbereichen des Verbreitungsareals oder isoliert gelegenen Populationen von Bedeutung gewesen sein. Unter diesen Bedingungen ist es unwahrscheinlich, dass sich multiple Paternität als Strategie zur Vermeidung von Inzucht entwickelt haben könnte. Die vorliegenden Ergebnisse zum Paarungssystem des Seggenrohrsängers wurden in Populationen durchgeführt, die im Zentrum des derzeitigen, aber wahrscheinlich auch historischen Verbreitungsareals, der Art liegen. In den analysierten Nestern stammen 85,2% (Dikoe) bzw. 100% (Zvanets) der Nestlinge aus Brutten mit multipler Paternität. Die Ergebnisse zur genetischen Diversität und Substrukturierung innerhalb dieser Bestände haben gezeigt, dass Inzuchtdepression in diesen Populationen keine aktuelle Bedrohung darstellt. Die Evolution der multiplen Paternität als Strategie zur Reduzierung der Inzuchtgefahr ist somit unwahrscheinlich.

4.1.2.1.5 *Genetische Diversität und ‚bet-hedging‘*

Insbesondere die Beteiligung einer hohen Zahl von Männchen an einzelnen Brutten lässt vermuten, dass weibliche Seggenrohrsänger bestrebt sind, die genetische Diversität ihrer Brut zu erhöhen. Unter sich ständig ändernden Umweltbedingungen ist die ökologische Eignung von Merkmalen kaum vorhersehbar (JIA & GREENFIELD 1997). Indem Weibchen die genetische Diversität ihrer Brut steigern, erhöhen sie die Wahrscheinlichkeit, dass zumindest ein Teil ihrer Nachkommen überleben kann (YASUI 1998). Alternativ wäre vorstellbar, dass Weibchen außerstande sind, potentielle Partner in Bezug auf ihre genetische Qualität oder auch Kompatibilität einzuschätzen. Auch bei einer eingeschränkten Beurteilungsmöglichkeit der Männchenqualität (4.1.2.1.3) könnte es daher für das Weibchen sinnvoll sein, die Vaterschaft seines Nachwuchses auf mehrere Männchen zu verteilen (‚genetic bet-hedging‘; YASUI 1998). Beide Erklärungsmodelle ließen sich jedoch weder theoretisch noch empirisch aufrechterhalten (BIRKHEAD & MØLLER 1998, JENNIONS & PETRIE 2000). Hinzukommt, dass nach diesen Modellen alle Seggenrohrsängerweibchen darum bemüht sein sollten, die Anzahl der an ihrer Brut beteiligten Männchen zu erhöhen (BIRKHEAD 1993). Dies war aber nicht der Fall. Mit zunehmender räumlicher Isolation der Neststandorte verringerte sich die Diversität der beteiligten Väter. Auch für die Weibchen dieser Brutten wäre es allerdings möglich gewesen, Bereiche mit einer hohen Männchendichte aufzusuchen, um sich dort mit weiteren Männchen zu paaren und die Anzahl der Väter ihrer Nachkommen zu erhöhen. Diese Gelegenheit nutzten sie jedoch nicht.

Das Fehlen einer Korrelation zwischen der Gelegegröße und der Anzahl ausgeflogener Nestlinge mit dem Grad der multiplen Paternität im Untersuchungsgebiet Biebrza interpretieren die Autoren ebenfalls als Beleg gegen eine ‚bet-hedging‘ Strategie der Weibchen (DYRCZ et al. 2002).

Die aufgeführten Hypothesen zum Auftreten von Brutten mit multipler Vaterschaft postulieren alle eine aktive Partnerwahl des Weibchens unter den verfügbaren Männchen. Das Muster der multiplen Paternität beim Seggenrohrsänger folgt den sich aus diesen Hypothesen ergebenden Erwartungen jedoch nicht. Es ist daher zu erwägen, inwieweit sich die gefundenen Ergebnisse aus Verhaltensstrategien der Männchen ableiten lassen.

4.1.2.2 Multiple Paternität als Folge männlicher Verhaltensstrategie

Männliche Seggenrohrsänger bemühen sich um die Kopulation mit möglichst vielen Weibchen, ohne materielle Gegenleistungen dafür zu erbringen oder sich an der Brutpflege zu beteiligen (WAWRZYNIAK & SOHNS 1977, LEISLER 1985). Bei sehr hohem Angebot an Nahrung und Nistgelegen lassen sich Weibchen nicht durch die Verteidigung kritischer Ressourcen gegen andere Männchen monopolisieren (LEISLER & CATCHPOLE 1992, SCHAEFER et al. 2000). Zwischen homogener und geklumpfter Verteilung der Nester innerhalb einer Fläche finden sich alle Übergänge (DYRCZ & ZDUNEK 1993a, eigene Ergebnisse).

Eine fehlende Monopolisierbarkeit von Ressourcen wie Nahrung und Neststandorten kennzeichnet zwei unterschiedliche Paarungssysteme, nämlich das ‚lek‘ System und die ‚scramble competition‘ Polygynie.

4.1.2.2.1 ‚Scramble competition‘ Polygynie

Die ‚scramble competition‘ Polygynie ist durch die aktive Suche des Männchens nach fertilen Weibchen und ihre stetige Kopulationsbereitschaft charakterisiert. Der Fortpflanzungserfolg eines Männchens wird nicht durch seine Fähigkeit, Kontrahenten aggressiv zu vertreiben, sondern durch seine effektivere Lokalisation fertiler Weibchen bestimmt (ALCOCK 1980). Da sich in einem solchen System weder Territorien noch Weibchen wirkungsvoll verteidigen lassen, bleiben offene Konflikte unter den Männchen aus (z. B. GREENLAW 1988). Stattdessen versuchen sie den Weibchen hohe Kosten für die Abwehr von Kopulationen zu bereiten. Nach CLUTTON-BROCK & PARKER (1995) lassen sich drei wesentliche Formen von sexuellem Zwang in Tiergesellschaften unterscheiden. So führen (1) anhaltende Versuche des Männchens mit einem Weibchen zu kopulieren zu einem Anstieg der Kosten für das Weibchen, welche sie schließlich dazu bewegen, nachzugeben. (2) Männchen können durch Androhung von Gewalt Weibchen dazu bringen, mit ihnen zu kopulieren. Diese Gewalt muss nicht zwangsläufig das Weibchen selbst betreffen, sondern kann sich auch gegen deren Nachwuchs richten. (3) Physische Überlegenheit der Männchen kann zu erzwungenen Kopulationen führen.

Bei der ‚scramble competition‘ Polygynie ist es Ziel der Männchen, die Kosten der Kopulationsverweigerung durch das Weibchen höher als die Kosten für die Kopulation selbst zu treiben. Dabei werden die Weibchen häufig ausdauernd von den Männchen bedrängt (POST & GREENLAW 1982, STONE 1995). Um die Kosten der fortwährenden Belästigungen zu begrenzen, müssen die Weibchen schließlich dem Drängen nachgeben. Die Attacken steigen mit der Männchendichte linear an (ARNQVIST 1992, ROWE 1992). In Verhältnissen, in denen Weibchen sich den Belästigungen der Männchen entziehen können, sollten sie nur selten kopulieren (ROWE et al. 1994). Folglich sind es die kostenintensiven Belästigungen, die Weibchen zu adaptiven multiplen Kopulationen bringen. Aus der von den Männchen verfolgten ‚scramble competition‘ Polygynie resultieren somit multiple Kopulationen der einzelnen Weibchen. Aus der weiblichen Perspektive lässt sich dieses System als ‚convenience‘ Polyandrie bezeichnen (THORNHILL & ALCOCK 1983, ROWE 1992,

WEIGENBERG & FAIRBAIRN 1994). Eine Strategie für das Weibchen, den Belästigungen der Männchen zu entgehen, besteht darin, sich während ihrer fertilen Phase möglichst heimlich zu verhalten (ROWE et al. 1994).

Zahlreiche Verhaltensweisen des Seggenrohrsängers entsprechen den für die ‚scramble competition‘ Polygynie beschriebenen Merkmalen. Seggenrohrsängermännchen zeigen keine offensichtliche Territorialität (WAWRZYNIK & SOHNS 1977, DYRCZ 1989, SCHULZE-HAGEN et al. 1999) und weisen große, mit anderen Männchen stark überlappende ‚home ranges‘ auf (SCHAEFER et al. 2000). Für ein aktives Suchen und Bedrängen der Weibchen durch die Männchen liegt eine Vielzahl von direkten und indirekten Hinweisen vor. Detaillierte Beobachtungen des Paarungsverhaltens gelangen nur bei unter relativ natürlichen Bedingungen in Gefangenschaft gehaltenen Vögeln (SCHULZE-HAGEN et al. 1995). Dabei sangen die Männchen in der Zeit von April bis Juli kontinuierlich und suchten während dieser Phase offensichtlich permanent nach Weibchen. In der Nestbauphase und besonders in der Legephase flogen die Männchen gehäuft zu Nestern, um sie zu inspizieren. Während dieser Phase kam es oft zu aggressiven Auseinandersetzungen zwischen den Geschlechtern. Kopulationen wurden eingeleitet, indem das Männchen auf den Rücken des Weibchens flog und dessen Kopffedern mit seinem Schnabel ergriff. Ob dieses Verhalten lediglich dazu dient, die Balance zu halten, oder wie GOWATY & BUSCHHAUS (1998) vermuten, Ausdruck einer erzwungenen Kopulation ist, lässt sich nicht klar entscheiden. Die Kopulationen fanden regelmäßig in Nestnähe statt.

Im Freiland sind Kopulationen bislang nicht beobachtet worden. Es gibt allerdings Hinweise dafür, dass sich männliche Seggenrohrsänger jedem Weibchen gegenüber gleich verhalten und es auf Kopulationsbereitschaft testen (G. HEISE in LEISLER 1985). Ein anhaltendes Bedrängen des Weibchens durch das Männchen oder gar eine Partnerbewachung ist unter natürlichen Bedingungen aufgrund der dichten Vegetation im Bruthabitat mit einer Sichtweite von häufig weniger als 30 cm (SCHULZE-HAGEN 1991) sicherlich erschwert. Wahrscheinlich kann sich ein paarungsunwilliges Weibchen jeder Zeit dem Männchen entziehen, indem es sich in der Vegetation verbirgt (SCHULZE-HAGEN et al. 1995). Das Männchen ist jedoch in der Lage, sich einen strategischen Vorteil zu verschaffen, indem es sich während der Nestbau- und Eiablagephase in Nestnähe aufhält. Da das Weibchen sein Nest immer wieder aufsucht, erhält ein Männchen die Gelegenheit, das Weibchen zu bedrängen und die Kosten für Kopulationsverweigerung zu erhöhen. Da alle Nestlinge eines Nestes von unterschiedlichen Vätern gezeugt sein können (SCHULZE-HAGEN et al. 1993, eigene Ergebnisse), bietet sich für die Männchen offenbar mit jeder im 24 h-Intervall erfolgenden Ovation die Gelegenheit, Vaterschaft zu erringen. Die fertile Phase der Weibchen beginnt wahrscheinlich noch während der Nestbauphase und hält bis etwa 24 h vor der Ablage des letzten Eies an. Insbesondere in dieser Phase sollten die Männchen versuchen, das Weibchen in der Nähe ihres Nestes aufzusuchen. Diese Erwartung deckt sich mit der Frequenz von Nestbesuchen der Männchen in Gefangenschaft (SCHULZE-HAGEN et al. 1995).

Beobachtungen am Nest fertiler Seggenrohrsängerweibchen liegen aus dem Freiland nicht vor. Jedoch lässt das Verhalten der Weibchen während dieser Phase indirekte Schlüsse auf ihre Strategie zu. So berichten WAWRZYNIAK & SOHNS (1977), dass die Weibchen bis zur Beendigung der Eiablage extrem heimlich sind. Würde die Funktion des heimlichen Verhaltens während der Eiablage allein darin bestehen, sich und die bereits im Nest befindlichen Eier vor Prädatoren zu schützen, sollte es auch während der Bebrütung beibehalten werden. Daher dient es wahrscheinlich außerdem als Strategie, sich den Männchen zu entziehen. Es ist denkbar, dass Weibchen auf diese Weise eine Männchenselektion vornehmen. Sie würden dadurch genötigt sein, lediglich den Kopulationsbemühungen solcher Männchen nachzugeben, die in der Lage sind, ihre Nester trotz deren versteckter Lage zu finden und ihnen ausdauernd und effizient

nachzustellen. Diese Selektion begünstigt damit genau solche Eigenschaften, wie etwa ein gutes Orientierungsvermögen und ein geschicktes Durchschlüpfen der Seggenvegetation, die für das Überleben in diesem Biotop von besonderer Bedeutung sind.

Während der Nestlingsphase sind die Beziehungen der Geschlechter durch extrem aggressives Verhalten der Weibchen gegenüber den Männchen gekennzeichnet. Vielfach konnte beobachtet werden, wie in Nestnähe landende Männchen ungewöhnlich scharf attackiert wurden und die Weibchen regelrechte Sturzflüge ausführten (WAWRZY尼亚K & SOHNS 1977, WAWRZY尼亚K mündl. Mitt.). Ein derartiges Verhalten ergibt nur dann Sinn, wenn es mit einem Gewinn verbunden ist bzw. höhere Kosten vermeidet. Aus dem Verhalten der so attackierten Männchen konnte geschlossen werden, dass ihnen der Standort des Nests bekannt war. Es ist vorstellbar, dass ein Seggenrohrsängermännchen in der Lage ist, den Nestlingen Schaden zuzufügen und somit hohe Kosten für das Weibchen zu verursachen. Innerhalb der Gattung *Acrocephalus* konnte für den Drosselrohrsänger Infantizid nachgewiesen werden. Dort waren es Sekundärweibchen, welche die Eier eines Primärweibchens zerstörten, um auf diese Weise die Hilfe des Männchens bei der Brutpflege zu erlangen (HANSSON et al. 1997). Die Androhung von Gewalt um außerpaarliche Kopulationen zu erzwingen ist in verhaltensbiologischen Studien entwickelt worden (HRDY 1977). Für den Besuch von Männchen an Nestern sprechen auch weitere Hinweise. So konnte in dieser Untersuchung beobachtet werden, dass einzelne Männchen in das Warnen von Weibchen bei Annäherung eines Nestfeindes einstimmten. In zwei Fällen war dieses Verhalten der Männchen besonders auffällig. Die DNA-Analyse offenbarte beide Male, dass ein Großteil der Nestlinge von ihnen abstammte. Kenntnis von ihrer möglichen Vaterschaft sollten die Männchen allerdings nur dann besitzen, wenn sie das entsprechende Weibchen an ihrem Nest zur Kopulation aufgesucht hatten.

Bei der ‚scramble competition‘ Polygynie sollten Habitatabschnitte mit einer hohen Weibchendichte zu einer ebenfalls erhöhten Dichte von Männchen führen (z. B. GREENLAW & RISING 1994, eigene Ergebnisse: Karte 2). Da unter den Bedingungen der dann hohen Belästigungsfrequenz ein wiederum geringerer Widerstand der Weibchen gegenüber den Kopulationsversuchen der Männchen resultiert, sollte die Vaterschaftsdiversität hier höher liegen als in Bereichen mit einer niedrigeren Weibchendichte. Die in der vorliegenden Untersuchung gefundene negative Korrelation zwischen der räumlichen Isolation der Neststandorte und der Vaterschaftsdiversität entspricht genau diesen Erwartungen. Demnach waren an den Brutten in Bereichen geringer Nestdichte (und folglich auch geringer Männchendichte) weniger Väter beteiligt, als in Arealen mit hoher Nest- und Männchendichte. Eine entsprechende Korrelation zwischen der Dichte der Männchen und der ‚convenience‘ Polyandrie der Weibchen beobachteten auch CORDERO RIVERA & ANDRÉS (2002) in ihren Untersuchungen an der Roten Prachtlibelle (*Calopteryx haemorrhoidalis*). Sie stellten fest, dass in Bereichen höherer Dichte Männchen einen stärkeren sexuellen Zwang auf Weibchen ausüben konnten. Die Weibchen reduzierten daraufhin den Widerstand gegenüber den Männchen und kopulierten häufiger.

Als einen weiteren Beleg für ‚scramble competition‘ Polygynie lassen sich die von DYRCZ et al. (2002) veröffentlichten Ergebnisse über das Muster multipler Paternität an der Biebrza interpretieren. Dabei zeigte sich, dass der Anteil von Brutten mit nur einem Vater zu Beginn der Saison höher lag als in der Hauptbrutzeit. Dies wurde so interpretiert, dass anfangs weniger Männchen für die Weibchen zur Verfügung stünden. Im Rahmen der ‚scramble competition‘ Polygynie-Hypothese liegt allerdings die Annahme näher, dass die geringere Vaterschaftsdiversität früher Gelege ein Resultat ihrer zeitlichen Isolation ist. Da den Männchen nur relativ wenig Zeit zur Verfügung steht, Informationen über Habitatverhältnisse und Neststandorte zu gewinnen, und ihre Dichte zu Beginn der Saison geringer ist, werden die

Weibchen nur von wenigen Männchen bedrängt. Da vorjährige Singvögel bekanntlich später an ihren Brutplätzen eintreffen (BERTHOLD 2000, siehe für männliche Seggenrohrsänger aber WAWRZYNAK & SOHNS 1977) ist davon auszugehen, dass insbesondere ältere Weibchen monopaternale Bruten aufziehen.

Mit der ‚scramble competition‘ Polygynie ist nur eine geringe Varianz im Fortpflanzungserfolg der Männchen verbunden (z. B. LANCTOT 1998). Dieser wird durch deren Vermögen bestimmt, innerhalb ihres Aktionsraumes fertile Weibchen zu finden und zur Paarung zu bewegen. Falls die Männchen mit Hilfe ihres Gesanges oder anderer Mechanismen in der Lage sind, eine gleichmäßige, jedoch die unterschiedliche Dichte der Neststandorte berücksichtigende Verteilung zu erreichen, sollte die Varianz ihres Bruterfolg gering sein. Die in der vorliegenden Untersuchung gewonnenen Werte entsprechen diesen Erwartungen (3.1.2.1.1).

Da weibliche Seggenrohrsänger mit zunehmender Männchendichte ihren Widerstand gegenüber Kopulationsversuchen wahrscheinlich reduzieren und folglich mit vielen Männchen kopulieren, ist eine hohe Spermienkonkurrenz innerhalb des weiblichen Geschlechtstraktes anzunehmen. Die Habitatstruktur macht es Männchen unmöglich, Weibchen gegen andere Männchen zu verteidigen. Eine aggressive Territorialität, wie sie bei den mono- und polygamen Verwandten vorherrscht, sollte sich beim Seggenrohrsänger zurückentwickelt haben. Stattdessen sollte der Selektionsdruck auf eine Verbesserung der Spermienkonkurrenz im weiblichen Genitaltrakt gewirkt haben. Da der Fertilisationserfolg unter diesen Umständen wesentlich von der Anzahl der Spermien im Ejakulat der Männchen bestimmt wird (BIRKHEAD 1998), sollte die Evolution zu großen Hoden und hohen Spermienzahlen in den glomera seminalis geführt haben. Sowohl Hodengröße, Masse der Glomera seminalis als auch die in diesen zur Fortpflanzungszeit gespeicherte Spermienzahl liegt beim Seggenrohrsänger weit über denen verwandter Arten (SCHULZE-HAGEN et al. 1995). In dieser Studie konnte ein positiver Zusammenhang zwischen der Körpermasse der Männchen und ihrem Vaterschaftserfolg beobachtet werden. Es ist somit denkbar, dass mit einer höheren Körpermasse auch eine gesteigerte Spermienproduktion einhergeht. So ließe sich der höhere Vaterschaftserfolg schwerer Männchen als Folge ihrer vermehrten Spermienproduktion erklären. Da die Vergrößerung von Körper- und Hodenmasse durch biologische und Umweltfaktoren begrenzt ist, lassen sich die tatsächlichen Verhältnisse als ein Kompromiss zwischen den Anforderungen des Paarungssystems und der Anpassungen an äußere Faktoren interpretieren. Die Körpermasse der Männchen könnte jedoch auch deren Gesundheitszustand widerspiegeln. Schwerere und damit gesündere Männchen könnten ihren leichteren Geschlechtsgenossen, sowohl in ihrer Spermienproduktion als auch in ihrer Effizienz, mit der sie Weibchen zu Kopulationen drängen, überlegen sein.

Als elementarer Bestandteil der ‚scramble competition‘ Polygynie wird eine erhöhte Mobilität der Männchen während der fertilen Phase der Weibchen betrachtet (SCHMIDT et al. 1999). So konnte SCHWAGMEYER (1988) zeigen, dass der Paarungserfolg männlicher Streifenziegel (*Spermophilus tridecemlineatus*) positiv mit der zurückgelegten Wegstrecke, während der Paarungsphase korreliert ist. Die Korrelation zwischen Mobilität der Männchen und ihrem Paarungserfolg basiert bei dieser Art jedoch ganz wesentlich auf der unter den Weibchen sehr synchronen und extrem kurzen (4-5 h) Östrusphase (‚explosive mating assemblage‘, SCHWAGMEYER & WOOTNER 1986). Dass die ‚scramble competition‘ Polygynie nicht zwangsläufig eine solche extrem kurze und synchronisierte fertile Phase der Weibchen voraussetzt, und dass die Strategie der Männchen hierbei nicht notwendigerweise auf eine erhöhte Mobilität während dieser Phase abzielt, zeigt das Beispiel der Spitzschwanzammer (*Ammodramus caudacutus*) (POST & GREENLAW, 1982, GREENLAW & RISING 1994, GREENLAW persönl. Mittel.). Unter den vorherrschenden Biotopbedingungen sollte es sich für männliche Seggenrohrsänger als vorteilhafter erweisen, bestimmte Bereiche im Bruthabitat nach Nestern

bzw. nestbauenden Weibchen intensiv abzusuchen („prolonged searching polygyny“). Dabei sollte ein genauer Erwerb von Informationen über die Eignung der einzelnen Habitatabschnitte als Neststandort sowie über den Status bereits entdeckter Nester bedeutsamer sein als das Zurücklegen möglichst langer Suchstrecken. Da sein Vaterschaftserfolg in Bruten innerhalb der eigenen ‚home range‘ zudem davon abhängen sollte, wie erfolgreich er Weibchen Belästigungskosten aufgebürdet hat, würde der Reproduktionserfolg nicht mit der Vergrößerung des Aktionsradius einhergehen.

Innerhalb der Legephase erfolgen die Ovulationen im 24 h-Intervall. Etwa eine Stunde nach der Ovulation kann die Befruchtung erfolgen. Zu diesem Zeitpunkt befindet sich die Eizelle im Infundibulum am oberen Teil des Ovidukts. Experimentell konnte gezeigt werden, dass der Zeitpunkt einer Kopulation den Fortpflanzungserfolg beeinflusst, wobei der zeitliche Abstand zur Ovulation eine wesentliche Rolle spielt (BIRKHEAD 1998). Für die Männchen ergibt sich daher mit jeder einzelnen Ovulation eine neue Chance die Vaterschaft zu erringen. Auch deshalb sollte es sich für die Männchen mehr lohnen, Weibchen eines bestimmten Habitatsektors regelmäßig aufzusuchen, als ständig nach weiteren Partnerinnen zu suchen.

Dass das Paarungssystem des Seggenrohrsängers der ‚scramble competition‘ Polygynie sehr nahe kommt, wird durch die ähnlichen Verhältnisse bei der Spitzschwanzammer unterstützt (POST & GREENLAW 1982). Lebensraum, Lebensweise und brutzeitliches Verhalten dieser nearktischen Ammer weisen erstaunliche Parallelen mit dem Seggenrohrsänger auf. Bei beiden Arten nutzen die Männchen große und weitflächig überlappende ‚home ranges‘. Anzeichen von Territorialität und intrasexueller Aggression fehlen ihnen (GREENLAW & RISING 1994, DYRCZ & ZDUNEK 1993a). Dagegen zeigen die nächsten Verwandten beider Arten ausgeprägtes Territorialverhalten. Man muss annehmen, dass das Fortpflanzungsverhalten von Seggenrohrsänger und Spitzschwanzammer von ursprünglich monogamen Verhältnissen abgeleitet ist (LEISLER et al. 2002, GREENLAW & RISING 1994).

Im Gegensatz zum Seggenrohrsänger liegen für die Spitzschwanzammer allerdings genaue Beobachtungen von Kopulationen im Freiland vor. Die Männchen durchstreifen ihre ‚home ranges‘ dort, wo die Wahrscheinlichkeit auf Weibchen zu treffen besonders hoch ist. Wenn sie dabei ein Weibchen finden, versuchen sie dieses aufzuhalten und zur Kopulation zu zwingen. Der Widerstand des Weibchens und die Hartnäckigkeit der Männchen bestimmen den Erfolg eines Kopulationsversuches (GREENLAW persönl. Mitt.). Aus dieser Strategie resultiert, dass mehrere Männchen innerhalb eines kurzen Zeitraumes sukzessiv mit einem Weibchen kopulieren können. Daher sollte Spermienkonkurrenz einen wichtigen Selektionsfaktor der Männchen darstellen (GREENLAW & RISING 1994). Die bei dieser Art ebenfalls extrem großen Hoden bestätigen diese Annahme (RISING 1996).

Während für den Seggenrohrsänger multiple Paternität nachgewiesen ist (SCHULZE-HAGEN et al. 1993) und Erklärungen zu möglichen Hintergründen existieren (DYRCZ et al. 2002, diese Untersuchung), fehlen vergleichbare Untersuchungen an der Spitzschwanzammer. Das in manchen Habitatabschnitten verdichtete Vorkommen von Nestern beider Arten hängt wahrscheinlich mit der ungleichmäßigen Verteilung von Nahrung und Nistgelegenheiten zusammen (DYRCZ & ZDUNEK 1993a, GREENLAW & RISING 1994). Bei der Spitzschwanzammer fehlen bisher Hinweise für eine aktive Suche der Männchen nach Nestern. Ihr Dispersionsverhalten steht jedoch wie beim Seggenrohrsänger (SCHULZE-HAGEN et al. 1999, eigene Ergebnisse) in einer engen Beziehung zur räumlichen Verteilung der nistenden Weibchen (GREENLAW & RISING 1994). Auch die Spitzschwanzammer-Weibchen verhalten sich gegenüber in Nestnähe erscheinenden Männchen äußerst aggressiv (GREENLAW & RISING 1994, GREENLAW persönl. Mittel.).

Die Verbreitungsgebiete beider Arten sind meist auf isolierte, kleine und oft weit voneinander entfernte Areale beschränkt (SCHULZE-HAGEN 1991, GREENLAW & RISING 1994). Die Brutbiotope beider Arten weisen ebenfalls Parallelen auf, die möglicherweise Hinweise auf die Evolution ihrer Paarungssysteme geben können. Die hohe Produktivität der Habitats ermöglicht es den Weibchen, die Brut ohne die Unterstützung der Männchen mit Nahrung zu versorgen (HEISE 1970, POST & GREENLAW 1982, DYRCZ 1993, SCHULZE-HAGEN et al. 1989, 1993, 1995). Die Emanzipation der Männchen von der Brutpflege erlaubt den Männchen die Gelegenheit, sich um die Paarung mit verschiedenen Weibchen zu bemühen. Innerhalb der Brutgebiete kommt es aufgrund von Unterschieden im Mikrohabitat und auch wegen sozialer Faktoren zu Bestandsverdichtung auf bestimmten Flächen (z. B. HEISE 1970, GREENLAW & RISING 1994). Eine hohe Bestandsdichte erhöht die Erreichbarkeit zusätzlicher Paarungspartnerinnen für die Männchen. Nach BENNETT & OWENS (2002) sind wesentliche Voraussetzungen für die Emanzipation der Männchen von der Brutpflege und damit der Entwicklung eines polygynen Paarungssystems gegeben.

EMLÉN & ORING (1977) haben erstmals unterschiedliche Formen der Polygynie in Abhängigkeit von den Habitatstrukturen dargestellt. Sie unterscheiden drei Hauptformen. Die ‚resource defence‘ Polygynie ist dadurch gekennzeichnet, dass Männchen den Zugang zu Weibchen indirekt über die Monopolisierung kritischer Ressourcen kontrollieren. Bei der ‚female (or harem) defence‘ Polygynie verteidigen die Männchen eine Gruppe von Weibchen direkt gegen ihre männlichen Kontrahenten. Die ‚male dominance‘ Polygynie ist dadurch gekennzeichnet, dass sich im Lebensraum der betreffenden Art weder Partnerinnen noch kritische Ressourcen ökonomisch verteidigen lassen. Kritische Ressourcen können zum einen im Übermaß vorhanden sein, ein ständiger Wandel im Lebensraum kann die Vorhersagbarkeit ihres Auftretens erschweren oder ihr konzentriertes Erscheinen kann die Kosten für ihre Verteidigung zu hoch werden lassen. Infolgedessen bemühen sich die Männchen darum Territorien zu etablieren, von wo aus sie ihre Qualität durch werbenden Gesang, Zurschaustellung ihres meist prächtigen Gefieders oder andere kostenintensive Signale anpreisen, um von den Weibchen als Paarungspartner erwählt zu werden (ORING 1982, ZAHAVI 1975, 1977). Von diesen Modellen unterscheidet sich die bereits am Beispiel des Seggenrohrsängers diskutierte ‚scramble competition‘ Polygynie.

Bei Vögeln erfolgt eine Monopolisierung kritischer Ressourcen meist durch die Etablierung von Territorien. Wesentliche Voraussetzung für deren Aufrechterhaltung ist die Aussicht, diese ökonomisch verteidigen zu können (BROWN 1964, ALCOCK 1996). Je aufwendiger die Verteidigung von unübersichtlichen Vegetationsstrukturen im Habitat einer Vogelart ist, desto mehr wird das Territorialverhalten reduziert (DAVIES & HOUSTON 1984, LEISLER 1985).

Bruthabitat des Seggenrohrsängers sind nasse und großflächige Großseggen- bzw. Mähwiesen sowie Wiesenmoore (LEISLER 1985). Hier ist die horizontale Sicht aufgrund der dichten Vegetation stark eingeschränkt (SCHULZE-HAGEN 1991). Die Spitzschwanzammer brütet in Salzmarsch-Habitaten der nordamerikanischen Atlantikküste. Deren Vegetation wird von Gräsern der Gattung *Spartina* dominiert (GREENLAW & RISING 1994). Sowohl die Struktur als auch die Dichte der Vegetation entspricht den Verhältnissen der vom Seggenrohrsänger bevorzugten Habitats. Derartige Areale mit homogener, unübersichtlicher Vegetation scheinen ökonomisch nur schwer zu verteidigen zu sein (LEISLER 1985, GREENLAW persön. Mittel.). Eine Bewachung einer oder sogar mehrerer Partnerinnen scheint für das Männchen unter diesen Bedingungen nicht möglich zu sein (GREENLAW persön. Mitt., SCHULZE-HAGEN et al. 1995). Als eine im Übermaß vorhandene Ressource lassen sich die Weibchen auch nicht über die Nahrung von den Männchen indirekt kontrollieren (POST & GREENLAW 1982, DYRCZ 1993, SCHULZE-HAGEN et al. 1989, 1993, 1995).

Schließlich kommt es vor allem infolge Wasserstandsschwankungen während der Brutzeit häufig zu enormen Veränderungen der ökologischen Verhältnisse im Lebensraum des Seggenrohrsängers. Diese Veränderungen führen oft dazu, dass sowohl Männchen als auch Weibchen umsiedeln. Während die Weibchen durch ihre Bindung an das Nest erst nach dem Ausfliegen ihrer Jungen abwandern können, reagieren die Männchen spontan auf eine Verschlechterung der Habitatverhältnisse (WAWRZYNIAK & SOHNS 1977). KOZULIN et al. (1999) schlagen sogar vor, die Evolution der Bindungslosigkeit zwischen den Partnern als das Resultat häufiger Umsiedlungen zu betrachten. Wiederum ähnliche Verhältnisse finden sich bei der Spitzschwanzammer. So kommt es auch in deren Lebensraum z. B. während der Springtiden bei Neu- und Vollmond oder bei Stürmen zu Überschwemmungen der Brutplätze, die eine kurzfristige Umsiedlung erforderlich machen (GREENLAW & RISING 1994). Unabhängig davon, ob diese spontanen Änderungen der Habitatverhältnisse einen direkten Einfluß auf die Bindung zwischen den Paarpartnern der beiden Arten hat, oder andere Rahmenbedingungen in ihrer Biologie die Aufgabe eines monogamen Paarungssystems bedingt haben, wirken diese Verhältnisse der Etablierung und Verteidigung von Territorien entgegen.

Da sich in dieser Situation weder Ressourcen noch Weibchen monopolisieren lassen, fehlen somit die Voraussetzungen sowohl für die Entwicklung der ‚resource defence‘ als auch der ‚female (or harem) defence‘ Polygynie. Die Evolution der ‚male dominance‘ Polygynie wird möglicherweise durch die wechselnden Wasserstände und der daraus resultierenden hohen Fluktuation der Individuen erschwert. Theoretisch wäre auch noch eine Entwicklung zu einem als ‚lek‘ bezeichneten System möglich, das als eine Form der ‚male dominance‘ Polygynie (z. B. ORING 1982) beziehungsweise als eine davon isolierte ‚lek‘ Promiskuität betrachtet wird (z. B. LIGON 1999). Bei einem solchen Paarungssystem kommt es zu Ansammlungen von Männchen, die durch intensives Balzgebaren ihre Qualität signalisieren. Die Weibchen wählen schließlich unter den zur Verfügung stehenden Männchen ihre Kopulationspartner aus. Die sexuelle Selektion ist in einem ‚lek‘-System typischerweise sehr ausgeprägt. Die Weibchen kopulieren mit nur wenigen Männchen, während der Großteil der Männchen keine Paarung erreicht (WILEY 1991, HÖGLUND & ALATALO 1995).

Dieses Gefälle im Paarungserfolg von Männchen hat interessante Konsequenzen für deren Hodengröße. Unterschiedliche Hodengröße reflektiert die Spermienproduktion und lässt sich im Artvergleich eher dadurch erklären, wie viele Männchen mit einem Weibchen, und weniger dadurch, wie viele Weibchen mit einem Männchen kopulieren. Deshalb lässt sich Spermienkonkurrenz als der wesentliche Faktor für die Unterschiede in Testisgröße zwischen verschiedenen Arten identifizieren (MØLLER 1991). Relativ große Testis sind typisch für Arten mit einem hohen Maß an Spermienkonkurrenz. Dagegen sind die Testis der meisten Arten mit einem ‚lek‘ System relativ klein (MØLLER 1991).

Die im Vergleich zu ihren Verwandten großen Testis von Seggenrohrsänger und Spitzschwanzammer (SCHULZE-HAGEN 1995, RISING 1996) sowie die geringen Unterschiede im Fortpflanzungserfolg individueller Seggenrohrsängermännchen in dieser Studie sprechen gegen eines klassisches ‚lek‘ Systems.

Die in der vorliegenden Arbeit ermittelten Ergebnisse, die vor dem Hintergrund unterschiedlicher Modelle von Paarungssystemen diskutiert worden sind, deuten daraufhin dass sich das Verhalten der männlichen Seggenrohrsänger am besten mit Hilfe der ‚scramble competition‘ Polygynie beschreiben lässt. Der Erfolg der Männchen ist damit weitgehend von ihrem Zusammentreffen mit fertilen Weibchen, von der Effizienz, mit der sie diese bedrängen können, und von ihrer Eignung für eine intensive Spermienkonkurrenz abhängig. Dass Weibchen in einem Paarungssystem, das im wesentlichen vom sexuellen Zwang durch die

Männchen gekennzeichnet ist, dennoch die Möglichkeit zur Wahl offen bleiben kann, zeigen die Untersuchungen von BISAZZA et al. (2001) an östlichen Mosquitofischen (*Gambusia holbrooki*). Obwohl Kopulationen in der Gruppe der Poeciliiden, zu denen die Mosquitofische gehören, fast ausschließlich von den Männchen erzwungen werden, zogen weibliche Fische in einem Auswahlexperiment größere Männchen und normal pigmentierte gegenüber melanistischen Männchen vor. Zudem wurden Gruppen von drei Männchen gegenüber einzelnen Männchen favorisiert, so dass über den Erfolg der Männchen im Konkurrenzkampf um eine Kopulation eine gewisse Selektion durch das Weibchen provoziert werden könnte. Bei der Spitzschwanzammer könnte eine Wahl durch das Weibchen erfolgen, indem dieses den Männchen ein bestimmtes Maß an Widerstand entgegenstellt. Weniger hartnäckigen Männchen gelingt es möglicherweise nicht, diesen Schwellenwert an Widerstand zu überwinden. Beharrlichen Männchen, die sich möglicherweise durch mehr Kraft, Erfahrung und damit höherer Qualität auszeichnen, gelingt es schließlich, die Weibchen zu unterwerfen (GREENLAW persön. Mitt.). Vor diesem Szenario ließe sich die positive Korrelation zwischen der Körpermasse der Männchen und ihrem Vaterschaftserfolg in der vorliegenden Studie auch als Folge der effizienteren Belästigung schwererer Männchen interpretieren.

Ob weibliche Seggenrohrsänger überhaupt eine Option zur aktiven Partnerwahl haben, lässt sich nur schwer abschätzen. WAWRZYNIAK & SOHNS (1977) berichten von einem „nicht singenden Seggenrohrsänger, der sich neben einem singenden Männchen aufhielt und von diesem ein Stück im Flug begleitet wurde, bis er schließlich zu einem anderen singenden Männchen flog“. Von SCHULZE-HAGEN (1991) wurde dieses Verhalten als Hinweis darauf interpretiert, dass Weibchen zur Paarung singende Männchen an ihrer Singwarte aufsuchen.

Welche Bedeutung dieser Beobachtung auch zukommen mag, der Gesang der Männchen könnte durchaus unterschiedliche Funktionen besitzen und einen Hinweis auf alternative Paarungsstrategien beider Geschlechter bieten. Am Seggenrohrsängergesang fällt auf, dass die Gesangsaktivität in den Abendstunden stark ansteigt, während tagsüber Männchen kaum singen. Dieses Phänomen hat zu der Bezeichnung ‚Abend-Chor‘ für das gleichzeitige Singen zahlreicher Männchen geführt (WAWRZYNIAK & SOHNS 1977, SCHMIDT et al. 1999).

So könnte der Gesang der räumlichen Verteilung der Männchen dienen und damit intrasexuelle Funktion haben (SCHMIDT et al. 1999). Der Sender verkündet auf diese Weise seine Kontrolle über die nähere Umgebung. Der Empfänger hingegen erhält die Information, dass er sich einer verstärkten Spermienkonkurrenz bei den umliegenden Weibchen aussetzt. Diese könnte er reduzieren, indem er ein weniger dicht besiedeltes Areal aufsucht. Davon würde wiederum der Sender profitieren. Auf diese Weise werden noch freie Habitatabschnitte für Männchen erkennbar.

4.1.2.2.2 ‚Exploded lek‘

Der Gesang könnte jedoch auch noch eine zweite, intersexuelle Funktion haben und damit tatsächlich eine Wahl der Weibchen ermöglichen (CATCHPOLE & LEISLER 1996, SCHMIDT et al. 1999). Damit würde der werbende Gesang der auf Hördistanz verteilten Männchen und die sich daraus ergebende Wahlmöglichkeit der Weibchen die Kennzeichen eines so genannten ‚exploded lek‘ erfüllen (GILLIARD 1963, FOSTER 1983). Die an einem solchen System beteiligten Männchen sollten sich in der Regel nicht sehen können und interagieren primär über Lautäußerungen (z. B. LIGON 1999). THERY (1992) betrachtet ein solches ‚exploded lek‘ System als evolutionären Vorläufer eines klassischen ‚leks‘.

Denkbar wäre jedoch auch, dass variable Umweltbedingungen die Eignung eines Habitatbereiches als potentieller Brutplatz nur schwer vorhersehbar machen. Derartige Verhältnisse könnten der Entwicklung eines klassischen ‚lek‘ Systems entgegenwirken oder sogar die Evolution von einem solchen System hin zu einem ‚exploded lek‘ begünstigen. Die Paarungsstrategien männlicher Grasläufer (*Tryngites subruficollis*) deuten in diese Richtung (LANCTOT et al. 1998). Zudem ist der Grasläufer ein Beispiel für die Flexibilität männlicher Paarungsstrategien. Bedingt durch den Wandel lokaler Verhältnisse wechseln die Männchen ihre Taktik, indem sie sich sowohl an der Balz in einem ‚exploded lek‘ beteiligen als auch solitäre Strategien verfolgen können. Nach LANCTOT et al. (1998) ergibt sich daraus eine umweltabhängige ‚scramble competition‘ Strategie. Bemerkenswert ist auch, dass der Vaterschaftserfolg männlicher Grasläufer wie beim Seggenrohrsänger kein so ausgeprägtes Gefälle aufweist, wie dies in einem klassischen ‚lek‘ System normalerweise der Fall ist (LANCTOT et al. 1997).

Möglicherweise wechseln auch männliche Seggenrohrsänger zwischen verschiedenen Strategien. Während sie einen Teil der Zeit mit der aktiven Suche nach fertilen Weibchen in bestimmten Kerngebieten ihrer ‚home ranges‘ zubringen und sich darum bemühen, diese zur Paarung zu drängen, könnten sie durchaus den abendlichen Gesang dazu nutzen, in einer Form von ‚exploded lek‘ Weibchen auf sich aufmerksam zu machen. Den Weibchen könnte dies möglicherweise die Gelegenheit bieten, doch noch eine gewisse Auswahl zu treffen.

Die gefundene räumliche Verteilung des Vaterschaftserfolges individueller Männchen weist jedoch darauf hin, dass der Wahl der Weibchen keine erhöhte Bedeutung zukommt. Männchen erreichten Vaterschaften überwiegend in den ihren Singwarten nahegelegenen Nestern. Hätten Weibchen ihre Paarungspartner aktiv gewählt, würde sich ein solcher Zusammenhang nur dann ergeben, wenn die Weibchen in der Nähe der von ihnen gewählten Männchen ihr Nest errichten würden. Da die Männchen aber über die Investition der Spermien hinaus keinen Beitrag zur Aufzucht der Nestlinge leisten, wäre damit kein Vorteil für die Weibchen verbunden.

Wie hoch der Stellenwert von forcierten Kopulationen auf der einen Seite und der Weibchenwahl auf der anderen Seite ist, lässt sich nur durch weitere Untersuchungen klären. Um die aktive Suche der Männchen nach Weibchen zu belegen, müssten erhöhte Beobachtungsstände auf der Untersuchungsfläche errichtet werden. Diese würden einen besseren Einblick in einen größeren Habitatabschnitt ermöglichen. Dabei ließe sich vor allem die noch offene Frage klären, ob die Kenntnis des Neststandortes durch das Männchen eine Bedeutung für effektives Bedrängen von Weibchen besitzt. Spitzschwanzammermännchen gelingt es offensichtlich auch ohne genaue Kenntnis des Neststandortes, Weibchen zur Kopulation zu bewegen (GREENLAW, persönl. Mitt.). Ob dies auch männlichen Seggenrohrsängern möglich ist, lässt sich vermutlich nur durch intensive Freilandbeobachtungen von einer erhöhten Warte aus belegen. Um das Verhalten männlicher Seggenrohrsänger an einem Nest während des Nestbaus oder der Legephase beobachten zu können, müsste intensiv nach frühen Neststadien gesucht werden. Hilfreich für die Beobachtung an Nestern wären Videokameras im Dauerbetrieb. Mit an Singwarten aufgestellten Kameras ließe sich erfassen, ob Weibchen aktiv Männchen aufsuchen.

Die vorliegende Studie legt nahe, dass die Promiskuität des Seggenrohrsängers im Wesentlichen die Folge der ‚scramble competition‘ Polygynie der Männchen und der ‚convenience‘ Polyandrie der Weibchen ist. In welchem Umfang beide Geschlechter alternative Paarungsstrategien nutzen, inwieweit die Möglichkeit zur aktiven Wahl der Weibchen stattfindet, und wie die Belästigung der Weibchen durch die Männchen tatsächlich erfolgt, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

4.2 Populationsgenetik

4.2.1 Cytochrom b-Gen

Im Rahmen der populationsgenetischen Studien wurde eine Stammbaumrekonstruktion der Gattung *Acrocephalus* auf der Grundlage des Cytochrom b-Gens erstellt. Die erhaltenen Phylogramme decken sich weitgehend mit den Ergebnissen bisheriger phylogenetischer Untersuchungen dieser Gruppe (LEISLER et al. 1997, HELBIG & SEIBOLD 1999). Zusammen mit dem Mariskensänger (*Acrocephalus melanopogon*), sowie dem Schilf- (*A. schoenobaenus*) und Brauenrohrsänger (*A. bistrigiceps*) bildet der Seggenrohrsänger (*A. paludicola*) die monophyletische Gruppe (Untergattung) der so genannten kleinen gestreiften Rohrsänger. Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb dieser Gruppe bleiben jedoch unklar. In Abhängigkeit vom angewandten Berechnungsverfahren ändern sich die verwandtschaftlichen Beziehungen. Die geringen Astlängen und Bootstrap-Werte veranschaulichen diese Labilität (Abbildung 13, Abbildung 14). Entsprechend instabile Verhältnisse fanden auch LEISLER et al. (1997).

Innerhalb der Spezies *Acrocephalus paludicola* konnten acht verschiedene Haplotypen gefunden werden. Bemerkenswerte Unterschiede gegenüber den Seggenrohrsängern der anderen Populationen weisen vor allem die aus der Biebrza stammenden Individuen auf. Ein auf der Fangstation Veurne (Rastgebiet während des Wegzuges) gefangenes Individuum mit einem ähnlichen Haplotyp könnte möglicherweise aus der Biebrza stammen (siehe auch Ringfunde, Roothaert persönl. Mitt). Die Haplotypen von den übrigen Standorten lassen kein klares Muster erkennen. Sogar einer der sibirischen Vögel weist den häufigsten Haplotyp unter den untersuchten Seggenrohrsängern auf. Eine klare Differenzierung der Haplotypen zwischen den einzelnen Herkunftsgebieten der Proben besteht auf der Ebene des Cytochrom b-Gens offensichtlich nicht. Da das Cytochrom b-Gen fast ausschließlich maternal vererbt wird, sollten diese Befunde als Hinweis darauf zu werten sein, dass in der Vergangenheit zumindest ein Austausch von weiblichen Seggenrohrsängern zwischen dem überwiegenden Teil der Populationen stattgefunden hat. Ob die abweichenden Sequenzen der beiden Individuen aus der Biebrza bereits eine Sonderstellung dieser Population veranschaulichen, ließe sich nur mit Hilfe eines erhöhten Stichprobenumfangs überprüfen.

4.2.2 Mikrosatellitenanalyse

4.2.2.1 Wandel der genetischen Struktur innerhalb einer Population

Um die Stabilität der populationsgenetischen Struktur innerhalb einer Population über einen mehrjährigen Zeitraum zu überprüfen, wurde eine Mikrosatellitenanalyse der Vögel einer Untersuchungsfläche in der Biebrza der Brutjahre 1993, 1994 und 1997 vorgenommen. Sowohl die Parameter für die genetische Diversität, die Substrukturierung innerhalb der einzelnen Jahre, die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Geschlechter als auch der Vergleich der genetischen Struktur der Brutbestände zwischen den Jahren veranschaulichen eine stabile populationsgenetische Struktur innerhalb des Untersuchungszeitraumes. Der jährliche Individuenaustausch zwischen den verschiedenen Beständen wirkt sich folglich zumindest in der Biebrza nicht wesentlich auf die genetische Zusammensetzung der Population aus.

4.2.2.2 Genetische Variabilität innerhalb der untersuchten Populationen

Die Analyse der genetischen Struktur der acht untersuchten Populationen Stettin, Biebrza, Lublin, Dikoe, Zvanets, Yaselda, Uday und Supoy ergab bezüglich der genetischen Variabilität innerhalb der Bestände insbesondere für zwei Populationen signifikante Hinweise auf eine Substrukturierung. Sowohl in Stettin als auch in Lublin kommt es demnach vermehrt zu Nachkommen zwischen Partnern mit einer ähnlichen genetischen Ausstattung.

4.2.2.3 Genetische Differenzierung der Populationen

Das Ausmaß der genetischen Differenzierung zwischen den Beständen ist gering, aber signifikant. Zu ähnlichen Werten kamen auch GIBBS et al. (2000) in ihrer Analyse der populationsgenetischen Struktur des Goldwalsängers *Dendroica petechia*. Sie betrachten dieses Ergebnis als einen Beleg für einen hohen Genfluss zwischen den von ihnen untersuchten Beständen.

Das in der vorliegenden Untersuchung festgestellte Muster könnte ebenfalls als Hinweis auf einen mäßiggradigen Austausch von Individuen zwischen den Populationen zu betrachten sein. Alternativ dazu wäre es denkbar, dass noch bis vor wenigen Jahrzehnten ein starker Individuenaustausch zwischen den Populationen stattgefunden hat, der nun langsam und in einem für die einzelnen Bestände unterschiedlichen Umfang geringer wird. In seinem derzeitigen Verbreitungsschwerpunkt in Ostpolen, Weißrussland und in der ukrainischen Polessje hat der Seggenrohrsänger in den letzten 30 Jahren etwa 80-90% geeigneter Bruthabitatfläche verloren (AQUATIC WARBLER CONSERVATION TEAM 1999). Der damit verbundene Bestandsschwund könnte sich auf den Austausch zwischen verschiedenen Populationen ausgewirkt haben.

Dass der Austausch zwischen den Populationen ursprünglich sehr hoch war, lässt sich möglicherweise mit der größtenteils wasserstandsbedingten Änderung der Habitatqualität erklären. Sowohl innerhalb einer Brutsaison als auch zwischen verschiedenen Jahren kann es zu drastischen Qualitätsänderungen in den Brutgebieten kommen, die zu großräumigen Populationsverschiebungen führen können. Voraussetzungen für eine Umsiedlung sollte jedoch das Vorhandensein von Ausweichflächen sein. Es ist vorstellbar, dass in einer von natürlicher Dynamik bestimmten Landschaft Wasserstandsänderungen zwar zur Qualitätsverschlechterung mancher Brutgebiete führten, umgekehrt aber sonst ungeeignete Bereiche nun besiedelbar werden.

Das Muster der Differenzierung zwischen den Populationen lässt sich nur zum Teil auf die räumliche Distanz zwischen den Beständen zurückführen. Während die genetische Distanz zwischen den Populationen innerhalb des derzeitigen Verbreitungsschwerpunktes nicht mit ihrer räumlichen Distanz korreliert ist, könnte die deutliche Differenzierung der Populationen Stettin und Supoy mit ihrer großen Entfernung zu den anderen Beständen in Zusammenhang stehen. Möglicherweise dient das Fehlen von Trittsteinpopulationen als Erklärung.

Die Besonderheit der Stettiner Population wird durch weitere Hinweise unterstrichen. Neben den Blutproben entnahm ich jeweils eine Schwanzfeder von adulten Seggenrohrsängern für die Analyse ihrer Isotopenzusammensetzung (PAIN et al. in Vorb.). In Federn bleibt die Isotopenzusammensetzung über längere Zeit erhalten und reflektiert das Nahrungsspektrum und den Standort während der Federbildung. Da die Anteile einzelner Isotope geographisch stark variieren, ermöglicht die Analyse der Isotopenzusammensetzung eine gewisse

Eingrenzung der Region, in der sich der Vogel während seines Federwachstums aufhielt (z. B. CHAMBERLAIN et al. 1997). Nach derzeitigem Kenntnisstand mausern Seggenrohrsänger ihr Großgefieder in ihrem Winterquartier (SCHULZE-HAGEN 1991). Die Ergebnisse von PAIN et al. (in Vorb.) zeigen eine hohe Varianz der $\delta^{13}\text{C}$ Werte innerhalb der verschiedenen Populationen. Die Population Stettin weist die niedrigsten $\delta^{13}\text{C}$ Werte und die geringste Varianz innerhalb der Population auf. Die genauen Winterquartiere vom Seggenrohrsänger sind bislang weitgehend unbekannt. Dennoch lassen diese Ergebnisse zwei Schlussfolgerungen zu. Seggenrohrsänger mausern südlich der Sahara, wobei die Mauserareale des Stettin-Bestandes weiter nördlich zu liegen scheinen als die der restlichen Populationen. Im Gegensatz zu den anderen Populationen brütet die Stettiner Population in einem enger umgrenzten Areal und scheint auch vollständig in einen ebenfalls eng definierten Winterquartier zu mausern (PAIN et al. in Vorb.). Vermutlich hat die isolierte Lage der Stettiner Population Konsequenzen sowohl für die genetische Struktur als auch für das Zugverhalten bzw. Überwinterungsgebiet des Bestandes.

Die ebenfalls deutliche Differenzierung der Population Supoy muss auch im Zusammenhang mit der räumlichen Distanz zu den anderen Populationen gesehen werden. Allerdings widersprechen die Distanzwerte der Population Uday diesem Trend. Obwohl Uday und Supoy nur knapp 60 km voneinander entfernt liegen, scheint die genetische Struktur der Vögel aus Uday der Population Zvanets am ähnlichsten zu sein. Möglicherweise spielt jedoch die besondere demographische Entwicklung dieser Population eine Rolle, so dass sich die Ähnlichkeit zu Zvanets im Wesentlichen als Artefakt aus dem Bestandsrückgang und der damit verbundenen populationsgenetischen Umstrukturierung ergibt.

In der Analyse der hierarchischen Differenzierung ließ sich für die Biebrza-Population kein signifikanter F_{ST} -Wert gegenüber den anderen Populationen nachweisen. Dieser Befund erklärt sich möglicherweise aus der besonderen geographischen Lage dieser Population. Die Biebrza Population liegt am Westrand des polnisch-weißrussisch-ukrainischen Verbreitungszentrums der Art. Seggenrohrsänger erreichen wahrscheinlich von Westen kommend ihre Brutgebiete (z. B. ATIENZA et al. 2001). Es wäre daher anzunehmen, dass ein Teil der Angehörigen weiter östlich gelegener Populationen die Biebrza-Niederungen auf dem Heimzug passiert, und dass einige Individuen dort rasten. Beobachtungen von rastenden Seggenrohrsängern auf dem Zug in ihre Brutgebiete haben gezeigt, dass die Vögel beispielsweise nahe der Küste Ostspaniens einige Tage verweilen und dabei auch singen (M. YUSTE BLASCO persönl. Mitteil.). Zu Beginn der Brutsaison kann es in der Biebrza kurzfristig zu einem sprunghaften Anstieg der Anzahl singender Männchen kommen (DYRCZ & ZDUNEK 1993a, H. M. SCHAEFER & V. SCHMIDT persönl. Mitteil., eigene Beobachtung). Wahrscheinlich stammt ein Anteil der singenden Männchen aus anderen Populationen. Die Vermutung liegt nahe, dass sich unter den vorliegenden Proben der Biebrza auch Durchzügler befunden haben, die dann das genetische Muster der Kernpopulation verzerrt haben könnten. Bestätigt wird diese Vermutung durch einen Seggenrohrsänger, der in der Biebrza am 28.05.1995 als adultes Männchen beringt und im Rahmen dieser Studie am 01.06.1999 auf der Untersuchungsfläche Dikoe kontrolliert wurde. Dies könnte ein Angehöriger der Dikoe-Population auf dem Heimzug gewesen sein.

4.2.2.4 ‚Bottleneck‘-Analyse der Populationen

Neue statistische Verfahren erlauben bei einer angemessenen Stichprobengröße anhand des Musters der Mikrosatellitenallele die Identifikation eines jüngst entstandenen Flaschenhalses in der Bestandsentwicklung einer Population. In der vorliegenden Untersuchung wurden

Proben von fast allen bekannten Seggenrohrsängerpopulationen mit zahlenstarken Beständen gesammelt und einer ‚Bottleneck-Analyse‘ unterzogen. Die Bewertung der dabei gewonnenen Ergebnisse ist von dem für Mikrosatelliten postulierten Mutationsmechanismus abhängig. Diskutiert werden drei verschiedene Mechanismen: (1) ‚infinite allele model‘ (IAM), (2) ‚two phased model‘ (TPM) (3) ‚stepwise mutation model‘ (SMM). Inzwischen häufen sich Hinweise, dass Mikrosatellitenallele nicht ausschließlich in Einzelschritten mutieren, wie es das SMM vorhersagt, sondern auch durchaus davon abweichende Mutationsmuster auftreten können (z. B. LEE et al. 2001). Nach dem IAM weisen derzeit bis auf Yaselda und Supoy alle Populationen einen negativen Bestandstrend auf. Für die Untersuchung mit Mikrosatelliten empfiehlt das von mir verwandte statistische Programm die Annahme des TPM (LUIKART et al. 1996). Demzufolge würde sich die Population Uday derzeit in einem ‚Bottleneck‘ befinden. Dieses Resultat korreliert auch mit den Ergebnissen von Bestandszählungen (Abbildung 25).

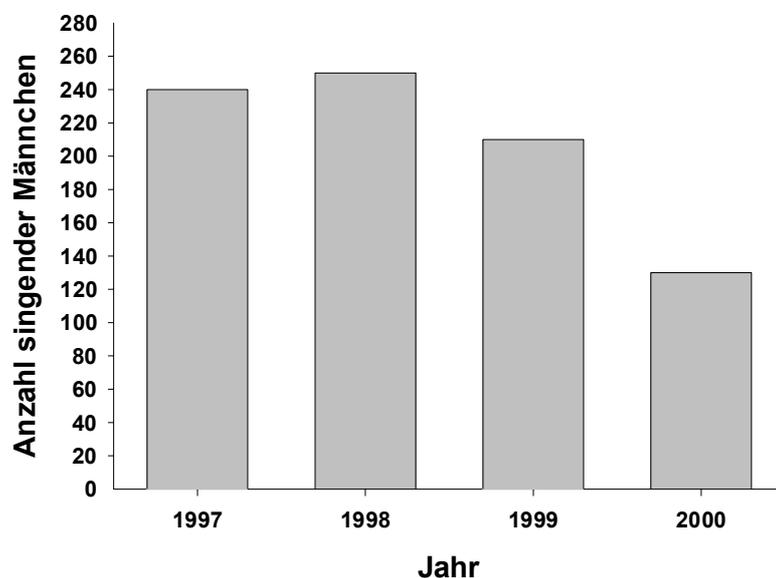


Abbildung 25: Anzahl singender Männchen im Bestand Uday/UA zwischen 1997 und 2000 (POLUDA briefl.).

Da sich der Bestand der Weibchen aufgrund ihrer extrem heimlichen Lebensweise nur schwer ermitteln lässt und sich deshalb für reproduzierbare Zählungen kaum eignet, werden stellvertretend für den gesamten Bestand die Männchen während des allabendlichen Chorgesanges gezählt. Den dargestellten Zählergebnissen zufolge hat sich der Bestand singender Männchen in nur drei Jahren (1998-2001) halbiert. Die Blutproben der populationsgenetischen Analysen stammen aus diesem Zeitraum (Jahr 2000). Damit decken sich die im Feld erzielten Zählergebnisse mit der populationsgenetischen Analyse.

Bei einer andauernden Zersplitterung von Populationen erhöht die negative demographische Entwicklung die Gefahr des Aussterbens ganzer Bestände (GILPIN & HANSKI 1991, SIMBERLOFF 1994, WIENS 1994). Solange die Möglichkeit einer Wiederbesiedlung bestehen bleibt, könnte der Zuzug von Individuen anderer Populationen ein lokales Aussterben rückgängig machen (HANSKI 1998). Die zunehmende räumliche Isolation einzelner Seggenrohrsängerbestände durch das Aussterben von ‚Trittsteinbeständen‘ erschwert allerdings den Austausch zwischen verstreut vorkommenden Teilpopulationen. Insbesondere

nach der Rückkehr aus dem afrikanischen Überwinterungsgebiet ergibt sich die Möglichkeit, anstelle des vorjährigen Brutplatzes bzw. des Geburtsortes ein anderes Brutgebiet aufzusuchen. Der Erfolg einer solchen Umsiedlung sollte allerdings mit der Isolation von Brutplätzen abnehmen. Je weiter ein alternatives Brutgebiet vom vorjährigen Brutplatz entfernt und je geringer dessen Fläche ist, desto unwahrscheinlicher wird ein erfolgreicher Austausch zwischen Populationen.

Wenn Bestandseinbrüche eine zunehmende Isolation und den Verlust von Verbindungen zwischen den verbleibenden Brutgebieten verursachen, entstehen zunehmend Austauschbarrieren (z. B. MATTHYSEN et al. 1995). Damit ist zwangsläufig das Risiko eines irreversiblen Zusammenbruches des Genflusses zwischen den Beständen verbunden (SIMBERLOFF 1994). Eine weitere Konsequenz eines Bestandsrückganges ist der Verlust genetischer Diversität (NEI et al. 1975, MARUYAMA & FUERST 1985, CORNUET & LUIKART 1996, BOUZAT et al. 1998, CABE 1998, TARR et al. 1998, HOELZEL 1999, GROOMBRIDGE et al. 2000, LEE et al. 2001). Insbesondere in einem Lebensraum mit stark fluktuierenden Umweltbedingungen schwächt der Verlust genetischer Variation die Fähigkeit einer Population, auf diese zu reagieren. Dadurch steigt wiederum die Gefahr eines lokalen Aussterbens an (FRANKHAM 1995, SACCHERI et al. 1998). Die untersuchten Populationen unterscheiden sich signifikant hinsichtlich ihrer genetischen Diversität. Insbesondere die relativ kleinen Populationen Stettin, Lublin und Supoy, aber auch der zahlenstarke Bestand der Biebrza weisen eine nur geringe genetische Diversität auf. Möglicherweise ist der Bestandsrückgang in Uday noch zu aktuell, um sich auf die genetische Diversität auszuwirken. Das Variabilitätsmaß ‚Allelreichtum‘ spiegelt jedoch schon dessen negative demographische Entwicklung wider.

4.2.2.5 Herkunft in Belgien und Spanien rastender Seggenrohrsänger

Zahlreiche und aufwendige Unternehmungen haben zum Ziel, die Zugwege von Vögeln aufzuklären (Übersicht in BERTHOLD 2000). Neben den anderen Erfassungsmethoden ziehender Vögel spielt die Vogelberingung in diesem Zusammenhang noch heute eine herausragende Rolle. Trotzdem sind bei zahlreichen Vogelarten viele Fragen zu den Verbindungen zwischen Brut- und Überwinterungsplätzen (‚migration connectivity‘) unterschiedlicher Populationen unbeantwortet. Es mehren sich Befunde, nach denen unterschiedliche Aspekte der Biologie ziehender Vögel, wie etwa der Reproduktionserfolg, die Populationsdynamik, verhaltensökologische und evolutionäre Aspekte sowie Implikationen schutzrelevanter Faktoren mit der ‚migration connectivity‘ verwoben sind (WEBSTER et al. 2002).

Eine Rekonstruktion der Zugwege des Seggenrohrsängers, anhand von Leuchtturmpfaffen, Fangresultaten, Sichtbeobachtungen und Totfunden, legen nahe, dass die Art einen Schleifenzug vollführt (DE BY 1990). Der Wegzug ins Winterquartier erfolgt dabei wahrscheinlich zunächst auf einer westlichen Route über Mitteleuropa bis an die Nordsee. Dort kommt es zu einer Richtungsänderung nach Südwest wobei die Route über Frankreich, Spanien und Marokko führt. Die Heimzugroute ist in östliche Richtung verschoben. Dementsprechend liegen aus dem Frühjahr kaum Funde aus dem Westen Frankreichs und den Benelux-Ländern vor, während Nachweise aus der Schweiz und dem Bodenseegebiet vor allem in diesen Zeitraum fallen. Eine detaillierte Auswertung von Beobachtungen in Spanien bestätigt diese Annahme (ATIENZA et al. 2001). Bislang liegen allerdings keine Untersuchungen darüber vor, ob sich die bevorzugten Zugrouten zwischen den Populationen unterscheiden.

Um die Zugwege der einzelnen Populationen zu identifizieren, wurde der Versuch unternommen auf dem Wegzug in Belgien und Spanien rastende Seggenrohrsänger ihrer wahrscheinlichen Herkunftspopulation zuzuordnen. Aufgrund der geringen Differenzierung zwischen den einzelnen Brutbeständen können die jeweiligen Zuordnungen nur vage erfolgen.

Anhand der Mikrosatellitenanalyse ergibt sich eine unterschiedliche Zusammensetzung der Herkunftspopulationen der an beiden Raststationen untersuchten Vögel. Während die Rohrsänger aus den westlicher gelegenen Populationen Stettin, Biebrza und Dikoe in Belgien stärker vertreten waren, traten die östlichen Populationen Zvanets und Yaselda mit einem höheren Anteil in Spanien auf. Möglicherweise ist dieser Befund als Hinweis darauf zu betrachten, dass Seggenrohrsänger aus dem östlichen Teil des Verbreitungsgebietes bereits vor den Individuen aus dem westlichen Teil eine südlichere Zugrichtung einschlagen. Um hierbei zu eindeutigeren Ergebnissen zu gelangen, wäre ein größerer Stichprobenumfang erforderlich. Damit würde sich auch die Möglichkeit ergeben, einen Wandel in der zeitlichen Abfolge der Populationszusammensetzung der Fänge in beiden Rastgebieten zu untersuchen, wie er sich nach den ersten Ergebnissen der Isotopenuntersuchen mit δD andeutet (PAIN et al. in Vorb.). Zudem wäre es wünschenswert, sowohl bei den Individuen aus den einzelnen Brutpopulationen als auch bei den Fänglingen aus den Rastgebieten weitere Mikrosatelliten-Loci mit einem geringen Grad an Polymorphismus zu untersuchen. Damit ergäbe sich wahrscheinlich eine feinere Auflösung der Unterschiede zwischen den Brutpopulationen und eine eindeutigere Zuweisung der Rastvögel zu ihren Herkunftspopulationen.

Ein bemerkenswertes Ergebnis der genetischen Untersuchung der rastenden Seggenrohrsänger war der überraschend hohe Anteil von Individuen, die mit großer Wahrscheinlichkeit keiner der aufgesuchten Populationen entstammen. Ob dies als Hinweis auf die Existenz bislang noch unbekannter Populationen zu deuten ist, oder ob die Individuen den in der vorliegenden Studie nicht untersuchten Beständen in Litauen oder Ungarn zuzuordnen sind, muss anhand weiterer Untersuchungen ermittelt werden.

4.2.2.6 Beziehung zwischen europäischen und sibirischen Populationen

Ebenfalls rätselhaft bleibt der Nachweis von lediglich zwei Individuen im Rahmen der Expeditionen nach Westsibirien in den Jahren 1999, 2000 und 2001. Trotz intensiver Suche konnten in geeignet erscheinenden und ehemals besetzten Habitaten (z. B. RAVKIN 1993) sonst keine Seggenrohrsänger gefunden werden. Theoretisch wäre es denkbar, dass jährlich wenige Individuen durch Zugprolongation aus den europäischen Populationen kommend in der Omsk-Region Westsibiriens eintreffen. Die genetische Analyse der beiden dort gefangenen Vögel ergab jedoch, dass sie sich keiner der anderen Populationen zuordnen lassen. Alternativ dazu könnte man spekulieren, dass diese Individuen dem Rest eines ehemals deutlich größeren westsibirischen Bestandes angehören, der möglicherweise kurz vor dem Aussterben steht (Y. S. RAVKIN in FLADE 1999, FLADE 2000).

4.3 Zusammenhang zwischen Populationsgenetik und Paarungssystem

Als ein wesentliches Resultat der populationsgenetischen Untersuchungen ist die geringe Differenzierung zwischen den Populationen zu betrachten. Die Ursache dafür liegt wahrscheinlich in der vorwiegend wasserstandsbedingten Variabilität der Brutplatzqualität begründet. Diese zwingt die Seggenrohrsänger immer wieder zu Umsiedlungen und sorgt dadurch für einen Austausch zwischen den Populationen. Eine solche Durchmischung der Populationen wirkt einer möglichen Inzuchtdepression entgegen. Denn obwohl die Art infolge ihrer engen Habitatansprüche ein stark fragmentiertes Verbreitungsmuster aufweist, sorgt der Austausch zwischen den Populationen für einen steten Genfluss.

Es wurde spekuliert, dass die Vermeidung von Inzucht eine wesentliche Rolle bei der Evolution der multiplen Paternität des Seggenrohrsängers spiele (DYRCZ et al. 2002). Für die Entstehung einer solchen Strategie fehlt jedoch bisher der entsprechende Selektionsdruck. Der ausgeprägte Genfluss zwischen den Populationen lässt erst gar nicht die notwendigen Voraussetzungen dafür entstehen. Damit untermauern die Ergebnisse der populationsgenetischen Untersuchung die Annahme, dass nicht genetische Vorteile für das Weibchen, sondern andere Ursachen für die multiple Paternität in den Bruten des Seggenrohrsängers verantwortlich sind.

5 Zusammenfassung

5.1 Paarungssystem

Der erste Teil der Studie beschäftigt sich mit den Paarungsstrategien des Seggenrohrsängers, einer in ausgedehnten Niedermooren Osteuropas und Westsibiriens brütenden Singvogelart. Besonderheiten in seinem Paarungssystem sind das Fehlen einer Paarbindung sowie eines ausgeprägten Territorialverhaltens der Männchen, die uniparentale Brutpflege durch das Weibchen und der hohe Anteil von Bruten mit multipler Vaterschaft. Das Ziel der Untersuchung bestand darin, Ursachen für diese ausgeprägte multiple Paternität zu finden und die von den Geschlechtern bei der Partnerwahl verfolgten Strategien aufzudecken.

In den weißrussischen Niedermooren Dikoe und Zvanets wurden dazu in der Brutsaison 1999 Untersuchungen durchgeführt. Da sich die Vögel aufgrund ihrer versteckten Lebensweise in der dichten Seggenvegetation einer direkten Beobachtung weitgehend entziehen, ist der Einsatz von indirekten Methoden zur Aufklärung der Verhaltensstrategien notwendig. Auf den jeweils 1 km² großen Probeflächen wurden Nester gesucht und nach Möglichkeit alle anwesenden Weibchen und Männchen gefangen. Von allen Nestlingen und Adulten wurde eine Blutprobe genommen, um in anschließenden Laboruntersuchungen die Vaterschaftsverhältnisse innerhalb individueller Bruten mit Hilfe von Mikrosatellitenanalysen aufzudecken. Zusätzlich wurde durch regelmäßige Wägungen die Wachstumsrate der Nestlinge bestimmt.

Gemeinsam mit den im Freiland erhobenen Daten erlauben die Ergebnisse der Vaterschaftsanalysen die Prüfung verschiedener Hypothesen zur Erklärung des Auftretens multipler Paternität. Grundsätzlich lassen sich dabei zwei Erklärungsmodelle unterscheiden. Auf der einen Seite könnte multiple Paternität ein aktiv herbeigeführtes Ziel weiblicher Paarungsstrategien sein. Auf der anderen Seite könnte multiple Vaterschaft auch aus männlichen Paarungsstrategien resultieren.

5.1.1 Multiple Paternität als Resultat einer vom Weibchen verfolgten Verhaltensstrategie

Theoretisch könnte eine gemischte Vaterschaft dem Weibchen zu einer Unterstützung bei der Brutpflege durch mehrere Männchen verhelfen. Für den Seggenrohrsänger trifft diese Hypothese nicht zu, da Seggenrohrsängermännchen sich nicht an der Brutpflege beteiligen. Weibchen könnten mit mehreren Männchen kopulieren, um das Risiko der Paarung mit einem unfruchtbaren Männchen zu minimieren. Neben den grundsätzlichen Zweifeln, die bezüglich dieser Hypothese existieren, bietet sie keine Erklärung für den hohen Grad der multiplen Paternität in vielen Bruten. In mehreren Nestern stammen alle vier oder fünf Nestlinge von unterschiedlichen Männchen ab. Seggenrohrsängerweibchen ziehen demnach keinen erkennbaren direkten Nutzen aus der Kopulation mit mehreren Männchen.

Insbesondere bei Arten mit weiblicher uniparentaler Brutpflege bietet sich die Möglichkeit, unter den verfügbaren Männchen das ‚genetisch hochwertigste‘ als Vater der Nestlinge auszuwählen (‚gute Gene‘-Hypothese). Multiple Paternität ergäbe sich dabei aus der Korrektur einer zuvor im Verlauf der Legephase getroffenen Partnerwahl. Die hohe Zahl der

an den Bruten beteiligten Väter und die geringe Varianz im Vaterschaftserfolg der einzelnen Männchen in der vorliegenden Studie widersprechen dieser Hypothese.

Würden weibliche Seggenrohrsänger die Väter ihrer Nestlinge gemäß ihrer genetischen Kompatibilität auswählen, sollten sie solche Männchen auswählen, die ihnen genetisch möglichst wenig ähneln. Das konnte in dieser Studie jedoch nicht bestätigt werden.

Die populationsgenetischen Ergebnisse unserer Untersuchungen lassen es zudem als unwahrscheinlich erscheinen, dass sich die multiple Paternität als Strategie zur Vermeidung von Inzucht entwickelt haben könnte. Zumindest in der Vergangenheit war der Genfluss zwischen den Populationen höchstwahrscheinlich zu groß, um Inzuchtvermeidung als Selektionsfaktor für eine solche Entwicklung wirksam werden zu lassen.

Hypothetischen Überlegungen zufolge könnten Weibchen grundsätzlich bestrebt sein, die genetische Diversität ihrer Nachkommen zu erhöhen. Denkbar wäre auch, dass die fehlende Beurteilungsmöglichkeit der Männchenqualität die Weibchen dazu veranlasst, die Vaterschaft ihrer Nestlinge auf mehrere Männchen zu verteilen („bet-hedging“). Nach diesen Hypothesen sollten deshalb alle Weibchen darum bemüht sein, eine multiple Paternität ihrer Brut anzustreben. Die im Untersuchungsgebiet Dikoe erzielten Ergebnisse widersprechen dieser Erwartung. Mit zunehmender Inter-Nest-Distanz verringerte sich der Grad der multiplen Paternität. An zwei Bruten war jeweils nur ein Männchen beteiligt.

Keine der diskutierten Hypothesen, die multiple Paternität als das Resultat einer aktiv vom Weibchen verfolgten Strategie betrachten, lässt sich mit den Ergebnissen dieser Studie bestätigen.

5.1.2 Multiple Paternität als Folge männlicher Verhaltensstrategien

Zahlreiche Verhaltensmerkmale der Männchen weisen darauf hin, dass sie eine ‚scramble competition‘ Polygynie anstreben. In diesem System suchen die Männchen aktiv nach fertilen Weibchen und drängen diese zur Kopulation. Aufgrund der anhaltenden Belästigungen durch die Männchen sinkt der Widerstand der Weibchen gegenüber den Kopulationsversuchen. Multiple Kopulationen mit verschiedenen Männchen können daraus resultieren („convenience“ Polyandrie). Mit dieser Strategie geht einher, dass Männchen sich vor allem in Bereichen mit einer hohen Dichte an Weibchen bzw. Nestern um Kopulationen bemühen und damit eine hohe Vaterschaftsdiversität in den entsprechenden Bruten verursachen. Da sich theoretisch mit jeder, in einem etwa 24-stündigen Rhythmus erfolgenden Ovulation für die Männchen die Möglichkeit zur Zeugung eines Nachkommen ergibt, kann bei einer hohen Männchendichte jeder Nestling einen anderen Vater haben. Intrasexuelle Aggression und Territorialität kommen bei der ‚scramble competition‘ Polygynie nicht vor.

Entsprechend der Erwartung nahm im Untersuchungsgebiet Dikoe die Vaterschaftsdiversität mit der Dichte der Neststandorte zu. Zudem kann die geringe Varianz im Vaterschaftserfolg als ein Hinweis auf ‚scramble competition‘ Polygynie betrachtet werden. Denkbar wäre, dass sich die Männchen, während der Bau- und Legephase, vor allem in der Nähe des Neststandortes, um Kopulationen mit dem Weibchen bemühen. Da dieser Bereich regelmäßig vom Weibchen aufgesucht wird, könnte die Belästigung hier besonders effizient sein. Die Beobachtung warnender Männchen in der unmittelbaren Nähe von Bruten, in denen diese Männchen nachweislich Junge gezeugt hatten, legt nahe, dass sie über Informationen zum Standort von Nestern mit ihrer möglichen Beteiligung verfügen. Das Fehlen intrasexueller Aggression und Territorialität ließ sich beim Seggenrohrsänger bestätigen.

Der Seggenrohrsänger weist zahlreiche Parallelen zur Habitatwahl und Fortpflanzungsbiologie der nordamerikanischen Spitzschwanzammer (*Ammodramus cadacutus*) auf, deren Paarungssystem ebenfalls durch die Merkmale einer ‚scramble competition‘ Polygynie geprägt wird. Die Ähnlichkeiten in der Ökologie beider Arten gibt einige Hinweise auf mögliche Faktoren, die zur Evolution eines solchen Paarungssystems geführt haben könnten. In beiden Fällen zeichnen sich die Habitate durch ihre Unübersichtlichkeit und durch zahlreiche Versteckmöglichkeiten für die Weibchen aus. Weibchen lassen sich folglich nicht durch eine ständige Bewachung direkt monopolisieren. Das praktisch unlimitierte Nahrungs- und Nistplatzangebot erschwert die indirekte Monopolisierung der Weibchen über kritische Ressourcen. Diese Faktoren wirken potentiell alternativen Paarungssystemen wie der ‚female (or harem) defence‘ Polygynie und der ‚resource defence‘ Polygynie entgegen. Variable Habitatverhältnisse infolge von Wasserstandsschwankungen bzw. Überschwemmungen führen zu einer hohen Mobilität der Individuen und erschweren damit die Evolution einer ‚male dominance‘ Polygynie.

Insbesondere der abendliche ‚Chorgesang‘ der Seggenrohrsängermännchen besitzt Merkmale eines ‚exploded lek‘ und könnte daher eine alternative Strategie darstellen. Für Weibchen könnte dies die Möglichkeit bieten, in diesem ansonsten durch das Bedrängen der Männchen dominierten System doch noch in gewissem Umfang eine Auswahl der Paarungspartner vorzunehmen. Die enge räumliche Beziehung zwischen den Kerngebieten der Männchen und den Nestern, in denen diese eigenen Nachwuchs besaßen, sollte jedoch als Hinweis für die nur geringe Bedeutung von Weibchenwahl gelten.

5.2 Populationsgenetik

Der zweite Teil der Studie behandelt die Populationsgenetik des Seggenrohrsängers. Zum einen soll damit ein möglicher Einfluss auf das Paarungssystem geprüft werden. Zum anderen ergeben sich aus der Populationsgenetik Einblicke in zahlreiche, bisher noch wenig bekannte Aspekte der Biologie des Seggenrohrsängers.

Die mit Hilfe molekulargenetischer Methoden untersuchten Blutproben stammten aus acht im Verbreitungsgebiet des Seggenrohrsängers verteilt liegenden Brutpopulationen. Zudem wurden in Belgien und Spanien Blutproben von rastenden Durchzüglern während des Wegzuges in das afrikanische Winterquartier gesammelt.

Nur jeweils einzelne Blutproben jeder Population wurden zur Sequenzierung eines Teilstücks des Cytochrom b-Gens verwendet. Dabei ließen sich acht Haplotypen unterscheiden, deren Verteilung keinen Hinweis auf eine Differenzierung zwischen den Populationen bot. Lediglich die aus der Biebrza/PL stammenden Proben wiesen auffällig abweichende Haplotypen auf.

Sämtliche in den einzelnen Beständen gesammelten Blutproben wurden einer Mikrosatellitenanalyse an sechs polymorphen Loci unterzogen. Die Analyse der über mehrere Jahre gesammelten Proben aus dem Bestand Biebrza ergab, dass das populationsgenetische Muster keine bedeutsame Änderung während dieser Jahre zeigt.

Eine signifikante Substrukturierung offenbarte sich für die Populationen Stettin/PL und Lublin/PL. Die räumliche Isolation der Population Stettin und die geringe Bestandsgröße der Population Lublin lassen sich als mögliche Ursache für eine zunehmende genetische Ähnlichkeit der Individuen aufführen.

Das Ausmaß der genetischen Differenzierung zwischen den einzelnen Populationen ist zwar gering, aber signifikant. Es lässt sich als Hinweis auf einen mäßig hohen Austausch von Individuen zwischen den Populationen deuten. Alternativ dazu wäre denkbar, dass noch bis vor wenigen Jahrzehnten ein sehr reger Austausch zwischen den Populationen stattgefunden hat, der inzwischen infolge des Verschwindens von Trittsteinpopulationen und allgemeinen Bestandsrückganges allmählich und in unterschiedlichem Maße zum Erliegen kommt. Demnach wäre die gefundene Differenzierung als das Resultat einer aktuellen Entwicklung zu betrachten.

Anhand der genetischen Struktur einer Population lassen sich Aussagen darüber treffen, ob ein negativer Bestandstrend das Ausmaß einer ‚Flaschenhals‘ Situation erreicht hat. Demzufolge befindet sich zumindest die Population Uday/UA derzeit in einem genetischen ‚Flaschenhals‘.

Die Zusammensetzung der Herkunftspopulationen der rastenden Individuen unterscheidet sich an Fangplätzen in Belgien und Spanien. Dieser Befund könnte ein Hinweis auf die Bevorzugung unterschiedlicher Zugwege bedeuten. Bemerkenswert hoch war der Anteil von Individuen, die keiner der untersuchten Brutpopulationen zugewiesen werden konnten.

Danksagung

Zuerst möchte ich mich bei Prof. Dr. Dr. H. Engländer für seine gewissenhafte Betreuung und seinen besonderen Einsatz bei der Schaffung der zum Gelingen der Arbeit erforderlichen Rahmenbedingungen bedanken. Sein außerordentliches ornithologisches Wissen sowie seine umfangreiche Bibliothek standen mir stets mit großer Selbstverständlichkeit zur Verfügung. Frau Prof. Dr. A. G. Johnen danke ich für ihr Engagement bei der Bewältigung der organisatorischen Herausforderungen und ihre geduldige Unterstützung. Beide hatten jederzeit ein offenes Ohr für alle Fragen und Probleme.

Besonderer Dank gebührt PD. Dr. B. Leisler für seine intensive fachliche Betreuung. Die vielen interessanten Diskussionen mit ihm werden mir in guter Erinnerung bleiben. Indem er mir die Untersuchung des Seggenrohrsängers überließ, gewährte er mir einen Einblick in das faszinierende ‚Privatleben‘ einer außergewöhnlichen Vogelart.

Prof. Dr. P. Berthold hat meine Arbeit durch logistische und finanzielle Unterstützung großzügig gefördert.

Für die Bereitstellung eines Laborplatzes am Institut für Pharmazeutische und Molekulare Biotechnologie in Heidelberg möchte ich Prof. Dr. M. Wink meinen herzlichen Dank aussprechen. Die Tätigkeit an seinem Institut ermöglichte mir die Fortsetzung der vorliegenden Arbeit nach Ablauf meines Stipendiums.

Prof. Dr. E. Schierenberg danke ich für seine Bereitschaft das Korreferat zu übernehmen.

Ganz besonderer Dank gilt Frau Dr. P. Moosmayer für ihren außerordentlichen Einsatz bei der Feldarbeit im Jahr 1999. Ihre Erfahrung und ihre Hilfsbereitschaft waren auch in der daran anschließenden Zeit im Labor eine große Unterstützung. Ihr und Herrn A. Moosmayer sowie Frau Dr. B. Gemeinholzer und Frau Dipl.-Biol. D. Guicking möchte ich auch dafür danken, dass sie mir während meiner Heidelberger Zeit Unterkunft gewährten. Frau Dipl.-Biol. D. Guicking möchte darüber hinaus für die unzählbaren und interessanten Diskussionen danken, die meine Statistikkenntnisse wesentlich erweitert haben.

Bei Dr. M. Flade und Dr. M. Kalyakin möchte ich mich ganz besonders für die Organisation der Expeditionen nach West-Sibirien bedanken. Diese faszinierende Landschaft hat mich nachhaltig beeindruckt.

Unvergesslich wird mir auch der leidenschaftliche Einsatz von Dr. J. Krogulec, G. Kilian, Dr. A. Kozulin sowie der zahlreichen von ihnen organisierten Helfern bei den Einsätzen im Freiland bleiben.

Prof. Dr. A. Dyrzcz, Frau W. Zdunek, A. Poluda, N. Roothaert, Frau J. Troop und F. Jubete stellten dankenswerterweise Probenmaterial zur Verfügung.

An der Vogelwarte Radolfzell half K.-H. Siebenrock bei der Vorbereitung der Exkursionen sowie Frau L. Meyer bei der schnellen und umfangreichen Beschaffung von Literatur.

Ebenso möchte ich mich auch bei den Mitarbeitern vom „Institut für Pharmazeutische und Molekulare Biotechnologie“ in Heidelberg, insbesondere Frau A. Backhaus, Frau H. Sauer-Gürth, Dr. H. Schäfer, Dipl.-Biol. Ch. Dietzen und Dipl.-Biol. J. Schabacker bedanken.

Prof. Dr. J. Greenlaw und Prof. Dr. J. Rising haben in großem Umfang unveröffentlichte Erfahrungen an der Spitzschwanzammer zur Verfügung gestellt.

Von den zahlreichen Diskussionen mit Dr. V. Schmidt, Dr. M. Schaefer, Dr. W. Forstmeier und Dr. G. Segelbacher profitierten meine Kenntnisse über Paarungssysteme und Populationsgenetik. Dr. W. Forstmeier und Dr. G. Segelbacher gaben zudem wichtige Hinweise zur Statistik und lasen Passagen der Arbeit Korrektur.

In meinen Dank einschließen möchte ich auch Frau Dipl.-Biol. K. Mosimann-Kampe für ihre Hilfe bei der Erstellung der Karten und Dipl.-Biol. P. Mosimann für die Beschaffung schwer zugänglicher Literatur.

Dr. K. Schulze-Hagen danke ich ganz herzlich für das außerordentlich mühevollen Korrigieren der gesamten Arbeit. Die Übersetzung der Kurzzusammenfassung ins Englische übernahm freundlicherweise B. Hillcoat.

Mein Dank gilt auch Dr. Ch. Wolf für seine große Hilfe bei der Formatierung des Manuskriptes.

Frau K. Hemmelrath danke ganz herzlich dafür, dass sie mir ein Zimmer ihrer Wohnung zur Verfügung stellte, in dem ich die vorliegende Arbeit ungestört verfassen konnte.

Bei den zuständigen Behörden der genannten Länder möchte ich mich für die Genehmigungen zum Fang der Vögel sowie zur Entnahme von Blutproben bedanken.

Teile meiner Untersuchungen wurden durch Förderung des Projekts „Paarungssysteme sozial monogamer, polygyner und promiskuirer Rohrsängerarten“ (Leisler 512/7-2, Wink 719/13-4) von der DFG mitfinanziert. Weitere finanzielle Unterstützung erfuhr das Projekt durch die Forschungskommission der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft. Dem Land Nordrhein-Westfalen gilt mein Dank für die Gewährung eines Graduiertenstipendiums.

Ganz besonderer Dank gilt meiner lieben Frau. Sie übernahm während meiner wochen- und oftmals monatelangen Abwesenheit allein die Betreuung unserer Söhne Jannik, Lennart und Noah. Ihr Verständnis, ihre Toleranz und ihr Fleiß waren die Grundvoraussetzung dafür, dass ich mich dieser Arbeit widmen konnte.

Literatur

- ALATALO, R. V., CARLSON, A., LUNDBERG, A. & ULFSTRAND, S. (1981): The conflict between male polygamy and female monogamy: the case of the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *American Naturalist* 117: 738-753.
- ALCOCK, J. (1980): Natural Selection and the Mating Systems of Solitary Bees. *American Scientist* 68: 146-153.
- ALCOCK, J. (1996): *Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- ANDERSSON, M. (1994): *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- AQUATIC WARBLER CONSERVATION TEAM (1999): World population, trends and conservation status of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Vogelwelt* 120: 65-85.
- ARCTANDER, P. (1988): Comparative studies of avian DNA by fragment length polymorphism analysis. *Journal für Ornithologie* 129: 205-216.
- ARNOLD, S. J. & DUVALL, D. (1994): Animal mating systems: a synthesis based on selection theory. *American Naturalist* 143: 317-348.
- ARNQVIST, G. (1992): Pre-copulatory fighting in a water strider: inter-sexual conflict or mate assessment? *Animal Behaviour* 43: 559-567.
- ATIENZA, J. C., PINILLA, J. & JUSTRIBÓ, J. H. (2001): Migration and Conservation of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in Spain. *Ardeola* 48: 197-208.
- BALLOUX, F., BRÜNNER, H., LUGON-MOULIN, N., HAUSSER, J. & GOUDET, J. (2000). Microsatellites can be misleading: an empirical and simulation study. *Evolution* 54:1414-1422
- BATEMAN, A. J. (1948): Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- BEIER, J. (1981): Untersuchungen an Drossel- und Teichrohrsänger (*Acrocephalus arundinaceus*, *A. scirpaceus*): Bestandsentwicklung, Brutbiologie, Ökologie. *Journal für Ornithologie* 122: 209-230.
- BENNETT, P. M. & OWENS, I. P. F. (2002): *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction*. Oxford University Press, Oxford.
- BENSCH, S., HASSELQUIST, D. & VON SCHANTZ, T. (1994): Genetic similarity between parents predicts hatching failure: non-incestuous inbreeding in the great reed warbler. *Evolution* 48: 317-326.
- BENSCH, S., PRICE, T. & KOHN, J. (1997): Isolation and characterization of microsatellite loci in a *Phylloscopus* warbler. *Molecular Ecology* 6: 91-92.
- BERTHOLD, P. (2000): *Vogelzug*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.

- BERTHOLD, P. & FRIEDRICH, W. (1979): Die Federlänge: Ein nützliches Flügelmaß. Vogelwarte 30: 11-21.
- BIRKHEAD, T. R. (1996): Sperm Competition: Evolution and Mechanisms. Current Topics in Developmental Biology 33: 103-158.
- BIRKHEAD, T. R. (1998): Sperm Competition in Birds: Mechanism and Function. In: Birkhead, T. R. & Møller, A. P. (eds.): Sperm Competition and Sexual Selection. Academic Press. San Diego.
- BIRKHEAD, T. R. & MØLLER, A. P. (1992): Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences. Academic Press, London.
- BIRKHEAD, T. R. & MØLLER, A. P. (1998): Sperm competition, sexual selection and different routes to fitness. In: Birkhead, T. R. & Møller, A. P.(eds.): Sperm Competition and Sexual Selection. Academic Press, San Diego.
- BIRKHEAD, T. R., VEIGA, J. P. & FLETCHER, F (1995): Sperm competition and unhatched eggs in the house sparrow. Journal of Avian Biology 26: 343-345.
- BLOMQVIST, D., ANDERSSON, M., KÜPPER, C., CUTHILL, I. C., KIS, J., LANCTOT, R. B., SANDERCOCK, B. K., SZÉKELY, T., WALLANDER, J. & KEMPENAERS, B. (2002): Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. Nature 419: 613-615.
- BOUZAT, J. L., LEWIN, H. A. & PAIGE, K. N. (1998): The ghost of genetic diversity past: historical DNA analysis of the Greater Prairie chicken. American Naturalist 152: 1-6.
- BROOKER, M. G., ROWLEY, I., ADAMS, M. & BAVERSTOCK, P. R. (1990): Promiscuity: an inbreeding avoidance mechanism in a socially monogamous species? Behavioural Ecology and Sociobiology 26: 191-199.
- BROWN, J. L. (1964): The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bulletin 76: 160-169.
- BROWN, J. L. (1997): A theory of mate choice based on heterozygosity. Behavioral Ecology 8: 60-65.
- BUITRON, D (1983): Extra-pair courtship in black-billed magpies. Animal Behaviour 31: 211-220.
- BURKE, T., DAVIES, N.B., BRUFORD, M.W. & HATCHWELL B.J. (1989): Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting, Nature 338, 249-251.
- DE BY, R. A. (1990): Migration of Aquatic Warbler in western Europe. Dutch Birding 12: 165-181.
- CABE, P. R. (1998): The effect of founding bottlenecks on genetic variation in the European starling (*Sturnus vulgaris*) in North America. Heredity 80: 519-525.

- CATCHPOLE, C. K. & LEISLER (1996): Female aquatic warbler (*Acrocephalus paludicola*) are attracted by playback of longer and more complicated songs. *Behaviour* 133: 1153-1164.
- CAVALLI-SFORZA, L. L. & EDWARDS, A. W. F. (1967): Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics*. 19: 233-257.
- CHAMBERLAIN, C. P., BLUM, J. D., HOLMES, R. T., FENG, X., SHERRY, T. W. & GRAVES, G. R. (1997): The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds. *Oecologia* 109: 132-141.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & PARKER, G. A. (1995): Sexual coercion in animal societies. *Animal Behaviour* 49: 1345-1365.
- COLWELL, M. A. & ORING, L. W. (1988): Extra-pair mating in the spotted sandpiper: a female acquisition tactic. *Animal Behaviour* 38: 675-684.
- CORDERO RIVERA, A. & ANDRÉS, J. A. (2002): Male coercion and convenience polyandry in a calopterygid damselfly. 7pp. *Journal of Insect Science*, 2:14, Available online: insectscience.org/2.14.
- CORNUET, J. M. & LUIKART, G. (1996): Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144: 2001-2014.
- CORNUET, J. M., PIRY, S., LUIKART, G., ESTOUP, A. & SOLIGNAC, M. (1999): New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* 153: 1989-2000.
- CURRIE, D. R., BURKE, T., WHITNEY, R. L. & THOMPSON, D. B. A. (1998): Male and female behaviour and extra-pair paternity in the wheatear. *Animal Behaviour* 55: 689-703.
- DARWIN, C. (1871): *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London.
- DAVIES, N. B. (1989) : Sexual conflict and the polygamy threshold. *Animal Behaviour* 38: 226-234.
- DAVIES, N. B. (1992): *Dunnock Behaviour and Social Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- DAVIES, N. B., HARTLEY, I. R., HATCHWELL, B. J. & LANGMORE, N. E. (1996): Female control of copulations to maximize male help: a comparison of polygynandrous alpine accentors, *Prunella collaris*, and dunnocks *P. modularis*. *Animal Behaviour* 51: 27-47.
- DAVIES, N. B. & HOUSTON, A. I. (1984): Territory economics. In: Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds.): *Behavioural Ecology*: 7-29. Blackwell, Oxford, London.
- DAWSON, R., GIBBS, H. L., HOBSON, K. A. & YEZERINAC, S. (1997): Isolation of microsatellite DNA markers from a passerine bird, the yellow warbler. *Heredity* 79: 506-514.

- DIXON, A., ROSS, D., O'MALLEY, S. L. C. & BURKE, T. (1994): Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting (*Emberiza schoeniclus*). *Nature* 371: 698-700.
- DORSCH, H. & I. (1985): Dynamik und Ökologie der Sommervogelgemeinschaft einer Verlandungszone bei Leipzig. *Beiträge zur Vogelkunde* 31, , 237–358.
- DOWSETT-LEMAIRE, F. (1978): Annual turnover in a Belgian population of Marsh Warbler. *Le Gerfaut* 68, 519–532.
- DYRCZ, A. (1989): Polygyny in the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ibis* 131: 298-300.
- DYRCZ, A. (1993): Nesting biology of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* in the Biebrza marshes (NE Poland). *Die Vogelwelt* 114: 2-15.
- DYRCZ, A., BOROWIEC, M. & CZAPULAK, A. (1994): Nestling growth and mating system in four *Acrocephalus* species. *Die Vogelwarte* 37: 179-182.
- DYRCZ, A., WINK, M., BACKHAUS, A., ZDUNEK, W., LEISLER, B. & SCHULZE-HAGEN, K. (2002): Correlates of multiple paternity in the Aquatic Warbler (*Acrocephalus paludicola*). *Journal für Ornithologie* 143: 430-439.
- DYRCZ, A. & ZDUNEK, W (1993a): Breeding ecology of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* on the Biebrza marshes, northeast Poland. *Ibis* 135: 181-189.
- DYRCZ, A. & ZDUNEK, W. (1993b): Breeding statistics of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* on the Biebrza marshes, northeast Poland. *Journal für Ornithologie* 134: 317-323.
- EBERHARD, W. G. (1996): *Female Control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- FAABORG, J. DE VRIES, T., PATTERSON, T. B. & GRIFFIN, C. R. (1980) : Preliminary observations on the occurrence and evolution of polyandry in the Galapagos hawk (*Buteo galapagoensis*). *The Auk* 97: 581-590.
- FLADE, M. (1999): Report on the 1. Aquatic Warbler Expedition to Western Sibiria, 4 – 19 June 1999. Unpublished report.
- FLADE, M. (2000): Report on the 2. Aquatic Warbler Expedition to Western Sibiria, 21 May – 4 June 2000. Unpublished report.
- FLADE, M. (2001): Report on the 3. Aquatic Warbler Expedition to Western Sibiria, 19 June – 4 July 2001. Unpublished report.
- FORSTMEIER, W., KEMPENAERS, B., MEYER, A. & LEISLER, B. (2002): A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 269: 1479-1485.

- FOSTER, M. S. (1983): Disruption, dispersion, and dominance in lek-breeding birds. *American Naturalist* 122: 53-71.
- FRANÇOIS, J. (1985): Contribution à l'écologie d'une population de Rousserolles verderolles dans le Jura français. These Fac. Sci. Tech. Univ. Franche-Comte, Besançon.
- FRANKHAM, R. (1995): Conservation genetics. *Annual Review of Genetics* 29: 305-327.
- GIBBS, H. L., DAWSON, R. J. G. & HOBSON, K. A. (2000): Limited differentiation in microsatellite DNA variation among northern populations of the yellow warbler: evidence for male-biased gene flow? *Molecular Ecology* 9: 2137-2147.
- GIBBS, H. L., MILLER, P., ALDERSON, G. & SEALY, S. G. (1997): Genetic analysis of putative host races in the brown-headed cowbird: evidence from mitochondrial and microsatellite DNA markers. *Molecular Ecology* 6: 189-193.
- GIBSON, R. M. & JEWELL, P. A. (1982): Semen quality, female choice, and multiple mating in domestic sheep: A test of Trivers' sexual competence hypothesis. *Behaviour* 80: 9-31.
- GILLIARD, E. T. (1963): The evolution of bowerbirds. *Scientific American* 209: 38-46.
- GILPIN, M. & HANSKI, I. (1991): *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, London.
- GOLDSTEIN, D. B., RUIZ LINARES, A., CAVALLI-SFORZA, L. L. & FELDMAN, M. W. (1995): Genetic absolute dating based on microsatellites and origin of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 92: 6723-6727.
- GOODMAN, S. J. (1997): RST CALC: A collection of computer programs for calculating unbiased estimates of genetic differentiation and determining their significance for microsatellite data. *Molecular Ecology* 6: 881-885.
- GOOSTRY, A., CARSS, D. N., NOBEL, L. R. & PIERTNEY, S. B. (1998): Population introgression and differentiation in the great cormorant *Phalacrocorax carbo* in Europe. *Molecular Ecology* 7: 329-338.
- GOUDET, J. (1995) : FSTAT (vers. 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86: 485-486.
- GOUDET, J. (2001): FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). Bezug: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>.
- GOUDET, J., RAYMOND, M., DEMEUS, T. & ROUSSET, F. (1996) : Testing differentiation in diploid populations. *Genetics*. 144:1933-1940.
- GOWATY, P. A. (1996): Multiple mating by females selects for males that stay: another hypothesis for social monogamy in passerine birds. *Animal Behaviour* 51: 482-484.

- GOWATY, P. A. & BUSCHHAUS, N. (1998): Ultimate Causation of Aggressive and Forced Copulation in Birds: Female Resistance, the CODE Hypothesis, and Social Monogamy. *American Zoologist* 38: 207-225.
- GRAFEN, A. (1990): Biological signals as handicaps. *Journal of theoretical Biology* 144: 517-546.
- GREENLAW, J. S. (1988): On Mating Systems in Passerine Birds of American Marshlands. *Acta XIX Congressus internationalis ornithologici*, Ottawa: 2597-2612.
- GREENLAW, J. S. & RISING (1994): Sharp-tailed Sparrow (*Ammodramus caudacutus*). In: Poole, A. & Gill, F. (eds.): *The Birds of North America*, No. 112: 1-28.: The Academy of Natural Sciences, Philadelphia and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- GRIFFITHS, R., DOUBLE, M. C., ORR, K. & DAWSON, R. J.G. (1998): A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7: 1071-1075.
- GROOMBRIDGE, J. J., JONES, C. G., BRUFORD, M. W. & NICHOLS, R. A. (2000): 'Ghost' alleles of the Mauritius kestrel. *Nature* 403: 616.
- HALLIDAY, T. & ARNOLD, S. J. (1987): Multiple mating by females: a perspective from quantitative genetics. *Animal Behaviour* 35: 939-941.
- HANNSON, B., BENSCH, S. & HASSELQUIST, D. (1997): Infanticide in great reed warblers: secondary females destroy eggs of primary females. *Animal Behaviour* 54: 297-304.
- HANSSON, B., BENSCH, S., HASSELQUIST, D. & ÅKESSON, M. (2001): Microsatellite diversity predicts recruitment of sibling great reed warblers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268: 1287-1291.
- HANNSON, B., BENSCH, S., HASSELQUIST, D., LILLANDT, B.-G., WENNERBERG, L. & VON SCHANTZ, T. (2000): Increase of genetic variation over time in a recently founded population of great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) revealed by microsatellites and DNA fingerprinting. *Molecular Ecology* 9: 1529-1538.
- HANSSON, B., BENSCH, S., HASSELQUIST, D. & NIELSEN, B. (2002): Restricted dispersal in a long-distance migrant bird with patchy distribution, the great reed warbler. *Oecologia* 130: 536-542.
- HANSKI, I. (1998): Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- HARTL, D. L. & CLARK, A. G. (1997): *Principles of population genetics*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- HATCHWELL, B. J. & DAVIES, N. B. (1990) : Provisioning of nestlings by dunnocks, *Prunella modularis*, in pairs and trios : compensation reactions by males and females. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 27: 199-209.
- HEISE, G. (1970): Zur Brutbiologie des Seggenrohrsängers (*Acrocephalus paludicola*). *Journal für Ornithologie* 111: 54-67.

- HOELZEL, A. R. (1999): Impact of population bottlenecks on genetic variation and the importance of life-history; a case study of northern elephant seal. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 23-29.
- HÖGLUND, J. & ALATALO, R. V. (1995): *Leks*. Princeton University Press, Princeton.
- HÖGLUND, J., ALATALO, R. V., LUNDBERG, A., RINTAMÄKI, P. T. & LINDELL, J. (1999): Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on black grouse leks. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 266: 813-816.
- HOLLAND, B. & RICE, W. R. (1999): Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 96: 5083-5088.
- HOLSINGER, K. E. & MASON-GAMER, R. J. (1996): Hierarchical analysis of nucleotide diversity in geographically-structured populations. *Genetics* 142: 629-639.
- HRDY, S. B. (1977): *The Langurs of Abu*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- IWASA, Y., POMIANKOWSKI, A. & NEE, S. (1991): The evolution of costly mate preferences II. The 'handicap' principle. *Evolution* 45: 1431-1442.
- JENNIONS, M. D. (1997) : Female promiscuity and genetic incompatibility. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 251-253.
- JENNIONS, M. D. & PETRIE, M. (2000): Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 75: 21-64.
- JIA, F. & GREENFIELD, M. D. (1997): When are good genes good? Variable outcomes of female choice in wax moths. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 264: 1057-1063.
- JIMINEZ, J. A., HUGHES, K. A., ALAKS, G., GRAHAM, L. & LACY, R. C. (1994): An experimental study of inbreeding depression in natural habitat. *Science* 266: 271-273.
- JOHNSON, K. & BURLEY, N. T. (1997): *Mating Tactics and Mating Systems in Birds*. *Ornithological Monographs* 49: 21-60.
- JOHNSTONE, R. A. (1994): Honest signalling, perceptual error and the evolution of 'all-or-nothing' displays. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 256: 169-175.
- JOHNSTONE, R. A. (1995): Sexual Selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 70: 1-65.
- JUBETE, F. (2001): La migración del carricerín cejudo en España y en la laguna palentia de La Nava. *Quercus* 184: 18-23.

- KEIL, A. & SACHSER, N. (1998): Reproductive Benefits from Female Promiscuous Mating in a Small Mammal. *Ethology* 104, 897-903.
- KELLER, L. F., ARCESE, P., SMITH, J. N. M., HOCHACHKA, W. M. & STEARNS, S. C. (1994): Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature* 372: 356-357.
- KEMPENAERS, B., ADRIANSEN, F., VAN NOORDWIJK, A. J. & DHONDT, A. A. (1996): Genetic similarity, inbreeding and hatching failure in blue tits: are unhatched eggs infertile? *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 263: 179-185.
- KEMPENAERS, B., CONGDON, B., BOAG, P. & ROBERTSON, R. J. (1999): Extra-pair paternity and egg hatchability in tree swallows: evidence for the genetic compatibility hypothesis? *Behavioral Ecology* 10: 304-311.
- KEMPENAERS, B., VERHEYREN, G. R., BROECK, M. V. D., BURKE, T., BROECKHOVEN, C. V. & DHONDT, A. A. (1992): Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* 357: 494-496
- KEMPENAERS, B., VERHEYREN, G. R. & DHONDT, A. A. (1997): Extra-pair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology* 8: 481-492.
- KETTERSON, E. D. & NOLAN, V. J. (1994): Male parental behavior in birds. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 25: 601-628.
- KIMURA, M. (1968): Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624-626.
- KIMURA, M. & CROW, J. F. (1964): The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics* 49, 725-738.
- KIMURA, M. & OHTA, T. (1978): Stepwise mutation model and distribution of allelic frequencies in a finite population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 75: 2868-2872.
- KIRKPATRICK, M. & RYAN, M. J. (1991): The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38.
- KLOSKOWSKI, J. & KROGULEC, J. (1999): Habitat selection of Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* in Poland: consequences for conservation of the breeding areas. *Vogelwelt* 120: 113-120.
- KOCHER, T. D., THOMAS, W. K., MEYER, A., EDWARDS, S. V., PÄÄBO, S., VILLABLANCA, F. X. & WILSON, A. C. (1989): Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 86: 6196-6200.
- KOGA, T., BACKWELL, P. R. Y., JENNIONS, M. D. & CHRISTY, J. H. (1998): The effect of predation risk on mating behaviour in the fiddler crab *Uca beebei*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 265: 1385-1390.

- KOSKIMIES, P. (1991): *Acrocephalus schoenbaenus* – Schilfrohrsänger. In: Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. (Hrsg.): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 12: 291-340. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- KOZULIN, A. & FLADE, M. (1999): Breeding habitat, abundance and conservation status of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* in Belarus. *Vogelwelt* 120: 97-111.
- KOZULIN, A., FLADE, M., GRICHIK, V. (1999): Fen mires and the benefit of mobility: a hypothesis for the origin of promiscuity in Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Subbuteo* 2: 11-17.
- KOZULIN, A., FLADE, M., GRICHIK, V., NAGORSKAYA, L., STEPANOVICH, I. & MAKSIMENKOV, M. (1998): The Report of the Pilot Research Project: Aquatic Warbler in Belarus in 1998: 1-25, Minsk. Unpublished report.
- LACK, D. (1968): *Ecological Adaptions for Breeding in Birds*. Methuen and Co., London.
- LANCTOT, R. B., SCRIBNER, K. T., KEMPENAERS, B. & WEATHERHEAD, P. J. (1997): Lekking without a paradox in the Buff-breasted sandpiper. *American Naturalist* 149: 1051-1070.
- LANCTOT, R. B., WEATHERHEAD, P. J., KEMPENARS, B. & SCRIBNER, K. T. (1998): Male traits, mating tactics and reproductive success in the buff-breasted sandpiper, *Tryngites subruficollis*. *Animal Behaviour* 56: 419-432.
- LANK, D. B., ORING, L. W. & MAXSON, S. J. (1985): Mate and nutrient limitation of egg-laying in a polyandrous shorebird. *Ecology* 66: 1513-1524.
- LANK, D. B., SMITH, C. M., HANOTTE, O., OHTONEN, A., BAILEY, S. & BURKE, T. (2002): High frequency of polyandry in a lek mating system. *Behavioral Ecology* 13: 209-215.
- LEE, P. L. M., BRADBURY, R. B., WILSON, J. D., FLANAGAN, N. S., RICHARDSON, L., PERKINS, A. J. & KREBS, J. R. (2001): Microsatellite variation in the yellowhammer *Emberiza citrinella*: population structure of a declining farmland bird. *Molecular Ecology* 10: 1633-1644.
- LEISLER, B. (1985): Öko-ethologische Voraussetzungen für die Entwicklung von Polygamie bei Rohrsängern (*Acrocephalus*). *Journal für Ornithologie* 126: 357-381
- LEISER, B. & CATCHPOLE, C. K. (1992): The evolution of polygamy in European reed warblers of the genus *Acrocephalus*: A comparative approach. *Ethology, Ecology and Evolution* 4: 225-243.
- LEISLER, B., HEIDRICH, P., SCHULZE-HAGEN, K. & WINK, M. (1997): Taxonomy and phylogeny of reed warblers (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology. *Journal für Ornithologie* 138: 469-496.
- LEISLER, B., WINKLER, H. & WINK, M. (2002): Evolution of Breeding Systems in Acrocephaline Warblers. *The Auk* 119: 379-390.

- LENK, P., FRITZ, U., JOGER, U. & WINK, M. (1999): Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus 1758). *Molecular Ecology* 8: 1911-1922.
- LIFJELD, J. T. (1994): Do female house sparrows copulate with extra-pair mates to enhance their fertility? *Journal of Avian Biology* 25: 75-76.
- LIGON, J. D. (1999): The evolution of avian breeding systems. Oxford University Press, Oxford.
- LOMBARDO, M. P. (1998): On the evolution of sexually transmitted diseases in birds. *Journal of Avian Biology* 29: 314-321.
- LUBJUHN, T., CURIO, E., MUTH, S. C., BRUN, J. & EPPLER, J. T. (1993): Influence of extra-pair paternity on parental care in great tits (*Parus major*). In: Pena, S. D. J., Chakraborty, R., Epplen, J. T. & Jeffreys, A. J. (eds.): *DNA Fingerprinting: State of the Science*. Birkhäuser Verlag, Schweiz.
- LUIKART, G., ALLENDORF, F. W., CORNUET, J. M. & WILLIAMS, B. S. (1998): Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity* 89: 238-247.
- LUIKART, G. & CORNUET, J. M. (1998): Empirical evaluation of a test for recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conservation Biology* 12: 228-237.
- MADSEN, T., SHINE, R., LOMAN, J. & HÅKANSSON (1992): Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355, S. 440-441.
- MANTEL, N. (1967): The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: S. 209-220.
- MARSHALL, T. C., SLATE, J., KRUK, L. & PEMBERTON, J. M. (1998): Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* 7: 639-655.
- MARUYAMA, T. & FUERST, P. A. (1985): Population bottlenecks and non-equilibrium models in population genetics. II. Number of alleles in small population that was formed by a recent bottleneck. *Genetics* 111: 675-689.
- MATTHYSEN, E., LENS, L., VAN DONGEN, S., VERHEYEN, G. R., WAUTERS, L. A., ADRIAENSEN, F. & DHONDT, A. A. (1995): Diverse effects of forest fragmentation on a number of animal species. *Belgian Journal of Zoology* 125: 175-183.
- MAYNARD SMITH, J. (1977): Parental investment – a prospective analysis. *Animal Behaviour* 25: 1-9.
- MAYNARD SMITH, J. (1991): Theories of sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 146-151.

- MCDONALD, D. B., POTTS, W. K., FITZPATRICK, J. W. & WOOLFENDEN, G. E. (1999): Contrasting genetic structures in sister species of North American scrub-jays. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 266: 1117-1125.
- MØLLER, A. P. (1988): Female choice select for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332: 640-642.
- MØLLER, A. P. (1991): Sperm competition, sperm depletion, parental care, and relative testis size in birds. *American Naturalist* 137: 882-906.
- MORTON, E. S., FORMAN, L. & BRAUN, M. (1990): Extrapair fertilizations and the evolution of colonial breeding in purple martins. *The Auk* 107: 275-283.
- MÜHLENBERG, M. (1993): *Freilandökologie*. 3. Auflage, Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- MUNDAY, N. I., WINCHELL, C. S., BURR, T. & WOODRUFF, D. S. (1997): Microsatellite variation and microevolution in the critically endangered San Clemente Island loggerhead shrike (*Lanius ludovicianus mearnsi*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 264: 869-875.
- NEI, M. (1987): *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- NEI, M., MARUYAMA, T. & CHAKRABORTY, R. (1975): The bottleneck effect and genetic variability in populations. *American Naturalist* 106: 283-292.
- NEI, M. & ROYCHOUDHURY, A. K. (1974): Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. *Genetics* 76, 379-390.
- OHTA, T. & KIMURA M. (1973): The model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a genetic population. *Genetic Research* 22, 201-204.
- OLLSON, M., GULLBERG, A. & TEGELSTRÖM, H. (1996): Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Journal of Evolutionary Biology* 9: 229-242.
- ORING, L. W. (1982): Avian mating systems. In: Farner, D. S., King, J. R. & Parkes, K. C. (eds.): *Avian Biology* Vol. 6: 1-92, Academic Press.
- PAETKAU, D., CALVERT, W., STIRLING, I. & STROBECK, C. (1995): Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology* 4: 347-354.
- PAIN, D., GREEN, R. E., GIEßING, B., KOZULIN, A., POLUDA, A., OTTOSSON, U., FLADE, M. & HILTON, G. M. (in prep.): Using stable isotopes to investigate wintering areas and migratory connectivity of the globally threatened aquatic warbler *Acrocephalus paludicola*.
- PARKER, G. A. (1979): Sexual selection and sexual conflict. In: Blum, M. S. & Blum, N. A. (eds.): *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*: 123-166. Academic Press, New York.

- PARKER, G. A. (1984): Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In: Smith, R. L. (ed.): Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems: 1-60. Academic Press, New York.
- PETIT, R. J., EL MOUSADIK, A. & PONS, O. (1998): Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* 12, 844-855.
- PETRIE, M. & KEMPENAERS, B. (1998): Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 52-58.
- PETRIE, M., KRUPA, A. & BURKE, T. (1999): Peacocks lek with relatives even in the absence of social and environmental cues. *Nature* 401: 155-157.
- PIERTNEY, S. B., MACCOLL, A. D. C., BACON, P. J. & DALLAS, J. F. (1998): Local genetic structure in red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*): an analysis using microsatellite DNA. *Molecular Ecology* 7: 1645-1654.
- POSADA, D. & CRANDALL, K. A. (1998): Modeltest: testing the model of DNA substitutions. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- POST, W. & GREENLAW, J. S. (1982): Comparative Costs of Promiscuity and Monogamy: A Test of Reproductive Effort Theory. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 10: 101-107.
- POWER, D. M. (1972): Numbers of bird species on the California islands. *Evolution* 26: 451-463.
- PRIMMER, C. R., MØLLER, A. P. & ELLEGREN, H. (1996): A wide-range survey of cross-species microsatellite amplification in birds. *Molecular Ecology* 5: 365-378.
- QUELLER, D. C., STRASSMANN, J. E. & HUGHES, C. R. (1993): Microsatellites and kinship. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 285-288.
- RANNALA, B. & MOUNTAIN, J. L. (1997): Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94: 9197-9221.
- RAVKIN, Y. S. (1993) : Aquatic Warbler in Russia. Report for BirdLife International. Unpublished report.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. (1995): GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 83: 248-249.
- REYNOLDS, J. D. (1996): Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 68-73.
- RICHARDSON, D. S., JURY, F. L., DAWSON, D. A., SALGUEIRO, P., KOMDEUR, J. & BURKE, T. (2000): Fifty Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*) microsatellite loci polymorphic in Sylviidae species and their cross-species amplification in other passerine birds. *Molecular Ecology* 9: 2155-2234.
- RICKLEFS, R. (1967a): A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978-983.

- RICKLEFS, R. (1967b): Relative growth, body constituents and energy content of nestling Brown Swallows and Red-winged Blackbirds. *The Auk* 84: 560-570.
- RICKLEFS, R. (1969): Preliminary models for growth rates in altricial birds. *Ecology* 50: 1031-1039.
- RISING, J. D. (1996): Relationship between testis size and mating systems in American sparrows (Emberizidae). *The Auk* 113: 224-228.
- ROBERTSON, T. B. (1923) : *The Chemical Basis of Growth and Senescence*. Lippincott, Philadelphia.
- RODRIGO-RUEDA, F. J., RODRÍGUEZ-TEIJEIRO, J. D., PUIGSERVER, M. & GALLEGO, S. (1997): Mate switching in a non-monogamous species? The case of the Common Quail (*Coturnix coturnix*). *Ethology* 103, 355-364.
- ROUSSET; F. (1996): Equilibrium Values of Measures of Population Subdivision For Stepwise Mutation Processes. *Genetics* 142:1357-1362.
- ROWE, L. (1992): Convenience polyandry in a water strider: foraging conflicts and female control of copulation frequency and guarding duration. *Animal Behaviour* 44: 189-202.
- ROWE, L., ARNQVIST, G., SIH, A. & KRUPA, J. J. (1994): Sexual conflict and evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 289-293.
- RUTSCHKE, E. (Hrsg.) (1983): *Die Vogelwelt Brandenburgs. Avifauna der Deutschen Demokratischen Republik, Band 2*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena
- SACCHERI, I., KUUSSAARI, M., KANKARE, M., VIKMAN, P., FORTELIUS, W. & HANSKI, I. (1998): Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392: 491-494.
- SAMBROOK, L., FRITSCH, E. F. & MANIATIS, T. (1989): *Molecular Cloning. A laboratory Manual*, 2nd edn. Cold Spring Harbor Lab Press, New York.
- SANGER, F., NICKLEN, S. & COULSON, A. R. (1977): DNA sequencing with chain terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 74: 5463-5467.
- SCHAEFER, H. M. (1998): Räumliche Organisation von Seggenrohrsängermännchen *Acrocephalus paludicola*. Dipl. Arb. Albert-Ludwigs-Univ. Freiburg i. Br., unveröffentlicht.
- SCHAEFER, H. M., NAEF-DAENZER, B., LEISLER, B., SCHMIDT, V., MÜLLER, J. K. & SCHULZE-HAGEN, K. (2000): Spatial behaviour in the Aquatic Warbler (*Acrocephalus paludicola*) during mating and breeding. *Journal für Ornithologie* 141: 418-424.
- SCHMIDT, V. (1998): Das Gesangsverhalten des Seggenrohrsängers *Acrocephalus paludicola*. Dipl. Arb. Albert-Ludwigs-Univ. Freiburg i. Br., unveröffentlicht.

- SCHMIDT, V., SCHAEFER, H. M. & LEISLER, B. (1999): Song behaviour and range use in the polygamous Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Acta ornithologica* 34: 209-213.
- SCHÖNFISCH, B., TOMIUK, J., BACHMANN, L. & PUSCH, C. M. (2001): BURIAL (version 1.0): a method for testing genetic similarity within small groups of individuals using fragmentary data sets. *Molecular Ecology Notes* 1: 213-214.
- SCHULZE-HAGEN, K. (1991): *Acrocephalus paludicola* – Seggenrohrsänger. In: Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. (Hrsg.): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 12: 252-291. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- SCHULZE-HAGEN, K. (1995): Brutzeitliches Verhalten von Seggenrohrsängern *Acrocephalus paludicola* in der Voliere. *Journal für Ornithologie* 136: 177-186.
- SCHULZE-HAGEN, K., FLINKS, H. & DYRCZ, A. (1989): Brutzeitliche Beutewahl beim Seggenrohrsänger *Acrocephalus paludicola*. *Journal für Ornithologie* 130: 251-255.
- SCHULZE-HAGEN, K., LEISLER, B., BIRKHEAD, T. R. & DYRCZ, A. (1995): Prolonged copulation, sperm reserves and sperm competition in the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ibis* 137: 85-91.
- SCHULZE-HAGEN, K., LEISLER, B., SCHAEFER, H. M. & SCHMIDT, V. (1999): The breeding system of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* – a review of new results. *Vogelwelt* 120: 87-96.
- SCHULZE-HAGEN, K., SWATSCHEK, I., DYRCZ, A. & WINK, M. (1993): Multiple Vaterschaften in Brutten des Seggenrohrsängers *Acrocephalus paludicola*: Erste Ergebnisse des DNA-Fingerprintings. *Journal für Ornithologie* 134: 145-154.
- SCHWAGMEYER, P. L. (1988): Scramble-competition polygyny in an asocial mammal: Male mobility and mating success. *American Naturalist* 131:885-892.
- SCHWAGMEYER, P. L. & WOOTNER, S. J. (1986): Mating competition in an asocial ground squirrel, *Spermophilus tridecemlineatus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 17: 291-296.
- SHELDON, B. C. (1994): Male phenotyp, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 257: 25-30.
- SHOREY, L., PIERTNEY, S., STONE, J. & HÖGLUND, J. (2000): Fine scale genetic structuring on *Manacus manacus* leks. *Nature* 408: 352-353.
- SIMBERLOFF, D. (1994): Habitat fragmentation and population extinction of birds. *Ibis* 137: 105-111.
- SLAGSVOLD, T. & LIFJELD, J. T. (1997): Incomplete female knowledge of male quality may explain variation in extra-pair paternity in birds. *Behaviour* 134: 353-371.
- SLATKIN, M. (1993): Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47: 264-279.

- SLATKIN, M. (1995): A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139, 457-462.
- SMITH, R. L. (ed.) (1984): *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press, Orlando.
- SMITH, T. B., WAYNE, R. K., GIRMAN, D. J., BRUFORD, M. W. (1997): A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276: 1855-1857.
- STOCKLEY, P., SEARLE, J. B., MCDONALD, D. W. & JONES, C. S. (1993): Female multiple mating behaviour in the common shrew as a strategy to reduce inbreeding. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 254: 173-179
- STONE, G. N. (1995): Female foraging responses to sexual harassment in the solitary bee *Anthophora plumipes*. *Animal Behaviour* 50: 405-412.
- STUTCHBURY, B. J. M. (1998): Extra-pair mating effort of male hooded warblers *Wilsonia citrina*. *Animal Behaviour* 55: 553-561.
- STUTCHBURY, B. J. M. & MORTON, E. S. (1995): The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. *Behaviour* 132: 675-690
- SVENSSON, L. (1992): Identification guide to European passerines. 4th edn. Fingraf AB. Stockholm.
- SWATSCHEK, I., RISTOW, D. & WINK, M. (1994): Mate fidelity and parentage in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*) – Field studies and DNA fingerprinting. *Molecular Ecology* 3: 1358-1370.
- SWOFFORD, D. L. (1998): PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 4.- Sinauer Associates, Sunderland.
- TARR, C. L., CONANT, S. & FLEISCHER, R. C. (1998): Founder events and variation at microsatellite loci in an insular passerine bird, the Laysan finch (*Telespica cantans*). *Molecular Ecology* 7: 719-731.
- THORNHILL, N. (ed.) (1994): *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding*. University of Chicago Press, Chicago.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J. (1983): *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Harvard.
- TREGENZA, T. & WEDELL, N. (2002): Polyandrous females avoid costs of inbreeding, *Nature* 415, 71-73
- TRIVERS, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.): *Sexual selection and the descent of man*: 136-179. Aldine Press, Chicago.
- VAN HOOFT, W. F., GROEN, A. F. & PRINS, H. H. T. (2000): Microsatellite analysis of genetic diversity in African buffalo (*Syncerus caffer*) populations throughout Africa. *Molecular Ecology* 9: 2017-2025.

- VON SCHANTZ, T., WITZELL, H., GORANSSON, G., GRAHN, M. & PERSSON, K. (1996): MHC genotype and male ornamentation: genetic evidence for the Hamilton-Zuk model. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 263: 265-271.
- WALKER, W. F. (1980): Sperm utilization strategies in nonsocial insects. *American Naturalist* 115: 780-799.
- WASER, P. & STROBECK, C. (1998): Genetic signatures of interpopulation dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 43-44.
- WATSON, P. J. (1991): Multiple paternity as genetic bet-hedging in female sierra dome spiders, *Linyphia litigosa* (Linyphiidae). *Animal Behaviour* 41: 343-360.
- WAWRZYNIAK, H. & SOHNS, G. (1977) *Der Seggenrohrsänger*. Neue Brehm-Bücherei Nr. 504, Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt, 100 S.
- WEATHERHEAD, P. J., MONTGOMERIE, R., GIBBS, H. L. & BOAG, P. T. (1994): The cost of extra-pair fertilizations to female red-wing blackbirds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 258: 315-320.
- WEBSTER, M. S., MARRA, P. P., HAIG, S. M., BENSCH, S. & HOLMES, R. T. (2002): Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 76-83.
- WEIGENSBERG, I. & FAIRBAIRN, D. J. (1994): Conflict of interest between the sexes: a study of interactions in a semiaquatic bug. *Animal Behaviour* 48: 893-901.
- WEIR B. S. & COCKERHAM C. C. (1984): Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370.
- WESTNEAT, D. F., SHERMAN, P. W. & MORTON, M. L. (1990): The ecology and evolution of extra-pair copulation in birds. *Current Ornithology* 7: 331-369.
- WETTON, J. H. & PARKIN, D. T. (1991): An association between fertility and cuckoldry in the house sparrow *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 245: 227-233.
- WIENS, J. A. (1994): Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137: 97-104.
- WILEY, R. H. (1991): Lekking in birds and mammals: behavioral and evolutionary issues. *Advances in the Study of Behavior* 20: 201-291.
- WILLIAMS, G. C. (1975): *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- WINK, M., GUICKING, D. & FRITZ, U. (2001): Molecular evidence for hybrid origin of *Mauremys iversoni* Pritchard et McCord, 1991, and *Mauremys pritchardi* McCord, 1997 (Reptilia: Testudines: Bataguridae). *Zoologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden* 51: 41-49.
- WRIGHT, S. (1921): Systems of mating. *Genetics* 6: 111-178.

- WRIGHT, S. (1943a): Analysis of local variability of flower color in *Lynanthus parryae*. *Genetics* 28: 139-156.
- WRIGHT, S. (1943b): Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- WRIGHT, S. (1978): *Evolution and the Genetics of Populations. Volume 4. Variability within and among populations.* University of Chicago Press, Chicago.
- YASUI, Y. (1998): The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 246-250.
- ZAHAVI, A. (1975): Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.
- ZAHAVI, A. (1977): The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology* 67: 603-605.
- ZEH, J. A. & ZEH, D. W. (1996): The evolution of polyandry. 1. Intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 263: 1711-1717.
- ZEH, J. A. & ZEH, D. W. (1997): The evolution of polyandry. 2. Post-copulatory defences against genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 264: 69-75.

Anhang

A. Verzeichnisse ⁴

Abbildungen:

	Seite
Abbildung 1: Ausschnitt d. Untersuchungsfläche Dikoe.....	13
Abbildung 2: Ausschnitt d. Untersuchungsfläche Zvanets.....	14
Abbildung 3: Autoradiogrammausschnitt.....	19
Abbildung 4: Vergleich d. Nestlingswachstumsraten zw. den einzelnen Nestern.....	41
Abbildung 5: Zusammenhang zw. Isolation d. Neststandortes u. d. Wachstumsrate	43
Abbildung 6: Häufigkeitsverteilung d. Vaterschaftserfolges.....	47
Abbildung 7: Häufigkeitsverteilung d. Anzahl von Vätern	50
Abbildung 8: Anteile d. von den Männchen gezeugten Nestlinge.....	54
Abbildung 9: Legephase d. Weibchen.	58
Abbildung 10: Häufigkeitsverteilung d. Fortpflanzungserfolges.....	60
Abbildung 11: Beziehung zw. Körpermasse d. Väter u. Wachstumsrate ihrer Nestlinge.	65
Abbildung 12: Beziehung zw. Neststandort u. Vaterschaftsdiversität.....	74
Abbildung 13: Neighbor Joining Phylogramm ausgewählter Acrocephalus-Arten.	78
Abbildung 14: Maximum Likelihood Phylogramm ausgewählter Acrocephalus-Arten.	79
Abbildung 15: Maximum Likelihood Phylogramm d. Acrocephalus paludicola-Gruppe	82
Abbildung 16: Mehrkomponenten-Analyse d. Mikrosatelliten-Genotypen	95
Abbildung 17: Beziehung zw. genetischer und geographischer Distanz.....	96
Abbildung 18: Hierarchische Analyse d. Differenzierung.....	97
Abbildung 19: Beziehung zw. genet. Diff. und geograph. Lage der Populationen.	99
Abbildung 20: Verteilung der Fänglinge in Veurne/B auf ihre Herkunftspopulationen	104
Abbildung 21: Verteilung der Fänglinge in La Nava/E auf ihre Herkunftspopulationen.....	104
Abbildung 22: Anteile der einzelnen Populationen an den Fänglingen in Veurne/B.....	105
Abbildung 23: Anteile der einzelnen Populationen an den Fänglingen in La Nava/E.	105
Abbildung 24: Vergleich d. Raststationen Veurne/B u. La Nava/E.....	106
Abbildung 25: Anzahl singender Männchen im Bestand Uday/UA.....	128

Karten:

	Seite
Karte 1: Die Lage d. untersuchten Brutpopulationen.....	23
Karte 2: Verteilung d. Neststandorte u. Fangplätze d. Männchen in Dikoe	53
Karte 3: Räumliche Beziehung zw. den Fangplätzen Männchen u. Nestern	55
Karte 4: Räumliche Beziehung zw. Nestern u. Fangplätzen d. Männchen.....	56

⁴ Der Beschriftungstext der aufgeführten Abbildungen, Karten und Tabellen ist in diesem Verzeichnis gegenüber dem Originaltext deutlich verkürzt dargestellt.

Tabellen:

	Seite
Tabelle 1: Anzahl d. Allele, Produktlängen u. Annealing-Temperaturen	18
Tabelle 2: Zeiträume, innerhalb derer d. Blutproben gesammelt wurden.	25
Tabelle 3: Anzahl d. untersuchten Nester, Weibchen u. Männchen.....	33
Tabelle 4: Anzahl d. Eier bzw. Nestlinge d. 18 Nester in Dikoe bei Fund des Nestes.....	35
Tabelle 5: Anzahl d. Eier bzw. Nestlinge d. 11 Nester in Zvanets bei Fund des Nestes.....	36
Tabelle 6: Brutbiologische Parameter der Nester in den Untersuchungsgebieten	37
Tabelle 7: Ursachen für den Verlust von Eiern u. Nestlingen in Dikoe u. Zvanets.	38
Tabelle 8: Isolation der Neststandorte auf d. Untersuchungsfläche in Dikoe.	39
Tabelle 9: Wachstumsratenkonstante K d. Nestlinge (n = 46) in 11 Nestern.	40
Tabelle 10: Korrelation zw. d. Morph. d. Weibchen u. d. Wachstumsrate ihrer Nestlinge ...	42
Tabelle 11: Vaterschaftserfolg individueller Männchen in Dikoe..	45
Tabelle 12: Vaterschaftserfolg d. Männchen in den einzelnen Nestern in Dikoe.....	46
Tabelle 13: Vaterschaftserfolg individueller Männchen in Zvanets.....	48
Tabelle 14: Vaterschaftserfolg d. Männchen in den einzelnen Nestern in Zvanets.....	49
Tabelle 15: Vaterschaftsdiversität H in den Nestern in Dikoe und Zvanets.....	51
Tabelle 16: Korrelation zw. d. Morph. d. Weibchen u. ihrem Fortpflanzungserfolg	61
Tabelle 17: Unterschied zw. Männchen mit u. solchen ohne Vaterschaften.....	62
Tabelle 18: Korrelation zw. d. Morph. d. Männchen u. d. Anzahl von Nestbeteiligungen.....	63
Tabelle 19: Korrelation zw. d. Morph. d. Männchen u. d. Anzahl ihrer Nestlinge.....	63
Tabelle 20: Korrelation zw. d. Morph. d. Männchen u. d. Anzahl flügger Nestlinge.....	64
Tabelle 21: Korrelation zw. d. Morph. d. Männchen u. dem Wachstum ihrer Nestlinge	64
Tabelle 22: GLM Varianzanalyse d. Wachstums d. Nestlinge beeinflussender Faktoren	65
Tabelle 23: Genetische Ähnlichkeit zw. Weibchen u. Männchen.....	66
Tabelle 24: Vaterschaftsverhältnisse in den beiden Untersuchungsflächen.....	69
Tabelle 25: Vaterschaften in den 13 Bruten in Dikoe..	70
Tabelle 26: Korrelation zw. Vaterschaftsdivers. ihrer Bruten u. Biometrie d. Weibchen.....	70
Tabelle 27: Korrelation zw. Isolation des Neststandortes u. d. Biometrie d. Weibchen.....	71
Tabelle 28: Geburts- u. Brutortstreue bei einigen Mitgliedern der Gattung Acrocephalus.....	75
Tabelle 29: Herkunft u. Anzahl d. für d. populationsgenet. Untersuch. genutzten Proben.....	76
Tabelle 30: Variable Positionen innerhalb d. untersuchten Cytochrom b-Gensequenz	81
Tabelle 31: Genetische Variation innerhalb d. Brutbestände d. Biebrza.....	84
Tabelle 32: Genetische Diversität d. Brutbestände in d. Biebrza.....	84
Tabelle 33: Substrukturierung d. Brutbestände in d. Biebrza.....	85
Tabelle 34: Verwandtschaftliche Beziehung innerhalb d. männlichen und weiblichen Ind. ...	86
Tabelle 35: Locusspezifische u. gesamt F_{ST} - sowie R_{ST} -Werte zw. d. Brutjahren.....	87
Tabelle 36: Paarweise F_{ST} u. R_{ST} - Werte zw. d. Brutjahren.....	87
Tabelle 37: Genetische Variation innerhalb d. Populationen.	90
Tabelle 38: Genetische Diversität d. Populationen für jeden untersuchten Locus.....	91
Tabelle 39: Substrukturierung d. Brutbestände in den untersuchten Populationen.....	92
Tabelle 40: Locusspezifische und gesamt F_{ST} - sowie R_{ST} -Werte für Seggenrohrsänger.....	93
Tabelle 41: Paarweise F_{ST} - u. R_{ST} -Werte zw. d. einzelnen Seggenrohrsänger-Populationen .	94
Tabelle 42: Lineare geographische Distanzen zw. den untersuchten Populationen.....	96
Tabelle 43: Abweichungen v. Mutations-Drift-Gleichgewicht verschiedener Populationen	101
Tabelle 44: Alter und Geschlecht d. in B und E gefangenen Seggenrohrsänger.....	102
Tabelle 45: Molekulargenetische Herkunftsbestimmung.....	103
Tabelle 46: Genetische Charakteristika d. Mikrosatelliten in d. Biebrza.	157
Tabelle 47: Genetische Charakteristika der Mikrosatelliten in acht Populationen.....	158

B. Genetische Charakteristika der untersuchten Mikrosatelliten

Tabelle 46: Genetische Charakteristika der Mikrosatelliten in den drei Brutjahren 1993, 1994 und 1997 in der Biebrza.

Brutsaison	Locus					
	AAR3	FHU2	POCC8	ASE12	ASE19	ASE26
1993						
<i>n</i>	50	55	56	59	52	32
Anzahl Allele	20	11	10	5	3	8
Frequenz	0,14	0,209	0,321	0,695	0,692	0,547
H_E	0,931	0,877	0,795	0,483	0,446	0,674
H_O	0,92	0,909	0,804	0,441	0,403	0,625
1994						
<i>n</i>	47	46	46	47	46	29
Anzahl Allele	16	12	8	5	4	10
Frequenz	0,223	0,207	0,38	0,649	0,587	0,5
H_E	0,892	0,886	0,722	0,537	0,543	0,721
H_O	0,915	0,935	0,761	0,468	0,652	0,621
1997						
<i>n</i>	72	72	72	72	71	42
Anzahl Allele	18	13	11	5	3	8
Frequenz	0,174	0,194	0,361	0,618	0,817	0,405
H_E	0,914	0,884	0,790	0,575	0,310	0,755
H_O	0,931	0,778	0,764	0,569	0,324	0,738

Tabelle 47: Genetische Charakteristika der Mikrosatelliten in acht Seggenrohrsänger Populationen

Population	Locus					
	AAR3	FHU2	POCC8	ASE12	ASE19	ASE26
Stettin						
<i>n</i>	44	47	47	46	43	38
Anzahl Allele	14	11	8	6	4	11
Frequenz	0,148	0,245	0,394	0,587	0,535	0,421
H_E	0,914	0,861	0,784	0,598	0,630	0,783
H_O	0,841	0,872	0,660	0,587	0,605	0,790
Biebrza						
<i>n</i>	72	72	72	72	71	42
Anzahl Allele	18	13	11	5	3	8
Frequenz	0,174	0,194	0,361	0,618	0,817	0,405
H_E	0,914	0,884	0,790	0,575	0,310	0,755
H_O	0,931	0,778	0,764	0,569	0,324	0,738
Lublin						
<i>n</i>	30	30	29	30	23	25
Anzahl Allele	15	13	9	3	3	10
Frequenz	0,133	0,233	0,362	0,733	0,630	0,420
H_E	0,920	0,868	0,780	0,433	0,517	0,769
H_O	0,800	0,967	0,670	0,333	0,478	0,680
Dikoe						
<i>n</i>	41	47	49	49	41	29
Anzahl Allele	20	13	11	4	4	9
Frequenz	0,122	0,191	0,347	0,612	0,646	0,483
H_E	0,939	0,890	0,817	0,581	0,511	0,731
H_O	1,0	0,851	0,796	0,674	0,415	0,793
Zvanets						
<i>n</i>	26	30	30	30	27	23
Anzahl Allele	19	12	7	4	4	10
Frequenz	0,115	0,133	0,483	0,617	0,685	0,370
H_E	0,944	0,910	0,727	0,576	0,461	0,793
H_O	0,885	0,900	0,833	0,533	0,630	0,826
Yaselda						
<i>n</i>	25	27	26	26	26	20
Anzahl Allele	19	13	9	5	4	11
Frequenz	0,160	0,204	0,385	0,500	0,615	0,400
H_E	0,943	0,907	0,773	0,677	0,532	0,794
H_O	0,920	0,889	0,885	0,654	0,539	0,700
Uday						
<i>n</i>	25	25	25	25	24	21
Anzahl Allele	17	10	9	5	2	9
Frequenz	0,140	0,160	0,360	0,440	0,729	0,357
H_E	0,943	0,899	0,801	0,713	0,403	0,799
H_O	1,0	0,840	0,760	0,760	0,458	0,714
Supoy						
<i>n</i>	24	25	24	25	25	21
Anzahl Allele	14	12	9	4	3	7
Frequenz	0,188	0,200	0,354	0,800	0,760	0,452
H_E	0,918	0,889	0,808	0,349	0,389	0,735
H_O	0,833	0,880	0,833	0,360	0,400	0,810

n: Anzahl genotypisch analysierter Individuen; Anzahl Allele: Anzahl verschiedener Allele innerhalb der Population; Frequenz: Frequenz des häufigsten Allels; H_E und H_O : erwartete und beobachtete Heterozygotie nach den Berechnungen mit GENEPOP.

Erklärung

Ich versichere, dass ich die von mir vorgelegte Dissertation selbständig angefertigt, die benutzten Quellen und Hilfsmittel vollständig angegeben und die Stellen der Arbeit - einschließlich Tabellen, Karten und Abbildungen -, die anderen Werken im Wortlaut oder dem Sinn nach entnommen sind, in jedem Einzelfall als Entlehnung kenntlich gemacht habe; dass diese Dissertation noch keiner anderen Fakultät oder Universität zur Prüfung vorgelegen hat; dass sie - abgesehen von den unten angegebenen Teilpublikationen – noch nicht veröffentlicht worden ist sowie, dass ich eine solche Veröffentlichung vor Abschluss des Promotionsverfahrens nicht vornehmen werde.

Die Bestimmungen der Promotionsordnung sind mir bekannt. Die von mir vorgelegte Dissertation ist von Herrn Prof. Dr. Dr. H. Engländer betreut worden.

Teilpublikationen: -/-

Hürth, im Dezember 2002



Benedikt Gießing

Lebenslauf

Name	Benedikt Gießing, geboren am 5. März 1967 in Rhede (Kreis Borken)
Familiestand	verheiratet
Grundschule	1973 – 1977 Josefschule in Bocholt
Gymnasium	1977 – 1987 Mariengymnasium in Bocholt, dort 1987 Abitur
Zivildienst	Juli 1987 – Februar 1989 am Orthopädischen Rehabilitationszentrum Annastift e.V. in Hannover
Studium	Oktober 1989 bis Dezember 1996 im Fach Biologie an der Universität zu Köln
Diplomprüfung	März 1995 (Hauptfach: Zoologie, Nebenfächer: Entwicklungsbiologie und Biochemie)
Diplomarbeit	„Zur Ökologie rastender Kleinvögel auf einer küstennahen Insel – Wegzug, Rastverhalten, Kondition, Biometrie und Ernährung von Kleinvögeln auf Oldeog während der Wegzugperiode.“ Anleitung: Prof. Dr. F. Bairlein, Institut für Vogelforschung, Wilhelmshaven; Betreuung: Frau Prof. Dr. A. G. Johnen, Zoologisches Institut der Universität zu Köln
Promotion	1998 – 2002 an der Max-Planck-Forschungsstelle für Ornithologie, Vogelwarte Radolfzell, bei PD. Dr. B. Leisler sowie unter der Betreuung von Prof. Dr. Dr. H. Engländer, Zoologisches Institut der Universität zu Köln