Vogelwarte 45, 2007: 15-26 © DO-G, IfV, MPG 2007

Nachtigallen Luscinia megarhynchos, Sprosser L. luscinia und ihre Hybriden im Raum Frankfurt (Oder) - weitere Ergebnisse einer langjährigen Beringungsstudie

Joachim Becker

- Ringfundmitteilung der Beringungszentrale Hiddensee Nr. 23/2006 -

Becker J 2006: Nightingales Luscinia megarhynchos, Thrush Nightingales L. luscinia and their hybrids in the area of Frankfurt (Oder) - further results of long-term investigations using bird ringing. Vogelwarte 45: 15-26.

Within the scope of a bird ringing program, abundance and constitution of broods of mixed pairs and backcrosses between Nightingales Luscinia megarhynchos and Trush Nightingales Luscinia luscinia were studied in the area of their joint occurrence Frankfurt (Oder) between 1990 and 2005. 2,389 Nightingales, 482 Thrush Nightingales, and 207 Hybrids (ever approx. 50%) nestlings) were marked. A high fidelity to the breeding place was denoted. Birds were examined up to 10 years at the same place. Generation orders of some of them are illustrated and 4 offsprings of ring-known pairs of mixed parents are described. 40 broods of mixed pairs, 31 backcrosses and polygyny in Nightingale, Thrush Nightingale and one hybrid were documented. The proportion of species-pure broods (83.7%), broods of mixed pairs (9.2%) and backcrosses (7.1%) remained relatively constant in the period of examination. A displacement of one by the other species or increasing hybridisation rate of both species was not observed. All hybrids have been males being partly able to reproduce. A F1-hybrid-female could not be noticed. Almost all Nightingales sung normal species' songs. More than 50 % of the Thrush Nightingales imitated the Nightingale male song in a more or less good way. The kind of singing of the males of both species appears to be of minor importance with respect to finding a female for breeding. They do not hamper hybridisation. However, the species status is clearly justified despite of their close relationship.

JB: Goethestr. 23, 15234 Frankfurt/Oder.

1. Einleitung

Nachtigall und Sprosser haben schon immer, vor allem durch ihre auffallenden Gesänge, die Aufmerksamkeit des Menschen auf sich gezogen. Beide Vogelarten waren vielfach Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen, die sich auch den Interaktionen zwischen diesen "Zwillingsarten" in den gemeinsamen Vorkommensgebieten widmeten (z.B. Stadie 1983; Lille & Moritz 1984). Das in den Kontaktzonen beider Arten mehrfach beobachtete Phänomen der permanenten Hybridisierung zwischen Nachtigall und Sprosser wurde dennoch bisher nur sehr fragmentarisch beschrieben. Das gilt sowohl für die ethologischen und ökologisch-habitatseitigen Voraussetzungen dieses Phänomens als auch für seine Konsequenzen, u.a. hinsichtlich der längerfristigen Bestandsentwicklung von Elternarten und Mischpopulation im gemeinsamen Vorkommensgebiet. Weder sind solche Langzeiteffekte bisher über längere Zeit gezielt beobachtet worden, noch sind die zugrundeliegenden populationsdynamischen Mechanismen, z.B. hinsichtlich spezieller Verpaarungsmodi, gruppenspezifischer Reproduktions- und Überlebensraten sowie der Ortstreue bei Nachtigallen, Sprossern und Hybriden in "Mischgebieten" ausreichend untersucht.

Angeregt durch die o.g. Arbeiten norddeutscher Ornithologen untersuchte der Autor mittels individueller Markierung die Beziehungen zwischen Nachtigall und Sprosser im Raum Frankfurt (Oder) (Brandenburg), wo beide Arten seit Jahrzehnten in engster Nachbarschaft brüten. Erste Ergebnisse dieser in den 1980er Jahren begonnenen und ab 1990 intensivierten Untersuchungen wurden bereits veröffentlicht (Becker 1992, 1995). Der folgende Beitrag knüpft an die bereits publizierten Ergebnisse im Sinne einer Fortschreibung wichtiger Befunde bis 2005 an.

2. Systematische Stellung und Verbreitung

Nachtigall und Sprosser werden in der neueren Literatur als eng verwandte Zwillingsarten in die Superspezies Luscinia gestellt und gehören innerhalb der Drosselvögel (Turdidae) zur Unterfamilie Erithacinae (Erdsänger) (Haffer in Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Beide Arten haben sich wahrscheinlich aus einer gemeinsamen Stammart durch die eiszeitliche Trennung (geografische Isolation) herausgebildet (Farkas 1954; Voous 1962; Stadie 1983). Der Grad ihrer gegenseitigen

Abgrenzung ist aber vermutlich geringer als bisher angenommen.

Die Nachtigall besiedelt in den Sommermonaten Südund Mitteleuropa bis nach Mittelasien hin. Der Sprosser, ebenfalls Zugvogel, schließt sich im Nordosten Europas bis nach Westsibirien hin an. Quer durch Nordostdeutschland verläuft an der Nahtstelle beider Areale eine mehr oder weniger breite Zone des gemeinsamen Vorkommens. Über die Verbreitung und Ausbreitungsschwankungen von Nachtigall und Sprosser in früherer Zeit geben Sorjonen und Grüll in Glutz von Blotzheim & Bauer (1988) ein anschauliches Bild. Neueres zur Verbreitung ist z. B. den Karten in Svensson et al. (1999) zu entnehmen. Für das Land Brandenburg und für Berlin hat der Autor die Verbreitungs- und Bestandsangaben zu beiden Vogelarten bis 2000 zusammengestellt (Becker in ABBO 2001).

3. Material und räumlicher Bezug

Das Untersuchungsgebiet, der Stadtkreis Frankfurt (Oder) in Brandenburg, hat eine Fläche von 148 km² und liegt in der Überschneidungszone der Brutgebiete von Nachtigall und Sprosser (Becker 1995, 2000). Die Nachtigall brütet hier flächendeckend an allen ihr zusagenden Stellen. Der Sprosser besiedelt dagegen vorrangig die Oderniederung und die zur Oder hin verlaufenden Fließtäler. Knapp westlich des Untersuchungsgebietes endet das zusammenhängende Verbreitungsgebiet des Sprossers.

Die ab den 1990er Jahren im Kreisgebiet genauer durchgeführten Erhebungen ergaben bei der Nachtigall jährliche Bestände zwischen 200 und 270 singenden Männchen (sM). Beim Sprosser lagen die Zahlen der Revierbesetzer zwischen 13 und 39 sM pro Jahr, während Hybride zwischen beiden Vogelarten in Anzahlen von bis zu 5 sM jährlich festgestellt wurden.

Die Schwankungen dieser Bestände hängen auch mit den unterschiedlichen Wasserständen der Oder und der daraus resultierenden Verfügbarkeit von Brutplätzen in den Oderauen zusammen. Beim Sprosser könnten auch die natürlichen Ausbreitungsbewegungen an seiner hier verlaufenden südwestlichen Verbreitungsgrenze eine Rolle spielen.

Im Rahmen der Untersuchungen wurden im Gebiet beide Vogelarten und ihre Hybriden in unterschiedlichen Anzahlen mit Ringen der Beringungszentrale Hiddensee gekennzeichnet (Tab. 1), wobei unter Hybriden F1- und Rückkreuzungsmischlinge zusammengefasst sind.

Tab. 1: Anzahlen beringter Individuen von Nachtigall, Sprosser und deren Hybriden (F1- und Rückkreuzungsmischlinge) im Zeitraum 1990-2005 im Stadtkreis Frankfurt (Oder). – Number of ringed Nightingales, Thrush Nightingales and of their hybrids (f1 and back-crosses).

	kontrollierte Nester (n)	beringte Individuen (n)	davon Nestlinge (n)
Nachtigallen	257	2.389	1137
Sprosser	50	482	202
Hybriden	54	207	174

Tab. 2: Anteile von artreinen sowie Misch- und Rückkreuzungspaaren an der Gesamtzahl der untersuchten Brutpaare (n = 434, 1990-2005). – Proportions of non-mixed paires, mixed pairs and back-cross pairs (hybrid x pure bred) in the broods totally investigated (n=434, 1990-2005).

	Anzahl untersuchter Brutpaare (n)	
artreine Nachtigallenpaare	303	69,8 %
artreine Sprosserpaare	60	13,8 %
Mischpaare (zwischen artverschiedenen Partnern)	40	9,2 %
Rückreuzungspaare (zwischen Hybriden und artreinen Partnern)	31	7,1 %

Ab 1996 erhielten alle im Programm bearbeiteten Vögel zusätzlich zum Vogelwartenring bis zu 4 Farbringe zwecks individueller Wiedererkennung ohne nochmaligen Fang.

Dank. Den Mitarbeitern der Beringungszentrale Hiddensee, der Staatlichen Vogelschutzwarte des Landesumweltamtes Brandenburg sowie der Vogelwarte Radolfzell sei für die Unterstützung dieses Programms herzlich gedankt. Dank gebührt auch Dr. R. Mundry für die Erarbeitung des Farbringcodes und den Mitarbeitern des Landschaftspflegeverbandes Mittlere Oder e.V. für die Hilfe bei der Manuskriptgestaltung. Besonders danke ich Dr. U. Köppen für seine Unterstützung bei der Manuskripterstellung.

4. Untersuchungsergebnisse

4.1. Siedlungsdichten, Auftreten von Mischbruten und Rückkreuzungen

1990 wurde im Untersuchungsgebiet die erste Mischbrut zwischen Nachtigall und Sprosser beobachtet. Um die Häufigkeit des Auftretens von Mischbruten festzustellen, wurden daraufhin jährlich möglichst viele Reviere auf die Artzugehörigkeit der Brutvögel überprüft. Das erfolgte nach dem Zufallsprinzip ohne gezielte Suche nach Misch- oder Rückkreuzungsbruten. Die in der Tab. 2 dargestellten Befunde zu den Anteilen verschieden zusammengesetzter Brutpaare sowie zu den unterschiedlichen Partnerkonstellationen bei Misch- bzw. Rückkreuzungspaaren dürften somit in etwa den tatsächlichen Verhältnissen im Mittel der Jahre 1990-2005 entsprechen. Bei weiteren, hier nicht berücksichtigten gemischten Paaren bestand lediglich Brutverdacht.

Am Beispiel der Oderinsel Ziegenwerder, die einschließlich des mit untersuchten westlichen Altarmufers ca. 20 ha groß ist, lässt sich der Aufbau einer kleinen Mischpopulation über vierzehn Jahre hinweg im Detail nachvollziehen (Tab. 3). Die etwa 1,4 km lange Insel Ziegenwerder ist mit Auwald von parkähnlichem Charakter bestanden und befindet sich nahe dem Stadtzentrum.

Zwecks Darstellung der wechselnden Beziehungen zwischen bestimmten Individuen, die zum Teil über

Tab. 3: Anzahl von Brutrevieren von Sprosser-, Nachtigallund Hybridmännchen auf der Oderinsel Ziegenwerder Frankfurt (Oder), 1992-2005, Fläche ca. 20 ha. – Numbers of territories of Thrush Nightingales, Nightingales and hybrid males on the 20-ha-island of Ziegenwerder, river Oder near Frankfurt (Oder), 1992-2005.

Jahr	Nachtigallen (n)	Sprosser (n)	Hybride (n)	gesamt
1992	11	1	-	12
1993	9	2	-	11
1994	13	3	-	16
1995	11	4	2	17
1996	8	4	-	12
1997	10	3	4	17
1998	7	3	2	12
1999	5	3	3	11
2000	7	5 (1 Polygynie)	2	14
2001	7	6	1 (Polygynie- verdacht)	14
2002	2	6	1 (Polygynie)	9
2003	6	4	1 (Polygynie)	11
2004	12	8	1	21
2005	13	5	2	20

mehrere Jahre kontrolliert wurden, sind in den Anhängen 1 und 2 alle festgestellten Misch- und Rückkreuzungsbruten aus dem Raum Frankfurt (Oder) in Kurzform aufgeführt.

4.2. Morphologie der Hybridformen

Von den erfassten Mischbruten und Rückkreuzungen konnten inzwischen vier Nachkommen wiedergefangen werden. Abb. 1 zeigt die, im Vergleich zu den Elternarten, widersprüchlichen Merkmale, die diese Vögel hinsichtlich der Färbung und Musterung sowie der Längenverhältnissen der Handschwingen und bei deren Verengungen aufweisen. Diese widersprüchlichen Merkmale zeigten auch jene Hybrid-Fänglinge, die von unbekannten Eltern stammten bzw. einen unbekannten Einkreuzungsgrad aufwiesen (s. a. Becker 1995).

Bemerkenswert ist in dieser Hinsicht das Hybrid-Männchen PA 69138, hervorgegangen aus einer Mischbrut (Anh.1, 15), welches drei Mal mit einem Sprosser-Weibchen und zwei Mal mit einer Nachtigall brütend angetroffen wurde. Da seine Mutter ein Sprosser war und die Weibchen ihre Gene vermutlich stärker als die Männchen an ihre Nachkommen weitergeben, waren seine Merkmale zwar nicht artspezifisch, tendierten aber dennoch mehr zum Sprosser. Das hatte sich bei seinem Sohn, F2-Hybrid PB 59942 aus Rückkreuzung

(Anh. 2, 26), noch mehr verstärkt. Dieser Sohn, auch mit einem Sprosser-Weibchen gezeugt, zeigte später nur noch wenig davon, dass sein Großvater eine Nachtigall gewesen war. Er sang zwar ein hartes "Nachtigalllied", wäre aber, ohne Kenntnis seiner Vorfahren, in der Hand noch als Sprosser bestimmt worden.

Alle zur Brutzeit beobachteten ausgewachsenen Hybriden waren ausschließlich Männchen, die mit Gesang, nach hiesigen Erkenntnissen singen bei beiden Arten nur die Männchen, ein Revier besetzten und in den meisten Fällen mit Nachtigall- oder Sprosser-Weibchen Junge aufzogen. Es wurde kein mit Sicherheit als F1-Hybrid ansprechbares Weibchen zur Brutzeit bzw. brütend festgestellt. Zwei leicht von der "Nachtigallnorm" abweichende Brut-Weibchen von unbekannten Eltern ließen eine Einstufung als F1-Hybriden nicht zu. Bei ihnen könnte es sich um entfernte Nachkommen aus Rückkreuzungen von Hybrid-Männchen gehandelt haben.

Um bei Mischpaaren Fremdbegattungen durch Nachbar-Männchen ausschließen und Hybrid-Nachkommen genetisch sicher bestätigen zu können, wurden 1994 bis 1996 von mehreren Mischeltern und ihren Nestlingen Blutproben entnommen. Die Ergebnisse der DNA-Untersuchungen liegen derzeit noch nicht vor.

4.3. Verhalten und demografische Parameter von "Eltern"arten und Hybriden

4.3.1. Lautäußerungen

Hierzu sei auf Becker (1995) und Mundry (1995, 2000) verwiesen, wo näher auf die Gesänge und Warnrufe von Nachtigallen und Sprossern im Untersuchungsgebiet eingegangen wird. Auch die Beobachtungen danach ergaben, dass Nachtigallen fast immer ihren reinen Artgesang vortrugen. Bei den bisher über 1.100 verhörten Männchen gab es nur bei zwei Vögeln leichte Zweifel, ob es sich eventuell um einen Sprosser-Mischsänger handelt. Aber auch sie erwiesen sich in der Hand morphologisch als reine Nachtigallen.

Sprosser-Männchen dagegen scheinen mehr "Talent" zu haben, neben ihrem Artgesang den der Nachtigall nachahmen zu können und dieses, zumindest in den Gebieten des gemeinsamen Vorkommens, auch anzuwenden. Von 374 im Untersuchungszeitraum in Frankfurt (Oder) verhörten Sprossern imitierten 211 (56,4%) mehr oder weniger gut die Nachtigall. Als diesbezüglich extrem können die Verhältnisse in der Brutsaison 1998 gelten: Von 17 anhand von Ringen bekannten Sprossern brachte nur einer durchgehend arttypischen Gesang. Drei wechselten zwischen den Gesängen von Sprosser und Nachtigall, sechs sangen ständig Mischgesang mit Motiven beider Arten und sieben brachten fast reine "Nachtigalllieder".

Dass Sprosser sich auf ihre Reviernachbarn einstellen können, erwies sich anhand der Männchen PB 36583 und PB 60000 (Anh.1, 35), die 2004 in ihren Revierzentren durchweg Artgesang hören ließen. Bei Gesangsduellen mit ihren (beringten) Nachtigall-Nachbarn an den Reviergrenzen konnte festgestellt werden, dass beide Sprosser zunächst mit Mischgesängen und dann mit fast reinen "Nachtigallliedern" antworteten. Alle hier verhörten Nachahmungen waren aber in ihrem Aufbau nicht so vielseitig wie echte Nachtigallgesänge. Meist wurden von den Sprossern nur wenige Nachtigallmotive im Gesang aneinandergereiht und in kürzerer Folge wiederholt. Anhand ihrer Warnrufe sind Nachtigallen und Sprosser, zumindest im deutschen Raum, aber recht gut zu unterscheiden (Mundry 1993; Bergmann & Mundry 1993). Mischlinge beider Vogelarten sangen stets Mischgesang und ließen artunspezifische Warnrufe hören.

Allerdings scheinen die stimmlichen Äußerungen von Nachtigallen und Sprossern wie auch ihrer Hybriden bei den Verpaarungen keine oder nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Sie werden unabhängig von der Artzugehörigkeit von den Partnern wechselseitig verstanden. Das kann, neben anderen Faktoren, auch eine Erklärung für die hier jährlich oft wechselnden Verpaarungen von Individuen mit Partnern der anderen Art oder mit Hybriden sein. Daran zeigt sich auch, wie eng verwandt beide Vogelarten sind.

4.3.2. Partnerwahl und Polygynie

Wie auch in anderen von den Vögeln bevorzugten Teilflächen des Untersuchungsgebietes lagen die Brutreviere auf der Oderinsel Ziegenwerder (Tab. 3) sehr dicht beieinander. Dabei zeigten sich interessante Verpaarungen. So kam es mehrmals vor, dass ein Sprosser-Männchen mit einem Nachtigall-Weibchen Junge aufzog, während im Nachbarrevier ein Nachtigall-Männchen mit einem Sprosser-Weibchen erfolgreich brütete.

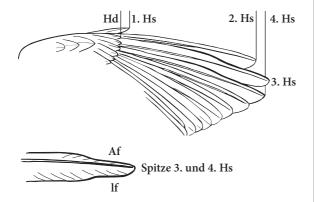
Mit knapp 84% aller untersuchten Bruten (n= 434) überwogen jedoch diejenigen mit artgleichen Partnern bei weitem. In den verbleibenden 16%, d.h. 71 Bruten, fanden sich jeweils Partner unterschiedlicher Provenienz zu Mischbruten (Brutpaare aus artverschiedenen Partnern, n=40), und zu Rückkreuzungen (Brutpaare aus einem Hybrid und einem artreinen Partner, n=31) zusammen. Die unter den Misch- und Rückkreuzungsbruten gefundenen Geschlechterverhältnisse sind in Tab. 4 dargestellt.

Tab. 4: Zusammensetzung der Misch- und Rückkreuzungsbrutpaare (n=71) hinsichtlich Artzugehörigkeit und Geschlecht der Brutpartner. – Composition of mixed pairs and back-cross pairs (n=71) with regard to sex and species of males and females.

n	Männchen	Weibchen
26	Sprosser	Nachtigall
14	Nachtigall	Sprosser
21	Hybrid	Nachtigall
10	Hybrid	Sprosser

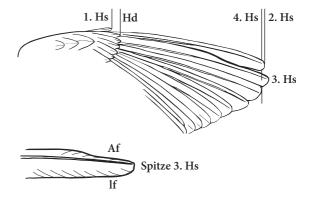
Abb. 1: Einige morphologische Merkmale von Nachtigallen und Sprossern sowie deren Ausprägung bei vier Hybrid-Individuen, Skizzen nach Vorlage von F. Weick (unveröff.). – Some morphological characteristics of Nightingales and Thrush Nightingales and their specific alterations found in 4 hybrid individuals, sketches after F. Weick.

Merkmale Nachtigall (N) characteristics of Nightingales (N)



- 1. Handschwinge > (tlw. =) Handdecken
- 2. Handschwinge < 4. Handschwinge
- 3. u. 4. Handschwinge Außenfahne verengt
- 3. Handschwinge Innenfahne verengt
- Brut ungemustert graubraun
- Rücken rotbraun
- Oberschwanzdecken und Schwanz rostrot
- Unterschwanzdecken gelb ohne Muster

Merkmale Sprosser (S) characteristics of Trust Nightingales (S)



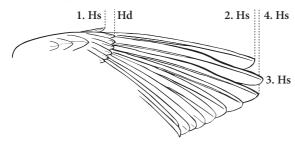
- 1. Handschwinge < Handdecken
- 2. Handschwinge = (oder wenig >) 4. Handschwinge
- · nur 3. Handschwinge Außenfahne verengt
- · 3. Handschwinge Innenfahne nicht verengt
- · Brut graubraun gesprossert
- Rücken und Oberschwanzdecken braun
- nur Schwanz rotbraun
- Unterschwanzdecken weiß mit braunen Flecken

Merkmale von 4 Hybriden - characteristics of 4 hybrids

(1) F1-Hybrid PA 69138

Vater Nachtigall PA 69040

Mutter Sprosser PA 69137 siehe Mischbrut (15)



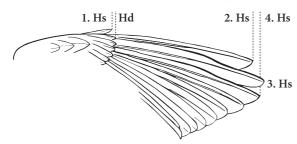
•	1. Hs 9,5 mm < Hd	S	
•	2. Hs 1 mm < 4. Hs	S	N
•	3. Hs Af deutlich, 4. Hs schw. verengt	S	N
•	3. Hs Innenfahne schwach verengt	S	N
•	Brut mäßig gesprossert	S	
•	Rücken braun, Schwanz rotbraun	S	
•	Osd braun ins rotbraun übergehend	S	Ν
•	Usd weißgelb mit braunen Flecken	S	N

ähnlich wie

(2) F1-Hybrid PB 59759

Vater Sprosser PB 36514

Mutter Nachtigall PB 59761 siehe Mischbrut (26)

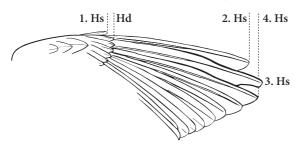


	ähnlid	ch wie
• 1. Hs 1,5 mm < Hd	S	
• 2. Hs 2,5 mm < 4. Hs		N
 3. Hs Af deutlich, 4. Hs schw. verengt 		N
3. Hs Innenfahne schwach verengt		N
Brut sehr schwach gesprossert	S	N
 Rücken braun, Schwanz rotbraun 	S	
 Osd braun ins rotbraun übergehend 	S	N
 Usd weißgelb, minimal braunen Flecken 	S	N

(3) F2-Hybrid PB 18475

Vater Hybrid PA 68831

Mutter Nachtigall PB 18479 siehe Rückkreuzung (15)

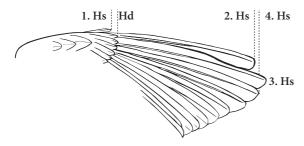


	annlic	ch wie
• 1. Hs 2 mm < Hd	S	
• 2. Hs 4 mm < 4. Hs		N
 3. und 4. Hs Außenfahne verengt 		N
 3. Hs Innenfahne deutlich verengt 		N
 Brut nicht gesprossert 		N
 Rücken braun 	S	
 Osd und Schwanz rostrot 		N
 Usd gelb, ungemustert 		N

(4) F1-Hybrid PB 82857

Vater Sprosser PB 36692

Mutter Nachtigall PB 82845 siehe Mischbrut (37)



•	1. Hs 3 mm < Hd	S	
•	2. Hs 2,5 mm < 4. Hs		N
•	nur 3. Hs Außenfahne verengt	S	
•	3. Hs Innenfahne schwach verengt	S	N
•	Brut sehr schwach gesprossert	S	N
•	Rücken braun, Schwanz rotbraun	S	N
•	Osd braun ins rotbraun übergehend	S	N
•	Usd weißgelb, ungemustert	S	N

ähnlich wie

Tab. 5: Jährlich wechselnde Partnerbeziehungen von zwei Brutnachbarn auf der Oderinsel Ziegenwerder 1995-2005; zu den beringten Nestlingen siehe Anhang 2. – *Annually changing pair-bonds of two males (one Thrush Nightingale and one Hybrid) breeding in close neighbourhood on the island of Ziegenwerder 1995-2005.*

Sprosser-♂ PA 31294 Mischsänger, arttypischer Warnruf Ringe: RT SW Hidd. GN		Sprosser-♂ PA 68841 Mischsänger, artundefinierbarer Warnruf Ringe: WS SW Hidd. SW	
1995	erbrütet	1995	-
1996	beringt Partnerin?	1996	erbrütet
1997	Brut mit Sprosser-\$\text{PA 68922}	1997	beringt Partnerin ?
1998	Brut mit Sprosser-♀ PA 69165	1998	Brut mit Sprosser-♀ PA 69136
1999	Brut mit Nachtigall-♀ PB 18514	1999	Wiederfang Partnerin?
2000	anwesend Partnerin?	2000	Brut mit Nachtigall-♀PB 18514
2001	Brut mit	2001	Brut mit Sprosser-♀ PA 69165
	unberingtem Sprosser-♀		Polygynieverdacht mit Nachtigall-♀PB 18514
2002	Brut mit unbekanntem ♀, Nest zerstört vorgefunden	2002	Polygynie mit Nachtigall-♀ PB 59772 Nachtigall-♀ PB 18514
2003	Brut mit Sprosser-♀ PB 59931	2003	Polygynie mit Nachtigall-♀ unberingt Nachtigall-♀ PB 59914
2004	dasselbe Paar wie 2003 im selben Revier Brut?	2004	Brut vermutlich mit unberingtem Sprosser-♀, Verlust der Nestlinge
2005	Brut mit Nachtigall-♀PB 95303	2005	Brut mit Nachtigall-♀ PB 95276

Ein Beispiel für die wechselnden Partnerbeziehungen von zwei benachbarten Revierinhabern über zehn bzw. neun Jahre zeigt Tab. 5. Diese beiden Revierbesitzer sangen zur Brutzeit übrigens so laut und ausdauernd, dass bei Konzertaufführungen zur "Europagartenschau 2003" auf der angrenzenden Freiluftbühne die Musiker nach eigenen Aussagen Mühe hatten, Ton und Takt zu halten.

Über die in Tab. 3 und in Tab. 5 bezeichneten Fälle hinaus trat Polygynie auch bei Nachtigallen auf. Das Männchen PA 30705 und die Weibchen PA 30782 und PA 30806 wurden 1993 mit ihren Nestlingen und den dazugehörigen drei Brutpartnern beringt. 1994 fütterte das Männchen zur gleichen Zeit abwechselnd die Nestlinge der beiden Weibchen, was durch Kontrollfänge eindeutig belegt wurde. Der Abstand zwischen beiden Nestern betrug 83,5 m. 1995 und 1996 zog dasselbe Männchen im selben Revier, aber diesmal jeweils nur mit einem der beiden Weibchen, Junge auf. 1998 bestand beim Männchen im selben Revier abermals Polygynieverdacht.

Ein solcher Verdacht bestand auch, als 1994 ein Nachtigall-Weibchen im Abstand von nur 5,2 m zum Nest eines Nachtigall-Paares seine Nestlinge alleine aufzog.

Das gleiche tat ein Sprosser-Weibchen in der Nähe eines Nachtigallnestes, an dem beide Eltern fütterten. Letzteres sowie der Verdacht in Tab. 5 (2001) ließ sogar Polygynie mit zwei artverschiedenen Weibchen vermuten. Zur Polygynie bei Hybriden sei hier neben den in Tab. 5 genannten Fällen auf den Anhang 2 (19), (22 und 23) sowie (24 und 25) verwiesen.

Angeführt sei schließlich der Fall des Sprossers PB 36407 und einiger seiner Nachkommen, in deren Partnerwahl in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren die Rolle von Polygynie und Mischbruten in individuellen Lebensläufen beispielhaft zum Ausdruck kommt (Tab. 6).

4.3.3. Bruterfolg

Als ein Maß für den Bruterfolg der vier Verpaarungsgruppen reine Nachtigallpaare, reine Sprosserpaare, Mischpaare (Sprosser x Nachtigall) und Rückkreuzungspaare (Hybrid x Sprosser oder Nachtigall), insbesondere aber auch für den "Erfolg" der Hybridisierung, wurden in allen Fällen,

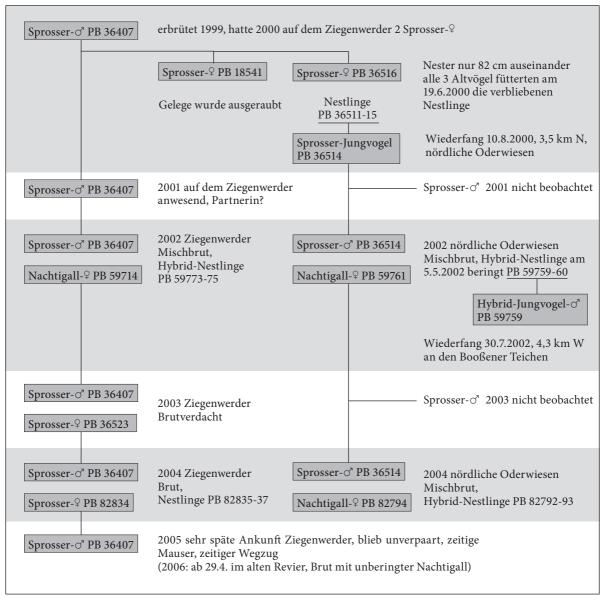
in denen das möglich war, auch die in den Nestern verbliebenen nicht befruchteten Eier bzw. Eier mit abgestorbenen Embryonen erfasst. Das Verhältnis dieser nicht geschlüpften zu den geschlüpften Eiern aus denselben Gelegen zeigt eine deutliche Differenzierung zwischen den vier Gruppen, wobei die Mischbruten einen Spitzenwert von einem Viertel aller gelegten Eier aufwiesen (Tab. 7). Die Artzugehörigkeit der jeweiligen Weibchen spielte dabei offenbar keine Rolle, denn die Anteile nicht geschlüpfter Eier waren bei Nachtigallenwie Sprosserweibchen in Mischpaaren etwa gleich groß.

4.3.4. Brutplatztreue

Die Wiederfang- bzw. Wiederbeobachtungsquote der in den Vorjahren beringten Vögel lag z. B. im Jahre 2005 bei den Nachtigallen bei 28,6 %, bei den Sprossern bei 52,9 % und bei den Hybriden bei 50,9 %. Die tatsächlichen jährlichen Rückkehrquoten lagen natürlich noch höher, da es ganz sicher weitere, unentdeckt gebliebene Rückkehrer gab. Beide Vogelarten und ihre Hybriden sind damit als sehr ortstreu anzusehen.

Vor allem die Männchen versuchten, einmal eroberte Reviere lebenslang zu halten oder Nachbarreviere zu

Tab. 6: Auszug aus einer Brut- und Generationsfolge beim Sprosser mit Beispielen von Polygynie und von Mischbruten. – Breeding history of a male Thrush Nightingale over five years as an example for repeated polygyny and mixed pairing.



besetzen. 2005 z.B. wurden bei den Nachtigallen 17 Männchen und 2 Weibchen im selben Revier wie 2004 oder in den Jahren davor und 2 Männchen in Nachbarrevieren beobachtet. 6 weitere Männchen besetzten Reviere im Entfernungsbereich 0,5 – 3 km. Bei den Sprossern fanden sich 8 Männchen im selben Revier ein, nur ein unverpaartes Männchen strich bis zu 1 km umher. Ein Hybrid-Männchen war seit 1997 im selben Revier, ein weiteres besetzte ab 2000 unmittelbare Nachbarreviere.

Es wurden sogar Bruten derselben Partner in bis zu vier aufeinander folgenden Jahren im selben Revier beobachtet. Hier handelte es sich aber wohl weniger um

Tab. 7: Anteile nicht geschlüpfter Eier an der Gesamtzahl von Eiern je Gelege bei artreinen und Misch- bzw. Rückkreuzungspaaren 1990-2005. Proportions of not-hatched eggs in the clutches of non-mixed pairs, mixed pairs and back-cross pairs 1990-2005.

	Anteil nicht geschlüpfter Eier	Anzahl Nester
reine Nachtigallpaare	6,3 %	184
reine Sprosserpaare	5,9 %	36
Mischbruten	25,0 %	32
Rückkreuzungen	10,0 %	24

Tab. 8: Auszug aus einer Generationsfolge bei der Nachtigall mit Brutplatztreue eines Paares über vier Jahre, Klingetal, Frankfurt (Oder), N = Ringnummern der Nestlinge. – Breeding performance of Nightingale at the breeding site Klingetal, Frankfurt (Oder), documenting breeding site fidelity of a particular pair over four years, N= individual ring numbers of nestlings.

Jahr	1. Generation	2. Generation	3. Generation	4. Generation
1995	PA 31095 vor 1994 erbrütet ♀?			
1996	♂ PA 31095 ♀ PA 68730 N PA 68725-29	→ PA 68728		
1997	♂ PA 31095 ♀ PA 68958 N PA 68959-62	♂ PA 68728 ♀ nicht zu fangen füttern flügge Junge		
1998		♂ PA 68728 ♀ PA 69106 N PA 69101-05	→ PA 69103	
1999		♂ PA 68728 ♀ PA 69106 füttern flügge Junge	?	
2000		♂ PA 68728 ♀ PA 69106 N PB 36439-43	♂ PA 69103 ♀ PB 39448 N PB 36444-47	
2001		♂ PA 68728 ♀ PA 69106 N PB 36599-03	♂ PA 69103 ♀ ?	
2002			♂ PA 69103 ♀ PB 59793 N PB 59790-92	→ PB 59792
2003 2004				♂ PB 59792 ♀ ?
	Urgroßvater	Großvater	Vater	Sohn

Partnertreue als um Brutortstreue, also um das Bestreben, ein erwiesenermaßen geeignetes Revier erneut zu besetzen (Tab. 8).

4.3.5. Höchstalter

Die älteste im Rahmen dieser Studie bekannte Nachtigall war ein zehn Jahre altes Männchen. Der 1992 erbrütete Vogel (PA 30728) wurde 1993 beringt. Die aus dem Jugendkleid bis zur nächsten Jahresmauser verbleibenden großen Armdecken mit ihren orangeroten Spitzenflecken, bei Sprossern sind diese ockergelb, wiesen ihn als vorjährig erbrütet aus. Von 1994 bis 2003 wurde er meist bei der Beringung seiner Partnerinnen und Nestlinge kontrolliert, danach nicht mehr beobachtet.

Das bisher älteste Sprosser-Männchen (PA 31294) war ebenfalls zehn Jahre alt (erbrütet 1995, kontrolliert bis 2005, siehe Tab. 5 und Anhang 1 (17) und (39). Das älteste Hybrid-Männchen (PA 68841) war neun Jahre alt (erbrütet 1996, kontrolliert bis 2005, siehe Tab. 5 und Anhang 2, Brutpaare (13), (16), (19), (22 und 23), (24 und 25), (28), (29).

5. Diskussion

Auch von anderen eng verwandten Vogelarten sind Bastardierungen aus Gebieten ihres gemeinsamen Vorkommens bekannt. Mild (1993) z. B. berichtet von Mischbruten bei den "schwarzweißen Fliegenschnäppern" aus Schweden und der Tschechischen Republik. Auch bei deren Nachkommen waren nur die Männchen fruchtbar. Die Fruchtbarkeit der Weibchen dagegen war eingeschränkt oder sie waren sogar steril (Gelter 1989 in Mild 1993). Von einzelnen Nachtigall/Sprosser-Mischbruten aus anderen Berührungsgebieten berichten auch Lille & Moritz (1984), Stadie (1983, 1991); Deunert (1996) und Dittberner (1996).

In Frankfurt (Oder) konnten im Rahmen der hier vorgestellten Studie zwar sehr wohl fruchtbare männliche F1-Hybride zwischen Sprosser und Nachtigall festgestellt werden, jedoch kein einziger weiblicher Hybride. Letztere scheinen, wenn überhaupt, nur sehr selten vorzukommen. Bei seinen Erhebungen an Sprossern bei Schwedt (Uckermark) im Zeitraum 1974-1986 (Dittberner & Dittberner 1989) fing W. Dittberner drei Weibchen mit Brutfleck, die weder den Nachtigallen noch den Sprossern zugeordnet werden

konnten und unberingt freigelassen wurden (W. Dittberner, persönl. Mitteilung). Ob es sich dabei um F1-Hybriden oder um weitergehende Nachkommen gehandelt hat und ob sie fruchtbare Gelege zeitigten, blieb unklar. Auch Stadie (1991) berichtet, sowohl im Freiland als auch bei seinen Volierenzuchtversuchen mit beiden Vogelarten, Hybrid-Weibchen festgestellt zu haben. Er schildert, dass diese Vögel von den Revier-Männchen zwar geduldet, z. T. auch angebalzt wurden, selbst aber weder Balzverhalten noch Ansätze zum Nestbau oder die bei Brüterinnen üblichen Körpermerkmale zeigten. Sie waren nach seiner Meinung brutunwillig oder gar unfruchtbar. Leider haben aber weder Dittberner noch Stadie nähere Angaben zu diesen Vögeln, z. B. über widersprüchliche Artmerkmale, gemacht.

Ab welchem Einkreuzungsgrad wieder fruchtbare weibliche Nachkommen aus Rückkreuzungen auftreten, war im Rahmen der hier vorgestellten Studie nicht zu ermitteln. Aufgrund der offenbar nur in sehr geringer Zahl vorkommenden und möglicherweise unfruchtbaren Hybrid-Weibchen wie auch wegen des höheren Anteils unfruchtbarer Eier bei Misch- und Rückkreu-

zungsbruten dürfte der Genfluss zwischen Nachtigallen und Sprossern relativ stark eingeschränkt bleiben.

Anhand der in Frankfurt (Oder) in 16 Untersuchungsjahren gewonnenen Erkenntnisse über Nachtigallen und Sprosser kann man somit zu folgenden Schlüssen kommen: Eine großräumige, wahllose Verpaarung und damit eine ungehemmte Durchmischung beider Vogelarten ist kaum zu erwarten. Diese Annahme wird gestützt durch die von Jahr zu Jahr relativ gleich bleibende Anzahl von Misch- und Rückkreuzungsbruten bzw. das Auftreten von ausgewachsenen Hybriden. Ein Verdrängen der einen durch die andere Art zeichnet sich, trotz des in den Untersuchungsjahren im Stadtkreis Frankfurt (Oder) leicht gestiegenen Anteils von Sprosser - Männchen bei den Mischpaaren, ebenfalls nicht ab. Der bisher stabile Bestand der Nachtigall und der jährlich schwankende Bestand des Sprossers lassen einen solchen Schluss nicht zu.

Auch aus diesem Grunde sollte der Artstatus von Nachtigall und Sprosser nicht angezweifelt werden. Allerdings können Erhebungen wie die vorliegende, trotz aller damit verbundenen Mühen, nur relativ kurze Zeiträumen beleuchten. Sie stellen damit nur eine Momentaufnahme oder, wie Stadie (1991) bemerkt, nur ein "Standbild aus dem stetig weiterlaufenden Film der Evolution" dar.

6. Zusammenfassung

Im Rahmen eines Planberingungsprogramms wurden im Zeitraum 1990-2005 die Häufigkeit und Zusammensetzung von Mischbruten und Rückkreuzungen zwischen Nachtigallen (Luscinia megarhynchos) und Sprossern (Luscinia luscinia) im Gebiet ihres gemeinsamen Vorkommens, im Raum Frankfurt (Oder), untersucht. Dazu wurden 2389 Nachtigallen, 482 Sprosser und 207 Hybriden (je ca. 50 % davon Nestlinge) markiert. Eine hohe Brutorttreue war zu verzeichnen. Es wurden Vögel bis zu 10 Jahre lang am selben Platz kontrolliert. Generationsfolgen bei einigen davon sind dargestellt und es werden 4 Nachkommen ringbekannter Mischeltern beschrieben. 40 Mischbruten, 31 Rückkreuzungen sowie Polygynie bei der Nachtigall, beim Sprosser und bei einem Hybriden werden dokumentiert. Das Verhältnis artreine Bruten (83,7%), Mischbruten (9,2%) und Rückkreuzungen (7,1%) blieb im Untersuchungszeitraum relativ konstant. Ein Verdrängen der einen durch die andere Art oder ein zunehmendes Vermischen beider Arten war nicht festzustellen. Alle Hybriden waren Männchen, die sich z. T. fortpflanzten. Es konnte hier kein F1-Hybrid-Weibchen beobachtet werden. Fast alle Nachtigallen brachten Artgesang. Über 50 % der Sprosser imitierten mehr oder weniger gut die Nachtigall. Die Lautäußerungen beider Arten scheinen bei der Partnerwahl eine untergeordnete Rolle zu spielen; sie sind kein Hemmnis bei der Vermischung.

Der Artstatus von Nachtigall und Sprosser ist trotz ihrer engen Verwandtschaft dennoch gerechtfertigt.

7. Literatur

- ABBO 2001: Die Vogelwelt von Brandenburg und Berlin. Rangsdorf.
- Becker J 1992: Sprosser und Nachtigall in Frankfurt an der Oder. Falke 39: 273-275.
- Becker J 1995: Sympatrisches Vorkommen und Hybridisierung von Sprosser *Luscinia luscinia* und Nachtigall *Luscinia megarhynchos* bei Frankfurt (Oder), Brandenburg. Vogelwelt 116: 109-118.
- Becker J 2000: Die Vögel des Stadtkreises Frankfurt (Oder). Naturschutzbund Deutschland, Kreisverband Frankfurt (Oder) e.V., Fürstenwalde.
- Becker J 2001: Sprosser und Nachtigall. In: ABBO Die Vogelwelt von Brandenburg und Berlin: 461-464. Verlag Natur&Text. Rangsdorf.
- Bergmann HH & Mundry R 1993: Östliche Nachtigallen *Luscinia megarhynchos* rufen anders. Limicola Bd. 7, Heft 6: 311-313.
- Deunert J 1996: Nachtigall x Sprosser Mischbruten. Mitt. des Vereins Sächsischer Ornithologen, Rundschreiben 10: 20.
- Dittberner H & Dittberner W 1989: Alters- und Geschlechtskennzeichen beim Sprosser. Falke 36: 255-259, 314-317, 321.
- Dittberner W 1996: Die Vogelwelt der Uckermark. Verlag E Hoyer. Galenbeck.
- Farkas T 1954: Der Sprosser (*Luscinia luscinia* L.) als Brutvogel in Ungarn; nebst einigen Bemerkungen zu seiner Systematik. Ann. Biol. Hung. 2: 57-81.
- Grüll A 1988: Nachtigall *Luscinia megarhynchos*. In: Glutz von Blotzheim UN & Bauer KM: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 11: 137-138, 140-195. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Haffer J 1988: Zur Systematik von Sprosser und Nachtigall. In: Glutz von Blotzheim UN & Bauer KM: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 11: 100-102, 138-140. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Lille R & Moritz V 1984: Über Bastardierung von Nachtigall und Sprosser im Freiland. Referat anlässlich der 95. Jahresversammlung der DOG in Erlangen. J. Ornithol. 125: 374.
- Mild K 1993: Die Bestimmung der europäischen schwarzweißen Fliegenschnäpper. Limicola 7: 221-276.
- Mundry R 1993: Unterschiede in den Lautäußerungen von Nachtigall *Luscinia megarhynchos* und Sprosser *Luscinia luscinia*. Limicola 7, Heft 2: 77-86.
- Mundry R 1995: Organisationsprinzipien im Gesang von Sprosser-Mischsängern (*Luscinia luscinia* L.). Diplomarbeit, FU Berlin.
- Mundry R 2000: Struktur und Einsatz des Gesanges bei Sprosser-Mischsängern (*Luscinia luscinia* L.). Dissertation, FU Berlin.
- Sorjonen J 1988: Sprosser *Luscinia luscinia*. In: Glutz von Blotzheim UN & Bauer KM: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 11: 104-137. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Stadie C 1983: Beitrag über verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Nachtigall und Sprosser. Voliere 6: 87-91.
- Stadie C 1991: Erdsänger I, Nachtigall und Sprosser. Europäische Vogelwelt, Bd. 3, Sonderheft: 130-189.
- Svensson L et. al. 1999: Der neue Kosmos Vogelführer. Franckh-Kosmos Verlag GmbH & Co., Stuttgart.
- Voous KH 1962: Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg & Berlin.

Anhang 1 – Appendix 1: Sämtliche registrierten Bruten von Sprosser x Nachtigall - Mischpaaren (Mischbruten); viele der hier aufgeführten Brutpartner konnten in anderen Jahren bei Bruten mit artgleichen Partnern kontrolliert werden. – Complete list of broods of mixed pairs registered in this study including all individual Thrush Nightingale and Nightingale involved; many of these individuals were found breeding in other breeding seasons with mates of their own species as well.

Brut- paar	Jahr	Männchen	Weibchen	Junge	sonstiges
1	1990	Sprosser (80734898) mit Sprossergesang	Nachtigall (80734899)	4 Junge (80734900-03)	2 Eier taub
2	1991	Nachtigall (80734659)	Sprosser (80735251)	2 Junge (80735252-53)	1 Ei taub
3	1993	Nachtigall (PA 30721)	Sprosser (PA 09103)	2 Junge (PA 30822-23)	3 Eier taub
4	1993	Sprosser (PA 09049) mit Mischgesang	Nachtigall (PA 30872)	3 Junge (PA 30824-26)	
5	1993	Sprosser (80734866) mit Sprosser- und Mischgesang	Nachtigall (unberingt)	Dreiergelege ausgeraubt (Gelbhalsmaus)	
6	1993	Sprosser (PA 09069) mit Mischgesang	Nachtigall (unberingt)	4 Eier überlange bebrütet, aufgegeben, waren taub	
7	1995	Sprosser (PA 31223) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PA 31222)	3 Junge (PA 31224-26)	1 Ei taub
8	1995	Sprosser (PA 30948) mit Mischgesang	Nachtigall (PA 31117)	2 Junge (PA 31232-33)	1 Ei taub
9	1996	Nachtigall (PA 31269)	Sprosser (PA 68776)	5 Junge (PA 68771-75)	
10	1997	Nachtigall (PA 68809)	Sprosser (PA 68967)	4 Junge (PA 68963-66)	
11	1998	Nachtigall (PA 68836)	Sprosser (PA 69113)	2 Junge (PA 69111-12)	3 Eier taub
12	1998	Sprosser (PA 69120) Wechselsänger, beide Gesänge	Nachtigall (PA 69121)	3 Junge (PA 69122-24)	
13	1998	Sprosser (PA 69031) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PA 69115)	mind. 3 Junge (davon PA 69116 beringt)	
14	1998	Sprosser (PA 69035) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PA 68992)	2 Junge (PA 69130-31)	2 Eier taub
15	1998	Nachtigall (PA 69040)	Sprosser (PA 69137)	mind. 4 Junge (davon PA 69138-40 beringt)	
16	1999	Nachtigall (PA 69196)	Sprosser (PA 68973)	4 Junge (PB 18548-51)	1 Ei taub
17	1999	Sprosser (PA 31294) mit Mischgesang	Nachtigall (PB 18514)	2 Junge (PB 18512-13)	1 Ei taub s. Anhang 2 (16)
18	1999	Sprosser (PA 69024) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PB 18419)	3 Junge (PB 18509-11)	
19	1999	Nachtigall (PA 68845)	Sprosser (PB 18543)	3 Junge (PB 18544-46)	2 Eier taub
20	1999	Sprosser (PA 68957) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PA 69121)	4 Junge (PB 18481-84)	s. Anhang 1 (12)
21	1999	Sprosser (PB 18560) mit Mischgesang	Nachtigall (PB 18561)	fütterten flügge Junge	
22	2000	Sprosser (PB 18418) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (unberingt)	Gesperre ausgeraubt	
23	2000	Sprosser (PB 18560) mit Mischgesang	Nachtigall (PB 36527)	2 Junge (PB 36525-26)	s. Anhang 1 (21)
24	2001	Nachtigall (unberingt)	Sprosser (unberingt)	Sechsergelege ausgeraubt	
25	2001	Nachtigall (unberingt)	Sprosser (unberingt)		
26	2002	Sprosser (PB 36514) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PB 59761)	2 Junge (PB 59759-60)	3 Eier taub
27	2002	Nachtigall (PB 59762)	Sprosser (PB 36653)	3 Junge (PB 59763-65)	2 Eier taub

Brut- paar	Jahr	Männchen	Weibchen	Junge	sonstiges
28	2002	Sprosser (PB 36407) mit Misch- und Wechselgesang	Nachtigall (PB 59714)	3 Junge (PB 59773-75)	
29	2002	Nachtigall (PB 59782)	Sprosser (PB 59781)	3 Junge (PB 59778-80)	
30	2003	Sprosser (PB 59893) mit Sprossergesang	Nachtigall (PB 59887)	5 Junge (PB 59888-92)	
31	2003	Nachtigall (PB 59821)	Sprosser (PB 59932)	4 Junge (PB 59933-36)	
32	2003	Nachtigall (PB 59810)	Sprosser (PB 59937)	fütterten flügge Junge	
33	2004	Sprosser (PB 59989) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PB 82823)	2 Junge (PB 82821-22)	3 Eier taub
34	2004	Sprosser (PB 59993) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PB 59748)	2 Junge (PB 82778-79)	2 Eier taub
35	2004	Sprosser (PB 60000) mit Sprossergesang	Nachtigall (PB 82838)	flügge Junge, davon PB 82843 beringt	1 Ei taub
36	2004	Sprosser (PB 36514) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PB 82794)	2 Junge (PB 82792-93)	s. Anhang 1 (26)
37	2004	Sprosser (PB 36692) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PB 82845)	flügge Junge, davon PB 82856-57 beringt	
38	2005	Sprosser (PB 59993) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PB 95265)	3 Junge (PB 95283-85)	2 Eier taub s. Anhang 1 (34)
39	2005	Sprosser (PA 31294) mit Mischgesang	Nachtigall (PB 95303)	4 Junge (PB 95304-07)	s. Anhang 1 (17)
40	2005	Sprosser (PB 59997) mit "Nachtigallgesang"	Nachtigall (PB 95331) mit Brutfleck	Nest nicht gefunden, vermut- lich Gelegeverlust	

Anhang 2 – Appendix 2: Sämtliche registrierten Bruten von Brutpaaren, bei denen ein Partner ein Hybrid war (Rückkreuzungen). – Complete list of broods registered in this study in which one mate was a hybrid (back-cross pairs) including all individuals involved.

Brutpaar	Jahr	Männchen	Weibchen	Junge, sonstiges
1	1991	Hybrid (80735108)	Nachtigall (80735224)	1 Junges (80735225)
2	1990	Hybrid (80734862)	Sprosser (80735244)	4 kleine Nestlinge wurden von Ameisen gefressen, s. Anhang 2 (3)
3	1993	Hybrid (80734862)	Nachtigall (PA 30759)	4 Junge (PA 30755-58), s. Anhang 2 (2)
4	1994	Hybrid (PA 30929)	Sprosser (PA 31071)	5 Junge (PA 31074-78), s. Anhang 2 (6) und (9)
5	1994	Hybrid (PA 30936)	Nachtigall (PA 31036)	5 Junge (PA 31037-41)
6	1995	Hybrid (PA 30929)	Nachtigall (PA 31227)	4 Junge (PA 31228-31), s. Anhang 2 (4) und (9)
7	1995	Hybrid (PA 31146)	Nachtigall (unberingt)	Gelegeverlust
8	1995	Hybrid (PA 31201)	Nachtigall (PA 31200)	4 Junge (PA 31196-99)
9	1996	Hybrid (PA 30929)	Sprosser (PA 30833)	5 Junge (PA 68748-52), s. Anhang 2 (4) und (6)
10	1997	Hybrid (PA 69005)	Nachtigall (PA 69004)	5 Junge ausgeraubt
11	1997	Hybrid (PA 68831)	Nachtigall (unberingt)	5 Eier oder kleine Junge, ausgeraubt, s. Anhang 2 (12) und (15)
12	1998	Hybrid (PA 68831)	Nachtigall (PA 69056)	fütterten flügge Junge, s. Anhang 2 (11) und (15)
13	1998	Hybrid (PA 68841)	Sprosser (PA 69136)	4 Junge (PA 69132-35), s. Anhang 2 (16), (19) und mit Polygynie (22 und 23), (24 und 25), (28), (29)
14	1999	Hybrid (PB 18434)	Sprosser (unberingt)	fütterten flügge Junge
15	1999	Hybrid (PA 68831)	Nachtigall (PB 18479)	5 Junge (PB 18474-78), s. Anhang 2 (11), (12)
16	2000	Hybrid (PA 68841)	Nachtigall (PB 18514)	5 Junge (PB 36449-53), s. Anhang 1 (17) und Anhang 2 (13), (19) und mit Polygynie (22 und 23), (24 und 25)

Brutpaar	Jahr	Männchen	Weibchen	Junge, sonstiges
17	2000	Hybrid (PB 36479)	Nachtigall (PB 36478)	Dreiergelege, 1 Nestling ausgeraubt, 2 Eier taub
18	2000	Hybrid (PA 69138)	Sprosser (PB 18533)	fütterten flügge Junge, dav. PB 36518 beringt, s. Anhang 1 (15) und Anhang 2 (21), (26), (27), (30)
19	2001	Hybrid (PA 68841)	Sprosser (PA 69165)	5 Junge (PB 36629-33), dazu Polygynieverdacht mit Vorjahrespartnerin PB 18514, siehe auch Anhang 2 (13), (16), Polygynienachweis (22 u. 23), (24 u. 25), (28), (29)
20	2002	Hybrid (PB 36684)	Nachtigall (PB 59758)	2 Junge (PB 59756-57), 1 Ei taub
21	2002	Hybrid (PA 69138)	Nachtigall (PB 59766)	2 Junge (PB 59767-68), 3 Eier taub, s. Anhang 1 (15) und Anhang 2 (18), (26) und (30)
22+23 Polygynie	2002	Hybrid (PA 68841)	Nachtigall (PB 18514)	fütt. mit PB 18514 flü. Ju., mit PB 59772 4 Nestl. (PB 59769-71)
			Nachtigall (PB 59772)	1 unber. Nachzügler starb, 1 Ei taub, Nesterabst. 35m, s. Anhang 2 (13),(16),(19),(24u 25),(28),(29), Anhang 1 (17)
24+25 Polygynie	2003	Hybrid (PA 68841)	Nachtigall (PB 59914) Nachtigall (unberingt)	fütterte mit PB 59914 5 Nestlinge (PB 59909-13) u. mit unber. Partnerin 4 Nestlinge (PB 59915-18), Nesterabst. 105m, s. Anhang 2 (13),(16),(19),(22u 23),(28),(29)
26	2003	Hybrid (PA 69138)	Sprosser (PB 59944)	5 Junge (PB 59939-43), s. Anhang 1 (15) und Anhang 2 (18), (21), (27) und (30)
27	2004	Hybrid (PA 69138)	Sprosser (PB 82804)	4 Junge (PB 82788-91), 1 Ei taub, s. Anhang 1 (15) und Anhang 2 (18), (21) und (26)
28	2004	Hybrid (PA 68841)		fütterte allein Nestlinge, die ausgeraubt wurden, evtl. unberingte Sprosser-Partnerin, s. Anhang 2 (13), (16), (19),(22 und 23), (24 und 25), (29)
29	2005	Hybrid (PA 68841)	Nachtigall (PB 95276)	5 Junge (PB 95271-75), s. Anhang 2 (13), (16), (19), (22 und 23), (24 und 25), (28)
30	2005	Hybrid (PA 69138)	Nachtigall (PB 95319)	4 Junge (PB 95315-18), 1 Ei taub, s. Anhang 1 (15) und Anhang 2 (18), (21), (26) und (27)
31	2005	Hybrid (PB 95308)	Nachtigall (PB 95339)	2 Junge (PB 95337-38), 2 Eier taub