



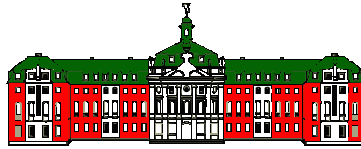
Institut für Landschaftsökologie  
der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster

**Landschaftsökologie**

**Kai Pagenkopf**

**Vergleichende Studien  
an sibirischen Nachtigallen der Gattung *Luscinia*  
am mittleren Jenissei – Zentralsibirien**

**Münster 2003**



Institut für Landschaftsökologie  
der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster

# **Vergleichende Studien an sibirischen Nachtigallen der Gattung *Luscinia* am mittleren Jenissei – Zentralsibirien**

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Naturwissenschaften im Fachbereich Geowissenschaften  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster

vorgelegt von  
Kai Pagenkopf  
aus Nordhorn

- 2003 -

---

Dekan: ..... Prof. Dr. H. Kerp

1. Gutachter:..... Prof. Dr. H. Mattes

2. Gutachter:..... Prof. Dr. G. Schulte

Tag der mündlichen Prüfung:.....23.07.2003

Tag der Promotion:.....23.07.2003

### **Vorwort und Dank**

Wenn man zwei Sommer in der sibirischen Einsamkeit verbracht hat, weit Abseits der Zivilisation, vor Herausforderungen gestellt, die in unseren Gefilden undenkbar sind, hat man mehr zu berichten als Einzelheiten aus dem Leben der sibirischen Nachtigallen. Zu unmittelbar werden die Probleme erfahren, die aus dem Zusammenleben einer kleiner Gruppe enthusiastischer Forscher in unwirtlicher Natur resultieren. Heerscharen von Mücken, Braunbären, eine renitente Bürokratie, die tägliche Notwendigkeit zur Nahrungsbeschaffung und nicht zuletzt der strikte Zeitplan auf der Station haben so manche wissenschaftliche Untersuchung vereitelt, die ich in Unkenntnis der Bedingungen in Zentralsibirien begeistert-naiv im heimischen Büro geplant hatte.

Dennoch standen trotz aller Unbilden und Gefahren auf der biologischen Feldstation von Mirnoje stets die wissenschaftlichen Tätigkeiten im Vordergrund. Abends um 20:00 Uhr begann das Fangprogramm, das die ganze Nacht und den folgenden Vormittag in Anspruch nahm. Der Rest des Tages wurde für die Erledigung der alltäglichen Aufgaben wie Holzhacken, Wasser holen und Fischen verwandt. Bei einer ausreichenden Anzahl von Mitarbeitern war es möglich, im Schichtdienst zu arbeiten, meist jedoch war die Besetzung der Station nur dünn, so dass vier Stunden Schlaf an einem Stück eher eine positive Ausnahme waren.

Wir alle sind in Sibirien bis an die Grenzen unserer Leistungsfähigkeit gegangen. Trotzdem oder gerade deshalb war die Zeit in Mirnoje ein unvergessliches Erlebnis, das meine Begeisterung für das „schlafende Land“ verstärkt hat und mich hoffen lässt, auch in Zukunft in Sibirien tätig zu sein. Vielleicht gelingt es mir mit der vorliegenden Arbeit, ein wenig von der Faszination zu vermitteln, die die Forschung und das Leben in der Wildnis mit sich bringt. Alle Mühen werden durch die Einblicke in ein unberührtes Ökosystem reichlich belohnt.

Auch mit einer gehörigen Portion Abenteuergeist ist es natürlich nicht möglich, ein so umfangreiches Vorhaben ohne die Unterstützung hilfreicher Menschen anzugehen. Eine vollständige Würdigung all derer, die mich mit Rat und Tat unterstützten, sprengte den Rahmen dieser Zeilen. Stellvertretend für sie alle danke ich folgenden Personen aufs Herzlichste:

Mein besonderer Dank gilt meinen Eltern, deren Geduld ich in den letzten Jahren arg strapazieren musste. Ungeachtet dessen unterstützten sie mich sowohl finanziell als auch ideell bedingungslos. Ohne das Wissen um diesen Rückhalt hätte ich die Arbeit nicht beginnen können, ohne ihr Vertrauen wäre sie noch immer nicht fertig.

Dr. Oleg V. Bourski, der Leiter der Biologischen Station von Mirnoje, ermöglichte mir den Feldaufenthalt, half mir bei der Erledigung der Formalitäten, unterwies mich in der auf der Station geübten wissenschaftlichen Methodik und in den Fähigkeiten des Überlebens in der Wildnis, lehrte mich, was harte körperliche Arbeit bedeutet und tat sowohl in Mirnoje als auch in vielen Gesprächen in Moskau und Münster alles, um mein Vorhaben zum Erfolg zu führen. Ihm, seiner Frau Sanya und seiner Tochter Walya, die sich nicht weniger aufopfert, danke ich für ihre Freundschaft und alles, was sie für mich und meine Arbeit getan haben.

Neben der Familie Bourski unterstützte mich in Russland ein starkes Team. Auf der Station in Mirnoje halfen viele Wissenschaftler und Praktikanten beim Fangprogramm. Von ihnen seien Wladimir Archipow und Pjotr Glasow (beide Moskau), die viele Daten beisteuerten und manchen tristen Arbeitstag aufhellten, namentlich erwähnt. Besonders wertvoll war die Unterstützung von Patrick Leopold und Christian Welscher (beide Münster), die weite Teile der umfangreichen Volierenexperimente bestritten und sich weder von Kriebelmücken noch von sengender Hitze von ihrer Hilfe für meine Arbeit abbringen ließen. Administrative Unterstützung erfuhr ich in Moskau von Boris I. Scheffl und seiner Frau Antonia, in der Provinzkapitale Bor von Andrei Sviderski und seiner Frau Swetlana. Wichtiger noch als ihr unermüdlicher Kampf gegen die russische Bürokratie wurde mir ihre Freundschaft.

Die herausragende Rolle, die Dr. Oleg V. Bourski in Russland für das Gelingen meiner Arbeit spielte, übernahm in Münster Prof. Dr. Hermann Mattes. Als erster Gutachter stellte er nicht nur das Thema, sondern knüpfte auch für mich die ersten Kontakte nach Mirnoje. Ihm verdanke ich mein Interesse an Sibirien. In langen Gesprächen gelang es ihm, meine Vorstellungen von sibirischen

Avizönonen zu kanalisieren und seine wertvollen Hinweise halfen mir aus so mancher inhaltlich-fachlicher Verlegenheit.

Herrn Prof. Dr. Gerd Schulte danke ich für seine Tätigkeit als Zweitgutachter.

Ein Stipendium aus Mitteln der Graduiertenförderung der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster sowie ein Aufstockungsstipendium zur Deckung der Reisekosten des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (DAAD) unterstützte die Arbeit finanziell.

Meine Freundin Gabi Jonas verwendete ihre knapp bemessene Freizeit mit umfangreichen Literaturrecherchen und der Durchsicht des Literaturverzeichnisses. Ob ihrer fachlichen Kompetenz und ihrer bewundernswerten Beharrlichkeit gelang ihr die Dechiffrierung jeder kryptischen Literaturangabe und die Beschaffung jeder von mir benötigten Veröffentlichung. Mehr noch aber danke ich ihr für ihr liebevolles Verständnis und ihre Mühen, die sie auf sich nahm, um mich im Alltag zu entlasten.

Münster, im Juni 2003

Kai Pagenkopf

<b>Inhalt</b>	
<b>1. Einführung</b>	<b>1</b>
<b>2. Kurzvorstellung der vier Nachtigallenarten</b>	<b>2</b>
<b>3. Untersuchungsgebiet</b>	<b>6</b>
3.1 Physiogeographische Einordnung	6
3.2 Die Biologische Station Mirnoje	10
<b>4. Methoden</b>	<b>14</b>
4.1 Fangprogramm und Revierkartierung	14
4.2 Morphologische Maßzahlen	16
4.3 Experimente zum Nahrungsverhalten	19
<b>5. Ergebnisse</b>	<b>23</b>
5.1 Morphologische Maße	23
5.1.1 Gewichte	23
5.1.2 Flügelmaße	25
5.1.3 Schwanzmaße	27
5.1.4 Tarsus- und Fußmaße	28
5.1.5 Schnabelmaße	30
5.1.6 Geschlechtsdimorphismus	31
5.1.7 Vergleich zwischen den Arten	32
5.2 Räumliches und zeitliches Auftreten der Nachtigallen	35
5.2.1 Brutdichte und Habitatwahl	35
5.2.2 Phänologie	39
5.3 Nester, Eier und Jungvögel	43
5.4 Experimente zur Nahrungsaufnahme und zur Habitatpräferenz	45
5.4.1 Käfigexperimente zur bevorzugten Beutetiergröße	45
5.4.2 Volierenexperimente zur Nahrungssuche und zu den Jagdmethoden	45
5.4.3 Volierenexperimente zur Habitatpräferenz	48
<b>6. Diskussion</b>	<b>50</b>
6.1 Allgemeine Morphologie	50
6.2 Ökomorphologie	59
6.3 Brutdichten und Populationszusammensetzung	66
6.4 Brutbiologie (Ankunftsdatum, Neststandort, Gelegegröße, Brutverlust)	69
6.5 Strategien der Nahrungssuche	71
6.6 Habitatnutzung	75
<b>7. Synthese und Ausblick</b>	<b>81</b>
<b>8. Zusammenfassung</b>	<b>83</b>
<b>9. Literatur</b>	<b>85</b>

## Anhang

**Verzeichnis der Abbildungen**

Abbildung 1: Brut- und Überwinterungsgebiete (dunkelgrau) der vier Nachtigallenarten in der Paläarktis .....	5
Abbildung 2: geographische Lage Mirnojes im Überschneidungsbereich west-östlicher sowie nord-südlicher Regionen .....	6
Abbildung 3: Lage von Mirnoje am Jenissei in Zentralsibirien .....	10
Abbildung 4: Klimadiagramm nach WALTER & LIETH der Station Podkamenaja Tunguska .....	11
Abbildung 5: schematischer, stark überhöhter Querschnitt durch das Untersuchungsgebiet.....	12
Abbildung 6: schematische Karte des Untersuchungsgebietes mit Vegetationszonierung.....	13
Abbildung 7: Graphiken zu morphologischen Messungen .....	17
Abbildung 8: Korrekturfaktoren der Gewichte bei unterschiedlicher Fettdeposition .....	18
Abbildung 9: Versuchsanordnung des Volierenexperiments zum Nahrungsverhalten .....	19
Abbildung 10: Häufigkeitsverteilung der Flügellängen.....	25
Abbildung 11: graphische Darstellung der Flügelformeln der vier Nachtigallenarten.....	26
Abbildung 12: Häufigkeitsverteilung der Schwanzlängen .....	27
Abbildung 13: typischer Neststandort der Blaunachtigall am nordwestlichen Rand ihres Brutareals .....	36
Abbildung 14: Brutverteilung der Nachtigallen .....	38
Abbildung 15: Anzahl gefangener Individuen in den Jahren von 1990 bis 1998.....	40
Abbildung 16: prozentuale Abweichung vom langjährigen Mittelwert der Anzahl der gefangenen Nachtigallenindividuen.....	41
Abbildung 17: Abweichung der Erstankunftsdaten vom Median über neun Jahre .....	42
Abbildung 18: Ankunftsdaten und Brutbeginn der Nachtigallen in Mirnoje.....	44
Abbildung 19: prozentuale Verteilung der Nahrungssuchmethoden der vier Nachtigallenarten ohne „Glean 1“ .....	47
Abbildung 20: prozentuale Verweildauer in den nach Deckung gruppierten Habitattypen .....	49

## Verzeichnis der Tabellen

Tabelle 1: Stellung der behandelten Nachtigallen im natürlichen System, Vorschläge verschiedener Autoren .....	2
Tabelle 2: Paläarktische Faunenreiche nach STEGMANN (1938) .....	7
Tabelle 3: west- und ostpaläarktische Vogelarten an der Faunenscheide am Jenissei .....	9
Tabelle 4: langjährige Klimamittelwerte der Station Podkamenaja Tunguska .....	11
Tabelle 5: zeitliche Einteilung der Fangsaison 1997 & 1998 .....	14
Tabelle 6: protokollierte Verhaltensweisen im Volierenexperiment .....	20
Tabelle 7: Einteilung der verfütterten Heimchen in Größenklassen .....	21
Tabelle 8: Anzahl und Geschlechterverteilung der beteiligten Nachtigallenarten .....	22
Tabelle 9: Gewichte der Nachtigallen nach Geschlechtern .....	23
Tabelle 10: Körpergröße der Nachtigallen .....	24
Tabelle 11: absolute Flügellängen der vier Nachtigallenarten .....	25
Tabelle 12: Handflügelindex der vier Nachtigallenarten .....	26
Tabelle 13: absolute Schwanzlängen der vier Nachtigallenarten .....	27
Tabelle 14: absolute Tarsuslängen der vier Nachtigallenarten .....	28
Tabelle 15: absolute Hinterzehenlängen der vier Nachtigallenarten .....	28
Tabelle 16: absolute Hinterkrallenlängen der vier Nachtigallenarten .....	29
Tabelle 17: absolute Spannängen (ohne Krallen) der vier Nachtigallenarten .....	29
Tabelle 18: Hinterzehenlänge in % der Spannänge .....	29
Tabelle 19: Schnabelmaße (mm) und ihre Verhältnisse zueinander .....	30
Tabelle 20: Vergleich der Signifikanzniveaus der drei Schnabelmaße zwischen den Arten .....	30
Tabelle 21: prozentuale Unterschiede diverser Körpermaße zwischen den Geschlechtern und Signifikanzniveau des zweiseitigen t-Tests .....	31
Tabelle 22: Vergleich der Körpermaße unabhängig von der absoluten Größe der Art .....	32
Tabelle 23: Korrelationskoeffizient (r) der relativen Körpermaße nach Pearsons Punkt-Moment-Korrelation .....	33
Tabelle 24: Brutpaare und Brutdichten der Nachtigallen im Plot in den Jahren 1997 & 1998 .....	35
Tabelle 25: von den Arten gemeinsam genutzte Quadranten .....	37
Tabelle 26: besetzte Quadranten und davon mit anderen Arten gemeinsam genutzte Quadranten .....	37
Tabelle 27: Anzahl der Fänglinge und der gefangenen Individuen .....	39
Tabelle 28: beobachtetes Geschlechterverhältnis der Nachtigallenpopulation .....	39
Tabelle 29: Erstankunftsdaten der vier Nachtigallenarten in Mirnoje (1990-1998) .....	42
Tabelle 30: Übersicht über einige Parameter der Gelegephänologie .....	43
Tabelle 31: bevorzugte Beutetiergröße nach Geschlechtern .....	45
Tabelle 32: Nutzung der Strata zur Nahrungssuche .....	46
Tabelle 33: Einordnung des Beutegreifverhaltens nach ROBINSON & HOLMES (1982) .....	46
Tabelle 34: prozentuale Verteilung der Nahrungssuchmethoden der vier Nachtigallenarten .....	46
Tabelle 35: Suchgeschwindigkeit der Nachtigallen .....	47
Tabelle 36: prozentuale Verweildauer der Nachtigallenarten auf unterschiedlichen Substraten ....	48



---

Tabelle 37: prozentuale Nutzung der Substrate .....	48
Tabelle 38: Vergleich der Flügellänge (mm) von in Mirnoje gefangenen <i>L. c. calliope</i> mit Literaturangaben für <i>L. c. kamtschatkensis</i> und <i>L. c. sachalinensis</i> .....	51
Tabelle 39: Übersicht morphologische Maße des Rubinkehlchens nach diversen Autoren .....	52
Tabelle 40: Übersicht morphologische Maße des Blaukehlchens nach diversen Autoren.....	54
Tabelle 41: Übersicht morphologische Maße der Schwirrnachtigall nach diversen Autoren .....	56
Tabelle 42: Übersicht morphologische Maße der Blaunachtigall nach diversen Autoren .....	57
Tabelle 43: Energieumsatz der Nachtigallen in Joule/h nach PRINZINGER & JACKEL (1986) .....	73
Tabelle 44: Quotient der gemeinsam genutzten Volierenquadranten zur Gesamtzahl der genutzten Quadranten.....	79

## 1. Einführung

Die Gattung der Nachtigallen (*Luscinia*) ist in Zentralsibirien mit vier Arten vertreten: dem Blaukehlchen (*Luscinia svecica*), dem Rubinkehlchen (*L. calliope*), der Schwirrnachtigall (*L. sibilans*) und der Blaunachtigall (*L. cyane*).

Alle vier Arten sind Bewohner des paläarktischen borealen Nadelwaldes und brüten bevorzugt in produktiven Talniederungen und Flussauen. Nur das Blaukehlchen ist auch im europäischen Teil weit verbreitet und konnte sein Areal sogar nach Mitteleuropa ausdehnen. Das Rubinkehlchen brütet vom Ural an ostwärts, Schwirr- und Blaunachtigall sind ostpaläarktische Arten. Besonders über die beiden letztgenannten ist wenig bekannt, da sich weite Teile ihres Areals in den schwer zugänglichen Gebieten der ausgedehnten asiatischen Taiga befinden. Außerhalb der Brutzeit kann das Rubinkehlchen nur sehr selten in Europa beobachtet werden (Zusammenstellung bei BARTHEL 1996), selbiges gilt für die Blaunachtigall (LEWINGTON et al. 1991). Die Schwirrnachtigall ist westlich ihres Brutgebietes weitgehend unbekannt. Sie findet sich in keinem europäischen Feldführer und wird nicht einmal in den beiden Handbüchern von GLUTZ & BAUER und CRAMP erwähnt. Der entsprechende Band des Handbuchs der Vögel der Sowjetunion von ILICHEV & FLINT wird, wenn überhaupt, erst in den nächsten Jahren erscheinen und auch die gängigen Fachzeitschriften haben die Art bisher ignoriert. Verfügen wir zur Zeit also nur über unbefriedigende Kenntnisse über das Rubinkehlchen, die Schwirr- und Blaunachtigall, sollte man zu mindest detaillierte Aussagen über das Blaukehlchen erwarten, da es sogar in Mitteleuropa brütet. Und tatsächlich finden sich in der Literatur umfangreiche Ausführungen über diesen Vogel. Allerdings muss man berücksichtigen, dass der Verbreitungsschwerpunkt der Art in der Taiga liegt und sie in Mittel- und Nordeuropa in Habitaten auftritt, die ihrem eigentlichen Lebensraum nur bedingt entsprechen. Zum einen unterscheidet sich die Habitatstruktur selbst in der Taiga Skandinaviens wegen deren Lage an der Peripherie des Bioms des borealen Nadelwaldes nicht unerheblich von der, die in der zentralen Taiga am mittleren Jenissei anzutreffen ist, zum anderen muss das Blaukehlchen in Europa nicht mit seinen nahen Verwandten, Rubinkehlchen, Schwirr- und Blaunachtigall, in Konkurrenz treten. Wir dürfen auch nicht vergessen, dass natürliche Flussauen breiter Ströme in Europa nicht mehr existieren, es uns also an geeigneten Objekten fehlt, das Leben dieser Vögel in einer natürlichen Umwelt zu studieren. Somit ist das Wissen selbst über diese Art begrenzt. Da aber das Blaukehlchen zu den bedrohten Vogelarten gehört, es wird in der aktuellen Roten Liste als gefährdet eingestuft (WITT et al. 1996), sollte keine Möglichkeit ungenutzt bleiben, unsere Kenntnisse über seine Habitatsprüche zu vergrößern.

Die Nachtigallen der Gattung *Luscinia* stellen eine der interessantesten Artengruppen der Taiga dar: die vier Spezies sind nahe verwandt und nutzen ähnliche Habitats, die sich allesamt durch dichte Vegetation und hohe jahreszeitliche Dynamik auszeichnen. Weitgehend ungeklärt ist die Frage, wie sich die Arten untereinander in ihren ökologischen Ansprüchen abgrenzen, welche Ressourcen sie gemeinsam nutzen, um welche Habitatstrukturen oder Nahrungsgrundlagen zwischenartliche Konkurrenz besteht und wie die Konflikte zwischen den Arten gelöst werden. Eine solche ökologische Abgrenzung ist dem Exklusionsprinzip zufolge, das unterschiedliche Anpassungen nahe verwandter und im gleichen Lebensraum vorkommender Arten fordert, unabdingbar (z.B. REMMERT 1992). Die vorliegende Arbeit versteht sich als ein Beitrag zur Lösung dieser Fragen, will aber zugleich anhand eines umfangreichen Materials, wie es für diese Artengruppen bislang noch nicht vorgelegt worden ist, grundlegende Daten liefern, die für weitere Studien an dieser hochinteressanten Artengruppe unabdingbar sind.

Zur besseren Lesbarkeit werden in dieser Arbeit die kyrillischen Zeichen in der deutschen Transkription wiedergegeben, nicht in der wissenschaftlichen Transliteration, die viele Sonderzeichen enthält und somit für den ungeübten Leser schwer verständlich ist (z.B. „Jenissei“ statt „Enisej“). Autorennamen werden gelegentlich in der englischen Transskription angegeben, wenn ihre Arbeiten in englischer Sprache erschienen sind oder sie aus anderen Gründen entsprechend bibliographiert wurden. Bei unterschiedlichen Übertragungen eines Autorennamens im Schrifttum wurde die Schreibweise behutsam angeglichen (z.B. einheitlich „Stegmann“ statt „Schteggmann“, „Stegman“ oder „Šteggman“). Dies muss bei der Literaturrecherche beachtet werden! Im Deutschen gängige Wörter und Namen wie z.B. „Moskau“ oder „Sibirien“ werden beibehalten.

## 2. Kurzvorstellung der vier Nachtigallenarten

Die Diskussion um die systematische Stellung der behandelten Arten ist keinesfalls beendet. Inzwischen hat es sich durchgesetzt, alle vier Arten zur Gattung *Luscinia* zu stellen (so VOOUS 1977), aber lange Zeit wurden sie in separaten Gattungen geführt und beschrieben: Rubinkehlchen als *Calliope calliope* GOULD 1835, Blaukehlchen als *Cyanosylvia svecica* BREHM 1828, Schwirrnachtigall als *Pseudoaedon sibilans* SWINHOE 1863 und schließlich Blaunachtigall als *Larvivora cyane* PALLAS 1776 (WOLTERS 1983).

HAFFER (in GLUTZ & BAUER 1988) stellt die Familie der Drosselvögel (*Turdidae*) den eigentlichen Fliegenschnäppern (*Muscicapidae*) gegenüber und folgt mit seiner Einteilung der *Turdidae* in die Unterfamilien *Erithacinae* (zu denen er die Gattung *Luscinia* stellt) und *Turdinae* der klassischen Auffassung, verweist jedoch bereits auf die molekulargenetischen Arbeiten von SIBLEY & AHLQUIST (1985, 1990). Die Ansicht dieser Autoren, nach der die *Erithacinae* („Erdsänger“) näher mit den Fliegenschnäppern als mit den eigentlichen Drosseln verwandt sind, wird inzwischen allgemein geteilt (FRANZ 1998). Tabelle 1 stellt einige wichtige Klassifizierungsvorschläge vergleichend dar.

Tabelle 1: Stellung der behandelten Nachtigallen im natürlichen System, Vorschläge verschiedener Autoren

	WOLTERS (1983)	HAFFER (1988)	SIBLEY & AHLQUIST (1990)
Ordnung	Passeriformes	Passeriformes	Passeriformes
Unterordnung	Passeres		Passeres (Oscines)
Teilordnung			Passerida
Überfamilie			Muscicapoidea
Familie	Muscicapidae	Turdidae	Muscicapidae
Unterfamilie		Erithacinae	Muscicapinae
Tribus			Saxicolini
Gattung	<i>Calliope</i> <i>Cyanosylvia</i> <i>Pseudoaedon</i> <i>Larvivora</i>	<i>Luscinia</i>	<i>Luscinia</i>

### Rubinkehlchen

wiss.: *Luscinia calliope* (Syn. *Calliope calliope*); engl.: Siberian Rubythroat; russ.: Соловей-красношейка; franz.: Calliope sibérienne; niederl.: Roodkeelnachtegal

Die leuchtend rote, dezent schwarz-braungrau umrahmte Kehle und die herrliche Stimme, die PALLAS veranlasste, die Art nach der griechischen Muse des Gesanges und der epischen Dichtung, Calliope, zu benennen, machen das Rubinkehlchen zu einem Juwel der Taiga. Das Rubinkehlchen brütet vom Ural an ostwärts bis Kamtschatka und zur japanischen Insel Hokkaido; wahrscheinlich brütet es auch auf den Kommandeur-Inseln (WANNHOFF 1996). Es reiht sich lediglich mit einem vorgeschobenen Brutplatz bei Perm unter die europäischen Brutvögel ein. Trotz des großen Verbreitungsgebietes kommt es zu keiner Ausbildung klar differenzierter Unterarten (BARTHEL 1996), gelegentlich werden aber die etwas größeren Vögel der Halbinsel Kamtschatka als *L. c. camtschatkensis* (GMELIN 1789) abgetrennt. Nach einigen Autoren bildet auch die isolierte Population im Nordwest-Tsinghai und Kansu in China als *L. c. beicki* (MEISE 1934) eine eigene Unterart, die sich durch einen etwas längeren Schwanz und rundere Flügel auszeichnen soll (CRAMP 1988, DEMENTEV & GLADKOV 1968). PORTENKO (1937) schließlich schlägt die auf Sachalin brütenden Vögel der Unterart *L. c. sachalinensis* zu.

Die Art besiedelt fast ausschließlich die Taigazone. Im Norden fällt die Arealgrenze mit dem Übergang der Taiga in die Waldtundra zusammen, im Süden Westsibiriens und der Mongolei mit dem Übergang zur Waldsteppe (PIECHOCKI & BOLOD 1972). In Ostasien werden Altai, Großer und Kleiner Chingan, Kentei und Changai besiedelt, Korea wird aber wohl nicht erreicht. Eine südliche Verbreitunginsel befindet sich in Zentralchina (Abbildung 1, A). Das Rubinkehlchen bildet gemeinsam mit dem Himalayarubinkehlchen (*Luscinia pectoralis*) eine Superspezies (CRAMP 1988).

Das Überwinterungsgebiet erstreckt sich von Ostindien (Assam) und Nepal im Westen über den Norden Indochinas (z.B. MEY 2000), der chinesischen Südküste und Taiwan bis zu den Philippinen im Osten.

Wie bei anderen Arten, die in Südost-Asien überwintern, erfolgt der Herbstzug vermutlich zunächst entlang der großen zentralasiatischen Gebirge in West-Ost Richtung, bevor eine südliche Richtung eingeschlagen wird. Allerdings erscheinen nach ALI & RIPLEY (1987) Rubinkehlchen selten aber regelmäßig als Durchzügler im zentralindischen Bharatpur, Ratschastan (siehe auch die Beobachtung zweier Rubinkehlchen von TEHSIN & KULSHRESHTHA (1989) in Udaipur, Ratschastan). Dies lässt vermuten, dass zumindest einige Individuen (oder gar Populationen?) einen anderen Zugweg wählen; jedoch ist das Rubinkehlchen kein regelmäßiger Durchzügler in Zentralasien, so dass eine westliche Umgehung des zentralasiatischen Gebirgssystems unwahrscheinlich erscheint.

Im Gegensatz zu vielen anderen ostpaläarktischen Arten verfliegt sich das Rubinkehlchen ausgesprochen selten nach Europa. Außerhalb Russlands sind bislang nur 18 akzeptierte Nachweise erbracht worden, von denen lediglich 9 aus den Jahren nach 1950 stammen (BARTHEL 1996). Aus Deutschland liegt eine Beobachtung eines Männchens im 1. Kalenderjahr auf Helgoland vor, die aus dem November des Jahres 1995 datiert (HEISER 1996).

## Blaukehlchen

wiss.: *Luscinia svecica* (Syn. *Cyanosylvia svecica*); engl.: Bluethroat; russ.: Варакушка; franz.: Gorgebleue à miroir; niederl.: Blauwborst

Das Blaukehlchenmännchen der in Sibirien beheimateten Nominatform besitzt im Vergleich zu denen des westeuropäischen „*cyanecula*“-Unterartenkreises einen roten Stern inmitten der leuchtendblauen Kehlzeichnung. Wie das Rubinkehlchen ist das Blaukehlchen ein ausgezeichneter Sänger. Die Sami in Nordskandinavien bezeichnen es als „Vogel mit den tausend Zungen“ (SCHMIDT 1995) und weisen damit auf den charakteristischen Spottgesang hin. SCHMIDT (ebd.) listet 98 Vogelarten auf, deren Gesänge vom Blaukehlchen imitiert werden. Seine Aufzählung lässt sich durch weitere Arten wie z.B. Wanderlaubsänger (*Phylloscopus borealis*) ergänzen; Beobachtungen aus Mirnoje lassen vermuten, dass auch die Gesänge von Arten aus dem Winterquartier in das Repertoire eingebaut werden.

Das Blaukehlchen ist mit etwa 10 Unterarten, deren Abgrenzung strittig ist (FRANZ 1998, vgl. auch QUESTIAU et al. 1998), transpaläarktisch verbreitet (Abbildung 1, B). An den Küsten Alaskas erreicht es sogar den westlichen Rand der Nearktis. Die nördliche Verbreitungsgrenze entspricht in etwa der Strauchtundra, die südliche Grenze reicht bis in die Steppenzone; südlichere Gebirge sind inselartig besiedelt (Spanien, Nordost-Kaukasus, Pontische Gebirge und Zentralarmenisches Plateau). Auffällig ist das Fehlen der Art in der Waldzone des Altai und des Südsibirischen Gebirgslandes, was gelegentlich durch die Konkurrenz zum Rubinkehlchen erklärt wird, das hier seinen Verbreitungsschwerpunkt hat (GROTE 1941). In der Region um Mirnoje kommt nur die Nominatform *Luscinia svecica svecica* mit ihrem roten „Stern“ auf blauer Kehle vor, die im südlichen Zentralsibirien beheimatete Unterart *L. s. saturator* erreicht die mittlere Taiga nicht (PAGENKOPF et al. einge.).

Die östlichen Blaukehlchen sind Langstreckenzieher, die bevorzugt auf dem indischen Subkontinent (bis 20°N) überwintern. Einzelne Vögel erreichen Sri Lanka und die Andamanen (CRAMP 1988). Die Ost-West-Ausdehnung des Überwinterungsgebietes der gesamten Art erstreckt sich von Senegambien über Äthiopien, Israel und Syrien im Westen bis Südost-China und gelegentlich Hondo im Osten.

## Schwirrnachtigall

wiss.: *Luscinia sibilans* (Syn. *Larvivora sibilans*, *Pseudoaedon sibilans*); engl.: Red-tailed Robin, Swinhoe's Robin, Rufous-tailed Robin; russ.: Соловей-свистун; niederl.: Fluitnachtegal

Die in beiden Geschlechtern rot-braune Schwirrnachtigall erinnert anders als die drei übrigen Arten, bei denen zu mindest die Männchen auffällig farbenfroh sind, noch am ehesten an die in Mitteleuropa heimischen Nachtigallen (*Luscinia megarhynchos*) und Sprosser (*Luscinia luscinia*). Daher wird sie von VAURIE (1955) auch als mit diesen beiden Arten nächstverwandt bezeichnet. Nach SHAW (1936) lassen sich die Geschlechter an der Färbung des Schwanzes unterscheiden; der des Männchens soll „heller oder kastanienfarbener“ sein als der des Weibchens (SHAW 1936, S. 694, eigene Übersetzung). Dieses Merkmal eignet sich bei Freilandbeobachtungen sicher nicht zur Unterscheidung der Geschlechter, und auch bei Fänglingen in der Hand ist es in der Regel

nicht brauchbar (eigene Beobachtungen). So wird es auch bei DEMENTEV & GLADKOV (1968) nicht erwähnt.

Den Namen erhielt die Schwirrnachtigall wegen ihres schwirrenden, eintönigen Gesanges, der für das menschliche Ohr nichts mit den komplexen und wohltonenden Gesängen der anderen Nachtigallen gemein hat. So schreibt SWINHOE (1861), der anglo-indische Ornithologe und Konsul auf Taiwan über seine erste Begegnung mit der Art:

*"When I first heard the note, I could scarcely believe it to be that of a bird, so like was it to the single chirp of the grasshopper; but, creeping on my hands and knees into the thicket, I got a view of the little fellow hopping about, and looking much like a Robin. He would sometimes shake his tail up and down; at others he would throw it up, expanding and closing it. When two of them came together, the sibilant note was repeated more hurriedly and loudly, and then much resembled the chirrup of a shrew mouse.."* (SWINHOE 1861, S. 34).

Die Schwirrnachtigall ist fast ausschließlich auf das Gebiet der Russischen Föderation beschränkt (KNYSTAUTAS 1993). Sie besiedelt die südliche Taiga (ROGACHEVA 1992), Ostsibirien und den Süden Zentralsibiriens (Abbildung 1, C). Auf hochproduktiven Standorten entlang des Jenisseis stößt sie in die mittlere und nördliche Taiga vor, sogar der Polarkreis wird überschritten. Die mittlere Ewenkentaiga ist nicht besiedelt. Über das Lenaknie erstreckt sich das Verbreitungsgebiet im Osten bis an das Japanische Meer. Die Art ist im Westsajan häufiger als im Ostsajan. Sie ist eine typische ostpaläarktische Art, die die Faunenscheide am Jenissei nach Westen nicht überschreitet. Allerdings breitet sich die Art nach Westen aus, noch zu Beginn des zwanzigsten Jahrhunderts kam sie in der Region von Krasnojarsk, wo sie heute häufig ist, nicht vor (JOHANSEN 1955). Die Schwirrnachtigall gehört wie das Rubinkehlchen dem sibirischen Faunenelement an (STEGMANN 1938), jedoch wird sie, wie auch die nachfolgende Blaunachtigall, den südlichen Taigaarten zugeordnet. Beide besitzen verwandte Formen in China und im Himalaja (ders. 1932).

Schwirrnachtigallen überwintern in Südost-Asien, wohl östlicher als die drei anderen Vertreter der Gattung. In Indien wurde die Art noch nicht nachgewiesen (ORIENTAL BIRD CLUB 2001).

## Blaunachtigall

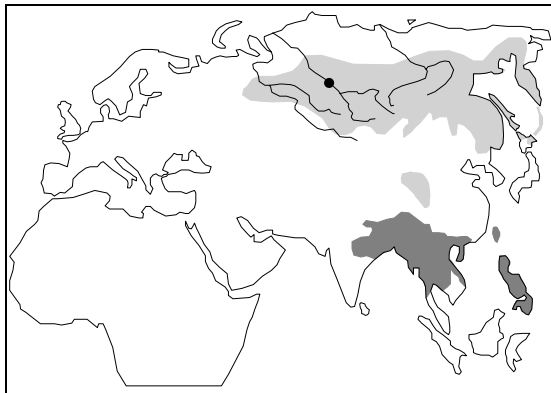
wiss.: *Luscinia cyane* (Syn. *Larvivora cyane*); engl.: Siberian Blue Robin; russ.: Синий соловей; franz.: Rossignol bleu; niederl.: Blauwe Nachtegaal

Das Männchen der Blaunachtigall gehört zu den wenigen Vögeln der Paläarktis mit gänzlich blauer Oberseite. Diese kontrastiert zur sehr hellen, fast rein weißen Unterseite, bräunliche Flanken wie beim Blauschwanz (*Tarsiger cyanurus*) sind nicht vorhanden. Die Weibchen sind ausgesprochen schlicht gezeichnet mit vorherrschenden Beigetönen. Die von LEWINGTON et al. (1991) erwähnte blaue Zeichnung auf Oberschwanzdecken, Bürzel und Schwanz kommt wohl seltener vor, als die genannten Autoren annehmen. Der Gesang ist wohltonend und erinnert mit ihren explosiven Elementen durchaus an Nachtigall oder Sprosser.

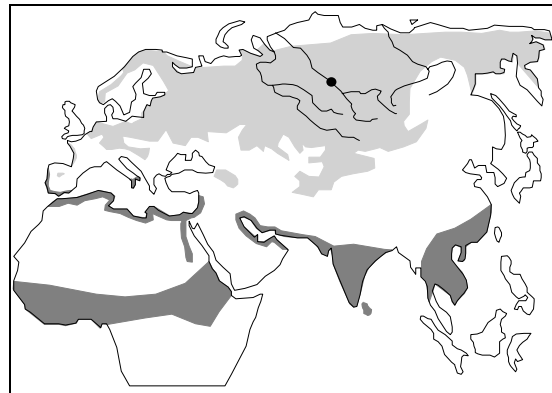
Die Blaunachtigall ist wie die Schwirrnachtigall eine ostsibirische Art der südlichen Taiga, deren Verbreitungsgebiet sich in zwei Unterarten vom Altai zum Japanischen Meer erstreckt und im Süden die Mongolei erreicht (PIECHOCKI & BOLOD 1972). In der Region um Mirnoje brütet die Nominatform *Luscinia cyane cyane*. Sie dringt entlang des Jenisseis somit weiter nach Norden vor, als DEMENTEV & GLADKOV (1968) annehmen.

Die Unterart *bochaiensis* brütet im mittleren und unteren Amurbecken, in Ussurien (CHOCHRJAKOW & SCHOCHRIN 2002) sowie auf den japanischen Inseln Hokkaido und Honshu; sie soll sich durch geringere Größe und intensivere Färbung von *L. c. cyane* unterscheiden (VAURIE 1959, CLEMENTS 2000 zit. in MEY 2000); wegen der nur geringen und nicht eindeutigen Unterschiede zur Nominatform ist die Abtrennung dieser Unterart nach einigen Autoren (z.B. MEY 2000) jedoch nicht gerechtfertigt, so dass die Blaunachtigall vielleicht eine monotypische Art ist (so auch CRAMP 1988). Sowohl Sachalin als auch die Kurilen werden besiedelt (NETSCHAJEW 1991), zudem findet sich ein inselhafes Vorkommen auf Kamtschatka. Im Nordwesten wird die Podkamenaja Tunguska überschritten; der nordöstlichste Punkt des geschlossenen Verbreitungsgebietes liegt nördlich von Magadan (Abbildung 1, D). Im Norden ist die südliche Subzone der mittleren Taiga nur dünn besiedelt. Die Blaunachtigall breitet sich zur Zeit nach Westen aus (ROGACHEVA 1992). Die Überwinterungsgebiete der Art liegen in Südost-Asien.

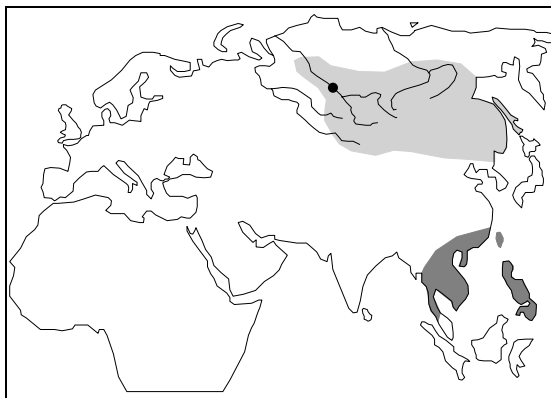
STEGMANN (1938) ordnet die Blaunachtigall dem chinesischen Faunenelement zu. Sie bildet eine Superspezies mit der Indischen Blaunachtigall (*Luscinia brunneus*) (CRAMP 1988). KLEINSCHMIDT (1910, zit. in Glutz & Bauer 1988) stellt sie jedoch gemeinsam mit der Schwirrnachtigall und der Indischen Blaunachtigall wegen der unscheinbaren Zeichnung der Weibchen in eine Artengruppe.



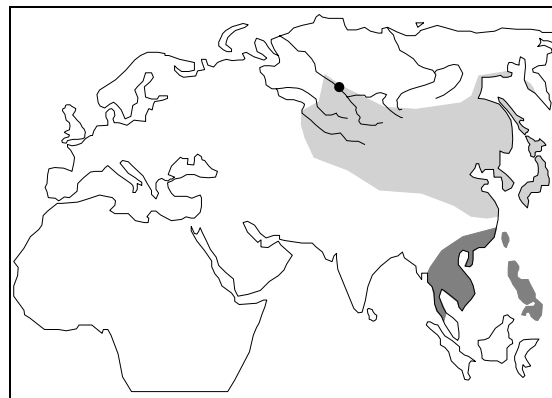
Rubinkehlchen



Blaukehlchen



Schwirrnachtigall



Blaunachtigall

**Abbildung 1: Brut- und Überwinterungsgebiete (dunkelgrau) der vier Nachtigallenarten in der Paläarktis (nach verschiedenen Autoren). Der schwarze Punkt bezeichnet die Lage von Mirnoje**

### 3. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden an der zentralsibirischen Biologischen Station von Mirnoje am mittleren Jenissei durchgeführt. Die hochinteressante biogeographische Lage (Abbildung 2), die reiche naturräumliche Ausstattung der weitgehend ungestörten, breiten Aue und das langjährige Forschungsprogramm der russischen Akademie der Wissenschaften zeichnen das Untersuchungsgebiet aus und sollen im Folgenden näher betrachtet werden.

#### 3.1 Physiogeographische Einordnung

Sibirien, benannt nach dem Tatarenkhanat Sib-Ir<sup>1</sup>, erstreckt sich auf einer Fläche von 11 Mio. km<sup>2</sup> vom Uralgebirge ostwärts bis zum Pazifik, wenn auch die Russen die östlichen Regionen am Japanischen und Ochotskischen Meer sowie Kamtschatka und die Tschuktschenhalbinsel als „Russlands Ferner Osten“ von Sibirien abgrenzen (WEIN 1999).

Geomorphologisch lässt sich Sibirien recht gut in das Westsibirische Tiefland und das Mittelsibirische Hochland mit seinen östlich (kaledonisch) und südlich (altalpidisch) vorgelagerten Gebirgszügen trennen. Hingegen ist der Begriff „Zentralsibirien“ geomorphologisch problematisch und wird in der Regel auf die administrative Einheit des Krasnojarskij Kraij angewendet. Dieses Verwaltungsgebiet mit der Hauptstadt Krasnojarsk erstreckt sich von der Taymir-Halbinsel im Norden bis in die Gebirgsregionen des Sajan und des Altai im Süden. Es nimmt mit 2,4 Mio. km<sup>2</sup> etwa 14,7 % der Russischen Föderation ein und ist über 6 ½ mal größer als die Bundesrepublik Deutschland. Das bestimmende Landschaftselement der Region ist der Jenissei, der mit einer Länge von 4.092 km und einem Einzugsgebiet von 2,58 Mio. km<sup>2</sup> zu den fünf mächtigsten Strömen der Erde zählt.

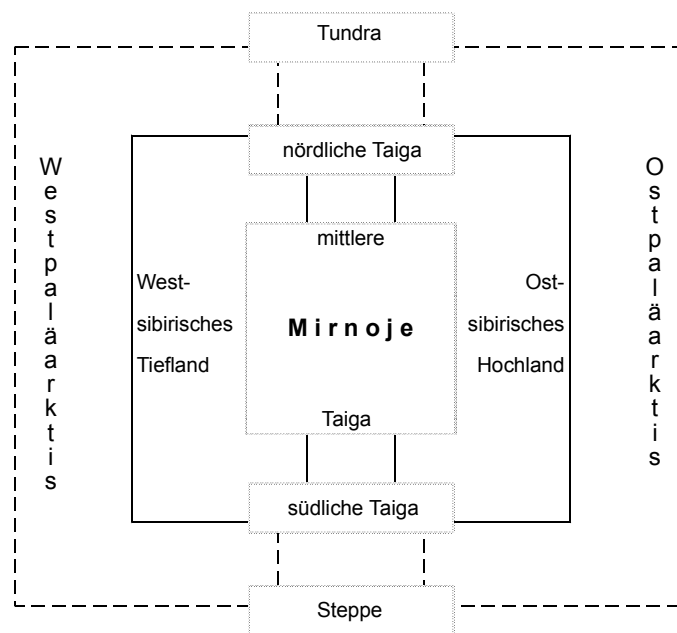


Abbildung 2: geographische Lage Mirnojes im Überschneidungsbereich west-östlicher sowie nord-südlicher Regionen

Der Fluss Jenissei bildet die natürliche Grenze zwischen Westsibirien und dem Mittelsibirischen Hochland. Gleichzeitig markiert er den Übergang von der Westpaläarktisch zur Ostpaläarktisch (JOHANSEN 1954/55), der weltweit längsten kontinentalen Grenze zweier zoogeographischer Regionen (Abbildung 2). Um die physio- und tiergeographischen Besonderheiten Zentralsibiriens im Spannungsfeld der westlichen und östlichen Großregionen würdigen zu können, sollen beide im Folgenden kurz betrachtet werden.

<sup>1</sup> Wohl aus dem Tatarischen für „Schlafendes Land“, vielleicht aus dem Ewenkischen für „Großer Wald“

Das Westsibirische Tiefland vom Ural bis zum Jenissei ist ein flaches, sich auch heute noch senkendes mesozoisches Becken, das im Pleistozän wohl nicht vereiste, aber von wasserundurchlässigen Lehmen bedeckt wurde. Die Existenz eines durch Eisdämme aufgestauten riesigen Sees, der einen Großteil des Westsibirischen Tieflandes einnahm, scheint gesichert, wenngleich die momentane Datenlage eine genaue Datierung sowie die tatsächliche Lage nicht zulässt (LIOUBIMTSEVA et al. o.J.). Die alluvialen und lacustrinen Sedimente lagern über einer herzynischen Plattform, die an den südlichen Rändern Löß oder lößähnlichen Sedimenten Platz macht (vgl. APLONOV 1995).

Das Westsibirische Tiefland wird vom Ob-Irtysch-System entwässert, das wegen der schwierigen Abflussbedingungen im Frühjahr, wenn die aus dem Süden anströmenden Wassermassen vom Eis im Norden aufgestaut werden, weite Teile Westsibiriens überfluten und so zusammen mit den edaphischen Verhältnissen (Lehm, Permafrost) und dem recht humiden Klima (500 mm Niederschlag/a) das größte Moorgebiet der Erde mit 40 % der weltweiten Torflagerformen. Moore nehmen hier 50 %, in manchen Regionen sogar 80 % der Fläche ein (SCHROEDER 1998). Begünstigt durch Waldbrände vergrößert sich ihre Fläche jährlich um 10.000 ha. Die Vermoorung begann im postglazialen Subarktikum vor 10.000-12.000 Jahren mit einem Maximum vor 7.000-8.000 Jahren. Das Aufwachsen von Torfmoosen (v.a. *Sphagnum fuscum*) erhöhte den Grundwasserspiegel und vernässte die umliegenden Wälder noch stärker. Die Moore sind meist als Strangmoore ausgebildet, auf deren Strängen Waldkiefern (*Pinus sylvestris* in der Kümmerform *willkommii*) wachsen. Der in Westsibirien vorherrschende Waldtyp ist die Dunkle Taiga mit Sibirischer Fichte (*Picea obovata*), Sibirischer Arve (*Pinus sibirica*)<sup>2</sup> und Sibirischer Lärche (*Larix sibirica*). Auf nährstoffreichen Standorten und in der südlichen Taiga tritt die Sibirischer Tanne (*Abies sibirica*) hinzu (WALTER & BRECKLE 1994).

Östlich des Jenisseis erstreckt sich das Mittelsibirische Hochland mit seinen Höhenzügen und Kettengebirgen. Auf der Alten Masse (Angaraland) lagern paläozoische und mesozoische Sedimente, die im Tertiär gehoben wurden. Das Klima ist weit weniger feucht als in Westsibirien; um den Kältepol im Jana- und Lenabecken ist es mit einem Jahresniederschlag von weniger als 250 mm als ausgesprochen arid zu bezeichnen. Entsprechend nehmen Moore nur etwa 5-10 % der Fläche ein. Die für Westsibirien so charakteristische Dunkle Taiga findet sich wegen der dort erhöhten Luftfeuchtigkeit nur in Flusstälern und auf den Bergen. Es dominiert die Helle Taiga mit Daurischer Lärche (*Larix dahurica*) und geringer Beimischung der Sibirischen Fichte, die als Präglazialrelikt zu betrachten ist. Weite Teile der Taiga stocken auf 250-400 m mächtigem Permafrostboden, der nur 10-50 (100) cm im Sommer auftaut. Wegen der häufig über 1 m mächtigen Schneedecke tritt geschlossener Permafrost in Westsibirien erst nördlich des 64. Breitengrades auf.

Wie bereits erwähnt, verläuft die Faunenscheide zwischen der West- und der Ostpaläarktis etwa entlang des Jenisseis (auch eine Florenscheide lässt sich nachweisen). Diese wird zum einen durch die oben skizzierten geomorphologischen und botanischen Eigenheiten des westsibirischen Tieflandes und des ostsibirischen Hochlandes bedingt, zum anderen aber durch historische Faktoren, die bei der Entstehungsgeschichte der Paläarktis wirkten (MATTES 1999). Einen Überblick über die biogeographische Einteilung der Paläarktis gibt Tabelle 2.

**Tabelle 2: Paläarktische Faunenreiche nach STEGMANN (1938)**

<b>arktische Fauna</b>		
- ca. 50 Arten ausschließlich nördlich der Baumgrenze		
- ca. 35 Arten auch weiter südlich		
- häufig zirkumpolar		
<b>europäische Mischwaldfauna</b>	<b>sibirische Taigafauna</b>	<b>ostasiatische Mischwaldfauna</b>
- baumbewohnende Arten - ca. 50 Arten	- baumbewohnende Waldarten - ca. 50 Arten in Ostsibirien	- Schwesterzone d. europ. Mischwaldfauna
<b>mediterrane Fauna</b>	<b>mongolische Fauna</b>	<b>tibetische Fauna</b>
- Offenlandarten der Trockengebiete	- an buschlose Regionen angepasst - ca. 20 Arten	- Arten oberhalb der Baumgrenze - exklusive Verbreitung

<sup>2</sup> Besonders in älterer Literatur wird die Sibirische Arve mit der Europäischen Arve (*Pinus cembra*) zu einer Art (*P. cembra*) zusammengefasst (MATTES 1978)



Während des Pleistozäns waren große Teile Eurasiens waldfrei, da sie entweder von den aus Norden vordringenden Eisloben bedeckt oder dem strengen Periglazalklima unterworfen waren (z.B. HAILA & JÄRVINEN 1990). Waldstandorte mit der entsprechenden Fauna waren auf Refugialräume beschränkt, aus denen sich die Arten im Zuge der nacheiszeitlichen Klimaverbesserung ausbreiteten (Überblick über die nacheiszeitliche Vegetationsentwicklung z.B. bei ADAMS (1995) und ADAMS (o.J.).

Während durch Gebirgsbildungsprozesse die chinesische und tibetische Fauna schon am Übergang vom Tertiär zum Quartär vom Westen getrennt wurden, wurde also die Trennung der nördlichen Bereiche erst spät durch die Eiszeiten hervorgerufen; sie brachte wegen der Kürze der Zeit meist nur eine Aufspaltung auf Subspeziesniveau (DE LATTIN 1967, SEDLAG 1995). Da großräumige Barrieren, wie z.B. im Süden der Himalaja, nicht vorhanden sind, bildeten sich nur mehrere kleine Faunenscheiden, die unvollständig greifen, wie beispielsweise die Uralscheide, die durch einen Taigakeil im Süden des Urals in die Waldsteppe vordringt. Diese Scheide findet in der Kaspisee eine südliche Fortsetzung. Auch die Jenisseifaunenscheide besteht aus mehreren unterbrochenen Grenzstrukturen (Tabelle 3); sie verläuft westlich des Flusses. Die während der Eiszeiten entstandene ostsibirische Taigafauna drang im Postglazial nach Westen vor und stieß in der Jenisseiregion auf die artenärmere europäisch/mediterrane Fauna, die sich nach Osten ausbreiteten. Eine eigenständige westsibirische Fauna konnte sich wegen des starken Einflusses der Eiszeiten nicht ausbilden. Mandschurische Elemente drangen erst nach der Eiszeit nach Ostsibirien vor (STEGMANN 1932, KNYSTAUTAS & SIBNEV 1987).

Tabelle 3: west- und ostpaläarktische Vogelarten an der Faunenscheide am Jenissei (nach JOHANSEN 1954/55, verändert und ergänzt)

	Westpaläarktis	Ostpaläarktis	
Faunenscheide	Taimyr mit Byrringa-Gebirge	<i>Branta bernicla bernicla</i> <i>Branta ruficollis</i> <i>Anser fabalis rossicus</i> <i>Pluvialis apricaria</i> <i>Larus argentatus heuglini</i> <i>Motacilla alba dukhunensis</i>	<i>Branta b. nigricans</i> <i>Anser f. serrirostris</i> <i>Somateria stelleri</i> <i>Pluvialis fulva</i> <i>Calidris melanotos</i> <i>Larus a. vegae</i> <i>Motacilla a. ocularis</i>
	Durchgangszone	<i>Anser fabalis fabalis</i> <i>Limosa lapponica lapponica</i> <i>Phylloscopus trochilus</i> <i>Turdus philomelos</i>	<i>Anser fabalis sibiricus</i> <i>Limosa l. mensbieri</i> <i>Gallinago stenura</i> <i>Prunella montanella</i> <i>Emberiza pallasi</i>
Faunenscheide	boreale Taigazone	<i>Melanitta fusca</i> <i>Gallinago media</i> <i>Porzana porzana</i> <i>Lanius collurio</i> <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	<i>Anas formosa, A. facata</i> <i>Lanius cristatus</i> <i>Turdus sibiricus, T. obscurus, T. eunomus, T. naumanni</i> <i>Luscinia sibilans</i>
	- Unterarten mit "Mischsubspecies"	<i>Sterna h. hirundo</i> <i>Bubo bubo sibiricus</i> <i>Phylloscopus trochiloides. viridanus</i>	<i>S. h. minussensis</i> <i>Bubo b. yenisseensis</i> <i>P. t. tunguskensis</i>
	- Unterarten mit fließenden Übergängen	<i>Pinicola enucleator enucleator</i> <i>Motacilla flava thunbergi</i> <i>Phylloscopus trochilus acredula</i> <i>Luscinia svecica svecica</i>	<i>Pinicola e. pacata</i> <i>Motacilla f. plexa</i> <i>Phylloscopus t. jacutensis</i> <i>Luscinia s. saturator</i>
	- Unterarten mit Hybridzonen	<i>Corvus corone cornix</i>	<i>Corvus c. orientalis</i>
	- Ostpaläarkten, die weit nach W vordringen (Einwanderung über N-Sibirien, Bedingungen entsprechen eher denen O-sibriens)		<i>Anthus hodgsoni</i> (Ural) <i>Muscicapa parva albicilla</i> (Ural) <i>Phylloscopus inornatus</i> (Ural) <i>Locustella certhiola</i> (Ural) <i>Turdus dauma</i> (Ural) <i>Luscinia calliope</i> (Ural) <i>Tarsiger cyanurus</i> (Skandinavien) <i>Emberiza rustica, E. pusilla</i> (Skandinavien)
	Vordringen ostsibirischer Gebirge in der südlichen Taiga (Westgrenze vieler Ostpaläarkten des Waldes, Ostgrenze viele Westpaläarkten der Waldsteppe) Rezente Aufweichung der Faunenscheide durch Entwaldung		<i>Hirundapus caudacutus</i> <i>Phylloscopus proregulus, P. schwarzi</i> <i>Muscicapa sibirica, M. mugimaki</i> <i>Pyrrhula cineracea</i> <i>Emberiza spodocephala</i>
Faunenscheide	1. Sajan (NW über Jenissei hinaus, trennt Kranojarsker Waldsteppe von Atschinsker Waldsteppe)		<i>Locustella fasciolata</i> <i>Luscinia sibilans</i>
	2. Kusnezker Alatau (mit Verbindung zum Altai, waldbestandener Rücken vermittelt zwischen Atschinsker und Kusnezker Waldsteppe)	<i>Perdix perdix</i> <i>Rallus aquaticus</i>	<i>Luscinia cyane</i>
	3. Salairgebirge (erreicht die Taiga nicht)	<i>Circus pygargus</i> <i>Haematopus ostralegus</i> <i>Hippolais icterina</i> <i>Sylvia nisoria</i> <i>Sylvia communis, S. borin</i> <i>Saxicola rubetra</i> <i>Luscinia luscinia</i> <i>Fringilla coelebs</i>	

### 3.2 Die Biologische Station Mirnoje

120 km unterhalb der Mündung der Podkamenaja (Steinigen) Tunguska in den Jenissei liegt das in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts gegründete Dorf Mirnoje (62° 15' nördliche Breite, 89° 00' östliche Länge) auf dem Ostufer des Jenisseis (Abbildung 3), das über weite Strecken im Gegensatz zum Westufer als Hochufer ausgebildet ist (MATTES & LIENAU 2001). Diese Talasymmetrie ist wahrscheinlich durch die Ablenkungskraft der Erdrotation bedingt (LOUIS 1968)<sup>3</sup>. Das Dorf gehört zur Verwaltungseinheit des Turuchanskij Rajon im Krasnojarskij Kraij. Seit 1970 unterhält hier das Institut für Morphologie und Ökologie der Tiere der Russischen Akademie der Wissenschaften eine Biologische Feldstation. Sie liegt in der 1 Mio. ha großen Pufferzone des 1985 gegründeten Zentralsibirischen Zapovedniks<sup>4</sup> und Biosphärenreservats in der Mittleren Taiga am Westufer des Jenisseis, das als Flachufer mit einer ausgedehnten Aue ausgebildet ist.

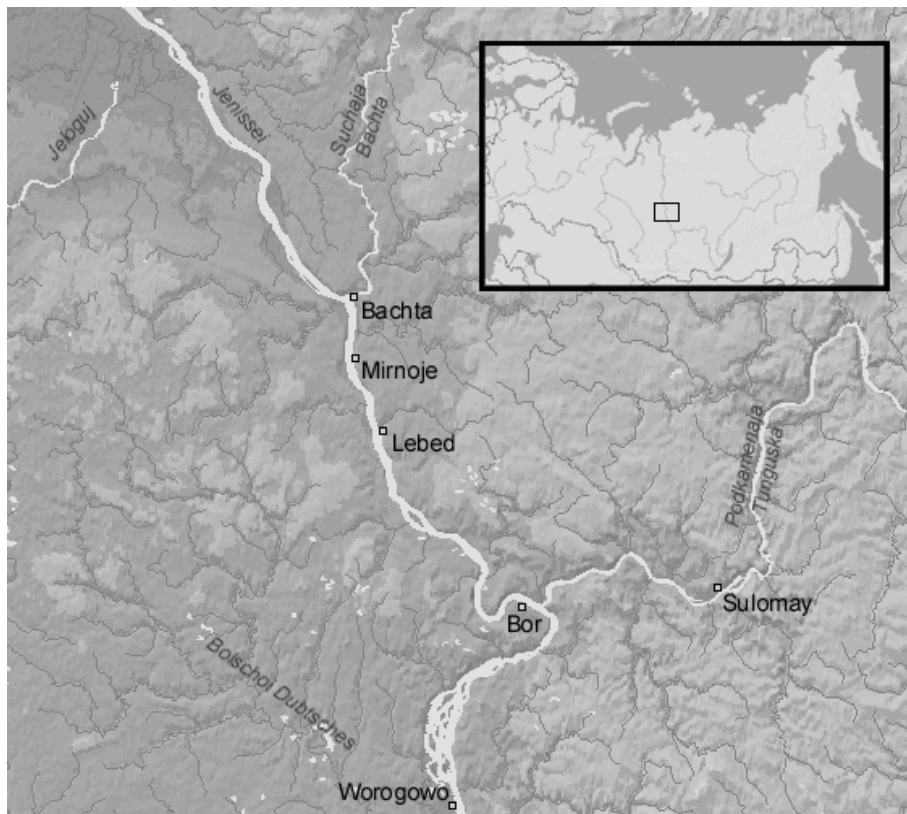


Abbildung 3: Lage von Mirnoje am Jenissei in Zentralsibirien

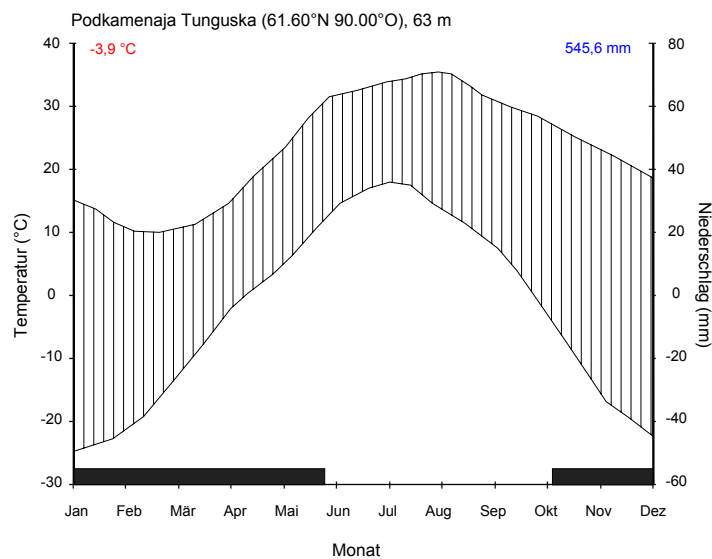
Das kontinentale Klima ist durch große annuelle und diurnale Temperaturschwankungen gekennzeichnet (Tabelle 4, Abbildung 4). Der Januar ist mit durchschnittlich  $-24^{\circ}\text{C}$  und einem Temperaturminimum von  $-61^{\circ}\text{C}$  der kälteste Monat, im Juli liegen die langjährigen Mittelwerte bei  $+16^{\circ}\text{C}$  bei einem Maximum von  $+36^{\circ}\text{C}$ . Tägliche Temperaturschwankungen erreichen eine Amplitude von bis zu  $30^{\circ}\text{C}$ . Die durchschnittlich 500 mm Niederschlag fallen vor allem im Winter, eine durchschnittlich 90 cm starke Schneedecke liegt etwa von Anfang Oktober bis Ende Mai.

<sup>3</sup> Dieses auch als Baersches Gesetz bekannte Phänomen ist der Corioliskraft vergleichbar

<sup>4</sup> Zapovednik ist die höchste Kategorie des russischen Flächenschutzsystems. Als Totalreservat, das nur zu Forschungszwecken betreten werden darf, entspricht es keiner deutschen Schutzkategorie (PAGENKOPF 2001a). Einen Überblick über die Zapovedniki der Russischen Föderation geben ZABELINA et al. (1998).

**Tabelle 4: langjährige Klimamittelwerte der Station Podkamenaja Tunguska, 61.60°N 90.00°O, Höhe 63 m üNN. Temperaturangaben sind Tagesmittelwerte**

	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Jahr
°C	-24,4	-21,9	-12,8	-2,9	4,6	13,4	17,6	13,7	7,2	-2,6	-15,5	-22,8	-3,9
°C max	-19,6	-16,5	-5,8	3,4	10,5	20,0	24,0	19,6	12,1	0,6	-11,4	-17,8	1,8
°C min	-29,1	-27,3	-19,5	-9,1	-0,6	7,5	11,6	9,0	3,5	-5,6	-19,4	-27,2	-8,9
Niederschlag (mm)	30,9	20,2	20,6	28,6	47,4	62,9	66,5	70,3	61,2	54,4	46,0	36,1	545,6
Druck üNN (mbar)	1025,3	1026,8	1021,6	1015,7	1012,4	1008,4	1007,0	1009,3	1013,4	1015,3	1020,4	1023,8	1016,8
Druck über Gof (mbar)	1016,7	1017,5	1013,9	1008,0	1005,1	1001,0	999,9	1001,7	1005,9	1008,1	1011,0	1014,1	1008,8



**Abbildung 4: Klimadiagramm nach WALTER & LIETH der Station Podkamenaja Tunguska**

Der Mittellauf des Jenisseis passiert die mittlere Taiga, die in der Region um Mirnoje durch drei Habitattypen charakterisiert ist (PAGENKOPF et al. inger.):

(1) die dunkle Taiga mit Sibirischer Arve (*Pinus sibirica*) und Sibirischer Fichte (*Picea obovata*) ist weit verbreitet, aber vergleichsweise unproduktiv,

(2) natürliche Brandflächen mit Moorbirke (*Betula pubescens*), Zitterpappel (*Populus tremula*) und Sibirischer Lärche (*Larix sibirica*), die etwa die Hälfte der Fläche des Gebietes um Mirnoje einnehmen,

und schließlich

(3) produktive und deutlich zonierte Auwälder entlang des Westufers des Jenniseis. Diese Auwälder sind im Durchschnitt 3 km breit, können aber im Bereich von Zuflüssen bedeutend ausgedehnter sein.

In diesem Auwaldgürtel auf dem linken Ufer des Jenisseis befindet sich die Fang- und Beringungsstation von Mirnoje. Die Station selbst, eine leidlich komfortable zweistöckige Holzhütte, liegt auf einer Anhöhe im Übergangsbereich zwischen der Weidenaue und dem höher gelegenen „Hartholzauwald“.

Der tiefere, flussnahe Bereich der Aue fällt erst in der zweiten oder gar dritten Junidekade trocken und ist vornehmlich mit Filzast-Weiden (*Salix dasyclados*) bestanden. Im Sommer ist der sandige Boden unter den Weiden an vielen Stellen vegetationsfrei oder von einer oft dichten Brennnesselflur bestockt. Zerstreut finden sich kurzrasige Grasflächen und vom Wasser zusammen geschwemmte Genistfelder. Das Relief der niederen Aue ist durch Senken, die teilweise bis in den

Sommer hinein Wasser führen, und flussparallele Uferwälle in weiten Bereichen reich gegliedert. Eine dieser Senken, eine gut ausgebildete Hochflutrinne, hat den Charakter eines langgestreckten, flachen Sees mit reichen Beständen der Sumpfkresse (*Rorippa spec.*). Anders als die steilen Ufer des die niedere Aue durchströmenden Raswilki sind die Ufer der Hochflutrinne ausgesprochen flach.

Die hohe und niedere Aue werden durch eine Terrassenkante mit vorgelagerter Wiese mehr oder weniger klar von einander getrennt (Abbildung 5 & Abbildung 6). Diese Wiese ist wohl primär waldfrei und beherbergt in den Sommermonaten eine reiche, bis zu zwei Meter hohe Hochstaudenflur (*Heracleum sibirica*, *Archangelica decurens*, *Filipendula ulmaria* etc.) mit vereinzelt Weidenbüschen.

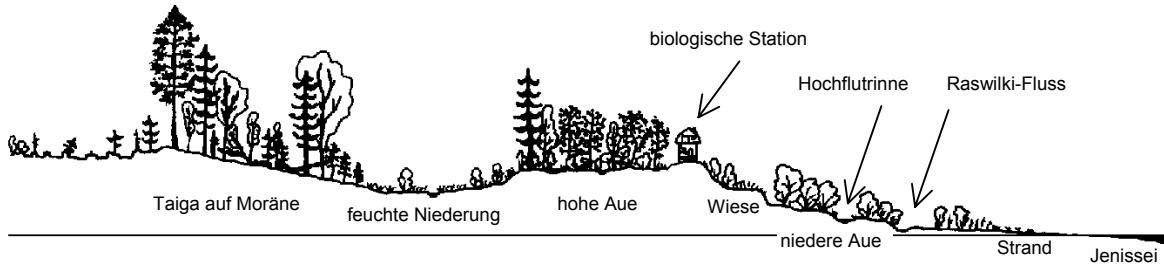


Abbildung 5: schematischer, stark überhöhter Querschnitt durch das Untersuchungsgebiet (mit freundlicher Genehmigung von Patrick Leopold)

Die Reliefunterschiede der sich anschließenden hohen Aue sind weniger deutlich ausgeprägt, führen aber doch zu einem kleinräumigen Mosaik von Seen mit herrlichen Blühaspekten von Sumpfdotterblume (*Caltha palustris*), Drachenwurz (*Calla palustris*) und Fierberklee (*Menyanthes trifoliata*) sowie feuchten Senken bis hin zu recht trockenen Standorten. Zudem schneidet sich der Altarm tief in die höheren Bereiche ein und bildet eine steile Abbruchkante. Im Gegensatz zur niederen Aue zeichnet sich der hohe Auwald durch eine deutliche Stockwerkgliederung aus. Besonders auf den höher gelegenen Bereichen wird die obere Baumschicht (bis zu 25 m) von Sibirischer Fichte (*Picea obovata*) und Sibirischer Tanne (*Abies sibirica*) gebildet, in den tiefer gelegenen sind es Färbererlen (*Alnus hirsuta*), die beachtliche Höhen erreichen können, während Birken (*Betula cf. pubescens*) in allen Bereichen vorkommen. Die Strauchschicht wird aus Mandschurischer Erle (*Alnus (Alnaster) fruticosa*), Traubenkirsche (*Prunus padus asiatica*), Weißem Hartriegel (*Cornus alba*) und anderen Büschen gebildet, auf der Geländekante zur Wiese wächst v.a. Ebereschens-Fiederspiere (*Sorbaria sorbifolia*). Die Filzast-Weide wird in der hohen Aue durch die Ohrenweide (*Salix aurita*) ersetzt. Das Bodensubstrat ist wegen der größeren Entfernung zum Jenissei feiner als in der niederen Aue und wegen der beständigen Vegetationsdecke humoser. An vielen Stellen ist eine gut ausgebildete Krautschicht oder aber eine Moosdecke vorhanden. Dennoch finden sich auch offene, vegetationsfreie Bereiche.

Dieser große Strukturreichtum bedingt gemeinsam mit der geographischen Lage (vgl. Kapitel 3.1) die hohe Artenzahl der mittelsibirischen Avifauna, die seit nunmehr 30 Jahren von vornehmlich russischen Wissenschaftlern unter der Leitung von Oleg V. Bourski intensiv untersucht wird. Dr. Bourski und sein Team konnten in der Region von Mirnoje 270 Vogelarten nachweisen, von denen 165 brüten.

Detaillierte Beschreibungen des Untersuchungsgebietes und seines Umfeldes finden sich bei BOURSKI (1995), KÖHLER (1995), PAGENKOPF & MATTES (1999) und MATTES & LIENAU (2001).

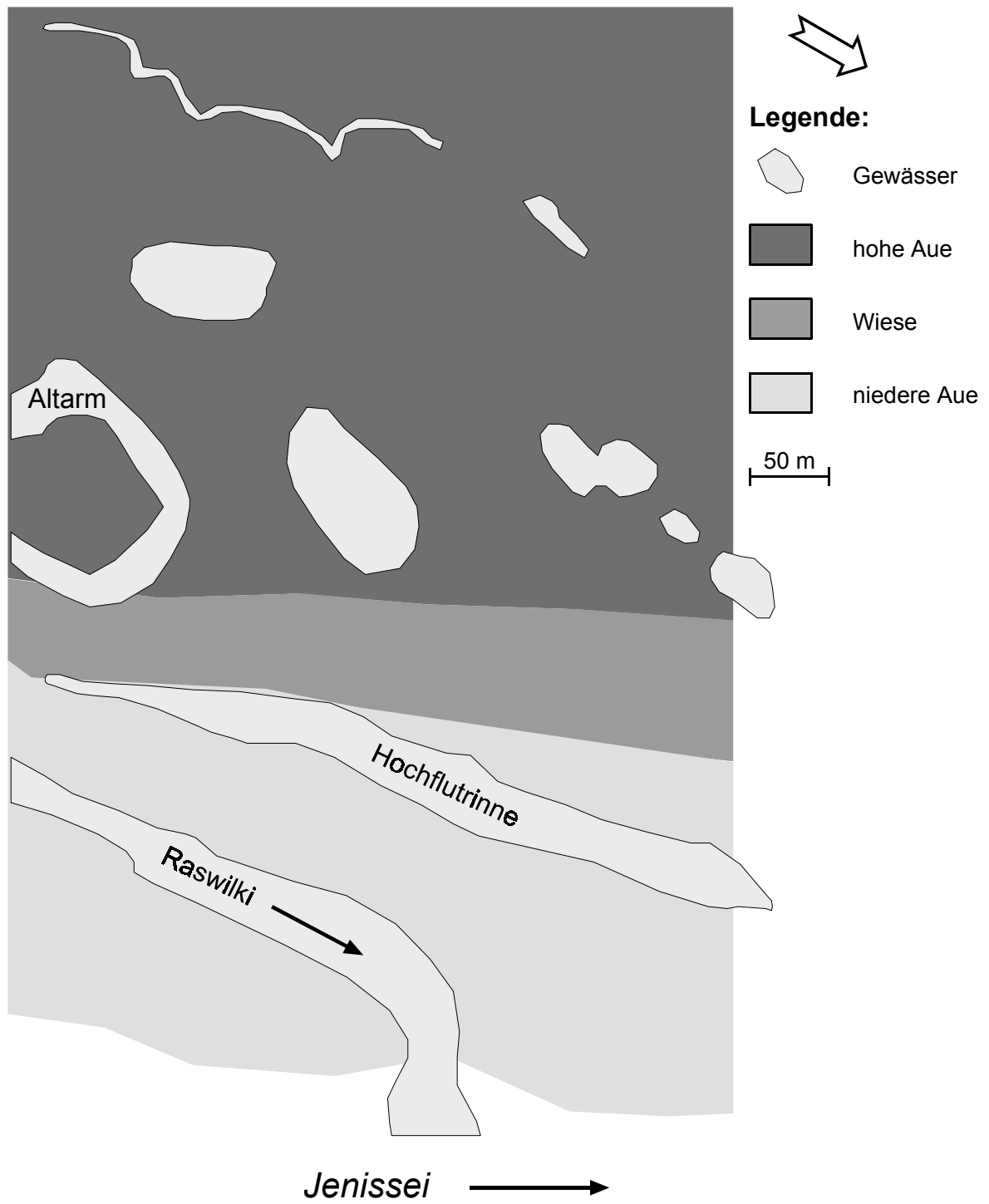


Abbildung 6: schematische Karte des Untersuchungsgebietes mit Vegetationszonierung

#### 4. Methoden

Die Geländearbeiten wurden von Anfang Mai bis Ende Juli in den Jahren 1997 und 1998 durchgeführt. Zusätzlich standen morphologische Maßzahlen und Daten zur Zug- und Brutphänologie aus den Jahren von 1989 bis 1998 zur Verfügung.

##### 4.1 Fangprogramm und Revierkartierung

Zum Fang der Vögel wurde der 45 ha große Plot im oben beschriebenen Auwald in acht Parzellen eingeteilt, von der jede pro Dekade einmal befangen wurde (Abbildung 6). Auf acht Tage des Fangens folgten zwei Tage Pause. In den vier Parzellen, die der hohen Aue des Plots zuzurechnen sind, wurden pro Fangtag (20<sup>00</sup> Uhr abends bis 12<sup>00</sup> Uhr am folgenden Nachmittag, das entspricht 16 h/Fangtag) jeweils 30 Japannetze aufgestellt, in den vier Weidenparzellen nur 20. Die geringere Anzahl der Netze im Weidenauwald trägt dem Umstand Rechnung, dass hier die Individuendichte ungleich höher ist als im Hartholzauwald. Zwar ist die Brutdichte niedriger als in den übrigen Teilen des Auwaldes, aber zur Zugzeit werden die Weiden wegen ihrer räumlichen Nähe zur Leitlinie Jenissei stärker genutzt, und zum Ende der Brutzeit ziehen die meisten Brutvögel mit ihren Jungen wegen des hohen Insektenaufkommens in den Weidenauwald. Zu den wenigen Ausnahmen zählen die Schwirrnachtigall und der Waldpieper (*Anthus hodgsoni*), die auch junggeführt den Weidenteil in der Regel meiden.

Die Netze wurden in einem Raster von 50 m an geeigneten Stellen platziert und in der Regel wegen des Hauptzugweges senkrecht zur Nord-Südrichtung gespannt. Jedes Netz wurde in einstündigem Turnus kontrolliert, bei Regen oder Kälte in etwas kürzeren Abständen, um das Leben der gefangenen Vögel nicht zu gefährden.

Die reguläre Fangsaison begann 1997 und 1998 Ende Mai. In den ersten beiden Junidekaden des Jahres 1997 konnte im Weidenauwald nur an zwei Tagen gefangen werden, da wegen des frühjährlichen Hochwassers des Jenissei die nahe am Fluss gelegenen Abschnitte noch überschwemmt waren. Noch dramatischer war die Situation 1998; erst ab der fünften Dekade konnten alle acht Parzellen befangen werden. Bis zum Ende der ersten Maidekade war lediglich der Uferwall, der den Weidenauwald vom Hartholzauwald trennt, trocken gefallen und somit zum Fang geeignet. Das zurückweichende Wasser erlaubte in der dritten Dekade einen Fangtag im Weidenteil, in der vierten Dekade bereits zwei. Tabelle 5 gibt einen Überblick über die zeitliche Einteilung der Fangsaison in den Jahren 1997 und 1998.

Tabelle 5: zeitliche Einteilung der Fangsaison 1997 & 1998

Dekade	1997	Bemerkung	1998	Bemerkung
I	26.05.-01.06.	nur zwei Fangtage im Weidenteil	26.05.-29.05.	nur Uferwall
II	03.06.-08.06.	nur zwei Fangtage im Weidenteil	02.06.-11.06	nur Uferwall
III	12.06.-20.06.	Alle Parzellen	12.06.-17.06	nur ein Fangtag im Weidenteil
IV	22.06.-30.06.	Alle Parzellen	22.06.-28.06.	nur zwei Fangtage im Weidenteil
V	02.07.-10.07.	Alle Parzellen	02.07.-10.07.	alle Parzellen
VI	12.07.-20.07.	Alle Parzellen	12.07.-20.07.	alle Parzellen
VII	22.07.-30.07.	Alle Parzellen	22.07.-30.07.	alle Parzellen

Neben einem Metallring mit Nummer und Kennung der russischen Vogelwarte Moskau erhielten die Vögel je drei Farbringe aus Plastik. Zur schnelleren Aufzeichnung im Gelände wurde jede Ringfarbe mit einer Nummer kodiert .

Die komplette Ringkombination kann nun als vierstellige Zahl geschrieben werden, wobei die Ziffernfolge durch nachstehendes Schema bestimmt wird:

	linkes Bein	rechtes Bein
oben	1	3
unten	2	4

Die Position des Metallringes gibt Auskunft über das Jahr der Beringung. 1997 wurden alle Neufänge mit dem Metallring in Position 2 (linkes Bein, unten), 1998 in Position 3 (rechtes Bein, oben) beringt.

Zusätzlich zum Fangprogramm wurde eine Revierkartierung durchgeführt, wobei besonderer Wert auf die Erfassung simultaner Gesänge gelegt wurde (TOMIAŁOJC 1980, BIBBY et al. 1992)). Im Juni und Juli beider Untersuchungsjahre wurde der Plot je acht Mal in den Abend- und frühen Morgenstunden systematisch begangen. Zudem wurden alle zufälligen Begegnungen mit Nachtigallen während der Beringungsarbeit notiert; nach Möglichkeit wurden die Ringkombinationen abgelesen, was wegen der hohen geographischen Breite und der damit verbundenen Helligkeit auch des Nachts oft gelang.

Auf Grundlage der Fangdaten und der Revierkartierung wurden hypothetische und idealisierte Papierreviere konstruiert, die sich innerartlich nicht überschneiden. Diese Papierreviere geben die Brutverteilung der Arten nur schematisch wieder; wegen der hohen Arbeitsbelastung und vor allem wegen der Vergleichbarkeit mit den aus vielen Jahren vorliegenden Daten der Revierkartierungen, die nach dieser Methode ermittelt wurden, wurden keine exakteren Reviere ermittelt.



## 4.2 Morphologische Maßzahlen

Bei der Beringung und der Vermessung wurden die Vögel mit dem Kopf zum Beringer gehalten (vgl. Abbildung 7, A). Die Kombinationen der Farbringe sowie die Maße wurden in einem Feldbuch festgehalten. Flügel- und Schwanzlängen sowie die Tarsus- und Fußmaße wurden mit einem Lineal mit Stopmarke ermittelt, die Schnäbel wurden mit einer Schieblehre vermessen.

### Flügelänge

Es wurden die maximalen Längen der Flügel ermittelt, wie es u.a. von SVENSSON (1992) empfohlen wird (vgl. auch DE BEER et al. 2001). Zudem kommt diese Methode schon seit Jahren bei der Arbeit im Plot zur Anwendung und wurde wegen der besseren Vergleichbarkeit mit Messungen aus früheren Jahren beibehalten. Hierbei wird das Lineal soweit unter den geschlossenen Flügel geschoben, bis dessen Stopmarke am Flügelbug anliegt. Mit beiden Daumen wird der Flügel nun durch sanften Druck auf die Kleinen Armdecken auf dem Lineal fixiert, ohne den Flügel dabei zu spreizen (Abbildung 7, A (1)). Sodann werden die Handschwingen mit dem rechten Zeigefinger oder dem linken Daumen parallel zum Lineal platziert, glattgestrichen (Abbildung 7, A (2)) und die Länge der längsten Handschwinge (hier: HS 4 bei aszendenter Zählweise) abgelesen (Abbildung 7, A (3)).

### Handflügelindex

Alle europäischen Singvögel haben zehn Handschwingen, von denen die äußerste allerdings mehr oder weniger stark reduziert ist und nicht vermessen wird. Beginnend mit HS 2 wurden sieben Handschwingen vermessen und ihr Abstand zur längsten Handschwinge ermittelt. Bei der Vermessung muss der Flügel so geschlossen gehalten werden, dass die Außenkanten der Handschwingen eine gerade Linie bilden.

Eine wichtige flugbiologische Maßzahl, die sich aus der Flügelänge und dem Abstand der Flügelspitze zur ersten Armschwinge errechnet, ist der Handflügelindex (H.I.) (KIPP 1959, GATTER 1979, GATTER 2002); der Index spiegelt den Anteil der Flügelspitze (in %) an der Gesamtlänge des Flügels wider. Gemäß der seit Jahren auf der Biologischen Station Mirnoje angewandten Methode wurde in dieser Arbeit jedoch nicht der Abstand der Spitze zur ersten Armschwinge gemessen, sondern der Abstand zur achten Handschwinge. Entsprechend wird der Handflügelindex nach BEZZEL & PRINZINGER (1990) abgewandelt. Die daraus resultierende Maßzahl entzieht sich zwar des Vergleiches mit Literaturdaten, erlaubt aber den interspezifischen Vergleich der behandelten Nachtigallenarten. Ohnehin sollte der Handflügelindex nur zum Vergleich nah verwandter Arten angewendet werden.

Der Handflügelindex wurde somit wie folgt errechnet:

$$\text{H.I.} = \Delta\text{H8} \times 100 / \text{l}$$

wobei gilt:

H.I.: Handflügelindex

$\Delta\text{H8}$ : Abstand Flügelspitze (Handschwinge 4) zu Handschwinge 8

l: Flügelänge

### Schwanzlänge

Zur Ermittlung der Schwanzlänge wurde die Stopmarke des Lineals so auf dem Rücken des Vogels platziert, dass der Schwanz um 90° nach oben gegen das Lineal gedrückt werden konnte (Abbildung 7, B). Sodann wurde die Länge der längsten Schwanzfeder gemessen und 1 mm für die Tiefe der Stopmarke hinzuaddiert.

### Tarsus- und Lauflänge

Der Tarsus (Lauf) wurde vermessen, indem die Zehen um ca. 90° abgeklappt und der distale Punkt des Tarsus gegen die Stopmarke des Lineals gedrückt wurde (Abbildung 7, C). Am Intertarsalgelenk wurde nun der Unterschenkel um ebenfalls 90° abgewinkelt und die Länge am oberen Rand des Gelenkes abgelesen. Diese Maß enthält also neben dem Intertarsalgelenk auch noch den distalen Teil des Tibiotarsus.

Die Zehen wurden auf dem Lineal gespreizt und sowohl mit als auch ohne Berücksichtigung der Krallen vermessen (Abbildung 7, D). Die Länge der Krallen ergibt sich aus der Subtraktion der Zehenlänge ohne Krallen von der Länge der Zehen mit Krallen.

Die Länge der Hinterzehe, ebenfalls mit und ohne Kralle, wurde von der Verlängerung der Hinterkante des in einem Winkel von 90° gehaltenen Tarsus aus gemessen.

### Schnabelmaße

Die Schnabelmaße (Abbildung 7, E & F) wurden mit Hilfe einer Schieblehre ermittelt. Da im Gegensatz zu vielen anderen Arten die Befiederung des Oberschnabels bei den untersuchten Nachtigallen kein deutliches Widerlager zum Ansetzen der Schieblehre bietet, wurde die proximale Kante der Nasenöffnung bei allen drei Messungen (Länge, Höhe, Breite) als Bezugspunkt gewählt. Das Maß der Länge wurde am Oberschnabel abgenommen. Für die Ermittlung der beiden übrigen Maße wurde die Schieblehre so am proximalen Ende der Nasenöffnung platziert, dass sie leicht abgenommen und aufgesetzt werden konnte, ohne den Schnabel dabei einzudrücken.

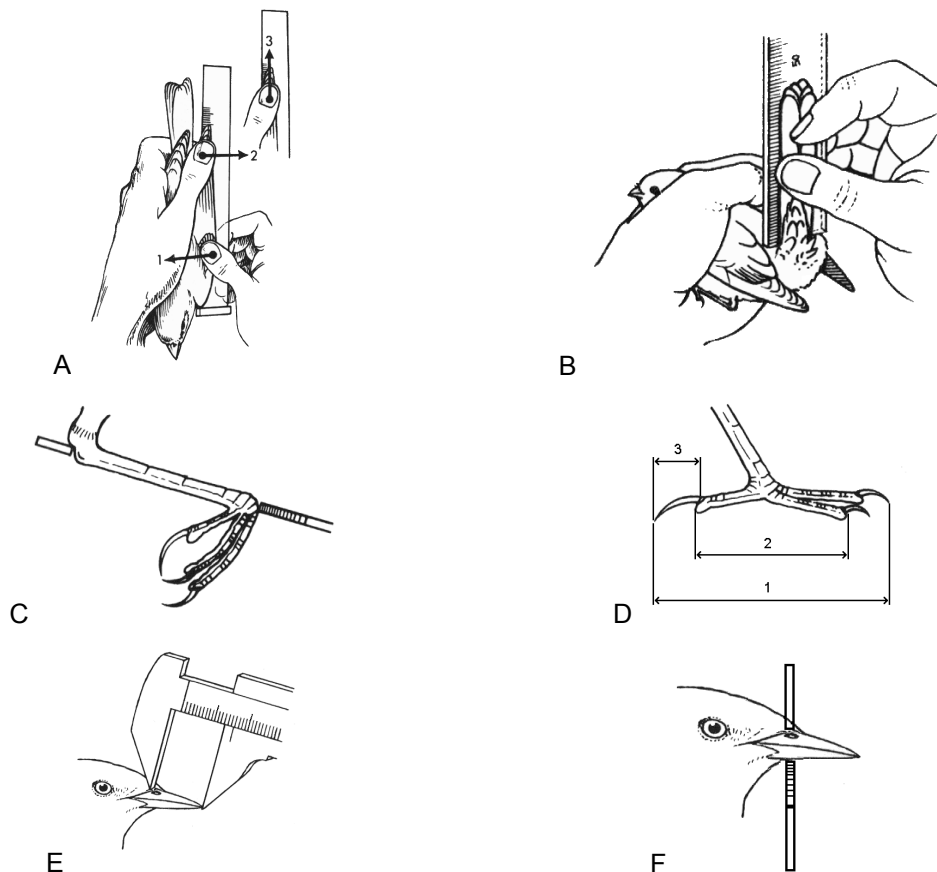


Abbildung 7: Graphiken zu morphologischen Messungen (aus SVENSSON (1992); z.T. verändert). A: Messung der Flügellänge; B: Messung der Schwanzlänge; C: Messung der Tarsuslänge; D: Messung der Fußmaße, 1: Spann mit Krallen, 2: Spann ohne Krallen, 3: Länge der Hinterkrallen; E: Messung der Schnabellänge; F: Messung der Schnabelhöhe

## Gewicht

Zum Wiegen mit der Federwaage wurden die Vögel in einen Leinenbeutel gegeben, der nach jedem Wiegen ohne Inhalt erneut gewogen wurde, um der Verfälschung des Ergebnisses durch mögliche Verunreinigungen entgegenzuwirken. Das Gewicht des Leinenbeutels und das der Ringe wurde dann vom ermittelten Gewicht abgezogen.

Das Gewicht eines Vogels ist abhängig von seinem Ernährungszustand. So ist in der Regel ein Individuum auf dem Zug wegen der vermehrten Fettdeposition schwerer als ein lokaler Brutvogel der gleichen Art, und auch die tageszeitliche Schwankung ein und desselben Individuums kann beträchtlich sein. Aus diesem Grund wurde die Fettdeposition aller gefangenen Vögel anhand einer achtstufigen Skala (0: keine Fettdisposition, 7: höchste Fettdisposition) abgeschätzt (vgl. KAISER 1993) und für jeden Fettwert ein Korrekturfaktor ermittelt, um das Gewicht auf den angenommenen Fettwert 0 zu reduzieren (Abbildung 8).

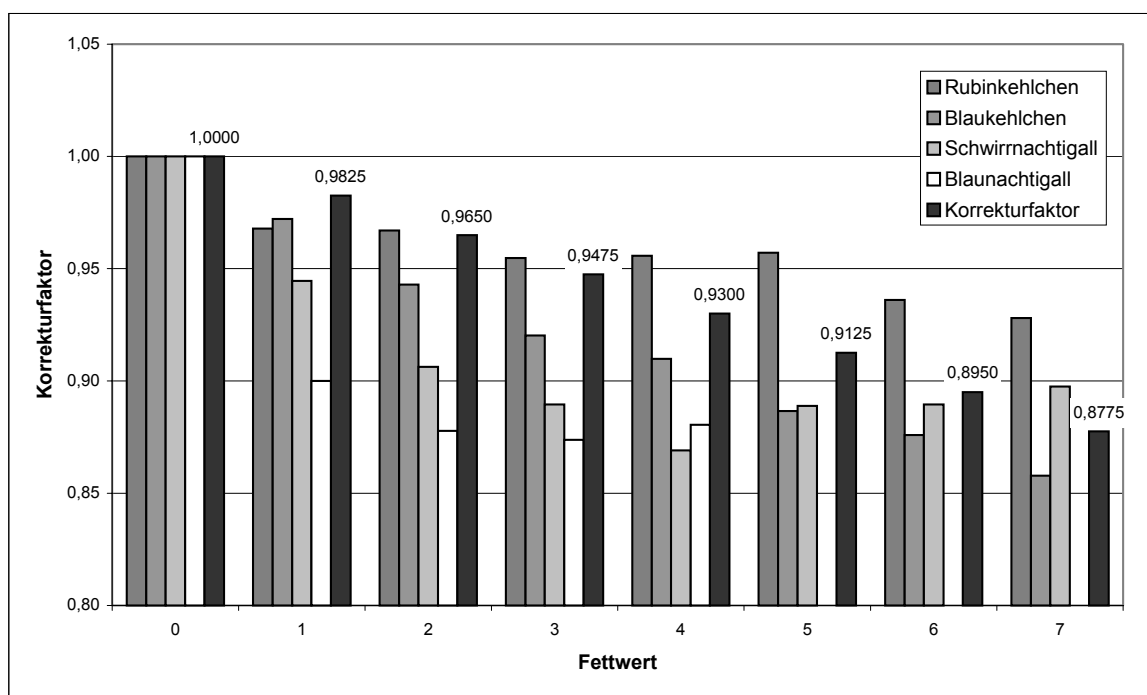


Abbildung 8: Korrekturfaktoren der Gewichte bei unterschiedlicher Fettdeposition

Von den korrigierten Gewichten wurde als Maß für die Körpergröße die Kubikwurzel gezogen, da bei wachsender Körpergröße die Masse im Vergleich zu den Längenmaßen in der dritten Potenz steigt. Um die morphologischen Maßzahlen der vier untersuchten Arten unabhängig von der absoluten Größe der Vögel miteinander zu vergleichen, wurden die Längenmaße durch das Maß für die Körpergröße geteilt (LEISLER & WINKLER 1991). Da alle Maßzahlen normalverteilt sind, erübrigte sich eine Transformation der Daten. Zur statistischen Auswertung wurde die Varianzanalyse („analysis of variance“, im Folgenden ANOVA) verwendet, der ein post-hoc-Mehrfachvergleichstest nach BONFERRONI (bei gleicher Varianz der Stichproben) oder nach TAMHANE (bei ungleicher Varianz) nachgeschaltet wurde.

### 4.3 Experimente zum Nahrungsverhalten

Zusätzlich zu den Freilanduntersuchungen wurden umfangreiche **Käfigexperimente zum Nahrungssuchverhalten** mit aufgezogenen Vögeln und Wildfängen durchgeführt. Da das Ernährungsverhalten der versteckt lebenden Nachtigallen in freier Natur nur schwer zu beobachten ist, sollten diese Versuche Aufschluss über die Methoden des Nahrungserwerbs sowie über die bevorzugte Beutegröße geben.

Nach dem Ende der Fangsaison wurde an der Biologischen Station Mirnoje, im Halbschatten des Waldrandes, eine 3 x 3 x 3 m große Voliere errichtet, die in neun gleichgroße Quadranten mit unterschiedlichen Substraten aufgeteilt wurde (Abbildung 9).

In den Quadranten mit vertikalen Strukturen (Brennnesseln, Wasserbecken + Weidendickicht, Weidendickicht und Reisig) wurde unterschieden, ob sich die Vögel auf dem Boden oder oberhalb des Bodens in der Vegetation befanden.

<u>Brennnesseln</u> a) > 15 cm b) < 15 cm	<u>Wasserbecken</u> + <u>Weidendickicht</u> a) in Weiden b) Boden unter Weiden	<u>Weidendickicht</u>
<u>Reisig</u> a) unter Reisig b) im Reisig	<u>Rasen</u>	<u>umgegrabener Boden</u>
<u>Moos</u>	<u>Blätter</u>	<u>solider Boden</u>



1 m

Abbildung 9: Versuchsanordnung des Volierenexperiments zum Nahrungsverhalten

Die Nachtigallen wurden einzeln in die Voliere verbracht und jeweils über eine halbe Stunde aus einem nahen Versteck heraus beobachtet. Die Verhaltensweisen wurden für jeden Quadranten einzeln protokolliert und sind in Tabelle 6 dargestellt. Zunächst wurde vermerkt, ob der beobachtete Vogel überhaupt der Suche nach Nahrung nachging oder sich anderweitig beschäftigte, der Zeitaufwand für beide Kategorien wurde sekundengenau notiert. Gleichfalls sekundengenau wurde die Verweildauer in den neun Quadranten protokolliert. Wegen der geringen Größe der Voliere berührten die Vögel aus Bewegungsdrang oder beim Wechsel des Aufenthaltsortes für kurze Zeit häufig Quadranten, ohne diese zu nutzen. Solche Aufenthalte wurden nicht protokolliert. Für eine Beobachtung, die in die Auswertung einging, musste ein Vogel vielmehr einen Quadranten mit einer erkennbaren Intention anfliegen, sich in diesem für mehr als fünf Sekunden aufhalten oder aber in diesem der Nahrungssuche nachgehen.

Den Nachtigallen stehen verschiedene Methoden oder Manöver zur Verfügung, um an ihre Nahrung zu gelangen. Sie lassen sich im Experiment recht gut voneinander unterscheiden. Um die Vergleichbarkeit mit anderen Arbeiten zu gewährleisten, folgt die Terminologie der Benennung der Manöver dem übersichtlichen Vorschlag von ROBINSON & HOLMES (1982), die wiederum auf HOLMES et al. (1979) Bezug nehmen und versuchen, ihre Terminologie mit der von FITZPATRICK (1980) in Einklang zu bringen. Allerdings wird die Benennung durch eine angehängte Zahl erweitert, die die Höhe des Substrates bezeichnet, auf dem sich die aufgenommene Beute befindet. Dabei bedeutet: (1) – die Beute wird vom Boden oder von der Bodenbedeckung aufgenommen, (2) – die Beute wird von einem erhöhten Substrat wie etwa Ästen, Blättern oder auch der Volierenwand aufgenommen, (3) – fliegende Beute wird aufgenommen. Zur Verdeutlichung wurde die Zahl immer angehängt, auch in den Fällen, in denen nur eine Substrathöhe realisierbar ist (wie z.B. beim „Hawking“, das bereits eine in der Luft befindliche Beute impliziert).

In der Regel war der Erfolg des Beutegreifens nicht erkennbar, somit gehen sowohl erfolgreiche als auch erfolglose Manöver in die Daten ein.

Um die Verwirrung der Begriffe nicht zu vermehren, ist ein Beibehalten der englischen Ausdrücke in dieser Arbeit gerechtfertigt. Zum besseren Verständnis werden sie in Tabelle 6 erläutert und denen von ROBINSON & HOLMES (1982) gegenüber gestellt, die wiederum auf FITZPATRICK (1980) rekurren<sup>5</sup>.

Tabelle 6: protokollierte Verhaltensweisen im Volierenexperiment

Terminologie	Erklärung	Terminologie nach ROBINSON & HOLMES 1982	Erklärung
<b>Zeitaufwand</b>			
Zeit ohne Nahrungssuche			
Zeit zur Nahrungssuche			
Besuchshäufigkeit eines Substrats			
<b>Jagdmethode</b>			
Gleaning 1	hüpfender oder stehender Vogel nimmt ohne zu fliegen stationäre Beute vom Boden	Gleaning	hüpfender oder stehender Vogel nimmt stationäre Beute vom Substrat
Gleaning 2	hüpfender oder stehender Vogel nimmt ohne zu fliegen stationäre Beute von höherem Substrat		
Flush-chase 3	unter Einsatz des ganzen Körpers aber ohne zu fliegen nimmt Vogel fliegende Beute	Flush-chase	aufgestöberte Beute wird vom Vogel (meist fliegend) verfolgt
Hover 1	fliegender Vogel nimmt Beute vom Boden	Hover	fliegender Vogel nimmt stationäre Beute vom Substrat
Hover 2	fliegender Vogel nimmt Beute von höherem Substrat		
Hawking 3	fliegender Vogel nimmt fliegende Beute	Hawking	bereits fliegende Beute wird vom Vogel in der Luft gejagt

Das meist heimliche und versteckte Leben der Nachtigallen macht eine Beobachtung der Arten im Freiland schwierig und rechtfertigt eine quantifizierbare Aufnahme des Verhaltens im Experiment. Zudem haben gezielte Experimente den Vorteil, viele Randbedingungen kontrollieren zu können. Andererseits muss man sich der Gefahren und Risiken experimenteller Verhaltensstudien bewusst sein. Daher ist eine **Methodenkritik** sinnvoll:

Das Verhalten der Tiere kann durch den Versuchsaufbau, die für den Vogel fremde Stresssituation oder den Experimentator selbst beeinflusst werden. Ein Beispiel mag das Problem illustrieren: Ein Schilfrohrsänger (*Acrocephalus schoenobaenus*) wurde in eine Versuchsanordnung verbracht, in der neben Weiden, Brennesseln und offenen Flächen auch Koniferenzweige zur Nahrungssuche dargeboten wurden. Der Rohrsänger verbrachte den Großteil der Zeit nicht in dem ihm angestammten Nahrungshabitat, sondern in den Nadelzweigen, wo er v.a. Ameiseneier zu sich nahm.

<sup>5</sup> Hier sei auf die grundlegende Arbeit von REMSEN & ROBINSON (1990) verwiesen, die die Nomenklatur erweitert und verfeinert, dadurch aber auch verkompliziert

Dieses Verhalten steht in offensichtlichem Widerspruch zu seinem Verhalten in freier Natur und kann durch vielerlei Umstände hervorgerufen worden sein. Vielleicht hat der Vogel die Ameiseneier bereits beim Einlass in die Voliere entdeckt und sah zu einer weiteren zeitintensiven Futtersuche keinen Anlass; vielleicht handelt es sich auch um ein besonders exploitatives Individuum. Solche Ausnahmefälle sollten durch eine große Stichprobe ausgeglichen werden können, verdeutlichen aber doch die Gefahren eines Experimentes. Leicht verführt eine durchdachte Versuchsanordnung, die große Mengen quantitativ verwertbarer Daten liefert, zu einer unkritischen Interpretation. Auch das ausgeklügeltste Experiment kann keine objektiven Aussagen garantieren; zu vielfältig sind die Verhaltensweisen der Vögel, zu groß ist die Gefahr, während des Protokollierens wichtige Ereignisse zu übersehen. Das zwangsläufig zugrunde liegende Ethogramm vereinfacht zwar das Kategorisieren des beobachteten Verhaltens, lässt aber doch viele Interpretationsmöglichkeiten offen. Nicht immer werden verschiedene Beobachter ein gezeigtes Verhalten in dieselbe Kategorie einordnen, ja selbst derselbe Protokollant wird es nicht selten an konsequenter Stringenz fehlen lassen. Gerade die wichtige Einteilung in die Kategorien „nahrungssuchend“ und „nicht nahrungssuchend“ (vgl. Kapitel 5.4.2) war oft nur schwer vorzunehmen. Fluchtversuche, Baden oder anderes Komfortverhalten sind zwar eindeutig in die letztgenannte Kategorie einzuordnen, vermeintliche Inaktivität oder Sichern waren hingegen nicht immer klar abzugrenzen, da sie durchaus mit dem visuellen oder akustischen Erfassen potentieller Beute verwechselt werden können (und beide Funktionen sich durchaus nicht ausschließen müssen). Eine spätere Überprüfung der Beobachtungen anhand von Videobändern war nicht möglich, da es auf der Station keine hinlängliche Stromversorgung gibt, die das Aufladen der Akkumulatoren ermöglicht hätte.

Bei der oben beschriebenen Versuchsanordnung wurden den Vögeln keine zusätzlichen Nahrungsquellen angeboten. Daher besteht die Möglichkeit, dass das zur Verfügung stehende Nahrungsangebot in der Voliere durch die Vögel selbst beeinflusst wurde und einem Individuum, das in die Voliere verbracht wurde, nachdem bereits mehrere Vögel diese zur Nahrungssuche nutzen, weniger Beutetiere zur Verfügung standen als seinen Vorgängern. Insbesondere Bodenarthropoden könnten dezimiert worden sein, während fliegende Insekten permanent durch die Volierenwände ins Innere gelangen konnten. Diesem Effekt wurde entgegengewirkt, indem die Reihenfolge der untersuchten Arten wechselte und nur wenige Vögel pro Tag in die Voliere verbracht wurden. Dadurch verlängerte sich allerdings die Dauer des Experimentes insgesamt, was wiederum wegen der sich verändernden Insektdichte im Verlaufe des Experimentzeitraumes zu Problemen mit der Vergleichbarkeit führen kann. Daher wurden die Versuche auf einen Zeitraum von drei Wochen im August und Anfang September beschränkt, also auf eine Jahreszeit, in der das Angebot an Insekten annähernd konstant hoch ist.

Trotz der genannten methodischen Unsicherheiten, die zum Teil durch die skizzierten Unwägbarkeiten eines jeden Experiments bedingt sind, zum anderen aus den extremen Bedingungen und der fehlenden Ausstattung der sibirischen Feldstation resultieren, liefert das Volierenexperiment brauchbare Ergebnisse, die sich mit nicht quantifizierten Beobachtungen im Freiland decken. Allerdings müssen sie mit der gebotenen Vorsicht interpretiert werden und sollten nicht zu einer überzogenen Generalisierung verleiten.

**Käfigexperimente zur bevorzugten Größe der Beutetiere** wurden in Moskau an in Zentralsibirien gefangenen Vögeln durchgeführt. Die Nachtigallen wurden einzeln in kleine Käfige verbracht. Sodann wurden ihnen nach einer kurzen Eingewöhnungszeit von wenigen Minuten auf einem Holzbrett Heimchen (*Acheta domestica*) in fünf verschiedenen Größenklassen (Tabelle 7) angeboten und die Wahl der Vögel protokolliert.

Tabelle 7: Einteilung der verfütterten Heimchen in Größenklassen

Klasse	Größe (cm)
I	4-6
II	6-8
III	8-10
IV	10-12
V	12-16

Jedes gefressene Heimchen wurde umgehend durch ein neues derselben Größenklasse ersetzt, so dass die Vögel zu jeder Zeit das komplette Spektrum zur Auswahl hatten. Zudem wurde die Reihenfolge der Insekten nach jeder Auswahl verändert, um Gewöhnungseffekte oder Lagepräferenzen auszuschließen. Insgesamt wurden dreizehn Nachtigallen zu den Experimenten herangezogen (Tabelle 8).

**Tabelle 8: Anzahl und Geschlechterverteilung der beteiligten Nachtigallenarten**

<b>Art</b>	<b>Gesamt</b>	<b>Männchen</b>	<b>Weibchen</b>
Rubinkehlichen	4	1	3
Blaukehlichen	3	2	1
Schwirrnachtigall	4	2	2
Blaunachtigall	2	1	1

Aus den protokollierten Ergebnissen wurden die Mediane der Größenklassen für alle Arten und Geschlechter berechnet. Wegen der geringen Stichprobengröße eignete sich das arithmetische Mittel nicht für die Berechnung, da der Test auf Normalverteilung nicht gelingen kann. Zudem ist der Median weniger anfällig gegen Ausreißer.

## 5. Ergebnisse

### 5.1 Morphologische Maße

Der sehr große Stichprobenumfang lässt dezidierte Aussagen über die wichtigsten Maße der Vögel zu, allerdings sei auf die Sonderstellung der Blaunachtigall hingewiesen, die in Mirnoje ihre nördliche Verbreitungsgrenze erreicht und nicht in jedem Jahr angetroffen wird. Wegen der suboptimalen Habitatverhältnisse an der Arealgrenze erscheinen vor allem junge Individuen oder Vögel, die aus anderen Gründen nicht in der Lage waren, erfolgreich zu brüten, auf dem Plot. Die Maße dieser Tiere spiegeln womöglich keinen repräsentativen Querschnitt der Art wider.

#### 5.1.1 Gewichte

Für die Berechnung der Gewichte standen Messungen von insgesamt 1.218 Fänglingen zur Verfügung. Die Gewichtsmessungen erfolgten zum großen Teil in den Jahren 1990 bis 1994 auf der Ostseite des Jenisseis, jedoch wurden auch 1997 und 1998 am Westufer alle gefangenen Schwirr- und Blaunachtigallen gewogen, um den geringen Stichprobenumfang dieser beiden selteneren Arten zu kompensieren.

Mit durchschnittlich 20 g ist das Rubinkehlchen um über 20 % schwerer als die übrigen Arten, die sich in ihren Gewichten ähneln (Tabelle 9). Die Gewichtsunterschiede zwischen Rubinkehlchen und den übrigen Arten sind hoch signifikant (t-Test  $p < 0,001$ ), ebenso die zwischen Blaukehlchen und Blaunachtigall ( $p < 0,005$ ) sowie zwischen Schwirrnachtigall und Blaunachtigall ( $p < 0,001$ ). Lediglich die Gewichtsunterschiede zwischen Blaukehlchen und Schwirrnachtigall sind nicht hinlänglich signifikant.

**Tabelle 9: Gewichte der Nachtigallen nach Geschlechtern (g); Rubinkehlchen n: 839 (♂♂: 447, ♀♀: 392), Blaukehlchen n: 293 (♂♂: 178, ♀♀: 115), Schwirrnachtigall n: 61 (♂♂: 30, ♀♀: 31), Blaunachtigall n: 25 (♂♂: 15, ♀♀: 10)**

Art	Gesamt			Männchen			Weibchen		
	Mittelwert	Min-Max	Stabw	Mittelwert	Min-Max	Stabw	Mittelwert	Min-Max	Stabw
Rubinkehlchen	20,07	15,0-26,2	1,63	21,09	16,4-26,2	1,24	18,91	15,1-24,6	1,18
Blaukehlchen	15,54	11,2-19,8	1,06	15,67	11,2-19,8	1,10	15,33	12,0-18,1	0,94
Schwirrnachtigall	15,84	14,0-18,60	1,08	15,79	14,0-17,7	0,99	15,88	14,0-18,6	1,17
Blaunachtigall	14,91	13,2-19,4	1,32	14,83	13,5-19,4	1,37	15,04	13,2-17,6	1,30

Bei Rubin- und Blaukehlchen sind die Männchen schwerer als die Weibchen, während Schwirr- und Blaunachtigallmännchen leichter als ihre Weibchen sind (Tabelle 9).

Ein Geschlechtsdimorphismus ist beim Rubinkehlchen am deutlichsten ausgeprägt; Männchen sind um 10 % schwerer als Weibchen. Den geringsten Unterschied zeigt die Schwirrnachtigall, bei der die Weibchen um 0,6 % schwerer als die Männchen sind. Die Unterschiede zwischen den Geschlechtern liegen bei Blaukehlchen und Blaunachtigall mit 2,2 % resp. 1,4 % dazwischen.

Die Gewichtsunterschiede zwischen den Geschlechtern sind bei Rubin- und Blaukehlchen hoch signifikant (t-Test  $p < 0,001$  bzw.  $p < 0,007$ ), wohl wegen des geringen Stichprobenumfangs jedoch nicht bei Schwirr- und Blaunachtigall.

Für interspezifische Vergleiche wurde die Körpergröße der Nachtigallen mit Hilfe der Kubikwurzel der Gewichte errechnet (Tabelle 10). Das Maß für die Körpergröße kommt beim interspezifischen Vergleich der Arten unabhängig von der absoluten Größe zum Einsatz (Kapitel 5.1.7).



Tabelle 10: Körpergröße der Nachtigallen; Stichprobenumfang siehe Tabelle 11

Art	Gesamt		Männchen		Weibchen	
	Mittelwert (g)	Körpergröße	Mittelwert (g)	Körpergröße	Mittelwert (g)	Körpergröße
Rubinkehlen	20,07	2,72	21,09	2,76	18,91	2,66
Blauehlchen	15,54	2,50	15,67	2,50	15,33	2,48
Schwirrnachtigall	15,84	2,51	15,79	2,51	15,88	2,51
Blaunachtigall	14,91	2,46	14,83	2,46	15,04	2,47

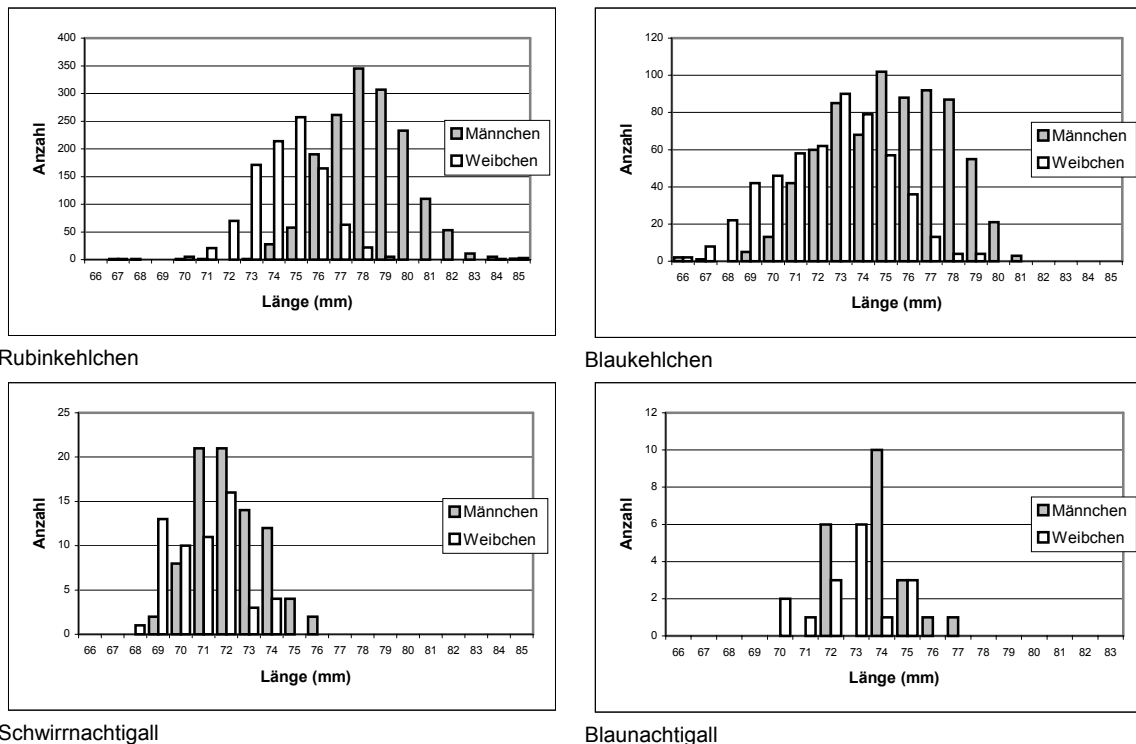
### 5.1.2 Flügelmaße

Die Flügelängen der Nachtigallen sind Tabelle 11 zu entnehmen. Die Flügel der Rubinkehlchen sind um 3,6 % länger als die der Blaukehlchen, die wiederum um 1,2 % länger sind als die der Blaunachtigallen. Der Unterschied zwischen Blaunachtigallen und Schwirrnachtigallen beträgt 2,1 %. Die Unterschiede zwischen Rubinkehlchen und den drei weiteren Arten sind hoch signifikant (t-Test  $p < 0,001$ ), ebenso die zwischen Blaukehlchen und Schwirrnachtigall ( $p < 0,001$ ) sowie zwischen Blaunachtigall und Schwirrnachtigall ( $p < 0,001$ ). Auch die Unterschiede zwischen Blaukehlchen und Blaunachtigall sind mit  $p < 0,5$  schwach signifikant.

**Tabelle 11: absolute Flügelängen der vier Nachtigallenarten (mm); Rubinkehlchen n: 2.784 (♂♂: 1.608, ♀♀: 998), Blaukehlchen n: 1.318 (♂♂: 724, ♀♀: 524), Schwirrnachtigall n: 208 (♂♂: 84, ♀♀: 59), Blaunachtigall n: 42 (♂♂: 22, ♀♀: 17)**

Art	Gesamt			Männchen			Weibchen		
	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw
Rubinkehlchen	76,84	67-85	2,58	78,28	67-85	1,91	74,53	67-85	1,71
Blaukehlchen	74,10	66-83	2,93	75,23	66-81	2,65	72,52	66-83	2,54
Schwirrnachtigall	71,63	67-76	1,70	72,18	69-76	1,55	70,85	67-74	1,61
Blaunachtigall	73,18	70-77	1,68	73,64	70-77	1,59	72,59	70-75	1,66

Die Männchen aller vier Arten haben im Mittel längere Flügel als die entsprechenden Weibchen. Allerdings gibt es bei allen Arten deutliche Überlappungen zwischen den Geschlechtern, wie ein Blick auf die Maximal- und Minimalwerte zeigt. Zur Verdeutlichung sind die Häufigkeitsverteilungen der Flügelängen in Abbildung 10 dargestellt. Ein Geschlechtsdimorphismus ist beim Rubinkehlchen am deutlichsten ausgeprägt, und auch beim Blaukehlchen lässt sich eine zweigipflige Verteilung ausmachen. Diffuser ist das Bild bei der Schwirrnachtigall und der Blaunachtigall. Dennoch sind die Unterschiede zwischen den Geschlechtern mit  $p < 0,001$  bei Rubinkehlchen, Blaukehlchen und Schwirrnachtigall hoch signifikant, nicht aber bei der Blaunachtigall.



**Abbildung 10: Häufigkeitsverteilung der Flügelängen; Stichprobenumfang siehe Tabelle 11**

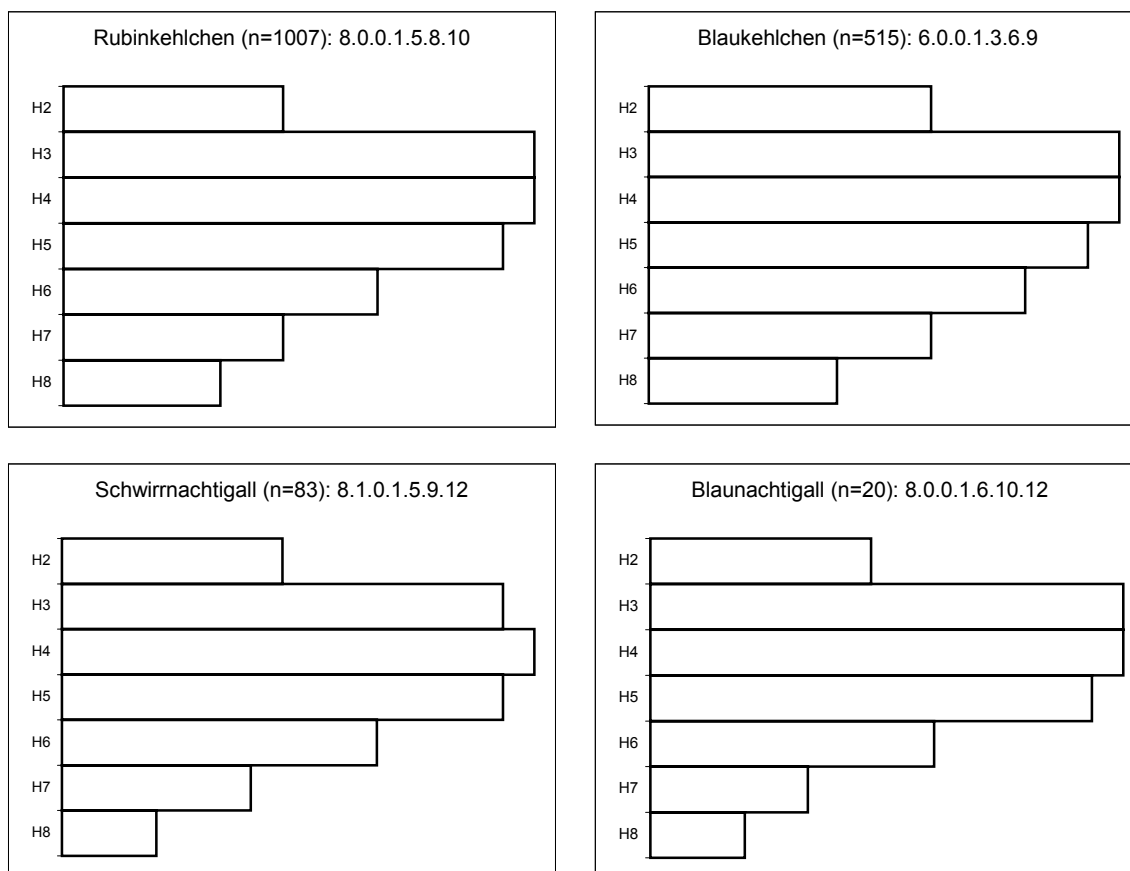
Beim Vergleich nah verwandte Arten miteinander ist die Länge des Flügels und insbesondere der Handflügelindex ein wichtiges Indiz bei der Beurteilung der Manövrierfähigkeit und des Zugverhaltens. Der Handflügelindex nach KIPP (1959, hier verändert, siehe dazu Kapitel 4.2) gibt den Anteil der Flügelspitze an der Gesamtlänge des Flügels in Prozent an.

Tabelle 12 zeigt die Handflügelindizes der Nachtigallenarten, die entsprechenden Flügelformen sind in Abbildung 11 zur Verdeutlichung als Handflügelformel (vgl. BUSSE 1984)graphisch dargestellt.

**Tabelle 12: Handflügelindex der vier Nachtigallenarten; Stichprobenumfang siehe Tabelle 11**

Art	Min-Max	Mittelwert	Stabw	n
Rubinkehlchen	8,1-19,8	13,6	1,5	1007
Blaukehlchen	7,9-16,9	12,3	1,7	515
Schwirrnachtigall	12,5-22,2	16,1	1,7	83
Blaunachtigall	13,2-18,4	16,4	1,3	20

Die Mittelwerte der Handflügelindizes der Rubin- und Blaukehlchen sind deutlich kleiner als die von Schwirr- und Blaunachtigall. Zwar überschneiden sich die Minimalwerte der beiden letztgenannten Arten mit den Maximalwerten der erstgenannten (die Maximalwerte der Rubinkehlchen übersteigen sogar die Maximalwerte der Blaunachtigall), doch ist die Tendenz zu stumpferen Flügeln bei Rubin- und Blaukehlchen klar ersichtlich, wie schon ein Blick auf Abbildung 11 vermuten lässt. Die Flügelspitze wird bei Rubinkehlchen, Blaukehlchen und Schwirrnachtigall von HS 3 und HS 4 gebildet, während bei der Schwirrnachtigall die Spitze ausschließlich von H4 gebildet wird.



**Abbildung 11: graphische Darstellung der Flügelformeln der vier Nachtigallenarten. Beachte ascendente Zählweise der Handschwingen (H2-H8); die Zahlen hinter dem Stichprobenumfang geben den Abstand der Handschwinge H2-H8 von der Flügelspitze („0“) in mm an**

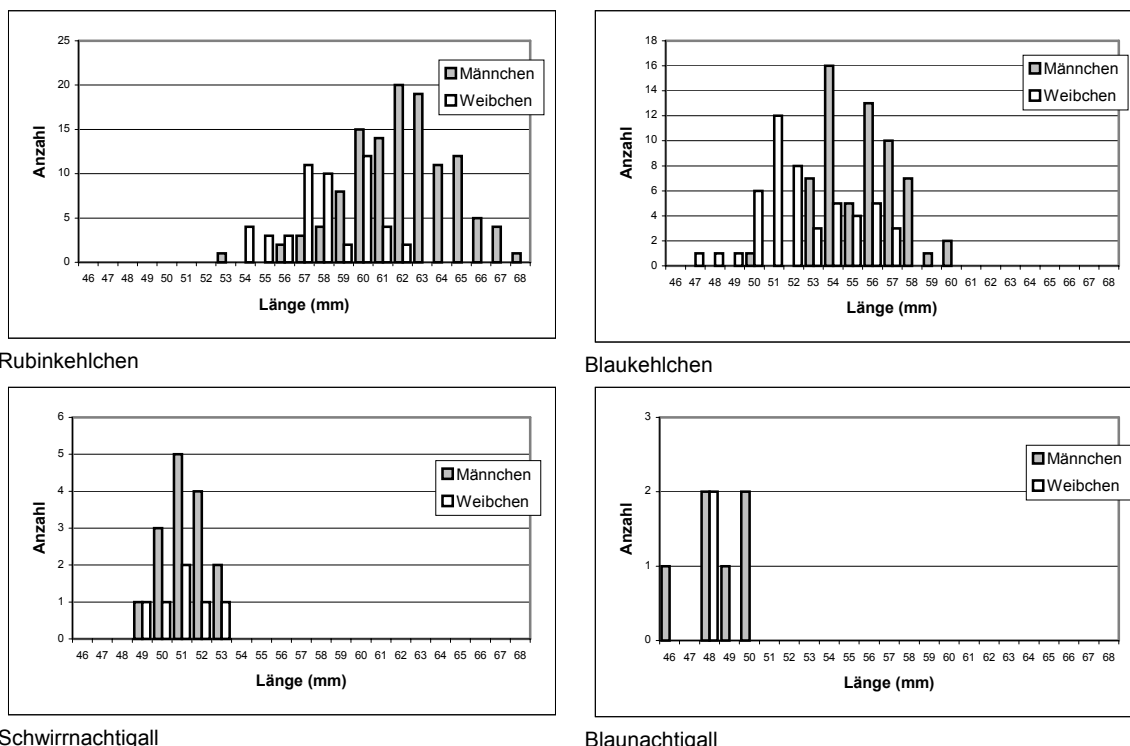
### 5.1.3 Schwanzmaße

Deutlich ausgeprägt sind die Unterschiede in der absoluten Schwanzlänge zwischen den Arten (Tabelle 13). Die Schwänze der Blaukehlchen sind um 10,9 % kürzer als die der Rubinkehlchen, es folgen Schwirrnachtigallen mit 5,5 % kürzeren Schwänzen als Blaukehlchen, schließlich sind die der Blaunachtigallen ebenfalls um 5,5 % kürzer als die der Schwirrnachtigallen. Die Unterschiede der absoluten Schwanzlänge sind zwischen allen Arten hoch signifikant (t-Test  $p < 0,001$ ).

**Tabelle 13: absolute Schwanzlängen der vier Nachtigallenarten (mm); Rubinkehlchen n: 172 (♂♂: 119, ♀♀: 51), Blaukehlchen n: 114 (♂♂: 62, ♀♀: 49), Schwirrnachtigall n: 23 (♂♂: 15, ♀♀: 6), Blaunachtigall n: 8 (♂♂: 6, ♀♀: 2)**

Art	Gesamt			Männchen			Weibchen		
	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw
Rubinkehlchen	60,84	53-68	3,09	62,03	53-68	2,64	58,08	54-62	2,15
Blaukehlchen	54,19	47-60	2,65	55,53	50-60	1,96	52,49	47-57	2,45
Schwirrnachtigall	51,19	49-54	1,29	51,20	49-53	1,15	51,17	49-53	1,72
Blaunachtigall	48,38	46-50	1,30	48,50	46-50	1,52	48,00	48	0,00

Auch die Unterschiede zwischen den Geschlechtern sind mehr oder weniger deutlich ausgeprägt, die Schwänze der Männchen sind in allen Fällen länger als die der Weibchen. Wie schon bei den Flügellängen treten die Differenzen bei Schwirr- und Blaunachtigall nur undeutlich zutage (Abbildung 12), besonders deutlich sind sie beim Blaukehlchen und, in geringerem Maße, beim Rubinkehlchen. Entsprechend sind die Unterschiede bei Rubin- und Blaukehlchen mit  $p < 0,001$  hoch signifikant, nicht aber bei Schwirr- und Blaunachtigall.



**Abbildung 12: Häufigkeitsverteilung der Schwanzlängen; Stichprobenumfang siehe Tabelle 13**

### 5.1.4 Tarsus- und Fußmaße

Die folgenden Maßzahlen wurden im Gegensatz zu den oben ausgewerteten nur in den Jahren 1997 und 1998 und nicht an jedem gefangenen Individuum gemessen. Entsprechend geringer ist der Stichprobenumfang, der bei den beiden selteneren Arten, insbesondere bei der Blaunachtigall, keine Generalisierung erlaubt.

Das Verteilungsmuster der Tarsuslängen entspricht etwa dem der Schwanzlängen (Tabelle 14). Die Tarsi der Blaukehlchen sind um gut 8 % kürzer als die der Rubinkehlchen und die Tarsi der Schwirrnachtigallen sind knapp 3 % kürzer als die der Blaukehlchen. Die kürzesten Tarsi haben Blaunachtigallen, sie sind um 1,5 % kürzer als die der Schwirrnachtigallen. Die Unterschiede zwischen Rubinkehlchen und allen anderen Arten (jeweils  $p < 0,001$ ) sind ebenso wie die zwischen Blaukehlchen und Schwirrnachtigall ( $p < 0,005$ ) sowie Blaukehlchen und Blaunachtigall ( $p < 0,005$ ) hoch signifikant. Nicht signifikant sind die Unterschiede zwischen Schwirrnachtigall und Blaunachtigall.

**Tabelle 14: absolute Tarsuslängen der vier Nachtigallenarten (mm); Rubinkehlchen n: 60 (♂♂: 33, ♀♀: 27), Blaukehlchen n: 57 (♂♂: 33, ♀♀: 24), Schwirrnachtigall n: 22 (♂♂: 12, ♀♀: 10), Blaunachtigall n: 8 (♂♂: 6, ♀♀: 2)**

Art	Gesamt			Männchen			Weibchen		
	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw
Rubinkehlchen	32,33	31-34,5	0,90	32,88	32-34,5	0,76	31,67	31-33	0,52
Blaukehlchen	29,70	27,5-33	1,16	29,56	27,5-31	1,10	29,90	28-33	1,22
Schwirrnachtigall	28,86	27-30,5	0,88	29,21	28,5-30,5	0,75	28,45	27-29,5	0,86
Blaunachtigall	28,44	27,5-29	0,68	28,25	27,5-29	0,69	29,00	29	0,00

Die Unterschiede zwischen den Geschlechtern sind bei Rubinkehlchen ( $p < 0,001$ ) und Schwirrnachtigall ( $p < 0,05$ ) signifikant, nicht aber bei Blaukehlchen und Blaunachtigall.

Die eigentlichen Zehen werden von den Hinterkrallen getrennt behandelt. Rubinkehlchen haben von allen untersuchten Arten die längsten Hinterzehen (Tabelle 15). Die Hinterzehen der Schwirrnachtigallen sind um 9,6 % kürzer. Es folgen die Blaunachtigallen, deren Hinterzehen wiederum um knapp 3 % kürzer sind als die der Schwirrnachtigallen. Die Hinterzehen der Blaukehlchen sind die kürzesten, 1,7 % kürzer als die der Blaunachtigallen. Signifikant ist jedoch nur der Unterschied zwischen den Rubinkehlchen und den übrigen Arten (zweiseitiger t-Test  $p < 0,001$ ).

Die Unterschiede zwischen den Geschlechtern einer Art sind mit Ausnahme des Rubinkehlchens ( $p < 0,001$ ) nicht signifikant.

**Tabelle 15: absolute Hinterzehenlängen der vier Nachtigallenarten (ohne Hinterkralle); Rubinkehlchen n: 48 (♂♂: 24, ♀♀: 24), Blaukehlchen n: 56 (♂♂: 33, ♀♀: 23), Schwirrnachtigall n: 20 (♂♂: 10, ♀♀: 10), Blaunachtigall n: 8 (♂♂: 6, ♀♀: 2)**

Art	Gesamt			Männchen			Weibchen		
	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw
Rubinkehlchen	10,06	9-11	0,55	10,33	9-11	0,60	9,79	9,5-10,5	0,33
Blaukehlchen	8,68	7-10	0,85	8,76	7,5-10	0,88	8,57	7-10	0,82
Schwirrnachtigall	9,09	8-10	0,56	9,25	8,5-10	0,49	8,92	8-9,5	0,60
Blaunachtigall	8,83	8-9,5	0,74	8,60	8-9,5	0,72	9,50	9,5	0,00

Neben den Längen der Hinterzehen wurden die Längen der Hinterzehenkrallen gemessen (Tabelle 16). Obgleich die Hinterzehen der Blaukehlchen die kürzesten aller untersuchten Arten sind, haben sie nach den Rubinkehlchen die zweitlängsten Hinterzehenkrallen. Sie sind 7 % kürzer als die der Rubinkehlchen. Die Hinterzehenkrallen der Schwirrnachtigallen sind um rund 9,5 % kürzer als die der Blaukehlchen. Schließlich sind die der Blaunachtigallen um gut 1 % kürzer als die der Schwirrnachtigallen. Die Unterschiede zwischen Rubinkehlchen und den übrigen Arten wie auch die zwischen Blaukehlchen und Schwirrnachtigall ( $p < 0,001$  resp.  $p < 0,05$ ) sowie Blaukehlchen und Blau-

nachtigall ( $p < 0,01$ ) sind statistische signifikant. Lediglich die Unterschiede zwischen Schwirrnachtigall und Blaunachtigall sind nicht signifikant. Die Unterschiede zwischen den Geschlechtern sind nur bei Blaukehlchen signifikant ( $p < 0,001$ ).

**Tabelle 16: absolute Hinterkrallenlängen der vier Nachtigallenarten (mm); Rubinkehlchen n: 48 (♂♂: 24, ♀♀: 24), Blaukehlchen n: 56 (♂♂: 33, ♀♀: 23), Schwirrnachtigall n: 20 (♂♂: 10, ♀♀: 10), Blaunachtigall n: 8 (♂♂: 6, ♀♀: 2)**

Art	Gesamt			Männchen			Weibchen		
	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw
Rubinkehlchen	5,92	5-6,5	0,40	6,00	5-6,5	0,42	5,83	5-6,5	0,38
Blaukehlchen	5,51	4,5-7	0,61	5,27	4,5-6	0,49	5,84	4,5-7	0,62
Schwirrnachtigall	4,99	4-6,5	0,70	5,05	4,5-6,5	0,55	4,93	4-6	0,85
Blaunachtigall	4,93	4,5-5	0,18	4,90	4,5-5	0,20	5,00	5	0,00

Das Verteilungsmuster der Spannweite, die entsprechend der Messung der Hinterzehe ohne Krallen erfolgte, ähnelt dem der Hinterzehlenlänge (Tabelle 17); auch hier weist die Schwirrnachtigall nach dem Rubinkehlchen die längste Spannweite auf (6,5 % geringer als jene). Der Spann der Blaunachtigall ist um knapp 5 % kürzer als der der Schwirrnachtigall, während der Spann des Blaukehlchens der kürzeste der untersuchten Arten ist. Mit durchschnittlich 24,65 mm ist er um 2 % kürzer als der der Blaunachtigall. Die Unterschiede zwischen den Arten sind mit Ausnahme des Unterschiedes zwischen Blaukehlchen und Blaunachtigall signifikant.

Die Unterschiede zwischen den Geschlechtern sind bei Rubinkehlchen und Schwirrnachtigall mit  $p < 0,001$  ebenso wie bei Blaunachtigall ( $p < 0,05$ ) signifikant. Nicht signifikant sind die Unterschiede beim Blaukehlchen.

**Tabelle 17: absolute Spannweiten (ohne Krallen) der vier Nachtigallenarten (mm); Rubinkehlchen n: 50 (♂♂: 26, ♀♀: 24), Blaukehlchen n: 54 (♂♂: 31, ♀♀: 23), Schwirrnachtigall n: 20 (♂♂: 10, ♀♀: 10), Blaunachtigall n: 8 (♂♂: 6, ♀♀: 2)**

Art	Gesamt			Männchen			Weibchen		
	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw	Mittelwert	Min-Max	Stdabw
Rubinkehlchen	28,28	26,5-31	1,09	28,88	27-31	1,02	27,63	26,5-28,5	0,73
Blaukehlchen	24,65	22-26,5	0,98	24,58	22-26	1,03	24,74	23-26,5	0,92
Schwirrnachtigall	26,43	24-28,5	1,31	27,30	26-28,5	0,86	25,55	24-26,5	1,09
Blaunachtigall	25,14	24-26,5	1,05	24,68	24-25,5	0,74	26,50	26,5	0,00

Aus den vorliegenden Fußmaßen lassen sich zudem Werte ableiten, die insbesondere für den interspezifischen Vergleich von Bedeutung sind. So lässt sich aus der Länge der Hinterzehe und der Spannweite ein Verhältniswert errechnen, der in Tabelle 18 dargestellt ist.

**Tabelle 18: Hinterzehlenlänge in % der Spannweite; Stichprobenumfang siehe Tabelle 16**

Art	Gesamt	Männchen	Weibchen
Rubinkehlchen	35,58	35,77	35,44
Blaukehlchen	35,22	35,63	34,66
Schwirrnachtigall	34,38	33,88	34,91
Blaunachtigall	35,11	34,84	35,85

### 5.1.5 Schnabelmaße

Der geringe Stichprobenumfang macht sich bei den Schnabelmaßen deutlich bemerkbar. Gehen Rubinkehlchen und Blaukehlchen noch mit je über 20 vermessenen Individuen in die Auswertung ein, ist der Stichprobenumfang bei der Schwirrnachtigall und besonders bei der Blaunachtigall zu gering, um verallgemeinernde Aussagen zu treffen. Dennoch werden im Folgenden die Messungen beider Arten aufgenommen, da man auf der Suche nach vergleichbaren Angaben über Schwirr- und Blaunachtigall in der Literatur selten fündig wird. Allerdings wird auf eine getrennte Betrachtung der Geschlechter verzichtet.

Bei allen drei genommenen Maßen sind die des Rubinkehlchens die größten. Bei der Länge und Höhe folgt das Blaukehlchen, das aber einen deutlich schmaleren Schnabel hat als die übrigen Arten. Die Blaunachtigall, deren Schnabel im Mittel nur wenig kürzer ist (1 %) als der des Blaukehlchens, hat hingegen einen deutlich flachen Schnabel.

**Tabelle 19: Schnabelmaße (mm) und ihre Verhältnisse zueinander; Rubinkehlchen n: 22, Blaukehlchen n: 23, Schwirrnachtigall n: 5, Blaunachtigall n: 3**

Art	Länge	Höhe	Breite	% Höhe von Länge	% Breite von Länge	% Höhe von Breite
Rubinkehlchen	10,72	4,16	4,63	38,8	43,2	89,8
Blaukehlchen	9,93	3,63	3,99	36,6	40,2	91,0
Schwirrnachtigall	9,3	3,62	4,28	38,9	46,0	84,6
Blaunachtigall	9,83	3,47	4,33	35,3	44,0	80,1

Die Schnabellänge des Rubinkehlchens unterscheidet sich signifikant von allen anderen Arten, ebenso sind die des Blaukehlchens und der Schwirrnachtigall signifikant verschieden (Tabelle 20). Ein ähnliches Bild ergibt sich bei der Schnabelbreite, allerdings ist auch die Schnabelbreite des Blaukehlchens signifikant von der der Blaunachtigall verschieden. Die Unterschiede in der Schnabelhöhe sind bei keinem Artenpaar signifikant.

**Tabelle 20: Vergleich der Signifikanzniveaus der drei Schnabelmaße zwischen den Arten, signifikante Unterschiede sind grau unterlegt**

Schnabellänge	Blaukehlchen	Schwirrnachtigall	Blaunachtigall
Rubinkehlchen	p<0,001	p<0,001	p<0,01
Blaukehlchen		p<0,02	p=0,77
Schwirrnachtigall			p=0,19
Schnabelhöhe	Blaukehlchen	Schwirrnachtigall	Blaunachtigall
Rubinkehlchen	p=0,09	p=0,057	p<0,353
Blaukehlchen		p=0,066	p=0,313
Schwirrnachtigall			p=0,631
Schnabelbreite	Blaukehlchen	Schwirrnachtigall	Blaunachtigall
Rubinkehlchen	p<0,001	p<0,001	p<0,005
Blaukehlchen		p<0,01	p=0,01
Schwirrnachtigall			p=0,665

Die Verhältnisse der Schnabelmaße zueinander sind ebenfalls in Tabelle 19 dargestellt. Die Höhen der Schnäbel aller Arten erreichen zwischen rund 35 % und 39 % der Schnabellängen, wobei die Schnäbel der Rubinkehlchen und Schwirrnachtigallen auffällig höher sind als die der beiden anderen Arten. Die Schnabelbreite variiert zwischen rund 40 % der Schnabellänge bei den deutlich schmalschnäbligen Blaukehlchen und 46 % der Schnabellänge bei Schwirrnachtigallen.

### 5.1.6 Geschlechtsdimorphismus

Mit Ausnahme der Schwirrnachtigall, deren Geschlechter im Freiland nicht zu unterscheiden sind, zeigen alle Arten einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus im Federkleid; die Männchen sind auffälliger gezeichnet als die schlichten Weibchen.

Die Männchen von Rubin- und Blaukehlchen sind dank der namengebenden Kehl- und Brustzeichnung im Vergleich zu den bräunlich-beigen Weibchen recht farbenfroh. Allerdings ist die Differenz der Färbung zwischen den Geschlechtern nicht so evident, wie sie in der Regel in den gängigen Bestimmungsführern dargestellt wird. Etwa 28 % der mehrjährigen Rubinkehlchenweibchen zeigen an der Kehle eine deutliche Rottfärbung (eigene Beobachtung, nach SVENSSON (1992) sind es gar 80 %), die jedoch nicht so leuchtend erscheint wie bei den Männchen. Dennoch können sie bei der Beobachtung im Freiland mit jungen Männchen verwechselt werden, die noch nicht die unverkennbare Kehlzeichnung alter Männchen zeigen. Ein sicheres Erkennungsmerkmal ist der Zügelstreif, der auch bei jungen Männchen stets schwarz, bei Weibchen jedoch immer braun ist (eigene Beobachtung). Ähnlich verhält es sich bei Blaukehlchen; alte Weibchen können eine bläuliche Kehle bekommen, gelegentlich sogar mit der Andeutung eines roten Sterns.

Die Unterscheidung der Geschlechter der Blaunachtigall ist immer einfach, auch einjährige Männchen tragen bereits die typische Blaufärbung des Rückengefeders.

Demgegenüber sind beide Geschlechter der Schwirrnachtigall einfarbig braun, eine Unterscheidung von Männchen und Weibchen ist im Freiland nicht möglich. Die von SHAW (1936) genannten Unterschiede in der Schwanzfärbung konnten nicht bestätigt werden (vgl. Kapitel 2).

**Tabelle 21: prozentuale Unterschiede diverser Körpermaße zwischen den Geschlechtern und Signifikanzniveau des zweiseitigen t-Tests. Die signifikanten Unterschiede sind grau unterlegt. Maße, die bei den Weibchen größer als bei den Männchen sind, sind mit \* gekennzeichnet**

Art	Gewicht	Flügelänge	Schwanzlänge	Tarsuslänge	Spannlänge	Hinterzehenlänge	Hinterkrallenlänge
Rubinkehlchen	10,34 p<0,001	4,79 p<0,001	6,37 p<0,001	3,68 p<0,001	4,33 p<0,001	5,23 p<0,001	2,83 p=0,155
Blaukehlchen	2,17 p<0,01	3,6 p<0,001	5,47 p<0,001	1,15* p=0,277	0,65* p=0,561	2,17 p=0,378	10,82* p<0,001
Schwirrnachtigall	0,57* p=0,748	1,84 p<0,001	0,06 p=0,959	2,6 p<0,05	6,41 p=<0,001	3,57 p=0,195	2,38 p=0,711
Blaunachtigall	1,42* p=0,705	1,43 p=0,526	1,03 p=0,674	2,65* p=0,195	7,37* p<0,02	10,47* p=0,145	2,04* p=0,527

Der Geschlechtsdimorphismus muss sich natürlich nicht auf das Federkleid beschränken. Bereits in den Tabellen der vorherigen Kapitel wurden die behandelten Körpermaße meist nach Geschlechtern getrennt dargestellt, da sich die Geschlechter auch hinsichtlich ihrer Körpermaße zum Teil erheblich unterscheiden (Tabelle 21).

Die Geschlechter des Rubinkehlchens unterscheiden sich in sechs von sieben in die Betrachtung einbezogenen Körpermaße signifikant voneinander, bei Blaukehlchen und Schwirrnachtigall sind es vier resp. drei. Bei der Blaunachtigall ist nur ein Körpermaß, die Spannlänge, bei den Geschlechtern signifikant verschieden, jedoch gilt es den geringen Stichprobenumfang zu beachten.

Flügel-, Schwanz-, Tarsus- und Hinterzehenlänge sind, falls signifikant, bei den Männchen länger als bei den Weibchen, zudem sind die Männchen schwerer. Signifikant größere Körpermaße der Weibchen finden sich lediglich bei der Hinterkrallenlänge der Blaukehlchen und der Spannlänge der Blaunachtigall.



### 5.1.7 Vergleich zwischen den Arten

Um die Unterschiede diverser Körpermaße zwischen den Arten unabhängig von ihrer absoluten Größe zu würdigen, wurden die Körpermaße der Individuen durch das Maß für die Körpergröße geteilt (siehe Kapitel 4.2), die Ergebnisse sind in Tabelle 22 dargestellt. Wegen des geringen Stichprobenumfangs der Schnabelmaße wurde bei diesen auf eine Unterteilung nach Geschlechtern verzichtet (s.o.).

**Tabelle 22: Vergleich der Körpermaße unabhängig von der absoluten Größe der Art; Stichprobenumfang siehe Tabellen der einzelnen Maße**

Art	Flügelänge			Schwanzlänge		
	Gesamt	Männchen	Weibchen	Gesamt	Männchen	Weibchen
Rubinkehlchen	28,2	28,4	28,0	22,3	22,5	21,8
Blaukehlchen	29,7	30,1	29,2	21,8	22,2	21,2
Schwirrnachtigall	28,5	28,8	28,2	20,4	20,4	20,4
Blaunachtigall	29,7	29,9	29,4	19,6	19,7	19,4
Art	Tarsuslänge			Spannlänge		
	Gesamt	Männchen	Weibchen	Gesamt	Männchen	Weibchen
Rubinkehlchen	11,9	11,9	11,9	10,4	10,5	10,4
Blaukehlchen	11,9	11,8	12,1	9,9	9,8	10,0
Schwirrnachtigall	11,5	11,6	11,3	10,5	10,9	10,2
Blaunachtigall	11,6	11,5	11,7	10,2	10,0	10,7
Art	Hinterzehlenlänge			Hinterkrallenlänge		
	Gesamt	Männchen	Weibchen	Gesamt	Männchen	Weibchen
Rubinkehlchen	3,7	3,7	3,7	2,2	2,2	2,2
Blaukehlchen	3,5	3,5	3,5	2,2	2,1	2,4
Schwirrnachtigall	3,6	3,7	3,6	2,0	2,0	2,0
Blaunachtigall	3,6	3,5	3,9	2,0	2,0	2,0
Art	Schnabelmaße					
	Länge	Höhe	Breite			
Rubinkehlchen	3,96	1,53	1,71			
Blaukehlchen	3,99	1,45	1,60			
Schwirrnachtigall	3,71	1,44	1,71			
Blaunachtigall	3,99	1,41	1,76			

Obgleich alle absoluten Körpermaße des großen Rubinkehlchens die der anderen Arten deutlich übertreffen, zeigt sich bei den **relativen Größenmaßen** ein differenzierteres Bild. Das Rubinkehlchen hat gar die signifikant geringste Flügelänge im Verhältnis zur Körpergröße (ANOVA mit nachgeschaltetem Tamhane T2-Mehrfachvergleich  $p < 0,001$ ) und auch ihre bei der Freilandbeobachtung so auffällige Hochbeinigkeit (z.B. BERGMANN 2001) relativiert sich. Der Tarsus des Rubinkehlchens ist zwar länger als der von Schwirr- und Blaunachtigall (ANOVA mit nachgeschaltetem Bonferroni-Mehrfachvergleich  $p < 0,001$  bzw.  $p = 0,487$ ), jedoch ist er fast genau so lang wie der des Blaukehlchens. Auffällig kurz ist der Tarsus der Schwirrnachtigall. Demgegenüber übertrifft die Schwanzlänge des Rubinkehlchens die der anderen Arten, während Schwirr- und Blaunachtigall deutlich kürzere Schwänze haben (ANOVA mit nachgeschaltetem Tamhane T2-Mehrfachvergleich  $p < 0,001$ ).

Auffällig kurz ist die Spannlänge des Blaukehlchens, die mit der ebenfalls kurzen Hinterzehe korrespondiert. Allerdings haben Blaukehlchen die längsten Hinterkrallen der vier Nachtigallenarten. Schwirrnachtigallen haben den weitesten Spann, die Verhältnisse liegen aber genau umgekehrt wie beim Blaukehlchen; die Hinterzehe ist recht lang, die Hinterkrallen demgegenüber kurz.

Betrachten wir nun die **Abhängigkeiten der Körpermaße untereinander** (Tabelle 23). Da alle Variablen intervallskaliert und normalverteilt sind, kommt die Punkt-Moment-Korrelation nach Pearson (auch Maßkorrelation genannt) zur Anwendung. Die Korrelationsanalyse unterscheidet nicht zwischen abhängigen und unabhängigen Variablen, der Zusammenhang ist also zweiseitig (symmetrisch). Das Bestimmtheitsmaß  $B$  (d.i.  $r^2$ ) erklärt das Maß der Veränderung einer Variablen aus der Veränderung der anderen Variabel. Beachtet man, dass bei hinreichend großen Stichproben auch minimale oder sogar nicht-relevante Zusammenhänge als signifikant ausgewiesen werden, ist bei der Interpretation Vorsicht geboten. Allerdings werden in der folgenden Auswertung fehlende Daten fallweise ausgeschlossen. Dies minimiert den Stichprobenumfang und ist geeignet, die Ausweisung der Signifikanz bei schwachen Zusammenhängen einzuschränken (BORTZ 1993).

Hoch signifikante ( $p < 0,005$ ) und gleichzeitig hohe Korrelationen ( $r \geq 0,7$ ) zeigen sich beim Rubinkehlchen zwischen Flügel- und Schwanzlänge, das Bestimmtheitsmaß liegt bei 0,56; mit anderen Worten lassen sich 56 % der Variationen des einen Maßes durch das jeweils andere erklären.

Bei Blaukehlchen finden sich keine signifikanten hohen Korrelationen.

Bei Schwirrnachtigallen sind Flügel- und Tarsuslänge ( $B=0,37$ ) sowie Spann- und Hinterzehenlänge ( $B=0,68$ ) signifikant korreliert, die letzte Korrelation ist sogar hoch ( $r > 0,7$ ).

Bei der Blaunachtigall zeigen sich hohe und signifikante Korrelationen zwischen Flügel- und Schwanzlänge ( $B=0,7$ ), Flügel- und Tarsuslänge ( $B=0,56$ ), Tarsus- und Hinterzehenlänge ( $B=0,79$ ), Tarsus- und Spannlänge ( $B=0,62$ ) sowie Hinterzehen- und Spannlänge ( $B=0,86$ ).

Sehr hohe Korrelationen ( $r > 0,9$ ) kommen bei keiner Art vor.

**Tabelle 23: Korrelationskoeffizient ( $r$ ) der relativen Körpermaße nach Pearsons Punkt-Moment-Korrelation. Signifikante Korrelationen ( $< 0,05$ ) sind grau unterlegt; Rubinkehlchen n: 46, Blaukehlchen n: 54, Schwirrnachtigall n: 16, Blaunachtigall n: 8**

<b>Rubinkehlchen</b>	Flügellänge	Schwanzlänge	Tarsuslänge	Hinterzehenlänge	Hinterkrallenlänge	Spannlänge
Flügellänge	1,00	0,75	0,38	0,25	0,05	0,12
Schwanzlänge		1,00	0,38	0,02	0,00	-0,16
Tarsuslänge			1,00	0,12	0,10	0,02
Hinterzehenlänge				1,00	-0,07	0,41
Hinterkrallenlänge					1,00	0,38
Spannlänge						1,00
<b>Blaukehlchen</b>	Flügellänge	Schwanzlänge	Tarsuslänge	Hinterzehenlänge	Hinterkrallenlänge	Spannlänge
Flügellänge	1,00	0,56	0,27	0,44	-0,31	-0,12
Schwanzlänge		1,00	-0,05	0,10	-0,44	0,12
Tarsuslänge			1,00	0,37	-0,02	0,21
Hinterzehenlänge				1,00	-0,32	0,09
Hinterkrallenlänge					1,00	-0,15
Spannlänge						1,00
<b>Schwirrnachtigall</b>	Flügellänge	Schwanzlänge	Tarsuslänge	Hinterzehenlänge	Hinterkrallenlänge	Spannlänge
Flügellänge	1,00	0,43	0,61	0,44	0,03	0,48
Schwanzlänge		1,00	0,20	0,50	-0,33	0,48
Tarsuslänge			1,00	0,38	0,33	0,37
Hinterzehenlänge				1,00	-0,48	0,83
Hinterkrallenlänge					1,00	-0,25
Spannlänge						1,00

<b>Blaunachtigall</b>	Flügelänge	Schwanzlänge	Tarsuslänge	Hinterzehenlänge	Hinterkrallenlänge	Spannlänge
Flügelänge	1,00	0,84	0,75	0,46	0,32	0,20
Schwanzlänge		1,00	0,51	0,36	0,70	0,03
Tarsuslänge			1,00	0,89	0,22	0,79
Hinterzehenlänge				1,00	0,23	0,93
Hinterkrallenlänge					1,00	0,09
Spannlänge						1,00

Keine der möglichen Korrelationen wird von allen vier Arten realisiert. Es zeigen sich bei Rubinkehlchen, Blaukehlchen und Blaunachtigall deutliche Korrelationen zwischen Schwanz- und Flügelänge ( $B=0,56$ ,  $B=0,31$ ,  $B=0,71$ ), bei Rubinkehlchen, Schwirr- und Blaunachtigall zwischen Spann- und Hinterzehenlänge ( $B=0,17$ ,  $B=0,69$ ,  $B=0,86$ ). Eine positive Beziehung zwischen Hinterzehenlänge und Tarsuslänge ist sowohl bei Blaukehlchen als auch bei Blaunachtigallen vorhanden ( $B=0,14$ ,  $B=0,79$ ).

## 5.2 Räumliches und zeitliches Auftreten der Nachtigallen

### 5.2.1 Brutdichte und Habitatwahl

Ausgehend von den Revierkartierungen der Jahre 1997 und 1998 werden im Folgenden die Brutdichten und bevorzugten Bruthabitate der Nachtigallen im Plot dargestellt und miteinander verglichen. Dank des Strukturreichtums des Plots mit seiner deutlichen Vegetationszonierung, die für einen Auwaldbereich am mittleren Jenissei typisch ist, lassen sich die Unterschiede in der Bruthabitatpräferenz gut verdeutlichen.

Die **Brutdichten** der Arten, bezogen auf den gesamten Plot, unterscheiden sich klar voneinander (Tabelle 24). Rubinkehlchen und Blaukehlchen erreichen mit 5,0 resp. 2,9 Brutpaaren/10 ha hohe Dichten, die Brutdichte der Schwirrnachtigall ist mit 1,1 Brutpaaren/10 ha deutlich geringer, während die nicht in jedem Jahr auf dem Plot brütende Blaunachtigall mit höchstens einem Brutpaar auf dem 45 ha großen Plot vertreten ist.

Tabelle 24: Brutpaare und Brutdichten der Nachtigallen im Plot in den Jahren 1997 & 1998

Art	1997		1998		1997 & 1998	
	Anzahl Paare	BP/10 ha	Anzahl Paare	BP/10 ha	Mittelwert	BP/10 ha
Rubinkehlchen	26,0	5,8	19,0	4,2	22,5	5,0
Blaukehlchen	13,0	2,9	13,0	2,9	13,0	2,9
Schwirrnachtigall	4,0	0,9	5,5	1,2	4,75	1,1
Blaunachtigall	1,0	0,2	0	0	0,5	0,1

Das Rubinkehlchen ist mit 5,0 Brutpaaren/10 ha in den Jahren 1997 und 1998 die häufigste Nachtigallenart der Untersuchungsfläche. Zwischen beiden Jahren schwankt die Brutdichte zwischen 5,8 und 4,2 Brutpaare/10 ha; im Jahre 1998 brüteten sieben Paare weniger auf dem Plot als 1997, das entspricht einer Abnahme von fast 27 %.

Betrachtet man die Artkarte (Abbildung 14), so scheint das Rubinkehlchen über den gesamten Plot verbreitet zu sein, wenngleich auch die offenen, vegetationsfreien Areale gemieden werden. Bei detaillierter Betrachtung erweist sich die Art jedoch als Spezialistin für ökotone Strukturen, wie an Wiesen oder Gewässer grenzende Gebüsch. Da diese Strukturen über den ganzen Plot verteilt sind, ergibt sich ein diffuses Verbreitungsmuster.

Mit einer Brutdichte von 2,9 Brutpaaren/10 ha ist das Blaukehlchen die zweithäufigste Nachtigall des Plots. In den untersuchten Jahren schwankt die Anzahl der Brutpaare nicht; es konnten jeweils 13 Brutpaare nachgewiesen werden.

Das Blaukehlchen ist eine Art des Weidenauwalds. Lediglich im Bereich des Altarms im Südwesten, der mit seinem steilen Hang eine ähnliche Vegetationsstruktur wie der Weidenauwald aufweist, dringt die Art in die hohe Aue vor (Abbildung 14).

Ein gänzlich anderes Bild ergibt sich bei der Schwirrnachtigall (Abbildung 14). Sie ist eine typische Waldart, die offene Bereiche ebenso meidet wie Areale mit geringen Baumwuchshöhen. Als einzige Art lässt sie von den Spitzen hoher Koniferen ihren Gesang erklingen, während die anderen Arten niedere Vegetation nutzen, in der sie sich auch während des Gesangsvortrags verbergen. Dies schließt eine gelegentliche Nutzung exponierter, wenn auch niedriger Warten beim Rubinkehlchen ebenso wenig aus wie den Singflug des Blaukehlchens.

Ogleich die Schwirrnachtigall Waldstandorte bevorzugt, kommt sie nicht in der eigentlichen Taiga vor, sondern ist, wie alle behandelten Nachtigallen, auf produktive Standorte angewiesen, die in den nördlichen Breiten auf Auenstandorte beschränkt sind. Sie brütet mit etwa fünf Brutpaaren jährlich und mit nur gering schwankenden Zahlen auf dem Plot (O. V. BOURSKI mndl.). Im Gegensatz zur deutlichen Abnahme von 1997 zu 1998 beim Rubinkehlchen ist bei der Schwirrnachtigall eine leichte Zunahme zu verzeichnen.

Die Blaunachtigall brütet nicht in jedem Jahr auf der Untersuchungsfläche, wenngleich alljährlich meist einjährige Männchen und Weibchen gefangen werden. So konnte während des Untersuchungszeitraumes nur eine Brut der Art auf dem Plot nachgewiesen werden (Abbildung 14). Nach Aussagen von O. V. Bourski befanden sich jedoch die übrigen Brutnachweise früherer Jahre ebenfalls im Teil der hohen Aue. Somit ist auch die Blaunachtigall eine Waldart, ähnlich wie die Schwirrnachtigall. Dies wird auch durch die Beobachtungen weiterer Brutvorkommen in der Umgebung von Mirnoje bestätigt.

Entgegen den Erwartungen aus dem Schrifttum (z.B. ROGACHEVA 1992) ist die Art in geeigneten Habitaten in der Umgebung des Plots nicht selten. So stellte O. V. BOURSKI (mndl. Mitteilung) 2001 auf einer Länge von 6 km auf dem Ostufer des Jenisseis 6 Brutpaare fest; weitere Paare wurden an den Hängen der kleinen Nebenflüsse des Jenisseis festgestellt. Obgleich diese Kartierungen nicht systematisch durchgeführt wurden, ergibt sich ein klares Bild der bevorzugten Bruthabitate. Die Blaunachtigall brütet an der nordwestlichen Grenze ihres Verbreitungsgebietes auf feuchten, nährstoffreichen Senken, die an stets nordwest-exponierten und somit warmen Hängen durch Hangabbrüche entstanden sind, so wie in Abbildung 13 skizziert.

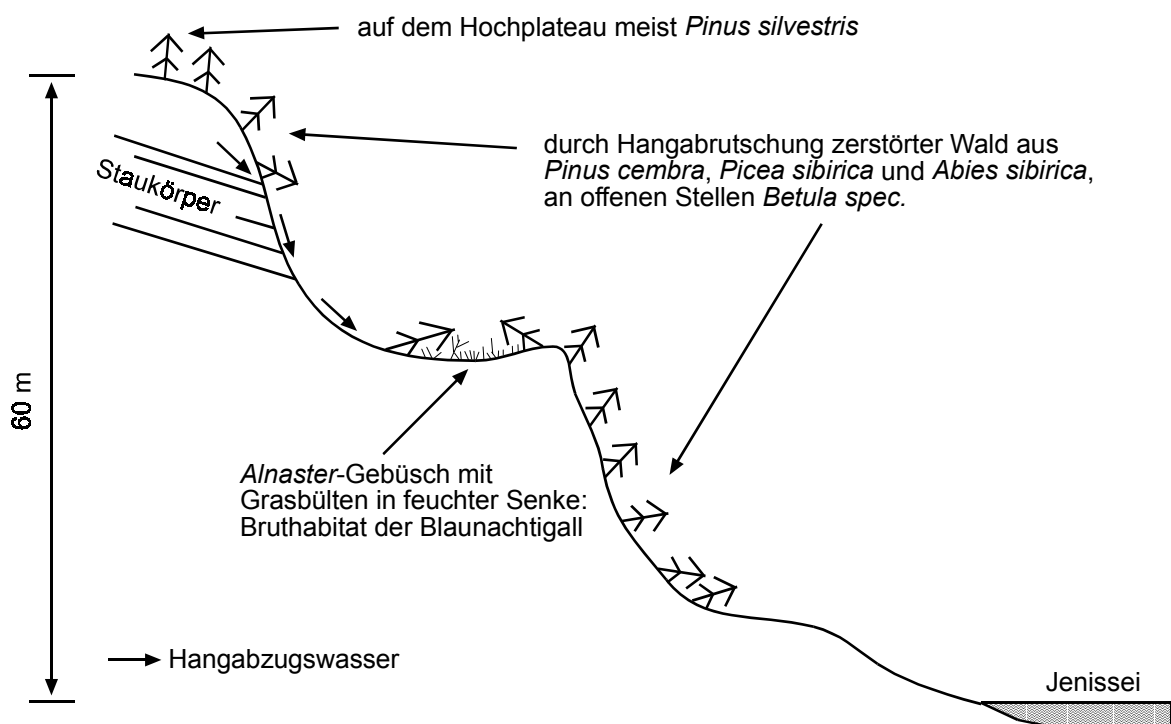


Abbildung 13: typischer Neststandort der Blaunachtigall am nordwestlichen Rand ihres Brutareals: Grasbülden in feuchten, ebenen Senken an NW-exponierten Hängen

Um die **Habitatnutzung** der vier Nachtigallen besser darstellen und miteinander vergleichen zu können, wurde der Plot in 836 Quadranten mit einer Seitenlänge von 25 m eingeteilt und sodann verglichen, in welchem Maße die einzelnen Quadranten von den untersuchten Nachtigallen als Brutrevier genutzt werden. Es gilt zu berücksichtigen, dass zur Quantifizierung der Reviergrößen idealisierte Papierreviere herangezogen wurden (s.o.).

Aus Tabelle 25 ergibt sich die räumliche Nutzung des Plots durch die vier Nachtigallenarten. Auffällig ist die in den beiden Jahren stark wechselnde Anzahl der Quadranten, die von mindestens einer Nachtigallenart besetzt wurden. Besonders deutlich wird dies bei den Quadranten, die nicht dem Revier einer Nachtigallenart zuzuordnen sind. Waren im Jahr 1997 lediglich knapp 10 % von insgesamt 836 Quadranten unbesiedelt, stieg die Zahl 1998 auf über 40 %. Zudem lässt die geringe Anzahl der Quadranten, die zu den Revieren von drei Arten zu zählen sind, vermuten, dass die Habitatansprüche der Arten deutlich zu differenzieren sind. Kein Quadrant liegt innerhalb der Reviere aller vier Arten.

**Tabelle 25: von den Arten gemeinsam genutzte Quadranten (%)**

	1997	1998
keine Art/Quadrant	9,4	40,8
1 Art/Quadrant	49,6	36,4
2 Arten/Quadrant	37,2	22,4
3 Arten/Quadrant	3,7	0,5

Zur Klärung der Habitatansprüche der Arten ist aufgrund der von Jahr zu Jahr schwankenden Brutdichte und der Hochwasserdynamik, die zu mindest den flussnahen Teilen des Plots in jedem Jahr ein anderes Gesicht verleiht, ein Vergleich zwischen den Jahren nicht sinnvoll. Vielmehr müssen die Verhältnisse innerhalb eines Jahres betrachtet werden. Die aus Abbildung 14 ersichtlichen Unterschiede in der räumlichen Verteilung werden im Folgenden quantifiziert.

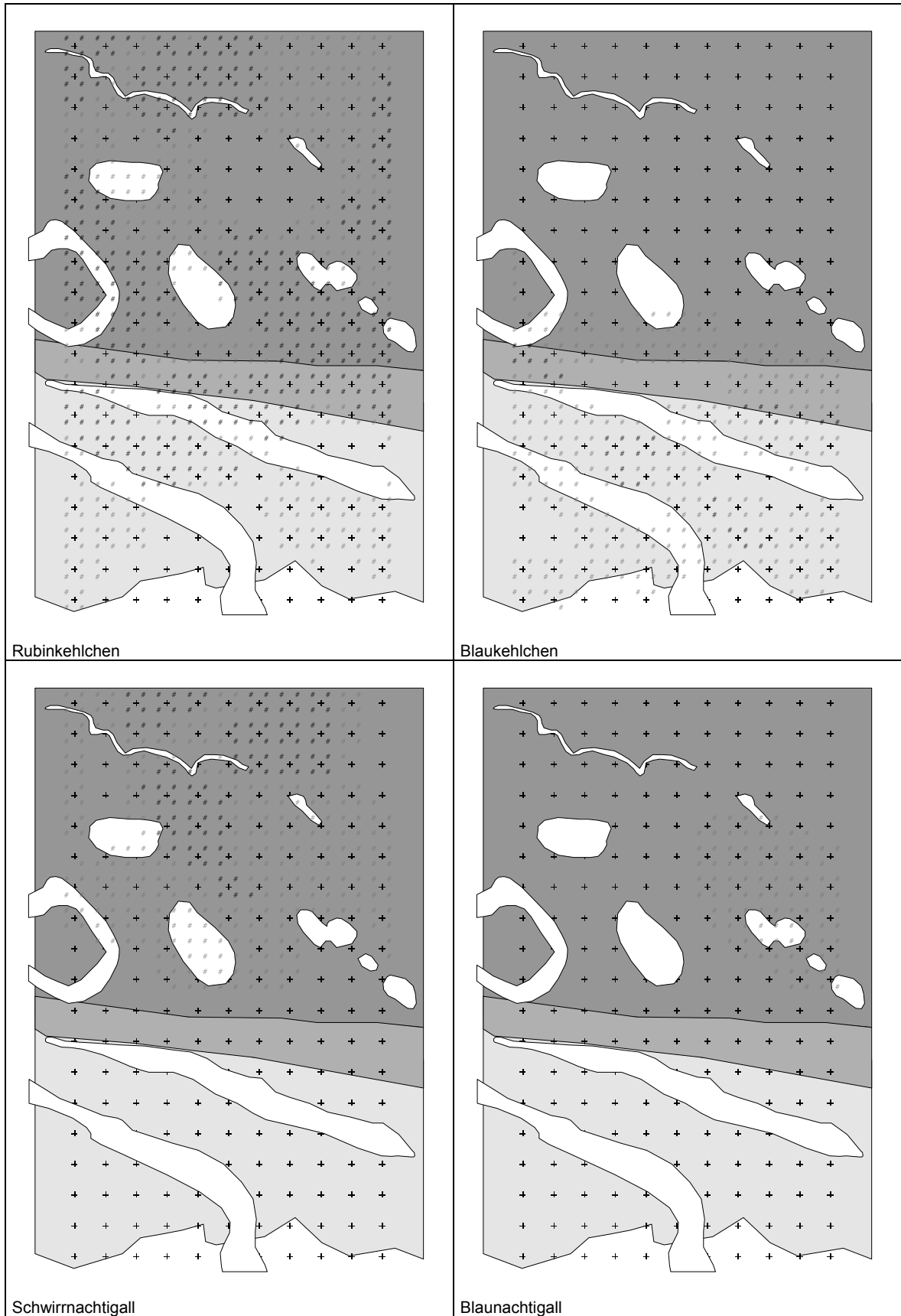
Tabelle 26 gibt den prozentualen Anteil der von den möglichen Artenpaaren gemeinsam besiedelten Quadranten wieder.

Sowohl 1997 als auch 1998 wird ein hoher Teil der Reviere von Blaukehlchen, Schwirr- und Blaunachtigall zugleich vom Rubinkehlchen besiedelt, wobei die Überlappung mit der Schwirrnachtigall die bedeutendste ist. Angesichts der weiten Verbreitung des Rubinkehlchens auch in der hohen Aue und der großen Reviere der Schwirrnachtigall (Abbildung 14) ist dieses Ergebnis nicht verwunderlich.

Die Reviere der Blaukehlchen überschneiden sich kaum mit denen der Schwirrnachtigall. Lediglich 1998 waren gut 12 % der vom Blaukehlchen besetzten Fläche auch von der Schwirrnachtigall besiedelt, während umgekehrt nur 6,5 % der Schwirrnachtigallenreviere auch zu den Territorien der Blaukehlchen zählten. Die gemeinsam genutzten Quadranten liegen ausschließlich in der Nähe des Altarms, dessen weidenbestandene Steilhänge vom Blaukehlchen besiedelt wurden, während oberhalb des Hanges die für die Schwirrnachtigall typische Vegetation der hohen Aue stockt. 1997 kam es zu keiner Überschneidung zwischen den Arten. In beiden Jahren wurden über 50 % der Blaukehlchenreviere auch von Rubinkehlchen genutzt, da beide Arten die niedere Aue besiedeln. Demgegenüber überschneiden sich nur rund 20 % der Rubinkehlchenreviere mit denen der Blaukehlchen, da nur die Verbreitung der Blaukehlchen auf die niedere Aue beschränkt ist, nicht aber die der Rubinkehlchen, die in die hohe Aue vordringt. Mit dem Revier der Blaunachtigall überlappen sich die Reviere der Blaukehlchen nicht.

**Tabelle 26: besetzte Quadranten und davon mit anderen Arten gemeinsam genutzte Quadranten (%)**

1997	besetzte Quadranten	Rubinkehlchen	Blaukehlchen	Schwirrnachtigall	Blaunachtigall
Rubinkehlchen	608	-	21,1	25,0	10,2
Blaukehlchen	218	58,7	-	0,0	0,0
Schwirrnachtigall	210	72,4	0,0	-	29,5
Blaunachtigall	94	66,0	0,0	66,0	-
1998	besetzte Quadranten	Rubinkehlchen	Blaukehlchen	Schwirrnachtigall	
Rubinkehlchen	335	-	20,0	34,9	
Blaukehlchen	124	54,0	-	12,1	
Schwirrnachtigall	231	50,6	6,5	-	



**Abbildung 14: Brutverteilung der Nachtigallen. Dunkle Punkte markieren das Vorhandensein eines Brutreviers in beiden Untersuchungsjahren, helle lediglich in einem. Unterschiede zwischen den Jahren beruhen sowohl auf unterschiedliche Brutdichten als auch auf der Veränderung der Strukturen durch die Hochwasserdynamik; Legende siehe Abbildung 6**

## 5.2.2 Phänologie

### Fangzahlen, Wiederfang und Überlebensraten

In den Jahren von 1989 bis 1998 wurden insgesamt 3.436 verschiedene Nachtigallenindividuen gefangen. Bei 2.987 Individuen liegen Angaben über das Geschlecht vor, 1.697 Männchen (56,8 %) stehen 1.290 (43,2 %) Weibchen gegenüber. Da viele Individuen, v.a. die lokalen Brutvögel, mehrmals innerhalb einer Fangsaison in die Netze geraten, summiert sich die Anzahl aller Fänge auf 6.180 Vögel. Von den 5.581, bei denen das Geschlecht bestimmt wurde, waren 3.479 Männchen (62,3 %) und 2.102 (37,7 %) Weibchen.

In Tabelle 27 sind die Gesamtfangzahlen sowie die Anzahl der gefangenen Individuen nach Art und Geschlecht aufgeschlüsselt dargestellt. Die Individuenzahlen der Arten unterscheiden sich deutlich und spiegeln die Häufigkeit der Nachtigallen im Auwald sowohl auf dem Zug als auch als Brutvögel wider (vgl. dazu Kapitel 5.2.1). So wurden mehr als doppelt so viele Rubinkehlchen wie Blaukehlchen gefangen; es folgen die Schwirrnachtigallen, die fast um den Faktor 20 seltener gefangen werden als die Rubinkehlchen und um den Faktor 9 seltener als Blaukehlchen. Von der nur sporadisch und unregelmäßig auf dem Plot brütenden Blaunachtigall konnten nur 33 Individuen in zehn Jahren gefangen werden (und somit etwa 70 mal seltener als das Rubinkehlchen).

**Tabelle 27: Anzahl der Fänglinge (einschließlich Mehrfachfänge) und der gefangenen Individuen. Abweichungen von den aufsummierten Geschlechterzahlen zu den Gesamtzahlen ergeben sich durch fehlende Geschlechtsangaben**

Art	Fänglinge			Individuen		
	Gesamt	Männchen	Weibchen	Gesamt	Männchen	Weibchen
Rubinkehlchen	3.936	2.320	1.291	2.189	1.112	827
Blaukehlchen	1.849	997	690	1.043	515	405
Schwirrnachtigall	342	134	102	171	56	45
Blaunachtigall	53	28	19	33	14	13
Gesamt	6180	3479	2102	3436	1697	1290

Auffällig ist die bei allen vier Arten höhere Anzahl der gefangenen Männchen im Vergleich zu den Weibchen. Dies gilt sowohl für die Zahl aller gefangenen Vögel (einschließlich Wiederfänge im Laufe eines Jahres; im Folgenden in Klammern angegeben) als auch für die der gefangenen Individuen. Besonders deutlich wird dies beim Rubinkehlchen, die Zahl der Männchen übersteigt die der Weibchen um 25,6 % (34,5 %), aber auch bei Blaukehlchen und Schwirrnachtigall sind es noch immer 21,4 % (27,2 %) resp. 19,6 % (24,4 %). Die Anzahl der Blaunachtigallenmännchen übersteigt die der Weibchen lediglich um 7,1 % (7,69 %), jedoch sei hier auf den geringen Stichprobenumfang sowie die geringe Stetigkeit der Art hingewiesen.

Daraus ergibt sich ein deutlich zu Gunsten der Männchen verschobenes beobachtetes Geschlechterverhältnis bei allen vier Nachtigallenarten (Tabelle 28).

**Tabelle 28: beobachtetes Geschlechterverhältnis der Nachtigallenpopulation**

Art	Männchen (%)	Weibchen (%)
Rubinkehlchen	57,35	42,65
Blaukehlchen	55,98	44,02
Schwirrnachtigall	55,45	44,55
Blaunachtigall	51,85	48,15

Angesichts der großen Anzahl beringter Nachtigallen ist die Wiederfangquote recht gering, nur 112 Individuen, also 3,75 %, konnten in zwei oder mehreren aufeinander folgenden Jahren gefangen werden. Dabei unterscheiden sich die Wiederfangquoten der vier Arten nur marginal: 72 Rubinkehlchen (3,7 %), 36 Blaukehlchen (3,9 %), 3 Schwirrnachtigallen (2,97 %) und 1 Blaunachtigall

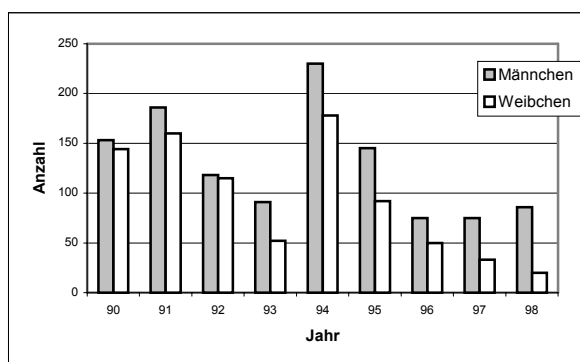


(3,7 %). 59,8 % aller wiedergefangenen Individuen erschienen nur in zwei aufeinander folgenden Jahren auf dem Plot, während 25,9 % in drei Jahren gefangen werden konnten. Ein Blaukehlchenmännchen zeigte eine besonders hohe Brutorttreue; es erschien in dem Zeitraum von acht Jahren 1990 bis 1997 regelmäßig auf dem Plot. Da es 1990 als juveniler Vogel beringt wurde, lässt sich das Höchstalter für Blaukehlchen im Freiland auf mindestens sieben Jahre beziffern. Für ein Rubinkehlchenweibchen ist ein Alter von mindestens fünf Jahren nachgewiesen (1993-1998); für die beiden übrigen Arten liegen keine Wiederfangdaten über mehr als drei Jahre vor.

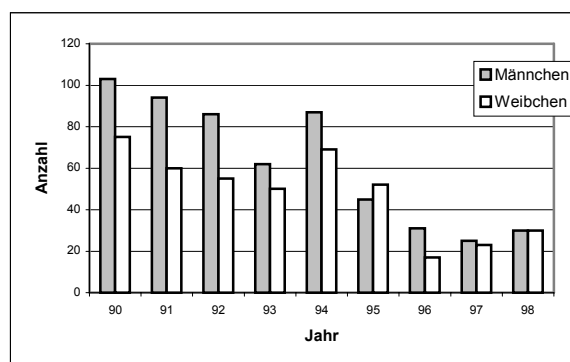
### Bestandsentwicklung

Die Anzahl der gefangenen Individuen schwankt von Jahr zu Jahr (Abbildung 15). Die geringste Zahl von 124 Rubinkehlchen in den Jahren 1997 und 1998 wird von der Höchstzahl von 469 Individuen im Jahre 1994 um den Faktor 3,8 übertroffen. Ähnlich verhält es sich bei Blaukehlchen und Schwirrnachtigall, deren Fangzahlen über die Jahre um den Faktor 3,3 bzw. 3,8 schwanken (Die Blaukehlchen sind wegen des geringen Stichprobenumfangs in Abbildung 15 nur der Vollständigkeit halber aufgeführt). Die Schwankungen über die Jahre werden sowohl von den Weibchen als auch von den Männchen bestimmt.

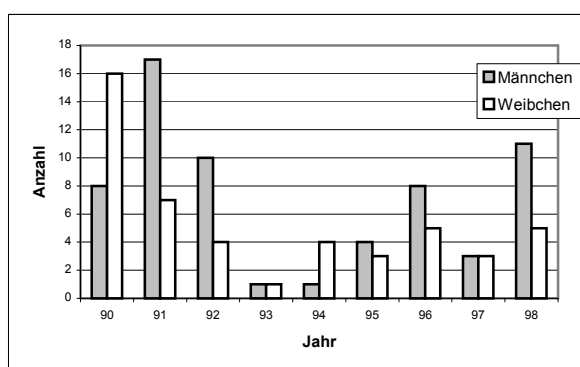
Die Steigungen der linearen Regressionsgleichungen aller Arten und somit ihre Entwicklungstrends sind negativ. Am deutlichsten ist die Abnahme beim Rubinkehlchen, die Steigung ist  $-28,08$ , allerdings bei einem niedrigen Bestimmtheitsmaß von  $R^2=0,391$ . Die Individuenzahlen schwanken zu stark, um eine einheitliche Entwicklung sicher zu erkennen. Der Abwärtstrend ist beim Blaukehlchen mit  $-15,12$  geringer wenn auch stetiger ( $R^2=0,7099$ ) als beim Rubinkehlchen. Bei der Schwirrnachtigall (Steigung  $-1,62$ ,  $R^2= 0,274$ ) ist die Negativentwicklung am schwächsten ausgeprägt und am wenigsten deutlich.



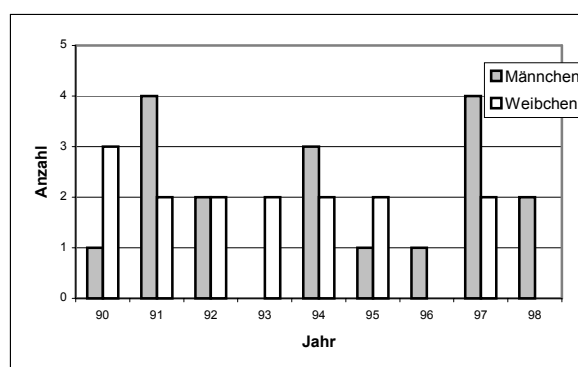
Rubinkehlchen



Blaukehlchen



Schwirrnachtigall



Blauanachtigall

Abbildung 15: Anzahl gefangener Individuen in den Jahren von 1990 bis 1998

Vergleicht man die prozentuale Abweichung vom Mittelwert der Jahre 1990 bis 1998 für jedes Jahr und jede Art (mit Ausnahme der Blaunachtigall, s.o.), erkennt man, dass die Abnahme der Individuenzahl v.a. auf die Jahre von 1996 bis 1998 zurückzuführen ist, wengleich die Schwirrnachtigall 1998 häufiger gefangen wurde (Abbildung 16). In den Jahren von 1990 bis 1992 ist hingegen bei allen drei Arten eine überdurchschnittlich hohe Individuenzahl zu verzeichnen. In den Jahren von 1993 bis 1995 ist kein einheitliches Muster zu erkennen; die Fangzahlen der Blaukehlchen entsprechen dem langjährigen Durchschnitt, Rubinkehlchen und Schwirrnachtigallen werden in dieser Dreijahresperiode in je zwei Jahren häufiger und in einem Jahr seltener gefangen, als es das Mittel erwarten lassen würde. Das Jahr 1994 lässt die Schwierigkeit erkennen, einen auf die Häufigkeit aller Arten gleichermaßen wirkenden Faktor zu identifizieren. Während die Individuenzahlen von Rubin- und Blaukehlchen sehr deutlich über dem Durchschnitt liegen, ist ein klarer Einbruch der Fangzahlen bei der Schwirrnachtigall zu verzeichnen. Trotz des mit neun Jahren recht langen Auswertungszeitraumes ist eine dezidierte Aussage über einen Trend der Bestandsentwicklung zu gewagt, da sowohl eine Abnahme als auch ein zyklischer Trend möglich ist.

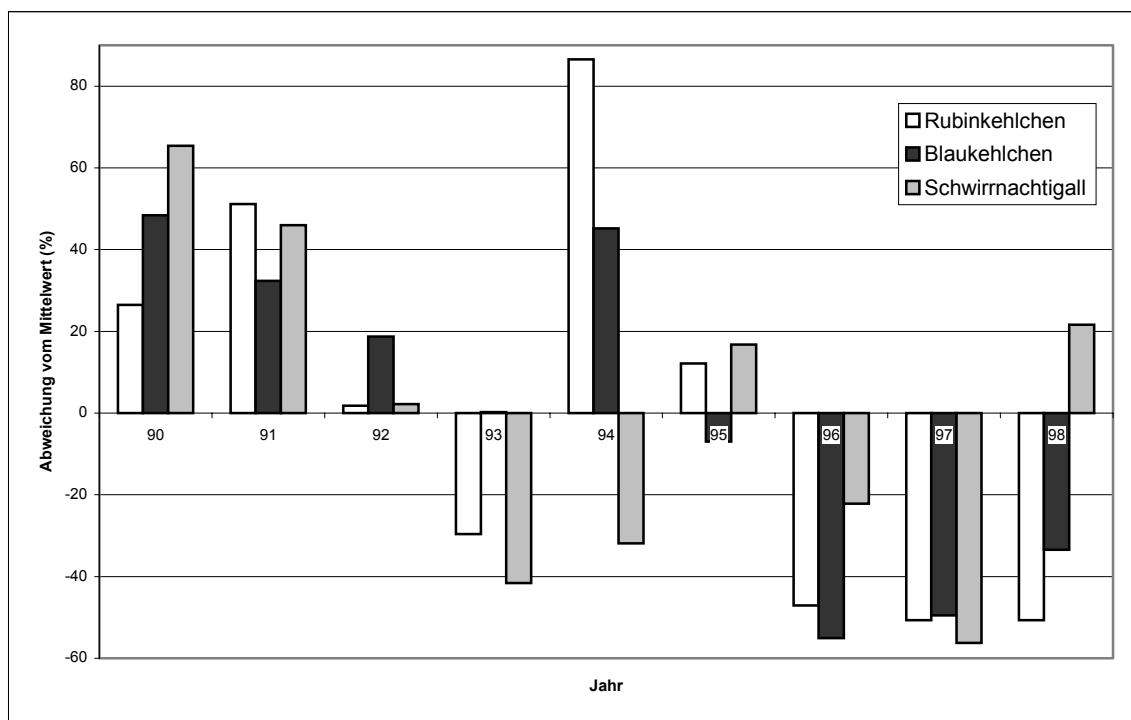


Abbildung 16: prozentuale Abweichung vom langjährigen Mittelwert der Anzahl der gefangenen Nachtigallenindividuen

### Ankunftsdaten

Die vier Nachtigallenarten erreichen ihr Brutgebiet in der Region von Mirnoje sukzessive. Da das Eis des Jenisseis erst zu Beginn der dritten Maidekade schmilzt und die Bruthabitate der Arten frei zu geben beginnt, erscheinen die ersten Brutvögel Ende Mai. Die früheste Art ist das Blaukehlchen, das bereits in der letzten Maiwoche den Auwald erreicht (Tabelle 29; vgl. auch Kapitel 5.3). Dabei treffen die Männchen einige Tage vor den Weibchen ein, um mit der Besetzung der Brutreviere zu beginnen. Es folgen die Männchen der Rubinkehlchen in den letzten Maitagen, eine knappe Woche nach den Blaukehlchenmännchen. Auch bei dieser Art folgen die Weibchen etwas zeitversetzt. Man muss sich vor Augen führen, dass zu dieser Zeit der Auwald weitestgehend unter den Wassern der Frühjahrsflut liegt und in den tiefer liegenden Bereichen des Weidenauwalds nur die Spitzen der Weidenbäume aus dem Wasser ragen. Für die ankommenden Vögel ist die Topographie ihres zukünftigen Bruthabitates also nicht ersichtlich, zumal wegen der großen Dynamik des Auwaldsystems nicht mit einer Übereinstimmung des womöglich aus dem letzten Jahr bekannten Brutgebietes zu rechnen ist. Dennoch beginnen Blau- und Rubinkehlchen sofort nach ihrer Ankunft mit der Besetzung und der Verteidigung prospektiver Brutreviere, die sich im Laufe des Zurückwei-

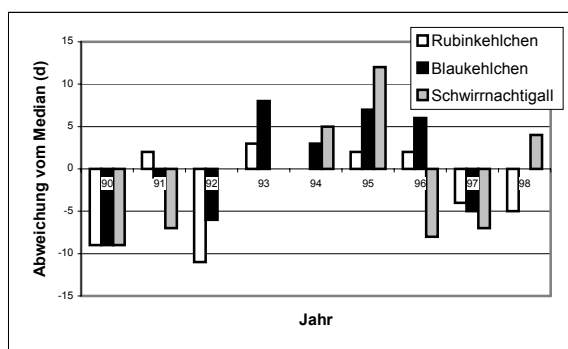
chens der Fluten natürlich noch verlagern können. Revierkämpfe und Gesänge werden von Blaukehlchen bevorzugt von schwimmenden Treibholzinseln aus- bzw. vorgetragen.

**Tabelle 29: Erstankunftsdaten der vier Nachtigallenarten in Mirnoje (1990-1998)**

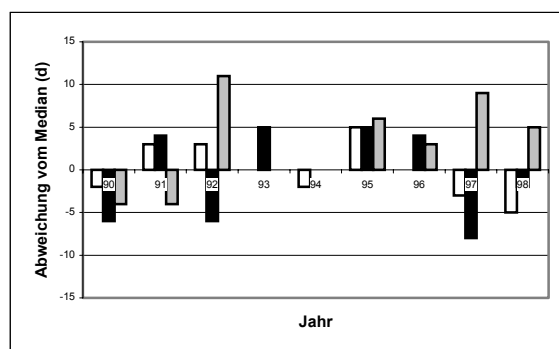
Art	Spannweite		Median		Mittel	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Rubinkehlchen	20.5-3.6	29.5-8.6	31.5	3.6	28.5	2.6
Blaukehlchen	17.5-3.6	21.5-3.6	26.5	29.5	26.5	28.5
Schwirrnachtigall	2.6-23.6	5.6-20.6	11.6	13.6	9.6	12.6
Blaunachtigall	7.6-19.6	11.6-18.6	14.6	15.6	14.6	14.6

Schwirrnachtigallen erreichen das Untersuchungsgebiet zum Ende der ersten Junidekade (Männchen) bzw. in der Mitte der zweiten (Weibchen). Zu dieser Zeit sind weite Teile des höher gelegenen Auwaldes, dem Bruthabitat dieser Art, bereits trocken gefallen. Als letztes schließlich stellt sich die Blaunachtigall ein. Zwar konnte die Art in jedem Jahr auf dem Plot nachgewiesen werden, jedoch kam es nicht immer zu einem Brutversuch. Meist handelt es sich um letztjährige Individuen, die in optimalen Habitaten nicht zur Brut gelangen und versuchen, mit dem weniger geeigneten Auwald vorlieb zu nehmen (über alle Jahre stehen 11 letztjährige Männchen 2 älteren Männchen gegenüber, bei den Weibchen beträgt das Verhältnis 8:5). Die Blaunachtigall erreicht in der Mirnojeregion die nördliche Grenze ihres Verbreitungsgebietes, jedoch brütet sie regelmäßig in den kleinen Tälern der dem Jenissei zuströmenden Bäche (siehe Kapitel 5.2.1). Systematisch erhobene phänologische Daten aus diesen Habitaten außerhalb des Plots liegen nicht vor, jedoch scheint die Blaunachtigall hier zu Beginn des Junis ihre Reviere zu besetzen (PAGENKOPF et al. einger.).

Die Ankunftszeiten in Mirnoje im Frühjahr weisen von Jahr zu Jahr zum Teil beträchtliche Unterschiede auf, die wohl in der Regel durch die Witterungsumstände auf dem Zugweg oder im Brutgebiet begründet sind (Abbildung 17). So erschienen im Jahr 1990 beide Geschlechter alle Arten früher als es gemäß dem langjährigen Median zu erwarten gewesen wäre. In den Jahren 1993 bis 1996 hingegen liegen alle Ankunftsstermine mit Ausnahme der Schwirrnachtigallmännchen 1996 und den Rubinkehlchenweibchen 1994 über dem Median bzw. decken sich mit ihm.



Männchen



Weibchen

**Abbildung 17: Abweichung der Erstankunftsdaten vom Median über neun Jahre (in Tagen)**

Jedoch lassen sich nicht alle Jahre eindeutig zuordnen; 1992 ist sowohl das früheste Erscheinen aller Rubinkehlchenmännchen als auch das späteste aller Schwirrnachtigallweibchen zu verzeichnen. Es gilt jedoch zu bedenken, dass die auffällig singenden Männchen weitaus einfacher zu entdecken sind als die Weibchen, die meist nur durch Fänge nachzuweisen sind. Gerade bei der recht seltenen Schwirrnachtigall ist ein früheres, unbeobachtetes Eintreffen also durchaus möglich.

Die Blaunachtigall, die nicht in jedem Jahr auf dem Plot brütet, geht in diese Betrachtung nicht ein, da es nicht immer möglich ist, umherstreifende Vögel von solchen zu unterscheiden, die einen Brutversuch unternehmen. Erstere würden die Analyse der Erstankunftsdaten verfälschen.

### 5.3 Nester, Eier und Jungvögel

Die Daten über Neststandorte, Gelege und Bruterfolg sind nicht systematisch erhoben worden, dennoch erlaubt der Stichprobenumfang brauchbare Aussagen über die drei häufigeren Arten. Der einzige Nestfund der selten auf dem Plot brütenden Blaunachtigall sei nur der Vollständigkeit halber aufgeführt und auf die Beschreibung des Bruthabitats in der unmittelbaren Nähe von Mirnoje hingewiesen (Kapitel 5.2.1).

Die Nester von Rubinkehlchen, Blaukehlchen und Blaunachtigall werden unmittelbar auf dem Boden errichtet. Blaukehlchen bauen napfförmige Nester, die der Rubinkehlchen und Blaunachtigallen sind sphärisch, der Eingang ist schräg nach oben gerichtet. Alle drei Arten errichten ihre Nester bevorzugt unter natürlichen Überständen wie z.B. Wurzeln oder Geländevertiefungen, die als natürliches Dach dienen. Eine Ausnahme bildet die Schwirrnachtigall. Sie ist kein Bodenbrüter, das Nest befindet sich vielmehr in einer Höhe von etwa 1 m (0,5-2 m) in einer Astgabel oder einer Halbhöhle in Weiden oder Erlen, selten auch in Fichten.

Die Gelege der Blaukehlchen und Schwirrnachtigallen sind mit durchschnittlich 6 Eiern signifikant größer als die der Rubinkehlchen mit 4,5 (Rubinkehlchen-Blaukehlchen  $p < 0,001$ ; Rubinkehlchen-Swirrnachtigall  $p = 0,008$ , zweiseitige ANOVA). Die Unterschiede zwischen Blaukehlchen und Schwirrnachtigall sind nicht signifikant (Tabelle 30).

Schwieriger ist die Interpretation der Anzahl der flüggen Jungvögel. Zwar wurden in die Auswertung nur Nester aufgenommen, aus denen Jungvögel ausflogen, es war aber nicht in allen Fällen möglich zu entscheiden, ob einzelne Nestlinge von Prädatoren aus dem Nest entfernt worden waren. Tatsächlich wird in vielen Fällen die Brut nicht auf einen Schlag Opfer eines Räubers, vielmehr verschwinden die Jungvögel in 19 % aller Nestverluste sukzessive aus den Nestern. Dieses Phänomen lässt gewisse Rückschlüsse auf die Beutegreifer zu. So ist ein Braunbär (*Ursus arctos*) ob seiner Größe sicher weder Willens noch in der Lage, einzelne Junge aus dem Nest zu entnehmen. Von kleinen Raubsäugetern wie z.B. Hermelin ist dies jedoch zu erwarten. Trotz dieser methodischen Unsicherheit lässt sich feststellen, dass im Schnitt bei allen Arten fünf Jungvögel flügge werden.

Es darf nicht verschwiegen werden, dass die Suche nach Nestern für die Brut oder die Eier nicht ohne Risiko ist. Der Beobachter kann durch seine Unachtsamkeit das Nest selbst zerstören, häufiger aber lenkt er durch sein Verhalten und die Veränderung der Nestumgebung die Aufmerksamkeit von Prädatoren auf den Standort. Bei 14,3 % aller zerstörten Nester wird eine Einwirkung durch die Nestsuche unterstellt. Auffällig ist die hohe Zahl der Verluste beim Rubinkehlchen. Während bei der Schwirrnachtigall und dem Blaukehlchen nur knapp ein Viertel der Nester zerstört werden, sind es bei dieser fast 44 %. Da es keinen Grund gibt, einen höheren negativen Einfluss des Beobachters bei Rubinkehlchennestern als bei den beiden übrigen Arten anzunehmen, kann von einer deutlich erhöhten Gefahr des Gelegeverlustes ausgegangen werden.

**Tabelle 30: Übersicht über einige Parameter der Gelegephänologie**

		Rubinkehlchen	Blaukehlchen	Swirrnachtigall	Blaunachtigall
Nester	n	32	21	8	1
	% zerstört	43,75	23,8	25,0	0
Gelegegröße	Spannweite	3-6	4-8	4-7	
	Mittel	4,46	5,61	5,57	5
	Median	4,5	6	6	5
Anzahl flügger Jungvögel	n	26	18	7	1
	Spannweite	3-5	2-6	2-7	
	Mittel	4,44	5	4,33	5
Legebeginn	Median	5	5	5	5
	n	24	17	7	1
	Spannweite	11.06.- 26.07.	04.06.-08.07.	11.06-24.06.	
	Mittel	21.06.	15.06.	18.06.	19.06.
	Median	20.06.	15.06.	18.06.	19.06.
	n	32	21	8	1

		Rubinkehlchen	Blaukehlchen	Schwirrnachtigall	Blaunachtigall
Inkubationsdauer (d)	Spannweite	8-16	9-16	10-12	
	Mittel	12,2	11,7	11	
	Median	11	11,5	11	
	n	14	10	4	
Dauer der Nestlingszeit (d)	Spannweite	8-14	9-13	10-12	
	Mittel	10,9	11	10,8	
	Median	11	11	10,5	
	n	17	10	4	

Das Blaukehlchen beginnt als erste der drei Nachtigallenarten mit der Eiablage, im langjährigen Durchschnitt drei Tage vor der Schwirrnachtigall und fünf Tage vor dem Rubinkehlchen; alle Arten, auch die spät eintreffende Blaunachtigall, beginnen in der Mitte oder dem Ende der zweiten Juni-dekade mit dem Brutgeschäft. Die gelegentlich auftretenden späten Legedaten aus dem Juli stammen von Nachgelegen im Anschluss an die Zerstörung des ersten Geleges, zu mindest beim Blaukehlchen kann ein später Legebeginn auch auf ein zweites Weibchen eines polygamen Männchens deuten; Einzelbeobachtungen belegen das Auftreten von Polygamie bei dieser Art in Mirnoje. Zweitbruten kommen wegen der kurzen Vegetationsperiode bei keiner Art vor.

Hinsichtlich der Dauer der Bebrütung der Eier als auch der Dauer der Fütterung der Nestlinge unterscheiden sich die vier Arten mit jeweils etwa elf Tagen kaum voneinander.

Wie bereits in Kapitel 5.2.2 erläutert, erreichen die Nachtigallen das Brutgebiet zu verschiedenen Zeiten, wobei die männlichen Individuen deutlich vor den weiblichen eintreffen. Zwischen dem mittleren Ankunftsdatum des frühen Blaukehlchens und der späten Blaunachtigall liegen fast drei Wochen.

Demgegenüber unterscheidet sich der Brutbeginn der einzelnen Arten weit weniger deutlich voneinander und entspricht nicht unbedingt der zeitlichen Abfolge der Ankunftsdaten (Abbildung 18). Zwar beginnt das früh ankommende Blaukehlchen auch als erstes mit der Brut, das nächstfrühe Rubinkehlchen ist jedoch die Art, die als letzte mit dem Brutgeschäft beginnt. Die Differenz zwischen beiden Arten beträgt lediglich fünf Tage.

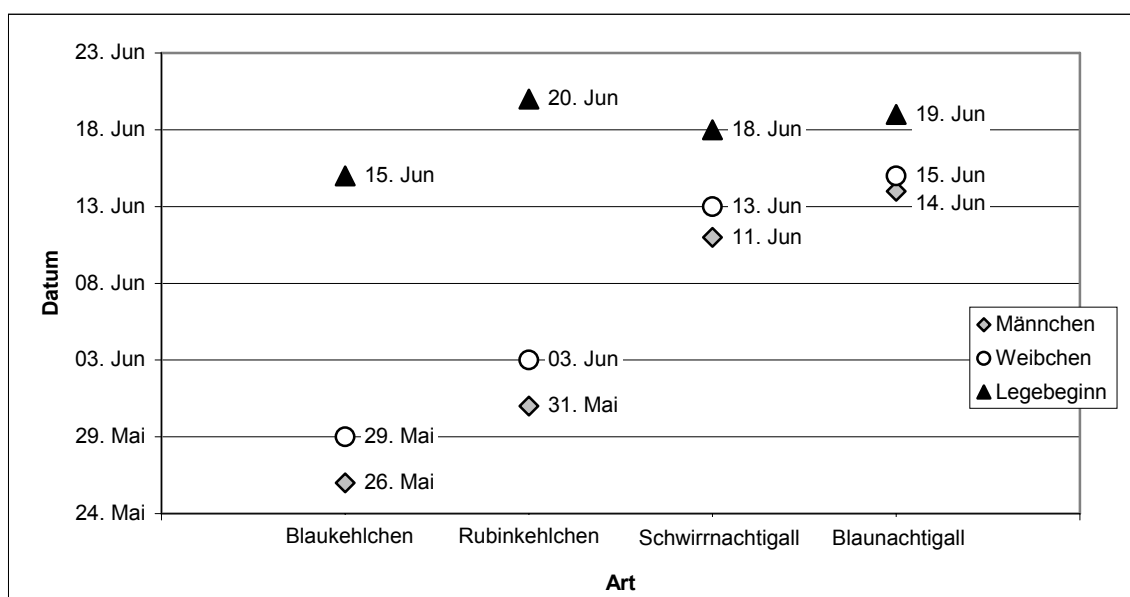


Abbildung 18: Ankunftsdaten und Brutbeginn der Nachtigallen in Mirnoje

## 5.4 Experimente zur Nahrungsaufnahme und zur Habitatpräferenz

Da die Beobachtung der heimlichen Nachtigallen im Freiland schwierig und zeitaufwändig ist, sind Experimente ein probates Mittel, um quantifizierbare Ergebnisse über das Verhalten der Vögel zu gewinnen. An dieser Stelle sei aber erneut auf die Unwägbarkeiten hingewiesen, die ein experimenteller Aufbau zwangsläufig mit sich bringt. Diese wurden in Kapitel 4.3 ausführlicher erläutert.

### 5.4.1 Käfigexperimente zur bevorzugten Beutetiergröße

Die Verteilung der gegriffenen Beutetiere des Rubinkehlchens zeigt deutliche Unterschiede zwischen den Geschlechtern (Tabelle 31). Die Männchen bevorzugen die kleinsten Heimchen aller Arten (Median: 7), während die Weibchen vor allem Beutetiere der mittleren Größe aufnehmen (Median: 9). Die Geschlechter des Blaukehlchens unterscheiden sich hingegen wenig in ihren Präferenzen, die bevorzugten Größen beider liegen im mittleren Bereich (Median: 9). Das Spektrum der Beutetiergrößen ist beim Männchen der Schwirrnachtigall am ausgedehntesten, wengleich der Median dem der Blaukehlchen und Rubinkehlchenweibchen entspricht (Median: 9). Die Beute der Weibchen der Schwirrnachtigall ist hingegen deutlich größer als die aller bislang besprochenen Arten und Geschlechter, der Median liegt bei 11. Er entspricht somit den Werten beider Geschlechter der Blaunachtigall.

**Tabelle 31: bevorzugte Beutetiergröße nach Geschlechtern; Rubinkehlchen n: 101 (♂♂: 39, ♀♀: 62), Blaukehlchen n: 48 (♂♂: 28, ♀♀: 20), Schwirrnachtigall n: 85 (♂♂: 42, ♀♀: 43), Blaunachtigall n: 80 (♂♂: 20, ♀♀: 60)**

Art	Gesamt		Männchen		Weibchen	
	Median (mm)	25%-75%-Quartile	Median (mm)	25%-75%-Quartile	Median (mm)	25%-75%-Quartile
Rubinkehlchen	9	7-11	7	5-10	9	7-11
Blaukehlchen	9	7-9	9	7-9	9	5-9
Blaunachtigall	11	9-13	9	5-13	11	9-13
Schwirrnachtigall	11	9-13	11	9-12	11	7-13

Gruppiert man die vier Arten unabhängig vom Geschlecht, fällt der skizzierte Trend noch stärker ins Auge: Rubinkehlchen und Blaukehlchen bevorzugen im Mittel 2 mm kleinere Beutetiere als Schwirrnachtigall und Blaunachtigall.

Der Mann-Whitney U-Test bestätigt den Eindruck aus Tabelle 31. Liegt der Z-Wert im Vergleich zwischen Rubin- und Blaukehlchen bei -0.211, weicht der Wert im Vergleich zwischen Rubinkehlchen und Schwirrnachtigall um über vier Standardabweichungen ( $Z=-4.262$ ), der zwischen Rubinkehlchen und Blaunachtigall um knapp vier Standardabweichungen ( $Z=-3.927$ ) vom erwarteten Mittelwert ab. Die Ähnlichkeit von Schwirrnachtigall und Blaunachtigall wird durch den Z-Wert von -0.658 bestätigt.

### 5.4.2 Volierenexperimente zur Nahrungssuche und zu den Jagdmethoden

Bereits bei der Zeit, die die Nachtigallen im in Mirnoje durchgeführten Volierenexperiment mit aktiver Nahrungssuche verbrachten, zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen den Arten. Nicht immer ist aus dem Verhalten der Individuen klar ersichtlich, zu welchem Zweck sie die Nahrungssuche unterbrechen. Dem Augenschein nach wird diese Zeit v.a. zum Sichern oder zum Ausruhen genutzt, ein gewisser Teil der Zeit wird mit Komfortverhalten verbracht. Ob der Vielzahl der zu beobachtenden Verhaltensweisen war eine quantifizierte Aufschlüsselung dieser Tätigkeiten jedoch nicht möglich.

Bei allen Arten ist der zeitliche Aufwand für die Nahrungssuche deutlich höher als der für andere Tätigkeiten. Die Schwirrnachtigall verbringt 89,8 % der beobachteten Zeit mit der Nahrungssuche, beim Rubinkehlchen sind es immerhin noch 66,1 %. Blaukehlchen und Blaunachtigall liegen mit 75,9 % bzw. 80,6 % dazwischen.

Einen Überblick über das bevorzugte Stratum der Arten bei der Nahrungssuche gibt Tabelle 32. Als typische Bodenvögel gehen alle Nachtigallenarten vor allem auf dem Boden der Nahrungs-

che nach, über 80 % der Nahrungssuchaktivitäten finden dort statt. Das mittlere Stratum, also z.B. die Stängel der Pflanzen (im Experiment aber auch die Wände der Voliere), werden weit weniger zur Nahrungssuche genutzt, der freie Luftraum (z.B. Schnäppen) spielt eine noch geringere Rolle. Etwas aus dem Rahmen fällt allein die Schwirrnachtigall, die den freien Luftraum dem mittleren Stratum vorzieht.

**Tabelle 32: Nutzung der Strata zur Nahrungssuche; Rubinkehlchen 330 min, Blaukehlchen 300 min, Schwirrnachtigall 450 min, Blaunachtigall 420 min**

Art	Boden & -bedeckung (%)	Höhere Pflanzenteile (%)	Freier Luftraum (%)
Rubinkehlchen	88,4	7,5	4,1
Blaukehlchen	87,0	10,1	3,0
Schwirrnachtigall	85,8	6,4	7,8
Blaunachtigall	84,2	8,4	7,4

Synchronisiert man die Beobachtungen aus den Volierenexperimenten mit der Terminologie der in Kapitel 4.3 erläuterten amerikanischen Studien des Beutegreifverhaltens von ROBINSON & HOLMES (1982) und HOLMES et al. (1979), kommt man zu folgendem Ergebnis (Tabelle 33).

**Tabelle 33: Einordnung des Beutegreifverhaltens nach ROBINSON & HOLMES (1982); Rubinkehlchen n: 7.569, Blaukehlchen n: 9.106, Schwirrnachtigall n: 10.925, Blaunachtigall n: 3.572**

Art	Gleaning (%)	Hover (%)	Flush-chase (%)	Hawking (%)
Rubinkehlchen	90,6	3,3	3,5	2,6
Blaukehlchen	90,4	3,2	2,2	4,3
Schwirrnachtigall	90,5	2,7	3,5	3,3
Blaunachtigall	91,8	1,7	4,4	2,2

Bei allen Arten kommt das Beutegreifmanöver „Gleaning“, also die Aufnahme einer stationären Beute während des Stehens oder Hüpfens, mit großem Abstand vor den anderen Manövern zum Einsatz. Diese drei treten in ihrer Bedeutung weit zurück und verteilen sich in der Häufigkeit ihrer Anwendung recht gleichmäßig. Vom Blaukehlchen abgesehen, das häufiger fliegende Beute im Flug ergreift („Hawking“), ist das Aufnehmen fliegender Beute durch den hüpfenden Vögel („Flush-chase“) das zweithäufigste Manöver der Nachtigallen. Allerdings bewegen sich die Unterschiede zwischen den Manövern im Bereich von Zehntelprozent und sind somit nur undeutlich ausgeprägt. Eine weitere bei ROBINSON & HOLMES (1982) erwähnte Methode, das „Hanging“, also die Aufnahme von Beute durch den an einem Ast oder Blatt hängenden Vogel, wurde nicht beobachtet.

Die kombinierte Betrachtung des Stratums und der Methode der Nahrungssuche lässt eine differenzierte Betrachtung zu (Tabelle 34, zur Erläuterung der Terminologie siehe Kapitel 4.3).

**Tabelle 34: prozentuale Verteilung der Nahrungssuchmethoden der vier Nachtigallenarten; Stichprobenumfang siehe Tabelle 33**

Art	Glean 1	Glean 2	Flush-chase 3	Hover 1	Hover 2	Hawking 3
Rubinkehlchen	77,8	12,8	3,5	0,4	2,9	2,6
Blaukehlchen	79,2	11,2	2,2	0,4	2,8	4,3
Schwirrnachtigall	80,6	10,0	3,5	0,6	2,2	3,3
Blaunachtigall	82,1	9,7	4,4	0,2	1,5	2,2

Alle vier Arten bevorzugen deutlich das stationäre oder hüpfende Picken auf dem Boden („Glean 1), etwa 80 % der Nahrungssuche erfolgen auf diese Weise. Die übrigen fünf Möglichkeiten werden zusammen nur zu je etwa 20 % realisiert, ihre detaillierte Betrachtung ist jedoch lohnend, da, obwohl ähnlich, interspezifische Unterschiede offenbar werden (Abbildung 19).

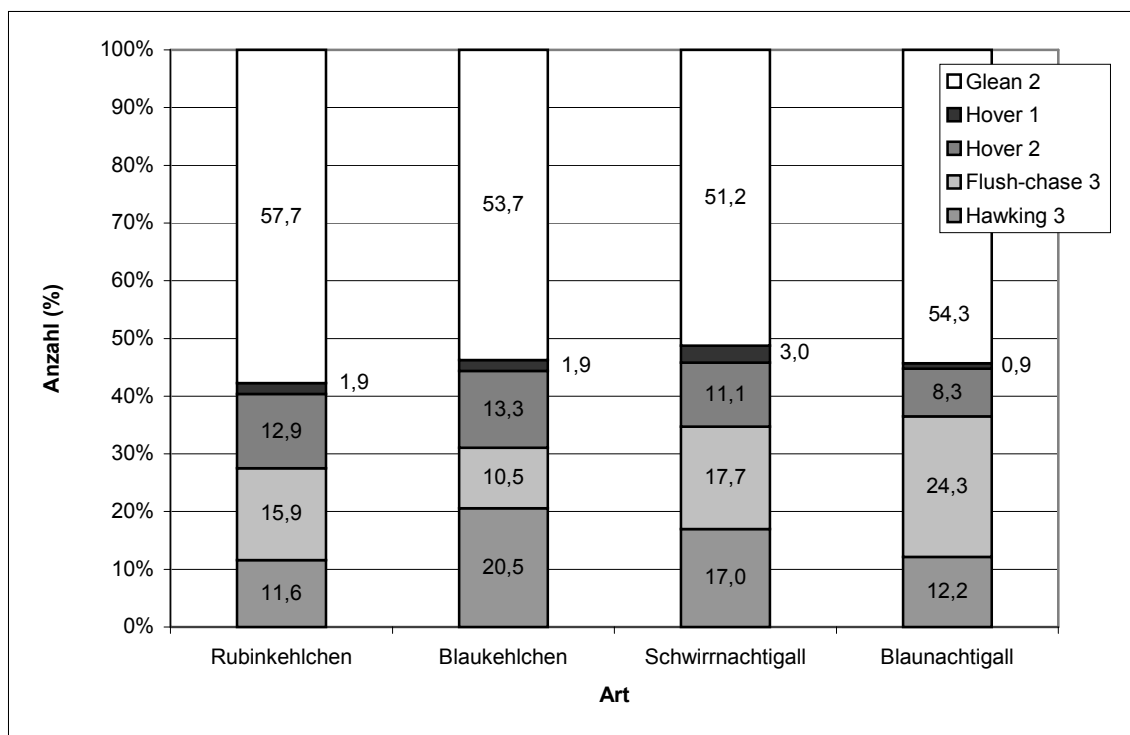


Abbildung 19: prozentuale Verteilung der Nahrungssuchmethoden der vier Nachtigallenarten ohne „Glean 1“; Rubinkehlchen n: 1.677, Blaukehlchen n: 1.893, Schwirrnachtigall n: 2.124, Blaunachtigall n: 641

Von den verbleibenden Methoden der Nahrungssuche wird „Glean 2“, also das Picken nach Beute, die sich oberhalb des Bodens, nicht aber fliegend in der Luft befindet, von allen Arten mit über 50 % am Häufigsten verwirklicht. Dies unterstreicht die große Bedeutung des stationären oder hüpfenden Pickens unabhängig vom Aufenthaltsort der Nahrung, die alle anderen Manöver marginalisiert. Rubinkehlchen, Schwirr- und Blaunachtigall bevorzugen nächstfolgend das Ergreifen fliegender Beute unter Einsatz des ganzen Körpers ohne zu fliegen („Flush-chase 3“), Blaukehlchen hingegen das Schnäppchen („Hawking“). Das Aufnehmen stationärer bodennaher Nahrung im Flug („Hover 1“) wird kaum verwirklicht.

Schließlich lässt sich aus dem Quotienten aller Manöver (unabhängig vom Erfolg) zur mit der Nahrungssuche verbrachten Zeit die Suchgeschwindigkeit der einzelnen Arten berechnen (Tabelle 35).

Tabelle 35: Suchgeschwindigkeit der Nachtigallen

Art	Anzahl Manöver	Zeit zur Nahrungssuche (min)	Suchgeschwindigkeit (Manöver/min)
Rubinkehlchen	7.569	218	35
Blaukehlchen	9.106	228	40
Schwirrnachtigall	10.925	404	27
Blaunachtigall	3.572	338	11

Die Zeitraten, mit denen die Nachtigallen der Nahrungssuche nachgehen, unterscheiden sich deutlich voneinander. Das sehr aktive Blaukehlchen führt 40 mal pro Minute ein auf potentielle Beute gerichtetes Manöver aus, Rubinkehlchen und Schwirrnachtigall tun dies etwa alle zwei Sekunden. Die Blaunachtigall hingegen lässt sich bei der Nahrungssuche mehr Zeit, sie trägt nur etwa jede sechste Sekunde ein entsprechendes Verhalten vor.



### 5.4.3 Volierenexperimente zur Habitatpräferenz

Wesentliche Aufschlüsse über die Habitatwahl der Nachtigallenarten gehen aus der Nutzung der im Volierenexperiment angebotenen Substrate hervor. Hierbei ist zu unterscheiden, ob die Substrate zur Nahrungssuche oder anderweitig (z.B. als Versteck zur Räuberprävention) genutzt werden.

Alle Quadranten der Voliere wurden von den vier Arten aufgesucht, jedoch zeigen sich deutliche Unterschiede in der jeweiligen Verweildauer. Nur in vier der protokollierten 13 Habitattypen verbrachten die Rubinkehlchen mehr als 10 % der Gesamtzeit in der Voliere, bei den verbleibenden drei Arten waren es jeweils fünf Habitattypen (Tabelle 36).

**Tabelle 36: prozentuale Verweildauer der Nachtigallenarten auf unterschiedlichen Substraten. Häufig genutzte Substrate (>10 %) sind grau unterlegt**

Substrat	Rubinkehlchen	Blaukehlchen	Schwirrnachtigall	Blaunachtigall
Wasserbecken	13,2	11,1	4,8	5,5
Weiden über Wasserbecken	1,9	3,2	0,5	1,6
umgegrabener Boden	16,9	10,7	17,1	16,2
Rasen	1,0	2,5	1,8	0,6
solider Boden	5,5	0,5	12,8	10,4
Blätter	0,5	0,1	7,0	8,1
Moos	1,3	0,4	10,7	9,2
Brennnessel < 15 cm	20,3	16,2	7,6	14,3
Brennnessel > 15 cm	0,3	0,5	0,2	0,1
im Reisig	4,0	12,9	13,5	12,0
unter Reisig	0,9	1,2	3,3	2,1
Boden unter Weiden	30,5	39,0	19,9	18,6
Weidendickicht	3,6	2,2	0,8	1,4
<b>Beobachtungszeit (min)</b>	<b>330</b>	<b>300</b>	<b>450</b>	<b>420</b>

Alle vier Arten hielten sich am häufigsten auf dem Boden unter den Weidenbüschen auf, und auch der umgegrabene Boden findet sich bei allen Arten unter den beliebtesten Aufenthaltsorten. Im unteren Stratum der Brennnesseln verbrachten die Schwirrnachtigallen mit 7,6 % deutlich weniger Zeit als die übrigen Arten. Das Rubinkehlchen macht eine Ausnahme bei der Nutzung des Reisigs, 4,0 % Aufenthaltsdauer stehen 12-13 % der anderen Arten entgegen.

Betrachtet man das weidenbeschirmte Wasserbecken, den soliden Boden und das Moos, lassen sich zwei Gruppen mit den Artenpaaren Rubinkehlchen-Blaukehlchen und Schwirrnachtigall-Blaunachtigall unterscheiden. Erstgenannte Arten nutzen das Wasserbecken zu 13,2 % bzw. 11,1 % der Gesamtzeit, letztere lediglich zu 4,8 % bzw. 5,5 %. Dafür suchen Schwirr- und Blaunachtigall sowohl den soliden Boden als auch den Moosquadranten weit häufiger auf. Diese Quadranten wurden von Blaukehlchen nachgerade gemieden.

Die Häufigkeit der Verweildauer in den Quadranten und ihrer Strata sagt nichts über deren tatsächliche Nutzung aus, manche angebotenen Habitattypen wurden vorzugsweise zur Nahrungssuche, andere als Versteck genutzt (Tabelle 37).

**Tabelle 37: prozentuale Nutzung der Substrate (k.N.: keine Nahrungssuche, N: Nahrungssuche)**

Substrat	Rubinkehlchen		Blaukehlchen		Schwirrnachtigall		Blaunachtigall	
	k.N.	N	k.N.	N	k.N.	N	k.N.	N
Wasserbecken	20,2	79,8	10,1	89,9	14,7	85,3	13,4	86,6
Wasserbecken (Weiden)	100,0	0,0	63,7	36,3	62,3	37,7	67,9	32,1
umgegrabener Boden	30,9	69,1	31,4	68,6	7,2	92,8	15,4	84,6
Rasen	0,0	100,0	30,4	69,6	0,0	100,0	6,3	93,8
solider Boden	31,9	68,1	0,0	100,0	17,9	82,1	11,2	88,8

Substrat	Rubinkehlchen		Blaukehlchen		Schwirrnachtigall		Blaunachtigall	
	k.N.	N	k.N.	N	k.N.	N	k.N.	N
Blätter	0,0	100,0	0,0	100,0	7,4	92,6	18,7	81,3
Moos	0,0	100,0	48,7	51,3	5,9	94,1	9,7	90,3
Brennnessel < 15 cm	34,6	65,4	3,2	96,8	4,0	96,0	23,8	76,2
Brennnessel > 15 cm	100,0	0,0	100,0	0,0	66,7	33,3	100,0	0,0
im Reisig	40,6	59,4	47,6	52,4	19,4	80,6	42,5	57,5
unter Reisig	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0
Weiden Boden	32,1	67,9	21,3	78,7	6,0	94,0	12,9	87,1
Weidenäste	100,0	0,0	73,2	26,8	38,6	61,4	40,8	59,2
Beobachtungszeit (min)	330		300		450		420	

Der von allen Arten bevorzugte Boden unter den Weiden wird beiden Anforderungen gerecht, wengleich er, wie auch das untere Stratum der Brennnesseln, bevorzugt zur Nahrungssuche genutzt wird. Das Wasserbecken unter den Weiden, die Brennnesseln und die Weidenäste werden von allen Arten kaum aufgesucht, die ohnehin geringe Zeit in diesen Quadranten wird nur ausnahmsweise zur Nahrungssuche genutzt.

Die dargebotenen Habitattypen lassen sich nach ihren Deckungsmöglichkeiten gruppieren (Abbildung 20). Solider und umgegrabener Boden, Moos, Blätter und Rasen bieten den Vögeln keinen Sichtschutz vor Beutegreifern. Weiden- und brennnesselbeschränkter Boden und Wasserbecken sowie der Boden unter dem Reisig eignen sich hingegen vorzüglich als Versteck. Weidenäste, Brennnessel- und Reisigdickicht sollten dieser Funktion ebenfalls entsprechen, wengleich die Vögel den Boden verlassen müssen.

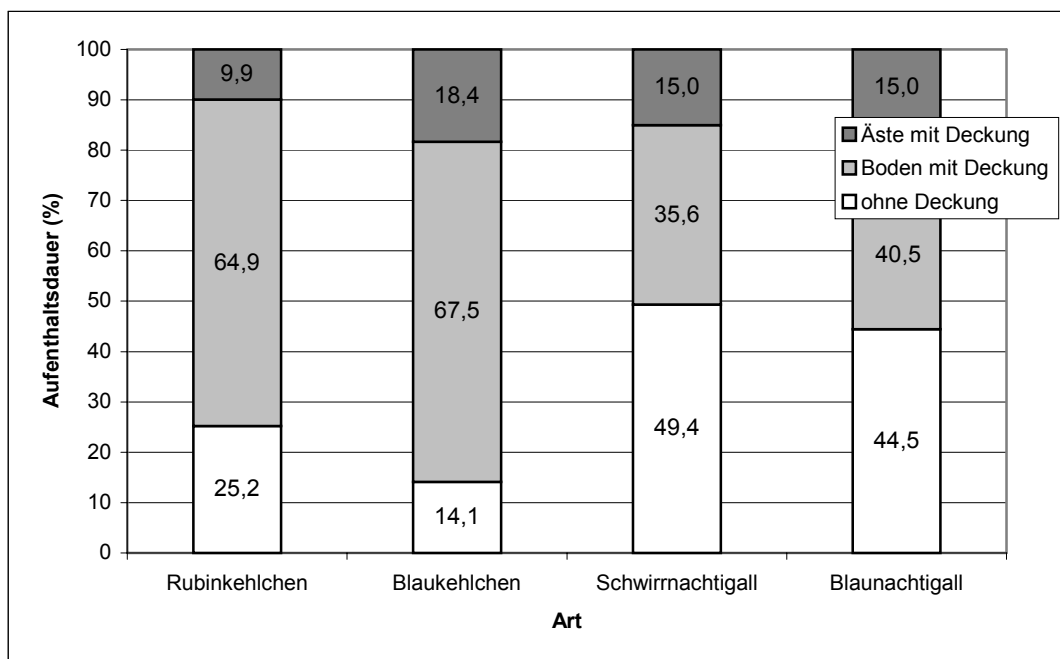


Abbildung 20: prozentuale Verweildauer in den nach Deckung gruppierten Habitattypen

Rubinkehlchen und Blaukehlchen halten sich weit seltener in den ungeschützten Quadranten auf als die beiden verbleibenden Arten. Schwirrnachtigall und Blaunachtigall verbringen fast die Hälfte der Zeit (49,4 % resp. 44,5 %) auf den offenen Quadranten. Die höheren Strata werden trotz ihrer Deckung von allen Arten selten besucht, lediglich das Blaukehlchen hält sich etwas häufiger im Gezweig auf als auf dem ungeschützten Boden.

## 6. Diskussion

### 6.1 Allgemeine Morphologie

Um die in Mirnoje genommenen Körpermaße mit denen bei anderen Untersuchungen ermittelten zu vergleichen und geographisch einzuordnen, sollen sie im Folgenden mit den einschlägigen Daten aus der Literatur verglichen werden. Hierbei ergeben sich jedoch methodische Probleme: Zum einen ist der Stichprobenumfang bei den meisten bisherigen Untersuchungen recht gering. Manch ein Autor hält wegen des geringen Untersuchungsgrades dieser in abgelegenen Weltgegenden verbreiteten Arten schon eine einzige Messung, nicht ganz zu unrecht, für veröffentlichungswürdig. Zum anderen finden sich nur selten Angaben zur angewendeten Methodik. Die Ergebnisse gängiger Verfahren z.B. bei der Vermessung der Flügellänge an lebenden Individuen (WITHERBY et al. 1938, CORNWALLIS & SMITH 1960, SVENSSON 1992) können um einige Prozent variieren (Übersicht bei SVENSSON 1992) und schränken somit die Vergleichbarkeit ein. Ähnliches gilt beim Vergleich der Messungen an lebenden Tieren und an Balgmaterial (KNOX 1980 und ENGELMOER et al. 1983, VON BRÖCKEL 1973 bei frischtoten Gartengrasmücken). Auf weitere methodische Probleme wird an geeigneter Stelle in der folgenden Diskussion einzugehen sein.

Eine Diskussion aller Literaturdaten sprengte den Rahmen dieser Arbeit, daher soll im Folgenden auf ausgewählte, besonders bedeutsame Aspekte eingegangen werden. Dennoch gebietet es die dünne Datenlage, dem interessierten Leser einen tabellarischen Überblick über die bisherigen Veröffentlichungen zu den morphologischen Maßen zu geben, der selbstverständlich nicht vollständig sein kann.

#### Rubinkehlchen

Die **Flügellänge** der Männchen sibirischer Populationen variieren zwischen 71 und 78 mm (STEGMANN 1931, HARTERT & STEINBACHER 1932-1938), während die der Populationen Kamtschatkas zwischen 81 mm und 85 mm (NETSCHAJEW 1969) bzw. 75 bis 84 mm (STEGMANN 1931) liegen. Auch PORTENKO (1937), JOHANSEN (1955) und VAURIE (1955) bestätigen in ihren Arbeiten eine geringe Kline von langflügligeren nördlichen zu kurzflügligeren südlichen Populationen. Selbst die gelegentlich als eigene Unterart abgetrennte isolierte Population in Zentralchina („*L. c. beicki*“) rechtfertigt aufgrund ihrer Morphologie nicht den Status einer eigenen Subspezies. Somit sind die geographischen Variationen der monotypischen Art gering.

Vergleicht man die Körpermaße der in Mirnoje untersuchten Rubinkehlchen mit den Angaben in der Literatur (Tabelle 39), fallen die bedeutenderen Längen der Flügel sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen auf. Trotz des beachtlichen Stichprobenumfangs in der Arbeit von WINOGRADOWA et al (1976), der eine zufällige Abweichung unwahrscheinlich erscheinen lässt, sind die Flügel der in Mirnoje gefangenen Rubinkehlchenmännchen im Mittel um gut 3 mm und somit um 3,6 % länger; bei den Weibchen verhält es sich ähnlich, die Vögel der Population von Mirnoje haben gleichfalls 3 mm längere Flügel (4,1 %). Aufgrund der räumlichen Nähe von WINOGRADOWAS Untersuchungsgebiet in Westsibirien zu Mirnoje dürften die divergierenden Längenmaße nicht auf geographische Variationen zurückzuführen sein. Vielmehr rühren sie vermutlich aus einer andersartigen und durchaus weitverbreiteten Methode der Längenmessung, bei der der Flügel nicht auf dem Lineal glattgestrichen wird. Nach SVENSSON (1992), der verschiedene Methoden der Flügellängenmessung miteinander vergleicht, können die Differenzen zwischen den verschiedenen Methoden sehr wohl im oben genannte Bereich liegen. Erhärtet wird diese These durch den Umstand, dass die in der vorliegenden Arbeit angewandte Methode der Messung der maximalen Flügellänge (vgl. Kapitel 4.2) in den 70er Jahren des 20. Jahrhunderts, also während WINOGRADOWAS Arbeit, kaum gebräuchlich war (SVENSSON 1992).

Leider gibt SVENSSON (1992) weder einen Mittelwert für die von ihm genannten Flügellängen an, noch verweist er auf die Herkunft seiner Fänglinge. Angesichts des höchst seltenen Auftretens dieser Art in Europa (die europäischen Seltenheitenkommissionen haben lediglich 18 Nachweise anerkannt (BARTHEL 1996), vgl. Kapitel 2) handelt es sich wohl nicht um in Skandinavien gefangene Vögel, jedoch wird die Art nicht selten als Käfigvogel gehalten und gelangt gelegentlich in Freiheit. Unabhängig von der nicht zu klärenden Herkunft entsprechen die Minimal- und Maximalmaße den in dieser Untersuchung gefundenen Werten, wenngleich die Spannweite von 67 mm bis 85 mm bei Männchen bzw. 87 mm bis 85 mm bei Weibchen der in Mirnoje vermessenen Rubin-

kehlichen deutlich größer ist. Dies dürfte auf den großen Stichprobenumfang der vorliegenden Untersuchung zurückzuführen sein.

Die Abtrennung der auf Kamtschatka brütenden, nicht allgemein akzeptierten Unterart *Luscinia calliope kamtschatkensis* stützt sich wesentlich auf die längeren Flügel dieser Population (PORTENKO 1937), Unterschiede in der Färbung gibt es nicht (STEGMANN 1931). So geben DEMENTEV & GLADKOV (1968) die in Tabelle 38 aufgeführten Maße an, die denen der zweifelsfrei der Nominatform zugehörigen Vögel Mirnojes gegenüber gestellt werden. Zum Vergleich werden auch die Flügellängen der von PORTENKO (1937) vermessenen Individuen von Sachalin aufgeführt, für die er die Unterart *Luscinia calliope sachalinensis* vorschlägt, wenngleich er diese Abtrennung auf farbliche Unterschiede und nicht auf die Körpermaße stützt.

**Tabelle 38: Vergleich der Flügellänge (mm) von in Mirnoje gefangenen *L. c. calliope* mit Literaturangaben für *L. c. kamtschatkensis* und *L. c. sachalinensis***

	Männchen			Weibchen		
	Spannweite	Mittel	n	Spannweite	Mittel	n
<i>L. c. calliope</i>	67-85	78,3	1.608	67-85	74,5	998
<i>L. c. kamtschatkensis</i>	77-83	79,6	12	74-78	76,6	7
<i>L. c. sachalinensis</i>	73,2-76,3	74,6	7	71,3-74,6	72,9	2

Obschon der geringe Stichprobenumfang der auf Kamtschatka gefangenen Individuen zur Vorsicht gemahnt, lässt sich eine im Durchschnitt bedeutendere Flügellänge bei *L. c. kamtschatkensis* bei beiden Geschlechtern feststellen. Allerdings ist der Unterschied mit 1,7 % längeren Flügeln bei Männchen bzw. 2,8 % bei Weibchen recht gering. Vor allem aber lässt der Überschneidungsbereich der Messungen bei den vermeintlichen Subspezies eine deutliche Trennung nicht zu. Bei beiden Geschlechtern sind die Maximalwerte der in Mirnoje gefangenen *L. c. calliope* größer als die von *L. c. kamtschatkensis*. Somit lassen sich Vögel in der Hand ohne Kenntnis der Herkunft nicht eindeutig einer der „Unterarten“ zuordnen. STEGMANN'S (1931) Vorschlag, die Vögel Kamtschatkas nicht von der Nominatform zu trennen, ist zuzustimmen.

Die große individuelle Variation mit einer deutlichen Überlappung der Extrema von Männchen und Weibchen macht die Flügellänge zu einem ungeeigneten Kriterium zur Bestimmung des Geschlechts. Immerhin scheinen jedoch langflügelige Individuen mit mindestens 80 mm Flügellänge stets als Männchen angesprochen werden zu können (vgl. Abbildung 10).

Auch die in der Literatur genannten **Schwanzlängen** liegen unter den in Mirnoje gemessenen. Dies ist besonders auffällig bei den in Ostasien gefangenen Individuen (CRAMP 1988), während sich die Angaben aus der Mongolei (PIECHOCKI & BOLOD 1972) sehr gut mit denen aus Mirnoje decken. Wie bei den Flügelmaßen sind auch hier die Maximal- und Minimalwerte aufgrund des weitaus geringeren Stichprobenumfangs in der Literatur geringer. Eine Ausnahme bildet die mit 51 mm (SHAW 1938) und 52 mm (CRAMP 1988) sehr geringe Schwanzlänge ostasiatischer Weibchen. Trotz der erheblich größeren Anzahl vermessener Rubinkehlchen in der vorliegenden Arbeit konnten keine Weibchen mit Schwanzlängen unter 54 mm gefangen werden. Extrem große Schwanzlängen von über 63 mm treten nur bei Männchen auf. Sie können zur Geschlechtsbestimmung herangezogen werden, bei Maßen am unteren Ende der Skala funktioniert dies jedoch nicht (vgl. Abbildung 12).

Da die Messungen der **Tarsi und Zehen** im Gegensatz zu denen der Flügel- und Schwanzmaße nur in den Jahren 1997 und 1998 erhoben wurden, sind die Umfänge der Stichproben ungleich geringer. Zudem liegen nicht für alle in dieser Arbeit genommenen Maße Vergleichswerte aus der Literatur vor.

Die Auswertung der Literatur ergibt eine durchweg geringere Längenangabe für die Tarsi. Die von CRAMP (1988) und SHAW (1938) angegebenen Mittelwerte von Individuen aus Ostasien liegen sogar für beide Geschlechter unterhalb der in Mirnoje festgestellten Minimalwerte. Auch hier erschweren vermutlich unterschiedliche Methoden den Vergleich, wenngleich eine Kline abnehmender Tarsuslängen nach Osten nicht auszuschließen ist, da die von HARTERT (1910) angegebenen Maße, die vermutlich an Vögeln westlicherer Herkunft genommen wurden, besser mit denen in Mirnoje übereinstimmen.

Schwieriger noch als der Vergleich der Längenmaße ist die Interpretation der **Gewichtsangaben** in der Literatur. Das Gewicht eines Vogels hängt ganz entschieden von seinem Ernährungszustand ab und schwankt sowohl mit der Tageszeit als auch im Jahresverlauf recht erheblich. MEY (2000) gibt z.B. für ein an drei Tagen in Nordvietnam gefangenes Männchen Werte zwischen 23 g und 24,6 g an. Zudem ist die Handhabung des Messwerkzeugs, also der Waage, im Freiland schwierig und die gewonnenen Ergebnisse mögen eher ein Indiz für die Genauigkeit der Waage und die Geschicklichkeit des Beobachters als für das tatsächliche Gewicht des Vogels sein. Auch die Schnabelmaße entziehen sich der Vergleichbarkeit. Zu unterschiedlich sind die gängigen Methoden zur Messung der Schnabellänge; in dieser Arbeit wurde gar ein Messverfahren verwendet, das wahrscheinlich keines der in der Literatur verwendeten entspricht (Kapitel 4.2).

**Tabelle 39: Übersicht morphologische Maße des Rubinkehlchens nach diversen Autoren**

Körpermaß	Ort	Alter	ohne Geschlechtsangabe	Männchen	Weibchen	Literatur
Flügel	Westsibirien	ad		70-81 mm X: 75,5 mm n: 118	65-75 mm X: 71,5 mm n: 49	WINOGRADOWA et al. 1976
	Sowjetunion?	ad		71-88 mm X: 74,5 mm n: 31	67-75 mm X: 70,5 mm n: 13	DEMENTEV & GLADKOV 1968
	Russland			78-85 mm n: ?	70 mm n: 1	TACZANOWSKI 1891
	<i>L. c. calliope</i> (Balgmateral)			72,2-81,2 mm X: 76,4 mm n: 50	69,8-75,0 mm X: 72,0 mm n: 16	PORTENKO 1937
	?	ad	70-82 mm n: 43	74-83 mm n: 34	70-78 mm n: 19	SVENSSON 1992
	Hopei (China)			73-79 mm X: 75 mm n: 9?	69-76 mm X: 71 mm n: 20?	SHAW 1938
	Mongolei	ad		77-80 mm X: 76,5 mm n: 6		PIECHOCKI & BOLOD 1972
	Japan, China, Taiwan	ad				CRAMP 1988
	Nordvietnam Winter			75,5-79 mm X: 76,8 mm n: 3	70-73 mm X: 71,5 mm n: 2	MEY 2000
	Indien?			71-80 mm n: ?		ALI & RIPLEY 1987
Schwanz	Westsibirien	ad	57-65 mm n: ?			WINOGRADOWA et al. 1976
	Sowjetunion?		57-65 mm n: ?			DEMENTEV & GLADKOV 1968
	Russland			62-65 mm n: ?	65 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	Mongolei	ad	60-63 mm X: 61,6 mm n: 7			PIECHOCKI & BOLOD 1972
	Hopei (China)			51-62 mm X: 59 mm n: 9?	51-61 mm X: 56 mm n: 20?	SHAW 1938
	Japan, China, Taiwan	ad		56-64 mm X: 60,4 mm n: 26	52-59 mm X: 56,2 mm n: 12	CRAMP 1988
	Nordvietnam Winter			58-60 mm X: 59 mm n: 3	57,5 mm n: 1	MEY 2000
	Indien?			58-61 mm n: ?		ALI & RIPLEY 1987

Körpermaß	Ort	Alter	ohne Geschlechtsan-gabe	Männchen	Weibchen	Literatur
Tarsus	?		28-33 mm n: ?			HARTERT 1910
	Russland			31 mm n: 1?	30 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	Japan, China, Taiwan	ad		28,3-32,1 mm X: 30,5 mm n: 26	27,8-31,2 mm X: 29,2 mm n: 13	CRAMP 1988
	Hopei (China)			27-29 mm X: 28 mm n: 9?	27-28,6 mm X: 27,7 mm n: 20?	SHAW 1938
	Nordvietnam Winter			30,9-32,1 mm X: 31,5 mm n: 4	30,8 mm X: 30,8 mm n: 2	MEY 2000
	Indien?			26-31 mm n: ?		ALI & RIPLEY 1987
Mittelzehe mit Kralle		ad	19,5-23,5 mm X: 21,3 mm n: 17			CRAMP 1988
Gewicht	Sibirien (GISENKO: Sachalin, KISCHTSCHINS- KIJ: Kolyma)	ad		20-28 g X: 23,6 g n: 13	21-25 g X: 22,7 g n: 5	GISENKO 1955 KISCHTSCHINS- KIJ 1968
	Mongolei	ad		20-25 g X: 22,6 g n: 5		PIECHOCKI & BOLOD 1972
	Kasachstan	ad		23,5-25 g n: 2		DOLGUSHIN 1960-1972
	Kamtschatka	ad		24,3-29,4 g X: 26,85 g n: 2	21,8-23,2 g X: 22,5 g n: 3	NETSCHAJEW 1969
	Hopei (China)			17-27 g X: 19 g n: 9	16-22 g X: 18 g n: 20	SHAW 1938
	Nordvietnam Winter			19,1-24,6 g X: 21,8 mm n: 4	18,3-20,2 mm X: 19,25 mm n: 2	MEY 2000
	Himalaya Winter	ad			20,1 g n: 1	DIESSELHORST 1968
Schnabellänge	Sowjetunion?		15-18,3 mm n: ?			DEMENTEV & GLADKOV 1968
	Russland			21 mm n: 1?	20 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	Indien?		15-18 mm n: ?			ALI & RIPLEY 1987
	Japan, China, Taiwan	ad		(dist. Nostrile) 8,6-9,8 mm X: 9,2 mm n: 25	(dist. Nostrile) 8,4-9,6 mm X: 8,9 mm n: 13	CRAMP 1988

## Blaukehlchen

Die Datenlage in der Literatur ist beim Blaukehlchen ungleich umfangreicher als bei den drei anderen Arten. Dies resultiert zum einen aus dem großen Verbreitungsgebiet der Art, vor allem aber aus seinem Vorkommen in Europa. Das Blaukehlchen ist aufgrund des Interesses, das ihm nicht zuletzt von Seiten des Natur- und Artenschutzes in Mitteleuropa entgegengebracht wird (z.B. FRANZ 1989, KRÜGER 1997), eine gut untersuchte Art. Dies gilt insbesondere für die mitteleuropäische Unterart *Luscinia svecica cyaneacula* und die in Nordeuropa vorkommenden Populationen der auch in Sibirien verbreiteten Unterart *Luscinia svecica svecica*. Daher ist es gerechtfertigt, im Folgenden vor allem Messungen an der letztgenannten Unterart zu betrachten und Arbeiten vorzustellen, die im deutsch- und englischsprachigen Raum wenig bekannt sind.

Die Blaukehlchen der verschiedenen Unterarten unterscheiden sich vorrangig in Färbungsmerkmalen, weniger in der Ausprägung der Körpermaße (HAFFER in GLUTZ & BAUER 1988). Somit sind auch die Differenzen zwischen den Populationen der Subspezies *Luscinia s. svecica* nur gering. Allerdings scheinen lokale Populationen deutliche Abweichungen zu mindest bei der **Flügelänge** zu zeigen. So maß KLEINSCHIDT (zit. in GLUTZ & BAUER 1988) Flügelängen von bis zu 83 mm an Vögeln aus dem Hochgebirge Südnorwegens; eine so bedeutende Flügelänge wurde bei keiner der ausgewerteten Untersuchungen gefunden (Tabelle 40), und auch die Individuen von Mirnoje erreichen, trotz des großen Stichprobenumfangs, nur Flügelängen von maximal 81 mm (vgl. Tabelle 11). Möglicherweise sind die Flügel der skandinavischen Vögel im Durchschnitt länger als die der sibirischen, denn die Arbeiten aus Skandinavien geben durchweg größere Maße an als die aus Russland, in die sich auch die Werte dieser Arbeit gut einreihen. Da die Unterschiede gering und durchaus auf eine unterschiedliche Methodik zurückzuführen sind, ist jedoch Vorsicht bei der Interpretation geboten. Durchweg sind jedoch die Flügel bei den Weibchen länger als bei den Männchen, wobei die Überschneidungen zwischen den Geschlechtern eine eindeutige Zuordnung anhand der Flügelänge verbieten. Dies gilt gleichfalls für die Schwanzlänge, die sich in der vorliegenden Untersuchung im übrigen gut mit den Literaturdaten deckt.

Wie bereits beim Rubinkehlchen ausgeführt, erübrigt sich eine Diskussion der Gewichtsangaben, die wegen der bedeutenden Schwankungen im Jahres- und Tagesverlauf nicht vergleichbar sind. STOLT & MASCHER (1962) beobachteten tägliche Gewichtsvariationen bei Blaukehlchen der Unterart *Luscinia s. svecica* in ihren schwedischen Rastgebieten von 2 g, die sie auf die nächtliche Gewichtsabnahme zurückführen. Zugleich stellten sie ein wegen der herbstlichen Fettdeposition als Vorrat für den Zug erhöhtes durchschnittliches Gewicht im Vergleich zur Brutzeit fest. Diese Gewichtszunahme ist auch bei anderen Vogelarten gut belegt (z.B. BRYSON (1951) bei Buchfinken (*Fringilla coelebs*)).

Tabelle 40: Übersicht morphologische Maße des Blaukehlchens nach diversen Autoren

Körpermaß	Ort / Ssp.	Alter	ohne Geschlechtsangabe	Männchen	Weibchen	Literatur
Flügel	Skandinavien	ad		74-81 mm X: 77,4 mm n: 81	71,5-77 mm X: 74 mm n: 36	STRANDVIK in:GLUTZ & BAUER 1988
	Skandinavien	ad		73-82 mm X: 78,0 mm n: >100	72-78 mm X: 74,5 mm n: 86	BEZZEL 1993
	Skandinavien	ds		73-81 mm X: 77,4 mm n: > 100	70-78 mm X: 74,4 mm n: >100	BEZZEL 1993
	Skandinavien?	ad		73-82 mm n: 1880	70-79 mm n: 1212	SVENSSON 1992
	Nordschweden	ad		74-79 mm X: 76,6 mm n: 11	73-75 mm X: 73,8 mm n: 5	CRAMP 1988
	Mittelschweden	ad		Museumsm. 70-79 mm n: 82 Lebend: 72-78 mm n: 12	Museumsm. 68-75 mm n: 41 Lebend: 71-77 mm n: 10	STOLT & MASCHER 1962

Körpermaß	Ort / Ssp.	Alter	ohne Geschlechtsangabe	Männchen	Weibchen	Literatur
Flügel (Fortsetzung)	Russland			72-73 mm n: ?	75 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	<i>svecica</i>	ad		70-80 mm n: 49	68-74 mm n: 19	NIETHAMMER 1937
	<i>svecica</i>			68-79 mm X: 72,8 mm n: 76	64-73 mm X: 69,4 mm N: 10	DEMENTEV & GLADKOV 1968
	<i>svecica</i>	ad		74-77 mm n: 32	71,5-73 mm n: ?	HARTERT 1910
Schwanz	Skandinavien	ad		49-59,5 mm X: 53,8 mm n: 39	49-55 mm X: 51,8 mm n: 27	STRANDVIK in:GLUTZ & BAUER 1988
	Russland			57 mm n: 1?	54 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	<i>svecica</i>		55-58 mm n: ?			DEMENTEV & GLADKOV 1968
Tarsus	Skandinavien	ad		26,4-29,9 mm X: 27,9 mm n: 15	24,3-29,3 mm X: 27,1 mm n: 12	STRANDVIK in:GLUTZ & BAUER 1988
Gewicht	<i>svecica</i>			13,4-22,8 g X: 16,9 g n: 13		DEMENTEV & GLADKOV 1968
	Skandinavien	ad		15,7-19,9 g X: 17,7 g n: 78	14,6-20,7 g X: 17,6 g n: 31	STRANDVIK in:GLUTZ & BAUER 1988
	<i>svecica</i>	ad	17-22 g n: 25			NIETHAMMER 1937
	Mittelschweden	ad		X: 15,6 n: 15		STOLT & MASCHER 1962
	Jamal	ad		14,8-25,5 g X: 18,2 g n: 108	14,7-21,6 g X: 18,3 g n: 34	DANILOW et al. 1984
	Hopei (China)	ad		16-19 g X: 19 g n: 19		SHAW 1936
Schnabellänge	Russland			18 mm n: 1?	18 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	<i>svecica</i>			(von Federn) 11-12 mm X: 11,38 mm n: 13	(von Federn) 11-11,4 mm n: 3	DEMENTEV & GLADKOV 1968



## Schwirrnachtigall

Sehr dürftig ist die Datenlage bei der Schwirrnachtigall. Diese ostpaläarktische Art ist noch nie in Westeuropa beobachtet worden und wird folglich im westlichen Schrifttum weitestgehend ignoriert. Aber auch die Literatur in Russland, dem Land, das fast die gesamte Weltpopulation der Schwirrnachtigall beherbergt, geizt mit Angaben zu ihren Körpermaßen. Zudem ist der Stichprobenumfang in den wenigen Arbeiten über diese Art sehr gering, sodass ein Vergleich zwischen den Arbeiten und der vorliegenden Untersuchung wenig aufschlussreich ist. Zusammenfassend für alle Körpermaße ist jedoch festzustellen, dass sich keine wesentlichen Abweichungen in den Untersuchungen ergeben und sich die Maße der Schwirrnachtigallen in Mirnoje gut in das Bild aus der Literaturauswertung einfügen.

Während die Geschlechter der übrigen untersuchten Arten deutliche farbliche Unterschiede zeigen, lassen sich Männchen und Weibchen der Schwirrnachtigall im Freiland nicht unterscheiden (vgl. Kapitel 2). Dieser geringe Geschlechtsdimorphismus spiegelt sich auch in den wesentlichen Maßzahlen wider, so dass eine Trennung der Geschlechter auch bei Finglingen anhand der Messungen nur in wenigen Fällen möglich ist. Bei **Flügelängen** von über 75 mm hat man ein Männchen vor sich, allerdings sind diese langen Flügel durchaus nicht häufig. Die **Schwanzlänge** ist zur Trennung von Männchen und Weibchen überhaupt nicht geeignet, da die Spannweiten beider Geschlechter identisch sind.

**Tabelle 41: Übersicht morphologische Maße der Schwirrnachtigall nach diversen Autoren**

Körpermaß	Ort	Alter	ohne Geschlechtsangabe	Männchen	Weibchen	Literatur
Flügel				67-76 mm X: 68,9 n: 9	68 mm n: 1	DEMENTEV & GLADKOV 1968
	Russland			Darasun <sup>6</sup> : 70 mm n: ? Sungatschi: 67 mm n: 1	Ussuri: 68 mm n: ? Sidemi: 64 mm n: 1	TACZANOWSKI 1891
	Hopei (China)				70 mm n: 1	SHAW 1936
Schwanz			47-52 mm n: 1?			DEMENTEV & GLADKOV 1968
	Russland			Darasun <sup>1</sup> : 52 mm n: ? Sungatschi: 49 mm n: 1	Ussuri: 48 mm n: ? Sidemi: 48 mm n: 1	TACZANOWSKI 1891
	Hopei (China)				49 mm n: 1	SHAW 1936
Tarsus	Russland			Darasun <sup>1</sup> : 26 mm n: ? Sungatschi: 23 mm n: 1	Ussuri: 25 mm n: ? Sidemi: 23 mm n: 1	TACZANOWSKI 1891
	Hopei (China)				26 mm n: 1	SHAW 1936
Gewicht	Hopei (China)				20 g n: 1	SHAW 1936
Schnabellänge	Russland			Darasun: 18 mm n: ? Sungatschi: 17 mm n: 1	Ussuri: 16 mm n: ?	TACZANOWSKI 1891
			14,5-14,6 mm n: 1?			DEMENTEV & GLADKOV 1968

<sup>6</sup> Im Tschitinskaja Oblast (Transbaikalien)

## Blaunachtigall

Günstiger als bei der Schwirrnachtigall ist die Datenlage bei der Blaunachtigall. Da sie bereits in der Westpaläarktis beobachtet wurde, widmen ihr die meisten der einschlägigen Handbücher ein eigenes Kapitel. Zudem liegt ihr Verbreitungsgebiet nicht fast ausschließlich auf dem Territorium Russlands, sodass sie auch in Regionalfaunen anderer Länder gewürdigt wird. Dies darf nicht darüber hinweg täuschen, dass bei dieser Art der Stichprobenumfang der meisten Untersuchungen recht gering ist und lange Datenreihen fehlen. Diese Lücke kann auch die vorliegende Arbeit nicht schließen, da die Blaunachtigall nur in geringer Individuenzahl auf dem Plot in Mirnoje erscheint (siehe Kapitel 5.2) und die Maße der Individuen am Rande eines Verbreitungsgebietes durchaus nicht typisch für die Art sein müssen. Somit seien der Vollständigkeit halber die Angaben aus der Literatur in Tabelle 42 unkommentiert zusammengestellt.

Tabelle 42: Übersicht morphologische Maße der Blaunachtigall nach diversen Autoren

Körpermaß	Ort	Alter	ohne Geschlechtsangabe	Männchen	Weibchen	Literatur
Flügel	Russland?			70-76 mm X: 72,4 n: 10	68-71 mm X: 69,5 n: 2	DEMENTEV & GLADKOV 1968
	Russland			75-77 mm n: ?	70 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	Skandinavien?	ad	68-79 mm n: 55	70-79 mm n: 34	68-75 mm n: 21	SVENSSON 1992
	Nordkorea	ad		75 mm n: 1	72 mm n: 1	TOMEK 1984
	Mongolei			77 mm n: 1		PIECHOCKI & BOLOD 1972
	Hopei (China)			71-78 mm X: 74 mm	68-74 mm X: 72 mm	SHAW 1936
	Nordvietnam Winter			69-72 mm X: 70,8 mm n: 4	70 mm n: 1	MEY 2000
	China (Migr.), Borneo, Malaysia (Winter)	ad		74-81 mm X: 76,2 mm n: 17	73-79 mm X: 76,1 mm n: 7	CRAMP 1988
	China (Migr.), Borneo, Malaysia (Winter)	ds		71-79 mm X: 74,1 mm n: 23	70-74 mm X: 71,9 mm n: 7	CRAMP 1988
Schwanz	Russland?		47-50 mm			DEMENTEV & GLADKOV 1968
	Russland			52 mm n: 1?	46 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	Mongolei			50 mm n: 1		PIECHOCKI & BOLOD 1972
	Hopei (China)			42-52 mm X: 48 mm	44-47 mm X: 46 mm	SHAW 1936
	Nordkorea	ad		48 mm n: 1	52 mm n: 1	TOMEK 1984
	Nordvietnam Winter			45-46,5 mm X: 45,7 mm n: 5	44,5 mm n: 1	MEY 2000
	China (Migr.), Borneo, Malaysia (Winter)	ad		46-50 mm X: 47,1 mm n: 15	43-49 mm X: 46,2 mm n: 10	CRAMP 1988
Tarsus	Russland			26 mm n: 1?	27 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	Hopei (China)			24-26 mm X: 25 mm	24-26 mm X: 25 mm	SHAW 1936
	Nordkorea	ad		25 mm n: 1	25 mm n: 1	TOMEK 1984
	Nordvietnam Winter			27-29,4 mm X: 28,4 mm n: 5	27,6 mm n: 1	MEY 2000
	China (Migr.), Borneo, Malaysia (Winter)	ad		24,4-27,2 mm X: 25,7 mm n: 15	25,0-27,4 mm X: 26,2 mm n: 12	CRAMP 1988

Körpermaß	Ort	Alter	ohne Geschlechtsangabe	Männchen	Weibchen	Literatur
Mittelzehe mit Kralle			17-19,5 mm X: 18,4 mm n: 10			
Gewicht	UdSSR	ad		14-16 g n: 2		DEMENTIEV & GLADKOV 1968
	Kurilen	ad		15,5 g n: ?		NECHAJEW 1969
	Mongolei	ad		16 g n: 1		PIECHOCKI & BOLOD 1972
	Mandschurei	ad		16 g n: 1		PIECHOCKI 1958
	Hopei (China)			10-19 g X: 15 g n: 30	13-18 g X: 15 g n: 14	SHAW 1936
	Hopeh (China)	ad		14-18 g X: 15,8 g n: 7	11-15 g X: 13,5 g n: 4	CHENG 1963
	Nordkorea	ad			20 g n: 1	TOMEK 1984
	Malaysia	ad	Zugvögel X: 13,65 g n: 19 Überwinterer X: 14,76 g n: 52			NISBET 1968
Schnabellänge	Russland?		(dist. Nostrile) 16-17 mm			DEMENTEV & GLADKOV 1968
	Russland			17 mm n: 1?	18 mm n: 1?	TACZANOWSKI 1891
	Nordkorea	ad		(von Federn) 11 mm n: 1	(von Federn) 11 mm n: 1	TOMEK 1984
	China (Migr.), Borneo, Malaysia (Winter)	ad		7,8-9,0 mm X: 8,4 mm n: 16	7,6-8,7 mm X: 8,2 mm n: 11	CRAMP 1988

## 6.2 Ökomorphologie

„Die Aufgabe der Ökomorphologie ist es, jene ökologischen Kräfte zu identifizieren, die den morphologischen Raum strukturieren“. Diese Definition von LEISLER & WINKLER (1991, S. 374) setzt voraus, dass die morphologische Ausprägung bestimmter Merkmale eines Taxons durch die ökologischen Bedingungen seiner Umwelt beeinflusst wird. Zweifellos zeigen die Flügel eines auf dem offenen Meer lebenden Albatrosses andere morphologische Ausprägungen als die eines im Wald jagenden Sperbers. Dennoch ist der Zusammenhang zwischen der Umwelt und der Morphologie nicht zwingend ein direkter; vielmehr wirkt ein ganzes Bündel unterschiedlicher Faktoren, jeder für sich und in Wechselwirkung miteinander, auf die morphologische Ausprägung eines Merkmals oder eines Merkmalskomplexes ein (z.B. LEISLER & WINKLER 1985).

Zunächst kann das zu behandelnde Taxon, in diesem Fall die einzelne Art, durch sein Verhalten auf seine Umwelt zurückwirken und plastisch reagieren. So können ähnliche morphologische Ausprägungen verschiedener Arten durch andersartige Verhaltensweisen unterschiedlich genutzt werden. Vice versa können unterschiedliche morphologische Merkmale durch entsprechende Verhaltensweisen ähnlich effektiv für den selben Zweck genutzt werden. Auch die der Evolution innewohnende historische Komponente mit ihrem kontingenten, also zufälligen Moment darf nicht außer acht gelassen werden. So kann ein morphologisches Merkmal seiner Funktion nur mäßig gerecht werden, solange der adaptive Druck auf eine Veränderung schwach ist. Dies mag z.B. in mangelnder Konkurrenz begründet sein. Auch morphologische und strukturelle Vorgaben, die im Laufe der Evolution entstanden sind, können der „Verbesserung“ eines Merkmals entgegenwirken. Zudem ist es wichtig zu bedenken, dass die vier Nachtigallenarten dieser Untersuchung Zugvögel sind, die in ihren Winterquartieren und auf dem Zuge ökologischen Bedingungen ausgesetzt sein können, die andere morphologische Anpassungen erfordern als die des Brutgebiets. Es ist nicht auszuschließen, dass erstere von großer Bedeutung sein können, zumal die Konkurrenzsituation in den Überwinterungsgebieten wegen des Zusammentreffens der dortigen Brutvögel mit einer großen Anzahl Überwinterer ungünstig ist (z.B. LEISLER 1993, BAUMANN 2001). FRETWELL (1969) hat am Beispiel der Finken auf den offensichtlichen Einfluss des winterlichen Selektionsdrucks hingewiesen. Obgleich sie sich in der Brutphase insektivor ernähren, sind ihre konischen Schnäbel an die Winternahrung aus Körnern und Samen angepasst. Leider ist das Wirkungsgefüge der Einzelfaktoren nur unzulänglich erforscht; dies gilt insbesondere für die sibirischen Nachtigallen.

Somit wird deutlich, dass die Interpretation anatomischer und morphologischer Merkmale im Hinblick auf ihren Anpassungswert an ökologische Faktoren gewisse Probleme birgt, die zur Vorsicht gemahnen und die im weiteren Verlauf an geeigneter Stelle diskutiert werden müssen.

### Körpergröße

Das Maß für die Körpergröße wird in verschiedenen Arbeiten, je nach vorliegendem Material und Ziel der Arbeit, unterschiedlich definiert. Häufig wird die erste Hauptkomponente aus den wichtigsten Körpermaßen extrahiert, gelegentlich bedient man sich aber auch nur der Flügellänge als Indikator für die Körpergröße (AMADON 1943); diese Methoden kommen besonders dann zur Anwendung, wenn keine Gewichtsangaben zur Verfügung stehen (z.B. KATTI & PRICE 2003, ausführliche Kritik bei HAMILTON 1961). Da in der vorliegenden Arbeit die Gewichte einer hinlänglichen Anzahl von Individuen bestimmt und anhand des Fettwertes korrigiert wurden, soll im folgenden das Gewicht als Maß für die Körpergröße genommen werden (LEISLER & WINKLER 1991).

Oft ist der Zusammenhang zwischen dem Gewicht einer Art und ihrem Habitat oder ihrer Lebensweise offenkundig. Ein Vogel, der im äußersten Gezweig eines Baumes Nahrung von den Blättern sammelt, darf selbstverständlich nicht schwer sein. Auch bei den Nachtigallen sind es die leichten Arten Blaukehlchen und Blauanachtigall, die im Volierenexperiment häufiger im Gezweig der dargebotenen Pflanzen nach Nahrung suchen als die schwereren Rubinkehlchen und Schwirrnachtigallen (vgl. Kapitel 6.5), was aber an ihrer grundsätzlichen Charakterisierung als Bodenvögel (z.B. RÜGGEBERG 1960) nichts ändert.

Die strukturelle Komplexität des Lebensraumes kann gleichfalls einen Einfluss auf die Körpergröße haben (*habitat complexity/manoeuvrability constraints hypothesis*), da kleine Vögel in einem mit komplexen Strukturen ausgestatteten Habitat wendiger sind als große. So war bei den von POLO & CARRASCAL (1999) untersuchten Singvögeln bei Offenlandarten das mittlere Körpergewicht höher als bei Waldarten. In ihrer Untersuchung waren die meisten Arten, die auf dem Boden nach Nahrung suchen, Offenlandarten. Dieser Zusammenhang ist jedoch nicht zwingend, wie ein Blick auf

die Nachtigallen zeigt. Sie suchen ganz überwiegend ihre Nahrung auf dem Boden, sind aber dennoch Bewohner eines strukturell hochkomplexen Lebensraums. In der Tat zeigt sich in dieser Artengruppe kein Zusammenhang zwischen der Körpergröße (in g) und dem Strukturreichtum des Lebensraumes. Das Nahrungshabitat der schweren Rubinkehlchen ist weniger komplex als das der nächstschweren Schwirrnachtigallen, das der sehr leichten Blaunachtigallen komplexer als das der gleichfalls leichten Blaukehlchen (vgl. Kapitel 6.6).

Bei der Betrachtung der Körpergröße der Arten eines Genus lohnt sich ein Blick auf die Bergmannsche Regel. Diese oft diskutierte, viel gescholtene (z.B. ZINK & REMSEN 1986) und selten überprüfte „empirische Generalisierung“ (MAYR 1963) hat in jüngster Zeit durch die vergleichende Arbeit von MEIRI & DAYAN (2003) neue Unterstützung erfahren. 72 % aller von ihnen untersuchten Vogelarten entsprachen der Bergmannschen Regel, nach der warmblütige Vertebraten kühler Klimate größer sind als nah verwandte Arten wärmerer Zonen (BERGMANN 1847, auch RENSCH 1936). Allerdings wirkt sie sich eher bei Stand- als bei Zugvögeln aus, und so verwerfen KATTI & PRICE (2003) die Bergmannsche Regel in ihrer Arbeit über Laubsänger der Gattung *Phylloscopus*. Zurecht weisen sie darauf hin, dass große Arten zwar relativ zu ihrer Körpergröße einen geringeren Energieumsatz haben als kleinere, absolut jedoch mehr Energie und somit Nahrung bedürfen. Eine ausreichende Quantität an Beute muss also gewährleistet sein, und an dieser gebricht es den unproduktiven kalten Regionen nicht selten.

Ein Vergleich mit den Laubsängern ist an dieser Stelle durchaus sinnvoll. Wie die Nachtigallen sind sie in Sibirien mit vielen Arten vertreten und haben ähnlich lange Zugwege. Zudem sind sie besser untersucht als die Nachtigallen. Viele Laubsängerarten sind wie die Nachtigallen Taigabewohner, wengleich sie doch deutlich von diesen ökologisch und morphologisch getrennt sind.

KATTI & PRICE (2003)<sup>7</sup> konnten zwar einen undeutlichen, statistisch nicht signifikanten Trend feststellen, nachdem größere Laubsängerarten in nördlicheren Breiten brüten als kleinere. Im Überwinterungsgebiet kehrt sich dieser Trend jedoch um. Große Arten der Gattung *Phylloscopus* überwintern in südlicheren, wärmeren Breiten als kleine. Somit ergibt sich die Tendenz, dass in weiter nördlich gelegenen Breiten brütende Arten südlicher überwintern als Brutvögel südlicher Breiten. Der Zugweg nördlicher Brutvögel ist also deutlich länger als der der südlichen. Diese Tendenz ist auch bei den untersuchten Nachtigallen festzustellen; die in ihrem Brutareal wenig nach Süden vordringende Schwirrnachtigall überwintert von allen vier Arten am südlichsten, während sich Brut- und Überwinterungsgebiete der südlichen Blaunachtigall im östlichen China beinahe berühren (vgl. Kapitel 2). Bei den Laubsängern stellte GASTON (1974) eine positive Korrelation zwischen der Länge des Zugweges und der Körpergröße fest, allerdings finden sich durchaus Ausnahmen, wie z.B. Goldhähnchenlaubsänger (*Phylloscopus proregulus*). Ein solcher Zusammenhang besteht bei den Nachtigallen nicht, wie im folgenden Unterkapitel gezeigt werden wird.

GREENBERG (1980) konnte an neuweltlichen Waldsängern zeigen, dass kleinere Arten in nördlicheren Regionen überwintern als größere, was er auf die Notwendigkeit eines frühen Erreichens des Brutgebietes zurückführt, da sie eher mit der Brut beginnen als größere Arten. Ein ähnliches Muster fanden NOLAN & KETTERSON (1990) beim Vergleich innerartlicher Größenklinen des Juncos (*Junco hyemalis*). Das Beispiel kleiner, früh brütender altweltlicher (namentlich sibirischer) Laubsänger mit sehr langen Zugwegen zeigt jedoch, dass ein solcher Zusammenhang nicht zwingend ist. KATTI & PRICE (2003) vermuten, dass unabhängig von der Länge des Zugweges kleine Arten eher mit der Brut beginnen, da kleine Beute bereits früh im Jahr verfügbar ist. Sie beobachteten im Himalaya, dass kleine Arten eher brüten als große und letztere erst dann mit der Brut beginnen, wenn größere, geeignete Beute erscheint. Ihre Beobachtung deckt sich mit der These von McNAB (1971), nach der die räumliche Verteilung der Körpergröße von der räumlichen Verteilung der Ressourcen bedingt wird, da räumlich variierende Beutegröße zu einem räumlich variierenden Selektionsdruck auf die Körpergröße führt. Dies setzt natürlich einen Zusammenhang zwischen der Körpergröße und der Größe der bevorzugten Beute voraus, und tatsächlich bevorzugen bei Laubsängern der Gattung *Phylloscopus* größere Arten größere Beute als kleinere Arten (PRICE 1991, GROSS & PRICE 2000). Wie wir unten bei der Diskussion der Schnabelmaße sehen werden, ist

<sup>7</sup> Die Methodik dieser Arbeit bedarf eines Kommentars. Für die Berechnung der Zugdistanz wie für die Korrelationen der Körpergrößen mit der geographischen Breite des Brut- und Überwinterungsgebietes ermittelten die Autoren den Mittelpunkt der Breitengrade aus der nördlichen und südlichen Begrenzung der Areale. Bei diesem Vorgehen bleiben die tatsächlichen Zugwege, die sich kaum an der kürzesten Distanz zwischen der mittleren Breite des Brut- und der mittleren Breite des Überwinterungsgebietes orientieren dürften, unberücksichtigt. Interspezifische Vergleiche, wie sie insbesondere für Arten mit großen Arealen interessant wären, werden nur für die *P. trochiloides*-Gruppe geliefert. Bei der Interpretation der Ergebnisse ist also Vorsicht geboten.

dieser Zusammenhang bei den Nachtigallen anhand der Experimente zur bevorzugten Nahrungsgröße (Kapitel 5.4.1) nicht nachzuweisen. Dennoch unterstützen die vorliegenden Ergebnisse die These vom späten Brutbeginn großer Arten. Schwirrnachtigall und Rubinkehlchen, die beiden größeren Arten der Untersuchung, beginnen nach dem kleineren Blaukehlchen mit der Brut, wobei das auch im Vergleich zur Schwirrnachtigall deutlich massigere Rubinkehlchen trotz seiner frühen Ankunft im Brutgebiet als letztes beginnt. Die leichte und kleine Blaunachtigall fügt sich nicht in dieses Bild, was aber, wie bereits erwähnt, vorrangig durch die Randlage Mirnojes im Brutareal der Art bedingt sein dürfte.

### Flügel und Schwanz

Länge und Form der Flügel bedingen gemeinsam mit dem Schwanz wesentlich die Flugeigenschaften eines Vogels. Generell eignen sich lange und spitze Flügel besser für den Streckenflug, während kurze und runde die Manövrierfähigkeit des Vogels erhöhen (z.B. WINKLER & LEISLER 1985, 1992; MARCHETTI et al. 1995, TELLERIA et al. 2001). Zugvögeln sind in der Regel kürzere Schwänze dienlich, auch wenn dies auf Kosten der Manövrierfähigkeit geht (WINKLER & LEISLER 1992, NORBERG 1995). Allerdings muss der durch den Zug bedingte Selektionsdruck nicht gleich stark auf Flügel und Schwanz wirken. So vermuten TELLERIA et al. (2001) eine größere Wirkung auf die Flügel als auf die Schwanzlänge, die stärker von den Gegebenheiten im Brutgebiet determiniert wird.

Es steht also zu vermuten, dass diejenigen Nachtigallenarten mit langen Flügeln und kurzen Schwänzen einer größeren Notwendigkeit zum Streckenflug unterliegen als die kurzflügeligen mit langen Schwänzen, für die eine bessere Manövrierfähigkeit von größerer Bedeutung ist (POLO & CARASCAL 1999). Eine langflügelige Art erreicht höhere Geschwindigkeiten als eine kurzflügelige der gleichen Gattung und kann somit bei gleichem Energiebedarf eine längere Strecke zurücklegen (GATTER 1979). Zudem können sie in dichteren, mehr Sicherheit bietenden Trupps ziehen (ders. 1976). Ist es aber tatsächlich so, dass die langflügeligen Arten zugleich durch kurze Schwänze ausgezeichnet sind und umgekehrt, oder sind vielmehr Kompromisse realisiert, die den Vögeln beispielsweise durch lange Flügel bei gleichzeitig langen Schwänzen sowohl den Streckenflug als auch das geschickte Manövrieren im Dickicht ermöglichen? Hierzu müssen die Längen der Flügel und Schwänze unabhängig von der Größe der Art betrachtet werden (Kapitel 5.1.7), da eine große Art selbstverständlich einen längeren Flügel und Schwanz hat als eine ähnliche kleine.

Rubinkehlchen und Blaunachtigall repräsentieren die Extreme der oben skizzierten Bandbreite der Merkmalsausprägungen: Rubinkehlchen haben, im Vergleich zu den anderen Nachtigallen, die kürzesten Flügel und längsten Schwänze, während es sich bei der Blaunachtigall genau umgekehrt verhält. Im Hinblick auf unsere eingangs gestellte Frage sind also Blaunachtigallen die besten Streckenflieger der Nachtigallen, die Rubinkehlchen aber die wendigsten Flugkünstler. Blaukehlchen und Schwirrnachtigallen nehmen intermediäre Stellungen ein, wobei Blaukehlchen die zweitlängsten Flügel und Schwänze haben, die Schwirrnachtigallen die jeweils drittlängsten.

Selbstverständlich gibt es zahlreiche andere Faktoren, die die Ausprägungen der genannten Extremitäten beeinflussen können, wie beispielsweise die Art der Nahrungssuche (s.u.) oder das Sexualverhalten. Alle vier Arten stelzen z.B. beim Gesang den Schwanz und schlagen ihn in arttypischer Weise abwärts. Der Schwanz steht also zweifellos im Dienste der Balz (FRANZ 1998), somit unterliegt er der sexuellen Selektion. Dies ist besonders deutlich beim Blaukehlchen mit seinem auffälligen Schwanzfarbmuster. Ähnlich wie z.B. bei der Rauchschnalbe kann die Wahl der Weibchen einen evolutiven Einfluss auf die Schwanzlänge haben (MØLLER 1988). Ein solcher lässt sich aus den vorliegenden Daten nicht sicher ersehen, obgleich die Schwänze aller Männchen länger sind als die der Weibchen. In diesem Zusammenhang ist interessant, dass gerade bei der Schwirrnachtigall, bei der der Geschlechtsdimorphismus im Gefieder am schwächsten ausgeprägt ist, die Unterschiede in der Schwanzlänge zwischen Männchen und Weibchen unbedeutend sind. Dies legt ein strikter monogames Paarungssystem als bei den übrigen Nachtigallen nahe (DUNN et al. 2001), zumal sich beide Geschlechter auch hinsichtlich ihrer Aktivitätsmuster ähneln (vgl. Kapitel 6.3).

Eine weitere wichtige Maßzahl ist der **Handflügelindex (HI)**. Arten, die z.B. auf ihrem Weg in das Winterquartier oder bei der Nahrungssuche lange Strecken zurücklegen, haben in aller Regel längere Handflügel und einen größeren Handflügelindex als solche mit vergleichsweise kurzen Zugstrecken oder als solche, die in ihrem strukturreichen Lebensraum sehr wendig sein müssen (KIPP 1959), was sich darin widerspiegelt, dass die meisten Singvögel kleine Handflügelindizes haben,

da sie häufig im Gestrüpp oder doch zumindest zwischen Bäumen manövrieren. Dies gilt auch dann, wenn es sich um Langstreckenzieher handelt, die freilich einen etwas größeren Handflügelindex aufweisen als ihre nichtziehenden Verwandten.

Ein direkter Vergleich der Handflügelindizes ist allerdings nur bei Arten möglich, die nah miteinander verwandt sind, da bei diesen der Grundbau der Flügel identisch ist. Diese Bedingung ist bei den vier Nachtigallen erfüllt. Es lassen sich zwei Gruppen ausmachen, die sich hinsichtlich des Handflügelindex unterscheiden. Die rundflügligen Rubin- und Blaukehlchen und die spitzflügligeren Schwirr- und Blaunachtigallen. Aus methodischen Gründen (siehe Kapitel 4.2) lassen sich die Werte in der vorliegenden Arbeit nicht mit den Handflügelindizes in der Literatur vergleichen, allerdings lassen sich Tendenzen erkennen, die sich auch in anderen Arbeiten abzeichnen. Die Abweichung von drei bis vier Prozentpunkten zwischen den genannten Gruppen entspricht etwa den von KIPP (1959) gefundenen Unterschieden zwischen dem mitteleuropäischen Blaukehlchen (*L. svecica cyanecula*) mit eher kurzem Zugweg und der Langstreckenzieherin Nachtigall (*L. megarhynchos*).

Es gibt eine Reihe von Faktoren, die einen geringen Handflügelindex fördern können. Ein kleiner HI wird meist bei Arten beobachtet, die einen kurzen Zugweg haben oder Standvögel sind und keine Neigung zu Invasionsflügen zeigen. Aber auch das Brutgebiet und das Verhalten der Arten bei der Nahrungssuche können eine wichtige Rolle spielen. Hochgebirgsarten haben selbst dann, wenn sie Standvögel sind, in der Regel einen großen Handflügelindex, da dieser die Flugfähigkeit in einem windexponierten Habitat verbessert. Deckungsreiche Bruthabitate bedingen hingegen meist einen geringen HI, ebenso die geringe Notwendigkeit zu weiten Nahrungsflügen, die immer dann gegeben ist, wenn die Nahrung im direkten Umfeld des Brutplatzes aufgenommen wird.

Schon aus dieser groben Übersicht wird ersichtlich, dass die Flügelform und mit ihr der Handflügelindex eine resultierende Faktoren der Bedingungen am Brutort, im Winterquartier und auf dem Zugweg und somit notwendig ein Kompromiss ist. Die Analyse wird zusätzlich erschwert, wenn wir uns bewusst machen, dass die obige Aufzählung der Einflussgrößen nur die rezenten Faktoren betrachtet. Die Morphologie eines Tieres ist aber immer zugleich auch das Ergebnis des phylogenetischen Prozesses in der Zeit. Somit können morphologische Merkmale, die sich heute an Vögeln beobachten lassen, aus Selektionsdrücken entstanden sein, die nicht mehr existieren. Als Beispiel seien die großen Handflügelindizes sowohl von Goldregenpfeifern (*Pluvialis apricaria*) als auch von Amerikanischen Goldregenpfeifern (*P. dominicus*) genannt, deren der Kurzstreckenzieher Goldregenpfeifer gar nicht mehr bedarf (KIPP 1959).

In dieser Untersuchung müssen wir uns ungeachtet der skizzierten Unwägbarkeiten auf die rezenten Bedingungen im Brutgebiet konzentrieren, nachdem wir einen Blick auf die Länge des Zugwegs geworfen haben, der zweifelsfrei ein wichtiger Faktor bei der Ausprägung des HI ist (s.o.). Ungeachtet der Lage Mirnojes im nördlichen Bereich der Areale aller vier Arten ist besonders der Zugweg der Schwirrnachtigall lang. Die Art dringt als Brutvogel weit weniger nach Süden vor als die übrigen, entsprechend weit ist die Strecke ins südostasiatische Überwinterungsgebiet (vgl. Kapitel 2); für das Rubinkehlchen gilt ähnliches<sup>8</sup>. Von vielen Autoren ist eine geringe Zunahme der Flügelänge mit zunehmender geographischer Breite beim Rubinkehlchen konstatiert worden, die sich auch in den Maßen der Vögel aus Mirnoje niederschlägt (siehe Kapitel 6.1). Dies kann zwanglos mit der zunehmenden Länge des Zugweges für die nördlichen Populationen erklärt werden. Eine entsprechende Kline ist bei den Blaukehlchen nicht vorhanden, was an der bedeutenden Ausdehnung des Überwinterungsgebietes in West-Ost-Richtung und der damit einhergehenden günstigen Erreichbarkeit liegen mag. Während die drei übrigen Arten ausschließlich in Südostasien überwintern, stehen dem Blaukehlchen Überwinterungsgebiete fast an der gesamten Nordküste des Indischen Ozeans und seiner Randmeere zur Verfügung. Die Blaunachtigall schließlich dringt als Brutvogel weiter nach Süden vor als die anderen Arten, in Ostchina berühren sich beinahe die Brut- und Überwinterungsgebiete (s. Abbildung 1).

Somit lassen sich die beobachteten Handflügelindizes nicht eindeutig mit der Länge der Zugwege in Einklang bringen. Der große Handflügelindex der Schwirrnachtigallen entspricht zwar den Erwartungen der oben geäußerten Überlegungen, überraschend ist aber der gleichfalls lange Handflügelindex der Blaunachtigall, die zu mindest von ihrem zentralen Areal einen vergleichsweise kurzen Zugweg ins Winterquartier hat. Umgekehrt wäre beim Rubinkehlchen wegen des längeren Zugweges ein größerer Handflügelindex zu erwarten gewesen.

<sup>8</sup> Die zentralchinesische Population des Rubinkehlchens hat freilich einen kürzeren Zugweg als die Populationen des geschlossenen Verbreitungsgebietes.

Mit der Länge des Zugweges lassen sich auch die relativen Flügellängen (vgl. Kapitel 5.1.7) nicht erklären; hier sind es ausgerechnet Blaukehlchen und Blaunachtigall, deren relative Flügellängen die der beiden anderen Arten übertreffen. Auch die relative Schwanzlänge, die, wie wir gesehen haben, gleichfalls als wichtiges Indiz für die Anpassung an die Länge der Zugwege gehandelt wird, zeigt ein uneinheitliches Bild (vgl. Tabelle 22).

Wenden wir uns nun den Verhältnissen im Brutgebiet zu. Zwei Faktoren, die KIPP (1959) als für die Ausbildung eines großen HI für förderlich hält, nämlich ein windanfälliges Bruthabitat und lange Streckenflüge bei der Nahrungssuche, können außer acht gelassen werden, da beides bei den Nachtigallen nicht gegeben ist. Auch eine hohe Fluchtbereitschaft, die die Vögel zu ausdauernden Flugleistungen nötigen könnte, ist nicht vorhanden. STEGMANN (1928, zitiert in GROTE 1934, S. 100) beschreibt das Fluchtverhalten des Rubinkehlchens wie folgt:

*„Eigentlich scheu kann man sie nicht nennen, da man sie oft in nächster Nähe schlagen hört. Das Gebüsch...ist aber so verfilzt,...dass man auch beim vorsichtigsten Heranschleichen ein Getöse macht, wie etwa ein Bär, wenn er durch das Dickicht bricht. Das Rubinkehlchen singt in solchen Fällen ruhig weiter, weicht aber, ohne sich sehen zu lassen,...zurück“*

Für die drei übrigen Arten gilt exakt dasselbe (eigene Beobachtungen). Schließlich kann die Art und Weise der Nahrungssuche den HI beeinflussen (siehe hierzu Kapitel 5.4). Alle vier Arten bewegen sich bei der Nahrungssuche in dichten, strukturreichen Habitaten, was grundsätzlich einen kurzen HI fördern sollte. Insbesondere die Arten, die bevorzugt auf deckungsreichen Flächen nach Nahrung suchen, sollten zu einem kürzeren HI tendieren, da sie auf eine hohe Manövrierfähigkeit angewiesen sind. Selbiges gilt für die Arten, die häufiger Insekten im freien Luftraum erbeuten oder bei der Nahrungssuche in schneller Folge zahlreiche Manöver ausführen.

Rubin- und Blaukehlchen sind die Arten, die sich deutlich häufiger auf deckungsreichen Flächen aufhalten als die beiden übrigen Arten (vgl. Abbildung 20). Zudem sind sie bei der Nahrungssuche agiler und führen mehr Manöver aus (vgl. Tabelle 35, ausführlich in Kapitel 6.5). Entsprechend ist ihr Handflügelindex im Vergleich zu Schwirr- und Blaunachtigall kurz. Ob dieser Faktor tatsächlich von so großer Bedeutung ist oder ob weitere, nicht erfasste Faktoren eine Rolle bei der Ausbildung des HI spielen, muss dahin gestellt bleiben. Auf die Unwägbarkeiten bei der Herleitung eines im Spannungsfeld mannigfaltiger Ansprüche stehenden Merkmals ist bereits an verschiedenen Stellen hingewiesen worden.

### Hinterextremitäten

RÜGGERBERG (1960) ordnet aufgrund seiner Untersuchung der Hinterextremitätenanatomie in Anlehnung an STOLPE (1932) die Gattung *Luscinia* den vorwiegend am Boden lebenden Vögeln zu. Er rechnet das Blaukehlchen zu den „Läufern“, die ihre Beine alternierend gebrauchen, wengleich er auf die oft hüpfende Bewegungsweise dieser Art hinweist. Selbiges gilt für die übrigen untersuchten Nachtigallenarten, die gelegentlich Hüpfen statt Laufen (eigene Beobachtung). Hüpfende Fortbewegung am Boden ist in der Regel mit einem bevorzugten Aufenthalt im Gezweig korreliert, da die Fortbewegung von Zweig zu Zweig meist einen gleichzeitigen Einsatz der Hinterextremitäten verlangt; diese Bewegungsweise wird auf dem Boden beibehalten. Somit lässt sich vermuten, dass diejenigen der untersuchten Arten, die sich bevorzugt im Gezweig aufhalten, eine Neigung zu hüpfender Fortbewegung am Boden zeigen.

Wie die in Kapitel 5.4.2 dargestellten Käfigexperimente deutlich zeigen, ist die Zuordnung der Nachtigallen zu den Bodenvögeln durchaus gerechtfertigt; alle untersuchten Arten verbringen während der Nahrungssuche etwa 85 % der Zeit auf dem Boden. Dennoch mag sowohl die Fähigkeit als auch die Notwendigkeit zur Fortbewegung auf dem Boden bei den Arten durchaus unterschiedlich ausgeprägt sein.

Schon ENGELS (1938) und später u.a. DILGER (1956) haben darauf hingewiesen, dass Bodenvögel relativ lange Tarsi haben. Die relative Länge der Hinterextremitäten gilt bei den Singvögeln, im Gegensatz zum allgemeinen Trend der übrigen Vogelgruppen, jedoch nicht als geeignetes Maß für die Fähigkeit zur laufenden Fortbewegung. So haben hochspezialisierte Läufer nicht selten kürzere Beine als ihre nahen Verwandten, die sich dieser Fortbewegungsart seltener bedienen, wie z.B. ENGELS (1940) an Spottdrosseln der Gattung *Toxostoma* zeigte.



Ungeachtet dessen unterstreicht DAVIES (1957) die Vorteile langer Tarsi bei der bipedalen Lokomotion und GRANT (1965) konstatiert eine Abnahme der Tarsuslänge bei einer Zunahme der nicht auf dem Boden verbrachten Zeit. Dieser Trend lässt sich auch bei den vier Nachtigallen beobachten. Die im Vergleich zu den anderen beiden Arten eher kurz tarsigen Schwirr- und Blaunachtigallen verbringen geringfügig weniger Zeit auf dem Boden als Rubin- und Blaukehlchen (vgl. Tabelle 32).

Nach DILGER (1956) und RÜGGERBERG (1960) ist bei nahe verwandten Arten Langbeinigkeit mit der Körpergröße (Masse) negativ korreliert. Hierbei mag es sich eher um eine morphologische Notwendigkeit als um eine ökologische Anpassung handeln, da das Skelett des Bewegungsapparates bei den Läufern zierlicher ausgebildet ist als bei hüpfenden Arten. So lässt sich bei den absoluten Tarsuslängen ein deutlicher Gradient vom langbeinigen Rubinkehlchen über Blaukehlchen und Schwirrnachtigall bis zur eher kurzbeinigen Blaunachtigall nachweisen (Tabelle 14). Betrachtet man jedoch die relativen Tarsuslängen (Tabelle 22), so zeigt sich eine andere Abfolge. Der Tarsus des Blaukehlchens ist etwa so lang wie der des schweren Rubinkehlchens, die sehr leichte Blaunachtigall folgt vor der Schwirrnachtigall erst an dritter Stelle. RÜGGERBERGS These von der Hochbeinigkeit leichter Arten lässt sich somit für die untersuchten Nachtigallen nur bedingt aufrecht erhalten. Nach GRANT (1965) finden sich kürzere Tarsi bei Arten, die mit geringer Geschwindigkeit der Nahrungssuche nachgehen und Jagdmanövern eher selten ausführen. In der Tat sind die langbeinigen Rubin- und Blaukehlchen bei der Nahrungssuche aktiver als die kurzbeinigeren Schwirr- und Blaunachtigallen (vgl. Kapitel 5.4.2).

GRANT (1965) stellt einen Zusammenhang zwischen der Tarsuslänge und dem bevorzugten Substrat der Nahrungssuche her. Ein stabiler Untergrund wie der Boden begünstigt demnach einen langen Tarsus (siehe auch FRETWELL 1969), der auch durch eine tiefere Bodenaufgabe gefördert wird. Arten mit kurzen Tarsi gehen zu einer hüpfenden Fortbewegung über, wenn die Bodenaufgabe tiefgründig ist (OSTERHAUS 1962). Diese These lässt sich anhand der Volierenexperimente für die Nachtigallen nicht bestätigen. So hält sich das lang tarsige Blaukehlchen seltener als die anderen Arten auf dem eher tiefgründigen umgegrabenen Boden auf; Moos und Blätter, beides weiche Substrate, werden von den kurzbeinigen Schwirr- und Blaunachtigallen deutlich häufiger aufgesucht als von den langbeinigen Rubin- und Blaukehlchen. Leider wurde bei der Beobachtung nicht protokolliert, ob die erstgenannten Arten tatsächlich auf diesen Substraten zur hüpfenden Fortbewegung übergehen.

PALMGREN (1936) weist auf eine möglicherweise ökologische Adaption der Spannweite hin. Bei den von ihm untersuchten 34 Singvogelarten zeigte sich ein positiver Zusammenhang zwischen der Spannweite und dem Klettern im Gezweig, wobei die lange Hinterzehe in hängender Position, wie sie z.B. bei Meisen oder Zeisige zur Nahrungssuche eingenommen wird, von Vorteil ist. RÜGGERBERG (1960) verglich das Verhältnis von Hinterzehe- zu Spannweite verschiedener Singvogelgattungen, wobei das Blaukehlchen als Vertreter der Gattung *Luscinia* den geringsten Verhältniswert aller behandelten Arten aufwies (sein Wert von 38 % im Vergleich zu den Werten aus Tabelle 18 beruht auf einer leicht veränderten Methodik). Hohe Werte kommen vor allem den baumbewohnenden Arten zu.

Die in Tabelle 18 zusammengefassten Werte für die untersuchten Nachtigallen liegen mit einer Spannweite von weniger als einem Prozentpunkt sehr dicht beieinander, während RÜGGERBERGS interspezifischer Vergleich Differenzen von z.B. zehn Prozentpunkten zwischen Blaukehlchen und Kleiber (*Sitta europaea*) aufweist. Somit lässt sich aus dieser Verhältniszahl keine ökologische Differenzierung der vier Nachtigallen ableiten, wenngleich sie die Einordnung der gesamten Gattung als Läufer unterstützt. Interessant ist jedoch der Vergleich der relativen Spannweite (Tabelle 22). Die von den untersuchten Arten am engsten an den Wald gebundene Art (vgl. Kapitel 5.2), die Schwirrnachtigall, weist die größte Spannweite auf; das Blaukehlchen, also die Art mit dem größten Anteil an offenem Bodensubstrat in ihrem Bruthabitat, hingegen die geringste. Der große Spann mag der Schwirrnachtigall auch bei der Nahrungssuche in auf dem Boden liegenden Geäst nützlich sein; keine andere Nachtigall kommt dieser Art der Nahrungssuche so häufig nach wie die Schwirrnachtigall (siehe Tabelle 36). Entsprechend lässt sich der kurze Spann des Blaukehlchens ebenso wie die kurze Hinterkralle (OSTERHAUS 1962) mit der langen Verweildauer bei der Nahrungssuche auf vegetationsfreiem Boden (z.B. unter Weiden) in Beziehung setzen. Aus der intermediären Spannweite des Rubinkehlchens und der Blaunachtigall lässt sich keine eindeutige Aufenthaltspräferenz ableiten.

Generell ist die Einordnung in bestimmte Lebensraumtypen aufgrund der Morphologie der Hinterextremitäten problematisch. RÜGGERBERG (1960) untersuchte eine Vielzahl morphologischer Parameter der Becken-, Bein- und Fußstruktur und konnte nur in der Gesamtschau der Bewegungseinheit, die in dieser Arbeit nicht vorliegende anatomische Auswertungen der Beckenstruktur einschloss, grobe Tendenzen formulieren.

### **Schnabel**

Dass die Schnäbel der Vögel vorrangig der Aufnahme und Bearbeitung von Nahrung dienen, ist offenkundig und bedarf keiner Erläuterung. Nur am Rande sei erwähnt, dass auch weniger offensichtliche Funktionen vorgeschlagen und diskutiert wurden. So denkt GRANT (1965) über eine thermoregulierende Funktion der Schnäbel (und auch der Tarsi) nach, verweist aber zugleich auf die wohl nur geringe Bedeutung in diesem Zusammenhang.

Wir können uns auf die Bedeutung der Schnäbel im Funktionskreis der Nahrungsaufnahme beschränken. Die Größe des Schnabels wird häufig mit der Größe der Beute in Verbindung gebracht. Großschnäblige Arten sollten in der Lage sein, größere Beute aufzunehmen als kleinschnäblige. Zudem konnte KEAR (1962) am Beispiel von Finken zeigen, dass Vögel mit längeren Schnäbeln ein breiteres Nahrungsgrößenspektrum abdecken als kurzschnäblige Vögel.

Alle vier untersuchten Arten haben einen typischen spitzen Insektenfresserschnabel, der sich wenig zur Bearbeitung von z.B. Samen oder anderer pflanzlicher Nahrung eignet.

Die Experimente zur bevorzugten Beutetiergröße (Kapitel 5.4.1) bestätigen weder die Vermutung, dass Arten mit längeren Schnäbeln größere Beute bevorzugen, noch die Beobachtung von KEAR (1962). Im Gegenteil liegt der Median der bevorzugten Beutetiergröße bei den kurzschnäbligen Blau- und Schwirrnachtigallen höher als der der eher langschnäbligen Rubin- und Blaukehlchen, und auch das Spektrum der Beutegröße, gemessen an der 25-75 %-Quartile, ist bei den langschnäbligen Arten nicht größer als das der kurzschnäbligen. Während die Bandbreite der bevorzugten Beutegröße bei Rubinkehlchen, Schwirr- und Blaunachtigall 5 mm beträgt, sind es beim Blaukehlchen nur 3 mm. Das geringere Größenspektrum der Blaukehlchen geht allerdings mit der deutlichen Schmalschnäbligkeit der Art einher.

### 6.3 Brutdichten und Populationszusammensetzung

Die deutlichen Unterschiede zwischen den Fangzahlen der vier Nachtigallenarten (Kapitel 5.2.1) spiegeln die Eignung der Untersuchungsfläche als Bruthabitat für die einzelnen Arten wider, wobei nicht übersehen werden darf, dass Arten mit großen Revieren selbstverständlich mit weniger Brutpaaren pro Flächeneinheit in einem Untersuchungsgebiet vertreten sind.

Das Rubinkehlchen ist auf dem Plot am weitesten verbreitet und erreicht mit durchschnittlich 0,5 Brutpaaren/ha auch die höchste Dichte aller vier Arten. Entsprechend groß ist die Anzahl der gefangenen Individuen; mit 1.939 übertrifft sie die der Blaukehlchen mit 920 Individuen um das Doppelte. Mit 0,29 Brutpaaren/ha ist das Blaukehlchen die Art mit der zweitgrößten Brutdichte, wenngleich sie nur den Weidenteil des Plots besiedelt. Die Schwirrnachtigall mit einer Dichte von 0,11 Brutpaaren/ha brütet demgegenüber nur im Hochwaldteil der Aue. Dieser nimmt zwar mehr Fläche ein als der Weidenauwald, jedoch sind die Reviere der Schwirrnachtigall deutlich größer als die der übrigen Nachtigallenarten; ein Indiz für die geringere Produktivität des Bruthabitats. So steht auch hier die geringe Anzahl von 101 gefangenen Individuen in direkter Beziehung zur Häufigkeit der Art.

Die geschilderten Verhältnisse mögen typisch für die Auwälder am mittleren Jenissei sein (PAGENKOPF et al. eing.), jedoch sind sie nicht auf die Fläche Zentralsibiriens übertragbar. Es gilt zu berücksichtigen, dass das azonale Auwaldelement nur einen kleinen Teil der Fläche einnimmt und sämtliche behandelte Arten auf auwaldartige Waldgesellschaften beschränkt sind. Dies gilt auch für die Schwirrnachtigall, die, obschon als einzige der untersuchten Arten an echte Waldstandorte gebunden, in Zentralsibirien fast ausschließlich in der Aue brütet. In der nördlichen Paläarktis sind produktive Standorte, wie sie die untersuchten Nachtigallen, die meist in südlicheren Breiten brüten, benötigen, auf die Tallagen der Flüsse beschränkt<sup>9</sup>. Dies gilt insbesondere für die großen Ströme, da kleinere Flüsse wegen der stärkeren Strömung und v.a. wegen des zerstörerischen Eisgangs im Frühjahr in der Regel keine breite Aue mit deutlicher Zonierung ausbilden (PAGENKOPF 2001). Dieses Phänomen lässt sich sogar an der für mitteleuropäische Verhältnisse mächtigen Podkamenaja Tunguska zeigen. Dieser Nebenfluss des Jenisseis, mit 1.830 km deutlich länger als der Rhein mit 1.320 km, fließt dem Jenissei aus dem Zentralsibirischen Hochland zu. Aufgrund der hohen Reliefenergie und des starken Eisgangs in den Monaten April oder Mai ist die Aue der Podkamenaja Tunguska selbst an der breiten Mündung weitgehend waldfrei; lediglich ein schmaler Weidenstreifen zieht sich an manchen Stellen unmittelbar am Ufer entlang. Vergleicht man diese Verhältnisse mit den Bedingungen der breiten Aue am Jenissei wird klar, dass diese Strukturen für die Nachtigallen kaum geeignet sind, auch wenn keine verlässlichen Daten über die Vogelgemeinschaften der Nebenflüsse vorliegen. Lediglich die Blaunachtigall mag an den Südhängen der flussnahen Berge hinreichend geeignete Bruthabitate finden, die zu einer recht hohen Siedlungsdichte führen können.

Beim Vergleich der Brutdichten mit den Literaturangaben muss man zudem die kleinräumige Ausdehnung des untersuchten Gebietes beachten. Der Plot von Mirnoje wurde so angelegt, dass er ungeachtet der deutlichen Zonierung einen einheitlichen Ausschnitt aus der Auenlandschaft repräsentiert. Untersuchungen auf anderen Probeflächen mögen hingegen durchaus mannigfaltigere (und vielleicht weniger typische) Elemente enthalten, die sich auf die Brutdichte der gesamten Untersuchungsfläche negativ auswirken. ROGACHEVA (1992) gibt als höchste lokale Konzentration Zentralsibiriens 0,6 BP/ha für das Rubinkehlchen an. Diese große Dichte, die nur unweit des Plots von Mirnoje an der Varlamovka, einem östlichen Zufluss des Jenisseis, festgestellt wurde, liegt nur wenig höher als die mittlere Dichte in Mirnoje mit 0,5 BP/ha. Die weit größere Dichte von 3 BP/ha, die am Fluss Ket festgestellt wurde, resultiert sicherlich aus der Zählung aller singenden Männchen ungeachtet ihres tatsächlichen Status als Brutvogel, wie ROGACHEVA richtig vermutet. Die im Vergleich dazu geringeren Dichten bei KISCHTSCHINSKIJ (1968) und NAUMOW (1962; beide zit. in GLUTZ & BAUER 1988) für Zentralsibirien von 0,8-1 BP/ha bzw. 1,7-1,8 BP/ha werden sich hingegen auf eine größere Flächeneinheit beziehen.

Für das Blaukehlchen fehlen bislang exakte Angaben zur Brutdichte für die mittlere Taiga Zentralsibiriens. ROGACHEVA (1992, S. 523) bezeichnet die Art als „seltenen, stenöken Brutvogel“, verweist aber auf höhere Brutdichten in der nördlichen Taiga. So fanden DANILOW, RYSCHANOWSKIJ & RJABIZEW (1984; in GLUTZ & BAUER 1988) an der Mündung des Ob Dichten von 0,46 BP/ha, die

<sup>9</sup> Auen sind nicht nur in den nördlichen Breiten produktiver und artenreicher als das Umland, wie WOINARSKI et al. (2000) am Beispiel der Auen des tropischen Australiens zeigten.

über denen in Mirnoje ermittelten liegen. Die von ROGACHEVA konstatierte Seltenheit (auch DEMENTEV & GLADKOV (1968) bezeichnen das Blaukehlchen als „ziemlich selten“) geht sicherlich mit dem geringen Vorkommen geeigneter Bruthabitate einher; sind diese vorhanden, kann die Art aber sehr wohl auch in der mittleren Taiga in beachtlicher Dichte vorkommen, wie das Beispiel von Mirnoje zeigt. Für die Schwirrnachtigall nennt ROGACHEVA (ebd.) eine Brutdichte, die ein Drittel der Brutdichte des Rubinkehlchens erreicht, während sie in der vorliegenden Arbeit geringer als ein Viertel ist. Da die Brutdichte dieser Art von Jahr zu Jahr schwankt (ebenda), ist eine solche Angabe von der Wahl des Untersuchungszeitraumes abhängig und somit einer gewissen Zufälligkeit unterworfen. Dies gilt in gewissem Umfang sicher auch für die anderen Arten (z.B. SCHMIDT 1995 beim Blaukehlchen).

Die Brutdichten zu mindest der beiden häufigeren Arten Rubin- und Blaukehlchen sind durchaus mit denen nah verwandter Auwaldbewohner Europas zu vergleichen. Unter naturnahen Bedingungen erreichen Sprosser (*Luscinia luscinia*) in den Auwäldern Bialowiezas (Ostpolen) eine Dichte von bis zu 0,25 BP/ha, Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) eine von bis zu 0,4 BP/ha (TOMIAŁOJC & WESOŁOWSKI 1990), wenngleich letztgenannte Art freilich nicht so eng an die flussbegleitende Vegetation gebunden ist wie der Sprosser.

Bei allen vier Arten ist die deutlich **höhere Anzahl der gefangenen Männchen** im Vergleich zu den Weibchen auffällig. Bei den drei häufigeren Arten wurden zwischen 20 % und 25 % mehr Männchen als Weibchen gefangen (Kapitel 5.2.2). Ein ähnliches Geschlechterverhältnis wie in der vorliegenden Arbeit (Tabelle 28) von 55 % Männchen zu 45 % Weibchen fanden auch PEIPONEN (1960) bei Blaukehlchen und LACK (1943) bei der Untersuchung einer Rotkehlchenpopulation (siehe hierzu auch EAST 1981 und HARPER 1985). Männchenüberschuss ist bei Vögeln ein weit verbreitetes Phänomen, dass sich über viele Taxa erstreckt und nicht auf die Drosselverwandtschaft beschränkt ist (Übersicht bei BREITWISCH 1989).

Es liegt der Verdacht nahe, dass das beobachtete verschobene Geschlechterverhältnis methodisch bedingt ist. Man könnte einen größeren Aktionsradius oder eine erhöhte Aktivität der Männchen im Vergleich zu den mit der Brut beschäftigten Weibchen vermuten. Tatsächlich ist das Verhältnis der gefangenen Individuen zur Gesamtzahl aller Fänglinge bei den Männchen etwa 1:2, während es bei den Weibchen lediglich etwa 1:1,5 beträgt (diese Werte ergeben sich aus Tabelle 27). Männchen sind also aktiver oder unvorsichtiger und geraten leichter in die Netze als die Weibchen. Interessanterweise ist das Verhältnis von Individuen zu Fänglingen bei beiden Geschlechtern der Schwirrnachtigall annähernd ausgeglichen. Es scheint, als ähnelten sich die Geschlechter dieser Art nicht nur äußerlich, sondern auch in ihrem Aktivitätsmuster. Beide Geschlechter neigen häufiger als die übrigen Arten dazu, sich in den Netzen zu verfangen, was sicherlich in der bedeutenden Größe ihrer Reviere begründet liegt, aber auch Rückschlüsse auf ein strikt monogames Paarungssystem zulässt (vgl. Kapitel 6.2).

Obschon die erhobenen Daten weder eine Aussage über das Geschlechterverhältnis beim Schlupf noch über das Geschlechterverhältnis während der Aufzuchtperiode zulassen, ist mit einem mehr oder weniger ausgewogenen Verhältnis von Männchen und Weibchen in der Nestlingsphase zu rechnen, wenn auch bei einigen Singvogelarten, so z.B. beim Kleiber (*Sitta europaea*), ein Männchenüberschuss in der Nestlingsphase nachgewiesen wurde (WINKEL 1996). Der Überschuss eines Geschlechtes beim Schlupf ist bei Vögeln äußerst selten, jedoch ist bei Arten mit sexuellem Größendimorphismus die Verschiebung des Verhältnisses zu einem Geschlecht durchaus feststellbar (BREITWISCH 1989), was in der Regel durch die erhöhte Sterblichkeit eines Geschlechtes in der Nestlingsphase erklärt wird (WINKEL 1996, DHONT 1970). In solchen Fällen ist das Geschlechterverhältnis oft auf die Seite des kleineren Geschlechtes verschoben, da der Aufwand der fütternden Eltern für das größere höher ist (z.B. CLUTTON-BROCK 1986). Allerdings hat DHONT (1970) bei der Kohlmeise (*Parus major*) einen gegenteiligen Effekt zeigen können. In Zeiten von Nahrungsmangel können sich die größeren männlichen Nestlinge gegen die kleineren weiblichen besser durchsetzen, und das Geschlechterverhältnis wird zugunsten der Männchen verschoben.

Es scheint jedoch unwahrscheinlich, den in der Population auftretenden Männchenüberschuss von bis zu 25 % (Kapitel 5.2.2) allein durch die hohe Mortalität nestjunger Weibchen erklären zu können, zumal der Größenunterschied der Geschlechter nur gering ausgeprägt ist. Vielmehr steht zu vermuten, dass das verschobene Geschlechterverhältnis auf die Zeit nach der Abhängigkeit von den Eltern zurückzuführen ist, namentlich auf die Jugendzeit vor der ersten Brut, da Jungvögel aufgrund ihrer Unerfahrenheit eine höhere Mortalität aufweisen als adulte Tiere. BREITWISCH (1989)

benennt in seiner Untersuchung mehrere Faktoren, die zu einer unterschiedlichen Mortalität der Geschlechter führen können: Bei vielen Singvögel legen die weiblichen Jungvögel, anders als z.B. bei den Entenvögeln (GREENWOOD 1983), während der Jugenddispersion längere Strecken zurück als die Männchen. Sie sind somit einem größeren Risiko ausgesetzt als ihre Brüder, die in der Nähe ihres bekannten Geburtsortes verbleiben. Auch können unterschiedliche Strategien während des Zuges, der in Sibirien wegen der nördlichen Lage schon bald nach dem Flüggewerden einsetzt, eine unterschiedliche Sterblichkeit der Geschlechter bedingen. Die Zugwege der Weibchen mögen länger sein als die der Männchen, oder aber Weibchen sind gezwungen, mit suboptimalen Rast- und Winterhabitaten vorlieb zu nehmen. Die Gründe sind dieselben, wie sie auch für das unterschiedliche Verhalten der Dispersion diskutiert werden: Altvögel dominieren die Jungvögel und Männchen sind gegenüber den Weibchen dominant. Somit stehen junge Weibchen am Ende der Rangskala und laufen Gefahr, in nur mäßig geeignete Habitate abgedrängt zu werden (GAUTHREAUX 1978, vgl. GREENBERG 1986).

Unabhängig vom Alter kann auch die geringere Körpergröße der Weibchen für eine erhöhte Sterblichkeit verantwortlich sein. Größere Tiere haben ein günstigeres Verhältnis von Körpermasse zu Körperoberfläche, zudem sind sie in der Lage eine größere Menge von Nährstoffen einzulagern. Beides mag für eine nördliche Population, die oft harschen klimatischen Bedingungen mit entsprechendem Nahrungsmangel unterworfen ist, von Vorteil sein (vgl. Kapitel 5.1.1). Zudem erklärt sich aus der bedeutenderen Größe der Männchen ihre Dominanz gegenüber den Weibchen, was, wie bereits besprochen, zu einer erhöhten Mortalität der Weibchen führen kann (YOM-TOV & OLLASON 1976).

Schließlich sei die oft diskutierte erhöhte Investition der Weibchen bei der Reproduktion genannt. Sie kann physiologischer und ethologischer Natur sein und in allen Phasen der Reproduktion zutage treten; die Produktion der Eier ist kostenintensiv und kann sowohl zu einem physiologischen Defizit in Form von Nährstoffmangel als auch zu einem erhöhten Risiko, Opfer eines Beutegreifers zu werden, führen (PAGENKOPF 1995).

Aus den vorliegenden Daten lässt sich nicht abschließend klären, welcher der genannten Faktoren für das verschobene Geschlechterverhältnis verantwortlich ist. Wie meist in natürlichen Systemen wird die Ursache eine Kombination der möglichen Wirkungskräfte sein, wobei sicherlich der methodischen Unzulänglichkeit eine große Bedeutung zukommt.

Zieht man die bekannte Brutorttreue namentlich der Blaukehlchen (FRANZ 1998) in Betracht, verwundert die geringe Wiederfangquote von 3,9 % (Kapitel 5.2.2). Sie sollte jedoch nicht als ein Indiz für eine geringere Brutorttreue gewertet werden; gegen diese These spricht sowohl die hohe Wiederfangrate von Individuen, die in drei Jahren (25,9 %) gefangen wurden, als auch die enge Bindung des einen Blaukehlchens, das in nicht weniger als sieben Jahren als Brutvogel auf dem Plot nachgewiesen wurde. Vielmehr spricht die geringe Wiederfangrate für die hohe Mortalität der Arten, die vermutlich auf den langen Zugweg oder auf die Bedingungen im Winterquartier zurückzuführen ist (vgl. dazu aber FRANZ & THEISS 1986).

#### 6.4 Brutbiologie (Ankunftsdatum, Neststandort, Gelegegröße, Brutverlust)

Die vier untersuchten Arten stellen nicht nur unterschiedliche Ansprüche an die unmittelbare Umgebung ihrer potentiellen Neststandorte, sondern beziehen ihre prospektiven Bruthabitate auch zu unterschiedlichen Zeiten. Dies ist von großer Bedeutung, da sich in einem dynamischen Lebensraum wie der Aue nicht nur das Nahrungsangebot im Verlauf des Frühjahres verändert (exemplarisch bei NAKANO & MURAKAMI 2001), sondern auch der Lebensraum selbst durch das Zurückweichen des Frühjahrshochwassers starken Veränderungen unterworfen ist.

**Rubinkehlchen** erreichen das Brutgebiet in Mirnoje in den letzten Mai- oder ersten Junitagen (siehe Kapitel 5.2.2, vgl. auch ROGACHEVA 1992). Die Ankunft in der Umgebung von Krasnojarsk erfolgt etwa zwischen dem 20. und 24. Mai (DEMENTEV & GLADKOV 1968), so dass die Vögel etwa 10 Tage für die ca. 700 km lange Strecke benötigen. Die durchschnittliche Zuggeschwindigkeit beträgt also etwa 70 km pro Tag. Für die Mündung der Kureika am Unterlauf des Jenisseis, etwa 500 km nördlich von Mirnoje, notierte SEEBOHM (1901) Rubinkehlchen bereits am 1. Juni. Dies ist durchaus möglich, da auch die Ankunftsdaten in Mirnoje erheblich variieren und Männchen in frühen Jahren bereits am 20. Mai Mirnoje erreichen (vgl. Tabelle 29). Der Zug kann sich über einen längeren Zeitraum hinziehen; Zugsbewegungen in der Steppe bei Krasnojarsk können noch bis Mitte Juni beobachtet werden (DEMENTEV & GLADKOV 1968).

Im Mittel erreichen die Rubinkehlchen den Auwald von Mirnoje fünf Tage nach den Blaukehlchen, also deutlich früher als Schwirr- und Blaunachtigallen. Sie sind jedoch die letzten, die mit dem Brutgeschäft beginnen (vgl. Tabelle 30). Das Gelege ist mit 4,5 Eiern (Median) in Mirnoje etwas kleiner als das der übrigen Arten, allerdings geben DEMENTEV & GLADKOV (1968) bei einer Spannweite von 4-6 Eiern 6 Eier als häufigsten Wert an. TOMEK (1984) beschreibt für Nordkorea einen Nestfund vom 4. Juni mit 4 Eiern. Den vom Nest flüchtenden Vogel vermochte sie zwar nicht sicher zu bestimmen, jedoch ist die Zuordnung des von ihr fotografierten Nestes zu dieser Art mit großer Wahrscheinlichkeit korrekt (eigenen Einschätzung). Die Bebrütung erfolgt wohl nur durch das Weibchen, allerdings ist dieser Sachverhalt noch nicht letztgültig geklärt. Auch in Mirnoje konnte bei der gelegentlichen Beobachtung eines Nestes aus dem Tarnzelt heraus keine Bebrütung durch das Männchen festgestellt werden.

Das Nest ist kugelförmig mit einem schräg nach oben weisenden Einflugloch. Der locker gefügte Bau wird am Boden in dichter Vegetation angelegt. Rund 44 % der Rubinkehlchennester werden durch Prädatoren oder andere Einflüsse zerstört. Das ist ein deutlich höherer Wert als bei Blaukehlchen und Schwirrnachtigall<sup>10</sup>. Demgegenüber ist die Anzahl der Jungvögel eines Nestes trotz der geringen Gelegegröße im Durchschnitt nicht kleiner als die der übrigen Arten. Dies mag ein Indiz sein für die außerordentliche Wichtigkeit, die der Sicherheit des Neststandortes gerade bei dieser Art zukommt (vgl. WESOŁOWSKI 2002).

**Blaukehlchen** sind die frühesten Ankömmlinge unter den Nachtigallen in Mirnoje. Sie erreichen die Aue im Mittel in der letzten Maiwoche<sup>11</sup>, in manchen Jahren erscheinen die ersten Männchen aber bereits Mitte Mai, also gut drei Wochen vor dem mittleren Ankunftsdatum der Schwirr- oder Blaunachtigallen. ROGACHEVA (1992) vermutet wohl zu recht einen Zusammenhang zwischen den Witterungsverhältnissen und der Ankunftszeit; ein kaltes Frühjahr führt zu einem verzögerten Zug und somit zu einem späteren Ankunftsdatum. Auf der Jamalhalbinsel, gut 1.000 km nordöstlich von Mirnoje, werden die Brutplätze zwischen dem 25. Mai und 8. Juni bezogen (DANILOW, RYSCHANOWSKIJ & RJABIZEW 1984 zit. in GLUTZ & BAUER 1988). Dennoch beginnen die Blaukehlchen nur unwesentlich früher mit der Brut als die drei übrigen Arten. Vermutlich ist es ihnen wegen der noch geringen Insektdichte nicht möglich, das Brutgeschäft deutlich eher zu beginnen. Eine wichtige Rolle spielt aber auch die Tatsache, dass die Bruthabitate der Art aufgrund der alljährlichen Überschwemmungen nicht vor Mitte Juni für das Anlegen der Nester geeignet sind (vgl. Kapitel 3).

Das Nest ist tief napfförmig und wird in der Aue von Mirnoje gerne an einem leichten Hang angelegt. Meist findet es sich gut versteckt unter einem kleinen Überhang, der z.B. durch eine Wurzel oder ein überlappendes Rasenstück gebildet wird. Es kann bis zu 8 Eier enthalten, meist sind es aber 6. Diese Zahl wird auch von DEMENTEV & GLADKOV (1968) als häufigster Wert genannt, allerdings nennen sie 7 Eier als Obergrenze der Gelegegröße.

<sup>10</sup> Für die Blaunachtigall liegt nur ein Nestfund vor

<sup>11</sup> Zum Vergleich: *L. s. svecica* erreicht die Brutgebiete in Schweden bereits Mitte April (GLUTZ & BAUER 1988)

**Schwirrnachtigallen** sind unter den regelmäßig auf dem Plot brütenden Nachtigallenarten die spätesten, die in Mirnoje eintreffen (siehe auch ROGACHEVA 1992). Mitte Juni, dem mittleren Ankunftsdatum, finden sie in den meisten Jahren bereits ein Bruthabitat vor, das weitgehend dem des weiteren Brutverlaufs entspricht. Zudem brüten Schwirrnachtigallen nicht am Boden, sondern legen ihre Nester in geringer Höhe in Astgabeln oder abgebrochenen Baumstümpfen in Halbhöhlen an. Für sie ist also sicher der Insektenreichtum das limitierende Faktum für den Brutbeginn; entsprechend beginnen sie schon kurz nach ihrer Ankunft mit der Brut. Dennoch kann in manchen Jahren mit langandauernder Überflutung die hohe Aue, also das Bruthabitat der Schwirrnachtigall, beim Eintreffen der Art noch immer überschwemmt sein. Sie brütet dann in geringer Dichte oder, in Einzelfällen, gar nicht auf dem Plot (ROGACHEVA 1992). Die Schwirrnachtigall ist aufgrund ihrer erdgebundenen Lebensweise in diesen Jahren nicht in der Lage, hinreichend Nahrung für die Jungenaufzucht zu finden.

Nach GROTE (1941) erscheinen Schwirrnachtigallen im Altai bereits in der letzten Maiwoche, der nordöstliche Altai wird jedoch erst Anfang Juni erreicht. SUSCHKIN (zit. in GROTE 1941) hörte auf seiner Altaireise 1912 hier den ersten Gesang am 6. Juni, am 9. Juni seien bereits „ziemlich viele“ zu vernehmen gewesen. In der Waldsteppe von Krasnojarsk wurden Schwirrnachtigallen vom 2. bis zum 8. Juni auf dem Durchzug beobachtet. Diesen Weg dürften auch die in Mirnoje brütenden Vögel nehmen. Wie schon bei den Rubinkehlchen beschrieben, benötigen also auch die Schwirrnachtigallen etwa 10 Tage für die 700 km lange Strecke. Im nördlichen Teil des Brutareals kommen Schwirrnachtigallen Ende Mai oder Anfang Juni an (DEMENTEV & GLADKOV 1968). Wegzugdaten liegen für die Region von Mirnoje weder für die Schwirrnachtigall noch für die anderen Nachtigallarten in hinlänglichem Umfang vor. M. TKATSCHENKO (zitiert in GROTE 1941) sah jedoch die letzte Schwirrnachtigall an der Unteren Tunguska, also für sibirische Verhältnisse unweit von Mirnoje, am 31. August.

Angaben über Neststandorte sowie Beschreibung der Nester und Gelegegröße liegen in der Literatur nur sehr spärlich vor. DEMENTEV & GLADKOV (1968) erwähnen einen Neststandort in 15 m Höhe in einer jungen Sibirischen Arve. Dieses Nest enthielt 5 Eier, ein weiteres 6. Ein Nest in solcher Höhe stellt sicherlich die Ausnahme dar (eigene Beobachtungen), die Regel ist ein Neststandort in geringer Höhe (1,5 m) in einem hohlen Baumstumpf, wie ihn schon SUSCHKIN (1912) beschreibt. Dieses Nest enthielt 5 Eier, der Median der in Mirnoje untersuchten Nester liegt bei 6 Eiern.

**Blaunachtigallen** erscheinen nicht in jedem Jahr in Mirnoje und brüten nur sehr selten. Da nur ein Nestfund aus dem Plot vorliegt, ist ein Vergleich mit der ohnehin dürftigen Literatur ein schwieriges Unterfangen.

Blaunachtigallen sind die letzten der in Mirnoje erscheinenden Nachtigallen, sie erreichen den Plot im Mittel 2 bis 3 Tage nach den Schwirrnachtigallen und beginnen wie diese schon bald nach ihrer Ankunft mit der Brut. Ihr Brutgebiet im Sajan bei Krasnojarsk erreichen sie zwischen dem 5. und 9. Juni; wie Rubinkehlchen und Schwirrnachtigallen erscheinen sie etwa 10 Tage nach ihrer Ankunft in Krasnojarsk in der Mirnojeregion, dem nördlichsten Vorposten ihres Brutareals. In der Waldsteppe bei Krasnojarsk können einzelne Zugvögel noch bis in die dritte Junidekade beobachtet werden (DEMENTEV & GLADKOV 1968).

Der typische Neststandort in der Region des mittleren Jenisseis ist in Kapitel 5.2.1 ausführlich beschrieben. Nach DEMENTEV & GLADKOV (1968) besteht das Gelege aus 4 bis 6 Eiern, wobei 5 Eier die häufigste Gelegegröße sein soll. Dies deckt sich durchaus mit dem Nestfund aus Mirnoje; das Gelege bestand aus 5 Eiern. Das Datum des Ausfliegens der Jungen dieses Nestes ist nicht bekannt, legt man jedoch eine vergleichbare Inkubations- und Nestlingszeit von insgesamt 22 Tagen wie bei den übrigen Arten zugrunde, könnten die Jungen zum Ende der ersten Julidekade ausgeflogen sein. Dies ist deutlich früher als die Angabe von GROTE (1941), der im Altai das Flügengeworden der Jungen um den 20. Juli herum beobachtete.

## 6.5 Strategien der Nahrungssuche

Vogelarten, die im selben Lebensraum miteinander zeitgleich leben, nutzen notwendig ähnliche Ressourcen, die sie in ihrem direkten Umfeld vorfinden. Neben z.B. sicheren Neststandorten ist die zur Verfügung stehende Nahrung eine dieser Ressourcen, um die die Arten konkurrieren (z.B. CODY 1974). Unter der (als sicher geltenden) Voraussetzung, dass den Vögeln Nahrung, die für sie erreichbar ist, nicht ad libitum zur Verfügung steht, werden sich die Arten in Bezug auf ihre Habitatnutzung, die Art ihrer Beute oder aber die Methode ihres Nahrungserwerbs voneinander unterscheiden (HOLMES et al. 1979) und die für die Art unter den gegebenen Bedingungen bestmögliche Strategie wählen (FITZPATRICK 1981). Im folgenden sollen die vier Nachtigallen im Lichte der gewonnenen Ergebnisse hinsichtlich der genannten Faktoren untersucht werden.

Die vier Nachtigallenarten ähneln sich hinsichtlich der bevorzugten **Methode des Nahrungserwerbs** sehr (Kapitel 5.4.2); ein Befund, der sich bei vielen nah verwandten Vogelarten, namentlich bei denen ein und derselben Gattung, findet (z.B. ROBINSON & HOLMES 1982, 1984, FITZPATRICK 1980). Alle vier Arten nehmen ganz überwiegend stationäre Beute auf, indem sie sich hüpfend auf dem Substrat bewegen oder aber nach dieser aus einer stehenden Position heraus picken. ROBINSON & HOLMES (1982) fanden bei ihrer Untersuchung im nordamerikanischen Hubbard Brook/New Hampshire keine Art, die eine auch nur annähernd ähnliche Häufung dieses Verhalten zeigt. Das Glean-Manöver, das dem soeben skizzierten Verhalten entspricht, wird dort von der Schwarzkopfmeise (*Parus atricapillus*) mit einem Prozentsatz von knapp 60 % präferiert, ein Wert, der noch immer deutlich unter den 90 % der Nachtigallen im Volierenexperiment liegt, zumal die amerikanische Meise wohl nur selten ihre Nahrung am Boden sucht.<sup>12</sup> ROBINSON & HOLMES (1982) ordnen die Schwarzkopfmeise den „*Substrate-restricted Searchers*“ zu, die auf bestimmte Requisiten wie z.B. Totholz angewiesen sind, diese über größere Distanzen anfliegen und sie gezielt nach Nahrung absuchen. Dieser Modus ist unter den Vögeln neotropischer Wälder mit hochspezialisierten Arten weit verbreitet (ebd.). Die Nachtigallen lassen sich durchaus dieser Kategorie zuordnen, allerdings ist die von ihnen benötigte Requisite, der Boden, fast allgegenwärtig. Sie können somit meist überall der Nahrungssuche nachgehen, wenngleich sie gelegentlich sehr wohl besonders geeignete Areale gezielt anfliegen können (eigene Beobachtungen). Wegen der geringen Größe der Voliere ist dies im Experiment jedoch nicht zu belegen.

So sehr sich auch die Nachtigallen in Bezug auf die zur Nahrungssuche verwendeten Manöver ähneln, unterscheiden sie sich doch deutlich in der Frequenz, mit der diese ausgeführt werden. ROBINSON & HOLMES (1982) haben vorgeschlagen, die Vogelarten nach ihrer Aktionsrate in folgende Kategorien einzuteilen: „langsame Sucher“ mit < 10 Manövern pro min, Sucher mit mittlerer Geschwindigkeit (14-16 Manöver pro min) und schließlich schnelle Sucher mit > 24 Manövern pro min<sup>13</sup> (vgl. dazu auch ECKHARDTS (1979) Einteilung in passive (< 4 /min) und aktive (> 10 /min) Sucher). Dieser Einteilung folgend, lassen sich Rubinkehlchen, Blaukehlchen und Schwirrnachtigall den schnellen Suchern zuordnen, während die Blaunachtigall mit mittlerer Geschwindigkeit nach Nahrung sucht (Tabelle 35). Zur Verdeutlichung der Verhältnisse ist es jedoch sinnvoller, die Nachtigallen in drei Klassen einzuteilen, wobei die schnell suchenden Rubin- und Blaukehlchen sowohl der intermediären Suchrate der Schwirrnachtigall als auch der langsamen Blaunachtigall gegenübergestellt werden können. Blaunachtigall und insbesondere Schwirrnachtigall kompensieren die geringe Suchgeschwindigkeit durch einen erhöhten Zeitaufwand bei der Nahrungssuche, während die schnell suchenden Rubin- und Blaukehlchen bei der Nahrungssuche häufiger pausieren. Die Beziehung zwischen Suchgeschwindigkeit und Zeitaufwand ist allerdings nur relativ, da die sehr langsam suchende Blaunachtigall deutlich weniger Zeit mit der Nahrungssuche verbringt als die schnellere Schwirrnachtigall.

Da das schwere Rubinkehlchen gemeinsam mit dem recht leichten Blaukehlchen in die Gruppe der schnellen Sucher zu stellen sind, während die gleichfalls schwere Schwirrnachtigall und die sehr leichte Blaunachtigall langsam suchen, ist wie bei ROBINSON & HOLMES (1982) kein Zusammenhang zwischen der Körpergröße und der Suchrate festzustellen (vgl. aber die gegenteilige Beobachtung bei FITZPATRICK (1981)). Ohnehin haben MILES & RICKLEFS (1984) auf den grundsätz-

<sup>12</sup> Die im Hubbard Brook untersuchten Arten sind durchgehend ans Gezweig gebunden und somit kaum mit den Nachtigallen zu vergleichen.

<sup>13</sup> Die diskontinuierliche Klassenbildung ist durch die beobachteten Wert der Studie bedingt



lich schwer nachzuweisenden Zusammenhang zwischen Morphologie und Nahrungsaufnahme hingewiesen.

Auf jeden Fall gilt es zu bedenken, dass Vögel über ein plastisches Verhaltensrepertoire verfügen. Sie können unter unterschiedlichen Umständen auf verschiedene Strategien zur Erlangung ihrer Beute zurückgreifen. MURAKAMI & NAKANO (2001) haben für eine Mischwaldauwe der temperierten Zone gezeigt, dass gut 25 % des gesamten Energiebedarfs der Vogelgemeinschaft aus Beute gewonnen wird, die dem aquatischen Element zuzurechnen ist. Diese Beute steht aber nicht ganzjährig in gleichem Umfang zur Verfügung (ebd.), so dass die Vogelarten zwangsläufig im Jahresverlauf auf unterschiedliche Nahrungsquellen angewiesen sind, die verschiedene Jagdmethoden erfordern können. Somit stellen die vorliegenden Ergebnisse aus den Volierenexperimenten eine Momentaufnahme dar, die unter anderen Bedingungen durchaus Ergebnisse zeitigen kann, die mit den gefundenen nicht übereinstimmen. Insbesondere sei hier auf die hohe Dichte von Kriebelmücken (Simuliidae) zur Zeit des Experimentes hingewiesen, die einen großen Einfluss auf das Verhalten der Vögel haben kann, da die Insekten durch ihre Aggressivität den Vogel stark beeinträchtigen können.

Unsystematische und somit nicht quantifizierbare Beobachtungen, die an freifliegenden Nachtigallen im Plot von Mirnoje gelangen, können die Plastizität des Verhaltens bei der Nahrungssuche und ihre jahreszeitliche Variation unterstreichen. Blaukehlchen wurden im zeitigen Frühjahr, also während ihre späteren Brutplätze noch von Wasser bedeckt sind, häufig beim rüttelnden Suchflug über der Wasseroberfläche beobachtet. Entdeckten sie eine geeignete Nahrung, senkten sie sich hinab und pickten, ohne zu landen, die Nahrung vom Substrat aus schwimmenden Pflanzenresten. Dieses Verhalten erinnert durchaus an das Nahrungssuchverhalten der Sumpfseeschwalben (*Chlidonias spec.*) oder Zwergmöwen (*Larus minutus*), wobei es dem Blaukehlchen freilich an der Eleganz der grazilen Wasservögel gebricht. So nimmt es wunder, dass dieses Manöver, das der Kategorie „Hover 1“ entspricht, im Volierenexperiment mit 0,4 % der beobachteten Fälle kaum erfasst werden konnte (Tabelle 34). Im Vergleich mit den anderen Arten tritt dieses Verhalten beim Blaukehlchen nicht einmal vermehrt auf, der höchste Wert wird mit 0,6 % von der Schwirrnachtigall erreicht, die zu keiner Zeit ein halbaquatisches Habitat besiedelt, für das dieses Verhalten besonders geeignet sein mag.

Nach dem Flüggewerden führen viele Arten ihre Jungen in den Weidenuwald, da dieser als produktiver Lebensraum den Elterntieren wie den Jungvögeln genügend Nahrung bietet. Mit Ausnahme der Schwirrnachtigall tun dies auch die untersuchten Arten. Insbesondere Mücken und andere Fluginsekten vergleichbarer Größe sind hier in hoher Zahl vorhanden. Zu dieser Zeit, also etwa während der Durchführung der Volierenexperimente, gehen viele Blaukehlchen nach Schnäpperart auf Insektenjagd. Sie sitzen auf einer Warte, meist in der Nähe einer Wasserfläche, und schnäppen nach vorbeifliegenden Insekten. Diese Verhalten, das dem „Flush-chase“ im Experiment entspricht, wird zu einer anderen Zeit im Brutgebiet nur selten beobachtet; es resultiert aus der Notwendigkeit zur schnellen Nahrungsbeschaffung für die Jungvögel und aus der günstigen Koinzidenz dieser Notwendigkeit mit dem reichen Insektenvorkommen. Der Dachskopf-Laubsänger (*Phylloscopus occipitalis*) ist gleichfalls eine Art, die vorrangig stationäre Beute aus dem Stand oder dem Lauf aufnimmt („Glean“), zur Zeit einer hohen Dichte aquatischer Fluginsekten diese aber vorrangig im Flug erbeutet (NAKANO & MURAKAMI 2001). Im Volierenexperiment scheint diese Methode unterrepräsentiert zu sein, was vermutlich, bedingt durch fehlende Wassernähe und vielleicht durch hohes Kriebelmückenaufkommen, an der geringen Dichte von Fluginsekten geeigneter Größe liegt.

Vögel gehören zu den endothermen Organismen, die ihre Körpertemperatur, in gewissen Grenzen, unabhängig von der Umgebungstemperatur konstant zu halten vermögen. Die Körpertemperatur der Vögel ist mit bis zu über 40° C höher als die der Säuger. Um eine so hohe Körpertemperatur aufrecht zu erhalten, muss der Vogel große Mengen an Nahrung aufnehmen. Dies gilt umso mehr für kleine Arten, die aufgrund ihres ungünstigen Verhältnisses von Volumen zu Körperoberfläche leicht auskühlen (BEZZEL & PRINZINGER 1990). Verschiedene Autoren haben Formeln vorgeschlagen, um den **Energieumsatz** eines ruhenden Individuums unter thermoneutralen Bedingungen zu bestimmen (z.B. DAWSON & HUDSON 1970, ASCHOFF & POHL 1970). Sie führen bestenfalls zu Richtwerten, zu Wertebereichen, die einen Eindruck vom Energiebedarf des Vogels vermitteln. Da die untersuchten Nachtigallen nahe verwandt sowie von ähnlicher Größe und Gestalt sind und die Experimente einen für alle untersuchten Individuen vergleichbaren Rahmen schufen, ist ein Blick

auf den berechneten Energieumsatz gerechtfertigt, wobei die (vereinfachte) Formel von PRINZINGER & JACKEL (1986) zum Einsatz kommt:

$$M_{(\text{in J/h})} = 127 \times W^{0,723} \text{ bzw. } M_{(\text{J/g} \times \text{h})} = 127 \times W^{-0,277}$$

wobei M: Energieumsatz, W: Körpermasse in Gramm

Diese Abhängigkeit von Gewicht und Energieumsatz ist in Tabelle 43 dargestellt. Der Energieumsatz ist bei der kleinen Blaunachtigall um lediglich gut 20 % geringer als beim großen Rubinkehlchen, obwohl das Rubinkehlchen um über 25 % schwerer ist als die Blaunachtigall; ihr Energieumsatz pro Gramm Körpergewicht ist um knapp 10 % geringer, was auf das günstigere Verhältnis von Volumen zu Körperoberfläche beim Rubinkehlchen zurückzuführen ist.

**Tabelle 43: Energieumsatz der Nachtigallen in Joule/h nach PRINZINGER & JACKEL (1986)**

Art	Gewicht	Energieumsatz (J/h)	Energieumsatz pro g
Rubinkehlchen	21,23	1156,61	54,48
Schwirrnachtigall	16,76	974,89	58,17
Blaukehlchen	16,32	956,31	58,60
Blaunachtigall	15,49	920,90	59,45

Es kann also nicht überraschen, dass Kleinvögel wie die Nachtigallen einen Großteil ihrer Aktivitäten mit der Nahrungsaufnahme verbringen. Im Käfigexperiment nutzten alle vier Arten den ganz überwiegenden Teil der beobachteten Zeit für diese Tätigkeit, wenngleich es deutliche Unterschiede zwischen den Arten gibt, die es zu erklären gilt. Wie erwähnt, besteht insbesondere bei kleinen Arten die physiologische Notwendigkeit zur stetigen Nahrungsaufnahme, die, vice versa, bei den größeren geringer ist, da kleinere Arten einen höheren Energieumsatz haben als die größeren. Somit kann man erwarten, dass die größeren Nachtigallenarten mehr Zeit mit Tätigkeiten verbringen, die nicht dem Funktionskreis Nahrungssuche zuzuordnen sind. Tatsächlich pausiert das Rubinkehlchen, die größte der untersuchten Arten, deutlich häufiger als die übrigen Arten; auch Blaukehlchen und Blaunachtigall lassen sich in diese Abhängigkeitsreihe von Körpergröße und Zeitaufwand einordnen. Lediglich die Schwirrnachtigall, die zweitgrößte Art, fällt durch ihren hohen Aufwand für die Nahrungssuche auf. Warum wird sie von der Nahrungssuche so in Anspruch genommen, wo sie doch einen vergleichsweise günstigen Energieumsatz pro Gramm Körpergewicht hat?

Bleiben wir zunächst bei der Betrachtung der physiologischen Faktoren. Der Art der aufgenommenen Nahrung kommt eine große Bedeutung zu, da der Anteil der nutzbaren Energie, also die Nahrungseffizienz, stark variiert. Tierische Nahrung kann zu einem Anteil von etwa 85 % genutzt werden, während der Anteil der Ausnutzung bei pflanzlicher Nahrung geringer als 25 % sein kann (BEZZEL & PRINZINGER 1990). Obgleich die Art der aufgenommenen Nahrung nicht quantitativ erfasst werden konnte, wird sich die Schwirrnachtigall doch vorrangig wie die anderen Arten auch von Arthropoden und ihren Larven ernähren. Zudem hatten alle untersuchten Nachtigallen im Käfigexperiment Zugang zu denselben Nahrungsquellen; es ist unwahrscheinlich, dass sich die Schwirrnachtigall mit energetisch ungünstiger Nahrung begnügt, wenn sie doch hochwertige Beute zur Verfügung hat.

In den Experimenten zur bevorzugten Größe der Beutetiere präferierten die Schwirrnachtigallen die größeren der dargebotenen Insekten. Es ist durchaus möglich, dass im Käfigexperiment Beutetiere, die dem Größensuchschema der Art entsprechen, in geringer Zahl vorhanden waren und die Schwirrnachtigallen somit viel Zeit aufwenden mussten, um ihrer Habhaft zu werden. Allerdings deckt sich die bevorzugte Beutetiergröße der Schwirrnachtigall mit der der Blaunachtigall, die trotz geringerer Größe weit weniger Zeit mit der Nahrungssuche verbrachte. Möglicherweise ist diese aber bei der Nahrungssuche effektiver als die Schwirrnachtigall, oder aber die Schwirrnachtigall fand aufgrund der Versuchsanordnung nicht die optimalen Habitatstrukturen in der Voliere vor.

Der Aufwand für die Nahrungssuche muss jedoch nicht zwingend ausschließlich eine Funktion der physiologischen Notwendigkeiten sein; andere Faktoren müssen in Betracht gezogen werden. Zu diesem Zweck wenden wir uns der Zeit zu, die die Nachtigallen mit anderen Verhaltensweisen verbringen, also die Zeit, die in die Kategorie „nicht nahrungssuchend“ fällt. Dem Anschein nach erfolgt die Unterbrechung der Nahrungssuche vorrangig aus zwei Gründen: dem Sichern zur

Feindprävention und dem Ausruhen. Letzteres ist vom Sichern jedoch nicht immer zu unterscheiden, da auch ein entspannt wirkender Vogel sehr wohl seine Umwelt sorgfältig im Auge behalten kann; beide Verhaltensweisen schließen sich nicht zwingend aus. Somit ist es gerechtfertigt, ein Gutteil der Phasen der unterbrochenen Nahrungssuche als Sichern zur Feindprävention zu interpretieren. Tätigkeiten, die anderen Funktionskreisen wie z.B. dem Komfortverhalten zuzurechnen sind, sind nur von kurzer Dauer.

Folgt man dieser Interpretation, spiegelt der zeitliche Aufwand für die Phasen ohne Nahrungssuche zu mindest partiell das Sicherheitsbedürfnis der Arten wider. Die Kleinvögel des Auwaldes laufen Gefahr, von diversen Beutegreifern sowohl aus der Luft als auch vom Boden attackiert zu werden. Mögliche Luftfeinde in der Aue von Mirnoje sind Habicht (*Accipiter gentilis*), Sperber (*A. nisus*), Trillersperber (*A. gularis*), Baumfalke (*Falco subbuteo*) und Merlin (*F. columbarius*) (PAGENKOPF et al. eingearb.), wobei vor allem letzterer häufig Blaukehlchen schlägt (REBECCA et al. 1987) und auch die übrigen Arten kaum verschmähen wird. Am Boden stellen v.a. Mustelidea wie Sibirisches Feuerwiesel (*Mustela sibirica*), Hermelin (*Mustela erminea*) und Zobel (*Martes zibellina*) den Nachtigallen nach, Braunbären (*Ursus arctos*) sind wohl eher eine Bedrohung für die Nester und Jungvögel als für die schnellen Adulten. Die Vögel haben also Grund zur Vorsicht und verhalten sich entsprechend, was schon durch ihre oft erwähnte heimliche und versteckte Lebensweise dokumentiert wird. Auch auf dem Zug durch die Wüste Gobi nutzen Rubinkehlchen jede Deckung und verbergen sich hinter einzelnen Grasbüscheln (H. D. ALTMANN brieflich in GLUTZ & BAUER 1988, PIECHOCKI & BOLOD 1972). Sie sind jedoch in der Lage, ihr Verhalten den örtlichen Gegebenheiten anzupassen. So nutzen Rubinkehlchen im Hochgebirge anders als im Flachland nicht überwiegend die Morgen- oder Abenddämmerung zum Gesangsvortrag, vielmehr sind sie insbesondere in den hellen Nachmittagsstunden zu hören. SUSCHKIN (1914, zit. in GROTE 1934) vermutet, dass die geringere Dichte von Greifvögeln im Gebirge zu diesem „unvorsichtigen“ Verhalten verleitet (STEGMANN (1931) vermutet jedoch in den kalten Gebirgsnächten den Grund für den Gesang bei Tage, aber auch er bemerkt das wenig scheue Verhalten der Art im Hochgebirge). Tatsächlich meiden im Experiment Rubinkehlchen und Blaukehlchen Aufenthaltsorte ohne Deckung deutlich (Abbildung 20), was ihr Bemühen um Sicherheit illustriert<sup>14</sup>. Dies gilt allerdings nicht für Schwirrnachtigall und Blaunachtigall, die fast die Hälfte der Beobachtungszeit in den deckungsarmen Quadranten verbrachten. Sollte wirklich die Furcht vor Beutegreifern die Ursache für das häufige Unterbrechen der Nahrungssuche beim Rubinkehlchen sein und umgekehrt die Schwirrnachtigall besonders konzentriert der Nahrungssuche nachgehen, ohne viel Zeit mit Sichern zu verbringen, ist dies ein überraschendes Ergebnis. Schließlich sollte doch auch die Schwirrnachtigall eine Strategie zur Prädationsvermeidung verfolgen, die vermutlich in der Bevorzugung deckungsreicher Quadranten bestünde. Hier gilt es zu bedenken, dass die Schwirrnachtigall mit ihrem einheitlich braunen Gefieder die bei weitem unauffälligste Art der untersuchten Nachtigallen ist und vielleicht aus diesem Grunde durch ihre Tarnung weniger Gefahr als die übrigen läuft, Opfer eines Beutegreifers zu werden. Vollständig zu überzeugen mag diese Erklärung jedoch nicht.

<sup>14</sup> Ungeachtet dessen konnten namentlich im Frühjahr Rubinkehlchen bei der Nahrungssuche auf den offenen, fast vegetationsfreien kleinen Ackerflächen an der Station beobachtet werden; ein Verhalten, das keine der anderen Arten zeigte.

## 6.6 Habitatnutzung

Gauses Regel besagt, dass sich zwei oder mehr Arten nicht über einen längeren Zeitraum eine Nische teilen können (z.B. OSTERHAUS 1962). So zeigen sympatrische Vogelarten mit einer ähnlichen Nahrungssuchstrategie in der Regel Unterschiede in der Wahl ihres bevorzugten Mikrohabitats. Graukopfvireos (*Vireo solitarius*) z.B. suchen das stammnahe Blätterwerk oder den Stamm selbst nach Nahrung ab, während Rotaugenvireos (*Vireo olivaceus*) und Schlichtvireos (*Vireo philadelphicus*) die äußeren Zweige besuchen, wobei sich die letzteren wiederum in der vertikalen Nutzung unterscheiden. Alle drei Arten gehören zu den „Variable-distance searchers“, also zu denen, die häufig hüpfend oder fliegend sowohl nahe als auch entfernte Substrate zur Nahrungssuche aufsuchen (ROBINSON & HOLMES 1982). Wir haben gesehen, dass alle Nachtigallen sehr ähnliche Methoden bei der Nahrungssuche anwenden, entsprechend können wir für jede Art eine spezifische Wahl des Mikrohabitats oder der Mikrohabitate erwarten, die sich von den anderen Arten unterscheiden sollte.

Es kann kaum überraschen, dass die typischen Bodenvögel der sogenannten „Erdsänger“, zu denen die Nachtigallen zählen, ihre Nahrung vor allem auf dem Boden suchen<sup>15</sup>. Sie nehmen vorrangig Arthropoden und andere Wirbellose zu sich; beim Rubinkehlchen wurden Käfer und Insektenlarven (PAVLOV zit. in DEMENTEV & GLADKOV 1968) sowie Flohkrebse (Amphipoden) (GISENKO zit. ebd.) als Beute nachgewiesen. Alle vier Arten verbringen deutlich mehr als 80 % der im Experiment beobachteten Zeit auf dem Boden oder der unmittelbaren Bodenbedeckung (vgl. Kapitel 5.4.2). Die übrigen Möglichkeiten zur Nahrungssuche, nämlich Pflanzenteile wie Stängel, Äste oder Blätter sowie der freie Luftraum, werden nur selten realisiert. Somit ähneln sich die Arten in Bezug auf ihren bevorzugten Aufenthaltsort sehr. Dennoch lassen sie sich nach den übrigen Aufenthaltsorten in zwei Gruppen teilen: Die erste mit Rubinkehlchen und Blaukehlchen ist eher im Gestrüpp der Pflanzen auf der Nahrungssuche, als dass sie Beute im freien Luftraum fangen; bei der anderen Gruppe mit Schwirrnachtigall und Blaunachtigall verhält es sich umgekehrt. Dieses experimentell gewonnene Ergebnis deckt sich durchaus mit den Beobachtungen in der freien Natur, zumal gerade zu Beginn der Brutzeit, also direkt nach der Ankunft der Arten in Mirnoje, der Boden des zukünftigen Bruthabitats der früh heimkehrenden Arten Rubinkehlchen und insbesondere Blaukehlchen überschwemmt ist (Kapitel 5.2.2) und deshalb der Aufenthalt im Gezweig zum notwendigen Verhaltensrepertoire dieser Arten gehört. Dies bedeutet selbstverständlich nicht, dass Schwirrnachtigall und Blaukehlchen das Geäst grundsätzlich meiden; für beide Arten (ebenso wie für die beiden anderen) ist es die bevorzugte Singwarte, Schwirrnachtigallen sitzen gar während des Gesangs auf den Spitzen der hohen Bäume (eigene Beobachtung). Auf der anderen Seite können Blaukehlchen beim Fliegenschnäppen beobachtet werden, also bei der Nutzung des freien Luftraumes zur Nahrungsaufnahme (s.o.).

Auch bei der Wahl der mit unterschiedlichen Requisiten ausgestatteten Quadranten im Käfigexperiment (Kapitel 5.4.3) zeigen alle Arten ein ganz ähnliches Verhaltensmuster. Von allen Arten werden einige Quadranten kaum besucht (weniger als 10 % der beobachteten Zeit); von den höher gelegenen Requisiten sind dies die mit Weidenästen, die Weiden über dem Wasserbecken und die Brennnesseln in einer Höhe von mehr als 15 cm sowie von den bodennahen Requisiten die Blätter, Rasen, Moos und der Boden unter dem Reisig. Bezeichnenderweise wird von den eben genannten das Moos von Schwirrnachtigall und Blaunachtigall mit etwa 10 % recht häufig genutzt, zumindest ungleich häufiger als von Rubin- und Blaukehlchen. Diese Ressource ist in der hohen Aue, dem Lebensraum von Schwirr- und Blaunachtigall (Kapitel 5.2.1), weit häufiger vertreten als in der niederen Aue, in der sich die Bruthabitate von Rubin- und insbesondere von Blaukehlchen befinden. Aufgrund der mächtigen alljährlichen Überflutungen und des Eisganges kann Moos in der niederen Aue keine Polster ausbilden.

Die Aufenthaltsdauer in den von den meisten Arten mit jeweils über 10 % häufiger genutzten Quadranten, also solider und umgegrabener Boden, der Boden unter den Weiden und Brennnesseln, das Wasserbecken und das Reisigdickicht, lässt sich mit den Bedingungen im Bruthabitat der Arten in Einklang bringen. Der Boden unter den Weiden wird von Rubinkehlchen und Blaukehlchen mit gut 30 % bzw. knapp 40 % weit häufiger genutzt als von den beiden übrigen Arten. Dies ist verständlich, da Weidenbüsche mit darunter befindlichem offenem Boden der vorherrschende Strukturtyp der niedrigen Aue ist, der in der hohen Aue, dem ausschließlichen Lebensraum der Schwirr- und Blaunachtigall, jedoch kaum zu finden ist. Häufig wächst im Verlauf des Frühjahres, nachdem die Flut zurückgegangen ist und offenen Boden hinterlässt, eine dichte Brennnesselfur

<sup>15</sup> IWANOW (1929, zit. in GROTE 1934) fing ein Rubinkehlchenmännchen in einer Mausefalle!

unter den Weiden. Entsprechend wird dieser Strukturtyp von Rubinkehlchen und Blaukehlchen im Volierenexperiment am zweithäufigsten aufgesucht, er stellt aber auch den dritthäufigsten Aufenthaltsort der Blaunachtigall dar, obgleich sie im Plot von Mirnoje kaum entsprechende Strukturen in ihrem Bruthabitat vorfindet. Wie in Kapitel 5.2.1 erläutert, sind die auf dem Plot von der Blaunachtigall genutzten Bruthabitate durchaus nicht typisch für die Art. Wenngleich an den bevorzugten Habitaten der Uferabhänge wohl kaum die im Experiment verwendete *Salix dasyclados* vorkommt, können die nachgebildeten Strukturen aber sehr wohl mit denen der Böschungen vergleichbar sein.

Die Aufenthaltsdauer am Wasserbecken und dem Quadranten mit solidem Boden trennt erneut die beiden Gruppen Rubinkehlchen/Blaukehlchen und Schwirrnachtigall/Blaunachtigall. Die erstgenannte Gruppe hält sich weitaus häufiger am Wasserbecken auf als die zweite, die häufiger den soliden Boden nutzt. Zwar sind offenen Wasserflächen verschiedener Größe sowohl in der hohen als auch in der niederen Aue allgegenwärtig, aber flache, eng begrenzte Wasserflächen mit überhängenden Weiden, wie sie im Experiment nachgebildet wurden, sind in der niederen Aue häufiger zu finden. So nimmt die diesem Gewässertyp zuzuordnende Hochflutrinne einen nicht geringen Teil der niederen Aue des Plots ein. Einen so deutlichen Zusammenhang zwischen Strukturhäufigkeit im Bruthabitat mit entsprechend häufiger Nutzung und dem Aufenthalt im nachgebildeten Quadranten kann man im Fall des soliden Bodens jedoch nicht nachweisen. Im Gegenteil, offener, fester Boden ist in der niederen Aue weitaus verbreiteter als in der hohen, daher verwundert zunächst dessen geringe Nutzung durch Rubin- und Blaukehlchen. Es gilt jedoch zu bedenken, dass dieser Quadrant den Vögeln keinerlei Deckung bietet und es gerade Rubin- und Blaukehlchen sind, die offene Bereiche, in denen sie Beutegreifern ausgeliefert sind, deutlich meiden, wie Abbildung 20 illustriert und weiter unten besprochen wird. Die recht große Attraktivität des Quadranten mit umgegrabenem Boden für alle vier Arten, obschon auch ohne Deckung, widerspricht dem nicht unbedingt, da er leicht zugängliche Bodenarthropoden bietet und entsprechend von allen Arten ganz überwiegend zur Nahrungssuche aufgesucht wird, bei den verbleibenden Tätigkeiten aber gemieden wird (siehe Tabelle 37).

Aus dem bislang gesagten lässt sich schließen, dass die Volierenexperimente ein brauchbares Modell liefern, um die Habitatansprüche der Nachtigallen sowie die Nutzung unterschiedlicher Ressourcen in ihnen zu beschreiben<sup>16</sup>. Dies ist von großer Bedeutung, da eine direkte Aufnahme der Ressourcennutzung im Gelände bei der heimlichen und versteckten Lebensweise der Nachtigallen nur schwer und mit großem zeitlichen Aufwand gelingen kann und in dieser Arbeit ob der Mannigfaltigkeit der aufgenommenen Daten unterbleiben musste. Im folgenden soll versucht werden, die Ansprüche einer jeden Art getrennt zu betrachten und somit gleichsam die „**Optimalhabitate**“ der Nachtigallen zu rekonstruieren. Zu diesem Zweck wurden für jede Art die am häufigsten genutzten Quadranten aufsummiert, bis die Gesamtzeit des Aufenthaltes in diesen Quadranten rund 80 % der gesamten Beobachtungszeit betrug. Der pragmatische Wert von 80 % wurde gewählt, um für jede Art alle wichtigen, häufig aufgesuchten Quadranten/Requisiten aufzunehmen und dennoch die Übersichtlichkeit zu gewährleisten, die bei der Betrachtung aller Quadranten verloren ginge. Dennoch ist er nicht ohne eine gewisse Willkür gewählt und darf nicht darüber hinweg täuschen, dass die Ressourcen der Quadranten, die wegen ihrer geringen zeitlichen Nutzung nicht in die Betrachtung eingehen („Sonstiges“), trotzdem von großer und vielleicht sogar entscheidender Wichtigkeit für die Habitatwahl sein können; sie sind lediglich nicht quantitativ darstellbar. Die aus den Volierenexperimenten abgeleiteten „Optimalhabitate“ werden durch Beobachtungen im Freiland ergänzt, um neben der Bevorzugung bestimmter Requisiten auch deren Verfügbarkeit in realitas Rechnung zu tragen (vgl. JOHNSON 1980), wenngleich es nicht möglich war, diese Verfügbarkeit hinlänglich zu quantifizieren.

**Rubinkehlchen** bevorzugen ein Habitat mit einem großen Anteil von offenem Boden, der von überhängenden Bäumen beschirmt wird. Vermutlich dienen sie als Sichtschutz gegen Beutegreifer aus der Luft. Im Plot finden sich solche Strukturen vor allem in der niederen Aue mit Weiden als vorherrschender Baumart. Hochwasser und Eisgang zerstören alljährlich großflächig den Oberboden und verhindern das Entstehen einer Humusschicht. Eine Pflanzendecke kann sich nicht ausbilden und außer *Salix dasyclados* erträgt keine Baumart diese extremen Standortbedingungen. Hier finden sich auch die gerne genutzten Wasserflächen unter Weiden, die von der Struktur dem „offenen Boden unter Weiden“ im Experiment sehr ähneln. Ob das Vorhandensein von offenem

<sup>16</sup> Es sei jedoch noch einmal darauf verwiesen, dass auch ein noch so ausgeklügelter experimenteller Aufbau die komplexen Verhältnisse in der Natur nur auszugsweise widerspiegeln kann und Vögel zudem auf veränderte Bedingungen plastisch reagieren können.

Wasser wirklich von Bedeutung ist oder die Rubinkehlchen die offene Struktur zu schätzen wissen, sei dahingestellt.

Kleinflächig finden wir vergleichbare Strukturen auch in der höheren Aue, vornehmlich in den tiefer gelegenen Bereichen. Sie entstehen gleichfalls durch die Dynamik des Hochwassers, teils aber auch durch die Tätigkeit der Beobachter, die alljährlich ein Wegenetz zur Fortbewegung im Plot aufrecht erhalten.

Ähnliches gilt für das gleichfalls häufig genutzte Brennesseldickicht. Die Pflanze kommt im gesamten Plot vor, bildet aber in der niederen Aue ausgedehnte Reinbestände, die zwar dicht sind, den kleinen Vogel aber bei der Fortbewegung auf dem Boden nicht behindern. Vermutlich ist es dieser Vorteil der Struktur und nicht die Brennessel selbst, der für das Rubinkehlchen wichtig ist.

Schwer zu beurteilen ist die Bedeutung des umgegrabenen Bodens. Diese Requisite nimmt eine Sonderstellung ein, da sie als einzige keine Deckung bietet. Zudem könnte man bei oberflächlicher Betrachtung einwenden, dass Ackerflächen, die der Begriff impliziert, in der Aue unter natürlichen Bedingungen selbstredend nicht vorkommen und somit wohl kaum zum „Optimalhabitat“ des Rubinkehlchens zu zählen sind. Tatsächlich sind Strukturen, die denen des umgegrabenen Bodens entsprechen, auch ohne Einwirkung des Menschen in der Aue aber keinesfalls selten. Sie entstehen durch die Tätigkeit der Großsäuger, insbesondere der Braunbären, die den Boden durchwühlen, kleinräumig aber auch durch den Boden durchbrechendes Wurzelwerk oder umgestürzte Bäume. Vermutlich bieten sie dem Rubinkehlchen reichlich Nahrung durch die leicht erreichbaren Bodenarthropoden.

Zusammengefasst zeichnet sich das „Optimalhabitat“ der Rubinkehlchen durch große Anteile offenen Bodens mit reichlich Deckung und vielleicht dem Vorhandensein offenen Wassers aus. Da nur vier Requisiten häufig genutzt werden, scheint die Art keine allzu hohen Ansprüche an die Diversität ihres Lebensraumes zu stellen.

Diese Kurzcharakteristik deckt sich gut mit den Literaturangaben. Nach TARUNIN (1928 zit. in DEMENTEV & GLADKOV 1968) brütet das Rubinkehlchen in unterwuchsreichen Wäldern, gerne entlang der Flüsse und bevorzugt nicht nur am mittleren Jenissei, sondern auch z.B. bei Tobolsk, im Sajan und Altai, dichte Bestände der Traubenkirsche. Das Rubinkehlchen meidet in Transbaikalien Reinbestände der Tanne und Lärchentaige ohne Unterwuchs (DEMENTEV & GLADKOV 1968). GROTE (1934) vermutet im Rubinkehlchen einen ursprünglichen Gebirgsvogel, der sich aus den ostasiatischen Gebirgsländern die jetzt besiedelten Waldgebiete eroberte, und tatsächlich brütet die Art im Hochgebirge (z.B. Sajan und Kleiner Chingan) jenseits der Baumgrenze in der subalpinen Zone mit Zwergkiefer (*Pinus pumila*) und Zwergbirke (*Betula nana*) (STEGMANN 1931). Auch GROTE (1934) und ROGACHEVA (1992) betonen ausdrücklich den ökotonen Charakter der Bruthabitate des Rubinkehlchens.

**Blaukehlchen** ähneln in ihren Habitatansprüchen den Rubinkehlchen sehr. Sie nehmen gleichfalls mit der begrenzten Anzahl von vier Requisiten vorlieb, die sich zudem kaum von den vom Rubinkehlchen genutzten unterscheiden. Lediglich der umgegrabene Boden ist für das Blaukehlchen von untergeordneter Bedeutung, an seine Stelle tritt der Aufenthalt im Reisig. Diese Struktur ist in der niederen Aue, dem fast ausschließlichen Bruthabitat der Blaukehlchen im Plot, reichlich vorhanden. Tote und trockene Pflanzenteile finden sich als Genist in den Weiden und werden durch das Wasser an vielen Stellen zusammengeschwemmt. Die verbleibenden drei Hauptrequisiten entsprechen denen der Rubinkehlchen, unterscheiden sich jedoch quantitativ. Der Boden unter den Weiden ist von noch größerer Bedeutung als bei der vorherigen Art, was mit der Häufigkeit dieses Habitattyps in der niederen Aue korrespondiert.

Das „Optimalhabitat“ des Blaukehlchens zeichnet sich somit durch ein sehr großes Maß an Deckung aus, die die Art aber nicht an der ungehinderten Fortbewegung auf dem Boden hindert. Es entspricht somit den Verhältnissen in der niederen Aue, was sich hervorragend mit den Ergebnissen der Revierkartierung deckt.

Nach der Literatur brütet das Blaukehlchen in wasserbegleitender Weidenvegetation, im Süden Russlands auch in Bergen. Aus dem Altai liegen Beobachtungen in Höhen von 2.500 m vor, aus Tadschikistan gar bis zu 4.000 m (DEMENTEV & GLADKOV 1968). Die Statusangabe „ziemlich selten“ (ebd.) für die Taiga bezieht sich wohl auf die Fläche, da die Art wegen ihrer ans Wasser gebundenen Habitate lückig verbreitet ist. In geeigneten Habitaten, wie in der Aue bei Mirnoje, ist sie häufig.

**Schwirrnachtigallen** unterscheiden sich in Bezug auf ihre Habitatwahl deutlich von den beiden erstgenannten Arten. Im Vergleich zu diesen suchen sie sechs statt vier Ressourcen häufig auf, von denen die Hälfte ohne Deckung ist. Das Wasserbecken mit den überhängenden Weiden wird von ihnen kaum genutzt, was angesichts der Seltenheit dieses Typs in der hohen Aue, dem ausschließlichen Bruthabitat der Schwirrnachtigall, nicht überrascht. Der offene Boden unter den Weiden tritt in seiner Bedeutung deutlich zurück, auch dies ein Spiegel der Verhältnisse in der hohen Aue. Reisig und Brennesseldickicht werden durchaus genutzt; diese Requisiten finden sich, wie oben erwähnt, im gesamten Plot. Eine Gemeinsamkeit mit dem Rubinkehlchen besteht in der Nutzung des umgegrabenen Bodens. Diese Requisite findet sich nicht selten in der hohen Aue und dürfte, wie erwähnt, reichlich Nahrung bieten. Deckung bietet sie jedoch nicht, weshalb sie wohl vom Blaukehlchen gemieden wird, nicht aber von der Schwirrnachtigall, die mit der ausgedehnten Nutzung des ebenfalls deckungsfreien Moores und des soliden Bodens eine geringere Präferenz für Versteckmöglichkeiten zeigt.

Die Schwirrnachtigall bevorzugt somit ein diverses Habitat, in dem reichhaltige Nahrung eine größere Rolle zu spielen scheint als Deckung, wengleich zweifellos Versteckmöglichkeiten zur Verfügung stehen müssen. Neben den untersuchten Requisiten benötigt sie hohe Bäume als Singwarthe sowie einen Neststandort mit Halbhöhlencharakteristik, den sie in der Regel in abgebrochenen Baumstümpfen findet. Somit scheidet die niedere Aue als Lebensraum für die Art aus, ein Befund, der sich mit den Ergebnissen der Revierkartierung deckt.

GROTE (1941) bezeichnet die Schwirrnachtigall als Brutvogel der feuchten Taiga der Niederungen mit reichem Unterwuchs, wo sie oft gemeinsam mit dem Rubinkehlchen vorkommt, im Altai geht sie bis in 500 m Höhe. Wegen dieser Ansprüche ist sie sporadisch verbreitet, da auch die feuchten Niederungen nicht flächendeckend vertreten sind (DEMENTEV & GLADKOV 1968), an geeigneten Stellen ist sie jedoch durchaus häufig (GROTE 1934). In Ussurien werden besonders dunkle Wälder mit Mandschurischer Tanne (*Abies holophylla*) und Koreakiefer (*Pinus korayensis*) besiedelt (GROTE 1934). Dennoch betonen sowohl GROTE (1941) als auch JOHANSEN (1955), dass die Art geschlossene Bestände im Hochwald meidet und vielmehr offenere, wenn auch mit dichtem Unterwuchs bestandene Stellen wie Bachniederungen, kleine Lichtungen und Windwurfflächen besiedelt. Solche Standorte sind insbesondere in der Aue um Mirnoje häufig.

**Blaunachtigallen** stellen Ansprüche an ihren Lebensraum, die, folgt man den Ergebnissen der Volierenexperimente, kaum von denen der Schwirrnachtigallen zu unterscheiden sind. Sie nutzen hauptsächlich Requisiten, die sich in Gänze mit denen der Schwirrnachtigall decken. Sogar die Nutzungsanteile der Requisiten unterscheiden sich nur unwesentlich. Somit entspricht das Ergebnis der Revierkartierung, dass Blaunachtigallen ausschließlich in der hohen Aue brüten, den Erwartungen (siehe auch ROGACHEVA 1992). Dennoch wissen wir von den Beobachtungen außerhalb des Plots, dass sich die Ansprüche beider Arten keinesfalls so gleichen, wie es das Experiment glauben macht. Während die Schwirrnachtigall den Auwald als Brutgebiet deutlich bevorzugt, finden wir die Blaunachtigall in Zentralsibirien vor allem in nährstoffreichen Senken südwestexponierter Hänge (vgl. 5.2.1). Da die Art hier am äußersten Rande ihres Areals brütet, müssen die Beobachtungen mit Vorsicht interpretiert werden, da sie u.U. nicht auf weniger peripher gelegene Arealteile übertragbar sind. Als südliche Art bevorzugt sie möglicherweise die wärmsten Stellen, und die finden sich eben nicht im Auwald, sondern an den Hängen. GROTE (1941) bezeichnet die Blaunachtigall als Charaktervogel der Niederungstaiga mit reichlich Unterholz, im Altai dringt sie bis in eine Höhe von 600 m vor.

Wir haben gute Gründe für die **Einteilung der untersuchten Nachtigallen in zwei Gruppen** gesammelt, die erste mit Rubin- und Blaukehlchen, die zweite mit Schwirr- und Blaunachtigall. Dieser Eindruck wird durch die Betrachtung der Quotienten aus den gemeinsam genutzten Volierenquadranten zu allen genutzten Volierenquadranten verstärkt (Tabelle 44), wobei ein hoher Wert einer großen Übereinstimmung entspricht.

**Tabelle 44: Quotient der gemeinsam genutzten Volierenquadranten zur Gesamtzahl der genutzten Quadranten**

	Blaukehlchen	Schwirrnachtigall	Blaunachtigall
Rubinkehlchen	0,60	0,25	0,25
Blaukehlchen		0,43	0,43
Schwirrnachtigall			1,00

Die größte Übereinstimmung finden wir bei Blaunachtigall und Schwirrnachtigall mit dem Quotienten 1, also einer gemeinsamen Nutzung aller wichtigen Requisiten, die im Experiment angeboten wurden. Dies stimmt mit der Wahl der Bruthabitate im Freiland überein; beide Arten brüten ausschließlich in der hohen Aue (siehe Abbildung 14). 66 % des (einzigen) Blaunachtigallreviers liegen zugleich innerhalb der Reviere von Schwirrnachtigallen (Tabelle 26).

Ein ähnlich gutes Beispiel für die Übereinstimmung der im Experiment gewonnenen Werte mit der tatsächlichen Brutverbreitung finden wir bei Rubinkehlchen und Blaukehlchen. Mit einem Quotienten von 0,6 nutzen sie die Mehrzahl der angebotenen Requisiten im Volierenexperiment gemeinsam, und auch die Habitate der Brutreviere im Freiland zeigen viele Gemeinsamkeiten. Neben dem Blaukehlchen, das weitgehend auf die niedere Aue beschränkt ist, brütet nur das Rubinkehlchen im Weidenteil des Plots.

Die geringste Übereinstimmung der genutzten Volierenquadranten finden sich zwischen Schwirrnachtigall und Rubinkehlchen, obgleich letztgenannte Art auch in der hohen Aue, dem Bruthabitat der Schwirrnachtigall, weit verbreitet und der Prozentwert der gemeinsam genutzten Quadranten im Plot hoch ist; über 50 % der Fläche der Schwirrnachtigallenreviere wird auch von Rubinkehlchen besiedelt. Dies ist ein Indiz für den außerordentlichen Strukturreichtum des Auwaldes, der Arten mit unterschiedlichen (in gewissen Grenzen) Ansprüchen auf engem Raum Lebensmöglichkeiten bietet.

Ob die räumliche Verteilung der vier Arten auf dem Plot ausschließlich auf deren unterschiedlichen Ansprüchen beruht oder aber interspezifische Konkurrenz zu mindest teilweise Verdrängungsmechanismen bedingt, die die Verteilung beeinflussen, ist schwer zu entscheiden. Die große jährliche strukturelle Variabilität der Aue lässt Vergleiche kleinflächiger Siedlungsdichten zwischen den Jahren, die auf eine Beeinflussung des Vorhandenseins einer Art durch eine andere hindeuten könnten, nicht zu. Die jährlichen Häufigkeiten (Kapitel 5.2.2, Abbildung 16) der Arten lassen jedoch vermuten, dass zu mindest die Populationsgröße einer Art kaum Auswirkungen auf die einer anderen hat. Solche wären ohnehin nur zwischen Rubinkehlchen und Blaukehlchen einerseits und zwischen Rubinkehlchen und Schwirrnachtigall andererseits zu vermuten, da sich die Bruthabitate der Schwirrnachtigallen und Blaukehlchen kaum überschneiden (Kapitel 5.2.1). Die Bestandsänderungen zwischen den Jahren scheinen eher auf Witterungseinflüsse oder auf Räuberdichten als auf interspezifische Konkurrenz zurückzuführen sein, da die Bestandszahlen in gleichen Jahren bei allen Arten mit wenigen Ausnahmen eine ähnliche Tendenz zeigen. ROGACHEVA (1992) weist darauf hin, dass in den Jahren 1981 und 1985 die große Häufigkeit der Rubinkehlchen mit Populationsmaxima von Kleinsäugern zusammen fiel. Vermutlich besteht für Räuber in Jahren mit hoher Kleinsäuger- und somit Beutedichte weniger Veranlassung, nach Vogelnestern zu suchen. Lediglich die sehr hohen Individuenzahlen der Rubinkehlchen im Jahre 1994 korrespondieren mit einer geringen Zahl von Schwirrnachtigallen. Aus dieser Ausnahme eine direkte Beeinflussung der Arten konstruieren zu wollen, ist jedoch zu gewagt. Dies bedeutet freilich nicht, dass zwischen den Arten keine Konkurrenz um bestimmte Requisiten besteht, die im Einzelfall zu Interferenzen führen könnten (vgl. z.B. CODY 1981). Direkte Auseinandersetzungen zwischen Rubin- und Blaukehlchen konnten selten im zeitigen Frühjahr, also vor der Brutperiode, beobachtet werden. Sie mögen durchaus auch während der Brutzeit vorkommen, wurden jedoch, vielleicht wegen der heimlichen Lebensweise der Kontrahenten, nicht beobachtet.



Interspezifische Konkurrenz kann die räumliche Verteilung von Vogelarten auf unterschiedlichen Skalenniveaus beeinflussen (CONNOR & BOWERS 1987). So vermuten beispielweise TERBORGH & WESKE (1975) eine Beeinflussung der zonalen Höhengliederung von Bergvögeln der Anden durch Konkurrenz. Einen ähnlichen Fall beschreibt GROTE (1941) für die räumliche Verteilung von Rubin- und Blaukehlchen im Altai. In diesem zentralasiatischen Hochgebirge sind in den Hochlagen der subalpinen Zone (1.700-2.500 m) die Rubinkehlchen selten, wohl aber ist das Blaukehlchen mit der Unterart *L. s. altaica* gut vertreten. Blaukehlchen brüten dort jedoch nicht in der eigentlichen Waldzone, die hingegen vom Rubinkehlchen besiedelt wird.

Interspezifische Konkurrenz aber auch wechselseitiger Nutzen zwischen den Arten ist selbstverständlich nicht auf die Vertreter der Gattung *Luscinia* beschränkt. So erläutert SLAVSGOLD (1980) in seiner Arbeit den positiven Zusammenhang zwischen der Brutdichte insbesondere nördlicher Arten und dem Vorhandensein von Kolonien der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*). Er erklärt dies mit der effektiven Abwehr von Beutegreifern durch das Drosselkollektiv, von dem auch andere Arten profitieren. Da es auch im Plot von Mirnoje zu Clusterbildungen oder Aggregationen von Wacholderdrosselnestern kommt, ist ein solcher Zusammenhang für die untersuchten Nachtigallen nicht auszuschließen. Allerdings sind letztere Bodenbrüter (mit Ausnahme der Schwirrnachtigall), deren Prädatoren vermutlich nur in geringerem Maße Gegenstand der Abwehrattacken der Drosseln sind.

Gesonderte Untersuchungen zu diesem Themenkreis konnten nicht durchgeführt werden. Der subjektive, nicht quantifizierte Eindruck einer hohen Brutdichte namentlich der Rubinkehlchen in der Nähe der Wacholderdrosselaggregationen kann durchaus auf die hohe Produktivität dieser Standorte und nicht oder nur zum Teil auf den Schutz durch die Drosselkolonie zurückzuführen sein. Gültige Aussagen können nur durch spezielle Untersuchungen oder gar durch Freilandexperimente getroffen werden.

## 7. Synthese und Ausblick

Zusammenfassend lässt sich anhand der untersuchten Nachtigallen die Nutzung eines in der Landschaft mehr oder weniger klar abgrenzbaren Lebensraumkomplexes<sup>17</sup>, des Auwaldes, durch morphologisch und ökologisch ähnliche, nah verwandte Arten demonstrieren. Blaukehlchen einerseits mit ihrer räumlichen Beschränkung auf die niedere Aue und Schwirrnachtigallen andererseits mit ihrer ausschließlichen Verbreitung in der hohen Aue bilden die beiden Pole des Spektrums, zwischen denen Rubinkehlchen, die in beiden Lebensraumtypen brüten, vermitteln. Die Blaunachtigall erreicht in Mirnoje die äußerste Grenze ihres Verbreitungsgebietes und brütet nur ausnahmsweise in der hohen Aue des Plots.

Blaukehlchen und Rubinkehlchen bilden ein recht ähnliches Artenpaar, das von den beiden übrigen Nachtigallen in mancherlei Hinsicht deutlich verschieden ist. Während Blaunachtigall und insbesondere Schwirrnachtigall als „Waldnachtigallen“ bezeichnet werden können, bevorzugen die beiden „Kehlchen“ offenere Habitate, die dennoch ausreichend Deckung bieten müssen. Auch morphologisch stehen sich beide Arten nahe. Sie zeigen einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus, wenngleich sich die alten Weibchen beider Arten der Färbung der Männchen angleichen. Auch die Geschlechter der Blaunachtigallen sind unterschiedlich gefärbt, allerdings erstreckt sich das namensgebende Blau des Männchens auf die Rücken- und Flügelpartie, die Kehle ist ungezeichnet. Nur bei der Blaunachtigall lassen sich Männchen im zweiten Kalenderjahr von den drei- und mehrjährigen Vögeln anhand der braunen Federpartien schon im Freiland unterscheiden.

Die Geschlechter der Schwirrnachtigall sind gleich gezeichnet. Ohnehin nimmt die Art in vielerlei Hinsicht eine Sonderstellung ein. Sie ist an die hohe Aue mit ihrer Waldstruktur gebunden und führt im Gegensatz zu fast allen anderen Singvögeln der mittleren Taiga nicht einmal ihre Jungen in die nahrungsreiche Weidenaue. Der Gesang der Männchen ist einfach strukturiert und nicht mit dem komplexen Wohlklang der drei übrigen Arten zu vergleichen. Nicht selten wird er von der Spitze der höchsten Bäume vorgetragen, was den Waldcharakter der Art unterstreicht. Das Nest wird nicht auf dem Boden, sondern in einer Astgabel oder Halbhöhle in etwa einem Meter Höhe angelegt. Die Geschlechter ähneln sich nicht nur äußerlich, sondern zeigen auch ein vergleichbares Aktivitätsmuster. Es steht daher zu vermuten, dass das Paarungssystem der Schwirrnachtigall strikter monogam ist als das der übrigen Arten. Zwar haben auch diese ein saisonal monogames Paarungssystem, jedoch liegen Indizien für gelegentliche Polygynie alter Männchen vor. Beim Blaukehlchen wurde Polygynie sicher nachgewiesen.

Trotz der deutlichen Unterschiede zwischen den Arten sind die Nachtigallen eine recht einheitliche Gruppe. Alle vier stehen sich morphologisch im Hinblick auf ihre Körpermaße nahe und sind als Bodenvögel an die Nahrungssuche und die Fortbewegung in deckungsreichem Gestrüpp angepasst. Zudem unterliegen sie gemeinsam den Anforderungen eines sich stetig ändernden Lebensraumes in der hochdynamischen Aue und müssen als Langstreckenzieher den Ablauf der Brutsaison auf den kurzen sibirischen Sommer und das alljährliche Frühjahrshochwasser abstimmen.

Die Nachtigallen müssen in ihrem Lebensraum in der Aue von Mirnoje mit keiner anderen Artengruppe direkt konkurrieren. Weitere kleine Drosselverwandte sind ebenso wie die kurzbeinigen Braunellen (Prunellidae) als Brutvögel nicht vertreten<sup>18</sup>. Streifenschwirl (*Locustella certhiola*) und Strichelschwirl (*Locustella lanceolata*), beides häufige Brutvögel, nutzen Habitate, die sich mit ihrer äußerst dichten Vegetation deutlich von denen der Nachtigallen unterscheiden. Schließlich sind die Drosseln der Gattungen *Turdus* und *Zoothera*, die auf der Untersuchungsfläche mit vielen Arten und z.T. beträchtlicher Dichte brüten<sup>19</sup>, allein durch ihre bedeutendere Größe von den Nachtigallen ökologisch getrennt. So ist es zu erklären, dass es den vier Arten trotz ihrer großen Ähnlichkeit gelingt, die gesamte Aue mit ihren mannigfaltigen Strukturen zu besiedeln.

Es muss einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben, die offenen Fragen z.B. hinsichtlich der Paarungssysteme und der Populationsstruktur zu klären. Sicherlich wird man hierzu auf Labormethoden wie DNA-Vaterschaftstests zurückgreifen müssen, die den Rahmen dieser Arbeit gesprengt

<sup>17</sup> Eine solche Formulierung wäre in einer metatheoretischen Arbeit über die Wissenschaften des Raumes problematisch, wenn nicht gar verwerflich (z.B. HARD 1973). Hier will sie nur als Beschreibung des unabdingbaren Faktums der Abgrenzung eines Untersuchungsgebietes mit mehr oder weniger einheitlicher naturräumlicher Ausstattung verstanden werden.

<sup>18</sup> Die Bergbraunelle (*Prunella montanella*) ist als einziger Vertreter der Gattung ein regelmäßiger, wenn auch seltener Durchzügler.

<sup>19</sup> Regelmäßige Brutvögel dieser Gruppe sind Weißbraundrossel (*Turdus obscurus*), Bechsteindrossel (*Turdus ruficollis atrogularis*), Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*), Rotdrossel (*Turdus iliacus*), Singdrossel (*Turdus philomelos*) und Schieferdrossel (*Zoothera sibirica*).

hätten. Zudem wird die Freilandbeobachtung der Nachtigallen zu intensivieren sein. Nicht weniger interessant wäre es, die Untersuchungen auf Interaktionen mit Vertretern anderer Gattungen auszuweiten. Wegen des strengen Zeitplans auf der Station und der widrigen Lebensverhältnisse, die einen Gutteil der potentiellen Arbeitszeit mit Tätigkeiten des alltäglichen (Über-)Lebens binden, sollten solche Vorhaben mit einer ausreichenden Personalstärke angegangen werden.

Wir haben gesehen, dass alle Arten morphologische und ethologische Anpassungen an ihre bevorzugten Habitate zeigen, wenngleich nicht jedes untersuchte Merkmal zwanglos als „Antwort“ der Arten auf die Anforderungen ihrer Umwelt im Brutgebiet zu interpretieren ist. Umgekehrt lässt sich aus der Betrachtung ausgewählter Merkmale nicht unbedingt auf die Habitatansprüche einer Art schließen. Es ist eine Binsenweisheit, dass die komplexen Verhältnisse in der Natur mit ihren rezent und historisch bedingten Wirkungsgefügen nicht auf wenige messbare Faktoren zu reduzieren sind. Noch immer wissen wir wenig über die ökologischen Zwänge, die auf Zugvögel der nördlichen Breiten einwirken, denn meist sind detaillierte Untersuchungen solcher Arten, wie in der vorliegenden Arbeit, auf die Bedingungen im Brutgebiet beschränkt. Die Nachtigallen halten sich hier aber nur zwei bis drei Monate im Jahr auf; sie beschränken ihre Anwesenheit auf einen Zeitraum großer Nahrungsdichte. Den ganz überwiegenden Teil des Jahres verbringen sie auf dem kräftezehrenden Zug mit seinen unvorhersagbaren Unbilden und vor allem im Winterquartier mit einem weitaus weniger konstanten Nahrungsangebot. Zudem müssen sie sich hier ihren Lebensraum mit einer Vielzahl anderer Arten teilen, nämlich sowohl mit den dortigen Brutvögeln als auch mit weiteren Zugvögeln, die in den Tropen oder Subtropen überwintern. Es ist leicht vorstellbar, dass die morphologischen und ethologischen Adaptionen der Nachtigallen und vieler anderer Zugvögel, die sich nur für kurze Zeit im Brutgebiet aufhalten, vor allem durch die Anforderungen des Überwinterungsgebietes bedingt sind. Vielleicht müssen wir gar unsere Vorstellungen von paläarktischen Brutvogelarten, die in hohen Breiten heimisch sind und lediglich den pessimalen Winterbedingungen ausweichen, revidieren. Handelt es sich in Wirklichkeit eher um tropische oder subtropische Arten, die ihre heimatlichen Gefilde im Sommer verlassen, um die nördlichen Breiten mit ihren günstigen Nahrungsbedingungen und ihrer verminderten Konkurrenz zur Brut zu nutzen? Es wird zukünftigen Studien in den Winterquartieren der Nachtigallen vorbehalten bleiben, einen Beitrag zur Klärung dieser Frage zu leisten.

Das alles soll natürlich weder bedeuten, dass Morphologie und Verhalten einer Art unabhängig von den naturräumlichen Gegebenheiten, in denen sie existiert, zu verstehen sind, noch dass das System, in dem eine Art mit seinem Umfeld verbunden ist, grundsätzlich unzugänglich ist. Dennoch ist bei der Interpretation ökologischer Zusammenhänge bei zwangsläufig unzulänglicher Datenlage („zwangsläufig“ eben wegen der unüberschaubaren Komplexität der zu beschreibenden Systeme) Vorsicht geboten. An dieser Vorsicht gebricht es leider allzu vielen Arbeiten, und der kritische Leser wird auch in der vorliegenden Untersuchung auf manche vorschnellen Schlüsse stoßen, auch wenn versucht wurde, an vielen (zu vielen?) Stellen auf methodische Unzulänglichkeiten und interpretatorische Unsicherheiten hinzuweisen.

*„Wer will was lebendig's erkennen und beschreiben,  
Sucht erst den Geist herauszutreiben,  
Dann hat er die Teile in seiner Hand  
fehlt leider! nur das geistige Band.“*  
J. W. v. Goethe

## 8. Zusammenfassung

An der biologischen Feldstation von Mirnoje im Auwald des linken Ufers des Jenisseis in Zentralsibirien wurden in den Jahren 1997 und 1998 umfangreiche Studien an den dort brütenden Nachtigallen Rubinkehlchen (*Luscinia calliope*), Blaukehlchen (*L. svecica*), Schwirrnachtigall (*L. sibilans*) und Blaunachtigall (*L. cyane*) durchgeführt. Zusätzlich wurden Daten des langjährigen Fangprogramms aus den Jahren 1989 bis 1996 ausgewertet. Auf einem 45 ha großen Plot wurden die Nachtigallen mit Japannetzen gefangen, vermessen und beringt. Im Spätsommer der Jahre 1997 und 1998 wurden Volierenexperimente durchgeführt.

Mit durchschnittlich 20 g ist das Rubinkehlchen um über 20 % schwerer als die übrigen Arten, die von ähnlicher Größe sind. Auch bei den übrigen Maßzahlen (Schwanz-, Tarsus-, Hinterzehen-, Hinterkrallen- und Spannlänge sowie Schnabellänge, -höhe und -breite) übertreffen die Rubinkehlchen die drei übrigen Arten. Dies relativiert sich bei der Auswertung der relativen Körpermaße, die durch Division der Körpermaße durch das Maß für die Körpergröße gewonnen wurden. Lediglich die relativen Schwanz- und Tarsuslängen sind beim Rubinkehlchen bedeutender als bei den übrigen Arten. Rubinkehlchen haben die relativ kürzesten Flügel und längsten Schwänze, während es sich bei der Blaunachtigall genau umgekehrt verhält. Hinsichtlich des Handflügelindex lassen sich mit den rundflügligen Rubin- und Blaukehlchen sowie den spitzflügligeren Schwirr- und Blaunachtigallen zwei Gruppen ausmachen. Im Hinblick auf die Flugleistung bedeutet dies, dass Blaunachtigallen die besten Streckenflieger der Nachtigallen, die Rubinkehlchen aber die wenigsten Flugkünstler sind. Blaukehlchen und Schwirrnachtigallen nehmen intermediäre Stellungen ein. Die Befunde lassen sich nicht eindeutig mit der Länge der Zugwege in Einklang bringen.

Die vier Nachtigallenarten erreichen ihr Brutgebiet in der Region von Mirnoje sukzessive, wobei die Männchen vor den Weibchen eintreffen. Die früheste Art ist das Blaukehlchen, das bereits in der letzten Maiwoche den Auwald erreicht. Es folgen Rubinkehlchen, Schwirrnachtigall und schließlich Blaunachtigall. Trotz der unterschiedlichen Ankunftsdaten beginnen alle Arten Mitte oder Ende der zweiten Junidekade mit der Brut, da vor diesem Zeitpunkt die potentiellen Brutplätze zu mindest in der niederen Aue noch durch das jährliche Frühjahrshochwasser überschwemmt sind. Größere Arten beginnen etwas eher mit der Brut als kleinere.

Blaukehlchen brüten ausschließlich im flussnahen Weidenteil der Aue, während die Territorien der Schwirrnachtigallen zur Gänze in der hohen Aue mit ausgeprägter Waldstruktur liegen. Rubinkehlchen etablieren ihre Reviere, die sich durch deutlichen Ökotoncharakter auszeichnen, auf der Fläche des gesamten Plots. Die Blaunachtigall brütet in der unmittelbaren Umgebung des Untersuchungsgebietes nicht selten, auf dem Plot wurde jedoch nur ein Nest in der hohen Aue gefunden. Das Rubinkehlchen ist die häufigste Nachtigall; es wurden 2.200 Individuen gefangen, die Art brütet in einer Dichte von 5 Paaren/ha. Blaukehlchen wurden nur halb so häufig gefangen und erreichen eine Dichte von 2,9 Paaren/ha. Die Territorien der Schwirrnachtigall sind größer als die der anderen Arten, sie brütet in einer Dichte von 1,1 Paaren/10ha und wurde ca. zwanzig Mal seltener gefangen als das Rubinkehlchen. Die Zahl der gefangenen männlichen Individuen übersteigt die der weiblichen um etwa 20 bis 25 % (mit Ausnahme der Blaunachtigall, deren Stichprobenumfang sehr gering ist).

Im Volierenexperiment verbrachten alle Arten mehr Zeit mit der Nahrungssuche als mit anderen Tätigkeiten. Alle Arten halten sich zu über 80 % auf dem Boden auf. Rubinkehlchen und Blaukehlchen sind eher im Gestrüpp der Pflanzen auf der Nahrungssuche, als dass sie Beute im freien Luftraum fangen; bei Schwirrnachtigall und Blaunachtigall verhält es sich umgekehrt. Dieses experimentell gewonnene Ergebnis deckt sich durchaus mit den Beobachtungen in der freien Natur. Das bevorzugte Beutegreifmanöver mit über 90 % ist das „Gleaning“, also die Aufnahme einer stationären Beute während des Stehens oder Hüpfens. Die Suchgeschwindigkeit der Arten unterscheidet sich deutlich. Blaukehlchen führen 40 mal pro Minute ein Manöver aus, Rubinkehlchen und Schwirrnachtigall tun dies etwa alle zwei Sekunden. Die Blaunachtigall trägt nur elf Mal pro Minute ein entsprechendes Verhalten vor.

Abschließend lassen sich die vier Arten grob in zwei Gruppen einteilen. Die erste Gruppe umfasst Blaukehlchen und Rubinkehlchen, die sich häufiger auf offenen, wenn auch geschützten Stellen aufhalten und echter Waldstrukturen nicht bedürfen (vom Blaukehlchen werden sie gar gemieden). Demgegenüber lassen sich die Vertreter der zweiten Gruppe, Schwirr- und Blaunachtigall, als „Waldnachtigallen“ charakterisieren. Bei der Schwirrnachtigall geht die Bindung an den hohen Teil der Aue so weit, dass sie nicht einmal die Jungvögel in die nahrungsreiche, niedere Weidenaue führt. Ohnehin nimmt die Schwirrnachtigall eine gewisse Sonderstellung ein, die sich bereits am

fehlenden Färbungsunterschied der Geschlechter sowie am eintönigen Gesang, der von der Spitze hoher Bäume vorgetragen wird, zeigt. Zudem sind Schwirrnachtigallen im Gegensatz zu allen übrigen Arten keine Bodenbrüter. Der geringe Geschlechtsdimorphismus, der lediglich bei einigen morphologischen Maßzahlen nachzuweisen ist, manifestiert sich auch im Verhalten. Beide Geschlechter zeigen ein ähnliches Aktivitätsmuster und neigen häufiger als die übrigen Arten dazu, sich in den Netzen zu verfangen, was vermutlich in der bedeutenden Größe ihrer Reviere und einem strikter monogamen Paarungssystem begründet liegt.

## 9. Literatur

- Adams, J. (1995):** Global atlas of palaeovegetation since the last glacial maximum. [www.soton.ac.uk/~tjms/adams4.html](http://www.soton.ac.uk/~tjms/adams4.html). Abgerufen am 18.02.2001
- Adams, J. (o. J.):** Eurasia during the last 150,000 years. [www.esd.ornl.gov/projekts/gen/nerceurasia.html](http://www.esd.ornl.gov/projekts/gen/nerceurasia.html). Abgerufen am 18.02.2001
- Ali, S. & S. D. Ripley (1987):** Compact handbook of the birds of India and Pakistan together with those of Bangladesh, Nepal, Bhutan and Sri Lanka. 2. Aufl. Delhi, Oxford, New York
- Amadon, D. (1943):** Bird weights as an aid in taxonomy. *The Wilson Bulletin* 55: 164-177
- Aplonov, S. V. (1995):** The tectonic evolution of West Siberia: an attempt at a geophysical analysis. *Tectonophysics* 245: 61-84
- Aschoff, J. & H. Pohl (1970):** Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *Journal für Ornithologie* 111: 38-47
- Barthel, P. H. (1996):** Die Bestimmung des Rubinkehlchens *Luscinia calliope* und sein Auftreten in Europa. *Limicola* 10: 180-189
- Baumann, S. (2001):** Observations on the coexistence of Palearctic and African Orioles *Oriolus spec.* in Zimbabwe. *Die Vogelwelt* 122: 67-79
- Beer de, S. J.; Lockwood, G. M.; Raijmakers, J. H. F. A.; Raijmakers, J. M. H.; Scott, W. A.; Oschadleus, H. D. & L. G. Underhill (2001):** SAFRING bird ringing manual. Cape Town. (=Avian Demography Unit guide 5)
- Bergmann, C. (1847):** Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. *Göttinger Studien, Abteilung 1, mathematische und naturwissenschaftliche Abhandlungen* 2: 595-708
- Bergmann, H.-H. (2001):** Das Rubinkehlchen. *Der Falke* 48: 183-185
- Bezzel, E. (1993):** Kompendium der Vögel Mitteleuropas: Passeres – Singvögel. Wiesbaden
- Bezzel, E. & R. Prinzinger (1990):** Ornithologie. 2. Aufl. Stuttgart
- Bibby, C. J.; N. D. Burgess & D. A. Hill (1992):** Bird census techniques. London, San Diego
- Bortz, J. (1993):** Statistik für Sozialwissenschaftler. 4. Aufl. Berlin
- Bourski, O. V. (1995):** Yenisei middle taiga breeding bird communities: overview and principal differences. *Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens* 48: 133-156
- Breitwisch, R. (1989):** Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current Ornithology* 6: 1-50
- Bröckel, K. von (1973):** Vergleichende Messungen an lebenden und frischtoten Gartengrasmücken (*Sylvia borin*). *Journal für Ornithologie* 114: 118-122
- Bryson, A. G. S. (1951):** Isle of May observatory report 1950. *Scottish Nature* 63: 56-63
- Busse, P. (1984):** Key to sexing and ageing of European Passerines – Schlüssel zur Alters- und Geschlechtsbestimmung europäischer Singvögel. Hannover-Limmer. (=Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens 37. Sonderheft 1984)
- Cheng, T. H. (1963):** China's economic fauna: birds. Peiping
- Chochrjakow, S. A. & W. P. Schochrin (2002):** Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere des Lasowski Sapowednik (Russisch Fernost). Laso
- Clutton-Brock, T. H. (1986):** Sex ratio variation in birds. *Ibis* 128: 317-329
- Cody, M. L. (1974):** Competition and the structure of bird communities. Princeton
- Cody, M. L. (1981):** Habitat selection in birds: the role of vegetation structure, competitors, and productivity. *BioScience* 31: 107-113
- Conner E. F. & M. A. Bowers (1987):** The spatial consequences of interspecific competition. *Annales Zoologici Fennici* 24: 213-226

- Cornwallis, R. K. & A. E. Smith (1960):** The bird in the hand: a field guide for ringers and bird observatory workers. Oxford. (=British Trust for Ornithology field guide 6)
- Cramp, S. (Hrsg.) (1988):** Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 5. Tyrant flycatchers to thrushes. Oxford, New York
- Danilow, N. N.; Ryschanowskij, V. N. & V. K. Rjabizew (1984):** Ptizy Jamala - Vögel der Jamal-Halbinsel (russ.). Moskau
- Davies, J. (1957):** Comparative foraging behaviour of spotted and brown towhees. *The Auk* 74: 129-166
- Dawson, F. R. & J. W. Hudson (1970):** Birds. In: Whittow, G. C. (Hrsg): Comparative physiology of thermoregulation. Volume 1. New York, London: 223-310
- Dementev, G. P. & N. A. Gladkov (Hrsg.) (1968):** Birds of the Soviet Union. Volume 6. Jerusalem
- Dhont, A. A. (1970):** The sex ratio of nestling great tits. *Bird Study* 17: 282-286
- Diesselhorst, G. (1968):** Beiträge zur Ökologie der Vögel Zentral- und Ost-Nepals. Innsbruck, München. (=Khumbu Himal: Ergebnisse des Forschungsunternehmens Nepal Himalaya. Band 2)
- Dilger, W. C. (1956):** Adaptive modifications and ecological isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Wilson Bulletin* 68: 171-199
- Dolgushin E. A. (1960-1972):** Ptizy Kasachstana - Vögel Kasachstans (russ.). Alma-Ata
- Dunn, P. O.; Whittingham, L. A. & T. E. Pitcher (2001):** Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution* 55: 161-175
- East, M. (1981):** Aspects of courtship and parental care of the european robin *Erithacus rubecula*. *Ornis Scandinavica* 12: 230-239
- Eckhardt, R. C. (1979):** The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecological Monographs* 49: 129-149
- Engelmoer, M.; Roselaar, K.; Boere, G. C. & E. Nieboer (1983):** Post-mortem changes in measurements of some waders. *Ringling and Migration* 4: 245-248
- Engels, W. L. (1938):** Cursorial adaptation in birds: limb proportions in the skeleton of *Geococcyx*. *Journal of Morphology* 63: 207-217
- Engels, W. L. (1940):** Structural adaptations in thrashers (Mimidae: Genus *Toxostoma*) with comments interspecific relationships. *University of California Publications in Zoology* 42, 7: 341-400
- Fitzpatrick, J. W. (1980):** Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82: 43-57
- Fitzpatrick, J. W. (1981):** Search strategies of tyrant flycatchers. *Animal Behaviour* 29: 810-821
- Franz, D. (1989):** Grundlagen und Strategien eines Schutzkonzeptes für das Blaukehlchen (*Luscinia svecica cyaneola*). In: Bayerisches Landesamt für Umweltschutz (Hrsg.): Beiträge zum Artenschutz. Band 8. Seminarbeiträge. München. (=Schriftenreihe Bayerisches Landesamt für Umweltschutz 92): 19-27
- Franz, D. (1998):** Das Blaukehlchen: von der Rarität zum Allerweltvogel? Wiesbaden
- Franz, D. & N. Theiss (1986):** Untersuchungen zur Rückkehrquote einer farbberingten Population des Blaukehlchens *Luscinia svecica cyaneola*. *Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 25: 11-17
- Frettwell, S. D. (1969):** Ecotypic variation in the non-breeding season in migratory populations: a study on tarsal length in some Fringillidae. *Evolution* 23: 406-420
- Gaston, A. J. (1974):** Adaptation in the genus *Phylloscopus*. *Ibis* 116: 432-450
- Gatter, W. (1976):** Feldkennzeichen ziehender Passeres. *Die Vogelwelt* 97: 201-217
- Gatter, W. (1979):** Unterschiedliche Zuggeschwindigkeiten nahe verwandter Vogelarten. *Journal für Ornithologie* 120: 221-225
- Gatter, W. (2002):** Kennzeichen am Tage ziehender Singvögel. *Limicola* 16: 193-233

- Gauthreaux, S. A. (1978):** The ecological significance of behavioral dominance. *Perspectives in Ethology* 3: 17-54
- Gisenko, A. I. (1955):** Ptizy Sachalinskoj Oblasti - Die Vögel von Sachalin (russ.). Moskau
- Glutz von Blotzheim, U. N. & K. M. Bauer (1988):** Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 11. Passeriformes. Wiesbaden
- Grant, P. R. (1965):** The adaptive significance of some size trends in island birds. *Evolution* 19: 335-367
- Greenberg, R. E. (1980):** Demographic aspects of long-distance migration. In: Keast, A. & E. S. Morton (Hrsg.): *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation*. Washington, D.C.: 493-504
- Greenberg, R. (1986):** Competition in migrant birds in the nonbreeding season. *Current Ornithology* 3: 281-307
- Greenwood, P. J. (1983):** Mating systems and the evolutionary consequences of dispersal. In: Swingland, I. R. & P. J. Greenwood (Hrsg.): *The ecology of animal movement*. Oxford: 116-131
- Gross, S. J. & T. D. Price (2000):** Determinants of the northern and southern range limits of a warbler in its winter quarters in India. *Journal of Biogeography* 27: 869-878
- Grote, H. (1931):** Über die russischen Blaukehlchen. *Falco* 27: 1-6
- Grote, H. (1934):** Zur Biologie einiger ostpaläarktischer Erdsänger. *Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Vögel mit Berücksichtigung der Oologie* 10: 99-105
- Grote, H. (1941):** Über die Lebensweise einiger Erdsänger und Rotschwänze des Altai. *Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Vögel mit Berücksichtigung der Oologie* 17: 200-207
- Haila, Y. & O. Järvinen (1990):** Northern conifer forests and their bird species assemblages. In: Keast, A. (Hrsg.): *Biogeography and ecology of forest bird communities*. Den Haag: 61-85
- Hamilton, T. H. (1961):** The adaptive significance of intraspecific trends of variations in wing length and body size among bird species. *Evolution* 15: 180-195
- Hard, G. (1973):** Die Geographie: eine wissenschaftstheoretische Einführung. Berlin, New York
- Harper, D. G. C. (1985):** Pairing strategies and mate choice in female robins *Erithacus rubecula*. *Animal Behaviour* 33: 862-875
- Hartert, E. (1910):** Die Vögel der paläarktischen Fauna: systematische Übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel. Band 1. Berlin
- Hartert, E. & F. Steinbacher (1932-1938):** Die Vögel der paläarktischen Fauna: systematische Übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel. Ergänzungsband. Berlin
- Heiser, F. (1996):** Das Rubinkehlchen *Luscinia calliope*, eine neue Art für Deutschland. *Limicola* 10: 177-180
- Holmes, R. T.; Bonney, R. E. & S. W. Pacala (1979):** Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology* 60: 512-520
- Ilichev, V. D. & V. E. Flint (Hrsg.) (1985ff):** Handbuch der Vögel der Sowjetunion (ab 1994: u.d.T.: Handbuch der Vögel Russlands). Wiesbaden
- Iwanow, A. I. (1929):** Ptizy Jakutskogo Okruga - Die Vögel des Kreises Jakutsk (russ.). Leningrad. (=Materialy Komissii po izucheniiu Jakutskoi Avtonomnoi Sovjetskoi Sozialisticheskoi Respubliki 25)
- Johansen, H. (1954/55):** Die Jenissei-Faunenscheide. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 83: 237-247
- Johansen, H. (1955):** Die Vogelfauna Westsibiriens. 2. Teil: Systematik und Verbreitung, Ökologie und Biologie der Einzelarten. 4. Fortsetzung: Erithacidae-Hirundinacidae. *Journal für Ornithologie* 96: 58-91



- Johnson, D. H. (1980):** The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71
- Kaiser, A. (1993):** A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits on songbirds. *Journal of Field Ornithology* 64: 246-255
- Katti, M. & T. D. Price (2003):** Latitudinal trends in body size among over-wintering leaf warblers (genus *Phylloscopus*). *Ecography* 26: 69–79
- Kear, J. (1962):** Food selection in finches, with special reference to interspecific differences. *Proceedings of the Zoological Society of London* 138: 163-204
- Kipp, F. A. (1959):** Der Handflügel-Index als flugbiologisches Maß. *Die Vogelwarte* 20: 77-86
- Kischtschinskij, A. A. (1968):** Ptizy Kolymnskogo Nagorja - Die Vögel des Kolymahochlandes (russ.). Moskau
- Knox, A. (1980):** Post-mortem changes in wing-lengths and wing-formulae. *Ringling and Migration* 3: 29-31
- Knystautas, A. (1993):** *Birds of Russia*. London
- Knystautas, A. & J. B. Sibnev (1987):** *Die Vogelwelt Ussuriens*. Hamburg, Berlin
- Köhler, D. (1995):** Ornithologische Reisenotizen vom Jenissei. *Der Falke* 42: 145-148
- Krüger, T. (1997):** Das Blaukehlchen *Luscinia svecica* im Oldenburger Land. *Jahresberichte der OAG Oldenburg* 14: 46-69
- Lack, D. (1943):** *The life of the robin*. London
- Lattin de, G. (1967):** *Grundriss der Zoogeographie*. Stuttgart
- Leisler, B. (1993):** Habitat use and coexistence of Palearctic migrants and Afrotropical residents. In: Wilson, R. T. (Hrsg.): *Birds and the African environment: proceedings of the eighth Pan-African Ornithological Congress*. *Annalen Zoologische Wetenschappen, Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, Tervuren, Belgie*, 268: 565-570
- Leisler, B. & H. Winkler (1985):** *Ecomorphology*. *Current Ornithology* 2: 155-186
- Leisler, B. & H. Winkler (1991):** Ergebnisse und Konzepte ökomorphologischer Untersuchungen an Vögeln. *Journal für Ornithologie* 132: 373-425
- Lewington, I.; Alström, P., & P. Colston (1991):** *A field guide to the rare birds of Britain and Europe*. London
- Lioubimtseva E. U.; Gorshkov, S. P. & J. M. Adams (o. J.):** A giant siberian lake during the last glacial: evidence and implications. [www.esd.ornl.gov/projects/qen/lake.html](http://www.esd.ornl.gov/projects/qen/lake.html). Abgerufen am 19.02.2001
- Louis, H. (1968):** *Allgemeine Geomorphologie*. Berlin
- Marchetti, K.; Price, T. & A. Richman (1995):** Correlates of wing morphology with foraging behaviour and migration distance in the genus *Phylloscopus*. *Journal of Avian Biology* 26: 177-181
- Mattes, H. (1978):** *Der Tannenhäher im Engadin: Studien zu seiner Ökologie und Funktion im Arvenwald*. Münster (=Münstersche geographische Arbeiten 2)
- Mattes, H. (1999):** The importance of biogeography to biodiversity of bird communities of coniferous forests. In: Kratochwil, A. (Hrsg.): *Biodiversity in ecosystems: principles and case studies of different complexity levels*. Dordrecht. (=Tasks for vegetation science 34):147-156
- Mattes, H. & C. Lienau (Hrsg.) (2001):** *Natur und Mensch am Jenissei: soziogeographische und landschaftsökologische Feldstudien an der Biologischen Station Mirnoje in der Mittelsibirischen Taiga*. 2. Aufl. Münster. (=Berichte aus dem Arbeitsgebiet Entwicklungsforschung 23)
- Mattes, H. & K. Pagenkopf (1999):** Jenisej: Vogelreichtum am großen Fluss. *Der Falke* 46: 115-119
- Mayr, E. (1963):** *Animal species and evolution*. Cambridge/Mass.
- McNab, B. K. (1971):** On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology* 52: 845-854

- Meiri, S. & T. Dayan (2003):** On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* 30: 331-351
- Meise, W. (1934):** Die Vogelwelt der Mandschurei. Leipzig. (=Abhandlungen und Berichte der Museen für Tierkunde und Völkerkunde zu Dresden 18, 2)
- Mey, E. (2000):** Eco-faunistic and morphological data on some bird species of the Cuc Phuong National Park in Northern Vietnam. *Rudolstädter naturhistorische Schriften* 10: 133-176
- Miles, D. B. & R. E. Ricklefs (1984):** The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65: 1629-1640
- Møller, A. P. (1988):** Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332: 640-642
- Murakami, M. & S. Nakano (2001):** Species-specific foraging behavior of birds in a riparian forest. *Ecological Research* 16: 913-923
- Nakano, S. & M. Murakami (2001):** Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 91: 166-170
- Netschajew, W. A. (1969):** Ptizy Juschnich Kurilskich Ostrowow – Die Vögel der südlichen Kurileninseln (russ.). Leningrad
- Netschajew, W. A. (1991):** Ptizy Ostrowa Sachalin – Die Vögel der Insel Sachalin (russ.). Wladivostok
- Niethammer, G. (1937):** Handbuch der deutschen Vogelkunde. Band 1. Passeres. Leipzig
- Nisbet, I. C. T. (1968):** Weights of birds caught at night at a Malayan radio tower. *Ibis* 110: 352-354
- Nolan, V. & E. D. Ketterson (1990):** Timing of autumn migration and its relation to winter distribution in dark-eyed juncos. *Ecology* 71: 1267-1278
- Norberg, U. M. (1995):** How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology* 9: 48-54
- Oriental Bird Club (Hrsg.) (2001):** Ornithological checklist of India. [www.unep-wcmc.org/igcmc/ri\\_anml/indbird.html](http://www.unep-wcmc.org/igcmc/ri_anml/indbird.html). Abgerufen am 11.12.02
- Osterhaus, Sister M. B. (1962):** Adaptive modifications in the leg structure of some North American warblers. *The American Midland Naturalist* 47: 474-486
- Pagenkopf, K. (1995):** Strategien zur Verhinderung von Fremdkopulationen beim Kleiber (*Sitta europaea*) im Bialowieza-Nationalpark, Ostpolen. Diplomarbeit am Institut für Landschaftsökologie, Universität Münster
- Pagenkopf, K. (2001):** Die Altgläubigen (Starowerij) am Jenissei. In: Mattes, H. & C. Lienau (Hrsg.): *Natur und Mensch am Jenissei: sozialgeographische und landschaftsökologische Feldstudien an der Biologischen Station Mirnoje in der mittelsibirischen Taiga*. 2. Aufl. Münster. (=Berichte aus dem Arbeitsgebiet Entwicklungsforschung 32): 60-78
- Pagenkopf, K. (2001a):** Das touristische Potential der russischen Zapovedniki. *Tourismusforum* 2001 Berlin. <http://www.fvw.de/forum2000/pagenkopf.html>. Abgerufen am 15.02.2002
- Pagenkopf, K.; Forstmeier, W. & O. V. Bourski (eingereicht):** The birds of Central Siberia: an annotated species List. *Die Vogelwelt*
- Palmgren, P. (1936):** Bemerkungen über die ökologische Bedeutung der biologischen Anatomie des Fußes bei einigen Kleinvogelarten. *Ornis Fennica* 13: 53-58
- Peiponen, V. (1960):** Verhaltensstudien am Blaukehlchen (*Luscinia s. svecica*). *Ornis Fennica* 37: 69-83
- Piecocki, R. & A. Bolod (1972):** Beiträge zur Avifauna der Mongolei. Teil II. Passeriformes: Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expeditionen seit 1962, Nr. 56. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 48: 41-175

- Polo, V. & L. M. Carrascal (1999):** Shaping the body mass distribution of Passeriformes: habitat use and body mass are evolutionarily and ecologically related. *Journal of Animal Ecology* 68: 324-337
- Portenko, L. A. (1937):** Einige neue Unterarten paläarktischer Vögel. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 22: 219-229
- Price, T. (1991):** Morphology and ecology of breeding warblers along an altitudinal gradient in Kashmir, India. *Journal of Animal Ecology* 60: 643-664
- Prinzinger, R. & S. Jackel (1986):** Energy metabolism, respiration frequency and O<sub>2</sub>-consumption per breathing act in 11 different sunbird species during day and night. *Experientia* 42: 1002-1003
- Questiau, M.; Eybert, M.-C.; Gaginskaya, A. R.; Gielly, L. & P. Taberlet (1998):** Recent divergence between two morphologically differentiated subspecies of bluethroat (Aves: Muscicapidae: *Luscinia svecica*) inferred from mitochondrial DN sequence variation. *Molecular Ecology* 7: 239-245
- Rebecca, , G. W.; Weir, D. N. & L. D. Steele (1987):** Bluethroats killed by nesting Merlins in Scotland. *Scottish Birds* 14: 174
- Remmert, H. (1992):** Ökologie: ein Lehrbuch. 5. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York
- Remsen, J. V. Jr. & S. K. Robinson (1990):** A classification scheme for foraging behavior in birds in terrestrial habitats. In: Morrison, M. L.; Ralph, C. J.; Verner, J. & J. R. Jehl (Hrsg.): Avian foraging: theory, methods, and applications. Proceedings of an international symposium of the Cooper Ornithological Society held at Asilomar, California, December 18-19, 1988. Lawrence. (=Studies in avian biology 13): 144-160
- Rensch, B. (1936):** Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern. *Archiv für Naturgeschichte (N.F.)* 5: 317-363
- Robinson, S. K. & R. T. Holmes (1982):** Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63: 1918-1931
- Robinson, S. K. & R. T. Holmes (1984):** Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *The Auk* 101: 672-684
- Rogacheva, E. V. (1992):** The birds of Central Siberia. Husum
- Rüggeberg, T. (1960):** Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremität einiger mitteleuropäischer Singvogelarten. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie/A* 164: 1-106
- Schmidt, E. (1995):** Das Blaukehlchen. 4. Aufl. Heidelberg
- Schroeder, F.-G. (1998):** Lehrbuch der Pflanzengeographie. Wiesbaden
- Sedlag, U. (1995):** Tiergeographie. Leipzig, Jena, Berlin
- Seebohm, H. (1901):** The birds of Siberia: the Yenesei. Nachdruck aus 1985. Gloucester
- Shaw, T.-H. (1936):** The birds of Hopei province. Peking (=Zoologia Sinica, B, 15,1)
- Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist (1985):** The phylogeny and classification of the passerine birds, based on comparisons of the genetic material, DNA. In: Ilichev, V. D. & V. M. Gavrilov (Hrsg.): Proceedings of the 18th International Ornithological Congress, Moscow, August 16-24, 1982. Academy of Sciences of the USSR 18: 83-121
- Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist (1990):** Phylogeny and classification of birds. New Haven, London
- Slagsvold, T. (1980):** Habitat selection in birds: on the presence of other bird species with special regard to *Turdus pilaris*. *Journal of Animal Ecology* 49: 523-536
- Stegmann, B. K. (1928):** Die Vögel Süd-Ost-Transbaikaliens. Leningrad
- Stegmann, B. K. (1931):** Die Vögel des dauro-mandschurischen Übergangsgebietes. Teil 2. *Journal für Ornithologie* 79: 137-236
- Stegmann, B. K. (1932):** Die Herkunft der paläarktischen Taiga-Vögel. *Archiv für Naturgeschichte, Neue Folge* 1: 355-398

- Stegmann, B. K. (1938):** Osnovy ornithogeografitscheskogo delinija palearktiki - Grundlagen einer ornithogeographischen Aufteilung der Paläarktiks (russ.). Fauna SSSR. Ptizy 1, 2. Moskau, Leningrad
- Stolpe, M. (1932):** Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hinteren Extremitäten der Vögel. Journal für Ornithologie 80: 161-247
- Stolt, B.-O. & J. W. Mascher (1962):** Untersuchungen an rastenden Blaukehlchen (*Luscinia s. svecica*) in Uppland, Mittelschweden, unter besonderer Berücksichtigung der Körpermaße und Gewichtsvariationen. Vogelwarte 21: 319-326
- Suschkin, P. (1912):** Nowija dannija k rasprostraneniu ptiz w ruskom Altaj i po Abakanu - Neue Tatsachen der geographischen Verbreitung der Vögel im russischen Altai und am Abakan (russ.). Poljakows ornithologische Mitteilungen 3: 237-241
- Suschkin, P. (1914):** Die Vögel des Minussinsk-Gebiets, des westlichen Sajan und des Urjanchai-Landes. Moskau
- Svenson, L. (1992):** Identification guide to European passerines. Stockholm
- Swinhoe, R. (1861):** Notes on the ornithology of Hongkong, Macao, and Canton, made during the latter end of February, March, April, and the beginning of May, 1860. Ibis 3: 23-57
- Taczanowski, L. (1891):** Faune ornithologique de la Sibérie Orientale. St. Petersburg. (=Memoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersburg, Série 7, Tome 39)
- Tehsin, R. & M. Kulshreshtha (1989):** Rubythroat *Erithacus calliope* (Pallas) in Udaipur, Rajasthan. Journal of the Bombay Natural History Society 86: 246
- Telleria, J. L.; Perez-Tris, J. & R. Carbonell (2001):** Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. Ardeola 48: 27-46
- Terborgh, J. & J. Weske (1975):** The role of competition in the distribution of Andean birds. Ecology 56: 562-576
- Tomek, T. (1984):** Materials to the breeding avifauna of the People's Democratic Republic of Korea. Acta Zoologica Cracoviensia 27, 2: 19-46
- Tomiałojc, L. (1980):** The combined version of the mapping method. In: Oelke, H. (Hrsg.): Bird census work and nature conservation. Göttingen: 92-106
- Tomiałojc, L. & T. Wesolowski (1990):** Bird communities of the primeval temperate forest of Bialowieza, Poland. In: Keast, A. (Hrsg.): Biogeography and ecology of forest bird communities. Den Haag: 141-165
- Vaurie, C. (1955):** Systematic notes on Palaearctic birds. American Museum Novitates 1731: 1-30
- Vaurie, C. (1959):** The birds of the Palaearctic fauna: a systematic reference. Order Passeriformes. London
- Voous, K. H. (1977):** List of recent Holarctic bird species. London
- Walter, H. & S. W. Breckle (1994):** Ökologie der Erde. Band 3: Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens. 2. Aufl. Stuttgart
- Wannhoff, U. (1996):** Ornithologische Beobachtungen auf den Kommandeur-Inseln. Limicola 10: 281-303
- Wein, N. (1999):** Sibirien. Gotha, Stuttgart
- Wesolowski, T. (2002):** Anti-predator adaptations in nesting marsh tits *Parus palustris*: the role of nest site security. Ibis 144: 593-601
- Winkel, W. (1996):** Zum primären Geschlechtsverhältnis des Kleibers (*Sitta europaea*). Die Vogelwarte 38: 194-197
- Winkler, H. & B. Leisler (1985):** Morphological aspects of habitat selection in birds. In: Cody, M. L. (Hrsg.): Habitat selection in birds. New York: 435-444
- Winkler, H. & B. Leisler (1992):** On the ecomorphology of migrants. Ibis 134: 21-28

- Winogradowa, N. W.; Dolnik, W. R.; Efremow, W. D. & W. A. Paewskij (1976):** Opređenje pola i wosrasta worobinych ptiz fauny SSSR – Geschlechts- und Altersbestimmung der Singvögel der UdSSR (russ.). Moskau
- Witherby, H. F.; Jourdain, F. C. R.; Ticehurst, N. F. & B. W. Tucker (1938):** The handbook of British birds. London
- Witt, K.; Bauer H.-G.; Berthold, P.; Boye, P.; Hüppop, O. & W. Knief (1996):** Rote Liste der Brutvögel Deutschlands: 2. Fassung, 1.6.1996. Berichte zum Vogelschutz 34: 11-35
- Woinarski, J. C. Z.; Brock, C.; Armstrong, M.; Hempel, C.; Cheal, D. & K. Brennan (2000):** Bird distribution in riparian vegetation in the extensive natural landscape of Australia's tropical savanna: a broad-scale survey and analysis of a distributional data base. *Journal of Biogeography* 27: 843–868
- Wolters, H. E. (1983):** Die Vögel Europas im System der Vögel. Baden-Baden
- Yom-Tov, Y. & J. G. Ollason (1976):** Sexual dimorphism and sex ratios in wild birds. *Oikos* 27: 81-85
- Zabelina, N. M., Isaeva-Petrova, L. S. & L. V. Kuleshova (1998):** Zapovedniks and national parks of Russia (russ.-engl.). Moskau
- Zink, R. M. & J. V. Remsen (1986):** Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. *Current ornithology* 4: 1-69

**Bildteil**

**Rubinkehlchen (*Luscinia calliope*)**



beringtes Rubinkehlchenmännchen



Rubinkehlchenweibchen am Nest

**Blaukehlchen (*Luscinia svecica*)**

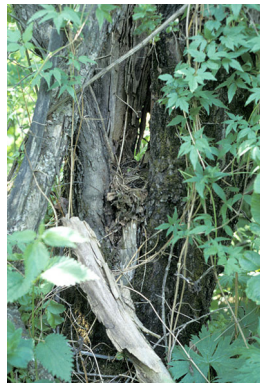


beringtes Blaukehlchenmännchen

**Schwirrnachtigall (*Luscinia sibilans*)**



beide Geschlechter der schlichten Schwirrnachtigall sind gleich gefärbt



typischer Neststandort in etwa 1 m Höhe in Ohrenweide (*Salix aurita*)



Nahaufnahme des neben stehenden Nestes

**Blaunachtigall (*Luscinia cyane*)**



einjähriges Blaunachtigallenmännchen; die braunen Federpartien nehmen im 3. Kalenderjahr eine blaue Färbung an



einziges Nest der Blaunachtigall in der hohen Aue