

Bestand und Verpaarungsstatus von Nachtigallen *Luscinia megarhynchos* im elsässischen Rheintal bei Basel

Valentin Amrhein und Daniel Zwygart

Population size and mating status of Rufous Nightingales *Luscinia megarhynchos* in the Upper Rhine Valley near Basel. – In 2003, we censused singing Rufous Nightingales in a study area of 17.9 km² between Saint-Louis and Kembs-Loechné (France). Three surveys were made during the day and one at night. We counted 194 singing males, 83 of which were heard only during the day, 38 only at night, and 73 both day and night. Since male Nightingales usually stop singing at night after pairing, we suggest that the 111 nocturnal singers were mostly unpaired males, while the minimum number of paired males would be 83. However, Nightingales were less easily heard during the day than at night. Based on the results from an intensively examined part of the study area (the Petite Camargue Alsacienne), we assume that the actual number of paired males was higher than 83 and that the population size was up to 240 males, about half of them being unpaired. We suggest that the high proportion of unpaired males reflects a strongly male-biased adult sex ratio and discuss implications for sexual selection and the interpretation of bird census data.

Key words: *Luscinia megarhynchos*, population size, mating status, bird census, Upper Rhine Valley.

Valentin Amrhein, Forschungsstation Petite Camargue Alsacienne (Universität Basel), Rue de la Pisciculture, F–68300 Saint-Louis, e-mail v.amrhein@unibas.ch; Daniel Zwygart, Gymnasium Liestal, Friedensstrasse 20, CH–4410 Liestal, daniel.zwygart@gymliestal.ch

Die Anwesenheit männlicher Nachtigallen ist auch in grossen, unübersichtlichen Gebieten leicht festzustellen. Die einfachste Methode sind Ende April und Anfang Mai gegen Mitternacht durchgeführte Kontrollen. Unverpaarte ♂ singen fast jede Nacht; der Gesang ist in freiem Gelände etwa 500 m weit zu hören und auch von Laien gut zu erkennen. Nach der Verpaarung wird der Nachtgesang eingestellt; nur während die ♀ Eier legen, beginnt ein Teil der verpaarten ♂ erneut für durchschnittlich drei bis vier Nächte zu singen (Amrhein et al. 2002, 2004). Um die verpaarten ♂ zu erfassen, müssen also auch Tageskontrollen durchgeführt werden. Im Morgenchor und tagsüber singen unverpaarte und verpaarte ♂ ähnlich häufig (Amrhein et al. 2004). Weil die Nachtigall tagsüber wegen des erhöhten Lärmpegels weniger hervorsticht, sind dann allerdings mehr Kontrollen nötig als nachts. Führt man die nächtlichen Kartierungen nach Ankunft und Eiablage der ♀ durch, so lässt sich aus dem Verhältnis von nachts singenden zu tagsüber singenden ♂ abschätzen, wie hoch der Anteil unverpaarter ♂ in einer Population ist. Dies gibt uns ein einmaliges Werkzeug an die Hand,

um bei einer Singvogelart zu evaluieren, wie viel die Anzahl grossflächig kartierter Gesangsreviere über den tatsächlichen Brutbestand aussagt.

Obwohl Nachtigallkartierungen leicht durchführbar und wegen des nächtlichen Naturerlebnisses auch besonders eindrucksvoll sein können, sind grossflächige Erhebungen selten. Die meisten bisherigen Revierkartierungen betreffen Gebiete mit Flächen um 200 ha bis maximal 600 ha (Zusammenstellungen in Glutz von Blotzheim & Bauer 1988, Schmid et al. 1998, Hölzinger 1999).

In der vorliegenden Studie haben wir mit einfacher Methodik die Anzahl singender Nachtigallen und ihren wahrscheinlichen Verpaarungsstatus im elsässischen Rheintal unmittelbar nördlich von Basel erfasst. Bei einer früheren Zählung am 20. Mai 1990 wurden in dieser Gegend auf ca. 100 km² französischem und deutschem Gebiet 267 singende ♂ gehört (Berger 1990). In unserer Studie haben wir uns auf denjenigen Bereich konzentriert, in dem damals die meisten Nachtigallen gefunden wurden.



Abb. 1. Typisches trockenes Nachtigallenbiotop in der Petite Camargue Alsacienne. Das Nest befand sich in der Krautschicht am Waldrand. – *Typical dry Nightingale habitat in the Petite Camargue Alsacienne. The nest was in the herbage at the edge of the wood.*

1. Methode

Unser Zählgebiet war 17,9 km² gross und lag zwischen den Ortschaften Saint-Louis und Kembs-Loeclé (Abb. 2). Im Zentrum des Zählgebietes befindet sich die Petite Camargue Alsacienne, in der wir seit 1994 den Nachtigallenbestand untersuchen (Durrer et al. 1995, Amrhein et al. 2002, 2004). Die Zählungen wurden von 22 Schülerinnen und Schülern im Alter von etwa 17 Jahren durchgeführt. Wir unterteilten das Zählgebiet in fünf Teilgebiete, die von je einer Schülergruppe (jeweils 4 bis 5 Schüler) dreimal mit dem Velo abgefahren wurden. Die Routen waren so gewählt, dass alle für Nachtigallen geeigneten Biotope abgehört werden konnten. Alle singenden Nachtigallen wurden in Karten eingetragen. Wir haben die Schüler vor der Kartierung anhand von Tonbandaufnahmen und im Freiland mit dem Nachtigallengesang vertraut gemacht. Die Zählungen fanden statt am 7. Mai 2003 von 17.00 bis 20.00 Uhr, in der Nacht vom 7. auf den 8. Mai von 23.00 bis 01.00 Uhr sowie am 9. Mai von 05.00 bis 07.00 Uhr. In die Auswertung wurde auch eine ganztägige Vorexkursion vom 24. April (D. Zwygart) einbezogen, so dass der Datensatz insgesamt drei Tageszählungen und eine Nachtzählung umfasst.

Zusätzlich haben wir in der Brutsaison 2003 den exakten Bestand von Nachtigallen auf 122 ha in der Petite Camargue ermittelt. Dort sangen 28 revierbesitzende Nachtigall-♂ (2,3 Revier pro 10 ha), von denen acht (29 %) unverpaart blieben. Die 28 ♂ besetzten ihre Reviere zwischen dem 13. April und 1. Mai (Mittelwert \pm Standardabweichung: 17. April \pm 5 Tage). Zwischen dem 15. und 28. April sangen ausserdem in zehn unbesetzten Revieren für meist nur einen Tag ♂, die entweder umher schweifende Nachtigallen der Petite Camargue oder Durchzügler gewesen sein können. Wir gehen davon aus, dass der Durchzug am 7. bis 9. Mai bereits beendet war und die singenden Nachtigallen im gesamten Zählgebiet revierbesitzende ♂ waren. In 18 Revieren der Petite Camargue konnten wir feststellen, dass sich die ♀ zwischen dem 19. April und 14. Mai ansiedelten (25. April \pm 6 Tage), wobei sich im Mai nur zwei verspätete ♀ am 5. und 14. Mai in einem Revier niederliessen. In zehn genau kontrollierten Nestern der Petite Camargue wurde das jeweils letzte Ei zwischen dem 4. und 8. Mai gelegt (5. Mai \pm 1 Tag). Wir nehmen daher an, dass bei unserer Nachtzählung am 7./8. Mai in einem Grossteil der Reviere des Zählgebietes die ♀ bereits brüteten und die verpaarten ♂ nachts nicht mehr sangen.

2. Ergebnisse

Bei den vier Zählungen wurden insgesamt 194 singende Nachtigallen kartiert. Zusammen mit acht bei den Zählungen nicht kontrollierten Revieren aus der Petite Camargue betrug der Mindestbestand im Zählgebiet 202 singende ♂. Die Nachtigallen waren flächendeckend in geeigneten Biotopen verbreitet und fanden sich vor allem entlang des Rheins, entlang des bei Huningue abzweigenden Kanals und entlang der Niederterrassenkante, sowie in der Petite Camargue und um die westlich daran angrenzenden Kiesgruben (Abb. 1).

Anhand des genau untersuchten Nachtigallenbestandes der Petite Camargue konnten wir die Zählgenauigkeit überprüfen. Von den neun in jener Nacht singenden Nachtigallen der Peti-

te Camargue, die auf der Zählroute der Schüler lagen, wurden alle bei der Nachtzählung gehört; zwei davon wurden nur in der Nacht, nicht aber tagsüber gehört. Von 12 nur tagsüber singenden ♂ der Petite Camargue wurde eines bei keiner der drei Tageszählungen gehört. Dies bestätigt, dass bereits vier Zählungen ausreichen, um einen Nachtigallenbestand relativ genau zu erfassen; es zeigt sich aber, dass es wahrscheinlicher ist, eine Nachtigall nachts zu hören als tagsüber.

Bei den vier Zählungen wurden 83 ♂ nur tagsüber gehört; dies waren mit grosser Wahrscheinlichkeit verpaarte ♂. 111 ♂ wurden nachts gehört, davon 38 nur nachts und 73 sowohl nachts als auch tagsüber. Nur 66 % der Nachtsänger wurden also auch tagsüber gehört. Gehen wir davon aus, dass von den reinen

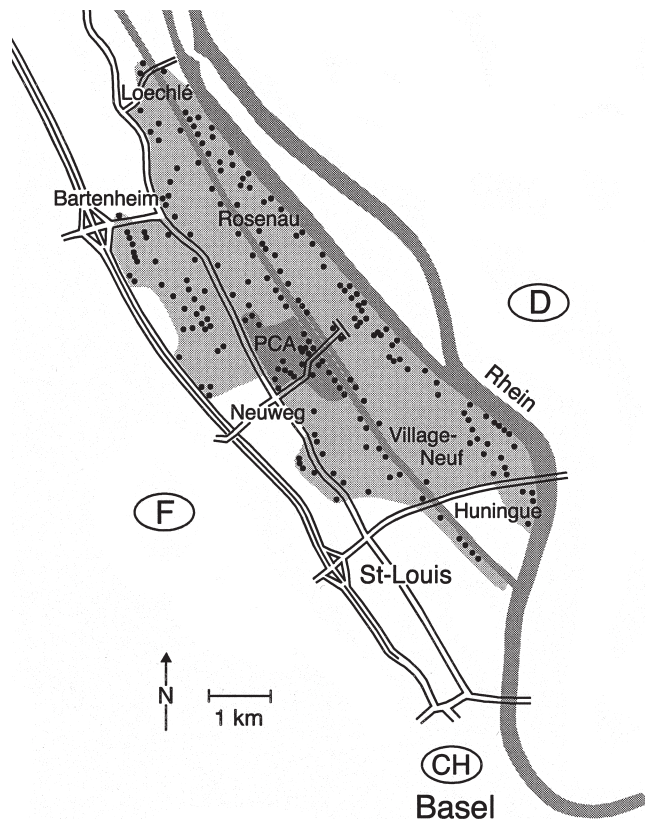


Abb. 2. Das Zählgebiet der Nachtigallkartierung 2003 (hellgrau) mit der Petite Camargue Alsacienne (PCA) im Zentrum. Als Punkte dargestellt sind 194 revieranzeigende ♂ und zusätzlich 8 Reviere in der Petite Camargue, die nicht auf der Zählroute lagen. – Study area (light grey) with the Petite Camargue Alsacienne (PCA). Dots are 194 singing Nightingales and 8 additional territories in the Petite Camargue that were not monitored during the four censuses.

Tagsängern ebenfalls nur 66 % gehört wurden, so ergäbe sich bei 83 nur tagsüber gehörten ♂ eine hypothetische Anzahl von 126 reinen Tagsängern. Mit dieser Hochrechnung kämen wir auf insgesamt 237 ♂; der Anteil unverpaarter ♂ läge dann mit 111 nachts singenden ♂ bei 47 %.

3. Diskussion

Insgesamt schätzen wir den Bestand auf 200 bis 240 revierbesitzende Nachtigall-♂, von denen rund die Hälfte nachts sang und vermutlich unverpaart war. Der geschätzte Anteil von 47 % unverpaarten ♂ mag etwas zu hoch gegriffen sein, da unter den Nachtsängern wahrscheinlich auch verpaarte ♂ waren, deren ♀ noch nicht alle Eier gelegt hatten, die nach Beginn der Bebrütungsphase noch einzelne Nächte sangen (Amrhein et al. 2002, 2004) oder bei denen sich erst nach unserer Zählung ein verspätetes ♀ ansiedelte. Ein solcher Prozentsatz unverpaarter ♂ entspricht jedoch unserer Erfahrung aus der Petite Camargue: Im Jahre 2002 zum Beispiel blieben dort 21 von 43, also 49 % der ♂ unverpaart (Amrhein et al. 2003).

Da wir zwischen 1997 und 2003 in der Petite Camargue nur ein einziges definitiv unverpaar-

tes ♀ fanden, gehen wir davon aus, dass es bei den adulten Nachtigallen der Rheinebene bei Basel aus noch unbekanntem Gründen einen starken ♂-Überschuss gibt. Das könnte ein weit verbreitetes Muster sein: In vielen Gegenden Europas kann man nachts singende Nachtigallen auch spät in der Brutsaison antreffen.

Auch bei anderen Singvogelarten ist ein ♂-Überschuss unter den Altvögeln bekannt (Breitwisch 1989). Beim nordamerikanischen Hausgimpel *Carpodacus mexicanus* betrug der Anteil unverpaarter ♂ in fünf verschiedenen Populationen je 7, 31, 34, 53 und 58 % aller ♂ (Hill et al. 1994). Gibt es in einer Population mehr adulte ♂ als ♀, so kommt es auch bei sozial und sexuell eher monogamen Arten wie dem Hausgimpel (Hill et al. 1994) oder der Nachtigall (Amrhein 2004) zu starker Varianz im Fortpflanzungserfolg der ♂. Die Konkurrenz unter den ♂ und das Wahlverhalten der ♀ können dann verstärkt zur Selektion von Merkmalen führen, die den Paarungserfolg direkt beeinflussen, wie zum Beispiel auffällige Balzfärbung oder variationsreicher Gesang (Hill et al. 1994, Amrhein 1999, Ligon 1999).

♂ konkurrieren nicht nur direkt um ♀, sondern auch um Reviere, die für die längerfristige Bindung eines ♀ unerlässlich sind (Catchpole & Slater 1995). Die Anwesenheit vieler unver-



Abb. 3. Typisches feuchtes Nachtigallenbiotop. Das Nest befand sich in den Brennnesseln am rechten Bildrand. – *Typical humid Nightingale habitat. The nest was in the nettles on the right.*

paarter und eventuell das Revier wechselnder ♂ kann auch Auswirkungen auf den Reviergesang haben: Wir konnten zeigen, dass sich unverpaarte und zeitweise revierlose ♂ besonders in der Stunde vor Sonnenaufgang frei im Gebiet bewegen und besetzte Reviere erkunden. Dies kann ein Grund dafür sein, warum bei der Nachtigall ebenso wie bei anderen Vogelarten die revierbesitzenden ♂ in der Morgendämmerung am meisten singen und somit ihr Revier markieren (Amrhein et al. 2003).

Für die Feldornithologie bedeutet ein hoher Prozentsatz unverpaarter ♂, dass man nicht ohne weiteres von der Anzahl Gesangsreviere auf die Anzahl Brutpaare schliessen kann. Die Brutbestände auch mancher anderer Arten könnten weitaus kleiner sein, als es die Zählungen singender ♂ vermuten lassen.

Die von uns kartierten 200 bis 240 Nachtigall-♂ sangen auf einer Fläche von 1790 ha; das ergibt eine Siedlungsdichte von 1,1 bis 1,3 Revieren pro 10 ha, was etwa den Ergebnissen von anderen mitteleuropäischen Zählungen in geeigneten Landschaften entspricht (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Eine der grossflächigsten uns bekannten Erhebungen fand am oberen Genfersee-Ende statt: Gilliéron (1991) schätzt für eine Fläche von ca. 6 km² die Anzahl der zwischen 1979 und 1988 regelmässig besetzten Reviere auf 65 bis 70, was 1,1 bis 1,2 Reviere pro 10 ha ergibt. In den südlich unseres Zählgebietes liegenden Kantonen Basel-Landschaft und Basel-Stadt sind dagegen seit den Dreissigerjahren des letzten Jahrhunderts nur vereinzelte Nachtigallen zu hören gewesen (Blattner & Kestenholz 1999). Wir finden es erstaunlich, dass im unmittelbar angrenzenden Ausland auf einer Untersuchungsfläche von knapp 18 km² ein Nachtigallenbestand anzutreffen ist, der einem Zehntel des Schweizer Gesamtbestandes (2000 bis 2500 Reviere) entspricht; wir hoffen mit Schmid et al. (1998), dass die Renaturierung von Fließgewässern (Abb. 3), Heckenlandschaften und unterholzreichen Waldrändern (Abb. 1) die Situation für die Nachtigall auch in der Schweiz verbessern wird.

Dank. Wir danken den Schülerinnen und Schülern der Klasse 1B des Gymnasiums Liestal sowie ihrem Klassenlehrer Heinz Ruesch für die gute Zusammenarbeit. Weiterhin danken wir Heinz Durrer für die Anregung zu dieser Studie, der Association Petite Camargue Alsacienne für Unterstützung bei der Durchführung und Johann Hegelbach, Matthias Kestenholz und Pius Korner für Anmerkungen zum Manuskript. Das Forschungsprojekt Nachtigall wird finanziert von der Association Suisse Pro Petite Camargue Alsacienne, der Stiftung Emilia Guggenheim-Schnurr der Naturforschenden Gesellschaft in Basel und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (NA 335/4).

Zusammenfassung, Résumé

Im Frühjahr 2003 haben wir auf einer Fläche von 17,9 km² zwischen Saint-Louis und Kembs-Loeclé (Frankreich) den Bestand singender Nachtigallen erfasst. Tagsüber wurden drei Zählungen durchgeführt, und eine Zählung erfolgte nachts. Wir kartierten 194 singende ♂, von denen 83 nur tagsüber gehört wurden, 38 nur nachts, und 73 sowohl tagsüber als auch nachts. Da Nachtigall-♂ nach der Verpaarung meistens aufhören, nachts zu singen, nehmen wir an, dass die 111 Nachtsänger grösstenteils unverpaarte ♂ waren; die Mindestanzahl verpaarter ♂ wäre dann 83. Allerdings war die Erfassung singender ♂ tagsüber weniger genau als nachts. Basierend auf den exakten Bestandszahlen aus einem intensiv untersuchten Teilgebiet (der Petite Camargue Alsacienne) folgern wir, dass die tatsächliche Anzahl verpaarter ♂ grösser war als 83 und schätzen den Gesamtbestand auf 200–240 revierbesitzende ♂, von denen rund die Hälfte unverpaart war. Wir nehmen an, dass die grosse Anzahl unverpaarter ♂ tatsächlich einen starken ♂-Überschuss widerspiegelt und diskutieren dessen Bedeutung für die sexuelle Selektion und die Interpretation von Bestandserfassungen durch Revierkartierung.

Etat de la population et statut de l'appariement du Rossignol philomèle *Luscinia megarhynchos* dans la vallée du Rhin, en Alsace, près de Bâle

Au printemps 2003, nous avons recensé les mâles chanteurs de Rossignol philomèle sur une surface de 17,9 km² entre Saint-Louis et Kembs-Loeclé (France). Nous avons réalisé trois comptages pendant la journée et un comptage pendant la nuit. Nous avons compté 194 mâles chanteurs, dont 83 entendus seulement pendant la journée, 38 seulement pendant la nuit, et 73 pendant la journée et la nuit. Comme les rossignols mâles s'arrêtent habituellement de chanter la nuit juste après l'accouplement, nous pensons que la majorité des 111 mâles qui ont chanté pendant la nuit étaient des mâles non appariés; le

nombre d'individus appariés serait alors de 83 au minimum. Cependant, il était moins facile de repérer un rossignol chantant pendant la journée que pendant la nuit. En nous appuyant sur les données précises d'un secteur intensivement étudié (la Petite Camargue Alsacienne), nous estimons que le nombre véritable de mâles appariés était de plus que 83 et que la population totale était de 200 à 240 mâles cantonnés, dont la moitié était non appariés. Nous pensons que le grand nombre de mâles non appariés laisse supposer qu'il y a beaucoup plus de mâles que de femelles. Nous en discutons des implications pour la sélection sexuelle et pour l'interprétation des données obtenues par des recensements de mâles chanteurs.

Literatur

- AMRHEIN, V. (1999): Sexuelle Selektion und die Evolution von Populationen ausserhalb des Paarbundes: Spielregeln der Weibchen. *J. Ornithol.* 140: 431–441. – (2004): Singing activity and spatial behaviour as sexually selected traits in the Nightingale *Luscinia megarhynchos*. Diss. Univ. Basel.
- AMRHEIN, V., P. KORNER & M. NAGUIB (2002): Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Anim. Behav.* 64: 939–944.
- AMRHEIN, V., H. P. KUNC & M. NAGUIB (2003): Non-territorial nightingales prospect territories during the dawn chorus. *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)*, *Biology Letters*, DOI 10.1098/rsbl.2003.0133. – (2004): Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the Nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Auk* 121: 110–117.
- BERGER, C. (1990): Nachtigallen in der nahen Rhein-ebene. *Jahresber. Ornithol. Ges. Basel* 120: 30–31.
- BLATTNER, M. & M. KESTENHOLZ (1999): Die Brutvögel beider Basel. *Mitt. Naturf. Ges. beider Basel* 4.
- BREITWISCH, R. (1989): Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Curr. Ornithol.* 6: 1–50.
- CATCHPOLE, C. K. & P. J. B. SLATER (1995): Bird song: Biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.
- DÜRRER, H., F. BUNER & C. RIVERA (1995): Bestand der Nachtigall *Luscinia megarhynchos* in der Petite Camargue Alsacienne (Ober-Elsass, F). *Ornithol. Beob.* 92: 484–487.
- GILLIÉRON, G. (1991): Les oiseaux nicheurs de la région des Grangettes de Noville (canton de Vaud). *Nos Oiseaux* 41: 165–182.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1988): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 11. Aula, Wiesbaden.
- HILL, G. E., R. MONTGOMERIE, C. ROEDER & P. BOAG (1994): Sexual selection and cuckoldry in a monogamous songbird: implications for sexual selection theory. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 193–199.
- HÖLZINGER, J. (1999): *Die Vögel Baden-Württembergs*, Bd. 3.1. Ulmer, Stuttgart.
- LIGON, J. D. (1999): *The evolution of avian breeding systems*. Oxford University Press, Oxford.
- SCHMID, H., R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (1998): *Schweizer Brutvogelatlas. Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993–1996*. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.

*Manuskript eingegangen 19. August 2003
Bereinigte Fassung angenommen 22. Dezember 2003*