

Ökologie der Vögel • Ecology of Birds

Band 22, Heft 1 • März 2000

Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 22, 2000: 1-106

Wasservogelhybriden (Anseriformes) im westlichen Mitteleuropa - Verbreitung, Auftreten und Ursachen -

Christoph Randler

RANDLER, C. (2000): Hybrid wildfowl (Anseriformes) in Western Central Europe - distribution, occurrence and causes. *Ecol. Birds* 22, 2000: 1-106. Hybrid wildfowl have been recognised far more than 100 years ago and were sometimes described as new species. Some identification problems have not been solved yet, and there is neither much literature available about wild hybrids nor about hybridization with so called 'alien invasive species'. This study presents the first account of the occurrence and distribution of some wildfowl hybrids, which are observed regularly. The area covered includes Germany, Austria and Switzerland.

Methods are described in chapter 2. Records were gathered from regional and local literature, and some of them were sent to the author by more than 100 correspondents.

3 Results

3.1 General view

1376 records from 1900 onwards have been analysed. Only records of birds observed in the wild were used. 88 crosses have been reported (Tab. 1), but some of them are surely escapes. Since the mid-1980ies the records have increased exponentially because of improved identification books and the higher awareness of observers as well as local or regional recorders (Fig. 1). There are 144 crosses reported from Switzerland, 34 from Austria and 1198 from Germany. In Fig. 2 the German records have been divided into the different federal states. Their figure reflects differences between the activities of the regional ornithological societies of Germany. The vast majority of records are of the tribe Aythini (56 %), whilst hybrids within the Anatini (8,2 %) and the Mergini (1 %) are quite rare (Fig. 3). The closer examination of the Anserini shows considerable differences: 2,8 % of all crosses are of probably naturally hatched goose hybrids, whereas 30 % of all include at least one parent species not native in Europe (so-called 'alien invasive species': species not native in Europe). The main share concerns hybrids between the Common Pochard and the Tufted Duck (35 %), followed by Greylag x Canada Goose hybrids (16,1 %).

Chapter 3.1.1 makes calls for improved identification guides. The following hybrids should be depicted in future identification books because of their frequency or importance (Tab. 1):

Greylag x Canada Goose, Swan Goose x Greylag Goose, Canada x Barnacle Goose, American Wigeon x Wigeon, Gadwall x Mallard, Mallard x Northern Pintail, Red-crested Pochard x Mallard, Common Pochard x Tufted Duck. Both sexes should be depicted of Common Pochard x Ferruginous Duck, Common Pochard x Tufted Duck, Ferruginous Duck x Tufted Duck and Tufted Duck x Greater Scaup.

Furthermore pictures of some domestic Mallard types breeds should also be included, e.g. Dark Campbell Khaki, Duclair and some types of Indian Runner.

3.1.2 Records of hybrids should be published in regional or local literature, because their status is as important as that of many rarities or vagrants. It is necessary to report but also some details of identification and/or photos/sketches, and not only the bare name.

3.2 Hybrids with influence species not native in Europe (so-called 'alien invasive species')

3.2.1 Swan Goose x Greylag Goose

The records concentrate along the river Rhine, in Schleswig-Holstein, and in the southern parts of the Ruhr area (Fig. 4). This cross was first seen in Munich on 20.4.1969. The number of records have increased (Fig. 5), flocks sizes can be found in Tab. 2. The maximum flock size was 20 birds.

3.2.2 Greylag x Bar-headed Goose were first recorded at Lake Dümmer in Lower Saxony in 1974. No increase of hybrids was noted (Fig. 5).

3.2.3 Bar-headed x Canada Goose

This cross was first observed in Kiel in 1986. It is, however, missing in GRAY (1958) as well as in JOHNSGARD (1960), but it was recorded by DELANY (1993).

3.2.4 Greylag x Canada Goose

Fig. 6 shows the distribution of this hybrid with centres around the North Sea and the Baltic Coast, in south-eastern Brandenburg, and around Frankfurt, Koblenz and the Ruhr basin. In southern Germany, Switzerland and Austria records are scarce or missing.

Breeding records of mixed pairs exist from Schleswig-Holstein, Hamburg, Munich, south-eastern Brandenburg and the Rhine/Ruhr area. In all these cases the Canada Goose was the male parent species.

The birds in the northern parts of the area may have derived from the Swedish Canada Goose population, most of the other records are a result of the released population (compare with fig. 9 for pure-bred Canada res. Greylag Geese).

Since the first record in 1961 individuals have increased notably; the increase seems to be real (Fig. 7). Tab. 3 shows the flock size and tab. 4 the association with their parent species.

BIO I 90,334/22,1

ÖÖ. Landesmuseum

Biologiezentrum

Inv. 2000/14,451

3.2.5 Canada x Barnacle Goose

Canada x Barnacle Geese have been reported mainly north of 50°30' (Fig. 8). Their distribution follows that of the Barnacle's breeding population. The first record was at Lake Dümmer in 1984, and since then a slight increase in numbers has occurred (Fig. 5).

3.2.6 Ruddy Shelduck x South African Shelduck

Broods of this hybrid combination were found in Switzerland in 1988, 1996 and 1997.

3.2.7 Domestic Muscovy x [Domestic] Mallard

This cross is much more common than the few records suggest (R. Hauri in litt, own observations).

3.2.8 Mallard x Pacific Black Duck

Hybrids should never be claimed without excluding the influence of Domestic breeds of Mallards, because some variants of Domestic mallard breeds have similar looking head patterns.

3.2.9 Comparison with the study of DELANY (1993) [Tab. 5 and 6]

DELANY (1993) surveyed escaped and introduced Geese in Britain in summer 1991 and noted Goose hybrids as well (Tab. 5).

Greylag x Canada Goose hybrids are by far the most common hybrids, that corresponds with this study. Swan Goose hybrids with Greylag and Canada Goose are missing in Britain. Flock sizes of Greylag x Canada Goose hybrids in Britain are summarised in tab. 6.

Chapter 3.2.10 summarises aspects and remarks upon Canada Geese, Egyptian Geese, Bar-headed Geese and Swan Goose. Moreover comments about released Greylag Geese populations are made. All these remarks are cited from literature for supplementary purpose.

3.2.11 Do hybrids with 'alien invasive species' pose a threat?

Hybridization is considered as only one aspect of introduced or escaped wildfowl. At the moment hybrids are restricted to a few areas only, where sometimes bigger flocks stay around. Not only 'alien invasive species' should be discussed, but also released Greylag Goose populations. In the 1960ies Greylag Geese were released from captivity as a reintroduction scheme. In some of these populations hybridization with other Geese species took place. In native populations of Greylag Geese in Germany and Austria the hybridisation level is very low. A look at fig. 9 shows that the occurrence of hybrid geese goes better with the distribution of Canada Geese than with the indigenous population of Greylag Geese (compare fig. 6, 7, 8 with 9).

The influence of hybridization is usually low, when F1-offspring are infertile. Most of these hybrid geese are infertile, except Swan Goose x Greylag Goose. They may reproduce themselves through breeding among each other as well as backcrossing with one of both parent species. So an introgression of Swan Goose genes into the Greylag population will possibly happen.

One very important result of this study on hand is, that there is a need for monitoring of, both introduced wildfowl and their hybrids. Monitoring should take place in recurrent periods of time and annually in some representative populations. Some facts about Pacific Black Duck and Mallard hybridization in New Zealand and Australia are described to illustrate approaches towards this problem.

3.3 Occurrence of hybrids of indigenous wildfowl

3.3.1 Gadwall x Mallard

Their number has not increased over the years (fig. 10), although the winter population of Gadwall rose markedly. The first observation was in 1978. They are mostly watched in winter (fig. 11).

3.3.2 Mallard x Northern Pintail

This hybrid was first noted in 1905. The records are well scattered throughout the area (fig. 12). There is no increase visible and the accumulation in 1998 is thought to be artificial (fig. 10). The seasonal occurrence peaks broadly in mid-winter (fig. 11).

3.3.3 Mallard x Red-crested Pochard

This hybrid is mostly distributed south of 50°30'. The vast majority was observed around Lake Constance and in northern Switzerland (fig. 13). The seasonal occurrence shows a peak in January (fig. 14), the first observation was made in 1983 (fig. 15).

3.3.4 Red-crested Pochard x Common Pochard

Fig. 16 shows their distribution. The first hybrid was noted in 1943 (fig. 15). For seasonal occurrence see fig. 14.

3.3.5 Red-crested Pochard x Tufted Duck

Hybrids were first observed in 1972. Since the mid-1980ies records became more regular (fig. 15). The pattern of the distribution (fig. 17) corresponds with the most important breeding and post-breeding sites of the Red-crested Pochard.

3.3.6 Common Pochard x Ferruginous Duck

In RANDLER (im Druck, a) many aspects of this type are discussed in detail. Seasonal occurrence peaks in mid-winter, records increased almost parallel to those of the Common Pochard x Tufted Duck hybrids (fig. 18). There is a difference in records between the eastern and western parts of the study area. More hybrids were recorded from the Western parts. Fig. 19 shows the individual duration of stay (> five days). The hybrids preferred to associate with the Common Pochards (tab. 7).

3.3.7 Common Pochard x Tufted Duck

The seasonal occurrence is highest in December (north of 50°30') or in January (south of 50°30'). Between 1950 and 1998 the numbers rose twice (fig. 18). This phenomenon took place because of improved identification literature (for details see RANDLER 1999). Near Munich there was no significant increase in a well-studied duck community at Ismaning between 1960 and 1990.

These hybrids are found especially on the Baltic Coast, in Berlin and surrounding areas, at Lake Constance, and other big sub-alpine lakes, and in north-west Switzerland.

The association was recorded mainly with both parent species, perhaps with a little preference for accompanying Common Pochards (tab. 8).

3.3.8 Ferruginous Duck x Tufted Duck

The distribution of these hybrids (fig. 20) in the south-western parts of the area shows an affinity to the wintering places of Ferruginous Ducks, especially at Lake Constance. The seasonal occurrence peaks in January and spring migration appears from March till May (fig. 22). The duration of stay can be found in fig. 19. This hybrid was recorded first in 1940. There seems to be no increase in numbers (fig. 21).

3.3.9 Tufted Duck x Greater Scaup

Accumulations of records can be found at the Baltic Coast and near Bremen. Two records from the surroundings of Vienna are interesting (fig. 23). There is a peak early in autumn (fig. 21), followed by slightly decreasing numbers until January and after that the numbers go back rapidly. The peak in November is very early compared with other hybrids of the genus *Aythya*. This pattern somewhat resembles that of the Greater Scaup. The first record was in 1982. Since then the numbers of observations have increased perhaps actually, because Scaups are now summering and moulting in Schleswig-Holstein and mixed pairing may occur more regularly. At Lake Constance a mixed pair reared six young in 1998 (with the female a Scaup).

3.3.10 Unidentified hybrids of the genus *Aythya* should become rarer because of the improved identification literature. But some hybrids are still pretty difficult to identify, because of the possibility of backcrossing with one of the parent species as well as multiple hybrids or crossing within the F1-offspring. Fig. 24 shows the distribution, fig. 21 the seasonal occurrence and fig. 22 the records per year.

Chapter 3.3.11 presents some facts about the development of Red-crested Pochard and Ferruginous Duck populations summarised from literature.

The increase of Red-crested Pochard hybrids was parallel to the population development of the Red-crested Pochard.

3.3.12 Does hybridisation pose a threat to Ferruginous Ducks?

Two examples from North America (Mallard x Black Duck) and New Zealand (Mallard x Pacific Black Duck) show the threatening of indigenous populations by hybridization.

In Western Central Europe hybrids between Ferruginous Ducks and Common Pochards or Tufted Ducks have reached a high share compared with the population of pure-bred Ferruginous Duck. In south-west Germany for example on average 16 Ferruginous Ducks are recorded annually, compared with about five Ferruginous Duck hybrids every year. In contrast to that hybrids are quite rare in stable and more numerous populations, e.g. NW Croatia, where mixed clutches between these three species also appear.

Chapter 3.4 comments on mixed pairings that have taken place. The list is incomplete and all except of one are thought to be able to hatch hybrids as GRAY (1958) and JOHNSGARD (1960) have already stated a long time ago. The exception mentioned above was a male Gadwall paired with a female Common Pochard.

In 3.5 some details about the company and pairing of hybrids are given. It is proposed to note the birds accompanying a hybrid in a 5 m (and/or 10 m) radius around it in future and to compare these data with the total number of wildfowl in the whole area to find out their preferences.

3.6 Proportion of hybrids

SCHÜTT (1994) was the first who determined the share of hybrids in comparison to the numbers of their parent species.

He found 1 to 5 male hybrid *Aythya* per one thousand drakes of Common Pochard and Tufted Ducks.

SMALLSHIRE's (1986) study contributed valuable results to this question (tab. 9). He found 0,02 % of hybrids in the genus *Aythya*. This rate was twice as high as of the *Anas* hybrids. But most of the latter were Mallard x Pacific Black Duck hybrids, arising from escaped Pacific Black Ducks.

HEIN (1989) caught and ringed 3.900 Tufted Ducks and 279 Common Pochards. Amongst them two hybrids Common Pochard x Tufted Duck were also caught (» 0,02 %).

In Ismaning near Munich 35.000 *Aythya* ducks are counted annually. Amongst them about five *Aythya* hybrids are located annually.

Tab. 10 shows the results of an USA study. Hybrids between *Anas* species are more frequent than between *Aythya* species in North America.

MAYR (1967) suggests that one hybrid bird can be found amongst 60.000 birds in the wild. This would mean 27 *Anas* hybrids and 12 *Aythya* hybrids annually according to the winter populations of the study area (tab. 11). In fact, there are more records of *Aythya* hybrids (n=82) and fewer *Anas* hybrids (n=2-10) than expected.

Based on SMALLSHIRE's hybrid index, about 150 *Aythya* hybrids should be present in the study area annually.

3.7 Haldane's rule

HALDANE (1922) wrote: "When in the F1 offspring of two different animal races one sex is absent, rare, or sterile, that sex is the heterozygous one."

The sex ratios (in tab. 12) support this rule once again. But on the one hand female hybrids are much more difficult to identify and on the other hand it seems that some sterile female or asexual hybrids assume male plumage characters either stepwise or totally.

Chapter 4 informs about some general notes about wildfowl hybridization summarised from SCHERER & HILSBURG (1982).

4.1 Some notes about sterility refer to KUIPER (1920). Notes on multiple hybrids in captivity are compiled from BONHOTE (1907) and two studies about behaviour also studied in captivity are briefly mentioned (LIND & POULSEN 1963, SHARPE & JOHNSGARD 1966).

Chapter 4.5 discusses whether wildfowl hybrids have escaped from captivity or have been reared in nature. Some facts suggest the natural origin:

- occurrence mainly in winter months
- short-staying individuals during spring/autumn migration
- summering birds may indicate that they have been hatched there

It is often thought that hybrids with nearctic ducks have escaped from captivity. This hypothesis is discussed. Transatlantic vagrancy is proven for some species, especially the Blue-winged Teal. In contrast to that other hypotheses suggests that lonely vagrants join flocks of other related species and follow them to their winter quarters. Hybrids then may originate from mixed pairings (see. 5.1), and they need not necessarily have escaped.

5. Causes of hybridization

The following theories are common approaches to understand hybridisation. These five theories are discussed and nine theses are made. In the end they are compared and evaluated on the basis of field data (see tab. 1).

1. making the best of a bad job - Hypothesis
2. mixed clutches and false imprinting
3. lack of isolating factors
4. captivity-effect
5. forced copulations

5.1 Making the best of a bad job - Hypothesis

Thesis 1: The lack of males of the same species leads to hybridisation.

Because of the evolution of sexual selection, the female-choice became an important factor in pair-formation. Males may missing in three different situations:

- a) in case of the expansion or regression of the range of a species it becomes rare at the boundaries of its population.
- b) unequal sex ratios with females predominating
- c) if the time of pair-formation is very late in spring.

Thesis 2: The more fluctuation at the boundaries of a population, in combination with high population changes is, the more hybrids occur.

Fig. 25-27 show population boundaries of species in Central Europe. It is also important whether there is a population increase/decrease and/or a range expansion/loss of range.

This factor seems to be a dominant one but it is predominated by the following two factors.

Thesis 3: If there are unequal numbers in sex ratios during the pair-formation (especially predominating females), the chances of mixed pairings are higher.

Thesis 4: The more stable pair-bondings are, the less hybrids do occur.

Some of the species with higher dynamics in range produce less hybrids, because pair-bondings appear very stable over the years in spite of separate movements of both sexes (moulting movements: Gadwall). Among other birds, e.g. Common Goldeneye, the pairing happens partly early in autumn.

Thesis 5: The earlier pair-formation happens the lesser hybrids occur.

All these theses have in common, that females are under pressure to find a mate of the same species. The *Aythya* ducks combine all of these theses and they produce more hybrids in nature than any other wildfowl.

5.2 Mixed clutches

Thesis 6: Species with a higher tendency of parasitic egg laying produce more hybrids than others.

It is assumed that imprinting may go wrong during the hatching period.

This chapter refers to some published studies about mixed clutches in the area and the conclusion is, that the Red-crested Pochard is the species with the highest rates of interspecific egg dumping, but hybrids of this type seldom occur. The same situation can be found in North America. While Redheads practise excessive parasitic egg laying, only few hybrids have been reported.

I assume that parasitic egg laying is a common feature in some duck species, so that they are adapted to this behaviour evolutionary and false imprinting does not happen.

5.3 Isolating mechanisms

Thesis 7: Hybridisation happens if isolating mechanisms are not fully developed, especially in parapatric species that have recently developed sympatry.

One of the best studied examples is the Mallard x Black Duck hybridisation. The more the species are related to each other, the more frequent hybridisation takes place - but only in captivity!

Mallard and Northern Pintail hybrids are fairly common and fertile - but they are very rare in the wild, because they are isolated via plumage and courtship displays. A near relationship does not always serve for high hybridisation rates.

5.4 Captivity-effect

Thesis 8: In captivity hybridisation takes place much more frequently than in the wild, because feral birds are degenerated or have lost genetically variances.

This effect includes escaped or released birds as well as their offspring.

Greylag Geese and Swan Geese were domesticated thousands of years ago. Their development was selected by man, so that these birds have a genetical loss and do not behave in the same way as their natural relatives, even when these birds are released. Greylag Geese have been released in Germany in the 1960ies as an introduction reintroduction scheme. These Geese have a strong tendency to hybridise. There are some instances cited where hybridisation has taken place after the release of Greylag Geese.

5.5 Forced Copulations (FC)

Thesis 9: Species with a high tendency to forced copulations may produce more hybrids.

There are only few proves for interspecific forced copulations in wildfowl and species which tend to forced copulations do not raise more hybrids!

Between *Anas* species FC is fairly common, but hybridisation is low, while no FC are reported from Ferruginous Ducks and Common Pochard. The latter species hybridise regularly.

5.6 Synopsis

Thesis 6 (mixed clutches) has to be rejected. It seems that this theory has no relevant impact on the hybridisation of wildfowl. Thesis 9 (FC) does not fit either, as stated in chapter 5.5.

The captivity-effect (thesis 8) explains the high rates of *Anser* hybrids in released populations.

I think that the "making the best of a bad job"- hypothesis is the most important one, because it explains why females get "under pressure" and have to choose between either mating heterospecifically or not mating at all. To support this conclusion tab. 14 shows some aspects of the sexual behaviour of some species.

5.7 summarises some opinions about hybridisation in general to round off this chapter.

Keywords: hybridisation, wildfowl (Anseriformes), Western Central Europe, occurrence, distribution, 'alien invasive species', species not native in Europe, Haldane's rule, parasitic egg-laying, forced copulations, speciation, population boundaries, imprinting, isolating factors, pair-bond.

Christoph R a n d l e r, C.-Rotenburger-Str. 3, D-74321 Bietigheim-Bissingen, E-mail: ChrRan@aol.com

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	11
2. Material und Methoden	12
3. Ergebnisse und Bewertung	15
3.1 Überblick	15
3.1.1 Hinweise für Bestimmungsbücher	22
3.1.2 Hinweise für Avifaunen und Sammelberichte	23
3.2 Wasservogelhybriden mit Neozoenbeteiligung	23
3.2.1 Schwanen- x Graugans	23
3.2.2 Grau- x Streifengans	25
3.2.3 Streifen- x Kanadagans	26
3.2.4 Grau- x Kanadagans	27
3.2.5 Kanada- x Weißwangengans	29
3.2.6 Rostgans x Graukopfkasarka	31
3.2.7 Moschus- x Stockente	31
3.2.8. Stock- x Augenbrauenente	32
3.2.9 Vergleich mit DELANY (1993)	33
3.2.10 Bemerkungen zu einigen ausgesetzten oder neozoischen Wasservogelarten	33
3.2.11 Gefährdungspotenzial durch Neozoen-Hybriden in Mitteleuropa	36
3.3 Auftreten von Hybriden autochthoner Elternarten	40
3.3.1 Schnatter- x Stockente	40
3.3.2 Stock- x Spießente	42
3.3.3 Stock- x Kolbenente	44
3.3.4 Kolben- x Tafelente	46
3.3.5 Kolben- x Reiherente	48
3.3.6 Tafel- x Moorente	50
3.3.7 Tafel- x Reiherente	51
3.3.8 Moor- x Reiherente	52
3.3.9. Reiher- x Bergente	54
3.3.10 unbestimmte <i>Aythya</i> -Hybriden	57
3.3.11 Bemerkungen zu einzelnen Arten	58
3.3.12 Ist die Moorente in Mitteleuropa durch Hybridisierung gefährdet?	59
3.4 Mischpaare	60
3.5 Vergesellschaftung und Verpaarung von Hybriden	61
3.6 Hybridanteil	62
3.7 Haldane's rule	66
4. Allgemeine Anmerkungen und Diskussion	68
4.1 Überblick	68
4.2 Sterilität	69

4.3 Mehrfachkreuzungen	70
4.4 Verhalten	70
4.5 Wildvögel oder entflohen?	71
5. Ursachen der Hybridisierung	72
5.1 Sexueller Notstand ["best of a bad job"] - Hypothese	73
5.1.1 Seltenheit an der Arealgrenze	73
5.1.2 Unausgewogenes Geschlechterverhältnis	77
5.1.3 Stabilität der Paarbindung	78
5.1.4 Bewertung	79
5.2 Mischgelege und Prägung	79
5.3 Fehlende Isolationsmechanismen	81
5.3.1 Verwandtschaftsbeziehungen	82
5.3.2 Balz als wichtiger Isolationsmechanismus	83
5.3.3 Sekundäre Kontaktzonen	83
5.4 "Gehege-Effekt"	84
5.5 Zwangskopulationen	86
5.6 Synopsis	87
5.7 Allgemeine Bewertung der Hybridisierung bei Vogelarten	88
6. Zusammenfassung	89
7. Literaturverzeichnis	94
8. Anhang	105

The problem of hybridization in the wild of sympatric species like the two *Aythya* concerned is of ecological, ethological and zoogeographical interest and deserves further attention.

(BENGTON 1968: 63)

1 Einleitung

In kaum einer anderen Vogelordnung ist Hybridisierung so weit verbreitet wie bei den Entenvögeln Anseriformes. Mehr als 400 Kreuzungen wurden inventarisiert und für 67 der 161 Arten wurden Hybriden nachgewiesen (COCKRUM 1952, GRANT & GRANT 1992, GRAY 1958, SIBLEY 1938).

Seit mehr als einhundert Jahren verwirren im Freiland auftretende Hybriden die Beobachter und führten zu Neubeschreibungen von Arten, wie z. B. dem Entensäger *Mergus anataris*, bei dem es sich um einen Hybriden aus Schellente und Zwergsäger handelte (BLASIUS 1887) oder der Bimaculated Duck *Anas glocitans* aus Großbritannien, die sich als Kreuzung aus Krick- x Stockente entpuppte (BEDALL-SMITH 1912, HARRISON 1978, WITHERBY 1912). In Großbritannien stiftete Paget's Pochard, ein

Hybrid aus Tafel- x Moorente, Unruhe. Dieser Hybrid wurde in Mitteleuropa zuerst als eigene Art *Fuligula homeyeri* beschrieben (GILLHAM et al. 1966, GROEBBELS 1935, NAUMANN 1820-44 - vgl. Nachdruck der Tafel in Ornithol. Mitt. 32 [1980]: 95).

Die Hybridkombination Schellente x Zwergsäger verunsicherte in den 1980er Jahren auf Sylt mehrere Winter hintereinander wiederum erfahrene Beobachter (BRUNS 1980, 1981). Hybriden aus Tafel- und Reiherenten sorgten in Europa durch ihre Ähnlichkeit mit der nordamerikanischen Kleinen Bergente regelmäßig für Verwechslungen (PERRINS 1961, WILLI 1961). Bei vielen vor 1966 nachgewiesenen Moorenten in Großbritannien handelte es sich um den Hybridtyp Paget's Pochard (GILLHAM et al. 1966) und SMALLSHIRE (1986) schätzte, dass noch bis Mitte der 1980er Jahre im britischen Binnenland 20% aller Bergenten in Wirklichkeit Hybriden waren.

Einige Wasservogelzüchter publizierten bereits im 19. Jahrhundert eine Vielzahl an Beschreibungen einzelner Hybriden und führten spezielle Kreuzungsexperimente durch (BONHOTE 1907, PHILLIPS 1915, POLL 1911), die später von GRAY (1958) in einer kurz kommentierten Liste - nicht immer kritisch genug betrachtet - zusammengefasst wurden. Doch erst GILLHAM & GILLHAM (1996) illustrierten ihr Buch mit einer ausreichenden Zahl an aussagekräftigen Fotos. Mittlerweile bieten gängige Bestimmungsbücher einen kleinen Überblick über einige Hybriden, meist der Gattung *Aythya* (BEAMAN & MADGE 1998, HARRIS et al. 1991, HEINZEL et al. 1995, JONSSON 1992, MADGE & BURN 1989, SVENSSON et al. 1999).

In den 1960er Jahre publizierten besonders B. L. SAGE und J. M. & J. G. HARRISON ausführlichere Beschreibungen einzelner Hybriden, die grundlegende Bestimmungshinweise enthielten und den Weg zu Untersuchungen im Hinblick auf Verwandtschaftsbeziehungen ebneten.

Eine umfangreiche taxonomische (JOHNSGARD 1960) und evolutionstheoretische Analyse (SCHERER & HILSBURG 1982) liegt ebenfalls vor. Letztere zeigte, dass sich die Anatiden auf einen einzigen Grundtyp zurückführen lassen.

Trotz dieser wichtigen Arbeiten besteht weiterhin Bedarf und Interesse an dieser Thematik, da zum einen noch verschiedene Bestimmungsprobleme zu lösen sind und zum anderen bislang keine faunistische Analyse eines größeren Gebietes vorliegt. Diese Arbeit bietet erstmals Einblick in das Auftreten verschiedener Wasservogelhybriden im westlichen Mitteleuropa.

Die Problematik, die durch gebietsfremde Vogelarten hervorgerufen wird, schließt auch den Aspekt der Hybridisierung mit der indigenen Fauna ein. Hierzu liegt für Deutschland zwar eine erste Übersicht vor (RANDLER 1998c), doch soll in der vorliegenden Arbeit das weitaus umfangreichere Datenmaterial ausgebreitet werden.

2 Material und Methoden

Im Jahre 1996 begann ich durch Aufrufe in verschiedenen ornithologischen Zeitschriften, Anschreiben an überregionale, zum Teil auch lokale, ornithologische Arbeitsgemeinschaften und an viele Einzelpersonen mit einer Datensammlung von

Wasservogelhybriden der Ordnung Anseriformes aus den Ländern Deutschland, Schweiz und Österreich. In der Bibliothek von Dr. Jochen Hölzinger konnte ich darüber hinaus weiteres umfangreiches Material und viele avifaunistische Rundbriefe einsehen.

Die Staaten Deutschland, Schweiz und Österreich werden als westliches Mitteleuropa definiert. Dabei wurde bei 50°30' nördlicher Breite die Grenze zwischen den Regionen Nord und Süd gezogen.

Es wurden nur Beobachtungen 'wild lebender' Hybriden berücksichtigt, auch wenn es sich dabei um entflozene Volierenvögel handeln kann. Im folgenden wird der Begriff 'der Voliere entflozen' dem des 'Gefangenschaftsflüchtlings' vorgezogen, da letzterer einen negativen Beiklang besitzt.

Die Anordnung der Arten bei den Kreuzungen folgt der Systematik (in MADGE & BURN 1989), gibt also keinen Hinweis auf die Elternschaft (vgl. Vorgehen bei GILLHAM & GILLHAM 1996). Die systematisch erste Art wird an den Anfang des Hybridnamens gestellt.

Datensätze:

Pro Jahr und Gebiet wurde bei länger anwesenden Vögeln, wie z. B. den recht stationären Gänsen, nur ein einziger Datensatz gebildet. Dabei wurde das lokale Maximum berücksichtigt, sowie die Erst- und Letztbeobachtung eingegeben. Dadurch werden Folgebeobachtungen von weiteren Beobachtern nicht als zusätzliche Datensätze fehlinterpretiert (BEZZEL 1994a, b). Der Vorteil dieser Zählmethode ist, dass eine Zählung pro Jahr und Ort dasselbe Gewicht erhält wie z. B. tägliche Zählungen der ständig anwesenden selben Individuen. SIEBER & EISLÖFFEL (1998) zählten jede Einzelbeobachtung und kamen damit auf 465 Nachweise allein im Regierungsbezirk Koblenz, wobei dieselben Individuen zum Teil mehrmals im Monat gezählt wurden. Beim jahreszeitlichen Auftreten wurden nur Ersttagsindividuen mit einbezogen. Bei Angaben zum Hybridanteil wird dieser prozentual immer auf die Summe beider Elternarten bezogen.

Die Darstellung der Ergebnisse behandelt nicht alle Kreuzungen ausführlich. Kreuzungen, die besondere Aufmerksamkeit verdienen, wie beispielsweise Hybriden mit hohem Verwechslungspotenzial oder Hybriden, von denen ausreichend Datenmaterial vorliegt, werden ausführlich bearbeitet. Tab. 1 gibt Auskunft über alle im Freiland festgestellten Hybriden.

Die Nachweise betreffen fast ausschließlich mutmaßliche Hybriden, da die Elternschaft nur in den seltensten Fällen durch Beobachtungen von Mischbruten oder genetische Untersuchungen (z. B. der AG Neozoen der Universität Rostock) nachgewiesen sind. Bei vielen Hybriden lässt sich allerdings durch genaues Protokollieren der Merkmale ein Hinweis auf die Elternschaft finden, da Merkmale oft intermediär ausgeprägt sind, auch wenn diese Hybriden auf den ersten Blick gar einer dritten Art ähneln können. So ähneln Tafel- x Reiherentenhybriden auf den ersten Blick der Kleinen Bergente, doch sind die intermediären Merkmale bei einem kritischen zweiten Blick schnell sichtbar.

Zudem gibt es von den häufigsten Kombinationen, besonders derer der Gattung *Aythya*, mittlerweile gute Abbildungen in Bestimmungsbüchern bzw. publizierte Fotos. In einem Appendix finden sich alle wissenschaftlichen Vogelnamen.

Folgende Personen stellten mir unpubliziertes Material, Literatur, Manuskripte, Daten oder Fotos zur Verfügung. Dafür möchte ich mich herzlichst bedanken:

K. Anderegg, N. Anthes, W. Agster, R. Aye, H.-G. Bauer, M. Becker, R. K. Berndt (OAG SH), E. Bezzel, M. Blair (BTO), J. Blessing, K. Bommer, S. Bosch, M. Boschert, G. Busche (OAG SH), D. Buschmann, W. Christen, J.-P. Daniels, J. Dierschke, T. Disselhoff, T. Dobbartin, R. Eckstein (NABU KV Marburg), F. Eislöffel (GNOR), R. Ertel, S. Fahl, M. Förchler, U. Franke, C. Fuchs, H. Furrington, E. Garve, K. F. Gauggel, O. Geiter (AG Neozoen, Uni Rostock), P. Gloe, M. Gottschling, J. Gulden, J. Günther, D. Haas, N. Haaß, A. Habermeier, H. Haupt (ABBO), R. Hauri, L. Hayo, K. Hein, M. Hemprich, J. Heyer, J. Hölzinger, J. Hurst, H. Jacoby (OAG Bodensee), M. Jönck, T. Kessler (GNOR), R. Klein, P. Knaus, D. Knöpfler, D. Koch, H. Kolbe, B. Koop, D. Kositschik (HGON), J. Kralj (Institute for Ornithology, Zagreb), D. Kratzer, I. Kreutzkamp, J. Kreuziger, J.-O. Kriegs, T. Krüger, A. Kurz, L. Lachmann, H. Lege, H. Leuzinger, M. Lohmann, W. Mädlow (ABBO), U. Mahler, G. Maurer, K. Mees, E. Mestel, J. Meßer, D. Meyer, A. Molzahn, V. Moritz, B. Nicolai, G. Pannach (FAS), R. Petersen, R. Pfeifer, H. Ranftl, A. Ranner, J. Rathgeber, M. & F. Robeck, T. Sacher, P. Sackl, M. Schirutschke, V. M. Schmidt, M. Schmitz, M. Schmolz, D. Schubert, R. Schütt, M. Seehausen, J. Siegner, T. Stalling, B. Stemmer, D. Stix, C. Stohl, A. Stöhr, J. Strehlow, S. R. Sudmann, A. Sühring, R. Teetz, H. Thies, D. Uhlich, B. Walser, C. Wegst, I. Weiß, K. Weixler, J. Wildberger, K. Witt (BOA), H. Zang (OAG NDS), A. Zedler.

Sollte ich in dieser Aufzählung versehentlich eine Person vergessen haben, gilt ihr mein Dank im besonderen.

Dr. J. Hölzinger möchte ich sehr für den Zugang zu seiner Bibliothek danken, sowie besonders für die Möglichkeit zur ausführlichen Publikation meiner Arbeit. Dr. Walther Thiede unterstütze mich durch das leihweise Überlassen seiner umfangreichen Literaturkartei.

E. & B. Gillham, die regelmäßig Bestimmungen überprüften und weiterführende Tipps gaben, schulde ich ebenfalls großen Dank.

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und wichtige Anmerkungen danke ich N. Anthes, R. Armbruster, Dr. J. Blessing, E. & B. Gillham, R. Hauri, U. Mahler und Dr. W. Thiede.

Auch weiterhin besteht großes Interesse an der Dokumentation von Wasservogelhybriden. Auf Seite 92 und 93 finden sich zwei Erhebungsbögen, die zur Benutzung kopiert werden können.

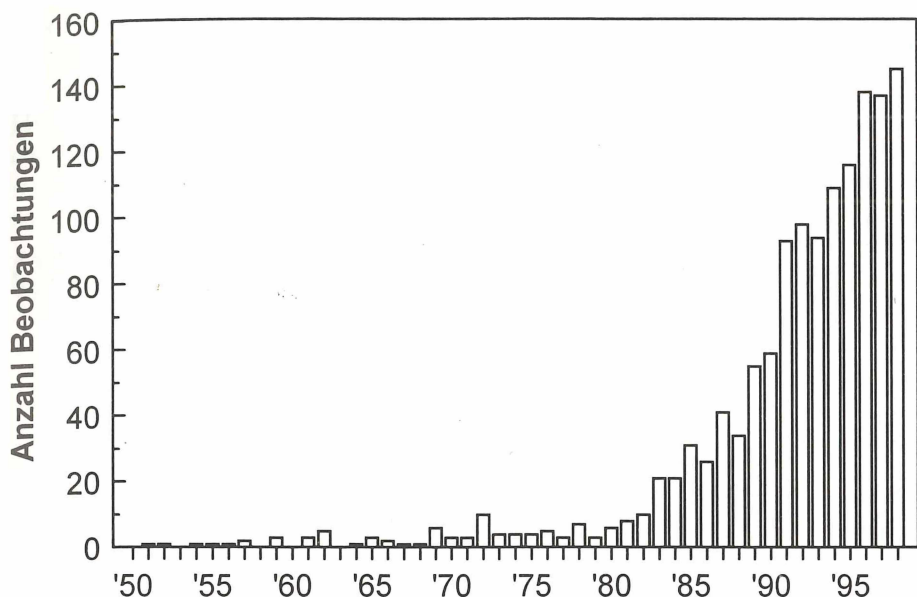


Abb. 1: Zahl der Hybridmeldungen insgesamt pro Jahr.

Fig. 1: Numbers of records of hybrids per year.

3 Ergebnisse und Bewertung

3.1 Überblick

Bis zum Stichtag 30.6.1999 lagen insgesamt 1376 Nachweise von freilebenden Wasservogelhybriden der Ordnung Anseriformes aus Deutschland, der Schweiz und Österreich vor. Abb. 1 zeigt, dass erst ab Anfang/Mitte der 1980er Jahre regelmäßig eine größere Zahl an Nachweisen erbracht wurde. Der Anstieg erfolgte exponentiell und eine Sättigungsgrenze oder Plateauphase in näherer Zukunft ist zu vermuten.

Die allgemeine Zunahme der Beobachtungen hat verschiedene Ursachen:

- Verbesserte Bestimmungsliteratur ab Anfang der 1990er Jahre, z. B. HARRIS et al. (1991), HEINZEL et al. (1995) sowie SVENSSON et al. (1999).
- Erhöhte Aufmerksamkeit gegenüber Hybriden seitens der Beobachter und seitens der Bearbeiter von Rohdaten (s. diverse avifaunistische Rundbriefe). Viele Hybriden wurden früher zwar als solche erkannt, eine Meldung oder Dokumentation schien vielen Beobachtern dagegen unnötig.
- Bei einigen Kreuzungen gab es wohl tatsächliche Zunahmen, die bei den einzelnen Bearbeitungen diskutiert werden.

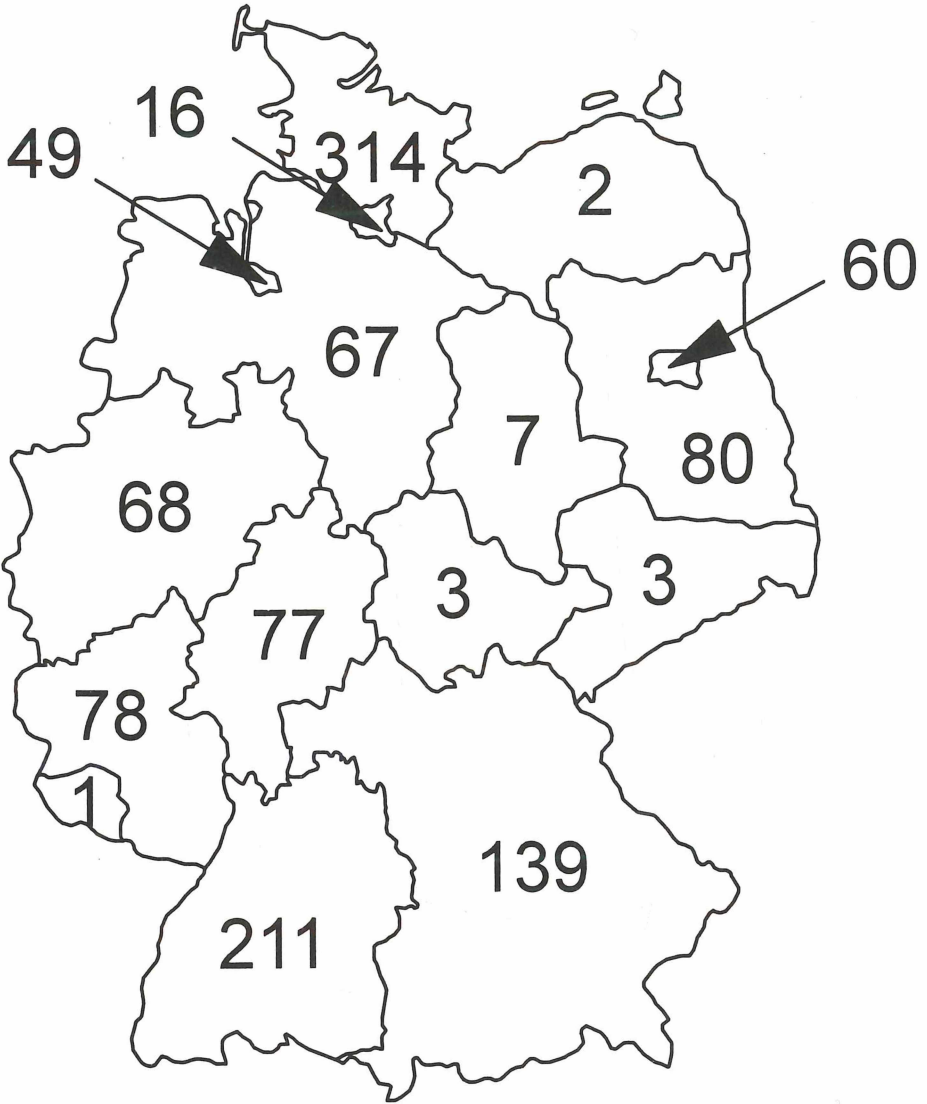


Abb. 2: Zahl der Hybridmeldungen in den jeweiligen Ländern der Bundesrepublik.
Fig. 2: Number of records per country of the Federal Republic of Germany.

Aus der Schweiz lagen 144, aus Österreich 34 und aus Deutschland 1198 Nachweise vor. Ein Blick auf die Deutschlandkarte (Abb. 2) zeigt die Datengrundlage nach Bundesländern.

Hier wird die föderale Struktur Deutschlands, besonders auch in der Ornithologie, deutlich. Viele relativ kleine Länder weisen eine hohe Zahl an Nachweisen auf; z. B. im Vergleich der Stadtstaaten Bremen und Berlin mit den Flächenländern Thüringen, Sachsen und Sachsen-Anhalt (vgl. auch RANDLER 1999).

Im westlichen Mitteleuropa wurden bislang 88 unterschiedliche Kreuzungen im Freiland nachgewiesen. Den zahlenmäßig häufigsten Hybridtyp stellen Tafel- x Reiher-ententehybriden dar (35 %); fast 50% aller Nachweise betreffen Hybriden innerhalb der Gattung *Aythya*. Diese Tatsache wird seit geraumer Zeit regelmäßig spekulativ geäußert (vgl. Hinweise in Bestimmungsbüchern, RANDLER 1998b), doch liegen nun erstmals ausreichend quantitative Daten vor, die diese Vermutung absichern. Bereits an zweiter Stelle befinden sich mit 16,1 % aller Nachweise Hybriden aus Grau- x Kanadagänsen (s. Abb. 3). Ein weiterer großer Teil der Daten betrifft 83 Kreuzungen, die unter dem Sammelbegriff 'Rest' zusammengefasst wurden. Tab. 1 gibt einen Überblick über diese Kombinationen, von denen teilweise lediglich eine einzige Beobachtung vorliegt.

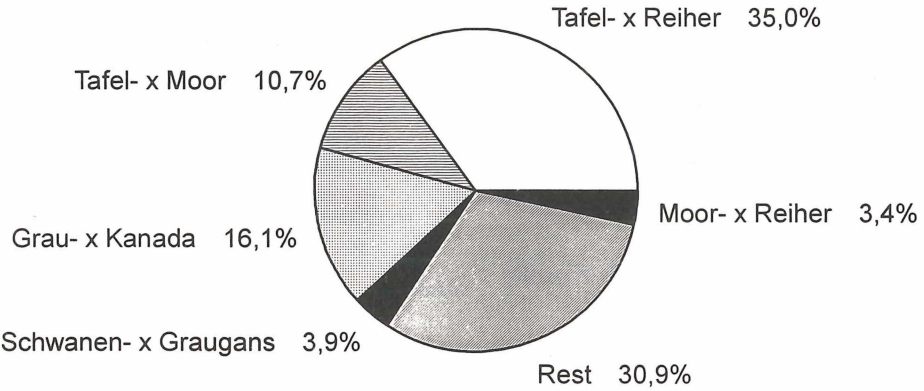


Abb. 3: Verteilung der Nachweise auf die jeweiligen Hybridtypen.
 Fig. 3: Proportions of hybrids recorded.

Mit 113 Nachweisen (8,2 %) ist der Tribus der Anatini nur relativ schwach vertreten, obwohl männliche Hybriden dieser Gruppe durchaus augenfällig sind (z. B. Stock- x Spießentenhybriden; RANDLER 1998a). 772 Nachweise (entsprechend ca. 56%) liegen dagegen vom Tribus der Aythini vor. Bei den Anserini zeigt sich ein differenzierteres Bild: 39 Nachweise (2,8%) betreffen Gänse, die aufgrund ihrer Elternkombination im

Freiland entstanden sein könnten, 411 Nachweise (ca. 30%) von Gänsehybriden dagegen besitzen mindestens einen Elternteil mit neozoischer Herkunft.

Nur 13 Nachweise mit ebenso vielen Individuen (knapp 1%) gehören zu den Mergini. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen der Anatidae werden in Kap. 5 ausführlich diskutiert.

Insgesamt etwa ein Drittel aller Nachweise (n=459) betrifft Kreuzungen mit Beteiligung von Neozoen. Mit dieser Problematik habe ich mich in einer früheren Arbeit bereits befasst (RANDLER 1998c), weitere Hinweise hierzu finden sich in Kap. 3.2.

Tab. 1: Wasservogelhybriden im westlichen Mitteleuropa. Berücksichtigt wurden faunistische Angaben 'wild lebender' Hybriden.

Tab. 1: Hybrid wildfowl in Western Central Europe. Records of birds observed in the wild.

	Nachweise		Zahl Individuen	
	number of records gesamt total	prozentual percentage	number of individuals gesamt total	prozentual percentage
Höcker- x Schwarzschan, <i>Cygnus olor</i> x <i>C. atratus</i>				
Mute Swan x Black Swan	2	0,14	2	0,09
Schwanen- x Graugans, <i>Anser cygnoides</i> x <i>A. anser</i>				
Swan Goose x Greylag Goose	54	3,9	326	15,6
Schwanen- x Streifengans, <i>A. cygnoides</i> x <i>A. indicus</i>				
Swan Goose x Bar-headed Goose	9	0,65	38	1,82
Schwanen- x Kanadagans, <i>A. cygnoides</i> x <i>B. canadensis</i>				
Swan Goose x Canada Goose	9	0,65	15	0,72
Saat- x Graugans, <i>A. fabalis</i> x <i>A. anser</i>				
Bean Goose x Greylag Goose	1	0,07	1	0,04
Saat- x Kanadagans, <i>A. fabalis</i> x <i>Branta canadensis</i>				
Bean Goose x Canada Goose	1	0,07	1	0,04
Saat- x Weißwangengans, <i>A. fabalis</i> x <i>B. leucopsis</i>				
Bean Goose x Barnacle Goose	4	0,29	4	0,19
Kurzschnabel- x Streifengans, <i>A. brachyrhynchus</i> x <i>A. indicus</i>				
Pink-footed Goose x Bar-headed Goose	1	0,07	1	0,04
Bläß- x Graugans, <i>A. albifrons</i> x <i>A. anser</i>				
White-fronted Goose x Greylag Goose	6	0,43	16	0,76
Bläß- x Schneegans, <i>A. albifrons</i> x <i>A. caerulescens</i>				
White-fronted Goose x Snow Goose	1	0,07	1	0,04
Bläß- x Kanadagans, <i>A. albifrons</i> x <i>B. canadensis</i>				
White-fronted Goose x Canada Goose	1	0,07	1	0,04
Bläß- x Weißwangengans, <i>A. albifrons</i> x <i>B. leucopsis</i>				
White-fronted Goose x Barnacle Goose	12	0,87	15	0,72
Zwerg- x Kaisergans, <i>A. erythropus</i> x <i>A. canagicus</i>				
Lesser White-fronted Goose x Emperor Goose	1	0,07	1	0,04
Zwerg- x Kanadagans, <i>A. erythropus</i> x <i>B. canadensis</i>				
Lesser White-fronted Goose x Canada Goose	1	0,07	1	0,04

Zwerg- x Weißwangengans, <i>A. erythropus</i> x <i>B. leucopsis</i>				
Lesser White-fronted Goose x Barnacle Goose	7	0,5	7	0,33
Grau- x Streifengans, <i>A. anser</i> x <i>A. indicus</i>				
Greylag Goose x Bar-headed Goose	25	1,8	37	1,77
Grau- x Schneegans, <i>A. anser</i> x <i>A. caerulescens</i>				
Greylag Goose x Snow Goose	2	0,14	2	0,09
Grau- x Kanadagans, <i>A. anser</i> x <i>B. canadensis</i>				
Greylag Goose x Canada Goose	222	16,13	430	20,6
Grau- x Weißwangengans, <i>A. anser</i> x <i>B. leucopsis</i>				
Greylag Goose x Barnacle Goose	5	0,36	7	0,33
Grau- x Nilgans, <i>A. anser</i> x <i>Alopochen aegyptiacus</i>				
Greylag Goose x Egyptian Goose	1	0,07	1	0,04
Streifen- x Schneegans, <i>A. indicus</i> x <i>A. caerulescens</i>				
Bar-headed Goose x Snow Goose	1	0,07	3	0,14
Streifen- x Kanadagans, <i>A. indicus</i> x <i>B. canadensis</i>				
Bar-headed Goose x Canada Goose	26	1,88	75	3,6
Streifen- x Weißwangengans, <i>A. indicus</i> x <i>B. leucopsis</i>				
Bar-headed Goose x Barnacle Goose	7	0,5	14	0,67
Schnee- x Zwergschneegans, <i>A. caerulescens</i> x <i>A. rossii</i>				
Snow Goose x Ross's Goose	1	0,07	1	0,04
Schnee- x Kaisergans, <i>A. caerulescens</i> x <i>A. canagicus</i>				
Snow Goose x Emperor Goose	1	0,07	1	0,04
Schnee- x Kanadagans, <i>A. caerulescens</i> x <i>B. canadensis</i>				
Snow Goose x Canada Goose	1	0,07	1	0,04
Schnee- x Weißwangengans, <i>A. caerulescens</i> x <i>B. leucopsis</i>				
Snow Goose x Barnacle Goose	1	0,07	1	0,04
Zwergschnee- x Weißwangengans, <i>A. rossii</i> x <i>B. leucopsis</i>				
Ross's Goose x Barnacle Goose	1	0,07	1	0,04
Kanada- x Weißwangengans, <i>B. canadensis</i> x <i>B. leucopsis</i>				
Canada Goose x Barnacle Goose	29	2,1	34	1,63
Kanadagans x ?, <i>B. canadensis</i> x ?, Canada Goose x ?	1	0,07	2	0,09
Weißwangen- x Ringelgans, <i>B. leucopsis</i> x <i>B. bernicla</i>				
Barnacle Goose x Brent Goose	3	0,21	3	0,14
Weißwangen- x Rothalsgans, <i>B. leucopsis</i> x <i>B. ruficollis</i>				
Barnacle Goose x Red-breasted Goose	1	0,07	1	0,04
Weißwangengans x ?, <i>B. leucopsis</i> x ?, Barnacle Goose x ?	5	0,36	5	0,24
Gans indet, <i>Anserini</i> indet, Goose unidentifiable	4	0,29	4	0,19
Rostgans x Graukopfkasarka, <i>Tadorna ferruginea</i> x <i>T. cana</i>				
Ruddy Shelduck x South African Shelduck	3	0,21	13	0,62
Rostgans x Brandgans, <i>T. ferruginea</i> x <i>T. tadorna</i>				
Ruddy Shelduck x Common Shelduck	11	0,79	16	0,76
Brandgans x Eiderente, <i>T. tadorna</i> x <i>Somateria mollissima</i>				
Common Shelduck x Common Eider	11	0,79	11	0,52
Moschus- x Stockente, <i>Cairina moschata</i> x <i>Anas platyrhynchos</i>				
Muscovy Duck x Mallard	4	0,29	4	0,19
Braut- x Mandarinente, <i>Aix sponsa</i> x <i>A. galericulata</i>				
Wood Duck x Mandarin Duck	1	0,07	1	0,04
Braut- x Stockente, <i>A. sponsa</i> x <i>A. platyrhynchos</i>				
Wood Duck x Mallard	1	0,07	1	0,04

Braut- x Rotschulterente, <i>A. sponsa</i> x <i>Callonetta leucophrys</i>				
Wood Duck x Ringed Teal	1	0,07	1	0,04
Braut- x Pecosakaente, <i>A. sponsa</i> x <i>N. peposaca</i>				
Wood Duck x Rosybill	1	0,07	1	0,04
Braut- x Ringschnabelente, <i>A. sponsa</i> x <i>Aythya collaris</i>				
Wood Duck x Ring-necked Duck	1	0,07	1	0,04
Braut- x Moorente, <i>A. sponsa</i> x <i>A. nyroca</i>				
Wood Duck x Ferruginous Duck	1	0,07	1	0,04
Braut- x Reiherente, <i>A. sponsa</i> x <i>A. fuligula</i>				
Wood Duck x Tufted Duck	6	0,43	6	0,28
Mandarin- x Stockente, <i>A. galericulata</i> x <i>A. platyrhynchos</i>				
Mandarin Duck x Mallard	1	0,07	1	0,04
Pfeif- x Amerikanische Pfeifente, <i>A. penelope</i> x <i>A. americana</i>				
Eurasian Wigeon x American Wigeon	3	0,21	3	0,14
Pfeif- x Krickente, <i>A. penelope</i> x <i>A. crecca</i>				
Eurasian Wigeon x Common Teal	1	0,07	1	0,04
Pfeif- x Spießente, <i>A. penelope</i> x <i>A. acuta</i>				
Eurasian Wigeon x Northern Pintail	1	0,07	1	0,04
Schnatter- x Stockente, <i>A. strepera</i> x <i>A. platyrhynchos</i>				
Gadwall x Mallard	17	1,23	17	0,81
Schnatter- x Spießente, <i>A. strepera</i> x <i>A. acuta</i> ,				
Gadwall x Northern Pintail	2	0,14	2	0,09
Schnatter- x Knäkente, <i>A. strepera</i> x <i>A. querquedula</i>				
Gadwall x Garganey	1	0,07	1	0,04
Schnatter- x Blauflügelente, <i>A. strepera</i> x <i>A. discors</i>				
Gadwall x Blue-winged Teal	1	0,07	1	0,04
Schnatterente x ?, <i>A. strepera</i> x ?, Gadwall x ?	3	0,21	3	0,14
Schnatter- x Stock- x Spießente <i>A. strepera</i> x <i>A. platyrhynchos</i> x <i>A. acuta</i>				
Gadwall x Mallard x Northern Pintail	1	0,07	1	0,04
Krick- x Stockente, <i>A. crecca</i> x <i>A. platyrhynchos</i>				
Common Teal x Mallard	3	0,21	3	0,14
Krick- x Bahamaente, <i>A. crecca</i> x <i>A. bahamensis</i>				
Common Teal x White-cheeked Pintail	2	0,14	3	0,14
Stock- x Augenbrauenente, <i>A. platyrhynchos</i> x <i>A. superciliosa</i>				
Mallard x Pacific Black Duck	1	0,07	2	0,09
Stock- x Fleckschnabelente, <i>A. platyrhynchos</i> x <i>A. poecilorhyncha</i>				
Mallard x Spotbill	2	0,14	2	0,09
Stock- x Spießente, <i>A. platyrhynchos</i> x <i>A. acuta</i>				
Mallard x Northern Pintail	24	1,74	25	1,20
Stock- x Löffelente, <i>A. platyrhynchos</i> x <i>A. clypeata</i>				
Mallard x Northern Shoveler	6	0,43	6	0,28
Stock- x Kolbenente, <i>A. platyrhynchos</i> x <i>Netta rufina</i>				
Mallard x Red-crested Pochard	19	1,38	19	0,91
Stock- x Pecosakaente, <i>A. platyrhynchos</i> x <i>N. peposaca</i>				
Mallard x Rosybill	3	0,21	3	0,14
Stock- x Reiherente, <i>A. platyrhynchos</i> x <i>A. fuligula</i>				
Mallard x Tufted Duck	2	0,14	2	0,09

Stock- x Spieß- x Kolbenente				
<i>A. platyrhynchos</i> x <i>A. acuta</i> x <i>N. rufina</i>				
Mallard x Northern Pintail x Red-crested Pochard	1	0,07	1	0,04
Spieß- x Kolbenente, <i>A. acuta</i> x <i>N. rufina</i>				
Northern Pintail x Red-crested Pochard	5	0,36	5	0,24
Knäk- x Blauflügelente, <i>A. querquedula</i> x <i>A. discors</i>				
Garganey x Blue-winged Teal	2	0,14	2	0,09
Kolben- x Peposakaente, <i>N. rufina</i> x <i>N. peposaca</i>				
Red-crested Pochard x Rosybill	1	0,07	1	0,04
Kolben- x Tafelente, <i>N. rufina</i> x <i>A. ferina</i>				
Red-crested Pochard x Common Pochard	24	1,74	26	1,24
Kolben- x Moorente, <i>N. rufina</i> x <i>A. nyroca</i>				
Red-crested Pochard x Ferruginous Duck	1	0,07	1	0,04
Kolben- x Reiherente, <i>N. rufina</i> x <i>A. fuligula</i>				
Red-crested Pochard x Tufted Duck	15	1,09	17	0,81
Kolbenente x ?, <i>N. rufina</i> x ?, Red-crested Pochard x ?	2	0,14	2	0,09
Rotaugen- x Moorente, <i>N. erythrophthalma</i> x <i>A. nyroca</i>				
Southern Pochard x Ferruginous Duck	1	0,07	1	0,04
Tafel- x Moorente, <i>A. ferina</i> x <i>A. nyroca</i>				
Common Pochard x Ferruginous Duck	148	10,7	158	7,59
Tafel- x Reiherente, <i>A. ferina</i> x <i>A. fuligula</i>				
Common Pochard x Tufted Duck	483	35	517	24,8
Ringschnabel- x Reiherente, <i>A. collaris</i> x <i>A. fuligula</i>				
Ring-necked Duck x Tufted Duck	2	0,14	2	0,09
Ringschnabel- x Bergente, <i>A. collaris</i> x <i>A. marila</i>				
Ring-necked Duck x Greater Scaup	1	0,07	1	0,04
Moor- x Reiherente, <i>A. nyroca</i> x <i>A. fuligula</i>				
Ferruginous Duck x Tufted Duck	47	3,4	47	2,25
Moor- x Bergente, <i>A. nyroca</i> x <i>A. marila</i>				
Ferruginous Duck x Greater Scaup	1	0,07	1	0,04
Moorente x ?, <i>A. nyroca</i> x ?, Ferruginous Duck x ?				
Reiher- x Bergente, <i>A. fuligula</i> x <i>A. marila</i>	3	0,21	5	0,24
Tufted Duck x Greater Scaup				
Bergente x ?, <i>A. marila</i> x ?, Greater Scaup x ?	23	1,67	29	1,39
<i>Aythya</i> -Hybrid, <i>Aythya</i> hybrid				
Scheck- x Eiderente, <i>Polysticta stelleri</i> x <i>S. mollissima</i>	2	0,14	3	0,14
Steller's Eider x Common Eider	20	1,4	21	1,0
Schellente x Zwergsäger,				
<i>Bucephala clangula</i> x <i>Mergus albellus</i>				
Common Goldeneye x Smew	1	0,07	1	0,04
Zwerg- x Gänsesäger, <i>M. albellus</i> x <i>M. merganser</i>				
Smew x Goosander	1	0,07	1	0,04
Kappensäger x ?, <i>M. cucullatus</i> x ?, Hooded Merganser x ?				
Mittel- x Gänsesäger, <i>M. serrator</i> x <i>M. merganser</i>	2	0,14	2	0,09
Red-breasted Merganser x Goosander				
	2	0,14	2	0,09
Summe - sum	1376	100%	2081	100%

3.1.1 Hinweise für Bestimmungsbücher

Aus dieser Statistik (Tab. 1) lassen sich Hinweise für Bestimmungsführer ableiten. Einige Wasservogelhybriden erscheinen heutzutage seltener in Mitteleuropa als manche Ausnahmegäste (s. RANDLER 1999), aber dennoch deutlich häufiger als viele in Bestimmungsbüchern abgebildete Seltenheiten (z. B. Gürtelfischer, Nachtfalke, diverse Drosseln usw.). Im neuen SVENSSON et al. (1999) sind beispielsweise auf acht Seiten extrem seltene Ausnahmegäste abgebildet, obwohl es wahrscheinlicher ist, auf einen in dieser Arbeit behandelten Hybriden zu treffen. Aus diesem Grund sollten häufigere Hybridtypen ebenso wie eingebürgerte Neozoen - die in diesem Zusammenhang ebenfalls oft stiefmütterlich behandelt werden - in zukünftigen Bestimmungsbüchern abgebildet werden. Die folgende Liste abzubildender Hybriden beschränkt sich dabei auf begründete Minimalforderungen und kann mit Hilfe von Tab. 1 beliebig verlängert werden.

- Grau- x Kanadaganshybriden → häufigster Gänsehybrid (Abb. z. B. in HEINZEL et al. 1995, S. 58/59).
- Schwanen- x Grauganshybriden und Kanada- x Weißwangenganshybriden → häufige Gänsehybriden: HEINZEL et al. (1995) bilden darüber hinaus noch Schnee- x Bläßgans und Bläß- x Saatganshybriden ab, die allerdings auch in Großbritannien nur sehr selten erscheinen.
- Amerikanische Pfeif- x Pfeifente → Verwechslung mit beiden Elternarten möglich, hauptsächlich jedoch mit der Amerikanischen Pfeifente.
- Schnatter- x Stockentenhybriden und Stock- x Spießentenhybriden → die zwei häufigsten *Anas*-Hybridtypen.
- Hybriden der Kolbenente mit Stock-, Tafel- und Reiherente → als Verwechslungsmöglichkeit bzw. als Vergleich zu den reinen *Aythya*-Hybriden.
- Alle häufigeren *Aythya*-Hybriden, möglichst Männchen und Weibchen: Tafel- x Moorente, Tafel- x Reiherente, Moor- x Reiherente, Reiher- x Bergente.
- Einzelne Abbildungen zu Farbabweichungen bei Stockenten als kleines Insert; analog zur Darstellung von Straßentauben und Haustauben, die z. B. in BEAMAN & MADGE (1999), BRUUN et al. (1991), DELIN & SVENSSON (1988), FERGUSON-LEES & WILLIS (1991), HARRIS et al. (1991), HEINZEL et al. (1995), PETERSON et al. (1985), SVENSSON et al. (1999) abgebildet sind.
- Einige Haus- oder Zuchtformen der Stockente, besonders Dark Campbell, Duclair und Indische Laufente.
- Moschusente → eine oft freifliegend gehaltene Zuchtform.
- Hinweise auf das sogenannte "bimaculated face pattern", das bei Hybridkreuzungen auftritt und oft mit der Gluckente verwechselt wird (Kap. 4.1).
- Grundsätzliche Hinweise zur Bestimmung von Hybriden.

3.1.2 Hinweise für Avifaunen und Sammelberichte

In avifaunistischen Sammelberichten sollte Wasservogelhybriden ebenso wie anderen Hybriden Platz zur Publikation eingeräumt werden, um dieses Phänomen weiter zu verfolgen. Seltener Hybriden sollten ausführlich dokumentiert werden. Vorbildlich behandelt werden Hybriden in der belgischen Zeitschrift *Oriolus*. Hier findet sich innerhalb der Rubrik "Recente waarnemingen" regelmäßig ein Abschnitt über Hybriden und Farbabweichungen.

Auch in Avifaunen gehören Hybriden ausgiebig berücksichtigt, da ihre biologische Bedeutung mit jener von seltenen Ausnahmegästen durchaus vergleichbar, wenn nicht sogar höher, eingestuft werden kann. In der Avifauna Schleswig-Holsteins sind einige wichtige Angaben enthalten (BERNDT & BUSCHE 1991), ebenso wird das Thema in der baden-württembergischen Avifauna ausführlich behandelt (RANDLER im Druck, b), während es in der ansonsten vorbildlichen Avifauna des Bodensees (HEINE, JACOBY, LEUZINGER & STARK 1999) ausgespart wird, obwohl gerade von dort interessante Daten vorliegen. Der Autor dieser Studie ist sehr an weiteren Daten und Beschreibungen möglichst mit Fotos oder Zeichnungen zu Wasservogelhybriden interessiert um gelegentlich eine Ergänzung zu erstellen.

3.2 Wasservogelhybriden mit Neozoenbeteiligung

3.2.1 Schwanen- x Graugans

Anser cygnoides x *A. anser*, Swan Goose x Greylag Goose

Die Karte (Abb. 4) zeigt Häufungen der Beobachtungen in Schleswig-Holstein, im südlichen Ruhrgebiet sowie entlang des Mittel- bzw. Niederrheins und damit teilweise Übereinstimmung mit dem Auftreten von Grau- x Kanadaganshybriden (Abb. 6). Der größte Anteil an Hybriden stammt aus den halbzahmen 'Gänsemix'-Populationen. Aus dem autochthonen Brutgebiet der Graugans in Deutschland liegen kaum Hybridbeobachtungen vor.

Der Erstnachweis eines solchen Hybriden erfolgte am 20.4.1969 an der Mooschwaige bei München (WÜST 1981).

Die Zahl der Nachweise von Schwanen- bzw. Höcker- x Grauganshybriden nahm neben jener der Grau- x Kanadaganshybriden am stärksten zu (Abb. 5). Inzwischen werden auch relativ große Trupps beobachtet (s. Tab. 2). Zur Vergesellschaftung liegen nur wenige Angaben vor: einmal mit Schwanengänsen und viermal mit Graugänsen.

Tab. 2: Truppgröße von Schwanen- x Grauganshybriden.

Tab. 2: Flock size of Swan Goose x Greylag Goose hybrids.

Truppgröße	1	2	3	4	5	6	7	8	12	14	16	20
Zahl Fälle	19	8	2	2	3	3	3	1	2	1	1	8

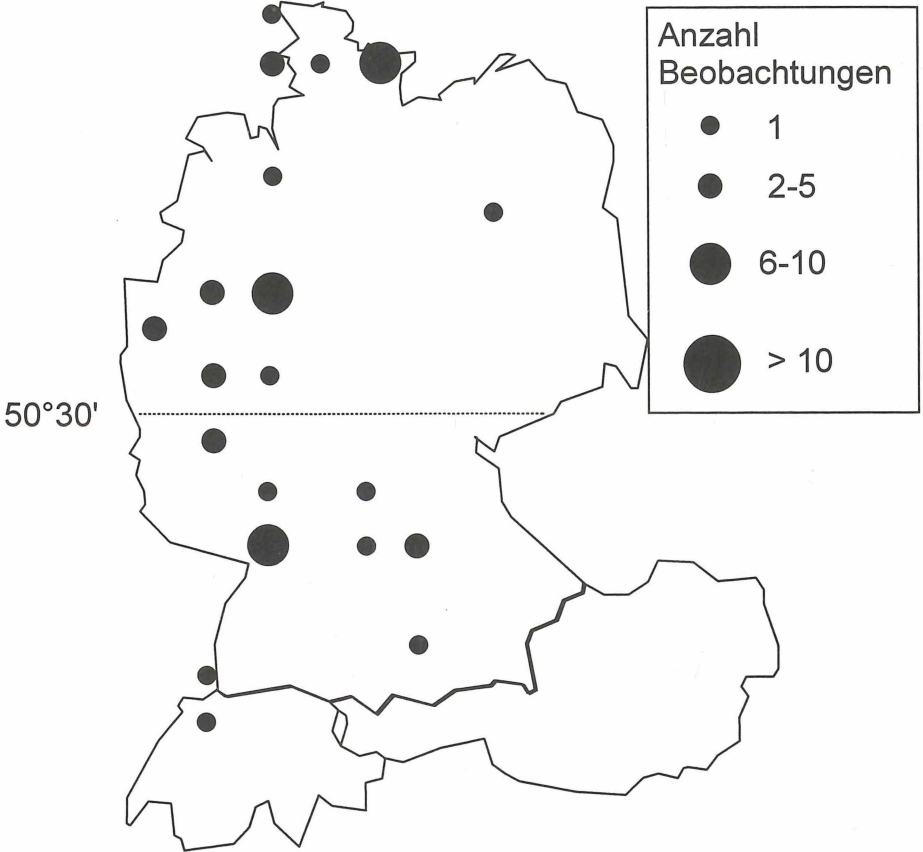


Abb. 4: Geografische Verteilung von Schwanen- x Grauganshybriden.

Fig. 4: Distribution of Swan Goose x Greylag Goose hybrids.

Anzahl Nachweise

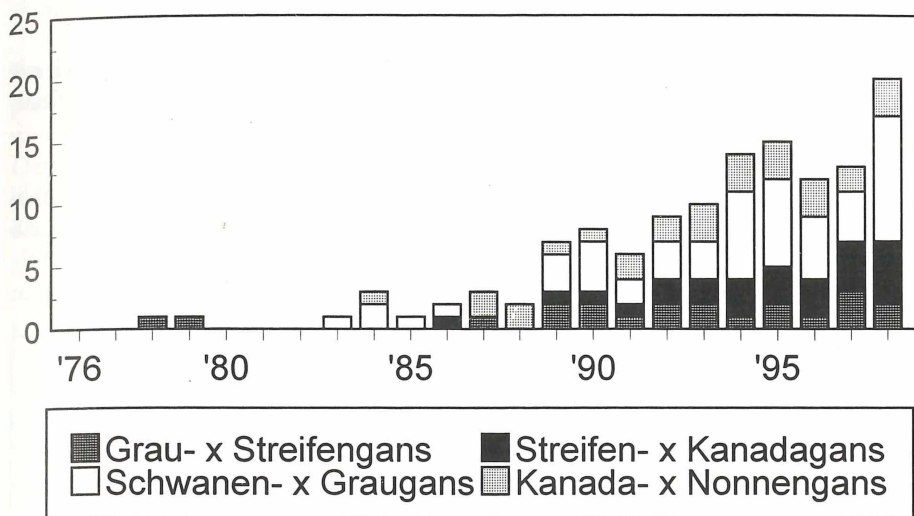


Abb. 5: Jährliches Auftreten verschiedener Gänsehybriden.

Fig. 5: Number of records of different hybrid Geese per year.

Schwanen- x Grauganshybriden sind in Gefangenschaft fertil (JOHNSGARD 1960) und können sich sowohl untereinander fortpflanzen, als auch mit einer der beiden Elternarten rückkreuzen. Der Schlupferfolg einer Rückkreuzung liegt bei 50-60%, die F1-Hybriden bevorzugen bei der Fortpflanzung eine Rückkreuzung (GRAY 1958). MEYER (1995) stellte in den Bonner Rheinauen F2-Hybriden bzw. Rückkreuzungen fest. Durch diese uneingeschränkte Fortpflanzung besitzt die Schwanengans bzw. ihre Hybriden ein gewisses Gefährdungspotenzial für die indigene Fauna. Dieses ist aber momentan nicht einschätzbar und sollte durch genaue Erhebungen oder ein Monitoring, z. B. im Rahmen einer Neozoen-Zählung (vgl. DELANY 1993; vgl. Kap. 3.2.9), kartiert werden.

3.2.2 Grau- x Streifengans

A. anser x *A. indicus*, Greylag Goose x Bar-headed Goose

Die Erstbeobachtung erfolgte 1974 am Dümmer/Niedersachsen (BRUNS 1982, 1985). Eine Zunahme beim jährweisen Auftreten ist nicht erkennbar (Abb. 5). Meist werden die Vögel einzeln beobachtet, zweimal wurden je zwei, je einmal vier und fünf Hybriden festgestellt.

3.2.3 Streifen- x Kanadagans

A. indicus x *B. canadensis*, Bar-headed Goose x Canada Goose

Nach GRAY (1958) und JOHNSGARD (1960) wurden diese Hybriden vor 1960 noch nie beobachtet. Auch bei der Literaturrecherche gab es keine Hinweise auf diese Kreuzungen. Allerdings fand DELANY (1993) bei seinen Untersuchungen diese Kombination vor.

Der Erstnachweis erfolgte 1986 in Kiel (BERNDT & BUSCHE 1991). Die geringe Zunahme der Beobachtungen ist eher der größeren Aufmerksamkeit der Beobachter zuzuschreiben (Abb. 5).

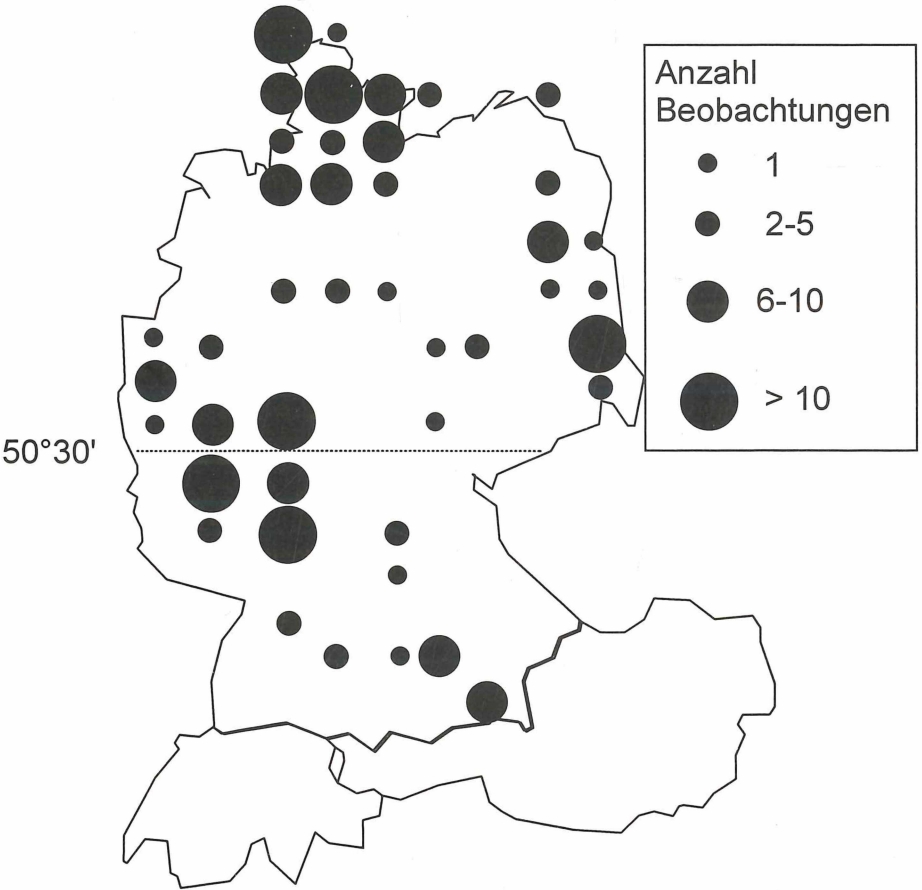


Abb. 6: Geografische Verteilung von Grau- x Kanadaganshybriden.
Fig. 6: Distribution of Greylag x Canada Goose hybrids.

3.2.4 Grau- x Kanadagans

A. anser x *B. canadensis*, Greylag Goose x Canada Goose

Bei der Verbreitung von Grau- x Kanadaganshybriden zeigen sich regionale Schwerpunkte: das Nord- und Ostseegebiet, das südöstliche Brandenburg sowie die Großräume am Rhein um Frankfurt, Koblenz und im Ruhrgebiet (Abb. 6). Im südlichen Deutschland, besonders in Baden-Württemberg und Bayern, sind die Nachweise spärlich, vom Bodensee liegen keine Beobachtungen dieses Hybridtyps vor, obwohl die Kanadagans am Bodensee im Freiland brütete (BAUER et al. 1995). Aus der Schweiz gibt es keine Beobachtungen, doch ist der Bestand an Grau- bzw. Kanadagänsen dort sehr gering (Kap. 3.2.8; WINKLER 1999). Aus Österreich fehlen ebenfalls Beobachtungen dieses Hybridtyps (Ranner in litt.).

Brutnachweise von Mischpaaren liegen aus Schleswig-Holstein und Hamburg, dem Rhein-Ruhr-Gebiet, dem südöstlichen Brandenburg und dem Münchner Raum vor, z. B. 1986 auf Sylt (BRUNS 1987), 1985 und 1986 bei Bingen am Rhein (DÖLLING & NAETHE 1988), 1991 in Hamburg (KREUTZKAMP 1996).

In allen Fällen war der Ganser eine Kanadagans (BRUNS 1987, DÖLLING & NAETHE 1988, KREUTZKAMP 1996, WALDERSEE 1980). Allerdings postuliert GRAY (1958), dass beide Kreuzungen möglich seien. HARRISON & HARRISON (1966) berichten ebenfalls von einem Hybriden aus Großbritannien, bei dem der weibliche Elternteil die Kanadagans gewesen ist.

Die Beobachtungen im Norden Deutschlands und im südlichen Brandenburg schließen möglicherweise Vögel der schwedischen 'Wildpopulation' ein, in der ab 1960 regelmäßig Hybriden beobachtet wurden (BORG 1962, HUDEC & ROTH 1995). WALDERSEE (1980) beobachtete an der Ostsee in Schleswig-Holstein vom 11. bis 16.4.1974 ein Mischpaar aus Kanadaganter und Graugans. Der Kanadaganter gehörte zur schwedischen Population, die an der deutschen Ostseeküste überwintert. Die ersten Hybriden (diesjährige Individuen) entdeckte er 1985 in einem Trupp der dort ansässigen Graugänse.

Die hohen Zahlen südlich des Ruhrgebietes sind ein Resultat der dortigen, halbzahmen 'Gänsemix'-Populationen (BAUER et al. 1997).

Der größte Teil der Nachweise ist den halbzahmen Populationen zuzuschreiben. Die Verteilung der Hybriden unterscheidet sich deutlich vom Verbreitungsschwerpunkt der wild lebenden Grauganspopulationen in Deutschland, deren Brutgebiete sich im Nordosten Deutschlands befinden (Mecklenburg-Vorpommern, nördliches Brandenburg; RHEINWALD 1993), bzw. von den Hauptüberwinterungsplätzen der Graugänse im Bereich der westlichen Ostsee (SCOTT & ROSE 1996). Dagegen besteht eine deutliche Affinität zu den Verbreitungszentren der Kanadagans (vgl. GEITER 1998; Kap. 3.2.8, Abb. 9).

Tab. 3: Truppgroße bei Grau- x Kanadaganshybriden.
Tab. 3: Flock size of Greylag x Canada Goose hybrids.

Truppgroße	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	> 10
Zahl Fälle	39	27	9	8	6	7	1	0	2	2	7

Nach der ersten Beobachtung im Jahre 1961 am Obermain (RAMMING in WÜST 1981) erfolgten nur einzelne spärliche Nachweise. Erst ab Ende der 1980er Jahre wurden Grau- x Kanadaganshybriden in Deutschland häufiger festgestellt (BRUNS 1987, HAMPE 1990; Abb. 7). Das frühe Erscheinen dieser Hybriden ist im Entstehen von Parkvogelpopulationen der Kanadagans begründet, da sich diese deutlich vor der ‘Wildpopulation’, die von der Ostseepopulation abstammt, etablierten (s. Kap. 3.2.8).

Tab. 3 zeigt die Truppgroßen. Maximal wurden je einmal 45 Ind., 22 Ind., 21 Ind. und je zweimal 20 Ind. festgestellt.

Bei Grau- x Kanadaganshybriden scheint der Bestand real zugenommen zu haben (vgl. RANDLER 1998c). In Schleswig-Holstein betrug der Bestand 1998 ca. 40-50 Individuen (K. Hein). Zwischen 1983 und 1998 wurden 15-20 Mischpaare in Schleswig-Holstein unter z. Zt. 700-800 Individuen der Kanadagans registriert (K. Hein, S. Martens).

Anzahl Vögel

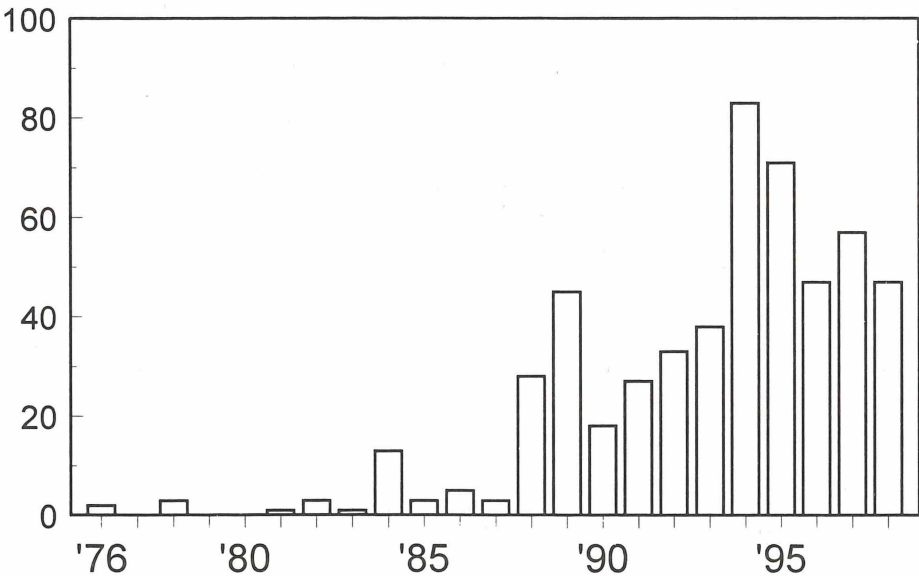


Abb. 7: Jährliches Auftreten von Grau- x Kanadaganshybriden.
Fig. 7: Number of Greylag x Canada Goose hybrids per year.

Möglicherweise führen die Hybriden kleinräumige Wanderungen durch, da im Regierungsbezirk Koblenz ein deutlicher Herbstgipfel vorhanden ist (SIEBER & EISLÖFFEL 1998). Dekadenzählungen aus dem Jahre 1990 im Regierungsbezirk Koblenz belegen eine sprunghafte Zunahme des Bestands ab Ende Juli mit gleich bleibend hohen Zahlen bis zum Jahreswechsel. Danach sinken die Individuenzahlen rapide ab (BUCHMANN et al. 1991).

Grau- x Kanadaganshybriden wurden sowohl in fast reinen Kanadagans- als auch Grauganstrupps beobachtet (Tab. 4). Ein Zusammenhalt mit speziell einer bestimmten Elternart ist nicht festzustellen. Siebenmal war ein solcher Hybrid mit einer Graugans verpaart, einmal mit einer Kanadagans und zweimal mit einer Weißwangengans.

Tab. 4: Vergesellschaftung von Grau- x Kanadaganshybriden.

Tab. 4: Association of Greylag x Canada Goose hybrids.

mit with Zahl Fälle	Graugänsen Greylag Goose 21 (60 %)	Kanadagänsen Canada Goose 10 (29 %)	beiden Arten both species 4 (11 %)
---------------------------	--	---	--

Die Frage, ob bei Kanadaganspopulationen bzw. bei Hybriden von Grau- x Kanadagänsen regulierend eingegriffen werden sollte, lässt sich nicht abschließend beurteilen. Bezogen auf die Zahl wild lebender Graugänsen ist der Anteil an Hybriden als sehr gering einzustufen (RANDLER 1998c). Zudem sind diese Hybriden nicht weiter fortpflanzungsfähig (GRAY 1958). Die Aussage von JOHNSGARD (1960), wonach Grau- x Kanadaganshybriden in Gefangenschaft fruchtbar sein sollen, ist nicht durch Beobachtungen aus neuerer Zeit bzw. aus den halbwilden Populationen belegt (Diskussion in RANDLER 1998c). Wichtig ist, die Ausbreitung der Kanadagans und ihrer Hybriden weiterhin genau zu verfolgen um das Ausbreitungspotenzial dieser Art bzw. ihrer Hybriden einzustufen. So lange diese auf parkähnliche Gewässer beschränkt bleiben, ist keine Gefährdung der indigenen Fauna zu erwarten.

Interessanterweise attestierte BERGER (1966) im Zoologischen Garten in Dresden den Kanadagänsen eine ausgesprochene Arttreue, obwohl sich im gleichen Bereich eine größere Anzahl von Höckergänsen und Hausgänsen aufhielt.

3.2.5 Kanada- x Weißwangengans

B. canadensis x *B. leucopsis*, Canada Goose x Barnacle Goose

Kanada- x Weißwangenganshybriden werden vornehmlich im Norden des Bearbeitungsgebietes festgestellt, die Hauptmasse davon in Schleswig-Holstein (Abb. 8). Die Verteilung dieser Hybriden weicht deutlich vom Auftreten der Grau- x Kanadaganshybriden ab (vgl. Abb. 6). Die regionale Verteilung zeigt eine gewisse Anlehnung

an die Brutvorkommen der Weißwangengänse in Deutschland bzw. den Niederlanden. Seit 1971 brüten Weißwangengänse in Schweden, seit 1981 in Estland, ab 1983 in Finnland und seit 1988 in Deutschland am Plöner See/Schleswig-Holstein (dort 1997: 21 Brutpaare; KOOP 1998) bzw. ab 1994 am Unteren Niederrhein (HÜPPELER et al. 1998). Die Vögel am Plöner See und am Niederrhein waren zunächst unberingt. Eine eindeutige Aussage über ihre Herkunft erlaubt dies jedoch nicht.

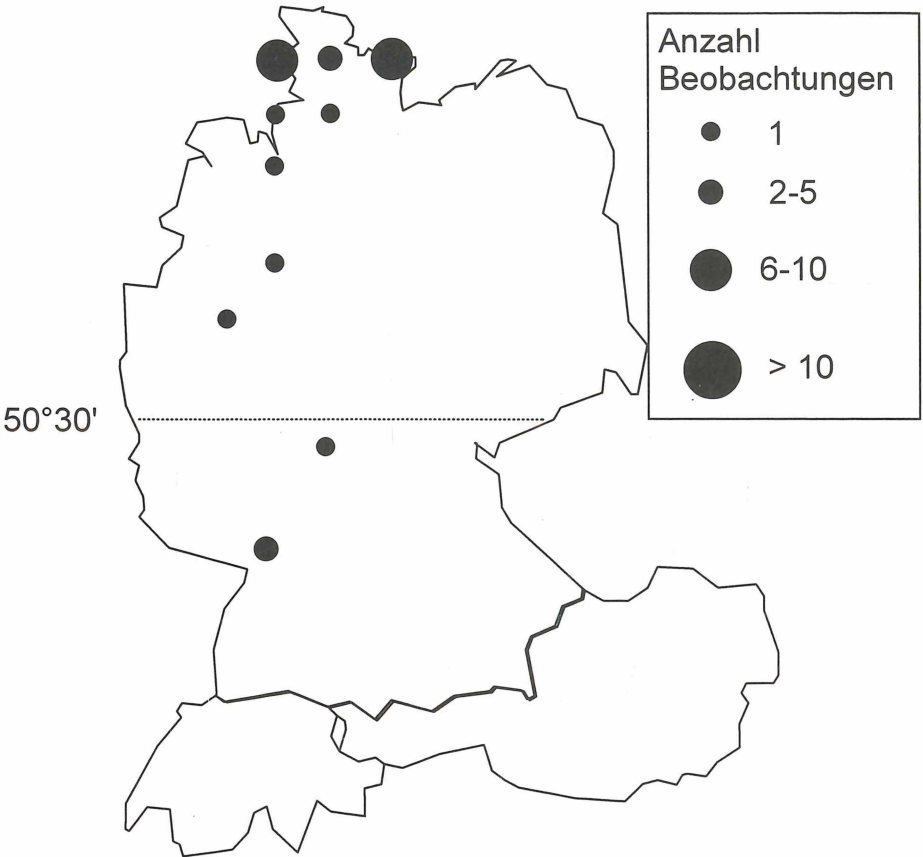


Abb. 8: Geografische Verteilung von Kanada- x Weißwangenganshybriden.
Fig. 8: Distribution of Canada x Barnacle Goose hybrids.

Hybriden werden meist einzeln beobachtet, zweimal wurden zwei, einmal drei Vögel festgestellt.

Die Erstbeobachtung eines Kanada- x Weißwangenganshybriden erfolgte 1984 am Dümmer (BRUNS 1985). Die Zunahme der Hybridbeobachtungen geht einher mit einer Zunahme der überwinternden Weißwangengans-Population, exemplarisch sichtbar am Dollart, wo seit 1984 die Population um das 47fache anstieg (GERDES 1994). In Deutschland verdoppelten sich die Januarzahlen und korrespondierend dazu versiebenfachte sich die Zahl im NW-’Flyway’ zwischen 1960 und 1994 (SUDFELDT et al. 1997).

In drei Fällen waren die Hybriden mit Weißwangengänsen, in einem Fall mit Kanadagänsen vergesellschaftet.

‘Hängen gebliebene’ Übersommerer der Weißwangengans gründeten wohl den deutschen Brutbestand und können für Hybridisierung mit Kanadagänsen gesorgt haben. Alternativ können die Hybriden auf ausgesetzte Vögel zurückzuführen sein. SCHÄFER & SCHÄFER (1989) beschreiben den Verlauf einer Hybridisierung eines ausgesetzten Paares Kanadagans mit Weißwangengans. Das Männchen war in diesem Falle eine Kanadagans, was bei dieser Kreuzung als typisch gilt (GRAY 1958). Die Hybriden sind in Gefangenschaft normalerweise fruchtbar (JOHNSGARD 1960).

3.2.6 Rostgans x Graukopfkasarka

Tadorna ferruginea x *T. cana*, Ruddy Shelduck x South African Shelduck

In der Schweiz fanden Mischbruten 1988 bei Zürich-Altstätten, 1996 am Klingnauer Stausee/Aargau (WINKLER 1999), sowie 1997 ebendort statt. Die letzteren beiden verliefen erfolgreich (P. Knaus in litt.). Rostgänse wurden erst seit den 1960er Jahren regelmäßig in der Schweiz beobachtet, die erste Freibrut fand 1963 in Zürich statt (WINKLER 1999). In Deutschland wurden vereinzelt Bruten festgestellt (BEZZEL 1985, Deutsche Seltenheitenkommission 1997, 1998).

Die Männchen sind bei dieser Kreuzung fast immer Rostgänse, die Hybriden können fruchtbar sein (GRAY 1958).

3.2.7 Moschus- x Haus-/Stockente

Cairina moschata x *Anas platyrhynchos*, Muscovy Duck x [Domestic] Mallard

Insgesamt liegen von dieser Kreuzung nur sehr wenige konkrete Daten vor, obwohl sie sehr häufig scheint (R. Hauri in litt, eigene Beobachtungen). Meist handelt es sich um entkommenes Hausgeflügel, das besonders im Zusammenhang mit der Problematik der Hochbrutflugenten an Bedeutung gewinnt. Die Kreuzungen sind fast immer steril (GRAY 1958, JOHNSGARD 1960).

3.2.8 Stock- x Augenbrauenente

A. platyrhynchos x *A. superciliosa*, Mallard x Pacific Black Duck

Bevor dieser Hybrid in Mitteleuropa diagnostiziert wird, sollten zuerst Stockenten mit Merkmalen oder Einflüssen verschiedener Zuchtformen ausgeschlossen werden (ECK 1970, RANDLER 1994), da z. B. das Kopfmuster der Laufente bzw. der Rouenente extrem stark an das solcher Hybriden erinnern kann (vgl. ROBERTS 1999, S. 19, 24). Die vorliegenden Nachweise schließen den Einfluss verschiedener Rassen der Stockente nicht sicher genug aus.

Tab. 5.: Vergleich der vorliegenden Daten aus Deutschland mit der Untersuchung von DELANY (1993) im Sommer 1991 in Großbritannien. Reihenfolge der Kreuzungen nach DELANY (1993). Fett: Bemerkenswerte Unterschiede.

Tab. 5: Comparison of data between DELANY (1993; from summer 1991 in Great Britain) and from Germany (this study). Bold: remarkable differences.

	Großbritannien 1991 (DELANY 1993)	vorliegende Arbeit (Zahl der Individuen in 1998)
Grau- x Kanadagans	262	140
Kanada- x Weißwangengans	13	6
Grau- x Bläßgans	13	0
Graugans x ?	10	0
Kanada- x Bläßgans	7	0
Kanada- x Grau- x Schwanengans	5	0
Grau- x Schneegans	5	0
Kanada- x Schneegans	4	1
Grau- x Streifengans	3	6
Kanada- x Streifengans	2	12
Grau- x Ringelgans	2	0
Graugans x Höckerschwan	2	0
Bläß- x Zwerggans	2	0
Schnee- x Weißwangengans	2	0
Weißwangengans x ?	1	1
Kanadagans x Höckerschwan	1	0
Schneegans x ?	1	0
Schwanen- x Graugans	0	38
Schwanen- x Streifengans	0	12
Streifen- x Weißwangengans	0	5
Bläß- x Weißwangengans	0	3
Schwanen- x Kanadagans	0	3
Kanadagans x ?	0	2
Zwerg- x Weißwangengans	0	1
Zwergschnee- x Weißwangengans	0	1
Weißwangen- x Rothalsgans	0	1
Summe	335	232

3.2.9 Vergleich mit DELANY (1993)

DELANY (1993) führte im Juni/Juli 1991 eine Umfrage über eingeführte bzw. entflo- gene Gänse in Großbritannien durch. Dazu liegen auch Daten über Hybriden aus diesem Jahr vor (s. Tab. 5). Da aus Mitteleuropa bislang keine koordinierten Zählun- gen existieren, wird als Vergleich das Jahr 1998 verwendet, da erst ab diesem Zeit- punkt ausreichend Daten zu dieser Thematik vorliegen. In Tab. 5 wird zum besseren Vergleich die Zahl der Individuen verwandt. Pro Gebiet wird dabei jeweils nur die Maximalzahl berücksichtigt.

Auffallende Übereinstimmung zeigt sich bei den Grau- x Kanadaganshybriden, die in beiden Regionen das Gros der Hybridgänse ausmachen. Schwanen- x Graugans- hybriden fehlen dagegen in Großbritannien, überhaupt gibt es dort vergleichsweise wenig Hybriden mit Schwanenganseinfluss. Insgesamt stellte DELANY (1993) in Groß- britannien nur 8 Schwanengänse fest, in Deutschland sind es wohl einige mehr, die vorliegenden Angaben (s.u.) sind jedoch unvollständig.

Bei den weiteren Kreuzungen scheinen regionale Faktoren eine Rolle zu spielen, die geringe Anzahl festgestellter Kreuzungen erlaubt deshalb keine weitergehende Inter- pretation.

Die Truppgößen der Grau- x Kanadaganshybriden in Großbritannien sind deutlich größer als in Mitteleuropa (Tab. 6).

Tab. 6: Truppgößen von Grau- x Kanadaganshybriden im Juni/Juli 1991 in Großbritannien (DELANY 1993).

Tab. 6: Flock size of hybrid Greylag x Canada Geese in Great Britain in summer 1991 (DELANY 1993).

Truppgroße	3-5	6	7	8	12	16	43
Zahl Fälle	20	3	2	2	1	1	1

3.2.10 Bemerkungen zu einigen ausgesetzten oder neozoischen Wasservogelarten

Kanadagans

In den 1990er Jahren lebten in Europa ca. 100.000 Kanadagänse, davon 63.581 Ind. in Großbritannien (Stand 1991; DELANY 1993). Seit den 1960er Jahren ist sie Brutvogel in Deutschland (MOOIJ 1995) mit einer Population von ca. 4.000-5.000 Ind. im Jahre 1998 (GEITER 1998). Die Verbreitungsschwerpunkte dieser Populationen liegen um München (184 Ind.), im Rhein-Main-Neckar-Gebiet (232 Ind.), im Ruhrgebiet (290 Ind.), in den Rieselfeldern Münster (400-500 Ind.; SUDFELDT 1998), in Kiel (> 300 Ind.) und Hamburg (294 Ind.)[aus GEITER 1998; in Klammer jeweils die Zahl der

beobachteten Ind. 1998; Abb. 9]. In Schleswig-Holstein wurde die Besiedlung seit 1977 beobachtet, 1989 gab es einen Brutbestand von 15-20 Paaren bzw. einen Sommervogelbestand von 160 Individuen, bedingt durch viele Nichtbrüter. Die ersten Bruten freifliegender Parkvögel wurden schon in den 1920er Jahren beobachtet (BAUER & BERTHOLD 1996).

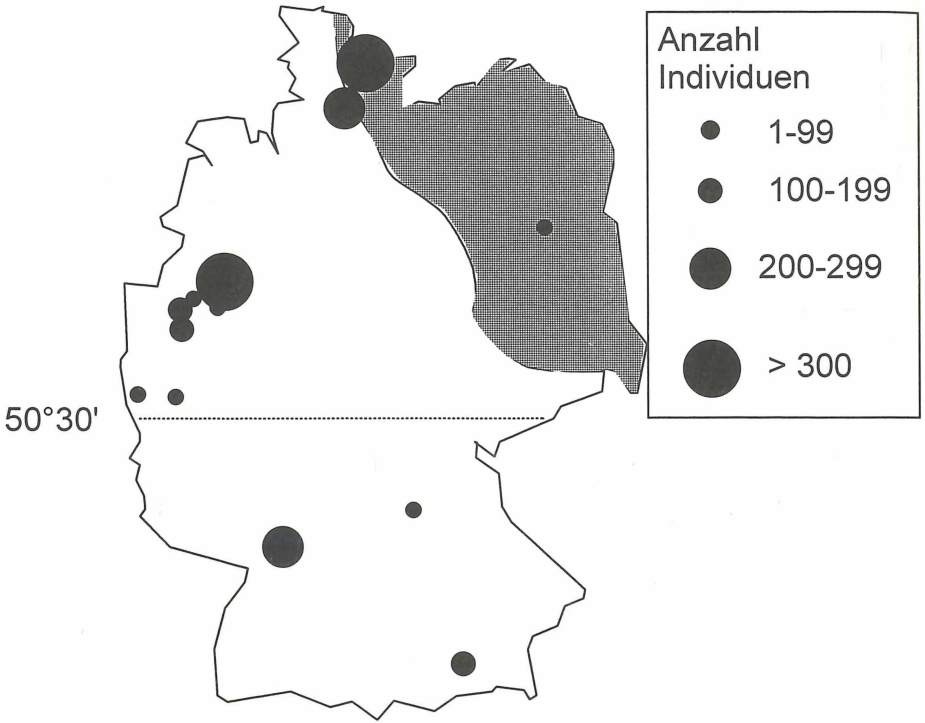


Abb. 9: Autochthone Brutverbreitung der Graugans (schattiert) und Sommerverbreitung der Kanadagans in Deutschland (Punkte. Größe entspricht dem Bestand). ? = Bestand unbekannt. Nach GEITER (1998) und RHEINWALD (1993).

Fig. 9: Breeding distribution of the Greylag Goose (shaded) and summer distribution of the Canada Goose in Germany. ? = size of population unknown. Redrawn from GEITER (1998), RHEINWALD (1993).

In den küstennahen Bereichen der Nord- und Ostsee brüten eventuell Abkömmlinge der schwedischen Population. Binnenlandbruten rekrutieren sich aus entflohenen oder ausgesetzten Individuen (BAUER & BERTHOLD 1996). Die Parkvögel im Binnenland sind weitgehend stationär (BAUER & BERTHOLD 1996). Es gibt allerdings einen Wiederfund einer in Finnland beringten Kanadagans in Bayern (FÖRSTEL 1989).

Unter den Vögeln der Ostseepopulation befinden sich zum Teil auch Zugvögel, wie am Zuzug in Ostdeutschland beispielhaft gezeigt werden kann. Im September 1995 wurden 2.191, im Januar 1996 8.633 Individuen gezählt (NAACKE 1997). In der Schweiz erscheint die Kanadagans nur sehr selten, bis einschließlich 1998 gab es nur 34 Beobachtungen, Bruten fanden noch nicht statt (WINKLER 1999). Aus Österreich lagen bis 1985 keine Brutbeobachtungen vor (BEZZEL 1985). Die meisten Vögel sind stationär, doch sind gewisse Wanderungen belegt, z. B. zwischen Hamburg - Münster und Münster - Unterer Niederrhein (SUDFELDT 1998).

Nilgans

Die Nilgans brütet seit 1969 in den Niederlanden und seit 1989 in Deutschland (MOOIJ 1995). Der Brutbestand beträgt am Unteren Niederrhein ca. 30 Paare (WILLE 1998). 1993 fanden drei erfolgreiche Bruten in Deutschland statt, 1994 elf Bruten, von denen mindestens sieben erfolgreich verliefen. 1995 waren 17 von 20 Bruten erfolgreich, 1996 gab es nur fünf gemeldete Brutpaare (Deutsche Seltenheitenkommission 1995, 1996, 1997, 1998). 1997 brüteten mindestens 10 Paare (ohne die Population am Niederrhein; Limicola 11: 273). In Großbritannien lebten 1991 906 Ind. (DELANY 1993).

Eingebürgerte Graugänse

Bei manchen Populationen der Graugans ist der Status der Abstammung nach wie vor unklar (ZANG et al. 1997). In Nordrhein-Westfalen begannen die Auswilderungen 1961, ab 1966 stellte sich Bruterfolg ein (WONNEBERGER 1998). Weitere Auswilderungsaktionen gab es ebenfalls in den 1960er Jahren in Hamburg (KREUTZKAMP 1996), am Dümmer (BRUNS 1982, 1986) und bereits in den 1950er Jahren in Bayern (BAUER & BERTHOLD 1996).

Die Brutpopulation der Graugans beträgt in Deutschland 8.000-10.000 Paare. Die isolierten Populationen ausgesetzter Vögel im Süden und Westen Deutschlands zeigen kaum Zugverhalten (MOOIJ 1995).

In der Schweiz betrug der 'Wildbestand' der Graugans zu Beginn der 1990er Jahre 30 Individuen (WINKLER 1999). 1981 wurden Vögel am Flachsee Unterlunkhofen/Aargau ausgewildert, ab 1983 schritten die Vögel zur Brut. Mittlerweile existieren 6-7 Brutpaare (SCHMID et al. 1998).

In Österreich brüten Graugänse in einer autochthonen Population am Neusiedler See (BAUER & BERTHOLD 1996, BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968, BEZZEL 1985).

Streifengans

Bei MOOIJ (1995) finden sich keine Hinweise auf Brutbeobachtungen. 1995 und 1996 gab es je eine erfolgreiche Brut in Deutschland (Deutsche Seltenheitenkommission 1997, 1998), 1997 zwei Bruten bei München (Limicola 11: 273).

Schwanengans

Die Schwanengans fehlt ebenfalls in der Auflistung von MOOIJ (1995). 1994 gab es eine erfolglose, 1995 zwei erfolgreiche Bruten, 1996 insgesamt acht Brutpaare (Deutsche Seltenheitenkommission 1996, 1997, 1998). In Heidelberg zogen 1999 sieben Paare insgesamt 38 Jungvögel auf (Limicola 13: 150).

3.2.11 Gefährdungspotenzial durch Neozoen-Hybriden in Mitteleuropa

Um diesen Aspekt zu diskutieren ist eine Begriffsdefinition notwendig. Als Neozoen werden Tierarten bezeichnet, die nach 1492 direkt oder indirekt durch den Menschen in Regionen gebracht wurden, in denen sie zuvor nicht heimisch waren. Das Datum ("Entdeckung" Amerikas durch Columbus) wurde willkürlich gewählt, da ab diesem Zeitpunkt der globale Handel begann (AG Neozoen).

Tierarten, die sich selbst in natürlicher Weise ausbreiteten, wie z. B. die Türkentaube (KASPAREK 1996), gehören deshalb nicht zu den Neozoen, auch wenn sie in Deutschland erst seit kurzer Zeit brüten.

BAUER et al. (1997) nennen als einen kritischen Aspekt die Hybridisierung von Exoten mit der indigenen Fauna und fordern ein bundesweites Monitoring. Mittlerweile ist diese Problematik z. B. bei der Weißkopf-Ruderente (BAUER 1993, RHYMER & SIMBERLOFF 1996) auch bis ins öffentliche Bewusstsein gedrungen, wie ein Artikel in der Frauenzeitschrift *Allegra* beweist (Anon. 1999a). Trotz allem ist die Hybridisierung mit indigenen Arten nur ein Aspekt der Neozoen-'Problematik'. Weitere kommen hinzu, z. B. Verdrängungseffekte, Übertragung von Krankheiten und Prädation (BAUER et al. 1997).

Die Verbreitung des Großteils der Hybriden konzentriert sich momentan primär auf wenige Zentren und strahlt nur geringfügig darüber hinaus, da die meisten dieser Vögel relativ stationär sind. Eine vergleichbare Situation besteht in Großbritannien, wo sich z. B. 16 % der Grau- x Kanadaganshybriden an einem einzigen Ort (43 von gesamt 262 Ind.) und insgesamt 45 % der Population an nur zehn verschiedenen Orten aufhalten (119 Ind.; DELANY 1993). In Schweden brüten Grau- und Kanadagänse syntop, trotzdem sind Hybriden zwischen diesen Arten eher selten und stellen nach FABRICIUS et al. (1974) keine Gefährdung dar.

Doch nicht nur entflozene oder ausgesetzte Neozoen sorgen für Hybridisierung, sondern auch eingebürgerte bzw. wieder eingebürgerte autochthone Arten.

Ein Vergleich der Karten von Schwanen- x Grauganshybriden und Grau- x Kanadaganshybriden mit den Vorkommen von Grau- und Kanadagans in Deutschland (Abb. 9) zeigt deutlich, dass die Hybriden eine Affinität zu den Gebieten besitzen, an denen ausgewilderte Grau- oder Kanadagänse vorkommen. Innerhalb der autochthonen Population der Graugans ist die Hybridisierung relativ gering. Einige Beispiele verdeutlichen dies:

Am Dümmer wurden in den 1960er Jahren Graugänse ausgebürgert. Im Zuge dieses Projektes entstanden immer wieder unterschiedliche Hybriden (BRUNS 1982, 1985). Auf Sylt wurde 1984 ein Paar Kanadagänse ausgesetzt, der Ganter verpaarte sich 1986 sowohl mit seinem artgleichen Weibchen als auch mit einer Graugans (BRUNS 1987) und interessanterweise koinzidiert die Erstbeobachtung eines Grau- x Kanadaganshybriden in Thüringen mit dem ersten Brutnachweis der Graugans im Jahre 1988 (OXFORD 1991).

Mit dem Bestandsanstieg einiger neozoischer Gänsearten (s.o.) stieg parallel dazu auch der Bestand an Hybriden.

In Großbritannien bestehen größere freifliegende Populationen von Kanadagänsen (63.581 Ind.), Graugänsen (19.501 Ind.), Weißwangengänsen (925 Ind.), Nilgänsen (906 Ind.), Schneegänsen (182 Ind.), sowie weiteren Arten in geringeren Zahlen (DELANY 1993).

Generell gilt, dass der negative Einfluss durch sterile F1-Hybriden als gering anzusehen ist, da keine weiteren Nachkommen gezeugt werden und keine Introgression erfolgen kann. Ausnahmsweise bei extrem seltenen Arten, die eine lange Trage- und/oder Führungszeit besitzen und nur sehr wenige Nachkommen produzieren, ist das Investment in die Reproduktion in diesem Falle vergebens, da die Infertilität der F1-Hybriden als fortpflanzungsbeschränkende Barriere wirkt (vgl. RHYMER & SIMBERLOFF 1996). In diesem Fall stellt die Hybridisierung trotz der infertilen F1-Generation ein Problem dar.

Das Neozoen-'Problem' wird generell sehr emotional behaftet und polemisch diskutiert. HAAS et al. (1998) sehen dagegen in ausgesetztem Parkgeflügel sogar eine Chance um Menschen für Arten- und Naturschutz zu sensibilisieren.

Die jahrelang vertretene These, dass die britische Population der Mandarinente einen wichtigen Bestandteil des Weltbestandes ausmacht (z. B. MADGE & BURN 1989), musste aufgrund besserer Bestandserhebungen in China, Japan und Korea revidiert werden (z. B. OGILVIE & YOUNG 1998).

Nicht alle Neozoen-Arten unter den Wasservögeln neigen zu Hybridisierung. Die Mandarinente weist in der Schweiz 10-15 Brutpaare und einen Winterbestand von ca. 200 Vögeln auf (KESTENHOLZ 1996, WINKLER 1999). Hybridisierung mit anderen Arten ist aufgrund genetischer Inkompatibilität wegen chromosomaler Unterschiede kaum möglich; nur wenige Mandarinentenhybriden wurden beobachtet (GILLHAM & GILLHAM 1996, JOHNSGARD 1960, 1968, PRESTWICH 1960) und aus dem Untersuchungsgebiet liegt nur ein Nachweis vor (Tab. 1). Im Gegensatz dazu hybridisiert die Schwesterart Brautente leicht und oft. 26 verschiedene Hybridtypen mit der Brautente wurden bisher sicher nachgewiesen (GILLHAM & GILLHAM 1996, 1998, 1999).

Wichtig in diesem Zusammenhang ist ein koordiniertes Monitoring, um die Bestände bzw. Hybriden im Blick zu halten. Dieses Monitoring kann bundesweit zentral durchgeführt oder in die Hände verschiedener lokaler Arbeitsgemeinschaften gegeben werden. Es ist auch nicht unbedingt erforderlich, dass alljährlich genaue Bestände erhoben werden. Ein Desideratum wäre es allemal.

Möglichst in mindestens fünfjährigem Abstand sollten Bestandsdaten zu neozoischen Wasservögeln und ihren Hybriden erhoben und dabei möglichst flächendeckend gearbeitet werden. Parallel dazu sollten auf ausgewählten Flächen alljährlich Daten erhoben werden, um einen Bestandsindex zu berechnen. Als Jahreszeit wäre der Winter zu bevorzugen, da dann alle Wasservögel ihr Prachtkleid tragen. Bestandserhebungen von Gänsen sind dagegen auch im Hochsommer (Juli) - einer ornithologisch ohnehin weniger interessanten Zeit - möglich. Die Akzeptanz der Beobachter für einen dieser Termine ist generell schwer abzuschätzen.

Das wohl am besten untersuchte Beispiel - die Hybridisierung der Stockente mit der Augenbrauenente in Australien und Neuseeland - soll in diesem Zusammenhang kurz vorgestellt werden.

1917 wurden erstmals Hybriden zwischen Stock- und Augenbrauenente aus Neuseeland beschrieben (SAGE 1958). Diese Hybriden sollen mittlerweile 25% der Population ausmachen, mit einem Übergewicht von 61% weiblichen Hybriden (GILLESPIE 1985, MARCHANT & HIGGINS 1990). Stock- x Augenbrauenentenhybriden sind fruchtbar und zeitigen Folgegenerationen, von denen nur die F1- und teilweise die F2-Generation erkennbar ist. Hybriden dieses Typs mit einem Achtel Anteil an Stockenten sind von reinen Augenbrauenenten nicht mehr phänotypisch unterscheidbar. MARCHANT & HIGGINS (1990) stellen 9 Punkte zusammen, an denen Hybriden erkannt werden können. Widersprüchliche Aussagen liegen zu prä- und postzygoten Isolationsbarrieren vor. WILLIAMS & RODERICK (1973) behaupten, dass Hybridisierung dazu führt, dass Gene der Augenbrauenente die Stockente unterwandern. In Neuseeland fanden HITCHMOUGH et al. (1990) nur 4% Mischpaare, meist männliche Stockenten mit weiblichen Augenbrauenenten (vgl. demgegenüber uneingeschränkte Paarung bei Dunkel- und Stockente; JOHNSGARD 1967). HITCHMOUGH et al. (1990) fanden weiter sehr geringe genetische Distanzen sowohl zwischen Augenbrauenente und Stockente, als auch innerhalb der jeweiligen Arten. Sie vermuten deshalb, dass beide Arten in Australien auf eine Art Gründerpopulation zurückgehen und einen ökologischen 'Flaschenhals' durchliefen, der bei der Augenbrauenente etwa 5.000 Jahre zurückliegt und bei der Stockente ca. 100 Jahre, zur Zeit der Freilassung von Individuen der Zuchtpopulation. Demgegenüber zeigten RHYMER et al. (1994), dass die genetische Distanz zwischen beiden Arten 1,4% beträgt und dass die Hybridisierung nicht nur zu Introgression von mtDNA der Augenbrauenente in die Stockente führt, sondern auch vice versa. Diese Autoren vermuten weiter, dass der Anteil an Introgression ansteigt, da viele 'Hybriden' als solche phänotypisch nicht mehr zu erkennen sind

(zwei 'reine' Vögel zeigten in dieser Studie genetische Spuren einer Hybridisierung) und sich der Speziationsprozess wieder umkehrt. HADDON (1984) unterzog die Daten von WILLIAMS & RODERICK (1973) einer Re-Analyse und schlussfolgerte gegensätzlich. In Südaustralien sind 70 % der Stockenten und Stock- x Augenbrauenentenhybriden auf ein relativ kleines Areal um Adelaide beschränkt (PATON et al. 1992). Diese Ergebnisse stützen die These nicht, dass der Genpool der Augenbrauenente in einer Weise unterwandert sei, dass artreine Individuen verschwinden würden. BRAITHWAITE & MILLER (1975) vermuten ebenfalls einen geringeren Einfluss auf den Genpool der Augenbrauenente, der aber in einigen Regionen und bei einer Zunahme der semidomestizierten Population der Stockente eine Gefährdung darstellen könnte.

Auf den Macquarie-Inseln südwestlich von Neuseeland siedelten sich im Jahre 1949 Stockenten an; Freilassungen fanden keine statt. Ab 1973 wurde Hybridisierung mit der indigenen Augenbrauenente registriert, 1986 schien sich ein Hybridenschwarm etabliert zu haben (NORMAN 1990).

RHYMER et al. (1994) vermuten, dass der lebhafter gefärbte Stockerpel mit Augenbrauenerpeln um Weibchen konkurriert und diese durch seine Gefiederfärbung 'aussticht' ("...that more colorful Mallard males outcompete dull-colored males for mate"; RHYMER et al. 1994: 971).

Diese Vermutung von RHYMER et al. (1994) ist allerdings nicht durch experimentelle Wahlversuche abgesichert (vgl. BAKER 1996; Kap 5.1) und damit nur spekulativ.

Diese Ausführungen belegen, dass selbst bei gut untersuchten Populationen widersprüchliche Aussagen vorliegen, die zum Teil auf subjektive Einschätzungen hinsichtlich der Gefiederfärbung und Abweichung durch Hybridisierung zurückgehen. Selbst in solch gut untersuchten Populationen und bei Arten, die in vielen Folgegenerationen hybridisieren und sich rückkreuzen, ist eine 'Gefahrenabschätzung' nicht immer ohne weiteres möglich.

Bezogen auf das westliche Mitteleuropa bedeutet dies, dass fortpflanzungsunfähige Hybriden, sofern sie nur an wenigen Plätzen in wenigen Individuen auftreten, wohl kaum eine Gefährdung der indigenen Avifauna darstellen. Andererseits ist bei Schwanen- x Grauganshybriden eine uneingeschränkte Fortpflanzung möglich (Kap. 3.2.1) und die Schwanengans könnte die Graugans in manchen Gebieten genetisch unterwandern. Eine Abschätzung ist nicht abschließend möglich, da die Beobachtungen der Schwanen- x Grauganshybriden nicht aus dem Brutgebiet der autochthonen Populationen der Graugans bekannt sind, sondern nur aus den halbzahmen Parkvogelpopulationen.

3.3 Auftreten von Hybriden autochthoner Elternarten

3.3.1 Schnatter- x Stockente

A. strepera x *A. platyrhynchos*, Gadwall x Mallard

Von Schnatter- x Stockentenhybriden werden alljährlich nur einzelne Nachweise erbracht. Eine Zunahme ist nicht erkennbar (Abb. 10), obwohl bei der Schnatterente die durchschnittliche jährliche Zuwachsrate des Winterbestandes in Deutschland von 1973 bis 1993 fast 9% betrug (SUDFELDT et al. 1997) bzw. in Österreich 8% (AUBRECHT & WINKLER 1997). In der Schweiz hat sich der Winterbestand von 1975 bis 1995 vervierfacht (SCHIFFERLI 1992, WINKLER 1999).

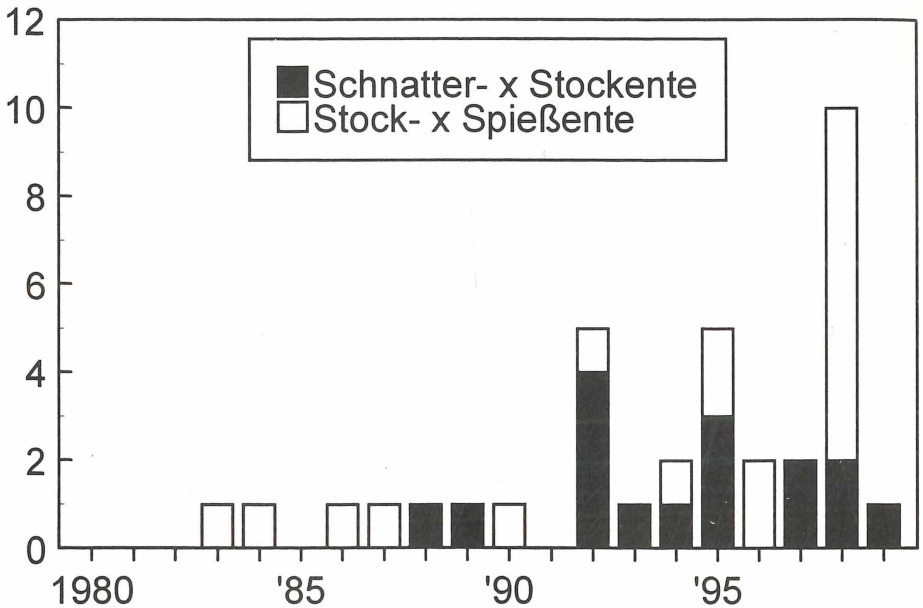


Abb. 10: Jährliches Auftreten von Schnatter- x Stockentenhybriden und Stock- x Spießentenhybriden.

Fig. 10: Number of records of Gadwall x Mallard and Mallard x Northern Pintail hybrids per year.

Die Erstbeobachtung eines Hybriden erfolgte am 7.5.1966 am Fanel/CH (G. ROUX, V. THÖNEN).

Die wenigen Nachweise der Hybriden lassen auch beim jahreszeitlichen Auftreten wenig erkennen (Abb. 11). Die meisten Nachweise betreffen das Winterhalbjahr, vor

November gibt es keine Beobachtungen. Da dieser Hybrid im Gegensatz zu Stock- x Spießentenhybriden deutlich schwieriger zu diagnostizieren ist, fehlen Beobachtungen während der Mauserzeit bis in den Spätsommer (Schnatterenten mausern im Herbst ins Prachtkleid; BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968). Beide Elternarten leben weitgehend sympatrisch (SCOTT & ROSE 1996). Weibchen dieses Hybridtyps wurden weltweit nur in wenigen Fällen durch Erlegung festgestellt (HARRISON & HARRISON 1965, RUCNER 1963).

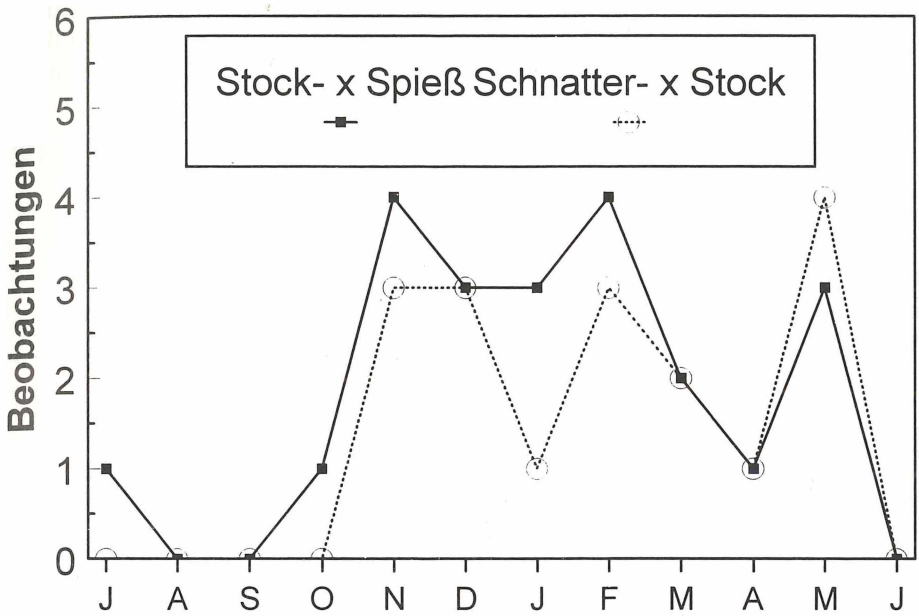


Abb. 11: Jahreszeitliches Auftreten von Schnatter- x Stockentenhybriden und Stock- x Spießentenhybriden.

Fig. 11: Seasonal occurrence of Gadwall x Mallard (dotted line) and Mallard x Northern Pintail hybrids (running line).

Nachweise liegen aus Schleswig-Holstein, Niedersachsen, Brandenburg, Thüringen und Baden-Württemberg vor. Schnatter- x Stockentenhybriden wurden bislang nur in Einzelindividuen beobachtet.

Beobachtungen von Mischpaaren geben einen Hinweis auf die Elternkombination: Ein Schnatterentenmännchen balzte und begleitete ein Stockentenweibchen über mehrere Monate hinweg, auch Paarzusammenhalt wurde festgestellt; das Schnatterentenmännchen verteidigte den Brutplatz der weiblichen Stockente gegenüber ande-

ren Stockenten (1998, Soest; B. Stemmer in litt.), Hinweise auf denselben Paarzusammenhalt liegen aus Thüringen (1998; A. Kurz in litt.) und Sachsen (1996; R. Höhne in litt.) vor. Je ein Schnattererpel, der mit einer Stockente verpaart war, wurde im Winter 1993/94 bei Bietigheim und im Frühjahr 1995/1996 bei Pleidelsheim in Baden-Württemberg beobachtet (H. Huber, C. Randler). Ein Paar derselben Kombination zeigte "Pumpen" und kopulierte kurz darauf (4.12.1999; Monrepos, Baden-Württemberg; C. Randler).

N. Haaß (1999, Katinger Watt, Schleswig-Holstein) und C. Randler (5/1993, Kirchheim am Neckar, Baden-Württemberg) beobachteten eine Verpaarung eines Schnatter- x Stockentenhybrids mit einer weiblichen Stockente. M. Boschert (1994, Oberrhein) und J. Günther (1998, Bodensee) beobachteten Vergesellschaftung mit Schnatterenten.

Diese Kreuzung soll in beiden Kombinationen vorkommen, die Hybriden sind auch in freier Natur fertil (GRAY 1958, JOHNSGARD 1960).

3.3.2 Stock- x Spießente

A. platyrhynchos x *A. acuta*, Mallard x Northern Pintail

Hybriden dieses Typs sind an ihren intermediär ausgeprägten Merkmalen gut zu erkennen. Von Stock- x Spießentenhybriden liegen auch Beobachtungen von F2-Hybriden vor (GRAY 1958, GILLHAM & GILLHAM 1996, JOHNSGARD 1960, NEWTON 1860, RANDLER 1998a), deren Verhalten bereits ausführlich studiert wurde (SHARPE & JOHNSGARD 1966). Für diese leichte Erkennbarkeit spricht auch der erste datierte Nachweis, der bereits am 18.1.1905 erfolgte (NOLL 1954 zit. in JACOBY et al. 1970). Trotz vorhandener Kontaktzonen im Brutgebiet beider Arten (SCOTT & ROSE 1996) treten diese Hybriden selten auf. Es müssen also andere Faktoren eine Hybridisierung verhindern, da die genetische Distanz gering ist und eine Kompatibilität beim Verhalten besteht (SHARPE & JOHNSGARD 1966; s. Kap. 4.4).

Die Nachweise sind relativ gleichmäßig über Deutschland hinweg verstreut mit einer leichten Häufung in den nördlichen Landesteilen (Abb. 12). Eine Affinität zu den Hauptrastplätzen der Spießente ist nicht vorhanden (HARENGERD et al. 1990, SCOTT & ROSE 1996).

Eine eindeutige Zunahme der Beobachtungen ist nicht erkennbar, beim verstärkten Auftreten im Jahr 1998 kann es sich um eine zufällige Häufung handeln (Abb. 10). Das jahreszeitliche Auftreten weist einen breiten Wintergipfel auf (Abb. 11) und ähnelt damit dem der Stockente, während die Spießente einen Oktober- und einen Märzgipfel besitzt (vgl. HARENGERD et al. 1990).

Es liegt nur eine Beobachtung von zwei Hybriden vor, die anderen Vögel erschienen einzeln.

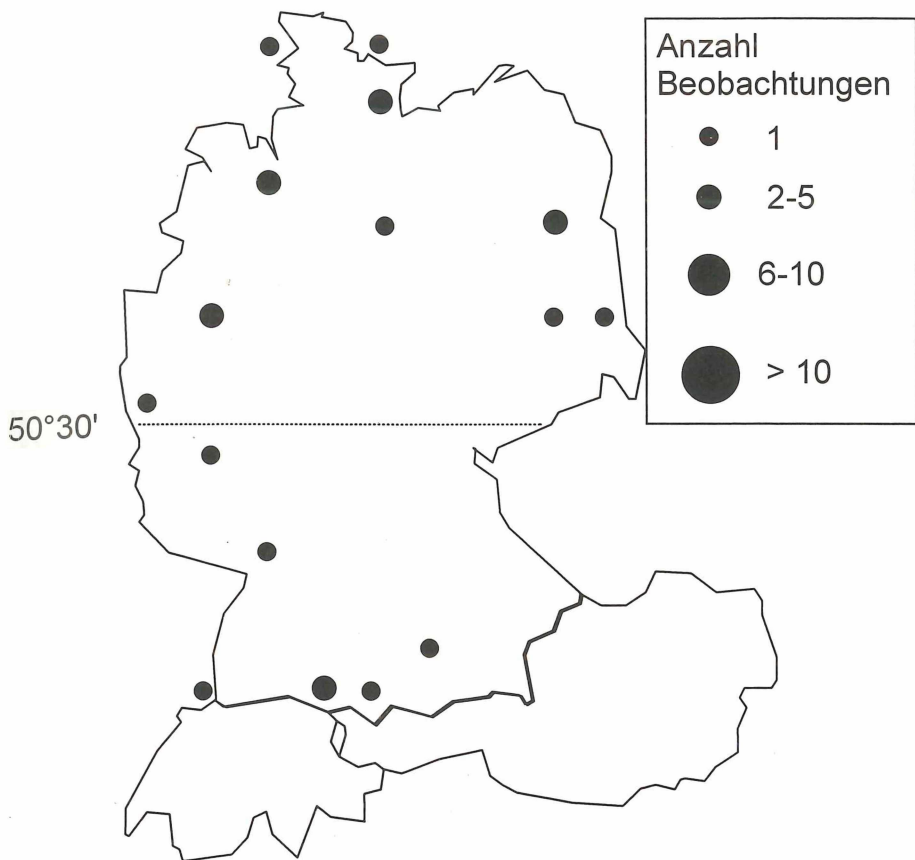


Abb. 12: Geografische Verteilung von Stock- x Spießentenhybriden.
Fig. 12: Distribution of Mallard x Northern Pintail hybrids.

Vergesellschaftung erfolgt hauptsächlich mit Stockenten, z. B. Winter 1986/87 Münster (SCHARLAU 1987), Oktober 1993 Helgoland (RANDLER 1998a), 18.11.1995 Bremen (T. Kuppel), 16.10.1998 Konstanz (I. Weiß; allgemein: MACDONALD & NEWBY 1971; SHIMIZU 1993).

F2-Hybriden dieses Typs zeigten bei einer Verhaltensanalyse intermediäres Balzverhalten in verschiedenen Abstufungen, das mit einem Hybridindex der Gefiederfärbung positiv korrelierte. Diese Hybriden waren deutlich weniger balzaktiv als die Elternarten (SHARPE & JOHNSGARD 1966; Kap. 4.4).

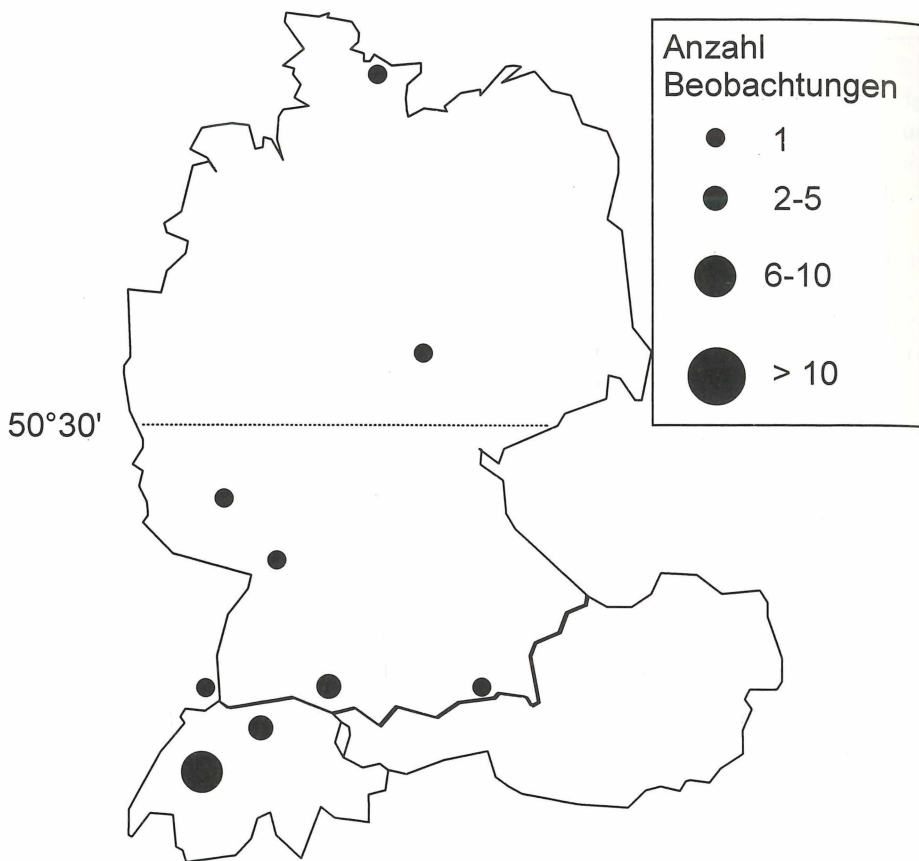


Abb. 13: Geografische Verteilung von Stock- x Kolbenentenhybriden.

Fig. 13: Distribution of Mallard x Red-crested Pochard hybrids.

3.3.3 Stock- x Kolbenente

A. platyrhynchos x *Netta rufina*, Mallard x Red-crested Pochard

Schwerpunkte der Verbreitung liegen südlich des 50. Breitengrades, mit einer Häufung der Nachweise im Bereich um den Bodensee und die Seen im Schweizer Mittelland (Abb. 13).

In den länger etablierten Kolonien der Kolbenente (Mecklenburgische Seenplatte, Bodensee, Teile Bayerns; RHEINWALD 1993, WEISE 1992) ist der Anteil an Hybriden relativ gering. In den neu erschlossenen Gebieten (HAURI 1995a) liegt er deutlich höher. Dennoch zeigt sich eine teilweise Übereinstimmung mit den Brutgebieten der

Kolbenente. Interessanterweise geht der Kolbenentenbestand am Thunersee/CH teilweise auf ausgesetzte Individuen zurück, ebenfalls sind dort vergleichsweise viele Stock- x Kolbenentenhybriden beobachtet worden (HAURI 1995b).

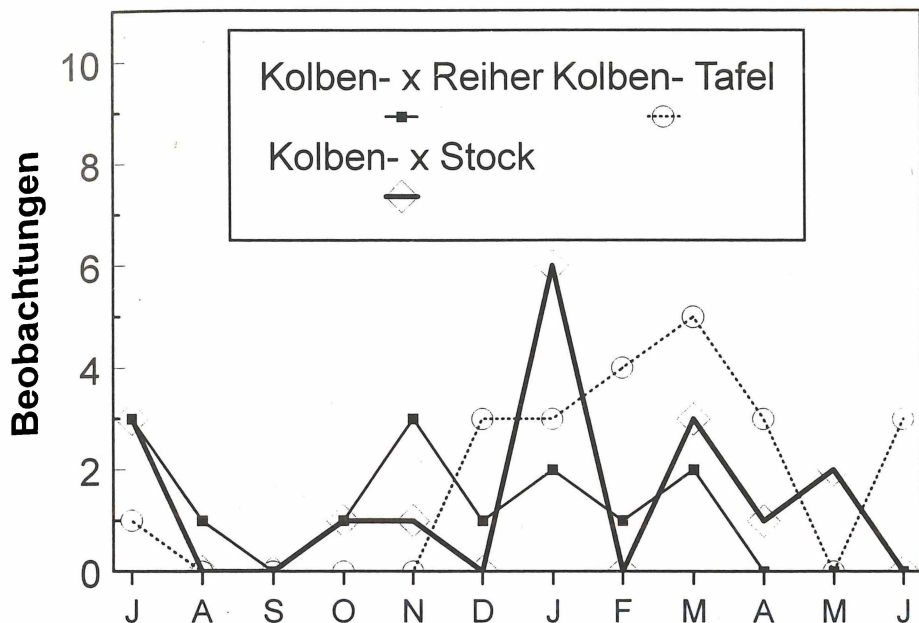


Abb. 14: Jahreszeitliches Auftreten von Kolbenentenhybriden. Ersttagsindividuen.

Fig. 14: Seasonal occurrence of Red-crested Pochard x Common Pochard (dotted line, circles), Red-crested Pochard x Tufted Duck (squares) and Mallard x Red-crested Pochard hybrids (rhombs). First-day-individuals only.

Beim jahreszeitlichen Auftreten ist ein Gipfel im Januar sichtbar (Abb. 14). Die Erstbeobachtung erfolgte am 21.11.1977 am Genfer See (R. Hauri; Abb. 15). Der Großteil der Daten ab Mitte der 1990er Jahre stammt vom Thunersee, wo zwischen 1991 und 1994 sechs (3,3) verschiedene Hybriden beobachtet wurden, die teils eine Bindung an Stockenten, teils eine an Kolbenenten besaßen (HAURI 1995b). R. Hauri vermutet, dass die Hybriden am Thunersee wohl ausschließlich auf Kopulationen zwischen Kolbenentenmännchen und Stockentenweibchen zurückzuführen sind. Die aufwachsenden Hybriden wurden immer in Stockentenfamilien, nie in Kolbenentenfamilien beobachtet. Demgegenüber schreibt GRAY (1958), dass die Kreuzung in beiden Richtungen möglich sei, doch soll meist der Erpel eine Stockente sein.

Am 6.5.1997 war am Bodensee ein Hybridmännchen mit einem Kolbenentenweibchen verpaart (G. Maurer, M. Schmolz in litt). Fünfmal waren Hybriden mit Stockenten, dreimal mit Kolbenenten vergesellschaftet.

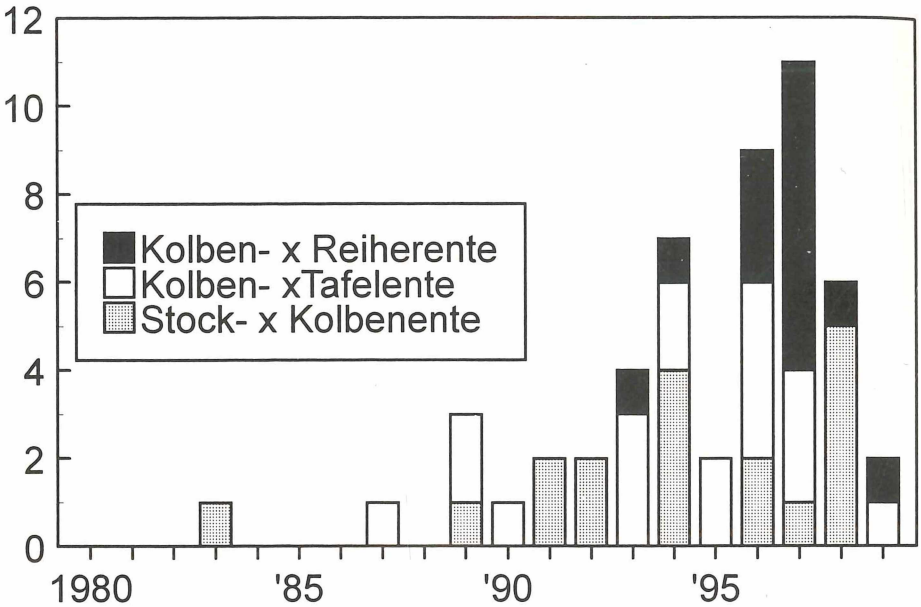


Abb. 15: Jährliches Auftreten von Kolbenentenhybriden.

Fig. 15: Numbers of records of Mallard x Red-crested Pochard (grey), Red-crested Pochard x Common Pochard (white) and Red-crested Pochard x Tufted Duck hybrids (black).

3.3.4 Kolben- x Tafelente

N. rufina x *Aythya ferina*, Red-crested Pochard x Common Pochard

Die regionale Verteilung der Nachweise (Abb. 16) unterscheidet sich von jener der Kolben- x Reiherentenhybriden (Abb. 17), da auch im Norden Deutschlands dieser Hybridtyp nachgewiesen wurde. Dennoch liegt der Schwerpunkt der Verbreitung im südwestlichen Sektor.

Kolben- x Tafelentenhybriden wurden auf dem Wegzug von August bis November bisher noch nicht beobachtet. Das Auftreten im Frühjahr ist im Februar/März am stärksten. Die drei Junibeobachtungen und die Julibeobachtung deuten darauf hin, dass diese Hybriden im mitteleuropäischen Raum erbrütet wurden (Abb. 14). Im Gegensatz dazu zeigt die Phänologie der Tafelente einen Höhepunkt im Oktober/November, die der Kolbenente einen im Oktober (HARENGERD et al. 1990).

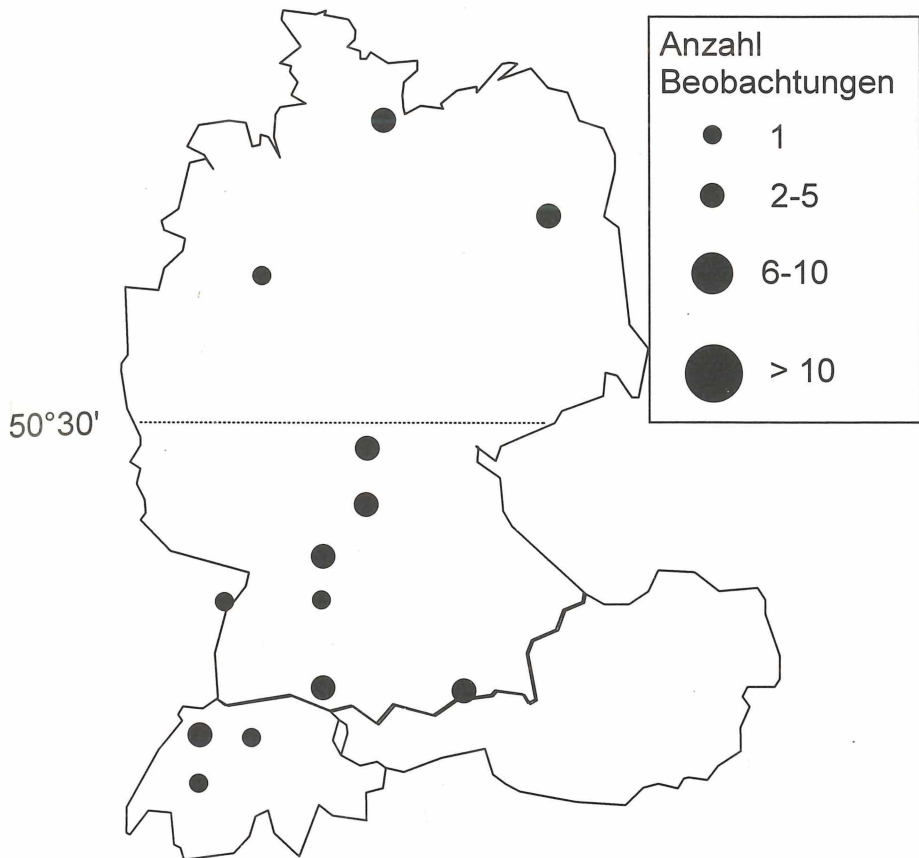


Abb. 16: Geografische Verteilung von Kolben- x Tafelentenhybriden.
Fig. 16: Distribution of Red-crested Pochard x Common Pochard hybrids.

Dieser Hybridtyp wurde erstmals am 28.1.1943 am Bodensee durch Erlegung nachgewiesen (JAUCH 1952), ab 1972 erfolgten dann weitere Beobachtungen (Abb. 15). Die Zunahme der Beobachtungen kann ein Artefakt sein, da bis vor wenigen Jahren viele Kolben- x Tafelentenhybriden fälschlicherweise wohl als Tafel- x Reiherentenhybriden bestimmt wurden, denn erst ab 1989 (HEIN 1989) stand eine illustrierte Publikation vielen Beobachtern zur Verfügung.

Ein Hybridweibchen war im fränkischen Weihergebiet mit einem Tafelentenmännchen verpaart (BANDORF & LAUBENDER 1982), ein weiteres in Bietigheim/Baden-Württemberg mit Tafelenten vergesellschaftet (1997; J. Blessing, C. Randler).

Das Männchen ist bei dieser Kreuzung oft eine Tafelente, doch sollen beide Kombinationen möglich sein (GRAY 1958).

3.3.5 Kolben- x Reiherente

N. rufina x *A. fuligula*, Red-crested Pochard x Tufted Duck

Das jahreszeitliche Auftreten lässt keine Schlüsse zu (Abb. 14).

Die Erstbeobachtung betrifft 0,1 am 22.7.1972 mit 10 pulli im Ismaninger Teichgebiet bei München (E. v. KROSIGK in WÜST 1981). Erst ab Mitte der 1990er Jahre liegen regelmäßig Daten vor (Abb. 15). Dieser Hybrid ist bislang in keinem Bestimmungsbuch abgebildet.

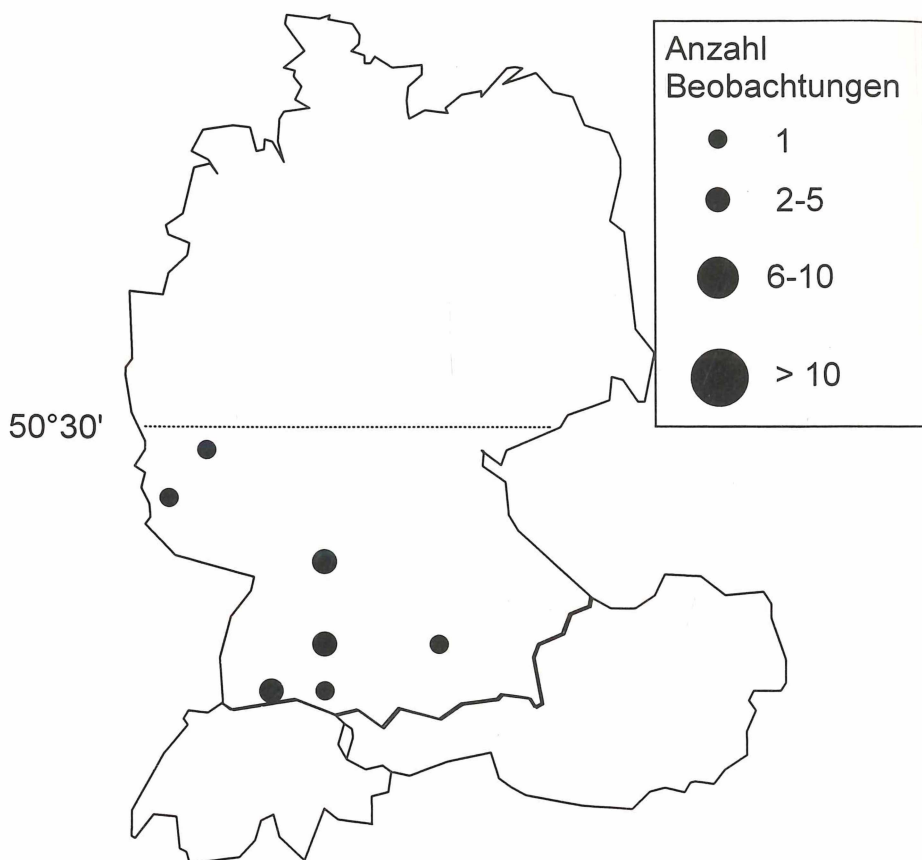


Abb. 17: Geografische Verteilung von Kolben- x Reiherentenhybriden.

Fig. 17: Distribution of Red-crested Pochard x Tufted Duck hybrids.

Der Verbreitungsschwerpunkt liegt in Süddeutschland, mit deutlicher Häufung im Bereich des Bodenseegebietes. Beobachtungen nördlich der Breite 50°30' liegen nicht vor (Abb. 17). Dies korrespondiert mit den wichtigsten Brut- und Rastplätzen der Kolbenente im südlichen Deutschland und der angrenzenden Nordwestschweiz (SCOTT & ROSE 1996).

Am Bodensee wurden gleichzeitig drei verschiedene Individuen beobachtet, ansonsten erschien dieser Hybrid einzeln.

Von Frühjahr 1994 bis mindestens Sommer 1995 war ein Männchen an den Sauldorfer Baggerseen, Baden-Württemberg, mit einem Kolbenentenweibchen verpaart (GAUGGEL 1995), Vergesellschaftung wurde dreimal mit Reiherenten und einmal mit Kolben- und Reiherenten beobachtet.

GRAY (1958) und JOHNSGARD (1960) geben keine Hinweise auf die Fruchtbarkeit oder die Elternkombination.

Beobachtungen

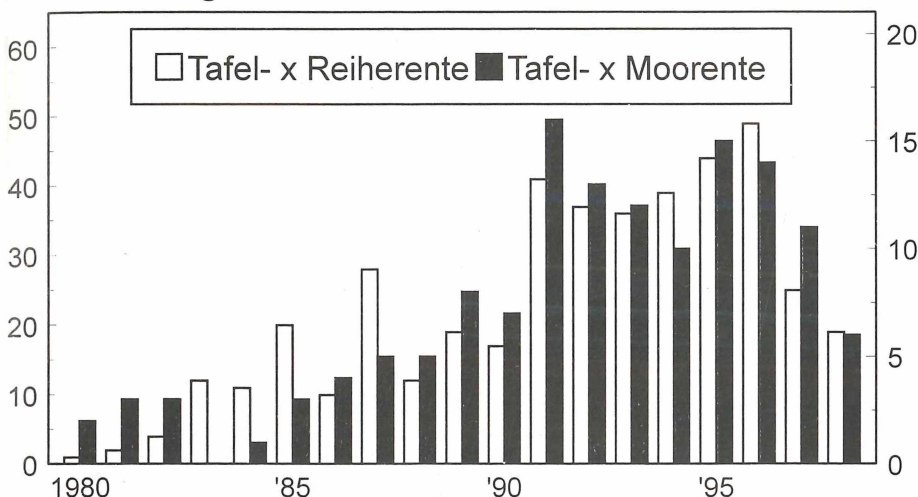


Abb. 18: Jährliches Auftreten von Tafel- x Moor- (rechte Skala) und Tafel- x Reiherentenhybriden (linke Skala; verändert und ergänzt nach RANDLER 1999 & im Druck, a).

Fig. 18: Number of records of Common Pochard x Ferruginous Duck (black columns; right scale) and Common Pochard x Tufted Duck hybrids (white columns; left scale).

3.3.6 Tafel- x Moorente

A. ferina x *A. nyroca*, Common Pochard x Ferruginous Duck

Das jahreszeitliche Auftreten zeigt einen Gipfel im Mittwinter. Vom Bodenseeraum, aus der Steiermark und dem Burgenland liegen auch Beobachtungen aus dem Frühjahr vor (SCHUSTER et al. 1983). Die Verbreitungsschwerpunkte sind in Baden-Württemberg und der Schweiz. Im jahresweisen Auftreten nahmen die Beobachtungen zu (Abb. 18), die Gründe hierfür sowie weitere Aspekte (Ost-West-Gefälle) werden ausführlich bei RANDLER (im Druck, a) diskutiert. Der Anstieg der Beobachtungen verlief parallel zu jenem der Tafel- x Reiherentenhybriden und scheint primär ein Beobachtungsartefakt zu sein (vgl. RANDLER 1999).

Abb. 19 zeigt die Verweildauer von Tafel- x Moorentenhybriden mit mehr als fünf Tagen Anwesenheit. Die meisten dieser länger verweilenden Vögel erscheinen im Januar (n = 11).

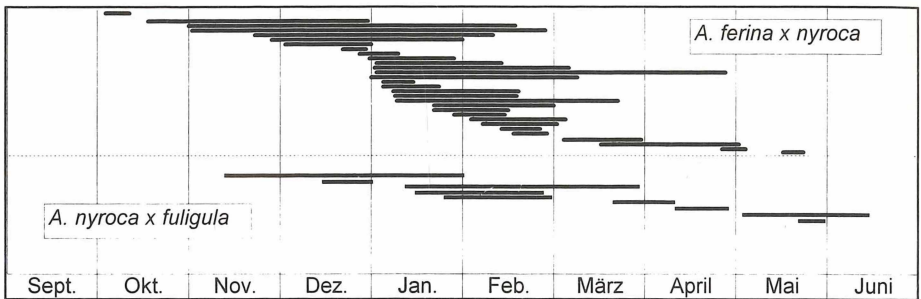


Abb. 19: Verweildauer von Tafel- x Moorenten- und Moor- x Reiherentenhybriden mit Mindestverweildauer > 5 Tage.

Fig. 19: Duration of stay of Common Pochard x Ferruginous Duck (above) and Ferruginous Duck x Tufted Duck hybrids. Length of stay > 5 days.

Am 11.5.1961 balzten am Neusee/Gerolzhofen zwei Tafelerpel intensiv zwei Moorentenweibchen an (BELL 1963), ein Tafelentenmännchen war im Frühjahr 1999 in Münster mit einem Moorentenweibchen verpaart (N. Anthes in litt.).

Ein Tafel- x Moorentenhybrid beteiligte sich an der Balz der Tafelenten (SAMWALD et al. 1994).

SMALLSHIRE (1986) beobachtete in Großbritannien zwischen 1974 und 1983 sieben Hybriden im Gegensatz zu nur zwei artreinen Moorenten. J. B. Kemp fotografierte in Welney/Großbritannien in 13 Jahren zehn Tafel- x Moorentenhybriden, zwei mögliche Rückkreuzungen dieses Typs mit Tafelenten und nur eine artreine Moorente (in GILLHAM & GILLHAM 1998).

Vergesellschaftung erfolgt meist mit Tafelenten, gelegentlich auch mit weiteren Tauchenten. Aufgrund der Seltenheit der Moorente wurden Vergesellschaftungen mit Moorenten bzw. in reinen Moorenentrupps nicht beobachtet (Tab. 7).

Tab. 7: Vergesellschaftung von Tafel- x Moorentenhybriden.
Tab. 7: Association of Common Pochard x Ferruginous Duck hybrids with different species.

mit	Tafelenten Pochard	Reiherenten Tufted Duck	Tafel- und Reiherenten Pochard & Tufted Duck	Tafel-, Reiher- und Bergenten Tufted Duck, Pochard & Scaup
Zahl Fälle n = 37	25 (68 %)	0	11 (30 %)	1 (2 %)

3.3.7 Tafel- x Reiherente

A. ferina x *A. fuligula*, Common Pochard x Tufted Duck

Das Muster des monatlichen Auftretens ist eingipflig mit einem Höhepunkt im Dezember (Region Nord) bzw. Januar (Region Süd; RANDLER 1999). Im Auftreten zwischen 1950 und 1998 zeigen sich zwei deutliche Anstiege (1982, 1991), die gut mit neueren Entwicklungen in der Feldornithologie in Einklang zu bringen sind (Abb. 18; RANDLER 1999). Regelmäßiges Auftreten in gut untersuchten Gebieten spricht dafür, dass keine reale Zunahme erfolgte. Im Ismaninger Teichgebiet wurden bereits in den 1950er Jahren regelmäßig Tafel- x Reiherentenhybriden festgestellt (BEZZEL 1960, 1963). Die räumlichen Schwerpunkte betreffen den Bereich der Ostseeküste, den Raum um Berlin, den Bodensee, die großen Voralpenseen und das Schweizer Mittelland. Weitere wichtige Informationen sind in RANDLER (1999) enthalten. Die Vergesellschaftung erfolgt meist mit beiden Elternarten gleichzeitig, da beide oft dieselben Liegeplätze bevorzugen (Tab. 8).

Tab. 8: Vergesellschaftung von Tafel- x Reiherentenhybriden.
Tab. 8: Association of Common Pochard x Tufted Duck hybrids with their parent species (number of records).

	mit Tafelenten Pochard	mit Reiherenten Tufted Duck	mit beiden both
Zahl Fälle n = 88	17 (19%)	4 (5 %)	67 (76%)

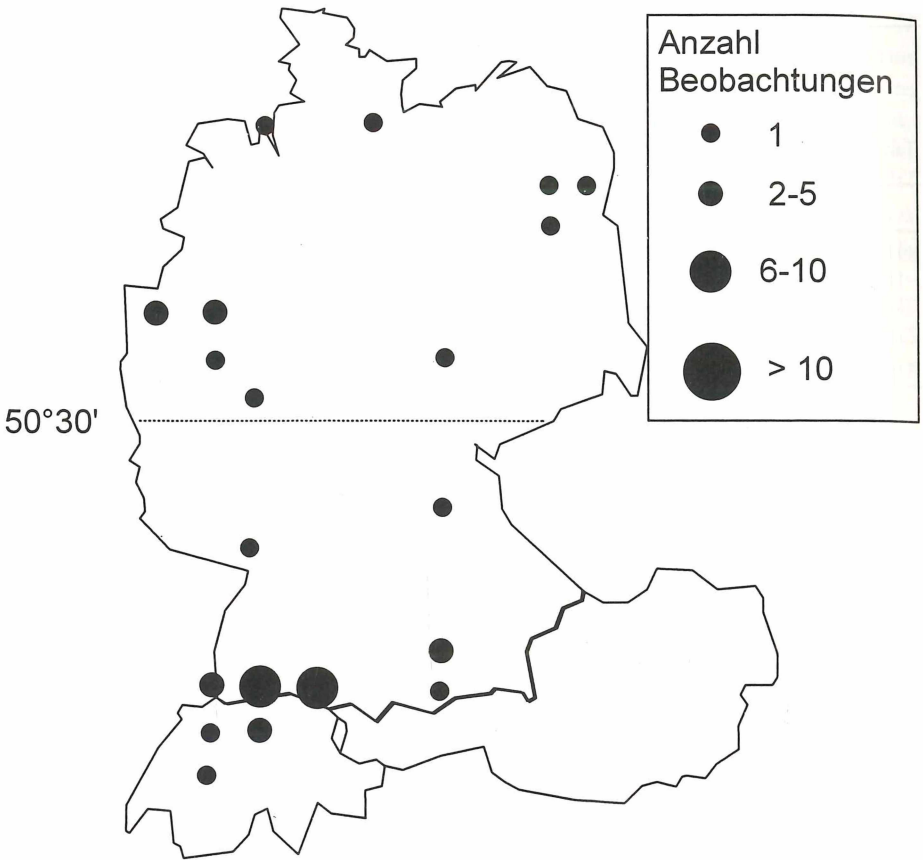


Abb. 20: Geografische Verteilung von Moor- x Reiherentenhybriden.
 Fig. 20: Distribution of Ferruginous Duck x Tufted Duck hybrids.

3.3.8 Moor- x Reiherente

A. nyroca x *A. fuligula*, Ferruginous Duck x Tufted Duck

Die Schwerpunkte des räumlichen Auftretens (Abb. 20) liegen im südwestlichen Bereich um den Bodensee und im Schweizer Mittelland, eine weitere Häufung ist im Ruhrgebiet zu finden. Am Bodensee zeigen diese Hybriden eine Affinität in bezug auf die Liegeplätze der wenigen Moorenten, wie z. B. am Ausfluss des Rheines bei Stein/Schweiz (BAUER et al. 1995, SCHUSTER et al. 1983; vgl. RANDLER im Druck a, für Tafel- x Moorentenhybriden).

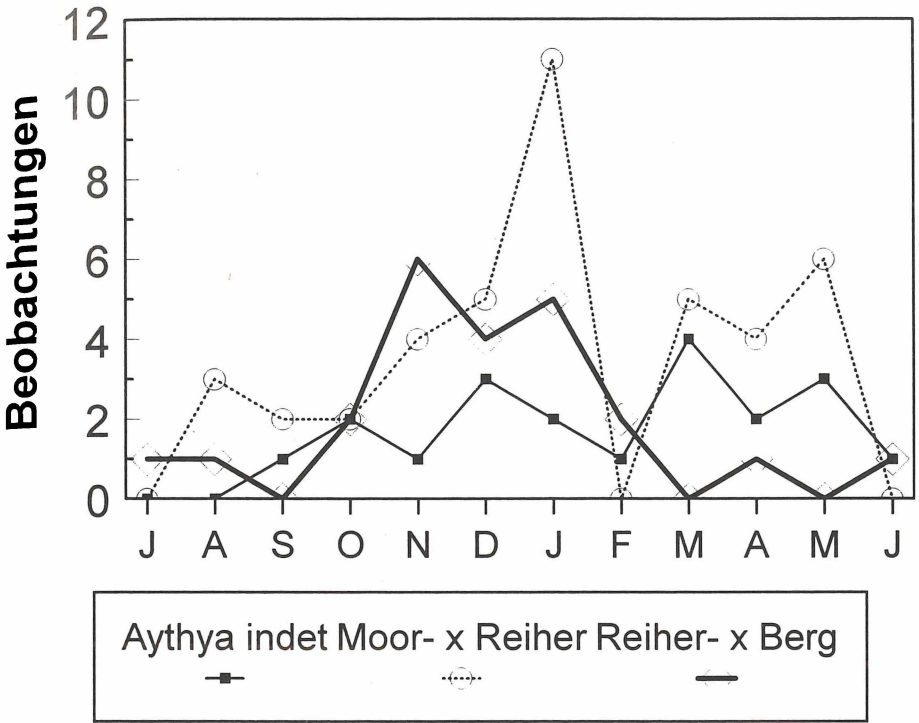


Abb. 21: Jahreszeitliches Auftreten von Moor- x Reiherentenhybriden, Reiher- x Bergentenhybriden sowie unbestimmten *Aythya*-Hybriden. Ersttagsindividuen.

Fig. 21: Seasonal occurrence of Ferruginous Duck x Tufted Duck (dotted line, circles), Tufted Duck x Greater Scaup (bold line, rhombs) and unidentified *Aythya*-hybrids (squares). First-day-individuals only.

Das jahreszeitliche Auftreten zeigt einen deutlichen Gipfel im Januar, Februarbeobachtungen fehlen. Heimzug wird von März bis Mai registriert (Abb. 21). Gewisse Entsprechungen zum Auftreten der Reiherente sind erkennbar, die je nach Winterhärte einen Zuggipfel im Dezember oder Januar aufweist (HARENGERD et al. 1990). Die Moorente besitzt in der Schweiz ebenfalls einen Gipfel im Mittwinter und der Abzug erfolgt von März bis Mai (WINKLER 1999). Abb. 19 zeigt die Verweildauer von Moor- x Reiherentenhybriden mit mehr als fünf Tagen Anwesenheit.

Die erste Beobachtung erfolgte von 15.1.-20.2.1940 an der Limnat bei Zürich. Der Vogel wurde zuerst als Moorente bestimmt und erst zwanzig Jahre später wurde die Bestimmung korrigiert (SCHWARZ 1961). Bei Moor- x Reiherentenhybriden ist keine Zunahme in den letzten Jahren erkennbar (Abb. 22). Diese Hybriden wurden nur einzeln beobachtet.

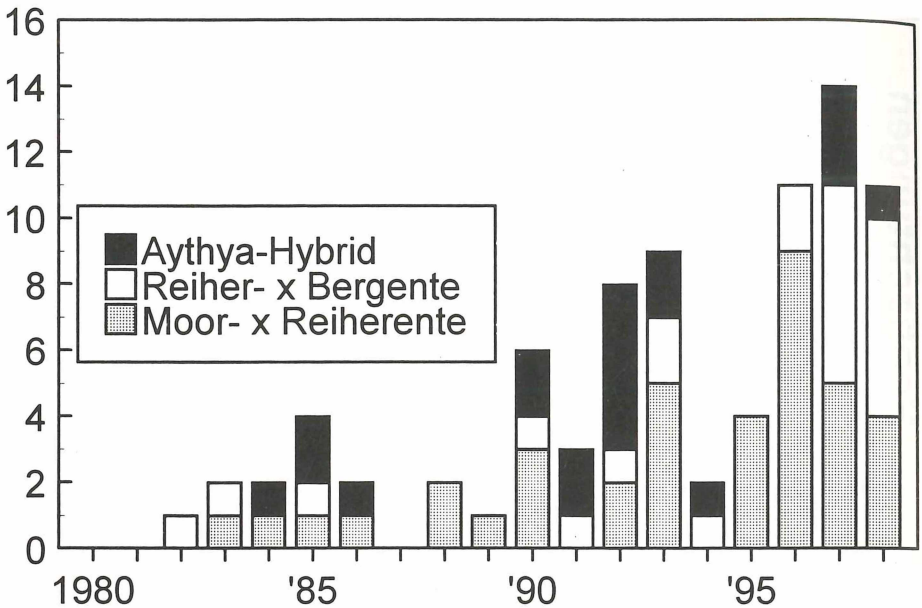


Abb. 22: Jährliches Auftreten von Moor- x Reiherentenhybriden, Reiher- x Bergentenhybriden sowie unbestimmten *Aythya*-Hybriden.

Fig. 22: Number of records of Ferruginous Duck x Tufted Duck (grey columns), Tufted Duck x Greater Scaup (white columns) and unidentified *Aythya*-hybrids (black columns).

Ein Männchen balzte mit Reiherenten im Ismaninger Teichgebiet (WÜST 1963, Anz. ornithol. Ges. Bayern 6: 415), fünfmal wurde Vergesellschaftung mit Reiherenten beobachtet.

Moor- x Reiherentenhybriden sind fertil (GRAY 1958, JOHNSGARD 1960). Bei einer Rückkreuzung mit einer reinen Moorente entstanden Hybriden, die zu 75% der Moorente und zu 25% der Reiherente glichen. Auch untereinander sind diese Hybriden fruchtbar (SAGE 1962a).

3.3.9 Reiher- x Bergente

A. fuligula x *A. marila*, Tufted Duck x Greater Scaup

Im Ostsee- und Bremer Raum besteht eine Häufung der Nachweise, einzelne Meldungen liegen auch aus Südwestdeutschland vor. Auffällig sind das spärliche Auftreten am Bodensee sowie die zwei Nachweise nahe Wien (Abb. 23). Die Häufung der Nachweise entlang der Ostseeküste korreliert mit den Hauptrastplätzen von Berg-

enten und Reiherenten, die süddeutschen Nachweise lassen sich nicht genau zuordnen, da in Süddeutschland keine nennenswerten Bestände an Bergenten überwintern. Die österreichischen Nachweise an der Unteren Donau liegen im Bereich eines Bergentenrastplatzes, dort überwintern auch nennenswerte Bestände an Reiherenten (AUBRECHT & WINKLER 1997, HARENGERD et al. 1990, SCOTT & ROSE 1996, SUDFELDT et al. 1997). Die in der Karte dargestellte räumliche Verteilung der Reiher- x Bergentenhybriden weicht auch deutlich von jener der Tafel- x Reiherentenhybriden ab (vgl. RANDLER 1999). Bei letzteren zeigte sich eine Affinität zu den Hauptliegeplätzen der artreinen Tafel- und Reiherenten (vgl. HARENGERD et al. 1990, SUDFELDT et al. 1997).

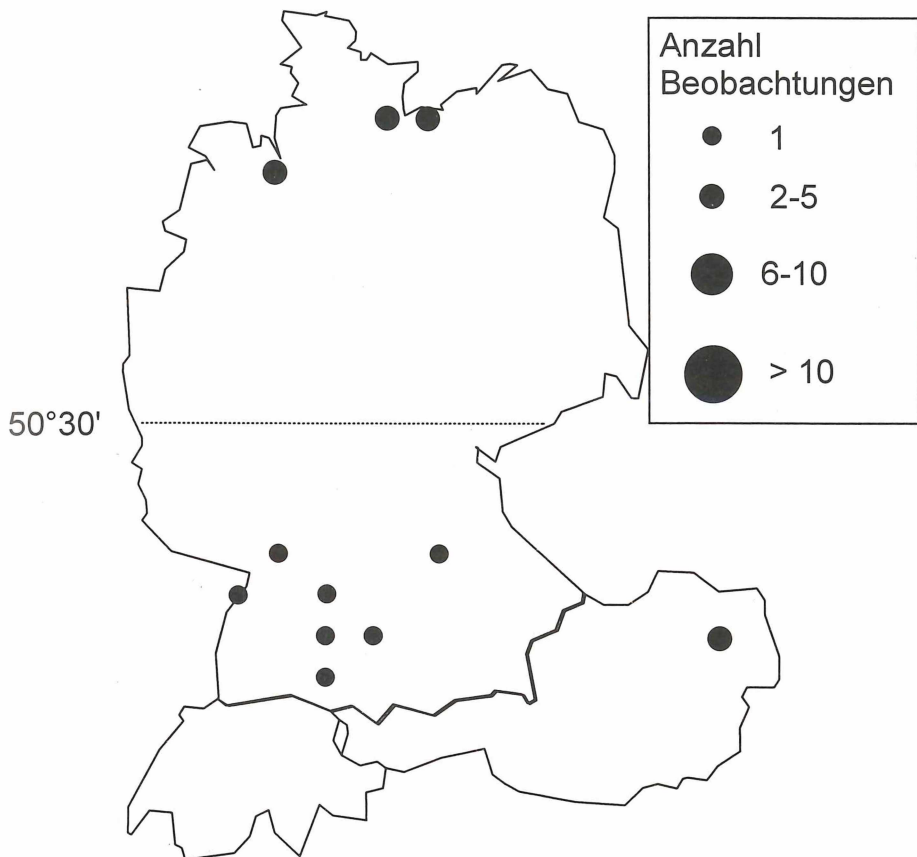


Abb. 23: Geografische Verteilung von Reiher- x Bergentenhybriden.

Fig. 23: Distribution of Tufted Duck x Greater Scaup hybrids.

Ein Durchzugsgipfel besteht von November mit leicht sinkenden Zahlen bis Januar, danach folgt eine relativ rasche Abnahme. Ein Heimzugsgipfel ist bei diesem Hybrid nicht deutlich erkennbar (Abb. 21), im Vergleich mit anderen *Aythya*-Hybriden liegt der Wegzugsgipfel recht früh. Das Präsenzmuster weist gewisse Ähnlichkeit mit der Phänologie der Bergente auf (vgl. HARENGERD et al. 1990).

Von diesem Hybrid gibt es nur eine Beobachtung von zwei Individuen gleichzeitig. Die erste Beobachtung erfolgte am 7.10.1982 an den Krauchenwieser Baggerseen/Baden-Württemberg (K.F. Gauggel). Da der enorme Anstieg der Beobachtungen von Tafel- x Reiherentenhybriden 1991 wohl auf die deutsche Übersetzung von HARRIS et al. (1991) (ausführliche Diskussion bei RANDLER 1999) zurückzuführen ist und diese Zunahme bei den Reiher- x Bergentenhybriden keine Entsprechung findet (Abb. 22), obwohl in HARRIS et al. (1991) ebenfalls erstmals für eine Vielzahl von Beobachtern zugänglich auch dieser Hybridtyp gut abgebildet war, scheint die Zunahme der Nachweise gegen Ende der 1990er Jahre eine tatsächliche zu sein. Der Winterbestand der Bergente in den letzten zwei Jahrzehnten wird als konstant eingestuft, jener der Reiherente stieg bis Mitte der 1980er Jahre noch an (vgl. AUBRECHT & WINKLER 1997, HARENGERD et al. 1990, SUDFELDT et al. 1997).

Am Bodensee gab es 1998 eine erfolgreiche Mischbrut (6 juv.) mit einer Reiherente, wobei das Bergentenweibchen eventuell selbst bereits ein Hybrid war (S. Schuster, S. Werner, OAG Bodensee in HÖLZINGER et al. 1999). In der Schweiz übersommern Bergenten nicht alljährlich (WINKLER 1999). Weibchen dieses Hybridtyps sind sehr schwer zu diagnostizieren und werden sicherlich oft übersehen, da die Variationsbreite, besonders der Reiherente, sehr groß ist (vgl. GILLHAM 1957, 1987).

Bergenten erreichen in Mitteleuropa ihre südliche Arealgrenze und brüten in nur wenigen Paaren, seit 1981 auch in Schleswig-Holstein (BAUER & BERTHOLD 1996, KNIEF et al. 1995), einige Vögel mausern ihr Großgefieder am Dassower See/Schleswig-Holstein weitab des Brutgebietes (SCHÜTT 1995), so dass dort die Möglichkeit einer Durchmischung der Arten besteht.

Von Island liegen 16 Beobachtungen von Mischpaaren aus Reiher- und Bergente vor, davon waren bei 14 die Männchen Reiherenten (BENGSTON 1968). In Staffordshire/Großbritannien stellte SMALLSHIRE (1986) 1974 und 1975 weibliche Bergenten fest, die mit einer männlichen Reiherente verpaart waren (vgl. Mischpaar am Bodensee in derselben Kombination).

Daten zur Vergesellschaftung: ein Männchen schwamm zwischen Tafelenten (BULLOCK 1976), 1,1 unter Bergenten (WAUGH 1976) und 1,0 ebenfalls unter Bergenten (H. Tade in GILLHAM & GILLHAM 1998), drei Nachweise belegen eine Vergesellschaftung mit Reiherenten (diese Arbeit).

Die Kreuzung soll in beiden Richtungen erfolgen können (GRAY 1958), allerdings fehlen Angaben zur Fertilität (JOHNSGARD 1960).

3.3.10 Unbestimmte *Aythya*-Hybriden

Unidentified hybrids of the genus *Aythya*

Die meisten Nachweise unbestimmter *Aythya*-Hybriden wurden im Ostseeraum erbracht (Abb. 24). SCHÜTT (1994) konnte manche aufgrund großer Entfernung nicht zuordnen und hat diese Vögel als *Aythya*-Hybriden notiert. Oft werden jedoch Hybriden, die aufgrund der Entfernung nicht bestimmt werden können, nicht notiert bzw. nicht weiter gemeldet.

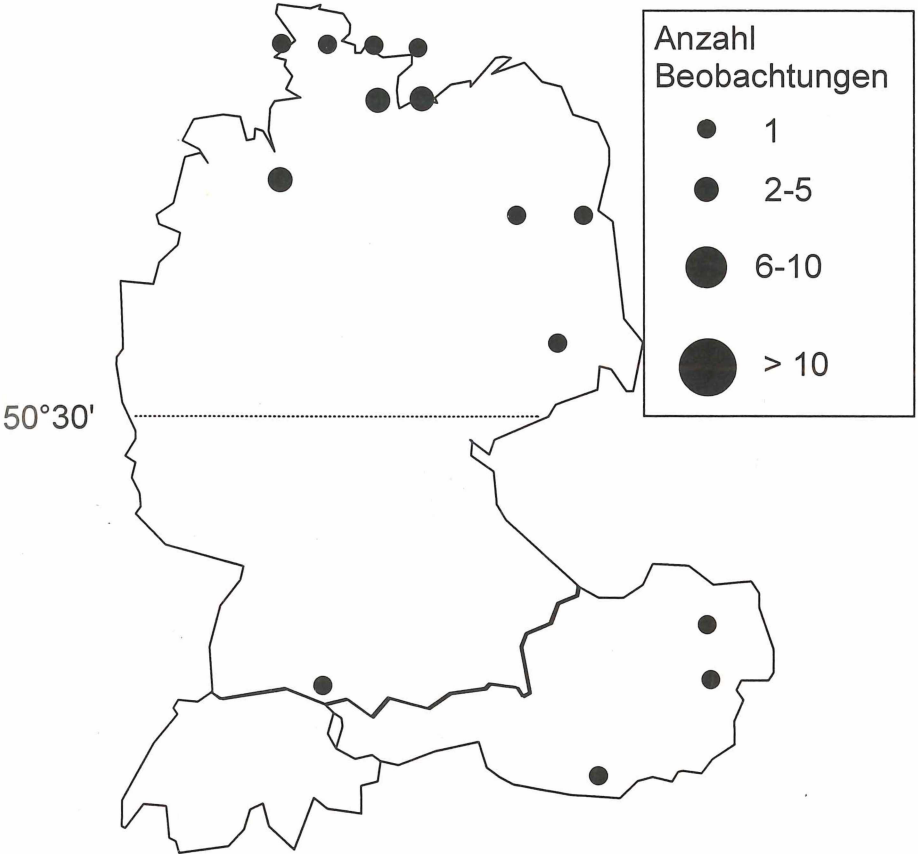


Abb. 24: Geografische Verteilung von unbestimmten *Aythya*-Hybriden.
 Fig. 24: Distribution of unidentified hybrids of the genus *Aythya*.

Das jahreszeitliche Auftreten lässt lediglich eine Häufung der Daten im Winterhalbjahr erkennen (Abb. 21). Eine Interpretation ist schwierig, da unter diesem Begriff eine Vielzahl an Hybriden zusammengefasst sein kann. Die Zahl der jährlich beobachteten unbestimmten *Aythya*-Hybriden (Abb. 22) dürfte besonders in neuerer Zeit rückläufig sein, da verbesserte Bestimmungsliteratur vorliegt. Trotzdem können auch Rückkreuzungen oder mehrfache Hybriden nach wie vor große Bestimmungsprobleme bereiten (GILLHAM & GILLHAM 1999 führen einige unbestimmte Hybriden auf). Nur einmal wurden zwei unbestimmte Hybriden zusammen beobachtet.

3.3.11 Bemerkungen zu einzelnen Arten

Schwimmenten

Von den Schwimmenten gibt es insgesamt nur sehr wenig Nachweise von Hybriden, dabei meist mit der Stockente als einem Elternteil. Die Stockente steht als Ubiquist faktisch in allen Entenbrutgebieten als Partner zur Hybridisierung zur Verfügung (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968, BEZZEL 1985, CRAMP et al. 1977, DEL HOYO et al. 1992, HARENGERD et al. 1990, SCOTT & ROSE 1996).

Kolbenente

Bezogen auf die Gesamtsumme aller oben genannter Hybridtypen mit Kolbenenteneinfluss ist eine Zunahme der Beobachtungen besonders gegen Mitte der 1990er Jahre erkennbar. Diese Zunahme beginnt ab Mitte der 1980er Jahre und zeigt deutliche Parallelen zur Bestandsentwicklung und Arealexpansion der Kolbenente in Deutschland (WEISE 1992). Am Starnberger See/Bayern nahmen die Wintersummen signifikant zu (LANG et al. 1999), in der Schweiz stiegen die Mitte-Januar-Zahlen Anfang der 1990er Jahre sprunghaft von ca. 100 Ende der 1980er Jahre über 1.000 im Jahre 1990 auf 5.000 Ind. 1996 (SCHIFFERLI 1992, WINKLER 1999), in Österreich ergab sich ein drastischer Anstieg ab Anfang der 1990er Jahre (AUBRECHT & WINKLER 1997). Die durchschnittliche mitteleuropäische Winterpopulation wird auf 4.000 Individuen geschätzt mit einem Bestandsmaximum 1994 mit 9.500 Individuen (SCOTT & ROSE 1996). Nach BAUER & BERTHOLD (1996) gab es eine deutliche Zunahme und Areal-expansion in Mitteleuropa, aber der Anteil der durch entflozene Individuen entstandenen Population ist nicht quantifizierbar. Aus der Schweiz und aus Bayern liegen Hinweise auf Neuansiedlungen von entwichenen Parkvögeln vor (HAURI 1995b, HEISER 1992, WINKLER 1999).

PELCHEN (1998) beschreibt die Verstädterung einer wohl ehemals wild lebenden Population in München. Dabei fand er ebensoviele Küken in artfremden ($n=31$) wie in artreinen ($n=32$) Schöfen und interpretiert dies als eine Folge der Verstädterung und den damit zusammenhängenden schlechten Bedingungen für die Kolbenente. Hybriden wurden dort noch keine beobachtet (PELCHEN 1998). Am Bodensee liegen aus dem Bereich Wangen/Untersee von 1960 bis 1990 keine Beobachtungen von Kolben-

entenhybriden vor, im Winter 1997/1998 erschienen dagegen gleich drei verschiedene Vögel (zum Teil mit unterschiedlicher Elternkombination; U. v. Wicht an J. Hölzinger). Der Bodensee ist einer der wichtigsten Kolbenentenbrutplätze in West-Mitteleuropa mit 200-300 "Paaren" (HÖLZINGER 1987, SCHUSTER et al. 1983).

Moorente

Bei der Moorente fand ein deutlicher Bestandsrückgang seit den 1960er Jahren und eine Erosion an der westlichen Arealgrenze statt. Mitte des 19. Jahrhunderts durchlief diese Art eine Phase der Westexpansion, ab 1920 verließ sie wieder ihre Vorposten. 1995 fanden höchstens einzelne Bruten in Deutschland statt (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1969, HABERMEIER 1997). Deshalb wird sie in der Roten Liste als vom Aussterben bedroht geführt (WITT et al. 1996). Brutnachweise gab es in der Schweiz 1991 und 1992, der Mitte Januar-Bestand in der Schweiz beträgt 5-30 Vögel (WINKLER 1999). In Österreich ist die Moorente fast ausschließlich auf den Schilfgürtel des Neusiedler Sees beschränkt (SAMWALD et al. 1994). BEZZEL (1985) gibt dafür noch 60-80 Brutpaare an, SCHÄFFER & SCHÄFFER (1999) dagegen 150-200 Paare; im Durchschnitt überwintern 14 Vögel (AUBRECHT & WINKLER 1999). In den westlichen Bundesländern Deutschlands überwintern ca. 100 Vögel (HARENGERD et al. 1990).

3.3.12 Ist die Moorente in Mitteleuropa durch Hybridisierung gefährdet?

Bei Stock- und Dunkelenten führten Habitatveränderungen durch den Menschen zu vermehrter Hybridisierung dieser ehemals ökologisch zum Teil separierten Arten (vgl. Kap. 5.3). Bei Weißkopf-Ruderenten entstand eine Gefährdung durch Hybridisierung mit der eingeführten, vormals allopatrischen, Schwarzkopf-Ruderente (BAUER 1993).

Führt nun der drastische Bestandsrückgang der Moorente an ihrer westlichen Arealgrenze ebenfalls zu einer Gefährdung durch Hybridisierung? Hauptfaktoren der Gefährdung sind auch bei der Moorente anthropogen verursacht (BAUER & BERTHOLD 1996, HABERMEIER 1997, TUCKER & HEATH 1994). Die Isolationsmechanismen scheinen im Gegensatz zur Ruderentenproblematik ausreichend entwickelt, obwohl Hybriden relativ häufig erscheinen (Kap. 3.3.8; 3.3.10). Bezogen auf die Elternart Moorente erreicht der Hybridanteil sehr hohe Werte. In Baden-Württemberg überwintern alljährlich ca. 16 artreine Moorenten und durchschnittlich erscheinen fünf verschiedene Moor- x Reiherenten- bzw. Tafel- x Moorentenhybriden.

In den Brutgebieten der Moorente mit größeren, stabilen Beständen treten dagegen nur sehr wenige Hybriden auf. An den Draganic-Fischteichen in Kroatien gibt es keine Hinweise auf Moorentenhybriden bei einem Bestand von 60-100 Brutpaaren (KRALJ 1998; in litt.). In den Brutgebieten der Moorente in Österreich liegen ebenfalls nur sehr wenige Beobachtungen von Moorentenhybriden vor (Abb. 20; vgl. SAMWALD et al. 1994).

Trotz der hohen Prozentanteile in der winterlichen Population in Mitteleuropa und der Fertilität der Hybriden ist davon auszugehen, dass Hybridisierung für die Moorente im jetzigen Zustand der Bestandsgefährdung keine Bedrohung darstellt, da Moorenten bei ausreichend hohem Brutbestand nur wenige Hybriden erzeugen. Lediglich in Brutgebieten, in denen der Bestand sehr gering ist, neigt eine Art zu Hybridisierung (vgl. Kap. 5.1.1).

3.4 Mischpaare

Beobachtungen von Mischpaaren können Hinweise auf die genaue Elternschaft verschiedener Hybridtypen geben. Zwar sind bei vielen Kreuzungen beide Kombinationen in der Elternschaft nachgewiesen (GRAY 1958), doch meist entstehen Hybriden in einer ganz bestimmten Elternkombination. Ein Weibchen einer Art X kann mit einem Männchen der Art Y erfolgreich hybridisieren, eine umgekehrte Verpaarung erzeugt jedoch keine Nachkommen (GILLHAM & GILLHAM 1996, WIRTZ 1999). Mischpaare sind in der Literatur weit verstreut und werden meist anekdotisch behandelt. Eine zusammenfassende Übersicht wäre deshalb sehr wünschenswert, insbesondere im Vergleich mit bereits nachgewiesenen Hybriden.

Bei den jeweiligen Kreuzungen (Kap. 3.2, 3.3) sind einige Mischpaare aufgeführt. Mischpaare können einen Hinweis darauf geben, welche Hybriden eventuell noch entstehen könnten, sofern sie noch nicht im Freiland nachgewiesen wurden. Folgende Mischpaare wurden im Freiland beobachtet:

- Singschwanmännchen mit Höckerschwanweibchen - im Gehege (SCHÖNFELD 1982)
- Zwergganser mit Bläßgans (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968)
- Kurzschnabelgans mit Graugans (BECKER 1974)
- Brauterpel mit Stockentenweibchen (KERKAU 1999)
- Pfeiferpel mit Stockentenweibchen (B. Stemmer in litt.; WÜST 1981).
- Schnattererpel mit Tafelentenweibchen (B. Stemmer in litt.; WÜST 1981)
- Löffelerpel mit Stockentenweibchen (BURKHARDT in HGON, Bd. 1; K. F. Gauggel)
- Löffelerpel mit Blauflügelentenweibchen mit 3 juv. (COTTRIDGE & VINICOMBE 1996)
- Bahamaerpel mit Stockentenweibchen, später auch erfolgreiche Hybridisierung mit 3 juv. (L. Hayo in litt.)
- Moorentenweibchen von Reiherentenmännchen angebalzt (R. Teetz in litt.)
- Reihererpel mit Stockentenweibchen (GILLHAM 1987; J. Schmiedel via R. Höhne)
- Reihererpel mit Kolbenentenweibchen (GILLHAM 1987)
- Zwergsägermännchen mit weiblicher Schellente (auch Kopulationen; in BLÜMEL & KRAUSE 1990; MILLER 1985)
- Mittelsägermännchen mit Gänsesägerweibchen (HAURI 1962)
- Gänsesägermännchen mit Mittelsägerweibchen (auch Kopula; M. Burgat in SCHMID et al. 1998)

BENGTON (1968) fand auf Island 16 Mischpaare aus Reiher- und Bergenten (s. Kap. 3.3.11), GILLHAM (1987) im St. James Park/London einen Reihererpel mit einem Bergentenweibchen verpaart.

BERNDT & KELLERT (1981) stellten nahe Braunschweig drei Mischpaare aus Moorentenmännchen und Tafelentenweibchen fest (dieselbe Kombination auch am Bodensee; SCHUSTER et al. 1983).

BEZZEL (1960) beschreibt fest zusammenhaltende Mischpaare überwiegend in der Kombination Reiherentenmännchen mit Tafelentenweibchen und erwähnt auch eine Beobachtung eines Moorerpels, der mit einer Tafelente verpaart war.

GILLHAM (1987) beobachtete drei Kopulationen von Tafelerpeln mit Reiherentenweibchen im St. James Park in London.

Von den oben erwähnten Paarungen sind bis auf eine Ausnahme auch Hybriden belegt. Schnatter- x Tafelentenhybriden wurden bislang noch nicht festgestellt (vgl. GILLHAM 1996, 1998, 1999, GRAY 1958, JOHNSGARD 1960, SCHERER & HILSBURG 1982). Zur weiteren Dokumentation von Mischpaaren sollte der Erhebungsbogen im Anhang verwendet werden.

3.5 Vergesellschaftung und Verpaarung von Hybriden

Zur Vergesellschaftung liegen nur sehr wenige Daten vor (weitere Daten finden sich bei den jeweiligen Kreuzungen). Wenn möglich schließen sich Hybriden einer oder beiden Elternarten an, ansonsten bevorzugen sie die Gesellschaft nahe verwandter Arten:

Weißwangen- x Ringelganshybrid unter Weißwangengänsen (M. Seehausen)

Weißwangen- x Rothalsganshybrid unter Weißwangengänsen (VAN DER LEE & OUWENEEL 1976)

Brand- x Nilganshybrid mit Brandgänsen (LEOPOLD & MARTEIJN 1983)

Brandgans x Eiderentenhybrid mit Brandgänsen (HENNEBERG 1999)

Pfeif- x Amerikanische Pfeifentenhybridmännchen mit Pfeifenten (CAREY 1992, HARROP 1993, 1994)

Schnatter- x Kolbenentenhybridweibchen mit Schnattererpel (N. Anthes)

Stock- x Löffelentenhybridmännchen mit Stockenten (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1959)

Stock- x Löffelentenhybridweibchen mit Löffelentenweibchen (R. Hauri)

Krick- x Spießentenhybridmännchen mit Krickenten (HARRISON & HARRISON 1969)

Krick- x Stockentenhybridmännchen mit weiblicher Stockente verpaart (SUTTER 1959)

Ringschnabel- x Reiherentenhybridmännchen unter Reiherenten (KEIZER 1994, LAWRENCE & GASSON 1992)

Ringschnabel- x Bergentenhybrid unter Tafelenten (DE ROUCK et al. 1982)

Schellente x Zwergsägerhybridmännchen in Gesellschaft von Schellenten (KEILHOLZ 1988)

Gänse- x Mittelsägerhybrid je einmal mit Mittelsägern (ERICKSON 1952) und Gänse- sägern (BLASER 1978).

Insgesamt sind Daten und Hinweise zur Vergesellschaftung recht dürftig. Bereits SCHÜTT (1994) betonte die Wichtigkeit verschiedener zusätzlicher Angaben zu den Hybriden. Deshalb sollen hier weitere Anregungen gegeben werden.

Im Radius von 5 m (10 m) um den Hybriden herum sollten die vergesellschafteten Arten genau ausgezählt werden. Allgemeine Angaben zum Bestand an Wasservögeln können in dieser Hinsicht irreführen, wenn sich der Hybrid z. B. gemeinsam mit fünf Tafelenten in einem Tausendertrupp Reiherenten aufhält. Ergänzend sollte noch der etwaige Bestand weiterer Wasservogelarten im Gebiet festgehalten werden, damit in Zukunft Berechnungen zum Hybridanteil leichter fallen bzw. Veränderungen im Anteil dokumentiert werden können (s. Erhebungsbogen im Anhang).

3.6 Hybridanteil

Der Hybridanteil wurde bislang mit Ausnahme von SCHÜTT (1994) in Mitteleuropa noch nicht quantitativ untersucht. Rückschlüsse werden deshalb meist indirekt gezogen.

Im Ismaninger Teichgebiet werden pro Jahr ca. 5 *Aythya*-Hybriden zwischen 35.000 Tafel- und Reiherenten beobachtet (ca. 0,01%). Viele davon weisen Moorentenmerkmale auf, obwohl nur max. 8 Ind. der Moorente beobachtet wurden (alle Zahlen aus KROSIGK 1989).

Im Bereich der schleswig-holsteinischen Ostseeküste fingen K. Hein und H. D. & S. Martens zwischen 1979 und 1987 insgesamt 3.900 Reiher- und 279 Tafelenten, dabei konnten sie 2 Tafel- x Reiherentenhybriden fangen (Hybridquote Fang: 0,02%) und weitere zwei dieses Typs sowie einen Tafel- x Moorentenhybriden und einen Kolben- x Tafelentenhybriden beobachten (HEIN 1989).

SCHÜTT (1994) gibt aufgrund seiner umfangreichen Studien im Travegebiet bei Lübeck einen Anteil von 1 bis 5 Hybrid-Männchen auf 1.000 Erpel der Tafel- oder Reiherente an. Dies entspricht 0,1 bis 0,5 %, allerdings bezogen auf die Männchenzahlen. Der Anteil ist in der lokalen Brut- und Mauserpopulation geringer als in der Winterpopulation.

Aus Großbritannien liegen Vergleichszahlen aus den Jahren 1974-1983 vom Belvide Reservoir in Staffordshire vor. SMALLSHIRE (1986) summierte für seinen Abundanzindex (Tab. 9) die jeweiligen Halb-Monats-Maxima. *Aythya*-Hybriden erscheinen dort etwa doppelt so häufig wie *Anas*-Hybriden. Allerdings besteht der Großteil der *Anas*-Hybriden aus Augenbrauenentenhybriden (vgl. Kap. 3.2.8).

Tab. 9: Anzahl der reinen Arten und Hybriden im Belvide Reservoir nach der Summe halbmönatlicher Maxima (SMALLSHIRE 1986). Die Prozentangaben wurden vom Verfasser ergänzt und beziehen sich auf die Summe beider Elternteile.

Tab. 9: Numbers of apparently pure-bred and hybrid ducks at Belvide Reservoir (SMALLSHIRE 1986). The index was added from two maximum counts per month. Percentage was related to the sum of both parent species.

Art bzw. Hybrid - species or hybrid	Abundanzindex - Abundance index
Stockente	127.216
Spießente	238
Augenbraunente	16
Stock- x Spießente	4 (0,003%)
Stock- x Augenbraunente	16 (0,01%)
<i>Anas</i> -Hybriden gesamt	20 (0,01%)
Tafelente	15.389
Moorente	2
Reiherente	48.231
Bergente	72
Tafel- x Moorente	7 (0,04%)
Tafel- x Reiherente	5 (0,007%)
Reiher- x Bergente	7 (0,01%)
<i>Aythya</i> -Hybriden gesamt	19 (0,02%)
Schwarzkopf-Ruderente	19.778
Schwarz- x Weißkopf-Ruderente	1 (0,005%)

Beim Beringungsprogramm an Riesentafelenten in der Chesapeake Bay in Nordamerika wurden unter 13.000 Individuen nur zwei Hybriden festgestellt ($\approx 0,01\%$). Zwischen 1972 und 1982 wurden bei anderen Riesentafelentenberingungen lediglich weitere vier Hybriden gefangen (HARAMIS 1982).

ALISON & PREVETT (1976) untersuchten in den Jahren 1973 und 1974 Flügel geschossener Enten aus der James Bay (USA). Unter insgesamt 1.484 Stock- und Dunkelenten befanden sich 29 Hybriden (1,9%), unter 2.379 Stock- und Spießenten 1 Hybrid (0,04%), bei 1.513 Dunkel- und Spießenten ebenfalls 1 Hybrid (0,06%) und unter 1.354 Spieß- und Amerikanischen Pfeifenten 3 Hybriden (0,22%). Bezogen auf die Gesamtzahl gesammelter Flügel ($n=2.838$) beträgt der Hybridanteil 1,16% (Tab. 10).

Tab. 10: Gesamtzahl gesammelter Flügel am Moose River, James Bay, USA (ALISON & PREVETT 1976).

Tab. 10: Number of collected wings at Moose River, James Bay, USA (ALISON & PREVETT 1976). Dunkelente=Black Duck, Stockente=Mallard, Amerik. Pfeifente=American Wigeon, Spießente=Northern Pintail.

Dunkelente	Stockente	Spießente	Amerik. Pfeifente	Dunkel- x Spieß	Stock- x Dunkel	Stock- x Spieß	Amer. Pfeif- x Spieß
309	1.175	1.204	150	1	29	1	3

McILHENNY (1937) fand 1936 bei Beringungen einen Riesentafel- x Rotkopffentenhybrid sowie zwei Hybriden aus Ringschnabelente x Kleiner Bergente. Bezogen auf die Gesamtfangzahlen von Ringschnabelenten (1.247 Ind.), Kleinen Bergenten (454 Ind.) und Riesentafelenten (36 Ind.) beträgt der Hybridanteil 1,7 % bei Riesentafel- x Rotkopffentenhybriden bzw. 0,1% bei Ringschnabel- x Kleinen Bergentenhybriden.

JOHNSGARD (1967) stellte Ergebnisse der Flügel-Erfassung geschossener Stock- und Dunkelenten in Nordamerika zwischen 1960 und 1964 dar. Die Hybridrate betrug im Bereich des "Atlantic flyway" 1,81%, auf dem "Mississippi flyway" 0,42%, im "Central flyway" 0,03% und im "Pacific flyway" 0%. Die Hybridrate nimmt dem zufolge von Ost nach West ab.

NELSON (1952) fand unter 72 Schnee- und 1.985 Kanadagänsen 2 Schnee- x Kanadagänshybriden. Aufgrund der Kontrolle von Abschüssen vermutet er eine Hybridisierungsrate von 1:1.029 bei diesem Typ (0,09%).

Bei der Beringung von 5.471 Zwergschnee- und 8.155 Schneegänsen beider Unterarten in den USA wurden zwischen 1961 und 1968 insgesamt 32 Hybriden gefangen (0,23 %; TRAUGER et al. 1970).

In den USA scheinen Gründelentenhybriden häufiger zu sein als Tauchentenhybriden ("By far the commonest hybrid is Mallard-Pintail although I have quite often had Mallard-Gadwall hybrids and Pintail-Gadwall hybrids" McILHENNY 1937: 119). Zwar zählen Stock- x Spießentenhybriden als auch Schnatter- x Stockentenhybriden in Mitteleuropa zu den häufigsten Kreuzungen bei den Gründelenten, doch sind diese weitaus seltener als *Aythya*-Hybriden. Die Seltenheit von *Aythya*-Hybriden in Nordamerika belegt auch die Aussage von PETERJOHN (1989: 487): "While hybrids between *Aythya* ducks are seldom reported from North America, such hybrids have been known in Europe for many years."

Bei diesen Vergleichszahlen ist zu beachten, dass Unterschiede zwischen Fang und reiner Beobachtung bestehen. Abweichende Individuen dürften in der Hand eher auffallen als bei der Beobachtung im Freiland.

Nach MAYR (1967) befindet sich unter 60.000 Wildvögeln ein Hybrid. Diese Zahl bezieht sich allgemein auf Vögel und liegt bei Wasservögeln möglicherweise höher. Legt man diesen Richtwert zugrunde, müssten im Bearbeitungsgebiet dieser Studie ca. 39 Wasservogelhybriden alljährlich beobachtet werden (vgl. Tab. 11; enthält nur Arten, von denen genügend Hybridnachweise vorliegen). Bezogen lediglich auf die drei häufiger hybridisierenden *Anas*-Arten ergäbe dies etwa 27 Hybriden, bezogen auf die *Aythya*-Arten etwa 12 Hybriden jährlich. Beim Vergleich mit diesem Erwartungswert ergeben sich augenfällige Unterschiede. Mit jährlich im Durchschnitt zwei bis zehn *Anas*-Hybriden (vgl. Abb. 10) liegt diese Gruppe deutlich unter, die *Aythya*-Hybriden mit 82 Ind. z. B. 1996 weit über diesem Erwartungswert. Dies entspricht grob einem *Aythya*-Hybriden auf 10.000 Vögel. Einige weitere Anseriformes-Arten sind in dieser Berechnung bzw. in Tab. 11 überhaupt nicht berücksichtigt, obwohl nennenswerte Bestände überwintern (Anserini, diverse *Anas*-Arten, Meeresenten, Mergini), doch ist die Zahl der festgestellten in der Natur entstandenen Hybriden bei diesen Gruppen verschwindend gering, so dass ein Vergleich nicht sinnvoll ist.

SMALLSHIRE (1986) fand 0,02% *Aythya*-Hybriden. Bezogen auf den Winterbestand im Untersuchungsgebiet entspräche dies ca. 150 *Aythya*-Hybriden. Legt man den Wert von SCHÜTT (1994) mit 0,1% bis 0,5% Hybridanteil bezogen auf die Männchen von Tafel- und Reiherenten zugrunde, so entspräche dies 374 bis 1.870 *Aythya*-Hybriden bei Annahme eines ausgewogenen Geschlechterverhältnisses.

Tab. 11: Anzahl ausgewählter überwinternder Wasservögel in den einzelnen Staaten. Quellen: Deutschland nach SUDFELDT et al. (1997), Schweiz nach SCHIFFERLI (1992), Österreich nach AUBRECHT & WINKLER (1997).

Tab. 11: Mean numbers of some overwintering species of wildfowl in different countries. Sources: Germany (SUDFELDT et al. 1997), Switzerland (SCHIFFERLI 1992), Austria (AUBRECHT & WINKLER 1997).

	Deutschland Mittel 1990-95	Schweiz Mittel 1988-91	Österreich Mittel 1990-94	Summe
Schnatterente	11.000	3.957	656	15.613
Stockente	1.500.000	52.286	42.154	1.594.440
Spießente	3.300	280	50	3.630
Gesamtzahl <i>Anas</i>-Arten				1.613.683
Kolbenente	5.000	1.532	94	6.626
Tafelente	90.000	58.667	9.497	158.164
Moorente	≤	20	14	34 (-134)
Reiherente	300.000	165.203	24.414	489.617
Bergente	100.000	193	100	100.293
Gesamtzahl <i>Aythya</i>-Arten (ohne Kolbenente)				748.108
Gesamtsumme				2.368.417

Sicherlich ist der Wert von MAYR (1967) bei *Aythya*-Hybriden zu niedrig und die Angaben aus der vorliegenden Studie sind ebenfalls als Minimalangaben zu betrachten, da nach wie vor noch viele *Aythya*-Hybriden übersehen (besonders Weibchen) bzw. weder notiert noch registriert werden. Der Hybridanteil von SMALLSHIRE (1986) dürfte deshalb den tatsächlichen Verhältnissen recht nahe kommen, wenngleich der Anteil zwischen einzelnen Regionen schwanken dürfte.

3.7 Haldane's Rule

Die Regel von J. B. S. Haldane (Haldane's rule; HALDANE 1922, S. 7) besagt: "When in the F1 offspring of two different animal races one sex is absent, rare, or sterile, that sex is the heterozygous one." Das heterogamete Geschlecht soll bei Hybriden also das fehlende, seltenere bzw. unfruchtbare sein. Bei den meisten Taxa ist das männliche Geschlecht das heterogamete (so auch beim Menschen). Homozygote Männchen gibt es dagegen bei Vögeln und Schmetterlingen Lepidoptera.

In der Tat gibt es deutlich mehr Nachweise von männlichen Wasservogelhybriden als von Weibchen, wobei grundsätzlich zu bedenken ist, dass bei Männchen aufgrund ihres meist auffälligeren Gefieders Abnormitäten schneller erkannt werden können (s. bereits BONHOTE 1907, GRAY 1958).

Die HALDANE's rule wurde zwischenzeitlich mehrfach angezweifelt, doch liegen neuere Untersuchungen vor, die diese wiederum zu bestätigen scheinen. TEGELSTRÖM & GELTER (1990) untersuchten die mitochondrielle DNA von Trauer- und Halsbandschnäppern und fanden dabei auffällige Unterschiede, die deutlich höher lagen als bei Ergebnissen aus der Enzym-Elektrophorese. Die hohe Unterschiedlichkeit der mtDNA wird durch die Sterilität von Hybridweibchen erhalten, während männliche Hybriden aus diesen Arten fortpflanzungsfähig sind und Genaustausch bzw. eine Introgression erfolgen kann (vgl. auch GELTER et al. 1992).

Die Zahlen aus Tab. 12 liefern somit weitere unterstützende Hinweise für die Regel von Haldane. Trotzdem muss man sie mit Umsicht interpretieren, da die schwere Erkennbarkeit mancher Hybridweibchen durchaus eine Diagnose unmöglich machen kann. Gerade Weibchen von Tafel- x Reiherentenhybriden oder Schnatter- x Stockentenhybriden sind sehr schwer erkennbar, was sich auf das ermittelte Geschlechterverhältnis auswirkt (s. Tab. 12).

Möglicherweise handelt es sich hierbei nur um phänotypische Männchen, die in Wirklichkeit Zwitter oder Weibchen mit gestörter Gonadenbildung sind. Eventuell treten bei Hybriden intersexuelle Vögel häufiger auf (zu intersex s. HARRISON 1968) bzw. nehmen sterile Weibchen männliches Gefieder an (HARRISON 1978).

Tab. 12: Geschlechterverhältnis verschiedener Wasservogelhybriden.
Tab. 12: Sex ratios of wildfowl hybrids.

	Männchen	Weibchen	intersex	?	M:W-Rate	Quelle
Tafel- x Reiherente	20	1	-	-	20:1	BEZZEL (1969)
Tafel- x Moorente	10	2	-	-	5:1	BEZZEL (1969)
<i>Aythya</i>	127	2	-	-	63,5:1	SCHÜTT (1994)
Brautentenhybriden						
<i>Aix sponsa</i> x spec.	32	9	-	1	3,5:1	GILLHAM & GILLHAM (1996)
<i>Anas</i> x spec.	305	77	4	11	3,9:1	GILLHAM & GILLHAM (1996)
innerhalb <i>Aythya</i>	269	25	-	3	10,7:1	GILLHAM & GILLHAM (1996)
Schnatter- x Stockente	18	0	-	-	18:0	diese Studie
Stock- x Spießente	23	1	-	1	23:1	diese Studie
Stock- x Kolbenente	11	7	-	1	1,5:1	diese Studie
Kolben- x Tafelente	18	2	-	6	9:1	diese Studie
Kolben- x Reiherente	12	4	-	1	3:1	diese Studie
Tafel- x Moorente	95	34	-	-	2,8:1	RANDLER (in Dr., a)
Tafel- x Reiherente	501	18	-	-	27,8:1	RANDLER (1999)
Moor- x Reiherente	32	6	-	9	5,3:1	diese Studie
Reiher- x Bergente	20	3	-	6	6,6:1	diese Studie
<i>Aythya</i> indet.	17	3	-	1	5,6:1	diese Studie
Summe	1.510	194	4	40	7,7:1	

Sowohl bei asexuellen als auch bei männlichen Braut- x Bahamaentenhybriden war eine Haube sichtbar (KUIPER 1920). RUCNER (1963) bestimmte einen Hybrid Stock- x Reiherente anhand der Gefiederfärbung als Männchen, bei der Sektion gelang ihm jedoch keine Diagnose. Bei einem weiblichen Schnatter- x Stockentenhybriden fand er dagegen Ovarien im Beginn der Entwicklung (RUCNER 1963). Bei Schellente x Zwergsägerhybriden wurden phänotypische Männchen sektiert und genetisch als Weibchen bestimmt (GRAY 1958). HARRISON (1943) fand bei der Sektion eines solchen Vogels einen Zwitter vor. Schwach ausgebildete Testes sind auch bei männlichen Schell- x Spatelentenhybriden belegt (JACKSON 1959).

BONHOTES (1907) Zuchtergebnissen zufolge ist das primäre Geschlechterverhältnis bei Hybriden in etwa ausgeglichen. Allerdings beschränken sich seine Angaben auf fünf Arten, die alle mit der Stockente sehr nahe verwandt sind (vgl. Kap. 4.3). In vollständigen Nestern fand er 48% Weibchen, in kleinen bzw. unvollständigen Bruten, die bei Hybridbruten eher die Regel sind, nur 25%. Die Annahme, dass nur alle drei Jahre eine vollständige Brut aufgezogen wird, erklärt dann das Überwiegen der männlichen Hybriden. Weibliche Formen wiesen zusätzlich eine höhere Mortalität in der Phase nach dem Schlupf auf (BONHOTE 1907).

Demgegenüber fanden SHARPE & JOHNSGARD (1966) bei 41 Hybriden aus Stock- und Spießente 23 Männchen. Allerdings gehörten diese Hybriden bereits der F2-Generation an.

Daten aus Neuseeland zu Stock- x Augenbrauenentenhybriden widersprechen der Regel von Haldane ebenfalls. Hier lag der Weibchenanteil bei 61% (GILLESPIE 1985), was man im Gegenzug als Beleg dafür nehmen könnte, dass die Artbildung bei diesen beiden 'Arten' noch nicht vollzogen ist und keine fortpflanzungsbeschränkenden Barrieren vorhanden sind.

4 Allgemeine Anmerkungen und Diskussion

4.1 Überblick

SCHERER & HILSBURG (1982) lieferten eine grundlegende Analyse der Hybridisierung bei Wasservögeln. Beachtliche 52% aller Hybriden innerhalb der Anatidae sind gattungsübergreifend (Tab. 13). Die Zahl der Hybriden soll einen Anhaltspunkt für die Einheitlichkeit von Gattungen oder Triben geben. Allerdings ist bei dieser Analyse zu beachten, dass weitgehend Hybriden von Volierenvögeln ausgewertet wurden und es einen nicht unerheblichen Einfluss auf das Ergebnis hat, in welchen Mengen die jeweiligen Arten in Volieren gehalten werden. Gerade bei selteneren oder schwer zu haltenden Arten ist die Chance für eine erfolgreiche Hybridisierung geringer.

Innerhalb der Gattung *Cygnus* fanden SCHERER & HILSBURG (1982) 78% aller möglichen Kreuzungen. Dies liegt sicherlich mit daran, dass diese Gattung sehr wenige Arten enthält. Ebenfalls sind Beobachtungen und Nachweise von Hybriden dieser Gattung sowohl im Freiland als auch in Gehegen relativ selten. Meines Erachtens ist es nicht ratsam, Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Wasservögel daran zu messen, ob sich verschiedene Arten in Freiland und Gehege erfolgreich kreuzen und in welcher Häufigkeit dies geschieht. Lediglich bei Kreuzungen, die fertile F1-Kombinationen mit eventuell folgender F2- bis Fx-Generation und erfolgreichen Rückkreuzungen hervor bringen, scheint dies ein Hinweis auf nahe Verwandtschaft zu sein, wie z. B. bei Stock- x Spießentenhybriden (vgl. SHARPE & JOHNSGARD 1966). Dennoch sind Kreuzungen dieses Typs im Freiland recht selten (Kap. 3.3.4). LIVEZEY (1996) erstellte aufgrund von 120 Parametern eine neue Phylogenie der Aythini und bescheinigte z. B. Tafel- und Rotkopffente eine nahe Verwandtschaft, ebenso dem Komplex aus Reiher-, Berg- und Kleiner Bergente. Aus Gehegen liegen bedeutend mehr Beobachtungen von Tafel- x Reiherentenhybriden vor, als z. B. von den näher miteinander verwandten Tafel- x Rotkopffentenhybriden bzw. Berg- x Kleine Bergentenhybriden oder Berg- x Reiherentenhybriden (vgl. GRAY 1958, GILLHAM & GILLHAM 1996, 1998, 1999).

Tab. 13: Artenzahl sowie nachgewiesene Hybriden. T: Zahl intratribaler Hybriden je Tribus; P: potenziell mögliche Zahl der Hybriden pro Tribus, wenn alle Kombinationen möglich wären (aus SCHERER & HILSBURG 1982). - Tab. 13: Number of species in each tribe, number of hybrids. T: proven hybrids within the tribe; P: mathematically possible number of crossings within the tribe.

Tribus	Artenzahl	Hybridzahl gesamt	intratribal %	intertribale Hybriden	intertribale Hybriden %	T/P-Quotient
Anserini	22	104	58	24	24	0,31
Tadornini	15	55	86	31	55	0,21
Anatini	39	199	42	82	41	0,18
Aythiini	16	98	72	55	57	0,33
Mergini	20	29	71	17	59	0,06
Oxyurini	8	2	50	1	50	0,28
Summe	149	718		131		
Durchschnitt			52		31	0,03

Typisch für viele Kreuzungen innerhalb der Anatiden ist die Ausprägung des "bimaculated face pattern", einer Gesichtszeichnung, die etwas an die der Gluckente erinnert, mit einem hellen Fleck jeweils vor und hinter dem Auge. Bei 17% aller Kreuzungen kann dieses Muster erscheinen, selbst wenn es beiden Elternarten fehlt. Dies wird als ein Hinweis auf eine nahe Verwandtschaft der Arten interpretiert, die sich evolutionsgeschichtlich auf einen Grundtyp zurückführen lassen (GILLHAM & GILLHAM 1996, HARRISON 1978, KING 1999, SCHERER & HILSBURG 1982).

4.2 Sterilität

KUIPER (1920) nennt verschiedene Formen der Sterilität bei Vogelbastarden, darunter Schwanen- x Kanadagans und Braut- x Bahamaente. Manche zeigten keinerlei Paarungsverhalten, Rückkreuzungen verliefen ergebnislos. Bei den Genitalien gab es verschiedene Zustände: Einige wirkten optisch zwar voll entwickelt, wiesen aber funktionsuntüchtige Spermien auf. Anderen wiederum fehlten sowohl Testes als auch Ovarien. Zwischen diesen Extremen fand KUIPER (1920) verschiedene Abstufungen, zum Teil in ein und derselben Kreuzung. Etwa bei 20 % aller Wasservogelhybriden wurden fruchtbare Nachkommen festgestellt (SCHERER & HILSBURG 1982). Bei JOHNSGARD (1960) und GRAY (1958) finden sich weitere Hinweise auf die Fruchtbarkeit einzelner Kreuzungen.

4.3 Mehrfachkreuzungen

In Anlehnung an BONHOTE (1907) werden folgende Begriffe für Mehrfachkreuzungen verwendet: trigen als Dreifach-Kreuzung, tetragen als Vierfach-Kreuzung und pentagen als Fünffach-Kreuzung.

BONHOTE (1907) führte Kreuzungsexperimente mit Stock-, Spieß-, Fleckschnabel-, Madagaskar- und Augenbrauenente durch. Die verschiedenen Trigene aus diesen Kreuzungen (I: Fleckschnabel- x Stock- x Spießente; II: Stock- x Fleckschnabel- x Augenbrauenente) waren fertil, sowohl bei Paarungen untereinander als auch bei Kreuzungen mit anderen Hybriden oder den *bonae species*. Die Tetragene (I: Stock- x Fleckschnabel- x Spieß- x Augenbrauenente; II: Stock- x Fleckschnabel- x Augenbrauen- x Madagaskarente) erzeugten Nachkommen sowohl mit Hybriden als auch untereinander. Einen Pentagen stellte die Kreuzung Stock- x Fleckschnabel- x Spieß- x Augenbrauen- x Madagaskarente dar.

HARRISON & HARRISON (1965) beschreiben einen in freier Wildbahn erlegten Trigen aus Stock- x Schnatter- x Spießente, NEUNZIG (1924/25) einen Hybrid aus Peposaka- x Kolben- x Stockente.

Diese Kreuzungen belegen eine sehr nahe genetische Verwandtschaft und eine große Kompatibilität im Verhalten, die das Biologische Artkonzept in Frage stellen. Möglicherweise ist der Speziationsprozess bei diesen Arten noch nicht vollkommen abgeschlossen. Allerdings erscheinen diese Hybriden mit Ausnahme von Stock- x Dunkelentenhybriden in der Natur nur sehr selten, so dass trotz einer hohen Hybridisierungsfähigkeit wirksame Isolationsbarrieren ausgebildet sind (besonders bei Stock- und Spießente).

4.4 Verhalten

Hierzu liegen zwei grundlegende Arbeiten vor, die kurz referiert werden sollen.

LIND & POULSEN (1963) untersuchten das Verhalten eines Brandgans- x Gänseägerhybriden. Verhaltensweisen, die beiden Elternarten zu eigen sind, erschienen beim Mischling unverändert. Nur wenige Verhaltensweisen waren intermediär ausgeprägt (Trinkbewegungen, Frequenz des Schwanzschlagens). Manche entsprachen denen des Gänseägers, andere wiederum jenen der Brandgans. Einige Verhaltensweisen wirkten wie ein unvollständiges Verhaltensmuster eines Elternteils oder waren ganz abweichend und fanden keine Entsprechung bei den Elternarten. Letztere geben möglicherweise einen Hinweis auf Vorfahren, vergleichbar dem "bimaculated pattern" des Gefieders (vgl. Kap. 4.1).

SHARPE & JOHNSGARD (1966) führten ausgiebige Studien an F₂-Hybriden aus Stock- und Spießente durch. Die Balzspiele von 14 Männchen wurden untersucht, 11 lieferten ausreichend Daten um einen Bastardindex des Verhaltens aufzustellen. Bei Verhal-

tensweisen, die bei beiden Elternarten sehr ähnlich sind, wie dem Grunzpfeiff, stimmen die Hybriden fast völlig überein. Stärker voneinander abweichende Verhaltensweisen wie Kurzhochwerden und folgendes Nickschwimmen zeigten die Hybriden in intermediären, individuell verschiedenen Kombinationen. Handlungen, die nur eine der beiden Elternarten aufweist, zeigten die einzelnen Hybriden entweder komplett oder gar nicht, wie das Ab-Auf und Kinnheben. Die F2-Hybriden zeigten nur Handlungen, die mindestens einer der beiden Elternarten zu eigen ist. Bezüglich der Vererbbarkeit stellen SHARPE & JOHNSGARD (1966) fest, dass zwischen der Erbllichkeit des Gefieders und den Verhaltensweisen eine statistisch abgesicherte Korrelation besteht, woraus folgt, dass beiderlei Merkmale von vergleichsweise wenigen Genpaaren kontrolliert werden.

4.5 Wildvögel oder entflohen?

Grundsätzlich kann jeder Hybrid einer Wasservogelhaltung entflohen sein, da sich dort relativ leicht Hybriden bilden können (Kap. 5.4).

Klassische Indizien für wild lebende Hybriden sind eine längere Verweildauer über zwei bis drei Monate mit einem Schwerpunkt in den Wintermonaten oft verbunden mit einem Abzug im Frühjahr oder ein nur kurzer Aufenthalt während des Heim- oder Wegzuges (vgl. SCHÜTT 1994; Abb. 19). Die Mehrzahl der Beobachtungen von *Aythya*-Hybriden liegt zwischen September und März, was darauf deutet, dass ein Großteil dieser Vögel ihren Ursprung einer Wildpaarung verdankt. Sind bestimmte Hybriden nur in den Sommermonaten anwesend, kann dies ein Hinweis darauf sein, dass sie an diesem Ort erbrütet wurden und es sich um ihr angestammtes Sommerquartier handelt.

Viele entflozene Wasservögel bzw. deren Hybriden sind dagegen auch über das gesamte Jahr hinweg anwesend, wie die weitgehend stationären Hybriden der 'Gänsemix'-Populationen.

Je seltener eine Kombination ist oder wenn beide Elternarten unterschiedlichen Kontinenten angehören (z.B. Asien und Südamerika), desto wahrscheinlicher stammt dieser Hybrid aus einem Gehege.

Grenzfälle stellen Hybriden von mitteleuropäischen Arten mit nearktischen oder ostpaläarktischen Wasservögeln dar. GRUBER (1999) vermutet bei einem Hybriden mit einer Amerikanischen Pfeifente eine Herkunft aus dem Gehege. Solche Vermutungen sind zwar wahrscheinlich, nicht jedoch zwangsläufig, angebracht. Für eine Reihe von Entenarten wurden Atlantiküberquerungen durch Ringfunde zum Teil mehrfach nachgewiesen, so z. B. für Blauflügel-, Amerikanische Pfeif-, Nordamerikanische Krick-, Dunkel- und Ringschnabelente. Sogar von der Brautente gibt es einen Wiederfund auf den Azoren (BUB & ONNEN 1992, DYMOND et al. 1989).

Nearktische Irrgäste, aber auch entflozene Volierenvögel (!), schließen sich oft verwandten Arten an und können dann Hybriden produzieren. Bei Blauflügelenten wird vermutet, dass sie sich Knäkenten sozial anschließen und mit diesen in deren afrikanisches Winterquartier ziehen. Beobachtungen von Blauflügelenten in Knäkententrupps auf dem Heimzug bestätigen diese Vermutung. Aufgrund eines mangelnden Partners scheint es durchaus plausibel, dass solche versprengten Vögel zu Hybridisierung neigen (vgl. Kap. 5.1; OGILVIE et al. 1996).

VALJUS (1971) führte an Graugänsen Experimente durch. Vögel, die einer wild lebenden, ziehenden Population entstammten, verloren ihren Zugtrieb, wenn sie kurz nach dem Schlupf unter Hausgänse gemischt wurden. Andererseits zogen Hausgänse nach Süden, nachdem sie sich einer Wildpopulation angeschlossen hatten. Zahmheit oder Scheuheit sind deshalb keine diagnostischen Kriterien um die Frage nach einem Wildvogel zu beantworten, besonders wenn dieser sich in Gesellschaft anderer Vögel aufhält, die entweder auffällig scheu oder zahm sind.

5 Ursachen der Hybridisierung

Die Ursachen für die Hybridisierung bei Wasservögeln sind nicht monokausal erklärbar, sondern multifaktoriell bedingt. Zudem sind bei den jeweiligen Arten, Gattungen oder Triben die Faktoren jeweils unterschiedlich gewichtet und anders zusammengesetzt.

Erklärungsansätze wurden verschiedentlich interpretiert, weshalb im folgenden die unterschiedlichen Aspekte beleuchtet und kritisch diskutiert werden. Zum Abschluss soll versucht werden, die Ursachen in einen ganzheitlichen Zusammenhang zu rücken.

Als Hauptursachen werden von verschiedenen Autoren diese Punkte genannt:

1. "Making the best of a bad job" - Hypothese
2. Prägungsfehler
3. Verwandtschaft (fehlende Isolation)
4. Gehegeähnliche Bedingungen
5. Zwangskopulationen

Auf der Basis der vorliegenden Felddaten (s. Kap. 3) werden die Ursachen vergleichend erörtert.

5.1. "Best of a bad job" - Hypothese – Sexueller Notstand

These 1: Ein Mangel an arteigenen Partnern kann zu Mischpaaren führen, besonders wenn Weibchen keinen Partner finden.

BAKER (1996) untersuchte dazu Lazuli- und Indigofinken. Weibliche Indigofinken aus einer Hybridpopulation bevorzugten sowohl bei Gesangsvorspiel als auch bei lebenden Partnern artgleiche Vögel. Fehlen passende Partner, verpaaren sich diese Weibchen mit Lazulifinken. Hybridpaare entstehen in der Natur dann, wenn das Weibchen keinen arteigenen Partner findet, und es aus diesem Grund wohl besser ist, sich artfremd als gar nicht zu verpaaren ("...making the best of a bad job, choosing to mate heterospecifically rather than not to mate at all." BAKER 1996: 775).

Weitere Autoren formulierten ähnlich klingende Thesen: "It is the lonely female, without males of the same species, that are most likely to pair up wrongly." (SMALLSHIRE 1986: 88).

"If a species becomes rare, the tendency to hybridize will increase as a result of the lack of conspecific mates". (SHORT 1969: 91).

Grundlage dieser Überlegungen ist die Tatsache des 'female-choice'. Im Zuge der Evolution der sexuellen Selektion wählen die Weibchen ihren Partner aus. Dies ist für sehr viele Tierarten belegt (KIRKPATRICK 1982). Um die Voraussetzungen der 'making the best of bad job' - Hypothese zu erfüllen, müssen in bestimmten Gebieten oder zu bestimmten Zeiten unverpaarte Weibchen vorhanden sein, die unter einem gewissen Zeitdruck stehen, sich verpaaren zu müssen um ihren Reproduktionserfolg zu sichern. Ein männlicher arteigener Partner ist selten oder überhaupt nicht vorhanden ("hybrid matings are usually between females of rare species and the males of a common species, but non vice versa"; WIRTZ 1999: 1).

Zu diesem Phänomen kann es durch verschiedene Faktoren kommen:

- Seltenheit einer Art an ihrer Arealgrenze
- unausgewogenes Geschlechterverhältnis
- relativ später Zeitpunkt der Paarbildung

5.1.1 Seltenheit an der Arealgrenze

These 2: Je mehr Fluktuation an der Arealgrenze herrscht, verknüpft mit Bestandsänderungen, desto eher entstehen natürliche Hybriden.

SHORT (1969) betont, dass Hybridisierung besonders in der Phase der Arealexpansion häufig auftritt (und wohl analog auch beim Rückgang des Areals; Anm. d. Verf.), bei Stabilisierung des Areals aber wieder abnimmt. Oft brüten die Vorposten einer Art bei einer Arealexpansion bzw. in der Rückzugsphase in nur sehr wenigen Paaren, so dass ein Partnermangel schnell auftreten kann.

Entenweibchen besitzen zudem eine größere Geburtsortstreue als Männchen (ROHWER & ANDERSON 1988) und kehren deshalb möglicherweise immer wieder auch in Brutgebiete zurück, die an der Arealgrenze liegen und deshalb nur eine sehr geringe lokale Population aufweisen bzw. sich in der Extinktionsphase befinden. Da Männchen eine geringere Geburtsortstreue besitzen, kommt es in solchen Gebieten möglicherweise schneller zu Partnermangel und damit zu Mischverpaarungen.

Die Moorente ist ein klassisches Beispiel für eine Art mit einem deutlichen Bestandsrückgang im 20. Jahrhundert verknüpft mit einem Arealrückzug (HABERMEIER 1997). Aus Gebieten westlich der Arealgrenze liegen sehr viele Beobachtungen von Moorentenhybriden vor, in Brutgebieten dieser Art mit hohen Beständen ist Hybridisierung dagegen sehr selten (vgl. Diskussion in RANDLER im Druck, a und Kap. 3.3.12).

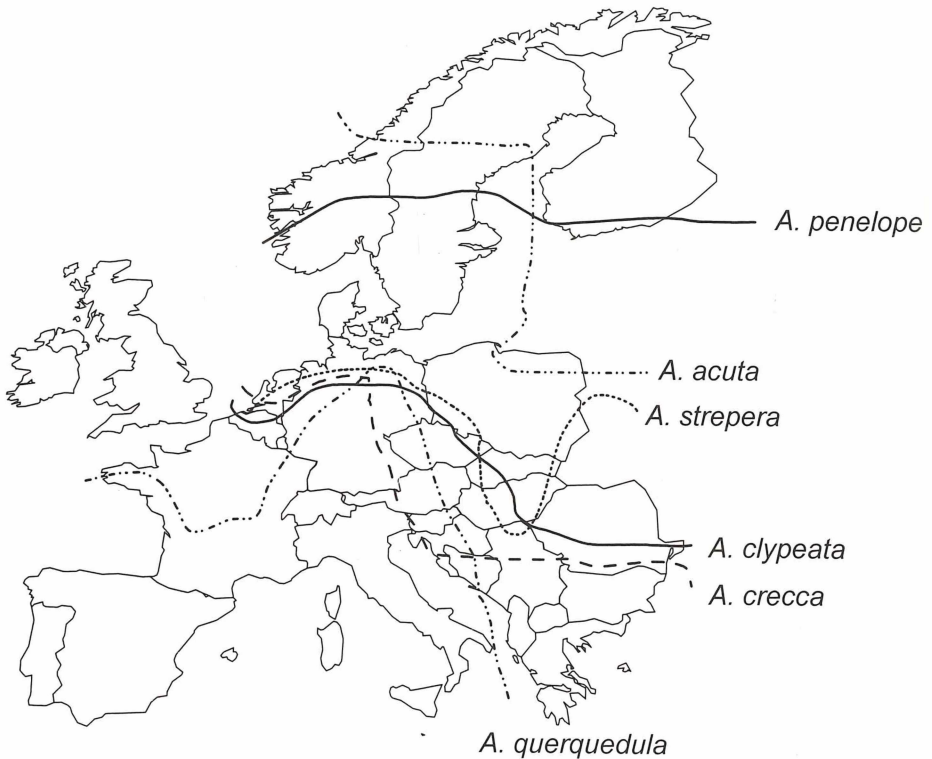


Abb. 25: Brutarealgrenzen (schematisch) verschiedener Gründelenten. Nach BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM (1968), BEZZEL (1986), CRAMP et al. (1977), DEL HOYO et al. (1992), MADGE & BURN (1989), RHEINWALD (1993), SCOTT & ROSE (1996).

Fig. 25: Population boundaries of different *Anas* species.



Abb. 26: Brutarealgrenzen (schematisch) von Tauchenten. Nach BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM (1969), BEZZEL (1986), CRAMP et al. (1977), DEL HOYO et al. (1992), MADGE & BURN (1989), RHEINWALD (1993), SCOTT & ROSE (1996).

Fig. 26: Population boundaries of diving duck species.

Wichtig ist nicht nur die Tatsache, ob eine Arealgrenze in Mitteleuropa verläuft, sondern auch ob eine gewisse Dynamik oder Bestandsfluktuation herrscht. In Mitteleuropa verlaufen sehr viele Arealgrenzen von Wasservogelarten (Abb. 25-27).

Bei folgenden Entenarten ist eine zum Teil extreme Areal- und Bestandsdynamik in Mitteleuropa sichtbar: Die Schnatterente erlebte eine starke Zunahme als Brutvogel in Mitteleuropa (BAUER & BERTHOLD 1996, SUDFELDT et al. 1997) bzw. als Wintergast in der Schweiz (WINKLER 1999), bei der Spießente gab es eine starke Abnahme in Osteuropa (BAUER & BERTHOLD 1996), bei der Kolbenente erfolgte eine deutliche Zunahme und Arealexansion (BAUER & BERTHOLD 1996), bei Tafel- und Reiherente

fanden starke Arealausdehnungen statt (BAUER & BERTHOLD 1996, WINKLER 1999), bei der Moorente zeichnet sich ein drastischer Bestandsrückgang und Arealschwund ab (BAUER & BERTHOLD 1996, BERNDT & KELLERT 1981, HABERMEIER 1997), bei Schellente und Gänsesäger fand eine Ausbreitung nach SW statt (BAUER & BERTHOLD 1996). Diese Beispiele zeigen, dass nicht bei jeder Vogelart eine Arealausdehnung bzw. ein Arealschwund oder eine Bestandsänderung letztlich zu vermehrter Hybridisierung führen müssen. Die Anatini und Mergini hybridisieren sehr wenig, trotz einer gewissen Areal- und Bestandsdynamik. Es scheinen also weitere Faktoren über den Faktor 'Seltenheit an der Arealgrenze' zu dominieren. Allerdings kann dieser Faktor für die häufigen Hybriden aus Tafel-, Moor- und Reiherente einen plausiblen Ansatz liefern.

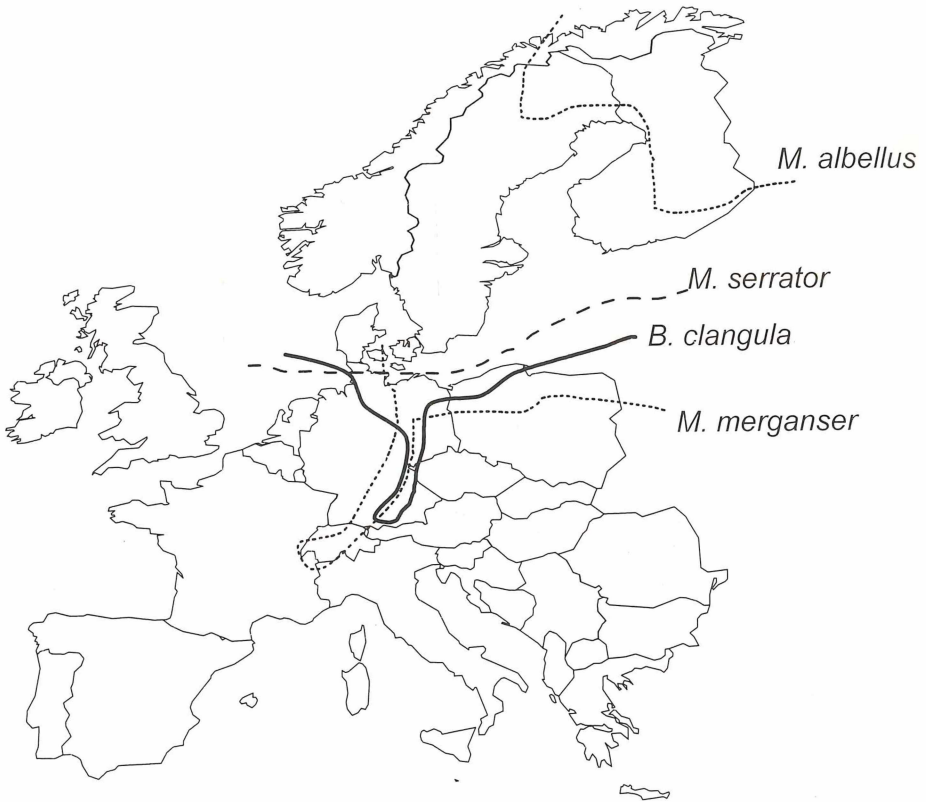


Abb. 27: Brutarealgrenzen (schematisch) von Sägern. Nach BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM (1969), BEZZEL (1986), CRAMP et al. (1977), DEL HOYO et al. (1992), MADGE & BURN (1989), RHEINWALD (1993), SCOTT & ROSE (1996).

Fig. 27: Population boundaries of merganser species.

Die These zur Arealgrenze gilt möglicherweise auch für das Winterquartier. Bei den parapatrischen Arten Pfeifente und Amerikanische Pfeifente sind Brutgebiete und Winterquartiere getrennt (CRAMP et al. 1977, DEL HOYO et al. 1992). In Japan überwintern Pfeifenten, während Amerikanische Pfeifenten eine Ausnahmeerscheinung sind. In der Präfektur Osaka überwintern alljährlich zwischen 200 und 1.000 Pfeifenten und nur 1-2 Amerikanische Pfeifenten (T. Shiota in GILLHAM & GILLHAM 1999). CAREY (1992) vermutet, dass die wenigen Amerikanischen Pfeifenten, die in Japan überwintern, mit den eurasischen im Frühjahr nach Sibirien ziehen und es dort dann zu Mischbruten kommt. Die hohe Zahl an Nachweisen dieses Hybridtyps in Japan ($n=24$; CAREY 1992, SHIOTA 1987) begründet diese Vermutung, zumal die Verpaarung im Winterquartier erfolgt. [Zwischen Oktober 1997 und März 1998 beobachtete S. Ishida (in GILLHAM & GILLHAM 1999) weitere 1-2 Hybriden an vier Stellen in und um Tokio.]

Die These trifft auch bei versprengten Ausnahmeerscheinungen zu. BRISTOW (1992) beobachtete in Großbritannien zwei halbwilde Weibchen der Riesentafelente, die sich mangels Partnern mit Tafelenten verpaarten. OGILVIE et al. (1996) erwähnen zwei Blauflügelenten, die sich ebenfalls in Großbritannien mit Löffelenten verpaarten. Einer der Paare zog 1988 drei Junge groß.

5.1.2 Unausgewogenes Geschlechterverhältnis

These 3: Besteht während der kritischen Phase der Paarbildung ein unausgewogenes Geschlechterverhältnis, so steigt die Chance zu Mischpaaren.

Ein Männchenüberschuss im allgemeinen scheint charakteristisch für die Ordnung der Wasservögel. Zudem bestehen Unterschiede im Zugverhalten zwischen den Geschlechtern, da Männchen meist weiter nördlich überwintern als Weibchen (ROHWER & ANDERSON 1988).

Wenn die Paarbildung nicht während des Winters vollzogen wird, sondern erst im Brutgebiet, spielt ein unausgewogenes Geschlechterverhältnis im Winterquartier keine Rolle. Findet die Paarbildung allerdings im Winterquartier oder im zeitigen Frühjahr statt, so wird dieser Faktor wirksam. BENGTON (1968) erfasste Berg- und Reiherenten auf Island. Er fand einen Überschuss an Reiherentenmännchen und da die Paarbildung der Reiherente früher liegt als die der Bergente, können deshalb unverpaarte Reiherentenmännchen leichter auf ein unverpaartes Bergentenweibchen treffen. Bei 14 von 16 Mischpaaren waren dann auch die Männchen Reiherenten.

In Südbayern überwiegen Männchen bei Tafel- und Reiherenten, Fremdverpaarung erfolgt, wenn kein artgleicher Partner gefunden werden kann (BEZZEL 1960). JAUCH (1952) vermutete ebenfalls ein ungleiches Geschlechterverhältnis für die Entstehung

eines Bastards Kolben- x Tafelente. Damals betrug am Untersee des Bodensees der Männchenanteil bei der Kolbenente während der Paarungszeit etwa 85-90% (JAUCH 1952).

In einem Winterquartier in Ottawa/Kanada bestand sowohl bei Stock- als auch Dunkelenten ein Männchenüberschuss. Stockenten beteiligten sich an Balzzeremonien der Dunkelenten erst, nachdem alle weiblichen Stockenten verpaart waren. Die Paarbildung der Stockente war vor jener der Dunkelente abgeschlossen, so dass ab einem bestimmten Zeitpunkt unverpaarten weiblichen Dunkelenten Männchen beiderlei Arten verfügbar waren. 33 weiblichen Dunkelenten standen 57 artgleiche und 85 Stockentenerpel zur Auswahl. Sie paarten sich zu 73% mit Stockenten, die sich als überraschend wettbewerbsfähig im Vergleich zu den Dunkelenten erwiesen - möglicherweise aufgrund ihres farbenprächtigeren Gefieders (BRODSKY & WEATHERHEAD 1984). Verpaarte Entenweibchen dominieren sozial und sind bei der Nahrungsaufnahme durchsetzungsfähiger (ROHWER & ANDERSON 1988). Fehlt aufgrund des unausgewogenen Geschlechterverhältnisses einem Weibchen ein art eigener Partner, kann es sich artfremd verpaaren und so trotzdem den höheren sozialen Status genießen.

5.1.3 Stabilität der Paarbindung

These 4: Je stabiler die Paarbindung bei einzelnen Vogelarten ist, desto weniger natürliche Hybriden entstehen.

“Hybrids occur much more rarely among pair-forming species of birds” (MAYR 1942: 262).

Dauerhafte Monogamie ist besonders bei den Anserini verbreitet (ROHWER & ANDERSON 1988). Graugänse leben in dauerhafter Monogamie und das Männchen beteiligt sich an der Jungenaufzucht (HUDEC & ROTH 1990), Schwäne leben streng monogam in einer Dauerehe (HEINROTH 1911). Natürliche Hybriden unter den Gänsen sind sehr selten und fehlen bei den Schwänen ganz (vgl. Kap. 3.1). Es liegen auch Hinweise vor, dass sich die Paare der Schnatterente nach der Schwingenmauser wieder zusammenfinden und somit Dauerpaare trotz ihres getrennten Mauserzuges bilden (KÖHLER 1991, KÖHLER et al. 1995). LUDWICHOWSKI (1996) fand in Schleswig-Holstein bei Schellenten ebenfalls eine hohe Partnertreue von über 50%. Dieser Autor führt die Partnertreue auf eine früh erfolgte Verpaarung (zum Teil schon ab November) zurück. Da die bereits verpaarten Individuen keinen Geschlechtspartner mehr suchen müssen, ist eine eventuelle Fremdverpaarung unwahrscheinlicher.

These 5: Je früher die Paarbildung bei Saisonenehen erfolgt, desto weniger natürliche Hybriden entstehen.

Mehr als die Hälfte aller adulten weiblichen Schnatterenten im Ismaninger Teichgebiet bei München ist vor der Schwingenmauser verpaart, Ende August sind es bereits 90% (KÖHLER 1991, KÖHLER et al. 1995). Bei der Schnatterente sind Hybridnachweise ebenfalls sehr selten. Im Gegensatz dazu liegt der Zeitpunkt der Paarbildung bei Tafel- und Reiherenten relativ spät im Frühjahr. In Südbayern erreicht sie ihren Höhepunkt erst um die März/April-Wende (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968, BEZZEL 1985).

Weibchen von Arten, die im Jahreslauf vergleichsweise früh mit der Verpaarung beginnen, haben so ausreichend Zeit zur Partnersuche und müssen nicht "unter Zeitdruck" nach Männchen suchen und sich gegebenenfalls aufgrund von Partnermangel artfremd verpaaren. Gerade die Entenarten, die sich erst sehr spät verpaaren (Tafel-, Moor- und Reiherente), neigen vergleichsweise stark zu Hybridisierung.

5.1.4 Bewertung

Allen drei Faktoren ist gemeinsam, dass Weibchen in eine Art 'Torschlusspanik'-Situation geraten, in der die "Wahl" zwischen den Möglichkeiten besteht, entweder unverpaart zu bleiben und keinen Reproduktionserfolg zu erzielen oder sich mit einem artfremden Partner zu verpaaren und Hybriden zu erzeugen. Die drei *Aythya*-Arten, die am häufigsten hybridisieren, sind zugleich die einzigen Arten, für die alle drei Faktoren in gewisser Weise zutreffen. Sie besitzen neben einer starken Areal-dynamik ein unausgewogenes Geschlechterverhältnis zur Paarungszeit im Frühjahr und der Zeitpunkt der Paarbildung liegt vergleichsweise spät. Einen zusätzlichen Einfluss besitzt auch die Tatsache, dass verpaarte Weibchen sozial dominieren.

5.2 Mischgelege und Fehler bei der Prägung

These 6: Je stärker eine Art zu interspezifischem Brutparasitismus neigt, desto eher entstehen Hybriden.

Als Mischgelege werden Gelege bezeichnet, in die unterschiedliche Weibchen ihre Eier hinein legen. Mischgelege können von mehreren Weibchen sowohl derselben Art als auch unterschiedlicher Arten gezeitigt werden.

SCHÜTT (1994) sieht im Verlegen bzw. den Mischgelegen die Hauptursache für das Zustandekommen von Hybriden. In der Tat sind solche Phänomene aus vielen Entenbrutgebieten bekannt, z. B. vom Bodensee (SCHUSTER et al. 1983): 36 Stockenten-

weibchen führten neben eigenen Jungen insgesamt 166 Kolbenenten. Auf dem Mettnauteich bei Radolfzell wurden im Jahre 1972 65 Kolbenentenpulli von Kolbenenten geführt, dagegen 75 weitere Jungen von Weibchen anderer Arten. In den 107 Mischfamilien waren 50 mal Reiherenten, 30 mal Stockenten, 26 mal Tafelenten und einmal eine Schnatterente die Ziehmütter. SCHUSTER et al. (1983) begründen diese hohen Raten mit den Schlüpfterminen. Je näher diese zeitlich beieinander liegen, desto eher entstehen Mischgelege und -familien. In einem fränkischen Weihergebiet wurden 27,2 % der Kolbenentenjungen von artfremden Weibchen von Tafel-, Stock- und Reiherente erbrütet und großgezogen (WÜST 1981). BEZZEL (1969) nennt eine Reihe von Mischschöfen aus Tafel- und Reiherenten im Ismaninger Teichgebiet, BERNDT & BUSCHE (1991: 179) listen Mischfamilien verschiedenster Wasservögel, besonders auch der Kolbenente, auf und BOBACK (1970: 53) belegt den Brutparasitismus bei Tafel- und Moorenten (vgl. auch DITTBERNER 1982).

AMAT (1993) fand bei Kolbenenten in Spanien 22% intraspezifisch parasitierte Nester sowie weitere 15% Nester, in denen sich Tafelenteneier befanden. In Nordamerika ist inter- und intraspezifischer Nestparasitismus bei Rotkopften und Schwarzkopfruderenten sehr häufig. JOYNER (1976) fand 50% der Eier der Rotkopfte in fremden Nestern (gesamt $n = 1.637$ Eier). 21% der interspezifisch verlegten Eier der Rotkopfte schlüpften erfolgreich (JOYNER 1983). Rotkopften parasitieren bis zu 65% der Nester der Riesentafelente (SORENSEN 1991, 1997). Der umgekehrte Fall ist dagegen sehr selten: Von 1.792 Eiern verlegten Riesentafelenten fünf in Nester der Rotkopfte und eines in das Nest einer Stockente (SORENSEN 1993).

Während der Prägungsphase, die kurz nach dem Schlupf erfolgt, sollen die artfremd erbrüteten Küken auf einen falschen Sexualpartner geprägt werden. In den Folgejahren sollten die fehlgeprägten Männchen dann versuchen, sich mit der Art zu verpaaren, der ihre "Ziehmutter" abstammt. Diese Verhaltensweisen sollen zu verstärkter Hybridisierung führen.

Die Kolbenente gehört in Europa zu den Vogelarten, bei denen Verlegen mit am häufigsten vorkommt (s.o.; BAUER & GLUTZ VON BLITZHEIM 1969, CRAMP et al. 1977, DEL HOYO et al. 1992). Die vorliegenden Nachweise an Kolbenentenhybriden sind allerdings im Vergleich mit den Verlegezahlen sehr gering. Ein Pendant sind die amerikanischen *Aythya*-Enten, die ebenfalls häufig 'parasitic-egg-laying' praktizieren, doch ausgerechnet in Nordamerika sind Hybriden zwischen diesen Arten sehr selten. GILLHAM & GILLHAM (1996) geben für Rotkopf- x Riesentafelentenhybriden 18 Nachweise, für Riesentafel- x Ringschnabelentenhybriden einen (aus der Voliere!) und für Rotkopf- x Ringschnabelentenhybriden drei Nachweise an. Bis 1969 gab es nur drei Feststellungen von Hybriden des Typs Kleine Bergente x Ringschnabelente (ANDERSON & TIMKEN 1969).

An den Draganic-Fischteichen in Kroatien werden gelegentlich interspezifische Mischgelege von Moorenten gefunden, Hybriden wurden dort bisher noch keine beobachtet (J. Kralj in litt.).

Möglicherweise gehört bei Arten, die häufig ihre Eier interspezifisch verlegen, diese Verhaltensweise bereits zum üblichen Inventar. SORENSON (1993: 57) schreibt "parasitic-egg-laying is a regular feature of the biology of the Canvasback...".

Dies legt nahe, dass manche Entenarten an diese Verhaltensweise evolutiv adaptiert sind und es deshalb in der Folge eben nicht zu den vermuteten Fehlprägungen kommt, die ja bei häufigem interspezifischem Brutparasitismus kontraproduktiv wären. Auch innerhalb der Anatidae gibt es einen obligaten Brutparasiten, die Kuckucksente, die dieses Verhalten perfektioniert hat, ohne dass es dabei zu Fehlprägungen kommt (MADGE & BURN 1989, DEL HOYO et al. 1992).

Bei der Prägung (bzw. Fehlprägung) bestehen eventuell Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen der Wasservögel. Möglicherweise spielt diese in der Gattung *Anser* eine bedeutendere Rolle, da der Familienzusammenhalt ausgeprägter und die Paarbindung dauerhafter ist als in anderen Gruppen, z. B. in der Gattung *Aythya*.

Die Daten dieser Studie sowie weitere Literatur belegen, dass Mischgelege und Fehlprägung nicht die bedeutendste Ursache für Hybridisierung ist, da der Faktor Prägung bei einigen Arten, die regelmäßig Brutparasitismus betreiben, unwichtiger zu sein scheint als bei anderen.

These 6 kann deshalb nicht als Hauptursache der Hybridisierung gelten.

5.3 Fehlende Isolationsmechanismen

These 7: Je weniger ausgeprägt Isolationsmechanismen sind, desto eher neigen Arten zu Hybridisierung, besonders wenn es sich um ehemals parapatrische Arten handelt, die natürlicherweise oder durch den Menschen bedingt, gegenwärtig Sympatrie entwickelten.

Hybriden entstehen nur zwischen Arten, nicht zwischen Unterarten. Hier bereiten neuere taxonomische Auftrennungen Kopfzerbrechen, z. B. im Schafstelzen-Komplex oder bei den Ringelgänsen (z. B. BERREVOETS & ERKMANN 1993), die nicht unbedingt endgültig und teilweise kaum gerechtfertigt sind.

In Mischgebieten zwischen Unterarten verpaaren sich die verschiedenen Formen zwanglos miteinander (MEISE 1928, 97: "Zwei geographische Formen vermischen sich wahllos - denn man kann weder eine Tendenz für, noch eine solche gegen Mischung feststellen"). Bei Dunkelenten und Stockenten ist der Anteil an Hybriden dann am höchsten, wenn beide Arten etwa gleich häufig vorkommen (JOHNSGARD 1967, ANKNEY et al. 1987). ANKNEY et al. (1987) führen die Hybridisierung auf Mischpaare zurück, deren Entstehung in Kap. 5.3 beschrieben wird (vgl. BRODSKY & WEATHERHEAD 1984). Die Speziation zwischen Dunkelente und Stockente scheint (noch) nicht vollzogen zu sein oder sich wieder zurückzuentwickeln (JOHNSGARD 1961), da in primären sympatrischen Gebieten keine reproduktiven Isolationsmechanismen ausgebildet sind (ANKNEY et al. 1987). So stellt sich in diesem Zusammenhang die Frage, ob diese beiden Formen tatsächlich (schon) *bonae species* sind.

Habitatveränderungen, wie sie im Zusammenhang mit der Stock- x Dunkelentenhybridisierung auftraten, können zum Zusammenbruch von Isolationsbarrieren führen (RHYMER & SIMBERLOFF 1996). Diese Habitatveränderungen führten z. B. in den Great Plains in den USA zu einem Verlust an Unterarten. Die ehemalige Allopatrie war ein Resultat der Ausbreitung von Wäldern während der Eiszeit bzw. einem Rückgang derselben im wärmeren Interglazial. Durch Aufforstungen und bessere Kontrolle der Waldbrände entstehen nun wieder Kontaktzonen (RHYMER & SIMBERLOFF 1996).

Hybriden zwischen sympatrischen Arten lassen vermuten, dass diese früher eine Superspecies bildeten.

5.3.1 Verwandtschaftsbeziehungen

JOHNSGARD (1960) stellte mittels Hybridnachweisen und -häufigkeit Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Anatidae auf und bestätigte damit die systematische Einteilung von DELACOUR & MAYR (1945). JOHNSGARD postuliert, je näher zwei Arten verwandt sind, desto eher hybridisieren sie und erzeugen eher fertilen Nachwuchs ("...the more closely two species are related the more readily these species will hybridize and the more likely they are to produce fertile offspring" JOHNSGARD 1960: 25). Sehr viele fruchtbare *Anser* x *Branta*-Hybriden deuten auf nahe Verwandtschaft der Gattungen, ebenso die hohe Zahl an Hybriden in der Gattung *Anas*, obwohl diese Arten sich optisch und vom Verhalten zum Teil erheblich unterscheiden. Innerhalb der Aythini ist die Hybridisierung ebenfalls sehr hoch. Die Aussage JOHNSGARDS stimmt nur teilweise, denn Hybridisierung zeigt eher eine gewisse Kompatibilität im Verhaltensbereich als nahe Verwandtschaft (SIBLEY 1994). Außerdem gelten diese Hypothesen hauptsächlich für Volierenvögel, da z. B. Stock- und Spießenten sehr nahe verwandt sind, mehrfach fruchtbare Folgegenerationen zeugen können, aber in der freien Natur kaum miteinander hybridisieren.

Auch die beiden Arten der Gattung *Aix* sind sehr nahe verwandt, trotzdem gibt es mehr Hybriden von Brautenten mit anderen Arten als sicher nachgewiesene Braut- x Mandarinentenhybriden (GILLHAM & GILLHAM 1996, JOHNSGARD 1960). Auch HEINROTH (1911) konnte trotz eifriger Bemühungen keine Hybriden dieses Typs züchten, obwohl die beiden Arten allopatrisch sind und deshalb eher hybridisieren sollten (vgl. Ruderentenkomplex).

Deutlich abweichendes Verhalten sowie eine stark unterschiedliche Gefiederfärbung trennen die weitgehend sympatrisch lebenden Arten Stockente und Spießente (SHARPE & JOHNSGARD 1966), trotzdem treten in vielen Gebieten des gemeinsamen Areals Hybriden auf, z. B. in Japan (SHIMIZU 1993), Nordamerika (BIGELOW 1907, GUNTER 1951) und Europa (WATTEL & HARRISON 1968, diese Arbeit). Die Zahl dieser Hybriden ist relativ gering, bezogen auf den Bestand beider Elternarten. Zuchtversuche

belegten eine sehr nahe Verwandtschaft, deshalb ist anzunehmen, dass bei diesem Artkomplex die Hybridisierung durch Verhaltensunterschiede weitgehend unterbunden ist.

Bei Schellente und Spatelente treten Hybriden in Nordamerika seit 1951 in allen drei Gebieten mit sympatrischem Vorkommen auf (W- und NE-Nordamerika). Die höchste Zahl an Mischpaaren wurde zu einer Zeit des Populationsmaximums der Schellente festgestellt, bei allen war der männliche Partner eine Spatelente (MARTIN & DI LABIO 1994). Auf Island brütet ausschließlich die Spatelente, einzelne Schellenten treten dort regelmäßig auf, aber Hybriden sind selten (BENGTON 1972). Insgesamt ist die Zahl der beobachteten Hybriden sehr gering, so dass auch hier eine Isolation anzunehmen ist, zumal sich die beiden Arten optisch sehr ähneln.

5.3.2 Balz als wichtiger Isolationsmechanismus

Die einfachen Balzbewegungen der Arten der Gattung *Aythya* ähneln sich untereinander sehr (BENGTON 1968, JOHNSGARD 1963), die komplizierten arteigenen Instinktbewegungen der Gründelenten sind dagegen oft deutlich voneinander unterschieden (BEZZEL 1960, HEINROTH 1911, LORENZ 1941, 1951, SHARPE & JOHNSGARD 1966). *Aythya*-Arten neigen in der Tat stärker zu Hybridisierung als *Anas*-Arten, so dass die Balz wohl einen wirksamen Isolationsmechanismus darstellt. Da die Paarbildung bei *Aythya*-Arten später stattfindet und die Paarbindung weniger dauerhaft ist, wird die "falsche Wahl" des Weibchen (Kap. 5.1) durch die bedeutend kompatibleren Balzverhaltensweisen innerhalb der Aythini weiter unterstützt.

5.3.3 Natürliche Hybridisierung durch gegenwärtige Sympatrie ehemals allopatrischer Arten oder Entstehung zusätzlicher sympatrischer Gebiete - sekundäre Kontaktzonen

Bei Schnee- und Zwergschneegänsen vergrößerte sich das traditionelle Brutgebiet in den letzten Jahrzehnten aufgrund der Bestandszunahme stark und dehnte sich dabei aus. Der Kontaktbereich zwischen beiden Arten, die während des Pleistozäns geografisch isoliert waren, wurde größer und ausgedehnter, so dass diese Arten heute weitgehend sympatrisch in der kanadischen Arktis brüten. Ebenso veränderten sich Zugwege und Winterquartier (CRAMP et al. 1977, DEL HOYO et al. 1992). Beides wird als Ursachen für die zunehmenden Beobachtungen von Hybriden betrachtet (HATCH & SHORTT 1976, ROBERSON 1993, TRAUGER et al. 1970). Durch das Vordringen einer Schneegansart in das Areal der anderen entstand eine sekundäre Kontaktzone (vgl. GILL & MURRAY 1971 für Blauflügel- und Goldflügel-Waldsänger), in der wiederum Faktoren wirksam werden, wie sie an der Arealgrenze vorherrschen (s. Kap. 5.1).

TRAUGER et al. (1970) fanden auch einige Mischgelege zwischen beiden Arten, woraus während der Prägungsphase Fehler entstehen können, die bei Gänsen eventuell schwerwiegender sind als bei Tauchenten (vgl. Kap. 5.2).

Stock- und Dunkelenten vollzogen ihre Artbildung wahrscheinlich während des Pleistozäns. Dieser Prozess wurde durch unterschiedliche Habitatbindungen weiter gefördert. Bei Stock- und Dunkelenten, die vor 1900 noch geografisch isoliert waren (BRODSKY & WEATHERHEAD 1984), führten Veränderungen in der Herbst- und Winterverbreitung im letzten Jahrhundert zu einem zunehmenden sympatrischen Kontakt zur Zeit der Paarbildung. Daraus folgte eine Zunahme der Hybridisierungsrate, hauptsächlich durch Eindringen der Stockente in Gebiete der Dunkelente (JOHNSGARD 1967). Beispiele für anthropogen verursachte Sympatrie sind z. B. die Ruderenten in Europa und der Komplex um Augenbrauenente und Stockente in Neuseeland (Kap. 3.2).

Vogelarten unterscheiden sich in überschneidenden Verbreitungsgebieten deutlicher als in getrennten (Beispiel Halsband-/Trauerschnäpper; BUTLIN & TREGENZA 1997). Im sympatrischen Verbreitungsgebiet sind heterospezifische Verpaarungen seltener als statistisch erwartet und Trauerschnäpper-Weibchen bevorzugen die arteigenen Männchen, obwohl diese weniger lebhaft bzw. auffällig gefärbt sind. In vielen Populationen ist 'Farbigkeit' ein Merkmal für die Qualität der Männchen und wird von den Weibchen positiv sexuell selektiert. BUTLIN & TREGENZA (1997) vermuten, dass die Vermeidung von Hybridisierung primär auf der sexuellen Selektion der Weibchen bezüglich der Gefiederunterschiede beruht.

Möglicherweise sind Isolationsmechanismen hauptsächlich im sympatrischen Verbreitungsgebiet zweier Arten ausgeprägt (SHORT 1969) und im parapatrischen - da nicht notwendig - weniger oder gar nicht. Verändert sich nun das Areal einer Art (meist anthropogen bedingt), entstehen Kontaktzonen, in denen nun weniger stark isolierte Subpopulationen aufeinandertreffen und deshalb deutlich mehr Hybriden entstehen als in primären Kontaktzonen dieser Arten.

5.4 Gehege-Effekt

These 8: In Gehegen und Volieren sind Isolationsbarrieren nicht voll wirksam, deswegen hybridisieren diese Vögel häufiger als wild lebende. Dieser "Gehege-Effekt" erstreckt sich auch auf ausgesetzte bzw. entflogene Vögel und deren Nachkommen.

In Gehegen oder Zoologischen Gärten werden natürliche Isolationsbarrieren teilweise außer Kraft gesetzt, so dass dort stattfindende Hybridisierungen wenig Anhaltspunkte für die freie Wildbahn liefern. Bei einem auf Aussetzung zurückgehenden Mischpaar aus Kanada- und Weißwangengans entstand ein Hybrid (SCHÄFER & SCHÄFER 1989), unter anderem deshalb da hier die geografische Isolation nicht mehr wirksam war.

BERGER (1966) nennt eine Reihe bemerkenswerter Verpaarungen auch über die Wasservögel hinaus, die im Zoologischen Garten Dresden stattfanden. RUTSCHKE (1990: 341) schreibt: "In zoologischen Gärten, in denen viele Entenarten in gemeinsamen Anlagen gehalten werden, fällt es schwerer, Bastardierung zu verhindern als zu erzielen." und KOLBE (1972: 92) ergänzt: "Von der großen Anzahl der in Gehegen gezüchteten Arten neigen auch viele zu Bastardierung". Der einzige Hybride aus Wander- und Präriefalke in Freiheit hatte zwei in Gefangenschaft gezüchtete und später freigelassene Eltern (OLIPHANT 1991).

Viele Wasservogelhybriden sind ausschließlich aus Gehegen bekannt und wurden in der freien Wildbahn noch nicht nachgewiesen. Anzumerken ist allerdings, dass Hybridenzucht gezielt vermieden wird und die entstandenen Hybriden oft sofort liquidiert werden (KOLBE 1999: 20).

Seit Jahrzehnten, Jahrhunderten oder gar Jahrtausenden unterliegen verschiedene Wasservögel der Zuchtselektion durch den Menschen, z. B. die Schwanengans in China seit 3.000 Jahren (MADGE & BURN 1989) oder die Graugans in Europa seit mindestens 4.000 Jahren (HUDEC & ROTH 1995). Bei jeder Zucht entsteht ein Verlust an genetischer Variabilität (SCHONEWALD-COX et al. 1983).

Diese Faktoren führen zu einem im folgenden ebenfalls als "Gehege-Effekt" bezeichneten Phänomen in der freien Natur. Viele Individuen der stationären Gänsepopulationen entwickelten sich aus entflohenen und damit genetisch veränderten (oder verarmten) Vögeln und sind somit nicht vergleichbar mit Wildvögeln. Bei schwedischen Kanadagänsen wurde eine geringe genetische Variation nachgewiesen (TEGELSTROM & SJOBERG 1995).

Einen gewissen Einfluss besitzen auch im Rahmen von Wiedereinbürgerungsprojekten ausgesetzte Vögel, die in der Folgezeit mit artfremden Vögeln hybridisierten, wie dies am Beispiel der Graugans deutlich wird (BRUNS 1985, KREUTZKAMP 1996, SIBLEY 1994; vgl. Kap. 3.2.4, 3.2.8). Die Kolbenenten-Population am Thunersee geht teilweise auf ausgesetzte Vögel zurück. Dort wurden dann von 1991 bis 1994 relativ viele Hybriden beobachtet, bei lediglich ca. 20 Kolbenentenbruten jährlich (HAURI 1995a, b).

Viele dieser entflohenen Neozoen oder ausgesetzten Gänse sowie deren Nachkommen verhalten sich ähnlich wie in einem Gehege, dadurch bleiben Isolationsfaktoren aufgehoben. Der Anteil an Gänsehybriden, die möglicherweise natürlichen Ursprungs sind, ist mit 2,8% aller Kreuzungen deutlich geringer als jener, der in den halbzahmen Gänsepopulationen entstand (30%; vgl. Kap. 3.1).

Ein weiterer wichtiger Aspekt schließt wiederum die "making the best of a bad job"-Hypothese ein (Kap. 5.1). In Volieren oder in den entflohenen Populationen der Neozoen besteht oft nur wenig Partnerauswahl, da meist viele verschiedene Arten in jeweils nur wenigen Individuen einer Art vorhanden sind.

Roy (1995) beschreibt interspezifische Balzgruppen und Verpaarungen auf ihren Teichen, obwohl artgleiche Partner vorhanden waren. Sie vermutete dabei auch eine sexuelle 'Spätprägung', d. h. dass sich ein Tier, wenn ihm während der Balzzeit ein artgleicher Partner fehlt, einer anderen Art nähert.

Zwischen Schwanen- und Graugänsen entstehen trotz sympatrischem Gebiet in Ostasien keine wilden Hybriden, trotzdem hybridisieren sie in den halb zahmen Gänsemix-Populationen sehr häufig. Beide Arten wurden vergleichsweise lang domestiziert (s.o.) und diese Populationen rekrutieren sich aus entflohenen Individuen. Stock- und Fleckschnabelenten verpaaren sich in Gehegen sehr häufig und erzeugen fruchtbaren Nachwuchs (BONHOTE 1907, ECK 1970, KOLBE 1977). ECK (1970) berichtet, dass aus der Heimat der Fleckschnabelente in Ostasien kaum natürliche Hybriden bekannt sind; es liegen nur einige Nachweise aus Süd- und West-Japan vor. Allerdings ist nicht immer erkenntlich ob diese in freier Natur entstanden (T. Shiota in GILLHAM & GILLHAM 1999; W. Thiede in litt.). Das schon mehrmals zitierte Beispiel Stock- x Spießentenhybriden (SHARPE & JOHNSGARD 1966) zeigt auch in diesem Fall, dass Hybriden sehr häufig in Gehegen entstehen, in der freien Natur aber trotz sympatrischer Brutgebiete nur sehr selten sind.

5.5 Zwangskopulationen

These 9: Je mehr eine Art zu Zwangskopulationen neigt, desto eher entstehen Hybriden.

Erzwungene Kopulationen (Forced Copulations, FC) können als sekundäre Fortpflanzungs-„Strategie“ interpretiert werden, nach der verpaarte Männchen ihren Reproduktionserfolg erhöhen, in dem sie einige Eier befruchten, die von anderen Weibchen gelegt werden (ausführlich MCKINNEY et al. 1986, die sich auf grundlegenden Überlegungen von HEINROTH 1911 beziehen).

AFTON (1985) stellte bei der Überprüfung verschiedener Hypothesen bezüglich erzwungener Kopulationen fest, dass FC, die von Männchen der Kleinen Bergente ausgingen, sich hauptsächlich auf ältere und damit reproduktivere Weibchen bezogen und vorwiegend morgens stattfanden, wenn die Chance auf eine erfolgreiche Befruchtung am höchsten war. FC ging häufiger von bereits verpaarten Männchen aus und verlief zu fast 20% erfolgreich im Sinne einer erfolgten Begattung (AFTON 1985).

Bei Stockentengelegen im Südwesten Manitobas/Kanada erreichten multiple Vaterschaften einen Anteil von 17 - 25 %. Diesen Anteil führen EVARTS & WILLIAMS (1987) auf erzwungene Kopulationen zurück. Intraspezifischen Brutparasitismus schließen sie durch Vergleiche mit der Gelegegröße aus. Trotzdem könnte dies ein Grund für unterschiedliches genetisches Material innerhalb desselben Geleges sein.

In Nova Scotia/Kanada führten in einer sympatrischen Population aus Dunkel- und Stockenten letztere deutlich häufiger und erfolgreicher intraspezifische FC durch. SEYMOUR (1990) beobachtete dabei drei offensichtlich erfolgreiche FC zwischen männlichen Stock- und weiblichen Dunkelenten, aber keine in umgekehrter Kombination. Dies ist einer der wenigen Hinweise auf erzwungene interspezifische Kopulationen, die zu Hybridisierung führen können. KOLBE (1977) attestiert Stock- und Fleck-

schnabelnten im Gehege eine hohe Rate an interspezifischen FC. MCKINNEY et al. (1983) listen alle Arten auf, von denen FC bekannt sind. Bei Kolbenenten und Kleinen Bergenten sind sie sehr häufig (s. auch AFTON 1985), von Tafelenten und Moor-enten sind dagegen keine FC bekannt. Die demgegenüber festgestellte hohe Zahl an Hybriden aus und zwischen beiden letzteren Arten und die vergleichsweise niedere Zahl an Kolbenentenhhybriden legen die Vermutung nahe, dass erzwungene Kopulationen bei der Entstehung von Hybriden eine untergeordnete Rolle spielen. Ebenfalls gibt es nur sehr wenige Hinweise auf Hybriden mit der Kleinen Bergente, obwohl diese sehr häufig Zwangspaarungen ausübt.

Bei Schwänen, Gänsen und Halbgänsen treten mit Ausnahme der Schnee- und Zwergschneegans keine FC auf (HEINROTH 1911, MCKINNEY et al. 1983), dennoch sind Hybriden besonders unter Gehegebedingungen sehr häufig. Während Zwangspaarungen innerhalb der *Anas*-Arten relativ häufig vorkommen (Schnatter-, Krick-, Stock-, Spieß-, Löffelente) und wohl eine gewisse reproduktive Bedeutung besitzen, liegen keine Hinweise auf interspezifische FC vor, so dass diese bei der Hybridisierung wohl keine Rolle spielen.

5.6 Synopsis

Die verschiedenen Ursachen sollen nun in dieser Synopse vergleichend betrachtet werden.

Zwangskopulationen (These 9) haben ebenso wie Mischgelege und Fehlprägung (These 6) kaum Einfluss auf die Hybridisierung von Wasservogelarten. Der Gehege-Effekt (These 8) läuft außer Konkurrenz, da es sich hier um ausgesetzte oder entflozene Individuen und deren Nachkommen handelt und nicht um eine natürliche Hybridbildung sensu stricto.

Sind Isolationsfaktoren wirkungsvoll ausgeprägt, dann entstehen kaum Hybriden, selbst wenn das Brutgebiet sympatrisch ist, eine Arealodynamik herrscht und wenn Beobachtungen in Volieren eine sehr häufige Hybridisierung und nahe Verwandtschaft belegen.

Meines Erachtens den wichtigsten Punkt stellt die "making the best of a bad job" - Hypothese (Sexueller Notstand) dar. Arten, die sich früh verpaaren oder Dauerpaare bilden, neigen kaum zu Hybridisierung. Weibchen, die während des Heimzuges ein unausgewogenes Geschlechterverhältnis vorfinden und zu diesem Zeitpunkt noch nicht verpaart sind, stehen unter "Zeitdruck" (oder klarer ausgedrückt: "Torschlusspanik"), vor allem dann, wenn diese Vögel am Rande der Arealgrenze brüten und deshalb sowieso Schwierigkeiten haben einen arteigenen Partner zu finden.

Tab. 14: Vergleich einiger fortpflanzungsrelevanter Verhaltensweisen ausgewählter Entenvögel. Literatur: BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM (1966, 1968), BOBACK (1970), CRAMP et al. (1977), DEL HOYO et al. (1992), HUDEC & ROTH (1990), MCKINNEY et al. (1986), RUTSCHKE (1987, 1990, 1992). J = kommt vor.

Tab. 14: Comparison of sexual behaviour of different species of the Anatidae. Literature cited above. "J" means parasitic-egg-laying and/or FC have been reported.

Art	Paarbindung	Zeitpunkt der Paarbindung	'Verlegen'	FC
Höckerschwan	Monogamie	vor Geschlechtsreife	-	-
Graugans	Monogamie	vor Geschlechtsreife	-	-
Pfeifente	Saisonehe	März: 86% W verpaart	?	-
Schnatterente	Dauerpaare möglich	ab Oktober: 90% W verpaart	sehr selten	J
Krickente	Saisonehe?	Herbst: 40% W verpaart	?	J
		Ende Feb: 80% W verpaart		
Stockente	Dauerpaare?	Okt.: 80% W verpaart	nicht häufig	J
Spießente	Saisonehe	zum Teil ab Dezember	?	J
Knäkente	Saisonehe	Sept./Oktober (ausgeprägter Zugvogel)	?	-
Löffelente	Saisonehe	März: 92% W verpaart	?	J
Kolbenente	Saisonehe? dauerhafter als <i>Aythya</i>	ab Spätherbst; am Brutplatz bereits verpaart	sehr häufig	J
Tafelente	Brutehe	April: 23% W verpaart	häufig	-
Moorente	Saisonehe	im Brutgebiet	J	-
Reiherente	Brutehe	1. Märzhälfte: 34% W verpaart	häufig	J
Bergente	Saisonehe	Beginn Winterquartier	J	-
Schellente	z. T. dauerhaft	ab Ende Januar	J	-
Gänsesäger	Saisonehe	ab November	?	-

5.7 Allgemeine Bewertung der Hybridisierung bei Vögeln

Der Hybridisierung von Arten haftet im allgemeinen ein Makel an - eine Ansicht, die zumindest in Teilen revidiert werden muss. Charakteristisch für viele (stabile) Hybridzonen sind verminderte Fitness oder Sterilität von F1- oder Fx-Generationen oder Rückkreuzungen, die durch chromosomale Unterschiede bzw. den Zusammenbruch ko-adaptierter Genkomplexe verursacht werden (RHYMER & SIMBERLOFF 1996).

ARNOLD & HODGES (1995) zeigen an einigen Beispielen, dass Hybriden eine höhere Fitness im Vergleich mit einem oder beiden Elternteilen besitzen können. Hybridpopulationen können in ökologischen Flaschenhals-Situationen für einen Gründer-effekt sorgen.

GRANT & GRANT (1992) legten erstmals eine zusammenfassende Übersicht über Hybridisierung von Vogelarten vor und diskutierten deren Folgen. Zwei Populationen, die zuvor sympatrisch oder allopatrisch lebten, können hybridisieren - aber

nicht notwendigerweise in allen Kontaktgebieten - oder eine Hybridzone bilden, in der beide Elternarten selten sind oder fehlen.

Diese Hybridzonen können sowohl breit als auch schmal sein, stabil über viele Dekaden bleiben oder sich in eine Richtung verschieben. Die Partnerwahl in solchen Zonen kann zufällig erfolgen oder sich an einem Phänotyp orientieren. Hybriden können bezüglich der Partnerwahl ihren Elternarten gegenüber benachteiligt sein, kleinere Gelege zeitigen und teilweise oder vollständig unfruchtbar sein. Manchmal jedoch kann ihre Überlebensrate und ihr Bruterfolg den Elternarten gleichen. GRANT & GRANT (1992) fanden auf Galapagos Darwinfinken, deren Hybriden zum Teil besser an die Umweltbedingungen angepasst sind als ihre Elternarten. Stock- x Dunkelenten- in Nordamerika und Stock- x Augenbrauenentenhybriden in Australien/Neuseeland sind genauso fruchtbar und lebensfähig wie artreine Individuen dieser Spezies (RHYMER & SIMBERLOFF 1996).

Hybridzonen verbreitern sich aufgrund von Introgression oder werden schmaler, wenn sich Isolationsmechanismen ausprägen. Bei den nordamerikanischen Goldspechten blieben die Hybridzonen dagegen in historischer Zeit stabil (MOORE & BUCHANAN 1985; vgl. auch BARTON & HEWITT 1985).

Hybridisierung ist evolutionsbiologisch interessant, da neue Gen- bzw. Allel-Kombinationen erzeugt werden, die zu einer schnellen und sprunghaften Evolution führen können.

HARRISON & HARRISON (1966) vermuten, dass sich eine neue Art aus einer Gruppe fruchtbarer Hybriden, die sich untereinander fortpflanzen, entwickeln kann ("...a new species may develop from a group of fertile hybrids breeding among themselves"; HARRISON & HARRISON 1966: 549).

6 Zusammenfassung

Wasservögel hybridisieren wie kaum eine andere Vogelordnung. Erstmals werden auf der Basis von Felddaten Hypothesen zur Hybridbildung untermauert und bewertet. 1376 Nachweise wurden analysiert. Aus Deutschland stammten 1198, aus der Schweiz 144 und aus Österreich 34 Nachweise. 88 Kreuzungen wurden im Freiland beobachtet. Bezüglich der Ebene der Bundesländer zeigt sich ein differenziertes Bild, das die Entwicklung der Avifaunistik reflektiert. 56 % aller Kreuzungen betreffen die Aythini, 8,2 % die Anatini und nur 1 % die Mergini. Bei den Anserini zeigt sich ein differenziertes Bild: 30 % betreffen Kreuzungen mit mindestens einem Elternteil neozoischer Herkunft, dagegen können nur 2,8 % aller Kreuzungen auf natürlichem Wege entstanden sein.

Tafel- x Reiherentenhybriden sind die am häufigsten festgestellten Typen (35 %), gefolgt von Grau- x Kanadaganshybriden (16,1 %).

Aus dieser Statistik werden sowohl Hinweise für Bestimmungsbücher als auch für die Arbeit von avifaunistischen Kommissionen abgeleitet.

Kapitel 3.2 behandelt Hybriden mit mindestens einem Elternteil neozoischer Herkunft und liefert dazu verschiedene Abbildungen und Tabellen.

In Kapitel 3.2.9 werden die vorliegenden Ergebnisse mit einer Studie aus Großbritannien verglichen. Übereinstimmend ist in beiden Gebieten der hohe Anteil an Grau- x Kanadaganshybriden, während Hybriden mit Schwanengans in Großbritannien sehr viel seltener sind. Die Frage nach der Gefährdung durch Hybridisierung mit Neozoen wird ausführlich diskutiert und die Forderung nach einem Monitoring wird gestellt. Ergänzend wird der gut untersuchte Komplex Stock- x Augenbrauenentenhybriden angeführt. Die Verbreitung der Neozoen-Hybriden ist bislang auf nur wenige Zentren beschränkt, zumeist ist die F1-Generation infertil. Lediglich durch Hybridisierung mit der Schwanengans könnte eine genetische Unterwanderung der Graugans erfolgen. Die Daten hierzu sind jedoch spärlich. Die Hybridisierung mit neozoischen Wasservogelarten findet meist in ausgesetzten Populationen statt, weniger in den autochthonen.

Kapitel 3.3 beschreibt Hybriden indigener Wasservögel.

Die Frage nach der Gefährdung der Moorente durch Hybridisierung wird verneint, da die Hybriden mit Tafel- und Reiherenten nur am Westrand des Areals hohe Anteile bezogen auf die Zahl der artreinen Moorenten erreichen. In den Hauptbrutgebieten der Art sind Hybriden deutlich seltener.

In Kapitel 3.4 werden Mischpaare aufgezählt, in Kapitel 3.5 finden sich Hinweise auf die Vergesellschaftung, die in Zukunft besser dokumentiert werden sollte, besonders auch um weitere Hinweise zu bekommen.

Der Hybridanteil verschiedener Studien wird vergleichend betrachtet und im Vergleich zur Angabe MAYRS (Zitat: ein Hybrid unter 60.000 Wildvögeln) gesetzt. Dabei wird deutlich, dass die Aythini tatsächlich mehr Hybriden erzeugen und die Anatini weniger als diesem Erwartungswert entsprechen.

Der Hybridanteil von SMALLSHIRE (0,02 %) scheint für die Aythini zuzutreffen.

Die Regel von HALDANE wird durch die vorliegenden Ergebnisse weiter gestützt.

SCHERER & HILSBURG (1982) und weitere Studien zusammenfassend wird ein kurzer Abriss über allgemeine Aspekte der Hybridisierung gegeben.

In der Diskussion werden neun Thesen aufgestellt, die unten kurz wiederholt werden. Dabei stützen die vorliegenden Felddaten zwei Thesen nicht. Mischgelege und daraus resultierende Fehlprägungen scheinen keinen größeren Einfluss auf die Entstehung von Hybriden zu haben, ebenso wenig wie Zwangskopulation zwischen verschiedenen Arten.

These 1: Ein Mangel an arteigenen Partnern kann zu Mischpaaren führen, besonders wenn Weibchen keinen Partner finden.

These 2: Je mehr Fluktuation an der Arealgrenze herrscht, verknüpft mit Bestandsänderungen, desto eher entstehen natürliche Hybriden.

These 3: Besteht während der kritischen Phase der Paarbildung ein unausgewogenes Geschlechterverhältnis, so steigt die Chance zu Mischpaaren.

These 4: Je stabiler die Paarbindung bei einzelnen Vogelarten ist, desto weniger natürliche Hybriden entstehen.

These 5: Je früher die Paarbildung bei Saisonhehen erfolgt, desto weniger natürliche Hybriden entstehen.

These 6: Je stärker eine Art zu interspezifischem Brutparasitismus neigt, desto eher entstehen Hybriden.

These 7: Je weniger ausgeprägt Isolationsmechanismen sind, desto eher neigen Arten zu Hybridisierung, besonders wenn es sich um ehemals parapatrische Arten handelt, die natürlicherweise oder durch den Menschen bedingt, rezent Sympatrie entwickeln.

These 8: In Gehegen und Volieren sind Isolationsbarrieren nicht voll wirksam, deswegen hybridisieren diese Vögel häufiger als wild lebende. Dieser "Gehege-Effekt" erstreckt sich auch auf ausgesetzte bzw. entflogene Vögel und deren Nachkommen.

These 9: Je mehr eine Art zu Zwangskopulationen neigt, desto eher entstehen Hybriden.

Meldung von Wasservogelhybriden (Anseriformes)

Bitte benutzen Sie diesen Meldebogen für Wasservogelhybriden, egal ob Gänse, Enten oder Schwäne. Wichtig ist besonders bei seltenen Hybriden eine genaue Beschreibung.

Dieser Bogen darf weiterkopiert werden. Danke!

Christoph Randler, C.-Rotenburger-Str. 3, 74321 Bietigheim, ChrRan@aol.com

Hybridtyp, wenn bekannt		Datum:	
		weitere Daten:	
		Gesamtverweildauer:	
Ort (ggf. mit PLZ)		Landkreis	
Bundesland		Koordinaten (wenn bekannt)	
Geschlecht () Männchen () Weibchen () fraglich		Bemerkungen zum <i>Verhalten</i>	
Begleitvogelarten im Radius von 5 Metern:		Begleitvogelarten im Radius von 10 Metern:	
Arten:	Anzahl:	Arten:	Anzahl:
Gesamtzahl anwesender Schwimmvogelarten (Gesamtgebiet)			
Art		Anzahl	
Bitte genaue Beschreibung fertigen, Hinweise auf Bein-, Iris- und Schnabelfärbung nicht vergessen!			

Meldung von Mischpaaren bei Wasservögeln (Anseriformes)

Bitte benutzen Sie diesen Meldebogen für Mischpaare von Wasservögeln, egal ob Gänse, Enten oder Schwäne.

Dieser Bogen darf weiterkopiert werden. Danke!

Christoph Randler, C.-Rotenburger-Str. 3, 74321 Bietigheim, ChrRan@aol.com

[illegible]

7 Literaturverzeichnis

Anmerkung: Diese Liste enthält über die im Text zitierten Stellen hinaus weitere Quellen aus denen zum Teil Daten entnommen wurden (z. B. zur Vergesellschaftung); weiterführende Arbeiten sollen durch diese Zusammenstellung ermöglicht werden.

- AFTON, A. D. (1985): Forced copulations as a reproductive strategy of male Lesser Scaup: A field test of some predictions. *Behaviour* (Leiden) 92: 146-167. – ALISON, R. M. & J. P. PREVETT (1976): Occurrence of duck hybrids at James Bay. *Auk* 93: 643-644. – AMAT, J. A. (1993): Parasitic laying in Red-crested Pochard *Netta rufina* nests. *Ornis Scand.* 24: 65-70. – ANDERSON, B. W. & T. L. TIMKEN (1969): A hybrid between Lesser Scaup x Ring-necked Duck. *Auk* 86: 556-557. – ANKNEY, C. D., D. G. DENNIS & R. B. BAILEY (1987): Increasing mallards, decreasing black ducks: Coincidence or cause and effect. *J. Wildlife Management* 51 (3): 523-529. – ANONYMUS (1999a): Her mit den kleinen Engländerinnen. *Enten, schwanzgesteuert. Allegra* 5/99: 11. – ARNOLD, M. L. & S. A. HODGES (1995): Are hybrids fit or unfit relative to their parent species. *Trends Ecol. Evol.* 10: 67-71. – AUBRECHT, G. & H. WINKLER (1997): Analyse der Internationalen Wasservogelzählungen (IWC) in Österreich 1970-1995 - Trends und Bestände. *Biosystematics and Ecology Series* 13: 1-175.
- BAKER, M. C. (1996): Female buntings from hybridizing populations prefer conspecific males. *Wilson Bull.* 108: 771-775. – BANDORF, H. & H. LAUBENDER (1982): Die Vogelwelt zwischen Steigerwald und Rhön. Schriftenr. Landesbund f. Vogelschutz Bayern (LBV), Münnerstadt & Schweinfurt. – BARTON, N. H. & G. M. HEWITT (1985): Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 113-148. – BAUER, H.-G. (1993): Die Gefährdung der global bedrohten Weißkopf-Ruderente *Oxyura leucocephala* durch die Ausbreitung der Schwarzkopf-Ruderente *O. jamaicensis* in Europa. *Ber. Vogelschutz* 31: 67-70. – BAUER, H.-G. & P. BERTHOLD (1996): Die Brutvögel Mitteleuropas. Bestand und Gefährdung. Aula, Wiesbaden. – BAUER, H.-G., M. BOSCHERT & J. HÖLZINGER (1995): Die Vögel Baden-Württembergs, Bd. 5. Atlas der Winterverbreitung. Ulmer, Stuttgart. – BAUER, H.-G., K. BURDORF & P. HERKENRATH (1997): "Exoten und Gänsemix". Folgen und Gefahren der Aussetzung, Fremdansiedlung und Gefangenschaftsflucht nichtheimischer und heimischer Vogelarten für die indigene Avifauna - Eine Übersicht mit Handlungsempfehlungen - . *Ber. Vogelschutz* 35: 67-90. – BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 2. Anseriformes 1. Teil. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt/Main. – BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 3. Anseriformes 2. Teil. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt/Main. – BAUER, U. (1993): Erstansiedlung der Schellente *Bucephala clangula* am Lech. *Ornithol. Anz.* 32: 65-67. – BEAMAN, M. & S. MADGE (1998): Handbuch der Vogelbestimmung. Europa & Westpaläarkt. Ulmer, Stuttgart. – BEDALL-SMITH, J. (1912): Teal x Wigeon hybrid. *Brit. Birds* 6: 345-347. – BECKER, P. (1974): Brutversuch eines Gänsepaars (*Anser anser* x *Anser brachyrhynchus*) bei Hildesheim. *Beitr. Naturkde. Niedersachsens* 27: 64. – BELL, K. P. (1963): Beobachtung eines Tafel- x Moorentenbastard. *Anz. ornithol. Ges. Bayern* 6: 565. – BENGSTON, S.-A. (1968): Inter-specific pairing in Scaup and Tufted Duck. *Wildfowl* 19: 61-63. – BENGSTON, S.-A. (1972): An apparent hybrid between Barrow's Goldeneye *Bucephala islandica* and the Common Goldeneye *B. clangula* in Iceland. *Bull. Brit. Ornithol. Club* 92: 100-101. – BERGER, G. (1966): Einige bemerkenswerte Verpaarungen und Kreuzungen bei Vö-

geln im Zoologischen Garten Dresden. Beitr. Vogelkde. 12: 278-282. – BERNDT, R. & W. KEL-
 LERT (1981): Zum Brutvorkommen der Moorente (*Aythya nyroca*) 1966 im Europa-Reservat
 Riddagshausen-Weddeler Teichgebiet und über Mischpaare mit der Tafelente (*Aythya ferina*).
 Milvus 2: 52-54. – BERNDT, R. K. & G. BUSCHE (1991): Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 3:
 Entenvögel 1. Wacholtz Verlag, Neumünster. – BERREVOETS, C. & A. ERKMAN (1993): Gemengd
 paartje Rotgans en Zwarte Rotgans met twee 'hybride' jongen bij Oude Tonge in winter van
 1991/92. Dutch Birding 15: 61-67. – BEZZEL, E. (1960): Beobachtungen an wildlebenden Bastar-
 den Tafel- x Reiherente (*Aythya ferina* x *A. fuligula*). J. Ornithol. 101: 276-281. – BEZZEL, E.
 (1963): Bemerkungen zum Vorkommen wildlebender Tauchentenbastarde (*Aythya*). Anz.
 ornithol. Ges. Bayern 6: 566-567. – BEZZEL, E. (1969): Die Tafelente (*Aythya ferina*). Neue Brehm
 Bücherei 405. Ziemsen, Wittenberg - Lutherstadt. – BEZZEL, E. (1986): Kompendium der Vögel
 Mitteleuropas. Nonpasseriformes - Nichtsingvögel. Aula, Wiesbaden. – BEZZEL, E. (1994a):
 Seltene Larolimikolen in Bayern: Anmerkungen zur Auswertung und Interpretation langer
 Zeitreihen. Limicola 8: 281-297. – BEZZEL, E. (1994b): Werden südliche Gastvögel und Brut-
 gäste nördlich der Alpen häufiger? Versuch eines säkularen Überblicks am Beispiel Bayerns.
 Vogelwelt 115: 109-226. – BIGELOW, H. B. (1907): On hybrids between the mallard (*Anas boschas*)
 and certain other ducks. Auk 24: 382-388. – BLASER, P. (1978): Ein Gänsesäger-Mittelsäger-
 Bastard am Thunersee. Ornithol. Beob. 75: 275-276. – BLASIUS, R. (1887): *Mergus anatarius*,
 Eimbeck, ein Bastard zwischen *Mergus albellus*, Linné und *Glaucion clangula*, Linné. Monatsschr.
 dt. Vereins Schutze der Vogelwelt 12: 377-390. – BLÜMEL, H. & R. KRAUSE (1990): Die Schell-
 ente. Neue Brehm Bücherei 605, Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt. – BOBACK, A. W. (1995):
 Unsere Wildenten. Neue Brehm Bücherei 131, Reprint der 3. Aufl. 1970, Westarp, Magdeburg.
 – BONHOTE, J. L. (1907): Some notes on the hybridising of ducks. Proc. 4th Intern. Ornithol.
 Congress London: 235-264. – BORG, H. (1962): Bastarder mellan gragas och kanadagas i
 Västmanland. Var Fagelvarld 21: 305-306. – BRAITHWAITE, L. W. & B. MILLER (1975): The mallard,
Anas platyrhynchos and Mallard-Black Duck, *Anas superciliosa*, Hybridization. Aust. Wildlife
 Res. 2: 47-61. – BRISTOW, P. (1992): Pochard x Canvasback hybrids in Britain. Birding World 4:
 437. – BRIX, M. (1998): Vermehrtes Auftreten von Ringelgans-Teilalbinos. Ornithol. Mitt. 50:
 101. – BRODSKY, L. M. & P. J. WEATHERHEAD (1984): Behavioral and ecological factors contributing
 to American Black Duck-Mallard hybridization. J. Wildlife Management 48 (3): 846-852. –
 BRUNS, H. (1980): Zur Rätsel-Tauchente. Ornithol. Mitt. 32: 255-257. – BRUNS, H. (1981): Rätsel-
 tauchente im Winter 1980/81 wieder in Hörnum/Sylt. Ornithol. Mitt. 33: 47-51. – BRUNS, H.
 (1987): Graugans-Kanadagans-Mischlinge auf Sylt. Ornithol. Mitt. 39: 76-77. – BRUNS, H. A.
 (1982): Über das Auftreten von nichtheimischen Wildgansarten und Artbastarden am Düm-
 mer (Niedersachsen) seit Beginn der Grauganseinbürgerung. Seevögel 3: 92-93. – BRUNS, H. A.
 (1985): Von nichtheimischen Wildgänsen und Artbastarden am Dümmer (Niedersachsen). See-
 vögel 6, Sonderband (Festschrift Vauk): 176-177. – BRUN, B., H. DELIN & L. SVENSSON (1991):
 Der Kosmos Vogelführer. Franck-Kosmos, Stuttgart. – BUB, H. & J. ONNEN (1992): Ringfunde
 nordamerikanischer Vögel in Europa. Ornithol. Mitt. 44: 72-75. – BUCHMANN, M., F. EISLÖFFEL
 & M. JÖNCK (1991): Ornithologischer Jahresbericht 1990 für den Regierungsbezirk Koblenz.
 Fauna Flora Rheinland-Pfalz Beiheft 2: 4-112. – BULLOCK, D. (1976): Probable Scaup x Tufted
 Duck hybrids. Scottish Birds 9: 118-119. – BUTLIN, R. K. & T. TREGENZA (1997): Is speciation
 no accident? Nature 387 / Juni: 551-553.
 CAREY, G. J. (1992): Hybrid male wigeon in east asia. Hong Kong Bird Report for 1992: 160-
 166. – CARRIÈRE, S. & R. D. TITMAN (1998): Habitat use by sympatric Mallard and American
 Black Duck broods in a forested area of Quebec, Canada. Wildfowl 49: 150-159. – CHILDS, H.

- E. (1952): Hybrid between a Shoveller and a Blue-winged Teal. *Condor* 54: 67-68. – CHRISTOLEIT, E. (1911): Saatgansblut bei Hausgänsen? *Ornithol. Monatsber.* 19: 177-178. – COCKRUM, E. L. (1952): A check-list and bibliography of bird hybrids in North America north of Mexico. *Wilson Bull.* 64: 140-159. – COTTRIDGE, D. & K. VINICOMBE (1996): Rare birds in Britain and Ireland. Collins, London. – CRAMM, FREIFRAU VON CRAMM AUF OELBER (1912): Bastarde von Weißwangengans und Graugans. *Ornithol. Monatsber.* 37: 81-83. – CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (1977): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Volume I Ostrich to Ducks. Oxford University Press. – CRAVEN, S. R. & R. L. WESTEMEIER (1979): Probable Canada Goose x White-fronted Goose hybrids. *Wilson Bull.* 91: 628-629.
- DAVIS, M. (1945): Blue x Canada Goose hybrid. *Auk* 62: 636. – DE ROUCK, K., I. VAN CAMP & D. COLIN (1982): Kruising tussen Ringsnavelend *Aythya collaris* en Topperend *Aythya marila*. *Wielewaal* 48: 344. – DEL HOYO, J., A. ELLIOTT & J. SARGATAL (1992): Handbook of the birds of the world. Vol. I: Ostrich to Ducks. Lynx edicions, Barcelona. – DELACOUR, J. & E. MAYR (1945): The family Anatidae. *Wilson Bull.* 57: 1-55. – DELACOUR, J. & E. MAYR (1946): The family Anatidae. *Wilson Bull.* 58: 104-110. – DELANY, S. (1993): Introduced and escaped Geese in Britain in summer 1991. *Brit. Birds* 86: 591-599. – DELIN, H. & L. SVENSSON (1988): Der Kosmos Vogelatlas. Franck-Kosmos, Stuttgart. – Deutsche Seltenheitenkommission (1996): Seltene Vogelarten in Deutschland 1994. *Limicola* 10: 209-257. – Deutsche Seltenheitenkommission (1997): Seltene Vogelarten in Deutschland 1995. *Limicola* 11: 153-208. – Deutsche Seltenheitenkommission (1998): Seltene Vogelarten in Deutschland 1996. *Limicola* 12: 161-227. – DITTBERNER, H. & W. (1982): Die Moorente (*Aythya nyroca* Güld.) - ein Brutvogel des NSG Felchowsee (Kreis Angermünde). *Natursch. arb. Berlin Brandenburg* 18: 61-65. – DITTBERNER, W. (1996): Die Vogelwelt der Uckermark mit Schorfheide und unterem Odertal. Hoyer, Galenbeck. – DÖLLING, K. & H.-G. NAETHE (1988): Mischbrut zwischen Kanadagans (*Branta canadensis*) und Graugans (*Anser anser*). *Ornithol. Mitt.* 40: 95-98. – DYMOND, J. N., P. A. FRASER & S. J. M. GANTLETT (1989): Rare Birds in Britain and Ireland. Poyser, Calton.
- ECK, S. (1970): Zur Vermischung von Stock- und Fleckschnabelenten im Gebiet Dresden. *Falke* 17: 204-206. – EIGENHUIS, K. J. & S. ELSEMAN (1992): Alleged Ring-necked x Tufted Duck hybrid at Goedereede in January 1991. *Dutch Birding* 14: 52. – ELDER, W. H. (1946): Age and sex criteria and weights of Canada Geese. *J. Wildlife Manage.* 10: 93-111. – ELSEMAN, S. (1991): Ring-necked Duck x Tufted Duck hybrid at Goedereede in January 1991. *Dutch Birding* 13: 176. – ERICKSON, J. G. (1952): A possible hybrid between the Hooded Merganser and the Red-breasted Merganser. *Wilson Bull.* 64: 167. – EVARTS, S. & C. J. WILLIAMS (1987): Multiple paternity in a wild population of mallards. *Auk* 104: 579-602.
- FABRICIUS, E., A. BYLIN, A. FERNÖ & T. RADESÄTER (1974): Intra- and interspecific territorialism in mixed colonies of the Canada Goose *Branta canadensis* and the Greylag Goose *Anser anser*. *Ornis Scand.* 5: 25-35. – FERGUSON-LEES, J. & I. WILLIS (1987): Vögel Mitteleuropas. BLV, München. – FLETCHER, A. W. E. (1956): Cross between Canada Ganter and Domestic Chinese Goose: *Avicult. Mag.* 62: 196-197. – FÖRSTEL, A. (1989): Kanadagans *Branta canadensis* aus Finnland in Niederbayern. *Anz. ornithol. Ges. Bayern* 28: 142.
- GANTLETT, S. J. M. (1985): Hybrid resembling Ring-necked Duck. *Brit. Birds* 78: 42-43. – GARVE, E. (1982): Beobachtung eines Tauchentenhybriden (*Aythya fuligula* x *ferina*) bei Braunschweig. *Milvus* 3: 52-53. – GAUGGEL, K. F. (1995): Foto eines Kolben- x Reiherentenhybriden. *Limicola* 9: 279. – GEITER, O. (1998): Untersuchungen an Kanadagans-Brutpopulationen. *Neozoen-Newsletter* 2: 3-4. – GELTER, H. P., H. TEGELSTRÖM & L. GUSTAFSSON (1992): Evidence from

hatching succes and DNA fingerprinting for the fertility of hybrid Pied x Collared Flycatchers *Ficedula hyppoleuca* x *albicollis*. Ibis 134: 62-68. – GERDES, K. (1994): Lang- und kurzfristige Bestandsveränderungen der Gänse (*Anser fabalis*, *A. albifrons*, *A. anser* und *Branta leucopsis*) am Dollart und ihre ökologischen Wechselbeziehungen. Vogelwarte 37: 157-178. – GEROUDET, P. (1955): Un hybride de Milouinan et de Morillon? Nos Oiseaux 23: 17-18. – GEROUDET, P. (1966): Un problème d'identification: les Fuligules hybrides. Nos Oiseaux 28: 314-317. – GILL, F. B. & B. G. MURRAY Jr. (1972): Discrimination behaviour and hybridization of the Blue-winged and Golden-winged warblers. Evolution 26: 282-293. – GILLESPIE, G. D. (1985): Hybridization, introgression, and morphometric differentiation between mallard (*Anas platyrhynchos*) and grey duck (*Anas superciliosa*) in Otago, New Zealand. Auk 102: 459-469. – GILLHAM, E. H. (1957): Field-Notes on white feathering at the base of the bill and white undertail-coverts in the Tufted Duck. Brit. Birds 50: 389-393. – GILLHAM, E. (1987): Tufted ducks in a royal park. Eigenverlag, Wallington. – GILLHAM, E. H. (1988): The identity of 'Mystery photograph 98'. Brit. Birds 81: 650-652. – GILLHAM, E. (1993): Some unusual hybrid ducks. Avicult. Mag. 99: 35-42. – GILLHAM, E. & B. GILLHAM (1996): Hybrid ducks. A contribution towards an inventory. Published by the authors, Lydd on Sea, Kent. [E. & B. Gillham, 90 Church Road, West Row, Bury St. Edmunds, Suffolk IP 28 8PF, GB] – GILLHAM, E. & B. GILLHAM (1998): Bulletin No. 1 Updating Hybrid ducks: A contribution towards an inventory. Published by the authors, Suffolk. – GILLHAM, E. H. & B. L. GILLHAM (1999): Bulletin No. 2 Updating Hybrid ducks: A contribution towards an inventory. Published by the authors, Suffolk. – GILLHAM, E., J. M. HARRISON & J. G. HARRISON (1966): A study of certain *Aythya* hybrids. Wildfowl Trust annual report 17: 49-65. – GLOE, P. (1991): Weitere aberrante und hybride Gänse. Ornithol. Mitt. 42: 255-256. – GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1959): Entenbastard (Stockente-Löffelente) auf dem Baldeggersee. Ornithol. Beob. 56: 21. – GOSSELIN, M. (1979): Notes sur l'observation d'un oiseau du genre *Aythya*. Bull. Ornithologique 24: 40-41. – GRANT, P. R. & R. B. GRANT (1992): Hybridization of bird species. Science 256 (April): 193-197. – GRAY, A. P. (1958): Bird hybrids. A Check-List with Bibliography. Technical Communication No. 13 of the Commonwealth Bureau of Animal Breeding and Genetics. Edinburgh. Farnham Royal, Bucks, England. – GROEBBELS, F. (1935): Bastarde Tafel- x Reiherente. Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vögel 11: 222. – GRUBER, D. (1999): Nordamerikanischer Pfeifentenhybride. Limicola 13: 35-38. – GUNTER, G. (1941): A Mallard-Pintail hybrid. Auk 58: 570. – GÜNTHER, R. (1977): Erfolgreiche intergenerische Bastardierung von *Anser cygnoides* x *Branta canadensis*. Zool. Garten N.F. 47: 141-143. HAAS, D., P. HAVELKA & H.-W. MITTMANN (1998): Neusiedler in menschlichen Siedlungen: Wasservögel auf städtischen Gewässern. Carolinea Beiheft 11: 1-84. – HABERMEIER, A. (1997): Zur Situation der weltweit gefährdeten Moorenten (*Aythya nyroca*) in Deutschland und Europa. Ber. Vogelschutz 35: 119-126. – HADDON, M. (1984): A re-analysis of Hybridization between Mallards and Grey Duck in New Zealand. Auk 101: 190-191. – HALDANE, J. B. S. (1922): Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. J. Genetics 12: 101-109. – HALL, F. A. & S. W. HARRIS (1968): Hybrid of Blue-winged Teal x Shoveller in Northwestern California. Condor 70: 188. – HAMPE, H. (1991): Kanadagans-Graugans-Mischlinge bei Dessau. Apus 7: 265-266. – HANSON, H. C. (1949): Notes on white spotting and other plumage variations in geese. Auk 66: 164-171. – HARAMIS, G. M. (1982): Records of Redhead x Canvasback hybrids. Wilson Bull. 94: 599-602. – HARENGERD, M. G. KÖLSCH & K. KÜSTERS (1990): Dokumentation der Schwimmvogelzählungen in der Bundesrepublik Deutschland 1966-1986. Schr.Reihe des DDA 11: 1-179. – HARRIS, A., L. TUCKER & K. E. VINICOMBE (1991): Vogelbestimmung für Fortgeschrittene. Kos-

mos, Stuttgart. – HARRISON, J. C. O. (1963): The post-ocular green stripe as a plumage character of the Anatidae. Bull. Brit. Ornithol. Club 83: 15-20. – HARRISON, J. G. (1978): Hybridisation in Wildfowl. In: Birds of the ocean and estuary (Hrsg. J. GOODERS). Orbis Publishing, London: 248-253. – HARRISON, J. M. (1943): A wild cross between *Glaucionetta clangula clangula* (Linnaeus) and *Mergus albellus* (Linnaeus): some Endocrine and Anatomical Features. Ibis 85: 253-257. – HARRISON, J. M. (1953): On the significance of Variations of Patterns in Birds. Bull. Brit. Ornithol. Club 73: 37-40. – HARRISON, J. M. (1959): Comments on a Wigeon x Northern Shoveler hybrid. Bull. Brit. Ornithol. Club 79: 142-151. – HARRISON, J. M. (1964): Further comments on hybridisation between the European Wigeon and Northern Shoveler. Bull. Brit. Ornithol. Club 84: 30-39. – HARRISON, J. M. (1968): Examples of intersexuality in the Mallard and Teal. Bull. Brit. Ornithol. Club 88: 154-160. – HARRISON, J. M. & J. G. HARRISON (1963a): Comments on a hybrid Red Shoveler x Northern Shoveler. Bull. Brit. Ornithol. Club 83: 21-25. – HARRISON, J. M. & J. G. HARRISON (1963b): A gadwall with a white neck ring and a review of plumage variants in wildfowl. Bull. Brit. Ornithol. Club 83: 101-108. – HARRISON, J. M. & J. G. HARRISON (1965a): A presumed trigen involving Mallard, Pintail and Gadwall. Bull. Brit. Ornithol. Club 85: 22-26. – HARRISON, J. M. & J. G. HARRISON (1965): A pair of wild-shot Mallard x Gadwall from the Solway. Bull. Brit. Ornithol. Club 85: 141-145. – HARRISON, J. M. & J. G. HARRISON (1966): Hybrid Grey Lag x Canada Goose suggesting influence of Giant Canada Goose in Britain. Brit. Birds 59: 547-550. – HARRISON, J. M. & J. G. HARRISON (1968): Wigeon x Chiloe Wigeon hybrid resembling American Wigeon. Brit. Birds 61: 169-171. – HARRISON, J. M. & J. G. HARRISON (1969): Comments on a wild-shot Pintail x Teal hybrid. Bull. Brit. Ornithol. Club 89: 100-103. – HARROP, A. (1993): Photo-forum: A presumed hybrid American wigeon in Grampian. Birding World 7: 116-117. – HARROP, A. (1994): Field identification of American Wigeon. Birding World 7: 50-56. – HARROP, A. (1998): Female *Aythya* hybrid resembling Lesser Scaup. Brit. Birds 91: 195-197. – HATCH, D. R. M. & A. H. SHORTT (1976): Possible intermediate Ross' Goose and Snow Goose in Manitoba. Auk 93: 391-392. – HAURI, R. (1962): Ein Mischpaar Mittelsäger - Gänsesäger. Ornithol. Beob. 59: 23-24. – HAURI, R. (1966): Ein Bastard Reiherente x Tafelente am Thunersee. Ornithol. Beob. 63: 90-91. – HAURI, R. (1995a): Veränderungen im Auftreten der Kolbenente *Netta rufina* am Thunersee von 1989 bis 1994. Ornithol. Beob. 92: 477-489. – HAURI, R. (1995b): Bastarde der Kolbenente *Netta rufina* und der Stockente *Anas platyrhynchos* am Thunersee. Ornithol. Beob. 92: 481-482. – HEIN, K. (1989): Enten-Hybriden (Tafelente mit Reiher-, Moor- und Kolbenente). Ornithol. Mitt. 41: 75-80. – HEINE, G., H. JACOBY, H. LEUZINGER & H. STARK (1999): Die Vögel des Bodenseegebietes. Ornithol. Jahresh. Bad.-Württ. 14/15: 1-847. – HEINROTH, O. (1911): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verhandlungen des V. Intern. Ornithol.-Kongr. Berlin 1910: 588-700. – HEINZEL, H., R. FITTER & J. PARSLow (1995): Birds of Britain and Europe. Collins, London. – HEISER, F. (1992): Die Kolbenente *Netta rufina* als Brutvogel im Regierungsbezirk Schwaben. Ornithol. Anz. 31: 159-161. – HENNEBERG, H. R. (1999): Eiderente x Brandgans *Somateria mollissima* x *Tadorna tadorna* - Hybride seit mehr als zehn Jahren auf Wangerooge. Jahresber. Ornithol. Arb.gem. Oldenburg 15: im Druck. – HERKENRATH, P. (1993): Faunenverfälschung durch nichtheimische Entenvögel - ein Problem für den Artenschutz. Ber. Vogelschutz 31: 75-77. – HITCHMOUGH, R. A., M. WILLIAMS & C. H. DAUGHERTY (1990): A genetic analysis of mallards, grey ducks, and their hybrids in New Zealand. New Zealand Journ. Zool. 17: 467-472. – HOENNINGER, P. (1988): Foto eines Tafel- x Reiherentenhybriden. Limicola 2: 80. – HÖLZINGER, J. (1987): Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 1. Gefährdung und Schutz. Ulmer, Stuttgart. – HÖLZINGER, J., U. MAHLER & C. STOHL (1999):

- Aktuelle Beobachtungen im 2. Halbjahr 1998 - mit Nachträgen (Folge 49). Ornithol. Schnellmitt. Bad.-Württ. N. F. 60/61: 14-22. – HUDEC, K. & J. ROOTH (1995): Die Graugans. Neue Brehm Bücherei 429, Nachdruck der 1. Aufl. von 1970. Westarp, Magdeburg. – HÜPPELER, S., H. KÖSTER & K.-H. CHRISTMANN (1998): Die Weißwangengans (*Branta leucopsis*) - ein neuer Brutvogel am Unteren Niederrhein. Charadrius 34: 54-56.
- JACKSON, M. F. (1959): A Hybrid between Barrow's and Common Goldeneyes. Auk 76: 92-94. – JACOBY, H., G. KNÖTZSCH & S. SCHUSTER (1970): Die Vögel des Bodenseegebietes. Ornithol. Beob. 67, Beiheft 1970. – JAKOBS, R.-E. (1988): Ein seltener Vogel fasziniert Ornithologen. Nordwest-Zeitung (Oldenburg). 3.6.1988. – JAKOBS, R.-E. (1989): Er ist wieder da: Jahrhundert-Mischling ist nach Wangerooge zurückgekehrt. Nordwest-Zeitung, 19.4.1989. – JAKOBS, R.-E. (1989): Wangerooger Hybride hatte Bruder. Nordwest-Zeitung (Oldenburg). 22.3.1989. – JANSSON, T. (1984): Kanadagas x Gragas = ?? (sic!). Calidris 13: 38-40. – JAUCH, W. A. (1952): Ein wildebender Bastard der Tafelente x Kolbenente. Vögel der Heimat 22: 71-74. – JIGUET, F. (1999): Photoforum: hybrid American wigeons. Birding World 12: 247-252. – JOHNSGARD, P. A. (1960): Hybridization in the Anatidae and its taxonomic implications. Condor 62: 25-33. – JOHNSGARD, P. A. (1961): Evolutionary relationships among the North American Mallards. Auk 87: 3-43. – JOHNSGARD, P. A. (1963): Handbook of Waterfowl Behavior. Cornell University Press. – JOHNSGARD, P. A. (1967): Sympatry changes and Hybridization incidence in Mallards and Black Ducks. The American Midland Naturalist 77: 51-63. – JOHNSGARD, P. A. (1968): Some putative Mandarin hybrids. Bull. Brit. Ornithol. Club 88: 140-148. – JONSSON, L. (1992): Die Vögel Europas und des Mittelmeerraumes. Kosmos, Stuttgart. – JOYNER, D. E. (1976): Effects of interspecific nest parasitism by redheads and ruddy ducks. J. Wildl. Manage. 40 (1): 33-38. – JOYNER, D. E. (1983): Parasitic egg-laying in redheads and ruddy ducks in Utah: Incidence and success. Auk 100: 717-725.
- KALBE, L. (1990): Der Gänsesäger. Neue Brehm Bücherei 604. 1. Aufl., Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt. – KASPAREK, M. (1996): Dismigration und Brutarealexpansion der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*). J. Ornithol. 137: 1-33. – KEILHOLZ, E. (1988): „Oberlausitzer Rätsel-Tauchente“. Falke 35: 294-295. – KEIZER, R. (1994): Hybride Ringsnaveleend x Kuifeend bij Abcoude in januari-februari 1993. Dutch Birding 16: 12-26. – KERKAU, H.-J. (1999): „Motzer“ im Revier. Wild und Hund Heft 18/1999: 76-77. – KESTENHOLZ, M. (1997): Status der Mandarinente *Aix galericulata* in der Schweiz. Ornithol. Beob. 94: 53-64. – KING, J. R. (1999): Taxonomy of *Anas* ducks: Green-winged Teal is a separate species. Birding World 12: 344. – KIRKPATRICK, M. (1982): Sexual selection and the evolution of female choice. Evolution 36: 1-12. – KNIEF, W., R. K. BERNDT, T. GALL, B. HÄLTERLEIN, B. KOOP & B. STRUWE-JUHL (1995): Die Brutvögel Schleswig-Holsteins - Rote Liste. Landesamt f. Naturschutz u. Landschaftspflege Schleswig-Holstein, Kiel. – KÖHLER, P. (1991): Mauserzug, Schwingenmauser, Paarbildung und Wegzug der Schnatterente *Anas strepera* im Ismaninger Teichgebiet. Ornithol. Anz. 30: 115-149. – KÖHLER, P. U. KÖHLER, J. PYKAL, E. V. KROSIGK & U. FIRSCHING (1995): Dauerpaare trotz Mauserzug? Paarbildung während der Familienauflösung bei Schnatterenten *Anas strepera*. J. Ornithol. 136: 167-175. – KOLBE, H. (1972): Die Entenvögel der Welt. Ein Handbuch für Liebhaber und Züchter. J. Neuman-Neudamm, Melsungen, Basel, Wien. – KOLBE, H. (1977): Wasservögel in Freiland und Gehege. Neumann-Neudamm, Melsungen, Berlin, Basel, Wien. – KOLBE, H. (1999): Die Entenvögel der Welt. Ulmer, Stuttgart. 5., völlig überarbeitete und neugestaltete Auflage. – KÖNIGSTEDT, D. (1988): Eine Saatgans (*Anser fabalis*) mit weißem Stirnfleck. Ornithol. Mitt. 40: 39. – KOOP, B. (1998): Die Brutansiedlung und Bestandsentwicklung der Weißwangengans *Branta leucopsis* in Schleswig-Holstein. Limicola 12: 72-76. – KRALJ, J., D. RADOVIC & V. TUTIS

- (1998): Numbers and seasonal activity of Anatidae at Draganic fishponds in NW Croatia. Vogelwelt 119: 21-29. – KREUTZKAMP, I. (1996): Die Graugans (*Anser anser*) in Hamburg und Umgebung. Hamb. avifaun. Beitr. 28: 129-158. – KROSIGK, E. v. (1989): Europa-Reservat Ismaninger Teichgebiet 36. Bericht 1985-1987. Anz. ornithol. Ges. Bayern 27: 173-226. – KUIPER, K. (1920): Steriele soortsbastarden. Genetica 2: 289-299. – KUYIKEN, E. (1970): Melanisme, Albinisme en andere kleurafwijkingen bij wilde ganzen. Gerfaut 60: 3-25. – KURODA, N. (1924): On the Japanese Geese. Tori 4 (18): 195-204. [Text komplett japanisch ohne englische Zusammenfassung; auf S. 200 2 Zeichnungen *A. cygnoides* x *A. fabalis*.]
- LANG, A., A. MÜLLER, F. LANGE & A. LANGE (1999): Der Starnberger See als Rast- und Überwinterungsgewässer für die Kolbenente *Netta rufina* von 1966 bis 1998. Ornithol. Anz. 38: 21-30. – LAWRENCE, T. & P. GASSON (1992): A Ring-necked Duck hybrid pitfall. Birding World 5: 233. – LEBRET, T. (1983): Bastarden van Brandgans *Branta leucopsis* x Sneuwgans *Anser caerulescens*. Limosa 56: 18-19. – LEOPOLD, M. F. & E. C. L. MARTEIJN (1983): Waarschijnlijke bastaard Bergeend *Tadorna tadorna* x Nijlgans *Alopochen aegyptiacus* op het Balzgand. Limosa 56: 258-259. – LIND, H. & H. POULSEN (1963): On the morphology and behaviour of a hybrid between Goosander and Shelduck (*Mergus merganser* L. x *Tadorna tadorna* L.). Zeitschr. f. Tierpsychologie 20: 558-569. – LIPPERT, W. (1981): Kanadagans *Branta canadensis* mit weißem Gesicht und Vorderhals. Falke 27: 128. – LIVEZEY, B. C. (1996): A phylogenetic analysis of modern pochards (Anatidae: Aythyni). Auk 113: 74-93. – LORENZ, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden. J. Ornithol. Erg.Bd. 3 (Festschrift Heinroth): 194-294. – LORENZ, K. (1951): Comparative studies on the behaviour of the Anatinae. Avic. Mag. 57: 157-182. – LORENZ, K. (1952): Comparative studies on the behaviour of the Anatinae. Avic. Mag. 58: 8-17; 61-72; 86-94; 172-184. – LORENZ, K. (1953): Comparative studies on the behaviour of the Anatinae. Avic. Mag. 24-34; 90-91. – LUDWICHOWSKI, I. (1996): Erstverpaarung und Partnertreue von Männchen einer norddeutschen Population der Schellente (*Bucephala clangula*). Corax 16: 388-392.
- MACDONALD, M. A. & J. E. NEWBY (1971): A wild shot Pintail x Mallard hybrid. Bull. Brit. Ornithol. Club 91: 92-93. – MADGE, S. & H. BURN (1989): Wassergeflügel. Parey, Hamburg. – MANSON-BAHR (1953): Reverse Mutation in Ducks (Mallard-New Zealand Gray Duck): Bull. Brit. Ornithol. Club 73: 61-62. – MARBOT, T. (1998): Die Schellente *Bucephala clangula* als Brutvogel am Bieler See. Ornithol. Beob. 95: 325-326. – MARCHANT, S. & P. J. HIGGINS (1990): Handbook of New Zealand & Antarctic Birds. Vol 1: Ratites to Ducks. S. 1332-1334. – MARTIN, P. R. & B. M. DILABIO (1994): Natural hybrids between the Common Goldeneye, *Bucephala clangula*, and the Barrow's Goldeneye, *B. islandica*. Canadian Field Naturalist 108: 195-198. – MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press. – MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg. – MCILHENNY, E. A. (1937): Results of 1936 Bird Banding Operations at Avery Island, Louisiana, with special references to sex ratios and hybrids. Bird Banding 8: 117-121. – MCKINNEY, F., S. R. DERRICKSON & P. MINEAU (1983): Forced copulations in waterfowl. Behaviour (Leiden) 86: 250-294. – MEIER, W. (1995): Foto von Schwanen- x Grauganshybriden. Vogelkdl. Hefte Edertal 21: 74. – MEISE, W. (1928): Rassenkreuzungen an den Arealgrenzen. Verh. dt. Zool. Ges. 32: 96-105. – MEYER, J. (1994): Ein *Anas platyrhynchos*-Hybrid mit *Netta peposaca*-Merkmalen. Ornithol. Mitt. 46: 143-144. – MEYER, J. (1995): Bastardierung von Gänsen in den Rheinauen. Ornithol. Mitt. 47: 31-35. – MEYER, J. (1996): Interspezifische Adoption bei Gänsen: Evidenz für Brutparasitismus bei der Graugans. Ornithol. Mitt. 48: 282-284. – MILLER, A. (1985): Goldeneyes displaying with Smew. Brit. Birds 78: 192. – MOOIJ, J. H. (1995): Ergebnisse der Gänsezählungen in Deutschland 1988/89 bis 1992/93. Vogelwelt 116:

- 119-132. – MOORE, W. S. & D. B. BUCHANAN (1985): Stability of the northern flicker hybrid zone in historical times: implications for adaptive speciation theory. *Evolution* 39(1): 135-151.
- NAACKE, J. (1997): Auswertung der Ergebnisse der Gänsezählungen 1995/96 in den neuen Bundesländern. *Bucephala* 3: 19-33. – NAGY, E. (1950): Über Gänsebastarde. *Syllogomena Biologica*. (Festschrift O. Kleinschmidt), Leipzig und Wittenberg: 256-266. – NAUMANN, J. A. (1820-44): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands. Fleischer, Leipzig; 12 Bände. – Neue ergänzte und erweiterte Ausgabe von C. R. HENNICKE (1897-1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Köhler, Gera; 12 Bände. – NELSON, H. K. (1952): Hybridization of Canada Geese with Blue Geese in the wild. *Auk* 69: 424-428. – NEUNZIG, R. (1924/25): Zur Genealogie eines trigenären Mischlings. *Pallasia* 2: 36-40. – NEWTON, A. (1860): On some hybrid ducks. *Proc. Zool. Soc. London* 28: 336-339. – NORMAN, F. I. (1990): Macquarie Island Ducks - habitats and hybrids. *Notornis* 37: 53-58.
- Ogilvie, M. & S. Young (1998): Photographic handbook of the Wildfowl of the world. New Holland, London. – OGILVIE, M. et al. (1996): Rare breeding birds in the United Kingdom in 1993. *Brit. Birds* 89: 69-70. – OLIPHANT, L. W. (1991): Hybridization between a Peregrine Falcon and a Prairie Falcon in the wild. *J. Raptor Res.* 25: 36-39. – OSBORNE, K. (1972): The need for caution when identifying Scaup, Ferruginous Duck and other species of the genus *Aythya*. *London Bird Report* 36: 86-91. – OSBORNE, K. (1985): Mystery photograph 97. Tufted Duck x Pochard. *Brit. Birds* 78: 40-41. – OWEN, M. & P. SHIMMINGS (1992): The occurrence and performance of leucistic Barnacle Geese *Branta leucopsis*. *Ibis* 134: 22-26. – OXFORD, M. (1991): Graugans (*Anser anser*) - Kanadagans (*Branta canadensis*) - Hybriden bei Erfurt. *Ornithol. Mitt.* 42: 155-156.
- PATON, J. B., R. STORR, L. DELROY & L. BEST (1992): Patterns to the distribution and abundance of mallards, pacific black ducks and their hybrids in South Australia in 1987. *South Australian Ornithologist* 31: 103-110. – PELCHEN, H. (1998): Aus dem Verhalten verstädterter Kolbenenten *Netta rufina* am Kleinhesseloher See in München. *Ornithol. Anz.* 37: 46-54. – PERRINS, C. M. (1961): The „Lesser Scaup“ problem. *Brit. Birds* 54: 49-54. – PETERJOHN, B. (1989): „description of a probable Tufted Duck x Lesser Scaup hybrid.“ *American Birds* 43: 487. – PETERSON, R., G. MOUNTFORT & P. A. D. HOLLAND (1985): Die Vögel Europas. Parey, Hamburg. – PHILLIPS, J. C. (1915): Experimental studies of hybridization among ducks and pheasants. *J. exp. Zoology* 18: 69-143. – PHILLIPS, J. C. (1928): Another 'Swoose' or Swan x Goose Hybrid. *Auk* 45: 39-41. – POLL, H. (1911): Über Vogelmischlinge. *Verhandlungen des V. Intern. Ornithol.-Kongr. Berlin 1910*: 398-468. – PRESTWICH, A. A. (1960): On mandarin duck hybrids. *Avicult. Mag.* 66: 5-8. – POWELL, C. (1989): More hybrid ducks. *Birding World* 2: 72-73.
- RANDLER, C. (1992): Foto eines Tafel- x Moorentenhybrids. *Limicola* 6: 98. – RANDLER, C. (1994): Hybrideinfluß von Hausenten und Zuchtformen bei semi-domestizierten Stockenten (*Anas platyrhynchos*) - eine Studie aus dem Großraum Stuttgart. *Ornithol. Anz.* 33: 31-35. – RANDLER, C. (1998a): Bastarde „bereichern“ das bunte Bild der Wasservögel: Enten und Gänse, wie man sie nicht in Bestimmungsbüchern findet. *Der Falke* 45: 18-21. – RANDLER, C. (1998b): Hybrid waterfowl in Western Central Europe. *Brit. Birds* 91: 573-574. – RANDLER, C. (1998c): Wasservogelhybriden (Anseriformes) mit Neozoenbeteiligung in Deutschland - erste Ergebnisse einer Umfrage. *Ber. Vogelschutz* 36. – RANDLER, C. (1999): Zum Auftreten von Hybriden zwischen Tafel- und Reiherente *Aythya ferina* x *A. fuligula* in Deutschland, Österreich und der Schweiz. *Vogelwelt* 120: 211-220. – RANDLER, C. (im Druck, a): Zusammenfassende Übersicht zum Auftreten von Tafel- x Moorentenhybriden (*Aythya ferina* x *A. nyroca*) im westlichen Mitteleuropa. *Vogelwarte* 40. – RANDLER, C. (im Druck, b): Wasservogelhybriden. In: HÖLZINGER,

- J. (Hrsg.): Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 2.1, Nichtsingvögel 1. Ulmer, Stuttgart – RANDLER, C. & J. BLESSING (1995): Ein Hybrid Moorente (*Aythya nyroca*) x Tafelente (*A. ferina*) am Max-Eyth-See in Stuttgart. Ornithol. Jh. Bad.-Württ. 11: 239-240. – RHEINWALD, G. (1993): Atlas der Verbreitung und Häufigkeit der Brutvögel Deutschlands - Kartierung um 1985. Schr.-Reihe DDA 12: 1-264. – RHYMER, J. M., M. J. WILLIAMS & M. J. BRAUN (1994): Mitochondrial analysis of gene flow between New Zealand mallards (*Anas platyrhynchos*) and grey ducks (*A. superciliosa*). Auk 111: 970-978. – RHYMER, J. M. & D. SIMBERLOFF (1996): Extinction by hybridization and introgression. Ann. Rev. Ecol. Syst. 27: 83-109. – RIGBÄCK, L. (1986): Observation av en *Aythya*-hybrid. Calidris 15: 71-72. – ROBBERSON, D. (1993): A note on Hybrid White Geese. A Cautionary Tale. Birding Feb. 1993: 50-53. – ROBERTS, M. (1999): Domestic Duck and Geese in Colour. The Gold Cockerel Series. Domestic Fowl research, Kennerleigh, Devon. [ISBN: 0 947870 03 2]. – ROHWER, F. C. & M. G. ANDERSON (1988): Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair-formation in migratory waterfowl. Current Ornithology 5 (Chapter 4): 187-221. Plenum Press, New York. – ROY, H. (1995): „Enten-Mischehen“ auf unseren Züchterteichen. Geflügelbörse 16: 12-13. – RUCNER, D. (1963): Prilog poznavanju bastardâ porodice Anatidae nadenih u Jugoslaviji., Larus 15: 183-197; [deutsche Zusammenfassung]. – RUTSCHKE, E. (1987): Die Wildgänse Europas. Aula, Wiesbaden. – RUTSCHKE, E. (1990): Die Wildenten Europas. Aula, Wiesbaden. – RUTSCHKE, E. (1992): Die Wildschwäne Europas. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- SAGE, B. L. (1958): Hybrid Ducks in New Zealand. Bull. Brit. Ornithol. Club 78: 108-113. – SAGE, B. L. (1962): Albinism and melanism in birds. Brit. Birds 55: 201-225. – SAGE, B. L. (1962a): Notes on some Ferruginous White-eye x Tufted Duck hybrids. Bull. Brit. Ornithol. Club 82: 55-60. – SAGE, B. L. (1963): Notes on Scaup x Tufted Duck hybrids. Brit. Birds 56: 22-27. – SAMWALD, O., F. SAMWALD & A. RANNER (1994): Zum Auftreten von Tafel- x Moorenten-Hybriden (*Aythya ferina* x *Aythya nyroca*) in Ostösterreich. Egretta 37: 28-32. – SCHÄFER, M. W. & H. SCHÄFER (1989): Ein Freilandhybride Weißwangengans (*Branta leucopsis*) und Kanadagans (*Branta canadensis*). Ornithol. Mitt. 41: 59-64. – SCHÄFFER, N. & A. SCHÄFFER (1999): Weltweit bedrohte Vogelarten in Europa: Die Moorente. Falke 46: 12-18. – SCHARLAU, A. (1987): Beobachtungen an zwei Stockente-Spießente-Bastarden (*Anas platyrhynchos* x *acuta*). Charadrius 24: 252-253. – SCHERER, S. & T. HILSBURG (1982): Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae - eine systematische und evolutionstheoretische Betrachtung. J. Ornithol. 123: 357-380. – SCHIFFERLI, L. (1992): Ergebnisse der Wasservogelzählungen von Mitte Januar, 1988 bis 1991. Ornithol. Beob. 89: 81-91. – SCHMID, H., R. LUDER, B. NARF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (1998): Schweizer Brutvogelatlas. Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993-1996. Schweizerische Vogelwarte, Sempach. – SCHONEWALD-COX, C. M., S. M. CHAMBERS, B. MCBRYD & L. THOMAS (1983): Genetics and conservation. A reference for managing wild animal and plant populations. Menlo Park, California; Cummings.
- SCHÖNFELD, M. (1982): Beitrag zur Biologie der Schwäne. Falke 29: 205-206. – SCHUSTER, S., V. BLUM, H. JACOBY, G. KNÖTZSCH, H. LEUZINGER, M. SCHNEIDER, E. SEITZ, P. WILLI (1983): Die Vögel des Bodenseegebietes. Konstanz. – SCHÜTT, R. (1994): Hybriden bei Tauchenten der Gattung *Aythya* - Beobachtungen vom Unterlauf der Trave bei Lübeck. Vogelwelt 115: 185-196. – SCHÜTT, R. (1995): Großgefiedermauser weiblicher Bergenten *Aythya marila* am Dassower See bei Lübeck weit außerhalb des Brutgebietes. Vogelwelt 116: 3-9. – SCHWARZ, M. (1961): Über einen vermutlichen Bastard zwischen Moor- und Reiherente. Ornithol. Beob. 58: 93-96. – SCOTT, B. (1993): Red-crested Pochard hybrids. Brit. Birds 86: 573. – SCOTT, D. A., & P. M. ROSE (1996): Atlas of Anatidae Populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands Interna-

- tional Publication 41: 1-336. – SEYMOUR, N. R. (1990): Forced copulations in sympatric American black ducks and mallards in Nova Scotia. *Can. J. Zool.* 68: 1691-1696. – SHARPE, R. S. & P. A. JOHNSGARD (1966): Inheritance of behavioural characters in F2 mallard x pintail (*Anas platyrhynchos* L. x *Anas acuta*) hybrids. *Behaviour* 27: 259-272. – SHIMIZU, Y. (1993): A hybrid between the Mallard and the Pintail. *Strix* 12: 254-255. [Japanisch mit englischem summary.] – SHIOTA, T. (1987): A challenge in the identification of hybrid American and Eurasian Wigeon. *Yacho* 496,6: 18-19 [Japanisch]. – SHORT, L. L. (1969): Taxonomic aspects of avian hybridization. *Auk* 86: 84-104. – SIBLEY, C. L. (1938): Hybrids of and with North American Anatidae. *Proc. 9th Intern. Ornithol. Congress Rouen*. 327-335. – SIBLEY, D. (1994): A guide to Finding and Identifying Hybrid Birds. *Birding* 26: 162-177. – SIEBER, C. & F. EISLÖFFEL (1998): Das Auftreten von Wasservogelhybriden im Regierungsbezirk Koblenz. *Fauna Flora Rheinland-Pfalz, Beiheft* 23: 189-195. – SMALLSHIRE, D. (1986): The frequency of hybrid ducks in the midlands. *Brit. Birds* 79: 87-89. – SORENSON, M. D. (1991): The functional significance of parasitic egg-laying and typical nesting in redhead ducks: an analysis of individual behaviour. *Anim. Behav.* 42: 777-796. – SORENSON, M. D. (1993): Parasitic egg-laying in Canvasbacks: Frequency, success, and individual behavior. *Auk* 110: 57-69. – SORENSON, M. D. (1997): Effects of intra- and interspecific brood parasitism on a precocial host, the canvasback, *Aythya valisneria*. *Behav. Ecol.* 8: 153-161. – SOOTHILL, E. & P. WHITEHEAD (1996): Wildfowl - a world guide. Blandford, London. – STÖHR, A. (1999): Foto eines Schwanen- x Grauganshybriden mit Schwanengänsen. *Limicola* 13: 148. – STÖHR, A. (1999): Foto eines Streifen- x Weißwangenganshybriden. *Limicola* 13: 274. – SUDFELDT, C. (1998): "Neubürger" in den Rieselfeldern - die Kanadagans. *Jahresber. Biol. Station "Rieselfelder Münster"* 2: 6-11. – SUDFELDT, C., J. NAACKE, E. RUTSCHKE & J. MOOIJ (1997): Bestandssituation und -entwicklung überwinternder Wasservögel in Deutschland - Mögliche Einflüsse und Auswirkungen durch den Beitritt Deutschlands zur RAMSAR-Konvention. *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 51: 89-129. – SUTER, H. (1953): Ein Entenbastard bei Aarau. *Ornithol. Beob.* 50: 9-12. – SUTTER, E. (1959): Ein Stockenten-Krickentenbastard von Ingenbohl (Sz). *Ornithol. Beob.* 56: 19-21. – SVENSSON, L., P. J. GRANT, K. MULLARNEY & D. ZETTERSTRÖM (1999): Der neue Kosmos Vogelführer. Franckh-Kosmos, Stuttgart. – SWARTH, H. S. (1915): An apparent hybrid between species of the genera *Spatula* and *Querquedula*. *Condor* 17: 115-118.
- TEGELSTRÖM, H. & H. P. GELTER (1990): Haldane's rule and sex biased gene flow between two hybridizing flycatcher species (*Ficedula albicollis* and *F. hypoleuca*). *Aves: Muscicapidae*. *Evolution* 44(8): 2012-2021. – TEGELSTRÖM, H. & G. SJOBERG (1995): Introduced Swedish Canada geese (*Branta canadensis*) have low levels of genetic variation as revealed by DNA fingerprinting. *J. Evol. Biol.* 8: 195-207. – TELFER, M. G. (1991): *Aythya* hybrid identification. *Brit. Birds* 84: 575. – TRAUGER, D. L., A. DZUBIN & J. P. RYDER (1971): White geese intermediate between Ross' Geese and Lesser Snow Geese. *Auk* 88: 856-875. – TUCKER, G. M. & M. F. HEATH (1994): Birds in Europe: their conservation status. *BirdLife Conserv. Series* 3: 1-600.
- VALJUS, M. (1971): Zur Biologie der Graugans und ihrer Hybriden. *Tag.-Ber. dt. Akad. Landwirtsch.-Wiss.* 113: 335-346. – VAN DEN BERGH, A.B. (1991): Iris colour of hybrid Tufted Duck x Pochard. *Brit. Birds* 84: 574-575. – VAN DER LEE, H. F. & G. L. OUWENEEL (1976): Een waarschijnlijke hybride tussen Roodhalsgans *Branta ruficollis* en Brandgans *Branta leucopsis*. *Limosa* 49: 213-215. – VINICOMBE, K. E. (1982): Identification of female, eclipse male and first-winter male Ring-necked Ducks. *Brit. Birds* 75: 327-328. – VOGEDES, W. (1991): Foto eines Männchen Tafel- x Moorente. *Fauna Flora Rheinland-Pfalz Beiheft* 2: 28. – VOOUS, K. H. (1955): Hybrids of Scaup Duck and Tufted Duck (*Aythya marila* x *Aythya fuligula*). *Ardea* 43: 284-286.

WACKERNAGEL, H. (1972): Brandente *Tadorna tadorna* x Eiderente *Somateria mollissima*, ein neuer Bastard bei den Entenvögeln. Ornithol. Beob. 69: 253-254. – WALDERSEE, J. Graf v. (1980): Mischlinge von Graugans (*Anser anser*) und Kanadagans (*Branta canadensis*) in freier Wildbahn. Ornithol. Mitt. 38: 191-192. – WATTEL, J. & J. M. HARRISON (1968): Some hybrid ducks in the collection of the Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam. Beaufortia 15: 209-220. – WAUGH, D. R. (1976): Probable Scaup x Tufted Duck hybrids. Scottish Birds 9: 119-122. WEIß, I. (1992): Foto eines Tafel- x Reiherentenhybrids. Limicola 6: 98. – WEISE, R. (1992): Zum Brutbestand der Kolbenente (*Netta rufina*) in Deutschland. Ornithol. Mitt. 44: 115-119. – WELLER, M. W. (1957): Growth, Weights, and Plumages of the Redhead, *Aythya americana*. Wilson Bull. 69: 5-38. – WILLE, V. (1998): Ergebnisse der Gänsezählungen am Niederrhein der Winter 1994/95 bis 1996/97. Charadrius 34: 75-89. – WILLI, P. (1961): Eine Amerikanische Bergente (*Lesser Scaup*) am Stausee Klingnau? Ornithol. Beob. 58: 96-97. – WILLIAMS, M. & C. RODERICK (1973): The breeding performance of Grey duck (*Anas superciliosa*), mallard (*Anas platyrhynchos*) and their hybrids in captivity. Intern. Zoo Yearbook 13: 62-69. – WINKLER, R. (1999): Avifauna der Schweiz. Ornithol. Beob. Beiheft 10. – WIRTZ, P. (1999): Mother species - father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. Animal Behaviour 58: 1-12. – WITHERBY, H. F. (1912): The „Bimaculated Duck“. Brit. Birds 6: 347-348. – WITT, K., H.-G. BAUER, P. BERTHOLD, P. BOYE, O. HÜPPOP & W. KNIEF (1996): Rote Liste der Brutvögel Deutschlands. 2. Fassung, 1.6.1996. Ber. Vogelschutz 34: 11-36. – WONNEBERGER, G. (1998): Ergebnisse zehnjähriger Untersuchungen (1986-1995) an eingebürgerten Graugänsen (*Anser anser*) im NSG „Fleuthkuhlen“, Kreis Kleve. Charadrius 32: 96-109. – WÜST, W. (1935): Ein Bastard Tafel - (*N. fuligula* [L.] Reiherente (*Nyroca f. ferina* [L.]) (sic). Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vögel 11: 149-150. – WÜST, W. (1937): Ein wildlebender Bastard Tafel- x Reiherente, *Nyroca f. ferina* (L.) x *Nyroca fuligula* (L.). Verh. ornithol. Ges. Bayern 21: 137-138. – WÜST, W. (1952): Was im Feld-Vogelbestimmer nicht steht. Ornithol. Mitt. 4: 4-7. – WÜST, W. (1981): Avifauna Bavariae. Die Vogelwelt Bayerns im Wandel der Zeit. Band I. Ornithol. Ges. Bayern, München. ZANG, H., P. KUNZE & M. WADEWITZ (1997): Die Graugans *Anser anser* Brutvogel im Nördlichen Harzvorland (Niedersachsen, Sachsen-Anhalt). Ornithol. Jber. Mus. Heineanum 15: 89-95.

8. Anhang

Appendix - Wissenschaftliche Namen - scientific names

Amerikanische Pfeifente	American Wigeon	<i>Anas americana</i>
Augenbrauenente	Pacific Black Duck	<i>Anas superciliosa</i>
Baerente	Baer's Pochard	<i>Aythya baeri</i>
Bahamaente	White-cheeked Pintail	<i>Anas bahamensis</i>
Bergente	Greater Scaup	<i>Aythya marila</i>
Blaufügelente	Blue-winged Teal	<i>Anas discors</i>
Blaufügelwaldsänger	Blue-winged Warbler	<i>Vermivora pinus</i>
Bläßgans	White-fronted Goose	<i>Anser albifrons</i>
Brandgans	Shelduck	<i>Tadorna tadorna</i>
Brautente	Wood Duck	<i>Aix sponsa</i>
Chilenische Pfeifente	Chiloe Wigeon	<i>Anas sibilatrix</i>
Darwinfinken	Darwin's Finches	<i>Geospiza spec.</i>
Dunkelente	American Black Duck	<i>Anas rubripes</i>
Eiderente	Common Eider	<i>Somateria mollissima</i>
Fleckschnabelente	Spotbill	<i>Anas poecilorhyncha</i>
Gänsesäger	Goosander	<i>Mergus merganser</i>
Gluckente	Baikal Teal	<i>Anas formosa</i>
Goldflügelwaldsänger	Golden-winged Warbler	<i>Vermivora chrysoptera</i>
Goldspecht	Red-shafted Flicker	<i>Colaptes auratus</i>
Goldspecht	Yellow-shafted Flicker	<i>Colaptes auratus</i>
Graugans	Greylag Goose	<i>Anser anser</i>
Graukopfkasarka	South African Shelduck	<i>Tadorna cana</i>
Gürtelfischer	Belted Kingfisher	<i>Ceryle alcyon</i>
Halsbandschnäpper	Collared Flycatcher	<i>Ficedula albicollis</i>
Höckerschwan	Mute Swan	<i>Cygnus olor</i>
Indigofink	Indigo Bunting	<i>Passerina cyanea</i>
Kaisergans	Emperor Goose	<i>Anser canagicus</i>
Kanadagans	Canada Goose	<i>Branta canadensis</i>
Kappensäger	Hooded Merganser	<i>Mergus cucullatus</i>
Kleine Bergente	Lesser Scaup	<i>Aythya affinis</i>
Knäkente	Garganey	<i>Anas querquedula</i>
Kolbenente	Red-crested Pochard	<i>Netta rufina</i>
Krickente	Teal	<i>Anas crecca</i>
Kuckucksente	Black-headed Duck	<i>Heteronetta atricapilla</i>
Kurzschnabelgans	Pink-footed Goose	<i>Anser brachyrhynchus</i>
Lazulifink	Lazuli Bunting	<i>Passerina amoena</i>
Löffelente	Northern Shoveler	<i>Anas clypeata</i>
Madagaskarente	Meller's Duck	<i>Anas melleri</i>
Mandarinente	Mandarin Duck	<i>Aix galericulata</i>
Mittelsäger	Red-breasted Merganser	<i>Mergus serrator</i>
Moorente	Ferruginous Duck	<i>Aythya nyroca</i>
Moschusente	Muscovy Duck	<i>Cairina moschata</i>

Nachtfalke	Nighthawk	<i>Chordeiles minor</i>
Nilgans	Egyptian Goose	<i>Alopochen aegyptiacus</i>
Weißwangengans	Barnacle Goose	<i>Branta leucopsis</i>
Peposakaente	Rosybill	<i>Netta peposaka</i>
Pfeifente	Wigeon	<i>Anas penelope</i>
Präriefalke	Prairie Falcon	<i>Falco mexicanus</i>
Reiherente	Tufted Duck	<i>Aythya fuligula</i>
Riesentafelente	Canvasback	<i>Aythya valisneria</i>
Ringelgans	Brent Goose	<i>Branta bernicla</i>
Ringschnabelente	Ring-necked Duck	<i>Aythya collaris</i>
Rostgans	Ruddy Shelduck	<i>Tadorna ferruginea</i>
Rotaugenente	Southern Pochard	<i>Netta erythrophthalma</i>
Rothalsgans	Red-breasted Goose	<i>Branta ruficollis</i>
Rotkopfente	Redhead	<i>Aythya americana</i>
Rotschulterente	Ringed Teal	<i>Callonetta leucophrys</i>
Saatgans	Bean Goose	<i>Anser fabalis</i>
Schafstelze	Yellow Wagtail	<i>Motacilla flava</i> ssp.
Scheckente	Steller's Eider	<i>Polysticta stelleri</i>
Schellente	Common Goldeneye	<i>Bucephala clangula</i>
Schnatterente	Gadwall	<i>Anas strepera</i>
Schneegans	Snow Goose	<i>Anser caerulescens</i>
Schwanengans	Swan Goose	<i>Anser cygnoides</i>
Schwarzkopf-Ruderente	Ruddy Duck	<i>Oxyura jamaicensis</i>
Schwarzschan	Black Swan	<i>Cygnus atratus</i>
Sichelente	Falcated Duck	<i>Anas falcata</i>
Singschwan	Whooper Swan	<i>Cygnus cygnus</i>
Spatelente	Barrow's Goldeneye	<i>Bucephala islandica</i>
Spießente	Pintail	<i>Anas acuta</i>
Stockente	Mallard	<i>Anas platyrhynchos</i>
Straßentaube	Domestic Dove	<i>Columba livia</i> f. <i>domestica</i>
Streifengans	Bar-headed Goose	<i>Anser indicus</i>
Tafelente	Common Pochard	<i>Aythya ferina</i>
Trauerschnäpper	Pied flycatcher	<i>Ficedula hypoleuca</i>
Türkentaube	Collared Dove	<i>Streptopelia decaocto</i>
Wanderfalke	Peregrine Falcon	<i>Falco peregrinus</i>
Wasservogel	Wildfowl/Waterfowl	<i>Anseriformes</i>
Weißkopf-Ruderente	White-headed Duck	<i>Oxyura leucocephala</i>
Zimtente	Cinnamon Teal	<i>Anas cyanoptera</i>
Zwerggans	Lesser White-fronted Goose	<i>Anser erythropus</i>
Zwergschneegans	Ross's Goose	<i>Anser rossii</i>
Zwergsäger	Smew	<i>Mergus albellus</i>