

DIE VOGELWARTE

BERICHTE AUS DEM ARBEITSGEBIET DER VOGELWARTEN

Fortsetzung von: Der Vogelzug, Berichte über Vogelzugforschung und Vogelberingung

BAND 18

HEFT 2

DEZEMBER 1955

Der Vogelzug als Anpassungsphänomen

Von Henrik Wallgren

Zoologisches Institut der Universität Helsingfors, Finnland

Wenn wir von den bekannten Aufgaben der Beobachtungs- und Beringungsarbeit absehen, sind in den letzten Jahrzehnten die Zugauslösung und das Sichzurechtfinden der ziehenden Vögel der hauptsächliche Gegenstand der Zugforschung gewesen. Das fundamentale biologische Problem „Vogelzug als Adaptationsphänomen“ hat die Aufmerksamkeit der Ornithologen nicht so oft gefesselt. Es ist aber für das Verständnis des Zugmechanismus und der Entstehung des Vogelzuges bedeutsam.

Wichtige Arbeiten auf diesem Gebiet sind die von KENDEIGH (1934, 1939, 1944, 1945, 1949), TWOMEY (1936), SEIBERT (1949) und SCHILDMACHER (1952). Der Verfasser hat in den Jahren 1950 bis 1954 eine vergleichende Untersuchung über Wärmehaushalt und Temperaturtoleranz der Goldammer (*Emberiza citrinella*) und des Ortolans (*E. hortulana*) ausgeführt (WALLGREN 1952, 1954). Diese Arten sind in Europa und Asien in vergleichbarer Weise verbreitet. Beide sind Körnerfresser und beweisen auch in anderen biologischen Punkten Verwandtschaft. Ihre Zugverhältnisse sind jedoch vollkommen verschieden. In der nachstehenden Besprechung werden die Temperaturtoleranz und die Gewichtsschwankungen beider Arten kurz behandelt und die Korrelation der physiologischen Befunde mit Zug und Verbreitung diskutiert.

1. Temperaturtoleranz

Die Temperaturtoleranz beider Arten wurde durch Bestimmung der Respiration in Standardbedingungen (nüchtern und ruhend im Dunkel) in Temperaturen von $+42^{\circ}$ bis -17° C studiert. Zimmeradaptierte Ortolane hatten eine obere Lethalgrenze von etwa $+42^{\circ}$ (relative Feuchtigkeit der Luft etwa 60%) und eine untere von etwa -15° . Die Goldammern hatten entsprechend eine Toleranzzone von etwa $+36$ oder $+37^{\circ}$ bis -40° (berechnet). In feuchtigkeitsgesättigter Luft war die obere Lethaltemperatur beider Arten etwa $+36$ bis $+37^{\circ}$: Der Ortolan ist also für feuchte Hitze relativ empfindlicher als die Goldammer. In Standardbedingungen erträgt also die Goldammer etwa 20° niedrigere Temperaturen als der Ortolan, während der Ortolan 6° höhere Temperaturen als die Goldammer aushält, wenn die Luft nicht zu feucht ist.

Die Adaptation zu natürlichen Temperaturen wurde an Goldammern untersucht, welche das ganze Jahr im Freien gehalten wurden. Im Winter verbesserte sich infolge Verminderung des Umsatzes (zugleich natürlich des Wärmeverlustes) die Kälteresistenz stark. Es wurde auch gezeigt, daß das Gefieder zu verschiedenen Jahreszeiten verschieden gut isoliert. Die oben erwähnten Toleranzgrenzen sind also nicht stabil.

Langer Aufenthalt in konstant hoher Temperatur hatte auf beide Arten eine deutlich nachteilige Einwirkung. Diese Folgen traten aber bei verschiedener Temperatur ein, nämlich bei $+27,5^{\circ}$ für die Goldammer und bei $+32,5^{\circ}$ für den Ortolan. Wir finden hier denselben Unterschied wie in den oberen Lethaltemperaturen. Vögel, die täglich 8 Stunden in der Kühle waren, zeigten die nachteiligen Hitzefolgen nicht.

Der Grundumsatz und die Körpertemperatur stimmen bei beiden Ammern überein. Der wichtigste Grund der verschiedenen Temperaturtoleranz ist beim Gefieder zu suchen. Bild 1 und 2 zeigen deutlich, daß das Gefieder der Goldammer viel dicker ist als das des Ortolans. Dieser Unterschied erklärt wahrscheinlich genügend, warum die Goldammer Kälte besser und Wärme schlechter als der Ortolan aushält.

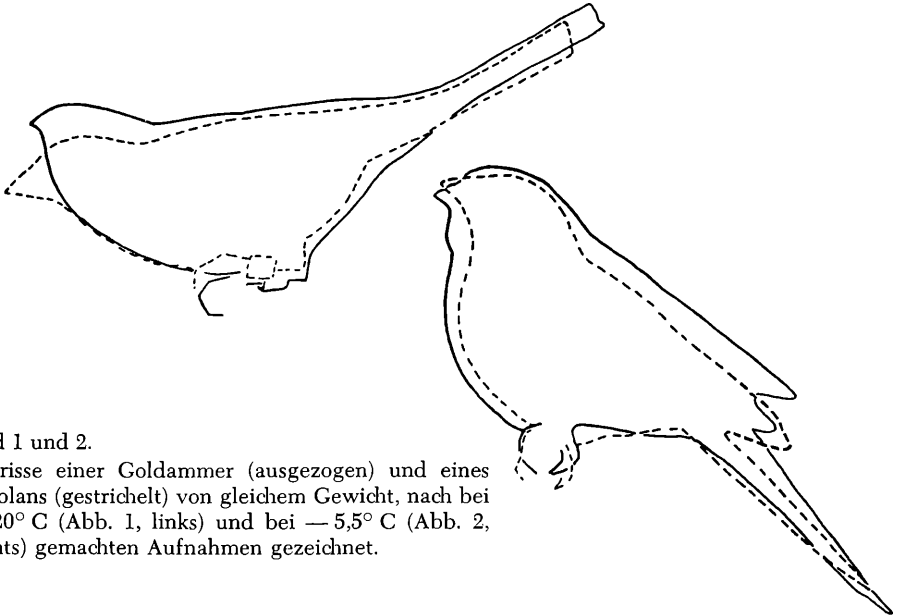


Bild 1 und 2.

Umriss einer Goldammer (ausgezogen) und eines Ortolans (gestrichelt) von gleichem Gewicht, nach bei $+20^{\circ}\text{C}$ (Abb. 1, links) und bei $-5,5^{\circ}\text{C}$ (Abb. 2, rechts) gemachten Aufnahmen gezeichnet.

2. Gewichtsschwankungen

Beobachtungen an verschiedenen Kleinvogelarten zeigen, daß Fettansatz oft mit dem Zug verbunden ist. Das Diagramm (Bild 3) veranschaulicht, wie ganz verschieden sich darin die nicht-ziehende Goldammer und der ziehende Ortolan verhalten. Die Feistigkeit der Ortolane in Käfigen ist aber nicht natürlich: Man weiß, daß freilebende Ortolane während der Zugzeit zwar Fett ansetzen, aber nie so übermäßig wie in der Gefangenschaft. Das Fett ist als Energiequelle für den Zug wichtig. Das Wesentliche ist aber nicht der Fettansatz an sich, sondern vielmehr das Vermögen, Fett schnell anzuspeichern, um es schnell wieder zu verbrennen.

Man hat auf Grund der nur minimalen Steigerung des Futterverbrauchs während der Zugzeit früher vermutet, daß der Fettansatz der Kleinvögel mit einer Verminderung des Grundumsatzes verknüpft sei. Eine solche Verminderung wurde beim Ortolan nicht beobachtet. Dies ist auch leicht verständlich: Eine Futtermenge, die im Verhältnis zum Gesamtverbrauch klein ist, muß schnell zur Gewichtssteigerung führen, wenn sie nicht sofort zur Energieproduktion verwendet wird. Ein Kleinvogel frißt nämlich wegen seines großen Energiever-

brauchs so viel, daß eine Zunahme des Futterverbrauchs um nur 10%, die nicht durch Verstärkung der Aktivität ausgeglichen wird, eine schnelle Gewichtssteigerung bewirken muß. PALMGREN (1944) hat beobachtet, daß das Rotkehlchen unmittelbar vor Nächten mit Zugruhe eine erhebliche Verminderung der Aktivität zeigt. Ein solches Phänomen kann das Fettwerden erleichtern.

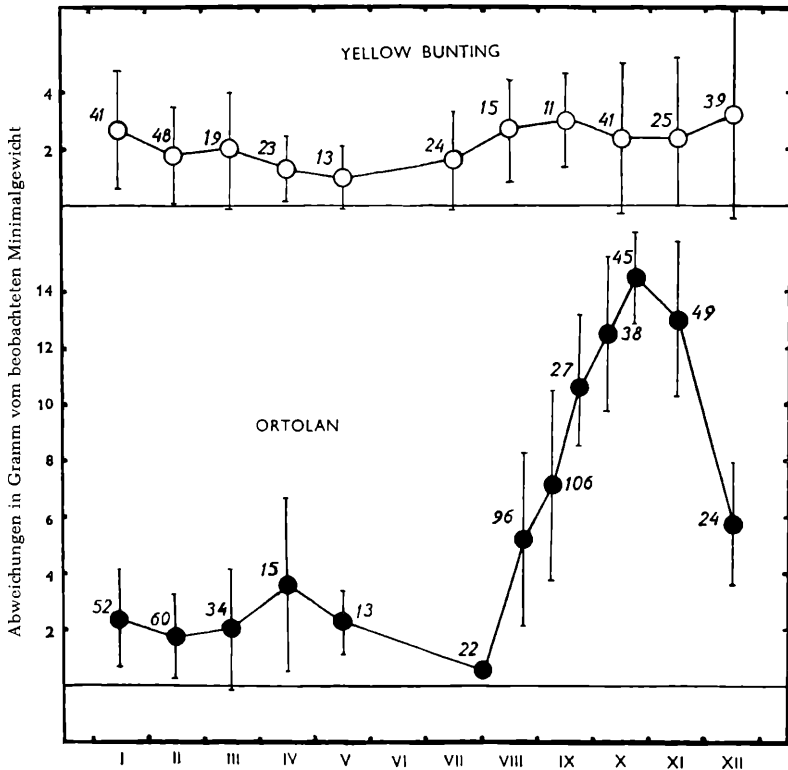


Bild 3. Gewichtsschwankungen der Goldammer (oben) und des Ortolans (unten) als durchschnittliche Abweichungen von dem kleinsten beobachteten Gewicht (0 g), das durchschnittlich 26,4 g (26 Goldammer) und 22,0 g (24 Ortolane) betrug. Die Ziffern an jedem Kreis zeigen die Zahl der Beobachtungen. Die senkrechten Linien geben die Standardabweichungen an.

Die Biochemie des Fettansatzes ist sehr wenig untersucht worden. Über die hormonale Regulation ist mehr gearbeitet worden, doch sind die Ergebnisse noch nicht endgültig. Sehr beachtlich sind die Untersuchungen von MERKEL (1937, 1938) und SCHILDMACHER & RAUTENBERG (1952) über die Wirkung von kleinen Mengen Thyroxin, die Zugruhe hervorrufen und den Appetit steigern. Das Fettwerden ist nur dann möglich, wenn der Vogel mehr frisst als er verbrennt; man weiß aber beinahe nichts von der Regulation des Appetits bei den Vögeln. Eine Umstellung dieses Mechanismus während der Zugzeit scheint aber möglich. Sie muß mit nervösen Veränderungen zusammenhängen, da der Appetit wahrscheinlich teilweise nervös reguliert wird.

Beim Studium dieser Probleme taucht der Gedanke auf, daß mit dem Zug — der ja eine Zeit erheblicher Beanspruchung ist — spezielle Umstellungen des „general adaptation syndrome“ (vgl. SELYE 1950) bewirkt werden. Es kann vielleicht das „ACTH-Cortison“-System eingekoppelt sein. Wenn sich dieses System durch Anstrengungen ändert, wird u. a. die Umbildung von Fett zu Zucker beschleunigt, was offenbar für die Flugleistungen während des Zugs wichtig sein kann.

3. Temperatur und Tageslänge

Experimentelle Resultate wie die im ersten Abschnitt erwähnten dürfen nicht direkt auf natürliche Verhältnisse übertragen werden. Die Temperaturtoleranz warmblütiger Tiere ist auch von Tageslänge, Nahrungszufuhr, Schutz am Schlafplatz usw. abhängig. KENDEIGH hat mit besonderem Nachdruck die Bedeutung der Kombination Tageslänge—Tagestemperatur für das Energiegleichgewicht hervorgehoben.

In den Untersuchungen des Verfassers wurde unter diesen Gesichtspunkten nur das Fettwerden der Ortolane studiert. Es ergab sich, daß die Ortolane in $+8$ bis $+9^\circ$ mindestens 9 Stunden Licht im Tage brauchten, um Fett ansetzen zu können, während sie in $+2$ bis $+3^\circ$ schon 11 Stunden Licht für eine kleine Gewichtssteigerung benötigten. Da sich der Umsatz während des Fettsatzes nicht ändert, haben diese Beobachtungen vielleicht auch eine mehr allgemeine Bedeutung. Man kann theoretisch annehmen, daß für den Ortolan eine Umgebungstemperatur von etwa 0° und eine Tageshelligkeit von 10 Stunden eine kritische Grenze darstellt. Ein solcher theoretischer Wert wäre für die Goldammer etwa -20° und eine Lichtperiode von 10 Stunden.

Diese berechneten Werte stimmen tatsächlich gut mit den wirklichen Verhältnissen überein. Der Verfasser hat alle zugänglichen Angaben über das Vorkommen beider Arten während aller Jahreszeiten zusammengestellt. Auch die Werte für die Mitteltemperatur und die tägliche Lichtperiode sind nach Orten und Monaten ermittelt worden. Sie liegen den Climogrammen (Bild 4) zugrunde. Die Mitteltemperatur und Tageslänge eines Orts zu einer bestimmten Zeit wurden in das Koordinatensystem eingezeichnet. Wenn man die äußersten Punkte mit Linien verbindet, erhält man ein Vieleck, das die verschiedenen Kombinationen von Tageslänge und Mitteltemperatur im Verbreitungsgebiet der Art veranschaulicht. Die vier Climogramme stellen die Verhältnisse im Winter und im Sommer im Verbreitungsgebiet beider Arten dar.

Die schräge Linie links unten im Climogramm für die Goldammer zeigt wiederum, daß ein Vogel bei Temperaturabnahme eine Tagesverlängerung braucht, um genug Nahrung zu finden. Dem entspricht, daß die Goldammer im kalten Osteuropa winters nicht so weit nördlich vorkommt wie im relativ milden Skandinavien. Die Extreme an den Endpunkten der schrägen Linie sind 6 Stunden 20 Minuten in Kombination mit $-9,8^\circ$, ferner 9 Stunden 30 Minuten in Kombination mit $-19,8^\circ$, also eine nicht zu schlechte Übereinstimmung mit dem oben erwähnten theoretischen Wert.

Die Climogramme zeigen auch, daß die Ortolane winters und sommers in einer Umgebung leben, deren Temperaturschwankungen etwa dieselben sind. Die höchste Schwankungsamplitude der Mitteltemperatur ist etwa 27° ; Der entsprechende Wert für die Goldammer ist 45° . Das Verhalten beider Arten gewährleistet ihnen etwa die gleiche Sicherheitszone zwischen den beobachteten kritischen Temperaturgrenzen und den klimatischen Extremen.

Wahrscheinlich haben die verschiedenen temperaturphysiologischen Merkmale für die Entwicklung der Zugverhältnisse entscheidende Bedeutung gehabt. Der Goldammer würde ein ausgeprägter Zug nur geringe Vorteile bringen. Dagegen ist für den Ortolan Wegzug aus dem ganzen Brutgebiet im Herbst eine Lebensbedingung. Es erscheint andererseits wahrscheinlich, daß die Ortolane in ihren Winterquartieren wegen zu hoher Temperatur und Feuchtigkeit nicht nisten können. Der Frühlingszug nordwärts scheint für das Fortleben der Art ebenso wichtig wie der Herbstzug nach dem Süden.

Die Bedeutung der Wärme geht auch daraus hervor, daß die Goldammer nicht so weit südlich vorkommt wie der Ortolan. Beide Arten brüten in den südlichsten Teilen ihrer Verbreitungsgebiete nur in den kühleren Bergen.

Für die Herausbildung des heutigen Zeitpunkts des Ortolan-Herbstzuges ist vielleicht das Fettwerden ausschlaggebend gewesen. Der für den Zug notwendige Fettansatz kann nicht in der Kälte stattfinden. Früher Wegzug hat also einen positiven Selektionswert gehabt.

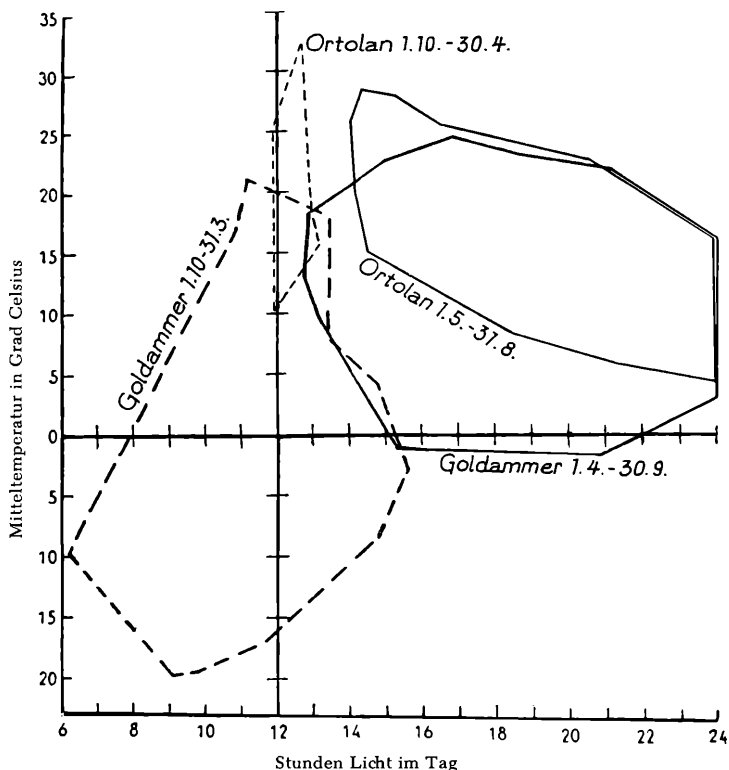


Bild 4. Climogramme über Mitteltemperatur (Ordinate) und Tageslichtdauer (Abszisse) in den Verbreitungsgebieten von Goldammer und Ortolan.

4. Allgemeine Schlußfolgerungen

Es gibt also große Unterschiede in der Temperaturtoleranz einiger ziehenden und nichtziehenden Kleinvögel. Diese Unterschiede haben offenbar die Evolution des Zuges beeinflusst, und in verschiedenen Fällen können sie vielleicht kausale Beziehungen auch zu den heutigen Zugverhältnissen haben. Die biologische Bedeutung des Zuges ist sehr gut beim Ortolan erkennbar.

Im Lichte der hier erwähnten neueren Untersuchungen wird es offenbar, daß in den Termini „innenweltbedingte“ und „außenweltbedingte Zugvögel“ (Purzig 1938) vielleicht ein zu scharfer Unterschied gemacht wird. Man kann ohne genaue Analyse nicht mit Sicherheit behaupten, daß ein Vogel unabhängig von äußeren Faktoren zieht, wie regelmäßig der Zug auch erscheinen mag. Das Klima ist seit dem Beginn der Eiszeiten so veränderlich gewesen, daß in den gemäßigten Gebieten ein stereotyper, von äußeren Faktoren unabhängiger Jahreszyklus kaum hat entstehen können. Der adaptive, dynamische Charakter des Zuges ist nicht genug berücksichtigt worden.

Sehr interessant sind die Untersuchungen von WAGNER & STRESEMANN (1950) und von LACK (1950 a, b), MOREAU (1950), SKUTCH (1950) und VOOUS (1950) über die Faktoren, die auf den Nistbeginn einer Anzahl Arten in verschiedenen, meistens tropischen Regionen einwirken. Sie zeigen, daß die Vögel von nahrungs- und nist-ökologischen Umständen, von der Witterung usw. beeinflußt werden. Es ist offenbar, daß Brutdisposition lange Zeit vorliegen und daß das Brüten bei mancherlei Vogelarten von verschiedenen äußeren Faktoren ausgelöst oder gehemmt werden kann. So verhält es sich auch wahrscheinlich mit dem Zug.

Vergleichende Untersuchungen sind unter dem Gesichtspunkt der Entwicklung des Zuges wichtig. Sie geben auch eine Möglichkeit, die biologische Bedeutung des Zuges zu analysieren. Die Methode erscheint deswegen besonders wichtig, weil sie uns das Problem des regulierenden und auslösenden Mechanismus systematisch zu studieren erlaubt. Für ein erfolgreiches Abgrenzen der entscheidenden Unterschiede zwischen ziehenden und nichtziehenden Arten ist eine möglichst vielseitige Untersuchung der betreffenden Arten die Voraussetzung. Dazu ist die Mitarbeit von Spezialisten auf vielen Gebieten erforderlich. Man muß möglichst viele Vogeltypen untersuchen, da eine einheitliche Erklärung sämtlicher Zugerscheinungen von vornherein unwahrscheinlich erscheint. Die verschiedenen Zugvögel weichen in Hinblick auf Charakter und Entstehung des Zuges gar zu sehr voneinander ab.

L i t e r a t u r

- KENDEIGH, S. C. 1934. The role of environment in the life of birds. Ecol. Monogr. 4: 299—417.
 — 1939. The relation of the metabolism to the development of temperature regulation in birds. J. Exp. Zool. 82: 419—439.
 — 1944. Effect of air temperature on the rate of energy metabolism in the English Sparrow. J. Exp. Zool. 96: 1—16.
 — 1945. Resistance to hunger in birds. J. Wildl. Management 9: 268—278.
 — 1949. Effect of temperature and season on energy resources of the English Sparrow. Auk 66: 113—127.
- LACK, D. 1950a. Breeding seasons in Galapagos. The Ibis 92: 288—316.
 — 1950b. The breeding seasons of European birds. The Ibis 92: 288—316.
- MERKEL, F. W. 1937. Zur Physiologie des Vogelzugtriebes. Zool. Anz. 117: 297—308.
 — 1938. Zur Physiologie der Zugruhe bei Vögeln. Ber. Ver. Schles. Ornith. 23 (Sonderheft): 1—72.
- MOREAU, A. E. 1950. The breeding of African birds. 1. Land birds. The Ibis 92: 223—267.
- PUTZIG, P. 1938. Der Frühwegzug des Kiebitzes (*Vanellus vanellus* L.), etc. J. Orn. 86: 123—165.
- SCHILDMACHER, H. 1952. Stoffwechselfysiologische Studien an männlichen Gartenrotschwänzen (*Phoenicurus ph. phoenicurus* L.). Biol. Zentralbl. 71: 272—282.
- SCHILDMACHER, H., und W. RAUTENBERG. 1952. Über die Wirkung kleiner Mengen von Thyroxin auf das Körpergewicht bei Finkenvögeln. Biol. Zentralbl. 71: 397—405.
- SEIBERT, H. C. 1949. Differences between migrant and non-migrant birds in food and water intake at various temperatures and fotoperiods. Auk 66: 128—153.
- SELYE, H. 1950. Stress. Montreal.
- SKUTCH, A. 1950. The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. The Ibis 92: 185—192.
- TWOMEY, A. C. 1936. Climographic studies of certain introduced and migratory birds. Ecology 17: 122—132.
- VOOUS, K. H. 1950. The breeding seasons of birds in Indonesia. The Ibis 92: 279—287.
- WAGNER, H. O., und E. STRESEMANN. 1950. Über die Beziehungen zwischen Brutzeit und Ökologie mexikanischer Vögel. Zool. Jb. (Syst.) 79: 273—308.
- WALLGREN, H. 1952. On the dependence of standard metabolism upon environmental temperature etc. Ornis Fenn. 29: 44—48.
 — 1954. Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration. Acta Zool. Fenn. 84: 1—110 (Diss.).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1955/56

Band/Volume: [18_1955](#)

Autor(en)/Author(s): Wallgren Henrik

Artikel/Article: [Der Vogelzug als Anpassungsphänomen 61-66](#)