

Zur Kausalanalyse der ökologischen und geographischen Verbreitung der Vögel Nordeuropas.

Von

Pontus Palmgren, Helsingfors.

Mit 2 Abbildungen und 8 Karten im Text.

Die vorliegende Studie bringt in der Hauptsache Gesichtspunkte, zu denen ich durch meine Untersuchungen über die Vögel Finnlands sowie an der Hand der einschlägigen Literatur gekommen bin und die auch richtunggebend für vorgesehene und zum Teil schon in Angriff genommene Spezialuntersuchungen gewesen sind. Ich faßte sie für einen Vortrag zusammen (Dezember 1937 in der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg und Ortsgruppe Königsberg der Deutschen Geographischen Gesellschaft), zunächst ohne eine Veröffentlichung zu beabsichtigen. Die Umarbeitung für den Druck geschah auf freundliche Anregung der Herren Prof. O. KOEHLER und Dr. B. RENSCH, in der Hoffnung, daß die hier vorgelegten Gedanken vielleicht auch weitere Kreise von Ornithologen und Tiergeographen interessieren könnten. Die Darstellung macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit, namentlich hätte eine erschöpfende Literaturübersicht bald ins Uferlose geführt. An der Hand der angeführten Literaturstellen und größeren Handbücher wird aber auch der ornithologisch weniger Orientierte leicht die zuständige vogelkundliche Literatur erschließen können. Besonders bezüglich der „historischen Faktoren“ könnte fast durchgehend auf EKMANS klassische Arbeit verwiesen werden, obwohl ich einzelne Verbreitungsbilder dank der neueren geologischen Untersuchungen in einem etwas anderen Lichte sehe; da aber sein Buch als schwedisch geschrieben nicht so allgemein bekannt ist, wie es verdiente, dürfte es vielleicht nicht unangebracht sein, die einwanderungsgeschichtlichen Probleme so ausführlich zu behandeln, wie es hier geschehen ist.

Die Faktoren, welche die ökologische und geographische Verbreitung der Tiere bestimmen, können wir bekanntlich in zwei Gruppen einteilen: in Umweltfaktoren einerseits, innere Faktoren andererseits. Aber diese Faktoren wirken nicht nur heute; die Verteilung der Tiere spiegelt bekanntlich auch längst vergangene Entwicklungszüge der Erde wieder. Diese Verhältnisse pflegt man unter der Rubrik „historische Faktoren“ zu berücksichtigen als Gegensatz zu den aktuellen. Daß die Trennung keine Wesensverschiedenheit bedeutet, wird zur Genüge aus dem Folgenden hervorgehen.

Historische Faktoren.

Nordeuropa bildet ein dankbares Untersuchungsgebiet in bezug auf die historischen Faktorenkomplexe. In der Zeit, die seit der Eiszeit verflossen ist, haben sich gewaltige Veränderungen des Landschaftsbildes vollzogen, Veränderungen, die heute durch die blühende quartärgeologische Forschung ziemlich gut bekannt sind. In dieser kurzen Zeit von etwa 13 000–15 000 Jahren hat sich die Besiedelung des Raumes durch die Lebewelt hauptsächlich vollzogen.

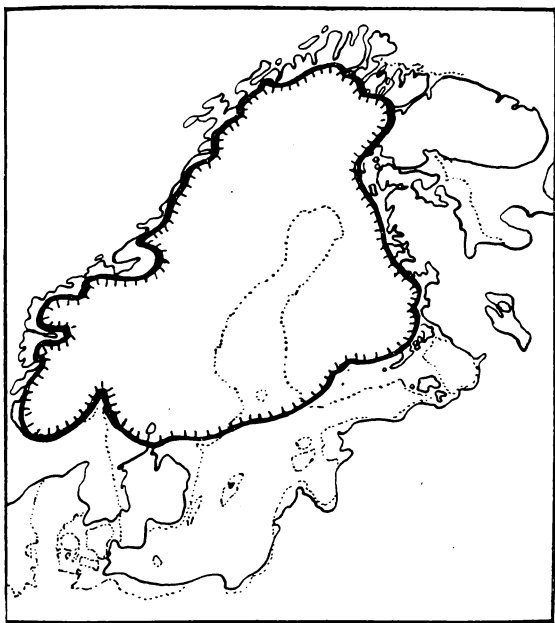
Als Grundlage der folgenden Darstellung sei in aller Kürze die postglaziale Geschichte Finnlands sowie die heute waltende biologisch-regionale Gliederung des Landes in ihren Grundzügen entworfen (vgl. besonders SAURAMO, HYYPPÄ).

Vor ca. 10 400 Jahren traten mit einer Zwischenzeit von ein paar Hundert Jahren zwei ca. 200 Jahre dauernde Pausen in dem Abschmelzen des Eises ein. Der Eisrand stand fast unbeweglich. Als gewaltige Randmoränen entstanden die bekannten Salpausselkäs. Früher hat man angenommen, daß der Eisrand bei diesem Stadium in der Gegend, wo Salpausselkä in Ostfinnland undeutlich wird, weiter in der Hauptsache in nordöstlicher Richtung verlief und daß Lappland sehr spät eisfrei wurde. Wie aber Untersuchungen aus den letzten Jahren nachwiesen, bog in dem Salpausselkästadium der Eisrand in Ostfinnland scharf gegen Norden ab und verlief in nördlicher Richtung weiter: Das östliche Karelien und Nord-Lappland waren schon eisfrei (Karte 1). Am spätesten wurde die nordwestliche Umgebung des Bottnischen Meerbusens eisfrei. Die letzten Kontinentaleisschilder schmolzen erst vor ca. 7000 Jahren ab.

Als das Eis verschwand und die Belastung auf der Erdkruste sich verminderte, hob sich diese; die Landhebung, die immer neue Areale aus dem Wasser steigen ließ, nimmt zwar stetig ab, aber sie ist noch in

den Gegenden des Bottnischen Meerbusens beträchtlich, bis zu ca. 100 cm im Jahrhundert. Auf die verschiedenen Binnensee- und Meeresstadien der Ostsee kann hier nicht eingegangen werden.

Zu den am meisten überraschenden und biologisch bedeutungsvollsten Ergebnissen der quartär-geologischen Forschung gehört die Feststellung, daß die Waldvegetation, erst Birke, sehr bald darauf auch Kiefer und Erle sowie spärlich auch Fichte und sogar edle Laubbäume,



Karte 1. Eisrandlage zur Zeit des Endes des 2. Salpausselkä-Stadiums (ca. 8000 v. Chr.). In der Hauptsache nach SAURAMO, 1937.

dem zurückweichenden Eise sehr schnell folgten. Sogar in Lappland waren wenigstens die tieferen Lagen schon bei dem späteren Salpausselkä-Stadium (ca. 8000 v. Chr.) oder dem frühen Yoldia-Stadium (ca. 7500 v. Chr.) bewaldet (Karte 2), als das Eis noch die Gegenden des Bottnischen Meerbusens bedeckte (HYYPPÄ, 1936). Das Klima der Vegetationsperiode war offenbar mit dem heute in den nicht arktischen Teilen Finnlands herrschenden ziemlich vergleichbar. Das postglaziale Klimaoptimum (Litorinazeit, ca. 4500–1500 v. Chr.) ließ Wälder mit edlen Laubbäumen (Eiche, Ahorn, Lindenbaum, Esche) eine weitere Verbreitung als heute erreichen. Um etwa 4000 v. Chr. erfolgte eine massenhafte Vermehrung der Fichte, im Osten beginnend. Die Fichte eroberte das Gelände von guter bis mittlerer Bonität und wurde so zum domi-

nierenden Waldbildner in Süd- und Mittelfinnland. Die Kiefer behielt die schlechteren Böden. Die Klimaverschlechterung nach 1000 v. Chr. ließ die edlen Laubbäume zurückweichen und sie sind heute nur in den südlichen Gegenden spärlich in der Vegetation vertreten.

Im äußersten Norden ist ein Streifen Tundra übrig geblieben. Der Übergang in den Wald ist ein allmählicher; er wird von einer Zone mit krüppelnden, lose stehenden Feldbirken vermittelt; dieser Zone schließt sich in Finnland eine Zone des reinen Kiefernwaldes an. Die nördlichsten Kiefernwälder sind wenig dicht und licht; aber der Baumbestand schließt sich immer mehr, je südlicher man kommt. Schließlich wird die Fichte auf frischen Böden dominierend.

Der Mensch traf schon früh ein. Ackerbau hat es vielleicht seit etwa 2000–3000 Jahren gegeben, aber die Kulturgegenden haben sich erst langsam ausgedehnt. Der bewohnte Raum umfaßte noch um 1500 n. Chr. nur die Küstengegenden und immer noch ist Finnland ein Land des Waldes. Aber der Wald ist jetzt mit offenem Gelände, mit „Kultursteppe“ mehr oder weniger durchlöchert. Auch das Waldbild ist verändert, in erster Linie durch die Brandwirtschaft, die ursprüngliche Form des Ackerbaues in Finnland. Der Wald wurde gefällt und gebrannt. Aus dem von der Asche gedüngten Boden erhielt man 2 bis 3 Ernten, dann mußten neue Waldareale gebrannt werden; usw. Die alten Brandflächen wurden aber am schnellsten von der Birke und Grauerle besiedelt; erst ganz langsam entwickelt sich darauf die pflanzliche „Klimax“-Gesellschaft, der Nadelwald, nur um wieder der Brandwirtschaft geopfert zu werden. Gewaltige Flächen rings um die Siedlungen wurden so von lichten Laubwäldern eingenommen. In Westfinnland wurde die Brandwirtschaft am frühesten aufgegeben, und die Wälder konnten sich natürlich entwickeln. Aber in Ostfinnland hat sie zum Teil immer noch Bedeutung; und dort beherrschen heute lichte Birkenwälder oder stark birkendurchmischte Mischwälder das Landschaftsbild.

STEGMANN (1936) will die Vögel der paläarktischen Fauna in sieben große ökologisch-geographische Gruppen, „Faumentypen“, einteilen: arktische, sibirische (= Taigavögel), europäische, mediterrane, mongolische, tibetanische, chinesische. Von diesen sind die drei ersten primär in Finnland repräsentiert: Die arktische Gruppe (Arten wie *Plectrophenax nivalis*, *Calcarius lapponicus*, *Lagopus mutus*) auf den Fielden; die Taiga-Gruppe entsprechend der Ausbreitung des Nadelwaldes und des östlichen Verbreitungszentrums in dem größten Teile des Landes, aber mit einer ausgesprochenen Konzentration auf die nordöstlichen Gegenden der hochborealen Zone (Arten wie *Turdus*

musicus und *pilaris*, *Bombycilla garrula*, *Parus cinctus*, *Emberiza rustica* und *pusilla*, *Fringilla montifringilla*, die *Loxia*-Arten, *Pinicola enucleator*, *Perisoreus infaustus*, *Picoides tridactylus*, *Strix nebulosa lapponica*, *Tetrao urogallus*, *Tetrastes bonasia*; vgl. STEGMANN, 1932). Die Vertreter der europäischen Laubwaldfauna sind gemäß ihrer ökologischen Natur und Herkunft mehr auf die südlichen und westlichen Küstengegenden konzentriert, und ihre Verbreitung stimmt mit derjenigen der anspruchsvolleren Gewächse in großen Zügen überein (vgl. Karte 4-5): *Coccothraustes coccothraustes* (sporadisch vorkommend), *Parus caeruleus*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Sylvia nisoria*, *borin*, *atricapilla*, *Turdus merula*, *Picus viridis*, *Lynx torquilla*). Dank der Rodung des Waldes haben sekundär auch Arten, deren Verwandtschaftsbeziehungen und Ökologie unzweifelhaft auf die ariden mediterran-innerasiatischen Gebiete verweisen, Ausbreitungsmöglichkeiten gefunden und sich zum Teil bis über den Polarkreis hinaus verbreitet (*Emberiza hortulana*, *Passer domesticus*, *Lanius collurio*, *Alauda arvensis* u. a.).

Ich möchte aber nicht versuchen, die ganze Vogelfauna Nordeuropas in die an und für sich unzweifelhaft gut begründeten STEGMANNschen Kategorien einzuordnen. Es bleiben doch viele Arten, die eine derart weite Verbreitung in der paläarktischen oder sogar holarktischen Zone haben, daß man gezwungen ist, anzunehmen, daß sie schon vor der Eiszeit oder in den früheren Interglazialperioden sich sehr stark verbreitet hatten. Es gehören zu dieser Gruppe außer vielen Arten der Küsten und der Moore auch eine Reihe von mehr oder weniger an den Wald gebundenen Arten, die aber ausgesprochen euryök sind, wie *Corvus corax* (auch vom Walde unabhängig), *Garrulus glandarius*, *Fringilla coelebs*, *Parus atricapillus* (von STEGMANN zur Taiga-Gruppe gerechnet), *Accipiter gentilis* u. a., und die dementsprechend in den nicht arktischen Teilen Nordeuropas mehr oder weniger gleichmäßig verbreitet sind.

Nach dieser Übersicht über die grundlegenden Voraussetzungen für die jetzige Verbreitung der Vogelwelt sei der Einfluß der historischen Faktoren an einigen auffallenden Beispielen näher besprochen. Es ist, wie schon erwähnt, eine geologisch gesehen unerhört kurze Zeit seit dem Abschmelzen des Eises verstrichen. Und das spiegelt sich in der Lebewelt wieder. Eine große Zahl von Arten hat in dem letzten Jahrhundert ihr Verbreitungsgebiet in Nordeuropa bedeutend erweitert oder ist auffallend häufiger geworden. Die Zeit, die wir in bezug auf die Verbreitungsverhältnisse der Tierwelt direkt überblicken können, ist zwar sehr kurz. Sie fängt eigentlich mit LINNÉ an. Aber die große Zahl

dieser Arten und die Tatsache, daß sich unter ihnen viele befinden, die in keiner Weise von der Kultur abhängig sind und also nicht von der Ausdehnung des besiedelten Raumes Nutzen gezogen haben, zeugt davon, daß wir in dieser Erscheinung das Nachklingen der Eiszeit erblicken dürfen. EKMAN hat in seiner großen Arbeit über die Einwanderungsgeschichte der Fauna der skandinavischen Halbinsel als besonders charakteristisch gerade die noch nicht abgeschlossene Besetzung des vom Eise befreiten Raumes hervorgehoben, eine Erscheinung, die auch floristisch gleich auffallend ist. In einem solchen jungen Gebiet tritt die Ausbreitungstendenz der Arten besonders klar zutage.

Ich möchte hier einige besonders typische Beispiele hervorheben: *Emberiza rustica*, *Lullula arborea*, *Parus caeruleus*, *Muscicapa hypoleuca*, *M. parva*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Acrocephalus scirpaceus*, *Turdus merula*, *Picus viridis*, *Strix aluco*, *Circus aeruginosus*, *Milvus migrans*, *Ardea cinerea*, *Spatula clypeata*, *Nyroca ferina*, *Podiceps cristatus*, *Vanellus vanellus*, *Larus ridibundus*, *L. minutus*, *Rallus aquaticus*, *Fulica atra*.

Von diesen Arten ist die Waldammer besonders interessant; sie ist eine ausgesprochen boreale Art, und ihre Einwanderung kann deshalb kaum mit einer evtl. vorübergehenden rezenten Klimaverbesserung in Zusammenhang gebracht werden; es sei indessen vorausgeschickt, daß eine solche in bezug auf viele Arten offenbar mit eingewirkt hat (vgl. S. 248—249).

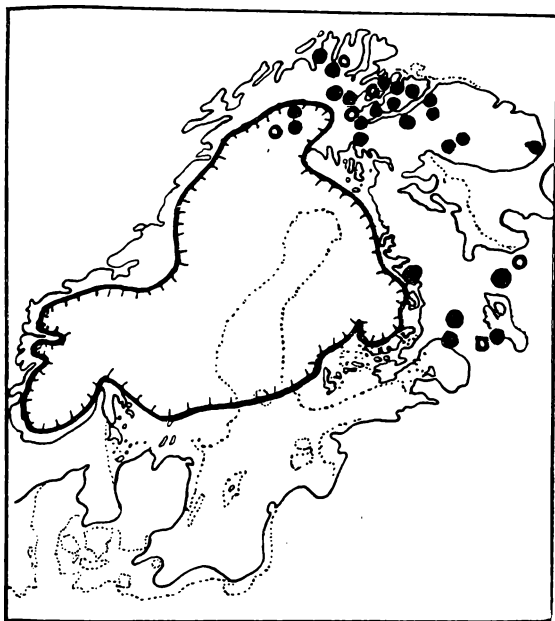
Aber wir können die Nachwirkung der Eiszeit nicht nur in der noch dauernden Einwanderung spüren. Auch einige Arten, die heute offenbar schon ziemlich stabilisiert sind, haben Verbreitungen, die ohne Berücksichtigung der Lage des Eisrandes während der späteren Abschmelzungsstadien kaum zu erklären sind. Solche Arten sind z. B. *Emberiza pusilla*, *Pinicola enucleator*, *Phylloscopus borealis*, ferner *Acrocephalus schoenobaenus*, *Circus cyaneus*, *Limosa lapponica*, *Anas acuta*, *Nyroca fuligula*, *Mergus albellus*, *Podiceps griseigena* und *auritus*.

Die Verbreitung der Zwergammer und des nördlichen Laubvogels (Karte 2) in nord-südlicher Richtung erstreckt sich von der Grenze der Tundra bis in die Nähe der Laubwaldzone; die Vögel sind offenbar nicht stark klimaempfindlich. Auffallend ist es, wie die Westgrenze ihres Verbreitungsgebietes sich der Lage des östlichen Eisrandes zur Salpausselkä-Zeit oder frühesten Yoldia-Zeit anschmiegt.

Für die anderen Arten (mit Ausnahme von *Pinicola*, *Limosa*, *Mergus*) ist es charakteristisch, daß sie in Südsandinavien oder südlich der Ostsee, in Finnland und Nordskandinavien vorkommen, aber in dem

mittleren Skandinavien eine Verbreitungslücke haben; diese scheint die auch nördlich umgreifende Befreiung Nordeuropas von der letzten Vereisung wiederzuspiegeln. Auch die Verbreitung des Rassenkreises *Luscinia svecica* könnte vielleicht zu diesem Typus gerechnet werden.

Den genannten Vögeln sowie einer Reihe von anderen Arten, die in Fennoskandia eine ausgesprochen hochboreale und nordöstliche Verbreitung haben, die aber zum Teil in Rußland bedeutend südlicher



Karte 2. Eisrandlage zur Zeit des Yoldiameeres (ca. 370 Jahre nach dem Stadium der Karte 1). In der Hauptsache nach SAURAMO, 1937.
Brutgebieten für *Phylloscopus borealis* ● und *Emberiza pusilla* ○.

vorkommen, hat EKMAN besondere Beachtung als Repräsentanten der noch fortdauernden postglazialen Einwanderung gewidmet und er will die Ausbreitungslücke in den mittleren Breiten Skandinaviens damit erklären, daß der Bottnische Meerbusen die Verbreitung gehemmt hat, während die fraglichen Vögel sowohl vom Süden wie nördlich des Bottnischen Meerbusens leichter einwandern konnten. Ich möchte hierin in erster Linie eine Erstarrung eines schon zu spätglazialer Zeit sozusagen ringsum die noch vorhandenen Eismassen bzw. überfluteten Umgebungen des Bottnischen Meerbusens erreichten Verbreitungsstadiums erblicken.

Besonders die später (S. 252) zu besprechende schnelle Einwanderung des Teichrohrsängers über die Ostsee hinweg deutet meines Erachtens

darauf, daß bei Zugvögeln so schmale Meeresscheiden von kleiner Bedeutung sind, wenn die Arten sich in Expansion befinden.

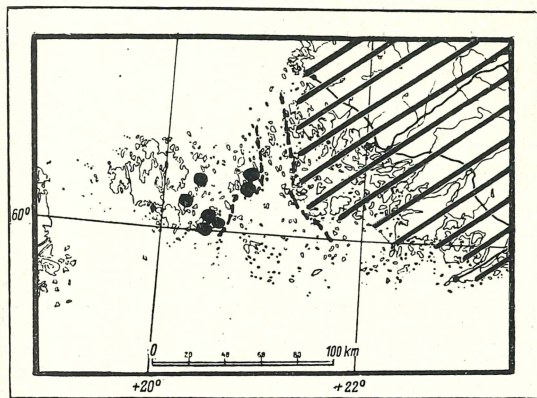
EKMANS Annahme einer Rassenbildung infolge der Klimaansprüche ist natürlich möglich, aber meiner Ansicht nach nicht notwendig.

Es gibt unzweifelhaft auch in einem solchen Gebiete wie Fennoskandia, das weder geologisch noch in bezug auf die Pflanzen- und Tierwelt ausgereift ist, alle Übergänge von Arten, die in schneller Ausbreitung begriffen sind, zu solchen, deren Verbreitungsareale wie erstarrt sind; und wenn man bedenkt, welche große Spanne von Klima- und Landschaftstypen den Lebensansprüchen der jetzt in Frage stehenden, von Fennoskandia bis zu Ostasien, von der Grenze der Tundra bis weit in die gemäßigte Zone hinein verbreiteten Vögel genügt, wird man kaum voraussetzen können, daß sie heute in den klimatisch so einheitlichen Gegenden des nördlichen, östlich der Fieldkette gelegenen Teiles von Fennoskandia, durch Klimafaktoren oder Standortsfaktoren begrenzt werden.

Man muß also der Auffassung SCHENKS beistimmen, daß eine Ausbreitungstendenz bis zur äußersten Grenze des theoretisch existenzökologisch besiedelbaren Raumes nicht schlechtweg als allgemeine Eigenschaft aller Arten vorausgesetzt werden kann: eine Ausbreitungstendenz scheint nur zu gewissen Zeiten in der Geschichte einer Art vorhanden zu sein. Man hat auch in der großen Heimatreue der Vögel, die ja durch Beringung und Transportversuche weitgehend bestätigt worden ist, eine natürliche Erklärung des zähen Festhaltens der Verbreitungsgrenzen der Art (EKMANS, SCHENK). Aber ohne Zweifel muß es befremdend erscheinen, daß nicht alle Vogelarten innerhalb eines so beschränkten Gebietes schon die zur Besiedelung freien Gegenden vollständig besetzt haben. Wir stehen hier vor einem sehr eindrucksvollen Beispiel der Einwirkung der psychischen Reaktionsnormen der Vögel auf ihre Möglichkeiten, die Umwelt auszunutzen.

Es dürfte wichtig sein, die Verhältnisse noch weiter mit einigen sehr deutlichen Beispielen aus der Fauna Finnlands zu beleuchten. Die Karte 3 zeigt die Verbreitung der Haubenmeise (*Parus cristatus*) in dem Schärengebiet zwischen Åland und Südwestfinnland (vgl. P. PALMGREN, 1927). Der Vogel, der überall in Süd- und Mittelfinnland im Nadelwald vorkommt, ist auf der großen Hauptinsel Ålands nie angetroffen worden; es kann getrost behauptet werden, daß er dort fehlt, denn ich kenne die Insel durch mehrjährige intensive Untersuchungen und auch andere Ornithologen sind tätig gewesen. In den östlichen Schären

Ålands tritt die Haubenmeise dagegen auf, wenn auch sehr spärlich. Die Ursache kann nun in keinem Falle in den heutigen Naturverhältnissen des Gebietes begründet sein: klimatische Ursachen kommen gar nicht in Frage, und auf der Hauptinsel sind die für die Art typischen Nadelwaldbiotope in reicher Mannigfaltigkeit entwickelt, viel besser als in den Schärengenden Ost-Ålands, wo sie tatsächlich vorkommt. Die Erklärung ist mit dem jungen Alter und der Isolierung Ålands gegeben. Die Inselgruppe ist erst allmählich aus dem Meere gestiegen;



Karte 3. Fundorte von *Parus cristatus* auf Åland. Schraffiert: Zusammenhängendes Brutgebiet der Art auf dem Festlande. Zwischen den gestrichelten Linien fehlt der Nadelwald im Schärenhofs.

vor 4000 Jahren repräsentierten nur einige kleine Schären mit wahrscheinlich sehr dürtiger Vegetation das künftige Åland. Aber die Hindernisse, welche die Verbreitung des Vogels verzögert haben, sind gar nicht gewaltig: die Breite des heute nadelwaldlosen Gebietes zwischen Åland und Südwestfinnland beträgt nur 20–30 km und wenigstens 1000 Jahre hat eine Inselbrücke, die nicht wesentlich lückenhafter war als heute, eine Verbindung zwischen Finnland und Åland gebildet. Dennoch ist die Haubenmeise sehr langsam vorwärts gedrungen. Das kann man verstehen, wenn man das Leben des Vogels beachtet: er vermeidet es ängstlich, auch über die kleinsten offenen Flächen im Walde, Felder oder Wiesen zu fliegen.

Zu etwa demselben Typ in bezug auf die verbreitungsbiologischen Voraussetzungen gehören *Tetrao urogallus* und *Tetrastes bonasia*, die überhaupt ziemlich bodenständige Überwinterer sind und auch ursprünglich auf Åland fehlen. In den letzten Jahren sind Einbürgerungsversuche gemacht worden, die von großem Interesse sein werden als experimentelle Prüfung der Frage, ob die Abwesenheit dieser Arten

von Åland nur von der isolierten Lage oder vielleicht auch existenz-ökologisch bedingt ist.

Aber es gibt eine noch merkwürdigere Lücke in der Vogelfauna Ålands. Dort fehlt die Kuhstelze (*Motacilla flava*), die sonst in Südfinnland und auch in den an Åland unmittelbar angrenzenden Teilen auf Wiesen eine häufige Erscheinung ist. Wahrscheinlich brütet sie auch in dem südöstlichsten Kirchspiele Ålands, Kökar, wo Kuhstelzen auch mitten im Sommer auf den Wiesen beobachtet wurden (Mitteilung von P. GRENQVIST in PALMÉNS Archiv im Zool. Museum zu Helsingfors). Geeignete Brutstätten würde sie auf Åland in Hülle und Fülle haben, und die Art ist im übrigen nicht sehr wählerisch.

Sie tritt auch auf den Wiesen Ålands im Frühling als Durchzügler bis Anfang Juni auf, verschwindet aber wieder. Hier haben wir es mit einem typischen Zugvogel zu tun, der alljährlich gewaltige Wege zurücklegt, auch über Meere hinweg; sie überfliegt Åland regelmäßig, aber hat die Inselgruppe nicht besiedelt. Die „isolierte“ Lage kann hier kaum verbreitungsbegrenzend gewirkt haben. Das Fehlen können wir unzweifelhaft nur mit der besonders durch die Beringung deutlich gewordenen großen Heimattreue der meisten Vögel erklären. Die Vögel kehren überhaupt zur alten Brutstätte zurück, wie die Beringungsergebnisse zeigen (vgl. SCHENK). Verfrachtungsversuche der letzten Jahre haben bekanntlich auch Erstaunliches über den Drang nach der Heimat und das Heimfindevermögen der Vögel an den Tag gebracht. So können auch Zugvögel ihr Brutgebiet mit merkwürdiger Zähigkeit beibehalten, wie schon EKMAN als äußerst auffallende Erscheinung hervorgehoben hat. Es ist schwer zu sagen, warum gerade die Kuhstelze von Åland fern geblieben ist, während die anderen in Frage kommenden Zugvögel, bei denen auch Heimattreue nachgewiesen ist, die Insel besiedelt haben. (Die Art ist auch nach LEPIKSAAR auf Ösel äußerst selten, obwohl diese Insel eine bedeutend längere postglaziale Geschichte als Åland hat.) Aber es kommen selbstverständlich Abstufungen in der Heimattreue vor. Die Kuhstelze zeigt eine außerordentlich starke geographische Rassenbildung (vgl. GROTE), und die Rassenaufspaltung wird ja als umgekehrt proportional zur Promiskuität angesehen, deutet also auch auf eine ungewöhnlich starke Heimattreue bei der Art. — Auch auf der isolierten Insel Hogland (Suursaari) mitten im Finnischen Meerbusen hat jüngst VÄLIKANGAS festgestellt, daß mehrere Arten, die auf den naheliegenden Küsten häufig sind, dort fehlen oder sehr selten sind. Dabei ist das Alter dieser Insel sehr beträchtlich, denn sie ist sehr hoch und liegt in einem Gebiete, in dem die Landhebung viel

kleiner als in Südwestfinnland gewesen ist. — Wir sehen also an diesen Beispielen sehr deutlich, wie psychologische Faktoren die Verbreitung der Vögel mitbestimmen können, und wir werden darauf noch zurückzukommen haben. Die Beispiele zeigen weiter, wie die sogenannten historischen Faktoren nur durch die „Innenwelten“ der verschiedenen Arten zur Auswirkung kommen.

Auch auf den anderen größeren Ostseeinseln (Ösel, Gotland, Bornholm) findet man Lücken in dem Vogelbestande, die offenbar nur auf die Isolierung zurückzuführen sind (vgl. EKMAN, LEPIKSAR). Die Bedeutung der Isolierung für die Formenaufspaltung gehört bekanntlich zu den viel diskutierten Problemen der Deszendenztheorie, und diese Inseln, deren geologische Geschichte und Alter ziemlich genau bekannt ist, bieten gute Beispiele zur Beurteilung der Wirksamkeit einer Stufenfolge von Isolierungsgraden gegenüber Tieren von verschiedenen Typen.

Einwirkung der Kultur.

Die von der Kultur bedingten Veränderungen des Landschaftsbildes haben wohl schon ihren Höhepunkt überschritten, gehen aber immer noch mit bedeutender Schnelligkeit weiter. Die vom biologischen Gesichtspunkte aus wesentliche Kultureinwirkung ist die Auflockerung der Waldzone. Die Rodung bedeutet eine Ausdehnung des offenen, höhere Vegetationsschichten entbehrenden Steppen- und Wüstengeländes südlicherer Breiten nach Norden hin (vgl. besonders SCHNURRE). Wir sprechen ja auch von Kultursteppe. Mit ihr hat sich eine Reihe von typischen Vertretern der Fauna der mediterran-zentralasiatischen Gegenden nordwärts verbreitet, und die verbreitungstüchtigsten haben schon den Polarkreis überschritten. Es seien nur folgende genannt: *Carduelis cannabina*, *Passer domesticus*, *Emberiza hortulana*, *Alauda arvensis*, *Lanius collurio*).

Anderen Arten, die früher in ihrer Verbreitung stark beschränkt gewesen sein müssen (an Ufern, Moorrändern u. dgl.), hat die Kultur große Expansionsmöglichkeiten geöffnet (z. B. *Motacilla alba* und *flava*, *Oenanthe oenanthe*, *Saxicola rubetra*, *Sylvia communis* und *curruca*, *Emberiza citrinella*, *Corvus cornix*; vgl. KALELA, PALMGREN, 1935).

Die Kultur hat aber nicht nur offene steppenartige Flächen geschaffen; sie hat auch den Waldcharakter deutlich verändert. Das äußert sich bei uns in der landschaftlich großartigsten Weise in der Schaffung sekundärer Laubwaldgebiete durch die Brandwirtschaft, wie schon einmal angedeutet wurde; weniger auffallend, aber dennoch bedeutungsvoll, ist die Lichtung des Nadelwaldes durch die Abholzung.

Diese Kulturfaktoren haben den Vogelbestand des Waldgeländes tiefgreifend verändert und, das muß gesagt werden, meistens bereichert, wie als erster wohl SCHNURRE vorurteilsfrei erkannt hat. Der boreale Nadelwald ist in seinem ganz unberührten Zustande vogelarm. Die Lichtung hat eine reichere quantitative Entwicklung des Vogelbestandes ermöglicht und sie hat mehreren Arten ganz neue Gebiete erschlossen. Vor allem haben die Laubwaldarten davon profitiert. So ist der relative Anteil des Fitislaubsängers an dem Gesamtbestande in Ostfinnland bedeutend größer als in Westfinnland. Das gehört zu den am meisten auffallenden Hauptzügen in der Vogelfauna Finnlands. Aber auch andere, mehr fordernde Laubwaldarten, wie z. B. die Gartengrasmücke, die in den westlichen und südlichsten Teilen Finnlands nur in den Hainwäldern des fruchtbarsten Bodens vorkommen, treten östlicher mit viel gleichmäßigerer Verbreitung auf und brüten wegen der Laubbaumeinmischung auch auf schlechterem Boden (vgl. KALELA, 1936).

Aber die Kultur hat nicht nur südliche Arten nordwärts verholfen; auch eine entgegengesetzte Strömung hat die Auflockerung der Waldzone in Gang gesetzt. An der Nordgrenze der Waldzone sind die Wälder, wie ich schon erwähnte, licht. In diesen Wäldern sind u. a. zwei Drosseln, die Weindrossel (*Turdus musicus*) und die Wacholderdrossel (*T. pilaris*), typisch und sie waren offenbar einst auf die nördliche Randzone des Waldgürtels beschränkt. Aber die Durchsetzung der Wälder mit offenem Gelände und die Lichtung des Waldbestandes haben ihnen die Verbreitungsmöglichkeit in südlicher Richtung eröffnet (vgl. P. PALMGREN, 1930). Die Verbreitungsgeschichte läßt sich in Nordeuropa hauptsächlich nur auf Grund der Biotopwahl rekonstruieren. Die Wacholderdrossel ist offenbar als Kulturfolger bei uns alt. Aber die Einwanderung in Mitteleuropa fällt fast vollkommen in die Zeit der biologischen Wissenschaft, und ist offenbar jetzt im vollen Gange (vgl. NIETHAMMER). Die Weindrossel war nach literarischen Quellen zu schließen früher in Mittelschweden seltener als heute, und sie brütet z. B. auf den Ålandsinseln nur, wo der Wald deutlich, wenn auch schwach, kulturgelichtet ist.

Aktuelle Faktoren.

Wir müssen uns jetzt der Frage zuwenden, welche Faktoren die Verbreitung der Vogelarten begrenzen, wenn die Wandlungen der Landschaft in ihrer Verknüpfung mit der Verbreitungsfähigkeit der Vögel die maximale mögliche Ausnutzung des Raumes schon gestattet haben.

Man wird in erster Linie an die klimatischen Verhältnisse denken. Die Möglichkeit des dauernden Vorkommens einer Art in einer bestimmten Gegend hängt von dem Verhältnis zwischen Fortpflanzung und Absterben ab. Ganz geringe Verschiebungen in diesem Verhältnis genügen, um Zunahme oder Abnahme der Individuenzahl in schnellem Tempo herbeizuführen. Wegen der komplizierten Verhältnisse scheint eine experimentelle Prüfung der klimatischen Abhängigkeit der Vögel, wie sie sich besonders bei wirbellosen Tieren verhältnismäßig leicht durchführen läßt, ziemlich schwer zu sein, zumal die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Vögeln überhaupt nicht in den Kreis der Laboratoriumsuntersuchungen hineinbezogen werden können.

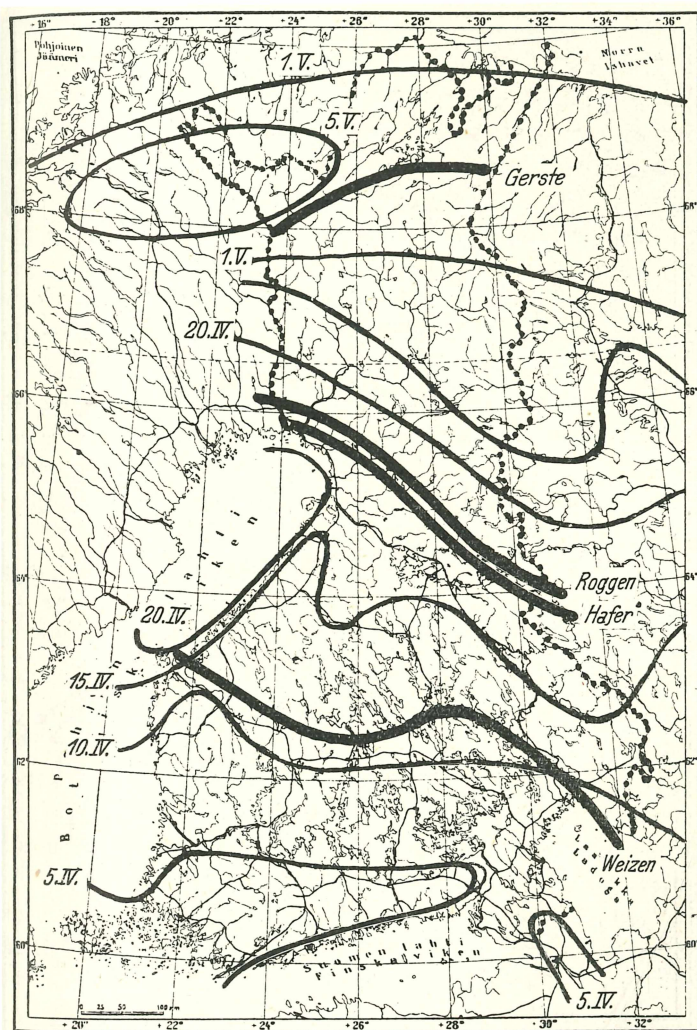
Es scheint das Nächstliegende zu sein, die Fortpflanzungsperiode als Angriffspunkt für die verbreitungsbegrenzenden Klimafaktoren vorzusetzen. Es könnte erstens die durchschnittliche Eierzahl bei ungünstigen Klimaverhältnissen unter das für die Stabilität der Population nötige Mindestmaß sinken. Diese Annahme wird aber einigermaßen von Untersuchungen über die Gelegegröße der Hühnervögel in den verschiedenen Breiten Finnlands widerlegt: MERIKALLIO (1931) hat festgestellt, daß *Tetrao urogallus*, *Lyrurus tetrrix* und *Lagopus lagopus* in Südfinnland durchschnittlich größere Gelege als in Nordfinnland haben; dabei ist das Birkhuhn am häufigsten in Südfinnland und erreicht seine Nordgrenze in den Gegenden, wo Auerhahn und Moorschneehuhn, die häufiger in Nordfinnland als in Südfinnland sind, ihre größte Dominanz erreichen. Das Moorschneehuhn scheint sogar in den südlicheren Teilen seines Verbreitungsgebietes zur Zeit in starker Abnahme begriffen zu sein (vgl. S. 248). Die Gelegegröße zeigt also bei diesen Arten kaum eine Korrelation zu der Verbreitung. Die kritischen Witterungsfaktoren werden wohl auch in erster Linie die neuausgeschlüpften bzw. eben flugfähigen Jungen dezimieren; aber ob hier die Temperatur, die Tageslänge, Niederschlagsmenge, relative Häufigkeit von ausgeprägten Wetterfronten mit Temperatursturz und Platzregen oder sonstige Faktoren entscheidend sind, dürfte schwer generell zu entscheiden sein. Im großen ganzen besteht natürlich für die meisten Arten eine klimatische Korrelation der Verbreitung; KENDEIGH hat die Klimabedingtheit des Verbreitungsgebietes von *Troglodytes aedon* analysiert und an der Hand von experimentellen Untersuchungen wahrscheinlich gemacht, daß die nächtliche Minimaltemperatur für die Nordgrenze, die Maximaltemperatur des Tages für die Südgrenze, z. T. in Verknüpfung mit anderen Faktoren, von entscheidender Bedeutung sind. Zu ähnlichen Ergebnissen ist auch schon EKMAN in bezug auf die skandinavische

Fauna gekommen. KENDEIGH nimmt an, daß das Vorkommen der Art allerdings schon in einer peripheren „Zone des Diskomforts“ allmählich abklingt. Es bleibt aber auch, wo die Analyse der äußeren Faktoren und des physiologischen Verhaltens der Art so weit geführt ist wie hier, eine mehr oder weniger offene Frage, ob die Verbreitung vielleicht zum Teil nur mittelbar mit dem Klima korreliert ist und in erster Linie von irgendeinem klimatisch bedingten Vegetations- oder Landschaftstypus abhängig ist. Auf diese Frage soll weiter unten (S. 261ff.) eingegangen werden. Die beste, aber nur an wenigen Arten durchzuführende Methode, die Einwirkung des Klimas näher zu analysieren, dürften langjährige genaue Untersuchungen über die Bestandesfluktuationen lokaler Populationen und über das zahlenmäßige Verhältnis zwischen der Frühlingspopulation und der Zahl der glücklich ausgeflogenen Jungen in verschiedenen Jahren bieten, wie sie Frau NICE über *Melospiza melodia* ausgeführt hat.

Es gibt jedenfalls eine Reihe von Arten, deren Verbreitung sicher klimatisch bedingt zu sein scheint. Teils sind es nördliche Arten, deren Südgrenze durch Gegenden verläuft, wo die landschaftlichen Verhältnisse sich so allmählich verändern, daß sie kaum die Verbreitung bestimmen können, teils südliche, deren Nordgrenze ebenso schwer zu erklären ist (vgl. auch Karten 4–5). Unter den nördlichen Arten können wir *Perisoreus infaustus*, *Numenius phaeopus*, *Colymbus stellatus* und *Lagopus lagopus* in erster Linie nennen. Von südlichen könnten wir als Beispiel *Muscicapa parva* und *hypoleuca*, *Acrocephalus scirpaceus*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Turdus merula*, *Strix aluco*, *Nyroca ferina*, *Fulica atra* nehmen.

Die genannten Arten sind insofern interessant, als die Verbreitungsgrenzen sich gerade in den letzten Jahrzehnten bedeutend verschoben haben, und zwar bei beiden Gruppen gegen Norden: die nördlichen Arten haben sich aus Gegenden, wo sie früher bekannt waren, zurückgezogen, die südlichen sind nordwärts gedrungen. SIIVONEN und KALELA haben kürzlich diese Erscheinung verdienstvoll analysiert und sind zu sehr interessanten Schlußfolgerungen gekommen. In der Mitte des vorigen Jahrhunderts setzte offenbar eine starke Beschleunigung der Bewegung ein; das ist schon JÄGERSKIÖLD, LÖNNBERG und EKMAN aufgefallen. Auch eine ganze Zahl von „neuen“ Arten ist seit dieser Zeit zu verzeichnen gewesen. Es ist kaum möglich, die Veränderungen nur als ein Scheinphänomen zu erklären, das von der zunehmenden Beobachterzahl abhängt, denn erstens gibt es einige Gegenden, wo seit 1840 fast dauernd gute Beobachter ansässig waren, und zweitens ist

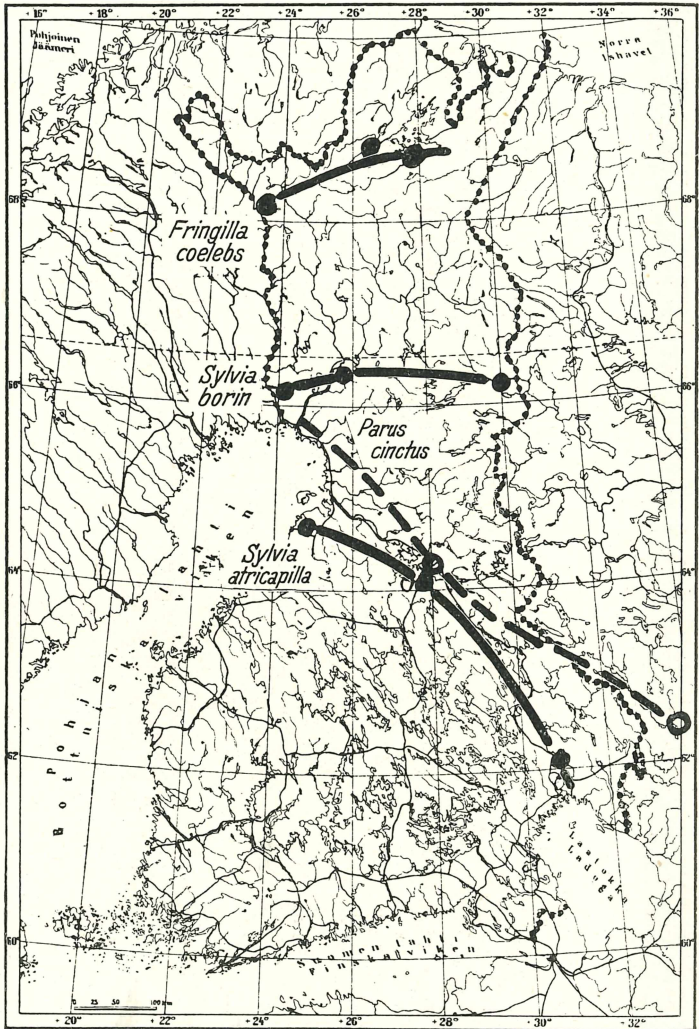
die Erklärung vollends unmöglich in bezug auf das Zurückweichen der nördlichen Arten. SIIVONEN und KALELA haben nun gezeigt, daß die Faunenveränderungen eine auffallende Parallelität zu einer bemerkens-



Karte 4. Nordgrenzen einiger Kulturgewächse und Verschiebung der 0-Isotherme im Frühling. Nach „Atlas of Finland“, 1925.

werten Klimaverbesserung zeigen. So wird man mit SIIVONEN und KALELA wohl annehmen können, daß die Klimaverbesserung der Kausalfaktor ist.

Von den nördlichen Arten haben einige (*Perisoreus*, *Pinicola*, *Parus cinctus*) ein außerordentlich reiches Federkleid (noch unveröffentlichte Untersuchungen über das Gewicht des Federkleides), und es dürfte dem-



Karte 5. Nordgrenzen des regelmäßigen Brütens von *Fringilla coelebs*, *Sylvia borin* und *S. atricapilla* sowie Südgrenze für *Parus cinctus*.

entsprechend für sie schwerer sein, eine lästige Überhitzung auszugleichen. Unter unseren südlichen Arten haben z. B. die Grasmücken Nester, die verhältnismäßig schlecht wärmeisoliert sind, wie von mir

ausgeführte, noch unveröffentlichte Untersuchungen nachgewiesen haben. Das mag dazu beitragen, das Fortpflanzungsergebnis bei zu kaltem Klima in ungünstiger Richtung zu verschieben.

KALELA hat durch sorgfältige regionale Untersuchungen über die Verbreitung der Vogelarten in einem kleineren Gebiete im südwestlichen Finnland nachgewiesen, daß auch innerhalb eines kleinen Gebietes sich eine sehr deutliche Regionalität geltend macht. Die südlichen Arten haben sich überwiegend in den fruchtbarsten Kulturgegenden angesiedelt, während mehrere nördliche Arten nur in den sterilen Einöden auftreten. Teils macht sich hier der direkt fördernde bzw. nachteilig wirkende Einfluß der Kultur bemerkbar; aber in erster Linie wirken sicher auch Standortbedingungen, die von der Kulturbeeinflussung unabhängig sind, entscheidend mit. Die Verbreitung der Vögel entspricht dem Mosaik der mehr „nördlichen“ bzw. mehr „südlichen“ Vegetationstypen. Diese Kleinregionalität verwischt natürlich stark eventuelle vom Klima bedingte Verbreitungsgrenzen, gibt aber auch, wie KALELA mit Recht hervorhebt, gute Anhaltspunkte für die Analyse der verbreitungsbegrenzenden Faktoren.

Die Zugvögel beziehen alljährlich ihr Brutgebiet von neuem. Es wurde schon mit Beispielen belegt, wie diese Beweglichkeit des Vogelbestandes dennoch mit einem zähen Festhalten an den Brutstätten der einzelnen Paare und Lokalpopulationen vereint ist, was eine bemerkenswerte Starrheit des Verbreitungsgebietes verursachen kann. Aber die Heimattreue kann, wie hervorgehoben wurde, mehr oder weniger stark sein. Bei den Kreuzschnäbeln finden wir überhaupt keine; sie brüten, wo sie reichlich Nahrung finden (vgl. REINIKAINEN, 1937). Gerade bei den Finkenvögeln finden wir verschiedene Abstufungen des psychischen Types der Kreuzschnäbel. So brütet der Birkenzeisig gewöhnlich erst in Nordfinnland; aber in gewissen Jahren kann er sein Brutgebiet selbst bis zur Südküste verschieben. Aber auch bei den sozusagen normalen Zugvögeln mit wohl entwickelter Heimattreue kann offenbar das Klima durch Beeinflussung der Zugverhältnisse Arealverschiebungen bedingen.

Es ist bekannt, daß das Wetter den Zug stark beeinflussen kann. Über diese Frage gingen die Meinungen stark auseinander, aber die Abhängigkeit ist heute auch experimentell festgestellt worden. Bekanntlich äußert sich der Zugtrieb bei vielen Vögeln, die im Käfig gehalten werden, in nächtlicher Unruhe zur Zugzeit. Durch Registrierung der Stärkevariationen dieser Unruhe hat sich nun feststellen lassen, daß im Herbst die Stärke des Zugtriebes durch Kälte, im Frühling durch Wärme gesteigert wird. (Es sei nur auf die folgenden Untersuchungen

am besten untersuchten Gegend Finnlands, in großer Zahl brütend aufgefunden worden (LEIVO). Die Einwanderung muß als sehr schnell bezeichnet werden; sie ist über das Meer erfolgt und kann wohl nur so erklärt werden, daß der Frühlingszug bei vielen Individuen zwangsläufig überstimuliert worden ist. Auch die „Einwanderungsversuche“ der zahlreichen neuen Arten der letzten Dezzennien, die ich schon erwähnt habe, ist wahrscheinlich auf „Prolongation“ des Zuges zurückzuführen (vgl. SIIVONEN und KALELA); die Klimaverbesserung dürfte am ehesten auf diesem Wege gewirkt haben und die Nordwärtsverschiebung der Südgrenze nördlicher Arten beruht möglicherweise zum Teil darauf, daß die höhere Frühlingstemperatur heutzutage die letzten Nachzügler weiter nach Norden hetzt als früher. Darauf deuten Beobachtungen ungewöhnlich südlichen Brütens von borealen Vögeln in Jahren mit niedriger Frühlingstemperatur (REINIKAINEN, 1935; KALELA, 1938). Diese Auffassung wird auch weitgehend gestützt durch die auffallende Übereinstimmung zwischen den „Iseiptesen“ der Singdrossel auf der Karte SIIVONENS (Karte 6) und den Verbreitungsgrenzen einiger typischer südlicher (z. B. *Sylvia atricapilla*, *Parus caeruleus*) und nördlicher (z. B. *Pinicola enucleator*, *Parus cinctus*) Arten, die in Karte 5 wiedergegeben sind. Dem Verlauf von NW-SO entspricht auch im großen die Temperaturverteilung im Vorfrühling.

Ein sehr interessantes Problem bieten die beiden *Fringilla*-Arten, indem sie einander ökologisch sehr ähnlich sind, dabei im ganzen genommen füreinander geographisch vikariieren. Der Buchfink ist der weitaus dominierende Vogel in den Wäldern Süd- und Mittelfinnlands; der Bergfink ist ebenso vorherrschend in den nördlichsten Wäldern. Beide bewohnen gleich gern Nadel- wie Laubwälder. In der Gegend von Rovaniemi findet man sie etwa gleich häufig; in Ivalo-Muonio (68° N) nur mehr vereinzelte Buchfinken (vgl. Karte 5). Der Bergfink brütet in stetig abnehmender Häufigkeit fast bis zur Südküste.

Die Südgrenze des Bergfinken dürfen wir wahrscheinlich mit KALELA (1934, 1938) als klimatisch bedingt betrachten. Darauf deutet auch die Erscheinung, daß man in kalten Frühlingen noch Ende Mai bis Anfang Juni an der Südküste Finnlands Scharen von Bergfinken sehen kann (1927 auf Åland), wo sie allerdings noch nicht zur Brut bleiben, während die Bergfinken normalerweise schon Anfang bis Mitte Mai in Lappland eintreffen. Das deutet meines Erachtens bestimmt darauf, daß die Südgrenze der Art von der stärkeren oder schwächeren Zugstimulation abhängig ist.

Die nördliche Begrenzung des Verbreitungsgebietes des Buchfinken erscheint sehr rätselhaft. Die Art ist gar nicht kälteempfindlich, sie überwintert häufig und trifft im Frühling bedeutend früher als der Bergfink ein. Es ist nun auffallend, daß der Buchfink an seiner Nordgrenze nur in der Nähe von Siedlungen vorkommt. Aber er ist dort im Sommer von den Kulturflächen ebensowenig abhängig wie im Süden. (Beobachtungen des Verf. in der Nähe von Ivalo.) Das gibt uns, glaube ich, die Erklärung der Nordgrenze. Die Buchfinken kehren sehr früh von dem Winterzuge zurück, wenn der Schnee noch dick liegt. Sie finden dann nur in der Nähe der Siedlungen Futter. Der Fortpflanzungstrieb regt sich aber bald nach der Ankunft und die Finken suchen ihre Brutreviere in den Wäldern auf (vgl. HOWARD über die Ammer). Anfangs sind die Wälder noch tief verschneit, und die Finken müssen jeden Tag die Kulturflächen zur Nahrungssuche aufsuchen, erst später werden sie ganz von den Feldern unabhängig (Beobachtungen des Verf. in der Nähe von Helsingfors). Das ist leicht in den südlicheren Gegenden, wo die menschliche Besiedelung dicht ist und das Waldgelände relativ früh schneefrei wird. Im äußersten Norden aber wird der Buchfink auf einen kurzen Radius rings um die Siedlungen beschränkt und seine Nordgrenze als wahrer Waldvogel liegt dort, wo die Wälder gerade noch rechtzeitig schneefrei werden, wenn der Fortpflanzungstrieb des Buchfinken sie zum Brüten zwingt. Bei dem Bergfinken ist der Jahresrhythmus, auch der Zug, gegenüber dem Buchfinken verspätet; das kritische Stadium des Geschlechtstriebs tritt bei ihm erst später ein und deshalb kann er auch die nördlichsten Wälder besiedeln.

Eine entsprechende Erscheinung läßt sich merkwürdigerweise auch bei der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*) beobachten. Diese Art ist, wie schon S. 246 bemerkt wurde, ursprünglich in der nördlichen Grenzzone des Waldgürtels in den lichten Birken- und Kiefernwäldern heimisch, wo sie als vollkommener Einödenvogel vorkommt. Als ich im Sommer 1935 in dem nördlichen Lappland Ausflüge unternahm, fiel mir indessen auf, daß die Wacholderdrosselkolonien jedoch unzweifelhaft in der Umgebung der Siedlungen in 2–3 km Entfernung mehr konzentriert waren als in der wirklichen Einöden. Durch Beobachtung der futtertragenden Vögel konnte aber festgestellt werden, daß sie die Nahrung für die Jungen nicht im Bereiche der kultivierten Flächen suchten, sondern in unzweifelhaft ursprünglichem Waldgelände. Für die Konzentration in der Umgebung der Dörfer dürfte man kaum eine andere Erklärung finden können als die schon in bezug auf den Buchfinken gegebene: auch die Wacholderdrossel trifft sehr früh ein und

wird dann von den am frühesten schneefrei werdenden Feldern „adsorbiert“. Die Ausdehnung des Verbreitungsgebietes in südlicher Richtung, die S. 246 besprochen wurde, steht ja vollkommen im Zeichen der „Adsorption“ an den Kulturflächen, auf denen die Drosseln im Winter ihre Nahrung suchen. Es scheint nicht unmöglich, daß wir hier den Anfang einer Entwicklung vor uns haben, wie sie z. B. bei der Elster zu einer vollkommenen Kulturgebundenheit in unseren Gegenden geführt hat, während sie z. B. auf Kamtschatka noch als Urwaldvogel vorkommt (BERGMAN).

Wie schon erwähnt, stellt bei den Kreuzschnäbeln die Nahrung den verbreitungsbedingenden Grundfaktor dar; sie haben keine Heimat, sie brüten, wo es viel Nadelholzzapfen gibt. In dieser Hinsicht können sogar einander ziemlich naheliegende Gegenden große Variationen aufweisen, und in einer und derselben Gegend wechselt die Menge der Kreuzschnäbel in genau vergleichbarer Weise, wie eine Untersuchung REINIKAINENS (1937) klar gemacht hat.

Auch bei einer Reihe von arktischen Arten ist die Verbreitung, namentlich die Südgrenze, stark von der Nahrungsmenge abhängig, und zwar bilden hier die Kleinnager, vor allem Lemminge, das variable Moment. Die Lemminge zeigen bekanntlich eine ausgesprochene Periodizität, die ELTON mit der Sonnenfleckensperiode in Beziehung setzte. In Jahren mit reichlichem Lemmingbestande brüten *Nyctea nyctea* und *Stercorarius longicaudus* noch auf den äußersten südlichen isolierten Tundrainseln, den Fielden, die sich aus dem Waldmeere heben, während sie in lemmingarmen Jahren auf dem Gebiete Finnlands beinahe fehlen, und fast alle Raubvögel des nördlichen Nadelwaldgebietes nehmen in Lemmingjahren an Individuenzahl stark zu. Bei diesen Arten zeigt sich ein ausgesprochener Einfluß der Nahrung auf die Fortpflanzungsquote. Während z. B. der Rauhfußbussard in gewöhnlichen Jahren 2–3 Eier hat, legt er in Lemmingjahren bis zu 5–6.

Daß diese Vögel in größerer Individuenzahl in solchen Gegenden auftreten, wo die Kleinsäuger sich vermehrt haben, dürfte indessen im allgemeinen nicht durch ein etwa schon in einem vorhergehenden „Prodromaljahr“ der Kleinsäugergradation verbessertes Fortpflanzungsergebnis der Vögel erklärbar sein. Wenigstens bei mehr lokalen Massenvermehrungen der Kleinsäuger, die viel häufiger als die „großen“ Lemmingjahre sind, steigt die Raubvogelpopulation wohl nur durch Einwanderung aus anderen Gegenden. REINIKAINEN hat hervorgehoben, daß auch in einander nahe gelegenen Gegenden sehr verschieden starke Zapfenproduktion und Kreuzschnabelbesiedelung gefunden werden

kann. Die Zuwanderung der Vögel zu den begünstigten Gebieten kann man wohl nicht als „topisch“ auffassen, sondern muß sie eher als „phobisch“ bezeichnen. Nahrungsmangel stimuliert den Wandertrieb (vgl. FORMOSOF), der indessen nicht nach einem „Nahrungsgefälle“ gerichtet sein dürfte. Sie wandern ziellos umher, aber wo die Vögel reichlich Nahrung finden, bleiben sie haften und reichern sich schnell an. Daß bei „Invasionsvögeln“ die westliche Wanderrichtung in Europa dominiert, dürfte nicht als „Nahrungstaxie“ gedeutet werden können.

Bei der großen Mehrzahl unserer Vogelarten läßt sich das Nahrungsproblem als ausbreitungsbegrenzender Faktor noch nicht scharf fassen. Dazu sind erstens genaue Kenntnisse der Nahrung der einzelnen Arten nötig. Diese haben wir zwar zum Teil; aber wir müßten auch wissen, wo die Vögel diese Nahrung erlangen können, und der quantitative Überblick über die Reichlichkeit der Nahrung in den verschiedenen Landschaftstypen ist noch ein sehr entferntes Ziel.

Auch in bezug auf die Nahrung stellt sich der begrenzende Faktor natürlich als eine Resultante einerseits der Umweltfaktoren, andererseits der biologischen Voraussetzungen der Art heraus. Es kann für eine Art geeignete Nahrung im Übermaß geben, aber der Vogel kann ihrer nicht habhaft werden. Ich möchte das an einem sehr einfachen Beispiel erläutern. Die weiße Bachstelze lebt vornehmlich von Kleintieren und ist in bezug auf diese gewiß gar nicht wählerisch. Solche Nahrung gibt es im Walde mehr als irgendwo anders; aber dort kann die Bachstelze nicht leben, weil ihr Bau sie dazu zwingt, der Nahrung hauptsächlich zu Fuß nachzugehen; in dichter Vegetation ist sie sehr unbeholfen und sie vermeidet solche Orte. Das kann man sehr deutlich schon auf jedem Boden beobachten, wo vegetationsarme Stellen mit hohem Gras abwechseln: Die Bachstelze umgeht sorgsam die dichtbewachsenen Stellen. Als Resultat dieser Reaktionsnorm ist sie in unseren Landschaften ursprünglich an die steinigten Ufer des Meeres und der Seen gebunden gewesen; jetzt hat die Kultur ihr neue geeignete, wüste Flächen geschaffen. Ganz ähnlich liegen die Dinge wohl auch bei manchen anderen Ufervögeln, z. B. den Regenpfeifern, die reich bewachsene Stellen vermeiden, während sie z. B. auf Kiesufern, flachen Felsinseln, spärlich bewachsenen Heiden (vgl. LACK, 1933) sowie auf dem Tundra vorkommen, also sehr verschiedene Standorte, denen die freie „Lauffläche“ gemeinsam ist.

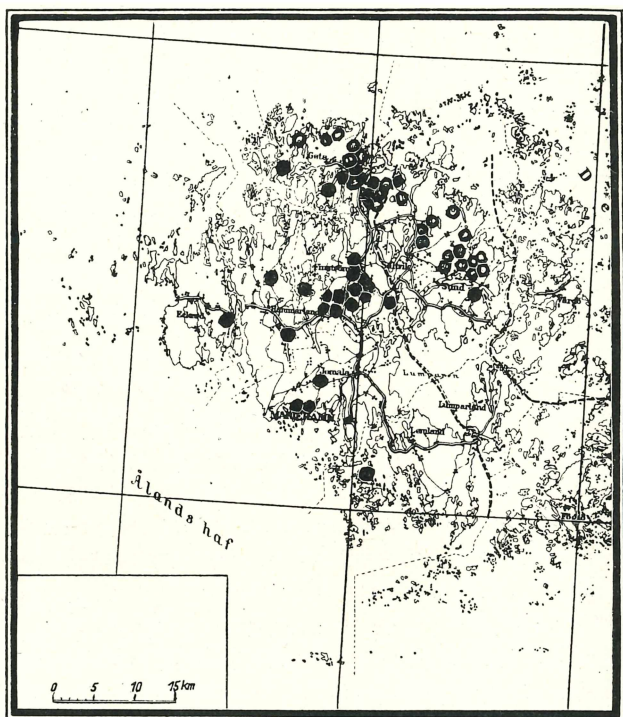
Auch für die baumlebenden Kleinvögel können die bewegungsphysiologischen Voraussetzungen von Bedeutung sein, indem verschiedene Baum- bzw. Vegetationstypen ihnen mehr oder weniger zusagend

sein können (PALMGREN, 1932c, 1933, 1936b, 1937b). Es sei hier nur nebenbei bemerkt, daß es nicht statthaft ist, ohne weiteres die Laubbäume den Nadelbäumen gegenüberstellen, wie LACK es tut in einer Kritik meiner Auffassung, daß das Goldhähnchen (*Regulus regulus*) aus bewegungsphysiologischen Gründen die Birke als Nahrungsbaum meidet (LACK, 1937). Eine Birke mit schlaff herabhängenden Zweigen bietet ganz andere Voraussetzungen als Bewegungssubstrat als z. B. eine Eiche oder Schwarzerle.

In meinen Studien über die quantitativen Verhältnisse der Vogelfauna der finnischen Wälder habe ich nachgewiesen, daß die Vogel-dichte etwa proportional zu der durch die Holzproduktion ausgedrückten Wüchsigkeit der Waldtypen ist (PALMGREN, 1928, 1930). Es liegt nahe, hier eine ernährungsbiologische Bedingtheit vorauszusetzen. Das dürfte wohl auch wenigstens zum Teil der Fall sein, aber ich möchte nicht annehmen, daß die Vögel die Nahrungsvorräte bis zum absoluten Gleichgewicht zwischen Konsumtion und Produktion ausnützen. Es muß eine gewisse „Begegnungswahrscheinlichkeit“ bestehen, damit z. B. ein Weichfresser sein Nahrungsbedürfnis aus einer Kleintierpopulation befriedigen kann, und vor allem wohl damit die Vögel zum Niederlassen stimuliert werden. Die Kreuzschnäbel und arktischen Raubvögel sind mehr oder weniger extreme Typen, aber nicht wesensverschieden von anderen Vögeln (wie etwa Vögel, die in Westeuropa als ansässig bekannt sind, in Rußland als Invasionsvögel auftreten können, *Nucifraga*, *Dryobates*, *Parus ater*). Es ist anzunehmen, daß das alljährlich im Frühling stattfindende Ansässigwerden der Zugvögel auch von der Reichlichkeit der Nahrung beeinflusst wird, so daß in reicheren Biotopen bei verhältnismäßig mehr Individuen die Gründung des Brutrevieres ausgelöst wird als in den ärmeren. Der Nahrungsfaktor wird sich auch geographisch in derselben Art auswirken: In Zonen des „physiological discomfort“ (KENDEIGH) haben sich verhältnismäßig weniger Individuen angesiedelt als unter optimalen Bedingungen. Dagegen dürften die qualitativen Verschiedenheiten der als Nahrung in Frage kommenden kleineren Tiere, Sämereien usw. im allgemeinen kaum als begrenzende Faktoren in Frage kommen, da die Vögel bekanntlich im großen ganzen wenig wählerisch sind.

Unzweifelhaft kann aber auch wirklicher Nahrungsmangel die Verbreitung mancher Vogelarten begrenzen. Das gilt wohl z. B. für die Schwimmvögel, die sog. eutrophe Seen bewohnen, d. h. Seen mit reichem Pflanzenwuchs und reichem niederen Tierleben. Solche Seen sind nur in bestimmten Gegenden Finnlands zu finden, weil sie von nahrungs-

reichem Boden, vor allem Lehm Boden, abhängig sind (vgl. die Erörterung EKMANS über die Verbreitung dieser Vögel). Die dystrophen Moorseen und oligotrophen Seen, die für den größten Teil Finnlands charakteristisch sind, bieten nur ganz wenigen Vogelarten, vor allem den fischfressenden Polar- und Nordseetauchern, zusagende Lebensbedingungen. So ergibt sich eine ausgesprochene regionale Verbreitung



Karte 7. Regionale Verteilung der vogelreichen „Nyroca-Sees“ ● und vogelarmen „Colymbus-Sees“ ○ auf Åland. Nach Palmgren, 1936 a.

der Seevogelfauna (vgl. KALELA, 1938), die aber nicht nur für das Land im ganzen gilt, sondern die sich, wegen der abwechslungsreichen Kleinstruktur unserer Landschaften, auch im kleinen geltend macht (Karte 7).

Von der größeren Nahrungsmenge der produktiveren Biotope bzw. Zonen läßt sich aber ein anderer Faktor nicht reinlich trennen: sie sind auch durch die reichere Gliederung der Vegetation, der stärkeren Entwicklung der verschiedenen Waldschichten gekennzeichnet. Das bedeutet auch eine größere Auswahl von Nistplätzen. Nur bei den wenigsten Arten wird — wie z. B. bei Höhlenbrütern in kulturgereinigten

Wäldern — die Abundanz durch die absolute Zahl der vorhandenen Nistplätze begrenzt. Aber die Wahrscheinlichkeit, angemessene Nestbaugelegenheiten zu finden, wird bei den Vögeln in ähnlicher Weise, wie oben bezüglich der Nahrungsmenge angedeutet wurde, die Einleitung des Brutgeschäftes stimulieren, und so die Vögel in Biotopen mit guten Nistgelegenheiten anreichern (PALMGREN, 1932b). Wir kommen so zur letzten Gruppe der verbreitungsbegrenzenden Faktoren, zu den mit der Fortpflanzung zusammenhängenden.

Fortpflanzungsbiologische und psychische Faktoren.

Die Fortpflanzung ist abhängig von einer ganzen Kette von Instinkthandlungen, die in bestimmten Reihenfolgen ausgelöst werden. Nehmen wir als Beispiel die typischen Kleinvögel. Beim Beginn der Fortpflanzungsperiode bezieht das ♂ ein Brutrevier, wo es bestimmte Aktivität entfaltet: es singt, bewegt sich oft recht stereotyp in bestimmten Bahnen und vertreibt nicht zuständige Artgenossen. Nach Eintreffen eines Weibchens vollzieht sich die Paarbildung unter Entfaltung typischer Triebhandlungen; schließlich wird das Nest gebaut, es werden die Eier gelegt und die Jungen aufgezogen. Alle diese verwickelten, ineinander verknüpften Triebhandlungen sind verhältnismäßig starr: sie treten bei allen Individuen der Art in der gleichen Form auf, wenn sie bei der rechten physiologischen Disposition durch adäquate äußere Reize ausgelöst werden. Welcher Art sind nun diese „Reize“? Sie sind ohne Zweifel von viel komplexerer Natur als die Reize, die einfache Reflexbewegungen auslösen, aber können wohl doch ohne Bedenken als Reize oder als Stimulationen bezeichnet werden.

Wir wollen zunächst den Nestbau kurz analysieren. Die Triebhandlung muß hier an ein geeignetes Substrat geknüpft werden: es muß erstens geeignete Baumaterialien geben, zweitens einen Nistplatz, der zu dem artspezifischen Triebe so wie ein Schlüssel ins Schlüsselloch passen muß. Daß die Nistmaterialien den Bautrieb auslösen, kann man sowohl in der Natur wie bei Käfigvögeln beobachten. Am Anfang ist der Bautrieb noch ungerichtet: die Vögel schleppen Baustoffe umher, sie versuchen die Materialien bald hier, bald dort einzufügen. Schließlich hebt sich ein Punkt heraus, auf den sich das Bauen konzentriert (vgl. LORENZ). Der Bautrieb kann mehr oder weniger spezialisiert sein, und das ist von allergrößter Bedeutung als standortsbegrenzender Faktor (PALMGREN, 1932). Es wurde schon erwähnt, daß die Buchfinken und Bergfinken gleich häufig in allen Waldformen vorkommen. Das ist

zum Teil in einer sehr vielseitigen Gestaltung der Nahrungsaufnahme begründet, vor allem aber in einem äußerst anpassungsfähigen Bautrieb, wie durch die beigelegten Bilder (Abb. 1) belegt wird. Als Gegensatz kann der Nestbau des Goldhähnchens genannt werden: das Nest wird fast immer unter Fichtenästen gebaut, zwischen den herabhängenden Seitenzweigen, und der Vogel kann offenbar nicht anders bauen; so ist

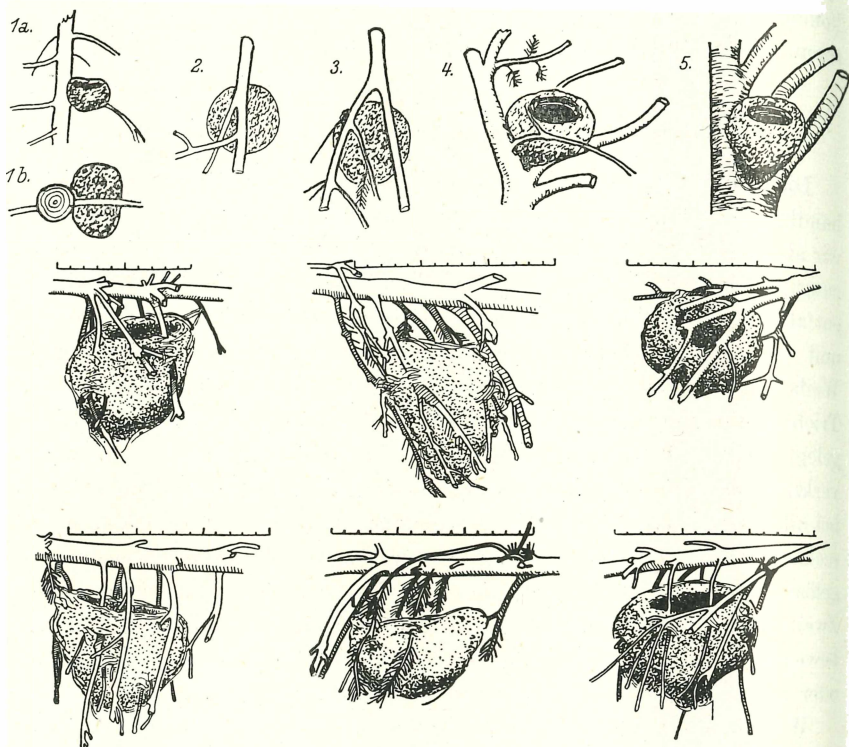


Abb. 1. Bauart von Finkennestern (*Fringilla c. coelebs*, oben) und Goldhähnchennestern (*Regulus r. regulus*, unten). Nach PALMGREN, 1932a und c.

die Art streng an die Fichte gebunden, und zwar an Fichten vom Normaltyp, dem „Kammtyp“; die Fichten der nördlichen Gegenden, die flächenhaft ausgebreitete Seitenzweige haben, sind den Ansprüchen des Goldhähnchens viel schlechter angepaßt.

Aber schon bei den ersten Stadien des Fortpflanzungstriebes, bei dem Ansässigwerden, der Begründung des Brutrevieres, wird diese Handlung offenbar mehr oder weniger zwangsläufig von bestimmten Umweltzügen ausgelöst; der Landschaftscharakter erscheint als ein komplexer Reiz.

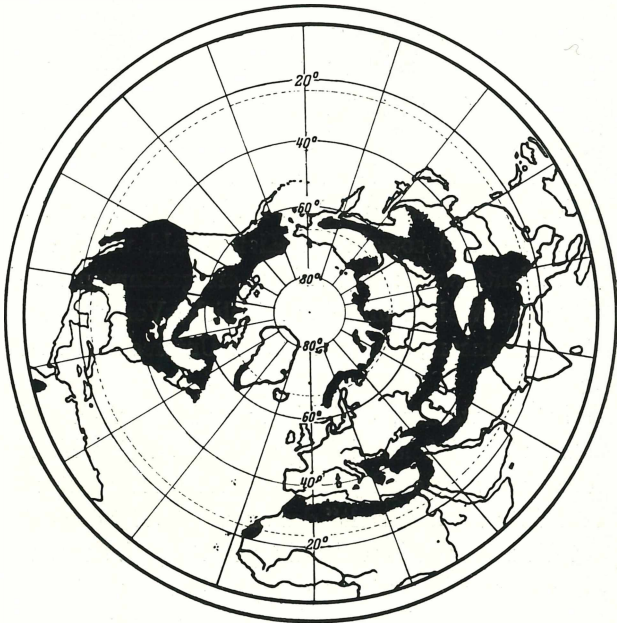
Daß psychische Faktoren die Verbreitung der Vögel auf verschiedene Standorte beeinflussen, muß wohl den meisten feldornithologisch beschäftigten Forschern vorgeschwebt haben, aber sie sind bisher meistens als irgendwie sekundär betrachtet worden. Die Entwicklung der Tierpsychologie läßt eine höhere Wertschätzung durchaus berechtigt erscheinen. Die große Bedeutung der psychologischen Faktoren ist z. B. von SCHNURRE, SUNKEL, LORENZ und in letzter Zeit besonders von LACK hervorgehoben worden, der ihnen einen entscheidenden Einfluß beimessen will.

Ich habe in meinen quantitativen Untersuchungen über die Vogelfauna der Wälder Südfinnlands die Bedeutung der „physiognomischen Ähnlichkeit“ an und für sich gänzlich verschiedener Waldformen, wie der hainartigen Laubwälder und der lichten felsigen Kiefernwälder mit ihren windschiefen, uralten Föhren hervorgehoben. So brüten auf Åland einige Vögel (*Muscicapa striata*, *M. hypoleuca*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Columba oenas*) sowohl im Kiefernwald wie im Birkenwald, nicht aber im Fichtenwald: den beiden erstgenannten ist die offene, lichte Struktur des Waldes und das reichliche Vorkommen geeigneter Nestbauplätze gemeinsam, sonst sind ja die Unterschiede in den meisten Hinsichten groß.

Es muß betont werden, daß die „physiognomische Ähnlichkeit“ des von einer Art besiedelten Biotops natürlich eine Funktion der psychischen und sinnesphysiologischen Charakters der einzelnen Arten ist; die „Umwelt“ der bzw. Arten ist der entscheidende Faktor, nicht die menschlichen Gesichtspunkte (vgl. SCHNURRE, LACK). Von ganz besonderer Bedeutung dürfte die Beleuchtungsstärke der verschiedenen Wald- und Bestandstypen sein; darauf deutet z. B. der Umstand, daß Arten, die typisch für die dunklen fichtenbeherrschten Wälder sind, auch in dichten Laubwäldern vorkommen, wenn auch spärlich, dagegen nicht oder nur sehr selten in lichten Laubwiesen (*Turdus ericetorum*, *Erithacus rubecula*, PALMGREN, 1930).

Noch eindrucksvollere Beispiele für die Bedeutung der Landschaftsphysiognomie bieten diejenigen Vögel, die sowohl auf der arktischen Tundra wie in den südlichen Steppen und Wüstengenden brüten. Ich möchte hier vor allem die Alpenlerche und den großen Raubwürger (*Eremophila alpestris* und *Lanius excubitor*) hervorheben. Karte 8 (aus einer unveröffentlichten akademischen Examensarbeit meiner Frau) zeigt die Verbreitung der verschiedenen Rassen der Alpenlerche. Sie brütet auf ganz schwach bewachsenem Boden: Tundra, Wüste, Hochgebirge und in Amerika auch auf brachen Feldern. Der

Raubwürger hat eine recht ähnliche Verbreitung, fordert aber Baumwuchs in lichtem Bestande (Abb. 2). Er brütet einerseits in der nördlichen lichten Grenzzone des Waldes, andererseits in Steppengebüschen und in der südlichen Randzone der Waldregion und ist von Süden aus auch in die Kulturlandschaft eingedrungen. — Die klimatischen Verschiedenheiten in den einzelnen Teilen der Verbreitungsgebiete dieser beiden Arten sind ja gewaltig, aber der physiognomische Gesamtcharakter zeigt bemerkenswerte Ähnlichkeiten.



Karte 8. Verbreitung des Rassenkreises *Eremophila alpestris*.

Es muß aber unzweifelhaft jetzt davor gewarnt werden, einfach mit den „psychologischen Faktoren“ alles erklären zu wollen, was sonst schwerverständlich erscheint. Es ist natürlich nicht gut möglich, die psychologischen Momente, die ich hier als „Ansiedlungsreize“ herangezogen habe, reinlich von der körperlichen und bewegungsphysiologischen Eignung zu bestimmten Bewegungs- und Nahrungssuchetypen oder von der speziellen Nestbaudisposition zu trennen; es sei z. B. auf das von der Bachstelze Gesagte verwiesen. Überhaupt steht man wohl immer vor mehreren gleichzeitig wirksamen Faktorenkomplexen, und nur genaue Spezialuntersuchungen über einzelne Arten können uns hier zu mehr oder weniger sicher begründeten Abschätzungen der Bedeutung der einzelnen Faktoren verhelfen.

Ich möchte am ehesten annehmen, daß die Verteilung der Vogelarten auf verschiedene Biotope doch primär auf andere Faktoren zurückzuführen ist: physiologische Voraussetzungen der Art wie Bewegungsmodus, Sehschärfe in verschiedener



Abb. 2. Nest von *Lanius e. excubitor* in der Birkenzone. Offene Struktur des Waldes und sperrige Wuchsart der Bäume charakteristisch. Phot. FINNILÄ.

Beleuchtung usw. oder historische Bedingungen, wie zwangsläufige Beschränkung auf ein bestimmtes Milieu bei Klimaveränderungen. Die „psychologischen Faktoren“ wirken aber unmittelbar führend auf das Verhalten der Vögel zu den verschiedenen Umweltbedingungen ein, gewissermaßen als „bedingte Reflexe“ auf bestimmte landschaftliche Charakterzüge, die maßgebende Bedeutung für die Vögel erlangt haben. Vielleicht könnte man hier von einer Art „Prägung“ sprechen; ob die Prägung erblich festgelegt ist oder individuell durch die Umgebung, in der die Jungen aufwachsen, bedingt wird, dürfte schwer zu prüfen sein; es eröffnen sich hier interessante Parallelen zu der Prägung der Jungen an den „Elternkumpan“ (LORENZ).

Als besonders fesselnd möchte ich schließlich eine Gruppe von Vögeln streifen, die sowohl in den arktischen bis hochborealen Teilen Nordeuropas wie an den Küsten des Gebietes auf den waldlosen Schären heimisch sind: *Sterna paradisea*, *Oidemia fusca* (häufig an der Küste), *Harelda hiemalis* (ausnahmsweise an der Küste), *Nyroca marila* (Bottnischer Meerbusen, Ostsee), *Charadrius hiaticula* (allerdings selten auch im Binnenlande), *Phalaropus lobatus* (selten und offenbar weniger stetig), *Calidris temmincki* (Nordende des Bottnischen Meerbusens), *Totanus totanus* (häufig), *Plectrophenax nivalis* (Nordende des Bottnischen Meerbusens).

Hier liegen die Verhältnisse sehr verwickelt. Man kann erstens eine klimatische Bedingtheit voraussetzen. Das kalte Meer verspätet den Frühling; Isothermen von niedrigen Temperaturgraden biegen vom Norden die äußerste Küstenzone entlang nach Süden. Diese Deutung haben MERIKALLIO (1917) und EKMÄN gegeben und sie scheint auch vorzüglich durch das gute Zusammenfallen der Verbreitungsgrenzen einiger Arten mit bestimmten Frühsommerisothermen gestützt zu sein. Am ehesten dürfte wohl dann das kalte Frühlingswetter durch Unterdrückung der „Zugstimmung“ bis zur Zeit des Abklingens der physiologischen Zugvoraussetzungen, der „Zugdisposition“ (GROEBBELS) und Erwachen des Fortpflanzungstriebes gewirkt haben und kaum durch Existenzbegünstigung, namentlich nicht Förderung der Fortpflanzung; denn besonders von der Samtente ist es bekannt, daß die neu ausgeschlüpften Jungen empfindlich gegen rauhes Wetter sind. Die Einwirkung auf den Zugtrieb braucht sich natürlich nicht jedes Jahr geltend machen, denn die Heimattreue (die gerade bei den größeren Seevogelarten mehrfach Jahre hindurch an kenntlichen Individuen festgestellt worden ist) wirkt dahin, daß einmal entstandene Siedlungen erhalten bleiben. Besonders interessant ist das Brüten der Schneeammer an den Ufern von Karlö (Hailuoto) und im Schärenhof am Nordende des Bottnischen Meerbusens. Die Art wurde von SANDMAN in den achtziger Jahren brütend gefunden und auch von HOUGBERG als wahrscheinlicher Brutvogel angegeben, aber von späteren Beobachtern nicht mehr angetroffen, bis 1936 wieder ein nistendes Paar festgestellt wurde (PEASE).

Bei einigen Arten wie bei den Halsbandregenpfeifern kann man vielleicht den Bewegungsmodus, der vegetationslose Flächen fordert, als Ursache annehmen; solche vegetationsarmen Flächen finden sich im allgemeinen nicht an den Süßwasserufern des Binnenlandes, und dort fehlt der Regenpfeifer zu allermeist. — Schließlich haben wir noch

die physiognomische Ähnlichkeit. Auf den Fielden: weite, graue, spärlich vegetationsbekleidete Felsen und Schuttflächen mit eingestreuten Wasserspiegeln; in den Schären: weite Wasserspiegel mit eingestreuten grauen Felseninseln und Geröllriffen mit spärlicher Vegetation. Die Proportionen sind andere, aber die Elemente sind dieselben, und beide Landschaftstypen sind möglichst offen und „einschichtig“ unter dem Himmelsgewölbe ausgebreitet. Ich möchte diesen physiognomischen Faktoren als psychische Reize die größte Bedeutung z. B. für die Küstenseeschwalbe, zuschreiben (vgl. SUOMALAINEN über die Schärenvögel).

Es sei in diesem Zusammenhange nur nebenbei bemerkt, daß man viele Beispiele für die Einwirkung dieser großzügigen physiognomischen Ähnlichkeit zwischen Tundra bzw. Hochgebirgsgegenden, Meeresküsten sowie Wüsten und Steppen geben könnte. PORTENKO macht auf das Übersiedeln von Küstenvögeln auf das Gebirge in Ostasien aufmerksam.

Wenn man die Gruppen überblickt, die Repräsentanten sowohl in der Küstenfauna wie in der Fauna der vegetationsarmen Binnenlandschaften haben, findet man immerhin, daß eine noch größere Zahl von Arten sich auf die eine oder die andere von diesen Landschaftstypen beschränken. Ich möchte dies vor allem als eine psychische Spezialisierung auffassen, die durch die großzügigen Landschaftsumwandlungen und -verschiebungen der Eiszeit sicher kräftig gefördert ist. Wie labil die Verhältnisse sein können, zeigen die beiden Raubmöven *Stercorarius parasiticus* und *longicaudus*. *S. parasiticus* brütet hauptsächlich an den Küsten, aber in der Eismeerregion auch auf der Fieldheide in der Nähe des Meeres; *S. longicaudus* brütet aber auch sehr weit vom Meere entfernt auf den Fielden und Tundras (vgl. EKMAN). Als einem anderen Entwicklungsstadium sei den Felsenpiepern (*Anthus spinoletta*) gedacht. Einerseits haben wir eine Reihe von bis jetzt wenig geklärten Formen, welche die Hochgebirge von Mitteleuropa bis Ostasien bewohnen, andererseits die Rassen an den Küsten Nordeuropas und Englands, die nicht in das Gebirge aufsteigen. Das dürfte wohl so zu erklären sein, daß die Vorfahren der letztgenannten Rassen die Küsten zu einer Zeit besiedelten, als die Gebirge noch weitgehend vergletschert waren, und daß eine Art psychischer „Prägung“ die Rassen an die Meeresnähe gefesselt hat. Die Verhältnisse an den verschiedenen Küsten, wo *A. spinoletta littoralis* brütet, sind sowohl klimatologisch wie topographisch so verschieden, daß es kaum möglich erscheint, diesen Faktoren das Fehlen der Art in den Fielden zuzuschreiben. Jeden-

falls dürfte man berechtigt sein, in der hier gestreiften Gruppe von Vögeln die von LACK geforderte psychologische Formenbildung in Wirksamkeit zu sehen.

Zusammenfassend muß wohl anerkannt werden, wie unerhört verwickelt die kausale Analyse der Verbreitung der Vögel ist, weil bei ihnen die Reaktion auf die Umweltfaktoren sich nicht nur auf die „einfachen“ strukturellen und physiologischen artlichen Eigenheiten gründet, sondern außerdem von einer hohen psychischen Organisation beherrscht wird.

Ich bin mir dessen wohl bewußt, daß ich gezwungen bin, mit ziemlich hypothesehaften Deutungen hervorzutreten, und ich möchte diese Studie am ehesten als einen skizzenhaften Umriß künftiger Forschungsprobleme betrachtet sehen. Auf dem Gebiete der Ornithologie stehen wir heute gewissermaßen auf wissenschaftlichem Neulande. Zwar hat die Ornithologie, die „Scientia amabilis“, sich seit jeher der Anteilnahme weiter Kreise erfreuen können; aber sie hat auch unter dem Gegensatz zwischen der sog. „wissenschaftlichen Zoologie“ und der als mehr liebhabermäßig betrachteten „Feldzoologie“ gelitten. Verständlicherweise führte die großartige Entwicklung der vergleichenden Anatomie, der mikroskopischen und der physiologischen Forschung dahin, daß die Lebensverhältnisse der makroskopischen Tiere als etwas wissenschaftlich weniger Fesselndes betrachtet wurden. Aber wir können heute konstatieren, daß diese Kluft durch das Aufblühen der Ökologie und der vergleichenden Tierpsychologie weitgehend überbrückt worden ist. Die Notwendigkeit, die Tiere in ihrer natürlichen Umwelt, als Glieder des Naturganzen, zu studieren, um ihre physische und psychische Organisation zu verstehen, ist anerkannt. Gegen diesen Hintergrund gesehen, stehen jetzt die Vögel unter den höheren Tieren als in mancher Hinsicht fast staunenswert günstige Forschungsobjekte da, weil sie so leicht zu beobachten sind. Wir haben in der Fauna Finnlands etwa 45 landlebende Säugetiere. Aber wie viele von ihnen sieht man? Kaum andere als das Eichhörnchen können in größerer Ausdehnung genau beobachtet werden. Aber Dutzende von Vogelarten sind derart wenig scheu und leben so offen, daß man sie ohne besondere Schwierigkeiten in fast allen Phasen ihres Lebens genau studieren kann.

Zitierte Literatur

Bergman, S., Zur Kenntnis nordost-asiatischer Vögel. Ein Beitrag zur Systematik, Biologie und Verbreitung der Vögel Kamtschatkas und der Kurilen. Stockholm 1935, 268 S. — **Ekman, S.**, Djurvärldens utbredningshistoria på Skandina-

- viska halvön. Stockholm 1922, XVII + 614 S. — **Formosof, A. N.**, The crop of cedar-nuts, invasions into Europe of the Siberian nutcracker (*Nucifraga caryocatactes machrorhynchus* Brehm) and fluctuations in numbers of the squirrel (*Sciurus vulgaris* L.). *J. Animal Ecology* **2** (1933) 70–81. — **Elton, Ch.**, *Animal Ecology*. London 1927, XVII + 200 S. — **Finnilä, C.**, Bidrag till kännedomen om Tanadälens fågel-fauna. Tromsø Museums Aarshefter **38/39** (1916) 41–64. — **Groebbels, F.**, *Der Vogel*. I. Berlin 1932, XII + 912 S. — **Grote, H.**, Über *Motacilla flava mutatio lutea* (Gm.). *Orn. Monatsber.* **45** (1937) 162–166. — **Hougborg, E.**, In Meddel. af Societas pro Fauna et Flora Fennica **13** (1886) 205. — **Howard, E. H.**, Territory in bird life. London 1920, XIII + 308 S. — **Hyypä, E.**, Untersuchungen über die spätquartäre Geschichte der Wälder am karelischen Isthmus nebst einigen Vergleichen mit anliegenden Gebieten. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* **18** (1932) Nr. 3, 51 S. — **Hyypä, E.**, Das Klima und die Wälder der spätglazialen Zeit im Bereich der karelischen Landenge. *Acta Forestalia Fennica* **39** (1933) 1–43. — **Hyypä, E.**, Über die spätquartäre Entwicklung Nordfinnlands mit Ergänzungen zur Kenntnis des spätglazialen Klimas. *Bull. de la Comm. Géol. de Finlande* **115** (1936) 401–465. — **Jägerskiöld, L. A.**, Om förändringar i Sveriges fågelvärld under de senaste 75 åren. *Sveriges Natur* **10** (1919) 47–73. — **Kalela (Cajander), O.**, Über die Verbreitung des Stieglitzes, *Carduelis c. carduelis* (L.), in Finnland. *Ornis Fennica* **10** (1933) 94–103. — **Kalela (Cajander), O.**, Einige Hauptzüge der regionalen Verteilung der Brutvogelfauna in dem Seengebiet von Kokemäenjoki. *Ornis Fennica* **11** (1934) 37–56. — **Kalela (Cajander), O.**, Eläimistö. Suomen maantieteen käsikirja. Helsinki 1936, S. 399–410. — **Kalela (Cajander), O.**, Über die regionale Verteilung der Brutvogelfauna im Entwässerungsgebiet des Flusses Kokemäenjoki. *Ann. Zool. Soc. Zool.-Botanicae Fennice Vanamo* **5** (1938), Nr. 9. — **Kendeigh, S. C.**, The rôle of environment in the life of birds. *Ecological Monographs* **4** (1934) 299–417. — **Lack, D.**, Habitat selection in birds, with special reference to the effects of afforestation on the Breckland avifauna. *J. Anim. Ecology* **2** (1933) 239–262. — **Lack, D.**, The psychological factor in bird distribution. *British Birds* **31** (1937) 130–136. — **Leivo, O.**, Lampikertun, *Acrocephalus s. scirpaceus* (Herm.), esiintymisestä Suomessa. *Ornis Fennica* **14** (1937) 81–90. — **Lepiksaar, J.**, Märkusi Saaremaa maismaalinnustiku kohta. (Summary: Notes on the terrestrial birds of Saaremaa.) *Tartu Ülikooli juures oleva Loodusuurijate Seltsi aruanded* **43** (1936) 25–36. — **Lorenz, K.**, Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel. *J. f. Ornithol.* **80** (1932) 50–98. — **Lorenz, K.**, Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. f. Ornithol.* **83** (1935) 137–213, 289–413. — **Lönnberg, E.**, Ett bidrag till den svenska faunans invandringshistoria. *Fauna och Flora* **19** (1924) 97–119. — **Lönnberg, E.**, Om förkortad och förlängd flyttning. *Fauna och Flora* **29** (1934) 193–202. — **Merikallio, E.**, Om alfågeln (*Harelda hiemalis* L.) och andra arktiska fåglars häckning i Bottniska och Finska viken samt i Ladoga och Onega. *Fauna och Flora* **12** (1917) 72–84. — **Merikallio, E.**, Kanaintujemme munaäärät (mit deutscher Zusammenfassung). *Ornis Fennica* **8** (1931) 1–10. — **Merkel, F. W.**, Zur Physiologie des Vogelzugtriebes. *Zool. Anz.* **117** (1937) 297–308. — **Nice, Margaret Morse**, Studies in the Life History of the Song Sparrow. *I. Trans. Linnean Soc. New York* **4** (1937) VI + 247 S. — **Niethammer, G.**, Handbuch der deutschen Vogelkunde. I. Passeres. Leipzig 1937, XXIV + 474 S. — **Palmén, J. A.**, Om foglarnas flyttningsvägar. Helsingfors 1874.

Dissertation. 2 + 200 S. — **Palmgren, P.**, Die Haubenmeise (*Parus cristatus* L.) auf Åland. Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbreitungsökologie der Vögel. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica **56**, Nr. 15 (1927) 1–12. — **Palmgren, P.**, Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. Acta Zool. Fennica **6** (1928) 1–51. — **Palmgren, P.**, Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands, mit besonderer Berücksichtigung Ålands. Acta Zool. Fennica **7** (1930) 1–218. — **Palmgren, P.**, Zur nistökologischen Analyse dreier Waldvogelarten, *Fringilla coelebs* L., *Regulus regulus* (L.) und *Carduelis spinus* (L.). Ornis Fennica **9** (1932a) 33–37. — **Palmgren, P.**, Der Nistbiotop des Sperbers, *Accipiter n. nisus* (L.) auf den Ålands-Inseln. Ornis Fennica **9** (1932b) 74–78. — **Palmgren, P.**, Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) u. *Parus atricapillus borealis* Selys. Eine vergleichend-ökologische Untersuchung. Acta Zool. Fennica **14** (1932c) 1–113. — **Palmgren, P.**, Über die Leistungsfähigkeit der hinteren Extremitäten bei *Muscicapa s. striata* (Pall.) und *Hippolais icterina* Baldenst. sowie ihre Einwirkung auf die Ökologie dieser Arten. Ornis Fennica **10** (1933) 19–27. — **Palmgren, P.**, Die Einwanderung des Teichrohrsängers, *Acrocephalus s. scirpaceus* (Herm.) in Finnland. Ornis Fennica **11** (1934) 77–84. — **Palmgren, P.**, Über die Vogelfauna des Kulturgeländes auf Åland. Ornis Fennica **12** (1935) 4–22. — **Palmgren, P.**, Über die Vogelfauna der Binnengewässer Ålands. Acta Zool. Fennica **17** (1936a) 1–59. — **Palmgren, P.**, Bemerkungen über die ökologische Bedeutung der biologischen Anatomie des Fußes bei einigen Kleinvogelarten. Ornis Fennica **13** (1936b) 53–58. — **Palmgren, P.**, Über den Massenwechsel bei *Regulus r. regulus* (L.) Ornis Fennica **13** (1936c) 159–164. — **Palmgren, P.**, Beiträge zur biologischen Anatomie der hinteren Extremitäten der Vögel. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica **59** (1937a) 136–161. — **Palmgren, P.**, Auslösung der Frühlingsunruhe durch Wärme bei gekäfigten Rotkehlchen, *Erithacus rubecula* (L.). Ornis Fennica **14** (1937b) 71–73. — **Pease, H. J. R.**, Birds of Hailuoto, Finland. Ibis 14. Ser., **2** (1937) 38–65. — **Portenko, L. A.**, Ornithogeographical correlations on the extreme North-East of palearctic in connection with the peculiarities of the landscape. (Orig. russisch, Resumé in englisch). Gedenkschrift für Menzbier „Памяти акад. М. А. Мензбира“, Moskau 1937, S. 379–408. — **Reinikainen, A.**, *Turdus pilaris* L. erämaalintuna Keskisuomessa. Ornis Fennica **12** (1935) 122–223. — **Reinikainen, A.**, The irregular migrations of the Crossbill, *Loxia c. curvirostra*, and their relation to the cone-crop of the Conifers. Ornis Fennica **14** (1937) 55–64. — **Sandman, J. A.**, Fågelfaunan på Karlö och kringliggande skär. Medd. af Soc. pro Fauna et Flora Fennica **17** (1892) 189–272. — **Sauramo, M.**, The quaternary geology of Finland. Bull. de la Comm. Géol. de Finlande **86** (1929) 1–110. — **Sauramo, M.**, in: Iso tietosanakirja **12** (1937) 1198–1200. Helsinki. — **Schenk, J.**, Die Siedlungsverhältnisse einiger Vögel der paläarktischen Fauna. Verh. d. X. intern. Zool. Kongr. 1929, S. 1386–1401. — **Schnurre, O.**, Die Vögel der deutschen Kulturlandschaft. Marburg 1921. 136 S. — **Siivonen, L. u. Kalela, O.**, Über die Veränderungen in der Vogelfauna Finnlands während der letzten Jahrzehnte und die darauf einwirkenden Faktoren. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica **60** (1937) 606–634. — **Siivonen, L. u. Palmgren, P.**, Über die Einwirkung der Temperatursenkung auf die Zugstimmung bei einer gekäfigten Singdrossel (*Turdus ph. philomelos* Brehm). Ornis Fennica **13** (1936) 64–67. — **Siivonen, L.**, Laulurastaan (*Turdus ph. philomelos* Brehm) kevätmuutosta. (Zusammenfassung: Über den Frühlingszug von *Turdus ph. philomelos*

Brehm in Finnland 1935.) *Ornis Fennica* **13** (1936) 37–40. — **Stegmann, B.**, Die Herkunft der paläarktischen Taigavögel. *Arch. f. Naturgesch.*, N. F. **1** (1932) 355–398. — **Stegmann, B.**, Über das Prinzip der zoo-geographischen Einteilung des paläarktischen Gebietes unter Zugrundelegung ornithologischer Faunentypen. (Russisch, deutsche Zusammenf.) *Bull. de l'Acad. d. Sciences de l'U. R. S. S. Classe d. Sciences math. et natur. Ser. biol.* **1936**, 523–563. — **Sunkel, W.**, Bedeutung optischer Eindrücke der Vögel für die Wahl ihres Aufenthaltsortes. *Z. wiss. Zool.* **132** (1928) 171–175. — **Suomalainen, H.**, Über die Verbreitung der marinen Schärenvögel im Finnischen Meerbusen. *Ornis Fennica* **14** (1937) 18–26. — **Swenk, M. H.**, The pine siskin in Nebraska: its seasonal abundance and nesting. *Wilson Bull.* **41** (1929) 77–92. — **Wagner, H. O.**, Der Einfluß von Außenfaktoren auf den Tagesrhythmus während der Zugphase. *Der Vogelzug* **8** (1937) 47–54. — **Wallengren, H. D. J.**, Brütazonen der Vögel innerhalb Skandinaviens. *Naumannia* **1854–56** (besonders **1855** S. 162ff.; zitiert nach Lönnberg 1934). — **Välikangas, I.**, Qualitative und quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna der isolierten Insel Suursaari (Hogland) im Finnischen Meerbusen. I. Die Landvogelfauna. *Ann. Acad. Sc. Fennica, Ser. A.* **45**, Nr. 5 (1937) 236 S. — **Suomen kartasto. Atlas of Finland. Atlas över Finland.** Herausgegeben von der Geographischen Gesellschaft Finnlands. Helsinki-Helsingfors 1925.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [NF_7](#)

Autor(en)/Author(s): Palmgren Pontus

Artikel/Article: [Zur Kausalanalyse der ökologischen und geographischen Verbreitung der Vögel Nordeuropas. 235-269](#)